

# Der Einfluss von Stickstoff auf die Produktivität des Einzelblattes und Pflanzenbestandes. Gibt es optimale N-Gehalte?

The Influence of Nitrogen on Single-Leaf and Whole-Crop Productivity.  
Are there Optimal N-Contents?

C. Alt, H. Kage & H. Stützel  
Institut für Gemüse- und Obstbau, Universität Hannover

## Zusammenfassung

Neben dem eindeutigen, wenn auch artspezifisch in quantitativer Hinsicht variierenden, mathematischen Zusammenhang zwischen Photosynthesekapazität und Blatt-N-Gehalt, gibt es auch deutliche Hinweise auf eine Anpassung der N-Gehalte an die Lichtintensität im Bestand, welche mit zunehmender Bestandestiefe abnimmt. Auch wenn diese N-Adaption artspezifisch unterschiedlich stark ausgeprägt ist, erhöht sich dadurch die Assimilationsleistung des Bestandes gegenüber einer homogenen N-Verteilung deutlich. Ausgehend von theoretischen Betrachtungen steigert sich dadurch die Produktivität des Pflanzenbestandes um bis zu 50%. Modellansätze, welche ausgehend von der Einzelblattphotosynthese die Ganzpflanzenproduktivität in Abhängigkeit von der N-Verteilung im Bestand sowie von den Klimabedingungen berechnen, bestehen bereits für verschiedene Kulturen oder sind mit einfachen Anpassungen auf andere zu übertragen. Diese Modelle ermöglichen die Bestimmung der für die maximale Nettophotosynthese optimalen N-Gehalte. Die Nutzung dieser Information für die Bestimmung des N-Düngebedarfs wird diskutiert.

**Schlüsselworte:** Photosynthese, Respiration, Stickstoffangebot, Stickstoffbedarf, Stickstoffverteilung

## Summary

Besides the clear mathematical relationship between photosynthetic capacity and leaf N-content, there are also empirical results showing an adjustment of leaf N-contents in the canopy to the light environment, which is decreasing with depth in the canopy. Even if the intensity of this N-adaptation varies interspecifically, it increases whole-plant CO<sub>2</sub>-assimilation compared to a homogeneous N-distribution in the canopy. Following theoretical considerations, crop productivity is enhanced by up to 50% due to adaptation. Models, which calculate whole-plant productivity based on single-leaf photosynthesis as a function of N-distribution and environmental conditions, already exist for various crops, and can be used to determine the optimal, i.e. required for maximum net photosynthesis, N-distribution in the canopy. The use of this information for the determination of N-fertilisation requirements is discussed.

**Keywords:** Photosynthesis, respiration, nitrogen demand, nitrogen supply, nitrogen distribution

## Einleitung

Stickstoff bestimmt als Bestandteil von vielen organischen Verbindungen wie z. B. Nukleinsäuren, Proteinen, Enzymen und Chlorophyll die Wachstums- und Entwicklungsprozesse einer Pflanze entscheidend. Die Abschätzung des Düngebedarfs orientiert sich bislang an empirischen Werten für den Bedarf der Pflanze und der Anlieferung durch den Boden (WEHRMANN & SCHARPF 1986, SCHARPF & LIEBIG 1991). Diese Werte werden mit großem Erfolg in der Düngungsberatung angewendet, können jedoch notwendigerweise den standorts- und bestandespezifischen Bedarf nur grob annähern. Zur Verbesserung der Stickstoffeffizienz scheint es daher sinnvoll, den standorts- und bestandespezifischen N-Bedarf aus physiologischen Gesetzmäßigkeiten abzuleiten.

Hinsichtlich der Produktivität sind die N-Wirkungen auf die verschiedenen physiologischen Prozesse, wie z. B. Photosynthese, Respiration und Seneszenz, teilweise gegenläufig. Somit stellt sich die Frage nach physiologisch optimalen, d. h. für maximale Nettophotosynthese erforderlichen, N-Gehalten, in Abhängigkeit von den morphologischen (Blattflächenverteilung, Entwicklungszustand) und ökologischen Bedingungen (Einstrahlung, N-Angebot, Temperatur) (GRINDLAY 1997). Die zentralen Fragestellungen sind hier:

- wie hoch ist der optimale N-Gehalt einzelner photosynthetischer Organe in Abhängigkeit von Lichtumgebung und Temperatur,
- wie hoch ist der demzufolge optimale N-Gehalt eines Pflanzenbestandes in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen und
- wie wird die N-Aufnahme vom optimalen N-Gehalt des Pflanzenbestandes einerseits und vom N-Angebot andererseits bestimmt?

Die Kenntnis dieser grundlegenden Zusammenhänge erlaubt Aussagen über optimale N-Gehalte und -Verteilung in der Pflanze in Abhängigkeit vom Angebot und von den Umwelteinflüssen, sowie über die daraus resultierende Ertragsbildung.

## Kosten und Nutzen erhöhter Blatt-N-Gehalte

Die Effizienz der Stickstoffwirkung ergibt sich aus der Differenz zwischen dem Zuwachs an (Brutto-) Produktivität und dem Zuwachs an Kosten für Aufnahme und Erhaltung N-haltiger Verbindungen.

Photosynthese

Der physiologisch bedeutendste Teilprozess der pflanzlichen Produktivität ist die Photosynthese. Über 50% des gesamten N-Gehaltes von Blättern ist photosynthetisch wirksam (Abb. 1), zum einen als Bestandteil der Thylakoidmembran-gebundenen Proteine (Photonenabsorption, Photophosphorylierung), zum anderen als Bestandteil löslicher Proteine (Enzyme des Calvin-Zyklus, Regeneration der Ribulose-1,5-Bisphosphat Carboxylase Oxygenase (Rubisco), Kohlenhydratsynthese). Der hohe Anteil photosynthetisch wirksamen Stickstoffes bewirkt eine enge Beziehung zwischen der Photosyntheseleistung und dem Stickstoffgehalt auf Einzelblattniveau. So wurden enge Korrelationen bei verschiedenen Pflanzenarten gefunden, sofern Photosynthese und Stickstoffgehalt entweder gleichermaßen auf die Blattfläche (Tab. 1) oder auf die Blatt-Trockenmasse bezogen wurden.

Die Korrelationskoeffizienten sind in beiden Fällen vergleichbar (FIELD & MOONEY 1986, REICH et al. 1994).

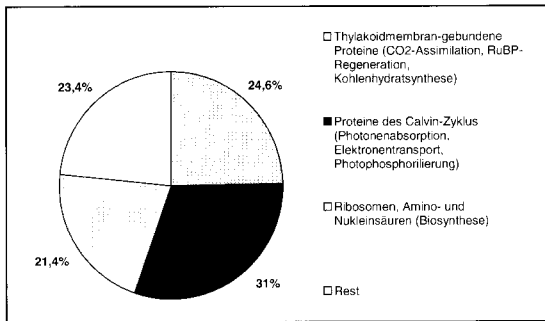


Abb. 1: Typische Verteilung des Protein-Stickstoffes im Sonnenblatt einer C<sub>3</sub>-Pflanze (EVANS & SEEMANN 1989)

Typical protein distribution in sun leaves of C<sub>3</sub>-plants (EVANS & SEEMANN 1989)

Für die Wahl der Blattfläche als Bezugsgröße spricht, dass die Photonenabsorption einen (blatt-) flächenbezogenen Prozess darstellt. Außerdem ermöglicht der Flächenbezug die Integration der Einzelblattphotosynthese zur Ganzpflanzenphotosynthese unter Verwendung des häufig verwendeten Bestandesblattflächenindex (LAI). Die Umrechnung auf Gewichtsbezug kann über das spezifische Blattgewicht erfolgen, welches selbst eine Funktion des N-Gehaltes sein kann (s. a. Tab. 5).

Neben den in Tab. 1 dargestellten linearen Beziehungen, welche einen konstanten Zuwachs an photosynthetischer Kapazität pro Einheit Blattstickstoff ausdrücken, wurden auch hyperbolische Abhängigkeiten gefunden (Tab. 2). Dadurch wird eine mit steigendem N-Gehalt abnehmende Zuwachsrate beschrieben. Bisher konnte weder experimentell noch theoretisch eine einheitliche mathematische Formulierung gefunden werden. Für eine hyperbolische Abhängigkeit spricht die Vermutung, dass die Assimilation aufgrund einer Limitierung durch den CO<sub>2</sub>-Diffusionswiderstand in die Chloroplasten nicht bei allen Arten linear mit dem Rubisco-Gehalt korreliert (s. Abb. 6 in EVANS 1989b).

In allen zitierten Arbeiten wurde ein für die Stoffproduktion minimaler N-Gehalt, n<sub>s</sub>, gefunden (Tab. 1, 2), oberhalb dessen Assimilation einsetzt. Nach CALOIN & YU (1984) kann dieser nicht photosynthetisch aktive Anteil als Bestandteil der Blattstruktur betrachtet werden (struktureller N-Pool). Dieser variiert in den zitierten Arbeiten mit Ausnahme zweier negativer und damit unphysiologischer Werte in der Blättern krautiger Pflanzen zwischen 0,1 g Nm<sup>-2</sup> und 0,9 g Nm<sup>-2</sup>. In diesem Bereich liegen auch die von KULL & NIINEMETS (1993) für die drei Gehölzarten *Betula pendula*, *Corylus avellana* und *Lonicera xylosteum* gefundenen Werte von 0,85 g Nm<sup>-2</sup> bzw. zweimal 0,50 g Nm<sup>-2</sup>. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Literaturangaben sind möglicherweise auf Unterschiede in den spezifischen Blattflächen zurückzuführen. Ob pro Einheit Blattrockenmasse über die Pflanzenarten hinweg eine konstante Menge an strukturellem Stickstoff benötigt wird, ist jedoch anhand der aufgeführten Literaturangaben nicht zu überprüfen.

Tab. 1: Ausgewählte Ergebnisse zur Untersuchung der photosynthetischen Kapazität, P<sub>max</sub> (µmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), einzelner Blätter als Funktion der N-Gehalte pro Blattflächeneinheit, n<sub>a</sub> (g Nm<sup>-2</sup>), der Form P<sub>max</sub>(n<sub>a</sub>) = NUE · n<sub>a</sub> + b; Steigung NUE (µmol g<sup>-1</sup> N s<sup>-1</sup>), Ordinatenabschnitt b (µmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), Abszissendurchgang n<sub>s</sub> (g Nm<sup>-2</sup>), d. h. P<sub>max</sub>(n<sub>s</sub>) = 0, Anzahl der Beobachtungen n, Identifikationsnummer ID für Abb. 2

Experimental results expressing single-leaf photosynthetic capacity, P<sub>max</sub> (µmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), as a linear function of N-content on leaf area basis, n<sub>a</sub> (g Nm<sup>-2</sup>), i.e. P<sub>max</sub>(n<sub>a</sub>) = NUE · n<sub>a</sub> + b; slope NUE (µmol g<sup>-1</sup> N s<sup>-1</sup>), y-intercept b (µmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), x-intercept n<sub>s</sub> (g Nm<sup>-2</sup>), number of observations n, Identification number ID for Fig. 2

Referenz	Art	ID	NUE	b	n <sub>s</sub>	r	n	n <sub>a</sub> -Bereich
ALT (1999) <sup>#</sup>	<i>Brassica oleracea</i>	1	12,82	-5,07	0,4	0,84		0,7-3
ANTEN et al. (1995)	<i>Oryza sativa</i>	2	14,5	-5,2	0,4	0,89	24	0,8-1,8
ANTEN et al. (1995)	<i>Glycine max</i>	3	10,2	-4,1	0,4	0,96	24	0,6-2,4
ANTEN et al. (1995)	<i>Sorghum bicolor</i>	4	29,9	-5,2	0,2	0,89	24	0,5-1,4
ANTEN et al. (1995)	<i>Amaranthus cruentus</i>	5	21,9	-7,6	0,3	0,94	24	0,6-2,4
ANTEN et al. (1996)	<i>Tetrorchidium rubrivinum</i>	6	3,7	-1,1	0,3	0,86	30	0,9-1,9
BOON-LONG et al. (1983) <sup>#</sup>	<i>Glycine max</i>	7	22,7	-8,4	0,4	0,90	22	0,4-1,6
BROWN & WILSON (1983)	<i>Panicum hylaeicum</i>	8	15	-2,3	0,2	0,95	14	0,4-1,5
BYRD et al. (1992) <sup>#, #1</sup>	<i>Chenopodium album</i>	9	11,2	6,8	-0,6	k, A,	10	1,2-2,1
EVANS (1989A) <sup>#2</sup>	<i>Cucumis sativus</i>	10	32,7	-11,4	0,3	0,95	32	0,5-1,8
EVANS (1993A) <sup>#2</sup>	<i>Medicago sativa</i>	11	39,3	-10,2	0,3	k, A,	17	0,6-1,6
HIROSE & KITAJIMA (1986) <sup>#1</sup>	<i>Polygonum cuspidatum</i>	12	10,4	0,6	-0,1	0,74	21	0,7-1,5
HIROSE & WERGER (1987A)	<i>Solidago altissima</i>	13	12,5	-7,9	0,6	0,92	40	0,9-2,1
JENSEN et al. (1996)	<i>Brassica napus</i>	14	23,4	-2,5	0,1	0,60	52	0,5-2,0
PONS et al. (1989)	<i>Lysimachia vulgaris</i>	15	17,1	-3,2	0,2	0,94	15	0,2-0,7
SAGE & PEARCY (1987)	<i>Chenopodium album</i>	16	20	-15,9	0,8	0,90	28	k. A.

<sup>#</sup>: n<sub>s</sub> nur aus organischen Verbindungen; <sup>#1</sup>: explizite Geradengleichung nicht angegeben; <sup>#2</sup>: hier (P<sub>max</sub>) = µmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>

In Abb. 2 sind die in den beiden Tab. 1 und 2 aufgeführten Ergebnisse graphisch dargestellt und nach C<sub>4</sub>- und C<sub>3</sub>-Pflanzen zusammengefaßt. C<sub>4</sub>-Pflanzen zeigen eine höhere durchschnittliche Photosyntheseleistung bei gleichem N-Gehalt sowie geringere maximale N-Gehalte. Die Graphen zu *Medicago sativa* und *Cucumis sativus* zeigen einen den C<sub>4</sub>-Pflanzen vergleichbaren Verlauf, doch war die Umgebungs-CO<sub>2</sub>-Konzentration von 1% sehr hoch im Vergleich zu den übrigen Untersuchungen. Soweit entsprechende Angaben vorlagen, bewegte sich die CO<sub>2</sub>-Konzentration um 0,035%. Die quantitativen Unterschiede in den Kurvenverläufen lassen sich zum Teil durch die verschiedenen Temperaturen bei den Messungen erklären.

Sie lagen, soweit angegeben, zwischen 20 °C und 35 °C. Deutlich sind artspezifische Unterschiede zu erkennen. Sofern für eine Art aus mehreren Quellen Ergebnisse vorliegen, ist die Übereinstimmung nicht immer eindeutig. Der deutliche Unterschied in den beiden Verläufen von *Glycine max* könnte darauf zurückzuführen sein, dass der Graph von BOON-LONG et al. (1983) auf Nitrat-bereinigtes N-Gehalten beruht. Somit ist der steilere Verlauf dieses Graphen und die geringeren N-Gehalte zu vermuten. Auch unterscheiden sich beide Quellen in der Methode der CO<sub>2</sub>-

Aufnahmebestimmung. In der frühen Arbeit BOON-LONG et al. (1983) wurde mit der <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>-Methode nach NAYLOR & TEARE (1975) gearbeitet; während ANTEN et al. (1995) ein nicht destruktives Messsystem mit Infrarot-Gasanalytator benutzt hat. Diese Methode wurde auch in den übrigen Quellen verwendet. Einen Hinweis auf die Größenordnung möglicher Sortenunterschiede könnte der Vergleich der Graphen von ANTEN et al. (1995) und MUCHOW & SINCLAIR (1994) zu *Sorghum bicolor* geben.

Die Extremwerte der Stickstoffnutzungseffizienz, NUE, definiert durch den Anstieg der CO<sub>2</sub>-Assimilation pro Zeit bei erhöhtem N-Gehalt der Blätter, wurden für die C<sub>4</sub>-Pflanzen aus der bei *Zea mays* (SINCLAIR & HORIE 1989) und *Amaranthus cruentus* (ANTEN et al. 1995) beobachteten maximalen und minimalen Steigung zu 56,9 und 21,9 µmol CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> Ns<sup>-1</sup> errechnet. Für den Wert von *Zea mays* (SINCLAIR & HORIE 1989) wurde die durchschnittliche NUE im N-Variationsbereich angenommen. Sofern der Graph zu *Medicago sativa* aufgrund der Umgebungs-CO<sub>2</sub>-Konzentration von 1% ausgenommen wird, liegt die maximal und minimal gemessene NUE der C<sub>3</sub>-Pflanzen bei 23,4 µmol CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> Ns<sup>-1</sup> für *Helianthus annuus* (JENSEN et al. 1996) bzw. 3,7 µmol CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> Ns<sup>-1</sup> für *Tetrorchidium*

Tab. 2: Ausgewählte Untersuchungen zur photosynthetischen Kapazität, P<sub>max</sub> (µmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), einzelner Blätter als Funktion der N-Gehalte pro Blattflächeneinheit, n<sub>o</sub> (g Nm<sup>-2</sup>), mit hyperbolischem Zusammenhang; Abszissendurchgang n<sub>s</sub> (g Nm<sup>-2</sup>), d. h. P<sub>max</sub>(n<sub>s</sub>) = 0, Anzahl der Beobachtungen n, Identifikationsnummer ID für Abb. 2

Experimental results expressing single-leaf photosynthetic capacity, P<sub>max</sub> (µmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), as a hyperbolic function of N-content on leaf area basis, n<sub>o</sub> (g Nm<sup>-2</sup>); x-intercept n<sub>s</sub> (g Nm<sup>-2</sup>), number of observations n, Identification number ID for Fig. 2

Referenz	Art	ID	P <sub>max</sub>	n <sub>o</sub> -Bereich	n <sub>s</sub>	n	Formel/Bemerkung
ARAUS & TAPIA (1987) <sup>#</sup>	<i>Triticum aestivum</i>	-	7-27	1,0-2,2	0,8	31	Blattspreite
ARAUS & TAPIA (1987)	<i>Triticum aestivum</i>	-	2,5-16	0,9-3,4	0,8	28	Blattscheide
BANGE et al. (1997)	<i>Helianthus annuus</i>	17	4-40	0,8-3,6	0,5	80	A = 38,59[2/(1 + exp(-1,24(n <sub>o</sub> - 0,48)) - 1)]
BROWN & WILSON (1983)	<i>Panicum maximum</i>	18	0,1-30	0,3-1,8	0,3	ca. 16	A = -17,5 + 65,4n <sub>o</sub> - 22,4n <sub>o</sub> <sup>2</sup>
DEJONG & DOYLE (1985)	<i>Prunus persica</i>	19	7,0-19,0	1,0-3,5	0,3	24	A = -4,43 + 13,57n <sub>o</sub> - 1,93n <sub>o</sub> <sup>2</sup>
EVANS (1983)	<i>Triticum aestivum</i>	-	2,5-32,5	0,2-3,1	0,2	ca. 100	Fahnenblatt, CO <sub>2</sub> -gesättigt
GIMENEZ et al. (1994)	<i>Helianthus annuus</i>	20	12-40	0,9-2,6	0,3	50	A = 46,5[2/(1 + exp(-1,06(n <sub>o</sub> - 0,3)) - 1)]
HIKOSAKA & TERASHIMA (1996)	<i>Alocasia macrorrhiza</i>	21	2-14	0,4-3,4	0	17	A = 33,89n <sub>o</sub> /(n <sub>o</sub> + 4,22)
HIKOSAKA & TERASHIMA (1996)	<i>Chenopodium album</i>	22	4-25	0,6-3,4	0	17	A = 127,81n <sub>o</sub> /(n <sub>o</sub> + 13,22)
MAKINO et al. (1997)	<i>Oryza sativa</i>	-	18-45	0,8-2,5	0,5	30	CO <sub>2</sub> -gesättigt
MUCHOW & SINCLAIR (1994)	<i>Zea mays</i>	23	16-50	0,4-1,9	0,2	80	A = 52[2/(1 + exp(-3,68(n <sub>o</sub> - 0,2)) - 1)]
MUCHOW & SINCLAIR (1994)	<i>Sorghum bicolor</i>	24	25-52	0,55-1,95	0,2	57	A = 52,6[2/(1 + exp(-3,08(n <sub>o</sub> - 0,2)) - 1)]
MUCHOW & SINCLAIR (1994)	<i>Sorghum bicolor</i>	25	15-48	0,4-1,6	0,2	121	A = 48,9[2/(1 + exp(-3,41(n <sub>o</sub> - 0,2)) - 1)]
DEL POZO & DENNETT (1991)*	<i>Vicia faba</i>	26	2,3-22,7	1,0-2,7	0,9	17	A = 63,9(n <sub>o</sub> - 0,89)/(n <sub>o</sub> + 2,83)
SINCLAIR & HORIE (1989)	<i>Zea mays</i>	27	0-47,7	0,3-1,0	0,2	45	A = 56,8[2/(1 + exp(-4,0(n <sub>o</sub> - 0,2))) - 1]
VAN DER WERF et al. (1993)*, #1, 2	<i>Dactylis glomerata</i>	28	3,6-11,5	0,4-1,8	0,4	ca. 35	A = (α(n <sub>o</sub> - n <sub>s</sub> ) + Pm - ((α(n <sub>o</sub> - n <sub>s</sub> ) + Pm) <sup>2</sup> - 4αbPm(n <sub>o</sub> - n <sub>s</sub> )) <sup>0,5</sup> )/2/b
VAN DER WERF et al. (1993)*, #1, 2	<i>Briza media</i>	-	5,0-10,5	0,5-2,2	0,4	ca. 26	nicht-rechtwinklige Hyperbel, s. o. <sup>#3</sup>
VOS & VAN DER PUTTEN (1998)	<i>Solanum tuberosum</i>	29	7-19	0,9-3,4	0,5	ca. 26	A = 18,6[2/(1 + exp(-1,74(n <sub>o</sub> - 0,5)) - 1)]

#: n<sub>o</sub> nur aus organischen Verbindungen; #1: Gaswechsel des gesamten Sprosses; #2: α = 46,43 µmol CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> Ns<sup>-1</sup>, b = 0,45, Pm = 13 µmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>; #3: α = 39,29 µmol CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> Ns<sup>-1</sup>, b = 0,45, Pm = 11 µmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>

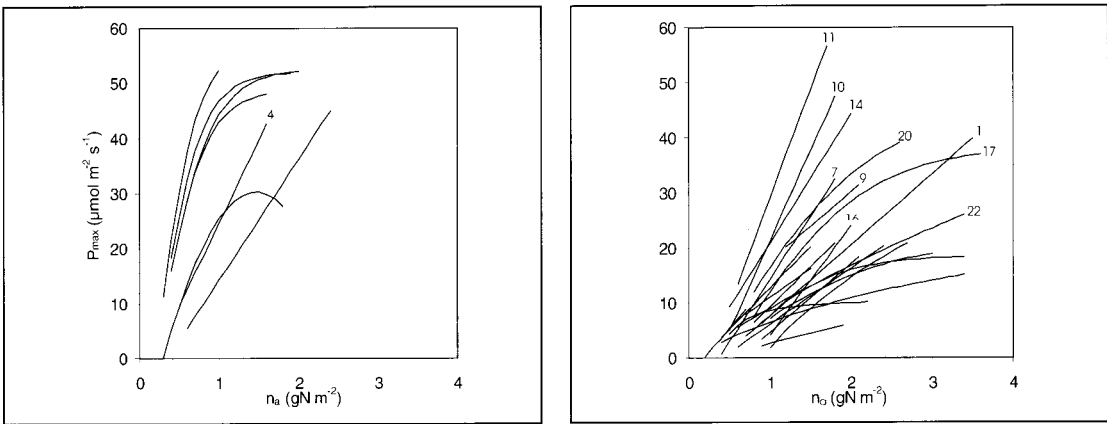


Abb. 2: Beziehung zwischen lichtgesättigter Photosyntheseleistung ( $P_{max}$ ) und N-Gehalt ( $n_a$ ) verschiedener Pflanzenarten auf Einzelblatt-ebene (s. Text). Kurvennummerierung nach Tab. 1 und 2. Aus Tab. 1 fehlt aufgrund der Unbestimmtheit des N-Variationsbereiches die Beziehung von SAGE & PEARCY (1987). Aus Tab. 2 fehlen die Ergebnisse ohne angegebene mathematische Funktion sowie der Graph zu *Briza media*, da sich der Verlauf dem von *Dactylis glomerata* ( beide VAN DER WERF et al. 1993) sehr ähnelt

Empirical relationships between light-saturated photosynthetic capacity ( $P_{max}$ ) and n-content ( $n_a$ ) on single-leaf level for different species. Graph numbers are ID-numbers of Tab. 1 and 2. The graph to SAGE & PEARCY (1987) is missing from Tab. 1 due to the uncertainty in N-variation. From Tab. 2 is missing the graph to *Briza media*, since it is similar to *Dactylis glomerata* (both VAN DER WERF et al. 1993)

Tab. 3: Ausgewählte Untersuchungen zur Abhängigkeit der Erhaltungsaftung auf der Ganzpflanzebene,  $M$  ( $mg CO_2 g^{-1} TM min^{-1}$ ), bzw. auf Einzelblattebene,  $R$  ( $µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}$ ), als Funktion des N-Gehaltes pro Blattflächeneinheit,  $n_a$  ( $g Nm^{-2}$ ), bzw. pro Trockenmasse-einheit,  $n_w$  ( $g Ng^{-1} TM$ ); Anzahl der Beobachtungen  $n$

Experimental results expressing maintenance respiration on whole-plant level,  $M$  ( $mg CO_2 g^{-1} TM min^{-1}$ ), as well as on single-leaf level,  $R$  ( $µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}$ ), as a linear function of N-content on weight basis,  $n_w$  ( $g Ng^{-1} TM$ ), and on leaf area basis,  $n_a$  ( $g Nm^{-2}$ ); number of observations  $n$

Referenz	Art	Betrachtungsebene	Beziehung	r	n
ALT (1999) <sup>#</sup>	<i>Brassica oleracea</i>	Pflanze	$M = 1,80 \cdot n_w$	0,93	18
BYRD et al. (1992)	<i>Chenopodium album</i>	Pflanze	$M = 1,36 \cdot n_w$	0,58	5
BYRD et al. (1992)	<i>Amaranthus retroflexus</i>	Pflanze	$M = 1,43 \cdot n_w$	0,78	4
JONES et al. (1978) <sup>#</sup>	<i>Lolium perenne</i>	Pflanze	$M = 2,33 \cdot n_w - 1,00$	0,89	9
ALT (1999) <sup>#</sup>	<i>Brassica oleracea</i>	Einzelblatt	$R = 0,68 \cdot n_a$	0,86	45
ANTEN et al. (1995)	<i>Oryza sativa</i>	Einzelblatt	$R = 0,60 \cdot n_a + 0,17$	0,68	24
ANTEN et al. (1995)	<i>Glycine max</i>	Einzelblatt	$R = 0,71 \cdot n_a + 0,10$	0,73	24
ANTEN et al. (1995)	<i>Sorghum bicolor</i>	Einzelblatt	$R = 0,79 \cdot n_a + 0,15$	0,68	24
ANTEN et al. (1995)	<i>Amaranthus cruentus</i>	Einzelblatt	$R = 0,69 \cdot n_a + 0,17$	0,70	24
HIROSE & KITAJIMA (1986)	<i>Polygonum cuspidatum</i>	Einzelblatt	$R = 0,91 \cdot n_a$	-0,81	ca. 22
HIROSE & WERGER (1987)	<i>Solidago altissima</i>	Einzelblatt	$R = 0,35 \cdot n_a + 0,12$	0,66	39
PONS et al. (1989)	<i>Lysimachia vulgaris</i>	Einzelblatt	$R = 0,40 \cdot n_a + 0,05$	0,87	15
REICH et al. (1998)	Stauden	Einzelblatt	$R = 0,77 \cdot n_a + 0,03$	0,86	15
VAN DER WERF et al. (1993) <sup>#, #1</sup>	<i>Dactylis glomerata</i>	Einzelblatt	$R = 0,03 \cdot n_a + 0,92$	0,58	27
VAN DER WERF et al. (1993) <sup>#, #1</sup>	<i>Briza media</i>	Einzelblatt	$R = 0,61 \cdot n_a + 0,81$	0,1	23

<sup>#</sup>:  $n_w$  bzw.  $n_a$  nur aus organischen Verbindungen; <sup>#1</sup>: Gaswechsel des gesamten Sprosses

*rubrivenium* (ANTEN et al. 1996). Damit variiert die NUE innerhalb der betrachteten  $C_3$ - und  $C_4$ -Pflanzen um den Faktor 6,3 bzw. 2,6. Ein Bereich der NUE innerhalb des physiologischen Rahmens mit überdurchschnittlicher Häufigkeit zeichnet sich aufgrund des vorliegenden Datenmaterials nicht ab.

Respiration

Nach theoretischen Untersuchungen (PENNING DE VRIES et al. 1974, PENNING DE VRIES 1975) wird ein Anstieg der Blatt-N-Gehalte von steigenden Respirationskosten be-

gleitet. Für die Abhängigkeit der Erhaltungsaftung vom Protein-N-Gehalt wird hauptsächlich der Energiebedarf für die ständige Erneuerung abgebauter Proteine (protein-turnover) verantwortlich gemacht, welche für die Erhaltung der Zellfunktionen und die Anpassungsfähigkeit der Pflanze auf wechselnde Umweltbedingungen und Krankheitserreger notwendig ist (PENNING DE VRIES et al. 1974, PENNING DE VRIES 1975). In Versuchen von BYRD et al. (1992) mit *Chenopodium album* und *Amaranthus retroflexus* sowie von JONES et al. (1978) mit *Lolium perenne* wurde die lineare Abhängigkeit der Erhaltungsaftung der gesamten Pflanze von ihrem Proteingehalt bestätigt. In

Tab. 4: Experimentelle Beziehungen der N-Gehalte pro Blattflächeneinheit,  $n_o$  ( $g\ Nm^{-2}$ ), in Abhängigkeit der über der betrachteten Bestandestiefe liegenden Blattflächenindex,  $L$ , bzw. der Lichtintensität,  $I$ , in annähernd homogenen Beständen; Gesamtblattflächenindex,  $L_{max}$ , Strahlungsintensität über dem Bestand,  $I_c$ , N-Gehalt an Bestandesoberfläche,  $n_{o,max}$  ( $g\ Nm^{-2}$ )

Empirical relationships between N-content on leaf area basis,  $n_o$  ( $g\ Nm^{-2}$ ), and leaf area index above,  $L$ , or average light intensity,  $I$ , in closed crops; total leaf area index,  $L_{max}$ , incident light intensity above canopy,  $I_c$ , N-content at the top of the canopy,  $n_{o,max}$  ( $g\ Nm^{-2}$ )

Referenz	Art	Beziehung	r	n
ALT (1999) <sup>#</sup>	<i>Brassica oleracea</i>	$n_o = n_{o,max}(1 - 0,53L/L_{max})$	0,97	64
ANTEN et al. (1995)	<i>Oryza sativa</i>	$n_o = 0,63 \exp(-0,14L)/(1 - \exp(-0,14L_{max})) + 0,36$	k. A.	ca. 30
ANTEN et al. (1995)	<i>Glycine max</i>	$n_o = 1,68 \exp(-0,30L)/(1 - \exp(-0,30L_{max})) + 0,41$	k. A.	ca. 30
ANTEN et al. (1995)	<i>Sorghum bicolor</i>	$n_o = 0,67 \exp(-0,15L)/(1 - \exp(-0,15L_{max})) + 0,18$	k. A.	ca. 30
ANTEN et al. (1995)	<i>Amaranthus cruentus</i>	$n_o = 1,67 \exp(-0,40L)/(1 - \exp(-0,40L_{max})) + 0,35$	k. A.	ca. 30
BANGE et al. (1997)	<i>Helianthus annuus</i>	$n_o = -0,26L + 2,48$	0,87	10
HIROSE & WERGER (1987a)	<i>Solidago altissima</i>	$n_o = 2,02 \exp(-0,798L/L_{max})$	0,97	ca. 50
LEMAIRE et al. (1991)	<i>Medicago sativa</i>	$n_o = 2,7 \exp(-0,19L)$	0,94	17
DEL POZO & DENNETT (1991)	<i>Vicia faba</i>	$n_o = 1,12 + 1,65I/I_o$	0,99	23
Shiraiwa & Sinclair (1993)	<i>Glycine max</i>	$n_o = -0,287L + 2,07$	-0,96	49

<sup>#</sup>:  $n_o$  nur aus organischen Verbindungen

Tab. 5: Ausgewählte Untersuchungen zur Korrelation zwischen spezifischem Blattgewicht, SLW ( $g\ m^{-2}$ ), und dem N-Gehalt auf Ebene des Einzelblattes,  $n_o$  ( $g\ Nm^{-2}$ ), bzw. der Ganzpflanze,  $n$  ( $g\ Nm^{-2}$ )

Empirical relations between specific leaf weight, SLW ( $g\ m^{-2}$ ), and N-content on the single-leaf level,  $n_o$  ( $g\ Nm^{-2}$ ), as well as on the whole-plant level,  $n$  ( $g\ Nm^{-2}$ )

Referenz	Art	Betrachtungsebene	Beziehung	r	n
DEJONG & DOYLE (1985)	<i>Prunus persica</i>	Einzelblatt	$SLW = 37,0 \cdot n_o - 0,1$	0,94	23
EVANS (1993a) <sup>#</sup>	<i>Medicago sativa</i>	Einzelblatt	$SLW = 19,1 \cdot n_o - 5,5$	k. A.	39
KLEIN et al. (1991)	<i>Juglans regia</i> 'Serr'	Einzelblatt	$SLW = 32,2 \cdot n_o - 0,5$	0,97	ca. 52
KLEIN et al. (1991)	<i>Juglans regia</i> 'Hartley'	Einzelblatt	$SLW = 39,1 \cdot n_o - 7,1$	0,94	ca. 52
KULL & NIINEMETS (1993)	<i>Corylus avellana</i>	Einzelblatt	$SLW = 64,5 \cdot n_o - 15,5$	0,92	25
REICH & WALTERS (1994)	<i>Solanum straminifolia</i>	Einzelblatt	$SLW = 42/(2,62 - n_o)$	0,95	14
REICH & WALTERS (1994)	<i>Manihot esculenta</i>	Einzelblatt	$SLW = 34/(2,40 - n_o)$	0,88	24
HIROSE (1986)	<i>Polygonum cuspidatum</i>	Pflanze	$SLW = -29,6 \cdot n + 69,2$	0,98	12
SAGE & PEARCY (1987)	<i>Chenopodium album</i>	Pflanze	$SLW = -25,8 \cdot n + 133,3$	k. A.	ca. 70

<sup>#</sup>: Interpolation per Hand;  $n_o$  nur aus organischen Verbindungen

beiden Arbeiten wurde die Erhaltungssatmung als die Atmung der Pflanze nach einer verlängerten Dunkelphase von 40 bzw. 48 Stunden bestimmt. Die Ergebnisse dieser beiden Arbeiten sind zusammen mit Untersuchungen zur Respiration auf Einzelblattniveau in Tab. 3 aufgeführt. Auf Einzelblattniveau wurde die Atmung eines Blattes oder Blattausschnittes während des Tages bei Dunkelheit in Abhängigkeit zu seinem N-Gehalt gesetzt. Daher können Erhaltungs- und Wachstumsatmung nicht getrennt werden, die Streuung nimmt tendenziell zu.

## Anpassungserscheinungen der Pflanze

Lichtumgebung → N-Verteilung → Produktivität

Die Blätter eines Pflanzenbestandes passen die Leistungsfähigkeit ihres photosynthetischen Apparates innerhalb eines genetisch festgelegten Bereiches den Strahlungsverhältnissen an (BJÖRKMAN 1981, EVANS 1989a, FAHL et al. 1994, PONS & PEARCY 1994, PONS & BERGKOTTE 1996). Aufgrund der engen Beziehung zwischen Leistungsfähigkeit und Stickstoffgehalt kann daher eine positive Korrelation zwischen Belichtungsintensität und Blatt-N-Gehalt beobachtet werden (DEJONG & DOYLE 1985, CHARLES-EDWARDS et al. 1987, YOSHIE et al. 1994). In dichten Be-

ständen mit annähernd homogen verteilter Blattfläche folgen die N-Gehalte der mit der Tiefe im Bestand abfallenden Lichtintensität (Tab. 4). Diese Anpassung der Verteilung des Blattstickstoffes wird durch eine N-Remobilisierung aus beschatteten Blättern in besser belichtete, photosynthetisch aktivere unterstützt und führt gegenüber einer gleichmäßigen Verteilung des Stickstoffes über den Blattapparat zu einer Steigerung der Assimilationskapazität der Gesamtpflanze (SINCLAIR & HORIE 1989, SINCLAIR & SHIRAIWA 1993, LEUNING et al. 1995, BINDRABAN 1999). Quantitative Betrachtungen beziffern diesen Zuwachs auf ca. 5–8% bei *Cucumis sativus*, *Phaseolus vulgaris* (EVANS 1989a) und *Medicago sativa* (EVANS 1993b), und zwischen 23–48% bei *Solidago altissima* (EVANS 1993b) und *Lysimachia vulgaris* (PONS et al. 1989). FIELD (1983), FIELD & MOONEY (1986) und HIROSE & WERGER (1987b) leiten daraus die Hypothese ab, dass Pflanzen den verfügbaren Stickstoff mit dem Ziel der Maximierung der Netto-Photosynthese verteilen. Alternativ zu diesem N-Verteilungskriterium, welches sich der mathematischen Optimierung der N-Gehalte im Bestand hinsichtlich maximaler Produktivität bedient, schlagen CHEN et al. (1993) das Koordinationsprinzip vor. Dieses Prinzip beruht auf dem Gleichgewicht zwischen Rubisco- und Elektronentransport-limitierter Photosyn-

these einzelner Blätter. Die Einhaltung dieses Gleichgewichtes, welches in Abhängigkeit der Umweltbedingungen, vor allem der Lichtumgebung, den optimalen Blattstickstoffgehalt bestimmt, dient somit als Steuerungsprinzip für die N-Verteilung im Bestand. Die Anwendung des Koordinationsprinzips erfordert ein physiologisch sehr detailliertes und damit aufwendig zu parameterisierendes Photosynthesemodell. Die Unterschiede in der berechneten Assimilationskapazität eines Bestandes mit einem dem Koordinationsprinzip folgenden und einer anhand der Produktivität optimierten N-Verteilung sind gering (CHEN et al. 1993).

Mit zunehmender Beschattung durch obere Blätter geht neben der Abnahme des Blatt-N-Gehaltes ein relativer Rückgang löslicher Proteine zu Gunsten einer Erhöhung des Anteils Thylakoidmembran-gebundener Proteine am Gesamtproteingehalt einher (BJÖRKMANN 1981, EVANS 1989b, EVANS & SEEMANN 1989). Diese N-Akklimation des photosynthetischen Apparates an die verminderte Lichtintensität und den gestiegenen Anteil langwelliger Strahlung variiert zwischen den Arten, worin EVANS (1989b) eine mögliche Ursache für die Variation der beobachteten Beziehung zwischen Photosynthesekapazität und N-Gehalt sieht. Diese Verschiebung im Verhältnis der Anteile der funktionellen Proteingruppen zueinander konnte durch theoretische Betrachtungen nachvollzogen werden (HIKOSAKA & TERASHIMA 1995, HIKOSAKA 1997). Die Bedeutung dieser N-Akklimation für die Steigerung der Assimilationsleistung der Gesamtpflanze ist aber der Bedeutung der oben beschriebenen N-Remobilisierung, d. h. der N-Auslagerung in aktivere Photosyntheseorgane, untergeordnet (EVANS 1993b, PONS & PEARCY 1994).

Die N-Verlagerung aus einem älteren Blatt kann neben der oben dargestellten photosynthetischen Akklimation auch das Resultat eines Seneszenzprozesses sein. Seneszenz kann nach einer physiologischen Induktion („switch“) als finales Entwicklungsstadium genetisch festgelegt sein (STODDART & THOMAS 1982) oder durch eine erhöhte N-Nachfrage anderer Pflanzenteile, z. B. während der Anlage generativer Organe, ausgelöst werden (monokarpische Seneszenz) (NOODEN 1984, ONO et al. 1995). Eine Verzögerung der Seneszenz und damit eine längere Lebensdauer einzelner Blätter mit zunehmender N-Versorgung der Pflanze konnte bei *Solanum tuberosum* (VOS & BIEMOND 1992) und *Brassica oleracea* L. conv. *oleracea* var. *gemmifera* (BIEMOND et al. 1995) nachgewiesen werden. In Versuchen mit *Glycine max* (NOODEN 1990) und *Sorghum bicolor* (AMBLER et al. 1992) konnte ein Zusammenhang zwischen der Höhe der Cytokininkonzentration im Xylemsaft und der Geschwindigkeit der monokarpischen Seneszenz beobachtet werden.

Der Abbau von N-Komponenten scheint erst qualitativ (Aktivitätsverminderung von Chloroplasten und Rubisco) und dann quantitativ (Reduzierung der Anzahl Chloroplasten) zu verlaufen (FORD & SHIBLES 1988, FELLER & FISCHER 1994, ONO et al. 1995). Dieser Abbau ist ein organisierter und strukturierter Vorgang. Dies zeigt sich daran, dass im Verlauf der Seneszenz der photosynthetische Apparat weiterhin, wenn auch in fortschreitend geringerem Umfang, funktionsfähig bleibt und einige Austeren sogar eine Erhöhung der Photosynthese-N-Effizienz gefunden haben (ADAMS et al. 1990) bei *Platanus occidentalis*, PONS & PEARCY (1994) bei *Glycine max*).

Darüber hinaus hat die Remobilisierung von N-Verbindungen quantitative große Bedeutung für die Ertragsbildung von Körnerfrüchten (*Triticum aestivum* COX et al. (1986) und VAN SANFORD & MACKOWN (1987)). Für

*Glycine max* mit einem Samen-Proteingehalt von 25–40% haben SINCLAIR & DE WIT (1975, 1976) gezeigt, dass die N-Remobilisierung für die Pflanze zur Deckung des Bedarfs der Samen notwendig ist, da die N-Aufnahmeraten aus dem Boden während der Kornfüllung nicht ausreichend sind. Die Autoren geben für *Glycine max* eine N-Remobilisierung von ca. 90% des Blattstickstoffs an. Über 50% sind es auch bei *Triticum aestivum*, *Helianthus annuus* und *Zea mays* (MILLARD 1988).

Lichtumgebung → N-Gehalt → spezifisches Blattgewicht

Aufgrund der engen linearen Beziehung zwischen der Lichtumgebung des Einzelblattes und seinem spezifischen Blattgewicht (BJÖRKMANN 1981, GULMON & CHU 1981) sowie der Licht-N-Abhängigkeit ist eine positive Korrelation zwischen dem spezifischen Blattgewicht (SLW) und dem N-Gehalt innerhalb eines Bestandes zu erwarten. Untersuchungen, welche diese Beziehung für den Blattapparat von verschiedenen Kulturpflanzen bestätigt haben, sind in Tab. 5 zusammengestellt. Neben diesem Zusammenhang, welcher für die Blätter innerhalb einer einzelnen Pflanze Gültigkeit besitzt, ist eine andere Relation beim Vergleich der Blattflächen und N-Gehalte ganzer Pflanzen untereinander beobachtet worden: Setzt man den gesamten Blattstickstoffgehalt unterschiedlich N-versorgter Pflanzen einer Art ins Verhältnis zur ihrer spezifischen Blattfläche, so zeigt sich eine negative Korrelation (Tab. 5, unterer Teil). Dies ist damit zu erklären, dass bei gut N-ernährten Pflanzen in gleicher Lichtumgebung das Blattwachstum steigt und damit auch der Anteil der beschatteten Blattfläche zunimmt.

### Bestehende Modellansätze

Frühe quantitative Arbeiten (CALOIN & YU 1984, GREENWOOD et al. 1986, HIROSE et al. 1988, GREENWOOD et al. 1991), welche sich mit der Frage optimaler N-Gehalte für die Produktivität von Pflanzenbeständen beschäftigten, bilden die empirische Beziehung von Stickstoffgehalt und relativer Wachstumsrate (RWR) ab (Tab. 6). AGREN (1985), AGREN & INGESTAD (1987) und LEVIN et al. (1989) vergleichen verschiedene Formen der RWR-N-Beziehung hinsichtlich des resultierenden Spross/Wurzel-Verhältnisses und Wachstumsverlaufes. Der experimentell beobachtete Anstieg des Spross/Wurzel-Verhältnisses bei steigendem N-Gehalt der Pflanze konnte theoretisch nachvollzogen werden. JOHNSON & THORNLEY (1987) führten ein Modell mit expliziter Unterscheidung von struktureller Trockenmasse und mobiler Kohlenstoff- und Stickstoff-Pools ein. Sehr mathematisch orientierte und ohne zusätzliche Annahmen schwer zu parameterisierende Ansätze sind bei GLEESON (1993) sowie KASTNER-MARESCH & MOONEY (1994) zu finden. Als Verteilungsprinzip der Pflanze wird in allen Fällen die Maximierung der RWR angenommen. Ebenso benutzt HILBERT (1990) dieses Kriterium, kombiniert mit dem Kosten/Nutzen-Konzept, um eine für das Wachstum optimale N-Konzentration zu bestimmen. TEN BERGE et al. (1997) berechnen die optimalen N-Gehalte zur Bestimmung des für den Reisertrag optimalen N-Applikationsplanes unter Berücksichtigung aktueller Klimawerte und lokaler Bodencharakteristika. Die Berücksichtigung standortspezifischer Witterungsbedingungen bei der Wachstumssimulation einer Kultur hat sich für die N-Bedarfsbestimmung gegenüber empirischen N-Sollwerten für verschiedene Gemüsekulturen als vorteilhaft herausgestellt (GOODLASS et al. 1997).

Tab. 6: Übersicht ausgewählter Ansätze für die Berechnung von N-Gehalten,  $n$  ( $\text{g Ng}^{-1} \text{TM}$ ); (relative) Wachstumsrate, (R)WR, spezifische Sproß- bzw. Wurzelaktivität,  $\sigma_s, r$ , Sproß- bzw. Wurzelrockenmasse,  $W_s, r$ , Modellparameter,  $P_m, n_1, n_2$ 

*Different concepts for calculating N-content,  $n$  ( $\text{g Ng}^{-1} \text{TM}$ ), on single-leaf and whole-plant level; (relative) growth rate, (R)WR, specific shoot, root activity,  $\sigma_s, r$ , shoot, root dry matter,  $W_s, r$ , modelparameter,  $P_m, n_1, n_2$*

Referenz	Ebene	CO <sub>2</sub> -Aufnahme	N-Aufnahme	Kriterium der N-Allokation/Bemerkung
AGREN (1985)	Pflanze	empirische RWR-n-Beziehung	vorgegebene Rate	Maximierung der RWR bei Annahme $\sigma_s \cdot W_s(t) \sim \sigma_s \cdot W_s(t)$ , analytisch
JOHNSON & THORNLEY (1987)	Pflanze	$\sim \sigma_s \cdot W_s(t)$	$\sim \sigma_r \cdot W_r(t)$	Maximierung der RWR bei Annahme $\sigma_s \cdot W_s(t) \sim \sigma_s \cdot W_s(t)$ , analytisch
HIROSE & WERGER (1987b)	Blatttage	Photosynthese-, Respiationsansatz	nicht limitierend	Maximierung der RWR, Form der N-Verteilung vorgegeben, numerisch
HILBERT (1990)	Pflanze	$\sim P_m \cdot (n - n_1)/(n - n_2) \cdot W_s(t)$	nicht limitierend	Maximierung der RWR für verschiedene Umwelteinflüsse, analytisch
HILBERT et al. (1991)	Pflanze	nach FARQUHAR & VON CAEMMERER (1982)	nicht limitierend	Maximierung der RWR für verschiedene Umwelteinflüsse, numerisch
GREENWOOD et al. (1991)	Pflanze	empirische RWR-n-Beziehung	limitierend	ungeeignet bei Luxus-N-Aufnahme, analytisch
CHEN et al. (1993)	Blatttage	nach FARQUHAR & VON CAEMMERER (1982)	nicht limitierend	Gleichgewicht zwischen Rubisco- und Elektronentransport limitierter Photosynthese unter gegebenen Umweltbedingungen, numerisch
GLEESON (1993)	Pflanze	$\sim \sigma_s(n) \cdot W_s(t)$	keine Einschränkung	Maximierung der RWR, numerisch
KASTNER-MARESC & MOONEY (1994)	Pflanze	$\sim \sigma_s(n) \cdot W_s(t)$	$\sim \sigma_r \cdot W_r(t)$ , limitierend	Maximierung der RWR, numerisch
TEN BERGE et al. (1997)	Pflanze	empirische WR-N-Beziehung	keine Einschränkung	Optimierung der N-Applikationszeitpunkte für maximalen Ertrag, numerisch
THORNLEY (1998)	Blatttage	Bruttophotosynthese, keine Respiration	keine Einschränkung	numerisch
ALT (1999)	Blatttage	Photosynthese-, Respiationsansatz	keine Einschränkung, empirische Beziehung	Maximierung der RWR für verschiedene Umwelteinflüsse, numerisch

Im Unterschied zu den oben zitierten Arbeiten werden bei HILBERT et al. (1991) explizit die physiologischen Prozesse der Photosynthese und der Respiration N- und strahlungsabhängig modelliert. Ausgehend von den Primärprozessen der Produktivität wird hier, ebenso wie in einer thematisch verwandten Arbeit von VAN DER WERF et al. (1993), der Einfluss des N-Gehaltes auf das Wachstum mechanistisch abgebildet. Vereinfacht wird von einer einheitlichen N-Konzentration und Lichtintensität im gesamten Spross sowie von einer einheitlichen spezifischen Blattfläche ausgegangen. Die tatsächliche Produktivität hingegen ist das Ergebnis einer Integration über Gradienten des N-Gehaltes und der Lichtintensität innerhalb des Pflanzenbestandes (HIROSE & WERGER 1987b, CHEN et al. 1993). Berechnungen auf der Grundlage einer homogenen N-Verteilung unterschätzen die tatsächliche Produktivität (s. o.). Notwendig ist daher eine höhere räumliche Auflösung, z. B. auf Einzelblattniveau (ALT 1999), wie sie auch Grundlage der Arbeiten von KULL & JARVIS (1995), LEUNING et al. (1995) und WOHLFAHRT et al. (1998) ist. Die Einbeziehung der N-Dynamik von einzelnen Blättern im Bestand (THORNLEY 1998) ermöglicht ferner die Berücksichtigung der für die N-Effizienz bedeutenden Prozesse der N-Remobilisierung und Seneszenz (N-Verlagerungen im Sprossbereich). Die Betrachtung der optimalen N-Verteilung innerhalb der verschiedenen Komponenten des Photosyntheseapparates und deren Abhängigkeit von den Umweltbedingungen (N-Akklimation, s. o.) führt ebenfalls zu einer verbesserten Kenntnis der Produktivitäts-Stickstoff-Beziehung (HIKOSAKA 1997, HIKOSAKA & HIROSE 1998).

## Schlussfolgerungen

Der funktionale Zusammenhang zwischen der N-Verteilung und der Produktivität des Pflanzenbestandes ist bisher noch nicht ausreichend zur Berechnung der optimalen, d. h. für maximale Nettophotosynthese erforderlichen, N-Gehalte und damit für physiologische N-Bedarfermittlungen verwendet worden. Präzise physiologische Vorstellungen davon, wie die N-Verteilung im Bestand bei gegebener Lichtverteilung vom N-Angebot abhängt, bilden die Grundlage hierfür. Dies trifft besonders für die zeitliche Entwicklung der N-Gehalte und deren Einflussfaktoren im Bestand zu. Anzustreben ist die Quantifizierung der Beziehung zwischen optimalen N-Gehalten, N-Angebot und N-Aufnahme sowie daraus resultierender Stoffproduktion über die Wachstumsperiode. Diese kausale Kette ermöglicht die N-Düngebedarfsermittlung unter Berücksichtigung der spezifischen Physiologie und Morphologie der Kultur sowie der standortsspezifischen Umweltbedingungen oder eventueller pflanzenbaulicher Besonderheiten. Vorstellbar ist ein vom aktuellen Entwicklungs- und Wachstumszustand der Kultur abhängiger N-Bedarfsplan, welcher neben Menge und Zeitpunkt auch die geeignete Ausbringungsform beinhaltet.

## Literatur

ADAMS, W. W., III, K. WINTER, U. SCHREIBER & P. SCHRAMMEL, 1990: Photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics in relationship to changes in pigment & element composition of leaves of *Platanus occidentalis* L. during autumnal leaf senescence. *Plant Physiol.* **92**, 1184–1190.

- AGREN, G. I., 1985: Theory for growth of plants derived from the nitrogen productivity concept. *Physiol. Plantarum* **64**, 17–28.
- AGREN, G. I. & T. INGESTAD, 1987: Root-shoot ratio as a balance between nitrogen productivity and photosynthesis. *Plant Cell Environ.* **10**, 579–586.
- ALT, C., 1999: Modellierung nitrogen demand of cauliflower (*Brassica oleracea* L. botrytis) by using productivity-nitrogen relationships. PhD Thesis, University of Hannover, Hannover. (<http://edok01.tib.uni-hannover.de/edoks/e002/269915257.pdf>)
- AMBLER, J. R., P. W. MORGAN & W. R. JORDAN, 1992: Amounts of zeatin and zeatin riboside in xylem sap of senescent & non-senescent sorghum. *Crop Sci.* **32**, 411–419.
- ANTEN, N. P. R., R. HERNANDEZ & E. M. MEDINA, 1996: The photosynthetic capacity and leaf nitrogen concentration as related to light regime in shade leaves of a montane tropical forest tree, *Tetrorchidium rubrivinium*. *Funct. Ecol.* **10**, 491–500.
- ANTEN, N. P. R., F. SCHIEVING & M. J. A. WERGER, 1995: Patterns of light and nitrogen distribution in relation to whole canopy carbon gain in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> mono- and dicotyledonous species. *Oecologia* **101**, 504–513.
- ARAUS, J. L. & L. TAPIA, 1987: Photosynthetic gas exchange characteristics of wheat flag leaf blades and sheaths during grain filling. *Plant Physiol.* **85**, 667–673.
- BANGE, M. P., G. L. HAMMER & K. G. RICKERT, 1997: Effect of specific leaf nitrogen on radiation use efficiency and growth of sunflower. *Crop Sci.* **37**, 1201–1207.
- BIEMOND, H., J. VOS & P. C. STRUIK, 1995: Effects of nitrogen on development and growth of the leaves of vegetables. I. Appearance, expansion growth and life span of leaves of Brussels sprouts plants. *Neth. J. Agric. Sci.* **43**, 217–232.
- BINDRABAN, P. S., 1999: Impact of canopy nitrogen profile in wheat on growth. *Neth. J. Agric. Sci.* **63**, 63–77.
- BJÖRKMANN, O., 1981: Responses to different quantum flux densities. In: LANGE, O. L., P. S. NOBLE, C. B. OSMOND & H. ZIEGLER (eds.): *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol. 12, A, 57–107. Springer-Verlag, New York.
- BOON-LONG, P., D. B. EGLI & J. E. LEGGETT, 1983: Leaf N and photosynthesis during reproductive growth in soybeans. *Crop Sci.* **23**, 617–620.
- BROWN, R. H. & J. R. WILSON, 1983: Nitrogen response of *Panicum* species differing in CO<sub>2</sub> fixation pathways. II. CO<sub>2</sub> exchange characteristics. *Crop Sci.* **23**, 1154–1160.
- BYRD, G. T., R. F. SAGE & R. H. BROWN, 1992: A comparison of dark respiration between C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *Plant Physiol.* **100**, 191–198.
- CALOIN, M. & O. YU, 1984: Analysis of the time course of change in nitrogen content in *Dactylis glomerata* L. using a model of plant growth. *Ann. Bot.* **54**, 69–76.
- CHARLES-EDWARDS, D. A., H. STÜTZEL, R. FERRARIS & D. F. BEECH, 1987: An analysis of spatial variation in the nitrogen content of leaves from different horizons within a canopy. *Ann. Bot.* **60**, 421–426.
- CHEN, J.-L., J. F. REYNOLDS, P. C. HARLEY & J. D. TENHUNEN, 1993: Coordination theory of leaf nitrogen distribution in a canopy. *Oecologia* **93**, 63–69.
- COX, M. C., C. O. QUALSET & D. W. RAINS, 1986: Genetic variation for nitrogen assimilation and translocation in wheat. III. Nitrogen translocation in relation to grain yield and protein. *Crop Sci.* **26**, 737–740.
- DEJONG, T. M. & J. F. DOYLE, 1985: Seasonal relationships between leaf nitrogen content (photosynthetic capacity) and leaf canopy light exposure in peach (*Prunus persica*). *Plant Cell Environ.* **8**, 701–706.
- DEL POZO, A. & M. D. DENNETT, 1991: Modelling the effect of leaf nitrogen content on crop photosynthesis and radiation use efficiency. *Asp. App. Biol.* **26**, 285–289.
- EVANS, J. R., 1983: Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiol.* **72**, 297–302.
- EVANS, J. R., 1989a: Partitioning of nitrogen between and within leaves grown under different irradiances. *Aust. J. Plant Physiol.* **16**, 533–548.
- EVANS, J. R., 1989b: Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants. *Oecologia* **78**, 9–19.
- EVANS, J. R., 1993a: Photosynthetic acclimation and nitrogen partitioning within a Lucerne canopy. I Canopy characteristics. *Aust. J. Plant Physiol.* **20**, 55–67.
- EVANS, J. R., 1993b: Photosynthetic acclimation and nitrogen partitioning within a Lucerne canopy. II Stability through time and comparison with a theoretical optimum. *Aust. J. Plant Physiol.* **20**, 69–82.
- EVANS, J. R. & J. R. SEEMANN, 1989: The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: costs, consequences, and control. *Plant Biology* **8**, 183–205.
- FAHL, J. I., M. L. C. CARELLI, J. VEGA & A. C. MAGALHAES, 1994: Nitrogen and irradiance levels affecting net photosynthesis and growth of young coffee plants (*Coffea arabica* L.). *J. Hort. Sci.* **69**, 161–169.
- FARQUHAR, G. D. & S. VON CAEMMERER, 1982: Modelling of photosynthetic response to environment. In: LANGE, O. L., C. B. OSMOND, P. S. NOBLE & H. ZIEGLER (eds.): *Physiological plant ecology II*, pp. 549–587. Springer, Berlin Heidelberg New York.
- FELLER, U. & A. FISCHER, 1994: Nitrogen metabolism in senescing leaves. *Critical Reviews in Plant Sciences* **13**, 241–273.
- FIELD, C., 1983: Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: Leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia* **56**, 341–347.
- FIELD, C. & H. A. MOONEY, 1986: The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: GIVINISH, T. J. (ed.): *On the economy of form and function*, 25–55. Cambridge University Press.
- FORD, D. M. & R. SHIBLES, 1988: Photosynthesis and other traits in relation to chloroplast number during soybean leaf senescence. *Plant Physiol.* **86**, 108–111.
- GIMENEZ, C., D. J. CONNOR & F. RUEDA, 1994: Canopy development, photosynthesis and radiation-use efficiency in sunflower in response to nitrogen. *Field Crops Res.* **38**, 15–27.
- GLEESON, S. K., 1993: Optimization of tissue nitrogen and root-shoot allocation. *Ann. Bot.* **71**, 23–31.
- GOODLASS, G., C. RAHN, M. A. SHEPHERD, A. G. CHALMERS & F. M. SEENEY, 1997: The nitrogen requirement of vegetables: Comparison of yield response models and recommendation systems. *J. Hort. Sci.* **72**, 239–254.
- GREENWOOD, D. J., F. GASTAL, G. LEMAIRE, A. DRAYCOTT, P. MILLARD & J. J. NEETESON, 1991: Growth rate and %N of field grown crops: Theory and experiments. *Ann. Bot.* **67**, 181–190.
- GREENWOOD, D. J., J. J. NEETESON & A. DRAYCOTT, 1986: Quantitative relationships for the dependence of growth rate of arable crops on their nitrogen content, dry weight and aerial environment. *Plant and Soil* **91**, 281–301.
- GRINDLAY, D. J. C., 1997: Towards an explanation of crop nitrogen demand based on the optimization of leaf nitrogen per unit leaf area. *J. Agric. Sci.* **128**, 377–396.
- GULMON, S. L. & C. C. CHU, 1981: The effects of light on photosynthesis, leaf characteristics, and dry matter allocation in chaparral shrub, *Diplacus aurantiacus*. *Oecologia* **49**, 207–212.
- HIKOSAKA, K., 1997: Modelling optimal temperature acclimation of the photosynthetic apparatus in C<sub>3</sub> plants with respect to nitrogen use. *Ann. Bot.* **80**, 721–730.
- HIKOSAKA, K. & T. HIROSE, 1998: Leaf and canopy photosynthesis of C<sub>3</sub> plants at elevated CO<sub>2</sub> in relation to optimal partitioning of nitrogen among photosynthetic components: theoretical prediction. *Ecol. Mod.* **106**, 247–259.
- HIKOSAKA, K. & I. TERASHIMA, 1995: A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C<sub>3</sub> plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant Cell Environ.* **18**, 605–618.
- HIKOSAKA, K. & I. TERASHIMA, 1996: Nitrogen partitioning among photosynthetic components and its consequences in sun and shade plants. *Funct. Ecol.* **10**, 335–343.
- HILBERT, D. W., 1990: Optimization of root: shoot ratios and internal nitrogen concentration. *Ann. Bot.* **66**, 91–99.
- HILBERT, D. W., A. LARIGAUDERIE & J. F. REYNOLDS, 1991: The Influence of carbon dioxide and daily photon flux density on optimal leaf nitrogen concentration and root: shoot ratio. *Ann. Bot.* **68**, 365–376.
- HIROSE, T., 1986: Nitrogen uptake and plant growth. II. An empirical model of vegetative growth and partitioning. *Ann. Bot.* **58**, 487–496.



- HIROSE, T., H. J. FREIJSEN & H. LAMBERS, 1988: Modelling of the response to nitrogen availability of two *Plantago* species grown at a range of exponential nutrient addition rates. *Plant Cell Environ.* **11**, 827–834.
- HIROSE, T. & K. KITAJIMA, 1986: Nitrogen uptake and plant growth. I. Effect of nitrogen removal on growth of *Polygonum cuspidatum*. *Ann. Bot.* **58**, 479–486.
- HIROSE, T. & M. J. A. WERGER, 1987a: Nitrogen use efficiency in instantaneous and daily photosynthesis of leaves in the canopy of a *Solidago altissima* stand. *Physiol. Plantarum* **70**, 215–222.
- HIROSE, T. & M. J. A. WERGER, 1987b: Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. *Oecologia* **72**, 520–526.
- JENSEN, C. R., V. O. MOGENSEN, A. MORTENSEN, M. N. ANDERSEN, J. K. SCHJOERRING, J. H. THAGE & J. KORIBIDIS, 1996: Leaf photosynthesis and drought adaptation in field-grown oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Aust. J. Plant Physiol.* **23**, 631–644.
- JOHNSON, I. R. & J. H. M. THORNLEY, 1987: A model of shoot: root partitioning with optimal growth. *Ann. Bot.* **60**, 133–142.
- JONES, M. B., E. L. LEAHE, W. STILLES & B. COLLETT, 1978: Pattern of respiration of a perennial ryegrass crop in the field. *Ann. Bot.* **42**, 693–703.
- KASTNER-MARESCH, A. E. & H. A. MOONEY, 1994: Modelling optimal plant biomass partitioning. *Ecol. Mod.* **75**, 309–320.
- KLEIN, I., T. M. DEJONG, S. A. WEINBAUM & T. T. MURAOKA, 1991: Specific leaf weight and nitrogen allocation responses to light exposure within walnut trees. *HortScience* **26**, 183–185.
- KULL, O. & P. G. JARVIS, 1995: The role of nitrogen in a simple scheme to scale up photosynthesis from leaf to canopy. *Plant Cell Environ.* **18**, 1174–1182.
- KULL, O. & Ü. NIINEMETS, 1993: Variations in leaf morphometry and nitrogen concentration in *Betula pendula* Roth., *Corylus avellana* L. and *Lonicera xylosteum* L. *Tree Physiology* **12**, 311–318.
- LEMAIRE, G., B. ONILLON, G. GOSSE, M. CHARTIER & J. M. ALLIRAND, 1991: Nitrogen distribution within a Lucerne canopy during regrowth: Relation with light distribution. *Ann. Bot.* **68**, 483–488.
- LEUNING, R., F. M. KELLIHER, D. G. G. DE PURY & E.-D. SCHULZE, 1995: Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: Scaling from leaves to canopies. *Plant Cell Environ.* **18**, 1183–1200.
- LEVIN, S. A., H. A. MOONEY & C. FIELD, 1989: The dependence of plant root:shoot ratios on internal nitrogen concentration. *Ann. Bot.* **64**, 71–75.
- MAKINO, A., T. SATO, H. NAKANO & T. MAE, 1997: Leaf photosynthesis, plant growth and nitrogen allocation in rice under different irradiances. *Planta* **203**, 390–398.
- MILLARD, P., 1988: The accumulation and storage of nitrogen by herbaceous plants. *Plant Cell Environ.* **11**, 1–8.
- MUCHOW, R. C. & T. R. SINCLAIR, 1994: Nitrogen response of leaf photosynthesis and canopy radiation use efficiency in field-grown maize and sorghum. *Crop Sci.* **34**, 721–727.
- NAYLOR & TEARE, 1975: An rapid, field method to determine photosynthesis. *Agron. J.* **67**, 404–406.
- NOODEN, L. D., 1984: Integration of soybean pod development and monocarpic senescence. *Physiol. Plantarum* **62**, 273–284.
- NOODEN, L. D., 1990: Correlation of xylem sap cytokinin levels with monocarpic senescence in soybean. *Plant Physiol.* **93**, 33–39.
- ONO, K., H. HASHIMOTO & S. KATOH, 1995: Changes in the number and size of chloroplasts during senescence of primary leaves of wheat grown under different conditions. *Plant and Cell Physiol.* **36**, 9–17.
- PENNING DE VRIES, F. W. T., 1975: The cost of maintenance processes in plant cells. *Ann. Bot.* **39**, 77–92.
- PENNING DE VRIES, F. W. T., A. H. M. BRUNSTING & H. H. VAN LAAR, 1974: Products, requirements and efficiency of biosynthesis: A quantitative approach. *J. Theor. Biol.* **45**, 339–377.
- PONS, T. L. & M. BERGKOTTE, 1996: Nitrogen allocation in response to partial shading of a plant: Possible mechanisms. *Physiol. Plantarum* **98**, 571–577.
- PONS, T. L. & R. W. PEARCY, 1994: Nitrogen reallocation and photosynthetic acclimation in response to partial shading in soybean plants. *Physiol. Plantarum* **92**, 636–644.
- PONS, T. L., F. SCHIEVING, T. HIROSE & M. J. A. WERGER, 1989: Optimization of leaf nitrogen allocation for canopy photosynthesis in *Lysimachia vulgaris*. In: LAMBERS, H. (ed.): Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants, 175–186. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands.
- REICH, P. B. & M. B. WALTERS, 1994: Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species: II. Variation in nitrogen vis-a-vis specific leaf area influences mass- and area-based expression. *Oecologia* **97**, 73–81.
- REICH, P. B., M. B. WALTERS, D. S. ELLSWORTH & C. UHL, 1994: Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species: I. Patterns among species and communities. *Oecologia* **97**, 62–72.
- REICH, P. B., M. B. WALTERS, D. S. ELLSWORTH, J. M. VOSE, J. C. VOLIN, C. GRESHAM & W. D. BOWMAN, 1998: Relationship of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and lifespan: A test across biomes and functional groups. *Oecologia* **114**, 471–482.
- SAGE, R. F. & R. W. PEARCY, 1987: The nitrogen use efficiency of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. II. Leaf nitrogen effects on the gas exchange characteristics of *Chenopodium album* (L.) and *Amaranthus retroflexus* (L.). *Plant Physiol.* **84**, 959–963.
- SCHARPF, H.-C. & H.-P. LIEBIG, 1991: Ernährung und Düngung. In: KRUG, H. (ed.): Gemüseproduktion, 150–177. Parey, Berlin, Hamburg.
- SHIRAIWA, T. & T. R. SINCLAIR, 1993: Distribution of nitrogen among leaves in soybean canopies. *Crop Sci.* **33**, 808–812.
- SINCLAIR, T. R. & C. T. DE WIT, 1975: Photosynthate and nitrogen requirements for seed production by various crops. *Science* **189**, 565–567.
- SINCLAIR, T. R. & C. T. DE WIT, 1976: Analysis of the carbon and nitrogen limitations to soybean yield. *Agron. J.* **68**, 319–324.
- SINCLAIR, T. R. & T. HORIE, 1989: Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: A review. *Crop Sci.* **29**, 90–98.
- SINCLAIR, T. R. & T. SHIRAIWA, 1993: Soybean radiation use efficiency as influenced by nonuniform specific leaf nitrogen distribution and diffuse radiation. *Crop Sci.* **33**, 804–808.
- STODDART, J. L. & H. THOMAS, 1982: Leaf senescence. *Enc. Plant Physiol.* **14A**, 592–636.
- TEN BERGE, H. F. M., T. M. THIYAGARAJAN, Q. H. SHI, M. C. S. WOPEREIS, H. DRENTH & M. J. W. JANSEN, 1997: Numerical optimization of nitrogen application to rice. I. Description of MANAGE-N. *Field Crops Res.* **51**, 29–42.
- THORNLEY, J. H. M., 1998: Dynamic model of leaf photosynthesis with acclimation to light and nitrogen. *Ann. Bot.* **81**, 421–430.
- VAN DER WERF, A., A. J. VISSER, F. SCHIEVING & H. LAMBERS, 1993: Evidence for optimal partitioning of biomass and nitrogen at a range of nitrogen availabilities for a fast- and slow-growing species. *Funct. Ecol.* **7**, 63–74.
- VAN SANFORD, D. A. & C. T. MACKOWN, 1987: Cultivar differences in nitrogen remobilization during grain fill in soft red winter wheat. *Crop Sci.* **27**, 295–300.
- VOS, J. & H. BIEMOND, 1992: Effects of nitrogen on the development and growth of the potato plant. I. Leaf appearance, expansion, growth, life span of leaves and stem branching. *Ann. Bot.* **70**, 27–35.
- VOS, J. & P. E. L. VAN DER PUTTEN, 1998: Effect of nitrogen supply on leaf growth, leaf nitrogen economy and photosynthetic capacity in potato. *Field Crops Res.* **59**, 63–72.
- WEHRMANN, J. & H. C. SCHARPF, 1986: The Nmin-method – an aid to integrating various objectives of nitrogen fertilization. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* **149**, 428–440.
- WOHLFAHRT, G., M. BAHN, I. HORAK, U. TAPPEINER & A. CERNUSCA, 1998: A nitrogen sensitive model of leaf carbon

dioxide and water vapour gas exchange: Application to 13 key species from differently managed mountain grassland ecosystems. *Ecol. Mod.* **113**, 179–199.

YOSHIE, F., H. NAKASHIMA, H. ARAI & S. KAWANO, 1994: Seasonal changes in nitrogen fractions of *Coptis japonica*, a temperate forest evergreen chamaephyte, and their ecological implications. *Ann. Bot.* **74**, 217–226.

Eingegangen am 22. Februar 2000;  
angenommen am 24. März 2000

Anschrift der Verfasser:

Dr. C. Alt, Dr. H. Kage und Prof. Dr. H. Stützel, Institut für Gemüse- und Obstbau, Universität Hannover, Herrenhäuser Str. 2, D-30419 Hannover