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: 5: Synthese und Diskussion

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: 31.07.2025

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

5. SYNTHESE UND DISKUSSION

5.1. BEDEUTUNG DER WURZELKONKURRENZ FÜR DIE ARTENVIELFALT EINES HALBTROCKENRASENS

5.1.1. Rahmenbedingungen, Methodik und Konkurrenztypen

Die zwei untersuchten Halbtrocken- oder Kalkmagerrasen gedeihen auf relativ nährstoff- und wasserarmen Rendzinen. Diurnale und saisonale Temperaturschwankungen und geringer Niederschlag gestalten das Klima eher kontinental. Frost, Hitze- und Trockenperioden sind üblich. Klimatische Extreme traten im untersuchten Zeitraum keine auf (vergl. Kap.2).
Halbtrockenrasen gelten allgemein als relativ stabile Ökosysteme (ELLENBERG 1978). Entscheidend für die Zusammensetzung der Vegetation der untersuchten Wiesen ist der jährliche Schnitt im Juli, an den sich die Pflanzen angepasst haben. In den zwei untersuchten Halbtrockenrasen blühten und versamten die meisten Pflanzenarten bis zum Schnitt. Einige wenige Arten blühten erst im Herbst. Da seit Jahrzehnten nicht oder im Halbtrockenrasen Emmerberg nur wenig (anorganisch) gedüngt wurde, hatte sich eine stabile Grasmatrix installiert, in deren Lücken sich die Kräuter teilten. Das Ausmass der Artenvielfalt ist nur zu verstehen, wenn die Einwanderungsgeschichte und damit die Vergangenheit dieser geographisch günstig gelegenen Wiesen mitberücksichtigt wird (siehe Tab.1 und GIGON 1987). Der Halbtrockenrasen Gräte dürfte seit über 100 Jahren als Mähwiese genutzt worden sein, der Halbtrockenrasen Emmerberg seit mehr als 30 Jahren.
Die maximale Phytomasseproduktion ist am Standort limitiert. Wenn eine Art oder ein Individuum zunimmt, muss eine oder mehrere andere Arten oder Individuen abnehmen ('law of constant yield', SHINOZAKI und KIRA 1956 nach WATKINSON 1986). Diese Dynamik ist vom Konkurrenzgefüge mitgeprägt. In der vorliegenden Arbeit wurde Wurzelkonkurrenz aus methodischen Gründen als Blackbox betrachtet und durch einen einfachen Eingriff ins Vegetationssystem indirekt untersucht. Um die Versuchsindividuen herum wurden, dem Wurzelradius entsprechend, die Nachbarpflanzen oberirdisch entfernt und die Wurzelkonkurrenz mit Polyäthylenfolie unterbunden. Bewertet wurde die Entwicklung der oberirdischen Pflanzenteile. Dies entspricht einer Mischung aus 'Target'- und 'Trenching'-Methode, wie sie AARSSEN und EPP (1990) in einer Zusammenstellung für 'Removal'-Experimente beschrieben.

Der Nährstoffeintrag durch verrottende Wurzeln der entfernten Nachbarpflanzen wurde im vorliegenden Versuch nicht als zusätzliche Düngung aufgefasst, da dies standortseigene Nährstoffe sind, die vorher durch die Nachbarpflanzen besetzt und dem Nährstoffkreislauf weitgehend entzogen waren. Allfällige Artefakte durch die Freistellung galten sowohl für häufige und seltene Pflanzenarten, fielen für die Interpretation der Ergebnisse also nicht ins Gewicht.

Die vorrangige Bedeutung der Konkurrenz um Raum wurde von YODZIS (1986) sehr schön dargelegt. MCCONNAUGHAY und BAZZAZ (1991) schlugen vor, physischen Raum als Bodenressource zu betrachten. Besetzung von Raum und Nährstoffen durch etablierte Pflanzen könnte im Halbtrockenrasen als indirekte und passive Konkurrenz im Wurzelraum bezeichnet werden, weil dadurch diese beiden Ressourcen andern Pflanzen nicht oder nur beschränkt zur Verfügung stehen (Tab. 19).
AARSSEN und EPP (1990) nannten in ihrer umfassenden Zusammenstellung über 'Removal'-Experimente eine ganze Reihe möglicher Probleme die auftreten können, z.B. Klimafluktuationen, Einfluss des individuellen Lebensalters oder von Herbivoren, ungenügende Zeitdauer des Experimentes, Lückengrösse, Einfluss von Wurzeln, fördernde Effekte zwischen Arten etc. Alle ihre genannten Probleme wurden in der hier verwendeten Versuchsanordnung gelöst oder geeignet berücksichtigt durch die Verwendung einer Kombination von Target-, Trenching- und Removal-Methode und durch die Durchführung an etablierten Individuen einer repräsentativen Artenkombination im Feld sowie im Versuchsgarten wäh-

Tab. 19. Matrix verschiedener Formen von Konkurrenz mit Beispielen.
Matrix of different kinds of competition, and examples.

Konkurrenz - Formen *kinds of competition*	AKTIV -*ACTIVE* ←→ PASSIV - *PASSIVE* Ressource "erobern" *conquering of resources*	Ressource "besetzen" *occupying of resources*
DIREKT - *DIRECT* "Angriff" oder totale Ressourcen-Nutzung *'attack' or total exploitation of resource* ↕	Ausschatten, Wurzelbrut, Lichtkonkurrenz aktiv, Allelopathie, Interferenz *active competition for light allelopathy, interference*	Beschattung durch höher Wachsen, Lichtkonkurrenz passiv *passive competition for light*
INDIREKT - *INDIRECT* effizientere Nutzung des Ressourcenpools *more efficient use of resource pool*	schnelle Aufnahme freier Nährstoffionen, Exploitation *more efficient uptake, exploitation*	Raum "besetzen", Nährstoffe "besetzen", Raumkonkurrenz passiv *occupation of nutrients, spatial competition*

rend einer genügend langen Zeitdauer!
Konkurrenz ist nur *ein* Faktor in einem ganzen Faktorengefüge! Konkurrenz wurde in der vorliegenden Arbeit in weitem Sinn interpretiert (Tab. 19): Interspezifische Konkurrenz kann aktiv oder passiv stattfinden, indem eine Ressource durch eine Pflanzenart entweder erobert (z.B. schnelle Nährstoffaufnahme) oder besetzt wird (z.B. Nährstoffspeicherung). Und interspezifische Konkurrenz kann direkt oder indirekt wirken (CRAWLEY 1986). Direkte Konkurrenz liegt bei räumlicher Verdrängung vor (z.B. durch Allelopathie) oder bei Vorenthaltung oder vollständiger Nutzung einer lebenswichtigen Ressource (z.B. Licht). Indirekte Konkurrenz findet bei gleichzeitiger Nutzung eines gemeinsamen Ressourcenpools (z.B. Nährstoffe) durch effizientere Ausnutzung statt. Die Übergänge zwischen aktiv/passiv und direkt/indirekt sind fliessend. Einzelne Konkurrenztypen umfassen häufig eine Kombination dieser Wirkungsweisen. Zum Beispiel ist die Wurzelmasse in Halbtrockenrasen bedeutend grösser als die Sprossmasse. Konkurrenz findet dort v.a. im Wurzelraum statt. Die Wurzelkonkurrenz umfasst dementsprechend v.a. die Bereiche aktiv/direkt, aktiv/indirekt und passiv/indirekt (zu Konkurrenz: vergl. auch GOLDBERG 1990).
Ausschluss von Wurzelkonkurrenz liess die Pflanzenindividuen das physiologische Wachstumspotential am Standort ausschöpfen. Als konkurrenzstark wurden sowohl Arten betrachtet, die aufgrund ihrer optischen Präsenz im Bestand dominant waren als auch Arten mit guter Wachstumsrate. Dies entspricht einem Gemisch der beiden Strategien "Stress Tolerator" und "Competitor" nach GRIME (1979). Die Ergebnisse wurden sowohl auf dem Niveau der Art und des Individuums interpretiert.

5.1.2. Einfluss der Vegetations- und Altersstruktur

Die zwei untersuchten Halbtrockenrasen werden von *Bromus erectus* und anderen Gräsern dominiert. Laterale, vegetative Ausbreitung im oberirdischen Wuchs ist für die Dominanz perenner Gräser wesentlich. Diese bilden die Matrix im Halbtrockenrasen. Dieses Phänomen wird in diversen Arbeiten beschrieben (z.B. GRUBB 1977 und GRUBB et al. 1982, YODZIS 1986). In die verbleibenden Lücken teilen sich die restlichen Kräuter. Nur *Salvia pratensis* schien unter den Kräutern genügend konkurrenzstark zu sein, um der Dominanz der Gräser standzuhalten und war sehr häufig. Das Vorkommen von bis zu 40 Pflanzenarten pro Quadratmeter zeigte, dass das Angebot und die Verteilung von Strukturnischen gross und die Koexistenzfähigkeit der Pflanzenarten untereinander entsprechend wesentlich sein musste. Bei Höchststand der Vegetation vor dem Julischnitt

waren 50% der oberirdischen Phytomasse zwischen 0 und 10cm. Oberirdische Konkurrenz um Licht und Raum hatte in diesem Halbtrockenrasen angesichts der viel grösseren Wurzelmasse und der hyperbelförmigen Vegetationsstruktur (Fig.4) sekundäre Bedeutung. Dass unterirdische Konkurrenz in den meisten Fällen wichtiger ist, beschrieb auch WILSON (1988) anhand eines ausführlichen Grünlandexperimentes. Bei dieser Vegetationsstruktur besteht auch für kleinwüchsige Pflanzenarten, Rosettenpflanzen und Moose wenig Konkurrenz um Licht, und zudem nur während einer kurzen Periode vor dem Schnitt (siehe auch CERNUSCA und SEEBER 1980, TILMAN 1984). Dies gilt selbst für Keimlinge, die bei ähnlichen Versuchen (COOK und RATCLIFF 1984, SNAYDON und HOWE 1986) v.a. durch Wurzelkonkurrenz beeinflusst wurden. Anders als in einer Düngewiese werden Pflanzenarten im Halbtrockenrasen nicht ausgeschattet.
Die Wurzelmasse betrug mindestens das Dreifache der oberirdischen Phytomasse, was für solches Grasland charakteristisch ist (DICKINSON und POLWART 1982, FIALA und HERRERA 1988, HARTMANN und OERTLI 1984a, PILÁT 1969, WERGER 1983a). Die Wurzelmasse hatte damit einen massgeblichen Einfluss auf die Konkurrenz und damit auf die Artenzusammensetzung im Halbtrockenrasen. WERGER (1983a) schlug sogar vor, das Wurzel/Spross-Verhältnis zur Kennzeichnung eines Strategietyps zu verwenden. Bis zu 70% der Wurzeln konzentrierten sich in den untersuchten Halbtrockenrasen zudem auf die obersten 5 cm Boden, wie dies schon ELLENBERG (1952) ähnlich feststellte. Dies rückt die Bedeutung der Wurzelkonkurrenz in solchen Halbtrockenrasen ins Zentrum der Aufmerksamkeit!
Kalkböden gelten allgemein als nährstoffarm (SCHROEDER 1992). Die limitierten Nährstoffe sind im Halbtrockenrasen weitgehend in der Phytomasse gebunden. Verhältnismässig wenig Nährstoffe gelangen in Umlauf über absterbende Wurzeln, Streu und vereinzelt absterbende Individuen. Die Verwitterung ist vernachlässigbar. Nass- und Trockendeposition aus der Luft sind bedeutender und tendenziell zunehmend. Für die Bundesrepublik Deutschland werden in SCHEFFER und SCHACHTSCHABEL (1989) z.B. durchschnittlich 30 kg $N.ha^{-1}.y^{-1}$ angegeben, lokal bis >100 kg $N.ha^{-1}.y^{-1}$. Durch das Mähgut und durch Auswaschung werden Nährstoffe entnommen. Im Jahreszyklus findet eine Verlagerung von Nährstoffen von den Wurzeln zum Spross und teilweise zurück statt. Der Wurzelauf- und Abbau durchläuft einen eigenen saisonalen Rhythmus (siehe PILÁT 1969) und dementsprechend auch das Angebot an mineralischen Nährstoffen im Boden (RORISON 1987). Der Nährstoffkreislauf oder die Nettoprimärproduktion sind im Halbtrockenrasen verhältnismässig gering und im Vergleich zu einer Düngewiese langsamer (vergl. Zeigerwerte Tab. 4; HARTMANN und OERTLI 1984a)! Dementsprechend wurde im untersuchten, nährstoffärmeren Halbtrockenrasen

Gräte sowohl ein grösserer Streuanteil wie ein grösseres Wurzel/Spross-Verhältnis gefunden als im nährstoffreicheren Halbtrockenrasen Emmerberg.
Um an Niederschlagswasser heranzukommen, wurzeln Pflanzen mit Vorteil möglichst oberflächennah. Dort besteht jedoch immer die Gefahr des Austrocknens. Keimlinge aller Arten und speziell von Einjährigen haben es schwer, in diesen Wurzelfilz einzudringen und sich zu etablieren. Einige harren nach einer ersten Etablierungsphase im gleichen Entwicklungsstadium aus und warten auf bessere Bedingungen (BISHOP et al. 1978, RYSER 1990), ähnlich wie dies von jungen Bäumen in Waldgesellschaften allgemein bekannt ist (GRIME 1979) und von SILVERTOWN (1987) als Oskar-Syndrom bezeichnet wurde.
Dass unter den etablierten Pflanzen verschiedene Durchwurzelungs-Strategien zum Erfolg führen, demonstrieren die beiden dominanten Arten *Bromus erectus* als Intensivwurzler und *Salvia pratensis* als Tiefwurzler mit wenig Seitenwurzeln. FITTER (1987) wies darauf hin, dass Ressourcekosten, Transporteffizienz und Explorationseffizienz bei Wurzeln nicht gleichzeitig optimiert werden können.
Im Wurzelraum besteht ein aktiver Wettbewerb um Wasser sowie um freie Nährstoffionen aus dem Abbau von Feinstwurzeln, der Streuzersetzung oder dem atmosphärischen Nährstoffeintrag. Trotz dieser Dynamik dürfte sich die Wurzelkonkurrenz im Halbtrockenrasen mehrheitlich passiv und indirekt ausdrücken, indem Nährstoffe und Raum durch langlebige, etablierte Individuen weitgehend besetzt sind. Damit gewinnt die Lebenserwartung von Pflanzenindividuen eine zentrale Bedeutung für das Verständnis dieses Ökosystems.

Die Halbwerts-Lebenszeit der einzelnen Arten hatte einen grossen Einfluss auf das momentane Erscheinungsbild der Pflanzengemeinschaft. Der Zeitfaktor wird häufig unterschätzt und nur als Änderungspotential im Zeitverlauf interpretiert (CRAWLEY 1986). Hat eine Pflanzenart aber langlebige Individuen, genügt ein kleiner Turnover für die Erhaltung der Population und für deren optische Präsenz. Besetzen von Raum und Nährstoffen ist dann als Strategie viel wichtiger als Etablierung!
Die optische Dominanz der Matrixbildner *Bromus erectus* und *Salvia pratensis* kommt u.a. aufgrund ihrer Langlebigkeit zustande. Die Halbwerts-Lebenszeiten der untersuchten Halbtrockenrasenpflanzen waren hoch. Bei Düngung geht ihre Lebenserwartung entsprechend zurück (siehe auch LANDOLT et al. 1975, TAMM 1972). Dies wurde bereits beim Vergleich der verschieden nährstoffreichen Halbtrockenrasen Gräte und Emmerberg festgestellt. Daraus könnte vermutet werden: "Je schneller eine Art wächst, umso hygromorpher wächst sie und umso

schneller stirbt sie". LEIBUNDGUT (1982) beschrieb z.B. für Urwaldbäume, dass sie eine langsamere biologische Alterung durchmachen, wenn sie in der Jugend einen gehemmten Wachstumsverlauf hatten. Dass wurzelkonkurrenzbefreite Individuen ihre Halbwerts-Lebenszeit erhöhten, dürfte mit der kurzfristig verbesserten Nährstoffsituation zusammenhängen und steht nicht im Widerspruch zu dieser Hypothese, da der Beobachtungszeitraum dafür zu kurz war.
Die Lebenserwartung hat einen entscheidenden Einfluss auf die Artenzusammensetzung im Halbtrockenrasen. Bei den meisten Arten fand ein relativ langsamer Turnover statt. Besetzte Nischen wurden nur langfristig frei. Einjährige und wenigjährige Arten mussten über sexuelle Reproduktion ihren Bestand aufrecht erhalten und waren auf Lücken (Störungen, Gaps) angewiesen. Dass bei niedriger Störungsrate nur wenige r-Strategen vorkommen, beschrieb auch ABUGOV (1982). Im Halbtrockenrasen wurden entsprechend nur wenige Ein- oder Zweijährige gefunden. Sie besiedelten meistens Spezialstandorte oder Spezialnischen. *Arabis hirsuta* oder *Myosotis arvensis* regenerieren beispielsweise gut in Mauskolonien (LEUTERT 1983). *Rhinantus* sp. nutzt den Vorteil des Halbparasitismus, wo die Wurzelkonkurrenz der Wirtspflanze überlassen wird. Langlebige Arten haben durch Nährstoffspeicherung einen entscheidenden Überlebensvorteil in diesen nährstofflimitierten Halbtrockenrasen. Für sie genügt es, nur in günstigen Jahren über Samen zu regenerieren.
Die Langsamkeit des Ökosystems Halbtrockenrasen, repräsentiert durch langlebige Matrixarten, dürfte massgeblich zur Diversität dieser Pflanzengemeinschaft beitragen. Das Phänomen der langsamen Dynamik im Zusammenhang mit Diversität wurde auch von HUSTON (1979) und GRIME (1979) genannt. Weitere Untersuchungen zur Altersstruktur wären wünschenswert für dieses artenreiche Ökosystem.

5.1.3. Abiotische Standortseignung und Wurzelkonkurrenzstärke der untersuchten Arten

Das physiologische Verhalten (abiotische Standortseignung) und das ökologische Verhalten (Einbezug der Konkurrenz) wurden für die einzelnen Arten quantifiziert (Tab. 20) und zwar für adulte, etablierte Individuen im Halbtrockenrasen! Diese zwei Parameter entsprechen in etwa der 'Fundamental-' und der 'Realized-Niche' nach HUTCHINSON (1957). Die grossen Unterschiede zwischen den einzelnen Arten belegen sowohl die Bedeutung des abiotischen Standortes wie auch der Wurzelkonkurrenz in solchen Halbtrockenrasen. Erstaunlich ist, dass die im Bestand relativ seltenen *Anthyllis vulgaris* und *Primula columnae* die

Tab. 20. Abiotische Standortseignung, Konkurrenzstärke und theoretisch erwartete (relative) Häufigkeit der untersuchten Pfanzenarten in den Halbtrockenrasen Gräte und Emmerberg. Der Artwert repräsentiert die effektive Präsenz.
Abiotic habitat suitability, competitiveness and theoretically expected (relative) abundance of the studied plant species at the site "Gräte" and "Emmerberg". The species value shows the actual presence.

Halbtrockenrasen Gräte	Trockengewichtsanteil von Individuen ohne Konkurrenz im Halbtrockenrasen zu solchen im Versuchsgarten (a) *ratio of dry mass of individuals without competition at the site to ind. of experimental garden*	Trockengewichtsanteil von Individuen mit Konkurrenz zu solchen ohne Konkurrenz (b) - *ratio of dry mass of individuals with vs. without competition at the site*	Theoretisch erwartete, relative Häufigkeit (a*b / 100) *theoretically expected relative abundance*	Artwert aus Tab. 12 (Frequenz * Deckung / 100) *species value (from table 12)*
Anthyllis vulgaris	31.3 %	30.8 %	9.6	0.5
Primula columnae	24.3 %	17.2 %	4.2	0.7
Bromus erectus	7.3 %	33.2 %	2.4	25.5
Salvia pratensis	7.3 %	21.7 %	1.6	10.4
Scabiosa columbaria	7.0 %	12.0 %	0.8	1.0
Centaurea jacea	5.1 %	11.1 %	0.6	0.2
Chrysanthemum leucanth.	6.8 %	7.5 %	0.5	1.7
Dactylis glomerata	3.0 %	4.2 %	0.1	0.8
	abiotische Standortseignung *abiotic habitat suitability,*	Konkurrenzstärke *competitiveness*	Theoretisch erw. Häufigkeit *heoretically exp. abundance*	effektive Präsenz *actual presence*
Halbtrockenrasen Emmerberg				
Bromus erectus	15.0 %	19.4 %	2.9	30.4
Salvia pratensis	7.8 %	21.8 %	1.7	19.6
Centaurea jacea	4.5 %	20.0 %	0.9	0.9
Dactylis glomerata	4.1 %	11.0 %	0.5	1.4
	abiotischeStand-ortseignung	Konkurrenz-stärke	Theor. erw. Häufigkeit	effektive Präsenz

weitaus beste Standortseignung der untersuchten Arten zeigten und zudem ähnlich konkurrenzstark waren wie *Bromus erectus* und *Salvia pratensis.* Der abiotische Standort behagte *Bromus erectus* und *Salvia pratensis* auffallend schlecht. Dass diese zwei Arten trotzdem im Halbtrockenrasen ein ökologisches Optimum erreichen, dürfte mit kompetitiver Verdrängung aus gedüngten Wie-

sen zusammenhängen, durch Arten, die ein weniger breites oder anderes Standortsspektrum nutzen können als sie (vergl. DURING und WILLEMS 1984, ELLENBERG 1978, GIGON 1987). Für *Dactylis glomerata*, *Centaurea jacea*, *Scabiosa columbaria* und *Chrysanthemum leucanthemum* wirkten im Halbtrockenrasen sowohl die abiotischen Standortsverhältnisse wie auch die Wurzelkonkurrenz vergleichsweise limitierend.

Aus dem abiotischen und biotischen Standortsverhalten wurde zudem multiplikativ die erwartete, relative Häufigkeit abgeleitet (Tab. 20). Dabei zeigte sich, dass im Halbtrockenrasen Gräte *Anthyllis vulgaris* und *Primula columnae* deutlich häufiger sein müssten als sie effektiv im Bestand vorkamen. Andererseits waren *Bromus erectus* und *Salvia pratensis* deutlich häufiger als erwartet. Individuen von *Anthyllis vulgaris* und *Primula columnae* wurden offensichtlich nicht durch aktive Wurzelkonkurrenz im Halbtrockenrasen limitiert! Bei *Anthyllis vulgaris* tragen die symbiotischen, stickstoffixierenden Rhizobien zur Standortseignung und Konkurrenzstärke bei und ermöglichen einen schnellen Turnover. Beide Arten sind kleinwüchsig, ohne laterale Ausbreitungsfähigkeit und müssen sich aufgrund ihrer kurzen Lebenserwartung viel häufiger sexuell reproduzieren als langlebige Arten. Dadurch wirkt für *Anthyllis vulgaris* und *Primula columnae* Wurzelkonkurrenz indirekt und passiv limitierend (Kap. 5.1.1), indem Nährstoffe und Raum durch langlebige Matrixarten besetzt werden. Dadurch ist ihre diesbezügliche Regenerationsnische selten. Im Gegensatz dazu dürfte die Dominanz von *Bromus erectus* und *Salvia pratensis* massgeblich aufgrund ihrer Wurzelkonkurrenzstärke sowie ihrer Langlebigkeit zustandegekommen sein.

Aufgrund der grossen Dichte von *Bromus erectus*-Individuen wuchsen diese untereinander immer benachbart und intraspezifische Konkurrenz im Wurzelraum trat auf. Dies wirkte nicht für die Art, aber für die einzelnen Individuen im Bestand limitierend. Bei Konkurrenzbefreiung entfiel dadurch neben der interspezifischen auch die intraspezifische Konkurrenz für die Individuen (vergl. Kap. 4.4.3 und 4.4.4)! So fanden auch BRISKE und BUTLER (1989) für das häufige Horstgras *Schizachyrium scoparium* bei der Reduktion von intraklonaler Konkurrenz eine stärkere Zunahme von Ramets, bei Reduktion der interklonalen Konkurrenz dafür ein schnelleres Wachstum der einzelnen Ramets. Für *Dactylis glomerata* ist der Halbtrockenrasen ein Grenzstandort. Seine Individuen waren klein, die Lebenserwartung gering. Die weite Verbreitung dieses Grases in unterschiedlichsten Habitaten unterstreicht aber seine Anpassungsfähigkeit und dürfte die Folge seiner genetischen und phänotypischen Plastizität sein (VAN DER WERF et al. 1993). Diese Plastizität beschrieb KUHN (1984) auch für das Transpi-

rationsverhalten dieser Art in Halbtrockenrasen. Wichtig für das Überleben dieses Generalisten ist seine gute, schnelle Etablierungsfähigkeit (BEDDOWS 1959, POORTER und REMKES 1990). Entgegen der erwarteten Häufigkeit zeigte *Scabiosa columbaria* im aktuellen Bestand eine geringere Präsenz als *Chrysanthemum leucanthemum.* Dies könnte mit einer besseren und schnelleren sexuellen und vegetativen Reproduktionsfähigkeit von *Chrysanthemum leucanthemum* zusammenhängen, respektive mit einer häufigeren Regenerationsnische für diese Art.
Im Halbtrockenrasen Emmerberg waren *Salvia pratensis*, *Centaurea jacea* und *Bromus erectus* ähnlich konkurrenzstark. *Bromus erectus* war im Halbtrockenrasen Emmerberg deutlich weniger konkurrenzstark als im Halbtrockenrasen Gräte. Dafür behagte diesem Gras der abiotische Standort deutlich besser. Die oberirdische Dominanz von *Bromus erectus* war an beiden Standorten eher zufällig gleich gross! *Salvia pratensis* dürfte im *Dauco-Salvio-Mesobrometum* des Halbtrockenrasens Emmerberg ihr ökologisches Optimum erreichen (ELLENBERG 1954). Aufgrund der Standortseignung und Konkurrenzstärke müsste *Centaurea jacea* im Vergleich zu *Salvia pratensis* bedeutend häufiger sein als sie war. Für diese Art scheint Wurzelkonkurrenz an diesem Standort nicht der primär limitierende Faktor sein! Die Ursache für ihren geringen Artwert ist unklar, dürfte evtl. mit einem Rückgang in Trockenjahren zusammenhängen.
Beim Vergleich der erwarteten Häufigkeit mit dem Artwert (Tab. 20) wird deutlich, dass weder Wurzelkonkurrenz noch abiotische Standortseignung oder deren Kombination allein für das Verteilungsmuster der Arten im Halbtrockenrasen verantwortlich sein können. Für die Dominanz einer Art ist ihre Konkurrenzstärke wesentlicher als ihre abiotische Standortseignung, und dominante Arten müssen am Standort konkurrenzstark sein. Umgekehrt sind konkurrenzstarke Arten nicht zwingend dominant! Neben dem Einfluss von klimatischen Extremjahren ist sicher die Halbwerts-Lebenszeit zumindest ein weiterer, wesentlicher Faktor für die aktuelle Artenzusammensetzung in Halbtrockenrasen.

Die Reaktion der einzelnen Arten auf Wurzelkonkurrenz-Ausschluss wurde auch nach Kriterien der Ressourcenallokation betrachtet und anhand von Relativwerten hierarchisch gegliedert. Drei Typen von Reaktionen liessen sich bei den acht untersuchten Arten im ersten Versuchsjahr finden. Sie korrelierten mehr mit der Wuchsform als mit der Konkurrenzstärke (vergl. Kap. 4.4.1 und 4.4.5). Letztlich zeigten alle untersuchten Arten nach Konkurrenzausschluss die grösste Zunahme im Blühbereich, gefolgt von einer erhöhten Sprosszahl und einem vergrösserten, oberirdischen Raumanspruch. Änderungen in den morphologischen

Merkmalen fielen bei Konkurrenzausschluss allgemein am kleinsten aus. Die relativ stärkere Zunahme von generativen Strukturen gegenüber klonalem Wachstum dürfte in diesem Fall nicht einfach von der Pflanzengrösse abhängig gewesen sein, wie dies BAZZAZ und ACKERLY (1992) für ähnliche Versuche dargelegt hatten. Alle untersuchten Individuen waren bereits zu Beginn des Versuches genügend gross und fähig zu sexueller Reproduktion. Zudem blühten bei allen Arten die kleinsten Individuen verhältnismässig am stärksten, ausser bei *Anthyllis vulgaris* mit allgemein gutem Blühverhalten (vergl. Kap. 4.4.3). Die Plastizität im Blühverhalten war bei Individuen konkurrenzstarker Arten unabhängig von der Wurzelkonkurrenz, bei den anderen Arten vergrösserte oder verkleinerte sie sich.
Die Sprossdichte scheint ein Merkmal für die unterschiedlichen Strategien von konkurrenzstarken und konkurrenzschwachen Arten zu sein (vergl. Kap. 4.4.4). Individuen der konkurrenzstarken *Bromus erectus*, *Salvia pratensis*, *Primula columnae* und teilweise *Anthyllis vulgaris* wuchsen, im Gegensatz zu Individuen der anderen Arten, mit Konkurrenz relativ wenig dicht und mit entsprechend grossem Raumanspruch. Sie brachten es offensichtlich fertig, unter Konkurrenz oberirdisch viel Raum zu besetzen, was umgekehrt wieder ihre Konkurrenzstärke unterstreicht. Die konkurrenzschwachen Arten waren durch interspezifische Konkurrenz eingeschränkt und zu bestmöglicher Raumausnutzung gezwungen. Bei Konkurrenzausschluss erniedrigten sie ihre Sprossdichte resp. die intraindividuelle Konkurrenz.
Diese Ergebnisse zu Ressourcenallokation, Plastizität im Blühverhalten und bezgl. Sprossdichte zeigen, dass in Abhängigkeit der Wurzelkonkurrenz bei den Pflanzenindividuen im Halbtrockenrasen eine klare Strategie der Kosten-Nutzen-Abschätzung stattfindet!

5.1.4. Beeinflussung der Konkurrenz durch andere Faktoren

Die einzelnen Arten reagierten unterschiedlich auf klimatische Einflüsse. Eher unerwartet war *Dactylis glomerata* trockenheitsresistent (siehe HOPKINS 1978) und klimastabiler als *Bromus erectus*! *Chrysanthemum leucanthemum* wird als relativ frost- und trockenheitsresistent beschrieben (HOWARTH und WILLIAMS 1968), Individuen mit Konkurrenz wurden aber durch trockenheisses Klima in ihrem Wachstum negativ beeinflusst. *Anthyllis vulgaris* gilt als trockenheitstolerante Art. Die vorliegenden Untersuchungen zeigten aber, dass etablierte Individuen dieser relativ kurzlebigen Art extrem negativ auf trockenheisse Witterung reagierten. In der kalten Jahreszeit profitierten unerwarteterweise ihre

Individuen gegenüber anderen Arten. Dass diese Art trotzdem als trockenheitsliebend beschrieben wird, dürfte damit zusammenhängen, dass sie ein viel effizienteres und schnelleres Regenerationspotential besitzt als die anderen untersuchten Arten. Damit kann sie gerade nach extremen Trockenperioden in frei werdenden Nischen als Art ihre Präsenz vergrössern! Ein ähnliches Phänomen beschrieb HOPKINS (1978) für *Bellis perennis*.
Der Klimaeinfluss auf die Pflanzenindividuen veränderte sich bei Ausschluss der Wurzelkonkurrenz. Bei Trockenheit reagierten konkurrenzbefreite Individuen von *Bromus erectus*, *Dactylis glomerata*, *Scabiosa columbaria*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Primula columnae* und *Anthyllis vulgaris* weniger negativ als Individuen mit Konkurrenz im Bestand. Im Winter wuchsen konkurrenzbefreite Individuen von *Chrysanthemum leucanthemum* besser als Individuen mit Konkurrenz, während Individuen von *Primula columnae* und *Anthyllis vulgaris* ohne Konkurrenz stärker litten als mit Konkurrenz.
Die Konkurrenzstärke von etablierten Individuen im Halbtrockenrasen wurde durch den Witterungsverlauf deutlich moduliert. Dass Fluktuationen in einer Wiesengesellschaft aufgrund des Klimas stattfinden, beschrieb WATT (1981) in einem Langzeitversuch. INGHE und TAMM (1985) beschrieben den zeitverzögerten Einfluss von Trockenjahren auf das Blühverhalten von *Sanicula europaea*. Klimaeinflüsse sind auch für Keimlinge und ihre Etablierung entscheidend (RYSER 1990, CERLETTI 1988). Und ELLNER (1987) beschrieb mittels mathematischem Modell, dass Koexistenz entsteht durch zeitliche Nischenteilung in einer fluktuierenden Umwelt. Diversität kann im Halbtrockenrasen aufgrund von klimatischen Fluktuationen auftreten.

Veränderte Standortsbedingungen, insbesondere mehr Nährstoffe, veränderten das Konkurrenz- und Koexistenzverhalten der vier untersuchten Arten (vergl. Kap. 4.4.2). Die Individuen im Halbtrockenrasen Emmerberg beanspruchten eine grössere Fläche, produzierten mehr oberirdische Phytomasse, waren aber kurzlebiger als im Halbtrockenrasen Gräte (Kap.4.1.2). Bei besserem Nährstoffangebot und grösser wachsenden Individuen im Standort Emmerberg nahm die oberirdische Konkurrenz unter den Arten zu und damit auch die aktive Wurzelkonkurrenz um frei werdende Nährstoffionen (Exploitation). Entsprechend beherbergte der Halbtrockenrasen Emmerberg einen Fünftel weniger Arten als der Halbtrockenrasen Gräte (siehe Kap.2.1.2). Für die Zusammensetzung der Vegetation fand damit eine Selektion auf dem Niveau der Art statt. Weniger Individuen pro Fläche konnten sich etablieren bei insgesamt schnellerem Individuen-Turnover. Der grössere Nährstoffturnover im Halbtrockenrasen Emmerberg

stimmt auch mit der kürzeren Lebenserwartung der Arten überein. Dementsprechend war die Konkurrenz im nährstoffreicheren Standort zwar für die Arten grösser, nicht aber für die etablierten Individuen, die eine härtere Auslese bestanden hatten. Unter den etablierten Adultpflanzen schien es pro Standort für jede Art eine optimale Individuengrösse zu geben!
Unterschiedliche abiotische Standortsfaktoren zwischen den beiden Halbtrockenrasen Gräte und Emmerberg führten zu Verschiebungen in der Konkurrenzstärke bei den einzelnen Arten (Tab.20)! Während im Halbtrockenrasen Gräte gute Nährstoffspeicherung (passive Konkurrenz, Tab. 19) wesentlich war, gewann im Halbtrockenrasen Emmerberg die Fähigkeit zur schnellen Nährstoffaufnahme an Bedeutung (aktive Konkurrenz). FOWLER (1982) fand entsprechend, dass der Bodennährstoffgehalt und die Jahreszeit einen Einfluss auf die Intensität und auf die Qualität der Konkurrenz unter sechs Grasland-Arten hatten. GUREVITCH (1986) fand in einem Removal-Experiment mit dem Gras *Stipa neomexicana*, dass die Konkurrenz und die Produktivität des Habitats positiv miteinander korreliert waren, was auch mit dem CSR-Modell von GRIME (1979) übereinstimmt. Allerdings rügten AARSSEN und EPP (1990), dass die Beobachtungsdauer ev. zu kurz war, so dass die Target-Individuen im nährstoffarmen Boden zu wenig Reaktionszeit hatten. Wie die vorliegende Arbeit zeigt, verändert sich aber nicht nur das Mass sondern v.a. die Art der Konkurrenz! Vielfach werden in Untersuchungen zuwenig Parameter für eine solche Interpretation einbezogen (vergl. AARSSEN und EPP 1990).

Der Einfluss zufällig auftretender Herbivoren wurde allgemein und im Zusammenhang mit Wurzelkonkurrenzausschluss beurteilt (vergl. Kap. 4.5.2). Die beobachtete Herbivorengruppe war sehr heterogen und reichte von der Blattlaus bis zum Reh. Da keine Extremsituationen auftraten (Kalamitäten) dürften diese Herbivoren in den untersuchten Halbtrockenrasen einen marginalen Einfluss auf die Artenzusammensetzung und die Konkurrenzstärke der Arten ausgeübt haben (siehe auch REMMERT 1978, VERKAAR 1987). Trotzdem liess sich ein Einfluss feststellen. Offenbar gab es eine optimale Wuchsgrösse für die einzelnen Pflanzenindividuen. Wurde diese überschritten, wie dies bei einigen konkurrenzbefreiten Individuen der Fall war, wurden sie durch stärkeren Frass oder Befall "bestraft". Wahrscheinlich spielt xeromorphes oder hygromorphes Wachstum in diesem Zusammenhang eine Rolle. Entsprechend der Attraktivität für Blütenbesucher oder Herbivore (positive oder negative Interaktion) lavierten die Pflanzen zwischen "auffallen und doch nicht auffallen".
Einige Tiere, wie Fuchs, Wespenbussard und Wildschwein, traten als "Störfak-

toren" auf und schafften durch Scharren oder Graben für die Regeneration wichtige Lücken (gaps) im Bestand. Dass allein die Feldmaus (*Microtus arvalis*) auf insgesamt etwa 40% der Arten einen positiven oder negativen Einfluss haben kann, zeigte die Arbeit von LEUTERT (1983). Er fand, dass Feldmäuse einzelne Pflanzenarten frassen, aber auch ständig Lücken, Bodenverbesserungen oder Nährstoffakkumulation schafften und in ihrem Wirkungsbereich die Pflanzenartenzusammensetzung beeinflussten. Gewisse Pflanzenarten kamen sogar nur auf Feldmauskolonien vor.

Mit dem Einfluss von *Epichloë typhina* (Erstickungsschimmel, Kap. 4.5.3) auf die beiden Gräser *Bromus erectus* und *Dactylis glomerata* trat ein Faktor in Erscheinung, der wohl häufig unterschätzt wird in solchen mageren Halbtrockenrasen: derjenige der endophytischen Pilze! Die meisten Gräser und Kräuter sind mit symbiotischen Pilzen infiziert, häufig auch mit parasitischen Pilzen. Eine Übersicht über VA-Mykorrhizen auf Kalkböden geben READ et al. (1976). GRIME et al. (1987) zeigten, dass VA-Mykorrhiza die Diversität in natürlicher Vegetation erhöhen kann und zwar durch verbesserte Phytomasseproduktion bei rangniedrigeren Pflanzenarten (subordinate species) im Vergleich zu den dominanten! GAY et al. (1982) fanden saisonale Änderungen in der Mykorrhizadichte bei perennen Arten und vermuteten, dass diese eine wichtige Rolle bei der Speicherung von Nährstoffen spielen könnten.
Der eher parasitische Pilz (*Epichloë typhina*) schien "Grundkosten" von seinem Wirt zu erheben. Je nach klimatischen Bedingungen und vermehrt bei Konkurrenzausschluss brachte *Epichloë typhina* den Individuen beider Gräser, v.a. aber bei *Dactylis glomerata*, im vegetativen Bereich deutlich Vorteile gegenüber nicht infizierten Individuen, zeigte also plötzlich mutualistisches Verhalten. Ein weiterer Vorteil besteht im Frassschutz gegen Herbivore durch toxische Alkaloide bei infizierten Individuen (CLAY 1988). Ein Beispiel von positivem Einfluss endophytischer Pilze auf das Konkurrenzvermögen von fünf subdominanten Gräsern beschrieben CLAY et al. (1993).

5.1.5. Bedeutung der Wurzelkonkurrenz als Standortsfaktor

Ohne Koexistenz gibt es keine Konkurrenz. AARSSEN (1983) umschrieb dieses Phänomen treffend: "coexistence ... may be aptly defined as the absence of competitive exclusion". Die Ursachen für Konkurrenzstärke oder Konkurrenzschwäche können vielfältig sein. In Fig. 32 sind die untersuchten Parameter aus der vorliegenden Arbeit summarisch und abstrahiert zusammengestellt. Auf-

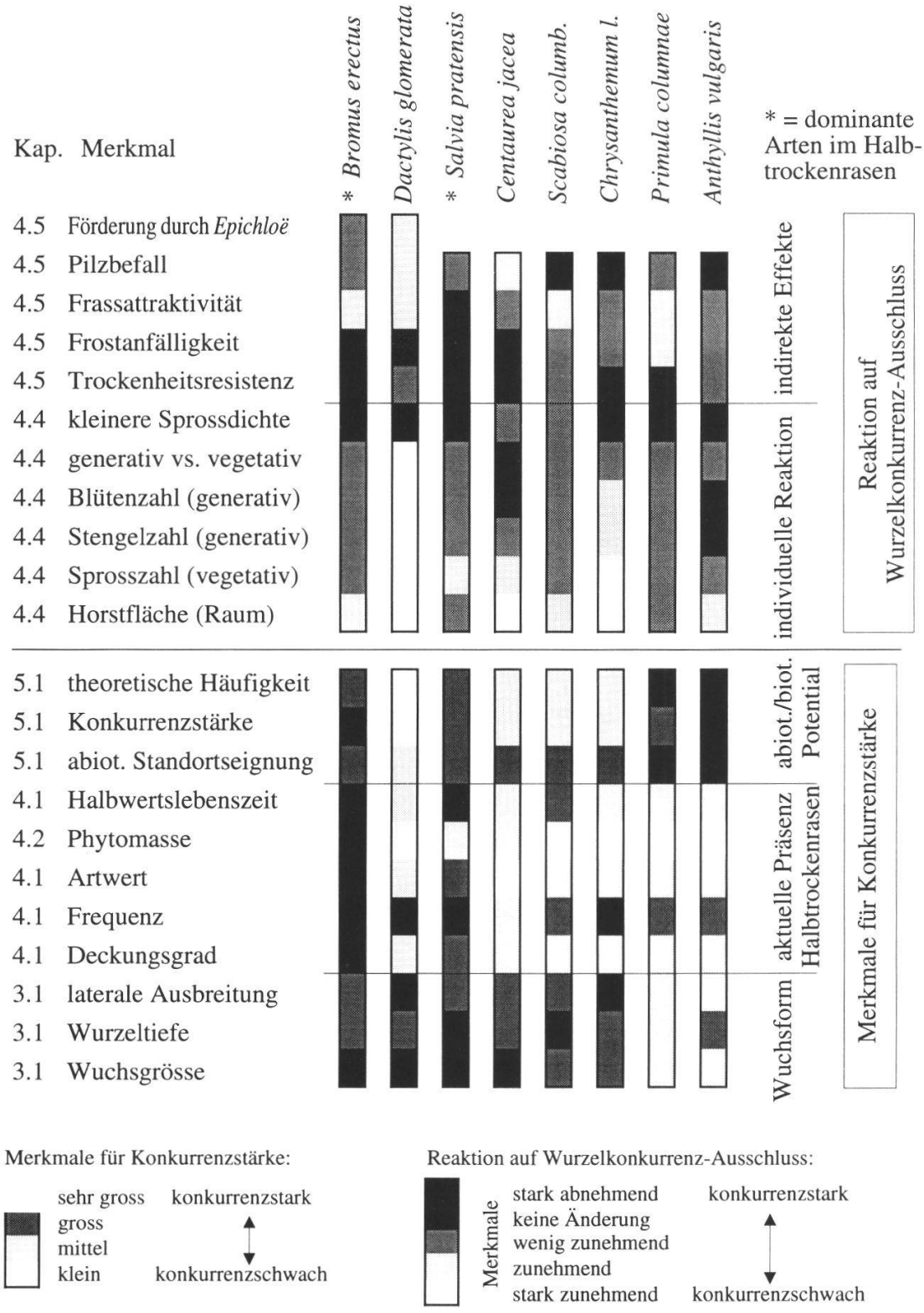

Fig. 32. Abstrahierte Zusammenstellung der Ergebnisse bezüglich Konkurrenzstärke und Wurzelkonkurrenzeinfluss im Halbtrockenrasen Gräte.
Abstracted summary of the results about competitiveness and influence of root competition at the site "Gräte".

grund dieser Darstellung ist ersichtlich, dass Konkurrenzstärke nur einen Teil für die Dominanz einzelner Arten (aktuelle Präsenz im Bestand) ausmacht. Dies ist sehr schön ersichtlich am unterschiedlichen Bild von *Primula columnae* und *Anthyllis vulgaris* im Vergleich zu *Bromus erectus* und *Salvia pratensis*. Aufgrund der Wuchsform lässt sich weder die Präsenz noch das ökologische Potential der untersuchten Art im Halbtrockenrasen bestimmen.
Interspezifische Wurzelkonkurrenz wurde als limitierender Faktor für die einzelnen Arten in den untersuchten Halbtrockenrasen bestimmt, und fördert damit gleichzeitig die Artenvielfalt und Koexistenz. Weitere limitierende Faktoren waren z.B. kleine Wuchsgrösse (siehe HUNT und LLOYD 1987), beschränkte oder keine laterale Ausbreitungsfähigkeit, intraspezifische Konkurrenz, kleine Lebenserwartung, geringe Etablierungsfähigkeit von Keimlingen (GRUBB 1977, RYSER 1990) und Jungpflanzen bis zur adulten Pflanze (GRUBB 1986), mangelnde Resistenz gegen Austrocknung (HOPKINS 1978, LÜDI und ZOLLER 1949 usw.), gegen Frost (VOGT 1984) und gegen Schädlinge. Gegebene Rahmenbedingungen sind Schnitt, Nährstoffangebot insgesamt und Mesoklima. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit lassen erkennen, dass die Artenzusammensetzung im Halbtrockenrasen von verschiedenen Faktoren bestimmt wird. Diese Faktoren sind hierarchisch geordnet (GIGON 1987). Wurzelkonkurrenz dürfte in dieser Hierarchie weit oben, aber nicht allein stehen.

Was macht denn die Wurzelkonkurrenz in diesem Bestand so wichtig im Vergleich zu einer Fettwiese? Sowohl aus dem Naturschutzbereich wie auch wissenschaftlichen Untersuchungen ist hinlänglich bekannt, dass bei Düngung eines Halbtrockenrasens die Artenvielfalt schon bald drastisch abnimmt (siehe z.B. DURING und WILLEMS 1984). Die Nährstofflimitierung spielt im Halbtrockenrasen in mehrfacher Hinsicht eine entscheidende Rolle. Fehlt die Nährstoffzufuhr durch Düngung von aussen, müssen die Pflanzen ein grosses Wurzelwerk unterhalten, um die wenigen, im Kreislauf freigesetzten Nährstoffe zu "erwischen". Dass die Pflanzen bei Düngung auf ein ausgedehntes Wurzelwerk verzichten, beschrieben auch SPEIDEL und WEISS (1972) für die Arten einer Goldhaferwiese. Die Nährstoffspeicherung geschieht mit Vorteil unterirdisch, damit wenig Verlust bei der Mahd entsteht. Lichtkonkurrenz durch starkes Sprosswachstum kann sich bei dem geringen Nährstoffturnover in einem Halbtrockenrasen keine Art leisten im Gegensatz zu einer Düngewiese.
Bei Düngung eines Halbtrockenrasens verliert die Wurzelkonkurrenz an Bedeutung (HARTMANN und OERTLI 1984b). Die Nährstoffe werden in grösserer Menge und geeigneter Zusammensetzung von aussen eingebracht und sind für die

Pflanzen bereits mit kleinem Wurzelwerk einfach zu erbeuten. Dies gilt gerade auch für Keimlinge, die v.a. bei Düngung viel weniger durch die Wurzelkonkurrenz etablierter Individuen betroffen sind (COOK und RATCLIFF 1984, SNAYDON und HOWE 1986). Das Wurzel/Spross-Verhältnis verschiebt sich dementsprechend zugunsten der Sprosse und die unterirdische Konkurrenz fällt bei reduziertem Wurzelwerk weniger ins Gewicht (vergl. LAMBERS und POORTER 1992, TILMAN 1984, SHARIFI 1983, STEINECK 1983, WERGER 1983b). Dies kommt sehr schön zum Ausdruck bei den konkurrenzbefreiten Individuen der Standorte Gräte, Emmerberg und Versuchsgarten mit steigendem Nährstoffangebot. Der Konkurrenzvorteil durch Rhizobiensymbiose bei Leguminosen nimmt dabei ab. Leguminosen erreichten in den Halbtrockenrasen Gräte und Emmerberg Phytomassewerte von 19% respektive 13%. Im gedüngten Standort erreichen dafür einzelne Faktoren, wie z.B. die Lichtkonkurrenz, übermässige Bedeutung.
Wurzelkonkurrenz limitierte das Wachstum von einzelnen Pflanzenarten in Halbtrockenrasen sehr unterschiedlich. Das Konkurrenzverhalten und die Konkurrenzstärke von vier Pflanzenarten in zwei Halbtrockenrasen war in Abhängigkeit des unterschiedlichen Nährstoffangebots total verschieden (Tab. 20). Die Qualität der Konkurrenz wechselte von passiv im Halbtrockenrasen Gräte zu aktiv im Halbtrockenrasen Emmerberg (siehe Tab. 19). Ebenso beeinflusste die ändernde Witterung die Konkurrenzstärke der acht untersuchten Arten sehr unterschiedlich (siehe auch ELLENBERG 1978). GRUBB (1977) und GRACE (1985) beschrieben auch die Variation der Konkurrenzstärke mit zunehmendem physiologischen Alter. Dies bedeutet, dass bei Änderung des einen Standortsfaktors (Nährstoffversorgung, Klima etc.) das ganze Faktorengefüge neu definiert wird. Qualität und Quantität sämtlicher Standortsfaktoren untereinander und auf die einzelnen Arten wird verändert (HUTCHINGS 1986). Dies belegte auch BRECKLING (1985) anhand von mathematisch-ökologischen Modellen. Mit wenigen Variablen in nichtlinearen Mehrfachbeziehungen reichten kleinste Veränderungen, um das System quantitativ oder qualitativ auf den Kopf zu stellen. Dies zeigt die unschätzbare Bedeutung von experimentellen Feldversuchen an etablierten Individuen und unter natürlichen Standortsbedingungen. Reine Gewächshaus- und Topfversuche, wie sie z.B. von ELLENBERG (1953) oder DE WIT (1960) bekannt wurden, bergen das Risiko, dass Faktoren unbeachtet bleiben, die die Antwort eines Experimentes umkehren können. Eine entsprechende Zusammenstellung mit einem Dutzend Beispielen machte ERNST (1978).
Würde ein einzelner, insbesondere limitierender Standortsfaktor übermässig dominieren, könnte durch einzelne Pflanzenarten auch eine optimalere Anpassung gefunden werden, was zu kompetitiver Verdrängung anderer Arten führen

würde (z.B. Lichtfaktor in Düngewiesen). Verschiedenste Faktoren wurden als Grund für Artdiversität nachgewiesen oder werden vermutet (z.B. COLWELL und FUTUYMA 1971, CRAWLEY 1992, GRUBB 1977, NOY-MEIR und VAN DER MAAREL 1987, TILMAN 1982 etc.). Dass die Artdiversität auch grösser wird, wenn mehrere Ressourcen knapp sind, legte TILMAN (1986) in einem interessanten Modell dar. Dass sich sogar innerhalb einzelner Faktoren, z.B. Wasserhaushalt im Halbtrockenrasen, keine optimale Strategie finden lässt, beschrieb KUHN (1984) sehr schön mit dem Modell der sukzessionsstabilen Strategie von Wasser-Sparern und Wasser-Verschwendern. Wie die Artenvielfalt in solchen Halbtrockenrasen demonstriert, ist eben auch die Vielfalt an wichtigen Standortsfaktoren gross.

5.2. WARUM SIND UND BLEIBEN EINZELNE PFLANZENARTEN IN HALBTROCKENRASEN SELTEN? - KOEXISTENZ UND KONKURRENZ

5.2.1. Potentielle Lücken - räumliche Regenerationsnische

Sind Pflanzenarten selten im Bestand weil ihr Mikrostandort oder ihre Regenerationsnische selten sind? - Anhand der Flächenverteilung und der Halbwerts-Lebenszeit der einzelnen Arten konnten die natürlichen Abgänge an Individuen respektive die frei werdenden Lücken pro Art und Jahr extrapoliert werden. Das Vegetationsbild von Halbtrockenrasen wirkt allgemein lückig. Die oberirdisch offenen Stellen im Bestand sind unterirdisch aber besetzt. Neue Individuen sind letztlich auf Lücken angewiesen, die durch Abgänge etablierter Individuen entstehen (altersbedingt oder andere Faktoren). Diese potentiellen Lücken sind räumliche Regenerationsnischen und bilden einen Teilbereich der Regenerationsnische nach GRUBB (1977). Unter Regeneration verstand er das Ersetzen eines Individuums durch ein neues.
Wird eine hypothetische Vegetationszusammensetzung, bestehend aus den acht untersuchten Arten, gewählt, kann für den Halbtrockenrasen Gräte der theoretische, flächenmässige "Lücken-Turnover" extrapoliert werden. Da die acht Arten durchaus repräsentativ waren für den Halbtrockenrasen und beinahe 50% Deckung zusammen erreichten, ergibt dies ein interessantes Bild über die Dynamik im Bestand (Tab. 21). Pro Jahr werden damit durchschnittlich 3-4% der Fläche durch abgestorbene Individuen frei, ohne klimatische Extremjahre oder bei Mauskalamitäten! Diese Lückenfläche wird noch durch Störungen wie Scharrstellen, Ameisenhaufen oder andere offene Stellen (Kleinsäuger) erhöht. Insge-

Tab. 21. Jährlich durchschnittlich entstehende Fläche an Lücken (Gaps) durch absterbende Individuen in den Halbtrockenrasen Gräte und Emmerberg. Extrapoliert für einen hypothetischen Pflanzenbestand bestehend aus den untersuchten Pflanzenarten (gilt nicht für klimatische Extremjahre oder bei Mauskalamitäten).
Mean size of total gap area by yearly death of individuals in the limestone grasslands at the sites "Gräte" and "Emmerberg". Extrapolation for a hypothetical stand of the studied plant species (not valid for years with climatic extremes or calamities by mice).

Halbtrockenrasen Gräte	Deckungsgrad im Bestand [%] - *coverage*	Deckungsgrad normiert auf 100% [%] - *coverage standardized to 100%*	durchschnittl. Fläche mit 100 adulten Ind. [m²] - *mean area for 100 adult in-*	Anzahl Individuen eines hypothetischen Bestandes (100m²) - *no. of individuals for a hypothetical stand*	jährlich absterbende Ind. (extrapoliert, Tab. 13) - *yearly death of ind. (extra-*	jährlich entstehende Lücken-Fläche durch abgestorbene Ind. in hypothet. Bestand [%] *Mean size of total gap area by yearly death of individuals (hypothetical stand)*
Bromus erectus	26.0	56.3	4.0	1407.0	32.4	1.29
Dactylis glomerata	1.0	2.2	11.5	18.8	1.9	.22
Salvia pratensis	12.0	26.0	7.6	342.0	3.8	.29
Centaurea jacea	.8	1.7	40.0	4.3	.3	.10
Scabiosa columbaria	1.9	4.1	13.7	30.0	1.1	.15
Chrysanthemum leuc.	1.9	4.1	6.4	64.3	5.3	.34
Primula columnae	1.4	3.0	18.5	16.4	1.3	.24
Anthyllis vulgaris	1.2	2.6	20.8	12.5	3.0	.62
Total:	46.2	100.0				3.3 %
Halbtrockenrasen Emmerberg						
Bromus erectus	30.0	54.4	4.7	1158	79.9	3.76
Dactylis glomerata	1.8	3.3	12.5	26	3.3	.41
Salvia pratensis	21.0	38.1	6.3	605	72.0	4.54
Centaurea jacea	2.3	4.2	27.8	15	1.8	.50
Total:	55.1	100.0				9.2 %

samt dürften im Halbtrockenrasen Gräte jährlich durchschnittlich ca. 5% der Gesamtfläche als Lücken zur Wiederbesiedlung durch neue Individuen frei werden!

Für die Etablierung durch sexuelle Reproduktion oder durch vegetative Ausbreitung bestand damit für alle Arten wenig Platz. Dies zeigt, dass wenige Samen oder Keimlinge das Adultstadium erreichen (siehe Kap. 5.2.2). Die wenigen

Lücken im Bestand (räumliche Regenerationsnischen) dürften mit ein Grund sein, warum nur wenige Ein- und Zweijährige im Halbtrockenrasen vertreten waren oder warum Pflanzen mit schneller lateraler Ausbreitung, z.B. *Dactylis glomerata* oder *Chrysanthemum leucanthemum*, mangels freien Flächen eine untergeordnete Rolle spielten. Lücken sind im Halbtrockenrasen rar! Klimatische Extremsituationen, z.B. Dürrejahre, wie sie nur wenige Male in 100 Jahren auftreten (KUHN 1973), bilden eine Ausnahme.
Die Bedeutung von Lücken, speziell für Kräuter und Annuelle, beschrieb z.B. COLLINS (1989). Da sehr wenige Ein- und Zweijährige im Bestand vorkommen, scheint der Lückenturnover für viele Arten dieses Typs zu gering zu sein, um deren Überleben zu garantieren. Dass kleine Lücken eher von klonal wachsenden Arten erobert werden, beschrieb THOMPSON (1992). FENNER (1987) beschrieb die vielfältigen Mortalitätsursachen bei Keimlingen, betonte aber auch ihre hohe Plastizität.

Am Standort Emmerberg betrug der Lücken-Turnover durch absterbende Individuen durchschnittlich jährlich knapp 10% der Gesamtfläche! Dies ist dreimal mehr als im Halbtrockenrasen Gräte (Tab. 21) und unterstützt die in Kap. 5.1 geäusserte Hypothese, dass der Turnover von Arten und Nährstoffen am nährstoffreicheren Standort Emmerberg schneller ist als im Standort Gräte. Entsprechend zeigten die Ein- und Zweijährigen im Halbtrockenrasen Emmerberg einen höheren Deckungsgrad von 15,1% gegenüber 11,4% im Halbtrockenrasen Gräte, und dies trotz zunehmender Lichtkonkurrenz durch die etwas höher wachsende Vegetation. Zusätzlich dürfte das vegetative Wachstum benachbarter Arten bei der Lückeneroberung wesentlich gewesen sein. Dies lässt sich auch aufgrund der verhältnismässig grossen Individuen der vier Arten im Standort Emmerberg vermuten.
Während bei sexueller Vermehrung ein Same praktisch einem evolutiven Kompromiss gleichkommt (GREIG-SMITH und SAGAR 1981), nämlich Mobilität und genetische Variabilität kontra Energieverlust und Ungewissheit, schafft vegetative Vermehrung und laterale Ausbreitung am Wuchsort (Halbtrockenrasen) Vorteile durch Umgehung der risikoreichen Keimlingsphase (Startvorteil).

5.2.2. Etablierungserfolg - quantitative Regeneration

Ist eine Art selten im Bestand weil sie Etablierungsschwierigkeiten ihrer Keimlinge hat? - Wurzeln dominieren den Oberboden in Halbtrockenrasen und ihre Konkurrenz beeinträchtigt die Etablierung von Keimlingen massiv. Entstehende

Lücken sind für die räumliche Dynamik eines Halbtrockenrasens ausschlaggebend und der Etablierungserfolg von Keimlingen in diesen Lücken interessiert. Zur Bestimmung dieser Regenerationsnischen-Dynamik wurde eine indirekte Methode verwendet. Anhand der Halbwerts-Lebenszeit (Tab. 13) und des Flächenanspruchs der einzelnen Arten im aktuellen Bestand (Tab. 21) liess sich extrapolieren, wieviele fortpflanzungsfähige Nachkommen durchschnittlich pro Jahr heranwachsen müssten, damit eine Art im Bestand langfristig überleben kann (Tab. 22). Eine solche Berechnung ist im stabilen Ökosystem Halbtrockenrasen durchaus gerechtfertigt, denn der Halbtrockenrasen Gräte dürfte seit über 100 Jahren eine einschürige Mähwiese sein und Sukzessionen mit gleichaltriger Klonbildung, wie sie WATT (1974) beschrieb, dürften nicht aufgetreten sein.
Gemäss Tab. 22 hat *Anthyllis vulgaris* den grössten "Bedarf" an fortpflanzungsfähigen Nachkommen, *Salvia pratensis* den geringsten. Die benötigte Anzahl fortpflanzungsfähiger Nachkommen pro Fläche war zusätzlich vom Deckungsgrad im Halbtrockenrasen abhängig und widerspiegelt das Verhältnis von Artenturnover und aktueller Präsenz im Bestand.
Ein interessanter Vergleich ergibt sich zwischen den zwei untersuchten Halbtrockenrasen. Im nährstoffreicheren Halbtrockenrasen Emmerberg muss *Dactylis glomerata* aufgrund der Halbwerts-Lebenszeit einen ähnlichen Regenerationserfolg pro 100 Individuen haben wie im Halbtrockenrasen Gräte, *Centaurea jacea* und *Bromus erectus* einen zwei- bis dreifach besseren und *Salvia pratensis* einen zehnfach besseren! Im nährstoffreicheren Standort ist die Lebenserwartung der Individuen kürzer und mehr Nachkommen werden benötigt.

Anhand der geschätzten, durchschnittlichen Diasporenproduktion (Kap.3.3.3) pro Art und Jahr wurde auf dieselbe Art extrapoliert, aus wievielen Samen im Durchschnitt 1 Exemplar das fortpflanzungsfähige Adultstadium erreicht, bei der Annahme, dass die Zusammensetzung der Vegetation konstant bleibt. Dies eröffnet einen völlig neuen Blickwinkel für die Interpretation der Regenerationsnische im Halbtrockenrasen! Die dominanten *Bromus erectus* und *Salvia pratensis* benötigen bei normaler, jährlicher Samenproduktion durchschnittlich 1 fortpflanzungsfähigen Nachkommen aus 10'000 respektive 30'000 Samen um ihre Populationsgrösse zu halten! Die konkurrenzstarken aber wenig mehrjährigen *Primula columnae* und *Anthyllis vulgaris* benötigen 1 Nachkommen auf ca. 1000 Samen und damit einen ähnlichen Erfolg wie die konkurrenzschwächeren, mehrjährigen Arten. *Dactylis glomerata* muss sogar aus 600-900 Samen 1 fortpflanzungsfähigen Nachkommen etablieren! Wahrscheinlich besteht pro Art eine untere, kritische Limite (zusätzlich abhängig von Samengrösse, -typ und

Tab. 22. Theoretisch benötigter Erfolg mehrjähriger Pflanzenarten zur langfristigen Sicherung ihrer Populationen in den Halbtrockenrasen Gräte und Emmerberg (extrapoliert).
Theoretical success of perennials required for the survival of their populations in the limestone grasslands at the sites "Gräte" and "Emmerberg" (extrapolated).

	durchschnittlich benötigte Anz. fortpflanzungsfähiger Nachkommen pro Jahr und *mean number of adult individuals required yearly*		entsprechend der Samenproduktion am Standort muss sich 1 adultes Pflanzenexemplar pro Jahr etablieren aus *according to the seed production at the site 1 adult ind. has to be established out of*
	pro 100 Ind. *per 100 ind.*	pro m^2 *per m^2*	
Halbtrockenrasen Gräte			
Anthyllis vulgaris	23.8	1.14	800-1'000 Samen - *seeds*
Dactylis glomerata	10.0	0.87	600-900 Samen - *seeds*
Chrysanthemum leuc.	8.2	1.28	2'500 Samen - *seeds*
Primula columnae	7.8	0.42	800-1'200 Samen - *seeds*
Centaurea jacea	6.0	0.15	800-1'200 Samen - *seeds*
Scabiosa columbaria	3.6	0.26	1'200-1'500 Samen - *seeds*
Bromus erectus	2.3	0.57	10'000-15'000 Samen - *seeds*
Salvia pratensis	1.1	0.15	30'000 Samen - *seeds*
Halbtrockenrasen Emmerberg			
Dactylis glomerata	12.5	1.00	1'500-2'000 Samen - *seeds*
Salvia pratensis	11.9	1.90	8'000 Samen - *seeds*
Centaurea jacea	11.9	0.43	800-1'200 Samen - *seeds*
Bromus erectus	6.9	1.46	7'000-10'000 Samen - *seeds*

Ausbreitung). Anhand von *Dactylis glomerata*, die im Halbtrockenrasen Gräte einen Grenzstandort hat, kann diese Limite für die untersuchten, perennen Pflanzenarten vielleicht bei 1 erfolgreichen Nachkommen pro 500 produzierten Samen vermutet werden. Zu berücksichtigen ist, dass die Samenproduktion von Jahr zu Jahr beträchtlich schwankt (CRAWLEY 1992). In der Literatur sind bis anhin nur sehr wenige Schätzungen zum Bedarf an adulten Nachkommen genannt. THOMAS und DALE (1975) fanden für *Hieracium floribundum* einen Bedarf von 1 Nachkommen auf 20'000 Samen.

Der Unterschied der zwei Halbtrockenrasen ist interessant. Bei *Dactylis glomerata* scheint die Auslese im Halbtrockenrasen Emmerberg grösser oder härter, weil sich prozentual weniger Samen durchsetzen. Bei *Centaurea jacea* bestehen keine Unterschiede, bei *Bromus erectus* und besonders bei *Salvia pratensis* ist die Auslese unter den Samen im Halbtrockenrasen Emmerberg vergleichsweise weniger hart. Ob die Vermutung zutrifft, dass eine härtere Auslese

unter den Samen dort stattfindet, wo die Art konkurrenzstärker ist, bedarf weiterer experimenteller Untersuchungen. Die in Tab. 22 dargestellten Resultate sind ein weiteres Indiz für die "Langsamkeit" des Ökosystems Halbtrockenrasen.
Geht man davon aus, dass in einem Halbtrockenrasen 30-75% der Samen der Prädation zum Opfer fallen (CRAWLEY 1992, VAN TOOREN 1988, VERKAAR 1986), lässt sich erahnen, dass der Zufall eine grosse Rolle spielen wird, welche Samen zum Keimen kommen und welche Keimlinge eine günstige Lücke entsprechend den fluktuierenden klimatischen Verhältnissen erwischen und bis zur Adultpflanze heranwachsen (siehe auch RYSER 1993, RYSER und GIGON 1985)! MURDOCH und ELLIS (1992) beschrieben dies als: "seeds beeing in the right place at the right time". Eine Übersicht über die Bedeutung von vorübergehender oder persistenter Samenbank und Sofortkeimern oder solchen mit einer Ruhepause geben THOMPSON und GRIME (1979) für natürliche oder naturnahe Pflanzengemeinschaften. Die Samenbank eines Halbtrockenrasens gilt allgemein als eher kurzlebig (GRAHAM und HUTCHINGS 1988 a und b, THOMPSON 1992). Für die meisten Pflanzenarten ist daher regelmässiges Blühen im Halbtrockenrasen unerlässlich.

5.2.3. Koexistenz, Artenvielfalt und Seltenheit - Bezug zu bestehenden Modellen

Wurzelkonkurrenz und Halbwerts-Lebenszeit sind bestimmende Hauptfaktoren im Halbtrockenrasen und dürften, neben den Rahmenbedingungen (Schnitt, Nährstoffangebot und Mesoklima), weitgehend für die Matrixstruktur und -zusammensetzung verantwortlich sein. Damit bestimmen sie indirekt auch die Seltenheit nicht dominanter Arten. Seltenheit als Phänomen von Raum und Zeit beschrieb HARPER (1977) ausführlich. Vom Raum-Zeit-Phänomen sind aber auch perenne Matrixbildner betroffen, da durch Wurzelkonkurrenz Raum und Nährstoffe über lange Zeit durch einzelne Pflanzenarten und Individuen besetzt werden. Limitierende Faktoren sind das Lückenangebot und die Etablierungsmöglichkeiten (räumliche und zeitliche Regenerationsnischen). Matrixbildner sind untereinander benachbart, Lückenbesiedler dazwischen eingestreut. Entsprechend beschrieben GRUBB et al. (1982), dass kurzlebige Arten stärker unter perennen leiden als unter anderen kurzlebigen.
Modulierende, fördernde oder hemmende Faktoren sind z.B. fluktuierendes Klima, Herbivore oder parasitische Pilze (z.B. *Epichloë typhina*), wobei das Klima oder Herbivore in Extremjahren durchaus bestimmend werden können (Bsp. Dürre oder Insektenkalamitäten). Eliminierende Faktoren sind v.a. unter den Rahmenbedingungen zu suchen. Jährlicher Schnitt verunmöglicht z.B.

Sträuchern und Bäumen die Etablierung in Halbtrockenrasen.
Wahrscheinlich ist wesentlich, abgesehen von den Rahmenbedingungen (Mahd, Nährstoffmangel), dass im Halbtrockenrasen kein einzelner Faktor übermässig gegenüber anderen Faktoren dominiert. Damit gibt es für Pflanzenarten oder -individuen auch keine optimale Lebensstrategie als Antwort. Allgemein dürfte sich der eher geringe Nährstoffturnover und die Langsamkeit dieses Ökosystems vorteilhaft auf die Artenvielfalt auswirken. PARRISH und BAZZAZ (1982) stellten fest, dass spätsukzessionale und reife Habitate unter den Arten eine deutlichere Nischendifferenzierung aufwiesen und weniger Nischenüberlappung zeigten bei insgesamt kleinerer (aktiver) Konkurrenz als frühsukzessionale Habitate. ABUGOV (1982) beschrieb, dass bei niedrigerer Störungsrate konkurrenzkräftigere Arten dominieren und r-Strategen eher fehlen.
Die hohe Faktoren-Diversität findet ihre Entsprechung in einer Vielfalt an (Über-)Lebensstrategien unter den Pflanzen des Halbtrockenrasens und in einem entsprechenden Artenreichtum. NOY-MEIR und VAN DER MAAREL (1987) formulierten treffend: 'It seems unlikely that any simple general theory of the community will ever explain adequately the varieties of phenomena in vegetation'.

Warum sind und bleiben einzelne Pflanzenarten selten im Halbtrockenrasen-Bestand? - Sie scheinen mangels Konkurrenzstärke oder aufgrund einer wenigjährigen Lebenserwartung auf die sehr beschränkte Anzahl Lücken angewiesen zu sein, die sie mit einer ganzen Reihe anderer Arten teilen müssen. Ein Zusammenhang mit kleiner Samenproduktion und fehlender lateraler Ausbreitungsfähigkeit oder -möglichkeit dürfte bei diesen Arten bestehen. Ebenfalls hindernd zur Erlangung grösserer Abundanz sind kritische Phasen im Lebenszyklus einer Pflanze (SARUKHÁN und HARPER 1973), die sich wie das schwächste Glied einer Kette auswirken.
Nichtdominante Arten werden nicht eliminiert, weil die Matrixbildner offensichtlich den Raum nicht vollständig auszufüllen im Stande sind! Horstförmige Wuchsform, intraspezifische Konkurrenz, Bodenmüdigkeit (NEWBERY 1979) oder sich gegenseitig ausschliessende Optimierungsstrategien (KUHN 1984, FITTER 1987) verhindern dies. Dass horstförmige Gräser gegenüber Kräutern dominieren, dürfte u.a. mit der höheren Organisationsform dieser "Überindividuen" zusammenhängen (siehe Metapopulation, WHITE 1979), mit der kompakteren oberirdischen Wuchsform, mit einem intensiven Wurzelwerk und mit ihrer hohen physiologischen Anpassungsfähigkeit (insbesondere auf Schnitt). Ein Grashorst wirkt phalanxartig, währenddem z.B. *Salvia pratensis* entsprechend ihrem lockeren Sprosswuchs und extensiverem Wurzelwerk im Ober-

boden anderen Pflanzen immer Platz zur Etablierung lässt.

Das abstrahierte Bild von Grundmatrix und Lücken im Halbtrockenrasen hat einerseits Parallelen zum Modell der "Evolutionär Stabilen Strategie" (ESS) und andererseits zum Mosaik-Zyklus-Konzept (siehe REMMERT 1989). Matrixbildner und Lückenbesiedler könnten als die Falken und Tauben (WICKLER und SEIBT 1977) oder Verschwender und Sparer (DURING et al. 1985, KUHN 1984) in der ESS bezeichnet werden. Weder den Matrixbildnern noch den Lückenbesiedlern gelingt das alleinige Dominieren in einem Bestand, das Gleichgewicht liegt irgendwo dazwischen. Eine Übersicht über ESS in Pflanzengesellschaften gab ELLNER (1987).
Das Mosaik im Halbtrockenrasen setzt sich aus zahlreichen und kleinen Mosaiksteinen zusammen! Diese Betrachtung schlugen schon WHITTAKER und LEVIN (1977) in ähnlichem Sinne vor: "The place where a plant is rooted ... may be termed a microsite. The microsites for a community form a mosaic ...". Die Grösse der Mosaiksteine entspricht der Individuengrösse der einzelnen Arten (bis dm^2), einem Maushügel oder Ameisenhaufen etc. Die Dauer der Pionier-, Aufwuchs-, Optimal- oder Seneszenzphase pro Mosaikstein ist art- oder störungsabhängig. Lang- und kurzlebige Mosaiksteine existieren nebeneinander und Clusterbildung ist möglich. Matrixbildner (Schlüsselarten, REMMERT 1989) repräsentieren langlebige Mosaiksteine, die Lückenbesiedler entsprechen kurzlebigen Mosaiksteinen. Der Kreislauf der Mosaiksteine kann durch vegetative Vermehrung kurzgeschlossen oder durch Störung unterbrochen werden. Entsprechend fehlen dann die erste oder die letzten Phasen (siehe desynchrone Zyklen in REMMERT 1989). WATT (1974) beschrieb, dass in einem Kalkmagerrasen durch die Elimination von Maulwürfen die Pionier- und die Aufbauphase (Mosaiksteine!) weitgehend verschwanden.
Interessant ist ein Vergleich mit dem C-S-R-Modell von GRIME (1979). Im Unterschied zur vorliegenden Arbeit interpretierte GRIME Konkurrenz viel enger: ein Competitor (c) ist im direkten Vergleich zu einer anderen Art überlegen (v.a. schneller) in der Nährstoffaufnahme. Aufgrund der Lücken- und Etablierungsdynamik im Halbtrockenrasen lässt sich vermuten, dass langlebige Arten zu den Stress Tolerators (s) zu rechnen sind (*Bromus erectus*, *Salvia pratensis*, *Scabiosa columbaria*, *Centaurea jacea*) und in Verbindung mit Konkurrenzstärke zu den Matrixbildnern gehören. Zu den Competitors (c) gehören definitionsgemäss Arten mit schneller Wachstumsrate wie *Dactylis glomerata*, *Chrysanthemum leucanthemum*. Da Nährstoffe im Halbtrockenrasen limitiert und in der Phytomasse gebunden sind, können diese beiden Arten ihre Stärke nur bei der

Regeneration über Samen ausspielen und sind dementsprechend selten im Bestand. Zu den Ruderals (r) gehören die kurzlebigen Lückenbesiedler *Anthyllis vulgaris* und *Primula columnae*. Sie überleben im Halbtrockenrasen durch Ausnützen spezieller Nischen. Dass Competitors sich durch eine schnellere relative Wachstumsrate auszeichnen als Stress Tolerators, wird von mehreren Autoren beschrieben (AERTS und VAN DER PEIJL 1993, GRIME 1979, POORTER und REMKES 1990). ELLNER (1987) bezeichnete dieses Phänomen mit "high risk (c,r) and low risk (s)"-Strategien bei Pflanzenarten. In "langsamen" Halbtrockenrasen überwiegen entsprechend die "low risk"-Vertreter.
Die vorliegende Arbeit bestätigte, dass sich Arten je nach Standort unterschiedlich verhalten. *Bromus erectus* ist ein Stress Tolerator und kann seine Konkurrenzstärke im nährstofflimitierten Halbtrockenrasen Gräte besser entfalten als im Halbtrockenrasen Emmerberg. *Dactylis glomerata* ist ein Competitor mit einer grossen relativen Wachstumsrate. In den mageren Halbtrockenrasen entfällt *Dactylis glomerata* dieser Vorteil gezwungenermassen! Hier wird ein grundlegender Unterschied zwischen *Bromus erectus* und *Dactylis glomerata* ersichtlich, der das Vorkommen dieser zwei Arten besser erklärt. *Dactylis glomerata* ist eine Art mit grosser relativer Wachstumsrate aber eher hygromorpher Bauweise, *Bromus erectus* hat dagegen eine kleinere relative Wachstumsrate, eine bessere Speicherfähigkeit, einen xeromorpheren Bau und ist längerlebig. Im Halbtrockenrasen Gräte, mit langsamem und kleinem Nährstoffturnover, sind Individuen von *Bromus erectus* gegenüber Individuen von *Dactylis glomerata* eindeutig bevorteilt. Die Entscheidung über die Präsenz der Art im Bestand fällt in diesem Halbtrockenrasen auf dem Niveau des Individuums. In der gedüngten Variante des Emmerberges dagegen ist sowohl der Individuen- als auch der Nährstoffturnover grösser als im Halbtrockenrasen Gräte. Dort fallen die grössere relative Wachstumsrate und die schnelle Regeneration für *Dactylis glomerata* stärker ins Gewicht. Das einzelne Individuum tritt dabei gegenüber dem Artverhalten etwas in den Hintergrund. Die Qualität der Konkurrenz ändert von passiv/indirekt im Halbtrockenrasen Gräte mehr zu aktiv/indirekt im Halbtrockenrasen Emmerberg (siehe Tab. 19). Solche Phänomene sind wesentlich bei Modellen, wie dies z.B. SILANDER und PACALA (1985) mit interindividuellen Interferenz-Modellen bei *Arabidopsis thaliana* beschrieben.
Eine exzellente Interpretation zur Matrix von perennen Arten im Halbtrockenrasen gab YODZIS (1986). Er betonte die grosse Bedeutung der Konkurrenz um Raum, die durch lokale Nischendifferenzierung ergänzt wird. Halbtrockenrasen bestehen auch seiner Ansicht nach aus einer Matrix von perennen Arten. Diese Matrix werde von den Annuellen als Matrix von Lücken wahrgenommen. Wäh-

rend die Matrix der Perennen 'dominance controlled' sei, sei die Lückenmatrix 'founder controlled', d.h. wer zuerst da war, setzt sich durch (siehe auch GRUBB 1986). Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit passen ausgezeichnet zu diesem Matrix-Lücken-Modell! Die Matrix perenner Arten scheint im Halbtrockenrasen v.a. durch "passive" Konkurrenz (durch Raumbesetzung und hohe Lebenserwartung) die Lückenbesiedler zu beherrschen. Diese wiederum dürften sich in entstehenden Lücken durch "aktive" Konkurrenz (d.h. schnelleres Wachstum und relativ grosse Samenproduktion, bei eher kurzer Lebenserwartung) gegen andere Arten durchsetzen.

5.3. BEDEUTUNG DER ERGEBNISSE FÜR DEN NATURSCHUTZ

Halbtrockenrasen sind stark bedrohte Ökosysteme (LANDOLT 1991, ZOLLER et al. 1986). Für die Festlegung geeigneter Schutzmassnahmen ist das Verstehen des Ökosystems Halbtrockenrasen von grundlegender Bedeutung. Ebenso werden dadurch Auswirkungen von Eingriffen besser voraussagbar. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit geben einen Einblick in das komplexe Konkurrenz- und Koexistenzgefüge eines Halbtrockenrasens und sind im folgenden Abschnitt für diejenigen Leser kurz zusammengefasst, die sich nur für den Naturschutzteil der Arbeit interessieren.

Die grosse Halbwerts-Lebenszeit der häufigen Pflanzenarten von mindestens 1 bis 4 Jahrzehnten unterstreicht die Langlebigkeit und die "Langsamkeit" des Ökosystems Halbtrockenrasen! Das Wurzel/Spross-Verhältnis beträgt mindestens 3:1. Die meisten Nährstoffe sind in der Wurzelmasse gebunden. Die ober- und unterirdische Vegetationsstruktur zeigt eine Massierung der Phytomasse nahe der Bodenoberfläche. Der Nährstoffturnover ist relativ klein. Das horstförmige Wachstum der dominierenden Art *Bromus erectus* bestimmt zusammen mit Individuen subdominanter Arten wie *Salvia pratensis* die Grundmatrix des Halbtrockenrasens. Die Matrix wird durch langfristige Konkurrenz um Raum festgelegt. Die Lücken dazwischen werden von vielen, teilweise seltenen Arten besiedelt. Okupation von Nährstoffen und Raum ist wesentlicher als die Fähigkeit einer schnellen Nährstoffaufnahme und schnellen Etablierung. In Halbtrockenrasen gilt die Samenbank allgemein als eher kurzlebig (DONELAN und THOMPSON 1980, GRAHAM und HUTCHINGS 1988a, RYSER und GIGON 1985, THOMPSON 1992)! In den Lücken ist schnelles Wachstum für Keimlinge von Vorteil, damit sie sich gegen andere Keimlinge und den Druck sich vegetativ fortpflanzender Nachbararten durchsetzen können. Nicht nur die Konkurrenzstärke sondern auch die abiotische Standortseignung oder die Fähigkeit, spezielle Mikrostandorte zu besie-

deln, sind für das Überleben von Pflanzenarten im Halbtrockenrasen wesentlich. Die Diversität an wichtigen Faktoren und Prozessen ist im Halbtrockenrasen gross. Abgesehen von den Rahmenbedingungen (Mahd, Nährstoff- und Wassermangel) ist für die Artenvielfalt wahrscheinlich wichtig, dass kein Faktor übermässig dominiert.
Ändert der Nährstoffgehalt wegen Düngung, ändert sich das ganze Konkurrenzgefüge unter den Pflanzenarten im Bestand. Der Individuen- und Nährstoffturnover wird angekurbelt und der Sprossanteil nimmt gegenüber den Wurzeln an Bedeutung stark zu. Speicherfähigkeit und Langlebigkeit bei Pflanzen (z.B. *Bromus erectus*) treten gegenüber schneller Nährstoffaufnahme und oberirdischem Wachstum (z.B. *Dactylis glomerata*) in den Hintergrund. Das Konkurrenzverhalten wechselt von Raum- und Nährstoffbesetzung (passiv und indirekt wirkend) mehr zu Konkurrenz um Licht und freie Nährstoffionen (direkt oder aktiv). Während im Halbtrockenrasen die etablierten Individuen bestimmend sind, ist in einer gedüngten Wiese dagegen das Artverhalten entscheidend. Düngung wirkt sich negativ (weniger Arten und weniger seltene Arten) und meist irreversibel aus für die Artenzusammensetzung eines Halbtrockenrasens (KEEL 1993, WILLEMS 1980)!

Warum sind einzelne Pflanzenarten selten im Halbtrockenrasen? Es ist allgemein bekannt, dass die Mehrzahl der Pflanzenarten in Halbtrockenrasen eine geringe Populationsdichte haben. Auf diese war das Augenmerk in der vorliegenden Arbeit gerichtet. Geringe Populationsdichte ist eines der drei Kriterien in der bekannten, 7 Typen umfassenden Seltenheitsmatrix von RABINOWITZ (1981) (siehe Kap. 2.3.1). Folgende Ursachen kommen einzeln oder in Kombination dafür in Frage (vergl. GIGON und MARTI 1994):

1. Geringe Populationsdichte infolge Spezialisierung auf seltene Mikrostandorte: Geländekanten oder Mulden im Mikrorelief, die infolge der Bewirtschaftung eine kleinere oder grössere oberirdische Phytomasse aufweisen (z.B. geeignet für *Carlina simplex*, *Asperula cynanchica*), oder nährstoffreiche Stellen wie sie im Bereich von Feldmauskolonien vorkommen (z.B. geeignet für *Dactylis glomerata*, *Galium album*).
2. Geringe Populationsdichte infolge Besiedlung vorzugsweise von Lücken: Der Lückenturnover durch absterbende Individuen (extrapoliert) betrug in "normalen" Jahren im Halbtrockenrasen Gräte durchschnittlich 3-4% der Fläche, im leicht gedüngten Halbtrockenrasen Emmerberg ca. 9% der Fläche. Dazu kamen < 1% der Fläche (geschätzt) durch Grab- oder Wühltätigkeit von Tieren, was z.B. geeignet ist für 1 bis 2-jährige, niedrigwüchsige Arten wie *Sedum acre*, *Gentiana ciliata*, *Arabis hirsuta*, *Arenaria leptoclados*.
3. Geringe Populationsdichte infolge Sameneinflug aus der Umgebung: Durch Windverbreitung eingetragene Arten, die sich wegen der Mahd nicht oder nur

kümmerlich halten können im Bestand (z.B. *Aster amellus*, *Seseli libanotis*, *Pinus silvestris*).

4. Geringe Populationsdichte infolge spezieller Interaktionen mit Herbivoren: Die Feldmaus (*Microtus arvalis* Pall.) kann durch selektiven Frass den Deckungsgrad von Leguminosen-Arten im Bereich ihrer Bauten stark reduzieren (LEUTERT 1983).
5. Geringe Populationsdichte infolge von Konkurrenzschwäche: Arten, die entweder nur spezielle Mikrostandorte besiedeln, oder nur in für sie klimatisch günstigen Jahren etablieren oder die als Erstbesiedler einer Lücke nur dank Zeitvorteil etablieren können. Die Konkurrenzschwäche kann in Zusammenhang mit einer komplizierten Ökologie stehen (z.B. *Anacamptis pyramidalis*) oder zeigt sich häufig in schwachen Individuen, die mit geringem Reproduktionserfolg im Bestand knapp überleben (z.B. *Scabiosa columbaria*, *Dactylis glomerata*).

In Ausnahmesituationen kann die Förderung einzelner Arten mit geringer Populationsdichte in Betracht gezogen werden. Dies ist abhängig vom Naturschutzziel. Ob eine Förderung dieser Arten langfristig erfolgreich ist, hängt von der Autökologie der Art, populationsbiologischen Parametern, abiotischen Standortsbedingungen und der Bewirtschaftung ab. Ursachen für die Verringerung der Populationsdichte naturschützerisch wertvoller Arten sind in Halbtrockenrasen häufig Extensivierung (Verbrachung) oder Intensivierung (Düngung etc.). Diese Ursachen müssen durch geeignete Bewirtschaftung behoben werden. Gleichzeitig kann mit der Förderung einzelner Pflanzenindividuen begonnen werden.

Meist genügt das einmalige Abstechen der Wurzeln mit dem Spaten im Umkreis von 15-20cm und das Ausstechen der Nachbarpflanzen (-2cm Tiefe) in diesem Bereich. Die entfernten Pflanzen werden aus mikroklimatischen Gründen als Mulchmaterial verwendet. Pro Stunde können ca. 10-30 Individuen von Konkurrenz befreit werden. Am besten wird im Herbst oder späten Frühling ausgestochen, wenn keine klimatischen Extreme auftreten und die Wiese ohne Schaden zu verursachen betreten werden kann. Geeignet für diese Methode sind praktisch alle Pflanzenarten ausser den Einjährigen und den Halbparasiten. Die Vorteile der Förderung durch Konkurrenzbefreiung sind mehrfach:

1. Es werden die an den Standort angepassten Individuen gefördert und nicht standortsfremde.
2. Der Erfolg ist bedeutend grösser als beim Einpflanzen oder Einsäen, da es sich um etablierte Individuen handelt. KLEIN (1980), WEGELIN (1984) haben bei

Versuchen in der Nordschweiz festgestellt, dass die Überlebensrate bei Pflanzung oder Einsaat recht gering ist. GAY et al. (1982) stellten fest, dass rasenfremde Arten nach dem Einbringen teilweise ohne Mykorrhiza blieben.

3. Da neben dem vegetativen Wachstum auch das Blühen gefördert wird und bei adulten Pflanzen die Samenproduktion bereits gegeben ist, besteht auch eine grössere Wahrscheinlichkeit der Regeneration aus den, an den Standort angepassten Samen. Ob diese Regeneration in den Lücken um die freigestellten adulten Individuen besonders erfolgreich ist, müssen weitere Untersuchungen zeigen.
4. In den konkurrenzfreien Lücken können naturschützerisch wertvolle Lückenbesiedler und andere konkurrenzschwache Arten aufkommen.

Dass die Freistellung einzelner "Naturschutzarten" Erfolg hat, wurde auch in mitteldeutschen Magerrasen beobachtet. Individuen von *Globularia elongata* wurden nach oberirdischer Entfernung der Nachbarpflanzen innerhalb von 3 Jahren zwei- bis dreimal grösser als Vergleichspflanzen im Bestand (HOLLÄNDER 1993). Aus dem Gebiet der vorliegenden Untersuchung ist das Beispiel von *Cypripedium calceolus* bekannt, wo in trockenen *Pinus silvestris*-Hainen bei Bargen nördlich von Schaffhausen einzelne Sprosse durch Freistellung innerhalb von 10 bis 15 Jahren zu stattlichen "Horsten" mit 20 bis 30 blühenden Sprossen heranwuchsen.

Diese Massnahmen sind zeitaufwendig und sollten nur Überlebenshilfe sein, bis die Standortsbedingungen für die "Naturschutzarten" wieder günstiger sind, d.h. Oligotrophierung der Landschaft und geeignete Bewirtschaftung. Vorrangig ist in jedem Fall die Erhaltung der Matrix-Lückenstruktur. *Bromus erectus* garantiert als dominante Matrix-Art die Artenvielfalt durch ihren horstförmigen Wuchs und ist z.B. *Brachypodium pinnatum* vorzuziehen, da diese Art mit ihrem rasenförmigen Wuchs nur wenige und kleine Lücken belässt. Die Matrix-Struktur ist vorwiegend über geeignete Bewirtschaftung anzustreben, z.B. vorübergehender Schnitt im Herbst im Optimalstadium von *Brachypodium pinnatum*, danach jährlicher Schnitt nicht vor Juli. Beschreibungen über den Einfluss verschiedener Bewirtschaftungsformen auf die Artenzusammensetzung in Halbtrockenrasen des Untersuchungsgebietes finden sich in KEEL (1993), KRÜSI (1981) oder LANGENAUER (1991).

Das Verstehen der inneren Zusammenhänge muss durch Beachtung der äusseren Rahmenbedingungen ergänzt werden. Dazu gehört das Beachten der Artkombination, der Vegetationsstruktur und deren Zustand, der Bewirtschaftung und der Standortsbedingungen allgemein (Boden, Klima, Relief etc.). Besteht

Handlungsbedarf in einem Halbtrockenrasen, sind Änderungen über Bewirtschaftungsmassnahmen anzustreben wie Schnittzeitpunkt, -häufigkeit, -höhe etc., wie dies auch DURING und WILLEMS (1984) vorschlugen. Für Arten, die im Bestand selten geworden sind, ist wie oben beschrieben die einmalige Förderung angebracht.