©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tuexenia 8: 149–161. Göttingen 1988.

Ökologische Untersuchungen an der Verschiedenblättrigen Kratzdistel (Cirsium helenioides [L.] Hill) in Oberfranken

Teil II: Heterophyllie und Standort

– Almut Weiskopf, Maria Romstöck, Albert Reif, Ernst-Detlef Schulze –

Zusammenfassung

Die Verschiedenblättrigkeit bei *Cirsium helenioides* ist deutlich abhängig vom Nährstoffgehalt des Standorts: Bei guter Nährstoffversorgung, die eng mit dem pH-Wert gekoppelt ist, werden vermehrt Sprosse mit fiederspaltigen Blättern angelegt. Ein enger Zusammenhang besteht außerdem zwischen der Wuchshöhe und der reproduktiven Aktivität der Distel einerseits und der Stickstoffversorgung andererseits.

Dieser maßgebliche Einfluß der Nährstoffversorgung auf die Phänologie von *Cirsium helenioides* bestätigte sich auch bei der Analyse des N-Speichergehalts in Rhizomen und Grobwurzeln sowie bei der Auswertung von Düngeversuchen: An Standorten, an denen die N-Speicherkapazität der Rhizome und Grobwurzeln bezogen auf das Trockengewicht am höchsten war, wurden mehr höherwüchsige, zahlreiche Blütenköpfe ausbildende, fiederspaltige Sprosse entwickelt, als an Standorten, an denen weniger Stickstoff gespeichert werden konnte. Düngungsversuche an Beständen mit überwiegend ganzrandigen Sprossen führten bereits nach einem Jahr zu einer vermehrten Ausbildung fiederspaltiger Sprosse.

Abstract

In Oberfranken (southeast Germany), the leafshape of Melancholy Thistle (*Cirsium helenioides*) can be related to the nutrient supply of the different sites: On nutrient-rich sites, the proportion of shoots with pinnatified leaves is relatively high, whereas, on nutrient-poor sites only shoots with entire leaves occur. There is a good correlation between size of shoots and number of flower heads with the nutrient supply of the sites.

This dominant influence of nutrient supply governing the heterophylly and phenology of the thistle could also be shown (1) by analysing the nitrogen content of rhizoms and large roots; and (2) in fertilizing experiments: Shoots from more fertile sites had relatively high nitrogen content in rhizomes and roots, and were correlated with an increase of height and with more flowerheads and pinnatified leaves, compared to poorer sites. Fertilization experiments of populations with 100 percent entire leaves resulted in a high proportion of pinnatified leaves after one year.

Einleitung

Cirsium helenioides (L.) Hill (= *C. heterophyllum* (L.) Hill), die Verschiedenblättrige Kratzdistel oder Alantdistel (Familie *Asteraceae*), ist eine bis ca 1.50 m hohe perennierende Staude mit zylindrischem, ausläuferbildendem Rhizom (Abb. 1). Auffallend ist die Heterophyllie der Laubblätter: es finden sich (1) ungeteilte (Abb. 2) und (2) tief fiederspaltige (Abb. 3) Blattformen. Sprosse mit ungeteilten Blättern besitzen in der Regel nur 0 bis 3 Blütenköpfe, von denen meist nicht alle (oft gar keine) die Fruchtreife erreichen. Die fiederteiligen Pflanzen tragen oft 3 bis 8 Blütenköpfe, von denen mindestens die Hälfte ausreift.

Pflanzensoziologische Untersuchungen legen einen Zusammenhang zwischen der Nährstoffversorgung des Standortes und der Fiederspaltigkeit der Blätter nahe (vgl. Teil I): An Standorten, wo die Distel ihre volle Vitalität nicht erreicht, finden sich relativ wenige fertile Sprosse (Abb. 4); auch herrschen hier Individuen mit ganzrandigen Blättern vor, während bei "optimalen" Bedingungen die fiederspaltige Blattform überwiegt (Abb. 5). Diese Befunde weisen auf äußere, standortbedingte Faktoren hin, die die Fiederspaltigkeit der Blätter entscheidend beeinflussen. Durch die vergleichende Analyse der Nährstoffgehalte der unterirdischen Speicherorgane sowie durch Düngeversuche kann der Einfluß unterschiedlich guter Nährstoffversorgung weiter untersucht werden.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Methoden

1. Analyse der unterirdischen Pflanzenteile

Zur Quantifizierung des der Pflanze in Rhizomen und Grobwurzeln zur Verfügung stehenden Stickstoff- und Kohlenhydratspeichers wurden an 6 ausgewählten Standorten Proben von Rhizomen und Wurzeln entnommen. Die Auswahl der Probeflächen für die Analyse der unterirdischen Pflanzenteile gründet sich auf die Ergebnisse der pflanzensoziologischen Bearbeitung. Die Vegetation der Probeflächen sollte die pflanzensoziologische und standörtliche Amplitude von *Cirsium helenioides* repräsentieren. Ausgewählt wurden Standorte, die in Bezug auf Bestandesstruktur und die ELLENBERG'schen Zeigerwerte (1974) für Stickstoff, Feuchte und Reaktion als "Optimal-" bzw. "Marginalstandorte" anzusehen sind.



Abb. 1: Verschiedenblättrige Distel (*Cirsium helenioides*).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at



Abb. 2: *Cirsium helenioides*-Bestand einer Mähwiese. Wiederaustrieb der ausschließlich ganzrandigen Sprosse nach der Mahd.



Abb. 3: Fiederspaltige Sprosse von *Cirsium helenioides* kurz vor der Blüte.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

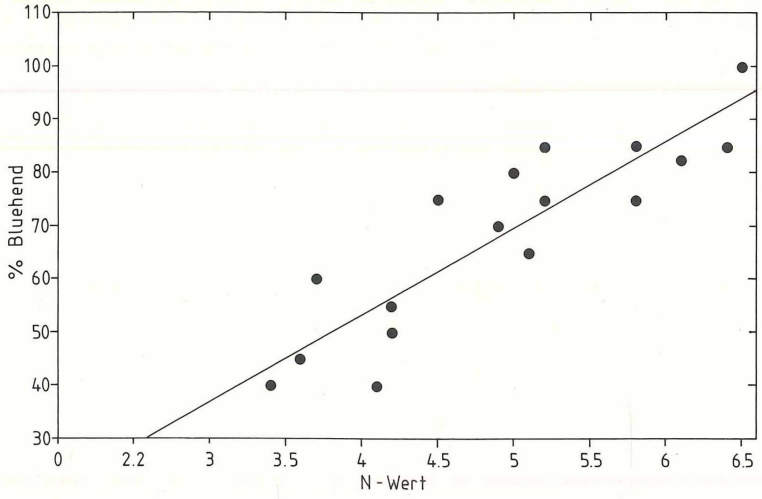


Abb. 4: Abhängigkeit der Vitalität, hier ausgedrückt als mittlerer prozentualer Anteil blühender Sprosse der einzelnen Gesellschaften mit *Cirsium helenioides*, vom durchschnittlichen Nährstoffwert (ELLENBERG 1974). r = 0.90, s = 8.3. An nährstoffreicheren Standorten (hohe N-Werte) finden sich signifikant mehr blühende Sprosse.

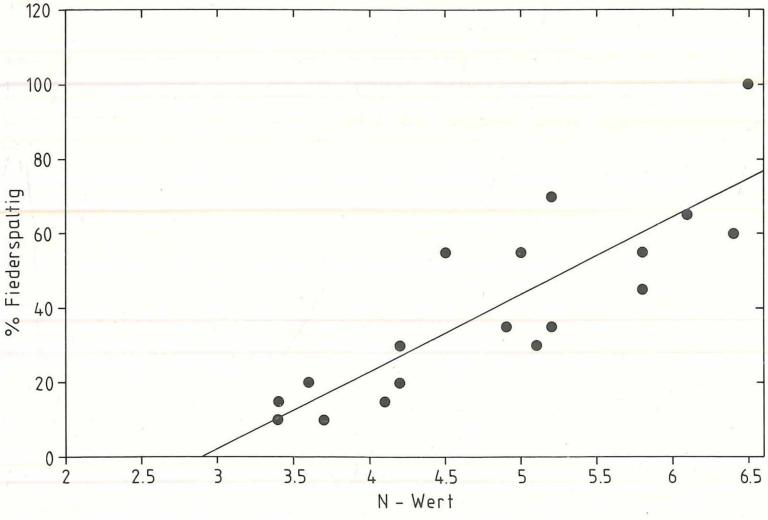


Abb. 5: Abhängigkeit des mittleren prozentualen Anteiles von Sprossen mit fiederspaltigen Blättern bei den verschiedenen Gesellschaften vom durchschnittlichen Nährstoffwert (ELLENBERG 1974). r = 0.85, s = 13.4. Auf relativ nährstoffreichen Standorten (höhere N-Werte) sind fiederspaltige Sprosse signifikant häufiger.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Die Probennahme erfolgte Ende Oktober/Anfang November nach dem völligen Absterben der oberirdischen Pflanzenteile von *Cirsium helenioides* und der angenommenen Verlagerung der Speicherstoffe in Rhizome und Speicherwurzeln. In einem Vorversuch wurden zur Abschätzung von Umfang und Verzweigungsmuster des Wurzelsystems Grobwurzeln (> 1 mm Durchmesser) und Rhizome aus einem 0.50 X 0.30 X 0.25 m großen Rasenstück freipräpariert. Die stark netzartige Struktur des Rhizomsystems, die durch die sternförmige Verzweigung der Rhizomausläufer im Bereich der oberirdischen Sprosse entsteht, macht eine Isolation von vollständigen Einzelindividuen unmöglich. Mit Hilfe eines zylindrischen Probennehmers (Format: Radius = 10 cm, Höhe = 20 cm) wurden pro Standort nach einem quadratischen Raster (Viereck mit 4 Quadranten und 9 Schnittpunkten) neun Bodenwurzelproben (also jeweils an den Schnittpunkten) entnommen. Der Rasterabstand betrug zwischen 2 und 4 m. Der Probennehmer wurde genau über der Position eines Distelsprosses (an den liegengebliebenden toten Blättern und Stengeln zu erkennen) eingestochen, der einem der 9 Rasterpunkte am nähesten lag. Das Raster wurde dabei so gelegt, daß Randzonen der Verbreitung ebenso Berücksichtigung fanden wie im Zentrum der *Cirsium helenioides*-Herde gelegene Flächen. Durch dieses Vorgehen sollte erreicht werden, daß die Hauptmenge der unterirdische Biomasse des jeweiligen Sprosses durch die Probennahme erfaßt wird und somit Beziehungen zwischen Sproß und Wurzel erstellt werden können.

Die Isolierung der unterirdischen Pflanzenteile aus den Bodenwurzelproben erfolgte bei 5 Grad Celsius im Labor. Rhizomstücke und Grobwurzeln der Distel wurden freipräpariert, getrocknet und pulverisiert. Die Feinwurzeln blieben dabei unberücksichtigt - es erwies sich als zu schwierig, sie von den Wurzeln der anderen Arten sowie von totem Material abzutrennen. Die C/N-Analyse erfolgte mit einem Nitrogen-Analyser (CARLO ERBA, STRUMENTATIONE, MILANO).

2. Düngeversuch

In Düngeversuchen wurde die Heterophyllie größerer Distelbestände im Fichtelgebirge experimentell untersucht. Der eine der beiden ausgewählten Bestände, eine *Calthion*-Wiese, wird als Wiese genutzt und in der Regel im Frühsommer gemäht. Der überwiegende Teil der Sprosse der Distel ist hier ganzrandig. Ein möglichst homogen erscheinender Teil dieser Wiese wurde schachbrettartig in 8 quadratische, zwei mal zwei Meter große Flächen unterteilt. Zwischen den einzelnen Flächen befanden sich jeweils 1 m breite Streifen als Randbereiche. Von den 8 Probeflächen wurden jeweils 4 zu düngende Flächen und 4 Kontrollflächen schachbrettartig ausgewählt. Vier dieser Flächen wurden am 7.5.86 mit 58 g NPK-Volldünger ("Blaukorn") pro Quadratmeter erstmalig gedüngt, das entspricht einer Menge von 11.6 Zentner pro Hektar. Dieselben Flächen wurden am 22.7.86 nochmals mit 125 g/qm (= 25 Zentner pro Hektar) nachgedüngt. Am 24.6.87 wurde die oberirdische Biomasse der insgesamt 8 Probeflächen, jeweils fraktioniert in Blätter, Stengel und Blütenköpfe der ganzrandigen und der fiederspaltigen Individuen, abgeerntet und das jeweilige Trockengewicht bestimmt. Mit Hilfe des U-Tests nach WILCOXON, MANN und WHITNEY (in SACHS 1984) wurden die Stichproben verglichen.

Aus dem anderen, sehr homogenen Bestand bei Oberwarmensteinach (640 m) mit ausschließlich ganzrandigen Disteln wurden insgesamt 3 Probeflächen ausgewählt (je 3.14 qm) und abgestuft mit NPK-Volldünger gedüngt (1986 je zweimal gedüngt mit 320, 640 und 960 kg/ha). Anfang Juli 1987 erfolgte eine qualitative Erhebung bezüglich der Fiederspaltigkeit.

Ergebnisse

1. Morphologische Beobachtungen

1.1. Phänologie von *Cirsium helenioides*

Als Anpassung an eine kurze Vegetationsperiode in den ursprünglichen, durch boreale Klimabedingungen ausgezeichnten Lebensräumen läuft die phänologische Entwicklung bei *C. helenioides* im Gegensatz zu anderen *Cirsium*-Arten äußerst rasch ab (Abb. 6). An den Standorten des Fichtelgebirges begann während der Vegetationsperioden 1982–1985 der Aus-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

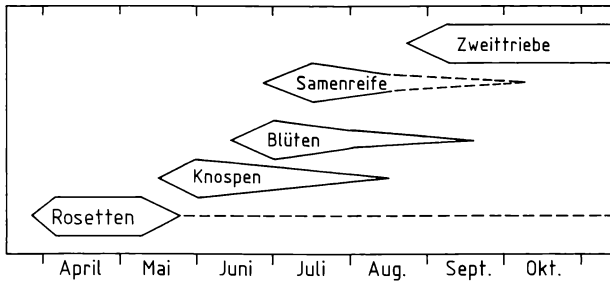


Abb. 6: Phänologie von *Cirsium helenioides* im Jahresgang.

trieb der Sprosse Mitte bis Ende April. Die Knospenbildung setzt kurz nach dem Erscheinen der ersten Blätter noch vor dem Längenwachstum der Triebe im Innern der Rosette ein (Anfang bis Mitte Mai).

Längenwachstum der Sprosse und Knospenwachstum verlaufen parallel; die anfänglich in dichtem Verbund angelegten Knospen entfernen sich dadurch voneinander. Beim Aufblühen der jetzt am Ende jeder Verzweigung einzeln stehenden Knospen ist die endgültige Höhe des Sprosses erreicht. Das Längenwachstum des Seitentriebs unterbleibt bei Knospen, die von der Pflanzen abgestoßen werden. Fruchtende Pflanzen findet man ab Mitte Juli. Bald darauf trocknen Blütensprosse und Blätter vollständig ab. Im Spätsommer und Herbst werden neue, ausschließlich ganzrandige, einzeln stehende Blätter ausgebildet, die allein der Assimilatversorgung der Speicherorgane dienen. "Rosetten" und Blühsprosse treten nicht mehr auf. Im Spätherbst sterben alle oberirdischen Teile der Pflanzen ab.

1.2. Variabilität in der Wuchsform von *C. helenioides*

Aus dem Rhizomgeflecht der perennierenden C. helenioides treiben jährlich neu Einzelblätter und Blattrosetten aus. *C. helenioides*-Bestände stellen demnach Klone dar, deren Abgrenzung zueinander aus oberirdischen Teilen nicht hervorgeht. Diese oberirdischen Pflanzenteile weisen ein hohes Maß an Heterogenität auf. Auffälligstes Kennzeichen dieser Heterogenität ist die unterschiedliche Form des Blattschnitts: Die Art bildet sowohl ganzrandige als auch fiederspaltige Blätter aus. Während fiederspaltige Blätter nur bei Rosetten auftreten, die in jedem Fall einen generativen Sproß erwarten lassen, bleibt ein Teil der Rosetten mit ganzrandigen Blättern rein vegetativ. Sprosse, die sich in der Blattform deutlich unterscheiden, können in unmittelbarer Nachbarschaft ein und demselben Rhizom entspringen. Sprosse, die aus Rosetten mit fiederspaltigen Blättern hervorgehen, besitzen eine höhere Biomasse (größere Stengelhöhe, größeren Stengeldurchmesser an der Basis, größere Anzahl an Blütenköpfen) als Sprosse aus ganzrandigen Rosetten (Tab. 1). Diese Heterogenität tritt sowohl zwischen einzelnen Populationen als auch innerhalb einer Population auf (Tab. 2). Die fiederteiligen Pflanzen von *Cirsium helenioides* haben vom Frühjahr an einen deutlichen Entwicklungsvorsprung gegenüber den ganzrandigen. Sie blühen etwas früher im Jahr und erreichen unter gleichen Standortbedingungen größere Wuchshöhe, größeren Stengelbasisdurchmesser und erscheinen insgesamt kräftiger und vitaler.

Tab. 1: Biomasse ganzrandiger und fiederspaltiger Sprosse von *C. helenioides* (3.7.85; Mittel aus 15 Standorten im Fichtelgebirge)

Blattschnitt	Stengelhöhe (cm)		Stengel-Ø (mm)		Anzahl Blütenköpfe/Sproß		N
	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	
Ganzrandig	71	(16)***	7.4	(1.8)***	1.7	(0.8)***	267
Fiederspaltig	91	(23)	10.6	(2.7)	4.2	(2.1)	380

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab. 2: Heterogenität von *C. helenioides*-Sprossen an einem Standort (Oberwarmensteinach 1984). Die untersuchten Sprosse wurden individuell markiert.

Blattschnitt	Blattzahl/ Sproß N x̄ +/-VB 16.5.84	Generative Sprosse N 15.6.84	Knospen/ Sproß x̄ +/-VB 15.6.84	Höhe d. Sprosses x̄ +/-VB 15.6.84
Fiederspaltig	33 13.2 (1.43)	33 = 100%	6.9 (1.01)	41 (5.22)
Intermediär	12 9.3 (1.39)	12 = 100%	4.2 (1.79)	38 (9.24)
Ganzrandig	30 5.3 (0.77)	17 = 100%	2.2 (0.55)	27 (5.48)

Aus der vegetativer Ausbreitung resultiert innerhalb des Standorts eine stark geklumpte Verteilung der Blatt- und Blühsprosse. Bei fiederspaltigen Rosetten ist die Verteilung hierbei etwas regelmäßiger als bei ganzrandigen Rosetten; dies kommt durch ein niedrigeres Varianz-/Mittelwert-Verhältnis zum Ausdruck (Tab. 3): Der Standort Bischofsgrün stellt mit einem gleichmäßigeren Verteilungsmuster und höherem Anteil fiederspaltiger Rosetten den Standort mit der höheren Nährstoffversorgung dar.

Tab. 3: Verteilung von *C. helenioides*-Rosetten in den homogenen Abschnitten zweier Standorte im Fichtelgebirge (Dichten pro Quadratmeter, Probenahme entlang Transsekt)

	ROSETTENTYP								
Rosetten/ Quadrant	Fiederspaltig x̄	VB	s2/x	Ganzrandig x̄	VB	s2/x	Gesamt x̄	VB	s2/x
Bischofsgrün (N = 33)	5.5	0.77	0.9	7.4	1.74	3.4	12.9	1.85	2.2
Birnstengel (N = 48)	1.9	0.75	3.4	12.1	3.00	9.0	14.9	3.41	9.9

Zur Abschätzung der Beziehungen zwischen Wuchsform und Verteilungsverhältnissen wurden die Blütensprosse der Standorte in die Kategorien 1-4, 5-10, 11-50, und über 50 Sprosse/Gruppe eingeteilt. Als "Sproßgruppe" wurden Bestände gewertet, die zwischen den

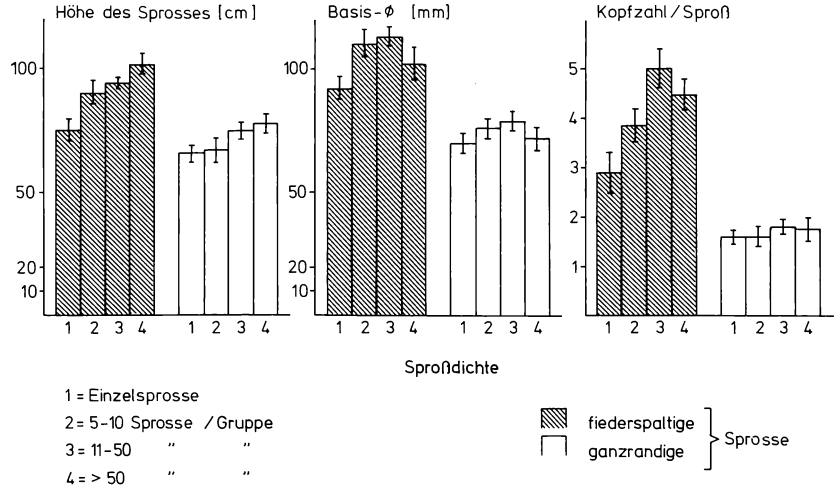


Abb. 7: Optimale Nährstoffversorgung innerhalb eines Standorts führt über kräftigere Rhizomausbildung zum Austrieb zahlreicher fiederspaltiger Rosetten und zur Klumpung der Blütensprosse. Dieser durch abiotische Faktoren hervorgerufene Effekt scheint dann jedoch durch intraspezifische Konkurrenz in dichten Aggregationen mit mehr als 50 Sprossen/Gruppe wieder abgeschwächt zu werden.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

einzelnen Rosetten weniger als 30 cm Abstand an der Stengelbasis aufwiesen. Allgemein nimmt der Anteil fiederspaltiger Sprosse und damit der Anteil der Sprosse mit hoher Biomasse und Knospenproduktion bis zur Dichteklasse 3 (11-50 Sprosse/Gruppe) zu und fällt dann in dichteren Beständen wieder leicht ab. Die gleichen Beziehungen sind zwischen der Sproßdichte und der Knospenproduktion eines Sprosses bzw. dem Stengeldurchmesser an der Sproßbasis feststellbar. Dies gilt sowohl für fiederspaltige als auch für ganzrandige Pflanzen. Dagegen werden bei beiden Wuchstypen Maximalwerte in der Sproßhöhe in den dichtesten Pflanzengruppen erreicht. Hier bewirkt Lichtmangel durch gegenseitige Beschattung ein vermehrtes Streckungswachstum (Abb. 7).

1.3. Variabilität in der Pflanzendichte

Die untersuchten Pflanzenbestände in Nordostbayern weisen erhebliche Unterschiede in ihrer Ausdehnung (Fläche, in der *C. helenioides* ohne größere Lücken vorkommt und innerhalb der die Reproduktion v.a. über Ausläuferbildung verläuft) und Dichte (Blütensprosse/Flächeneinheit) auf. Im Gegensatz zu zusammenhängenden, schwer abgrenzbaren Beständen an Flußläufen und feuchten Straßengräben sind Ausdehnung und Dichte der Vorkommen in Brachflächen und Mähwiesen besser abschätzbar (Tab. 4).

Tab. 4: Größe und Anzahl an Blütensprossen in abgrenzbaren *C. helenioides*-Beständen im Fichtelgebirge (30 Pflanzenpopulationen)

	Anzahl untersuchter Pflanzenbestände		
Bestandsgröße (in ha)	N	Anzahl an Blütensprossen im Bestand:	N
unter 0.5	8	unter 50	3
0.5 – 1	4	50 – 500	6
1.1 – 5	9	500 – 2000	15
über 5	9	über 2000	6

Innerhalb der Bestände bleibt jedoch die Zahl der pro Jahr gebildeten Sprosse und das Verhältnis fiederspaltige/ganzrandige Rosetten in den untersuchten Vegetationsperioden 1981–1985 bemerkenswert konstant, statistisch signifikante Unterschiede sind hierbei nicht nachweisbar (Tab. 5).

Tab. 5: Sproßdichte und Anteil fiederspaltiger Rosetten in 33 markierten Beobachtungsquadraten bei Bischofsgrün in drei aufeinanderfolgenden Vegetationsperioden. Die Zahl der Blühsprosse im Transekt ist niedriger als die Gesamtzahl der Rosetten, da ein Teil der ganzrandigen Rosetten vegetativ bleibt.

Meßdatum	31.5.83	5.6.84	17.6.85
Blütensprosse/ Quadrat	x = 11.03 s = 6.08	x = 12.82 s = 5.40	x = 10.91 s = 5.72
N fiederspaltig/ N ganzrandig	227/449	258/490	205/472
% fiederspaltig	33.6	34.5	30.3

Die Pflanzendichte ist dabei von der Achänenproduktion am Standort unabhängig: Unterschiedlich starke Reduktion der Achänenproduktion durch Phytophage an den einzelnen Standorten und experimentelles Entfernen aller samenden Blütenköpfe an ausgewählten Standorten ohne darauffolgenden Rückgang der Pflanzendichte weisen darauf hin, daß Vermehrung und Nahverbreitung der *C. helenioides*-Bestände in den untersuchten Grünlandgesellschaften vor allem über Rhizomausläufer erfolgen. Die Pflanzendichte am Standort wird – zumindest "mittelfristig" – im wesentlichen über abiotische Faktoren und Konkurrenz, nicht durch

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Achänenproduktion oder Keimlingsdichte beeinflußt. Die gute Flugfähigkeit der mit bis 3 cm langem Pappus ausgestatteten Achänen läßt dennoch auf hohes Fernausbreitungsvermögen schließen: Das Vorkommen der Art an Ruderalstandorten (vgl. Teil I) zeigt die schnelle Besiedlungsfähigkeit durch Samenausbreitung.

1.4. Ontogenetische Aspekte der Heterophyllie von Cirsium helenioides

Bei *C. helenioides* ist eine deutliche Altersabhängigkeit der Blattform zu beobachten: Keimlinge und Jungpflanzen haben stets ungeteilte Blätter. Zur Ausbildung eines blühenden Stengels kommt es frühestens bei zweijährigen Rhizomabschnitten. Mit zunehmender Erstarkung des Rhizoms werden vermehrt fiederteilige Rosetten angelegt. An manchen Standorten fehlt jedoch dieser Phasenwechsel von der Jugendform zur erwachsenen Pflanze, der sich auch in der Blattform ausprägt. Man findet dann auch bei älteren Wurzelstöcken nur Pflanzen mit ungeteilten Blättern; in der Regel ist hier auch die Blütenbildung gehemmt.

Die Rückkehr von Individuen mit fiederspaltigen Blättern zur Ausbildung ungeteilter Jugendblattformen, wie sie z.B. bei Rhizomabschnitten beobachtet werden kann, die beim Ausgraben und Verpflanzen vom Gesamtrhizomsystem des Polykormons getrennt wurden, weist auf eine von äußeren Faktoren abhängige Steuerung der Blattentwicklung hin.

2. Biomasse und Stickstoffgehalt von Rhizomen und Grobwurzeln von Cirsium helenioides an verschiedenen Standorten

An insgesamt 6 verschiedenen Standorten mit völlig unterschiedlichen Pflanzengesellschaften wurden Biomasse und Stickstoffgehalte von jeweils 9 Sprossen bzw. deren unterirdischen Speicherorganen untersucht.

Die unterirdische Gesamtbiomasse der untersuchten Grünlandbestände mit *Cirsium helenioides* schwankt zwischen 8.52 und 16.81 g Trockengewicht pro Probefläche (= zwischen 271 und 535 g/qm). Der Anteil der Speicherorgane von *Cirsium helenioides* liegt hierbei zwischen 35 und 9 % (= zwischen 76 und 43 g/qm; Tab. 6). Dieser Unterschied ist vor allem auf die stark unterschiedlichen unterirdischen Biomasseanteile der Feinwurzeln sowie der Begleitarten zurückzuführen: Auf nährstoffarmen Standorten kommt der unterirdischen Konkurrenz verstärkte Bedeutung zu (vgl. SCHULZE und CHAPIN 1987). Für die unterirdische Biomasse der Speicherorgane der Distel läßt sich weder eine Zu- noch eine Abnahme eindeutig nachweisen. Insgesamt nimmt daher der relative Anteil der Speicherorgane der Distel an der unterirdischen Gesamtbiomasse des Bestandes auf nährstoffarmen Standorten ab. Allerdings ist die Streuung der Parallelproben wegen der natürlichen Heterogenität der Standorte bzw. der relativ geringen Probenzahl relativ groß.

Tab. 6: Relative unterirdische Biomasse der Speicherorgane von *Cirsium helenioides* an sechs Probeflächen.

Standort	Rhizom Cirs.h. TG (g)	s	Wurzeln Cirs. h. TG (g)	s	Wurzelbiomasse nur C.h. TG (g)	gesamt TG (g)	N-Wert nach ELLENB.
1	1.58	1.00	0.83	0.35	2.41	8.52	6.9
2	0.54	0.37	0.97	0.27	1.51	14.13	5.2
3	1.00	0.61	0.62	0.31	1.62	?(Torf!)	3.5
4	0.79	0.37	0.56	0.16	1.35	11.77	3.2
5	0.42	0.39	1.31	0.32	1.73	16.81	4.0
6	0.75	0.37	0.72	0.27	1.47	16.39	3.3

Das Verhältnis zwischen der Biomasse von Rhizom bzw. von Grobwurzeln als Speicherorgan der Distel korreliert mit dem N-Zeigerwert (Tab. 6): Bei hohem N-Wert des Standorts ist der Biomasseanteil der Rhizome meist höher als der der Grobwurzeln, während an den

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab. 7: N-Gehalt der Rhizom- und Wurzelproben von *Cirsium helenioides* auf sechs ausgewählten Probeflächen

Standort Nr.		N-Gehalt (%)	s	C/N	s	mg N/ gTG	s	N-Wert n. ELLENB
1	Rhizom	2.7	0.7	16.9	6.0	27.4	6.9	6.9
	Wurzel	1.8	0.4	23.9	6.1	15.9	3.2	
2	Rhizom	2.3	0.5	20.9	5.5	23.0	4.4	5.2
	Wurzel	1.4	0.4	31.7	7.6	13.9	3.9	
3	Rhizom	2.2	0.3	20.5	2.9	22.4	3.3	3.5
	Wurzel	2.2	0.4	21.1	4.0	13.4	2.3	
4	Rhizom	1.7	0.4	27.8	5.4	16.8	4.3	3.2
	Wurzel	1.5	0.2	29.3	4.6	8.3	1.4	
5	Rhizom	1.1	0.2	40.4	7.3	11.0	2.0	4.0
	Wurzel	0.5	0.1	51.9	6.1	6.3	4.5	
6	Rhizom	0.9	0.4	59.9	8.7	9.1	4.3	3.3
	Wurzel	0.8	0.4	65.8	12.7	5.9	1.1	

"magereren" Standorten das Verhältnis Grobwurzel-Trockenmasse zu Rhizom-Trockenmasse ausgewogen ist oder sogar die Wurzeln überwiegen (Tab. 7).

Die Analyse des relativen Stickstoffgehalts in Wurzeln und Rhizomen korreliert mit dem Stickstoff-Zeigerwert des Standorts: In Tabelle 7 sind die Probeflächen nach abnehmendem Stickstoffgehalt am Trockengewicht der Rhizome bzw. Grobwurzeln angeordnet. Es zeigt sich, daß der Stickstoffgehalt der Speicherorgane (Rhizom bzw. Grobwurzeln) mit dem mittleren N-Wert (nach ELLENBERG 1974) der Probeflächen signifikant korreliert ist. Das C/N-Verhältnis weist eine inverse Beziehung auf: Der Kohlenstoffgehalt bleibt an den untersuchten Standorten mehr oder weniger unverändert, durch die Veränderung des Stickstoffgehaltes wird das C/N-Verhältnis der unterirdischen Speicherorgane der Distel mit abnehmendem N-Wert weiter.

3. Einfluß von Düngung auf die Heterophyllie

Systematische Düngungsversuche an Distelbeständen mit überwiegend bzw. ausschließlich ganzrandigen Sprossen wurden an zwei Standorten (Weißenstadt und Oberwarmensteinach) durchgeführt. Aufgrund der herdenartigen Wuchsweise der Art differierte die oberirdische Biomasse der untersuchten Probeflächen schon bei Versuchsbeginn erheblich. So können auf der Grundlage der Düngungsversuche nur Aussagen über die Biomasseanteile der Blattformtypen innerhalb einzelner Parzellen gemacht werden, nicht aber über Biomasseanteile der Distel beim Vergleich der unterschiedlichen Flächen.

Die Düngeversuche mit NPK-Volldünger auf der Feuchtwiese bei Weißenstadt, also einem Bestand mit überwiegend ganzrandigen Sprossen, ergaben eine signifikante, durch den U-Test statistisch abgesicherbare Verschiebung des Verhältnisses zwischen ganzrandigen und fiederspaltigen Sprossen von *Cirsium helenioides* (Tab. 8): Auf den ungedüngten Kontrollflächen der untersuchten Feuchtwiese besitzen die Sprosse mit ganzrandigen Blättern eine etwa 10-fache Biomasse wie die fiederspaltigen. Dies entspricht in etwa der Situation, wie sie zu Beginn des Versuches vorlag. Bereits ein Jahr nach der Düngung ist das Verhältnis bezüglich der Biomasse auf den gedüngten Probeflächen in etwa ausgewogen.

Dieses Ergebnis wird durch ergänzende Düngungsmaßnahmen auf einer weiteren Versuchsfläche oberhalb von Oberwarmensteinach bestätigt: In einem brachliegenden Borstgrasrasen mit dominierender Bärwurz (*Meum athamanticum*) fanden sich 1986, zu Beginn des Versuches, ausschließlich ganzrandige Sprosse von *Cirsium helenioides*. Eine abgestufte Düngung von insgesamt 3 Parzellen führte bereits nach einem Jahr auf jeder der drei Probefläche zur Ausbildung fiederspaltiger Sprosse. In den angrenzenden Beständen finden sich dagegen auch nach einem Jahr nur ganzrandige Disteln.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab. 8: Oberirdische Biomasse von *Cirsium helenioides der* jeweils 4 gedüngten und ungedüngten Flächen (g Trockengewicht). – Weißenstadt, 615 m NN, Talaue.

	Biomasse (g TG) der gedüngten Probeflächen				Biomasse (g TG) der ungedüngten Kontrollflächen			
	1	3	5	7	2	4	6	8
Ganzrandig	68.0	132.2	100.5	196.8	97.3	267.8	53.6	500.1
Fiederspaltig	53.5	362.4	24.5	151.1	18.5	47.6	2.4	35.7
Verhältnis Ganzr./F.sp.	1.27	0.36	4.1	1.3	5.3	5.6	22.33	35.7

Zur Physiologie der Heterophyllie

Heterophyllie, also das Auftreten verschiedener Blattformen an einer Pflanze, ist eine bei vielen Arten zu beobachtende Erscheinung. Gewöhnlich werden hierbei zwei Gruppen unterschieden: Einmal Pflanzen, bei denen im Verlaufe ihrer Ontogenie Änderungen der Blattform auftreten (z.B. *Hedera helix*), und zum anderen Pflanzen, bei denen unterschiedlich gestaltete Blätter verschiedene Funktionen zu erfüllen haben, was z.B. bei amphibischen Arten weit verbreitet ist (z.B. *Ranunculus aquatilis).* Die ausgebildete Blattform wird dabei von den herrschenden Standortbedingungen bestimmt und paßt sich den jeweiligen Erfordernissen an. GOEBEL (1898) beobachtete, daß heranwachsende Pflanzen bis zur Ausbildung reproduktiver Organe verschiedene Entwicklungsphasen durchlaufen, die bei manchen Arten mit Veränderungen der Blattmorphologie einhergehen. Auf Grund seiner Versuche stellte er die Hypothese auf, daß fast alle Fälle heteroblastischer Entwicklung als Ausdruck der Ernährungssituation zu verstehen sind, die wiederum vom Standort (Licht, Klima, Boden, Konkurrenz) entscheidend bestimmt wird. Demnach sind Jugendblätter manifestierte Formen einer unterbrochenen Blattentwicklung als Folge schlechter Nährstoffversorgung, insbesondere schlechter Kohlenhydratversorgung, wie sie für die begrenzten Nährstoffvorräte von Jungpflanzen typisch ist. Auch die Rückkehr zur Ausbildung jugendlicher Blattformen bei adulten Pflanzen sah GOEBEL (1908) in einer Verschlechterung der Ernährungsbedingungen begründet.

Die genauen Wirkungsmechanismen wurden später in zahlreichen Arbeiten untersucht. WOLTERECK (1928) kam zu dem gleichen Schluß wie GOEBEL, nämlich daß ein Überschuß von Assimilaten die Ausbildung einer für adulte Pflanzen typischen Blattform fördert. Im Gegensatz dazu vermutete ABERG (1943), daß Lichtintensitäten die Blattform indirekt durch Einflüsse auf den Kohlenhydrathaushalt beeinflussen. Auch ASHBY (1950) beobachtete einen Einfluß der Tageslänge auf die Blattform von *Ipomea caerulea*. Er stellte die Hypothese auf, daß die Blattform dieser Art durch die Länge der Photoperiode und ihre indirekte Wirkung auf die Produktion einer unbekannten Wachstumssubstanz bestimmt wird. Auch WENT (1951) vermutete auf Grund seiner Untersuchungen hormonale Einflüsse in Abhängigkeit von Lichtintensitäten. Die Frage nach der Natur dieser Wirkstoffe konnte seitdem nicht in befriedigender Weise beantwortet werden. Untersuchungen an *Marsilea drummondii* ergaben, daß die Versorgung mit Kohlehydraten die Blattform durch ihre Wirkung auf den apikalen Wachstumspol und die Blattprimordien beeinflußt (ALSOPP 1952, 1953a, 1953b). ALSOPP stellte die Hypothese auf, daß Veränderungen in der Größe des Apex, die wiederum durch die Ernährungssituation entscheidend beeinflußt wird, in den meisten Fällen von Heterophyllie die Veränderung der Blattform bewirken. Mit zunehmender Dicke der Sproßachse nimmt auch die Größe des Wachstumspunktes und damit die Größe der Blattprimordien zu, wodurch eine ununterbrochene und vollständige Entwicklung der Blätter bis zur Adultform möglich wird. Einen engen Zusammenhang der Ausbildung der Jugendblattform bei *Ipomea caerulea* und herrschender geringer Lichtintensitäten beschrieb auch NJOKU (1955). Seine Beobachtungen können sowohl als Wirkung hormonaler Effekte auf Grund der Lichtintensitäten als auch als ernährungsphysiologischer Effekt (schlechte Kohlenhydratversorgung bei geringen Lichtintenistäten) interpretiert werden. In beiden Fällen muß die Wirkung auf die Blattform zu einem sehr frühen Stadium der Blattentwicklung, bei der Anlage der Blattprimordien, auftreten.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Diskussion

Nach den vorliegenden Ergebnissen verfolgt die Verschiedenblättrige Kratzdistel je nach Stickstoffangebot des Standorts unterschiedliche Strategien. Bei Stickstoffmangel wächst sie vorwiegend vegetativ, kleinwüchsig und mit geringen Zuwachsraten, doch hoher Sproßdichte. Bei guter Stickstoffversorgung des Standorts ist sie vorwiegend generativ, schnell- und hochwüchsig anzutreffen. Die Ausbildung fiederspaltiger Sprosse ist hierbei vom Stickstoffspeicher des Rhizomsystems abhängig. Je mehr Stickstoff gespeichert werden konnte, desto mehr fiederspaltige Sprosse werden im allgemeinen in der folgenden Vegetationsperiode gebildet. In Umkehrung hierzu ist auf Mähwiesen im Spätsommer ein Übergang zu vegetativer Lebensweise zu beobachten, wohl eine Folge des durch die Mahd verursachten Nährstoffentzuges. Auch die beobachtete Veränderung der Blattform in aufeinander folgenden Vegetationsperioden kann durch eine Veränderung der Stickstoffspeicherkapazität erklärt werden.

Die Stickstoffspeicherung ist zum einen abhängig von der von der Gunst des Standorts (z.B. Länge der Vegetationsperiode, Lichtgenuß, Temperatur, Verfügbarkeit der Nährstoffe im Boden), zum anderen von der zeitlichen Dauer der Wirksamkeit dieser Standortfaktoren. So finden sich in Gebieten des Alpenraumes fast nur Sprosse mit ganzrandigen Blättern, möglicherweise eine Folge der dort verkürzten Vegetationsperiode. Weiterhin treiben Jungpflanzen, die zunächst ausschließlich ganzrandige Blätter ausbilden, mit zunehmender Erstarkung des Rhizoms vermehrt fiederspaltige Blätter. Ein Zurückfallen in die durch die Ausbildung ungeteilter Blätter gekennzeichnete Jugendphase der Entwicklung ist umgekehrt bisweilen bei älteren Pflanzen zu beobachten, denen Speicherreserven in Rhizomen, z.B. beim Ausgraben und Verpflanzen von Rosetten, entzogen wurden: Verpflanzte fiederspaltige Rosetten trieben im folgenden Jahr regelmäßig mit ungeteilten Blättern aus.

Cirsium helenioides besiedelt in Oberfranken Standorte, an denen wohl weder der Licht- noch der Wasserfaktor das Wachstum beschränken. Limitierend wirken vermutlich hauptsächlich im Mangel befindliche Nährstoffe wie Stickstoff und möglicherweise Phosphat. Über die Einflüsse des Stickstoffs auf die Entwicklung der Pflanzen gibt es zahlreiche Kenntnisse. Ein höheres Stickstoffangebot im Wurzelraum steigert das Sproßwachtum deutlich, das Wurzelwachstum dagegen sehr viel weniger (MOORBY und BRESFORD 1983). Auf Stickstoffmangelstandorten finden sich daher in der Regel vorwiegend langlebige, kleinwüchsige, langsam wachsende Pflanzen in oft nur vegetativem Stadium mit gut ausgebautem Wurzelsystem (SCHULZE und CHAPIN 1987), während bei guter Düngung kurzlebige, schnellwüchsige, schnell eine hohe Blattbiomasse zum Kohlenstoffgewinn aufbauende Pflanzen besonders effektiv sind. Folglich wird mit steigendem N-Angebot das Sproß-Wurzel-Verhältnis weiter. Auch das unterschiedliche Verhalten der fiederspaltigen bzw. ganzrandigen Sprosse von *Cirsium helenioides* läßt auf einen derartigen Zusammenhang schließen.

Literatur

ABERG, B. (1943): Physiologische und ökologische Studien über die pflanzliche Photomorphose. – Symb. bot. upsaliens 8, 1.

ALSOPP, A. (1952): Experimental and Analytical Studies of Pteridophytes, XVII. The Effect of Various Physiological Active Substances on the Development of Marsilea in Sterile Culture. – Ann. Bot., N.S. 16: 165 ff.

– (1953a): Experimental and Analytical Studies of Pteridophytes, XIX. Investigations on Marsilea. Induced Reversion to Juvenile Stages. – Ann. of Botany, N.S. 17: 37 ff.

– (1953b): Experimental and Analytical Studies of Pteridophytes, XXI. Investigations on Marsilea. The Effect of Various Sugars on Development and Morphology. – Ann. of Botany, N.S. 17: 447 ff.

ASHBY, E. (1948): Studies in the Morphogenesis of Leaves I. An Essay on Leaf Shape. – New Phytologist 47: 153 ff.

CHAPIN, F.S. III (1980): The Mineral Nutrition of Wild Plants. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 233 – 260.

ELLENBERG, H. (1974): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. – Scripta Geobotanica 9, 122 S. Göttingen.

FISHER, F.J.F. (1954): The Effect of Temperature on Leaf Shape in Ranunculus. – Nature 173: 406 ff.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

GOEBEL, K. (1898): Organographie der Pflanzen. – Jena.
– (1908): Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. – Leipzig.
HEGI, G. (1929): Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. VI/2. – München.
KANE, M.E., ALBERT, L.S. (1982): Environmental and Growth Regulator Effects on Heterophylly and Growth of Proserpinaca Intermedia (Haloragaceae). – Aquatic Botany 13: 73–85.
MOORBY, J., BRESFORD, R.T. (1983): Mineral Nutrition and Growth. – In: LÄUCHLI, A., BIELESKI, R.L. (Hrsg.): Inorganic Plant Nutrition, Encyclopedia of Plant Physiology, N.S. Vol. 15B: 480 – 572. Berlin, Heidelberg, New York, Tokio.
NJOKU, E. (1956): The Effect of Light Intensity on Leaf Shape in Ipomea caerulea. Studies in the Morphogenesis of Leaves. XI. – New Phytologist 55: 91–110.
– (1957): The Effect of Mineral Nutrition and Temperature on Leaf Shape in Ipomea caerulea. – New Phytologist 56: 154–171.
ROMSTÖCK, M. (1982): Untersuchungen über den Insektenkomplex in den Blütenköpfen von Cirsium heterophyllum. – Diplomarbeit (nicht veröff.), Universität Bayreuth.
SACHS, L. (1984): Angewandte Statistik. – 552 S. Berlin, Heidelberg, New York, Tokio.
SCHULZE, E.-D., CHAPIN III, F.S. (1987): Plant Spezialization to Environments of Different Resource Availability. – Ecol. Studies 61: 120–148.
SCHWABE, W.W. (1963): Morphogenetic Responses to Climate – In: EVANS, L.T. (edt): Environmental Control of Plant Growth: 311–336. New York, London.
WEBB, C.J. (1984): Heterophylly in Eryngium vesiculosum (Umbelliferae). – N.Z. J. Bot. 22: 29–33.
WENT, F.W. (1951): The Development of Stems and Leaves. – In: Plant Growth Substances: 287–297. Univ. Press, Wisconsin.
WOLTERECK, I. (1928): Experimentelle Untersuchungen über die Blattbildung amphibischer Pflanzen. – Flora 123: 30 ff.
ZIMMERMAN, R.H., HACKETT, W.P., PHARIS, R.P. (1985): Hormonal Aspects of Phase Change and Precocious Flowering – In: PHARIS, R.P., REID, D.M. (Hrsg.): Encyclopedia of Plant Physiology, N.S. 11: 79 – 115. Berlin, Heidelberg, New York.

Anschrift der Verfasser:
Dipl.-Biol. Almut Weiskopf
Dr. Albert Reif
Prof. Dr. Ernst-Detlef Schulze
Lehrstuhl Pflanzenökologie, Universität
Postfach 101251
D-8580 Bayreuth

Dr. Maria Romstöck
Lehrstuhl Tierökologie I, Universität
Postfach 101251
D-8580 Bayreuth

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: NS_8

Autor(en)/Author(s): Weiskopf Almut, Romstöck Maria, Reif Albert, Schulze Ernst-Detlev

Artikel/Article: Ökologische Untersuchungen an der Verschiedenblättrigen Kratzdistel (Cirsium helenioides [L.] Hill) in Oberfranken. Teil II: Heterophyllie und Standort 149-161