

Diss. ETH Nr. 7711

BEDEUTUNG DES PFLANZENWASSERHAUSHALTES FUER KOEXISTENZ UND ARTENREICHTUM  
VON TRESPEN-HALBTROCKENRASEN (MESOBROMION)

---

A B H A N D L U N G

zur Erlangung des Titels  
eines Doktors des Naturwissenschaften

der

EIDGENOESSISCHEN TECHNISCHEN HOCHSCHULE ZUERICH

vorgelegt von

Urs Peter KUHN  
Dipl. Natw. ETH Zürich  
geboren am 14. März 1948  
von Zürich und Bünzen (AG)

Angenommen auf Antrag von  
PD Dr. A. Gigon, Referent  
Prof. Dr. E. Landolt, Korreferent

1984

## ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit dem Einfluss des Wasserhaushaltes und insbesondere des Wassermangels auf die Koexistenz und die Artenvielfalt von Pflanzen in Trespen-Halbtrockenrasen. Das Ökophysiologische Verhalten von sechs ausgewählten Arten (Bromus erectus, Dactylis glomerata, Salvia pratensis, Plantago lanceolata, Trifolium pratense und Taraxacum officinale) wurde in der Klimakammer und im Freiland bei unterschiedlichen Wasserverhältnissen untersucht.

1. Bei den trocken gehaltenen Pflanzen in der Klimakammer war die intraspezifische Streuung der Blattleitfähigkeit sehr gross (Kap. 3.3., Abb. 6). Die höchsten und tiefsten Werte der Blattleitfähigkeit unterschieden sich bei D. glomerata und P. lanceolata bis um das Zehnfache, bei B. erectus bis um das Zwanzigfache und bei S. pratensis bis um das Fünzigfache.
2. In der durchschnittlichen Blattleitfähigkeit unterschieden sich die verschiedenen Arten unter trockenen Bedingungen im Feld voneinander, unter nassen wenig (Kap. 3.4.2., Abb. 8-15). Unter trockenen Bedingungen wurden<sup>1</sup> allgemein sehr hohe Blattleitfähigkeiten (in  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) gemessen an S. pratensis (ca. 100-670) und P. lanceolata (ca. 10-720), mittlere an T. officinale (ca. 25-370) und tiefe an T. pratense (ca. 10-460), B. erectus (ca. 15-230) und D. glomerata (ca. 6-320).
3. Die untersuchten Arten reagierten sehr unterschiedlich auf verschiedene Witterungsbedingungen (Kap. 3.5., Abb. 16-19 und Tab. 11 und 12). Besonders deutlich unterschied sich ihr Verhalten an warmen und trockenen Tagen und zwar in den Mittags-Xylemwasserpotentialen (D. glomerata und B. erectus sehr tiefe und S. pratensis sehr hohe Werte), in den Unterschieden der Blattleitfähigkeit zwischen den trockenen und den nassen Flächen (B. erectus und D. glomerata sehr grosse, S. pratensis nur unbedeutende Unterschiede) und in der Ausprägung der Blattleitfähigkeits-Mittagsdepression (D. glomerata sehr deutliche, S. pratensis) keine Blattleitfähigkeits-Mittagsdepressionen).
4. Allgemein war die Blattleitfähigkeit nach dem Schnitt höher als kurz zuvor, besonders bei D. glomerata, P. lanceolata und T. pratense, weniger stark bei B. erectus und T. officinale und nur unwesentlich bei S. pratensis.
5. Bei keiner Art hing die Höhe der Blattleitfähigkeit von der Höhe des Xylemwasserpotentials ab. Deutlich war jedoch bei den meisten Arten, dass vor allem dann eine Blattleitfähigkeits-Mittagsdepression auftrat, wenn das Xylemwasserpotential unter einen bestimmten artspezifischen Schwellenwert sank. Diese Xylemwasserpotentialschwelle betrug bei D. glomerata -2.75 MPa, bei P. lanceolata -2.2 MPa, bei T. pratense -2.25 MPa und bei T. officinale -2.0 MPa (Tab. 10). An B. erectus und S. pratensis wurden keine solchen Schwellenwerte festgestellt.
6. Das Verhalten der Arten in bezug auf den Wasserhaushalt wurde zusammen mit morphologischen Daten bewertet (Tab. 12). Die Anpassung an Trockenheit nahm in der folgenden Reihenfolge ab: B. erectus, S.

pratensis, D. glomerata, P. lanceolata, T. officinale, T. pratense. Diese Reihenfolge stimmt im wesentlichen mit den abnehmenden Biomasseanteilen der Arten überein (Abb. 5).

7. Die hier gefundenen Wasserhaushaltsstrategien wurden mit jenen in den Arbeiten von BORNKAMM (1958), STOCKER (1967), HICKMAN (1970) und PASSIOURA (1982) verglichen (Kap. 4.2.1.). Daraus ergaben sich Widersprüche, namentlich bei der Beurteilung des Verhaltens der Gräser. Es wird gezeigt, dass die sehr empfindliche und effiziente Stomaregulation der Gräser nicht zwangsläufig zu einer Stabilisierung des inneren Wasserhaushaltes im Sinne von höheren Xylemwasserpotentialen führen muss.
8. Für die Diskussion der Wasserhaushaltsstrategien wurden Wasseraufnahme, -abgabe und -verwertung sowie die Anpassungsfähigkeit an zeitweise bessere Wasserversorgung bewertet (Tab. 11 und 12). Daraus ergibt sich für jede untersuchte Art eine eigene artspezifische Wasserhaushaltsstrategie. Diese Strategien verknüpfen das ökologische und physiologische Verhalten sowie die Morphologie der Arten miteinander.
9. In Anlehnung an die soziobiologische Theorie der evolutionär stabilen Strategie (ESS) wird ein Modell für eine sukzessionsstabile Kombination von Wasserhaushaltsstrategien in Halbtrockenrasen skizziert (Kap. 4.2.3., Abb. 21, 22). Es kann Koexistenz und Artenvielfalt erklären für
  - absolut homogene Standortsbedingungen,
  - Arten mit synchroner phänologischer Entwicklung,
  - Arten, die in gleichen Horizonten wurzeln und
  - Arten mit gleicher Wachstumsgeometrie.

Die Aussagen dieses Modells stimmen gut mit dem Verhalten der untersuchten Arten überein.

10. Mässiger Wassermangel, wie er in Halbtrockenrasen typisch ist, begünstigt die Koexistenz verschiedener Pflanzenarten (Kap. 4.2.3. und 4.3.), er ist mitverantwortlich für die hohen Artenzahlen an diesen Standorten und somit auch für ihren hohen Naturschutzwert.

#### SUMMARY

Influence of the water balance of the plants on the coexistence and of plant species richness in semi-dry meadows (Mesobromion)

The present investigation deals with the influence of water balance and especially water deficiency on the coexistence and richness of plant species in semi-dry meadow ecosystems. The ecophysiological behaviour of six species (Bromus erectus, Dactylis glomerata, Salvia pratensis, Plantago lanceolata, Trifolium pratense and Taraxacum officinale) was investigated under different water conditions in the growth room and in the field.

1. Plants grown under dry conditions in the growth room showed very

great intraspecific differences of leaf conductance (Chap. 3.3., Fig. 6.). The highest values of leaf conductance differed from the lowest ones by a factor of 10 for Dactylis glomerata and P. lanceolata, by a factor of 20 with Bromus erectus or even of 50 for S. pratensis.

2. The difference of the mean leaf conductance from species to species was larger under dry conditions in the field than under moist ones (Chap. 3.4.2., Figs 8-15). Under dry conditions (in  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) S. pratensis (100-670) and P. lanceolata (10-720) generally reached very high values, T. officinale (25-370) medium ones and T. pratense (10-460), B. erectus (15-230) and D. glomerata (6-320) low ones.
3. The species showed very different reactions to different weather conditions (Chap. 3.5., Figs 16-19, Tab. 11 and 12). The differences between the species are particularly distinct on warm and dry days; they concern the midday xylem water potential (D. glomerata and B. erectus very low values, S. pratensis very high ones), differences of leaf conductance between dry and wet treatment (B. erectus and D. glomerata pronounced differences, S. pratensis insignificant ones), midday depression of leaf conductance (D. glomerata very distinct, S. pratensis no midday depression).
4. In general, leaf conductance was higher after cutting than before. The values of D. glomerata, P. lanceolata and T. pratense, were much higher, those of B. erectus and T. officinale slightly higher, and those of S. pratensis insignificantly higher.
5. There was no recognizable relationship between high leaf conductance and high xylem water potential. In most species there was, however, a pronounced midday depression of leaf conductance when the xylem water potential fell below a certain specific threshold. This threshold was -2.75 MPa for D. glomerata, -2.2 MPa for P. lanceolata, -2.25 MPa for T. pratense and -2.0 MPa for T. officinale. B. erectus and S. pratensis showed no recognizable threshold (Tab. 10).
6. The behaviour of the plants in relation to the water balance was estimated in combination with morphological data of the different plants (Tab. 13). The adaptation to drought decreased in the following order: B. erectus, S. pratensis, D. glomerata, P. lanceolata, T. officinale, T. pratense. This sequence is much the same as that of the biomass of the different species in the meadows (Fig. 7).
7. The water balance strategies of the different species were compared with those published by BORNKAMM (1958), STOCKER (1967), HICKMANN (1970) and PASSIOURA (1982) (Chap. 4.2.1.). This led to some disagreement, especially concerning the strategies of the grasses. It is shown that the sensitive and efficient stomatal regulation of the grasses does not necessarily lead to a higher xylem water potential.
8. For the discussion of water balance strategies data on water uptake, loss, utilization and adaptability to temporarily improved water supply were estimated (Tab. 11, 12). The results show that every species has its own water balance strategy, related to physiology and morphology.

9. Based on the sociobiological theory of the evolutionary stable strategy (ESS), a theoretical model of a successional stable combination of water balance strategies in semi-dry meadows has been developed (Chap. 4.2.3., Figs 21, 22). This model can explain the co-existence of species and richness of species for
- absolutely homogenous environmental conditions,
  - species with synchronous phenological development,
  - species that have their roots in the same horizon and
  - species with similar growth geometry.
10. Moderate water stress as it is typical in semi-dry meadows promotes coexistence of different plant species (Chap. 4.2.3., 4.3.), is one of the reasons for their richness of plant species and thus nature conservation value.

#### LITERATUR

- ASHENDEN T.W., 1978: Drought avoidance in sand dune populations of Dactylis glomerata. J.Ecol. 66, 943-951.
- BARTH H., 1978: Untersuchungen zum Wasserhaushalt von einigen Halbtrockenrasen-Pflanzen unter kontrollierten Feuchtebedingungen. Diss. Univ. Göttingen. 109 S.
- BERTSCH K., 1966: Moosflora von Südwestdeutschland. 3. Aufl. Ulmer, Stuttgart. 234 S.
- BORNKAMM R., 1958: Standortsbedingungen und Wasserhaushalt von Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion) im oberen Leinegebiet. Flora 146, 23-67.
- BORNKAMM R., 1961: Zur Konkurrenzkraft von Bromus erectus. Ein sechsjähriger Dauerversuch. Bot.Jb. 80, 466-479.
- BRAAKHEKKE W.G., 1980: On coexistence: a casual approach to diversity and stability in grassland vegetation. Wageningen, Pudoc. 164 S.
- COHEN S. und Y. COHEN, 1983: Field studies of leaf conductance response to environmental variables in citrus. J.Appl.Ecol. 20, 561-570.
- COWAN I.R., 1977a: Stomatal behaviour and environment. In: PRESTON R.D. and WOOLHOUSE H.W. (Hrsg.), Advances in botanical research. Acad. Press, London/New York/San Francisco. 117-228.
- COWAN I.R., 1977b: Water use in the higher plants. In: McINTYRE A.K. (Hrsg.), Water: planets, plants and people. Aust.Acad.Sci, Canberra. 128 S.
- COWAN I.R. und FARQUHAR G.D., 1977: Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. In: JENNINGS D.H. (Hrsg.), Integration of activity in the higher plant. Univ.Press, Cambridge. 471-505.
- DAWKINS R., 1976: The selfish gene. Oxford Univ.Press.
- DAWKINS R., 1978: Das egoistische Gen. Springer, Berlin/Heidelberg/New York. 246 S.
- DEMARMELS J., 1978: Trockenstandorte als Biotopinseln für Schmetterlinge und Heuschrecken. Diplomarbeit. Univ. Zürich, Zool. Museum. 60 S. (Manuskript).
- DICKENMANN R., 1982: Cyanogenesis in Ranunculus montanus s.l. from the Swiss Alps. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, 48, 56-75.
- ELLENBERG H., 1980: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 3. Aufl. Ulmer, Stuttgart. 981 S.
- FORNALLAZ C., 1982: Veränderungen des Wasserhaushaltes von Bromus erectus