

Über das Konkurrenzverhalten von *Solidago canadensis* und *Urtica dioica*

Wolfgang Schmidt

Solidago canadensis and *Urtica dioica* often form monocultures of tall herb communities on ruderal sites rich in nutrients and water. Since 1978 in a lysimeter experiment the physiological and ecological behaviour of the two species was investigated under different water, nitrogen and soil conditions. Already after one year competition effects could be noticed by repeated estimations of the herb coverage. Until 1980 these effects became more clear: Whereas in monocultures each species showed better growth according to better nutrient and soil conditions, in mixture *Urtica* displaced *Solidago* completely on the loam rich in nitrogen. On the other hand *Solidago* was most successful on the sand poor in nitrogen, but didn't remove *Urtica* totally. All the time the effect of different water supply on competition was insignificant. A comparison between a plantation in closed herds and diagonal mixtures of the two species showed that timing and way of the first establishment were rather important for the origin of *Solidago* or *Urtica* communities, besides differences in the physiological and ecological behaviour.

Competition, nitrogen, *Solidago canadensis*, *Urtica dioica*, water level.

1. Problemstellung

Die Kanadische Goldrute (*Solidago canadensis* L.) und die Große Brennnessel (*Urtica dioica* L.) sind als ausdauernde Hochstauden in Brachlandgesellschaften Mitteleuropas weit verbreitet. Sie bilden hier häufig Reinbestände, in die andere Arten nur schwer einzudringen vermögen. Besonders auffällig ist, daß man jedoch keinen Pflanzenbestand findet, in dem *Solidago* und *Urtica* miteinander vermischt vorkommen. Ob hierfür Unterschiede im physiologischen und ökologischen Verhalten (ELLENBERG 1952) mitverantwortlich sind, soll in der hier vorgelegten Untersuchung geklärt werden.

Dazu ist es zunächst notwendig, etwas näher auf Biologie und Ökologie der beiden Arten einzugehen. *Solidago canadensis* (Asteraceae) stammt aus Nordamerika, wo sie im südlichen Kanada und im nordöstlichen Teil der U.S.A. weit verbreitet ist. 1648 wurde sie als Zierpflanze nach Europa eingeführt und hat sich seit dem vorigen Jahrhundert - besonders aber in den letzten 40 Jahren - ausgebreitet. Dies geschah entweder die Flüsse entlang oder von menschlichen Siedlungen aus. Weit verbreitet ist sie heute auf Schuttplätzen, an Straßenrändern und Bahndämmen, in lichten Auenwäldern und längs der Flußufer sowie in Ackerbrachen. Die 60-200 cm (in Ausnahmefällen bis 250 cm) hohen Pflanzen blühen von Ende August bis Oktober und bieten in dieser Zeit ein beliebtes Bienenfutter. Die Verbreitung erfolgt anemochor durch zahlreiche Achänen, die durch einen Pappus gut flugfähig sind. Neben der generativen Vermehrung spielt die vegetative eine wichtige Rolle: *Solidago* bildet nach der Keimung rasch ein horizontal wachsendes, verzweigtes Rhizom als Grundlage für die dichten Horste und Herden. Nach NEWELL, TRAMER (1978) findet man auf offenen Böden - soweit Samen angefliegen ist - immer reichlich *Solidago*-Keimlinge, nicht dagegen innerhalb der dichten *Solidago*-Bestände. *Solidago canadensis* bevorzugt sommerwarme, grundfrische bis feuchte, nährstoff- und basenreiche (kalkarme oder -reiche) Böden (WAGENITZ 1964, ELLENBERG 1978, 1979, OBERDORFER 1979). Nach ELLENBERG (1979) gilt *Solidago* als Zeiger für mäßig stickstoffreiche bis stickstoffreiche Standorte (N-Zahl 6), im Wasserhaushalt stuft er sie als indifferent ein. Nach den bisherigen Untersuchungen zur Stickstoff-Nettomineralisation zählen die *Solidago canadensis*-Brachen dagegen mit 30-100 kg N_{min}/ha und 30 Wochen eher zu den schlecht versorgten Ruderalgesellschaften (KRONISCH 1975, ELLENBERG 1977, SCHMIDT 1978, SCHÄFER, WERNER 1979, WERNER 1980).

Urtica dioica (Urticaceae) ist mit Ausnahme der Tropen weltweit verbreitet und findet sich in Mitteleuropa in einer Vielzahl von Pflanzengesellschaften: an Straßenrändern und Flußufern, längs von Häusern, Zäunen und Hecken, auf Kahlschlägen und Grünlandbrachen, an feuchten Waldstellen, in Gärten und auf den Weideplätzen des Viehes. Die 30-150 cm hohen Pflanzen sind zweihäusige Windblütler, bei denen sich die männlichen Blüten etwas später als die weiblichen entwickeln (Blütezeit von Juni bis Oktober). Die Verbreitung der leichten Nüsschen erfolgt durch den Wind, allerdings niemals über so weite Entfernungen wie bei *Solidago*. Auch *Urtica* besitzt ein ästiges Rhizom, welches die vegetative

Ausbreitung zu Herden begünstigt. Während *Solidago* als Neophyt in Mitteleuropa offensichtlich kaum von phytophagen Insekten heimgesucht wird (ZWÖLFER mdl.), ist *Urtica* besonders im Frühsommer eine beliebte Futterpflanze für eine Reihe einheimischer Insektenarten (RICHARDS 1948). Wohl auf Grund der Brennhaare werden die frischen Sprosse und Blätter dagegen vom Vieh und Wild gemieden. *Urtica* kommt auf nahezu allen Bodentypen vor, lediglich auf extrem nassen und sauren Böden fehlt sie (GREIG-SMITH 1948). Bereits OLSEN (1921) fand, daß *Urtica* besonders auf Böden mit hohen Nitratgehalten vorherrscht. Nach seinen Kulturversuchen wirkt reine Ammoniumernährung auf *Urtica* toxisch. Unter den von VOGEL (1978) untersuchten 12 Grünlandarten ist *Urtica* bei hohen Düngergaben am besten in der Lage, aufgenommenes Nitrat in organischen Stickstoff umzuwandeln. In der Regel liegt die Stickstoff-Nettomineralisation mit rund 200 kg N_{min}/ha und 30 Wochen in *Urtica*-Beständen deutlich höher als in vergleichbaren *Solidago*-Beständen (DIERSCHKE 1974, KRONISCH 1975). Dementsprechend stuft ELLENBERG (1979) *Urtica* auch als ausgesprochenen Stickstoffzeiger (N-Zahl 8) ein, im Wasserhaushalt als einen Frische- bis Feuchtezeiger (F-Zahl 6), d.h. als eine Art, die gut durchfeuchtete Böden bevorzugt besiedelt.

Neben der Stickstoff-Versorgung spielt außerdem offensichtlich die Phosphor-Nachlieferung eine wichtige Rolle in der Verbreitung und Konkurrenzkraft von *Urtica*. OLSEN (1921) und PIGOTT, TAYLOR (1964) führen Beispiele an, nach denen der Phosphorgehalt des Bodens, nicht aber die Stickstoffversorgung das Wachstum von *Urtica* entscheidend beeinflussen.

Urtica ist ein Lichtkeimer. Zur Keimung benötigen die Samen nach BATES (1933) eine gute und gleichmäßige Durchfeuchtung (Quellung). Eine ausreichende Wasserversorgung ist auch während der ersten Wochen nach der Keimung notwendig. Daher findet man Keimlinge nur dort, wo es im Frühjahr sehr feucht und hell ist. Für das vegetative Wachstum der jungen Rhizome sind die physikalischen Eigenschaften des Substrats entscheidend: In einem kompakten Tonboden dringen die Rhizome nur langsam vor; in Sand- und Steinböden können sie sich dagegen rasch ausdehnen.

Die Gegenüberstellung zeigt, wo Gemeinsamkeiten und Unterschiede in der Biologie und Ökologie der beiden Arten liegen: In ihrer Reaktion auf Unterschiede im Nährstoff- (insbesondere Stickstoff-) und Wasserhaushalt verbunden mit einem unterschiedlichen Substrat sind wesentliche Aussagen über das physiologische und ökologische Verhalten zu erwarten. Im vorliegenden Versuch wurden diese Faktoren jeweils in zwei Stufen variiert. Damit ist natürlich keine Aussage über die gesamte ökologische Amplitude möglich, durch eine entsprechende Auswahl war aber eine weitergehende Interpretations- und Übertragungsmöglichkeit auf die Verhältnisse in der Natur zu erwarten.

2. Versuchsaufbau

Die Versuchsanlage befindet sich im Neuen Botanischen Garten der Universität Göttingen. Sie besteht aus 17 betonierten Lysimeterbecken (5 m lang, 1,2 m breit), die in einer Reihe von Westen nach Osten angeordnet sind (Abb. 1). Die unteren 20 cm eines jeden Beckens sind mit einer Schicht Grobkies gefüllt, der eine ungestörte Wasserführung ermöglicht. Eine Lage Glaswolle schließt sich nach oben an. Darüber findet sich in den 2 m tiefen Becken eine 80 cm dicke Schicht roter Sand (Herkunft: Reinhäuser Bausandstein). Die oberste Bodenschicht (100 cm) wurde bei Versuchsbeginn (Winter 1977/78) entweder mit gewaschenem Sand (Herkunft: Northeimer Kiesgruben) oder Auenlehm (Herkunft: Hochwasserbett der Leine bei Göttingen) gefüllt, über deren physikalische und chemische Zusammensetzung Tab. 1 Auskunft gibt. Der Auenlehm gestattet auf Grund seines hohen Schluffgehaltes eine gute Wasserversorgung. Er ist deutlich kalk-, humus- und nährstoffreicher als der

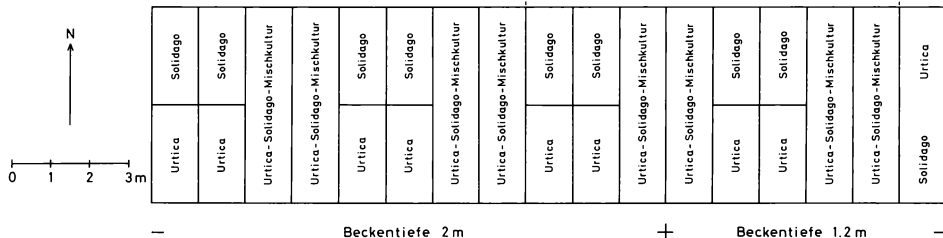
[illegible]

Abb. 1: Übersicht über die Versuchsanlage

Tab. 1: Physikalische und chemische Eigenschaften des Lehm- und Sandbodens bei Versuchsbeginn 1978.

	Auenlehm	Sand
Korngrößenzusammensetzung		
Sand (%)	12.7	92.7
Schluff (%)	68.1	2.0
Ton (%)	19.2	5.4
pH-Wert (H_2O)	7.74	7.38
Kalkgehalt (% $CaCO_3$)	5.83	0.17
Humusgehalt (% C_{org})	1.29	0.06
Stickstoffgehalt (% N_t)	0.127	0.009
Gesamtphosphorgehalt (ppm P_t)	638	414
laktatlöslicher Phosphor (ppm P_l)	10.1	29.9
Gesamtkaliumgehalt (% K_t)	0.50	0.43
laktatlösliches Kalium (ppm K_l)	115	167

Sand. Lediglich die laktatlöslichen Phosphor- und Kaliumverbindungen sind im Sand höher als im Auenlehm.

In den Versuchsjahren 1978 bis 1980 wurden sowohl die Grundwasserstände als auch die Stickstoffdüngung zweifach variiert. Als Stickstoffvarianten wurden gewählt:

	1978	1979	1980	1978-1980
N-arm	25 kg N/ha	25 kg N/ha	25 kg N/ha	75 kg N/ha
N-reich	200 kg N/ha	100 kg N/ha	100 kg N/ha	400 kg N/ha

Gegeben wurde der N-Dünger jeweils zu Beginn der Vegetationsperiode (9.5.1978, 16.6.1978, 11.4.1979, 16.4.1980) in Form eines handelsüblichen Volldünger-Granulats (RUSTICA: 12% N, 12% K_2O , 2% MgO , 0.05% B, 0.1% Mn, 0.02% Zn), mit dem eine einseitige Mangelernährung ausgeschlossen werden konnte. Neben den bodenbürtigen Nährstoffen und der Mineraldüngerernährung erhielten die Becken eine gewisse Nährstoffzufuhr durch die Niederschläge. Eine Analyse der Niederschläge, gesammelt von einer Wetterstation unmittelbar neben der Versuchsanlage, ergab für den Untersuchungszeitraum 1.4.1978 - 31.10.1980 eine Stickstoffzufuhr von insgesamt 50 kg N/ha, die für alle Becken gleich hoch anzusetzen ist. In Tab. 2 ist die Aufteilung der N-Zufuhr auf die einzelnen Untersuchungsjahre dargestellt.

Stickstoffverluste traten dadurch ein, daß infolge der isolierten Lage der Bodenkörper bei starken und langandauernden Niederschlägen in der feuchten Stufe (s.u.) die Grundwasserstände rasch höher als 30 cm unter Flur anstiegen und zur Neueinstellung des gewünschten Grundwasserstandes Wasser aus seitlichen Stützen der Becken entnommen werden mußte. Die Wasserverluste und die damit verbundenen Stickstoffverluste wurden jedoch quantitativ erfaßt und sind in Tab. 2 mitaufgeführt. Weitere, allerdings meist nur geringfügige Stickstoffverluste traten dadurch auf, daß am Ende des schnee- und eisreichen Winters 1978/79 die umgeknickte und niederliegende Halmstreu, die in die benachbarten Becken hineinragte, entfernt werden mußte, um in den nachfolgenden Jahren eine sinnvolle Versuchsdurchführung zu gewährleisten. Schwer abschätzbar sind die Nährstoffverluste, die dadurch entstehen, daß der Wind trockene Blätter, reife Samen usw. wegtransportiert. Nach ANDEL et al. (1979) und WERNER (1980) können allein für den Samenausstrag von windverbreiteten Arten wie *Solidago* und *Urtica* Stickstoffverluste bis zu 16 kg N/ha und Jahr eintreten. Auch im Boden stattfindende Umsetzungsprozesse wie etwa die Denitrifikation oder die N_2 -Fixierung sind in der Stickstoffbilanz (Tab. 2) nicht berücksichtigt.

Die unterschiedliche Einstellung des Wasserhaushalts sollte ursprünglich über die Saugspannung im Boden erfolgen, indem in der feuchten Stufe (Becken 1-8, 17) die Saugspannung in 20 cm Bodentiefe niemals über 50 cm WS (pF 1.7) liegen sollte. In der trockenen Stufe (Becken 9-16) sollte der Boden allein dem Wechselspiel zwischen Niederschlagszufuhr und Evapotranspirationsverlust ausgesetzt sein. Eine exakte Kontrolle der Saugspannung durch je zwei Tensiometer pro Becken und das Einstellen des gewünschten Wertes in den feuchten Becken war jedoch 1978 mit einer Reihe von technischen Schwierigkeiten verbunden, so daß ab 1979 allein die Höhe des Grundwasserstandes als Unterscheidungsmerkmal für den Wasserhaushalt gewählt wurde: In der feuchten Stufe wurde (mit entionisiertem Wasser) bewässert, wenn der Grundwasserstand unter 60 cm sank; Grundwasser wurde abgelassen, wenn in der feuchten Stufe ein Grundwasserstand von 30 cm, in der trockenen Stufe von 60 cm überschritten wurde. Da diese Grenzgrundwasserstände unterschiedlichen Bodenwasserzuständen in Sand und Lehm entsprechen (SCHEFFER, SCHACHTSCHABEL 1979), sind sie in Abb. 2 getrennt aufgeführt. Im einzelnen zeigte sich, daß 1978 in der feuchten Stufe (pF 1.7) selbst bei ständigem

Tab. 2: Stickstoffbilanz der Lysimeterbecken vom 1.4.1978 - 31.10.1980.
Stickstoffverluste bzw. negative Bilanzwerte sind kursiv gesetzt. Analysemethoden
s. WERNER (1980). Alle Werte in kg N/ha.

Becken Nr. Grundwasserstand F = 30-60 cm, T = > 60 cm Bodenart L = Lehm, S = Sand Kultur R = Reinkultur, M = Mischkultur	1 F L R	2 F S R	3 F L M	4 F S M	5 F L R	6 F S R	7 F L M	8 F S M
N-Düngung 9.5. u. 16.6.1978	25	25	25	25	200	200	200	200
N-Zufuhr Niederschläge 1.4.78-31.3.79	27.0	27.0	27.0	27.0	27.0	27.0	27.0	27.0
N-Verluste Grundwasser 1.4.78-31.3.79	5.6	12.7	38.4	16.5	95.8	44.1	106.7	57.8
N-Verluste Stengelstreu 25.3.1979	27.8	1.0	32.4	1.0	53.1	19.8	42.2	13.6
N-Bilanz 1.4.78-31.3.79	18.6	38.3	18.8	34.5	78.1	163.1	78.1	155.6
N-Düngung 11.4.1979	25	25	25	25	100	100	100	100
N-Zufuhr Niederschläge 1.4.79-31.3.80	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6
N-Verluste Grundwasser 1.4.79-31.3.80	2.8	5.7	18.6	7.1	36.1	20.1	27.0	21.2
N-Bilanz 1.4.79-31.3.80	37.8	34.9	22.0	33.5	79.5	95.5	88.6	94.4
N-Düngung 16.4.1980	25	25	25	25	100	100	100	100
N-Zufuhr Niederschläge 1.4.80-31.10.80	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8
N-Verluste Grundwasser 1.4.80-31.10.80	0.3	1.3	7.1	0.7	7.3	0.9	7.9	0.3
N-Bilanz 1.4.80-31.10.80	37.5	36.5	30.7	37.1	105.5	111.9	104.9	112.5
N-Bilanz 1.4.78-31.10.80	93.9	109.7	33.9	105.1	263.1	370.5	271.6	362.5

Becken Nr. Grundwasserstand F = 30-60 cm, T = > 60 cm Bodenart L = Lehm, S = Sand Kultur R = Reinkultur, M = Mischkultur	9 T L R	10 T S R	11 T L M	12 T S M	13 T L R	14 T S R	15 T L M	16 T S M	17 F L M
N-Düngung 9.5. u. 16.6.1978	25	25	25	25	200	200	200	200	200
N-Zufuhr Niederschläge 1.4.78-31.3.79	27.0	27.0	27.0	27.0	27.0	27.0	27.0	27.0	27.0
N-Verluste Grundwasser 1.4.78-31.3.79	7.5	72.9	7.1	36.2	8.9	62.1	54.0	105.0	2.8
N-Verluste Stengelstreu 25.3.1979	34.6	2.6	34.6	3.5	37.3	16.3	34.7	7.2	37.2
N-Bilanz 1.4.78-31.3.79	9.9	23.5	10.3	12.3	180.8	148.6	138.3	114.8	187.0
N-Düngung 11.4.1979	25	25	25	25	100	100	100	100	100
N-Zufuhr Niederschläge 1.4.79-31.3.80	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6
N-Verluste Grundwasser 1.4.79-31.3.80	-	9.9	-	1.2	-	1.0	34.7	0.7	1.4
N-Bilanz 1.4.79-31.3.80	40.6	30.7	40.6	39.4	115.6	114.6	80.9	114.9	114.2
N-Düngung 16.4.1980	25	25	25	25	100	100	100	100	100
N-Zufuhr Niederschläge 1.4.80-31.10.80	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8
N-Verluste Grundwasser 1.4.80-31.10.80	-	2.7	-	0.2	-	3.8	-	1.0	0.4
N-Bilanz 1.4.80-31.10.80	37.8	35.1	37.8	37.6	112.8	109.0	112.8	111.8	112.4
N-Bilanz 1.4.78-31.10.80	88.3	42.3	88.7	89.3	409.2	372.2	332.0	341.5	413.6

Gießen nur ein langsamer Anstieg des Grundwasserstandes erfolgte. Dabei sättigte sich der Sand mit seinem hohen Anteil an groben Poren langsamer auf als der feinporige Auenlehm. In der trockenen Stufe lagen die Verhältnisse eher umgekehrt, wobei die überwiegend geringere Tiefe (120 cm) der Sandbecken mitberücksichtigt werden muß. 1979 und 1980 waren die beiden Wasserstufen wie gewünscht ausgeprägt. Da in der trockenen Stufe nie Wasser nachgefüllt wurde, war in den Sommer- und Herbstmonaten vielfach kein freies Grundwasser mehr nachzuweisen. Allgemein lag der Grundwasserstand in den Sandbecken jetzt immer etwas höher als in den Auenlehmbecken. Hierfür ist sicher die höhere Wuchsleistung und die damit verbundene größere Transpiration der Pflanzenbestände auf den Lehmbecken verantwortlich.

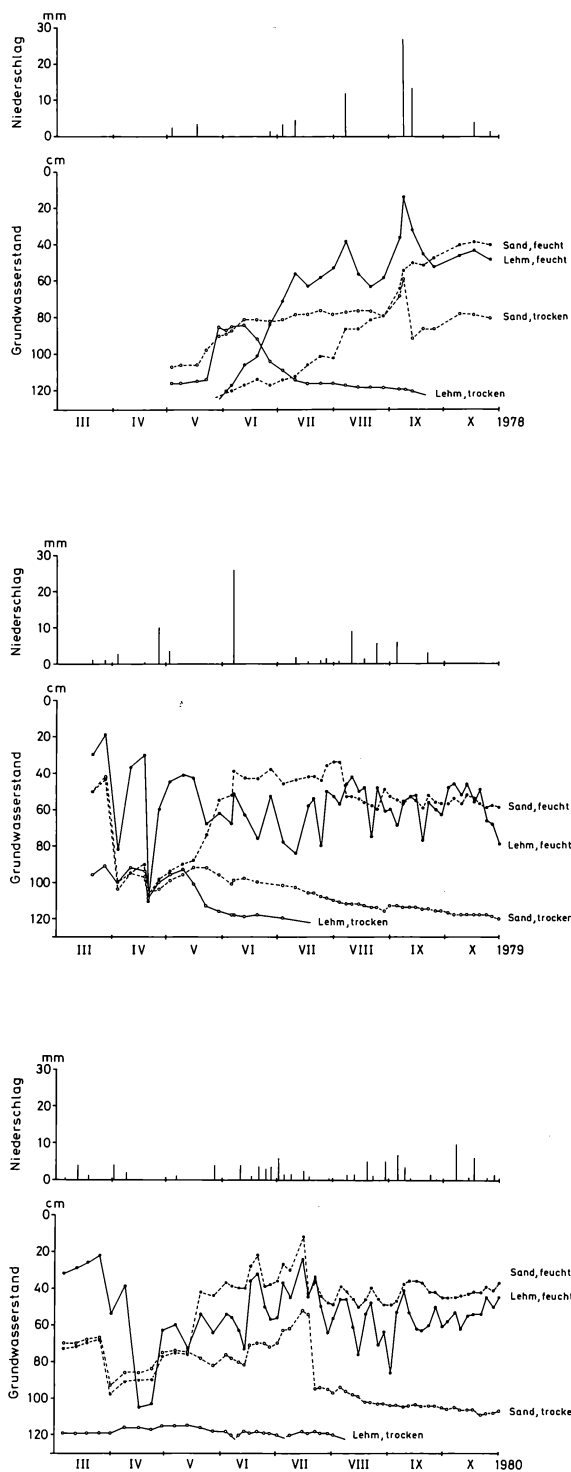


Abb. 2: Niederschlagsverteilung sowie Grundwasserstände in den Lysimeterbecken 1978 bis 1980.

Für jede Versuchskombination wurden zwei Becken verwendet (Abb. 1):

1. Zur Untersuchung des *physiologischen* Verhaltens wurde jedes Becken mit Hilfe von Ytong-Bausteinen (100 cm tief) halbiert und mit je 52 Stecklingen von *Solidago* und *Urtica* im Diagonalverband bepflanzt (Reinkultur).
2. Zur Beurteilung des *ökologischen* Verhaltens wurden in einem zweiten Becken bei gleicher Wasser-Stickstoff-Bodenkombination beide Arten im Diagonalverband so angeordnet, daß jedes Individuum von *Solidago* von vier *Urtica*-Stecklingen umgeben war und jedes Individuum von *Urtica* vier *Solidago*-Stecklinge als Nachbarn hatte. Insgesamt wurden pro Mischkultur (6 m²) je 20 Stecklinge von *Solidago* und *Urtica* verwendet. Die Individuendichte/m² wurde in den Mischkulturen mit 6.7 Stecklingen/m² bewußt niedriger gehalten als in den Reinkulturen mit 17.3 Stecklingen/m², um die Pflanzen hier nicht schon beim Anwachsen einer zu scharfen interspezifischen Konkurrenz auszusetzen.
3. Einer besonderen Fragestellung diente die Versuchsanordnung im Becken 17. Hier wurde auf dem Auenlehm bei optimaler Stickstoffdüngung und hohem Grundwasserstand nicht die beschriebene Mischbepflanzung gewählt, sondern wurden ohne die trennende Ytong-Wand in der nördlichen Hälfte *Urtica*-, in der südlichen *Solidago*-Stecklinge mit gleicher Individuenzahl gepflanzt. Im Versuchsverlauf sollte hier beobachtet werden, inwieweit geschlossene Herden, wie sie für beide Hemikryptophyten typisch sind, ihre Grenzen gegeneinander verschieben können.

Die Stecklinge stammten von genetisch einheitlichem Material (Klone) des Neuen Botanischen Gartens der Universität Göttingen. Bei der einhäusigen *Urtica dioica* wurde ein weiblicher Klon verwendet. Die Bepflanzung der Becken erfolgte im März 1978.

3. Untersuchungsmethoden

Da eine Störung der Vegetationsentwicklung weitgehend vermieden werden sollte, schieden für die Kennzeichnung des Versuchsverlaufs direkte Eingriffe in den Pflanzenbestand wie etwa die Bestimmung der Biomasse vorerst aus. Es wurden nur Sproßzahl, Höhenwachstum und Deckungsgrad in regelmäßigen Abständen bestimmt. Die vorliegenden Untersuchungen stützen sich allein auf die Veränderungen im Deckungsgrad, der besonders gut die Unterschiede zwischen den einzelnen Versuchskombinationen widerspiegelt. Der Deckungsgrad jeder Kultur wurde ab Mai 1978 zunächst in monatlichen, ab 1979 z.T. auch in 14täglichen Abständen geschätzt. Entscheidend war dabei der von der gesamten lebenden Biomasse (Blätter, Stengel, Blüten) überdeckte prozentuale Anteil der Bodenoberfläche. Schwierigkeiten konnten sich hier ergeben, wenn während der Vegetationsperiode nach starken Gewittergüssen die Pflanzenbestände seitlich umknickten und auf dem Nachbarbecken lagen. Dies betraf vor allen Dingen die weniger standfeste *Urtica*. Durch das Anbringen eines 1 m hohen sog. Kaninchenzaunes am Rande jedes Beckens konnte ab 1979 diese Störung weitgehend vermieden werden.

Für die statistische Auswertung des Versuchs wurde eine Varianzanalyse mit F- und Duncan-Test mit Hilfe eines BMD-EDV-Programms durchgeführt (WEBER 1972, DIXON 1973). Als Variationsursachen wurden Zeit (Aufnahmetermine), Wasser- und Stickstoffversorgung, Boden- und Pflanzenarten verwendet. Für Rein- und Mischkulturen mußte die Varianzanalyse getrennt durchgeführt werden: Erstens war die Dichte der Anfangsbepflanzung in Rein- und Mischkulturen unterschiedlich, zweitens ist ein direkter Vergleich von Deckungsgradwerten zwischen Reinkulturen (1'Art) und Mischkulturen (mehrere Arten) nicht möglich.

4. Untersuchungsergebnisse

In Abb. 3-6 sind die Deckungsgrad-Veränderungen von 1978 bis 1980 dargestellt. In allen Reinkulturen zeichnete sich *Urtica* 1978 allgemein durch ein rascheres Anwachsen und Ausbreiten aus und konnte unter günstigen Bedingungen (Lehm bzw. N-reich) bereits im Juli 1978 90-100% der Beckenfläche decken. *Solidago* entwickelte sich dagegen sehr viel langsamer und erreichte erst 1979 und 1980 eine maximale Besiedlung der Reinkultur-Becken mit 80-90% Deckung. In diesen Jahren deckte *Urtica* deutlich weniger Beckenfläche als *Solidago*. Dies lag nicht nur daran, daß *Urtica* besonders auf N-armem Sand in der Wuchsleistung gegenüber *Solidago* stark abfiel (Tab. 4), sondern auch an dem unterschiedlichen phänologischen Verhalten der beiden Arten. *Urtica* besitzt das Maximum im Deckungsgrad von Ende Mai bis Ende Juni (Blütezeit); danach werden die Bestände deutlich lichter: z.T. erfolgte ein vorzeitiger Blattabwurf auf Grund von Nährstoff- und Wassermangel, z.T. war auch Raupenfraß oder ein Gewitterguß mit Hagelschlag für diesen Vorgang verantwortlich. Unter günstigen Bedingungen erfolgte im Spätsommer ein erneutes Austreiben aus den Achseln der *Urtica*-Sprosse. *Solidago* erreicht erst Anfang Juli das Deckungsgradmaximum, behält es aber dann bis zum Spätherbst bei. Zwar warf auch *Solidago* in Trockenperioden auf den trockenen bzw. N-armen Sandböden die unteren Stengelblätter ab; dies minderte jedoch den Deckungsgrad kaum, da im oberen Stengelbereich noch genügend grüne Blätter vorhanden waren.

Tab. 3: Abhängigkeit des Deckungsgrades von den Versuchsbedingungen in Rein- und Mischkultur.
 Angegeben sind die mittleren Deckungsgrade pro Vegetationsperiode bzw. für 1978-1980. Ergebnisse der Varianzanalyse und des F-Testes (n.s. = nicht signifikant; + $\alpha = 0.05$; ++ $\alpha = 0.01$). Der signifikant höhere Deckungsgrad ist unterstrichen.

	WASSER			STICKSTOFF			BODENART			PFLANZENART		
	Feucht	Trocken	F	N-arm	N-reich	F	Lehm	Sand	F	Solidago	Urtica	F
REINKULTUR												
1978	38.2	41.6	n.s.	32.9	<u>46.9</u>	+	<u>57.3</u>	22.4	++	31.7	<u>48.1</u>	+
1979	72.3	<u>75.7</u>	++	65.8	<u>82.2</u>	++	<u>86.3</u>	61.7	++	<u>82.6</u>	65.4	++
1980	77.1	<u>83.8</u>	++	72.3	<u>88.6</u>	++	<u>89.8</u>	71.2	++	<u>87.4</u>	73.6	++
1978-1980	69.5	<u>74.3</u>	++	63.9	<u>79.9</u>	++	<u>83.6</u>	60.2	++	<u>77.4</u>	66.4	++
MISCHKULTUR												
1978	<u>24.7</u>	22.0	+	20.7	<u>25.9</u>	++	<u>32.7</u>	14.0	++	8.8	<u>37.9</u>	++
1979	39.9	38.8	n.s.	36.0	<u>42.8</u>	+	<u>44.3</u>	34.4	++	27.6	<u>51.1</u>	++
1980	41.9	44.3	n.s.	40.3	<u>46.0</u>	+	<u>47.2</u>	39.0	++	35.4	<u>50.9</u>	++
1978-1980	38.6	38.8	n.s.	35.6	<u>41.7</u>	++	<u>43.9</u>	33.5	++	28.3	<u>49.1</u>	++

Auf Grund der statistischen Analyse lassen sich die Wirkung der unterschiedlichen Wasser-, Nährstoff- und Bodenbedingungen auf den Deckungsgrad wie folgt charakterisieren (Tab. 3, 4): Die unterschiedliche Wasserversorgung spielte die geringste Rolle bei der Entwicklung der Pflanzenbestände. In allen drei Untersuchungsjahren besaß die trockene Stufe den höheren Deckungsgrad, wobei sich die Mittelwertsdifferenz zur feuchten Stufe 1978 nicht, 1979, 1980 und 1978-1980 mit $\alpha = 0.01$ gut sichern ließ. Dies bedeutet, daß ein Grundwasserstand, der ständig im Bereich von 30-60 cm gehalten wurde, sich für beide Pflanzenarten physiologisch ungünstiger auswirkte als ein Grundwasserstand, der unter 60 cm lag und bei dem die Becken keine künstliche Auffüllung des Grundwassers erfuhren. Dabei zeigten die höheren Deckungsgrade in der trockenen Stufe, daß selbst bei Grundwasserständen unter 120 cm (Abb. 2) langfristig kein Wassermangel geherrscht haben dürfte.

Wesentlich deutlicher wirkte sich die unterschiedlich hohe Stickstoffdüngung auf die Deckungsgradentwicklung der Reinkulturen aus. Bereits 1978 waren hier schwach signifikante Unterschiede festzustellen, die sich 1979 und 1980 verstärkten. Insgesamt lag von 1978-1980 der Deckungsgrad der N-armen Stufe um durchschnittlich 16% niedriger als in der N-reichen.

Den stärksten Einfluß auf die Deckungsgradentwicklung übte die unterschiedliche Bodenart aus. Über alle Beobachtungsjahre gemittelt waren die Deckungsgrade auf den Lehmböden um 23.4% höher als auf den Sandböden. Das lag zweifellos an den guten Nährstoff- und Wasserverhältnissen des Auenlehms.

Im Vergleich aller Reinkulturen erwies sich 1980 *Solidago* im Deckungsgrad *Urtica* überlegen unter den Versuchsbedingungen

Feucht / N-arm / Lehm
 Feucht / N-arm / Sand
 Feucht / N-reich / Sand
 Trocken / N-arm / Sand

(Tab. 4). *Urtica* besaß dagegen einen höheren Deckungsgrad als *Solidago* nur unter Berücksichtigung aller drei Versuchsjahre (1978-1980) unter den Versuchsbedingungen

Feucht / N-reich / Lehm
 Trocken / N-arm / Lehm,

was im wesentlichen auf die raschere Ausbreitung von *Urtica* in der ersten Hälfte des Beobachtungszeitraumes beruht.

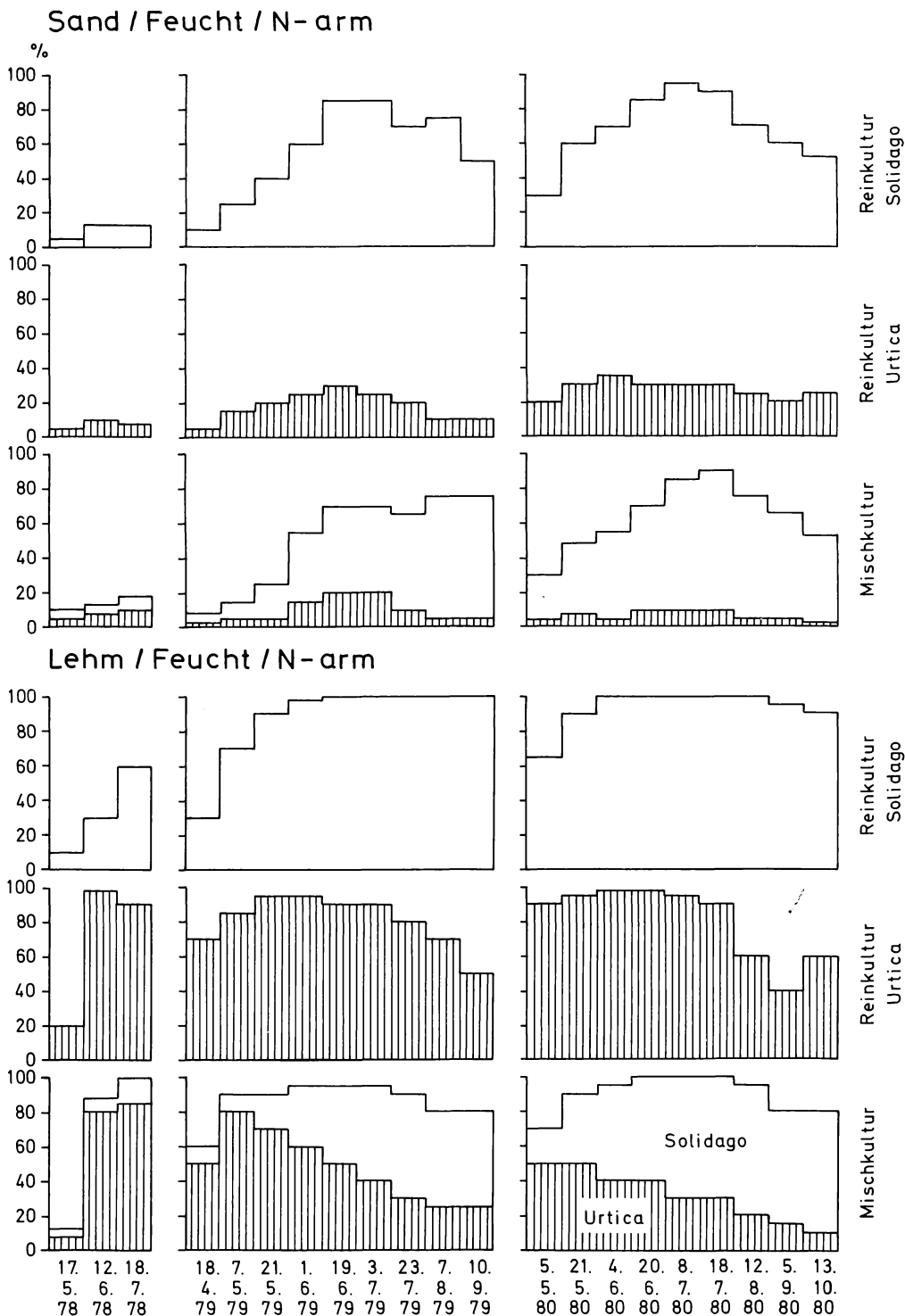


Abb. 3: Deckungsgradentwicklung in den feuchten, stickstoffarmen Sand- und Lehmbecken 1978 bis 1980.

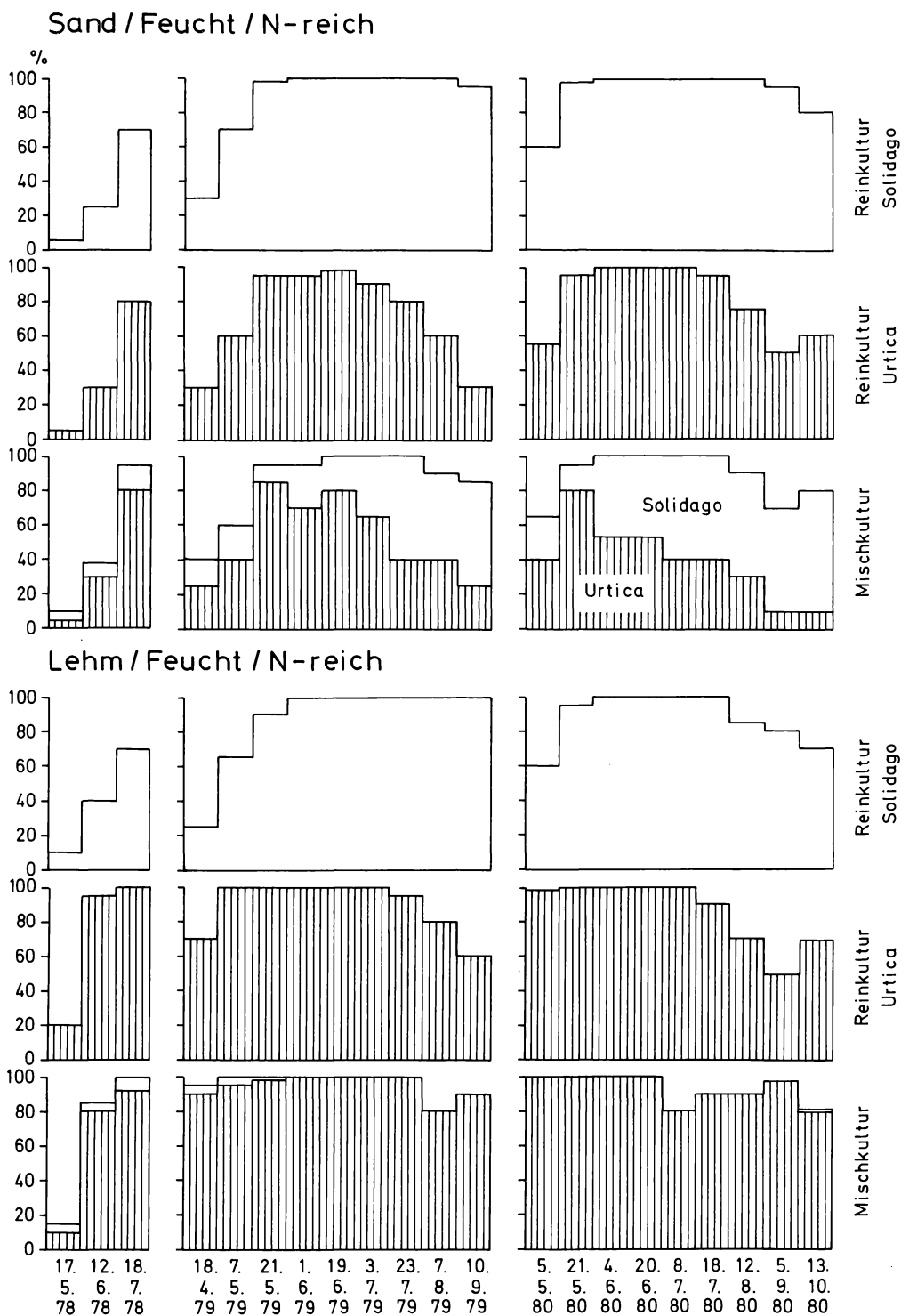
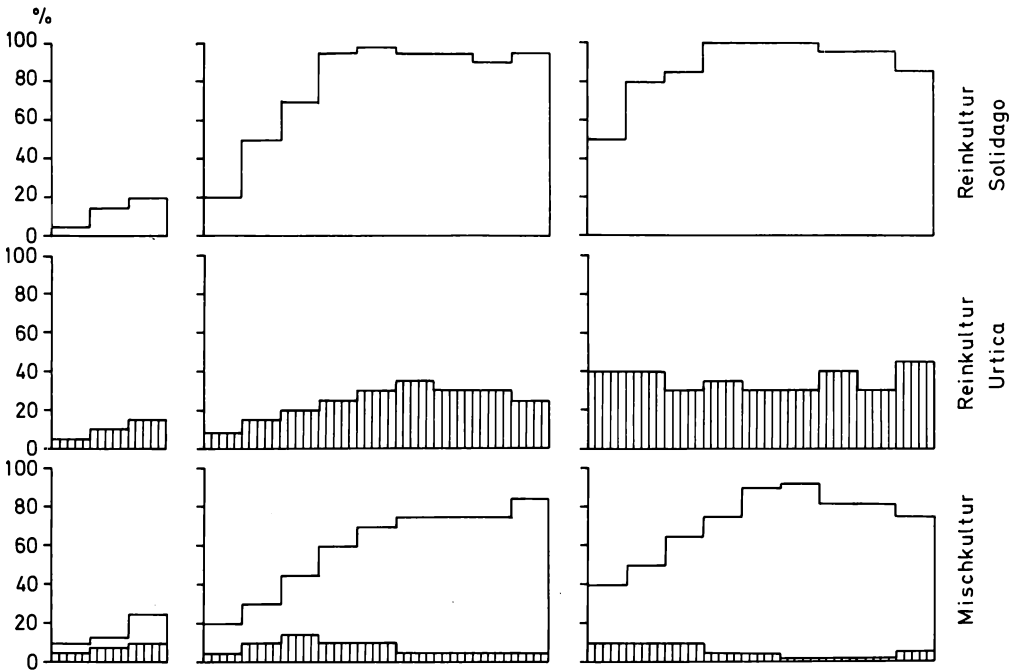


Abb. 4: Deckungsgradentwicklung in den feuchten, stickstoffreichen Sand- und Lehmbecken 1978 bis 1980.

Sand / Trocken / N-arm



Lehm / Trocken / N-arm

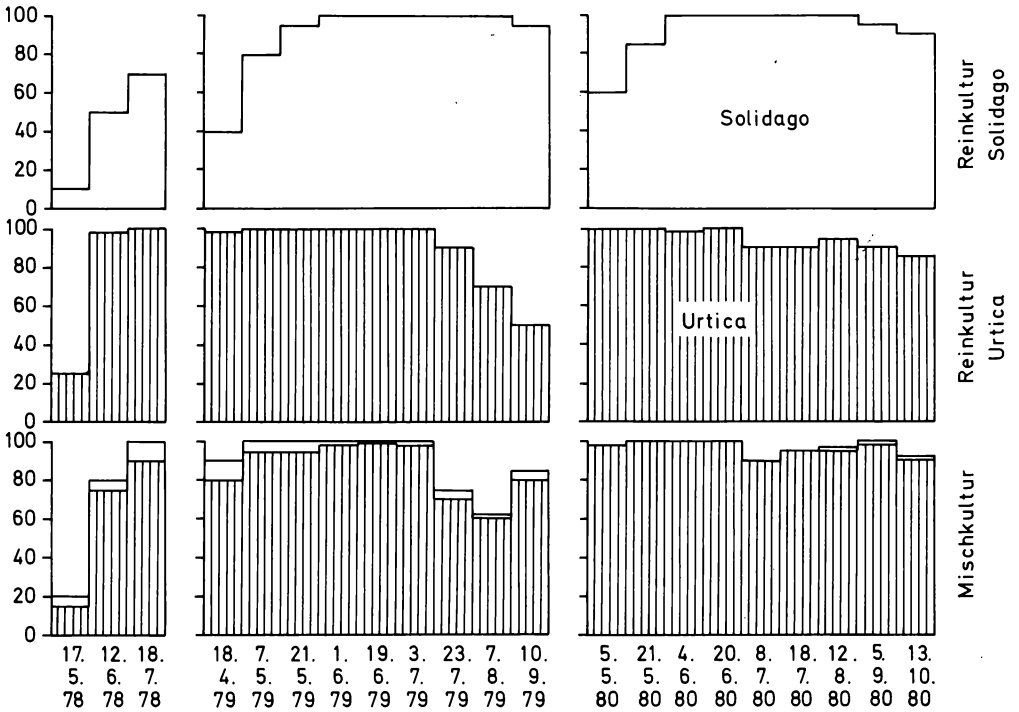
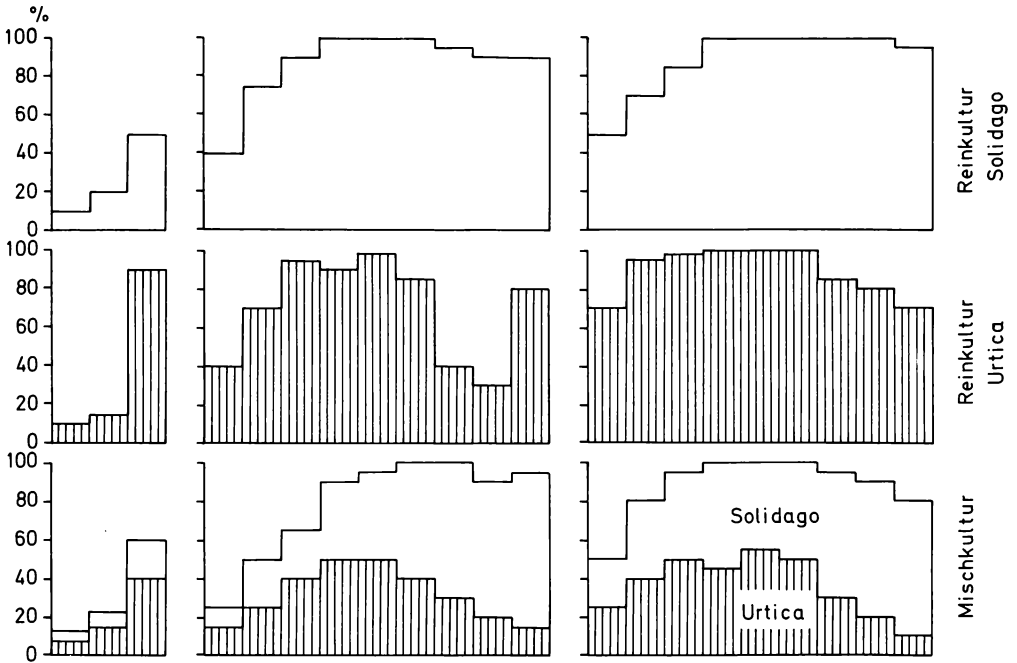


Abb. 5: Deckungsgradiententwicklung in den trockenen, stickstoffarmen Sand- und Lehmbecken 1978 bis 1980.

Sand / Trocken / N-reich



Lehm / Trocken / N - reich

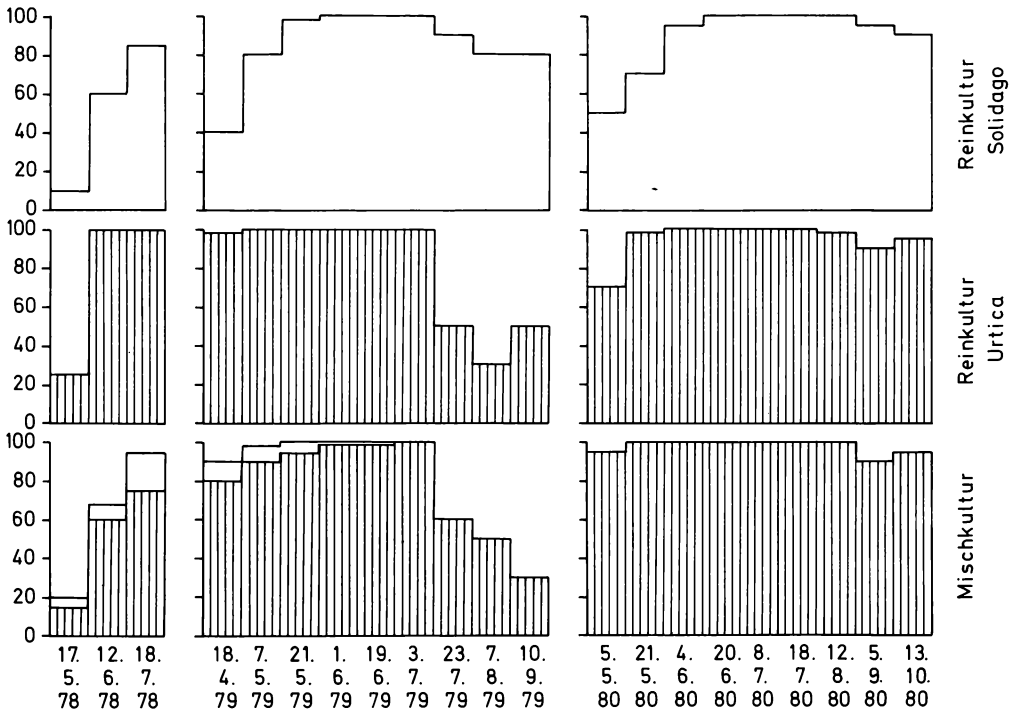


Abb. 6: Deckungsgradiententwicklung in den trockenen, stickstoffreichen Sand- und Lehmbecken 1978 bis 1980.

Tab. 4: Abhängigkeit des Deckungsgrades von den Wechselwirkungen der Versuchsvarianten Wasser, Stickstoff, Boden- und Pflanzenart, getrennt nach Rein- und Mischkultur.

Angegeben sind die mittleren Deckungsgrade pro Vegetationsperiode bzw. für 1978-1980. Ergebnisse der Varianzanalyse, des F- und Duncan-Testes ($\alpha = 0.05$). Durch + in den senkrechten Spalten sind die nicht sicherbaren Mittelwertsdifferenzen verbunden. Innerhalb derselben Versuchskombination ist ein signifikant höherer Deckungsgrad für *Solidago* oder *Urtica* unterstrichen. Für 1978 ergaben sich keine sicherbaren Unterschiede.

				1 9 7 9								1 9 8 0							1 9 7 8 - 1 9 8 0													
WASSER		STICKSTOFF	BODEN	PFLANZENART	$\bar{x}$	1	2	3	4	5	6	7	8	$\bar{x}$	1	2	3	4	5	6	7	$\bar{x}$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
REINKULTUR	Feucht	N-arm	Lehm	Solidago Urtica	87.5 80.6				+	+				93.3 80.7	+	+	+					82.3 79.0	+	+	+							
			Sand	Solidago Urtica	57.8 17.8					+			67.8 27.2					+				55.5 20.4				+				+		
		N-reich	Lehm	Solidago Urtica	86.7 89.4	+	+						87.8 86.4	+	+	+	+					80.5 85.6			+	+						
			Sand	Solidago Urtica	88.1 70.9	+					+			92.6 81.1	+	+	+		+			82.2 70.6	+	+	+			+				
		Trocken	N-arm	Lehm	Solidago Urtica	90.0 89.8	+							92.2 94.2	+	+	+					84.3 89.5	+	+								
				Sand	Solidago Urtica	78.7 24.2				+			+		87.8 35.6		+	+		+			73.2 27.0				+			+		
	N-reich		Lehm	Solidago Urtica	85.3 80.9	+	+	+					88.9 94.6	+	+	+					82.0 85.9	+	+	+								
			Sand	Solidago Urtica	86.7 69.8	+	+				+			88.9 88.7	+	+	+					79.0 73.4					+					
	MISCHKULTUR	Feucht	N-arm	Lehm	Solidago Urtica	38.9 48.3			+	+				58.3 31.7		+	+			+		43.0 42.5	+	+	+							
				Sand	Solidago Urtica	41.1 9.8			+	+			+		56.7 6.7		+	+			+		43.1 8.1	+	+	+		+				
			N-reich	Lehm	Solidago Urtica	1.3 94.8					+			0.1 93.1						+		1.5 89.2	+				+					
				Sand	Solidago Urtica	32.8 52.2				+				48.9 40.0		+	+	+		+		36.3 45.0	+	+	+							
		Trocken	N-arm	Lehm	Solidago Urtica	4.1 86.1	+	+		+				0.7 96.2	+					+		3.0 86.7	+				+					
				Sand	Solidago Urtica	51.7 7.8			+			+		66.7 5.6		+					+		51.9 6.8		+				+			
N-reich			Lehm	Solidago Urtica	2.8 78.1			+		+			0.0 97.8	+					+		2.8 82.5	+				+						
			Sand	Solidago Urtica	48.3 33.8			+	+		+		51.7 36.1		+	+	+		+		44.4 32.0	+	+			+						

Die Hälfte der Reinkulturen zeigte im 3. Versuchsjahr, in dem ohne Zweifel höchste intraspezifische Konkurrenz herrschte, keine sicherbaren Unterschiede. Dies ist fraglos ein Zeichen dafür, daß beide Arten unter Berücksichtigung ihrer unterschiedlichen Phänologie und Ausbreitungsgeschwindigkeit sich in einem weiten Bereich physiologisch sehr ähnlich verhalten. Unter ungünstigen Bedingungen, d.h. im vorliegenden Versuch, wenn mindestens zwei der Varianten "Feucht / N-arm / Sand" zusammentreffen, ist *Solidago* für ihr physiologisches Verhalten bereits deutlich begünstigt gegenüber *Urtica*, was für das ökologische Verhalten dann entscheidend werden kann (ELLENBERG 1952, 1954; ERNST 1978).

In Mischkulturen ergab sich bei der Analyse der Wirkungsfaktoren Wasser, Stickstoff und Bodenart eine Abstufung wie bei den Reinkulturen (Tab. 3): Während der unterschiedliche Grundwasserstand mit Ausnahme des Jahres 1973 keine Auswirkungen zeigte, förderten hohe N-Düngung und Lehm Boden den Deckungsgrad hoch signifikant. Allerdings ergaben die F-Werte der Varianzanalyse, daß in den Mischkulturen diese Faktoren eine geringere Bedeutung besaßen als in den Reinkulturen. Wesentlich schärfer reagierten die Pflanzen hier auf die interspezifische Konkurrenz. Dabei war *Urtica* insgesamt gesehen die erfolgreichere Art. Dies galt insbesondere für 1978 und 1979. *Solidago* als sich langsam ausbreitende, spätblühende Art brauchte sehr viel länger als *Urtica*, um ihre ganze Konkurrenzkraft auszuspielen. Im direkten Vergleich aller Mischkulturen (Tab. 4) ergaben sich eine Reihe von Beson-

derheiten, die wichtige Aufschlüsse zum Verhalten der beiden Arten in der Natur bieten. So war 1930 *Solidago* unter folgenden Versuchsbedingungen die überlegene Art:

Feucht / N-arm / Lehm
Feucht / N-arm / Sand (ebenso 1979 u. 1978-1980)
Trocken / N-arm / Sand (ebenso 1979 u. 1978-1980)
Trocken / N-reich / Sand (ebenso 1978-1980)

In keinem Fall gelang es *Solidago* jedoch, *Urtica* völlig zu verdrängen. *Urtica* dominierte dagegen seit 1979 eindeutig auf den Versuchsflächen

Feucht / N-reich / Lehm
Trocken / N-arm / Lehm
Trocken / N-reich / Lehm.

In der trockenen Stufe auf den N-reichen Lehmböden kamen angesichts der Dominanz von *Urtica* 1979 sogar alle noch vorhandenen *Solidago*-Pflanzen zum Absterben. Lediglich auf den feuchten N-reichen Sandböden bestand 1980 statistisch gesehen ein Deckungsgradgleichgewicht zwischen beiden Arten, wobei sich aus der Entwicklung der drei Jahre andeutet, daß hier langfristig *Solidago* ein Übergewicht erhalten wird.

Tab. 5: Konkurrenzwirkungen zwischen *Solidago canadensis* und *Urtica dioica* bei verschiedenen Wasser-, Stickstoff- und Bodenbedingungen.
 R_S = Reinkultur *Solidago*, R_U = Reinkultur *Urtica*, M_S = Mischkultur *Solidago*, M_U = Mischkultur *Urtica* (berechnet aus dem Deckungsgrad/Vegetationsperiode).

Verdrängungs- koeffizient (DE WIT 1960)				M _S /R _S				M _U /R _U			
	Wasser	Stickstoff	Boden	1978	1979	1980	1978-1980	1978	1979	1980	1978-1980
	Feucht	N-arm	Lehm Sand	0.28 0.71	0.45 0.71	0.62 0.84	0.52 0.78	0.83 1.00	0.60 0.55	0.39 0.25	0.54 0.40
		N-reich	Lehm Sand	0.15 0.28	0.02 0.37	0.01 0.53	0.02 0.44	0.85 1.00	1.06 0.74	1.08 0.49	1.04 0.64
	Trocken	N-arm	Lehm Sand	0.16 0.62	0.05 0.66	0.01 0.76	0.04 0.71	0.81 0.77	0.96 0.32	1.02 0.16	0.97 0.25
		N-reich	Lehm Sand	0.21 0.41	0.03 0.56	0.00 0.58	0.03 0.56	0.67 0.55	0.97 0.48	1.03 0.41	0.96 0.44
Relative Wüchsigkeit (BORNKAMM 1961)				M _S /M _U				M _U /M _S			
	Feucht	N-arm	Lehm Sand	0.16 1.08	0.81 4.19	1.84 8.46	1.01 5.32	6.20 0.93	1.24 0.24	0.54 0.12	0.99 0.19
		N-reich	Lehm Sand	0.10 0.24	0.01 0.63	0.01 1.22	0.02 0.81	10.12 4.12	72.92 1.59	931 0.82	59.47 1.24
	Trocken	N-arm	Lehm Sand	0.11 1.08	0.05 6.63	0.01 11.91	0.03 7.63	8.96 0.93	21.00 0.15	137.4 0.08	28.90 0.13
		N-reich	Lehm Sand	0.22 0.52	0.04 1.43	0.00 1.43	0.03 1.39	4.55 1.91	27.89 0.70	0.00 0.70	29.46 0.72

Außer mit Hilfe von mathematisch-statistischen Verfahren wie etwa der Varianzanalyse oder dem Duncan-Test wird die Konkurrenzwirkung häufig auch an Hand von Koeffizienten beurteilt, bei denen als Berechnungsgrundlage das Verhalten der Konkurrenzpartner in Rein- und Mischkultur aufeinander bezogen wird. Ähnlich wie bei den Gemeinschaftskoeffizienten in der Pflanzensoziologie existieren hier eine Vielzahl verschiedener Koeffizienten. In Tab. 5 sind für zwei der bekanntesten, den Verdrängungskoeffizienten von de WIT (1960) und den relativen Wüchsigkeit von BORNKAMM (1961), die Werte aus dem durchschnittlichen Deckungsgrad pro Vegetationsperiode berechnet worden. Insgesamt bestätigen sie - mit unterschiedlicher Bewertung - die auf Grund der Varianzanalyse und des Duncan-Tests gewonnenen Ergebnisse (Tab. 3, 4), so daß Einzelheiten hier nicht besprochen werden müssen. Allgemein werden durch die Berücksichtigung der relativen Wüchsigkeit nach BORNKAMM (1961) die Konkurrenzverhältnisse schärfer charakterisiert, und auch die abgestufte Wirkung der Faktoren in der Reihenfolge Wasser < Stickstoff < Bodenart kommt durch diesen Koeffizienten besser zum Ausdruck als bei der Berechnung des Verdrängungskoeffizienten nach de WIT (1960).

5. Diskussion

Ausgangspunkt für die Untersuchung des Konkurrenzverhaltens in Mischkulturen war eine Mischbepflanzung im Diagonalverband, wobei jedes Individuum (Steckling) einer Art von vier Individuen (Stecklingen) der anderen Art umgeben war. Im Becken 17 (feucht / N-reich / Lehm) wurde zusätzlich eine sog. Herdenbepflanzung gewählt, d.h. ohne Trennwand wurde die nördliche Hälfte allein mit *Urtica*-, die südliche Hälfte allein mit *Solidago*-Stecklingen dicht bepflanzt (17.3 Stecklinge/m²). In Abb. 7 sind die Deckungsgrad-Veränderungen dieses Beckens mit denen des Beckens 7 verglichen, wo unter vergleichbaren Versuchsbedingungen (feucht / N-reich / Lehm) die normale Mischbepflanzung vorlag. Während bei der Mischbepflanzung *Urtica* rasch die Oberhand gewann und bereits Mitte 1979 *Solidago* völlig verdrängt hatte,

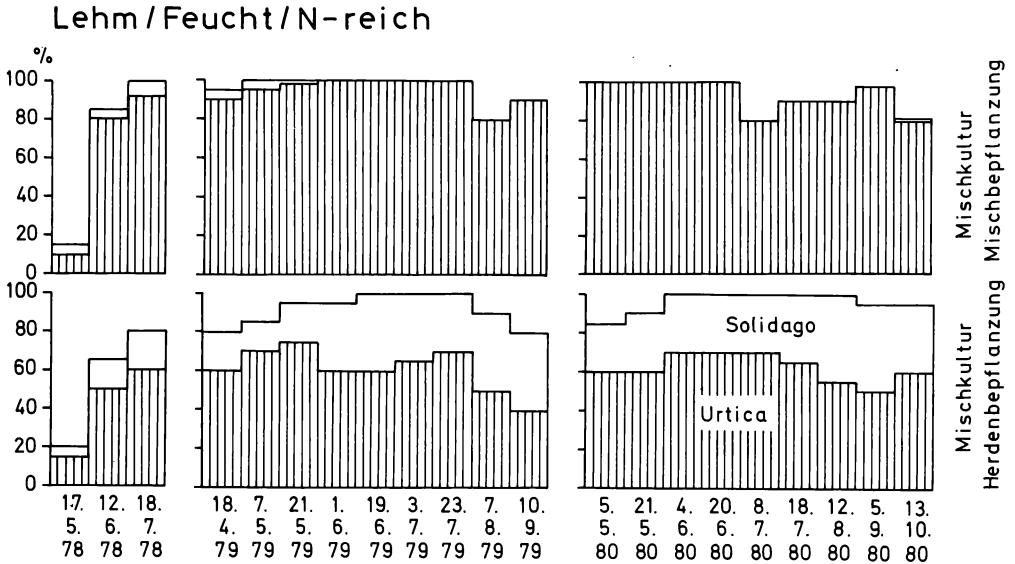


Abb. 7: Deckungsgradentwicklung in den feuchten, stickstoffreichen Lehmbecken bei Misch- und Herdenbepflanzung 1978 bis 1980.

ergab sich bei der Herdenbepflanzung ein anderes Bild: Zwar war auch hier *Urtica* seit 1979 der überlegene Wettbewerbspartner, *Solidago* wurde jedoch nicht völlig verdrängt, sondern deckt auch heute noch gut ein Drittel der Fläche; lediglich in einem etwa 1 m breiten Streifen in der Mitte des Beckens, wo *Solidago*- und *Urtica*-Pflanzen direkt aneinander grenzen, dehnte sich *Urtica* gegenüber *Solidago* aus. Dies war im wesentlichen das Ergebnis der besonders raschen Ausbreitung von *Urtica* zu Beginn des Versuches im Jahre 1979. Die sich nur langsam entwickelnden, aber höherwüchsigen *Solidago*-Pflanzen vermochten sich dagegen später sehr erfolgreich gegenüber den vordringenden *Urtica*-Pflanzen zu behaupten. So hatten auch die zahlreichen *Urtica*-Keimlinge, die in jedem Frühjahr zwischen den *Solidago*-Horsten aufzulaufen, keine Chance aufzukommen, nachdem sich die dichtgeschlossene *Solidago*-Herde erst einmal etabliert hatte.

Dieser Vergleich zwischen Herden- und Mischbepflanzung beweist, daß neben Unterschieden im physiologischen und ökologischen Verhalten auch noch der Zeitpunkt und die Art der Erstbesiedlung bei der Entstehung von Pflanzengesellschaften eine wichtige Rolle spielt. Ob eine Brachlandfläche von *Solidago* oder *Urtica* beherrscht wird, hängt nicht nur von den Standortverhältnissen und der Konkurrenzfähigkeit der beiden Arten ab, sondern auch davon, welche der beiden Arten sich mehr oder weniger zufällig als erste auf einer Fläche einfindet (SCHMIDT 1981). Auf Ackerbrachen, bei denen der Boden in der Regel eine Zeitlang offenliegt, hat *Solidago* eine höhere Erfolgsaussicht, da ihre Samen besser flugfähig sind und die Keimlinge während der langandauernden Jugendphase kaum von anderen hochwüchsigen Stauden und Gräsern bedrängt werden. In Grünlandbrachen, wo lediglich Maulwurfs- haufen u.ä. noch gelegentlich eine offene Bodenfläche bieten, sonst aber alle freien Plätze von Arten bereits besetzt sind, kommt dagegen *Urtica* häufiger zur Dominanz. Sie ist in den Wiesen und Weiden bereits vor dem Brachfallen vorhanden

(Geilstellen!), wird aber durch Mahd und Tritt meist kurz gehalten. Einmal angesiedelt und zu einer ausgedehnten Herde entwickelt, dulden beide Arten jedoch kaum das Aufkommen von anderen Arten, und zwar über eine relativ weite Spanne der Standortsverhältnisse. Dies gilt für *Urtica* noch stärker als für *Solidago*, wie die Artenzahlen von entsprechenden Brachen beweisen (BÜRING 1970, BORSTEL 1974, HARD 1976). Zwischen den Horsten einer *Solidago*-Herde kann, besonders im Frühjahr und Frühsommer, noch die eine oder andere Art existieren. In den wesentlich dichter geschlossenen *Urtica*-Herden ist dies dagegen selten der Fall. Deshalb konnte auch im trockenen, stickstoffreichen Lehmbecken *Urtica* bei Mischbepflanzung *Solidago* völlig verdrängen, während dies *Solidago* bisher in keiner der vorgegebenen Versuchsanstellungen gelang.

Die gärtnerische Betreuung des Konkurrenzversuchs lag in den Händen von Herrn Joachim Grosse. Bei der Auswertung des Versuchs und der Fertigstellung des Manuskripts half Fräulein Jutta Binnewies. Beiden sei an dieser Stelle für ihre interessierte Mitarbeit recht herzlich gedankt.

Literatur

- ANDEL J. van, 1979: Mineralstoffkreislauf in Populationen von Kahlschlagarten in Beziehung zur Sukzession. Verh. Ges. f. Ökologie 7: 361-368.
- BATES G.H., 1933: The great stinging nettle. J. Min. Agric. and Fisheries 39: 912-922.
- BORNKAMM R., 1961: Zur quantitativen Bestimmung von Konkurrenzkraft und Wettbewerbsspannung. Ber. dt. Bot. Ges. 74: 75-83.
- BORSTEL U.O. von, 1974: Untersuchungen zur Vegetationsentwicklung auf ökologisch verschiedenen Grünland- und Ackerbrachen hessischer Mittelgebirge (Westerwald, Rhön, Vogelsberg). Diss. Univ. Gießen: 159 S.
- BÜRING H., 1970: Sozialbrache auf Äckern und Wiesen in pflanzensoziologischer und ökologischer Sicht. Diss. Univ. Gießen: 81 S.
- DIERSCHKE H., 1974: Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortsgefälle an Waldrändern. Scripta Geobot. 6: 246 S.
- DIXON W.J. (Ed.), 1973: BMD Biomedical computer programs. Los Angeles/London (Univ. of California Press): 773 p.
- ELLENBERG H., 1952: Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. Ber. dt. Bot. Ges. 65: 351-362.
- ELLENBERG H., 1954: Über einige Fortschritte in der kausalen Vegetationskunde. Vegetatio 5/6: 199-211.
- ELLENBERG H., 1977: Stickstoff als Standortsfaktor, insbesondere für mitteleuropäische Pflanzengesellschaften. Oec. Plant. 12: 1-22.
- ELLENBERG H., 1978: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 2. Aufl. Stuttgart (Ulmer): 981 S.
- ELLENBERG H., 1979: Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. Scripta Geobot. 9: 122 S.
- ERNST W., 1978: Discrepancy between ecological and physiological optima of plant species. A re-interpretation. Oec. Plant. 13: 175-189.
- GREIG-SMITH P., 1948: Biological flora of the British Isles: *Urtica dioica* L. J. Ecol. 36: 343-355.
- HARD G., 1976: Vegetationsentwicklung auf Brachflächen. In: (Ed. BIERHALS E. et al.) Brachflächen in der Landschaft. KTBL-Schrift [Münster-Hiltrup] 195: 195 S.
- KRONISCH R., 1975: Zur Stickstoffversorgung von Ruderalpflanzen-Gesellschaften in Göttingen. Staatsexamensarbeit Göttingen: 75 S.
- NEWELL S.J., TRAMER E.J., 1978: Reproductive strategies in herbaceous plant communities during succession. Ecology 59: 228-234.
- OBERDORFER E., 1979: Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 4. Aufl. Stuttgart (Ulmer): 997 S.
- OLSEN C., 1921: Ecology of *Urtica dioica* L. J. Ecol. 9: 1-18.
- PIGOTT C.D., TAYLOR K., 1964: The distribution of some woodland herbs in relation to the supply of nitrogen and phosphorus in the soil. J. Ecol. 52 (Suppl.): 175-185.
- RICHARDS O.W., 1948: Insects and fungi associated with *Urtica*. J. Ecol. 36: 340-343.
- SCHÄFER J., WERNER W., 1979: Stickstoffhaushalt von *Solidago canadensis*-Beständen. Verh. Ges. f. Ökologie 7: 381-391.
- SCHAEFFER F., SCHACHTSCHABEL P., 1979: Lehrbuch der Bodenkunde. 10. Aufl. Stuttgart (F. Enke): 473 S.

- SCHMIDT W., 1978: Änderungen in der Stickstoffversorgung auf Dauerflächen im Brachland. *Vegetatio* 36: 105-113.
- SCHMIDT W., 1981: Ungestörte und gelenkte Sukzession auf Brachäckern. *Vegetationskundliche und ökologische Ergebnisse eines Dauerversuchs*. *Scripta Geobotanica* 15: 199 S.
- VOGEL H.-H., 1978: Aufnahme und Speicherung von Stickstoff bei Stickstoffmangelzeigern im Grünland. Diss. Univ. Göttingen: 98 S.
- WAGENITZ G., 1964: Compositae I. In: (HEGI G.): *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. 2. Aufl. Bd. 6, Teil 3. Hamburg (Parey): 366 S.
- WEBER E., 1972: *Grundriß der Biologischen Statistik*. 7. Aufl. Stuttgart (Fischer): 706 S.
- WERNER W., 1980: Biomasse-Entwicklung und Stickstoff-Verlagerung bei Hemikryptophyten verschiedener Wuchsformen im Freiland und in Kultur. Diss. Univ. Göttingen: 208 S.
- WIT C.T. de, 1960: On competition. *Versl. landbouwk. onderzoek* 66.8: 82 p.

Adresse

Doz. Dr. Wolfgang Schmidt
 Systematisch-Geobotanisches Institut
 Untere Karspüle 2
 D-3400 Göttingen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [9_1981](#)

Autor(en)/Author(s): Schmidt Wolfgang

Artikel/Article: [Über das Konkurrenzverhalten von *Solidago canadensis* und *Urtica dioica* 173-188](#)