

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

**Herausgeber:** Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

**Band:** 83 (1984)

**Artikel:** Bedeutung des Pflanzenwasserhaushaltes für Koexistenz und Artenreichtum von Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion) = Influence of the water balance of the plants on the coexistence and the richness of plant species in semi-dry meadows (Mesobromion)

**Autor:** Kuhn, Urs

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-308731>

#### 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:** 31.01.2026

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

**Bedeutung des Pflanzenwasserhaushaltes  
für Koexistenz und Artenreichtum von  
Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion)**

**Influence of the water balance of the plants  
on the coexistence and the richness of plant species  
in semi-dry meadows (Mesobromion)**

**von Urs KUHN**

**1984**



## INHALT

Vorwort	5
Abkürzungsverzeichnis	6
1. Einleitung und Problemstellung	7
2. Versuchsbedingungen und Methoden	8
2.1. Versuchsanordnung und -bedingungen in der Klimakammer	8
2.2. Versuchsanordnung im Freiland	8
2.3. Mikroklimatische Methoden	16
2.4. Physiologisch ökologische Methoden	17
3. Ergebnisse	19
3.1. Oberirdische Biomasse	19
3.2. Verteilung der Stomata	20
3.3. Innerartliche Streuungen der Blattleitfähigkeit: Folgen für Auswertung und Darstellung	22
3.4. Tagesgänge von Blattleitfähigkeit, Transpiration und Xylem-Wasser-Potential bei ausgesuchten Arten	25
3.4.1. Einfluss von Witterung und Schnitt auf das durchschnittliche Verhalten der Arten	25
3.4.2. Verhalten einzelner Arten	26
3.5. Relative Blattleitfähigkeit zu verschiedenen Jahres- und Tageszeiten	42
3.5.1. Zur Darstellung der relativen Blattleitfähigkeit	42
3.5.2. Relative Blattleitfähigkeit zu verschiedenen Jahreszeiten	43
3.5.3. Relative Blattleitfähigkeit zu verschiedenen Tageszeiten	63
4. Diskussion	64
4.1. Beziehungen zwischen Klima, Wasserhaushalt, Photosynthese und Morphologie der Arten	64
4.1.1. Klimafaktoren, stomäres Verhalten und Wasserhaushalt	64
4.1.2. Stomatäres Verhalten und Xylemwasserpotential	66
4.1.3. Stomatäres Verhalten und Photosynthese	67
4.1.4. Wasserhaushalt und Morphologie	68
4.2. Wasserhaushaltsstrategien	72
4.2.1. Literatur über Wasserhaushaltsstrategien mitteleuropäischer Wiesenpflanzen	72
4.2.2. Die Wasserhaushaltsstrategien der untersuchten Arten	77
4.2.3. Ein Modell für die Koexistenz verschiedener Pflanzenarten unter homogenen Bedingungen	83
4.3. Einige weiterführende Betrachtungen zur Arten- vielfalt und ihrer Bedeutung	92
Zusammenfassung - Summary - Résumé	94
Literatur	97
Anhänge 1-5	103



## VORWORT

Die vorliegende Arbeit entstand in den Jahren 1978-1984 am Geobotanischen Institut ETH, Stiftung Rübel, Zürich.

Allen, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben, möchte ich hiermit herzlich danken. In erster Linie danke ich Herrn PD Dr. A. Gigon, der diese Arbeit angeregt und begleitet hat, mich in zahlreichen kritischen Diskussionen zu neuen Erkenntnissen führte und mir viele Anregungen brachte. Ganz besonderen Dank schulde ich Herrn Prof. Dr. E. Landolt. Er hat diese Arbeit am Geobotanischen Institut ermöglicht und mich tatkräftig unterstützt. Ihm danke ich auch für die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Herr R. Marti, dipl.Natw.ETH, half mir mehrere Tage im Feld bei der mühsamen Datenerhebung. In langen Abenddiskussionen mit ihm konnte ich meine Gedanken ordnen, was mich zu einem klareren Bild, vor allem der verschiedenen Wasserhaushaltstypen, führte. Den Herren R. Graf und E. Schäffer danke ich besonders für ihre Hilfe im Feld. Herr. R. Graf stand mir auch bei technischen und organisatorischen Fragen zur Seite und hat damit wesentlich zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen. Herr H.R. Binz war mir eine wichtige Hilfe bei allen mathematischen Problemen, sowie bei der Entwicklung der Computerprogramme. Herrn Prof. P. Bolliger, Interkantonales Technikum Rapperswil, und Herrn Dr. R. Häslar, Eidg. Anstalt für das forstliche Versuchswesen, Birmensdorf, danke ich herzlich für die kritische Durchsicht von Teilen dieser Arbeit und für ihre wertvollen Hinweise.

Herr H. Bernhard von der Reiatwasserversorgung in Büttenhardt half mir in zuvorkommender Weise, indem er mir Wasser aus einem speziellen Hydranten auf dem Emmerberg, unmittelbar neben den Versuchsflächen, für die Bewässerung zur Verfügung stellte. Herzlichen Dank schulde ich auch den beiden Landwirten P. Schlatter aus Büttenhardt und D. Trösch vom Emmerberg, die uns das Land auf dem Emmerberg zur Pacht überliessen. Auch den Bewohnern von Merishausen möchte ich hiermit für ihre Gastfreundschaft und ihre Hilfe bei Problemen verschiedenster Art danken.

Ganz besonders herzlich danke ich allen Mitgliedern des Geobotanischen Institutes für ihre Kameradschaft und Hilfsbereitschaft. Besonderen Dank verdienen Frau E. Wohlmann für die Reinzeichnungen der Abbildungen und Frau A. Honegger für die Reinschrift des Manuskriptes.

Zu grossem Dank bin ich der Eidgenössischen Technischen Hochschule verpflichtet, die diese Arbeit finanziell unterstützte.

## Abkürzungsverzeichnis

BDW	Blattdiffusionswiderstand	(s/cm)
BL	Blattleitfähigkeit	(mmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> )
BLT	Blattleitfähigkeit	(cm/s)
E	Einstrahlung	(J·cm <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> )
rel. BL	relative Blattfähigkeit	
TR	Transpiration	(mmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> )
WSD <sub>L</sub>	Wassersättigungsdefizit der Luft	(kPa)
XWP	Xylem-Wasser-Potential	(MPa)
S <sub>̄x</sub>	Standardabweichung des Mittelwertes	

## 1. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Magere Trespen-Halbtrockenrasen sind sehr artenreich. Oft sind auf 100 m<sup>2</sup> über 60 verschiedene Pflanzenarten anzutreffen (KLEIN und KELLER 1982). In eigenen Untersuchungen in einem Dauco-Salvio-Mesobrometum (ZOLLER 1954) konnten bis zu 34 Arten pro m<sup>2</sup> festgestellt werden. Auch für Kleinsäuger (LEUTERT 1983a,b) und besonders für Insekten (Untersuchungen von Tagfaltern, DEMARMELS 1978) sind diese Standorte begehrte Lebensräume und oft letzte Zufluchtsstätten.

Halbtrockenrasen sind in der Nordschweiz ausgesprochen rar geworden, wie KLEIN (1977) für den Kanton Zürich zeigte. Nur in der hügeligen Gegend des Juras (so im Schaffhauser Randen) sind noch zahlreiche und auch grössere Flächen vorhanden. Die heute noch vorhandenen naturnahen Wiesengesellschaften müssen deshalb unbedingt erhalten bleiben.

Die vorliegende Arbeit entstand im Rahmen des Projektes "Untersuchungen über bedrohte, artenreiche Lebensräume auf Trockenstandorten" des Geobotanischen Institutes ETH. Im Rahmen dieses Projektes waren pflanzesoziologische und standortskundliche (KEEL 1974), phänologische (KRÜSI 1981) und zoologische Aspekte (LEUTERT 1983a) bereits Gegenstand eingehender Untersuchungen. Die Arbeit von JENKA (1978) und eigene Untersuchungen (KUHN 1983) hatten den Wasserhaushalt von Halbtrockenrasen zum Gegenstand und dienten für die vorliegende Arbeit als Grundlage.

In der vorliegenden Arbeit geht es vor allem darum, zu erfahren, wie sich Wassermangel auf den Wasserhaushalt ausgewählter Arten auswirkt und wie Koexistenz und Artenvielfalt durch unterschiedliche Wasserhaushaltstrategien, insbesondere unterschiedliches stomatäres Verhalten, beeinflusst werden. Es wird davon ausgegangen, dass der Wasserhaushalt und insbesondere der Wassermangel die Artenzusammensetzung von Trespen-Halbtrockenrasen stark beeinflusst. Diese Annahme ist aus den folgenden Gründen gerechtfertigt:

1. In typischen Halbtrockenrasen ist das pflanzenverfügbare Wasser dauernd oder während wiederkehrenden Trockenperioden der entscheidende Minimumfaktor (ELLENBERG 1980, ZOLLER 1954 und KUHN 1973).
2. Welche Arten auf diesen Standorten überdauern können, entscheidet sich u.a. im Konkurrenzkampf um das Wasser (ELLENBERG 1980).
3. Mitentscheidend für die Konkurrenzfähigkeit einer Art ist ihr Stomaverhalten, das während den Tagesstunden die Photosynthese direkt beeinflusst (siehe z.B. GLOSER 1977, RASCHKE 1979, LARCHER 1980, und Kap. 4.1.3.).

Dass diese Standorte mit Hilfe zahlreicher, verschiedener Strategien bewältigt werden können, zeigt ihre grosse Artenvielfalt.

Eine zentrale Frage bleibt jedoch unbeantwortet: warum sind diese Pflanzengemeinschaften so artenreich und warum nimmt nicht die am besten an diese Bedingungen angepasste Art überhand und verdrängt die anderen Arten?

Zur Beantwortung dieser Frage wurden verschiedene ökophysiologische Untersuchungen durchgeführt. Die innerartliche Streuung der Blattleitfä-

higkeit sechs ausgewählter Arten konnte mit Messungen in der Klimakammer erfasst werden. Untersuchungen im Freiland lieferten vor allem Informationen über die stomatäre Blattleitfähigkeit der Arten im Tages- und Jahresverlauf.

Die neuen, in dieser Untersuchung gewonnenen Erkenntnisse sollen dazu beitragen, den Schutz und die Erhaltung der bedrängten Lebensgemeinschaften der Halbtrockenrasen zu fördern.

## 2. VERSUCHSBEDINGUNGEN UND METHODEN

Die Versuchsanordnungen stellen Modelle für die räumlichen und zeitlichen Inhomogenitäten der verfügbaren Wassermenge dar. Zu diesem Zweck wurden die Pflanzen in der Klimakammer in verschiedenen stark bewässerten Töpfen gehalten und untersucht. Im Freiland wurden Pflanzen von bewässerten, überdachten und nicht behandelten Flächen ökophysiologisch miteinander verglichen.

### 2.1. VERSUCHSANORDNUNG UND -BEDINGUNGEN IN DER KLIMAKAMMER

Die Pflanzen für die Klimakamversuche wurden am 5.10.1979 neben den Feldern der Feldversuche (siehe Kap. 2.2.) ausgegraben, die Wurzeln ausgewaschen und die Pflanzen einzeln in Töpfen von 10x10 cm Weite und 11 cm Höhe in Feinerde vom natürlichen Standort gepflanzt. Anschliessend liess man sie im Gewächshaus anwachsen. Eine Woche vor den Messungen wurden sie in die Klimakammer gebracht und dort bis nach den Messungen trocken bzw. feucht gehalten. Die trocken gehaltenen Individuen erhielten jeweils am Abend nach jeder Messerie je 10 ml, die nass gehaltenen je 30 ml Wasser pro Tag und Topf (Ausnahme: Plantago lanceolata mit seiner grossen Blattfläche 15 bzw. 40 ml). Die Messungen wurden zwischen dem 7. und 24. November 1979 unter folgenden Klimabedingungen durchgeführt: 16-Stunden-Tag; Temperaturen: Tag/Nacht 23°C / 13°C; relative Luftfeuchtigkeit: abnehmend im Laufe des Tages von 80% auf 50%, ca. 95% während der Nacht; Einstrahlung: 0.44 J/cm<sup>2</sup> Minute.

### 2.2. VERSUCHSANORDNUNG IM FREIEN

#### 2.2.1. Beschreibung des Untersuchungsgebietes und der Versuchsflächen

##### 2.2.1.1. Geographische Lage und Klima

Die Untersuchungsflächen liegen im Schaffhauser Randen in der Gemeinde Merishausen, 7 km nördlich von Schaffhausen (Koordinaten: 689.500/290.400) auf einer Höhe von 669 m ü.M. Das durchschnittliche Klima ist aus dem Klimadiagramm von Lohn (ca. 3 km östlich der Versuchsflächen) zu entnehmen (Abb. 1). Ausschlaggebend für die Konkurrenzkraft einzelner

Pflanzenarten und somit für die Zusammensetzung der Pflanzengesellschaft sind nicht nur die durchschnittlichen Klimabedingungen wie sie aus dem Klimadiagramm hervorgehen, sondern auch seltene, extreme Witterungsverhältnisse wie z.B. Trockenperioden. KUHN (1973) stellte u.a. für Basel die Häufigkeiten von Trockenperioden zusammen. (Tab. 1).

Das Klima von Basel lässt sich, was die Niederschläge betrifft, gut mit den im Untersuchungsgebiet herrschenden Bedingungen vergleichen. Perioden mit 10 aufeinanderfolgenden sehr niederschlagsarmen Tagen sind jedes Jahr zu erwarten, eine 30-tägige regenfreie Dürreperiode immerhin noch alle 40 Jahre. Bedenkt man die langsame Einwanderung neuer Arten in einen etablierten Wiesenbestand, so ist anzunehmen, dass auch diese sehr seltenen, extremen Dürreperioden die Zusammensetzung der Vegetation auf den Untersuchungsflächen nachhaltig beeinflussen.

#### 2.2.1.2. Geomorphologie und Geschichte

Die Gemeinde Merishausen liegt auf dem östlichen Zipfel des Tafeljuras. Die Randenhochflächen mit den Versuchsfeldern waren ursprünglich bewaldet. Uebereinstimmend geben ZOLLER (1958), ELLENBERG und KLÖTZLI (1972) und KELLER (1976) Gesellschaften zwischen Seggen-Buchenwäldern (Carici-Fagetum) und Lungenkraut-Buchenwäldern (Pulmonaria-Fagetum melittetosum oder typicum), bis hin zu frischeren Buchenwäldern (Milio-Fagetum) als mögliche Klimaxgesellschaften an.

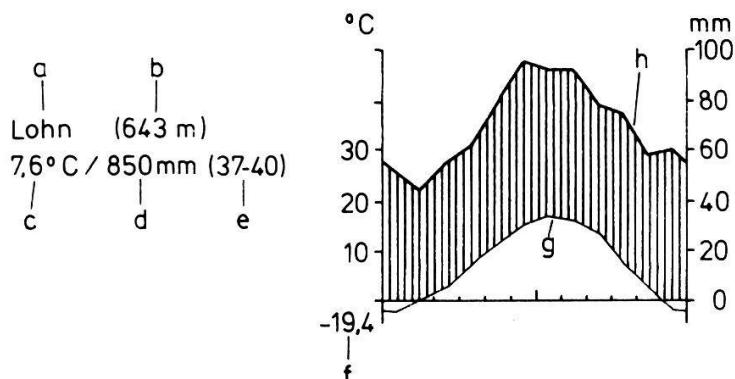


Abb. 1. Klimadiagramm von Lohn (SH) aus WALTER und LIETH (1960-1967).  
Fig. 1. Climate diagram of Lohn near Schaffhausen from WALTER and LIETH (1960-1967).

- a. Station
  - b. Höhe über Meer
  - c. mittlere jährliche Temperatur
  - d. mittlere jährliche Niederschläge
  - e. Dauer der Beobachtung (Jahre)
  - f. niedrigste gemessene Temperatur
  - g. Kurve der mittleren monatlichen Temperaturen
  - h. Kurve der mittleren monatlichen Niederschläge
- Ordinate: eine Einheit =  $10^{\circ}\text{C}$  oder 20 mm Regen  
Abszisse: Monate Januar-Dezember

Im Zuge der ausgedehnten Rodungen im frühen Mittelalter wurden diese Flächen in Acker- und Wiesland umgewandelt. Seit dieser Zeit dürften sie weitgehend und ohne Unterbruch als Mähwiesen, Weiden oder als Ackerland genutzt worden sein, wovon noch die vielen Lesesteinhuften zeugen.

Seit beendeter Güterzusammenlegung in der Gemeinde Merishausen, im Herbst 1979, werden die Hochflächen des Randens intensiver genutzt. Artenreiche Wiesenstücke werden für den Anbau von Mais und Weizen umgebrochen, Hecken und Baumgruppen gefällt und die Lesesteinhuften mit Bulldozern entfernt. Eine rasche ökologische Verarmung dieser früher so reichhaltigen Landschaft ist deshalb zu befürchten.

Tab. 1. Trockenperioden in Basel (nach KUHN 1973)  
Table 1. Drought periods in Basle (from KUHN 1973).

- a) Wahrscheinlichkeit der Rückkehrperiode für verschiedene Anzahlen aufeinanderfolgender niederschlagsfreier Tage.  
Probability of the periods of return for different numbers of days without precipitation.

Anzahl Tage ohne Niederschläge	Rückkehrperiode (Jahre)
10	1.1
20	5
30	40

- b) Wahrscheinlichkeit der Rückkehrperiode für verschiedene Anzahlen von aufeinanderfolgenden Tagen mit weniger als 5 mm Niederschlag.  
Probability of the periods of return for different numbers of days with precipitation less than 5 mm.

Anzahl Tage mit weniger als 5 mm Niederschlag	Rückkehrperiode
10	1
20	1.4
30	3.3

#### 2.2.1.3. Boden

Die Untersuchungsflächen liegen auf einer flachgründigen Kalksteinrendzina (Abb. 2). Die Flächen waren während ihrer jahrhundertelangen Bewirtschaftung einer dauernden Erosion durch Auswaschung und Wind ausgesetzt. Zwischen den groben Blöcken des Muttergestein aus gut gebankten Kalken finden wir nur wenig Feinerde. Die Humusauflage (Mull) ist 5-7, selten über 10 cm mächtig. Auffallend ist die grosse Inhomogenität des Bodens; nicht selten reicht der nackte Fels bis an die Oberfläche. Die Flachgründigkeit und die hohe Wasserdurchlässigkeit führen in Trockenperioden zu einem raschen Austrocknen der für die Pflanzen wichtigen Bodenschichten.

#### 2.2.1.4. Vegetation

Im Oktober 1979, 1980 und 1981 und im Juni 1981 wurden je sechs Vegeta-

tionsaufnahmen à 1 m<sup>2</sup> auf den nassen, trockenen und Referenzflächen gemacht (Abb. 4). Sie wurden nach Braun-Blanquet durchgeführt. Die Nomenklatur der Blütenpflanzen richtet sich nach HESS et al. (1976-1980), diejenige der Moose nach BERTSCH (1966).

Über die Zusammensetzung der Vegetation auf den Referenzflächen gibt Tab. 2 Auskunft. Die Pflanzengesellschaft lässt sich einem Dauco-Salvio-Mesobrometum (ZOLLER 1954) zuordnen. Die ebene Lage und die gelegentliche schwache Düngung der Flächen verunmöglichen die Entwicklung einer typischen Kalkmagerwiese, wie sie an ungedüngten Stellen, vor allem an Südhängen im Gebiet des Randens noch anzutreffen sind. Da die Versuche mit Bewässerung und Austrocknung einzelner Felder stark ins Ökosystem eingreifen, wurden absichtlich naturschützerisch weniger wertvolle Flächen als Untersuchungsobjekte ausgewählt.

## 2.2.2. Die ausgewählten Arten

Um die physiologischen und ökologischen Daten miteinander vergleichen zu können, müssen sie möglichst gleichzeitig erhoben werden. Diese Voraussetzung schränkt sowohl die Anzahl der untersuchten Arten wie auch die der Parallelmessungen ein.

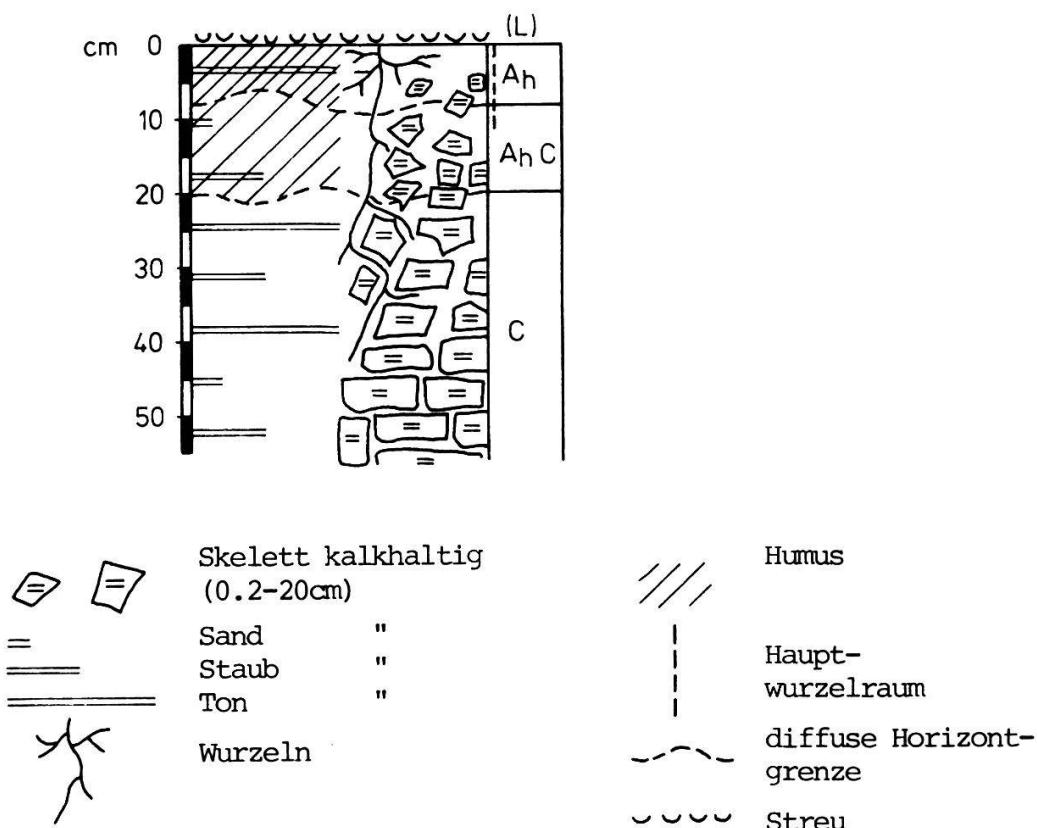


Abb. 2. Bodenprofil der Untersuchungsflächen  
Fig. 2. Soil profiles of the experimental plots

Tab. 2. Vegetationsaufnahme der Versuchsfläche auf dem Emmerberg. Mittelwerte aus sechs 1m<sup>2</sup>-Aufnahmen aus drei verschiedenen Referenzflächen (siehe Abb. 4) vom Juni 1981

Table 2. Vegetation relevé of the experimental plots on Emmerberg. Mean values from six 1 m<sup>2</sup>-relevés in the reference plots (see Fig. 4) taken in June 1981

3 = Deckungsgrad 25-50% 1 = Deckungsgrad 1- 5%

2 = " 5-25% + = vereinzelt < 1%

Gesamtdeckung:	Krautschicht:	92%	Neigung 0%
	Moosschicht:	25%	
Höhe der Vegetation:	Mittel:	28 cm	
	Maximum:	120 cm	
Aspekt:	Salvia pratensis blühend		
Gefäßpflanzen:		+ Rumex acetosa	
Gräser:		+ Viola hirta	
3 <u>Bromus erectus</u>		+ Chrysanthemum leucanthemum	
1 <u>Dactylis glomerata</u>		+ Veronica arvensis	
1 <u>Arrhenatherum elatius</u>		+ Linum catharticum	
1 <u>Helictotrichon pubescens</u>		+ Primula veris	
1 <u>Poa pratensis</u>		+ Scabiosa columbaria	
1 <u>Anthoxanthum odoratum</u>		Leguminosen:	
+ <u>Trisetum flavescens</u>		1 <u>Lotus corniculatus</u>	
+ <u>Festuca ovina</u>		1 <u>Lathyrus pratensis</u>	
Kräuter (ohne Leguminosen):		1 <u>Trifolium pratense</u>	
2 <u>Salvia pratensis</u>		1 <u>Trifolium repens</u>	
2 <u>Plantago media</u>		1 <u>Medicago lupulina</u>	
2 <u>Plantago lanceolata</u>		+ <u>Vicia cracca</u>	
1 <u>Campanula rotundifolia</u>		+ <u>Vicia sepium</u>	
1 <u>Galium album</u>		+ <u>Medicago falcata</u>	
1 <u>Taraxacum officinale</u>		Moose:	
1 <u>Rhinanthus minor</u>		2 <u>Rhytidiodelphus squarrosus</u>	
1 <u>Bellis perennis</u>		1 <u>Thuidium abietinum</u>	
1 <u>Cerastium caespitosum</u>		1 <u>Camptothecium lutescens</u>	
+ <u>Sanguisorba minor</u>		1 <u>Scleropodium purum</u>	
+ <u>Ranunculus bulbosus</u>		+ <u>Acrocladium cuspidatum</u>	
+ <u>Daucus carota</u>		+ <u>Plagiochila asplenoides</u>	
+ <u>Achillea millefolium</u>		+ <u>Hypnum cupressiforme</u>	
+ <u>Centaurea jacea</u>		+ weitere Moose	
+ <u>Tragopogon orientalis</u>			

Ausgewählt wurden: zwei Horstgräser, Bromus erectus und Dactylis glomerata; zwei Kräuter mit rosettenbildenden Grundblättern, Salvia pratensis und Plantago lanceolata; und eine Leguminose, Trifolium pratense. Bis zum Beginn des zweiten Untersuchungsjahres überlebten unter den Dächern nur sehr wenige Trifolium pratense-Pflanzen (siehe Kap. 2.2.4.), so dass weitere Messungen an dieser Art nicht mehr vorgenommen werden konnten. An Stelle von T. pratense wurde im zweiten Jahr Taraxacum officinale in

die Untersuchungen einbezogen. In diesem zweiten Untersuchungsjahr waren die fünf ausgewählten Arten auf den trockenen Flächen die einzigen, die aufgrund ihrer Morphologie (Blattform) und Häufigkeit überhaupt noch gemessen werden konnten.

Alle Arten (ausser Salvia pratensis) sind genetisch mehr oder weniger polymorph (HESS et al. 1976-1980), so dass im Bestand zwischen den einzelnen Individuen einer Art relativ grosse morphologische und physiologische Unterschiede bestehen können (siehe MARTI 1981). Bei Taraxacum officinale kommt hinzu, dass sich durch die apomiktische Vermehrung einzelne Sippen rasch ausbreiten können, was in diesem Fall zu genetisch einheitlichen Sippen führt. Es ist jedoch auch bei T. officinale nicht auszuschliessen, dass Individuen verschiedener Sippen untersucht wurden, trotz der Auswahl von morphologisch möglichst ähnlichen Pflanzen. Immerhin gehören alle Pflanzen zu der vorwiegend in Fettwiesen vorkommenden T. officinale s.str. (nach HESS et al. 1976-1980).

Aus dem Gesagten geht hervor, dass in diesen Untersuchungen gewonnene Erkenntnisse nicht ohne weiteres auf ganze Populationen übertragbar sind.

#### 2.2.3. Ausgewählte Messtage

Die Messungen wurden möglichst nur an Strahlungstagen durchgeführt. Im Verlaufe des Tages kam aber häufig Bewölkung auf, weshalb reine Strahlungstage selten waren (Tab. 3). Es sollten dadurch die Tage erfasst werden, die für die Pflanzen besondere Stresssituationen bezüglich ihres Wasserhaushaltes darstellten. Zudem weisen Strahlungstage ein bedeutend kontinuierlicheres Klima auf, als bewölkte, vor allem bezüglich Strahlung und Luftfeuchtigkeit. Konstant bewölkte und niederschlagsfreie Tage sind sehr selten. An Strahlungstagen fallen auch Störungen der Messungen wegen zu hoher Luftfeuchtigkeit, Taubildung an den Blättern und Niederschlägen, weg. In der Tab. 3 sind die in dieser Arbeit berücksichtigten Messtage zusammengestellt.

#### 2.2.4. Bewässerung und Ueberdachung

Um vergleichende Messungen unter trockenen und nassen Bedingungen durchführen zu können, wurde das ebene Versuchsfeld in drei **trockene**, drei **nasse** und drei nicht behandelte **Referenzflächen** unterteilt (Abb. 4). Die trockenen Flächen wurden je mit einem Dach aus Polyäthylenfolie von 1.5 mm Dicke und 5x9 m Grösse abgedeckt. Die bewässerten Flächen erhielten am Abend vor jedem Messtag, mindestens aber einmal pro Woche, 15 mm Wasser. Um ein vollständiges Austrocknen der Vegetation unter den Dächern zu verhindern, bewässerte man dort nach den Messungen, mindestens aber einmal pro Woche, 3 mm. Im Vergleich dazu: der durchschnittliche wöchentliche Niederschlag im Randen beträgt etwa 15 mm.

Vergleichende Messungen von Temperatur und Einstrahlung unter und neben den Dächern vom 29.7.1980 dienten dazu, den Einfluss der Plastikdächer auf das Mikroklima der Flächen zu ermitteln. Die durchgehend höheren Temperaturen unter den Dächern sind in den bodennahen Schichten auf die trockeneren Bedingungen (weniger Evapotranspiration) und auf die geringere Vegetationshöhe zurückzuführen (vgl. Tab. 5). Bei einer lichten Hö-

Tab. 3. Zusammenstellung der Messtage  
Table 3. List of the test-days

Datum	Messtage		Witterung		
	1980	1981	Strahlungstag	leicht bew.	bewölkt
19.5.		1.		x	
20.5.		2.		x	
12.6.		3.		x	
24.6.		4.		x	
1.7.		5.	x		
2.7.	1.	Mahd			x
4.7.	Mahd				
12.7.		6.	x		
29.7.		7.	x		
30.7.		8.		x	
31.7.				x	
3.8.	2.*			x	
29.8.	3.			x	
4.9.	4.			x	
7.9.		9.	x		
19.9.	5.		x		

\* An diesem Tag wurden je Art vier Parallelen gemessen, an allen übrigen zwei.

\* Day with four replicate measurements per species, all other days with two replicates.

Tab. 4. Vergleich der Einstrahlungsbedingungen unter und neben den Regendächern am 29.7.1980. MEZ = Mitteleuropäische Zeit

Table 4. Comparison of the solar irradiation under and beside the roofs on July 29, 1980

Tageszeit (MEZ)	Freiland ( $J \cdot cm^{-2} \cdot min^{-1}$ )	Ueberdacht	Unterschied (%)
09.00	3.26	2.52	-22
12.30	5.29	4.43	-14

he der abgeschrägten Dächer von 150-230 cm (siehe Abb. 4) ist ein Wärme-  
stau im Bereich der Vegetation auszuschliessen. Im zweiten Messjahr  
(1981) mit den älteren, etwas weniger durchlässigen Dachfolien konnten  
die nassen Flächen ausnahmsweise wärmer werden als die trockenen (3., 4.  
und 5. Messtag 1981; Anhang 6 und Kap. 3.4.1.). Während den meisten  
Messtagen im Jahr 1981 waren zwischen den trockenen und den nassen Flä-  
chen praktisch keine Temperaturunterschiede festzustellen (1., 2., 6.,  
7. und 8. Messtag 1981; Anhang 5).

Es kann daraus geschlossen werden, dass sich im zweiten Messjahr die  
Temperatureffekte der Trockenheit (Temperaturerhöhung) und der geringen  
Einstrahlung unter den Dächern (Temperaturerniedrigung) in den meisten  
Fällen aufhoben.

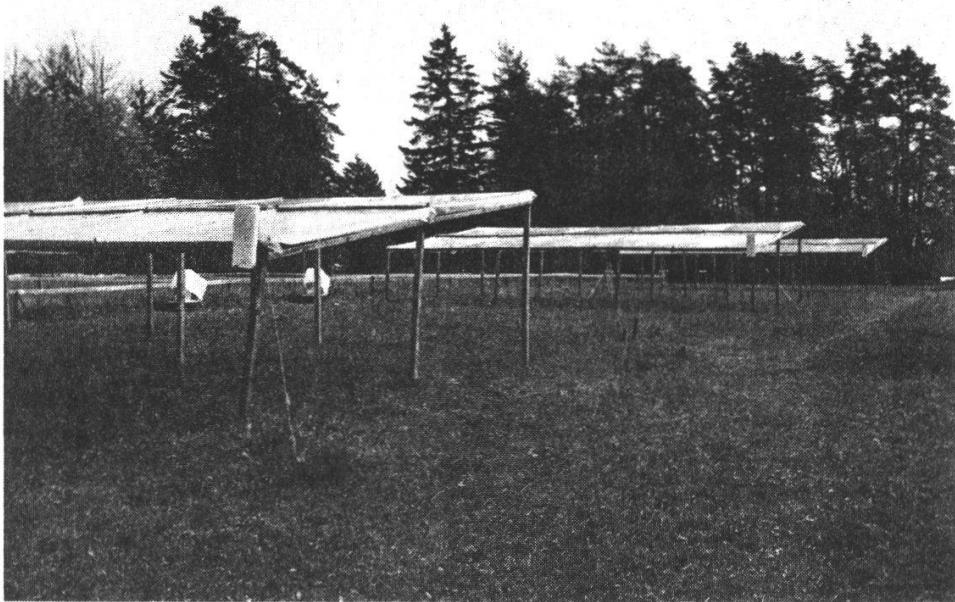


Abb. 3. Das Versuchsfeld auf dem Emmerberg bei Schaffhausen. An den Dächern sind die Regenmesser, dahinter die Registriergeräte für die Mikroklimamessungen zu sehen.

Fig. 3. The experimental plots near Schaffhausen with the roofs and the rain gauge as well as the instruments for recording the micro-climate.

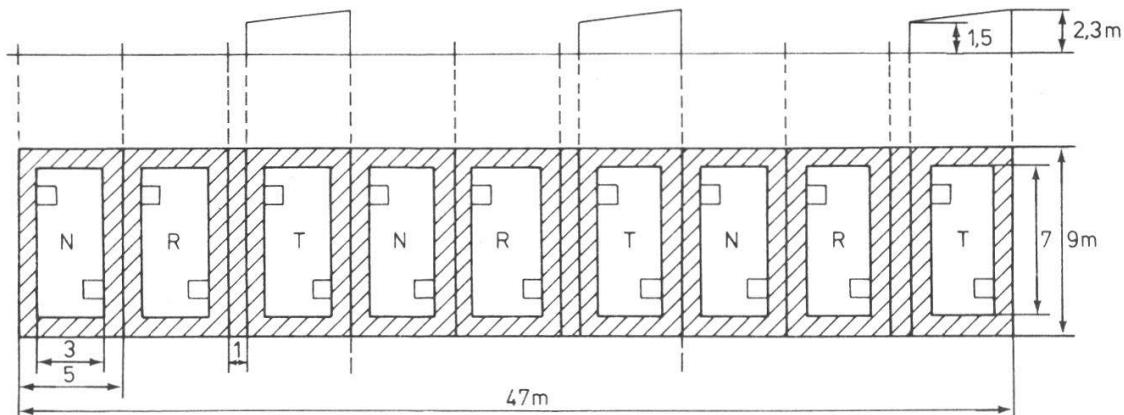


Abb. 4. Anordnung der Untersuchungsflächen

Fig. 4. Arrangement of the experimental plots

N = Nass (bewässerte Flächen) - moist plots (irrigated)

T = Trocken (überdachte Flächen) - dry plots with roof

R = Referenzflächen (unbeeinflusst) - reference plots (no treatment)

□ = 1 m<sup>2</sup>-Flächen der Vegetationsaufnahmen - 1 square meter of the vegetation plots

Randflächen, in denen keine Untersuchungen durchgeführt wurden, sind schraffiert dargestellt - peripheral parts of the plots which were not investigated are hatched.

Tab. 5. Vergleich der Temperaturen in den verschiedenen Versuchsflächen am 29.7.1980

Table 5. Comparison of the temperatures in the different investigation plots on July 29, 1980

N = Nass (bewässerte Flächen) - moist plots (irrigated)

R = Referenz (nicht beeinflusste Flächen) = reference (no treatment)

T = Trocken (überdachte Flächen) - dry plots (with roof)

Messhöhe (cm)	Temperatur ( $^{\circ}$ C) Minima/Maxima			Tageszeit (MEZ) der Maximaltemperaturen		
	N	R	T	N	R	T
150	15.4/26.8	15.5/26.2	16.4/29.2	15.25	12.45	15.25
50	15.3/27.0	15.0/26.7	16.4/29.4	15.25	15.25	15.25
15	15.3/28.2	15.0/27.2	16.5/31.4	15.25	15.25	15.25
5	15.3/27.8	16.1/28.5	16.5/30.3	15.25	16.40	15.25
0	16.9/35.8	18.0/38.0	18.0/45.3	13.40	13.40	12.45+
-2	16.9/27.8	18.0/28.3	18.0/34.3	13.40	15.25	13.40

Über den Vergleich der Lichtverhältnisse gibt Tab. 4 Auskunft. Mögliche Einflüsse der Einstrahlungsverminderung unter den Dächern auf die Messergebnisse werden in Kap. 4.1.1. und 4.1.3. besprochen. Um Randeffekte zu verhindern, wurde eine 1 m breite Randzone in jeder Untersuchungsfläche nicht in die Messungen einbezogen.

### 2.3. MIKROKLIMATISCHE METHODEN

Die mikroklimatischen Daten wurden im Feld während der ganzen Vegetationsperioden 1980 und 1981 und während der Versuchsdauer in der Klimakammer mit 6-Punkte-Schreibern der Fa. Schenk, Wien, registriert. Die Messpunkte wurden wie folgt verteilt: In der Klimakammer wurden Strahlung, Lufttemperatur und relative Luftfeuchtigkeit 10 cm über der Vegetation gemessen. Im Feld wurde die Strahlung über der Vegetation, Lufttemperatur und relative Luftfeuchtigkeit 1980 auf den Referenzflächen je in 0.1 und 1 m Höhe, 1981 auch in den trockenen und nassen Flächen, gemessen.

#### 2.3.1. Einstrahlung

Die Globalstrahlung wurde mit Sternpyranometern nach Dirmhirn (Fa. Schenk, Wien) gemessen.

#### 2.3.2. Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit (RH)

Für die Messungen der Lufttemperatur und der relativen Luftfeuchtigkeit standen automatische Psychrometer nach Ing. G. Cernusca, Innsbruck, zur Verfügung. Die Lufttemperaturen wurden am trockenen und am feuchten

Thermometer über einen Schreiber registriert. Die relative Luftfeuchtigkeit wurde nach SLAVIK (1974) berechnet (siehe Anhang 1).

## 2.4. PHYSIOLOGISCH-OEKOLOGISCHE METHODEN

### 2.4.1. Blattleitfähigkeit und Transpiration

#### 2.4.1.1. Messungen in der Klimakammer

Zur Messung der Blattleitfähigkeit in der Klimakammer stand ein ventiliertes Porometer zur Verfügung. Theoretische Grundlagen zu dieser Methodik sind in KÖRNER und CERNUSCA (1976), MORROW und SLAYTER (1971) und in MONTEITH und BULL (1970) zusammengestellt. Das verwendete Gerät wird in KÖRNER (1977, 1978) genauer beschrieben. Berechnungen der Blattleitfähigkeit siehe Anhang 2.

#### 2.4.1.2. Messungen im Freiland

Im Freiland wurde ein automatisches Porometer (Typ Mk II, Fa. Delta-T Devices, Burwell, Cambridge) verwendet. Das Gerät stellt eine Weiterentwicklung des Porometers von STILES (1970) und MONTEITH und BULL (1970) dar. Die Messkammer ist bei diesem Porometer nicht ventiliert; mit ihrem kleinen Volumen von nur  $3.66 \text{ cm}^3$  ermöglicht sie sehr rasche Messungen, was nach eigenen Beobachtungen unerwünschte Reaktionen der Pflanzen auf die Versuchsbedingungen praktisch ausschliesst.

Bei einer Frequenz von 50 Counts/Sekunde dauert der Durchlauf eines Messintervalls von 1000 Counts (das entspricht etwa einer Blattleitfähigkeit von  $11 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) 20 Sekunden. Dazu muss die Messkammer mindestens eine Minute am Blatt angebracht bleiben. Bei dieser und längeren Messzeiten konnten Reaktionen der Pflanzen, besonders der empfindlichen Gräser, nicht ausgeschlossen werden, weshalb die Messungen im allgemeinen bei 1000 Counts abgebrochen wurden.

Die Eichung der Porometer, sowie die Berechnungsmethoden für Blattleitfähigkeit (BL), Transpiration (TR), Wassersättigungsdefizit der Luft (WSD<sub>L</sub>), sowie für die absoluten und relativen Mittelwerte sind im Anhang 3 beschrieben.

#### 2.4.1.3. Auswahl der Blätter für die Porometer-Messungen

Für alle Messungen wurden junge, voll entfaltete Blätter ausgewählt. Bei den beiden Gräsern Bromus erectus und Dactylis glomerata waren diese mindestens 10 cm lang; gemessen wurde in der Blattmitte. Bei Salvia pratensis waren die Blätter mindestens 3 cm breit; gemessen wurde in der Mitte einer Blatthälfte. Bei Plantago lanceolata waren die Blätter mindestens 1 cm breit; gemessen wurde in der Blattmitte. Die Teilblätter von Trifolium pratense waren oft zu klein, so dass 2, teilweise übereinandergelegte Teilblätter gemessen werden mussten. Die Blätter von Taraxacum officinale waren mindestens 10 cm lang; gemessen wurde bei der grössten Blattbreite, in der Mitte einer Blatthälfte.

#### 2.4.2. Xylemwasserpotential (XWP)

Das Xylemwasserpotential (XWP) ist ein Mass für die Saugkraft, mit der transpirierende Pflanzenteile Wasser aus tiefer gelegenen Spross- und Wurzelteilen nachziehen und somit auch ein Mass für den Wasserstress, unter dem sich die Pflanze unter Umständen befindet.

Die Messungen (je drei Wiederholungen) wurden mit einer Druckkammerapparatur der Fa. P.M.S. (Corvallis, Oregon), nach SCHOLANDER et al. (1965), durchgeführt. Im Freiland wurden die Blätter für eine Messerie innert kurzer Zeit abgeschnitten und bis zu den Messungen 2-3 Stunden später in 9x11 cm grossen, luftdichten Plastiksäcken aufbewahrt. Um den Wasserverlust der Blätter während dieser Zeit möglichst gering zu halten, wurden die Plastiksäcke kurz mit Atemluft gefüllt (ca. 100% RH), dann wurde die Luft möglichst rasch und vollständig herausgesogen und die Säcke verschlossen. So behandelte Blätter zeigten keine deutliche Abhängigkeit der Messresultate von der Aufbewahrungszeit bis zu 6 Stunden (vgl. Tab. 6).

Tab. 6. Einfluss der Lagerung der abgeschnittenen Blätter von Bromus erectus in Plastiksäcken auf das Xylemwasserpotential.

Table 6. Effect of storage in plastic bags of cut leaves of Bromus erectus upon the xylem water potential.

Probe aus:	XWP-Messungen $x \pm S_x$ (MPa) n = 10		
	sofort, nach Probeentnahme	nach 3 Stunden	nach 6 Stunden
trockenen und nassen Flächen	-2.03 $\pm$ 0.076 -1.07 $\pm$ 0.042	-2.24 $\pm$ 0.149 -1.29 $\pm$ 0.053	-2.00 $\pm$ 0.061 -1.29 $\pm$ 0.048

Für die Messungen der Xylemwasserpotentiale wurden nach Möglichkeit gleich entwickelte Blätter wie für die Porometermessungen ausgewählt. Die Blätter der Gräser Bromus erectus und Dactylis glomerata wurden auf einem Drittel der Blatthöhe abgeschnitten, diejenigen von Salvia pratensis und Trifolium pratense mit ca. 2 cm langen Blattstielen, diejenigen von Plantago lanceolata und Taraxacum officinale am unteren, möglichst schmalen Blattende.

### 3. ERGEBNISSE

#### 3.1. OBERIRDISCHE BIOMASSE

In Abb. 5 sind die Biomassewerte zusammengestellt. Die Proben wurden am 7.7.1981, im Sommer des zweiten Untersuchungsjahres, auf den trockenen, nassen und den Referenzflächen entnommen.

Bromus erectus trägt in den Referenzflächen und in den nassen Flächen je ca. 20% zur oberirdischen Biomasse bei. In den trockenen Flächen steigt dieser Anteil jedoch auf knapp 35%, beinahe den doppelten Wert, an.

Dactylis glomerata hält den Biomasseanteil in allen Versuchsflächen auf knapp 3%. Dieses Gras erreicht nie hohe Bestandesanteile, wird aber auch unter trockenen Bedingungen nicht weiter zurückgedrängt.

Salvia pratensis verändert ihren Biomasseanteil nicht wesentlich, er liegt immer nahe bei 10%.

Plantago lanceolata erreicht in allen Flächen hohe Biomasseanteile. Es fällt auf, dass diese Art in den unveränderten Referenzflächen ca. 12% der Gesamtbiomasse erreicht, in den beiden andern Flächen, den trockenen und den nassen, jedoch 18-20%. Diese, im Vergleich zu den anderen Arten positive Reaktion auf Veränderungen der Wasserverhältnisse, weist auf die gute Anpassungsfähigkeit von P. lanceolata hin.

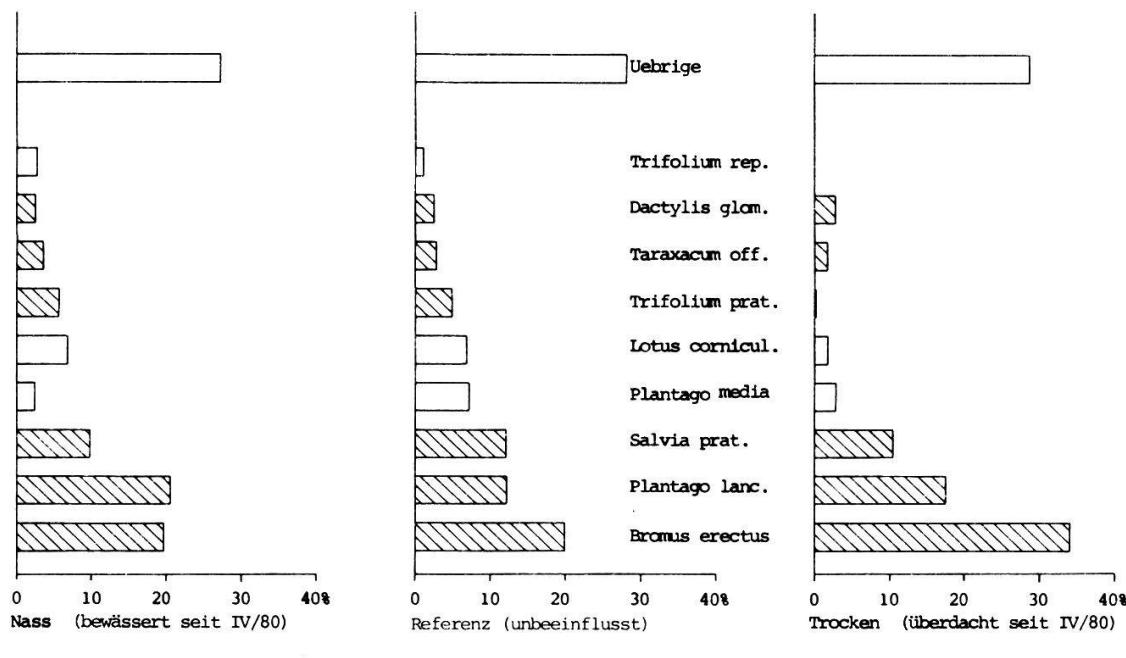


Abb. 5. Oberirdische Biomasse auf den Untersuchungsflächen am 7.7.1981.  
Fig. 5. Overground biomass on the investigated plots on July 7, 1981.

Schraffiert: ökophysiologisch untersuchte Arten

Hatched: species investigated ecophysiologicaly

Die Mittelwerte entstanden aus je vier Einzelproben aus 0.25 m<sup>2</sup>-Flächen, getrocknet bei 105°C - each mean value of four samples from 0.25 m<sup>2</sup> areas, dried at 105°C.

Trifolium pratense trägt in den nassen Flächen und in den Referenzflächen je ca. 5% zur Biomasse bei, in den trockenen Flächen waren nur ganz vereinzelte Exemplare zu finden. T. pratense verliert bei Wassermangel an Konkurrenzkraft.

Taraxacum officinale vermindert seinen Biomasseanteil von den nassen zu den trockenen Flächen von ca. 4% auf ca. 2%. Auch diese Art ist in den trockenen Flächen weniger erfolgreich als in den nassen.

### 3.2. VERTEILUNG DER STOMATA

In Tab. 7 sind Verteilung und Anzahl Stomata der untersuchten Arten zusammengestellt. Die Pflanzen stammen aus dem Untersuchungsgebiet und wurden im Institutsgarten in Zürich aufgezogen. Die Auswahl der Blätter und Blattbereiche für die Auszählung erfolgten nach den gleichen Kriterien wie für die Porometermessungen (siehe Kap. 2.4.1.).

Als Vergleich zur Stomaverteilung unten/oben wurde in Tab. 7 auch die relative Blattleitfähigkeitsverteilung angeführt. Die Werte dazu sind Tagesmittel vom 5. Messtag 1981 (Ausnahme Trifolium pratense: 1. Messtag 1980).

Aufgrund der Stomataverteilung können drei morphologische Typen unterschieden werden:

1. Stomata auf der Blattunterseite häufiger als auf der Blattoberseite (Kräuter: Taraxacum officinale, Salvia pratensis).
2. Stomata auf der Blattoberseite häufiger als auf der Blattunterseite (Gräser: Bromus erectus, Dactylis glomerata, aber auch Trifolium pratense).
3. Stomata gleichmäßig auf die Blattunter- und -oberseite verteilt (Plantago lanceolata).

Wie bekannt, liegen die Stomata der Gräser vor allem auf der Blattoberseite, diejenigen der Kräuter hingegen auf der Blattunterseite oder auf beiden Seiten. Die Ausnahme von Trifolium pratense ist nur scheinbar, denn die Blattleitfähigkeit zeigt, dass diese Art die Stomata der Blattunterseite weiter öffnet als die der Blattoberseite. Dadurch gleicht sich T. pratense physiologisch an die morphologischen Krauttypen an. Die stark leitenden Blattseiten können durch zusätzliche morphologische Massnahmen gegen Evaporation geschützt werden. Die Gräser schützen die stomatareiche Blattoberseite durch Einklappen (Dactylis glomerata) oder Einrollen (Bromus erectus) der Blattspreiten zur Oberseite hin. Salvia pratensis erreicht einen ähnlichen Effekt, indem sie die stomatareiche Blattunterseite an die Bodenoberfläche anschmiegt. T. pratense besitzt schwach behaarte Blattoberflächen, was eine, allerdings geringe, Verminderung der Transpiration ermöglicht; ein Einklappen der Blätter wurde nur sehr selten beobachtet; Taraxacum officinale und Plantago lanceolata schützen ihre Stomata nicht.

Ein Vergleich der Blattleitfähigkeit auf den Blattunter- und -oberseiten der Pflanzen aus den trockenen und den nassen Flächen zeigt (Tab. 7, Kol. 5, 6), dass der Wasserhaushalt vor allem durch diejenigen Stomata geregelt wird, die auf der Blattseite liegen, die allgemein die höhere Blattleitfähigkeit aufweisen.

**Tab. 7. Anzahl und Verteilung der Stomata auf den Blättern der untersuchten Arten**  
**Table 7. Number and distribution of the stomata on leaves of the investigated species**

- n = 15 (5 Blätter à drei Zählungen auf 0.107 mm<sup>2</sup>; bei Salvia pratensis n = 10, 5x2)  
 15 (5 leaves with 3 measurements each on 0.107 mm<sup>2</sup>; for Salvia pratensis n = 10, 5x2)  
 u:o = Verhältnis der Werte der Blattseiten unten und oben - ratio of the values of upper and lower side of the leaf  
 \* = ein Ausreißer wurde weggelassen (n=12) - one measurement omitted  
 2 = Auszählung auf feinen Blattnerven - counting on small nerves in the middle  
 3 = Auszählung zwischen den Blattnerven - counting between the leaf nerves  
 x = Mittelwert zwischen 2 und 3 - mean value between 2 and 3

Art	Stomatazahl/mm <sup>2</sup>	Unterseite (u)	Mittelwert u + o	Verhältnis u : o	rel. BL	
					Verteilung u : o	Nass
T. pratense	157 (+36.5)	133 (+7.5)	145	0.85	1.00	2.03
T. officinale	155 (+15.3)	346 (+28.4)	250	2.20	1.50	2.50
B. erectus	100 (+8.2)	74 (+16.1) 44.2* (+2.8)	87	0.74	0.53	0.12
D. glomerata	93.7 (+7)	73.8 (+18.7) 39.5* (+3.63)	83	0.79	0.81	0.16
S. pratensis	153 <sup>2</sup> (+13.8) 186 <sup>3</sup> (+5.6) x = 85.8	410 <sup>2</sup> (+44) 470 <sup>3</sup> (+61) x = 440	263	5.17	2.50	9.00
P. lanceolata	310 (+12.4)	328 (+14.5)	320	1.10	0.85	0.89

Bereits hier sei auf einige Beziehungen zwischen der Anzahl Stomata und der Blattleitfähigkeit eingegangen. Eine ausgesprochene Stomaregelung auf der Blattoberseite finden wir bei den Gräsern, die Kräuter hingegen regulieren den Wasserhaushalt vor allem mit den Stomata der Blattunterseite (Trifolium pratense, Taraxacum officinale und Salvia pratensis). Eine Mittelstellung nimmt Plantago lanceolata ein, die die Blattleitfähigkeit auf beiden Blattseiten etwa gleich stark reguliert. Die Arten mit zahlreichen Stomata (T. officinale, S. pratensis und P. lanceolata) weisen auch allgemein hohe Blattleitfähigkeiten auf (siehe Kap. 3.4.2.). Dieser Zusammenhang ist jedoch nicht immer gegeben, denn S. pratensis mit der höchsten Blattleitfähigkeit besitzt durchschnittlich weniger Stomata pro Blattfläche als P. lanceolata. Dies ist verständlich, denn neben der Anzahl ist auch die Grösse der Stomata für die Blattleitfähigkeit massgebend. Eine hohe Stomatadichte lässt auch nicht unbedingt auf eine hohe Variabilität der Blattleitfähigkeit schliessen. P. lanceolata, mit zahlreichen Stomata, kann die Blattleitfähigkeit zwar extrem stark variieren, jedoch auch die Gräser, mit bedeutend weniger Stomata, haben eine ausgeprägte stomatäre Regulationsfähigkeit. Salvia pratensis, welche die Oeffnungsweiten der zahlreichen Stomata nicht stark verändert, hat eine ziemlich konstante Blattleitfähigkeit (siehe auch Tab. 9, Kap. 3.4.).

### 3.3. INNERARTLICHE STEUUNGEN DER BLATTEITFAEHIGKEIT: FOLGEN FUER AUSWERTUNG UND DARSTELLUNG

Die Klimakammermessungen zeigen vor allem bei den trocken gehaltenen Pflanzen sehr grosse intraspezifische Streuungen der Blattleitfähigkeit (BLT, Abb. 6). Die höchsten und die tiefsten Werte unterscheiden sich bei Dactylis glomerata und Plantago lanceolata bis um das Zehnfache, bei Bromus erectus bis um das Zwanzigfache und bei Salvia pratensis bis um das Fünfzigfache. Demgegenüber sind die im Feld gemessenen Unterschiede wesentlich geringer (siehe Kap. 3.4.). Möglicherweise führten die Nachwirkungen des Verpflanzungsschocks und die unnatürlichen Bedingungen in den Töpfen zu einer erhöhten Variationsbreite des Verhaltens. Eine Auswertung der Daten aus der Klimakammer ist in KUHN (1983) zu finden. Für die Interpretation der Ergebnisse ist die gewählte Darstellungsart von entscheidender Bedeutung, weshalb hier noch eingehend darauf eingegangen wird.

An den zwei Arten Dactylis glomerata und Salvia pratensis wurden die Ergebnisse der Messungen von Blattdiffusionswiderstand (BDW) lin/lin und Blattleitfähigkeit (BLT=1/BDW) lin/lin dargestellt (Abb. 7a,b). Aufgrund der BDW-Kurven kann angenommen werden, dass die intraspezifischen Streuungen mit zunehmender Tageszeit zunehmen. Bei Betrachtung der BLT-Kurven (Abb. 7c,d) kehrt sich das Bild um, die grossen Streuungen erscheinen am Vormittag und nehmen gegen Abend ab. Diese Tendenz ist bei allen Arten anzutreffen. Eine Erklärung für die obige Diskrepanz ist die, dass die Daten auf der lineraen Skala nicht normalverteilt sind. Abbildungen und errechnete Mittelwerte aus linearen Daten können deshalb zu Fehlinterpretationen führen. Die logarithmierten Werte (Abb. 6) zeigen ein ausgeglicheneres Bild; reziproke Kurven (BDW und BLT) sind spiegelbildlich und vermitteln die gleiche Information. BDW und BLT lassen sich somit gleich gut darstellen (in Abb. 6 nur die BLT dargestellt). Die Abb. 6

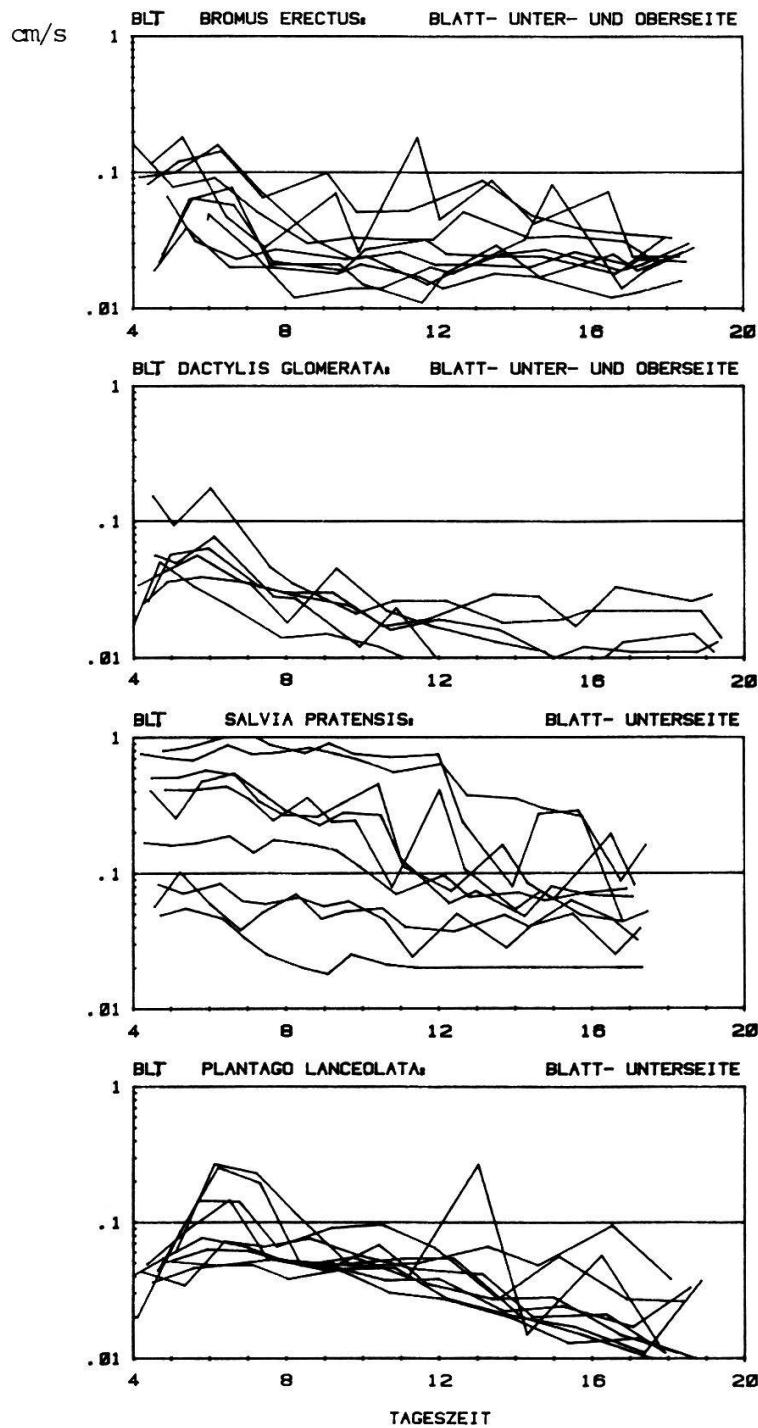


Abb. 6. Innerartliche Streuungen der Blattleitfähigkeit (BLT) unter trockenen Bedingungen von Pflanzen aus der Klimakammer (semi-logarithmische Darstellungen)

Fig. 6. Intraspecific variation of leaf conductance under dry conditions of plants from the growth chamber (semi-logarithmic scale).

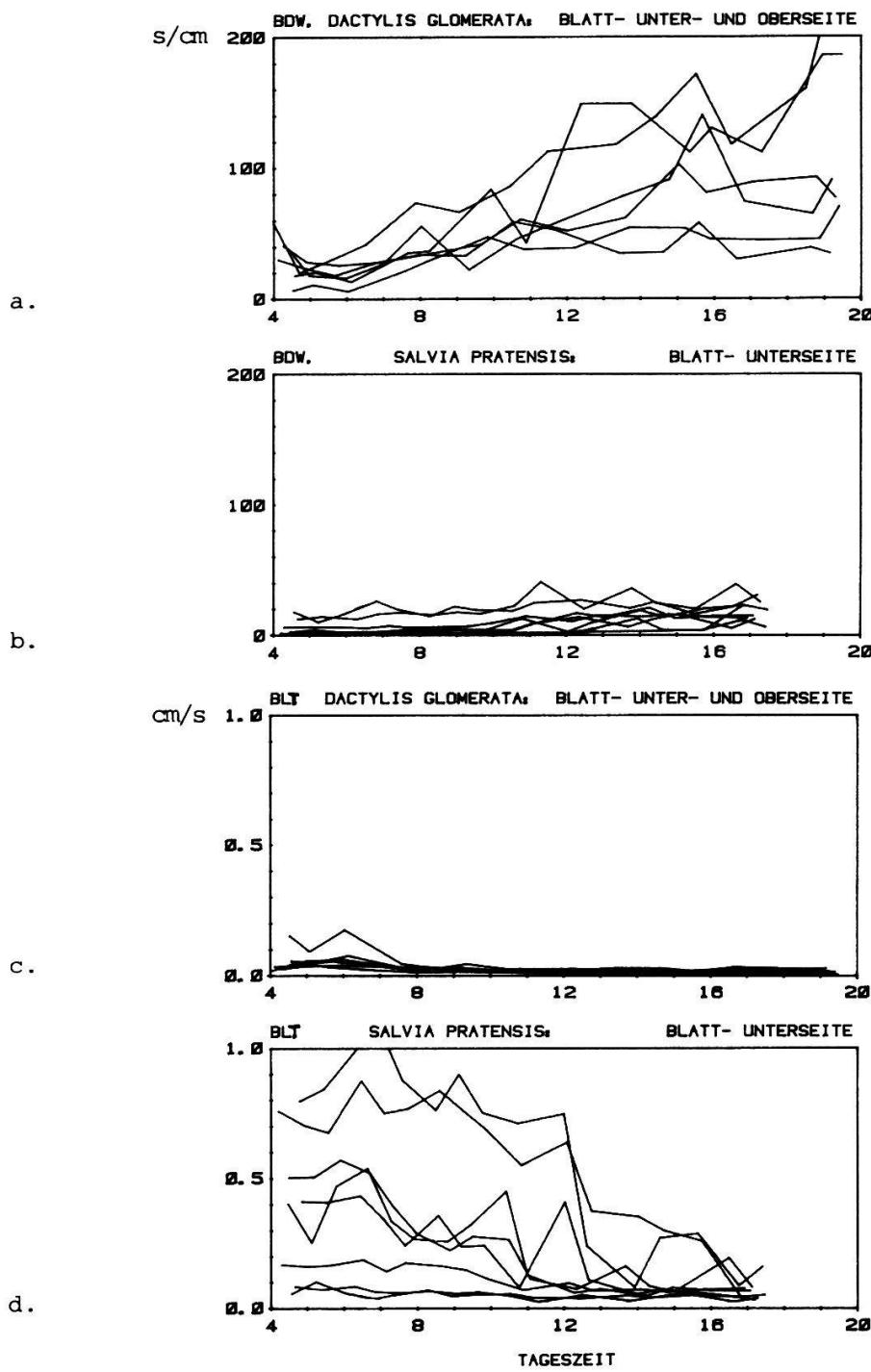


Abb. 7. Vergleich der Darstellung von Blattdiffusionswiderstand (BDW) unter trockenen Bedingungen, a) und b) und Blattleitfähigkeit (BLT) c) und d), am Beispiel von Dactylis glomerata und Salvia pratensis. Messwerte aus der Klimakammer (siehe Text).

Fig. 7. Comparison of the figures of leaf diffusive resistance (BDW) under dry conditions a) and b), and leaf conductance (BLT) c) and d), shown for Dactylis glomerata and Salvia pratensis. Data from the growth chamber (see text).

zeigt auch, dass unter den hier gegebenen Bedingungen kein offensichtlicher Zusammenhang zwischen Tageszeit bzw. Höhe des Wasserstresses und der intraspezifischen Streubreite der BLT besteht. Dass die Variabilität der Stomaweiten unter Freilandbedingungen mit zunehmender Blattleitfähigkeit allgemein abnimmt, wird in Kap. 3.4. besprochen. Aus diesen Gründen wurden die Werte von Blattleitfähigkeit und Transpiration in logarithmierter Form ausgewertet und dargestellt.

Durch die in Abb. 6 und 7 aufgezeigten Bewegungen der Stomata wird, als relevanter ökologischer Faktor, der Gaswechsel gesteuert; also Transpiration und CO<sub>2</sub>-Fluss. Da sich die Transpiration, konstante Bedingungen vorausgesetzt, direkt proportional zur Blattleitfähigkeit verändert, wird im weiteren grundsätzlich die Blattleitfähigkeit (BLT+BL) und nicht der Blattdiffusionswiderstand (BDW) besprochen und dargestellt und zwar aufgrund des Dargelegten semilogarithmisch.

### 3.4. TAGESGAENGE VON BLATTEITFAEHIGKEIT; TRANSPiration UND XYLEMWASSER-POTENTIAL BEI AUSGEWAELHTEN ARTEN

#### 3.4.1. Einfluss von Witterung und Schnitt auf das durchschnittliche Verhalten der Arten

Die Witterungseinflüsse Einstrahlung, Lufttemperatur und Wassersättigungsdefizit der Luft (WSD<sub>L</sub>) müssen bei der Beurteilung einzelner Messstage als unabhängige Variable betrachtet werden. Das geht aus den Klimadaten in Anhang 4 (Jahr 1980) und 5 (Jahr 1981) hervor. Sowohl die Lufttemperatur wie auch das Wassersättigungsdefizit der Luft sind massgeblich von der Witterung der vorausgehenden Tage abhängig, so dass diese Größen nicht aus der Einstrahlung des betreffenden Tages abgeleitet werden können.

Im folgenden werden die Beziehungen zwischen den Klimadaten und dem durchschnittlichen Wasserhaushaltsverhalten der Arten kurz untersucht. Im allgemeinen sind keine deutlichen Korrelationen festzustellen. Eine Ausnahme bildet das mittlere Xylemwasserpotential, das im Jahr 1980 gut mit dem Wassersättigungsdefizit der Luft korrelierte (vgl. Anhang 4), werden doch mit diesen beiden Größen deutlich die trockenen Tage (2. und 5. Messtag) von den feuchten (3. und 4. Messtag) getrennt. Am 1. Messtag 1980 wurden keine Xylemwasserpotentiale gemessen, er zählt aber aufgrund der Klimadaten zu den feuchteren.

Ahnliche Tendenzen konnten 1981 festgestellt werden (vgl. Anhang 5), jedoch waren diese nicht so eindeutig wie 1980. An den beiden trockenen Tagen (2. und 5. Messtag) sind die Werte des Wassersättigungsdefizites der Luft vor allem in den trockenen Flächen hoch und die durchschnittlichen Xylemwasserpotentiale tief; an den beiden feuchten Tagen (6. und 7. Messtag) sind die Verhältnisse umgekehrt. Erwartungsgemäß führt also an diesen Tagen hoher atmosphärischer Wasserstress zu hohem Xylemwasserstress der Pflanzen. Die übrigen Tage weisen keine klaren Abhängigkeiten auf.

Wie anhand des 8. Messtages 1981 zu erkennen ist, gibt es auch widersprüchliche Daten. Am Mittag dieses Messtages wurden sehr tiefe (in den

trockenen Flächen sogar tiefste) durchschnittliche Xylemwasserpotentiale festgestellt, d.h., die Pflanzen standen unter hohem Wasserstress. Gleichzeitig war aber der atmosphärische Wasserstress extrem gering (tiefe Werte des Wassersättigungsdefizites der Luft). Dieses Ergebnis ist jedoch nur solange unerklärlich, als wir nur diesen einzelnen Messtag betrachten; es ist sofort einleuchtend, wenn wir die Witterung der vorangehenden Tage in die Interpretation mit einbeziehen. Der 8. Messtag 1981 war ein dunstiger, gewitterhafter, teilweise bewölkter Tag (siehe Einstrahlungswerte) am Ende einer Schönwetterperiode (6. und 7. Messtag). Die Feuchtigkeit der schwülen Luft war zwar hoch, die Pflanzen konnten jedoch das Wasserdefizit, das in den vorangehenden Strahlungstagen entstanden war, noch nicht abbauen (Werte der Xylemwasserpotentiale nahmen vom 6. zum 8. Messtag kontinuierlich ab).

Allgemein eindeutig war der Einfluss der Mahd auf die Blattleitfähigkeit (BL) der Pflanzen. In den beiden Messjahren war eine deutliche Zunahme der Blattleitfähigkeit nach dem Schnitt festzustellen (Schnitzeitpunkte: 12. 7.1980, zwischen dem 1. und 2. Messtag; 2.7.1981, zwischen dem 5. und 6. Messtag). Dass ältere Blätter allgemein tiefer Blattleitfähigkeiten aufweisen, konnte auch MARTI (1981) an Dactylis glomerata und Taraxacum officinale aus dem gleichen Bestand feststellen. Eigene Untersuchungen an Dactylis glomerata, Bromus erectus und Trifolium pratense aus dem gleichen Bestand, aber in der Klimakammer gemessen, bestätigten dies. KAUSCH und EHRIG (1959) stellten an Impatiens sultani mit unterschiedlich beschnittenen Blättern und Wurzeln fest, dass eine Verminderung des Spross-Wurzel-Verhältnisses zu einer Zunahme der Transpiration führte. Die Autoren nahmen an, dass diese Transpirationserhöhung ohne Veränderungen der Stomaweite zustande kam. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen jedoch, dass die untersuchten Arten nach der Mahd, als Folge der verbesserten Wasserversorgung pro Blattfläche und der jüngeren Blätter des zweiten Aufwuchses, die Stomata im Durchschnitt weiter öffneten.

### 3.4.2. Verhalten der einzelnen Arten

Vorbemerkungen: Es sei noch einmal darauf hingewiesen, dass in den Abb. 8-15 die Werte der Blattleitfähigkeit und der Transpiration logarithmisch dargestellt sind. Linear zu- bzw. abnehmende Kurven bedeuten für die entlogarithmierten Werte eine exponentielle Zu- bzw. Abnahme. Wenn im folgenden die Kurvenform mit linear, konkav oder konvex beschrieben wird, so bezieht sich das, wenn nicht ausdrücklich anders erwähnt, immer auf die logarithmische Darstellung.

#### 3.4.2.1. Bromus erectus (Strichpunktirte Linien in den Abb. 8-15)

- Tagesgänge der Blattleitfähigkeit (BL), trockene Flächen  
Die Stomata von Bromus erectus waren in den trockenen Flächen allgemein überdurchschnittlich stark geschlossen. Minimale Werte der Blattleitfähigkeit von ca.  $10 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  wurden unter anderem am 5. Messtag 1980 erreicht. Im Jahr 1980 waren die Werte von B. erectus allgemein die tiefsten, im Jahr 1981 waren diejenigen von Dactylis glomerata meist noch tiefer. Ausnahmsweise konnten aber auch die BL-Werte von B. erectus in den trockenen Flächen gegen  $100 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  erreichen, wie z.B. am 9. Messtag 1981. An diesem, besonders in den trockenen Flächen warmen, leicht bewölkten Tag erreichte B. erectus trotz Xylemsaugspannungen von

-2.7 MPa, hinter Salvia pratensis die zweithöchsten BL-Werte. An diesem Tag fällt an B. erectus auch die ziemlich flache BL-Kurve auf. B. erectus weist ganz allgemein geringe Tendenzen zu BL-Mittagsdepressionen auf. Wenn ausnahmsweise deutliche Abnahmen der BL über Mittag festzustellen sind wie am 5. Messtag 1980, sind die BL-Werte den ganzen Tag tief. Die Tendenz, die Stomata über Mittag zu schliessen, nimmt im allgemeinen mit abnehmender Blattleitfähigkeit zu, was aber bei B. erectus nur undeutlich zu sehen ist.

- Tagesgänge der Blattleitfähigkeit (BL), nasse Flächen

Unter nassen Bedingungen unterscheidet sich das Verhalten von B. erectus nicht mehr stark von dem der übrigen Arten. Am 3. Messtag 1980 und am 9. Messtag 1981 erreichte B. erectus sogar höhere BL-Werte als alle anderen Arten. Maximale BL-Werte ( $746 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , siehe Tab. 9) wurden am 9. Messtag 1981 erreicht.

- Tagesgänge der Transpiration, trockene Flächen

Die Transpirationswerte von B. erectus in den trockenen Flächen wiesen 1980 undeutliche und 1981 praktisch keine Mittagsdepressionen auf. Fast an allen Tagen beider Messjahre fiel das Transpirationsmaximum mit dem Minimum des Wassersättigungsdefizites der Luft zusammen. Dieses Ergebnis widerspricht den Feststellungen von BARTH (1978), dass B. erectus auf hohe Wassersättigungsdefizite der Luft mit deutlichem Schliessen der Stomata reagiert und damit die Transpiration einschränkt. Dieser Widerspruch dürfte damit zusammenhängen, dass BARTH an kultivierten Pflanzen und mit einer ganz anderen Methode gemessen hat.

- Tagesgänge der Transpiration, nasse Flächen

Die Transpirationswerte in den nassen Flächen waren entsprechend den BL-Werten durchschnittlich, jedoch mit gelegentlich hohen Spitzenwerten, wie z.B. am 3. Messtag 1980 und am 5. Messtag 1981.

- Xylemwasserpotential (XWP)

Die Werte des Xylemwasserpotentials sind bei Bromus erectus allgemein tief (hohe Xylemaugspannung). Am 5. Messtag 1981, einem Strahlungstag mit hohem Wassersättigungsdefizit der Luft, erreichten Einzelwerte -4.3 MPa, tiefere Werte erreichte in den zwei Untersuchungsjahren keine andere Art. BARTH (1978) stellte an B. erectus XWP-Werte bis -6.25 MPa fest. Bei ca. -2.4 MPa beobachtete er einen Schwellenwert, unterhalb dem die Transpiration stark abnahm. FORNALLAZ (1982) ermittelte einen ähnlichen Schwellenwert an B. erectus bei ca. -2.2 MPa. In meinen Untersuchungen konnte kein solcher Schwellenwert beobachtet werden.

Bromus erectus wies jedoch eine andere Besonderheit auf: An mehreren Messtagen, z.B. 9. Messtag 1981, fielen hohe BL-Werte mit ausgesprochen tiefen XWP-Werten zusammen (grosser Wasserstress). Am 4. Messtag 1981 (ohne Abb.) war die Situation genau umgekehrt: hier wurden tiefe BL-Werte bei gleichzeitig hohen XWP-Werten festgestellt. Die Stomata schliessen also nicht unbedingt bei hohem Xylemwasserstress. Dieses Ergebnis ist unerklärlich, wenn man davon ausgeht, dass die Blattleitfähigkeit nur durch das Xylemwasserpotential "gesteuert" wird. Einleuchtend wird dieses Ergebnis, wenn wir annehmen, die XWP-Werte seien so tief, weil eben die Stomata so weit geöffnet waren, und die Pflanze demnach aktiv diese tiefen XWP-Werte herbeiführe. Wenn die Pflanze verhindern kann, dass unter angespannten Wasserverhältnissen weder der Photosyntheseapparat noch andere physiologische Prozesse leiden, so kann sie durch Erhö-

hung der Saugkraft den Wasserfluss und die Wasseraufnahme in die Wurzeln beschleunigen. Diese Strategie stellt die Pflanze vor zwei grundlegende Probleme:

1. Kann durch die Erniedrigung des XWP-Wertes in den Wurzeln eine nennenswerte zusätzliche Wassermenge verfügbar gemacht werden?
2. Führt die, durch tiefe XWP-Werte hervorgerufene, hohe Belastung der Zellen, nicht zu physiologischen Beeinträchtigungen oder sogar Schädigungen?

Zu Punkt 1: Verschiedene Autoren betrachten den Wassergewinn durch XWP-Erniedrigung als sehr gering (siehe z.B. KAUSCH 1955 und JENKA 1978). Andere Autoren, z.B. LÖSCH et al. (1974) zählen die Erhöhung der Saugspannung zu den Möglichkeiten, mit denen eine Pflanze langfristigem Wassermangel begegnen kann. Berechnungen aus Desorptionskurven von GIGON (1968) aus, unseren Beständen ähnlichen, aber trockeneren Teucrio-Mesobrometen im Jura, ergaben, dass eine Absenkung des Xylemwasserpotentials in den Wurzeln von -2.0 auf -4.0 MPa ca. 6% mehr Bodenwasser verfügbar macht. Im obersten Horizont von 10 cm, der durch diese Desorptionskurve repräsentiert wird, und bei 45% Porenvolumen, entspricht das ca. 2.7 mm Wasser, welches den Pflanzen zusätzlich zur Verfügung steht.

Mesobrometen transpirieren im Sommer durchschnittlich 2 mm pro Tag (STOCKER 1956). Bei mangelnder Wasserversorgung können die Werte auf ca. 0.5 mm pro Tag sinken (LARCHER 1980). Dieser Minimalwert kann auch für unsere Versuchsflächen angenommen werden. Demnach kann durch die Erniedrigung des Xylemwasserpotentials von -2.0 auf -4.0 MPa zusätzlich Wasser für ca. 5 Tage gewonnen werden. Sind nur wenige Arten fähig, diese Reserve auszunützen, in unserem Fall *Bromus erectus*, evtl. Dactylis glomerata und andere Arten höchstens noch teilweise, so reicht diese Reserve entsprechend weiter. Dies kann für das Überstehen langerer Trockenperioden entscheidend sein.

Zu Punkt 2: Es ist wichtig zu wissen, ab welchen XWP-Werten eine Verminderung des Wachstums zu erwarten ist. *B. erectus* scheint an die trockenen Bedingungen angepasst zu sein. Im Nassen sind die XWP-Werte in beiden Messjahren, ohne Ausnahme, deutlich tiefer als bei allen anderen Arten. *B. erectus* versucht demnach auch bei guter Wasserversorgung nicht, tiefe XWP-Werte zu vermeiden. Das kann als Hinweis dafür gelten, dass *B. erectus* physiologisch gut an hohen Wasserstress angepasst ist und die hier beschriebene Strategie der Ausnutzung von schwerverfügbarem Wasser erfolgreich anwendet.

- Einfluss der Mahd auf die Blattleitfähigkeit (BL)

Bei *Bromus erectus* nimmt die Blattleitfähigkeit mit dem Alter des Aufwuchses deutlich ab, besonders in den trockenen Flächen. Diese Beobachtungen decken sich mit denjenigen von FORNALLAZ (1982).

- Vergleich der Blattleitfähigkeit (BL) zwischen den trockenen und nassen Flächen

Die Blattleitfähigkeit von *Bromus erectus* in den trockenen Flächen ist bedeutend tiefer als diejenige in den nassen. Am 1. und 2. Messtag 1981 nähern sich diese Kurven allerdings am Morgen und am Abend, über Mittag liegen sie jedoch wieder, wie gewohnt, weit auseinander.

3.4.2.2. Dactylis glomerata (Doppelt strichpunktierter Linien in den Abb. 8-15)

- Tagesgänge der Blattleitfähigkeit (BL), trockene Flächen  
An D. glomerata wurden allgemein sehr tiefe Blattleitfähigkeiten gemessen; sie lagen 1980 in den trockenen Flächen über den Werten von Bromus erectus, 1981 aber allgemein deutlich tiefer. Es ist erstaunlich wie D. glomerata von höheren BL-Werten 1980 (auch die Daten weiterer, nicht ausgewerteter Messtage belegen das) zu tieferen Werten (1981 und später) wechselte (vgl. FORNALLAZ 1982). ASHENDEN (1978) berichtet über eine erstaunliche morphologische und physiologische Anpassungsfähigkeit von D. glomerata an Trockenheit, die so weit ging, dass auf den trockensten Flächen (Sanddünen in England) höchste Netto-Assimulationsraten erreicht wurden. LEUTERT (1983b) beschreibt wie Kümmerrexemplare von D. glomerata die Magerwiesen gleichmäßig besiedelten und unter günstigen Bedingungen, z.B. in der Nähe der Feldmauskolonien, enorm rasch zu grossen Horsten aufwuchsen. Eigene Beobachtungen zeigten, dass D. glomerata in den trockenen Flächen noch zahlreich vertreten war, aber nur durch sehr kleine kümmerliche Individuen, die nach Entfernen der Regendächer, bei ausreichender Wasserversorgung, sofort zu grösseren Horsten aufwuchsen.

Im Hinblick auf diese erstaunliche und vielfältige Anpassungsfähigkeit ist es denkbar, dass D. glomerata im Laufe der Versuchsdauer (die Regendächer standen von 1980-1982) seine Wasserhaushaltsstrategie modifizierte und vom zweiten Messjahr (1981) an tiefere BL-Werte erreichte. Während 1980 noch hohe XWP-Werte mit sehr hohen BL-Werten zusammentrafen (z.B. 2. Messtag 1980), waren 1981 an den Tagen mit höchsten XWP-Werten die BL-Werte durchwegs tief (z.B. 1. Messtag 1981). Diese Anpassungen gehen vor allem in Richtung Wassersparen. Eine verminderte Photosynthese-Rate muss bei dieser Strategie in Kauf genommen werden, kleine kümmerliche Pflanzen sind die Folge. Die ausharrenden Pflanzen aber sind, dank der strikten Regulation der Wasserabgabe, zäh und können lange überleben.

Ein weiterer Ausdruck dieser Strategie sind die, in den beiden Messjahren sehr ausgeprägten BL-Mittagsdepressionen. Es fällt auf, dass die Tendenz, die Stomata über Mittag zu schliessen, auch bei D. glomerata mit zunehmender BL abnimmt, so dass sie an Tagen mit hohen BL-Werten (6. und 9. Messtag 1981) nicht mehr bedeutend war.

- Tagesgänge der Blattleitfähigkeit (BL), nasse Flächen  
In den nassen Flächen waren die BL-Werte von D. glomerata in beiden Messjahren durchschnittlich bis tief. Im zweiten Messjahr schien sich die Art an die besseren Bedingungen durch die Bewässerung "gewöhnt" zu haben. Die höchsten BL-Werte erreichte sie am 2. Messtag 1980 mit  $331 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  nur wenig unter dem Höchstwert auf den nassen Flächen (siehe Tab. 9).

- Tagesgänge der Transpiration, trockene Flächen  
Die Transpirationsraten von Dactylis glomerata in den trockenen Flächen waren im Jahr 1980 durchschnittlich, 1981 allgemein sehr tief. Die starken BL-Mittagsdepressionen können, wie z.B. am 8. Messtag 1981, auch deutliche Mittagsdepressionen der Transpiration bewirken. Besonders das Verhalten im Jahr 1981, mit den horizontalen Transpirationskurven, entspricht dem Verhalten, das PISEK und CARTELLIERI (1942) an Arrhenatherum elatius und Dactylis glomerata beschrieben haben.

- Tagesgänge der Transpiration, nasse Flächen

In den nassen Flächen war die Transpiration von D. glomerata, entsprechend den BL-Werten durchschnittlich ohne merkliche Mittagsdepression.

- Xylemwasserpotential (XWP)

Die XWP-Werte von Dactylis glomerata in den trockenen Flächen waren im Jahr 1980 durchschnittlich, 1981 sehr tief, trotz der im zweiten Messjahr deutlich stärker geschlossenen Stomata. Der Erfolg der oben erwähnten Reduktion der Blattleitfähigkeit im zweiten Messjahr scheint somit fraglich, konnte doch dadurch der Xylemwasserstress nicht vermindert werden. Im Jahr 1981 musste D. glomerata demnach zu den Nachteilen, die mit der Absenkung der Blattleitfähigkeit verbunden sind, auch einen höheren zellulären Wasserstress ertragen, was sich weiter negativ auf das Wachstum auswirken musste.

Auch D. glomerata kann, wie Bromus erectus, mit Hilfe tiefer XWP-Werte, schwer verwertbares Wasser ausnutzen. Die Pflanze vermeidet jedoch, im Gegensatz zu B. erectus, zu tiefe XWP-Werte durch Stomaschluss. Dass D. glomerata dennoch fähig ist, sehr hohen Wasserstress zu ertragen, beschrieb BORNKAMM (1958), der an dieser Art ein subtiales Wasserdefizit (10% der Blattfläche geschädigt) bei 75% Wasserverlust feststellte. Demgegenüber war Bromus erectus schon bei ca. 68% Wasserverlust gleich stark geschädigt.

Es ist erkennbar, dass 1980 ab ca. -2.5 MPa, und 1981 ab ca. -2.5 bis -3.0 MPa deutliche BL-Mittagsdepressionen auftraten. In diesem Bereich liegen demnach die XWP-Schwellenwerte, bei deren Unterschreiten die Stomata schnell schliessen (vgl. auch RASCHKE 1979 und COHEN und COHEN 1983). FORNALLAZ (1982) konnte an Dactylis glomerata unter trockenen Bedingungen eine Schwellenwerterniedrigung vom ersten zum zweiten Aufwuchs von -2.0 auf -2.5 MPa feststellen.

Die XWP-Werte in den nassen Flächen von 1980 waren mittel bis tief und praktisch immer über den Werten von Bromus erectus. 1981 lagen die Werte im Bereich des Durchschnitts aller Arten, am 5. und 6. Messtag 1981 eher etwas höher.

- Einfluss der Mahd auf die Blattleitfähigkeit (BL)

Auch bei Dactylis glomerata ist der Einfluss der Mahd, besonders in den trockenen Flächen, deutlich feststellbar. Die Blattleitfähigkeit nahm 1980 vom 1. zum 2. Messtag (Tage vor und nach der Mahd) deutlich zu und anschliessend, bis zum 9. Messtag, wieder deutlich ab. Am 5. Messtag 1981 finden wir (vor dem Schnitt) die tiefsten, am 6. Messtag jedoch die höchsten BL-Werte des Jahres. Allgemein waren die BL-Werte vor dem Schnitt (1. bis 5. Messtag) tief, diejenigen nach dem Schnitt (6. bis 9. Messtag) hoch.

Abb. 8-15. Tagesgänge von Blattleitfähigkeit, Transpiration und Xylemwasserpotential in den trockenen und in den nassen Flächen.

Fig. 8-15. Daily course of leaf conductance, transpiration, and xylem water potential in the dry and moist plots.

<u>Bromus erectus</u>	— . — . —	<u>Dactylis glomerata</u>	— — — —
<u>Salvia pratensis</u>	— — — —	<u>Plantago lanceolata</u>	— — — —
<u>Taraxacum officinale</u>	————	in Abb. 9-10	————
<u>Trifolium pratense</u>	————	in Abb. 11-15	————

2. MESSTAG 3. 8. 80

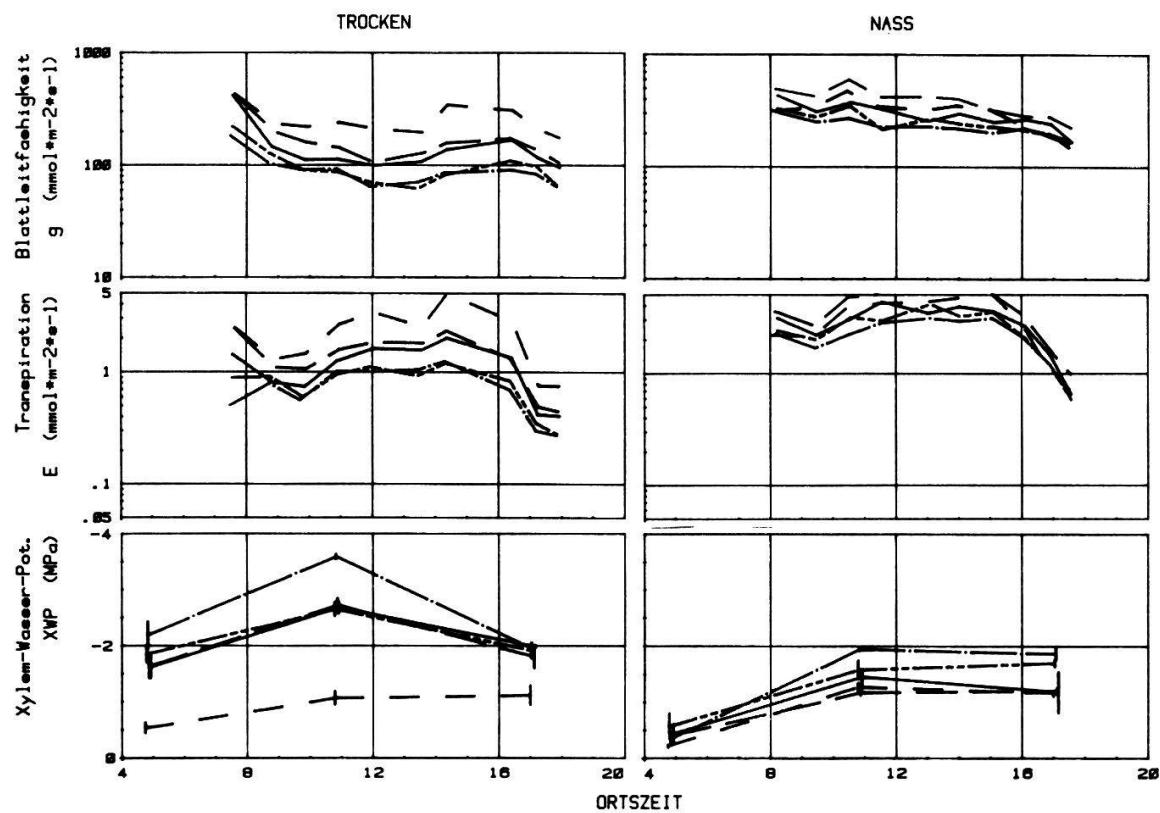


Abb. 8.

3. MESSTAG 29. 8. 80

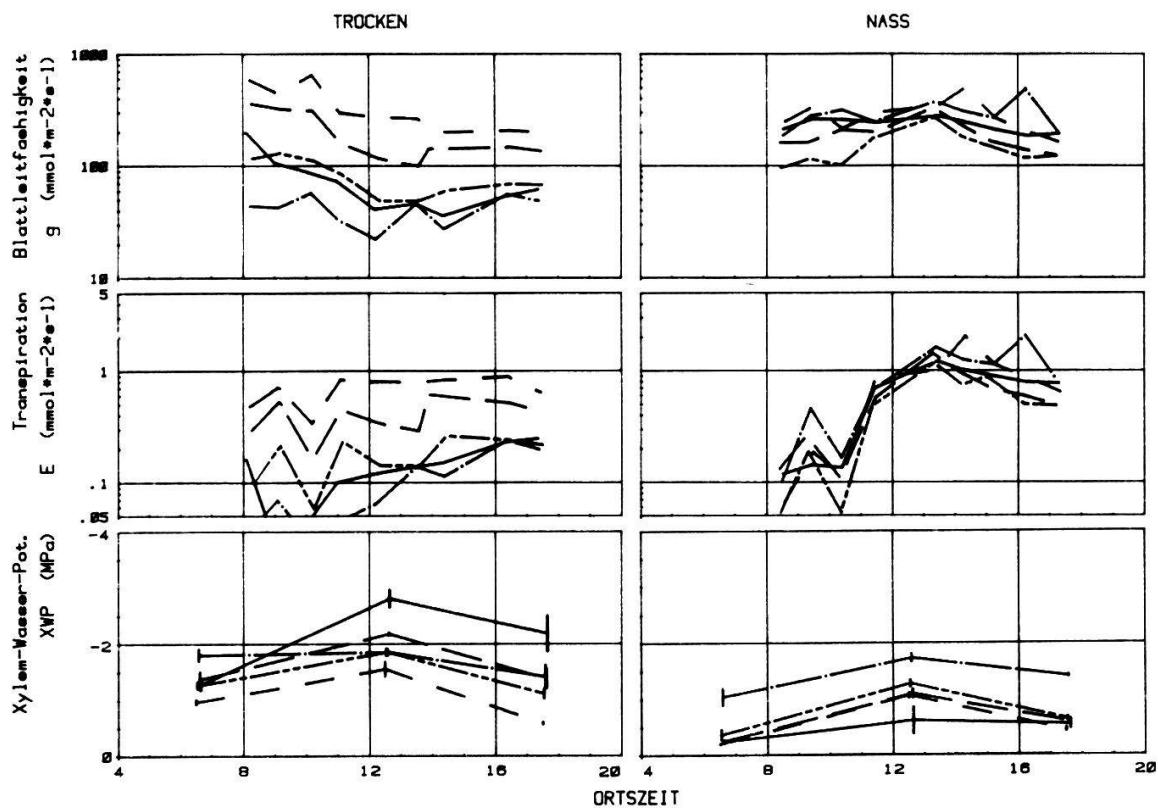


Abb. 9.

5. MESSTAG 19. 9. 80

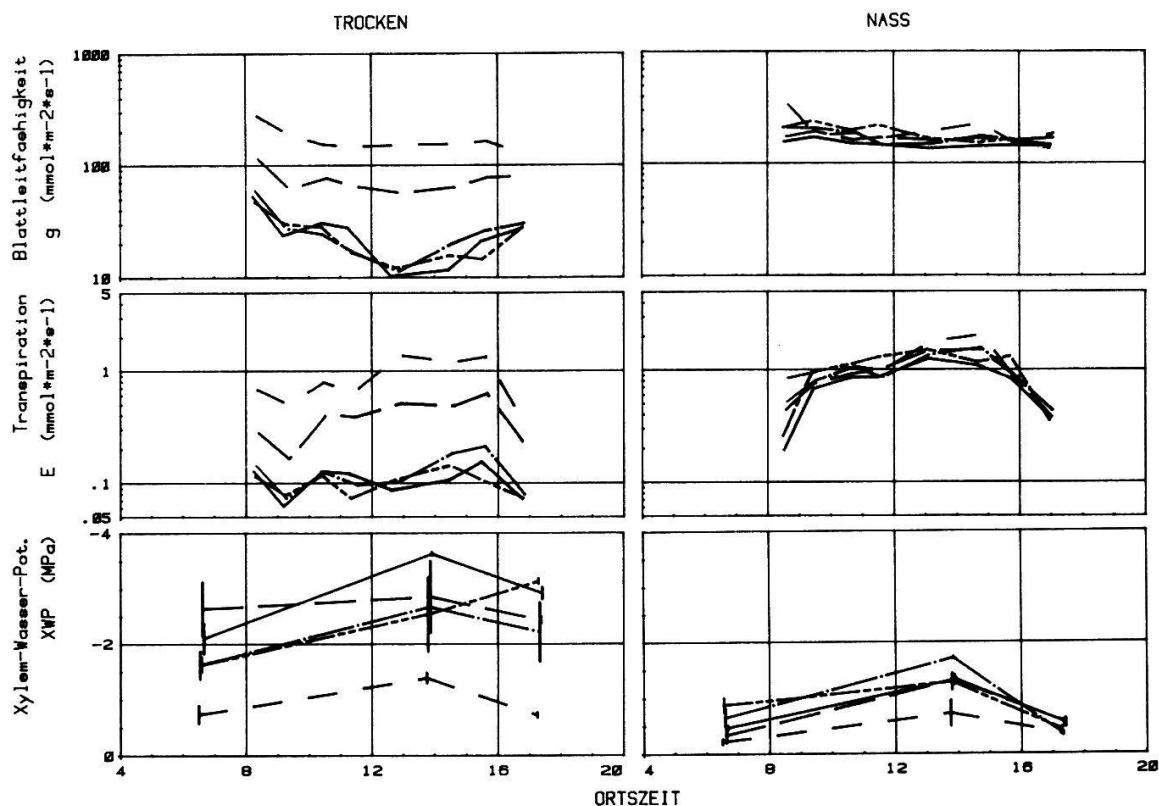


Abb. 10.

1. MESSTAG 19. 5. 81

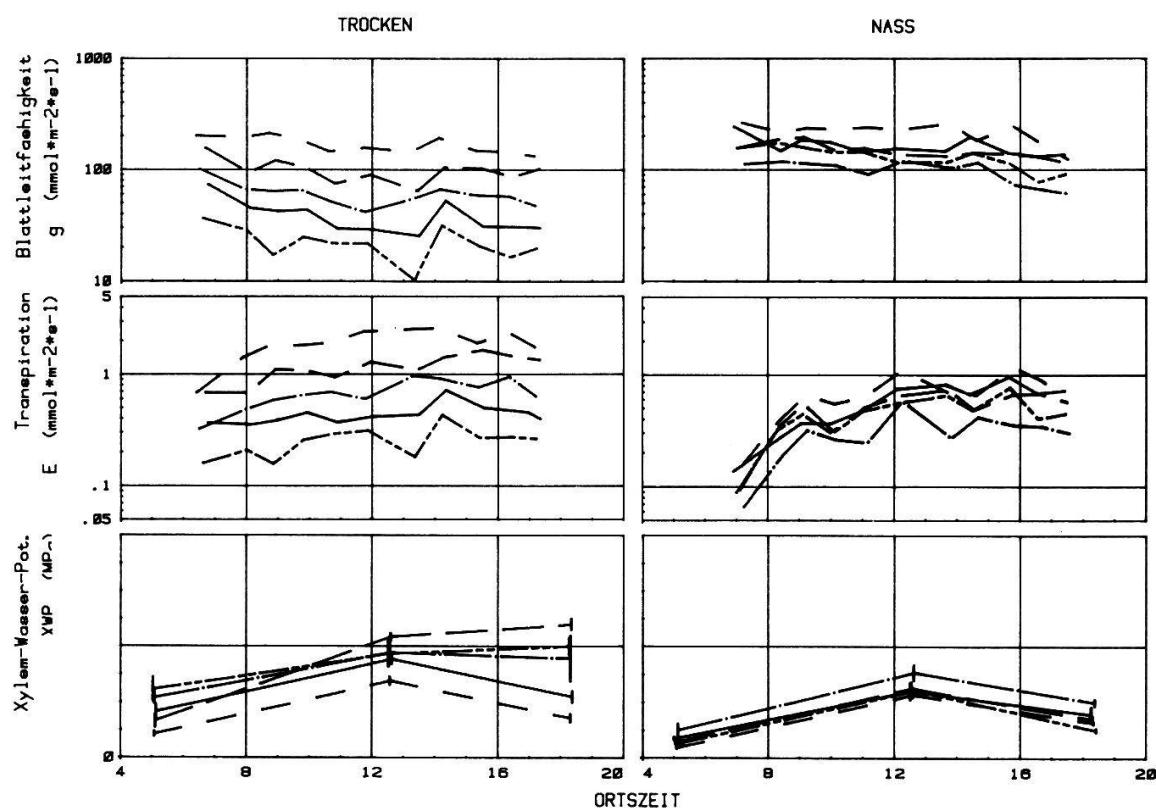


Abb. 11.

5. MESSTAG 1.7.81

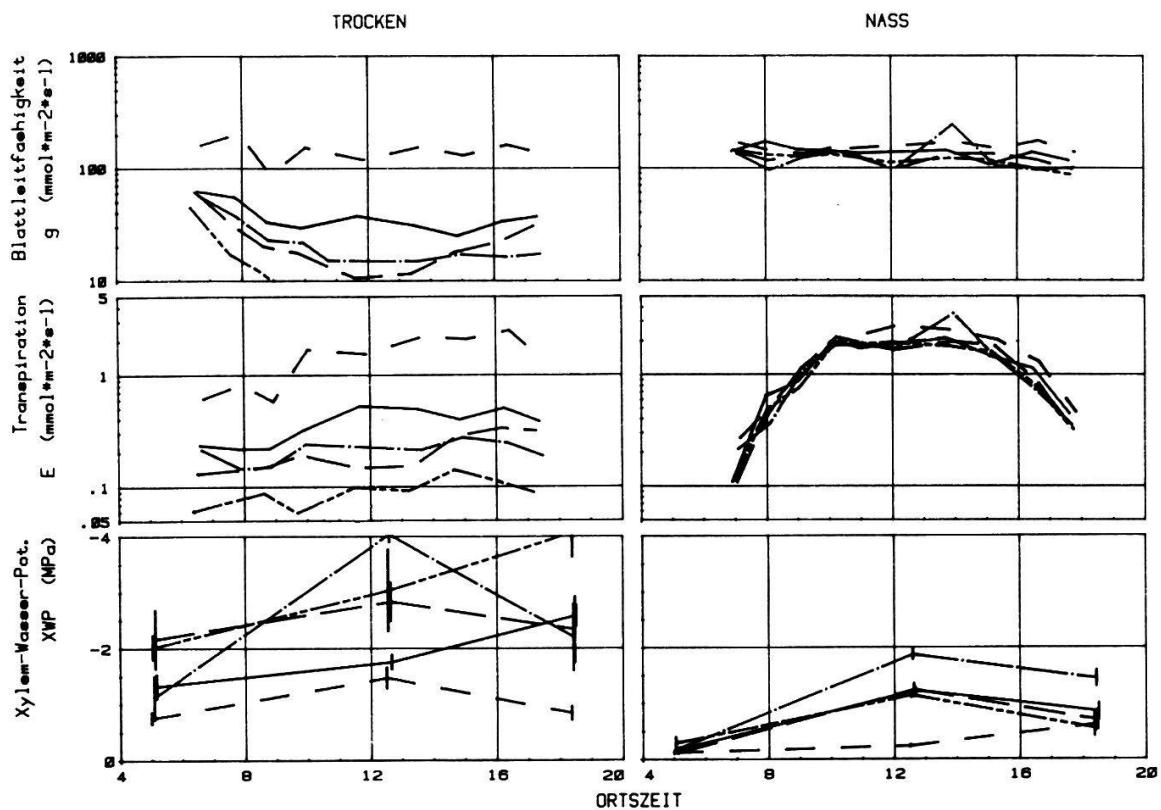


Abb. 12.

6. MESSTAG 29. 7. 81

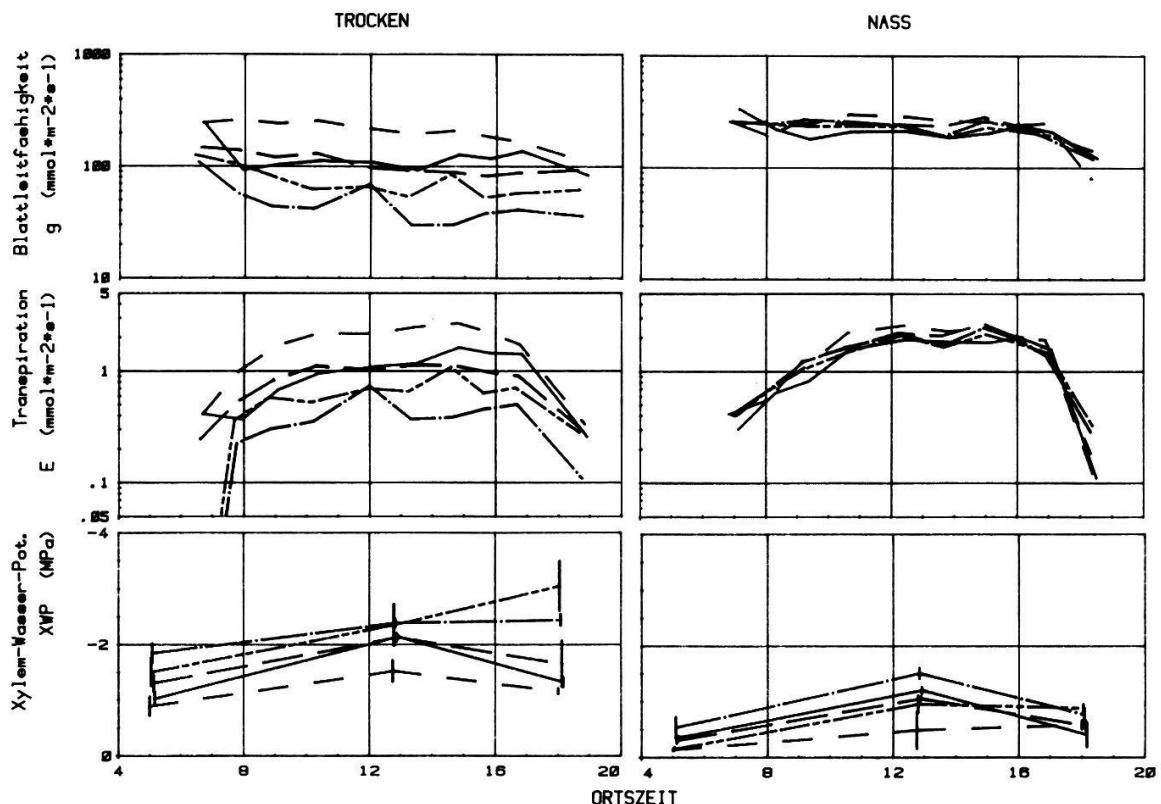


Abb. 13.

8. MESSTAG 31. 7. 81

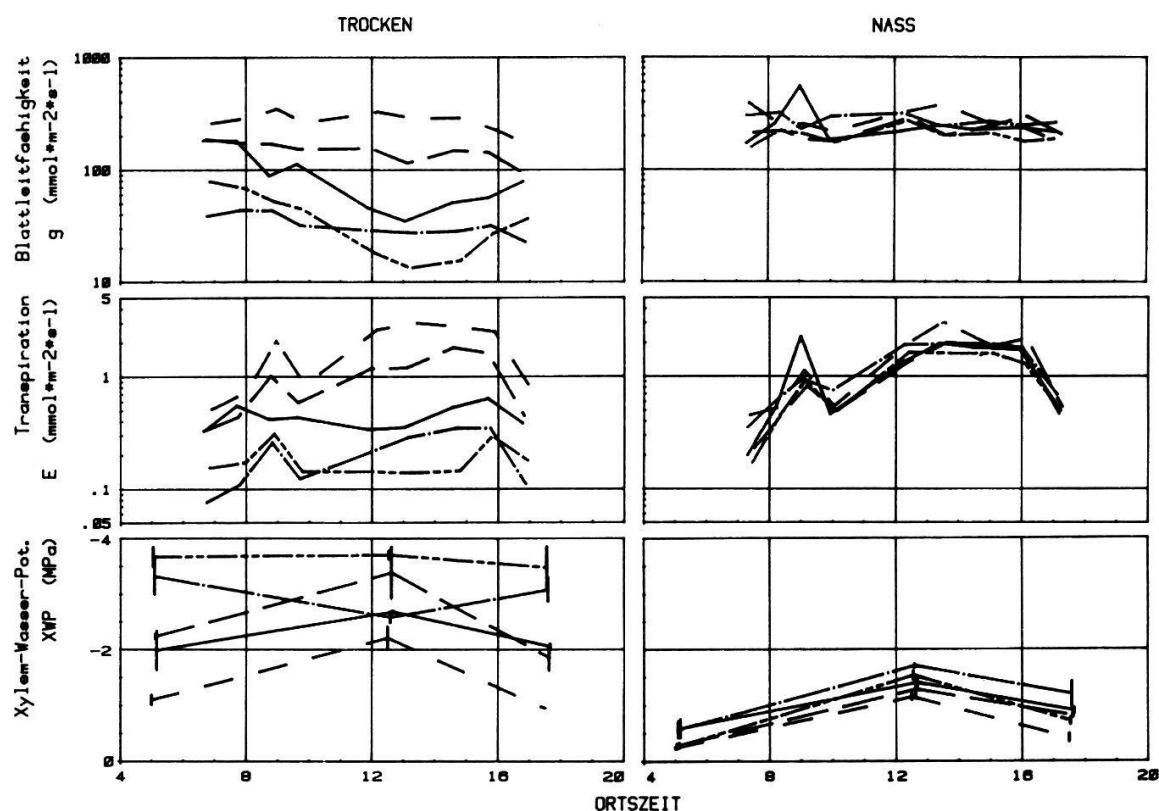


Abb. 14.

9. MESSTAG 7. 9. 81

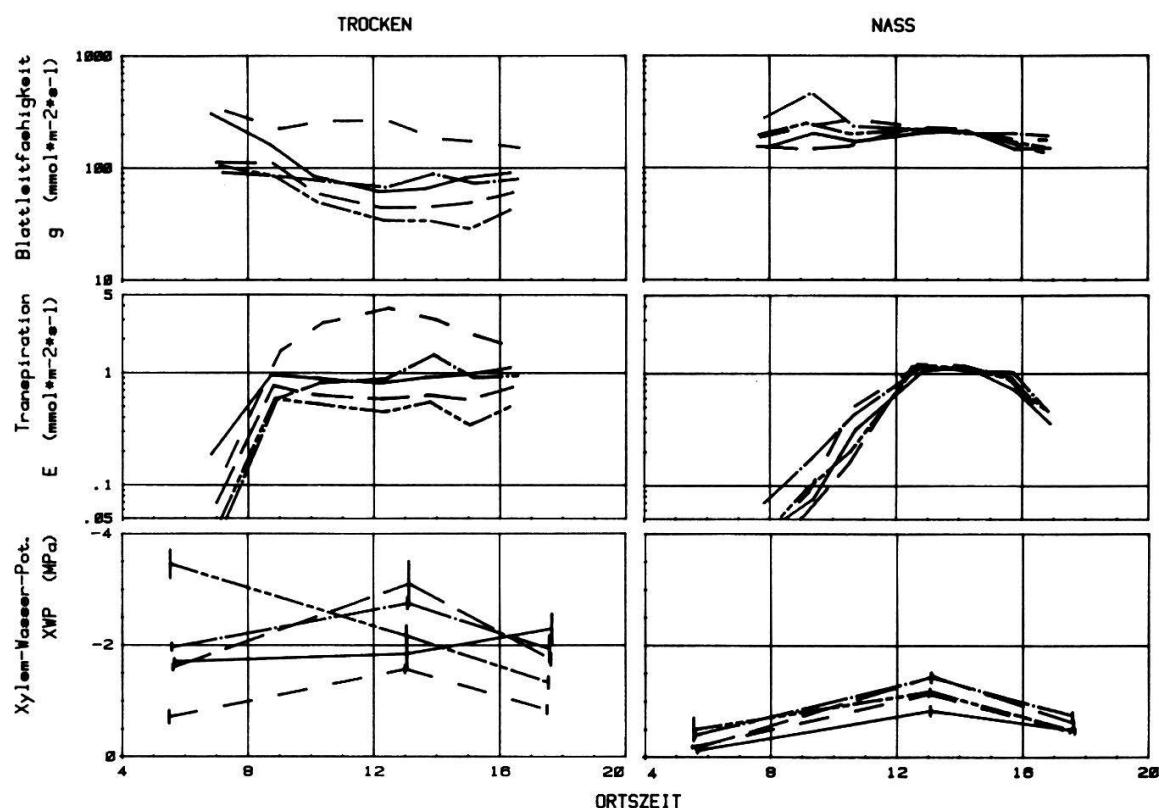


Abb. 15.

Auch in den nassen Flächen war ein Einfluss der Mahd erkennbar, aber nicht so deutlich, was sich mit den Feststellungen von FORNALLAZ (1982) deckt.

- Vergleich der Blattleitfähigkeit zwischen den trockenen und nassen Flächen

Allgemein lagen die BL-Werte von D. glomerata in den nassen Flächen um Größenordnungen über denen in den trockenen; nur bei B. erectus finden wir zeitweise ebenso grosse Unterschiede.

### 3.4.2.3. Salvia pratensis (Kurz gestrichelte Linien in den Abb. 8-15)

- Tagesgänge der Blattleitfähigkeit (BL), trockene Flächen
- An S. pratensis wurden in den trockenen Flächen während beiden Messjahren sehr hohe BL-Werte festgestellt. Am 3. Messtag 1980, unter trockenen Bedingungen, sogar mehrere Werte über  $400 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Nur zweimal, am 4. Messtag 1980 und 1981 (beide ohne Abb.), wurden die Werte von S. pratensis von jenen einer anderen Art (Plantago lanceolata) übertroffen, und nur einmal (am 5. Messtag 1981) fielen die Werte unter  $100 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .

Im Gegensatz zu den anderen Arten verhielt sich S. pratensis in der Klimakammer anders als im Freiland. Wir wollen hier noch kurz auf diese Ausnahme eingehen. In den 10x10 cm grossen Töpfen lag die Blattleitfähigkeit nur knapp über dem Durchschnitt (d.h. nur leicht unterdurchschnittliche Blattdiffusionswiderstände, vgl. KUHN 1983). Wir müssen daraus schliessen, dass S. pratensis ihre typisch hohen BL-Werte nur im Freiland erreicht, weil sie nur hier mit ihren Pfahlwurzeln in tiefere Bodenschichten vordringen kann.

Betrachten wir nun wieder das Verhalten von S. pratensis im Freiland: In unseren Untersuchungen wurden nie kritisch tiefe XWP-Werte erreicht. So musste die Blattleitfähigkeit nicht reduziert werden, was zur Folge hatte, dass keine BL-Mittagsdepressionen auftraten (siehe Tab. 9). Dieses Verhalten führte allgemein zu ausgeglichenen BL-Tagesgängen, mit nur sehr geringen Schwankungen im Tagesgang und nur geringen Unterschieden von Tag zu Tag.

- Tagesgänge der Blattleitfähigkeit (BL), nasse Flächen
- Unter nassen Bedingungen war die Blattleitfähigkeit von Salvia pratensis nicht mehr wesentlich höher als die der anderen Arten. Den höchsten BL-Einzelwert aller Arten erreichte S. pratensis am 2. Messtag 1981 mit  $1118 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (vgl. Tab. 9).

- Tagesgänge der Transpiration, trockene Flächen
- Entsprechend der Blattleitfähigkeit ist auch die Transpirationsrate von S. pratensis in den beiden Messjahren sehr hoch. Es traten keine merklichen Mittagsdepressionen auf, im Gegenteil, am 2. und 5. Messtag 1980, sowie am 1., 7. und 9. Messtag 1981 erreichte die Transpiration über Mittag und am frühen Nachmittag Höchstwerte. Das weist erneut darauf hin, dass S. pratensis keine Probleme mit dem Wassernachschub hatte und deshalb kaum auf die Witterungsverhältnisse Rücksicht nahm. Auf die Möglichkeit einer eigentlichen Verschwenderstrategie wird in Kap. 4.2.3. eingegangen.

- Tagesgänge der Transpiration, nasse Flächen

In den nassen Flächen war die Transpiration von S. pratensis leicht überdurchschnittlich und, wie in den trockenen Flächen, ohne Anzeichen von Mittagsdepressionen.

- Xylemwasserpotential (XWP)

Das Xylemwasserpotential war bei S. pratensis in den trockenen und nassen Flächen sehr hoch (d.h. geringe Xylemsaugspannung). Auf das häufige Zusammentreffen von tiefen XWP-Werten und hoher Blattleitfähigkeit wurde bereits hingewiesen. Das tiefste Xylemwasserpotential von S. pratensis (-2.5 MPa am 8. Messtag 1981) liegt immer noch deutlich höher als vergleichbare Werte der anderen Arten. Es wird angenommen, dass der XWP-Schwellenwert, bei dem die Blattleitfähigkeit abnimmt, unter -2.5 MPa liegt und somit während unseren Untersuchungen nie erreicht wurde. Unter dieser Annahme ist es verständlich, dass S. pratensis keine "Rücksicht" auf die XWP-Werte nahm und dadurch an den Tagen mit dauernd weit geöffneten Stomata und hohen Transpirationswerten, die tiefsten Xylemwasserpotentiale erreichte. Auch unter nassen Bedingungen lag das Xylemwasserpotential höher als bei den anderen Arten.

- Einfluss der Mahd auf die Blattleitfähigkeit (BL)

Die Blattleitfähigkeit von S. pratensis war in den trockenen und nassen Flächen während beiden Untersuchungsjahren vor dem Schnitt nur geringfügig tiefer als nach dem Schnitt. Dies röhrt wohl daher, dass die tiefliegenden Rosettenblätter von S. pratensis bei der Mahd nicht immer abgeschnitten wurden und somit im zweiten Aufwuchs nicht nur junge, sondern auch ältere Blätter gemessen wurden. Auch veränderte sich das Spross-Wurzel-Verhältnis nicht so stark durch die Mahd.

- Vergleich der Blattleitfähigkeit zwischen den trockenen und nassen Flächen

Die Blattleitfähigkeit von S. pratensis war überraschend ähnlich in den trockenen und nassen Flächen. An 8 der insgesamt 14 Messtage konnte kein nennenswerter Unterschied festgestellt werden. Dies ist ein weiterer deutlicher Hinweis dafür, dass S. pratensis durch die extremen Versuchsbedingungen auf den trockenen Flächen nicht sehr stark beeinflusst wurde.

#### 3.4.2.4. Plantago lanceolata (Lang gestrichelte Linien in den Abb. 8-15)

- Tagesgänge der Blattleitfähigkeit (BL), trockene Flächen

Die Blattleitfähigkeit von Plantago lanceolata war in den trockenen Flächen allgemein hoch, jedoch etwas tiefer als bei Salvia pratensis. Am 4. Messtag 1981 (ohne Abb.) wurde, mit  $719 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , die höchste Blattleitfähigkeit aller Arten in den trockenen Flächen gemessen (siehe Tab. 9). Mittagsdepressionen wurden an den Tagen mit tiefem Xylemwasserpotential festgestellt. Das zeigt, dass auch bei P. lanceolata die Stomata mit abnehmender Öffnungsweite empfindlicher reagierten.

- Tagesgänge der Blattleitfähigkeit (BL) nasse Flächen

In den nassen Flächen verhielt sich Plantago lanceolata durchschnittlich, nur am 2. Messtag 1980, nach dem Schnitt, erreichte P. lanceolata, mit ihren höchsten BL-Werten des Jahres, eine höhere Blattleitfähigkeit als die anderen Arten. P. lanceolata liess sich auch von einem hohen WSD nicht davon abhalten, die Stomata weit zu öffnen. Die höchste Blattleitfähigkeit von P. lanceolata wurde am 2. Messtag 1980 gemessen und erreichte mit  $901 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  beinahe die Rekordwerte von Salvia pratensis (Tab. 9).

- Tagesgänge der Transpiration, trockene Flächen  
Die Transpiration war in den trockenen Flächen durchschnittlich, die Kurven allgemein horizontal und ohne Mittagsdepression. An Tagen mit generell hoher Blattleitfähigkeit nahm die Transpiration gegen Abend zu. Das zeigt, dass P. lanceolata durch Schliessen der Stomata über Mittag die Transpiration stabilisieren kann; bei guter Wasserversorgung und ohnehin schon hoher Blattleitfähigkeit nimmt P. lanceolata gegen Abend einen Transpirationsanstieg in Kauf.

- Tagesgänge der Transpiration, nasse Flächen  
In den nassen Flächen war die Transpiration allgemein durchschnittlich und folgte den BL-Werten.

- Xylemwasserpotential (XWP)  
Der XWP-Schwellenwert liegt bei ca. -2.2 MPa. Tiefes XWP führte allgemein zu tiefer Blattleitfähigkeit bzw. deutlicher BL-Mittagsdepression (2. und 5. Messtag 1980, 9. Messtag 1981). In den nassen Flächen war das XWP allgemein hoch bis durchschnittlich.

- Einfluss der Mahd auf die Blattleitfähigkeit (BL)  
Die BL-Werte nahmen in den beiden Messjahren mit dem Alter des Aufwuchses deutlich ab.

- Vergleich der Blattleitfähigkeit (BL) zwischen den trockenen und nassen Flächen  
Die Blattleitfähigkeit war in den nassen Flächen im Durchschnitt etwa doppelt so gross, im Extremfall bis zehnmal so gross wie in den trockenen Flächen.

### 3.4.2.5. Trifolium pratense (Ausgezogene Linien in den Abb. 8-10)

- Besondere Situation von Trifolium pratense  
Trifolium pratense wurde nur im 1. Messjahr (1980) untersucht. Im 2. Messjahr (1981) war die Art in den trockenen Flächen nur noch ganz vereinzelt, mit kümmерlichen Exemplaren, vertreten, so dass sie nicht mehr in die Untersuchungen einbezogen werden konnte. Schon LÜDI und ZOLLER (1949) stellten fest, dass die Kleearten, insbesondere T. pratense, im trockenen Sommer 1947 stark geschädigt wurden.

- Tagesgänge der Blattleitfähigkeit (BL), trockene Flächen  
Die Blattleitfähigkeit war in den trockenen Flächen, im Vergleich zu den anderen Arten, tief und immer im Bereich der BL-Werte von Bromus erectus und Dactylis glomerata. BL-Mittagsdepressionen waren meist deutlich erkennbar. T. pratense schloss demnach die Stomata bei steigendem WSD<sub>L</sub>, besonders, wenn gleichzeitig die Einstrahlung abnahm (z.B. 5. Messtag 1980, vor 13h).

- Tagesgänge der Blattleitfähigkeit (BL), nasse Flächen  
In den nassen Flächen hielt T. pratense die Stomata bedeutend weiter geöffnet und erreichte am Morgen des 2. Messtages an Einzelpflanzen BL-Werte bis 552 mmol·m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup> (vgl. Tab. 9). In KÖRNER et al. (1979) wird der höchste BL-Wert bei T. pratense mit umgerechnet ca. 260 mmol·m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup> angegeben; bei unseren Untersuchungen waren die höchsten Werte sogar in den trockenen Flächen mit 458 mmol·m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup> bedeutend höher.

### - Tagesgänge der Transpiration, trockene Flächen

Die Transpiration war an Tagen mit tiefem WSD<sub>L</sub> allgemein tief. Der Einfluss eines hohen WSD<sub>L</sub> über Mittag (5. Messtag) wurde durch eine entgegengesetzte Reaktion der Stomata soweit ausgeglichen, dass horizontale Transpirationskurven entstanden.

- Tagesgänge der Transpiration, nasse Flächen  
In den nassen Flächen war die Transpiration immer im durchschnittlichen Bereich, zwischen den anderen Arten.

- Xylemwasserpotential (XWP)  
Das Xylemwasserpotential war durchschnittlich, am 3. und 5. Messtag eher tief. Der Schwellenwert, bei dem Trifolium pratense mit starker Stomata-regulation begann, lag zwischen -2.0 und -2.5 MPa; bei tieferen Werten traten deutliche Mittagsdepressionen auf. In den nassen Flächen wichen das Xylemwasserpotential im allgemeinen nicht weit vom durchschnittlichen Wert ab.

- Einfluss der Mahd auf die Blattleitfähigkeit (BL)  
Blattalter und Spross-Wurzel-Verhältnis wirken sich stark auf die Öffnungsweite der Stomata aus; deshalb wurde eine deutliche Zunahme der Blattleitfähigkeit vom 1. zum 2. Messtag (Tage vor und nach der Mahd) und anschliessend wieder eine Abnahme festgestellt.

- Vergleich der Blattleitfähigkeit zwischen den trockenen und nassen Flächen  
Die BL-Werte in den nassen Flächen waren meist bedeutend höher als in den trockenen (am 3. und 5. Messtag ca. um den Faktor 10).

#### 3.4.2.6. Taraxacum officinale (Ausgezogene Linien in Abb. 11-15)

- Tagesgänge der Blattleitfähigkeit (BL), trockene Flächen  
Taraxacum officinale wurde im Jahr 1981, als Ersatz für Trifolium pratense, untersucht. Die Art verhielt sich in den trockenen Flächen durchschnittlich und erreichte nie besonders tiefe BL-Werte. An allen Messtagen wurden durchschnittliche BL-Mittagsdepressionen festgestellt. T. officinale öffnete die Stomata vormittags allgemein stark (8. und 9. Messtag), ganz besonders im zweiten Aufwuchs, schloss sie aber gegen Abend, vor allem bei gleichzeitig tiefen XWP-Werten, sehr rasch wieder (8. Messtag).

- Tagesgänge der Blattleitfähigkeit (BL), nasse Flächen  
Die Blattleitfähigkeit verhielt sich in den nassen Flächen durchschnittlich, erreichte aber ausnahmsweise (8. Messtag) extrem hohe Werte von 898 mmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> (Tab. 9).

- Tagesgänge der Transpiration, trockene Flächen  
Die Reduktion der Blattleitfähigkeit in den trockenen Flächen über Mittag war in einigen Fällen so wirksam, dass sogar Mittagsdepressionen der Transpiration zustande kamen (1., 8. und 9. Messtag); dies trotz stark zunehmendem WSD<sub>L</sub> gegen Mittag (z.B. 1. Messtag). Dass dies nicht einfach ein Überschreiten der Stoma-Reaktion sein muss, sondern sinnvoll zu einer optimalen Ausnutzung des vorhandenen Wassers beitragen kann, postulierten COWAN und FARQUHAR (1977) anhand von Modellrechnungen (vgl. Kap. 4.2.1.).

- Tagesgänge der Transpiration, nasse Flächen

In den nassen Flächen war die Transpiration durchschnittlich, ohne Mittagsdepressionen, und folgte weitgehend den WSD<sub>L</sub>-Werten.

- Xylemwasserpotential (XWP)

Das Xylemwasserpotential von Taraxacum officinale war allgemein durchschnittlich, das tiefste XWP wurde am Vormittag des 8. Messtages in den trockenen Flächen mit -2.8 MPa gemessen. An den Tagen mit Mittags-XWP-Werten über -1.8 MPa traten im allgemeinen keine Mittagsdepressionen der Transpiration auf. Der XWP-Schwellenwert, bei welchem eine empfindliche Stoma-Reaktion beginnt, dürfte demnach etwa bei -2.0 MPa liegen.

- Einfluss der Mahd auf die Blattleitfähigkeit

Der Schnitt hatte auf die Blattleitfähigkeit von T. officinale eine deutliche Wirkung. Am 5. Messtag, kurz vor der Mahd, erreichte T. officinale in den trockenen Flächen die tiefsten BL-Werte aller 9 Tage; 4 Wochen nach der Mahd (am 6. Messtag) jedoch die höchsten. Die gleiche Tendenz war auch in den nassen Flächen festzustellen.

#### 3.4.2.7. Ueberblick über die Beziehungen zwischen Witterungsbedingungen und Wasserhaushaltsstrategien der verschiedenen Arten

**Die Unterschiede der Blattleitfähigkeit zwischen den verschiedenen Arten** sind in den trockenen Flächen bedeutend grösser als in den nassen. Vergleicht man die Unterschiede zwischen dem höchsten und dem tiefsten gemessenen Wert um 12.00 h Ortszeit, so unterscheiden sich die Werte in den nassen Flächen maximal um den Faktor 3 (5. Messtag 1981), in den trockenen Flächen häufig um das Zehnfache, am 5. Messtag 1981 sogar um das Sechzehnfache. Die artspezifischen Wasserhaushaltsstrategien treten demnach unter extrem trockenen Bedingungen besonders deutlich hervor.

**Abhängigkeiten der Blattleitfähigkeit von der Einstrahlungsintensität** konnte in den vorliegenden Untersuchungen nicht festgestellt werden. Selbst bei den Gräsern, die allgemein sehr empfindlich auf Schwankungen der Einstrahlung reagieren (vgl. RASCHKE 1979), wurde keine solche Abhängigkeit festgestellt.

Die Lichtsättigungswerte liegen bei Sonnenkräutern bei ca. 50-80 kLx (LARCHER 1980), was etwa 2.1 bis 3.4 J·m<sup>-2</sup> · min entspricht (Umrechnungen hängen von der Lichtqualität ab und sind deshalb problematisch). Die Lichtsättigung wurde in den Tagesrandstunden und ausnahmsweise an teilweise bewölkten Tagen (2., 4. und 8. Messtag 1981) unterschritten. Zu diesen Zeiten können Pflanzenreaktionen auf Veränderungen der Einstrahlung zurückgeführt werden, im übrigen dürften die Einstrahlungsschwankungen keine direkte Auswirkung auf das Verhalten der Stomata gehabt haben.

**Die tiefsten Xylemwasserpotentiale** wurden von Bromus erectus (-4.3 MPa) und Dactylis glomerata (-4.5 MPa) erreicht (vgl. Tab. 8). Dies weist erneut auf die Fähigkeit der beiden Gräser hin, schwer verwertbares Wasser auszunutzen. Nur geringem Wasserstress von -2.5 MPa war Salvia pratensis ausgesetzt. Trifolium pratense war bei -3.6 MPa angewelkt und geschädigt, was zeigt, dass diese Art den Wasserhaushalt nicht mehr unter Kontrolle halten konnte.

Es wurde keine direkte Auswirkung der Höhe des Xylemwasserpotentials (XWP) auf das allgemeine Niveau der Blattleitfähigkeit festgestellt. Das

Tab. 8. Tiefste gemessene Xylemwasserpotentiale und Schwellenwerte bei deren Unterschreiten die Pflanzen allgemein die Stomata schliessen.

Table 8. Lowest xylem water potentials and thresholds below which the stomata begin to close.

Arten	XWP-Schwellenwerte (MPa)		tiefster XWP-Einzelwert		
	Bereich	Mittelwert	Datum/Messtag	Zeit	Wert
<u>B. erectus</u>	< -4.3	< -4.3	1.7.1981/5	14.00	-4.3
<u>D. glomerata</u>	-2.5 - -3.0	-2.75	1.7.1981/5	19.50	-4.5
<u>S. pratensis</u>	-2.2	-	31.7.1981/8	14.00	-2.5
<u>P. lanceolata</u>	-2.2	-2.2	31.7.1981/8	14.00	-2.9
<u>T. pratense</u>	-2.0 - -2.5	-2.25	19.9.1981/5	14.15	-3.6
<u>T. officinale</u>	-2.0	-2.0	31.7.1981/8	14.00	-2.7

Tab. 9. Maximale Blattleitfähigkeit (BL) bzw. minimaler Blattdiffusionswiderstand (BDW), gemessen an einzelnen Individuen (Mit Abb. 10 und 11 z.T. keine Uebereinstimmung, weil dort die Mittelwerte mehrerer Individuen dargestellt sind). OZ = Ortszeit (dezimal).

Table 9. Maximum leaf conductance (BL) resp. minimal leaf diffusion resistance (BDW) measured on individual plants. OZ = local time (decimal).

Art	Standort	Datum/ Messtag	Zeit OZ	Maximale BL		Minimaler BDW s·cm <sup>-1</sup>
				mmol·m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>	cm·s <sup>-1</sup>	
<u>B. erectus</u>	T	20.5.81/2	07.36	226	0.54	1.85
	N	7.9.81/9	09.33	746	17.9	0.56
<u>D. glomerata</u>	T	3.8.80/2	07.64	321	0.79	1.27
	N	3.8.80/2	10.53	331	0.82	1.22
<u>S. pratensis</u>	T	29.8.80/3	10.18	675	1.64	0.61
	N	3.8.80/2	07.71	1118	2.70	0.37
<u>P. lanceolata</u>	T	4.9.80/4	16.71	719	1.75	0.57
	N	3.8.80/2	10.49	901	2.22	0.45
<u>T. officinale</u>	T	7.9.81/9	06.83	368	0.85	1.17
	N	31.7.81/8	08.99	898	2.22	0.45
<u>T. pratense</u>	T	3.8.80/2	07.54	458	1.12	0.89
	N	3.8.80/2	08.14	552	1.35	0.74

Auftreten von **BL-Mittagsdepressionen** korrelierte jedoch in hohem Masse mit einem bestimmten Mittags-XWP. Dies kann damit erklärt werden, dass die Höhe der Blattleitfähigkeit, bei gegebenem Xylemwasserpotential von Individuum zu Individuum einer Art stark verschieden ist. Bei einem bestimmten Xylemwasserpotential tritt jedoch eine ähnliche stomatäre Reaktion auf, eben eine BL-Mittagsdepression.

Die an jeder Art gemessene **maximale Blattleitfähigkeit** ist in Tab. 9 zusammengestellt. Die BL-Werte liegen im Vergleich zu den Angaben in der Literatur allgemein hoch (vgl. Zusammenstellung von KÖRNER et al. 1979).

Folgende Gründe können dafür verantwortlich sein: - Es wurden nur zentrale Blatteile gemessen, welche allgemein eine höhere Blattleitfähigkeit aufweisen als Randbereiche (vgl. MARTI 1981), - alle gemessenen Blätter waren voll sonnend, - die Blätter waren im aktivsten Alter.

Auch die **minimale Blattleitfähigkeit** ist für die Pflanzen wichtig und zwar dann, wenn es darauf ankommt, Trockenperioden mit geschlossenen Stomata zu überdauern, ohne die oberirdischen Pflanzenteile abwerfen zu müssen. Das verwendete Porometer eignete sich aber nicht für die Bestimmung dieser Werte, denn minimale Blattleitfähigkeit benötigt lange Messzeiten, was bei den rasch reagierenden Gräsern zu Reaktionen auf die Messbedingungen führen würde (vgl. 4.1.1.). Aus diesem Grunde wurden die Messungen bei Blattleitfähigkeiten von weniger als ca.  $11 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  abgebrochen. Ausser bei Salvia pratensis wurde diese Grenze von allen Arten erreicht, sehr oft von Bromus erectus, Dactylis glomerata und Plantago lanceolata, gelegentlich von Trifolium pratense und Taraxacum officinale. An S. pratensis wurde eine minimale Blattleitfähigkeit von  $41.2 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  am frühen Nachmittag des 4. Messtages 1981 gemessen.

**BL-Mittagsdepressionen** traten in abnehmender Ausprägung bei Dactylis glomerata, Trifolium pratense, Taraxacum officinale, Bromus erectus, Plantago lanceolata und Salvia pratensis auf (vgl. Tab. 10). S. pratensis unterscheidet sich von den anderen Arten, bei ihr waren die Abendwerte allgemein tiefer als die Mittagswerte. S. pratensis reagierte somit nur wenig auf Temperatur- und Wasserstress über Mittag.

Eine Tabelle der **Korrelationen zwischen Witterungsfaktoren und Pflanzenverhalten** wurde nicht abgebildet, da sich eine sinnvolle Interpretation der Werte in den meisten Fällen als unmöglich erwies. Die Werte von Einstrahlung und Wassersättigungsdefizit der Luft ( $\text{WSD}_L$ ) sind eindeutig positiv korreliert, aber ihre Wirkung auf das stomatische Verhalten der Pflanzen ist gegensätzlich. Hohe Einstrahlung bewirkt oft direkt das Öffnen der Stomata (RASCHKE 1979), während hohes Wassersättigungsdefizit der Luft ebenso direkt zum Schliessen der Stomata führt (z.B. LANGE

Tab. 10. Relative Werte der Blattleitfähigkeits-Mittagsdepressionen der verschiedenen Arten unter trockenen Bedingungen. Tiefster Mittagswert = 100%, daraus errechnete Mittelwerte aus den Daten aller Messtage.

Table 10. Relative values of the midday-depressions of stomatal conductance of different species under dry conditions. Lowest value at noon = 100%.

Arten	Morgenwert 07.00-08.00h in % des Mittagswertes	Abendwert 17.00-18.00h in % des Mittagswertes
<u>B. erectus</u>	312	159
<u>D. glomerata</u>	404	182
<u>S. pratensis</u>	183	96
<u>P. lanceolata</u>	266	144
<u>T. officinale</u> (nur 1981)	348	154
<u>T. pratense</u> (nur 1980)	361	164

et al. 1971). Allein schon das WSD<sub>L</sub> kann widersprüchlich auf das stomatäre Verhalten einwirken: hohes WSD<sub>L</sub> fällt mit tiefer relativer Luftfeuchtigkeit zusammen, das bewirkt, wie oben besprochen, Schliessen der Stomata. Hohe Temperaturen jedoch führen allgemein zum Öffnen der Stomata (HALL et al. 1976), aber auch zu einer Erhöhung des WSD<sub>L</sub>. Die Zusammenhänge sind jedoch noch komplizierter, da auch Schwellenwerte für die Reaktion auf die verschiedenen Umweltfaktoren miteinbezogen werden müssen. Unzählige äussere Faktoren, wie Prädisposition und Präadaptation der Pflanzen, Klimabedingungen vor Stunden und vom vorhergehenden Tag, entscheiden, je nach Art in unterschiedlichem Mass, welcher Einfluss im Moment gerade überwiegt. So ist zu verstehen, dass auf den ersten Blick ähnliche Umweltbedingungen und Veränderungen sogar gegensätzliche Reaktionen bei Pflanzen der gleichen Art hervorrufen können. Vor diesem Hintergrund ist auch verständlich, dass Korrelationsrechnungen des stomatären Verhaltens mit einzelnen Klima- und Wasserhaushaltsdaten keine eindeutige Abhängigkeiten aufzeigen können, selbst dann nicht, wenn solche vorhanden sind.

### 3.5. RELATIVE BLATTEITFAEHIGKEIT ZU VERSCHIEDENEN JAHRES- UND TAGESZEITEN

#### 3.5.1. Zur Darstellung der relativen Blattleitfähigkeit

Relative Werte der Blattleitfähigkeit (rel. BL) erhält man, indem man die absoluten Werte in allen Kurvenpunkten durch die Mittelwerte aller fünf Arten dividiert (siehe Kap. 2.4.1.). Die Mittelwertkurve aller fünf Arten wird somit zur horizontalen Geraden mit dem Wert 1. Durch die logarithmische Darstellung wird die Symmetrie der Werte um diesen Mittelwert 1 erreicht. Für die Errechnung der rel. BL waren Interpolationen auf volle Stunden notwendig. Daraus ergaben sich geringe Unterschiede im Vergleich zu den absoluten Darstellungen. Es können z.B. Extremwerte etwas geglättet oder leicht verschoben werden. Eine rel. BL um den Wert 1 ist also ein durchschnittlicher Wert. Nimmt die rel. BL-Kurve einer Art zu bzw. ab, so bedeutet das, dass die Blattleitfähigkeit der betreffenden Art stärker zu- bzw. abnimmt als der Mittelwert aller fünf Arten, d.h., ihr Anteil an der Bestandes-BL nimmt zu bzw. ab. Ein Knick in der rel. BL-Kurve kann zweierlei bedeuten: entweder eine Veränderung im Verhaltenstrend der betreffenden Art in der angegebenen Richtung; oder eine Veränderung dieses Trends bei den anderen Arten in umgekehrter Richtung.

Die Berechnung relativer Werte ist immer mit einem Verlust an Information verbunden. Dies betrifft in unserem Fall nicht nur die absolute Höhe der Werte, sondern auch allgemeine Trends im Tagesverlauf. Nehmen die absoluten Werten z.B. bei allen Arten gegen Abend leicht ab, so ist dies bei den relativen Werten nicht ersichtlich: die Kurven bleiben auf dem gleichen konstanten Wert. Eine solche Reduktion an Information ist dann von Vorteil, wenn verschiedene Messstage, evtl. sogar aus verschiedenen Messjahren, miteinander verglichen werden. Von Klima, Jahreszeit usw. allgemein beeinflusste Veränderungen der Blattleitfähigkeit werden ausgeglichen und die artspezifischen Verhaltensunterschiede treten deutlicher hervor. Aus diesen Gründen wird, neben den absoluten Werten (vgl. Kap. 3.4.2.), im folgenden noch die relative Blattleitfähigkeit besprochen.

Die in den Abb. 16-19 von links nach rechts verlaufenden Kurven verbinden Messpunkte gleicher Tageszeit an verschiedenen Messtagen miteinander. Sie stellen aber keine eigentlichen Jahresgänge dar, denn es wurden nur wenige und zudem nur sehr ausgewählte Tage in die Untersuchung einbezogen; sie ergänzen aber die Kurven der Tagesgänge zu geschlossenen Flächen. Dadurch wird ein plastischer Eindruck erreicht und die anschaulichkeit erhöht. Wenn im folgenden die Unterschiede der Messwerte von Messtag zu Messtag diskutiert werden, so wird der Einfachheit halber der Begriff Jahresverlauf dennoch verwendet.

Die relative Blattleitfähigkeit stellt das Verhalten einer Art im Vergleich zu dem der anderen, gleichzeitig gemessenen Arten, dar. Weil Trifolium pratense im zweiten Messjahr 1981 nicht mehr untersucht werden konnte und durch Taraxacum officinale ersetzt werden musste, sind Vergleiche der Resultate zwischen den beiden Messjahren problematisch, denn die Grundgesamtheit für die Berechnung der Mittelwerte ist unterschiedlich. Glücklicherweise verhalten sich T. pratense und T. officinale jedoch sehr ähnlich. Dadurch wurden die Mittelwerte durch das Auswechseln der einen durch die andere Art nicht stark beeinflusst. Gewisse Vorsicht ist bei Vergleichen der Messjahre dennoch angebracht, insbesondere muss berücksichtigt werden, dass T. pratense in den trockenen Flächen allgemein etwas tiefere BL-Werte aufwies als T. officinale. Deshalb liegen die rel. BL-Werte der anderen Arten im ersten Messjahr eher etwas über jenen des 2. Messjahres.

### 3.5.2. Relative Blattleitfähigkeit zu verschiedenen Jahreszeiten

#### 3.5.2.1. Einstrahlung, Wassersättigungsdefizit der Luft (WSD<sub>L</sub>) und Mittelwerte der absoluten Blattleitfähigkeit (Teilbilder a-c in den Abb. 16-19)

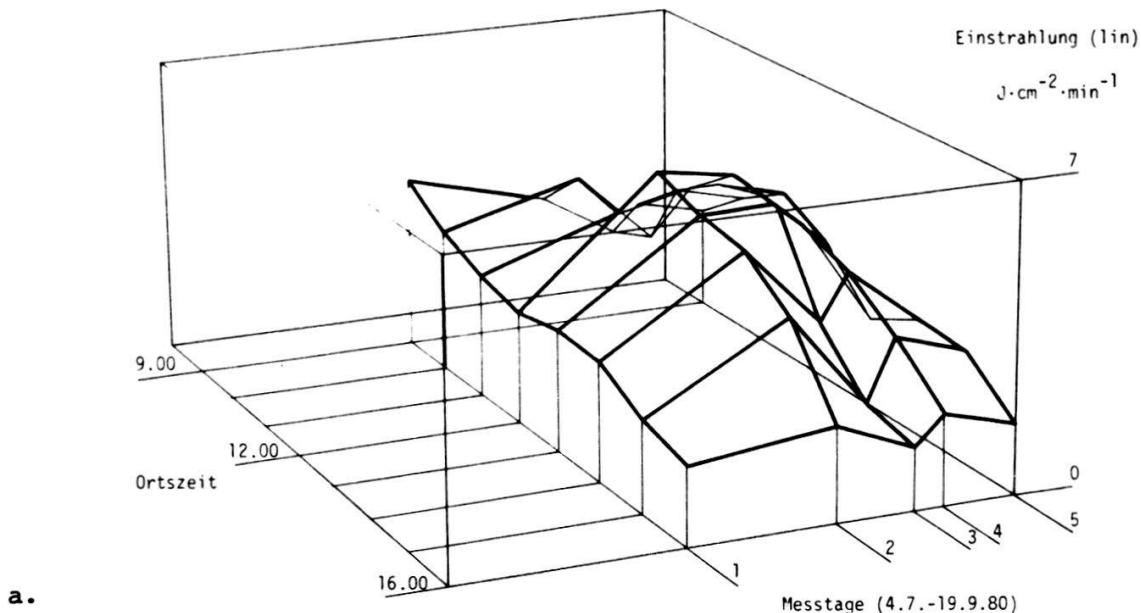
Die Kurven des WSD<sub>L</sub> und der Einstrahlung sind einander im Jahresgang ähnlicher als im Tagesgang. Das WSD<sub>L</sub> mag den rasch wechselnden Einstrahlungsbedingungen im Tagesverlauf weniger zu folgen, als den sich höchstens von Tag zu Tag ändernden Bedingungen im Jahresverlauf. In den nassen Flächen des Jahres 1981 treten die Tagesgänge deutlicher in Erscheinung, besonders am 5. Messtag. Offenbar führt die rasche Wassernachlieferung an die Atmosphäre, verursacht durch die erhöhte Evapotranspiration des bewässerten Bestandes, zu einem raschen Absinken des WSD<sub>L</sub> sobald die Einstrahlung abnimmt.

Die Abbildungen der mittleren absoluten Blattleitfähigkeit aller Arten (Teilbilder c in den Abb. 16-19) sollen als Hilfe bei der Interpretation der relativen Blattleitfähigkeit (rel. BL) der einzelnen Arten dienen; ein kurzer Blick zeigt, ob an einem bestimmten Messtag, verglichen mit anderen Messtagen, allgemein hohe oder tiefe Blattleitfähigkeiten auftraten.

#### 3.5.2.2. Bromus erectus (Teilbilder e in den Abb. 16-19)

- Relative Blattleitfähigkeit (rel.BL) in den trockenen Flächen Die Stomata von Bromus erectus waren allgemein überdurchschnittlich stark geschlossen. Im ersten Messjahr (1980) erreichte B. erectus in den trockenen Flächen die tiefste rel.BL aller untersuchten Arten. Im zwei-

Einstrahlung, 1980



Wassersättigungsdefizit der Luft (WSD), Referenz, 1980

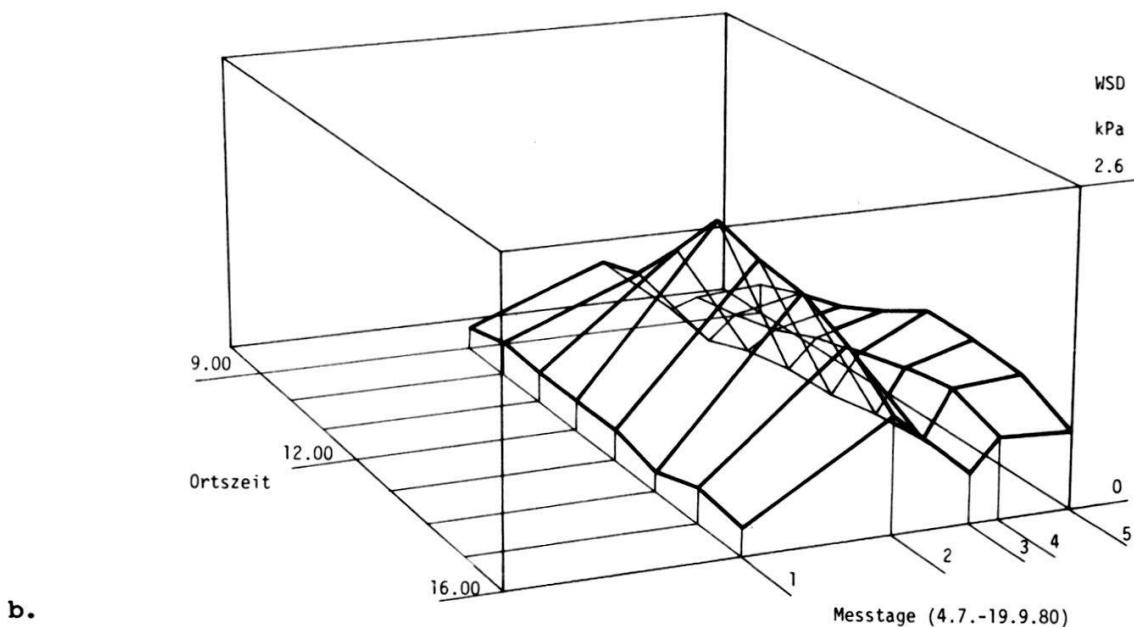
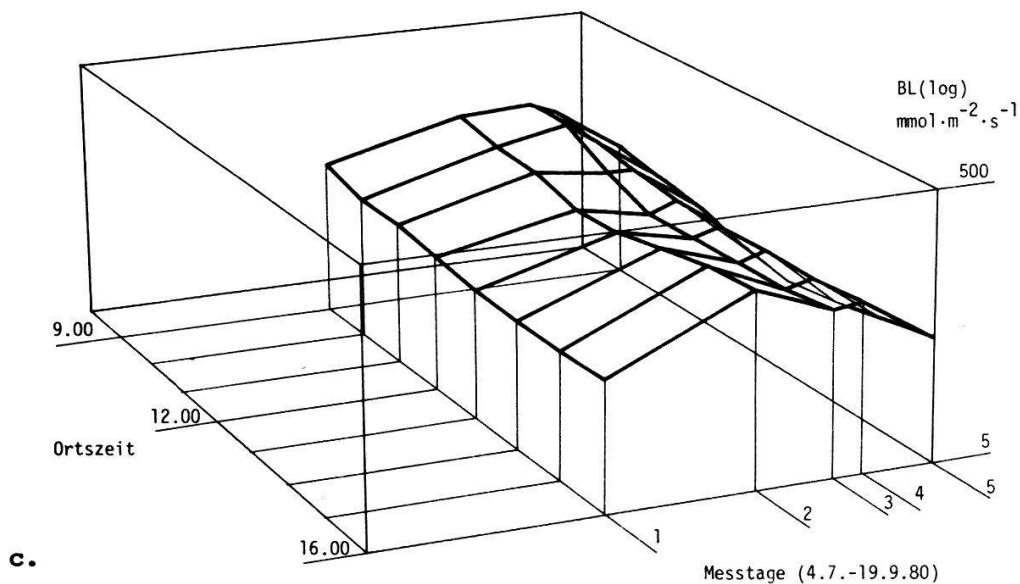


Abb. 16(a-d). Jahresgang der Messwerte der trockenen Flächen des 1. Messjahres 1980.

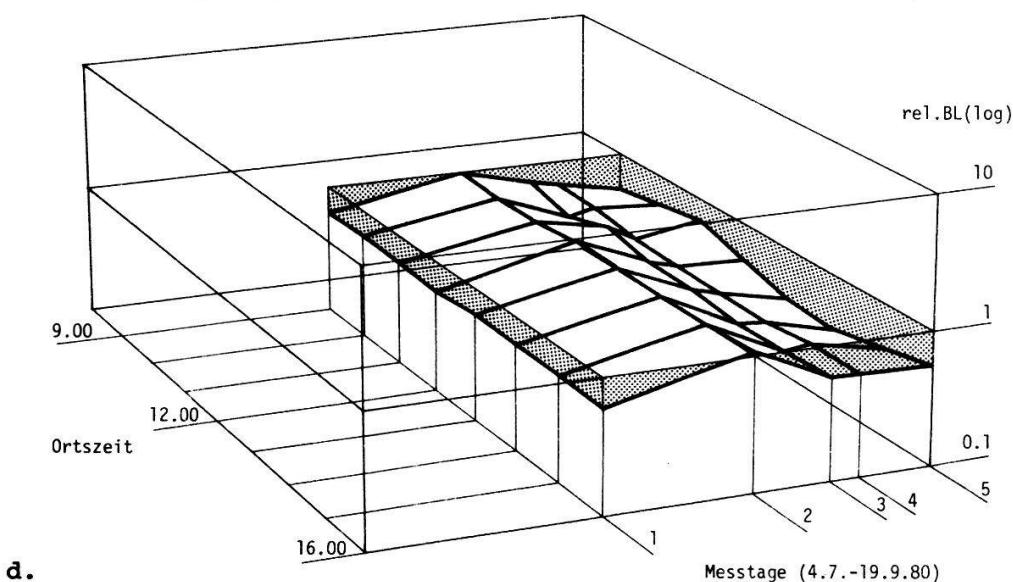
Fig. 16(a-d). Yearly course of different parameters in the dry plots. First measuring year, 1980.

a) Einstrahlung - irradiation

Blattleitfähigkeit (BL), Mittelwerte der 5 Arten, trocken, 1980

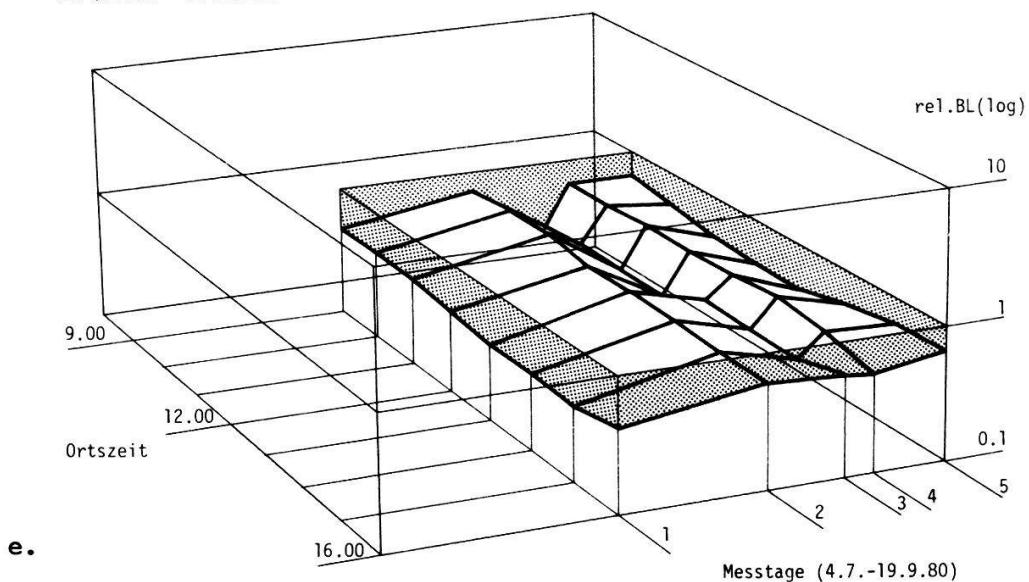


relative Blattleitfähigkeit (rel. BL), trocken, 1980  
Trifolium pratense



- b) Wassersättigungsdefizit der Luft ( $\text{WSD}_L$ ) - water saturation deficit of the air
- c) absolute Blattleitfähigkeit (Mittelwerte aller 5 Arten) - absolute leaf conductance (mean values of all 5 species)
- d) relative Blattleitfähigkeit von Trifolium pratense - relative leaf conductance of Trifolium pratense

relative Blattleitfähigkeit (rel. BL), trocken, 1980  
*Bromus erectus*



Dactylis glomerata

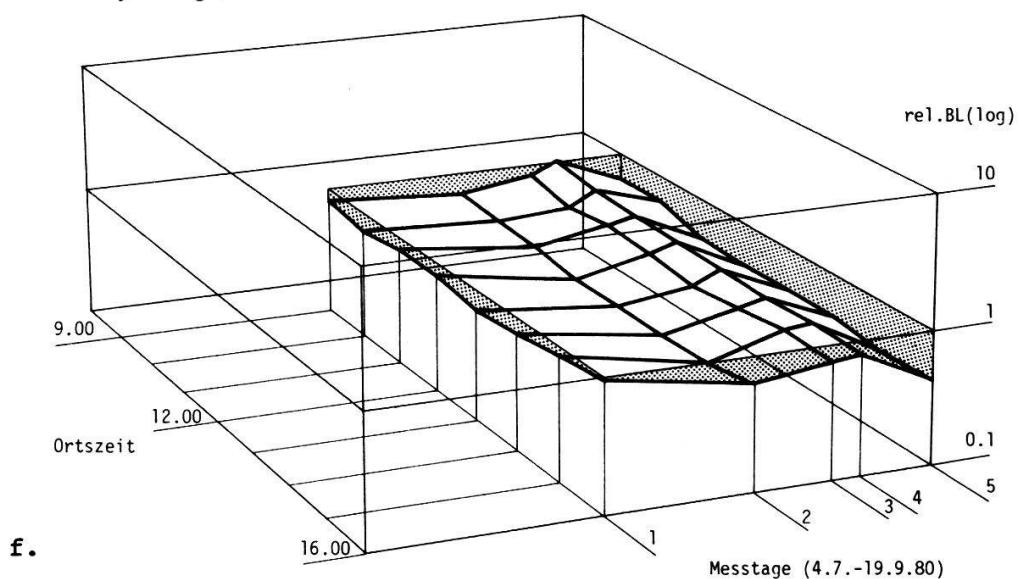
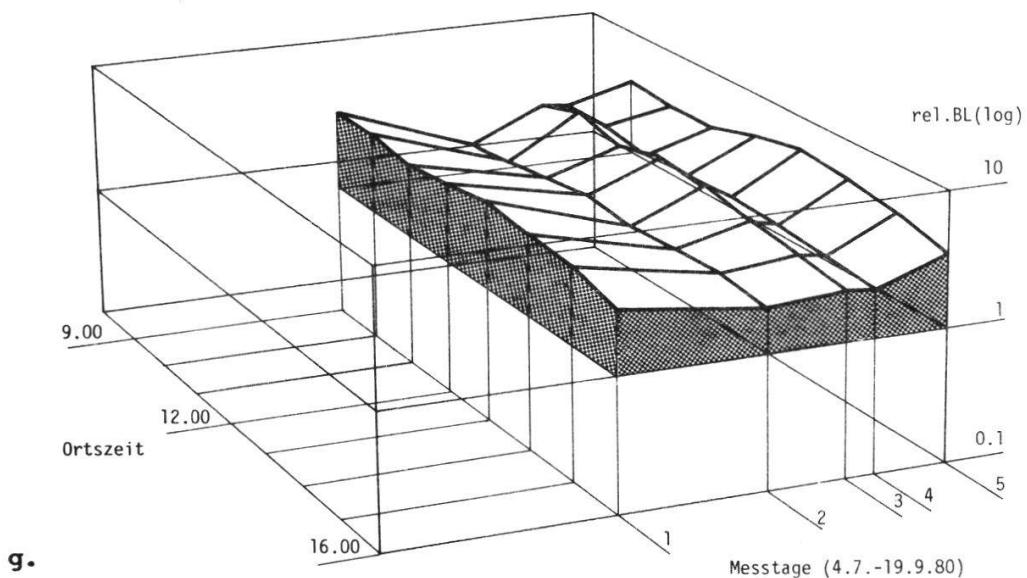


Abb. 16(e-h). Jahresgang der Messwerte aus den trockenen Flächen des 1. Messjahres 1980.

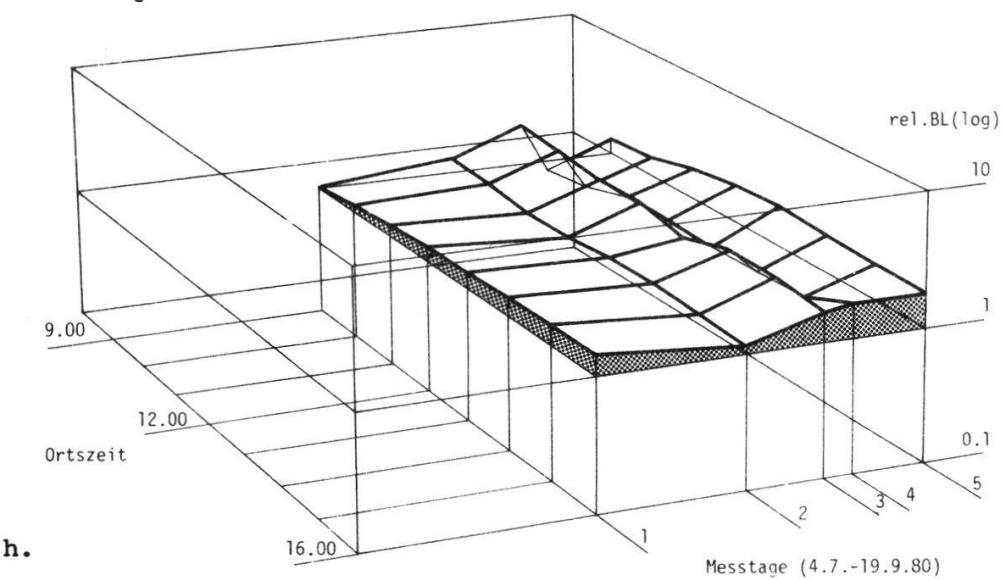
Fig. 16(e-h). Yearly course of different parameters in the dry plots. First measuring year, 1980.

Salvia pratensis



g.

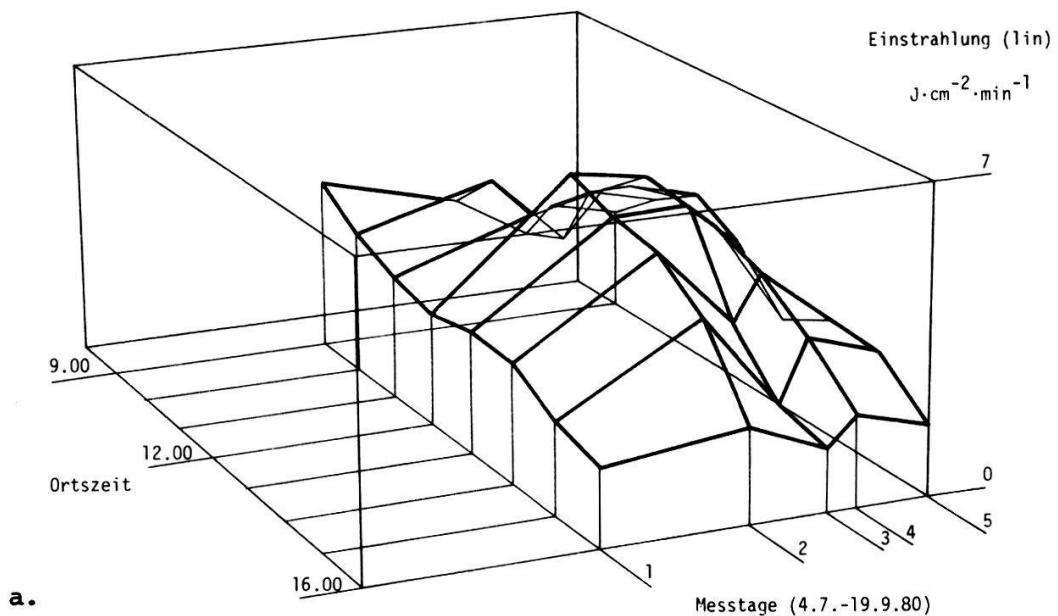
Plantago lanceolata



h.

Relative Blattleitfähigkeit von - relative leaf conductance of  
e) Bromus erectus, f) Dactylis glomerata, g) Salvia pratensis, h)  
Plantago lanceolata.

Einstrahlung, 1980



Wassersättigungsdefizit der Luft (WSD<sub>l</sub>), Referenz, 1980

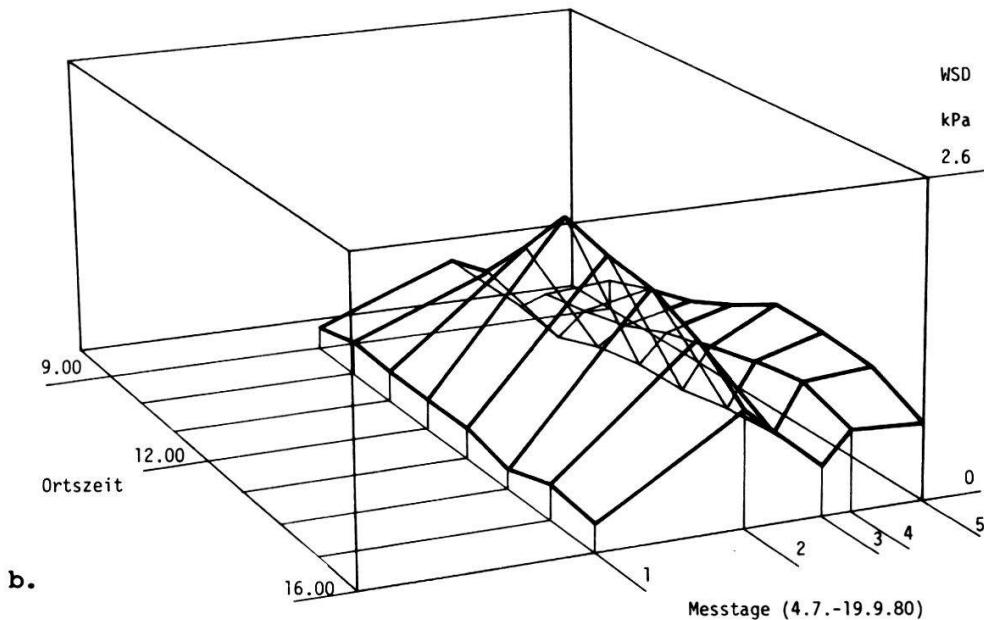
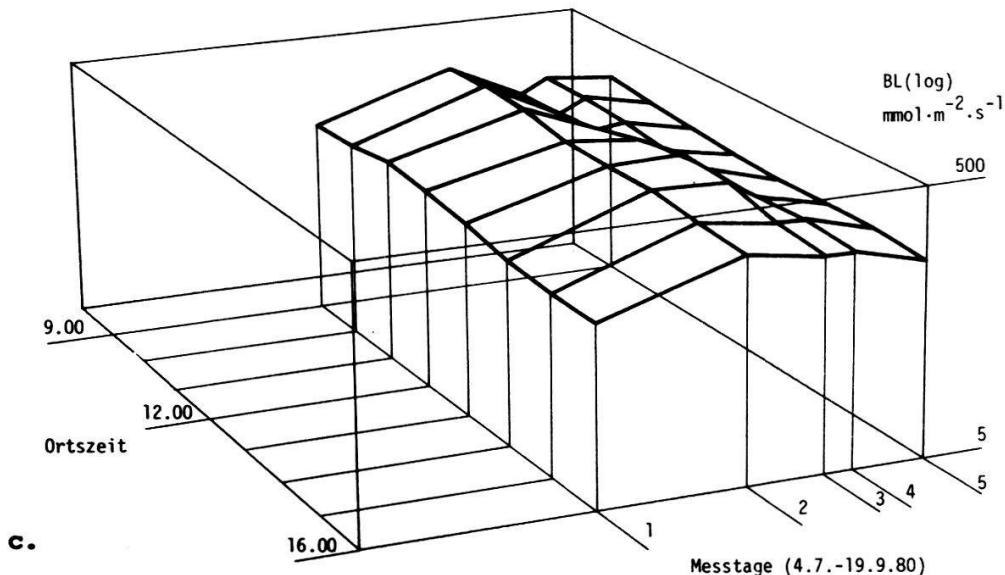


Abb. 17(a-d). Jahressgang der Messwerte aus den nassen Flächen des 1. Messjahres 1980.

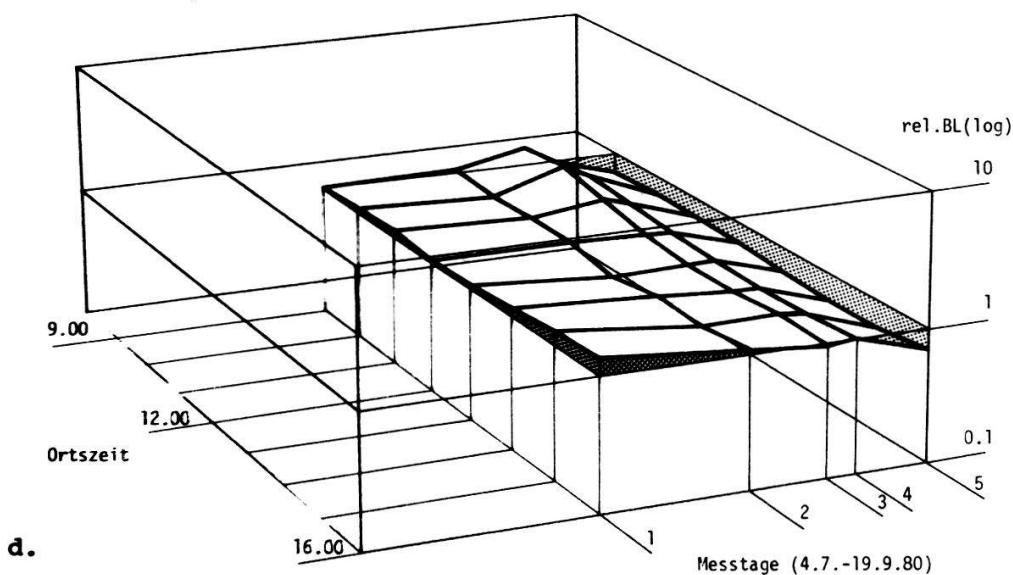
Fig. 17(a-d). Yearly course of different parameters in the moist plots. First measuring year, 1980.

a) Einstrahlung - irradiation

Blattleitfähigkeit (BL), Mittelwerte der 5 Arten, nass, 1980

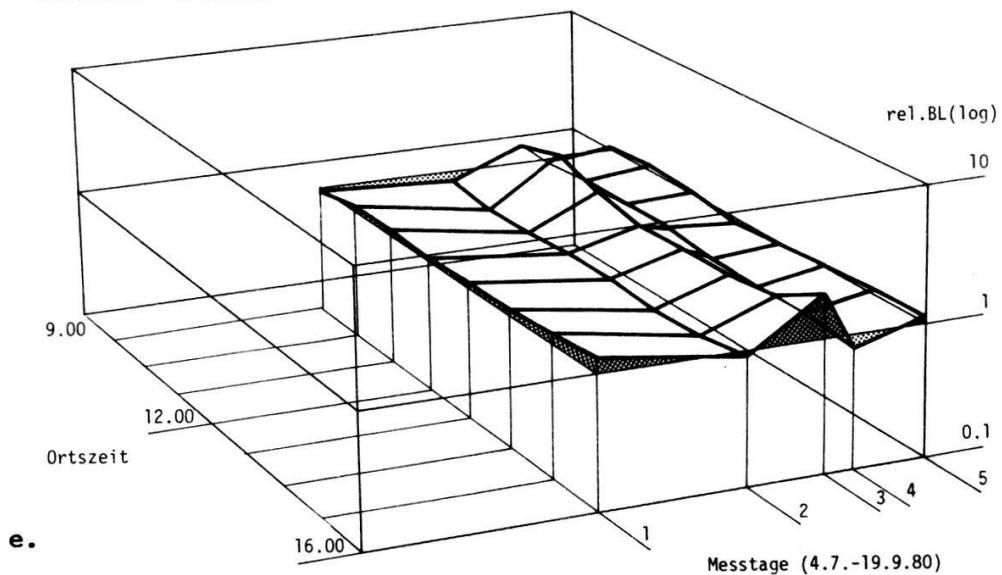


relative Blattleitfähigkeit (rel. BL), nass, 1980  
Trifolium pratense



- b) Wassersättigungsdefizit der Luft ( $\text{WSD}_L$ ) - water saturation deficit of the air
- c) absolute Blattleitfähigkeit (Mittelwerte aller 5 Arten) - absolute leaf conductance (mean values of all 5 species)
- d) relative Blattleitfähigkeit von Trifolium pratense - relative leaf conductance of Trifolium pratense

relative Blattleitfähigkeit (rel. BL), nass, 1980  
*Bromus erectus*



*Dactylis glomerata*

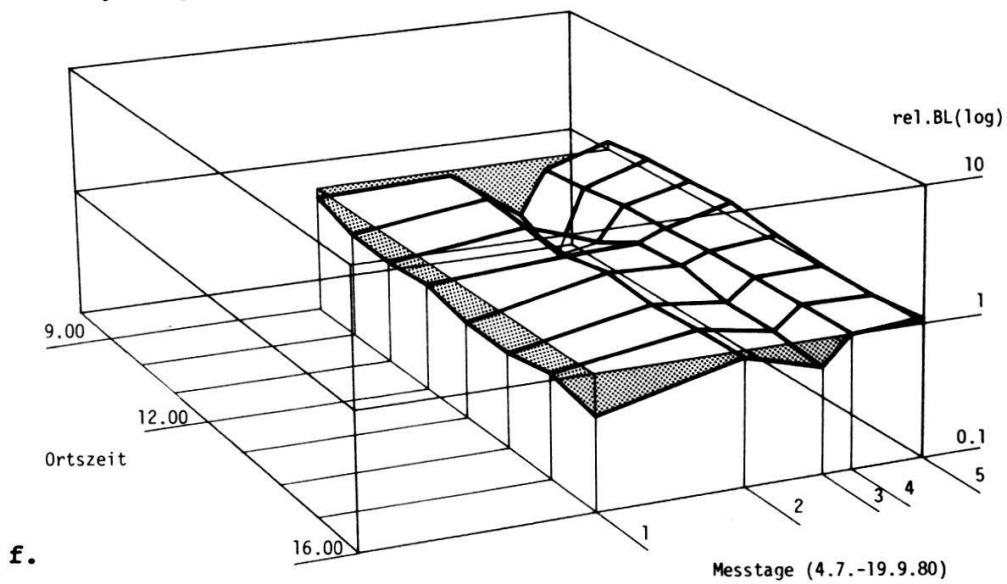
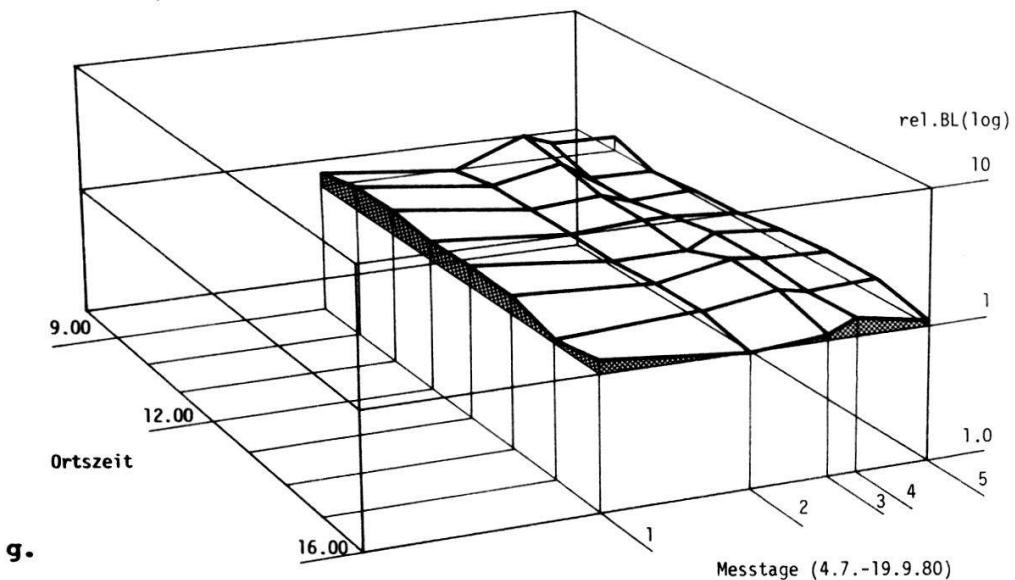


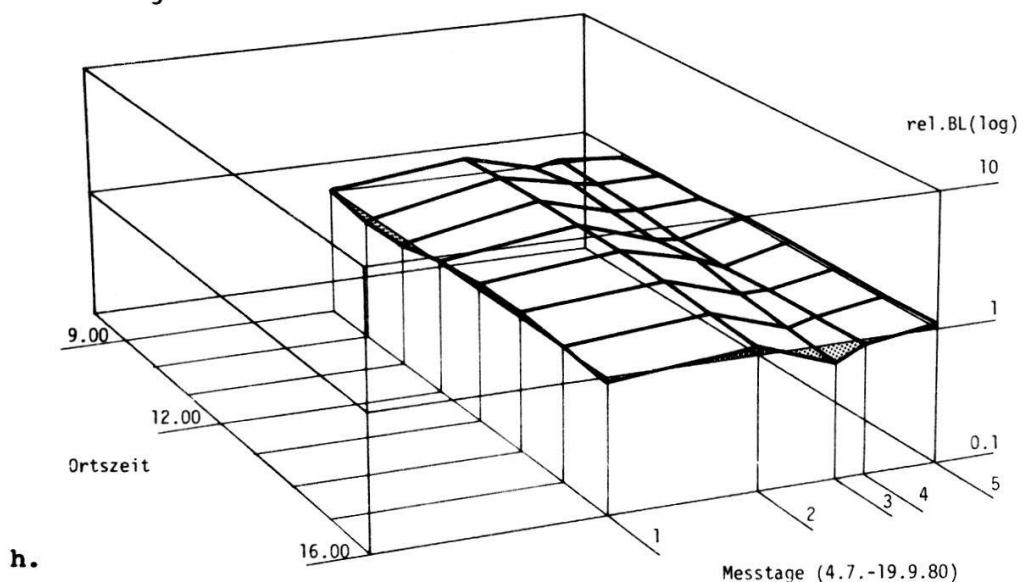
Abb. 17(e-h). Jahresgang der Messwerte aus den nassen Flächen des 1. Messjahres 1980.

Fig. 17(e-h). Yearly course of different parameters in the moist plots.  
First measuring year, 1980.

Salvia pratensis

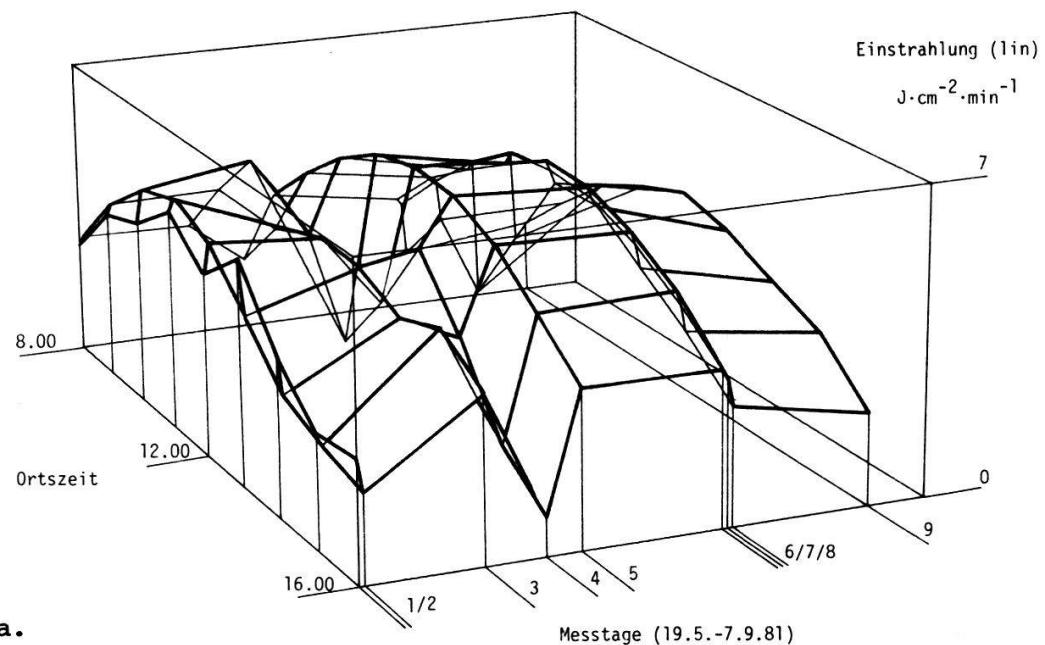


Plantago lanceolata



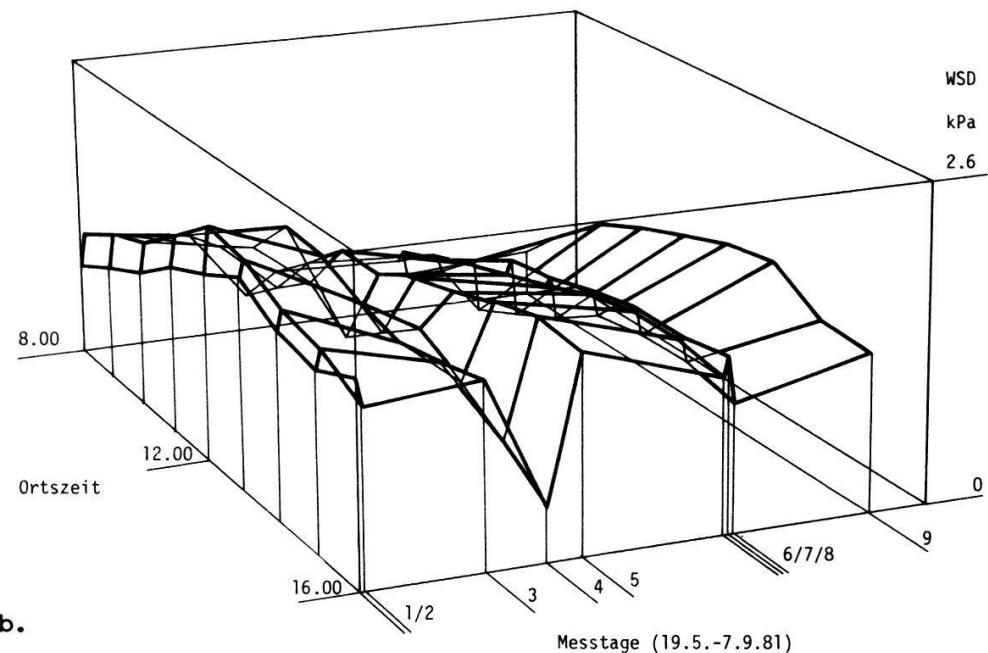
Relative Blattleitfähigkeit von - relative leaf conductance of  
e) Bromus erectus, f) Dactylis glomerata, g) Salvia pratensis, h) Plantago lanceolata.

Einstrahlung, 1981



a.

Wassersättigungsdefizit der Luft (WSD<sub>l</sub>), trocken, 1981



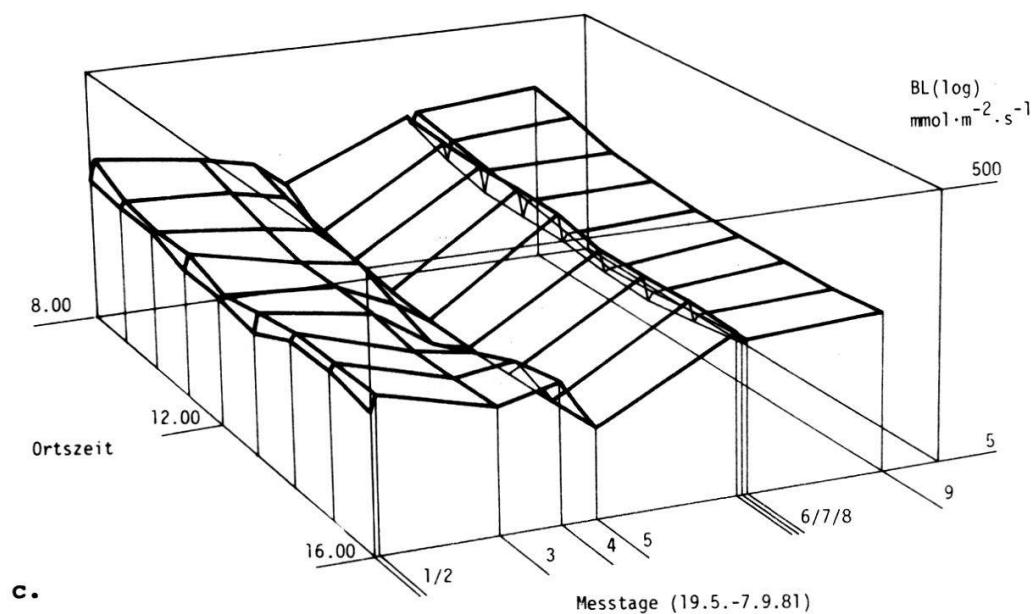
b.

Abb. 18(a-d). Jahresgang der Messwerte aus den trockenen Flächen des 2. Messjahres 1981.

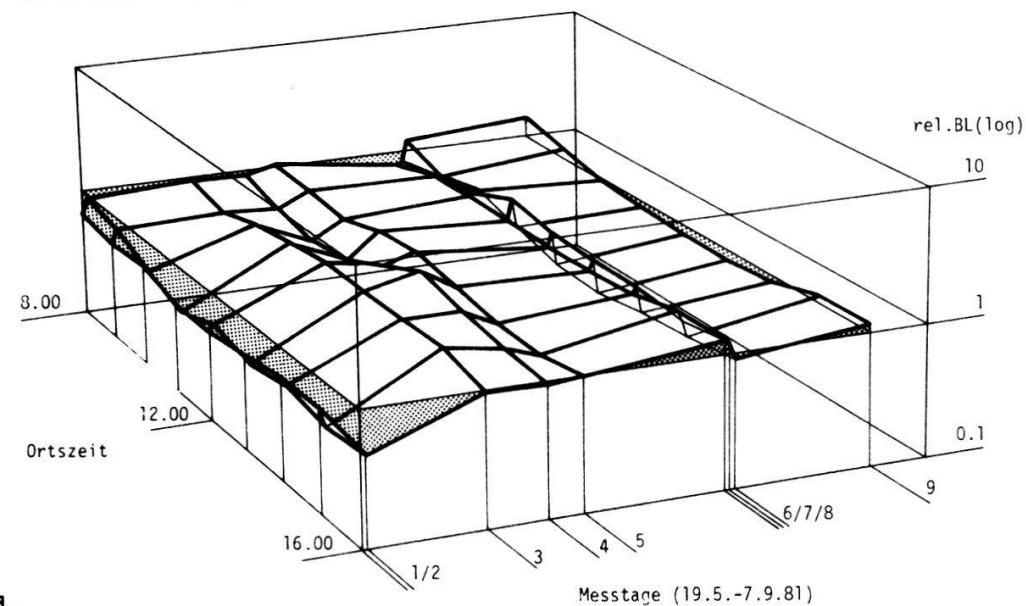
Fig. 18(a-d). Yearly course of different parameters in the dry plots. 2nd measuring year, 1981.

a) Einstrahlung - irradiation

Blattleitfähigkeit (BL), Mittelwerte der 5 Arten, trocken, 1981

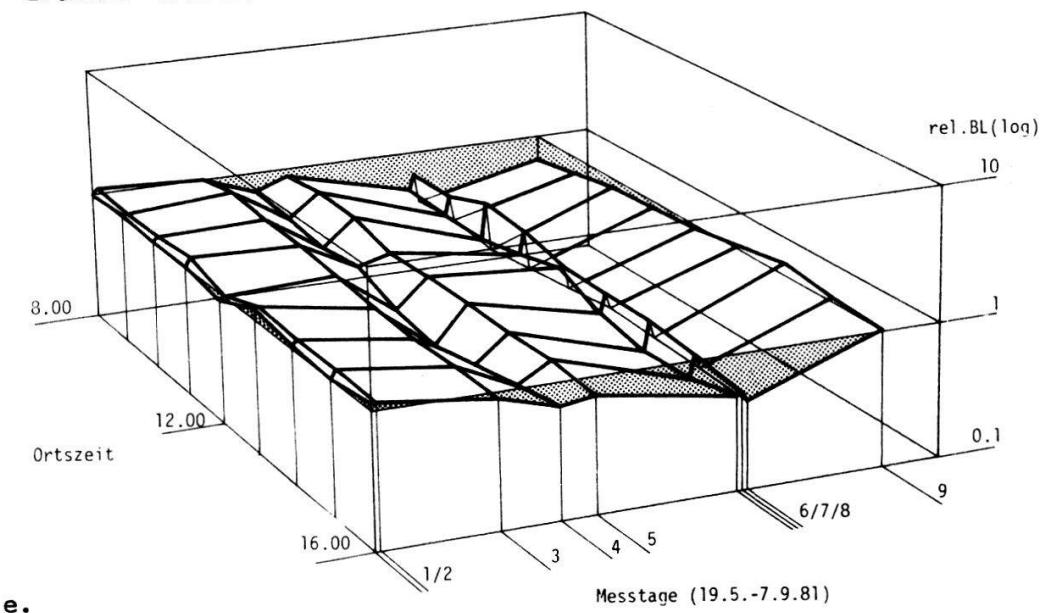


relative Blattleitfähigkeit (rel. BL), trocken, 1981  
Taraxacum officinale



- b) Wassersättigungsdefizit der Luft ( $\text{WSD}_L$ ) - water saturation deficit of the air
- c) absolute Blattleitfähigkeit (Mittelwerte aller 5 Arten) - absolute leaf conductance (mean values of all 5 species)
- d) relative Blattleitfähigkeit von Taraxacum officinale - relative leaf conductance of Taraxacum officinale

relative Blattleitfähigkeit (rel. BL), trocken, 1981  
*Bromus erectus*



*Dactylis glomerata*

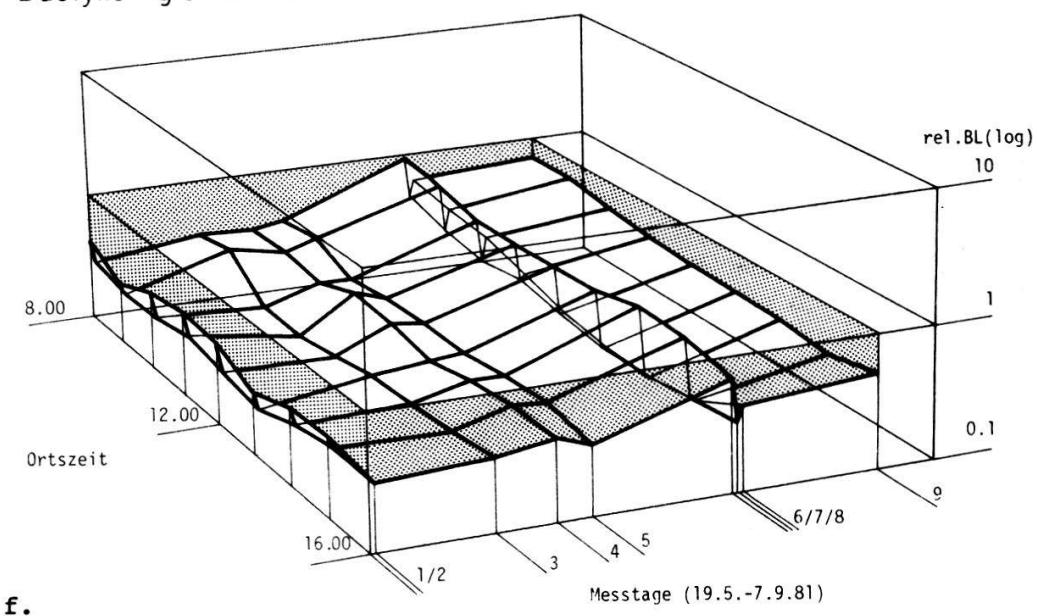
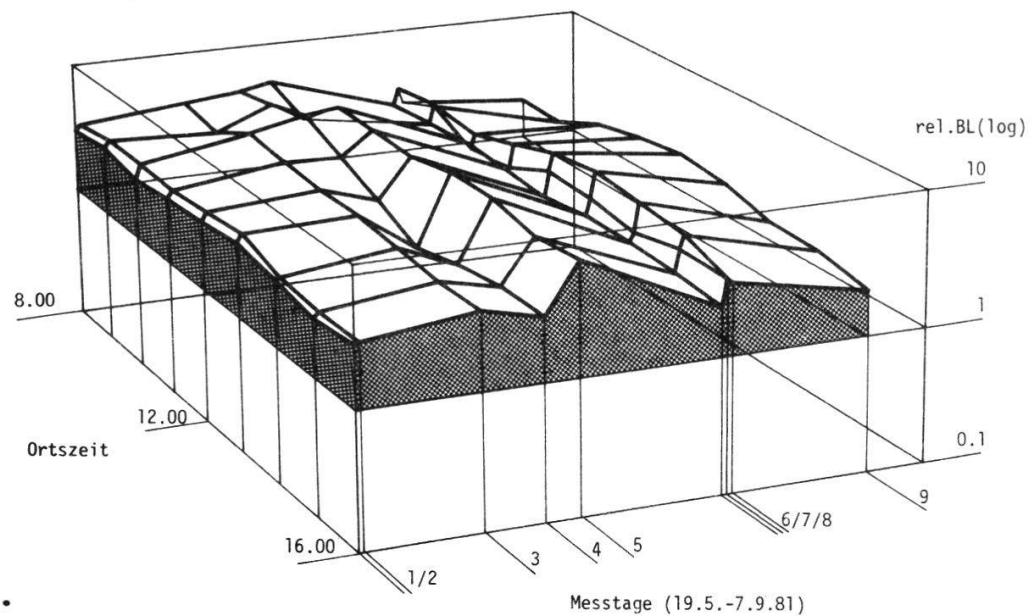


Abb. 18(e-h). Jahresgang der Messwerte aus den trockenen Flächen des 2. Messjahres 1981.

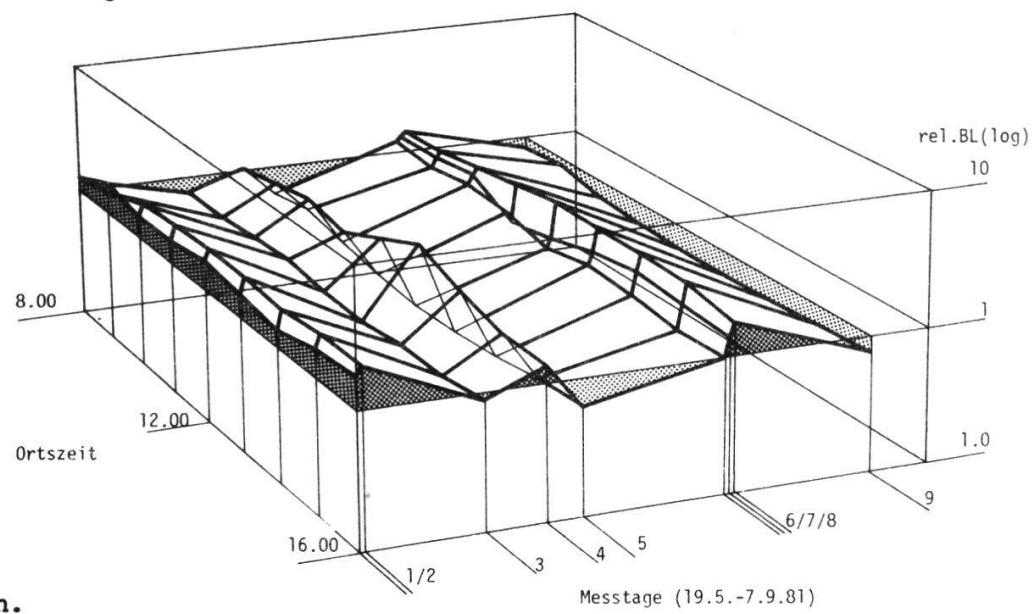
Fig. 18(e-h). Yearly course of different parameters in the dry plots.  
2nd measuring year, 1981.

Salvia pratensis



g.

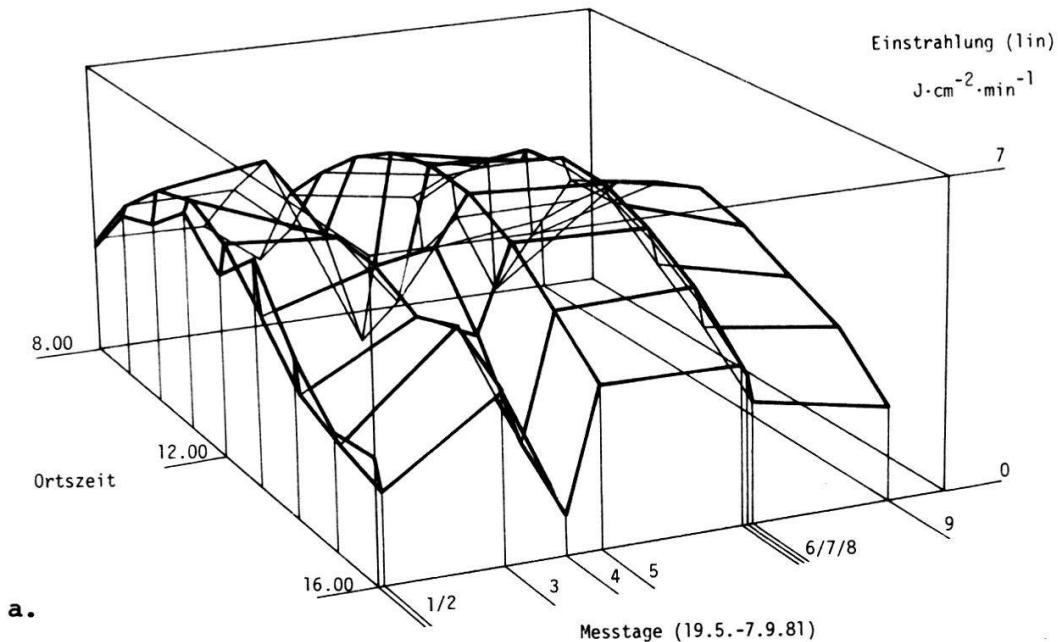
Plantago lanceolata



h.

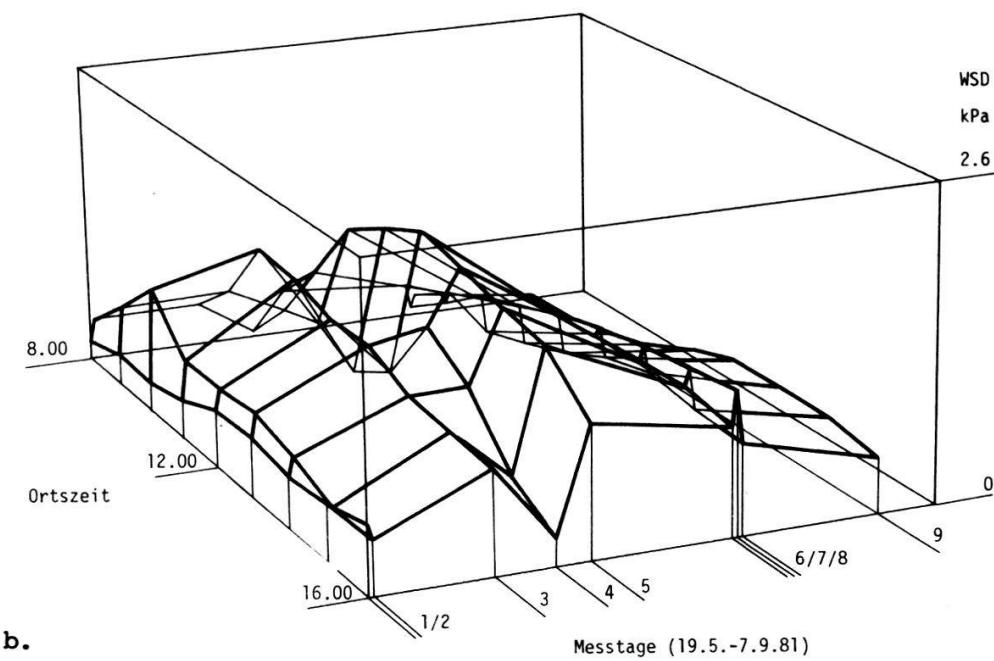
Relative Blattleitfähigkeit von - relative leaf conductance of  
e) Bromus erectus, f) Dactylis glomerata, g) Salvia pratensis, h) Plantago lanceolata.

Einstrahlung, 1981



a.

Wassersättigungsdefizit der Luft (WSD), nass, 1981



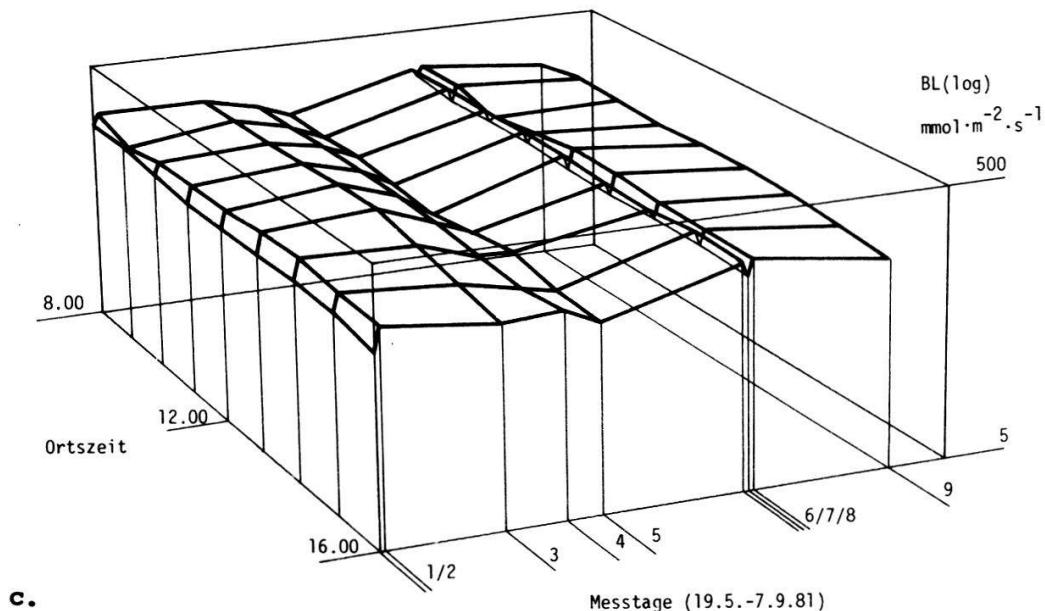
b.

Abb. 19(a-d). Jahresgang der Messwerte aus den nassen Flächen des 2. Messjahres.

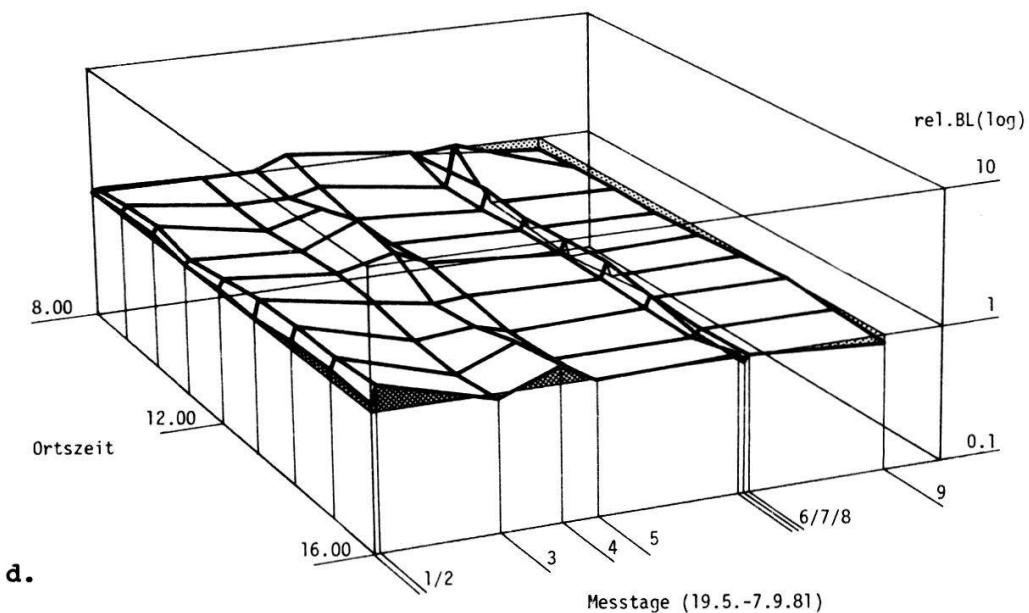
Fig. 19(a-d). Yearly course of different parameters in the moist plots. 2nd measuring year, 1981.

a) Einstrahlung - irradiation

Blattleitfähigkeit (BL), Mittelwerte der 5 Arten, nass, 1981

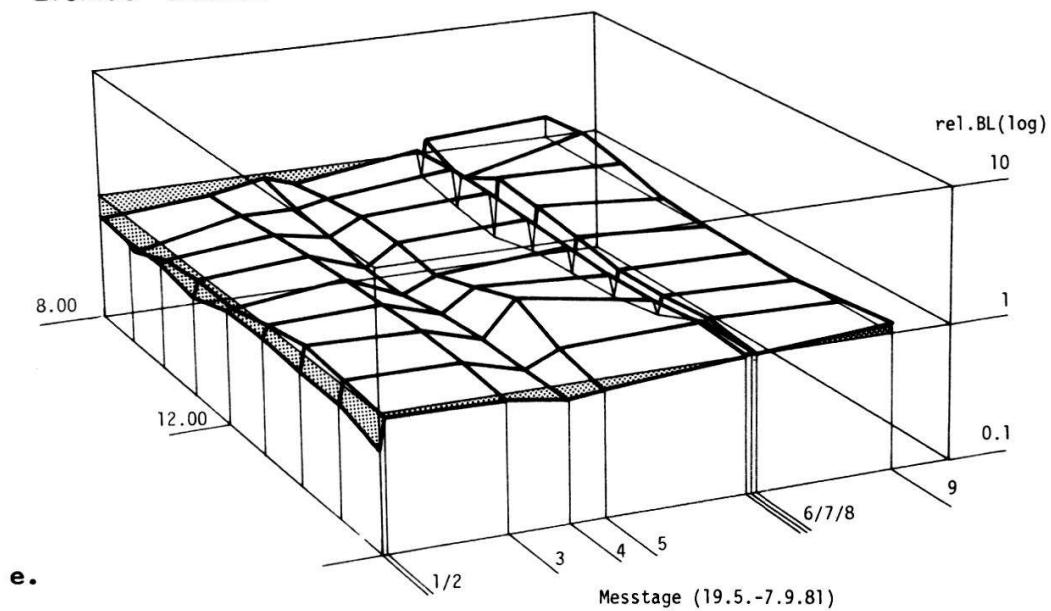


relative Blattleitfähigkeit (rel. BL), nass, 1981  
Taraxacum officinale



- b) Wassersättigungsdefizit der Luft (WSD<sub>L</sub>) - water saturation deficit of the air
- c) absolute Blattleitfähigkeit (Mittelwerte aller 5 Arten) - absolute leaf conductance (mean values of all 5 species)
- d) relative Blattleitfähigkeit von Taraxacum officinale - relative leaf conductance of Taraxacum officinale

relative Blattleitfähigkeit (rel. BL), nass, 1981  
*Bromus erectus*



*Dactylis glomerata*

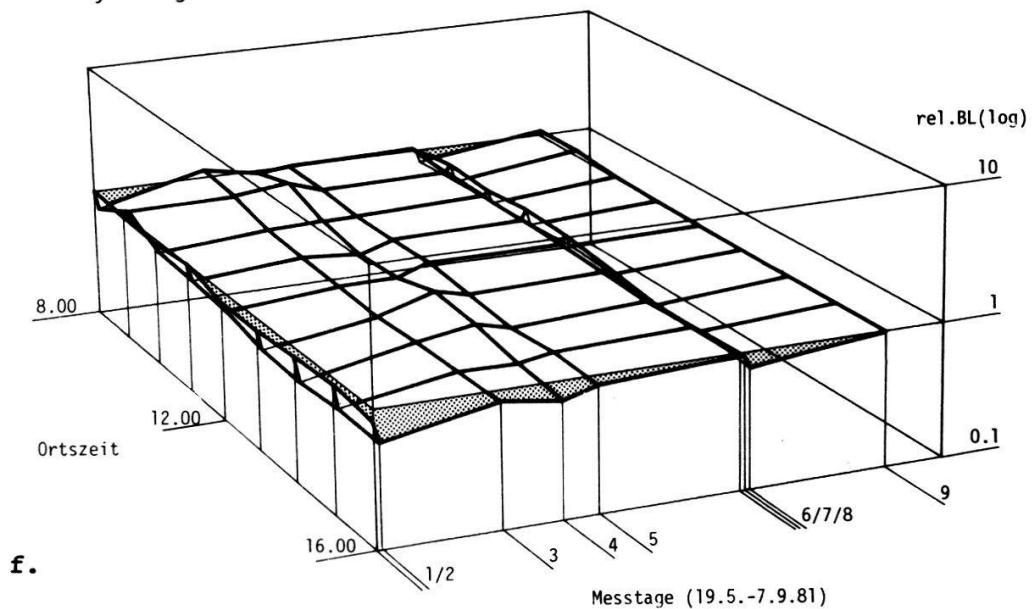
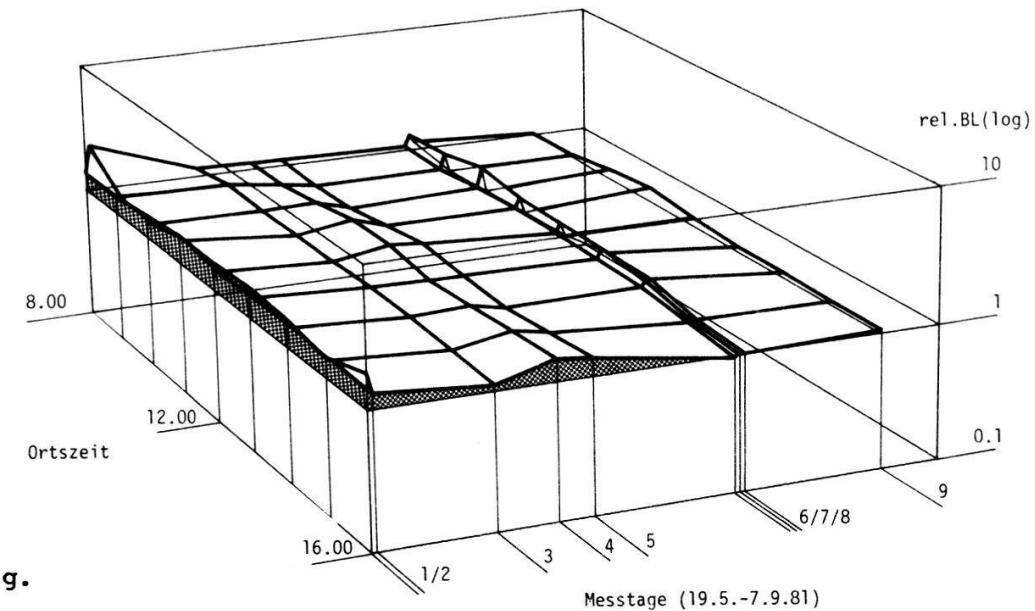


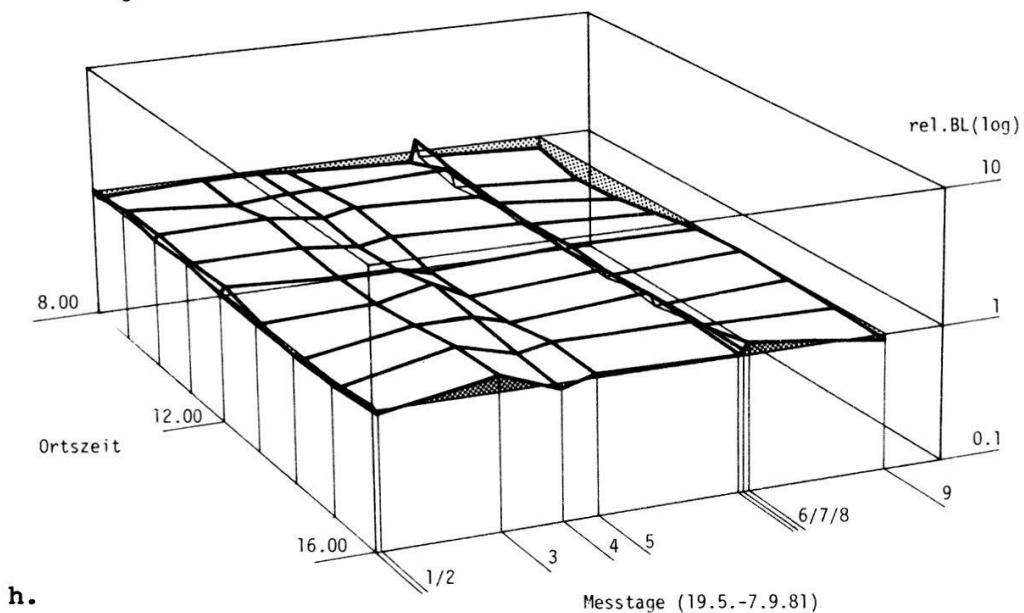
Abb. 19(e-h). Jahresgang der Messwerte aus den nassen Flächen des 2. Messjahres 1981.

Fig. 19(e-h). Yearly course of different parameters in the moist plots.  
2nd measuring year 1981.

Salvia pratensis



Plantago lanceolata



Relative Blattleitfähigkeit von - relative leaf conductance of  
e) Bromus erectus, f) Dactylis glomerata, g) Salvia pratensis, h) Plantago lanceolata.

ten Messjahr (1981) waren die Werte etwas höher; Dactylis glomerata erreichte hingegen die tiefsten Werte.

Vergleicht man die Jahresgänge der rel.BL mit jenen der **Einstrahlung**, so fällt 1980 eine ausgesprochene Ähnlichkeit auf (Abb. 16e). Im Jahr 1981 (Abb. 18e) ist diese Ähnlichkeit weniger deutlich.

Klar ersichtlich ist auch die Ähnlichkeit zwischen dem Jahresgang der rel. BL und dem des **Wassersättigungsdefizites der Luft** (WSD<sub>L</sub>) in beiden Messjahren. Im Gegensatz zur Einstrahlung nahm das WSD<sub>L</sub> vom 8. zum 9. Messtag zu. In diesem seltenen Fall, wo Licht und WSD<sub>L</sub> entgegengesetzte Veränderungen erfuhrten, folgte B. erectus im rel.BL-Jahresgang deutlich dem WSD<sub>L</sub> und nicht der Einstrahlung.

Nach dem **Schnitt** nahm die BL allgemein zu. Die Rolle, die B. erectus dabei spielte war in den beiden Messjahren unterschiedlich. Nach dem Schnitt erhöhte B. erectus 1980 die rel.BL (Zunahme der Werte vom 1. zum 2. Messtag); 1981 nahmen die entsprechenden Werte vom 5. zum 6. Messtag ab (Tage vor und nach der Mahd). B. erectus war 1980 wesentlich für die Zunahme der mittleren BL-Werte verantwortlich, 1981 nur unwesentlich, obwohl 1981 die absoluten BL-Werte dieser Art nach der Mahd zunahmen (Kap. 3.4.2.).

- Relative Blattleitfähigkeit (rel.BL) in den nassen Flächen  
In den nassen Flächen waren die rel.BL-Werte von B. erectus durchschnittlich. Die hohen rel.BL-Werte am 3. Messtag 1980, einem Tag mit leichter Bewölkung und tiefem WSD<sub>L</sub>, sind vor allem zu erwähnen. 1981 fallen die tiefen rel.BL-Werte des 1. und 7. Messtages - Tage mit hohem Xylemwasserpotential (tiefem Wasserstress, Abb. 11 und Anhang 5), aber unterschiedlichem WSD<sub>L</sub> - auf. Die Kurven der nassen Flächen sind schwer zu interpretieren, sie deuten aber an, dass sich die Strategie von Bromus erectus in den nassen Flächen von jener bei mangelnder Wasserversorgung unterscheidet.

### 3.5.2.3. Dactylis glomerata (Teilbilder f in den Abb. 16-19)

Relative Blattleitfähigkeit (rel.BL) in den trockenen Flächen  
Die rel.BL von Dactylis glomerata war in den trockenen Flächen allgemein tief, sie erreichte 1981 die tiefsten Werte aller untersuchten Arten.

Die rel.BL zeigte in den beiden Messjahren keine Abhängigkeit von der **Einstrahlung** (Abb. 16f, 18f).

Beim Vergleich der rel.BL mit dem WSD<sub>L</sub> fällt auf, dass 1980 der 2. und 5. Messtag die Tage mit dem höchsten WSD<sub>L</sub> und gleichzeitig tiefsten rel. BL waren. Hoher WSD<sub>L</sub> führte bei D. glomerata, im Gegensatz zu B. erectus, zu einem relativ starken Schliessen der Stomata und somit zu einer Verminderung des Anteils an der Bestandes-BL, was bei dieser, im Vergleich zu B. erectus, mesomorphen bis hygromorphen Art verständlich ist.

Nach dem **Schnitt** nahm 1980 die rel.BL ab. D. glomerata war somit unterdurchschnittlich an der Zunahme der BL-Mittelwerte nach dem Schnitt verantwortlich; 1981 nahm im entsprechenden Zeitraum, vom 5. zum 6. Messtag, die rel.BL stark zu. Somit war D. glomerata im zweiten Messjahr hauptverantwortlich für die allgemeine Zunahme der Blattleitfähigkeit nach dem Schnitt.

- Relative Blattleitfähigkeit (rel.BL) in den nassen Flächen  
In den nassen Flächen waren die tiefsten rel-BL-Werte in beiden Messjahren bei D. glomerata zu finden (Abb. 17f, 19f). Nicht nur im Jahresverlauf, sondern auch im Tagesverlauf stellen wir 1980 eine auffällige Ähnlichkeit der rel.BL-Kurven mit jenen der Einstrahlung fest. Am 3. Messtag, mit vergleichsweise starker Bewölkung am Vormittag und somit tiefen Einstrahlungs- und WSD<sub>L</sub>-Werten, erreichte auch die rel-BL von D. glomerata Tiefstwerte. Diese Übereinstimmung wurde auch 1981 festgestellt. Die Ähnlichkeit der Kurven mit WSD<sub>L</sub> (Abb. 17b, 19b) ist wegen der Ähnlichkeit von Einstrahlung und WSD<sub>L</sub> gut ersichtlich, aber nicht so deutlich, wie diejenige mit der Einstrahlung.

Eine deutliche Zunahme der rel.BL nach dem Schnitt erfolgte vom 1. zum 2. Messtag 1980, die übrigen Werte blieben etwa konstant.

#### 3.5.2.4. Salvia pratensis (Teilbilder g in den Abb. 16-19)

Relative Blattleitfähigkeit (rel.BL) in den trockenen Flächen  
Salvia pratensis zeichnete sich in den trockenen Flächen durch die ausnahmslos höchsten BL-Werte aller untersuchten Arten aus. Sie sanken nie auch nur annähernd auf durchschnittliche Werte ab.

Die drei Messtage mit eher geringer Einstrahlung (1., 3. und 5. Messtag 1980), führten zu sehr hohen rel.BL-Werten. Vom 6. zum 8. Messtag 1981 nahm die Einstrahlung ab, während im gleichen Zeitraum die rel.BL zunahm. Vor dem Schnitt, vom 1. zum 5. Messtag 1981, zeigte S. pratensis jedoch ein anderes Bild. Hier verliefen Einstrahlungs- und rel.BL-Veränderungen in gleicher Richtung.

Die eben besprochenen Tendenzen waren auch beim Vergleich der rel.BL mit den Jahresgängen des WSD<sub>L</sub> festzustellen. Veränderungen des WSD<sub>L</sub> im Jahresverlauf führten ausnahmslos zu einer entgegengesetzten Veränderung der rel.BL. Dasselbe konnte 1981 wiederum nur nach dem Schnitt festgestellt werden.

Die rel.BL-Werte nahmen 1980 und 1981 vom Tag vor dem Schnitt zum Tag nach dem Schnitt ab, obwohl die absoluten Werte im gleichen Zeitraum immer zunahmen. S. pratensis war somit nur zu einem geringen Teil für die Zunahme der BL nach dem Schnitt verantwortlich.

- Relative Blattleitfähigkeit (rel. BL) in den nassen Flächen  
In beiden Jahressägen aus den nassen Flächen war die rel.BL von S. pratensis ganz leicht überdurchschnittlich bis durchschnittlich, mit meist nur geringen Schwankungen. Der Jahressgang von 1980 gleicht demjenigen der trockenen Flächen in flacherer Form; 1981 konnte keine entsprechende Ähnlichkeit festgestellt werden.

#### 3.5.2.5. Plantago lanceolata (Teilbilder h in den Abb. 16-19)

- Relative Blattleitfähigkeit (rel.BL) in den trockenen Flächen  
Die Lage der rel.BL-Tagesgänge in den trockenen Flächen von 1980 und 1981 ist nicht einheitlich. Während sich die Werte 1980 im leicht bis deutlich überdurchschnittlichen Bereich halten, schwanken sie 1981 sehr stark zwischen deutlich über- und unterdurchschnittlich. Auf diesen Punkt wird in der Diskussion noch näher eingegangen.

Die rel. BL-Jahresgänge und die **Einstrahlung** weisen in beiden Messjahren gegenläufige Tendenzen auf.

Ein Vergleich der rel.-BL von 1980 mit dem **WSD<sub>L</sub>** zeigt ebenfalls gegenläufige Veränderungen. Das gleiche Verhalten können wir, mit wenigen Ausnahmen, wiederum im Jahr 1981 feststellen.

Der Einfluss des **Schnittes** auf die rel.BL war 1980 durchschnittlich; die Werte blieben vom 1. zum 2. Messtag konstant, 1981 überdurchschnittlich.

- Relative Blattleitfähigkeit (rel.BL) in den nassen Flächen  
In den nassen Flächen war die rel.BL in beiden Messjahren durchschnittlich. Die sehr geringen Schwankungen im Jahresverlauf lassen auch mögliche Ähnlichkeiten mit Klimadaten verflachen. Andeutungsweise kann man in beiden Jahren ähnliche Kurvenbilder wie die des **WSD<sub>L</sub>** ausmachen. **P. lanceolata** scheint sein Reaktionsvermögen auf Klimafaktoren im Vergleich zu den anderen Arten zu ändern, sobald die Wasserversorgung genügend ist.

### 3.5.2.6. Trifolium pratense (nur 1980 gemessen, Teilbilder d in den Abb. 16 und 17)

- Relative Blattleitfähigkeit (rel.BL) in den trockenen Flächen  
Die rel.BL in den trockenen Flächen veränderte sich im Jahreslauf nur wenig, die Werte lagen allgemein unter 1 und erreichten diesen Wert nur am 2. Messtag. Die Blattleitfähigkeit von T. pratense war somit am 2. Messtag durchschnittlich, an den übrigen Tagen unterdurchschnittlich. Dies deutet darauf hin, dass es T. pratense unter trockenen Bedingungen schlecht geht, so schlecht, dass er im folgenden Jahr nicht mehr untersucht werden konnte.

Der 2. Messtag mit dem höchsten rel.BL-Wert von T. pratense ist der Tag mit der höchsten **Einstrahlung** und dem höchsten **WSD<sub>L</sub>**. Wir können daraus schliessen, dass T. pratense seinen BL-Anteil im Bestand erhöht, wenn Einstrahlung und **WSD<sub>L</sub>** zunehmen.

Nach dem **Schnitt** vom 12. Juli 1980, also vom 1. zum 2. Messtag, können wir eine Zunahme der rel.BL feststellen. Nach dem Schnitt nahmen die Werte wieder ab. Die bereits bei den absoluten Werten erwähnte Tendenz, dass an den jungen Blättern nach dem Schnitt höhere Blattleitfähigkeiten gemessen wurden, als zuvor an den älteren, ist im Jahre 1980 in besonderem Masse auf das Verhalten von T. pratense zurückzuführen.

- Relative Blattleitfähigkeit (rel.BL) in den nassen Flächen  
In den nassen Flächen liegen die rel.BL-Werte von T. pratense, wie die der übrigen untersuchten Arten, näher beim Durchschnitt. Sie nehmen bei T. pratense im Laufe des Messjahres ab, d.h. sein Bestandesanteil an der Blattleitfähigkeit nimmt im Jahresverlauf ab. Die unter trockenen Bedingungen beobachteten Tendenzen bezüglich **WSD<sub>L</sub>** und Schnittzeitpunkt können unter nassen Bedingungen nicht mehr festgestellt werden, im Gegenteil, die hohen rel.BL-Werte (z.B. am 3. Messtag vormittags) traten zu einem Zeitpunkt auf, wo die Einstrahlung und der **WSD<sub>L</sub>** tiefe Werte erreichten.

3.5.2.7. Taraxacum officinale (nur 1981 gemessen, Teilbilder d in den Abb. 18 und 19)

- Relative Blattleitfähigkeit (rel.BL) in den trockenen Flächen  
Unter trockenen Bedingungen wichen die rel.BL-Werte von T. officinale nur ausnahmsweise merklich vom Wert 1 ab, d.h. die Blattleitfähigkeit war allgemein durchschnittlich.

An den Nachmittagen des 1. und 2. Messtages fiel die rel.BL ausnahmsweise deutlich unter 1. Es waren Tage mit abnehmender **Einstrahlung** (Nachmittagsbewölkung), verbunden mit einer entsprechenden Abnahme des  $WSD_L$ . Wie schon bei Trifolium pratense stellen wir auch hier fest, dass die rel.BL der Einstrahlung und dem  $WSD_L$  folgten.

- Relative Blattleitfähigkeit (rel.BL) in den nassen Flächen  
Unter nassen Bedingungen sind die Werte wiederum durchschnittlich, mit geringen Schwankungen. Die Korrelation mit der Einstrahlung und dem  $WSD_L$  war wiederum, ähnlich wie bei Trifolium pratense, eher negativ.

3.5.3. Relative Blattleitfähigkeit (rel.BL) zu verschiedenen Tageszeiten

Es lassen sich die folgenden verschiedenen Verhaltensweisen feststellen: Dactylis glomerata, Plantago lanceolata und Trifolium pratense haben weitgehend horizontale, also durchschnittliche Formen der BL-Tagesgänge. Taraxacum officinale zeigt horizontale bis leicht sinkende Kurven, d.h. die Art hielt ihren Anteil an der Bestandesleitfähigkeit konstant oder senkte ihn gegen Abend leicht. Salvia pratensis besitzt Tagesgänge mit leicht konvexer Form. S. pratensis schliesst die Stomata, wie bereits besprochen, über Mittag weniger als die anderen untersuchten Arten. Bei Bromus erectus sind die rel.BL-Tagesgänge uneinheitlich.

#### 4. DISKUSSION

##### 4.1. BEZIEHUNGEN ZWISCHEN KLIMA, WASSERHAUSHALT, PHOTOSYNTHESE UND MORPHOLOGIE DER UNTERSUCHTEN ARTEN

###### 4.1.1. Klimafaktoren, stomatäres Verhalten und Wasserhaushalt

###### 4.1.1.1. Einstrahlung und Wasserhaushalt

Von allen Umweltfaktoren, die auf die Pflanze einwirken, nimmt die Einstrahlung, als Energiequelle für die Photosynthese, eine Schlüsselrolle ein. RASCHKE (1979) beschreibt, dass Gräser und Kräuter grundsätzlich verschieden auf die Einstrahlung reagieren. Die hantelförmigen Schließzellen der Gräser reagieren extrem rasch, besonders auf blaues Licht. Selbst Intensitäten von einem Promille des Sättigungswertes können zu weitem Öffnen der Stomata und anschließendem Schließen und Einpendeln auf einem, der Strahlungsintensität angepassten Niveau führen. Diese zweiphasige Reaktion, mit vorübergehendem Überschreiten, gefolgt von oszillierendem Ausgleich, ist typisch für Gräser. Die nierenförmigen Schließzellen der Kräuter reagieren allgemein langsamer und ohne anfängliches Überschreiten. Bei Gräsern können die Stomata im Laborexperiment schon 7 Minuten nach dem Einschalten des Lichtes voll geöffnet sein. Bei Kräutern dauert diese Reaktion bis zu 40 Minuten.

Auf die Lichtempfindlichkeit von Dactylis glomerata wurde in Kap. 3.4.2. bereits eingegangen. D. glomerata reagierte, besonders bei schon teilweise geschlossenen Stomata rasch auf Veränderungen der Einstrahlung. An keiner anderen Art, auch nicht am zweiten untersuchten Gras Bromus erectus, konnte eine merkliche Abhängigkeit der Blattleitfähigkeit von der Einstrahlung festgestellt werden. Bei allen untersuchten Arten korrelierten die Veränderungen der Einstrahlung ziemlich gut mit denen der Blattleitfähigkeit, jedoch negativ mit den gleichsinnigen Schwankungen des Wassersättigungsdefizites der Luft (WSD<sub>L</sub>). Bei abnehmender Einstrahlung und gleichzeitiger Verminderung des WSD<sub>L</sub>, z.B. bei kurzer Bewölkung, heben sich die beiden antagonistischen Einflüsse meist auf und die Stomaweite verändert sich nicht merklich, wie am 1. Messtag 1980 und am 2. und 8. Messtag 1981; oder der Einfluss des WSD<sub>L</sub> überwiegt und die Stomata öffnen sich, wie am 1. Messtag 1981 (vgl. Anhänge 4 und 5).

Eine Verminderung der Blattleitfähigkeit bei abnehmender Einstrahlung ist nur dann sinnvoll, wenn die Lichtintensität unter den Photosynthesessättigungswert fällt. Über einem solchen Sättigungswert müsste die Blattleitfähigkeit so hoch wie möglich gehalten werden, unabhängig von der Intensität der Einstrahlung (schädigende, zu hohe Intensitäten ausgeschlossen). LARCHER (1980) gibt für die Sonnenkräuter Lichtsättigungswerte von 50-80 klx ( $2-3.5 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ ) an. In unseren Untersuchungen wurden diese Werte an Strahlungstagen zwischen 8 und 16 h überschritten, mit Ausnahme einiger Stunden am 1. Messtag 1980 und am 1., 2. und 8. Messtag 1981.

Die Resultate (Kap. 3.4. und 3.5) bestätigen die Erwartung, dass die Blattleitfähigkeit tagsüber nur gering durch Veränderungen der Einstrahlung beeinflusst wird.

#### 4.1.1.2. Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Wasserhaushalt

Das stomatäre Verhalten von Pflanzen kann in verschiedener Weise durch die Temperatur beeinflusst werden. Bis zu einem Wärmeoptimum, das bei mitteleuropäischen Sonnenkräutern bei ca.  $30^{\circ}\text{C}$  liegt, nimmt die Blattleitfähigkeit mit zunehmender Temperatur zu; darüber nimmt sie wieder ab, bis die Stomata, spätestens bei  $50^{\circ}\text{C}$ , vollständig geschlossen sind (vgl. JARVIS 1976, LANGE et al. 1969, SCHULZE et al. 1973 und HALL et al. 1976). Sind die Stomata unter extremen Bedingungen (d.h. hohe Temperaturen und geringe Wassernachlieferung aus dem Boden) geschlossen, so kann die cuticuläre Transpiration grösser werden als die stomatäre. PISEK et al. (1973) untersuchten den Wasserhaushalt an *Lamium galeobolon* und fanden bei Temperaturen um  $22^{\circ}\text{C}$  cuticuläre Blattleitfähigkeiten von umgerechnet ca.  $6.8 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . In der gleichen Größenordnung liegen minimale BL-Werte der hier untersuchten Arten. In Ausnahmefällen dürfte deshalb auch für die hier besprochenen Arten, trotz der allgemein xeromorphen Blätter, die cuticuläre Transpiration eine Rolle spielen.

Bei hohen Temperaturen kann es für die Pflanzen wichtig werden, die Blattemperturen auf einem, für die Photosynthese optimalen Wert zu halten, d.h., Uebertemperaturen zu vermeiden (vgl. Kap. 4.1.3.). Eine Abkühlung der Blätter kann beispielsweise durch eine Erhöhung der Transpiration erreicht werden oder durch kleine, geteilte Blattformen, die den Wärmeaustausch mit der Umgebungsluft verbessern. Die Gräser unserer Untersuchungen zeigten zwar im Vergleich zu den anderen Arten sehr tiefe BL-Werte, d.h., die Transpirationskühlung war nicht sehr wirksam, ihre schmale Blattform führte jedoch zu einer Verbesserung des Konvektionsstromes, was einen guten morphologischen Ausgleich für diesen physiologischen Mangel darstellt.

Nicht nur auf Einstrahlungs- und Temperaturveränderungen, sondern auch auf Veränderungen der Luftfeuchtigkeit, können die Stomata sehr empfindlich reagieren. Untersuchungen an isolierten Epidermisteilen deckten direkte Einflüsse der Luftfeuchtigkeit auf das stomatäre Verhalten auf (LANGE et al. 1971). Wurde feuchte Luft über die Stomata geblasen, so öffneten sie sich; war die Luft trocken, so schlossen sie sich wieder. Die Schliesszeit variierte dabei stark von Art zu Art. Dies ist nicht eine einfache Feedback-Reaktion, gesteuert durch Turgorveränderungen, sondern eine sehr empfindliche und effiziente Feedforward-Reaktion. Durch diese Regelung können sich die Schliesszellen der Stomata sogar soweit erholen, dass sie in trockener Luft mehr Wasser enthalten als in feuchter (RASCHKE 1979). Eine ähnliche Reaktion der Ueberkompensation beobachteten SCHULZE et al. (1973) an Aprikosenblättern.

Temperaturzunahmen bis zu ca.  $30^{\circ}\text{C}$  haben allgemein eine Zunahme der Blattleitfähigkeit, WSD<sub>L</sub>-Zunahmen allgemein eine Abnahme der Blattleitfähigkeit zur Folge. Die Temperatur wirkt sich aber, wie oben erwähnt, nicht nur direkt auf das Pflanzenverhalten aus. Eine Temperaturzunahme führt auch immer zu einer Vergrösserung des WSD<sub>L</sub> und dadurch indirekt zum Schliessen der Stomata. Deshalb ist es sehr schwierig (vgl. Kap. 3.4. und 3.5.), Reaktionen der Stomata auf den Einfluss einzelner Klimafaktoren zurückzuführen. Nur in drei Fällen war der Einfluss der Temperatur deutlich: Bromus erectus und Salvia pratensis erhöhten in den trockenen Flächen ihre rel. BL-Werte mit zunehmender Temperatur, Dactylis glomerata erniedrigte die Blattleitfähigkeit unter diesen Bedingungen.

#### 4.1.2. Stomatäres Verhalten und Xylemwasserpotential

Übersteigt der evaporative Wasserverlust einer Pflanze die Wassernachlieferung aus dem Boden, so entsteht ein Ungleichgewicht, das sich physiologisch in einer Absenkung des Xylemwasserpotentials manifestiert. Um dieses Wasserbilanz-Ungleichgewicht auszugleichen bleibt der Pflanze kurzfristig nur eine Möglichkeit: sie muss die Stomata schliessen. Im allgemeinen nimmt die Blattleitfähigkeit mit abnehmendem Xylemwasserpotential ab. COHEN und COHEN (1983) stellten an Citrusbäumen signifikante Korrelationen zwischen der Blattleitfähigkeit und dem Xylemwasserpotential fest. Die durchschnittlichen XWP-Werte hängen außerdem vom phänologischen Zustand und vom Alter der Pflanze ab. Im Jahresverlauf nehmen die XWP-Werte allgemein ab (HICKMAN 1970).

Bei tiefem Xylemwasserpotential ist die Verfügbarkeit des Wassers im Zellplasma eingeschränkt. Je nach Empfindlichkeit der Pflanze wird dadurch die Photosyntheseleistung vermindert. Dennoch kann die Strategie einer Pflanze nicht darin bestehen, Xylemwasserstress ganz zu vermeiden, denn negative Xylemwasserpotentiale in den Wurzeln sind die treibenden Kräfte für die Wasseraufnahme aus dem Boden. Erfolgreich wäre somit eine Strategie, die die Xylemaugspannung nur soweit erhöht, bis die Wasseraufnahme in genügendem Umfang gewährleistet ist, wobei die biochemischen Prozesse in den Zellen noch nicht merklich beeinträchtigt werden.

Bei verschiedenen Pflanzen wurden XWP-Schwellenwerte ermittelt, bei deren Unterschreiten eine ausgeprägte stomatäre Reaktion eintritt. RASCHKE (1979) stellte fest, dass steady-state Öffnungen der Stomata erstaunlich unempfindlich auf Veränderungen im Wassergehalt von Pflanze und Atmosphäre sind, bis bei einem Schwellenwert ein rascher Stomaschluss eintritt. Wurde an Mais eine Saugspannung von -1.6 MPa unterschritten, so begann die Öffnungsweite der Stomata sehr schnell abzunehmen. Die Stomata waren bereits bei einer Saugspannung von -1.8 MPa vollständig geschlossen (COWAN 1977a). Eine etwas langsamere Reaktion im Bereich von -1.1 bis -1.6 MPa ermittelte der gleiche Autor an Sonnenblumen.

LARCHER (1980) gibt eine Übersicht über XWP-Werte für beginnende Stomaverengungen: sie liegen bei krautigen Nutzpflanzen (Dicotyledonen) zwischen -0.6 und -1.0 MPa, bei Getreide und Futtergräsern zwischen -0.6 und -0.2 MPa. Das Erreichen des vollständigen Schlusses der Stomata kann über weite Bereiche variieren: bei krautigen Nutzpflanzen von -1.0 bis -2.0 MPa, bei Getreide und Futtergräsern von -1.0 bis -5.0 MPa. Wie die durchschnittlichen XWP-Werte, so sind auch diese Schwellenwerte keine konstanten Größen einzelner Arten, sondern können sich im Jahresverlauf beträchtlich verändern. Citrusbäume, die nicht unter Wasserstress litten, besaßen XWP-Schwellenwerte von ca. -2.0 bis -2.2 MPa. Bei gestressten Bäumen war diese Schwelle bedeutend niedriger. Die von FORNAL-LAZ (1982) beobachtete Absenkung des XWP-Schwellenwertes an Dactylis glomerata (vom ersten zum zweiten Aufwuchs) von -2.2 auf -2.5 MPa, kann als Adaptation im Verlauf des Sommers betrachtet werden.

Schwellenwerte und minimale XWP-Werte an den hier untersuchten Arten sind in Tab. 8 zusammengestellt. Die Arten mit tiefen XWP-Werten besitzen auch eher tiefe Schwellenwerte und umgekehrt. Bei Bromus erectus konnten keine Schwellenwerte festgestellt werden (vgl. Kap. 3.4.). Wahrscheinlich liegen sie tiefer als -3.0 MPa. Auch Salvia pratensis erreichte die Reaktionsschwelle nicht. Die Versuchsbedingungen waren mög-

licherweise für diese zwei Arten noch zu wenig extrem. Es ist aber bemerkenswert, dass sich hier zwei Arten, mit offensichtlich ganz entgegengesetzten Wasserhaushaltsstrategien, in den Untersuchungsflächen sehr gut behaupten konnten.

Obwohl Dactylis glomerata höhere Wasserverluste ertragen kann als Bromus erectus (vgl. BORNKAMM 1958), geht aus verschiedenen Beobachtungen klar hervor, dass bei D. glomerata die physiologischen Prozesse durch den hohen Wasserstress stärker beeinträchtigt wurden als bei Bromus erectus. Blätter von D. glomerata, die unter Wasserstress standen, machten durchwegs einen welken Eindruck, während bei B. erectus nur die eingerollten Blattränder erkennen liessen, dass die Pflanze unter Wasserstress stand. Grösse der Pflanzen, Deckungsgrad und Resultate der Biomasseuntersuchungen (vgl. Kap. 3.1.) zeigen, dass sich D. glomerata in den trockenen Flächen nur knapp behaupten konnte. Die kümmerlichen Exemplare warteten in "Lauerstellung" (vgl. Kap. 4.2.2.) bessere Zeiten ab, während gleichzeitig die Dominanz von Bromus erectus zunahm.

#### 4.1.3. Stomatäres Verhalten und Photosynthese

Ueber den Einfluss von Wasserhaushalt und Stomaverhalten auf die Photosyntheseleistung der Pflanzen besteht eine umfangreiche Literatur (z.B. GLOSER 1977, GIGON 1979, KÖRNER et al. 1979, LANGE et al. 1969, 1975, RASCHKE 1979, SCHULZE 1972, TURNER 1974, sowie eine Zusammenfassung in LARCHER 1980).

Im Gegensatz zum Wasserdampf kann  $\text{CO}_2$  praktisch nicht durch die Cuticula dringen. Die stomatäre Leitfähigkeit ist deshalb ein entscheidendes, regulierbares Hindernis bei der  $\text{CO}_2$ -Aufnahme durch die Pflanze. Die Diffusionsbedingungen für  $\text{CO}_2$  sind jedoch sehr verschieden von denen für Wasserdampf ( $\text{BL}(\text{CO}_2) = 0.64 \text{ BL}(\text{H}_2\text{O})$ , LARCHER 1980). Entsprechend ist auch die maximale Blattleitfähigkeit geringer für  $\text{CO}_2$  als für  $\text{H}_2\text{O}$ . Unabhängig von dieser niedrigen Blattleitfähigkeit ist auch der Konzentrationsunterschied für  $\text{CO}_2$  von der Aussenluft zum Mesophyll wesentlich geringer, so dass bei gleicher Oeffnungsweite der Stomata die  $\text{CO}_2$ -Diffusion durch die Stomata von der Wasserdiffusion etwa um den Faktor 200 übertrroffen wird. Wegen diesen ungünstigen Diffusionsbedingungen für  $\text{CO}_2$  tritt an  $\text{C}_3$ -Pflanzen unter natürlichen Bedingungen praktisch nie  $\text{CO}_2$ -Sättigung auf. Für eine maximale Photosyntheseleistung müssten demnach die Stomata so lange wie möglich so weit wie möglich geöffnet sein. Wasserverluste sind somit während der photosynthetisch aktiven Zeit nicht vermeidbar, was zur Folge hat, dass Pflanzen während der Vegetationsperiode im Durchschnitt mit einem Wasserdurchfluss von ca. 500-1000 l Wasser/kg erzeugter Trockensubstanz rechnen müssen (LARCHER 1980). Dieser Wasserdurchsatz ist um Grössenordnungen grösser als die Wassermenge, die für physiologische Prozesse in den Zellen benötigt wird. Der dadurch erzeugte Wasserstrom durch die Pflanze ist jedoch nicht nur ein notwendiges Uebel, mit diesem Wasser werden auch Nährstoffe aus dem Boden aufgenommen, was vor allem auf den hier untersuchten, nährstoffarmen Halbtrockenwiesen von Bedeutung ist.

Zur stomatären Blattleitfähigkeit von  $\text{CO}_2$  sind noch die Grenzschicht- und die sogenannte Mesophyll-Leitfähigkeit in Serie geschaltet. Die Grenzschichtleitfähigkeit ist im allgemeinen recht gross, nimmt mit zunehmender Windgeschwindigkeit zu und wird auch von der Blattform be-

einflusst. Sie konnte aus methodischen Gründen hier nicht berücksichtigt werden.

Oeffnen sich die Stomata stark, so kann die stomatäre Blattleitfähigkeit die Werte der Mesophyll-Leitfähigkeit übertreffen, nach KÖRNER et al. (1979) bis um den Faktor 6, nach GIGON (1979) bis um den Faktor 3. Das führt dazu, dass der  $\text{CO}_2$ -Einstrom in die Blätter bei sehr hoher stomatärer Blattleitfähigkeit vor allem durch die Mesophyll-Leitfähigkeit eingeschränkt wird, was bewirkt, dass bei zunehmender Oeffnungsweite der Stomata der  $\text{CO}_2$ -Einstrom ins Blatt langsamer zunimmt, als der gleichzeitige Wasserverlust. Deshalb erhöht sich bei zunehmender Blattleitfähigkeit der Transpirationskoeffizient (Transpiration/Assimilation). Der optimale Kompromiss zwischen maximaler Photosynthese und minimalem Wasserverbrauch liegt deshalb bei teilweise geschlossenen Stomata. Gerade in diesem Bereich reagieren die Stomata der Pflanzen jedoch allgemein sehr empfindlich auf Wasser- und Witterungsbedingungen (vgl. Kap. 3.4.2. und 3.5.2.) und beeinflussen dadurch die  $\text{CO}_2$ -Aufnahme und den Transpirationskoeffizienten stark. Dies bedeutet, dass die stomatäre Blattleitfähigkeit in den meisten Tagesstunden nicht nur ein wichtiger Parameter im Wasserhaushalt ist, sondern auch für den  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel und somit für das Leben der Pflanze allgemein.

#### 4.1.4. Wasserhaushalt und Morphologie

Alle untersuchten Arten sind ausdauernde Hemikryptophyten und mehr oder weniger polymorph (siehe Kap. 2.2.2.).

##### 4.1.4.1. Bromus erectus

B. erectus ist ein ausdauerndes Gras, das dichte Horste und bisweilen auch unterirdische Ausläufer bildet. Das Wurzelsystem erschliesst den Boden sehr gleichmässig und feinmaschig. Zur Wasserversorgung können damit Bereiche von bis zu 1.50 m Durchmesser und ohne weiteres Tiefen bis zu 1 m erschlossen werden (BORNKAMM 1958, ELLENBERG 1980, KURMANN 1979, KUTSCHERA et al. 1982). WITTE (1929) konnte auf gelockerten und gedüngten Versuchsflächen in knapp 2.30 m Tiefe noch Wurzeln von Bromus inermis (ein wärmeliebendes, eher ruderales Gras) nachweisen. Wahrscheinlich wurzelt auf unseren Flächen auch Bromus erectus tiefer als 1 m. Die Konkurrenzkraft von B. erectus ist nicht zuletzt auf dieses ausserordentliche Wurzelwerk zurückzuführen.

Die Blätter von Bromus erectus sind schmal, selten breiter als 4 mm. Die Zahl der Stomata ist eher gering und, wie für Gräser typisch, auf der Blattoberseite etwas grösser als auf der -unterseite (Tab. 7). Sehr hohe Transpirationswerte, wie sie in den nassen Flächen vorkamen, sind praktisch nur auf die Veränderung der Blattleitfähigkeit auf der Blattoberseite zurückzuführen. Bei Trockenheit werden die Blätter zur Oberseite hin eingerollt, wodurch die Transpiration eingeschränkt wird. Aus diesem Grunde dürften unter extremen Bedingungen die minimalen Transpirationswerte von B. erectus unter den berechneten Werten liegen (vgl. Kap. 3.4.2.). Der Erfolg dieser Verhaltensweise liegt wahrscheinlich darin, dass die Transpiration stärker erniedrigt wird als die Photosynthese.

Auf den Vorteil der Horst-Wuchsform für das Bestandesklima wurde von verschiedenen Autoren hingewiesen, COWAN (1977a) weist in diesem Zusam-

menhang noch auf einen weiteren Vorteil hin: die Triebe des Horstes gehören zum gleichen Klon, d.h. sie sind erbgleich und besitzen somit identische Verhaltensmuster für die Stomabewegungen. Bei wechselnden Klimabedingungen werden die Stomata im Horst mehr oder weniger synchron bewegt (Kap. 4.2.1.), so dass hohe Blattleitfähigkeiten in allen Blättern gleichzeitig auftreten, das Wassersättigungsdefizit der Luft im Horst mit den Stomabewegungen schwankt und dadurch die Transpiration vermindert wird.

#### 4.1.4.2. Dactylis glomerata

D. glomerata bildet Horste oder dichte Rasen. Das Wurzelsystem ist ähnlich wie bei B. erectus, fein verzweigt, sehr engmaschig und erreicht oft Tiefen über 0,90 m. KUTSCHERA et al. (1982) zitieren Autoren, die Wurzeln von D. glomerata bis in 2.60 m Tiefe verfolgen konnten. Horizontal wird ein Bereich bis zu 1.20 m Durchmesser durchwurzelt, etwas weniger als bei B. erectus. Auch D. glomerata kann mit einem dichten, feinen Wurzelwerk, ähnlich wie B. erectus, die Strategie des tiefen Xylemwasserpotentials anwenden und schwer verwertbares Wasser aufnehmen (siehe Kap. 3.4.). D. glomerata ist morphologisch sehr anpassungsfähig. ASHEN-DEN (1978) konnte bei Untersuchungen der Cuticula feststellen, dass die Wachsschicht auf den Blättern in trockenen Standorten wesentlich dicker war als in nassen. Die Zahl der Stomata und ihre Verteilung auf den beiden Blattseiten sind ähnlich wie bei B. erectus. Bei starker Trockenheit wendet D. glomerata eine ähnliche Strategie an wie B. erectus, sie rollt die Blätter nicht ein, sondern klappt sie nach oben zusammen. Die Blätter von D. glomerata sind im Gegensatz zu jenen von B. erectus eher mesomorph bis hygromorph und welken bei Trockenheit rasch. Infolge dieser Turgorverluste verlangsamt sich das Wachstum und die oberirdische Biomasse bleibt auf den trockenen Flächen gering (vgl. Abb. 5). Bessern sich die Wasserverhältnisse, so kann sich D. glomerata rasch erholen und baut wieder grössere Horste auf, wie nach dem Entfernen der Regendächer im Feld festgestellt wurde. Unter ungünstigen Bedingungen verharrt D. glomerata, ähnlich wie Taraxacum officinale, in einer Art Lauerstellung und wartet bessere Zeiten ab.

LEUTERT (1983a) stellte diese Strategie der Lauerstellung bei D. glomerata auch in Bezug auf den Nährstoffhaushalt fest. In seinen Untersuchungsflächen waren regelmässig verteilt kleine Horste von D. glomerata zu finden. In der unmittelbaren Umgebung von Feldmauskolonien gediehen die Horste infolge der zusätzlichen Düngung durch die Tiere besser und die Horste waren, von weitem sichtbar, saftiggrün und höher als die Vegetation der Umgebung. Auf verlassenen Kolonien und Wechseln nahm die Horstgrösse mit der Zeit ab und die Pflanzen "lauerten" wieder auf bessere Zeiten.

#### 4.1.4.3. Salvia pratensis

S. pratensis ist eine ausdauernde Pflanze, mit kurzem Rhizom und einer grundständigen, ziemlich flach über dem Boden ausgebreiteten Blattrosette. ELLENBERG (1980) gibt an, dass S. pratensis tiefer als 0.80 m wurzelt und bezeichnet sie als ausgeprägten Tiefwurzler.

Die Stomata sind bei S. pratensis in leicht runzelige Vertiefungen der Blätter eingelassen. Sie sind besonders an der Blattoberseite um feine Blattnerven herum sehr zahlreich, sonst aber spärlich verteilt (siehe

Tab. 7). Wie bei den anderen Kräutern liegen die Stomata vor allem auf der Blattunterseite. Der Wasserhaushalt wird durch Veränderungen der Blattleitfähigkeit auf der Blattunterseite geregelt. Die Blätter schmiegen sich bei Trockenheit eng an die Bodenoberfläche an. Aehnlich wie bei den Gräsern ergibt sich daraus ein zusätzlicher Schutz der wasserhaus-haltregulierenden Blattseite.

Morphologie und Verhalten von S. pratensis sind aus zwei Gründen besonders raffiniert:

- die transpirierende Blattunterseite wird nicht nur geschützt, sondern profitiert zusätzlich vom Wasserdampf, der aus dem Boden verdunstet und somit die Luftfeuchtigkeit an der Blattunterseite erhöht.
- durch die Bodenatmung wird  $\text{CO}_2$  freigesetzt und an die Atmosphäre abgegeben. Dieses  $\text{CO}_2$  kann von den flach auf dem Boden liegenden Blättern aufgenommen und für die Photosynthese verwendet werden.

Aus diesen Gründen sind die Transpirationswerte von S. pratensis unter natürlichen Bedingungen tiefer als berechnet (vgl. 3.4.2.).

Um die Wirksamkeit morphologischer Anpassungsmechanismen auf die Verminderung von Wasserverlusten zu überprüfen, müssen in Zukunft neben Porometermessungen auch Transpirationsmessungen an Blättern in natürlicher Lage (z.B. mit Hilfe von Transpirationswaagen) durchgeführt werden. Unter Annahme einer reduzierten Transpiration ist verständlich, weshalb S. pratensis in trockenen Flächen an keinem Messtag XWP-Werte unter -2.5 MPa erreichte.

Im Ganzen gesehen ist die Wasserhaushaltsstrategie von Salvia pratensis äußerst wirksam. ELLENBERG (1980) schreibt, dass Bromus erectus und andere Gräser nach starker Trockenheit abstarben und "Tiefwurzler, wie Salvia pratensis.... neben den zu Stroh gebleichten Gräsern völlig grün" blieben. Neben dieser guten Wasserversorgung und Ausnutzung besitzt S. pratensis auch eine passende Vermehrungsstrategie. ZOLLER (1954) beschreibt aus Beobachtungen in Dauco-Salvio-Mesobrometen, dass in trockenen Jahren Lücken mit ausgebrannten Bromus erectus-Horsten von jungen Blattrosetten von Salvia pratensis besiedelt wurden.

#### 4.1.4.4. Plantago lanceolata

Die Blätter dieser ausdauernden Pflanze sind alle in einer grundständigen Blattrosette angeordnet, praktisch senkrecht aufgestellt und unbehaart. P. lanceolata wurzelt nicht besonders tief, KUTSCHERA (1960) zitiert Arbeiten aus England, die maximale Wurzeltiefen bis 0.23 m, solche aus Deutschland, die Tiefen bis 0.60 m beschreiben. Die oberen Bodenschichten werden im allgemeinen ziemlich regelmässig durchwurzelt, jedoch nicht so feinmaschig, wie bei B. erectus und D. glomerata. Im horizontalen Bereich erschliesst die Pflanze etwa 0.5 m im Durchmesser.

Plantago lanceolata besitzt sehr viele, regelmässig auf der Blattober- und -unterseite verteilte Stomata. Die Blattoberseite transpiriert etwas mehr als die Blattunterseite (siehe Tab. 7). Nach der Korrektur der errechneten Transpirationswerte von S. pratensis nach unten, dürfte nun P. lanceolata, verglichen mit den anderen untersuchten Arten, die höchsten effektiven Transpirationswerte erreichen.

#### 4.1.4.5. Trifolium pratense

T. pratense ist die einzige Art mit weitverzweigtem Spross und Blättern in allen Vegetationsschichten. T. pratense wurzelt hauptsächlich in den oberen Bodenschichten, besonders intensiv in den obersten 0.10 m. Die Primärwurzel ist pfahlförmig, kräftige Seitenwurzeln erreichen an der Bodenoberfläche bis zu 0.80 m Durchmesser und stossen allgemein nur wenig in die Tiefe vor (KUTSCHERA 1960). Die Wurzeln bilden ein lockeres System, verästeln sich aber nie so fein und durchdringen den Boden nie so intensiv wie die der Gräser.

Die eher kleinen Blätter sind beidseitig leicht behaart, erreichen durchschnittlich die mittlere Höhe des Bestandes und waren in unseren Untersuchungen immer ungefaltet. Die nicht sehr zahlreichen Stomata sind an der Blattoberseite etwas häufiger als auf der -Unterseite, in den trockenen Flächen sind jedoch diejenigen der Blattunterseite etwas weiter geöffnet als die der Blattoberseite, so dass beide Blattseiten etwa die gleiche Blattleitfähigkeit aufweisen. Unter nassen Bedingungen öffnen sich vor allem die Stomata auf der Blattunterseite und zwar so weit, bis dort der BL-Wert etwa das Doppelte der Blattoberseite erreicht. Die deutlichen BL-Unterschiede zwischen den trockenen und nassen Flächen sind somit besonders auf das Öffnen und Schliessen der Stomata der Blattunterseite zurückzuführen. Trotz den in Kap. 3.5.3. dargelegten Regelmechanismen des Wasserhaushaltes überlebte T. pratense auf den trockenen Flächen nicht und war im zweiten Messjahr nur noch mit einzelnen, verkümmerten, nicht messbaren Individuen vertreten.

#### 4.1.4.6. Taraxacum officinale

Im untersuchten Bestand waren die rosettenförmig angeordneten Blätter von T. officinale leicht geteilt und im allgemeinen steil aufgestellt. Die Pflanze kann mit ihren Pfahlwurzeln Tiefen bis gegen 2 m erreichen (KUTSCHERA 1960), besitzt aber dünne und kurze Seitenwurzeln, die im Oberboden einen Bereich von nur etwa 0.40 m Durchmesser locker erschliessen. In der Tiefe nimmt die Zahl der Seitenwurzeln rasch ab.

Die Stomata sind klein und an der Blattunterseite etwa doppelt so zahlreich wie an der Oberseite (Tab. 7). Die Transpiration findet hauptsächlich auf der Blattunterseite statt. T. officinale transpiriert vor allem an der kühleren, sonnenabgewandten Blattseite, was die Wasserverluste vermindert. Obwohl die tiefreichenden Wurzeln eine gute Wasserversorgung ermöglichen, war die Blattleitfähigkeit von T. officinale eher durchschnittlich bis tief, sogar bei geringem Xylemwasserstress. Die Pflanze litt unter trockenen Bedingungen stark; die Individuen waren klein, die Blätter schlaff, rot gefärbt und der Biomasseanteil im Bestand sank von 4% auf etwa 2%. Dennoch überdauerte T. officinale als Kümmerpflanze drei Jahre unter den extremen Versuchsbedingungen.

#### 4.1.4.7. Zusammenfassende Betrachtungen

Die Untersuchungen zeigen einmal mehr, dass der Wasserhaushalt der verschiedenen Pflanzenarten nur verstanden werden kann, wenn nicht nur die Oekophysiologie sondern auch die Morphologie und die Bestandesstruktur mit berücksichtigt werden. Besonders eindrücklich hat dies KÖRNER (1975) anhand alpiner Zwergstrauchheiden dargelegt: "Calluna kompensiert ihre offene Wuchsform durch Spaltenreaktionen - also physiologisch: Loiseleuria"

ria bewältigt ihren Standort durch die Bildung dichter Teppiche, die durch hohen Bestandeswiderstand ein vom Wind weniger beeinflusstes, ausgeglichenes Bestandesklima erzeugen."

Auch in den Trespen-Halbtrockenrasen gibt es keine Patentlösung: jede Art bewältigt die Standortsbedingungen auf ihre eigene Art.

Bromus erectus schafft sich durch die dichten Horste ein günstiges Mikroklima und reguliert den Wasserhaushalt zusätzlich durch einen empfindlichen stomatären Mechanismus.

Dactylis glomerata reguliert die Stomata ausserordentlich fein, verkleinert ausserdem die oberirdische Biomasse und überdauert ungünstige Bedingungen in "Lauerstellung".

Salvia pratensis kombiniert ein tiefes Wurzelwerk und gute Wasserversorgung mit einer Verminderung der Transpiration durch Anschmiegen der Blätter an die Bodenoberfläche.

Plantago lanceolata schützt die Stomata nicht durch eine besondere Morphologie, hat jedoch eine sehr wirkungsvolle stomatäre Regulationsfähigkeit und kann sich im Bestand sehr gut halten.

Trifolium pratense, ein ausgesprochener Flachwurzler, reduziert Blattleitfähigkeit und Transpiration sehr stark, kann aber hohe Wasserverluste und hohen Xylemwasserstress trotzdem nicht vermeiden. Dadurch wird die Vitalität dermassen beeinträchtigt, dass diese Art im zweiten Messjahr praktisch aus den Untersuchungsflächen verschwunden war.

Taraxacum officinale besitzt tiefere Wurzeln als Trifolium pratense, und die Wasserversorgung reicht so weit aus, dass ein sehr tiefes Xylemwasserpotential vermieden werden kann, ohne dass die Stomata übermäßig stark geschlossen werden müssen. Beobachtungen im Feld lassen ein abschliessendes Urteil über den Erfolg der Verhaltensstrategie von T. officinale nicht zu. Es wäre möglich, dass T. officinalea bei andauernder Trockenheit noch mehr an Vitalität einbüsst und aus der Fläche eliminiert wird, andererseits ist auch denkbar, dass sie, ähnlich wie Dactylis glomerata, in kleinen, kümmerlichen Individuen überdauern kann, und sich bei einer Verbesserung der Bedingungen erholt und ausbreitet.

#### 4.2. WASSERHAUSHALTS-STRATEGIEN

##### 4.2.1. Literatur über Wasserhaushaltsstrategien mitteleuropäischer Wiesenpflanzen

Den Pflanzen stehen verschiedene Möglichkeiten zur Verfügung, mit Wasserknappheit fertig zu werden. Neben phänologischen Anpassungen besitzen nichtsukkulente C<sub>3</sub>-Wiesenpflanzen nach LÖSCH et al. (1974) folgende Möglichkeiten: "Längerfristig kann der Verknappung des Wassernachschnitts durch tiefergehendes Wurzelwerk und durch Erhöhung der Saugkraft über die Steigerung des osmotischen Wertes begegnet werden; auf der Ausgabenseite kompensiert - neben der generellen Herabsetzung des Wasserverlustes durch xeromorphe Strukturen - eine gute Regulationsfähigkeit der

Spaltöffnungen wirkungsvoll die zeitweise hohe Evaporationskraft des Standortklimas". Ist die Pflanze zudem resistent genug, grössere Wasserverluste unbeschadet zu überstehen, so besitzt sie das Rüstzeug, um sich im Konkurrenzkampf mit den anderen, ähnlich günstig veranlagten Arten zu messen, denn letzten Endes ist, nach ELLENBERG (1980), "das Vorkommen der Trockenrasenpflanzen auf natürlichen Standorten von geringer oder grösserer Feuchtigkeit eine reine Konkurrenzfrage".

Im folgenden sei nun im Detail auf einige, in der Literatur beschriebenen Wasserhaushaltstypen eingegangen.

Wasserhaushaltstypen nach STOCKER:

STOCKER (1937) unterschied die Pflanzen nach der Stabilität ihres Wasserhaushaltes. Der **stabile Wasserhaushaltstyp** zeichnet sich aus durch geringe Wasserverluste, hohes osmotisches Potential (geringer osmotischer Druck) des Zellsaftes und gute Wassernachlieferung, gepaart mit hohen Transpirationswerten. Der **labile Wasserhaushaltstyp** verliert anfänglich ebenfalls viel Wasser durch Evaporation, jedoch bei unzureichender Wassernachlieferung. Das führt zu tiefen osmotischen PotentiaLEN, worauf die Transpiration eingeschränkt wird.

Eine besondere Ausprägung des stabilen Wasserhaushaltstyps beschreibt STOCKER (1967) anhand des Konstitutionstypus der Gräser. Die Gräser reagieren sehr sensibel und rasch und stabilisieren dadurch den Wasserhaushalt. Als Resultat sind geringe Spitzen der Xylem Saugspannung und eine ausgeglichene Photosynthesekurve festzustellen. Die horizontalen Transpirationskurven weisen meist keine Mittagsdepressionen auf.

Das Verhalten der hier untersuchten Arten, besonders jenes von Salvia pratensis und der Gräser, lässt sich nicht in die von STOCKER beschriebenen Strategien einordnen. Geringe Regulation der Stomata und gleichzeitig hohe Transpirationswerte von S. pratensis gehören zum Verhaltensmuster labiler Haushaltstypen. Dem widerspricht der gleichzeitig sehr stabile innere Wasserhaushalt der Art, denn es treten keine tiefen Xylemwasserpotentiale auf. Die Stomata der Gräser reagieren zwar, in Uebereinstimmung verschiedenster Autoren, sehr sensibel, Transpirations-Mittagsdepressionen sind deshalb, wie z.B. bei Dactylis glomerata, sehr häufig, aber beide Gräser, D. glomerata und Bromus erectus, erreichen dennoch sehr tiefe Xylemwasserpotentiale, was an Bromus erectus auch BARTH (1978) mit -6.2 MPa und JENKA (1978) mit -3.0 MPa feststellten. Die Gräser von Halbtrockenrasen besitzen somit nicht allgemein den von STOCKER (1967) beschriebenen Konstitutionstyp.

Wasserhaushaltstypen nach BORNKAMM:

Zwei Wasserhaushaltstypen, aufgeteilt nach der Höhe der maximalen Transpiration, beschrieb BORNKAMM (1958):

1. hohe maximale Transpiration
  - a) hohes Wassersättigungsdefizit der Blätter mit hohen Tagesschwankungen
  - b) geringes Wassersättigungsdefizit der Blätter mit geringen Tageschwankungen
2. geringe maximale Transpiration
  - a) mittlere bis starke Tagesschwankungen des Wassersättigungsdefizites der Blätter

b) geringe Tagesschwankungen des Wassersättigungsdefizites der Blätter.

BORNKAMM zählte Bromus erectus zum Wasserhaushaltstyp lb. Verglichen mit unseren Ergebnissen sind die Transpirationswerte von B. erectus tief und die minimal erreichten Xylemwasserpotentiale sehr tief. Auch die Wasserhaushaltstypen nach BORNKAMM lassen sich somit nicht problemlos auf alle hier untersuchten Arten anwenden.

Wasserhaushaltstypen nach HICKMAN:

HICKMAN führte 1970 die beiden Begriffe "Conformer" und "Regulator" ein. Sie entsprechen weitgehend den von STOCKER (1937) beschriebenen labilen und stabilen Wasserhaushaltstypen. Die Conformer passen sich den Wasserbedingungen der Umgebung an, da sie nur mangelnde Fähigkeiten besitzen, die Saugspannung zu kontrollieren. Ein erster Conformer-Typ kann tiefe Xylemwasserpotentiale ohne physiologische Schädigung überstehen, ein zweiter Typ passt sich phänologisch an die Wasserverfügbarkeit an und wächst nur dann, wenn Wasser vorhanden ist, wie z.B. viele einjährige Pflanzen.

Der Regulator von HICKMAN (1970) entspricht dem stabilen Typ von STOCKER (1937) und kann den internen Wasserstress gut regulieren, besitzt schmale, behaarte Blätter und eine kompakte Wuchsform. Meist ist er ein Tiefwurzler, der oft die Grundwasserzone erreicht.

Wasserhaushaltstypen nach COWAN und FARQUHAR:

Neuere Methoden zur Untersuchung des Wasserhaushaltes, wie z.B. Porometer und Gaswechsel-Cuvetten, ermöglichen heute raschere und umfangreichere Probenahmen und somit detailliertere Daten über den Wasserhaushalt der Pflanzen. Dennoch reicht das bisher gesammelte Zahlenmaterial noch nicht aus, um eindeutig zu erkennen, welche Bedeutung einzelne Verhaltensweisen für die Pflanzen haben. Viele Interpretationen bleiben auch in der vorliegenden Arbeit spekulativ.

Würde man das für die Pflanzen unter den jeweiligen Bedingungen **optimale Verhalten** kennen, so wäre ein Vergleich der real gemessenen Daten mit diesem optimalen Verhalten möglich, und verschiedene Verhaltensweisen könnten direkt als günstig oder ungünstig erkannt werden. COWAN und FARQUHAR (1977) führten deshalb Modellrechnungen durch, mit dem Ziel, unter bestimmten Voraussetzungen optimale Blattleitfähigkeits-Tagesgänge zu ermitteln. Sie gingen von der Annahme aus, dass unter gegebenen Klimabedingungen derjenige Blattleitfähigkeits-Tagesgang optimal ist, der bei festgesetzter Photosynthesemenge pro Tag am wenigsten Wasser verbraucht. Die Autoren errechneten, dass dies nur dann erfüllt ist, wenn bei jeder Veränderung der Stomaöffnungsweite der Quotient zwischen der daraus resultierenden Transpirationsveränderung  $\delta E$  und der Assimilationsveränderungen  $\delta A$  über den ganzen Tag konstant ist ( $\delta E / \delta A = \lambda$  = konstant) (siehe auch SCHULZE 1983). Unter diesen Voraussetzungen kann bei bekannter Witterung im Tageslauf und gegebener Photosyntheseleistung,  $E$  (Transpiration) als Funktion von  $A$  (Assimilation) und der Zeit berechnet werden (oder umgekehrt, wenn  $E$  gegeben ist, kann  $A$  als Funktion von  $E$  und der Zeit errechnet werden). In Abb. 20 sind einige optimale Tagesgänge von Blattleitfähigkeit, Transpiration und Assimilation dargestellt. Es zeigt sich erwartungsgemäß, dass das Öffnen der Stomata in den Vormittagsstunden, etwas weniger ausgeprägt in den Nachmittagstunden, lohnend ist. Je höher der atmosphärische Wasserstress, desto tiefer die Blatt-

leitfähigkeit und desto ausgeprägter die Mittagsdepressionen. Erstaunlich ist, dass die Mittagsdepressionen nicht nur bei der Blattleitfähigkeit, sondern auch bei den optimalen Transpirationskurven auftreten können. Das bedeutet, dass solche Reaktionen (sie wurden auch von SCHULZE et al. 1973 und LANGE et al. 1969 im Feld festgestellt) nicht einfach ein Überschreissen der Stomareaktion, sondern einen wesentlichen Bestandteil einer Wasserhaushaltsstrategie darstellen. Ist die Blattleitfähigkeit allgemein hoch, so reagieren die Stomata unempfindlicher. Optimale Tagesgänge der Blattleitfähigkeit sind dann weitgehend horizontal und die Kurve liegt in der Nähe der maximalen Blattleitfähigkeit.

Diese Ergebnisse der Modellrechnungen stimmen weitgehend mit den Resultaten der vorliegenden Untersuchungen überein. Die Tendenz zu Blattleitfähigkeits-Mittagsdepressionen ist zwar von Art zu Art verschieden (siehe Kap. 3.4. und Tab. 10), nimmt aber in allen Fällen mit abnehmender durchschnittlicher Blattleitfähigkeit deutlich zu. Salvia pratensis, mit immer sehr hoher Blattleitfähigkeit, besitzt praktisch horizontale Blattleitfähigkeits-Tagesgänge (vgl. Abb. 8-15).

Die beiden Autoren weisen auch nach, dass diese ausgeprägte Transpirationsregelung nicht durch Feed-back-Reaktionen in den Schließzellen erreicht werden kann, sondern dass Feed-forward-Reaktionen beteiligt sein müssen. Das bedeutet, dass die Pflanzen mit ihren Stomata auf Veränderungen von Licht und Wassersättigungsdefizit der Luft direkt reagieren, und nicht erst auf eine Verschlechterung der Wasserbilanz.

Das hier besprochene Modell wurde für das Verhalten der Stomata an Einzelpflanzen aufgestellt. Es gilt aber, von einzelnen Ausnahmen abgesehen, auch für Pflanzen in geschlossenen Beständen.

#### Wasserhaushaltstypen nach PASSIOURA:

PASSIOURA (1982) diskutiert das Modell von COWAN und FARQUHAR (1977) und postuliert, dass es für das Verhalten isolierter Pflanzen zutreffe, nicht aber für Pflanzen, die sich mit anderen, intra- oder interspezifisch, in Konkurrenz befinden. Eine Pflanze in Konkurrenz würde ihr gespartes Wasser an ihre Konkurrenten verlieren. Unter diesen Bedingungen müssten hohe Blattleitfähigkeiten erfolgreicher sein. Die darauf gestellte Frage, wie hoch denn ein optimales (siehe weiter oben) sein müsse, führte ihn zu längerfristigen Betrachtungen als nur über einen Tag. Er leitete daraus zwei Hauptstrategien für den Wasserhaushalt ab:

1. Die **Wassersparer** (Conservatives) sind vor allem isoliert stehende Pflanzen. Sie versuchen  $\lambda$  konstant zu halten so lange genügend Wasser vorhanden ist. Nimmt das Bodenwasser ab, so nimmt auch das optimale  $\lambda$  ab. Die Größe von  $\lambda$  richtet sich nach der zu erwartenden Witterung, ist also nicht vorhersehbar und muss, als "Erinnerung früherer Witterungsbedingungen", genetisch fixiert sein. Der Blattflächenindex dieser Sparer ist eher gering, sie reagieren mit ihren Stomata empfindlich auf Wasserstress und können auch längere Trockenperioden durchstehen. Diese Wassersparer verhalten sich nach Modell von COWAN und FARQUHAR (1977) wie "optimale" Pflanzen.
2. Die **Verschwender** (Prodigals) sind Pflanzen die mit anderen Pflanzen, gleicher oder anderer Art, um beschränkte Wasservorkommen konkurrieren. Sie leben vor allem unter Klimabedingungen mit mäßigen und kurzen Trockenperioden. Hohe Blattleitfähigkeit und hohe Wachstumsraten führen zu einem raschen Verbrauch des Wasservorrates. Sie überleben

Trockenperioden durch Ueberdauerungsorgane oder als kümmerliche Exemplare.

Obwohl von ganz anderen Voraussetzungen ausgehend als STOCKER (1937) und HICKMAN (1970), kam PASSIOURA (1982) zu einer sehr ähnlichen Einteilung der Wasserhaushaltsstrategien. Seine Verschwender entsprechen in ihrem

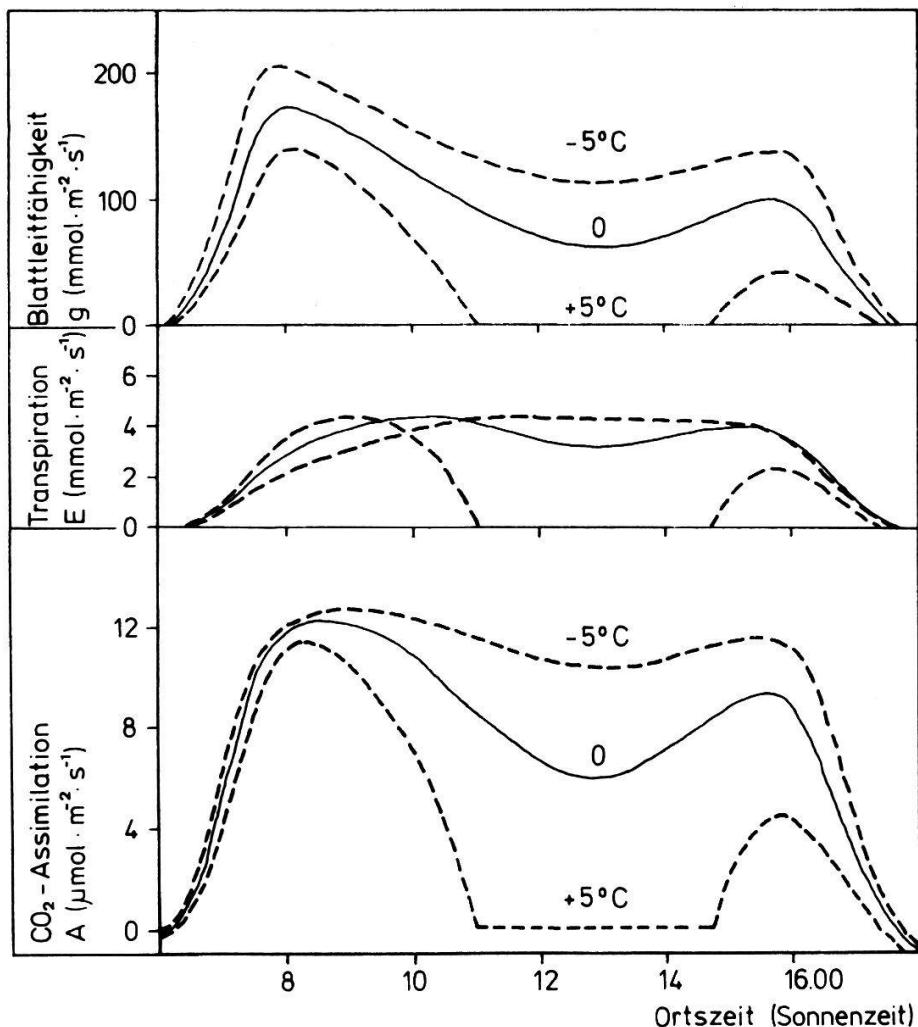


Abb. 20. Optimale Tagesgänge von Blattleitfähigkeit (BL), Transpiration (TR) und  $\text{CO}_2$ -Assimilation (Ass.) für  $\lambda = 600$ ; s. Text).

Den Berechnungen der 0-Kurve lag ein Strahlungstag mit maximalen Lufttemperaturen von  $35^\circ\text{C}$  und maximalen Blatttemperaturen von  $39^\circ\text{C}$  zugrunde. Die andern Kurven gelten für  $5^\circ\text{C}$  höhere bzw.  $5^\circ\text{C}$  tiefere Temperaturen, bei sonst gleichen Bedingungen. Aus COWAN und FARQUHAR (1977), leicht verändert.

Fig. 20. Optimal daily course of leaf conductance (BL), transpiration (TR), and assimilation (Ass.) for  $\lambda = 600$  (see text). The courses marked 0 correspond to a climate of maximal ambient air temperature of  $35^\circ\text{C}$  and maximal leaf temperatures of  $39^\circ\text{C}$ . The other curves are associated with ambient air temperatures  $5^\circ\text{C}$  higher or  $5^\circ\text{C}$  lower. After COWAN and FARQUHAR (1977), slightly modified.

physiologischen Verhalten weitgehend dem Conformer von HICKMAN und dem labilen Wasserhaushaltstyp von STOCKER. Sein Sparer verhält sich ähnlich wie HICKMAN's Regulator und STOCKER's stabiler Wasserhaushaltstyp. Er bezieht jedoch einen weiteren wichtigen Parameter, die Bestandesstruktur, in seine Überlegungen mit ein.

Auch bei einem Vergleich der Resultate der vorliegenden Untersuchungen mit den Ergebnissen von PASSIOURA (1982) treten Widersprüche auf. Die Gräser Bromus erectus und Dactylis glomerata gehören mit ihrer allgemein tiefen Blattleitfähigkeit und Transpiration zum Sparertyp, sie reagieren entsprechend empfindlich auf Wasserstress. Keine der beiden Arten lebt aber isoliert, sondern sie neigen ausgesprochen dazu, geschlossene Bestände zu bilden. Salvia pratensis müsste mit den durchgehend hohen Blattleitfähigkeits- und Transpirationswerten zu den Verschwendern gezählt werden, besitzt aber keine ausgesprochen hohe Wachstumsrate, braucht ihren Wasservorrat offensichtlich nicht rasch auf und überdauert Trockenperioden mitsamt den oberirdischen Organen.

In Kap. 4.2.3. wird ein Modell von Wasserhaushaltsstrategien vorgestellt, das eventuell hilft, die oben skizzierten Widersprüche zu lösen.

#### 4.2.2. Die Wasserhaushaltsstrategien der untersuchten Arten

##### 4.2.2.1. Bewertungsgrundlagen

In Kap. 4.1.3. wurde dargelegt, dass die Photosyntheseleistung und damit verbunden auch das Wachstum und die Konkurrenzkraft einer Art entscheidend durch das stomatische Verhalten bestimmt werden. Dies gilt aber in dieser allgemeinen Form für die Beurteilung des Gesamterfolges einer Art auf Halbtrockenrasen nicht. Am Beispiel von Bromus erectus wird deutlich, dass eine Art, sogar mit meist stark geschlossenen Stomata, sehr erfolgreich sein kann. Um dem Erfolgsrezept konkurrenzkräftiger Pflanzen in Halbtrockenrasen auf die Spur zu kommen, müssen möglichst viele morphologische Merkmale und physiologische Fähigkeiten berücksichtigt werden.

In diesem Kapitel sollen die verschiedenen Besonderheiten der Arten in Bezug auf den Wasserhaushalt zusammengestellt und miteinander verglichen werden. Dazu wurden die Verhaltensmerkmale je mit einer 2- bis 3-stufigen Skala bewertet (Tab. 11). Trotz dieser enormen Vereinfachung bleibt Tab. 11 immer noch unübersichtlich. Zur weiteren Systematisierung des Verhaltens müssen wir uns fragen, welche Merkmale für eine Optimierung des Wasserhaushaltes besonders wichtig sind. Eine optimale Wasserhaushaltsstrategie mehrjähriger Hemikryptophyten muss mit verschiedenen Teilproblemen des Wasserhaushaltes fertig werden:

- A. Maximierung des Wasseraufnahme
- B. Minimierung der Wasserabgabe
- C. Maximierung der Verwertung des zurückgehaltenen Wassers.

Neben diesen Problemen, die für das Überleben von Trockenperioden zu bewältigen sind, kann auch die Fähigkeit mitentscheidend sein, gelegentliche Regenperioden maximal für das Wachstum auszunutzen. Wir müssen deshalb noch einen vierten Punkt anfügen:

- D. Anpassungsfähigkeit bei kurzfristig verbesselter Wasserversorgung.

Tab. 11. Zusammenstellung von Pflanzenmerkmalen und -eigenschaften, die für den Wasserhaushalt von Bedeutung sind. (Erklärungen siehe Text).  
 Table 11. List of plant characteristics which influence the water balance (valid for dry plots).

= Literaturangaben - data from literature, \*\* = geschätzte Werte - estimated values

Tab. 12. Hauptmerkmale des Wasserhaushaltes der untersuchten Arten.  
 Die Punktzahlen wurden aus den Angaben in Tab. 11 errechnet  
 (s. Text). Je höher die Punktzahl desto besser die Anpassung  
 (maximal je 10 Punkte pro Kolonne).

Table 12. Characteristics of the water balance of the investigated species.  
 The figures are calculated from data in table 11 (see text).  
 The greater the number of points the better the adaptability  
 to the corresponding factor (the maximum in each column is  
 10).

A = Wasseraufnahme - water absorption  
 B = Wasserabgabe - water out-put  
 C = Wasserverwertung - water utilization  
 D = Anpassung an Schnitt und zeitweise hohe Niederschläge  
     adaptation to cutting and periodically heavy precipitations  
 n = Anzahl berücksichtigter Kolonnen aus Tab. 11  
     number of the columns from table 11 referred to

Arten	Anpassung an Trockenheit			Anpassung an Schnitt und zeitweise verbesserte Wasserver- sorgung D	Rang aus Kol. A-C	Rang der Biomasse- anteile (aus Abb. 5)
	A	B	C			
<u>B. erectus</u>	9	8	5	8	1	1
<u>D. glomerata</u>	7	9	0	10	3	4
<u>S. pratensis</u>	7	5	8	0	2	3
<u>P. lanceolata</u>	5	4	5	8	4	2
<u>T. pratense</u>	3	4	4	8	6	6
<u>T. officinale</u>	3	4	5	5	5	5
n =	5	7	4	2		

Die Fähigkeit Wasser zu speichern ist bei nicht sukkulenten Pflanzen, wie den hier untersuchten, wahrscheinlich weniger von Bedeutung. Diese Fähigkeit wurde nicht untersucht und wird auch nicht besprochen.

Die artspezifischen Fähigkeiten in bezug auf diese Teilprobleme des Wasserhaushaltes wurden aus Tab. 11 zusammengefasst und in Tab. 12, in den Kolonnen A-D, aufgelistet. Die Fähigkeiten der Pflanzen wurden je nach Fall mit 0, 1 oder 2 Punkten bewertet (Tab. 11, Kol. 1 und 7 mit 0 oder 2 Punkten). Die Bewertung wurde in Zehnteln der maximal möglichen Punktzahl in Tabelle 12 eingetragen, so dass dort in den ersten vier Kolonnen im Maximum je 10 Punkte erreicht werden können.

A. Wasseraufnahme, Tab. 12 (Kolonnen 3-6 und 15 in Tab. 11):  
 Günstig für die Wasseraufnahme sind: tiefe, seitlich weit ausladende und fein verzweigte Wurzeln (Kol. 3-5), xeromorphe Blattstruktur ermöglicht eine Absenkung des Xylemwasserpotentials (Kol. 6), niedrige Xylemwasserpotentiale begünstigen die Aufnahme von schwerverwertbarem Wasser (Kol. 15).

B. Wasserabgabe, Tab. 12 (Kolonnen 1 und 6-11 in Tab. 11):  
 Die Wasserabgabe wird reduziert durch eine dichte Horstform (Kol. 1),

xeromorphen Blattbau (Kol. 6), geschützte Stomata (Kol. 7), gute Variabilität der Stomaöffnungsweite und ausgeprägte Blattleitfähigkeits-Mittagsdepressionen (Kol. 8-10) und eine negative Korrelation der Blattleitfähigkeit mit dem Wassersättigungsdefizit der Luft (Kol. 11).

C. Wasserverwertung, Tab. 12 (Photosynthesemöglichkeit) (Kolonnen 9, 11, 12 und 15 in Tab. 11):

Günstige Bedingungen für eine gute Photosyntheseleistung sind dann gegeben, wenn die Blattleitfähigkeit allgemein hoch ist (Kol. 9) und mit dem Wassersättigungsdefizit der Luft korreliert (Kol. 11), denn damit ist, wie in Kap. 3.4.1. besprochen, eine positive Korrelation der Blattleitfähigkeit mit der Einstrahlung verbunden. Eine positive Korrelation der Blattleitfähigkeit mit der Temperatur ist für die Photosyntheseleistung immer günstig (Kol. 12), gleichgültig, ob die Blattemparatur unter oder über dem, für die Photosynthese optimalen Wert liegt. Unter diesem Temperatur-Optimum ist es sinnvoll, die Stomata mit zunehmender Temperatur zu öffnen, da dadurch die Photosyntheseleistung bei optimaleren Temperaturen begünstigt wird. Steigt die Blattemparatur über das Optimum, so werden die Blätter bei einer weiteren Erhöhung der Transpiration abgekühlt und eine Ueberhitzung wird vermieden. Hohe Xylemwasserpotentiale verringern den zellulären Wasserstress und verbessern dadurch die Photosyntheseleistung (Kol. 15).

D. Anpassungsfähigkeit an kurzfristig verbesserte Wasserversorgung, Tab. 12 (Kolonnen 13 und 14 in Tab. 11):

Für die Bedeutung der Anpassungsfähigkeit der Pflanzen an neue, für Halbtrockenrasen nicht unbedingt typische Verhältnisse, lagen nur wenige Daten vor: die relativ bessere Wasserversorgung nach dem Schnitt und die Fähigkeit, auch hohe Niederschläge auszunützen. Die Ergebnisse sind in Kolonne D der Tab. 12 zusammengestellt. Eine hohe Punktzahl dieser Fähigkeit deutet darauf hin, dass diese Arten auch in intensiver genutztem Kulturland bestehen können.

Wie sind nun die Angaben in Tabelle 12 zu interpretieren? STOCKER (1956) beschrieb das Dilemma der Pflanzen an Trockenstandorten treffend: "Das Hauptproblem des Gaswechsels ist, zwischen Verdurstern und Verhungern zu lavieren." Dieses Dilemma kommt beim Vergleichen der Kolonnen B und C der Tab. 12 zum Ausdruck. Verschiedene Fähigkeiten der Pflanzen, die die Wasserabgabe (Kol. B) vermindern, verschlechtern auch die Verwertung des Wassers (Kol. C), und umgekehrt. Besonders ambivalent ist hier der Einfluss der Stomaregulation. Im Hinblick auf dieses Dilemma wird die Bedeutung der Wasseraufnahme (Kol. A) überragend. Eine Verbesserung der Wasseraufnahme ist allgemein mit einer Verbesserung der Konkurrenzfähigkeit an Trockenstandorten verbunden und es lohnt sich für jede Pflanze, an diesen Standorten ein umfangreiches Wurzelwerk aufzubauen.

#### 4.2.2.2. Charakterisierung der untersuchten Pflanzenarten (Tab. 12)

Bromus erectus: Die gute Anpassung von B. erectus an trockene Bedingungen zeigt sich besonders in der günstigen Wasserbilanz. Die Wasseraufnahmefähigkeit ist beinahe optimal, vor allem dank der in Kap. 4.1.4. dargelegten Eigenschaften. Es ist nicht zu vermeiden, dass die Photosynthese-Aktivität durch das restriktive stomatäre Verhalten und auch durch die sehr tiefen Xylemwasserpotentiale behindert wird. Positive Korrela-

tionen der Blattleitfähigkeit mit dem Wassersättigungsdefizit der Luft (und der Einstrahlung) und der Temperatur ermöglichen aber dennoch, für die Photosynthese günstige Zeiträume bevorzugt auszunutzen. Dank dieser Fähigkeiten erreichte Bromus erectus in den trockenen Flächen ausgesprochen hohe Biomasseanteile (vgl. Abb. 5). Dieser Erfolg lässt sich auch direkt in der Kombination der Bewertungen in Tab. 12 ablesen. In der Kolumne 5 sind die Ränge für eine gute Anpassung an Trockenbedingungen notiert (aus den Kolonnen A, B und C errechnet). Bromus erectus erhält den ersten Rang. Die Voraussage aus den morphologischen und physiologischen Daten stimmt somit genau mit dem Biomasseanteil (und den Deckungsgraden) auf den Untersuchungsflächen überein.

Einige Beobachtungen an B. erectus in dieser Arbeit stimmen nicht über ein mit jenen von LÜDI und ZOLLER (1949), die feststellten, dass B. erectus extreme Trockenperioden nur mit massiven Schäden überstehen kann. BORNKAMM (1961) konnte nachweisen, dass B. erectus in feuchten Jahren besser abschneidet gegenüber typischen Halbtrockenrasenpflanzen, in trockenen Jahren gegenüber Fettwiesenpflanzen. Möglicherweise liegt der Grund für diesen Widerspruch zum Teil in den Bedingungen der vorliegenden Untersuchungen. Flach- und Tiefwurzler werden von unterschiedlichen Witterungsbedingungen unterschiedlich getroffen. Flachwurzler können kurze, regelmässige Niederschläge gut ausnutzen, Tiefwurzler hingegen sind während langen, strengen Trockenperioden erfolgreicher. In unseren Untersuchungen wurde regelmässig (jede Woche) wenig bewässert (siehe Kap. 2.2.). Das Wasser drang wahrscheinlich nicht bis in die grösseren Tiefen des Bodens ein. Tiefwurzler, wie z.B. Salvia pratensis oder Taraxacum officinale, wurden durch diese Versuchsbedingungen eher benachteiligt; Flachwurzler, wie Trifolium pratense und Plantago lanceolata, aber auch Bromus erectus (der alle Bodenschichten ziemlich intensiv durchwurzelt), wurden bevorzugt.

Dactylis glomerata besitzt ähnlich günstige Fähigkeiten wie Bromus erectus, um die Wasserbilanz den trockenen Verhältnissen anzupassen. Der entscheidende Unterschied liegt darin, dass D. glomerata die gute Wasserbilanz durch eine gute Regulation der Wasserabgabe und weniger durch eine besonders wirksame Wasseraufnahme erreicht. Wie bereits erwähnt, führt jedoch eine allzu restriktive Einschränkung der Wasserabgabe zu Problemen bei der Wasserverwertung (Photosyntheseleistung). Diese ist bei D. glomerata ungünstig, weil er negativ auf Veränderungen des Wassersättigungsdefizites der Luft (und der Einstrahlung) und der Temperatur reagiert. Die Bewertung der Wasserverwertung von D. glomerata mit 0 Punkten (Spalte C, Tab. 12) beruht, verglichen mit B. erectus, nur auf der negativen Reaktion der Blattleitfähigkeit auf Veränderungen des Wassersättigungsdefizites der Luft und der Temperatur. Der Unterschied dürfte in der Realität nicht so drastisch ausfallen. Dennoch lässt sich die "Lauerstellung" von D. glomerata gut mit dem Bild in Einklang bringen, das Tab. 12 vermittelt. Unter trockenen Bedingungen geht D. glomerata sehr sparsam mit dem Wasser um, wird dadurch nicht geschädigt, nimmt aber eine markante Wachstumsreduktion in Kauf (schlechte Wasserverwertung) und wartet auf bessere Zeiten. Durch seine ausgesprochen gute Anpassungsfähigkeit an den Schnitt, wie auch an zeitweise höhere Niederschläge, kann D. glomerata sehr rasch auf bessere Bedingungen reagieren. Dies sowie die positive Reaktion auf Düngung (vgl. z.B. LEUTERT 1983b), verleihen D. glomerata auch in Düngewiesen genügend Konkurrenz- kraft um sich durchzusetzen.

Salvia pratensis: Die tiefen Wurzeln und der xeromorphe Bau der Blätter von S. pratensis lassen auf eine gute Wasseraufnahme schliessen. Die allgemein nur geringe Xylemsaugspannung ermöglicht keine Aufnahme von schwerverwertbarem Wasser. Die Wasseraufnahmefähigkeit wird deshalb nicht so günstig bewertet wie bei Bromus erectus. Die durchgehend extrem hohe Blattleitfähigkeit dürfte, trotz des guten Schutzes der stomareichen Blattunterseite und der xeromorphen Blätter, grössere Wasserverluste zur Folge haben. Die hohe Blattleitfähigkeit, ihre positive Korrelation mit dem Wassersättigungsdefizit der Luft (und der Einstrahlung) und der Temperatur, sowie die durchwegs geringe Xylemsaugspannung, lassen auf gute physiologische Bedingungen für die Photosynthese schliessen. Das führt zu einer sehr guten Bewertung der Wasserverwertung (Kolonne 3). Einziger Schwachpunkt von S. pratensis ist die allgemein schlechte Anpassungsfähigkeit (siehe Kap. 3.5.). Die unbedeutende Erhöhung der Blattleitfähigkeit auf den nassen Flächen zeigt, dass S. pratensis zeitweise bessere Wasserverhältnisse kaum ausnützen kann. Dieses starre ökophysiologische Verhalten von S. pratensis engt ihre ökologische Amplitude ein und beschränkt ihr Vorkommen vor allem auf Mesobromion- und trockene Arrhenatherion-Gesellschaften (siehe auch OBERDORFER 1983). Auf mässig trockenen Standorten zeigt das Verhalten von S. pratensis keine Schwachstellen. Die leistungsfähige Wasseraufnahme und Verwertung sind hier erfolgreich, was bestätigt wird durch die Ergebnisse der oberirdischen Biomasseuntersuchungen und der Deckungsgrade in den Untersuchungsflächen sowie durch die Beobachtungen von LÜDI und ZOLLER (1949). S. pratensis wird erst dann verdrängt, wenn sie in dichter und hoher Vegetation, z.B. in Fettwiesen, beschattet wird.

Plantago lanceolata: Die Wasseraufnahme von P. lanceolata wurde in Tab. 12 durchschnittlich bewertet. Dennoch dürfte die Wasseraufnahme dieser Art sehr effizient sein, denn in keinem Bereich traten Schwachstellen auf. Keine der Bedingungen für gute Wasseraufnahme, wie tiefe, horizontale Ausbreitung und Verzweigung des Wurzelsystems, xeromorpher Bau der Blätter und hohe Xylemsaugspannung, ist mangelhaft erfüllt (vgl. Tab. 11). Da alle diese Glieder in der Wasseraufnahmekette etwa gleich stark sind, ist die Wasseraufnahme wirkungsvoller, als aus einer reinen Mittelung der einzelnen Fähigkeiten in Tab. 12 hervorgeht. Eher ungünstig liegen die Verhältnisse jedoch bei der Wasserabgabe. Ausgezeichnete Variabilität der Stomata und negative Korrelation der Blattleitfähigkeit mit dem Wassersättigungsdefizit der Luft können zwar Wasserverluste einschränken, die hohe Blattleitfähigkeit mit nur geringen Mittagsdepressionsen, sowie die ungeschützten Stomata, führen jedoch zu sehr hohen Wasserverlusten. Auch die Wasserverwertung dürfte bei P. lanceolata nur mittelmässig sein. Der hohen Blattleitfähigkeit stehen die ungünstigen Einflüsse der negativen Korrelation der Blattleitfähigkeit mit dem Wassersättigungsdefizit der Luft (und der Einstrahlung) und keine Korrelation mit der Temperatur gegenüber. Die gute Anpassungsfähigkeit von P. lanceolata beruht auf der positiven Reaktion der Blattleitfähigkeit auf den Schnitt und die deutlich höhere Blattleitfähigkeit auf den nassen Flächen. P. lanceolata setzt sich nicht wegen herausragenden Einzelfähigkeiten durch, sondern wegen der verschiedenen, gut aufeinander abgestimmten Anpassungen an die Trockenheit. Das gilt in besonderem Masse für die ausgeglichenen Fähigkeiten, die die Wasseraufnahme begünstigen.

Trifolium pratense: Diese Art ist allgemein schlecht an Trockenheit angepasst. Das oberflächliche Wurzelsystem führt zu einer unzureichenden Wasseraufnahme. Die kleinen Blätter sind nicht xeromorph und bieten den

Stomata ausser sehr kurzen, vereinzelten Haaren keinen Schutz. Unter trockenen Bedingungen reichen die deutlichen Blattleitfähigkeits-Mittagsdepressionen der Art nicht aus, hohe Wasserverluste zu vermeiden. Diese angespannte Wasserversorgungslage verunmöglicht es T. pratense für die Optimierung der Photosynthese, die Blattleitfähigkeit allgemein zu erhöhen, oder an günstige Klimabedingungen für die Photosynthese (hohe Einstrahlung und Temperatur) anzupassen. Wir schliessen daraus, dass die Photosyntheseleistung von T. pratense in den trockenen Flächen gering ist, was auch die Analyse der Biomasse (Abb. 5) bestätigt. Dieser eher schlechten Anpassung an Trockenheit steht eine gute Anpassung an den Schnitt und an zeitweise hohe Niederschläge gegenüber. Mit Hilfe von Wurzelknöllchen kann Luftstickstoff aufgenommen werden, was die Nährstoffaufnahme auch bei stark reduzierter Transpiration begünstigt. Diese Vorteile dürfen aber nicht darüber hinwegtäuschen, dass T. pratense auf Trockenwiesen am Rande seiner physiologischen Möglichkeiten lebt. Durch die Bedingungen auf den trockenen Versuchsflächen wurde die Anpassungsfähigkeit dieser Art an die Trockenheit überfordert, so dass sie nicht überlebte.

Taraxacum officinale: Diese Art ist allgemein nicht wesentlich besser an Trockenheit angepasst als Trifolium pratense. Trotz tiefer Wurzeln ist die Wasseraufnahmefähigkeit mangelhaft, weil das Wurzelwerk seitlich nur wenig ausladend und eher weitmaschig ist und die rasch welkenden, eher hygromorphen Blätter eine starke Absenkung des Xylemwasserpotentials nicht ermöglichen. Die Wasserabgabe wurde bei T. officinale gleich bewertet wie bei Trifolium pratense; besonders die ausgeprägten Blattleitfähigkeits-Mittagsdepressionen sind für die recht gute Regelung der Transpiration verantwortlich. Allgemein höhere Xylemwasserpotentiale und eine höhere Blattleitfähigkeit schaffen ein eher günstiges inneres Klima für die Photosynthese. Trotzdem bleibt Taraxacum officinale wenig erfolgreich, verliert in den trockenen Flächen viel an Vitalität und erreicht demzufolge nur geringe Biomassen (Abb. 5).

#### 4.2.2.3. Uebersicht über die beschriebenen Wasserhaushalts-Verhaltensweisen

Aus dem vorhergehenden Kapitel geht hervor, dass nicht einzelne extreme Verhaltensweisen für den Erfolg einer Wasserhaushaltsstrategie ausschlaggebend sind, sondern die Kombination verschiedener aufeinander abgestimmter Fähigkeiten, wie sie in Tab. 11 und 12 zusammengestellt wurden.

#### 4.2.3. Ein Modell für die Koexistenz verschiedener Pflanzenarten unter homogenen Bedingungen

In Kap. 4.2.1. wurden verschiedene Wasserhaushaltsmodelle vorgestellt. COWAN und FARQUHAR (1977) postulierten ein optimales stomatäres Verhalten bei Wassermangel. Es besteht darin, dass das Wasser nicht immer maximal ausgenutzt wird, sondern während bestimmter Tageszeiten gespart wird zugunsten einer optimalen Ausnutzung.

Von den Pflanzen wird jedoch nicht immer eine optimale Wasserausnutzung angestrebt. PASSIOURA (1982) wies mit Recht darauf hin, dass Wassersparer im Konkurrenzkampf das gesparte Wasser an nichtsparende Konkurrenten verlieren können und stellte sodann die zwei Wasserhaushaltstypen der Wassersparer und Wasserverschwender einander gegenüber. Die Wasserver-

schwender verbrauchen das Wasser rascher und nutzen es suboptimal aus. Dadurch vermindert sich zwar die Wachstumsleistung pro verbrauchter Wassermenge, aber es geht weniger Wasser an die Konkurrenten verloren.

Ist es nicht ein Widerspruch anzunehmen, dass sich das nicht optimale Verhalten durchsetzt? Aehnliche Widersprüche zwischen den Theorien der Individual- und denen der Gruppenselektion führten in der Zoologie zu einer Erweiterung des Konzeptes der Fitness. Für die Selektion von Verhaltensweisen werden nicht mehr ausschliesslich die Individuen, sondern auch deren verwandtschaftlichen und sozialen Beziehungen mit einbezogen. Dieses erweiterete Konzept der Gesamteignung oder inklusive Fitness (WICKLER und SEIBT 1977) geht zurück auf Arbeiten von HAMILTON (1964), MAYNARD-SMITH (1972) und WILSON (1975), wurde durch die Arbeiten von DAWKINS (1976, 1978) und WICKLER und SEIBT (1977) allgemein bekannt und gehört heute zu den weitgehend akzeptierten ethologischen Theorien (vgl. z.B. KUMMER und DASSER 1981 sowie ZIMEN 1978).

Es gibt meines Wissens keine Arbeit, die diese Theorien in Zusammenhang mit dem Verhalten von Pflanzen diskutiert. Sicher ist es nicht sinnvoll, Erkenntnisse der zoologischen Soziobiologie unbesehen auf botanische Verhältnisse zu übertragen. Es besteht aber auch kein Grund anzunehmen, dass dort gefundene elementare Gesetzmässigkeiten nicht auch für Pflanzenpopulationen oder sogar -gesellschaften gelten sollten.

Ein fruchtbarer Ansatz für die Diskussion von Wasserhaushaltsstrategien ist die Theorie der evolutionär stabilen Strategie, kurz ESS genannt (vgl. DAWKINS 1976, 1978, REICHHOLF 1979 sowie WICKLER und SEIBT 1977). DAWKINS (1978) legt an einem stark vereinfachten Beispiel von aggressiven Falken und nachgebenden Tauben (als Modell für unterschiedliche, vererbare Verhaltensweisen innerhalb einer Population) dar, dass sich weder reine Falken noch reine Tauben in einer Population langfristig halten können. Es wird sich ein fein ausreguliertes Mischverhalten als Gleichgewicht zwischen Falken und Tauben herausbilden, und zwar, obwohl reines Taubenverhalten für jedes einzelne Tier, wie auch für die ganze Population vorteilhafter wäre. Die Gesamtheit der Verhaltensweisen von Tauben und Falken, die sich langfristig nicht verändert, wird evolutionär stabile Strategie (ESS) genannt. DAWKINS (1978) kommt zur folgenden allgemeinen Definition: "Eine evolutionär stabile Strategie oder ESS ist definiert als eine Strategie, die - wenn die Mehrzahl der Angehörigen einer Population sie sich zu eigen macht - von keiner anderen Strategie übertroffen werden kann." Diese ESS ist nach dem gleichen Autor stabil: "nicht weil sie für die an ihr beteiligten Individuen besonders gut ist, sondern einfach, weil sie gegen Verrat von innen her immun ist". DAWKINS (1978) fährt fort: "Wir müssen erwarten, dass wir überall evolutionär stabile Strategien finden".

Uns interessieren in bezug auf das Pflanzenverhalten die Analogien, die zwischen den Wasserhaushaltsmodellen von COWAN und FARQUHAR (1977) sowie PASSIOURA (1982) und der Theorie der ESS bestehen und welche Erklärungen letztere für das Pflanzenverhalten anbietet.

Wir haben erwähnt, dass der optimale Wassersparer nicht unbedingt der erfolgreichste Konkurrent in einer Pflanzenpopulation oder -gesellschaft ist. Wir dürfen jedoch umgekehrt auch nicht annehmen, dass sich der grösste Verschwender durchsetzt, denn sein Verhalten ist nicht ohne Nachteile für ihn selber. Durch erhöhten Wasserverbrauch entfernt er

sich von dem, am Anfang dieses Kapitels beschriebenen optimalen Verhalten, was mit einem schlechteren Transpirationskoeffizienten bezahlt werden muss (siehe COWAN und FARQUHAR 1977). Ein übermässiger Verschwender wird deshalb bei Trockenheit dafür bestraft, dass er das wenige zur Verfügung stehende Wasser zu schlecht ausnützt. Er wird geschädigt oder stirbt sogar, während bessere Sparer längere Trockenperioden überleben. Aus diesen Ueberlegungen lässt sich ableiten, dass sich weder das Verhalten des optimalen Sparer, noch das des maximalen Verschwenders in der natürlichen Selektion behaupten kann. Wie könnte sich aber ein stabiles Gleichgewicht zwischen Verschwender- und Sparverhalten in einer Population einpendeln? Einige Gedankenexperimente sollen uns hier weiterhelfen.

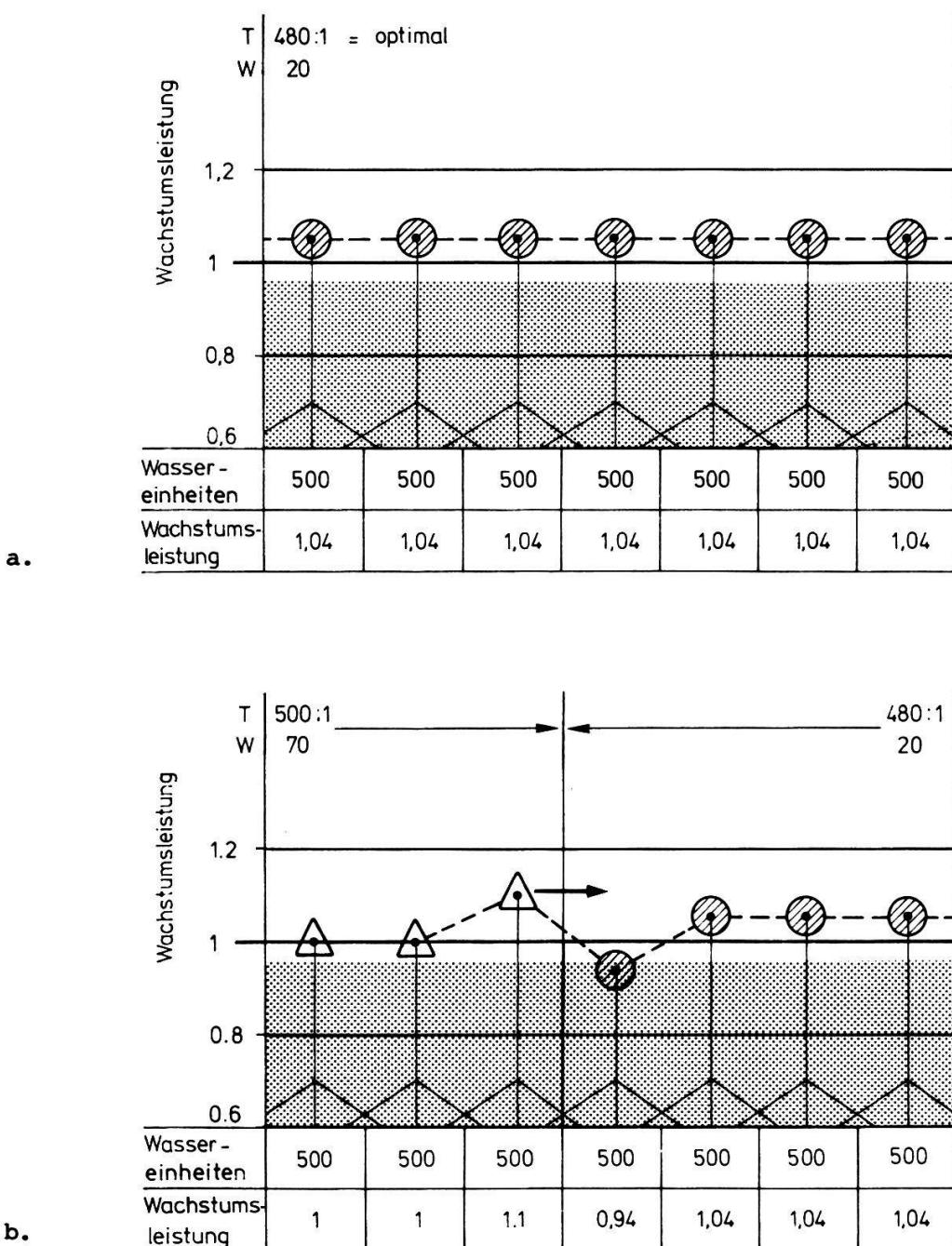
**Modell für eine sukzessionsstabile Kombination von Wasserhaushaltsstrategien:**

Die Theorie der ESS wurde für die Verteilung verschiedener Gene innerhalb von Tierpopulationen entwickelt. Aehnliche Ueberlegungen sollen nun auf das Verhalten verschiedener Arten innerhalb von Pflanzengemeinschaften angewandt werden.

In Abb. 21a stellen die runden Symbole Pflanzen einer Art dar, die entsprechend den Ausführungen von COWAN und FARQUHAR (1977) eine optimale Wasserhaushaltsstrategie verfolgen. Nehmen wir an, der Transpirationskoeffizient dieser Pflanzen betrage 480, d.h., für 1 kg aufgebaute Trockensubstanz werden 480 kg Wasser transpiriert. Stehen jedem dieser Pflanzenindividuen in einem bestimmten Zeitraum 500 Wassereinheiten zur Verfügung, so kann jedes Individuum um 1.04 Einheiten wachsen. Diese Ueberlegungen sollen nicht andeuten, dass jede Pflanze - wie in einem Topf mit 500 Wassereinheiten - von den anderen getrennt lebt. Die Wurzelbereiche überlappen sich und es entstehen zwischen den Individuen Konkurrenzbereiche, denen beide angrenzenden Pflanzen Wasser entziehen (dargestellt durch die verzweigten Füsse (Wurzeln) der schematischen Pflanzen in Abb. 21 und 22). Diese Konkurrenzbereiche können sich auch über mehrere benachbarte Pflanzen erstrecken, was jedoch an den folgenden prinzipiellen Ueberlegungen nichts ändert.

In unserem Beispiel (Abb. 21a) soll jede Pflanze jedem Nachbarn in diesem Konkurrenzbereich 20 Wassereinheiten ( $W$ ) entziehen. In einer homogenen Population von genetisch gleichen Individuen ist diese Konkurrenz nicht von Bedeutung, da die Wassergewinne jeder Pflanze durch gleich grosse Verluste ausgeglichen werden.

Denken wir uns nun, dass in diese Population von optimalen Wasserverwetttern, nennen wir sie **Sparer**, suboptimale Verwerter, kurz **mässige Sparer** genannt, eindringen (dreieckige Symbole in Abb. 21b). Die mässigen Sparer seien dadurch gekennzeichnet, dass sie das Wasser rascher transpirieren und so jedem sparenden Nachbarn z.B. 70 Wassereinheiten entziehen. Definitionsgemäß (vgl. auch Kap. 4.2.1.) entfernen sich die mässigen Sparer von der optimalen Verhaltensweise und müssen die Wassergewinne mit einem schlechteren Transpirationskoeffizienten bezahlen, der hier 500 betragen soll. An der Grenzlinie der beiden Populationen geschieht nun folgendes: die Sparer (Kreise) entziehen jedem Nachbarn 20 Wassereinheiten, die mässigen Sparer (Dreiecke) entziehen jedem Nachbarn jedoch 70 Wassereinheiten. Für den Sparer, der an die mässigen Sparer grenzt, bedeutet das, dass ihm 50 Wassereinheiten weniger (+20-70) zur Verfügung stehen. Seine Wachstumsleistung in der gegebenen Zeit beträgt



**Abb. 21.** Schematische Darstellung des Verhaltens von optimalen Wassersparern (Kreise) (a) und mässigen Wassersparern (Dreiecke) (b), die in einen Reinbestand von optimalen Wassersparern eindringen. Die mässigen Wassersparer sind konkurrenzfähiger und breiten sich auf Kosten der optimalen Sparer aus (b), obwohl sie im Reinbestand eine geringere Wachstumsleistung (1.00 Wachstumseinheiten) erreichen als die optimalen Wassersparer (1.04 Wachstumseinheiten)

T = Transpirationskoeffizient - coefficient of transpiration

W = im Konkurrenzbereich jedem Nachbarn entzogene Wassermenge - amount of water taken to each neighbour within the competition area

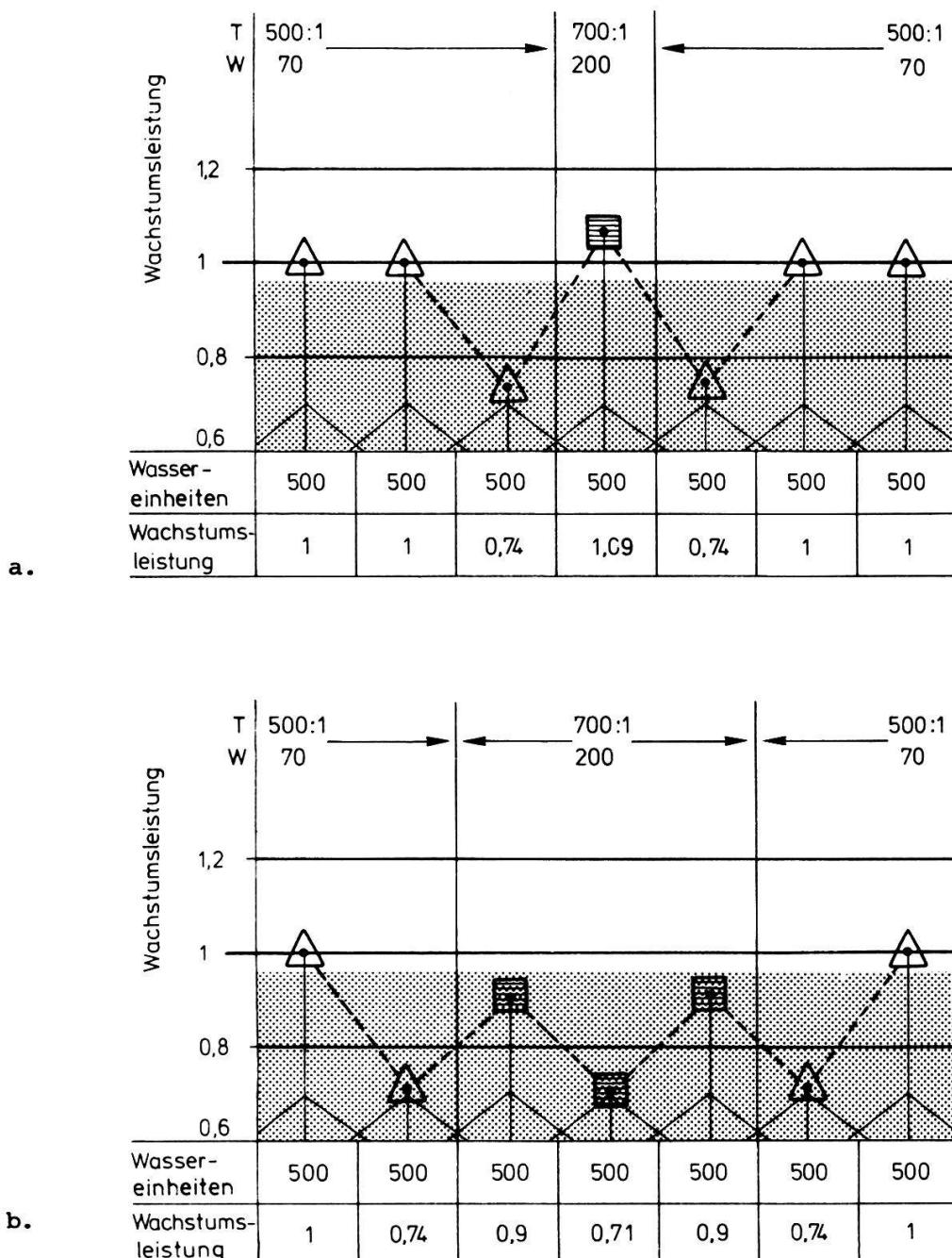


Abb. 22. Verhalten eines "Wasserverschwenders" (Quadrat) in einem Reinbestand von "mässigen Sparern" (Dreiecke); a) als Einzelpflanze, b) zusammen mit Artgenossen. (Siehe Text).

Fig. 22. Behaviour of a "prodigal" (square) in a monoculture of moderate water savers (triangles); a) as single plant, b) in a group. (See text). T und S siehe Abb. 21.

Fig. 21. Schematic representation of the behaviour of optimal water savers (circles) (a) and moderate water savers (triangles) (b) invading a monoculture of optimal water savers. The moderate water savers (b) outdo the optimal water savers (a) despite their poorer growth ratio in monoculture (1.0) compared to that of the optimal water savers (1.04), see text.

demzufolge nur 0.94 Einheiten. Der angrenzende mässige Sparer entzieht dem Sparer 70 Wassereinheiten und verliert an diesen jedoch nur 20, so bleiben ihm am Ende 550 Wassereinheiten. Damit erreicht er, unter Berücksichtigung des schlechteren Transpirationskoeffizienten (500), eine Wachstumsleistung von 1.1 Einheiten. Die mässigen Sparer (links vom ersten Individuum an der Front, die zwei Dreiecke links aussen in Abb. 21b) beziehen von jedem Nachbarn 70 Wassereinheiten, verlieren aber auch an jeden 70, so dass ihnen je die durchschnittlichen 500 Einheiten bleiben, was eine Wachstumsleistung von 1.0 Einheiten ermöglicht.

Das gute Wachstum des mässigen Sparers an der Front lässt erwarten, dass sich diese in der Sparerpopulation ausbreiten und die Sparer mit der Zeit verdrängen werden.

Eine geschlossene Population dieser mässigen Sparer wächst zwar weniger gut als die der optimalen Sparer, sie erreicht in einem gegebenen Zeitraum nur 1.0 Wachstumseinheiten gegenüber 1.04 der optimalen Sparer. Das kann ihren Erfolg aber nicht beeinträchtigen, denn die Sparer besitzen keine Möglichkeit, die mässigen Sparer zurückzudrängen oder sich als Einzelpflanzen in ihrem Bestand zu halten. Aehnliche Ueberlegungen führten PASSIOURA (1982) zum Schluss, dass bestandesbildende Arten grundsätzlich keine optimalen Sparer sein können.

Es ist denkbar, dass die hier dargestellten mässigen Sparer (Dreiecke) von noch etwas schlechteren Sparern verdrängt werden. Dies kann sich jedoch nicht beliebig oft wiederholen. Um das zu verdeutlichen, nehmen wir an, die Standortsbedingungen seine zeitweise so trocken, dass die weniger an Trockenheit angepassten Pflanzen verdrängt werden. Benachteiligt sind in diesem Fall alle Pflanzen, die das Wasser zu schlecht ausnützen und so in einem bestimmten Zeitraum zu wenig Biomasse (oberirdisch, unterirdisch und Speichergewebe) aufbauen können. Nehmen wir an, dass für das Ueberleben eines trockenen Jahres eine Wachstumsleistung von 0.95 Einheiten notwendig ist (grau getönter Bereich in Abb. 21, 22); alle Individuen überleben (Abb. 21b), nur das Grenzindividuum der Sparer, welches im kritischen Bereich ist, wird eingehen. Wenn sich demnach eine geschlossene, homogene Population von mässigen Sparern gerade so "verschwenderisch" verhält, dass sie trockene Jahre knapp überlebt, so sind darin keine schlechteren Wasserverwerter mehr lebensfähig. Ebenso wenig sind optimale Sparer in der Lage, in diese Population von mässigen Sparern einzudringen, da sie im Konkurrenzkampf um das Wasser unterliegen (Abb. 21). Diese mässigen Sparer sind jene, die PASSIOURA (1982) als "Prodigals" (= Verschwender) bezeichnet, denn im Vergleich zu den "optimalen Sparern" leben sie verschwenderisch.

Das Verhalten der mässigen Sparer gleicht auffällig einer evolutionär stabilen Strategie (ESS). Ein wichtiger Unterschied zur ESS besteht jedoch darin, dass sich die Tiere frei bewegen und einander zufällig begegnen können. Pflanzen begegnen sich jedoch nur einmal im Leben zufällig (als Keimlinge) und leben dann in einer sich nur langsam verändernden Nachbarschaft. Ist eine Population genetisch homogen, so spielen diese dauernden Nachbarschaften keine Rolle, denn auch zufällige Begegnungen der Pflanzen untereinander würden sie nicht mit anderen Strategien konfrontieren.

Wir wollen bei der Weiterführung unseres Gedankenexperiments nicht ausschliessen, dass Individuen anderer Arten in eine homogene Population

von mässigen Sparern eindringen können. Entsprechend unseren Ueberlegungen ist nicht zu erwarten, dass sich geschlossene Bestände von besseren oder schlechteren Wassersparern etablieren können (siehe oben). Was geschieht aber, wenn andere Pflanzen vereinzelt, und nicht wie in Abb. 21 dargestellt, auf breiter Front in einen homogenen Bestand eindringen?

Ein einzelner Wassersparer verliert zuviel Wasser (-100 Einheiten) an seine mässig sparenden Nachbarn, so dass er im Wachstum zurückbleibt und verdrängt wird. Ein einzelner Verschwender verbraucht das Wasser noch rascher als die mässigen Sparer und entzieht dadurch jedem Nachbarn z.B. 200 Wassereinheiten (Abb. 22). Er entfernt sich dadurch noch weiter vom optimalen Verhalten und erreicht deshalb, wie oben besprochen, einen entsprechend schlechteren Transpirationskoeffizienten von angenommenen 700 (Quadrat in der Population von Dreiecken in Abb. 22a). Dieser Eindringling ist nun aber ausgesprochen erfolgreich. Er entzieht jedem Nachbarn netto 130 Wassereinheiten, so dass ihm 760 Wassereinheiten zur Verfügung stehen. Das ermöglicht ihm, trotz des hohen Transpirationskoeffizienten, eine Wachstumsleistung von knapp 1.09 Einheiten. Die angrenzenden mässigen Sparer verlieren an ihn jedoch je netto 130 Wassereinheiten und wachsen dadurch nur um 0.74 Einheiten. Es ist anzunehmen, dass sich dieser Eindringling rasch ausbreitet.

Der Vorteil der Verschwenderstrategie, jedem Nachbarn 200 Wassereinheiten zu entziehen, wirkt jedoch kontraproduktiv, sobald die Nachbarn auch Verschwender sind und die gleiche Strategie anwenden. Der Verschwender in der Mitte von Abb. 22b kann mit keinem Netto-Wassergewinn rechnen und hat deshalb nur die durchschnittlichen 500 Wassereinheiten zur Verfügung. Mit seinem hohen Transpirationskoeffizienten erreicht er nur 0.71 Wachstumseinheiten; seinen benachbarten Artgenossen geht es zwar etwas besser mit je 130 Wassereinheiten Nettogewinn, aber auch für sie ist nur ein Wachstum von 0.9 Einheiten möglich. Gemäss den oben angenommenen Ueberlebensbedingungen (Minimum 0.95 Wachstumseinheiten) werden bei Trockenheit alle Eindringlinge in Abb. 22b eliminiert. Auch die Randindividuen der mässigen Sparer werden eliminiert, ihre Population kann sich aber nach dem Verschwinden der Verschwender wieder erholen und die Bestandeslücke schliessen.

Ein Verschwender ist demzufolge als einzelnes Individuum im Bestand der mässigen Sparer sehr erfolgreich, erst sein Expansionsdrang wird ihm zum Verhängnis. Wenn er sich nun, nicht wie in Abb. 22b dargestellt, dadurch vermehrt, dass seine Nachkommen neben ihm, sondern dass sie einzeln verstreut im Bestand aufwachsen, so müsste diese Strategie erfolgreich sein.

Bei der ESS nach DAWKINS (1976, 1978) und WICKLER und SEIBT (1977) waren weder "Falken-" noch "Tauben"-Gene ausschliesslich erfolgreich, sondern es stellte sich in der Population ein Gleichgewicht aus einer Mischung dieser gegensätzlichen Verhaltensweisen ein. Auf Pflanzengesellschaften bezogen kommen wir zum selben Schluss, der sich hier jedoch nicht auf Gene innerhalb von Populationen, sondern auf Arten innerhalb von Pflanzengemeinschaften bezieht. So wären z.B. in einem Halbtrockenrasen weder ausschliesslich mässige Wassersparer, noch ausschliesslich Wasserver schwender erfolgreich, sondern wir müssten erwarten, dass sich ein Gleichgewicht zwischen diesen beiden Verhaltensweisen einstellt.

DAWKINS (1978) beschreibt, dass das Falken- und das Taubenverhalten in einem bestimmten Verhältnis, sowohl getrennt in verschiedenen Individuen, in Form eines sogenannten stabilen Polymorphismus verwirklicht werden kann, als auch zu einer Mischstrategie geformt, allen Individuen einer Population eigen sein kann. Bei der Diskussion verschiedener Strategien in Pflanzengemeinschaften stellt sich die analoge Frage: können die verschiedenen Wasserhaushaltsstrategien in einer Mischstrategie einer einzigen Art verwirklicht werden oder muss angenommen werden, dass sie von verschiedenen Individuen und somit im allgemeinen von verschiedenen Arten verwirklicht werden?

Nehmen wir für die Beantwortung dieser Frage die in dieser Arbeit untersuchten Gräser zu Hilfe. Beide, Bromus erectus und Dactylis glomerata, sind Horstgräser. Horstbildende Wuchsform und vegetative Vermehrung sind mit der Wasserhaushaltsstrategie der mässigen Sparer gut vereinbar, denn beide führen zu einem dichten Bestand von Artgenossen, während eine Verschwenderstrategie nicht zum Erfolg führt, denn Verschwender können sich nach dem Gesagten in unmittelbarer Nachbarschaft von Artgenossen nicht halten. Auch kurze Ausläufer, wie sie bei vielen Grasarten anzutreffen sind, führen zu naher Nachbarschaft von Mutter- und Tochterpflanzen; deshalb ist auch diese Vermehrungsstrategie gut mit einer mässigen Sparstrategie, aber schlecht mit einer Verschwenderstrategie vereinbar. Auf Trocken- und Halbtrockenstandorten sind Gräser ganz allgemein erfolgreich und oft bestandesbildend (z.B. Bromus erectus oder Brachypodium pinnatum). Nach unserem Modell sind diese Gräser mässige Wassersparer. Bestände dieser Gräser sind jedoch nie Reinkulturen, denn Rosetten- und andere Krautpflanzen sind mehr oder weniger häufig eingestreut, erreichen aber nur selten Dominanz. Diese Kraut- und Rosettenpflanzen können die Strategie der Wasserverschwender erfolgreich anwenden.

Eine bestimmte Wasserhaushaltsstrategie ist also an bestimmte artspezifische Merkmale gebunden, wie z.B. an eine passende Vermehrungsstrategie. Deshalb ist anzunehmen, dass auf homogenen Standorten nicht eine Mischstrategie durch eine Art verwirklicht wird, sondern dass verschiedene Arten mit unterschiedlichen Wasserhaushaltsstrategien einen stabilen Pflanzenbestand bilden.

Die Entwicklung solcher Pflanzengemeinschaften ist jedoch nicht primär ein evolutionärer Vorgang im genetischen Sinne, sondern eine Sukzession. Der Begriff evolutionär stabile Strategie (ESS) beschreibt diese Situation deshalb nicht treffend. Viel eher handelt es sich hier um eine **sukzessionsstabile Kombination von Strategien**, die in einer Klimax- oder Dauergesellschaft in ausgewogenem Verhältnis verwirklicht ist. Wir können erwarten, dass ähnliche sukzessionsstabile Kombinationen von Strategien auch im Wettkampf um Nährstoffe und Licht auftreten.

Natürlich finden neben allen hier besprochenen Vorgängen auch genetische und somit evolutionäre Anpassungen statt. In diesem Zusammenhang sind die polymorphen Verhaltensweisen zu sehen, die z.B. DICKENMANN (1982), URBANSKA (1982) und URBANSKA-WORYTKIEWICZ und WILDI (1975), bezüglich der Cyanogenesefähigkeit von Alpenpflanzen feststellten. Ob ähnliche polymorphe Strategien auch im Wasserhaushalt von Pflanzen vorkommen und welche Bedeutung diesen gegebenenfalls für die Konkurrenzkraft der betreffenden Pflanzen zukommt, müsste weiter abgeklärt werden.

Neben den hier beschriebenen Wasserhaushaltsstrategien spielen weitere

Faktoren eine Rolle für die Artenvielfalt von Halbtrockenrasen, insbesondere das Vorkommen verschiedener ökologischer Nischen (GIGON 1981), die Kleinsägeraktivität (LEUTERT 1983a,b) und die Phänologie (KRÜSI 1981). Differenzierungen im Nährstoffhaushalt beschrieben z.B. BRAAKHEKKE (1980) und KINZEL (1982).

Das hier besprochene Modell erklärt Artenvielfalt im Gegensatz zu den oben erwähnten Arbeiten auch dort, wo keine Differenzierung in ökologischen Nischen vorliegt. Namentlich für

- absolut homogene Standortsbedingungen,
- Arten mit synchroner Phänologie,
- Arten, die in der gleichen Bodentiefe wurzeln, und
- Arten mit gleicher Wachstumsgeometrie.

**Das Modell einer sukzessionsstabilen Kombination von Strategien und seine Beziehungen zum Verhalten der untersuchten Arten:**

Im Hinblick auf das beschriebene Modell lassen sich die Strategien der untersuchten Arten folgendermassen interpretieren:

Bromus erectus besitzt, im Vergleich zu den anderen hier untersuchten Arten, eine ausgeprägte Tendenz, relativ geschlossene Bestände zu bilden. Den Tabellen 11 und 12 können wir entnehmen, dass Bromus erectus eine deutliche Wassersparstrategie verfolgt. Besonders deutlich kommt das in der dauernd tiefen Blattleitfähigkeit zum Ausdruck. Es wurde oben darauf eingegangen, warum von bestandesbildenden Arten nicht eine optimale sondern nur eine mässige Wassersparstrategie verwirklicht werden kann. Diese mässige Sparstrategie kommt unter trockenen Bedingungen aber nahe an eine optimale Strategie heran, näher als jede andere Strategie im Bestand. Diese fast optimale Strategie erfordert von einer Pflanze eine ausgeprägte Reaktionsfähigkeit auf veränderliche Witterungsbedingungen, da jede geringe Änderung der äusseren Bedingungen eine Anpassung ihres Verhaltens verlangt. Bromus erectus besitzt diese Fähigkeit, durch seine rasche und umfangreiche stomatäre Reaktion auf Veränderungen der Witterungsverhältnisse. STOCKER (1967) beschrieb allgemein für Gräser ähnliche Strategien, und genau das ist nach unserem Modell auch von diesem Pflanzentypus zu erwarten, denn zu ihm gehören viele bedeutende bestandesbildende Wiesenarten.

Dactylis glomerata ist der ausgeprägteste Wassersparer in unseren Untersuchungen. Auch dieses Gras ist, wie B. erectus, unter bestimmten Bedingungen eine typische bestandesbildende Art. D. glomerata kann mit den Stomata sehr rasch und empfindlich auf wechselnde Witterungsbedingungen reagieren. Dieses Verhalten stimmt sehr gut mit den Aussagen unseres Modells überein. An dieser Art ist auch zu erkennen, dass eine Strategie nicht starr sein muss. Die von D. glomerata verfolgte "Lauerstrategie" ist typisch für sogenannte bedingte Strategien, d.h. für Strategien, die sich nur unter bestimmten Bedingungen manifestieren (vgl. z.B. DAWKINS 1978). Diese Lauerstrategie ist nur deshalb so erfolgreich, weil sie im entscheidenden Moment von einer Wachstumsstrategie abgelöst werden kann. Es ist erkennbar (siehe Kap. 4.2.2.), dass D. glomerata unter nassen Bedingungen eine Wachstumsstrategie (Verschwenderstrategie) anwendet.

Salvia pratensis ist in Halbtrockenrasen sehr erfolgreich, aber nie bestandesbildend; sie hat eine dauernd hohe Blattleitfähigkeit und passt diese den jeweiligen Witterungsbedingungen nur gering an. Dies gibt uns

ein gutes Bild der Verhaltensweise, die von einem Verschwender in unserem Modell erwartet wird.

Plantago lanceolata ist in unseren Untersuchungsflächen sehr erfolgreich, aber, wie Salvia pratensis, nie bestandesbildend. Mit seiner hohen Blattleitfähigkeit ist er ein deutlicher Verschwender. Die gute Variabilität der Öffnungsweite der Stomata stimmt allerdings nicht mit dem Verhalten eines typischen Verschwenders überein. Die Fähigkeit von P. lanceolata, auch in gedüngten Wiesen zu bestehen, weist aber darauf hin, dass auch hier eine bedingte Strategie die allgemeine Anpassungsfähigkeit der Art erhöht, so dass sie auf sehr unterschiedlichen Standorten erfolgreich ist.

Trifolium pratense und Taraxacum officinale nehmen in ihrem stomatären Verhalten eine Mittelstellung ein. Beide sind weniger an Trockenheit angepasst und auf unseren Versuchsflächen nicht oder wenig erfolgreich. Es ist nicht anzunehmen, dass sie unter diesen Bedingungen ihr typisches Verhalten zeigten; sie werden deshalb hier nicht weiter diskutiert.

Alle in diesem Kapitel gemachten Überlegungen berücksichtigen Konkurrenz um eine einzige Ressource, um Wasser. Tritt Konkurrenz um mehrere Ressourcen auf, so sind entsprechend vielfältigere, praktisch unbegrenzte, Möglichkeiten der Koexistenz gegeben, da sich die sukzessionsstabilen Kombinationen von Strategien mit allen anderen denkbaren Nischendifferenzierungen überlagern.

#### 4.3. EINIGE WEITERFÜHRENDE BETRACHTUNGEN ZUR ARTENVIELFALT UND IHRER BEDEUTUNG

Die Ergebnisse dieser Arbeit lassen eine grosse Vielfalt von Wasserhaushaltsstrategien erahnen (Kap. 4.2.2. und 4.2.3.). Von den hier untersuchten Arten sind vier (Bromus erectus, Dactylis glomerata, Salvia pratensis und Plantago lanceolata) gut an die Bedingungen in Halbtrockenrasen angepasst. Es wurde gezeigt, dass jede dieser Arten eine grundsätzlich andere Wasserhaushaltsstrategie anwendet (vgl. Kap. 4.2.2. und Tab. 11).

Der Erfolg einer Wasserhaushaltsstrategie ist jedoch nicht nur von den Standortsfaktoren, sondern auch von den Strategien der Nachbarn abhängig (vgl. Kap. 4.2.3.). HOFSTADTER (1983) beschrieb einfache mathematische Strategien, die egoistisches und kooperatives Verhalten von Individuen innerhalb von Populationen simulierten. Er spielte sie in Computertournieren gegeneinander aus: jede Spielrunde trennte die Erfolgreichen klar von den Nichterfolgreichen. Bemerkenswert am Ergebnis war, dass nach verschiedenen Spielrunden, in denen je unterschiedlich viele und verschiedene Strategien beteiligt waren, einmal Strategie A vor Strategie B und dann wieder Strategie B vor Strategie A plaziert wurde. Der Autor begründete diese Rangabtausch damit, das jedes "Spielklima" andere Strategien begünstigt. Keine der getesteten Strategien konnte als optimal bezeichnet werden, "weil es ... die 'beste' Strategie nicht gibt, hängt doch die Qualität eines Programmes von der Umgebung ab" (HOFSTADTER 1983). Dem hier beschriebenen Spielklima kann die Nachbarschaft

einer bestimmten Pflanze, also Art und Anzahl der benachbarten Strategien, gleichgesetzt werden. Demzufolge führt jede Kombination von Nachbarn zu einem neuen Strategie-Umfeld, welches nun wieder neue Wasserhaushaltsstrategien erfolgreich macht.

Die mögliche Anzahl verschiedener Strategie-Umfelder nimmt exponentiell zur Artenzahl zu. Die mögliche Anzahl solcher Strategie-Umfelder ist deshalb in jedem Bestand mit mehr als einer Art grösser als die Artenzahl selbst. Das bedeutet, dass in einem Bestand, selbst unter homogenen Standortsbedingungen, immer wesentlich mehr Strategie-Nischen möglich, als Strategien (Arten) vorhanden sind. Es müssen zwar nicht alle dieser möglichen Strategie-Nischen verwirklicht sein, aber dennoch wird, vor allem in artenreichen Beständen, die tatsächliche Anzahl Strategie-Nischen immer wesentlich grösser als die Artenzahl, also die Anzahl potentieller Nischenbesetzer, sein. Dieses Ueberangebot an Strategie-Nischen begünstigt die Einwanderung neuer Arten und fördert die Entstehung neuer Oekotypen.

Die Einwanderung von Arten in eine neu zu besiedelnd Fläche hängt mindestens zum Teil vom Zufall ab. Zufällig entstehen dabei verschiedene Strategie-Umfelder. Es ist deshalb zu erwarten, dass die Selektionsbedingungen auf verschiedenen, aber von den Standortsbedingungen her völlig identischen Flächen schon nach kurzer Zeit unterschiedlich sind. Deshalb ist in verschiedenen Flächen, auch unter identischen Standortsbedingungen, die Entstehung unterschiedlicher Oekotypen zu erwarten.

Eine grosse Anzahl verschiedener Strategien und folglich auch Arten ist jedoch nicht einfach vorhanden oder nicht. LEUTERT (1983b) beschreibt in seiner Arbeit über Feldmäuse: "Eine artenreiche Flora ist die zwingende Voraussetzung für artenreiche Tiergemeinschaften und das Vorkommen seltener Tierarten." Andererseits stellte er auch fest, dass in 59 1 m<sup>2</sup>-Flächen seiner Untersuchungen die Artenzahl der Pflanzen durch die Feldmausaktivität erhöht wurde. Artenreichtum auf Halbtrockenrasen ist, nicht nur aus dem Blickwinkel der Wasserhaushaltsstrategien betrachtet, sondern ganz allgemein, das Ergebnis einer langandauernden, aufschaukelnden Wechselwirkung (positive Rückkoppelung, siehe auch GIGON 1981).

Weil sich diese positive Rückkoppelung erst mit der Zeit auf die Artenvielfalt auswirkt, kommt dem Alter eines Bestandes eine grosse Bedeutung zu. Ein hohes Bestandesalter ist nicht nur Voraussetzung für eine grosse Artenvielfalt, sondern auch Voraussetzung für die Entwicklung verschiedener Oekotypen. Diese, im Zusammenspiel von Standortsfaktoren und Artengarnitur entstandenen Oekotypen bewirken mit ihren ausgeklügelten und aufeinander eingespielten Strategien ein den Bedingungen des Standortes angepasstes und auch unter extremen Bedingungen bewährtes "Bestandesverhalten", das die ökologische Stabilität des Bestandes begünstigen kann (z.B. ausgeglichene Biomasse-Erträge in verschiedenen trockenen Jahren). Deshalb dürfte es aus der Sicht der Landwirtschaft lohnend sein, besonders an extremen, trockenen, flachgründigen und steilen Standorten, alte stabile Bestände wie z.B. die hier untersuchten Magerrasen, zu erhalten und nicht durch Massnahmen wie Düngung und Bewässerung aus dem Gleichgewicht zu bringen. Aus der Sicht des Naturschutzes sind alte Magerrasen, nicht nur wegen ihrer Artenvielfalt, sondern vor allem wegen ihrem Reichtum an seltenen Arten, sowie als Lebensräume einer noch wenig erforschten Vielfalt von Oekotypen von grosser Bedeutung und unbedingt zu erhalten.

## ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit dem Einfluss des Wasserhaushaltes und insbesondere des Wassermangels auf die Koexistenz und die Artenvielfalt von Pflanzen in Trespen-Halbtrockenrasen. Das ökophysiologische Verhalten von sechs ausgewählten Arten (Bromus erectus, Dactylis glomerata, Salvia pratensis, Plantago lanceolata, Trifolium pratense und Taraxacum officinale) wurde in der Klimakammer und im Freiland bei unterschiedlichen Wasserverhältnissen untersucht.

1. Bei den trocken gehaltenen Pflanzen in der Klimakammer war die intraspezifische Streuung der Blattleitfähigkeit sehr gross (Kap. 3.3., Abb. 6). Die höchsten und tiefsten Werte der Blattleitfähigkeit unterschieden sich bei D. glomerata und P. lanceolata bis um das Zehnfache, bei B. erectus bis um das Zwanzigfache und bei S. pratensis bis um das Fünzigfache.
2. In der durchschnittlichen Blattleitfähigkeit unterschieden sich die verschiedenen Arten unter trockenen Bedingungen im Feld stark voneinander, unter nassen wenig (Kap. 3.4.2., Abb. 8-15). Unter trockenen Bedingungen wurden allgemein sehr hohe Blattleitfähigkeiten (in  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) gemessen an S. pratensis (ca. 100-670) und P. lanceolata (ca. 10-720), mittlere an T. officinale (ca. 25-370) und tiefe an T. pratense (ca. 10-460), B. erectus (ca. 15-230) und D. glomerata (ca. 6-320).
3. Die untersuchten Arten reagierten sehr unterschiedlich auf verschiedene Witterungsbedingungen (Kap. 3.5., Abb. 16-19 und Tab. 11 und 12). Besonders deutlich unterschied sich ihr Verhalten an warmen und trockenen Tagen und zwar in den Mittags-Xylemwasserpotentialen (D. glomerata und B. erectus sehr tiefe und S. pratensis sehr hohe Werte), in den Unterschieden der Blattleitfähigkeit zwischen den trockenen und den nassen Flächen (B. erectus und D. glomerata sehr grosse, S. pratensis nur unbedeutende Unterschiede) und in der Ausprägung der Blattleitfähigkeits-Mittagsdepression (D. glomerata sehr deutliche, S. pratensis) keine Blattleitfähigkeits-Mittagsdepressionen).
4. Allgemein war die Blattleitfähigkeit nach dem Schnitt höher als kurz zuvor, besonders bei D. glomerata, P. lanceolata und T. pratense, weniger stark bei B. erectus und T. officinale und nur unwesentlich bei S. pratensis.
5. Bei keiner Art hing die Höhe der Blattleitfähigkeit von der Höhe des Xylemwasserpotentials ab. Deutlich war jedoch bei den meisten Arten, dass vor allem dann eine Blattleitfähigkeits-Mittagsdepression auftrat, wenn das Xylemwasserpotential unter einen bestimmten artspezifischen Schwellenwert sank. Diese Xylemwasserpotentialschwelle betrug bei D. glomerata -2.75 MPa, bei P. lanceolata -2.2 MPa, bei T. pratense -2.25 MPa und bei T. officinale -2.0 MPa (Tab. 10). An B. erectus und S. pratensis wurden keine solchen Schwellenwerte festgestellt.
6. Das Verhalten der Arten in bezug auf den Wasserhaushalt wurde zusammen mit morphologischen Daten bewertet (Tab. 12). Die Anpassung an Trockenheit nahm in der folgenden Reihenfolge ab: B. erectus, S.

*pratensis*, *D. glomerata*, *P. lanceolata*, *T. officinale*, *T. pratense*. Diese Reihenfolge stimmt im wesentlichen mit den abnehmenden Biomasseanteilen der Arten überein (Abb. 5).

7. Die hier gefundenen Wasserhaushaltsstrategien wurden mit jenen in den Arbeiten von BORNKAMM (1958), STOCKER (1967), HICKMAN (1970) und PASSIOURA (1982) verglichen (Kap. 4.2.1.). Daraus ergaben sich Widersprüche, namentlich bei der Beurteilung des Verhaltens der Gräser. Es wird gezeigt, dass die sehr empfindliche und effiziente Stomaregulation der Gräser nicht zwangsläufig zu einer Stabilisierung des inneren Wasserhaushaltes im Sinne von höheren Xylemwasserpotentialen führen muss.
8. Für die Diskussion der Wasserhaushaltsstrategien wurden Wasseraufnahme, -abgabe und -verwertung sowie die Anpassungsfähigkeit an zeitweise bessere Wasserversorgung bewertet (Tab. 11 und 12). Daraus ergibt sich für jede untersuchte Art eine eigene artspezifische Wasserhaushaltsstrategie. Diese Strategien verknüpfen das ökologische und physiologische Verhalten sowie die Morphologie der Arten miteinander.
9. In Anlehnung an die soziobiologische Theorie der evolutionär stabilen Strategie (ESS) wird ein Modell für eine sukzessionsstabile Kombination von Wasserhaushaltsstrategien in Halbtrockenrasen skizziert (Kap. 4.2.3., Abb. 21, 22). Es kann Koexistenz und Artenvielfalt erklären für
  - absolut homogene Standortsbedingungen,
  - Arten mit synchroner phänologischer Entwicklung,
  - Arten, die in gleichen Horizonten wurzeln und
  - Arten mit gleicher Wachstumsgeometrie.
- Die Aussagen dieses Modells stimmen gut mit dem Verhalten der untersuchten Arten überein.
10. Mässiger Wassermangel, wie er in Halbtrockenrasen typisch ist, begünstigt die Koexistenz verschiedener Pflanzenarten (Kap. 4.2.3. und 4.3.), er ist mitverantwortlich für die hohen Artenzahlen an diesen Standorten und somit auch für ihren hohen Naturschutzwert.

#### SUMMARY

Influence of the water balance of the plants on the coexistence and of plant species richness in semi-dry meadows (Mesobromion)

The present investigation deals with the influence of water balance and especially water deficiency on the coexistence and richness of plant species in semi-dry meadow ecosystems. The ecophysiological behaviour of six species (Bromus erectus, Dactylis glomerata, Salvia pratensis, Plantago lanceolata, Trifolium pratense and Taraxacum officinale) was investigated under different water conditions in the growth room and in the field.

1. Plants grown under dry conditions in the growth room showed very

great intraspecific differences of leaf conductance (Chap. 3.3., Fig. 6.). The highest values of leaf conductance differed from the lowest ones by a factor of 10 for Dactylis glomerata and P. lanceolata, by a factor of 20 with Bromus erectus or even of 50 for S. pratensis.

2. The difference of the mean leaf conductance from species to species was larger under dry conditions in the field than under moist ones (Chap. 3.4.2., Figs 8-15). Under dry conditions (in  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) S. pratensis (100-670) and P. lanceolata (10-720) generally reached very high values, T. officinale (25-370) medium ones and T. pratense (10-460), B. erectus (15-230) and D. glomerata (6-320) low ones.
3. The species showed very different reactions to different weather conditions (Chap. 3.5., Figs 16-19, Tab. 11 and 12). The differences between the species are particularly distinct on warm and dry days; they concern the midday xylem water potential (D. glomerata and B. erectus very low values, S. pratensis very high ones), differences of leaf conductance between dry and wet treatment (B. erectus and D. glomerata pronounced differences, S. pratensis insignificant ones), midday depression of leaf conductance (D. glomerata very distinct, S. pratensis no midday depression).
4. In general, leaf conductance was higher after cutting than before. The values of D. glomerata, P. lanceolata and T. pratense, were much higher, those of B. erectus and T. officinale slightly higher, and those of S. pratensis insignificantly higher.
5. There was no recognizable relationship between high leaf conductance and high xylem water potential. In most species there was, however, a pronounced midday depression of leaf conductance when the xylem water potential fell below a certain specific threshold. This threshold was -2.75 MPa for D. glomerata, -2.2 MPa for P. lanceolata, -2.25 MPa for T. pratense and -2.0 MPa for T. officinale. B. erectus and S. pratensis showed no recognizable threshold (Tab. 10).
6. The behaviour of the plants in relation to the water balance was estimated in combination with morphological data of the different plants (Tab. 13). The adaptation to drought decreased in the following order: B. erectus, S. pratensis, D. glomerata, P. lanceolata, T. officinale, T. pratense. This sequence is much the same as that of the biomass of the different species in the meadows (Fig. 7).
7. The water balance strategies of the different species were compared with those published by BORNKAMM (1958), STOCKER (1967), HICKMANN (1970) and PASSIOURA (1982) (Chap. 4.2.1.). This led to some disagreement, especially concerning the strategies of the grasses. It is shown that the sensitive and efficient stomatal regulation of the grasses does not necessarily lead to a higher xylem water potential.
8. For the discussion of water balance strategies data on water uptake, loss, utilization and adaptability to temporarily improved water supply were estimated (Tab. 11, 12). The results show that every species has its own water balance strategy, related to physiology and morphology.

9. Based on the sociobiological theory of the evolutionary stable strategy (ESS), a theoretical model of a successionary stable combination of water balance strategies in semi-dry meadows has been developed (Chap. 4.2.3., Figs 21, 22). This model can explain the co-existence of species and richness of species for
  - absolutely homogenous environmental conditions,
  - species with synchronous phenological development,
  - species that have their roots in the same horizon and
  - species with similar growth geometry.
10. Moderate water stress as it is typical in semi-dry meadows promotes coexistence of different plant species (Chap. 4.2.3., 4.3.), is one of the reasons for their richness of plant species and thus nature conservation value.

#### LITERATUR

- ASHENDEN T.W., 1978: Drought avoidance in sand dune populations of Dactylis glomerata. J.Ecol. 66, 943-951.
- BARTH H., 1978: Untersuchungen zum Wasserhaushalt von einigen Halbtrockenrasen-Pflanzen unter kontrollierten Feuchtebedingungen. Diss. Univ. Göttingen. 109 S.
- BERTSCH K., 1966: Moosflora von Südwestdeutschland. 3. Aufl. Ulmer, Stuttgart. 234 S.
- BORNKAMM R., 1958: Standortsbedingungen und Wasserhaushalt von Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion) im oberen Leinegebiet. Flora 146, 23-67.
- BORNKAMM R., 1961: Zur Konkurrenzkraft von Bromus erectus. Ein sechsjähriger Dauerversuch. Bot.Jb. 80, 466-479.
- BRAAKHEKKE W.G., 1980: On coexistence: a causal approach to diversity and stability in grassland vegetation. Wageningen, Pudoc. 164 S.
- COHEN S. und Y. COHEN, 1983: Field studies of leaf conductance response to environmental variables in citrus. J.Appl.Ecol. 20, 561-570.
- COWAN I.R., 1977a: Stomatal behaviour and environment. In: PRESTON R.D. and WOOLHOUSE H.W. (Hrsg.), Advances in botanical research. Acad. Press, London/New York/San Francisco. 117-228.
- COWAN I.R., 1977b: Water use in the higher plants. In: MCINTYRE A.K. (Hrsg.), Water: planets, plants and people. Aust.Acad.Sci, Canberra. 128 S.
- COWAN I.R. und FARQUHAR G.D., 1977: Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. In: JENNINGS D.H. (Hrsg.), Integration of activity in the higher plant. Univ.Press, Cambridge. 471-505.
- DAWKINS R., 1976: The selfish gene. Oxford Univ.Press.
- DAWKINS R., 1978: Das egoistische Gen. Springer, Berlin/Heidelberg/New York. 246 S.
- DEMARMELS J., 1978: Trockenstandorte als Biotopeinseln für Schmetterlinge und Heuschrecken. Diplomarbeit. Univ. Zürich, Zool. Museum. 60 S. (Manuskript).
- DICKENMANN R., 1982: Cyanogenesis in Ranunculus montanus s.l. from the Swiss Alps. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, 48, 56-75.
- ELLENBERG H., 1980: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 3. Aufl. Ulmer, Stuttgart. 981 S.
- FORNALLAZ C., 1982: Veränderungen des Wasserhaushaltes von Bromus erec-

- tus und Dactylis glomerata im Verlaufe einer Vegetationsperiode unter feuchten und trockenen Bedingungen im Freiland. Diplomarbeit. Geobot. Inst.ETH-Zürich. 77S. (Manuskript).
- GIGON A., 1968: Stickstoff- und Wasserversorgung von Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion) im Jura bei Basel. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 38, 28-85.
- GIGON A., 1979: CO<sub>2</sub>-gas exchange, water relations and convergence of mediterranean shrub-types from California and Chile. Oecol. Plant 14, 129-150.
- GIGON A., 1981: Koexistenz von Pflanzenarten, dargelegt am Beispiel alpiner Rasen. Verh. Ges. Oekol. 9, 165-172.
- GLOSER J., 1977: Photosynthesis and respiration of some alluvial meadow grasses: Responses to soil water stress, diurnal and seasonal courses. Acad. Praha, n.s. 4, 36 S.
- GRIME J.P., 1979: Plant strategies and vegetation processes. Wiley, Chichester/New York/Brisbane/Toronto. 222 S.
- HAMILTON W.D., 1964: The genetical evolution of social behaviour. J. Theor. Biol. 7, 1-51.
- HALL A.E., SCHULZE E.D. und LANGE O.L., 1976: Current perspectives of steady-state stomatal response to environment. In: Ecological studies. Analysis and synthesis. Vol. 19. Water and plant life. Springer, Berlin/Heidelberg. 169-188.
- HESS H.E., LANDOLT E. und HIRZEL R., 1967-1972: Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Birkhäuser, Basel. 3 Bde.
- HICKMAN J.C., 1970: Seasonal course of xylem sap tension. Ecology 51, 1052-1056.
- HOFSTADTER D.R., 1983: Kann sich in einer Welt voller Egoisten kooperatives Verhalten entwickeln? Metamagikum, Spectrum d. Wissenschaft 8, 8-14.
- JARVIS P.G., 1976: The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in the field. Philosophical Transactions of the Royal Soc. London B 273, 593-610.
- JENKA B., 1978: Zum Wasserhaushalt von Trockenwiesen bei Merishausen. Diplomarbeit. Geobot. Inst. ETH-Zürich. 69 S. (Manuskript).
- KAUSCH W., 1955: Saugkraft und Wassernachleitung im Boden als physiologische Faktoren unter besonderer Berücksichtigung des Tensiometers. Planta 45, 217-263.
- KAUSCH W. und EHRIG H., 1959: Beziehungen zwischen Transpiration und Wurzelwerk. Planta 53, 434-448.
- KEEL A., 1974: Orchideenreiche Waldstandorte. Diplomarbeit. Geobot. Inst. ETH-Zürich. (Manuskript). 79 S.
- KINZEL H., 1982: Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. Ulmer, Stuttgart. 534 S.
- KLEIN A., 1977: Zum Inventar der Trockenstandorte im Kanton Zürich. Vierteljahrsschr. Natf. Ges. Zürich 122, 349-355.
- KLEIN A. und KELLER H., 1982: Trockenstandorte und Bewirtschaftungsbeiträge. Bundesamt f. Forstwesen, Abt. Natur-u. Heimatschutz. 18 S.
- KOERNER Ch., 1975: Wasserhaushalt und Spaltenverhalten alpiner Zwergsträucher. Verh. Ges. f. Ökologie 4, 23-30.
- KOERNER Ch., 1977: Blattdiffusionswiderstände verschiedener Pflanzen im alpinen Grasheidegürtel der Hohen Tauern. In: CERNUSCA A. (Hrsg.), Alpine Grasheide Hohe Tauern, Ergebnisse der Ökosystemstudie 1976. Veröff. Oesterr. MaB-Hochgebirgsprogr. Hohe Tauern, Innsbruck, 1, 69-82.
- KOERNER Ch., 1978: Wasserdampf-Diffusionsporometer. Beschreibung und Betriebsanleitung. H. Walz, Effeltrich. 22 S.

- KOERNER Ch. und CERNUSCA A., 1976: A semi-automatic recording diffusion porometer and its performance under alpine field conditions. *Photosynthetica* 10, 172-181.
- KOERNER Ch., SCHEEL J.A. und BAUER H., 1979: Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetica* 13, 45-82.
- KRUESI B., 1981: Phenological methods in permanent plot research. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 75, 115 S.
- KUHN N., 1973: Frequenzen von Trockenperioden und ihre ökologische Bedeutung. *Vierteljahrsschr. Natf. Ges. Zürich* 118, 257-296.
- KUHN U., 1983: Koexistenz durch verschiedene Strategien des Wasserhaushaltes. Eine Untersuchung an sechs Halbtrockenrasenpflanzen. Verh. Ges. Oekologie 10, 201-209.
- KUMMER H.K. und DASSER V., 1981: Soziobiologie auf dem Prüfstand. *NZZ (Forschung u. Technik)*, 15.7., 45.
- KURMANN M., 1979: Ökologische Untersuchungen von Trespen-Halbtrockenrasen in der Nordschweiz, mit besonderer Berücksichtigung des Wurzelwerkes. Diplomarbeit. Geobot. Inst. ETH-Zürich. 44 S. (Manuskript).
- KUTSCHERA L., 1960: Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen. DLG-Verlagsgem., Frankfurt a.M. 574 S.
- KUTSCHERA L., LICHTENEGGER E. und SOBOTIK M., 1982: Wurzelatlas mittel-europäischer Grünlandpflanzen. I. Monocotyledonae. Fischer, Stuttgart/New York. 516 S.
- LANGE O.L., KOCH W. und SCHULZE E.D., 1969: CO<sub>2</sub>-Gaswechsel und Wasserhaushalt von Pflanzen in der Negev-Wüste am Ende der Trockenheit. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 82, 39-61.
- LANGE O.L., LOESCH R., SCHULZE E.D. und KAPPEN L., 1971: Responses of stomata to changes in humidity. *Planta* 100, 76-86.
- LANGE O.L., SCHULZE E.D., KAPPEN L., BUSCHBOM U. und EVENARI M., 1975: Photosynthesis of desert plants as influenced by internal and external factors. In: GATES D.M. und SCHMERL R.B., (Hrsg.), *Perspectives of biophysical ecology*. Springer, New York. 121-143.
- LARCHER W., 1980: Ökologie der Pflanzen. 3. Aufl. UTB, Ulmer, Stuttgart. 399 S.
- LEUTERT A., 1983a: Einfluss der Feldmaus (*Microtus arvalis*) auf die Artenzusammensetzung von Trespen-Halbtrockenrasen und Glatthaferwiesen. Verh. Ges. Oekologie 10, 211-216.
- LEUTERT A., 1983b: Einfluss der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.), auf die floristische Zusammensetzung von Wiesen-Oekosystemen. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 79, 126 S.
- LOESCH R. und FRANZ N., 1974: Tagesverlauf von Wasserpotential und Wasserbilanz bei Pflanzen verschiedener Standorte des fränkischen Weltenkalkes. *Flora* 163, 466-479.
- LÜDI W. und ZOLLER H., 1949: Einige Beobachtungen über Dürreschäden des Sommers 1947 in der Nordschweiz und am schweizerischen Jurarand. *Ber. Geobot. Inst. Rübel*, 69-85.
- MARTI R., 1981: Zum Wasserhaushalt von Düngewiesenpflanzen. Variabilität auf der Ebene der Population, des Individuums und des einzelnen Blattes. Diplomarbeit. Geobot. Inst. ETH-Zürich. 61 S. (Manuskript).
- MAYNARD-SMITH J., 1972: Game theory and the evolution of animal conflict. *J. Theoret. Biol.* 47, 209-221.
- MONTEITH J.L. und BULL T.A., 1970: A diffusive resistance porometer for field use. II. Theory, calibration and performance. *J. Appl. Ecol.* 7, 623-638.
- MOONEY H.A. und GIGON A., 1973: Some requirements for a physiological model to predict carbon gain of plants under natural conditions. In: DINGER B.E. und HARRIS W.F. (Hrsg.), *Terrestrial primary production*.

- Proc. Internat. Workshop on gaseous exchange methodology. Oak Ridge Nat. Lab. 147-162.
- MORROW P.A. und SLATYER R.O., 1971: Leaf temperature effects on measurements of diffusive resistance to water vapor transfer. *Plant Physiol.* 47, 559-561.
- OBERDORFER E., 1983: *Pflanzensoziologische Exkursionsflora*. 5. Aufl. Ulmer, Stuttgart. 1051 S.
- PASSIOURA J.B., 1982: Water in the soil-plant-atmosphere continuum. In: LANGE O.L., NOBEL P.S., OSMOND B. und ZIEGLER H. (Hrsg.), *Physiological ecology. II. Encyclopedia of plant physiology*. n.s. 12A, 5-33.
- PISEK A. und CARTELLIERI E., 1942: Der Wasserverbrauch einiger Pflanzenvereine. *Jb. Wiss. Bot.* 90, 255-291.
- PISEK A. LARCHER W., VEGIS A. und KNAPP-ZINN K., 1973: The normal temperature range. In: PRECHT H., CHRISTOPERSEN J., HENSEL H. und W. LARCHER (Hrsg.), *Temperature and life*. Springer, Berlin/Heidelberg/- New York. 102-144.
- RASCHKE K., 1979: Movements of stomata. In: HAUPT W. und FEINLEIB M.E. (Hrsg.), *Encyclopedia of plant physiology*. n.s. 7. *Physiology of Movements*. 383-441. Springer, Berlin/Heidelberg/New York. 731 S.
- REICHHOLF J., 1979: Die Artabgrenzung im Tierreich, eine "evolutionär stabile Strategie"? *Spixinia*, München, 2, 201-207.
- SCHOLANDER P.F., HAMMEL H.T., BRADSTREET E.D. und HEMMINGSEN E.A., 1965: Sap pressure in vascular plants. *Science* 148, 339-346.
- SCHULZE E.D., 1972: Die Wirkung von Licht und Temperatur auf den CO<sub>2</sub>-Gaswechsel verschiedener Lebensformen aus der Krautschicht eines montanen Buchenwaldes. *Oecologia* 9, 235-258.
- SCHULZE E.D., 1983: Photosynthetic CO<sub>2</sub> uptake and whole plant growth as related to plant water relations. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 96, 391-402.
- SCHULZE E.D., LANGE O.L., KAPPEN L., BUSCHBOM U. und EVENARI M., 1973: Stomatal response to changes in temperature at increasing water stress. *Planta* 110, 29-42.
- SLAVIK B., 1974: Methods of studying plant water relations. Springer, Berlin/Heidelberg/New York. 449 S.
- STILES W., 1970: A diffusive resistance porometer for field use. I. Instruction. *J. Appl. Ecol.* 7, 617-622.
- STOCKER O., 1937: Ueber die Beziehungen zwischen Wasser- und Assimilationshaushalt. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 7, 370-376.
- STOCKER O., 1956: Die Abhängigkeit der Transpiration von den Umweltfaktoren. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. III. Springer, Berlin/ Göttingen/Heidelberg. 436-488.
- STOCKER O., 1967: Der Wasser- und Photosynthesehaushalt mitteleuropäischer Gräser, ein Beitrag zum allgemeinen Konstitutionstyp des Gras- typus. *Flora (B)*, 157, 56-96.
- TURNER N.C., 1974: Stomatal response to light and water under field conditions. In: BIELESKI R.L., FERGUSON A.R. und CRESSWELL M.M. (Hrsg.), *Mechanisms of regulation of plant growth*. R.Soc.N.Z.Bull. 12, 423-432.
- URBANSKA K., 1982: Polymorphism of cyanogenesis in *Lotus alpinus* from Switzerland. I. Small-scale variability in phenologic frequencies upon acidic silicate and carbonate. *Ber. Geobot. Inst. ETH*, Stiftung Rübel, Zürich, 49, 35-55.
- URBANSKA K. und WILDI O., 1975: Variation within *Lotus corniculatus* L. s.l. from Switzerland. I. Preliminary report on chromosome numbers and cyanogenesis. *Ber. Geobot. Inst. ETH*, Stiftung Rübel, Zürich, 43, 54-82.
- WICKLER W. und SEIBT U., 1977: Das Prinzip Eigennutz. Ursachen und Kon-

sequenzen des sozialen Verhaltens. Hoffmann u. Campe, Hamburg. 372 S.  
WILSON E.O., 1975: Sociobiology. Belknap Press of Harvard Univ., Cambridge, Mass.

WITTE K., 1929: Beitrag zu den Grundlagen des Grasbaues. Landw.Jb. 69.

ZIMEN E., 1978: Der Wolf. Meyster, Wien/München. 333 S.

ZOLLER H., 1954: Die Typen der Bromus erectus-Wiesen des Schweizer Juras. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz 33, 309 S.

Adresse des Autors: Urs KUHN, dipl. Natw. ETH  
Geobotanisches Institut ETH  
Stiftung Rübel  
Zürichbergstrasse 38  
CH-8044 Zürich



ANHANG 1. Berechnung der relativen Luftfeuchtigkeit (RH)  
APPENDIX 1. Calculation of the relative humidity of the air

1.  $P = P^{\circ} - (T-T') \frac{b}{1013}$  [kPa]

2.  $RH = \frac{P}{P^{\circ}} \cdot 100$

3.  $RH = P^{\circ} \left(1 - \frac{\gamma(T-T') \cdot b}{1013 \cdot P^{\circ}}\right) \cdot 100$

p = aussen Dampfdruck [mbar]

$P^{\circ}$  = Dampfdruck bei Sättigung [mbar]

$\gamma$  = Psychrometerkonstante: bei Ventilation der beiden Thermometer von  
ca.  $4 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ ; = 0.667 (SLAVIK 1974)

T = aussen Lufttemperatur, trockenenes Thermometer [ $^{\circ}\text{C}$ ]

T' = Temperatur des feuchten Thermometers [ $^{\circ}\text{C}$ ]

b = atmosphärischer Druck [mbar]

RH = relative Luftfeuchtigkeit [%]

Die Werte T und T' wurden mit den Psychometern gemessen. Für den Wert b wurde die Höhe der Versuchsfläche über Meer, nicht aber der momentane Barometerstand berücksichtigt. Um die Auswertung im Computer durchführen zu können wurde der Dampfdruck  $P^{\circ}$  als Funktion der Temperatur nach folgender Formel errechnet:

4.  $P^{\circ} = a_0 + a_1 T + a_2 T^2$

$a_0 = 6.9946, \quad a_1 = -0.07109, \quad a_2 = 0.02988$

Diese Funktion entstand durch Regression der Werte aus Tabelle 6.7 in SLAVIK (1974). Im Temperaturbereich zwischen  $10^{\circ}\text{C}$  und  $33^{\circ}\text{C}$  ergeben sich daraus ausreichend genaue Annäherungen an die Tabellenwerte.

ANHANG 2: Berechnung der Blattleitfähigkeit (BL) nach KÖRNER (1978)  
APPENDIX 2: Calculation of the leaf conductance (BL) after KÖRNER (1978)

$$5. \quad BL = \frac{(C_2 - C_1) \cdot k \cdot V}{(C_o - C_a) \cdot A \cdot \Delta t}$$

$C_1$  = absolute Luftfeuchtigkeit beim unteren Grenzwert des Messintervales [ $\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$ ]

$C_2$  = absolute Luftfeuchtigkeit beim oberen Grenzwert des Messintervales [ $\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$ ]

$C_o$  = absolute Luftfeuchtigkeit im Blattinnern bei angenommener Sättigung der Luft mit Wasserdampf bei der betreffenden Blattempetatur

$C_a$  = absolute Luftfeuchtigkeit, die während der Messung im Durchschnitt im Porometer herrscht [ $\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$ ]

K = Gerätespezifischer Faktor

V = Volumen der Messkammer ( $25 \text{ cm}^3$ )

A = exponierte Blattfläche ( $0.559 \text{ cm}^2$ )

$\Delta t$  = gestoppte Zeit, in der das Feuchteintervall durchlaufen wurde.

Hat die Kammerfeuchte die obere Grenze des Feuchteintervales erreicht, so wird mit einer Handpumpe frische Luft durch einen mit Silikat-Gel gefüllten Zylinder in die Messkammer geblasen. Diese trockene Luft senkt die Luftfeuchtigkeit in der Kammer. Ist der untere Wert des Feuchteintervales erreicht, stoppt man die Zufuhr der trockenen Luft und der Zyklus kann von neuem beginnen. Für die Reproduzierbarkeit der Ergebnisse ist es entscheidend, dass dieser Zyklus zwei- bis dreimal, möglichst regelmässig durchlaufen wird. Um den Faktor K zu bestimmen, muss das Gerät bei verschiedenen Temperaturen geeicht werden. Dazu werden die Verdunstungsraten eines Mikroevaporimeters, das in die Messkammer eingeführt wurde, bestimmt. Der Eichfaktor lässt sich dann für jede Temperatur nach der Formel 6 errechnen.

$$6. \quad K = \frac{E \cdot \Delta t}{V \cdot (C_2 - C_1)}$$

E = Evaporation durch das Mikroevaporimeter. [ $\mu\text{g} \cdot \text{s}^{-1}$ ]

Die Eichung erfolgte bei den Temperaturen: 10.4, 14.3, 20.3, 25.6 und 33.3°C. Das Arbeitsintervall der relativen Luftfeuchtigkeit in der Kammer war 48-52% RH.

Für die Auswertung im Computer wurde K in Abhängigkeit der Temperatur und Stoppzeit durch ein Polynom höheren Grades ausgedrückt (Gleichung 7).

$$7. K = a_0 + a_1 x + a_2 y$$

$$a_0 = -0.838, \quad a_1 = 518.9, \quad a_2 = 50.9, \quad x = ([\Delta t + 2] \cdot T)^{-1}$$

$$y = e^{-(mT + n \cdot \Delta t)}, \quad m = 0.072, \quad n = 0.058$$

Die Messungen an der Blattunterseite (BLU) und Blattoberseite (BLO) wurden entsprechend Gleichung 8 gemittelt:

$$8. BL = 0.5 \cdot (BLU + BLO)$$

**ANHANG 3: Eichung des Porometers MkII, Delta-T-Devices, Cambridge, Auswertung der Porometer- und Mikroklimadaten**  
**APPENDIX 3: Gauging of the porometer MkII, Delta-T-Devices, Cambridge, evaluation of the data of the porometer and microclimate**

Das Gerät wird mit einer vom Hersteller mitgelieferten Eichplatte ge-eicht. Die Platte wird in verschiedenen Stellungen in den Porometerkopf geklemmt; je nach Stellung sind 3 - 11 Löcher mit definiertem Durchmes-ser und Diffusionswiderstand für Wasserdampf in der Platte, welche gegen die Messkammer eine mehr oder weniger grosse Oeffnung zu einem auf der anderen Seite der Platte angeklebten feuchten Löschblatt frei lassen. Unter konstanten Bedingungen kann das Porometer so in ca. 3 - 4 Stunden geeicht werden. Wird das Gerät jedoch wie in der vorliegenden Arbeit für Messungen von Tagesgängen im Freien verwendet, so werden die verschiede-nen Klimabedingungen, die auftreten können, in die Eichung miteinbezo-gen. Versuche in der Klimakammer zeigten, dass nicht nur die Temperatu-ren in der Messkammer, die Blattemparatur und der Unterschied der Blatt-temparatur zur Messkopftemparatur die Ergebnisse stark beeinflussen, sondern auch die Aussenfeuchtigkeit. Ausserdem muss berücksichtigt wer-den, dass sich die Charakteristik des Feuchtefühlers mit zunehmendem Alter verändert. Sogar kurzfristige extreme Bedingungen, wie z.B. der Kon-takt des Feuchtefühlers mit der Luft von über 80% RH, kann die Messungen nachhaltig beeinflussen. Eine umfassende Eichung des Instrumentes bei verschiedenen Temperaturen und Luftfeuchtigkeiten, die ca. zwei Wochen Arbeitszeit in Anspruch nimmt, kann somit schon nach einem Messtag ungültig sein. Aus diesen Gründen wurde die Eichung in zwei Teilen durch-geführt:

1. Ausführliche Eichung: Zeitaufwand ca. 2 Wochen; für die Messperioden 1980 und 1981 einmal im Winter 1980/81.
2. Tageseichung: Zeitaufwand ca. 1/2 Stunde: am Morgen vor jedem Mess-tag.

Ausführliche Eichung: Im Winter 1980/81 wurden die Porometer in der Kli-makammer bei den Temperaturen 16, 20 und 30°C und je den Aussenfeuchten 17, 56 und 95% RH geeicht. Nach jeder neuen Einstellung der Aussenbedin-gungen wurde so lange gewartet, bis sich die Aussentemperatur (TA) und die Cup-(Messkopf-) Temperatur (TC) auf mindestens 0.1°C angeglichen hatte. Während dieser Akklimatisationszeit, 1-2 Stunden, arbeitete das Gerät im üblichen Messzyklus zwischen 40 und 60% RH mit angeklemmter Eichplatte. Anschliessend wurden vier Eichungen mit  $^{-1}$  den vorgegebenen Diffusionswiderständen 3.75, 6.9, 10.3 und 13.7 s.cm<sup>0</sup>(gültig bei 20°C)

durchgeführt. Jede dieser Messungen wurde so lange wiederholt, bis die Resultate konstant blieben (15-60 Minuten pro Messung).

Tageseichungen: Am Morgen von jedem Messtag wurde das Porometer am späteren Messort im Schatten aufgestellt. Mit der Eichplatte wurden mindestens zwei Eichungen mit den Diffusionswiderständen 3.75 und 10.5  $s \cdot cm^{-1}$  durchgeführt. Gleichzeitig wurden Aussen-, Kammer- und Blattemparatur und die Aussenfeuchte gemessen und notiert, wobei darauf geachtet wurde,

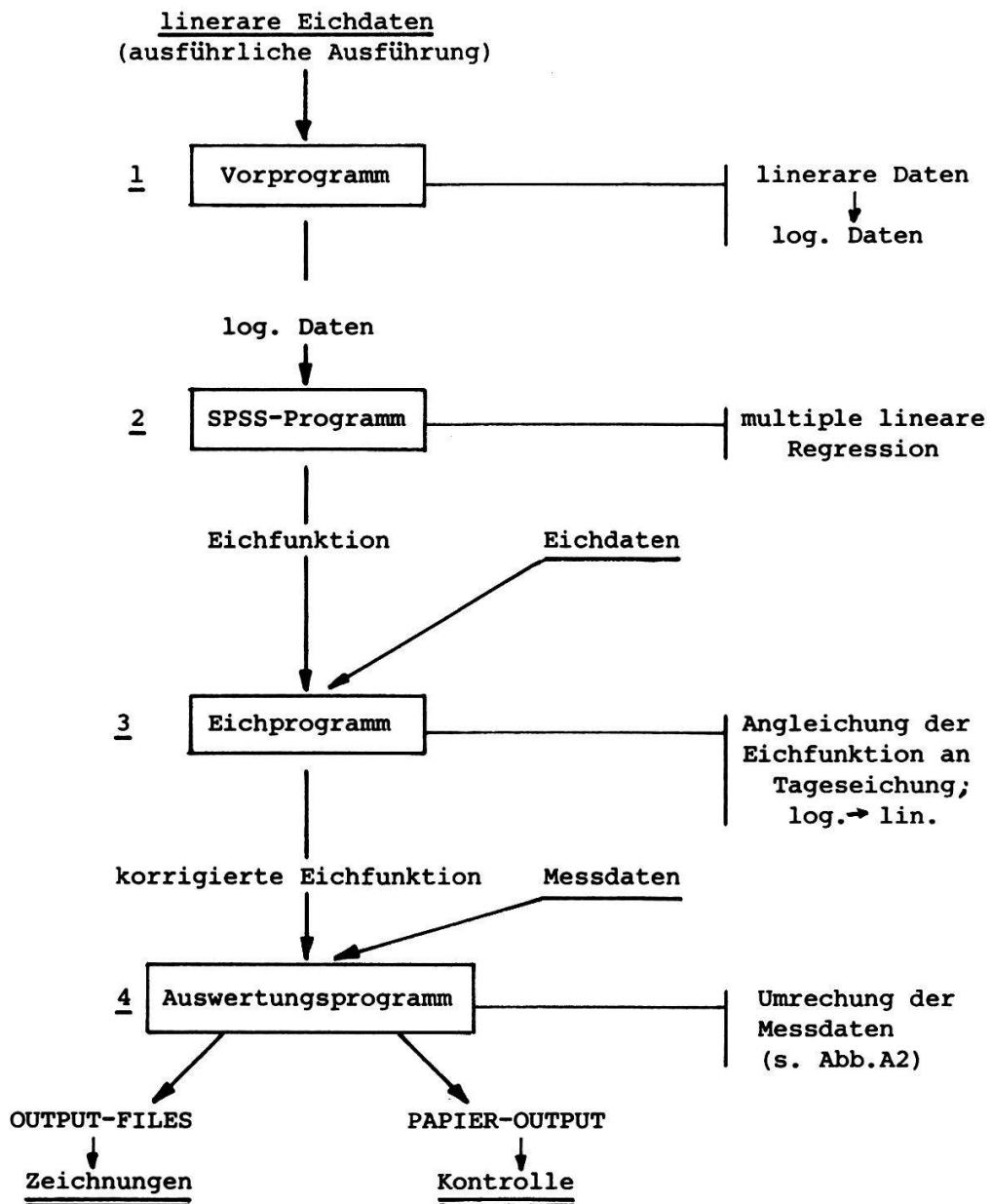


Abb. A1. Blockschema des Auswertungsprogrammes  
Fig. A1. Scheme of the evaluation programme

dass der Temperaturunterschied zwischen Blatt und Kammer möglichst gering war. Eine ununterbrochene Beschattung des Messfühlers über den ganzen Messtag ist dazu unbedingt notwendig.

Auswertung der Daten: Mit den logarithmierten Daten der ausführlichen Eichung wurde eine multiple lineare Regression berechnet und daraus eine Eichkurve erstellt. Die Regression wurde mit Hilfe eines SPSS-Programms (Statistical Package for the Social Sciences) aus der Programmbibliothek des Rechenzentrums der ETH-Zürich durchgeführt (siehe auch NIE und HULL 1983). Diese Eichfunktion entspricht dem charakteristischen Verhalten der Messeinrichtung. Mit Hilfe der Daten aus der Tageseichung wurde nun das konstante Glied ( $C$  in Gleichung 9) angepasst. Auf diese Weise ist es möglich, die gerätetypische Charakteristik mit der ausführlichen Eichung gut zu erfassen und zudem kurzfristige Veränderungen an den Messfühlern zu berücksichtigen. Das Blockschema in Abb. A1 stellt den Ablauf dieser Auswertung dar. Das SPSS-Programm berechnet die Regression der logarithmierten Werte der Stopzeit (Counts CNT) mit dem Diffusionswiderstand der Eichplatte (BDWE), der Kamertemperatur (TC) und der relativen Luftfeuchtigkeit (RH). Die Variablen  $x_1$ ,  $x_2$  und  $x_3$  und die Konstante  $C$  werden berechnet und lassen sich in die Funktion (Gleichung 11, siehe weiter unten) einbauen.

$$9. \ln CNT = x_1 \ln BDWE + x_2 \ln TC + x_3 \ln RH + C$$

Im Eichprogramm wird diese Gleichung nach  $C$  aufgelöst, für CNT, BDWE, TC und RH werden die entsprechenden logarithmierten Werte der Tageseichung eingesetzt und die so berechnete Konstante  $C'$  für die weitere Auswertung der Daten dieses Messtages verwendet. Diese Auswertung erfolgt in mehreren Schritten im Programmblock 4 der Abb. A2. Zur Veranschaulichung der folgenden Schritte wird der Programmblock 4 aus Abb. A1 in Abb. A2 detaillierter dargestellt. In einem ersten Schritt (4a, Abb. A2) werden die folgenden Werte berechnet:

OZ: Die Tageszeiten wurden in dezimale Werte auf Ortszeit umgerechnet (Gleichung 10). Somit fällt der höchste Sonnenstand immer auf die Mittagszeit (12.00 Uhr).

$$10. OZ = TZD - 1 - SO + \frac{\text{Koord.}}{15}$$

OZ = Ortszeit (dezimal)  
TZD = gemessene Tageszeit (dezimal)  
SO = Jahr mit Sommerzeit (1981) SO = 1  
Jahr ohne Sommerzeit (1980) SO = 0  
Koord.: Längenkoordinaten des Messortes

BDW: Den Blattdiffusionswiderstand erhält man durch Auflösung der Gleichung 9 nach dem BDW:

$$11. BDW = CNT \cdot \left( \frac{1}{x_1} \right) \cdot e^{\left( \frac{C}{x_2} \right)} \cdot TC \cdot \left( \frac{x_3}{x_4} \right) \cdot RH \left( \frac{x_5}{x_6} \right) + BDW_0 [s \cdot sm^{-1}]$$

BDW<sub>0</sub> = Schnittpunkt der Eichkurve mit der Achse CNT=0

CNT = Gestoppte Zeit in Counts

BL: Die Blattleitfähigkeit wird durch den Kehrwert des BDW dargestellt (Gleichung 12).

$$12. \text{ BLT} = \frac{1}{\text{BDW}} [\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}] \quad \text{dieser Wert wurde nach COWAN (1977a) umge-}$$

rechnet (Gleichung 13)

$$13. \text{ BL} = \frac{273 \cdot 10^4}{(273 + \text{TC}) \cdot 22.4 \cdot \text{BDW}} [\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}]$$

TR: Die Transpiration verhält sich entsprechend dem Quotienten aus dem Feuchtegradienten vom Blattinnern ( $c_i$ ) nach aussen ( $c_a$ ) zum gesamten Blattdiffusionswiderstand ( $r$ ) plus dem Grenzschichtwiderstand ( $r_a$ ). (Gleichung 14)

$$14. \text{ TR} = \frac{c_i - c_a}{r + r_a} [\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}]$$

Der Grenzschichtwiderstand  $r_a$  wurde für unsere Untersuchungen = 0 gesetzt.

Die absolute Luftfeuchtigkeit im Temperaturbereich 10°C bis 33°C lässt sich durch eine quadratische Gleichung (15) annähern (vereinfachte Form der Gleichung 4).

$$15. c_x = a \cdot T^2 + b$$

$c_x$  = gesuchte absolute Luftfeuchtigkeit

T = Lufttemperatur

a = 0.0261

b = 6.849

Mit Hilfe der relativen Luftfeuchtigkeit (RH) und der Messkopf-(Cup-) Temperatur (Tc) kann der Feuchtegradient errechnet werden (Gleichung 16).

$$16. c_i - c_a = (1 - \frac{\text{RH}}{100} \cdot (0.0261 \cdot \text{TC}^2 + 6.84)) [\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}]$$

Die Diffusionswiderstände werden auf den Normaldruck an der Messstelle (Px) bezogen.

$$17. \frac{1}{r + r_a} = \frac{P_x}{P_o (\text{BDW} + r_a)} [\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}]$$

$P_o$  stellt den Normaldruck auf Meereshöhe dar (760 Torr.). Für die Transpiration ergibt sich die Gleichung 18:

$$18. \text{ TRA} = \left( 1 - \frac{\text{RH}}{100} \right) \cdot (0.0261 \cdot T_c^2 + 6.85) \frac{P_x}{P_o \cdot (BDW + r_a)} \cdot 6$$
$$[\text{mg H}_2\text{O} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}]$$

Diese Werte wurden auf die Einheit  $[\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}]$  umgerechnet (Gleichung 19)

$$19. \text{ TR} = \frac{\text{TRA} \cdot 10}{108} [\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}]$$

WSD: Das Wassersättigungsdefizit der Luft (WSD) gibt die Differenz zwischen dem aktuellen Wassergehalt der Luft und deren Sättigungsgehalt bei gegebener Temperatur an (Gleichung 20)

$$20. \text{ WSD}_L = \left( \frac{P_s}{P_o} - \frac{\text{RH} \cdot P_s}{100} \right) \cdot 0,133 [\text{kPa}]$$

$P_s$  [ $\text{mm H}_g$ ] stellt den temperaturabhängigen Sättigungswert der Luft dar.

In einem weiteren Schritt (4b, Abb. A2) wurden die Werte BDW, BL, TR, g und E für die folgende Auswertung logarithmiert und anschliessend auf volle Stunden interpoliert (4c, Abb. A2). So konnten die Mittelwerte der verschiedenen Arten errechnet werden. Die Zeitspanne zwischen der ersten Messung am Morgen und der letzten am Abend verkürzt sich dadurch. Um mögliche Fehler in engen Grenzen zu halten wurden keine Extrapolationen durchgeführt. Schritt 4d, (Abb. A2) errechnet aus den Parallelen die Mittelwerte und dort wo mehr als 2 Parallelen gemessen wurden auch die Mediane und Standardabweichungen der Mittelwerte. Um systematische Fehler, die bei den Eichungen entstehen können, auszuschliessen und um verschiedene Messtage besser miteinander vergleichen zu können, wurde der relative Mittelwert jeder einzelnen Art im Vergleich zu den übrigen Arten errechnet. Dazu mussten in einem folgenden Schritt (4e, Abb. 6) zu jedem Zeitpunkt die Mittelwerte über alle 5 Arten mit den Mittelwerten jeder einzelnen Art verglichen werden (Gleichung 21).

$$21. \log (\text{rel } g) = \log \bar{g} - \log g$$

rel g = relative Blattleitfähigkeit  
 $\bar{g}$  = mittlere Blattleitfähigkeit aller Arten zu diesem Zeitpunkt  
g = Blattleitfähigkeit der betreffenden Art zu diesem Zeitpunkt

In einem letzten Schritt (4f, Abb. 6) wurden die in (4b) logarithmierten Werte wieder in lineare Daten überführt.

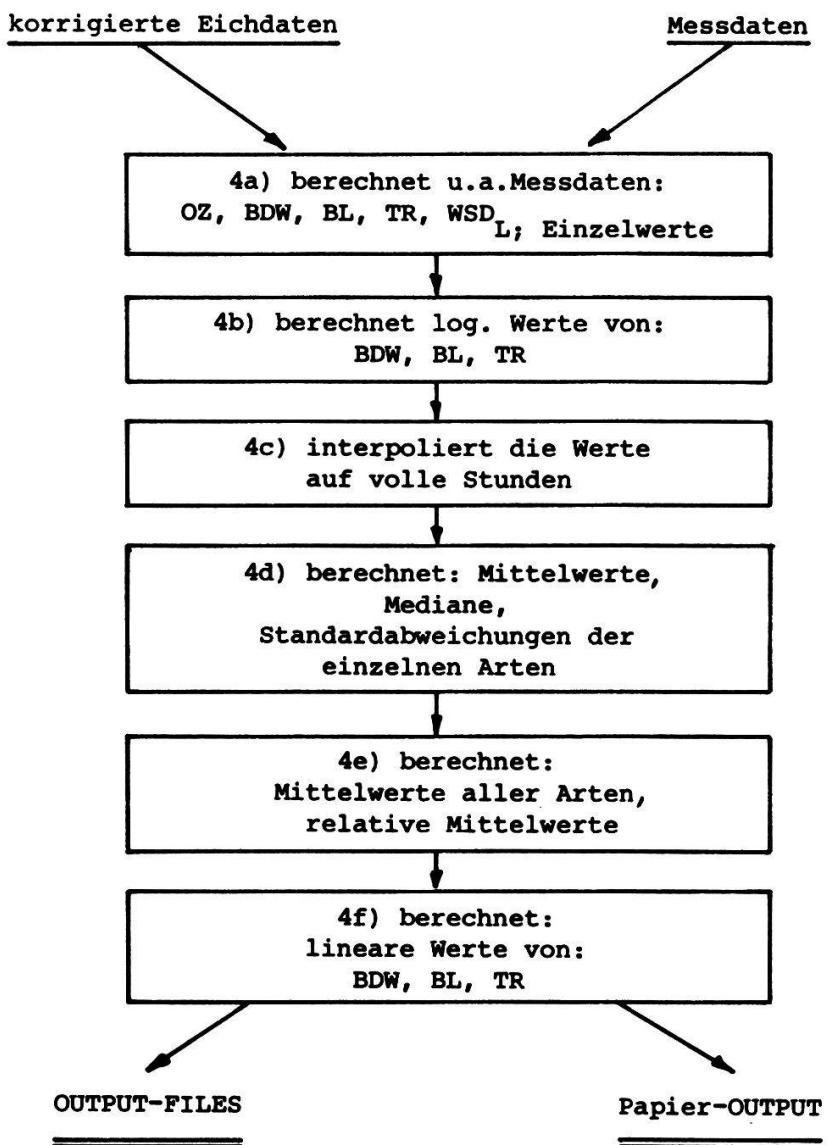


Abb. A2. Auswertungsprogramm (siehe Abb. A1)  
Fig. A2. Programme of evaluations

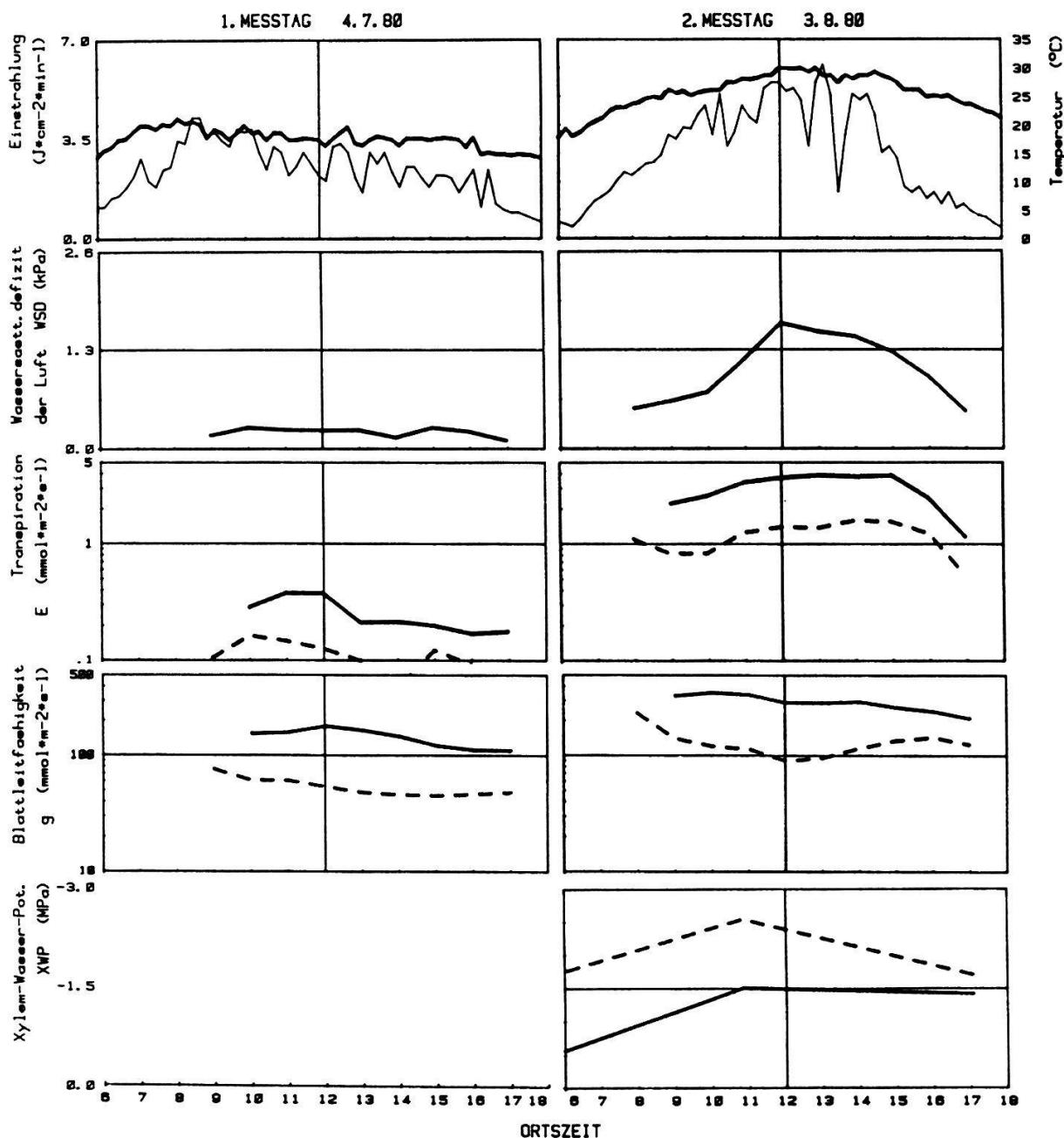
ANHANG 4. Klimabedingungen (Einstrahlung und Wassersättigungsdefizit der Luft) und ökophysiologische Daten (durchschnittliche Werte aller 5 Arten) vom 1. Messjahr 1980. Ausführliche Beschreibung s. Kap. 3.4.1.

Appendix 4. Climatic conditions (irradiance and water saturation deficit of the air) and ecophysiological data (mean values from all 5 species of transpiration, leaf conductance and xylem water potential) from the first measuring year 1980. For details see Chapter 3.4.1.

gestrichelte Linien - dashed lines - trockene Flächen - dry plots

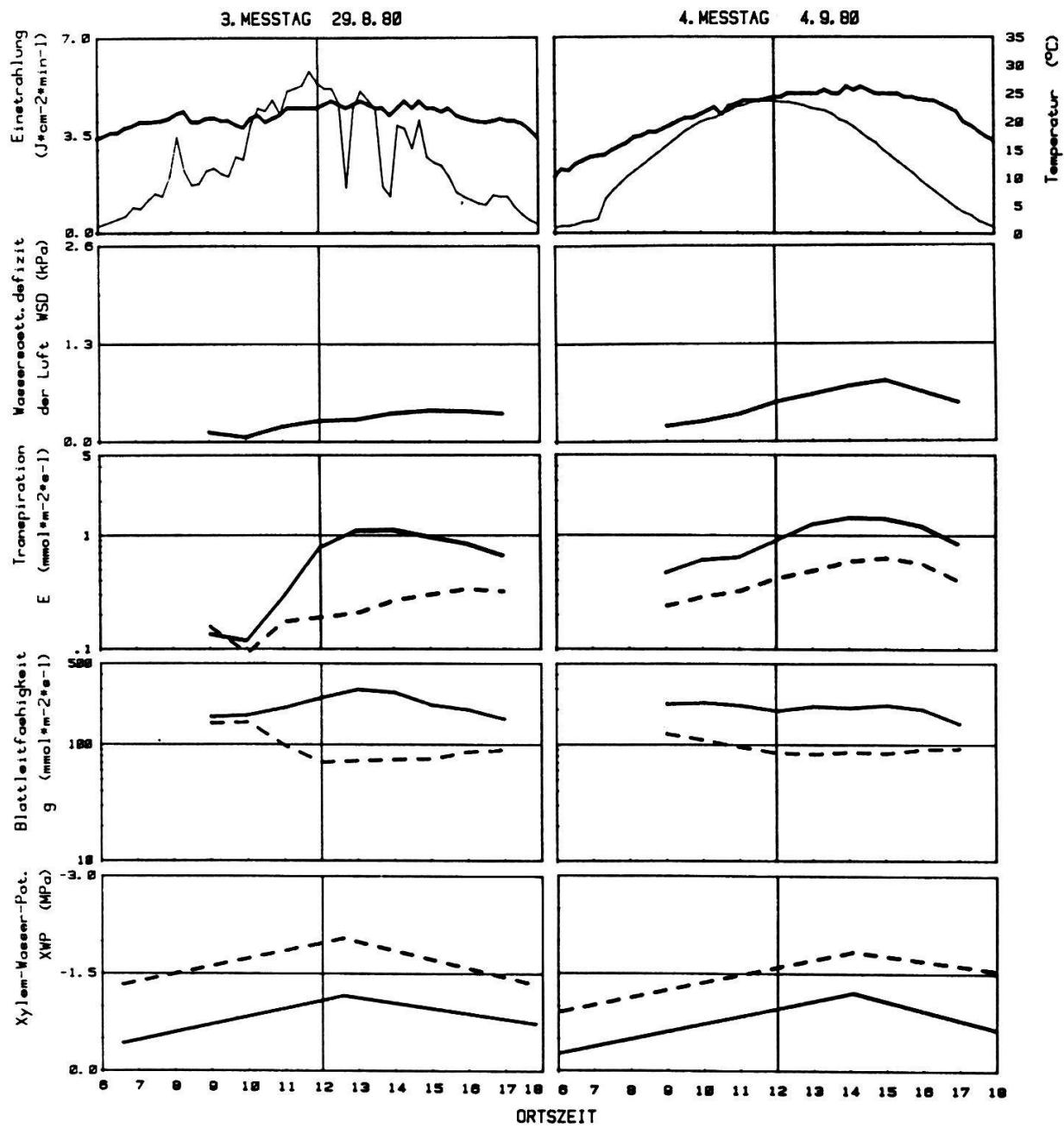
fette Linien - fat lines - nasse Flächen - moist plots

schmale Linien - fine lines - Einstrahlung - radiation



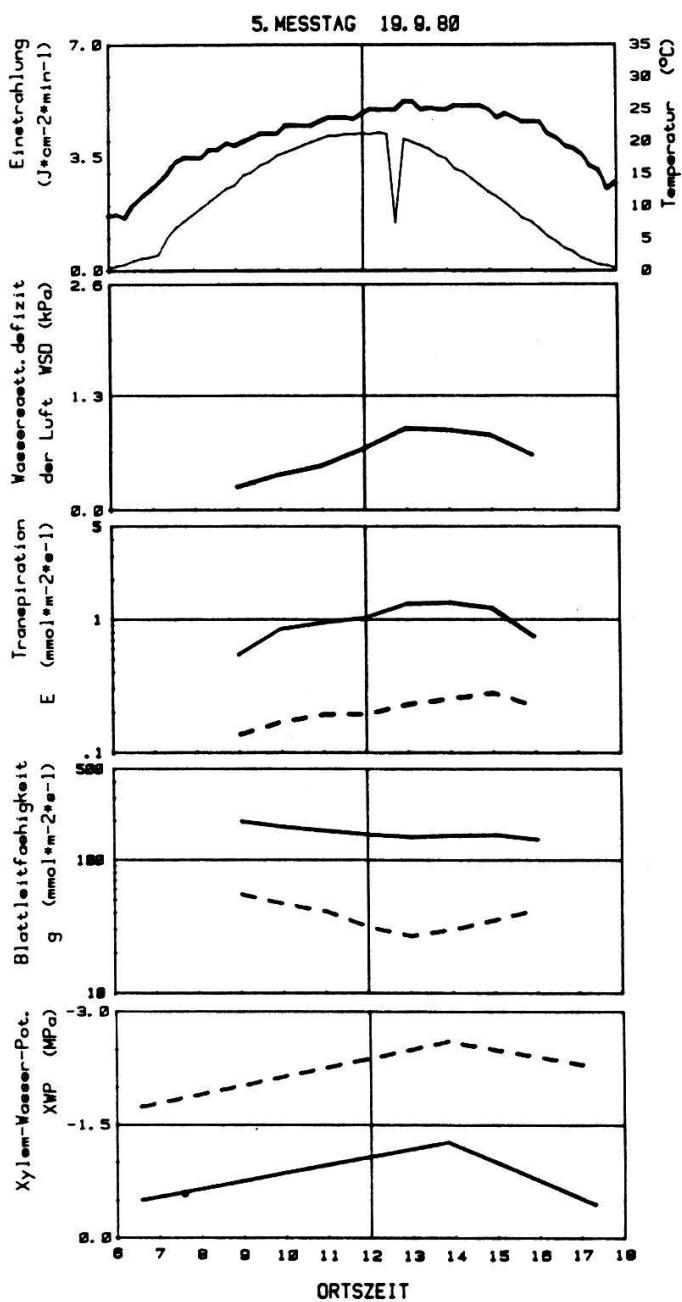
ANHANG 4.2 (Fortsetzung)

APPENDIX 4.2 (continuation)



ANHANG 4.3 (Fortsetzung)

APPENDIX 4.3 (continuation)

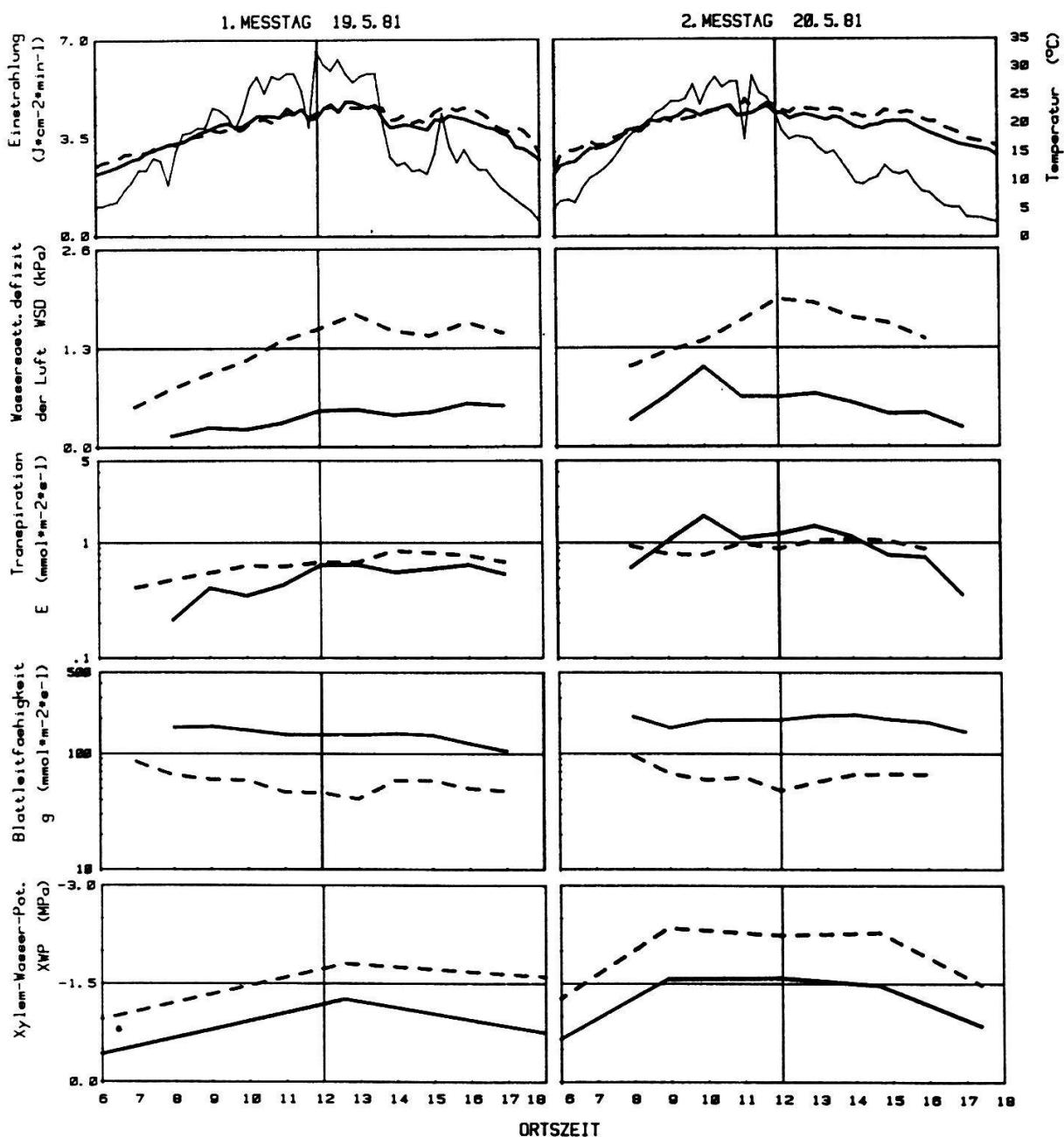


ANHANG 5. Klimabedingungen (Einstrahlung und Wassersättigungsdefizit der Luft) und ökophysiologische Daten (durchschnittliche Werte aller 5 Arten) vom 2. Messjahr 1981. Ausführliche Beschreibung s. Kap. 3.4.1.

Appendix 5. Climatic conditions (irradiance and water saturation deficit of the air) and ecophysiological data (mean values from all 5 species of transpiration, leaf conductance and xylem water potential) from the second measuring year 1981. For details see Chapter 3.4.1.

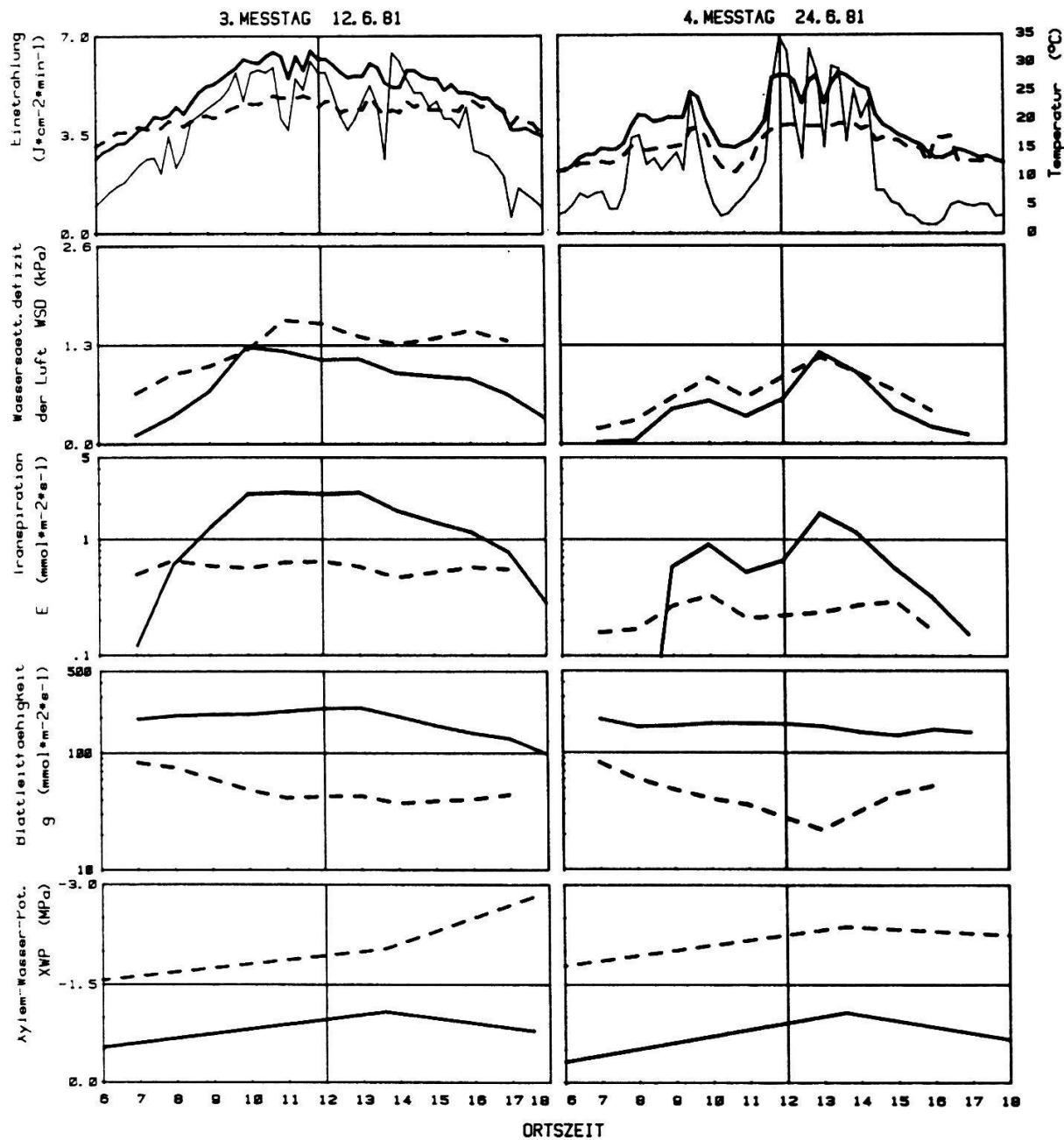
gestrichelte Linien - dashed lines - trockene Flächen - dry plots

fette Linien - fat lines - nasse Flächen - moist plots  
schmale Linien - fine lines - Einstrahlung - radiation



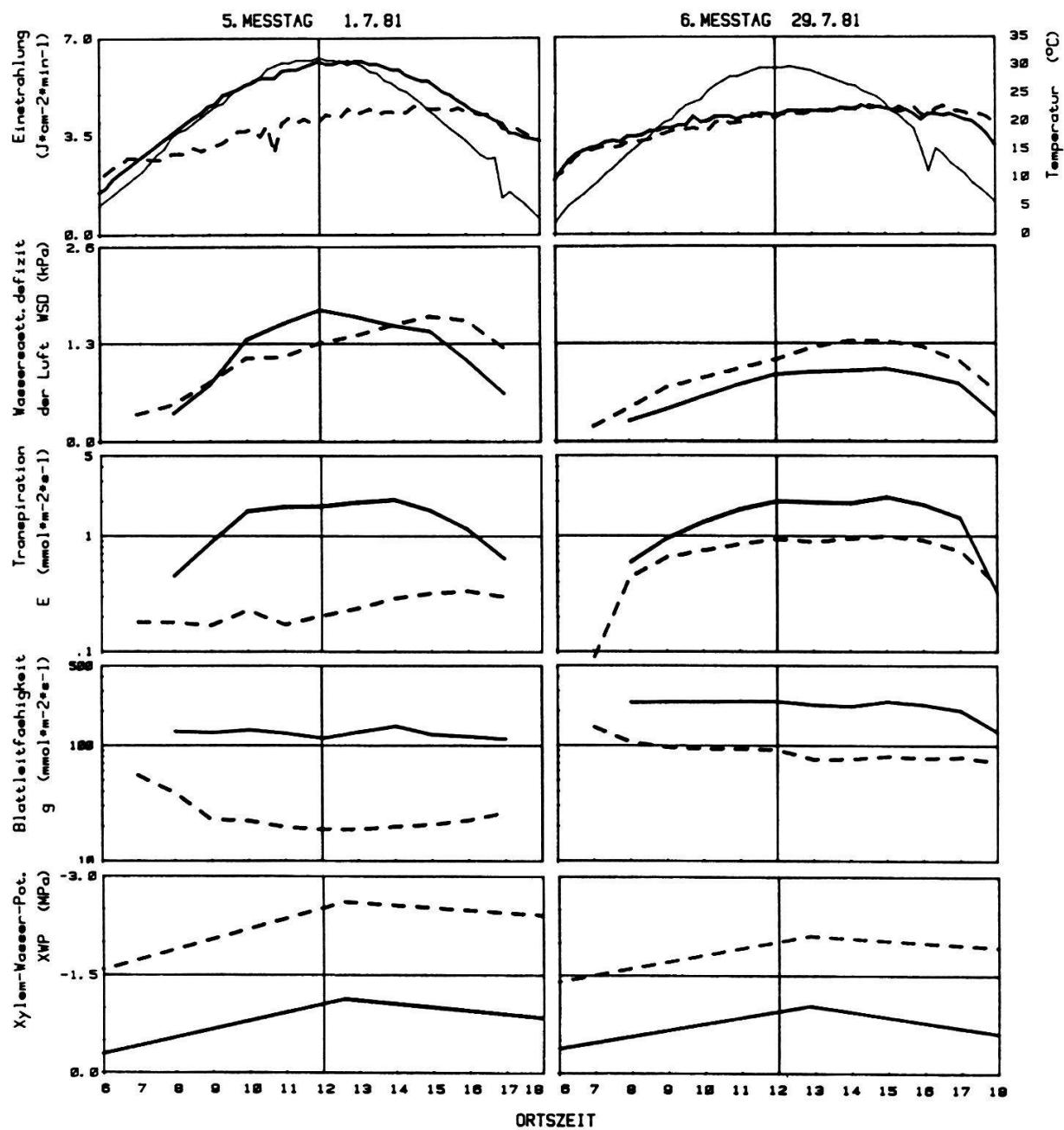
ANHANG 5.2 (Fortsetzung)

APPENDIX 5.2 (continuation)



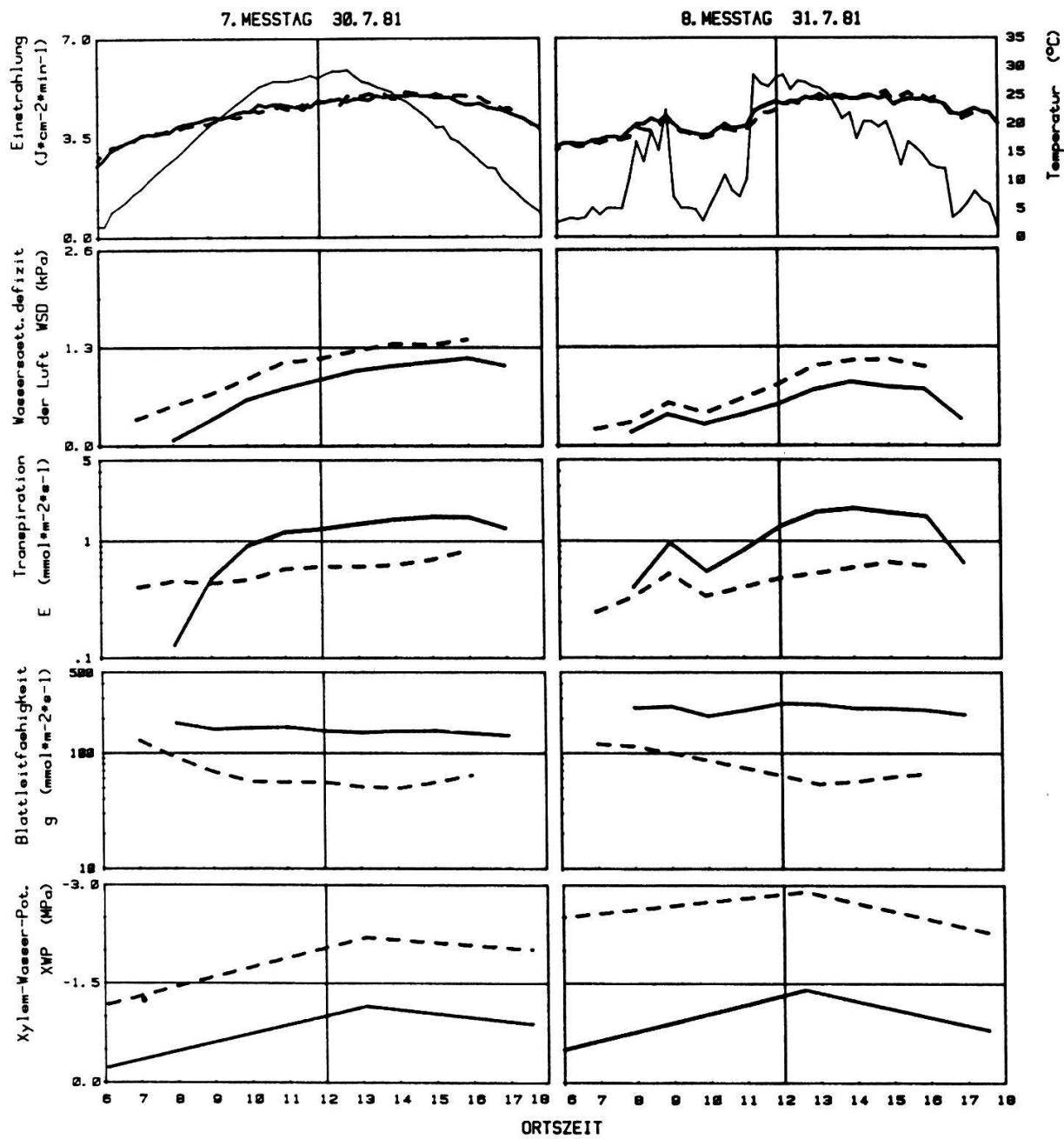
ANHANG 5.3 (Fortsetzung)

APPENDIX 5.3 (continuation)



ANHANG 5.4 (Fortsetzung)

APPENDIX 5.4 (continuation)



ANHANG 5.5 (Fortsetzung)

APPENDIX 5.5 (continuation)

