

Einfluss der Wurzelkonkurrenz auf die Koexistenz von seltenen mit häufigen Pflanzenarten in Trespen-Halbtrockenrasen

Doctoral Thesis

Author(s):

Marti, Roland

Publication date:

1993

Permanent link:

<https://doi.org/https://doi.org/10.3929/ethz-a-000929584>

Rights / license:

[In Copyright - Non-Commercial Use Permitted](#)

21. Feb. 1994

Diss. ETH Nr. 10441

**Einfluss der Wurzelkonkurrenz auf die Koexistenz von
seltenen mit häufigen Pflanzenarten in Trespen-Halb-
trockenrasen**

ABHANDLUNG
zur Erlangung des Titels
DOKTOR DER NATURWISSENSCHAFTEN
der
EIDGENÖSSISCHEN TECHNISCHEN HOCHSCHULE ZÜRICH

vorgelegt von

Roland Marti

Dipl. Natw. ETH Zürich
geboren am 30. Juni 1956
von Rüeggisberg BE

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

Andreas Gigon

ZUSAMMENFASSUNG

Wieso sind und bleiben viele Pflanzenarten selten in einem Halbtrockenrasen und welche Rolle spielt dabei die Wurzelkonkurrenz? Der Einfluss von Wurzelkonkurrenz auf die Vielfalt und die Koexistenz von Pflanzenarten wurde in zwei artenreichen, gemähten Halbtrockenrasen (Mesobrometen) experimentell untersucht. Die beiden Untersuchungsflächen liegen bei Merishausen (SH) in der Nordschweiz. Der Standort Gräte war nicht gedüngt, der Standort Emmerberg war leicht gedüngt. Für den Versuch ausgewählt wurden etablierte Individuen (target-individuals) von acht mehrjährigen Pflanzenarten: *Bromus erectus*, *Dactylis glomerata*, *Salvia pratensis*, *Centaurea jacea*, *Scabiosa columbaria*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Anthyllis vulgaris* *Primula columnae* (Synonym: *Primula veris* ssp. *suaveolens*). Je 25 Versuchs- und Referenzindividuen wurden pro Art und Standort gewählt. Eine Verpflanzung zusätzlicher Individuen erfolgte in einen Versuchsgarten mit nährstoffreichem Boden. Die Nachbarpflanzen der Versuchsindividuen wurden bis in 2cm Tiefe entfernt (Radius 12.5-25 cm; removal method) und die Wurzelkonkurrenz mit einer Polyäthylenfolie unterbunden (trenching method). Die oberirdische Entwicklung der Individuen wurde während drei Jahren untersucht.

1. In beiden Halbtrockenrasen dominierten *Bromus erectus* mit einem Anteil von 40% an der oberirdischen Phytomasse und *Salvia pratensis* mit 4-8%. Das Wurzel/Spross-Verhältnis betrug im Halbtrockenrasen Gräte $\geq 3 : 1$, im Halbtrockenrasen Emmerberg $2 : 1$. Mindestens 80% der Wurzeln wurden je in den obersten 10 cm Boden gefunden. Die Hälfte der oberirdischen Phytomasse wuchs je zwischen 0-10 cm. Dementsprechend war oberirdische Konkurrenz sekundär.
2. Die abiotische Standortseignung (physiologisches Verhalten) und die Wurzelkonkurrenzstärke (ökologisches Verhalten) der untersuchten Arten wurde quantifiziert. Die beste Standortseignung zeigten unerwarteterweise die relativ seltenen *Anthyllis vulgaris* und *Primula columnae*. Zusammen mit den dominanten *Bromus erectus* und *Salvia pratensis* waren sie auch am konkurrenzstärksten!
3. Nach Ausschluss von Wurzelkonkurrenz nahm bei allen Individuen das Wachstum der reproduktiven Strukturen stärker zu als jener der vegetativen. Das Ausmass dieser Allokation korrelierte dabei stärker mit der Wuchsform als mit der Konkurrenzstärke. Die Plastizität im Blühverhalten blieb bei Individuen konkurrenzstarker Arten unbeeinflusst, bei den anderen veränderte sie sich. Die Sprossdichte erhöhte sich nach Konkurrenzausschluss bei Individuen von konkurrenzstarken Arten, bei den konkurrenzschwachen nahm sie ab. Mögliche Ursachen für Konkurrenzstärke wurden diskutiert.
4. Bei dominanten und konkurrenzstarken Arten bildeten die Versuchsindividuen im Halbtrockenrasen Gräte 2 bis 5mal mehr Sprosse und 5 bis 20mal mehr Blüten als die Referenzindividuen. Versuchsindividuen von konkurrenzschwachen Arten bildeten dagegen 4 bis 17mal mehr Sprosse und 10 bis 770mal mehr Blüten als Referenzindividuen. Im leicht gedüngten Standort Emmerberg bestand der Unterschied v.a. im vegetativen Bereich. Versuchsindividuen von konkurrenzstarken Arten bildeten 4-5mal mehr Sprosse als die Referenzindividuen, Versuchsindividuen von konkurrenzschwachen Arten dagegen 7

bis 28mal mehr. Die Zunahme der Blütenzahl betrug bei Versuchsindividuen je 7 bis 28mal mehr als bei Referenzindividuen.

Dies bedeutet, dass in Halbtrockenrasen viele Arten durch Wurzelkonkurrenz limitiert sind.

5. Klimatische Extreme beeinflussten das Konkurrenzverhalten der untersuchten Arten allgemein. Die Versuchsindividuen reagierten auf Witterungseinflüsse anders als die Referenzindividuen. Herbivore und Befall durch parasitische Pilze wirkten sich stärker auf die Versuchsindividuen aus als auf die Referenzindividuen im Bestand (im untersuchten Zeitraum traten keine Extremsituationen auf). Im Vergleich zur Konkurrenz war dieser Einfluss jedoch unbedeutend.
6. Die extrapolierte Halbwerts-Lebenszeit der untersuchten Individuen war im Halbtrockenrasen Gräte bei *Salvia pratensis* am höchsten (45 Jahre) und bei *Anthyllis vulgaris* am kleinsten (2.1 Jahre). Für die Artenzusammensetzung sind Prozesse auf dem Niveau der Individuen massgebend.
Im nährstoffreicheren Halbtrockenrasen Emmerberg lag die Halbwerts-Lebenszeit der untersuchten Arten zwischen 4 und 7 Jahren. Dadurch war die Qualität der Wurzelkonkurrenz verändert. Gegenüber dem Halbtrockenrasen Gräte gewinnt im leicht gedüngten Standort Emmerberg die Fähigkeit zur schnellen Nährstoffaufnahme an Bedeutung; die Fähigkeit zur Nährstoffspeicherung verliert dagegen an Bedeutung!
7. Die durchschnittliche Anzahl jährlich absterbender Individuen wurde anhand der Halbwerts-Lebenszeit der 8 untersuchten Pflanzenarten berechnet und ergab einen extrapolierten Lücken-Turnover im Halbtrockenrasen Gräte von jährlich nur 3.3% der Gesamtfläche, im leicht gedüngten Halbtrockenrasen Emmerberg dagegen einen solchen von 9.2%.
8. Von den dominanten und konkurrenzstarken Arten im Halbtrockenrasen Gräte muss durchschnittlich 1 Ex. auf 10'000-30'000 produzierte Samen pro Jahr das Adultstadium erreichen, um den Bestand halten zu können (bei der Annahme, dass die Vegetationszusammensetzung gleich bleibt). Bei den kurzlebigen und konkurrenzschwachen Arten ist 1 Ex. auf 600-2000 produzierte Samen erforderlich.
9. Warum sind und bleiben Pflanzenarten selten im Bestand? Für die untersuchten Halbtrockenrasen gilt das folgende Modell: dominanzbestimmte Matrix aus häufigen, mehrjährigen Arten mit horstförmigem Wuchs, dazwischen die eher seltenen und kurzlebigeren Lückenbesiedler. Wurzelkonkurrenz findet v.a. passiv statt, wobei der Besetzung von Raum und Nährstoffen durch langlebige Arten grosse Bedeutung zukommt.
10. Wurzelkonkurrenz bestimmt in Halbtrockenrasen über die Dominanz von Matrixarten und ist wichtiger als deren abiotische Standortseignung. Dominante Arten sind konkurrenzstark, aber konkurrenzstarke Arten nicht zwingend dominant! Für kurzlebige Lückenbesiedler ist Wurzelkonkurrenz ein Faktor unter anderen. Aus den Punkten 1-9 geht hervor, dass die Faktorendiversität im Bestand allgemein gross ist und dass kein einzelner Faktor dominiert. Dies und die nachgewiesene "Langsamkeit" dieser Ökosysteme sind entscheidend für die Artenvielfalt in Halbtrockenrasen.
11. In Kap. 5 wurde die direkte vs. indirekte und aktive vs. passive Wirkungsweise von Wur-

zelkonkurrenz in einer Tabelle erläutert. Vom Matrix-Lücken-Modell wurden Bezüge zur Evolutionär Stablen Strategie, zum Mosaikzykluskonzept und zum CSR-Modell gemacht.

12. Ursachen für die geringe Populationsdichte vieler Pflanzenarten wurde aus Sicht des Naturschutzes diskutiert. Die Möglichkeit der Förderung einzelner Pflanzenarten wurde erläutert.

SUMMARY

The Influence of Root Competition on the Coexistence of Sparse and Common Perennials in Two Limestone Grasslands

Why are so many plant species rare in limestone grasslands, and remain so? What is the role of root competition hereby? The influence of root competition on the diversity and the coexistence of species was investigated in two limestone grasslands in northern Switzerland. The study sites (Gräte and Emmerberg) are mown meadows, rich in species. The site Gräte was poor in nutrients, the site Emmerberg was slightly fertilized. Following eight perennial species were chosen for the experiments: *Bromus erectus*, *Dactylis glomerata*, *Salvia pratensis*, *Centaurea jacea*, *Scabiosa columbaria*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Anthyllis vulgaris*, *Primula columnae* (synonym: *Primula veris* ssp. *suaveolens*). Well established individuals of each species were chosen on both sites, 25 individuals as treatment plants and 25 neighbouring individuals as control plants. The plants were investigated for 3 years. Additionally, some individuals were planted into nutrient rich soil in an experimental garden. The plants in a circumference of 12-25cm around the treatment plants (target individuals) were removed to a depth of 2cm (removal method). Root competition was excluded by a polyethylen-foil (trenching method).

1. In the swards, the dominant species *Bromus erectus* reached 40% of the above-ground phytomass. *Salvia pratensis* was subdominant. The root/shoot-ratio was $\geq 3 : 1$ on the site Gräte, respectively $2 : 1$ on the site Emmerberg. At least 80% of the roots were found in the upper 10cm of soil. Half of the above-ground phytomass was between 0-10cm. Thus, the influence of the above-ground competition was minor.
2. The fundamental as well as the realized niche were quantified for the investigated species. Surprisingly, the rarely occurring species *Anthyllis vulgaris* and *Primula columnae* were highly adapted to the site. They were as competitive as the dominant species *Bromus erectus* and *Salvia pratensis*.
3. In the individuals, after exclusion of root competition, the increase in reproductive structures was larger than in vegetative ones. The extent of allocation correlated more with the growth form than with the absence of competition. In contrast to weak competitors the flowering-ratio of strong competitors was not affected by the treatment. The shoot density of strong competitors was increased by the treatment, but decreased for weak competitors. Possible reasons for the differences in competitiveness were discussed.
4. On the site Gräte, the treatment individuals of dominant species developed 2-5 times more shoots and 5-20 times more flowering units than the control plants. Whereas the individuals

of weak competitors had 4-17 times as many shoots and 10-770 times as many flowering units.

On the slightly fertilized site Emmerberg, the difference mainly showed in the vegetative parameters. The individuals of strong competitors developed 4-5 times as many shoots as the control plants. Whereas the individuals of weak competitors had 7-28 times as many.

These results show the limitation of several species in limestone grasslands by root competition.

5. Climatic extremes influenced the competition of the species investigated. In addition the reaction of the treatment plants differed from that of the control plants. The effect of herbivory or parasitic fungi (*Epichloë typhina*) was stronger upon treatment than upon control plants. But this effect can be neglected compared with that of competition.
6. On the site Gräte, the individuals of *Salvia pratensis* showed the highest half-life (45 years). Those of *Anthyllis vulgaris* (2.1 years) had the lowest. The species composition was determined by processes on the level of individuals.
The investigated individuals on the site Emmerberg had half-lives of 4-7 years. Hereby the quality of root competition was altered: slight fertilization of the site Emmerberg enhances the ability to take up nutrients, whereas the storage loses importance.
7. The average number of dying individuals per year for each species was calculated from half-life. An extrapolated gap-turnover of only 3.3% of the total area yearly resulted on the site Gräte and 9.2% on the site Emmerberg.
8. On the site Gräte, one out of 10'000-30'000 yearly produced seeds of the dominant species or of the strong competitors has to reach the adult stage in order to preserve the species composition. The short-living species or the weak competitors need to bring up one individual out of 600-2'000 seeds.
9. Why do some species occur and remain sparse in the stand? The following model applies to the investigated grasslands: a dominance controlled matrix of common tussock perennials and rather sparse, short-lived gap colonizers in between. Because of the occupation of space and nutrients by long-lived species the role of root competition is mostly passive.
10. In limestone grasslands, root competition is more important for the dominance of matrix species than abiotic site parameters. Dominant species are strong competitors, but strength in competition does not guarantee for dominance! Root competition is only one of several influences for the short-lived gap colonizers. As can be seen from points 1-9, there is a large diversity of factors, none of which is dominant within the stand. This fact as well as the proved 'slowness' of these ecosystems are most crucial for the species diversity in limestone grasslands.
11. The direct vs. indirect and active vs. passive mechanism of root competition was discussed in a table in chapter 5. The Matrix Model was set into relation to the Evolutionary Stable Strategy, the Mosaic Cycle Concept and the CSR-Model.
12. Causes for the sparseness of many species were discussed in relation to nature conservation. Possibilities for favouring certain species were explained.