

Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich
Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)
Band: 48 (1971)

Artikel: Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und auf Karbonatboden : Konkurrenz- und Stickstoffformenversuche sowie standortkundliche Untersuchungen im Nardetum und im Seslerietum bei Davos
Autor: Gigon, Andreas
Kapitel: B: Grundlagen
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-308376>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 10.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

B. Grundlagen

I. Zu Bodenreaktion und Kalkfrage

Als Kalkfrage wird der Fragenkomplex bezeichnet: was für Unterschiede bestehen zwischen der Flora bzw. Vegetation auf kalkreichen Standorten und derjenigen auf kalkarmen oder kalkfreien; was sind die Ursachen für diese Unterschiede?

Neuere Arbeiten zu diesem Thema sind: LÖTSCHERT (1959), MOONEY (1966), LUNDE (1962), PAUL (1969), PAUL und RICHARD (1968), RORISON (1960, 1967), SCHMIDT (1957), WHITTAKER und NIERING (1968), GRUBB et al. (1969).

Im folgenden sind stichwortartig einige Grundlagen zusammengestellt, die für das Verständnis der vorliegenden Arbeit wichtig sind. Ganz allgemein sind für das Vorkommen bzw. Fehlen einer Pflanzenart, die in der Flora des betreffenden Gebietes vorhanden ist, an einem bestimmten Ort (in unserem Fall auf Silikat- bzw. Karbonatboden) drei Komplexe von Ursachen verantwortlich:

1. Die Standortsbedingungen, also die Gesamtheit der Klima-, Relief- und Bodenbedingungen (= abiotische Standortfaktoren) und der im Vorhandensein anderer Lebewesen begründeten Bedingungen (= biotische Standortfaktoren), am betreffenden Ort.

2. Die in der genetisch fixierten Reaktionsnorm begründeten Reaktionen der Art auf die Standortsbedingungen. Hier kann unterschieden werden zwischen Reaktionen, die ein Vorkommen beim Wirken der betreffenden abiotischen Standortfaktoren bzw. ein Zusammenleben mit anderen Lebewesen ermöglichen, und solchen, die dies verhindern.

3. Einflüsse der Zeit. Diese sind in den genannten beiden Punkten zum Teil schon enthalten; sie sollen aber, ihrer Wichtigkeit wegen, noch besonders erwähnt werden:

- zeitliche Veränderungen der abiotischen Standortsbedingungen
- zeitliche Veränderungen der biotischen Standortsbedingungen
- Bedeutung der Zeit für die Erreichbarkeit des betreffenden Ortes durch die betreffende Pflanzenart
- Bedeutung der Zeit für den Aufbau einer lebensfähigen Population
- zeitliche Veränderungen der Reaktionen der betreffenden Art auf die Standortsbedingungen (z.B. Verschiedenheit zwischen den Reaktionen im Keimlingsstadium und im adulten Stadium)
- zeitliche Veränderungen der Reaktionsnorm, also phylogenetische Veränderungen der Art selbst.

Diese drei Komplexe von Ursachen sind zusammen mit der Flora des Gebietes verantwortlich für die Gesellschaftsbildung bei Pflanzen (vgl. auch ELLENBERG 1956). Einzelheiten hierzu werden vor allem im nächsten Kapitel erwähnt.

Der «Erfolg» einer Art an einem bestimmten Standort ist im allgemeinen dann gegeben, wenn sich an dem Standort eine lebensfähige Population erhält, sei es durch generative oder durch vegetative Vermehrung (vgl. BRAUN-BLANQUET 1964). Unter Umständen können sich jedoch an einem Standort auch Arten halten, die sich dort nicht vermehren können (vgl. z.B. TAMM 1948), so durch Anflug von Diasporen aus anderen Gesellschaften oder sehr grosse Langlebigkeit.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Probleme der kausalen Vegetationskunde nur in einer genauen Standortanalyse und in möglichst naturnahen Experimenten angegangen werden können. Vergleichende Experimente mit vielen Arten unter künstlichen Bedingungen (z.B. Wasserkultur), wie sie GRIME (1965) und andere empfehlen, sind nur geeignet, das «physiologische Verhalten» (vgl. B.III.2) der Arten aufzuklären. Über die Ursachen des Zusammenlebens der Arten in der Natur, über das «ökologische Verhalten» geben sie, außer in Spezialfällen, wenig Aufschluß (vgl. auch WALTER 1968, S. 43).

Im allgemeinen ist für das Vorkommen bzw. Fehlen einer Art auf Silikat- bzw. Karbonatboden für jede Art wieder eine ganz neue Faktorenkonstellation verantwortlich (vgl. z.B. MOONEY 1962, S. 272).

Bezüglich der einzelnen Faktoren gilt das sogenannte «Relativitätsgesetz» von MITSCHERLICH-LUNDEGÅRDH (zitiert nach BRAUN-BLANQUET 1964, S. 334): «Die relative Wirkung eines Faktors ist um so größer, je mehr der Faktor sich im Minimum gegenüber den anderen Faktoren befindet. Die relative Wirkung nimmt mit steigender Intensität des Faktors dauernd ab und «diese relative Wirkung» nähert sich im Maximumgebiet der Wirkung dem Werte Null.» Dieses Gesetz ist «an die Stelle des früher vielfach angerufenen Gesetzes vom Minimum (LIEBIG) getreten». Dieses Gesetz kann nach ODUM (1967) für alle sogenannten Begrenzungsfaktoren angewandt werden, wobei es dahingehend zu erweitern ist, daß gewisse Faktoren begrenzend wirken, wenn sie im Überschuß vorhanden sind.

Als Faktorenersatz bezeichnet schon RÜBEL die Tatsache, daß Standortsfaktoren einander ersetzen können. Ein besonderer Aspekt hiervon ist formuliert im geoökologischen «Gesetz der relativen Standortskonstanz» (H. und E. WALTER 1953, S. 229): «Wenn im Wohnbezirk oder Areal einer Pflanzenart das Klima in einer bestimmten Richtung ändert, so tritt ein Wuchsort- oder Biotopwechsel ein, durch den die Klimaänderung aufgehoben wird. Diese Formulierung entspricht dem Prinzip der kleinsten Wirkung (Prinzip von LE CHÂTELIER). Sie gilt sowohl für den Hydraturfaktor als auch für den Temperaturfaktor.»

II. Zur Frage nach den unabhängigen, den unmittelbar wirkenden, den entscheidenden und den «verantwortlichen» Standortsfaktoren

Unter unabhängigen Standortsfaktoren werden Faktoren verstanden, die für den betreffenden Standort wesentlich sind, unabhängig von diesem wirken und unabhängig von diesem variieren. Es sind dies die sekundären Faktoren nach WALTER (1960) bzw. die «independent variables» nach JENNY (1941, S. 15). Für die Untersuchung der Bodenbildung hat JENNY sie gegliedert in Klimafaktoren, Relieffaktoren, Muttergestein, Artenschatz und Zeit. Diese Gliederung kann auch für die Pflanzengesellschaften übernommen werden (BACH in BRAUN-BLANQUET 1964, S. 442).

Unter den unmittelbar wirkenden Standortsfaktoren (primäre Faktoren nach WALTER 1960; Umweltfaktoren nach ELLENBERG 1968) werden die Faktoren verstanden, die unmittelbar auf die Pflanzen einwirken. Es sind dies Licht und Wärme (Energiequellen), Wasser, Nährstoffe, Giftstoffe, sogenannte mechanische Faktoren wie Verbiß, Brand, Schneedruck oder Wind, aber auch Tiere als Bestäuber und Verbreitungsvektoren.

BACH (1950, S. 136) bezeichnet als entscheidende Standortsfaktoren jene, «welche am Standort der betreffenden Gesellschaft immer vorhanden sind und in denen sich die verschiedenen Gesellschaften voneinander unterscheiden». Der Begriff «entscheidend» wird also in einem weiten Sinn verwendet und nicht nur zur Kennzeichnung jener Faktoren, die für die Verschiedenheit von zwei oder mehr Pflanzengesellschaften verantwortlich sind (vgl. B.III.2).

Entscheidende, unabhängige und unmittelbar wirkende Standortsfaktoren werden meist dann erwähnt, wenn Ursachen für die Verschiedenheit von Pflanzengesellschaften oder Böden dargelegt werden sollen. Je nach dem Problem und der Untersuchungsmethode werden dann ganz verschieden genau definierte Faktoren als entscheidend bezeichnet – entscheidend in dem Sinn, daß sie für die Verschiedenheit verantwortlich (siehe unten) sein sollten. Oft handelt es sich bei diesen Faktoren aber nur um Korrelationen zwischen Unterschieden in der Vegetation und Unterschieden in physikalisch oder chemisch meßbaren Größen, über deren Wirkung auf die Vegetation aber keine Klarheit herrscht. Manchmal werden sogar Faktoren als entscheidend bezeichnet, die mehr von der Vegetation selbst abhängen als von den unabhängigen Standortsfaktoren, z. B. das Bestandesklima oder der Humusgehalt des Bodens. In der vorliegenden Arbeit soll auch dieser Typ von Faktoren als «entscheidend» bezeichnet, dieser Begriff also in einem weiten Sinn gebraucht werden.

Als «verantwortliche» (oder «mitverantwortliche») Faktoren werden jene bezeichnet, die direkt oder indirekt eine Ursache für Unterschiede zwischen Pflanzengesellschaften sind. Dabei soll immer auch versucht wer-

den zu spezifizieren, für welchen Unterschied der betreffende Faktor verantwortlich ist.

Hinsichtlich der Direktheit der Wirkung auf die Pflanzen kann man unterscheiden:

1. Unabhängige Standortsfaktoren, die zugleich unmittelbar wirkende Faktoren sind. Beispiel: kühle Wintertemperaturen sind für das Fehlen gewisser mediterraner Arten in Mitteleuropa verantwortlich.
2. Unabhängige Standortsfaktoren, die keine unmittelbar wirkenden Faktoren sind. Beispiel: untere Montanstufe ist für das Vorkommen des *Fagetum* im Jura entscheidend (BACH 1950, S. 118).
3. Unmittelbar wirkende Standortsfaktoren, die keine unabhängigen Faktoren sind. Beispiel: Erhöhung der Stickstoffversorgung im Boden bei der natürlichen Wiederbewaldung von Grünland. Dieser Faktor beeinflusst das Pflanzenwachstum direkt, er ist also ein unmittelbar wirkender Faktor. Er ist aber kein unabhängiger Standortsfaktor, denn die Verbesserung der Stickstoffversorgung ist erst durch das Zusammenwirken von Standortsfaktoren und Vegetation eingetreten.
4. Faktoren, die weder unabhängige noch unmittelbar wirkende Standortsfaktoren sind. Beispiel: nicht flachgründiger Boden ist für das *Fagetum* im Jura entscheidend (BACH 1950, S. 118). Dieser Faktor wirkt nicht direkt auf die Pflanze, ist also kein unmittelbar wirkender Faktor; er ist aber auch kein unabhängiger Faktor, denn er ist erst durch das Zusammenwirken von den unabhängigen Faktoren und der Vegetation entstanden.

Eine eindeutige und direkte Zurückführung des Vorkommens oder Fehlens einer bestimmten Art auf einen einzelnen, bestimmten Faktor ist meist nur in Spezialfällen möglich. Beispiele dafür sind das Fehlen von *Scabiosa columbaria* auf sehr sauren Böden infolge der Giftwirkung der dort in hohen Konzentrationen vorliegenden Aluminiumionen (RORISON 1960) oder das Fehlen gewisser mediterraner Arten in Mitteleuropa infolge der harten Winter. In den meisten Fällen wirken verschiedene Faktoren zusammen, und Vegetation und Standort beeinflussen einander gegenseitig. Sollen die Kausalzusammenhänge aufgeklärt werden, so genügt es deshalb keinesfalls, einzelne «entscheidende Standortsfaktoren herauszufinden», sondern es gilt, das Problem als Ganzes anzugehen, das Wirkungsnetz zwischen den unabhängigen Standortsfaktoren zu den unmittelbar wirkenden Faktoren zu untersuchen. Implizit ist dies schon von vielen Autoren angedeutet worden, z.B. von BACH (1950), ELLENBERG (1968), aber auch schon von BRAUN-BLANQUET und JENNY (1926).

Mit der Abbildung 24 im letzten Teil der vorliegenden Arbeit wird versucht, ein solches Wirkungsnetz darzustellen und wo möglich die quantitativen Zusammenhänge mit einzuflechten (lithofunctions nach JENNY 1958).

III. Zur Konkurrenz

Über Konkurrenz und andere Typen der gegenseitigen Beeinflussung der Lebewesen und deren Bedeutung für die Lebensgemeinschaften und die Evolution ist vor allem seit dem Erscheinen von DARWINS «The Origin of Species» (1859) sehr viel geforscht worden. Wichtige neuere Arbeiten zu diesem Thema sind BORNKAMM (1963), CAPUTA (1948), DE WIT (1960), DONALD (1963), ELLENBERG (1953), GRÜMMER (1955), HARPER (1967), KNAPP (1967), JACQUARD (1968), LAMPETER (1959/60), MILTHORPE (Hg., 1961), RADEMACHER (1959), VAN DEN BERGH (1968), WHITTAKER (1969) und außerdem die Arbeiten der Japaner SAKAI und KIRA.

In der folgenden Übersicht kann kein abgeschlossenes Bild der Konkurrenz entworfen werden, sondern nur auf einige neuere Erkenntnisse und auf die Probleme bei der Erfassung der Konkurrenz hingewiesen werden. Da die Konkurrenz mit dynamischen Vorgängen verknüpft ist, scheint es mir sinnvoll, klar zu unterscheiden zwischen den Vorgängen selbst und dem Ergebnis der Vorgänge: zwischen dem Konkurrenzfaktor und der Konkurrenzbeziehung.

1. Konkurrenzfaktor und Konkurrenzbeziehung

Im folgenden werden als erstes die beiden Begriffe definiert, dann die Beziehungen zwischen ihnen erläutert und schließlich einige wichtige Gesichtspunkte zu ihnen zusammengestellt.

Konkurrenzfaktor: Unter der Konkurrenz (competition) als Faktor wird das Geschehen verstanden, das eintritt, wenn jeder von zwei oder mehr Organismen gemäß seinem Bedürfnis nach einem bestimmten Faktor oder einer «Sache» verlangt, aber die unmittelbare Versorgung bezüglich des Faktors oder der «Sache» geringer ist als die gemeinsame Nachfrage der Organismen (nach DONALD 1963, S. 3¹).

Konkurrenzbeziehung: Die Konkurrenzbeziehung im weiteren Sinne umfaßt alle Formen gesellschaftlicher Beziehungen (relations sociales nach JACQUARD 1968) außer dem Parasitismus², bei denen sich beim Zusammenleben von zwei verschiedenen Sippen (oder Organismen) mindestens eine der Sippen (einer der Organismen) in wesentlichen Wachstumsgrößen schlechter entwickelt, als wenn sie allein lebt.

Bei der Definition der Konkurrenzbeziehung wird allein vom Phänomen des Sich-schlechter-Entwickelns ausgegangen, ohne die Ursachen hierfür zu berücksichtigen.

¹ "Competition occurs when each of two or more organisms seeks the measure it wants of any particular factor or thing and when the immediate supply of that factor or thing is below the combined demand of the organisms."

² Parasitismus ist für einen der Partner eine \pm obligate Beziehung, weswegen sie gesondert betrachtet werden muß.

sichtigen. Der Grund dafür ist ein rein praktischer, nämlich, daß das Sich-schlechter-Entwickeln relativ leicht festgestellt werden kann, die Ursachen hierfür aber meist nur sehr schwer oder gar nicht eindeutig zu ermitteln sind. Oft tritt die Konkurrenzbeziehung als Ergebnis des Wirkens des Konkurrenzfaktors ein. Diese Beziehung kann bei Pflanzen aber auch eintreten, wenn eine der Sippen Stoffe ausscheidet, die für die andere Sippe schädlich sind (Allelopathie), oder als Folge größerer Anfälligkeit einer Sippe gegenüber schädlichen Umwelteinflüssen beim Zusammenleben im Vergleich zum Reinbestand oder aus anderen Gründen. Verallgemeinernd gilt: Der Konkurrenzfaktor führt zur Konkurrenzbeziehung. – Eine Konkurrenzbeziehung kann aber auch auf anderen Wegen als über den Konkurrenzfaktor entstehen.

Alle nun folgenden Ausführungen gelten nur noch für die Verhältnisse bei den höheren Pflanzen.

Wichtige Gesichtspunkte zum Konkurrenzfaktor

Es muß betont werden, daß bei den Pflanzen die Wirkungsweise des Konkurrenzfaktors im wesentlichen «physikalisch oder chemisch» ist, sei es durch Entzug von Licht, Wärme, Wasser oder Nährstoffen oder durch andere Veränderungen der anorganischen Umwelt etwa durch Ausscheidung schädlicher Stoffe³ (ELLENBERG 1968). BORNKAMM (1963, S. 95) stellt fest, daß «bei der Konkurrenz zwischen höheren Pflanzen ... wesentlich eine reine Raumverdrängung vorherrscht; die Konkurrenzkräfte der einzelnen Arten sind weniger qualitativ als quantitativ verschieden». Unter «Raum» wird in diesem Zusammenhang weniger der physikalische Raum als die Menge verfügbarer Nährstoffe, Licht, Wasser usw. verstanden. Es gibt jedoch Spezialfälle, wo sich die Konkurrenz nicht physikalisch oder chemisch auswirkt, z. B. die Konkurrenz zwischen den Pflanzen um gewisse Tiere als Verbreitungsvektoren für Pollen, Sporen und Samen.

Wie schwierig es ist, zu erfassen, um welchen Faktor der Wettbewerb stattfindet, bringt DE WIT (1960, S. 15) zum Ausdruck, wenn er schreibt: “The description of such a growing factor is, however, ‘not necessary, always inaccurate and therefore unadvisable’!”

Bei den durch den Konkurrenzfaktor hervorgerufenen «Erscheinungen» unterscheidet JACQUARD (1968) ähnlich wie BORNKAMM (1963):

- «plastische, von Wachstumsänderungen bedingte Abweichungen»; damit sind im wesentlichen Veränderungen von Wachstumsgrößen (wie Trockengewicht, Höhe, Rosettendurchmesser, aber auch Blattstellung und Wurzeltiefgang), also morphologische Modifikationen gemeint.

³ Gemäß unserer Definition fällt die Ausscheidung schädlicher Stoffe (Allelopathie, Interferenz) nicht unter die Wirkungsweisen des Konkurrenzfaktors, sondern ist als Fall für sich zu betrachten. Durch Allelopathie kann jedoch eine Konkurrenzbeziehung entstehen.

- «Entwicklung des Bestandes infolge eines gegenseitigen Vernichtungsvorganges.» Damit sind im wesentlichen Veränderungen von Reproduktionsgrößen, sogenannte demographische Effekte, gemeint, wie Sterblichkeit, Reduktion der Samenproduktion usw.

Selbstverständlich gibt es zwischen beiden Typen von Erscheinungen viele Übergänge.

In diesem Zusammenhang muß darauf hingewiesen werden, daß die Konkurrenz nicht zwangsläufig zur Elimination der konkurrenzschwächeren Sippe vom betreffenden Standort führt. Elimination als Folge der Konkurrenz tritt im allgemeinen bei Sippen ein, die sich entweder in der Konkurrenzkraft stark unterscheiden oder sehr ähnliche Standortansprüche besitzen, also dieselbe ökologische Nische einnehmen «wollen». In vielen Fällen stellt sich ein dynamisches Gleichgewicht ein, oft als Folge des Ausweichens der Sippen in verschiedene ökologische Nischen, zum Teil sogar durch Evolution von aneinander angepaßten Sippen (vgl. HARPER 1967).

Wichtige Gesichtspunkte zur Konkurrenzbeziehung

Der Begriff «Konkurrenzbeziehung» wird meist zur Bezeichnung interspezifischer, also zwischen verschiedenen Arten herrschender Beziehungen angewandt, seltener auch für jene zwischen Individuen ein und derselben Art (intraspezifisch).

Die Konkurrenzbeziehung im weiten Sinne kann nach JACQUARD (1968) unterteilt werden in:

- Konkurrenzbeziehung im engen Sinne: Beim Zusammenleben entwickeln sich beide Arten schlechter, als wenn sie allein wachsen.
- Amensalismus(beziehung): Beim Zusammenleben entwickelt sich eine der Arten schlechter, als wenn sie allein wächst, die andere bleibt unbeeinflusst.
- Antagonismus(beziehung): Beim Zusammenleben entwickelt sich die eine Art schlechter, als wenn sie allein wächst, die andere hingegen entwickelt sich beim Zusammenleben besser.

Zur Bestimmung der Natur der gesellschaftlichen Beziehung zwischen zwei Arten muß für jede Art ermittelt werden, ob sie beim Zusammenleben⁴ («rencontre», nach JACQUARD 1968) mit der anderen besser, gleich gut oder schlechter wächst als allein. Wie dies geschieht, wird in Kapitel C.V dargestellt. Hier sei lediglich darauf hingewiesen, daß zur vollständigen Aufklärung der gesellschaftlichen Beziehungen zwischen den Arten *A* und *B* die folgenden fünf Kulturen nötig sind:

$$a + b, a + a (= 2a), b + b (= 2b), a, b$$

⁴ Auf die Effekte der Trennung (séparation), die eintreten, wenn eine Art von einer anderen, an die sie obligat gebunden ist, getrennt wird, sei hier nicht eingegangen.

wobei *a* bzw. *b* Kulturen mit einer bestimmten Anzahl Individuen von *A* bzw. *B* pro Flächeneinheit bedeuten.

Die Natur der gesellschaftlichen Beziehung kann immer nur für einen bestimmten Zeitpunkt ermittelt werden. Oft bleibt dieselbe Beziehung aber über längere Zeiträume erhalten. Interessant ist, daß bei Übergängen von einer Beziehung in eine andere bestimmte Richtungen der Veränderung öfter eintreten als andere; es bestehen bestimmte Entwicklungstendenzen. So stellte JACQUARD (1968) bei der Interpretation der Versuche von CAPUTA (1948) z. B. fest, daß in vielen Mischkulturen von Gräsern aus einer Antagonismusbeziehung in der ersten Vegetationsperiode in der zweiten eine Konkurrenzbeziehung im engen Sinne entsteht. Hier führt die Erforschung der gesellschaftlichen Beziehungen zwischen den Lebewesen zur Sukzessionsforschung über.

2. Ökologische Bedeutung der Konkurrenz:

Physiologisches und ökologisches Verhalten; für das Fehlen verantwortliche Faktoren

Eng verknüpft mit dem Begriff der Konkurrenz sind die beiden von ELLENBERG (1953) geprägten Begriffe:

«Physiologisches Verhalten» (*niche fondamentale*) = Verhalten der betreffenden Sippe in Abhängigkeit von den Standortbedingungen mit Ausnahme der Wirkungen des (interspezifischen) Konkurrenzfaktors und der Allelopathie. Auch Verhalten in Abhängigkeit von den Kulturbedingungen in Reinkultur. Zur Klärung muß hier beigefügt werden, daß mit «Verhalten» alle Eigenschaften und Lebensäußerungen der Pflanzen verstanden werden, also sowohl die physiologischen als auch die morphologischen.

«Ökologisches Verhalten» (*niche réalisée*) = Verhalten der betreffenden Sippe in der Natur, also in Abhängigkeit von den Standortbedingungen, einschließlich der Konkurrenz und der allelopathischen Erscheinungen. Das Verhalten einer Sippe in Mischkultur mit einer oder mehreren anderen, nach ökologischen Gesichtspunkten ausgewählten Sippen, entspricht dem ökologischen Verhalten bereits weitgehend (ELLENBERG 1956).

Zwischen dem «physiologischen» und dem «ökologischen Verhalten» herrschen keine leicht überschaubaren Beziehungen: aus dem «physiologischen Verhalten», aus Versuchen in Reinkultur, kann nur in bestimmten Fällen auf das «ökologische Verhalten», also auf die Situation in der Natur geschlossen werden. Dies ist offensichtlich dann mit Sicherheit möglich, wenn der physiologische Versuch oder entsprechende Beobachtungen ergeben, daß die Sippe am betreffenden Standort nicht wachsen kann (Vergiftungs- oder Mangelerscheinungen infolge gewisser Bodeneigenschaften, Erfrieren usw.). Kann eine Sippe in Reinkultur an einem bestimmten Standort wachsen, so besteht die Möglichkeit, daß sie es auch im Zusammenleben mit anderen Sippen vermag.

Dafür ist es nicht notwendig, daß die betreffende Sippe unter den betreffenden Standortsbedingungen optimal gedeiht. Das sogenannte «ökologische Optimum», also diejenigen Standortsbedingungen, unter denen die Sippe in der Natur am häufigsten vorkommt, entspricht nicht unbedingt den Standortsbedingungen, unter denen sie physiologisch am besten gedeiht, dem «physiologischen Optimum». Nur für die wenigen vorherrschenden oder in der betreffenden Schicht konkurrenzfähigsten Sippen in einer Pflanzengemeinschaft trifft zu, daß sie an dem Standort vorkommen, an dem sie optimal gedeihen, und auch für diese Sippen gilt dies nur an allgemein günstigen Standorten (ELLENBERG 1968). Für viele konkurrenzschwache Sippen hingegen liegt das «ökologisch-soziologische Optimum im Bereich ihres physiologischen Minimums». Dies gilt z. B. für viele Trockenrasenpflanzen (ELLENBERG 1963, S. 634).

Ob nun eine Sippe an einem Standort, an dem sie physiologisch gesehen vorkommen kann, auch tatsächlich vorkommt, hängt u. a. von der komplexen Größe «Konkurrenzkraft» ab. In manchen Fällen kann diese aus der Morphologie und der Physiologie vorhergesagt werden. Beim Zusammenleben von Bäumen und nicht gut an das Waldleben angepaßten Krautpflanzen zum Beispiel eliminieren die Bäume die Kräuter mit der Zeit, da letztere den Schatten nicht ertragen. Bei der Konkurrenz zwischen nahe verwandten Sippen, sogenannten Vikaristen, wird diejenige Sippe eliminiert, die unter den betreffenden Standortsbedingungen physiologisch schlechter gedeiht (BRADSHAW, mdl. 1969). Oft können die gegenseitigen Beeinflussungen aber nur in Konkurrenzversuchen ermittelt werden. Wie äußerst stark der Konkurrenzfaktor wirken kann, geht z. B. aus den vielen bei ELLENBERG (1963) beschriebenen Versuchen hervor. Oft ist die Konkurrenz dafür verantwortlich, ob eine Sippe an einem bestimmten Standort vorkommt oder nicht.

Aus dem Gesagten wird andererseits auch deutlich, daß oft erst durch Konkurrenzversuche ermittelt werden kann, ob ein bestimmter Standortsfaktor für das Fehlen einer Sippe an einem Standort verantwortlich oder mitverantwortlich ist; denn das physiologische Schlechter- bzw. Besserwachsen bei Veränderung des betreffenden Standortsfaktors gibt hierüber, wie gesagt, noch keine sichere Auskunft. So kommt z. B. *Salvia pratensis* sogar in der Natur unter Bedingungen vor, wo sie wegen Wasser- und Stickstoffmangels ausgesprochen schlecht wächst: im *Xerobrometum* auf dem Bollenberg (oberrheinische Tiefebene) bildet sie Rosetten von maximal 10 cm Durchmesser, im trockenen *Arrhenatheretum* solche von über 20 cm. Selbstverständlich beeinflußt auch der Konkurrenzfaktor dabei das Wachstum. Physiologisch gesehen, würde man es aber kaum für möglich halten, daß eine Pflanze auch unter Bedingungen vorkommen kann, wo sie nicht einmal halb so gut gedeiht wie unter anderen, «mittleren» Bedingungen.

Versuchspläne und Gesichtspunkte zur praktischen Durchführung von Untersuchungen

- der Natur der gesellschaftlichen Beziehungen zwischen zwei Sippen
- der Bedeutung des Konkurrenzfaktors

- der Frage, ob ein Faktor im Zusammenwirken mit dem Konkurrenzfaktor für das Fehlen einer Art an einem bestimmten Standort verantwortlich oder, besser, mitverantwortlich ist
sind am Beispiel der Versuche der vorliegenden Arbeit in C. V dargelegt.

3. Zusammenleben

Das «physiologische Verhalten» und die Konkurrenz geben nur ein unvollständiges Bild von den «Kräften», die in einer Pflanzengemeinschaft herrschen. Sie erklären das Zusammenleben (Kohabitation) verschiedener Arten und die mehr oder weniger dynamischen Gleichgewichtszustände zwischen den Arten nur unvollständig. Auch diejenigen Eigenschaften der Arten, die das Zusammenleben ermöglichen, müssen untersucht werden (vgl. BRADSHAW 1969). Das Zusammenleben kann darin beruhen, daß die verschiedenen, an einem Standort vorkommenden Arten verschiedene ökologische Nischen einnehmen, z.B. in verschiedenen Bodenhorizonten wurzeln, sich zu verschiedenen Jahreszeiten entwickeln usw. Sie wachsen dann aus morphologischen oder physiologischen Gründen eigentlich nebeneinander (Neutralismusbeziehung nach JACQUARD 1968). Dieses Nebeneinanderwachsen kann aber auch dadurch ermöglicht werden, daß die Pflanzenarten einander in verschiedene ökologische Nischen drängen, wie das aus der Tierökologie schon lange bekannt ist. Weitere Möglichkeiten des Zusammenlebens sind die Symbiose (Mutualismus und Kooperation, nach JACQUARD 1968), ja sogar der Parasitismus, sofern durch ihn der Wirt nicht eliminiert wird.

Die Möglichkeit, daß der Ort, an dem ein Individuum einer Art gelebt hat, von derselben Art eine Zeitlang nicht mehr besiedelt werden kann, also für andere Arten frei steht, und die ganzen dynamischen Komponenten des Zusammenlebens können hier nur erwähnt werden.

4. Konkurrenzkraft

Die Konkurrenzkraft einer Art, also die Fähigkeit, eine andere Art durch Konkurrenz zu beeinträchtigen, zu verdrängen und dann eventuell zu eliminieren, ist keine konstante Größe! Sie hängt ab von den morphologischen und physiologischen Eigenschaften der Art und ist somit von Standort zu Standort verschieden. Auch ist sie bezüglich jedes Konkurrenten wieder anders⁵. Schließlich spielt die Zeit in mannigfacher Weise in das Konkurrenzgeschehen hinein, da ja das «Verlangen nach einem Faktor oder einer Sache» an sich schon ein dynamischer Vorgang ist. Auch ändert die Konkurrenzkraft im Laufe der Ontogenie der Pflanze. Im Keimlingsstadium sind die gesellschaftlichen Beziehungen ganz andere als im adulten Stadium (vgl. z.B. VAN DEN BERGH 1968).

⁵ An einem bestimmten Standort kann sich eine Art gegenüber ähnlichen Konkurrenten (gleiche Lebensform, ähnliche Wachstumsgeschwindigkeit, ähnlicher Entwicklungsrhythmus) jedoch ähnlich verhalten (vgl. JACQUARD 1968: *agressivité* und *résistance à l'agression*).

Die Ansprüche der Pflanze an die Umwelt sind im Laufe des Jahres verschieden, wie auch die Standortsfaktoren selbst zeitlichen Schwankungen unterworfen sind.

In diesem Zusammenhang sei auch auf die Erstbesiedlung und die Durchdringungsgeschwindigkeit hingewiesen. Die erstbesiedelnde Art kann das Eintreten des auf Grund der Konkurrenzkräfte erwarteten Gleichgewichtszustandes verlangsamen, zum Teil sogar unmöglich machen. Die Durchdringungsgeschwindigkeit hängt eng damit zusammen und wird definiert als die «Geschwindigkeit, mit der der spätere Gleichgewichtsanteil zwischen den Arten erstmalig erreicht wird» (BORNKAMM 1963, S. 99).

Übersichten über wichtige morphologische und physiologische Eigenschaften, von denen die Konkurrenzkraft der Arten abhängt, sind z.B. in ELLENBERG (1956) und KNAPP (1961) gegeben.

5. Relativer Verdrängungskoeffizient, Dichteeffekte

Zur mathematischen Fassung der Konkurrenz zwischen zwei Arten hat DE WIT (1960), beruhend auf den Arbeiten von VAN DOBBEN (1955) und anderer holländischer Forscher, den relativen Verdrängungskoeffizienten eingeführt (relative crowding coefficient). Er erlaubt es, an einem bestimmten Zeitpunkt das Ausmaß der Verdrängung einer konkurrenzschwächeren Art durch eine konkurrenzstärkere zahlenmäßig festzuhalten. Die Versuche müssen jedoch nach dem Ersetzungsprinzip (replacement principle) aufgebaut sein, d.h. die Summe der relativen Frequenzen z (siehe unten) muß in allen Mischkulturen immer 1 sein. Der relative Verdrängungskoeffizient der Art A bezüglich der Art B wird definiert als:

$$k_{A,B} = \frac{O_A}{z_A \cdot M_A} : \frac{O_B}{z_B \cdot M_B}$$

Wobei:

O = Produktivität pro Fläche in Mischkultur (z.B. kg oder Anzahl Körner/m², Halme/m², TrG./m² ...)

M = Produktivität pro Fläche in Reinkultur (Monokultur)

z = relative Frequenz (nach VAN DEN BERGH 1968) der betreffenden Art in der Mischkultur
 $= \frac{Z_{\text{Mischkultur}}}{Z_{\text{Reinkultur}}}$ wobei Z = Anzahl Individuen der betreffenden Art pro Fläche bei der Pflanzung

Für jede Art wird also der Quotient aus der Produktivität in Mischkultur und der Produktivität in Reinkultur gebildet, und zwar bezogen auf dieselbe Fläche (deshalb die Standardisierung mit der relativen Frequenz). Ist dieser Wert größer als 1, so bedeutet dies, daß die betreffende Art in Mischkultur besser gedeiht als in Reinkultur; ist er kleiner als 1, daß sie in Mischkultur infolge der Konkurrenz schlechter gedeiht als in Reinkultur. Der Quotient aus den soeben für die beiden Arten erhaltenen Werten ergibt den relativen Verdrängungskoeffizienten. Ist er größer als 1, so verdrängt die Art A die Art B , ist er kleiner als 1, so ist das Gegenteil der Fall. Ist er 1, so halten sich die beiden Arten die Waage oder sie beeinflussen einander nicht.

In diesem Zusammenhang muß auf die sogenannten Dichteeffekte hingewiesen werden, die das Bild der Konkurrenz stark verwischen können, oft zu Mißverständnissen und Fehlinterpretationen Anlaß geben und in der Betrachtungsweise von DE WIT zum Teil nicht genügend scharf erkannt worden sind.

Aus vielen Untersuchungen (vgl. z. B. DONALD 1963, HARPER 1967) geht hervor, daß sich eine gewisse Zeit nach der Pflanzung in dichter Reinkultur für jede Art eine bestimmte Produktivität/Fläche oft bei einer bestimmten Dichte (gemessen als Anzahl Individuen/Fläche; Anzahl Stengel/Fläche, Deckungsgrad usw.) einstellt. War die ursprüngliche Dichte sehr hoch, so vermindert sie sich infolge der intraspezifischen Konkurrenz, bis sie den erwähnten Wert erreicht; war sie sehr niedrig, so erhöht sie sich, wenn dies möglich ist, zum Beispiel durch vegetative Ausbreitung, bis sie eben denselben Wert erreicht. Wird nun bei Konkurrenzversuchen in einer zu geringen Dichte gepflanzt, so erhöhen beide Arten ihre Dichte, und eine gegenseitige Förderung durch das Zusammenleben wird vorgetäuscht; ist keine Erhöhung der Dichte möglich, so beeinflussen die Arten einander nicht, und die Folge ist Neutralismus. Aber auch eine zu große Dichte kann das Ergebnis von Konkurrenzversuchen verfälschen. So stellte DELVAUX (1970) zum Beispiel fest, daß bei großer Pflanzdichte diejenigen Individuen dauernd im Vorteil bleiben, die bei der Pflanzung zufällig kräftiger waren, auch wenn sie eigentlich anlagemäßig nicht die konkurrenzstärkeren sind.

Bei den in der vorliegenden Arbeit durchgeführten Konkurrenzversuchen wurden die Pflanzen so dicht gepflanzt, daß erwartet werden durfte, daß sie bald nach dem Anwachsen, spätestens aber kurz nach dem ersten Überwintern in Konkurrenz miteinander treten würden. Jedes Besserwachsen in Mischkultur beruht somit nicht auf einem Dichteeffekt, sondern auf der Verdrängung des Partners, also auf Konkurrenz.

Eine Kontrollmöglichkeit dafür, ob wirklich das Besserwachsen der einen Art dem Schlechterwachsen der anderen entspricht, stellt die Größe des relativen Ertragstotalis (RYT = relative yield total) dar. Dieser Begriff ist nach VAN DEN BERGH (1968) definiert als

$$RYT = \frac{O_A}{M_A} + \frac{O_B}{M_B}$$

Er ist also die Summe der relativen Erträge in Mischkultur der beiden Arten A und B . Relative Erträge eignen sich besser zur Charakterisierung des Besser- bzw. Schlechterwachsens als absolute, da Absolutwerte des Ertrages für jede Art physiologisch wieder etwas anderes bedeuten. So sind zum Beispiel 50 g von *Lolium perenne* etwas völlig anderes als 50 g von *Trifolium repens*. Und auch in der Zeit verändert sich der biologische Wert des Ertrages: 50 g einer jungen Pflanze sind etwas ganz anderes als 50 g einer alten (VAN DEN BERGH 1968). Es hat sich nun gezeigt, daß, wenn wirklich jedem Besserwachsen der einen Art

ein Schlechterwachsen der anderen entspricht, das $RYT = 1$ ist. Sofern die Versuche nach dem Ersetzungsprinzip aufgebaut sind, gilt dies unabhängig vom Mischungsverhältnis der beiden Arten. Übrigens bedeuten $RYT > 1$, daß eine der Arten von der Anwesenheit der anderen profitiert, wie zum Beispiel beim Zusammenleben von *Lolium perenne* und *Trifolium repens* (DE WIT et al. 1966).

Auf die von DE WIT (1960) entwickelte, sehr übersichtliche Darstellungsart der Ergebnisse von Rein- und Mischkulturversuchen als Ersetzungsdiagramme wird auf Seite 95 eingegangen.

IV. Begriffe und Abkürzungsverzeichnis

1. Begriffe

Pflanzengemeinschaft = konkreter Einzelbestand; gesetzmäßige, von ihrer Umwelt abhängige, konkurrenzbedingte Kombination von Pflanzenarten. Entspricht ungefähr dem «Assoziationsindividuum» nach BRAUN-BLANQUET

Pflanzengesellschaft = Vegetationseinheit = abstrakte Einheit der pflanzensoziologischen Systematik, die als Typ aus dem Vergleich der Artenlisten vieler verschiedener Pflanzengemeinschaften hervorgegangen ist. Als rangloser Typenbegriff in der pflanzensoziologischen Systematik gebraucht (ähnlich «Sippe» oder «Taxon» in der Sippensystematik)

Standortsfaktoren = klimatische, orographische, edaphische und biotische Gegebenheiten, die am Wuchsort auf die Pflanze wirken

entscheidende	}	vgl. S. 14–15
unabhängige		
unmittelbar wirkende		
Konkurrenzbeziehung	}	vgl. S. 16–18
Konkurrenz s.l. und s.str.		
interspezifisch		
intraspezifisch		
Amensalismus	}	vgl. S. 19
Antagonismus		
Physiologisches Verhalten	}	vgl. S. 19
Ökologisches Verhalten		

Treugrade der Arten zur Pflanzengesellschaft bzw. zum Substrat (vgl. BRAUN-BLANQUET 1964 und ELLENBERG 1956):

«treu» = ausschließlich oder nahezu ausschließlich an eine einzige Gesellschaft bzw. an ein einziges Substrat gebunden

«vag» = in sehr zahlreichen Gesellschaften (bzw. Substraten) vorkommend, und zwar überall Stetigkeit, Menge und Vitalität ungefähr gleich

«fremd» = nur an abweichenden oder gestörten und daher untypischen Stellen oder nur in der Randzone spärlich und selten auftretend

Nardetum = wird in dieser Arbeit nicht in soziologischem Sinn gebraucht, sondern zur Bezeichnung von Beständen des *Nardetum alpinum* und des *Festucetum halleri*, die von *Nardus stricta* dominiert werden

Seslerietum = Kurzbezeichnung verschiedener Typen des *Seslerio-Caricetum sempervirentis*

Silikatboden = S = wird in dieser Arbeit als ein Boden verstanden, der an der Oberfläche und im Wurzelraum weniger als 0,1% Karbonat (als CaCO_3) in der 2-mm-Feinerde enthält und dessen pH-Wert $\leq 5,5$ ist. In Teil E bis G ist der Silikatboden der Versuche von Birmensdorf und vom Strelaberg gemeint (siehe S. 35)

Karbonatboden = K = wird in dieser Arbeit als ein Boden verstanden, der bis an die Oberfläche mindestens 0,5% Karbonat in der 2-mm-Feinerde enthält. Der pH-Wert ist ≥ 7 . In Teil E bis G ist der Karbonatboden der Versuche von Birmensdorf und vom Strelaberg gemeint (siehe S. 35)

Braunerde-A₁-Boden = bA₁ = der Boden mittleren pH-Wertes (pH = 5,7), der im Mineralerde-Mullhorizont einer sauren Braunerde bei Marthalen ZH entnommen wurde und der für die Versuche in Birmensdorf verwendet wurde (vgl. S. 36)

sauer	pH 3,5–4,5	} in Anlehnung an ELLENBERG 1956, S. 644
mäßig sauer	pH 4,5–5,5	
schwach sauer	pH 5,5–6,5	

Saugspannung = Wasserbindung = Feuchtigkeitstension = suction force = diejenige Kraft, mit der Wasser im ungesättigten Boden durch die Matrix festgehalten wird (vgl. S. 28)

2. Abkürzungsverzeichnis

bA ₁	Braunerde-A ₁ -Boden von Marthalen (vgl. S. 36)
Bir.	in den Birmensdorfer Versuchen
Bo.	Boden
Ca _a , Mg _a , K _a , Na _a , Al _a , H _a	austauschbare Ionen der betreffenden Elemente
Ds	Durchschnitt
Got.	im Gebiet von Gotschnagrat
K	Karbonatboden
K _L	laktatlösliches Kalium
k _{Na,Se}	relativer Verdrängungskoeffizient von <i>Nardus</i> bezüglich <i>Sesleria</i> (vgl. B.III.5)
KUK	Kationenumtauschkapazität
mval	m.eq. = Milliäquivalentgewicht
NH ₄ —N	Stickstoff in Ammoniumform
NO ₃ —N	Stickstoff in Nitratform
n.s.	nicht signifikant
N-Serve	2-Chlor-6(trichlormethyl)-pyridin, ein Nitrifikationsgift
PO ₄ —P	Phosphor als Phosphat
pH	= pH(H ₂ O) Wo nicht anders vermerkt, bedeutet pH die Bodenreaktion in einer wässrigen Suspension
PO ₄ —P _L	laktatlösliches Phosphat
ppm	parts per million
RYT	relative yield total (relatives Ertragstotal) (vgl. B.III.5)
S	Silikatboden
S%	Basensättigungsgrad in % der KUK
s(s%)	Streuung (in % des Mittelwertes)
s \bar{x}	Standardabweichung des Mittelwertes, einfacher mittlerer Fehler
Str.	im Gebiet des Strelaberges oder in den Versuchen auf dem Strelaberg
TrG.	Trockengewicht
\bar{x}	Durchschnitt
z	relative Frequenz
ρ _a	scheinbare Dichte
%g	Gewichtsprozent
*, **, ***	mit = 5%, = 1% bzw. 0,1% Irrtumswahrscheinlichkeit gesichert
Ø	Durchmesser