

FID Biodiversitätsforschung

Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Über die Stickstoffansprüche (die Nitrophilie) der Ruderalpflanzen

Walter, Heinrich

1963

Digitalisiert durch die *Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main* im Rahmen des DFG-geförderten Projekts *FID Biodiversitätsforschung (BIOfid)*

Weitere Informationen

Nähere Informationen zu diesem Werk finden Sie im:

Suchportal der Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main.

Bitte benutzen Sie beim Zitieren des vorliegenden Digitalisats den folgenden persistenten Identifikator:

urn:nbn:de:hebis:30:4-92915

Über die Stickstoffansprüche (die Nitrophilie) der Ruderalpflanzen

VON

HEINRICH WALTER, Stuttgart-Hohenheim

1. Einleitung

Als Ruderalpflanzen bezeichnet man die Pflanzenarten, die auf Schuttplätzen und Abfallstellen, um Mist, Müll und Komposthaufen oder an Dorfwegen, Bahndämmen sowie längs Zäunen vorkommen. Die ökologischen Verhältnisse an solchen Standorten sind sehr wechselnd. Ihnen allen ist jedoch ein dauernder oder doch in unregelmäßigen Abständen sich wiederholender menschlicher Einfluß gemeinsam, der durch Neuaufschüttung oder Zerstörung der Pflanzendecke bei Bodenbewegung erfolgt. Dazu kommt häufig noch ein erhöhter Nährstoffgehalt durch Zuführung organischer stickstoffhaltiger Verbindungen. Typisch für diesen Lebensraum ist deshalb die Offenheit des Standorts (Pionierstadien) und infolgedessen ein hoher Lichtgenuß, außerdem noch eine lockere Lagerung des Untergrundes und gute Durchlüftung des Bodens, sowie dessen rasche Erwärmung im Frühjahr. Andere Faktoren, wie Korngröße des Bodens, Feuchtigkeit, Humusgehalt und Mikroklima, können im einzelnen sehr stark variieren. Die pH-Werte des Bodens liegen jedoch meist in der Nähe des Neutralpunktes oder etwas darüber.

Die genannten Faktoren können sich in verschiedenster Weise kombinieren. Aus diesem Grunde wird auch die floristische Zusammensetzung der Pflanzengemeinschaften an solchen Standorten zwar als Ganzes gesehen sehr viele gemeinsame Züge aufweisen, aber im Einzelfall kaum je übereinstimmen. Man kann deshalb für ein bestimmtes Gebiet gewisse Pflanzengesellschaften, also sich häufiger wiederholende typische Artenkombinationen aufstellen, wie es z. B. TÜXEN 1950 für die nitrophilen Unkrautgemeinschaften tat. Sobald jedoch das Klima sich ändert oder abweichende Bodenverhältnisse auftreten, bzw. die Eingriffe der Menschen variieren und auch das Alter der Gesellschaft wechselt, werden dieselben Arten in anderen Kombinationen anzutreffen sein.

Wir wollen hier nicht auf diese pflanzensoziologisch-systematischen Fragen eingehen, sondern nur bestimmte öko-physiologische Fragen behandeln, und zwar die Stickstoffansprüche der besonders häufig an ruderalen Standorten anzutreffenden Arten. Den Ausführungen werden dabei die Untersuchungen zugrunde gelegt, die R. MAYSER an unserem Institut durchführte und die bisher noch nicht veröffentlicht wurden. Einzelheiten sind der im Botanischen Institut Hohenheim hinterlegten Arbeit zu entnehmen.

Als Ausgangspunkt der Arbeit dienten 355 Aufnahmen an Ruderalstandorten, und zwar in der Umgebung von Stuttgart, im Lößlehnggebiet der Wetterau und des vorderen Vogelsberges, im Sandgebiet des Mainzer Beckens, von Trümmerfeldern der Stadt Frankfurt am Main und von Bahndämmen des Rhein-Main-Dreiecks. Diese wurden tabellarisch verarbeitet (s. Originalarbeit). Vertreten waren die Arten dreier Gesellschaften: 1. der stark nitrophilen, ausdauernden, ruderalen Dorfpflanzen (*Arction lappae*), 2. der extrem stickstoffliebenden, thermophilen Hackfruchtunkräuter und 3. der schwach nitrophilen *Hordeum murinum*- und *Artemisia vulgaris*-Gesellschaften. Für unsere ökologisch-physiologische Fragestellung ließen sich fünf provisorische Artengruppen herauschälen:

1. *Urtica dioica*-Gruppe: stark nitrophile, mehrjährige Ruderalpflanzen, wie *Urtica dioica*, *Rumex crispus*, *R. obtusifolius*, *Lappa minor*, *Ballota nigra*, *Lamium album* u. a.
2. *Chenopodium bonus-henricus*-Gruppe: vorwiegend nitrophile Arten, wie *Chenopodium bonus-henricus*, *Sisymbrium officinale*, *Verbena officinalis*, *Malva neglecta*.
3. *Solanum nigrum*-Gruppe: thermophile, stark nitrophile, einjährige Hackfruchtunkräuter, wie *Solanum nigrum*, *Chenopodium polyspermum*, *Urtica urens*, *Amaranthus retroflexus*, *Mercurialis annua*, *Setaria*- und *Panicum*-Arten u. a.
4. *Erigeron canadensis*-Gruppe: ein- und mehrjährige, mäßig nitrophile Ruderalpflanzen, wie *Erigeron canadensis*, *Artemisia vulgaris*, *Tanacetum vulgare*, *Hordeum murinum*, *Diplotaxis tenuifolia*, *Linaria vulgaris* u. a.
5. *Chenopodium album*-Gruppe: mäßig bis wenig nitrophile Ackerunkräuter, wie *Chenopodium album*, *Atriplex patulum*, *Sonchus asper*, *S. oleraceus*, *S. arvensis*, *Matricaria inodora*, *Daucus carota* u. a.

Aus diesen Gruppen, die Arten mit ökologisch ähnlichen Ansprüchen umfassen, wurden einzelne Vertreter auf ihre Stickstoffsprünge untersucht.

2. Nitrophilie oder Nitratophilie

Die Pflanzen können den Stickstoff in Form von Ammoniumionen oder in Form von Nitraten aufnehmen, aber auch als Harnstoff. Im Laboratoriumsversuch ist es möglich, den Stickstoff in diesen drei Formen den Versuchspflanzen darzubieten. Aber es fragt sich, in welcher Form der Stickstoff unter natürlichen Verhältnissen den Pflanzen meist zur Verfügung steht. In den Boden gelangen zunächst N-haltige organische Verbindungen. Diese unterliegen sofort dem mikrobiellen Abbau, wobei NH_3 abgespalten wird. Ammonium wird von dem Sorptionskomplex der Bodenkolloide absorbiert und stünde als solches den Pflanzenwurzeln zur Verfügung. Bei einem pH-Wert über 6,5 setzt jedoch sofort die Nitrifikation ein, wobei Nitrit- und Nitratbakterien im Endresultat den Stickstoff in die Nitratform überführen. Diese Nitrifikation unterbleibt zwar in sauren Böden. Da jedoch das bei der Eiweißzersetzung entstehende NH_3 eine Base ist, wird der Boden bei hohem Gehalt an Eiweißverbindungen wohl stets eine neutrale bzw. schwach alkalische Reaktion annehmen. Zwar bilden sich bei der Desaminierung der Aminosäuren neben NH_3 auch Oxysäuren, letztere unterliegen jedoch leicht einem weiteren Abbau durch Mikroorganismen. Man darf deshalb damit rechnen, daß in gut durchlüfteten Böden überall dort, wo eine stärkere Zersetzung von N-haltigen organischen Stoffen stattfindet und

wo zugleich Pflanzen gedeihen können, ständig Nitrat gebildet wird. Nur bei sehr hohen Konzentrationen der organischen Verbindungen, z. B. unmittelbar um Misthaufen herum, dürfte eine Nitrifikation fehlen, aber an solchen Stellen wachsen auch keine höheren Pflanzen.

Selbst wenn unsere Äcker mit Ammoniumsulfat gedüngt werden, ist anzunehmen, daß auch in diesem Falle eine rasche Nitrifikation einsetzt.

Im Rahmen dieser Arbeit sollte das nachgeprüft werden. Von Parzellen, die ungedüngt blieben oder mit Ammonium- bzw. Nitratsalzen gedüngt waren, wurden jeweils 48 Bodenproben entnommen und von diesen nach sorgfältiger Durchmischung jeweils 1 g für die Beimpfung einer Nährlösung für Nitritbildner nach A. KOCH verwendet. Die sich bildende Nitritmenge in den Anreicherungskulturen konnte kolorimetrisch bestimmt werden. Es zeigte sich, daß in den Kolben, die mit Erde von den NH_4 -Parzellen beimpft wurden, die Nitritbildung 8 bis 14 Tage früher einsetzte als in den anderen Kolben und entsprechend auch früher den Höchstwert erreichte, um dann infolge anschließender Nitratbildung rasch wieder zu verschwinden. Daraus darf man schließen, daß durch die Düngung mit Ammoniumsalzen die Nitrifikation im Boden angeregt wurde und eine Anreicherung von Nitrit- sowie Nitratbildnern eintrat.

Wir dürfen somit allgemein annehmen, daß im Freien den nitrophilen Arten praktisch vorwiegend oder sogar ausschließlich Nitratstickstoff zur Verfügung steht. Es sind also eigentlich nitratophile Arten. Nitrate werden jedoch von den Bodenkolloiden nicht adsorbiert und deshalb durch Niederschläge leicht ausgewaschen. Für die nitrophilen Arten wird deshalb meistens nicht die zu einem bestimmten Zeitpunkt im Boden vorhandene Nitratmenge von Bedeutung sein, sondern ihre ständige Nachlieferung durch Zersetzung von organischen N-haltigen Verbindungen mit gleichzeitiger Nitrifikation des abgespaltenen NH_3 . Deswegen ist der Gehalt an solchen Stoffen im Boden von besonderer Bedeutung.

Anders ist es in ariden Gebieten, in denen eine Auswaschung der Salze aus dem Boden nicht stattfindet. Zwar ist dort die von Pflanzen erzeugte organische Masse nur gering, aber die bei deren Mineralisierung entstehenden Nitratmengen werden nur in die Senken geschwemmt und können sich dort zusammen mit anderen Salzen anreichern. Infolgedessen lassen sich in den Böden und auch im Grundwasser arider Gebiete stets Nitrate nachweisen. Ob die großen Lager an Chilesalpeter in der südamerikanischen Wüste auch auf diese Weise entstanden sind, ist noch nicht endgültig geklärt.

Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit war nun, zu untersuchen, ob die nitrophilen Arten in ihrer Entwicklung durch eine höhere Zufuhr an Nitraten gefördert werden oder ob sie nur gegen eine solche resistenter sind und deshalb an den entsprechenden Standorten im Wettbewerb mit anderen Arten sich besser zu behaupten vermögen. Denn die Vergesellschaftung der Pflanzen ist, die extremsten Standorte ausgenommen, stets eine Frage der Wettbewerbsfähigkeit. Die Umweltfaktoren begrenzen nur selten direkt die Verbreitung der Arten, sondern fast immer indirekt, indem sie die Wettbewerbsfähigkeit der einen Arten erhöhen und die der anderen herabsetzen, so daß die letzteren in der Gemeinschaft unterdrückt bzw. ausgemerzt werden.

3. Der Einfluß von Nitraten auf die Keimung von ruderalen Arten

Für den Wettbewerb auf offenen Pionierstandorten ist schon eine rasche Entwicklung der Keimlinge von großer Bedeutung. Durch die Untersuchungen von GASSNER u. a. ist bekannt, daß Nitrate die Keimung beeinflussen können. Bisher ist jedoch diese Frage im Zusammenhang mit der Nitrophilie der Arten noch nicht untersucht worden. Deswegen wurden entsprechende Versuche unter Verwendung von KNO_3 durchgeführt. Zur Feststellung, ob die keimungsfördernde Wirkung dieser Salze auf einer spezifischen Wirkung der Nitrat-Ionen beruht und nicht auf einer solchen der Kalium-Ionen, dienten einige Kontrollversuche mit KCl - und $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ -Lösungen. Es zeigte sich, daß diese Salze auf die Keimung aller untersuchten Arten mit Ausnahme von *Chenopodium album* schon in Konzentrationen von 0,01 mol hemmend wirkten. Nur bei *Chenopodium album* waren sowohl in $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ - als auch in KCl -Lösungen noch bei Konzentrationen von 0,1 mol die Keimprozentage bis um über 100 % gegenüber reinem Wasser erhöht.

Die Keimung in KNO_3 -Lösungen wurde nach der Methode der Samenkontrollstationen (in Fließpapier) bei 25 und 30°C bzw. bei Wechseltemperaturen geprüft. Als Lösungsmittel diente aqua dest., obgleich Kontrollversuche mit leicht alkalischem Leitungswasser keine Abweichungen zeigten. Ein Versuch umfaßt drei Parallelproben mit jeweils 50 bis 100 gut ausgereiften Samen.

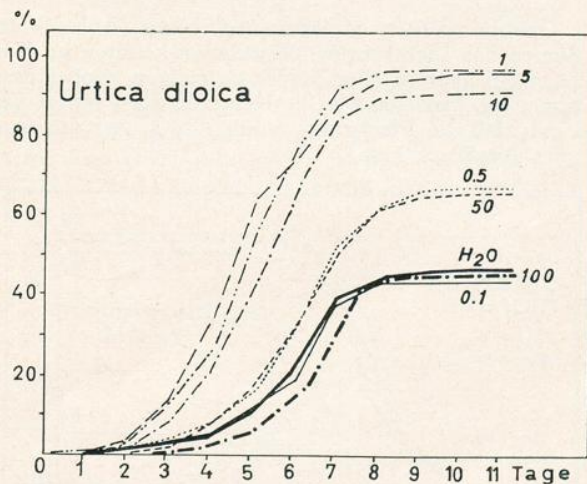


Abb. 1

Die verwendeten KNO_3 -Konzentrationen betragen in Millimol (mmol): 0,1, 0,5, 1, 5, 10, 50 und 100. Festgestellt wurden die Keimschnelligkeit und die Keimprozentage. Das Ergebnis ist aus den Kurven zu ersehen, von denen wir hier nur einige Beispiele anführen (Abb. 1 bis 6). Bei diesen sind auf der Ordinate die Keimprozentage und auf der Abszisse die Zahl der Tage nach dem Einquellen eingetragen. Die Zahlen an den Kurven bedeuten mmol KNO_3 . Aus der 1. Gruppe zeigte *Urtica dioica* (Abb. 1) eine deutliche Förderung sowohl der Keimschnelligkeit als auch der Keimprozentage durch KNO_3 . Das Optimum liegt bei mittleren Konzentrationen.

Die erste und die letzte Lösung weisen keine Unterschiede gegenüber H_2O auf. Bei *Lappa* und den *Rumex*-Arten wurde die Keimgeschwindigkeit anfangs bei 50 und 100 mmol verzögert, aber nach 8 bis 10 Tagen überholten die Samen dieser Proben die im Wasser, so daß die Keimprozentage selbst bei der höchsten Konzentration noch bedeutend größer waren.

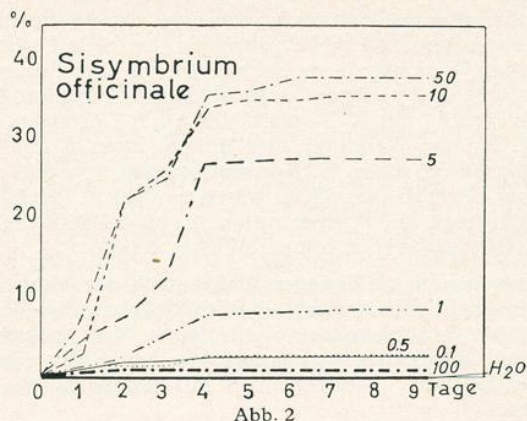


Abb. 2

Aus der 2. Gruppe wurden *Sisymbrium officinale* (Abb. 2) und *Verbena* geprüft. Die Samen des Lichtkeimers *Sisymbrium* keimten im Wasser selbst am Licht nicht, wohl aber in allen KNO_3 -Lösungen, wobei das Optimum bei 10 bis 50 mmol lag. Dagegen war die Keimung der *Verbena*-Samen schon im Wasser so gut, daß die Förderung durch KNO_3 fast nur in der Keimschnelligkeit zum Ausdruck kam.

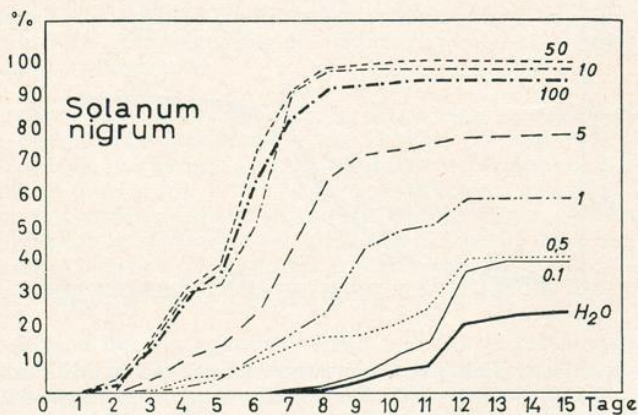


Abb. 3

Sehr auffallend war auch die Förderung der Keimung durch KNO_3 bei *Solanum nigrum* aus der Gruppe 3 (Abb. 3). Ähnlich wie diese Art verhielten sich *Urtica urens*, *Erucastrum pollichii*, *Setaria verticillata* und *Amaranthus lividus*. Bei diesen Arten liegt das Optimum zum Teil bei 100 mmol. *Amaranthus retroflexus* und *Panicum crus-galli* keimten so gut, daß Unterschiede kaum

hervortraten. *Chenopodium polyspermum* verhielt sich unterschiedlich, wobei die beste Keimung bei 40°C erhalten wurde. *Galinsoga* fiel aus der Reihe heraus, da die Keimung bei 50 bis 100 mmol schon stark gehemmt war. Eine leichte Förderung war nur bei 1 mmol festzustellen. Diese Art leitet schon zur Gruppe 4 über. Bei *Erigeron*, nicht aber bei *Artemisia* und *Tanacetum*, wurde die Keimung bei 100 mmol schon stark gehemmt (Abb. 4). Im allgemeinen waren die Unterschiede im Vergleich zur Keimung in H₂O gering.

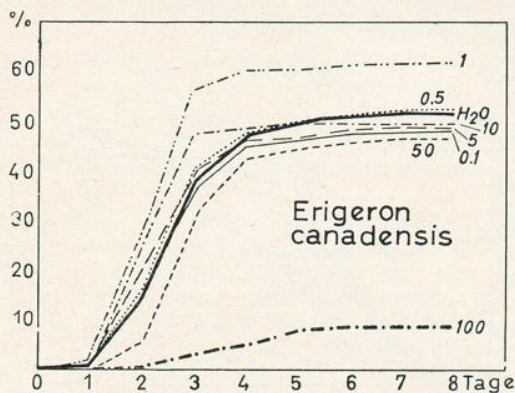


Abb. 4

Aus der Gruppe 5 wurden *Chenopodium album* und *Daucus carota* geprüft. Diese beiden Arten zeigten große Unterschiede. Während bei *Chenopodium* (Abb. 5) die Keimung sehr stark durch KNO₃ selbst noch bei 100 mmol gefördert wird, sind bei *Daucus* (Abb. 6) die Unterschiede gegenüber der guten Keimung in H₂O nur gering. Ganz ähnlich verhielten sich andere

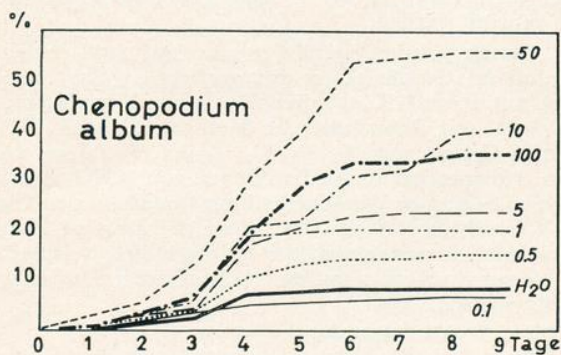


Abb. 5

nicht ruderalen Ackerunkräuter, wie *Bupleurum rotundifolium*, *Silene nutans* und *S. inflata*, bei denen 100 mmol schon stark hemmend wirkten, oder *Sherardia arvensis*, die die höchsten Keimprozente im Wasser aufwies. Sie und noch weitere Unkrautarten erwiesen sich gegenüber KNO₃ im wesentlichen indifferent. Zusammenfassend können wir sagen, daß bei allen als nitrophil geltenden Ruderalpflanzen die Keimung durch Nitrate stark ge-

fördert wird, selbst noch bei Konzentrationen von 50, zuweilen sogar 100 mmol. Das gilt auch für *Chenopodium album*. Demgegenüber verhalten sich *Galinsoga parviflora* und die Arten der Gruppe 4 und 5 anders. Sie zeigen höchstens nur bei geringen KNO_3 -Konzentrationen eine leichte Förderung, bei höheren dagegen eine starke Hemmung, oder aber sie sind KNO_3 gegenüber indifferent. Nicht nur der Keimungsvorgang als solcher wurde bei nitrophilen Arten durch KNO_3 gefördert, sondern auch die Keimlinge entwickelten sich kräftiger. Deshalb wurde auch das Wachstum und die Stickstoffproduktion bei KNO_3 -Düngung genauer untersucht.

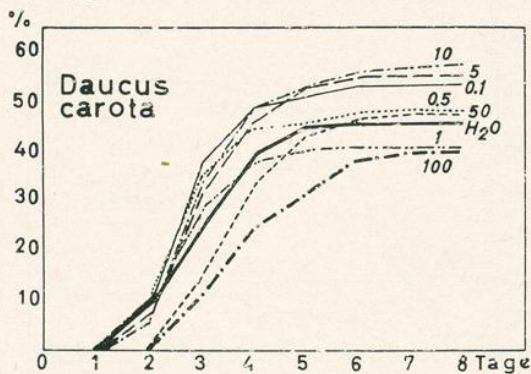


Abb. 6

4. Gefäßversuche mit verschiedenen N-Gaben

Den nitrophilen Ruderalpflanzen steht an ihren natürlichen Standorten der Stickstoff im Vergleich zu den anderen Nährstoffen in starkem Überschuß zur Verfügung. Deshalb sollte das Verhalten von 17 Arten der ruderalen Flora und zum Vergleich von 4 nicht ruderalen Arten bei starker N-Überdüngung geprüft werden.

Zu diesem Zweck wurden Gefäßversuche mit zwei Teilen Sand und einem Teil Lehm im Gewächshaus durchgeführt, wobei alle Gefäße eine Grunddüngung mit P und K entsprechend einer Knop'schen Nährlösung erhielten und dazu, mit Ausnahme der Kontrollen, noch N-Mengen entsprechend dem N-Gehalt von $\frac{1}{8}$, $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$, 1, 2,5, 5, 7,5 bis 10 Knop. Die Stickstoffgaben erfolgten bei Reihe I in Form von $\text{KNO}_3 + \text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, bei Reihe II als $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. Der Wassergehalt des Bodens in den Gefäßen wurde auf 60% der Wasserkapazität gehalten. Bei den höchsten Konzentrationen mußte, um Schäden zu vermeiden, der Stickstoffgehalt langsam innerhalb von 14 Tagen bis zur Endkonzentration erhöht werden. Die Zahl der Wiederholungen betrug meistens drei.

Die Ergebnisse waren folgende:

1. Gruppe. Bei *Urtica dioica* zeigten die Blätter bei den geringen N-Gaben eine gelbliche Färbung; erst bei N-Gaben von 1 und 2,5 Knop trat die normale grüne Färbung von Pflanzen ruderaler Standorte auf. Auch die höchsten KNO_3 -Gaben wurden ertragen, doch nahmen die Trockengewichte von 5 Knop an ab. Bei Ammoniumsalzen gingen die Pflanzen bei den höchsten Konzentrationen zugrunde. *Rumex obtusifolius* trägt hohe KNO_3 -Gaben noch besser; das Optimum lag bei 5 Knop. Beim NH_4 -Versuch wurde nur die höchste Gabe (10 Knop) nicht vertragen, und das Optimum lag bei

2,5 Knop. Empfindlicher war *Lappa minor*, bei der das Optimum in beiden Reihen $\frac{1}{2}$ Knop entsprach und eine Entwicklung ab 2,5 Knop unterblieb.

2. Gruppe. Sowohl bei *Sisymbrium* als auch bei *Verbena* lag das Optimum bei 1 Knop. Die erste Art entwickelte sich noch bei den höchsten Gaben in beiden Reihen, während das bei der zweiten nicht der Fall war. Im Gegensatz zu der ersten Gruppe wuchsen die ungedüngten Pflanzen normal.

3. Gruppe. Alle Arten dieser Gruppe reagierten in beiden Reihen auf hohe N-Gaben positiv. Das Optimum lag zwischen 2,5 bis 7,5 Knop; selbst 10 Knop KNO_3 wurde von *Solanum nigrum*, *Panicum crus-galli* und *Urtica urens* gut vertragen. Dagegen wiesen diese Arten bei den ungedüngten Kontrollen und bei $\frac{1}{8}$, $\frac{1}{4}$ und $\frac{1}{2}$ Knop Kümmerwuchs und Chlorose auf.

4. Gruppe. Es wurde nur *Erigeron canadensis* untersucht. Diese Art verhielt sich ähnlich wie *Verbena*, nur blieben die stärker gedüngten Pflanzen auf dem Rosettenstadium stehen, während die schwach gedüngten früh zur Blüte gelangten.

5. Gruppe. *Chenopodium album* wuchs in beiden Reihen in allen Gefäßen gut und zeigte ein wenig ausgeprägtes Optimum bis über 1 Knop. Doch unterschieden sich die Pflanzen äußerlich sehr stark, was auch in der Natur oft zu beobachten ist. In den untersten Stickstoffstufen waren die Pflanzen blattarm, hellfarbig und unverzweigt, wobei sie fast glattrandige, schmale Blätter besaßen. Bei hohen N-Gaben dagegen wurden die Pflanzen dunkler und üppiger, und die Blätter zeigten die breite, fast pfeilförmige Form mit großen Randbuchten. Ganz anders verhielten sich die *Sonchus*-Arten, *Matricaria inodora* und *Daucus*. Schon auf $\frac{1}{8}$ und $\frac{1}{4}$ Knop gediehen sie kräftig und zeigten ein Optimum bei $\frac{1}{2}$ Knop. Über 1 Knop wurden sie geschädigt. Hellere Färbung der Blätter ließ sich selbst bei ungedüngten Pflanzen nicht feststellen. Noch etwas geringer sind die Ansprüche von Unkräutern, wie *Capsella bursa-pastoris*, *Silene inflata* und *S. nutans*. Ungedüngte Pflanzen entwickeln sich kräftig, das Optimum liegt bei $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ Knop und N-Gaben von 1 Knop, bei denen die nitrophilen sich gerade erst normal entwickeln, wirken bei diesen Arten oft schon schädigend.

Setzt man die Trockengewichte bei ungedüngt gleich 100, so kann man folgende mittlere Höchstwerte angeben (erste Zahl KNO_3 -Reihe, in Klammern NH_4 -Reihe):

<i>Urtica dioica</i>	252 (309)	<i>Chenopodium polyspermum</i>	146 (131)
<i>Rumex obtusifolius</i>	210 (222)	<i>Galinsoga parviflora</i>	186 (195)
<i>Lappa minor</i>	1630 (1990)	<i>Erigeron canadensis</i>	197 (156)
<i>Sisymbrium officinale</i>	347 (260)	<i>Chenopodium album</i>	246 (229)
<i>Verbena officinalis</i>	149 (137)	<i>Matricaria inodora</i>	188 (160)
<i>Solanum nigrum</i>	313 (373)	<i>Sonchus asper</i>	158 (132)
<i>Amaranthus retroflexus</i>	467 (579)	<i>Daucus carota</i>	178 (175)
<i>Panicum crus-galli</i>	325 (393)	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	133 (104)
<i>Urtica urens</i>	366 (278)	<i>Silene inflata</i>	139 (135)
<i>Setaria glauca</i>	301 (275)	<i>Silene nutans</i>	137 (157)

Sonchus arvensis zeigte in beiden Reihen die Höchstwerte bei ungedüngten Pflanzen. *Chenopodium album* verhält sich auch bei diesem Versuch mehr wie die stark nitrophilen Arten. Die Höchstwerte der KNO_3 -Reihe liegen gegenüber der NH_4 -Reihe bei den extrem nitrophilen Arten etwas tiefer, bei den wenig nitrophilen etwas höher, jedoch dürften die Unterschiede nicht immer gesichert sein.

Sehr hohe NH_4 -Gaben wirkten oft giftiger als KNO_3 -Gaben, vielleicht weil bei NH_4 -Gaben der Boden alkalisch reagierte, also eine NH_3 -Freisetzung stattfand. Inwieweit durch eine Nitrifikation eine Überführung der NH_4 -Salze in den Töpfen in Nitrat stattfand, wurde nicht untersucht.

5. Feldversuche mit verschiedener N-Düngung

Die Ergebnisse der Gefäßversuche sollten unter möglichst natürlichen Bedingungen im Feld nachgeprüft werden. Die Parzellengröße betrug dabei 1×6 m bei vierfacher Wiederholung. Der Boden war stickstoffarm, der pH-Wert 6,7 bis 7,1. Das gesamte Feld erhielt Ende März eine Grunddüngung von 120 kg/ha an Kali und 60 kg/ha an Phosphor. Die Stickstoffabstufungen, als $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ bzw. $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ gegeben, waren in kg N/ha folgende:

Parzelle	a	b	c	d	e
Vor der Einsaat	—	80	190	380	580
1. Kopfdüngung	—	25	70	180	500
2. Kopfdüngung	—	—	80	180	380
Insgesamt	—	105	340	740	1460

Die Düngung auf Parzelle **b** entsprach etwa $\frac{1}{4}$ Knop beim Gefäßversuch, auf Parzelle **c** etwa 1 Knop, auf Parzelle **d** etwa 2,5 Knop und auf Parzelle **e** etwa 5 Knop.

Die Parzelle **c** läßt sich mit einem gut mit N gedüngten Acker vergleichen; die Parzellen **d** und **e** waren überdüngt. Zur Aussaat kamen insgesamt 16 Arten. Die Entwicklung der Pflanzen auf den verschiedenen Parzellen wurde zunächst geschätzt. Zu Beginn der Fruchtreife wurden dann die einzelnen Parzellen abgeerntet und das Trockengewicht der oberirdischen Teile bestimmt.

Bei *Urtica dioica*, *U. urens* und *Setaria verticillata* waren die Trockengewichte in der NH_4 -Reihe etwas höher, doch muß man berücksichtigen, daß Nitrat leichter ausgewaschen wird. Es ist deshalb möglich, daß diesen Arten, die auf N-Gaben sehr positiv reagieren, auf den NH_4 -Parzellen etwas mehr Stickstoff zur Verfügung stand. Außerdem wissen wir, daß auf diesen Parzellen eine stärkere Nitrifikation einsetzt, also eine dauernde NO_3 -Anlieferung stattfindet. Die Ergebnisse entsprachen ganz denen der Gefäßversuche, nur fehlten hier die höchsten N-Gaben entsprechend 7,5 und 10 Knop. Deshalb wiesen die nitrophilen Arten, wie *Solanum nigrum*, *Amaranthus retroflexus*, *Panicum crus-galli*, *Urtica urens* und *Urtica dioica* ebenso wie *Setaria verticillata* und *Chenopodium album* die Höchstwerte auf der Parzelle **e** auf. Die ersten fünf dieser Arten entwickelten sich auf Parzelle **a** und z. T. **b** nicht normal, weil sie unter N-Mangel litten. *Galinsoga*, *Chenopodium polyspermum*, *Sisymbrium*, *Verbena*, *Artemisia vulgaris* und *Sonchus asper* reagierten auf die N-Düngung sehr schwach, wobei *Chenopodium polyspermum* schon auf Parzelle **d**, *Sisymbrium* und *Verbena* sogar auf Parzelle **c** die Höchstserträge erreichten. *Erigeron canadensis* wurde auf Parzelle **e** deutlich geschädigt. *Sonchus arvensis* und *Ranunculus arvensis* entwickelten sich auf den nicht mit N gedüngten Parzellen am besten.

Einen anschaulichen Vergleich der Ergebnisse der Keimversuche, der Gefäßversuche und der Feldversuche erlaubt eine zusammenfassende Darstellung, die man auf Abb. 258 bei H. WALTER: Phytologie Bd. III, „Standortslehre“, 2. Aufl. 1960, auf S. 508 wiedergegeben findet und die wir hier nicht nochmals bringen wollen.

Die Ergebnisse aller drei Versuchsreihen stimmen sehr gut überein. Sie zeigen, daß die stark nitrophilen Arten sich erst bei höheren Stickstoffgaben gut entwickeln und bei niedrigen kümmern. Die obere Grenze liegt sehr hoch und wird im Freien nur auf extrem überdüngten Standorten überschritten.

Auf die nicht nitrophilen Arten wirken schon relativ kleine N-Gaben schädigend, ihr Optimum liegt oft auf nicht gedüngtem Ackerboden. Sie sind, man könnte fast sagen, nitrophob. Aber eine scharfe Grenze zwischen nitrophilen und nitrophoben Arten läßt sich nicht ziehen, vielmehr sind die Übergänge gleitend.

Abweichend von der eingangs gegebenen Einteilung in die fünf Gruppen, sollte man nach unseren Versuchsergebnissen *Chenopodium album* zu den ausgesprochen nitrophilen Arten rechnen, wenn diese Art auch bei geringen N-Gaben zu gedeihen vermag. Umgekehrt gehört *Galinsoga parviflora* zu den sehr mäßig nitrophilen Arten und *Daucus carota* sowie *Sonchus arvensis* sind überhaupt nicht nitrophil; letzterer verhält sich vielleicht wie *Ranunculus arvensis* schon fast nitrophob, wenn man bei diesen Ackerunkräutern, die immerhin noch am besten auf ertragsfähigen Böden wachsen, überhaupt von Nitrophobie sprechen darf.

6. Auswirkung des Wettbewerbs zwischen nitrophilen und nicht nitrophilen Arten bei verschiedenem Stickstoffgehalt des Bodens

Da die nitrophilen Ruderalpflanzen in ihrer ganzen Entwicklung selbst bei hohen Nitratkonzentrationen im Boden gefördert, die anderen Arten dagegen gehemmt werden, sollten die nitrophilen Arten auf N-reichen Standorten besonders wettbewerbsfähig sein. Andererseits können sie auf N-armen Böden nur kümmerlich wachsen und bilden nur wenig Chlorophyll in den Blättern aus, während die anderen Arten sich normal entwickeln. Auf solchen Standorten müssen deshalb die nitrophilen Arten unterdrückt werden.

Um das nachzuprüfen, sollte untersucht werden, ob man die Unkrautflora auf Brachäckern durch N-Düngung schon im ersten Jahr zugunsten der nitrophilen Arten beeinflussen kann. Deshalb wurden parallel zu den Parzellen mit Einzelaussaat auf demselben Versuchsstück im Botanischen Garten mit der gleichen Gründüngung 1 m² große Parzellen unregelmäßig verstreut abgesteckt, die nicht angesät wurden, aber dieselben abgestuften N-Mengen a bis e wie beim Feldversuch vor der Aussaat und bei der ersten Kopfdüngung erhielten. Die zweite Kopfdüngung konnte nicht gegeben werden, weil inzwischen das aufkommende Unkraut, das man ungehindert wachsen ließ, den ganzen Boden dicht bedeckte. Man durfte annehmen, daß die Unkrautsamen auf allen 1 m²-Parzellen gleichmäßig verteilt und daß neben nitrophilen Arten überall nicht nitrophile vertreten waren.

Nach sechs Wochen wurden die Keimpflanzen auf den 1 m²-Parzellen nach Arten getrennt ausgezählt und am Ende der Vegetationszeit getrennt geerntet, um das Trockengewicht zu bestimmen.

Zuerst liefen auf allen Parzellen die Keimlinge von *Capsella bursa-pastoris*, *Veronica persica* und *Stellaria media* auf. Ihnen folgten *Polygonum persicaria*, *Geranium dissectum*, *Thlaspi arvense* und vereinzelt *Medicago lupulina* und *Fumaria officinalis*. Erst sehr viel später kamen *Chenopodium album*, *Ch. polyspermum* und *Panicum crus-galli* hinzu.

Auf den Parzellen a und b war unmittelbar nach der zweiten Düngung die Bestandsdichte gering. *Thlaspi* und *Capsella* dominierten. Bei stärkerer

N-Düngung auf Parzelle **c** und **d** war die Pflanzendichte schon größer, wobei auch *Chenopodium album* reichlich auftrat. Auf Parzelle **e** schließlich erreichte diese Art sogar schon die Größe der *Capsella*-Pflanzen.

Die Auszählung ergab, daß die Zahl der Keimlinge von *Chenopodium album*, *Ch. polyspermum* und *Panicum crus-galli* von **a** nach **e** anteilmäßig zunahm, während die von *Capsella* in derselben Richtung abnahm und in den dichteren Beständen schon aus Lichtmangel zurücktrat. Mitte September hatte sich das Bild völlig verändert. Auf allen Parzellen war *Chenopodium album* vorherrschend geworden. Diese Art machte durch ihre Wuchshöhe die einzelnen Düngungsstufen kenntlich. Auf den ungedüngten Flächen konnte man noch die abgeblühten Stengel von *Capsella* und *Thlaspi*, die eine stattliche Höhe erreichten, erkennen; auf Parzelle **b** trat *Sonchus arvensis* stärker hervor. Von *Solanum nigrum* war auf **a** kein einziges Exemplar zu finden, auf **b** nur ein kümmerliches; erst auf den N-reichen Parzellen wurden die Pflanzen zahlreicher und kräftiger. Ähnliches gilt für *Atriplex patulum*. Die Horste der *Setaria glauca* und *S. viridis* waren unregelmäßig verteilt.

Die mittleren Anteile am Gesamtrockengewicht aus vier Wiederholungen gehen für die einzelnen Arten aus folgender Tabelle hervor:

Relatives Trockengewicht der Arten	Mit Nitrat gedüngt					Mit Ammonium gedüngt				
	a	b	c	d	e	a	b	c	d	e
<i>Chenopodium album</i>	14,3	32,7	47,8	36,0	41,3	38,9	44,6	42,5	51,7	57,4
<i>Chenopodium polyspermum</i>	1,9	6,9	3,8	8,5	8,5	4,7	7,7	7,6	6,3	6,1
<i>Solanum nigrum</i>	0	0,05	0,15	0,16	0,3	0	0,1	0,46	0,67	0,51
<i>Panicum crus-galli</i>	0,9	2,0	2,2	2,7	2,8	1,3	1,9	1,4	2,1	1,2
<i>Atriplex patulum</i>	0,06	2,0	-	4,4	2,6	5,9	7,2	11,1	7,6	12,1
<i>Setaria viridis</i>	0,62	0,41	0,38	0,28	1,39	2,11	0,97	4,36	3,16	0,28
<i>Setaria glauca</i>	0,24	1,36	0,34	-	0,34	1,21	0,58	0,31	0,36	0,04
<i>Sonchus arvensis</i>	3,38	3,2	2,1	1,1	0,4	5,6	11,0	5,3	1,3	0,8
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	6,3	5,2	3,9	3,5	1,9	2,5	3,2	3,6	2,6	1,3

Überblickt man diese Zahlen, dann läßt sich, von gewissen zufälligen Unregelmäßigkeiten abgesehen, bei den ersten fünf nitrophilen Arten ein deutlich steigender Anteil mit zunehmender N-Düngung feststellen, bei den letzten zwei Unkrautarten dagegen ist das nicht der Fall.

7. Zusammenfassung

Das Verhalten der verschiedenen untersuchten Arten gegenüber steigender Nitratkonzentration ergab beim Keimversuch, beim Gefäßversuch, beim Feldversuch und beim Wettbewerbsversuch stets das gleiche Ergebnis:

1. Die typischen nitrophilen Arten entwickeln sich bei geringen Nitratgehalten kümmerlich. Sie brauchen zum normalen Wachstum eine Nitratkonzentration, die der einer Knop'schen Nährlösung entspricht. Auf eine weitere Steigerung der N-Düngung reagieren sie sehr positiv. Das Optimum des N-Gehalts liegt oft bei Konzentrationen, bei denen nicht nitrophile Arten bereits nicht mehr lebensfähig sind. Die letale Konzentration liegt sehr hoch in einem Bereich, der nur an extrem N-reichen Ruderalstandorten vorkommt.

2. Nicht nitrophile Arten verhalten sich genau umgekehrt. Das Optimum ihrer Entwicklung liegt bei sehr geringen N-Gaben oder auf ungedüngten Parzellen. Die Keimung wird durch Nitratlösungen nicht nur nicht gefördert, sondern sogar gehemmt. Einige Arten sind direkt als nitratophob zu bezeichnen.

3. Zwischen den obengenannten extremen Typen sind gleitende Übergänge vorhanden.

4. Beim Wettbewerb auf ruderalen Standorten und in Unkrautgesellschaften spielt die Nitrophilie eine wichtige Rolle. Durch hohen N-Gehalt im Boden werden die nitrophilen Arten begünstigt, die nicht nitrophilen dagegen unterdrückt.

Wichtigste Literatur über Ruderalpflanzen und Nitrophilie

(aus der Dissertation von R. MAYSER)

- Bauer, J.: Beiträge zur Physiologie der Ruderalpflanzen. — *Planta* (Berlin) **28**: 383—428 (1938).
- Bharucha, F. R. and Dubash, P. J.: The problem of nitrophily. — *Vegetatio* **3**: 183—194 (1950).
- Borriss, H.: Über die inneren Vorgänge bei der Samenkeimung und ihre Beeinflussung durch Außenfaktoren. — *Jb. wiss. Bot.* (Berlin) **89**: 254—339 (1941).
- Braun-Blanquet, J.: Pflanzensoziologie. 2. Aufl. — Wien 1951.
- Buchli, M.: Ökologie der Ackerunkräuter. (Diss. d. Eidg. Techn. Hochschule Zürich.) — Bern 1936.
- Dittrich, W.: Zur Physiologie des Nitratsumsatzes in höheren Pflanzen (unter Berücksichtigung der Nitratspeicherung). — *Planta* (Berlin) **12**: 69—119 (1931).
- Ellenberg, H.: Unkrautgesellschaften als Maß für den Säuregrad, die Verdichtung und andere Eigenschaften des Ackerbodens. — *Ber. ü. Landtechnik*, H. 4. Wolfarthshausen (1948).
- — Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden. — *Landw. PflSoziol.* Bd. I. Ludwigsburg 1950.
- — Kausale Pflanzensoziologie auf physiologischer Grundlage. — *Ber. dtsh. bot. Ges.* (Berlin) **63**: 24—31 (1950).
- — Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. — *Ber. dtsh. bot. Ges.* (Berlin) **54** (10): 350—361 (1953).
- — u. Tüxen, R.: Der systematische und der ökologische Gruppenwert. — *Mitt. flor.-soz. ArbGemeinsch. Niedersachsen* **3**: 171—184 (1937).
- Felföldy, L.: Soziologische Untersuchungen über die pannonische Ruderalvegetation. — *Acta geobot. hung.* **43**: 87—140 (1942).
- Gardner, W. A.: Effect of light on germination of sensitive seeds. — *Bot. Gaz.* (Chicago) **71**: 249—288 (1921).
- Gassner, G.: Über die keimungsauslösende Wirkung der Stickstoffsalze auf lichtempfindliche Samen. — *Jb. wiss. Bot.* (Berlin) **55**: 259—342 (1915).
- — Einige neue Fälle von keimungsauslösender Wirkung der Stickstoffverbindungen auf lichtempfindliche Samen. — *Ber. dtsh. bot. Ges.* (Berlin) **33**: 217—232 (1915).
- — u. Franke, W.: Einige Versuche über den Stickstoffhaushalt lichtkeimender Samen im dunklen Keimbett. — *Z. Bot.* (Stuttgart) **28**: 447—463 (1934/35).
- Greigh-Smith, P.: *Urtica L.* — *J. Ecol.* **36**: 339—355 (1948).
- Große-Brauckmann, G.: Untersuchungen über die Ökologie, besonders den Wasserhaushalt, von Ruderalgesellschaften. — *Vegetatio* (Den Haag) **4**: 245—283 (1953/54).
- Gümbel, H.: Untersuchungen über die Keimverhältnisse verschiedener Unkräuter. — *Landw. Jb.* **63**: 1—107 (1913).

- Hanf, M.: Keimung von Unkräutern unter verschiedenen Bedingungen im Boden. — Landw. Jb. (Berlin) **93** (2) (1943).
- Heinisch, O.: Der Bogenamarant (*A. retroflexus*), ein wenig beachtetes Unkraut. — Fortschr. Landw. **7** (1932).
- Hellwig, F.: Über den Ursprung der Ackerunkräuter und der Ruderalflora Deutschlands. — Diss. Breslau 1886.
- Hesse, O.: Über die keimungsauslösende Wirkung chemischer Stoffe auf lichtempfindliche Samen. — Ber. dtsh. bot. Ges. (Berlin) **41**: 316—322 (1923).
- — Untersuchungen über die Einwirkung chemischer Stoffe auf die Keimung lichtempfindlicher Samen. — Bot. Arch. **5**: 133—171 (1924).
- Kanzler, L.: Beiträge zur Physiologie der Keimung und der Keimlinge. — Beih. Bot. Cbl. Abt. I **41**: 185—238 (1925).
- Kinzel, W.: Lichtkeimung (Erläuterungen und Ergänzungen). — Ber. dtsh. bot. Ges. (Berlin) **27**: 536—545 (1909).
- — Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung. — Stuttgart 1931.
- Kling: Chemische Analysen von Unkräutern. — Die landw. Versuchstationen (Berlin) **85**: 449—452 (1914).
- Knapp, R.: Einführung in die Pflanzensoziologie. H. 1 u. 2. — Ludwigsburg 1948.
- Koch, A.: Mikrobiologisches Praktikum. — Berlin 1922.
- Korsmo, E.: Unkräuter im Ackerbau der Neuzeit. — Berlin 1930.
- Krause, W.: Über Keimung und Jugendwachstum im Hinblick auf die Entwicklung der Pflanzendecke. — Planta (Berlin) **38**: 132—156 (1950).
- Kreh, W.: Pflanzensoziologische Untersuchungen auf Stuttgarter Auffüllplätzen. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ. **91**: 59—120 (1935).
- — Die Besiedlung des Trümmerschutts durch die Pflanzenwelt. — Naturw. Rdsch. (Stuttgart) **7**: 298—303 (1951).
- Krüger, L.: Ein Beitrag zur Biologie von *Chenopodium album*. — Angew. Bot. (Berlin) **13**: 1—97 (1931).
- Kuhn, E.: Dunkelkeimer und Substrat. — Ber. dtsh. bot. Ges. (Berlin) **34**: 369—386 (1916).
- Lauer, E.: Über die Keimtemperatur von Ackerunkräutern und deren Einfluß auf die Zusammensetzung von Unkrautgesellschaften. — Flora **140**: 551—595 (1953).
- Laus, H.: Mährens Ackerunkräuter und Ruderalpflanzen. — Mitt. Komm. naturw. Durchforsch. Mährens. Brünn 1908.
- Lehmann, E.: Zur Keimungsphysiologie und Biologie von *Ranunculus sceleratus* L. und einigen anderen Samen. — Ber. dtsh. bot. Ges. (Berlin) **27**: 476—494 (1909).
- — u. Ottenwälder, A.: Über katalytische Wirkung des Lichtes bei der Keimung lichtempfindlicher Samen. — Z. Bot. (Stuttgart) **5**: 337—364 (1931).
- Lewin, R. A.: *Sonchus oleraceus* und *Sonchus asper*. — J. Ecol. **36**: 203 bis 223 (1948).
- Lindner, E.: Zellphysiologisch-ökologische Untersuchungen an Nitrat-, Wiesen- und Kulturpflanzen. — Protoplasma (Berlin) **39** (3) (1950).
- Maier, W.: Untersuchungen zur Frage der Lichtwirkung auf die Keimung einiger *Poa*-Arten. — Jb. wiss. Bot. (Berlin) **77**: 321—392 (1932).
- — Das keimungsphysiologische Verhalten von *Phleum pratense* L., dem Timotheegras. — Jb. wiss. Bot. (Berlin) **78**: 1—42 (1933).

- Marthaler, H.: Die Stickstoffernährung der Ruderalpflanzen. — Jb. wiss. Bot. (Berlin) **85**: 76—106 (1937).
- Möller, J.: Die Entwicklung der Pflanzengesellschaften auf den Trümmern und Auffüllplätzen. — Diss. Kiel (1949).
- Morinaga, T.: Germination of seeds under water. — Amer. J. Bot. **13**: 126—158 (1926).
- Müller, K.: Das Franzosenkraut. — Arb. dtsh. landw. Ges. **272** (1914).
- Niethammer, A.: Der Einfluß von Reizchemikalien auf die Samenkeimung. II. Mittlg. — Jb. wiss. Bot. (Berlin) **67**: 223—241 (1928).
- Olsen, C.: The ecology of *Urtica dioica*. — J. Ecol. (Cambridge) **9**: 1—18 (1921).
- Pfeiffer, H.: Über eine neue Ruderalgesellschaft auf Komposthauf.n. — Beih. Bot. Cbl. Abt. B. **60**: 124—134 (1939).
- Pfeilsticker, K.: Die colorimetrische Nitratbestimmung mit Diphenylamin oder Diphenylbenzidin. — Z. anal. Chem. **89** (1) (1932).
- Raabe, E. W.: Über die Vegetationsverhältnisse der Insel Fehmarn. — Mitt. ArbGemeinsch. f. Floristik in Schl.-Holst. u. Hamburg **1**: 54—66 (1950).
- Rademacher, B. u. Ozolins, J.: Einfluß der Getreidekonkurrenz und des Nährstoffgehalts im Keimsubstrat auf Keimung und Jugendentwicklung verschiedener Unkräuter. — Angew. Bot. **26**: 69—94 (1952).
- Rennenkampff, E. v.: Untersuchungen über die Stickstoffumsetzungen an einigen organischen Düngemitteln. — Diss. Hohenheim (1937).
- Resüher, B.: Grenzen keimungsphysiologischer Methodik. — Ber. dtsh. bot. Ges. (Berlin) **57**: 315—325 (1939).
- Schneider, K.: Beeinflussung von N-Stoffwechsel und Stengel-anatomie durch Ernährung. — Z. Bot. (Stuttgart) **29**: 545—569 (1935/36).
- Slavnić, Z.: Prodrome des groupements végétaux nitrophiles de la Voivodine (Yougoslavie). — (1951).
- Snoy, M.: Über Beziehungen von Ackerunkrautarten und Unkrautgemeinschaften zum Wassergehalt des Bodens. — Diss. Hohenheim (1953).
- Tischler, W.: Biozönotische Untersuchungen an Ruderalstellen. — Zool. Jb. **84**: 122—174 (1952).
- Tüxen, R.: Grundriß einer Systematik der nitrophilen Unkrautgesellschaften in der Eurosibirischen Region Europas. — Mitt. flor.-soz. ArbGemeinsch. N. F. **2**: 94—176 (Stolzenau/Weser 1950).
- Walter, H.: Grundlagen der Pflanzenverbreitung. 1. Teil: Standortslehre (analytisch-ökologische Geobotanik). 2. Aufl. — Stuttgart 1960.
- — Einführung in die Phytologie. Bd. I. 4. Aufl. — Stuttgart 1962.
- Wehsarg, O.: Verbreitung und Bekämpfung der Ackerunkräuter in Deutschland. — Arb. dtsh. Landw. Ges. **294** (1918).
- — Ebenda **359** (1928).
- — Ebenda **371** (1929).
- — Ebenda Bd. I und II. Berlin 1931.
- Wenzl, H.: Bodenbakteriologische Untersuchungen auf pflanzensoziologischer Grundlage I. — Beih. bot. Cbl. **52**: 73—147 (1934).
- Zimmermann, F.: Die exakte Darstellung der Beeinflussung der Samenkeimung durch Beizmittel. — Fortschr. Landw. **2**: 341—343 (1927).

Manuskript eingeg. am 27. 2. 1963.

Anschrift des Verfassers: Professor Dr. Heinrich Walter, Botanisches Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule, 7 Stuttgart-Hohenheim.