

**Zeitschrift:** Mitteilungen der Thurgauischen Naturforschenden Gesellschaft  
**Herausgeber:** Thurgauische Naturforschende Gesellschaft  
**Band:** 64 (2010)

**Artikel:** Konvergieren Pflanzengemeinschaften in langen Zeiträumen?  
**Autor:** Suter, Matthias / Ramseier, Dieter  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-593913>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

**Download PDF:** 18.03.2025

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

# Konvergieren Pflanzengemeinschaften in langen Zeiträumen?

*Matthias Suter und Dieter Ramseier*

## 1 Einleitung

Für eine erfolgreiche Renaturierung von Flachmoorgesellschaften durch Ansaaten ist einerseits die Auswahl der Arten entscheidend, andererseits können bei gegebener Auswahl die relativen Anteile der Arten in den Ansaatmischungen variieren. Es ist anzunehmen, dass beide Effekte, das Vorhandensein einer Art wie auch deren Anteil in der Mischung, einen Einfluss auf die Entwicklung der Pflanzengemeinschaften haben. Die Präsenz einzelner Arten kann die Vegetationsstruktur deutlich beeinflussen (*Chase 2003, Lorentzen et al. 2008*), der Einfluss der relativen Anteile auf die Vegetationsentwicklung ist hingegen kaum bekannt.

Sollte für die längerfristige Entwicklung von Ansaaten die spezifischen Wachstumseigenschaften der Arten entscheidend sein, ergäbe sich in Mischungen mit unterschiedlichen Artanteilen über die Zeit ein Gleichgewicht mit ähnlicher Häufigkeitsverteilung, unabhängig von den Anfangsverhältnissen der Arten (*Suter et al. 2007*). Da sich die verschiedenen Mischungen in diesem Fall angleichen, wird eine solche Entwicklung als konvergent bezeichnet (*Leps & Rejmanek 1991*). Wären hingegen Interaktionen zwischen Pflanzen entscheidend, welche dazu führen, dass eine Art von ihrer Anfangspräsenz profitieren kann, würden sich Mischungen mit verschiedenen Artanteilen in unterschiedliche Gemeinschaften entwickeln. Da sich solche Mischungen mit der Zeit deutlich unterscheiden, wird dieser Verlauf als divergent bezeichnet.

Der Einfluss von artspezifischen Wachstumseigenschaften und von Konkurrenzeffekten zwischen den Arten auf die Vegetationsentwicklung wurde im Seebachtal mit experimentellen Pflanzengemeinschaften untersucht. Dazu wurden 24 Mischungen mit Flachmoorpflanzen angelegt und deren Entwicklung über acht Jahre verfolgt. Das Versuchsdesign der Anlage erlaubte es, die Effekte der einzelnen Arten und deren Interaktionen auf die Vegetationsentwicklung zu quantifizieren.

## 2 Methoden

Für den Versuch wurden 12 Flachmoorarten mit unterschiedlichen Wachstumseigenschaften ausgewählt (*Tabelle 1*). Die Anteile der Mischungen folgten einem sogenannten Simplex-Design (*Cornell 2002*), welches sich dadurch auszeichnet, dass die Artanteile bei gleicher Artenzahl systematisch variiert werden (*Abbildung 1*). Die Mischungen wurden so angelegt, dass entweder eine Art dominant war (34% einer Art, 6% alle anderen) oder alle Arten gleiche Anteile hatten (8,3%). Aufgrund der Grösse des Versuches konnten nur fünf Arten in dominanten Anteilen angelegt werden (*Carex elata, Carex flava, Lycopus europaeus, Lythrum salicaria, Mentha aquatica*). Beide Mischungstypen (dominant, gleichverteilt) wurden mit total 132 und 360 Setzlingen und in zwei Replikationen gepflanzt. Insgesamt wurden ca. 6'000 Setzlinge in 24 verschiedenen Mischungen ausgebracht.

Wissenschaftlicher Name	Deutscher Name	Wuchsform
<i>Angelica sylvestris</i>	Wilde Brustwurz	Zentraltrieb, aufrecht
<i>Carex elata</i>	Steife Segge	Horst
<i>Carex flava</i>	Gelbe Segge	Horst
<i>Centaurea jacea subsp. angustifolia</i>	Schmalblättrige Flockenblume	Rosette
<i>Epilobium parviflorum</i>	Kleinblütiges Weidenröschen	Zentraltrieb, aufrecht
<i>Juncus effusus</i>	Flatter-Binse	Horst
<i>Lycopus europaeus</i>	Europäischer Wolfsfuss	Ausläufer
<i>Lythrum salicaria</i>	Blut-Weiderich	Zentraltrieb, aufrecht
<i>Mentha aquatica</i>	Wasser-Minze	Ausläufer
<i>Molinia caerulea</i>	Blaues Pfeifengras	Horst
<i>Myosotis nemorosa</i>	Hain-Vergissmeinnicht	Rosette
<i>Silene flos-cuculi</i>	Kuckucks-Lichtnelke	Rosette

Tabelle 1: Arten der experimentellen Pflanzengemeinschaften zur Untersuchung von artspezifischen Wachstumseigenschaften und Interaktionen zwischen den Arten auf die Vegetationsentwicklung.

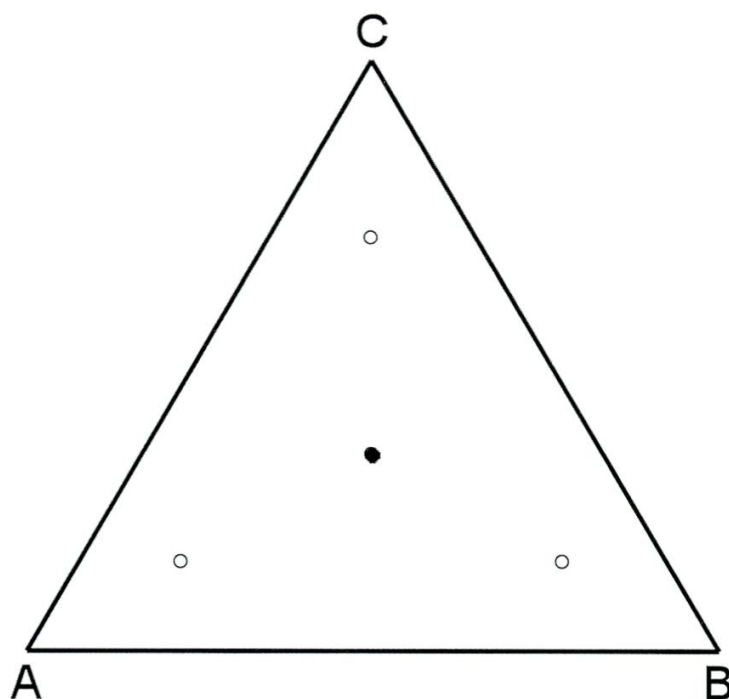


Abbildung 1: Illustration des Simplex-Designs für drei Arten A, B und C. Das Dreieck zeigt schematisch alle möglichen Mischungen mit drei Arten. Jede Ecke repräsentiert 100% einer einzelnen Art, Punkte innerhalb der Fläche sind Drei-Arten-Mischungen. Der Anteil einer Art in einer Mischung ist durch die Distanz zwischen einem Punkt und den drei Seiten gegeben, z.B. definiert die senkrechte Distanz eines Punktes zur A-B-Linie den Anteil von Art C. Das gezeigte Design illustriert eine gleich verteilte Mischung (33-33-33%, schwarzer Punkt) und drei Mischungen mit einer dominanten Art (A-B-C: 80-10-10%, 10-80-10%, 10-10-80%, offene Punkte). Die Prinzipien dieses Designs sind für das vorgestellte Experiment auf zwölf Arten erweitert worden.

Die Pflanzen wurden im Mai 2001 *In Kurzen Teilen* auf Flächen von 2,6 m x 2,6 m angesetzt (Abbildung 2 und 3), wobei zuvor 30 cm des Oberbodens abgeschürft wurden (Ramseier 2000). Die Biomasse der 12 Arten wurde zwischen 2001 und 2003 mit einer nichtdestruktiven Methode erfasst (Goodall 1952, Suter 2004); zwischen 2004 und 2008 wurden Deckschätzungen vorgenommen. Die Effekte der Artidentitäten und der Konkurrenz auf die Vegetationsentwicklung wurden mit Regressionsanalysen quantifiziert (Suter et al. 2007).



Abbildung 2: Versuchsfläche zur Untersuchung von artspezifischen Wachstumseigenschaften und Interaktionen zwischen den Arten auf die Vegetationsentwicklung. (Juli 2002; Foto: Matthias Suter)



Abbildung 3: Die gesamte Versuchsanlage *In Kurzen Teilen* im Juli 2006. (Foto: Matthias Suter)

### 3 Resultate und Diskussion

Bereits nach drei Jahren bildete sich eine deutliche Dominanzstruktur, lediglich vier Arten produzierten 80% der Biomasse (*C. elata*, *C. flava*, *J. effusus* und *L. europaeus*). Nach drei Wachstumsperioden glichen sich die verschiedenen Anfangsanteile einer Art tendenziell an. So nahmen z.B. die Anteile von *C. flava* und *L. europaeus* zu, wenn sie in geringen Verhältnissen gesetzt wurden, bei hohen Anfangsanteilen nahmen sie hingegen ab (Abbildung 4A und B). Vor allem im zweiten Versuchsjahr konnte eine Konvergenz in der Entwicklung aller Gemeinschaften gezeigt werden, d.h. die unterschiedlichen Gemeinschaften wurden sich ähnlicher (Suter 2004).

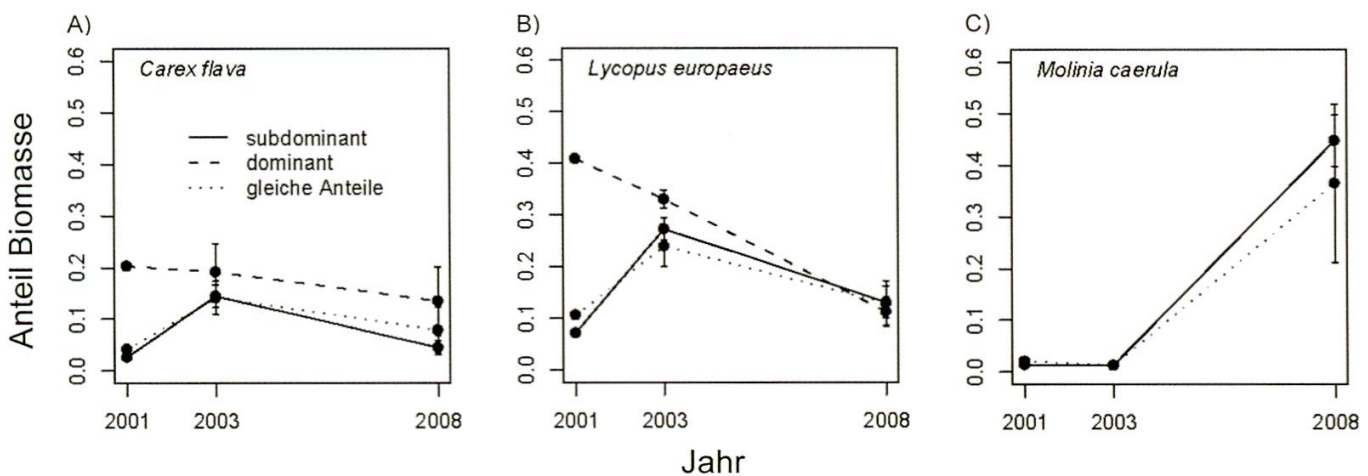


Abbildung 4: Verlauf der Biomassenanteile über acht Jahre für drei ausgewählte Arten der experimentellen Pflanzengemeinschaften. Der Verlauf wurde für die drei unterschiedlichen Konditionen zu Beginn des Experimentes aufgezeichnet (subdominant, dominant, gleiche Anteile). *Molinia caerulea* wurde nur in subdominanten und gleichen Anteilen gesetzt.

Die Gründe für das Konvergenzmuster konnten mit der Regressionsanalyse aufgezeigt werden: Zum einen machte sich in allen drei Jahren ein starker Effekt der artspezifischen Wachstumseigenschaften bemerkbar. Einzelne Arten wuchsen immer stark, unabhängig von ihren Anfangsverhältnissen, andere blieben in subdominanten Anteilen bestehen. Ein solches Verhalten wird funktionellen Merkmalen zugeschrieben, welche die Wachstumseigenschaften einer Art unter gegebenen Umweltbedingungen bestimmen (Reich et al. 1997, Craine et al. 2002). Ein weiterer Grund für das Konvergenzmuster war ein negativer Konkurrenzeffekt auf Arten, die in grosser Dominanz vorhanden waren (negative Rückkoppelung): Durch intensive Konkurrenz gegenüber Individuen der gleichen Art wurden diese in ihrer Dominanz abgeschwächt. Dies ist ein Hinweis darauf, dass die verschiedenen Arten ihre Ressourcen aus unterschiedlichen Nischen beziehen (Silvertown 2004). Wird eine Art sehr dominant, erschöpft sie ihre spezifischen Ressourcen stärker als dies bei den andern der Fall ist. Dadurch wird die innerartliche Konkurrenz erhöht, was ein Dominanzmuster abschwächen kann. Verschiedene Nischen können durch die Durchwurzelungstiefe oder unterschiedliche Wachstumsraten während der Wachstumsperiode gegeben

sein und werden als wichtiger Grund für die Koexistenz von Arten angesehen (MacArthur & Levins 1967). Weiter ist auch ein dichteabhängiger Einfluss durch Frassfeinde oder Krankheiten (Prädatoren- oder Pathogenendruck) denkbar.

Zwischen 2003 und 2008 fand eine weitere, starke Veränderung aller Pflanzengemeinschaften statt. *Molinia caerulea*, in den ersten Jahren nur in geringen Anteilen vorhanden, nahm stetig zu und wurde im Jahre 2008 in vielen Einzelflächen dominant (Abbildung 3C). *M. caerulea* ist eine Art mit geringen jährlichen Wachstumsraten (Vazquez de Aldana et al. 1996). Sie vermag die Nährstoffe im Verhältnis zu anderen Arten jedoch lange in den Blättern zu speichern und effizient zu nutzen (Vazquez de Aldana & Berendse 1997), v.a. unter den nährstoffarmen Bedingungen der Flachmoore. Diese Eigenschaft kann ihre langsame, aber stete Zunahme über längere Zeit erklären.

Für die Renaturierung von Flachmooren durch Ansaaten lässt sich aus diesen Resultaten schliessen, dass bezüglich der Artanteile in den Mischungen ein gewisser Spielraum besteht. Die Herausforderung besteht darin, durch geschicktes Bestimmen der Saatanteile sicherzustellen, dass sich in kurzer Zeit eine geschlossene Vegetationsdecke bildet. Wird dies nicht erreicht, kann durch das Einwandern von invasiven Arten wie *Solidago canadensis* (Kanadische Goldrute) oder *Epilobium ciliatum* (Drüsiges Weidenröschen) der Pflegeaufwand sehr gross werden.

Im Vergleich zu Versuchen mit zwei oder drei Arten stellt das vorgestellte Modellsystem mit zwölf Arten bereits einen grossen Schritt in Richtung der natürlichen Gemeinschaften dar. Um die Entwicklung von Flachmoorvegetation nahe an ihrer natürlichen Dynamik untersuchen zu können, wurde im Jahre 2006 ein weiteres Experiment angelegt. Dazu wurden in *Langen Teilen* und im *Bürgerriet* je 15 Versuchflächen mit je 21 Arten angesät, die Anteile der Arten wurden wiederum systematisch variiert. Die Grösse einer einzelnen Versuchfläche betrug 10 m x 10 m. Da bei dieser Flächengrösse und Artenzahl zufällige Veränderungen eine immer grössere Rolle spielen, muss mit längeren Zeiträumen gerechnet werden, bis Gesetzmässigkeiten der natürlichen Dynamik sichtbar werden. Die Versuchsdauer wurde deshalb auf zehn Jahre angesetzt. Die ersten Erhebungen zeigen, dass sich alle angesäten Arten etablieren konnten, wenn auch nicht in allen Versuchflächen. Die Unterschiede der Anfangsmischungen sind nach vier Jahren deutlich sichtbar. Ob der Einfluss der Artidentität zu einem ähnlichen Konvergenzmuster führt wie im kleinflächigen Versuch kann frühestens in weiteren vier Jahren beurteilt werden.

#### 4 Dank

Für die Mithilfe bei der Datenaufnahme und beim Unterhalt der Experimente möchten wir uns bei Regina Zäch und Alain Hauser herzlich bedanken.

## 5 Zusammenfassung

Der Einfluss von artspezifischen Wachstumseigenschaften und von Konkurrenzeffekten zwischen den Arten auf die Vegetationsentwicklung wurde im Seebachtal mit experimentellen Pflanzengemeinschaften untersucht. Dazu wurden 24 Versuchsflächen mit je zwölf Flachmoorarten angelegt, wobei die Anteile und absoluten Individuenzahlen der Arten systematisch variierten. Die Entwicklung der Gemeinschaften wurde über acht Jahre festgehalten. Bereits nach drei Jahren war eine klare Dominanzstruktur erkennbar und 80% der oberirdischen Biomasse wurde von nur vier Arten produziert. Die Dynamik der Gemeinschaften wurde während den ersten drei Jahren von den spezifischen Wachstumseigenschaften der Arten stark beeinflusst. Im zweiten Jahr wurde zudem ein negativer Rückkoppelungseffekt festgestellt: Die Anteilsveränderungen der dominanten Arten waren negativ korreliert zu ihrer Biomasse am Anfang der Jahresperiode. Erst nach sechs Versuchsjahren wurde *Molinia caerulea*, eine langsam wachsende Flachmoorart, dominant.

Für die Renaturierung von Flachmooren durch Ansaaten lässt sich daraus schliessen, dass bezüglich der Artanteile in den Mischungen ein gewisser Spielraum besteht. Wichtig ist, durch die Saatanteile der Arten sicherzustellen, dass sich in kurzer Zeit eine geschlossene Vegetationsdecke bildet.

## 6 Literatur

- Chase J. M., 2003: Community assembly: When should history matter? – *Oecologia*, 136, 489–498.
- Cornell J. A., 2002: Experiments with mixtures, 3rd edn. Wiley, New York, 649 pp.
- Craine J. M., Tilman D., Wedin D., Reich P., Tjoelker M. & Knops J., 2002: Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. – *Functional Ecology*, 16, 563–574.
- Goodall D. W., 1952: Some considerations in the use of point quadrats for the analysis of vegetation. – *Australian Journal of Scientific Research*, 5, 1–41.
- Leps J. & Rejmanek M., 1991: Convergence or divergence: what should we expect from vegetation succession? – *Oikos*, 62, 261–264.
- Lorentzen S., Roscher C., Schumacher J., Schulze E. D. & Schmid B., 2008: Species richness and identity affect the use of aboveground space in experimental grasslands. – *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 10, 73–87.
- MacArthur R. H. & Levins R., 1967: The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. – *American Naturalist*, 101, 377–385.
- Ramseier D., 2000: Why remove the topsoil for fen restoration? – Influence of water table, nutrients and competitors on the establishment of four selected plant species. – *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH*, 66, 25–35.
- Reich P. B., Walters M. B. & Ellsworth D. S., 1997: From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 13730–13734.



- *Silvertown J., 2004*: Plant coexistence and the niche. – Trends in Ecology & Evolution, 19, 605–611.
- *Suter M., 2004*: Influence of abiotic conditions and competition on relative abundance in designed plant communities. – PhD thesis. ETH Zürich, Zürich, No. 15559, 113 pp.
- *Suter M., Ramseier D., Güsewell S. & Connolly J., 2007*: Convergence patterns and multiple species interactions in a designed plant mixture of five species. – Oecologia, 151, 499–511.
- *Vazquez de Aldana B. R., Geerts R. H. E. & Berendse F., 1996*: Nitrogen losses from perennial grass species. – Oecologia, 106, 137–143.
- *Vazquez de Aldana, B. R. & Berendse F., 1997*: Nitrogen-use efficiency in six perennial grasses from contrasting habitats. – Functional Ecology, 11, 619–626.

Adresse der Autoren:

Dr. Matthias Suter  
ETH Zürich, Institut für Integrative Biologie  
Universitätstrasse 16  
8092 Zürich  
E-mail: [matthias.suter@env.ethz.ch](mailto:matthias.suter@env.ethz.ch)

Dr. Dieter Ramseier  
ETH Zürich, Institut für Integrative Biologie  
Universitätstrasse 16  
8092 Zürich  
E-mail: [ramseier@ethz.ch](mailto:ramseier@ethz.ch)

