Untersuchungen zum Nährstoffhaushalt eines Schneidried-Bestandes ("Cladietum marisci") = Studies on nutrient budget of "Cladietum marisci"

Autor(en): **Pfadenhauer, Jörg / Eska, Ursula**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich**

Band (Jahr): **87 (1986)**

PDF erstellt am: **24.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-308789

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich **87** (1986), 309-327

Untersuchungen zum Nährstoffhaushalt eines Schneidried-Bestandes *(Cladietum marisci)*

Studies on nutrient budget of *Cladietum marisci*

von

Jörg PFADENHAUER und Ursula ESKA

1. EINLEITUNG

Cladium mariscus bildet in Süddeutschland und in der Schweiz oft ausgedehnte, artenarme Bestände im Verlandungsbereich kalkoligotropher Seen und in der Umgebung von Hartwasser-Helokrenen. Als Reliktpflanze der postglazialen Wärmezeit (HAFSTEN 1965) zeigt ihre heutige Verbreitung subatlantischen Charakter mit schwerpunktmässigem Vorkommen in tieferen Lagen (GOERS 1975). Die Böden sind in der Regel im Winter und zeitigen Frühjahr überstaut, sodass ein völliges Durchfrieren der unterirdischen Organe verhindert wird.

Cladium mariscus zählt man heute allgemein zu den regressiven Relikten. Als Gründe werden schwache Reproduktionskraft und die geringe Persistenz

ihrer Bestände genannt, die sich insbesondere im Randbereich des Areals relativ rasch zu Nasswäldern weiterentwickeln (GOERS 1975). Ersteres kann deshalb nicht stimmen, weil zahlreiche sekundäre Cladium-Vorkommen in flachen Kiesgruben bekannt geworden sind, in denen sich die Pflanze ausschliesslich generativ ansiedeln konnte, während die Primär-Vorkommen in der Umgebung inzwischen erloschen sind. Die Samen sind im übrigen nach eigenen Untersuchungen (PFADENHAUER und MAAS n.p.) durchaus keimfähig. Hauptgrund für den Rückgang der Art dürfte deshalb wohl die alle Feuchtgebiete dezimierende Intensivierung der Landnutzung sein.
Die Erhaltung solcher reliktischer, aktuell vom Aussterben bedrohter Pflanzengemeinschaften ist langfristig sicher eher möglich, wenn das Verhalten der zu schützenden Einzelart gegenüber minimierenden und/oder belastenden Faktoren bekannt ist (PFADENHAUER und RINGLER 1984). Die auffallend grosse oberirdische Phytomasse reiner Cladium mariscus-Bestände auf kalkreichen Nassböden des Alpenvorlandes könnte ein Hinweis auf stressvermeidende Wachstumsstrategien sein (ERNST 1983). In der vorliegenden Arbeit soll deshalb versucht werden, über die jahreszeitliche Veränderung der Nährstoffgehalte in ober- und unterirdischen Organen interne Verlagerungsvorgänge zu finden, die der Pflanze ein verlustarmes Umgehen mit den verfügbaren Ressourcen gestatten. Dabei kommt dem Phosphor als Mangelfaktor in Kalkflachmooren, wie schon bei anderen Arten nachgewiesen (MORTON 1977, WERNER 1983, PFADENHAUER und LUETKE TWENHOEVEN 1986, GANZERT und PFADENHAUER 1986), besondere Bedeutung zu.

VERDANKUNGEN

Wir danken Ingrid Kapps, Irmgard Scholz, Christian Ganzert, Gerald Eska für die Mithilfe im Gelände, Labor und bei der Herstellung des Manuskripts, dem Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft, Umwelt und Forsten Baden-Württemberg, Stuttgart, für die finanzielle Unterstützung.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1. UNTERSUCHUNGSFLAECHE

Die Untersuchungsfläche liegt im Naturschutzgebiet Herrschinger Moos zwischen Pilsen- und Ammersee im Landkreis Starnberg (Bayerisches Alpenvorland) in 540 m NN. Der mittlere Jahresniederschlag (1931-1960) beträgt 949 mm, die Jahresmitteltemperatur (1951-1980) 7.9°C (Stationen Seefeld und Puch des Deutschen Wetterdienstes). Die Pflanzendecke besteht ausschliesslich aus steril bleibenden Cladium mariscus-Sprossen, die zu einzelnen, sehr lockeren Horsten unterschiedlichen Durchmessers zusammentreten. Blühende und fruchtende Pflanzen sind selten. Der Boden ist ein 35 cm mächtiger, schwarzer, stark zersetzter Niedermoortorf mit Kalkkonkretionen über einer 10 cm dicken Seekreideschicht auf würmeiszeitlichem Schotter. Der Grundwasserstand schwankte während des Untersuchungszeitraums (siehe unten) zwischen 15 cm über und 50 cm unter der Bodenoberfläche. 98% der Wurzelmasse konzentrieren sich auf die obersten 25 cm des Profils. Hier betragen die Gesamtgehalte für Stickstoff 2.5%, Calcium 0.26%, Phosphor 0.17% und Kalium 0.09% des Trockengewichts. Die pflanzenverfügbaren P- und K-Gehalte liegen bei 5 bzw. 16 mg pro 100 g Trockengewicht.

2.2. PHAENOLOGIE

Vegetative Verbreitung ist charakteristisch für den bereits etablierten Cladium-Bestand (vgl. hierzu ausführlich CONVAY 1936, 1938a). An der Spitze der rund 10 cm unter der Bodenoberfläche liegenden Rhizome bilden sich Sprosse, die über mehrere Jahre hinweg laufend neue Blätter erzeugen. Dies geschieht unabhängig von der Jahreszeit, die lediglich Einfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit nimmt. Im Sommer sind die Wachstumsraten am höchsten; bei Temperaturen unter dem Gefrierpunkt tritt Wachstumsstillstand ein. Die Blätter leben je nach Witterungsablauf und Standort zwischen einem und drei Jahre; sie sterben dann von der Spitze her ab. Mit zunehmendem Alter wird ein Spross daher mit einer laufend dickeren Schicht von altem, totem Blattmaterial umgeben, wobei im Inneren eine verholzte Sprossbasis in Fortsetzung des Rhizoms ent-

steht. Generative Sprosse sterben nach der Blüte ab; vegetative können nach CONVAY (1936) acht bis zehn Jahre alt werden. In einem Cladium-Bestand herrscht somit ein dichtes Nebeneinander von bereits abgestorbenen und lebenden Sprossen aller Altersstufen.

2.3. PROBENAHME

Zur Gewinnung ober- und unterirdischen Pflanzenmaterials wurden erstmalig Anfang Mai 1984 im Zentrum dreier zufällig ausgewählter Cladium-Horste mit dem Spaten Blöcke von 25 cm Kantenlänge ausgestochen. Bei den folgenden Terminen zu Beginn der Monate Juni bis November musste die Anzahl der Parallelen wegen der hohen Streuungen auf sechs erhöht werden; mit einem 13 cm dicken, unten zugeschliffenen Stahlrohr wurden nunmehr Bodenzylinder bis 25 cm Tiefe inklusive der zugehörigen oberirdischen Pflanzenteile entnommen. Zur Ueberprüfung eventueller Nährstoffverluste durch Auswaschung mit den Niederschlägen wurden ab August weitere sechs 1 m^2-grosse Flächen ausgesteckt und mit Polyäthylenfolie bespannten Lattengestellen überdacht (vgl. GANZERT und PFADENHAUER 1986). Die Probeentnahme geschah nach dem gleichen Verfahren wie oben beschrieben.

Nach Bestimmung der Sprossdichte pro Probe wurde zur analytischen Weiterbehandlung in folgende Fraktionen sortiert:

1. Oberirdisches lebendes Material
   - grüne Blätter (unterschiedlich alte, aber noch grüne, d.h. lebende Blätter ohne abgestorbene Blattspitzen)
   - basale Sprossteile (unterste, ca. 5 cm lange, leicht verdickte Abschnitte der Sprosse oberhalb der Sprossbasis mit allen meristematischen Geweben und Blattanlagen in dicht gepackter Lagerung)
2. Oberirdisches totes Material
   - tote Blattspitzen (alle abgestorbenen Teile an noch lebenden, grünen Blättern)
   - tote Blätter (völlig abgestorbene, noch am Spross befindliche Blätter ohne den untersten Blattabschnitt)
   - tote Blattscheiden (unterste, leicht verdickte Blattabschnitte der toten Blätter, die basalen Sprossteile als dicke Schicht umhüllend. Material bleibt meist sehr lange erhalten)

3. Unterirdisches lebendes Material
   - Sprossbasen (meist verholzte Rhizomfortsätze unter den lebenden Sprossen einschliesslich des Vegetationspunktes; je nach Alter variieren sie beträchtlich in Länge und Gewicht)
   - Rhizome (Verbindungselemente zwischen den Sprossen mit Schuppenblättern)
   - Grobwurzeln (von Sprossbasen und Rhizomen ausgehende dickfleischige, verzweigte oder unverzweigte Wurzeln)
   - Feinwurzeln (von Grobwurzeln ausgehende Seitenwurzeln mit feinen Verzweigungen. Sicherlich nicht vollständig erfasst, da hohe Verluste beim Auswaschen der unterirdischen Proben wahrscheinlich).

2.4. ANALYTIK

Alle Fraktionen wurden bei 60°C 48 Stunden getrocknet, gewogen und in einer Retsch-Schlagmühle staubfein gemahlen.
Analysen: Gesamtstickstoff nach Kjeldahl (BREMNER 1960), für P, K und Ca Aufschluss mittels Salpetersäure-Perchlorsäure-Gemisch, Phosphor-Bestimmung nach MURPHY und RILEY 1962 (Gelbfärbung mit Makrovanadat), Kalium- und Calcium-Bestimmung flammenphotometrisch.
Alle Ergebnisse werden als Konzentrationen in Prozent des Trockengewichts angegeben. Für die Bilanzierung von Transportraten wurden diese Werte zusätzlich in Nährstoffmengen pro Spross mittels der Gewichtsanteile der einzelnen Fraktionen innerhalb einer Probe und der jeweiligen Sprosszahl umgerechnet. Diese beträgt 193 Stück pro qm, bezogen auf die für die Probenahme ausgewählten Schneidried-Horste. Diese Dichte ist deshalb nicht repräsentativ für den gesamten Bestand.

3. ERGEBNISSE

3.1. PHYTOMASSE

Die oberirdische lebende Phytomasse von Cladium mariscus entwickelte sich den Witterungsbedingungen des Jahres 1984 entsprechend nach einem

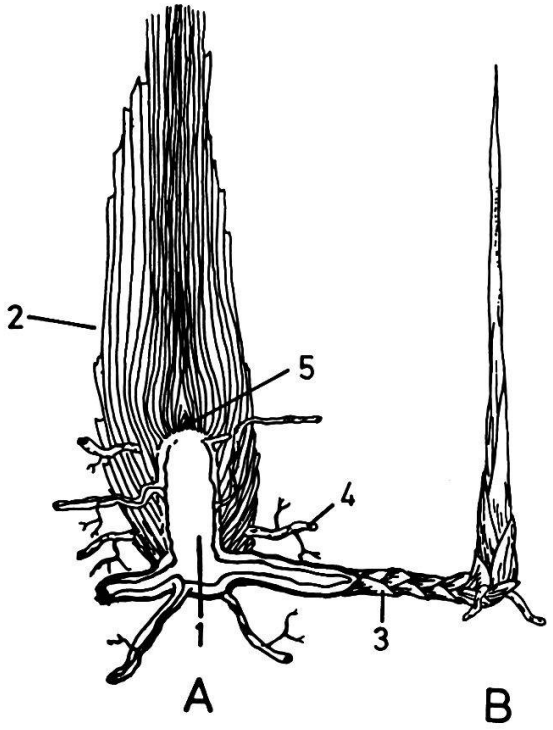


Abb. 1. Phytomasse (Trockengewicht) von Cladium mariscus (Mai bis November 1984)
Fig. 1. Phytomass (dry weight) of Cladium mariscus (from May to November, 1984)

harten Winter auf dem bis Anfang Mai gefrorenen Boden relativ langsam und erreichte erst im September ihren Höchststand mit 3.31 g Trockengewicht pro Spross (Abb. 1). Abgesehen von der Gewichtsdepression im August, die höchstwahrscheinlich auf die Auswahl zu lockerer Horste bei der Probenahme zurückzuführen ist, sind Zu- und Abnahmen der oberirdischen Fraktionen gleichmässig. Das mit den ersten Oktoberfrösten beschleunigte akropetale Absterben der Blätter machte sich durch einen beträchtlichen Anstieg des Anteils toter Blattspitzen und toter Blätter bemerkbar, sodass die gesamte oberirdische Phytomasse zwischen September und November mit knapp 8 g pro Spross unverändert blieb. Ein deutlicher Jahresgang ist bei den basalen Sprossteilen erkennbar: Ihr Gewicht erreichte ein Minimum während der Hauptwachstumszeit und stieg zum Herbst hin wieder an. Undeutlich sind dagegen die Veränderungen der unterirdischen Phytomasse, die auf jahreszeitlich bestimmte Neubildungs- oder Absterbeprozesse schliessen liessen. Die Streuungen innerhalb und zwischen

den Probenahmeterminen sind wegen der Heterogenität des Materials mit Variationskoeffizienten von oft über 50% zu hoch. Im Schnitt wiegen die Wurzeln knapp ein Viertel der gesamten unterirdischen Masse; der Anteil der Feinwurzeln ist mit rund 10% mit Sicherheit weit unterschätzt. Ausgeprägte Jahresgänge zeigten dagegen Quotienten aus einzelnen Fraktionen, so das Spross-/Wurzelverhältnis: Im Spätsommer übertraf die lebende oberirdische Phytomasse die unterirdische um rund die Hälfte. Der offenbar für Cladium mariscus typische hohe Anteil des toten Materials an der gesamten oberirdischen Pflanzenmenge (im Schnitt 67%) erreichte mit 57% sein Minimum im September und kulminierte mit 71 resp. 73% im November bzw. Mai.

3.2. NAEHRSTOFFGEHALTE

Jahreszeitlicher Verlauf einerseits als auch absolute Unterschiede zwischen den Fraktionen andererseits sind bei Stickstoff, Phosphor und Kalium ähnlich (Abb. 2). Die höchsten Konzentrationen traten übereinstimmend in den basalen Sprossteilen auf, wo sich die jungen Blätter entwickeln und die meristematischen Gewebe sklerenchymarm sind. Hier war gleichzeitig auch der Jahresgang besonders akzentuiert: Während der Hauptwachstumszeit Juli/August/September stiegen die Gehalte synchron am ausgeprägtesten bei Kalium (fast um das Doppelte des Mai-Werts), gefolgt von P und N an. Weniger als die Hälfte dieser Beträge wiesen die grünen Blätter mit nur rund 1% N und K und 0.1% P auf. Sie waren im Juni und Juli etwas (N, P), bei K deutlich nährstoffreicher als in den folgenden Monaten. Uneinheitlich veränderten sich dagegen die N-, P- und K-Gehalte der toten oberirdischen Fraktionen. Sie schwankten bei N um 0.5%, bei P um 0.02% und sind (ausser im November) bei K vernachlässigbar gering.
Auch die unterirdischen Fraktionen lassen sich zwanglos nach ihrem Ernährungszustand einordnen. Am besten mit Stickstoff und Phosphor versorgt waren die Sprossbasen mit dem Vegetationspunkt, am schlechtesten die Grobwurzeln. Verglichen mit den Gehalten in den basalen Sprossteilen und grünen Blättern war der Versorgungsgrad der unterirdischen Organe am höchsten bei Stickstoff; bei K unterschieden sich die Gehalte der Grobwurzeln kaum mehr von denjenigen der toten Blätter.
Jahresgänge der N-, P- und K-Konzentrationen in Sprossbasen, Rhizomen und Wurzeln waren nur gering ausgeprägt. Einer schwachen Depression der

Kurvenverläufe während der Sommermonate stand lediglich beim Phosphorgehalt in den Sprossbasen ein statistisch sicherbarer Anstieg im Herbst gegenüber.

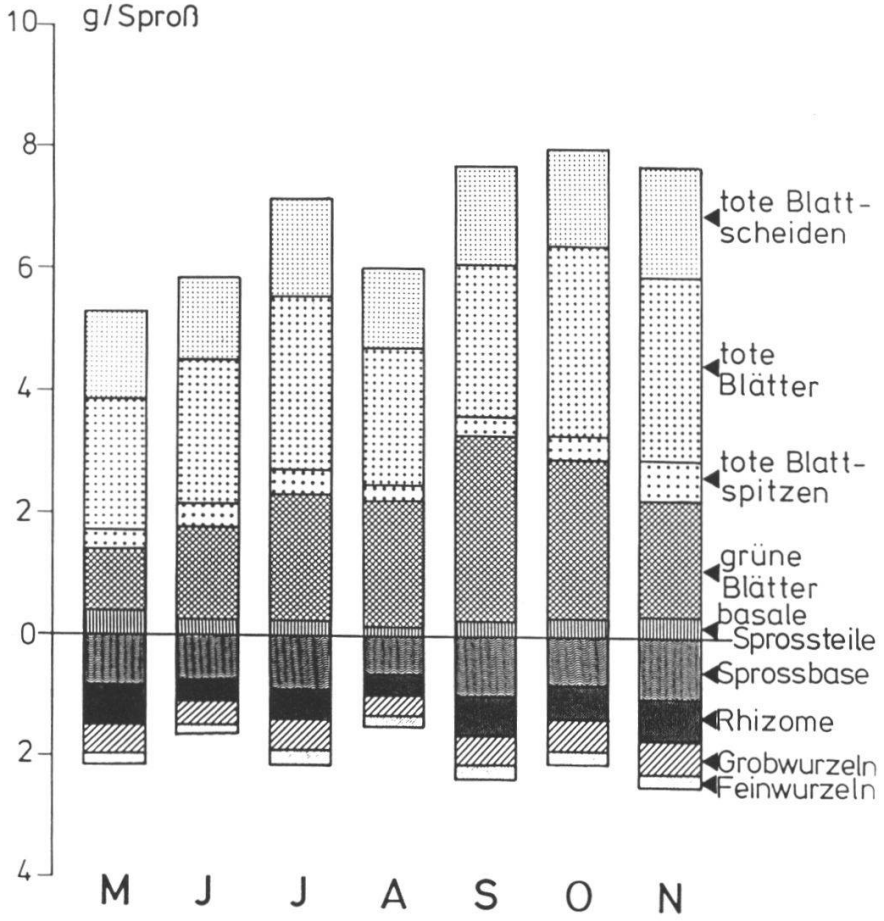


Abb. 2. Stickstoff-(N), Phosphor-(P), Kalium-(K) und Calcium-(Ca)Gehalte (% des Trockengewichtes) von Cladium mariscus von Mai bis November 1984.

Fig. 2. Contents of N, P, K, and Ca (% dry weight) in tissues of Cladium mariscus (from May to November, 1984)

bSp = basale Sprossteile - basal shoot parts
gBl = grüne Blätter - green leaves
tBSp = tote Blattspitzen - dead leaf tips
tBl = tote Blätter - dead leaves
tBSch = tote Blattscheiden - dead leaf sheaths
Sb = Sprossbasen - shoot bases
Rh = Rhizome - rhizomes
GW = Grobwurzeln - coarse roots
FW = Feinwurzeln - fine roots
Durchzogene Linie = ohne Bedachung, unterbrochene Linie = mit Bedachung
Continuous lines = without sheets, pecked lines = with sheets

Eine völlig von den skizzierten Verhältnissen abweichende Situation ergibt sich bei Calcium. Im Ca-Ernährungszustand war die Reihenfolge der unterirdischen Organe gerade umgekehrt wie bei N, P und K. Die geringsten Gehalte wiesen die Sprossbasen, die höchsten die unmittelbar mit der Bodenlösung in Kontakt stehenden Feinwurzeln auf, sodass sich von der Peripherie der Pflanze nach innen entsprechend der Reihenfolge Feinwurzeln/Grobwurzeln/Rhizome/Sprossbasen eine steile Konzentrationsabnahme ergab. Höher lagen zwar die Werte in den basalen Sprossteilen, deutlich niedriger aber wiederum in den Assimilationsorganen. Von den oberirdischen Fraktionen waren die toten Blattscheiden besonders calciumreich.

Jahreszeitliche Rhythmen zeigten sich sowohl bei den Wurzeln, deren Calcium-Gehalte von Frühjahr zum Spätherbst stetig anstiegen, als auch bei den oberirdischen Pflanzenteilen. Während die toten Blattspitzen und toten Blätter am Ca-ärmsten im Sommer waren, wiesen Sprossbasen und grüne Blätter zur gleichen Zeit die höchsten Ca-Gehalte auf; vor allem in den Blättern ist dieser Kurvenverlauf besonders akzentuiert.

Unterschiede zwischen den bedachten und nicht bedachten Probeflächen, die auf Auswaschungsverluste zurückzuführen wären, fehlten völlig (Stickstoff) oder waren gering: Sie traten bei Phosphor und Kalium nur in den toten Blattspitzen und toten Blättern, bei Calcium auch in den grünen Blättern auf.

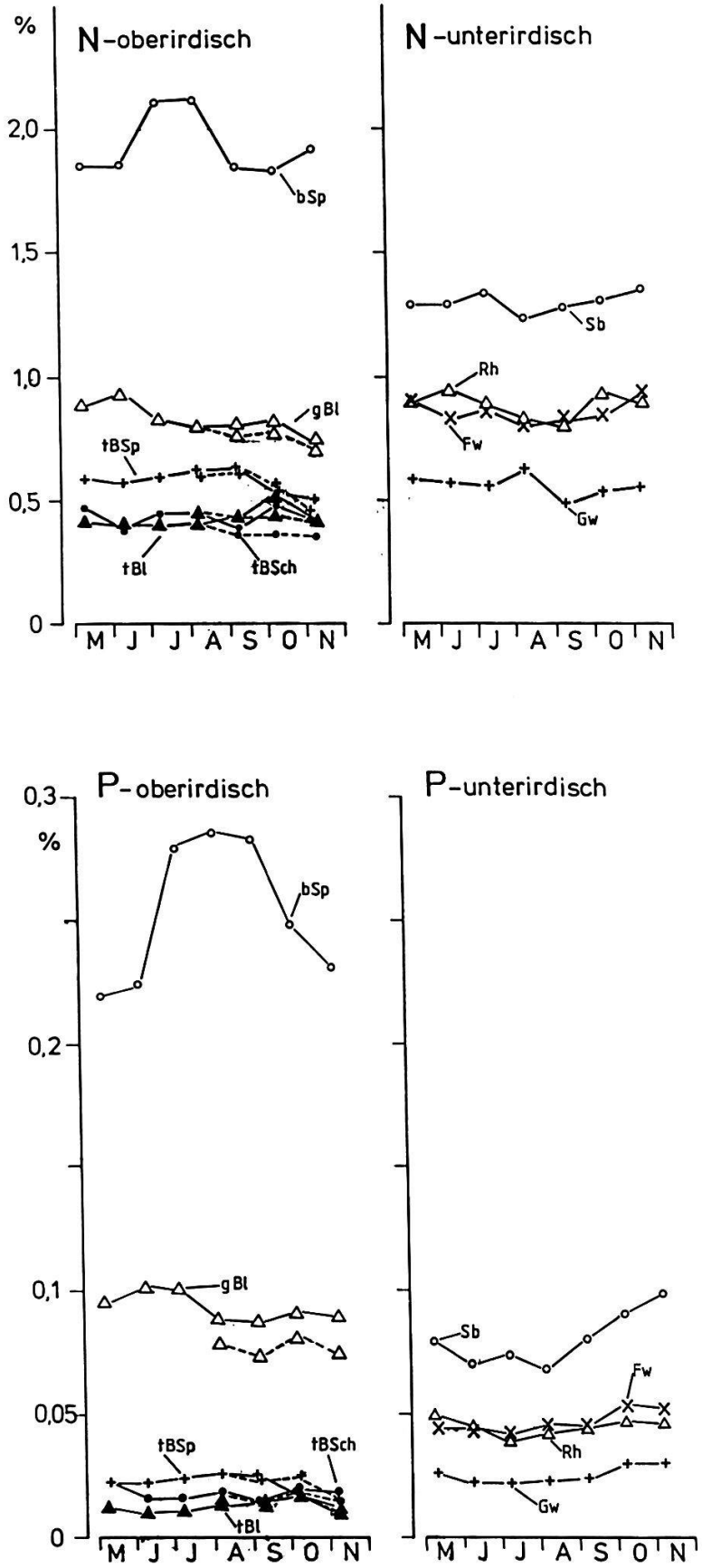
3.3. NAEHRSTOFFMENGEN

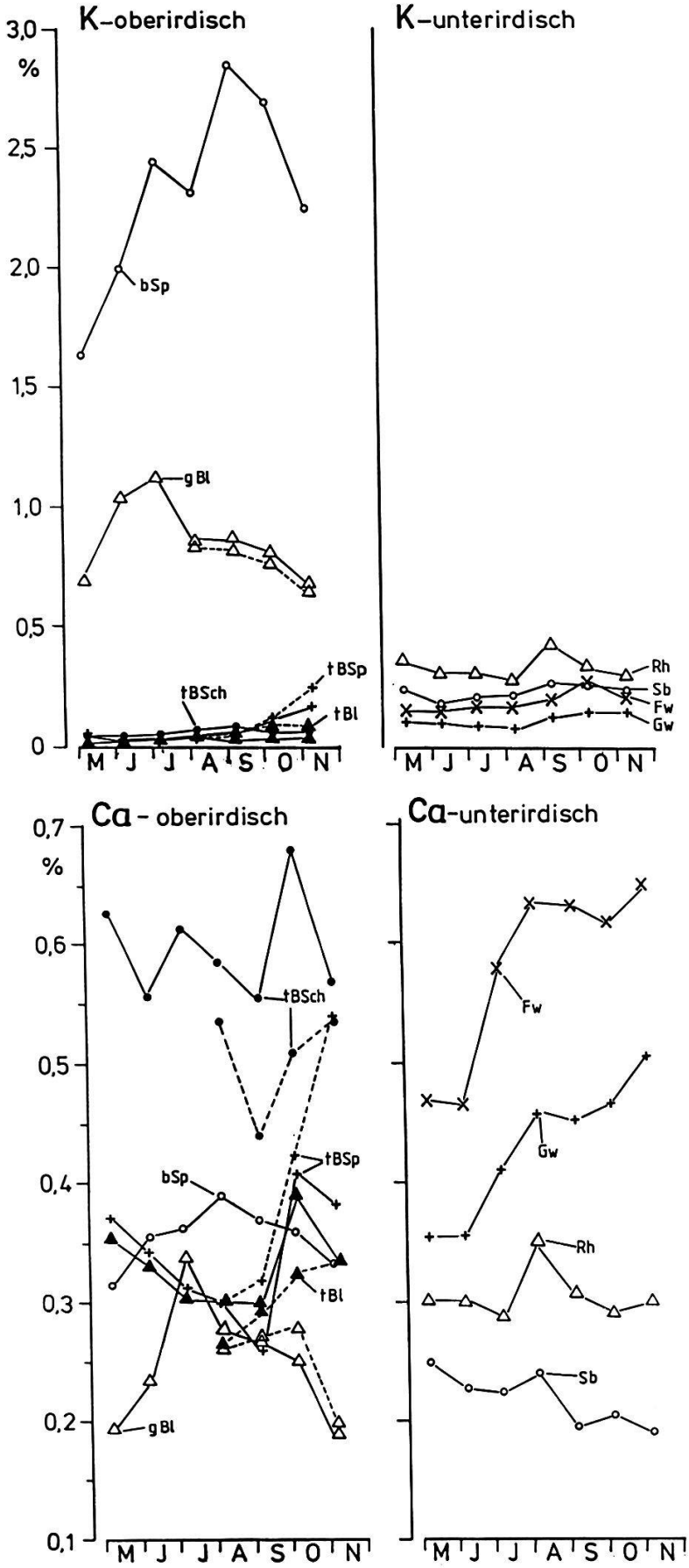
Der Verlauf der auf den Einzelspross bezogenen Nährstoffmengen folgt während der Untersuchungsperiode im wesentlichen demjenigen der Gewichtsanteile der einzelnen Kompartimente (Abb. 3). So waren N-, P- und

---

Abb. 3 (S. 318 und 319). Sprossbezogene Stickstoff-(N), Phosphor-(P), Kalium-(K) und Calcium-(Ca)Mengen von Cladium mariscus in mg Trockengewicht pro Spross (von Mai bis November 1984)

Fig. 3 (p. 318 und 319). Seasonal standing stock (mg per shoot dry weight) of N, P, K and Ca in Cladium mariscus (from May to November, 1984)


%
N-oberirdisch
N-unterirdisch
2,0
1,5
1,0
0,5
0
bSp
gBl
tBSp
tBl
tBSch
Sb
Rh
Fw
Gw
M J J A S O N
P-oberirdisch
P-unterirdisch
0,3
%
0,2
0,1
0,05
0
bSp
gBl
tBSp
tBSch
tBl
Sb
Fw
Rh
Gw
M J J A S O N


K-oberirdisch
K-unterirdisch
3,0
%
2,5
2,0
1,5
1,0
0,5
0
bSp
gBl
tBSp
tBSch
tBl
Rh
Sb
Fw
Gw
M J J A S O N
Ca - oberirdisch
Ca-unterirdisch
0,7
%
0,6
0,5
0,4
0,3
0,2
0,1
tBSch
tBSp
bSp
tBl
gBl
Fw
Gw
Rh
Sb
M J J A S O N

K-Gesamtmengen sowie die Teilbeträge der ober- und unterirdischen Fraktionen im August wegen der fehlerhaften Auswahl der Probeflächen ebenfalls zu niedrig. Sieht man von diesem Monat ab, so zeigten sich ausgeprägte Jahresgänge bei allen Mineralstoffen in den grünen Blättern mit einem Maximum im September; die Werte waren am Ende der Vegetationszeit immer wesentlich höher als zu Beginn. Antagonistisch dazu fällt der Anteil der basalen Sprossteile von Mai bis September und steigt dann bis zum Herbst wieder an; ähnlich, wenn auch weniger eindeutig, verhalten sich N-, P-, K- und Ca-Mengen der verholzten Sprossbasen und Rhizome (besonders Phosphor) sowie der Streufraktionen.
Sehr verschieden sind die Anteile der einzelnen Pflanzenkompartimente an der Gesamtmenge der jeweiligen Mineralstoffe. So befinden sich im Mittel aller Proben rund 60% der pflanzeneigenen Ca-Mengen in den abgestorbenen Teilen, während die Hauptmenge der am Standort schwer verfügbaren Elemente Phosphor und Kalium in den grünen Blättern und Sprossbasen konzentriert ist. Die oberirdische Streufraktion ist praktisch P- und K-frei. Stickstoff nimmt diesbezüglich eine Mittelstellung ein. Geringer sind die Differenzen bei den unterirdischen Organen: Rund ein Drittel der N-Gesamtmenge nehmen Grob-, Feinwurzeln, Rhizome und Sprossbasen ein; bei P beträgt dieser Anteil etwa ein Viertel bis ein Fünftel, bei K nur mehr 10-15% und damit weniger als die gewichtsmässig weit unbedeutenderen basalen Sprossteile.

4. DISKUSSION

4.1. ERNAEHRUNGSZUSTAND UND JAHRESZEITLICHER VERLAUF DER MINERALSTOFFGEHALTE

Kalkreiche Nassböden ausserhalb des Ueberschwemmungsbereichs eutropher Still- und Fliessgewässer sind arm an pflanzenverfügbaren Nährstoffen. Zwar sind die Gesamtgehalte organisch gebundenen Stickstoffs im vorliegenden Fall mit 2.5% hoch, die Mineralisationsraten dürften aber, verglichen mit ähnlichen Böden kalkoligotropher Kleinseggenrieder (LEON 1968, YERLY 1970) 1-2 g pro qm und Jahr kaum überschreiten. In sehr geringen Konzentrationen mögen auch Phosphor und Kalium den Pflanzenwur-

zeln zur Verfügung stehen; die nur einmalige und dehalb nicht repräsentative Bestimmung des austauschbaren P und K mit 5 bzw. 16 mg pro 100 g Trockengewicht ist hierfür ein Hinweis.

Auf solch armen und einseitigen, d.h. im vorliegenden Fall mit einem Ueberschuss an Ca^{2+}-Ionen belegten Böden sind grasartige Pflanzen im Vorteil, da sie die Aufnahme des Calciums zu hemmen und gleichzeitig diejenige der mangelhaft verfügbaren Mineralstoffe zu intensivieren vermögen (KINZEL 1982). So nehmen sie aus Kalkböden stets wesentlich mehr K^{+} als Ca^{2+} auf (HORAK und KINZEL 1971); einige Carex-Arten besitzen zudem offenbar ein besonders effizientes P-Aufnahmesystem (ATWELL et al. 1980).

Die Nährstoffspiegelwerte in ober- und unterirdischen Organen von Cladium mariscus düften diese zur Besiedlung von Extremstandorten geeigneten Strategien bestätigen: Die K-Gehalte sind in den grünen Blättern und Sprossbasen vier- bis fünfmal so hoch wie die Ca-Konzentrationen. Für eine umfassende Ca-Bremse des symplasmatischen Transportsystems in den unterirdischen Fraktionen (SPANSWICK 1976) könnten die zwar insgesamt höheren, aber in der Reihenfolge Feinwurzeln/Grobwurzeln/Rhizome/Sprossbasen kontinuierlich abnehmenden Ca-Gehalte sprechen. Dagegen ist das Konzentrationsgefälle der Mangelelemente Stickstoff, Phosphor und Kalium umgekehrt: Die P-Gehalte nehmen von den Grobwurzeln über Rhizome, Sprossbasen zur grünen Blattfraktion um das dreifache zu.

Trotz ihrer offenbar besonders effizienten Aufnahmesysteme sind die NPK-Konzentrationen in den Blattorganen der Grasartigen in der Regel immer niedriger als bei dikotylen Pflanzen (KINZEL 1982). Zwischenartlich variieren sie aber je nach Produktivität und Standortsverhältnissen beträchtlich. So sind NPK-Spiegelwerte von Cladium mariscus bezogen auf den Augustwert der grünen Blätter (N = 0.8%, P = 0.09%, K = 0.9% TG) im Vergleich mit Cyperaceen auf nährstoffreichen Böden sehr niedrig (in der Reihenfolge N/P/K z.B. Carex lacustris nach BERNARD und SOLSKY 1977: 1.7/0.17/1.4%; Carex acutiformis nach PFADENHAUER und LÜTKE TWENHÖVEN 1986: 1,2/0.18/1.0%, Carex aquatilis nach CHAPIN et al. 1975: 2.1/0.15/1.24%) und ähneln am ehesten denjenigen der (ebenfalls auf kalkoligotrophem Niedermoor wachsenden) Cyperacee Schoenus ferrugineus (nach GANZERT und PFADENHAUER 1986: 1.2/0.04/0.9% TG). Im Vergleich zu dieser mit rund 160 g pro qm Produktion an oberirdischer Phytomasse (Mai-Juli) ist der Zuwachs der Cladium-Sprosse mit 369 g (Mai-September) deutlich höher, erreicht aber keinesfalls die Werte von eutrophen Grosseggen- und Röh-

richtbeständen (meist über 500 g pro qm und Jahr, vgl. SIEGHARDT 1973, BARADZIEJ 1974, MASON und BRYANT 1975 u.a.).
Die Schwankungen der Nährstoffgehalte der einzelnen Fraktionen folgen im wesentlichen dem von anderen Pflanzen bekannten Schema (BAUMEISTER und ERNST 1978): Nach einem Maximum zu Beginn der Vegetationszeit sinken sie in den grünen Blättern mit zunehmender Phytomasse (Verdünnungseffekt) bis September. Nach Beendigung des Wachstums der oberirdischen Organe bleiben die N- und P-Gehalte konstant, während K- und besonders Ca-Gehalte weiter drastisch fallen. Inwieweit hierfür Rückverlagerungen aus den lebenden Geweben und Auswaschungsverluste verantwortlich sind, wird im nächsten Abschnitt diskutiert. Von allen Fraktionen die höchsten Mineralstoffgehalte und den ausgeprägtesten Jahresgang weisen jedoch die basalen Sprossteile mit ihrem hohen Anteil an meristematischen Geweben auf. Die N-, P-, K- und Ca-Konzentrationen kulminieren hier zum Zeitpunkt der höchsten Wachstumsrate der Blätter (Juli, August). Offenbar bildet sich durch intensive Aufnahme und gleichzeitige Bereitstellung von Nährstoffen aus Rhizomen und Sprossbasen ein Ueberhang, dessen Abbau ausser bei K erst im September abgeschlossen ist.

4.2. BILANZ

Aus den Nährstoffvorräten der einzelnen Fraktionen lässt sich in Anlehnung an WERNER (1980) der externe und interne Nährstoffumsatz berechnen (Abb. 4). Interne Verlagerungen ergeben sich aus der Summe aller Abnahmen zwischen den Entnahmezeitpunkten (ausser August mit wahrscheinlichem

---

Erläuterungen zu Abb. 4 (S. 323)

a = Aufnahme aus dem Boden - uptake from the soil
b = oben: Bedarf der gesamten Pflanze - above: supply of total plant
unten: interne Bereitstellung - below: internal preparation
c = Bedarf der Kompartimente - supply of resp. compartments
d = Aenderung der Vorräte der Kompartimente zwischen Mai und November - in- resp. decrease of nutrient stock of the compartment between May and November
e = Bereitstellung der Kompartimente - preparation of the compartments
f = Verluste durch Streu- und Auswaschung - losses by litter production and leaching

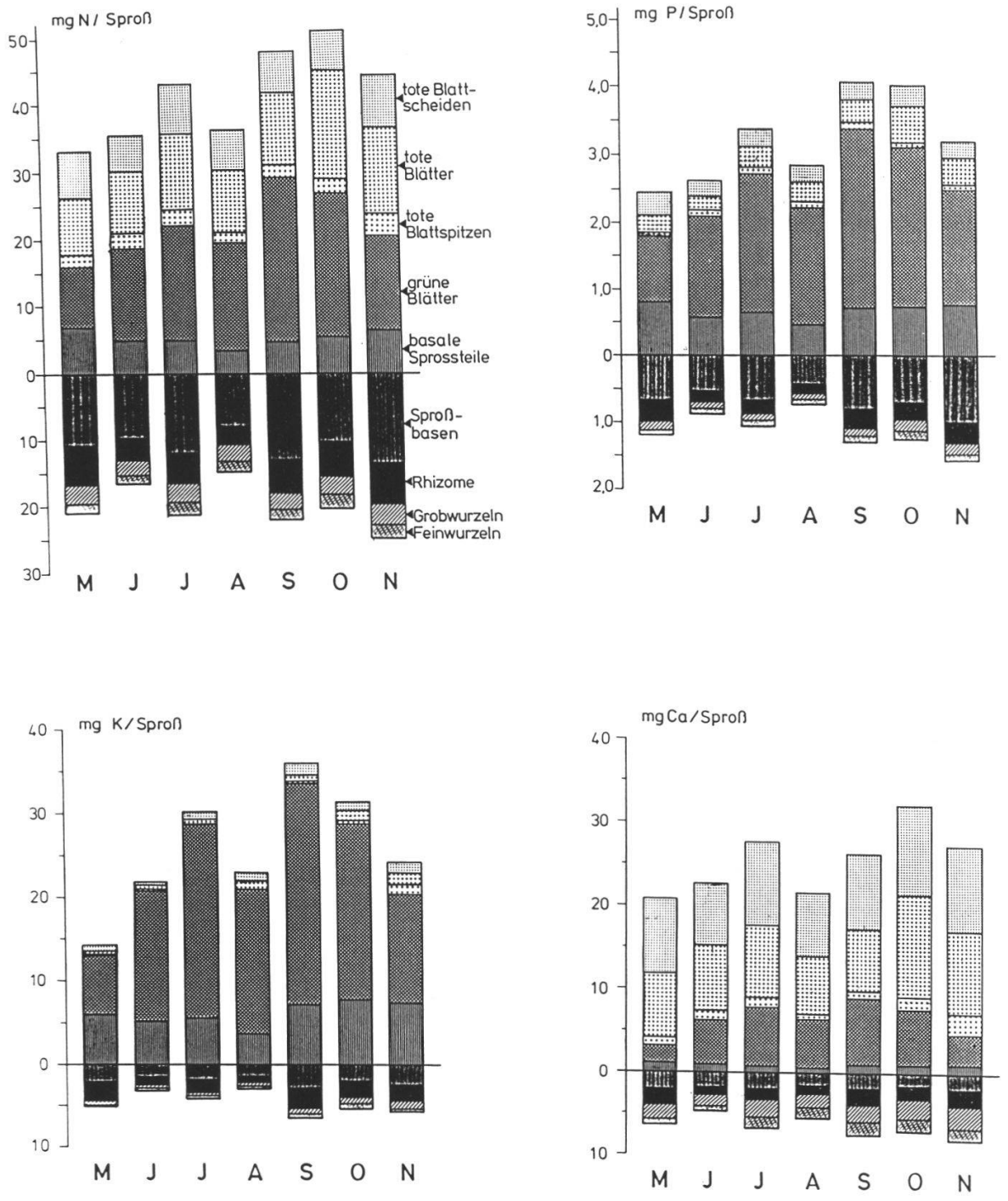


Abb. 4. Nährstoffbilanz von Cladium mariscus für Mai bis November 1984, berechnet aus den Differenzen von Zu- und Abnahmen in den Kompartimenten

Fig. 4. Seasonal nutrient turnover of Cladium mariscus, calculated from differences of in- and decreases in the compartments.

Probenahmefehler, vgl. Abschnitt 3.1.); dabei sind die Differenzen in der grünen Blattfraktion (September- minus Novemberwert) abzüglich Verlust durch Streubildung und Auswaschung als herbstliche Retranslokation, diejenige der basalen Sprossteile und der unterirdischen Organe (meist Mai- minus Juniwert) als Bereitstellung für die Entwicklung der Blätter zu deuten. Die Zunahme der Nährstoffmengen in den Fraktionen entsprechen ihrem Nährstoffbedarf, der z.T. durch interne Bereitstellung, z.T. durch Aufnahme aus dem Boden gedeckt wird (Abb. 4: Zahlen in runden Klammern). Letztere errechnet sich aus der Differenz zwischen Bedarf und Bereitstellung. Die Zahlen in den Rechtecken der Pflanzenteile geben die Aenderung der Vorräte zwischen Mai und November an. In der Regel steigen diese entsprechend des Phytomassezuwachses der grünen Blätter beträchtlich. Ergab sich für ein Kompartiment eine Nährstoffabnahme, die höher war als die Aufnahme durch dasselbe Kompartiment, so wurde letztere entsprechend nach oben korrigiert (Abb. 4: Zahlen in eckiger Klammer).
Bei dieser Art der Berechnung bleiben eine Reihe ungelöster Probleme. Erstens ist der Nährstoffverlust durch Streubildung der unterirdischen Organe nicht erfasst und am natürlichen Standort auch kaum ausreichend sicher bestimmbar. Ihn müssten zusätzliche Nährstoffaufnahmen kompensieren. Zweitens ist die Heterogenität der unterirdischen Fraktionen so hoch, dass die (z.T. statistisch sicherbaren) Unterschiede zwischen den Phytomassen der Erntetermine auch auf kleinräumige Streuungen im Bestand zurückgeführt werden können und nicht zwangsläufig, so wie bei der Bilanzierung in Abb. 4 angenommen, Auf- bzw. Abbauprozessen entsprechen. Ein Beispiel sind die niedrigen Augustwerte, die die (an oberirdischen Organen deutlich ablesbare) kontinuierliche Entwicklung unterbrechen. Drittens sind die Bilanzen einzelner Fraktionen nicht ausgeglichen (basale Sprossteile, Ca-Aufnahme in den grünen Blättern), wofür ausser den erwähnten hohen Streuungen auch solche Stofflüsse innerhalb der Pflanze verantwortlich sind, die durch die 4-wöchentlichen Probenahmen nicht erfasst werden konnten. Viertens sind Ab- und Zunahme von Nährstoffmengen der Kompartimente nicht selten zeitlich gegeneinander versetzt und deshalb nur durch sehr differenzierte, phänologisch bestimmte Erntezeitpunkte erfassbar (WERNER 1980). So entspricht dem Rückgang in den grünen Blättern im Herbst kein synchroner Stoffgewinn in den unterirdischen Organen, wie aus Abb. 3 unschwer zu erkennen ist; würde man deshalb nur die Differenzen zwischen September und November bilanzieren, ergäben sich schwer interpretierbare Fehlbeträge (Abnahme >Zunahme; vgl. PFADENHAUER und LÜTKE TWENHÖVEN 1986).

Trotz aller Einschränkungen lässt sich aus Abb. 4 ein interner Stoffkreislauf für Stickstoff, Phosphor und Kalium nachweisen, dessen Effizienz, ausgedrückt als Verlagerung in Prozent der Septembervorräte in der grünen Blattfraktion, von Ca mit 0% über N 5%) und K (13%) zu P (15%) ansteigt. Berücksichtigt sind nur die Bereitstellungen des genannten Kompartiments während des herbstlichen Rückgangs der lebenden oberirdischen Phytomasse. Zählt man noch die Abgaben der baselen Sprossteile und der unterirdischen Organe hinzu, so erhält man den gesamten internen Umsatz, dessen prozentualer Anteil am Bedarf der ganzen Pflanze (Ca: 14%, K: 31%, N: 32%, P: 57%) ebenfalls die besondere Bedeutung des Phosphors für die Ernährungssituation der Pflanze herausstreicht. Die Verluste (externer Stoffkreislauf) sind mit 15% (K), 20% (P), 38% (N) und 123% (Ca: Einlagerung in absterbende Blattorgane) relativ hoch, wobei die Streubildung mit Beträgen zwischen rund 30 (P, K) und 76 (Ca) bzw. 90% (N) und die Auswaschung lediglich mit 20-30% beteiligt sind (nur P, K und Ca). Letztere ist vermutlich wegen des sklerenchymreichen, stark kutikularisierten Blattmaterials geringer als bei Molinia (MORTON 1977) oder Schoenus ferrugineus (GANZERT und PFADENHAUER 1986). Im Vergleich mit den Ergebnissen von anderen Helophyten armer Standorte sind aber die Anteile herbstlich rückverlagerter Mineralstoffe bei Cladium mariscus unerwartet gering. Es ist somit nicht auszuschliessen, dass unter den rezenten klimatischen Verhältnissen Schneidbinsenrieder wie der untersuchte Bestand aus nährstoffökologischen Gründen steril bleiben. Die offenbar niedrige Gebrauchseffizienz wäre dann ein Hinweis auf höhere Nährstoffbedürftigkeit der Pflanze, als gemeinhin auf Grund ihres gegenwärtigen Vorkommens angenommen wird.

ZUSAMMENFASSUNG

In einem Schneidbinsenbestand auf kalkreichem Niedermoor im oberbayerischen Alpenvorland wurden von Mai bis November 1984 Stickstoff-, Phosphor-, Kalium- und Calciumgehalte in lebenden (grüne Blätter, basale Sprossteile) und toten oberirdischen (tote Blattspitzen, tote Blätter, tote Blattscheiden) sowie in unterirdischen Organen (verholzte Sprossbasen, Rhizome, Grob- und Feinwurzeln) bestimmt und unter Zuhilfenahme der mittleren Sprosszahl in Nährstoffmengen pro Spross umgerechnet. Zur Ermittlung von Auswaschungsverlusten dienten parallele Probeentnahmen unter PVC-bedachten Flächen. Zu- bzw. Abnahmen der Vorräte in den einzelnen Kompartimenten zwischen den Probenahmeterminen erlaubten, externe und interne Stoffumsätze für den Untersuchungszeitraum zu berechnen. Die oberirdische lebende Phytomasse erreichte erst im September ihren Höchststand. Die Absterberate der grünen Blätter im Herbst wurde durch

den synchronen Zuwachs toter Masse kompensiert. Die oberirdische Produktion betrug 369 g pro m^2 (Mai-September). Die Nährstoffgehalte sind in allen lebenden Fraktionen ausser in den basalen Sprossteilen im Vergleich zu Helophyten eutropher Standorte sehr gering und unterliegen den üblichen jahreszeitlichen Veränderungen. Der Verlauf der Nährstoffmengen von Mai bis November folgt im wesentlichen demjenigen der Gewichtsanteile der Kompartimente. Bemerkenswert sind die sehr niedrigen P- und K-Mengen der Streu. In der Bilanz ergeben sich nur geringe Anteile herbstlicher Retranslokationsvorgänge am Stoffumsatz; 5, 15 bzw. 13% der maximalen NPK-Vorräte in den grünen Blättern werden verlagert. Der Verlust durch Streu und Auswaschung ist bei P, K und Ca hoch. Der Anteil des gesamten internen Stoffkreislaufs am Bedarf der ganzen Pflanze ist bei Phosphor mit 57% am grössten. Die Ergebnisse werden hinsichtlich Methodik der Bilanzierung und Standortsansprüche von Cladium mariscus diskutiert.

SUMMARY

Seasonal changes in biomass and nitrogen, phosphorus, potassium and calcium concentration of Cladium mariscus (L.) Pohl from a calcareous fen in the foothills of the Bavarian Alps were documented for the live (green leaves, basal shoot parts) and dead (brown leaves and leaftips, dead leaf sheaths) aboveground as well as belowground (lignified shoot-bases, rhizomes, coarse and fine roots) plant compartments. By measuring shoot density results were expressed as nutrient content per shoot. Additional harvests were made on plots covered by polyethylene sheets in order to determine leaching losses. Changes in the nutrient pools of respective plant compartments between the harvests were used to calculate external and internal turnover rates.
Peak aboveground biomass was reached in September, with a production of 369 g m^{-2} since May. Beside the basal shoot parts all living plant fractions showed very low nutrient concentrations compared to helophyts from eutrophic sites. The seasonal pattern of nutrient standing stock of respective compartments results mostly from changes in biomass. Nutrient retranslocation in autumn is small compared to the total turnover rates; only 5%, 15% and 13% of peak nitrogen, phosphorus and potassium standing stock respectively, were retranslocated out of the leaves. High nutrient losses by litter production and leaching can be established for phosphorus, potassium and calcium. With 57%, phosphorus, however, shows the highest portion of internal nutrient translocation, compared to the nutrient requirement of the plant. The results were discussed with regard to the methods of turnover calculations and the habitat demands of Cladium mariscus.

LITERATUR

ATWELL B.J., VEERKAMP M.T., STUIVER B. und KUIPER P.J.C., 1980: The uptake of phosphate by Carex species from oligotrophic to eutrophic swamp habitats. Physiol.Plant. **49**, 487-493.

BARADZIEJ E., 1974: Net primary production of two marsh communities near Ispina in the Niepotomice Forest (Southern Poland). Ekol.Pol. **22**, 145-172.

BAUMEISTER W. und ERNST W., 1978: Mineralstoffe und Pflanzenwachstum. Fischer, Stuttgart/New York. 416.

BERNARD J.M. und SOLSKY B.A., 1977: Nutrient cycling in a Carex lacustris wetland. Can.J.Bot. **55**, 630-638.

BREMNER J.M., 1960: Determination of nitrogen in soil by the Kjeldahl method. J.Agr.Sci. **55**, 11-33.

CHAPIN F.S. III, CLEVE K.V. und TIESZEN L.L., 1975: Seasonal nutrient dynamics of tundra vegetation at Barrow, Alaska. Arctic and Alpine Research **7**, 209-226.

CONVAY V.M., 1936: Studies in the autecology of Cladium mariscus. Part I: Structure and development. New Phyt. **35**, 177-204.

CONVAY V.M., 1938: Studies in the autecology of Cladium mariscus. Part IV: Growth rates of the leaves. New Phyt. **37**, 254-278.

ERNST W.H.O., 1983: Oekologische Anpassungsstrategien an Bodenfaktoren. Ber.Dtsch.Bot.Ges. **96**, 49-71.

GANZERT Chr. und PFADENHAUER J., 1986: Seasonal dynamics of shoot nutrients in Schoenus ferrugineus (Cyperaceae). Holarctic Ecol.(in press).

GÖRS S., 1975: Das Cladietum marisci All. 1922 in Süddeutschland. Beitr. naturk.Forsch.Südw.-Dtl. **34**, 103-123.

HAFSTEN U., 1965: The norwegian Cladium mariscus communities and their post-glacial history. Acta Univ.Bergen.Ser.Math.Nat. **4**, 55 S.

HORAK O. und KINZEL H., 1971: Typen des Mineralstoffwechsels bei den höheren Pflanzen. Oesterr.Bot.Z. **119**, 475-495.

KINZEL H., 1982: Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. Ulmer, Stuttgart. 534 S.

LEON R., 1968: Balance d'eau et d'azote dans les prairies à litière des alentours de Zürich. Veröff.Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich, **41**, 2-67.

MASON C.F. und BRYANT R.J., 1975: Production, nutrient content and decomposition of Phragmites communis Trin. and Typha angustifolia L. J.Ecol. **63**, 71-95.

MORTON A.J., 1977: Mineral nutrient pathways in a Molinietum in autumn and winter. J.Ecol. **65**, 993-999.

MURPHY J. und RILEY J.P., 1962: A modified single solution method for determination of phosphate in natural waters. Anal.Chem.Acta **27**, 31-36.

PFADENHAUER J. und RINGLER A., 1984: Aufgaben der Geobotanik in der Umweltforschung am Beispiel der Moore. Landschaft+Stadt **16**, 200-210.

PFADENHAUER J. und LÜTKE TWENHÖVEN F., 1986: Nährstoffökologie von Molinia coerulea und Carex acutiformis auf baumfreien Niedermooren des Alpenvorlandes. Flora (im Druck).

SIEGHARDT H., 1973: Strahlungsnutzung von Phragmites communis. In: ELLENBERG H. (Hrsg.), Oekosystemforschung. Springer, Berlin/Heidelberg/New York. 79-86.

SPANSWICK R.M., 1976: Symplasmatic transport in tissues. In: LUETTGE U. und PITMAN M.G. (Hrsg.), Encyclopedia of Plant Physiology. II. Transport in plants. II/B, 35-53.

WERNER W., 1983: Untersuchungen zum Stickstoffhaushalt einiger Pflanzenbestände. Scripta Geobotanica **16**, 95 S.

YERLY M., 1970: Ecologie comparée des prairies marécageuses dans les Préalpes de la Suisse occidentale. Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel,Zürich 44. 119 S.

Adresse der Verfasser: Prof. Dr. Jörg Pfadenhauer
Lehrgebiet Geobotanik der TU München
D-8050 Freising-Weihenstephan
Dipl. Ing. Ursula Eska
Wirtsgasse la
D-8260 Mühldorf/Inn