

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

Kapitel: 4: Diskussion

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>

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_L). Bei abnehmender Einstrahlung und gleichzeitiger Verminderung des WSD_L, 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_L 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 J·cm⁻²·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°C liegt, nimmt die Blattleitfähigkeit mit zunehmender Temperatur zu; darüber nimmt sie wieder ab, bis die Stomata, spätestens bei 50°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 galeobdolon* und fanden bei Temperaturen um 22°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°C haben allgemein eine Zunahme der Blattleitfähigkeit, WSD_L -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_L 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 CO_2 praktisch nicht durch die Cuticula dringen. Die stomatäre Leitfähigkeit ist deshalb ein entscheidendes, regulierbares Hindernis bei der CO_2 -Aufnahme durch die Pflanze. Die Diffusionsbedingungen für 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 CO_2 als für H_2O . Unabhängig von dieser niedrigen Blattleitfähigkeit ist auch der Konzentrationsunterschied für CO_2 von der Aussenluft zum Mesophyll wesentlich geringer, so dass bei gleicher Oeffnungsweite der Stomata die CO_2 -Diffusion durch die Stomata von der Wasserdiffusion etwa um den Faktor 200 übertrroffen wird. Wegen diesen ungünstigen Diffusionsbedingungen für CO_2 tritt an C_3 -Pflanzen unter natürlichen Bedingungen praktisch nie 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 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.

Öffnen 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 CO_2 -Einstrom in die Blätter bei sehr hoher stomatärer Blattleitfähigkeit vor allem durch die Mesophyll-Leitfähigkeit eingeschränkt wird, was bewirkt, dass bei zunehmender Öffnungsweite der Stomata der 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 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 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 ruderale 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 wasserhaushaltregulierenden 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 CO_2 freigesetzt und an die Atmosphäre abgegeben. Dieses 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: Loiseleur-

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 C₃-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 Tagesschwankungen
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 δE und der Assimilationsveränderungen δA 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 müsste, 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 λ konstant zu halten so lange genügend Wasser vorhanden ist. Nimmt das Bodenwasser ab, so nimmt auch das optimale λ ab. Die Größe von λ 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

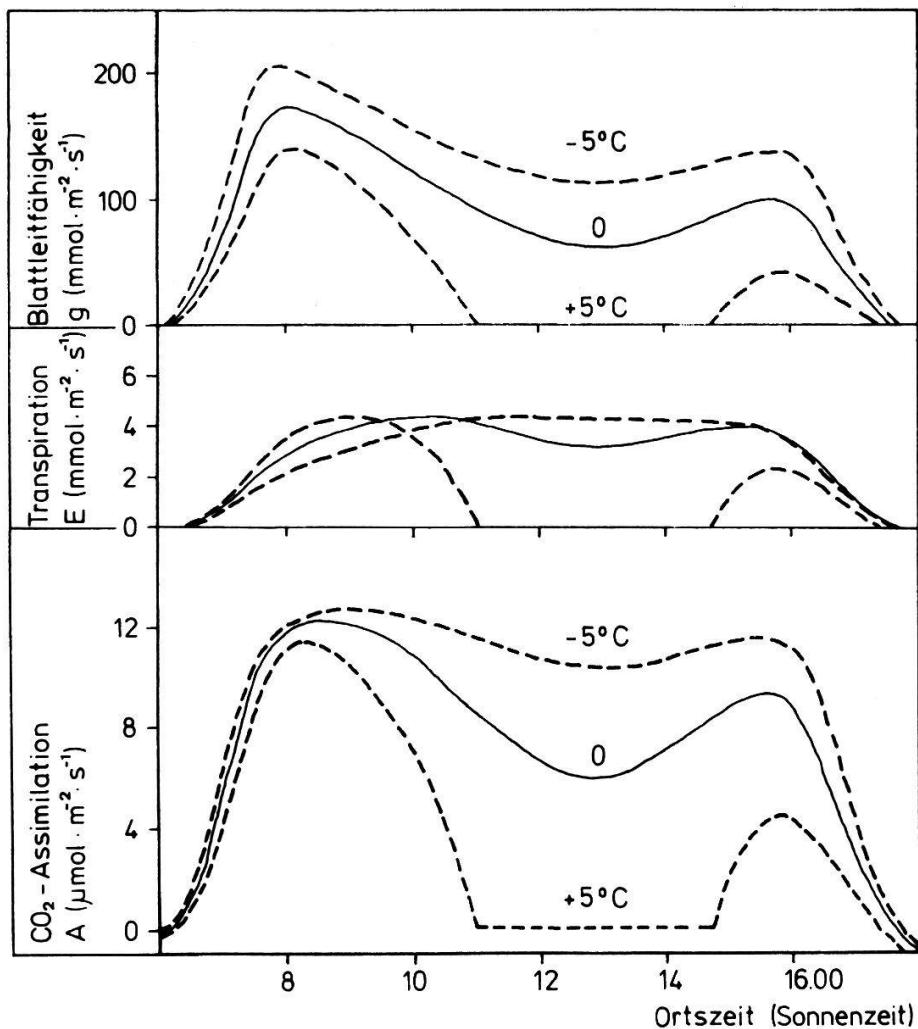


Abb. 20. Optimale Tagesgänge von Blattleitfähigkeit (BL), Transpiration (TR) und CO_2 -Assimilation (Ass.) für $\lambda = 600$; s. Text).

Den Berechnungen der 0-Kurve lag ein Strahlungstag mit maximalen Lufttemperaturen von 35°C und maximalen Blattempemperaturen von 39°C zugrunde. Die andern Kurven gelten für 5°C höhere bzw. 5°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°C and maximal leaf temperatures of 39°C . The other curves are associated with ambient air temperatures 5°C higher or 5°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 Ueberlegungen 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 stomatäre 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 Ueberleben 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 Verdursten 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 übertrroffen 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

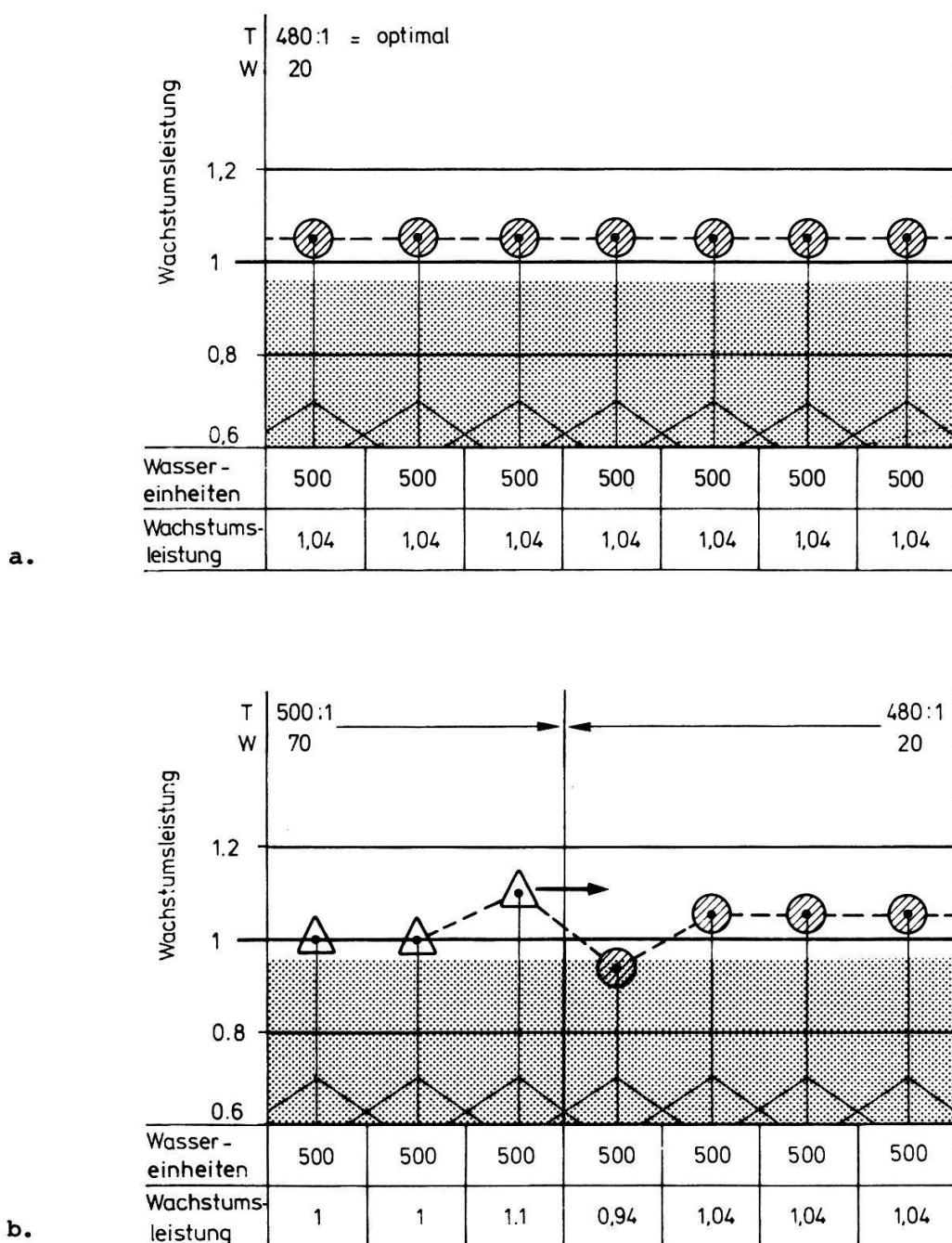


Abb. 21. Schematische Darstellung des Verhaltens von optimalen Wassersparern (Kreise) (a) und mässigen Wassersparern (Dreiecke) (b), die in einen Reinbestand von optimalen Wassersparern eindringen. Die mässigen Wassersparer sind konkurrenzfähiger und breiten sich auf Kosten der optimalen Sparer aus (b), 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

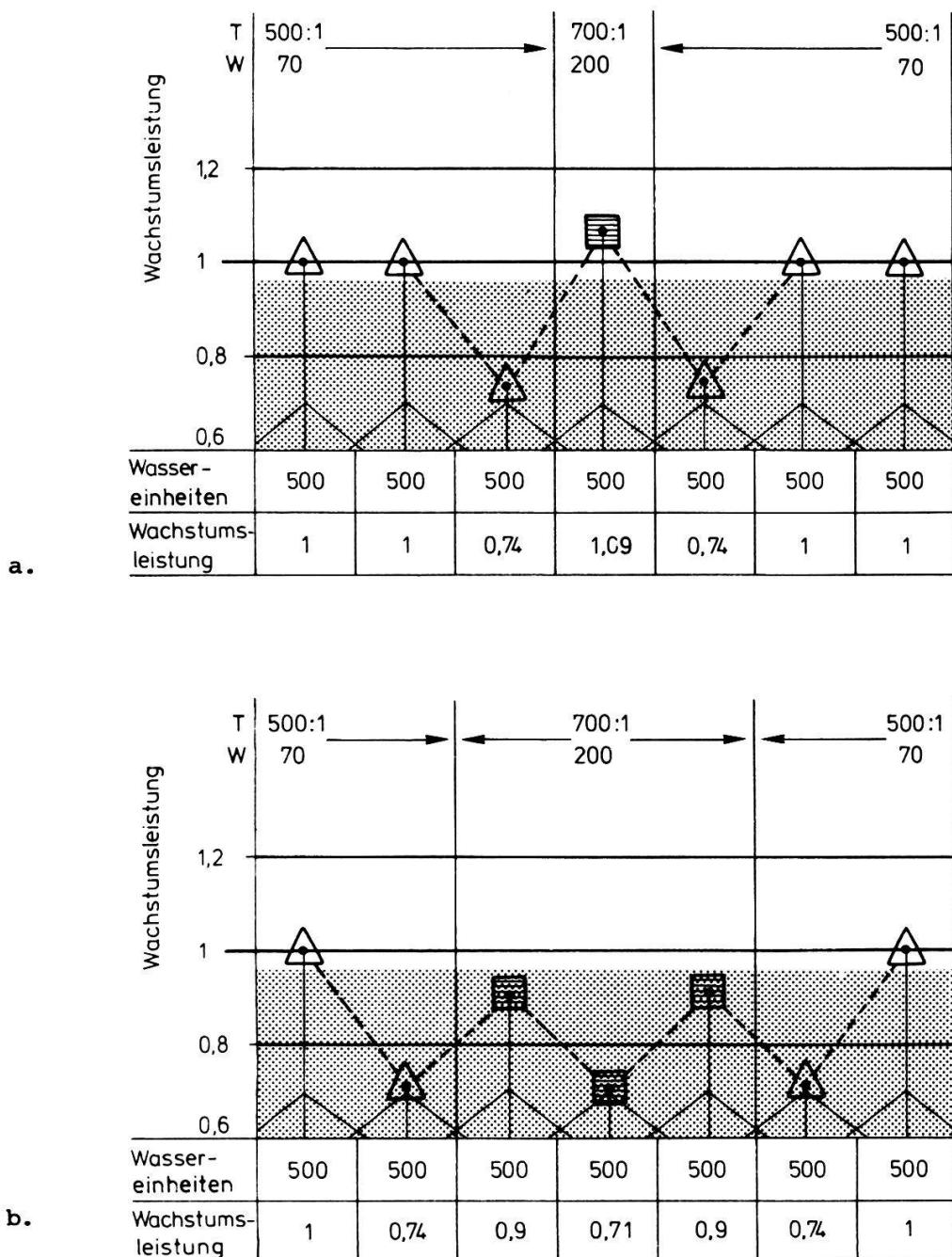


Abb. 22. Verhalten eines "Wasserverschwenders" (Quadrat) in einem Reinbestand von "mäßigen Sparern" (Dreiecke); a) als Einzelpflanze, b) zusammen mit Artgenossen. (Siehe Text).

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 Ueberlebungsbedingungen (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. BRAAK-HEKKE (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 Niederholgreichen. 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 Rangabtausche damit, dass 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 m²-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.