©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Phyton (Austria)	Vol. 22	Fasc. 1	51—79	15. 2. 1982

Jahreszeitliche Schwankungen im Gehalt von organischen und anorganischen Inhaltsstoffen bei einigen submersen Makrophyten

Von

Georg A. JANAUER*)

Aus dem Institut für Pflanzenphysiologie der Universität Wien

Mit 5 Abbildungen

Eingelangt am 30. Dezember 1980

Key words: Macrophytes, organic constituents, inorganic ions, seasonal changes; *Ranunculus fluitans*, *R. trichophyllus*, *Zanichellia palustris*, *Berula erecta*

Summary

JANAUER G. A. 1982. Seasonal changes of organic and inorganic constituents in several submersed macrophyte species. — Phyton (Austria) 22 (1): 51—79, with 5 figures. — German with English summary.

Seasonal changes of organic and mineral constituents were detected in *Ranunculus fluitans*, *R. trichophyllus*, *Zannichellia palustris*, and *Berula erecta*. The starch content was lower than in terrestrial species. High concentrations in august or september rapidly declined before hibernation. The total sugar concentration was always above the starch levels. A maximum in august or september was followed by low levels in the late fall. In addition to the more common sugars a few samples contained raffinose. In general the total concentration of organic anions was much lower than in terrestrial plants and reached a minimum in august. The seasonal variations of individual components as well as cation and inorganic anion contents are presented.

Zusammenfassung

JANAUER G. A. 1982. Jahreszeitliche Schwankungen im Gehalt von organischen und anorganischen Inhaltsstoffen bei einigen submersen Makrophyten. — Phyton (Austria) 22 (1): 51—79, mit 5 Abb. — Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

*) Dr. Georg A. JANAUER, Institut für Pflanzenphysiologie der Universität Wien, Dr. Karl Lueger-Ring 1, A-8010 Wien (Austria).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Die jahreszeitlichen Veränderungen organischer und anorganischer Inhaltsstoffe wurden in *Ranunculus fluitans*, *R. trichophyllus*, *Zannichellia palustris* und *Berula erecta* erfaßt. Der Stärkegehalt lag niederer als in Landpflanzen, erreichte den Maximalwert im August oder September und sank knapp vor dem Einziehen in die Überdauerungsorgane stark ab. Die Gesamt-Zuckerkonzentration lag über jener der Stärke; auf hohe Sommerkonzentrationen folgten niedere Werte im Spätherbst. Neben den üblichen Mono- und Disacchariden konnte in einigen Proben auch Raffinose festgestellt werden. Die Gesamt-Konzentration organischer Anionen lag tiefer als in Landpflanzen und erreichte den tiefsten Wert im August. Im weiteren werden auch die jahreszeitlichen Veränderungen einzelner Anionen- und Zucker-Komponenten, sowie die der anorganischen Kationen und Anionen vorgestellt.

1. Einleitung

Submerse Makrophyten — dieser ökologische gut brauchbare Terminus sei hier trotz seiner taxonomischen Unschärfe gebraucht — stellen in limnischen und küstennahen marinen Gewässern wichtige Glieder der Ökosysteme dar. Bei den Versuchen, die biologischen und energetischen Zusammenhänge in limnischen Systemen zu erfassen, wurden zumindest in stehenden Gewässern die makrophytischen Wasserpflanzen fallweise berücksichtigt. Weit seltener wurden Makrophyten in Fließgewässern untersucht: WESTLAKE (1964) und JORGA & WEISE (1978) unternahmen Biomassemessungen, BEST & MEULEMANNS (1978) maßen Produktion, Vegetationszonierungen analysierten KOHLER *et al.* (1971) und auch die Beziehungen zwischen der Gewässergüte — in einem eher weitgefaßten Rahmen — und dem Auftreten bestimmter Wasserpflanzen (KOHLER *et al.* 1974, WIEGLEB 1979) waren Ziel von Untersuchungen. Vereinzelt wurden u. a. die Photosyntheseleistung und die Beeinflussung des Sauerstoffregimes von Flüssen (WESTLAKE 1961, JORGA & WEISE 1978) oder die Ionenaufnahmefähigkeit (SCHWOERBEL & TILLMANNS 1968) untersucht.

Das wenig umfangreiche Datenmaterial über organische Inhaltsstoffe, das allerdings vorwiegend von Pflanzen aus Stillgewässern stammt, wurde von HUTCHINSON (1975: 357) zusammengefaßt.

Es kann vermutet werden, daß gerade im Bereich organischer Inhaltsstoffe jahreszeitliche und tageszeitliche Schwankungen, bestimmte Umweltfaktoren (z. B. Abwassereinleitungen), sowie artspezifische Eigenheiten dem Inhaltsstoffmuster ihre Spuren aufprägen und dies umso mehr, als bei den submersen Makrophyten die Orte der Photosynthese und jene der Ionenaufnahme im selben Organ lokalisiert sind (SCULTHORPE 1967: 131).

Das Ziel der vorliegenden Studie war es daher, die Veränderungen der Inhaltsstoffverteilung in Abhängigkeit von der Jahreszeit zu erfassen. Wenn der jahreszeitliche Verlauf bestimmter Komponenten bekannt ist, kann der Einfluß anderer Faktoren mit größerer Sicherheit gedeutet werden, als dies bisher der Fall war.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

2. Material und Methoden

Im Gewässersystem des Erlabaches, einem Carbonatgewässer östlich der Enns im Raum St. Pantaleon—Wallsee (Niederösterreich) wurden aus homogenen Pflanzenbeständen Proben zur gleichen Tageszeit (12—13 Uhr) entnommen. *Ranunculus fluitans* LAM. wurde aus der Flußmitte im Bereich der Einmündung des rechtsufrigen Begleitkanals des Stauraumes Wallsee—Mitterkirchen in den Erlabach (Ostende des Schneidergrabens) gesammelt. *Ranunculus trichophyllus* CHAIX, sowie *Berula erecta* (HUDS.) COVILLE wurden wenige Meter flußauf der Einmündung des rechtsufrig gelegenen Durchstiches südöstlich St. Pantaleon in den Erlabach, im alten Flußbett geerntet. *Zannichellia palustris* L. wurde im Durchstich etwa 15 m flußab der Straßenbrücke St. Pantaleon—Erla entnommen. Zur Artenbestimmung wurden u. a. PASCHERS Süßwasserflora Mitteleuropas (GLÜCK 1936) sowie CASPER & KRAUSCH (1980) unter Berücksichtigung der Angaben von EHRENDORFER (1967) herangezogen.

Jede Probe bestand aus zahlreichen (*R. fluitans*, *R. trichophyllus*) bis vielen Individuen (*B. erecta*, *Z. palustris*); von *R. fluitans* wurden die Blätter und die Blattstiele, sowie die grünen Sproßachsen (unter Ausschluß der braun gefärbten Abschnitte, die bereits z. T. Rhizomcharakter besitzen) zu je einer Fraktion vereinigt. Alle andere Arten wurden nicht fraktioniert gesammelt. Nur die über dem Sediment liegenden Teile wurden dabei berücksichtigt.

Die mit der Hand ausgeschleuderten Proben wurden von Tieren und Fremdkörpern gesäubert, das Frischgewicht bestimmt und das Material für den Transport mit Trockeneis tiefgefroren.

Nach Gefriertrocknung und Bestimmung des Trockengewichtes wurden die Proben fein gemahlen und aus einem Heißwasserextrakt lösliche Kohlehydrate und die Anionen organischer Säuren mittels Ionenaustausch abgetrennt (KINZEL 1962, NIERHAUS & KINZEL 1971).

Die Stärke wurde nach dem bei Boehringer „Anleitung zur Stärkeanalyse" angegebenen Verfahren in 1,1% HCl aufgeschlossen, mit α-Amylase (Merck, 130 U/mg) abgebaut und mit einem Glukose-Testansatz (Merck, Glucose-DH-Test) enzymatisch bestimmt.

Zucker und organische Anionen wurde gaschromatographisch analysiert (JANAUER & ENGLMAIER 1978, 1980, ENGLMAIER 1980); zusammen mit der Fraktion der organischen Anionen konnte Phosphat bestimmt werden.

Die Kationen Kalium, Natrium, Calcium und Magnesium wurden mittels Atomabsorption analysiert.

Chlorid wurde mit Silbernitrat an einem automatischen Titrator auf bekannten Endpunkt titriert. Sulfat wurde mit Ba-Perchlorat und Thorin als Indikator kolorimetrisch bestimmt. Nitrat wurde nach Reaktion mit Xylenol kolorimetrisch erfaßt.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1. Stärke (Abbildung 1)

3.1.1. *Ranunculus fluitans*

Abbildung 1 läßt erkennen, daß der Stärkegehalt der Blattfraktion (Blätter und Blattstiele) von *Ranunculus fluitans* sowohl im August, als auch Ende Jänner einen maximalen Wert erreichte. Während der Periode des Treibens im Frühjahr und auch im Herbst wurden hingegen nur geringe Stärkegehalte gefunden. Diese Verteilung war jener im vorhergegangenen

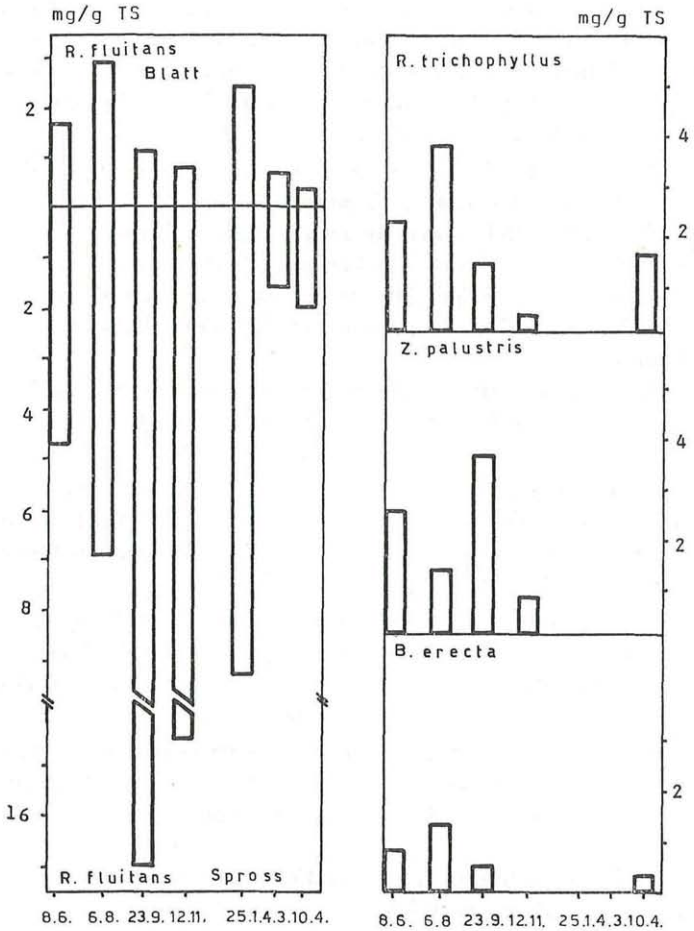

Abb. 1. Stärkegehalt (mg/g TS) von *Ranunculus fluitans*, Blattfraktion, *R. fluitans*, Sproßachsen (von der Nullinie nach unten aufgetragen), *Ranunculus trichophyllus*, *Zannichellia palustris* und *Berula erecta*. Abszisse: Erntetermine (Details s. Tabelle 1)

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Jahr sehr ähnlich (Jahresbericht an die NÖ Landesregierung 1975, JANAUER, unveröffentlicht). BEST (1977) konnte bei *Ceratophyllum demersum* MICH. und *Elodea acanadensis* L. ähnliche Jahresschwankungen nachweisen: Auch bei diesen, von *R. fluitans* so verschiedenen Pflanzen lagen die Stärkemaxima im Februar und August, die Minima im Hochsommer und Spätherbst. Nach KREJCI (1974) wurde auch in Blättern von *Phragmites australis* (CAV.) TRIN. ex STEUD. nach hohen Stärkekonzentrationen im Oktober eine auffällige Verminderung im Laufe des Frühwinters festgestellt. Die in *Phragmites*-Blättern gefundenen Konzentrationen überdecken dabei den in *R. fluitans* gefundenen Bereich. Ein Absinken des Stärkegehaltes im Spätherbst stellt somit bei überdauernden Pflanzen kein Indiz für ein beginnendes Absterben der über dem Sediment liegenden Pflanzenteile dar. Ganz anders ist das Absinken während der Produktionsperiode, also im Hochsommer zu bewerten. Hier steht der Abbau — oder die verringerte Neubildung? — der Stärkevorräte in den Blättern sicher im Zusammenhang mit den Verschiebungen des Stärkegehaltes in den Sproßachsen.

In den Sproßachsen von *R. fluitans* stieg der Stärkegehalt vom Frühjahr bis in den Herbst hinein an. Der höchste Wert wurde im September gemessen, der nächst niedrige im November. Somit fällt die Periode der stärksten Stärkeakkumulation in den Sproßachsen in jenen Zeitabschnitt, da in der Blattfraktion sehr niedere Werte nachgewiesen wurden. In ähnlicher Weise erreichten beblätterte Halme von *Phragmites australis* die höchste Stärkekonzentration Ende September (KREJCI 1974). In den Schilfrhizomen hingegen war der maximale Gehalt erst Ende Oktober festzustellen.

Da zum Ende der Überwinterungsperiode zu die geringste Stärkekonzentration gemessen wurde, kann man annehmen, daß zu diesem Zeitpunkt die Vorräte bereits stark reduziert waren und infolge der erst spät im Frühjahr ansteigenden physiologischen Aktivität der Makrophyten eine Neubildung noch nicht in bedeutendem Umfang in Gang gekommen war. Über die photosynthetische Aktivität während des Hochwinters (Jänner bis März) und etwaige positive Produktionsleistungen (apparente Photosynthese) während dieses Zeitraumes ist allerdings nichts bekannt.

3.1.2. *Ranunculus trichophyllus*

Ranunculus trichophyllus ist bezüglich mancher Eigenheiten des Inhaltsstoffspektrums mit *R. fluitans* gut vergleichbar (JANAUER 1977) und zeigte auch im Stärkegehalt Ähnlichkeiten mit der wenige Kilometer flußab auftretenden, großwüchsigen Art: Die maximale Stärkekonzentration wurde im August erreicht. Zu berücksichtigen ist allerdings, daß bei *R. trichophyllus* stets die ganzen Pflanzen — Blätter und Sprosse gemeinsam — analysiert wurden. Mit dem fortschreitenden Absterben der *R. trichophyllus*-Klone sank auch der Stärkegehalt stark ab und erreichte im Novem-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

ber, knapp vor dem Rückzug in die Überwinterungsorgane, den tiefsten Wert. Nach dem neuerlichen Austrieb im Frühjahr wurde ein den Konzentrationen des Vorjahres entsprechender Stärkegehalt gemessen.

3.1.3. *Zannichellia palustris*

Zannichellia palustris läßt kein so klares Bild in der jahreszeitlichen Veränderung des Stärkegehaltes erkennen: Einem Maximum im Herbst ging ein relativ niederer Sommerwert voraus. Wie auch in den anderen Stoffklassen (Abb. 2—5) erkennbar, scheint die Probe im August vielleicht einem unbekannten Einfluß unterlegen zu sein, der sich auf die Konzentrationen aller in dieser Untersuchung erfaßten Inhaltsstoffe ausgewirkt hat. Der August-Probe wird somit in der Gesamtinterpretation nur geringes Gewicht beigemessen werden können.

Vor dem Einziehen wurde der niederste Wert erreicht: An dieser Stelle traten im folgenden Frühjahr keine Bestände von *Z. palustris* mehr auf. In den folgenden Jahren setzte in diesem Flußabschnitt jedoch wieder eine schüttere Besiedlung durch *Z. palustris*, aber auch durch *R. trichophyllus* ein.

3.1.4. *Berula erecta*

Auch *Berula erecta* zeigte im August ein Stärkemaximum, gegen das — frühe — Ende der Vegetationsperiode im Oktober sank der Gehalt aber stark ab. Im darauffolgenden Frühjahr entsprach die Stärkekonzentration in den nun wieder austreibenden Pflanzen jener vor dem Einziehen.

3.1.5. Stärke, Rückblick

Die Stärkekonzentrationen der untersuchten Arten lagen im unteren Bereich jener Werte, die für Landpflanzen und Helophyten bekannt sind: Für Buschbohnen und Mais sind z. B. Werte zwischen 10—50 mg/g TS bekannt (Janauer & Kinzel 1976 a, b), in Schilfrhizomen wurden im Jahresverlauf Konzentrationen von 3—90 mg/g TS nachgewiesen. Eher niedrige Werte erreicht die Stärke aber auch in Schilfblättern mit 1—17 mg/g TS (Krejci 1974). Mit Ausnahme der Perioden vor dem Einziehen lagen die Konzentrationen aber in den Makrophyten stets über 1 mg/g TS.

In Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Best (1977) zeigte sich bei allen untersuchten Arten, daß im Sommer oder Frühherbst Stärkemaxima auftraten, denen bei überdauernden Pflanzen ein weiteres Maximum zur Mitte des Winters folgen kann. Dies erinnert daran, daß in *Ceratonia siliqua* ebenfalls in den Blättern die höchste Stärkekonzentrationen im Winter auftreten können (Diamantoglou & Meletiou-Christou 1978). Die niedersten Konzentrationen waren vor dem Einziehen, bzw. bei *R. fluitans* zu Ende des Winters nachzuweisen. Diese Ergebnisse decken sich nicht ganz mit den Vorstellungen von Jeremias (1964) und den von ihm zitierten

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Autoren, die stets ein winterliches, im November beginnendes Tief des Stärkegehaltes bei einer großen Zahl terrestrischer Pflanzen nachweisen konnten. So stellten auch SENSER *et al.* (1971) fest, daß in Nadeln von *Picea abies*, *Tsuga canadensis* und *Thuja gigantea* der Stärkegehalt im Winter stark abfällt.

Die besondere Bedeutung hingegen, die die hochsommerliche Periode für Makrophyten besitzt, wird auch durch die Ergebnisse anderer Autoren bestätigt: In vielen Wasserpflanzen wird die höchste Stoffwechselaktivität im August erreicht und damit einhergehend wurden maximale Biomassewerte festgestellt (FORSBERG 1960, WETZEL 1964, MOSS 1976). Die höchsten Stickstoff- und Phosphatgehalte, aber auch das Maximum der photosynthetischen Leistung fallen bei *Myriophyllum spicatum* in den August (ADAMS und MCCRACKEN 1974, CARPENTER & ADAMS 1977). Im gut untersuchten Gebiet der Kleinen Elster erreichten die Trockensubstanzwerte von einer Reihe von Makrophyten ebenfalls im August den höchsten Stand (JORGA & WEISE 1977).

3.2. Zuckerfraktion (Abbildung 2, Tabelle 1)

In allen untersuchten Pflanzen wurden in der Regel Fruktose und Glukose, myo-Inositol und Saccharose nachgewiesen; Raffinose blieb auf wenige Proben beschränkt. In seltenen Fällen traten weitere Komponenten allerdings weit unter der rechnerisch erfaßten Mindestkonzentration auf. Sowohl eine Anreicherung des Extraktes, als auch eine Anhebung der Geräteempfindlichkeit wurde unterlassen, da diese Komponenten meist unter 1% des Gesamtgehaltes ausmachten.

3.2.1. *Ranunculus fluitans*

Die Gesamt-Zuckerkonzentration unterliegt in der Blattfraktion und in den Sproßachsen gleichartigen Veränderungen: Steigt der Gehalt in der Blattfraktion, so steigt er auch in den Sproßachsen, und umgekehrt.

Die hohen Zuckerkonzentrationen im August sind ein Hinweis auf die große physiologische Aktivität der Blattfraktion im Sommer; gleiches gilt für die starke Erhöhung des Zuckergehaltes im Winter, die mit dem hohen Stärkewert zusammenfällt. Auf ein derartiges winterliches Zuckermaximum bei Landpflanzen weist auch JEREMIAS (1964) hin. Allerdings ist unklar, welche Vorgänge den aktuell faßbaren Zucker-Pool, der sich sicher in der Vakuole befindet, derart stark vergrößern. Eine Neubildung im Zuge der Photosynthese kommt dafür ebenso in Frage, wie ein vermehrter Antransport aus den Reservestoffspeichern im Rhizom — und vielleicht aus den Sproßachsen. Auf eine Sammlung von Rhizomen war zwar verzichtet worden, sodaß kein Zusammenhang hergestellt werden kann, aber die Ergebnisse wären dahin deutbar, daß bereits die letzten Reserven zur Erzielung einer möglichst großen Kälteresistenz aus den (unterirdischen ?)

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Speichern herangeführt wurden. Einen Hinweis auf die Richtigkeit dieser Erklärungsmöglichkeit gibt die Zusammensetzung des Zuckerspektrums (siehe unten).

In den Sproßachsen ließ der hohe August-Wert den Schluß zu, daß — im Hinblick auf die hohen Stärkekonzentrationen im Herbst — vermehrt Zucker aus den Blättern in Speicherorgane (Rhizome, Sproßachsen?)

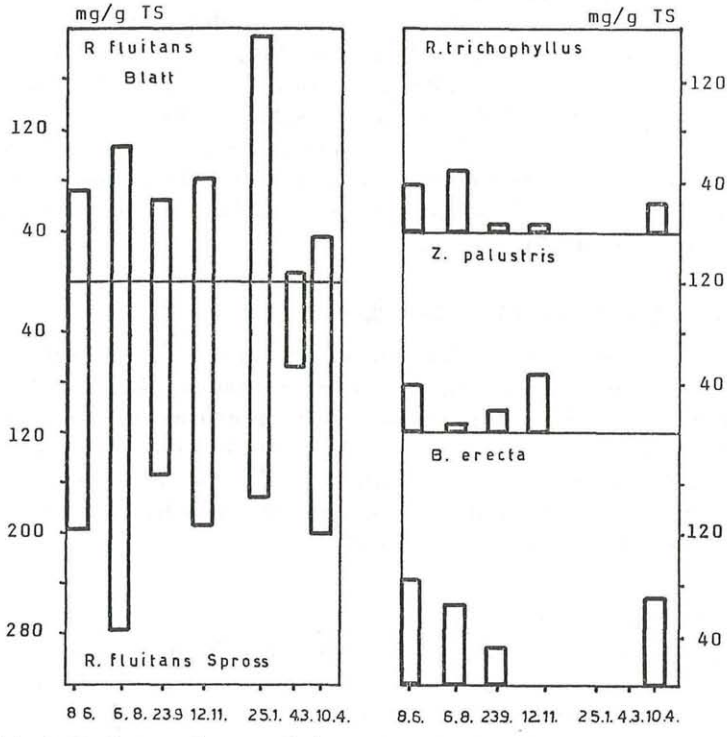

Abb. 2. Zucker — Gesamtgehalt (mg/g TS). Bezeichnungen wie Abb. 1

überführt wurden und somit den aktuellen Zucker-Pool in diesen Organen anwachsen ließen.

Auffällig ist der Minimalwert in der Blattfraktion und in den Sproßachsen im März, knapp vor dem Beginn der nächsten Produktionsperiode: Es scheint so, als ob die Aktivität der Kohlehydrat verbrauchenden Stoffwechselvorgänge während des Spätwinters, der zum Einziehen auch zahlreicher *R. fluitans*-Schwaden weiter flußab geführt hatte, den aktuellen Gehalt auf einen minimalen Rest abgesenkt hätte.

Im Jahresverlauf dominierte in den Blättern von *R. fluitans* fast stets die Saccharose. Besonders hohe Werte scheinen manchmal mit auffällig

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

niederen Fruktosekonzentrationen gekoppelt zu sein (6. August, 12. November).

Die Winterproben sind einerseits durch das Auftreten von Raffinose gekennzeichnet (vgl. JEREMIAS 1964: 17). Dies könnte als Hinweis auf eine Erhöhung der Kälteresistenz im Sinne von JEREMIAS gewertet werden. Anderseits läßt der geringe relative Gehalt an Fruktose und Glukose am 4. März erkennen, daß die Aktivität des Kohlehydratstoffwechsels stark verändert sein muß. Der hohe relative Gehalt an myo-Inosit ist darauf zurückzuführen, daß die aktuelle Konzentration dieser Komponente nur

Tabelle 1

Zuckerfraktion. Relative Mengen in % der Gesamt-Zuckermenge. F = Fruktose, G = Glukose, I = myo-Inosit, S = Saccharose, R = Reffinose; + = Spuren, — = nicht nachgewiesen

Erntedatum		1976/77						
		08. 06.	06. 08.	23. 09.	12. 11.	25. 01.	04. 03.	10. 04.
Ranunculus fluitans Blattfraktion	F	20,3	5,3	15,5	8,5	12,2	7,3	20,1
	G	41,7	28,5	35,6	32,1	25,3	4,8	28,1
	I	2,0	1,0	3,0	3,0	1,8	19,5	3,2
	S	36,0	57,2	45,9	56,0	45,7	48,8	48,6
	R	—	—	—	—	15,0	19,5	—
Sproßachsen	F	19,2	16,6	11,0	3,9	1,7	22,6	25,8
	G	38,2	29,0	37,4	39,6	8,3	45,6	53,7
	I	0,9	0,2	0,7	0,6	0,6	1,9	0,9
	S	28,2	34,6	28,2	33,1	46,7	27,7	15,3
	R	13,5	19,6	22,6	22,9	42,7	2,2	0,3
Ranunculus trichophyllus	F	17,3	12,2	19,6	+			18,9
	G	28,0	19,2	43,4	+			25,1
	I	5,3	3,7	10,9	+			5,0
	S	49,3	55,8	26,1	+			48,4
	R	—	8,8	—	99,0			2,5
Zannichellia palustris	F	9,3	11,8	20,8	23,6			
	G	8,9	8,8	23,5	34,8			
	I	2,6	+	3,5	3,9			
	S	79,2	79,4	52,2	38,2			
	R	—	—	—	—			
Berula erecta	F	23,7	26,0	25,5				36,7
	G	24,4	26,7	25,9				31,4
	I	5,6	3,4	4,6				3,9
	S	46,2	42,9	24,3				18,6
	R	—	—	16,6				9,3

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

geringen Schwankungen ausgesetzt ist; diese Erscheinung gilt für zahlreiche Wasserpflanzen (JANAUER 1981 a, b, c, DREW 1978, 1980).

In den Sproßachsen von *R. fluitans* wechselten Saccharose und Glukose einander in der Rolle der dominierenden Komponente ab. Raffinose war in allen Proben enthalten (vgl. JEREMIAS 1964: 17). Für die Sprosse kann die reine Nachweisbarkeit dieses Oligosaccharides somit nicht als Indikator für erhöhte Kälteresistenz gewertet werden. Auch in den Sproßachsen sind relativ hohe Saccharosegehalte mit geringen Fruktosewerten gekoppelt. Zumindest zum August- und Jännertermin ließe die Verteilung von Stärke, Saccharose und Fruktose vermuten, daß die herabgesetzten Hexosewerte und die hohen relativen Anteile der Transportform Saccharose (SWANSON & EL-SHISHING 1958) mit den hohen Stärkekonzentrationen in Zusammenhang stehen könnten. Die Herbst-Proben lassen diese Deutung allerdings nicht zu. Damit sind auch die Grenzen angedeutet, die sich für die Erklärung metabolischer Zusammenhänge aus statischen Inhaltsstoffanalysen ergeben, wenn die Ernten zeitlich weiter voneinander entfernt sind als etwa einige Stunden im Rahmen von Tagesgängen oder bei Kurzzeitexperimenten.

3.2.2. *Ranunculus trichophyllus*

Abbildung 2 läßt erkennen, daß der Gesamt-Zuckergehalt in *R. trichophyllus* der höchsten Wert im August erreichte und anschließend stark abfiel. Im Frühjahr entsprach der Wert jenem aus dem Vorjahr.

In fast allen Ernten dominierte Saccharose das Zuckerspektrum; knapp vor dem Einziehen aber war Raffinose als einzige in quantifizierbarer Menge anzutreffen, von den anderen Zuckern — auch von Inosit! — konnten nur noch Spuren nachgewiesen werden. Ereignisse wie das Auftreten von Raffinose im August oder die starke Reduktion der Saccarose im September zugunsten von Glukose entziehen sich derzeit noch einer Erklärung.

3.2.3. *Zannichellia palustris*

Zannichellia palustris zeigte in der Veränderung der Gesamtgehalte der Zucker ein von den anderen Pflanzen abweichendes Verhalten. Der geringste Zuckergehalt trat im August auf, der höchste Wert wurde im Spätherbst vor dem Verschwinden der Art nachgewiesen.

Während der Sommermonate wurde das Zuckerspektrum in stärkerer Weise durch Saccharose dominiert als dies bei den anderen Pflanzen der Fall war: Höchstwerte von 79,4% relativem Gehalt konnten im August — zum Zeitpunkt der geringsten Gesamt-Zuckerkonzentration! — nachgewiesen werden. Gegen den Herbst zu fiel allerdings der relative Saccharose-Gehalt ab und erreichte vor dem Absterben das niederste Niveau. In gleichem Maße, wie der Saccharoseanteil abnahm, stieg jedoch der relative Gehalt an den Hexosen: Eine Verringerung der Transportleistung

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

im Zuge der Absterbevorgänge wäre als Erklärung zwar denkbar, ein analytischer Anhaltspunkt dafür fehlt aber noch. Interessant ist auch das Fehlen von Raffinose. Es bleibt aber ungeklärt, ob bei länger in den Herbst, bzw. in den Winter hinein nachweisbaren Schwaden, wie sie im Wr. Becken fallweise auftreten, diese Zuckerkomponente nicht doch auftreten könnte. Vielleicht ist aber *Z. palustris* zur Bildung von Raffinose gar nicht befähigt.

Nach den Angaben von Drew (1978) wird in Zannichelliaceen stets chiro-Inosit und nicht wie in den meisten anderen Familien myo-Inosit gefunden; in der vorliegenden Studie wurde eine derartige Unterscheidung unterlassen.

2.2.4. *Berula erecta*

Die jahreszeitlichen Veränderungen des Gesamt-Zuckergehaltes verliefen bei *B. erecta* ähnlich wie bei den beiden *Ranunculus*-Arten: Einem Maximum im Frühsommer folgte ein stetes Absinken bis zum früh im Herbst eingetretenen Rückzug in die Überdauerungsorgane. Im folgenden Jahr war die Konzentration ähnlich jener im vorausgegangenen Herbst.

Im Sommer dominierte Saccharose, im Herbst — in Anwesenheit von Raffinose — und im Frühjahr traten die Hexosen in den Vordergrund. Auch hier sind also gegenseitige Verschiebungen im Mono- und Disaccharidpool nachzuweisen.

2.2.5. Zucker, Rückblick

Die Gesamtkonzentration der Zucker lag in allen Makrophyten stets über jener der Stärke. Damit gleichen die Beziehungen zwischen löslichen und unlöslichen Kohlehydraten jenen in Schilfblättern und Schilfhalmen. In Schilfrhizomen und -wurzeln aber kann die Stärkekonzentration jene der Zucker im Herbst und Winter übertreffen (Krejci 1974). In den Blatt- und Stengelfraktionen von Buschbohnen und Mais übersteigen die Zuckergehalte jene der Stärke ebenfalls (Janauer & Kinzel 1976a, b). Daß der Gesamt-Zuckergehalt vor dem Einziehen von *R. trichophyllus*, *Z. palustris* und *B. erecta* auf einen niederen Wert absank, ist wohl auch ein Zeichen dafür, daß die leicht mobilisierbaren Inhaltsstoffe aus den verlorengehenden, über dem Sediment befindlichen Pflanzenteilen abgezogen wurden. Im Hochwinter hingegen scheint die Anhäufung von Di- und Oligosacchariden im Zuge des Saccharose-Raffinose-Weges (Senser *et al.* 1971) auch für *R. fluitans* gültig zu sein.

Obwohl in einer Reihe terrestrischer und helophytischer Pflanzen Saccharose die Hauptmenge im Zuckerspektrum ausmacht (Krejci 1974, Janauer & Kinzel 1976a, b), übersteigen auch in Landpflanzen Fruktose und Glukose oftmals den Saccharosegehalt. So etwa fanden Albert & Popp (1978), daß in 10 von 14 Arten dikotyler, aber in nur 4 von 9 Arten monokotyler Halophyten die relative Menge einer der beiden Hexosen

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

jene von Saccharose überstieg. Deutlich ist dies der Fall bei stark Salz akkumulierenden Arten, welche auf das hohe osmotische Potential der Monosaccharide angewiesen sind. Besonders hervorstechend war auch die Glukose-Dominanz in den Blättern von 68 von RATTENBÖCK (1978) untersuchten Brassicaceen-Arten, trotz der sich über den ganzen Tag erstreckenden Erntetermine und daher möglicher diurnaler Veränderungen der Zuckerkomponenten.

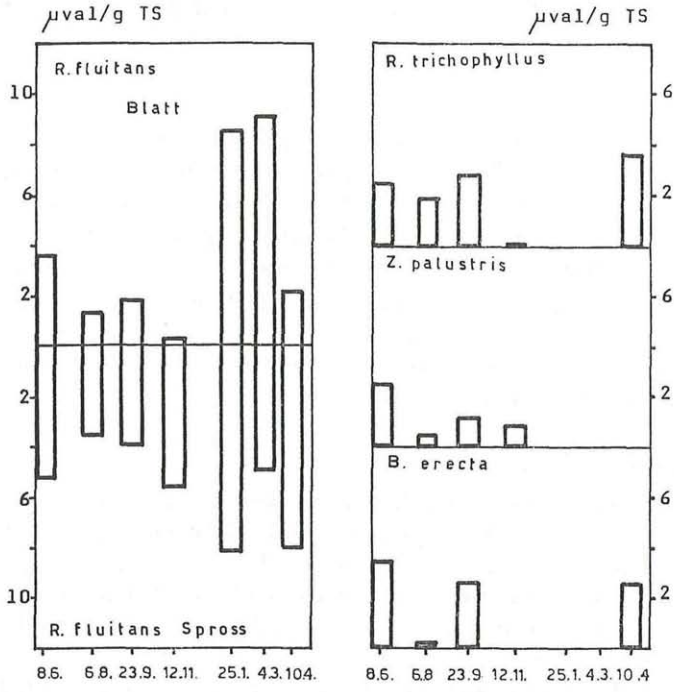

Abb. 3. Gesamtgehalt organischer Anionen (µval/g TS). Bezeichnungen wie Abb. 1

3.3. Organische Anionen (Abbildung 3, Tabelle 2)

3.3.1. *Ranunculus fluitans*

Der Gesamtgehalt an organischen Anionen unterlag bei *R. fluitans* deutlichen jahreszeitlichen Schwankungen: In den Sommermonaten und im Herbst lagen die Konzentrationen sowohl in den Sproßachsen, als auch in der Blattfraktion auf wechselnd niedrigem Niveau. In dieser Periode waren die Gehalte in den Sproßachsen stets höher als in der Blattfraktion, wie dies bereits von JANAUER (1981a) beschrieben wurde. Im Jänner und März hingegen waren in beiden Fraktionen weitaus höhere Konzentrationen festzustellen und die Gehalte in den Blättern übertrafen jene in den Sproß-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 2

Organische Anionen. Relative Mengen in % der Gesamtmenge organischer Anionen. Gl = Glycolat, Ox = Oxalat, Mo = Malonat, Su = Succinat, Fu = Fumarat, Ma = Malat, Ta = Tartrat, Ac = Aconitat, Ci = Citrat, + = Spuren, — = nicht nachgewiesen

Erntedatum		1976/77						
		08. 06.	06. 08.	23. 09.	12. 11.	25. 01.	04. 03.	10. 04.
Ranunculus fluitans Blattfraktion	Gl	7,2	—	2,9	—	—	49,8	0,9
	Ox	—	—	—	—	—	—	—
	Mo	3,3	—	—	—	—	—	—
	Su	15,8	8,2	17,6	—	3,4	6,2	12,1
	Fu	—	—	—	—	—	7,6	—
	Ma	27,1	26,8	31,0	54,5	16,7	1,4	22,0
	Ta	7,5	—	—	—	32,0	14,5	27,0
	Ac	—	23,2	—	—	—	—	—
	Ci	39,1	41,8	48,5	45,5	47,9	20,5	37,8
Sproßachsen	Gl	2,2	—	2,2	1,7	41,4	—	—
	Ox	—	—	—	—	—	—	—
	Mo	—	—	—	—	—	—	—
	Su	33,4	34,4	9,5	7,6	4,4	3,9	25,5
	Fu	—	—	—	—	—	—	—
	Ma	41,4	41,0	47,2	47,5	7,9	29,1	47,0
	Ta	11,6	17,4	15,2	13,8	4,7	9,9	13,8
	Ac	—	—	—	—	—	—	—
	Ci	11,4	8,2	25,9	29,4	41,9	57,1	13,5
Ranunculus trichophyllus	Gl	3,1	22,2	3,2				19,0
	Ox	—	—	—				—
	Mo	2,6	—	—				3,0
	Su	32,8	18,9	6,9				6,1
	Fu	16,9	—	—				12,4
	Ma	25,0	45,2	64,2				42,6
	Ta	7,8	—	10,3				6,0
	Ac	—	—	—				—
	Ci	11,9	13,7	15,4				10,7
Zannichellia palustris	Gl	—	0,1	17,3	10,4			
	Ox	—	—	—	—			
	Mo	—	—	11,7				
	Su	5,6	—	—	—			
	Fu	—	—	—	—			
	Ma	48,7	51,3	36,6	46,9			
	Ta	—	—	—	—			
	Ac	—	—	—	—			
	Ci	45,7	48,6	34,5	42,7			

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Erntedatum		1976/77						
		08. 06.	06. 08.	23. 09.	12. 11.	25. 01.	04. 03.	10. 04.
Berula erecta	Gl	3,3	30,0	3,3				1,8
	Ox	—	—	20,9				—
	Mo	—	—	—				—
	Su	1,5	—	—				—
	Fu	36,5	—	—				—
	Ma	35,3	70,0	44,5				60,0
	Ta	—	—	—				—
	Ac	—	—	—				—
	Ci	23,3	+	31,3				38,2

achsen. Die für das Frühjahr relevante April-Ernte läßt jedoch erkennen, daß sich der Blattgehalt jenem des Sommers nähert; in den Sproßachsen lag die Konzentration aber noch immer auf einem hohen Niveau.

Die deutliche Erhöhung der Konzentration der organischen Anionen im Winter, einer Zeit der erhöhten Belastung des Stoffwechsels im Sinne eines „Umweltstreß" erinnert an ähnliche Veränderungen, die in Teilen von Blättern der marinen Makrophytenart *Posidonia oceanica* DELILE nachgewiesen wurden. Hier treten besonders hohe Werte in den braunen, an der Spitze gelegenen Blattabschnitten auf, die sich in einem Zustand des Abbaues, knapp vor dem Absterben, befinden (JANAUER 1981c). Erhöhte Werte organischer Anionen wurden auch in alternden Blättern von Landpflanzen nachgewiesen (LADENBURGER 1979, JANAUER & KINZEL 1976a). Auch bei überdauernden Pflanzen von *Elodea canadensis* L. wurden gegenüber Sommerproben leicht erhöhte Konzentrationen im Winter festgestellt (JANAUER 1981b).

Aus Tabelle 2 läßt sich erkennen, daß neben den stets vorhandenen Komponenten Malat und Citrat, die das Spektrum in den Blättern dominierten, andere Anionen wie Glycolat, Malonat, Succinat, Fumarat, Tartrat und Aconitat vereinzelt auftraten. Damit ist das Säurespektrum reicher, als dies bei manchen Landpflanzen der Fall ist (JANAUER & KINZEL 1976a, b, RATTENBÖCK 1978, POPP & KINZEL 1981). Es scheint so, als ob die letztgenannten Anionen ziemlich gleichwertig für den Ausgleich von — anorganischen — Ionenungleichgewichten herangezogen würden (ALBERT & POPP 1977). Eine kausale Erklärung lassen die vorliegenden Ergebnisse naturgemäß nicht zu.

Zwei weitere Ergebnisse scheinen der Erwähnung wert: Zum Zeitpunkt der tiefsten Konzentration an organischen Anionen, im November, waren doch Malat und Citrat weiterhin nachzuweisen, andere Komponenten lagen nur noch in nicht quantifizierbaren Spuren vor. Die hohen Konzen-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

trationen im Winter aber waren nur zum Teil auf diese beiden Anionen zurückzuführen, eine entscheidende Rolle spielten dabei auch Tartrat und Glycolat, sowie in geringerem Maße Malonat und Succinat. In den braunen, absterbenden Teilen von *P. oceanica* waren ebenfalls Tartrat und Malonat dominierende Komponenten, die sogar Malat und Citrat in den Hintergrund drängten (JANAUER 1981 c). Das Altern von Blatteilen und der Streß während der Wintermonate scheinen also zumindest im Bereich der organischen Anionen vom Stoffwechsel der Makrophyten in ähnlicher Weise beantwortet zu werden.

In den Sproßachsen von *R. fluitans* fand sich eine größere Zahl von regelmäßig auftretenden organischen Anionen als in der Blattfraktion: Neben Malat und Citrat sind dies Succinat und Tartrat. Glycolat lag nur in einigen Proben vor.

Im Gegensatz zu den Ergebnissen in den Blättern lag in den Sproßachsen der Malatgehalt im Frühjahr, Sommer und Herbst über jenem von Citrat; in den Wintermonaten trat der Malatgehalt aber hinter den von Citrat zurück. Im Winter war auch der relative Gehalt an Succinat und Tartrat am geringsten, jener von Glycolat hingegen stieg an.

3.3.2. *Ranunculus trichophyllus*

Die Gesamtkonzentration der organischen Anionen läßt ein ähnliches Bild erkennen wie in *R. fluitans*: Nach niederen Sommergehalten nimmt die Konzentration gegen den Herbst hin zu und sinkt vor dem Einziehen auf ein niedriges Niveau ab, wie dies auch in nicht überdauernden Schwaden von *R. fluitans* der Fall war (JANAUER 1981 a). Die Frühjahrskonzentration schloß an jene des Herbstes an.

Ständig konnten Malat, Citrat und Succinat nachgewiesen werden. Daneben traten Glycolat, Malonat, Fumarat und Tartrat auf. Wie in den Sproßachsen von *R. fluitans* dominierte Malat; vor dem Einziehen aber war Citrat als einzige Komponente noch in Spuren nachweisbar.

3.3.3. *Zannichellia palustris*

Der Gesamtgehalt an organischen Anionen sank in *Z. palustris* gegen den Herbst hin ab. Der besonders niedrige August-Wert wurde auch bei *R. trichophyllus* und *B. erecta* nachgezeichnet, entzieht sich aber einer Erklärung.

Malat, stets in größerer Konzentration vorhanden als Citrat, trat neben den nur manchmal nachgewiesenen Anionen Glycolat, Malonat und Succinat auf.

3.3.4. *Berula erecta*

B. erecta zeigte wie *Z. palustris* eine starke Depression der Gesamtkonzentration organischer Anionen im August und einen deutlich höheren

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Wert vor dem Einziehen. Das Frühjahrsniveau entsprach der Herbst-Konzentration; auch hier dominierte Malat und wurde zusammen mit Citrat über die ganze Vegetationsperiode hin nachgewiesen.

3.3.5. Organische Anionen, Rückblick

Submerse Makrophyten sind durch äußerst niedrige Konzentrationen an organischen Anionen gekennzeichnet (JANAUER 1979, 1981a). Verglichen mit Landpflanzen liegen die Werte etwa um eine Größenordnung tiefer (JANAUER & KINZEL 1976a, b, RATTENBÖCK 1978), gegenüber Halophyten ist die Differenz noch bedeutend größer (ALBERT & KINZEL 1973, ALBERT & POPP 1977, LADENBURGER 1979). Ein Zusammenhang zwischen der Konzentration organischer Anionen und der osmotischen Belastung am jeweiligen Standort kann wohl nicht von der Hand gewiesen werden.

Trotz der Fülle der Veränderungen im Bereich der organischen Anionen zeichneten sich bei den untersuchten Pflanzen einige Gemeinsamkeiten ab: Im Sommer und Herbst zeigten alle Arten einen ähnlichen Verlauf und im Winter (*R. fluitans*), bzw. vor dem Einziehen, erreichte die Gesamtkonztration ein hohes Niveau. Eigentümlich ist auch die in allen Arten auftretende Erniedrigung im August. Sie fällt mit den Stärkemaxima zusammen.

Mit Ausnahme der Blattfraktion war zumindest in den Sommermonaten der relative Gehalt an Malat in allen Arten höher als jener von Citrat. Ein hoher Malonatgehalt, wie er bei manchen Brassicaceen auftritt (RATTENBÖCK 1978), wurde nicht nachgewiesen. Ähnlich wie bei *Elodea canadensis* (JANAUER 1981b) traten in dieser Studie Oxalat, Succinat und Fumarat nur in einzelnen Proben auf.

Hervorzuheben ist wohl auch das Auftreten von wasserlöslichem Oxalat bei *B. erecta*, einem organischen Anion, das sonst in keiner der bisher untersuchten Makrophytenarten in quantifizierbaren Mengen nachweisbar war (JANAUER 1979, 1981a, b, c). Dies ist umso bemerkenswerter, als ja gerade Oxalat in einer Reihe terrestrischer Pflanzen, besonders Halophyten, häufig anzutreffen ist und eine wichtige Rolle bei der Erhaltung eines ausgewogenen Ionengleichgewichtes spielt (ALBERT & POPP 1977). Calcium, zur Entgiftung von Oxalat, wäre in Carbonatgewässern wie dem Erlabach in ausreichender Menge vorhanden. Das Fehlen wasserlöslichen Oxalates läßt aber zu Recht vermuten, daß in den untersuchten Makrophyten auch keine HCl-löslichen Oxalate vorhanden sind.

3.4. Kationen (Abbildung 4, Tabelle 3)

3.4.1. *Ranunculus fluitans*

Die Gesamtkonzentration der Kationen stieg in der Blattfraktion bis zum Frühherbst an und sank von da an bis März stetig ab. Eine Beeinträchtigung der Ionenaufnahme durch niedere Temperaturen, wie sie von

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Nordin (1977) für Weizenwurzeln nachgewiesen wurde (+1° C), ist aber in einem Fließgewässer mit mehreren Dezimetern Wassertiefe wie dem Erlabach nur in geringem Ausmaß denkbar. Experimentelle Untersuchungen liegen für Wasserpflanzen aus diesem Temperaturbereich nicht vor; von Jeschke (1970) war nur die Stimulation der Ionenaufnahme bei höheren Temperaturen (25° C) untersucht worden.

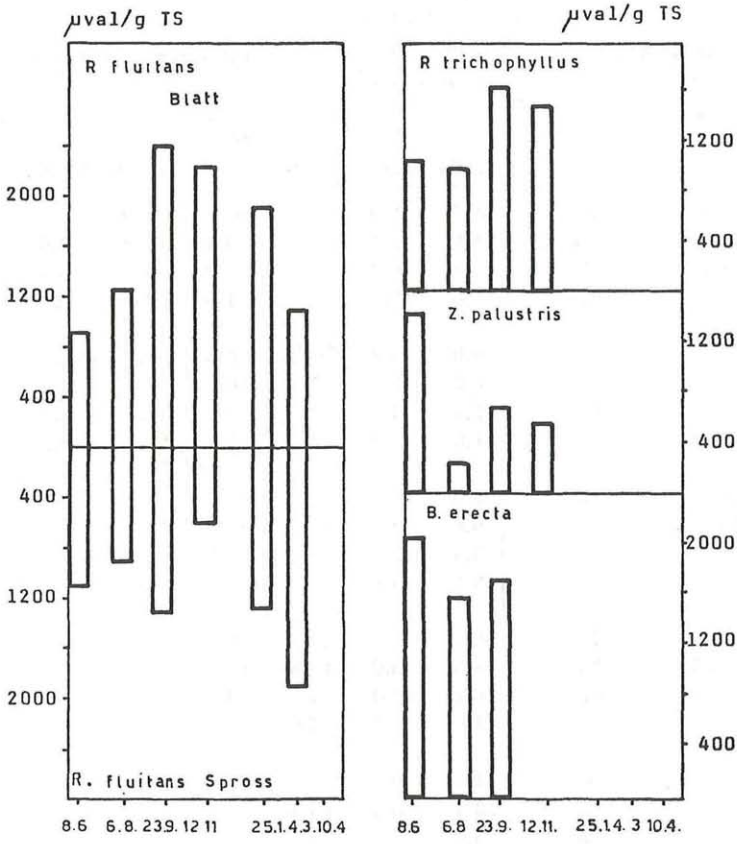

Abb. 4. Kationen — Gesamtgehalt (µval TG). Bezeichnungen wie Abb. 1

In den Sproßachsen schwankten die Werte während des Sommers und Herbstes, ohne daß eine bestimmte Tendenz festzustellen wäre. Im November, zu Beginn der Kälteperiode, wurde das Minimum erreicht, mit Fortschreiten des Winters aber stieg der Kationengehalt der Sproßachsen wieder an. Im März, zu einem Zeitpunkt, da andere Inhaltsstoffe (Stärke, Zucker) ihr niedrigstes Niveau erreichten, wurde die höchste Gesamtkonzentration an Kationen gemessen.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

In der Periode zwischen August und Jänner lag die Gesamtkonzentration in der Blattfraktion höher, zu den anderen Zeiten hingegen überwog der Gehalt in den Sproßachsen. Die für *R. fluitans* bei JANAUER (1981a) angegebene Ionenverteilung hat also für einen weiten Bereich des Jahresganges Gültigkeit und der hohe Gehalt der Blattfraktion bestätigt indirekt, daß am natürlichen Standort in nährstoffreichen Gewässern bei submersen

Tabelle 3

Kationen. Relative Mengen in % der Gesamt-Kationenmenge. Der 10. 4. 1977 wurde nicht erfaßt

Erntedatum		1967/77					
		08. 06.	06. 08.	23. 09.	12. 11.	25. 01.	04. 03.
Ranunculus fluitans Blattfraktion	K	60,7	86,8	88,3	82,0	88,0	69,6
	Na	26,9	9,1	10,1	14,4	9,2	23,6
	Ca	4,4	0,9	0,8	1,9	1,8	3,4
	Mg	8,0	3,3	0,7	1,6	1,1	3,3
Sproßachsen	K	89,9	83,2	92,2	85,5	89,1	87,8
	Na	6,3	9,5	5,4	10,5	5,5	8,4
	Ca	2,4	2,4	1,1	2,8	2,8	3,0
	Mg	1,5	5,0	1,4	1,3	2,5	0,9
Ranunculus trichophyllus	K	86,6	84,0	88,3	84,4		
	Na	6,8	9,8	10,2	11,9		
	Ca	3,3	2,5	0,7	2,2		
	Mg	3,4	3,8	0,8	1,6		
Zannichellia palustris	K	82,1	69,5	74,6	69,6		
	Na	8,6	10,2	15,6	19,7		
	Ca	6,4	16,0	6,9	9,4		
	Mg	3,0	4,4	3,0	1,4		
Berula erecta	K	74,3	70,3	78,7			
	Na	13,4	15,2	14,8			
	Ca	5,8	5,1	0,9			
	Mg	6,4	9,4	5,5			

Pflanzen die Blätter den wichtigsten Eintrittsweg für Ionen darstellen (SCULTHORPE 1967: 131).

Im Vergleich mit den Ergebnissen der Gesamtkonzentration der organischen Anionen kann in gewisser Weise von einer gegenläufigen Veränderung der Kationenkonzentration gesprochen werden (siehe auch Abbildung 3): Die höchsten Kationenkonzentrationen fielen mit den niedrigsten Konzentrationen der organischen Anionen im Herbst zusammen.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Zu diesem Zeitpunkt lag aber auch die Summe der anorganischen Anionen sehr hoch (Abb. 5) und es konnte an anderem Orte gezeigt werden (JANAUER 1981d), daß in solchen Fällen die Menge der organischen Anionen — vielleicht stets? — stark reduziert ist.

In der Blattfraktion von *R. fluitans* dominierte Kalium, Natrium war stets an zweiter Stelle zu finden. Im Gegensatz zu den Bedingungen des umgebenden Wassers waren Calcium und Magnesium nur in geringen relativen Mengen nachzuweisen. Sehr ähnliche Verhältnisse, die einen deutlichen Hinweis auf das spezifische Akkumulationsvermögen geben, wurden für zahlreiche submerse Wasserpflanzen zusammenfassend von HUTCHINSON (1975: 287) beschrieben. Es fällt auf, daß die relativen Gehalte der Kationen nur wenig im Jahresverlauf schwankten und daß nicht, wie etwa bei der emersen Art *Phragmites australis* (BAYLY & O'NEILL 1972), der Calciumgehalt gegen das Ende der Vegetationsperiode zunimmt, jener von Magnesium und Kalium aber abnimmt. In Helophyten wird ja das Calcium durch den starken Transpirationswasserstrom in die Pflanze eingetragen und verbleibt als wenig mobiles Ion am Ende der Transpirationsbahn. Die beiden anderen Ionen hingegen können leicht aus den absterbenden Schilfblättern zurück in die überdauernden Organe transportiert werden.

Auch in den Sproßachsen erreichte Kalium höhere Werte als Natrium, Calcium und Magnesium aber machten einen noch geringeren Anteil der Kationensumme aus.

Bei *Elodea canadensis* und *Ceratophyllum demersum* (BEST 1977) erreichte Calcium rund fünf- bis zehnmal so hohe Werte wie Magnesium, in den Sproßachsen und der Blattfraktion von *R. fluitans* aber lagen die Konzentrationen beider Ionen stets auf ungefähr dem gleichen Niveau.

Vergleicht man die von HUTCHINSON (1975) referierten Ergebnisse über Kationen mit der vorliegenden Studie, so lagen die tatsächlichen Konzentrationen (rückgerechnet auf % der Trockensubstanz) von Kalium, Calcium und Magnesium in allen Proben im Bereich der für andere Makrophyten angegebenen Grenzen. Die Natriumkonzentrationen allerdings näherten sich in mehreren Fällen den tiefsten der dort angegebenen Werte.

3.4.2. *Ranunculus trichophyllus*

Die geringste Kationenkonzentration wurde im August erreicht, danach stieg der Wert an, um vor dem Einziehen wieder abzusinken. Der starke Anstieg zwischen Anfang August und Ende September gleicht jenem bei *R. fluitans*. Der Jahresverlauf der Kationen ähnelt dem der organischen Anionen. Angesichts der engen Verbindung zwischen der Menge aufgenommener Kationen und gebildeter organischer Anionen, wie dies etwa POPP und KINZEL (1981) oder ALBERT und POPP (1977) darlegen konnten, erscheinen diese Ergebnisse jenen bei Landpflanzen konform zu sein.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Auch bei *R. trichophyllus* dominierte Kalium und wie bei *R. fluitans* lagen die Werte stets über 80%. Der relative Natriumgehalt war dem der Blattfraktion von *R. fluitans* sehr ähnlich, die Calcium- und Magnesiummengen lagen jedoch auf höherem Niveau als beim Flutenden Hahnenfuß. Vor dem Einziehen wurde diese Verteilung nicht verändert, wie dies etwa bei den organischen Anionen oder bei der Zuckerfraktion der Fall war.

3.4.3. *Zannichellia palustris*

Die Gesamt-Kationenkonzentration lag im August am tiefsten, stieg im Herbst an und sank sodann wieder ab; die enge Beziehung zum Verlauf der organischen Anionen ist somit wieder bestätigt.

Z. palustris ließ zum Zeitpunkt der geringsten Kationen-Gesamtkonzentration — im August — eine Reduktion des relativen Kaliumgehaltes erkennen. Gleichzeitig erreichten Calcium und Magnesium die höchsten Relativwerte. Natrium trat hier sogar hinter Calcium zurück; mit Fortschreiten des Jahres stieg der Natriumspiegel dann bis auf 19,7% an, gleichzeitig sank aber der Kaliumgehalt. Bei *Z. palustris* erfuhren der Kaliumgehalt, die Gesamtkonzentration der organischen Anionen und jene der Zucker gleichartige Veränderungen im Jahresverlauf.

3.4.4. *Berula erecta*

Die höchste Kationenkonzentration wurde im Frühsommer erreicht, das Minimum lag wie bei den anderen Pflanzen im August, dann stieg die Konzentration wieder leicht an. Der Kurvenverlauf entspricht dem der organischen Anionen.

Die Gesamtkonzentration der Kationen lag in *B. erecta* stets höher als in *R. trichophyllus* und *Z. palustris* und wurde nur während des Herbstes von jener in *R. fluitans* übertroffen.

B. erecta zeigte ebenfalls hohe relative Kaliumgehalte, erreichte aber nie mehr als 79%. Der Natriumgehalt war hingegen stets höher als in den *Ranunculus*-Arten und wurde nur zeitweilig von jenem in *Zannichellia* übertroffen. Die Calcium- und Magnesiummengen entsprachen jenen in den anderen Arten; eine deutliche Veränderung im Ionenmuster trat vor dem Einziehen nicht auf.

3.4.5. Kationen, Rückblick

Alle hier untersuchten Arten fügen sich in den von Hutchinson (1975: 288, 299) angegebenen Rahmen ein. Die Kationenkonzentration sank in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Carpenter & Adams (1977) stets im August auf den geringsten Wert, die relativen (prozentualen) Kaliumgehalte waren davon aber nicht betroffen. Die gleichen Autoren beobachteten zu diesem Zeitpunkt auch niedere Calcium- und Magnesiumkonzentrationen, relative Mengen konnten aus ihren Daten aber nicht errechnet werden. Für diese Ionen ist daher ein Vergleich mit den hier vor-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

liegenden Ergebnissen nicht möglich. BEST (1977) stellte an *Ceratophyllum demersum* (zumindest in einem ihrer Jahresgänge) und bei *Elodea canadensis* ebenfalls sehr niedere Calcium- und Magnesiumwerte im Sommer fest. Niedere Winterkonzentrationen in *Elodea canadensis* (BEST 1977, JANAUER 1981 b) deuten eine Ähnlichkeit mit dem Absinken des relativen Kaliumgehaltes im März in den überdauernden Blättern von *R. fluitans* an.

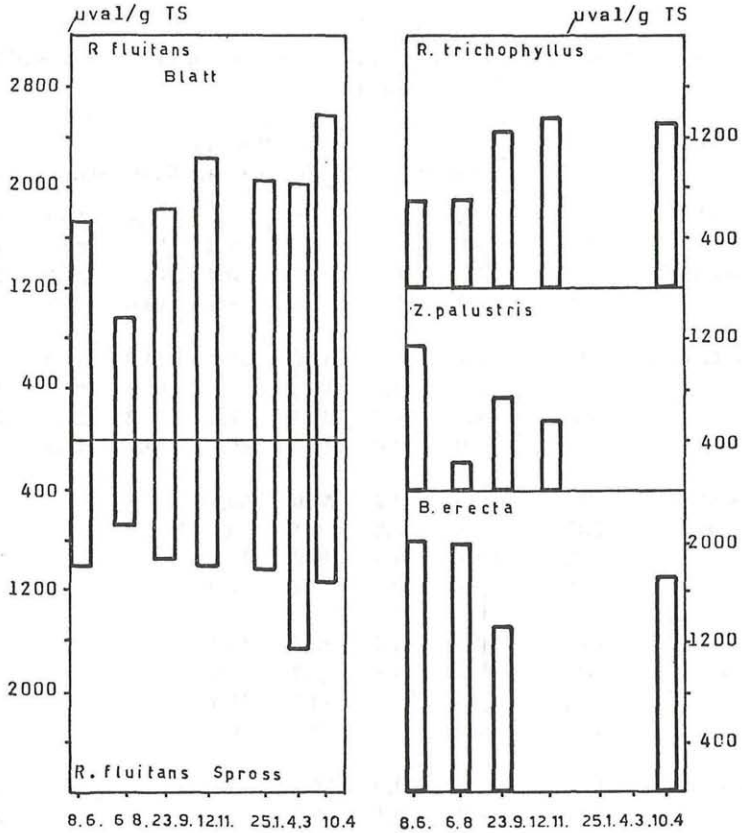

Abb. 5. Gesamtgehalt anorganischer Anionen (µval/g TS). Bezeichnungen wie Abb. 1

3.5. Anorganische Anionen (Abbildung 5, Tabelle 4)

3.5.1. *Ranunculus fluitans*

In der Blattfraktion wurde stets eine höhere Gesamtkonzentration an anorganischen Anionen gemessen als in den Sproßachsen. Nach dem Erreichen des tiefsten Wertes im August, stieg die Gesamtkonzentration bis zum Winter an. Im Frühjahr folgte sodann ein Maximum.

In den Sproßachsen verliefen die Veränderungen bis zum Winter mit

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

jenen der Blattfraktion parallel und auch hier wurde das Minimum im August erreicht. Die höchste Konzentration wurde im März nachgewiesen.

Wie sich zeigte, liegen keine neueren Daten über die Summe der hier erfaßten anorganischen Anionen im Jahresverlauf vor. Einen Hinweis darauf, daß im Winter die Anionenkonzentration auch bei anderen Makrophyten gegenüber dem Spätherbst herabgesetzt sein könnte, geben die an

Tabelle 4

Anorganische Anionen. Relative Mengen in % der Gesamt-Menge anorganischer Anionen

Erntedatum		1967/77						
		08. 06.	06. 08.	23. 09.	12. 11.	25. 01.	04. 03.	10. 04.
Ranunculus fluitans Blattfraktion	Cl	73,7	66,8	81,3	72,9	57,1	50,1	57,5
	NO_3	1,6	3,6	0,1	9,6	18,8	20,8	15,1
	SO_4	25,9	26,2	12,7	16,2	14,1	23,9	22,4
	PO_4	5,7	3,4	5,9	1,3	10,0	5,1	4,9
Sproßachsen	Cl	36,0	48,8	46,6	36,5	39,3	37,3	32,4
	NO_3	6,4	0,5	15,5	9,5	14,2	29,2	11,7
	SO_4	44,7	36,7	24,5	37,8	27,2	21,4	34,6
	PO_4	13,0	14,0	13,3	16,1	19,2	11,7	21,3
Ranunculus trichophyllus	Cl	59,1	63,7	55,0	50,4			48,8
	NO_3	6,8	5,6	0,1	0,1			13,6
	SO_4	28,1	30,0	40,6	47,6			34,4
	PO_4	6,1	0,8	4,4	1,9			3,2
Zannichellia palustris	Cl	44,8	53,7	49,2	45,4			
	NO_3	8,5	10,7	5,2	6,5			
	SO_4	40,8	35,4	42,7	41,4			
	PO_4	5,9	0,2	2,8	6,7			
Berula erecta	Cl	35,7	34,6	51,3				27,1
	NO_3	1,9	0,1	6,6				23,6
	SO_4	60,6	65,2	38,2				44,5
	PO_4	1,8	0,1	3,9				5,0

Elodea canadensis gewonnenen Ergebnisse (JANAUER 1981b): Auch hier lagen die Werte niedriger als im Herbst.

In der Blattfraktion von *R. fluitans* war Chlorid die Hauptkomponente, gefolgt von Sulfat; Nitrat und Phosphat aber waren nur in geringen Mengen nachzuweisen. Im Jahresverlauf wurde der höchste relative Chlorid-Wert (81,3%) im Frühherbst erreicht. Im August, besonders aber im Winter und im Frühjahr sank der Chloridgehalt stark ab. Der geringste relative Chlorid-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Gehalt wurde im März mit 50,1% erreicht. Zu gleicher Zeit war auch der relative Kaliumgehalt auf das niederste Niveau abgesunken. Ebenfalls in den Spätwinter fiel der maximale Nitratwert (20,8%). Eine ähnliche Veränderung wurde bei *Elodea canadensis* (JANAUER 1981b), allerdings in geringerem Ausmaß, festgestellt. Phosphat schwankte zwischen 10,0—1,3%, ohne daß eine Erklärung für diese Fluktuation gegeben werden könnte.

Die Ionenverteilung in den Sproßachsen unterschied sich von jener der Blattfraktion deutlich: Einige Male trat Sulfat als Hauptkomponente auf und verdrängt Chlorid an die zweite Stelle; hier sei aber daran erinnert, daß die Hauptkomponente der Kationen, Kalium, nicht unter den Natriumgehalt abgesunken war. Daraus läßt sich schließen, daß die starke Bindung zwischen einzelnen Kat- und Anionen, die etwa für die Aufnahme von Kalium und Chlorid gezeigt wurde (RAVEN 1968), zwar für den aktuell erfaßbaren Pool in der Blattfraktion Bedeutung haben kann, in den Leitungs- und Speicherorganen, etwa den Sproßachsen von *R. fluitans*, nicht mehr von solcher Wichtigkeit ist.

Auffällig war hingegen die Übereinstimmung hinsichtlich des maximalen Nitratgehaltes in der Blattfraktion und in den Sproßachsen: In beiden Fraktionen wurde das Maximum im März erreicht, das dominante Anion Chlorid aber war zu diesem Zeitpunkt auf einem niederen Niveau angelangt. Die gleichzeitig hohe Gesamtkonzentration der anorganischen Anionen (Abb. 5) zeigt jedoch, daß damit ein Anstieg des absoluten Nitratgehaltes verbunden war. Dafür könnten sowohl eine vermehrte Aufnahme, als auch ein Zustrom aus einem anderen Organ verantwortlich sein. Es kann aber auch nicht ausgeschlossen werden, daß auf Grund einer noch wenig leistungsfähigen Photosynthese die Reduktion des Nitrates nur schleppend voranging und sich somit der stationären Nitrat-Pool vergrößert hatte. Mit der angewandten Methode kann aber diese Frage nicht konkret beantwortet werden.

Anders als in der Blattfraktion lag der Phosphatgehalt in den Sproßachsen stets über 10%, ein Hinweis vielleicht darauf, daß die Sproßachsen von *R. fluitans* nicht nur Orte der Kohlehydrat-Speicherung sind, sondern auch anorganische Ionen akkumulieren können.

3.5.2. *Ranunculus trichophyllus*

Die Gesamtkonzentration anorganischer Anionen stieg von tiefen Konzentrationen im Sommer zu hohen Werten vor dem Einziehen an und erreichte im folgenden Frühjahr vergleichbare Gehalte.

Der Hauptkomponente Chlorid folgte Sulfat, während Nitrat und Phosphat auf tieferen Niveaus lagen als in *R. fluitans*.

Der Chloridgehalt sank gegen den Winter hin ab, jener von Sulfat jedoch stieg eher an; die Gehalte von Phosphat und Nitrat unterlagen keinen bedeutenden Schwankungen.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

3.5.3. *Zannichellia palustris*

In *Z. palustris* wurde die geringste Konzentration im August erreicht und auch vor dem Einziehen sank der Wert tief ab. Die Jahrgänge aller untersuchten ionischen Komponenten verliefen in dieser Makrophytenart parallel und ein enger Zusammenhang zwischen Kationen, anorganischen und organischen Anionen scheint durch diese Ergebnisse bestätigt. Allerdings erhebt sich die Frage, warum derart deutliche Übereinstimmungen nicht auch bei den anderen untersuchten Arten zutage getreten sind.

Die relativen Gehalte von Chlorid und Sulfat lagen bisweilen nur um wenige Prozente auseinander, doch stets dominierte Chlorid. Der Nitrat- und Phosphatgehalt lagen meist auf einem mit *R. trichophyllus* vergleichbaren Niveau, zeigten aber keine erkennbare definierte Tendenz im Jahresverlauf.

3.5.4. *Berula erecta*

Ähnlich wie bei *Z. palustris* erreichte *B. erecta* die höchsten Gesamtkonzentrationen anorganischer Anionen im Frühsommer und das Minimum im Frühherbst vor dem Einziehen.

Die Hauptkomponente der anorganischen Anionen war im Frühjahr und Sommer Sulfat, im Herbst aber lag der Chloridgehalt höher und auch der Nitratwert war zu diesem Zeitpunkt angehoben. Damit grenzt sich das Muster anorganischer Anionen bei *B. erecta* deutlich gegen jenes der anderen Arten ab. Da auch *Z. palustris* und *R. trichophyllus* an diesem Standort wuchsen und somit vergleichbaren Ionenkonzentrationen ausgesetzt waren, weist die Sulfatakkumulation *B. erecta* eine besondere Stellung unter den untersuchten Arten zu. Es ist allerdings zu vermerken, daß *B. erecta* unter stärker eutrophierten Bedingungen auch die Fähigkeit zur Akkumulation von Nitrat, unter Hintanreihung von Chlorid(!) und Sulfat, erkennen ließ (Janauer 1981d).

3.5.5. *Anorganische Anionen, Rückblick*

Im Bereich anorganischer Anionen waren den untersuchten Pflanzen nur die sinkenden Konzentrationen vor dem Einziehen, bzw. im Spätwinter bei *R. fluitans*, gemeinsam. Die Veränderungen des anorganischen Anionenmusters waren im Jahresgang in jeder Art, auch wenn sie vom gleichen Standort stammte, individuell von jenen der anderen Arten verschieden. Gleichlaufende Schwankungen aller drei ionischen Fraktionen aber waren über längere Perioden in jeder Art festzustellen. Besonders deutlich war dies bei *Z. palustris* der Fall. Weitere Gemeinsamkeiten, wie etwa das Absinken des relativen Chloridgehaltes im Winter oder das Ansteigen des Nitratgehaltes zu diesem Zeitpunkt, können das etwas uneinheitliche Bild der Ergebnisse nicht ganz verdecken. Man muß allerdings in Rechnung stellen, daß anorganische Anionen in Fließgewässern nicht

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

nur diurnalen, oft regelmäßigen Schwankungen unterliegen, sondern auch unregelmäßige Veränderungen im Jahresverlauf eintreten können. Unter diesem Aspekt müssen gleichlaufende Erscheinungen viel höher bewertet werden; sobald 12- und 24-Stunden-Gänge, wie etwa an der Fischa und dem Kamp in Niederösterreich, auch am Erlabach durchgeführt sind, werden sich Veränderungen der chemischen Wasserparameter und deren Auswirkung auf die Inhaltsstoffe weit besser beurteilen lassen.

4. Schlußbemerkungen

Die chemische Analyse von *Ranunculus fluitans*, *R. trichophyllus*, *Zannichellia palustris* und *Berula erecta* im Jahresverlauf zeigte, daß alle Inhaltsstoffkomponenten deutlichen Veränderungen unterworfen waren.

Der Stärkegehalt lag stets niederer als in Landpflanzen, andere Makrophyten und die Blätter von Helophyten überstreichen aber den gleichen Konzentrationsbereich. Der maximale Stärkegehalt wurde in allen Arten in der Periode August—September erreicht; bei *Ranunculus fluitans* ergab sich ein zweites Maximum im Jänner. Knapp vor dem Einziehen in die Überdauerungsorgane, bzw. bei *R. fluitans* im November und im Zeitraum März—April, traten die niedersten Konzentrationen auf. Die höchsten Gehalte von allen Arten erreichte *R. fluitans* in den Sproßachsen.

Die Gesamtkonzentration der Zucker (einschließlich der Nebenkomponente myo-Inosit) lag stets über jener der Stärke, ähnlich wie dies auch in Schilfblättern und in einigen Landpflanzen der Fall ist.

Maximale Zuckergehalte wurden im August oder September festgestellt; die geringsten Konzentrationen ergaben sich knapp vor dem Einziehen. *R. fluitans* erreichte ein zweites Maximum im Jänner und den minimalen Gehalt im März, obwohl kein Rückzug in unterirdische Organe eintrat. Die höchsten Gesamtkonzentrationen wurden in *R. fluitans* festgestellt.

Das Zuckerspektrum setzte sich aus Fruktose, Glucose, Saccharose und myo-Inosit zusammen; in einigen Proben trat auch Raffinose auf, im ganzen Jahreszyklus jedoch war diese Komponente nur in den Sproßachsen von *R. fluitans* nachzuweisen, wenn auch manchmal nur in geringen Mengen.

Saccharose oder eine der beiden Hexosen dominierten die Zuckerfraktion. Diese Verteilung blieb über längere Perioden stabil, für kurze Zeit war aber eine Umstimmung zum jeweils entgegengesetzten Akkumulationstyp möglich.

Die Gesamtkonzentration der organischen Anionen lag um etwa eine Größenordnung tiefer als in Landpflanzen; verglichen mit Halophyten war die Differenz noch größer. Bei allen Arten ergab sich im Sommer und Herbst ein ähnlicher Verlauf mit einem Minimum im August. Auffällig waren die hohen Werte bei *R. fluitans* im Winter, zu einem Zeitpunkt, da die anderen Arten eingezogen hatten.

Ständig angetroffen wurden Malat, Citrat und Glycolat, fallweise traten Oxalat, Succinat und Fumarat auf.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Die dominierende Komponente war entweder Malat oder Citrat. Bei allen Arten war die Hauptkomponente im Jahresgang festgelegt (Ausnahmen: *R. fluitans* im Winter und dessen Sproßachse im April).

Die Gesamtkonzentration der Kationen lag im Bereich der für andere Makrophyten bekannten Werte. Im Jahresverlauf kam es zu einem deutlichen herbstlichen Zuwachs in den beiden *Ranunculus*-Arten, bei *Zannichellia palustris* und *Berula erecta* hingegen wurden die höchsten Werte zu Beginn der Untersuchungsperiode im Juni festgestellt, obwohl *R. trichophyllus*, *B. erecta* und *Z. palustris* unter fast identischen Nährstoffbedingungen wuchsen.

Das Kationenmuster wurde stets von Kalium dominiert; diese bevorzugte Akkumulation war für alle Arten typisch.

Veränderungen der Gesamtkonzentration der anorganischen Anionen hatten in einigen Perioden starke Ähnlichkeit mit Konzentrationsschwankungen im Bereich der Kationen und organischen Anionen.

Chlorid war das dominierende Anion in den beiden *Ranunculus*-Arten und in *Zannichellia*; in *B. erecta* war eine höhere Menge Sulfat akkumuliert. Im Jahresverlauf war die bevorzugte Chlorid-Anreicherung in den erwähnten Arten stets anzutreffen, nur in den Sproßachsen von *R. fluitans*, die ja nicht als direkte Aufnahmeorgane dienen, wechselten Chlorid und Sulfat einander in der dominierenden Rolle ab.

Das Inhaltsstoffspektrum ließ erkennen, daß die Kombination mancher Eigenheiten spezifisch für eine Art und im Jahresgang wiederkehrend auftreten kann: Diese Charakteristika können für Untersuchungen zur Frage der Bio-Indikation von geänderten Milieubedingungen, z. B. erhöhter Eutrophierung, herangezogen werden, sofern diese im Bereich der Komponenten des Primärstoffwechsels manifest werden.

5. Danksagung

Herrn Professor Dr. H. Kinzel wird für weiterführende Literatur und für die freundliche Durchsicht des Manuskriptes höflichst gedankt; seine kritischen Bemerkungen haben geholfen, das eine oder andere Ergebnis unter einem ganz neuen Gesichtspunkt zu sehen. Das Projekt wurde vom FFWF, Proj.-Nr. 3042, und von der Niederösterreichischen Landesregierung unterstützt.

6. Literatur

Adams M. S. & McCracken M. D. 1974. Seasonal production of the *Myriophyllum* component of Lake Wingra, Wisconsin. — J. Ecol. 62: 457—467.

Albert R. & Kinzel H. 1973. Unterscheidung von Physiotypen bei Halophyten des Neusiedlerseegebietes (Österreich). — Z. Pflanzenphysiol. 70: 138—157.

— & Popp M. 1977. Chemical composition of halophytes from the Neusiedler Lake region in Austria. — Oecologia (Berl.). 27: 157—170.

— & — 1978. Zur Rolle der löslichen Kohlenhydrate in Halophyten des Neusiedlersee-Gebietes. — Oecol. Plant. 13: 27—42.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

BAYLY I. L. & O'NEILL T. A. 1972. Seasonal ionic fluctuations in a *Phragmites communis* community. — Can. J. Bot. 50: 2103—2109.

BEST E. P. H. 1977. Seasonal changes in mineral and organic components of *Ceratophyllum demersum* and *Elodea canadensis*. — Aquatic Bot. 3: 337—349.

— & MEULEMANNS J. T. 1978. Primary productivity in the submerged aquatic macrophyte *Ceratophyllum demersum*. — Verh. Int. Ver. Limnol. 20: 88—93.

CARPENTER S. R. & ADAMS M. S. 1977. The macrophyte tissue nutrient pool of a hardwater eutrophic lake: Implications for macrophyte harvesting. — Aquat. Bot. 3: 239—255.

CASPER S. J. & KRAUSCH H.-D. 1980. Pteridophyta und Anthophyta. 1. Teil. — In: ETTL H., GERLOFF J., & HEYNIG H. (Eds.), Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 23. — Stuttgart, New York.

DIAMANTOGLOU S. & MELETIOU—CHRISTOU M. S. 1978. Kohlenhydratgehalte und osmotische Verhältnisse bei Blättern und Rinden von *Ceratonia siliqua* und *Quercus coccifera* im Jahresgang. — Flora 167: 472—479.

DREW E. A. 1978. Carbohydrate and inositol metabolism in the seagrass, *Cymodocea nodosa*. — New Phytol. 81: 249—260.

— 1980. Soluble carbohydrate composition of seagrasses. — In: PHILLIPS R. C. & MCROY C. P. (Eds.), Handbook of seagrass biology, pp. 247—259. — STPM-Press, New York—London.

EHRENDORFER F. 1967. Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. — Notring, Wien.

ENGLMAIER P. 1980. Trimethylsilyl-Ester pflanzlicher Säuren und ihre Anwendung in der Gaschromatographie. Darstellung, Kinetik der Silylierung und Einflüsse verschiedener Lösungsmittel auf Ausbeute und Stabilität der Derivate. — J. Chromatogr. 194: 33—42.

FORSBERG C. 1960. Subaquatic vegetation in Ösbysjön, Djursholm. — Oikos 11: 183—199.

GLÜCK H. 1936. Pteridophyten und Phanerogamen. — In: PASCHER A. (Ed.), Die Süßwasserflora Mitteleuropas, Heft 15. — Jena.

HUTCHINSON G. E. (Ed.) 1975. A treatise on limnology. III. Limnological botany. — New York, London.

JANAUER G. A. 1977. Amino acids in aquatic macrophytes. — Z. Pflanzenphysiologie 82: 45—50.

— 1979. Veränderungen organischer und anorganischer Inhaltsstoffe in *Potamogeton pectinatus* L. bei steigender Gewässerbelastung. — Flora 168: 344—351.

— 1981a. The distribution of organic and mineral components in leaves and stems of *Ranunculus fluitans* Lam. — Hydrobiologia 80: 193—204.

— 1981b. *Elodea canadensis* and its dormant apices: An investigation on organic and mineral constituents. — Aquatic Bot., in press.

— 1981c. Divergence in organic anion and amino compound concentrations in different parts of the leaves of *Posidonia oceanica* (L.) DELILE. — Biochem. Physiol. Pflanzen 176: 314—321.

— 1981d. The organic and mineral composition of some aquatic plants. — Int. Coll. Aquat. Vascular Plants. — Bruxelles.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

JANAUER G. A. & ENGLMAIER P. 1978. Multi-step time program for the rapid gas-liquid chromatography of carbohydrates. — J. Chromatogr. 153: 539—542.

— & — 1980. Rapid gas-liquid chromatography of phosphate and plant organic acids. — Analyt. Biochem. 107: 136—139.

— & KINZEL H. 1976a. Wirkung von Atrazin auf den Stoffwechsel von *Phaseolus vulgaris* L. I. Proteine und Aminosäuren. — Biochem. Physiol. Pflanzen 169: 45—54.

— & — 1976b. Die Wirkung von Atrazin auf den Stoffwechsel von *Phaseolus vulgaris* L. II. Kohlenhydrate und Organische Säuren. — Z. Pflanzenphysiol. 77: 383—394.

JEREMIAS K. 1964. Über die jahresperiodisch bedingten Veränderungen der Ablagerungsform der Kohlenhydrate in vegetativen Pflanzenteilen unter besonderer Berücksichtigung der Zucker der Raffinose-Gruppe. — In: TROLL W. & v. GUTTENBERG H. (Eds.), Botanische Studien 15. — Jena.

JESCHKE W. D. 1970. Der Influx von Kaliumionen bei Blättern von *Elodea densa*, Abhängigkeit vom Licht, von der Kaliumkonzentration und von der Temperatur. — Planta (Berl.) 91: 111—128.

JORGA W. & WEISE G. 1977. Biomasseentwicklung submerser Makrophyten in langsam fließenden Gewässern in Beziehung zum Sauerstoffhaushalt. — Int. Rev. ges. Hydrobiol. 62: 209—234.

— & — 1978. Beziehungen zwischen Kohlendioxidgasstoffwechsel submerser Makrophyten (Typ: Hydrogencarbonatspalter) und Sauerstoffproduktion in langsam fließenden Gewässern. — Acta hydrochim. hydrobiol. 6: 199—227.

KINZEL H. 1962. Zur Methodik der Analyse von pflanzlichen Zellsaftstoffen, mit besonderer Berücksichtigung der organischen Säuren. — J. Chromatogr. 7: 493—497.

KOHLER A., VOLLRATH H. & BEISL E. 1971. Zur Verbreitung, Vergesellschaftung und Ökologie der Gefäß-Makrophyten im Fließwassersystem Moosach (Münchener Ebene). — Arch. Hydrobiol. 69: 333—365.

—, BRINKMEIER R. & VOLLRATH H. 1974. Verbreitung und Indikatorwert der submersen Makrophyten in den Fließgewässern der Friedberger Au. — Ber. Bayer. Bot. Ges. 45: 5—36.

KREJCI G. 1974. Jahresperiodische Stoffwechselschwankungen in *Phragmites communis*. — Dissertation, Wien.

LADENBURGER K. 1979. Untersuchungen zum Zusammenhang zwischen Blattalterung und Salzbelastung bei einigen Halophyten. — Dissertation, Wien.

MOSS B. 1976. The effects of fertilization and fish on community structure and biomass of aquatic macrophytes and epiphytic algal populations: an ecosystem experiment. — J. Ecol. 64: 313—342.

NIERHAUS D. & KINZEL H. 1971. Vergleichende Untersuchungen über die organischen Säuren in Blättern höherer Pflanzen. — Z. Pflanzenphysiol. 64: 107—115.

NORDIN A. 1977. Effects of low root temperature on ion uptake and ion translocation in wheat. — Physiol. Plant. 39: 305—310.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

POPP M. & KINZEL H. 1981. Changes in the organic acid content of some cultivated plants induced by mineral ion deficiency. — J. exp. Bot. In press.

RATTENBÖCK H. 1978. Chemisch-physiologische Charakterisierung der Brassii caceae. Ein Beitrag zum Physiotypenkonzept. — Dissertation, Wien.

RAVEN J. A. 1968. The linkage of light-stimulated Cl-influx to K and Na-influxes in *Hydrodictyon africanum*. — J. exp. Bot. 19: 233—253.

SCHWOERBEL J. & TILLMANNS G. C. 1968. Untersuchungen über die Nährstoffaufnahme submerser Phanerogamen in Fließgewässern. — Berichte X. Jubiläumstagung Donauforschung, Sofia.

SCULTHORPE C. D. (Ed.) 1967. The biology of aquatic vascular plants. — London.

SENSER M., DITTRICH P., KANDLER O., THANBICHLER A. & KUHN B. 1971. Isotopenstudien über den Einfluß der Jahreszeit auf den Oligosaccharidumsatz bei Coniferen. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. 84: 445—455.

SWANSON C. A. & EL-SHISHING E. D. H. 1958. Translocation of sugars in the Concord Grape. — Plant Physiol. 33: 33—37.

WESTLAKE D. F. 1961. Aquatic macrophytes and the oxygen balance of running water. — Verh. Int. Ver. Limnol. 14: 499—504.

— 1964. Light extinction, standing crop and photosynthesis within weed beds. — Verh. Int. Ver. Limnol. 15: 415—425.

WETZEL R. G. 1964. Primary productivity of aquatic macrophytes. — Verh. Int. Ver. Limnol. 15: 426—436.

WIEGLEB G. 1979. Der Zusammenhang zwischen Gewässergüte und Makrophytenvegetation in niedersächsischen Fließgewässern. — Landschaft + Stadt 11: 32—35.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1982

Band/Volume: 22_1

Autor(en)/Author(s): Janauer Georg A.

Artikel/Article: Jahreszeitliche Schwankungen im Gehalt von organischen und anorganischen Inhaltsstoffen bei einigen submersen Makrophyten. 51-79