

## Ökophysiologische Aspekte der N-Ernährung submerser Wasserpflanzen

Arnulf Melzer

The Moosach, a river system in the north of the "Münchener Schotterebene", is characterized by a high calcium-hydrogen carbonate and nitrate content of the water. In heavier polluted sections of the river additional ammonium ions are found. In these polluted sections aquatic macrophytes are found that are different from those in the oligotrophic ground water at the start of this river. Transplantation of aquatic plants from the eutrophic to the oligotrophic waters was performed in order to investigate if the nitrate reductase activity of eutrophic type plants could be increased. Two species *Zannichellia palustris* and *Callitriche obtusangula* had already high levels of nitrate reductase even in eutrophic waters. All other species showed low activity of nitrate reductase. In the absence of ammonium the nitrate reductase activity of *Ranunculus fluitans*, *R. circinatus*, *Myriophyllum verticillatum* and *Potamogeton natans* could be raised a little while that of *Elodea canadensis*, *Lemna trisulca*, *Groenlandia densa* and *Fontinalis antipyretica* could not. Also amongst the plants which grow naturally in the nitrate-rich but ammonium-poor waters there are species with high as well as such with low nitrate reductase activity.

*Aquatic plant ecophysiology, nitrogen nutrition, nitrate reductase activity, transplanting experiments, river ecology.*

### 1. Einführung

Im Unterschied zu Landpflanzen vermögen Wasserpflanzen Nährstoffe nicht nur über das Wurzelsystem, sondern zusätzlich über den gesamten Sproß aufzunehmen. Für die Ernährung und Ökologie der submersen Makrophyten spielt dieser Umstand eine wichtige Rolle. Die beiden anorganischen Stickstoffverbindungen, von denen sich Wasserpflanzen ernähren, liegen in Gewässern in sehr unterschiedlichen Quantitäten vor, je nachdem wie stark diese belastet werden.

Aus den bisher vorliegenden Untersuchungen zur Stickstoffernährung von Wasserpflanzen weiß man, daß bei gemeinsamem Vorhandensein beider Stickstoffverbindungen Ammonium bevorzugt vor Nitrat assimiliert wird, was mit der Reprimierung der Nitratreduktase durch Ammonium erklärt wird (vgl. FERGUSON, BOLLARD 1969; KOPP et al. 1974; OREBAMJO, STEWART 1974, 1975; SCHWOERBEL, TILMANN 1974, 1977). In Abwesenheit von Ammonium soll Nitrat dagegen die Bildung des Enzyms induzieren.

Auf Grund dieser Regulationsmechanismen wäre demnach zu erwarten, daß Wasserpflanzen aus ammoniumbelasteten Gewässern keine Nitratreduktase-Aktivität besitzen; diese müßte aber in Pflanzen aus ammoniumfreien, nitratreichen Gewässern vorhanden sein.

Um dies zu klären, wurden submerser Makrophyten eines mehr oder weniger stark mit Ammonium belasteten Fließgewässers in einen oligosaprobien Quellgraben umgesetzt, in dem fast kein Ammonium ( $< 5 \mu\text{g NH}_4\text{-N/l}$ ) nachzuweisen war.

### 2. Untersuchungsgewässer

Die in der nördlichen Münchener Schotterebene fließende Moosach eignete sich als Untersuchungsgewässer besonders gut, da die Nitrat-Konzentrationen im Fluß von ca.  $10 \text{ mg NO}_3\text{-N/l}$  zeitlich und dem Flußlauf entlang kaum schwanken. Dagegen steigen die Ammonium-Gehalte den Flußlauf entlang stark an und können zusätzlich sehr großen tages- und jahreszeitlichen Veränderungen unterliegen. Da, wo die Versuchspflanzen entnommen wurden, lagen die Ammonium-Konzentrationen vor und während der Untersuchungen zwischen  $50$  und  $120 \mu\text{g NH}_4\text{-N/l}$  ( $n=12$ ).

Auf Grund der unterschiedlichen Stoffgehalte bzw. Belastungszustände kann die Moosach in 4 Zonen floristischer Artengruppen unterteilt werden (vgl. KOHLER et al. 1971, 1973).

Der Pullinger Graben, ein Quellgraben der Moosach, ist wie diese durch sehr hydrogencarbonat- und nitratreiches Wasser gekennzeichnet, aber praktisch ammoniumfrei. Er weist daher eine andere submerser Makrophyten-Flora als die Moosach auf.

Aus der ammonium-belasteten Moosach wurden Pflanzen 10 verschiedener Arten entnommen (vgl. Abb. 1) und in den Pullinger Graben umpflanzt. Während eines Zeitraumes von 15 Tagen wurde untersucht, inwieweit sich die Nitratreduktase-Aktivitäten bei diesen Arten veränderten. Zusätzlich wurden die Nitratreduktase-Aktivitäten der Pflanzen der Moosach und des Pullinger Grabens, dessen Artenzusammensetzung auch in anderen vergleichbaren Gewässerbiotopen anzutreffen ist, miteinander verglichen. Daher scheint es denkbar, daß diese Arten, denen niemals größere Ammonium-Mengen zur Verfügung stehen, die Einseitigkeit im Angebot an anorganischem Stickstoff durch besonders hohe Nitratreduktase-Aktivität ausgleichen.

### 3. Methodik

Die Bestimmung der Nitratreduktase-Aktivität erfolgte mittels eines in vivo-Tests in Anlehnung an MULDER et al. (1959) und JAWORSKI (1971). Für jeden Test wurden 0.3 g Pflanzenmaterial Frischgewicht (FG), von *Potamogeton natans* und *Groenlandia densa* jeweils 20 Blattscheibchen von 7 mm Durchmesser angesetzt. Das Pflanzenmaterial wurde in 20 ml Pufferlösung aus 0.1 M NaNO<sub>3</sub>, 0.25 m KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>, 1.5 % (v/v) Propanol bei 30 °C drei Stunden inkubiert, und zwar, um die Nitritreduktion zu verhindern, im Dunkeln. Danach erfolgte die photometrische Bestimmung des von den Pflanzen in die Pufferlösung abgegebenen Nitrits mit Griess-Ilosvays-Reagenz. Im Anschluß an die Tests wurde das Pflanzenmaterial getrocknet und gewogen. Da bei einigen Arten mit nur sehr geringen Enzymaktivitäten die abgegebene Nitritmenge relativ großen Schwankungen unterliegt, wurden für jede Bestimmung 10 Parallelen angesetzt. Die Aktivität der Nitratreduktase wird in  $\mu\text{mol NO}_2/\text{h} \cdot \text{g TG}$  angegeben.

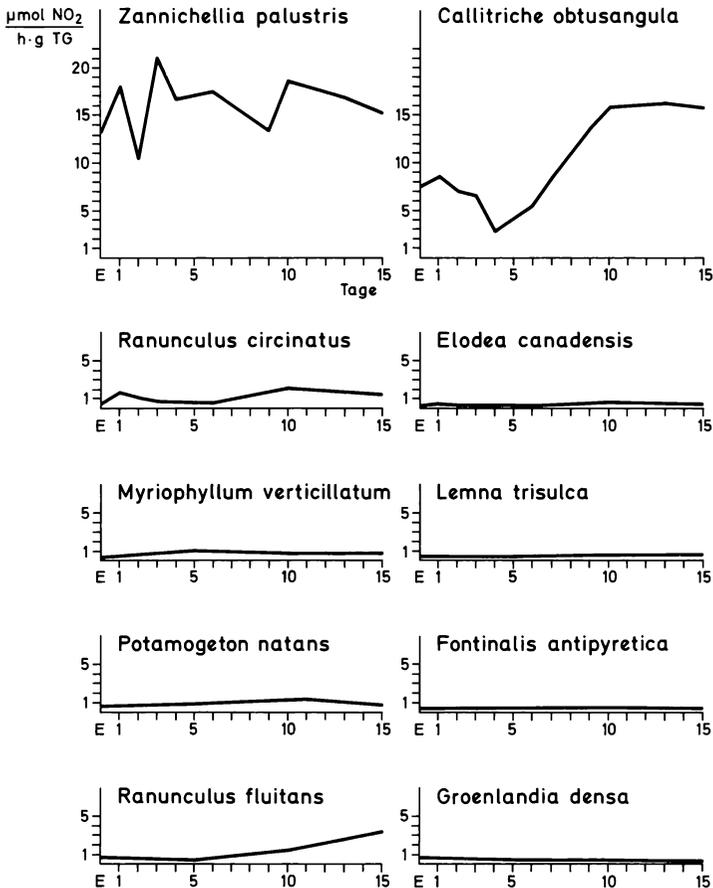


Abb. 1: Veränderung der Nitratreduktase-Aktivität von submersen Makrophyten der Moosach nach Umpflanzung in den Pullinger Graben (nähere Erläuterungen im Text).

#### 4. Ergebnisse

Abb. 1 zeigt die Ergebnisse des Umpflanzversuchs. Zwei Arten, *Zannichellia palustris* und *Callitriche obtusangula* übersteigen in ihren Aktivitäten die übrigen Arten um das 10-20-fache. Überraschend ist dabei, daß diese beiden Arten schon in der Moosach, am Tag der Entnahme, solche hohen Enzymaktivitäten aufwiesen.

Die übrigen acht Arten können Nitrat dagegen nicht so wirksam reduzieren; nur in wenigen Fällen wurden Aktivitäten von mehr als 1  $\mu\text{mol NO}_2/\text{h}\cdot\text{g TG}$  gemessen. Vier von den acht Arten reagieren auf die ausschließliche Nitraternährung im Pullinger Graben mit einer gewissen Steigerung ihrer Nitratreduktase-Aktivität, nämlich *Ranunculus fluitans*, *R. circinatus*, *Myriophyllum verticillatum* und *Potamogeton natans*. Am deutlichsten ist die Aktivitätszunahme bei *R. fluitans*. Ähnlich hohe Enzymaktivitäten konnten bei dieser Art nach einer längeren Schönwetterperiode, während der nur sehr geringe Ammoniumgehalte gemessen wurden, auch in der Moosach festgestellt werden. Bei *Elodea canadensis*, *Lemna trisulca*, *Fontinalis antipyretica* und *Groenlandia densa* waren sowohl bei der Entnahme der Pflanzen aus der Moosach als auch nach der Umsetzung in den Pullinger Graben immer nur sehr geringe Aktivitäten festzustellen. Bei diesen Arten ist die Tendenz einer Enzyminduzierung in situ nicht erkennbar.

Am Kurvenverlauf fällt bei *Callitriche obtusangula* eine besonders starke Abweichung von den übrigen Arten auf. Nach den Beobachtungen im Gelände schien ein enger Zusammenhang zwischen der Strahlungsintensität und der Aktivität der Nitratreduktase bei dieser Art zu bestehen. In der ersten Phase des Umpflanzversuches herrschte sehr bedecktes Wetter vor, das am 7. Tag von einer Schönwetterperiode abgelöst wurde.

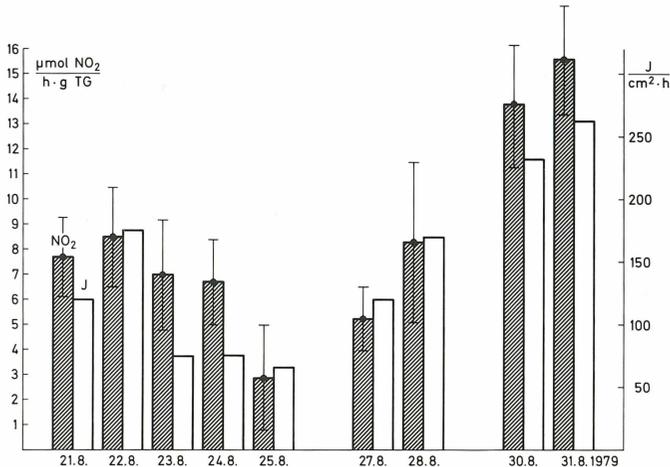


Abb. 2: Zusammenhang zwischen der in situ-Nitratreduktase-Aktivität von *Callitriche obtusangula* und der Globalstrahlung (angegeben sind die Globalstrahlungswerte, die eine Stunde vor Entnahme der Pflanzen angefallen waren).

Wie aus Abb. 2 zu erkennen ist, bestätigt der Vergleich der Enzymaktivitäten mit den Globalstrahlungswerten, die in 4 km Entfernung vom Pullinger Graben in der Agrar-meteorologischen Forschungsstelle Weißenstephan gemessen wurden, die vermutete Abhängigkeit. Die beste Übereinstimmung erbrachte ein Vergleich der Nitratreduktase-Aktivitäten mit den Strahlungssummen, die eine Stunde vor Entnahme der Pflanzen aus dem Pullinger Graben angefallen waren. Für die Wertepaare wurde die Regression errechnet. Es ergab sich folgende Regressionsgleichung:

$$y = 0.95 + 0.0519 x$$

mit einem Korrelationskoeffizienten von  $r = 0.914$ . Er ist hochsignifikant für eine Wahrscheinlichkeit von 99.9 %. Eng korreliert mit den Enzymaktivitäten waren auch die Strahlungssummen, die zwei Stunden vor der Entnahme und die am Tag vor der Entnahme ermittelt wurden. Die bei *Callitriche obtusangula* auffällige Abhängigkeit der Nitratreduktase-Aktivität von den Lichtverhältnissen konnte auch bei Tagesganguntersuchungen festgestellt werden (MELZER in Vorb.).

Eine Antwort auf die Frage, ob sich die im Pullinger Graben vorkommenden Arten in ihren Nitratreduktase-Aktivitäten wesentlich von denen der Moosach unterscheiden,

gibt Tab. 1. Die Arten der beiden unterschiedlichen Gewässerbiotope wurden in der Tabelle nach steigenden Mittelwerten der Aktivität geordnet.

Man erkennt, daß *Potamogeton coloratus*, dessen Verbreitung sich auf nitratreiche, oligosaprobe Niedermoorgräben beschränkt, sehr hohe Aktivitäten aufweist. Die übrigen Arten des Pullinger Grabens weichen deutlich davon ab, wobei *Berula erecta* und *Mentha aquatica* eine gewisse Mittelstellung einnehmen. *Berula erecta* ist eine Art, die in nahezu allen Belastungszonen des Fließwassersystems gedeiht; sie nimmt auch unter den Arten der Moosach die erwähnte Mittelstellung in der Aktivität der Nitratreduktase ein. Etwa 70 % aller untersuchten Arten besitzen nur Aktivitäten von ca. 1  $\mu\text{mol NO}_2/\text{h}\cdot\text{g TG}$  und darunter.

Tab. 1: Vergleich der Nitratreduktase-Aktivitäten von Arten der Moosach und des Pullinger Grabens ( $\mu\text{mol NO}_2/\text{h}\cdot\text{g TG}$ )

Arten aus der Moosach	n	$\bar{x}$	(+) s	v %
Zannichellia palustris	15	23.51	2.16	3.1
Callitriche obtusangula	15	21.86	5.77	26.5
Potamogeton crispus	15	6.03	2.06	34.7
Berula erecta	15	2.72	1.27	48.9
Veronica anagallis-aquatica	15	1.15	0.63	55.3
Potamogeton natans	11	1.03	0.42	40.6
Ranunculus fluitans	32	0.96	0.72	75.0
Sparganium erectum	5	0.63	0.27	44.3
Ranunculus circinatus	15	0.41	0.14	33.4
Lemna trisulca	15	0.35	0.11	31.4
Groenlandia densa	10	0.31	0.16	52.0
Fontinalis antipyretica	15	0.25	0.12	48.0
Myriophyllum verticillatum	12	0.23	0.12	53.0
Ranunculus trichophyllos	9	0.19	0.08	43.7
Elodea canadensis	11	0.02	0.04	177.2
<u>Arten aus dem Pullinger Graben</u>				
Potamogeton coloratus	20	30.31	4.80	15.8
Berula erecta	5	4.42	1.05	23.7
Mentha aquatica	5	3.77	0.76	20.3
Juncus subnodulosus	5	0.20	0.07	36.8
Chara hispida	5	0.09	0.03	32.6

## 5. Diskussion

Sowohl die eutraphenten Arten der Moosach, die der Assoziation des *Ranunculetum fluitantis* zuzuordnen sind, als auch die des Pullinger Grabens (*Potamogeton coloratus*) treten in anderen Fließgewässern mit entsprechender Gewässergüte in ähnlicher Zusammensetzung auf. Auf Grund der gleichen Standortpräferenzen wäre zu vermuten, daß zwischen den einzelnen Vertretern dieser beiden Pflanzenassoziationen im Vermögen, Nitrat zu reduzieren, keine sehr großen Unterschiede bestehen. Das ist, wie die Untersuchungen gezeigt haben, nicht der Fall. Es gibt nämlich drei Arten, die sehr hohe Nitratreduktase-Aktivitäten aufweisen, von denen eine (*Potamogeton coloratus*) im Pullinger Graben und zwei in der Moosach wachsen (*Zannichellia palustris*, *Callitriche obtusangula*).

Bei Landpflanzengesellschaften dagegen konnten LEE und STEWART (1978) zeigen, daß ein deutlicher Zusammenhang zwischen der Stickstoffversorgung des Standorts und der Aktivität der dort jeweils vorkommenden Arten besteht. Hochmoorpflanzen wiesen in situ z.B. nur Aktivitäten zwischen 0.1 und 0.5  $\mu\text{mol NO}_2/\text{h}\cdot\text{g FG}$  auf, die nur bei einigen Arten durch eine Nitratdüngung gesteigert werden konnten. Dagegen lagen die Enzymaktivitäten bei Pflanzen von Ruderalstandorten bei in situ-Messungen zwischen 1.8 und 7.9  $\mu\text{mol NO}_2/\text{h}\cdot\text{g FG}$  und damit wesentlich höher.

Den oberen Wert von 7.9  $\mu\text{mol}$  repräsentiert dabei die als nitrophile Art und typischer Stickstoffzeiger bekannte Brennessel (*Urtica dioica*). Legt man bei dieser einen Wassergehalt von 80 % zu Grunde, so erhält man eine auf das Trockengewicht bezogene Ni-

tratreduktase-Aktivität von ca. 40  $\mu\text{mol NO}_3^-$ . Nicht viel geringer sind die Aktivitäten von *Potamogeton coloratus*, um etwa die Hälfte geringer die von *Callitriche obtusangula* und *Zannichellia palustris*. Während die Aktivitäten dieser drei Wasserpflanzenarten denen von Ruderalpflanzen ähneln, gibt es in der Moosach und im Pullinger Graben auch solche, die in ihrem Vermögen, Nitrat zu reduzieren, eher Hochmoorpflanzen gleichen. Einige dieser Wasserpflanzen mit sehr geringen Aktivitäten, wie z.B. *Elodea canadensis*, *Spartanium erectum*, *Ranunculus fluitans* und *R. trichophyllos* gehören jedoch zur ökologischen Gruppe der sog. eutraphenten Arten, die in Fließgewässern stets größere Nährstoffbelastungen anzeigen. Der Vergleich mit Pflanzen der extrem nährstoffarmen Hochmoore ist deshalb trotz der Ähnlichkeit in der Höhe der Nitratreduktase-Aktivität nicht zulässig. Die scheinbare Übereinstimmung rührt vielmehr daher, daß sich einige Arten der ammoniumbelasteten Flußabschnitte vermutlich vollkommen auf die Verwertung von Ammonium eingestellt haben und Nitrat daneben kaum verwerten.

Unterstützt wird diese Annahme durch die Ergebnisse des Umpflanzversuchs. Steht den Arten der Moosach nur noch Nitrat zur Verfügung, so ist bei einigen keine, bei anderen nur eine sehr geringe Steigerung der Nitratreduktase-Aktivität festzustellen. Aus diesem Grund scheinen einige Arten der Moosach im Pullinger Graben auf längere Zeit gesehen regelrecht zu "verhungern", wie phänologische Beobachtungen von GLÄNZER (1974) zeigten. Obwohl in den Abschnitten der Moosach, in denen eutraphente Arten gedeihen, durchschnittlich 100-200 mal mehr Nitrat als Ammonium vorhanden ist, reichen diese geringen Mengen an Ammonium zur Stickstoffernährung der Pflanzen aus, denn die fließende Welle liefert ständig Ammonium nach, so daß sich niemals Verarmungshöfe um die Pflanzen herum ausbilden können.

Bei *Callitriche obtusangula* und *Zannichellia palustris* reichen die Ammoniumgehalte im Wasser der Moosach anscheinend nicht aus, um das Enzym Nitratreduktase zu reprimieren. Wie in Laborexperimenten nachgewiesen werden konnte (MELZER in Vorb.), tritt die Reprimierung bei *Callitriche obtusangula* erst bei sehr hohen, in der Moosach niemals festgestellten Konzentrationen ein. In welchem Umfang sich *Callitriche obtusangula* und *Zannichellia palustris* in der Moosach auch noch von Nitrat ernähren, kann im Moment nicht abgeschätzt werden. Auch fehlen z. Z. Erklärungen, weshalb diese beiden Arten nicht in der Lage sind, die ammoniumfreien Quellgräben des Moosachsystems zu besiedeln, die wegen ihres Nitratreichtums ja eigentlich prädestinierte Standorte für diese zwei Arten darstellen müßten. Denkbar wäre, daß den beiden Arten dort nicht genügend Phosphat zur Verfügung steht, denn von der wasserchemischen Zusammensetzung her unterscheiden sich die Quellgräben von der Moosach außer durch geringe Ammoniumgehalte im wesentlichen nur noch durch ihre niedrigen Phosphatkonzentrationen. In Laborexperimenten sollen diese Zusammenhänge geklärt werden.

## 6. Zusammenfassung

Um festzustellen, ob sich die Nitratreduktase-Aktivität von submersen Wasserpflanzen, die aus einem ammoniumbelasteten Fließgewässer (Moosach, Münchener Schotterebene) stammen, steigern läßt, wenn ihnen nur noch Nitrat zur Verfügung steht, wurden sie in einen oligosaprobien, nitratreichen Quellgraben (Pullinger Graben) umgesetzt. Neben diesen Umpflanzexperimenten wurden auch die Nitratreduktase-Aktivitäten in situ der natürlicherweise in der Moosach und dem Pullinger Graben vorkommenden Arten ermittelt.

Unter den Arten der Moosach kann man dabei solche unterscheiden:

- die trotz der Anwesenheit von Ammonium sehr hohe Nitratreduktase-Aktivitäten aufweisen, die durch das ausschließliche Nitratangebot im Pullinger Graben nicht mehr gesteigert werden können,
- solche, bei denen in situ nur sehr geringe Nitratreduktase-Aktivitäten nachzuweisen sind, die bei ausschließlicher Nitraternährung etwa um das Doppelte gesteigert werden können,
- und solche, deren Nitratreduktase-Aktivität dabei nicht signifikant verändert wird.

Im ammoniumfreien, nitratreichen Pullinger Graben findet man

- eine Art mit sehr hohen Aktivitäten und
- andere mit mittleren bis sehr geringen Aktivitäten.

Für die Überlassung der Globalstrahlungs-Daten sei der Agrarmeteorologischen Forschungsstelle des Deutschen Wetterdienstes in Weißenstephan gedankt.

## Literatur

- FERGUSON A.R., BOLLARD E.G., 1969: The nitrogen metabolism of *Spirodela oligorrhiza*. I. Utilization of ammonium, nitrate and nitrite. *Planta* 88: 344-352.
- GLÄNZER U., 1974: Experimentelle Untersuchungen über das Verhalten submerser Makrophyten bei  $\text{NH}_4^+$ -Belastung. *Verh. Ges. Ökologie Saarbrücken* 1973: 175-179.
- JAWORSKI E., 1971: Nitrate reductase assay in intact plant tissues. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 43: 1274-1279.

- KOHLER A. et al., 1971: Zur Verbreitung, Vergesellschaftung und Ökologie der Gefäßmakrophyten im Fließwassersystem Moosach (Münchener Ebene). Arch. Hydrobiol. 72: 333-365.
- KOHLER A. et al., 1973: Die Bedeutung chemischer und pflanzlicher "Verschmutzungsindikatoren" im Fließgewässersystem Moosach (Münchener Ebene). Arch. Hydrobiol. 72: 533-549.
- Kopp A. et al., 1974: Untersuchungen zur Regulation der Stickstoffassimilation von *Lemna minor* im Übergang von Ammonium- auf Nitrat- bzw. Nitrat- auf Ammoniumernährung unter Photosynthesebedingungen. Z. Pflanzenphysiol. 73: 456-460.
- LEE J.A., STEWART G.R., 1978: Ecological aspects of nitrogen assimilation. Adv. Bot. Res. 6: 2-43.
- MULDER E.G. et al., 1959: The effect of molybdenum and nitrogen deficiencies on nitrate reduction in plant tissues. Plant Soil 10: 335-355.
- OREBAMJO T.O., STEWART G.R., 1974: Some characteristics of nitrate reductase induction in *Lemna minor* L. Planta 117: 1-10.
- OREBAMJO T.O., STEWART G.R., 1975: Ammonium repression of nitrate reductase in *Lemna minor* L. Planta 122: 27-36.
- SCHWOERBEL J., TILMANN G.C., 1974: Stickstoffaufnahme aus dem Wasser und Nitratreduktase-Aktivität bei submersen Wasserpflanzen: *Fontinalis antipyretica* L. Arch. Hydrobiol. Suppl. 47: 282-294.
- SCHWOERBEL J., TILMANN G.C., 1977: Nitrataufnahme aus dem Wasser und Nitratreduktase-Aktivität bei *Fontinalis antipyretica* L. im Hell-Dunkel-Wechsel. Arch. Hydrobiol. Suppl. 48: 412-423.

### Adresse

Dr. Arnulf Melzer  
 Institut für Botanik und Mikrobiologie  
 TU München  
 Postfach 20 24 20  
 D-8000 München 2

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: [8\\_1980](#)

Autor(en)/Author(s): Melzer Arnulf

Artikel/Article: [Ökophysiologische Aspekte der N-Ernährung submerser Wasserpflanzen 357-362](#)