

Auswirkungen von Trockenperioden auf die Futterproduktion von Graslandsystemen

Marco Meisser¹, Amarante Vitra², Luc Stévenin¹, Eric Mosimann³, Pierre Mariotte² und Alexandre Buttler²

¹Agroscope, 1260 Nyon, Schweiz

²Laboratorium für ökologische Systeme (ECOS), EPFL, 1015 Lausanne, Schweiz

³Parc Jura vaudois, 1188 Saint-George, Schweiz



Die Parzellen der Versuchsanordnung Grass'Alt (am Standort Saint-George). (Foto: Marco Meisser)

Einleitung

Der Klimawandel und insbesondere damit zusammenhängende aussergewöhnliche Ereignisse (schwere Trockenheit, sehr starke Regenfälle) können das Futterpotenzial von Grasland beeinträchtigen. Tatsächlich reagiert Grasland besonders empfindlich auf Wassermangel. Aus agronomischer Sicht ist die erste Konsequenz der Trockenheit ein Rückgang der Produktion. Das Ausmass der Ernteeinbussen hängt vom Bodentyp, von den klimatischen Bedingungen (Intervalle zwischen Regenfällen, Intensität des Trockenstress), den Bewirtschaftungsmethoden und der Art der Vegetation ab. Es wurden zahlreiche Arbeiten durchgeführt, um die Auswirkungen dieser verschiedenen Faktoren genauer zu beschreiben (Fay *et al.* 2000; Gilgen und Buchmann 2009; Vogel *et al.* 2012; Meisser *et al.* 2013). Wenig ist bekannt über den Einfluss des Zeitpunkts, zu dem der Trockenstress auftritt: Man weiss nicht, ob eine frühe Trockenheit grössere Auswirkungen hat als eine später eintretende Trockenheit. Im Frühling sind Wachstum und Evapotranspiration sehr hoch, die Wasserreserven im Boden reichen im Allgemeinen jedoch aus, um Episoden ohne Regen auszugleichen. Dagegen ist die Produk-

tion im Sommer geringer, die Wassereinschränkungen und Temperaturen sind aber höher als im Frühling. Trockenheit hat auch schwer vorherzusehende Auswirkungen auf den Nährwert des Futters. Der Gehalt an Stickstoff (N) ist in Pflanzen unter Trockenstress häufig höher als in Pflanzen, die gut mit Wasser versorgt sind (Grant *et al.* 2014; Dumont *et al.* 2015). Dies ist im Allgemeinen auf die Verlangsamung der Entwicklung der Pflanzen zurückzuführen. Während des Pflanzenwachstums verringern sich die (stickstoffreichen und leicht verwertbaren) Inhaltsstoffe des Zytoplasmas zugunsten der (weniger gut verdaulichen) Zellwand-Bestandteile. Unter Trockenstress wird das Wachstum verzögert und die einzelnen Pflanzen bleiben kleiner, wodurch das Verhältnis zwischen Zytoplasma und Zellwänden günstiger ist, was die Verdaulichkeit betrifft. Auch weitere Vorgänge können eine Rolle spielen. Trockenheit beeinträchtigt die Verfügbarkeit und den Transport von Mineralstoffen, was die Aufnahme durch die Pflanzen einschränkt. Bei gleicher Biomasse wird oft ein tieferer N-Gehalt beobachtet. Ursache dafür kann eine verminderte Verfügbarkeit des Stickstoffs im Boden sein (Lemaire und Denoix 1987), aber im Allgemeinen handelt es sich eher um eine Verringerung des N-Bedarfs der Pflanzen (Gonzalez-Dugo *et al.* 2010). In jüngerer Zeit haben Errecart *et al.* (2014) gezeigt, dass die N-Konzentrationen in den Pflanzen, die für das Erreichen eines maximalen Wachstums erforderlich sind (ohne dass sich die Stickstoffversorgung begrenzend auswirkt), unter Trockenstress tiefer waren.

Ein Wassermangel beeinflusst im Übrigen das Gleichgewicht zwischen Synthese und Verwertung von Assimilaten durch die Pflanze. Das Pflanzenwachstum (Nachfrage) wird schneller gebremst als die Photosynthese (Angebot). Diese Veränderungen auf der Ebene des energetischen Metabolismus führen oft zu einer Akkumulation von wasserlöslichen Kohlenhydraten im Gewebe. Ein Wassermangel beeinflusst auch den Phosphor-Zyklus. Die Bioverfügbarkeit von Phosphor (P) hängt hauptsächlich von der Temperatur und der Feuchtigkeit des

Bodens ab (Sun *et al.* 2017; Dijkstra *et al.* 2015). Auch die Geschwindigkeit geochemischer Prozesse (Desorption) und die Diffusion werden durch die Bodenfeuchtigkeit beeinflusst (Belnap 2011), ebenso wie die mikrobiellen Vorgänge (Mineralisation und Immobilisierung). Die Aktivität der Mikroorganismen und die Nährstoffaufnahme durch die Pflanzen sind aufgrund von symbiotischen und/oder konkurrenzierenden Verhältnissen eng miteinander verknüpft, sodass der Einfluss der Trockenheit auf der Ebene des N und P im breiteren Kontext des Systems Boden-Pflanze betrachtet werden muss.

Die Trockenheit kann auch die botanische Zusammensetzung beeinflussen und damit indirekte Auswirkungen auf die Qualität des Futters haben. Nach längeren Trockenperioden kann es zum Verschwinden von Arten oder zum Auftreten neuer Arten kommen (Stampfli und Zeiter 2004). Kurzfristig kann die Häufigkeit von Arten wie beispielsweise das Gemeine Rispengras (*Poa trivialis*) oder auch Weissklee (*Trifolium repens*) variieren. Diese vor allem zwischen Frühling und Sommer beobachteten Schwankungen können durch die klimatischen Bedingungen verstärkt oder gedämpft werden.

Der Versuch Grass'Alt, zu dem wir hier einige Ergebnisse präsentieren, wurde während zwei Jahren auf zwei Dauerwiesen des Waadtländer Juras durchgeführt. Ziel dieses multidisziplinären Projekts war es, die Auswirkungen von zwei mit Folientunnels simulierten Trockenperioden (zu einem frühen bzw. späten Zeitpunkt) zu untersuchen. In diesem Versuch konnten gleichzeitig Erkenntnisse in verschiedenen Gebieten gewonnen werden, insbesondere für die funktionelle Ökologie, die Pflanzenökophysiologie, die Bioklimatologie und die Landwirtschaft. In diesem Artikel werden Fragen aus dem landwirtschaftlichen Bereich behandelt, mit folgenden drei Schwerpunkten:

- Klärung der landwirtschaftlichen Aspekte der Auswirkungen von Trockenperioden auf Dauerwiesen. Besonderes Augenmerk galt den Auswirkungen der Interaktion zwischen Trockenstress und Nutzungsintensität.
- Beurteilung der Bedeutung des Zeitpunkts der Trockenperiode: eine frühe gegenüber einer späten Trockenheit.
- Beschreibung der Auswirkungen des Wassermangels auf die Boden-Pflanzen-Beziehungen (N und P).

Material und Methoden

Standorte und Versuchsanordnung

Der Versuch wurde 2015 und 2016 auf zwei Dauerwiesen durchgeführt, die sich hauptsächlich aus den Arten

Zusammenfassung

Während zwei Jahren wurde an zwei verschiedenen Standorten am Jurafuss ein Versuch durchgeführt, um die Auswirkungen von Trockenperioden auf den Futterbau (Trockensubstanz und Nährwert) und auf die Beziehungen zwischen Boden und Pflanzen zu untersuchen. Der Trockenstress wurde mit Hilfe von Folientunnels simuliert. Der Gehalt an Lignocellulose (ADF) und der Gehalt an wasserlöslichen Kohlenhydraten waren die beiden Parameter für den Nährwert, die durch Trockenstress am stärksten beeinflusst wurden. Die Schwankungen des ADF-Gehalts korrelierten eng mit Ertragsminderungen (kleinere Pflanzen sind weniger reich an Fasern). Der Rohprotein-Gehalt schwankte dagegen unter Trockenheit nur geringfügig. Dies lässt sich mit antagonistischen Wirkungen erklären: Die negativen Auswirkungen im Bereich der Stickstoffversorgung wurden durch die Verzögerung des Wachstums kompensiert (Verdünnungseffekt). Der Phosphor-Kreislauf wurde durch die Trockenheit beeinflusst, wobei die Wirkungen je nach der Verfügbarkeit des Phosphors (P) im Boden ziemlich unterschiedlich ausfielen. Ein späterer Trockenstress (nach der Wachstumsspitze) hatte einen ausgeprägteren Einfluss als ein früherer Trockenstress (während der Wachstumsspitze). Der Versuch erlaubte es, den Einfluss von Trockenperioden in einen grösseren Zusammenhang zu stellen, wobei gezeigt wurde, dass die dadurch verursachten Schwankungen des Ertrags und der Futterqualität in der gleichen Grössenordnung liegen wie die natürlichen Schwankungen über die einzelnen Jahre.

Lolium perenne, *Dactylis glomerata*, *Poa pratensis* und *Trifolium repens* zusammensetzten. Eine Wiese befand sich in Chéserey (CH; 501 945/139 555; Höhe 540 m), die andere in St-George (SG; 509 085/151 200; Höhe 948 m). Die Versuchsanordnung umfasste zwei miteinander kombinierte Faktoren: den Bewässerungsplan (Kontrolle im Vergleich zu früher oder später Trockenperiode) und die Nutzungsintensität (intensiv oder extensiv). Die den Versuchsvarianten entsprechenden Flächen (= Versuchseinheit) wurden in einer vollständigen, randomisierten Blockanlage in Folientunnels eingerichtet. Innerhalb einer landwirtschaftlichen Parzelle befanden sich fünf

Tab. 1 | Daten zu klimatischen Parametern und zur Bodenfeuchtigkeit während den beiden Versuchsperioden (P1 und P2) an den beiden Standorten in den beiden Versuchsjahren (2015 und 2016).

Chésereux (CH)	P1'	P2'	P1	P2
	2015		2016	
durchschn. Temp. (°C)	14,0	21,3	10,6	18,2
min./max. Temp. (°C) ²	1/31	7/37	-1/26	8/35
Bodenfeuchtigkeit (%) ³	34/18/27	12/10/5	25/11/23	12/12/8
N – ETP ⁴	nd ⁵	-151/-245	14/-94	-67/-168

Saint-George (SG)	P1'	P2'	P1	P2
	2015		2016	
durchschn. Temp. (°C)	13,1	19,2	9,9	16,7
min./max. Temp. (°C) ²	2/28	7/34	-3/22	6/30
Bodenfeuchtigkeit (%) ³	46/21/46	19/19/11	30/15/25	26/25/11
N – ETP ⁴	43/-114	-44/-197	88/-68	3/-153

¹P1 entspricht den ersten acht Wochen der Vegetationsperiode (Frühling); P2 entspricht den Wochen 9 bis 16 der Vegetationsperiode (Sommer); ²Extremwerte der Temperatur während der entsprechenden Periode; ³Bodenfeuchtigkeit (%): Kontrolle / Werte der entsprechenden Trockenheitsbehandlungen; ⁴Niederschläge – Evapotranspiration; Kontrolle / Wert der entsprechenden Trockenheitsbehandlungen; ⁵nd: nicht bestimmt (vorübergehende Überschwemmung).

Tunnels (Blocks). Die einzelnen Flächen hatten ohne den Randbereich eine Grösse von 2,6 m² (4,0 × 0,65 m), die Tunnels wiesen insgesamt eine Fläche von 77 m² (6,4 × 12,0 m) auf. Die Tunnels waren von Mitte März bis Oktober mit einer Folie gedeckt, mit welcher bei Bedarf der Regen abgehalten werden konnte. Bei beiden Standorten war die Anordnung genau identisch.

Bei der Behandlung der frühen Trockenheit erhielten die Versuchsflächen während der ersten acht Wochen der Vegetationszeit (1. Periode, P1) 30 % der Niederschlagsnorm und 100 % während der übrigen Perioden. Die Versuchsflächen, die der späten Trockenheit unterzogen wurden, erhielten 30 % der Niederschlagsnorm während der zweiten Periode (Wochen 9 bis 16, P2) und 100 % der Norm vor und nach dieser Periode. Die Versuchsflächen der Kontrolle schliesslich erhielten 100 % der Norm über die gesamte Vegetationszeit. Die Norm wurde auf der Grundlage des Referenzzeitraums 1981–2010 berechnet, wobei die monatlichen Niederschlagsmengen für die beiden Standorte CH und SG 80 bzw. 120 mm betragen. Die Bewässerung erfolgte mit Düsen, wobei ein Durchflussmesser verwendet wurde. Die Bewässerungshäufigkeit wurde proportional angepasst: Bei acht bis zehn Bewässerungen pro Monat im Falle der Kontrolle erfolgten während der Trockenheitsbehandlung drei bis vier Bewässerungen pro Monat. Die intensive Nutzung entsprach einem Schnitt alle vier Wochen (d.h. zwei Nutzungen pro Periode), die extensive Nutzung umfasste nur einen Schnitt pro Periode.

Die klimatischen Bedingungen und die Bodenfeuchtigkeit wurden über den gesamten Versuchszeitraum erfasst

(Tab. 1). Die Düngung erfolgte in Form von kommerziell erhältlichem organischem Dünger, wobei die Dosis in zwei Gaben aufgeteilt wurde (50 % Ende Herbst 2015 und 50 % kurz nach Beginn der Vegetationsperiode 2016).

Beobachtungen und Messungen

Bei der intensiven Nutzung wurden die Erträge der beiden Schnitte in den einzelnen Versuchsperioden (P1 und P2) vereinigt, um die Produktion bei den beiden Nutzungsintensitäten zu vergleichen. Ausserdem wurde der durchschnittliche Gehalt an Nährstoffen für jede Periode errechnet, indem der Gehalt der beiden Ernten mit dem jeweiligen Ertrag gewichtet wurde.

Die Erhebung der botanischen Zusammensetzung (an 80 Punkten pro Versuchsfläche) erfolgte am Ende der beiden Versuchsperioden. Die bei jedem Punkt festgestellten Arten wurden einmal gezählt. Die spezifischen Beiträge (Daget und Poissonet 1969) der einzelnen funktionellen Gruppen wurden für jede Versuchsfläche separat berechnet.

Chemische Analysen und Stickstoff-Ernährungsindex

Pro Versuchsfläche wurden dem Futter aus jeder Ernte zwei Stichproben entnommen: die erste Probe zur Messung des Gehalts an Trockensubstanz (TS), die zweite für die Bestimmung der chemischen Zusammensetzung. Der Gehalt an Rohprotein (RP), an Zellwand-Bestandteilen (ADF) und an Rohasche (RA) wurde mit Hilfe eines Spektrometers (NIRS; Ampuero und Wyss 2014) geschätzt. Die wasserlöslichen Kohlenhydrate (WSC) wurden nach einer kolorimetrischen Reaktion ebenfalls mit einem

Tab. 2 | Einfluss der Faktoren auf die Produktion von Trockensubstanz (TS; t·ha⁻¹) und auf den Gehalt an Nährstoffen (g·kg TS⁻¹) im geernteten Futter in der ersten Versuchsperiode¹ (P1) an den Standorten Chésèrèx (CH) und Saint-George (SG). In der Tabelle sind die p-Werte zur statistischen Signifikanz der Varianzanalyse aufgeführt.

	Nutzungsintensität		Bewässerungsplan		Jahr		p-Wert					
	Int.	Ext.	Kontr.	Trock.	2015	2016	NI	BP	J	NI × BP	NI × J	BP × J
CH												
TS	4,65	6,53	5,69	5,48	4,83	6,35	<0,001	0,356	<0,001	0,236	0,741	0,848
RP ²	174	106	138	142	122	158	<0,001	0,246	<0,001	0,219	0,887	0,968
ADF ³	258	325	297	286	305	278	<0,001	0,018	<0,001	0,603	<0,001	0,313
WSC ⁴	135	148	136	148	157	126	0,037	0,058	<0,001	0,284	<0,001	0,935
SG												
TS	5,45	6,80	6,57	5,68	5,72	6,53	<0,001	0,003	<0,001	0,682	0,019	0,093
RP	165	102	137	130	119	148	<0,001	0,050	<0,001	0,649	0,712	0,779
ADF	259	327	299	287	302	284	<0,001	0,013	0,001	0,051	0,080	0,614
WSC	139	147	132	154	167	119	0,011	<0,001	<0,001	0,154	0,031	0,262

¹P1 entspricht den ersten acht Wochen der Vegetationsperiode (Frühling). Der Gehalt der Nährstoffe bei der intensiven Nutzung wurde errechnet aus dem Gehalt der beiden Ernten, gewichtet mit dem jeweiligen Ertrag. ²RP = Rohprotein. ³ADF = Lignocellulose. ⁴WSC = wasserlösliche Kohlenhydrate.

Tab. 3 | Einfluss der Faktoren auf die Produktion von Trockensubstanz (TS; t·ha⁻¹) und auf den Gehalt an Nährstoffen (g·kg TS⁻¹) im geernteten Futter in der zweiten Versuchsperiode¹ (P2) an den Standorten Chésèrèx (CH) und Saint-George (SG). In der Tabelle sind die p-Werte zur statistischen Signifikanz der Varianzanalyse aufgeführt.

	Nutzungsintensität		Bewässerungsplan		Jahr		p-Wert					
	Int.	Ext.	Kontr.	Trock.	2015	2016	NI	BP	J	NI × BP	NI × J	BP × J
CH												
TS	1,91	1,75	2,18	1,48	0,97	2,68	0,334	0,001	<0,001	0,660	0,107	0,126
RP ²	177	134	156	155	143	169	<0,001	0,906	<0,001	0,786	<0,001	0,909
ADF ³	244	269	261	251	247	265	<0,001	0,003	<0,001	0,871	<0,001	0,966
WSC ⁴	114	139	115	128	150	94	0,008	0,025	0,001	0,638	0,009	0,511
SG												
TS	1,87	2,06	2,41	1,51	1,38	2,55	0,018	<0,001	<0,001	0,235	0,101	<0,001
RP	189	154	171	172	180	163	<0,001	0,564	<0,001	<0,001	<0,001	0,756
ADF	248	268	272	244	255	261	<0,001	<0,001	0,045	<0,001	<0,001	0,250
WSC	92	96	84	104	92	96	0,225	<0,001	0,045	0,451	0,045	0,146

¹P2 entspricht den Wochen 9 bis 16 der Vegetationsperiode (Sommer). Der Gehalt der Nährstoffe bei der intensiven Nutzung wurde errechnet aus dem Gehalt der beiden Ernten, gewichtet mit dem jeweiligen Ertrag. ²RP = Rohprotein. ³ADF = Lignocellulose. ⁴WSC = wasserlösliche Kohlenhydrate.

Spektrometer bestimmt. Der Gehalt an Mineralstoffen wurde nach Kalzinierung (550 °C) mit optischer Emissionsspektrometrie (ICP-OES) bestimmt. Die Proben für die Bodenanalysen (nur 2016) wurden im Horizont 0-10 cm mit rund zwanzig Bohrungen pro Versuchsfläche entnommen. Die P-Analysen (Boden und Mikroorganismenfraktion) erfolgten bei 3 g frischem Boden durch Extraktion mit 40 ml NaHCO₃ 0,5 M. Die Konzentrationen des durch Mikroorganismen gebundenen P wurden geschätzt, ausgehend von der Differenz zwischen den Fraktionen, die mit beziehungsweise ohne CHCl₃-Fumigation resultierten, wobei mit einer Ausbeute der Extraktion von 0,4 gerechnet wurde (Brookes et al. 1982).

Der Stickstoff-Ernährungsindex (NNI¹) wurde mit folgenden Formeln berechnet:

$$\text{NNI} = N_{\text{gemessen}} / N_{\text{kritisch}} \quad (\text{Lemaire und Gastal 1997})$$

$$N_{\text{kritisch}} = 4,8 \cdot \text{TS}^{-0,32} \quad (\text{Lemaire und Salette 1984})$$

wobei N_{gemessen} dem im Futter gemessenen Gehalt entspricht (in %), N_{kritisch} dem minimal erforderlichen Stickstoffgehalt, damit die Pflanze das maximale Wachstum erreichen kann, und TS der Biomasse (TS > 1 t/ha). Die NNI-Werte wurden je nach Anteil der Leguminosen korrigiert (Cruz et al. 2006).

¹In Englisch: Nitrogen Nutrition Index (NNI)

Tab. 4 | Einfluss der Faktoren auf die botanische Zusammensetzung (funktionelle Gruppen) in der ersten Versuchsperiode¹ (P1) an den Standorten Chésereux (CH) und Saint-George (SG). In der Tabelle sind die *p*-Werte zur statistischen Signifikanz der Varianzanalyse aufgeführt.

	Nutzungsintensität		Bewässerungsplan		Jahr		<i>p</i> -Wert					
	Int.	Ext.	Kontr.	Trock.	2015	2016	NI	BP	J	NI × BP	NI × J	BP × J
CH												
GRA	0,65	0,76	0,72	0,69	0,71	0,70	0,003	0,341	0,539	0,868	0,051	0,884
LEG	0,16	0,11	0,11	0,16	0,13	0,14	0,050	0,051	0,345	0,389	0,148	0,496
KRA	0,18	0,13	0,17	0,14	0,16	0,16	0,003	0,194	0,954	0,122	0,074	0,661
SG												
GRA	0,62	0,70	0,66	0,66	0,71	0,61	0,003	0,808	<0,001	0,268	0,013	0,733
LEG	0,30	0,21	0,24	0,26	0,23	0,28	0,002	0,448	0,002	0,626	0,236	0,993
KRA	0,09	0,09	0,10	0,08	0,07	0,11	0,714	0,422	<0,001	0,033	0,006	0,547

¹P1 entspricht den ersten acht Wochen der Vegetationsperiode (Frühling).

GRA = Gräser; LEG = Leguminosen; KRA = «Kräuter» (zweikeimblättrige Nicht-Leguminosen)

Tab. 5 | Einfluss der Faktoren auf die botanische Zusammensetzung (funktionelle Gruppen) in der zweiten Versuchsperiode¹ (P2) an den Standorten Chésereux (CH) und Saint-George (SG). In der Tabelle sind die *p*-Werte zur statistischen Signifikanz der Varianzanalyse aufgeführt.

	Nutzungsintensität		Bewässerungsplan		Jahr		<i>p</i> -Wert					
	Int.	Ext.	Kontr.	Trock.	2015	2016	NI	BP	J	NI × BP	NI × J	BP × J
CH												
GRA	0,56	0,64	0,59	0,61	0,60	0,59	0,009	0,439	0,489	0,549	0,230	0,909
LEG	0,19	0,15	0,15	0,19	0,14	0,20	0,090	0,132	<0,001	0,969	0,320	0,159
KRA	0,25	0,22	0,26	0,21	0,26	0,21	0,052	0,004	0,011	0,330	0,330	0,184
SG												
GRA	0,61	0,64	0,59	0,66	0,65	0,61	0,195	0,034	0,060	0,912	0,464	0,047
LEG	0,28	0,26	0,29	0,25	0,27	0,27	0,335	0,313	0,667	0,386	0,620	0,006
KRA	0,11	0,10	0,12	0,09	0,08	0,13	0,296	<0,001	<0,001	0,042	0,022	0,427

¹P2 entspricht den Wochen 9 bis 16 der Vegetationsperiode (Sommer).

GRA = Gräser; LEG = Leguminosen; KRA = „Kräuter“ (zweikeimblättrige Nicht-Leguminosen)

Statistische Analysen

Der Einfluss der Faktoren «Nutzungsintensität», «Bewässerungsplan» und «Jahr» auf die Produktion von Biomasse, auf die Parameter zum Nährwert und auf die botanische Zusammensetzung wurden mit Hilfe eines Split-Plot-Designs analysiert. Die beiden ersten Faktoren wurden auf «grossen Parzellen» (*Whole Plots*) getestet, der Faktor «Jahr» auf «kleinen Parzellen» (*Subplots*). Die Varianzanalyse (ANOVA) erfolgte separat für jede Versuchsperiode (P1 bzw. P2) und für jeden Standort (CH bzw. SG).

Die statistischen Untersuchungen der P-Konzentrationen (Boden und Pflanzen) wurden mit Hilfe einer zweifaktoriellen ANOVA bei vollständigen Blocks durchgeführt (Daten nur für 2016, und nur für die extensive Nutzung).

Um die Entwicklung des RP- und Lignocellulose-Gehalts zu untersuchen, wurde eine Kovarianzanalyse (ANCOVA) durchgeführt, mit der die Auswirkungen der Trockenheitsbehandlung (kategoriale unabhängige Variable) vom Einfluss des Ertrags (kontinuierliche Kovariate) getrennt wurden. Die Gleichungen, die den

Zusammenhang zwischen dem RP-Gehalt (bzw. Lignocellulose-Gehalt) und der Quantität der Biomasse beschreiben, wurden mit Hilfe einer Logarithmusfunktion umgeformt, um die statistischen Voraussetzungen zu erfüllen (Normalverteilung der Residuen und Homoskedastizität), und um den Vergleich der beiden Funktionen zu ermöglichen.

Resultate und Diskussion

Produktion von Trockensubstanz (TS)

Die Nutzungsintensität (NI) und das Jahr (J) haben die Erträge der Periode P1 sehr stark beeinflusst (Tab. 2). In der Periode P2 (Tab. 3) waren die Unterschiede weniger stark ausgeprägt, weil es sich um ausschliesslich vegetative Wachstumsphasen handelt. Der Einfluss des Jahres blieb dagegen sehr gross. In Bezug auf den Bewässerungsplan (BP) liessen sich Auswirkungen der Trockenheit vor allem auf die zweite Versuchsperiode (P2) feststellen. Der Ertrag nahm in dieser Periode an beiden Standorten relativ gesehen um 35 % ab, gegenüber

nur 9% in der Periode P1. In absoluten Zahlen lagen die Ertragseinbussen mit 0,6 beziehungsweise 0,8t·ha⁻¹ während den beiden Perioden nahe beieinander. Für die eher geringen Ertragseinbussen in der Periode P1 lassen sich zwei Erklärungen finden: Die Wasserreserven des Bodens sind im Frühling im Allgemeinen hoch (und dämpfen die Auswirkungen einer Trockenperiode) und die im Frühling 2015 am Standort CH angewendete Trockenheitsbehandlung schlug teilweise fehl (kurzzeitige Überschwemmung in zwei Tunnels wegen sehr heftiger Regenfälle). Wie Tabelle 2 zeigt, unterschieden sich die Werte an diesem Standort nicht signifikant ($p=0,356$). Erstaunlicherweise waren die Auswirkungen der Trockenheit bei der intensiven Nutzung nicht ausgeprägter (keine Interaktion NI × BP).

Nährwert

Der Gehalt an Rohprotein (RP) variierte stark je nach Nutzungsintensität und Jahr, war aber unabhängig vom Bewässerungsplan (ausser am Standort SG in der ersten Periode, knapp signifikanter p -Wert). Der Gehalt an Lignocellulose (ADF) wurde von allen drei Faktoren beeinflusst. Wie erwartet war der ADF-Gehalt höher bei extensiver Nutzung (ältere Pflanzen). Die Trockenheit hatte konsequent eine Verringerung des ADF-Gehalts zur Folge. Das Jahr wirkte sich je nach Zeitpunkt unterschiedlich aus: In der Periode P1 lagen die Werte 2016 tiefer als 2015, während in der Periode P2 das Gegenteil beobachtet wurde.

Der Gehalt an wasserlöslichen Kohlenhydraten (WSC) war bei intensiver Nutzung höher. Die Trockenheit führte aufgrund eines Ungleichgewichts zwischen Assimilation und Wachstum zu einer Zunahme der Zucker. Der deutliche Unterschied zwischen den beiden Versuchsjahren könnte sich auf die besonderen Bedingungen im Jahr 2015 zurückführen lassen: Die sehr hohen Temperaturen bremsten das Wachstum, selbst auf den Kontrollflächen.

Botanische Zusammensetzung

Die kurzfristigen Auswirkungen der Faktoren des Versuchs auf die botanische Zusammensetzung sind in den Tabellen 4 und 5 zusammengefasst. Die Anteile der drei funktionellen Gruppen variierten nur wenig, mit nur einzelnen signifikanten Veränderungen. Die intensive Nutzung begünstigte die Kleearten auf Kosten der Gräser. Der Bewässerungsplan hatte nur einen geringen Einfluss auf die botanische Zusammensetzung, mit Ausnahme der Trockenheit während der Periode P2, die an beiden Standorten einen Rückgang der zweikeimblättrigen Nicht-Leguminosen («Kräuter») zur Folge hatte.

Am Standort SG verursachte die Trockenheitsbehandlung eine Zunahme des Anteils der Gräser von 59 auf 66% (Tab. 5). Der Einfluss des Jahres äusserte sich am Standort SG durch Veränderungen beim Gleichgewicht zwischen Gräsern und den zweikeimblättrigen Pflanzen: 2016 war der Anteil der Zweikeimblättrigen höher als 2015. Dieser Einfluss liess sich in beiden Versuchsperioden feststellen (Tab. 4 und 5).

Die Interaktionen sind schwieriger zu interpretieren. Sie treten vor allem am Standort SG in Erscheinung. Die Nutzungsintensität beeinflusste die botanische Zusammensetzung während des ersten Jahres stärker (Interaktion NI × J, Tab. 4). Schliesslich war die durch Trockenheit im Sommer verursachte Erhöhung des Gräser-Anteils 2015 ausgeprägter als 2016 (Interaktion BP × J, Tab. 5). Die besonderen klimatischen Bedingungen des Jahres 2015 haben die Wirkung der Versuchsfaktoren (NI und BP) vermutlich verstärkt.

Tab. 6 | Konzentrationen des Phosphors (P) im Boden (nach Olsen; mg·kg⁻¹), im Futter (g·kg⁻¹ TS) und mikrobielles P (mg·kg⁻¹ Boden), an den Standorten Chésèrèx (CH) und Saint-George (SG): Mittelwerte ± Standardfehler.

Standort	Période ¹	Bewässerungsplan	P Boden (P-Olsen)	P Pflanzen	P Mikroorg.
CH	P1	Kontrolle	10,0 ± 1,0	2,6 ± 0,2	39,9 ± 2,1
		Trockenheit	8,3 ± 0,9	2,5 ± 0,1	26,1 ± 2,1
	P2	Kontrolle	10,6 ± 1,3	2,4 ± 0,2	22,3 ± 1,3
		Trockenheit	7,3 ± 1,2	2,0 ± 0,2	13,6 ± 1,9
SG	P1	Kontrolle	64,1 ± 3,5	3,1 ± 0,1	55,2 ± 7,3
		Trockenheit	56,7 ± 2,9	2,9 ± 0,0	53,1 ± 9,6
	P2	Kontrolle	40,2 ± 2,6	3,5 ± 0,2	31,6 ± 5,7
		Trockenheit	32,5 ± 2,1	2,7 ± 0,1	19,7 ± 5,7

¹Die erste Periode entspricht den ersten acht Wochen der Vegetationsperiode (Frühling), die zweite Periode den 8 folgenden Wochen (Sommer).

Tab. 7 | Einfluss der Faktoren auf die Phosphor-Konzentrationen (im Boden, in den Pflanzen, in der Mikroorganismen-Fraktion) an den Standorten Chésèrèx (CH) und Saint-George (SG). In der Tabelle sind die p -Werte zur statistischen Signifikanz der Varianzanalyse aufgeführt.

Standort	Faktoren	P Boden (P-Olsen)	P Pflanzen	P Mikroorg.
CH	Periode (P) ¹	0,860	0,021	<0,001
	Bewässerungsplan (BP)	0,063	0,101	0,002
	P × BP	0,502	0,320	0,273
SG	Periode (P) ¹	<0,001	0,534	0,009
	Bewässerungsplan (BP)	0,017	0,013	0,388
	P × BP	0,946	0,098	0,536

¹Entspricht den beiden Versuchsperioden (P1 und P2).

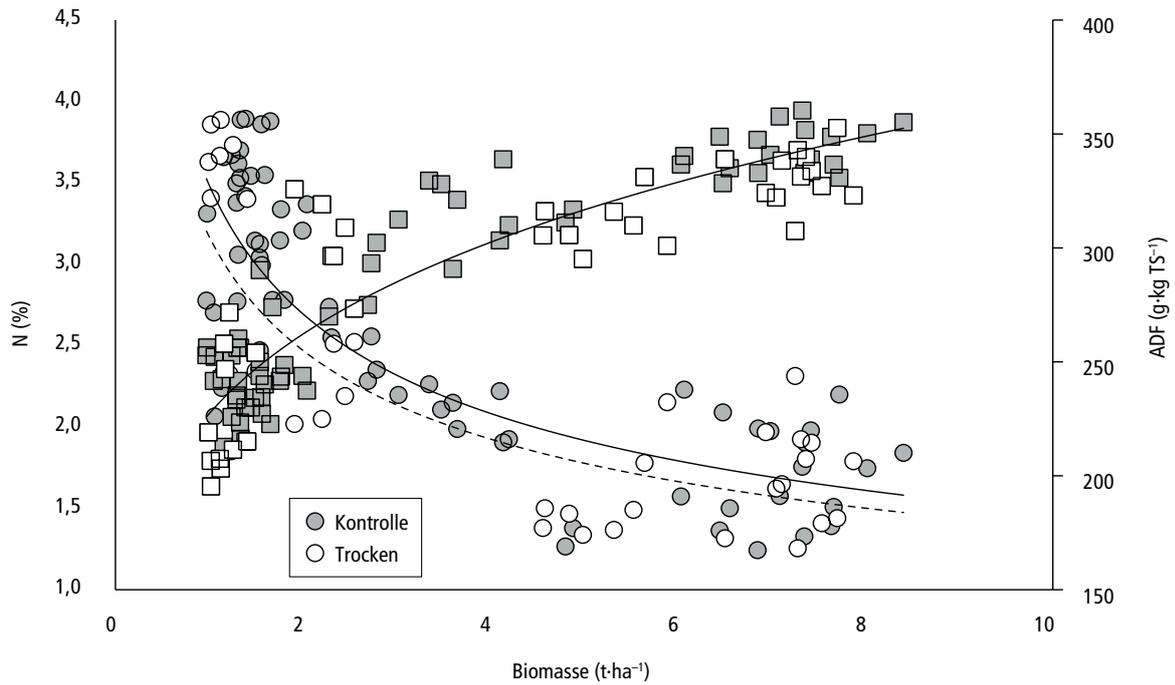


Abb. 1 | Zusammenhang zwischen der Akkumulation von Biomasse und dem Stickstoffgehalt (linke Achse) bzw. dem ADF-Gehalt (rechte Achse). Die zwei unteren Kurven zeigen den Zusammenhang zwischen Biomasse und N-Gehalt bei den zwei Trockenheitsbehandlungen (Kontrolle: durchgezogene Linie, Trockenheit: gestrichelte Linie). Die obere Kurve entspricht dem Zusammenhang zwischen Biomasse und ADF-Gehalt. Es wurden nur Biomasse-Werte von mindestens 1 t·ha⁻¹ berücksichtigt; n = 102.

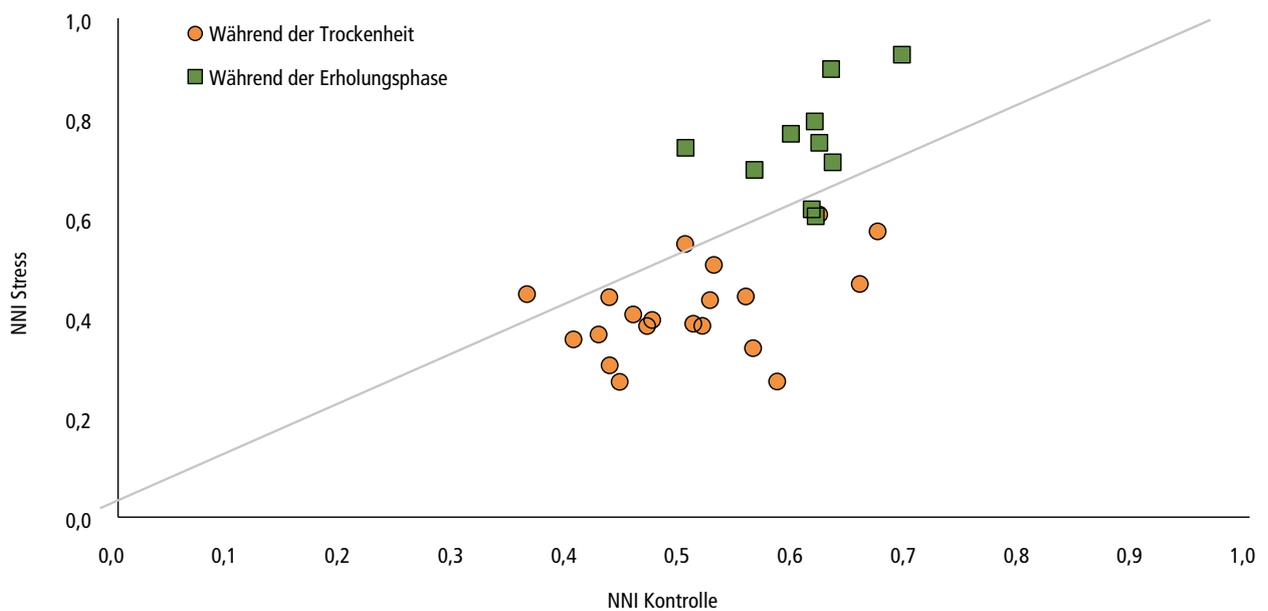


Abb. 2 | Vergleich der Stickstoff-Ernährungsindizes NNI (NNI Kontrolle gegenüber NNI Trockenstress) am Ende der Trockenperioden (P1 und P2) und während der Erholungsphase. Die Linie entspricht der Beziehung NNI Kontrolle = NNI Trockenstress; n = 30. Standort SG.

Zusammenhang zwischen Biomasse und Nährwert

Sowohl über den gesamten Zeitraum als auch kurzfristig hatten die Trockenheitsbehandlungen wenig Einfluss auf die Häufigkeit der einzelnen Arten. Die Schwankungen der Futterqualität lassen sich damit nicht wirklich mit Veränderungen der botanischen Zusammensetzung erklären. Sie müssen vielmehr im Kontext der Ertragsebenen betrachtet werden: Indem die Trockenheit das Wachstum bremst, kann sie auch die morphologische (ontogenetische) Entwicklung verändern und dadurch die Akkumulation von RP und ADF. Unter Stress stehende Pflanzen sind kleiner und weisen Merkmale «jüngerer» Pflanzen auf und enthalten damit weniger Fasern. Entsprechend hätte der RP-Gehalt höher ausfallen sollen (allometrische Beziehung zwischen der akkumulierten N-Menge und der akkumulierten TS der Biomasse; Lemaire und Salette 1984). Dass diese Erhöhung des RP ausblieb, ist auf die gleichzeitige Wirkung weiterer Phänomene im Zusammenhang mit der Pflanzenernährung zurückzuführen.

Abbildung 1 zeigt die Entwicklung des N- und ADF-Gehalts in Abhängigkeit des Ertrags. Es lässt sich feststellen, dass der N-Gehalt einer ähnlichen Funktion folgt wie die von Lemaire und Salette (1984)² beschriebene Funktion. Für die statistische Analyse wurden die beiden Kurven mit einer logarithmischen Funktion umgeformt. Die Wirkung der Trockenheit war signifikant ($F(1; 99) = 4,06$; $p = 0,047$). Bei gleicher Biomasse betrug der Unterschied etwa 11 g RP pro kg TS zugunsten der Kontrolle. Im Gegensatz zum N führte die Trockenheit beim ADF-Gehalt nicht zu signifikanten Unterschieden zwischen den beiden Bewässerungsplänen. Der in den Tabellen 2 und 3 festgehaltene Rückgang des ADF-Gehalts lässt sich damit allein auf die tieferen Erträge zurückführen. Die offensichtliche Stabilität des RP-Gehalts (Tab. 2 und 3) verdeckt antagonistische Effekte: Phänomene im Zusammenhang mit der Entwicklung (Ontogenese), aber auch Veränderungen des Status der Stickstoffernährung.

Stickstoff-Ernährungsindex

In Abbildung 2 wird für den Standort SG, wo die Wirkung der Trockenheit ausgeprägter war, der Stickstoff-Ernährungsindex (NNI) der Kontrollflächen dem NNI der Versuchsflächen mit Trockenheitsbehandlungen gegenübergestellt. Die Abbildung zeigt klar, dass der Wassermangel den Zustand der Stickstoffernährung veränderte, wobei der NNI tiefer als bei den Kontrollen lag. Nach der Trockenperiode, während der Erholungs-

phase (Herbst), wurde das Gegenteil beobachtet: der NNI war bei den Flächen mit Trockenheitsbehandlung höher. Dieses Kompensationsphänomen, das auch bei anderen Versuchen beobachtet wurde (namentlich von Hofer *et al.* 2016), führt manchmal nach der Stressexposition zu Erträgen, die höher als bei der Kontrolle liegen. Die Phänomene im Zusammenhang mit Perioden von Trockenheit und Wiederbenässung des Bodens wurden von Borken und Matzner (2008) beschrieben. Durch die Rückkehr der Niederschläge setzt auch die Mineralisation wieder ein. Der Abbau toter Biomasse, die Lyse mikrobieller Zellen und die Freisetzung nicht-mikrobieller Substrate (insbesondere Mikroaggregate) sind an der Mineralisation von Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen beteiligt, mit Flüssen, die oft höher liegen als bei den entsprechenden Kontrollen.

P-Gehalt von Boden und Pflanzen

Die Wirkungen der Trockenheit auf den Phosphor-Zyklus zeigten sich auf verschiedenen Ebenen. Im Boden waren die Konzentrationen des verfügbaren P (P-Olsen) am Standort SG ungefähr sechs Mal höher als in CH (Tab. 6). In CH blieben die P-Konzentrationen über die Saison nahezu stabil und der Einfluss des Wassermangels war marginal signifikant ($p = 0,063$; Tab. 7). In SG hatten beide Faktoren (Periode und Trockenheitsbehandlung) einen grossen Einfluss auf den P-Gehalt. Diese Unterschiede im Boden zeigten sich im P-Gehalt des Futters: Er war in SG konsequent höher als in CH (durchschnittlich 3,0 bzw. 2,4 g·kg⁻¹ TS; Tab. 6). In SG bewirkte die Trockenheit einen Rückgang des P-Gehalts des Futters, wobei dieser Rückgang in der zweiten Periode ausgeprägter war (geringe Interaktion Periode × Trockenheit; Tab. 7). Der P-Gehalt der Mikroorganismen-Fraktion wurde stark durch die Periode beeinflusst. Zwischen den beiden Perioden nahm der mikrobielle P um durchschnittlich 50% ab. Die Trockenheit beeinflusste auch den mikrobiellen P in CH. Im Gegensatz zu den Wirkungen auf das Futter stellten wir keine Interaktion Periode × Trockenheit fest. In CH ist der Boden schlecht mit P versorgt und die Pflanzen sind so angepasst, dass sie den P unter limitierenden Bedingungen entnehmen können. Der Zugriff auf P wird möglicherweise durch Mykorrhiza-Pilze erleichtert. Mit dieser Hypothese liesse sich erklären, weshalb der P-Gehalt in den Pflanzen unter Trockenstress nicht wirklich beeinträchtigt wurde. In SG liegt eine ziemlich andere Situation vor. Die Pflanzen haben zumindest unter normalen Bedingungen Zugang zu leicht verfügbarem P. Bei Trockenheit nimmt die Verfügbarkeit dieses Elements ab. Dies widerspiegelt sich direkter in den Boden- und Pflanzenanalysen.

²Die Exponenten der beiden Funktionen (-0,36 und -0,37) liegen in der Nähe des Exponenten der Verdünnungsfunktion ($y = 4,8 \cdot x^{-0,32}$).

Schlussfolgerungen

Im Allgemeinen hatten die in diesem Versuch angewendeten Trockenheitsbehandlungen deutliche Auswirkungen auf die Produktion von Biomasse und die Parameter zum Nährwert des Futters. Ein Trockenstress im Sommer (zweite Versuchsperiode) hatte stärkere Auswirkungen als die Trockenheit im Frühling (erste Versuchsperiode). Diese Beobachtung lässt sich vermutlich mit den hohen sommerlichen Temperaturen und der eingeschränkten Wasserversorgung des Bodens (Rückgang der Wasserreserven) erklären. Im Gegensatz zur ursprünglichen Annahme waren die Auswirkungen des Wassermangels bei häufiger genutzter Vegetation nicht ausgeprägter (keine Interaktion zwischen Nutzungsintensität und Trockenheitsbehandlung). Die Reaktion auf den Trockenstress fiel beim P-Gehalt je nach Boden sehr unter-

schiedlich aus: schlecht mit P versorgte Böden scheinen weniger stark auf Trockenstress zu reagieren als Böden mit reichlicher P-Versorgung. Die botanische Zusammensetzung veränderte sich kaum, zumindest kurzfristig. Die durch die Trockenheit verursachte Verbesserung des Nährwerts lässt sich in erster Linie mit der Verminderung des ADF-Gehalts erklären, der wiederum auf die geringeren Erträge zurückzuführen ist. In einem breiteren Kontext liegen die Schwankungen, die auf die Trockenheitsbehandlung zurückzuführen sind, in der gleichen Grössenordnung wie die Schwankungen von Jahr zu Jahr. ■

Dank

Wir danken Herrn Ansermet und Herrn Berseth herzlich für die Zurverfügungstellung ihrer Parzellen und die gute Zusammenarbeit. Dieses Projekt wurde zum Teil durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (SNF) finanziert.

Literatur

- Ampuero S. & Wyss U., 2014. Futtermittel im Nah-Infrarotlicht (NIRS). *Agrarforschung Schweiz* 5, 204–211.
- Belnap J., 2011. Biological phosphorus cycling in dryland regions. In: Phosphorus in Action (Eds. E.K. Bünemann, A. Oberson & E. Frossard). Springer, Berlin, Germany, 371–406.
- Borken W. & Matzner E., 2008. Reappraisal of drying and wetting effects on C and N mineralization and fluxes in soils. *Global Change Biology* 14, 1–17.
- Brookes P. C., Powlson D. S. & Jenkinson D. S., 1982. Measurement of microbial biomass phosphorus in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 14, 319–329.
- Cruz P., Jouany C., Theau J.-P., Petibon P., Lecloux E. & Duru M., 2006. L'utilisation de l'indice de nutrition azotée en prairies naturelles avec présence de légumineuses. *Fourrages* 187, 369–376.
- Daget P. & Poissonet J., 1969. Analyse phytologique des prairies, applications agronomiques. Document 48, CNRS-CEPE, Montpellier, 67 p.
- Dijkstra F. A., He M., Johansen M. P., Harrison J. J. & Keitel C., 2015. Plant and microbial uptake of nitrogen and phosphorus affected by drought using 15N and 32P tracers. *Soil Biology & Biochemistry* 82, 135–142.
- Dumont B., Andueza D., Niderkorn V., Lüscher A., Porqueddu C. & Picon-Cochard C., 2015. A meta-analysis of climate change effects on forage quality in grasslands: specificities of mountain and Mediterranean areas. *Grass and Forage Science* 70, 239–254.
- Errecart P., Agnusdei M. G., Lattanzi F., Marino M. A. & Berone G. D., 2014. Critical Nitrogen Concentration Declines with Soil Water Availability in Tall Fescue. *Crop Science* 54, 318–330.
- Fay P. A., Carlisle J. D., Knapp A. K. & Blair J. M., 2000. Altering rainfall timing and quantity in a mesic grassland ecosystem: Design and performance of rainfall manipulation shelters. *Ecosystems* 3, 308–319.
- Gilgen A. K. & Buchmann N., 2009. Response of temperate grasslands at different altitudes to simulated summer drought differed but scaled with annual precipitation. *Biogeosciences* 6, 2525–2539.
- Gonzalez-Dugo V., Durand J.-L. & Gastal F., 2010. Water deficit and nitrogen nutrition of crops. A review. *Agronomy for sustainable Development* 30, 529–544.
- Grant K., Kreyling J., Dienstbach L. F. H., Beierkuhnlein C. & Jentsch A., 2014. Water stress due to increased intra-annual precipitation variability reduced forage yield but raised forage quality of a temperate grassland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 186, 11–22.
- Hofer D., Suter M., Buchmann N. & Lüscher A., 2017. Nitrogen status of functionally different forage species explains resistance to severe drought and post-drought overcompensation. *Agriculture Ecosystems & Environment* 236, 312–322.
- Lemaire G. & Denoix A., 1987. Croissance estivale en matière sèche de peuplements de fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.) et de dactyle (*Dactylis glomerata* L.) dans l'Ouest de la France. II. Interaction entre les niveaux d'alimentation hydrique et de nutrition azotée. *Agronomie* 7, 381–390.
- Lemaire G. & Gastal F., 1997. N uptake and distribution in plant canopies. In: Diagnosis on the nitrogen status in crops (Ed. G. Lemaire). Springer, Heidelberg, Germany, 3–43.
- Lemaire G. & Salette J., 1984. Relation entre dynamique de croissance et dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. I. Etude de l'effet du milieu. *Agronomie* 4, 423–430.
- Meisser M., Deléglise C., Mosimann E., Signarbieux C., Mills R., Schlegel P., Buttler A. & Jeangros B., 2013. Auswirkungen einer ausgeprägten Sommertrockenperiode auf eine montane Dauerweide im Jura. *Agrarforschung Schweiz* 4, 476–483.
- Mosimann E., Meisser M., Deléglise C. & Jeangros B., 2012. Das Futterpotenzial der Juraweiden. *Agrarforschung Schweiz* 3, 516–523.
- Stampfli A. & Zeiter M., 2004. Plant regeneration directs changes in grassland composition after extreme drought: a 13-year study in southern Switzerland. *Journal of Ecology* 92, 568–576.
- Sun D., Bi Q., Li K., Da P., Yu Y., Zhou W., Lv T., Liu X., Zhu J., Zhang Q., Jin C., Lu L. & Lin X., 2017. Significance of temperature and water availability for soil phosphorus transformation and microbial community composition as affected by fertilizer sources. *Biology and Fertility of Soils*. <https://doi.org/10.1007/s00374-017-1252-7>.
- Vogel A., Scherer-Lorenzen M. & Weigelt A., 2012. Grassland resistance and resilience after drought depends on management intensity and species richness. *PLoS ONE* (doi:36910.31371/journal.pone.0036992).

Riassunto**Effetti della siccità sul funzionamento di sistemi prato-pascolivi**

Per accertare con precisione gli effetti della siccità sulla produzione di foraggio (sostanza secca e valore nutritivo) e sui rapporti suolo-vegetazione è stato condotto un esperimento di manipolazione delle precipitazioni per due anni in due siti prato-pascolivi. Le situazioni di stress idrico sono state simulate per mezzo di tunnel di esclusione delle precipitazioni. Per quanto riguarda il valore nutritivo, i parametri che in situazioni di siccità hanno registrato le variazioni più significative sono stati il tenore di lignocellulosa (ADF) e il tenore di zuccheri solubili. Le oscillazioni dell'ADF hanno evidenziato una stretta correlazione con le perdite di produzione (piante più piccole meno ricche di fibre). Al contrario, il tenore di proteina grezza è rimasto relativamente costante in situazioni di siccità a causa di processi antagonistici: gli effetti negativi sulla nutrizione azotata sono stati compensati dal rallentamento della crescita (maggiore concentrazione di azoto nella pianta a causa della ridotta biomassa). Sul ciclo del fosforo (P) la carenza idrica ha avuto ripercussioni diverse in funzione della quantità di fosforo presente nel suolo. Uno stress idrico tardivo (dopo il picco di crescita) ha avuto effetti più marcati rispetto a uno stress precoce (durante il picco). Questo esperimento permette di contestualizzare il fenomeno della siccità in un contesto più ampio, in quanto mostra che le variazioni di produzione e qualità causate dalla siccità sono dello stesso ordine di grandezza delle oscillazioni naturali che si possono osservare da un anno all'altro.

Summary**Impact of drought on the functioning of grassland systems**

A rainfall manipulation experiment was conducted over a two-year period on two semi-natural grassland sites, in order to determine the effects of drought on both forage production (dry matter and nutritive value) and plant-soil relationships. Water stress simulations were performed with the aid of rainout shelters. Among the nutritional parameters, lignocellulose content (ADF) and water-soluble carbohydrates (WSC) showed the greatest variation in drought conditions. Variations in ADF content were strongly linked to the drought-induced yield losses (less fibre in the small plants). By contrast, crude protein (CP) content remained fairly constant under drought conditions due to antagonistic processes: the detrimental effects on nitrogen nutrition were offset by slower plant growth (i.e. higher plant N concentration due to reduced shoot biomass). The phosphorus cycle (P cycle) was adversely affected by the water restrictions, with quite different responses depending on soil P content. A late stress (i.e. one occurring after the grass growth peak) had more-pronounced effects than an early one (occurring during the peak). This experiment allows the effects of water shortage to be placed in a broader context by showing that the variations in yield and quality caused by drought are of same order of magnitude as the natural variations that can be observed between different years.

Key words: drought, forage, nutritive value, phosphorus, nitrogen, dilution effect, permanent grassland.