

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

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: 26.03.2026

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

**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*

Roland MARTI

1994

INHALTSVERZEICHNIS

	Vorwort	5
1.	Einleitung	6
2.	Grundlagen	9
2.1.	Untersuchungsflächen und Untersuchungsgebiet	9
2.1.1.	Lage, Geologie und Boden	9
2.1.2.	Klima, Vegetation und Bewirtschaftung	10
2.2.	Witterung während der Untersuchungsperiode	16
2.3.	Begriffserläuterungen	18
2.3.1.	Was heisst selten?	18
2.3.2.	Individuum, Spross, Konkurrenzstärke, Regenerationsnische	20
3.	Material und Methoden	23
3.1.	Untersuchte Pflanzenarten	23
3.1.1.	Auswahl der untersuchten Pflanzenarten	23
3.1.2.	Ökologie der untersuchten Pflanzenarten	24
3.2.	Vegetationsstruktur und Halbwerts-Lebenszeit	26
3.2.1.	Phytomassemessung	26
3.2.2.	Häufigkeit und Verteilung der untersuchten Arten	27
3.2.3.	Bestimmung der Halbwerts-Lebenszeit (Half-Life)	28
3.3.	Methoden der Konkurrenzausschlussversuche	29
3.3.1.	K Konkurrenzausschlussversuche im Feld	30
3.3.2.	Kultivierung der untersuchten Pflanzenarten	33
3.3.3.	Pflanzenparameter zur Beurteilung der Konkurrenzversuche	34
3.3.4.	Hinweise zur Darstellung und Interpretation einzelner Parameter	35
4.	Ergebnisse	38
4.1.	Aktuelle Konkurrenzverhältnisse der untersuchten Pflanzenarten	38
4.1.1.	Vegetationsstruktur und Gesamtphytomasse	38
4.1.2.	Abundanz und Verteilung der untersuchten Arten	40
4.1.3.	Halbwerts-Lebenszeit der untersuchten Arten	42
4.2.	Einfluss der Wurzelkonkurrenz auf das physiologische und ökologische Verhalten der untersuchten Arten	44
4.2.1.	Oberirdische Phytomasse von Pflanzenindividuen mit und ohne Konkurrenz	44
4.2.2.	Physiologisches und ökologisches Verhalten der einzelnen Arten	44
4.3.	Entwicklung etablierter Individuen einzelner Pflanzenarten mit und ohne Wurzelkonkurrenz im Halbtrockenrasen Gräte	48
4.3.1.	<i>Bromus erectus</i>	48
4.3.2.	<i>Dactylis glomerata</i>	50
4.3.3.	<i>Salvia pratensis</i>	52
4.3.4.	<i>Centaurea jacea</i>	54
4.3.5.	<i>Scabiosa columbaria</i>	56
4.3.6.	<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	58
4.3.7.	<i>Primula columnae</i>	60
4.3.8.	<i>Anthyllis vulgaris</i>	62
4.3.9.	Blühphänologische Unterschiede	64
4.3.10.	Zusammenfassung des Artverhaltens	66

4.4.	Verhalten von häufigen und selteneren Arten bei Wurzelkonkurrenz-Ausschluss	67
4.4.1.	Allgemeiner Vergleich zwischen den Pflanzenarten	67
4.4.2.	Wurzelkonkurrenz in zwei Halbtrockenrasen mit unterschiedlichen Nährstoff-verhältnissen	69
4.4.3.	Vegetative versus generative Entwicklung bei Wurzelkonkurrenzausschluss	76
4.4.4.	Individuelle Sprossdichte in Abhängigkeit der Wurzelkonkurrenz	84
4.4.5.	Arttypische Allokations-Strategien nach Wurzelkonkurrenz-Ausschluss	87
4.5.	Überlagerung der Wurzelkonkurrenz durch klimatische Einflüsse, Herbivore und parasitische Pilze	91
4.5.1.	Auswirkungen der Witterung auf das Konkurrenzgefüge	91
4.5.2.	Attraktivität der konkurrenzbefreiten Individuen für Herbivore und parasiti-sche Pilze sowie Einfluss von Frost	96
4.5.3.	Einfluss des Erstickungsschimmels (<i>Epichloë typhina</i>) auf das Konkurrenz-verhalten zweier Gräser	100
5.	Synthese und Diskussion	106
5.1.	Bedeutung der Wurzelkonkurrenz für die Artenvielfalt eines Halbtrocken-rasens	106
5.1.1.	Rahmenbedingungen, Methodik und Konkurrenztypen	106
5.1.2.	Einfluss der Vegetations- und Altersstruktur	108
5.1.3.	Abiotische Standortseignung und Wurzelkonkurrenzstärke der untersuchten Arten	111
5.1.4.	Beeinflussung der Konkurrenz durch andere Faktoren	115
5.1.5.	Bedeutung der Wurzelkonkurrenz als Standortsfaktor	118
5.2.	Warum sind und bleiben einzelne Pflanzenarten in Halbtrockenrasen selten? - Koexistenz und Konkurrenz	122
5.2.1.	Potentielle Lücken - räumliche Regenerationsnische	122
5.2.2.	Etablierungserfolg - quantitative Regeneration	124
5.2.3.	Koexistenz, Artenvielfalt und Seltenheit - Bezug zu bestehenden Modellen	127
5.3.	Bedeutung der Ergebnisse für den Naturschutz	131
	Zusammenfassung - Summary	136
	Literaturverzeichnis	140

VORWORT

Vom Frühling bis zum Herbst, 4 Jahre lang, haben mich während Stunden, Tagen, Monaten die Gräte- und die Emmerbergwiese beherbergt und getragen. Bei Sonne, Regen und Wind, manchmal mit Schnee, Blitz und Donner, bei Wärme, Hitze oder Kälte habe ich ein ganz klein wenig erfahren, wie Pflanzen und Tiere an einem solchen Ort zusammenleben. Und während ich für meine Arbeit gemessen und gezählt, gesammelt und protokolliert habe, habe ich alle die Farben, Formen und Düfte rund um mich in mir aufgesogen, habe die Energie gespürt, die die Pflanzen wachsen und die Tiere sich bewegen lässt. Ich habe die Wiesen nach meiner Art studiert - sie haben mich nach ihrer Art gelehrt.

Dieses Abenteuer, in Form einer wissenschaftlichen Arbeit, wurde mir am Geobotanischen Institut der ETH Zürich ermöglicht. Für die wissenschaftliche Betreuung, die Gewährung von Raum und Zeit, für Rat und Unterstützung wann immer benötigt, danke ich Prof. Dr. Andreas Gigon und Prof. Dr. E. Landolt. Andreas Gigon hat meine Höhen und Tiefen mitdurchlitten, hat mich unterstützt und immer wieder ermuntert.

Viele Leute haben bei meiner Arbeit mitgeholfen, miterlebt, mitgelitten, haben mich moralisch, fachlich oder mit Ideen unterstützt. Zusammen haben wir gejätet, Streu gesammelt, gestaunt, diskutiert, gefeiert, geschuftet, formuliert, getestet, analysiert. Für diese unvergesslichen Stunden gilt mein Dank Euch allen: Kathrin, Erwin, Markus, Beatrix, Jascha, Myax, Tuki, Tino, Urs, Peter, Harubi, Gian, Yvonne, Franziska, Ladina, René, Stefan, Anita, Mum, Adrian, Susy, Dieter, Will, Esther, Maria und vielen mehr.

Mein Dank geht auch an die Gemeinde Merishausen, die mir in dieser Zeit Gastrecht gewährte, an das Naturschutzamt Schaffhausen für die Bewilligung der Arbeit im Naturschutzgebiet und an die Bewirtschafter der beiden Wiesen, Bernhard Germann und P. Schlatter.

Auf zwei Reisen im Mai 1984 besuchte ich andere Institute, um meine Arbeit zu diskutieren. Für die freundliche Aufnahme und das spontane Einbringen von Ideen zu meiner Arbeit danke ich: Prof. Dr. Jo Willems (Utrecht NL) und seiner Gruppe, Prof. Dr. T.C.E. Wells (Huntingdon UK), Prof. Dr. P.J. Grubb (Cambridge UK) und Prof. Dr. Jonathan Silvertown (Milton Keynes UK).

Die Arbeit wurde finanziell vom Schweizerischen Nationalfonds unterstützt.

1. EINLEITUNG

In den untersuchten Halbtrockenrasen koexistieren bis zu 40 Pflanzenarten pro Quadratmeter. Diese artenreichen Pflanzengesellschaften waren in der Schweiz und in Mitteleuropa einst weit verbreitet (WILLEMS 1982, WOLKINGER und PLANK 1981). Heute sind diese extensiv bewirtschafteten Wiesen v.a. durch Intensivierung oder Verbrachung stark zurückgedrängt (KIENZLE 1983, 1985, ZOLLER et al. 1986). Ihr Standort ist eher trockener und nährstoffarmer Boden (ELLENBERG 1978). Der Artenreichtum an Pflanzen und Tieren, mit einem grossen Anteil an seltenen Arten, und das attraktive Blühen während der gesamten Vegetationsperiode machen die Halbtrockenrasen für den Naturschutz besonders wertvoll (LANDOLT 1991).

Für die Pflanzenökologie sind Halbtrockenrasen interessant, weil hier die Koexistenz und Konkurrenz von Pflanzen in einem sonst kaum gefundenen Ausmass interagieren. In Halbtrockenrasen überleben viele seltene Pflanzenarten mit geringer Populationsdichte. Die Mehrzahl der Arten hat einen Deckungsgrad von $\leq 1\%$! Ihr Bestand nimmt weder stark zu noch werden sie gänzlich verdrängt. Daraus ergibt sich eine Frage, die gleichermassen den Naturschutz und die Pflanzenökologie interessiert: Warum sind und bleiben einzelne Pflanzenarten selten im Bestand?

Viele Hypothesen wurden zum Phänomen von Koexistenz und Konkurrenz in artenreichen Pflanzengemeinschaften formuliert (siehe z.B. CHESSEON und CASE 1986). Einerseits wurden Gleichgewichts-Theorien für Pflanzengesellschaften formuliert mit Konkurrenz als alles entscheidendem Faktor und Prädation oder räumlicher Variation als ergänzende Co-Faktoren. Dem wurden andererseits Nicht-Gleichgewichts-Theorien gegenübergestellt, in denen fluktuierende Dichte- oder Umweltprozesse das Einstellen eines Gleichgewichtes verunmöglichen (SHMIDA und ELLNER 1984); so z.B. das Lottery-Model von SALE (1977) das besagt, dass Propagulen sich zufällig in zufällig freien Mikrostandorten etablieren.

Diesen Theorien ist gemeinsam, dass sich Koexistenz und Konkurrenz gegenseitig bedingen. Um zu erklären, wie Koexistenz unter Pflanzenarten möglich ist, beschrieb GRUBB (1977) die verschiedenen Pflanzennischen und betonte die Wichtigkeit der Regenerationsnische. TILMAN (1986) legte dar, dass Koexistenz durch wechselnde Konkurrenzfähigkeit bei verschiedenen Anteilen an verfügbaren Nährstoffen oder bei räumlicher Heterogenität möglich ist. Die Verdrängung einzelner Arten durch Konkurrenz kann in Pflanzengesellschaften auch

verhindert werden durch Störungen (WHITE 1979), lückige Vegetationsstruktur oder selektiven Frass (CRAWLEY 1986), durch fördernde Interaktionen (GIGON und RYSER 1986, PUTWAIN und HARPER 1970), Mykorrhiza (READ et al. 1976) oder Schutzstellen. Damit wird Koexistenz ermöglicht und die Artenvielfalt erhöht. Gleichgewicht oder Nicht-Gleichgewicht einer Pflanzengesellschaft dürften aber auch eine Frage der gewählten Rahmenbedingungen und des räumlich-zeitlichen Betrachtungsmaßstabes sein (GIGON 1984, 1987).

Die höchsten Artdichten in Pflanzengesellschaften werden bei oberirdischen Trockengewichtsmengen zwischen 350 und 750 g/m² beschrieben (AL-MUFTI et al. 1977) und treten bei geringer Produktivität des Standortes und mittleren Störungsraten auf (GRIME 1979, HUSTON 1979). Störungen können die Einstellung eines Gleichgewichtes im Ökosystem verhindern (WHITE 1979) und führen häufig zu mosaikartigen Strukturen (WHITTAKER und LEVIN 1977). Für Halbtrockenrasen formulierten GRUBB et al. (1982) eine konkurrenzbedingte Struktur von "matrix forming perennials" und "interstitials". HARPER (1977) hatte dies als Mischung von dominanten Arten und gestressten, untergeordneten Arten beschrieben. YODZIS (1986) erkannte, dass die Matrixarten eher dominanzkontrolliert, die Arten in den Lücken hingegen eher von der Besiedlungsgeschwindigkeit abhängig sind.

Wird die Bodenfruchtbarkeit erhöht, nimmt die oberirdische Phytomasse zu (WERGER 1983b) und die Pflanzenartenzahl ab (WILLEMS 1980). Die Pflanzenarten-Diversität eines Standortes ist grösser, wenn er nicht gedüngt ist. Die kleinere Artenzahl auf den gedüngten Standorten ist von kompetitiver Verdrängung abhängig (DURING und WILLEMS 1984). Das Wurzel/Spross-Verhältnis ist an gleichen Standorten grösser, wenn die Standortsfaktoren ungünstiger sind (WERGER 1983a). In Halbtrockenrasen beträgt die Wurzelmasse ein Mehrfaches der oberirdischen Phytomasse! Wurzelkonkurrenz ist dann wichtiger als Sprosskonkurrenz (WILSON 1988) und insbesondere für Keimlinge wichtiger als Lichtkonkurrenz (COOK und RATCLIFF 1984, SNAYDON und HOWE 1986).

Welchen limitierenden Einfluss hat nun aber Wurzelkonkurrenz auf etablierte, adulte Pflanzenarten in Halbtrockenrasen? Das Ziel der vorliegenden Arbeit war, den Einfluss der Wurzelkonkurrenz auf die Artenvielfalt und die Koexistenz von Pflanzenarten in Halbtrockenrasen zu erfassen und die Bedeutung sowohl für häufige wie seltene Arten im Bestand abzuklären. Weil die Vielfalt sich gegenseitig beeinflussender Faktoren charakteristisch für Halbtrockenrasen ist, wurden naturnahe Versuche im Feld durchgeführt.

Als Ausgangspunkt wurden etablierte, adulte Individuen von mehrjährigen Pflanzenarten gewählt. Vergleiche wurden gemacht zwischen dem Verhalten

von Individuen mit und ohne Konkurrenz, zwischen häufigen und seltenen Arten, zwischen zwei unterschiedlich nährstoffversorgten Halbtrockenrasen und zwischen Individuen am Standort Halbtrockenrasen und verpflanzten Individuen in einem nährstoffreichen Versuchsgarten. Damit konnten einerseits Standortseinflüsse quantifiziert werden, andererseits fielen beim Relativvergleich fluktuierende Witterungseinflüsse weg.

Durchgeführt wurde die Arbeit an Zielindividuen ("Target"-Individuen). Verwendet wurde eine Kombination von zwei Methoden: Entfernen der Nachbarpflanzen ("Removal"-Methode) und Durchtrennen aller Wurzeln in geeignetem Abstand ("Trenching"-Methode). Die Trenching-Methode ist v.a. aus Untersuchungen im Wald bekannt oder im Zusammenhang mit der Keimlingsetablierung unter Adultpflanzen (z.B. SNAYDON und HOWE 1986). Die in der Literatur genannten Removalexperimente beziehen sich auf die Schaffung von Lücken oder auf die Entfernung von Nachbarn (HARPER 1977, WATKINSON 1981) aber ohne gleichzeitigen Ausschluss von Wurzelkonkurrenz. Eine Literaturübersicht zu solchen Feldexperimenten geben AARSEN und EPP (1990), GOLDBERG und BARTON (1992) und GUREVITCH et al. (1992). Um das Bodengefüge möglichst nicht zu verändern, wurde in der vorliegenden Arbeit die Wurzelkonkurrenz indirekt durch Beschreibung der Entwicklung der oberirdischen Pflanzenteile untersucht. Relativ seltene Arten dienten als Modell für wirklich seltene Arten, wobei zu berücksichtigen ist, dass Seltenheit kein einheitliches Kriterium darstellt (RABINOWITZ 1981, BEGON et al. 1991).

2. GRUNDLAGEN

2.1. UNTERSUCHUNGSFLÄCHEN UND UNTERSUCHUNGS- GEBIET

2.1.1. Lage, Geologie und Boden

Das Untersuchungsgebiet liegt im nördlichsten Teil der Schweiz im Kanton Schaffhausen auf dem Gemeindegebiet von Merishausen (Fig.1). Das Dorf Merishausen ist eingebettet ins Durachtal, das hier von Norden nach Süden den Randen durchschneidet. Der Randen, ein Juraausläufer, ist ein reines Kalkgebirge mit den höchsten Erhebungen um 900 m/M im Nordwesten. Die Sedimentschichten sind nach Südosten geneigt und fallen steiler ein als die Randenhochfläche. Topographisch tiefer liegende Gebiete im Südosten tragen daher geologisch jüngere Schichten.

Das Relief um Merishausen wird von den verschiedenen Schichten des weissen Jurakalkes, des Malms, bestimmt. Die steilen Talflanken sind geprägt von den wohlgeschichteten, harten β -Kalken des unteren Malms. Darüber liegen die weichen γ -Mergel des mittleren Malms. Diese stark verwitterten Mergelböden bilden die ackerfähigen Hochflächen rund um Merishausen. Die wieder härteren Quader- und Massenkalken des oberen Malms bilden im Westen einige markante Buckel, im Osten überdecken sie den mittleren Malm vollständig. Eine gute Übersicht geben HOFMANN und HÜBSCHER 1977.

Die beiden untersuchten Wiesenflächen "Gräte" und "Emmerberg" liegen auf ca. 700 m/M auf den Randenhochflächen östlich von Merishausen. Die Gräte-Wiese bildet den relativ flachen Abschluss eines schmalen Bergrückens, der von Norden kommend hier ausläuft. Sie steht unter Naturschutz. Die Emmerberg-Wiese befindet sich in ost-südöstlicher Richtung ca. 1,5 km von der Gräte entfernt. Weitere Standortsangaben sind in Kap. 2.1.2 zusammengefasst.

Die Untersuchungsfläche Gräte liegt im Bereich des mittleren Malms. Der Boden ist eine mittelgründige Mergelrendzina. Im obersten Bereich skelettfrei durchziehen in verschiedenen Tiefen 2-20 cm mächtige Kalksteinbänke den Mergel. Der Hauptwurzelraum liegt im A-Horizont in den obersten 20-30 cm. Tiefwurzeln Arten reichen bis über 1 Meter.

Die Untersuchungsfläche Emmerberg, im Bereich des oberen Malms, trägt eine sehr flachgründige Kalksteinrendzina. Grobes Skelett reicht teilweise bis nahe an die Oberfläche. Eine Folge der früheren ackerbaulichen Nutzung (siehe Kap.

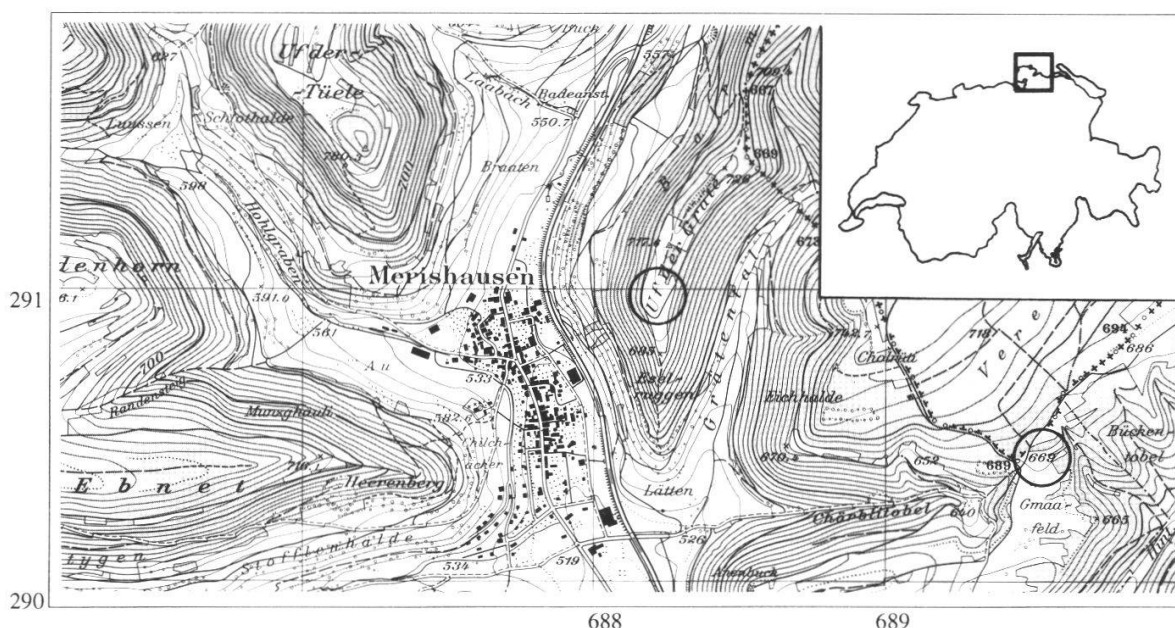


Fig. 1. Lage des Untersuchungsgebietes und der Untersuchungsflächen "Gräte" und "Emmerberg" (reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 6.8.1993).
 Location of the investigation area and the study sites "Gräte" and "Emmerberg" (reproduced by permission of the Swiss Federal Office of Topography 6.8.1993).

2.1.2). Bereits in 10 bis 20 cm Tiefe beträgt der Skelettanteil über 70%. Trotzdem dringen Spezialisten wie *Salvia pratensis* in Ritzen und Spalten durchaus über 60 cm tief vor. Der Hauptwurzelraum ist hier aber auf die obersten knapp 20 cm beschränkt. Der Nebenzurzelraum befindet sich fast ausschliesslich im Muttergestein.

Der mittelgründige, recht tonhaltige und dadurch feinporige Mergelboden der Gräte hat wie der flachgründige Kalksteinboden des Emmerberges ein geringes Wasserspeichervermögen. Obwohl das Gebiet nicht extrem niederschlagsarm ist, trocknen diese Böden über dem sehr durchlässigen Malmkalk rasch aus. Dies bildet die geeignete Voraussetzung für die typischen Halbtrockenrasen des Randens.

Einige kurze Bemerkungen und Vergleiche zur Lage, Bewirtschaftung und Witterungsentwicklung für den Versuchsgarten Hönningerberg in Zürich sind in Kap. 3.3.2 zusammengestellt.

2.1.2. Klima, Vegetation und Bewirtschaftung

Das Allgemeinklima des Randens ist gemässigt subozeanisch bis mässig kontinental. Mässig warme Sommer wechseln mit mässig kalten Wintern. Das Gebiet

liegt im Regenschatten des Schwarzwaldes. Die steil ansteigende Westflanke der geneigten Randentafel erhält etwas mehr Niederschlag als der Südosten.

Jährliche Niederschlagsmengen im Untersuchungsgebiet um 900 mm verteilen sich über das ganze Jahr mit einem Schwerpunkt in den Sommermonaten. Die durchschnittliche Jahrestemperatur der 2,5 km östlich gelegenen Messstation Lohn (643 m/M) beträgt 7,3°C, die durchschnittliche Julitemperatur 16,6°C. Von Bedeutung ist die orographische Lage der Untersuchungsflächen. Die Höhenlage um 700 m/M bringt gegenüber dem Schweizer Mittelland etwas kühlere Temperaturen vor allem im Winter. Die Sonneneinstrahlung ist v.a. auf der süd- bis südwest exponierten Untersuchungsfläche der Gräte intensiv. Die Hauptwindrichtungen im Gebiet sind NE, SW und W (je ca. 25%). Vor allem die kalten und trockenen NE-Winde sind für die nach Südost geneigten Randenhochflächen in Bezug auf Ab-/Austrocknung von Bedeutung. Gegen diese Winde ist die Untersuchungsfläche auf dem Emmerberg gut geschützt, da sie im Norden und Osten von Wald begrenzt wird. Die Gräte-Wiese ist durch ihre Kuppenlage dagegen exponiert.

Die geographische Lage des Randens in Mitteleuropa ist von Bedeutung für die heutige Vegetationszusammensetzung. So blieben nach der letzten Eiszeit teilweise arktisch-alpine Elemente des nicht vergletscherten Randens erhalten. Später wanderten kontinentale Arten aus dem Osten entlang der Donau ein. Aus dem Süden folgten submediterrane Arten, die Alpen umgehend, entweder entlang von Rhone und Jura (Burgunderpforte) oder über die Donau. Und zuletzt wanderten subatlantische und atlantische Elemente aus dem Westen ein. Eine hervorragende Übersicht dazu gibt WALTER (1979), zusammengefasst in Tab. 1. Am nachhaltigsten beeinflusste der Mensch das einst ganz bewaldete Randenbergland. Erst durch Rodung und Bewirtschaftung wurde die Grundlage geschaffen für die blumenreichen Halbtrockenwiesen.

Beide Untersuchungsflächen gehören zu den Mesobrometen, den mageren Halbtrockenrasen, wie sie im Randen typisch sind. Folgt man der Einteilung von ZOLLER (1954), so lässt sich die Gräte-Wiese der Assoziation *Medicago falcatae-Mesobrometum* zuordnen und die Emmerberg-Wiese derselben aber gedüngten Variante, nämlich dem *Dauco-Salvio-Mesobrometum*. Beide Wiesen sind sehr artenreich mit bis zu 40 resp. 30 Pflanzenarten pro m². Detaillierte Angaben über die Artenzusammensetzung in den beiden Halbtrockenrasen sind in den Vegetationsaufnahmen (Tab. 2 und 3) enthalten. Das Phytomasse-Verhältnis zwischen Gräsern und Kräutern beträgt je ca. 55% zu 45%, wobei an beiden Standorten *Bromus erectus* absolut dominiert. Bei den Kräutern ist *Salvia pratensis* dominant. Der Gesamtdeckungsgrad betrug vor dem Schnitt knapp 100%. Der

Tab. 1. Überblick über die Einwanderung verschiedener rezenter Pflanzenarten im Randen seit der letzten Eiszeit (verändert nach WALTER 1979 und ZOLLER 1958).

Overview of the immigration of some recent plant species to the "Randen" since the last ice age (according to WALTER 1979 und ZOLLER 1958, modified).

Jahr	Zeitbezeichnung	Klima	Einwanderungsrichtung / Herkunft	rezente Arten	Vegetationstyp
12000 v.Chr.					
	Spätglazial Späteiszeit	kalt trocken	arktisch - alpin - subalpin ↓ aus Norden	<i>Dianthus superbus</i> , <i>Gentiana verna</i> , <i>Trollius europaeus</i> , <i>Phyteuma orbiculare</i> , <i>Gentiana lutea</i> , <i>Belldianthus michelii</i>	offene, waldlose Zwergstrauchheiden mit Birke und Föhre
8000					
	Präboreal Vorwärmzeit	trocken (300 bis 500mm Niederschlag) kontinental	eurasiatisch - kontinental ↓ aus Osten	<i>Dianthus carthusianorum</i> , <i>Prunella grandiflora</i> , <i>Lathyrus heterophyllus</i> , <i>Buphthalmum salicifolium</i> , <i>Gentiana ciliata</i> , <i>Carduus defloratus</i> , <i>Gentiana germanica</i> , <i>Carlina acaulis</i>	
6500				<i>Epipactis atrorubra</i> , <i>Goodyera repens</i> , <i>Potentilla heptaphylla</i> , <i>Trifolium montanum</i> , <i>Polygala comosa</i> , <i>Viola collina</i> , <i>Seseli libanotis</i> , <i>Peucedanum cervaria</i> , <i>Gentiana cruciata</i> , <i>Carlina vulgaris</i> , <i>Hieracium cymosum</i> , <i>Anemone silvestris</i>	Föhrenwald- Steppenvegetation
	Boreal Frühe Wärmzeit	warm (2-3°C wärmer als heute)	submediterran	Orchideen (v.a. <i>Ophrys</i> - und <i>Orchis</i> -Arten), <i>Quercus pubescens</i> , <i>Sorbus torminalis</i> , <i>S. aria</i> , <i>Rosa gallica</i> , <i>Amelanchier ovalis</i> , <i>Anthericum liliago</i> , <i>Coronilla coronata</i> , <i>Linum tenuifolium</i> , <i>Euphorbia verrucosa</i> , <i>Lithospermum purpureo-coeruleum</i> , <i>Teucrium chamaedris</i> , <i>T. montanum</i> , <i>Melittis melissophyllum</i> , <i>Melampyrum cristatum</i> , <i>Globularia vulgaris</i> , <i>Lactuca perennis</i> - <i>Dictamnus albus</i> , <i>Anthericum ramosum</i> , <i>Trifolium rubens</i> , <i>Geranium sanguineum</i> , <i>Campanula persicifolia</i> , <i>Chrysanthemum corymbosum</i>	Haselgebüsche
5500	Atlantikum Mittl. Wärmzeit	sehr feucht	submediterran - kontinental ← aus Süden		Eichenmischwälder
2500					
	Subboreal Späte Wärmzeit	feucht atlantisch	subatlantisch - montan ↑ aus Westen	<i>Fagus silvatica</i> , <i>Tamux communis</i> , <i>Abies alba</i> , <i>Taxus baccata</i> , <i>Cardamine pentaphyllos</i> , <i>Ilex aquifolium</i> , <i>Cardamine heptaphylla</i>	Buchenwald
500 v.Chr.					
	Subatlantikum Nachwärmzeit	atlantisch / kontinental		Ackerunkräuter, <i>Vicia cracca</i> ssp. <i>tenuifolia</i> , <i>Muscari botryoides</i> , <i>Orobancha lutea</i> , <i>Medicago falcata</i> , <i>Orobancha purpurea</i>	Eichenmischwälder tiefere Regionen Südhänge bis 700m Buchenwald Hochflächen / Talflanken
heute					

Tab. 2. Standortsbeschreibung und Vegetationsaufnahme der Untersuchungsfläche Gräte.
Description and relevé of the study site "Gräte".

Ort, Region: Gräte, Merishausen (SH)		Datum: 18.6.85	
Koordinaten: 688.200 / 291.000 - Karte: 1011		Autor: R.Marti	
(8°36'58" E Länge / 47°45'52" N Breite)		Meereshöhe: 700 - 710 m/M	
Lage im Gelände: Kuppenlage, Bergrücken		Exposition: S bis SW	
Geologie: γ-Mergel des mittleren Malms		Neigung: 0 - 25 %	
Boden: mittelgründige Mergelrendzina (pH = 7.5)		Anzahl Arten: 101 (ohne Moose)	
Grösse der Untersuchungsfläche: 2000 m ²		Bewirtschaftung: Julischnitt jährlich	
Gesellschaft: <i>Medicago falcatae-Mesobrometum</i>		Düngung: keine (früher Thomasmehl)	
Aspekt: <i>Scabiosa columbaria</i> , <i>Briza media</i>		Alter: ≥ 100 Jahre	
Höhe Krautschicht Mittel: 15-25 cm, Max.: 90-130 cm		Diversität Hs=3.14 (Shannon-Weaver)	
Deckung Kräuter: 90-98 %, Deckung Moose: 50 %		Evenness E = 0.68	

Poaceen	Dicotyledonen	Dicotyledonen (Fortsetzung)
3 <i>Bromus erectus</i>	2 <i>Salvia pratensis</i>	+ <i>Pimpinella saxifraga</i>
1 <i>Brachypodium pinnatum</i>	1 <i>Achillea millefolium</i>	+ <i>Plantago lanceolata</i>
1 <i>Trisetum flavescens</i>	1 <i>Centaurea jacea</i>	+ <i>Polygala amarella</i>
+ <i>Anthoxanthum odoratum</i>	1 <i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	+ <i>Polygala comosa</i>
+ <i>Arrhenatherum elatius</i>	1 <i>Knautia arvensis</i>	+ <i>Potentilla heptaphylla</i>
+ <i>Briza media</i>	1 <i>Picris hieracioides</i>	+ <i>Prunella grandiflora</i>
+ <i>Dactylis glomerata</i>	1 <i>Plantago media</i>	+ <i>Prunella vulgaris</i>
+ <i>Festuca ovina</i>	1 <i>Primula columnae</i>	+ <i>Rhinanthus minor</i>
+ <i>Festuca pratensis</i>	1 <i>Ranunculus bulbosus</i>	+ <i>Rumex acetosa</i>
+ <i>Helictotrichon pubescens</i>	1 <i>Rhinanthus alectorolophus</i>	+ <i>Sedum acre</i>
+ <i>Holcus lanatus</i>	1 <i>Sanguisorba minor</i>	+ <i>Silene vulgaris</i>
+ <i>Poa pratensis</i>	1 <i>Scabiosa columbaria</i>	+ <i>Stachys recta</i>
	+ <i>Ajuga genevensis</i>	+ <i>Taraxacum officinale</i>
Cyperaceen, Juncaceen	+ <i>Arabis hirsuta</i>	+ <i>Teucrium chamaedrys</i>
1 <i>Carex flacca</i>	+ <i>Arenaria leptoclados</i>	+ <i>Thymus pulegioides</i>
+ <i>Carex montana</i>	+ <i>Asperula cynanchica</i>	+ <i>Tragopogon orientalis</i>
+ <i>Carex verna</i>	+ <i>Aster amellus</i>	+ <i>Veronica teucrium</i>
+ <i>Luzula campestris</i>	+ <i>Bellis perennis</i>	r <i>Rosa canina</i>
r <i>Carex ornithopoda</i>	+ <i>Buphthalmum salicifolium</i>	r <i>Seseli libanotis</i>
	+ <i>Campanula rotundifolia</i>	r <i>Veronica arvensis</i>
Liliaceen, Orchideen	+ <i>Carlina simplex</i>	
1 <i>Anacamptis pyramidalis</i>	+ <i>Centaurea scabiosa</i>	Leguminosen
1 <i>Orchis militaris</i>	+ <i>Cerastium caespitosum</i>	2 <i>Lotus corniculatus</i>
+ <i>Epipactis latifolia</i>	+ <i>Daucus carota</i>	1 <i>Anthyllis vulgaris</i>
+ <i>Himantoglossum hircinum</i>	+ <i>Dianthus carthusianorum</i>	1 <i>Hippocrepis comosa</i>
r <i>Gymnadenia conopea</i>	+ <i>Euphorbia cyparissias</i>	1 <i>Medicago lupulina</i>
r <i>Listera ovata</i>	+ <i>Euphorbia verrucosa</i>	1 <i>Onobrychis viciifolia</i> s.l.
	+ <i>Euphrasia stricta</i>	1 <i>Ononis repens</i>
Pteridophyten: keine	+ <i>Fragaria viridis</i>	1 <i>Trifolium pratense</i>
	+ <i>Galium album</i>	+ <i>Lathyrus heterophyllus</i>
Moose, Flechten, etc.	+ <i>Galium pumilum</i>	+ <i>Lathyrus pratensis</i>
2 <i>Campylium chrysophyllum</i>	+ <i>Gentiana ciliata</i>	+ <i>Medicago falcata</i>
2 <i>Homalothecium lutescens</i>	+ <i>Helianthemum ovatum</i>	+ <i>Trifolium campestre</i>
1 <i>Abietinella abietina</i>	+ <i>Hieracium pilosella</i>	+ <i>Trifolium medium</i>
+ <i>Entodon concinnus</i>	+ <i>Hypericum perforatum</i>	+ <i>Trifolium repens</i>
+ <i>Rhytidium rugosum</i>	+ <i>Inula salicina</i>	+ <i>Vicia cracca</i>
+ <i>Scleropodium purum</i>	+ <i>Leontodon hispidus</i>	+ <i>Vicia sepium</i>
sowie weitere Moose	+ <i>Linum catharticum</i>	
+ <i>Cladonia</i> cf. <i>rangiferina</i>	+ <i>Myosotis arvensis</i>	Baumkeimlinge
+ <i>Peltigera</i> cf. <i>canina</i>	+ <i>Orobanche</i> cf. <i>lutea</i>	r <i>Pinus silvestris</i>
+ <i>Nostoc</i> cf. <i>commune</i>	+ <i>Peucedanum cervaria</i>	r <i>Sorbus torminalis</i>

Tab. 3. Standortsbeschreibung und Vegetationsaufnahme der Untersuchungsfläche Emmerberg.
Description and relevé of the study site "Emmerberg".

Ort, Region: Emmerberg, Merishausen (SH)		Datum: 18.6.85
Koordinaten: 689.540 / 290.425 - Karte: 1011		Autor: R.Marti
(8°38'03" E Länge / 47°45'34" N Breite)		Meereshöhe: 670 m/M
Lage im Gelände: ebene Hochfläche (nach N und E Wald)		Exposition: (S)
Geologie: Quader- und Massenkalk des oberen Malms (Kimmeridge)		Neigung: 0 - 1 %
Boden: flachgründige Kalksteinrendzina (pH = 7 bis 7.5)		Anzahl Arten: 81 (ohne Moose)
Grösse der Untersuchungsfläche: 800 m ²		Bewirtsch.: Julischnitt (bis 1975 2x/Jahr)
Gesellschaft: <i>Dauco-Salvio-Mesobrometum</i>		Düngung: unregelmässig (Mist)
Aspekt: <i>Picris hieracioides</i> , <i>Briza media</i>		Alter: > 35 Jahre (vorher geackert)
Höhe Krautschicht Mittel: 40 cm, Max.: 120 cm		Diversität Hs=2.99 (Shannon-Weaver)
Deckung Kräuter: 95-100 %, Deckung Moose: 5-15 %		Evenness E = 0.67

Poaceen	Dicotyledonen	Dicotyledonen (Fortsetzung)
3 <i>Bromus erectus</i>	2 <i>Plantago media</i>	+ <i>Thymus pulegioides</i>
1 <i>Anthoxanthum odoratum</i>	2 <i>Salvia pratensis</i>	+ <i>Tragopogon orientalis</i>
1 <i>Arrhenatherum elatius</i>	1 <i>Achillea millefolium</i>	+ <i>Veronica arvensis</i> 1)
1 <i>Briza media</i>	1 <i>Centaurea jacea</i>	+ <i>Veronica chamaedrys</i>
1 <i>Festuca pratensis</i>	1 <i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	+ <i>Viola hirta</i>
1 <i>Helictotrichon pubescens</i>	1 <i>Galium album</i>	r <i>Anagallis arvensis</i> 2)
1 <i>Poa pratensis</i>	1 <i>Knautia arvensis</i>	r <i>Campanula patula</i>
1 <i>Trisetum flavescens</i>	1 <i>Picris hieracioides</i>	r <i>Carlina simplex</i>
+ <i>Brachypodium pinnatum</i>	1 <i>Plantago lanceolata</i>	r <i>Carum carvi</i>
+ <i>Dactylis glomerata</i>	1 <i>Rhinanthus minor</i>	r <i>Cerastium arvense</i>
+ <i>Festuca ovina</i>	1 <i>Taraxacum officinale</i>	r <i>Malva moschata</i>
+ <i>Holcus lanatus</i>	+ <i>Ajuga genevensis</i>	r <i>Papaver dubium</i> 2)
+ <i>Lolium perenne</i>	+ <i>Arabis hirsuta</i>	r <i>Valerianella spec.</i> 2)
	+ <i>Arenaria serpyllifolia</i> 1)	r <i>Veronica praecox</i> 2)
	+ <i>Bellis perennis</i>	
	+ <i>Campanula rapunculoides</i> 1)	
	+ <i>Campanula rotundifolia</i>	Leguminosen
	+ <i>Centaurea scabiosa</i>	2 <i>Trifolium pratense</i>
	+ <i>Cerastium caespitosum</i>	1 <i>Lotus corniculatus</i>
	+ <i>Daucus carota</i>	1 <i>Medicago lupulina</i>
	+ <i>Euphrasia stricta</i>	1 <i>Trifolium repens</i>
	+ <i>Hieracium pilosella</i>	+ <i>Anthyllis vulgaris</i>
	+ <i>Leontodon hispidus</i>	+ <i>Lathyrus heterophyllus</i>
	+ <i>Linum catharticum</i>	+ <i>Lathyrus pratensis</i>
	+ <i>Myosotis arvensis</i>	+ <i>Medicago falcata</i>
	+ <i>Orobancha cf. lutea</i>	+ <i>Medicago sativa</i>
	+ <i>Pimpinella saxifraga</i>	+ <i>Onobrychis viciifolia</i>
	+ <i>Potentilla heptaphylla</i>	+ <i>Ononis repens</i>
	+ <i>Primula columnae</i>	+ <i>Trifolium campestre</i>
	+ <i>Ranunculus bulbosus</i>	+ <i>Trifolium medium</i>
	+ <i>Rumex acetosa</i>	+ <i>Vicia cracca</i>
	+ <i>Sanguisorba minor</i>	+ <i>Vicia sepium</i>
	+ <i>Scabiosa columbaria</i>	r <i>Hippocrepis comosa</i>
	+ <i>Sedum acre</i>	r <i>Trifolium dubium</i>
	+ <i>Sedum sexangulare</i>	r <i>Vicia tenuifolia</i>
	+ <i>Silene vulgaris</i>	
	+ <i>Thlaspi perfoliatum</i>	

Cyperaceen, Juncaceen	
+ <i>Carex flacca</i>	
r <i>Luzula campestris</i>	

Liliaceen, Orchideen	
r <i>Orchis morio</i>	

Pteridophyten: keine	
----------------------	--

Moose, Flechten	
2 <i>Homalothecium lutescens</i>	
1 <i>Abietinella abietina</i>	
1 <i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	
+ <i>Entodon concinnus</i>	
+ <i>Scleropodium purum</i>	
sowie weitere Moose	

1) = vorwiegend in gejäteten Flächen gefunden
2) = nur in gejäteten Flächen gefunden (für die Artenzahl und Zeigerwertberechnung nicht berücksichtigt)

Deckungsgrad der Moose variierte während der Vegetationszeit stark und war auf der Gräte-Wiese mit 30-70% deutlich höher als auf der Emmerberg-Wiese mit durchschnittlich 5-20%. Die Gefässpflanzen sind nach HESS et al. (1976-80) benannt, die Moose nach FRAHM und FREY (1983). Die Untersuchungsflächen wurden je in einem bezüglich Relief und Boden homogenen Teil des Halbtrockenrasens angelegt. Eine Charakterisierung der beiden Standorte anhand der Zeigerwerte (Tab. 4) gibt eine gute Übereinstimmung mit den vorgefundenen Standortverhältnissen. Die Feuchtigkeits- und Nährstoffwerte sind gering, die Reaktions- und Lichtzahl relativ hoch entsprechend den Boden- und Klimaverhältnissen. Der kleinere Feuchtigkeitswert sowie die grössere Anzahl Wechselfeuchtezeiger im Halbtrockenrasen Gräte sind durch den unterschiedlichen Tongehalt der beiden Böden bedingt, die grössere Nährstoff- und die kleinere Reaktionszahl im Halbtrockenrasen Emmerberg durch die Bewirtschaftung (Düngung).

Beide Halbtrockenrasen haben eine ähnliche Wuchs- und Lebensformen-Zusammensetzung. Geophyten waren auf der Gräte häufiger, Ein- und Zweijährige dagegen auf dem Emmerberg (Tab. 4; siehe LANDOLT 1977). Der Einteilung nach SCHIEFER (1981) folgend, fanden sich im Halbtrockenrasen Gräte 23% Hemikryptophyten mit Halbrosetten, 19% Hemikryptophyten ohne Rosetten, je 13% Hemikryptophyten mit Rosetten, Horsthemikryptophyten und Kriech- und Rasen-Hemikryptophyten, 6% Geophyten, je 4% holzige Chamaephyten und Therophyten, sowie je 2% krautige Chamaephyten und kurzlebige Hemikryptophyten (ungewichtete Werte).

Tab. 4. Gewichtete Zeigerwerte und Lebensformenspektrum (nach LANDOLT 1977), Vegetationsaufnahmen vom 18.6.85.

Weighted indicator values and life forms (according to LANDOLT 1977), relevés 18.6.1985.

Zeigerwerte <i>indicator values</i>	Halbtrockenrasen		Wuchs- und Lebensfor- menspektrum - <i>life forms</i>	Halbtrockenrasen	
	Gräte	Emmerberg		Gräte	Emmerberg
F	2.2	2.4	Hemikryptophyten	70.3 %	71.9 %
%WF	21.0	14.0	Geophyten	9.6 %	6.2 %
R	3.5	3.3	krautige Chamaephyten	6.4 %	6.7 %
N	2.5	2.7	Therophyten	4.6 %	3.9 %
H	3.1	3.1	Zweijährige - <i>biennials</i>	6.8 %	11.2 %
D	3.9	3.9	holzige Chamaephyten	1.8 %	-
L	3.7	3.8	Nanophanerophyten	0.5 %	-
T	3.5	3.4			
K	3.2	3.2			

Mesobrometen wurden im Randen traditionell extensiv bewirtschaftet und vorwiegend gemäht, nicht beweidet. Ursprünglich waren in dieser Höhenlage v.a. *Fagus silvatica* sowie *Quercus*-Arten dominierend. Heute werden beide Wiesen einmal jährlich ab Juli gemäht. Ihre unterschiedliche Pflanzenzusammensetzung ist weniger vom Standort als von der vorangegangenen Bewirtschaftungsart abhängig.

Die Gräte-Wiese besteht seit über 100 Jahren. Wegen ihrer schlechten Erreichbarkeit wurde sie immer extensiv bewirtschaftet, spät und nur einmal im Jahr gemäht (zwischen Ende Juni und August, laut ehemaligem Bewirtschafter). Eine leichte Terrassierung auf einer kleinen Fläche der Ostseite lässt den früheren Versuch für Ackerwirtschaft erkennen. Gedüngt wurde die Wiese, aus logistischen Gründen, nie oder sehr selten mit Thomasmehl. Die Wiese steht heute unter Naturschutz.

Im Gegensatz dazu war die Emmerberg-Wiese bis ca. in die 40er Jahre Ackerfläche. Dies geht einerseits hervor aus Angaben über die Dreifelderwirtschaft im Gebiet (BRONHOFER 1956) und nach Aussagen des Besitzers, andererseits auch aus dem Bodenprofil (Skelett bis an die Oberfläche, Steine mit Kalkflaum auf der Oberseite infolge Pflügen). Ganz allgemein verrät auch die Lage, dorffern aber gut erreichbar, auf ausgedehnter Hochfläche sowie der Name Emmer die Acker Vergangenheit. Die Emmerberg-Wiese dürfte aber wenigstens 40 Jahre alt zu sein. Sie wurde unregelmässig mit Thomasmehl (PK-Dünger) und etwas Mist gedüngt. Seit gut 10 Jahren wird sie nur noch einmal gemäht ab Juli. Je nach Vegetationsentwicklung und Bedarf fanden früher ein bis zwei Schnitte pro Jahr statt, der erste frühestens im Juni.

Die einst ausgedehnten Magerwiesen des Randens sind heute auf meist steilere Randflächen des Kulturlandes zurückgedrängt oder in Naturschutzgebieten erhalten. Die starke Mechanisierung brachte ab den 70er-Jahren eine Mobilität, die auch entlegenste Gebiete der stärkeren Nutzung zuführte. Ausgedehnte Gebiete der Randenhochflächen werden heute geackert, Wiesen gedüngt. So gelangen die einst typischen, blumenreichen Halbtrockenwiesen in die zusehends enger werdende Zone zwischen intensiver Nutzung im Kulturland und fehlender Nutzung bei Brachlegung.

2.2. WITTERUNG WÄHREND DER UNTERSUCHUNGSPERIODE

Um einen Überblick über die Witterung während der Versuchsperiode zu er-

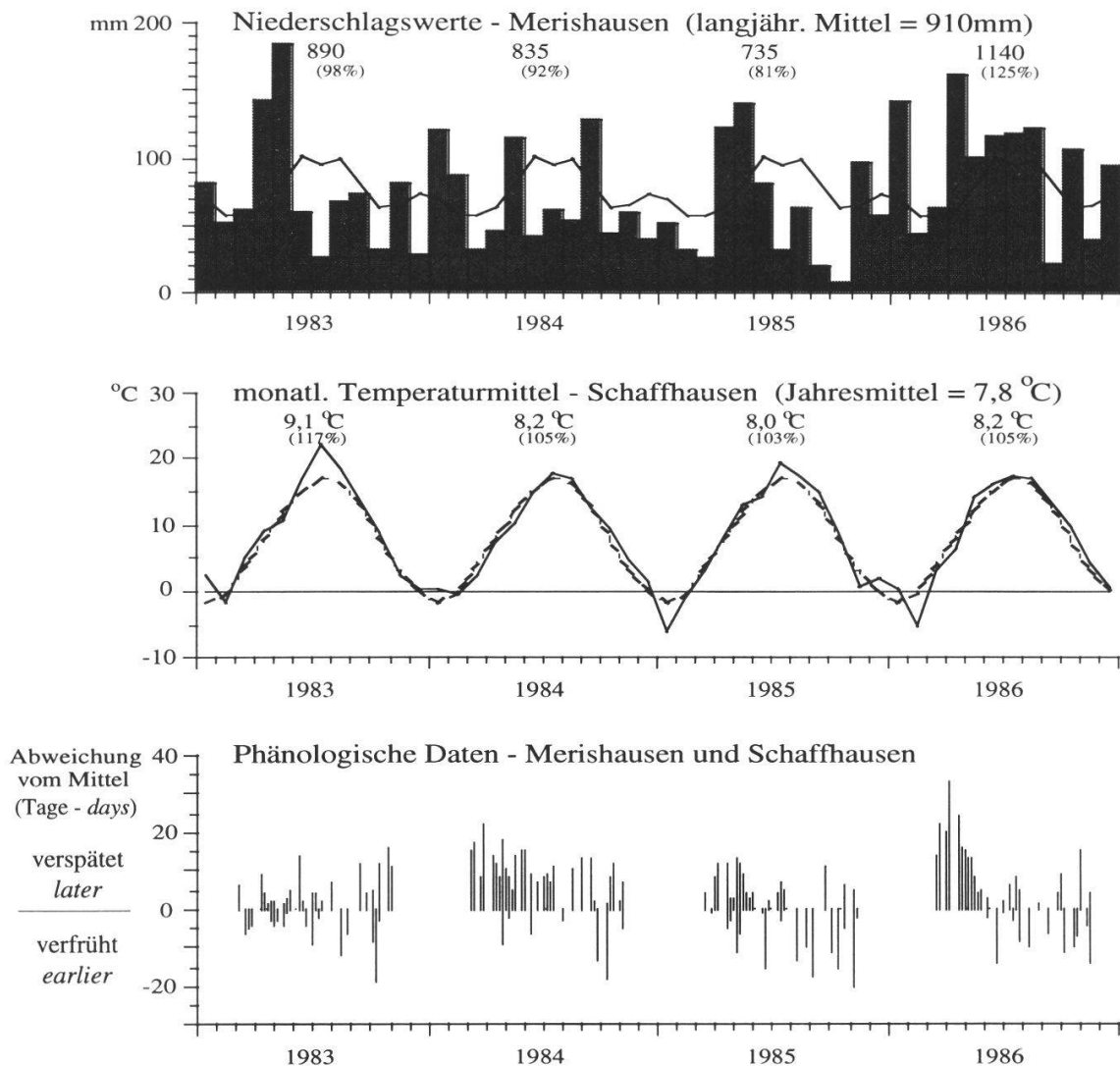


Fig. 2. Klima- und phänologische Daten für die Jahre 1983-1986 mit langjährigen Mittelwerten (Schweizerische Meteorologische Anstalt).
Climatic and phenological data of the years 1983-1986 and longterm mean values. Graphs: precipitation, temperature, phenological data (Swiss Meteorological Institute).

halten, sind in Fig. 2 die monatlichen Werte für Niederschlag, Temperatur sowie die phänologischen Daten der Messstationen Merishausen und Schaffhausen aufgeführt. Die Messstation Merishausen liegt weniger als 0,5 resp. 1,5 km westlich der beiden Untersuchungsgebiete auf 572 m/M, die Station Schaffhausen ca. 8 km südlich auf 437 m/M. Die phänologischen Daten sind sehr aufschlussreich, da momentane und vorangegangene Witterungseinflüsse anhand der Entwicklung der Pflanzen integrativ zum Ausdruck kommen.

Das Jahr 1983 war geprägt durch einen sehr niederschlagsreichen Frühling

(April und Mai) gefolgt von einem sehr trockenen Sommer und mässig trockenen Herbst. Der Juli zählte zu den trockensten der letzten 80 Jahre. Mitte Oktober bis Ende November folgte nochmals eine Trockenperiode. Dementsprechend war auch der Temperaturverlauf. Nach einem Wärmedefizit im Mai blieben die Werte meist über dem Durchschnitt. Im Juli herrschte eine eigentliche Hitzeperiode. Ein Vergleich mit den phänologischen Daten zeigt, dass die Defizite im nassen Frühjahr und die Überschüsse im trocken heißen Sommer vorerst in der Entwicklung der Pflanzenwelt nicht zum Ausdruck kamen. Abweichungen vom langjährigen Mittelwert nach oben oder unten halten sich die Waage. Der folgende Winter war relativ mild und feucht.

Die Niederschläge blieben 1984 unter dem Mittel. Vor allem die erste Hälfte des Frühlings und der ganze Sommer waren zu trocken. Die Temperaturen brachten im Frühjahr ein Defizit, die letzten 3 Monate im Jahr waren dafür sehr mild. Das trockene Jahr 1983 und der kühle Jahresanfang 1984 zeigten sich eindrücklich in einer späten Entwicklung der Vegetation, die sich erst in der 2. Jahreshälfte ausglich. Ein kalter, trockener Winter folgte.

1985 war ein ausgesprochen trockenes Jahr. Ausser den Überschüssen im April und Mai waren bis zum November alle Monate niederschlagsarm. Auf einen sehr trockenen Juli folgte im September eine Trockenperiode, die bis Ende Oktober andauerte. Die Temperaturen waren im Juni zu kalt, im Juli bis September dafür sehr warm. Nach eher verzögertem Start in der Entwicklung der Vegetation waren dann die Erntezeitpunkte vorverschoben. Ein kalter, eher niederschlagsreicher Winter folgte.

Nach anfänglich mildem Januar herrschte von Februar bis April 1986 ein starkes Temperaturdefizit. Der Mai war eher zu warm. Die Niederschlagsmengen waren fast das ganze Jahr überdurchschnittlich hoch. Der kalte Winter und Frühlingsanfang hatten eine starke Verzögerung in der Entwicklung der Vegetation zur Folge, danach gestaltete sich das Jahr phänologisch relativ ausgeglichen.

2.3. BEGRIFFSERLÄUTERUNGEN

2.3.1. Was heisst selten?

Seltenheit einer Pflanze kann bedeuten: kleine geographische Verbreitung, kleine Populationsdichte oder nur in speziellen Habitaten zu finden. Der Begriff "selten" wird individuell sehr unterschiedlich aufgefasst und interpretiert. Daher ist es sinnvoll, den Begriff klarer zu umschreiben. In der vorliegenden Arbeit wird

unter "selten" die geringe Frequenz sichtbarer Einheiten im Bestand verstanden.

Was sind seltene Pflanzenarten? - Eine kurze Literaturübersicht: Jede Rote Liste führt neben ausgestorbenen (besser: ausgerotteten, siehe GIGON 1983) und gefährdeten auch seltene Pflanzenarten. Dabei fällt das relativ heterogene Konglomerat an Arten auf, das in dieser Kategorie zusammengefasst wird. Die standardisierte IUCN-Klassifikation für seltene Arten lautet: "Taxa mit kleiner Weltpopulation, die gegenwärtig nicht direkt aber potentiell gefährdet sind. Sie sind normalerweise auf beschränkte geographische Areale oder Habitate lokalisiert oder dünn zerstreut über einen ausgedehnten Bereich" (siehe LUCAS und WALTERS 1976).

In "Seven forms of rarity" beschrieb RABINOWITZ (1981), aufbauend auf DRURY (1974), drei Kriterien die sowohl einzeln oder in Kombination für die Seltenheit einer Pflanzenart ausschlaggebend sind: Habitatsanspruch, geographische Verbreitung und Populationsgrösse. Sie untersuchte für die Britische Flora, wie häufig die verschiedenen Formen von Seltenheit sind. In absteigender Wichtigkeit waren dies:

1. lokal häufige Arten mit beschränktem Bereich an besiedelten Habitaten.
2. Arten mit kleiner geographischer Verbreitung (Endemiten).
3. weit verbreitete Arten mit chronisch kleinen Populationsgrössen.

Sind ein, zwei oder alle drei Kriterien erfüllt, ergibt dies diese sieben Formen von Seltenheit. BEGON et al. (1991) haben diese Klassifizierungsform aufgegriffen und verfeinert.

HARPER (1981) fasste Seltenheit kurz als Phänomen der Zeit und des Raumes zusammen. Nicht nur die momentane Grösse und Häufigkeit des bewohnten Habitates einer Art seien zu berücksichtigen, sondern auch mögliche Unterschiede ihres Auftretens über längere Zeit. Eine gute Übersicht zu Seltenheit und deren Determinierung gibt FIEDLER (1986).

Warum sind seltene Arten selten? HARPER (1981) wies auf ökologische Faktoren, endo- und exogene Ursachen hin, sowie auf den Einfluss des betrachteten Zeitraumes. STEBBINS (1980) fasste bestehende Theorien bezüglich Ursache von Seltenheit zusammen und gliederte diese in drei Haupttypen:

1. historisches Alter (reliktische oder junge Arten)
2. kleine genetische Variabilität (eingeschränkte Anpassungsfähigkeit bei ändernden Umweltbedingungen)
3. ökologische Faktoren (limitierende abiotische und biotische Standortsfaktoren)

Er formulierte die "gene pool-niche interaction theory", in der er das Konkurrenzvermögen einer Art als Ausdruck und Resultante des genetischen Materials auffasste und dessen Variationsmöglichkeit in Zusammenhang mit den vorhandenen Standortsbedingungen brachte. Seltenheit kann also auch als populationsbiologisches Problem betrachtet werden (DAVY und JEFFERIES 1981). Allerdings darf von "selten" weder auf eine kleine genetische Variabilität noch auf Konkurrenzschwäche geschlossen werden (RABINOWITZ 1981).

HARPER (1977) vermutete als wichtigsten Faktor der Populationsregulation die Interferenz zwischen den Arten. Pflanzen müssten, bedingt durch das limitierte Ressourcenangebot, Kompromisse eingehen. DAVY und JEFFERIES (1981) formulierten: "Das Total solcher Kompromisse in einer Population repräsentiert eine zugewiesene Strategie für evolutive Fitness in ihrer speziellen Umwelt". Pflanzenarten wählen die Strategie der Seltenheit nicht, sie wird ihnen von der Gesamtheit aufgezwungen.

Ein Aspekt, der bis anhin nicht berücksichtigt wurde, betrifft die Lebenserwartung von Individuen. Wenige langlebige Individuen einer Art können eine grosse Population vortäuschen, da mehrere Generationen gleichzeitig als adulte Pflanzen in der Vegetation vertreten und damit sichtbar sind. Dies im Gegensatz zu Arten mit kurzlebigen, ev. nur sporadisch auftretenden Individuen. Zusätzlich wird bei Pflanzen der Samenvorrat im Boden ignoriert, da er nicht sichtbar ist. Diese "dormant seeds" wären aber durchaus der Population einer Art zuzurechnen. DRURY (1974) fragte: "Ist Grösse und Anzahl das beste Mass für den biologischen Erfolg?". Der subjektive Blickwinkel des Betrachters spielt also eine entscheidende Rolle in der Beurteilung von Seltenheit.

Seltenheit sagt nichts über die Überlebenskraft oder die Überlebenschance einer Pflanzenart aus. Es ist die grossteils subjektive Bewertung der geringen Frequenz sichtbarer Einheiten, d.h. geringer sichtbarer Populationsgrösse oder -dichte (siehe DAVY und JEFFERIES 1981, GREIG-SMITH 1964). Art und Ursache der Seltenheit müssen für jede Pflanzenart einzeln umschrieben werden. Der deutsche Begriff "selten" findet im englischen Sprachgebrauch zwei Entsprechungen: "rare" für selten in mehr naturschützerischem Sinn und "sparse" im mehr pflanzenökologischen Sinne von spärlicher Dichte im Bestand.

2.3.2. Individuum, Spross, Konkurrenzstärke, Regenerationsnische

Individuum (lat. individuus = unteilbar): bezeichnet aus pflanzenökologischer Sicht eine räumlich und zeitlich eigenständige, physiologisch unabhängige Einheit. Die aus sexueller Reproduktion hervorgegangene Pflanze ist ein Indivi-

duum; jeder Same oder Keimling ist ein Individuum (URBANSKA 1992).

Bei Pflanzen mit vegetativer Vermehrung ist die Abgrenzung hingegen oft schwierig. So bildet die Rosettenpflanze *Hieracium pilosella* im Halbtrockenrasen über oberirdische Ausläufer ein bis mehrere Ableger, die vorerst noch von der Mutterpflanze versorgt werden. Diese neuen Rosetten treiben Wurzeln, etablieren sich und wachsen zuletzt getrennt von der Mutterpflanze. Der Übergang zu eigenständigen Individuen erfolgt fließend. Diese Individuen besitzen das genetisch gleiche Material. In einem Grashorst ist jeder einzelne Spross für sich überlebensfähig. Im Horst zusammengeschlossen bilden diese Sprosse eine Art Überindividuum von höherem Organisationsgrad. Der Begriff Individuum wird für den ganzen Horst verwendet, solange eine enge Verbindung unter den Sprossen besteht. Beim Vergleich zwischen Individuen verschiedener Arten muss die Eigenheit der individuellen Organisationsformen berücksichtigt werden. Eine gute Literaturübersicht zur Definition eines Individuums gab WHITE (1979).

Die Gesamtheit aller Individuen einer Art, die einen bestimmten Lebensraum zusammen besiedeln, bilden deren Population. Meist sind dabei die sichtbaren Individuen eines Taxons gemeint. Nicht unwesentlich ist aber der lebende Samenvorrat im Boden als Teil der Population (RABOTNOV 1978: Coenopopulation). Die Populationsstruktur wird geprägt von der Grösse, Dichte, Verteilung, Altersstruktur (Samen, Keimling, nicht reproduzierende Pflanze, reproduzierende Pflanze), Wachstumsrate, Natalität und Mortalität (Turnover) der Individuen (siehe URBANSKA 1992).

In Halbtrockenrasen vermehren sich viele Pflanzen vegetativ, d.h. sie sind klonbildend. Wird zwischen Individuen mit gleichem oder verschiedenem Genmaterial unterschieden, werden die Begriffe Genet und Ramet verwendet (HARPER und WHITE 1974, HARPER 1978). Genet umschreibt einen individuellen Genotyp einer Pflanzenart, d.h. die Gesamtheit der Individuen mit genetisch gleichem Material. Der Genet kann durch eine Einzelpflanze repräsentiert werden, die aus sexueller Reproduktion entstand oder durch den aus asexueller Reproduktion hervorgegangenen Pflanzenklon (beispielsweise Ableger bei *Hieracium pilosella* oder ein Horst von *Bromus erectus*) oder durch eine agamosperme Kolonie von *Taraxacum officinale* Pflanzen. Ein Genet geht immer aus sexueller Reproduktion hervor.

Der Ramet ist der klonale Teil eines Genets, ist also aus asexueller Reproduktion hervorgegangen. HARPER (1977) bezeichnet den Ramet auch als Modul des klonalen Wachstums. Ein Ramet ist beispielsweise bei Gräsern der Einzelspross eines Horstes oder bei Kräutern die aus einem Ableger entstandene Pflanze (unabhängig davon, ob die Verbindung zur Mutterpflanze abgebrochen ist oder nicht)

oder das Einzelindividuum einer agamospermen Pflanze.

Im Feld ist die Zuordnung des einzelnen Ramets zum Genet oft schwierig, z.B. bei Arten mit unterirdischen Ausläufern (Bsp. *Carex flacca*) oder bei Arten, deren Klonteile den Kontakt untereinander verlieren und sich nicht anhand spezieller Merkmale wie beispielsweise "leaf markets" bei *Trifolium repens* (siehe CAHN und HARPER 1976) erkennen lassen.

Spross: bezeichnet einen einzelnen Pflanzentrieb des oberirdischen Pflanzen-individuums. Ein Grashorst ist z.B. ein durch Auswachsen der untersten Achselknospen entstandener Sprossbüschel eines Individuums. Die Triebe stehen dicht nebeneinander und mehr oder weniger senkrecht. Sprosse können bei Pflanzen vegetativ oder sexuell entstehen. Ein Pflanzenindividuum kann ein bis viele Sprosse umfassen. Individuen und Sprosse sind rein morphologische Abgrenzungen.

Konkurrenzstärke: Konkurrenz wurde in der vorliegenden Arbeit im weitesten Sinn als Wettbewerb zwischen Pflanzenindividuen um Nährstoffe, Raum und andere ökologische Erfordernisse interpretiert, wobei mindestens die Fitness eines Partners vermindert ist (SCHAEFER und TISCHLER 1983, CRAWLEY 1986). Als konkurrenzstark wurden Arten definiert, die langfristig im Bestand dominieren. Dies wird von anderen Autoren unterschiedlich gehandhabt. Bei GRIME (1979) sind Arten konkurrenzstark die sich durch eine schnelle Nährstoffaufnahme auszeichnen (Competitors), nicht aber Arten, die Nährstoffe langfristig akkumulieren und im Bestand durchaus dominieren können (Stresstolerators). Für TILMAN (1986) sind konkurrenzstarke Arten dagegen solche, die im Boden am meisten limitierende Nährstoffe besetzen können. Für eine weitere Diskussion siehe Kap. 5.1.1.

Regenerationsnische: Unter Regeneration wird allgemein die Fähigkeit verstanden, verlorengegangene Organe oder Organteile zu ersetzen. In der vorliegenden Arbeit wurde Regeneration vor allem für den Ersatz ganzer Individuen verwendet, wie dies GRUBB (1977) für die Regenerationsnische tat. Die Nische ist eine multidimensionale Beschreibung der Ressourcenbedürfnisse, der Habitatansprüche und der Umwelt-/Umgebungstoleranzen einer Art (HUTCHINSON 1957, HARPER 1977).

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> (Knautgras)
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 eurasiatischen 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).

<i>Bromus erectus</i> 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 Trockenwiesengesellschaften (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)	<i>Dactylis glomerata</i> 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
<i>Salvia pratensis</i> L., (Lamiaceae): - Wuchs: ausdauernd, 30-60 cm hoch, grundständig rosettenartige Blätter, keine bis schwache lat. Ausbreitung, kurzes Rhizom, dicke Pfahlwurzel, Tiefwurzler $\geq 100\text{cm}$ - 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	<i>Centaurea jacea</i> 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
<i>Scabiosa columbaria</i> 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.	<i>Chrysanthemum leucanthemum</i> 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*)

<i>Primula columnae</i> Ten., (Primulaceae), Synonym <i>P. veris</i> ssp. <i>suaveolens</i>: - Wuchs: ausdauernd, 10-30 cm hoch, Rosette, keine (schwache) laterale Ausbreitung, mit $\pm$ 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	<i>Anthyllis vulgaris</i> (Koch) Kerner, (Fabaceae), aus Artengruppe <i>A. vulneraria</i>: - 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-LEBENSZEIT

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 arttypische 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 $0,25\text{m}^2$ 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 Trockengewicht 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 ($0,125\text{m}^2$).

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 Probenahme-fläche 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 (Ramets) auf. Die leicht bogig aufsteigenden Einzelsprosse geben die Wachstumsrichtung des Individuums an. Damit liessen 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 ermöglichten ein Abschätzen der Halbwerts-Lebenszeit und des Populations-Turnovers. Zur Berechnung diente die Formel (nach BISHOP et al. 1978):

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

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 Folienzylinders 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 Hönggerberg
	Anzahl Versuchspflanzen <i>treatment</i>	Anzahl Referenzpflanzen <i>control</i>	Anzahl Versuchspflanzen <i>treatment</i>	Anzahl Referenzpflanzen <i>control</i>	Anzahl Versuchspflanzen <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

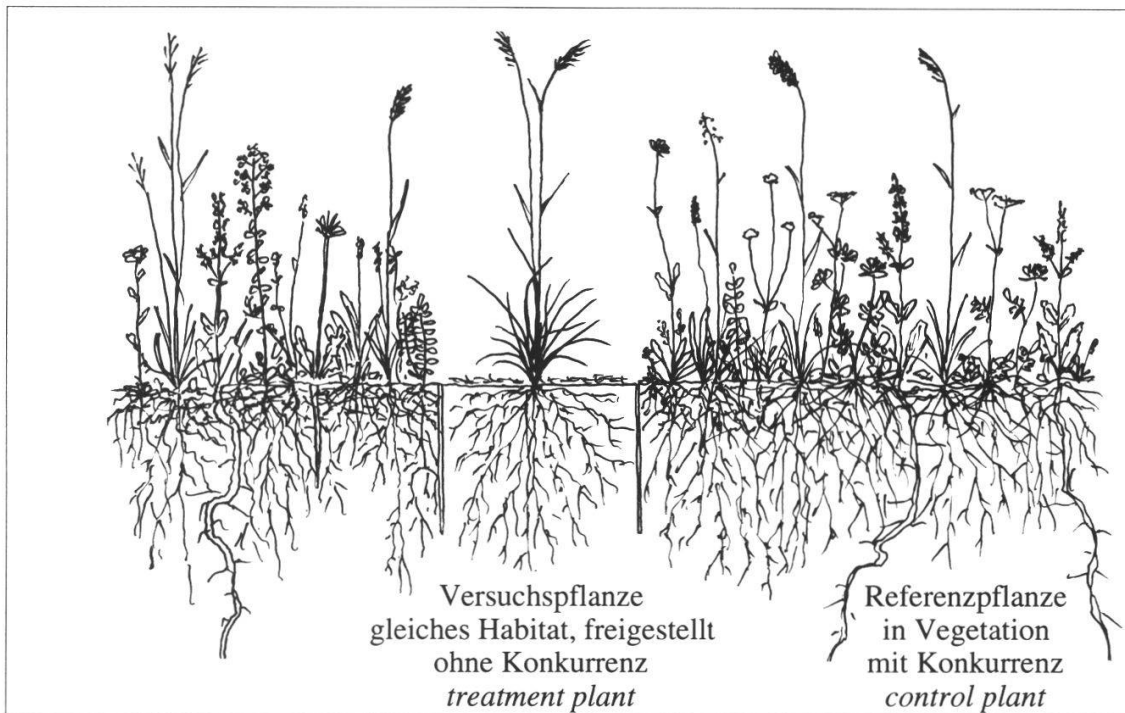


Fig. 3. Wurzelkonkurrenzschluss mittels Polyäthylenfolie im Halbtrockenrasen an etablierten, adulten Individuen.

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 setzten 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 Polyäthylenfolienzylinder 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 Schönetertagen. 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 Höggerberg 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 Höggerberg 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°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 - <i>characteristic</i>	gemessen - <i>measured</i>
räumlich - <i>spatial</i> :	- beanspruchte Spross-Bodenoberfläche - <i>shoot area</i>
vegetativ - <i>vegetative</i> :	- Anzahl Sprosse (klonales Wachstum) - <i>no. of shoots</i> - Anzahl Blätter (nur bei <i>Primula columnae</i>) - <i>no. of leaves</i>
generativ - <i>generative</i> :	- Anzahl Blütenstengel - <i>no. of stalks</i> - Anzahl Rispen, Blüten oder Blütenköpfe (bestäubungsbiologische Einheiten) - <i>no. of inflorescences</i> - Rispenlänge oder Blütengrösse - <i>size of inflorescences</i> - Samenproduktion pro Individuum (extrapoliert) - <i>seed prod.</i>
morphologisch: - <i>morphological</i>	- Blattlänge 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 - <i>phenolog.</i> :	- Blühstadium (qualitativ) - <i>stage of flowering</i>
total - <i>general</i> :	- oberirdische Phytomasse - <i>above ground phytomass</i>
begleitend: - <i>accompanying</i>	- 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_0 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 1 cm in the time $t_0 - t_1$.*

	Grashorst A individual A	Grashorst B individual B	Verhältnis A : B ratio A : B
Horstradius (t_0) - radius t_0	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_0) - area t_0	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 Tests: 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 verschieden 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 Konkurrenzeinflüsse ableiten. Die Werte liessen sich aber nur beschränkt mit denen von andern Arten vergleichen. Die Relativwerte ermöglichten 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.

4. ERGEBNISSE

4.1. AKTUELLE KONKURRENZVERHÄLTNISSE DER UNTERSUCHTEN PFLANZENARTEN

4.1.1. Vegetationsstruktur und Gesamtphytomasse

Die vertikale Vegetationsstruktur der Standorte Gräte und Emmerberg zeigte eine Schichtung, wie sie für Halbtrockenrasen typisch ist (vergl. FLIERVOET 1984). Die oberirdische Phytomasse im Vegetationsmaximum anfangs Juli nahm von unten nach oben kontinuierlich und rasch ab (Fig. 4). 50% des Trockengewichtes befanden sich zwischen 0 und 10 cm, bei einer Bestandeshöhe von 110-120 cm. Daraus lässt sich erkennen, dass auch im Vegetationshöhepunkt ausreichend Sonnenlicht bis in die untersten Schichten und auf den Boden vordringen konnte. Der Streuanteil war auf der Gräte mehr als doppelt so gross wie auf dem Emmerberg, der Moosanteil betrug das Fünffache. Diese isolierende Schicht milderte einerseits die extremen Tages- und Jahrestemperaturschwankungen und schützte den Boden auch gut vor Austrocknung durch Wind und Einstrahlung. Davon profitierten nicht nur adulte Pflanzen sondern auch Keimlinge für ihre Etablierung (RYSER 1990, CERLETTI 1988).

Der Anteil grasartiger Pflanzen war, bezogen auf die oberirdische Phytomasse

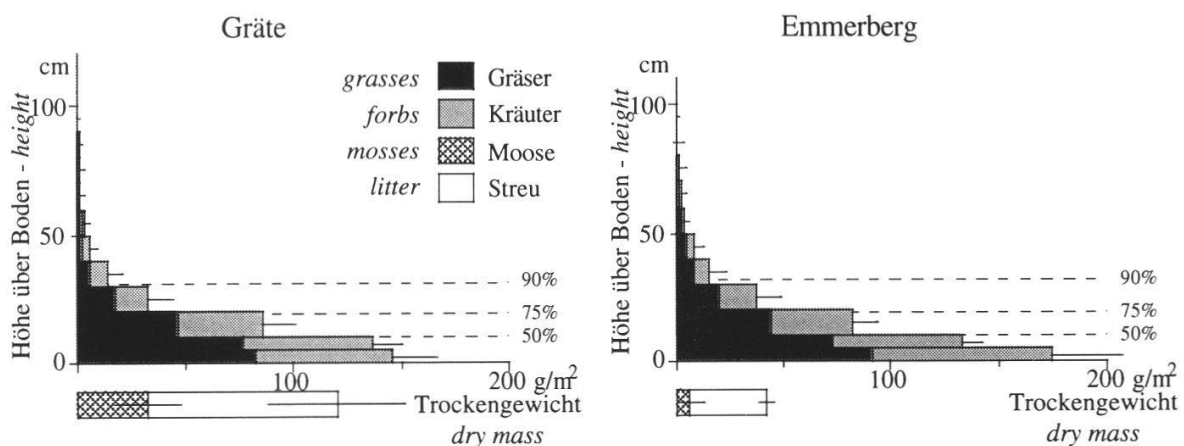


Fig. 4. Vertikale Schichtstruktur der Halbtrockenrasen Gräte und Emmerberg (Juli 1985) mit Standardabweichung pro Schichthöhe. Moos- und Streuanteil separat gemessen.
Structure of vertical layers of the limestone grasslands at the sites "Gräte" and "Emmerberg" (July 1985) with standard deviation of each layer. Mosses and litter measured separately.

(ohne Moose und ohne Streu), bei beiden Halbtrockenrasen mit gut 55% praktisch gleich gross (Tab. 10). Einjährige Pflanzen waren an beiden Standorten schwach vertreten. Die stickstofffixierenden Leguminosen besaßen vor allem auf der Gräte einen markanten Anteil von beinahe 20%.

Die Wurzelmasse nahm im Boden nach unten stark ab (Tab. 10). Die obersten 5 cm dürften mehr als zwei Drittel aller Wurzeln enthalten (auf dem Emmerberg steht nach 10 bis 15 cm der Kalkstein an). Im Halbtrockenrasen Gräte war die unterirdische Phytomasse etwa doppelt so gross wie im Halbtrockenrasen Emmerberg. Dies ist von Bedeutung, da in solchen Halbtrockenrasen normalerweise die meisten Nährstoffe in der Phytomasse gebunden sind. Auf dem flachgründigen Standort Emmerberg wird schwach gedüngt (früher Thomasmehl, heute Mist), womit Nährstoffe kurzfristig besser verfügbar waren. Dies widerspiegelte sich auch in den Zeigerwerten (Kap. 2.1). Der jährliche Schnitt verursachte daher im Halbtrockenrasen Emmerberg eine grössere Dynamik im Nährstoffhaushalt als im Halbtrockenrasen Gräte.

Tab. 10. Phytomasseverteilung (Trockengewicht mit Standardabweichung, Juli 1985) in den beiden Halbtrockenrasen Gräte und Emmerberg. n.b. = nicht bestimmt.
Structure of the phytomass (dry mass with standard deviation, July 1985) in the limestone grasslands at the sites "Gräte" and "Emmerberg". n.b. = not determined.

oberirdische Phytomasse <i>above ground phytomass</i>	Gräte g/m ²	Emmerberg g/m ²	Gräte % %		Emmerberg % %	
Phytomasse total - <i>total</i>	409.1	347.9	100		100	
Streu - <i>litter</i>	87.3 ± 31.4	34.8 ± 3.4	21.3		10.0	
Moose - <i>mosses</i>	32.4 ± 14.9	6.6 ± 6.2	7.9		1.9	
Gräser + Kräuter - (<i>g + f</i>)	289.5 ± 35.9	306.4 ± 52.0	100	70.8	100	88.1
Gräser - <i>grasses</i> (<i>g</i>)	161.3 ± 43.8	169.2 ± 61.4	55.8		55.2	
Kräuter - <i>forbs</i> (<i>f</i>)	128.1 ± 47.9	137.2 ± 50.4	44.2		44.8	
- Leguminosen - <i>legum.</i>	49.2 ± 16.2	39.4 ± 11.8	18.6		12.8	
- Annuelle + Bienne	4.2 ± 3.9	8.3 ± 6.8	1.4		2.7	
unterirdische Phytomasse <i>below ground phytomass</i>						
Wurzeln total - <i>roots</i>	≥ 1259 ± 294	≥ 638 ± 243	100		100	
0-5cm Tiefe - <i>depth</i>	921 ± 256	473 ± 143	73.2		74.1	
5-10cm Tiefe - <i>depth</i>	176 ± 79	165 ± 100	14.0		25.9	
10-15cm Tiefe - <i>depth</i>	122 ± 59	n.b.	9.7		n.b.	
15-20cm Tiefe - <i>depth</i>	40		3.2			
Wurzel-/Sprossverhältnis <i>root/shoot ratio</i>	3 : 1	2 : 1				

Tab. 11. Oberirdische Phytomasse der Einzelarten für die Standorte Gräte und Emmerberg im Juli 1985 (in Klammern: Anteil nur an Gras- respektive Krautphytomasse).
Proportion of above ground phytomass of each species at the sites "Gräte" and "Emmerberg", July 1985 (compared only the total of all grasses and forbs respectively in brackets).

Standort -site:	Gräte	Emmerberg	Gräte	Verhältnis	Emmerberg
Art:	g/m ²	g/m ²	%	ratio	%
<i>Bromus erectus</i>	116.7	124.6	40.3 (72.4)	1 : 1	40.7 (73.6)
<i>Dactylis glomerata</i>	4.5	18.2	1.6 (2.8)	1 : 3.7	5.9 (10.7)
<i>Salvia pratensis</i>	11.6	23.4	4.0 (9.0)	1 : 1.9	7.6 (17.1)
<i>Centaurea jacea</i>	11.0	16.8	3.8 (8.6)	1 : 1.4	5.5 (12.3)
<i>Scabiosa columbaria</i>	6.7		2.3 (5.3)		
<i>Chrysanthemum leucanth.</i>	4.8		1.7 (3.8)		
<i>Primula columnae</i>	3.0		1.0 (2.3)		
<i>Anthyllis vulgaris</i>	4.6		1.6 (3.6)		

Ein Vergleich von unterirdischer und oberirdischer Phytomasse während der Hauptvegetationszeit ergab für den Halbtrockenrasen Gräte ein Verhältnis von mindestens 3 : 1, für den Standort Emmerberg ein solches von 2 : 1. Die Angaben für die Wurzelmasse sind als Minimalwerte zu verstehen, da die Feinstwurzeln methodisch praktisch nicht erfassbar waren. Das Verhältnis dürfte also eher noch stärker zugunsten der Wurzeln ausfallen. Die oberirdische Vegetationsstruktur und die grosse Wurzelphytomasse liessen deutlich erkennen, dass Konkurrenz v.a. im Wurzelbereich stattfand!

Die oberirdische Phytomasse der Einzelarten dokumentiert die Dominanz von *Bromus erectus* in beiden Halbtrockenrasen (Tab. 11). Von den anderen Arten erreichten im Halbtrockenrasen Gräte nur noch *Salvia pratensis* und *Centaurea jacea* nennenswerte Trockengewichtsanteile.

4.1.2. Abundanz und Verteilung der untersuchten Arten

Um den Stellenwert der untersuchten Pflanzenarten im Konkurrenzgefüge des Halbtrockenrasens zu umschreiben, wurde ihre Häufigkeit und Verteilung untersucht (Tab. 12). Auf der Gräte liessen sich 3 Gruppen erkennen. *Dactylis glomerata*, *Salvia pratensis*, *Chrysanthemum leucanthemum* und v.a. *Bromus erectus* kamen im Halbtrockenrasen Gräte in mehr als 80 der 100 Teilflächen vor. Diese Arten hatten eine regelmässige Verbreitung im Halbtrockenrasen. *Anthyllis vulgaris*, *Primula columnae* und *Scabiosa columbaria* waren in beinahe jeder

zweiten Teilfläche zu finden, *Centaurea jacea* dagegen nur etwa in jeder vierten. Auf der Fläche Emmerberg waren *Bromus erectus* und *Salvia pratensis* in praktisch allen Teilflächen präsent, *Dactylis glomerata* in drei von vier Teilflächen, *Centaurea jacea* nur in zwei von fünf Teilflächen. Einen namhaften Deckungsgrad erreichten an beiden Standorten nur *Salvia pratensis* und *Bromus erectus*. Die anderen Arten erreichten höchstens 2% Deckung. Der Artwert widerspiegelt den optischen Eindruck. Nur *Bromus erectus* und *Salvia pratensis* erreichten namhafte Werte.

Im Halbtrockenrasen Emmerberg hatten *Bromus erectus* und *Dactylis glomerata* weniger aber grössere Individuen als im Halbtrockenrasen Gräte, *Salvia pratensis* und *Centaurea jacea* hatten sowohl mehr als auch grössere Individuen (zu Individuum: siehe Kap. 2.3.2). *Bromus erectus* hatte in beiden Halb-

Tab. 12. Abundanz und Verteilung der untersuchten Pflanzenarten in den Halbtrockenrasen Gräte und Emmerberg im Juni 1985. Aufnahmen in je 100 Teilflächen à 0.25 m². In Klammern: Standardabweichung absolut oder relativ.

Abundance and distribution of the studied plant species in the limestone grasslands at the sites "Gräte" and "Emmerberg", June 1985. Relevés of 100 plots, 0.25 m² each. Absolute or relative standard deviation in brackets.

Gräte	Frequenz (f) [%] frequency	mittlere Deckung (d) [%] coverage	Artwert (f*d/100) species value	Anzahl Individuen pro m ² inkl. Jungpflanzen no. of individuals per m ² incl. juvenile plants	mittlere Fläche pro Ind. [cm ²] - average area per ind.	Frequenz blühender Ind. (in % von f) - frequency of flowering inds.
<i>Bromus erectus</i>	100	26 (±6)	25.5	24.8 (±4.1 / ±17%)	103	100
<i>Salvia pratensis</i>	87	12 (±8)	10.4	13.2 (±7.6 / ±58%)	91	47
<i>Chrysanth. leuc.</i>	89	< 2 (±1)	1.7	15.6 (±9.0 / ±58%)	12	57
<i>Scabiosa columb.</i>	53	< 2 (±2)	1.0	7.3 (±9.0 / ±123%)	25	59
<i>Dactylis glomer.</i>	81	1 (±1)	0.8	8.7 (±5.4 / ±62%)	11	24
<i>Primula colum.</i>	47	> 1 (±2)	0.7	5.4 (±6.3 / ±117%)	26	50
<i>Anthyllis vulgaris</i>	40	> 1 (±2)	0.5	4.8 (±7.4 / ±154%)	25	30
<i>Centaurea jacea</i>	28	< 1 (±1)	0.2	2.5 (±3.8 / ±152%)	28	71
Emmerberg						
<i>Bromus erectus</i>	100	30 (±8)	30.4	21.1 (±4.4 / ±21%)	144	100
<i>Salvia pratensis</i>	93	21 (±10)	19.6	16.0 (±7.3 / ±46%)	133	56
<i>Dactylis glomer.</i>	77	< 2 (±1)	1.4	8.0 (±3.3 / ±41%)	23	32
<i>Centaurea jacea</i>	39	> 2 (±3)	0.9	3.6 (±4.8 / ±133%)	67	83

trockenrasen die grösste Individuendichte und eine sehr regelmässige Verteilung. Dagegen wiesen auf der Gräte *Primula columnae*, *Scabiosa columbaria*, *Centaurea jacea* sowie *Anthyllis vulgaris* und auf dem Emmerberg v.a. *Centaurea jacea* eine unregelmässige und fleckenförmige Verteilung im Halbtrockenrasen auf, was an der teilweise enormen Standardabweichung der Individuendichte pro Quadratmeter ersichtlich ist (Tab. 12).

Dass *Bromus erectus* an beiden Standorten die absolut dominierende Art war, kam auch anhand der blühenden Individuen zum Ausdruck. In jeder der jeweils 100 Teilflächen gab es blühende Exemplare. *Dactylis glomerata* entwickelte sich unter dem erhöhten Konkurrenzdruck in der Grätevegetation v.a. vegetativ. *Salvia pratensis* setzte als langlebige Art stark auf vegetatives Wachstum und damit auf gute Etablierung ihrer Individuen. *Centaurea jacea* dagegen, mit deutlich kleinerem Artwert, zeichnete sich durch hohe Blühfrequenz aus. Bei den weiteren untersuchten Arten auf der Gräte zeigten *Scabiosa columbaria*, *Chrysanthemum leucanthemum* und *Primula columnae* in 50-60% der besetzten Teilflächen blühende Individuen, *Anthyllis vulgaris* dagegen nur in 30%. Bei *Anthyllis vulgaris* dürfte sich der relativ grosse Turnover ausgewirkt haben (Kap. 4.1.3), da häufig noch nicht blühende Jungpflanzen in den Teilflächen vertreten waren. Bei konkurrenzbefreiten Individuen war somit unterschiedliche vegetative wie generative Entwicklung zu erwarten.

4.1.3. Halbwerts-Lebenszeit der untersuchten Pflanzenarten

Einige Vorbehalte aufgrund der relativ kurzen Beobachtungszeit von vier Jahren zur Berechnung der Halbwerts-Lebenszeit sind in Kap. 3.2.3 festgehalten. Die berechneten Halbwerts-Lebenszeiten zeigen, dass mehrjährige Pflanzen im Bestand, d.h. unter natürlichen Konkurrenzbedingungen, ganz unterschiedlich alt werden (Tab. 13). Dies hat einen sehr grossen Einfluss auf die Dominanz einer Art. Arten mit längeren Halbwerts-Lebenszeiten müssen sich ihren Raum nicht so häufig neu erkämpfen. Sie brauchen einen viel kleineren Etablierungserfolg von Jungpflanzen und können dazu günstige Jahre abwarten. Etablierte Individuen können dank Nährstoffspeicherung in den Wurzeln viel besser konkurrieren. Diese Individuen wachsen meist auch bedeutend grösser und haben einen besseren sexuellen Reproduktionserfolg.

Im Halbtrockenrasen Gräte war von den untersuchten Arten *Salvia pratensis* die eindeutig langlebigste, gefolgt von *Bromus erectus* und *Scabiosa columbaria*. *Anthyllis vulgaris* war die kurzlebigste Art. Die vier untersuchten Arten auf dem nährstoffgünstigeren Standort Emmerberg hatten alle eine kürzere Lebens-

Tab. 13. Halbwerts-Lebenszeit und Populationsturnover mehrjähriger *Mesobrometum*-Arten in den Halbtrockenrasen Gräte und Emmerberg und im Versuchsgarten Hönnggerberg (Beobachtungszeitraum: 4 Jahre). n.b. = nicht bestimmt.

Half-life and population turnover of perennial mesobrometum-species in the limestone grasslands at the sites "Gräte" and "Emmerberg" as well as in the experimental garden "Hönnggerberg", observed for a period of 4 years. n.b. = not determined.

Standort - site:	Gräte Populations- Turnover	Gräte Halbwerts- Lebenszeit	Emmerberg Halbwerts- Lebenszeit	Hönnggerberg Halbwerts- Lebenszeit
Individuen mit Konkurrenz <i>individuals with competition</i>	<i>pop.-turnover</i> (Jahre - years)	<i>half-life</i> (Jahre - years)	<i>half-life</i> (Jahre - years)	<i>half-life</i> (Jahre - years)
<i>Salvia pratensis</i>	208.0	44.8	4.2	
<i>Bromus erectus</i>	10.0	21.7	7.2	
<i>Scabiosa columbaria</i>	65.0	14.0	n.b.	
<i>Centaurea jacea</i>	39.2	8.4	4.2	
<i>Primula columnae</i>	30.4	6.4	n.b.	
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	28.7	6.1	n.b.	
<i>Dactylis glomerata</i>	23.8	5.0	4.0	
<i>Anthyllis vulgaris</i>	8.8	2.1	n.b.	
Individuen ohne Konkurrenz (Interpretation siehe Text!) - <i>individuals without competition</i>				
<i>Salvia pratensis</i>	> 68	> 315	> 68	> 40
<i>Bromus erectus</i>	> 68	> 315	> 68	> 40
<i>Scabiosa columbaria</i>	> 68	> 315	> 68	> 40
<i>Centaurea jacea</i>	> 68	> 315	68	> 40
<i>Primula columnae</i>	> 68	> 315	n.b.	> 40
<i>Dactylis glomerata</i>	> 68	> 315	n.b.	> 40
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	45	208	n.b.	13
<i>Anthyllis vulgaris</i>	4	19	n.b.	< 1

erwartung. *Bromus erectus* lebt hier am längsten, die anderen drei Arten unterschieden sich kaum voneinander. Auf dem Emmerberg waren damit die Ansprüche an die sexuelle Reproduktionsfähigkeit bei allen vier Arten deutlich höher. *Salvia pratensis* zeigte den deutlich grössten Unterschied im Vergleich zur Gräte, *Dactylis glomerata* den kleinsten.

Wurden die Pflanzen im Halbtrockenrasen konkurrenzbefreit, wurde ihre Sterberate, zumindest vorübergehend, deutlich gesenkt und damit ihre Lebenserwartung scheinbar erhöht. Hier wären längerfristige Untersuchungen notwendig. Individuen von *Anthyllis vulgaris* blieben auch ohne Konkurrenz mit Abstand am kurzlebigsten. Wird dagegen der Standort Gräte (ohne Konkurrenz) mit dem nährstoffreichen Versuchsgarten Hönnggerberg verglichen, lässt sich anhand von *Chrysanthemum leucanthemum* und *Anthyllis vulgaris* vermuten, dass opti-

male Nährstoffversorgung einen schnelleren Lebenszyklus mit früherem Absterben zur Folge haben kann. Bei den anderen Arten dürfte der Beobachtungszeitraum zu kurz gewesen sein. Ähnliche Beobachtungen machte LEIBUNDGUT (1982) bei Waldbäumen. Die berechneten Halbwerts-Lebenszeiten gelten nur für den untersuchten Standort des *Mesobrometums*.

4.2. EINFLUSS DER WURZELKONKURRENZ AUF DAS PHYSIOLOGISCHE UND ÖKOLOGISCHE VERHALTEN DER UNTERSUCHTEN ARTEN

4.2.1. Oberirdische Phytomasse von Pflanzenindividuen mit und ohne Konkurrenz

Die oberirdische Phytomasse einzelner Individuen kann als Ausdruck ihrer aktuellen Fitness am Standort aufgefasst werden.

Unter Konkurrenzbedingungen hatten von den acht untersuchten Pflanzenarten auf der Gräte Individuen von *Bromus erectus* mit Abstand die grösste oberirdische Phytomasse, Individuen von *Primula columnae* die kleinste (Tab. 14). Auf dem Emmerberg hatten ebenfalls Individuen von *Bromus erectus* die grösste Phytomasse. Ohne Konkurrenz erhöhten die Individuen aller Arten ihre oberirdische Phytomasse. Die Rangreihenfolge änderte sich dabei. Aus methodischen Gründen blieb die unterirdische Phytomasse unberücksichtigt. Es ist anzunehmen, dass hier die Arten ebenfalls unterschiedlich reagieren.

Der grosse Phytomasseunterschied von Pflanzen ohne Konkurrenz auf den zwei Versuchsflächen im Vergleich zu den maximal wachsenden Pflanzen des Versuchsgartens Hönningerberg zeigt, dass die abiotischen Standortbedingungen in den zwei untersuchten Halbtrockenrasen für die Pflanzen nicht optimal war. Im Versuchsgarten Hönningerberg produzierte *Dactylis glomerata* am meisten oberirdische Phytomasse, gefolgt von *Centaurea jacea* und *Bromus erectus*. Die Phytomassezunahmen waren im Vergleich zu den Halbtrockenrasen beachtlich.

4.2.2. Physiologisches und ökologisches Verhalten der einzelnen Arten

Während die konkurrenzbefreiten Pflanzen das sogenannte physiologische Verhalten am Standort charakterisieren, widerspiegeln die Pflanzen mit Konkurrenz das ökologische Verhalten (ELLENBERG 1956). Der Versuchsgarten Hönningerberg

Tab. 14. Durchschnittliche oberirdische Phytomasse von Individuen der untersuchten Pflanzenarten im Juli 1985 in den Halbtrockenrasen Gräte und Emmerberg und im Versuchsgarten Hönggerberg (g TG = Gramm Trockengewicht, n = Stichprobenzahl).

Mean above ground phytomass of individuals of the observed plant species in the limestone grasslands at the sites "Gräte" and "Emmerberg" as well as in the experimental garden "Hönggerberg" (gTG = dry mass in grammes, n = number of samples).

Arten - species:	Standort - site:	Gräte		Gräte		Hönggerberg	
	Individuen: individuals:	mit Konkurrenz with competition	g TG (n=20)	ohne Konkurrenz without competition	g TG (n=20)	ohne Konkurrenz without competition	g TG (n=10)
<i>Bromus erectus</i>		6.87	± 3.62	20.68	± 5.79	282.94	± 27.58
<i>Anthyllis vulgaris</i>		2.41	± 1.63	7.83	± 2.98	25.04	± 24.25
<i>Salvia pratensis</i>		2.15	± 1.20	9.91	± 3.80	136.12	± 65.42
<i>Centaurea jacea</i>		1.85	± 1.04	16.62	± 5.56	328.67	± 104.86
<i>Scabiosa columbaria</i>		1.24	± 0.65	10.37	± 3.70	149.07	± 95.92
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>		0.66	± 0.95	8.80	± 3.54	130.04	± 27.61
<i>Dactylis glomerata</i>		0.51	± 0.22	12.04	± 5.31	395.26	± 123.23
<i>Primula columnae</i>		0.40	± 0.17	2.33	± 1.12	9.57	± 6.01

Arten - species:	Standort - site:	Emmerberg		Emmerberg		Hönggerberg	
	Individuen: individuals:	mit Konkurrenz with competition	g TG (n=20)	ohne Konkurrenz without competition	g TG (n=20)	ohne Konkurrenz without competition	g TG (n=10)
<i>Bromus erectus</i>		8.23	± 3.64	42.34	± 14.43	282.94	± 27.58
<i>Centaurea jacea</i>		2.93	± 3.58	14.66	± 8.02	328.67	± 104.86
<i>Salvia pratensis</i>		2.32	± 0.91	10.65	± 3.56	136.12	± 65.42
<i>Dactylis glomerata</i>		1.78	± 1.99	16.14	± 9.44	395.26	± 123.23

wurde als Vergleichsbasis benutzt und die dort erreichten Phytomassewerte wurden als physiologisches Maximum interpretiert. Vereinfachend wurde angenommen, dass der Unterschied vom physiologischen zum ökologischen Verhalten vorwiegend durch die Wurzelkonkurrenz in diesen Halbtrockenrasen bestimmt wird.

Zum physiologischen Verhalten (Tab. 15): Im Halbtrockenrasen Gräte erreichten Individuen von *Anthyllis vulgaris* und *Primula columnae* ohne Konkurrenz ein Drittel bis ein Viertel ihres Phytomassewertes im Versuchsgarten! Individuen von *Anthyllis vulgaris* und *Primula columnae* gedeihen ohne Konkurrenz auf dem Standort Gräte verhältnismässig am besten, *Dactylis glomerata* am schlechtesten im Vergleich zu den Werten im Versuchsgarten. Während

Tab. 15. Physiologisches Verhalten der untersuchten Pflanzenarten in den Halbtrockenrasen Gräte und Emmerberg. Trockengewichtsanteil von Individuen ohne Konkurrenz in den Halbtrockenrasen verglichen mit maximal wachsenden Individuen im Versuchsgarten Hönggerberg.

Physiological behaviour of the studied plant species in the limestone grasslands at the sites "Gräte" and "Emmerberg". Proportion of the dry mass of plant individuals in the limestone grassland without competition vs. maximum growing individuals in the experimental garden "Hönggerberg".

Standort - site:	Gräte (a)		Emmerberg (b)	Hönggerberg
Individuen:	ohne Konkurrenz	a : b	ohne Konkurrenz	ohne Konkurrenz
individuals:	without competition		without competition	without competition
<i>Anthyllis vulgaris</i>	31.3 %			100 %
<i>Primula columnae</i>	24.3 %			100 %
<i>Bromus erectus</i>	7.3 %	1 : 2.1	15.0 %	100 %
<i>Salvia pratensis</i>	7.3 %	1 : 1.1	7.8 %	100 %
<i>Scabiosa columbaria</i>	7.0 %			100 %
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	6.8 %			100 %
<i>Centaurea jacea</i>	5.1 %	1 : 0.9	4.5 %	100 %
<i>Dactylis glomerata</i>	3.0 %	1 : 1.3	4.1 %	100 %

Salvia pratensis, *Centaurea jacea* und *Dactylis glomerata* der Standort Emmerberg physiologisch ähnlich gut behagte wie die Gräte, verdoppelte *Bromus erectus* seine Phytomasse pro Individuum auf dem Emmerberg.

Zum ökologischen Verhalten (Tab. 16): Im Halbtrockenrasen Gräte erreichten Individuen von *Bromus erectus* und *Anthyllis vulgaris* unter Konkurrenzbedingungen bis ein Drittel des Phytomassegewichtes der Individuen ohne Konkurrenz. Einen namhaften Wert erzielte auch *Salvia pratensis* mit 22%. Am wenigsten konkurrenzstark waren *Chrysanthemum leucanthemum* mit 8% und *Dactylis glomerata* mit 4%. Auf dem Emmerberg erreichten Individuen von *Salvia pratensis*, *Centaurea jacea* und *Bromus erectus* unter Konkurrenzbedingungen je etwa 20% ihres physiologisch möglichen Phytomassegewichtes und *Dactylis glomerata* 11%. Individuen von *Bromus erectus* setzten sich auf dem Standort Emmerberg unter besseren Nährstoffbedingungen konkurrenz-mässig 1,7 mal weniger gut durch als auf dem Standort Gräte! Individuen von *Centaurea jacea* und *Dactylis glomerata* waren dagegen zwei- bis dreimal konkurrenzstärker auf dem Standort Emmerberg.

Vergleich der beiden Standorte (Tab. 17): Für Individuen ohne Konkurrenz wirkte sich das bessere Nährstoffangebot des Standortes Emmerberg gegenüber

Tab. 16. Ökologisches Verhalten der untersuchten Pflanzenarten in den Halbtrockenrasen Gräte und Emmerberg. Trockengewichtsanteil von Pflanzenindividuen mit Konkurrenz verglichen zu Individuen ohne Konkurrenz im Bestand (= 100%).

Ecological behaviour of the studied plant species in the limestone grasslands at the sites "Gräte" and "Emmerberg". Proportion of the dry mass of plant individuals with competition vs. individuals without competition (= 100%).

Standort - site: Individuen: individuals:	Gräte (a) mit Konkurrenz with competition	a : b	Emmerberg (b) mit Konkurrenz with competition
<i>Bromus erectus</i>	33.2 %	1.7 : 1	19.4 %
<i>Anthyllis vulgaris</i>	30.8 %		
<i>Salvia pratensis</i>	21.7 %	1 : 1	21.8 %
<i>Primula columnae</i>	17.2 %		
<i>Scabiosa columbaria</i>	12.0 %		
<i>Centaurea jacea</i>	11.1 %	1 : 1.8	20.0 %
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	7.5 %		
<i>Dactylis glomerata</i>	4.2 %	1 : 2.6	11.0 %

dem Standort Gräte v.a. bei *Bromus erectus* günstig aus. *Centaurea jacea* hatte dagegen ohne Konkurrenz auf dem Standort Emmerberg kleinere Individuen als auf dem Standort Gräte. Dies bedeutet, dass *Bromus erectus*, *Dactylis glomerata* und *Salvia pratensis* unter rein abiotischen Bedingungen im Halbtrockenrasen Emmerberg besser wuchsen als im Halbtrockenrasen Gräte, *Centaurea jacea* dagegen eher umgekehrt.

Tab. 17. Physiologisches und ökologisches Verhalten der untersuchten Pflanzenarten in den beiden Halbtrockenrasen Gräte und Emmerberg. Vergleich des Trockengewichtsanteils von Pflanzenindividuen des Standortes Emmerberg zum Standort Gräte.

Physiological and ecological behaviour of the studied plant species in the limestone grasslands at the sites "Gräte" and "Emmerberg". Comparison of the proportion of the dry mass of plant individuals at the site "Emmerberg" vs. plant individuals at the site "Gräte".

Individuen: individuals: Standort - site:	Physiologisches Verhalten ohne Konkurrenz without competition		Ökologisches Verhalten mit Konkurrenz with competition	
	Gräte	Emmerberg	Gräte	Emmerberg
<i>Dactylis glomerata</i>	100 %	134.1 %	100 %	349.0 %
<i>Centaurea jacea</i>	100 %	88.2 %	100 %	158.4 %
<i>Bromus erectus</i>	100 %	204.7 %	100 %	119.8 %
<i>Salvia pratensis</i>	100 %	107.5 %	100 %	107.9 %

Mit Konkurrenz gediehen im Halbtrockenrasen Emmerberg Individuen von *Dactylis glomerata* 3,5 mal und von *Centaurea jacea* 1,6 mal besser als auf dem Standort Gräte. Dies bedeutet, dass v.a. diese beiden Arten im Halbtrockenrasen Emmerberg konkurrenzstärker waren als im Halbtrockenrasen Gräte.

4.3. ENTWICKLUNG ETABLIERTER INDIVIDUEN EINZELNER PFLANZENARTEN MIT UND OHNE WURZELKONKURRENZ IM HALBTROCKENRASEN GRÄTE

4.3.1. *Bromus erectus* (Fig. 5)

Populationsentwicklung: Anhand der Entwicklung der Referenzpflanzen mit Konkurrenz ist ersichtlich, dass nach 1984 zwei eher ungünstige Jahre für *Bromus erectus* folgten. Horstfläche, Sprosszahl und Anzahl Blütenstengel nahmen in diesem Zeitraum leicht ab. Vor allem der heisse Sommer 1985 setzte dieser mässig trockenheitsertragenden Art zu.

Individuelle Entwicklung: Im Vergleich zur Population zeigten die Individuen der konkurrenzbefreiten Versuchspflanzen ab Spätsommer 1984 eine ganz andere Entwicklung. Ihre Horstfläche nahm signifikant zu, ebenso ihre Sprosszahl. Am stärksten veränderte sich die Anzahl Stengel bei den konkurrenzbefreiten Individuen. Im zweiten Versuchsjahr herrschten dafür klimatisch günstigere Bedingungen als im dritten. Bei den anderen Merkmalen war die Veränderung zwischen Individuen mit und ohne Konkurrenz zwar teilweise auch signifikant, die relative Zu- respektive Abnahme aber gering. So machten konkurrenzbefreite Individuen etwas mehr Ährchen an einem Blütenstengel, erreichten aber erst im zweiten und dritten Versuchsjahr eine grössere Stengellänge. Die maximale Blattlänge war bei Versuchspflanzen in den ersten zwei Versuchsjahren gegenüber den Referenzpflanzen eher verringert.

Werden die Relativwerte gegeneinander verglichen, zeigt sich, dass zuerst die Anzahl Sprosse, dann die Horstfläche und danach die Stengelzahl der konkur-

Fig. 5. *Bromus erectus*, site "Gräte": average development of several characteristics with and without competition (mean values of 25 individuals and standard deviation). Experiment started in spring 1984. Symbols: black/shaded: treatment plants without competition; plain: control plants with competition; dotted line, scale on the right = relative values (individuals with competition = 100%); ^ = date of mowing. Statistics: t-test. Significances above graphs: individuals without vs. with competition for each date, significances inside graphs: comparison of initial vs. final value of experiment, n.s. = not significant; n.b. = not determined.

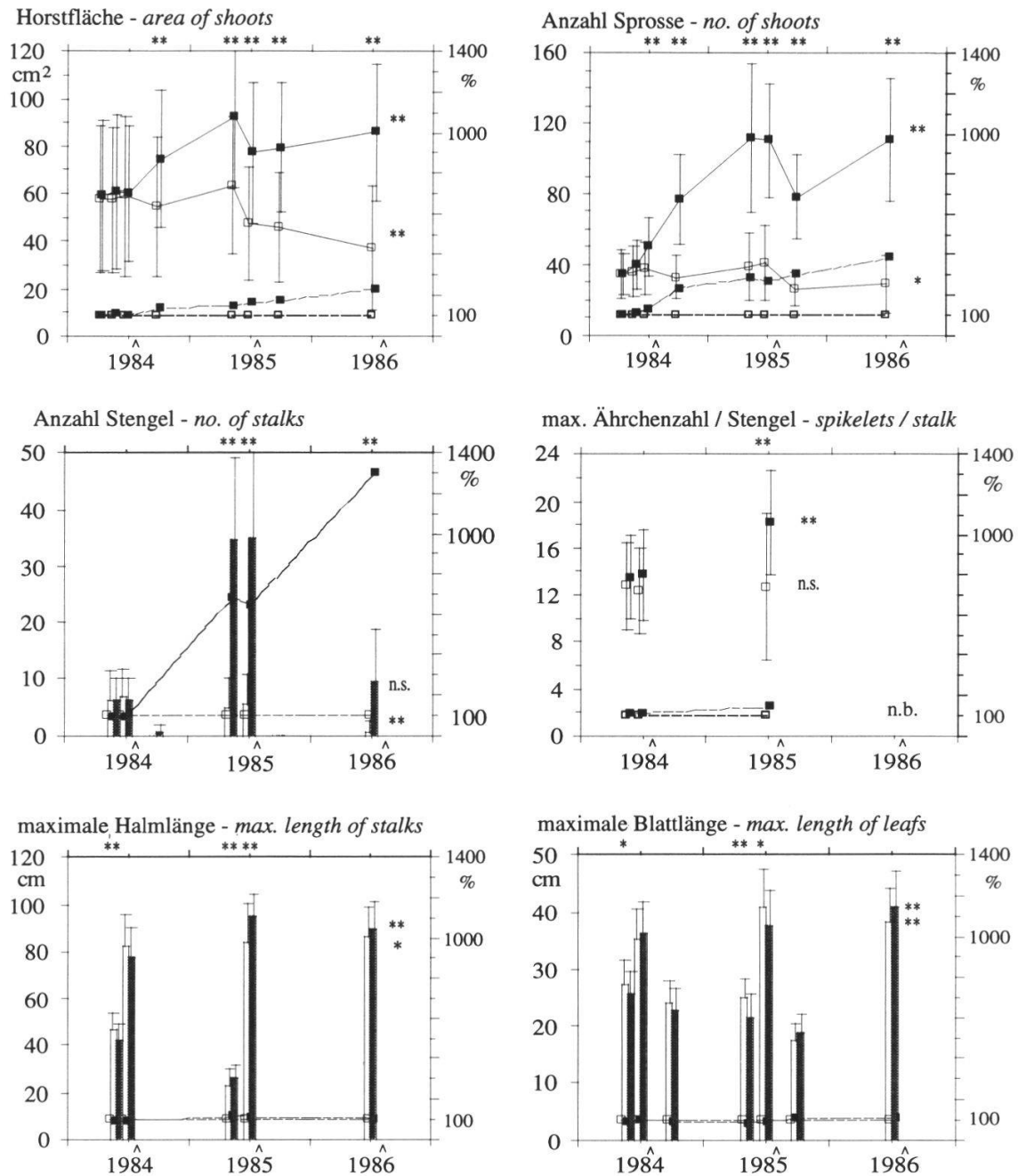


Fig. 5. *Bromus erectus*, Halbtrockenrasen Gräte: durchschnittliche Entwicklung verschiedener Pflanzenmerkmale mit und ohne Konkurrenz (Mittelwerte von je 25 Individuen und Standardabweichung). Versuchsbeginn: Frühjahr 1984. Symbole: schwarz/schraffiert = konkurrenzbefreite Versuchspflanzen; weiss = Referenzpflanzen mit Konkurrenz im Bestand; Skala rechts (für gestrichelte Linien) = Relativwerte (Individuen mit Konkurrenz = 100%); ^ = Schnitzeitpunkt. Statistik: t-Test. Signifikanzen oben: Vergleich von Individuen mit und ohne Konkurrenz pro Aufnahmedatum; Signifikanzen rechts: Vergleich von Anfangs- zu Endwert der Versuchsphase (n.s. = nicht signifikant); n.b. = nicht bestimmt.

renzbefreiten Individuen zunahmen. Über die gesamte Versuchsdauer betrachtet, hatten konkurrenzbefreite Individuen von *Bromus erectus* gegenüber den Referenzpflanzen im Bestand die Stengelzahl verdreizehnfacht, die Sprosszahl vervierfacht und die Horstfläche verdoppelt. Damit wird deutlich, dass sich bei diesem dominanten Gras der Ausschluss von Konkurrenz v.a. positiv auf die Entwicklung des generativen Merkmals Blütenstengel auswirkte und in zweiter Linie auf die vegetative Ausbreitung durch Erhöhung der Sprosszahl. Damit verbunden war auch ein mässiger Raumgewinn durch Vergrösserung der Horstfläche. Wenig beeinflusst blieben im Vergleich dazu morphologische Merkmale.

4.3.2. *Dactylis glomerata* (Fig. 6)

Populationsentwicklung: Horstfläche und Sprosszahl der Referenzpflanzen mit Konkurrenz gingen im zweiten und dritten Versuchsjahr kontinuierlich zurück und 1986 blühte keines dieser Individuen mehr. Der trockene Sommer 1985 und der folgende kalte Winter setzten dieser Art stark zu.

Individuelle Entwicklung: Die Versuchspflanzen ohne Konkurrenz zeigten bereits ab Sommer 1984 eine signifikante Zunahme in der Horstfläche und in der Sprosszahl gegenüber den Referenzpflanzen. Die Sprosszahl nahm über drei Jahre bei den Referenzpflanzen signifikant ab, bei den konkurrenzbefreiten Individuen der Versuchspflanzen signifikant zu. Am deutlichsten profitierten die Versuchspflanzen jeweils nach dem Juli-Schnitt gegenüber den Referenzpflanzen! Die konkurrenzbefreiten Individuen erhöhten die Anzahl Stengel massiv. Die Umsetzung des Konkurrenzvorteils bei diesem generativen Merkmal erfolgte ab dem zweitem Sommer. Die ebenfalls vergrösserte Rispenlänge und die damit einhergehende, erhöhte Samenzahl war zusammen mit der vervielfachten Stengelzahl verantwortlich für einen enormen sexuellen Reproduktionserfolg bei konkurrenzbefreiten Individuen. Relativ zu den anderen untersuchten Merkmalen gesehen waren die Zunahmen der maximalen Blütenstengellänge und der maximalen Blattlänge gering. Für diese morphologischen Merkmale waren artbedingte Grenzen der Pflanze massgebend, die bei Konkurrenzausschluss offenbar schneller erreicht wurden, als dies für eine Erhöhung der Stengelzahl, Sprosszahl oder die Horstfläche gelten würde (vergl. Kap. 4.2 und Kap. 4.5).

Ein Vergleich der Relativwerte untereinander zeigt, dass zuerst die Sprosszahl

Fig. 6. *Dactylis glomerata*, site "Gräte": average development of several characteristics with and without competition (mean values of 25 individuals and standard deviation). Experiment started in spring 1984. Explanation of symbols: see fig. 5 page 48.

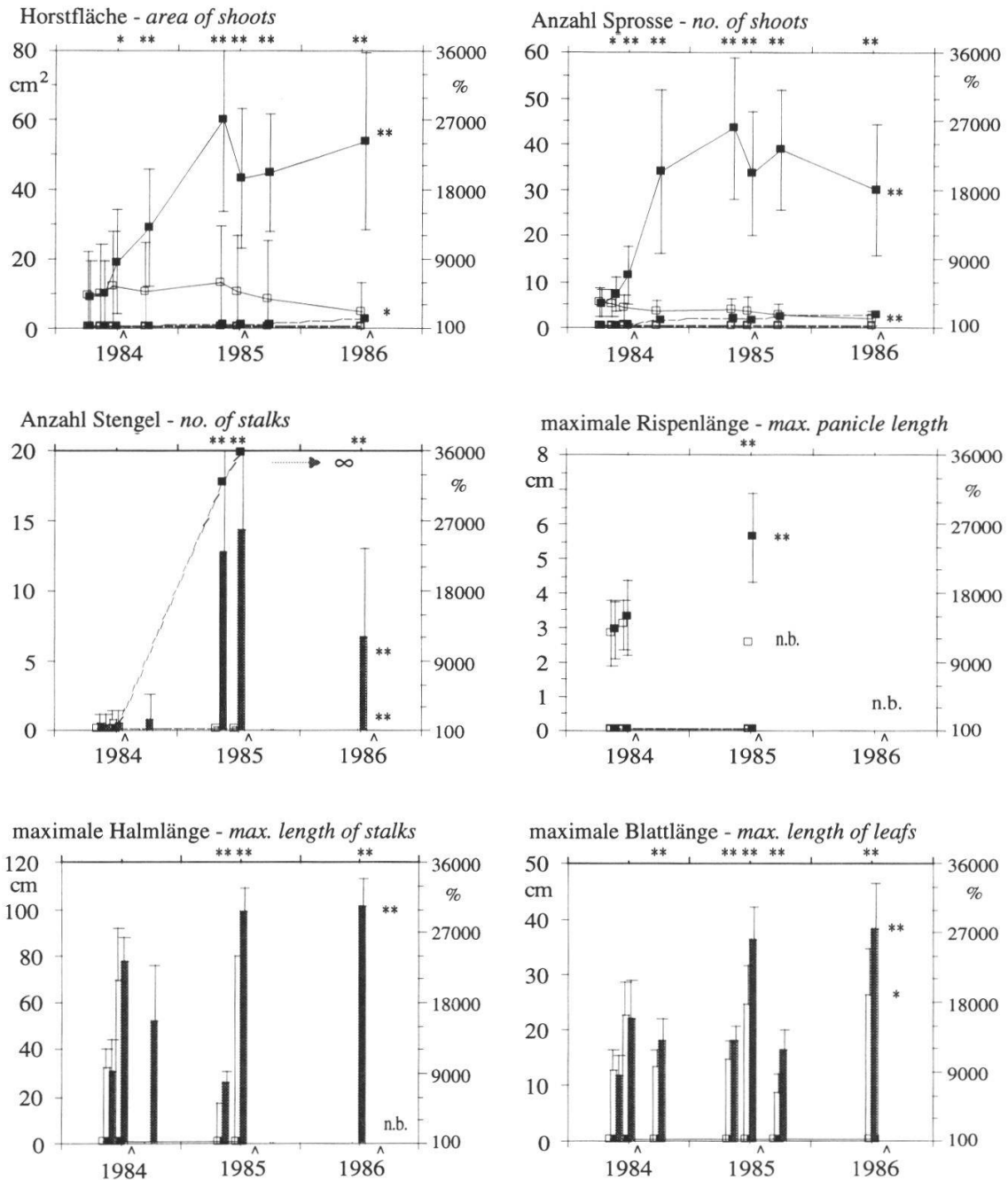


Fig. 6. *Dactylis glomerata*, Halbtrockenrasen Gräte: durchschnittliche Entwicklung verschiedener Pflanzenmerkmale mit und ohne Konkurrenz (Mittelwerte von je 25 Individuen und Standardabweichung). Versuchsbeginn: Frühjahr 1984.

Symbole: schwarz/schraffiert = konkurrenzbefreite Versuchspflanzen; weiss = Referenzpflanzen mit Konkurrenz im Bestand; Skala rechts (für gestrichelte Linien) = Relativwerte (Individuen mit Konkurrenz = 100%); ^ = Schnittzeitpunkt. Statistik: t-Test. Signifikanzen oben: Vergleich von Individuen mit und ohne Konkurrenz pro Aufnahmedatum; Signifikanzen rechts: Vergleich von Anfangs- zu Endwert der Versuchsphase (n.s. = nicht signifikant); n.b. = nicht bestimmt.

und danach die Horstfläche zunahm und erst dann die vorübergehend sogar reduzierte Stengelzahl stark anstieg. Die Pflanzen konzentrierten ihre Energie vorerst auf die vegetative Ausbreitung. Über die gesamte Versuchsdauer betrachtet, hatten die konkurrenzbefreiten Individuen von *Dactylis glomerata* gegenüber den Referenzpflanzen im Bestand die Stengelzahl um mindestens das 360-fache erhöht, die Sprosszahl um das 16-fache und die Horstfläche um das 12-fache. Damit wird klar, dass *Dactylis glomerata* durch die Konkurrenz in diesen Halbtrockenrasen v.a. im generativen Bereich massiv behindert wurde und v.a. das physische Überleben Vorrang hatte.

4.3.3. *Salvia pratensis* (Fig. 7)

Populationsentwicklung: Die Referenzpflanzen mit Konkurrenz zeigten in den drei Versuchsjahren für den Pflanzendurchmesser und die Anzahl Sprosse ähnliche Werte. Einzig die Anzahl Blütenstengel war 1984 etwas grösser als in den folgenden zwei Jahren. Dies bestätigt, dass diese tiefwurzeln- und ausdauernde Art ausgezeichnet an den Standort Halbtrockenrasen angepasst ist und relativ gering auf klimatische Fluktuationen reagiert.

Individuelle Entwicklung: Die Entwicklung des Pflanzendurchmessers zeigte, dass die konkurrenzbefreiten Versuchspflanzen vor dem Juli-Schnitt im Spätsommer signifikant grösser wuchsen als die Referenzpflanzen mit Konkurrenz. Der Konkurrenzvorteil ermöglichte ein schnelleres und stärkeres Blattwachstum. Der relative Unterschied zwischen Versuchspflanzen und Referenzpflanzen war gering aber signifikant. Die Sprosszahl nahm für die Versuchspflanzen in zwei Schüben signifikant zu, nämlich im ersten Sommer sowie auf das zweite Versuchsjahr hin. Während der drei Versuchsjahre erhöhten nur die Versuchspflanzen ihren Pflanzendurchmesser und die Anzahl Sprosse signifikant. Noch deutlicher veränderte sich die Anzahl Blütenstengel bei den Versuchspflanzen. Die relative Zunahme gegenüber den Referenzpflanzen war kontinuierlich bis ins zweite Versuchsjahr und stabilisierte sich dann auf diesem Niveau. Im Gegensatz zu den beiden Gräsern *Bromus erectus* und *Dactylis glomerata* lag die grössere Zunahme nicht bei den Blütenstengeln sondern bei der Anzahl Blütentrauben, die in den Blattachseln gebildet werden. Die maximale Blütenstengellänge und Blattfläche entwickelten sich für Versuchs- und Referenzpflanzen

Fig. 7. *Salvia pratensis*, site "Gräte": average development of several characteristics with and without competition (mean values of 25 individuals and standard deviation). Experiment started in spring 1984. Explanation of symbols: see fig. 5 page 48.

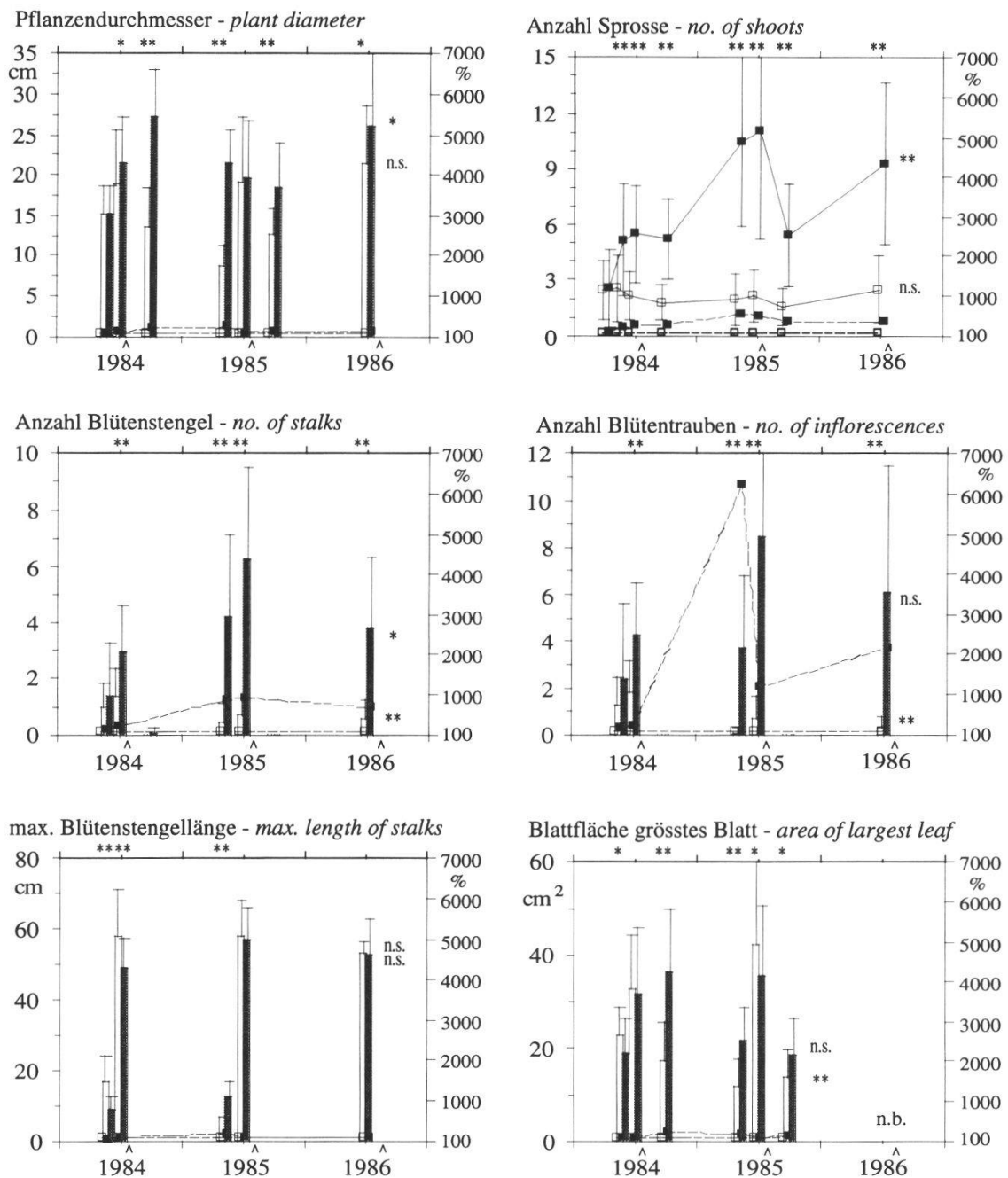


Fig. 7. *Salvia pratensis*, Halbtrockenrasen Gräte: durchschnittliche Entwicklung verschiedener Pflanzenmerkmale mit und ohne Konkurrenz (Mittelwerte von je 25 Individuen und Standardabweichung). Versuchsbeginn: Frühjahr 1984.

Symbole: schwarz/schraffiert = konkurrenzbefreite Versuchspflanzen; weiss = Referenzpflanzen mit Konkurrenz im Bestand; Skala rechts (für gestrichelte Linien) = Relativwerte (Individuen mit Konkurrenz = 100%); ^ = Schnittzeitpunkt. Statistik: t-Test. Signifikanzen oben: Vergleich von Individuen mit und ohne Konkurrenz pro Aufnahmedatum; Signifikanzen rechts: Vergleich von Anfangs- zu Endwert der Versuchsphase (n.s. = nicht signifikant); n.b. = nicht bestimmt.

ähnlich.

Bei Konkurrenzbefreiung reagierten die Versuchspflanzen zuerst vegetativ durch Erhöhung der Sprosszahl, danach im generativen Bereich durch stärkere Blüten- und Stengelbildung. Wurden die Relativwerte aller Merkmale verglichen, lag bei den Versuchspflanzen die grösste Zunahme bei den generativen Merkmalen. Bei den Versuchspflanzen verzwanzigfachte sich die Anzahl Blütentrauben. Blütenstengel wurden neunmal und Sprosse fünfmal mehr gebildet. Der Raumanspruch der Versuchspflanzen veränderte sich dagegen nur unwesentlich.

4.3.4. *Centaurea jacea* (Fig. 8)

Populationsentwicklung: Im Verlauf der drei Versuchsjahre zeigten die im Bestand belassenen Referenzpflanzen eine gleichbleibende Pflanzenfläche aber signifikant erhöhte Spross- und Blütenstengelzahlen. Im Gegensatz zu den beiden Gräsern *Bromus erectus* und *Dactylis glomerata* hatten sich die Klima- und Konkurrenzverhältnisse für die Entwicklung von *Centaurea jacea* im Halbtrockenrasenbestand in dieser Periode günstig ausgewirkt.

Individuelle Entwicklung: Die Pflanzenfläche der konkurrenzbefreiten Versuchspflanzen nahm ab Sommer 1984 stark zu. Nur im trockenen Sommer 1985 wurde sie leicht reduziert. Die Pflanzenfläche der Referenzpflanzen blieb über die gesamte Versuchsdauer ungefähr gleich, die Versuchspflanzen wuchsen signifikant grösser. Relativ betrachtet, vergrösserten die Versuchspflanzen ihre Pflanzenfläche im Sommer 1984 sprunghaft gegenüber den Referenzpflanzen, danach erfolgte eine kontinuierliche leichte Zunahme. Ein ähnliches Bild zeigte die Entwicklung bei den Anzahl Sprossen. Die relative Zunahme ist ähnlich verlaufend und ähnlich gross wie bei der Pflanzenfläche. Die Anzahl Blütenstengel respektive Blütenköpfe nahm bei den Versuchspflanzen ab Sommer respektive Frühsommer 1984 im Vergleich zu den Referenzpflanzen signifikant zu. Relativ nahmen beide Merkmale (Sommerwerte vor Juli-Schnitt betrachtet) bis im Sommer 1985 kontinuierlich und in ähnlichem Umfang zu, 1986 stagnierten sie auf diesem Niveau. Da die Referenzpflanzen im Spätsommer im Gegensatz zu den Versuchspflanzen nur geringe Stengel- und Blütenbildung aufwiesen, waren hier die Relativwerte äusserst unterschiedlich. Die maximale Blütenstengellänge und

Fig. 8. *Centaurea jacea*, site "Gräte": average development of several characteristics with and without competition (mean values of 25 individuals and standard deviation). Experiment started in spring 1984. Explanation of symbols: see fig. 5 page 48.

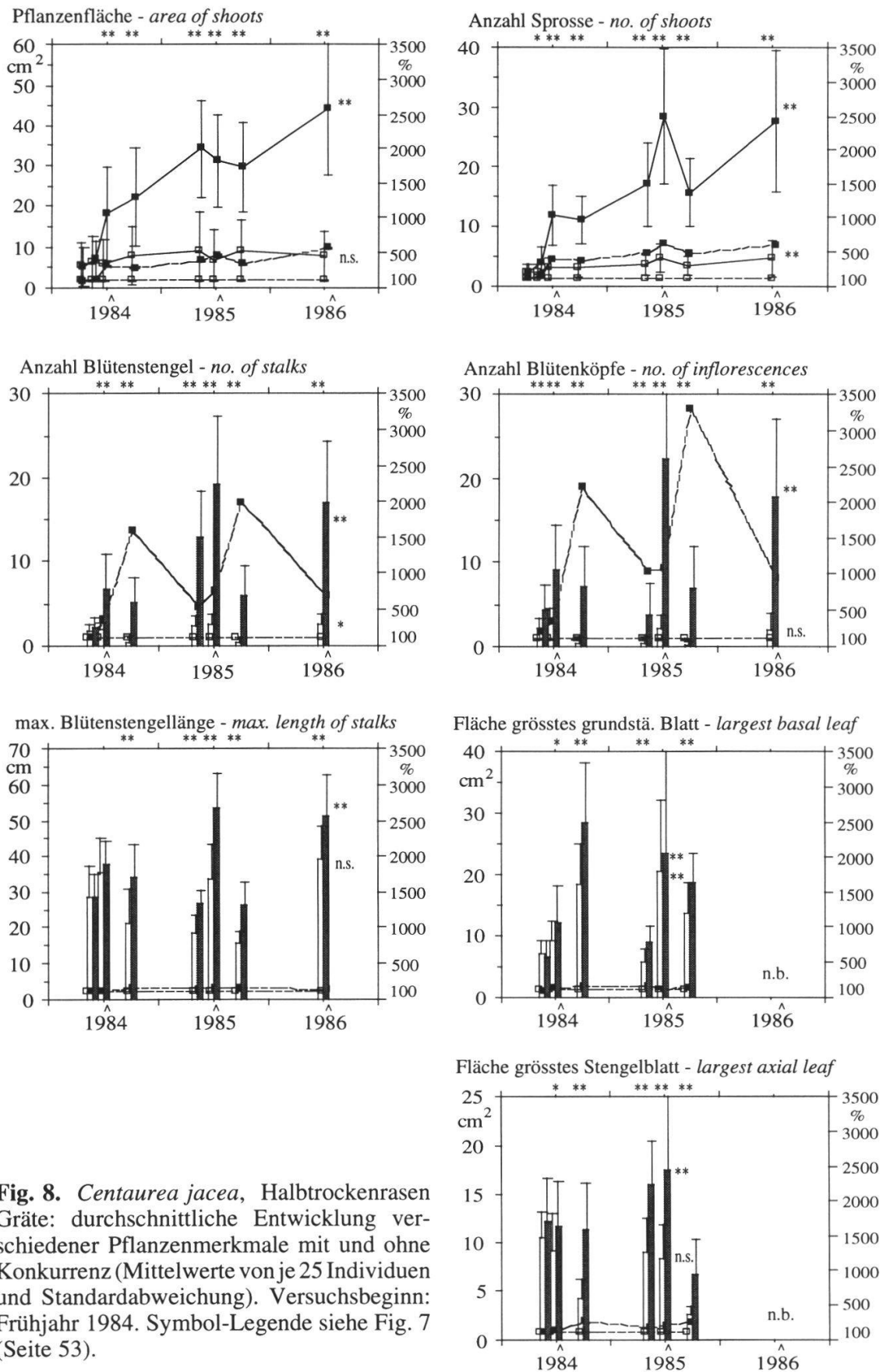


Fig. 8. *Centaurea jacea*, Halbtrockenrasen Gräte: durchschnittliche Entwicklung verschiedener Pflanzenmerkmale mit und ohne Konkurrenz (Mittelwerte von je 25 Individuen und Standardabweichung). Versuchsbeginn: Frühjahr 1984. Symbol-Legende siehe Fig. 7 (Seite 53).

die maximale Blattfläche waren ab Frühsommer 1984 je signifikant grösser als bei den Referenzpflanzen. Der Unterschied war allerdings gering.

Anzahl Blütenköpfe und Anzahl Sprosse waren bei den Versuchspflanzen bereits ab Frühsommer 1984 signifikant erhöht gegenüber den Referenzpflanzen. Danach folgten ab Sommer 1984 die anderen Merkmale. Während sich die Anzahl Blütenköpfe verzehnfachte und die Anzahl Blütenstengel verachtfachte, vergrösserten sich die Anzahl Sprosse und die Pflanzenfläche je etwa sechsfach. Die Zunahme war damit am stärksten bei den generativen Merkmalen.

4.3.5. *Scabiosa columbaria* (Fig. 9)

Populationsentwicklung: Bei *Scabiosa columbaria* entwickelten sich die Referenzpflanzen mit Konkurrenz in den drei Untersuchungsjahren vorzüglich. Die Horstfläche und die Anzahl Sprosse verdoppelten sich im Verlauf dieser Periode nahezu, die Anzahl Blütenstengel war im trockenheissen Sommer 1985 am grössten.

Individuelle Entwicklung: Die konkurrenzbefreiten Versuchspflanzen zeigten von Beginn weg eine Vergrösserung der Pflanzenfläche. Im Spätsommer 1985, nach trockenheissem Sommer, wurde die Wuchsform kompakter, ohne Reduktion der Sprosszahl. Sowohl die Referenz- wie die Versuchspflanzen erreichten im dritten Jahr signifikant grössere Pflanzenflächen und Sprosszahlen als zu Beginn der Untersuchung. Die Anzahl Sprosse bei den Versuchspflanzen nahm ständig zu und war gegenüber den Referenzpflanzen bereits im Verlauf des ersten Sommers signifikant grösser. Die Anzahl Blütenstengel und Blütenköpfe war bei den Versuchspflanzen ab Sommer 1984 immer signifikant grösser als bei den Referenzpflanzen. Nur die Versuchspflanzen erreichten 1986 signifikant grössere Werte gegenüber dem Startwert. Auffallend war, dass die Referenzpflanzen mit Konkurrenz im Herbst kein zweitesmal blühten im Gegensatz zu den Versuchspflanzen. Die Versuchspflanzen vergrösserten die Anzahl Blütenstengel und Blütenköpfe im Vergleich zu den Referenzpflanzen von Sommer zu Sommer. Die Anzahl Blütenköpfe pro Stengel war bei den Versuchspflanzen jeweils im Sommer signifikant grösser als bei den Referenzpflanzen; dies durch Mobilisierung von Blüten in den Blattachsen. Maximale Blütenstengellänge und maximale Blattfläche waren bei den Versuchspflanzen im Frühsommer des

Fig. 9. *Scabiosa columbaria*, site "Gräte": average development of several characteristics with and without competition (mean values of 25 individuals and standard deviation). Experiment started in spring 1984. Explanation of symbols: see fig. 5 page 48.

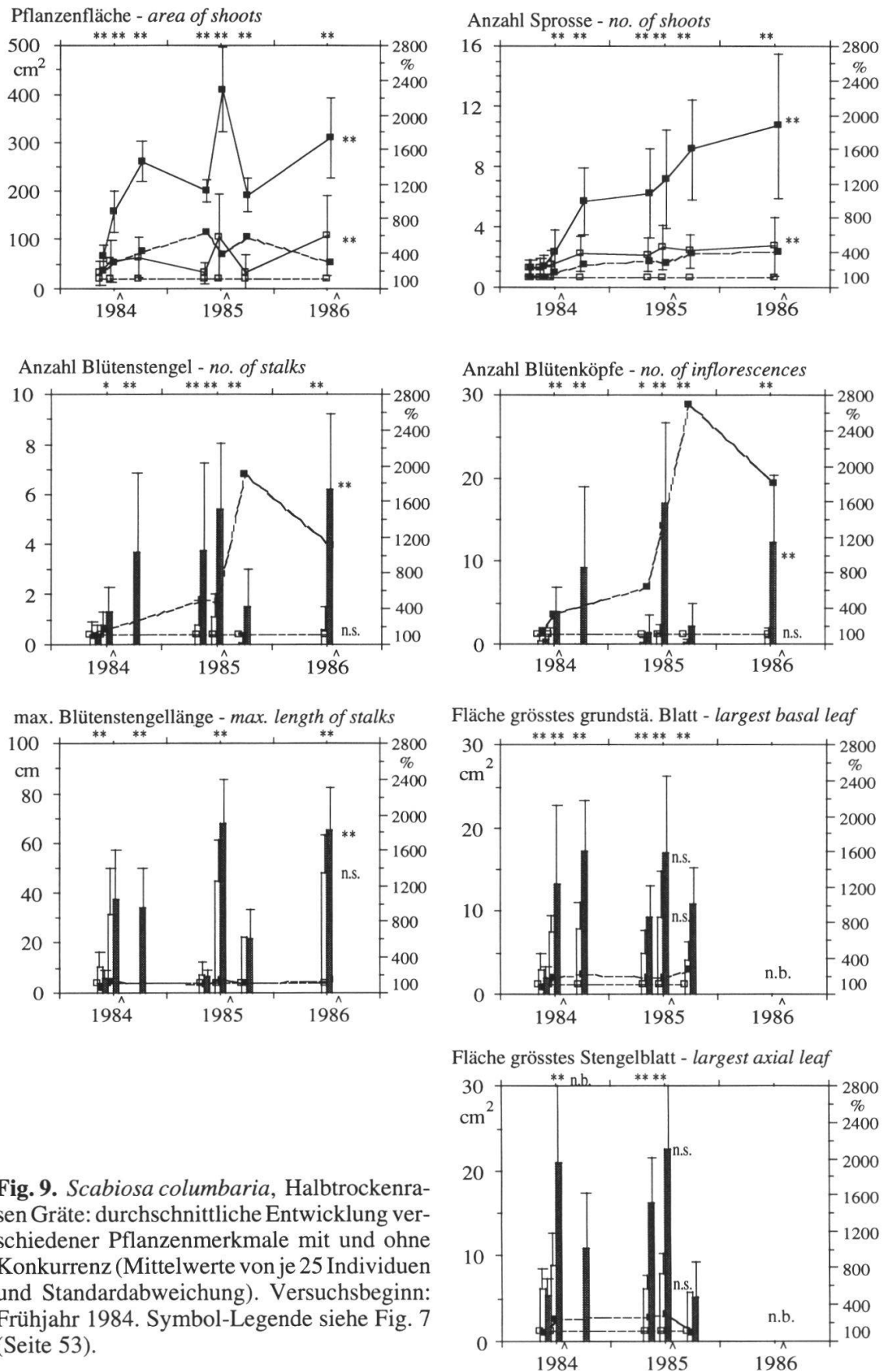


Fig. 9. *Scabiosa columbaria*, Halbtrockenrasen Gräte: durchschnittliche Entwicklung verschiedener Pflanzenmerkmale mit und ohne Konkurrenz (Mittelwerte von je 25 Individuen und Standardabweichung). Versuchsbeginn: Frühjahr 1984. Symbol-Legende siehe Fig. 7 (Seite 53).

ersten Versuchsjahres signifikant kleiner als bei den Referenzpflanzen, danach meist signifikant grösser. Im Sommer vor dem Juli-Schnitt war die maximale Blütenstengellänge bis anderthalb mal grösser bei den Versuchspflanzen, die maximale Blattfläche, v.a. stengelständiger Blätter, bis dreimal grösser. Die stengelständigen Blattflächen erreichten bei den Referenzpflanzen ähnliche Werte wie die grundständigen; bei den Versuchspflanzen waren die stengelständigen Blätter grösser als die grundständigen. Die relative Zunahme der Blattflächen vor dem Schnitt war im Vergleich zu den anderen untersuchten Merkmalen bemerkenswert.

Die Versuchspflanzen vergrösserten gegenüber den Referenzpflanzen als erstes die Pflanzenfläche und die maximale Blattfläche, danach die vegetativen und generativen Merkmale. Während sich die Anzahl Blütenköpfe verachtzehnfachte und die Anzahl Blütenstengel sich verelffachte, nahm die Pflanzenfläche und die Sprosszahl je vierfach zu und die maximale Blattfläche verdoppelte sich.

4.3.6. *Chrysanthemum leucanthemum* (Fig. 10)

Populationsentwicklung: Die Pflanzenfläche und die Sprosszahl blieben bei den im Bestand belassenen Referenzpflanzen während der drei Versuchsjahre ungefähr gleich gross, die Anzahl Blütenstengel und Blütenköpfe nahmen leicht ab. *Chrysanthemum leucanthemum* ist eine Art mit regelmässiger Verteilung in diesem Halbtrockenrasen und schien, ähnlich wie *Salvia pratensis*, wenig auf klimatische Fluktuationen zu reagieren.

Individuelle Entwicklung: Die Pflanzenfläche der Versuchspflanzen vergrösserte sich bei Konkurrenzausschluss sofort signifikant und erreichte ihr Maximum bereits im Spätsommer 1984! Der deutliche Einbruch bis zum folgenden Frühjahr war auch bei den Referenzpflanzen zu beobachten. Relativ betrachtet nahm die Pflanzenfläche der Versuchspflanzen gegenüber den Referenzpflanzen im Sommer 1984 sprunghaft zu und blieb im folgenden relativ stabil. Im Gegensatz dazu nahm die Sprosszahl der Versuchspflanzen mehr oder weniger kontinuierlich zu, sowohl absolut wie relativ. Obwohl die Pflanzenfläche nach dem Winter 1984/85 stark reduziert wurde, nahmen im gleichen Zeitraum die Anzahl Sprosse stark zu. Dies geschah durch dichteres Wachstum. Nur konkurrenzbefreite Individuen der Versuchspflanzen blühten vereinzelt im Herbst ein zweites-

Fig. 10. *Chrysanthemum leucanthemum*, site "Gräte": average development of several characteristics with and without competition (mean values of 25 individuals and standard deviation). Experiment started in spring 1984. Explanation of symbols: see fig. 5 page 48.

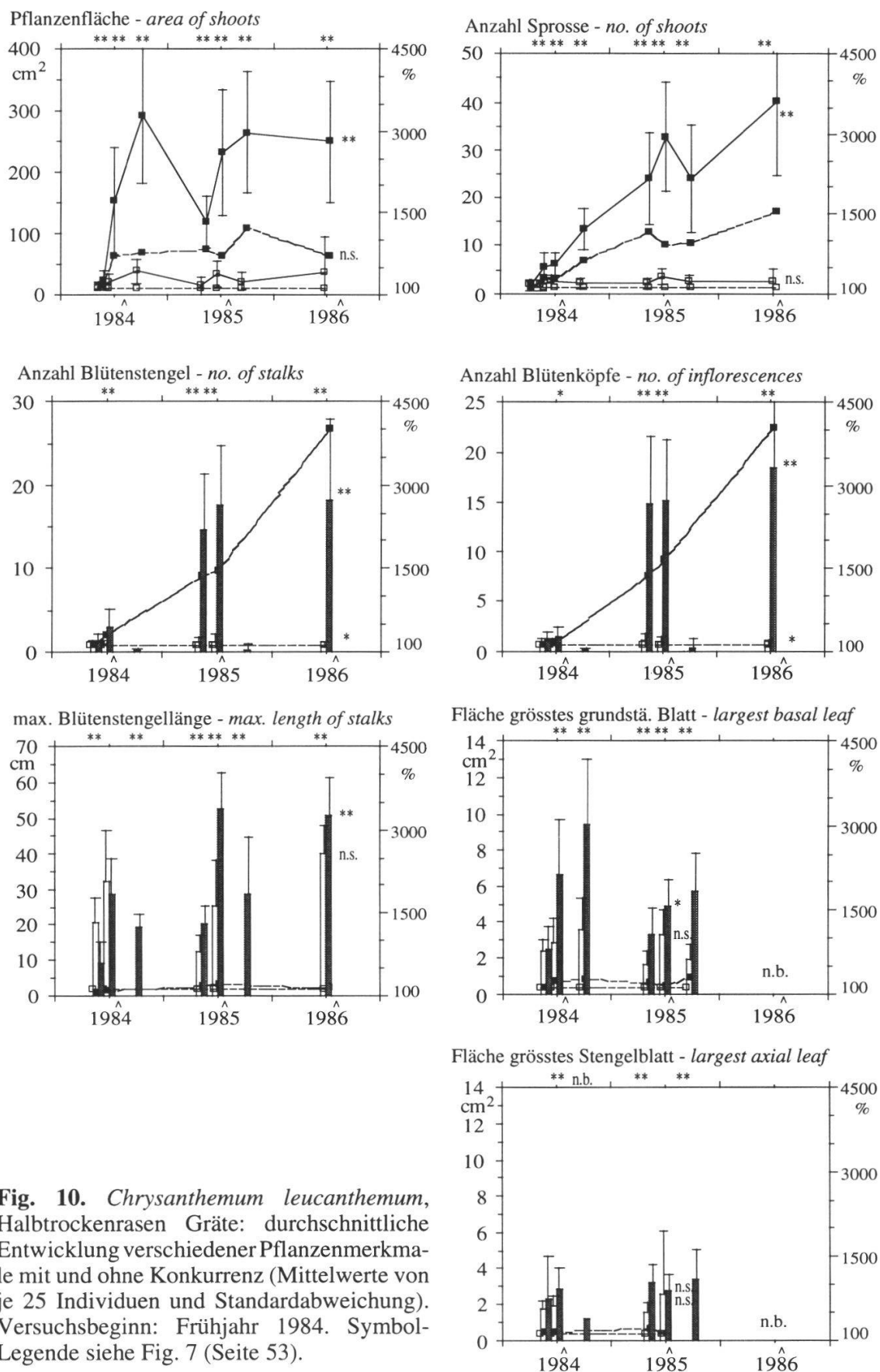


Fig. 10. *Chrysanthemum leucanthemum*, Halbtrockenrasen Gräte: durchschnittliche Entwicklung verschiedener Pflanzenmerkmale mit und ohne Konkurrenz (Mittelwerte von je 25 Individuen und Standardabweichung). Versuchsbeginn: Frühjahr 1984. Symbol-Legende siehe Fig. 7 (Seite 53).

mal. Die Anzahl Blütenköpfe und -stengel nahm bei den Versuchspflanzen ab Sommer 1984 signifikant und ausgesprochen stark zu. Während den drei Versuchsjahren ging die Blütenbildung bei den Referenzpflanzen signifikant zurück, bei den Versuchspflanzen nahm sie signifikant zu. Die physiologischen Möglichkeiten schienen von den Versuchspflanzen in der untersuchten Periode noch nicht ausgeschöpft zu sein. Die maximale Blütenstengellänge und die maximalen Blattflächen waren ab Sommer 1984 bei den Versuchspflanzen signifikant grösser als bei den Referenzpflanzen. Relativ betrachtet war der Unterschied gering.

Gegenüber den Referenzpflanzen vergrösserten die Versuchspflanzen als erstes die Pflanzenfläche und die Sprosszahl im Frühsommer 1984, dann die anderen Merkmale. Während die Blütenstengelzahl der Versuchspflanzen sich gegenüber den Referenzpflanzen vervierzigfachte, nahm die Sprosszahl fünfzehnfach und die Pflanzenfläche siebenfach zu. Trotz lateraler Ausbreitungsfähigkeit setzte *Chrysanthemum leucanthemum* den Vorteil des Konkurrenzausschlusses am stärksten im generativen Bereich um, gefolgt von der Sprosszahl. Der Raumgewinn stand erst an dritter Stelle.

4.3.7. *Primula columnae* (Fig. 11)

Populationsentwicklung: Der Pflanzendurchmesser der Referenzpflanzen mit Konkurrenz vergrösserte sich im zweiten und dritten Versuchsjahr, die Sprosszahl blieb ungefähr gleich. Das dritte Versuchsjahr bot nach kaltem, strengem Winter ungünstige Frühjahrsverhältnisse für die Blütenbildung dieser bereits im Mai blühenden Art. Diese typische Halbtrockenrasenart ist gut an das Klima angepasst.

Individuelle Entwicklung: Durch unterirdischen Konkurrenzausschluss wurde die Pflanzenfläche der Versuchspflanzen v.a. nach dem Juli-Schnitt gegenüber den Referenzpflanzen vergrössert. Die relative Zunahme war insgesamt gering. Sowohl Referenz- wie Versuchspflanzen hatten Ende der dreijährigen Versuchsdauer ihre Pflanzenfläche signifikant gegenüber dem Startwert erhöhen können. Die Anzahl Sprosse nahm bei den Versuchspflanzen ab Versuchsbeginn signifikant zu. Der trockene Sommer 1985 behagte *Primula columnae* allgemein wenig. Durch den harten Winter 1985/86 waren die freigestellten Versuchspflanzen

Fig. 11. *Primula columnae*, site "Gräte": average development of several characteristics with and without competition (mean values of 25 individuals and standard deviation). Experiment started in spring 1984. Explanation of symbols: see fig. 5 page 48.

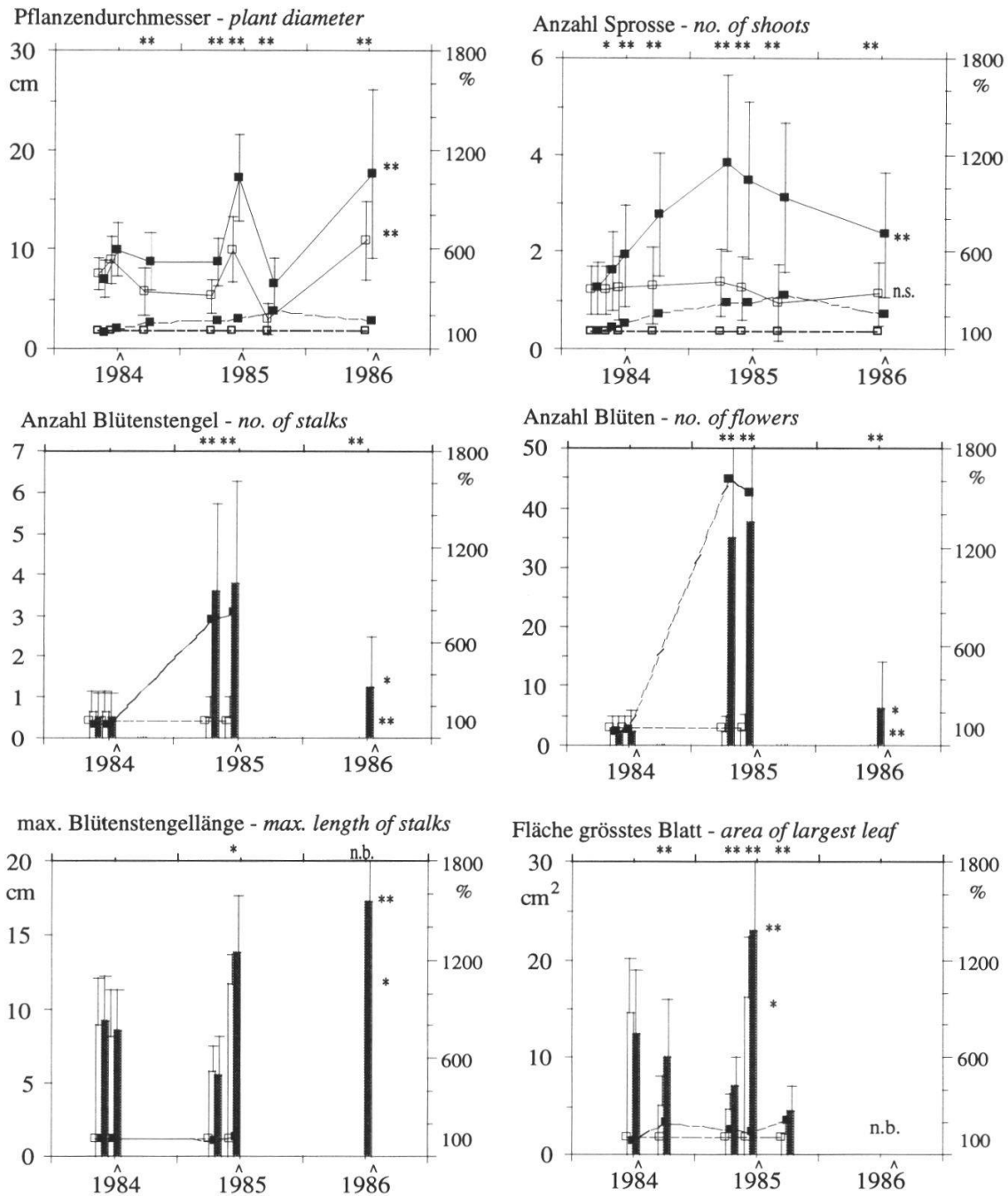


Fig. 11. *Primula columnae*, Halbtrockenrasen Gräte: durchschnittliche Entwicklung verschiedener Pflanzenmerkmale mit und ohne Konkurrenz (Mittelwerte von je 25 Individuen und Standardabweichung). Versuchsbeginn: Frühjahr 1984.

Symbole: schwarz/schraffiert = konkurrenzbefreite Versuchspflanzen; weiss = Referenzpflanzen mit Konkurrenz im Bestand; Skala rechts (für gestrichelte Linien) = Relativwerte (Individuen mit Konkurrenz = 100%); ^ = Schnitzeitpunkt. Statistik: t-Test. Signifikanzen oben: Vergleich von Individuen mit und ohne Konkurrenz pro Aufnahmedatum; Signifikanzen rechts: Vergleich von Anfangs- zu Endwert der Versuchsphase (n.s. = nicht signifikant); n.b. = nicht bestimmt.

stärker betroffen als die Referenzpflanzen. Die im Bestand wachsenden Referenzpflanzen hatten einen Koexistenzvorteil durch besseren Schutz vor Frost (positive Interaktion! siehe GIGON und RYSER 1986). Die Sprosszahl der Versuchspflanzen ohne Konkurrenz hatte sich während der Untersuchungsperiode signifikant gegenüber dem Startwert vergrössert. Anzahl Stengel und Anzahl Blüten waren bei den Versuchspflanzen erst ab dem zweiten Versuchsjahr signifikant grösser als bei den Referenzpflanzen mit Konkurrenz im Bestand. Im dritten Versuchsjahr blühten nur Individuen der Versuchspflanzen. Die relative Zunahme der Anzahl Blüten bei Konkurrenzausschluss war die bedeutendste Veränderung. Das Jahr 1986 war für diese frühblühende Art klimatisch sehr ungünstig. Die maximale Blütenstengellänge nahm während der Versuchsdauer für die Versuchs- und Referenzpflanzen geringfügig aber signifikant zu. Bei den Versuchspflanzen nahm die maximale Blattfläche gegenüber den Referenzpflanzen signifikant zu.

In der zeitlichen Abfolge vergrösserten bei Konkurrenzausschluss die Versuchspflanzen relativ zu den Referenzpflanzen als erstes das Sprosswachstum, später durch den Raumanspruch und die Blattfläche. Erst im zweiten Versuchsjahr machte sich der Konkurrenzvorteil bei den konkurrenzbefreiten Individuen auch im generativen Bereich bemerkbar. Insgesamt wurde bei den Versuchspflanzen im Vergleich zu den Referenzpflanzen die Anzahl Blüten versechzehnfacht, die Blütenstengelzahl verachtacht, die Sprosszahl und die Pflanzenfläche verdoppelt. Am absolut stärksten verbesserte sich bei Konkurrenzausschluss also die sexuelle Reproduktionsfähigkeit.

4.3.8. *Anthyllis vulgaris* (Fig. 12)

Populationsentwicklung: Die Pflanzenfläche und die Sprosszahl der Referenzpflanzen mit Konkurrenz erlitten im trockenheissen Sommer 1985 nach dem Juli-Schnitt einen massiven Einbruch. Im folgenden Jahr blühte auch keines dieser Individuen. *Anthyllis vulgaris* reagierte empfindlich auf zu grosse Trockenheit. Dass sie als Art trotzdem überlebte, verdankte sie ihrer sehr guten Etablierungsfähigkeit im Halbtrockenrasen.

Individuelle Entwicklung: Ab Herbst 1984 war die Pflanzenfläche der konkurrenzbefreiten Versuchspflanzen signifikant grösser als bei den Referenzpflan-

Fig. 12. *Anthyllis vulgaris*, site "Gräte": average development of several characteristics with and without competition (mean values of 25 individuals and standard deviation). Experiment started in spring 1984. Explanation of symbols: see fig. 5 page 48.

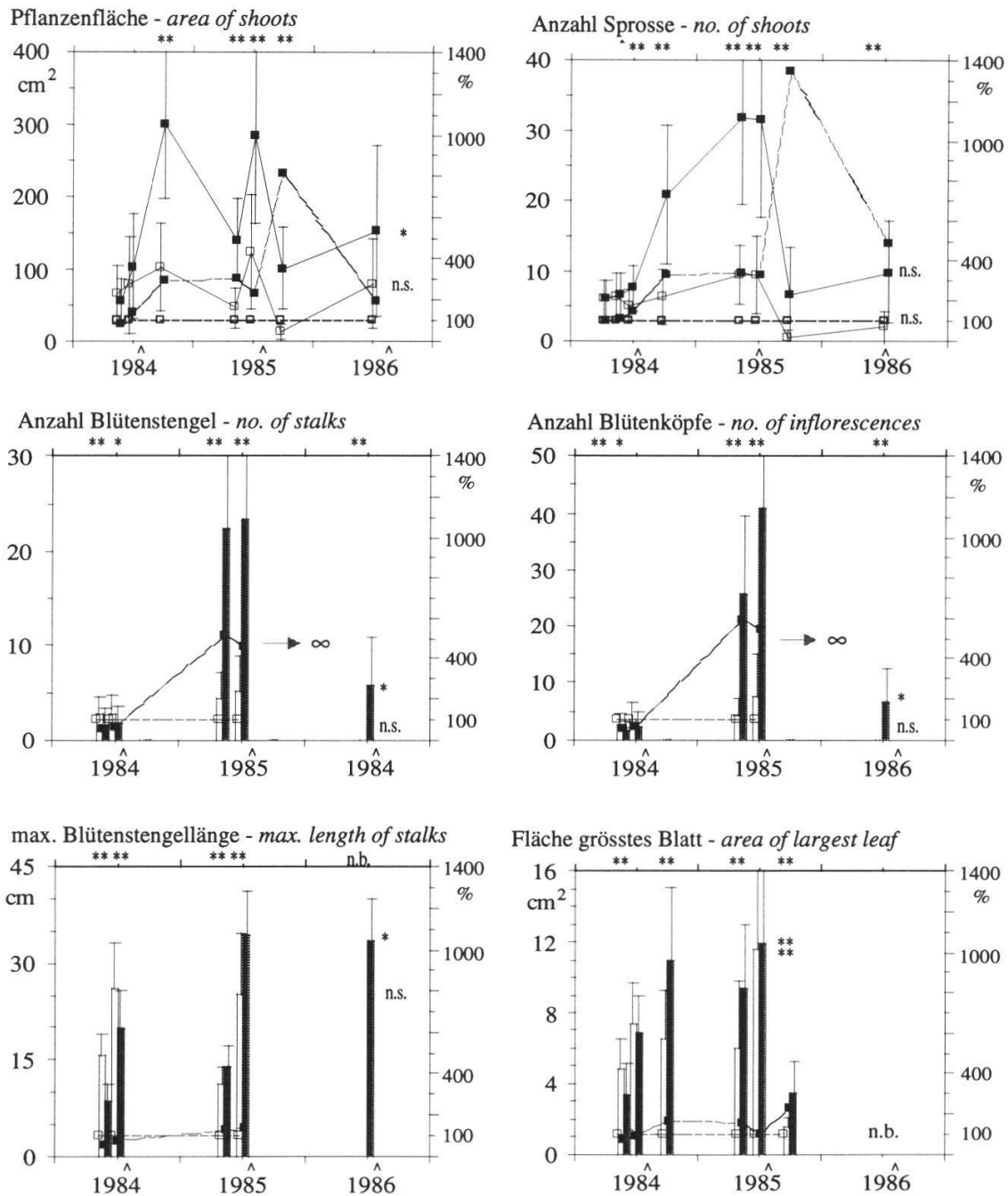


Fig. 12. *Anthyllis vulgaris*, Halbtrockenrasen Gräte: durchschnittliche Entwicklung verschiedener Pflanzenmerkmale mit und ohne Konkurrenz (Mittelwerte von je 25 Individuen und Standardabweichung). Versuchsbeginn: Frühjahr 1984.

Symbole: schwarz/schraffiert = konkurrenzbefreite Versuchspflanzen; weiss = Referenzpflanzen mit Konkurrenz im Bestand; Skala rechts (für gestrichelte Linien) = Relativwerte (Individuen mit Konkurrenz = 100%); ^ = Schnitzeitpunkt. Statistik: t-Test. Signifikanzen oben: Vergleich von Individuen mit und ohne Konkurrenz pro Aufnahmedatum; Signifikanzen rechts: Vergleich von Anfangs- zu Endwert der Versuchsphase (n.s. = nicht signifikant); n.b. = nicht bestimmt.

zen. Nach drei Jahren waren die Versuchspflanzen signifikant grösser als zu Beginn. Im Vergleich zu den Referenzpflanzen schienen die Versuchspflanzen v.a. in der Vegetationsperiode nach dem Schnitt vom Wurzelkonkurrenzausschluss zu profitieren, durch mehr Sprosse und grössere Pflanzenflächen. Bei der Entwicklung der Anzahl Sprosse zeigten die Versuchspflanzen ab Sommer des ersten Versuchsjahres signifikant grössere Werte als die Referenzpflanzen. Unabhängig von Klimaeinflüssen liessen dabei die relativen Sommerwerte einen kontinuierlichen Anstieg während der Versuchsdauer erkennen. Im ersten Versuchsjahr bildeten die Versuchspflanzen signifikant weniger Blütenstengel und Blütenköpfe als die Referenzpflanzen. Im zweiten Versuchsjahr dagegen nahm die Blühintensität der Versuchspflanzen sprunghaft zu. Nach dem trockenheissen Sommer 1985, der dieser Art stark zusetzte, war 1986 für alle Individuen ein Regenerationsjahr. Die Referenzpflanzen blühten in diesem Sommer nicht. Die maximale Blütenstengellänge und die maximale Blattfläche waren im ersten Versuchsjahr bei den Versuchspflanzen signifikant kleiner, im zweiten Versuchsjahr signifikant grösser als bei den Referenzpflanzen. Bis zum Juli-Schnitt glich sich der Vorteil jeweils aus. Im zweiten Versuchsjahr hatte damit auch eine phänologische Umsetzung des Konkurrenzvorteils stattgefunden.

Werden die relativen Veränderungen zwischen Versuchs- und Referenzpflanzen betrachtet, fällt auf, dass bei den Versuchspflanzen vorerst die generativen und morphologischen Merkmale in ihrer Entwicklung gegenüber den Referenzpflanzen zurückstanden. Die Versuchspflanzen schienen, wahrscheinlich mikroklimatisch bedingt, aufgrund der Freistellung im Bestand einen Schock überwinden zu müssen. Bis auf die Sprosszahl, die gleich blieb, zeigten die Individuen durch diese Exponierung vorerst eine Abnahme in allen Merkmalen. Der Konkurrenzvorteil der Versuchspflanzen wurde danach ab Sommer 1984 zuerst vegetativ umgesetzt. Ab Spätsommer 1984 nahmen die Versuchspflanzen einen signifikant grösseren Raum ein v.a. durch Bildung grösserer Blätter und im zweiten Versuchsjahr erfolgte eine Umsetzung im generativen Bereich. Während sich die Anzahl Blütenköpfe respektive Blütenstengel verfünffachte beziehungsweise vervierfachte und sich die Sprosszahl verfünffachte, verdoppelte sich die Pflanzenfläche.

4.3.9. Blühphänologische Unterschiede (Fig. 13)

Allgemein waren die Pflanzenindividuen 1985 weiter entwickelt als 1984, was auf die klimatisch günstigeren Sommerverhältnisse 1985 zurückzuführen ist (siehe Kap. 2.2). Einzig *Primula columnae* als Frühblüher verhielt sich nach

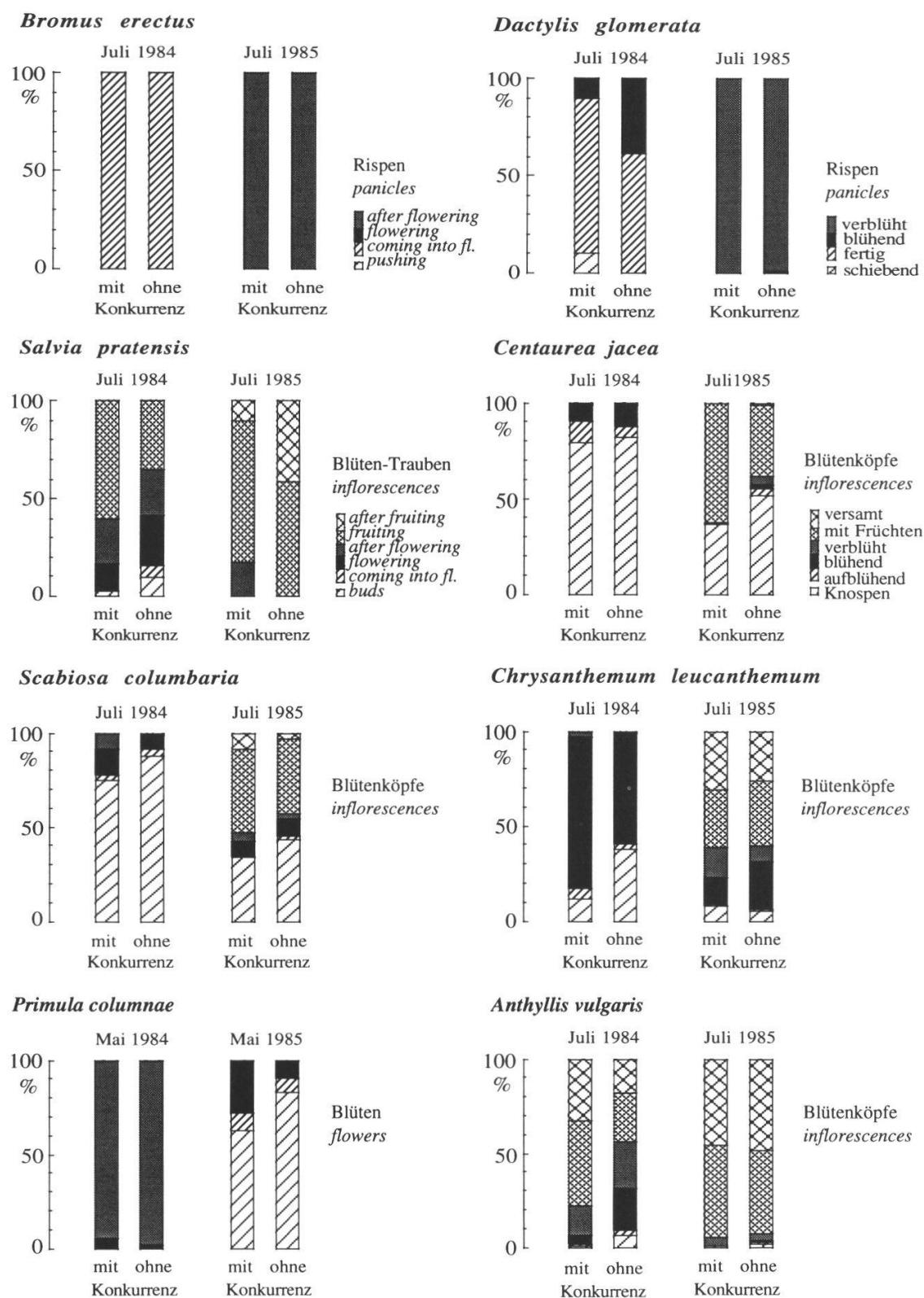


Fig. 13. Anteile verschiedener Blühstadien der untersuchten Pflanzenarten im Juli 1984 und 1985 im Halbtrockenrasen Gräte. Vergleich von Pflanzen mit und ohne Konkurrenz.
Proportion of stages of flowering of the studied plant species in limestone grassland at the site "Gräte", plants with (mit) competition vs. plants without (ohne) competition (Konkurrenz).

strengem Winter umgekehrt. Allgemein hatte Konkurrenzausschluss wenig Einfluss auf die zeitliche Blütenentwicklung. Da bei den Kräutern konkurrenzbefreite Individuen tendenziell eine verlängerte Blühdauer festgestellt wurde durch ständig nachwachsende Blütenknospen in den Blattachseln, war der Knospenanteil gegenüber Individuen mit Konkurrenz meist höher. Für die Beurteilung des Einflusses von Wurzelkonkurrenz auf das Blühverhalten der Individuen wurden daher v.a. die am weitesten entwickelten Blüten sowie das Spektrum an Blühstadien zu beurteilt.

Konkurrenzausschluss hatte auf die Blütenentwicklung bei *Bromus erectus* keinen Einfluss. Konkurrenzbefreite Individuen waren bei *Dactylis glomerata* im ersten Jahr etwas früher blühend als die Referenzpflanzen im Bestand. Bei *Salvia pratensis* waren die Blüten konkurrenzbefreiter Individuen im ersten Jahr eher weniger und im zweiten Jahr weiter entwickelt als diejenigen der Referenzindividuen im Bestand. Bei *Centaurea jacea* waren die Blüten bei Individuen mit und ohne Konkurrenz gleich weit entwickelt. Die mittelgrossen Kräuter *Scabiosa columbaria* und *Chrysanthemum leucanthemum* setzten das Schwergewicht bei Konkurrenzausschluss im ersten Versuchsjahr auf vegetative Entwicklung, wodurch ihre Individuen in der Blütenentwicklung zurücklagen gegenüber den Referenzpflanzen. Im zweiten Jahr bestand kein Unterschied mehr. Bei den kleinwüchsigen Kräutern *Anthyllis vulgaris* und *Primula columnae* bestanden wenig Entwicklungsunterschiede im Blühen zwischen Individuen mit und ohne Konkurrenz. Dass die Blütenbildung bei konkurrenzbefreiten Individuen von *Primula columnae* 1985 weniger fortgeschritten war als jene im Bestand, kann durch versuchsbedingt extremere mikroklimatische Einflüsse (Frost etc.) erklärt werden.

4.3.10. Zusammenfassung des Artverhaltens (Kap. 4.3.1 - 4.3.9)

Trotz seiner absoluten Dominanz im Halbtrockenrasen Gräte wird *Bromus erectus* durch unterirdische Konkurrenz eingeschränkt. Dies kommt v.a. durch eine verminderte Blütenstengelbildung zum Ausdruck. Entsprechend der Dichte dieses Grases im Bestand dürfte die *intraspezifische* Konkurrenz einen namhaften Anteil ausmachen. *Dactylis glomerata* wird an diesem Standort durch Wurzelkonkurrenz massiv in seiner sexuellen Reproduktion aber auch in seiner vegetativen Ausbreitung behindert (siehe Kap. 4.2).

Unter den Kräutern ist *Salvia pratensis* die dominanteste Art. Sie wird durch unterirdische Konkurrenz im Halbtrockenrasen Gräte v.a. im generativen Bereich eingeschränkt und dies, entsprechend der Vegetationsmatrix, mehrheitlich

durch Gräser. *Centaurea jacea* ist im Halbtrockenrasen Gräte relativ selten vertreten. Durch unterirdische Konkurrenz wird diese Art sowohl in ihrer vegetativen wie generativen Ausbreitung gehemmt. Wurde diese Art konkurrenzbefreit, profitierte sie am stärksten im generativen Bereich, gleichzeitig nahmen aber auch die Pflanzenfläche und die vegetative Ausbreitung stark zu.

Scabiosa columbaria wird durch unterirdische Konkurrenz am stärksten in der sexuellen Reproduktion behindert. Die vegetative Ausbreitung und die Blattfläche werden aber ebenfalls nicht unwesentlich eingeschränkt. Trotzdem überlebt diese Art im Halbtrockenrasen gut. *Chrysanthemum leucanthemum* ist eine regelmässig verbreitete Art des untersuchten Halbtrockenrasens, als adulte Pflanze im Bestand aber nicht besonders konkurrenzstark. Sie wird durch unterirdische Konkurrenz stark im generativen Bereich beeinträchtigt.

Primula columnae ist eine gut angepasste Halbtrockenrasenart und erzielt bei unterirdischem Konkurrenzausschluss Verbesserungen v.a. im generativen Bereich. Die Individuen dieser Versuchspflanzen wurden verhältnismässig wenig grösser als die Referenzindividuen, was ein Hinweis darauf ist, dass diese Art im Halbtrockenrasen einen geeigneten physiologischen Standort hat. Dies hat wohl auch damit zu tun, dass *Primula columnae* sich im Spätherbst und dann v.a. im Frühling entwickelt, wenn die meisten anderen Halbtrockenrasenarten wenig aktiv sind. Von allen acht untersuchten Arten bewirkte Konkurrenzausschluss bei *Anthyllis vulgaris* am wenigsten Veränderung. Diese Art ist sehr gut an den Standort Halbtrockenrasen angepasst. Dabei dürfte die Autonomie in der Stickstoffversorgung (Rhizobien-Symbiose) in den nährstoffarmen Halbtrockenrasen eine grosse Rolle spielen. Ihr fehlt zu mehr Dominanz eigentlich nur die entsprechend grössere und robustere Wuchsform und eine längere Lebenserwartung.

4.4. VERHALTEN VON HÄUFIGEN UND SELTENEREN ARTEN BEI WURZELKONKURRENZ-AUSSCHLUSS

4.4.1. Allgemeiner Vergleich zwischen den Pflanzenarten

Um die folgenden Ergebnisse zu interpretieren, wurden vier Annahmen getroffen: 1. Eine Pflanzenart, die sehr häufig ist im Bestand, ist an diesem Standort auch konkurrenzstark. 2. Je konkurrenzkräftiger eine Pflanzenart im Halbtrockenrasen ist, desto geringer ist ihre Wachstumszunahme nach Konkurrenzbefreiung (ökologisches Verhalten). 3. Je optimaler für eine Pflanzenart der

abiotische Standort Halbtrockenrasen ist, desto geringer ist ihre Wachstumszunahme nach Verpflanzung in den Versuchsgarten mit günstigeren Nährstoffverhältnissen (physiologisches Verhalten). 4. Die untersuchten Pflanzenarten haben im Halbtrockenrasen Gräte ein anderes ökologisches und physiologisches Verhalten als im Halbtrockenrasen Emmerberg.

Das dominante Gras *Bromus erectus* wurde im interspezifischen Vergleich als Bezugsbasis für die anderen Arten gewählt.

Wurzelkonkurrenzbefreite Pflanzenindividuen des Halbtrockenrasens Gräte zeigten erwartungsgemäss bei allen Arten ein verbessertes Wachstum (Fig. 14, linke Kolonne). Die Wachstumszunahme insgesamt war je nach Art unterschiedlich, ebenso die Gewichtung innerhalb der verschiedenen Merkmale. Im Halbtrockenrasen Gräte zeigten konkurrenzbefreite Individuen von *Bromus erectus* bei den untersuchten Merkmalen durchwegs kleinere Wachstumszunahmen als von *Dactylis glomerata*. Individuen der im Bestand relativ seltenen Art *Dactylis glomerata* erhöhten ihre Pflanzenfläche bei Konkurrenzausschluss fünfmal stärker als solche von *Bromus erectus*, ihre Sprosszahl nahm viermal stärker zu, Stengel und Blüten sogar 30-40mal.

Anders fiel der Vergleich der konkurrenzstarken und häufigen *Salvia pratensis* mit der relativ seltenen *Centaurea jacea* aus. Bei Individuen von *Centaurea jacea* nahm durch die Konkurrenzbefreiung die Pflanzenfläche fünfmal stärker zu als bei Individuen von *Salvia pratensis*. Im generativen Bereich profitierte dagegen *Salvia pratensis* vom Konkurrenzausschluss etwas stärker als *Centaurea jacea*. Die relative Zunahme bei einzelnen Merkmalen zeigte bei konkurrenzbefreiten Individuen von *Centaurea jacea* geringe Unterschiede. Der sexuellen Reproduktion wurde bei Individuen mit Konkurrenz im Bestand der gleiche Stellenwert eingeräumt wie dem vegetativen Wachstum.

Von den vier zusätzlich untersuchten, relativ seltenen Arten hatte *Primula columnae* unerwarteterweise die geringste Sprosszunahme bei Konkurrenzbefreiung. Gemäss den getroffenen Annahmen waren ihre Individuen damit von den untersuchten Arten die konkurrenzstärksten! Aufgrund der Sprosszunahme bei konkurrenzbefreiten Individuen waren *Scabiosa columbaria*, *Anthyllis vulgaris* und auch *Centaurea jacea* ähnlich konkurrenzkräftig wie *Bromus erectus* und *Salvia pratensis*. Konkurrenzschwach waren von den untersuchten Arten im Halbtrockenrasen Gräte nur *Chrysanthemum leucanthemum* und *Dactylis glomerata*.

Ein ähnliches Bild ergab sich bei den generativen Merkmalen. *Primula columnae* und *Scabiosa columbaria* hatten ähnlich geringe Zunahmen wie *Bromus*

erectus und *Salvia pratensis*. Deutlich mehr profitierte *Chrysanthemum leucanthemum* im Blühbereich durch Konkurrenzausschluss. Am extremsten war die Zunahme der Blütenzahl bei *Dactylis glomerata*. *Anthyllis vulgaris* blühte im Bestand mit Konkurrenz bereits häufig und profitierte dementsprechend durch Konkurrenzbefreiung bei diesem Merkmal am wenigsten. Ähnlich war die Situation bei *Centaurea jacea*.

Durch die interspezifische Konkurrenz wurde *Chrysanthemum leucanthemum* und *Dactylis glomerata* in ihrer gesamten Entwicklung am stärksten gehemmt. Interessant war das Verhalten der beiden kleinen Kräuter *Primula columnae* und *Anthyllis vulgaris*. Sowohl ihre Zunahmen in der Pflanzenfläche wie im generativen Bereich geschahen bei konkurrenzbefreiten Individuen in einem ähnlich kleinen Rahmen wie bei *Bromus erectus* oder waren sogar geringer. Durch Konkurrenz wurden etablierte Individuen dieser beiden Arten offensichtlich nicht stärker beeinträchtigt als Individuen von *Bromus erectus*. Ihr geringer Artwert im Bestand ist nicht bedingt durch Wurzelkonkurrenz!

Mit dem Vergleich des Wachstumszuwachses zwischen konkurrenzbefreiten Individuen der Gräte und verpflanzten Individuen im Versuchsgarten Hönningerberg (Fig. 14, rechte Kolonne) konnte die abiotische Standortqualität für die einzelnen Pflanzenarten bewertet werden. Bei den konkurrenzstarken, häufigen Arten profitierten Individuen von *Salvia pratensis* durch Konkurrenzausschluss etwas stärker als diejenigen von *Bromus erectus*, sowohl im vegetativen wie im generativen Bereich. Deutlich weniger Zuwachs zeigte nur *Anthyllis vulgaris*. In einem ähnlichen Bereich wie *Salvia pratensis* und *Bromus erectus* vergrößerte *Primula columnae* ihr Wachstum. *Chrysanthemum leucanthemum*, *Centaurea jacea* und *Scabiosa columbaria* verzeichneten dagegen stärkere Wachstumszunahmen, *Scabiosa columbaria* v.a. im Blühbereich. Die stärkste Wachstumszunahme sowohl im vegetativen wie im generativen Bereich hatte *Dactylis glomerata*.

Gemäss unserer Annahme verfügte von den untersuchten Arten *Anthyllis vulgaris* damit über die beste abiotische Standortseignung im Halbtrockenrasen Gräte und *Dactylis glomerata* über die schlechteste.

4.4.2. Wurzelkonkurrenz in zwei Halbtrockenrasen mit unterschiedlichen Nährstoffverhältnissen

In diesem Kapitel wird ganz spezifisch der Einfluss von Wurzelkonkurrenz auf vier Pflanzenarten in zwei Halbtrockenrasen mit unterschiedlichem Nährstoff-

Wachstumspotential
growth potential

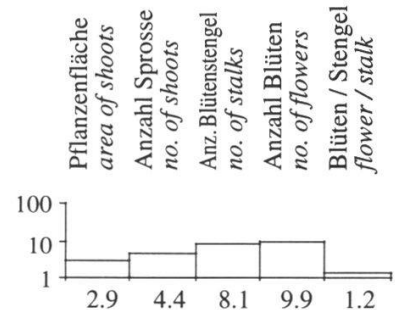
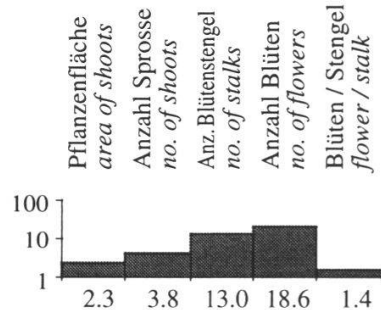
ohne vs. mit Konkurrenz
without vs. with competition

Versuchsgarten vs. Halbtrockenrasen
experimental garden vs. site

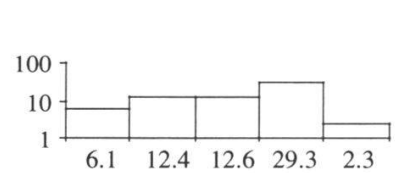
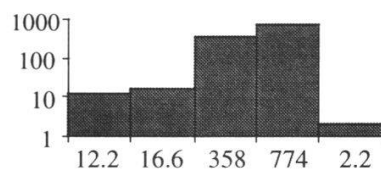
Halbtrockenrasen
Gräte

Gräser - grasses

Bromus erectus ¹⁾
dominant - dominant
Artwert = 25.5

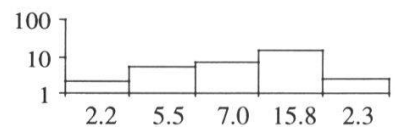
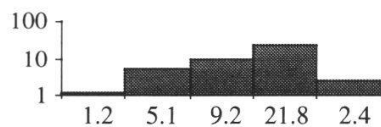


Dactylis glomerata ¹⁾
relativ selten - sparse
Artwert = 0.8

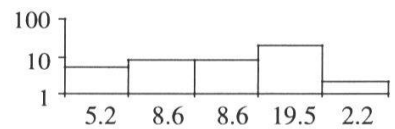
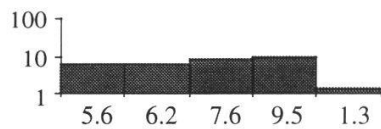


grosse Kräuter - large forbs

Salvia pratensis ²⁾
subdominant - subdominant
Artwert = 10.4

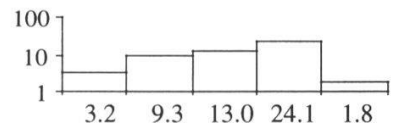
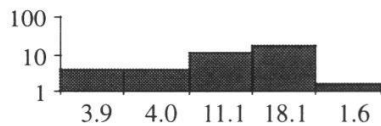


Centaurea jacea
relativ selten - sparse
Artwert = 0.2

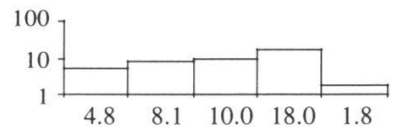
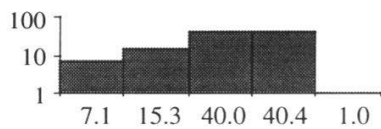


mittlere Kräuter - med. forbs

Scabiosa columbaria
nicht häufig - sparse
Artwert = 1.0

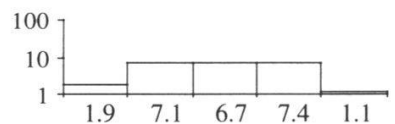
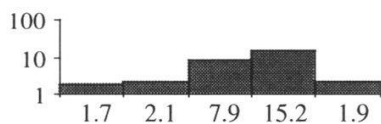


Chrysanthemum leucanthemum nicht häufig - sparse
Artwert = 1.7



kleine Kräuter - small forbs

Primula columnae ²⁾
relativ selten - rare
Artwert = 0.7



Anthyllis vulgaris
relativ selten - rare
Artwert = 0.5

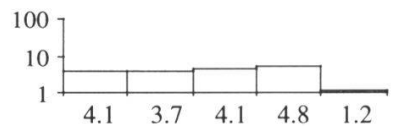
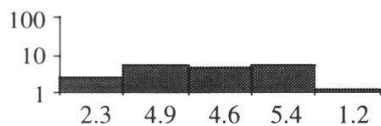


Fig. 14. Wachstumspotential von Pflanzenindividuen nach Ausschluss der Wurzelkonkurrenz am Standort Gräte und bei Verpflanzung in den Versuchsgarten (normierte Werte). Linke Kolonne: Individuen nach Wurzelkonkurrenz-Ausschluss (Ind. mit Konkurrenz = 1). Rechte Kolonne: Individuen im Versuchsgarten (Ind. ohne Konkurrenz im Halbtrockenrasen = 1). Indices: ¹⁾ = Blütenwerte extrapoliert, ²⁾ = Rosettendurchmesser anstelle von Pflanzenfläche.

Wachstumspotential
growth potential

ohne vs. mit Konkurrenz
without vs. with competition

Versuchsgarten vs. Halbtrockenrasen
experimental garden vs. site

Halbtrockenrasen
Emmerberg

Bromus erectus ¹⁾
dominant - dominant
Artwert = 30.4

Dactylis glomerata ¹⁾
nicht häufig - rel. sparse
Artwert = 1.4

Salvia pratensis ²⁾
subdominant - subdominant
Artwert = 19.6

Centaurea jacea
nicht häufig - rel. sparse
Artwert = 0.9

Gräser - grasses
grosse Kräuter - large forbs

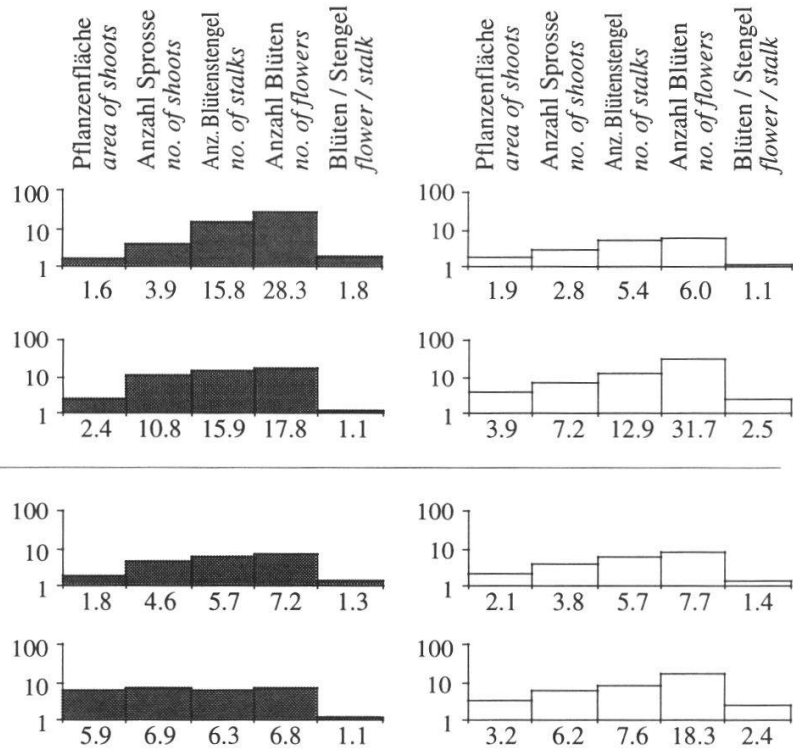


Fig. 15. Wachstumspotential von Pflanzenindividuen nach Ausschluss der Wurzelkonkurrenz am Standort Emmerberg und bei Verpflanzung in den Versuchsgarten (normierte Werte). Linke Kolonne: Individuen nach Wurzelkonkurrenz-Ausschluss (Ind. mit Konkurrenz = 1). Rechte Kolonne: Individuen im Versuchsgarten (Ind. ohne Konkurrenz im Halbtrockenrasen = 1). Indices: ¹⁾ = Blütenwerte extrapoliert, ²⁾ = Rosettendurchmesser anstelle Pflanzenfläche. *Growth potential of the individuals without competition at the site "Emmerberg" and in the experimental garden (standardized values). Left-hand side: individuals after exclusion of root competition (individuals with competition = 1). Right-hand side: individuals in the experimental garden (inds. without competition at the site = 1). Explanation of indices see fig. 14.*

angebot betrachtet. Für den Vergleich wurden *Bromus erectus*, *Dactylis glomerata*, *Salvia pratensis* und *Centaurea jacea* gewählt. Der leicht mit Mist gedüngte Standort Emmerberg ist etwas nährstoffreicher als der Standort Gräte. Weitere Ergebnisse zu den beiden Standorten finden sich in den Kap. 4.1, 4.2, 4.4 und 4.5.

Fig. 14. *Growth potential of the individuals without competition at the site "Gräte" and in the experimental garden (standardized values). On the left: individuals after exclusion of root competition (individuals with competition = 1). On the right: individuals in the experimental garden (individuals without competition at the site = 1). Indices: ¹⁾ = extrapolated flowering values, ²⁾ = diameter of rosettes, instead of area of shoots.*

Bereits leicht veränderte Standortsfaktoren zwischen den zwei untersuchten Halbtrockenrasen beeinflussten das Verhalten von häufigen und selteneren Arten. Im Vergleich zum Halbtrockenrasen Gräte erhöhte *Bromus erectus* im Halbtrockenrasen Emmerberg bei Konkurrenzbefreiung die Pflanzenfläche weniger stark, die Sprosszahl nahm an beiden Standorten ähnlich zu, dagegen wurden mehr Blüten produziert (Fig. 14 und 15, je linke Kolonne). *Bromus erectus* war im Halbtrockenrasen Emmerberg deutlich konkurrenzschwächer als im Halbtrockenrasen Gräte! *Dactylis glomerata* verzeichnete auf dem Standort Emmerberg bei allen Merkmalen gegenüber dem Standort Gräte geringere Zunahmen und war dementsprechend bedeutend konkurrenzstärker. Gegenüber *Bromus erectus* wuchs *Dactylis glomerata* mit Konkurrenz im Bestand nur noch im vegetativen Bereich schlechter. *Salvia pratensis* und *Centaurea jacea* waren aufgrund der geringeren Wachstumszunahmen bei Konkurrenzausschluss auf dem Standort Emmerberg konkurrenzstärker als auf dem Standort Gräte. *Salvia pratensis* profitierte bei Konkurrenzbefreiung bei der Sprosszahl und bei der Anzahl Blüten weniger stark als auf der Gräte, *Centaurea jacea* nur bei der Blütenzahl.

Interessant war, dass im Halbtrockenrasen Emmerberg bei *Salvia pratensis*, *Centaurea jacea* und *Dactylis glomerata* bei Konkurrenzbefreiung die Sprosszahl in einem ähnlichen Rahmen zunahm wie die Anzahl Blüten. Einerseits waren die Individuen durchschnittlich grösser und kräftiger als im Halbtrockenrasen Gräte, andererseits war die Lebenserwartung der Individuen kleiner. Eine stärkere Gewichtung der sexuellen Reproduktion bei Individuen mit Konkurrenz im Bestand war damit durchaus sinnvoll.

Der Vergleich des Wachstums von Individuen ohne Konkurrenz im Halbtrockenrasen zu Individuen des Versuchsgartens zeigte, dass die häufigen *Bromus erectus* und *Salvia pratensis* in allen Bereichen weniger Zunahmen verzeichneten bei Individuen vom Standort Emmerberg als bei Individuen vom Standort Gräte (Fig. 14 und 15, je rechte Kolonne). Die selteneren *Dactylis glomerata* und *Centaurea jacea* hatten nur im Bereich der Sprosszahl und der Pflanzenfläche entsprechend geringeres Wachstum. Somit behagte der abiotische Standort Emmerberg *Dactylis glomerata* und *Centaurea jacea* etwas besser, *Salvia pratensis* und *Bromus erectus* dagegen bedeutend besser als der Standort Gräte. Entsprechend der Veränderung der Konkurrenzfähigkeit und der abiotischen Standortseignung der vier untersuchten Arten verhielt sich auch ihr Artwert in den zwei Halbtrockenrasen.

Individuen aller vier Arten bildeten mehr Sprosse im Halbtrockenrasen Emmerberg als im Halbtrockenrasen Gräte (Fig. 16), und zwar sowohl für Pflanzen mit und ohne Konkurrenz. Offensichtlich hatte im Halbtrockenrasen Emmerberg im Vergleich zum Standort Gräte eine Selektion zugunsten grösserer Individuen stattgefunden. Sie dürften konkurrenzstärker sein, mussten sie sich doch gegen inter- und intraspezifische Konkurrenz mehr Platz erobern. Der Verlauf der

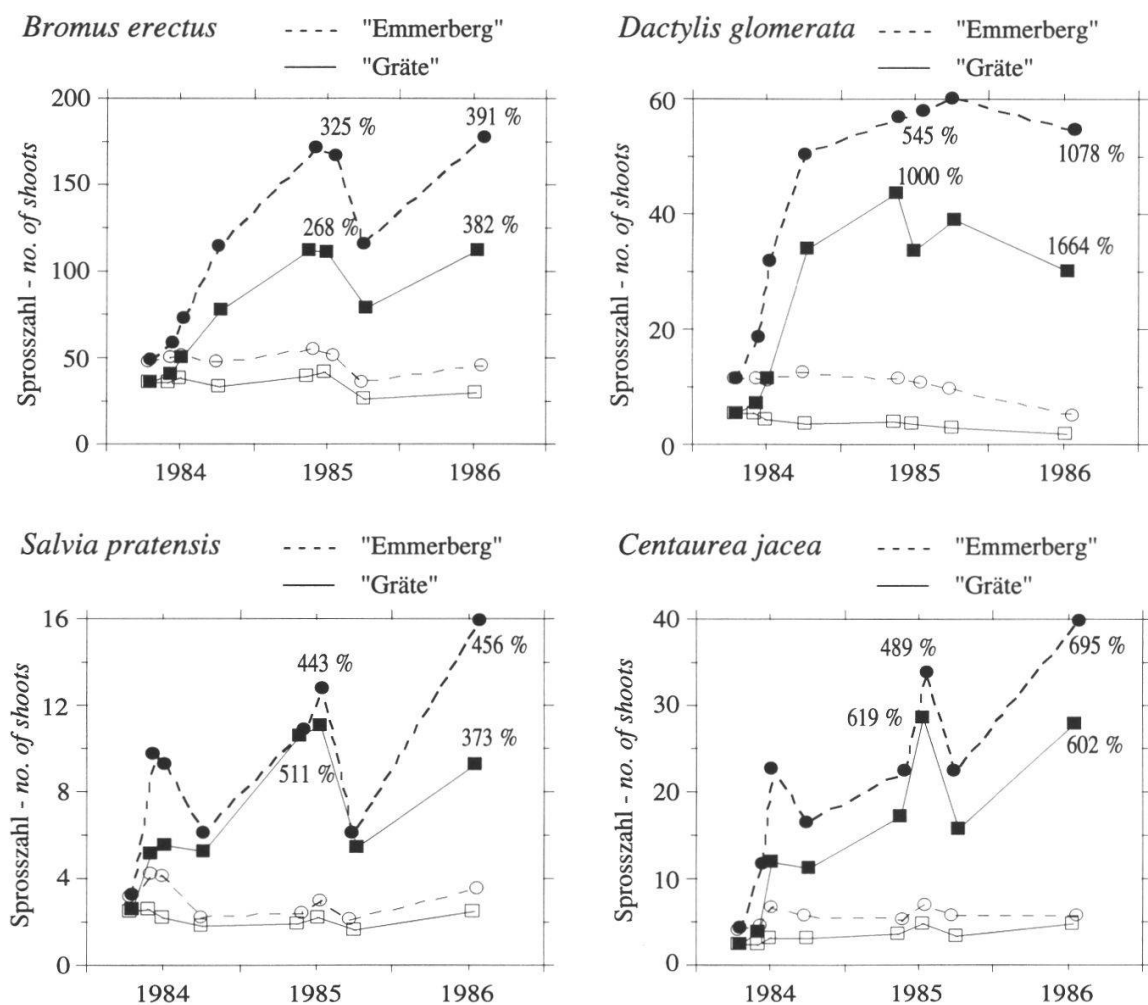


Fig. 16. Entwicklung der Sprosszahl von Individuen mit und ohne Konkurrenz in den beiden Halbtrockenrasen Gräte (nährstoffarm) und Emmerberg (leicht gedüngt). Symbole: schwarz = Individuen ohne Konkurrenz, weiss = Individuen mit Konkurrenz. Prozentzahlen für Individuen ohne Konkurrenz (Individuen mit Konkurrenz = 100%).

Development of numbers of shoots of individuals with and without competition in the limestone grasslands at the sites "Gräte" (poor in nutrients) and "Emmerberg" (slightly fertilized). Symbols: black = individuals without competition, plain = individuals with competition. Percent values for individuals without competition (individuals with competition = 100%).

Sprossentwicklung bei Individuen mit und ohne Konkurrenz war pro Art an beiden Standorten ähnlich. Die prozentuale Sprosszunahme bei Individuen ohne Konkurrenz war dagegen für die vier Arten in den beiden Halbtrockenrasen verschieden. Konkurrenzbefreite Individuen von *Salvia pratensis* und *Centaurea jacea* hatten an beiden Standorten ähnliche Zunahmen, während Individuen von *Bromus erectus* auf dem Emmerberg und Individuen von *Dactylis glomerata* auf der Gräte bei Konkurrenzausschluss relativ mehr Sprosse bildeten.

Bei besserem Nährstoffangebot und grösser wachsenden Individuen nahm die Konkurrenz am Standort Emmerberg unter den Arten zu. Entsprechend beherrschte der Halbtrockenrasen Emmerberg 20% weniger Arten als der Standort Gräte. Für die Zusammensetzung der Vegetation entspricht dies einer Selektion auf dem Niveau der Art. Innerhalb einer Art hatte eine weitere Selektion stattgefunden, da es weniger Individuen geschafft hatten, sich zu etablieren. Diese beanspruchten dafür mehr Platz.

Die durchschnittliche Individuengrösse kann pro Art zwischen den zwei Halbtrockenrasen verglichen werden und zwar sowohl bei Individuen mit und ohne Konkurrenz. Ein Vergleich des Verhaltens von konkurrenzbefreiten Individuen beider Standorte sagt etwas aus über die relative abiotische Standortseignung einer Art in den beiden Halbtrockenrasen (Fig. 17). *Bromus erectus* zeigte bei allen Merkmalen leicht grössere Werte für den etwas nährstoffreicheren Halbtrockenrasen Emmerberg. Bei *Salvia pratensis* galt dies v.a. für generative Merkmale. *Dactylis glomerata* und *Centaurea jacea* erreichten nur bei der Pflanzenfläche und bei der Sprosszahl grössere Werte. Allgemein wuchsen die Individuen bei allen vier untersuchten Arten im Halbtrockenrasen Emmerberg grösser als im Halbtrockenrasen Gräte. Auf dem Niveau des Individuums und damit auch der Art ist der nährstoffreichere, abiotische Standort Emmerberg für alle vier Arten besser.

Der Einfluss der Konkurrenz in den beiden Halbtrockenrasen lässt sich für jede Art sehr einfach ablesen durch den Vergleich des Verhaltens von Individuen mit und ohne Konkurrenz. Waren die Unterschiede in der Merkmalsentwicklung bei Individuen mit Konkurrenz gleich gross wie bei Individuen ohne Konkurrenz, konnte geschlossen werden, dass eine Art an beiden Standorten ähnlich konkurrenzstark war. Waren die Unterschiede bei Individuen mit Konkurrenz kleiner als bei Individuen ohne Konkurrenz, war die Art im Halbtrockenrasen Gräte verhältnismässig konkurrenzstärker als im Halbtrockenrasen Emmerberg und umgekehrt.

Relative Grösse von Individuen des Standortes Emmerberg
verglichen mit Individuen des Standortes Gräte
*Relative size of individuals at the site "Emmerberg" compared
to individuals at the site "Gräte"*

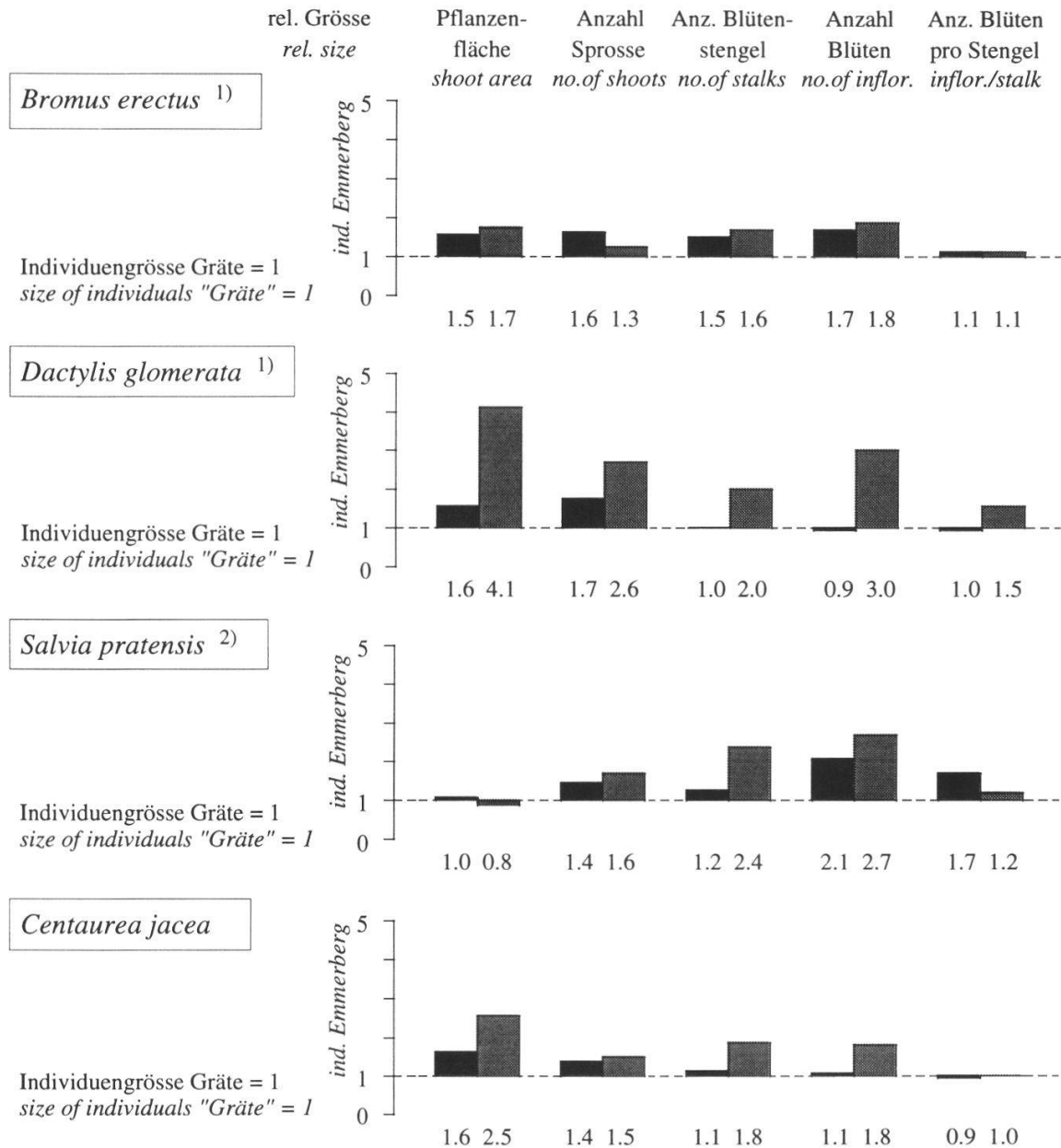


Fig. 17. Unterschiedliche relative Standortseignung etablierter Pflanzenindividuen im mässig nährstoffarmen Halbrockenrasen Emmerberg und im nährstoffarmen Halbtrockenrasen Gräte. Werte normiert. Schwarz: Abiotischer Standortseinfluss (Vergleich der Individuen ohne Konkurrenz). Schraffiert: Konkurrenzeinfluss (Vergleich der Individuen mit Konkurrenz). Indices: ¹⁾ = Blütenwerte berechnet, ²⁾ = Pflanzendurchmesser anstelle Pflanzenfläche.
Different relative adaptation of habitat of established plant individuals at the slightly fertilized site "Emmerberg" and at the site "Gräte" poor in nutrients. Standardized values. Black: influence of abiotic habitat parameters (comparison of individuals without competition). Shaded: influence of competitiveness (comparison of individuals with competition). Indices: ¹⁾ = extrapolated flowering values, ²⁾ = diameter of rosettes, instead of area of shoots.

Unter den veränderten Konkurrenzbedingungen im etwas nährstoffreicheren Standort Emmerberg beanspruchte *Bromus erectus* ähnlich viel Raum und blühte gleich gut wie im Standort Gräte, aber die Anzahl Sprosse war eingeschränkt im Vergleich zum Wachstumspotential von Individuen ohne Konkurrenz. *Bromus erectus* war zwar noch die dominante Art im Halbtrockenrasen Emmerberg, konnte aber die besseren abiotischen Standortbedingungen nicht ausnützen zu mehr Dominanz, weil sie im Halbtrockenrasen Emmerberg weniger konkurrenzstark war als im Halbtrockenrasen Gräte! Anders sah es für *Dactylis glomerata* aus. Der abiotische Standort Emmerberg brachte für diese Art im Vergleich zu *Bromus erectus* weniger Vorteile! Trotzdem reichte diese kleine Verbesserung in der Nährstoffversorgung aus, dass *Dactylis glomerata* im Halbtrockenrasen Emmerberg bedeutend konkurrenzstärker wurde im Vergleich zum Halbtrockenrasen Gräte, da alle Merkmale bei Individuen mit Konkurrenz eine massive Zunahme gegenüber Individuen vom Standort Gräte zeigten! Dies unterstützt die Hypothese, dass der relativ nährstoffarme Standort Gräte für *Dactylis glomerata* ein physiologischer Grenzstandort ist.

Individuen mit Konkurrenz von *Salvia pratensis* und *Centaurea jacea* wuchsen bedeutend besser als aufgrund der Entwicklung von Individuen ohne Konkurrenz erwartet werden konnte. Beide Arten waren konkurrenzstärker im Halbtrockenrasen Emmerberg als im Halbtrockenrasen Gräte. Für Individuen von *Salvia pratensis* kam dies v.a. im generativen Bereich durch mehr Stengel und Blüten zum Ausdruck, für Individuen von *Centaurea jacea* zusätzlich durch eine vergrößerte Pflanzenfläche. Insgesamt waren also Individuen von nicht dominanten Arten im Halbtrockenrasen Emmerberg konkurrenzstärker und wuchsen besser als im Halbtrockenrasen Gräte. Der grössere Raumbedarf wurde durch eine kleinere Individuen- und Artzahl ausgeglichen!

Dies zeigt, dass bereits leichte Veränderungen von abiotischen Standortsfaktoren zu sehr unterschiedlichen Verschiebungen der Konkurrenzstärke bei den einzelnen Arten führen kann. Ändert der eine Standortsfaktor (Nährstoffversorgung) geringfügig, wird das ganze Faktorengefüge neu definiert, d.h. der Einfluss (Qualität und Quantität!) sämtlicher Standortsfaktoren auf die einzelnen Arten wird verändert. Am Beispiel des veränderten Konkurrenzverhaltens der vier untersuchten Arten kam dies sehr anschaulich zum Ausdruck (Fig. 17).

4.4.3. Vegetative versus generative Entwicklung bei Wurzelkonkurrenzausschluss

In diesem Kapitel wird der Einfluss der Wurzelkonkurrenz auf die vegetative und

generative Entwicklung verschiedener Pflanzenarten speziell betrachtet und die Vielschichtigkeit einer solchen ökologischen Fragestellung aufgezeigt.

Vergleich innerhalb der einzelnen Arten (Fig. 18): Bei allen Arten bildeten konkurrenzbefreite Individuen deutlich mehr Sprosse bei gleichzeitig erhöhtem Blütenanteil. Die lineare Regression ist als optische Hilfe eingezeichnet. Anhand der Steigung der Regressionsgeraden wird deutlich, dass Individuen ohne Konkurrenz das generative Wachstum stärker gewichteten als das vegetative. Bei *Anthyllis vulgaris* waren die Unterschiede zwischen Pflanzen mit und ohne Konkurrenz am geringsten. Individuen von *Dactylis glomerata* bildeten mit Konkurrenz im Bestand im zweiten Versuchsjahr (1985) praktisch keine Blütenstengel. Wurde *Dactylis glomerata* konkurrenzbefreit, wuchsen die Individuen vegetativ und bildeten danach auch viele Blütenstengel. Konkurrenzbefreite Individuen von *Bromus erectus* verdoppelten ihren Blütenstengelanteil bezogen auf die Sprosszahl. Bei *Primula columnae* blühten kleine Individuen mit Konkurrenz überproportional, Individuen ohne Konkurrenz verhielten sich umgekehrt. Bei den vier anderen Arten bewirkte Konkurrenzausschluss eine übermässige Blütenbildung für kleine Individuen. Dies gilt ausgesprochen für *Centaurea jacea*.

Vergleich der Entwicklung zwischen den Arten (Fig. 19): Referenzindividuen mit Konkurrenz im Bestand zeigten bei allen acht Arten während den drei Versuchsjahren eine durchgehende Abnahme ihrer Stengeldichte (Fertilität), ausgedrückt im Rückgang der Anzahl Blütenstengel pro Anzahl Sprosse. Die stärkere Gewichtung der vegetativen Vermehrung dürfte bei den Referenzpflanzen mit Konkurrenz von klimatischen Faktoren abhängig gewesen sein. 1984 war ein blühintensives Jahr für alle untersuchten Arten.

Individuen ohne Konkurrenz erreichten bei allen Arten ab dem zweiten Versuchsjahr signifikant grössere Werte als die Referenzpflanzen mit Konkurrenz. Im zweiten Versuchsjahr (1985) hatten sie die grössten Stengeldichten während der Untersuchungsperiode. Die Zunahme der Stengeldichte bei konkurrenzbefreiten Individuen ist v.a. bei *Primula columnae* und *Dactylis glomerata* gross. *Bromus erectus*, *Salvia pratensis* und *Chrysanthemum leucanthemum* erhöhten sie nur gering. *Chrysanthemum leucanthemum* hat allgemein ein grosses laterales Vermehrungspotential. *Centaurea jacea* und *Scabiosa columbaria* blühten plötzlich auch im Herbst sehr gut. Bei *Anthyllis vulgaris* litten 1986 die Individuen im Bestand stark unter Konkurrenz und trockenheissem Sommer. Unter Konkurrenzbedingungen im Bestand hatten Individuen der zwei Grasarten

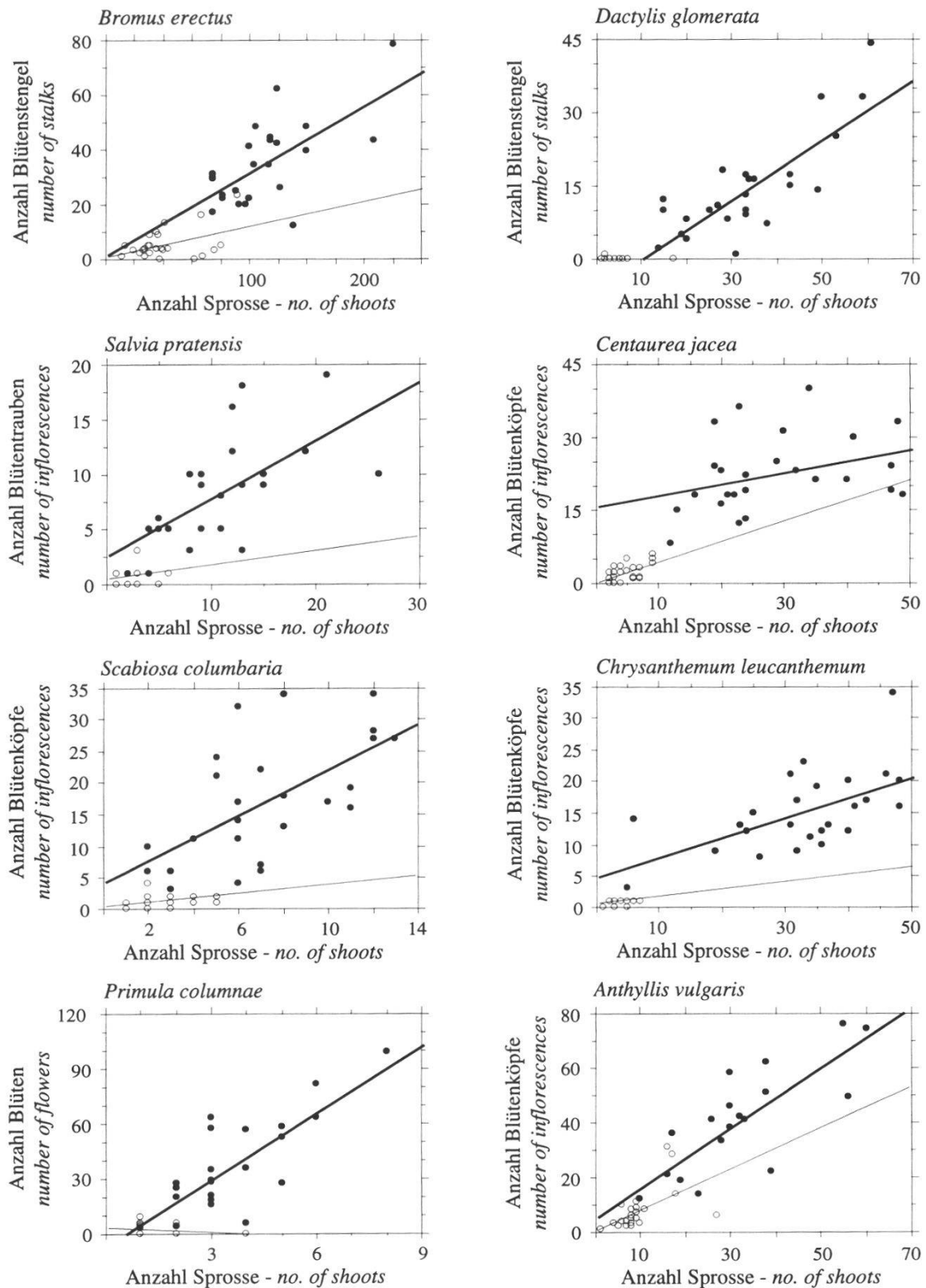


Fig. 18. Vegetatives vs. generatives Wachstum bei den untersuchten Pflanzenarten, mit und ohne Konkurrenz, im Halbtrockenrasen Gräte im zweiten Versuchsjahr. Symbole: schwarz = Individuen ohne Konkurrenz, weiss = Individuen mit Konkurrenz. Die lineare Regression ist nur als optische Hilfe eingezeichnet.

allgemein die geringste Stengeldichte mit ca. zwei Blütenstengeln pro zehn Sprosse. Bei den Kräutern waren dies durchschnittlich fünf bis sieben Blütenstengel. Die Stengeldichte pro Pflanze ist wohl artspezifisch im Halbtrockenrasen. Sie wird bei fehlender Wurzelkonkurrenz allgemein erhöht, unabhängig davon ob eine Art konkurrenzstark oder konkurrenzschwach ist.

Wird für die vier Hauptarten der etwas nährstoffreichere Standort Emmerberg zum Vergleich herangezogen, kommen die veränderten Konkurrenzbedingungen deutlich zum Ausdruck (Fig. 20, siehe auch Kap. 4.4.2). Die Unterschiede zwischen Individuen mit und ohne Konkurrenz waren allgemein kleiner als auf der Gräte. *Bromus erectus* als dominante Art verhielt sich ähnlich wie auf der Gräte. *Salvia pratensis* zeigte an diesem für sie sehr günstigen Standort keine Unterschiede zwischen Individuen mit und ohne Konkurrenz. *Centaurea jacea* und *Dactylis glomerata* waren im Halbtrockenrasen Emmerberg deutlich konkurrenzstärker als auf der Gräte. Die Stengeldichte ihrer Individuen variierte bei Konkurrenzbefreiung nur noch wenig im Vergleich zu den Referenzindividuen mit Konkurrenz. Diese kleineren Unterschiede zwischen Referenzpflanzen und Versuchspflanzen sind ein weiterer Hinweis für die in Kap. 4.4.2 geäußerte Hypothese, dass die Konkurrenz an diesem nährstoffreicheren Standort zwar innerhalb der Artengarnitur zunimmt, nicht aber für die einmal etablierten, adulten Individuen!

Plastizität bezüglich Fertilität innerhalb einer Art (Fig. 21): Auf der Ebene des Individuums stellten sich drei Fragen: 1. Bestehen zwischen den Individuen einer Art Fertilitätsunterschiede (prozentualer Anteil von Blüten oder Blütenstengeln pro Spross)? 2. Ist der Blüten- oder Stengelanteil von der Pflanzengröße abhängig (Korrelation positiv oder negativ)? 3. Sind individuelle Fertilitätsunterschiede genetisch fixiert und bleiben über Jahre sichtbar oder wechseln sie von Jahr zu Jahr (z.B. in Abhängigkeit der Pflanzengröße, des Klimas oder anderer Parameter)?

Zu Frage 1: Bei jeder Art wurden Individuen anhand ihrer relativen Blühintensität in drei Größenklassen eingeteilt (linke Hälfte der einzelnen Grafiken in Fig. 21). Die zugehörige Sprosszahl pro Klasse (darunter abgebildet) lässt erkennen,

Fig. 18. Vegetative vs. generative growth of the studied plant species, with and without competition, in the limestone grassland at the site "Gräte" in the second year. Symbols: black = individuals with competition, plain = individuals without competition. The linear regression is shown as interpretation help.

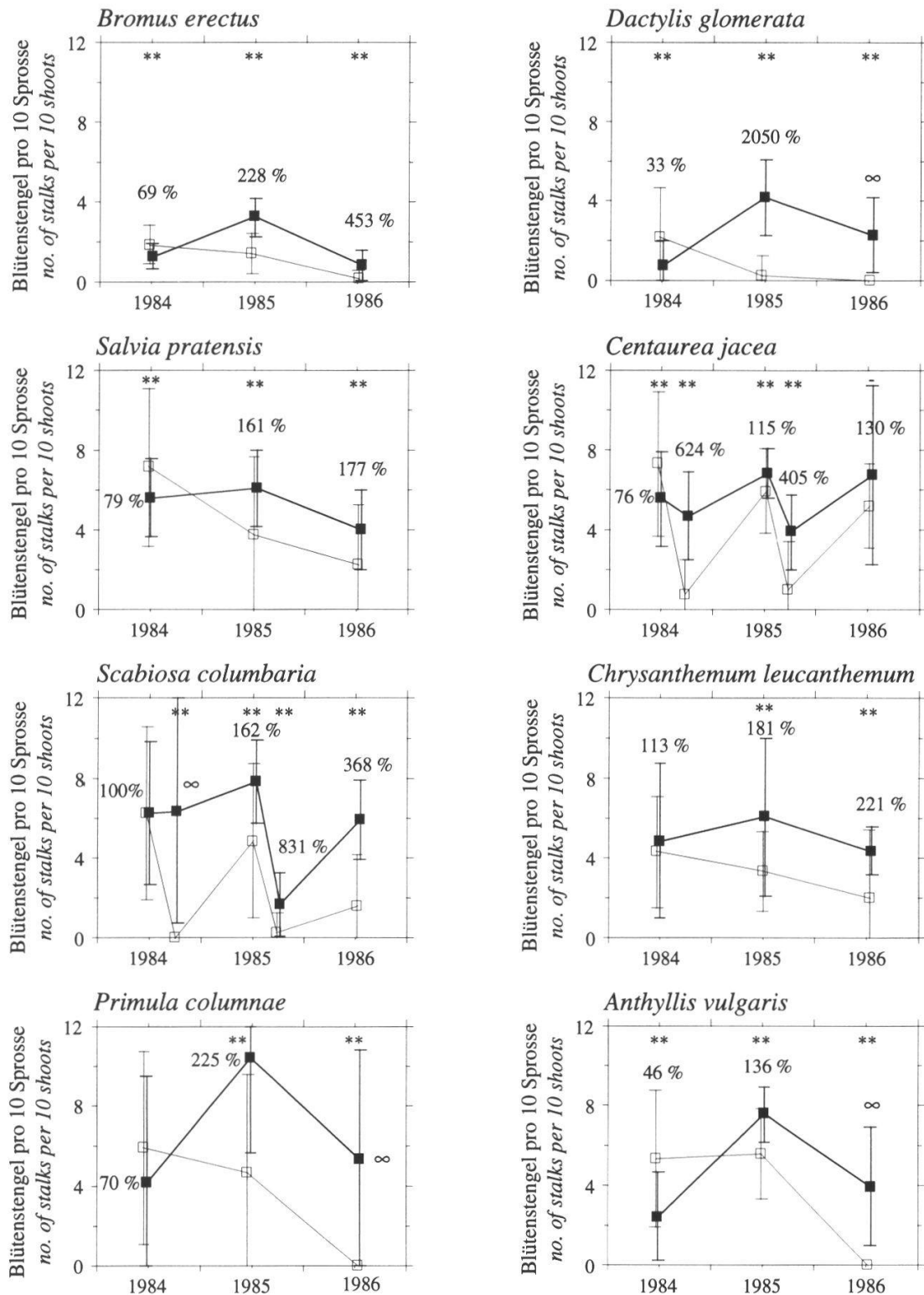


Fig. 19. Verhältnis von generativer zu vegetativer Entwicklung bei Pflanzenarten im Halbtrockenrasen Gräte (Mittelwerte von je 25 Individuen; Standardabweichung). Symbole: schwarz = Individuen ohne Konkurrenz, weiss = Individuen mit Konkurrenz. Prozentwerte für Individuen ohne Konkurrenz (Ind. mit Konkurrenz = 100%). Statistik: t-Test, ** = $p < 0.01$.

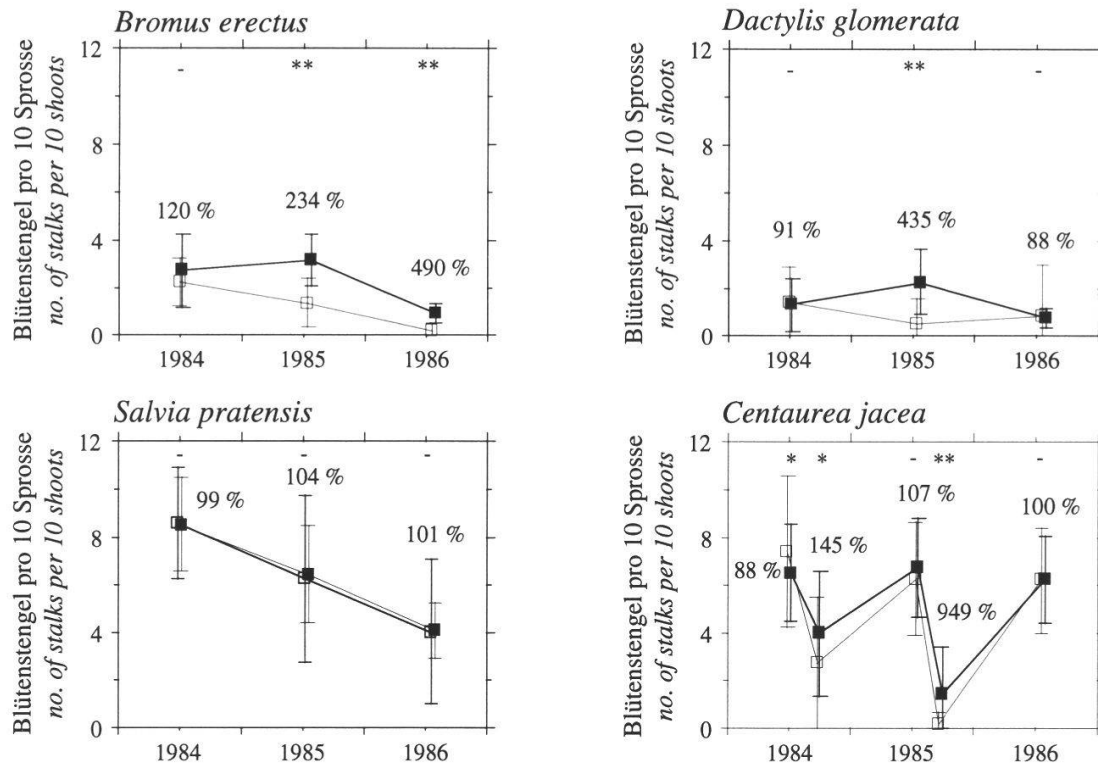


Fig. 20. Verhältnis von generativer zu vegetativer Entwicklung bei Pflanzenarten im Halbtrockenrasen Emmerberg (Mittelwerte von je 25 Individuen; Standardabweichung). Symbole: schwarz = Individuen ohne Konkurrenz, weiss = Ind. mit Konkurrenz. Prozentwerte für Ind. ohne Konkurrenz (Ind. mit Konkurrenz = 100%). Statistik: t-Test, ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$. *Generative/vegetative development ratio of the studied plant species in the limestone grassland at the site "Emmerberg" (mean values of 25 individuals; standard deviation). Symbols: black = individuals with competition, plain = individuals without competition. Percents: ind. without competition (with competition = 100%). Statistics: t-test, ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$.*

ob die unterschiedliche Blütenbildung mit der Pflanzengrösse korreliert ist. Erwartungsgemäss konnten bei allen Arten Individuen mit unterschiedlicher Fertilität gefunden werden. Die einzelnen Grössenklassen unterschieden sich jedes Jahr signifikant. Die Plastizität ("Bandbreite" der drei Grössenklassen) der Fertilität war bei Individuen von *Bromus erectus*, *Salvia pratensis* und *Anthyllis vulgaris* unabhängig vom Konkurrenzausschluss! Bei *Scabiosa columbaria* und *Primula columnae* zeigten Individuen ohne Konkurrenz eine deutlich grössere Plastizität als Individuen mit Konkurrenz. Umgekehrt war die Plastizität

Fig. 19. *Generative/vegetative development ratio of the studied plant species in the limestone grassland at the site "Gräte" (mean values of 25 individuals; standard deviation). Symbols: black = individuals with competition, plain = individuals without competition. Percents: individuals without competition (ind. with competition = 100%). Statistics: t-test, ** = $p < 0.01$.*

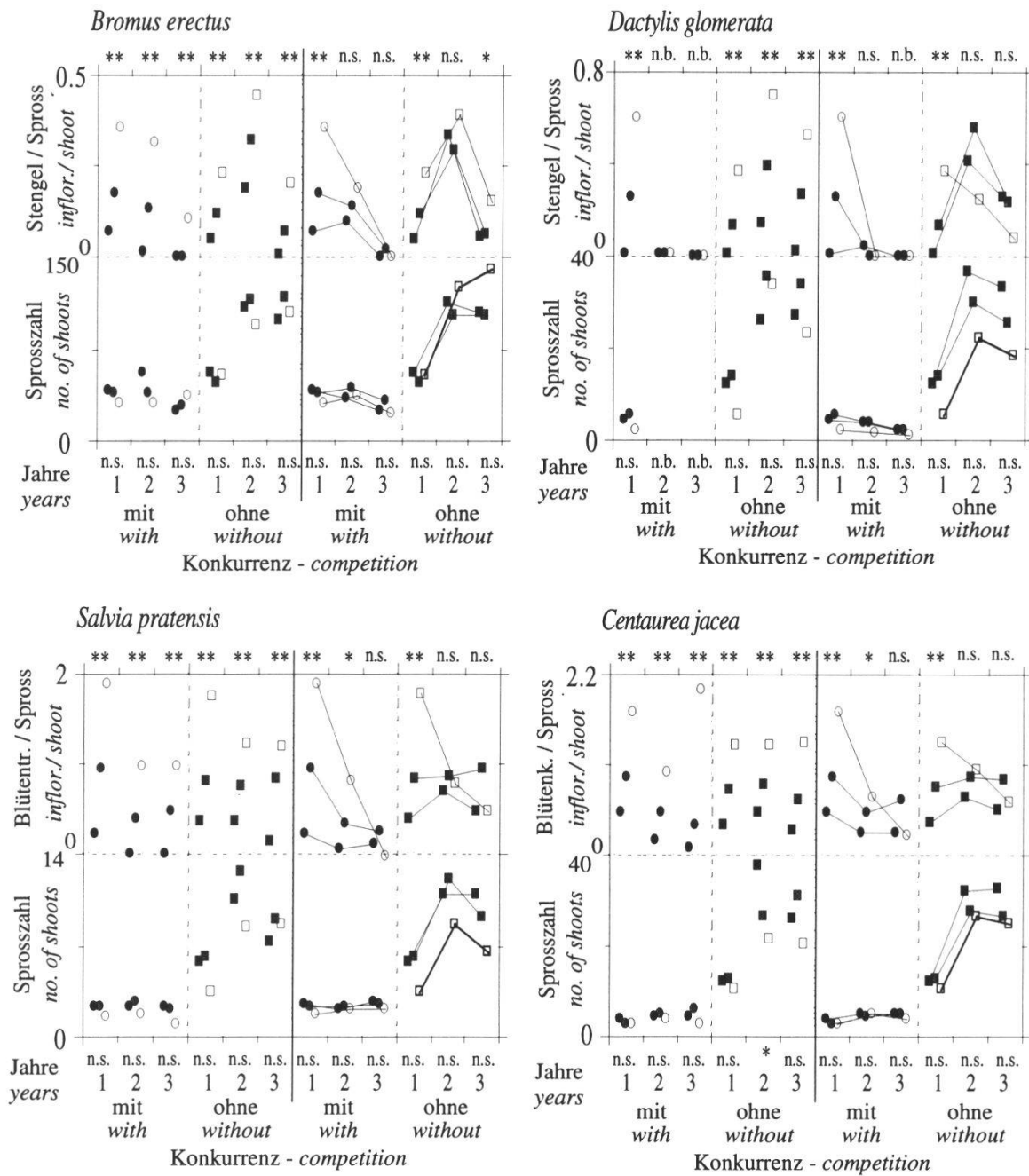


Fig. 21. Plastizität der Fertilität in Abhängigkeit der Pflanzengrösse und der Konkurrenz im Halbtrockenrasen Gräte.

Diagramm-Aufteilung: oben = je 25 Individuen anhand ihrer Fertilität in drei Grössenklassen eingeteilt und gemittelt, unten = Sprosszahlen entsprechend Fertilitätsgrössenklassen, links (Punktdiagramme) = Grössenklassen für jedes Jahr gebildet, rechts (Liniendiagramme) = Entwicklung anhand der Grössenklasse des ersten Versuchsjahres. 1/2/3 = Versuchsjahre (1984-86). Symbole: rund = Individuen mit Konkurrenz, viereckig = Individuen ohne Konkurrenz; weiss = Fertilität gross, schraffiert = Fertilität mittel, schwarz = Fertilität klein. Statistik (für Fertilitätsgruppen): Anova, ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$. n.s. = nicht signifikant, n.b. = nicht bestimmbar.

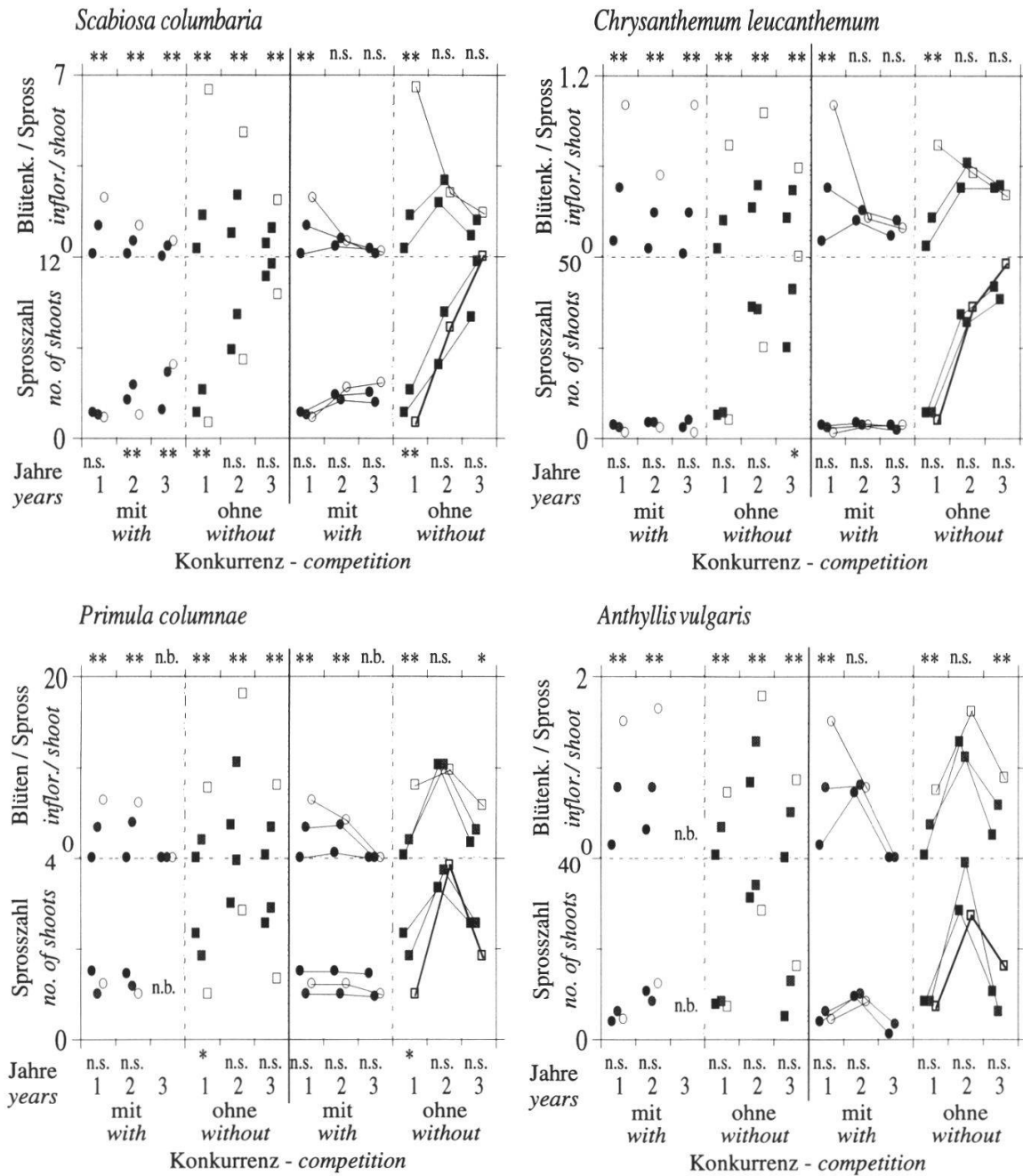


Fig. 21. (Fortsetzung - continued)

Fig. 21. Plasticity of the fertility depending on size of plant and on competition in the limestone grassland at the site "Gräte". - Graph subdivision: above = mean values of 25 individuals, classified into 3 groups by their fertility, below = no. of shoots belonging to the 3 groups of fertility, left side (scattergrams) = separate classification for each year, right side (line charts) = development belonging to classification by data of first year. 1 / 2 / 3 = experimental years (1984-86). Symbols: dots = individuals with competition, squares = individuals without competition; plain = strong fertility, shaded = medium fertility, black = little fertility. Statistics (of groups of fertility): Anova, ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$, n.s. = not significant, n.b. = not determined.

kleiner bei konkurrenzbefreiten Individuen von *Centaurea jacea* und *Chrysanthemum leucanthemum*. Individuen von *Dactylis glomerata* mit Konkurrenz im Bestand wurden im Verlauf der Versuchsdauer durch Konkurrenz stark am Blühen gehindert, eine Aussage ist daher nicht möglich. Allgemein kann festgestellt werden, dass konkurrenzschwächere Arten ihr Blühverhalten veränderten nach Konkurrenzausschluss.

Zu Frage 2: Einzig Individuen von *Scabiosa columbaria* zeigten eine signifikante, aber alternierende Abhängigkeit der Fertilität von der Pflanzengrösse (Sprosszahl)! Insgesamt bestand bei allen Arten die Tendenz, dass kleine Individuen verhältnismässig am meisten Blüten (-stengel, -köpfe) ausbildeten, ausser bei *Anthyllis vulgaris*.

Zu Frage 3: Im rechten Teil jeder Grafik (Fig. 21) ist die Entwicklung der Individuen, eingeteilt in die Grössenklassen des ersten Versuchsjahres, während der folgenden zwei Jahre aufgezeigt. Ist die Fertilität individuell bedingt, sollten die Unterschiede bestehen bleiben. Ansonsten müssen sich die Grössenklassen im Zeitverlauf verwischen. Eine individuell unterschiedliche Fertilität bestand teilweise bei *Bromus erectus* und *Primula columnae*, sowohl bei Individuen mit wie ohne Konkurrenz. Bei *Salvia pratensis* galt dies nur für Individuen mit Konkurrenz und bei *Anthyllis vulgaris* nur für Individuen ohne Konkurrenz. Unter Konkurrenz mussten sich Individuen von *Salvia pratensis* offenbar "entscheiden", ob sie mehr Blüten oder mehr Sprosse bilden "wollten". Diese Entscheidung schien individuell zu sein. Bei *Anthyllis vulgaris* lebten Individuen ohne Konkurrenz länger, womit das individuelle Verhalten besser zum Ausdruck kam. Die Unterschiede waren aber allgemein kleiner als diejenigen zwischen den Grössenklassengruppen.

Eine signifikante Koppelung von Fertilität und Pflanzengrösse (Sprosszahl) bestand nicht. Tendenziell hatten je die Individuen ohne Konkurrenz von *Centaurea jacea* und die Individuen mit Konkurrenz von *Primula columnae* bei den grössten Individuen die kleinste Fertilität.

4.4.4. Individuelle Sprossdichte in Abhängigkeit der Wurzelkonkurrenz

Welchen Raum beanspruchten die Individuen der einzelnen Pflanzenarten im Bestand? Wie veränderten sich ihre Sprossdichten bei Konkurrenzbefreiung? *Bromus erectus*, *Dactylis glomerata* und *Centaurea jacea* zeigten ihrer Wuchsform entsprechend allgemein eine hohe Sprossdichte (Fig 22). Nach Konkurrenzbefreiung erhöhten alle untersuchten Arten die durchschnittliche

Sprosszahl pro Individuum.

Zunächst die Ergebnisse im Halbtrockenrasen Gräte: Unter Konkurrenzbedingungen im Bestand nahmen die einzelnen Individuen der konkurrenzstarken Arten *Bromus erectus*, *Salvia pratensis* und *Primula columnae* relativ viel Raum bei kleiner Sprossdichte ein. Ohne Wurzelkonkurrenz nahm ihre Sprossdichte signifikant zu. Unter Konkurrenz im Bestand hatten diese Arten die Strategie, möglichst viel Platz für sich zu beanspruchen. Sie konnten sich damit indirekt Zugang zu mehr Nährstoffen schaffen. *Anthyllis vulgaris* als weitere konkurrenzstarke Art zeigte erst im dritten Versuchsjahr dichter wachsende Sprosse bei Individuen ohne Konkurrenz. Sie besitzt den Vorteil, durch symbiotische Knöllchenbakterien über genügend Nährstoffe zu verfügen. Ihre Sprossdichte war unabhängig von Konkurrenz.

Scabiosa columbaria eroberte bei Konkurrenzausschluss im ersten und zweiten Versuchsjahr mehr Raum bei signifikant kleinerer Sprossdichte und erreichte im dritten Versuchsjahr wieder eine arttypische Sprossdichte. *Dactylis glomerata* erhöhte dagegen vorerst ihre Sprossdichte geringfügig, sammelte gewissermaßen Energie und entwickelte danach expansives Wachstum mit signifikant kleinerer Sprossdichte. *Centaurea jacea* und *Chrysanthemum leucanthemum* waren unter Konkurrenzbedingungen im Bestand offenbar auf kleine Lücken beschränkt, wo sie eine hohe Sprossdichte erreichten. Wurden sie konkurrenzbefreit, eroberten sie sofort mehr Raum und senkten ihre Sprossdichte dabei signifikant. Dies ist eine weitere Bestätigung dafür, dass *Dactylis glomerata*, *Centaurea jacea* und *Chrysanthemum leucanthemum* im Halbtrockenrasen Gräte offensichtlich durch Wurzelkonkurrenz deutlich beeinträchtigt waren.

Im Halbtrockenrasen Emmerberg verhielten sich die untersuchten Arten ähnlich (Fig. 23). Sowohl *Dactylis glomerata* als auch *Centaurea jacea* waren aber bedeutend konkurrenzstärker als im Halbtrockenrasen Gräte (vergl. Kap. 4.2 und 4.4.2). *Dactylis glomerata* zeigte nun die gleiche Strategie wie *Bromus erectus*. Die Individuen im Bestand waren hier genügend gross und setzten bei Konkurrenzbefreiung den entstehenden Vorteil bereits im ersten Versuchsjahr in dichteres Sprosswachstum um. Bei *Centaurea jacea* verhielten sich die konkurrenzbefreiten Individuen ähnlich wie diejenigen mit Konkurrenz im Bestand. Letztere waren offensichtlich genügend konkurrenzstark, um auch unter Konkurrenzbedingungen ihren Platz einnehmen zu können.

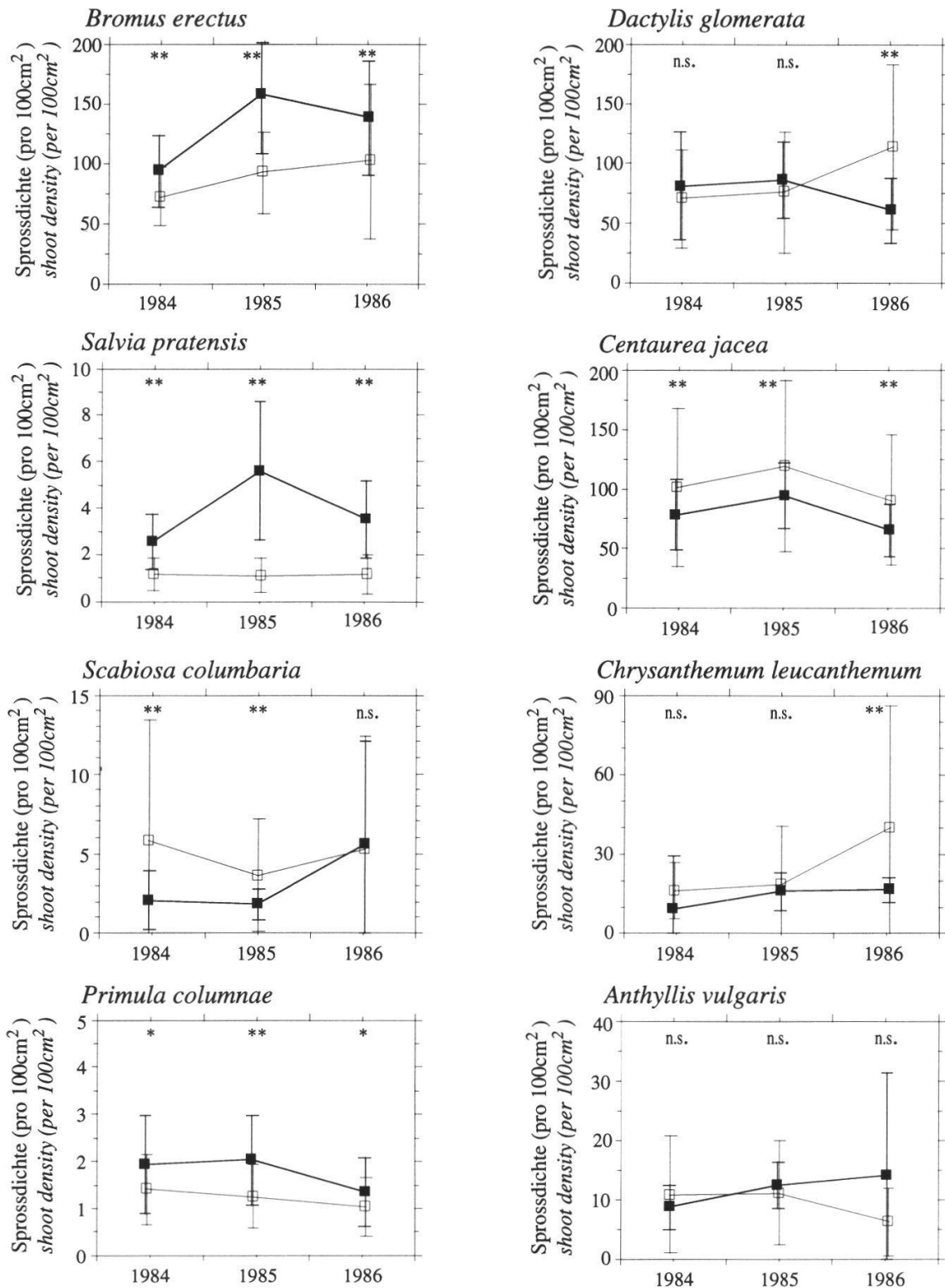


Fig. 22. Entwicklung der Sprossdichte von Individuen mit und ohne Konkurrenz im Halbtrockenrasen Gräte (Mittelwerte von je 25 Individuen und Standardabweichung). Symbole: schwarz = Individuen ohne Konkurrenz, weiss = Individuen mit Konkurrenz. Statistik: t-Test, ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$, n.s. = nicht signifikant.

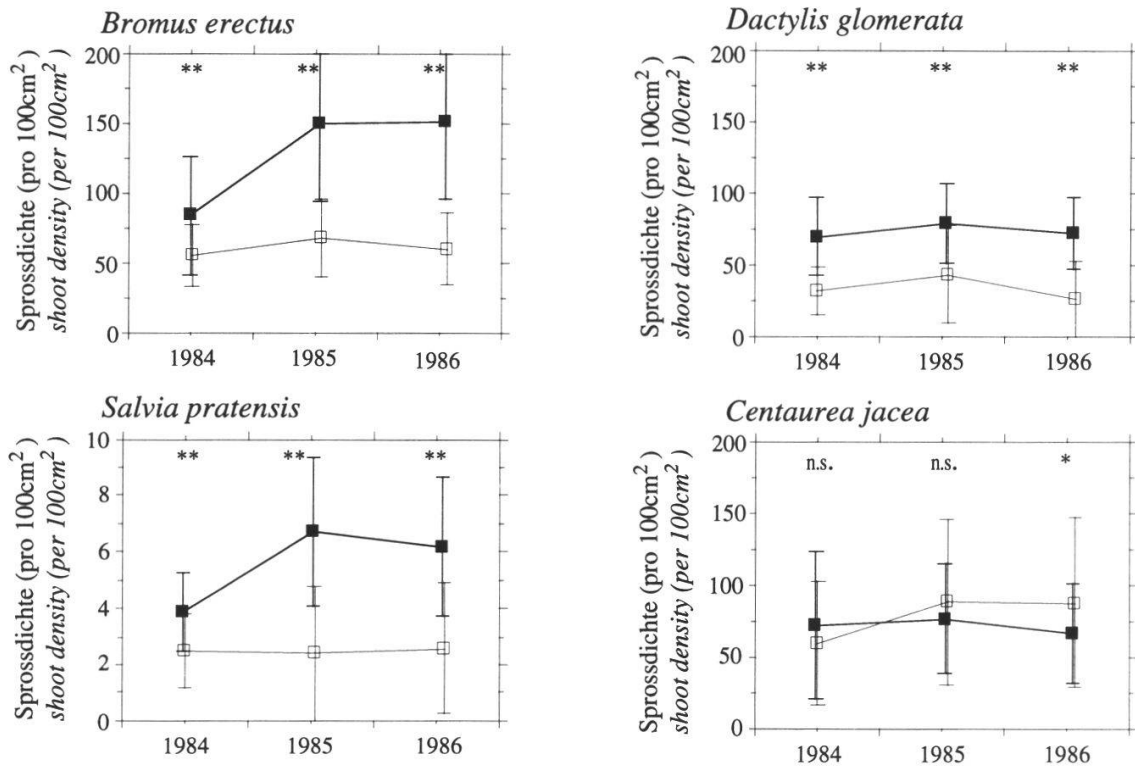


Fig. 23. Entwicklung der Sprossdichte von Individuen mit und ohne Konkurrenz im Halbtrockenrasen Emmerberg (Mittelwerte von je 25 Individuen und Standardabweichung). Symbole: schwarz = Individuen ohne Konkurrenz, weiss = Individuen mit Konkurrenz. Statistik: t-Test, ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$, n.s. = nicht signifikant.

Development of shoot density with and without competition in the limestone grassland at the site "Emmerberg" (mean values of 25 individuals and standard deviations). Symbols: black = individuals without competition, plain = individuals with competition. Statistics: t-test, ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$, n.s. = not significant.

4.4.5. Arttypische Allokations-Strategien nach Wurzelkonkurrenz-Ausschluss

Bei Konkurrenzbefreiung wurden die Individuen aller untersuchten Arten grösser und blühten intensiver. Die verschiedenen Allokations-Strategien nach Wurzelkonkurrenz-Ausschluss sind für die untersuchten Arten in Fig. 24 dargestellt. Die einzelnen Merkmale wurden im Vergleich von Versuchs- zu Referenzpflanz-

Fig. 22. Development of shoot density with and without competition in the limestone grassland at the site "Gräte" (mean values of 25 individuals and standard deviations). Symbols: black = individuals without competition, plain = individuals with competition. Statistics: t-test, ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$, n.s. = not significant.

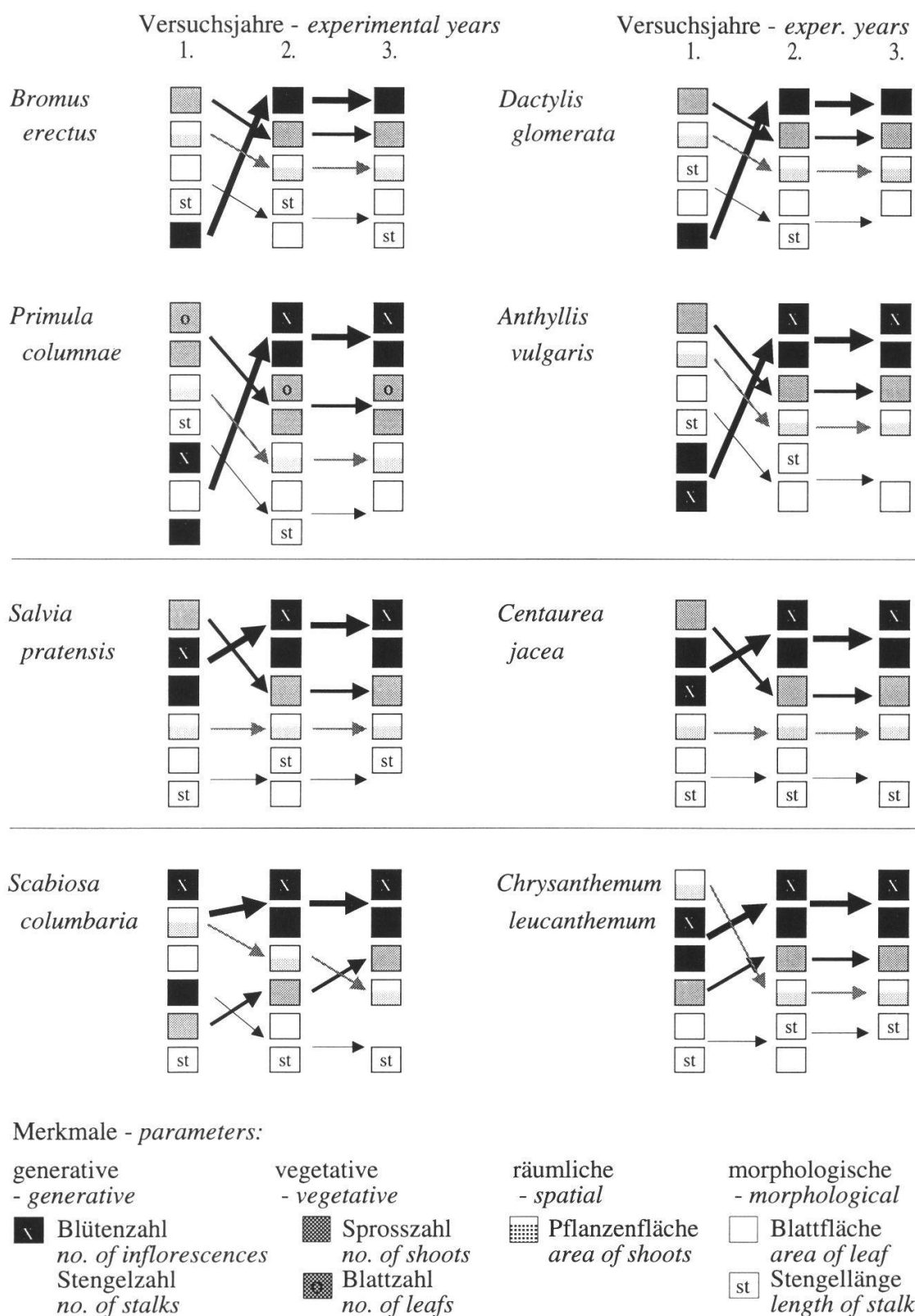


Fig. 24. Allokations-Strategien der untersuchten Pflanzenarten nach Wurzelkonkurrenzausschluss im Halbtrockenrasen Gräte. Jährliche Rangierung der verschiedenen Merkmale von oben nach unten gemäss Wichtigkeit (relativer Vergleich zu den Referenzpflanzen).

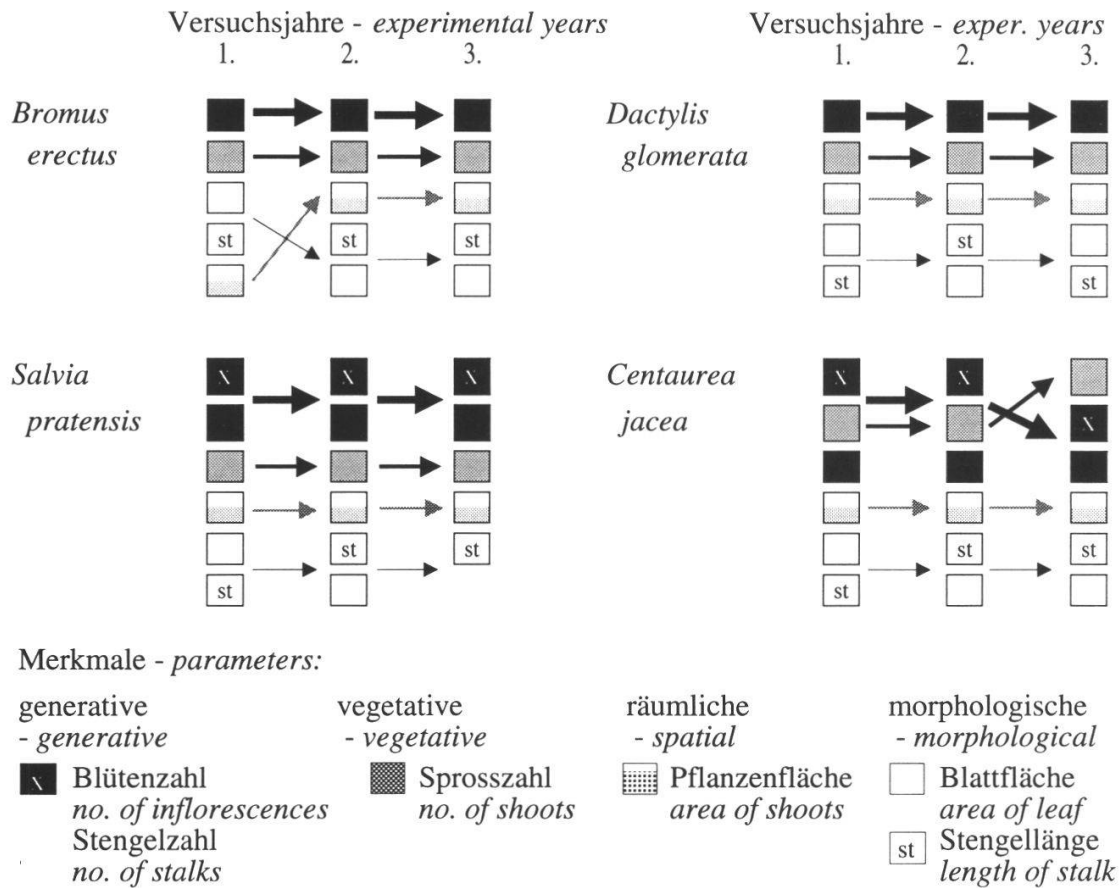


Fig. 25. Allokations-Strategien der untersuchten Pflanzenarten nach Wurzelkonkurrenzschluss im Halbtrockenrasen Emmerberg. Jährliche Rangierung der verschiedenen Merkmale von oben nach unten gemäss Wichtigkeit (relativer Vergleich zu den Referenzpflanzen). Allocation strategies of the studied plant species after elimination of root competition in the limestone grassland at the site "Emmerberg". Ranking of several parameters for each year, importance decreases from top to bottom.

zen bewertet und sind jährlich nach ihrer relativen Wichtigkeit rangiert. Nach Wurzelkonkurrenzschluss waren drei verschiedene Verhaltensstrategien zu erkennen. Die erste Gruppe umfasst die beiden Gräser *Bromus erectus* und *Dactylis glomerata* sowie die zwei kleinen Kräuter *Primula columnae* und *Anthyllis vulgaris*. Im ersten Versuchsjahr investierten die konkurrenzbe freiten Individuen dieser vier Arten am meisten in die vegetative Vermehrung (Anzahl Sprosse), gefolgt von einem oberirdischen Raumgewinn (grössere Pflanzen-

Fig. 24. Allocation strategies of the studied plant species after elimination of root competition in the limestone grassland at the site "Gräte". Ranking of several parameters for each year, importance decreases from top to bottom.

fläche) und morphologischen Wachstumsparametern. Die generative Vermehrung war vorerst am wenigsten wichtig. Vom zweiten Versuchsjahr an erfuhr der generative Bereich die stärkste Zunahme, gefolgt von der vegetativen Vermehrung und einer grösseren Pflanzenfläche. Am geringsten waren Zunahmen bei Blattflächen oder Blütenstengellängen.

Eine zweite Gruppe umfasst die beiden grossen Kräuter *Salvia pratensis* und *Centaurea jacea*. Sie legten bei Konkurrenzbefreiung im ersten Versuchsjahr das Schwergewicht ebenfalls auf vegetative Vermehrung, gefolgt von der generativen Vermehrung. Vom zweiten Versuchsjahr an zeigten sie die gleiche Rangreihenfolge innerhalb der Merkmale wie die erste Gruppe.

Die dritte Gruppe wird durch *Scabiosa columbaria* und *Chrysanthemum leucanthemum* repräsentiert. Für beide Arten war bei Konkurrenzbefreiung als erstes eine räumliche Ausdehnung vorrangig. Vom zweiten Versuchsjahr an übernahm *Chrysanthemum leucanthemum* dann das gleiche Verhaltensmuster wie die Arten der ersten zwei Gruppen. *Scabiosa columbaria* zeigte das komplexeste Verhalten aller acht untersuchten Arten. Im ersten Versuchsjahr nach Konkurrenzausschluss vergrösserte diese Art ihre Pflanzenfläche mit wenigen neuen Sprossen. Erst allmählich wuchsen danach die Individuen dichter. Durch wesentlich grössere Blattflächen wurde die Photosyntheseleistung konkurrenzbefreiter Individuen verbessert. Anzahl Stengel und Anzahl Sprosse wurden verhältnismässig wenig erhöht. Durch dieses "bedächtige" Reagieren war erst vom dritten Versuchsjahr an die gleiche Rangreihenfolge innerhalb der Merkmale erreicht wie bei den anderen sieben Arten.

Bromus erectus war die konkurrenzstärkste und *Dactylis glomerata* die konkurrenzschwächste der untersuchten Arten im Bestand. Dass sie das gleiche Verhalten bei Konkurrenzausschluss zeigten, lässt die Vermutung zu, dass ihre Strategie mehr von der Wuchsform abhängig als konkurrenzbedingt ist. Interessant war, dass die zwei kleinen Kräuter, *Primula columnae* und *Anthyllis vulgaris*, die gleiche Strategie wie die zwei Gräser hatten. Eher unerwartet war, dass letztlich alle Individuen der acht untersuchten Pflanzenarten nach Wurzelkonkurrenzausschluss die gleiche Allokations-Strategie hatten!

Im Halbtrockenrasen Emmerberg reagierten die vier untersuchten Arten schneller als im Halbtrockenrasen Gräte und erreichten praktisch ab dem Sommer des ersten Versuchsjahres das gleiche Verhalten bezüglich relativer Merkmalsentwicklung wie die Individuen der Gräte frühestens ab dem zweiten Versuchsjahr (Fig. 25). Der generativen Vermehrung wurde von Beginn weg am meisten

Gewicht beigemessen. Die Pflanzenfläche wurde bei den vier Arten allgemein gering erhöht. *Bromus erectus* vergrösserte sie im ersten Versuchsjahr überhaupt nicht. Dies bedeutet, dass die Individuen der vier Arten im Halbtrockenrasen Emmerberg konkurrenzstark waren und sich ihren Raum im Bestand erobert hatten.

Damit wird die Hypothese bestätigt, dass einmal etablierte Individuen im Halbtrockenrasen Emmerberg eine stärkere Auslese bestanden haben bei insgesamt härteren Konkurrenzbedingungen.

4.5. ÜBERLAGERUNG DER WURZELKONKURRENZ DURCH KLIMATISCHE EINFLÜSSE, HERBIVORE UND PARASITISCHE PILZE

4.5.1. Auswirkungen der Witterung auf das Konkurrenzgefüge

Zur Witterung: 1984 war die Vegetationsentwicklung wegen zu kalter und trockener Witterung im Frühjahr verzögert, danach normal. Der folgende Winter war sehr kalt und trocken und die Vegetationsentwicklung 1985 stark verzögert. Hohe Niederschläge im Frühjahr und die grosse Wärme im Sommer brachten danach überdurchschnittliche Wüchsigkeit. Nach dem Schnitt im Juli setzten eine starke Hitze und Trockenheit der Vegetation zu. Wiederum folgte ein kalter Winter und die Vegetationsentwicklung war im Frühjahr 1986 stark verzögert. Der folgende Sommer war eher zu nass.

In Fig. 26 ist der Einfluss der Witterung, der Konkurrenz und teilweise der Bewirtschaftung auf die untersuchten Pflanzenarten im Halbtrockenrasen Gräte während der dreijährigen Versuchszeit dargestellt. Um den Vergleich zwischen den Arten zu vereinfachen, sind die Anfangswerte normiert. Der Einfluss von Frost ist in Kap. 4.5.2 beschrieben.

Die allgemeine Entwicklung der Individuen mit Konkurrenz im Bestand zeigt, wie sich bei jährlich wechselnder Witterung das Konkurrenzgefüge unter den acht Arten ändert. Während *Centaurea jacea*, *Chrysanthemum leucanthemum* und v.a. *Scabiosa columbaria* im Verlauf der drei Jahre ihre Sprosszahl deutlich erhöhten, sank sie für *Dactylis glomerata* und *Anthyllis vulgaris* (Fig. 26 oben).

Anthyllis vulgaris widerspiegelte eine grosse Bandbreite in ihrem Verhalten durch zunächst starke Zunahme ihrer Sprosszahl und danach einem fast völligen Zusammenbruch. Die konkurrenzstarken Arten *Bromus erectus*, *Salvia pra-*

tensis und *Primula columnae* schwanken erwartungsgemäss mit geringen Amplituden um den Anfangswert.

Für die Pflanzen liess sich das Jahr in drei Hauptphasen einteilen. Die Hauptvegetationsperiode vor dem Schnitt, eine Wachstumsphase nach dem Schnitt und die Winterpause. Der Herbst und Winter waren für alle Arten meist eine Erholungsphase. Die etablierten Individuen der untersuchten Arten schienen trotz mangelhafter Schneedecke keine Probleme mit Wintertrockenheit oder extremer Kälte zu bekunden, wie sie z.B. im Winter 1984/85 herrschten. Dies wohl nicht zuletzt wegen der guten Isolation durch reichlich vorhandene Streu im gesamten Halbtrockenrasen während der drei Versuchsjahre.

Nach dem Juli-Schnitt zeigten die Pflanzen mehrheitlich eine Abnahme in der Sprosszahl. Dies ist einerseits auf den Schnitt zurückzuführen. Kräuter waren auf austriebsfähige Knospen im verbleibenden Sprossteil angewiesen, Gräser konnten "weiterschieben". Andererseits wirkte sich die extrem heisse und trockene Witterung im Sommer 1985 auf alle Arten negativ aus. Da der Halbtrockenrasen in dieser Periode nach dem Schnitt kurzrasig war und Streumaterial weitgehend fehlte, bewirkten hohe Einstrahlung und damit hohe Temperatur auf der Bodenoberfläche einen extremen Trockenheitsstress. Stark betroffen waren Arten die wenig tief wurzeln, ungenügenden Transpirationsschutz aufweisen oder einen verschwenderischen Wasserhaushalt besitzen wie z.B. *Centaurea jacea*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Anthyllis vulgaris* und teilweise *Bromus erectus*. Am wenigsten betroffen von der trocken heissen Witterung waren die Tiefwurzler *Salvia pratensis* und *Scabiosa columbaria* (siehe auch LÜDI und ZOLLER 1949). Erstaunlicherweise war *Dactylis glomerata* wenig vom trockenen Klima eingeschränkt. Dies hatte auch KUHN (1984) festgestellt.

Bei den klimatisch weniger extremen Bedingungen im Sommer 1984 war der Konkurrenzeinfluss vorrangig. *Chrysanthemum leucanthemum*, *Salvia pratensis*, *Dactylis glomerata* und *Bromus erectus* reduzierten in diesem Zeitraum ihre Sprosszahl während *Scabiosa columbaria* und *Anthyllis vulgaris* profitierten. Am stärksten wirkte die Konkurrenz in der Hauptvegetationsperiode vor dem Schnitt. *Dactylis glomerata* war da die konkurrenzschwächste Art.

Die Entwicklung der Versuchspflanzen ohne Konkurrenz widerspiegelte den Vorteil durch Konkurrenzausschluss unter Einfluss des Klimas (Fig. 26 mitte). Während der drei Versuchsjahre war auch für konkurrenzbefreite Individuen im Halbtrockenrasen Gräte der trockenheissen Sommer 1985 auffallend. Die Sprosszahl der untersuchten Arten nahm mehrheitlich deutlich ab. Ohne Konkurrenzstress fiel die Einbusse aber für *Bromus erectus*, *Primula columnae* und *An-*

thyllis vulgaris geringer aus als mit Konkurrenz. Unerwartet war, dass *Scabiosa columbaria* und *Dactylis glomerata* in dieser Periode ihre Sprosszahl sogar leicht erhöhen konnten. Dem auftretenden Wasserstress in dieser Zeit konnte ohne Konkurrenz offenbar deutlich besser begegnet werden. Im klimatisch ausgeglichenen Sommer 1984 profitierten v.a. *Bromus erectus*, *Dactylis glomerata*, *Chrysanthemum leucanthemum* und teilweise *Primula columnae* von den Konkurrenzvorteilen.

Die Zeit vom Herbst bis zum Frühjahr nützten im ersten Winter konkurrenzbefreite Individuen von *Salvia pratensis* und *Dactylis glomerata* besonders gut. *Chrysanthemum leucanthemum* profitierte in beiden Wintern stark vom Konkurrenzausschluss. Diese offenbar winterharte Art nützte ihre laterale Ausbreitungsfähigkeit bei niedriger Vegetation aus. Dass die konkurrenzbefreiten Individuen von *Anthyllis vulgaris* und im zweiten Winter auch von *Primula columnae* sich weniger gut entwickelten als Individuen im Bestand, könnte mit dem fehlenden Isolations-Schutz durch andere Arten zusammenhängen.

Die relative Zunahme der Sprosszahl von konkurrenzbefreiten Individuen gegenüber Individuen mit Konkurrenz im Bestand beschreibt den reinen Konkurrenzvorteil durch Wurzelkonkurrenzausschluss (Fig. 26 unten). Klimatische Einflüsse fallen bei dieser Betrachtung fast gänzlich weg, ebenso der Mahdeinfluss. Die konkurrenzstarken und standortsangepassten Arten (*Bromus erectus*, *Salvia pratensis*, *Scabiosa columbaria*, *Primula columnae*, *Anthyllis vulgaris*) setzen sich deutlich gegen die anderen Arten ab. Der hohe Wert bei *Anthyllis vulgaris* im Herbst 1985 wird überbetont durch die starke Reaktion der Referenzpflanzen auf Trockenheit. Einzig bei der dominanten Art *Bromus erectus* ist auch der Wegfall intraspezifischer Konkurrenz von Bedeutung.

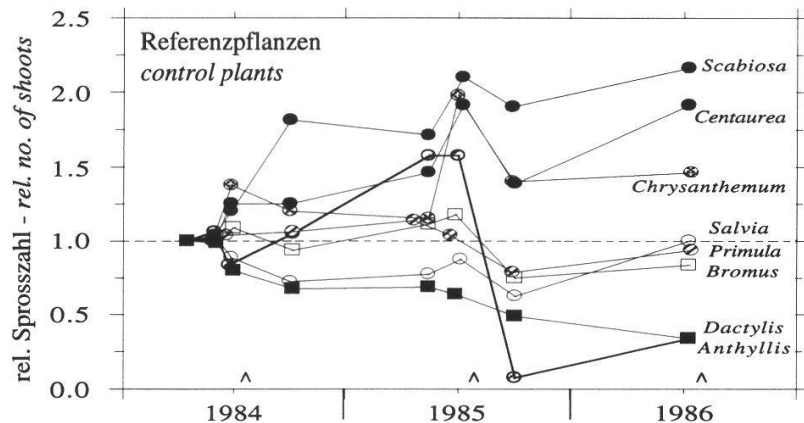
Im Halbtrockenrasen Emmerberg ergaben sich für die Individuen der vier untersuchten Pflanzenarten sehr ähnliche Kurvenverläufe wie bei den Individuen derselben Arten im Halbtrockenrasen Gräte (Fig. 27). Bei *Dactylis glomerata* überlebten Individuen mit Konkurrenz etwas besser als auf der Gräte, d.h. die konkurrenzbefreiten Individuen bildeten verhältnismässig weniger Sprosse aus. *Dactylis glomerata* war im Halbtrockenrasen Emmerberg konkurrenzstärker und hatte grössere Individuen schon zu Beginn der Untersuchung.

Die Entwicklung von verpflanzten Gräte-Individuen im Versuchsgarten Hönggerberg (Fig. 28) verlief in den verschiedenen Jahreszeiten sehr ähnlich wie bei den Individuen ohne Konkurrenz im Halbtrockenrasen Gräte, wobei die Zunah-

Halbtrockenrasen Gräte

Bestandesentwicklung
Einfluss von Konkurrenz, Klima, und Bewirtschaftung

*Development of populations
Influence of competition, climate and management*

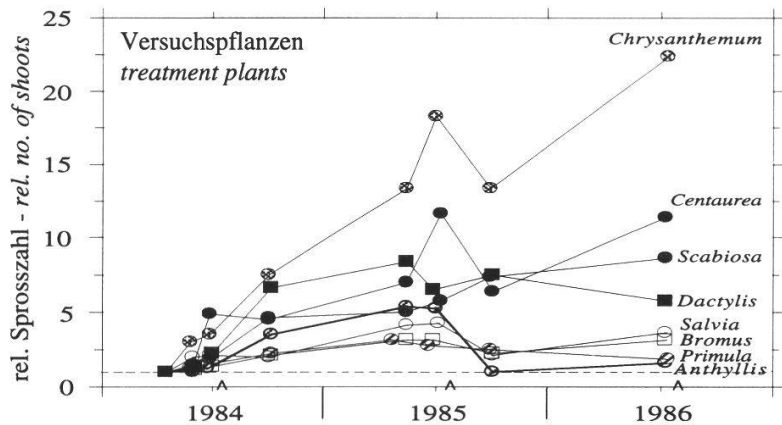


Witterung: Niederschlag - precipitation
climate Temperatur - temperature
Phänologie - phenological data

+	-	-	-	--	++	--	-	+	++	+	+
+	-		+	--		++		+/-	-/+		+
-					-	++		--			

Standortspotential
Wachstum von Pflanzenarten nach Ausschluss von Wurzelkonkurrenz, beeinflusst durch Klima und Bewirtschaftung

*Potential of habitat
Growth of plant species after exclusion of root competition, influenced by climate and management*



Konkurrenzschluss
Förderung der Pflanzenarten durch Ausschluss von Wurzelkonkurrenz, unabhängig von Klima und Bewirtschaftung

*Exclusion of competition
Benefit of plant species by exclusion of root competition, independent of climate and management*

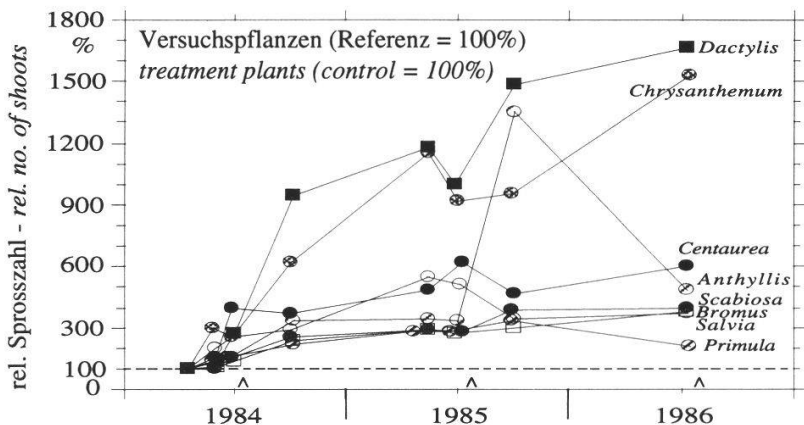
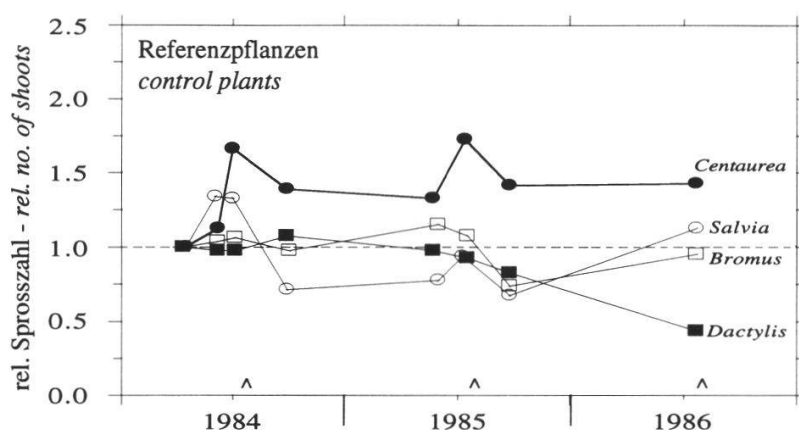


Fig. 26. Förderung der untersuchten Pflanzenarten durch Ausschluss von Wurzelkonkurrenz (separat oder in Kombination mit Klima und Bewirtschaftung) im Halbtrockenrasen Gräte. Relative Sprossentwicklung während drei Versuchsjahren, Anfangswerte normiert. Witterung (vierteljährliche Abweichung vom langjährigen Mittel): += mehr / wärmer / verfrüht, - = weniger / kälter / verspätet. ^ = Schnitzeitpunkt. - *Benefit of the studied plant species by exclusion of root competition (separate or in combination with climate and management) in the limestone grassland "Gräte". Relative development of shoots during an experimental period of 3 years, initial values standardized. Climate (quarterly deviations of longterm mean values): + = more / warmer / earlier, - = less / colder / later. ^ = date of mowing.*

Halbtrockenrasen Emmerberg

Bestandesentwicklung
Einfluss von Konkurrenz, Klima,
und Bewirtschaftung

*Development of populations
Influence of competition, climate
and management*

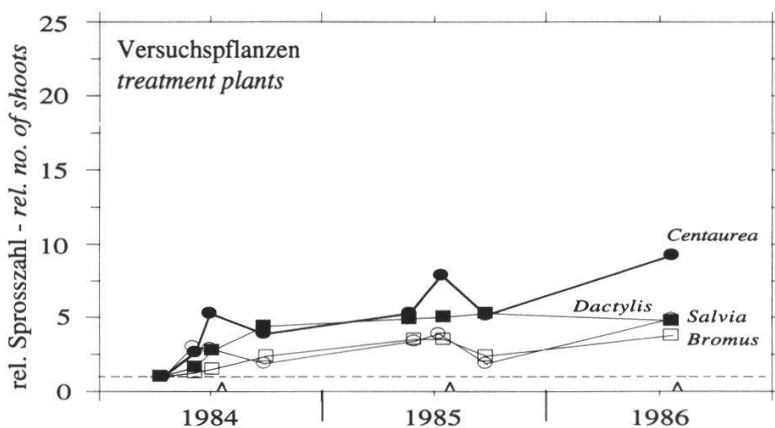


Witterung: Niederschlag - precipitation
climate Temperatur - temperature
Phänologie - phenological data

+	-	-	-	--	++	--	-	+	++	+	+
+	-		+	--		++		+/-	-/+		+
-					-	++			--		

Standortspotential
Wachstum von Pflanzenarten
nach Ausschluss von Wurzel-
konkurrenz, beeinflusst durch
Klima und Bewirtschaftung

*Potential of habitat
Growth of plant species after
exclusion of root competition,
influenced by climate and
management*



Konkurrenzschluss
Förderung der Pflanzenarten
durch Ausschluss von Wurzel-
konkurrenz, unabhängig von
Klima und Bewirtschaftung

*Exclusion of competition
Benefit of plant species by ex-
clusion of root competition,
independent of climate and
management*

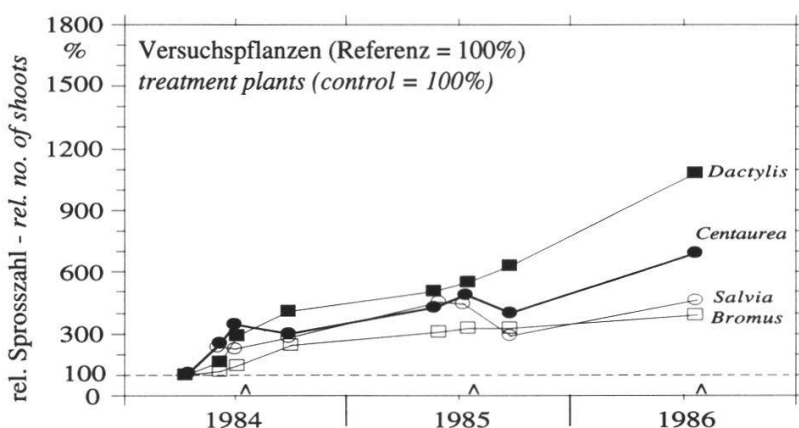


Fig. 27. Förderung der untersuchten Pflanzenarten durch Ausschluss von Wurzelkonkurrenz (separat oder in Kombination mit Klima und Bewirtschaftung) im Halbtrockenrasen Emmerberg. Relative Sprossentwicklung während drei Versuchsjahren, Anfangswerte normiert. Witterung (vierteljähr. Abweichung vom langjährigen Mittel): + = mehr / wärmer / verfrüht, - = weniger / kälter / verspätet. ^ = Schnitzeitpunkt. - *Benefit of the studied plant species by exclusion of root competition (separate or in combination with climate and management) in the limestone grassland "Emmerberg". Relative development of shoots during an experimental period of 3 years, initial values standardized. Climate (quarterly deviations of longterm mean values): + = more / warmer / earlier, - = less / colder / later. ^ = date of mowing.*

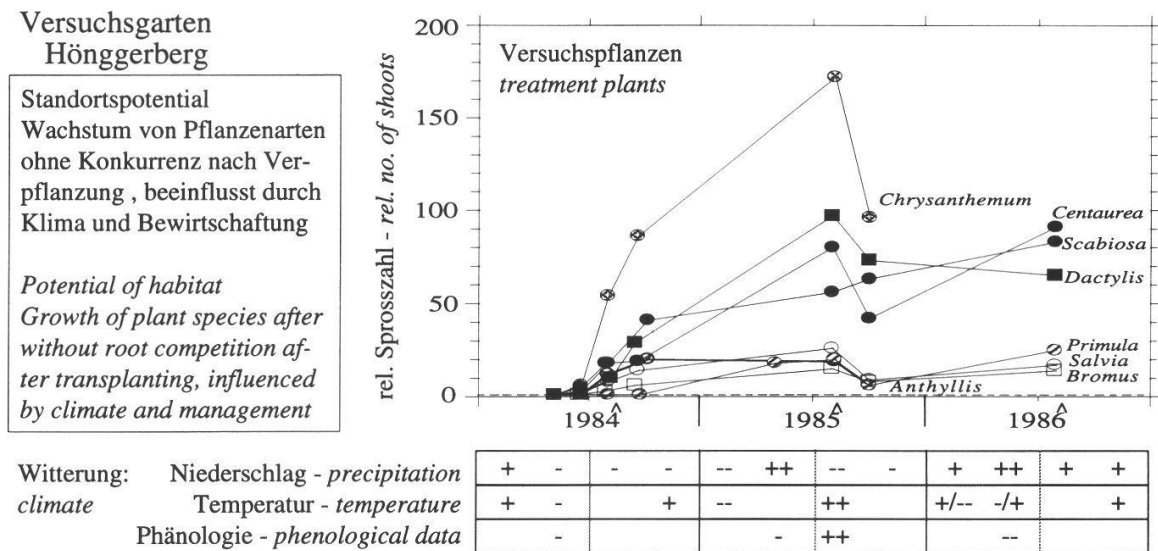


Fig. 28. Förderung der untersuchten Pflanzenarten nach Verpflanzung (ohne Wurzelkonkurrenz, beeinflusst durch Klima und Bewirtschaftung) in den Versuchsgarten Hönggerberg. Relative Sprossentwicklung während drei Versuchsjahren, Anfangswerte normiert. Witterung (vierteljährliche Abweichung vom langjährigen Mittel): + = mehr / wärmer / verfrüht, - = weniger / kälter / verspätet. ^ = Schnitzeitpunkt. - *Benefit of the studied plant species after transplanting (without root competition, influenced by climate and management) in the experimental garden "Hönggerberg". Relative development of shoots during an experimental period of 3 years, initial values standardized. Climate (quarterly deviations of longterm mean values):* + = more / warmer / earlier, - = less / colder / later. ^ = date of mowing.

me der Sprosszahl unter diesen nährstoffgünstigen Verhältnissen durchschnittlich zehnmal besser war. Ohne Konkurrenz reagierten damit die Pflanzen, unabhängig vom Nährstoffangebot, v.a. auf das Klima!

4.5.2. Attraktivität der konkurrenzbefreiten Individuen für Herbivore und parasitische Pilze sowie Einfluss von Frost

Ausschluss von Wurzelkonkurrenz führte direkt zu einer Reihe von Veränderungen bei den untersuchten Pflanzenarten. Etablierte Pflanzenindividuen zeigten primär einen besseren Wuchs. Sie bildeten mehr Sprosse und Blüten. Im Feldexperiment liessen sich zusätzlich indirekte Einflüsse beobachten, die das komplexe Netz von Wechselwirkungen im Halbtrockenrasen widerspiegeln.

Aus Fig. 29 geht hervor, wieviele Individuen einzelner Pflanzenarten im Halbtrockenrasen Gräte im Durchschnitt durch Frass von herbivoren Säugetieren betroffen waren. Allgemein wurden konkurrenzbefreite Individuen deutlich stärker befallen als Individuen im Bestand; ein klarer Vorteil der Koexistenz. Indi-

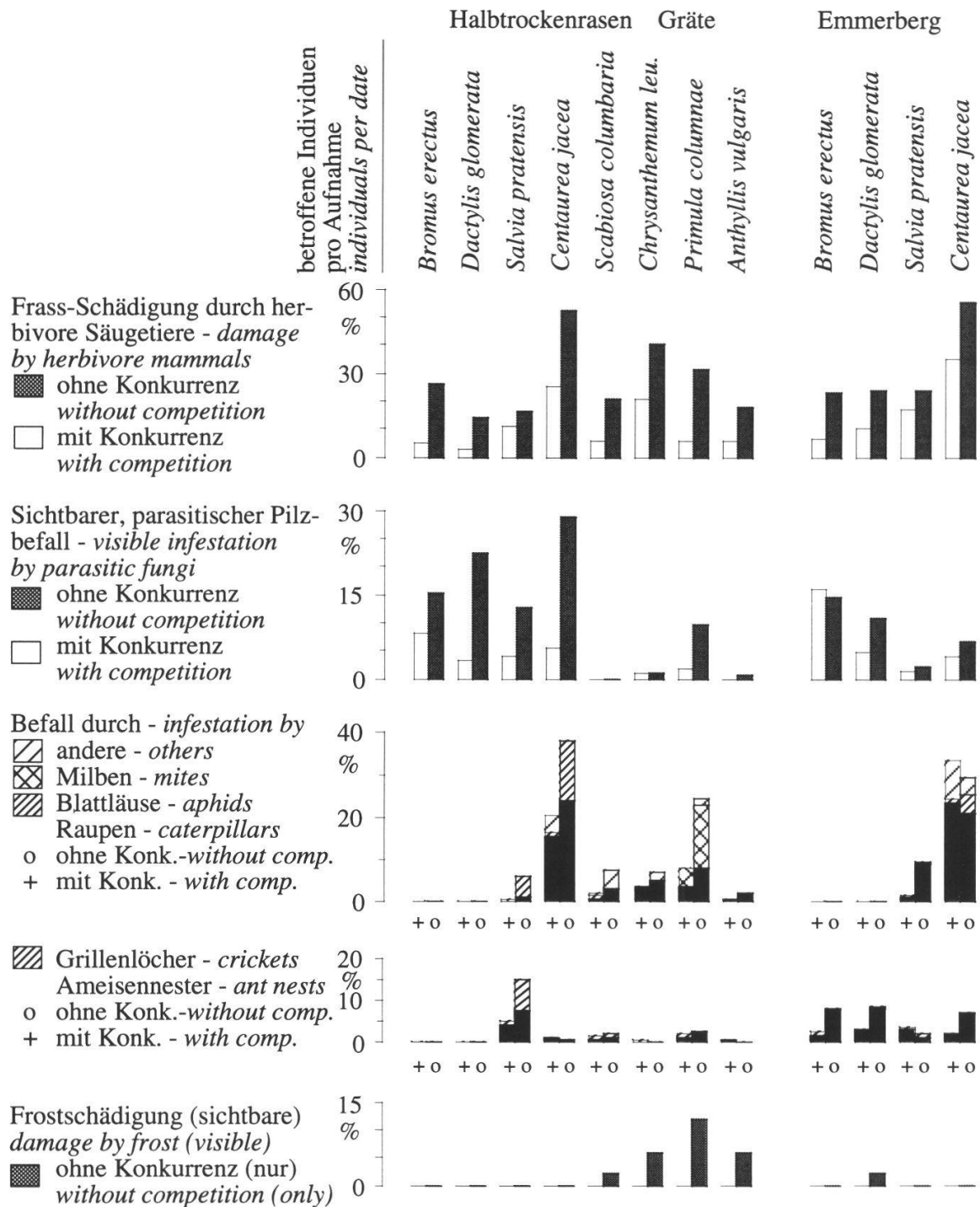


Fig. 29. Unterschiedliche Attraktivität von Individuen mit und ohne Konkurrenz für Herbivore, parasitische Pilze, sowie Einfluss von Frost. Halbtrockenrasen Gräte und Emmerberg, 1984-1986.

Different attraction of individuals with and without competition by herbivores and parasitic fungi. Influence of frost. Limestone grasslands at the sites "Gräte" and "Emmerberg", 1984-1986.

viduen ohne Konkurrenz wuchsen grösser, fielen optisch auf, hatten weniger xeromorphe Blätter und mehr Blüten. Wuchsen einzelne Individuen in einem solchen Halbtrockenrasen dank Wurzelkonkurrenzausschluss besser, erhöhte sich deren Attraktivität für herbivore Säugetiere wie Hasen und Rehe massiv. Vor allem bei *Bromus erectus*, *Dactylis glomerata*, *Primula columnae* und *Anthyllis vulgaris* nahm die Anzahl betroffener Individuen um das drei- bis fünffache zu. Unter normalen Konkurrenzbedingungen im Bestand profitierten diese Pflanzenarten dadurch, dass sie als kleinere Pflanzen weniger auffielen im Gesamtbestand. Wurden sie dagegen konkurrenzbefreit, nahm ihre Attraktivität (grösser und saftiger wachsend) zu und das Frassrisiko stieg. Bei *Salvia pratensis*, *Scabiosa columbaria*, *Chrysanthemum leucanthemum* und *Anthyllis vulgaris* wurden vorzugsweise Stengel und Blütenköpfe gefressen. Da diese Arten im Herbst praktisch nicht mehr blühten, waren sie v.a. in der Hauptvegetationsperiode vor dem Schnitt betroffen.

Im Halbtrockenrasen Emmerberg wurden Individuen mit Konkurrenz im Bestand häufiger befallen als im Halbtrockenrasen Gräte. Dies dürfte damit zusammenhängen, dass die vier untersuchten Arten auch unter Konkurrenz grössere aber weniger Individuen hatten und die Chance, gefressen zu werden, rein statistisch stieg. Zudem blühten sie stärker, fielen also mehr auf und waren insgesamt attraktiver für Herbivore.

Allgemein war die beobachtete, unterschiedliche Frassschädigung zwischen den Arten von der Dichte und Zusammensetzung der Herbivoren sowie deren Vorlieben abhängig. Knollenpflanzen, bei den untersuchten Arten nicht vertreten, werden z.B. im Gebiet häufig von Wildschweinen ausgegraben.

Deutlich sichtbarer, parasitischer Pilzbefall (mehltauartig, Erstickungsschimmel etc.) trat bei den untersuchten Pflanzenarten im Halbtrockenrasen Gräte vor allem bei *Bromus erectus*, *Dactylis glomerata*, *Salvia pratensis* und *Centaurea jacea* in Erscheinung (Fig. 29). Bei *Bromus erectus* waren nur Stengel und Blüten betroffen, bei *Dactylis glomerata* und *Salvia pratensis* Blätter und Stengel, bei *Centaurea jacea* und *Primula columnae* vorwiegend die Blätter. Auffallend war der Befall in der Hauptvegetationsperiode vor dem Schnitt, bei *Centaurea jacea* und *Primula columnae* auch im Spätsommer. Die betroffenen Arten zeigten bei Individuen ohne Konkurrenz gegenüber Individuen mit Konkurrenz einen zweifach (*Bromus erectus*) bis fünffach (*Dactylis glomerata*) erhöhten, deutlich sichtbaren Befall! Die Ursache dürfte ähnlich sein wie beim Frass durch Herbivore. Die grösseren und weniger xeromorphen, konkurrenzbefreiten Individuen boten den Pilzsporen mehr Angriffsfläche. Zwischen

Individuen mit und ohne Konkurrenz im Halbtrockenrasen Emmerberg bestand kein solcher Unterschied. Hier waren die genannten Vorteile durch Konkurrenzausschluss bedeutend kleiner.

Die untersuchten Pflanzenarten zeigten unterschiedlichen Insektenbefall. Die Gräser blieben praktisch gänzlich verschont. Von den Kräutern wies *Centaurea jacea* den grössten Anteil betroffener Individuen auf. Diese Art war an beiden Standorten v.a. durch Raupenfrass und Blattlausbefall betroffen. Bei *Primula columnae* machten Milben einen namhaften Betrag aus. Im Halbtrockenrasen Gräte waren die konkurrenzbefreiten Kräuter deutlich stärker von Insekten befallen als Individuen im Bestand mit Konkurrenz. Wie schon bei der Frassschädigung durch Säugetiere beschrieben, dürfte die erhöhte Attraktivität von Pflanzenindividuen ohne Konkurrenz den Ausschlag für den stärkeren Insektenbefall gegeben haben. Der Insektenbefall dürfte im Halbtrockenrasen mehr Begleiterscheinung als Beeinträchtigung gewesen sein. Als Wohnort bevorzugten Ameisen und Grillen den Boden bei konkurrenzbefreiten Individuen von *Salvia pratensis* im Halbtrockenrasen Gräte, und *Bromus erectus*, *Dactylis glomerata* und *Centaurea jacea* im Halbtrockenrasen Emmerberg.

Frostschädigung trat nur bei konkurrenzbefreiten Individuen auf, obwohl der Boden rund um die Pflanze mit Streu bedeckt wurde (Fig. 29)! Betroffen waren die mittleren und kleinen Kräuter. Offenbar bot die natürlich gewachsene, kompakte Streuschicht den dichter stehenden Individuen in der Vegetation eine optimale Isolation. Die relative Winter- und Frostfestigkeit der untersuchten Halbtrockenrasen-Arten ist in Kap. 4.5.1 beschrieben. Der weniger xeromorphe Bau konkurrenzbefreiter Individuen ist als weitere Ursache in Betracht zu ziehen (siehe z.B. auch VOGT 1984).

Insgesamt lässt sich festhalten, dass der Vorteil des Konkurrenzausschlusses direkt zu einem verbesserten Wachstum der Pflanzenindividuen führt, indirekt aber auch Nachteile mit sich bringt durch grössere Frassschädigung, parasitischen (sichtbaren) Pilzbefall, grösseren Insektenbefall und erhöhtes Frostrisiko. Dabei findet eine Modulation der Ergebnisse des Konkurrenzausschluss-Versuches statt. Diese indirekten Beeinträchtigungen wiegen den Vorteil des Konkurrenzausschlusses bei weitem nicht auf, zeigen aber das Zusammenspiel verschiedener Koexistenzfaktoren im Halbtrockenrasen sehr schön.

4.5.3. Einfluss des Erstickungsschimmels (*Epichloë typhina*) auf das Konkurrenzverhalten zweier Gräser

In beiden Halbtrockenrasen waren einzelne Individuen von *Bromus erectus* und *Dactylis glomerata* vom Erstickungsschimmel (*Epichloë typhina*) befallen. In der Literatur (WHITE 1988) werden drei Grundtypen unterschieden: I. Alle infizierten Pflanzenindividuen zeigen Stromata und alle Halme werden vom Pilz sterilisiert, lokal hohe Infektionsrate. II. Maximal 10% der Pflanzenindividuen haben Stromata bei einer Infektionsrate von mehr als 50%. III. Keine äusseren Symptome an Pflanzen erkennbar bei einer Infektionsrate von über 90%. *Dactylis glomerata* wird zum Typ I gerechnet und *Bromus erectus* zwischen Typ I und II.

In der vorliegenden Untersuchung wurde festgestellt, dass im Verlauf der drei Versuchsjahre bei verschiedenen Individuen, v.a. bei *Bromus erectus*, der Pilz nicht immer erfolgreich zur Stromabildung kam (Tab. 18). Über die drei Versuchsjahre hinweg dürfte aber ein grosser Teil der tatsächlich infizierten Individuen innerhalb der untersuchten Individuen aufgrund der Stromabildung erfasst worden sein. Die tatsächliche Infektionsrate der Pflanzen wurde nicht untersucht. Es wurde angenommen, dass die Infektion einer Pflanze v.a. über Wunden stattfand (z.B. bei Mahd). Im Wurzelgewebe ist der Pilz nicht nachgewiesen (LEUCHTMANN mündl.). Ist eine Pflanze infiziert, setzt beim Blütenstengelwachstum ein Wettlauf ein, da der Pilz mit dem Meristem und den Blütenanlagen in Kontakt bleiben muss für die Stromabildung. Findet eine Stromabildung am Blütenstengel statt, verhindert der Pilz das Blühen und Fruchten der Pflanze. Denn der Pilz zweigt dabei einen erheblichen Teil der Nährstoffe, die für die Rispenbildung von der Pflanze investiert werden, für sich ab. Bezüglich Samenbildung wirkt der Pilz für beide Gräser durch Stromabildung parasitisch.

Abgesehen von der negativen Auswirkung des Pilzes im generativen Bereich, werden in der Literatur für infizierte Pflanzen auch Vorteile genannt: gewisser Schutz vor Herbivoren (Pilz bildet Alkaloide, CLAY 1988); Insekten meiden die Pflanze (vergiftet durch Toxine, LEUCHTMANN 1992); infizierte Keimlinge etablieren sich besser (für *Festuca arundinacea* nachgewiesen, CLAY 1987); eine erhöhte Trockenheitsresistenz (ARACHEVALETA et al. 1989).

Für die vorliegende Untersuchung war primär von Bedeutung, was für eine Auswirkung der Pilzbefall für betroffene Individuen mit und ohne Wurzelkonkurrenz hatte. Individuen von *Bromus erectus* waren im Halbtrockenrasen Gräte deutlich stärker befallen als auf dem Standort Emmerberg (Tab. 18). Für konkurrenzbefreite Individuen erhöhte sich auf der Gräte die Sympetombildung (Stro-

mabildung) um das dreifache! Die Individuen mit Konkurrenz von *Dactylis glomerata* waren dagegen im Halbtrockenrasen Emmerberg stärker befallen als am Standort Gräte. Bei konkurrenzbefreiten Individuen nahm die Stromabildung ebenfalls deutlich zu und war dann an beiden Standorten ähnlich gross. Dies unterstützt einerseits die in der Literatur geäusserte Cluster-These (lokal gehäuftes Auftreten des Pilzes), würde aber andererseits bedeuten, dass die Pilze auf *Bromus erectus* und *Dactylis glomerata* nicht genau identisch sind (Rassenbildung). Dies wurde durch Isoenzym-Untersuchungen belegt (LEUCHTMANN, nicht publiziert).

Werden die Individuen über drei Jahre hinweg betrachtet, so ist unterschiedlich häufige Stromabildung festzustellen (Tab. 18). Diese dürfte klimaabhängig ge-

Tab. 18. Einfluss von Konkurrenz-Ausschluss auf die Stromabildung von *Epichloë typhina* bei *Bromus erectus* und *Dactylis glomerata* in den Halbtrockenrasen Gräte und Emmerberg (Versuchsdauer = 3 Jahre). o = Individuen ohne Konkurrenz; + = Individuen mit Konkurrenz im Bestand. n.b. = nicht bestimmt.

Influence of exclusion of competition upon the formation of stroma by Epichloë typhina in Bromus erectus and Dactylis glomerata in the limestone grasslands at the sites "Gräte" and "Emmerberg" (experimental period = 3 years). o = individuals without competition, + = individuals with competition. n.b. = not determined.

Art - species: Standort - site:		<i>Bromus erectus</i>				<i>Dactylis glomerata</i>			
		Gräte		Emmerberg		Gräte		Emmerberg	
		+	o	+	o	+	o	+	o
1984	Ind. mit Halmen - <i>ind. with culms</i>	25	25	25	25	15	9	18	20
	Ind. mit Stroma - <i>ind. with stroma</i>	3	5	1	0	2	2	5	4
	in %	12%	20%	4%	0%	13%	22%	28%	20%
1985	Ind. mit Halmen - <i>ind. with culms</i>	23	25	23	25	1	25	7	24
	Ind. mit Stroma - <i>ind. with stroma</i>	3	8	0	1	0	8	1	6
	in %	13%	32%	0%	4%	-	32%	14%	25%
1986	Ind. mit Halmen - <i>ind. with culms</i>	6	23			0	21		
	Ind. mit Stroma - <i>ind. with stroma</i>	0	3	n.b.	n.b.	0	7	n.b.	n.b.
	in %	0%	13%			-	33%		
1984 - 86	Anz. Individuen - <i>studied individuals</i>	25	25	25	25	25	25	25	25
	nie mit Halmen - <i>never with culms</i>	0	0	0	0	9	0	6	0
	Ind. mit Stroma - <i>ind. with stroma</i>	4	10	1	1	2	8	5	9
	in % der blühenden Individuen <i>in % of flowering individuals</i>	16%	40%	4%	4%	13%	32%	26%	36%
Anz. Individuen mit Stroma im einen Jahr und blühend im folgenden <i>no. of individuals with stroma first and inflorescences in the following year</i>		2	7	1	0	0	1	1	3

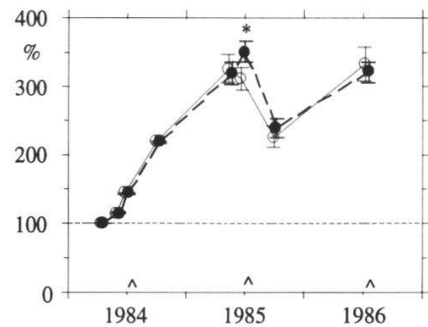
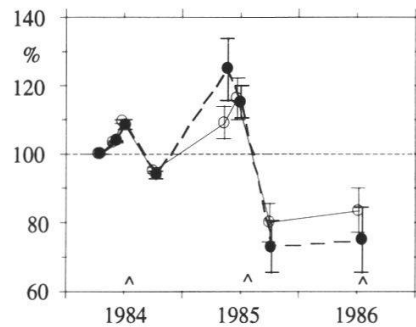
Halbtrockenrasen
Gräte

Bromus erectus und *Epichloë typhina* (Erstickungsschimmel)

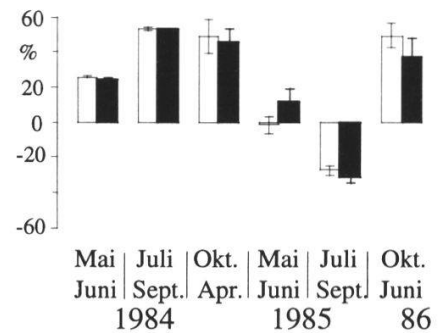
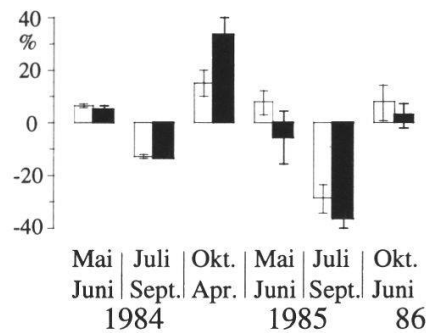
Referenzindividuen im
Bestand wachsend
control individuals in the stand

Versuchsindividuen ohne Kon-
kurrenz am Standort - *treat-*
ment ind. without competition

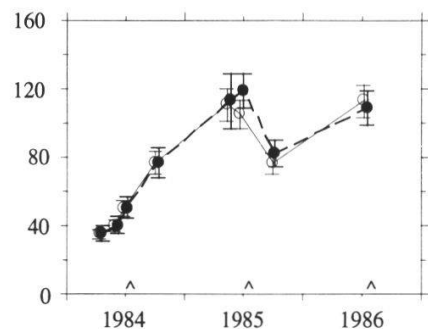
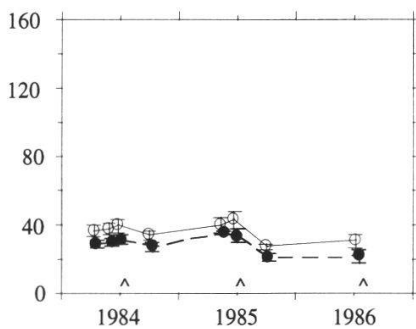
relative Sprossent-
wicklung pro Indivi-
duum (Anfangswert
normiert)
*relative no. of shoots
developed per indi-
vidual (standardized
initial value)*



relative Sprossent-
wicklung zwischen
den Messzeitpunkten
*relative no. of shoots
developed per indi-
vidual between dates
of relevés.*



durchschnittliche
Sprossentwicklung
pro Individuum
(Absolutwerte)
*average no. of shoots
developed per indi-
vidual (absolute
values)*



■ ---- mit Stroma (n = 4)
with stroma
□ — ohne Stroma (n = 21)
without stroma

■ ---- mit Stroma (n = 10)
with stroma
□ — ohne Stroma (n = 15)
without stroma

Fig. 30. Einfluss des Erstickungsschimmels (*Epichloë typhina*) auf die Sprossentwicklung von *Bromus erectus*-Individuen nach Ausschluss von Wurzelkonkurrenz. Halbtrockenrasen Gräte. ^ = Schnittermin, n = Anzahl Individuen. Standardfehler. Statistik: t-Test, * = p < 0.05.
*Influence of Epichloë typhina (parasitic fungi) on the development of individuals of Bromus erectus after exclusion of root competition. Limestone grassland at the site "Gräte". ^ = date of mowing, n = no. of individuals. Standard error. Statistics: t-Test, * = p < 0.05.*

Halbtrockenrasen
Gräte

Dactylis glomerata und *Epichloë typhina* (Erstickungsschimmel)

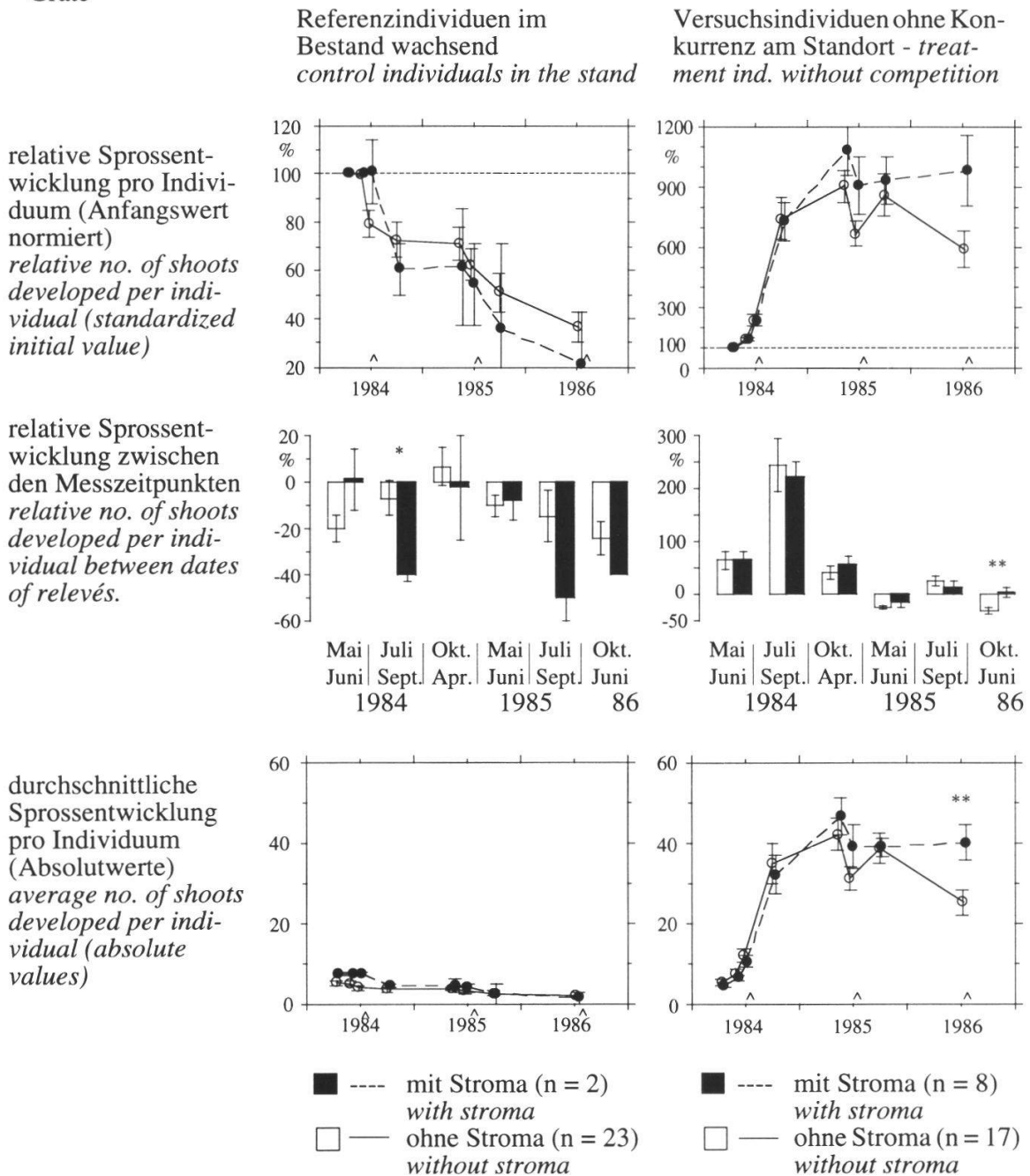


Fig. 31. Einfluss des Erstickungsschimmels (*Epichloë typhina*) auf die Sprossentwicklung von *Dactylis glomerata*-Individuen nach Ausschluss von Wurzelkonkurrenz. Halbtrockenrasen Gräte. ^ = Schnittermin, n = Anzahl Individuen. Standardfehler. Statistik: t-Test, ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$.

*Influence of Epichloë typhina (parasitic fungi) on the development of individuals of Dactylis glomerata after exclusion of root competition. Limestone grassland at the site "Gräte". ^ = date of mowing, n = no. of individuals. Standard error. Statistics: t-Test, ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$.*

wesen sein. Nicht alle infizierten Individuen wiesen in jedem Jahr Stromata auf. Zumindest bei den Individuen mit Konkurrenz dürfte es sich nicht um Neuinfizierungen gehandelt haben, sonst müssten allgemein mehr Individuen mit Stroma gefunden worden sein. Die unterschiedliche Stromabildung bei konkurrenzbefreiten Individuen im Vergleich zu den Individuen mit Konkurrenz im Bestand war auffällig und könnte mit den besseren Nährstoffverhältnissen (weniger xeromorphe Blätter) aber auch mit dem grösseren Infektionsrisiko der deutlich grösser wachsenden Individuen zusammenhängen (grössere Wundfläche nach Mahd; Windfalle für Pilzsporen bei diesen freigestellten Individuen).

Anhand der saisonalen Sprosszahlentwicklung konnte abgeschätzt werden, in welchem Vegetationszeitpunkt oder welcher Jahreszeit infizierte Individuen im Vergleich zu nicht infizierten Individuen unterschiedlich wuchsen (Fig. 30 und 31). Bei *Dactylis glomerata* war die Sprossentwicklung für konkurrenzbefreite, infizierte Individuen v.a. während dem Winter und in der Hauptvegetationsperiode vor dem Schnitt günstiger als für nichtbefallene Individuen. Auffällig war, dass die in der Literatur für *Festuca arundinacea* erwähnte Trockenheitsresistenz (ARACHEVALETA et al. 1989) im vorliegenden Feldversuch für *Bromus erectus* und *Dactylis glomerata* nicht nachgewiesen wurde, zeigten doch alle pilzbefallenen Individuen im trockenheissen Sommer 1985 eine schlechtere Sprossentwicklung im Vergleich zu den nichtbefallenen Individuen.

Über die drei Versuchsjahre hinweg entwickelten sich infizierte Individuen mit Konkurrenz im Bestand allgemein schlechter als nicht infizierte. Anders verhielt es sich dagegen bei den Individuen ohne Konkurrenz. Bei *Bromus erectus* verlief die Sprossentwicklung zwischen pilzbefallenen Individuen und nichtbefallenen Individuen ähnlich, bei *Dactylis glomerata* entwickelten sich die pilzbefallenen Individuen deutlich besser. Im vegetativen Bereich profitierten die Individuen ohne Konkurrenz im Vergleich zu den Individuen mit Konkurrenz im Bestand.

Infizierte Individuen mit Konkurrenz im Bestand hatten bei *Bromus erectus* allgemein eher weniger Sprosse als nicht infizierte Individuen, bei *Dactylis glomerata* erhöhten konkurrenzbefreite infizierte Individuen im Verlauf der dreijährigen Versuchsdauer ihre Sprosszahl gegenüber nicht infizierten Individuen signifikant! Dies legt die Vermutung nahe, dass bei schlechter Nährstoffversorgung der Pilz einen negativen Einfluss auf die Entwicklung der Pflanzen im Halbtrockenrasen ausübt (hohe "Grundkosten"), bei guter Nährstoffversorgung dagegen kann der Pilz auf die vegetative Entwicklung

einen mutualistischen Effekt haben im Sinne einer positiven Interaktion (GIGON und RYSER 1986). Ähnliche Beobachtungen machten CHEPLICH et al. (1989) bei *Festuca arundinacea*.

Diese Ergebnisse sind ein weiterer Beweis für das komplexe Zusammenspiel verschiedener ökologischer Faktoren. Die Reaktion der Pflanzenindividuen war je nach Pflanzenart und zwischen den zwei Halbtrockenrasenstandorten verschieden und war sowohl abhängig von den Nährstoffverhältnissen, dem Klima oder der Pflanzengrösse. Allgemein kann Erstickungsschimmel für diese beiden Gräser als Regulationsmechanismus bezüglich sexueller Reproduktion betrachtet werden. Im vegetativen Bereich kann der Pilz je nach Standortverhältnissen die Pflanzenindividuen in ihrem Wachstum fördern oder hemmen!

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 AARSEN 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).

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

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 SEEGER 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 $30 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{y}^{-1}$ angegeben, lokal bis $>100 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{y}^{-1}$. 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 Wurzel- 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 verschiedenen 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 Pflanzenarten 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)	
<i>Anthyllis vulgaris</i>	↑	31.3 %	↑	30.8 %	↑	9.6	↓	0.5	
<i>Primula columnae</i>	↑	24.3 %	↑	17.2 %	↑	4.2	↓	0.7	
<i>Bromus erectus</i>	↑	7.3 %	↑	33.2 %	↑	2.4	↑	25.5	
<i>Salvia pratensis</i>	↑	7.3 %	↑	21.7 %	↑	1.6	↑	10.4	
<i>Scabiosa columbaria</i>	↑	7.0 %	↑	12.0 %	↑	0.8	↑	1.0	
<i>Centaurea jacea</i>	↑	5.1 %	↑	11.1 %	↑	0.6	↑	0.2	
<i>Chrysanthemum leucanth.</i>	↑	6.8 %	↑	7.5 %	↑	0.5	↑	1.7	
<i>Dactylis glomerata</i>	↑	3.0 %	↑	4.2 %	↑	0.1	↑	0.8	
Halbtrockenrasen Emmerberg		abiotische Standortseignung abiotic habitat suitability, ↑		Konkurrenzstärke competitiveness ↑		Theoretisch erw. Häufigkeit heoretically exp. abundance ↑		effektive Präsenz actual presence ↑	
<i>Bromus erectus</i>	↑	15.0 %	↓	19.4 %	↑	2.9	↑	30.4	
<i>Salvia pratensis</i>	↑	7.8 %	↑	21.8 %	↑	1.7	↑	19.6	
<i>Centaurea jacea</i>	↑	4.5 %	↑	20.0 %	↑	0.9	↓	0.9	
<i>Dactylis glomerata</i>	↑	4.1 %	↑	11.0 %	↑	0.5	↓	1.4	

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 Standortverhältnisse wie auch die Wurzelkonkurrenz vergleichsweise limitierend.

Aus dem abiotischen und biotischen Standortverhalten 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, stickstofffixierenden 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 zustande gekommen 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 (VANDER 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

Merkmale 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 dargestellt 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 Sprossdicke 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 Sprossdicke resp. die intraindividuelle Konkurrenz.

Diese Ergebnisse zu Ressourcenallokation, Plastizität im Blühverhalten und bezgl. Sprossdicke 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 AARSEN 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. AARSEN 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. AARSEN (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-

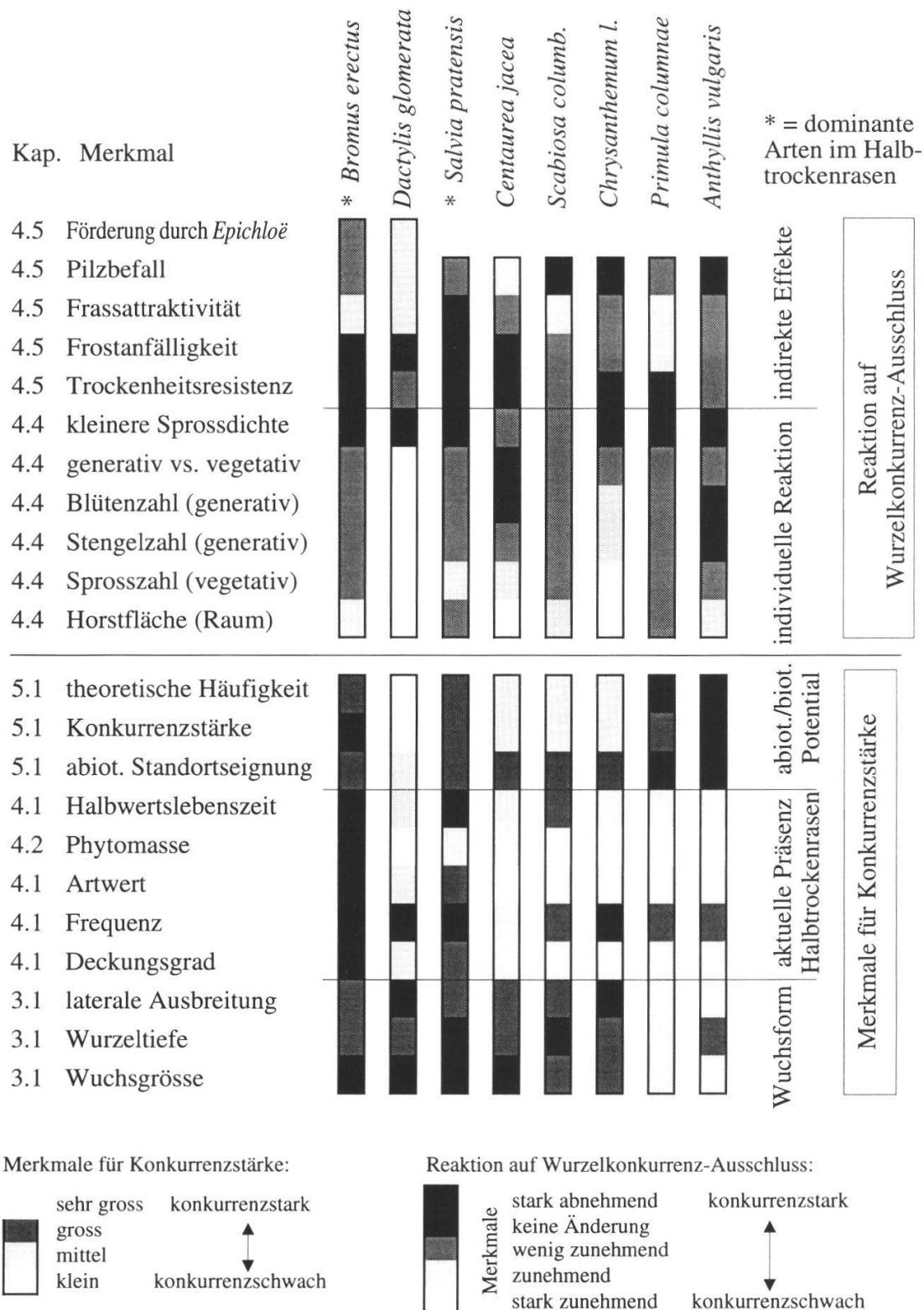


Fig. 32. Abstrahierte Zusammenstellung der Ergebnisse bezüglich Konkurrenzstärke und Wurzelkonkurrenz einfluss im Halbtrockenrasen Gräte.
Abstracted summary of the results about competitiveness and influence of root competition at the site "Gräte".

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 Standortbedingungen. 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 PFLANZEN-ARTEN 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 Mausekalamitäten! Diese Lückenfläche wird noch durch Störungen wie Scharrstellen, Ameisenhaufen oder andere offene Stellen (Kleinsäuger) erhöht. Insgesamt

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 Mausekalamitäten).

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 stan- dardized to 100%	durchschnittl. Fläche mit 100 adulten Ind. [m ²] - me- an area for 100 adult in-	Anzahl Individuen eines hy- pothetischen Bestandes (100m ²) - no. of individuals for a hypothetical stand	jährlich absterbende Ind. (extrapoliert, Tab. 13) - ye- arly death of ind. (extra-	jährlich entstehende Lücken-Fläche durch abge- storbene Ind. in hypothet. Bestand [%] Mean size of total gap area by yearly death of individu- als (hypothetical stand)
<i>Bromus erectus</i>	26.0	56.3	4.0	1407.0	32.4	1.29
<i>Dactylis glomerata</i>	1.0	2.2	11.5	18.8	1.9	.22
<i>Salvia pratensis</i>	12.0	26.0	7.6	342.0	3.8	.29
<i>Centaurea jacea</i>	.8	1.7	40.0	4.3	.3	.10
<i>Scabiosa columbaria</i>	1.9	4.1	13.7	30.0	1.1	.15
<i>Chrysanthemum leuc.</i>	1.9	4.1	6.4	64.3	5.3	.34
<i>Primula columnae</i>	1.4	3.0	18.5	16.4	1.3	.24
<i>Anthyllis vulgaris</i>	1.2	2.6	20.8	12.5	3.0	.62
Total:	46.2	100.0				3.3 %
Halbtrockenrasen Emmerberg						
<i>Bromus erectus</i>	30.0	54.4	4.7	1158	79.9	3.76
<i>Dactylis glomerata</i>	1.8	3.3	12.5	26	3.3	.41
<i>Salvia pratensis</i>	21.0	38.1	6.3	605	72.0	4.54
<i>Centaurea jacea</i>	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 Arten turnover 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 <i>mean number of adult indi- viduals required yearly</i>		entsprechend der Samenpro- duktion am Standort muss sich 1 adultes Pflanzenexemplar pro Jahr etablieren aus <i>according to the seed produc- tion at the site 1 adult ind. has to be established out of</i>
	pro 100 Ind. <i>per 100 ind.</i>	pro m ² <i>per m²</i>	
Halbtrockenrasen Gräte			
<i>Anthyllis vulgaris</i>	23.8	1.14	800-1'000 Samen - <i>seeds</i>
<i>Dactylis glomerata</i>	10.0	0.87	600-900 Samen - <i>seeds</i>
<i>Chrysanthemum leuc.</i>	8.2	1.28	2'500 Samen - <i>seeds</i>
<i>Primula columnae</i>	7.8	0.42	800-1'200 Samen - <i>seeds</i>
<i>Centaurea jacea</i>	6.0	0.15	800-1'200 Samen - <i>seeds</i>
<i>Scabiosa columbaria</i>	3.6	0.26	1'200-1'500 Samen - <i>seeds</i>
<i>Bromus erectus</i>	2.3	0.57	10'000-15'000 Samen - <i>seeds</i>
<i>Salvia pratensis</i>	1.1	0.15	30'000 Samen - <i>seeds</i>
Halbtrockenrasen Emmerberg			
<i>Dactylis glomerata</i>	12.5	1.00	1'500-2'000 Samen - <i>seeds</i>
<i>Salvia pratensis</i>	11.9	1.90	8'000 Samen - <i>seeds</i>
<i>Centaurea jacea</i>	11.9	0.43	800-1'200 Samen - <i>seeds</i>
<i>Bromus erectus</i>	6.9	1.46	7'000-10'000 Samen - <i>seeds</i>

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 übermächtig 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 wenig-jährigen 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 dm²), 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 Kalkmagerasen 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 VANDER 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 xeromorphen 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

kümmertlich 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 Standortbedingungen 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 Barga 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 Standortbedingungen 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 Standortbedingungen 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.

ZUSAMMENFASSUNG

Wieso sind und bleiben viele Pflanzenarten selten in einem Halbtrockenrasen und welche Rolle spielt dabei die Wurzelkonkurrenz? Der Einfluss von Wurzelkonkurrenz auf die Vielfalt und die Koexistenz von Pflanzenarten wurde in zwei artenreichen, gemähten Halbtrockenrasen (Mesobrometen) experimentell untersucht. Die beiden Untersuchungsflächen liegen bei Merishausen (SH) in der Nordschweiz. Der Standort Gräte war nicht gedüngt, der Standort Emmerberg war leicht gedüngt. Für den Versuch ausgewählt wurden etablierte Individuen (target-individuals) von acht mehrjährigen Pflanzenarten: *Bromus erectus*, *Dactylis glomerata*, *Salvia pratensis*, *Centaurea jacea*, *Scabiosa columbaria*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Anthyllis vulgaris*, *Primula columnae* (Synonym: *Primula veris* ssp. *suaveolens*). Die oberirdische Entwicklung von je 25 Versuchs- und Referenzindividuen wurden pro Art und Standort während drei Jahren untersucht. Die Nachbarpflanzen der Versuchsindividuen wurden bis in 2cm Tiefe entfernt (Radius 12.5-25 cm; removal method) und die Wurzelkonkurrenz mit einer Polyäthylenfolie unterbunden (trenching method). Zusätzlich wurde das Verhalten jeder Art an verpflanzten Individuen in einem Versuchsgarten unter nährstoffreicheren Bedingungen untersucht.

1. In beiden Halbtrockenrasen dominierten *Bromus erectus* mit einem Anteil von 40% an der oberirdischen Phytomasse und *Salvia pratensis* mit 4-8%. Das Wurzel/Spross-Verhältnis betrug im Halbtrockenrasen Gräte $\geq 3 : 1$, im Halbtrockenrasen Emmerberg $2 : 1$. Mindestens 80% der Wurzeln wurden je in den obersten 10 cm Boden gefunden. Die Hälfte der oberirdischen Phytomasse wuchs je zwischen 0-10 cm. Dementsprechend war oberirdische Konkurrenz sekundär.
2. Die abiotische Standortseignung (physiologisches Verhalten) und die Wurzelkonkurrenzstärke (ökologisches Verhalten) der untersuchten Arten wurde quantifiziert. Die beste Standortseignung zeigten unerwarteterweise die relativ seltenen *Anthyllis vulgaris* und *Primula columnae*. Zusammen mit den dominanten *Bromus erectus* und *Salvia pratensis* waren sie auch am konkurrenzstärksten!
3. Nach Ausschluss von Wurzelkonkurrenz nahm bei allen Individuen das Wachstum der reproduktiven Strukturen stärker zu als jenes der vegetativen. Das Ausmass dieser Allokation korrelierte dabei stärker mit der Wuchsform als mit der Konkurrenzstärke. Die Plastizität im Blühverhalten blieb bei Individuen konkurrenzstarker Arten unbeeinflusst, bei den anderen veränderte sie sich. Die Sprossdicke erhöhte sich nach Konkurrenz-ausschluss bei Individuen von konkurrenzstarken Arten, bei den konkurrenzschwachen nahm sie ab. Mögliche Ursachen für Konkurrenzstärke wurden diskutiert.
4. Bei dominanten und konkurrenzstarken Arten bildeten die Versuchsindividuen im Halbtrockenrasen Gräte 2 bis 5mal mehr Sprosse und 5 bis 20mal mehr Blüten als die Referenzindividuen. Versuchsindividuen von konkurrenzschwachen Arten bildeten dagegen 4 bis 17mal mehr Sprosse und 10 bis 770mal mehr Blüten als Referenzindividuen.
Im leicht gedüngten Standort Emmerberg wurden Unterschiede v.a. im vegetativen Bereich festgestellt. Versuchsindividuen von konkurrenzstarken Arten bildeten 4-5mal mehr Sprosse als die Referenzindividuen, Versuchsindividuen von konkurrenzschwachen Arten dagegen 7 bis 28mal mehr. Die Zunahme der Blütenzahl betrug bei Versuchsindividuen je 7 bis 28mal mehr als bei Referenzindividuen, unabhängig von der Konkurrenzstärke.
Wurzelkonkurrenz ist in Halbtrockenrasen allgemein ein wichtiger, limitierender Faktor.

5. Klimatische Extreme beeinflussten das Konkurrenzverhalten der untersuchten Arten allgemein. Die Versuchsindividuen reagierten auf Witterungseinflüsse anders als die Referenzindividuen. Herbivore und Befall durch parasitische Pilze wirkten sich stärker auf die Versuchsindividuen aus als auf die Referenzindividuen im Bestand. Im Vergleich zur Konkurrenz war dieser Einfluss jedoch unbedeutend (im untersuchten Zeitraum traten keine Extremsituationen auf).
6. Die extrapolierte Halbwerts-Lebenszeit der untersuchten Individuen war im Halbtrockenrasen Gräte bei *Salvia pratensis* am höchsten (45 Jahre) und bei *Anthyllis vulgaris* am kleinsten (2.1 Jahre). Für die Artenzusammensetzung ist der Turnover auf dem Niveau der Individuen massgebend.
Im nährstoffreicheren Halbtrockenrasen Emmerberg lag die Halbwerts-Lebenszeit der untersuchten Arten zwischen 4 und 7 Jahren. Dadurch erhielt die Wurzelkonkurrenz einen anderen Stellenwert. Bei leichter Düngung gewinnt die Fähigkeit zur schnellen Nährstoffaufnahme an Bedeutung; die Fähigkeit zur Nährstoffspeicherung verliert dagegen an Bedeutung!
7. Lücken, die durch jährlich absterbende Individuen entstehen, erreichten einen extrapolierten Turnover von nur 3.3% der Gesamtfläche im Halbtrockenrasen Gräte. Im leicht gedüngten Halbtrockenrasen Emmerberg betrug der jährliche Turnover dagegen 9.2%.
8. Von den dominanten und konkurrenzstarken Arten im Halbtrockenrasen Gräte muss durchschnittlich 1 Ex. auf 10'000-30'000 produzierte Samen pro Jahr das Adultstadium erreichen, um den Bestand der Art halten zu können (bei der Annahme, dass die Vegetationszusammensetzung gleich bleibt). Bei den kurzlebigen und konkurrenzschwachen Arten muss 1 Ex. auf 600-2000 produzierte Samen erfolgreich sein.
9. Warum sind und bleiben Pflanzenarten selten im Bestand? Für die untersuchten Halbtrockenrasen gilt das folgende Modell: dominanzbestimmte Matrix aus häufigen, mehrjährigen Arten mit horstförmigem Wuchs, dazwischen zufällig die eher seltenen und kurzlebigeren Lückenbesiedler. Wurzelkonkurrenz findet v.a. passiv statt, wobei der Besetzung von Raum und Nährstoffen durch langlebige Arten grosse Bedeutung zukommt.
10. Wurzelkonkurrenz bestimmt in Halbtrockenrasen über die Dominanz von Matrixarten und ist wichtiger als deren abiotische Standortseignung. Dominante Arten sind konkurrenzstark, aber konkurrenzstarke Arten nicht zwingend dominant! Für kurzlebige Lückenbesiedler ist Wurzelkonkurrenz ein Faktor unter anderen. Aus den Punkten 1-9 geht hervor, dass die Diversität von Standortsfaktoren im Bestand hoch sein muss, d.h. dass kein einzelner Faktor dominiert. Dies und die nachgewiesene "Langsamkeit" dieser Ökosysteme sind entscheidend für die Artenvielfalt in Halbtrockenrasen.
11. Direkte vs. indirekte und aktive vs. passive Mechanismen von Wurzelkonkurrenz werden anhand einer Tabelle diskutiert. Vom konkurrenzgeprägten Matrix-Lücken-Modell wurden Bezüge zur Evolutionär Stablen Strategie, zum Mosaikzykluskonzept und zum CSR-Modell gemacht.
12. Ursachen für die geringe Populationsdichte vieler Pflanzenarten wurde aus Sicht des Naturschutzes diskutiert. Die Möglichkeit der Förderung einzelner Pflanzenarten wurde erläutert.

SUMMARY

The Influence of Root Competition on the Coexistence of Sparse and Common Perennials in Two Limestone Grasslands

Why are so many plant species of low abundance in limestone grasslands, and remain so? What is the role of root competition? The influence of root competition on the diversity and coexistence of plant species was investigated in two limestone grasslands in northern Switzerland. The study sites (Gräte and Emmerberg) are mown meadows, rich in species. The Gräte site was poor in nutrients, while the Emmerberg site was slightly fertilized. The following eight perennial species were chosen for the experiments: *Bromus erectus*, *Dactylis glomerata*, *Salvia pratensis*, *Centaurea jacea*, *Scabiosa columbaria*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Anthyllis vulgaris*, *Primula columnnae* (synonym: *Primula veris* ssp. *suaveolens*). Well established individuals of each species were chosen on both sites, 25 individuals as treatment plants and 25 neighbouring individuals as control plants. Additionally, some individuals were planted into nutrient rich soil in an experimental garden. The plants in a circumference of 12-25cm around the treatment plants (target individuals) were removed to a depth of 2cm (removal method). Root competition was excluded by a polyethylene-foil (trenching method). The plants were investigated for 3 years.

1. In the swards, the dominant species *Bromus erectus* represented 40% of the above-ground phytomass. *Salvia pratensis* was subdominant. The root/shoot-ratio was $\geq 3 : 1$ on the Gräte site, and 2: 1 on the Emmerberg site. At least 80% of the roots were found in the upper 10cm of soil. Half of the above-ground phytomass was between 0-10cm. Thus, the influence of the above-ground competition was minor.
2. The fundamental as well as the realized niches were investigated for the eight species. Surprisingly, the rarely occurring species *Anthyllis vulgaris* and *Primula columnnae* proved to be highly adapted to the site and were as competitive as the dominant species *Bromus erectus* and *Salvia pratensis*.
3. After removal of root competition, the increase in reproductive structures was larger than in vegetative ones. The extent of allocation correlated more with growth form than with absence of competition. In contrast to weak competitors, the flowering-ratio of strong competitors was not affected by the treatment. The shoot density of strong competitors was increased by the treatment, but decreased for weak competitors. Possible reasons for the differences in competitiveness are discussed.
4. On the Gräte site, individuals of dominant species developed 2-5 times more shoots and 5-20 times more flowering units when root competition was prevented. Individuals of weak competitors had 4-17 times as many shoots and 10-770 times as many flowering units.
On the slightly fertilized Emmerberg site, the difference showed mainly in the vegetative parameters. The individuals of strong competitors developed 4-5 times as many shoots as the control plants. In contrast, individuals of weak competitors had 7-28 times as many shoots in the absence of root competition.
These results show that several species in limestone grasslands are limited by root competition.
5. Climatic extremes influenced the competition of the species investigated. In addition the reaction of the treatment plants differed from that of the control plants. The effect of herbi-

vory or parasitic fungi (e.g. *Epichloë typhina*) was stronger upon treatment than upon control plants though effect is minor compared with that of competition.

6. On the Gräte site, *Salvia pratensis* showed the highest half-life (45 years) and *Anthyllis vulgaris* (2.1 years) the lowest. The species composition is determined by the turnover of individuals.
The plants investigated on the Emmerberg site had half-lives of 4-7 years. Here the significance of root competition was altered since slight fertilization of the site enhances the ability to take up nutrients, whereas the capacity to store nutrients loses its importance.
7. The average number of individuals which die per year for each species was calculated from their half-lives. The results suggest a gap-turnover of only 3.3% of the total area per year on the Gräte site and 9.2% on the Emmerberg site.
8. On the Gräte site, only one out of 10'000-30'000 seeds produced each year of the dominant species or of the strong competitors has to reach the adult stage in order to preserve the species composition. The short-living species or the weak competitors need to bring up one individual out of 600-2'000 seeds.
9. Why do some species occur and remain sparse in the stand? The following description applies to the grasslands investigated: a set matrix of common tussock perennials dominate the site and rather sparse, short-lived gap colonizers occupy in between. Because of the occupation of space and nutrients by long-lived species the role of root competition is mostly passive.
10. In limestone grasslands, root competition is more important for the dominance of matrix species than abiotic site parameters. Dominant species are strong competitors, but competitiveness does not guarantee dominance. Root competition is only one of several influences upon the short-lived gap colonizers. As can be seen from points 1-9, the diversity of site factors is high, none of which is dominant within the stand. This fact as well as the very slow turnover of mature plants in these ecosystems are most crucial for the species diversity in limestone grasslands.
11. The direct vs. indirect and active vs. passive mechanisms of root competition are discussed in a table in chapter 5. The Matrix Model is set in the context of the Evolutionary Stable Strategy, the Mosaic Cycle Concept and the CSR-Model.
12. Causes for the sparseness of many species are discussed in relation to nature conservation. Possibilities for favouring certain species are discussed.

LITERATURVERZEICHNIS

- AARSSSEN L.W., 1983: Ecological combining ability and competitive combining ability in plants: toward a general evolutionary theory of coexistence in systems of competition. *Am. Nat.* 122 (6), 707-731.
- AARSSSEN L.W. und EPP G.A., 1990: Neighbour manipulations in natural vegetation: a review. *J. Veg. Sci.* 1, 13-30.
- ABUGOV R., 1982: Species diversity and phasing of disturbance. *Ecol.* 63 (2), 289-293.
- AERTS R. und PEIJL J. VANDER, 1993: A simple model to explain the dominance of low-productive perennials in nutrient-poor habitats. *Oikos* 66 (1), 144-147.
- AL-MUFTI M.M., SYDES C.L., FURNESS S.B., GRIME J.P. und BAND S.R., 1977: A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *J. Ecol.* 65, 759-791.
- ARACHEVALETA M., BACON C.W., HOVELAND C.S. und RADCLIFF D.E., 1989: Effect of tall fescue endophyte on plant response to environmental stress. *Agron. J.* 81, 83-90.
- AYENSU E.S., 1981: Assessment of threatened plant species in the United States. In: SYNGE H. (ed.), *The biological aspects of rare plant conservation*. Wiley, Chichester. 19-58.
- BAZZAZ F.A. und ACKERLY D.D., 1992: Reproductive allocation and reproductive effort in plants. In: FENNER M., seeds. *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI, Redwood, Melksham. 1-26.
- BEDDOWS A.R., 1959: Biological flora of the British isles. *Dactylis glomerata* L. *J. Ecol.* 47, 223-239.
- BEGON M., HARPER J.L. und TOWNSEND C.R., 1991: *Ökologie. Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften*. Birkhäuser, Basel. 1024 S.
- BINZ A. und HEITZ C., 1986: *Schul- und Exkursionsflora für die Schweiz*. 18. Aufl. Schwabe, Basel. 624 S.
- BISHOP G.F., DAVY A.J. und JEFFERIES R.L., 1978: Demography of *Hieracium pilosella* in a Breck grassland. *J. Ecol.*, 66, 615-629.
- BRECKLING B., 1985: Die Veränderbarkeit der dynamischen Verhaltensqualität des Lotka-Volterra Modells durch Einführung nichtlinearer Ergänzungen - theoretische Konsequenzen. *Verh. Ges. Ökol.* 13, 295-304.
- BRISKE D.D. und BUTLER J.L., 1989: Density-dependent regulation of ramet populations within the bunchgrass *Schizachyrium scoparium*: interclonal versus intracolonial interference. *J. Ecol.* 77, 963-974.
- BRONHOFER M., 1956: Die ausgedehnte Dreizelgenwirtschaft in der Nordostschweiz unter besonderer Berücksichtigung des Kt. Schaffhausen. *Mitt. Naturf. Ges. Schaffhausen* 26, 169 S.
- CAHN M.G. und HARPER J.L., 1976: The biology of the leaf mark polymorphism in *Trifolium repens* L. 1. Distribution of phenotypes at a local scale. *Heredity* 37, 309-325.
- CERLETTI G.-P., 1988: Experimentelle Untersuchungen zum Bodenwasserhaushalt in Treppen-Halbtrockenrasen. Diplomarbeit, Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich. 84 S. (Polykopie)
- CERNUSCA A. und SEEGER M.C., 1980: Canopy structure, microclimate and the energy budget in different plant communities. In: GRACE J., FORD E.D. und JARVIS P.G., (eds), *Plants and their Atmospheric Environment*. Blackwell, Oxford. 75-81.
- CHEPLICH G.P., CLAY K. und MARKS S., 1989: Interactions between infection by endophytic fungi and nutrient limitation in the grasses *Lolium perenne* and *Festuca arundinacea*. *New Phytol.* 111, 89-97.
- CHESSON P.L. und CASE T.J., 1986: Overview: Nonequilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence. In: DIAMOND J. und CASE T.J. (eds), *Community Ecology*. Harper and Row, New York. 229-239.

- CLAY K., 1987: Effects of fungal endophytes on seed and seedling biology of *Lolium perenne* and *Festuca arundinacea*. *Oecologia* 73, 358-362.
- CLAY K., 1988: Fungal endophytes of grasses: A defensive mutualism between plants and fungi. *Ecol.* 69, 10-16.
- CLAY K., MARKS S. und CHEPLICK G.P., 1993: Effects of insect herbivory and fungal endophyte infection on competitive interactions among grasses. *Ecol.* 74 (6), 1767-1777.
- COLLINS S.L., 1989: Experimental analysis of patch dynamics and community heterogeneity in tallgrass prairie. *Vegetatio* 85, 57-66.
- COLWELL R.K. und FUTUYMA D.J., 1971: On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecol.* 52, 567-576.
- COOK S.J. und RATCLIFF D., 1984: A study of the effects of root and shoot competition on the growth of Green Panic (*Panicum maximum* var. *richoglume*) seedlings in an existing grassland using root exclusion tubes. *J. Appl. Ecol.* 21, 971-982.
- CRAWLEY M.J., 1986: The Structure of Plant Communities. In: CRAWLEY M.J. (ed.), *Plant Ecology*. Blackwell, Oxford. 1-50.
- CRAWLEY M.J., 1992: Seed predators and plant population dynamics. In: FENNER M. (ed.), *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI, Redwood, Melksham. 157-191.
- DAVY A.J. und JEFFERIES R.L. 1981: Approaches to the monitoring of rare plant populations. In: SYNGE H. (ed.), *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. Wiley, Chichester. 219-232.
- DICKINSON N.M. und POLWART A., 1982: The effect of mowing regime on an amenity grassland ecosystem: above- and below-ground components. *J. Appl. Ecol.* 19, 569-577.
- DONELAN M. und THOMPSON K., 1980: Distribution of buried viable seeds along a successional series. *Biol. Conserv.* 17, 297-311.
- DRURY W.H., 1974: Rare species. *Biol. Conserv.* 6, 162-169.
- DURING H.J. und WILLEMS J.H., 1984: Diversity models applied to a chalk grassland. *Vegetatio* 57, 103-114.
- DURING H.J., SCHENKEVELD A.J., VERKAAR H.J. und WILLEMS J.H., 1985: Demography of short-lived forbs in chalk grassland in relation to vegetation structure. In: WHITE J. (ed.), *The Population Structure of Vegetation*. Junk, Dordrecht. 341-370.
- ELLENBERG H., 1952: Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Bewertung. *Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie II*. Ulmer, Stuttgart. 143 S.
- ELLENBERG H., 1953: Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. *Ber. Deut. Bot. Ges.* 65, 351-362.
- ELLENBERG H., 1954: Über einige Fortschritte der kausalen Vegetationskunde. *Vegetatio* 5/6, 199-211.
- ELLENBERG H., 1956: Grundlagen der Vegetationsgliederung. 1. Teil: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Ulmer, Stuttgart. 136 S.
- ELLENBERG H., 1978: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 2. Aufl. Ulmer, Stuttgart. 981 S.
- ELLNER S., 1987: Alternate plant life history strategies and coexistence in randomly varying environments. *Vegetatio* 69, 199-208.
- ERNST W., 1978: Discrepancy between ecological and physiological optima of plant species. A re-interpretation. *Oecol. Plant.* 13 (2), 175-188.
- FENNER M., 1987: Seedlings. *New Phytol.* 106 (Suppl.), 35-47.
- FIALA K. und HERRERA R., 1988: Living and dead belowground biomass and its distribution in some Savanna communities in Cuba. *Folia geobot. phytotax.* 23 (2), 225-237.
- FIEDLER P.L., 1986: Concepts of rarity in vascular plant species, with special reference to the genus *Calochortus* Pursh (Liliaceae). *Taxon* 35 (3), 502-518.
- FITTER A.H., 1987: An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. *New Phytol.* 106 (Suppl.), 61-77.
- FLIERVOET L.M., 1984: Canopy structures of Dutch grasslands. Ph. D. Thesis, Utrecht. 256 S.

- FOWLER N., 1982: Competition and coexistence in a north Carolina grassland. III. Mixtures of component species. *J. Ecol.* 70, 77-92.
- FRAHM J.-P. und FREY W., 1983: Moosflora. Ulmer (UTB 1250), Stuttgart. 522 S.
- GAY P.E., GRUBB P.J. und HUDSON H.J., 1982: Seasonal changes in the concentrations of nitrogen, phosphorus and potassium, and in the density of mycorrhiza, in biennial and matrix-forming perennial species of closed chalkland turf. *J. Ecol.* 70, 571-593.
- GIGON A., 1983: Ausgestorben oder ausgerottet? *Natur und Landschaft* 58 (11), 418-421.
- GIGON A., 1984: Typologie und Erfassung der ökologischen Stabilität und Instabilität, mit Beispielen aus Gebirgsökosystemen. *Verh. Ges. Ökol.* 12, 13-29.
- GIGON A., 1987: A hierarchic approach in causal ecosystem analysis. The calcifuge-calcicole problem in alpine grasslands. *Ecol. Stud.* 61, 228-244.
- GIGON A. und MARTI R., 1994: Seltenheit, Konkurrenz und Naturschutz von Pflanzen in Treppen-Halbtrockenrasen bei Schaffhausen. *Verh. Ges. Ökol.* 23, 231-236.
- GIGON A. und RYSER P., 1986: Positive Interaktionen zwischen Pflanzenarten. I. Definition und Beispiele aus Grünland-Ökosystemen. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* 87, 372-387.
- GOLDBERG D.E., 1990: Components of resource competition in plant communities. In: GRACE J.B. und TILMAN D. (eds), *Perspectives on plant competition*. Acad. Press, London. 27-49.
- GOLDBERG D.E. und BARTON A.M., 1992: Pattern and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants. *Am. Nat.* 139, 771-801.
- GRACE J.B., 1985: Juvenile vs. adult competitive abilities in plants: size-dependence in cattails (*Typha*). *Ecol.* 66 (5), 1630-1638.
- GRAHAM D.J. und HUTCHINGS M.J., 1988a: Estimation of the seed bank of a chalk grassland ley established on former arable land. *J. Appl. Ecol.* 25, 241-252.
- GRAHAM D.J. und HUTCHINGS M.J., 1988b: A field investigation of germination from the seed bank of a chalk grassland ley on former arable land. *J. Appl. Ecol.* 25, 253-263.
- GREIG-SMITH J. und SAGAR G.R., 1981: Biological causes of local rarity in *Carlina vulgaris*. In: SYNGE H. (ed.), *The biological aspects of rare plant conservation*. Wiley, Chichester. 389-400.
- GREIG-SMITH P., 1964: *Quantitative Plant Ecology*. 2nd ed. Butterworths, Washington. 256 S.
- GRIME J.P., 1979: *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester. 222 S.
- GRIME J.P., MACKEY J.M.L., HILLIER S.H. und READ D.J., 1987: Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature* 328, 420-422.
- GRUBB P.J., 1977: The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52, 107-145.
- GRUBB P.J., 1986: Problems posed by sparse and patchily distributed species in species-rich plant communities. In: DIAMOND J. und CASE T.J. (eds), *Community Ecology*. Harper and Row, New York. 207-225.
- GRUBB P.J., KELLY D. und MITCHLEY J., 1982: The control of relative abundance in communities of herbaceous plants. In: NEWMAN E.I. (ed.), *The Plant Community as a Working Mechanism*. Blackwell, Oxford. 79-97.
- GUREVITCH J., 1986: Competition and the local distribution of the grass *Stipa neomexicana*. *Ecol.* 67 (1), 46-57.
- GUREVITCH J., MORROW L.L., WALLACE A. und WALSH J.S., 1992: A meta-analysis of competition in field experiments. *Am. Nat.* 140, 539-572.
- HARPER J.L., 1977: *Population Biology of Plants*. Acad. Press, London. 892 S.
- HARPER J.L., 1978: The demography of plants with clonal growth. In: FREYSEN A.H.J. und WOLDENDORP J.W. (eds), *Structure and Functioning of Plant Populations*. North-Holland Publ. Comp. 27-48.
- HARPER J.L., 1981: The meanings of rarity. In: SYNGE H. (ed.), *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. Wiley, Chichester. 189-203.

- HARPER J.L. und WHITE J., 1974: The demography of plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5, 419-463.
- HARTMANN J. und OERTLI J.J., 1984a: Produktivität und Produktionsdynamik von Mähwiesen und Brachen des Nordwestschweizer Jura. *Acta Oecol./Ecol. Plant.* 5 (19), 255-264.
- HARTMANN J. und OERTLI J.J., 1984b: Beitrag zur Kenntnis des Stickstoff-, Kalium-, Calcium- und Magnesiumkreislaufs in Mähwiesen und Brachen des Nordwestschweizer Jura. *Acta Oecol./Ecol. Plant.* 5 (19), 265-278.
- HESS H.E., LANDOLT E. und HIRZEL R., 1976-80: Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. 2. Aufl., Birkhäuser, Basel. 3 Bde. 2690 S.
- HOFMANN F. und HÜBSCHER H., 1977: Geologieführer der Region Schaffhausen. Meier, Schaffhausen. 139 S.
- HOLLÄNDER K., 1993: Beiträge zu einer biologischen Monographie der Gattung *Globularia* L. Diplomarbeit, Inst. Geobot. Bot. Garten, Univ. Halle-Wittenberg. 98 S.
- HOPKINS B., 1978: The effects of the 1976 drought on chalk grassland in Sussex, England. *Biol. Conserv.* 14, 1-12.
- HOWARTH S.E. und WILLIAMS J.T., 1968: Biological flora of the British isles. *Chrysanthemum leucanthemum* L. *J. Ecol.* 56, 585-595.
- HUNT R. und LLOYD P.S., 1987: Growth and Partitioning. *New Phytol.* 106 (Suppl.), 235-249.
- HUSTON M., 1979: A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* 113, 81-101.
- HUTCHINGS M.J., 1986: The structure of plant populations. In: CRAWLEY M.J. (ed.), *Plant Ecology*. Blackwell, Oxford. 97-136.
- HUTCHINSON G.E., 1957: Concluding remarks. In: *Population Studies: Animal Ecology and Demography*. Cold Spring Harbor symposium on quantitative biology. Long Island Biol. Assoc., New York 22, 415-427.
- INGHE O. und TAMM C.O., 1985: Survival and flowering of perennial herbs. IV. The behaviour of *Hepatica nobilis* and *Sanicula europaea* on permanent plots during 1943-1981. *Oikos* 45, 400-420.
- KEEL A., (1993): Vegetationskundlich-ökologische Untersuchungen und Bewirtschaftungsexperimente in Halbtrockenwiesen (*Mesobromion*) auf dem Schaffhauser Randen. Dissertation ETH Zürich.
- KIENZLE U., 1983: Sterben die Mesobrometen aus? *Bauhinia* 7 (4), 243-251.
- KIENZLE U., 1985: Naturschutzwerte von Magerrasen in der Nordwestschweiz. Methoden und Kriterien zur Auswahl von Schutzgebieten. *Tätigkeitsber. Naturf. Ges. Baselland* 33, 5-75.
- KLEIN A., 1980: Die Vegetation an Nationalstrassenböschungen der Nordschweiz und ihre Eignung für den Naturschutz. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 72. 75 S.
- KRÜSI B., 1981: Phenological methods in permanent plot research. The indicator value of phenological phenomena - A study in limestone grassland in northern Switzerland. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 75. 115 S.
- KUHN N., 1973: Frequenzen von Trockenperioden und ihre ökologische Bedeutung. *Vierteljahresschrift Naturf. Ges. Zürich*, 118 (3), 257-298.
- KUHN U., 1984: Bedeutung des Pflanzenwasserhaushaltes für Koexistenz und Artenreichtum von Trespen-Halbtrockenrasen (*Mesobromion*). Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 83, 118 S.
- KUTSCHERA-MITTER L., 1984: Untersuchung der Wurzeln und der unterirdischen Teile von Spross-Systemen. In: KNAPP R. (ed.), *Sampling Methods and Taxon Analysis in Vegetation Science*. Junk Publ., The Hague. 129-160.
- LAMBERS H. und POORTER H., 1992: Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences. In: BEGON M. und FITTER A.H. (eds), *Advances in Ecological Research* 23. Acad. Press, London. 187-261.
- LANDOLT E., 1977: Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 64. 208 S.
- LANDOLT E., 1991: Gefährdung der Farn- und Blütenpflanzen in der Schweiz. Rote Liste. BUWAL, Bern. 185 S.

- LANDOLT E., GROSSMANN F., GIGON A. und MEYER M., 1975: Konkurrenzuntersuchungen zwischen nah verwandten Arten von *Scabiosa columbaria* L.s.l. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 43, 83-142.
- LANGENAUER R., 1991: Morphologische und ökologische Ursachen der Zu- und Abnahme charakteristischer Pflanzenarten in einem verschieden bewirtschafteten Trespen-Halbtrockenrasen bei Merishausen (SH). Diplomarbeit, Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich. 85 S. (Polykopie)
- LEIBUNDGUT H., 1982: Europäische Urwälder der Bergstufe. Haupt, Bern. 308 S.
- LEUCHTMANN A., 1992: Systematics, distribution and host specificity of grass endophytes. Nat. Toxins 1, 150-162.
- LEUTERT A., 1983: Einfluss der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.), auf die floristische Zusammensetzung von Wiesen-Ökosystemen. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 79. 126 S.
- LUCAS G.L. und WALTERS S.M., 1976: List of rare, threatened and endemic plants for the countries of Europe. IUCN, Kew. 263 S.
- LÜDI W. und ZOLLER H., 1949: Einige Beobachtungen über die Dürreschäden des Sommers 1947 in der Nordschweiz und am schweizerischen Jurastrand. Ber. Geobot. Inst. Rübel 1948, 69-85.
- MCCONAUGHAY K.D.M. und BAZZAZ F.A., 1991: Is physical space a soil resource? Ecol. 72 (1), 94-103.
- MÜLLER-SCHNEIDER P., 1986: Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 85. 263 S.
- MURDOCH A.J. und ELLIS R.H., 1992: Longevity, viability and dormancy. In: FENNER M., seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities. CABI, Redwood, Melksham. 193-229.
- NEWBERY D.McC., 1979: The effects of decomposing roots on the growth of grassland plants. J. Appl. Ecol. 16, 613-622.
- NOY-MEIR I. und MAAREL E. VAN DER, 1987: Relations between community theory and community analysis in vegetation science: some historical perspectives. Vegetatio 69, 5-15.
- OBERDORFER E., 1983: Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 5.Aufl., Ulmer, Stuttgart. 1051 S.
- PARRISH J.A.D. und BAZZAZ F.A., 1982: Competitive interactions in plant communities of different successional ages. Ecol. 63 (2), 314-320.
- PILÁT A., 1969: Underground dry weight in the grassland communities of *Arrhenatheretum elatioris alopecuretosum pratensis* R.Tx. 1937 and *Mesobrometum erecti stipetosum* Vicherek 1960. Folia geobot. phytotax. 4, 225-234.
- POORTER H. und REMKES C., 1990: Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. Oecologia 83, 553-559.
- PUTWAIN P.D. und HARPER J.L., 1970: Studies in the dynamics of plant populations. III. The influence of associated species on populations of *Rumex acetosa* L. and *R. acetosella* L. in grassland. J. Ecol. 58, 251-264.
- RABINOWITZ D., 1981: Seven forms of rarity. In: SYNGE H. (ed.), The Biological Aspects of Rare Plant Conservation. Wiley, Chichester. 205-217.
- RABOTNOW T.A., 1978: On coenopopulation by plants reproducing by seeds. In: FREYSEN A.H.J. und WOLDENDORP J.W. (eds), Structure and Functioning of Plant Populations. North-Holland Publ. Comp. 1-26.
- RAMSEIER D., (1994): Entwicklung und Beurteilung von Aussaatmischungen für Wanderbrachen. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 118. 134 S.
- READ D.J., KOUCHEKI H.K. und HODGSON J., 1976: Vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems. I. The occurrence of infection. New Phytol. 77, 641-653.
- REMMERT H., 1978: Untersuchungen in einem fränkischen *Mesobrometum*. Ber. ANL 2, 4-16.

- REMMERT H., 1989: Ökologie. 4. Aufl. Springer, Berlin. 374 S.
- RORISON I.H., 1987: Mineral nutrition in time and space. *New Phytol.* 106 (Suppl.) 79-92.
- RUSSENBERGER H., 1984: Der Randen. Werden und Wandel einer Berglandschaft. *Neujahrsblatt Naturf. Ges. Schaffhausen* 36, 87 S.
- RYSER P., 1990: Influence of gaps and neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. *Experimental field studies in northern Switzerland*. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 104, 71 S.
- RYSER P., 1993: Influences of neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. *J. Veg. Sci.* 4, 195-202.
- RYSER P. und GIGON A., 1985: Influence of seed bank and small mammals on the floristic composition of limestone grassland (*Mesobrometum*) in Northern Switzerland. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* 52, 41-52.
- SALE P.F., 1977: Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *Am. Nat.* 111, 337-359.
- SALISBURY E.J., 1942: The reproductive capacity of plant-studies in quantitative biology. Bell, London. 244 S.
- SARUKHÁN J. und HARPER J.L., 1973: Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. *J. Ecol.* 61, 675-716.
- SCHAEFER M. und TISCHLER W., 1983: Ökologie. 2. Aufl. Fischer (UTB 430), Stuttgart. 354 S.
- SCHIEFFER F. und SCHACHTSCHABEL P., 1989: Lehrbuch der Bodenkunde. 12. Aufl. Enke, Stuttgart. 491 S.
- SCHIEFER J., 1981: Bracheversuche in Baden-Württemberg. *Beih. Veröff. Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg*, 22. 325 S.
- SCHROEDER D., 1992: Bodenkunde in Stichworten. 5. Aufl., Hirt, Berlin/Stuttgart. 175 S.
- SHARIFI M.R., 1983: Wurzelbiomasse und -verteilung der Wiesengräser *Alopecurus pratensis*, *Arrhenatherum elatius* und *Bromus erectus* bei unterschiedlicher Stickstoff- und Wasserversorgung in Rein- und Mischkultur. *Verh. Ges. Ökol.* 11, 397-410.
- SHMIDA A. und ELLNER S., 1984: Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetatio* 58, 29-55.
- SILANDER J.A.Jr. und PACALA S.W., 1985: Neighborhood predictors of plant performance. *Oecologia* 66, 256-263.
- SILVERTOWN J.W., 1987: Introduction to plant population ecology. 2nd. ed. Longman, London. 229 S.
- SNAYDON R.W. und HOWE C.D., 1986: Root and shoot competition between established ryegrass and invading grass seedlings. *J. Appl. Ecol.* 23, 667-674.
- SPEIDEL B. und WEISS A., 1972: Zur oberirdischen und unterirdischen Stoffproduktion einer Goldhaferwiese bei verschiedener Düngung. *Ang. Bot.* 46, 75-93.
- STEBBINS G.L., 1980: Rarity of plant species: a synthetic viewpoint. *Rhodora* 82, 77-85.
- STEINECK O., 1983: Der Einfluss der Hauptnährstoffe auf die Wurzelbildung. In: BÖHM W., KUTSCHERA L. und LICHTENEGGER E. (eds), *Wurzelökologie und ihre Nutzenanwendung*. Int. Symp. Gumpenstein, Irnding 1983. 99-114.
- TAMM C.O., 1972: Survival and flowering of perennial herbs III. The behaviour of *Primula veris* on permanent plots. *Oikos* 23 (2), 159-166.
- THOMAS A.G. und DALE H.M., 1975: The role of seed reproduction in the dynamics of established populations of *Hieracium floribundum* and a comparison with that of vegetative reproduction. *Canad. J. Bot.* 53, 3022-3031.
- THOMPSON K., 1992: The functional ecology of seed banks. In: FENNER M., seeds. *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI, Redwood, Melksham. 231-258.
- THOMPSON K. und GRIME J.P., 1979: Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* 67, 893-921.
- TILMAN D., 1982: Resource competition and community structure. Princeton Univ. Press, Princeton. 296 S.

- TILMAN D., 1984: Plant dominance along an experimental nutrient gradient. *Ecol.* 65, 1445-1453.
- TILMAN D., 1986: Resources, competition and the dynamics of plant communities. In: CRAWLEY M.J. (ed.), *Plant Ecology*. Blackwell, Oxford. 51-75.
- TOOREN B.F. VAN, 1988: The fate of seeds after dispersal in chalk grassland: the role of the bryophyte layer. *Oikos* 53, 41-48.
- URBANSKA K.M., 1992: *Populationsbiologie der Pflanzen*. Fischer (UTB 1631), Stuttgart. 374 S.
- VERKAAR H.J., 1987: Population dynamics - the influence of herbivory. *New Phytol.* 106 (Suppl.), 49-60.
- VERKAAR H.J., SCHENKEVELD A. und HUURNINK C.L., 1986: The fate of *Scabiosa columbaria* (Dipsacaceae) seeds in chalk grassland. *Oikos* 46, 159-162.
- VOGT 1984: Pflanzensoziologisch-ökologische Untersuchungen im Naturschutzgebiet Chilpen bei Dietgen (Baselland). *Tätigkeitsber. Naturf. Ges. Baselland* 32, 5-198.
- WALTER H., 1979: Der Randen. Die besondere Flora einer schützenswerten Landschaft von nationaler Bedeutung. *Neujahrsblatt Naturf. Ges. Schaffhausen* 31. 32 S.
- WATKINSON A.R., 1981: The population ecology of winter annuals. In: SYNGE H. (ed.), *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. Wiley, Chichester. 253-264.
- WATKINSON A.R., 1986: Plant population dynamics. In: CRAWLEY M.J. (ed.), *Plant Ecology*. Blackwell, Oxford. 137-184.
- WATT A.S., 1974: Senescence and rejuvenation in ungrazed chalk grassland (grassland B) in breckland: the significance of litter and of moles. *J. Appl. Ecol.* 11, 1157-1171.
- WATT A.S., 1981: Further observations on the effects of excluding rabbits from grassland A in east Anglian Breckland: the pattern of change and factors affecting it (1936-1973). *J. Ecol.* 69, 509-536.
- WEGELIN T., 1984: Schaffung artenreicher Magerwiesen auf Strassenböschungen. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* 82. 104 S.
- WERF A. VAN DER, NUENEN M. VAN, VISSER A.J. und LAMBERS H., 1993: Contribution of physiological and morphological plant traits to a species' competitive ability at high and low nitrogen supply. A hypothesis for inherently fast- and slow-growing monocotyledonous species. *Oecologia* 94, 434-440.
- WERGER M.J.A., 1983a: Wurzel/Spross-Verhältnis als Merkmal der Pflanzenstrategie. In: BÖHM W., KUTSCHERA L. und LICHTENEGGER E. (eds), *Wurzelökologie und ihre Nutzanwendung*. Int. Symp. Gumpenstein, Irdning 1983. 323-334.
- WERGER M.J.A., 1983b: Grassland structure in a gradient situation. *Verh. Ges. Ökol. (Festschrift Ellenberg)* 11, 455-461.
- WHITE J., 1979: The plant as a metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10, 109-145.
- WHITE J.F., Jr., 1988: Endophyte-host associations in forage grasses. XI. A proposal concerning origin and evolution. *Mycologia* 80, 442-446.
- WHITE P., 1979: Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45, 229-299.
- WHITTAKER R.H. und LEVIN S.A., 1977: The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theor. Popul. Biol.* 12, 117-139.
- WICKLER W. und SEIBT U., 1977: *Das Prinzip Eigennutz. Ursachen und Konsequenzen des sozialen Verhaltens*. Hoffmann Kampe, Hamburg. 327 S.
- WILLEMS J.H., 1980: An experimental approach to the study of species diversity and above-ground biomass in chalk grassland. *Proc. K. Ned. Akad. Wet. Series C* 83 (3), 279-306.
- WILLEMS J.H., 1982: Phytosociological and geographical survey of *Mesobromion* communities in Western Europe. *Vegetatio* 48, 227-240.
- WILSON J.B., 1988: Shoot competition and root competition. *J. Appl. Ecol.* 25, 279-296.
- WIT C.T. DE, 1960: On Competition. *Versl. Landouwk. Onderz.* 66, 1-82.
- WOLKINGER F. und PLANK S., 1981: Dry grasslands of Europe. *Council of Europe, Strasbourg*, 21, 56 S.

- YODZIS P., 1986: Competition, mortality, and community structure. In: DIAMOND J. und CASE T.J. (eds), Community Ecology. Harper and Row, New York. 480-491.
- ZOLLER H., 1954: Die Typen der *Bromus erectus* -Wiesen des Schweizer Juras, ihre Abhängigkeit von den Standortbedingungen und wirtschaftlichen Einflüssen und ihre Beziehungen zur ursprünglichen Vegetation. Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz 33. 309 S.
- ZOLLER H., 1958: Die Vegetation und Flora des Schaffhauser Randens mit Vorschlägen zu ihrem Schutze. Mitt. Naturf. Ges. Schaffhausen 26, 181-216 S.
- ZOLLER H., WAGNER CH. und FREY V., 1986: Nutzungsbedingte Veränderungen im *Mesobromion*-Halbtrockenrasen in der Region Basel - Vergleich 1950-1980. Abh. Landesm. Naturk. (Münster, Westf.) 48, 93-107.

Adresse des Autors: Roland MARTI
Geobotanisches Institut ETH
Stiftung Rübel
Zürichbergstrasse 38
CH-8044 Zürich

