

5 Versuchsergebnisse zur Physiologie und Ökologie von *Atriplex micrantha* u.a. *Atriplex*-Arten

5.1 Biologische Funktion der Vorblätter

Bei den *Atriplex*-Arten wird die Frucht bzw. der Samen (vgl. 2.1.1) zusammen mit bzw. zwischen den Vorblättern liegend abgeworfen. Nur die horizontalen Früchte, welche frei im Perianth liegen, und die nur bei wenigen der untersuchten Arten der Sektion *Dichospermum* ausgebildet werden, fallen solitär ab (Barochorie). Dass die Früchte normalerweise zusammen mit den Vorblättern abgeworfen werden, sollte eine biologische Funktion haben. Mit den folgenden Untersuchungen sollte ein Beitrag zu deren Klärung geliefert werden.

5.1.1 Material und Methoden

Zum Versuchsteil: Feuchte-Speicherung in den Vorblättern (s. 5.1.2)

Es gab zwei Versuchsansätze mit je 100 braunen *Atriplex hortensis*-Samen; in einem befanden sich die Samen zwischen den Vorblättern, im anderen wurden diese entfernt. Einmal pro Tag wurden die in großen Plastikgefäßen (7,5 x 7,5 x 3cm; Polystyrol, KARL BOCK GmbH, Lauterbach/Schwarzwald) liegenden Samen für ungefähr 5 Minuten mit 100ml Leitungswasser gewässert. Das überschüssige Wasser wurde dann vollständig abgekippt und die Behälter offen an der Raumluft (ca. 60% rel. Luftfeuchte) und bei Raumtemperatur stehen gelassen. In der Natur entspräche dies beispielsweise dem morgendlichen Tau, welcher im Laufe des Tages abtrocknet.

Zum Versuchsteil: Keimhemmung durch Vorblätter (s. 5.1.3)

Pro Versuchsansatz wurden je 100 Samen (50 nur bei horizontalen Samen) in einem kleinen verschließbaren Plastikgefäß (5,5 x 3,5 x 1cm; Polystyrol, KARL BOCK GmbH, Lauterbach/Schwarzwald) mit Leitungswasser vollständig überdeckt. Nach mehreren Minuten wurde das überschüssige Wasser abgegossen und das Gefäß mit dem Deckel verschlossen.

Die Samen der Salzversuche keimten bei Tageslicht und Raumtemperatur. Bei Untersuchung der temperaturabhängigen Keimung keimten die Samen in der Regel in dunklen Klimakammern. Nur der Versuch in 2°C und 30°C wurde in einer Klimakammer mit Licht-/ Dunkelrhythmus durchgeführt.

Zum Versuchsteil: Kreuzhemmung (s. 5.1.4)

Es wurden je 50 Samen jeder Art entweder ohne Vorblätter oder in den eigenen oder in denjenigen anderer Arten in parallelen Ansätzen in kleinen verschließbaren Plastikgefäßen (s.o.) gekeimt. Die Samen wurden hierzu mit der Pinzette in die Vorblätter der anderen Arten „verpflanzt“, so dass sie möglichst gut von diesen eingehüllt waren. Die Gefäße wurden täglich ein Mal für ca. 1 Minute gewässert; anschließend wurde das Wasser abgekippt und das Gefäß verschlossen.

Zum Versuchsteil: Einfluss der Vorblätter auf den pH-Wert des Gießwassers (s. 5.1.6)

Weil der pH-Wert zwischen den Vorblättern wegen der Größe der pH-Elektrode nicht gemessen werden konnte, wurde die Veränderung des pH-Wertes des Gießwassers nach vierstündigem Kontakt mit *Atriplex*-Samen mit Vorblättern und ohne Vorblätter gemessen.

Hierzu wurde der pH-Wert von 5ml Gießwasser (Nanopore-Wasser) vor Zugabe zu je 200 Samen ohne Vorblätter bzw. 200 Samen mit Vorblättern (Referenz) sowie nach einer Inkubationszeit von 4h gemessen. Es wurde das pH-Meter „WTW pH 538“ (Wissenschaftl.-Techn. Werkstätten GmbH & CoKG, Weilheim, Deutschland) verwendet.

Zum Versuchsteil: Keimung älterer Samen (s. 5.3.2)

Es konnte auf Samen der Ernte 1999 zurückgegriffen werden, die dann in den Folgejahren zum Keimen gebracht wurden. Je 100 braune und schwarze Samen von *A. micrantha* des Fundortes Gerlingen und von *A. sagittata* des Fundortes Möglingen wurden getestet. Beides waren Aufsammlungen vom Wildstandort, die an den Fundorten zahlreiche Frosttage überstanden hatten. Die Samen wurden in den Vorblättern bei Raumtemperatur und im Dunkeln gelagert. Für den Keimversuch wurden sie bis zum Auskeimen oder längstens 238 Tage in feuchten Keimbehältnissen inkubiert.

Zur Auswertung aller Versuchsteile (auch 5.2)

Als gekeimt wurden Samen gezählt, deren Würzelchen eine größere Länge erreicht hatten als der Durchmesser des Samens ist. Der Durchmesser war auch deshalb sinnvoll, weil die Wurzelspitze von Samen, die innerhalb der Vorblätter auskeimten, erst bei dieser Länge zu erkennen waren. Gekeimte Samen wurden nach der Zählung aus dem Keimgefäß entnommen.

Als nicht gekeimt wurden Samen gezählt, bei denen die chlorophyllhaltigen Cotyledonen zuerst erschienen, und die ohne Würzelchen blieben. Diesem als „falsche Keimung“ bezeichneten Prozess (MAGNUS, 1920) liegt kein vitaler Vorgang zugrunde. Es wird durch den Quellprozess lediglich der neben dem Samen liegende Embryo aus dem Samen herausgepresst (MAGNUS, 1920; NIETHAMMER & TIETZ, 1961; NOBBE, 1876). „Falsch“ gekeimte Samen waren vor allem bei hohen Salzkonzentrationen im Keimmedium zu beobachten.

5.1.2 Feuchte-Speicherung in den Vorblättern

Die Außenseite der Vorblätter ist nicht sehr wasserabweisend. Bei einer Benetzung kommt es relativ rasch, innerhalb von Minuten, zu ihrem Aufweichen. Zwischen den Vorblättern bleibt ein Spalt, über den Wasser eindringen kann. Dieser ist bei *A. hortensis*, *A. sagittata* und *A. aucheri* durch die passgenau aufeinanderliegenden Vorblatthälften minimal, bei *A. micrantha*, und *A. oblongifolia* hingegen größer, weil hier die Vorblätter im Randbereich umgeklappt sind und so häufig den Blick auf den innenliegenden Samen freigeben.

Wenn die Vorblätter aber feucht geworden sind, dann erfolgt die Wasserabgabe nur relativ langsam, denn zwischen den Vorblättern bleibt die Feuchtigkeit erhalten. Zumal wenn das Vorblatt mit der ganzen Oberfläche auf einem Untergrund liegt, hält sich die Feuchtigkeit auch darunter für längere Zeit. Der freiliegende Samen trocknet hingegen schnell wieder ab.

Von den Samen in den Vorblättern waren 84% gekeimt und hatten eine durchschnittliche Keimlänge von $1,1 \pm 0,5$ cm. Von den Samen ohne Vorblätter hatten die Keimlinge nur wenige Millimeter Länge erreicht und waren fast vollständig eingetrocknet.

Die Samen umschließenden Vorblätter haben offensichtlich die Funktion, die für die Anfangsphase der Keimung des Samens notwendige Feuchtigkeitsbedingungen zu verlängern, was v.a. in Klimaten, in denen das Wasser nach Niederschlägen infolge geringer relativer Luftfeuchtigkeit rasch wieder abtrocknet, den Erfolg des Anwachsens erhöht.

5.1.3 Keimhemmung durch Vorblätter

Braune Samen haben die Fähigkeit, noch bevor die Vorblätter trockenhäutig geworden sind, innerhalb weniger Tage zu keimen. Einen Keimverzug durch noch nicht voll ausgereifte Embryonen, wie es eine ganze Reihe von Pflanzenarten aufweisen (FINDEIS, 1917), oder eine Jahresrhythmik konnte an *Atriplex hortensis* und *micrantha* nicht gefunden werden.

Weil Keimlinge oder Jungpflanzen ebenso wie Altpflanzen, die noch nicht geblüht haben (eigene Beobachtung), mehrere Grade unter Null im Winter nicht überstehen können, findet die Keimung frühestens in der folgenden Vegetationsperiode statt. Die Keimung muss deshalb durch einen externen Mechanismus unterdrückt werden. Die Vorblätter sind offensichtlich ein Schlüssel hierzu.

In Versuchsreihen, in welchen Keime in 100% Luftfeuchtigkeit mit und ohne Vorblätter bzw. mit zermahlenden Vorblättern gekeimt wurden (s. Abb. 5.1), konnten deutlich Hemmeffekte der Vorblätter festgestellt werden. Um die lichtabschirmende Wirkung der Vorblätter als mögliche Ursache der Keimhemmung auszuschließen, denn nach BROUWER & STÄHLIN (1955) sind fast alle Chenopodiaceen Lichtkeimer, keimte je ein Parallelansatz bei Dunkelheit. Ohne Vorblätter keimten fast alle Samen unabhängig vom Parameter Licht. Lagen die Samen in ihren Vorblättern, waren nach 139h nur 6% der Samen ausgekeimt. Wenn die gleiche Anzahl der Vorblätter (2 Stück pro Samen) zwar im Keimgefäß vorhanden war, jedoch in loser Form oder in Form von Bruchstücken, resultierte eine deutlich höhere Keimung (46%). Die Keimrate lag aber immer noch um mehr als die Hälfte niedriger als bei Keimung ohne Vorblätter.

Hieraus wird deutlich, dass der Hemmeffekt am höchsten ist, wenn die Samen sich innerhalb der Vorblätter befinden, vielleicht weil hier der Kontakt mit dem Samen von allen Seiten möglich ist und somit die Einwirkung eines Hemmstoffes am intensivsten.

5.1.4 Kreuzhemmung der Vorblätter verschiedener *Atriplex*-Arten

Es wurde untersucht, ob die Keimhemmung bewirkende Substanz universell in der Gattung *Atriplex* vorkommt. Hierzu wurden Samen verschiedener Arten zwischen die Vorblätter anderer *Atriplex*-Arten transferriert und die Keimrate in Abhängigkeit von der Zeit bestimmt. Die Ergebnisse sind in Abb. 5.2 bis 5.4 dargestellt.

Die Samen ohne Vorblätter keimten bei allen Arten am zahlreichsten und meistens auch am raschesten aus (Ausnahme: *A. sagittata* und *oblongifolia*). *A. hortensis* und *A. aucheri*, deren Samen hellbraun sind, keimten schon innerhalb der ersten 10 Tage nahezu vollständig aus.

Bei *A. oblongifolia* hemmten die eigenen Vorblätter am stärksten (s. Abb. 5.3), bei *A. micrantha* (s. Abb. 5.2) und *A. hortensis* (s. Abb. 5.4) weniger als die der anderen Arten, bei *A. sagittata*-Samen bewirkten die Vorblätter von *A. micrantha* die geringste Hemmung (Abb. 5.5).

Wenn höhere Keimraten bei Samen in artfremden Vorblättern erzielt wurden, dann kann dies auch durch weniger effektives Verschließen der Vorblätter bedingt sein, v.a. wenn es sich um kleine Vorblätter und relativ große Samen wie in letzterem Falle handelt.

Eine quantitative Auswertung und Interpretation der Hemmstärke ist aufgrund dieser Daten nicht sinnvoll. Die Kreuzhemmung, d.h. ein über Artstrahlen wirkender Hemmstoff, ist jedoch nachgewiesen.

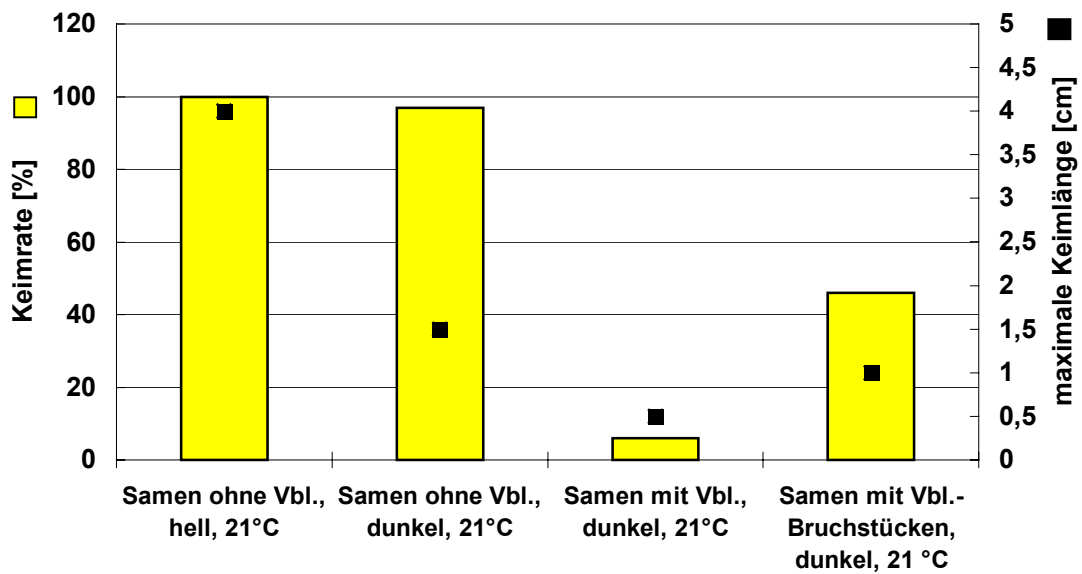


Abb. 5.1: Abhängigkeit der Keimrate brauner *Atriplex micrantha*-Samen von Temperatur, Licht und dem Vorhandensein von Vorblättern (Vbl) nach 139h Keimung (n = 100).

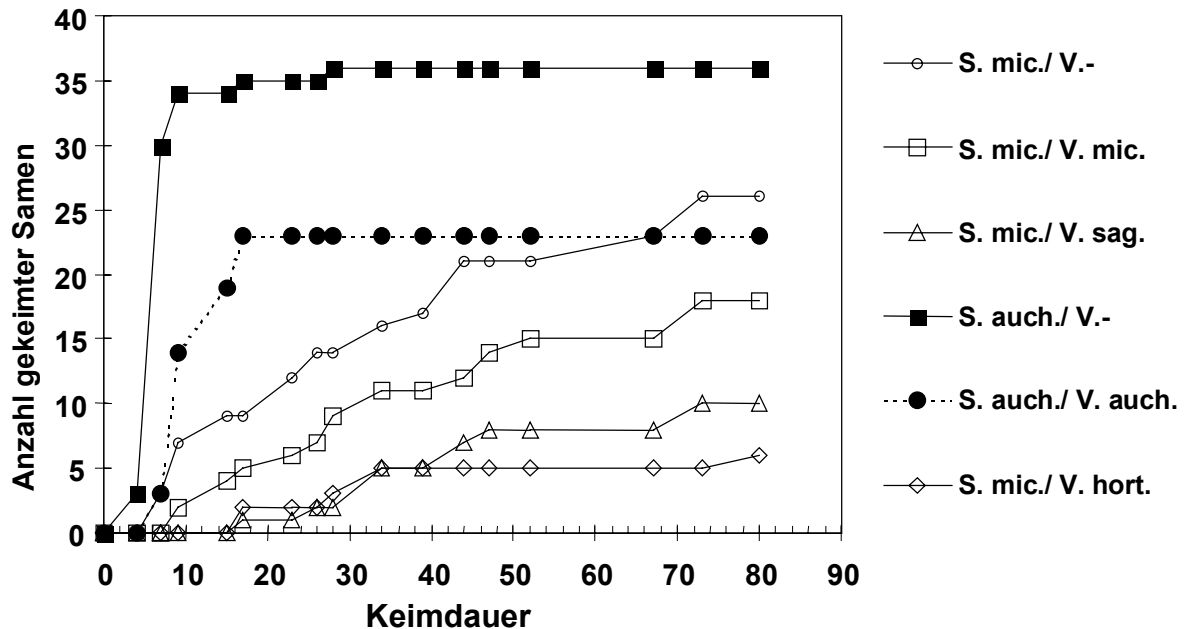


Abb. 5.2: Abhängigkeit der Keimrate der Samen (S.) von *Atriplex micrantha* (mic.) und *A. aucheri* (auch.) vom Fehlen oder Vorhandensein der Vorblätter (V.) der eigenen Art oder der von *A. hortensis* (hort.) und *A. sagittata* (sag.). [jeweils n = 50]

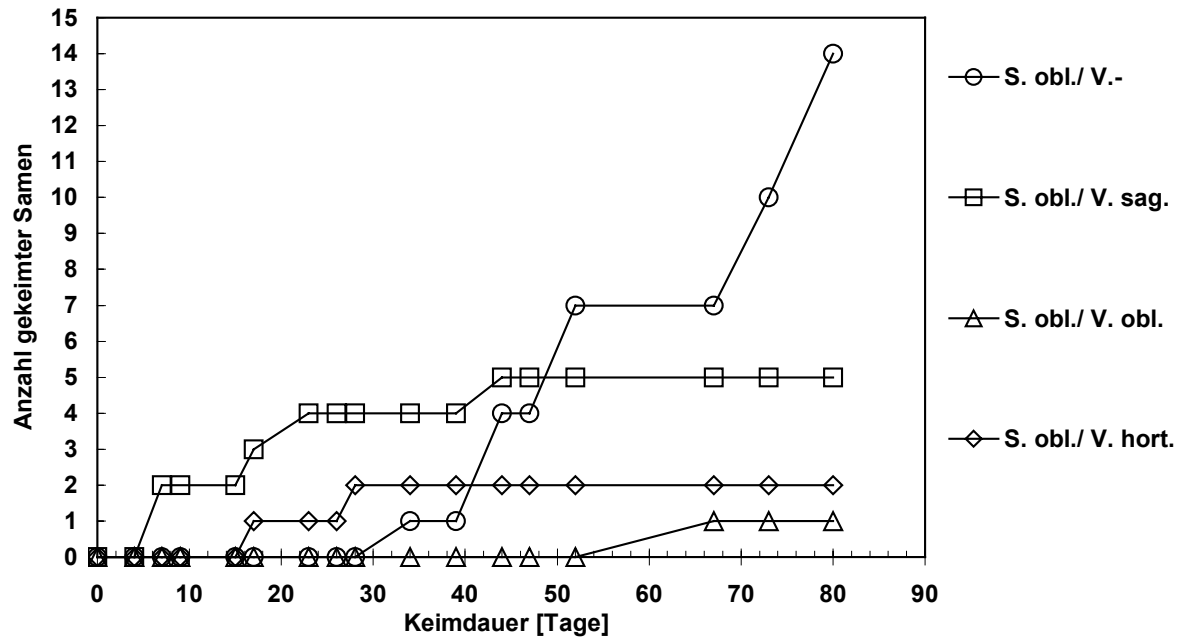


Abb. 5.3: Abhängigkeit der Keimrate der Samen (S.) von *Atriplex oblongifolia* (obl.) vom Fehlen oder Vorhandensein der Vorblätter (V.) der eigenen Art oder der von *A. hortensis* (hort.) oder *A. sagittata* (sag.). [jeweils n = 50]

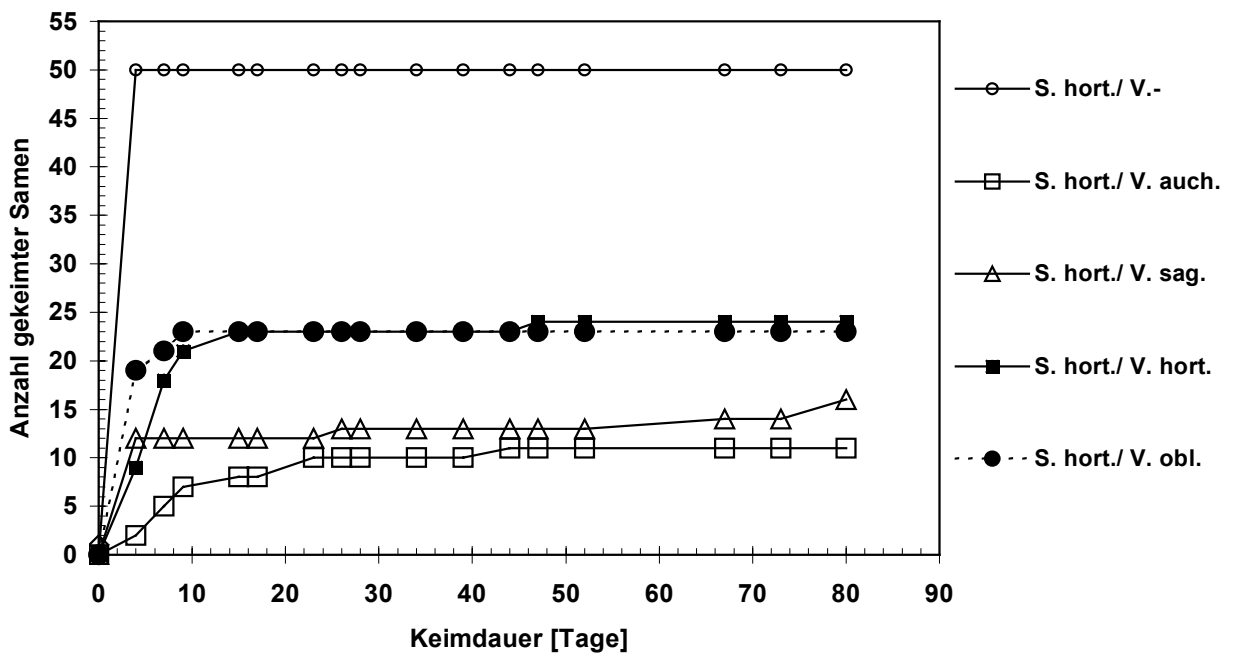


Abb. 5.4: Abhängigkeit der Keimrate der Samen (S.) von *Atriplex hortensis* (hort.) vom Fehlen oder Vorhandensein der Vorblätter (V.) der eigenen Art oder der von *A. aucheri* (auch.), *A. oblongifolia* (obl.) oder *A. sagittata* (sag.). [jeweils n = 50]

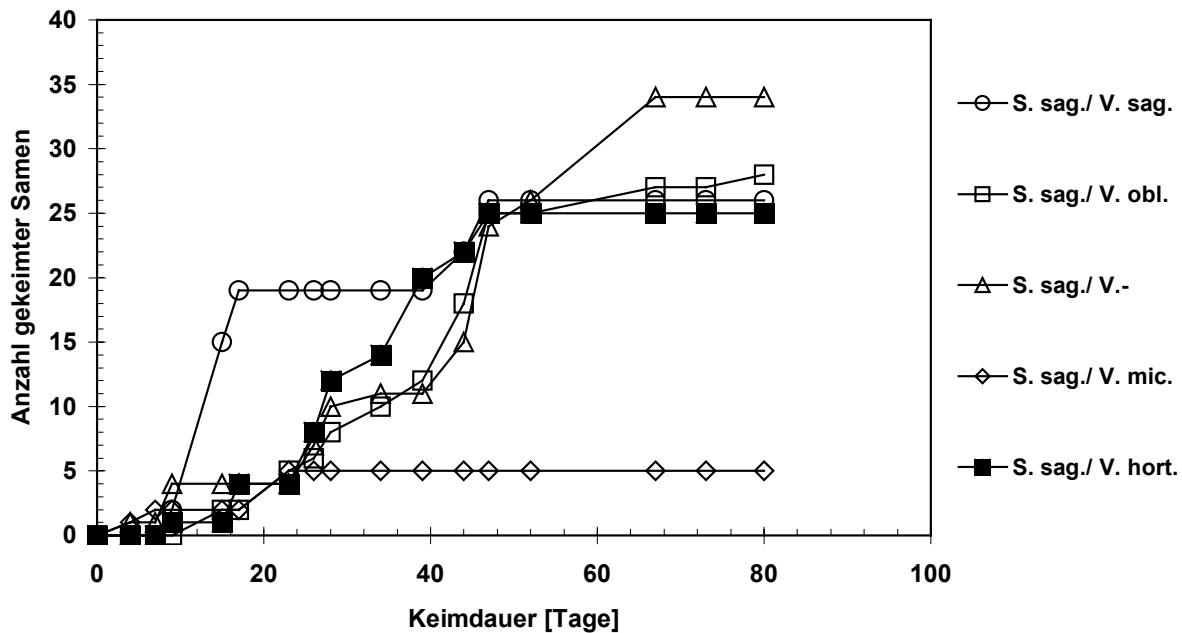


Abb. 5.5: Abhängigkeit der Keimrate der Samen (S.) von *Atriplex sagittata* (sag.) vom Fehlen oder Vorhandensein der Vorblätter (V.) der eigenen Art oder der von *A. micrantha* (mic.), *A. oblongifolia* (obl.), *A. sagittata* (sag.) oder *A. hortensis* (hort.) [jeweils n = 50]

5.1.5 Hemmwirkung der Vorblätter auf die Keimung von *Raphanus*-Samen

Der Einfluß der Inhaltsstoffe von Vorblättern der *A. hortensis* auf das Keimverhalten von Samen einer anderen Art aus einer anderen Pflanzenfamilie wurde exemplarisch an *Raphanus sativus* L. (Brassicaceae) untersucht, u.a. weil diese Art eine kurze Keimdauer hat und der Samen problemlos zwischen die Vorblätter anstelle der Melden-Früchte plaziert werden kann. Die Keimlängen von *Raphanus sativus* in Abhängigkeit vom Vorhandensein oder Fehlen von Vorblättern von *Atriplex hortensis* sind in Abb. 5.6 a)-d) dargestellt.

Der Vergleich mit vorblattlosen Samen (Kontrolle) zeigt einerseits, dass ein großer Teil der Samen am Keimen gehindert wurde (21 bzw. 44 von 50 Samen im Gegensatz zu nur 4 in den Kontrollen), dass andererseits ein paar wenige der ausgekeimten Samen bis zu doppelter Keimlänge zum Erntezeitpunkt im Vergleich zu den Kontrollen aufwiesen. Die Keime waren darüber hinaus kräftiger als die der Kontrolle ausgebildet. Das kombinierte Auftreten von hemmendem und förderlichem Effekt könnte folgendermassen erklärt werden:

Unter Annahme eines ionenbedingten Effektes könnte die Salzkonzentration innerhalb der geschlossenen Vorblätter infolge von dorthin abgegebenen Ionen eine Konzentration aufweisen, die die Keimung erschwert; infolgedessen keimen viele Samen nicht oder mit Verzögerung.

Einzelne Samen, die wegen weniger dicht umschließenden Vorblättern einen Austausch mit dem Gießwasser von außerhalb der Vorblätter hatten und infolgedessen einer geringeren Ionenkonzentration ausgesetzt waren, konnten keimen; das weniger stark konzentrierte Gießwasser wirkte dann sogar wachstumsstimulierend, wie es z.B. von Kohlarten bekannt ist. Einen Hinweis auf eine gewisse Halophilie von *Raphanus sativus* ist den Ellenberg-Zeigerwerten (ELLENBERG et al., 1991) allerdings nicht zu entnehmen.

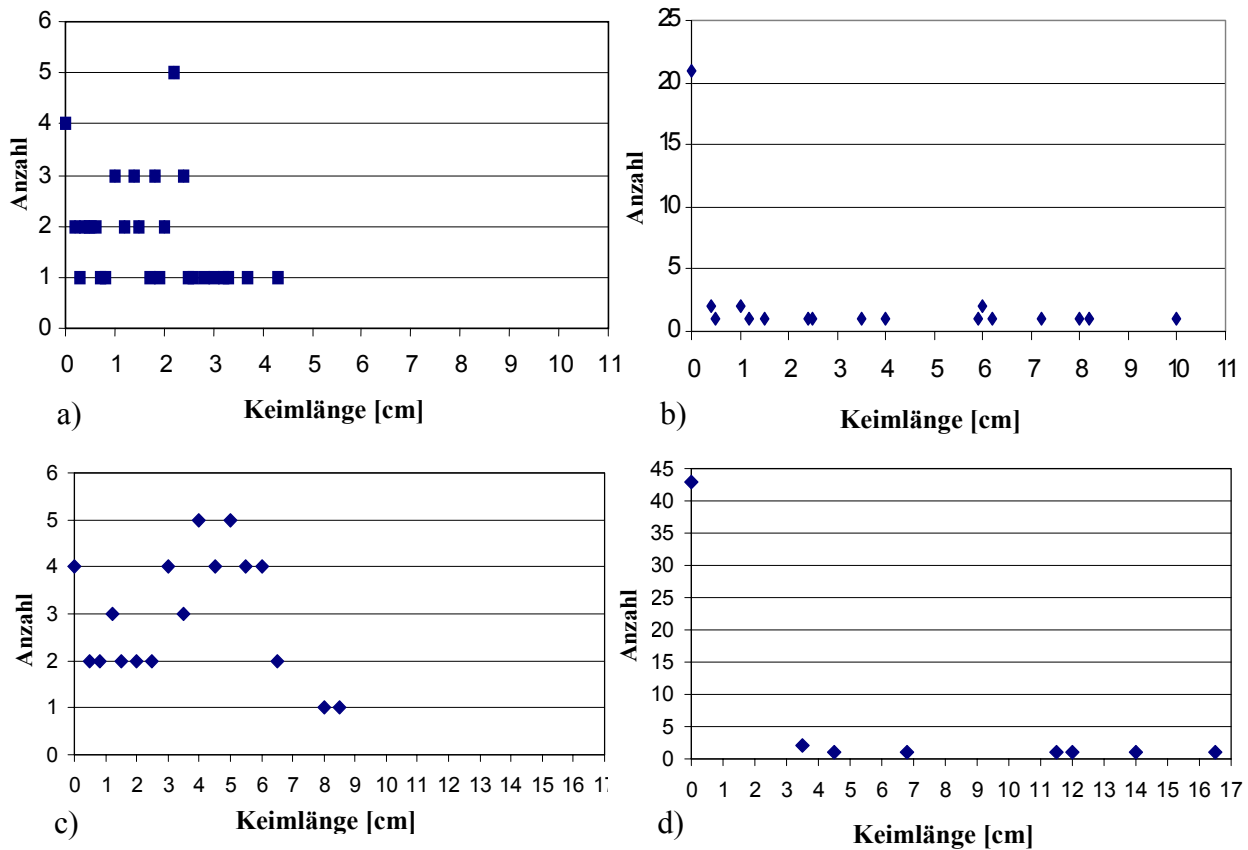


Abb. 5.6: Anzahl gekeimter *Raphanus sativus*-Samen und deren Keimlänge in Abhängigkeit vom Vorhandensein oder Fehlen von Vorblättern von *Atriplex hortensis*. Mit Vorblättern: b) und d); ohne Vorblätter: a) und c).

Versuch 1: a)+ b) 4 Tage Keimdauer, [n = 50]; Versuch 2: c)+ d) 5 Tage Keimdauer, [n = 50].

5.1.6 Einfluss der Früchte und Vorblätter auf den pH-Wert des Gießwassers

Es wurde untersucht, ob die Keimhemmung der Samen auf einem pH-Wert-Effekt beruhen könnte. Die gemessenen pH-Werte sind in Tab. 5.1 verzeichnet.

Während der pH-Wert des Gießwassers deutlich im sauren Bereich war, lag er nach der Inkubationszeit im basischen.

Der Kontakt der Früchte alleine – ohne Vorblätter – mit dem Gießwasser, führt zu einem Anstieg von ungefähr zwei pH-Einheiten. Dieser pH-Wert-Anstieg ist vermutlich auf in Lösung gegangenen Substanzen der dünnen Fruchtwand (vgl. 2.2) zurückzuführen, da es wenig wahrscheinlich ist, dass die wasserabweisende Testa während der kurzen Inkubationszeit von vier Stunden pH-verändernde Substanzen freisetzt.

Hierbei war bei allen untersuchten Arten der pH-Wert in den Ansätzen, welche zusätzlich zu den Früchten auch ihre Vorblätter enthielten, ein höherer pH-Wert feststellbar; der pH-Anstieg war um 0,5 bis 1,2 pH-Einheiten größer. Am größten war der Unterschied bei *A. micrantha*.

Tab. 5.1: pH-Werte des Nanopore-Wassers, in dem 200 *Atriplex*-Samen (S.) mit und ohne Vorblätter 4h inkubiert waren:

| | pH-Wert [] | pH-Anstieg |
|-------------------------------|-------------|------------|
| H ₂ O nanopore | 5,68 | 0 |
| <i>A. hortensis</i> S. | 7,75 | 2,07 |
| <i>A. hortensis</i> S. + Vbl. | 8,63 | 2,95 |
| <i>A. sagittata</i> S. | 7,26 | 1,58 |
| <i>A. sagittata</i> S. + Vbl. | 7,77 | 2,09 |
| <i>A. micrantha</i> S. | 7,36 | 1,68 |
| <i>A. micrantha</i> S.+ Vbl. | 8,55 | 2,87 |

5.1.7 Einfluß der Vorblätter auf die Betalainbildung

Stickstoffhaltige Betalaine werden nur bei einigen höheren Pilzen (z.B. *Amanita muscaria* (L. ex Fr.) Hooker) und bei den Gefäßpflanzen innerhalb den *Caryophyllales*, zu denen auch die Chenopodiaceen gehören, synthetisiert. Die Chromo-Alkaloide (rotviolette Betacyane und gelbe Betaxanthine) werden normalerweise nur unter Lichteinwirkung als Schutzstoffe gebildet. Sie sind in allen oberirdischen Organen anhand ihrer gelben oder roten Fäbe zu erkennen – z.B. haben Phytolaccaceen (Kermesbeeren) schwarz-rote betalainhaltige Beeren, *Chenopodium giganteum* rote Blasenhaare, und bei *Beta vulgaris* ssp. *rapacea* var. *conditiva* (Rote Beete) sind Betalaine in Blättern und Speicherwurzel vorhanden. Bei Pflanzen, die intensiverer Sonneneinstrahlung ausgesetzt sind, wie es bei der Kultivierung auf dem schattenlosen Museumsdach der Fall war, ist die Rotfärbung vieler *Atriplex*-Pflanzen intensiver und auf der sonnenzugewandten Seite ausgeprägter als auf der Schattenseite von Stängeln, Blättern und Vorblättern. Schon wenige Zentimeter lange Keimlinge bilden am Hypocotyl, dem Bereich zwischen Wurzel und Cotyledonen, eine rosa bis rote Betalainfärbung aus. Dieses Verhalten konnte bei *A. micrantha*, *A. sagittata*, *A. oblongifolia* und *A. aucheri* beobachtet werden, besonders, wenn die Samen im Dunkeln, und da v.a. im Kühlschrank (ca. 7°C), keimten (s. Abb. 5.7 u. 5.8). *A. micrantha* und *A. aucheri* wiesen hierbei recht starke Farbstoffbildung auf, bei *A. sagittata* und *A. oblongifolia* war dies weniger stark ausgeprägt. Nie konnte Betalainbildung an den Keimen der grünen Variante der Gartenmelde festgestellt werden. WYN JONES et al. (1978, zit. in KLAGGES, 1994) stellten aber einen besonders hohen Betalaingehalt in *A. hortensis*-Pflanzen fest.

Die Betalainbildung wird normalerweise nur bei Lichteinwirkung beobachtet, weshalb die Betalainbildung unter Lichtausschluss eine interessante Erscheinung ist.

In Abb. 5.8 sind die Keimlängen und der Grad der Färbung bzw. die Länge des gefärbten Hypokotyls in Abhängigkeit vom Vorhandensein oder Fehlen der Vorblättern dargestellt. In Abb. 5.7 sind diese Keime abgebildet.

Die Samen befanden sich gemeinsam in einem Behältnis und hatten somit alle identische Versuchsbedingungen. Bei den vorblattlosen Keimen hatte nur einer von 49 kein rot oder rosa gefärbtes Hypokotyl; bei den Keimen, deren Samen mit Vorblättern keimten, war die Hälfte rot gefärbt, die andere Hälfte hatte eine leicht rosa Farbe. Da ein Effekt, der auf eine Lichtreduzierung durch die Cotyledonen zurückgeht, ausgeschlossen werden kann (dunkler Kühlschrank!), dürfte die Unterdrückung der Farbstoffbildung auf die Inhaltsstoffe der Vorblätter zurückzuführen sein.



a)



b)

Abb. 5.7: Einfluß der Vorblätter auf die Betalainbildung am Hypocotyl von **a)** *Atriplex sagittata*-Keimlingen und **b)** *A. micrantha*-Keimlingen, die jeweils im Kühlschrank (7°C) gekeimt waren.

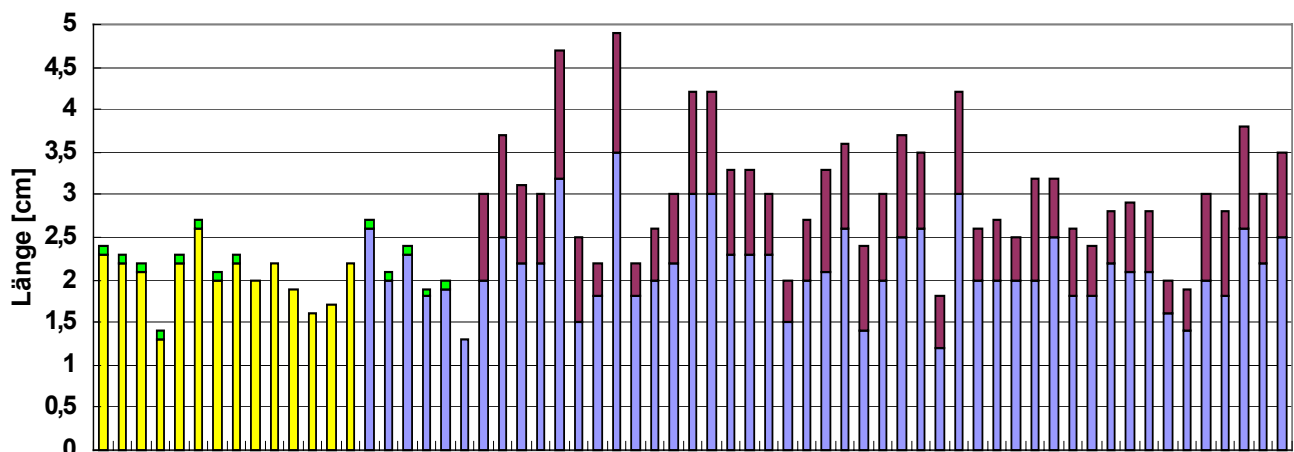


Abb. 5.8: Abhängigkeit der Bildung von Betalainen im Hypocotylbereich der *Atriplex micrantha*-Keimlinge (im Kühlschrank bei 7°C) vom Vorhandensein von Vorblättern. Alle Samen befanden sich in einem Gefäß und hatten identische Bedingungen.

- Länge des roten Streifens am Wurzelhals [cm]
- Rosa Färbung des Hypokotylbereichs
- Keimlänge der Samen in Vorblättern [cm]
- Keimlänge der Samen ohne Vorblätter [cm]

5.1.8 Diskussion des möglichen Hemmstoffes in Vorblättern

Die Inhaltsstoffe der Vorblätter wirken signifikant keimhemmend. Wie der Versuch mit der Kreuzhemmung (5.2.3) und der Wirkung auf *Raphanus sativus* L. (5.2.4) zeigte, ist der Inhibitor ubiquitär in den Vorblättern aller untersuchten *Atriplex*-Arten enthalten, und er wirkt art- und gattungsübergreifend.

Als Wirkstoffe kommen verschiedene Substanzen infrage:

- **Säuren**, die in Chenopodiaceen – u.a. auch in *A. hortensis* – in unterschiedlicher Kombination nachgewiesen wurden (HEGNAUER, 1964): Quercetin, Kämpferol, Kaffeesäure*, Cumar-säure*, Ferulasäure und Vanillinsäure. Letztere beiden Säuren fungieren als temporäre Hemmstoffe der Keimlinge und sind v.a. im Samen nachgewiesen worden. Wenn diese Substanzen bei der Keimhemmung beteiligt sind, so sind diese vermutlich für die samenimmanente Keimhemmung der schwarzen Samen (s. 5.2.11) verantwortlich.

- **Alkaloide**, die in Chenopodiaceen verbreitet sind. Die im alkalischen Bereich liegenden pH-Werte, welche sich nach mehrstündigem Kontakt des Gießwassers (Nanopore-Wasser) mit den Samen mit bzw. ohne deren Vorblätter ergaben (s. Tab. 5.1), deuten auf alkalisch reagierende Substanzen wie Alkaloide (Name!) oder Salze wie z.B. Natrium-(hydrogen-) carbonat hin.

- **Oberflächenaktive Saponine** (HEGNAUER, 1964; OSMOND et al., 1980: 168).

Der Einfluss chemischer Inhibitoren wie beispielsweise den Saponinen wurde von CORNELIUS & HYLTON (1969) aufgezeigt. Jedoch lässt sich dieser Effekt nicht von dem des Salzeinflusses trennen. Beide Substanzgruppen werden durch „Leaching“, d.h. durch einen Auswaschprozess, leicht aus den Vorblättern entfernt, wodurch eine Keimhemmung abnimmt und Keiminduktion ermöglicht wird.

- **Salze.**

Wie in den Untersuchungen der Aschegehalte der Pflanzenorgane (s. 5.9) nachgewiesen, weisen die Vorblätter auf nicht salzbelasteten Böden Na^+ -Werte auf, welche um den Faktor 7 höher als die der Früchte sind. Bei Wachstum auf salzhaltigem Boden ist der Faktor noch größer. Der Natriumanteil beträgt an der Asche ($\text{g/g}_{\text{Asche}}$) ca. 16%, Kalium und Natrium zusammen ca. 39%, bei angenommener äquimolarer Cl^- -Menge betrüge der NaCl-Asche-Anteil 41%. Aus Untersuchungen von *A. prostrata* (WANG et al., 1997) geht hervor, dass die Molmenge von Chloridionen in Blättern und Sprossmaterial die der Natriumionen um ein Mehrfaches übersteigt (5 bzw. 15 fach).

Die Wasserlöslichkeit von Natriumchlorid, aber auch die der anderen Natrium-Salze, ermöglicht unter natürlichen Bedingungen eine Auswaschung durch Regenwasser. Vermutlich ist bei wenig Feuchtigkeit der den Samen umgebende Wasserfilm stark mit Ionen angereichert (hypertonisch), wodurch der Same am Quellen und anschließenden Auskeimen gehindert wird. Bei viel Regen, wird die Konzentration verringert und die Hemmung aufgehoben. Der ökologische Vorteil für den Samen bzw. Keimling ist offensichtlich, dass nach so viel Regen nun auch genug Feuchtigkeit im Boden verfügbar ist, um dem Keimling eine Entwicklung zu ermöglichen.

* bisher nicht in *A. hortensis*, aber in anderen Chenopodiaceen nachgewiesen.

Bisherige Untersuchungen stellten den inhibitorischen Effekt bei australischen *Atriplex*-Arten ausschließlich auf die hohen Salzkonzentrationen der Vorblätter ab, die das Wasserpotential innerhalb der Vorblätter so weit absenkten, dass eine erfolgreiche Wasseraufnahme der Samen nicht möglich ist (BEADLE, 1952). Einen pH-Effekt schloss BEADLE aus, da er gleich hohe Keimrate in Böden im Bereich zwischen pH 3 und 8 feststellen konnte.

Der Effekt des Auswaschens wird beim Vergleich der Versuchsdurchführungen der „Feuchtespeicherung“ (s. 5.1.2) und der salzabhängigen Keimung (s. 5.2) deutlich.

Im ersteren erfolgte das Wässern der Samen täglich und mit großem Volumen (100ml). Die Keimung der Samen in den Vorblättern erfolgte rascher als in der Kontrolle des zweiten Versuchs (vgl. Abb. 5.23), in welchem nur 2 mal die Woche mit kleinerem Volumen (ca. 8-10ml) gewässert worden war. Im Versuch „Feuchtespeicherung“ konnte somit in kürzerem Zeitraum mehr vom Inhibitor in Lösung gehen und infolgedessen ausgewaschen werden! Zu einem ähnlichem Ergebnis kam auch BEADLE (1952) mit 5 australischen Arten.

5.2 Abhängigkeit der Keimraten verschiedener *Atriplex*-Arten von den NaCl-Konzentrationen des Gießwassers

Atriplex micrantha und *sagittata* sind sehr häufig auf salzbelasteten Standorten wie beispielsweise den Abraumhalden von Kaliminen oder Streusalz-belasteten Straßenrändern zu finden, weshalb eine Salztoleranz angenommen werden kann. In Keimversuchen wurden die NaCl-Konzentrationen ausgetestet, bis zu denen die Samen in der Lage waren zu quellen und vitale Prozesse der Keimung zu initiieren.

5.2.1 Material und Methoden

Es wurden 1-Liter-Stammlösungen von allen Salzkonzentrationen zwischen 0% und 4% in 0,5%-Schritten angesetzt, in höheren Konzentrationen in 0,5 Liter-Ansätzen. Verwendet wurde Bad-Reichenhaller Marken-Kochsalz (ohne Jod). In jeder Konzentration wurden 100 braune bzw. schwarze Samen angesetzt. Beim ersten Wässern wurden die Samen mit ca. 8ml der entsprechenden Salz-Konzentration in kleinen verschließbaren Plastikgefäßen (s.o.) eine Stunde inkubiert, ansonsten zweimal die Woche für wenige Minuten. Anschließend wurden die Salzlösungen bis auf ca. 0,5ml wieder abgegossen.

Bei der Umstellung des salzigen Gießwassers auf Leitungswasser wurden die Keimgefäße mit den Samen zweimal hintereinander gegossen, um überschüssiges Salz möglichst quantitativ zu entfernen; dies war bei den mit hohen Salzkonzentrationen gegossenen Keimgefäßen vermutlich nicht ausreichend, um die Ionenkonzentrationen auf das Niveau der Kontrollen zu senken.

Die Auswertungskriterien von gekeimten Samen sind in 5.1.1 beschrieben.

5.2.2 *Atriplex sagittata* mit braunen Samen ohne Vorblätter

Die Ergebnisse der Keimversuche sind in Abb. 5.9 dargestellt. Samen, welche mit Salzkonzentrationen unter 1,25% gewässert worden waren, erreichten Keimungsraten weit über 50%. Bei Anwendung höherer Konzentrationen (1,5-2%) wurden höchstens 50% Keimungsrate erreicht. Auch erfolgte der Keimanstieg bei niedrigeren Konzentrationen wesentlich schneller als bei höheren. Bei ersteren waren 50% der Samen bereits nach 60 bis 120h ausgekeimt.

Als nach 1427h (60 Tage) von Salzlösungen auf salzloses Medium umgestellt wurde, zeigte sich ein erneuter deutlicher Anstieg, der nach weiteren 800h (33 Tage) die endgültige Keimrate (Plateauwert) erreichte, welche über 70% lag. Die von Anfang an mit salzfreiem Medium gewässerten Samen (Kontrolle) erreichten mit 84% nur einen suboptimalen Plateauwert. Der Grund hierfür ist nicht bekannt.

Die Samen wurden noch höheren Salzkonzentrationen (2,25 bis 3,25%) ausgesetzt (s. Abb. 5.13). In allen Konzentrationsstufen war eine Keimrate von über 10% festzustellen. Nach Umstellen auf salzfreies Medium stiegen die Keimraten auf Plateauwerte zwischen 40% und 70%. Dass die höchste Rate diejenigen Samen erreichten, welche mit der höchsten Salzlösung (3,25%) gegossen worden waren, ist nicht zu erklären.

Bei dem Rest, den nicht mehr Keimfähigen, war offensichtlich eine irreversible Schädigung eingetreten.

5.2.3 *Atriplex sagittata* mit braunen Samen in Vorblättern

Die Ergebnisse der Keimversuche sind in Abb. 5.10 dargestellt. Dieser Versuchsansatz wurde im Unterschied zu vorigem mit Samen ausgeführt, welche in den Vorblättern belassen wurden.

Die mit salzlosem Medium oder niedrigkonzentriertem Medium bis 1% gewässerten Samen erreichten 50%ige Keimung nach 70 bis 170 Stunden.

Salzlösungen über 1% führten dazu, dass weniger als die Hälfte der Samen auskeimten. Weniger als 40% der Samen keimten in 1,25%iger und weniger als 30% in 1,5%iger Salzlösung aus. Fast keine Samen keimten in 1,75 und 2%iger Salzlösung.

Nach Umstellung auf salzloses Medium konnte bei den mit 0 bis 1%igen Salzlösungen behandelten Samen kein nennenswerter Anstieg verzeichnet werden, da die erreichte Keimrate bereits recht hoch war. Bei den höher konzentrierten Ansätzen keimten rasch weitere Samen und erreichten Plateauwerte von über 70%.

Im Unterschied zu Samen ohne Vorblätter, bewirkten die Vorblätter einen langsameren Anstieg der Keimrate. Bei niedrigeren Konzentrationen wurde eine vergleichbare Keimrate wie ohne Vorblätter erreicht, nicht aber bei den höherkonzentrierten; hier war der Plateauwert um 10% bei 1,5 und 1,75%iger Saline, um 20% bei 1,25%iger und um mehr als 40% bei 2%iger Saline reduziert.

5.2.4 *Atriplex sagittata* mit schwarzen Samen

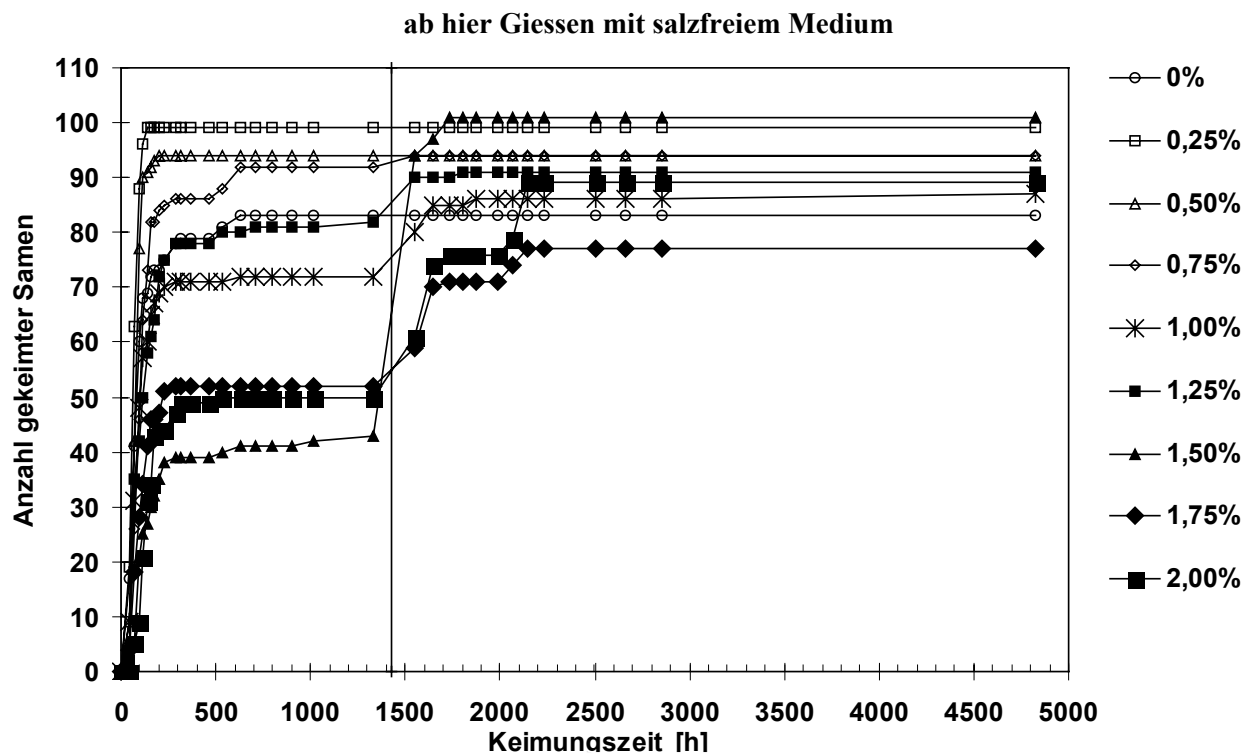
Schwarze Samen wiesen nur sehr geringe Keimraten auf. Deshalb ist hier eine Aussage über einen Zusammenhang mit der Salzkonzentration nicht möglich. In Abb. 5.11 ist die Keimrate von horizontalen schwarzen Samen und in Abb. 5.12 und 5.14 die von vertikalen schwarzen Samen gezeigt. Bei den horizontalen keimten die salzlos gegossenen Samen am besten, was jedoch bei einer Rate von nur 4% auch zufallsbedingt durch Beschädigung der Testa verursacht sein könnte.

Horizontale Samen keimten fast überhaupt nicht. Ein Vergleich der Keimfähigkeit von horizontalen und vertikalen Samen oder der Keimraten verschiedener Konzentrationsstufen ist daher nicht möglich.

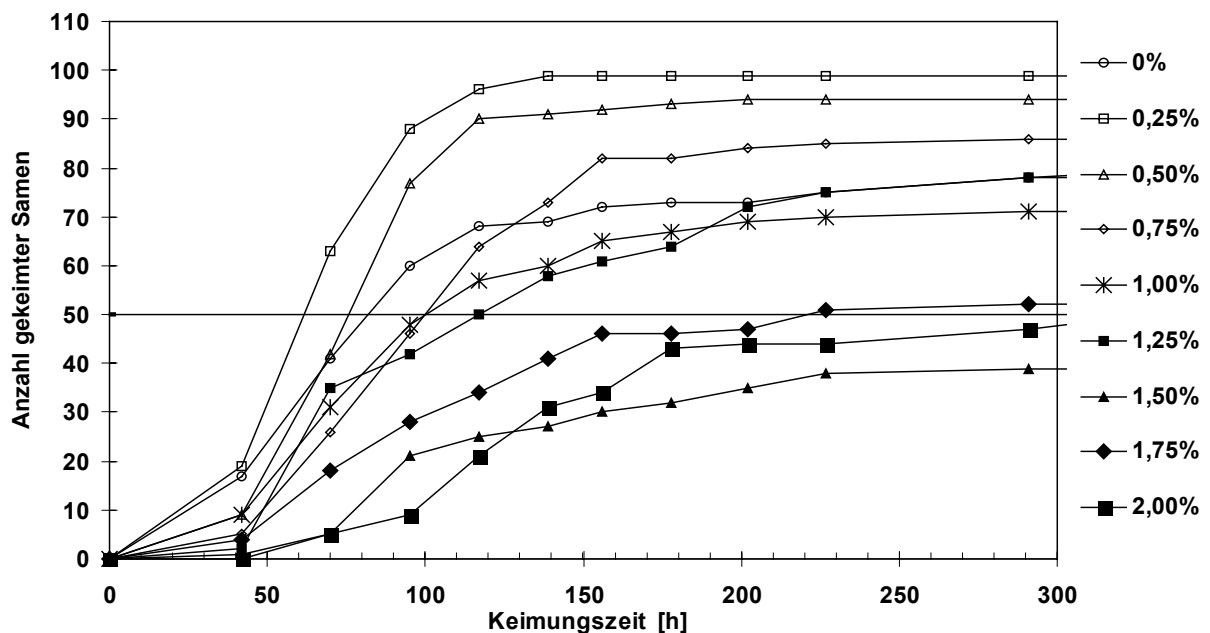
5.2.5 *Atriplex hortensis* mit braunen Samen ohne Vorblätter von Pflanzen aus dem Garten

In Abb. 5.15 ist der salzkonzentrationsabhängige Keimverlauf der Gartenmelde dargestellt. Die Samen mit den Salzkonzentrationen bis 1% erreichten die 50%-Keimrate bereits nach 60 Stunden, die in 1,25 bis 1,75%igem Medium nach 80 Stunden und in 2%igem Salzmedium nach 100 Stunden. Die maximalen Keimraten unter Salz (> 85%) waren nach 150h erreicht, und eine Umstellung auf salzloses Wasser hatte keinen weiteren Effekt.

Weil auch bei höheren Salz-Konzentrationen (bis 3%) hohe Keimraten erzielt worden waren (Daten nicht gezeigt), wurden sogar bis zu 4%ige Salzlösungen verwendet. Sowohl ohne als auch mit Vorblättern (s. Abb. 5.20 und 5.21) keimten auch bei höchster Konzentration noch einige Prozent. Nach Umstellen auf salzloses Wasser konnten zwischen 35% und 54% der Samen ohne Vorblätter auskeimen; mit Vorblätter waren es zwischen 18% und 31%. Die restlichen der nicht gekeimten Samen scheinen durch das Salz dauerhaft geschädigt worden zu sein.

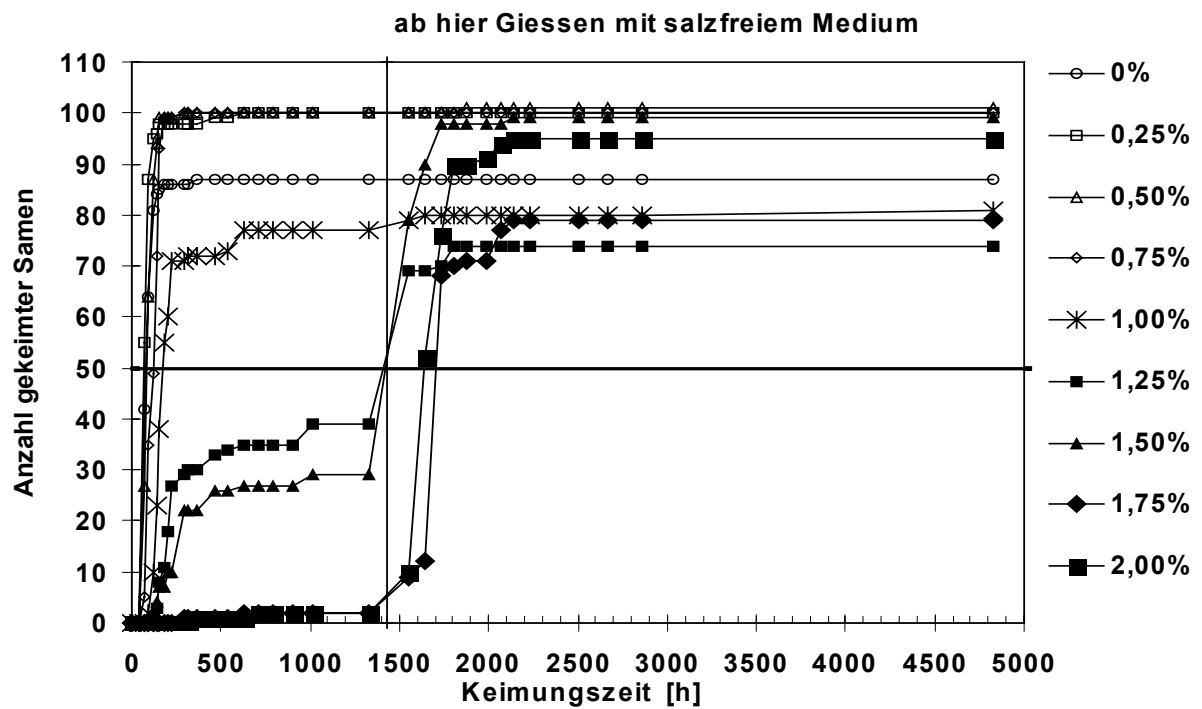


a)

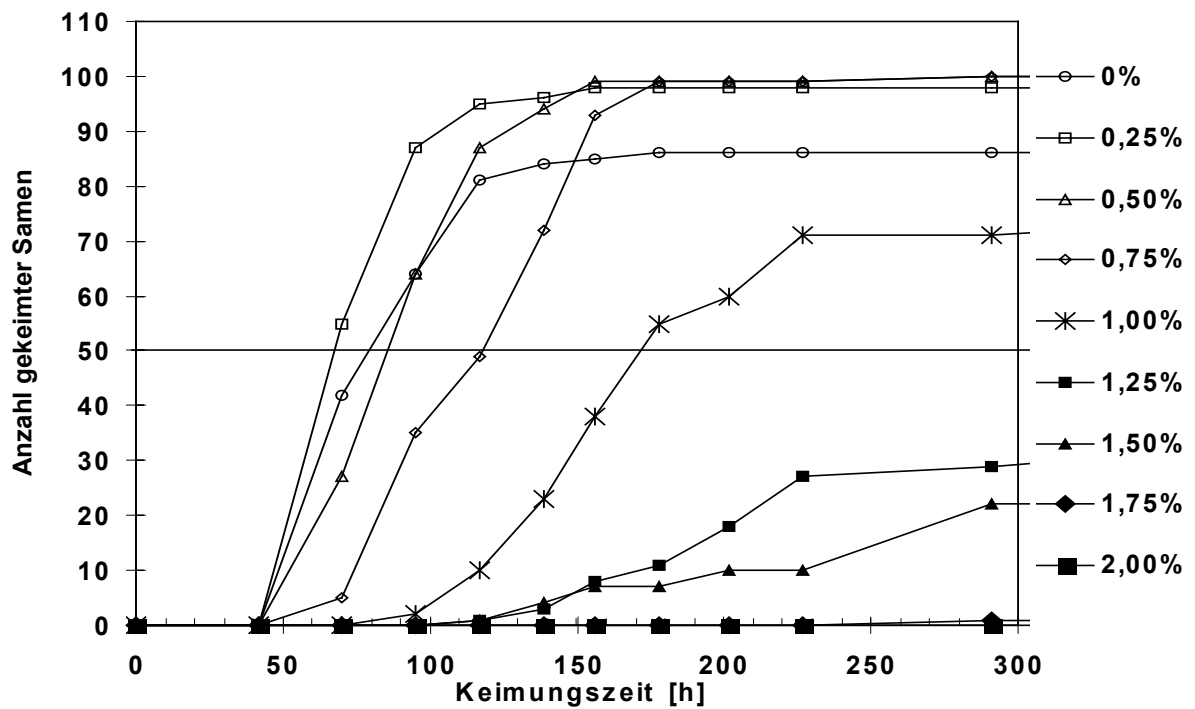


b)

Abb. 5.9: Keimrate von *Atriplex sagittata* (Dü2, S. braun, vertikal, ohne Vbl.) in Abhängigkeit von der Salzkonzentration des Mediums. Darstellung des gesamten Keimverlaufs in a), die ersten 300h in b)



a)



b)

Abb. 5.10: Keimrate von *Atriplex sagittata* (Dü 2, S. braun, vertikal, mit Vbl.) in Abhängigkeit von der Salzkonzentration des Mediums. Darstellung des gesamten Keimverlaufs in a), die ersten 300h in b).

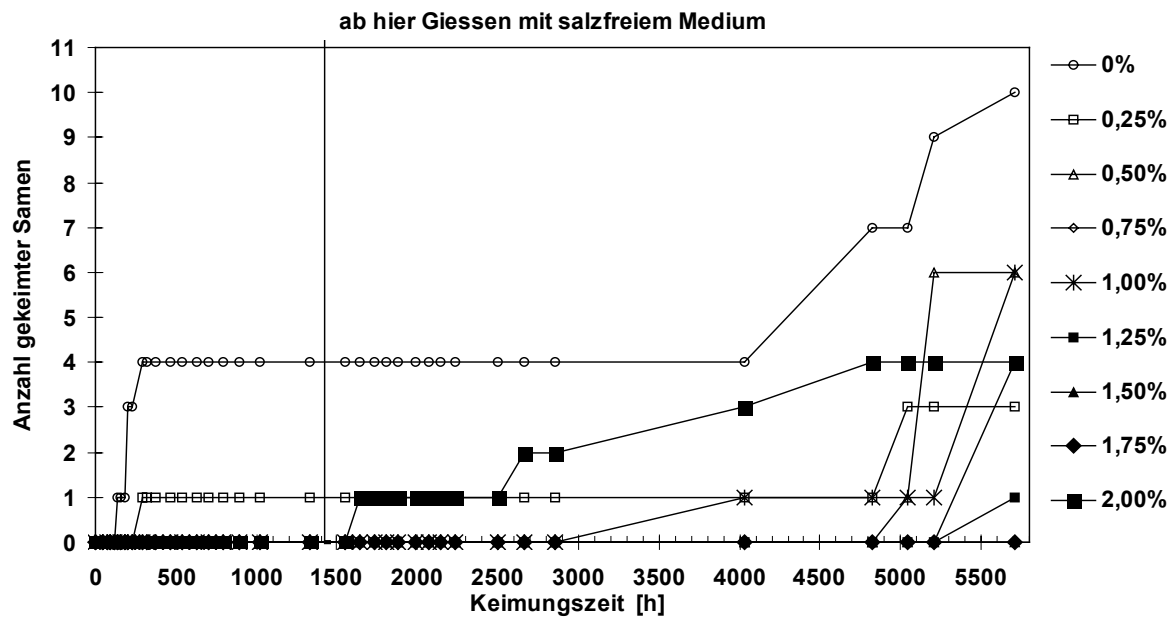


Abb. 5.11: Keimrate von *Atriplex sagittata* (Dü2, S., schwarz, horizontal) in Abhängigkeit von der Salzkonzentration des Mediums. Die Samen von 0, 1 und 2% wurden nach 1400h kurze Zeit eingefroren.

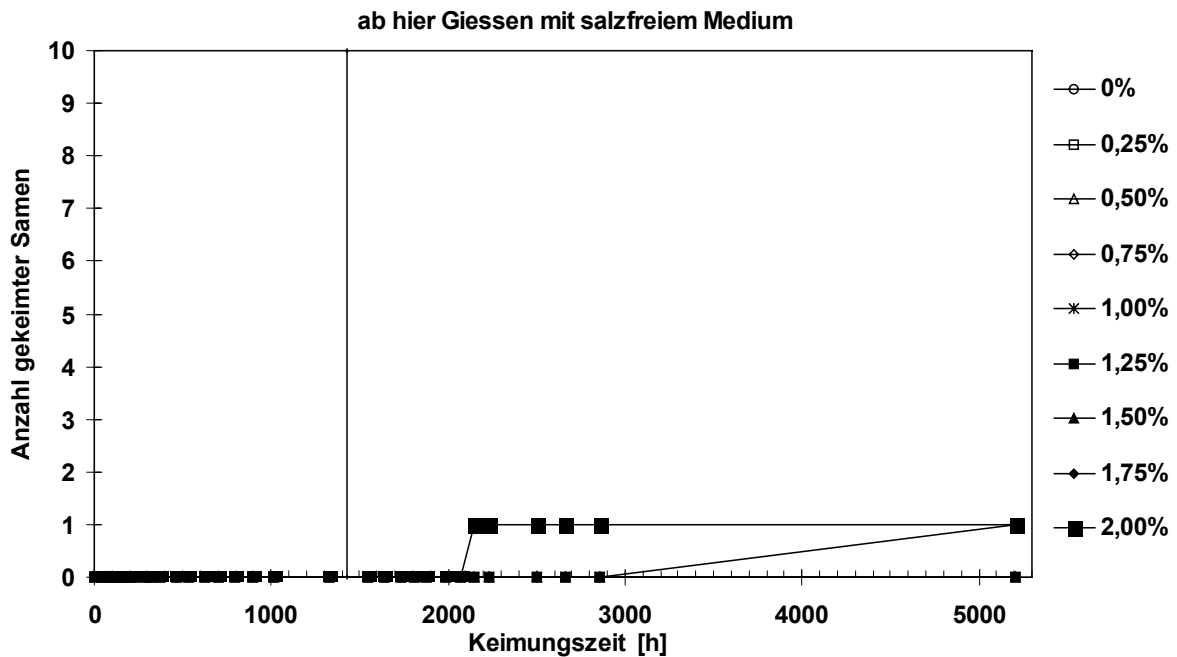


Abb. 5.12: Keimrate von *Atriplex sagittata* (Dü2, S. schwarz, vertikal, ohne Vbl.) in Abhängigkeit von der Salzkonzentration des Mediums. Die Samen von 0, 1 und 2% wurden nach 1400h kurze Zeit eingefroren.

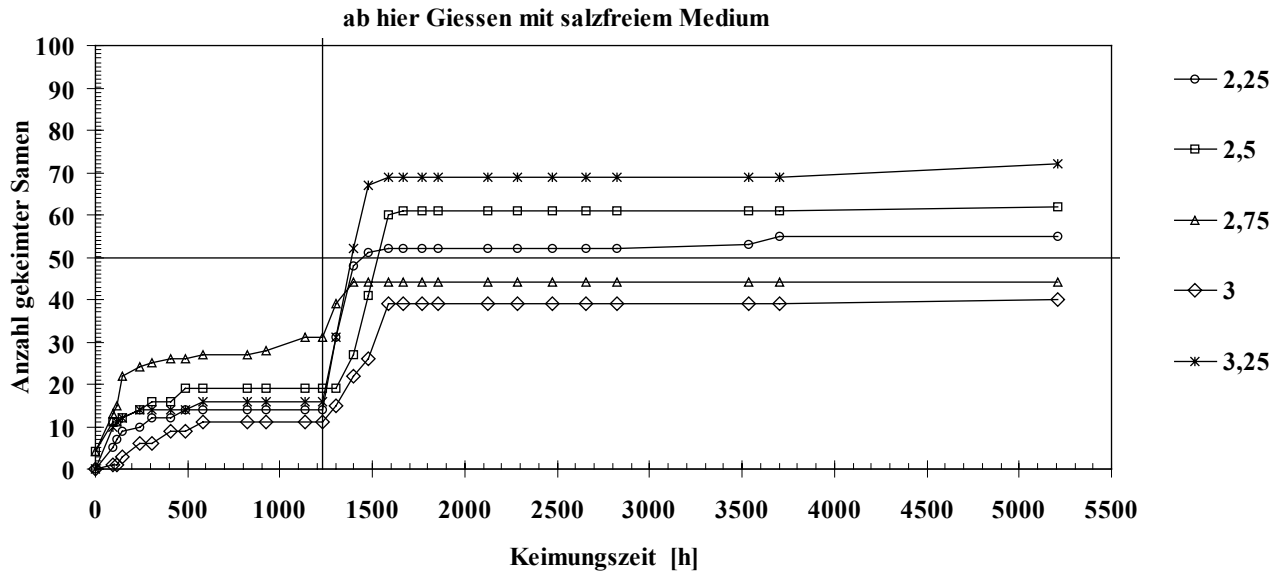


Abb. 5.13: Keimrate von *A. sagittata* (Garten, S. braun, ohne Vbl.) in Abhängigkeit von der Salzkonzentration des Mediums.

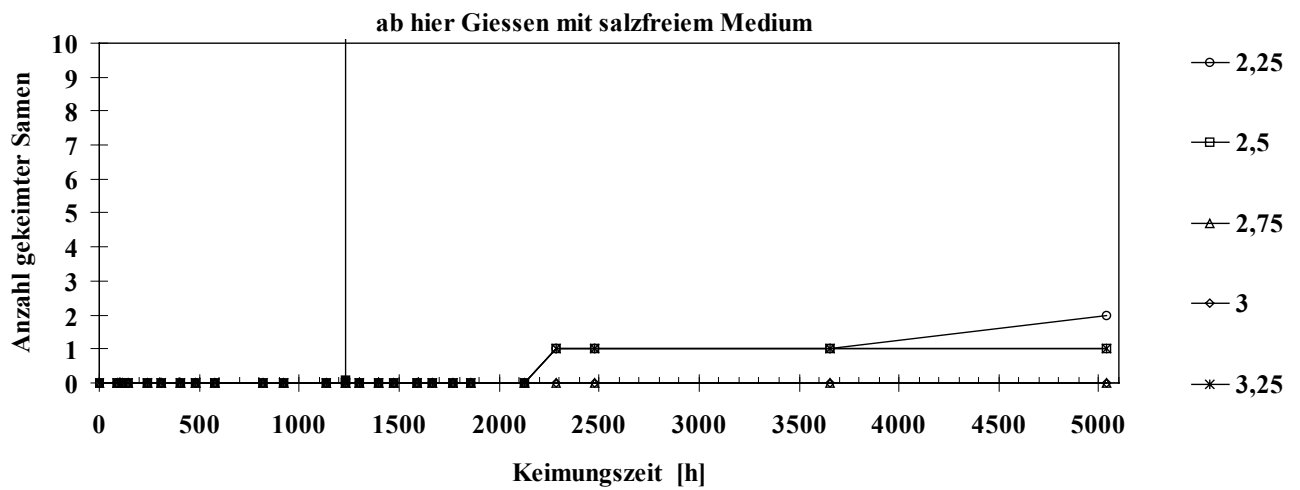


Abb. 5.14: Keimrate von *A. sagittata* (Dü 2, S. schwarz, vertikal, ohne Vbl.) in Abhängigkeit von der Salzkonzentration des Mediums.

5.2.6 *Atriplex hortensis* mit braunen Samen in Vorblättern

In Abb. 5.16 ist der salzkonzentrationsabhängige Keimverlauf der braunen vertikalen Samen der Gartenmelde *mit* ihren Vorblättern dargestellt. Deutlich ist hier die konzentrationsabhängige Verzögerung des Keimens – das Erreichen der 50% Keimrate verlängerte sich bei Konzentrationen bis 1,5% um den Faktor 2 bis 3, bei 1,75% um Faktor 4 und bei 2% um Faktor 6 im Vergleich zu den Samen ohne Vorblätter (vgl. Abb. 5.15). Die erreichten Keimraten ließen sich durch Umstellen auf salzloses Wasser nur in dem 2%-Ansatz noch steigern. Dort blieben sie aber auf dem niedrigsten Niveau (78%) aller Ansätze. Ein Vergleich der erreichten Plateauwerte legt den Schluss nahe, dass diese von der Salz-Konzentration abhängen, mit der die Keimlinge vor dem Umstellen gegossen worden sind. Es scheint, dass die nicht keimenden Samen salzkonzentrationsbedingte Schäden davongetragen haben.

In Abb. 5.17 ist der gleiche Versuchsansatz wie in Abb. 5.15 dargestellt, jedoch mit dem Unterschied, dass die Samen von Pflanzen stammen, welche nicht im Gartenboden wuchsen, sondern in 50-Liter-Töpfen unter Düngerzugabe (Dü 2) (s. 5.7.1) auf dem Flachdach des Museums, ebenso wie die Elternpflanzen zur Gewinnung des *A. sagittata*-Samens.

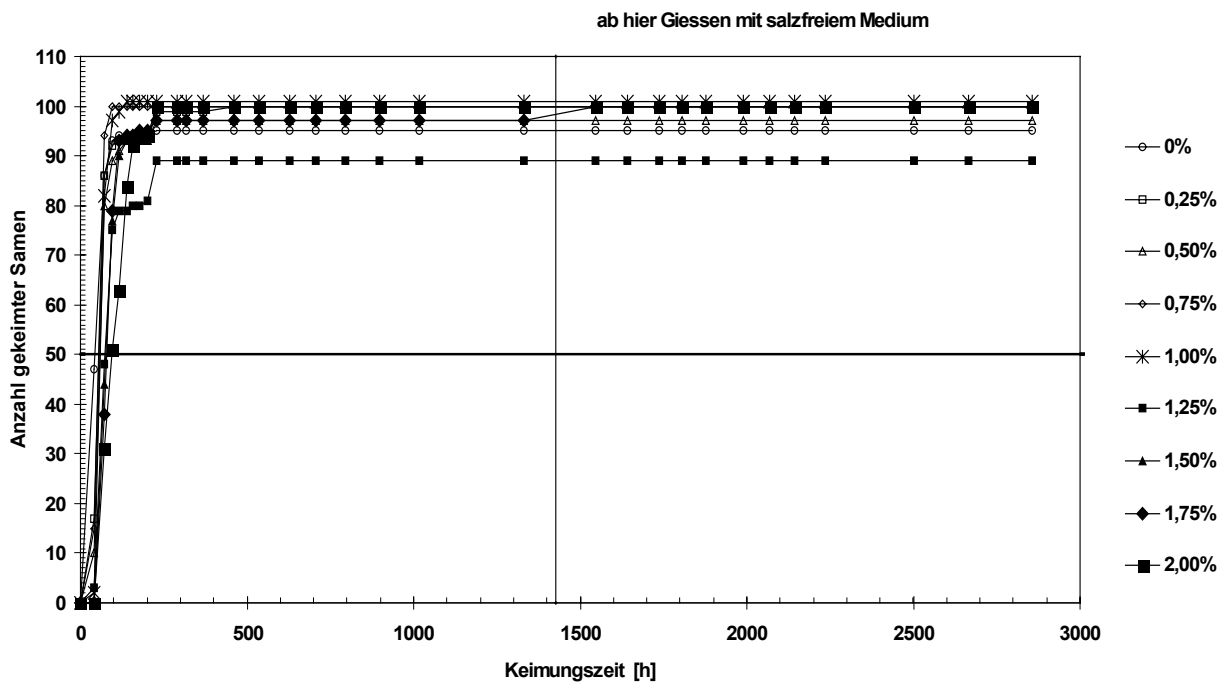
Es sollte untersucht werden, ob die Elternpflanzen bedingt durch den begrenzten Wurzelraum, intensivere Sonneneinstrahlung, stärkere Trockenheit und einen zusätzlich aufgetretenen Läusebefall Samen hervorbringen, die dickschaliger sind oder sich auf andere Weise im Keimverhalten unterscheiden.

Es konnte festgestellt werden, dass die Keimung mit Verzögerung induziert wurde, was der Hinweis auf dickschaligere Samen ist. Die 50% Keimrate wird vom 1,5 und 1,75%-Ansatz 30 Stunden später und vom 2%-Ansatz 50h später erreicht als bei den Samen aus der Gartenanpflanzung. Ansonsten wird eine maximale Keimrate von über 90% erreicht; eine Ausnahme bildete der 2% Ansatzes, der nur etwas über 70% kam. Wegen der erreichten relativ hohen Keimraten unter Salz erfolgte keine wesentliche Erhöhung nach Umstellen auf salzfreies Wasser.

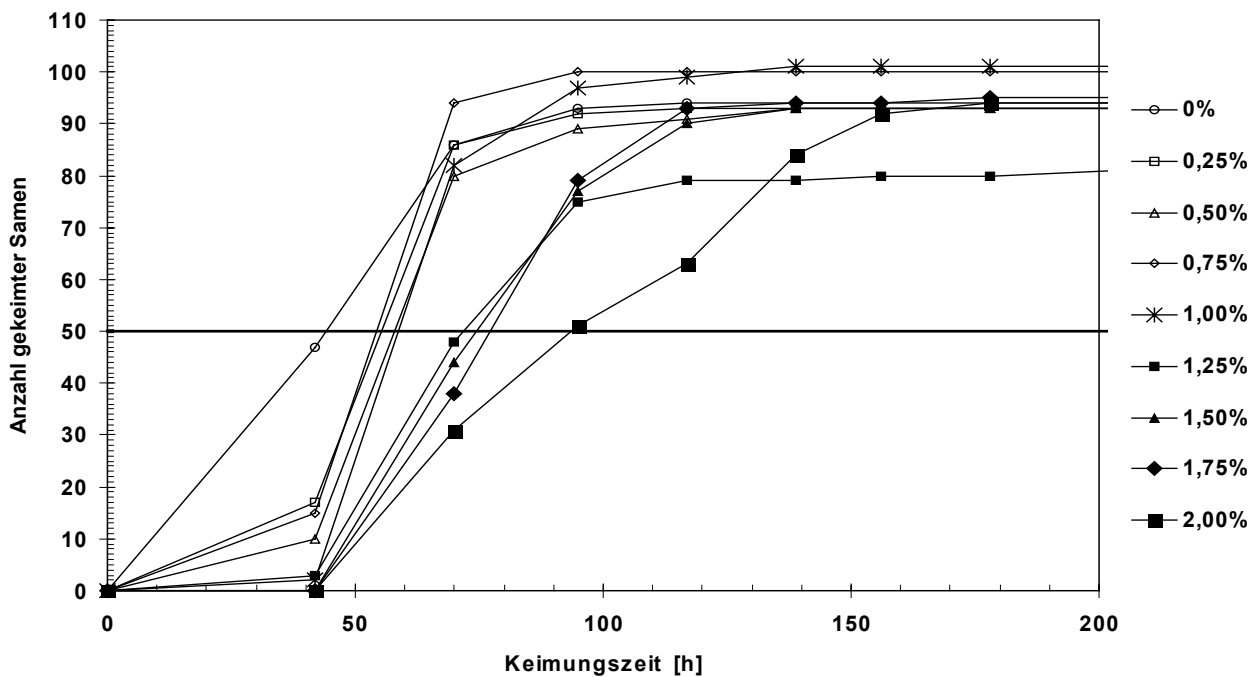
5.2.7 *Atriplex hortensis* mit schwarzen Samen ohne Vorblätter

In Abb. 5.18 der Keimverlauf von horizontalen schwarzen und in Abb. 5.19 von vertikalen schwarzen Samen der Gartenmelde dargestellt.

Bei beiden keimten die in salzlosem Medium inkubierten Samen am besten. Es wurden 17% bzw. 27% erreicht. Mit ansteigender Konzentration ist tendenziell eine geringere Keimrate verbunden. Bei den höchsten Salzkonzentrationen (1,75 und 2%) ist keine oder nur minimale Keimung wahrzunehmen. Die Keimbereitschaft von horizontalen schwarzen Samen scheint höher zu sein als bei vertikalen (Vergleich der 0%-Ansatz: 27% gegenüber 16%). Aber für ein statistisch sicheres Ergebnis müssten bei so geringen Keimraten wesentlich mehr Samen ausgewertet werden.

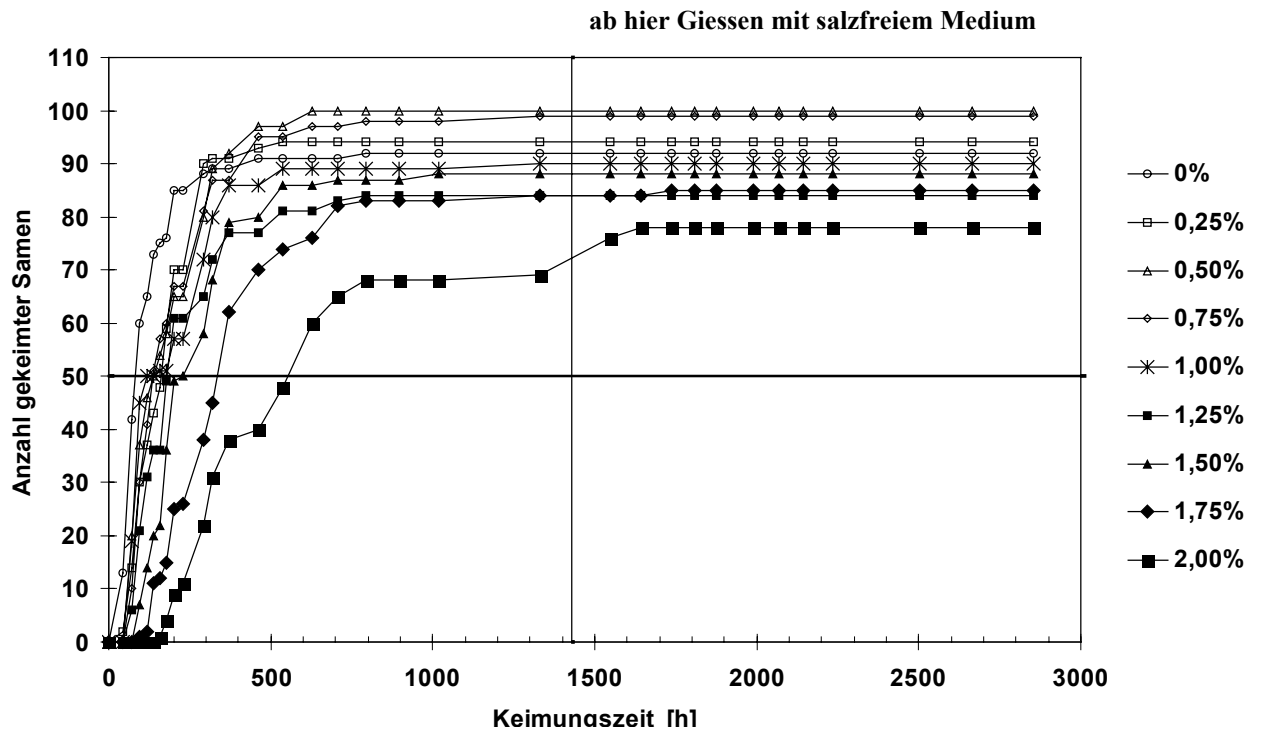


a)

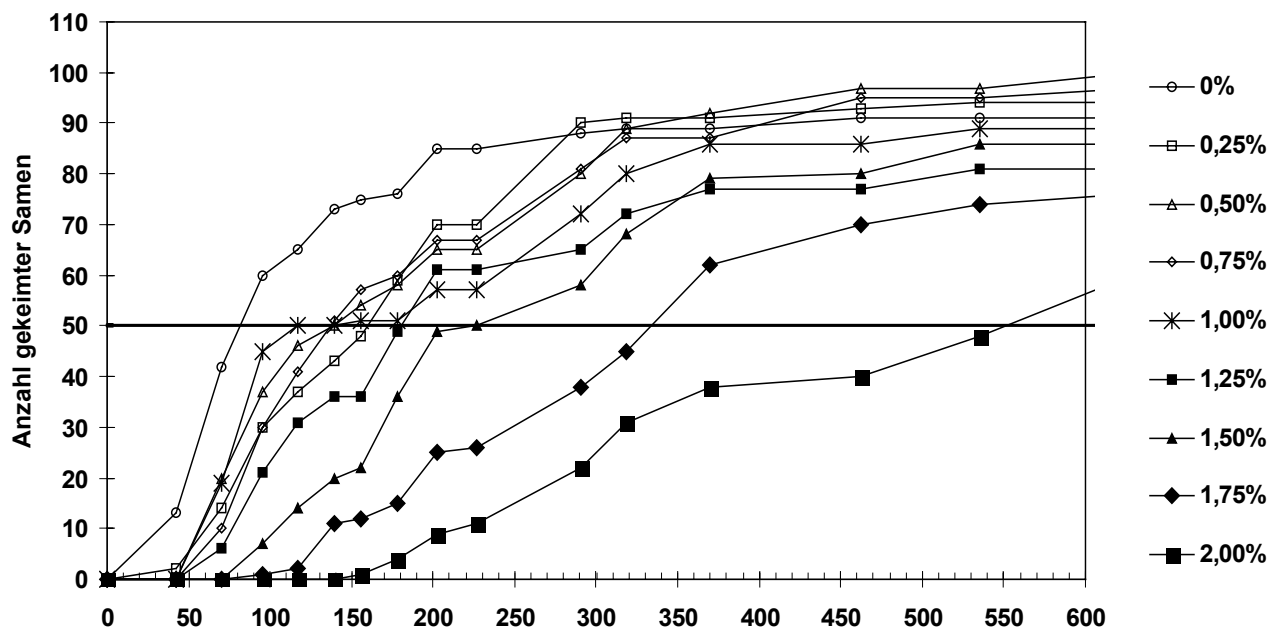


b)

Abb. 5.15: Keimrate von *Atriplex hortensis* (Garten, S. braun, vertikal, ohne Vbl.) in Abhängigkeit von der Salzkonzentration des Mediums. Darstellung des gesamten Keimverlaufs in a), die ersten 200h in b).

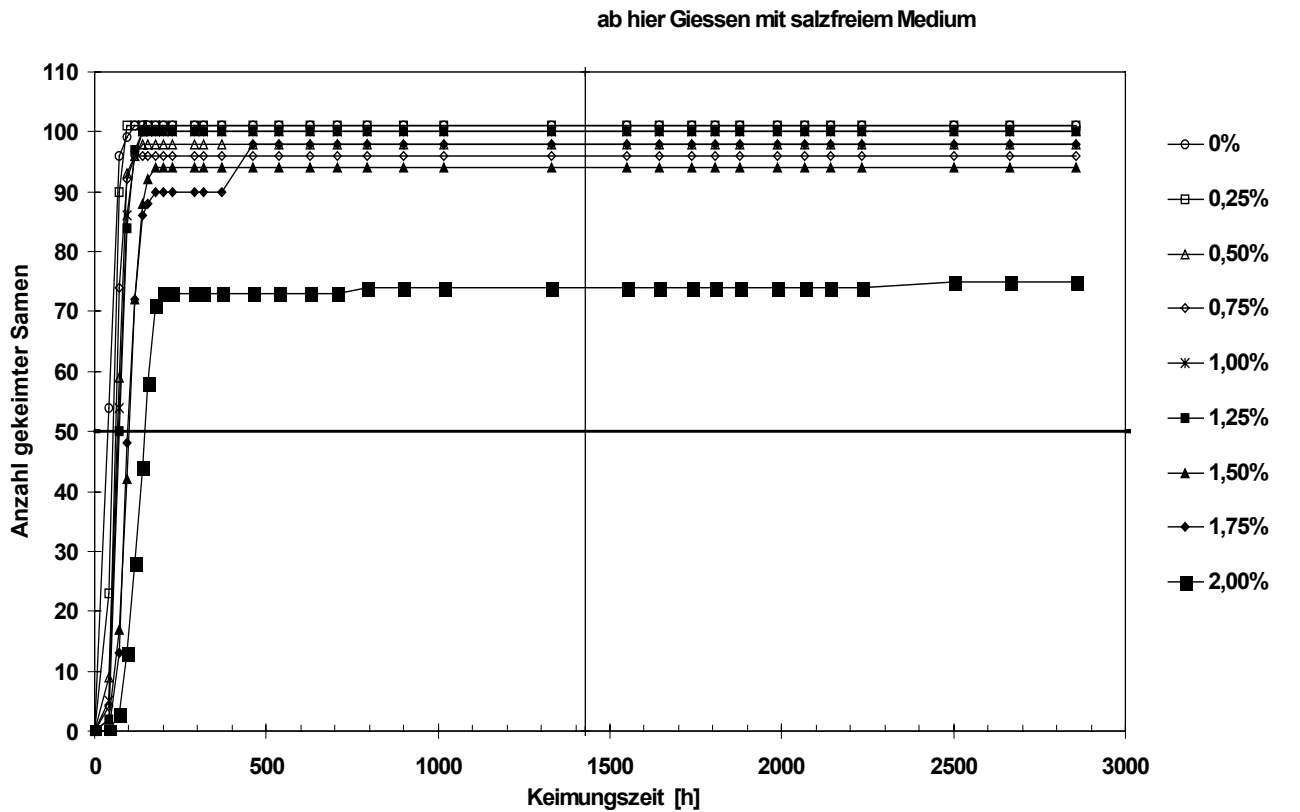


a)

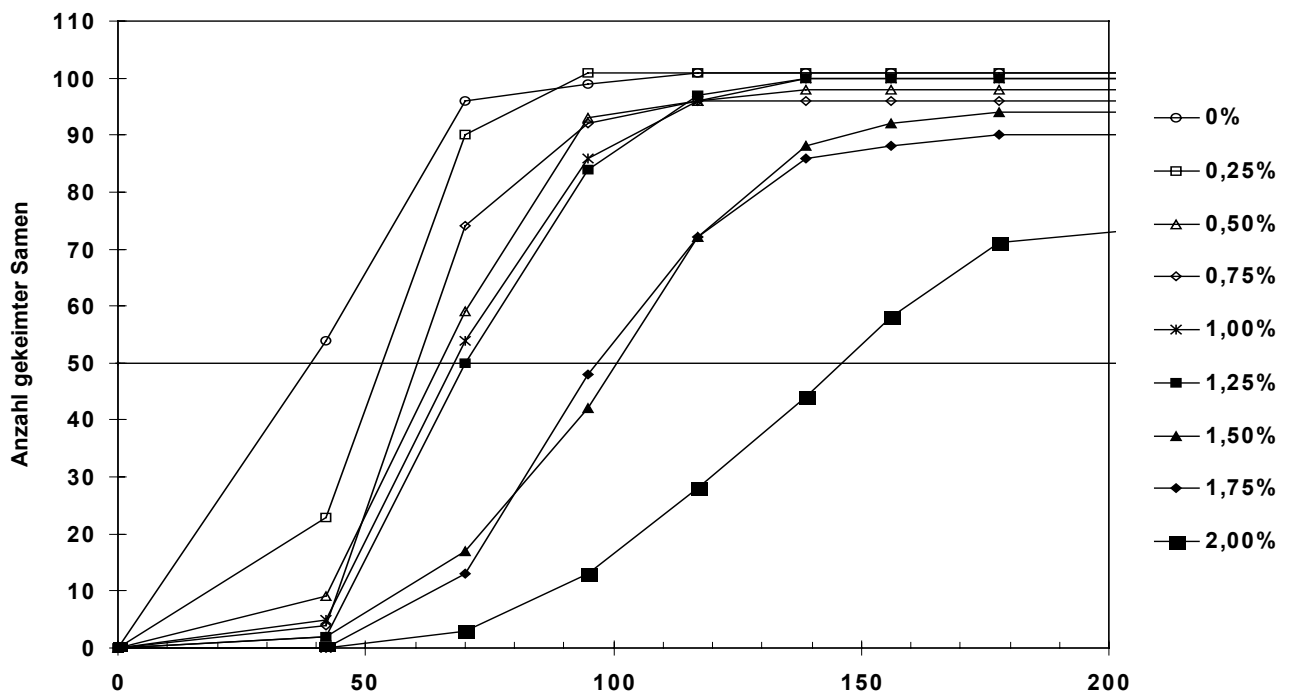


b)

Abb. 5.16: Keimrate von *Atriplex hortensis* (Garten, S. braun, vertikal, mit Vbl.) in Abhängigkeit von der Salzkonzentration des Mediums. Darstellung des gesamten Keimverlaufs in a), die ersten 600h in b).



a)



b)

Abb. 5.17: Keimrate von *Atriplex hortensis* (Dü 2, braun, vertikal, ohne Vbl.) in Abhängigkeit von der Salzkonzentration des Mediums. Darstellung des gesamten Keimverlaufs in a), die ersten 200h in b).

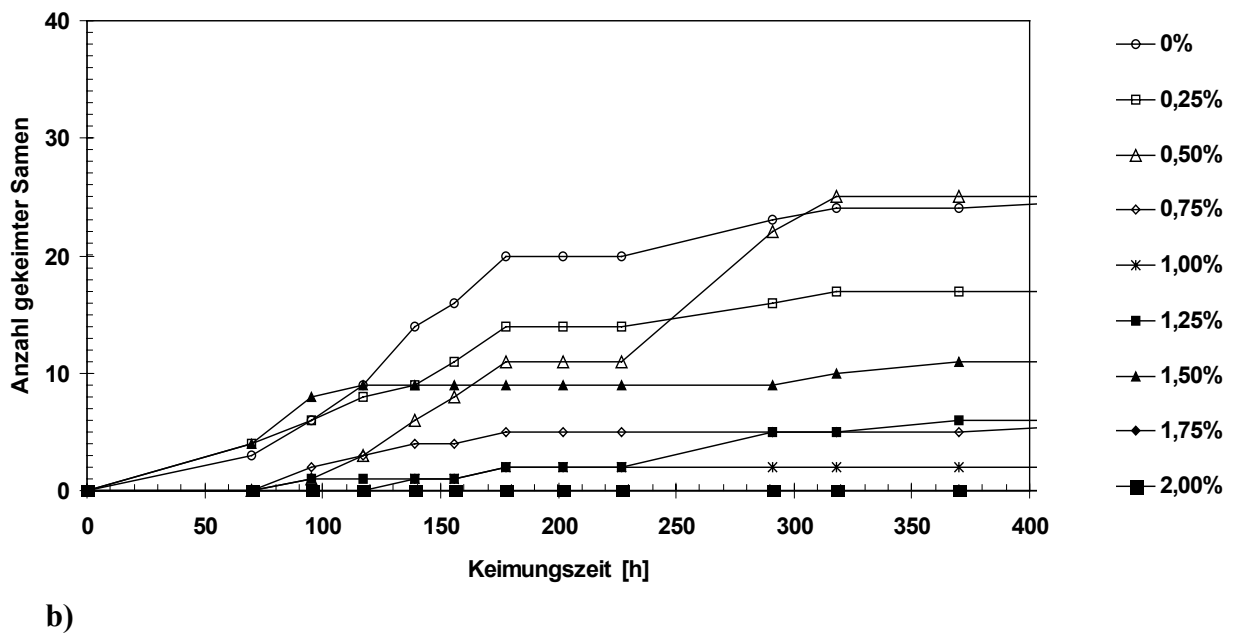
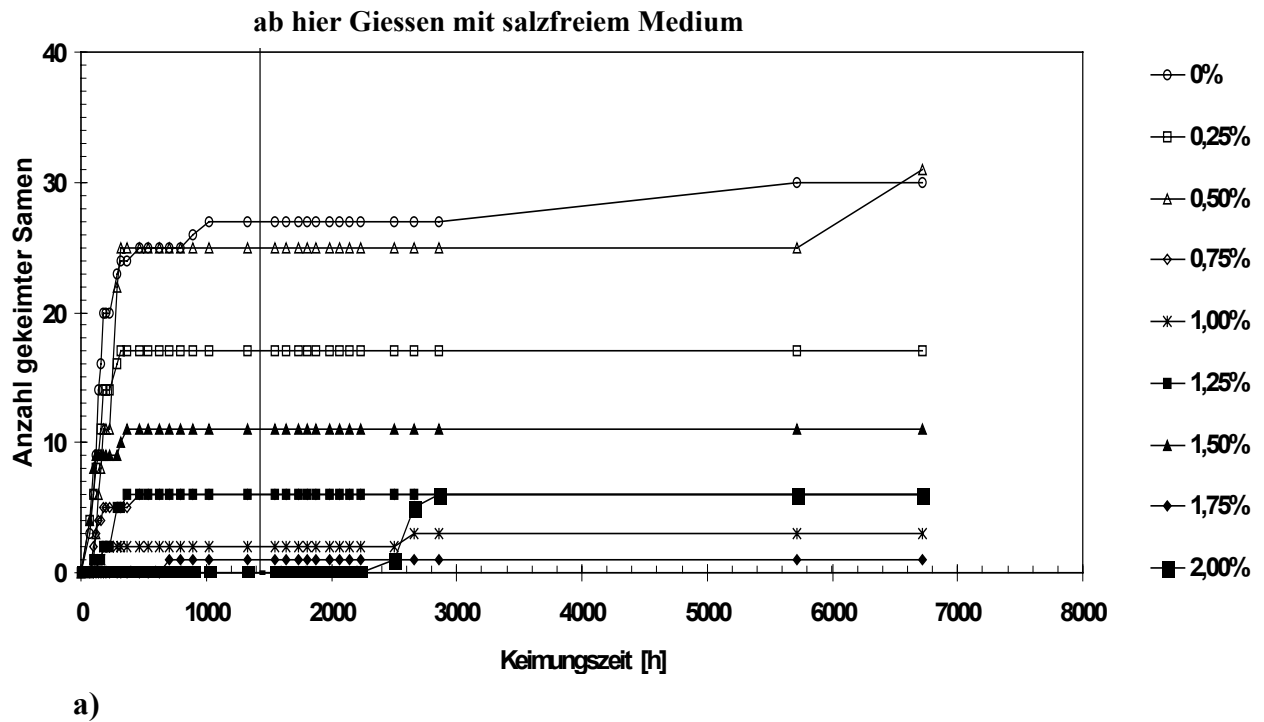


Abb. 5.18: Keimrate von *Atriplex hortensis* (S. schwarz, horizontal, ohne Vbl.) in Abhängigkeit von der Salzkonzentration des Mediums. Darstellung des gesamten Keimverlaufs in a), die ersten 400h in b).

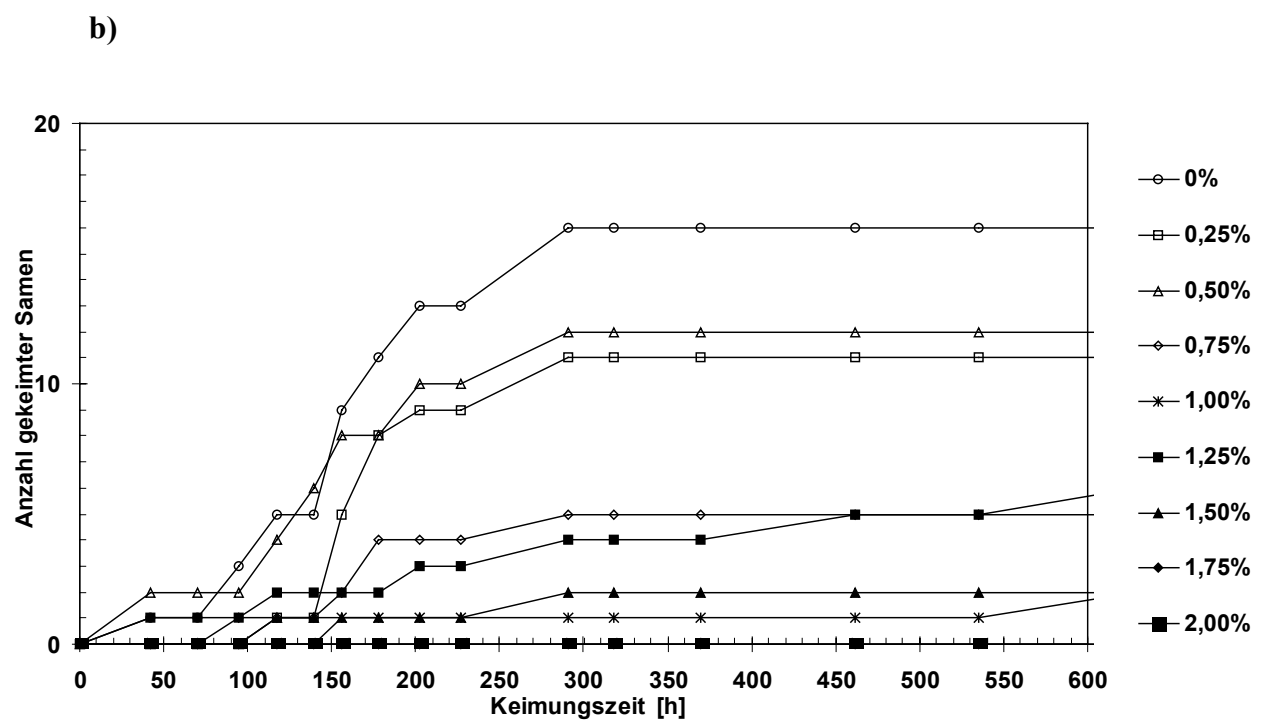
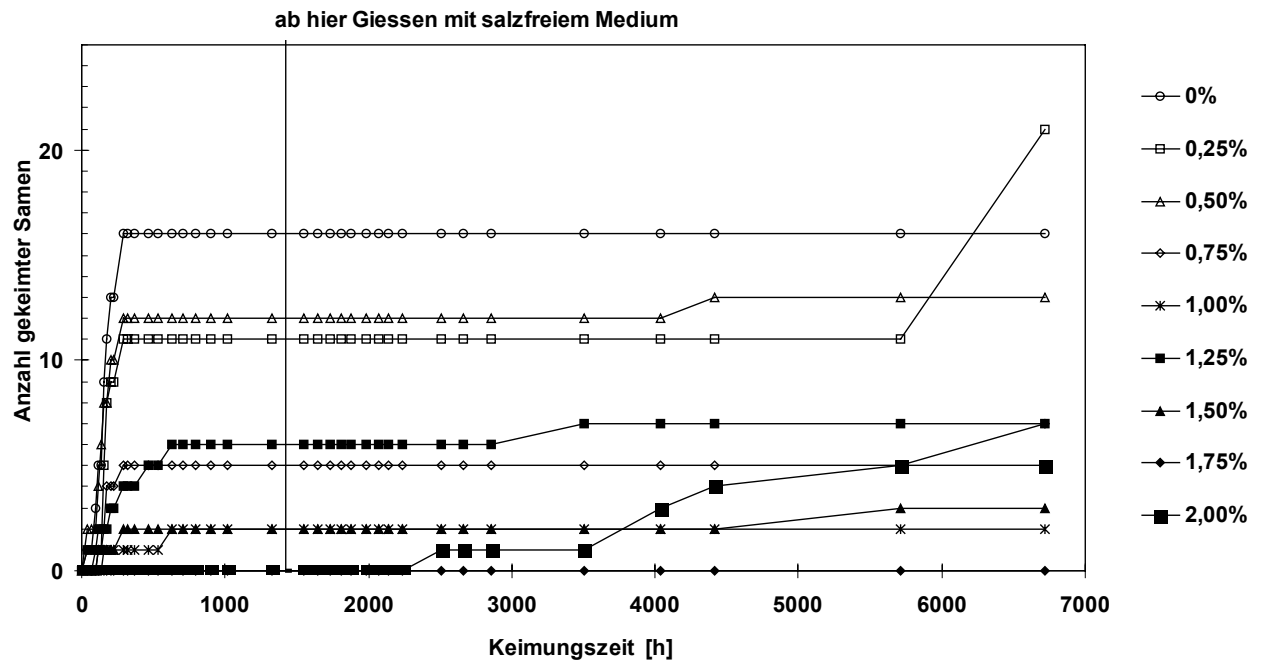


Abb. 5.19: Keimrate von *Atriplex hortensis* (Dü 2, S. schwarz, vertikal, ohne Vbl.) in Abhängigkeit von der Salzkonzentration des Mediums. Darstellung des gesamten Keimverlaufs in a), die ersten 400h in b). Die Ansätze 0, 1 und 2% wurden nach ca. 1400h kurze Zeit eingefroren [-20°C].

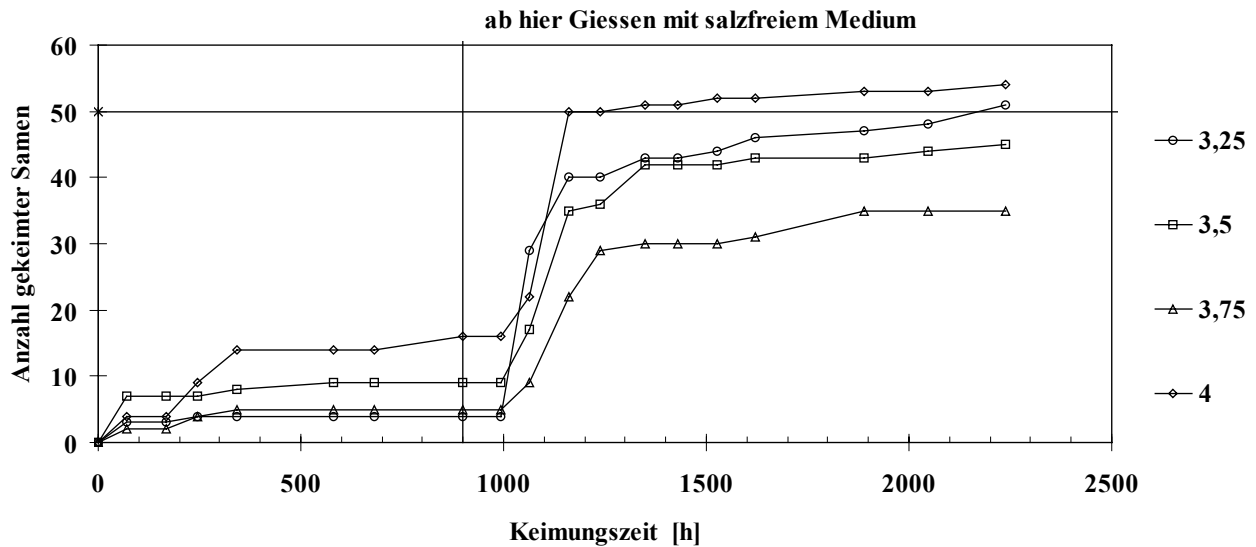


Abb. 5.20: Keimrate von *A. hortensis* (Garten, S. braun, ohne Vbl.) in Abhängigkeit von der Salzkonzentration des Mediums.

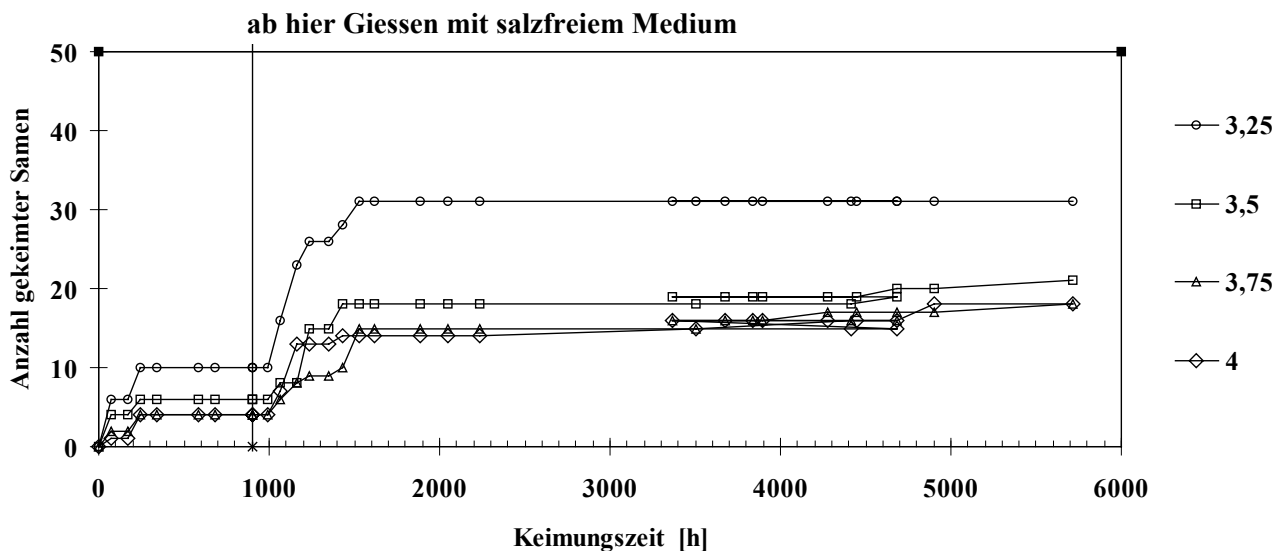


Abb. 5.21: Keimrate von *A. hortensis* (Garten, S. braun, mit Vbl.) in Abhängigkeit von der Salzkonzentration des Mediums.

5.2.8 *Atriplex micrantha* mit braunen Samen ohne Vorblätter

In Abb. 5.22 ist der Keimverlauf von braunen *A. micrantha*-Samen ohne Vorblätter dargestellt. Obwohl bei dieser Art die Samen wegen stärkere Einlagerung in der Testa recht dunkelbraun gefärbt sind und wodurch i.d.R. die Quellung erschwert wird, keimten in diesem Versuchsansatz die Samen niedriger Salzkonzentrationen so rasch wie die hellbraunen der *A. hortensis* aus (Abb. 5.15). Die halbmaximale Keimrate wird bei Konzentrationen bis 1% in 50-60h, die End-Keimrate bereits nach 100h erreicht. Die Samen der Ansätze mit 1,25 und 1,5%iger Salz-Konzentration erreichten als maximale Keimrate 68 bzw. 52%. Bei noch höherer Konzentration (1,75 und 2%) wurden nur 13 bzw. 17% erreicht.

Nach Umstellen auf salzloses Medium stiegen die Keimraten deutlich an, jedoch blieben die Samen, welche den höchsten Konzentrationen (1,75 bis 2,0%) ausgesetzt waren, deutlich unter der maximalen Keimrate der anderen Konzentrationen, was auf eine dauerhafte Schädigung eines Teils dieser Samen zurückzuführen ist.

Bei noch höheren Konzentrationen (2,25 und 2,5%) keimten nur 1 bis 2% (s. Abb. 5.24). Nach Umstellen auf salzloses Wasser stieg die Keimrate allmählich an und war bei Beendigung des Versuches, ca. 4000h (167 Tage) nach der Umstellung auf salzloses Medium, immer noch ansteigend. Dass nach zweimaligem Spülen der Keimgefäße mit salzfreiem Wasser noch etwas Salz den Schälchen und Samen anhaftete, ist durchaus möglich. Deshalb müssen ca. eine Woche bis zum nächsten Mediumswechsel noch erhöhte Salzkonzentrationen einkalkuliert werden. Jedoch erklärt dies nicht die lange Rekonvaleszenz der salzgehemmten Samen.

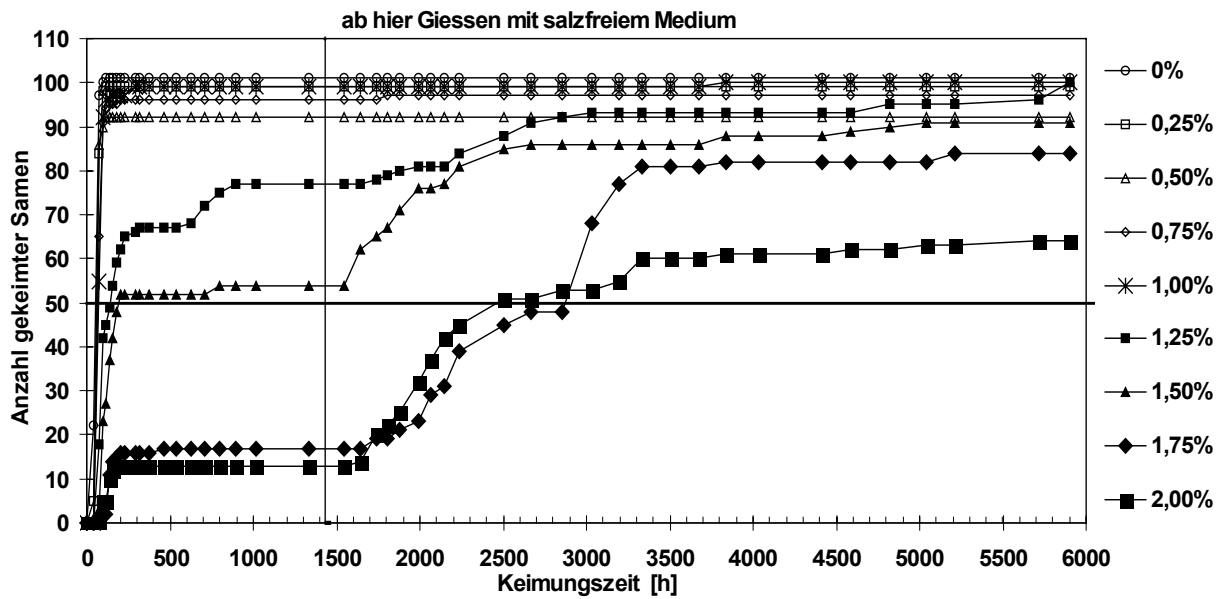
5.2.9 *Atriplex micrantha* mit braunen Samen in Vorblättern

Die im Parallelansatz von ihren Vorblättern umschlossenen Samen (s. Abb 5.23) keimten verzögert aus – die 50%ige Keimrate wurde etwa 50h später erreicht als ohne Vorblätter. Bei der höchsten Salzkonzentration (2,25 und 2,5%) keimten nur 4% der Samen. Die Keimhemmung bei dieser Konzentration war nur z.T. reversibel, so dass auch nach Umstellung auf salzfreies Medium nur 70% der Samen ausgekeimt waren.

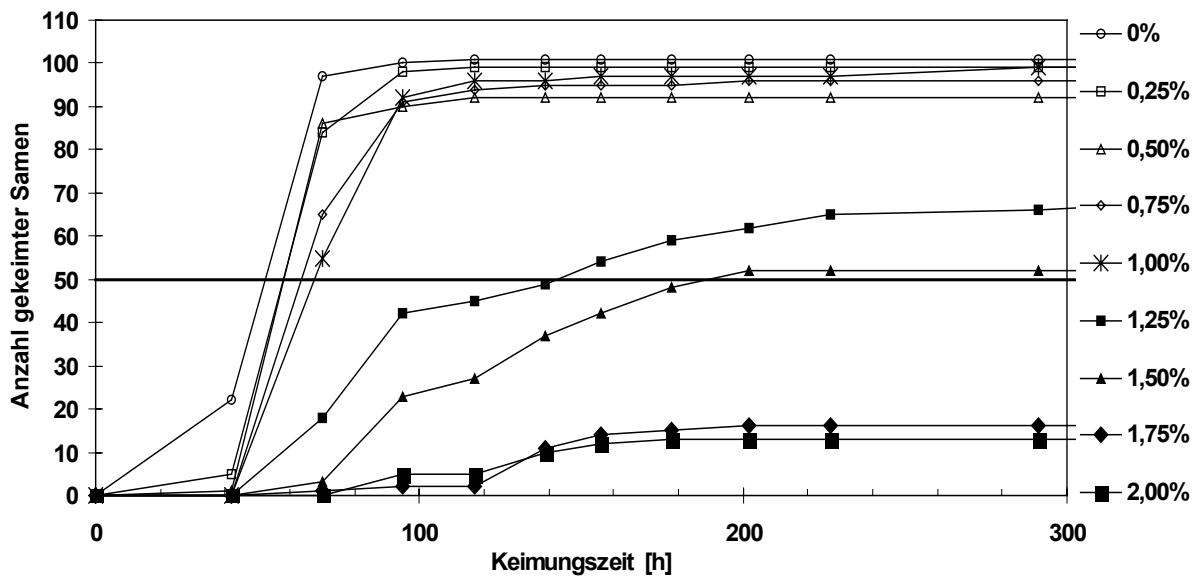
5.2.10 *Atriplex micrantha* mit schwarzen Samen ohne Vorblätter

Die schwarzen Samen von *Atriplex micrantha* keimten während der Salzbehandlung fast nicht (s. Abb. 5.25). Erst mehrere hundert Stunden nach Umstellen auf salzfreies Medium waren nennenswerte Keimraten zu verzeichnen, und hier, wie auch bei *A. hortensis* (Abb. 5.19) und *A. sagittata* (Abb. 5.14), zeigten die von Anfang an salzlos gegossenen Samen mit 23% die höchste Keimrate. Hiernach folgten der 1%ige und 2%ige Ansatz mit 11% und 14% Keimrate. Diese drei Ansätze wurden bei Umstellung auf salzloses Medium zusätzlich mehrere Tage in -20°C tiefgefroren. Der Vorgang des Gefrierens und Tauens der oberflächlich feuchten Samen führte offensichtlich zu einer Beschädigung der Testa einiger Samen und infolgedessen zu höheren Keimraten im Vergleich zu den nicht eingefrorenen Proben. Im Unterschied zu den entsprechenden eingefrorenen Proben von *A. sagittata* und *A. hortensis* erfolgte das verstärkte Auskeimen nicht unmittelbar nach der Kältebehandlung, sondern 500 bis 2000 Stunden später

Höhere Saline-Konzentrationen wie bei *A. sagittata* (bis 3,5%, s. Abb. 5.13) oder *A. hortensis* (bis 4%, s. Abb. 5.20) führten in keinem der Ansätze mit *A. micrantha*-Samen (schwarz, braun, mit oder ohne Vorblätter) zu einer Keimung. Bei *A. micrantha* ist somit eine größere Salzempfindlichkeit festzustellen.



a)



b)

Abb. 5.22: Keimrate von *Atriplex micrantha* (Garten, S. braun, ohne Vbl.) in Abhängigkeit von der Salzkonzentration des Mediums. Darstellung des gesamten Keimverlaufs in a), die ersten 300h in b). Die Ansätze 0, 1 und 2% wurden nach ca.1400h kurze Zeit eingefroren [-20°C].

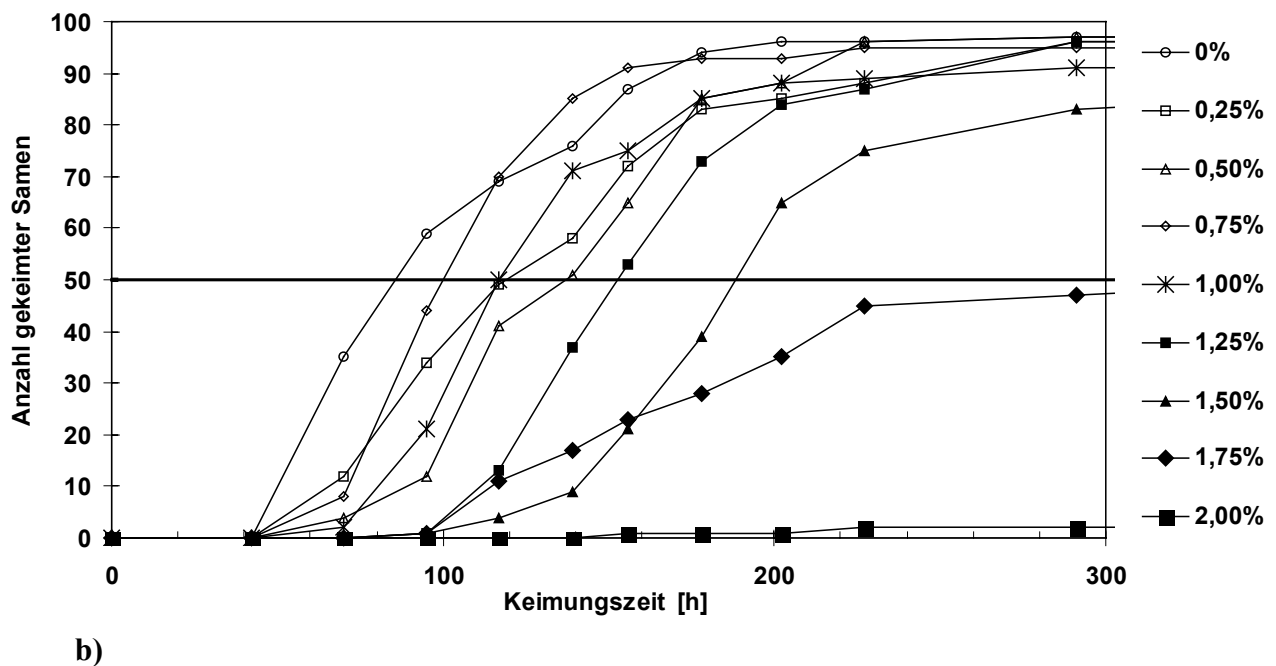
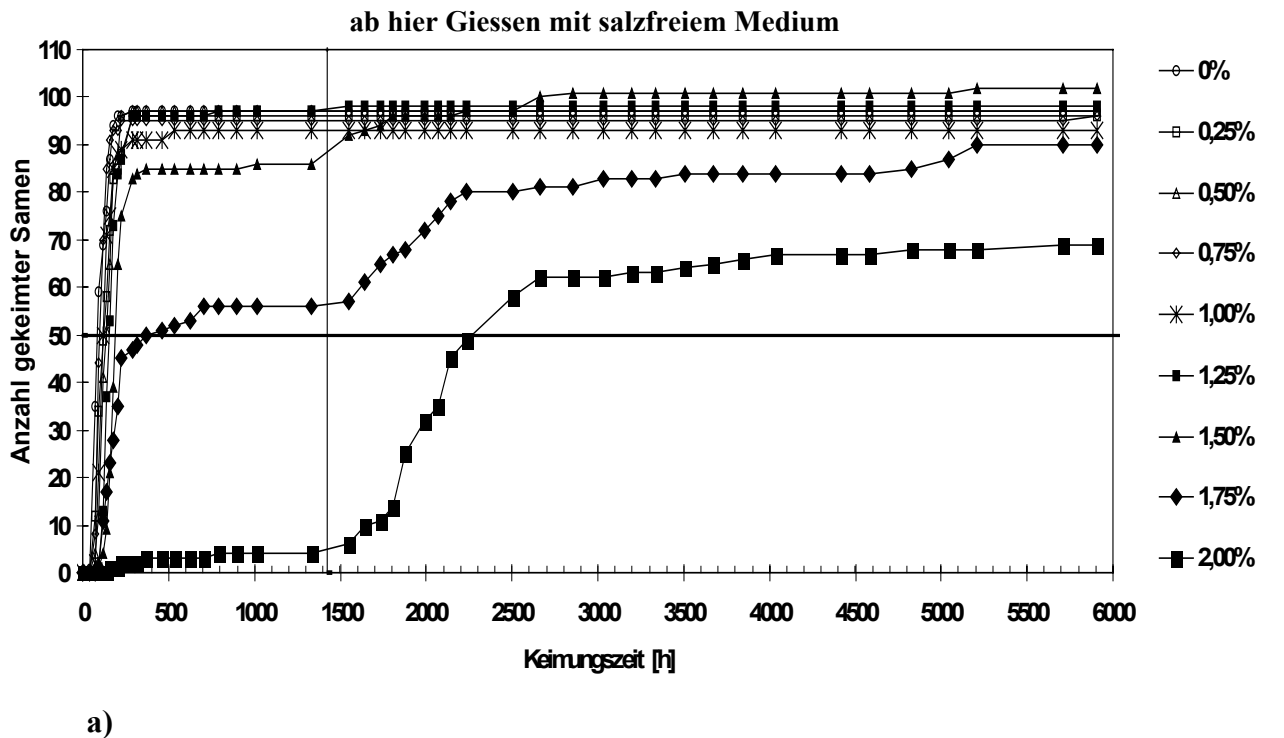


Abb. 5.23: Keimrate von *Atriplex micrantha* (Garten, S. braun, mit Vbl.) in Abhängigkeit von der Salzkonzentration des Mediums. Darstellung des gesamten Keimverlaufs in a), die ersten 300h in b).

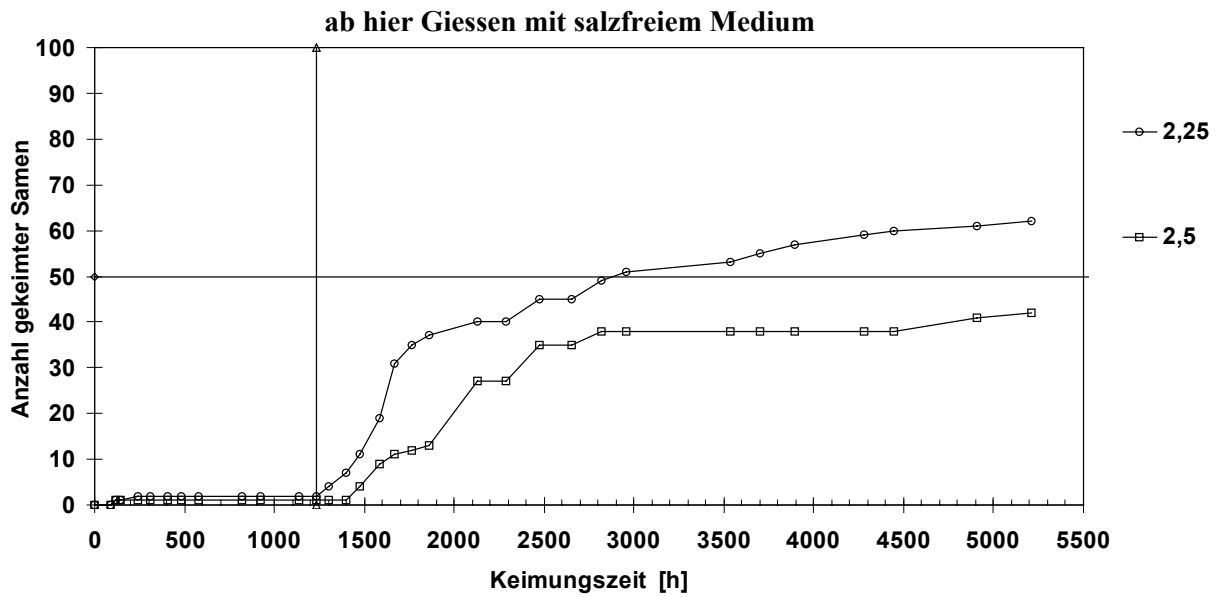


Abb. 5.24: Keimrate von *Atriplex micrantha* (Garten, S. braun, ohne Vbl.) in Abhängigkeit von der Salzkonzentration des Mediums.

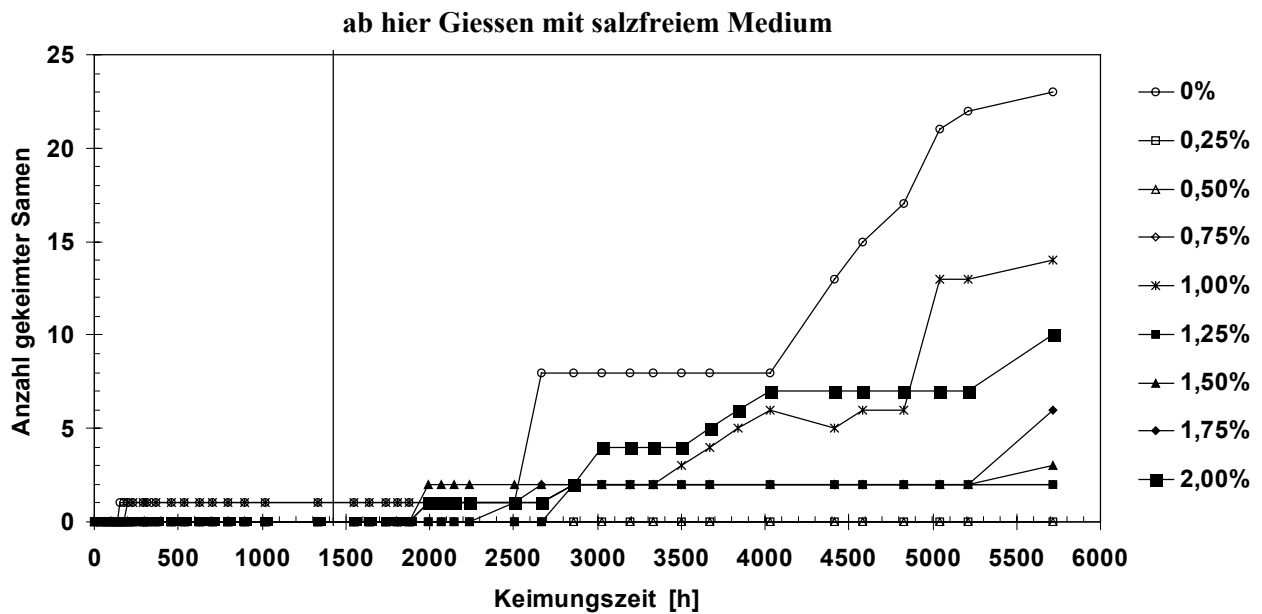


Abb. 5.25: Keimrate von *Atriplex micrantha* (Dü 2, S. schwarz, ohne Vbl.) in Abhängigkeit von der Salzkonzentration des Mediums. Die Ansätze 0, 1 und 2% wurden nach ca. 1400h kurze Zeit eingefroren [-20°C].

5.2.11 Zusammenfassung und Diskussion des Keimverhaltens

5.2.11.1 Salzbedingte Keimverzögerung

Der salzbedingte Hemmeffekt war bei allen untersuchten Arten korreliert mit der Salzkonzentration. Die Ansätze ohne NaCl keimten am besten, wie dies bei vielen fakultativen Halophyten der Fall ist (FLOWERS et al., 1977; HOCK, 1982; KHAN & UNGAR, 1984; POLJAKOFF-MAYBER et al., 1994; UNGAR, 1996; u.a. in KATEMBE et al., 1998).

Braune Samen von *A. hortensis* wiesen die geringste Salzempfindlichkeit auf; es keimten noch in 4%iger (w/v) Salzkonzentration 4% der Samen. *A. sagittata* keimte bei 3,25% noch zu 16%. *A. micrantha* hatte die höchste Salzempfindlichkeit, sie keimte in 2%iger Lösung noch zu 8%, bei höherer Konzentration erfolgte keine Keimung, weder bei den braunen noch den schwarzen Samen.

Nur wenige obligate Halophyten (*Salicornia* u.a.) keimen bei einem Salzgehalt der Bodenlösung von über 2%, meist liegt die Grenze für Keimung und Etablierung darunter (LARCHER, 1994).

Beim Entwicklungsvorgang einer Pflanze aus einem Samen lassen sich zwei Prozesse unterscheiden: die Quellung und die Keimung – dementsprechend unterschiedlich sind die Beeinflussung durch hohe Ionenkonzentrationen.

Die Wasseraufnahme des trockenen Samens (Quellung) initiiert die Keimung und beendet den dormanten Zustand des Embryos. Bevor die metabolische Aktivität beginnen kann und die Reservestoffe mobilisiert werden, muss Wasser aufgenommen werden. Der Quellung (oedotische Wasseraufnahme) liegt ein passiver Vorgang zugrunde, der temperaturabhängig ist.

Während HEINRICH (1913) an *Lolium perenne* feststellte, dass die Wasseraufnahme lebender Körner die der toten übersteigt, konnte an *Atriplex* in eigenen Beobachtungen das Gegenteil festgestellt werden. Braune nicht lebensfähige Samen dehnten und wölbten sich viel stärker, so dass diese eindeutig von den vitalen Samen zu unterscheiden waren.

Im Quellwasser gelöste chemische Substanzen, sowohl dissoziierte als auch undissoziierte, beeinflussen die Wasseraufnahme. BROWN fand bereits 1898 eine reziproke Korrelation zwischen NaCl-Konzentration und der Wasseraufnahme. Die Ursachen für die Beeinflussung der Quellung durch Salzlösungen sind von FREY-WYSSLING (1945) ausführlich diskutiert worden. BJÖRKMANN (zit. in OSMOND et al., 1980: 159) stellte fest, dass braune Samen von *A. hortensis* bis zu 150% des Frischgewichtes reines Wasser aufnehmen können. Bei einer Wasseraufnahme von zwischen 70 bis 120% des Trockengewichts beginnt der Keimungsvorgang. Bei reinem Wasser erreichten die braunen Samen den saturierten Quellungszustand bereits nach 48h. Bei 0,5 M ($\approx 2,9\%$) Kochsalzlösung (NaCl) nahmen die Samen nur bis maximal 70% des Frischgewichtes die Salzlösung auf, mit der Folge, dass es nur bei 5% der Samen zur Keiminduktion kam.

Die Geschwindigkeit der Quellung – und somit die Initiation des Keimvorgangs – wird auch durch die Dicke der Testa der Samen bestimmt. Die hellbraunen Samen von *Atriplex hortensis* und *A. aucheri* weisen von allen untersuchten Arten die hellste Braunfärbung und somit die geringste Schichtdicke der Testa auf. In Korrelation hierzu konnte bei diesen auch die höchste Keimgeschwindigkeit gefunden werden.

Wie CLOS bereits 1857 bei Samen von *Atriplex hortensis* aufgefallen ist, unterscheiden sich braune und schwarze Samen in ihrem Keimverhalten. Entgegen seiner Feststellung, die schwarzen keimten überhaupt nicht, wurde jedoch deutlich, dass sie keimfähig sind, jedoch ist ihre Keimrate gegenüber den braunen Samen stark reduziert. Während die Testa bei braunen Samen aus einer flachen, relativ dünnwandigen Zellschicht besteht, besteht sie bei schwarzen Samen aus dicht gepackten zylindrischen Sklereiden (vgl. 2.1.1), was diese gegen mechanische Beschädigung sehr widerstandsfähig und für Wasser wenig permeabel macht. Dement-

sprechend kann der Quellvorgang zunächst nicht stattfinden. Die am Versuchsanfang festgestellte Keimung zahlreicher schwarzer Samen, gefolgt von einer sehr geringen Keimrate während der restlichen Versuchsdauer, ist auf die mechanische Beschädigung der Testa zurückzuführen, welche z.B. beim Separieren der Samen aus den Vorblättern erfolgt sein könnte. Ebenfalls beruht vermutlich der stärkere Anstieg der Keimrate der schwarzen Samen der 0%-, 1%- und 2%-Ansätze im Vergleich zu den übrigen zum Zeitpunkt, als auf salzfreies Medium umgestellt wurde, auf den Vorgang des Einfrierens und Auftauens, wodurch bei einigen die Testa verletzt und eine Quellung ermöglicht worden war.

Eine Kaltstratifikation ist wenig wahrscheinlich, da bei anderen Samenherkünften trotz zahlreicher Frosttage am Standort keine erhöhte Keimbereitschaft im Folgejahr festgestellt werden konnte.

Von der wesentlich geringeren durchschnittlichen Keimrate der schwarzen Samen in höheren Salzkonzentrationen im Vergleich zu den 0%igen Ansätzen ist auf eine höhere Salzempfindlichkeit der Samen zu schließen, wie auch KATEMBE et al. (1998) bei *A. prostrata* feststellte. Dieses Verhalten lässt sich damit erklären, dass die schwarzen Samen weniger erfolgreich sind, in Medien mit stark negativem Wasserpotential ausreichend zu quellen, um den Keimvorgang induzieren zu können, als die braunen.

KATEMBE et al. (1998) kam für schwarze Samen von *A. prostrata* ebenfalls zu dem Ergebnis, dass schwarze Samen empfindlicher gegenüber salzbedingtem Stress sind als braune.

Ein Vergleich der Keimbereitschaft horizontaler und vertikaler schwarzer Samen war aufgrund der geringen Keimrate von *A. sagittata* nicht möglich; bei *A. hortensis* ist eine etwas größere Keimbereitschaft der horizontalen Samen zu vermuten.

In den Keimversuchen von KHAN & UNGAR (1984) keimten die schwarzen Samen von *A. triangularis* (= *A. prostrata*) unter optimalen Temperaturbedingungen zu fast 100%. Aber auch GUSTAFSSON (1973) hatte bei *A. longipes* und *A. triangularis* gleich hohe und in *A. triangularis* sogar etwas raschere Keimung von schwarzen gegenüber den braunen Samen feststellen können. Er machte die Lagerung im Freien mit den Temperaturwechseln für die hohe Keimrate (ca. 70%) verantwortlich, die bei vorangegangener konstanter Lagerung weder in 18°C noch in -5°C annähernd erreicht werden konnte (6 und 8% Keimrate). WISSKIRCHEN & KRAUSE (1994) konnten bei *A. sagittata* diesen Effekt jedoch nicht feststellen. Sie ließen schwarze Samen von *A. sagittata* den Winter über in Gazebeuteln in 5cm Tiefe im Erdboden und konnten danach keine nennenswerte Keimrate (0,5%) feststellen.

5.2.11.2 Salzbedingte Keimruhe

Wie es eine Charakteristik der Samen von Halophyten ist, in hoher Salinität dormant zu sein, um dann später bei reduziertem Salzgehalt auszukeimen (UNGAR, 1978), so setzte der Quell- und Keimprozess vielen Samen von *Atriplex*, welche höheren Ionenkonzentrationen ausgesetzt waren, bald nach Umstellen auf Kochsalz-freies Gießwasser ein.

5.2.11.3 Salzbedingte Schädigung

Ein Anteil der braunen Samen, welcher in hohen Salzkonzentrationen nicht ausgekeimt war, keimte auch dann nicht mehr, nachdem lange Zeit auf Kochsalz-freies Wasser umgestellt worden war. Die Behandlung mit Salz hatte offensichtlich bei allen untersuchten Arten einen Teil der braunen Samen geschädigt. Die Schädigung war konzentrationsabhängig (vgl. 2%-Konzentrationen in Abb. 5.9, 5.10, 5.22).

Bei *A. patula* stellte UNGAR (1996) Ähnliches fest: die in 1,5% bzw. 2% NaCl-Lösung nicht keimfähigen Samen konnten in destilliertem Wasser nur zu 55 bzw. 65% keimen. Die Inkubationsdauer betrug bei UNGAR jedoch nur 20 Tage.

GUSTAFSSON (1970, 1973) stellte hingegen bei *A. tatarica* keine Schädigung nach dreiwöchiger Meerwasserbehandlung ($\approx 3\%$ ige NaCl-Lösung) und bei *A. triangularis* (= *A. prostrata*) nach achtwöchiger Behandlung fest. Bei anderen Halophilen (z.B. UNGAR, 1962, 1974, 1996; HOULE et al. 2001 u.a. in KATEMBE et al., 1998) wird von vollständiger Rekonvaleszenz von salzbehandelten Samen berichtet.

Das Kochsalz kann entweder aufgrund des osmotischen oder aufgrund des Ionen-Effektes inhibitorisch auf die Keimung einwirken. KATEMBE et al. (1998) konnte bei *A. prostrata* und *A. patula* die Hemmung primär auf einen osmotischen Effekt zurückführen, als sie den Effekt äquimolarer Polyethylenglykol (PEG) Konzentrationen mit denen von Kochsalz verglichen. Die immer etwas stärkere inhibitorische Wirkung von NaCl jedoch legt auch einen spezifisch ionischen Effekt von Na^+ und Cl^- nahe, der durch Einflussnahme auf Enzymaktivitäten erklärt werden kann (WANG et al., 1997; KATEMBE et al., 1998; LARCHER, 1994).

5.2.11.4 Additiver inhibitorischer Effekt der Vorblätter

Das Vorhandensein von Vorblättern verstärkte noch den Hemmeffekt bei einer Salzbehandlung, was sich besonders in den höher konzentrierten Ansätzen bemerkbar machte (vgl. Abb. 5.9, 5.10, 5.22 und 5.23). Der inhibitorische Effekt der *Atriplex*-Vorblätter führte jedoch weder alleine noch in Kombination mit einem Ioneneffekt zu dauerhafter Keimhemmung der Samen.

5.3 Andere Einflüsse auf den Keimvorgang

5.3.1 Temperaturabhängigkeit der Keimung

Der Einfluss der Temperatur auf die Keimung beruht auf einem osmotischen und einem biologischen Vorgang. Ersterer verläuft in positiver Korrelation zum Temperaturanstieg (RGT-Regel!), der biologische nach einer Optimumkurve.

In Tab. 5.2 sind die Keimraten und Keimlängen bei ausgewählten Temperaturen zw. 2 und 35°C verzeichnet. Bei niedrigeren Temperaturen zwischen 2°C und Raumtemperatur (ca. 20°C), bei welchen die übrigen Keimversuche (5.2) erfolgten, setzte die Keimung relativ schnell ein. Größte Längenzunahme hatte *A. hortensis* vor *A. sagittata* und *A. micrantha* zu verzeichnen. Diese Reihenfolge konnte mit Ausnahme von 26 und 28°C immer, auch bei Raumtemperatur, festgestellt werden. *A. aucheri* zeigt eine ähnlich hohe Keimpotenz wie *A. sagittata* und *A. hortensis*. Diese keimten auch bei konstant 28°C noch und mit eingestelltem Tag-Nachtrhythmus (30°C tags; 20°C nachts) mit sehr hohen Quoten (92 bzw. 94%). Bei konstanter Temperatur von 30°C und mehr war die Keimrate aller Arten jedoch zunächst stark reduziert und die Keimlinge verdarben in jungem Stadium.

A. micrantha hatte offensichtlich schon bei Temperaturen über 24°C Schwierigkeiten, die sich in niedriger Keimrate und Längenzunahme sowie im raschen Verderben der Keimlinge und Samen äußerten. *A. micrantha*-Samen aus Jerevan war diesbezüglich offensichtlich etwas robuster und keimte bzw. wuchs auch bei 26°C relativ rasch.

Wie im Temperatur-Versuch bei 30°C zu erkennen, ist eine tagesrhythmische Temperatur-Oszillation, welche die natürlichen Temperaturschwankungen simuliert, für die Keimung förderlicher als eine konstant hohe Temperatur.

Tab. 5.2: Vergleich der Keimraten und Keimlängen verschiedener *Atriplex*-Arten zu einem Zeitpunkt in Abhängigkeit von den Keimtemperaturen. In Klammern: Keimlinge, die zugrunde gegangen sind:

| Temp.[°C] +/- 0,5°C | Keimdauer [Tage] | <i>A. micrantha</i> (BW) | <i>A. sagittata</i> | <i>A. hortensis</i> | <i>A. aucheri</i> | <i>A. micrantha</i> (Jerevan) |
|--------------------------------------|-------------------------------------|-----------------------------|---------------------|---------------------|-------------------|----------------------------------|
| 2* | 14 | | | | 75%, 2cm | 100%, 3cm |
| 2* | 10 | 84%, 1,2cm | 48%, 3cm | 81%, 5cm | | |
| 5 | 8 | 42%, 2cm | 69%, 2,5cm | 93%, 4cm | | |
| 10 | 11 | | | | 25%, 1,8cm | 52%, 1,5cm |
| 10 | 6 | 53%, 1cm | 46%, 2,5cm | 93%, 3cm | | |
| Raumtemperatur (ca. 20°C) | Keimraten siehe übrige Keimversuche | | | | | |
| 24 | 10 | alle verdorben | 92%, 9cm | 84%, 12cm | | |
| 25 | 14 | 0 (6%, 0,5cm) | | | 85%, 8cm | 35%, 4cm |
| 26 | 7 | 0 (12%, 0,4cm) | 70%, 10cm | 66%, 9cm | | |
| 26 | 6 | | | 33%, 8cm | 55%, 8cm | 60%, 5cm |
| 28 | 5 | 0 (4%, 0,3cm) | 87%, 4,5cm | 76%, 3,5cm | | |
| 30 | 6 | | | 0 (22%, 0,8cm) | 0 (22%, 1cm) | 0 (4%, 0,5cm) |
| 30 tags, 20 nachts | 10 | 0 | 94%, 5cm | 92%, 8cm | | |
| 35 | | 0 | 0 | 0 (5%) | | |

* 12h hell, 12h dunkel

Erstaunlicherweise ist auch bei australischen Arten, die mit wesentlich höheren Temperaturen zurechtkommen müssen (durchschn. max. Lufttemp. im Sommer: 36°C, und im Winter: 15°C), die Optimumkurve recht ähnlich (BEADLE, 1952): In weitem Temperaturbereich (5°C

bis 25°C) erreichten sie maximale Keimraten. Zwei Arten hatten das Optimum der Keimgeschwindigkeit bei 15°C; über 25°C nahmen die Keimraten ab.

5.3.2 Keimung älterer Samen

Es wurde untersucht, inwieweit ältere Samen, welche bei Raumtemperatur dunkel gelagert waren, noch keimfähig sind. Hierzu wurden die Früchte von *A. micrantha* und *A. sagittata*, welche im Winter 1999 geerntet worden sind, verwendet. Die Ergebnisse sind in Tab. 5.3 verzeichnet.

5.3.2.1 Braune Samen

Es zeigte sich, dass die braunen Samen von *A. micrantha* im zweiten Jahr stark an Keimfähigkeit einbüßten und im dritten Jahr nicht mehr – zumindest innerhalb von 3 Wochen – keimten.

Bei *A. sagittata* fiel die Keimrate von 55% im ersten Jahr, deren relativ niedriges Niveau allerdings nicht erklärt werden kann, auf 2% im zweiten und 0% im dritten Jahr noch stärker ab. Hieraus kann geschlossen werden, dass die braunen Samen aus ökologischer Sicht für die „Kurzzeitstrategie“ der *Atriplex*-Pflanzen verantwortlich sind, die auf die Erzeugung vieler Nachkommen im Folgejahr abzielt.

5.3.2.2 Schwarze Samen

Die schwarzen Samen dieser Herkünfte keimten erst im zweiten und dritten Jahr. Aus Keimversuchen mit schwarzen Samen anderer Herkünfte im Jahr nach der Ernte ist jedoch ersichtlich, dass die Keimrate immer bei nur wenigen Prozent lag, und die Keimung erst Wochen bis Monate nach Beginn des Keimversuches einsetzte. Deshalb ist die Rate von 86% von *A. micrantha* als deutlicher Hinweis zu sehen, dass die Keimruhe schwarzer Samen erst im zweiten Jahr gebrochen wird. In ökologischer Sicht stellt dies die Langzeitstrategie der Pflanze dar: die Pflanze bringt robustere Samen mit dickerer Schale hervor, was im Falle eines ungünstigen Jahres die Wahrscheinlichkeit der Erzeugung von Nachkommen im Folgejahr bzw. in den Folgejahren erhöht.

Für die schwarzen Samen von *A. sagittata* ist die Aussage leider nicht so klar zu treffen, da die Keimraten auch im zweiten und dritten Jahr nur im Bereich der spontan auskeimenden Samen des ersten Jahres (vgl. Abb. 5.10 u. 5.11) lagen. Es kann aber durchaus sein, dass die Keimruhe bei dieser Art erst in noch späteren Jahren gebrochen wird, oder dass immer nur ein kleiner Prozentsatz auskeimt, was somit eine wirklich *Langzeitstrategie* darstellen würde, um ungünstige Jahre zu überdauern.

Die Keimfähigkeit der schwarzen Samen australischer Arten konnte in Feldbeobachtungen bis zu 10 Jahren festgestellt werden (BEADLE, 1952). Aber auch bei den hellbraunen Samen von *A. nummularia* Lindley, welcher keine schwarzen Samen ausbildet, konnten unter Laborbedingungen nach acht Jahren noch 10% Keimfähige gefunden werden. Bei den schwarzen Samen der perennierenden *A. semibaccata* und der anuellen *A. inflata* zeigte sich analog zu *A. micrantha* (s. Tab. 5.3) eine sehr niedrige Keimrate im ersten Jahr (0-3%), und eine hohe, aber nicht vollständige Keimung (75%) im Folgejahr (BEADLE, 1952).

Tab. 5.3: Keimraten von schwarzen und braunen Samen von Wildstandorten des Jahres 1999 in den Folgejahren:

| <i>A. micrantha</i> braun (Gerlingen) | | | <i>A. micrantha</i> schwarz* (Gerlingen) | | | <i>A. sagittata</i> braun, vertikal (Möglingen) | | | <i>A. sagittata</i> , schwarz, vertikal* (Möglingen) | | |
|---------------------------------------|---------|---------|--|---------|---------|---|---------|---------|--|---------|---------|
| 1. Jahr | 2. Jahr | 3. Jahr | 1. Jahr | 2. Jahr | 3. Jahr | 1. Jahr | 2. Jahr | 3. Jahr | 1. Jahr | 2. Jahr | 3. Jahr |
| 98% | 55% | 0% | 1% | 86% | 7,5% | 55% | 2% | 0% | 0% | 3% | 3,5% |
| (n=100) | (n=100) | (n=200) | (n=100) | (n=100) | (n=200) | (n=104) | (n=100) | (n=100) | (n=100) | (n=100) | (n=200) |

*Die Keimraten im Jahr nach der Ernte (0% Salzkonzentration) wurden aus Abb. 5.12 (*A. sagittata*) bzw. 5.25 (*A. micrantha*) entnommen.

Weitere Faktoren, die bewirkten, dass die Samen von *A. micrantha* ohne mechanische Einwirkung auf die Testa im zweiten Jahr zu 86% keimten, und im umgekehrten Fall andere Samen trotz geöffneter Testa nicht gleich keimten, sondern verdarben, könnten neben der Dicke der Testa ein Zusammenspiel von Samen-immanenter Keimruhe und Permeabilität der Testa sein. Ein Poröswerden könnte durch enzymatischen Abbau zustande kommen – ein mikrobieller Abbau ist bei trocken gelagerten Samen nicht sehr wahrscheinlich. In ähnlicher Richtung gehen die Erklärungsversuche von BEADLE (1952), der beobachtete, dass die Keimrate schwarzer Samen von *A. semibaccata* und *A. inflata* in den ersten beiden Jahren durch Anritzen oder Entfernen der Testa im Vergleich zu Kontrollen mit intakter Testa erhöht werden konnte, danach aber nicht mehr.

Ein Lichteffect als Ursache des Poröswerdens kann in diesem Versuch jedoch ausgeschlossen werden, da die Samen im Dunkeln gelagert worden waren.

BINET (1966) stellte hingegen bei Samen von *Atriplex babingtonii* Woods einen positiven Effekt des Lichtes auf die Keiminduktion bzw. auf die Beendigung der Keimruhe fest.

5.4 Wachstumsversuche unter Verwendung von salzhaltigem Substrat

Ziel war es festzustellen, bis zu welcher Boden-Salzkonzentration *Atriplex micrantha* und auch *A. hortensis* und *A. sagittata* unter Kulturbedingungen auskeimen und zu lebensfähigen Pflanzen heranwachsen vermögen, nachdem in Keimversuchen (s. 5.2) eine relativ hohe Salztoleranz festgestellt werden konnte.

5.4.1 Material und Methoden

Das Substrat wurde in folgenden Anteilen homogen vermischt: 2 Teile Lehmerde, 1 Teil Sand 1 Teil Kompost, und dann zu je 6 Litern auf 22 weiße Balkonkästen (13 x 14,5 x 40cm) verteilt. Das Substrat wies ein Feuchtegewicht von ca. 1195g/l und einen Wassergehalt von 12,5% auf. Der Aschegehalt der trockenen Erde betrug 90,75%. Der pH-Wert war 7,6 (Bestimmung unter Verwendung von 1 molarer KCl).

In steigender Konzentration wurde dem proportionierten mäßig trockenen Substrat Bad Reichenhaller Kochsalz (NaCl) der Konzentrationen 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18 und 20g/l zugegeben und homogen vermischt.

Gleich nach dem Vermischen wurden Aliquote der Salz-Substrate zur Natriumbestimmung entnommen. Die trockenen Bodenproben gesiebt, und zu je ca. 100mg bei 500°C für 10h im Muffelofen verascht. Nach Bestimmung des Glühverlustes wurde die Bodenasche in 5ml 20%iger HNO₃ aufgeschlossen und mit Aqua dest. auf 50ml verdünnt. Die abfiltrierten Lösungen wurden mit Hilfe eines zuvor geeichten Flammenphotometers (JENWAY PFP7, LABO-MESS) gemessen.

Tab. 5.4: Vergleich der dem Substrat zugemischten Salzmengen und den im Flammen-Photometer erhaltenen Messwerten:

| zugegebene NaCl-Konz. [g/l] | 0 | 2 | 4 | 6 | 8 | 10 | 12 | 14 | 16 | 18 | 20 |
|---|-----|-----|-----|-----|-----|------|-----|-----|-----|-----|-----|
| K ⁺ -Konz. [mg/g _{Asche}] | 1 | 1,1 | 1,3 | 1,2 | 1,3 | n.b. | 1,3 | 1,3 | 1,2 | 1,5 | 1,2 |
| Na ⁺ -Konz. [mg/g _{Asche}] | 0,3 | 0,5 | 0,9 | 1,3 | 2,0 | 2,9 | 4,3 | 5,5 | 6,9 | 7,6 | 8,6 |

Am Kastenboden befinden sich Öffnungen für den Wasser-Abfluss, die sich 1cm über dem Boden befinden. Die Aufstellung der Kästen erfolge unter einem Dachvorsprung, so dass die Wasserzufuhr nur durch das Gießwasser möglich war und unkontrollierte Aussüßung durch starke Regenfälle ausgeschlossen werden konnte.

Durch die zugegebene Salzmenge veränderte sich der pH-Wert nur unwesentlich (0g/l: pH 7,60; 20g/l: pH 7,66).

Versuch im ersten Jahr:

Es wurden *Atriplex micrantha*-Samen eingesät, sowie größere bewurzelte Pflänzchen von 5 bis 10cm Länge, welche in käuflicher Einsaaterde gekeimt und herangewachsen waren, in die Versuchskästen eingepflanzt.

Das Pikieren von Melden in dieser Größe ist i.d.R. problemlos möglich, wenn das Substrat relativ feucht gehalten wird.

Versuch im zweiten Jahr:

In die Salzkästen wurde zusätzlich zu den ohnehin aus dem Vorjahr vorhandenen *A. micrantha*-Samen, welche die Mutterpflanzen im Herbst selbst ausgesät hatten, noch jeweils 10 braune Samen der *A. sagittata* und *A. hortensis* eingesät. Durch entsprechende Maßnahmen (keine Auswaschung durch Regen, höher gelegenes Abflussloch, Untersetzer zum Auffangen von abfließendem Wasser, das in die Kästen rückgeführt werden konnte) kann davon ausgegangen werden, dass das Salz noch weitestgehend in den Kästen vorhanden war, wobei jedoch eine oberflächliche Aussüßung nicht ausgeschlossen werden kann, wodurch evtl. ein leichteres Auskeimen ermöglicht wurde.

Nach einer Periode von ca. drei Monaten wurden die Pflanzen bestimmt und gezählt.

5.4.2 Ergebnisse

Versuche im ersten Jahr:

Die pikierten Pflanzen wuchsen in 0 bis 4g/l alle gut an. In 6 bis 12g/l kränkelten einige und starben auch nach einigen Tagen bis Wochen ab. Es gelang aber einzelnen, sich bis 12g/l zu etablieren. Bei höheren Konzentrationen war dies nicht mehr möglich. Das Absterben begann damit, dass die Blätter chlorotisch wurden. Hinzu traten an Größe zunehmende Nekrosen, die zum Absterben der Blattspreiten führten. Oft blieben die jungen achselständigen Zweitblätter der Knoten oder die der kurzen Seitenäste noch etwas länger grün, bis auch sie abstarben.

Entsprechend der ansteigenden Salzkonzentration waren die Keimrate und die Keimlänge der aus den direkt eingesäten Samen heranwachsenden Pflanzen reduziert. Keimung und Wachstum waren bis zu 12g/l möglich. 21 Tage nach der Einsaat ergaben sich die in Tab. 5.5 aufgelisteten Keimlängen.

Tab. 5.5: Pflanzenhöhe von *A. micrantha* in NaCl-haltigem Substrat verschiedener Konzentrationen 21 Tage nach der Einsaat:

| NaCl-Konzentration | max. Pflanzenhöhe |
|--------------------|----------------------|
| 0 und 2 g/l | bis 5cm |
| 4 g/l | bis 4cm |
| 6 g/l | bis 3cm |
| 8 g/l | bis 2cm |
| 10 g/l | bis 1,5cm |
| 12 g/l | nur 1 Keimling < 1cm |
| 14- 20 g/l | keine |

Versuch im zweiten Jahr:

Hierbei konnten Pflanzen von *A. micrantha* und *A. hortensis* in Kästen bis 12g/l NaCl wachsen. *A. sagittata* wuchs nur bis 8g/l, was jedoch nicht die Unfähigkeit, in höheren Konzentrationen wachsen zu können, dokumentieren muss, weil die ausgesäte Samenzahl nicht sehr hoch war. Nachgewiesen wird also nur, dass die Art bis 8g/l keimen und gedeihen kann.

12g Kochsalz pro Liter Erde, was einer Natriumionen-Konzentration von 4,3mg/g_{Asche} entsprach, scheint ungefähr die Toleranzgrenze darzustellen, bis zu der *A. micrantha* in der Lage ist, osmotische und ionenspezifische Wirkungen von Na⁺ und Cl⁻ zu regulieren. Die mit ansteigender Ionenkonzentration zunehmende Wuchsdepression zeigt, dass *A. micrantha* keinesfalls zu obligaten Halophyten, sondern zu den fakultativen gehört, welche in salzarmen Böden am besten gedeihen.

5.4.3 Diskussion

Die Fähigkeit, unter Salzeinfluss zu keimen, bedeutet nicht, dass die ermittelten Maximalkonzentrationen auch in den folgenden Entwicklungsabschnitten von der Pflanze toleriert werden. Die oft angeführte Fähigkeit zur Reekretion der Salzüberschüsse über die Blasenhaare (FREY-WYSSLING, 1945; KLAGGES, 1994), steht den Keimlingen in jungem Stadium bei den Keimblättern noch nicht zur Verfügung. Die Entwicklungsschritte der Keimung und der Etablierung (Verwurzelung im Substrat und Ausbildung der Cotyledonen) in Böden mit salzbedingtem stärker negativem Wasserpotential sind somit die heikelsten im Lebenszyklus einer Pflanze. Keimlinge und Jungpflanzen sind in der Regel salzempfindlicher als erwachsene Pflanzen (LARCHER, 1994; POLJAKOFF-MAYBER et al., 1996). Das Pikieren von ca. 10cm hohen *A. micrantha*-Pflanzen von Ansaaterde in Kochsalz-angereichertes Substrat führte auch zu dem Ergebnis, dass keine Pflanzen in 14g/l NaCl oder mehr pro Liter Substrat in der Lage waren, anzuwachsen.

5.5 Photosynthese und Chlorophyll

Ungefähr ein Drittel der Chenopodiaceen im afrikanisch-asiatisch-europäischen Raum sind C3-Pflanzen (OSMOND et al., 1980: 33). Hierzu gehört auch *Atriplex micrantha*. Morphologischer Nachweis ist das Fehlen von Kranzzellen, die C4-Pflanzen normalerweise aufweisen (SITTE, 1991; Ausnahme hiervon: VOZNESENSKAYA et al., 2002); physiologischer Nachweis ist die Isotopendiskriminierung, gemessen als $\delta^{13}\text{C}$. Von AKHANI et al. (1996) wurde bei *A. micrantha* ein Wert von -21,97 ‰ ermittelt. Nach LARCHER (2001: 83) liegt der Wert für C3-Pflanzen zwischen -20‰ bis -40‰.

Atriplex micrantha wird in Mitteleuropa vorwiegend am Mittelstreifen von Bundesstraßen oder Autobahnen angetroffen (vgl. 3.2). Dieser Standort zeichnet sich u.a. durch hohe Lichteinstrahlung und Verdunstung aus. Aufgrund der Ausbildung hoher (über 2,50m) und dichter *Atriplex micrantha*-Bestände kann auch auf eine relativ hohe Netto-Produktion geschlossen werden, die ähnlich der Glanzmelden-Gestrüpp-Gesellschaft (*Lactuco-Atriplicetum sagittatae*) einzustufen ist, welche mit $880\text{g}_{\text{TS}}/\text{m}^2$ zu den produktivsten *Sisymbrium*-Gesellschaften zählt (WISSKIRCHEN & KRAUSE, 1994).

Im folgenden wurden die Nettophotosyntheseraten von *A. micrantha*, *A. hortensis* und *A. sagittata* in Abhängigkeit der photosynthetisch aktiven Strahlung gemessen sowie die Quantenausbeute des Photosystems II bei *A. micrantha* in Abhängigkeit der Salzkonzentration des Substrates.

5.5.1 Material und Methoden

5.5.1.1 Messung der Nettophotosyntheseraten

Von *A. micrantha* und im Vergleich dazu von *A. hortensis* und *A. sagittata* wurden Lichtkurven aufgenommen, d.h. es wurden die Nettophotosyntheseraten in Abhängigkeit von der eingestrahlten photosynthetisch aktiven Strahlung gemessen. Hierzu wurden CO_2 -Bestimmungen mit Hilfe der Ultrarotabsorption (URAS) durchgeführt. Anhand der Messwerte der CO_2 -Aufnahme und der Photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) zwischen 0 und 2000 $\mu\text{mol}_{\text{Quanten}}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ wurde die Nettophotosyntheserate berechnet. Die Gaswechselformung erfolgte mit dem tragbaren Photosynthese-System HCM-1000 Modell 1010-M (HEINZ WALZ GmbH, Effeltrich, Deutschland). Die Küvetten-Temperatur wurde konstant auf 23°C und die Luftfeuchtigkeit kleiner 60% eingestellt.

5.5.1.2 Messung der Fluoreszenz

Die photosynthetische Reaktion von *A. micrantha*-Pflanzen wurde unter konstant hohen Bodensalzwerten anhand des Parameters *Fluoreszenz* untersucht. Dieser Parameter kann Indikator für Stresssituationen (z.B. Hitze und Trockenheit) sein, die das Photosystem II (PS II) beeinträchtigen oder schädigen (OSMOND et al., 1980; WILLERT et al., 1995).

Teile der Blattspreiten wurden über eine Stunde mit Dunkelblattklammern verdunkelt und nach dieser Zeit an diesen Stellen mit aktinischem (photosynthetisch wirksamem) Licht bestrahlt. Durch die Messung der Fluoreszenz vor und unmittelbar nach der Bestrahlung erhält man die minimale und die maximale Fluoreszenz (F_0 und F_m) des Blattes, woraus die Maximale Quantenausbeute des Photosystem II (PS II) nach der Formel $\Phi_{\text{max}} = (F_m - F_0) / F_m$ berechnet wird. Entsprechend wird an der helladaptierten Probe die aktuelle und maximale Fluoreszenz (F und F_m') gemessen und daraus die Effektive Quantenausbeute (=Yield) nach Gleichung $\Phi_{\text{eff.}} = (F_m' - F) / F_m'$ berechnet. Anhand dieser kann auf die Funktionstüchtigkeit des Photosystems II geschlossen werden. Die effektive Quantenausbeute der photochemi-

schen Energieumwandlung des PS II gilt als Maß für die Effizienz der Photosynthese oder der Aktivität des Photosyntheseapparates – je höher der Wert, desto größer die Effizienz unter den gegebenen Bedingungen.

Die Fluoreszenzmessungen wurden mit dem Puls-Amplituden-Modulierten Fluorometer Mini-PAM (HEINZ WALZ GmbH, Effeltrich, Deutschland) und dem Zubehör des gleichen Herstellers (Blattklammer 2030-B, Dunkelblattklammer DLC-8, Fiberoptik Mini-Pam/F) vorgenommen. Die Messungen wurden entsprechend den Anleitungen des Herstellers (WALZ, 1999) durchgeführt. Als Parameter wurden Gain = 1 und Damping = 2 gewählt. Die gemessene Temperatur lag zwischen 26,2 und 27,4°C. Der theoretische und technische Hintergrund kann bei VON WILLERT et al. (1995), WALZ (1999), LARCHER (2001) und KOCKSCH (2002) entnommen werden.

5.5.1.3 Chlorophyllbestimmung

Die Chlorophylle wurden aus frisch geernteten Blattspreiten mit Aceton entsprechend den Angaben von STEUBING & KUNZE (1980) extrahiert. Zur Neutralisierung der in den Blättern vorkommenden Oxalsäure wurde etwas Kalziumkarbonat zugegeben. Zur Filtration des Extraktes wurde Schwarzbandfilter 589 (SCHLEICHER & SCHUELL) verwendet. Die spektralphotometrische Analyse wurde bei den Wellenlängen 647, 664, und 750nm mit dem Photometer Ultrospec 3000 (Pharmacia Biotec) durchgeführt. Die Berechnung der Chlorophyllkonzentrationen erfolgte mit den Extinktionskoeffizienten nach ZIEGLER & EGGLE (1965):

$$\text{mg Chl a/ 100ml} = 1,178 (E_{664} - E_{750}) - 0,229 (E_{647} - E_{750})$$

$$\text{mg Chl b/ 100ml} = 2,005 (E_{647} - E_{750}) - 0,447 (E_{664} - E_{750})$$

Die in Abb. 5.27 verzeichneten Standorte sind bezüglich den Lichtverhältnissen folgendermaßen einzustufen: Der „Waldgarten-Standort“ ist als sonnig, der Standort in „12g/l-salzhaltigem Substrat“ als schattig und der „Innenhof“ als halbschattig einzustufen

5.5.2 Ergebnisse und Diskussion

5.5.2.1 Bestimmung der Lichtkurven

Es wurden Lichtkurven von *Atriplex micrantha*-Pflanzen für verschiedene Bodensalzkonzentrationen erstellt, um einen möglichen Einfluss von Salz auf den Photosyntheseapparat zu prüfen. Eine Kurve ist exemplarisch in Abb. 5.26 dargestellt. Die maximal erreichten Netto-photosyntheseraten (s. Tab. 5.6) lagen bei über 22 $\mu\text{mol}_{\text{CO}_2}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ bzw. 35 $\text{mg}_{\text{CO}_2}/\text{dm}^2\cdot\text{h}$. Die höchsten Werte wurden bei den höchsten Salzkonzentrationen festgestellt. Dies kann aber aufgrund der geringen Anzahl der Messungen nicht mit Sicherheit auf den Salzeinfluss zurückgeführt werden, zeigt jedoch, dass die erhöhten Konzentrationen der Na^+ und Cl^- -Ionen im Boden keinen negativen Einfluss auf die Photosyntheseleistung haben. Die maximalen Raten wurden bei unterschiedlich hohen Intensitäten erreicht. Die Lichtsättigung setzte ab ca. 1200 $\mu\text{mol}_{\text{Quanten}}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ ein; weil die Lichtkurven aber im Sättigungsbereich meist noch asymptotisch auf einen Maximalwert anstiegen, lag der gemessene maximale Wert häufig auch bei der höchsten angewandten Lichtintensität (ca. 1950 $\mu\text{mol}_{\text{Quanten}}/\text{m}^2\cdot\text{s}$).

Die Halbmaximale Nettphotosyntheserate wurde schon bei vergleichsweise geringen Lichtintensitäten erreicht. Sie lag bei allen untersuchten *Atriplex*-Arten (*A. hortensis*, *A. sagittata* und *A. micrantha*) bei ca. 200 $\mu\text{mol}_{\text{Quanten}}/\text{m}^2\cdot\text{s}$. Der steile Anstieg der Lichtfluß-Effekt-Kurve im Bereich von 50 bis 400 $\mu\text{mol}_{\text{Quanten}}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ Lichtintensität ($m = 0,027 \pm 0,004$) ist Ausdruck einer guten Lichtquantenausnutzung.

Eine vergleichbare Höhe hat die maximale Nettophotosyntheserate von der ebenfalls invasiven und aus dem südwestlichen Russland stammenden *Bunias orientalis* L. (Brassicaceae) und von der wie *A. micrantha* ebenfalls an Wegrändern, Schuttplätzen und Ruderal-Standorten vorkommenden einheimischen *Picris hieracioides* L. (Asteraceae). *Bunias* hat eine maximale Rate von $20 \mu\text{mol}_{\text{CO}_2}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ und *Picris* von $24 \mu\text{mol}_{\text{CO}_2}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ ($n = 97$; ZOTZ et al., 2000). Von der nordamerikanischen strauchartigen Verwandten *Atriplex hymenelytra* (Torr.) S. Wats., einer C4-Pflanze, ist eine Photosyntheserate von $23 \mu\text{mol}_{\text{CO}_2}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ bekannt (BERRY et al., 1980). Die maximale Photosyntheserate der *Atriplex glabriuscula* Edmondston (C3), einer im nördlichen Europa beheimateten Strandpflanze, betrug bei kühlen Wachstumsbedingungen (10 und 20°C) ca. $27 \mu\text{mol}_{\text{CO}_2}/\text{m}^2\cdot\text{s}$, bei heißen Wachstumstemperaturen (bis 40°C Tagestemperatur) aber nur ca. $15 \mu\text{mol}_{\text{CO}_2}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ (BERRY et al., 1980). Ähnlich verhielt sich *A. sabulosa* Rouy, eine C4-Pflanze, die mit *A. glabriuscula* vergesellschaftet ist (kühl: ca. 38 und heiß: ca. $16 \mu\text{mol}_{\text{CO}_2}/\text{m}^2\cdot\text{s}$).

Nach LARCHER (2001) liegen die Literaturwerte für krautige C3-Pflanzen trockener Standorte zwischen 15 und $30 \mu\text{mol}_{\text{CO}_2}/\text{m}^2\cdot\text{s}$, die für krautige C3-Nutzpflanzen zwischen 20 und $40 \mu\text{mol}_{\text{CO}_2}/\text{m}^2\cdot\text{s}$. Im Vergleich zu diesen Nettophotosyntheseraten liegen die untersuchten *Atriplex*-Arten somit im Mittelfeld der trockenadaptierten Pflanzen und im unteren Bereich der Nutzpflanzen.

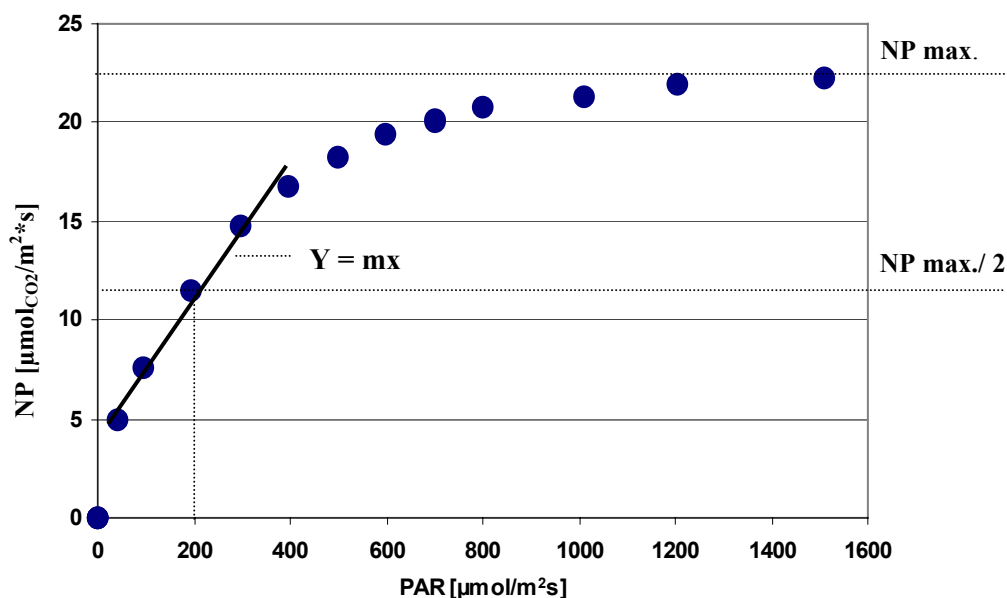


Abb. 5.26: Abhängigkeit der Nettophotosyntheseintensität senkrecht beleuchteter Blätter einer *A. micrantha*-Pflanze von der Photonenstromdichte bei natürlichem CO_2 -Angebot und einer Küvetten-Temperatur von 23°C .

5.5.2.2 Die Quantenausbeute in Abhängigkeit der Salzkonzentration

In Tab. 5.7 ist die Maximale und Effektive Quantenausbeute (Yield) von *Atriplex micrantha* in Abhängigkeit von der Salzkonzentration des Substrates dargestellt.

Die Mittelwerte der Maximalen und Effektiven Quantenausbeute der Pflanzen, die ohne und mit 4, 8 oder 12g/l NaCl-Zusatz gewachsen waren, unterscheiden sich statistisch nicht signifikant (t-Test nach KAISER & GOTTSCHALK, 1972). Die gemessenen Maximalen Quantenausbeuten liegen im Bereich des von WILLERT (1995) angegebenen „Idealwerts“ von $0,832 \pm 0,004$, den er bei vielen Pflanzenarten und Ökotypen feststellen konnte.

Eine tendenzielle Veränderung des Yield mit der Blatthöhe (14 bis 64cm), die einer Altersabhängigkeit der Blätter entspricht (untere Blätter sind älter!), konnte nicht festgestellt werden.

Die zwischen 0,761 und 0,772 liegenden Mittelwerte (Φ_{eff}) wurden bei Messungen am Tag erhalten. Erwartungsgemäß sind diese niedriger als die nach der Verdunklung gemessenen Werte (Φ_{max}).

Tab. 5.6: Maximale und durchschnittliche Nettphotosyntheseraten (NP) von *A. micrantha* bei unterschiedlichen Lichtintensitäten in Abhängigkeit der Bodensalzwerte und im Vergleich zu *A. hortensis* und *A. sagittata*:

| | NaCl-Konzentration des Bodens | Photosynthetisch aktives Licht [#] [$\mu\text{mol}_{\text{Quanten}}/\text{m}^2\text{s}$] | max. NP | Mittelwert der NP aller Messungen | Anzahl der Messungen ^{##} | halbmaximales photosynthetisch aktives Licht [$\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$] | Anstieg der Steigung der Geraden an Lichtkurve zw. 50 u. 400 [$\mu\text{mol}_{\text{Quanten}}/\text{m}^2\text{s}$] |
|---------------------------|-------------------------------|--|---|--|------------------------------------|--|---|
| | | | [$\mu\text{mol}_{\text{CO}_2}/\text{m}^2\text{s}$] ($\text{mg}_{\text{CO}_2}/\text{dm}^2\text{h}$) | [$\mu\text{mol}_{\text{CO}_2}/\text{m}^2\text{s}$] | | | |
| <i>Atriplex micrantha</i> | ohne NaCl | 1909 | 21,40 (33,9) | 17,73 +/- 2,68 | 5 | 200 | 0,024 +/- 0,003 |
| | 4 g/l | 1958 | 17,15 (27,1) | | 1 | 200 | |
| | 8 g/l | 1508 | 22,27 (35,2) | 16,61 +/- 4,42 | 5 | 200 | 0,030 +/- 0,003 |
| | 12 g/l | 1927 | 22,37 (35,3) | 14,59 +/- 4,82 | 5 | 200 | 0,027 +/- 0,004 |
| <i>Atriplex hortensis</i> | ohne NaCl | 1507 | 21,41 (33,8) | | 1 | 175 | 0,03 |
| <i>Atriplex sagittata</i> | ohne NaCl | 1963 | 21,20 (33,5) | | 1 | 250 | 0,023 |

[#] bei dem die maximale Nettphotosyntheserate gemessen wurde

^{##} von denen die beste zur Ermittlung der max. Nettphotosyntheserate gewählt wurde.

Tab. 5.7: Effektive und Maximale Quantenausbeute des PS II von *Atriplex micrantha* in Abhängigkeit von der Salzkonzentration des Substrates:

| Salzkonzentration des Substrates | Effektive Quantenausbeute Mittelwert | Maximale Quantenausbeute Mittelwert | Anzahl der Messungen |
|----------------------------------|--------------------------------------|-------------------------------------|----------------------|
| 0 g/l | 0,796 +/- 0,007 | 0,837 +/- 0,008 | 6 |
| 4 g/l | 0,784 +/- 0,007 | 0,827 +/- 0,009 | 6 |
| 8 g/l | 0,755 +/- 0,052 | 0,824 +/- 0,004 | 8 |
| 12 g/l | 0,772 +/- 0,020 | 0,826 +/- 0,008 | 7 |

5.5.2.3 Chlorophyllgehalte

Der Chlorophyllgehalt der Blätter von *Atriplex micrantha*-Pflanzen, die an Standorten mit unterschiedlichen Lichtverhältnissen gewachsen waren, wurde in Abhängigkeit der Blatthöhe bestimmt (s. Abb. 5.27). Außerdem wurden die relativen Chlorophyllgehalte und die Chlorophyllverhältnisse a/b verschiedener *Atriplex*-Arten gemessen (s. Tab. 5.8).

Der Chlorophyllgehalt und das Chlorophyllverhältnis a/b nahmen bei allen Pflanzen mit der Höhe des Blattes zu, weil die relative Beschattung eines Blattes entsprechend abnahm und junge Blätter meist höhere Chlorophyllgehalte haben als ältere.

Am sonnigen Standort war der Chlorophyllgehalt pro Quadratzentimeter am niedrigsten, das Chlorophyllverhältnis a/b war jedoch etwas höher als bei den halbschattigen oder schattigen Pflanzen, was dem normalen ökophysiologischen Verhalten entspricht (SITTE, 1991; OSMOND et al., 1980: 306 ff.).

Die maximalen und minimalen Konzentrationen mit unterschiedlichen Bezugseinheiten (Fläche, Feuchtgewicht, Trockengewicht), welche in Chlorophyllbestimmungen festgestellt wurden, sind in Tab. 5.8 aufgeführt. Besonders auffällig sind die Konzentrationsdifferenzen zwischen den Blättern der Schatten- und Sonnenpflanzen (zum morphologischen Unterschied s. 2.2.8).

Laut Literatur (OSMOND et al., 1980: 320) liegen die "normalen" Chlorophyllgehalte bei *Atriplex* zwischen 40 und 60 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$. Der maximal festgestellte Chlorophyll-Gehalt (Chl. a + b) von *A. aucheri* lag bei 47, von *A. micrantha* bei 66 und von *A. oblongifolia* bei 55 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$. Überdurchschnittlich war der Wert bei *A. prostrata* mit 81 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$, und unterschritten wurde er von *A. sagittata* mit 38 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$.

Tab. 5.8: Chlorophyllkonzentrationen verschiedener *Atriplex*-Arten mit den Bezugsgrößen Blattfläche [cm^2], Trocken- sowie Feuchtgewicht (TG bzw. FG) (Mittelwert aus n=2):
In Fettschrift: eine andere Messreihe zum stichprobenartigen Vergleich der Chlorophyllverhältnisse (a/b) in anderen *Atriplex*-Arten.

| Art | Chl. a [$\mu\text{g}/\text{cm}^2$] | Chl. b [$\mu\text{g}/\text{cm}^2$] | Chl. a [mg/ g _{TG}] | Chl. b [mg/ g _{TG}] | Chl. a [mg/g _{FG}] | Chl. b [mg/ g _{FG}] | Chl. a/b |
|-----------------------------------|---|---|----------------------------------|----------------------------------|---------------------------------|----------------------------------|-------------|
| <i>A. aucheri</i> (Schatten) | 37 | 10 | 8,23 | 2,24 | 1,58 | 0,43 | 3,68 |
| <i>A. aucheri</i> (Sonne) | 20 | 06 | 3,43 | 0,99 | 0,56 | 0,16 | 3,48 |
| <i>A. micrantha</i> (Schatten) | 51 | 15 | 10,28 | 3,08 | 2,22 | 0,66 | 3,34 |
| <i>A. micrantha</i> (Sonne) | 24 | 07 | 2,51 | 0,76 | 0,53 | 0,16 | 3,30 |
| <i>A. sagittata</i> (Schatten) | 29 | 09 | 4,13 | 1,23 | 1,24 | 0,37 | 3,36 |
| <i>A. sagittata</i> (Sonne) | 24 | 07 | 3,37 | 0,94 | 1,01 | 0,28 | 3,57 |
| <i>A. prostrata</i> (Schatten) | 62 | 19 | 11,05 | 3,34 | 1,98 | 0,6 | 3,31 |
| <i>A. oblongifolia</i> (Schatten) | 43 | 12 | 5,38 | 1,47 | 1,15 | 0,31 | 3,66 |
| <i>A. hortensis</i> (rot) | 14 | 03 | 4,20 | 0,77 | 0,71 | 0,13 | 5,48 |
| <i>A. hortensis</i> (grün) | | | | | 1,24 | 0,42 | 2,91 |
| <i>A. hortensis</i> (gelb) | | | | | 0,54 | 0,11 | 4,6 |
| <i>A. rosea</i> (C4-Pflanze) | | | | | 0,87 | 0,33 | 2,64 |
| <i>A. littoralis</i> | | | | | 0,8 | 0,26 | 3,03 |
| <i>A. tornabenii</i> | | | | | 1,37 | 0,45 | 3,04 |
| <i>A. hastata</i> | | | | | 1,53 | 0,49 | 3,10 |
| <i>A. patula</i> | | | | | 1,47 | 0,4 | 3,64 |

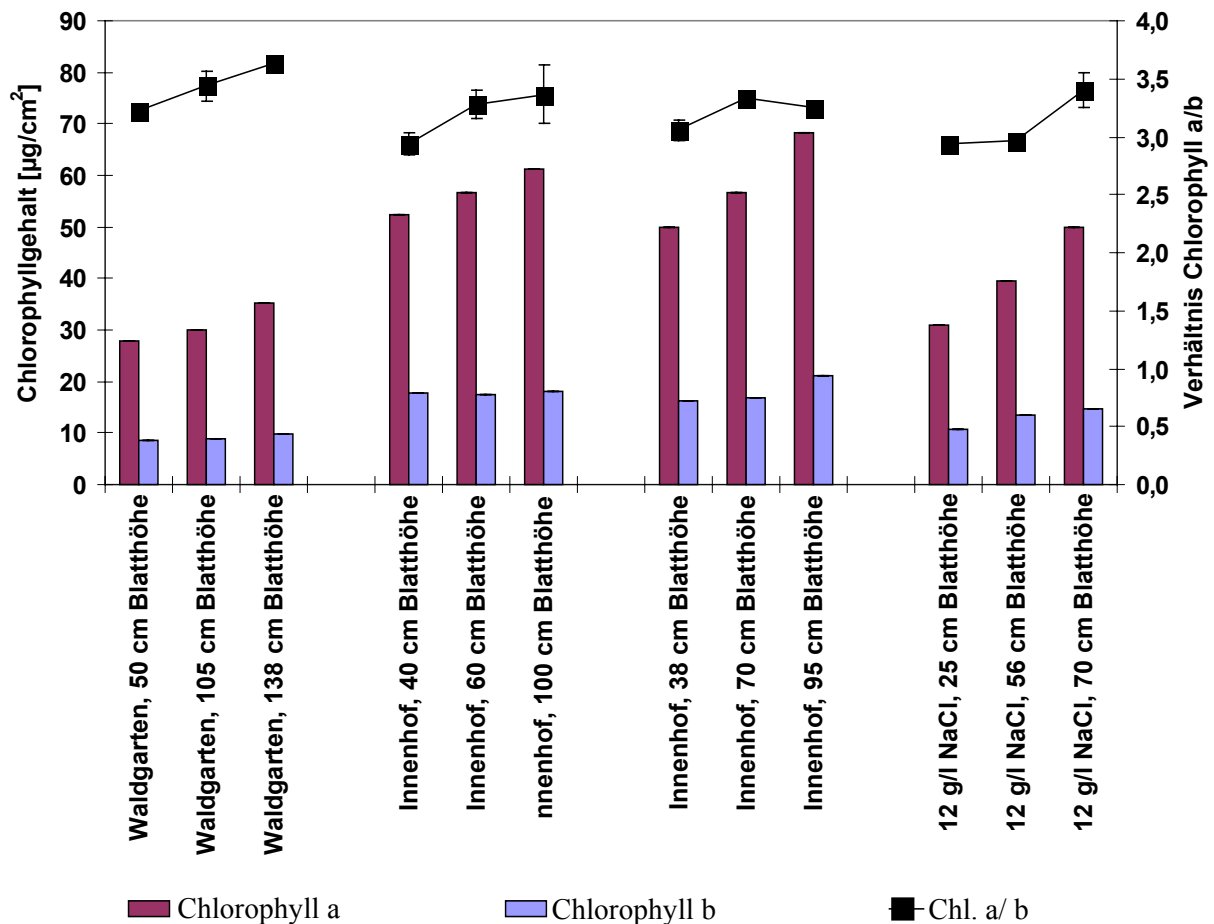


Abb. 5.27: Chlorophyllgehalte in Blattspreiten von *Atriplex micrantha*-Pflanzen, die an Standorten mit unterschiedlichen Lichtverhältnissen wuchsen.

Das Verhältnis Chl. a/b lag i.d.R. zwischen 3,3 und 3,68. Die vollrote Varietät der Gartenmelde wies jedoch mit 5,48 ein wesentlich höheres Verhältnis auf, was mit der starken Beta-lain-Färbung zusammenhängen könnte. Auch die durch Xanthin gelb gefärbte Varietät hatte ein höheres Verhältnis von 4,6. Die normal grüne Gartenmelde hatte hingegen neben der C4-Pflanze *A. rosea* (2,64) das niedrigste Verhältnis mit 2,91.

5.6 Wasserhaushalt

5.6.1 Bestimmung des Wassergehaltes von Laubblättern

Zur Beurteilung des Wasserhaushaltes von *Atriplex*-Arten unterschiedlicher Standorte wurde die Wasserbilanz anhand des Wassergehaltes der Laubblätter untersucht und miteinander verglichen. Dazu wurde an Blättern von verschiedenen *Atriplex*-Arten unterschiedlicher Standorte untersucht, wie hoch die Wassergehalte der Blätter beim Ernten waren („*Erntewassergehalte*“), wie stark diese absinken konnten („*Minimale Wassergehalte*“), ohne dass die Blätter geschädigt wurden („*kritisches Wassersättigungsdefizit*“), und wie hoch das Wasseraufnahmevermögen war („*Maximaler Wassergehalt*“).

5.6.1.1 Material

Folgende Arten wurden untersucht:

- 1. *A. micrantha*: Die Blätter stammten von Pflanzen,
 - a) die in 50-l-Pflanzkübeln auf einem schattenlosen Flachdach in Konkurrenz zu ca. 20 Pflanzen derselben Art wuchsen. Sie wurden bei Bedarf gegossen.
 - b) die in nährstoffreicher, tiefgründiger lehmiger Gartenerde, an mäßig schattigem Standort weitestgehend ohne künstliche Bewässerung wuchsen, und
 - c) die in einem 6-l-Blumenkasten, welcher mit salzangereichertem Bodensubstrat (6g/l NaCl) gefüllt war, gewachsen waren. Diese Kästen standen schattig, da sie überdacht waren, und wurden immer relativ feucht gehalten.
- 2. *A. sagittata*: Diese Laubblätter stammten von Pflanzen des Standortes 1b)
- 3. *A. aucheri*: Diese Laubblätter stammten von Pflanzen
 - I. des Standortes 1a)
 - II. des Standortes 1b)
- 4. *A. hortensis*: Die Laubblätter waren von Pflanzen des Standortes 1b). Weil bei dieser Art alle verfügbaren Laubblätter einer stattlichen Pflanze mit Flächeninhalten zwischen 8 und 248cm² verwendet wurden, wurden die Werte in drei Kategorien der Blattspalten-Flächen unterteilt, um die Messgrößen mit denen der durchschnittlich viel kleineren Blätter anderer Arten besser vergleichen zu können.

5.6.1.2 Methodik der Wassergehaltsbestimmung von Laubblättern

Von verschiedenen *Atriplex*-Arten wurden Laubblätter abgeschnitten und das Frischgewicht sowie die Blattflächen bestimmt. Bei Pflanzen, die aus dem Garten stammten, wurden die Blätter in den Morgenstunden geerntet und anschließend in verschlossenen Plastikbeuteln zum Ort des Auswiegens transportiert.

Anschließend wurden Blätter unterschiedlich lange Zeit flach und mit der Unterseite nach oben auf Papier gelegt, bis sie Anzeichen des Schlaffwerdens zeigten. Dann wurden die Blätter in eine feuchte Kammer mit den Stielen in Wassergefäße zur Aufsättigung gestellt. Ein Teil der Blätter wurde gleich nach der Ernte bis zur Gewichtskonstanz aufgesättigt und das Gewicht der Blätter in aufgesättigtem Zustand erneut bestimmt. Nach Trocknung der Laub-

blätter für ca. 12h bei 90°C wurde das Trockengewicht (T) ermittelt. Der Wassergehalt wurde nach Gleichung (1) berechnet.

Von den sich nach dem Welken wieder vollständig regenerierenden Blättern wurden etwa ein Drittel der Blätter, die den kleinsten *Minimalen Wassergehalt* (*Min. WG*) aufwiesen, zur Bestimmung des gemittelten *Minimalen WG*, des *Maximalen WG* (*max. WG.*) und des *Ernte-WG* herangezogen. Alle Angaben im folgenden Text beziehen sich also auf diesen Anteil der Blätter, die annähernd den Grenzbereich des maximalen Wasserverlustes angeben. Für die Berechnung des *Max. WG* wurden Blätter nach der Ernte in einer feuchten Kammer gleich aufgesättigt, im einem Falle, der *A. micrantha* vom Gartenstandort, wurde der *Max. WG* der schon gewelkten und wiederaufgesättigten Blätter verwendet, da dieser über dem der sofort aufgesättigten lag.

Bestimmung des Wassergehalts (WG):

$$(1) \quad \text{WG (\% TS)} = (F - T) / T * 100$$

T: Trockengewicht der 12h bei ca. 90°C getrockneten Blätter

F: (Feuchte-)Gewicht der Blätter

a) beim Ernten (= *Ernte-WG*),

b) nach dem Welken (= *Minimaler WG*) oder

c) nach Aufsättigung der Blätter in feuchter Kammer bis zur Gewichtskonstanz (= *Maximaler WG*)

Bestimmung der Blattflächen

Die Konturen der Laubblätter wurden auf Papier übertragen. Das Papiergewicht des Blattumrisses konnte anhand eines bekannten Flächen-Gewichtsverhältnisses in die jeweilige Laubblatt-Fläche umgerechnet werden.

Berechnung des Flächen-zu-Trockensubstanz-Quotienten:

$$(2) \quad \text{Blattfläche / Trockengewicht} = [\text{cm}^2 / \text{g}_{\text{TS}}]$$

Berechnung des Ernte- zu Trockengewicht-Quotienten:

Dieser Quotient wurde alternativ zum Flächen-zu-Trockensubstanz-Quotienten angegeben, wenn keine Flächeninhalte der Blätter vorlagen (s. Abb. 5.30).

$$(3) \quad = F / T [\text{g/g}]$$

Berechnung des Kritischen Wassersättigungsdefizits (*KSD*):

Das *Kritische Sättigungsdefizit* gibt den Bereich des Sättigungsdefizites an, ab dem eine Wiederaufsättigung nur noch bei 80–90% des anfänglichen Sättigungsgewichts beträgt.

$$(4) \quad \text{KSD [\%]} = 100 - \frac{\text{Max. WG} - \text{Min WG}}{\text{Max. WG}} * 100$$

5.6.1.3 Ergebnisse und Diskussion

A. aucheri

Der kleinste *Minimale WG* der Laubblätter war bei den *A. aucheri*-Blättern der Kübelpflanzen auf dem Flachdach festzustellen. Diese Blätter waren schon äußerlich erkennbar an Trockenheit adaptiert: sie waren skleromorph, hatten eine kleine Spreitenfläche ($7,5 \pm 1,4 \text{ cm}^2$, s. Abb. 5.28), besaßen auf der Blattoberseite einen lichtreflektierenden Glanz und auf der Unterseite eine dicke weiß-filzige Unterseite, welche vermutlich die Wasserverdunstung herabsetzt; außerdem waren die Blatthälften rinnenartig zusammengeneigt. Der Flächen-zu-Trockensubstanz-Quotient war zudem der niedrigste, d.h. die Blätter wiesen einen hohen Feststoffgehalt (Summenwert aus organischen und anorganischen Stoffen) auf (vgl. Abb. 5.28). Der *Max. WG* war hingegen etwa so hoch wie der Wert der Gartenpflanze; er lag jedoch noch etwas über dem anderer Pflanzen, bei ca. 750%. Das kritische Sättigungsdefizit lag hier mit 17,8% sehr niedrig (s. Abb. 5.29).

Im Vergleich dazu waren die Blätter der Gartenpflanzen von *A. aucheri* morphologisch erkennbar weniger auf Trockenstress eingestellt: sie hatten größere Blätter ($62 \pm 14 \text{ cm}^2$), keinen Glanz, und die Blätter waren nicht rinnenartig zusammengeneigt, nur leicht konkav gebogen. Messungen ergaben einen größeren Flächen-zu-Trockensubstanz-Quotienten (228 ± 20), und der *Min. WG* lag um den Faktor 2,4 über dem der Blätter der Dachpflanzen (s. Abb. 5.29). Das *KSD* betrug 43,1%.

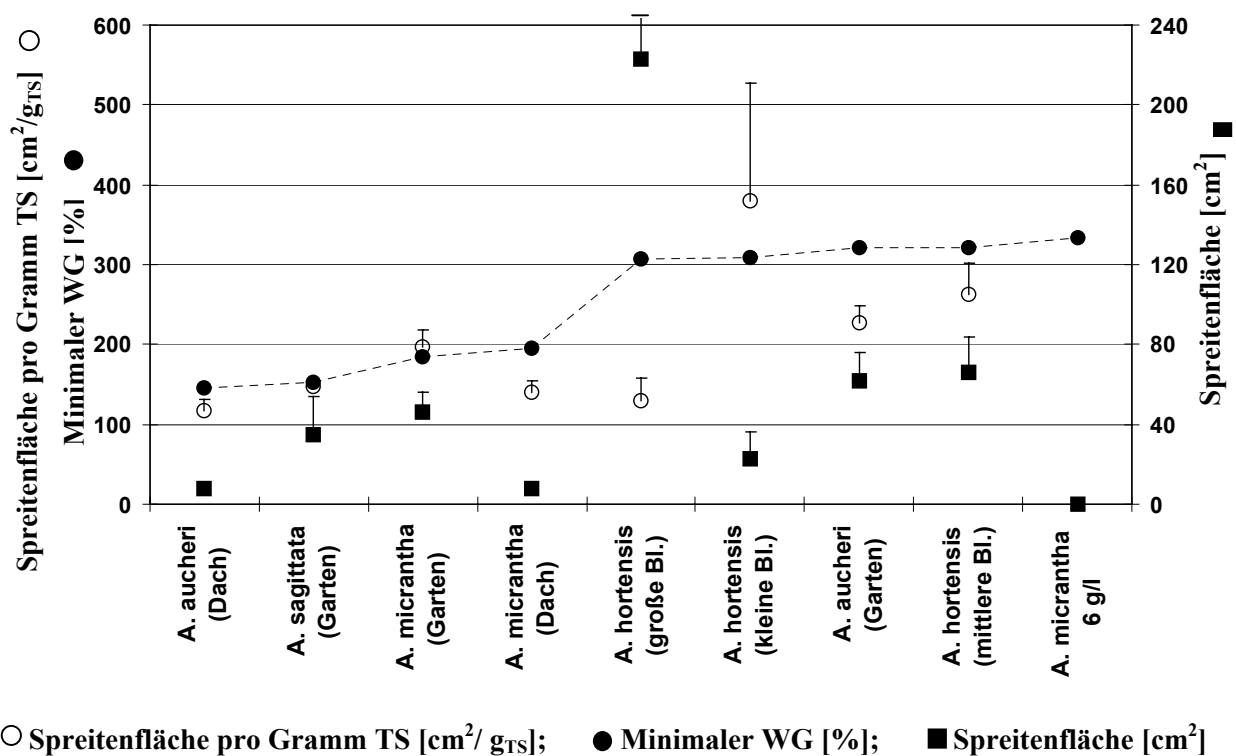


Abb. 5.28: Zusammenhang von Spreitenfläche, der Spreitenfläche pro Gramm Trockensubstanz (TS) und *Minimalem Wassergehalt* mit den Standortgegebenheiten verschiedener *Atriplex*-Arten.

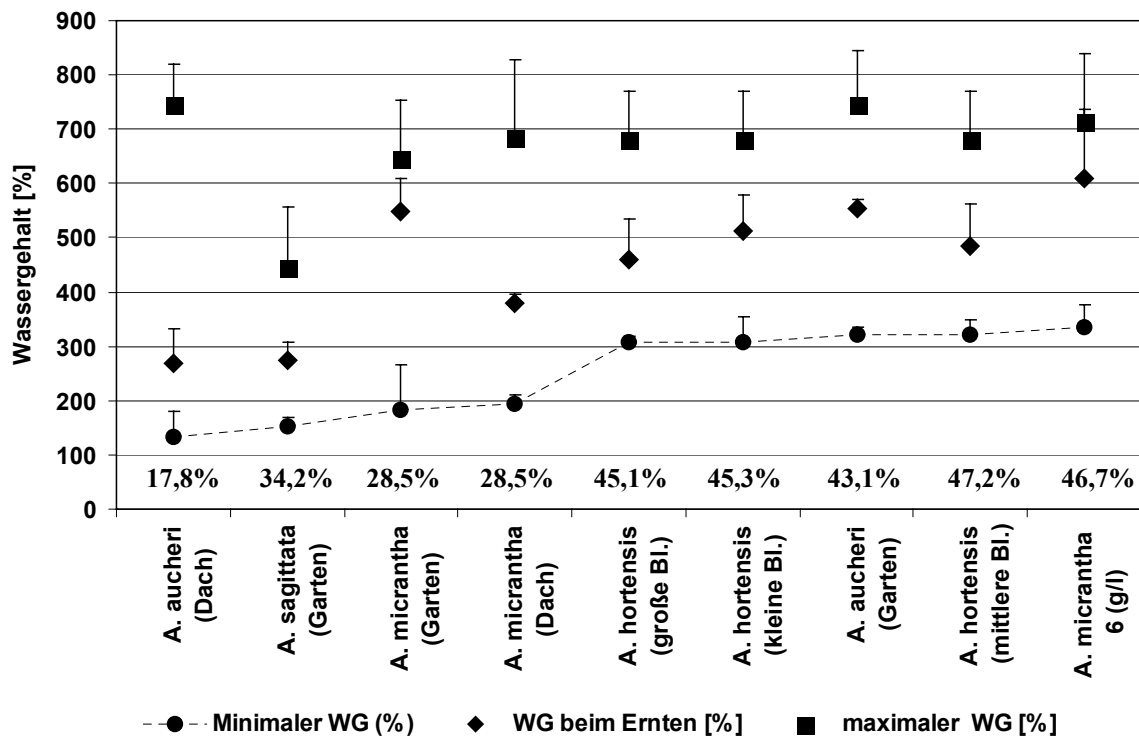


Abb. 5.29: Minimaler und Maximaler Wassergehalt sowie Wassergehalt bei der Ernte von Blättern verschiedener *Atriplex*-Arten unterschiedlicher Standorte. Bei *A. hortensis* wurde nach Spreitenflächen unterteilt. Das Kritische Wassersättigungsdefizit (KSD) ist in Prozent angegeben.

Atriplex sagittata

Atriplex sagittata weist regelmäßig auch an nicht besonders trockenen Standorten, eine glänzende Blattoberfläche auf (ein dt. Name: „Glanzmelde“!), hat weißlich beschülfernte Unterseiten und ihre Blattspreiten sind konkav, die obersten auch rinnenartig zusammengeneigt. Der *Min. WG* von 153 +/- 16% (Abb. 5.29) ergänzt die morphologische Feststellung einer relativ hohen Trockenanpassung. Auch ist der Quotient aus Spreitenflächen zu Trockensubstanz klein. *A. sagittata* hat einen wesentlich niedrigeren *Max. WG* als die anderen Arten, auch liegen der *Ernte-* und *Min. WG* ebenfalls sehr niedrig, ohne dass die untersuchten Blätter von einem Trockenstandort stammten. Die Messergebnisse sind in Übereinstimmung mit der Beobachtung, dass die Blattspreiten der *A. sagittata* immer als dünn und formstabil und nie, auch nicht annähernd als fleischig anzusprechen sind, was gegen die Fähigkeit spricht, viel Wasser in stärkerem Maße speichern zu können. Das *KSD* liegt mit 34,2% relativ niedrig.

Atriplex hortensis

Die *Gartenmelde* wurde, wie ihr Name schon andeutet, u.a. ihrer salatartigen Blätter wegen als Gemüsepflanze verwendet. Der *Max. WG*, zu dessen Ermittlung mittelgroße Blätter verwendet wurden, lag mit 680 +/- 89% im Bereich von dem der *A. micrantha*, deren Blätter ebenfalls etwas fleischig werden können.

Die Laubblätter von *A. hortensis* wurden wegen ihrer Heterogenität in drei Größenkategorien eingeteilt. Unabhängig davon war der *Min. WG* jedoch ähnlich (307 +/- 12%, 308 +/- 46%, 321 +/- 29%), ähnlich hoch auch wie der *Min. WG* von *A. aucheri*-Gartenblättern. Umgekehrt proportional zur Fläche verhielt sich der Flächen-zu-Trockensubstanz-Quotient (groß: 129 +/- 29; mittel: 262 +/- 39; klein: 363 +/- 126, s. Abb. 5.28) und der *Ernte-WG* (groß: 461 +/- 74; mittel: 485 +/- 77; klein: 513 +/- 65, s. Abb. 5.29). Kleinere Blattgrößen weisen somit relativ mehr Fläche pro Trockensubstanz auf als die größeren und haben einen höheren *Ernte-WG*.

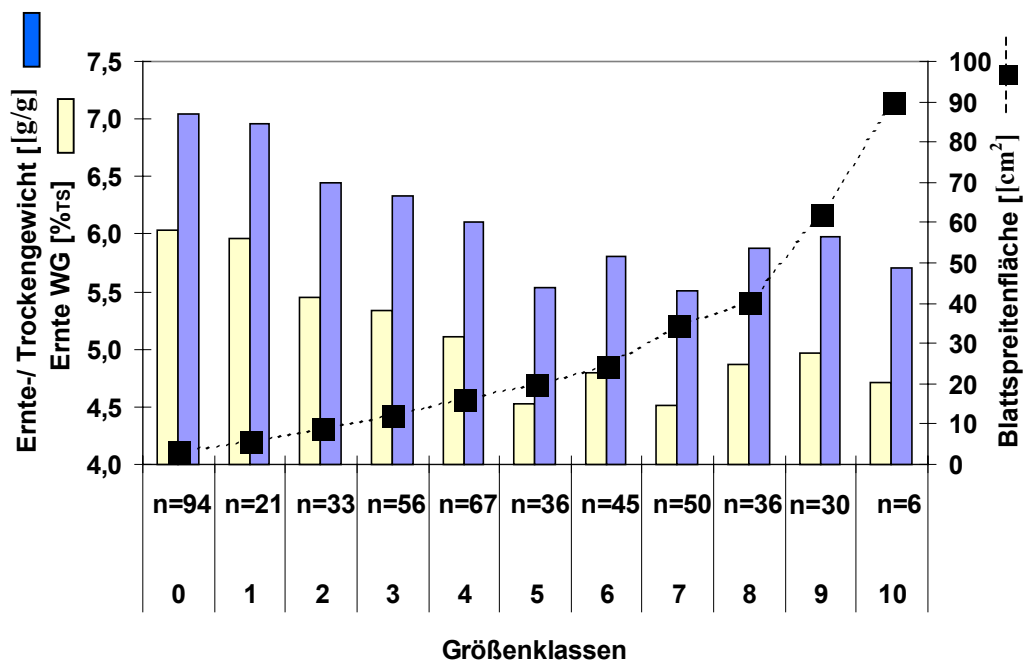


Abb. 5.30: Zusammenhang von Blattfläche mit aktuellem Wassergehalt (=Ernte-WG) sowie mit dem Quotienten aus Frisch- und Trockengewicht zweier *Atriplex micrantha*-Pflanzen (Summenwert).

Atriplex micrantha

In Abb. 5.30 ist der Zusammenhang von Spreitenfläche und *Ernte-WG* bzw. des Erntegewichts pro Gramm Trockengewicht von zwei *Atriplex micrantha*-Pflanzen eines Gartenstandortes, die gleichzeitig geerntet wurden, dargestellt. Wie bei *A. hortensis* besteht auch hier ein umgekehrt proportionaler Zusammenhang von *Ernte-WG* und Blattfläche.

Von *A. micrantha* können drei Standorte verglichen werden:

Die Blätter vom Standort „Dach“ hatten, ähnlich wie die Blätter von *A. aucheri* des gleichen Standortes: kleine Blätter ($7,8 \pm 1,9 \text{ cm}^2$), einen kleinen Flächen-zu-Trockensubstanz-Quotienten ($140 \pm 14 \text{ cm}^2/\text{g}$) und einen relativ niedrigen *Min. WG* ($195 \pm 16\%$) (s. Abb. 5.30). Das *KSD* lag bei 28,5% und war etwa gleich wie das der Gartenpflanzen.

Die Blätter vom Standort „Garten“ waren größer ($46 \pm 10 \text{ cm}^2$) und hatten einen größeren Flächen- zu-Trockensubstanz-Quotienten ($197 \pm 22 \text{ cm}^2/\text{g}_{\text{TS}}$) als die Blätter vom Standort „Dach“; der *Min. WG* war jedoch ähnlich niedrig

Im Gegensatz zu den anderen Standorten, lag der *Min. WG* der Blätter des salzigen Standortes (6 g/l Boden) deutlich höher, er war der höchste der Messreihe. Das *KSD* war mit 46,7% eines der höchsten. Dies könnte damit zusammenhängen, dass durch verstärkte Aufnahme osmotisch wirksamer Stoffe, v.a. Ionen, als Gegenstrategie zu dem salzbedingt erniedrigten Wasserpotential des Bodensubstrates (vgl. FLOWERS et al., 1977; KLAGGES, 1994; WANG et al., 1997), die Zellsaftkonzentration bei Wasserverlust leicht toxische Werte erreicht werden. Vorteil für die Pflanze ist hierbei jedoch, dass die Wasserabgabe verlangsamt wird, was sich in der länger dauernden Zeit bis zum Eintritt des Welkens bei der Versuchsdurchführung äußerte. Außerdem ist wegen der Ionen-Akkumulation auch der *Ernte-WG* der Blätter sehr hoch, wenn im Bodensubstrat genügend Feuchtigkeit ist, was hier anscheinend der Fall gewesen war.

5.6.1.4 Zusammenfassung

Atriplex micrantha und *aucheri* zeigen morphologische Trockenanpassungen an entsprechend trockenen und sonnigen Standorten, sog. Sonnen- bzw. Schattenpflanzen. Physiologisch treten auch modifikatorische Anpassungen an Trockenstress auf, welche sich in einem höheren Kritischen Wassersättigungsdefizit ausdrücken. Diese Arten können aufgrund ihrer Anpassungsfähigkeit auch zentralasiatische Halbwüsten besiedeln.

A. sagittata weist auch an nicht explizit trockenen oder sonnigen Plätzen Glanz und unterseitige Beschülferung sowie Einwölbung der Blattspreiten auf, um Wasserverlust zu vorbeugen, auch sie hat einen relativ niedrigen *KSD* (34,2%), wodurch sie ebenfalls befähigt ist, trockene Regionen wie z.B. den pannonischen und pontischen Raum bis nach Zentralasien zu besiedeln. Allerdings hat sie ein geringeres Wasserspeichervermögen als *A. micrantha* und *A. aucheri*, was ein Hinweis darauf ist, dass diese Art nicht die Wildform der Gartenmelde ist, sondern *A. aucheri*.

A. hortensis ist weniger gut an Trockenheit angepasst: sie bildet keine Sonnenpflanzen aus, und auch physiologisch erträgt sie keinen so starken Wasserverlust wie die anderen *Atriplex*-Arten, was als ein Grund dafür gewertet werden kann, dass sie, wenigstens in heißeren Klimaten, auf die Bewässerung durch den Menschen angewiesen ist.

5.6.2 Bestimmung des Querschnitts der Wasserleitungsbahnen im Blattstiel

Da die Wasserversorgung der Blattspreiten über den Blattstiel erfolgen muss, ist der Querschnitt der Wasserleitungsbahnen (das Xylem) in diesen ausschlaggebend für die ausreichende Nachlieferung von durch Transpirationsvorgänge verloren gegangenem Wasser. Deshalb wurden Blätter verschiedener *Atriplex*-Arten auf den Zusammenhang von Blattspreitenfläche und Stiel- bzw. Xylem-Querschnitt untersucht.

5.6.2.1 Material und Methoden

Das Xylem lässt sich durch 1-2 minütiges Einwirken von konzentrierter HCl auf dünne Blattstiel-Querschnitte und nachfolgender Färbung mit Phloroglucinlösung (96% Ethanol) tiefrot anfärben. Anhand von Photoaufnahmen bei kleinen Vergrößerungen mit einer Stereolupe (50x Vergr.) kann über das Papiergewicht der Querschnitts- und Xylemflächen das Verhältnis der Flächen zueinander und mit Hilfe des Vergrößerungsfaktors (Objekt – Lupe – Dia – Abzug) der Flächeninhalt von Stiel- und Xylem-Querschnitt ermittelt werden.

5.6.2.2 Ergebnisse und Diskussion

In Abb. 5.31 ist der Zusammenhang zwischen Blattspreitengröße und dem Quotienten aus Stielquerschnitt und Spreitenfläche und dem Quotienten aus Xylem-Fläche und Spreitenfläche dargestellt.

Tendenziell nimmt mit Vergrößerung der Spreitenfläche der Querschnitt nicht in gleichem Flächenverhältnis zu – d.h. er nimmt absolut zwar zu, relativ aber ab. Ebenso verhält es sich mit der Querschnittsfläche der Xylem-Bündel.

Die weitaus kleinsten Quotienten (logarithmische-Skalierung!) haben die großen Blattspreiten der Gartenmelde, was auf eine schlechtere Wasserversorgungsmöglichkeit der Blätter hindeutet.

Die kleinen Spreiten von *A. oblongifolia* und *A. micrantha* haben die größten Quotienten (Xylemfläche zu Spreitenfläche und Stielquerschnittsfläche zu Spreitenfläche); dies deutet auf eine bessere Wasserversorgung hin, womit der aus Abb. 5.30 entnommenen Zusammenhang von ansteigendem aktuellem Wassergehalt mit abnehmender Spreitenfläche erklärt werden kann: größere Blattflächen erleiden leichter Wasserdefizite, u.a. weil sie weniger gut mit Wasser versorgt werden als kleine.

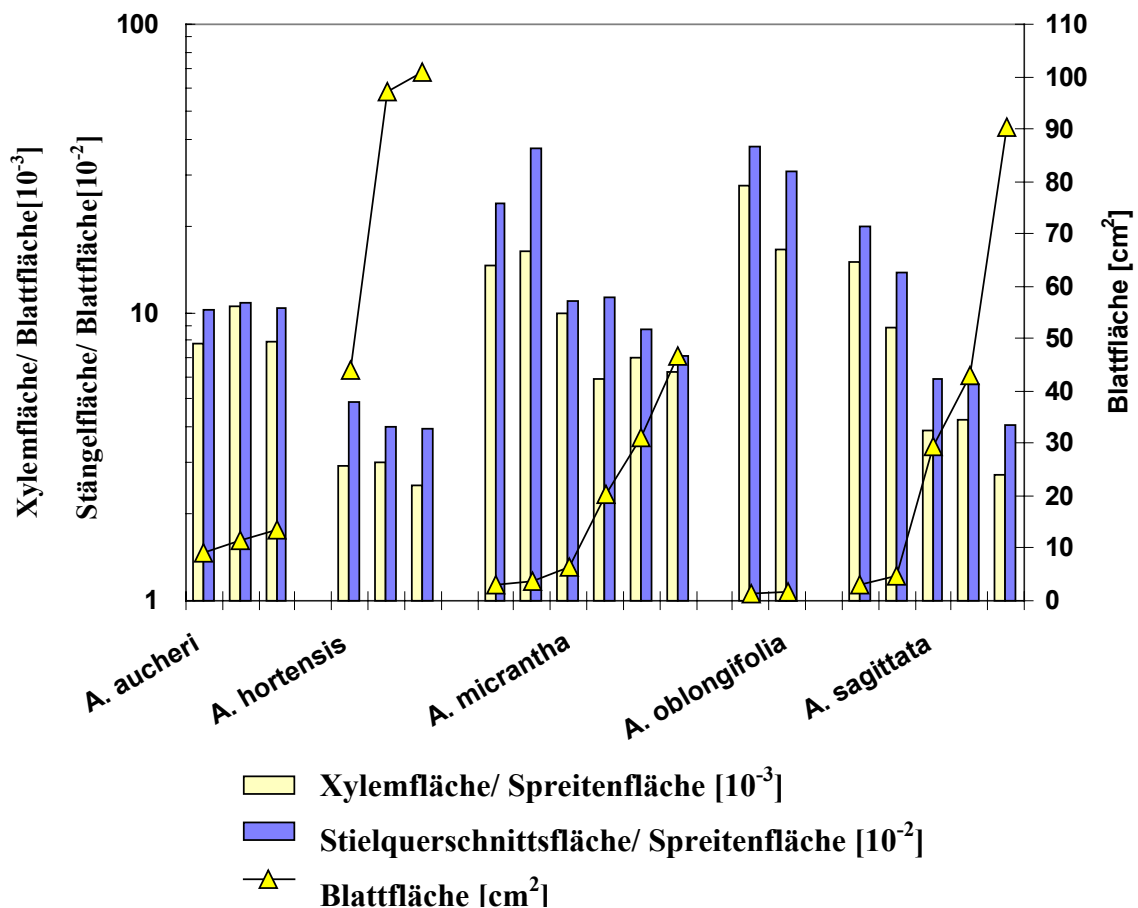


Abb. 5.31: Zusammenhang von Blattspreitenfläche mit dem Stielquerschnitt und der Xylemfläche bei verschiedenen *Atriplex*-Arten.

5.7 Einfluss der „Ernährung“ auf die Ausbildung von schwarzen und braunen Samen

In der Literatur (z.B. COHN 1913) wurde das Verhältnis, in dem schwarze (s) und braune (b) Samen bei der Gattung *Atriplex* ausgebildet wurden, auf den „Ernährungszustand“ der Pflanze zurückgeführt. Danach führt ein nährstoffreicher Boden und weiter Pflanzabstand zur Ausbildung von mehr braunen Samen, nährstoffarmer und enger Pflanzabstand zu mehr schwarzen.

5.7.1 Material und Methode

Es wurden anhand von Art, Größe und Gewicht und dem Zahlenverhältnis der Samen verschiedener Standorte untersucht, inwieweit sich Hinweise auf einen Zusammenhang von Kulturbedingungen und Früchteausbildung ergeben. Die Zahlenwerte sind in Tab. 5.9 verzeichnet. Die Versuchspflanzen wurden an verschiedenen Standorten und in unterschiedlich stark gedüngten Substraten gleichen Standorts kultiviert:

Es wurden 50-Liter-Pflanzkübel verwendet, welche alle auf dem Flachdach des Museums ohne Beschattung standen. Es wurden folgende Erd- bzw. Düngeransätze zubereitet:

- Ansatz „Sand“: ein Kübel wurde mit Lehmboden und Sand im Verhältnis 1:3 befüllt. Es erfolgte keine zusätzliche Düngung.
- Ansätze „ohne Dünger“ (ohne Dü), „Dünger 1“ (Dü-1) und „Dünger 2“ (Dü-2) bestanden aus einer Mischung von Lößlehm, Sand und Kompost im Verhältnis 9:1:1. Zusätzlich wurde mit Düngerstäbchen („DEHNER Düngerstäbchen“, DEHNER, Linz) mit der Zusammensetzung 10% N, 5,7% P₂O₅ (wasserlösliches Phosphat), 3% K₂O (wasserlösliches Kaliumoxid) und 10% organische Substanz zugefüttert. Im Ansatz Dü-1 wurden jeweils 20 Stäbchen mit einer Gesamtstickstoffmenge von 1,5g bzw. 0,86g P₂O₂ und in Ansatz Dü-2 die doppelte Anzahl in die oberste Substratschicht zwischen die Pflanzen gesteckt.

5.7.2 Ergebnisse und Diskussion

5.7.2.1 *Atriplex hortensis*

Das Verhältnis von vertikaler (v) und horizontaler (h) Samenbildung variierte bei *A. hortensis* stark, zwischen 0,95 (v/h) und unendlich (keine horizontalen Samen). Besonders die Pflanzen, welche im Pflanzkübel ohne Dünger gewachsen und durch Läusebefall stark geschädigt waren. Bei ihnen war die gesamte Samenbildung stark herabgesetzt. Das Verhältnis lag bei 13,75 (v/h) oder höher, oder es wurden nur vertikale Samen gebildet! Ausschließlich horizontale Samen wurden dagegen nie auf einer Pflanze angetroffen.

Bis auf die vollrote *A. hortensis* war bei den Gartenmelde unter den horizontalen Samen höchstens jeder zehnte Samen ein brauner. Bei der vollroten Melde war das Verhältnis 2:1 [s/b].

Größte Vorblätter und Samen bildeten die halb- und vollrote Varietät aus.

Die vertikalen Früchte bestanden aus deutlich mehr braunen als schwarzen Samen (s/b: zwischen 0,1 und 0,6).

Keine vermehrte Bildung schwarzer Samen konnte an den Pflanzen ohne Dünger festgestellt werden (s/b: 0,2). Eine Erklärung hierfür ist einerseits die offensichtlich geringe Neigung von *A. hortensis*, schwarze vertikale Samen auszubilden, andererseits wurden weniger Früchte

ausgebildet als für Pflanzen dieser Größe zu erwarten gewesen wäre. Deshalb war die Nährstoffversorgung der wenigen Früchte vielleicht günstiger, eine Feststellung, die auch COHN (1913) getroffen hat.

5.7.2.2 *Atriplex sagittata*

Das Verhältnis von vertikaler und horizontaler Samenbildung variierte bei *A. sagittata* zwischen 1,7 und 10,9 (v/h). Die größten Werte hatten hierbei die Pflanzen, welche in Pflanzkübeln auf dem Dach herangewachsen waren, wobei die Applikation ansteigender Düngermengen sich nicht in einer fallenden oder steigenden Reihe der Zahlenverhältnisse widerspiegelte (ohne Dü: 9,7 (v/h); Dü-1: 8,0; Dü-2: 10,9). Dennoch scheinen sich die ungünstigeren Umweltbedingungen bei der Dachkultivierung, die sich in Wurzelraumbegrenzung, stärkere Erwärmung, keinen Schatten, höherer Wasserverlust etc. äußern, auf eine vermehrte Ausbildung schwarzer Samen hin auszuwirken im Vergleich zu den im Garten oder an Wildstandorten gewachsenen Pflanzen.

Unter den horizontalen Samen aller untersuchten Standorte befanden sich ausschließlich schwarze Samen – unter den vertikalen befanden sich zumeist mehr schwarze als braune Samen (s/b: zwischen 0,9 und 5,6), auch bei den Pflanzen mit guten Bodenbedingungen! Im Vergleich dazu war das größte Verhältnis schwarzer zu brauner Samen bei den Gartenmelden viel niedriger – es betrug 0,4 (s/b).

Die Samengrößen waren ähnlich denen der grünen Gartenmelde: die braunen Samen waren die größten, die vertikalen schwarzen waren kleiner, am kleinsten waren die horizontalen schwarzen.

5.7.2.3 *Atriplex micrantha*

Etwa die Hälfte der Proben bestand anteilig aus mehr braunen Samen, die andere Hälfte aus mehr schwarzen Samen (s/b: 0,23; 0,29; 0,38; 0,49; 0,76; 1,05; 1,42; 2,02; 2,2). In dem Pflanzkübel mit dem geringsten Wasserspeichungsvermögen und dem kleinsten Humusanteil, der Sandkultur, wurden doppelt so viele schwarze wie braune Samen angelegt. Im stickstoffreicheren Dü-2-Ansatz war das Verhältnis etwas größer (s/b: 2,2), außerdem fielen die Samengrößen dort ein wenig kleiner aus als bei der Sandkultur.

In den Salzversuchen stieg der Anteil schwarzer Samen mit der Salzkonzentration an: 2g/l NaCl: 0,38, 6g/l: 0,49, 10g/l: 1,05.

Bei den Sammlungen an zwei Wildstandorten, an denen die Pflanzen auch sehr hoch gewachsen waren, war der Anteil brauner Samen am größten, größer noch als die im Garten gewachsenen Pflanzen (gute Bodenverhältnisse!).

Offensichtlich hat der Nährstoffgehalt des Bodens auf die Samenbildung von *A. micrantha* keinen Einfluss. Hingegen führen insgesamt ungünstige Umweltbedingungen, wie sie bei der Dachkultivierung auftraten (s. 5.7.2.2), oder eine Erhöhung der Ionen-Konzentration im Boden zu vermehrter Bildung von schwarzen Samen. Die Neigung, dies zu tun, ist bei *A. micrantha* weniger stark ausgeprägt als bei *A. sagittata*.

5.7.2.4 *Atriplex aucheri*

A. aucheri hat neben der voll- und halbroten Gartenmelde die größten Vorblätter (Vbl.), welche aber im Gegensatz zu diesen ovaler sind (Vbl.-höhe/ Vbl.-breite: 1,28). Einige sehr große Vorblätter bildet sie auch bei Kultivierung im Sand-Pflanzkübel aus. Es scheint, dass sie wie *A. hortensis* verhältnismäßig weniger schwarze als braune Samen ausbildet (s/b: 0,47). Mit ihr hat sie außerdem gemeinsam, hellbraune (goldgelbe) Samen auszubilden.

5.7.3 Zusammenfassung

Ein Zusammenhang von Nährstoffversorgung, insbesondere der Stickstoffversorgung und der Ausbildung von schwarzen und braunen Samen konnte nicht festgestellt werden. Jedoch führten die Umweltbedingungen, die am Standort der Pflanzkübel auf dem Museumsdach herrschten (Vollsonne, begrenzter Wurzelraum, starke Erwärmung, höherer Wasserverlust) oder erhöhte Ionen-Konzentrationen im Substrat zur vermehrten Ausbildung schwarzer Samen. Die Neigung, einen relativ großen Anteil brauner Samen hervorzubringen, ist primär von der Art und nur in gewissem Rahmen von den Umweltbedingungen abhängig. Deshalb lässt sich das Verhältnis von schwarzen zu braunen Samen auch als Bestimmungsmerkmal verwenden (vgl. 2.3).

5.8 Auftreten und Verteilung vertikaler und horizontaler Samen

Das Hauptmerkmal der Sektion *Dichospermum*, zu der *A. hortensis*, *A. sagittata* und *A. aucheri* gehören, ist die Ausbildung von vertikalen, d.h. zwischen zwei Vorblättern eingeschlossenen, und horizontalen, d.h. in einem 5 teiligen Perianth sitzenden, Samen (s. 2.1.1 und Abb. 5.32). Die Frage war, das Auftreten und die Verteilung vertikaler und horizontaler Samen innerhalb der Pflanze zufällig oder durch die Pflanzenhöhe oder den Standort bedingt ist.



Abb. 5.32: Verschiedene Samentypen bei *Atriplex hortensis* (links in noch grünem, rechts in reifem Stadium), **a**: schwarzer horizontaler Samen in Perianth, **b**: brauner vertikal stehender Samen in Perianth (selten!), **c**: vertikaler (vermutlich brauner) Samen in Vorblätter eingeschlossen.

5.8.1 Methoden

Verschiedene Samenformen (horizontale und vertikale Samen) der einzelnen fruchtenden Äste wurden abgezählt. In Abb. 5.33 sind Diagramme dargestellt, in denen der Anteil vertikaler Samen von *Atriplex hortensis* gegen die relative Asthöhe aufgetragen ist. Die Gesamtzahl der Samen pro Ast ist durch die Blasenfläche angegeben. Als Flächenstandard dient die Blase mit der Beschriftung „100“, welche der Anzahl von 100 Samen entspricht.

Weil die apikalen fruchttragenden Rispenäste sehr eng stehen, kurz sind und jeweils nur wenige Samen tragen, sind deren Samenanzahl und das Samenverhältnis in *einer* Blase zusammengefasst, die bei dem Abszissenwert „1“ dargestellt ist. Die Prozentzahl in der linken unteren Ecke der Diagramme gibt den Anteil aller vertikaler Samen *einer* Pflanze an, inklusive der während des Zählvorgangs abgefallenen und keinem Ast konkret zuordenbaren Samen.

5.8.2 Ergebnisse

Man kann in den Graphen der Abb. 5.33 erkennen, dass der Anteil der vertikalen Samen innerhalb der einzelnen Pflanzen um bis zu 30% variieren kann; z.T. nimmt der Anteil horizontaler Samen kontinuierlich mit der Pflanzen-Höhe ab (s. Abb. 5.33 f), z.T. ändert sich das Verhältnis aber sprunghaft von Ast zu Ast (s. 5.34. b, c und e).

Innerhalb der untersuchten Pflanzen war im apikalen Teil der samentragenden Rispenäste der Anteil an vertikalen Samen überdurchschnittlich hoch. Nur in der vollroten Gartenmelde (s. Abb. 5.33 f) lag er unter dem Durchschnitt.

Die durchschnittlichen Anteile vertikaler Samen der ganzen Pflanzen lagen zwischen knapp 60 und 95%.

Vertikale wie auch horizontale Samen können eine braune oder schwarze Testa besitzen. Dies wurde bei den beiden Melden aus dem Garten, die in Abb. 5.33 d) und e) dargestellt wurden, untersucht (diese Daten nicht gezeigt). In d) betrug der durchschnittliche Anteil brauner Samen an den horizontalen 40%, in e) dagegen nur 7%. In d) konnten die braunen horizontalen Samen ausschließlich im Bereich bis zur relativen Pflanzenhöhe von 0,76 gefunden werden, in e) ausschließlich oberhalb 0,80.

5.8.3 Zusammenfassung

Es lässt sich kein eindeutiger Zusammenhang zwischen dem Auftreten horizontaler bzw. vertikaler Samen und dem Standort der Pflanzen erkennen. Die Lage der Rispen in Bezug auf die Pflanzenhöhe hat keinen großen Einfluss, jedoch scheinen die höher gelegeneren Rispenäste meist einen etwas größeren Anteil vertikaler Samen auszubilden als die unteren.

Wie in 5.7.2.1 festgestellt, werden jedoch bei Schwächung der Pflanzen durch starken Läusebefall keine horizontalen, sondern nur vertikale Samen ausgebildet. Ausschließlich horizontale Samen wurden nie angetroffen. Der überwiegende Anteil der Samen einer Pflanze besteht aus vertikalen; bisweilen können an einzelnen Rispenäste mehr horizontale als vertikale Samen angetroffen werden.

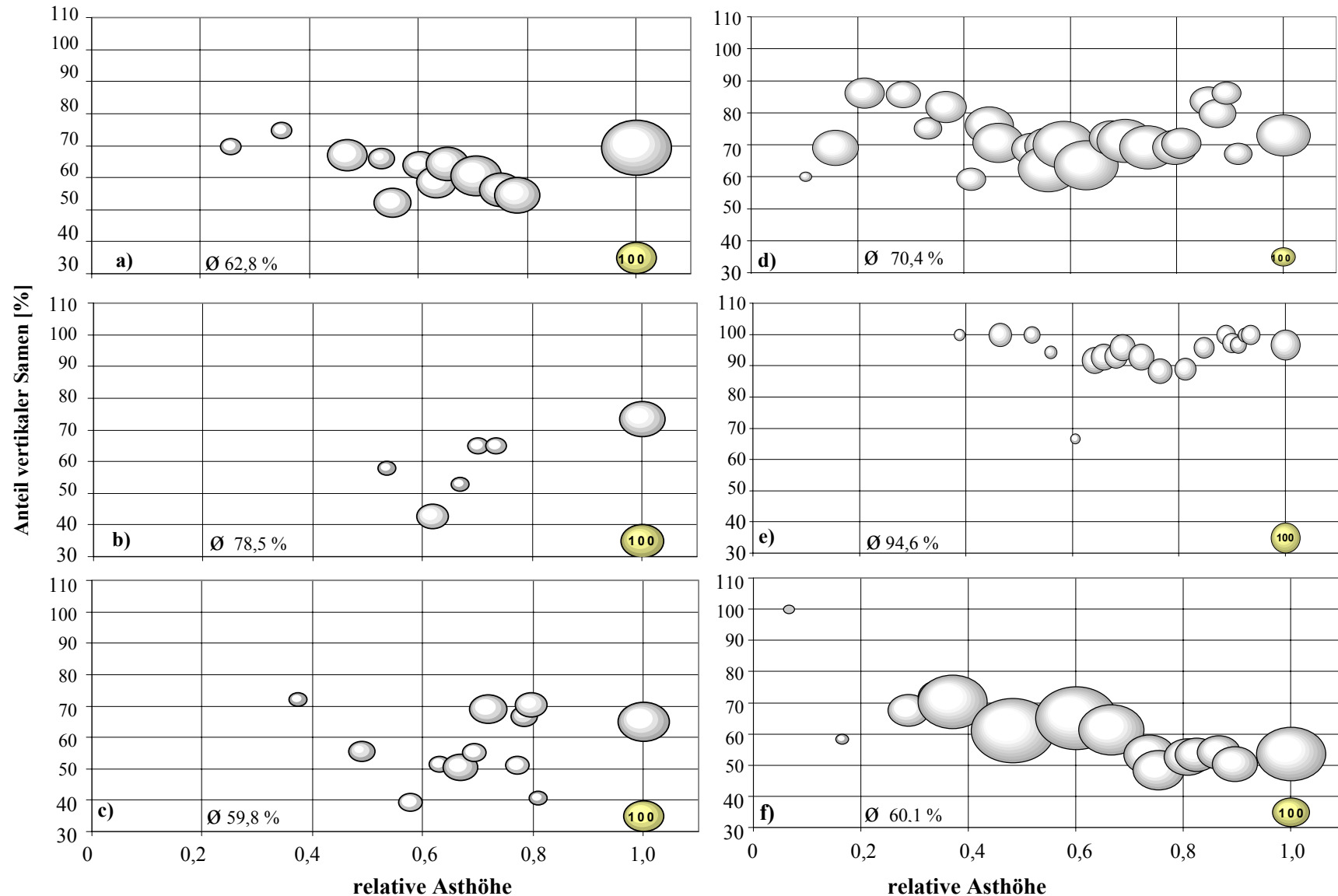


Abb. 5.33: Darstellung der Anzahl der Samen und des Verhältnisses vertikaler und horizontaler Samen der Äste von *Atriplex hortensis*-Pflanzen in Abhängigkeit der relativen Asthöhe.

Wuchsorte und Größenangaben der Pflanzen: *A. hortensis* (grüne Var.): 1. Pflanzkübel auf Dach (Dünger 2): **a)** 60cm, **b)** 98cm, **c)** 78cm; 2. Gartenstandort **d)** 235cm, **e)** 170cm; *A. hortensis* (vollrote Var.): Gartenstandort **f)** 170cm. Blase mit der Zahl „100“: Flächenstandard für die Samenanzahl; Prozentangabe links unten: durchschnittlicher Anteil vertikaler Samen aller Samen *einer* Pflanze.

Tab. 5.9: Größen und Verhältnisangaben der Samen verschiedener *Atriplex*-Arten:

| | <i>A. hortensis</i> Durchschnr [#] | (ohne Dü) Max.## | <i>A. hortensis</i> D | (Dü 2) M | <i>A. hortensis</i> D | (Garten) M |
|---|--|------------------------|----------------------------------|-------------|----------------------------------|---------------|
| vertikal schwarz, Durchmesser [mm] | 1,83 | 1,9 | 1,77 | 2,2 | 2,22 | 2,4 |
| Dicke [mm] | 0,85 | 0,95 | 0,76 | 0,95 | 0,94 | 0,95 |
| vertikal braun, Durchmesser [mm] | 2,58 | 3 | 2,12 | 3 | 3,09 | 3,3 |
| Dicke [mm] | 0,85 | 0,9 | 0,86 | 1,5 | 1,05 | 1,1 |
| horizontal schwarz, Durchmesserl [mm] | 1,7 | 1,85 | 1,61 | 1,75 | 1,97 | 2,1 |
| Dick [mm]e | 0,87 | 1 | 0,77 | 0,9 | 1,04 | 1,1 |
| horizontal braun, Durchmesserl [mm] | | | | | 2,75 | 3,1 |
| Dicke | | | | | 1,23 | 1,4 |
| Vorblatt Länge | 8,03 | 8,8 | 6,56 | 7 | 8,3 | 9,5 |
| Vorblatt Breite | 5,86 | 6,3 | 5,45 | 5,95 | 7,12 | 7,9 |
| Verhältnis Höhe/ Breite | 1,37 | | 1,20 | | 1,17 | |
| Gewicht Samen vertikal schwarz [g] | | | 1,25E-03 | | | |
| Gewicht Samen vertikal braun [g] | | | 2,90E-03 | | 4,70E-03 | |
| Gewicht Samen horizontal schwarz [g] | | | 1,49E-03 | | | |
| Gewicht Samen schwarz (vert. u. horiz.) [g] | | | | | 2,70E-03 | |
| Verhältnis vertikal/ horizontal | 13,8; unendlich | | 0,95; 1,1; 1,5; 1,5; 1,7; 3,7 | | 2,0; 2,4 17,5 | |
| Verhältnis schwarz/ braun (vertikal) | 0,2 | | 0,2; 0,3; 0,3; 0,4; 0,4; | | 0,1 | |
| Verhältnis schwarz/ braun (horizontal) | unendlich | | 9,9; 10,5; 13,1; 14,8; 31,1 | | 11,4 | |
| # Durchschnitt (D) von den 10 (augenscheinlich) größten Samen | | | | | | |
| ## Max.= Maximalwert der für den Durchschnitt verwendeten Objekte | | | | | | |
| | <i>A. micrantha</i> D | (Sand) M | <i>A. micrantha</i> D | (Dü 1) M | <i>A. micrantha</i> D | (Dü 2) M |
| vertikal schwarz, Durchmesser [mm] | 1,625 | 1,75 | | | 1,25 | 1,35 |
| Dicke [mm] | 0,867 | 0,95 | | | 0,66 | 0,7 |
| vertikal braun, Durchmesser [mm] | 2,23 | 2,4 | | | 1,94 | 2 |
| Dicke [mm] | 1,06 | 1,1 | | | 0,76 | 0,8 |
| horizontal schwarz, Durchmesserl [mm] | | | | | | |
| Dick [mm]e | | | | | | |
| horizontal braun, Durchmesserl [mm] | | | | | | |
| Dicke | | | | | | |
| Vorblatt Länge | 3,86 | 4,6 | | | 3,51 | 3,95 |
| Vorblatt Breite | 3,25 | 3,5 | | | 2,94 | 3,2 |
| Verhältnis Höhe/ Breite | 1,19 | | | | 1,19 | |
| Gewicht Samen vertikal schwarz [g] | 1,56E-03 | | 8,94E-04 | | 8,47E-04 | |
| Gewicht Samen vertikal braun [g] | 2,20E-03 | | 1,32E-03 | | 5,93E-03 | |
| Gewicht Samen horizontal schwarz [g] | | | | | | |
| Verhältnis vertikal/ hoizontal | - | | | | - | |
| Verhältnis schwarz/ braun (vertikal) | 2 | | 2,6; 3,5; 3,9; | | 2,3; 2,4; 3,3; 4,2; 4,8; 5,2; | |
| Verhältnis schwarz/ braun (horizontal) | - | - | - | | - | |
| # Salzversuche: | | | | | | |
| | | | | | 2 g/l NaCl: | 0,38 |
| | | | | | 6 g/l NaCl: | 0,49 |
| | | | | | 10 g/l NaCl: | 1,05 |

Fortsetzung Tab. 5.9:

| <i>A. hortensis</i> (halbrot) (Garten) | | <i>A. hortensis</i> (vollrot) (Garten) | | <i>A. oblongifolia</i> (Dach) | | <i>A. aucheri</i> (Wolgord) | | | |
|--|-------------|--|------|---|------|------------------------------|-----------|----------------|--|
| | | D | M | D | M | D | M | M | |
| hoch 2,38 | breit 2,63 | 2,07 | 2,2 | | | 1,93 | 2,2 | | |
| 1,07 | 1,2 | 1,1 | 1,15 | | | 0,77 | 0,8 | | |
| hoch: 3,85 | breit: 4,32 | 3,6 | 3,8 | | | 3,39 | 4 | | |
| 1,35 | 1,5 | 1,24 | 1,35 | | | 0,67 | 0,8 | | |
| 2,3 | 2,45 | 1,86 | 2 | | | | | | |
| 1,04 | 1,15 | 1,05 | 1,1 | | | | | | |
| | | | | | | | | | |
| 14,35 | 15,8 | 10,58 | 11,5 | 5,39 | 5,7 | 12,5 | 16 | 11,9 | |
| 13,9 | 15 | 11,13 | 12 | 4,13 | 4,3 | 9,8 | 12 | 11 | |
| 0,97 | | 0,95 | | 1,31 | | 1,28 | | | |
| | | 2,73E-03 | | | | 2,10E-03 | | | |
| | | 8,82E-03 | | | | 1,05E-0,2 | | | |
| | | 2,22E-03 | | | | | | | |
| | | | | | | | | | |
| 3,5 | | 3,2; 1,5 | | | | | | | |
| 0,6 | | 0,5 | | 1,57 | | 0,5; 0,2* | | | |
| unendlich | | 2,1 | | | | | | | |
| | | | | | | *Aufsammlung in Erevan | | | |
| | | | | | | | | | |
| <i>A. micrantha</i> (Garten) | | <i>A. micrantha</i> (Wildstandort) | | <i>A. sagittata</i> (Du2) | | <i>A. sagittata</i> (Garten) | | (Wildstandort) | |
| D | M | D | M | D | M | D | M | M | |
| 1,7 | 1,85 | 1,7 | 2 | 1,53 | 1,6 | 1,96 | 2,35 | 2,3 | |
| 0,91 | 1 | 0,87 | 0,95 | 0,59 | 0,6 | 0,86 | 0,95 | 0,95 | |
| 2,7 | 3 | 2,59 | 3,3 | 2,37 | 2,5 | 3,4 | 3,6 | 3,3 | |
| 1,13 | 1,3 | 1,01 | 1,15 | 0,56 | 0,7 | 0,87 | 0,95 | 0,95 | |
| | | | | 1,22 | 1,4 | 1,63 | 1,8 | 1,65 | |
| | | | | 0,54 | 0,65 | 0,73 | 0,8 | 0,8 | |
| | | | | | | | | | |
| 4,75 | 6,2 | | | 6,56 | 7 | 7,92/ 9,72 | 9,8/ 13,5 | 12 | |
| 4,78 | 6,4 | | | 5,45 | 6,1 | 6,61 / 6,8 | 6,5/ 7,35 | 8,3 | |
| 0,99 | | | | 1,20 | | 1,2/ 1,43 | | | |
| 1,81E-03 | | | | 9,10E-04 | | 1,23E-03 | | | |
| 3,28E-03 | | | | 1,18E-03 | | 3,30E-03 | | | |
| | | | | 8,20E-04 | | 1,01E-03 | | | |
| - | | | | 10,9#* | | 1,7; 2,1 | | | |
| 0,8; 1,4; # | | 0,2*; 0,3** | | 5,6 | | 0,9; 2,0; 2,6 | | | |
| - | | - | | unendlich | | unendlich | | | |
| | | *Gerlingen | | # Verhältnis gebildet aus der Summe der Samen der Samen von 11 Pflanzen | | | | | |
| | | ** Möglingen | | *(Dü 1, v/h: 8,0; Verhältnis gebildet aus Samen von 11 Pflanzen | | | | | |
| | | | | *ohne Dü: v/h: 9,7; Verhältnis gebildet aus Samen von 20 Pflanzen | | | | | |

5.9 Asche-, Kalium- und Natriumgehalt in Pflanzenmaterial von *Atriplex micrantha* in Abhängigkeit vom Salzgehalt des Substrates

Halophyten bewältigen hohe Bodensalzwerte häufig durch Osmoregulation, indem sie Ionenkompartimentierung betreiben: Natrium und Chlorid werden in die Vakuole abgegeben, Kalium und organische Säuren (Oxal-, Malein-, Glutamin- und Asparaginsäure sowie Prolin u.a.) verbleiben im Cytoplasma (ALBERT, 1975; OSMOND et al., 1980). Eine weitere Reaktion ist die Kontrolle der Ionenaufnahme in der Wurzel.

Es sollte untersucht werden, wie stark *A. micrantha* Natrium-Ionen in Abhängigkeit von der Ionenkonzentration im Boden aufnimmt und in welchen Organen in welcher Höhe diese angereichert werden. Ferner wurde auch jeweils der Aschegehalt der Organe als Summenwert für alle aufgenommenen Ionen (Salze) bestimmt.

5.9.1 Material und Methoden

Verwendet wurden jeweils Teile von fruchtenden Pflanzen, welche auf NaCl-angereichertem Substrat bzw. als Kontrolle ohne NaCl-Zusatz gewachsen waren.

Die Herstellung des Substrates ist in 5.4.1 beschrieben.

Trockensubstanz (TS) -Bestimmung:

Pflanzenmaterial wurde bei ca. 90°C für etwa 10h getrocknet.

Na⁺ - und K⁺ -Bestimmung:

Das im Trockenschrank bei ca. 90°C getrocknete Pflanzenmaterial wurde fein zermalen und in Portionen von 350-1000mg für ca. 10 Stunden bei 500°C im Muffelofen verascht. Die Asche wurde mit wenigen Tropfen konzentrierter HCl und heißem destillierten H₂O versetzt und nach Abkühlen auf 50ml aufgefüllt. Die abfiltrierten Lösungen wurden mit Hilfe eines zuvor mit entsprechenden Standards geeichten Flammenphotometers (JENWAY PFP7, LABOMESS) gemessen.

5.9.2 Ergebnisse

In Abb. 5.34 ist der Anteil von Kalium und Natrium in der Asche von schwarzen bzw. braunen Samen ohne Vorblätter, von schwarzen und braunen Samen (Mischprobe) zusammen mit ihren Vorblättern, den Vorblättern alleine und von den Blättern sowie der Sprossachse dargestellt.

Der Gehalt an Kaliumionen in Samen und (Vor-)Blättern einer der *A. micrantha*-Pflanzen, welche auf salzarmem Boden gewachsen waren (Kontrolle), lag nach eigenen Messungen bei ca. 200 mg/g_{TS} bzw. 20% der Asche, im Sproßachsenmaterial war er mit 300 mg/g_{TS} bzw. 30% am höchsten (s. Abb. 5.34).

Der Gehalt an Natriumionen war mit ca. 25 mg/g_{TS} bzw. 2,5% in diesen Samen wesentlich geringer, aber in Vorblättern und Blättern lag er mit 10% bzw. 25% höher, in den Blättern (Blattspreite und Stiel) sogar höher als der Kaliumwert.

In Abb. 5.35 ist der Aschegehalt sowie der Natrium- und Kaliumgehalt der Asche von *Atriplex micrantha* dargestellt. Die kohlenhydratreichen Samen vom salzarmen Standort wie-

sen nur geringe Aschewerte von ca. 4% auf, die mit steigendem Bodensalzgehalt bis auf 7,3% anstiegen.

Die Vorblätter hatten wesentlich höhere Aschewerte zwischen 22% und 26,8%, welche entsprechend mit der Ionenkonzentration des Bodens anstiegen. Dies zeigt, dass *A. micrantha* sich an die Habitat-Bodenkonzentrationen anpasst und es nicht vermeidet, Salz aufzunehmen, wie es beispielsweise Strategie vieler Glykophyten ist.

Die Blätter des salzarmen Bodens hatten mit 26,8% den höchsten Aschewert, das lignifizierte Sprossachsenmaterial dagegen nur 6%.

Der Kaliumgehalt der Samen war wesentlich höher als der Natriumgehalt.

Der Natriumanteil von schwarzen Samen, welche auf „salzarmem“ Boden gewachsen waren, betrug 2,2%, auf salzbelasteten Böden lag er deutlich höher, bei ca. 6,5%. Demgegenüber fiel der Kaliumgehalt von 19,8 auf 12,7% ab.

In den braunen Samen stieg der Natrium-Anteil von 1,6% in der salzarmen Probe auf 4,8% in der 2g/l-Probe, 5,8% in der 6g/l-Probe, und 12,6% in der 12g/l-Probe. Der Kaliumwert verhielt sich umgekehrt. Bei höchstem Bodensalzwert waren Kalium- und Natriumgehalt gleich hoch.

Die Vorblätter hatten deutlich höhere Natriumgehalte als die Samen. Mit Anstieg der Bodensalzwerte war ein Anstieg des Natriums von 15,3 auf 20,6% und im Gegenzug eine Abnahme des Kaliums von 22,8 auf 8,5% zu verzeichnen.

Da die oben angegebene Werte sich auf das Gewicht beziehen, Kalium aber das 1,7-fache Molekulargewicht hat, ist der Vergleich der Mol-Konzentrationen wichtig, um die Ladungsträger als funktionelle Einheiten zahlenmäßig vergleichen zu können. Bei dem Vergleich der molaren Konzentrationen von Kalium- und Natriumionen in Abb. 5.36 erkennt man, dass die molare Summe sich weniger stark verändert als das Verhältnis der beiden Ionenarten.

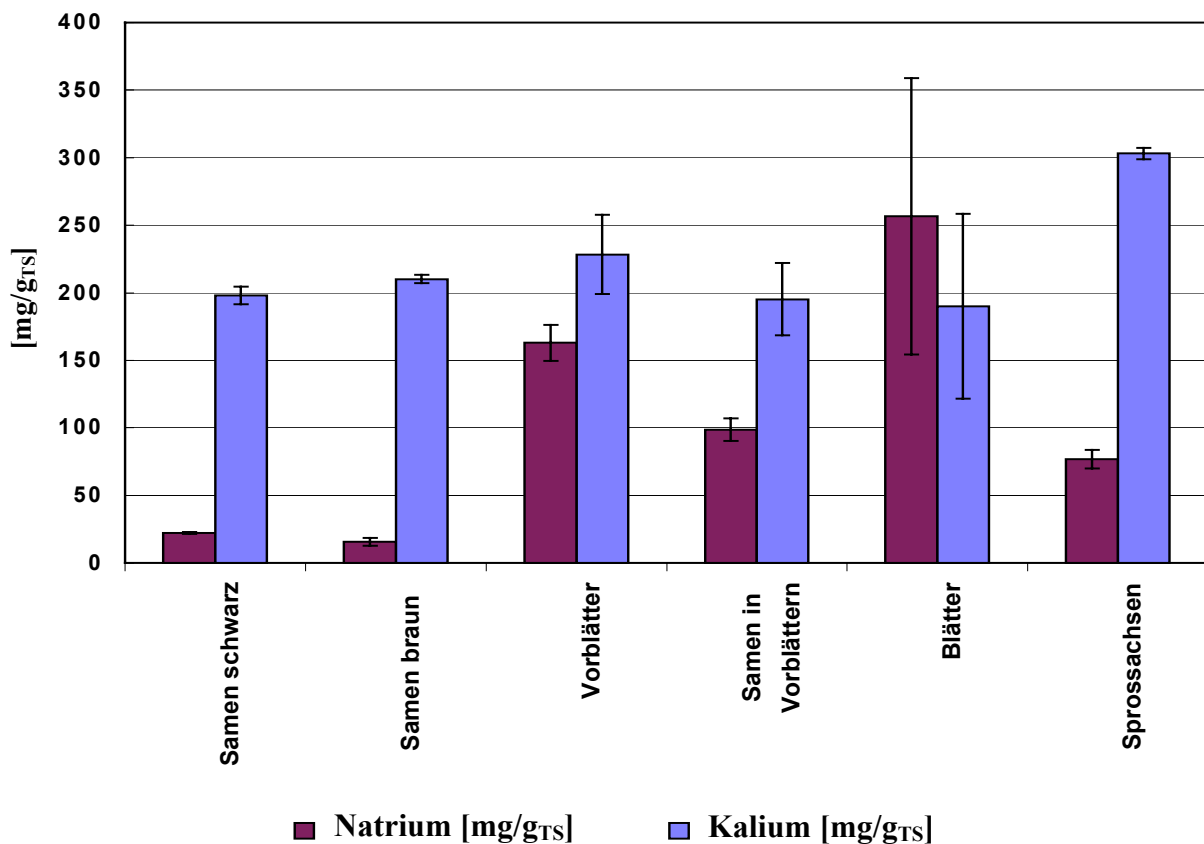


Abb. 5.34: Anteil an Natrium und Kalium in der Asche verschiedener Pflanzenorgane von *Atriplex micrantha* eines nicht-Salz-Standortes (n=2).

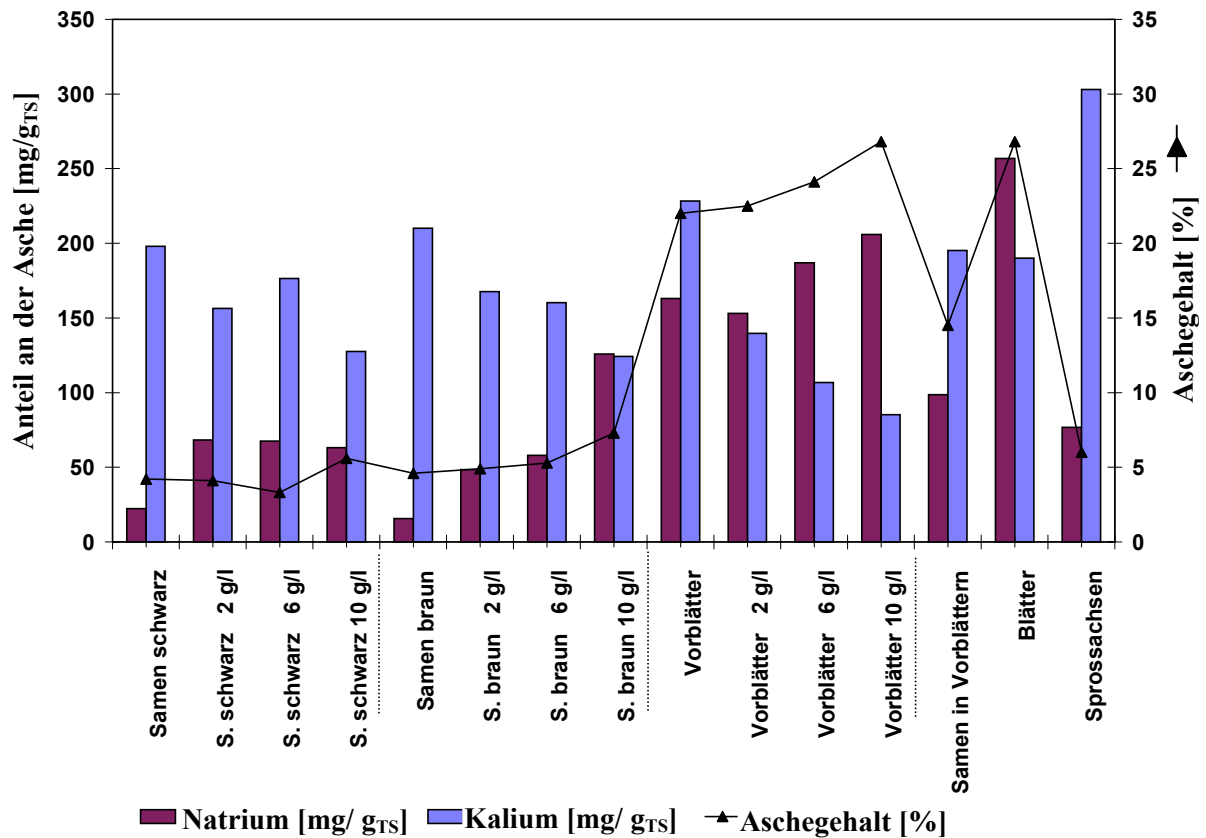


Abb. 5.35: Aschegehalt und Anteil von Natrium und Kalium an der Asche verschiedener Pflanzenorgane von *Atriplex micrantha* eines nicht-Salz-Standortes (n=2) und salziger Substrate (2, 6 und 10g/l_{Boden}).

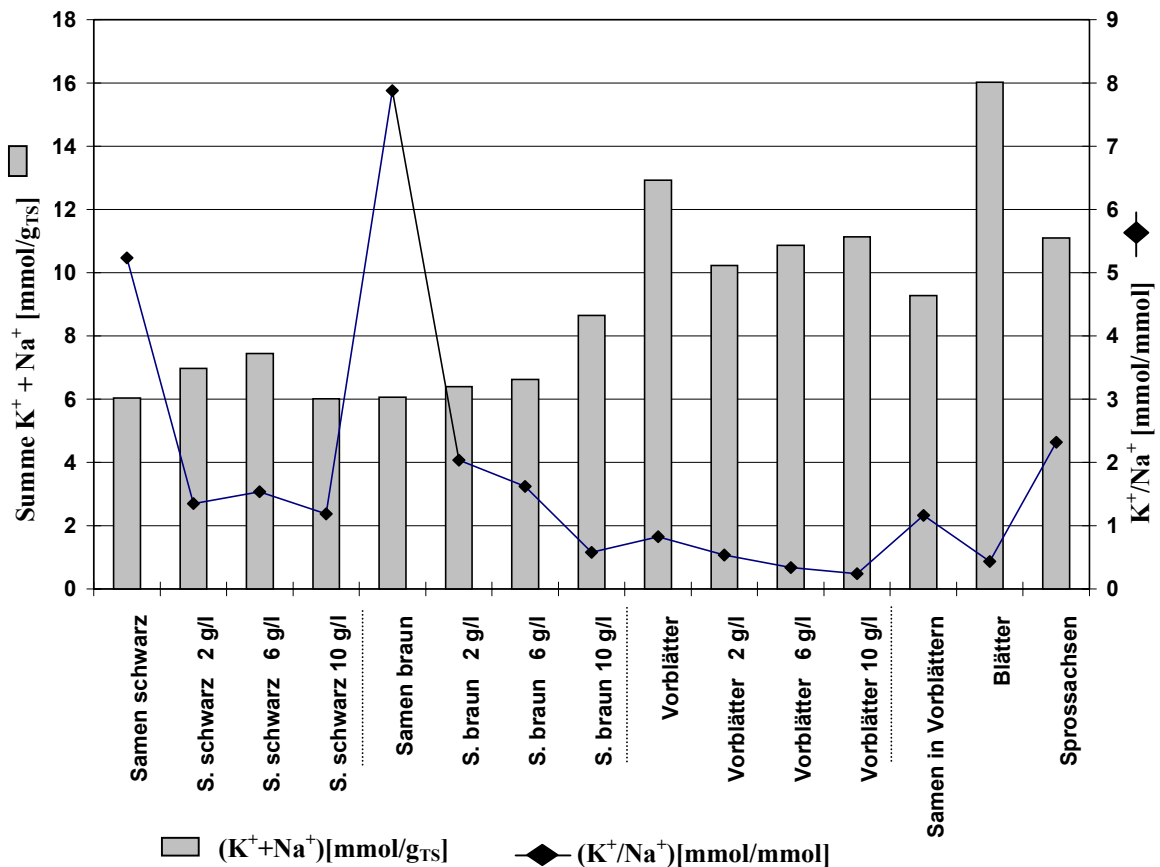


Abb. 5.36: Mol-Verhältnis und Summe der Natrium- und Kaliumkonzentrationen der Asche von *A. micrantha*.

Die Alkalimetalle scheinen sich gegenseitig zu verdrängen oder zu ersetzen, denn bei höherem Natriumangebot im Boden sinkt das Molverhältnis von K^+/Na^+ bei den schwarzen Samen der salzarm gewachsenen Pflanzen von 5,2 auf ca. konstant 1,5 und in den braunen Samen von 7,9 bis 0,6 mit ansteigendem Bodensalzgehalt. Bemerkenswert ist der Sprung des K^+/Na^+ Verhältnis zwischen den Samen von salzarmem Boden zu denen mit leicht erhöhtem NaCl-Gehalt, was vermuten lässt, dass eine aktive Natriumaufnahme in der Wurzel stattfindet, die abhängig von der Salzkonzentration ist.

5.9.3 Diskussion und Vergleich mit Literaturwerten:

Nach REIMANN & BRECKLE (1988) sind Chenopodiaceen in der Lage, 80% des aufgenommenen Natriums von der Wurzel in die Blätter zu transportieren. Tatsächlich wurden in den Blättern und Vorblättern die höchsten Ionen-Konzentrationen gefunden.

Atriplex-Arten haben zudem die Möglichkeit der Salzabscheidung über Blasenhaare. Die Blasenhaare bestehen aus einer Blaszelle und einer Stielzelle (s. Anhang A11). Die Salzaufnahme in die Blaszelle ist ein aktiver Vorgang über einen elektrochemischen Gradienten (OSMOND et al., 1969). Beim Absterben der Blaszellen kollabieren sie, und der Inhalt wird auf die Blattoberfläche entleert. Auf diese Weise sollen bis zu 70% der aufgenommenen Ionen wieder abgegeben werden. (OSMOND et al., 1980). Die Blasenhaare weisen hohe Ionengehalte von Chlorid und Natrium auf. Daneben werden Kalium, Nitrat und Oxalat gefunden (KLAGGES, 1994).

Bei einer Geschmacksprobe mit Blättern und Vorblättern mit Blasenhaaren war ein Schmecken des Salzes jedoch nicht möglich.

UNGAR (1996) hat mit *A. patula* ähnliche Ionengehalte wie in dieser Arbeit erhalten: Der Aschegehalt von Sprossmaterial stieg mit den Bodenkonzentrationen an, jedoch unterproportional. Die größte Abnahme des Kaliumgehaltes (um Faktor 6) erfolgte ebenfalls zwischen der salzlosen und der niedrigsten Bodenkonzentration (0,5% Saline), bei den höheren Bodenkonzentrationen (1, 1,3 und 2% Saline) blieb der Wert des Kaliums relativ konstant. Die Tendenz bei Halophyten, Kalium gegen Natrium zu ersetzen, wurde schon von MOORE et al. (1972) und in *A. hortensis* von KLAGGES (1994) beobachtet.

WANG et al. (1997), die *A. prostrata* als Untersuchungsobjekt verwendeten, fanden diesen Effekt gleichfalls. Außerdem stieg der Natriumgehalt der Blätter und der Sprossachsen um jeweils den Faktor 56 im ersten Konzentrationsschritt (von 0% zu 0,5% Saline) am stärksten an verglichen mit den Anstiegen bei höheren Bodenkonzentrationen (1,0; 1,5 und 2,0% Saline). Der Aschegehalt des vegetativen Materials von *A. prostrata* erhöhte sich – ganz analog der Messwerte der Vorblätter von *A. micrantha* – um mehr als das Doppelte im ersten Konzentrationsschritt und stieg dann mit den höheren Bodenkonzentrationen weniger an.

Wie an *A. micrantha* (Abb. 5.34) und *A. hortensis* (Tab. 5.13) festgestellt werden konnte, fanden auch UNGAR (1996) und WANG et al. (1997) im Sprossachsenmaterial von *A. patula* bzw. *prostrata* niedrigere Natriumwerte und höhere Kaliumwerte als im Vergleich zum Blattmaterial. Die Konzentrationen von Samen und Vorblätter haben UNGAR und WANG jedoch nicht untersucht.

Eine altersabhängige Veränderung des Kalium-Natrium-Verhältnisses fanden zudem KLAGGES (1994) und WILSON et al. (2000) bei *A. hortensis*. In jungen Blättern und Sprossen überwog Kalium, und mit zunehmendem Alter kehrt sich dies zugunsten des Natriums um. Die Nettoaufnahmerate von Natrium lag um das Doppelte höher als für Kalium. Daneben fand KLAGGES in älteren Blättern auch erhöhte Nitrat- und Oxalat-Konzentrationen.

In den eigenen Untersuchungen wurde Pflanzenmaterial von fruchtenden Pflanzen verwendet, was nach KLAGGES und WILSON bedeuten würde, dass hier Material fortgeschritteneren Alters vorliegt, welches einen insgesamt höheren Natrium-Grundlevel aufweist.

5.10 Eignung von *Atriplex*-Arten als Futtermittel

Ausgehend von der festgestellten relativ hohen Nettoproduktion bei *Atriplex*-Pflanzen sowie der breiten ökologischen Amplitude bezüglich dem Faktor Boden (pH, Bodengüte; s. auch CARLSSON & HALQUIST, 1981) und der Wasserverfügbarkeit und bezüglich dem für Menschen nicht unangenehmen Geschmack (s. 2.7), sollte getestet werden, inwieweit sich *A. micrantha* und im Vergleich dazu *A. hortensis* als Futtermittel eignen.

5.10.1 Material und Methoden

Das Untersuchungsmaterial von *A. hortensis* stammte aus dem Botanischen Garten der Universität Stuttgart (Humusgehalt des Bodens: 11% TS). Das Blattmaterial stammte von Trieben, die aus zurückgeschnittenen Sprossachsen gewachsen waren und noch nicht geblüht hatten. Das Blattmaterial von *A. micrantha* stammte aus dem Privatgarten (Humusgehalt 12,7% TS) und dem Botanischen Garten von blühenden oder Frucht-ansetzenden Pflanzen. Geerntet wurde Ende September. Der Wassergehalt der Blätter von *A. hortensis* betrug 91% und der des Sprossmaterials 93%. Das Blattmaterial von *A. micrantha* enthielt 82,7% Wasser.

Es wurde der Gehalt an Wasser, Rohasche, Rohprotein, Rohfaser und Ionen, sowie die Gasbildung von Blatt-, Spross- und Samenmaterial von der Landesanstalt für Landwirtschaftliche Chemie an der Universität Hohenheim untersucht. Daneben wurden eigene Messungen des Asche-, Protein- und Energiegehaltes durchgeführt.

Die eigenen Untersuchungen wurden mit Pflanzenmaterial aus dem privaten Garten durchgeführt. Bei den Samenproben musste jedoch auf Samen von Wildstandorten zurückgegriffen werden.

5.10.1.1 Die Untersuchungsmethoden der Landesanstalt für Landwirtschaftliche Chemie

- Die Gasbildung dient zur Schätzung der Nettoenergie-Laktation (NEL) in Futtermitteln für Milchvieh. Hierzu wird invitro volumetrisch nach 24 stündigem Einwirken von Pansensaft auf das Pflanzenmaterial bei 39°C gemessen. Der erhaltene Messwert wird mit dem eines Standards verglichen und gibt einen ungefähren Summenwert für den Energiegehalt des Pflanzenmaterials wieder, da alle Kohlenstoff-haltigen Inhaltsstoffe in unterschiedlichem Ausmaß und Geschwindigkeit von Mikroorganismen verstoffwechselt werden. Die Bestimmungsmethode ist in NAUMANN & BASSLER (1976-1997) beschrieben.

- Der Rohfaserwert gibt den Gehalt an säure- und alkaliunlöslichen fettfreien Bestandteilen in Futtermitteln an. Detailliert ist die Methode in NAUMANN & BASSLER (1976-1997) beschrieben.

- Die Bestimmung des Rohproteinwertes erfolgt auf Grundlage des nach der Kjeldahl-Methode bestimmten Stickstoffgehaltes. Detailliert ist die amtliche Methode in NAUMANN & BASSLER (1976-1997) beschrieben.

5.10.1.2 Eigene Messungen

a) Gesamtstickstoff

Die Bestimmung des Gesamtstickstoff-Gehaltes erfolgte nach einer von BELOSERSKI & PROSKURJANOW (1956) modifizierten Kjeldahlmethode. Die Bestimmungen wurden zwei- bis vierfach durchgeführt.

Der Probenaufschluss erfolgte mit dem Digestor 425 (BÜCHI Labortechnik AG; Flawil, Schweiz). Es wurden hierbei das Selenreaktionsgemisch von Merck (Nr. 8030) und als Farb-indikator für die Titration Bromthymolblau verwendet.

Die Destillation erfolgte mit der Destillation Unit 323 (BÜCHI, Labortechnik AG; Flawil, Schweiz) nach Anweisung des Herstellers. Folgende Parameter wurden gewählt:

| | |
|--------------------------|--------|
| Vorwahl der Wassermenge: | 60 ml |
| NaOH | 80 ml |
| Delay | 1 min. |
| Dest. Zeit: | 3 min. |

Die Titration der Säurevorlage erfolgte mit 0,1n NaOH unter Zugabe von 4 bis 5 Tropfen Universalindikator (MERCK pH 4,4 – 5,8).

Bei der Titration der schwarzen Früchte konnte in vier Bestimmungen ein bleibender Farbumschlag nur bei Übertitrierung erreicht werden (deshalb negativer Stickstoffwert!), obwohl dies bei allen anderen Proben problemlos möglich war. Als Ursache hierfür könnten störende Inhaltsstoffe in der Testa in Betracht kommen, welche mit dem Indikator wechselwirkten.

b) Energiegehalt

Die kalorimetrische Bestimmung des Energiegehaltes erfolgte nach PIPP & LARCHER (1987) und SCHUBERT (1989). Die Veraschungen wurden zweifach und die kalorimetrischen Bestimmungen dreifach durchgeführt.

Die Veraschung erfolgte für mindestens 10h bei 500°C in einem Muffelofen.

Der auf aschefreie Trockensubstanz bezogene Energiegehalt (EAF) wird nach PIPP & LARCHER (1987) über folgende Formel

$$\text{EAF} = \text{EGT} (1 - 0,01 * \text{AG})^{-1}$$

aus dem Rohenergiegehalt der Gesamttrockensubstanz (EGT) und dem Aschengehalt (AG) berechnet.

Für die Bestimmung des Rohenergiegehaltes wurde das Kalorimetersystem C 7000 (IKA Analysentechnik, Staufen, Deutschland) von LABORGERÄTETECHNIK verwendet.

c) Untersuchung auf Lignin

Die Untersuchung auf Lignin erfolgte nur qualitativ. Hierzu wurde ethanolische Phloroglucinlösung (Ethanol 96%) auf die Blattstielquerschnitte getropft. Nach ca. 2 Minuten wurde auf dieselbe Stelle konzentrierte HCl-Lösung pipettiert, sodass sich ligninhaltige Zellen (v.a. das Xylem) rot verfärbten. Die Photographien der Blattstielquerschnitte sind in Anhang A12 Abb. A12-12 abgebildet.

5.10.2 Ergebnis und Diskussion

Die Ergebnisse der in der Landesanstalt für Landwirtschaftl. Chemie in Hohenheim in Auftrag gegebene Untersuchung sind in Tab. 5.10 und 5.11 verzeichnet.

Tab. 5.10: Chemischer Befund von ofengetrocknetem vegetativem Material und luftgetrocknetem Samen-Material von *Atriplex hortensis* und *Atriplex micrantha*, welches aus dem Botanischen Garten (Universität Stuttgart) und dem Privatgarten stammte. (Untersuchung durch Landesanstalt für Landwirtschaftliche Chemie, Univ. Hohenheim). In Klammern stehende Werte sind auf wasserfreie Trockensubstanz bezogenen.

| | <i>A. hortensis</i> | <i>A. micrantha</i> | <i>A. hortensis</i> | <i>A. micrantha</i> | <i>A. hortensis</i> |
|-------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| | Blätter | Blätter | Samen | Samen | Sprossachsen |
| Wasser | 5,7% (0%) | 4,6% (0%) | 12,8% (0%) | 13,8% (0%) | 8,8% (0%) |
| Rohasche | 21,1% (22,4%) | 27,3% (28,6%) | 7,0% (8%) | 4,4% (5,1%) | 21,2% (23,2%) |
| Rohprotein | 29,8% (31,6%) | 19,9% (20,9%) | 18,5% (21,2%) | 18,6% (21,6%) | 18,0% (19,7%) |
| Rohfaser | 7,9% (8,4%) | 6,6% (6,9%) | 10,8% (12,4%) | 9,2% (10,7%) | 22,9% 25,1% |
| Natrium | 1,3% (1,4%) | 2,5% (2,6%) | 0,2% (0,3%) | 0,1% (0,1%) | 0,8% (0,9%) |
| Gasbildung | 31,7ml (33,6ml) | 33,6ml (35,2ml) | 38,7ml (44,4ml) | 40,0ml (46,4ml) | 20,4ml (22,4ml) |

Tab. 5.11: Beurteilung der chemischen Befunde der Untersuchung durch die Landesanstalt für Landwirtschaftliche Chemie, Universität Hohenheim:

| | <i>A. hortensis</i> | <i>A. micrantha</i> | <i>A. hortensis</i> | <i>A. micrantha</i> | <i>A. hortensis</i> |
|-----------------------------------|---|--------------------------------------|--|-------------------------|---------------------------------|
| | Blätter | Blätter | Samen | Samen | Sprossmaterial |
| Rohasche | sehr hoch | extrem hoch | | | sehr hoch |
| Rohprotein | relativ hoch (größer als Erbsen u. Bohnen) | günstig | günstig | relativ günstig | sehr günstig |
| Rohfaser | günstig | günstig | relativ niedrig | | sehr günstig |
| Gasbildung | niedrig -> geringer Energiegehalt | mäßig | mittelmäßig | mittlerer Energiegehalt | niedrig -> geringer Energiewert |
| Natrium | 10 x über dem physiologischen Bedarf | 10 x über dem physiologischen Bedarf | | | deutlich überhöht |
| Bewertung des Futtermertes | | | Probe könnte einem Futterwert mittlerer Qualität entsprechen | | |

Tab. 5.12: Bestimmung des Asche-, Protein- sowie Energiegehaltes von vegetativem und Samenmaterial von *Atriplex micrantha* und der daraus berechneten Construction cost. Der kalorimetrische Wert bezieht sich auf aschehaltige Trockensubstanz.

| | Aschegehalt | Kalorimetrie; (EAF*) | Proteingehalt | construction cost |
|-----------------------------------|--------------------|--------------------------|--------------------|--|
| | [% _{TG}] | [J/g _{TS}] | [%] | [g _{Gluc} / g _{TG}] |
| Blätter | 26,8 +/- 0,43 | 13.681 +/- 195; (18.690) | 22,0 +/- 1,16 | 1,1495 |
| Sprossachsen | 6,0 +/- 0,01 | 17.924 +/- 87; (19.068) | 6,5 +/- 0,23 | 1,3974 |
| Samen schwarz (Dü2) | 4,2 +/- 0,37 | 18.916 +/- 937; (19.745) | # | |
| Samen braun (Dü 2) | 4,6 +/- 0,34 | 19.700 +/- 44; (20.650) | 10,6 +/- 0,24 | 1,4896 |
| Samen mit Vorblättern | 14,5 +/- 0,26 | 17.741 +/- 216; (20.750) | 9,01 ^{##} | 1,4014 |
| Vorblätter (trockenhäutig) | 22,0 +/- 0,71 | 15.516 +/- 217; (19.892) | 1,9 | 1,1938 |

*Energiewert aschefrei (EAF).

Es konnte bei zwei Doppelbestimmungen kein bleibender Titrationspunkt erreicht werden. Ursache: vermutlich störende Inhaltsstoffe der Testa.

^{##} Der Wert wurde berechnet aus den kalorimetrischen Werten reiner Samen und reiner Vorblätter und dem Gewichtsverhältnis, das sich bei Auswertung einer Samenprobe (904 Samen: 511 braune und 393 schwarze Samen) mit 5,48 [Samen/Vbl.] ergeben hat.

Atriplex hortensis und *micrantha* enthalten sowohl in vegetativem Material als auch in den Samen hohe Rohproteingehalte; ganz besonders zeichnet sich das Blattmaterial von *A. hortensis* aus, welches mit 29,8% fast 10% über dem von *A. micrantha* und somit über dem Proteingehalt von vegetativem Pflanzenmaterial von Leguminosen liegt (Bsp. Ackerbohne mit max. Proteingehalt vor der Blüte: 25,9% (Deutsche Landwirtschafts-Gesellschaft, 1955). Der Proteingehalt der wasserfreien Trockensubstanz der Samen liegt bei *A. hortensis* ca. 10% unter dem der Blätter! Der Proteingehalt des Samen und der Blätter ist bei *A. micrantha* fast gleich.

Auch der Ballaststoffgehalt (Rohfaser) liegt im günstigen Bereich. Bei den Samen (schwarze und braune gemischt) ist der Rohfaseranteil auf die Samenschalen zurückzuführen. Die vorliegenden Kombinationen von Rohprotein und Rohfasergehalt wären für ein Futtermittel sehr gut geeignet.

Nachteilig sind jedoch die hohen Asche- und Natriumgehalte. Einen besonders hohen Aschegehalt von 28,3% der TS, der noch 10% über dem von *A. hortensis* liegt, hat das Blattmaterial von *A. micrantha*. Der Natriumgehalt des Blattmaterials liegt in beiden Arten 10 fach über dem physiologisch üblichen. Da bei der Schätzung des Energiegehaltes in Mischfuttermitteln für Milchvieh das Produkt aus Rohasche und Rohfaser subtrahiert wird, ist der summarische Energiegehalt relativ gering.

Auch wegen des hohen Ascheanteils ist die Gasbildung des untersuchten Sprossachsenmaterials niedrig, des Blattmaterials mittelmäßig, am höchsten bei den Samen, die aber trotzdem um 10% unter dem Energiewert von guten Futtermitteln liegen (mündl. Mitt. Dr. RIEDINGER, LUFA Hohenheim). Eigene kalorimetrische Messungen des Energiegehaltes der Pflanzenproben ergaben, wie zu erwarten ist, umgekehrte Proportionalität zum Aschegehalt.

Tab. 5.13: Chemischer Befund von ofengetrocknetem vegetativem Material und luftgetrocknetem Samen-Material von *Atriplex hortensis* und *Atriplex micrantha*, welches aus dem Botanischen Garten (Universität Stuttgart) und dem Privatgarten stammte: (Untersuchung durch die Landesanstalt für Landwirtschaftliche Chemie, Universität Hohenheim).

Die Ergebnisse sind bezogen auf die Trockenmasse. In Fettschrift: der jeweils höchste erreichte Wert eines Elements.

| | <i>A. hortensis</i> Blattmaterial [mg/kg] | <i>A. hortensis</i> Samen [mg/kg] | <i>A. hortensis</i> Sprossachsen [mg/kg] | <i>A. micrantha</i> Blattmaterial [mg/kg] | <i>A. micrantha</i> Samen [mg/kg] |
|----------------------|---|---|--|---|---|
| Phosphor | 7540 | 7540 | 5740 | 5370 | 6670 |
| Natrium (aus Tab. 1) | 14000 | 3000 | 9000 | 26000 | 1000 |
| Kalium | 18000 | 18000 | 96600 | 61100 | 16000 |
| Calcium | 18000 | 5210 | 15800 | 31500 | 50 |
| Magnesium | 14200 | 5450 | 4070 | 24800 | 3290 |
| Schwefel | 3120 | 3120 | 3340 | 7400 | 2940 |
| Bor | 42 | 27 | 62 | 41 | 50 |
| Eisen | 87 | 87 | 70 | 112 | 148 |
| Mangan | 45 | 45 | 9,8 | 89 | 39 |
| Molybdän | 2,5 | 0,5 | 0,76 | 2,2 | 0,36 |
| Kupfer | 8,7 | 8,3 | 11 | 8,7 | 9,1 |
| Zink | 103 | 103 | 60 | 69 | 63 |
| Arsen | 0,16 | 0,13 | 0,18 | 0,19 | 0,06 |
| Cadmium | 0,12 | 0,12 | 0,07 | 0,16 | 0,028 |
| Chrom | 2,3 | 1,6 | 0,85 | 1,1 | 1,4 |
| Nickel | 1,1 | 1,1 | 0,49 | 0,59 | 0,51 |
| Blei | 0,29 | 1 | 0,09 | 0,23 | 0,38 |
| Antimon | 0,033 | 0,03 | <0,03 | 0,045 | <0,03 |
| Thallium | < 0,05 | < 0,05 | <0,05 | <0,05 | <0,05 |

CARLSSON & HALLQUIST (1981) verglichen die Inhaltsstoffe von Gartenmelde mit denen des Spinats (*Spinacia oleracea* L.). Neben vier mal höheren Erntemengen konnten sie im Blattmaterial von *A. hortensis* ebenfalls sehr hohe Rohprotein-Werte feststellen (bis 32,9% der Trockenmasse) – fünf mal mehr als in Spinat! Bei den Spurenelementen hingegen hatte Spinat zwei bis fünf mal höhere Eisen- und doppelt so hohe Zink-Werte als die Gartenmelde. Die hohen Proteinkonzentrationen wurden trotz hoher Sand- oder Tongehalte im Boden, die für keinen geeigneten Gemüseboden sprechen (Humusgehalt: 2,8 bis 7,4%_{TS}), erzielt.

Der Gehalt an unerwünschter Oxalsäure, der in dieser nicht Arbeit untersucht worden ist, lag bei CARLSSON & HALLQUIST zwischen 8 und 10% der Trockenmasse für *A. hortensis* und noch etwas höher für Spinat. Es ist für *A. micrantha* ein ähnlich hoher Wert anzunehmen. Hohe Oxalsäurekonzentrationen in Nahrungspflanzen können toxisch sein.

Die selbst gemessenen Asche- und Proteinwerte des Blattmaterials von *A. micrantha* stimmen mit den Hohenheimer Werten gut überein. Jedoch liegen die eigenen Werte bei den Samen bei der Hälfte. Grund hierfür könnte die verschiedene Herkunft der Samenproben sein. Die Proben für die eigenen Untersuchungen stammten von Wildstandorten vom Straßenrand aus Möglingen (Kr. Ludwigsburg), die Hohenheimer von kultivierten Pflanzen auf nährstoffreichen Gartenböden. Daher könnten sich hieraus unterschiedliche Stickstoffgehalte in den Samen ergeben haben.

Die Vorblätter weisen im Vergleich zu den Blättern deshalb so geringe Stickstoffwerte auf, weil diese trockenhäutig waren, die Pflanze also vor dem Absterben energiereiche Stoffe in die vitalen Organe verlagert hat.

Das Sproßachsenmaterial enthält nur etwa ein Drittel des Proteins der Blätter.

Der chemische Befund in Tab 5.12 wies im Blattmaterial von *A. micrantha* deutlich höhere Konzentrationen von Magnesium, Calcium, Schwefel und Mangan auf als in den anderen untersuchten Proben. Das Substrat, auf dem die beernteten Pflanzen wuchsen, war jedoch auch ein anderes wie die der *A. hortensis*, so dass eine Erörterung nicht sinnvoll ist.

5.10.3 Vergleich der aschefreien Energiewerte mit Literaturwerten

Die Literaturangaben sind den Zusammenstellungen bei PIPP & LARCHER (1987/ 1+2;) und LARCHER (2001) entnommen.

Saisongrüne Blätter (n = 75) haben einen EAF (aschefreier Energiewert) zwischen 17,3 und 27kJ, durchschnittlich 20,8kJ; speziell annuelle Kräuter (n = 7) weisen durchschnittlich 17,3kJ auf. *Atriplex micrantha* hatte einen Wert von 18,7kJ.

Der Aschegehalt saisongrüner Blätter (n = 75) liegt zwischen 1,7 und 18,6%, durchschnittlich bei 7,4%, bei annuellen Kräutern (n = 2) 11,9%. *Atriplex hortensis* und *micrantha* hatten weit höhere Werte zwischen 22 und 28,6%.

Der EAF von Samen annueller Kräuter (n = 23) liegt bei durchschnittlich 23,3kJ. Bei Chenopodiaceen-Samen (n = 2) haben PIPP & LARCHER 20kJ festgestellt, was auch bei *Atriplex micrantha* erhalten wurde.

Der durchschnittliche Aschegehalt von Samen annueller Kräuter (n = 3) beträgt 2,8% und mehrjähriger Kräuter 4,6%. *Atriplex micrantha* und *hortensis* hatten deutlich mehr – zwischen 4,4 und 7%.

Der EAF von Sprossachsen krautiger Pflanzen liegt bei ca. 18,2kJ, der von Holzpflanzen bei 19,5kJ. *A. micrantha* hatte 19,1 kJ.

Der Wertevergleich zeigt, dass die untersuchten einjährigen *Atriplex*-Arten bezüglich der Höhe des Aschegehalts sowohl von Blättern als auch Samen Spitzenreiter sind. Beim Energiegehalt der Blätter (EAF) liegen sie zwischen dem annueller Kräuter und dem anderer saisongrüner Blattspreiten (u.a. Holzpflanzen). Der Energiegehalt der Samen liegt im Normbereich der Chenopodiaceen, welcher aber deutlich unter dem der annuellen nicht-Gänsefuß-Gewächse liegt. Für eine einjährige Art hat *A. micrantha* überdurchschnittlich energiereiche Sprossachsen, da sie stark lignifiziert sind. Vermutlich zahlt sich die investierte Energie für die Art aus, weil die Früchte noch einige Wochen nach vollständiger Reifung auf der stabil gebauten und hochwüchsigen Mutterpflanze bleiben, und sich erst dann lösen, wenn Wind oder vorbeistreifende Tiere deren Ablösung und Verbreitung bewirken.

5.11 Construction cost

Die Construction cost (PENNING DE VRIES et al., 1974) gibt den Energieaufwand an, der zur Herstellung der vorhandenen Biomasse der Pflanze erforderlich ist.

5.11.1 Methode

Berechnung der Construction cost auf Basis der Werte aus Tab. 5.12 bzw. Tab. 5.14 unter folgenden Vereinfachungen:

Für das heterogene Samenmaterial (schwarze u. braune Samen) wurden die Werte für braune Samen verwendet.

Die Werte für das Sproßachsenmaterial wurden auch für die Wurzel angewandt.

Die Berechnung erfolgte nach WILLIAMS et al. (1987):

$$C = [(0,06968 \times \Delta H_C - 0,065) (1-A) + (kN/14,0067) \times (180,15/24)] \times (1/E_G)$$

ΔH_C : aschefreier Brennwert in kJ/ g_{TG} (TG = Trockengewicht)

A: Asche in g/ g_{TG}

N: Gesamtstickstoff in g/ g_{TG} = Proteingehalt / 6,25

C: [g_{Glucose} / g_{TG}];

k: Oxidationszahl des aufgenommenen Stickstoffs (für Nitrat +5)

E_G : durchschnittliche Effizienz der Nutzung der organischen Substanz für den Stoffwechsel: mittlerer Wert nach PENNING DE VRIES et al. (1974): 0,87.

Die Werte der construction cost für Samen mit Vorblättern, für Blätter und für Spross und Wurzel (s. Tab. 5.12) werden entsprechend ihrem Gewichtanteil (s. Tab. 5.15) in der Gesamt-construction-cost berücksichtigt.

2.11.2 Ergebnisse und Diskussion

Der höchste Energieaufwand pro Gramm Trockensubstanz muss *A. micrantha* für die Samenproduktion leisten, da die Samen einen hohen Brennwert, einen relativ geringen Aschegehalt und einen mittleren Proteingehalt haben; den geringsten Aufwand bedarf die Bildung der Blätter (s. Tab. 5.15). Der Hauptteil der Construction cost (>50%) entfällt bei *A. micrantha* auf die tragenden Teile des lignifizierten Sprossmaterial (Sprossachse und Seitenäste)(s. Abb. 5.37). Der Anteil der Wurzel liegt in der Größenordnung von 10-15%. Auf die Assimilationsorgane, zu denen auch die Vorblätter mit ca. 3-4% der Gesamt-Construction-cost anzurechnen sind, entfallen zwischen 10 und 20% der Trockensubstanz. Die Samenproduktion liegt bei ca. 20%.

Im Vergleich dazu wird beispielsweise bei der mehrjährigen *Atriplex vesicaria* ca. 15% der Netto-Produktion für die Fruchtbildung aufgewendet, bei der in kühlen Wüsten vorkommenden *A. confertifolia* nur ca. 5% (OSMOND et al., 1980: 176). Für einjährige Arten der Gattung liegen keine Daten vor.

Die ermittelten Werte für die Gesamt-Construction cost lagen zwischen 1,35 und 1,37 Gramm Glucoseaufwand pro Gramm Trockengewicht.

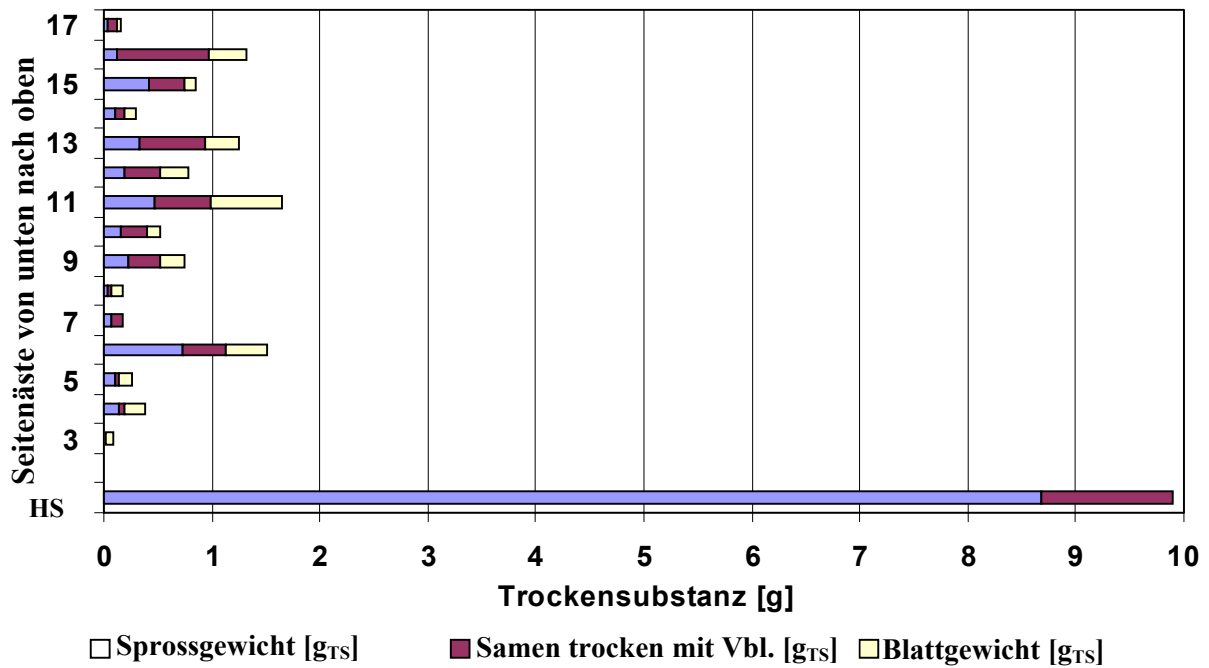


Abb. 5.37: Verteilung der Trockensubstanz auf Spross, Samen und Blätter einer 173cm hohen *Atriplex micrantha*-Pflanze. (HS = Hauptspross, 2 – 17: Seitenäste von unten nach oben)

Tab. 5.14: Construction cost-Werte für die einzelnen Organe von *A. micrantha*:

| | Construction cost [g _{Gluc} / g _{TG}] |
|-----------------------------------|---|
| Blätter | 1,1495 |
| Sprossachsen | 1,3974 |
| Samen braun (Dü2) | 1,4896 |
| Samen mit Vorblättern | 1,4014 |
| Vorblätter (trockenhäutig) | 1,1938 |

Tab. 5.15: Verteilung der pflanzlichen Substanz und der Construction cost auf Assimilationsorgane, Wurzel und Sprossmaterial bei zwei freistehend im Garten, einer am Straßenrand und einer im Innenhof des Museums (173cm hoch) gewachsenen *Atriplex micrantha*-Pflanze und der daraus resultierende Gesamt-Construction cost:

Anmerkung:

Kursiv: Trockengewicht in [g]

In Klammern: prozentualer Gewichtsanteil am Trockengewicht des gesamten Pflanzenmaterials

Fett-Schrift in Klammer: prozentualer Anteil der an der Gesamt-Construction cost.

| | Garten (2 Pflanzen) | Straßenrand (1 Pflanze) | Innenhof (1 Pflanze) |
|--|------------------------------------|------------------------------------|-----------------------------------|
| Wurzel Frischgewicht | | 4,53 g | |
| Spross Frischgewicht | | 74,32 g | 25,66 g |
| Blätter Frischgewicht | 374,14 g | 18,09 g | 16,77 g |
| Blätter Trockengewicht | 62,92 g (18,6%) (15,8%) | 4,20 g (10,5%) (8,8%) | 3,00 g (12,9%) (10,2%) |
| Wurzel Trockengewicht: | 35,57 g (10,5%) (10,9%) | 2,56* g (6,4%) (6,5%) | 3,23 g (13,9%) (14,2%) |
| Spross Trockengewicht | 162,56 g (48,0%) (49,7%) | 25,14 g (63%) (64,2%) | 11,82 g (50,8%) (51,9%) |
| Samen+ Vbl. Trockengewicht (Vbl. noch nicht trockenhäutig) | 77,29 g (22,8%) (23,7%) | 7,98 g (20%) (20,4%) | 5,23 g (22,5%) (23,1%) |
| Gesamt-construction cost [g_{Gluc}/ g_{TG}] | 1,3508 | 1,3708 | 1,3677 |

*Die Wurzel konnte nur herausgezogen und nicht ausgegraben werden, deshalb ist die Wurzelsubstanz nicht quantitativ erfasst worden.

5.12 Beobachtungen von Schädlingen und Nützlingen an *Atriplex*

5.12.1 Potentielle Bestäuber

Atriplex ist, wie die Chenopodiaceen im allgemeinen, sekundär zur Windbestäubung übergegangen. Aber aufgrund der noch vorhandenen Nektarproduktion konnte auch Tierbestäubung festgestellt werden.

Während der Blütezeit von *A. oblongifolia* und *A. micrantha* konnten einige Dutzend Wildbienen-Individuen (*Lasiglossum polites* Schenck = glänzende Schmalbiene; Bestimmung durch Dr. WESTRICH, STU) als rege Blütenbesucher beobachtet werden (s. Abb. 5.38 c). Bei dem gefangenen und determinierten Individuum handelte es sich um ein männliches Tier. Die Tiere waren an den Nektarabsonderungen am Boden der horizontalen Blüten, welche mit bloßem Auge sichtbar sind, interessiert.

Als weiterer fliegender Blütenbesucher wurden häufig Schwebfliegen (Syrphidae) an diesen und anderen *Atriplex*-Arten angetroffen.

Auch die Ameisenart *Formica polyctena* Först. (Nachbestimmung durch Dr. OSTEN, STU) konnte bei der gezielten Nektarsuche und -aufnahme beobachtet werden (s. Abb. 5.38 b).

Zwischen den Blüten von *A. micrantha*-Pflanzen, welche unter Laborbedingungen herangezogen waren, fanden sich häufig Vertreter der Fransenflügler (Thysanoptera) mit gelber Körperfärbung. Wie man anhand der Pollenspuren am Körper sehen konnte, verbreiteten diese wie auch die Ameisen bei der Nektarsuche ungewollt Pollen.

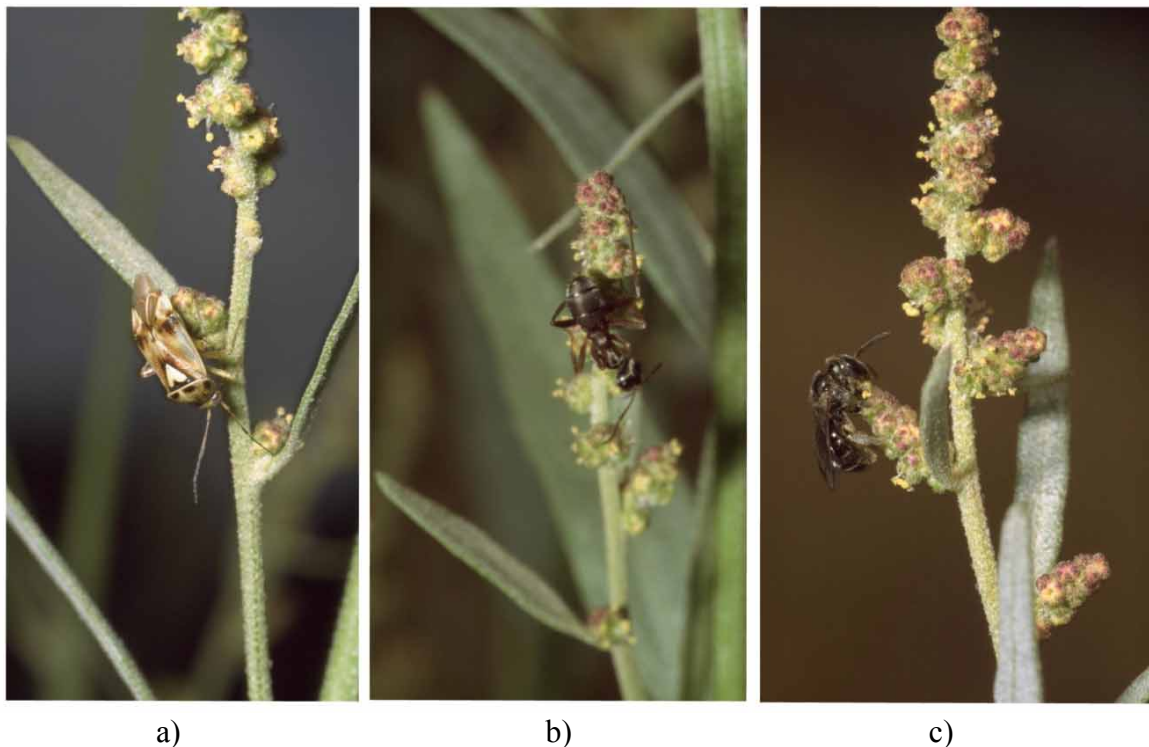


Abb. 5.38: Insekten an *Atriplex oblongifolia* a) ein Vertreter der Miridae, vermutlich *Orthops campestris* L., b) *Formica polyctena* Först. c) *Lasiglossum polites* Schenck.

5.12.2 Insekten als Schädlinge

Blattminierlarven konnten häufig in den Laubblättern von *A. micrantha* und *A. hortensis* beobachtet werden.

Blattläuse befanden sich sehr häufig an jungen Trieben, Blütenständen und auf der Unterseite der Blätter aller Arten; besonders aber waren die Pflanzen von *A. hortensis* betroffen, die darauf z.T. mit Wuchsdepression reagierten. Die schwarzen Pflanzenläuse konnten als *Macrosiphum* Pass. (UF. Aphidinae) bestimmt werden (SCHÄFER, 1994).

Seltener wurden Blattwanzen (Heteroptera/ Miridae) angetroffen. Bei der in Abb. 5.38 a) abgebildeten Art handelt es sich um einen Vertreter der Blindwanzen (Miridae), vermutlich um *Orthops campestris* L. (WACHMANN, 1989; MÜLLER, 1990)

Die Samen von *A. micrantha*, *hortensis* und *sagittata* wurden als Winterfutter von Hausmäusen aus den Vorblättern herausgefressen. Es konnten einige Dutzend schwarze Samen zwischen mehreren hundert Mäuseexkrementen und Vorblattresten in einer Hütte, die zur Lagerung der getrockneten *Atriplex*-Pflanzen diente, gefunden werden, welche nicht gefressen worden sind. Es handelte sich hierbei aber ausschließlich um horizontale Samen der Arten *A. hortensis* und *A. sagittata*. Dies scheint eher auf bewusste Diskriminierung durch die Tiere zurückführbar zu sein als auf einen Zufall.

5.12.3 Andere Schädlinge

Von pflanzlicher Parasitierung durch mehrere *Cuscuta*-Sippen (*C. europaea* L., *C. lupulifomis* Krockner und *C. campestris* Yuncker) an *A. micrantha* berichtet BELDE et al. (1995).

Auch Schnecken wurden an *A. micrantha* fressend angetroffen. Hierbei handelte es sich um *Arion lusitanicus* Mabille. Der Fraß war jedoch nicht sehr stark. Es wurde ein Fraßversuch mit der Großen Wegschnecke (*Arion ater* ssp. *rufus* L.) durchgeführt, um einen Hinweis auf eine mögliche Diskriminierung verschiedener Chenopodiaceen wegen deren Inhaltsstoffen zu bekommen.

5.12.4 Fraßversuch mit Schnecken

An *Atriplex micrantha* sind relativ selten Fraßspuren zu finden. Um die Attraktivität dieser Art für Schnecken zu untersuchen, wurde ein Fraßversuch mit einer häufigen Schneckenart und verschiedenen Vergleichspflanzen durchgeführt.

5.12.4.1 Versuchsdurchführung

Hierzu wurden 10 Große Wegschnecken (*Arion ater* ssp. *rufus* L.) nach 24h ohne Nahrungsaufnahmemöglichkeit in ein Gefäß mit Blättern protokollierter Blattfläche gesetzt. Der Substanzverlust wurde anhand der Abnahme der Blattfläche zwei Tage später festgestellt.

Da der Versuch Anfang September durchgeführt wurde, ist davon auszugehen, dass die Blattspreiten zu diesem Zeitpunkt mehr Sekundärstoffe und Ionen akkumuliert hatten als in jüngem Stadium. Schon deshalb kann das Ergebnis nur einen groben Hinweis darauf geben, ob eine Art attraktiv auf Schnecken wirkt oder nicht; zudem wurde der Versuch nur mit einer – jedoch einer wichtigen – von vielen Mollusken-Arten der heimische Fauna durchgeführt.

5.12.4.2 Ergebnis

Wie aus Tab. 5.16 zu ersehen, wurden die zarten Blätter des *Chenopodium capitatum* (L.) Asch. mit Abstand am meisten vertilgt. *Spinacia oleracea* L. (Marktware, biolog. Anbau) und *A. micrantha* wiesen hingegen keine Fraßlöcher auf. Es scheint also, wie auch Freilandbeobachtungen bestätigten, dass *A. micrantha* Fraßschutzstoffe (z.B. Saponine, Oxalsäure) enthält, welche die Attraktivität für Schnecken gering halten. Spinat wurde ebenfalls gemieden – vermutlich aufgrund des hohen Oxalsäure-Gehaltes.

Tab. 5.16: Blattflächenverlust von Blättern verschiedener Chenopodiaceen infolge Schneckenfraß von der Großen Wegschnecke (*Arion ater* ssp. *rufus* L.):

| Species | Blattflächenverlust |
|--|---------------------|
| <i>Chenopodium capitatum</i> (L.) Asch. | 34,6 % |
| <i>A. hortensis</i> L. (grüne Var.) | 25,3 % |
| <i>A. hortensis</i> L. (rote Var.) | 19,3 % |
| <i>Beta vulgaris</i> L. ssp. <i>vulgaris</i> | 8,4 % |
| <i>A. aucheri</i> Moq. | 3,5 % |
| <i>A. micrantha</i> C.A.Mey. in Ledeb. | kein Fraß |
| <i>Spinacia oleracea</i> L. | kein Fraß |