Wissenschaftliche Beilagen : Erscheinungen der Konkurrenz zwischen höheren Pflanzen und ihre begriffliche Fassung

Autor(en): **Bornkamm, R.**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel**

Band (Jahr): **34 (1962)**

PDF erstellt am: **03.06.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-377634

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

WISSENSCHAFTLICHE BEILAGEN

Erscheinungen der Konkurrenz zwischen höheren Pflanzen und ihre begriffliche Fassung[1]

Von R. Bornkamm

Einleitung

In der ökologischen und landwirtschaftlichen Literatur der letzten Jahre nehmen Untersuchungen über Erscheinungen des Wettbewerbs zwischen höheren Pflanzen einen immer grösseren Raum ein. Als wissenschaftliche Fragestellung wurde die Konkurrenz zwar schon vor langer Zeit, von Ch. Darwin, aufgeworfen, und ihre Bedeutung geht aus vielen seiner Äusserungen bereits klar hervor. So schreibt er z.B.: «That climate acts in main part indirectly by favouring other species, we clearly see in the prodigious numbers of plants which in our gardens can perfectly well endure our climate, but which never become naturalised, for they cannot compete with our native plants» (Darwin 1859/1958, S. 79). Verbreitungsgrenzen von Organismen werden also häufig nicht durch direkte Wirkung der Aussenfaktoren bestimmt, sondern durch die Wettbewerbsfähigkeit der betreffenden Arten gegenüber ihren Konkurrenten unter den gegebenen Aussenbedingungen. In der Folgezeit sind diese Probleme aber dennoch etwas in den Hintergrund getreten, bis später vor allem die bekannten Arbeiten von De Vries 1940, Caputa 1948, Ellenberg 1950b, 1952b, 1954 und Knapp 1953, 1954 neue Anregungen gaben. In der jüngsten Zeit hat man sich vor allem der Kausalanalyse einer ganzen Reihe von Konkurrenzfällen zugewandt. Das kann mit Hilfe von autökologischen Untersuchungen (Larcher 1960, 1961a, 1961b, Polster, Weise und Neuwirth 1960, Tranquillini 1959a, 1959b, 1962) oder durch Untersuchung des Einflusses des einen Partners auf die stoffliche Zusammensetzung und Stoffwechselvorgänge des anderen Partners (Alexeyenko 1958, Lampeter 1959/60, Karpov 1959, 1962a, Evans 1960, Weise 1960, Moore 1961, Van den Bergh und Elberse 1962, Welbank 1962, Umarov 1962)

---

[1] Erweiterte Form eines am 11. Januar 1963 vor dem Freien Geobotanischen Kolloquium in Zürich gehaltenen Vortrages.

oder auch durch Untersuchung des Substrats (ZAHNER 1958, KARPOV 1958, 1959, 1962b, OLSEN 1961) geschehen. Gleiches gilt für Forschungen auf dem Gebiet des intraspezifischen Konkurrenz (REESTMAN und DE WIT 1959, KUROIWA 1959, 1960, TEZUKA 1960, LOOMIS und ULRICH 1962, SNAYDON 1962).

Entscheidend für die Deutung solcher Versuche ist die Klarheit der Begriffe bei der Beschreibung der beobachteten und gemessenen Konkurrenzerfolge. Solche Begriffe, deren Definitionen von der Wahl geeigneter Messgrössen und deren sinnvoller Verknüpfung ausgehen, und die oft auch eine mathematische Behandlung der Probleme erlauben, sind von der Konkurrenzökologie besonders in neuerer Zeit geprägt worden, werden oft aber nicht mit der nötigen Bewusstheit angewandt. Es soll daher im folgenden ein Einblick in dieses Arbeitsgebiet gegeben werden, aus dem ich zwei Problemkreise auswählen will: 1. die Frage nach der Konkurrenzkraft, deren Besprechung sich ausser auf eigene Versuche vor allem auf die umfangreichen Arbeiten von DE WIT stützen soll, und 2. die Frage nach der zeitlichen Abfolge der Konkurrenzerscheinungen in mehrjährigen Beständen.

I. *Verschiebung des Optimums*
(Nachweis der Konkurrenz)

Der Grundgedanke der Versuche von ELLENBERG war, durch den Vergleich des Verhaltens von Arten in Reinsaat und Mischsaat bei Änderung eines Aussenfaktors die Konkurrenzwirkungen nachzuweisen und ihre Stärke zu messen. Während ELLENBERG die Wirkung verschiedener pH-Werte des Bodens und verschiedener Grundwasserstände studierte, wollen wir uns einen

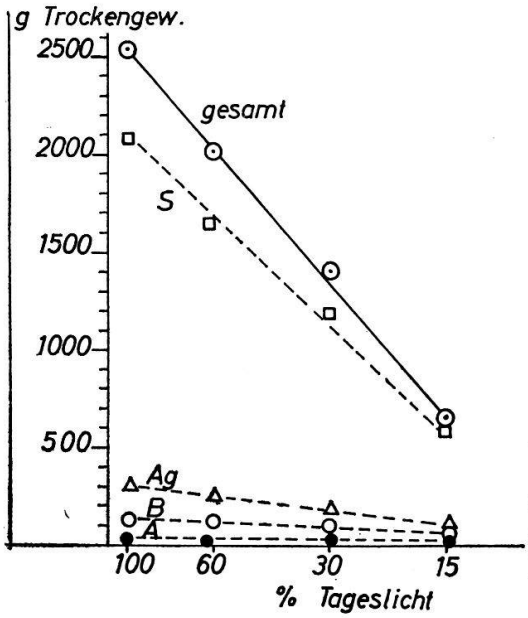


Abb. 1. Gesamtproduktion bei den verschiedenen Beleuchtungsstärken (Abszisse logarithmisch) und Anteil der einzelnen Arten daran. S = *Sinapis alba*, Ag = *Agrostemma githago*, B = *Bromus secalinus*, A = *Anagallis arvensis*.

nach demselben Schema durchgeführten Versuch ansehen, in dem durch unterschiedlich lichtdurchlässige Zelte die Beleuchtungsstärke von 100% auf 60%, 30% und 15% des Tageslichtes herabgesetzt wurde (Bornkamm 1961a). Unter diesen Zelten wurden *Anagallis arvensis*, *Bromus secalinus*, *Agrostemma githago* und *Sinapis alba* in Mitscherlich-Gefässen in Reinsaat und in den elf möglichen Kombinationen kultiviert. Jedes Versuchsgefäss enthielt 24 Pflanzen. Die Gesamtproduktion unter jedem Zelt war um so grösser, je stärker belichtet wurde (Abb. 1); es ergab sich die normale logarithmische Licht-Produktionskurve. Von der Gesamtmasse aller Versuche wurden 79,9% von *Sinapis*, 12,3% von *Agrostemma*, 6,4% von *Bromus* und 1,4% von *Anagallis* hervorgebracht. Die Abfolge der Produktion in den einzelnen Kombinationen (Tab. 1) ergibt eine logische Reihenfolge: Am meisten produziert *Sinapis* in

Tab. 1. Stoffproduktion in den verschiedenen Kombinationen.

S = *Sinapis alba* Ag = *Agrostemma githago*
B = *Bromus secalinus* A = *Anagallis arvensis*

Kombination	Produktion absolut (g Trockengew.)	relativ %
S	926,8	100,0
S A	829,3	89,3
S B A	799,2	86,1
S Ag A	751,9	81,1
S Ag	714,2	77,0
S Ag B	606,9	65,5
S B	599,1	64,5
S Ag B A	538,7	58,0
Ag	204,2	22,1
Ag B	199,7	21,5
Ag B A	164,4	17,7
Ag A	150,5	16,2
B	128,9	13,9
B A	110,6	11,9
A	67,1	7,5

Reinsaat. Der Gewinn, den neu hinzutretende Konkurrenten erzielen, ist stets geringer als die Einbusse, die *Sinapis* dabei erleidet. Daher folgen zunächst die Kombinationen mit den Arten, die *Sinapis* am wenigsten stören, also zuerst *Sinapis* + *Anagallis*, dann die Dreierkombinationen *Sinapis* + *Anagallis* + *Bromus* bzw. *Sinapis* + *Anagallis* + *Agrostemma*. Die nächste Gruppe bilden die Kombinationen von *Sinapis* mit den mittelstarken Konkurrenten, sodann die Viererkombination. Keine Kombination ohne *Sinapis* erreicht auch nur 25% der *Sinapis*-Reinsaat. *Agrostemma* ist im Gegensatz zu *Sinapis* nicht in der Lage, bereits allein das Versuchsgefäss optimal aus-

zunutzen, sie produziert daher zusammen mit dem nächststärksten Konkurrenten am meisten. Es folgen daher nun *Agrostemma* + *Bromus* und *Agrostemma* + *Bromus* + *Anagallis*, entsprechend *Bromus* allein, *Bromus* + *Anagallis* und zuletzt *Anagallis* allein.

In Abb. 2 betrachten wir zunächst die Produktion der Reinsaaten. Sie nimmt in jedem Falle mit abnehmendem Licht ab. Zwischen 100% und 60% Beleuchtungsintensität bestehen nur geringe Unterschiede. Drei der Arten

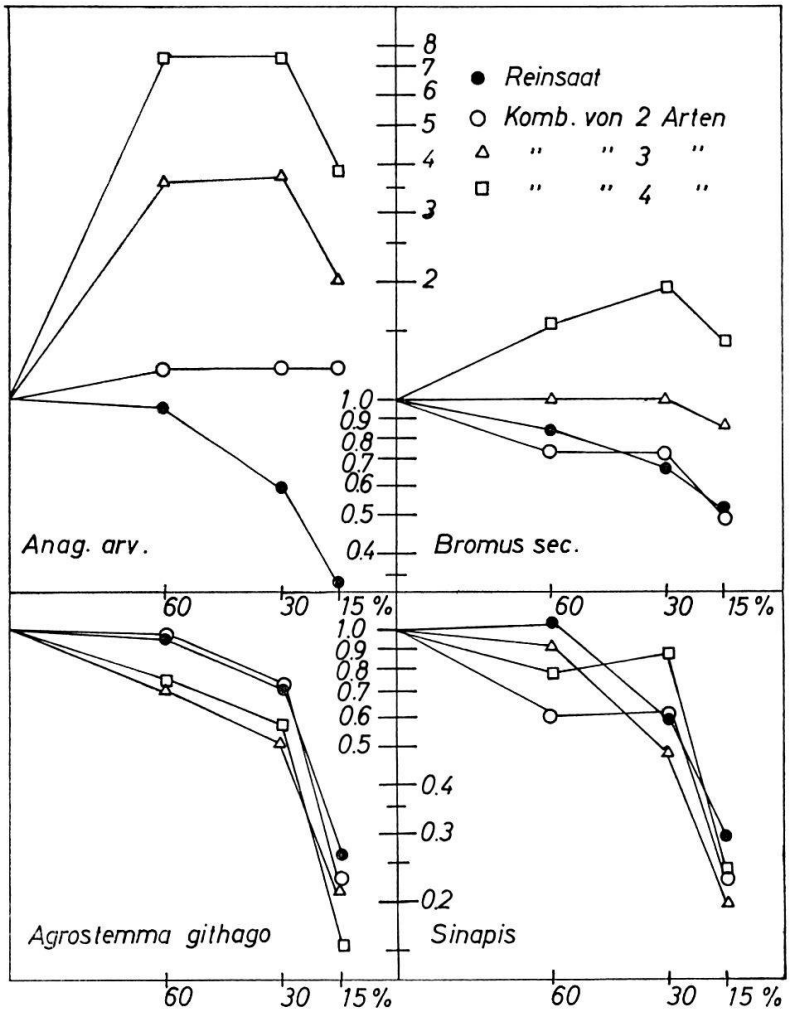


Abb. 2. Trockensubstanzproduktion der einzelnen Arten pro Versuchsgefäss bei den verschiedenen Beleuchtungsstärken (Produktion im vollen Tageslicht jeweils = 1).

sind in ihren Lichtansprüchen etwa gleich; sie erreichen bei 15% Beleuchtungsintensität noch ca. 30% der Produktion bei vollem Tageslicht, die vierte, *Bromus*, hingegen 52,5%.

Bei *Anagallis* wird, wie bei allen anderen Arten, mit abnehmender Beleuchtungsstärke die Produktion der Reinsaat geringer. Ist ein Konkurrent zugegen, der im vorliegenden Versuch für *Anagallis* in jedem Fall ein überlegener Konkurrent ist, der aber bei abnehmendem Licht geschwächt wird, so profitiert *Anagallis* von seinem Rückgang und produziert bei allen Beleuchtungsstärken etwa gleich viel. Treten mehr Arten hinzu, so verschiebt

sich sogar das Optimum: Bei den Dreier-Kombinationen nimmt die Produktion vom vollen Tageslicht zum 30%-Zelt auf das vierfache, in Viererkombination sogar auf das über siebenfache zu. Die nächststärkere Art, *Bromus secalinus*, zeigt eine gleichbleibende Produktion bei allen Lichtstufen erst in den Dreierkombinationen und bildet in Viererkombination das 1,9fache an Trockensubstanz. *Agrostemma*, die, ausser im 15%-Zelt, stärker ist als *Bromus*, zeigt diese Erscheinung nicht mehr, sondern reagiert auf die verstärkte Konkurrenz in Dreier- und Viererkombination durch ein leichtes Absinken der Produktion. *Sinapis*, die überlegene Art, lässt sich, von grösseren, offenbar zufälligen Schwankungen abgesehen, von seinen Mitbewerbern überhaupt nicht beeinflussen.

Zusammenfassend kann gesagt werden: Die stärkere Art kann die schwächere zu einer Verschiebung ihres Optimums zwingen. Und: Verschiebung des Optimums in Mischsaat gegenüber Reinsaat ist ein Nachweis für Konkurrenz[1].

II. *Wettbewerbsspielraum*

Bisher haben wir nur die Produktion jeweils jeder Art berücksichtigt und wollen nun auch die Produktion pro Individuum betrachten (Tab. 2). In Reinsaat wiegt jede der 24 *Anagallis*-Pflanzen im Durchschnitt 330 mg, in Kom-

Tab. 2. Mittleres Trockengewicht pro Einzelpflanze in g (im Mittel der 6 Versuche bei 100 und 60% des Tageslichtes; Reinsaaten fett gedruckt).

in Kombination mit:	*Anagallis*	*Bromus*	*Agrostemma*	*Sinapis*
A	***0,328±0,018***	0,86±0,08	1,38±0,23	8,5±1,3
B	0,041±0,002	***0,54±0,05***	1,35±0,25	5,1±1,0
Ag	0,024±0,003	0,32±0,13	***0,93±0,04***	4,7±0,6
S	0,025±0,003	0,34±0,13	0,50±0,04	***4,5±0,5***
A+B			1,73±0,31	11,6±1,4
A+Ag		0,38±0,04		11,5±2,7
B+Ag	0,016±0,004			7,6±1,3
S+A		0,28±0,02	0,79±0,04	
S+B	0,024±0,005		0,64±0,07	
S+Ag	0,019±0,005	0,15±0,01		
allen übrigen	0,016±0,005	0,15±0,02	0,85±0,09	7,8±3,6

[1] Ellenberg 1952b, 1954 bezeichnete bekanntlich das Optimum in Reinsaat als «physiologisches Optimum», das Optimum in Mischsaat als «ökologisches Optimum». Rabotnov 1959 schlägt vor, für den ersten Fall den Ausdruck «autökologisches Optimum», für den zweiten «synökologisches Optimum» zu verwenden. Es muss aber auch beim autökologischen Optimum noch unterschieden werden zwischen dem Optimum bei intraspezifischer Konkurrenz und dem Optimum einzeln (ohne jeden Wettbewerb) gezogener Pflanzen.

bination mit *Bromus* 41 mg, in allen anderen Kombinationen sogar nur rund 20 mg. Das Verhältnis zwischen dem grössten und dem kleinsten Mittel, also die erzwungene Spanne, beträgt 21:1. Man kann hier von «Wettbewerbsspielraum» sprechen. *Bromus* bildet die grössten Pflanzen mit der unterlegenen *Anagallis*, die zweitgrössten in Reinsaat. In allen anderen Kombinationen hat er überlegene Partner gegen sich und bleibt kleiner. Er wird aber nicht so stark unterdrückt wie *Anagallis*, das Verhältnis zwischen grösstem und kleinstem Mittel beträgt hier 6:1. *Agrostemma* bildet, wie *Sinapis*, die grössten Pflanzen in den Kombinationen mit den beiden schwachen Partnern, die zweitgrössten mit *Bromus* oder *Anagallis* allein, die drittgrössten in Reinsaat, während sie in allen Kombinationen, an denen *Sinapis* beteiligt ist, kleiner bleibt. Da für eine *Sinapis*-Pflanze bei der getroffenen Artenauswahl kein stärkerer Konkurrent vorhanden ist als eine weitere *Sinapis*-Pflanze, sind bei ihr die Individuen in Reinsaat am kleinsten. Das Verhältnis zwischen grösstem und kleinstem Mittel beträgt bei *Agrostemma* 3,5:1, bei *Sinapis* 2,5:1, was die Stabilität der konkurrenzstarken Arten anzeigt.

Dieselbe Abfolge der Wettbewerbsspielräume finden wir auch im 30%- und im 15%-Zelt, für das die Zahlen angeführt seien: *Anagallis* 10:1, *Bromus* 3,7:1, *Agrostemma* 2,7:1, *Sinapis* 1,9:1. Sie liegen hier im schwachen Licht niedriger als bei vollem Tageslicht.

Fassen wir etwas verallgemeinernd zusammen: Der erzwungene Wettbewerbsspielraum ist um so grösser, je konkurrenzschwächer eine Art ist. Und: Bei zunehmender Ungunst der Aussenfaktoren engt sich der Wettbewerbsspielraum ein.

III. *Die Frage der Konkurrenzkraft*

Wenn man überhaupt von Wettbewerb zwischen verschiedenen Arten spricht, so ist es unvermeidlich, von «schwächeren», «stärkeren» oder «gleichstarken» Arten zu sprechen. Es gibt also Arten mit grosser und Arten mit kleiner Konkurrenzkraft (Wettbewerbsfähigkeit). Diese Grösse «Konkurrenzkraft» ist aber sehr komplex (vgl. die Analysen von Knapp 1961, Milthorpe 1961) und nicht ohne weiteres messbar und definierbar. Fast alle Grössen der pflanzlichen Entwicklung von der Keimung bis zur Samenreife können charakteristische Züge der Wettbewerbsfähigkeit widerspiegeln. Es soll im folgenden kurz zusammengestellt werden, welche Messgrössen für die Beurteilung von Konkurrenzerfolgen im Experiment in den letzten Jahren besonders herangezogen wurden. Dabei müssen zwei Hauptgruppen unterschieden werden: 1. Messung der Reproduktionsfähigkeit, 2. Messung des Wachstums und der Produktionsfähigkeit.

Die Reproduktion massen DE WIT 1960, 1961 als Kornertrag bei Getreide, SAKAI 1961 als Kornertrag bei Reis und Ährchenzahl bei Weizen, HARPER 1961 als Zahl der Samen oder Früchte bei verschiedenen Pflanzen und REESTMAN und DE WIT 1959 als Ertrag bei Kartoffeln. VAN DEN BERGH und DE WIT 1960, ENNIK 1960, HARPER 1961 und VAN DEN BERGH und ELBERSE 1962 bestimmten die Zahl überwinternder Sprosse bei mehrjährigen Gräsern.

Sehr viele Autoren urteilen nach dem Gewichtsanteil, den die zu untersuchende Art an einem Gemisch mit Konkurrenten erreichen kann (ausser den unten Genannten z.B. LAUDE 1958, ASPINALL und MILTHORPE 1959, LAMPETER 1959/60, WEISE 1960, EVANS 1960, SAKAI 1961); DE WIT 1959 nahm den Ertrag von Zuckerrüben als Mass. Auch niedere Pflanzen wurden in ähnlicher Weise bearbeitet (PARKER und TURNER 1961, EGER 1963). Häufig wurden dabei Sprosshöhe, Blattzahl, Blattgrösse, relative Wachstumsrate, Netto-Assimilationsrate u.a. mit untersucht (ALEXEYENKO 1958, KARPOV 1958, 1959, 1960, 1961 a, b, 1962 a, b, c, BLACK 1958, 1960, CLATWORTHY 1960, ASPINALL 1960, BALSCHUN und JACOB 1961, HARPER 1961, MOORE 1961, LOOMIS und ULRICH 1962, SNAYDON 1962), oder es wurden photosynthetisch tätige Teile der Pflanzen von den übrigen Teilen geschieden (KUROIWA 1959, KNIGHT 1960, DONALD 1961). KOZLOWSKI und PETERSON 1962 benutzten als Wachstumsmass den Stammumfang von Bäumen. Deckungsanteil und Stetigkeit in Probeflächen, die Untersuchungen des Wettbewerbs dienten, bestimmten GRIGGS 1956, KARPOV 1958, KNAPP 1958, 1959, 1960.

Zur Kennzeichnung der Konkurrenzkraft einer Art wurden daher oft mehrere dieser Grössen kombiniert, oder es wurden Näherungen gesucht. VAN DOBBEN 1955 definierte eine solche Näherung, nämlich das Verhältnis

$$\frac{\text{Kornertrag der Art A (Mischsaat)}}{\text{Kornertrag der Art A (Reinsaat)}} : \frac{\text{Kornertrag der Art B (Mischsaat)}}{\text{Kornertrag der Art B (Reinsaat)}},$$

als «Verdringingsfactor» (competition coefficient) von A gegenüber B. LAMPETER 1959/60 bezeichnete das Verhältnis der Substanzproduktion einer Art in Mischkultur zu der Produktion, die nach den Ergebnissen der Reinsaat auf dem gleichen Flächenanteil zu erwarten gewesen wäre, als «Verdrängungsfaktor». Auf die Gedanken von CAPUTA soll in Abschnitt IV, auf diejenigen von DE WIT in Abschnitt V eingegangen werden. SAKAI 1961 unterscheidet eine generative Konkurrenzfähigkeit (competitive ability), die er an der Vermehrungsrate, und eine vegetative, die er an Wachstumsgrössen misst.

IV. *Relative Wüchsigkeit*

Als besonders charakteristisch kann man die Trockensubstanzproduktion der Wettbewerbspartner ansehen. Denn hohe Produktion setzt zunächst ge-

lungene Verjüngung voraus, ermöglicht weiter reichliche Frucht- und Samenbildung und zeigt im übrigen an, in welchem Masse eine Pflanze in der Lage ist, ihren Konkurrenten Licht, Wasser und Nährstoffe zu entziehen. Diese Ansicht steht im Einklang damit, dass SAKAI 1961 meist eine (positive) Korrelation zwischen seiner generativen und vegetativen Konkurrenzfähigkeit fand. Auch VAN DOBBEN und WIERSEMA 1955 fanden z.B. eine Korrelation zwischen Reproduktions- und Wachstumsgrössen. Es ist allerdings nicht gleichgültig, ob die Substanz von vielen kleinen oder wenigen grossen Pflanzen hervorgebracht wird, denn eine Art, die grosse Individuen aufzubauen vermag, kann am gleichen Standort kleiner bleibende Konkurrenten leicht überwachsen. KOZLOWSKI und PETERSON 1962 zeigten die Benachteiligung kleinerer Baumindividuen in *Pinus rubra*-Beständen, KUROIWA 1960 in *Abies veitchii*-Wäldern, BLACK 1958 den Rückgang kleinerer (aus kleineren Samen hervorgegangener) Pflanzen in Ansaaten von *Trifolium subterraneum.* In den Versuchen von KNIGHT 1961 variierten bei *Dactylis glomerata* Trockengewicht pro Individuum und Zahl der Teilsprosse gleichsinnig, während das Trockengewicht pro Teilspross relativ unverändert blieb.

Aus den Zahlen von NEWBOULD 1960 geht hervor, dass die Gesamtproduktion einer Sumpfgesellschaft dort gross ist, wo auch die durchschnittliche Individuengrösse hoch liegt, ja man kann sogar mit der mittleren Substanzproduktion pro Einzelpflanze die Wettbewerbsspannung (VARESCHI 1951) eines Bestandes charakterisieren (BORNKAMM 1961b). Um eine Näherung für die Konkurrenzkraft zu erhalten, gehen wir daher von der Trockensubstanzproduktion (Wüchsigkeit) pro Individuum aus und bestimmen die «relative Wüchsigkeit» der Art A gegenüber der Art B in einer Mischsaat AB als

$$W = \frac{\text{Trockengewicht pro Individuum der Art A}}{\text{Trockengewicht pro Individuum der Art B}} .$$

Das entsprechende Verhältnis (allerdings der Frischgewichte) von Futterpflanzen hat schon CAPUTA 1948 verwendet und direkt als «Konkurrenzkraft» bezeichnet.

Die relativen Wüchsigkeiten, die sich aus dem in Abschnitt I–III dargestellten Versuch ergeben, sind in Tab. 3 zusammengestellt. In ihr sind die vier Versuchsarten ihrer Konkurrenzkraft nach geordnet. Dabei ergibt sich für die relativen Wüchsigkeiten ein stetiges Ansteigen in den Zeilen nach rechts und in den Kolumnen nach unten. Das ist nur dann verständlich, wenn eine Art A, die gegenüber einer Art B ein starker Konkurrent ist, auch gegenüber einer Art C relativ stark ist und sich nicht jede Art gegenüber jeder anderen Art artspezifisch verschieden verhält. Daraus kann man weiter schliessen, dass in unserem Versuch das dominierend wirksame Prinzip eine einfache

Konkurrenz der Raumverdrängung gewesen ist und nicht artspezifische allelopathische Effekte.

Tab. 3. Relative Wüchsigkeiten der im Lichtversuch untersuchten Arten gegeneinander (gemessene Werte, vgl. Tab. 7).

	Anagallis	*Bromus*	*Agrostemma*
I. Bei 100% Tageslicht			
gegen *Sinapis*	0,0017±0,0005	0,038±0,010	0,161±0,067
Agrostemma	0,010 ±0,004	0,195±0,021	
Bromus	0,037 ±0,006		
II. Bei 60% Tageslicht			
gegen *Sinapis*	0,0053±0,0013	0,043±0,011	0,127±0,019
Agrostemma	0,039 ±0,006	0,303±0,041	
Bromus	0,114 ±0,015		
III. Bei 30% Tageslicht			
gegen *Sinapis*	0,0085±0,0015	0,043±0,007	0,111±0,021
Agrostemma	0,053 ±0,011	0,416±0,055	
Bromus	0,124 ±0,019		
IV. Bei 15% Tageslicht			
gegen *Sinapis*	0,0094±0,0019	0,079±0,012	0,137±0,029
Agrostemma	0,114 ±0,024	1,100±0,208	
Bromus	0,088 ±0,008		

Das gleiche soll mit einem Feldversuch gezeigt werden, der mit *Triticum aestivum*, *Vicia sativa*, *Avena sativa* und *Sinapis alba* angelegt wurde (Bornkamm 1961b). An der Gesamtproduktion hatte *Sinapis* einen Anteil von 56,9%, *Avena* von 18,7% und *Vicia* bzw. *Triticum* von 12,3 bzw. 12,1%. Die Trockensubstanzproduktion pro Individuum (Tab. 4) war bei *Triticum*

Tab. 4. Mittleres Trockengewicht (in kg) gleicher Individuenzahlen der untersuchten Arten.

T = *Triticum aestivum* V = *Vicia sativa*
A = *Avena sativa* S = *Sinapis alba*

in Kombination mit:	T	V	A	S
T	*1,07±0,04*	0,89±0,04	1,25±0,11	2,03±0,29
V	0,73±0,03	*0,64±0,02*	1,30±0,12	1,97±0,28
A	0,48±0,06	0,66±0,06	*0,92±0,06*	1,94±0,28
S	0,20±0,18	0,34±0,10	0,34±0,08	*0,94±0,09*
T V			0,98±0,17	2,94±0,35
T A		0,75±0,11		2,89±0,32
V A	0,38±0,11			3,01±0,21
T S		0,20±0,04	0,53±0,16	
V S	0,25±0,12		0,40±0,12	
A S	0,16±0,03	0,27±0,07		
allen übrigen	0,25±0,06	0,31±0,09	0,43±0,07	3,14±0,19

Tab. 5. Relative Wüchsigkeiten der im Feldversuch untersuchten Arten gegeneinander (gemessene Werte; vgl. Tab. 6).

	Triticum	*Vicia*	*Avena*
gegen *Sinapis*	0,08±0,01	0,11±0,02	0,15±0,01
Avena	0,42±0,06	0,67±0,05	
Vicia	0,85±0,15		

in Reinsaat am grössten, bei *Sinapis* in Reinsaat am kleinsten und in der Viererkombination am grössten. *Vicia* ist mit *Triticum* grösser, mit *Triticum* + *Avena* und mit *Avena* etwa ebensogross wie in Reinsaat, sonst kleiner. *Avena* ist nur mit *Triticum*, *Vicia* oder *Triticum* + *Vicia* grösser als in Reinsaat. Der Wettbewerbsspielraum beträgt für *Triticum* 6,7:1, für *Vicia* 4,5:1, für *Avena* 3,8:1 und für *Sinapis* 3,3:1. Die relativen Wüchsigkeiten (Tab. 5) ergeben wieder ein gleichsinniges Ansteigen nach rechts bzw. unten bei der gewählten Anordnung der Arten.

Herrscht also reine Raumkonkurrenz vor, so muss es möglich sein, die relative Wüchsigkeit einer Art A gegenüber einer Art B aus dem Verhalten beider Arten gegenüber einer Art C oder D zu berechnen:

$$\frac{A}{B} = \frac{A}{C} \times \frac{C}{B} = \frac{A}{D} \times \frac{D}{B}$$

Ein Beispiel: Black 1960 führte Versuche mit den Varietäten Yarloop (Y), Bacchus Marsh (B) und Tallarook (T) von *Trifolium subterraneum* durch. Aus seinen Zahlen ergibt sich die relative Wüchsigkeit B/Y = 0,40 und T/B = 0,25. Daraus lässt sich der Wert T/Y = 0,10 berechnen. Black fand 0,06.

Führen wir diese Rechnung aus allen zugänglichen Daten für unseren Versuch durch, so erhalten wir die Werte von Tab. 6. Für den zuerst (in Abschn. I–III) besprochenen Versuch ergeben sich die Zahlen von Tab. 7. Im Rahmen der hier möglichen Genauigkeit stimmen Tab. 6 und 5 bzw. Tab. 7 und 3, mit wenigen Ausnahmen, recht gut überein.

Voraussetzungen für Anwendung dieses Begriffes sind, dass die Wettbewerbspartner gleichzeitig am selben Standort leben und reine Raumverdrän-

Tab. 6. Relative Wüchsigkeiten der im Feldversuch untersuchten Arten gegeneinander (berechnete Werte; vgl. Tab. 5, Erläuterung s. Text).

	Triticum	*Vicia*	*Avena*
gegen *Sinapis*	0,09±0,01	0,11±0,01	0,19±0,02
Avena	0,69±0,08	0,55±0,08	
Vicia	0,71±0,07		

Tab. 7. Relative Wüchsigkeiten der im Lichtversuch untersuchten Arten gegeneinander (berechnete Werte, vgl. Tab. 3, Erläuterung s. Text).

	Anagallis	*Bromus*	*Agrostemma*
I. Bei 100% Tageslicht			
gegen *Sinapis*	0,0007±0,0001	0,023±0,004	0,152±0,027
Agrostemma	0,009 ±0,002	0,275±0,056	
Bromus	0,041 ±0,006		
II. Bei 60% Tageslicht			
gegen *Sinapis*	0,0033±0,0003	0,032±0,003	0,120±0,011
Agrostemma	0,034 ±0,004	0,319±0,022	
Bromus	0,118 ±0,012		
III. Bei 30% Tageslicht			
gegen *Sinapis*	0,0038±0,0003	0,046±0,008	0,137±0,029
Agrostemma	0,059 ±0,007	0,422±0,012	
Bromus	0,145 ±0,015		
IV. Bei 15% Tageslicht			
gegen *Sinapis*	0,0071±0,0007	0,085±0,007	
Agrostemma	0,065 ±0,006	0,864±0,123	
Bromus	0,088 ±0,005		

gung vorherrscht. Diese Voraussetzungen sind häufig erfüllt (vgl. Abschn. V). Wir können festhalten: Unter bestimmten Voraussetzungen ist die relative Wüchsigkeit eine gute Näherung für die Konkurrenzkraft. Dann lässt sich das Verhalten zweier Arten zueinander ungefähr vorausberechnen, wenn ihr Verhalten gegenüber einer dritten Art bekannt ist.

V. *Die Untersuchungen von* de Wit

Einen anderen Weg zur Klärung der Konkurrenzprobleme haben seit langer Zeit vor allem die holländischen Forscher eingeschlagen, deren Arbeiten, insbesondere von de Wit 1960, 1961 zusammenfassend dargestellt und ausgewertet worden sind. Sie gehen nicht aus vom Verhalten einer bestimmten Artenkombination bei Veränderung eines Aussenfaktors, sondern vom Verhalten bei unterschiedlichen Anteilen der einzelnen Wettbewerbspartner am ausgesäten Saatgut (und damit unterschiedlichem Ausgangsanteil an der Versuchsfläche) und Veränderungen der Saatdichte. Nach Gesetzen, die zum Teil schon für andere Wissensgebiete, die sich mit Konkurrenzproblemen befassen (kompetitive Ionenaufnahme, Enzymkinetik, Populationsgenetik u.a.) entwickelt worden sind, kann de Wit seine (und zahlreiche in der Literatur vorliegende) Versuche mathematisch behandeln und interpretieren. Als Masszahlen dienen ihm vor allem Grössen der Reproduktionsfähigkeit (Kornertrag bei Getreiden, Zahl der überwinternden Sprosse bei mehrjährigen Gräsern usw.).

Wird eine Fläche $A = 1$ mit einer Saatmenge $Z = 1$ besät, wovon der Anteil Z_1 auf Art 1 entfällt und der Anteil Z_2 auf Art 2, so gilt bei Anfang des Versuchs $A_1/A_2 = Z_1/Z_2$. Wenn die beiden Arten während des Versuchs einen Einfluss aufeinander ausüben, so wird die eine den ihr zur Verfügung stehenden Raumanteil vergrössern können, die andere ihn verringern müssen. Nach einer gewissen Zeit gilt daher: $A_1/A_2 = b_1Z_1/b_2Z_2$. Dabei werden b_1 und b_2 als Verdrängungskoeffizienten bezeichnet. Sie sind identisch mit den Verdrängungsfaktoren von LAMPETER 1959/60. Die Grösse $k_{12} = b_1/b_2$ ist der relative Verdrängungskoeffizient von 1 gegenüber 2. Er ist identisch mit dem «verdringingsfactor» von VAN DOBBEN 1955.

Sind M_1 und M_2 die Erträge der Arten 1 bzw. 2 in Reinsaat, 0_1 bzw. 0_2 die beobachteten Erträge in Mischsaat, so gilt:

$$\frac{0_1}{0_2} = \frac{b_1Z_1M_1}{b_2Z_2M_2}.$$

Setzt man in diese Formeln statt der Reproduktionsgrösse «Kornertrag/ha» die Wachstumsgrösse «Trockensubstanzproduktion/Individuum» ein, so ist der relative Verdrängungskoeffizient k_{12} identisch mit der relativen Wüchsigkeit der Art 1 gegenüber der Art 2.

Als Reproduktionsrate kann man das Verhältnis von geerntetem zu ausgesätem Samen bezeichnen: $a_1 = 0_1/Z_1 = b_1M_1$, bzw. $a_2 = 0_2/Z_2 = b_2M_2$. Die relative Reproduktionsrate von 1 gegenüber 2 beträgt dann $\alpha_{12} = a_1/a_2 = k_{12} \cdot M_1/M_2$.

Die Bestimmung der relativen Verdrängungskoeffizienten, der relativen Reproduktionsrate und der relativen Wüchsigkeit ergibt den jeweiligen Endzustand zur Messzeit; das gilt auch für die Grösse β der intraspezifischen Konkurrenz, die im nächsten Abschnitt besprochen werden soll, und für die DE WIT eine Änderung während der Wachstumsperiode nachweist.

Auch nach diesem Schema vorgenommene Versuche lassen sich erweitern durch Veränderung eines Standortfaktors. DE WIT 1960 beschreibt die Veränderung des Verdrängungskoeffizienten von Gerste gegenüber Hafer bei unterschiedlichem pH des Bodens und ENNIK 1960 die Veränderung der relativen Reproduktionsrate von *Trifolium repens* gegenüber *Lolium perenne* bei verschiedenen Grundwasserständen.

Voraussetzung für die Anwendung dieser Formeln ist auch hier, dass eine reine Raumkonkurrenz vorliegt. Treten aber Abweichungen auf, so sind Rückschlüsse möglich, welche der übrigen denkbaren Verhaltensweisen in Frage kommt. DE WIT 1961 stellte dafür 6 Modelle auf:

1. Die beiden Arten beeinflussen sich gegenseitig nicht. Diese Möglichkeit kann bei Versuchen mit sehr geringer Saatdichte verwirklicht sein, ist aber kaum von praktischer Bedeutung.

2. Die Partner konkurrieren um denselben Raum, sie wachsen gleichzeitig und ihre Wachstumskurven (die zeitlichen Abläufe ihrer Entwicklung) sind ähnlich. Nur in diesem Fall ist eine allgemeine Berechenbarkeit der interspezifischen Konkurrenzkraft gegeben. Sie kann dabei sowohl aus der intraspezifischen Konkurrenzkraft, die durch Versuche bei verschiedener Saatdichte bestimmt wird (DE WITS Versuch mit Hafer und Erbsen), ermittelt werden, als auch als relative Wüchsigkeit aus dem Verhalten zweier Arten gegenüber einer dritten und vierten Art (unsere in den Abschnitten I–IV geschilderten Versuche).

3. Die Partner konkurrieren um denselben Raum, aber sie wachsen nicht gleichzeitig oder ihre Wachstumskurven sind nicht ähnlich. Die zu verschiedenen Zeiten gemessenen Konkurrenzgrössen ergeben unterschiedliche Werte; eine Berechenbarkeit ist nur für einen bestimmten Zeitpunkt gegeben.

4. Die Partner konkurrieren nicht um genau denselben Raum, ihre Standorte überschneiden sich, sind aber nicht gleich. Dieser Fall dürfte häufig sein, wobei sich die Unterschiede der Standorte oft erst durch das Konkurrenzgeschehen ergeben. Als einfaches Beispiel sei ein Versuch von CLATWORTHY 1960 angeführt: In Kombinationen der gutwüchsigen *Spirodela polyrrhiza* mit der langsamer wüchsigen *Lemna gibba* gewann *Lemna gibba* die Oberhand, weil sie mit ihrem stark entwickelten Aerenchym stets die Oberfläche des Kulturmediums besetzt halten konnte, wodurch sie *Spirodela* beschattete und zu submersem Wachstum zwang.

5. Eine Art profitiert vom Vorhandensein der anderen Art (Kooperation; z.B. Gräser und Leguminosen).

6. Es liegen artspezifische toxische Effekte vor. Hierfür sind Beispiele nicht beschrieben. Selbst Versuche mit Arten, die für ihre toxischen Wurzelausscheidungen bekannt sind, nämlich *Camelina sativa* (in Konkurrenz mit *Linum usitatissimum*, DE WIT 1960, 1961, BALSCHUN und JACOB 1961) oder *Agropyron repens* (in Konkurrenz mit *Impatiens parviflora*, WELBANK 1961) erbrachten kein Anzeichen allelopathischer Effekte. Die Möglichkeit, dass toxische Substanzen unter geeigneten Umständen direkt (WINTER 1961, GRÜMMER 1961, SCHEFFER, KICKUTH und VISSER 1962) oder indirekt (BÖRNER 1961) von ökologischer Bedeutung sein können, dürfte wohl bestehen, sie hat sich jedoch im Konkurrenzversuch noch nicht realisieren lassen.

Abschliessend zu diesem Teil der Untersuchungen DE WITS lässt sich sagen, dass die in Abschnitt IV besprochenen Ergebnisse gut mit seinen Ergebnissen übereinstimmen: Bei der Konkurrenz zwischen höheren Pflanzen herrscht wesentlich eine reine Raumverdrängung («crowding for space») vor; die Konkurrenzkräfte der einzelnen Arten sind weniger qualitativ als quantitativ verschieden.

VI. *Intraspezifische Konkurrenz*

Versuche mit verschiedenen Saatdichten zur Ermittelung der intraspezifischen Konkurrenz deutet DE WIT auf die gleiche Weise, indem er sie formal als Konkurrenz zwischen einer «wachsenden» und einer «nichtwachsenden» Art betrachtet. Trägt man (Abb. 3) den Kehrwert des Ertrages pro Fläche

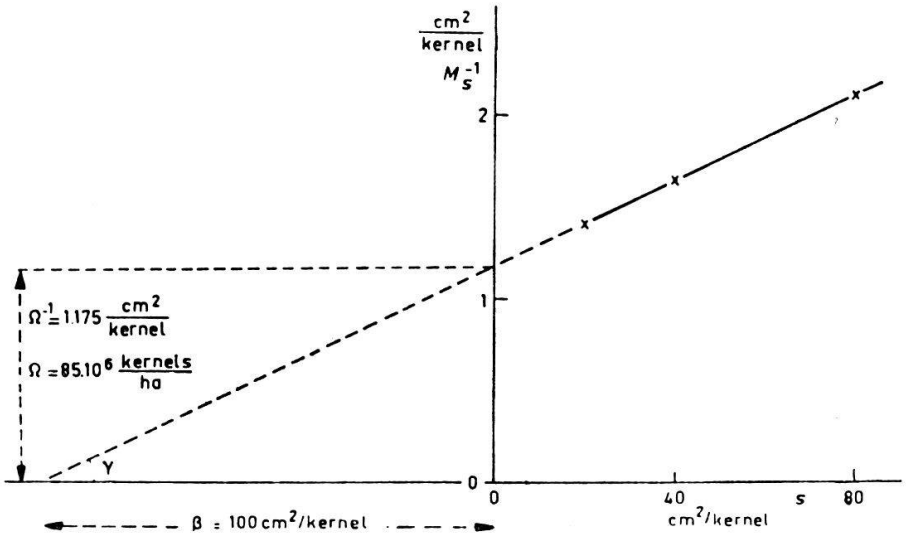


Abb. 3. Graphische Darstellung eines Versuchs mit Hafer bei verschiedener Saatdichte; der Kehrwert des Ertrages (in kg^{-1}) ist gegen den Kehrwert der Saatdichte (in cm^2/Korn) aufgetragen. (Aus DE WIT 1960.)

(1/M cm^2/Samen) gegen den Kehrwert der Saatdichte (s cm^2/Samen) auf, so ergibt sich (REESTMAN und DE WIT 1959, DE WIT 1960) eine Gerade, die, wenn man das Absinken des Ertrages bei extrem hohen Saatdichten vernachlässigt, die Ordinate beim Kehrwert des theoretisch möglichen Maximalertrages ($1/\Omega$) und die Abszisse bei $-\beta$ schneidet. Bezeichnen wir die Steigung dieser Geraden als γ, so ist $\operatorname{cotg} \gamma = \beta\Omega$. Mit Hilfe dieser Grössen ist es möglich, die intraspezifische Konkurrenz zu bestimmen[1].

Voraussetzung für Berechnungen dieser Art, die DE WIT in zahlreichen Fällen vornehmen konnte, ist die völlig gleiche Behandlung von intraspezifischer und interspezifischer Konkurrenz. Dieselbe Voraussetzung haben wir, unausgesprochen, bei der Deutung der Tab. 2 (S. 87) und 4 (S. 91) gemacht. Die Versuche lassen nur den Schluss zu, dass sich intra- und interspezifischer Wettbewerb im wesentlichen nur quantitativ unterscheiden, dass also auch die Konkurrenz zwischen Individuen derselben Art vor allem eine einfache

[1] Sowohl Ω als auch β sind mathematische, durch Extrapolation ermittelte, nicht gemessene Grössen. Ω ist der theoretisch mögliche Maximalertrag bei unendlich hoher Saatdichte; β besagt anschaulich etwa, um wieviel man theoretisch die Fläche pro Korn über 0 hinaus verringern muss, um einen unendlich hohen Ertrag zu erhalten.

Raumkonkurrenz ist. Zu diesem Ergebnis kommt auch MILTHORPE, der schreibt: «The distinction between inter- and intraspecific competition is rather artificial as both always operate in a mixed association and the differences are usually of degree rather than of kind» (1961, S. 332).

Aus allen Versuchen lässt sich übereinstimmend ersehen, dass intraspezifische und interspezifische Konkurrenz mehr quantitativ als qualitativ verschieden sind.

VII. *Vergleich zwischen Leistungen in Reinsaat und in Mischsaat*

Eine der ältesten Erkenntnisse der Konkurrenzökologie (MONTGOMERY 1912) ist die Tatsache, dass in Reinsaat leistungsfähige Arten in Mischsaaten sehr schwache Leistungen zeigen können (MONTGOMERY-Effekt nach GUSTAFSSON 1951). Entsprechende Ergebnisse erhielt auch schon SUKATSCHEW 1928 mit drei Biotypen von *Taraxacum officinale.* Bei unserem in Abschnitt IV erwähnten Versuch betrugen die Erträge der Reinsaat von *Sinapis alba* 966, *Avena sativa* 918, *Vicia sativa* 635 und *Triticum aestivum* 1067 g Trockengewicht/m². Die interspezifisch konkurrenzschwächste Art, *Triticum*, zeigte also eine auch intraspezifisch schwache Konkurrenz, so dass die Individuen hier am grössten werden konnten.

Aus einem von DE WIT 1960 interpretierten Versuch mit Futterrüben (von VAN DILLEWIJN und SMEENK 1944) geht hervor, dass die Ertragssteigerung bei höherer Saatdichte um so stärker war, je niedriger der Ertrag bei «Normaldichte» lag. Dabei differierten die Werte für Ω wesentlich weniger als die Werte für β, das daher die intraspezifische Konkurrenz besonders gut charakterisieren kann. Je grösser β ist, desto langsamer steigt der Ertrag mit zunehmender Saatdichte an (denn: $\cot g\ \gamma = \beta\Omega$), die Produktion pro Individuum nimmt stärker ab als normal, die intraspezifische Konkurrenz ist gross. Ist M_s der Ertrag/s cm² bei einer Saatdichte von 1 Samen/s cm², so gilt nach DE WIT

$$M_s = \frac{\beta}{\beta + s}\,\Omega.$$

Sehen wir Ω als konstant an und halten s konstant, so ergibt sich für die Abhängigkeit des M_s von β eine Sättigungskurve, d.h. die hohe intraspezifische Konkurrenz wirkt sich kaum in einer Erhöhung des Reinsaatertrages aus. Bei den zahlreichen Versuchen von VAN DOBBEN mit Hafer/Gerste in Reinsaat bei verschiedener Saatdichte fand DE WIT

für Hafer $\beta = 440$, $\Omega = 170$,
für Gerste $\beta = 600$, $\Omega = 130$,

also höheren theoretischen Maximalertrag bei geringerer intraspezifischer Konkurrenz (Hafer) und umgekehrt (Gerste). In 33 kombinierten Rein- und

Mischsaatversuchen war dementsprechend 31mal der Reinsaatertrag für Gerste (M_G) kleiner als für Hafer (M_H), jedoch der relative Verdrängungskoeffizient von Gerste gegenüber Hafer (k_{GH}) in 27 Fällen grösser als 1, die relative Reproduktionsrate (α_{GH}) von Gerste gegenüber Hafer in 11 Fällen grösser als 1. Berechnet man den Korrelationskoeffizienten zwischen k_{GH} und M_G, so erhält man den Wert $r = +0{,}0009$. Es besteht also keinerlei Zusammenhang zwischen diesen beiden Grössen, auch nicht in negativer Richtung. Ganz entsprechend betont auch LAMPETER 1959/60, dass der Verdrängungsfaktor einer Art nicht in Beziehung zu seiner Ertragsleistung steht und dass von landwirtschaftlicher Seite Pflanzen mit hoher Leistung aber geringer Verdrängung (*Arrhenatherum*) besonders gesucht seien. Daraus folgt:
Eine starke interspezifische Konkurrenzkraft kann sich im Reinbestand als starke intraspezifische Konkurrenzkraft produktionsvermindernd auswirken, muss es aber nicht.

Zusammenfassend kann gesagt werden: Es ist (ohne Untersuchungen bei verschiedener Saatdichte) nicht möglich, von der Leistung einer Art in Reinsaat auf ihre Leistung in Mischsaat zu schliessen, sondern entscheidend ist das Verhältnis von intraspezifischem zu interspezifischem Wettbewerb.

VIII. *Durchdringungsgeschwindigkeit*

Während die Frage der Konkurrenzkraft schon sehr viel bearbeitet worden ist, ist die Frage der zeitlichen Aufeinanderfolge der Wettbewerbsereignisse, also der Übergang vom Konkurrenzversuch auf das Sukzessionsgeschehen mehrjähriger Gesellschaften unter allgemeinen Gesichtspunkten viel weniger beachtet worden (BURGES 1960). KNAPP 1954 bemass die «Durchsetzungsfähigkeit» verschiedener Arten daran, welchen Flächenanteil sie nach einer gewissen Zeit in einem Bestand erringen konnten. BUJOREAN 1931 bezeichnete den Zeitabschnitt einer Sukzession, in der eine bestimmte Art dominiert als die «soziologische Dauer» (sociological duration) dieser Art. Es fehlt aber an einer zeitabhängigen, klar definierten Grösse, die diese Vorgänge messbar macht. Man muss dabei vor allem an die noch innerhalb der einzelnen Sukzessionsstadien stattfindenden, gesetzmässigen Veränderungen denken, die auf unterschiedlichen Entwicklungsgeschwindigkeiten der einzelnen Arten beruhen und die man als Kleinsukzessionen bezeichnen kann. Es ist allgemein bekannt, dass etwa bei Wiesenansaaten zunächst einzelne Arten stärker im Vordergrund stehen, andere sich später durchsetzen, bis endlich bei unveränderten Aussenfaktoren und unveränderter Artenkombination ein Gleichgewichtszustand erreicht wird. Der Gleichgewichtsanteil jeder Art wird durch ihre Wüchsigkeit unter den betreffenden Standortverhältnissen bestimmt. Die Ursache dieses Verhältnisses von Standortfaktoren zu Wüchsigkeit ist

das, was man als «ökologische Ansprüche» der betreffenden Art zu bezeichnen pflegt. Die ökologischen Ansprüche werden aber verschieden schnell durchgesetzt, d.h. eine rasche Art ist zunächst sehr stark vertreten und sinkt später auf ihren Gleichgewichtswert ab, während eine langsame Art diesen erst spät erreicht. Diese Entwicklungsgeschwindigkeit, die artspezifisch ist und die daher auf verschiedensten Standorten (Bournerias 1959) und auch bei wechselnder jährlicher Witterung (Piemeisel 1951) immer wieder in ähnlicher Weise beobachtet werden kann, soll als Durchdringungsgeschwindigkeit bezeichnet werden (Bornkamm 1962). Sie kann definiert werden als die Geschwindigkeit, mit der der spätere Gleichgewichtsanteil erstmalig erreicht wird.

Der Mengenanteil einer Art muss in einem sich entwickelnden Bestand um so eher ein Maximum durchlaufen, je höher die Durchdringungsgeschwindigkeit der Art ist. Damit bietet sich eine erste Möglichkeit, diese Grösse zu messen. In einer Dauerfläche von Lampeter 1959/60 betrug das Ertragsverhältnis *Dactylis/Arrhenatherum*

im 1. Jahr beim 1. Schnitt 1,13, im 2. Jahr beim 1. Schnitt 1,56,
im 1. Jahr beim 2. Schnitt 2,57, im 2. Jahr beim 2. Schnitt 3,35.

Dactylis setzte sich also auf Kosten von *Arrhenatherum* im 2. Jahr stärker durch, *Arrhenatherum* hatte die höhere Durchdringungsgeschwindigkeit. Eine solche Art wird auch relativ schnell eine zunehmend gleichmässige Verteilung auf einer oder mehreren Probeflächen einnehmen. Beide Methoden wurden auf einen Wiesen-Dauerversuch (1956–1960), den Hohenheimer Grundwasserversuch (vgl. Ellenberg 1952b, 1954, Lieth und Ellenberg 1958, Walter 1960), angewandt und brachten die in Tab. 8 angeführten Ergebnisse. Die

Tab. 8. Verhalten einiger häufiger Arten im Hohenheimer Grundwasserversuch (1956 bis 1960).
Spalte 1: Jahr, in dem der Anteil der betreffenden Art an der Gesamtvegetation am grössten war.
Spalte 2: Jahr, in dem die Art eine ± gleichmässige Verteilung über die Gesamtheit der Probeflächen erreichte.

	1	2
Arrhenatherum elatus	1956	1958
Dactylis glomerata	1956	1959
Festuca arundinacea	1960	1960
Bromus erectus	1960	–

beiden raschen Arten *Arrhenatherum* und *Dactylis* wiesen gleich im ersten Jahr ein Maximum auf, eine ± gleichmässige Verteilung erreichte *Arrhenatherum* 1958, *Dactylis* 1959. Im Jahre 1960 waren die beiden langsameren

Arten *Festuca arundinacea* und *Bromus erectus* noch im Ansteigen, *Festuca* war schon einigermassen gleichmässig verteilt, *Bromus* jedoch noch nicht. Eine weitere Beurteilung der langsameren Arten ergibt sich aus der Beantwortung der Frage, wie rasch sie mit ihrem schnellsten Konkurrenten in ein Mengen-Gleichgewicht kommen. In Abb. 4 wird links das Verhältnis *Dactylis*

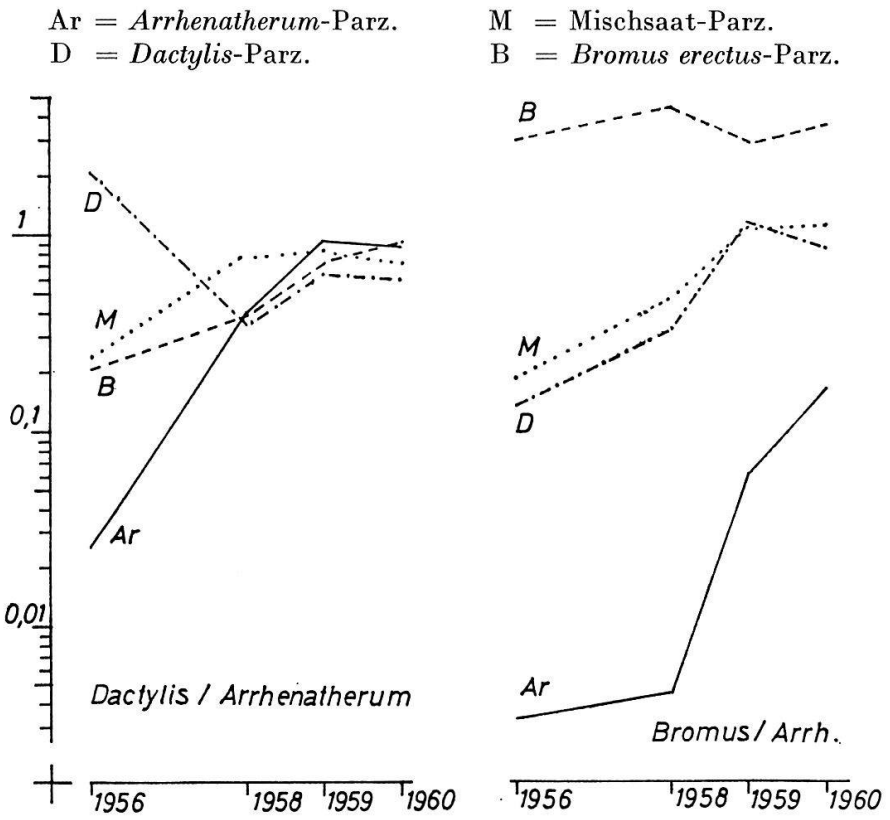


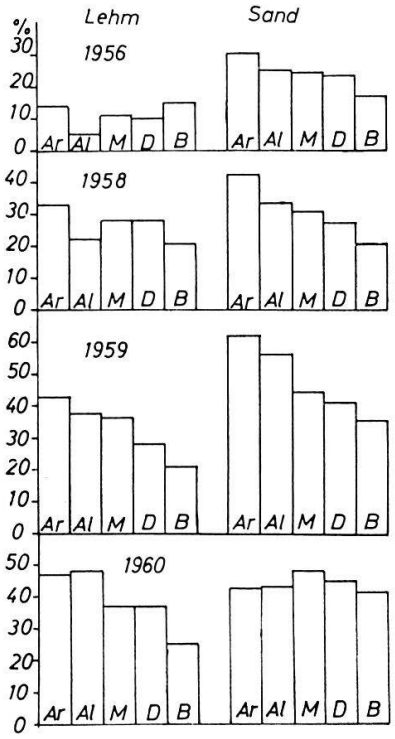
Abb. 4. Verhältnis von *Dactylis* zu *Arrhenatherum* (links) und *Bromus* zu *Arrhenatherum* (rechts) in den einzelnen Parzellen des Hohenheimer Grundwasserversuchs in den Jahren 1956–1960.

zu *Arrhenatherum* in den verschiedenen Parzellen dieses Versuchs dargestellt. Im Jahre 1952 war Parzelle Ar mit *Arrhenatherum*, D mit *Dactylis*, B mit *Bromus erectus* und M mit einer Mischung besät worden. Sie wurden bis 1955 frei von Fremdpflanzen gehalten, von 1956 an liess man der Konkurrenz ihren Lauf. Im ersten Jahr (1956) war das Verhältnis *Dactylis/Arrhenatherum* in D noch hoch, in *Ar* noch niedrig. Werte für 1957 liegen nicht vor, jedoch war schon 1958 ein Ausgleich eingetreten. In den Parzellen, in die beide Arten erst eindringen mussten (M und B), war das Verhältnis immer ähnlich, doch stieg *Dactylis* auf Kosten von *Arrhenatherum* im Laufe der Zeit etwas an. In gleichartigen Parallelversuchen zeigte *Festuca arundinacea* im Jahre 1960 einen Ausgleich mit *Arrhenatherum*, während *Bromus erectus* 1960 diesem Ausgleich noch fern war, wie in Abb. 4 rechts zu erkennen ist. Das Ver-

hältnis *Bromus/Arrhenatherum* war zu diesem Zeitpunkt in den Parzellen Ar und B noch sehr verschieden. In den Parzellen, wo beide Arten erst eindringen mussten (M und D) war auch hier das Verhältnis von Anfang ähnlich, jedoch stieg *Bromus* im Laufe der Zeit auf Kosten von *Arrhenatherum* noch stark an.

Auf drei verschiedene Weisen haben wir damit folgende Reihe der Durchdringungsgeschwindigkeiten erhalten: *Arrhenatherum* > *Dactylis* > *Festuca arundinacea* > *Bromus erectus.*

Eine hohe Durchdringungsgeschwindigkeit kann eine hohe Konkurrenzkraft vortäuschen, die im Laufe der Jahre nachlässt. Eine rasche Art dringt aber nicht nur schnell in fremde Bestände ein, sondern kommt auch mit Eindringlingen im eigenen Gebiet rasch ins Gleichgewicht. Die höchste Fremdartenmenge fand sich im angeführten Versuch immer in der *Arrhenatherum*-Parzelle (Abb. 5). Das stimmt mit den Ergebnissen von Lampeter überein,



Ar = *Arrhenatherum*-Parz.
Al = *Alopecurus pratensis*-Parz.
M = Mischsaat-Parz.
D = *Dactylis*-Parz.
B = *Bromus*-Parz.

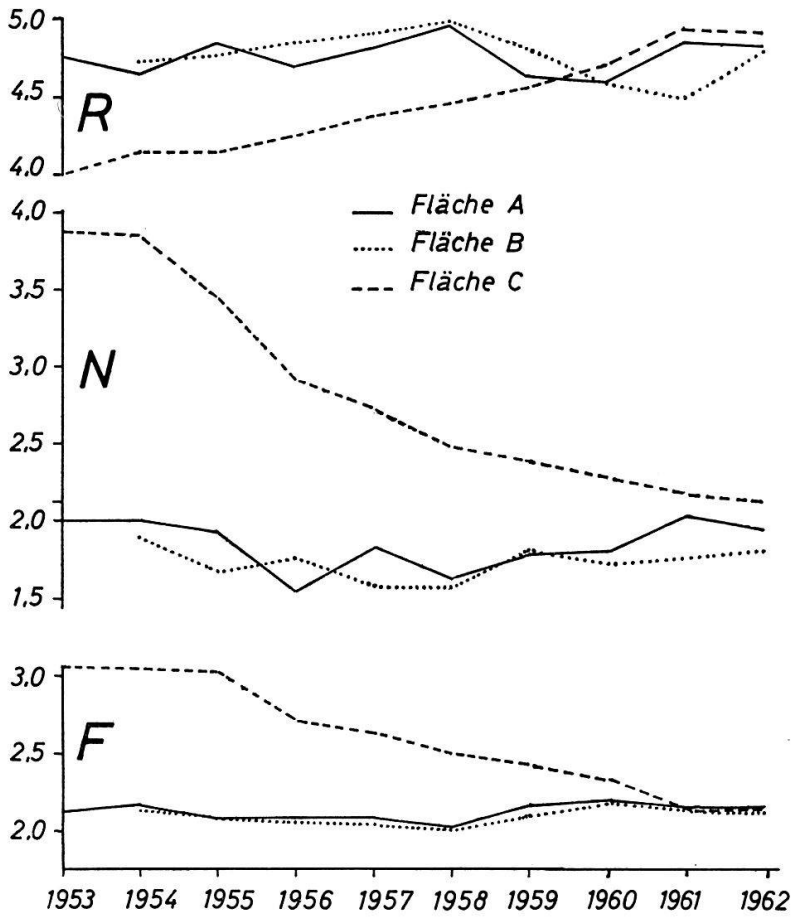
Abb. 5. Anteil der nicht angesäten, sondern seit 1955 eingewanderten Arten an der Vegetation der einzelnen Parzellen des Hohenheimer Grundwasserversuchs.

der für *Arrhenatherum* eine relativ grosse Ertragsleistung, aber einen geringen Verdrängungsfaktor fand.

Eine Analyse dieser Vorgänge ist noch kaum möglich. Es gibt aber viele Hinweise dafür, dass die Arten mit grosser Durchdringungsgeschwindigkeit frühwüchsig sind (vgl. die auf S. 99 mitgeteilten Zahlen von Lampeter) und oft eine kurze Lebensdauer haben (Knapp 1954, Klapp 1954, Müller 1959, Lampeter 1959/60, de Wit 1960, Bornkamm 1962).

X. *Durchdringungsgeschwindigkeit und ökologischer Zeigerwert*

Abschliessend sollen noch an einem weiteren Beispiel die aufgeworfenen Probleme erörtert werden: In einem Mesobromion-Rasen wurde eine Fläche (B) von 2m² Grösse von der Vegetation, nach Möglichkeit einschliesslich der Wurzeln, ganz befreit, während auf einer gleichgrossen, benachbarten Fläche (A) nur *Bromus erectus* und *Brachypodium pinnatum* stehen gelassen wurden (Bornkamm 1961c). Bei der (unbeeinflussten) Wiederbesiedlung der Flächen, die von 1954 an beobachtet wurde, bildete sich über ein therophytenreiches Stadium rasch wieder eine geschlossene Rasendecke. Von den drei dominierenden Arten *Bromus*, *Brachypodium* und *Ononis spinosa* zeigte *Brachypodium* die höchste Durchdringungsgeschwindigkeit. Die starken Schwankungen des Verhältnisses *Bromus/Brachypodium* liessen sich in Zusammen-



Fläche A: Halbtrockenrasen, Vegetation anfangs teilweise entfernt.
Fläche B: Halbtrockenrasen, Vegetation anfangs völlig entfernt.
Fläche C: Fettwiese, in Halbtrockenrasen umgepflanzt.

Abb. 6. Mittlere Reaktionszahl (R), mittlere Stickstoffzahl (N) und mittlere Feuchtigkeitszahl (F) von drei Probeflächen im Verlaufe von 10 Jahren.

hang mit den Witterungsverhältnissen des jeweiligen Frühjahrs bringen. In beiden Flächen war die Vegetation ganz oder teilweise gestört worden, während der Standort selbst unverändert geblieben war. Dementsprechend war auch der ökologische Zeigerwert der neu aufwachsenden Pflanzengesellschaft trotz starker qualitativer und quantitativer Verschiebung ihrer Zusammensetzung unverändert. Die nach Ellenberg 1950a, 1952a berechneten Faktoren für Feuchtigkeit (F), Stickstoff (N) und Bodenreaktion (R) zeigten stets etwa denselben Wert an (Abb. 6). Eine weitere Fläche (C) wurde aus einem Arrhenatheretum ausgehoben und an den Mesobromion-Standort neben die Flächen A und B transportiert. Hier muss die Vegetation allmählich der Standortveränderung nachkommen. Sie zeigt die neuen Umweltverhältnisse natürlich nur mit einer gewissen Verzögerung (in unserem Fall von 8–10 Jahren) an. Die Grösse der Verzögerung wird von den Durchdringungsgeschwindigkeiten der beteiligten Arten bestimmt. Mit einer solchen zeitlichen Verschiebung, die vielleicht in der Grössenordnung der Lebensdauer der betroffenen dominanten Arten liegt, muss man immer rechnen, wenn Vegetation durch eine Standorts- (z.B. Klima-) änderung selbst zu einer Änderung gezwungen ist.

Weitere Untersuchungen auf diesem Gebiet wären dringend erwünscht, um die Zusammensetzung der Vegetation besser verstehen zu lernen. In allen Beständen, die nicht im natürlichen Gleichgewicht stehen – und das sind in einer Kulturlandschaft nicht wenige –, sind für die aktuelle Dominanzverteilung oft noch nicht eigentlich die ökologischen Ansprüche verantwortlich, sondern die unterschiedlichen Durchdringungsgeschwindigkeiten.

Literaturverzeichnis

Alexeyenko, L.N., 1958. A contribution to the biology and ecology of perennial herbs. Botan. Zhurnal *43*, 1582–1588.

Aspinall, D., 1960. An analysis of competition between barley and white persicaria. II. Ann.Appl.Biol. *48*, 637–654.

– and F.L.Milthorpe, 1959. An analysis of competition between barley and white persicaria. I. Ann.Appl.Biol. *47*, 156–172.

Balschun, H., und F.Jacob, 1961. Zur Frage der Beeinflussung des Leinertrages durch *Camelina*-Arten. Flora *151*, 572–606.

Bergh, J.P. van den, and W.Th.Elberse, 1962. Competition between *Lolium perenne* L. and *Anthoxanthum odoratum* L. at two levels of phosphate and potash. J.Ecol. *50*, 87–96.

– en C.T. de Wit, 1960. Concurrentie tussen thimothee (*Phleum pratense* L.) en reukgras (*Anthoxanthum odoratum* L.). JaarboekInst.Biol.Scheik.Onderz. *1960*, 155–166.

Black, J.N., 1958. Competition between plants of different seed sizes in swards of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) with particular reference to leaf area and the light microclimate. Austr.J.Agric.Res. *9*, 299–318.

– 1960. The significance of petiole length, leaf area and light interception in competition between strains of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) grown in swards. Austr.J.Agric.Res. *11*, 277–291.
Börner, H., 1961. Fragen einer gegenseitigen Beeinflussung höherer Pflanzen. Naturwiss.Rundschau *14*, 265–269.
Bornkamm, R., 1961a. Zur Lichtkonkurrenz von Ackerunkräutern. Flora *151*, 126–143.
– 1961b. Zur quantitativen Bestimmung von Konkurrenzkraft und Wettbewerbsspannung. Ber.Dtsch.Bot.Ges. *74*, 75–83, 93.
– 1961c. Zur Konkurrenzkraft von *Bromus erectus*. Botan.Jahrb. *80*, 466–479.
– 1962. Über die Rolle der Durchdringungsgeschwindigkeit bei Klein-Sukzessionen. Veröff.Geobot.Inst.derETH, Stiftung Rübel *37*, 16–26.
Bournerias, M., 1959. Le peuplement végétal des espaces nus. Bull.Soc.bot.France Mém. *1959*, 1–300.
Bujorean, G., 1931. Contributions to the knowledge of plant succession and plant association. Bull.Jard.Mus.Bot.Univ.Cluj (Roumanie) *10*, 1–183.
Burges, A., 1960. Time and size as factors in ecology. J.Ecol. *48*, 273–285.
Caputa, J., 1948. Untersuchungen über die Entwicklung einiger Gräser und Kleearten in Reinsaat und Mischung. Diss.Bern.
Clatworthy, J.N., 1960. Studies on the nature of competition between closely related species. D.Phil.Thesis, Univ.of Oxford (zit.nach Milthorpe 1961).
Darwin, Ch., 1859 (1958). The Origin of Species. Mentor Book *222*, New York.
Dobben, W.H. van, 1955. Concurrentie tussen haver en zomergerst op een pH-trappenproefveld. Verslag Centr.-Inst.Landbouwk.Onderz. *1955*, 128–131.
– en M.A.C. Wiersema, 1955. Potproeven met mengcultur van haver en gerst bij verschillende zuurgrad. Verslag Centr.-Inst.Landbouwk.Onderz. *1955*, 131–133.
Donald, C.M. Competition for light in crops and pastures. Symposia of the Soc.for Exper. Biology *15*, 282–313.
Eger, G., 1963. Über das Verhalten von Champignon-Stämmen in Mischkultur. Arch. f.Mikrobiol. *44*, 421–432.
Ellenberg, H., 1950a. Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie I. Ludwigsburg.
– 1950b. Kausale Pflanzensoziologie auf physiologischer Grundlage. Ber.Dtsch.Bot.Ges. *68*, 25–31.
– 1952a. Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie II. Ludwigsburg.
– 1952b. Physiologisches und ökologisches Verhalten der selben Pflanzenarten. Ber. Dtsch.Bot.Ges. *65*, 350–361.
– 1954. Über einige Fortschritte in der kausalen Vegetationskunde. Vegetatio *5/6*, 199–211.
Ennik, G.C. De concurrentie tussen witte klaver en Engels raaigras bij verschillen in lichtintensiteit en vochtvoorziening, Jaarboek Inst.Biol.Scheik.Onderz. *1960*, 37–50.
Evans, R.A., 1960. Differential responses of three species of the annual grassland type to plant competition and mineral nutrition. Ecology *41*, 305–310.
Griggs, R.F., 1956. Competition and succession on a Rocky Mountain fell-field (Fjeld). Ecology *37*, 8–20.
Grümmer, G., 1961. The role of toxic substances in the interrelationships between higher plants. Symposia of the Soc.for Exper.Biol. *15*, 219–228.
Gustafsson, A., 1951. Mutations, environment and evolution. Cold Spring Harbour Symp.on Quant.Biol. *16*, 263–280.
Harper, J.L., 1961. Approaches to the study of plant competition. Symp.Soc.Exper. Biol. *15*, 1–39.
Karpov, V.G., 1958. Die Wurzelkonkurrenz in Beständen und die Zusammensetzung der Gras- und Strauchschicht in den Wäldern der Taigazone. Doklady Akad.Nauk SSSR *119*, 375–378 (russ.).
– 1959. Konkurrenz mit Baumwurzeln und Nährstoffgehalt in Blättern von Pflanzen

der Gras- und Strauchschicht in Taigawäldern. Doklady Akad.Nauk SSSR *129*, 1183 bis 1186 (russ.).
– 1960. Versuch einer experimentellen Lösung einiger Probleme der Phytocoenologie der Fichtenwälder. Doklady Akad.Nauk SSSR *132*, 711–714 (russ.).
– 1961a. Erscheinungen der Sukzessionsumkehr und ihre Bedeutung für die Lösung gewisser Probleme der Waldbodendecke der Taigazone. Doklady Akad.Nauk SSSR *139*, 1241–1245 (russ.).
– 1961b. Influence of tree root competition on the assimilation activity of taiga grasses in spruce woods. Doklady Akad.Nauk SSSR *140*, 1205–1208 (russ.).
– 1962a. Versuch zur Verwendung von P^{32} für die Untersuchung des Wettbewerbs zwischen Baumwurzeln und Jungwuchs in Wäldern der südlichen Taiga. Doklady Akad. Nauk SSSR *146*, 717–719 (russ.).
– 1962b. Einige Fragen der Phytocoenologie von Fichtenwäldern in experimenteller Betrachtung. Akad.Nauk SSSR, Soobschscht.Labor.Ljesovedenija *6*, 35–61 (russ.).
– 1962c. Einige Ergebnisse von Untersuchungen über Zusammensetzung und Struktur der unteren Schichten des Heidelbeer-Fichtenwaldes. Problemy Botaniki *6*, 258–276 (russ.).
Klapp, E., 1954. Wiesen und Weiden. Berlin, 2. Aufl.
Knapp, R., 1953. Über die natürliche Verbreitung von *Arnica montana* L. und ihre Entwicklungsmöglichkeit auf verschiedenen Böden. Ber.Dtsch.Bot.Ges. *66*, 168–179.
– 1954. Experimentelle Soziologie höherer Pflanzen. Stuttgart.
– 1958. Untersuchungen über den Einfluss verschiedener Baum-Arten auf die unter ihnen wachsenden Pflanzen. Ber.Dtsch.Bot.Ges. *71*, 411–422.
– 1959 Über die gegenseitige Beeinflussung von Pflanzenarten in Trockenrasen und Laubwäldern. Ber.Dtsch.Bot.Ges. *72*, 368–382.
– 1960. Die gegenseitige Beeinflussung von Pflanzen in natürlicher Vergesellschaftung. Angew.Botanik *34*, 179–191.
– 1961. Kennzeichnung der sozialen Beziehungen, der gegenseitigen Beeinflussung und der Konkurrenzkraft der Pflanzen bei Vegetations-Analysen. Ber.Dtsch.Bot.Ges. *73*, 418–428.
Knight, R., 1960. The growth of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) under spaced plant and sward conditions. Austr.J.Agric.Res. *11*, 457–472.
– 1961. The relation between tillering and dry matter production in cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) grown under spaced and sward conditions. Austr.J.Agric.Res. *12*, 566 to 577.
Kozlowski, Th.T., and Th.A. Peterson, 1962. Seasonal growth of dominant, intermediate and suppressed red pine trees. The Botanical Gazette *124*, 146–154.
Kuroiwa, S., 1959. Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt.Shimagare III. The Botan.Magaz., Tokyo *72*, 413–421.
– 1960. Ecological and physological studies on the vegetation of Mt. Shimagare IV. The Botan.Magaz. Tokyo *73*, 133–141.
Lampeter, W., 1959/60. Gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen in Bezug auf Spross- und Wurzelwachstum, Mineralstoffgehalt und Wasserverbrauch – untersucht an einigen wirtschaftlich wichtigen Futterpflanzen. Wiss.Zeitschr.Univ.Leipzig. Math.-Nat. *9*, 611–722.
Larcher, W., 1960. Transpiration and photosynthesis of detached leaves and shoots of *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* during desiccation under standard conditions. Bull.Res.Counc.Israel *8D*, 213–224.
– 1961a. Jahresgang des Assimilations- und Respirationsvermögens von *Olea europaea* L. sspec. *sativa* Hoff et Link, *Quercus ilex* L. und *Quercus pubescens* Willd, aus dem nördlichen Gardaseegebiet. Planta *56*, 575–606.
– 1961b. Zur Assimilationsökologie der immergrünen *Olea europaea* und *Quercus ilex* und der sommergrünen *Quercus pubescens* im nördlichen Gardaseegebiet. Planta *56*, 606–617.

LAUDE, H.M., 1958. Use of herbicides in competition studies on range vegetation. Ecology *39*, 537–538.

LOOMIS, R.S., and A. ULRICH, 1962. Responses of sugar beets to nitrogen deficiency as influenced by plant competition. CropSci. *2*, 37–40.

LIETH, H., 1958 (unter Mitwirkung von H. ELLENBERG). Konkurrenz und Zuwanderung von Wiesenpflanzen. Zeitschr.Acker-u.Pflanzenbau *106*, 205–223.

MILTHORPE, F.L., 1961. The nature and analysis of competition between plants of different species. Symp.Soc.Exper.Biol. *15*, 330–356.

MONTGOMERY, E.G., 1912. Competition in cereals. Bull.Nebr.Agr.Exp.Sta.XXIV, art.V, 22 S. (zit. nach DE WIT 1960).

MOORE, C.W.E., 1961. Competition between *Eucalyptus melliodora* and *E. rossii* at varying levels of exchangeable calcium. Austr.J.Bot. *9*, 92–97.

MÜLLER, G., 1959. Ergebnisse von einem Versuch mit verschiedenen Ansaatmischungen für Weide. Das Grünland *8*, 37–40.

NEWBOULD, P.J., 1960. The ecology of Cranesmoor, a new forest valley bog. I. J.Ecol. *48*, 361–383.

OLSEN, C., 1961. Competition between trees and herbs for nutrient elements in calcareous soils. Symp.Soc.Exper.Biol. *15*, 145–155.

PARKER, B.C., and B.L. TURNER, 1961. ‚Operational niches' and ‚community-interaction-values' as determined from in vitro studies of some soil algae. Evolution *15*, 228–238.

PIEMEISEL, R., 1951. Causes affecting change and rate of change in a vegetation of annuals in Idaho. Ecology *32*, 53–72.

POLSTER, H., G. WEISE und G. NEUWIRTH, 1960. Ökologische Untersuchungen über den CO_2-Stoffwechsel und Wasserhaushalt einiger Holzarten auf ungarischen Sand- und Alkali- (Szik-) Böden, Arch.Forstw. *9*, 947–1014.

RABOTNOV, T.A., 1959. On the transactions of H. ELLENBERG about the causal studying of the field vegetation. Botan.Zhurnal *44*, 634–638 (russ.).

REESTMAN, A.J., and C.T. DE WIT, 1959. Yield and size distribution of potatoes as influenced by seed rate. NetherlandsJ.Agric.Science *7*, 257–268.

SAKAI, KAN-ICHI, 1961. Competitive ability in plants: Its inheritance and some related problems. Symp. Soc.Exper.Biol. *15*, 245–263.

SCHEFFER, F., R. KICKUTH und J.H. VISSER, 1962. Wurzelausscheidungen höherer Pflanzen. I. Zeitschr.Pflanzenern.,Düngungu.Bodenk. *97*, 26–40.

SNAYDON, R.W., 1962. The growth and competitive ability of contrasting natural populations of *Trifolium repens* L. on calcareous and acid soils. J.Ecol. *50*, 439–448.

SUKATSCHEV, V.N., 1928. Einige experimentelle Untersuchungen über den Kampf ums Dasein zwischen Biotypen derselben Art. Zeitschr. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre *47*, 54–74.

TEZUKA, Y., 1960. The influence of nutrients on the growth of plant populations under different densities. II. Botan.Magaz.Tokyo *73*, 7–13.

TRANQUILLINI, W., 1959a. Die Stoffproduktion der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der Waldgrenze während eines Jahres. I. Planta *54*, 107–129.

– 1959b. Die Stoffproduktion der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der Waldgrenze während eines Jahres. II. Planta *54*, 130–151.

– 1962. Beitrag zur Kausalanalyse des Wettbewerbs ökologisch verschiedener Holzarten. Ber.Dtsch.Bot.Ges. *75*, 353–364.

UMAROV, H.U., 1962. The variations of the respiration rate of the red clover *Trifolium pratense* L.) and the Timothy grass (*Phleum pratense* L.) in pure and mixed swards. Botan.Zh. *47*, 245–250 (russ.).

VARESCHI, V., 1951. Über die Wettbewerbsspannung in einigen alpinen und tropischen Pflanzengesellschaften. Phyton *3*, 142–155.

VRIES, D.M. DE, 1940. Een oriënteerende proef over den invloed van bekalking van

zuren zandgrond op opbrengstvermogen en concurrentieverlop van eenige grassoorten en witte klaver. Landbouwk.Tijdschrift *52*, No. 633, 1–10.
WALTER, H., 1960. Standortslehre. Stuttgart, 2. Aufl. (S. 16–26).
WEISE, G., 1960. Experimentelle Untersuchungen zur Kenntnis des Verhaltens von *Molinia coerulea* MOENCH in Reinkultur und in Vergesellschaftung. Biol.Zentralbl. *79*, 285–311.
WELBANK, P. J., 1961. A study of the nitrogen and water factors in competition with *Agropyron repens* (L.) BEAUV. Ann.Bot. *25*, 116–137.
– 1962. The effects of competition with *Agropyron repens* and of nitrogen- and water-supply on the nitrogen content of *Impatiens parviflora*. Ann.Bot. *26*, 361–374.
WINTER, A. G., 1961. New physiological and biological aspects in the interrelationships between higher plants. Symp.Soc.Exper.Biol. *15*, 229–244.
WIT, C. T. DE, 1959. Over standruimte van bieten. Jaarboek Inst.Biol.Scheik.Onderz. *1959*, 129–134.
– 1960. On competition. Verslagen van landbouwk.onderz. No. 66. 8, 1–82.
– 1961. Space relationships within populations of one or more species. Symp.Soc.Exper. Biol. *15*, 314–329.
ZAHNER, R., 1958. Hardwood understory depletes soil water in pine stands. Forest Sci. *4*, 178–184.

Vegetationskarte von Böhmen und Mähren

Von R. NEUHÄUSL

1. *Einleitung*

Die Vegetationskartierung wird heute fast in ganz Europa als ein wichtiges Zweiggebiet der Geobotanik anerkannt. In der Tschechoslowakei hat die Vegetationskartierung keine ältere Tradition. Mit Ausnahme der mehr oder weniger phytogeographisch gehaltenen Übersichtskarten der Vegetationsformationen der Tschechoslowakei, die von DOMIN, HILITZER und KAVINA im «Atlas der Tschechoslowakischen Republik» (1935) veröffentlicht wurden, hatten wir bis zum Jahr 1945 nur etwa 20 grossmassstäbliche Vegetationskarten, die insgesamt den gegenwärtigen Zustand der Vegetation auf kleinen Flächen darstellten. Erst nach dem zweiten Weltkriege und besonders im letzten Jahrzehnt entwickelte sich bei uns die Vegetationskartierung, und zwar in zwei Richtungen:

1. Die rein praktisch ausgerichtete waldtypologische und waldstandortliche Kartierung. Als Resultat dieser Kartierung entstand die Sammlung der typologischen Karten der slowakischen Wälder im Massstabe 1:200 000, die in der «Übersicht der Standortsverhältnisse der slowakischen Wälder» (Zvolen 1959) veröffentlicht wurde. Als Manuskript steht ein umfangreiches Material der grossmassstäblichen typologischen Karten aus der ganzen Tschechoslowakei zur Verfügung.