Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Band 21, 1992

Streß - Störung - Konkurrenz: Bedeutung in kalkoligotrophen Kopfbinsenriedern des Alpenvorlandes.

Dieter Maas

Synopsis

The importance of competition, stress, and disturbance for the coexistence of *Molinia caerulea* and *Schoenus ferrugineus* were investigated using an experimental approach. Tillers of both species were grown as monocultures at two nutrient levels and aboveground growth reaction was recorded. After two growing seasons plants were harvested and analysed for concentrations of N, P, K, and Ca in the aboveground dry matter. An additive design with one target individual was used to investigate the competitive abilities of both species. Monocultures and interspecific mixtures as well were used with densities of neighbour individuals ranging from 1 to 8. The development of the target individual was recorded and nutrient concentrations were analyzed.

Under experimental conditions no effects of nutrient stress could be observed. Competition between both species did occurr with *Schoenus ferrugineus* as superior competitor. Both species reacted similarly to increasing tiller densities of the competitors so that an equilibrium between both species will be likely to result. Disturbance in the form of mowing favours the aboveground development of *Molinia caerulea* thus resulting in increased resistance to the suppression by *Schoenus ferrugineus* which in turn can profit from undisturbed succession.

competition, nutrient stress, disturbance

1. Einleitung und Fragestellung

Die drei im Titel erwähnten Faktoren werden von maßgeblichen Autoren zur Definition von Strategien höherer Pflanzen verwandt (GRIME 1978, TILMAN 1988). In ihrer Wirkung auf die Zusammensetzung der Vegetation sind sie aber je nach Standort und Ressourcenangebot unterschiedlich zu bewerten. Störung soll eine Pflanzengemeinschaft wieder zu früheren Sukzessionsstadien zurückwerfen und so die Artenvielfalt erhalten, indem sie konkurrenzstärkere Arten periodisch in ihrer Dominanzentwicklung beschränkt und dadurch konkurrenzschwächeren Arten das Überleben am selben Standort ermöglicht (GRUBB 1985). In voralpinen Kopfbinsenriedern tritt Störung in Form von Mahd auf, die jährlich oder in mehrjährigen Abständen vorgenommen wird. Bei einzelnen Arten ist eine eindeutige Reaktion auf diesen Schnitt zu erkennen (MAAS 1990, SCHOPPGUTH 1990). Die Reaktionen überdecken bezüglich vieler Merkmale die Wirkung natürlicher Standortsfaktoren wie Grundwasserstand und -schwankung sowie Nährstoffangebot.

Von Natur aus sind diese Standorte nährstofflimitiert, was die jährliche Trockenmasseproduktion begrenzt und definitionsgemäß bei dort wachsenden Arten zu nährstoffmangelbedingtem Streß führen sollte. An streßbetonten Standorten soll gleichzeitig die Konkurrenz zwischen den Individuen reduziert sein.

Bei Pflanzenarten nährstofflimitierter Standorte ist es aber aufgrund ihrer pysiologischen Eigenschaften fraglich, ob sie überhaupt unter Nährstoffstreß stehen (GANZERT & PFADENHAUER 1986, PFADENHAUER & LÜTKE TWENHÖVEN 1986). Das Auftreten von Konkurrenz zwischen einzelnen Arten ist dann nicht auszuschließen. Die Konkurenzfähigkeit einer Art kann unter diesen Bedingungen auch gerade darin bestehen, mit einem Minimum an Ressourcen auskommen zu können (TILMAN 1990).

Die Frage von Streß und Konkurrenz wird hier am Beispiel von *Molinia caerulea* (L.) Moench und *Schoenus ferrugineus* L. untersucht (Nomenklatur nach ROTHMALER 1982; im folgenden Text werden nur noch die Gattungsnamen verwendet). Im Rückblick auf die o. g. Arbeiten läßt sich die Bedeutung von Störung im Zusammenhang klären.

2. Methoden

Von beiden Arten wurden für die Untersuchung der Wirkung des limitierten Nährstoffangebots einzelne Module (= kleinste selbständig überlebensfähige Einheit klonal wachsender Pflanzen) von neun verschieden bewirtschafteten Untersuchungsflächen entnommen (Beschreibung der Flächen bei MAAS 1990). Sie wurden in Töpfe von 8 x 8 x 8,5 cm gepflanzt. Als Substat diente TKS 1, das im Nährstoffangebot ungefähr den für Kopfbinsenrieder natürlichen Bedingungen entspricht. Bewässert wurde mit Leitungswasser. Eine Hälfte der Module erhielt dreimal pro Vegetationsperiode zusätzliche Nährstoffgaben in Form von Nährlösung (PENNINGSFELD & KURZMANN 1966). Die so verabreichte Menge betrug bei Stickstoff als Leitelement 150 kg/ha/a. Der Versuch wurde über zwei Vegetationsperioden geführt. An allen Modulen wurden folgende Parameter bei maximalem Entwicklungsstand der oberirdischen Trockenmasse (TM) bestimmt: Höhe, Anzahl grüner Blätter, Länge des längsten grünen Blatts (nur *Molinia*), Relation fruchtende/nichtfruchtende Module, Anzahl an Seitensprossen, Anzahl an fertilen Seitensprossen, Anzahl an Samen pro Fruchtstand und Masse der TM des Moduls (m_{TM}). Bei Versuchsende Mitte August (maximale Nährstoffgehalte im oberirdischen Sproß) wurden die oberirdischen Sproßteile geerntet und auf ihren Gehalt an N, P, K und Ca analysiert. Die Stichprobenmenge betrug pro Herkunft und Behandlung n=20. Da die geerntete Biomasse sehr gering war, konnten pro Behandlung und Herkunft nur Mischproben analysiert werden. Eine statistische Auswertung der Ergebnisse ist deshalb nicht möglich. Die gemessenen Pflanzenparameter wurden über Varianzanalyse (Vergleich zwischen den Herkünften) und t-Tests (Vergleich der Nährstoffwirkung innerhalb einer Herkunft) ausgewertet.

Zur Untersuchung der Interaktion zwischen den beiden Arten wurden Module von einer der Probeflächen entnommen und für Konkurrenzversuche mit additivem Verfahren mit einem Zielindividuum pro Wiederholung in Töpfe von 12 x 12 x 12 cm gepflanzt. Die Dichte der Konkurrenzindividuen variierte von 0 bis 8. Es wurden Versuchsreihen mit inter- und intraspezifischer Konkurrenz mit und ohne Zugabe von Nährlösung (s. o.) untersucht. Die Anzahl der Wiederholungen für jede Dichte- und Nährstoffstufe betrug n=10. An den Zielindividuen wurden dieselben Merkmale und Analysenwerte bestimmt wie im obigen Versuch. Zusätzlich wurde die m_{TM} aller Konkurrenzindividuen sowie die nach Ernte eines einzelnen Moduls verbleibende m_{TM} des Zielindividuums bestimmt. Für die Nährstoffanalysen gilt das oben gesagte. Die Wirkung der Nährstoffversorgung auf die beobachteten Pflanzenparameter wurde innerhalb einer Dichtestufe und Konkurrenzvariante mit t-Test untersucht. Die Dichtewirkung auf diese Parameter wurde durch Regressionsrechnung mit der TM der Konkurrenzindividuen als unabhängiger Variable beurteilt. Zusätzlich wurde aus den Massen der Ziel- und Konkurrenzindividuen der Ertragsreduktionskoeffizient und die Ertragsreduktionsrate (yield suppression coefficient, yield suppression ratio; in Anlehnung an AARSSEN 1985) errechnet.

3. Ergebnisse

Die Ergebnisse der Nährstoffanalysen sind im folgenden dargestellt (Tab. 1 u. 2). Die Werte der gemessenen Pflanzenmerkmale sind hier nicht von Interesse. Sie haben nur Bedeutung, soweit bei selber Herkunft Unterschiede in den Merkmalen bei Pflanzen der beiden Nährstoffvarianten vorhanden waren. Dies war nur bei *Molinia caerulea* in Einzelfällen festzustellen (Tab. 3). Diese Unterschiede lassen nicht erkennen, daß sie durch das unterschiedliche Nährstoffangebot verursacht worden wären.

Tab. 1: Nährstoffkonzentrationen bei *Molinia caerulea* (in % TM).

	zusätzliche Nährstoffversorgung							
	ohne				mit			
Herkunft	Ges.-N	Ges.-P	Ges.-K	Ges.-Ca	Ges.-N	Ges.-P	Ges.-K	Ges.-Ca
1	0,4330	0,1191	0,4276	0,4012	0,2153	0,1210	0,5014	0,5900
2	0,4045	0,0967	0,4311	0,3671	0,3136	0,1222	0,4647	1,5509
3	0,3607	0,1261	0,4933	0,4286	0,2346	0,1117	0,4798	0,5026
4	0,6249	0,1161	0,4240	0,4781	0,5401	0,0943	0,3796	0,6461
5	0,5934	0,1135	0,3821	1,0949	0,5255	0,1081	0,2970	1,3931
6	0,3604	0,1013	0,4348	0,4013	0,3204	0,1221	0,3901	0,3870
7	0,2423	0,1043	0,2979	0,5662	0,2170	0,0998	0,2997	0,3708
8	0,5417	0,0951	0,4118	0,3327	0,3870	0,1119	0,4357	0,3151
9	0,2472	0,1040	0,5007	0,7296	0,2501	0,0954	0,4636	0,4021

Tab. 2: Nährstoffkonzentrationen bei *Schoenus ferrugineus* (in % TM).

	zusätzliche Nährstoffversorgung							
	ohne				mit			
Herkunft	Ges.-N	Ges.-P	Ges.-K	Ges.-Ca	Ges.-N	Ges.-P	Ges.-K	Ges.-Ca
1	0,7436	0,0961	0,3576	1,3488	0,6991	0,1070	0,3957	1,0627
2	0,9052	0,1222	0,2713	1,7031	0,9476	0,0997	0,3708	1,7956
3	0,8367	0,1250	0,5252	1,0257	0,8924	0,1182	0,5128	1,1128
4 *	0,8335	0,1029	0,4194	1,2130	-	-	-	-
5	0,7575	0,1064	0,4638	1,1324	0,6759	0,1047	0,4000	1,3897
6 *	0,6651	-	-	-	0,5227	-	-	-
8	0,6051	0,0945	0,3677	1,3287	0,6855	0,0978	0,2360	1,9772

* Wegen fehlender Probenmengen konnten hier keine bzw. nicht alla Analysen durchgeführt werden.

Bei *Schoenus ferrugineus* wurden in keinem Fall Unterschiede der Merkmale zwischen den beiden Nährstoffbehandlungen gefunden.

Tab. 3: Unterschiede zwischen den gemessenen Merkmalen bei *Molinia caerulea* ohne und mit Zugabe von Nährlösung.

Herkunft	Merkmal	t-Wert	Irrtumnswahrsch. %
1	Länge d. längst. grü. Bl.	-2,10	0,50
8	Anzahl grüner Blätter	2,16	0,41

Die Reaktion einzelner Merkmale an Zielindividuen der Konkurrenzversuche auf zunehmende m_{TM} der Konkurrenzindividuen werden durch Regressionsgleichungen beschrieben (Tab. 4 bis 6). Merkmale ohne signifikante Reaktion sind nicht aufgeführt. Die unterschiedlichen Nährstoffvarianten werden dabei nicht berücksichtigt, da keine Reaktion der Zielindividuen auf das Nährstoffangebot festzustellen war. Desgleichen war in der Versuchsreihe mit intraspezifischer Konkurrenz bei *Schoenus ferrugineus* keine Konkurrenzwirkung erkennbar.

Tab. 4: Regressionsgleichungen zur Beschreibung der Reaktion der Zielindividuen von *Molinia caerulea* bei derselben Art als Konkurrent (Y = Merkmal; X = m_{TM} der Konkurrenzindividuen).

Merkmal	Regressionsgleichung	Irrtumswahrscheinlichkeit
Sproßhöhe	Y = 47,375 + 4,6088 * X	0,001
Sproßgewicht	Y = 250,1 + 28,181 * X	0,001
Anzahl an Seitentrieben	Y = 1 / 0,1062 + 0,00571 * X	0,001

Tab. 5: Regressionsgleichung zur Beschreibung der Reaktion der Zielindividuen von *Molinia caerulea* bei *Schoenus ferrugineus* als Konkurrent (Y = Merkmal; X = m_{TM} der Konkurrenzindividuen).

Merkmal	Regressionsgleichung	Irrtumswahrscheinlichkeit
Sproßhöhe	Y = 27,29 * X ^ -0,2871	0,001
Anteil fruchtender Sprosse	Y = 0,78231 - 0,34578 *X	0,001
Samenzahl pro Fruchtstand	Y = 34,043 - 22,22 * X	0,001
Sproßgewicht	Y = 112,1 * X ^ -0,3429	0,001
Anzahl an Seitentrieben	Y = 5,075 + 1,502 / X	0,001

Tab. 6: Regressionsgleichungen zur Beschreibung der Reaktion der Zielindividuen von *Schoenus ferrugineus* bei *Molinia caerulea* als Konkurrent (Y = Merkmal; X = m_{TM} der Konkurrenzindividuen).

Merkmal	Regressionsgleichung	Irrtumswahrscheinlichkeit
Anzahl grüner Blätter	Y = 0,00563 + 0,238 * X	0,001
Anzahl an Seitensprossen	Y = 7,91 * X ^ -0,7022	0,001
Gesamtgewicht aller Sprosse	Y = 0,5012 - 0,14733 * X	0,001

Die Analysenwerte der Zielindividuen aus den Konkurrenzversuchen sind in Tab. 7 zusammengestellt.

Tab. 7: Nährstoffkonzentrationen der Zielindividuen der Konkurrenzversuche (in % TM).

	Molinia / Molinia				Molinia / Schoenus			
Dichte	Ges.-N	Ges.-P	Ges.-K	Ges.-Ca	Ges.-N	Ges.-P	Ges.-K	Ges.-Ca
0	0,5376	0,1059	0,4517	0,6692	-	-	-	-
1	0,4046	0,1079	0,5182	0,3709	0,6268	0,1082	0,4181	0,4843
2	0,5012	0,1158	0,4565	0,4718	0,5639	0,1159	0,3921	0,4673
4	0,4805	0,1178	0,4463	0,6368	0,5089	0,1147	0,3308	0,5003
6	0,8005	0,1199	0,4381	0,7162	0,5254	0,1066	0,4516	0,4389
8	0,5520	0,1169	0,4795	0,6679	0,4797	0,1114	0,3982	0,4218
	Schoenus / Schoenus				Schoenus / Molinia			
Dichte	Ges.-N	Ges.-P	Ges.-K	Ges.-Ca	Ges.-N	Ges.-P	Ges.-K	Ges.-Ca
0	0,8149	0,0893	0,4453	1,1621	-	-	-	-
1	0,9178	0,1101	0,6028	1,4209	0,9018	0,1107	0,2957	1,2615
2	0,8563	0,0703	0,3921	1,1334	0,9119	0,1091	0,4010	1,1324
4	0,6654	0,0954	0,3451	1,3887	0,9698	0,1116	0,4546	1,2689
6	0,7172	0,1027	0,4136	1,4324	0,8837	0,1140	0,3901	1,1898
8	0,6930	0,0959	0,3672	1,3220	0,9154	0,1296	0,2886	1,1828

Die Ertragsunterdrückungskoeffizienten bei verschiedener Dichte sind in Abb. 1 u. 2 zu sehen. Auf die Darstellung der Daten, die den o. g. Tabellen und Abbildungen zugrunde liegen, wird aus Platzgründen verzichtet.

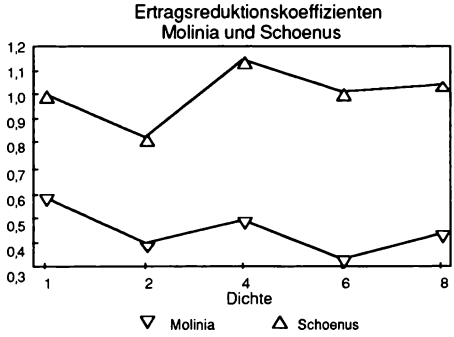

Abb. 1: Ertragsreduktionskoeffizienten bei *Molinia caerulea* und *Schoenus ferrugineus*.

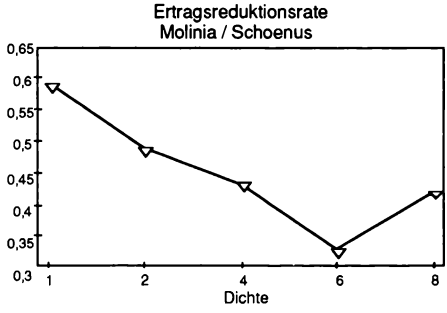

Abb. 2: Ertragsreduktionsrate (errechnet aus den Werten in Abb. 1)

4. Diskussion

Eine Einschätzung der in den analysierten Pflanzen gefundenen Konzentrationen an Nährstoffen kann im Vergleich zu vom natürlichen Standort entnommenen Pflanzen geschehen. Im Vergleich zu Analysenwerten von PEGTEL (1987) erreichte *Molinia* nur bei den P- und Ca-Konzentrationen ähnliche Werte. Die Konzentratio-

nen an K waren hier nur halb so hoch, bei N betrugen sie nur 1/4 bis 1/8. Ein direkter Vergleich ist aber problematisch, da o. g. Autor keine Angaben zu Erntezeitpunkt und phänologischer Entwicklungsstufe macht.

PFADENHAUER & LÜTKE TWENHÖVEN (1986) fanden bei *Molinia* ähnliche P- und K-Konzentrationen, die N-Konzentrationen lagen dort doppelt so hoch. Die Ca-Konzentrationen im hier analysierten Material lagen zwei- bis dreimal höher.

Bei *Schoenus* wurden knapp dieselben N-Konzentrationen gefunden wie bei GANZERT & PFADENHAUER (1986), während die P-Konzentration dreimal höher lag, als in den vom Freiland entnommenen Pflanzen. Die K-Konzentrationen der Pflanzen aus dem hier beschriebenen Versuch betrugen nur 1/3 bis 1/2, die Ca-Konzentrationen waren aber generell höher.

Die in den o. g. Arbeiten nachgewiesenen N-Konzentrationen sind zum Teil durch die Probenaufbereitung zu erklären. Dort wurden nur grüne Sproßteile analysiert, während in dieser Arbeit der gesamte Sproß incl. abgestorbener Teile als Ausgangsmaterial diente. Die hier generell höheren Ca-Konzentrationen können ein Effekt des sehr carbonatreichen Bewässerungswassers sein.

Bei *Molinia* wurde eine einheitliche Reaktion aller Herkünfte auf erhöhtes N-Angebot beobachtet. Bei zusätzlicher Versorgung lagen die Konzentrationen stets niedriger. Dies könnte auf ein überkompensatorisches Wachstum, ausgelöst vom besseren Nährstoffangebot, hindeuten, welches zu einem "Verdünnungseffekt" bei den Konzentrationen führt. Allerdings trifft dies für die übrigen Nährstoffe nicht zu. Eine verbesserte Sproßausbildung oder stärkere vegetative Ausbreitung war nicht erkennbar. Nur bei Herkunft 1 war bei zusätzlichem Nährstoffangebot die Länge des längsten Blatts größer. Die Anzahl grüner Blätter lag bei Herkunft 8 dagegen bei geringem Nährstoffangebot höher. Eine Wirkung des höheren Nährstoffangebots auf die oberirdische Sproßentwicklung ist also nicht festgestellbar. Dasselbe gilt für *Schoenus*.

Aus den Analysenwerten läßt sich nicht eindeutig erkennen, ob die zusätzlich angebotenen Nährstoffe überhaupt aufgenommen wurden (mit Ausnahme von Ca). Die teilweise beträchtlichen Konzentrationsunterschiede zwischen den Herkünften können einerseits analysenbedingt sein: Wegen der geringen Probenmengen und den ohnehin niedrigen Konzentrationen im Pflanzenmaterial lagen die Werte teilweise nur knapp über der methodisch bedingten Nachweisgrenze. Andererseits ist anzunehmen, daß die Gehalte in den Pflanzen der verschiedenen Herkünfte schon am Standort verschieden waren. Die Differenzen zwischen den Werten von PEGTEL (1987) und PFADENHAUER & LÜTKE TWENHÖVEN (1986) weisen darauf hin. Durch den sicher auftretenden Verpflanzungsschock können diese Unterschiede noch verstärkt worden sein, da weniger geschädigte Individuen sich rascher erholt haben dürften.

Pflanzen nährstoffarmer Standorte nehmen zusätzlich angebotene Nährstoffe auch wesentlich langsamer auf (EGLOFF 1986, FINCKH 1960). Eine längere Versuchsdauer hätte möglicherweise zu eindeutigeren Ergebnissen geführt. Auch wenn dann höhere Nährstoffkonzentrationen in den Pflanzen festzustellen wären, müßte dies nicht unbedingt zu höherer TM-Produktion führen (EGLOFF 1986, FINCKH 1960). Der Grund liegt in der mit höherem Angebot zunehmend schlechter werdenden Umsetzungsrate in Trockenmasse und in abnehmender Effektivität der internen Nährstoffrückverlagerung (SHAVER & MELLILO 1984) mit zunehmenden Auswaschungsverlusten aus dem Sproß (STÖCKLIN & GISI 1989). Das Auftreten von Streß für die beiden untersuchten Arten ist in diesem Fall unwahrscheinlich, da sie beide an die oligotrophe Situation ihres natürlichen Standortes angepaßt sind (VAN ANDEL & VAN DEN BERGH 1987).

Mit Konkurrenzeffekten zwischen beiden Arten kann dann allerdings gerechnet werden, sofern sie wegen der artbedingt begrenzten TM-Produktion und ihrer klonalen Wuchsform ohne Ausläufer überhaupt miteinander in Interaktion treten.

Eine Selbstförderung bei zunehmender Dichte von Individuen derselben Art soll für Arten fortgeschrittener Sukzessionsstadien typisch sein (PARRISH & BAZZAZ 1982b). Auch bei *Molinia* nehmen Höhe, Gewicht und die Anzahl an Erneuerungssprossen bei zunehmender intraspezifischer Sproßdichte zu. Für anderen Arten kann hierdurch das Eindringen in Molinia-Klone erschwert oder ganz verhindert werden.

Durch zunehmende Dichte und damit anwachsende m_{TM} von *Schoenus*-Klonen wird die Sproßentwicklung von *Molinia* dagegen rapide eingeschränkt (abnehmende Sproßhöhe, weniger fertile Sprosse, reduzierte Samenproduktion, geringeres Sproßgewicht, eingeschränkte vegetative Ausbreitung). Bedingt durch das deutlich

horstförmige Wachstum beider Arten ist dieser Effekt hauptsächlich in der Kontaktzone zwischen Klonen beider Arten zu erwarten, so daß die vegetative Ausbreitung von *Molinia* aufhört, wenn ein Klon auf einen benachbarten *Schoenus*-Horst trifft.

Innerhalb dieser Kontaktzone wird aber auch die vegetative Ausbreitung von *Schoenus* reduziert (weniger Erneuerungssprosse, geringeres Gewicht des gesamten Klons). Daß die im Vergleich zu *Molinia* winzigen Laubblätter mit zunehmendem TM-Gewicht der umgebenden *Molinia*-Klone eine längere Lebensdauer besitzen, ist demgegenüber ohne Bedeutung.

Eine Förderung der oberirdischen Sproßentwicklung bei zunehmender Dichte der benachbarten Klone derselben Art wie bei *Molinia* wurde bei *Schoenus* nicht beobachtet. Es wurde aber auch kein negativer Effekt sichtbar.

Dies ist am ehesten aus dem Vergleich der Sproßarchitektur beider Arten zu erklären. Der oberirdische Sproß von *Schoenus* besteht größtenteils aus der generativen Sproßachse mit eindeutig vertikaler Orientierung. Die höchstens 1 cm langen, kurzlebigen lanzettförmigen Blätter sind ebenfalls vertikal orientiert, fallen aber wegen ihrer verschwindenden Masse ohnehin nicht ins Gewicht. Gegenseitige Überlappung oder Berührung findet nur in Ausnahmefällen statt. *Molinia* besitzt zwar ebenfalls eine vertikal orientierte generative Sproßachse, aber die Blätter von maximal 50 cm Länge und bis zu 1,2 cm Breite (in dieser Untersuchung war das längste Blatt allerdings nur 17,3 cm lang) hängen bei maximaler oberirdischer Entwicklung oft über. Gegenseitige Berührung und Überlappung sind oft zu finden. Sie kann in der äußeren Randzone einzelner Klone auch für andere Arten wirksam werden. Die einschränkende Wirkung von *Molinia* auf *Schoenus* kann durch solcherart erzeugte Lichtkonkurrenz erklärt werden.

Die beschriebenen Eigenschaften erklären die Unterschiede in den Ertragsreduktionskoeffizienten beider Arten (Abb. 1). Der Ertrag von *Schoenus* wird durch die Anwesenheit von *Molinia* fast nicht verändert, während im Vergleich zur Monokultur die Mischkulturen von *Molinia* deutlich in ihrer TM-Produktion reduziert werden. Die Ertragsreduktion schwankt bei beiden Arten in den verschiedenen Dichtestufen. Diese Schwankungen dürften eher versuchsbedingt sein als einem realen Trend folgen. Die Ertragsreduktionsrate (Abb. 2) zeigt einen mit zunehmender interspezifischer Konkurrenz anwachsenden Unterschied zwischen beiden Arten. *Schoenus* setzt der Ertragsreduktion durch *Molinia* wesentlich größeren Widerstand entgegen, als umgekehrt.

Die Überdauerung von *Molinia* wird ermöglicht durch die gegenseitige Förderung der Module innerhalb eines Klons und die Ertragsreduktion, welche *Molinia* auf *Schoenus* im Kontaktbereich beider Arten ausübt. Dies unterstützt langfristig die Segregation beider Arten in dichte und deutlich gegen die Umgebung abgegrenzte Horste.

Die Überlegenheit von *Schoenus* unter Bedingungen geringer Nährstoffverfügbarkeit wird durch die im Vergleich zu *Molinia* stets etwas höheren N- und Ca-Konzentrationen unterstrichen (Tabb. 1 u. 2). Sie können entweder durch höhere Aufnahmeraten oder durch effektivere Bevorratung der aufgenommenen Nährstoffe begründet sein. Die höheren Nährstoffkonzentrationen sind auch in den Konkurrenzversuchen nachweisbar, allerdings nicht mehr ganz so deutlich ausgeprägt (Tab. 7). Mit zunehmendem Rückgang der verfügbaren Nährstoffe wäre also zu erwarten, daß die Konkurrenzfähigkeit von *Schoenus* zunimmt (TILMAN 1990). Das im Versuch vorhandene Nährstoffangebot dürfte aber noch zu hoch gewesen sein, um diesen Effekt eindeutig aufzuzeigen. Typisch für Pflanzen dieses Reaktionstyps ist das Ausbleiben einer Wirkung gesteigerter Nährstoffverfügbarkeit.

Etwas anders sollte sich *Molinia* verhalten, das auf Erhöhung des Nährstoffangebots durchaus mit Ertragssteigerung zu reagieren vermag (AERTS & DE CALUWE 1989). Daß dies im beschriebenen Versuch nicht der Fall war, kann an der zu kurzen Versuchsdauer liegen.

Die Koexistenz beider Arten auf derselben Fläche wird durch regelmäßige Störung begünstigt. Ursache ist die unterschiedliche Reaktion beider Arten auf Mahd. Beide Arten reagieren mit einer Zunahme der Sproßzahl. *Molinia* erhöht nach Schnitt die generative Reproduktion, während *Schoenus* bei Aussetzen des Schnitts mehr fertile Sprosse ausbildet (BOSSHARD 1988, DIEMER & PFADENHAUER 1986, SCHOPP-GUTH 1990). Da fertile Sprosse in der Regel höher werden, wird bei Ausbleiben des Schnitts *Schoenus* begünstigt, im umgekehrten Fall *Molinia*. Die bei gegebenem Ressourcenangebot mögliche Wuchshöhe einer Art in Relation zu anderen soll Aufschluß über die "Konkurrenzhierarchie" (KEDDY & SHIPLEY 1989) innerhalb einer Pflanzen-

gemeinschaft geben. Schnitt greift im hier beschriebenen Fall in diese Hierarchie ein und verändert sie kurzfristig zugunsten der einen oder anderen Art. Zusätzlich wird *Molinia* möglicherweise durch die Beschattung durch Streu bei Ausbleiben der Mahd in der Anlage weiterer Seitensprosse behindert. In diesem Zusammenhang wäre die Zersetzbarkeit der Streu beider Arten von Interesse. Die Streu von *Schoenus* weist höhere N-Konzentrationen auf, sollte also leichter mineralisierbar sein, doch kann dies u. U. durch die höheren Ca-Konzentrationen behindert werden. Weitere Versuche zu diesem Thema wären wünschenswert. Auch die Reaktion auf unterschiedliche Beleuchtungsstärken und Lichtqualitäten kann eine Rolle spielen und Ursache der Wuchsveränderungen von *Molinia* bei zunehmender Dichte an Modulen derselben Art klären.

In der Gesamtgewichtung der eingangs erwähnten drei Faktoren spielt gemäß den Ergebnissen Nährstoffstreß keine Rolle. Störung und Konkurrenz wirken in einem Wechselspiel, welches die Koexistenz beider Arten langfristig erst möglich macht. Veränderungen in diesem Gleichgewicht, nicht nur durch Ausbleiben der Störung, können aber zu anderen Ergebnissen führen. So ist nach grundlegender Entwässerung der Standorte meist eine Verschiebung der Populationsgröße zugunsten von *Molinia* zu beobachten. Außer der dadurch hervorgerufenen stärkeren Mineralisation des Substrats (GROOTJANS & al. 1985) kann auch die Wasserversorgung der Arten als limitierende Ressource Bedeutung gewinnen. Untersuchungen zu Nährstoffstreß können also nur einen Ressourcenbereich abdecken, der gleichberechtigt neben den anderen für Pflanzen essentiellen Ressourcen Licht und Wasser steht. Es ist am Einzelfall zu prüfen, welche Ressource oder welche Ressourcen die tatsächlich limitierenden sind.

Danksagung

Diese Untersuchung wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft mit einer Sachbeihilfe unterstützt.

Literatur

AARSSEN, L. W., 1985: Interpretation of the evolutionary consequences of competition in plants: an experimental approach. - Oikos 45: 99-109.

AERTS, R. & H. DE CALUWE, 1989: Aboveground productivity and nutrient turnover of *Molinia caerulea* along an experimental gradient of nutrient availability. - Oikos 54: 320-324.

DIEMER, M. & J. PFADENHAUER, 1987: Effects of differential defoliation on shoot growth, density, and phytomass of three graminoids in a calcareous fen. - Oikos 50: 183-190.

EGLOFF, T., 1986: Auswirkung und Beseitigung von Düngungseinflüssen auf Streuwiesen. Eutrophierungssimulation und Regenerationsexperimente im nördlichen Schweizer Mittelland. - Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stftg. Rübel, Bd. 89. Zürich: 183 S.

FINCKH, B., 1960: Umbruchlose Verbesserung ertragsarmer Streuwiesen. - Bayr. Landw. Jb. 34: 91-119.

GANZERT, C. & J. PFADENHAUER, 1986: Seasonal dynamics of shoot nutrients in *Schoenus ferrugineus* (Cyperaceae). - Holarct. Ecol. 9: 137-142.

GRIME, J. P., 1982: Plant Strategies and Vegetation Processes. - 2., verb. Aufl.- Wiley & Sns., New York: 222 S.

GROOTJANS, A. P., SCHIPPER, P. C., & H. J. VAN DER WINDT, 1985: Influence of drainage on N-mineralization and vegetation response in wet meadows. - II. Cirsio-Molinietum Stands. - Oecol. Plant. 7: 3-14.

KEDDY, P. A. & B. SHIPLEY, 1989: Competitive hierarchies in herbaceous plant communities. - Oikos 54: 234-241.

MAAS, D., 1990: Biomasseentwicklung von Streuwiesenpflanzen verschiedener Herkunft in Abhängigkeit von der Bewirtschaftungsintensität. - Verh. Ges. Ökol. Bd. 19/2: 346-355.

PARRISH, J. A. D. & F. A. BAZZAZ, 1982: Competitive interactions in plant communities of different successional ages. - Ecology 63: 314-320.

PEGTEL, D. M., 1987: Soil fertility and the composition of semi-natural grassland. - In: VAN ANDEL, J., BAKKER, J. P. & R. W. SNAYDON, (Hrsg.): Geobotany 10: Disturbance in Grasslands. - Dr. W. Junk Publishers, Den Haag: 316 S.

PENNINGSFELD, F. & P. KURZMANN, 1966: Hydrokultur und Torfkultur. - Verl. Ulmer, Stuttgart.

PFADENHAUER, J. & F. LÜTKE TWENHÖVEN, 1986: Nährstoffökologie von *Molinia caerulea* und *Carex acutiformis* auf baumfreien Niedermooren des Alpenvorlandes. - Flora 178: 157-166.

ROTHMALER, W., 1982: Exkursionsflora, kritischer Band (Hrsg.: SCHUBERT, R. & W. VENT). - Verl. Volk u. Wissen, Berlin: 811 S.

SCHOPP-GUTH, A., 1990: Wirkung unterschiedlicher Nutzungsintensität auf Populationen von Streuwiesenpflanzen. - Verh. Ges. Ökol. 19/2: 356-363.
SHAVER, G. R. & J. M. MELILLO, 1984: Nutrient budgets of marsh plants: efficiency concepts and relation to availability. - Ecology 65: 1491-1510.
STÖCKLIN, J. & U. GISI, 1989: Veränderungen der Versorgung der Vegetation mit Stickstoff, Phosphor und Kalium nach Brachlegung von Magerrasen. - Oecol. Plant. 10: 397-410.
TILMAN, D., 1990: Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition. In: GRACE, J. B. & D. TILMAN (Hrsg.): Perspectives on Plant Competition. - Academic Press, New York: 484 S.
VAN ANDEL, J. & J. P. VAN DEN BERGH, 1987: Disturbance in grasslands. In: VAN ANDEL, J., BAKKER, J. P. & R. W. SNAYDON (Hrsg.): Geobotany 10: Disturbance in Grasslands. - Dr. W. Junk Publishers, Den Haag: 316 S.

Adresse

Dr. Dieter Maas
Lehrgebiet Geobotanik
Inst. für Landespflege und Botanik
TU München-Weihenstephan

D-8050 Freising

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: 21_1992

Autor(en)/Author(s): Maas Dieter

Artikel/Article: Streß - Störung - Konkurrenz: Bedeutung in kalkoligotrophen Kopfbinsenriedern des Alpenvorlandes. 413-420