

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

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 123 (1994)

Artikel: Einfluss der Wurzelkonkurrenz auf die Koexistenz von seltenen mit häufigen Pflanzenarten in Trespen-Halbtrockenrasen = The influence of root competition on the coexistence of sparse and common perennials in two limestone grasslands

Autor: Marti, Roland

Kapitel: 3: Material und Methoden

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-308987>

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: 22.12.2025

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

3. MATERIAL UND METHODEN

3.1. UNTERSUCHTE PFLANZENARTEN

3.1.1. Auswahl der untersuchten Pflanzenarten

Die Namen der Gefässpflanzen sind nach HESS et al. (1976-80), jene der Moose nach FRAHM und FREY (1983). *Anthyllis vulgaris* gehört zur Artengruppe *Anthyllis vulneraria*. *Primula columnae* wird bei BINZ und HEITZ (1986) als Unterart der Frühlingsschlüsselblume geführt, *Primula veris* ssp. *suaveolens*. Bei den mittelgrossen Kräutern handelt es sich um *Scabiosa columbaria* s.str. und *Chrysanthemum leucanthemum* s.str.

In den Mittelpunkt der Untersuchungen wurden ausdauernde Arten gestellt (Tab. 5). Sie repräsentierten die Mehrheit der Pflanzen der untersuchten Mesobrometen. Gewählt wurden etablierte Individuen in reproduktionsfähigem Stadium, adulte Pflanzen. Keimlinge wurden weggelassen. Seneszenz war unter den etablierten Individuen im Feld optisch nicht erkennbar.

In Halbtrockenrasen ist die Wurzelmasse bedeutend grösser als diejenige der Sprosse (Kap. 4.1, WERGER 1983a). Einzelne perenne Hemikryptophyten bilden eine Grundmatrix, in die andere Arten eingestreut sind (ZOLLER 1954). Um den Einfluss der Wurzelkonkurrenz abschätzen zu können, wurden daher häufige Pflanzenarten ausgewählt und Arten, die im Bestand relativ selten sind und bleiben. Dies ermöglichte Paarvergleiche zwischen häufigen und seltenen, dominanten und nicht dominanten Arten oder zwischen Arten unterschiedlicher Lebens-

Tab. 5. Ausgewählte Pflanzenarten, anhand ihrer Wuchsform zu Artenpaaren zugeteilt.
Studied plant species, in pairs according to their life forms.

| Wuchsform | häufig im Bestand - <i>dominant</i> | relativ selten im Bestand - <i>sparse</i> |
|---|---|--|
| horstbildende Gräser - <i>grasses</i> | <i>Bromus erectus</i> (Aufrechte Trespe) | <i>Dactylis glomerata</i> (Knaulgras) |
| grosse Kräuter - <i>large forbs</i> | <i>Salvia pratensis</i> (Wiesen-Salbei) | <i>Centaurea jacea</i> (Wiesen-Flockenblume) |
| typische Halbtrockenrasenarten, nicht häufig im Bestand - <i>sparse</i> | | |
| mittlere Kräuter - <i>medium forbs</i> | <i>Scabiosa columbaria</i> s.str. (Gewöhnliche Skabiose) | <i>Chrysanthemum leucanthemum</i> (Gewöhnliche Margerite) |
| kleine Kräuter - <i>small forbs</i> | <i>Primula columnae</i> (Graufilzige Schlüsselblume) | <i>Anthyllis vulgaris</i> (Gewöhnlicher Wundklee) |

form respektive Wuchsgrösse.

Relativ seltene Arten dienten als Modell für die seltenen. Unter Seltenheit wird im folgenden eine geringe Frequenz der sichtbaren Einheiten (Pflanzenindividuen) verstanden. Seltene Arten mit kleiner Bestandesdichte, die aber keine eigentlichen *Mesobrometum*-Arten sind, wurden weggelassen (Bsp. *Listera ovata*), andere Arten aus Naturschutzgründen (Bsp. *Anacamptis pyramidalis*, *Orchis militaris*) oder wegen zu kleiner Individuenzahl nicht berücksichtigt (Bsp.: *Gentiana ciliata*, *Dianthus carthusianorum*).

Die acht ausgewählten Arten gehören zu den Hemikryptophyten und stehen stellvertretend für die grosse Zahl der wichtigen, ausdauernden *Mesobrometum*-Arten. Sie repräsentieren sechs Familien und haben unterschiedliche Blühphänologien und verschiedene Überlebensstrategien mit vegetativem oder generativem Schwerpunkt. Die beiden Gräser sind horstbildend. *Primula columnae* hat eine Rosette. *Salvia pratensis*, *Scabiosa columbaria* sowie *Anthyllis vulgaris* haben Halbrosetten. *Centaurea jacea* und *Chrysanthemum leucanthemum* bilden keine Rosetten. *Anthyllis vulgaris* vertritt die in Halbtrockenrasen wichtigen Leguminosen.

3.1.2. Ökologie der untersuchten Pflanzenarten

In Tab. 6 sind einige ökologische Merkmale der untersuchten Pflanzenarten zusammengestellt. Die Hauptverbreitungsstufe von *Primula columnae* und *Centaurea jacea* ist montan, bei den andern kollin. *Salvia pratensis* und *Anthyllis vulgaris* haben ihren Schwerpunkt in Gebieten mit eher kontinentalem Klima oder wachsen an lokal exponierten Stellen. Die geographisch weiteste Verbreitung haben die eurasischen Arten *Dactylis glomerata* und *Chrysanthemum leucanthemum*. Dagegen sind *Bromus erectus*, *Centaurea jacea* und *Scabiosa columbaria* europäische, *Anthyllis vulgaris* eine mitteleuropäische Art und *Primula columnae* hat südeuropäisch-westasiatische Verbreitung. *Salvia pratensis* ist ursprünglich eine mediterrane Art. Betrachtet man die soziologische Verbreitung, fällt auf, dass alle acht Arten häufig in Mesobrometen vorkommen. *Centaurea jacea* und *Chrysanthemum leucanthemum* haben zusätzlich einen Schwerpunkt im *Arrhenatheretum*. *Dactylis glomerata*, eine Art mit breiter Amplitude, hat ihren Schwerpunkt in frischen Wiesen.

Die Bodenansprüche sind verschieden. *Primula columnae*, *Scabiosa columbaria*, *Salvia pratensis* und *Bromus erectus* sind eigentliche Basenzeiger und zusammen mit *Anthyllis vulgaris* auch Magerkeitszeiger. Die drei anderen Arten bevorzugen schwach saure bis neutrale und mässig nährstoffarme bis mässig

Tab. 6. Ökologische Merkmale der untersuchten Pflanzenarten (nach HESS, LANDOLT und HIRZEL 1976-80, MÜLLER-SCHNEIDER 1986 sowie OBERDORFER 1983).

Ecological characterization of the studied plant species (according to HESS, LANDOLT and HIRZEL 1976-80, MÜLLER-SCHNEIDER 1986 and OBERDORFER 1983).

Bromus erectus Huds., (Poaceae):

- Wuchs: ausdauernd, 30-100 cm hoch, dichte Horste bildend, schwache laterale Ausbreitung, Intensivwurzler
- Blüte: Spät-Frühling und Sommer, (Herbst)
- Windverbreitung (Flügelflieger) u.a.
- Standort: kollin, montan, selten subalpin trockene, steinige, meist kalkhaltige, lockere Böden; bestandesbildend in Trockenwiesen-gesellschaften (Meso- und Xerobrometen)
- Verbreitung: europäische Pflanze; im Gebiet in sommertrockenen Gegenden besonders verbreitet und sehr häufig
- Bemerkungen: nicht weidefest, Magerkeitszeiger, nach Bewässerung oder Düngung nicht mehr konkurrenzfähig (verschwindet)

Salvia pratensis L., (Lamiaceae):

- Wuchs: ausdauernd, 30-60 cm hoch, grundständig rosettenartige Blätter, keine bis schwache lat. Ausbreitung, kurzes Rhizom, dicke Pfahlwurzel, Tiefwurzler ≥100cm
- Blüte: Spät-Frühling und Sommer, (Herbst)
- Klebverbreitung, Regenballist, als Nahrungsüberreste u.a.
- Standort: kollin, montan, seltener subalpin trockene, meist ungedüngte, kalkhaltige, durchlässige Böden in sonnigen Lagen; Halbtrockenwiesen und Böschungen
- Verbreitung: ursprünglich mediterrane Pflanze; im Gebiet verbreitet und häufig
- Bemerkungen: nicht weidefest, wärmeliebende Lichtpflanze

Scabiosa columbaria L., (Dipsacaceae):

- Wuchs: ausdauernd, 20-80 cm hoch, grundständig rosettenartige Blätter, schwache laterale Ausbreitung, mit verholzter Pfahlwurzel oder kurzem Rhizom, Tiefwurzler bis 2m
- Blüte: Sommer und Früh-Herbst
- Windverbreitung (Federballflieger) u.a.
- Standort: kollin und montan sommertrockene, oft lehmige und kalkreiche Böden; magere Wiesen (besonders Mesobrometen), lichte Föhrenwälder
- Verbreitung: europäische Pflanze; im Gebiet verbreitet und mäßig häufig
- Bemerkungen: Lichtpflanze, düngerfeindl.

Dactylis glomerata L., (Poaceae):

- Wuchs: ausdauernd, 30-120 cm hoch, Horste bildend, starke laterale Ausbreitung
- Blüte: Spät-Frühling und Früh-Sommer
- Windverbreitung (Flügelflieger) u.a.
- Standort: kollin, montan, seltener subalpin frische, nährstoffreiche Böden (pH 5,5-8) Wiesen, Waldlichtungen, Waldränder
- Verbreitung: eurasiatische Pflanze; als wichtigstes Futtergras weit verbreitet, im Gebiet eines der häufigsten und wichtigsten Wiesengräser
- Bemerkungen: Licht-Halbschattenpflanze, Obergras

Centaurea jacea L., (Asteraceae):

- Wuchs: ausdauernd, 10-60 cm hoch, grundständig rosettenartige Blätter, schwache laterale Ausbreitung, tief wurzelnd
- Blüte: Spätfrühling, Sommer und Herbst
- Windverbreitung (Windstreuer), Mundwanderer (Ameisen) u.a.
- Standort: kollin, montan, subalpin mäßig feuchte, nährstoffreiche, kalkhaltige, lehmige Böden in wärmeren Lagen; Wiesen, Gebüsche, Schuttstellen
- Verbreitung: europäische Pflanze; im Gebiet verbreitet und häufig
- Bemerkungen: Lichtpflanze, schlechtes Futterkraut

Chrysanthemum leucanthemum L., (Asteraceae):

- Wuchs: ausdauernd, 30-70 cm hoch, grundständig rosettenartige Blätter, schwache bis starke laterale Ausbreitung, mit dünnem mehrköpfigen Rhizom, tief wurzelnd
- Blüte: Spät-Frühling, Sommer und Herbst
- Windverbreitung (Streuflieger) u.a.
- Standort: kollin, montan, subalpin lockere, nährstoffreiche, lehmige Böden; Wiesen, Aecker, Weiden, Schuttstellen
- Verbreitung: Herkunft nicht genau bekannt; im Gebiet verbreitet und häufig
- Bemerkungen: geringer Futterwert

Tab. 6. (Fortsetzung - *continued*)

| | |
|--|---|
| <p><i>Primula columnae</i> Ten., (Primulaceae), Synonym <i>P. veris</i> ssp. <i>suaveolens</i>:</p> <ul style="list-style-type: none"> - Wuchs: ausdauernd, 10-30 cm hoch, Rosette, keine (schwache) laterale Ausbreitung, mit ± kurzem senkrechten Rhizom - Blüte: Frühling - Windverbreitung (Windstreuer) u.a. - Standort: kollin, montan trockene, humose, meist kalkreiche Böden; lichte Laubmischwälder, Kalkmagerwiesen - Verbreitung: südeuropäisch-westasiatische Pflanze; im Gebiet verbreitet und ziemlich häufig - Bemerkungen: warme Lagen, Licht-Halbschattenpflanze | <p><i>Anthyllis vulgaris</i> (Koch) Kerner, (Fabaceae), aus Artengruppe <i>A. vulneraria</i>:</p> <ul style="list-style-type: none"> - Wuchs: ausdauernd, 10-30 cm hoch, keine laterale Ausbreitung, mit Pfahlwurzel und kurzem verzweigten Rhizom, tief wurzelnd - Blüte: Spätfrühling, Frühsommer, (Herbst) - Windverbreitung (Ballonflieger), Darmwanderer u.a. - Standort: kollin, montan, seltener subalpin trockene, kalkhaltige, oft tonige Böden in wärmeren Lagen; trockene Wiesen, lichte Wälder, v.a. in Mesobrometen - Verbreitung: mitteleuropäische Pflanze; im Gebiet mäßig häufig - Bemerkungen: Wurzeln mit Knöllchenbakterien, verschwindet bei Düngung, gute Futterpflanze |
|--|---|

nährstoffreiche Böden. *Dactylis glomerata* hat eine breite Amplitude und geht bis nährstoffreich. *Anthyllis vulgaris* ist ein ausgesprochener Trockenheitszeiger. Das Wurzelwerk ist am stärksten verzweigt bei *Bromus erectus* und *Dactylis glomerata*, am wenigsten bei *Salvia pratensis*. Tief wurzelnde Arten sind *Salvia pratensis* und *Scabiosa columbaria*. Am wenigsten tief wurzelt *Primula columnae*.

Dactylis glomerata ist die einzige Art, die Schatten erträgt. *Primula columnae* blüht nur im Frühling. *Chrysanthemum leucanthemum*, *Centaurea jacea* und *Scabiosa columbaria* blühen regelmässig ein zweitesmal im Herbst. Bei geeigneten Umweltbedingungen können vereinzelt auch Individuen von *Bromus erectus*, *Salvia pratensis* und *Anthyllis vulgaris* nochmals blühen.

3.2. VEGETATIONSSTRUKTUR UND HALBWERTS-LEBENS-ZEIT

3.2.1. Phytomassemessung

Wiesen haben gesellschaftstypische Vegetationsstrukturen, die durch das Total der oberirdischen Phytomasse und deren vertikale Schichtung charakterisiert werden (FLIERVOET 1984). Die Einzelarten tragen durch ihre artypische Anordnung von Blättern, Stengeln und Blüten sehr unterschiedlich zum Total der

Gesamtstruktur bei. Die oberirdische Struktur der Vegetation ist immer auch Ausdruck der unterirdischen Konkurrenz und liefert damit indirekt einen wichtigen Beitrag zu deren Verständnis. Die Vegetationsstruktur hat v.a. in der Hauptvegetationsperiode einen entscheidenden Einfluss auf das Mikroklima und die Lichtverhältnisse im Bestand.

In der vorliegenden Arbeit wurde die vertikale Vegetationsstruktur des Bestandes sowie die Phytomasse der acht ausgewählten Arten untersucht. Anfang Juli, in der Hauptvegetationsphase vor dem 1. Schnitt, wurden je 8 Proben à $0,125\text{m}^2$ ($= 1\text{m}^2$ total) geschnitten. FLIERVOET (1984) gibt als Mindestfläche für die Vegetationsstrukturanalyse in Mesobrometen 0.25m^2 insgesamt an. Der Schnitt der Pflanzen erfolgte 1 cm über der Bodenoberfläche. Die Proben wurden nach Gruppen sortiert, in Schichten von 10cm Höhe unterteilt und je das Trocken Gewicht bestimmt (Trocknung 8 Stunden bei 105°C). Die Standardabweichung wurde pro Schichthöhe für die Totalphytomasse berechnet. Sie ist weniger von der Anzahl Stichproben ($n=8$) abhängig als v.a. von der Flächengröße der einzelnen Stichprobe (0.125m^2).

Um die unterirdische Phytomasse zu bestimmen, wurden auf der Gräte und dem Emmerberg je 5 Bodenproben à 100cm^2 Fläche untersucht. Das Trockengewicht der Wurzeln wurde für Schichten von 5cm Mächtigkeit bestimmt. Die Bodenproben wurden dazu von Hand sorgfältig gesiebt, die Wurzeln anschliessend in einer feinen Gaze gewaschen und dann das Trockengewicht wie bei den Sprossen bestimmt. Da Feinstwurzeln methodisch praktisch nicht erfassbar sind (teilweise Verlust beim Waschen), handelt es sich um Minimalwerte (siehe KUTSCHERA-MITTER 1984).

3.2.2. Häufigkeit und Verteilung der untersuchten Arten

Anhand der Individuendichte (Abundanz) und Frequenz (Stetigkeit in Teilflächen) lässt sich das räumliche Verteilungsmuster für die untersuchten Arten im *Mesobrometum* erfassen. Der Anteil an blühenden Individuen gibt einen Anhaltspunkt über den Vitalitätszustand und die Reproduktionsmöglichkeiten der Pflanzenpopulation im Halbtrockenrasen. Daraus lässt sich ein differenzierteres Bild der Dominanz für die untersuchten Pflanzenarten gewinnen (siehe CRAWLEY 1986). Zur Bestimmung der Frequenz der Wahl der Probeflächengrösse entscheidende Bedeutung zu (siehe ELLENBERG 1956). Sie sollte nicht so klein sein, dass sie im Bereich der grössten betrachteten Pflanzenindividuen liegt und wenigstens 10-30% der Artengarnitur enthalten. Für die vorliegende Arbeit erwies sich eine Fläche von $0,25\text{ m}^2$ als günstig.

Methode: Während der Hauptvegetationsphase wurde auf 100 Teilflächen à 0,25m² die Anzahl Individuen pro Art gezählt sowie deren Deckung auf mindestens 5% genau geschätzt. Aus der Frequenz und dem Deckungsgrad wurde durch Multiplikation der Artwert berechnet. Zusätzlich wurde für jede Art die Anzahl Individuen gezählt und festgehalten, ob sie in der Teilfläche blühte oder nicht. Die Individuen waren bei allen ausgewählten Arten deutlich kleiner als die Probenahmefläche von 0,25m².

Die Abgrenzung einzelner Individuen erforderte bei drei Arten spezielle Aufmerksamkeit. Die Horste von *Bromus erectus* und *Dactylis glomerata* wachsen bei zunehmendem Alter ring- oder vektorförmig und teilen sich dabei regelmässig in "Subindividuen" von einigen bis mehreren Dutzend Sprossen (Ranms) auf. Die leicht bogig aufsteigenden Einzelsprosse geben die Wachstumsrichtung des Individuums an. Damit lassen sich benachbarte Subindividuen einigermassen gut einem Individuum zuordnen. Bei *Bromus erectus* war die Abgrenzung sehr aufwendig, da sie als Art mit dem höchsten Deckungsgrad eine regelmässige und dichte Verteilung im Bestand hatte. Bei *Salvia pratensis* verzweigt sich die tief wachsende Pfahlwurzel oft gegen die Bodenoberfläche hin. Nahe benachbarte Rosetten gehören meist dem gleichen Individuum an. Um eine massive Störung der einzelnen Pflanze durch Ausgraben zu vermeiden, wurden deshalb Sprosse mit Abstand ≤10cm dem gleichen Individuum zugeordnet.

3.2.3. Bestimmung der Halbwerts-Lebenszeit (Half-Life)

Für den Konkurrenzausschlussversuch wurden adulte, etablierte Individuen gewählt. Senescente Pflanzenindividuen waren bei der Auswahl im Feld nicht erkennbar, womit ein repräsentativer Querschnitt ausgewählt wurde. Die untersuchten Pflanzenindividuen wurden während vier Jahren beobachtet (1983-1987) und Abgänge auf deren Ursache hin untersucht. Diese Voraussetzungen ermöglichen ein Abschätzen der Halbwerts-Lebenszeit und des Populations-Turnovers. Zur Berechnung diente die Formel (nach BISHOP et al. 1978):

| | | |
|---|---------------------------------------|--|
| Halbwerts-Lebenszeit: x_{HLZ} [Jahre] = <i>(half-life)</i> | $\frac{t \cdot \ln 2}{\ln a - \ln e}$ | t = Anzahl Jahre - <i>no. of years</i> a = Anfangszahl von Individuen - <i>no. of initial individuals</i> e = Anzahl überlebende Individuen nach t Jahren - <i>no. of survivors after t years</i> ln = natürlicher Logarithmus - <i>natural logarithm</i> |
| Populations-Turnover: x_{PTO} [Jahre] = <i>(population-turnover)</i> | $\frac{t \cdot \ln a}{\ln a - \ln e}$ | |

Für die Interpretation der Halbwertslebenszeit waren mehrere Rahmenbedingungen zu berücksichtigen:

- Der Beobachtungszeitraum sollte länger dauern als ein Lebenszyklus. Dieser Punkt war aufgrund der grossen Langlebigkeit vieler Arten im Halbtrockenrasen unerfüllbar und musste durch die Erfahrung ersetzt werden, dass bei gleich bleibender Bewirtschaftung in solchen Halbtrockenrasen über Jahrzehnte hinweg keine namhaften Änderungen im Deckungswert der einzelnen Arten auftreten.
- Durch Extremereignisse (Bsp. Trockenjahr 1947, Mauskalamitäten, Krankheiten) kann die Population einer Pflanzenart zusammenbrechen. Nachfolgend kann dies zu einer jungen Population mit einheitlichem Alter führen (Kohorte), die unterdurchschnittlich wenig Abgänge verzeichnet. Dadurch würde die Halbwerts-Lebenszeit zu hoch berechnet. Solche Ereignisse fanden in den letzten Jahrzehnten im Gebiet keine statt.
- Die untersuchten Arten müssen sich regelmässig fortpflanzen. Im Halbtrockenrasen darf davon ausgegangen werden, dass die Population aus verschiedenen alten Individuen zusammengesetzt war.

In diesen lange bestehenden Halbtrockenrasen waren damit die Voraussetzungen gegeben, dass für die Halbwertslebenszeit-Berechnung der Beobachtungszeitraum von vier Jahren befriedigende Werte ergab.

3.3. METHODEN DER KONKURRENZAUSSCHLUSSVER-SUCHE

Konkurrenz findet in den untersuchten Halbtrockenrasen fast ausschliesslich im Wurzelraum statt. Die Phytomasse der Wurzeln war beträchtlich grösser als diejenige der Sprosse (siehe Kap. 4.1). Die Vegetationsstruktur zeigte, dass selbst im besten Entwicklungsstadium der Vegetation kurz vor dem Schnitt im Juli ausreichend Sonnenlicht bis zum Boden vordrang.

Konkurrenz erfolgte im Wurzelraum vor allem in den oberflächennahen Bodenschichten. Hier lag nicht nur der grösste Teil der Wurzelmasse, hier waren auch die stärksten Wurzelverflechtungen durch horizontal wachsende Wurzeln verschiedener Arten zu finden. Nährstoffe, v.a. der Minimalfaktor Stickstoff, sind in der Phytomasse gebunden. Geringe Mengen gelangen über Nass- und Trockendeposition in den Boden oder werden durch Abbauprozesse pflanzenverfügbar. Entsprechend war es für die Pflanzen von Vorteil, ein grosses Wurzelwerk auszubilden und möglichst nahe der Bodenoberfläche zu wurzeln, um genügend

Wasser und Nährstoffe aufnehmen zu können.

3.3.1. Konkurrenzausschlussversuche im Feld

Allgemeine Versuchsanordnung: Die Konkurrenzausschlussversuche wurden im Feld an etablierten, adulten Individuen durchgeführt. Pro Art wurden je 25 Individuen ('Targets') für den Konkurrenzausschlussversuch sowie 25 im Bestand belassene Individuen als Referenzpflanzen ausgewählt (siehe Tab. 7). Der Einfluss der Wurzelkonkurrenz wurde anhand der oberirdischen Pflanzenentwicklung indirekt beurteilt. Referenzpflanzen (mit Konkurrenz) und Versuchspflanzen (ohne Konkurrenz) wurden im Bestand möglichst paarweise, zufällig ausgewählt, um Standortsinhomogenitäten auszugleichen. Um möglichst verschiedene Genets zu berücksichtigen, wurden zwischen den Referenz/Versuchspflanzen-Paaren mindestens 2 m Abstand gehalten.

Die Auswahl der einzelnen Individuen im Feld erfolgte im Herbst 1983. Im Frühjahr 1984 wurden die Versuchsindividuen konkurrenzbefreit. Die Feldversuche dauerten bis zum Sommer 1986.

Methode des Konkurrenzausschlusses (Fig. 3): Um die Wurzelkonkurrenz auszuschalten, wurde rund um die ausgewählten Individuen eine Polyäthylenfolie 20-30 cm tief, senkrecht in den Boden getrieben. Innerhalb des Folienzyinders wurde nur das ausgewählte Individuum belassen und alle andern Pflanzen ca. 1 cm unter der Erdoberfläche mit einem Messer abgeschnitten. Dies entspricht ei-

Tab. 7. Anzahl ausgewählte Individuen für die Konkurrenzausschlussversuche.
Number of studied individuals for the experiments with exclusion of root competition.

| Pflanzenart | Halbtrockenrasen Gräte | | Halbtrockenrasen Emmerberg | | Versuchsgarten Höggerberg |
|----------------------------|---|---|---|---|---|
| | Anzahl Versuchs- pflanzen <i>treatment</i> | Anzahl Referenz- pflanzen <i>control</i> | Anzahl Versuchs- pflanzen <i>treatment</i> | Anzahl Referenz- pflanzen <i>control</i> | Anzahl Versuchs- pflanzen <i>treatment</i> |
| <i>Bromus erectus</i> | 25 | 25 | 25 | 25 | 20 |
| <i>Dactylis glomerata</i> | 25 | 25 | 25 | 25 | 20 |
| <i>Salvia pratensis</i> | 25 | 25 | 25 | 25 | 20 |
| <i>Centaurea jacea</i> | 25 | 25 | 25 | 25 | 20 |
| <i>Scabiosa columbaria</i> | 25 | 25 | | | 10 |
| <i>Chrysanthemum leuc.</i> | 25 | 25 | | | 10 |
| <i>Primula columnae</i> | 25 | 25 | | | 10 |
| <i>Anthyllis vulgaris</i> | 25 | 25 | | | 10 |

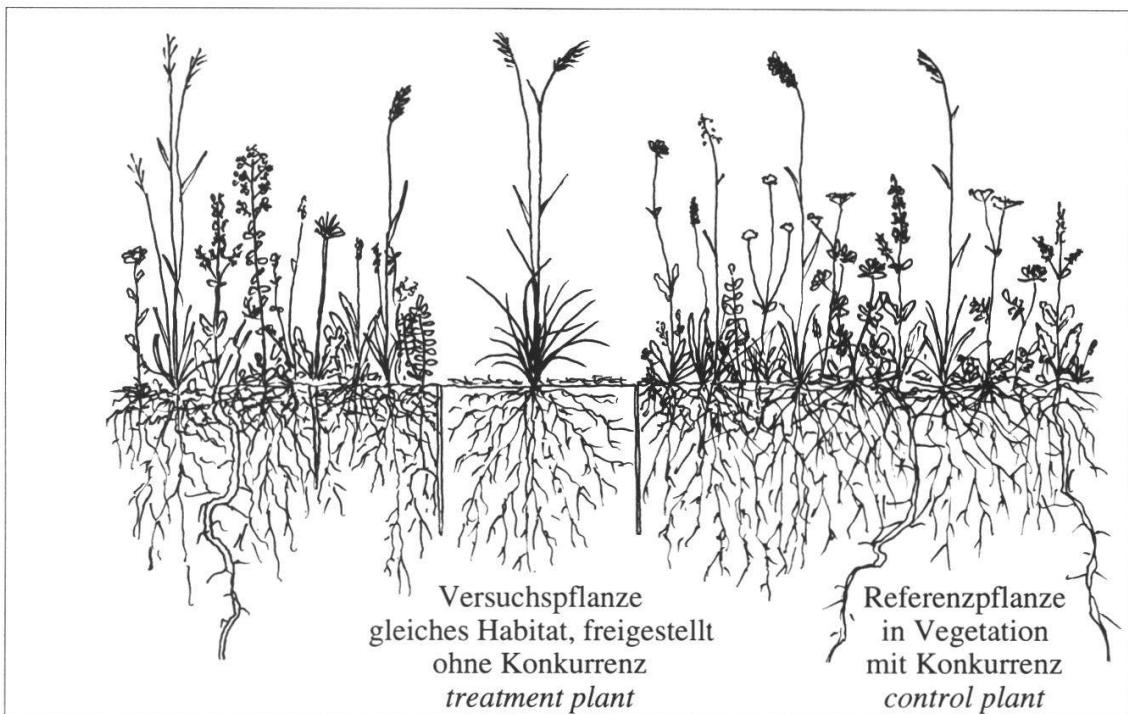


Fig. 3. Wurzelkonkurrenzausschluss mittels Polyäthylenfolie im Halbtrockenrasen an etablierten, adulten Individuen.

Exclusion of root competition of established adult individuals in limestone grassland by a polyethylene foil (removal and trenching method combined).

ner Kombination von 'Target'- und 'Trenching'-Methode (siehe AARSEN und EPP 1990). Das Jäten wurde je nach Bedarf während der Vegetationsperiode alle 2 bis 4 Wochen wiederholt. Keimlinge wurden entfernt.

Um die Bodentextur nicht zu verändern, wurden die Wurzeln der gejäteten Pflanzen nicht entfernt, was zusätzlich zu einer leichten Düngung führte. Die langsam verrottenden Wurzeln setzen standortsimmanente Nährstoffe frei, die normalerweise in der Phytomasse gebunden und somit nicht verfügbar sind. Dies ist eine passive Form von Konkurrenz, indem Nährstoffe (potentiell verfügbare) in der Phytomasse "besetzt" und damit weitgehend dem Kreislauf entzogen sind. Um diesen Effekt abschätzen zu können, wurde *Bromus erectus* als absolut dominante Art als Massstab für die anderen Arten gewählt.

Aufgrund von Wurzeluntersuchungen in beiden Untersuchungsflächen wurde der Durchmesser und der Tiefgang für den Polyäthylenfolienzyylinder festgelegt. Auf dem tiefergründigen Mergelboden der Gräte ergab dies einen geeigneten Durchmesser von 40cm für die vier grosswüchsigen Arten und 25cm für die vier kleinen Arten bei einer Tiefe von 25cm. Damit kam der Grossteil der horizontal verlaufenden Wurzeln eines ausgewählten Individuums innerhalb des Folienzy-

linders zu liegen. Im flachgründigen Boden des Emmerberges mit grösseren Individuen musste für die vier untersuchten Arten ein Durchmesser von 50 cm gewählt werden. Die Folie wurde bis zum anstehenden Muttergestein in einer Tiefe von 15-20 cm eingegraben, teilweise unter vorangehender Zuhilfenahme eines Meissels.

Um den Wurzelraum der untersuchten Pflanzenindividuen nicht zu stören, wurde mit einem Spaten entlang eines ausgelegten Aluminiumringes entsprechender Grösse ein Spalt in den Boden gestochen. Die vorbereitete Folie wurde gefalzt, an der Aussenseite alle 20 cm eingeschnitten um ein Verziehen durch die gerundete Form zu verhindern und im Falz mit dem Spaten in 3-4 Umgängen in den Bodenspalt gestossen. Die Folienenden überlappten sich. Der oberirdische Folienrest wurde ebenerdig abgeschnitten und die Erde gut an die Folie gedrückt. Bei Regen sammelte sich so kein Wasser und bei Trockenheit entstanden keine Spalten entlang der Folie.

Zum Abdecken der Jätflächen wurde Moos und Streu aus der direkten Umgebung benutzt. Damit konnte ein Ansteigen der Bodentemperatur und die Austrocknung des Oberbodens verhindert werden. Die freigestellten Individuen hatten damit zusätzlich einen Frostschutz für die kalte Jahreszeit. Insgesamt konnten so Mikroklimaunterschiede zu den Referenzpflanzen eingeschränkt werden (siehe CERLETTI 1988, RYSER 1990). Die Temperaturen schwankten im Mikrostandort der konkurrenzbefreiten Pflanzenindividuen etwas stärker als bei den Referenz-Individuen in der Vegetation. Unterschiede bestanden nur an Schönwettertagen. An einem sonnigen Julitag 1985 war z.B. die Bodentemperatur (-5cm) in den freigejäteten Stellen um die konkurrenzbefreiten Individuen 1 bis maximal 7 °C erhöht im Vergleich zur geschlossenen Vegetation, die Temperatur der Bodenoberfläche (0cm, unter Streu) war zwischen 1 °C erniedrigt und maximal 10 °C erhöht und die Lufttemperatur (5cm) 0 bis maximal 9 °C erniedrigt. Die Einstrahlung (in 5cm Höhe) erreichte in den freigejäteten Flächen maximal doppelt so hohe Werte und die relative Luftfeuchtigkeit 0 bis 10% geringere Werte als in der Vegetation. Die Bodenfeuchtigkeit war im Halbtrockenrasen allgemein relativ heterogen. Saugspannungsmittelwerte (atm) im Boden unter der Vegetation (-5cm) waren aber durchschnittlich etwas höher als in den freigejäteten Stellen (bis maximal +50%). Das heisst, dass die konkurrenzbefreiten Individuen über mehr Bodenwasser verfügten als Individuen mit Konkurrenz in der Vegetation. Während bei leichtem Wind (3m/s) in der Vegetation (in 5cm Höhe) praktisch keine Luftbewegung festzustellen war, erreichten die freigejäteten Flächen bis maximal 10% der Windwerte über dem Bestand.

Die konkurrenzbefreiten Individuen zogen durch verbessertes Wachstum bald

die Aufmerksamkeit von herbivoren Säugern (Rehe, Hasen) auf sich. Aus diesem Grund wurde ab August 1984 die Fläche auf dem Emmerberg eingezäunt und im Naturschutzgebiet Gräte die Individuen einzeln mit einem 30-40 cm hohen Zylinder aus Maschendraht geschützt.

Die Folien blieben im Boden während vier Jahren intakt. Auf der Aussenseite der Folie hatte sich in dieser Zeit am oberen Rand von den umgebenden Pflanzen ein dichter Wurzelfilz gebildet ohne die Folien zu durchdringen oder zu unterwachsen. Der Foliendurchmesser war für die freigestellten Individuen im Innern durchwegs gut gewählt. Nur einzelne horizontal wachsende Wurzeln waren bis an die Folie vorgedrungen (< 1% der Wurzelmasse).

3.3.2. Kultivierung der untersuchten Pflanzenarten

Um das physiologisch optimale Verhalten der acht untersuchten Pflanzenarten zu erfassen, wurden adulte Individuen von der Untersuchungsfläche Gräte im Frühjahr 1984 in den Versuchsgarten des Geobotanischen Institutes auf dem Hönggerberg in Zürich verpflanzt (Tab. 7).

Je 20 Individuen von *Bromus erectus* und *Dactylis glomerata* sowie von *Salvia pratensis* und *Centaurea jacea* wurden abwechselungsweise gepflanzt in insgesamt je 8 Reihen à 5 Exemplare. Von *Scabiosa columbaria*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Anthyllis vulgaris* und *Primula columnae* wurden je 10 Individuen in 2 Reihen à 5 Exemplare (nicht gemischt) gepflanzt. Der Pflanzabstand zwischen den Individuen betrug 1 Meter und verhinderte weitgehend Wurzelkonkurrenz während der 3-jährigen Untersuchungsperiode. Zwischen den Pflanzen wurde regelmässig gejätet. Keimlinge wurden entfernt. Auf zusätzliche Düngung wurde verzichtet. Der Schnitt der Pflanzen erfolgte jedes Jahr wie im Untersuchungsgebiet anfangs Juli.

Der Versuchsgarten Hönggerberg liegt auf 530 m/M in ebener Lage (Koordinaten: 680.660 / 251.600, entspricht 8°30'32" E Länge, 47°24'45" N Breite). Der Bodentyp entspricht heute einem Parabraunerde-Hortisol. Der Boden ist tonreich und der Skelettgehalt beträgt weniger als 15%. Der Oberboden hat pH = 7. Der Wurzelraum ist mächtig und dementsprechend die Wasserversorgung und –kapazität sowie die Nährstoffversorgung sehr gut. Die Durchlüftung ist eher mangelhaft.

Im Vergleich zum Untersuchungsgebiet im Randen ist das Klima von Zürich etwas ozeanischer. Die durchschnittlichen Jahrestemperaturen liegen, vor allem der geringeren Höhenlage wegen, ca. 0,6°C höher. Die Julitemperaturen sind

hingegen ausgeglichen ($16,7^{\circ}\text{C}$). Unterschiedlich ist vor allem die Niederschlagsmenge, die mit durchschnittlich 1128 mm/Jahr in Zürich um ca. 25% höher liegt als im Untersuchungsgebiet. Allerdings fielen 1983 und 1986 in Zürich, bezogen auf das langjährige Mittel, prozentual weniger Niederschläge als im Randen (1983: 878mm, 1986: 1204mm, vergl. Fig.2). Die Temperatur- und Niederschlagsverteilung über das Jahr verlief für den Randen und Zürich praktisch identisch.

3.3.3. Pflanzenparameter zur Beurteilung der Konkurrenzversuche

Um die Entwicklung des Pflanzenwachstums mit und ohne Wurzelkonkurrenz beurteilen zu können, wurden verschiedene Merkmale am oberirdischen Pflanzenteil quantitativ und teilweise qualitativ erfasst (Tab. 8). Damit gelang indirekt eine Aussage über den Konkurrenzeinfluss, ohne die Pflanzen im Wurzelbereich zu stören. Was sich im Boden abspielte (Blackbox), wurde anhand der sichtbaren

Tab. 8. Ausgewählte oberirdische Pflanzenmerkmale zur Beurteilung des Konkurrenzeinflusses.

Studied above ground characteristics for an estimation of the influence of competition.

| Merkmal - characteristic | gemessen - measured |
|-----------------------------------|---|
| räumlich - spatial: | - beanspruchte Spross-Bodenoberfläche - <i>shoot area</i> |
| vegetativ - vegetative: | - Anzahl Sprosse (klonales Wachstum) - <i>no. of shoots</i> - Anzahl Blätter (nur bei <i>Primula columnae</i>) - <i>no. of leafs</i> |
| generativ - generative: | - Anzahl Blütenstengel - <i>no. of stalks</i> - Anzahl Rispen, Blüten oder Blütenköpfen (bestäubungsbiologische Einheiten) - <i>no. of inflorescences</i> - Rispenlänge oder Blütengrösse - <i>size of inflorescences</i> - Samenproduktion pro Individuum (extrapoliert) - <i>seed prod.</i> |
| morphologisch: - morphological | - Blatlänge des längsten Blattes (Gräser) oder Fläche des grössten Blattes (Kräuter) - Energieaspekt; wichtig für Photosynthese <i>length (grasses) or area (forbs) of the largest leaf</i> - maximale Blütenstengellänge - Strukturaspekt; wichtig für Samenstreuung - <i>maximum length of stalks</i> |
| phänologisch - phenolog.: | - Blühstadium (qualitativ) - <i>stage of flowering</i> |
| total - general: | - oberirdische Phytomasse - <i>above ground phytomass</i> |
| begleitend: - accompanying | - Pilzbefall, Frass, Blattlausbefall, Frosteinwirkung etc. - Absterben von Individuen und Ursache <i>attack by fungi or insects, herbivory, frost, no. of ind. died</i> |

Veränderungen des Pflanzensprosses interpretiert. Im Sommer 1985 wurde vor dem Schnitt die oberirdische Phytomasse der untersuchten Individuen bestimmt. Bei einzelnen Merkmalen wurde aus methodischen Gründen die maximale Größe oder Länge erfasst. Die totale Blattfläche einer Pflanze ist im Feld praktisch nicht bestimmbar. Das grösste Blatt repräsentiert die photosynthetische Leistung verhältnismässig am besten. Die einzelne Blattfläche wurde anhand einer idealisierten Blattform pro Art aus Länge und Breite berechnet. Mit der grössten Stengellänge wurde die phänologische Spitze erfasst und es musste keine Abgrenzung zu noch schiebenden Jungtrieben gemacht werden.

Der Vitalitätszustand der einzelnen Pflanzen wurde bei Abweichungen beschrieben (Bsp. Blattfarbe, Wuchsform etc.). Die durchschnittliche Samenproduktion pro Individuum wurde geschätzt aufgrund einiger ausgezählter Individuen und ergänzt nach Angaben aus SALISBURY (1942) und RAMSEIER (1994).

3.3.4. Hinweise zur Darstellung und Interpretation einzelner Parameter

Absolutwerte vs. Relativwerte: Da zu Beginn des Versuches die ausgewählten Pflanzenindividuen aus naheliegenden Gründen nicht gleiche Größen aufwiesen, ergaben sich bei der Darstellung und Interpretation der Ergebnisse mehrere Probleme. Anhand eines hypothetischen Beispiels (Tab. 9) soll dieser Frage nachgegangen werden:

Ein Grashorst vergrössert seine Fläche durch randliches Wachstum. Legen zwei

Tab. 9. Vergleich der Entwicklung zweier hypothetischer Gras-Individuen mit unterschiedlicher Ausgangsgröße. Annahme: beide Pflanzenradien nehmen in der Zeit t_o bis t_1 um 1 cm zu.
Comparison of the development of two hypothetical grass individuals with different starting size. Assumption: The radius of both individuals increases by 1cm in the time $t_o - t_1$.

| | Grashorst A individual A | Grashorst B individual B | Verhältnis A : B ratio A : B |
|--------------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|---------------------------------|
| Horstradius (t_o) - radius t_o | 1 cm | 4 cm | 1 : 4 |
| Horstradius (t_1) - radius t_1 | 2 cm | 5 cm | 1 : 2.5 |
| Zunahme absolut - increase abs. | 1 cm | 1 cm | 1 : 1 |
| Zunahme relativ - increase rel. | 100 % | 25 % | 4 : 1 |
| Horstfläche (t_o) - area t_o | 3.1 cm ² | 50.3 cm ² | 1 : 16 |
| Horstfläche (t_1) - area t_1 | 12.6 cm ² | 78.5 cm ² | 1 : 6.3 |
| Zunahme absolut - increase abs. | 9.4 cm ² | 28.3 cm ² | 1 : 3 |
| Zunahme relativ - increase rel. | 300 % | 56 % | 5.4 : 1 |

unterschiedlich grosse Grashorste bei Konkurrenzausschluss in einem Jahr je 1 cm Horstradius zu, ergeben sich je nach betrachtetem Parameter verschiedene Aussagen. Das Wachstum beider Individuen A und B kann im Beispiel von Tab. 9 als gleich betrachtet werden, wenn nur die absolute Zunahme der Horstradien als Merkmal gewählt wird. Wird dagegen der Absolutwert der Horstflächenvergrösserung betrachtet, ist Individuum B dreimal erfolgreicher als A. Werden dagegen die Relativwerte der Horstradien- bzw. der Horstflächen-Entwicklung beurteilt, ist Individuum A vier- bis fünfmal erfolgreicher als Individuum B. Zudem sagen Horstfläche oder Horstradius nur etwas über den beanspruchten Platz aus, sind aber nicht zwingend mit der Sprosszahl korreliert. Die Entwicklung der Anzahl Sprosse beider Individuen ist nicht nur von der Entwicklung der Horstfläche sondern auch von einer ev. veränderten Sprossdichte abhängig.

Wird nur die relative Zu- oder Abnahme der Horstfläche betrachtet, hat dies den Vorteil, dass unterschiedliche Ausgangsgrößen keine Rolle spielen. Auf der andern Seite ist dies von Nachteil. Kleinere Individuen mit einem günstigeren Verhältnis von Umfang zu Fläche werden so überbetont, da den Sprossen von grossen Individuen im Inneren der Raum zur vegetativen Ausbreitung fehlt.

Je nach gewähltem Parameter legt im Beispiel von Tab. 9 also Individuum B stärker zu oder Individuum A oder beide Individuen verändern sich gleich. Ähnliche Probleme treffen beim Vergleich verschiedener Merkmale zu. Je nach Priorität kann zum Beispiel eine Pflanzenart mehr in vegetative oder generative Teile investieren.

Für die Interpretation der Ergebnisse war es daher günstig, verschiedene Merkmale und diese in ihrer absoluten wie relativen Entwicklung zu betrachten, damit ein Gesamtbild über die unterschiedliche Wachstumsentwicklung bei Konkurrenzausschluss entstehen konnte.

Mittelwertberechnung, Streuung und statistische Teste: Obwohl nicht alle Parameter eine schöne homogene Verteilung der Werte aufwiesen, sind aus Gründen der Übersichtlichkeit und Einfachheit in der Darstellung die Mittelwerte mit Standardabweichung eingezeichnet. Die Mittelwerte wurden normalerweise aus 25 Individuen berechnet. Abgefressene, abgestorbene oder sonst stark beeinträchtigte Individuen wurden für die Mittelwertberechnung nicht berücksichtigt. Für die Mittelwertberechnung galt zu berücksichtigen, dass zu Beginn des Feldversuches verschiedene grosse Individuen bereits eine beachtliche Streuung aufweisen konnten. Verändert sich ein Merkmal prozentual um den gleichen Betrag, nimmt auch die Standardabweichung um diesen Prozentsatz zu, addiert sich ein gleicher Betrag, bleibt die Standardabweichung gleich. Die häufig starke Zunah-

me innerhalb der betrachteten Merkmale bei wurzelkonkurrenzbefreiten Pflanzen führte daher oft zu grossen Standardabweichungen, die sich meist leicht als rein prozentuale Vergrösserung der Streuung von bereits unterschiedlichen Ausgangswerten erklären lassen. Grössere Standardabweichung muss also nicht einfach divergierende Entwicklung heissen.

Die Standardabweichung ist, wo verwendet, als einfaches optisches Hilfsmittel gedacht und wird durch Signifikanztests ergänzt. Als statistische Tests wurde der t-Test für Paarvergleiche angewendet und beim Vergleich mehrerer Parameter der Anova-Test. Darstellungen, Mittelwert- und Signifikanzberechnungen wurden auf Macintosh-Computer mit dem Programm Systat 5.1 ausgeführt.

Darstellung und Interpretation: Um den Entwicklungsverlauf der Wachstumsparameter bei den untersuchten Pflanzenarten in Diagrammen darzustellen, wurden sowohl Absolut- wie Relativwerte verwendet. Aus den Absolutwerten in zeitlicher Abfolge liessen sich Standorts- und Konkurrenzefekte ableiten. Die Werte liessen sich aber nur beschränkt mit denen von andern Arten vergleichen. Die Relativwerte ermöglichen einen besseren intra- und interspezifischen Vergleich. Intra- und intersaisonale Klimaschwankungen wurden durch Standardisierung geglättet, indem die Werte der Individuen mit Konkurrenz (Referenzpflanzen) 100% gleichgesetzt wurden.

Eine weitere Variante bestand darin, die Entwicklung eines Merkmals bezogen auf den Ausgangswert der einzelnen Individuen anzugeben. Dies ergab Relativwerte, deren Ausgangswert 1 beträgt. Diese Darstellungsart berücksichtigt unterschiedliche Ausgangswerte optimal und verbessert die Vergleichbarkeit mit anderen Arten. Auch hier galt zu berücksichtigen, dass ungleich grosse Individuen auch ungleiche Chancen zur Ausdehnung besitzen. Diese Darstellungsweise war bei kontinuierlich sich verändernden Merkmalen wie Horstfläche oder Sprosszahl geeignet.