

Diss. ETH No. 9154

**Influence of gaps and neighbouring plants on seedling  
establishment in limestone grassland**

**Experimental field studies in northern Switzerland**

A dissertation submitted to the  
SWISS FEDERAL INSTITUTE OF TECHNOLOGY ZUERICH

for the degree of  
Doctor of Natural Sciences

presented by

**Peter RYSER**  
Dipl. Natw. ETH Zürich  
born January 31st, 1960  
citizen of Sumiswald (BE)

Accepted on the recommendation of  
Prof. Dr. A. Gigon, examiner  
Prof. Dr. E. Landolt, co-examiner

1990

## SUMMARY

The influence of vegetation on the establishment of new seedlings was studied experimentally in a limestone grassland (*Mesobrometum*) in northern Switzerland. Seeds of six dicotyledonous species (*Arabis hirsuta*, *Linum catharticum*, *Medicago lupulina*, *Plantago lanceolata*, *Primula veris* s.l. and *Sanguisorba minor*) were collected at the study site and sown in artificially created microsites, which were differentially influenced by adult plants of three species common in the meadow (*Bromus erectus*, *Onobrychis viciifolia* and *Salvia pratensis*). The microsites were tufts of the adult plants, the edges around them and gaps beside them. The influence of moss cover on the establishment was studied on separate plots. Seeds were sown in August of 1986 and 1987. Emergence, fate of emerged seedlings and their growth was followed during one or two years. As the emergence after the first sowing was poor, the quantitative data presented in the summary is based on results of the second sowing.

1. Germination occurred in all microsites. Moderate vegetation cover increased the number of seedlings of all species, although it often delayed the emergence. Most seedlings emerged in spring. The only species with mainly autumn germination was *Arabis*.
  2. Three major patterns of establishment in relation to the influence of neighbouring plants could be distinguished:
    - *Plantago* and *Sanguisorba* established well in all microsites. Their mortality was slightly higher in dense vegetation than in gaps, but in all microsites 50-90% of the emerged seedlings survived the first growth period.
    - *Linum* was extinguished by a fungal disease in spring 1988 regardless of the microsite. Thus the analysis of establishment is based only on the small number of seedlings, whose fate could be followed during 1987. The results indicate a good establishment in gaps and a detrimental effect of dense vegetation cover.
    - *Arabis* and *Primula* were hardly at all able to establish in gaps. They suffered a high mortality because of abiotic factors such as frost heave in winter (*Arabis*) and desiccation after the mowing of the meadow. The vegetation enhanced the establishment by stabilizing the soil and preventing the desiccation. Less than 5% of the *Arabis*-seedlings survived one year in the gaps, while the survival was 21-43% in edges and 25-52% in tufts. Moss cover enhanced the establishment of *Arabis* significantly. *Primula* survived to less than 25% in gaps, the figures for edges and tufts being 35-93% and 42-57%, respectively. Late emerging *Primula*-seedlings had a significantly higher mortality in summer than the early emerging ones.
- Medicago* differed in its establishment in the two years of study. Survival in 1987 was high, 56-100% in the different microsites after one growth period. In 1988 survival was low. It was better in the shelter of *Onobrychis* (47-51%) than in the other microsites (0-42%).
3. The growth of the seedlings was very slow, and the seedlings remained small until the end of the study. Species with the best survival, *Plantago* and *Sanguisorba*, had the largest plants in autumn 1988. The growth of these species was reduced by vegetation cover.
  4. The species of the neighbouring plant influenced the establishment and growth of *Arabis*, *Medicago* and *Plantago*. Seedlings of these species established better and were larger in *Onobrychis*-plots than in *Bromus*-plots.
  5. Vegetation cover did not prevent the establishment of seedlings. Climatic factors were more decisive for their survival than competition. Neighbouring plants had a positive effect on establishment of species vulnerable to climatic hazards. On the whole, species differed more in their ability to establish in gaps than in dense vegetation. The observed slow growth and the survival of the seedlings over long periods in undisturbed turf are important factors for the maintenance of the high species density in nutrient-poor limestone grasslands.

## ZUSAMMENFASSUNG

Der Einfluss der Vegetation auf die Etablierung neuer Keimlinge wurde experimentell in einem Trespen-Halbtrockenrasen (*Mesobrometum*) in der Nord-Schweiz untersucht. Samen von sechs dicotylen Arten (*Arabis hirsuta*, *Linum catharticum*, *Medicago lupulina*, *Plantago lanceolata*, *Primula veris* s.l. und *Sanguisorba minor*) wurden in der Nähe der Untersuchungsflächen gesammelt und in künstlich erzeugte Mikrostandorte eingesät. Die Mikrostandorte wurden durch adulte Pflanzen von drei in der Wiese häufigen Arten (*Bromus erectus*, *Onobrychis viciifolia* und *Salvia pratensis*) unterschiedlich beeinflusst: die Horste der adulten Pflanzen, ihre Randzonen und die Lücken neben ihnen. Der Einfluss der Moosbedeckung wurde an separaten Mikrostandorten untersucht. Die Samen wurden im August 1986 und 1987 gesät. Das Aufkommen von Keimlingen, ihr Schicksal und Wachstum wurde während eines bzw. zwei Jahren registriert. Weil nach der ersten Saat nur eine geringe Anzahl Keimlinge aufkam, basieren die Zahlenangaben der Zusammenfassung auf den Daten der zweiten Saat.

1. Keimlinge kamen an allen Mikrostandorten auf, grösstenteils im Frühling. Nur *Arabis* zeigte vor allem Herbstkeimung. Eine leichte Vegetationsbedeckung erhöhte die Anzahl der Keimlinge, obwohl die Keimung verzögert wurde.
2. Es konnten drei verschiedene Etablierungsmuster bezüglich des Einflusses der benachbarten Pflanzen unterschieden werden:
  - *Plantago* und *Sanguisorba* etablierten sich gut an allen Mikrostandorten. Ihre Sterblichkeit war etwas höher in dichter Vegetation, aber 50-90% aller Keimlinge überlebten die erste Vegetationsperiode an den verschiedenen Mikrostandorten.
  - *Linum* wurde im Frühling 1988 vollständig durch eine Pilzkrankheit ausgelöscht, unabhängig vom Mikrostandort. Die wenigen bereits 1987 erhaltenen Resultate deuten darauf hin, dass die Etablierung in den Lücken gut ist und die Vegetationsbedeckung sich nachteilig auswirkt.
  - *Arabis* und *Primula* konnten sich kaum in den Lücken etablieren. Abiotische Faktoren, wie Frosthebung im Winter (*Arabis*) und Austrocknung nach der Mahd, verursachten eine hohe Sterblichkeit. Der Schutz durch die Vegetation begünstigte die Etablierung, indem der Boden stabilisiert und die Austrocknung verhindert wurde. Weniger als 5% der *Arabis*-Keimlinge überlebte ein Jahr in den Lücken. In den Randzonen und Horsten war die Überlebensrate 21-43% bzw. 25-52%. Moosbedeckung begünstigte die Etablierung von *Arabis* deutlich. In den Lücken überlebten knapp 25% der *Primula*-Keimlinge. Die entsprechenden Zahlen für Randzonen und Horste waren 35-93% und 42-57%. Spät gekeimte Pflanzen hatten eine höhere Sterblichkeit im Sommer als früh gekeimte.

Die Etablierung von *Medicago* war in den zwei Untersuchungsjahren verschieden. 1987 war die Sterblichkeit gering: 56-100% der Keimlinge überlebten die erste Vegetationsperiode in den verschiedenen Standorten. 1988 war die Sterblichkeit hoch. Im Schutz von *Onobrychis* überlebten 47-51% der Keimlinge, an den anderen Mikrostandorten nur 0-42%.
3. Die Keimlinge wuchsen langsam und blieben bis zum Untersuchungsabschluss klein. Die Keimlinge der Arten mit den höchsten Überlebensraten, *Plantago* und *Sanguisorba*, waren die grössten. Das Wachstum dieser Arten wurde durch die Vegetation gehemmt.
4. Die Etablierung von *Arabis*, *Medicago* und *Plantago* wurde durch die Spezies der benachbarten Pflanzen beeinflusst. Die Keimlinge der genannten Arten etablierten sich besser und waren zugleich grösser in den *Onobrychis*-Flächen als in den *Bromus*-Flächen.
5. Die Vegetation verhinderte die Keimlingsetablierung nicht. Klimatische Faktoren waren für das Überleben der Keimlinge entscheidender als Konkurrenz. Die Vegetation

hatte einen positiven Einfluss auf die Etablierung der Arten, die empfindlich auf die klimatischen Faktoren reagierten. Insgesamt unterschieden sich die Arten mehr in ihrer Fähigkeit sich in den Lücken als in der Vegetation zu etablieren. Das beobachtete langsame Wachstum und die Fähigkeit der Pflanzen, lange Zeitperioden in der Vegetation zu überleben, sind wichtige Faktoren für die Erhaltung des Artenreichtums in nährstoffarmen Grünlandgesellschaften.

## REFERENCES

- AARSSSEN L.W., 1983: Ecological combining ability and competitive combining ability in plants: toward a general evolutionary theory of coexistence in systems of competition. *Am.Nat.* 122, 707-731.
- BINZ A. and HETZ C., 1986: Schul- und Exkursionsflora für die Schweiz mit Berücksichtigung der Grenzgebiete. Schwabe, Basel. 624 pp.
- CAMPBELL B.D. and GRIME J.P. (submitted 1990): An experimental test of plant strategy theory.
- CARUSO J., 1970: Early seedling survival of *Melilotus* in bluegrass sod. *Ecology* 51, 553-554.
- CERLETTI G., 1988: Experimentelle Untersuchungen zum Bodenwasserhaushalt in Tressen-Halbtrockenrasen (bei Merishausen). Diplomarbeit. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich. 84 pp. (unpubl.).
- CHESSON P.L. and CASE T.J., 1986: Overview: Nonequilibrium community theories: Chance, variability, history, and coexistence. In: DIAMOND J. and CASE T.J. (eds.), *Community ecology*. Harper & Row, New York. 229-239.
- CHIPPINDALE H.G., 1948: Resistance to inanition in grass seedlings. *Nature* 161, 65.
- CONNELL J.H., 1978: Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1302-1310.
- DURING H.J., SCHENKEVELD A.J., VERKAAR H.J. and WILLEMS J.H., 1985: Demography of short-lived forbs in chalk grassland in relation to vegetation structure. In: WHITE J. (ed.), *The population structure of vegetation*. Junk, Dordrecht. 341-370.
- DURING H.J. and WILLEMS J.H., 1984: Diversity models applied to a chalk grassland. *Veg-etatio* 57, 103-114.
- ELLENBERG H., 1986: *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. (4th ed.). Ulmer, Stuttgart. 989 pp.
- ELLISON L., 1949: Establishment of vegetation on depleted subalpine range as influenced by microenvironment. *Ecological Monographs* 19, 97-121.
- FENNER M., 1978: A comparison of the abilities of colonizers and closed-turf species to establish from seed in artificial swards. *J.Ecol.* 66, 953-963.
- FENNER M., 1985: *Seed ecology*. Chapman & Hall, London, New York. 151 pp.
- FORCIER L.K., 1975: Reproductive strategies and the co-occurrence of climax tree species. *Science* 189, 808-810.
- FOWLER N., 1986: Microsite requirements for germination and establishment of three grass species. *Amer.Midland Naturalist* 115, 131-145.
- FOWLER N., 1988: What is safe site?: neighbor, litter, germination date and patch effects. *Ecology* 69, 947-961.
- FOX J.F., 1977: Alternation and coexistence of three species. *Am. Nat.* 111, 69-89.
- FRAHM J.-P. and FREY W., 1983: *Moosflora*. Ulmer, Stuttgart. 522 pp.
- FRANCO A.C. and NOBEL P.S., 1988: Interactions between seedlings of *Agave deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology* 69, 1731-1740.