

Ergebnisse

Objekttyp: **Chapter**

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

Band (Jahr): **123 (1994)**

PDF erstellt am: **23.07.2024**

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

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

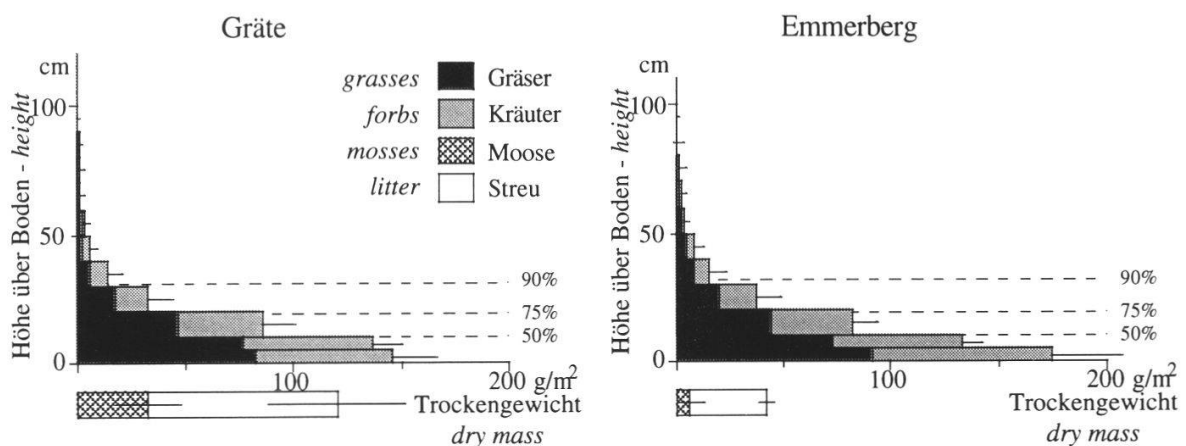


Fig. 4. Vertikale Schichtstruktur der Halbtrockenrasen Gräte und Emmerberg (Juli 1985) mit Standardabweichung pro Schichthöhe. Moos- und Streuanteil separat gemessen.
Structure of vertical layers of the limestone grasslands at the sites "Gräte" and "Emmerberg" (July 1985) with standard deviation of each 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	Emmerberg	Gräte		Emmerberg	
	g/m ²	g/m ²	%	%	%	%
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 (g)</i>	161.3 ± 43.8	169.2 ± 61.4	55.8		55.2	
Kräuter - <i>forbs (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).

Art:	Standort -site:	Gräte g/m ²	Emmerberg g/m ²	Gräte %	Verhältnis ratio	Emmerberg %
<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) [%] <i>frequency</i>	mittlere Deckung (d) [%] <i>coverage</i>	Artwert (f*d/100) <i>species value</i>	Anzahl Individuen pro m ² inkl. Jungpflanzen <i>no. of individuals per m² incl. juvenile plants</i>	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 langlebige, 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 Hönningerberg (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 "Hönningerberg", observed for a period of 4 years. n.b. = not determined.

Standort - site:	Gräte Populations- Turnover	Gräte Halbwerts- Lebenszeit	Emmerberg Halbwerts- Lebenszeit	Hönningerberg 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 Hönningerberg 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 Versuchsfeldern 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.

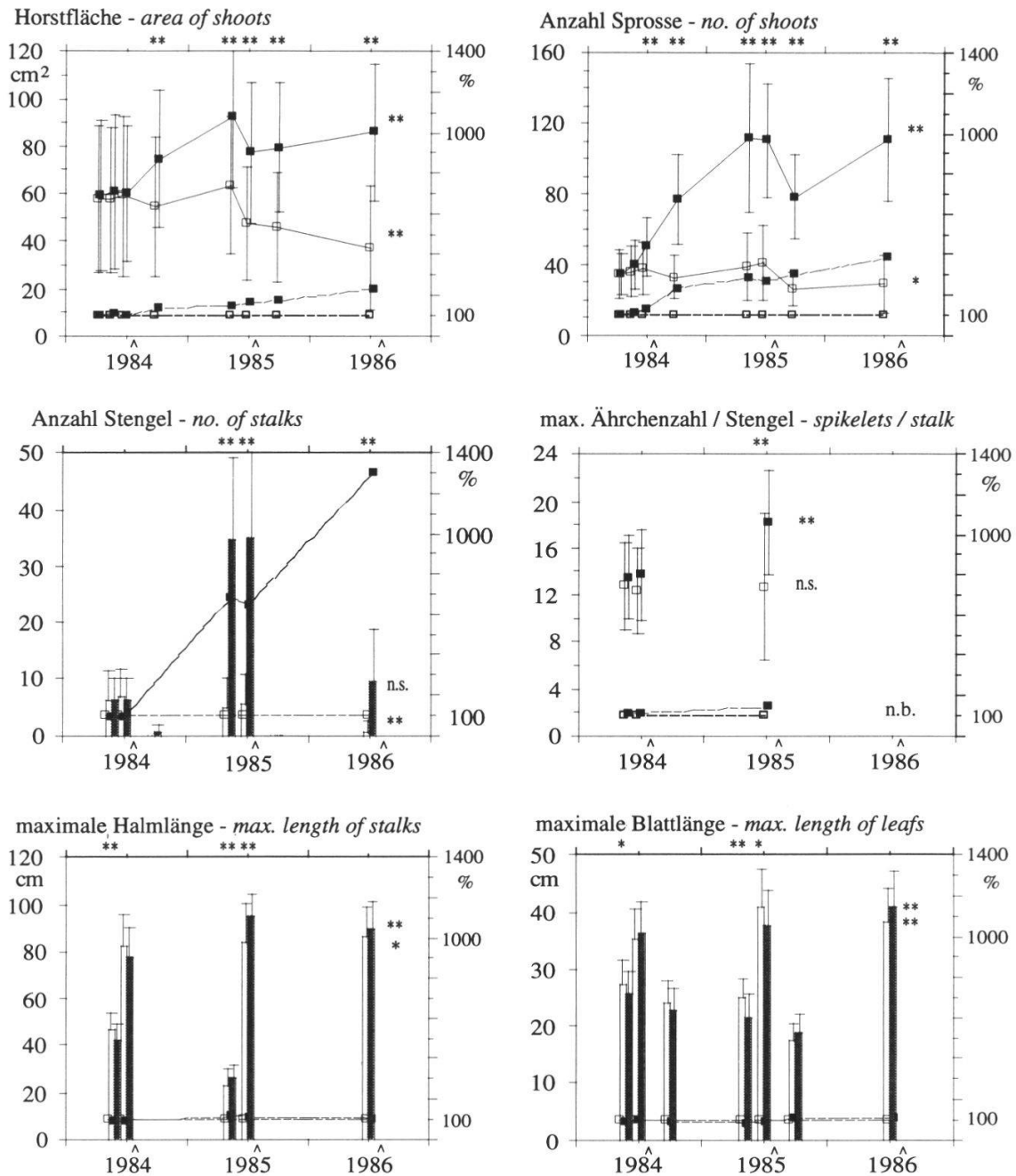


Fig. 5. *Bromus erectus*, Halbtrockenrasen Gräte: durchschnittliche Entwicklung verschiedener Pflanzenmerkmale mit und ohne Konkurrenz (Mittelwerte von je 25 Individuen und Standardabweichung). Versuchsbeginn: Frühjahr 1984. Symbole: schwarz/schraffiert = konkurrenzbefreite Versuchspflanzen; weiss = 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 zunahm. 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 zweiten 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.

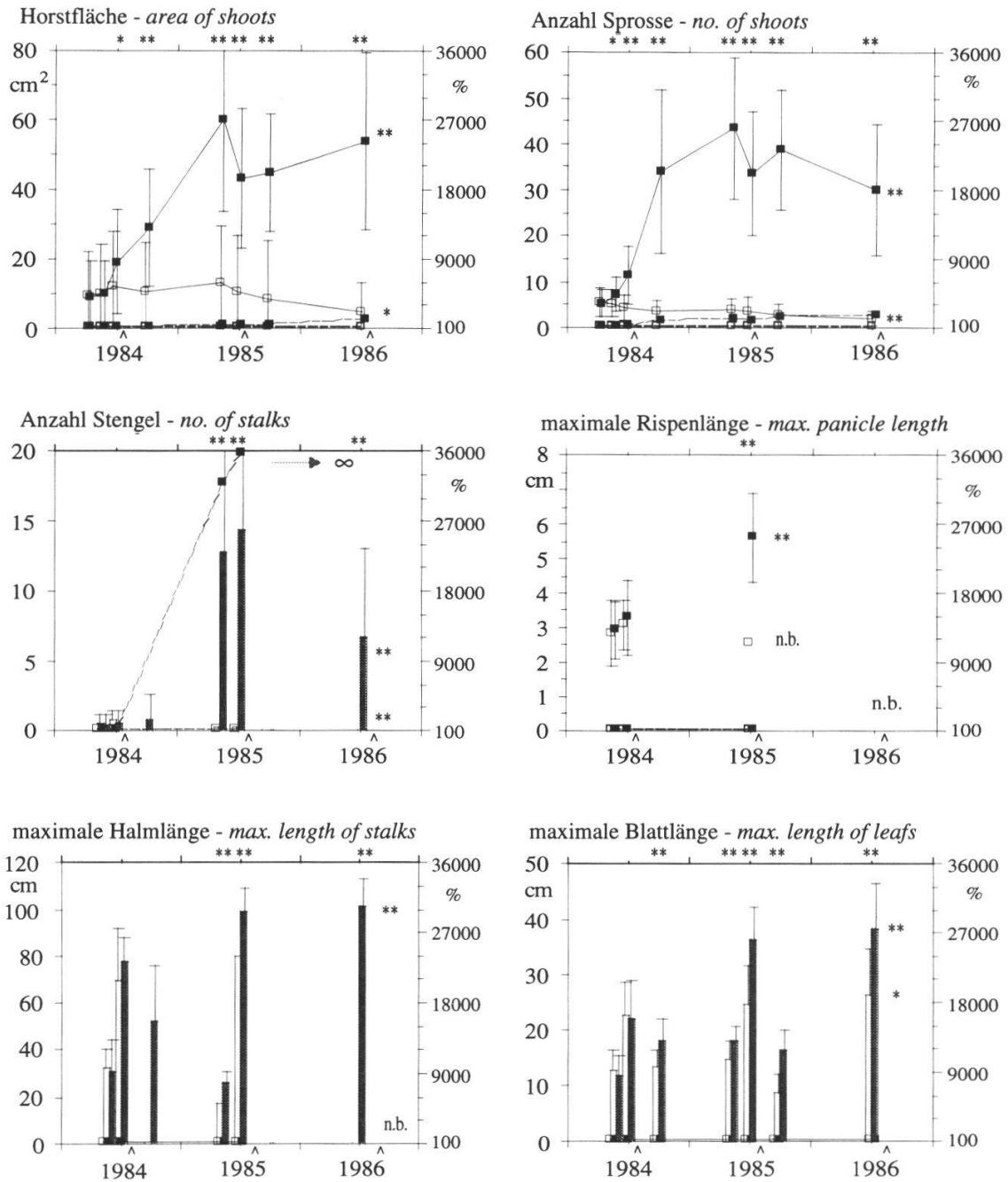


Fig. 6. *Dactylis glomerata*, Halbtrockenrasen Gräte: durchschnittliche Entwicklung verschiedener Pflanzenmerkmale mit und ohne Konkurrenz (Mittelwerte von je 25 Individuen und Standardabweichung). Versuchsbeginn: Frühjahr 1984. Symbole: schwarz/schraffiert = konkurrenzbefreite Versuchspflanzen; weiss = Referenzpflanzen mit Konkurrenz im Bestand; Skala rechts (für gestrichelte Linien) = Relativwerte (Individuen mit Konkurrenz = 100%); ^ = 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.

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 tiefwurzelnende, 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 Blattachsen 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.

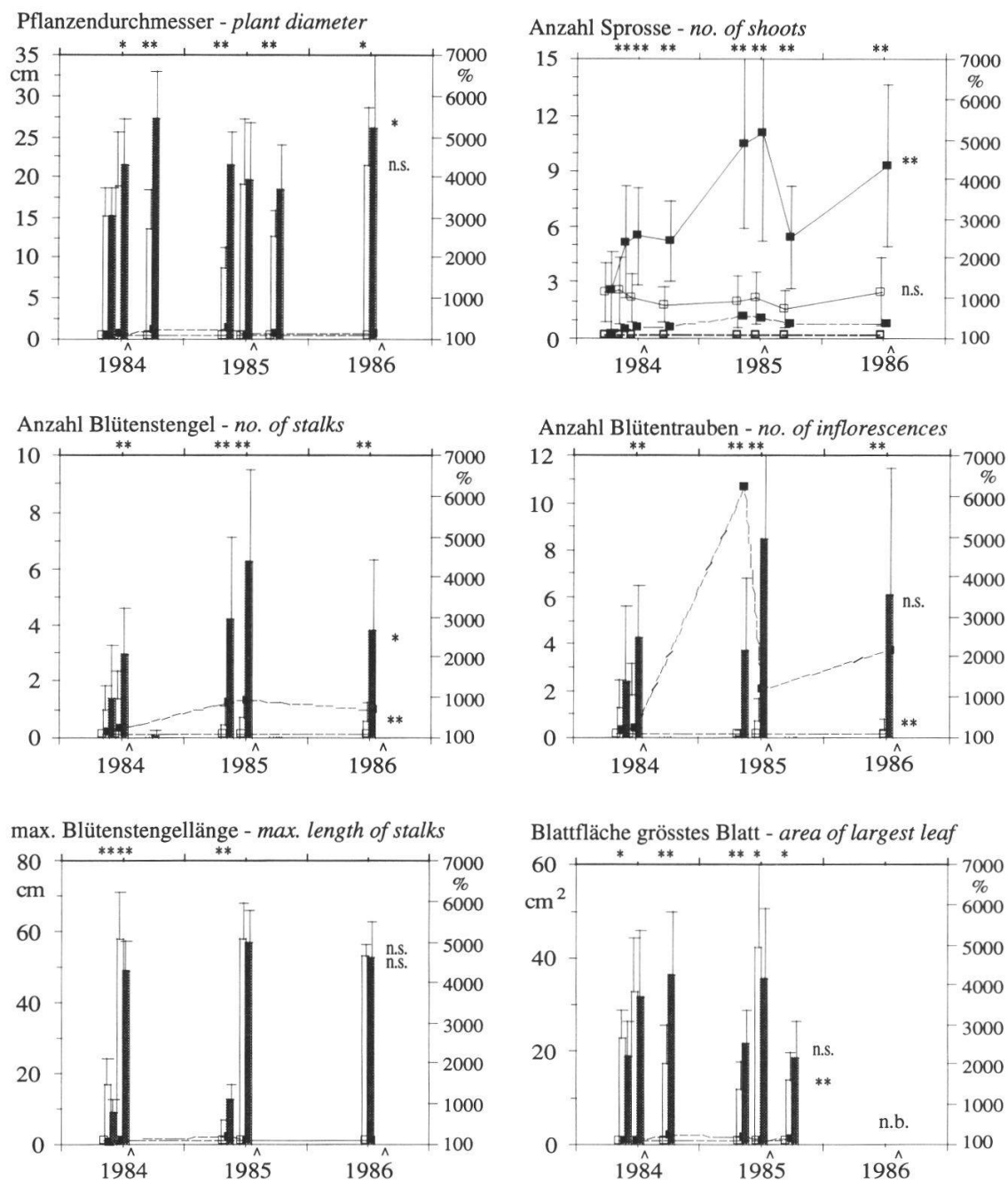


Fig. 7. *Salvia pratensis*, Halbtrockenrasen Gräte: durchschnittliche Entwicklung verschiedener Pflanzenmerkmale mit und ohne Konkurrenz (Mittelwerte von je 25 Individuen und Standardabweichung). Versuchsbeginn: Frühjahr 1984. Symbole: schwarz/schraffiert = konkurrenzbefreite Versuchspflanzen; weiss = 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.

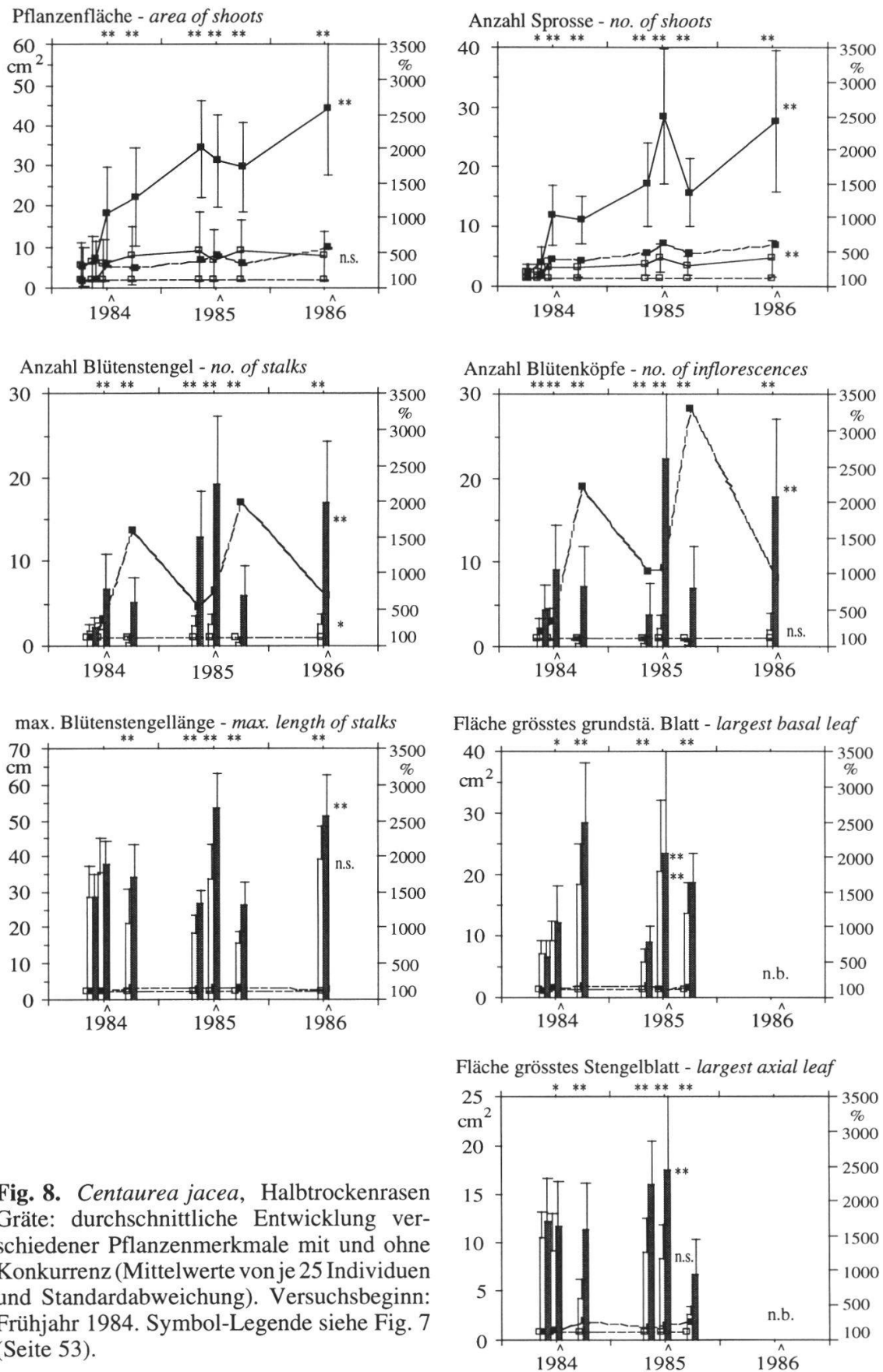


Fig. 8. *Centaurea jacea*, Halbtrockenrasen Gräte: durchschnittliche Entwicklung verschiedener Pflanzenmerkmale mit und ohne Konkurrenz (Mittelwerte von je 25 Individuen und Standardabweichung). Versuchsbeginn: Frühjahr 1984. Symbol-Legende siehe Fig. 7 (Seite 53).

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 verachtfache, 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.

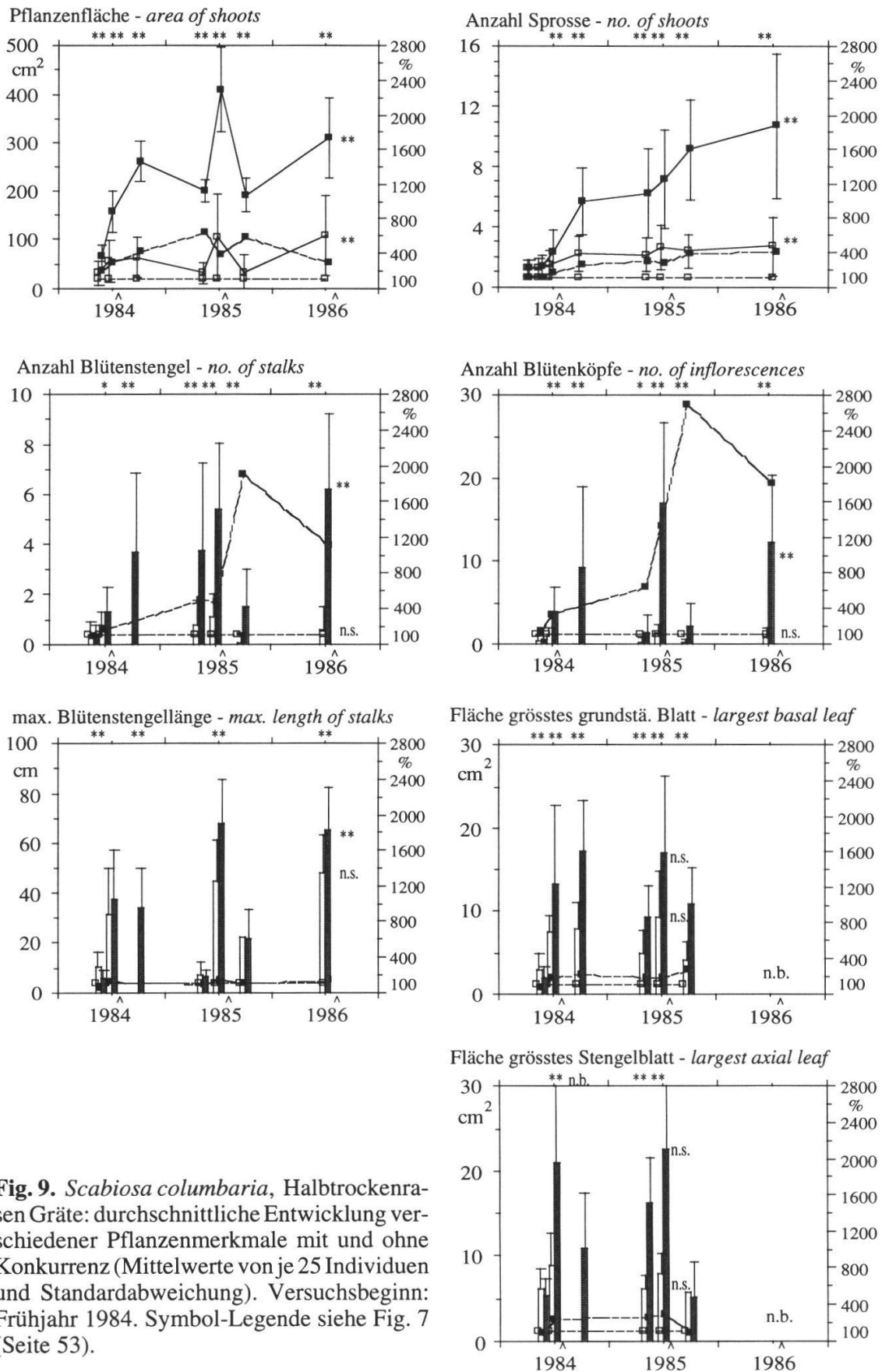


Fig. 9. *Scabiosa columbaria*, Halbtrockenrasen Gräte: durchschnittliche Entwicklung verschiedener Pflanzenmerkmale mit und ohne Konkurrenz (Mittelwerte von je 25 Individuen und Standardabweichung). Versuchsbeginn: Frühjahr 1984. Symbol-Legende siehe Fig. 7 (Seite 53).

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.

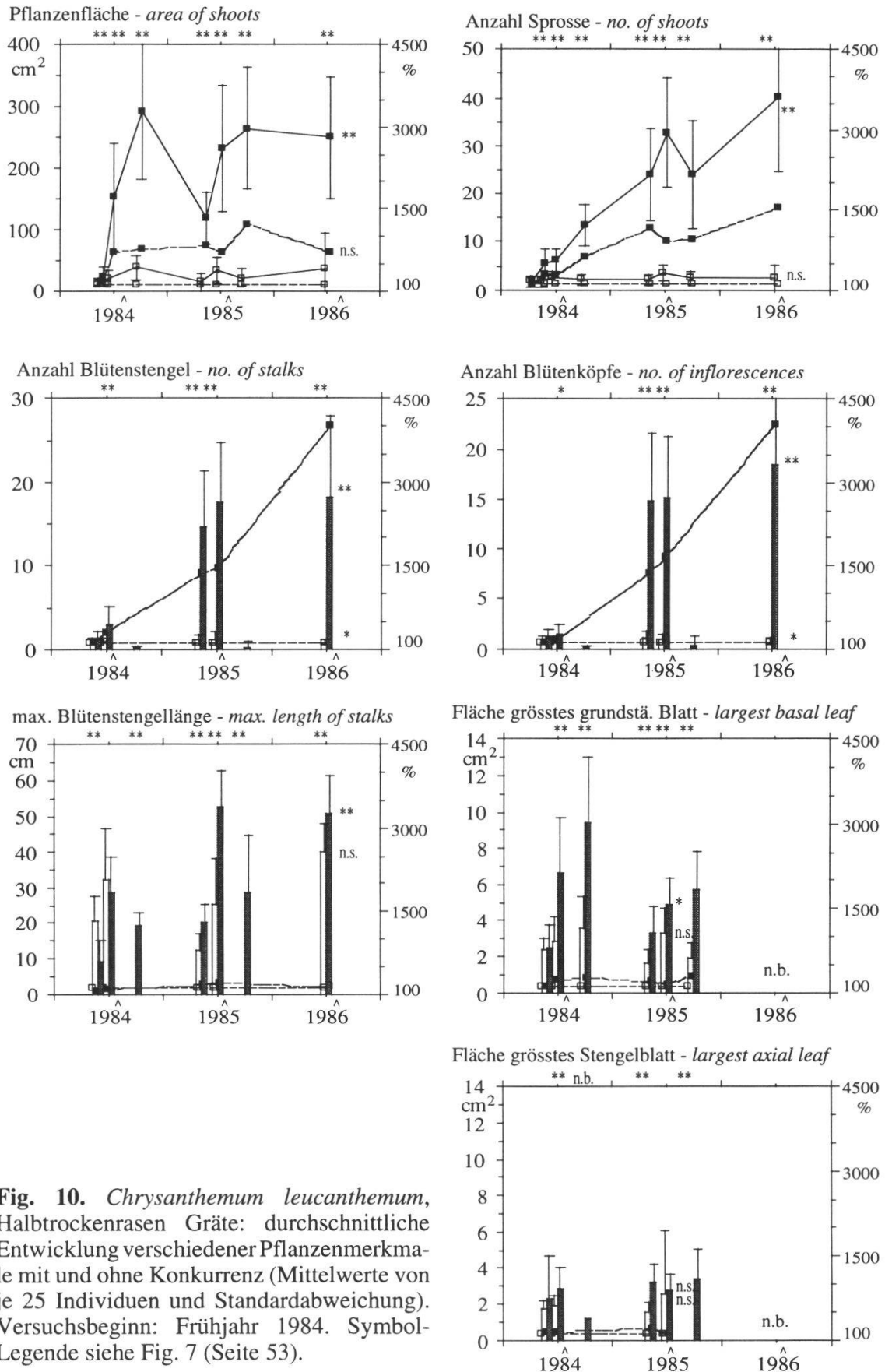


Fig. 10. *Chrysanthemum leucanthemum*, Halbtrockenrasen Gräte: durchschnittliche Entwicklung verschiedener Pflanzenmerkmale mit und ohne Konkurrenz (Mittelwerte von je 25 Individuen und Standardabweichung). Versuchsbeginn: Frühjahr 1984. Symbol-Legende siehe Fig. 7 (Seite 53).

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.

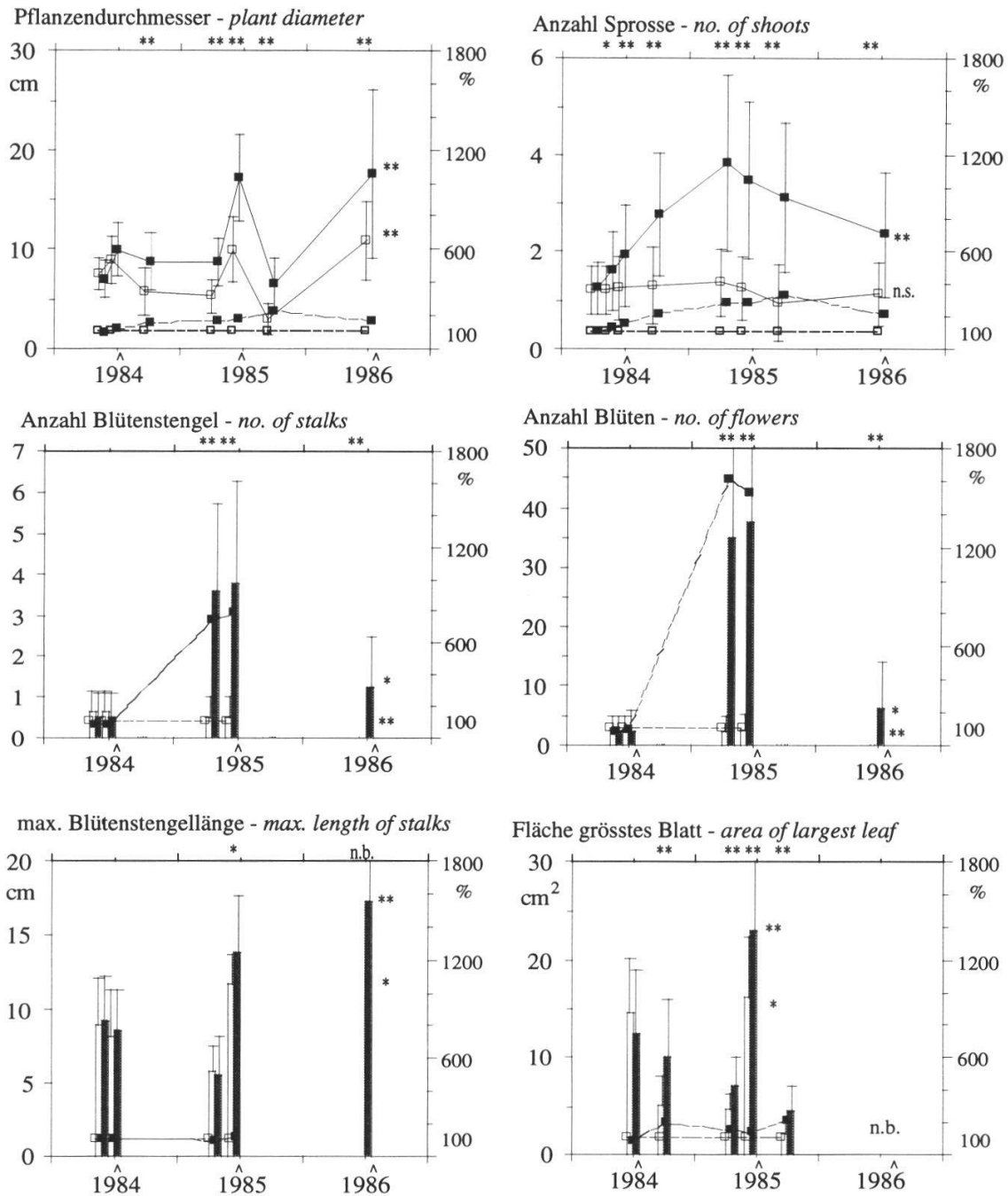


Fig. 11. *Primula columnae*, Halbtrockenrasen Gräte: durchschnittliche Entwicklung verschiedener Pflanzenmerkmale mit und ohne Konkurrenz (Mittelwerte von je 25 Individuen und Standardabweichung). Versuchsbeginn: Frühjahr 1984. Symbole: schwarz/schraffiert = konkurrenzfreie Versuchspflanzen; weiss = 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.

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 verachtzefacht, 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.

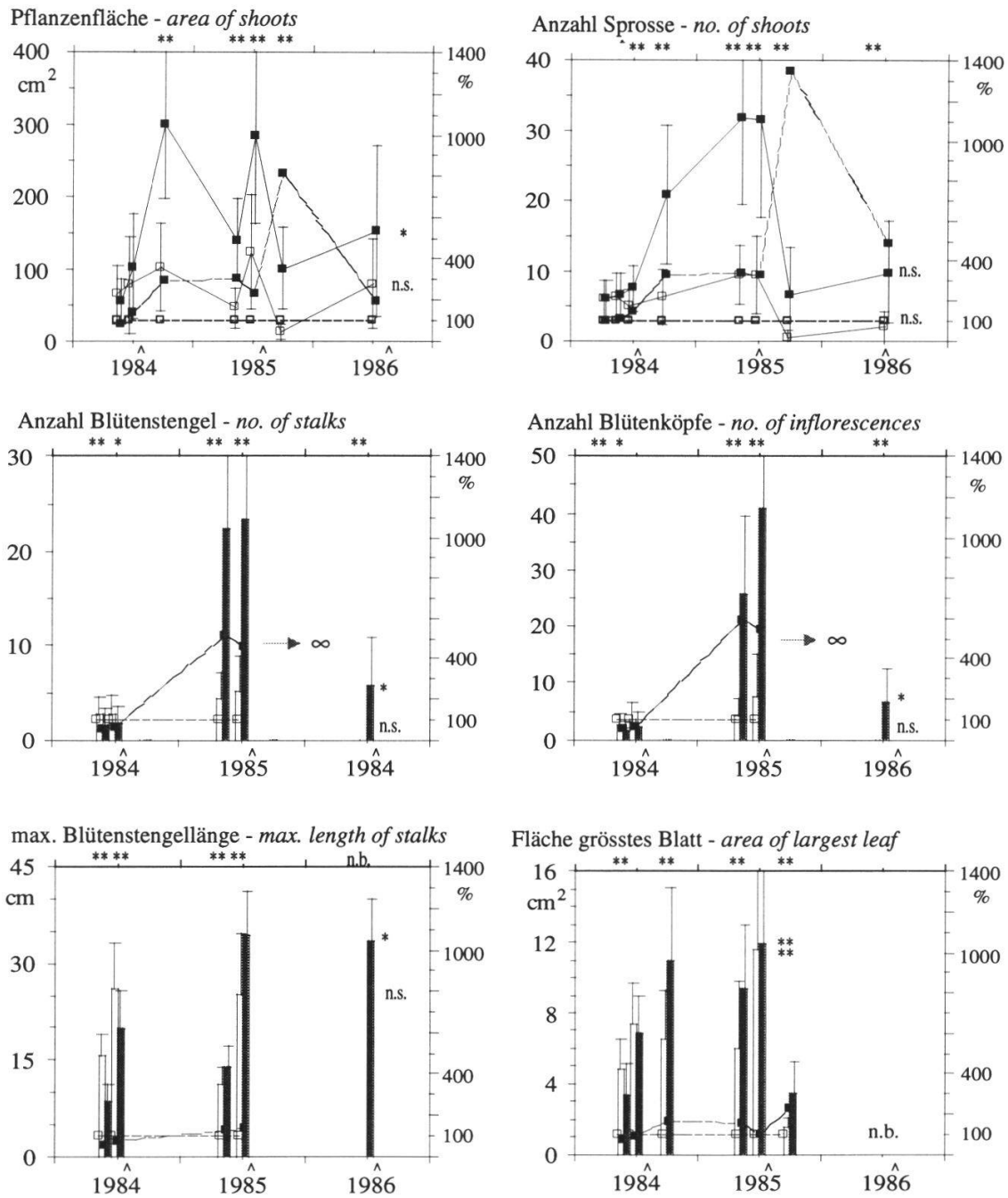


Fig. 12. *Anthyllis vulgaris*, Halbtrockenrasen Gräte: durchschnittliche Entwicklung verschiedener Pflanzenmerkmale mit und ohne Konkurrenz (Mittelwerte von je 25 Individuen und Standardabweichung). Versuchsbeginn: Frühjahr 1984. Symbole: schwarz/schraffiert = konkurrenzbefreite Versuchspflanzen; weiss = Referenzpflanzen mit Konkurrenz im Bestand; Skala rechts (für gestrichelte Linien) = Relativwerte (Individuen mit Konkurrenz = 100%); ^ = 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.

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

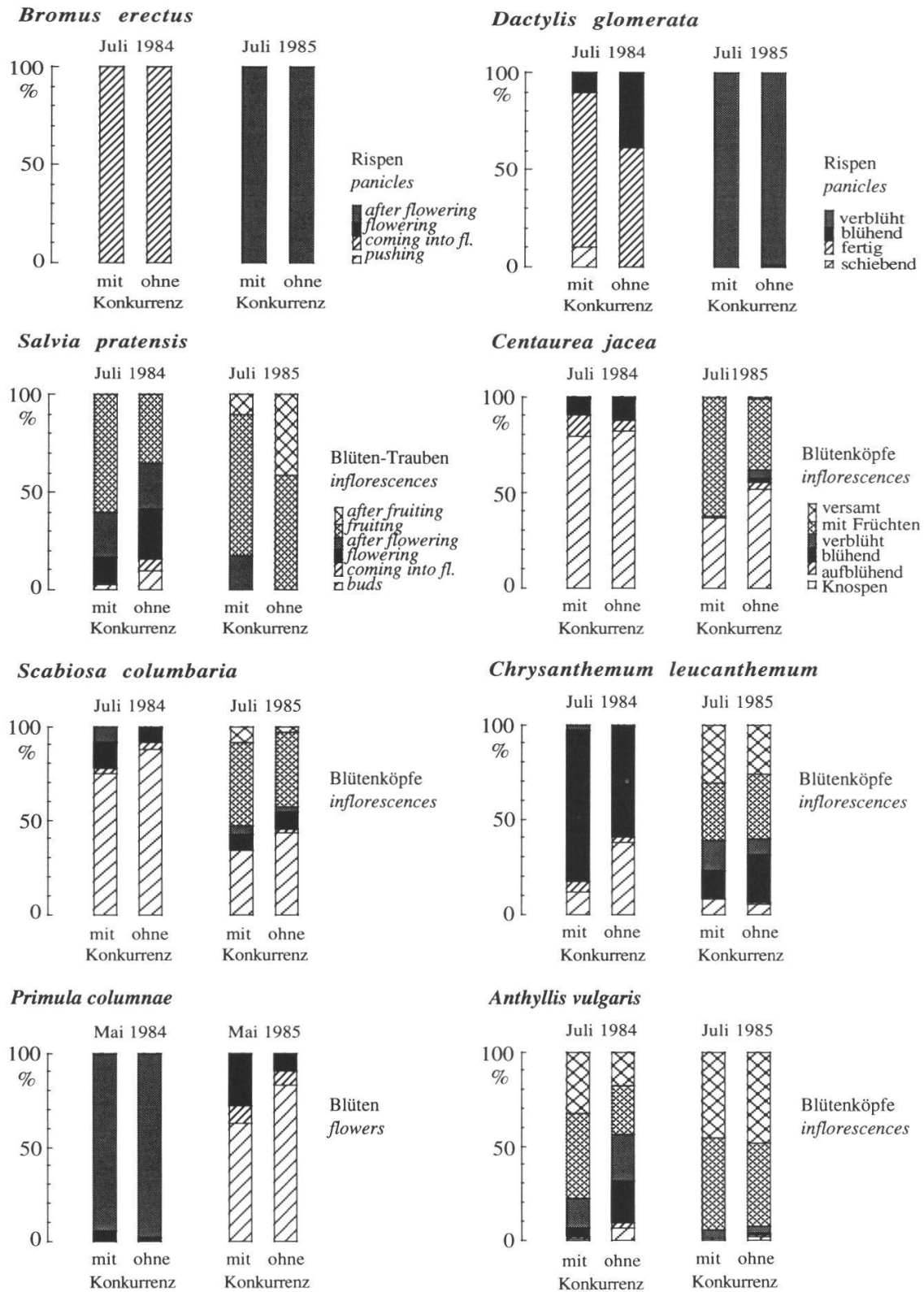


Fig. 13. Anteile verschiedener Blühstadien der untersuchten Pflanzenarten im Juli 1984 und 1985 im Halbtrockenrasen Gräte. Vergleich von Pflanzen mit und ohne Konkurrenz.
Proportion of stages of flowering of the studied plant species in limestone grassland at the site "Gräte", plants with (mit) competition 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 Blattachsen, 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 Hönggerberg (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

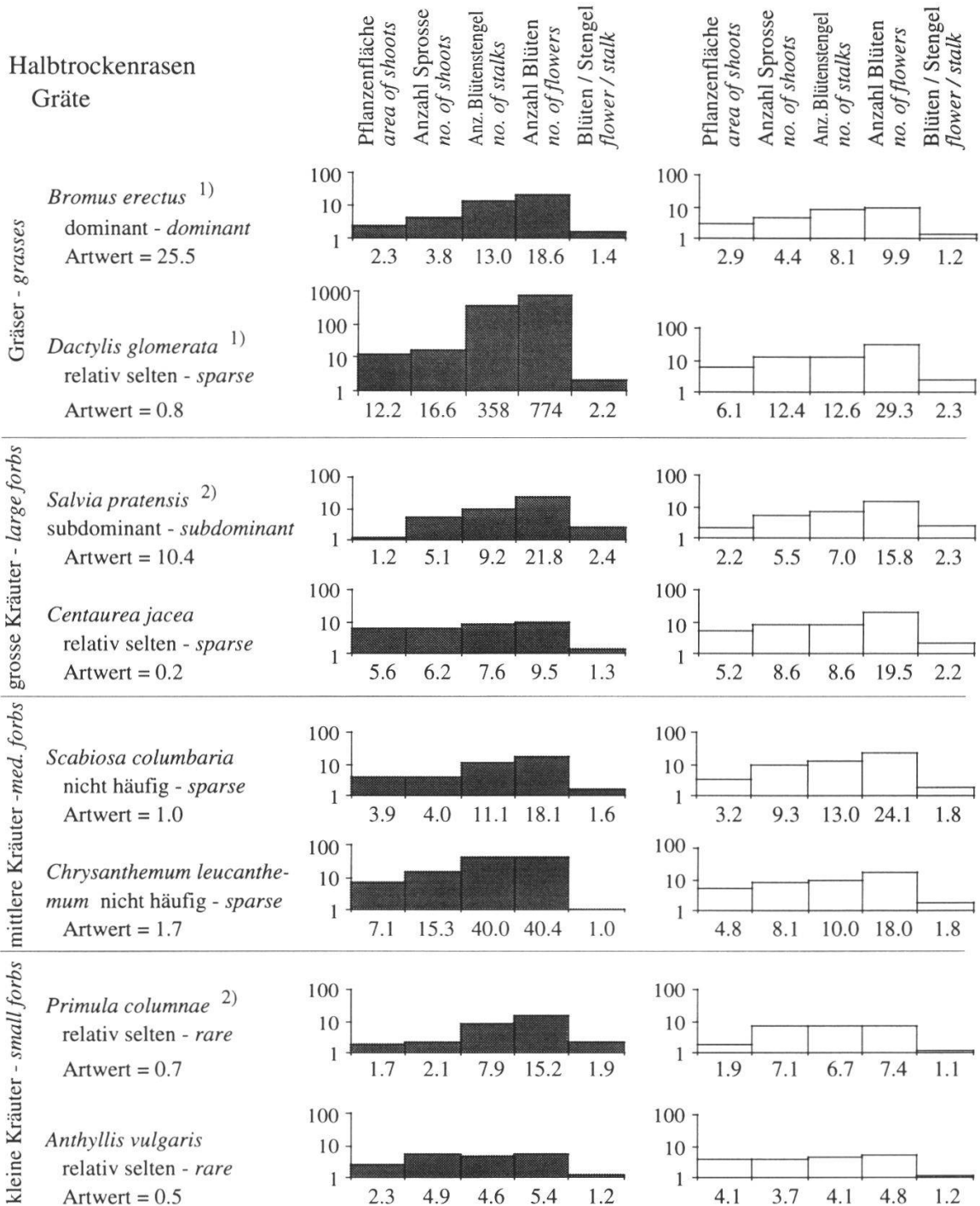


Fig. 14. Wachstumspotential von Pflanzenindividuen nach Ausschluss der Wurzelkonkurrenz am Standort Gräte und bei Verpflanzung in den Versuchsgarten (normierte Werte). Linke Kolonne: Individuen nach Wurzelkonkurrenz-Ausschluss (Ind. mit Konkurrenz = 1). Rechte Kolonne: Individuen im Versuchsgarten (Ind.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

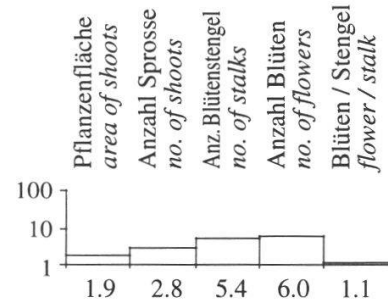
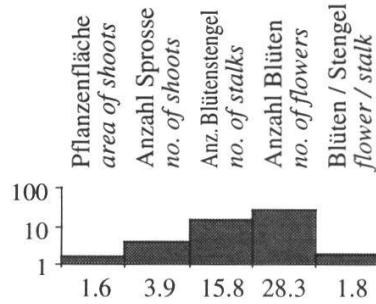
Wachstumspotential
growth potential

ohne vs. mit Konkurrenz
without vs. with competition

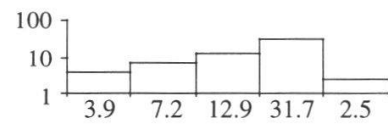
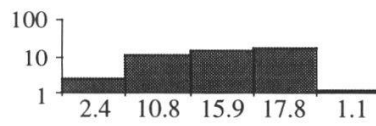
Versuchsgarten vs. Halbtrockenrasen
experimental garden vs. site

Halbtrockenrasen
Emmerberg

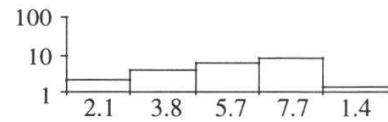
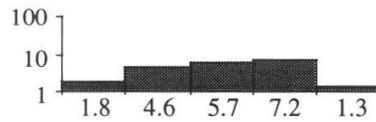
Gräser - grasses
Bromus erectus ¹⁾
dominant - dominant
Artwert = 30.4



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



grosse Kräuter - large forbs
Salvia pratensis ²⁾
subdominant - subdominant
Artwert = 19.6



Centaurea jacea
nicht häufig - rel. sparse
Artwert = 0.9

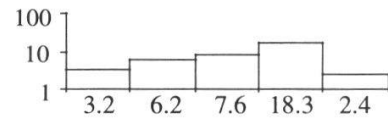
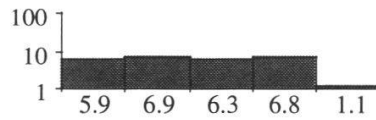


Fig. 15. Wachstumspotential von Pflanzenindividuen nach Ausschluss der Wurzelkonkurrenz am Standort Emmerberg und bei Verpflanzung in den Versuchsgarten (normierte Werte). Linke Kolonne: Individuen nach Wurzelkonkurrenz-Ausschluss (Ind. mit Konkurrenz = 1). Rechte Kolonne: Individuen im Versuchsgarten (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 Standortfaktoren 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

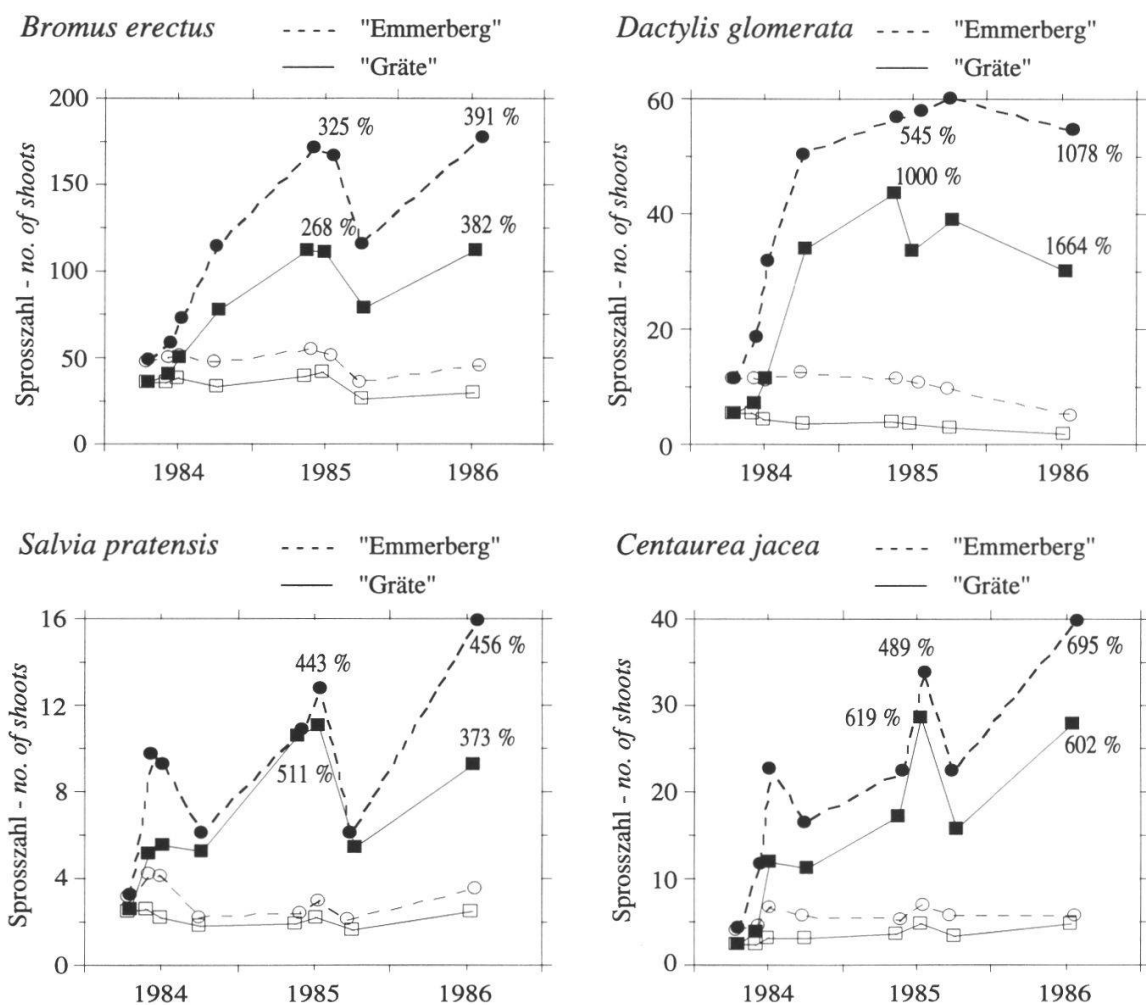


Fig. 16. Entwicklung der Sprosszahl von Individuen mit und ohne Konkurrenz in den beiden Halbtrockenrasen Gräte (nährstoffarm) und Emmerberg (leicht gedüngt). Symbole: schwarz = Individuen ohne Konkurrenz, weiss = Individuen mit Konkurrenz. Prozentzahlen für Individuen ohne Konkurrenz (Individuen mit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

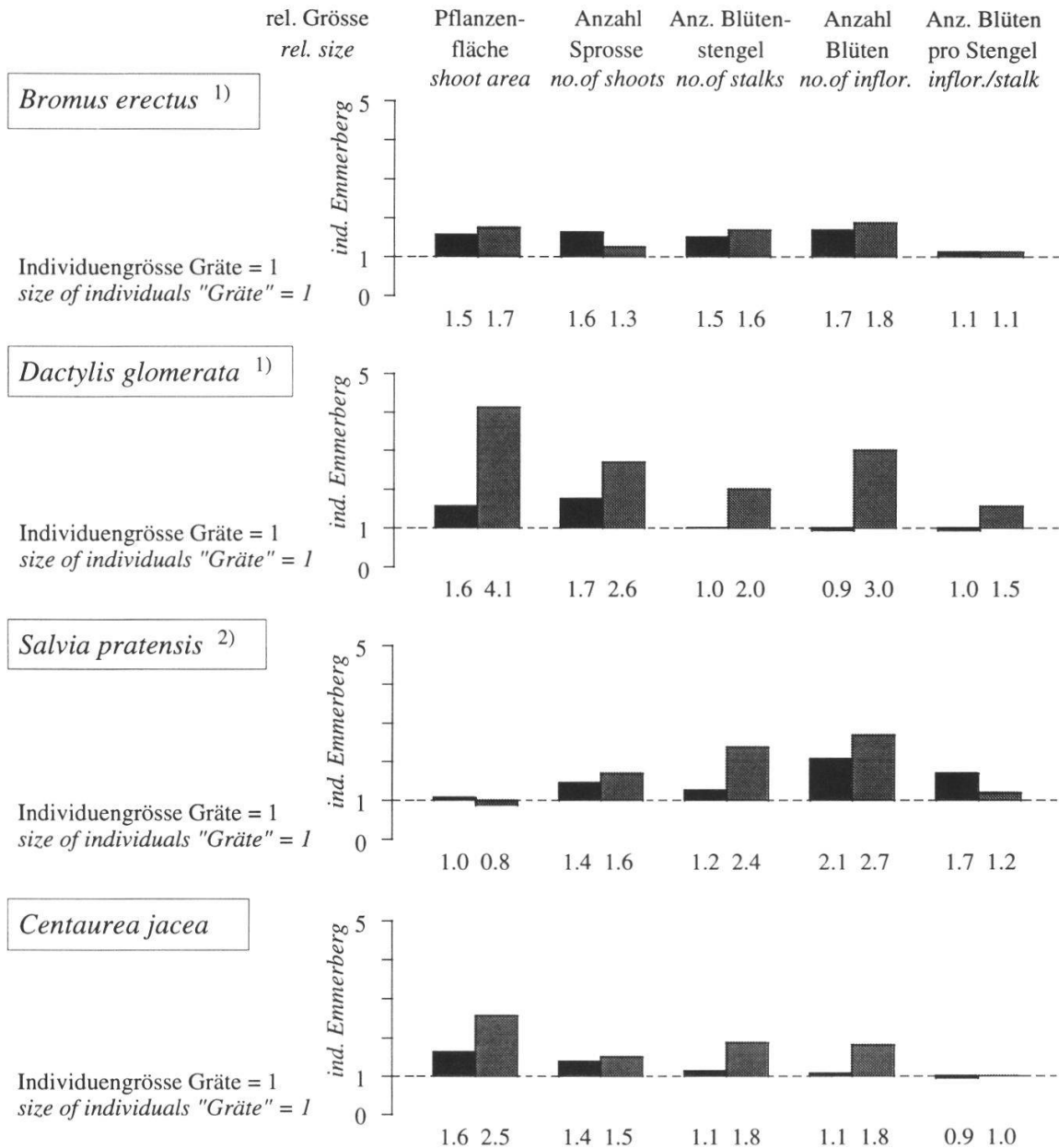


Fig. 17. Unterschiedliche relative Standortseignung etablierter Pflanzenindividuen im mässig nährstoffarmen Halbtrockenrasen Emmerberg und im nährstoffarmen Halbtrockenrasen Gräte. Werte normiert. Schwarz: Abiotischer Standortseinfluss (Vergleich der Individuen ohne Konkurrenz). Schraffiert: Konkurrenzeinfluss (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 Standortfaktoren zu sehr unterschiedlichen Verschiebungen der Konkurrenzstärke bei den einzelnen Arten führen kann. Ändert der eine Standortfaktor (Nährstoffversorgung) geringfügig, wird das ganze Faktorengefüge neu definiert, d.h. der Einfluss (Qualität und Quantität!) sämtlicher Standortfaktoren 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

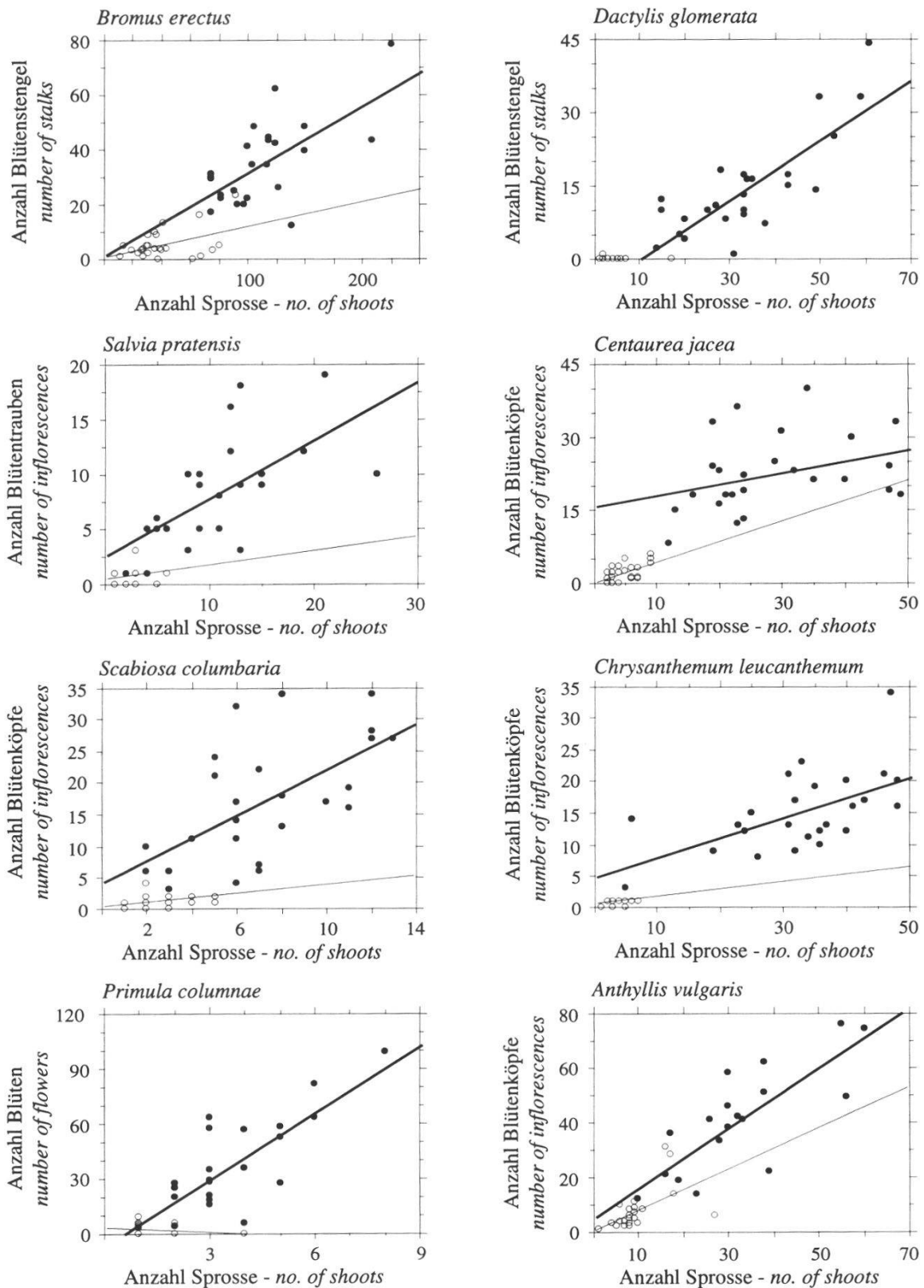


Fig. 18. Vegetatives vs. generatives Wachstum bei den untersuchten Pflanzenarten, mit und ohne Konkurrenz, im Halbtrockenrasen Gräte im zweiten Versuchsjahr. Symbole: schwarz = Individuen ohne Konkurrenz, weiss = Individuen mit Konkurrenz. Die lineare Regression ist nur als optische Hilfe eingezeichnet.

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.*

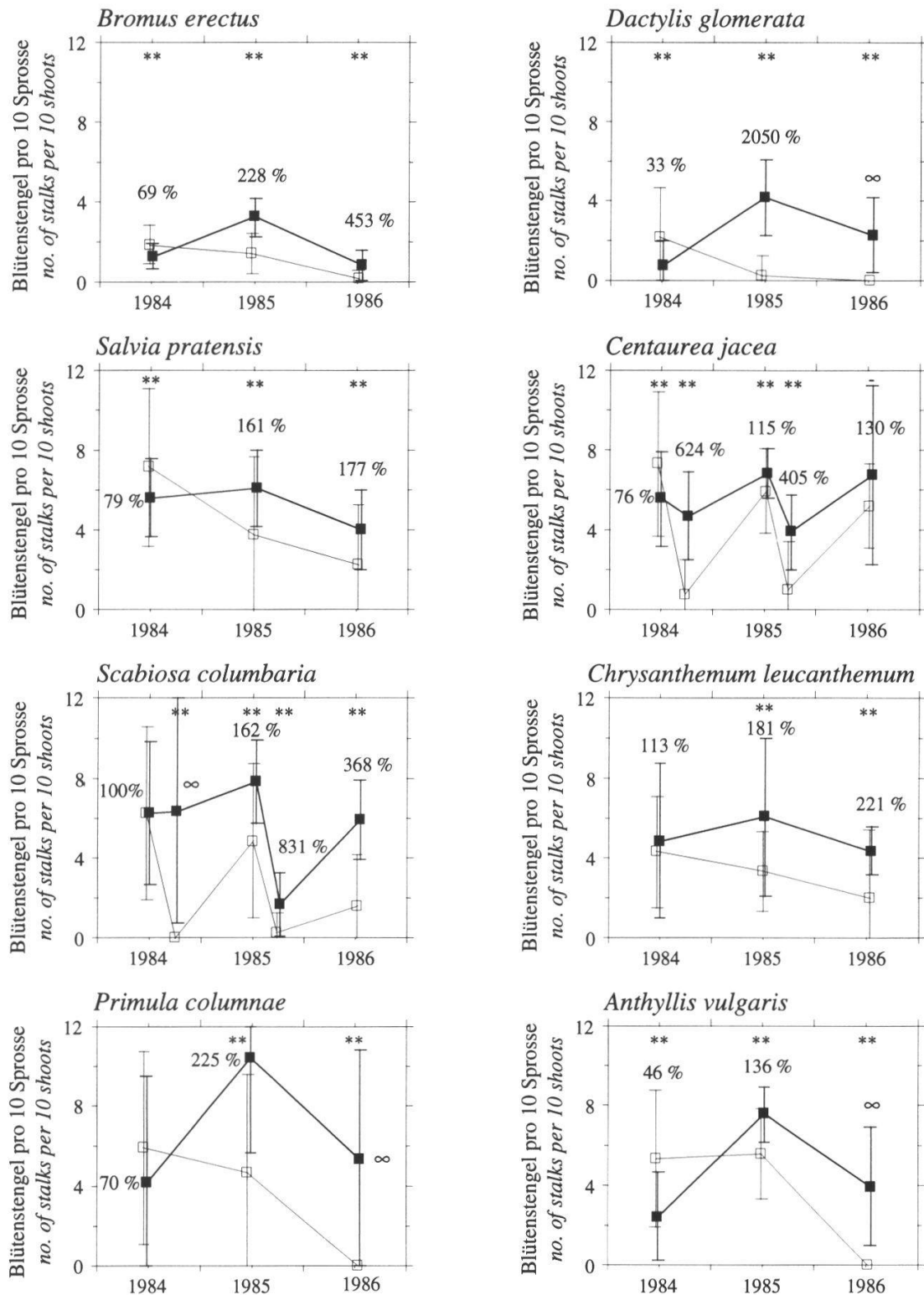


Fig. 19. Verhältnis von generativer zu vegetativer Entwicklung bei Pflanzenarten im Halbtrockenrasen Gräte (Mittelwerte von je 25 Individuen; Standardabweichung). Symbole: schwarz = Individuen ohne Konkurrenz, weiss = Individuen mit Konkurrenz. Prozentwerte für Individuen ohne Konkurrenz (Ind. mit Konkurrenz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

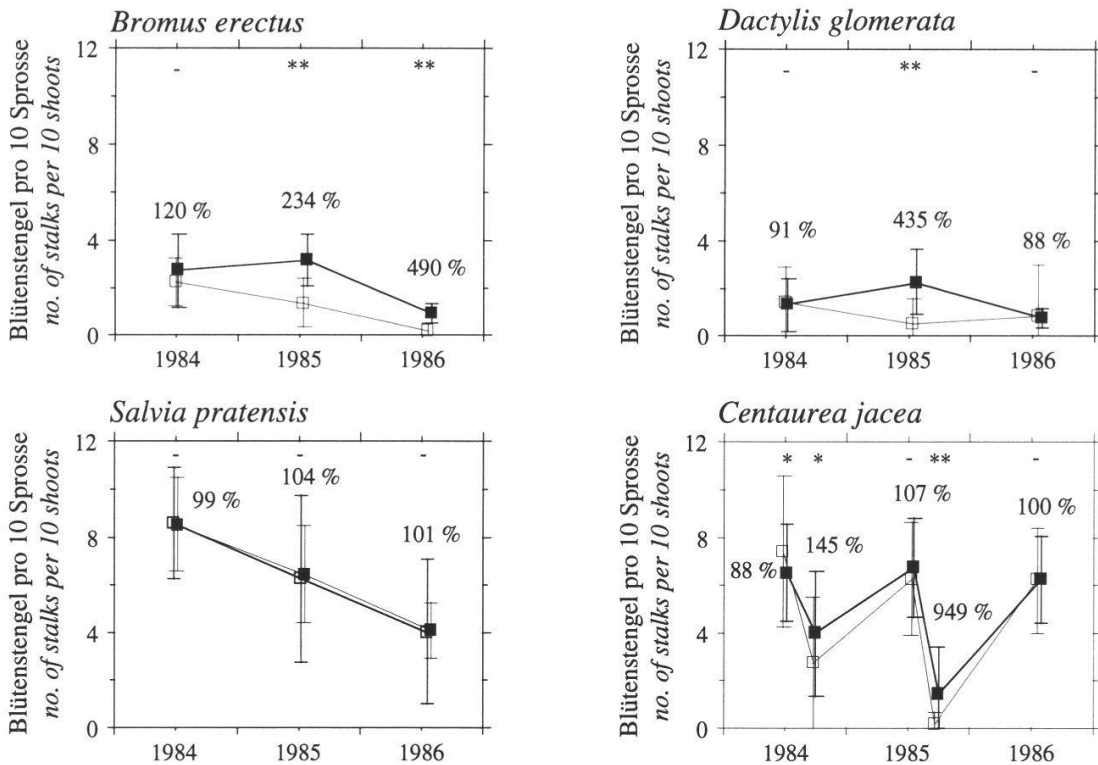


Fig. 20. Verhältnis von generativer zu vegetativer Entwicklung bei Pflanzenarten im Halbtrockenrasen Emmerberg (Mittelwerte von je 25 Individuen; Standardabweichung). Symbole: schwarz = Individuen ohne Konkurrenz, weiss = Ind. mit Konkurrenz. Prozentwerte für Ind. ohne Konkurrenz (Ind. mit Konkurrenz = 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, ** = $p < 0.01$.*

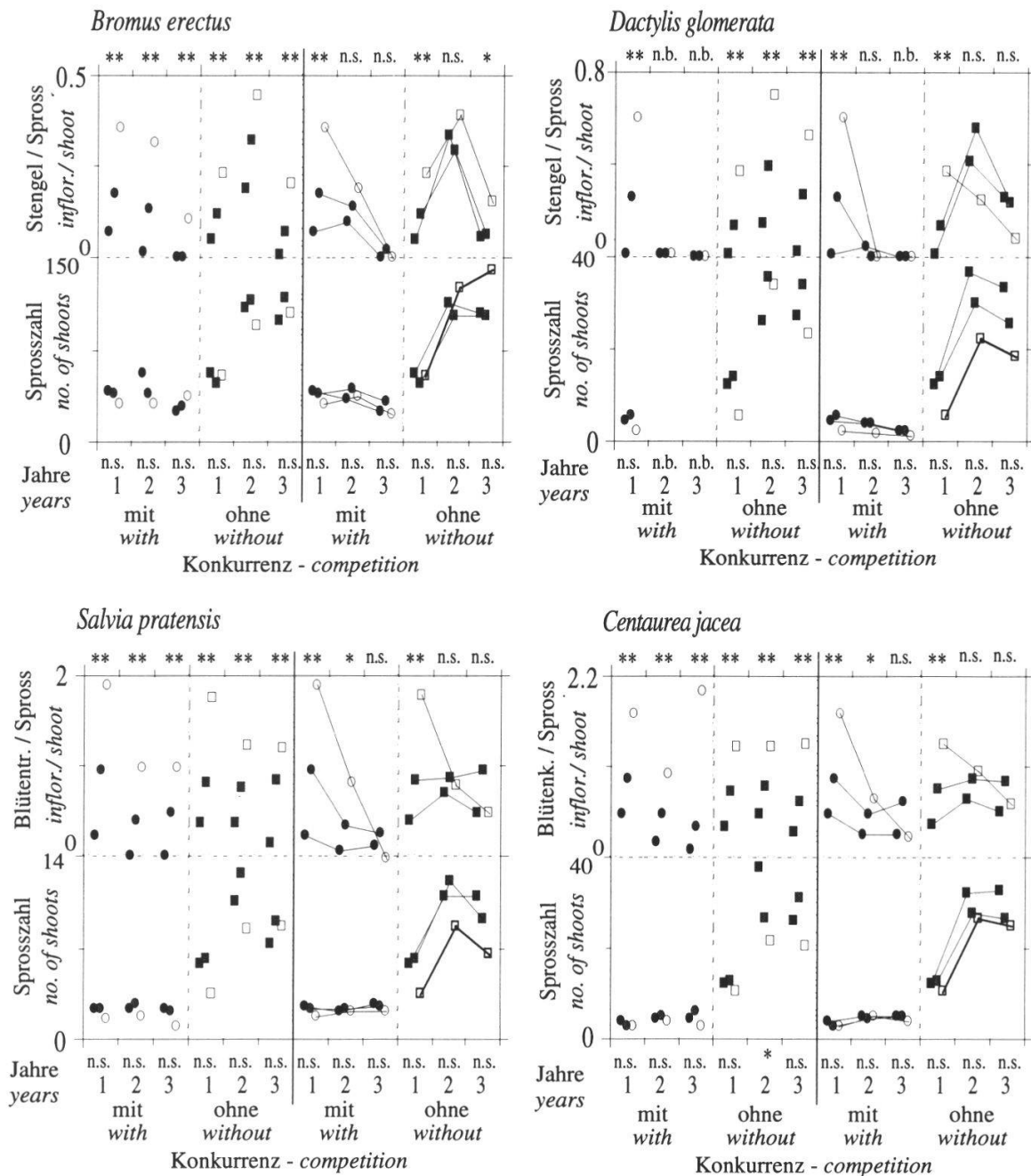


Fig. 21. Plastizität der Fertilität in Abhängigkeit der Pflanzengrösse und der Konkurrenz im Halbtrockenrasen Gräte.

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.

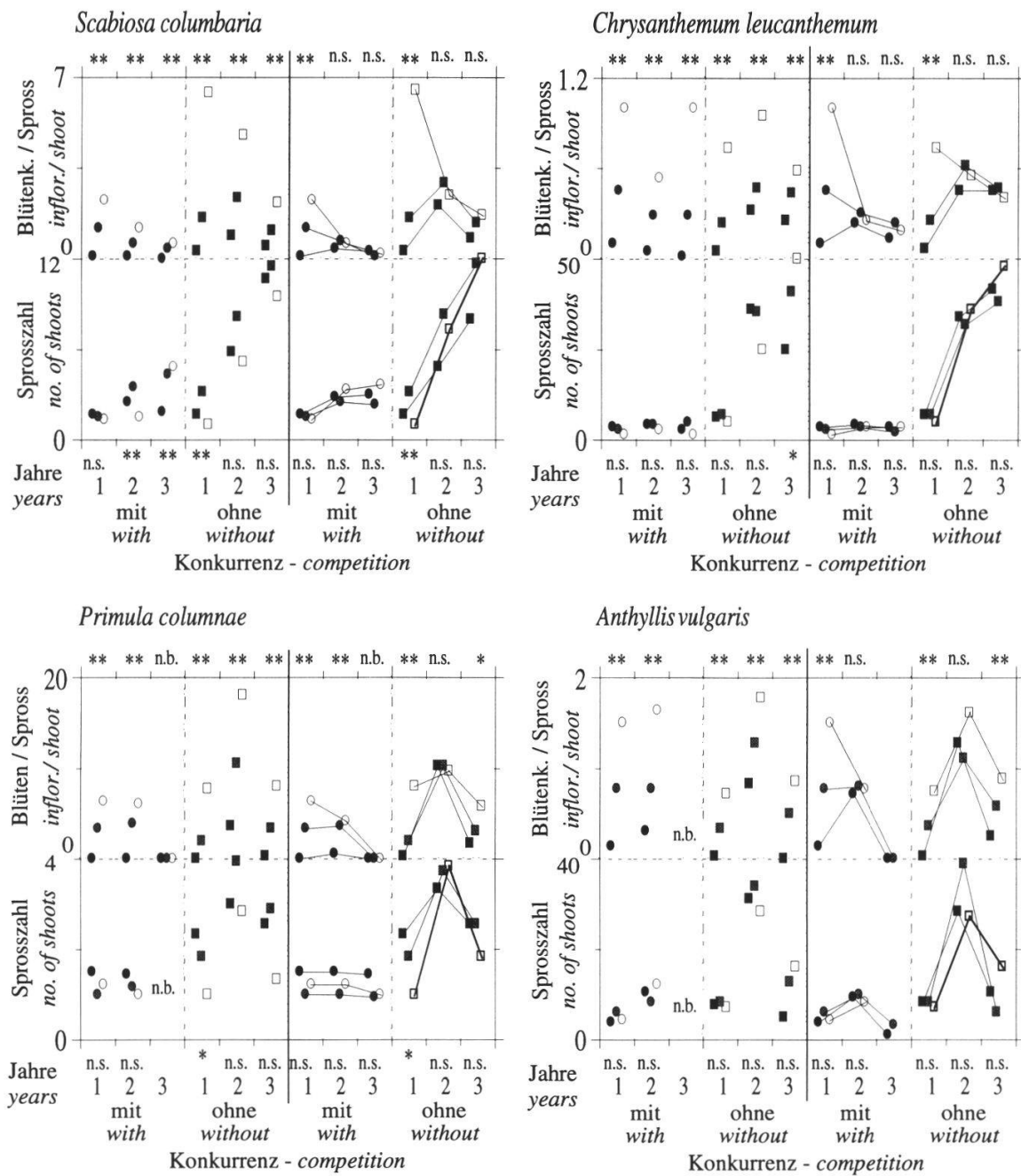


Fig. 21. (Fortsetzung - continued)

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.

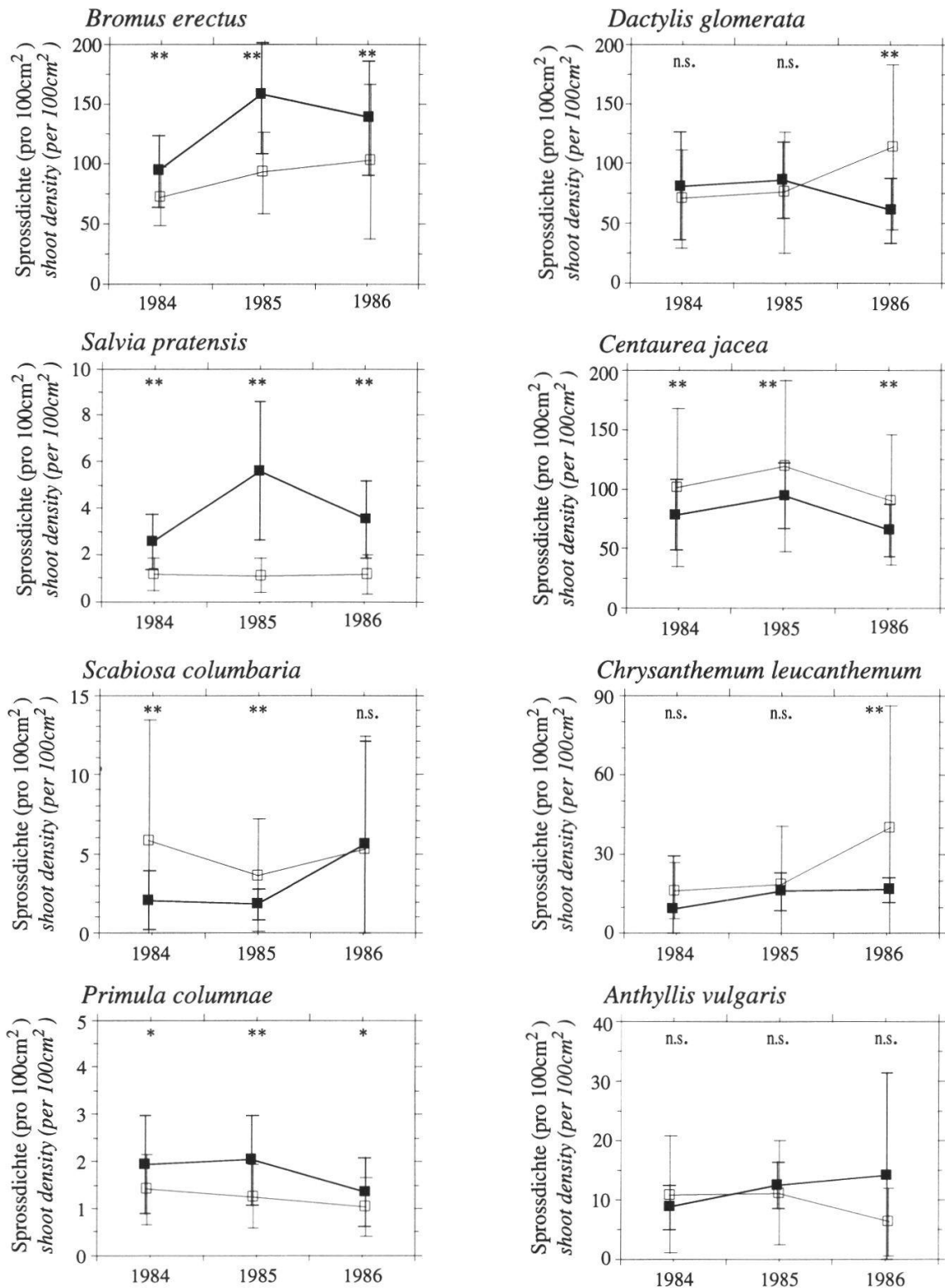


Fig. 22. Entwicklung der Sprossdichte von Individuen mit und ohne Konkurrenz im Halb-trockenrasen Gräte (Mittelwerte von je 25 Individuen und Standardabweichung). Symbole: schwarz = Individuen ohne Konkurrenz, weiss = Individuen mit Konkurrenz. Statistik: t-Test, ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$, n.s.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

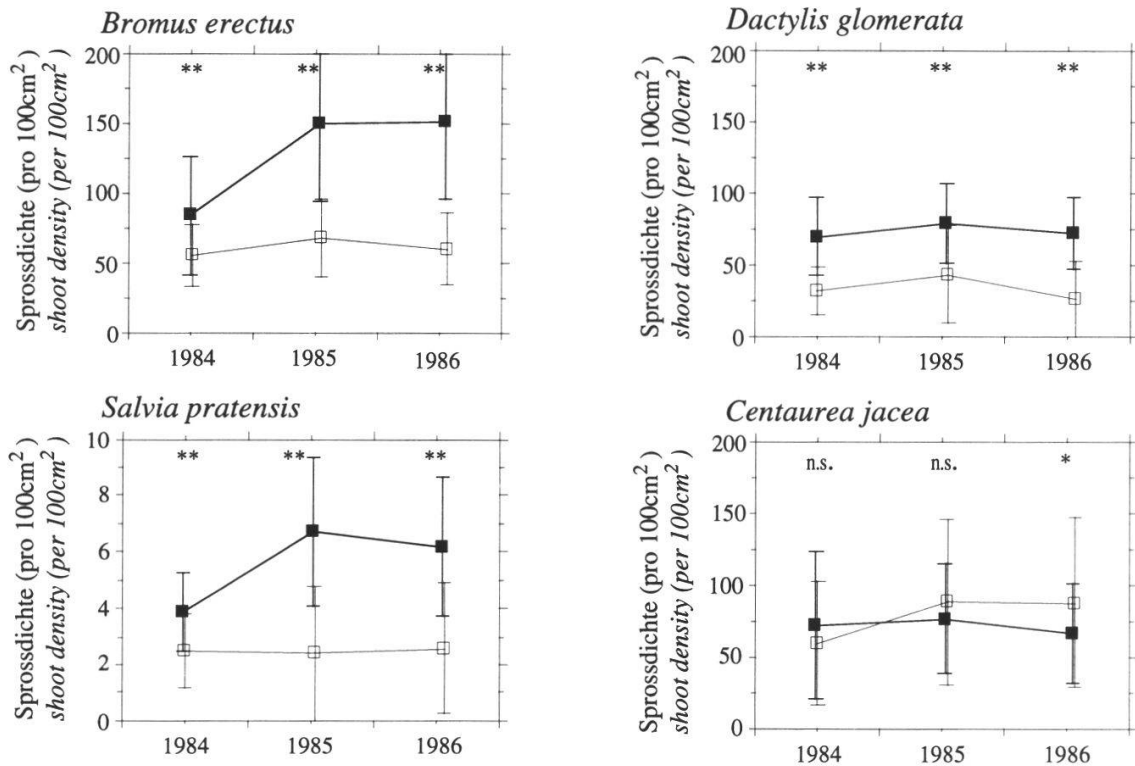


Fig. 23. Entwicklung der Sprossdichte von Individuen mit und ohne Konkurrenz im Halbtrockenrasen Emmerberg (Mittelwerte von je 25 Individuen und Standardabweichung). Symbole: schwarz = Individuen ohne Konkurrenz, weiss = Individuen mit Konkurrenz. Statistik: t-Test, ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$, n.s.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

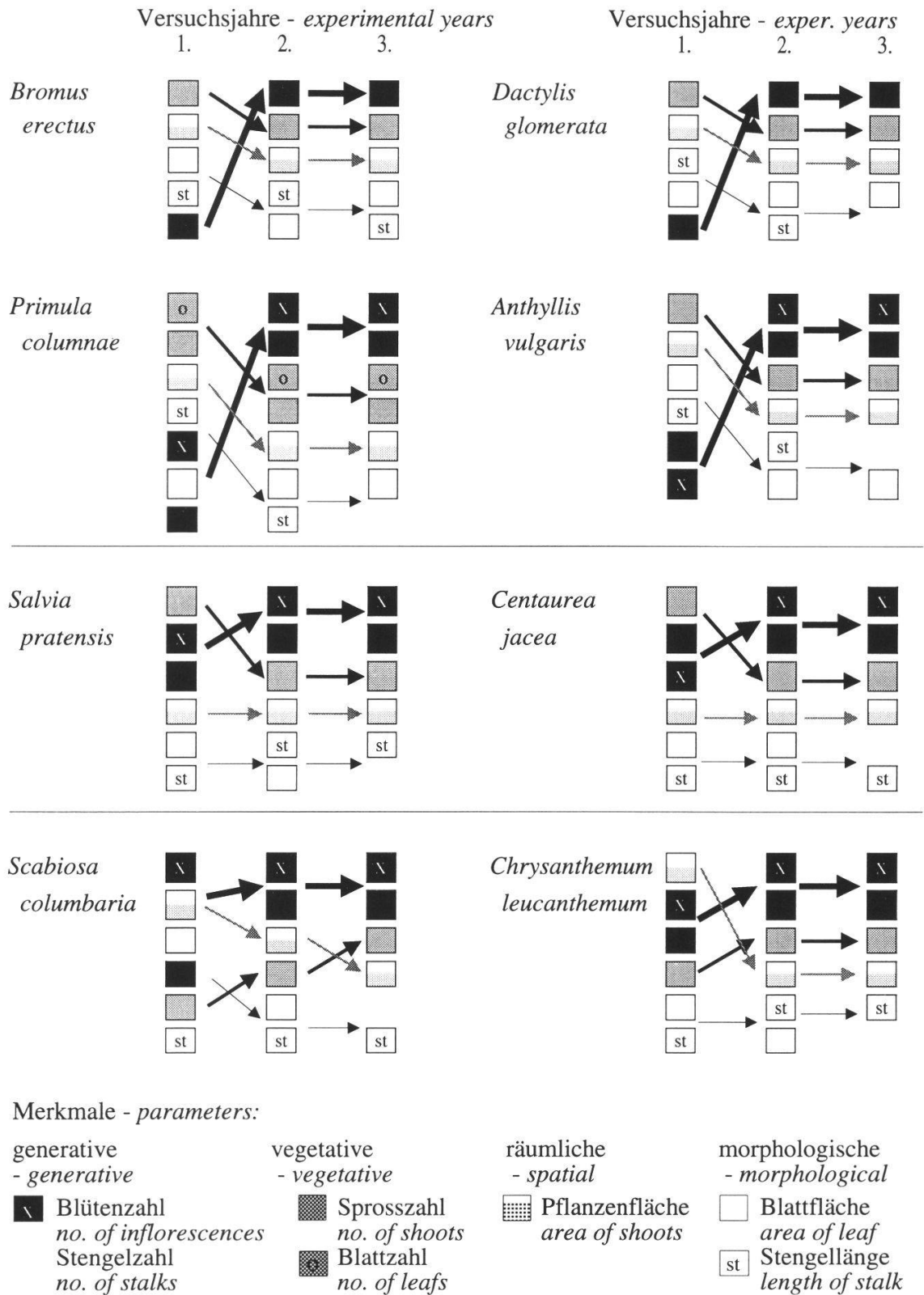


Fig. 24. Allokations-Strategien der untersuchten Pflanzenarten nach Wurzelkonkurrenzausschluss im Halbtrockenrasen Gräte. Jährliche Rangierung der verschiedenen Merkmale von oben nach unten gemäss Wichtigkeit (relativer Vergleich zu den Referenzpflanzen).

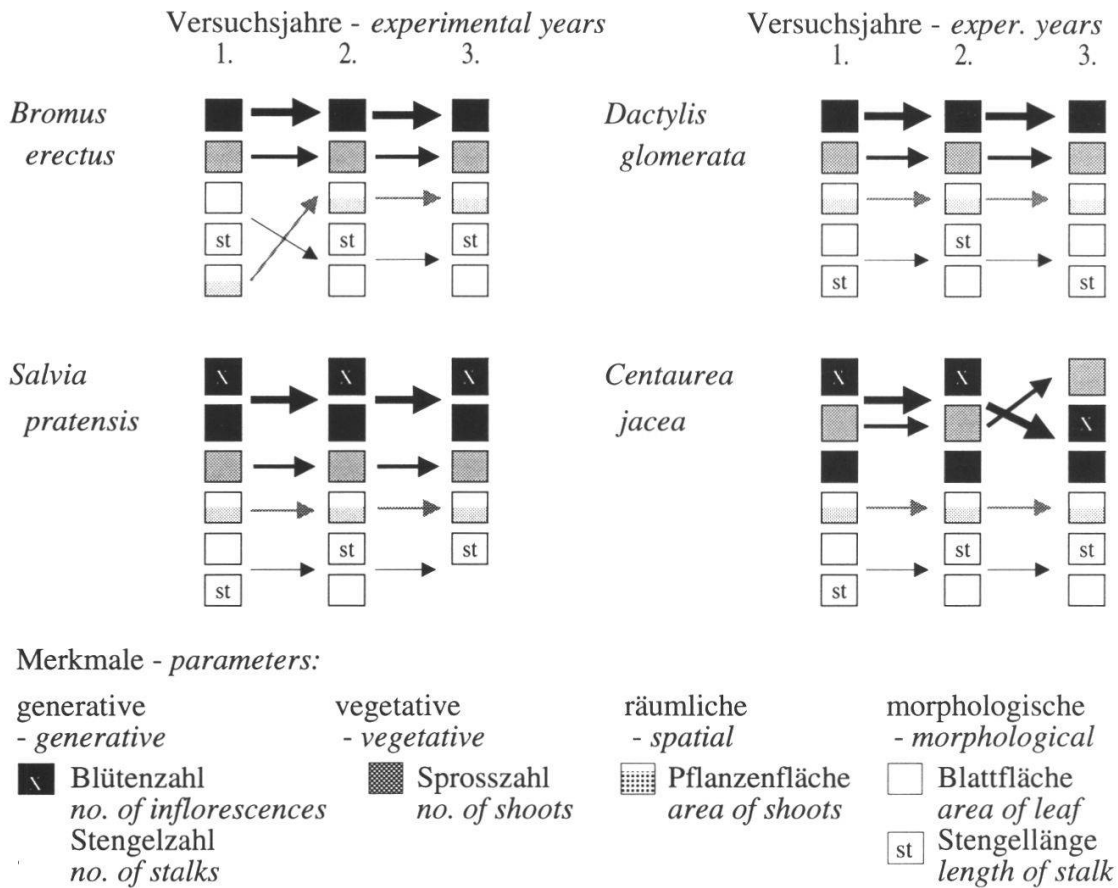


Fig. 25. Allokations-Strategien der untersuchten Pflanzenarten nach Wurzelkonkurrenzausschluss im Halbtrockenrasen Emmerberg. Jährliche Rangierung der verschiedenen Merkmale von oben nach unten gemäss Wichtigkeit (relativer Vergleich zu den Referenzpflanzen). Allocation strategies of the studied plant 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 Wurzelkonkurrenzausschluss 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 konkurrenzbefreiten 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 "weitschieben". 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.

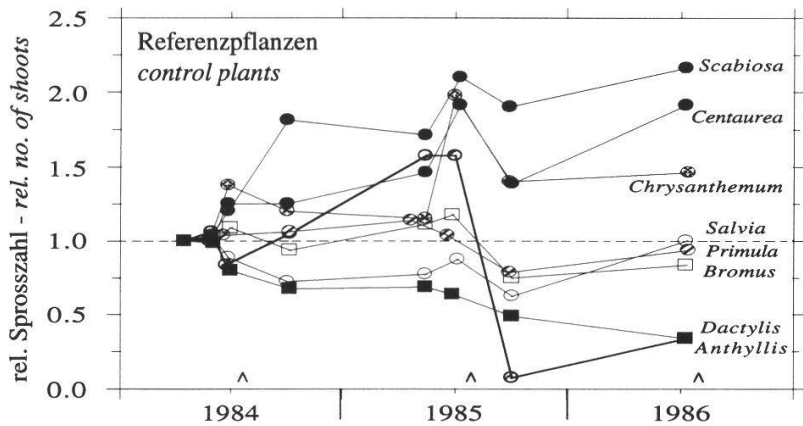
Im Halbtrockenrasen Emmerberg ergaben sich für die Individuen der vier untersuchten Pflanzenarten sehr ähnliche Kurvenverläufe wie bei den Individuen derselben Arten im Halbtrockenrasen Gräte (Fig. 27). Bei *Dactylis glomerata* überlebten Individuen mit Konkurrenz etwas besser als auf der Gräte, d.h. 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*

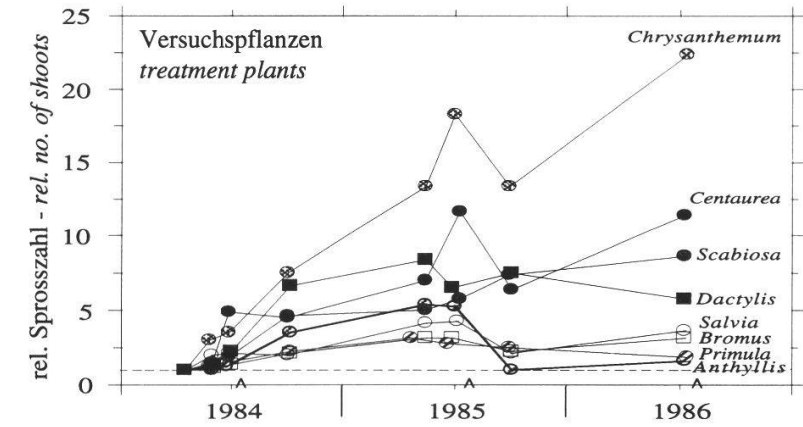


Witterung: Niederschlag - precipitation
climate Temperatur - temperature
Phänologie - phenological data

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

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*

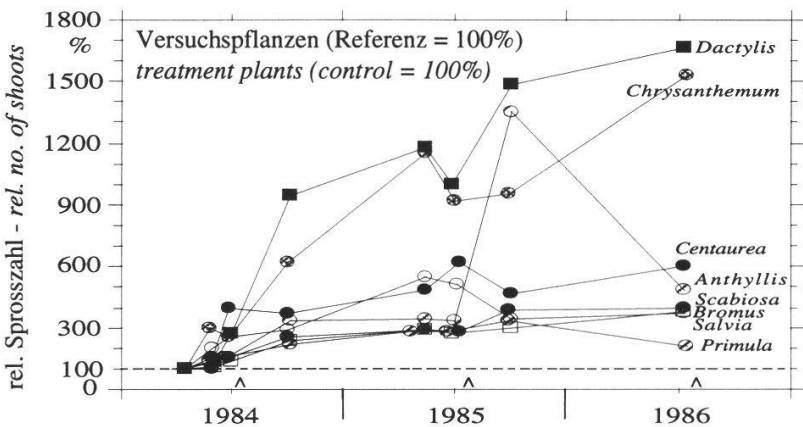
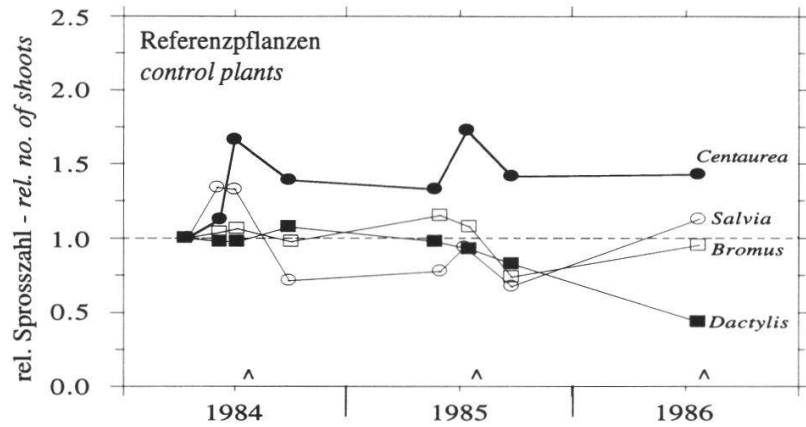


Fig. 26. Förderung der untersuchten Pflanzenarten durch Ausschluss von Wurzelkonkurrenz (separat oder in Kombination mit Klima und Bewirtschaftung) im Halbtrockenrasen Gräte. Relative Sprossentwicklung während drei Versuchsjahren, Anfangswerte normiert. Witterung (vierteljährliche Abweichung vom langjährigen Mittel): += mehr / wärmer / verfrüht, - = weniger / kälter / verspätet. ^ = Schnittzeitpunkt. - *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*

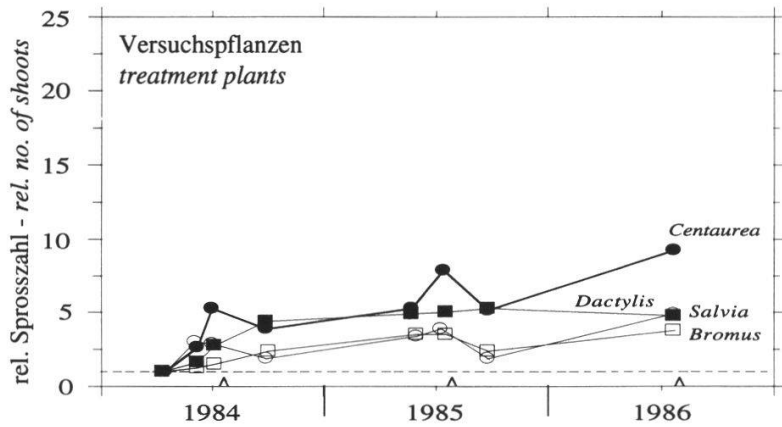


Witterung: Niederschlag - precipitation
climate Temperatur - temperature
Phänologie - phenological data

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

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*



Konkurrenzausschluss
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*

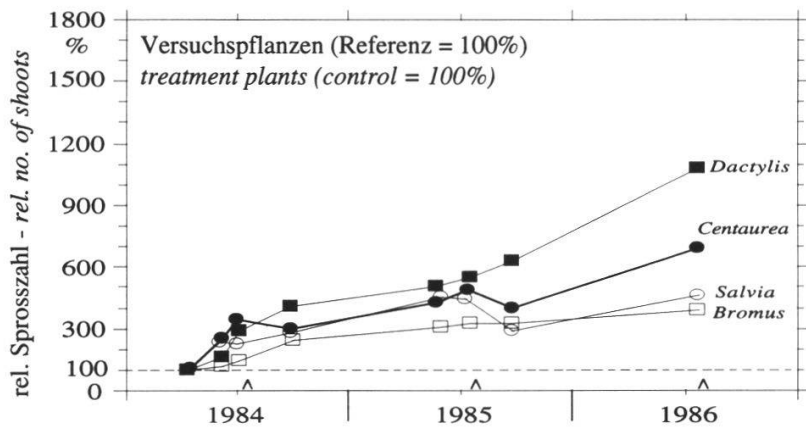


Fig. 27. Förderung der untersuchten Pflanzenarten durch Ausschluss von Wurzelkonkurrenz (separat oder in Kombination mit Klima und Bewirtschaftung) im Halbtrockenrasen Emmerberg. Relative Sprossentwicklung während drei Versuchsjahren, Anfangswerte normiert. Witterung (vierteljährl. Abweichung vom langjährigen 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.*

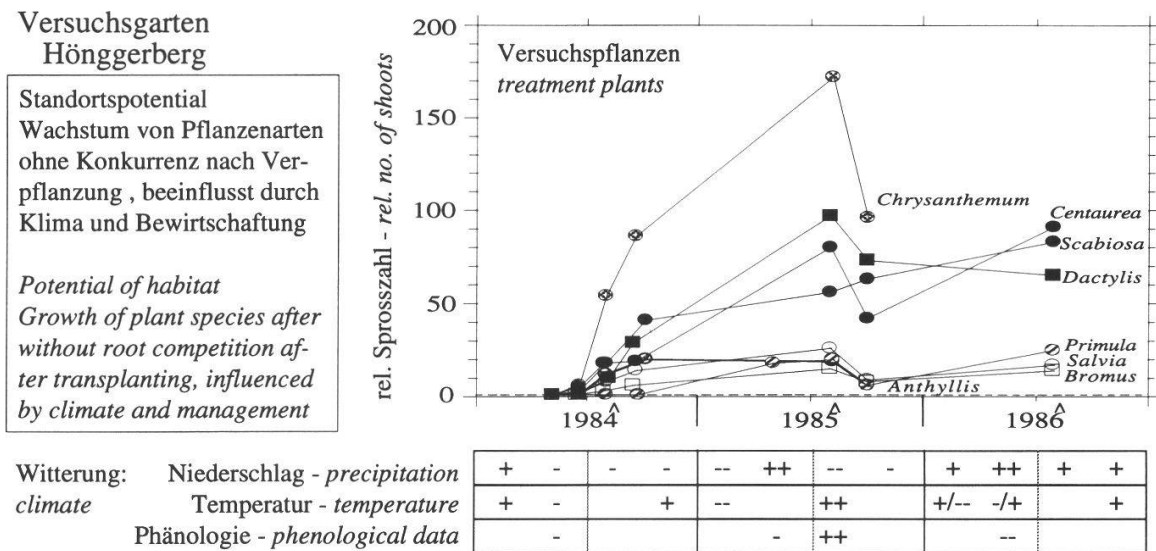


Fig. 28. Förderung der untersuchten Pflanzenarten nach Verpflanzung (ohne Wurzelkonkurrenz, beeinflusst durch Klima und Bewirtschaftung) in den Versuchsgarten Hönggerberg. Relative Sprossentwicklung während drei Versuchsjahren, Anfangswerte normiert. Witterung (vierteljährliche Abweichung vom langjährigen Mittel): + = mehr / wärmer / verfrüht, - = weniger / kälter / verspätet. ^ = Schnittzeitpunkt. - *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-

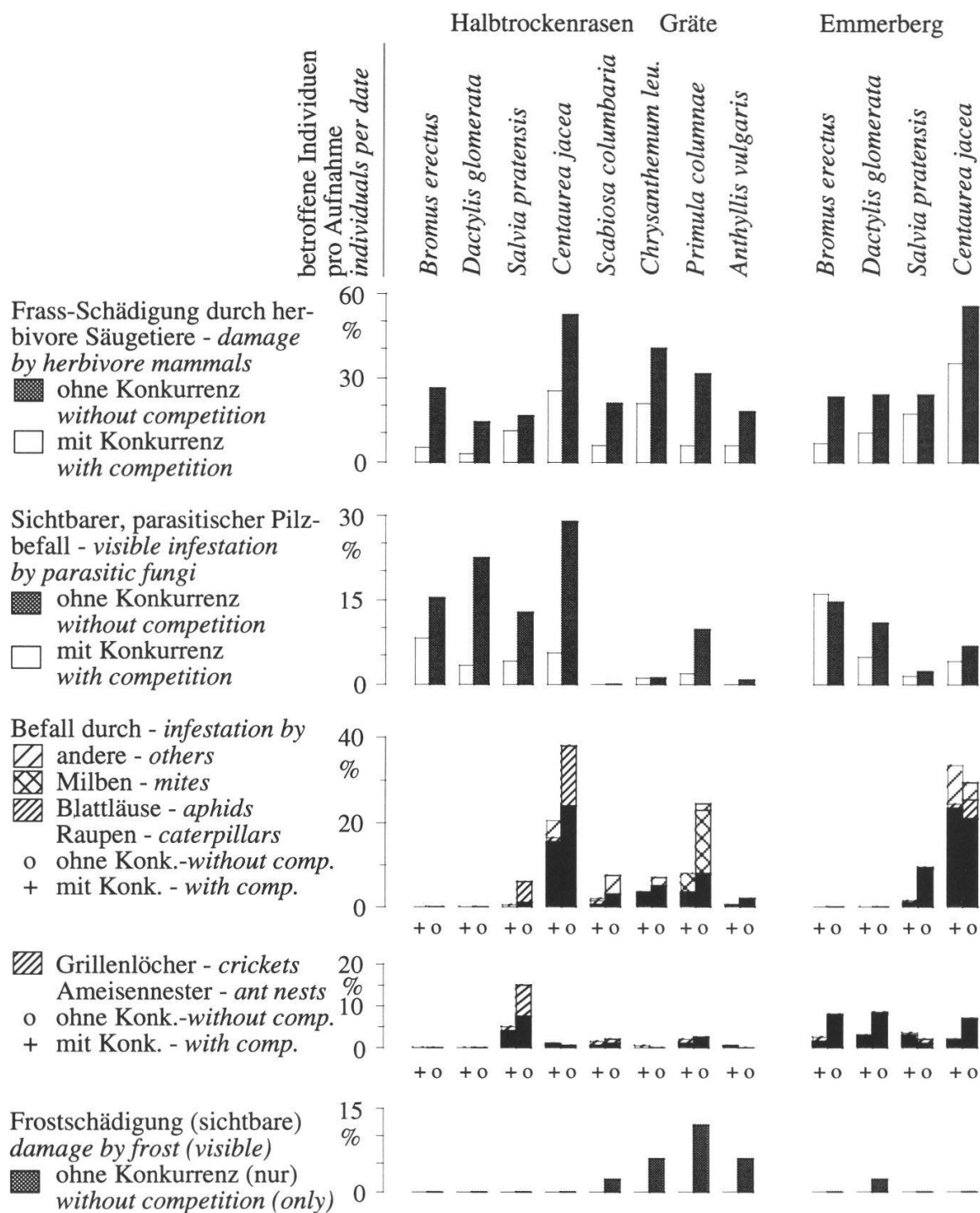


Fig. 29. Unterschiedliche Attraktivität von Individuen mit und ohne Konkurrenz für Herbivore, parasitische Pilze, sowie Einfluss von Frost. Halbtrockenrasen Gräte und Emmerberg, 1984-1986.

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, Erststickungsschimmel 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:		<i>Bromus erectus</i>				<i>Dactylis glomerata</i>			
		Standort - site:		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 in % of flowering individuals	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		

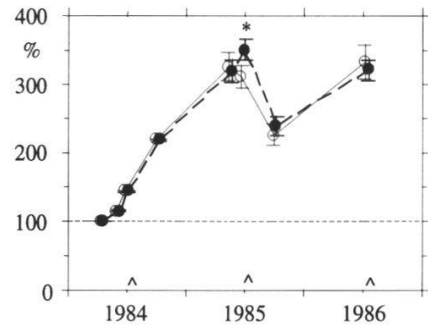
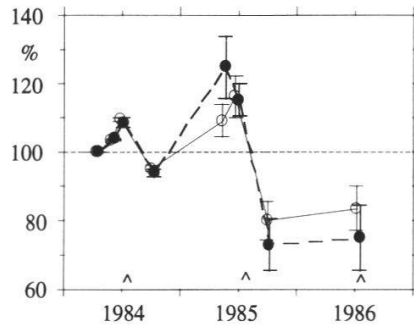
Halbtrockenrasen
Gräte

Bromus erectus und *Epichloë typhina* (Erstickungsschimmel)

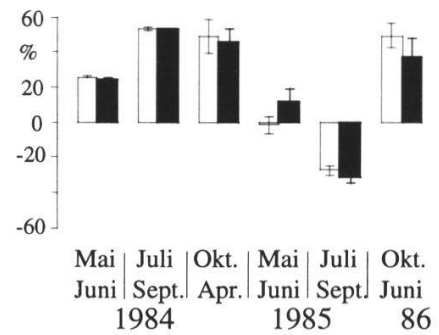
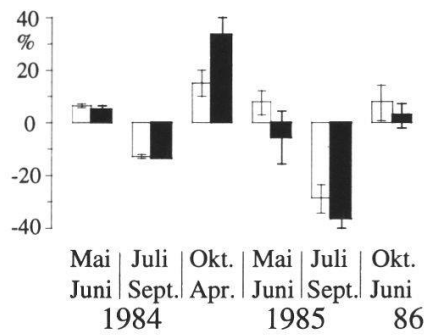
Referenzindividuen im
Bestand wachsend
control individuals in the stand

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

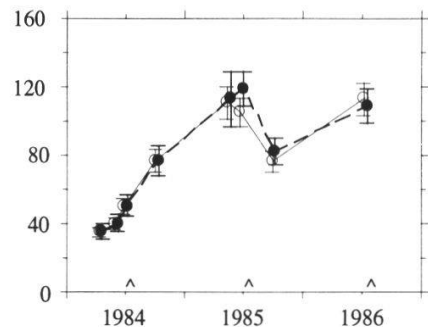
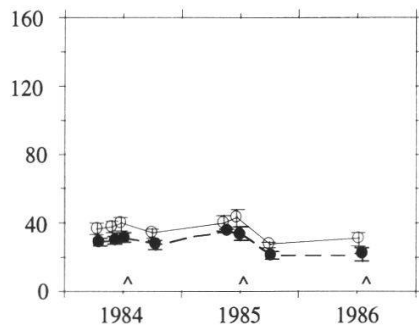
relative Sprossent-
wicklung pro Indivi-
duum (Anfangswert
normiert)
*relative no. of shoots
developed per indi-
vidual (standardized
initial value)*



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)

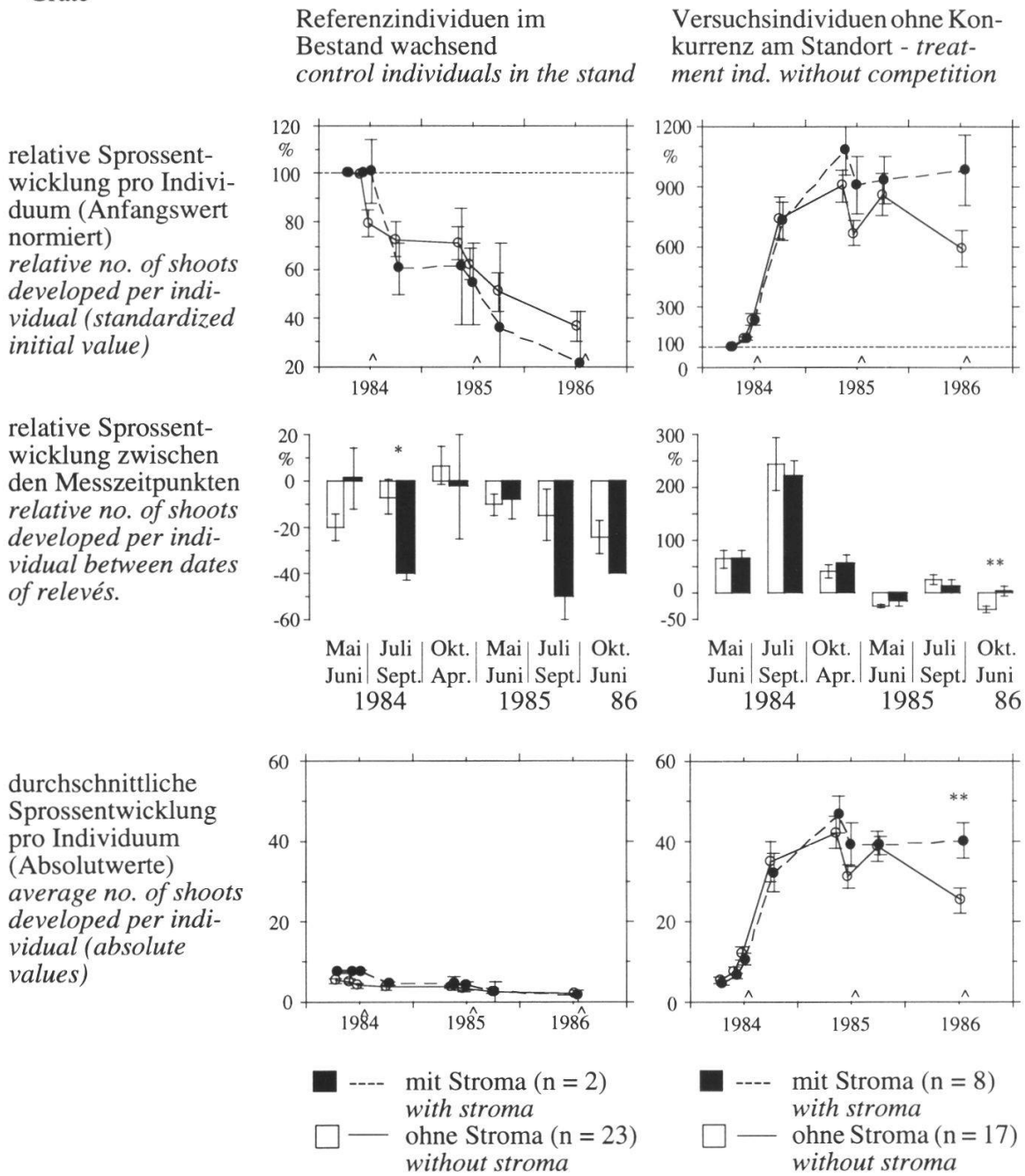


Fig. 31. Einfluss des Erstickungsschimmels (*Epichloë typhina*) auf die Sprossentwicklung von *Dactylis glomerata*-Individuen nach Ausschluss von Wurzelkonkurrenz. Halbtrockenrasen Gräte. ^ = Schnittermin, n = Anzahl Individuen. Standardfehler. Statistik: t-Test, ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$.

*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!