

Wachstum krautiger Arten auf einer Mähwiese und einer Almbrache

Michael Bahn, Alexander Cernusca, Ulrike Tappeiner und Erich Tasser

Synopsis

Growth of herbaceous species on a hay meadow and an abandoned alpine pasture. - The aim of this study was to compare the growth of six sun plant species that grow both on an extensively managed hay meadow and an abandoned alpine pasture. For the species that are typical of rather nutrient-rich environments, two strategies were observed to maximize the light use in the hay meadow: 1) a spatial strategy, which morphologically enables the plant to position its leaf area in the upper parts of the canopy (*Trollius europaeus*, *Rhinanthus alectorolophus*) and 2) a temporal strategy, which makes use of the time when the canopy is low (*Primula elatior*, *Plantago atrata*). The latter strategy implies fast growth at the beginning of the season and a regeneration of leaves after mowing, and it is favoured by reserve pools in below-ground storage organs. All species had a higher nitrogen uptake on the meadow; however, only four species showed the trend of a higher biomass there. Two species (*Nardus stricta*, *Polygonum viviparum*), which are characteristic for environments of low nutrient availability, did not use the higher nitrogen availability on the hay meadow for increased growth. It is concluded that the decreased nitrogen availability on the abandoned alpine pasture leads to a decrease in leaf area development of species (such as *Trollius europaeus*), which are typical of nutrient-rich environments, thus improving the growth conditions of light-demanding species whose morphology and growth rate do not enable them to utilize higher levels of nitrogen (*Nardus stricta*, *Polygonum viviparum*).

Wachstum, Blattflächenentwicklung, Licht, Stickstoff, Mahd, Sukzession.

Growth, leaf area development, light, nitrogen, mowing, succession.

1. Einleitung

Mit dem Auflassen von Wiesen und Almweiden setzen charakteristische Veränderungen von Artenzusammensetzung, Bestandesstruktur, Lichtklima und Bodenverhältnissen ein, die einander wechselseitig bedingen (CERNUSCA 1978, SPATZ & al. 1978). Beim Vergleich von zwei bewirtschafteten und einer aufgelassenen Fläche stellten CERNUSCA & al. (1992) und TAPPEINER & CERNUSCA (in diesem Band) fest, daß sich sowohl das Lichtklima als auch die Nährstoffverfügbarkeit auf einer Mähwiese und einer Almbrache deutlich voneinander unterschieden, was sich auf das Konkurrenzgefüge der Arten nachhaltig auswirkte.

Ziel der vorliegenden Untersuchung im Rahmen des EG-STEP-Projekts INTEGRALP (CERNUSCA & al. 1992) war es,

- 1) das Wachstum ausgewählter krautiger Arten auf einer Mähwiese und einer Almbrache mit Bezug auf das Lichtklima und die Stickstoffversorgung in den beiden Beständen zu analysieren und
 - 2) die Bedeutung der Mahd für das Wachstum von Arten auf der Mähwiese zu untersuchen.
- Dafür wurden lichtliebende Arten unterschiedlicher Morphologie verglichen, die sich bezüglich der Nährstoffansprüche unterscheiden. Als Wachstumsparameter wurde neben der Pflanzenbiomasse vor allem die Blattfläche herangezogen, da diese mit dem Faktor Licht besonders eng gekoppelt ist.

2. Material und Methoden

2.1 Versuchsflächen

Die Untersuchungen erfolgten am Hochplateau des Monte Bondone bei Trient, Italien. Die ostexponierten Untersuchungsflächen liegen in 1550 m Meereshöhe und grenzen unmittelbar aneinander an. Die Mähwiese ist eine extensiv genutzte, einschürige Bergschwingelwiese (Polygono-Trisetion), die Almbrache (Nardetum alpigenum) ist seit 30 Jahren aufgelassen und zeigt ein vermehrtes Aufkommen von Zwergsträuchern und Sträuchern. In der Mähwiese kommt es zu einer Abschwächung der photosynthetisch aktiven Strahlung in größeren Bestandeshöhen als auf der niederwüchsigen Brache. Die Strahlungsverteilung im Wiesenbestand ist gleichmäßig. Auf der Brache kommt es zu einem raschen Strahlungsabfall im oberen Bestandesdrittel, und aufgrund einer dichten Mulchschicht in den untersten 4 cm erreicht weniger Strahlung die Bodenoberfläche als auf der

Mähwiese (vgl. CERNUSCA & al. 1992, TAPPEINER & CERNUSCA 1994, in diesem Band). Der Bodentyp bei der Flächen ist Mullbraunerde auf Löß. Die Nährstoffversorgung ist auf der Brache schlechter als auf der Mähwiese (TAPPEINER & CERNUSCA 1994, in diesem Band). Der mittlere Jahresniederschlag beträgt 1137 mm, die mittlere Jahrestemperatur 5,9°C.

2.2 **Untersuchte Arten**

Es wurden sechs Arten untersucht, die auf beiden Flächen mit hoher Stetigkeit vorkommen, und die sich in ihrer Größe und Wuchsform, insbesondere der Positionierung ihrer Blätter, unterscheiden. *Primula elatior* (L.) Hill und *Plantago atrata* Hoppe bilden ausschließlich grundständige Blätter aus. *Polygonum viviparum* L. und vor allem *Trollius europaeus* L. können ihre Blätter nicht nur durch ausgeprägte Blattstiele, sondern zusätzlich durch ihren Blühsproß nach oben schieben. Bei *Rhinanthus alectorolophus* (Scop.) Poll., einer hemiparasitischen, annuellen Art, werden die ungestielten Blätter ausschließlich vom Blühsproß getragen. *Nardus stricta* L., die einzige Grasart, wächst in dichten Horsten ungestielter Blätter. Diese Art kommt auf der Mähwiese nur in niederwüchsigeren Bereichen vor, ist auf der Almbrache jedoch stellenweise bestandsbildend und wurde deshalb in die Artenliste aufgenommen. Alle sechs Arten sind nach ELLENBERG (1979) lichtliebende Arten. *Primula*, *Plantago* und *Trollius* wachsen bevorzugt auf frischen bis nährstoffreichen Standorten, *Polygonum* und *Nardus* bevorzugt auf nährstoffarmen Standorten. *Rhinanthus* bevorzugt laut ELLENBERG zwar nährstoffarme Standorte, bildet neueren Untersuchungen zufolge aber auch Ökotypen in relativ nährstoffreichen Wiesen aus (ZOPFI 1993).

2.3 **Methoden**

Blattfläche und Bestandeshöhe: Während der Vegetationsperiode 1992 wurden zu acht Terminen auf der Mähwiese sechs und auf der Almbrache fünf markierte Individuen pro Art vermessen. Da bei *Nardus* eine Abgrenzung von Individuen im Freiland schwierig ist, wurden bei dieser Art auf der Mähwiese zwei und auf der Almbrache fünf Flächen von je 7 cm² markiert. Erhoben wurden maximale Länge und maximale Breite der Blätter. Die Blattfläche wurde über eine Regression zwischen dem Produkt von Blattlänge und Blattbreite und an Blättern anderer Individuen gemessener zugehöriger Blattfläche ermittelt ($r^2 = 0,79 - 0,98$). Zusätzlich zu den Höhen der Blätter im Bestand wurde für jede aufgenommene Einzelpflanze die Bestandeshöhe der Grasschicht (maximale Bestandeshöhe) und der umgebenden Krautschicht (mittlere Bestandeshöhe) notiert. Um den Einfluß der Mahd auf die Assimilationsperiode der sechs Arten zu untersuchen, wurde auf der Mähwiese die Hälfte der Beobachtungsflächen Anfang August gemäht. Zwei Beobachtungsflächen in der Größe von jeweils 16 m² blieben ungemäht.

Biomasse: Zur Ermittlung der Pflanzenbiomasse und der Blattmasse wurden zum Zeitpunkt der Hochblüte pro Art und Fläche fünf bis zehn Individuen ausgegraben, die unterirdischen Organe gewaschen, alle Organe getrennt und bei 70°C getrocknet.

Stickstoffgehalte: Die Blattstickstoffgehalte wurden anhand von Mischproben sämtlicher voll entwickelter Blätter von fünf Individuen pro Art und Fläche nach Kjeldahl bestimmt.

3. **Ergebnisse**

In Tabelle 1 sind jene untersuchten Parameter zusammengefaßt, die für das Wachstum und dessen Interpretation von Bedeutung sind.

Tab. 1: Wachstumsparameter von *Trollius europaeus*, *Primula elatior*, *Plantago atrata*, *Nardus stricta*, *Rhinanthus alectorolophus* und *Polygonum viviparum* auf einer Mähwiese (MW) und einer Almbrache (AB). Mittelwert ± Standardfehler (Zahl der Proben). Jene Mittelwerte, die von Mischproben (5-15 Blätter) errechnet wurden, sind mit M gekennzeichnet. Die Angaben für die Blattfläche pro Pflanze beziehen sich bei *Nardus* auf 10 cm² Bodenfläche.

 -- siehe nächste Seite --

Tab. 1: Growth parameters of *Trollius europaeus*, *Primula elatior*, *Plantago atrata*, *Nardus stricta*, *Rhinanthus alectorolophus* and *Polygonum viviparum* on a hay meadow (MW) and an abandoned alpine pasture (AB). Mean ± standard error (number of samples). Means marked by M were drawn from mixed samples. The values for leaf area per plant of *Nardus* are related to 10 cm² soil area.

 -- see next page --

	Trollius europaeus		Primula elatior		Plantago atrata		Nardus stricta		Rhinanthus alectorolophus		Polygonum viviparum	
	MW	AB	MW	AB	MW	AB	MW	AB	MW	AB	MW	AB
max. Höhe der Pflanzen cm	32.3 ±11.2 (6)	16.7 ±2.2 (5)	17.8 ±6.3 (6)	14.0 ±3.3 (5)	19.9 ±3.4 (6)	21.1 ±2.7 (5)	10.5 ±2.1 (10)	15.4 ±1.8 (12)	22.3 ±6.3 (6)	19.8 ±4.8 (5)	10.6 ±3.6 (6)	12.6 ±4.1 (5)
Biomasse /g	2.93 ±0.18 (10)	1.58 ±0.41 (11)	1.62 ±0.35 (6)	1.25 ±0.16 (6)	1.27 ±0.23 (5)	1.09 ±0.18 (5)	0.93 ±0.07 (5)	1.13 ±0.11 (5)	0.69 ±0.13 (10)	0.47 ±0.00 (10)	0.50 ±0.06 (10)	0.50 ±0.17 (10)
Blattmasse /g	0.70 ±0.03 (10)	0.32 ±0.02 (11)	0.36 ±0.06 (6)	0.33 ±0.06 (6)	0.54 ±0.12 (5)	0.49 ±0.08 (5)	0.59 ±0.07 (5)	0.82 ±0.08 (5)	0.24 ±0.02 (10)	0.18 ±0.01 (10)	0.06 ±0.01 (10)	0.06 ±0.01 (10)
leaf weight ratio LWR g g ⁻¹ Pflanze	0.24 ±0.01 (10)	0.20 ±0.01 (10)	0.22 ±0.01 (6)	0.26 ±0.01 (6)	0.42 ±0.02 (5)	0.46 ±0.02 (5)	0.63 ±0.05 (5)	0.73 ±0.03 (5)	0.36 ±0.02 (5)	0.39 ±0.03 (5)	0.11 ±0.01 (5)	0.11 ±0.01 (5)
leaf area ratio LAR cm ² g ⁻¹ Pflanze	27.9	21.6	34.6	32.6	33.3	29.8	-	-	17.7	20.8	15.0	5.2
max. Blattfläche/Pflanze cm ²	123.3 ±24.3 (6)	63.0 ±7.6 (5)	72.0 ±19.0 (6)	40.7 ±8.2 (5)	56.9 ±7.3 (6)	43.1 ±8.6 (5)	32.3 ±0.6 (2)	48.9 ±14.0 (5)	9.0 ±3.2 (6)	9.8 ±3.4 (5)	15.1 ±5.1 (6)	9.8 ±1.3 (5)
max. Blattzahl/Pflanze	7.7 ±1.6 (6)	3.4 ±0.2 (5)	6.7 ±0.7 (6)	6.2 ±0.7 (5)	9.3 ±0.7 (6)	6.6 ±0.6 (5)	11.4 ±2.2 (2)	115.1 ±25.8 (5)	11.8 ±1.8 (6)	16.6 ±13.8 (5)	4 ±0.41 (6)	3.6 ±0.54 (5)
mittlere Blattfläche /cm ²	16.1	18.5	10.8	6.6	6.1	6.5	0.3	0.4	0.8	0.6	3.8	2.7
mittlere max. Höhe der Blätter /cm	22.6 ±2.7 (6)	12.8 ±0.5 (5)	7.6 ±1.1 (6)	6.6 ±0.5 (5)	17.9 ±0.8 (6)	16.0 ±1.4 (5)	10.5 ±2.1 (2)	15.4 ±1.8 (5)	21.0 ±2.4 (6)	18.5 ±1.9 (5)	10.5 ±1.5 (6)	10.7 ±1.0 (5)
max. LMA (leaf mass per area = 1/SLA) / g m ⁻²	75.4 ±1.8 (34)	73.1 ±1.5 (34)	56.6 ±0.6 (2M)	47.4 ±1.6 (2M)	90.0 ±6.4 (4M)	88.1 ±5.5 (4M)	53.9 ±0.5 (3M)	58.9 ±0.7 (3M)	81.1 ±13.2 (17)	95.7 ±22.8 (17)	53.6 ±3.8 (10)	64.0 ±2.6 (10)
Blattstickstoffgehalt [N] mg g ⁻¹	17.5 ±0.3 (5M)	15.9 ±0.5 (5M)	19.0 ±0.5 (3M)	15.8 ±0.2 (2M)	15.1 ±0.4 (5M)	13.6 ±0.2 (5M)	14.6 ±0.2 (5M)	12.7 ±0.5 (5M)	29.2 ±2.5 (9M)	27.3 ±1.5 (9M)	32.8 ±0.4 (5M)	25.3 ±0.6 (5M)

Biomasse: Tendenziell erreichten *Trollius*, *Primula*, *Plantago* und *Rhinanthus* auf der Mähwiese größere Biomassen als auf der Brache, bei *Trollius* war dieser Unterschied signifikant. Bei *Polygonum* und *Nardus*, hob sich der Unterschied zwischen Wiese und Brache auf. *Nardus* erreichte tendenziell sogar eine größere Biomasse auf der Brache, wo diese Art bestandsbildend ist.

Blattmasse: *Trollius* bildete zum Zeitpunkt der Hochblüte auf der Wiese im Mittel mehr als doppelt so viel Blattmasse, *Rhinanthus* um ein Drittel mehr, *Primula* und *Plantago* um ein Zehntel mehr, *Polygonum* gleich viel und *Nardus* um fast ein Drittel weniger Blattmasse als auf der Brache aus.

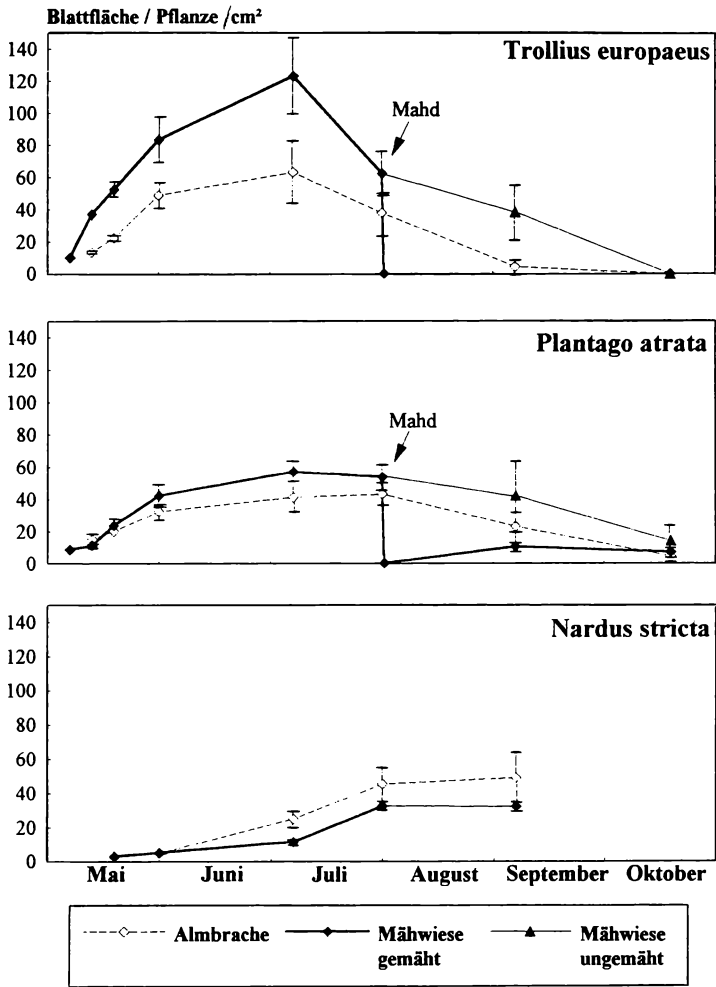


Abb. 1: Entwicklung der grünen Blattfläche pro Pflanze von *Trollius europaeus*, *Plantago atrata* und *Nardus stricta* im Laufe der Vegetationsperiode auf gemähten und ungemähten Beobachtungsflächen einer Mähwiese und auf einer Almbraiche. Mittelwert ± Standardfehler (n auf Mähwiese = 6 (*Nardus* n = 2), alle n auf Almbraiche = 5). Bei *Nardus* beziehen sich die Werte auf 10 cm² Bodenfläche.

Fig. 1: Leaf area development of *Trollius europaeus*, *Plantago atrata* and *Nardus stricta* on a hay meadow (with mowing: thick solid line, without mowing: thin solid line) and an abandoned alpine pasture (broken line). Mean ± standard error (n for hay meadow = 6 (*Nardus* n = 2), all n for abandoned alm = 5). The values of *Nardus* are related to 10 cm² soil area.

Blattfläche: *Trollius*, *Primula*, *Plantago* und *Polygonum* bildeten auf der Mähwiese und *Nardus* auf der Almbraiche tendenziell größere maximale Blattflächen pro Pflanze aus. Der Unterschied kann bei *Trollius*, *Plantago* und *Polygonum* auf eine größere Blattzahl, bei *Primula* und *Nardus* auf größere Einzelblattflächen zurückgeführt werden. Der Umstand, daß *Polygonum* bei gleicher Blattmasse auf der Mähwiese größere Blattflächen als auf der Almbraiche ausbildete bestätigt sich auch darin, daß das Verhältnis von Blattmasse zu Blattfläche (LMA) auf der Mähwiese kleiner war.

Das Verhältnis von assimilierender Fläche zur Pflanzenbiomasse (LAR) war bei allen untersuchten Arten außer bei *Rhinanthus* auf der Wiese etwas größer als auf der Brache und erreichte bei *Polygonum* auf der Mähwiese sogar einen dreimal so großen Wert wie auf der Brache.

Wie in Abbildung 1 dargestellt, erfolgte die Zunahme der Blattfläche im Laufe der Vegetationsperiode bei *Trollius* auf der Mähwiese wesentlich schneller als auf der Almbrache. Nahm die Blattfläche auf der Brache im Juni nur mehr geringfügig zu, erfolgte in diesem Monat auf der Mähwiese noch ein beträchtlicher Zuwachs. Ein ähnlicher Trend, wenn auch deutlich abgeschwächt, zeigte sich bei *Plantago*, *Polygonum*, *Primula* und *Rhinanthus*. Im Gegensatz dazu erfolgte der Blattflächenzuwachs bei *Nardus* auf der Brache schneller und hielt dort länger an.

In Abbildung 2 ist die räumliche Entwicklung der Blattfläche von *Trollius* auf Mähwiese und Almbrache dargestellt. Auf beiden Flächen verlagerte *Trollius* mit zunehmender Bestandeshöhe die Blattfläche nach oben, so daß sich ein Großteil der Blattfläche stets oberhalb der umgebenden Krautschicht befand. Dabei verteilte *Trollius* die Blattfläche auf der Wiese auf wesentlich mehr Bestandesschichten als auf der Brache und erreichte dort auch eine größere Höhe. Die Raumausnutzung war also auf der Wiese größer als auf der Brache.

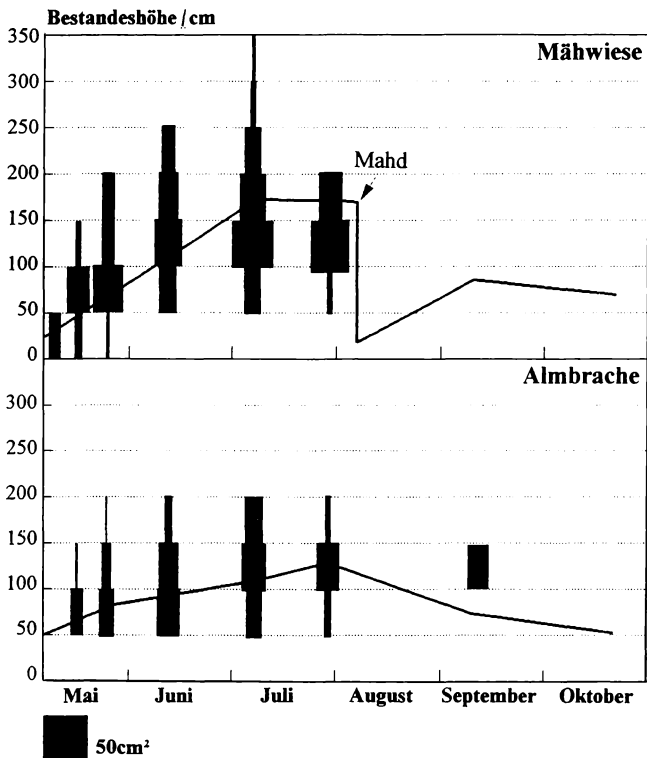


Abb. 2: Räumliche Entwicklung der grünen Blattfläche pro Pflanze (Balken) von *Trollius europaeus* im Verhältnis zur Höhe der umgebenden Krautschicht (Linie) auf einer Mähwiese und einer Almbrache.

Fig. 2: Spatial development of the green leaf area (bars) of *Trollius europaeus* in relation to the height of the surrounding layer of herbs (line) on a hay meadow and an abandoned alpine pasture.

Primula und *Nardus* besaßen aufgrund ihrer Größe und Morphologie nicht die Möglichkeit, ihre Blätter im Lauf der Vegetationsperiode in größere Bestandeshöhen zu verlagern. Auf der Mähwiese wurde *Nardus* während der gesamten Vegetationsperiode von der Krautschicht beschattet, wogegen die Art in großen Bereichen der Almbrache selbst die Obergrenze des Bestandes bildete. *Primula* entwickelte bereits zu Beginn der Vegetationsperiode große Blattflächen, wurde aber auf Wiese und Brache Mitte Juni von der Krautschicht vollständig

überwachsen. *Plantago* erreichte aufgrund steiler Blattwinkel und langer Blätter Bestandeshöhen von 16 bis 18 cm und konnte dadurch mit den Blattspitzen die Krautschicht überragen. *Polygonum* bildete nur vereinzelt generative Sprosse aus, deren Blätter im Mittel bis zu 13 cm Bestandeshöhe erreichten. Auf der Mähwiese war die Blattfläche ab Anfang Juli von der Krautschicht überwachsen, auf der Almbrache befand sich stets ein Teil der Blattfläche oberhalb der Krautschicht. *Rhinanthus* keimte erst Mitte Mai, drei Wochen nach Beginn der Vegetationsperiode, und schob auf Mähwiese und Almbrache die Blattfläche Anfang Juli über die Krautschicht hinaus.

Auswirkung der Mahd auf die Blattflächenentwicklung: Nach der Mahd Anfang August bildete *Trollius* keine Blätter mehr aus. Auf einer ungemähten Referenzfläche war hingegen Anfang September im Mittel eine Blattfläche pro Pflanze von fast 40 cm² vorhanden (Abb. 1). *Plantago* und *Primula* bildeten nach der Mahd neue Blätter aus, die ein Viertel bis gut ein Drittel der Blattfläche in ungemähten Versuchsflächen ausmachten. Die meisten Individuen von *Rhinanthus* hatten zum Zeitpunkt der Mahd den Lebenszyklus abgeschlossen. Nach der Mahd entwickelte *Rhinanthus* keine Blätter mehr. Auch auf der ungemähten Referenzfläche waren Anfang September keine Blätter mehr vorhanden. *Polygonum* trieb Anfang September auf der gemähten Fläche vereinzelt sehr kleine Blätter aus, auf der ungemähten Fläche waren zu diesem Zeitpunkt die Blätter vollständig eingezogen.

Blattstickstoffgehalte: Alle Arten erreichten auf der Wiese höhere Stickstoffgehalte als auf der Brache. Der Unterschied war bei *Polygonum* am stärksten ausgeprägt: die Blattstickstoffgehalte waren auf der Mähwiese um 30% größer als auf der Almbrache.

4. Diskussion

Anpassungen an das Lichtklima: Zur Maximierung des Lichtgewinns auf der Mähwiese zeigten jene Arten (*Trollius*, *Primula*, *Plantago*, *Rhinanthus*), die nach ELLENBERG (1979) und ZOPFI (1993) charakteristisch für eher nährstoffreiche Bestände sind zwei verschiedene Strategien, eine räumliche und eine zeitliche. Die räumliche Strategie (*Trollius*, *Rhinanthus*) ermöglicht durch lange Blattstiele und/oder Beblätterung des generativen Sprosses ein Emporschieben der Blattmasse in den oberen Bereich der Krautschicht. Der Großteil der Blattfläche befindet sich somit in jenen Bestandesschichten, in denen an Schönewettertagen das Licht für die Assimilation nicht begrenzend ist (vgl. CERNUSCA & al. 1992). Die zeitliche Strategie (*Primula*, *Plantago*) ermöglicht durch einen frühen Austrieb eine Nutzung jener Zeit, in der der Bestand noch niederwüchsig ist und der Assimilationsfläche in Bodennähe viel Licht zur Verfügung steht. OLFF (1992) argumentiert, daß in Mähwiesen, in denen Pflanzen großen Biomasse- und Nährstoffverlusten ausgesetzt sind, jene Arten besonders begünstigt sind, die die Ressourcen möglichst früh in der Vegetationsperiode nützen können. Ein früher Austrieb erhöht die Biomasseentwicklung und die Überlebenswahrscheinlichkeit von Pflanzen (MILLER 1987). Für diese Strategie sind unterirdische Speicherorgane, wie sie *Primula* und *Plantago* besitzen, von Vorteil (SCHULZE 1982).

Jene zwei lichtbedürftigen Arten, die charakteristisch für nährstoffarme Standorte sind, sind in höherwüchsigen Beständen benachteiligt. *Polygonum* und *Nardus* sind die kleinsten der untersuchten sechs Arten und werden somit bald vom Bestand überwachsen. *Polygonum* besaß ein sehr kleines Verhältnis von Gesamtblattfläche zu Pflanzenbiomasse (LAR), was charakteristisch für langsam wachsende Pflanzen nährstoffarmer Standorte ist (POORTER 1990, KONINGS 1990). Beim geringeren Lichtangebot in den untersten Schichten der Mähwiese erhöht sich die mittlere Blattfläche, der SLA (Blattfläche/Trockengewicht) und der LAR von *Polygonum*. Derartige morphologische Veränderungen stellen charakteristische Anpassungen an geringere Lichtintensitäten dar (CORRÉ 1983). Interessanterweise unterscheidet sich die Lichtabhängigkeit der Photosynthese von Blättern von *Polygonum*, die sich in unteren Bestandesschichten der Mähwiese befinden, aber nicht von jener stärker lichtexponierter Blätter (hier nicht dargestellt). *Polygonum* paßt sich also nicht durch den Photosyntheseapparat an die mittleren Strahlungsverhältnisse an, sondern verbessert die Kohlenstoffbilanz durch ein besseres Verhältnis von Assimilationsfläche zu atmender Biomasse und von Blattfläche zu investierter Blattmasse.

Einfluß der Mahd: *Rhinanthus* muß als annuelle Art den Lebenszyklus vor der Mahd beenden, um den Fortbestand zu sichern. Diese Art kommt am Untersuchungsstandort im Juli zum Blühen und beginnt erst kurz vor der Mahd (Anfang August) zu fruchten. Daraus könnte man schließen, daß eine intensivere Nutzung der Mähwiese, verbunden mit einer früheren Mahd, die Art verdrängen könnte. ZOPFI (1993) stellte jedoch fest, daß *Rhinanthus* durch ökotypische Differenzierung den Blühtermin mit dem Zeitpunkt der Mahd synchronisieren kann. Dies ermöglicht der Art, auch intensiver genutzte Mähwiesen zu besiedeln. Im Gegensatz zu *Trollius* konnten *Primula* und *Plantago* nach der späten Mahd ihre Blattfläche zu einem beträchtlichen Prozentsatz rege-

nerieren. Die zuvor erwähnte zeitliche Strategie der Nutzung des Lichts zu Zeitpunkten, in denen der Bestand niedrig ist, kann also nicht nur im Frühjahr, sondern auch nach der Mahd zur Geltung kommen. Ein Vergleich der regulär gemähten Flächen mit ungemähten Versuchsflächen auf der Mähwiese zeigt, in welchem Ausmaß die Mahd die Assimilationsperiode der untersuchten Arten beeinflusst. Bei drei Arten (*Trollius*, *Rhinanthus* und *Polygonum*) ist die Assimilationsperiode nach der Mahd beendet. Bei *Rhinanthus* und *Polygonum* ist ein Monat nach der Mahd auch auf ungemähten Versuchsflächen keine Blattfläche mehr vorhanden. Die Rhythmik der beiden Arten fällt also zeitlich mit der Mahd zusammen. Im Gegensatz dazu ist bei *Trollius* die Assimilationsperiode durch die Mahd um mehr als ein Monat verkürzt.

Stickstoff und Wachstum: Blattstickstoffgehalte spiegeln einerseits die Stickstoffversorgung der Pflanze, andererseits die Verdünnung des von der Pflanze aufgenommenen Stickstoff durch Wachstum wieder (CHAPIN 1980). Wird eine Pflanze in ihrem Wachstum durch eine geringe Nährstoffverfügbarkeit begrenzt, so vermindert sich die Nährstoffkonzentration in den Geweben (SCHULZE & CHAPIN 1987) und damit auch die Wachstumsrate und das Verhältnis von Blattfläche zu Pflanzenbiomasse (LAR) (TERRY & al. 1983). Berücksichtigt man die geringeren Biomassen und den geringeren LAR der meisten untersuchten Arten auf der Almbrache, so lassen die geringeren Blattstickstoffgehalte auf eine geringere Stickstoffversorgung auf der Brache schließen. Bei jenen vier Arten (*Trollius*, *Primula*, *Plantago*, *Rhinanthus*), die auf der Mähwiese tendenziell eine höhere Biomasse als auf der Brache ausbildeten, dürfte das geringere Stickstoffangebot auf der Brache eine Ursache für das dort geringere Wachstum (die geringere Biomasse) sein. Bei *Polygonum* und *Nardus*, die auf der Wiese gleiche bis tendenziell niedrigere Biomassen als auf der Brache erreichten, dürfte der höhere Blattstickstoffgehalt auf der Wiese Folge eines durch andere Faktoren begrenzten Wachstums darstellen. Dafür spricht auch, daß *Polygonum* auf der Wiese einen wesentlich stärker erhöhten Blattstickstoffgehalt aufwies als die anderen Arten. *Polygonum* und *Nardus* können das bessere Stickstoffangebot also nicht für verstärktes Wachstum nützen. Dies kann einerseits durch eine Lichtlimitierung der zwei Arten auf der Mähwiese verursacht sein. Andererseits kann, wie BRADSHAW & al. (1964) zeigten, vermehrtes Stickstoffangebot für *Nardus* sogar wachstumshemmend sein.

5. Zusammenfassende Schlußfolgerungen

Die lichtliebenden Arten folgen zwei Strategien, um den Lichtgewinn in der Mähwiese zu maximieren:

- 1) eine räumliche Strategie, die sich durch Positionierung der Blattfläche in den oberen Bestandesschichten auszeichnet (*Trollius europaeus*, *Rhinanthus alectorolophus*) und
- 2) eine zeitliche Strategie, mit der jene Zeit genützt wird, in der der Bestand niedrig und somit die Lichtverfügbarkeit in Bodennähe hoch ist (*Primula elatior*, *Plantago atrata*). Die zeitliche Strategie ist charakterisiert durch rasches Wachstum zu Beginn der Vegetationsperiode und eine Neubildung von Blättern nach der Mahd, was durch unterirdische Speicherorgane begünstigt wird.

Alle untersuchten Arten zeigen eine höhere Stickstoffaufnahme auf der Mähwiese. Die größere Stickstoffverfügbarkeit führt jedoch nur bei vier Arten zu tendenziell höheren Biomassewerten. Jene zwei Arten (*Nardus stricta*, *Polygonum viviparum*), die charakteristisch für nährstoffarme Standorte sind, nutzen das vermehrte Stickstoffangebot nicht für vermehrtes Biomassewachstum. Die geringere Stickstoffverfügbarkeit auf der Almbrache verringert die Blattflächenentwicklung und die Raumausnutzung von Arten nährstoffreicherer Standorte (wie z. B. *Trollius europaeus*). Dies ist von Vorteil für lichtbedürftige Arten, die ansonsten aufgrund ihrer Morphologie und ihres Wachstums den Stickstoff nicht nützen können (*Nardus stricta*, *Polygonum viviparum*).

Danksagung

Die vorliegende Untersuchung wurde durch das EG-STEP-Projekt INTEGRALP und das Centro di Ecologia Alpina, Viote (Italien) ermöglicht.

Literatur

- BRADSHAW, A. D., CHADWICK, M. J., JOWETT, D. & R. W. SNYDON, 1964: Experimental investigations into the mineral nutrition of several grass species. - IV. Nitrogen level. - J. Ecol. 52: 665-676.
- CERNUSCA, A., 1978: Ökologische Veränderungen im Bereich aufgelassener Almen. - In: CERNUSCA, A. (Hrsg.): Ökologische Analysen von Almflächen im Gasteiner Tal. - Veröff. d. Österr. MaB-Hochgebirgsprogrammes Hohe Tauern. - Wagner, Innsbruck, Bd. 2: 7-28.
- CERNUSCA, A., TAPPEINER, U., AGOSTINI, A., BAHN, M., EGGER, R., KOFLER, R., NEWESELY, C., ORLANDI, D., PROCK, S., SCHATZ, H. & I. SCHATZ, 1992: Ecosystem research on mixed grassland/woodland eco-

- systems: First results of the EC-STEP project INTEGRALP on Mt. Bondone. - Studi trent. Sci. nat., Acta biol. 67: 99-133.
- CHAPIN, F.S. III, 1980: The mineral nutrition of wild plants. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 233-260.
- CORRÉ, W.J., 1983: Growth and morphogenesis of sun and shade plants. - I. The influence of light intensity. - Acta Bot. Neerl. 32: 49-62.
- ELLENBERG, H., 1979: Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. - Scri. Geobot. 9: 122 S.
- KONINGS, H., 1990: Physiological and morphological differences between plants with a high NAR or a high LAR as related to environmental conditions. - In: LAMBERS, H., CAMBRIDGE M.L., KONINGS H. & T.L. PONS (Hrsg.): Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants. - SPB Academic Publishing, The Hague: 101-123.
- MILLER, T.E., 1987: Effects of emergence time on survival and growth in an early old-field plant community. - Oecologia 72: 272-278.
- OLFF, H., 1992: Effects of light and nutrient availability on dry matter and N allocation in six successional grassland species. - Oecologia 89: 412-421.
- POORTER, H., 1990: Interspecific variation in relative growth rate: On ecological causes and physiological consequences. - In: LAMBERS, H., CAMBRIDGE M.L., KONINGS H. & T.L. PONS (eds.): Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants. - SPB Academic Publishing, The Hague: 101-123.
- SCHULZE, E.-D., 1982: Plant life forms as related to plant carbon, water and nutrient relations. - Encycl. Plant Physiol., Vol. 12B. - Springer, Berlin/ Heidelberg/ New York: 615-676.
- SCHULZE, E.-D. & F.S. III CHAPIN, 1987: Plant specialization to environments of different resource availability. - In: SCHULZE, E.-D. & H. ZWÖLFER (eds.): Potentials and limitations of ecosystem analysis. - Ecol. Stud. 61. - Springer, Berlin/ Heidelberg/ New York: 120-148.
- SPATZ, G., WEIS, G. & D.M. DOLAR, 1978: Der Einfluß von Bewirtschaftungsänderungen auf die Vegetation von Almen im Gasteiner Tal. - In: CERNUSCA, A. (Hrsg.): Ökologische Analysen von Almflächen im Gasteiner Tal. - Veröff. d. Österr. MAB-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern. - Wagner, Innsbruck, Bd. 2: 163-180.
- TAPPEINER, U. & A. CERNUSCA, 1994: Bestandesstruktur, Energiehaushalt und Bodenatmung einer Mähwiese, einer Almweide und einer Almbrache. - Ver. Ges. Ökol. 23: 49-56.
- TERRY N., WALDRON, L. J. & S.E. TAYLOR, 1983: Environmental influences on leaf expansion. - In: DALE, J.E. & F.L. MILTHORPE (eds.): The growth and functioning of leaves. - Cambridge University Press. S. 179-206.
- ZOPFI, H.-J., 1993: Ecotypic variation in *Rhinanthus alectorolophus* (Scopoli) Pollich (Scrophulariaceae) in relation to grassland management. - I. Morphological delimitations and habitats of seasonal ecotypes. - Flora 188: 15-39.

Adresse

Mag. Michael Bahn, Univ.-Prof. Dr. Alexander Cernusca, Dr. Ulrike Tappeiner, Erich Tasser, Institut für Botanik, Sternwartestr. 15, A-6020 Innsbruck.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [23_1994](#)

Autor(en)/Author(s): Bahn Michael, Cernusca Alexander, Tappeiner Ulrike, Tasser Erich

Artikel/Article: [Wachstum krautiger Arten auf einer Mähwiese und einer Almbrache 23-30](#)