

Zeitschrift: Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Herausgeber: Geobotanisches Institut der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Band: 43 (1974)

Artikel: Konkurrenzuntersuchungen zwischen nah verwandten Arten von *Scabiosa columbaria* L.s.l.

Autor: Grossmann, F. / Landolt, E. / Gigon, A.

Kapitel: 5: Diskussion

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-377683>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. 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. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

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. [Voir Informations légales.](#)

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. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 22.01.2025

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

meist deutlich grösser als in Reinkulturen, was sich besonders in der Köpfchenzahl (15 - 100 % grösser) und im Sprossgewicht (15 - 180 % grösser) zeigt.

Im Gewächshaus sind die Ergebnisse weniger eindeutig. Gesichert ist nur unter kühlen Bedingungen das im Vergleich zur Reinkultur grössere Sprossgewicht in Mischkulturen mit *S. lucida* und in Dreiermischung mit *S. columbaria* und *S. lucida*. Die Pflanzen werden auch höher (nicht gesichert).

4.3 *Scabiosa lucida*

S. lucida wurde im Gewächshaus kultiviert. Gesicherte Unterschiede sind eindeutig beim Rosettendurchmesser vorhanden (allerdings erst im August), der bei kühlen Temperaturen in Mischkulturen mit *S. gramuntia* und in Dreiermischung mit *S. columbaria* und *S. gramuntia* geringer ist als in Reinkulturen. Deutlich kleiner, aber nicht gesichert, sind auch die Köpfchenzahlen bei beiden Temperaturbedingungen in Mischkulturen mit *S. gramuntia* und in Dreiermischung mit *S. columbaria* und *S. gramuntia*, sowie die Sprossgewichte für die gleichen Mischkulturen bei kühlen Temperaturen. Andere Unterschiede in der Tabelle 16 sind wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass einzelne Pflanzen bereits im Sommer 1968 starben und sich die Konkurrenzverhältnisse deshalb änderten.

5. Diskussion

5.1 Allgemeine Gesichtspunkte zur Konkurrenz zwischen 3 Arten

Die Konkurrenz zwischen 2 oder mehreren Pflanzen geht meistens um Licht, Wasser oder Nährstoffe. Der Wettbewerb um das Licht findet oberirdisch mit den assimilierenden Organen statt, die sich bedecken und durch Beschattung die Assimilationsrate herabmindern können. Die Hauptassimilationsflächen der *Scabiosa*-Arten sind die grundständigen Blattrosetten. Bei einem Pflanzabstand von 18 cm können sie sich gegenseitig nur überdecken, wenn ihr Durchmesser wesentlich grösser als 18 cm ist. Nur selten erreichte er aber in unseren Versuchen Werte von über 20 cm (bei allen 3 Arten), so dass die Lichtkonkur-

renz im allgemeinen eine geringe Bedeutung haben dürfte. Zwar können auch die Stengel und die Stengelblätter beschatten. Meist ist indessen der Wuchs so locker, dass der Einfluss klein bleibt. Einzig in den Grundwasserbecken mit starker Düngung beschatten sich die Pflanzen gegenseitig so stark, dass die Stoffproduktion in den Rosettenblättern wesentlich herabgesetzt wird. Eine weitere Wirkung der geringeren Lichtintensität ist nach KNAPP (1967), dass die Bildung von Seitentrieben in der unteren Stengelhälfte unterdrückt und der Stengel zu vermehrtem Längenwachstum angeregt wird. Daraus lässt sich erklären, warum die Höhe von *S. columbaria* in den Grundwasserbecken mit niederem Grundwasserstand und starker Düngung in Mischkulturen mit *S. gramuntia* gesichert grösser ist als in Reinkulturen, obwohl Köpfchenzahl und Sprossgewicht deutlich kleiner sind. Unter diesen Bedingungen wächst die höhere *S. gramuntia* am üppigsten und macht viel Schatten. Ähnliche Beobachtungen kann man bei Bäumen machen, die im Wald höher wachsen als in freier Umgebung. Auch bei *Dactylis glomerata* konnte KNAPP (1967) nachweisen, dass mit Zunahme der Pflanzdichte (und Beschattung) die einzelnen Pflanzen bei abnehmender Stoffproduktion im allgemeinen höher werden.

Die Konkurrenz um Wasser und Nährstoffe findet im Boden statt und wird auch als Wurzelkonkurrenz bezeichnet. Die Konkurrenz in unseren Untersuchungen dürfte fast ausschliesslich Wurzelkonkurrenz sein. Es lässt sich nicht immer erkennen, ob die Wurzelkonkurrenz hauptsächlich um Wasser oder um Nährstoffe geht. Aus den vorliegenden Ergebnissen kann indessen geschlossen werden, dass unter trockenen Bedingungen (tiefer Grundwasserstand, lange Bewässerungsintervalle) die Konkurrenz vorwiegend um das Wasser, in den ungedüngten und schwach gedüngten Flächen vor allem um die Nährstoffe geht.

Die Auswirkungen der Konkurrenz lassen sich am besten in der veränderten Wachstumsleistung und in der veränderten Reproduktionsfähigkeit erkennen (BORNKAMM 1963). Nach BORNKAMM sind diese Merkmale eng miteinander korreliert. Dies gilt auch für unsere *Scabiosa*-Arten, wo das Trockengewicht des Sprosses fast direkt proportional der Köpfchenzahl und damit der Samenzahl ist. Für unsere Untersuchungen genügt es deshalb meist, die Fruchtköpfchenzahlen auszuwerten, um ein Mass für die Konkurrenzfähigkeit zu erhalten. Ist wie in unseren Versuchen die Pflanzdichte in Reinkultur gleich wie in Mischkultur und so gross, dass jedes Besserwachsen der einen Art ein Schlechterwachsen der anderen Art

bewirkt (vgl. Kapitel 3.3), so kann die Konkurrenzskraft mit dem Verdrängungsfaktor nach VAN DOBBEN (1955, aus BORNKAMM 1963) gemessen werden:

$$k_{AB} = \frac{S_{AB}}{S_A} : \frac{S_{BA}}{S_B}$$

k_{AB} = Verdrängungsfaktor der Art A gegenüber der Art B

S_A = Samenertrag der Art A in Reinkultur

S_B = Samenertrag der Art B in Reinkultur

S_{AB} = Samenertrag der Art A in Mischkultur mit Art B

S_{BA} = Samenertrag der Art B in Mischkultur mit Art A

Sind die beiden Arten einander in der Konkurrenz ebenbürtig, so wird $k_{AB} = 1$, breitet sich die Art A auf Kosten der Art B aus, so wird $k_{AB} > 1$, breitet sich die Art B auf Kosten der Art A aus, so wird $k_{AB} < 1$. Welche Art in einem solchen Gemisch überlebt, hängt aber noch von Parametern ab, die durch diese Zahl nicht erfasst werden können. Dazu gehören: 1. die absolute Zahl der keimfähigen Samen, die produziert wird, 2. die Ueberlebenschancen der Keimlinge, 3. die Ueberlebenschancen der Pflanzen während des Winters und 4. die Entwicklung der Konkurrenz zwischen den ausgewachsenen Pflanzen im Laufe ihres Lebens. Zu diesem letzten Punkt ist zu bemerken, dass im allgemeinen die konkurrenzstärkere Art im Laufe der Zeit von immer günstigeren Bedingungen für die Konkurrenzierung des Partners ausgeht (vgl. z.B. GIGON 1971, S. 107). Ob und wie weit sich der Verdrängungsfaktor zwischen den *Scabiosa*-Arten während der Versuchsjahre änderte, konnte nicht einwandfrei abgeklärt werden, da durch Herausnahme und Absterben von Pflanzen die Verhältnisse 1969 nicht mehr die gleichen waren wie früher. In den Grundwasserbepfunden, wo die Verhältnisse noch am ehestens vergleichbar waren, konnte insgesamt keine eindeutige Veränderung der Zahl bemerkt werden. Unter den günstigen Bedingungen, unter denen das Wachstum am stärksten ist (starke Düngung), hat der Verdrängungsfaktor von *S. gramuntia* von 1968 zu 1969 stark zugenommen, bei hohem Wasserstand von 1,6 auf 2,3, bei tiefem gar von 2,7 auf 7,6. In ungedüngten oder schwach gedüngten Flächen, wo die Konkurrenz weniger stark war, nahm der Verdrängungsfaktor von 1968 auf 1969 zu oder ab, blieb aber auf jeden Fall über 1, das heisst, *S. gramuntia* war immer konkurrenzstärker. Das Ueberleben der Keimlinge der verschiedenen Arten wurde nicht

untersucht. Es ist denkbar, dass auch hier artspezifische Unterschiede vorhanden sind, wie ja schon die von den einzelnen Pflanzen unter den verschiedenen Bedingungen produzierte Zahl der keimfähigen Samen artspezifisch ist. Im allgemeinen hat *S. gramuntia* von den 3 Arten entsprechend dem spezifisch höheren Sprossgewicht auch am meisten Fruchtköpfchen. Sie könnte sich deshalb gegenüber den anderen Arten unter Umständen auch dann halten, wenn ihr Verdrängungsfaktor kleiner als 1 wäre, weil sie dann immer noch mehr Köpfchen und Samen als ihre Konkurrenten produzieren würde.

Zur Beurteilung der Konkurrenzfähigkeit einer Art muss auch die Lebensdauer beachtet werden. In dieser Hinsicht unterscheiden sich die 3 Arten. In der Natur dürfte *S. lucida* am längsten leben, *S. gramuntia* am wenigstens lang. Unter Kulturbedingungen ist *S. lucida* wegen den für sie unnatürlichen Ueberwinterungsbedingungen kurzlebig. *S. columbaria* und *S. gramuntia* lassen sich dagegen gut vergleichen. Die erste lebt im Mittel etwa 6 Jahre, die zweite 4 Jahre. Das ergibt eine leichte Verbesserung der Konkurrenzfähigkeit von *S. columbaria* gegenüber *S. gramuntia*, weil die etwa 2jährige Dauer der nicht samentragenden Jungpflanzen weniger häufig erfolgt.

Allgemein wurde in unseren Untersuchungen festgestellt, dass das Konkurrenzverhalten einer Art gegenüber den anderen beiden Arten dem relativen Wachstum in Reinkulturen unter den verschiedenen Bedingungen entspricht. Die in Reinkulturen besser wachsende Art kann in Mischkulturen die andere zurückdrängen oder zumindest einen Teil des von dieser Art noch nicht eingenommenen Wurzelraumes ausfüllen. Dies entspricht zwar meist nicht den Ergebnissen die andere Autoren mit Konkurrenzversuchen zwischen verschiedenen Arten gemacht haben. LAMPETER (1960) schreibt zum Beispiel: "es kann zusammenfassend festgestellt werden, dass von der Reinsaatleistung einer Art nicht auf ihre Leistung im Gemisch geschlossen werden darf". Er schliesst allerdings *Sorten* der gleichen Art aus, da bei diesen die Konkurrenzwirkung oft nur von der Substanzproduktion abhänge. Da unsere Arten sehr nah miteinander verwandt sind und sich in ihrer Wuchsform gleichen, ist ihr Konkurrenzverhalten deshalb nicht weit verschieden von jenem verschiedener Sorten innerhalb einer Art.

5.2 Besonderes Konkurrenzverhalten unter den Versuchsbedingungen

5.2.1 Grundwasserstand

Bei hohem Grundwasserstand und schwacher oder keiner Düngung beträgt der Verdrängungsfaktor von *S. columbaria* gegenüber *S. gramuntia* etwa 0,8, bei tiefem Grundwasserstand 0,3 bis 0,5. Berücksichtigt man noch die hohe Fruchtköpfchenproduktion von *S. gramuntia*, so ist *S. gramuntia* bei hohem Grundwasserstand etwa 2mal, bei tiefem 3 bis 4mal so stark wie *S. columbaria*. Als Erklärung für diese Unterschiede im Konkurrenzverhalten kommt möglicherweise eine verschiedene Durchwurzelungsfähigkeit des Bodens in Frage. *S. gramuntia* wäre danach befähigt, die tieferen Bodenschichten besser zu durchwurzeln als *S. columbaria* und deshalb bei tiefgründigen Böden (tiefer Wasserstand) konkurrenzfähiger als bei flachgründigen Böden (hoher Grundwasserstand, Kulturgefässe). Ueber einen ähnlichen Fall berichtet TRENBATH (1970, aus ELLERN et al. 1970). Er untersuchte die Konkurrenz zwischen *Avena fatua* und *A. strigosa*. Dabei zeigte sich, dass *A. fatua* in tieferen Böden bedeutend höhere Erträge liefert als in flachgründigen und dass die Art in Mischkulturen mit *A. strigosa* in tiefgründigen Böden viel besser wächst als in Reinkulturen. ELLERN et al. (1970) untersuchten nun die Wurzelverteilung der beiden Arten im Boden durch radioaktive Markierung, da sie vermuteten, dass die beiden Arten verschiedene Bodentiefen ausnützen können. Während der Wurzelanteil von *A. fatua* in 0 - 10 cm Tiefe ungefähr dem von *A. strigosa* entsprach, war er in 30 - 40 cm Tiefe mehr als doppelt so gross.

5.2.2 Düngung

Bei starker Düngung ist der Verdrängungsfaktor für *S. columbaria* gegenüber *S. gramuntia* noch etwas kleiner als bei schwacher oder keiner Düngung. Hier mag teilweise der Lichtfaktor eine Rolle spielen, indem *S. columbaria* durch die höher werdende *S. gramuntia* beschattet und dadurch noch mehr geschwächt wird. Bei starker Düngung und tiefem Grundwasserstand produziert *S. gramuntia* etwa 7mal so viele Fruchtköpfchen wie *S. columbaria*, was dem grössten Unterschied entspricht.

5.2.3 Bewässerungsart

Lange Trockenperioden (28 Tage) setzen die Konkurrenzfähigkeit von *S. columbaria* gegenüber *S. gramuntia* herab. Bei tiefem Grundwasserstand und langen Trockenperioden produziert *S. gramuntia* etwa 5mal so viele Fruchtköpfchen wie *S. columbaria*, während es unter natürlichen Niederschlagsverhältnissen von Zürich nur 2 $\sqrt{2}$ mal so viele sind.

5.2.4 Temperatur

Der Verdrängungsfaktor von *S. columbaria* gegenüber *S. gramuntia* ist in den Gewächshäusern bei beiden Temperaturen nahezu 1. Trotzdem produziert *S. gramuntia* 1 $\sqrt{2}$ bis 2mal so viele Fruchtköpfchen wie *S. columbaria*. *S. lucida* hat im Gewächshaus bei beiden Temperaturen und gegenüber beiden anderen Arten einen Verdrängungsfaktor, der etwas kleiner als 1 ist. Da *S. lucida* weniger rasch wächst als die beiden anderen Arten, kann sowohl *S. gramuntia* wie *S. columbaria* in Mischkulturen mit *S. lucida* deutlich besser wachsen als in Reinkulturen. In Mischkulturen aller 3 Arten gedeihen bei warmen Temperaturen *S. columbaria* und *S. gramuntia* etwas besser, *S. lucida* eher schlechter als in Reinkulturen. Bei kühlen Temperaturen wächst nur *S. gramuntia* in Dreiermischung besser als in Reinkulturen, *S. columbaria* und *S. lucida* dagegen schlechter. Dass *S. lucida* in Mischkulturen schlechter gedeiht als in Reinkulturen, hängt offenbar mit ihrem langsamen Wachstum zusammen, so dass der Boden von den beiden anderen Arten bereits durchwurzelt ist bevor *S. lucida* den ihr in konkurrenzfreier Situation möglichen Platz eingenommen hat. Etwas schwieriger ist das geringere Wachstum von *S. columbaria* in Dreiermischung mit *S. lucida* und *S. gramuntia* zu erklären, ist doch *S. columbaria* in Mischkulturen mit *S. gramuntia* dieser fast ebenbürtig, in Mischkulturen mit *S. lucida* sogar deutlich stärker als diese. Offenbar hat sie gegenüber *S. lucida* vorwiegend die tieferen Bodenschichten ausgenützt, die in Dreiermischung von *S. gramuntia* durchwurzelt werden, während sie gegenüber *S. gramuntia* vorwiegend die oberen Schichten einnahm, die in Dreiermischung teilweise von *S. lucida* eingenommen werden.

Berücksichtigt man, dass unter den kühlen Bedingungen ein Teil der ge-

zählten Köpfchen nicht mehr ausreifen kann, so erscheint die Konkurrenzkraft der früher fruchtenden *S. lucida* weniger schwach, als auf Grund der anderen bisher besprochenen Werte angenommen werden muss.

5.3. *Zum Konkurrenzverhalten in der Natur und zur Bildung von ökologischen Sippen*

Müsste man eine Prognose stellen, wie sich die Nachkommen der 3 Arten unter den verschiedenen Bedingungen entwickeln, so würde sie etwa so lauten: Merkmale von *S. lucida* werden sich nur in der kühlen Gewächshauskammer halten können und dort mit jenen der beiden anderen Arten mischen. Das Ergebnis werden *S. columbaria*-ähnliche Pflanzen sein, dies umso mehr, als auch die Ueberwinterungsbedingungen jenen von *S. columbaria* entsprechen. Unter warmen Bedingungen werden die Pflanzen Merkmalskombinationen von *S. columbaria* und *S. gramuntia* aufweisen. Der Unterschied zwischen den Pflanzen dieser beiden Bedingungen ist bereits heute sehr deutlich sichtbar. Für die Grundwasserbecken liegen die Verhältnisse komplizierter, weil dort zwischen den Pflanzen der verschiedenen Bedingungen freier Genaustausch möglich ist, während im Gewächshaus freie Kreuzungsmöglichkeit nur innerhalb der einzelnen Kammern besteht. In den Grundwasserbecken können sich deshalb unter den einzelnen Bedingungen nur selbständige Kombinationen entwickeln, wenn die Selektion sehr stark wirkt und ungünstige Kombinationen rasch ausscheiden. Das dürfte nach den vorliegenden Ergebnissen nicht der Fall sein. So wird wahrscheinlich eine Gesamtpopulation entstehen, die in vielen Merkmalen *S. gramuntia* nahe steht. Die Untersuchungen sind noch nicht abgeschlossen. Ueber die tatsächliche Entwicklung kann deshalb erst in einigen Jahren berichtet werden.

Nicht berücksichtigt in unseren Ueberlegungen zur Konkurrenz zwischen den nah verwandten Arten wurde bisher der Bewirtschaftungsfaktor, der am natürlichen Standort der Arten eine Rolle spielt. *S. gramuntia* stammt von einem Trockenrasen, der extensiv beweidet wird. Auch sonst ist sie in der Natur kaum in Mähwiesen anzutreffen. *S. columbaria* wurde einer Wiese entnommen, die einmal im Spätsommer oder Herbst gemäht wird. Dieser Standort ist für *S. columbaria* typisch, wenn sie auch gelegentlich in Weiden und in lichten

Wäldern auftreten kann. Da die grössere Stoffproduktion von *S. gramuntia* gegenüber *S. columbaria* fast ausschliesslich die Organe oberhalb der Rosetten umfasst, wird *S. gramuntia* durch den Schnitt stärker betroffen als *S. columbaria*. In gemähten Wiesen dürfte die Konkurrenzkraft von *S. columbaria* gegenüber *S. gramuntia* deshalb ansteigen. Etwas ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Centaurea Jacea* und *C. angustifolia* (GEBERT 1972). Ohne Mahd wächst die grössere und mehr Stengelblätter produzierende *C. angustifolia* in allen Düngungsstufen besser als *C. Jacea*. Da in der Natur in gedüngten Mähwiesen nur *C. Jacea* wächst, und *C. angustifolia* einzig magere, erst im Herbst geschnittene Wiesen besiedelt, muss angenommen werden, dass der auf die beiden Arten unterschiedlich wirkende Schnitt das Ergebnis der Konkurrenz entscheidend beeinflusst.

Ob eine Art in einem Gebiet vorkommen kann, hängt nicht nur von der Konkurrenzkraft gegenüber nah verwandten Arten ab, sondern auch von den Möglichkeiten, sich gegenüber ähnliche Standorte besiedelnden anderen Arten zu behaupten. Dass eine solche Konkurrenz, zumindest wenn sie erst in einem späteren Stadium des Pflanzenwachstums auftritt, viel stärker sein kann als jene zwischen nah verwandten Arten, zeigt sich aus einem Konkurrenzversuch zwischen *S. columbaria* und *Bromus erectus* im Gewächshaus unter warmen Bedingungen (Tabelle 17).

Tabelle 17. Konkurrenz zwischen *Scabiosa columbaria* und *Bromus erectus* (in Klammer die Standardabweichung)

Merkmal	Höhe in cm		Köpfchenzahl		Trockengewicht in 0,1 g			
					Spross		Wurzel	
Mischung	R	M	R	M	R	M	R	M
Jahr								
1968	40(11)	40(14)	27(18)	14(9)	66(30)	37(36)	<u>16</u> (7)	<u>7</u> (4)
1969	41(8)	33(7)	<u>19</u> (8)	<u>3</u> (1)				

R: Reinkultur

M: Mischkultur mit *Bromus erectus*

unterstrichen: _____: Unterschiede mit 95 % Wahrscheinlichkeit gesichert

Daraus erkennt man, dass 1968 (im 2. Jahr) Köpfchenzahl, Sprossgewicht und Wurzelgewicht von *S. columbaria* in Mischkulturen auf etwa die Hälfte gegenüber Reinkulturen reduziert wurden. 1969 nahm die Vitalität von *S. columbaria* in den Mischkulturen weiter ab, so dass es aussieht, wie wenn *S. columbaria* unter den warmen Bedingungen neben *B. erectus* keine Chance hätte. *S. columbaria* wächst an den natürlichen Standorten mit *B. erectus* zusammen. Es erstaunt deshalb, dass sie so wenig Konkurrenzskraft gegenüber diesem Gras aufweist. Es muss allerdings bemerkt werden, dass in den Kulturgefäßen mit *B. erectus* zahlreiche Keimlinge von *S. columbaria* in den späteren Jahren aufgekommen sind und vereinzelt zum Blühen und Fruchten gelangten, so dass sich *Scabiosa* möglicherweise doch, wenn auch nur reduziert halten kann. Gerade die Keimlingsstadien von *S. columbaria* werden offenbar von *B. erectus* wenig beeinflusst, da zwischen zwei *B. erectus*-Pflanzen immer offene, relativ wenig beschattete Stellen bleiben, wo sich Jungrosetten von *S. columbaria* offenbar ungehindert entwickeln können. Da *S. columbaria* in der Natur meist tiefer wurzelt als in den Kulturgefäßen (durchwurzelbarer Boden 30cm), sind die Verhältnisse dort möglicherweise günstiger. Ebenfalls nicht berücksichtigt wurde der Bewirtschaftungsfaktor. *S. columbaria* gedeiht vorwiegend in *Bromus*-Wiesen, die jährlich einmal im Sommer gemäht werden. Dabei wird *B. erectus* mit den aufrechten Blättern mehr Substanz lassen müssen als *S. columbaria* mit ihren dem Boden anliegenden Blattrosetten. Der Faktor des Schnittes, der in den Kulturgefäßen ausblieb, hätte die Konkurrenzkraft von *S. columbaria* gegen *B. erectus* wahrscheinlich erhöht. Die Untersuchungen von BORNKAMM (1974) zeigen, dass sich *S. columbaria* in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (*Gentiano-Koelerietum*) bei Göttingen neben *Bromus* über viele Jahre hinweg halten konnte. BORNKAMM untersuchte die Entwicklung von künstlich vegetationslos gemachten Flächen und erhielt nach wenigen Jahren neben einem von Jahr zu Jahr wechselnden Deckungsgrad zwischen 28,6 und 58,8 % für *Bromus erectus* einen solchen von 0,3 bis 1,8 % für *Scabiosa columbaria*.

Eigentliches Ziel unserer Untersuchungen ist es, Einblick in die ökologisch-systematische Differenzierung innerhalb von bestimmten Artengruppen zu erhalten und die Entstehung von neuen Sippen im Experiment verfolgen zu können. Eine Diskussion über diese Probleme soll aber erst nach Vorliegen weiterer Ergebnisse erfolgen.

Zusammenfassung

Im Rahmen von Untersuchungen zur Abklärung der ökologischen Differenzierungsmuster bei Wiesenpflanzen wurden 1967 bis 1970 Kultur- und Konkurrenzversuche mit Arten von *Scabiosa columbaria* s.l. durchgeführt, und zwar unter folgenden Bedingungen:

- in Grundwasserbecken im Freien mit *S. columbaria* und *S. gramuntia*:
 - 3 Düngungsstufen (entsprechend Stickstoffversorgungen von 0 g, 3 g und 30 g pro m² und Jahr)
 - 3 Grundwasserstände (45 cm, 95 cm und 145 cm unter der Bodenoberfläche)
 - 3 Bewässerungsarten (natürliche Niederschlagsverteilung, 7tägige und 28-tägige Bewässerungsintervalle)
- in Kulturgefässen im Gewächshaus mit *S. columbaria*, *S. gramuntia* und *S. lucida*:
 - 2 Temperaturstufen (30°/20° und 17°/7° Tagestemperatur/Nachttemperatur bei mittlerer Düngungsstufe und zweimaligem Giessen pro Woche).

Gemessen wurden Rosettendurchmesser, Höhe, Köpfchenzahl und Trockengewicht des Sprosses und der Wurzel; ferner wurden Blütezeit und Lebensdauer beobachtet.

Ergebnisse

1. Versuche mit Reinkulturen

1.1 Allgemeines

- Die 3 Arten unterscheiden sich in ihrem Verhalten unter den verschiedenen Bedingungen in vielen nur statistisch erfassbaren Eigenschaften sowie in systematisch wichtigen Merkmalen.
- Die Köpfchenzahl der 3 Arten ist sehr eng mit dem Trockengewicht des Sprosses korreliert. Im Mittel kommt auf 3,5 g Trockengewicht des Sprosses ein Köpfchen bei allen 3 Arten. Die Stengelhöhe und das Wurzelgewicht verhalten sich nicht immer parallel dazu. Der Rosettendurchmesser hat eine grosse individuelle und jahreszeitliche Variabilität; die Unterschiede zwischen den verschiedenen Bedingungen sind demgegenüber eher klein und konnten deshalb nur selten ausgewertet werden.
- Unter warmen Gewächshausbedingungen wird in Kulturgefässen mit 3 Pflanzen insgesamt etwa gleich viel Stoff produziert wie in Gefässen mit 6 Pflanzen.
- *S. columbaria*, *S. gramuntia* und *S. lucida* wurzeln innerhalb einer Vegetationsperiode im Mittel bis fast 130 cm tief (bei tiefem Grundwasserstand). Die Wurzeln einzelner Pflanzen reichen tiefer als 150 cm.

1.2 Düngung

- Die Düngung beeinflusst besonders die Köpfchenzahl und das Sprossgewicht. Bei hohem Grundwasserstand beträgt das Verhältnis der Köpfchenzahlen von stark gedüngten zu schwach gedüngten zu ungedüngten Pflanzen 9 : 2 : 1

sowohl für *S. columbaria* wie für *S. gramuntia*.

- Die starke Düngung bewirkt eine Vorverlegung des Blühbeginns im Mittel um 4 bis 8 Tage.
- Die Lebensdauer ist bei stark gedüngten Kulturen kürzer als bei schwach gedüngten und ungedüngten; dies gilt besonders für *S. columbaria*.

1.3 Grundwasserstand und Bewässerungsart

- Der Einfluss des Grundwasserstandes ist abhängig von der Bewässerungsart und von der Düngung.
- Der hohe Grundwasserstand engt den Wurzelraum ein und ist besonders für *S. gramuntia* ungünstig.
- Der tiefe Grundwasserstand hemmt besonders bei trockenen Verhältnissen (28tägige Bewässerungsintervalle) das Wachstum von *S. columbaria*.

1.4 Temperaturen

- Unter warmen Temperaturen ist das Trockengewicht der Sprosse von *S. columbaria* und *S. gramuntia* fast doppelt so gross wie unter kühlen Temperaturen. Bei *S. lucida* ist kaum ein Unterschied vorhanden.
- Das Wurzelgewicht ist bei allen 3 Arten unter kühlen Bedingungen etwa doppelt so gross wie unter warmen.
- Das Spross/Wurzel-Verhältnis ist bei tiefen Temperaturen kleiner als bei hohen. Es nimmt ab in der Reihenfolge *S. gramuntia* - *S. columbaria* - *S. lucida*.
- Der Blühbeginn tritt bei *S. columbaria* und *S. gramuntia* unter kühlen Bedingungen um 2 - 3 Monate später auf als unter warmen, bei *S. lucida* nur um etwa 1 Monat.

2. Konkurrenzversuche

- Jede Art zeigt sich in Mischkulturen dort am konkurrenzkräftigsten, wo auch ihre Wuchsleistung in Reinkulturen gegenüber den andern Arten am besten ist.
- Entsprechend der grössten Wuchsleistung ist *S. gramuntia* vegetativ nahezu unter allen Bedingungen in Mischkulturen im Vorteil.
- Besonders gross ist die Konkurrenzkraft von *S. gramuntia* gegenüber *S. columbaria* bei tiefem Grundwasserstand und gleichzeitig starker Düngung oder 28tägigen Bewässerungsintervallen. *S. gramuntia* bildet unter diesen Bedingungen in Mischkulturen 5 - 7 mal, in Reinkulturen 2 - 3 mal so viele Köpfchen wie *S. columbaria*.
- Bei schwacher Düngung und hohem Grundwasserstand ist die Köpfchenzahl von *S. gramuntia* in Mischkulturen etwa 2 mal, in Reinkulturen etwa 1 1/2 mal so gross wie bei *S. columbaria*.
- Im Gewächshaus unterscheiden sich die Werte der Mischkulturen nur wenig

und meist nicht gesichert von jenen der Reinkulturen. Immerhin scheint auch hier ein Zusammenhang zwischen Wuchsleistung und vegetativer Konkurrenz zu bestehen. Demnach ergibt sich die folgende Reihenfolge in der Konkurrenzkraft: *S. gramuntia* \geq *S. columbaria* \geq *S. lucida*.

- Unter kühlen Temperaturen hat *S. lucida* insofern einen Vorteil gegenüber den beiden anderen Arten, als ihre Früchte zum Ausreifen kommen, während ein grosser Teil der Früchte der beiden anderen Arten nicht mehr reif wird.

Summary

(Competition experiments with closely related species of *Scabiosa columbaria* L.s.l. I. Responses to different temperature, moisture and nutrient conditions)

In an extensive investigation with the purpose to determine the patterns of ecological differentiation in meadow plants, growth and competition experiments with different species of *Scabiosa columbaria* s.l. were carried out between 1967 and 1970. The following experimental conditions were applied:

- In plots in the field with an adjustable ground water table and planted with *S. columbaria* and *S. gramuntia*:
 - 3 fertilizer treatments corresponding to a supply of none, 3 g and 30 g of nitrogen per m² and year
 - 3 levels of ground water table (45 cm, 95 cm, 145 cm below surface)
 - 3 different water regimes (natural precipitation, irrigation at intervals of 7 days and 28 days respectively)
- In growth containers in the greenhouse with *S. columbaria*, *S. gramuntia* and *S. lucida*:
 - 2 different temperature regimes (30°/20° and 17°/7° C as day/night temperatures respectively; fertilizer treatment corresponding to a supply of 3 g nitrogen per m² and year; irrigation twice a week).

The following characters were measured: diameter of the rosette, number of flower-heads, height, dry matter of shoots and roots. Notes were taken on the flowering time and the life-span.

Results

1. Pure cultures

1.1 General results

- The 3 species responded in a different way to the various experimental conditions, some aspects being taxonomically important, some others being only of statistical value.

- The number of flower-heads is strongly correlated to the dry weight of the shoot. In all 3 species on the average 3.5 g shoot dry weight correspond to one flower-head. The height of the shoot and the root dry weight do not show a similar pattern. The diameter of the rosette varied greatly, both individually and seasonally; consequently, differences between the various treatments could only partially be evaluated.
- Under the warm conditions in the greenhouse the dry matter production of 3 plants per growth container was about the same as that of 6 plants per container.
- *S. columbaria*, *S. gramuntia* and *S. lucida* root down on the average to a depth of almost 130 cm within one vegetation period (at low ground water table). The roots of some plants even reached a depth of more than 150 cm.

1.2 Influence of fertilizer

- The various fertilizer treatments influenced in particular the number of flower-heads and the dry weight of the shoots. With *S. columbaria* and *S. gramuntia* at high ground water table the relative numbers of flower-heads of high, low and no fertilizer treatments were like 9 : 2 : 1.
- At high fertilizer treatment the flowering began on the average 4 to 8 days earlier than in the other treatments.
- The life-span of plants at high fertilizer treatment was shorter than that of poorly or not at all fertilized ones, particularly in *S. columbaria*.

1.3 Influence of ground water table and irrigation regime

- The effects of the ground water table were influenced by irrigation and fertilizer treatment.
- A high ground water table reduces the rooting space and was particularly unfavourable for *S. gramuntia*.
- A low ground water table inhibited the growth of *S. columbaria*, in particular within series irrigated at 28 days intervals.

1.4 Influence of temperature

- At high temperature the shoot weights of *S. columbaria* and *S. gramuntia* were nearly twice those at low temperature. With *S. lucida* hardly any differences could be observed.
- With all 3 species the root weight under cool conditions was about twice that under warm conditions.
- The root/shoot ratio is larger under cool conditions than under warm conditions. It increases in the following order: *S. gramuntia* - *S. columbaria* - *S. lucida*.
- With *S. columbaria* and *S. gramuntia* the flowering began 2 to 3 months later under cool conditions than under warm conditions. With *S. lucida* the respective delay was only about 1 month.

2. Competition experiments

- In mixed culture all 3 species were most competitive under those conditions, where they showed the best relative growth in pure culture.
- Because of its strong growth, *S. gramuntia* was vegetatively the most successful competitor nearly under all the experimental conditions.
- The competitive potential of *S. gramuntia* versus *S. columbaria* was particularly strong under conditions with a low ground water table and simultaneously a strong fertilizer treatment or irrigation intervals of 28 days; under these conditions *S. gramuntia* produced 5 to 7 times more flower-heads than *S. columbaria* (in the respective pure cultures it was only 2 to 3 times more).
- *S. gramuntia* grown in mixed culture with a high ground water table and low fertilizer treatment produced about twice as many flower-heads as *S. columbaria*; in pure culture it was only about 1 1/2 times as many.
- Differences occurring between mixed cultures and pure cultures in the greenhouse were not much pronounced and in general not significant, statistically. However, also under these conditions a relation seems to occur between the growth in pure culture and the vegetative competition; accordingly, the following sequence of the competition potential can be established: *S. gramuntia* \geq *S. columbaria* \geq *S. lucida*.
- Under cool conditions *S. lucida* has an advantage over the other 2 species in so far as its fruits come to maturity, whereas a large proportion of those of the other species do not ripen.

Résumé

(Expériences de compétition avec des espèces proches parentes de *Scabiosa columbaria* L.s.l. I. Réactions des espèces à différents régimes de température, d'humidité et d'engrais)

Dans le cadre de recherches visant à déterminer des types de différenciation écologique chez des plantes de prairies, on a effectué de 1967 à 1970 des expériences de culture et de compétition avec des espèces de *Scabiosa columbaria* s.l.:

Pour des expériences avec *S. columbaria* et *S. gramuntia* en plein air dans des bassins à nappe phréatique de profondeur réglable, dans les conditions suivantes:

- 3 degrés de fertilisation (correspondant à un apport en azote nul, de 3 g et de 30 g par m² et par an).
- 3 niveaux pour la nappe phréatique (45 cm, 95 cm et 145 cm de profondeur)
- 3 régimes d'arrosage (précipitations naturelles, arrosage tous les 7 jours ou tous les 28 jours).

Pour des expériences avec *S. columbaria*, *S. gramuntia* et *S. lucida* dans des bacs de culture en serre, on a réuni les conditions suivantes:

- 2 régimes de température ($30^{\circ}/20^{\circ}$ et $17^{\circ}/7^{\circ}$ C, températures diurnes/nocturnes; niveau de fertilisation correspondant à un apport en azote de 3 g par m² et an, arrosage deux fois par semaine).

On a mesuré les caractères suivants: le diamètre de la rosette, le nombre des capitules, la hauteur, le poids sec des parties aériennes et des racines. En outre on a relevé la durée de la floraison et de la vie des différentes espèces.

Résultats

1. Cultures pures

1.1 Résultats généraux

- Chacune des trois espèces réagit d'une manière différente aux divers traitements, certains aspects étant importants taxinomiquement, d'autres ne possédant qu'une valeur statistique.
- Le nombre des capitules chez les 3 espèces est très étroitement lié au poids sec des parties aériennes: en moyenne un capitule correspond à 3,5 g de poids sec. La hauteur de la tige et le poids des racines sont plus difficiles à mettre en corrélation avec d'autres caractères. Le diamètre de la rosette montre une grande variation individuelle et saisonnière; par conséquent, on ne peut évaluer que de manière restreinte les différences relativement petites, dues aux seules variations de traitement.
- En serre, dans des conditions chaudes, la production totale est à peu près la même, que l'on ait planté 3 ou 6 plantes par bac.
- Dans les séries à nappe phréatique basse, *S. columbaria*, *S. gramuntia* et *S. lucida* forment des racines jusqu'à une profondeur de 130 cm en moyenne (pour quelques plantes jusqu'à plus de 150 cm).

1.2 Influence du degré de fertilisation

- La fertilisation influence particulièrement le nombre des capitules et le poids des parties aériennes. Tant pour *S. columbaria* que pour *S. gramuntia*, à un niveau élevé de la nappe phréatique, la relation entre le nombre des capitules des plantes fertilisées fortement, peu ou pas du tout est de 9 : 2 : 1.
- Une fertilisation élevée avance la floraison de 4 à 8 jours en moyenne par rapport aux deux autres traitements.
- La durée de vie des plantes de cultures fortement fertilisées est plus courte que de celles des cultures peu ou pas fertilisées, particulièrement pour *S. columbaria*.

1.3 Influence du niveau de la nappe phréatique et du régime d'arrosage

- L'influence du niveau de la nappe phréatique dépend du régime d'arrosage et de la fertilisation.
- Un niveau élevé de la nappe limite la zone racinaire et semble particulièrement défavorable à *S. gramuntia*.
- Un niveau bas réduit la croissance de *S. columbaria*, surtout si l'arrosage n'a lieu que tous les 28 jours.

1.4 Influence de la température

- A température élevée, le poids des parties aériennes de *S. columbaria* et de *S. gramuntia* vaut presque le double qu'à température basse. Chez *S. lucida* on n'observe presque pas de différence.
- Pour les 3 espèces le poids sec des racines des plantes soumises à une température élevée est presque le double du poids des racines des plantes à une température basse.
- Le rapport entre les parties aériennes et les racines est plus petit à une température basse qu'à une température élevée; il diminue dans l'ordre suivant: *S. gramuntia* > *S. columbaria* > *S. lucida*.
- Chez *S. columbaria* et *S. gramuntia* la floraison commence environ 2 à 3 mois plus tard dans les séries à température basse que dans celles à température élevée; chez *S. lucida* ce délai n'est que d'un mois.

2. Expériences de compétition

- Chaque espèce se montre la plus compétitive dans les conditions qui lui ont déjà été relativement les plus favorables en culture pure.
- Grâce à sa grande productivité, *S. gramuntia* se révèle dominante dans presque toutes les cultures mixtes.
- La force de compétition de *S. gramuntia* face à *S. columbaria* est particulièrement grande lorsque le niveau phréatique est bas et que simultanément la fertilisation est forte ou l'arrosage n'a lieu que tous les 28 jours. Dans ces conditions *S. gramuntia* produit 5 à 7 fois plus de capitules que *S. columbaria* (en culture pure seulement 2 à 3 fois plus).
- Si la fertilisation est forte et le niveau de l'eau est bas, *S. gramuntia*, en culture mixte, produit environ 2 fois plus de capitules que *S. columbaria* et environ 1 1/2 fois de plus qu'en culture pure.
- Dans les cultures mixtes à nappe phréatique élevée et à fertilisation faible *S. gramuntia* produit environ 2 fois plus de capitules que *S. columbaria* (dans les cultures pures seulement 1 1/2 fois de plus).
- En serre les différences entre les cultures mixtes et pures sont peu prononcées et dans la plupart des cas difficiles à assurer statistiquement. Un rapport semble pourtant exister entre la croissance en culture pure et la compétition végétative; on peut en tirer l'ordre suivant pour la force de compétition: *S. gramuntia* \geq *S. columbaria* \geq *S. lucida*.

- A température basse *S. lucida* a un avantage sur les deux autres espèces, car ses fruits murissent, contrairement à la plupart des fruits des autres espèces.

Literatur

- BORNKAMM, R., 1958: Standortsbedingungen und Wasserhaushalt von Trespen-Halbtrockenrasen (*Mesobromion*) im oberen Leinegebiet. *Flora* 146, 23-67.
- 1963: Erscheinung der Konkurrenz zwischen höheren Pflanzen und ihre begriffliche Fassung. *Ber. Geob. Inst. ETH, Stiftung Rübel*, 34, 83-107.
 - 1974: Zur Konkurrenzkraft von *Bromus erectus*. II. Ein zwanzigjähriger Dauerversuch. *Bot. Jahrb. Syst.* 94, 391-412.
- BRADSHAW, A.D., 1959: Population differentiation in *Agrostis tenuis* Sibth. 1. Morphological differentiation. *New Phytologist* 58, 208-227.
- 1960: Population differentiation in *Agrostis tenuis* Sibth. 3. Populations in varied environments. *New Phytologist* 59, 92-103.
- DOBBERN van, W.H., 1955: Concurrentie tussen haver en zomergerst op een pH-trappenproefveld. *Verg. Centr. Inst. Landb. Onderz.* 1955, 128-131.
- ELLENBERG, H., 1963: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. In: H. WALTER: Einführung in die Phytologie IV/2, Stuttgart, 943 S.
- ELLERN, S.J., HARPER, J.L. und SAGAR, G.R., 1970: A comparative study of the distribution of the roots of *Avena fatua* and *A. strigosa* in mixed stands using a ¹⁴C-Labeling technique. *J. Ecology* 58, 865-868.
- GEBERT, R., 1972: Konkurrenzversuche mit *Centaurea jacea* L. und *C. angustifolia* Schrank. *Ber. Geob. Inst. ETH, Stiftung Rübel*, 41, 25-34.
- GIGON, A., 1968: Stickstoff- und Wasserversorgung von Trespen-Halbtrockenrasen (*Mesobromion*) im Jura bei Basel. *Ber. Geob. Inst. ETH, Stiftung Rübel*, 38, 28-85.
- 1971: Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und Karbonatboden. Veröff. Geob. Inst. ETH, Stiftung Rübel, 48, 163 S.
- GROSSMANN, F., 1975: Morphologisch-ökologische Untersuchungen an *Scabiosa columbaria* L.s.l. im mittleren und westlichen Alpengebiet. Veröff. Geob. Inst. ETH, Stiftung Rübel, 52, 1255.
- HARDIN, G., 1960: The competitive exclusion principle. *Science* 131, 1292-1297.
- JAIN, S.K. und BRADSHAW, A.D., 1966: Evolutionary divergence among adjacent plant populations. I. The evidence and its theoretical analysis. *Heredity* 21, 407-441.
- KAUTER, A., 1933: Beiträge zur Kenntnis des Wurzelwachstums der Gräser. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 42, 37-108.
- KELLER, H.M., 1970: Der Chemismus kleiner Bäche in teilweise bewaldeten Einzugsgebieten in der Flyschzone eines Voralpentales. *Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw.* 46, 111-155.
- KLAPP, E., 1954: Wiesen und Weiden. P. Parey. Berlin, 519 S.
- KNAPP, R., 1967: Experimentelle Soziologie und gegenseitige Beeinflussung der Pflanzen, E. Ulmer, Stuttgart, 266 S.
- LAMPETER, W., 1960: Gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen in bezug auf Spross- und Wurzelwachstum, Mineralstoffgehalt und Wasserverbrauch -

- untersucht an einigen wirtschaftlich wichtigen Futterpflanzen. *Wiss. Z. Karl-Marx Univ. Math.-Nat. R.* 9, 611-722.
- LANDOLT, E., 1970: Mitteleuropäische Wiesenpflanzen als hybridogene Abkömmlinge von mittel- und südeuropäischen Gebirgssippen und submediterranen Sippen. *Feddes Rep.* 81, 61-66.
- MÖRIKOFER, W., 1932: Zur Bioklimatologie der Schweiz. 2. Teil: Die Strahlungsverhältnisse. *Schweiz. Med. Jahrb.* 1932, 11 S.
- SCHÜEPP, M., 1960: Klimatologie der Schweiz. C. Lufttemperatur, 1. Teil. *Beih. Ann. MZA, Zürich.*
- 1962: Klimatologie der Schweiz. I. Sonnenscheindauer, 1. Teil. *Beih. Ann. MZA, Zürich.*
- STEBBINS, G.L. und DALY, K., 1961: Changes in the variation pattern of a hybrid population of *Helianthus* over an eight-year period. *Evolution* 15, 60-71.
- STEUBING, L., 1965: Pflanzenökologisches Praktikum. P. Parey, Berlin und Hamburg, 262 S.
- UTTINGER, H., 1949: Die Niederschlagsmengen in der Schweiz 1901 - 1940. Niederschlagskarte der Schweiz 1 : 500'000. *Schweiz. Wasserwirtschaftsverb.*, 27 S.
- WALTHER, H. und LIETH, H., 1967: Klimadiagramm - Weltatlas. G. Fischer, Jena.

Adresse der Autoren: Prof. Dr. E. Landolt
Dr. F. Grossmann
Dr. A. Gigon
Dr. M. Meyer

Geobotanisches Institut ETH, Stiftung Rübel
Zürichbergstrasse 38
CH-8044 Zürich