Der Stickstoffhaushalt immergrüner mediterraner Hartlaubblätter

ST. DIAMANTOGLOU und U. KULL

Institut für Allgemeine Botanik d. r Universität Athen, Griechenland und Biologisches Institut
der Universität Stuttgart, Bundesrepublik Deutschland

Seasonal Variations of Nitrogen Components in Mediterranean Evergreen Sclerophyllous Leaves

Summary

The seasonal variations of major nitrogenous components (total N, protein N, soluble N) in sclerophyllous leaves of four mediterranean species — *Ceratonia siliqua*, *Olea europaea* var. *sylvestris*, *Pistacia lentiscus* and *Quercus coccifera* — were investigated throughout the whole lifetime of the leaves. The leaf-longevity of the first two species mentioned is about two years, that of the latter two species is somewhat longer than one year. As reference values the raw fibre content and the total chlorophyll content of the leaves were also measured. The raw fibre content increases during leaf-growth, there-after it remains constant. In the leaves having a lifetime of two years, in the spring of the second year an additional increase, although weak, is observed. The chlorophyll content rises during the leaf growth, then remains unchanged for some time, but begins to decrease early. In the leaves of *Ceratonia* and *Olea* the shrinkage is recognized already in the spring of the second year. During the period of senescence, the decrease of chlorophyll a is more distinct than that of chlorophyll b.

The total N content in all cases decreases during leaf-growth and then remains constant. In *Ceratonia* leaves it is reasonably high considering that it is an evergreen species. Rather early the N-content begins to decrease; which is intensified during the last months of the lifetime of the leaves. This is due to the well-known export of N-compounds from senescent tissues. In *Ceratonia* leaves the N-content increases during the first winter; obviously they serve as N-storage organs. The content of protein-N in all species shows essentially the same variations as that of total N.

Results of tests carried out in the months of January and August revealed that the proline content in the leaves of all species is higher during the drought period than during the cold period. Using the different reference-values, the variations of N-content during leaf longevity of the four species are discussed in connection with reflections on maintenance costs.

Einleitung

Bei unseren bisherigen Untersuchungen zur Ökophysiologie der Stoffspeicherung in mediterranen Hartlaubpflanzen (DIAMANTOGLOU & KULL 1982, dort weitere Lit.) wurde der Stickstoffhaushalt nicht einbezogen. Erstaunlicherweise gibt es bisher kaum Untersuchungen dazu: einige neuere Arbeiten liegen allerdings von Arten aus der konvergenten Hartlaubvegetation des kalifornischen Chaparral vor (MOONEY & RUNDEL 1979; GULMON 1983; MERINO et al. 1984). Sogar die Lebensdauer der Blätter von Hartlaubpflanzen des Mittelmeergebiets wurde am natürlichen Standort erst neuerdings genau festgestellt (DIAMANTOGLOU & MITRAKOS 1981). Da der Stickstoffhaushalt der Blätter in engem Zusammenhang mit Entwicklungs- und Alterungsvorgängen steht (Übersicht bei THOMAS & STODDART 1980), wurde er nunmehr während der ganzen Lebensdauer der Blätter von 4 mediterranen Hartlaubarten untersucht. Als Bezugsgrößen wurden neben der Trockenmasse auch die Größen

Rohfasergehalt und Chlorophyllgehalt der Blätter herangezogen. Seit Mothes (1931) ist bekannt, daß der Stickstoffhaushalt von Blättern durch Wassermangel erheblich beeinflußt wird (Übersicht bei Bradford & Hsiao 1982). Von besonderem Interesse war es daher, festzustellen, welche Auswirkungen die Sommertrockenheit am Standort auf den N-Haushalt mediterraner Hartlaubblätter hat.

Material und Methoden

Material

Untersucht wurden Blätter von *Ceratonia siliqua* L., *Olea europaea* L. var. *sylvestris* Brot. (= ssp. *oleaster* Hoffm. et Link), *Pistacia lentiscus* L. und *Quercus coccifera* L. Das Material wurde bei *Ceratonia* einem etwa 3,5 m hohen Baum, bei den anderen 3 Arten jeweils Strauchern von ungefähr 1 m Höhe entnommen. Alle Pflanzen wuchsen im offenen Gelände nahe dem Institut für Allgemeine Botanik der Universität Athen und wurden nicht bewässert. Die Standorte befinden sich in einer natürlichen Phrygana an einem westgeneigten Hang am Fuße des Hymettos (ca. 200 m NN; vgl. Diamantoglou & Kull 1982). Die Straucher von *Olea*, *Pistacia* und *Quercus* stehen einander unmittelbar benachbart, *Ceratonia* etwa 800 m davon entfernt.

Die Temperatur- und Niederschlagsverhältnisse im Erntezeitraum 1978–1980 sind in Abb. 1 dargestellt. Die Dauer der Trockenzeit in den Sommern 1978 und 1979 betrug jeweils ungefähr 3 Monate. Frost trat am Standort in beiden Wintern an 5 d auf.

Methoden

Ernte des Materials: Die Blätter wurden ab März 1978 (Beginn des Neutriebs) in monatlichen Abständen während der ganzen Lebensdauer von Blättern an einer größeren Zahl gekennzeichneten Sprosse geerntet, bis die Blattzahl gleichartiger Kontroll-Sprosse infolge des Blattfalls unter 20 % der anfänglich gebildeten Blätter abgesunken war. Zu diesem Zeitpunkt waren die geernteten Blätter bereits verfärbt und bei *Quercus* auch zum Teil vom Rand her abgestorben. Ein Teil der Blätter wurde sofort in Plastikbeuteln 10 min in kochendes Wasser gehalten und anschließend bei 60 °C in einem Ventilatorrockenschrank getrocknet. Ein weiterer Teil wurde eingefroren und bei –20 °C bis zur Untersuchung aufbewahrt.

Bestimmungsverfahren. Die Bestimmung des Gesamtstickstoffs erfolgte nach Kjeldahl (1883), ebenso die Bestimmung des Protein-Stickstoffs nach Fällung der Proteine mit Trichloressigsäure. Die Differenz von Gesamt-N und Protein-N wird als „löslicher Stickstoff“ bezeichnet (vgl. Hollwarth 1976). Die Prolinbestimmung (Stichproben vom Sommer und vom Winter) erfolgte nach der Methode von Bates et al. (1973). Die Messung der Chlorophyll- und der Rohfasergehalte wurden nach dem bei Steubing (1965) angegebenen Verfahren durchgeführt.

Zur Wassergehaltsbestimmung wurden die Blätter nach dem Abtöten bei 80 °C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet.

In Bodenproben erfolgten die quantitative Bestimmung von Na, K, Ca und Mg flammenspektrometrisch aus dem Gesamtaufschluß mit $\text{HNO}_3/\text{H}_2\text{O}_2$; die Messung von Nitrat und Phosphat nach Schlichting & Blume (1966).

Ergebnisse

Lebensdauer und Wassergehalt der Blätter

Die Lebensdauer der Blätter der untersuchten Arten ist bei Diamantoglou & Mitakos (1981) beschrieben. Die für jene Untersuchungen herangezogene *Ceratonia*-Pflanze ist mit der hier verwendeten identisch; die 3 anderen Arten hingegen wurden damals an einer anderen Stelle untersucht. Die Blätter von *Ceratonia* und *Olea* leben ungefähr 2 Jahre; jene von *Quercus coccifera* und *Pistacia lentiscus* etwas länger als ein Jahr (vgl. Abb. 2). Das Flächenwachstum der Blätter wird bei allen 4 Arten im Verlauf des Monats Juli abgeschlossen. Die Veränderungen der Blattwassergehalte sind in Abb. 2 dargestellt. Während des Blattwachstums nehmen die Wassergehalte naturgemäß ab. Ab August (nur bei *Quercus* schon früher) werden

Abb. 1. Klimadaten im Untersuchungszeitraum.
Oben: Monatsniederschläge; unten: Monatsmittel der Temperaturen.

Fig. 1. Climatic data for the period of investigations.
Top: monthly rainfall; bottom: monthly mean temperatures.

Abb. 2. Lebensdauer und Wassergehalte (in % des Frischgewichts) der Blätter von *Ceratonia*, *Olea*, *Quercus* und *Pistacia*.

Fig. 2. Longevity and water content (as % of fresh weight) of the leaves of *Ceratonia*, *Olea*, *Quercus* and *Pistacia*.

Abb. 3. a) Rohfasergehalte der Blätter von *Ceratonia*, *Olea*, *Quercus* und *Pistacia* (in % der Trockenmasse).

Fig. 3. a) Raw fibre content of the leaves of *Ceratonia*, *Olea*, *Quercus* and *Pistacia* (as % of dry weight).

Abb. 3. b) Gesamtchlorophyllgehalte (mg/g Frischgewicht) der Blätter der 4 untersuchten Arten.

Fig. 3. b) Total chlorophyll content (mg/g fresh weight) of the leaves of the 4 species investigated.

konstante Werte erreicht. Bei *Quercus* und *Pistacia* sinken die Werte während der Wintermonate weiter. Bei *Quercus coccifera* enthalten die vergilbenden Blätter im Mai nur noch etwa 30% Wasser. Bei *Ceratonia* und *Olea*, deren Blätter 2 Jahre leben, steigt der Wassergehalt zum Herbst/Winter hin an und sinkt dann ganz allmählich bis zum Blattfall.

Rohfasergehalte

Um die Stickstoffgehalte zum Reifezustand der Blätter in Beziehung setzen zu können, wurden deren Rohfasergehalte bestimmt (Abb. 3a). Sie nehmen mit dem Heranwachsen der Blätter zunächst stark zu; bei allen 4 Arten ist der Wert der adulten Blätter im Juli erreicht, wenn diese auch ihre endgültige Größe erreicht haben. Von

diesem Zeitpunkt an treten bei *Quercus* und *Pistacia* keine Veränderungen mehr ein. Die beiden anderen Arten zeigen im Frühjahr des zweiten Jahres nochmals eine geringe Zunahme der Rohfasergehalte ihrer Blätter. Da ein Größenwachstum dieser Blätter nicht stattfindet, muß man annehmen, daß der Hartlaubcharakter (Xeromorphiegrad) aktiv verstärkt wird.

Chlorophyllgehalte

Die Chlorophyllgehalte von Blättern stehen in enger Beziehung zum Stickstoffhaushalt, insbesondere zum Protein-Stickstoffgehalt (MOTHES 1931; MICHAEL 1936; ZOLG & BORNKAMM 1981; FLECK et al. 1986 u. a.). Daher sind die Chlorophyllgehalte auch wichtige Bezugsgrößen.

Während der Blattentwicklung nehmen die Chlorophyllgehalte (Abb. 3b) bei allen 4 Arten zu und bleiben bei den ausgewachsenen Blättern ab Juni/Juli zunächst konstant. Bei *Pistacia* und *Quercus* nimmt die Chlorophyllmenge ab Herbst ab; bei den beiden anderen Arten beginnt im Frühjahr des zweiten Jahres eine kontinuierliche Abnahme lange vor einer erkennbaren Blattalterung. Die in den gealterten Blättern unmittelbar vor dem Absterben noch gefundenen Mengen liegen bei allen Arten in ähnlicher Höhe. Während der Abnahme der Chlorophyllgehalte ist die Verringerung der Menge an Chlorophyll a stärker als jene von Chlorophyll b, so daß bei *Ceratonia* und *Olea* ungefähr ab September des zweiten Jahres der Chlorophyll-b-Anteil auf etwa 50 % angestiegen ist und später sogar überwiegt. Bei *Quercus* und *Pistacia* tritt dieser Effekt in den alternden Blättern ab Januar ein.

Gesamt-Stickstoff

Die auf die Trockenmasse bezogenen Gesamt-N-Gehalte (Abb. 4a) nehmen mit dem Blattwachstum ab. Bei *Quercus coccifera* setzt das Blattwachstum früher ein, daher erfolgt die Abnahme rascher. Etwa ab Juli bleiben die N-Gehalte zunächst konstant, da die Blätter nun ausgewachsen sind (vgl. Rohfasergehalte). Der N-Gehalt adulter Blätter gleichen Alters ist bei *Ceratonia* deutlich höher als bei den 3 anderen Arten. Bei den beiden Arten mit den kürzerlebigen Blättern setzt schon früh eine Abnahme der N-Gehalte ein; sie verläuft bei *Pistacia* rascher als bei *Quercus*. Bei *Ceratonia* hingegen findet im ersten Winter sogar eine N-Gehalts-Zunahme und erst ab dem zweiten Entwicklungsjahr der Blätter eine kontinuierliche Abnahme statt; die Abnahme verläuft bei *Olea* parallel. Beim Absterben der Blätter liegt der N-Gehalt in allen Fällen zwischen 4 und 6 mg/g Trockenmasse. Die Abnahme des N-Gehaltes vor dem Blattfall liegt bei *Ceratonia* und *Pistacia* bei ungefähr 60 %, bei *Quercus* beträgt sie etwa 55 % und bei *Olea* nur 45 %. Der Vorgang der Alterung ist an einer rascheren Abnahme der N-Gehalte in den letzten Lebensmonaten der Blätter außer bei *Pistacia* überall deutlich zu erkennen. Bei Bezug der N-Gehalte auf die Rohfasermenge (Abb. 4b) erscheinen die Veränderungen ausgeglichener als bei der Bezugsgröße Trockenmasse; die Abweichungen bleiben aber gering. Bei den jungen Blättern wird die fortgesetzte Abnahme des N-Gehaltes deutlicher und im Anschluß an die Phase konstanter N-Gehalte der Blätter ist die langanhaltende Abnahme der Stickstoffmenge gut zu erkennen.

Protein-Stickstoff und löslicher Stickstoff

Die Mengenveränderungen des Protein-Stickstoffs verlaufen bei allen 4 Arten weitgehend entsprechend jenen des Gesamt-N (Abb. 5a). Man erkennt, daß die Zunahme des N-Gehaltes bei *Ceratonia* in den Wintermonaten auf den Anstieg der Proteinmenge zurückgeht.

Abb. 4. Gesamtstickstoffgehalte der Blätter der 4 untersuchten Arten:

a) bezogen auf die Trockenmasse

b) bezogen auf den Rohfasergehalt

Fig. 4. Total N-content of the leaves of the 4 species investigated:

a) as mg/g dry weight

b) as mg/g raw fibre content

Abb. 5. Protein-N-Gehalt der Blätter der 4 untersuchten Arten:

a) bezogen auf die Trockenmasse

b) bezogen auf den Chlorophyllgehalt

Fig. 5. Protein-N-content of the leaves of the 4 species investigated:

a) as mg/g dry weight

b) as mg/mg chlorophyll

Abb. 6. Gehalt löslicher Stickstoffverbindungen der Blätter der 4 untersuchten Arten:

a) bezogen auf den Rohfasergehalt

b) bezogen auf den Chlorophyllgehalt

Fig. 6. Soluble N-content of the leaves of the 4 species investigated:

a) as mg/mg raw fibre content

b) as mg/mg Chlorophyll

Die Proteingehalte (und ebenso die Mengen von Gesamt-N) bezogen auf die jeweiligen Chlorophyllgehalte nehmen mit dem Blattwachstum naturgemäß ab und bleiben bei ausgewachsenen Blättern zunächst konstant (Abb. 5b). Da ein Großteil der Proteine von Blattgeweben Chloroplastenproteine sind, ist ein solches Verhalten zu erwarten. Mit der Alterung der Blätter steigen die Werte an; der Abbau des Chlorophylls überwiegt also den Proteinabbau.

Die löslichen Stickstoffverbindungen haben nur einen relativ kleinen Anteil am N-Gehalt. In wachsenden Blättern nehmen sie zunächst ab und zeigen dann kaum noch Veränderungen. Bei den 2jährigen Blättern erfolgt eine Zunahme im zweiten Jahr, die bei *Ceratonia* auffälliger ist als bei *Olea*.

Bezieht man die Gehalte der löslichen N-Verbindungen auf den Rohfasergehalt, so werden ihre Veränderungen deutlicher (Abb. 6a). Die Zunahme im zweiten Entwicklungsjahr der Blätter setzt bei *Ceratonia* früher ein als bei *Olea* und hat offenbar keine unmittelbaren Beziehungen zur Alterung. Die frühe Zunahme bei *Ceratonia* im April/Mai macht auch eine Beziehung zur Dürresistenz unwahrscheinlich. In den letzten Lebensmonaten der Blätter nimmt bei *Ceratonia* und *Pistacia* mit der Alterung der Gehalt löslicher N-Verbindungen wieder ab. Bei *Quercus* ist dieser Effekt nur gering ausgeprägt und bei *Olea* fehlt er völlig, so daß hier die N-Abnahme während der Seneszenz allein auf das Verhalten des Protein-Stickstoffs zurückzuführen ist.

Bezieht man die Gehalte löslichen Stickstoffs auf die Chlorophyllgehalte (Abb. 6b), so wird wiederum der früh einsetzende Chlorophyllabbau erkennbar; die löslichen N-Verbindungen nehmen — relativ gesehen — allmählich und in der Endphase der Alterung der 2jährigen Blätter rasch zu. Vor dem Einsetzen der Alterungsvorgänge ist der Anteil löslichen Stickstoffs bezogen auf den Chlorophyllgehalt bei *Ceratonia*, *Olea* und *Quercus* nahezu gleich und liegt bei ca. 0,4 mg/mg Chlorophyll; bei *Pistacia* hingegen ist der Wert ungefähr doppelt so hoch.

Unter den löslichen N-Verbindungen ist Prolin als Streßmetabolit von Bedeutung. Daher wurden die Prolingehalte der Blätter im Winter (Ernte: Januar 1986; Kältestreß) und im Sommer (Ernte: Ende August 1985; Dürrestreß) bestimmt (Abb. 7). Stets ist die Prolinmenge bei Dürrebelastung höher als in den Wintermonaten, die allerdings keine ausgeprägte und für mediterrane Arten möglicherweise kritische Kältezeit aufwiesen. Die sommerliche Prolin-Akkumulation ist bei *Olea* und *Ceratonia* viel stärker als bei den Arten mit den kürzerlebigen Blättern, unter denen *Quercus*

Abb. 7. Prolingehalte (in μg Prolin/g Trockenmasse) der Blätter der 4 Arten unter natürlichen Bedingungen von Dürre (Ende August) und von Kalte (Januar).

Fig. 7. Proline content (μg proline/g dry weight) of the leaves of the 4 species under natural conditions of drought (end of August) and of cold (January).

Tabelle 1. Ionengehalte der Böden der Standorte von *Ceratonia* (a) und von *Olea*, *Quercus* und *Pistacia* (b), bezogen auf die Trockenmasse

	‰				ppm	
	Na ⁺	K ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	NO ₃ ⁻	PO ₄ ³⁻
a	0,01	0,07	8,5	0,97	0,6	21
b	0,01	0,23	0,96	0,35	1,1	17

coccifera die geringsten Prolingehalte und auch deren schwächsten Anstieg vom Winter zum Sommer zeigte.

Ionengehalte der Böden

Böden des Standortes von *Ceratonia* einerseits und der 3 weiteren Arten andererseits wurden auf die wichtigsten Ionen untersucht (Tabelle 1). Die Böden wurden im März 1984 entnommen, bei 100 °C getrocknet und dann bis zur Untersuchung in verschlossenen Plastiktüten aufbewahrt. Zur Beurteilung der Werte ist der Hinweis wichtig, daß die Bestimmung der Kationen aus dem Gesamtaufschluß und nicht aus dem Lactatauszug erfolgte. Der Standort von *Ceratonia* zeigt einen deutlich höheren Kalkgehalt. Die jahreszeitlich erheblichen Schwankungen der Ionengehalte, insbesondere der Nitratgehalte, werden durch eine derartige Stichprobe natürlich nicht erfaßt.

Diskussion

Bei der Entwicklung der jungen Blätter verändern sich natürlich alle untersuchten Größen stark. Der Stickstoffgehalt nimmt infolge des Blattwachstums allein schon durch einen Verdünnungseffekt infolge der starken Biomassenzunahme ab. Ein Vergleich der verschiedenen gemessenen Größen zeigt, daß zuerst ein konstanter Chlorophyllgehalt erreicht wird. Dann erfolgt der Abschluß des Flächenwachstums und die Rohfasermenge wird konstant; die Blätter sind nunmehr ausgewachsen. Etwa gleichzeitig oder später wird ein konstanter Stickstoffgehalt erreicht und außer bei *Quercus coccifera* schließt das Einpendeln auf einen weitgehend konstanten Blattwassergehalt die Entwicklungsvorgänge ab. Die Abnahme des löslichen Stickstoffs während der Entwicklung der Blätter, die von vielen Arten bekannt ist (EDER & KINZEL 1983, dort weitere Lit.), kann nach den Befunden dieser Autoren nicht allein auf den erwähnten Verdünnungseffekt zurückgeführt werden.

In den adulten Blättern bleibt für lange Zeit die auf den Chlorophyllgehalt bezogene Menge des Protein-Stickstoffs konstant; dies ist verständlich, da die Chloroplastenproteine den größten Anteil an den Blattproteinen haben. Beginnende Alterungsvorgänge werden früh durch die Abnahme der Chlorophyllgehalte und die Zunahme des löslichen Stickstoffs angezeigt; letztere ist besonders deutlich bei Bezug auf den Rohfasergehalt oder den Chlorophyllgehalt zu erkennen. Dies entspricht Befunden von SPECHT-JÜRGENSEN (1967) und CÔTÉ & DAWSON (1986). Die Veränderungen der Gesamtchlorophyllmengen sind — abgesehen vom langsameren Verlauf — jenen bei sommergrünen Arten (KRIEBITZSCH 1984) vergleichbar. Ein verstärkter Abbau von Chlorophyll a gegenüber Chlorophyll b bei der Blattalterung wurde auch von ZOLG & BORNKAMM (1981) beschrieben. Die früh einsetzende Abnahme der Chlorophyllgehalte bei unseren Untersuchungsobjekten ist sehr auffällig; da sie bei allen 4 Arten zu beobachten ist, könnte sie für Hartlaubarten charakteristisch sein.

Die allmähliche Abnahme des Protein-Stickstoffs durch Proteinabbau und des Gesamt-Stickstoffgehalts infolge des Stickstoff-Exports, der sich gegen Ende der

Lebenszeit der Blätter noch verstärkt, sind von krautigen Arten und sommergrünen Bäumen lange bekannt (MOTHES 1931; DELEANO & ANDREESCO 1932; GÄUMANN 1935; MICHAEL 1936; ZOLG & BORNKAMM 1981; EDER & KINZEL 1983, dort weitere Lit.) und neuerdings auch für kretische Dornpolsterpflanzen nachgewiesen (HÖNER & BRECKLE 1986). Die Hartlaubblätter sind nach Einsetzen der Stickstoffabnahme noch lange Zeit physiologisch aktiv, wie auch ihr Speicherverhalten erkennen läßt (vgl. DIAMANTOGLOU & KULL, 1982). Die endgültige Alterung mit nachfolgendem Blattfall erfolgt überwiegend in der Hauptwachstumsphase; dies gilt auch für vorzeitig alternde Blätter (DIAMANTOGLOU & MITRAKOS, 1981). Die alternden Blätter dienen als Stickstofflieferanten für die wachsenden Gewebe.

Die zeitlichen Veränderungen der Gesamt-Stickstoffgehalte sind weitgehend durch das Verhalten des Protein-Stickstoffs bestimmt. Sie entsprechen den Befunden bei Immergrünen des kalifornischen Chaparral (MOONEY & RUNDEL 1979; MERINO et al. 1984) und anderer Klimate (WOODWELL 1974; TURNER & OLSON 1976; CHAPIN & KEDROWSKI 1983). Bei *Citrus* findet man hingegen Abweichungen (MORENO & GARCIA-MARTINEZ 1984). Die absoluten N-Gehalte der Blätter der mediterranen Hartlaubarten sind geringer als bei sommergrünen Arten, zeigen aber ähnliche Werte wie bei den Chaparral-Arten und auch wie bei Immergrünen in Mitteleuropa (z. B. STÖCKER 1976; DISTELBARTH et al. 1984). Mit den stichprobenhaften Daten aus Griechenland von MARGARIS et al. (1984) stehen unsere Werte ebenfalls in Einklang. Sklerophylle Blätter weisen eine geringere Photosyntheseleistung auf als malakophylle (LARCHER 1984). Um gleiche Effizienz der Stickstoff-Nutzung zu erreichen, müssen sie daher deutlich länger leben. Dies wiederum fördert die Xeromorphie. Mit dieser Überlegung steht in Einklang, daß die N-Gehalte bei Bezug auf den Rohfasergehalt (der als Maß für die Xeromorphie gelten kann) geringere Unterschiede zwischen den untersuchten Arten aufweisen, als bei Bezug auf die Trockenmasse; vor allem zwischen *Pistacia* und *Quercus* (mit deutlich verschiedenen Rohfasergehalten) verschwinden die Differenzen. Die Kosten/Nutzen-Überlegung zeigt ferner, daß der Stickstoffgehalt bei längerlebigen Blättern unter sonst identischen Bedingungen höher sein kann als bei kürzerlebigen Blättern (CHABOT & HICKS 1982). Tatsächlich sind die N-Gehalte der Blätter von *Ceratonia* und *Olea* höher als jene von *Quercus* und *Pistacia*. Die Stickstoffgehalte von *Ceratonia*-Blättern sind höher als in den meisten Immergrünen. Dies dürfte mit der Rhizobium-Symbiose dieser Leguminose zusammenhängen. Die hohen N-Gehalte werfen die Frage auf, welche wirksamen Fraßschutzmechanismen *Ceratonia* besitzt.

Wenn für die von uns untersuchten mediterranen Arten ähnliche Beziehungen zutreffen, wie sie FIELD et al. (1983) bei kalifornischen Immergrünen fanden, so ist bei besonders gut an die Trockenheit adaptierten Arten das Verhältnis von Photosynthese-Leistung zu Blatt-N-Gehalt niedrig. Der hohe N-Gehalt der Blätter von *Ceratonia* wäre also mit einer höheren Photosynthese-Leistung korreliert, womit die hohe Dürresistenz dieser Art zusammenhängen könnte. Blätter mit einer 2- oder mehrjährigen Lebensdauer können auch als N-Speicher während der Wintermonate dienen (CHAPIN & KEDROWSKI 1983). Dies ist bei *Ceratonia* deutlich zu erkennen. Gleichartige Befunde gibt es von MOONEY & RUNDEL (1979) an *Adenostoma* aus Kalifornien; als Ursache wurde eine verstärkte N-Aufnahme in der kühleren und gleichzeitig feuchten Jahreszeit festgestellt. Die Verlagerung von Stickstoff im Frühjahr des zweiten Jahres in wachsende Gewebe lange vor einer Alterung der Blätter entspricht den Modellüberlegungen von STÖCKER (1980).

Das Ausmaß des Stickstoff-Exports bei der Alterung liegt in ähnlicher Höhe wie bei anderen Immergrünen (vgl. CHAPIN & KEDROWSKI 1983, dort weitere Lit.). GULMON (1983) gibt an, daß maximal 60% des Blatt-Stickstoffs abtransportiert werden; dies entspricht ziemlich genau den höchsten von uns an *Ceratonia* und

Pistacia gemessenen Werten. Infolge der Zunahme des löslichen Stickstoffs bei der Alterung sollte der im Bestandesabfall verbleibende Stickstoff für die Destruenten relativ rasch verfügbar sein; dem steht aber der Hartlaubcharakter der Blätter partiell entgegen.

Die Abnahme des Proteingehalts der Blätter verringert den Energieaufwand für deren Erhaltung (MERINO et al. 1984). Ein zum Herbst/Winter hin ansteigender Lipidgehalt (vgl. DIAMANTOGLOU & KULL, 1982) läßt den Erhaltungsaufwand aber wieder ansteigen, wie die Untersuchungen von MERINO et al. an der immergrünen Chaparral-Pflanze *Heteromeles* zeigen. Allerdings zeigen die Speicherlipide zumindest teilweise bekanntlich nur einen geringen Umsatz, so daß der Anstieg der Erhaltungskosten von MERINO et al. möglicherweise zu hoch angesetzt worden ist.

Die Sommertrockenheit wirkt sich auf den Stickstoffhaushalt nur wenig aus. Möglicherweise ist die N-Aufnahme gehemmt; inwieweit eine Verringerung disponiblen Stickstoffs auf die Erhöhung der Dürresistenz Einfluß nimmt (RADIN & PARKER 1979), bleibt offen. In Übereinstimmung mit den Befunden dieser Autoren ist festzustellen, daß die Osmoregulation durch den N-Status offensichtlich nicht beeinflußt wird. Der osmotischen Adaptation dient Prolin, dessen Rolle als Streß-Metabolit gut bekannt ist (Zusammenfassungen bei STEWART & LARHER 1980; BRADFORD & HSIAO 1982). Prolin wird in allen 4 Arten während der sommerlichen Trockenheit viel stärker akkumuliert als bei Kälte. Bei *Quercus* und *Pistacia*, die sommers weniger Prolin enthalten als *Olea* und *Ceratonia*, werden auch die Zucker in dieser Zeit vermehrt. Bei *Ceratonia* hingegen kommt es nicht zu einer Zuckeranhäufung in den Sommermonaten (DIAMANTOGLOU & MELETIOU-CHRISTOU 1978, 1980). Bei *Quercus* mit der geringsten Prolin-Akkumulation ist der Xeromorphiegrad der Blätter am höchsten. Die Prolin-Akkumulation deutet darauf hin, daß der wirksamste Streßfaktor für die Hartlaubarten an ihrem natürlichen Standort bei Athen die Dürre ist und nicht die kühle Jahreszeit mit ihren nur wenigen Frosttagen. Dies bestätigt und ergänzt unsere früheren Schlußfolgerungen (DIAMANTOGLOU & KULL 1982). Bei *Citrus*, einer Gattung, die nicht aus einem mediterranen Klimagebiet stammt, wird der Prolingehalt hingegen sowohl bei Dürre als auch bei niedrigen Temperaturen stark erhöht (SYVERTSEN & SMITH 1983; MORENO & GARCIA-MARTINEZ 1984).

Die Messungen von Ionengehalten der Böden ergaben für Nitrat und Phosphat Werte, die mit den Messungen von LECLERC (1985) an mediterranen Sandböden vergleichbar sind. Der geringe Nitratgehalt entspricht jenem vieler Böden, die arm an mineralischem Stickstoff sind. Der geringe Nitratgehalt der Böden sollte dazu führen, daß die Nitratassimilation ausschließlich in der Wurzel der Pflanzen erfolgt (ANDREWS 1986). Für die N-Versorgung der Pflanzen liefern allerdings als Stichproben gemessene Gehalte eines Bodens an Nitrat, Ammonium oder Gesamtstickstoff kein geeignetes Maß. Daher hätten auch mehrere Messungen im Jahresverlauf keine weitergehenden Aussagen ermöglicht, so daß darauf verzichtet wurde.

Dank

Unser Dank gilt der VW-Stiftung für finanzielle Unterstützung im Rahmen eines Partnerschaftsvorhabens. Für die sorgfältige Durchführung von Messungen haben wir Frau ELENI BAKOPOULOU und Frau GEORGIA SIAPSALI, für die Durchführung der AAS-Messungen Herrn Dr. M. HOLLWARTH (Darmstadt) zu danken. Für wertvolle Hinweise zur Nitrat- und Phosphatbestimmung danken wir Herrn Prof. Dr. E. SCHLICHTING, Univ. Hohenheim.

Literatur

- ANDREWS, M. (1986): The partitioning of nitrate assimilation between root and shoot of higher plants. *Plant Cell Environ.* **9**: 511—519.
- BATES, L. S., WALDREN, R. P., & TEARE, I. D. (1973): Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil* **39**: 205—207.
- BRADFORD, K. J., & HSIAO, T. C. (1982): Physiological responses to moderate water stress. In: LANGE, O. L., NOBEL, P. S., OSMOND, C. B., & ZIEGLER, H. (eds.): *Encyclopedia Plant Physiology*, N. S. **12B**. Berlin. 264—324.
- CHABOT, B. F., & HICKS, D. J. (1982): The ecology of leaf life spans. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **13**: 229—259.
- CHAPIN, F. ST., & KEDROWSKI, R. A. (1983): Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees. *Ecology* **64**: 376—391.
- CÔTÉ, B., & DAWSON, J. O. (1986): Autumnal changes in total nitrogen, salt-extractable proteins and amino acids in leaves and adjacent bark of black alder, eastern cottonwood and white basswood. *Physiol. plant.* **67**: 102—108.
- DELEANO, N. T., & ANDREESCO, M. I. (1932): Beiträge zum Studium der Rolle und Wirkungsweise der Mineral- und organischen Stoffe im Pflanzenleben. 1. Mitt.: Der quantitative Stoffwechsel der Mineral- und organischen Substanzen in den *Salix fragilis*-Blättern während ihrer Entwicklung. *Beitr. Biol. Pflanzen* **19**: 249—286.
- DIAMANTOGLOU, S., & KULL, U. (1982): Die Jahresperiodik der Fettspeicherung und ihre Beziehungen zum Kohlenhydrathaushalt bei immergrünen mediterranen Holzpflanzen. *Acta Oecol./Oecol. Plant.* **3**: 231—248.
- & MELETIOU-CHRISTOU, M. S. (1978): Kohlenhydratgehalte und osmotische Verhältnisse bei Blättern und Rinden von *Ceratonia siliqua* und *Quercus coccifera* im Jahresgang. *Flora* **167**: 472—479.
- (1980): Kohlenhydratgehalte und osmotische Verhältnisse bei Blättern und Rinden von *Pistacia lentiscus*, *Pistacia terebinthus* und *Pistacia vera* im Jahresgang. *Flora* **169**: 168—176.
- & MITRAKOS, K. (1981): Leaf longevity in mediterranean evergreen sclerophylls. In: MARGARIS, N. S., & MOONEY, H. A. (eds.): *Components of productivity of mediterranean climate regions*. The Hague. 17—19.
- DISTELBARTH, H., KULL, U., & JEREMIAS, K. (1984): Seasonal trends in evergreen gymnosperms growing under mild climatic conditions in Central Europe. *Flora* **175**: 15—30.
- EDER, M., & KINZEL, H. (1983): Seasonal variations in free amino acid contents of deciduous *Ericaceae* leaves. *Z. Pflanzenphysiol.* **112**: 269—273.
- FIELD, C., MERINO, S., & MOONEY, H. A. (1983): Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia* **60**: 384—389.
- FLECK, I., FRANSI, A., & VIDAL, D. (1986): Senescence patterns of several physiological and biochemical parameters of field grown flag leaves of *Triticum aestivum* L. cv. Kolibri. *J. Plant Physiol.* **123**: 327—338.
- GÄUMANN, E. (1935): Der Stoffhaushalt der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im Laufe eines Jahres. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **44**: 157—334.
- GULMON, S. L. (1983): Carbon and nitrogen economy of *Diplacus aurantiacus*; a Californian mediterranean-climate drought-deciduous shrub. In: KRÜGER, F. J., MITCHELL, D. T., & JARVIS, J. U. M. (eds.): *Mediterranean-Type Ecosystems — The Role of Nutrients*. Ecol. Studies **43**: Berlin. 167—176.
- HÖLLWARTH, M. (1976): Der Stickstoffhaushalt von Pappelrinden und seine Beziehungen zur Temperatur. *Z. Pflanzenphysiol.* **80**: 215—224.
- HÖNER, D., & BRECKLE, S.-W. (1986): Untersuchungen zum Speicherstoff-Gehalt der Dornpolster in den Hochgebirgslagen Kretas (Griechenland). *Flora* **178**: 297—305.
- KJELDAHL, J. (1883): Über die Stickstoffbestimmung. *Z. Analyt. Chem.* **22**: 366—370.
- KRIEBITZSCH, W.-U. (1984): Jahresgang des Chlorophyllgehaltes in den Blättern von *Mercurialis perennis* L. *Flora* **175**: 111—115.
- LARCHER, W. (1984): Ökologie der Pflanzen. 4. Aufl. Stuttgart.
- LECLERC, M.-CL. (1985): Variations saisonnières de la disponibilité du nitrate et de son utilisation par la végétation des dunes littorales de la Méditerranée. *Acta Oecol./Oecol. Plant.* **6**: 87—106.

- MARGARIS, N. S., ADAMANDIADOU, S., SIAFACA, L., & DIAMANTOPOULOS, J. (1984): Nitrogen and phosphorus content in plant species of Mediterranean ecosystems in Greece. *Vegetatio* **55**: 29—35.
- MERINO, J., FIELD, C., & MOONEY, H. A. (1984): Construction and maintenance costs of mediterranean-climate evergreen and deciduous leaves. II Biochemical pathway analysis. *Acta Oecol./Oecol. Plant.* **5**: 211—229.
- MICHAEL, G. (1936): Über die Beziehungen zwischen Chlorophyll- und Eiweißabbau im vergilbenden Laubblatt von *Tropaeolum*. *Z. Bot.* **29**: 385—425.
- MOONEY, H. A., & RUNDEL, P. W. (1979): Nutrient relations of the evergreen shrub, *Adenostoma fasciculatum*, in the California chaparral. *Bot. Gaz.* **140**: 109—113.
- MORENO, J., & GARCIA-MARTINEZ, J. L. (1984): Nitrogen accumulation and mobilization in *Citrus* leaves throughout the annual cycle. *Physiol. plant.* **61**: 429—434.
- MOTHES, K. (1931): Zur Kenntnis des N-Stoffwechsels höherer Pflanzen. 3. Beitrag (Unter besonderer Berücksichtigung des Blattalters und des Wasserhaushaltes). *Planta* **12**: 686—731.
- RADIN, J. W., & PARKER, L. L. (1979): Water relations of cotton plants under nitrogen deficiency. I Dependence upon leaf structure. *Plant Physiol.* **64**: 495—498.
- SCHLICHTING, E., & BLUME, H. P. (1966): *Bodenkundliches Praktikum*. P. Parey, Hamburg.
- SPECHT-JURGENSEN, I. (1967): Untersuchungen über Stickstoffverbindungen und Chlorophyll während des Vergilbens der Laubblätter von *Ginkgo biloba*. *Flora A* **157**: 426—453.
- STEBING, L. (1965): *Pflanzenökologisches Praktikum*. P. Parey, Hamburg.
- STEWART, G. R., & LARHER, F. (1980): Accumulation of amino acids and related compounds in relation to environmental stress. In: STUMPF, P. K. (ed.): *The Biochemistry of Plants*. Vol. 5, New York. 609—635.
- STOCKER, G. (1976): Untersuchungen über Stickstoff-Blattspiegelwerte einiger Bodenpflanzen naturnaher Berg-Fichtenwälder. *Flora* **165**: 457—478.
- (1980): Ökologische Aspekte der saisonalen Veränderung von Stickstoff-Blattspiegelwerten. *Flora* **170**: 316—328.
- SYVERTSEN, J. P., & SMITH, M. L. (1983): Environmental stress and seasonal changes in proline concentration of *Citrus* tree tissues and juice. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **108**: 861—866.
- THOMAS, H., & STODDART, L. J. (1980): Leaf senescence. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **31**: 83—111.
- TURNER, J., & OLSON, P. R. (1976): Nitrogen relations in a Douglas-fir plantation. *Ann. Bot., N. S.*, **40**: 1185—1193.
- WOODWELL, G. M. (1974): Variations in the nutrient content of leaves of *Quercus alba*, *Quercus coccinea*, and *Pinus rigida* in the Brookhaven forest from bud-break to abscission. *Amer. J. Bot.* **61**: 749—753.
- ZOLG, M., & BORNKAMM, R. (1981): Analytische Untersuchung an Blättern während des Alterungsprozesses vor dem Laubfall. *Flora* **171**: 355—366.

Eingegangen am 17. Februar 1987

Anschriften der Verfasser: Prof. Dr. ST. DIAMANTOGLOU, Institute of General Botany, University of Athens, Panepistimiopolis, GR - 15784 Athen; Prof. Dr. U. KULL, Biologisches Institut der Universität Stuttgart, Ulmer Straße 227, D - 7000 Stuttgart.