

**Zeitschrift:** Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel  
**Herausgeber:** Geobotanisches Institut der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel  
**Band:** 43 (1974)

**Artikel:** Konkurrenzuntersuchungen zwischen nah verwandten Arten von *Scabiosa columbaria* L.s.l.  
**Autor:** Grossmann, F. / Landolt, E. / Gigon, A.  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-377683>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

**Download PDF:** 02.04.2025

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Konkurrenzuntersuchungen zwischen nah verwandten Arten von *Scabiosa columbaria* L.s.l.

I. Verhalten der Arten unter verschiedenen Temperatur-, Feuchtigkeits- und Nährstoffbedingungen

von E. LANDOLT, F. GROSSMANN, A. GIGON und M. MEYER

## Inhaltsangabe

1. *Einleitung und Problem*
2. *Material und Methoden*
  - 2.1 *Material*
  - 2.2 *Kulturbedingungen*
  - 2.3 *Messungen*
  - 2.4 *Auswertungen*
3. *Verhalten der Arten in Reinkulturen*
  - 3.1 *Entwicklung der Pflanzen*
  - 3.2 *Einfluss der Randlage*
  - 3.3 *Einfluss der Pflanzdichte*
  - 3.4 *Einfluss der Düngung*
  - 3.5 *Einfluss des Grundwasserstandes*
  - 3.6 *Einfluss der Bewässerungsverhältnisse*
  - 3.7 *Einfluss der Temperatur*
  - 3.8 *Vergleich der Merkmale*
  - 3.9 *Vergleich der 3 Arten*
4. *Konkurrenzverhalten der Arten*
  - 4.1 *Scabiosa columbaria*
  - 4.2 *Scabiosa gramuntia*
  - 4.3 *Scabiosa lucida*
5. *Diskussion*

*Zusammenfassung - Résumé - Summary*

*Literatur*

## 1. Einleitung und Problem

Für die Evolution von neuen Oekotypen (und Arten) aus bestehenden Populationen ist erste Voraussetzung eine grosse Variationsbreite genetischer Merkmale, die sich ökologisch auswirken. Damit erst wird es den Pflanzen möglich, sich geographisch und ökologisch auszubreiten. An den neu zu besiedelnden Standorten erweisen sich meist andere Merkmalskombinationen als am ursprünglichen Standort als günstig für das Ueberleben und den Konkurrenzkampf und werden deshalb von der Selektion bevorzugt. Damit diese unterschiedlichen Merkmalskombinationen erhalten bleiben, muss allerdings der freie Genaustausch mit Pflanzen der ursprünglichen Populationen durch Isolationsmechanismen verhindert oder zumindest erschwert werden. Sonst entstehen ständig Bastarde, die Uebergangszonen bilden, die Merkmalsunterschiede verwischen und die Wirkung der Selektion aufheben können. Ein instruktives Beispiel für eine solche Oekotypenbildung ist *Agrostis tenuis*. In Wales ist dieses Gras über weite zusammenhängende Flächen verbreitet. Man kann aber viele lokale Populationen finden, die besondere, an den Standort angepasste ökologische Merkmale zeigen. Diese lokalen, durch unterschiedliche Selektion bedingte Oekotypen können sich halten, weil der Pollen durch den Wind nur über relativ kurze Strecken verbreitet und der freie Genaustausch über grössere Distanzen dadurch erschwert wird (BRADSHAW 1959). Eine scharfe Grenze zwischen den Oekotypen kann allerdings nur beobachtet werden, wenn sich ökologisch stark auswirkende Standortfaktoren plötzlich ändern, wie das beispielsweise in der Umgebung von Bleimineralen der Fall ist. Dort können dicht nebeneinander bleitolerante und bleiempfindliche Oekotypen auftreten, die sich gegenseitig ausschliessen und sich auch durch Kreuzungen nicht vermischen (JAIN und BRADSHAW 1966).

Die Besiedlung von frei gewordenen Flächen nach dem Rückzug der Gletscher im Spät- und Postglazial bot günstige Bedingungen für die Neubildung von Sippen. Darüber hinaus hat der Mensch in den letzten Jahrtausenden die Entstehung von zahlreichen neuen Sippen ermöglicht, indem er viele ökologische Bedingungen geschaffen hat, die sich von jenen natürlicher Standorte unterscheiden. Die Besiedlung solcher neuer Standorte setzte von der Pflanze oft neue ökologische Eigenschaften voraus, die nur aus genetisch vielseitigen Populationen durch Neukombination von Merkmalen entstehen konnten. In dieser Hinsicht sehr günstig sind Bastardpopulationen zwischen zwei oder mehreren nah verwandten Sippen,

besonders dann, wenn der neue Standort eine Kombination von ökologischen Faktoren der Standorte der beiden Eltersippen darstellt. Der Mensch hat nicht nur die neuen Standorte geschaffen, sondern auch die Möglichkeiten der Kontaktnahme zwischen nah verwandten, aber geographisch-ökologisch voneinander getrennten Sippen erleichtert, indem er durch Schaffung von offenen konkurrenzarmen Standorten und durch Verschleppung der Samen ihre Ausbreitung förderte und damit oft Genvermischungen ermöglichte. Besonders unter Unkraut- und Wiesenpflanzen gibt es zahlreiche Beispiele solcher hybridogener Entstehung (vgl. z.B. LANDOLT 1970). Ueber eine erst kürzlich erfolgte Neubildung von hybridogenen Oekotypen berichten STEBBINS und DALY (1961) aus Kalifornien. Sie konnten dort eine Bastardpopulation von *Helianthus annuus* und *H. Bolanderi* beobachten, aus der sich im Laufe von 7 Jahren unter dem Einfluss verschiedener ökologischer Bedingungen und nach Trennung durch einen Grasstreifen zwei Populationen mit unterschiedlichen Merkmalskombinationen entwickelten. Wie sich aber solche Neukombinationen gegenüber den Elterkombinationen im Konkurrenzkampf durchsetzen können, ist nicht bekannt.

Mit den vorliegenden Untersuchungen ist beabsichtigt, *die Entstehung neuer Oekotypen unter verschiedenen Bedingungen im Experiment zu verfolgen*. Als Untersuchungspflanzen wurde die Artengruppe der *Scabiosa columbaria* gewählt, die gleichzeitig an unserem Institut morphologisch und ökologisch in Bearbeitung war (GROSSMANN 1975). Drei nah verwandte Arten wurden verwendet (*S. columbaria* L., *S. gramuntia* L., *S. lucida* Vill.), die die gleiche Chromosomenzahl besitzen ( $2n=16$ ) und sich fertil miteinander kreuzen. Es sind also beliebige neue Kombinationen möglich. Die Elterarten sind relativ kurzlebig (2 - 6 Jahre); die Konkurrenz kann zwischen ausgewachsenen Pflanzen während weniger Jahre beobachtet werden; auf der anderen Seite haben junge Pflanzen immer wieder eine Chance aufzukommen, da innert weniger Jahre ein Generationswechsel stattfindet. Ein Nachteil der Artengruppe ist, dass die morphologischen Merkmalsunterschiede zwischen den Arten im Vergleich zur morphologischen Variabilität innerhalb einer Population nicht sehr gross sind und teilweise nur statistisch erfasst werden können. Neukombinationen erkennt man oft erst nach langwierigen Messungen.

Die 3 verwendeten Arten besiedeln in der Natur Standorte, die sich namentlich in bezug auf die Temperatur während der Vegetationszeit und in bezug auf die Niederschlagsverhältnisse unterscheiden (s. Tabelle 1). *S. lucida* ist



eine mittel- und südeuropäische Gebirgspflanze (Vogesen, Jura, Alpen, nördlicher Apennin, Karpaten, Gebirge der Balkaninsel). Sie hat ihr Zentrum in der subalpinen und alpinen Stufe in *Seslerion-* und *Caricion ferrugineae* - Gesellschaften. Die Standorte von *S. lucida* sind charakterisiert durch niedere Mitteltemperaturen, hohe Niederschlagsmengen, kurze, aber intensive Sonneneinstrahlung und kurze Vegetationszeit. *S. gramuntia* ist in Südfrankreich und in den zentralalpinen und seltener südalpinen Tälern verbreitet und wächst vorwiegend in der kollinen und montanen Stufe in *Festucion vallesiaca* - Gesellschaften sowie in Vegetationen über kalkhaltigem Schutt und in Föhrenwäldern. Ihre Standorte sind gekennzeichnet durch hohe Mitteltemperaturen, geringe Niederschlagsmengen, lange Sonneneinstrahlung und lange Vegetationszeit. *S. columbaria* hat ihr Areal vorwiegend in Mitteleuropa nördlich der Alpen und ist in der kollinen und montanen Stufe, namentlich in *Mesobromion* - Gesellschaften und in lichten Föhrenwäldern anzutreffen. Im Untersuchungsgebiet liegt das Klima am Standort von *S. columbaria* in bezug auf die Sonnenscheindauer, die Mitteltemperatur, die Niederschlagsverhältnisse und die Vegetationszeit zwischen jenem von *S. gramuntia* und *S. lucida* (vgl. Tab. 1).

Entsprechend den Unterschieden der natürlichen Standorte wurden im Experiment die Temperaturbedingungen und die Feuchtigkeitsverhältnisse im Boden variiert. Daneben kamen auch Abstufungen im Nährstoffgehalt zur Anwendung, da vermutet wurde, dass am natürlichen Standort Unterschiede in der Nährstoffversorgung des Bodens vorliegen könnten. Inzwischen hat GROSSMANN (1975) allerdings gezeigt, dass sich die natürlichen Standorte der 3 Arten in der Stickstoffversorgung nicht wesentlich unterscheiden.

In einem ersten Teil der Untersuchungen, über den hier berichtet wird, wurde das ökologische Verhalten von miteinander gleichzeitig aufwachsenden Pflanzen der 3 Arten in Rein- und Mischkultur unter verschiedenen Umweltbedingungen abgeklärt. In einer zweiten Phase, die gegenwärtig noch im Gange ist, wird die Entwicklung der Nachkommen beobachtet, die unter den gleichen unterschiedlichen Umweltbedingungen bei freier Kreuzungsmöglichkeit zwischen den verschiedenen Arten aufwachsen.

## Verdankungen

Die vorliegenden Untersuchungen wurden durch den Schweizerischen Nationalfonds unterstützt, dem wir zu grossem Dank verpflichtet sind. Dankbar sind wir allen Mitarbeitern des Geobotanischen Institutes, die bei der Pflege der Pflanzen, bei der Messung der Merkmale, bei der Auswertung und bei der Uebersetzung der Zusammenfassung mitgeholfen haben, insbesondere E. BRÄM, E. BROUILLET, B. EGGER, T. EGLOFF, A. HEGI, M. JOHNSEN, PD Dr. F. KLÖTZLI, A. LANDOLT, M. PORRET, L. ROOS, M. SIEGL, H. SIGG, PD Dr. K. URBANSKA. Bei der Wahl der Bodenzusammensetzung wurden wir von Prof. Dr. F. RICHARD und Prof. Dr. R. BACH beraten. Bei der Festlegung des Computer-Programms half uns Dr. F. SCHWENDIMANN. Auch dafür danken wir herzlich.

## 2. Material und Methoden

### 2.1 *Material*

Die Herkünfte der drei verschiedenen Arten mit Standortsangaben sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Ueber das allgemeine Klima der Herkunftsorte geben die Klimadiagramme in Abb. 1 Auskunft. Die Herkunftsorte dürfen in bezug auf Klima und Vegetation als typisch bezeichnet werden.

Von den 3 Arten wurden an Ort und Stelle Samen gesammelt und im Winter 1966/67 im Gewächshaus ausgesät. Die jungen Pflanzen kamen im August 1967 nach Bildung einer kräftigen Rosette vom Gewächshaus in die verschiedenen Versuchsfelder und Kulturgefässe. Die Pflanzen der Kulturgefässe überwinterten im Freien und standen ab April 1968 unter den verschiedenen Temperaturbedingungen in den Gewächshauskammern. Im Herbst 1968 wurde die eine Hälfte der Pflanzen für Gewichtsbestimmungen verwendet, während die andere Hälfte in den Jahren 1969 und 1970 weiter untersucht wurde. Dann waren viele Pflanzen bereits eingegangen und die Konkurrenzbedingungen durch das Aufkommen von Jungpflanzen verändert, so dass der Versuch mit den Elternpflanzen abgebrochen wurde.

### 2.2 *Kulturbedingungen*

Die Versuche wurden in zwei Gruppen durchgeführt: Grundwasserbeckenversuche und Gewächshausversuche.

Tabelle 1. Standort und Herkunft der untersuchten Arten

	<i>S. lucida</i>	<i>S. columbaria</i>	<i>S. gramuntia</i>
Kanton	Graubünden	Zürich	Wallis
Lokalität	Parsennmeder	Boppelserweid	La Bâtiâz
Koordinaten	784.300/191.500	673.900/257.900	571.500/106.050
Exposition	SE	SSE	ESE
Neigung	30°	25°	40°
Höhe ü. M.	1950 m	560 m	500 m
Vegetation	<i>Caricetum ferrugineae</i>	<i>Mesobrometum</i>	<i>Festucetum vallesiacae</i>
Bewirtschaftung	Mahd, alle 2-3 Jahre	Mahd, 1mal jährlich	extensive Weide
Bodentyp	alpine Rasenbraunerde	verbraunte Mergelrendzina	Mergelrendzina
pH (frisch)	6.4	7.2	7.5 - 8.0
CaCO <sub>3</sub> in Feinerde	0,02 %	23 %	4 - 35 %
Stickstoff pro 100 g trockene Feinerde im Ge- lände	0 mg (15.8.68)	0 mg (2.10.68)	0 mg (17.8.70)
nach 6 Wochen Feuchtkammer	1,8 mg	1,7 mg	2,3 - 3,2 mg
mittlere Tempera- tur <sup>1</sup> (April bis Oktober)	6,7°	12,7°	14,9°
mittlere Nieder- schlagsmenge <sup>2</sup> (April bis Okt.)	93 cm	74 cm	45 cm
heitere Tage <sup>3</sup> (April bis Sep- tember)	39	39	64
Sonnenschein- dauer <sup>4</sup> (April bis Oktober)	1162 Std.	1336 Std.	1484 Std.

<sup>1</sup> Die mittleren Temperaturen sind einer Arbeit von SCHÜEPP (1960) entnommen (Stationen: Davos-Schatzalp, Zürich MZA, Martigny-Bourg)

<sup>2</sup> Die Niederschlagszahlen stammen von UTTINGER (1965). (Stationen: Davos-Schatzalp, Boppelsen, Martigny-Ville; die Summen von Davos-Schatzalp wurden um 25% erhöht, da nach der Niederschlagskarte von UTTINGER (1949) die Herkunftsstation entsprechend höhere Jahressummen aufweist.

<sup>3</sup> Die mittlere Anzahl der heiteren Tage im Sommer wurde aus einer Arbeit von MÖRIKOFER (1932) herausgelesen (Stationen: Davos, Zürich, Sitten).

<sup>4</sup> Die Angaben der Sonnenscheindauer sind einer Arbeit von SCHÜEPP (1962) entnommen (Stationen: Davos, Zürich MZA, Sitten).

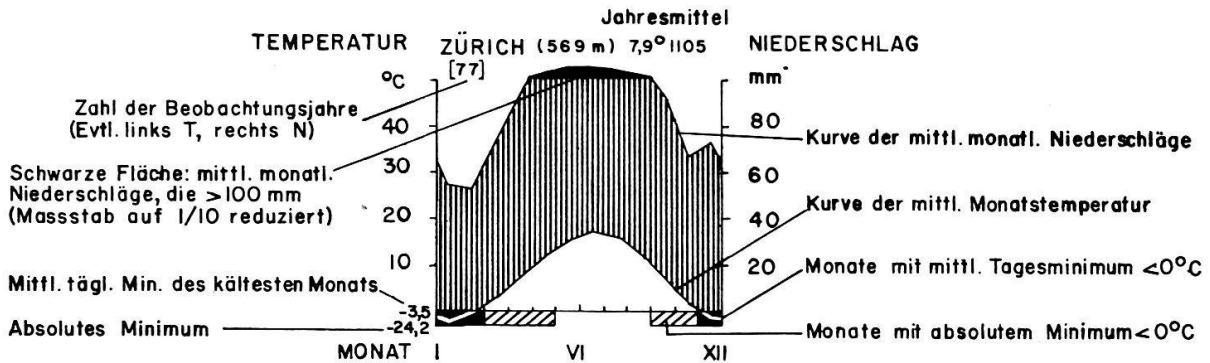


Abb. 1. Klimadiagramme der Stationen Davos-Schatzalp, Zürich und Martigny-Ville (nach WALTER und LIETH 1967). Die Diagramme von Davos-Schatzalp und Martigny-Ville wurden durch Minimaltemperaturen und die Frostangaben der Stationen Davos, bzw. Sion ergänzt.

### 2.2.1 Grundwasserbeckenanlage

Die im Freien gelegenen Grundwasserbecken (4,25m x 1,20m) in denen der Grundwasserstand auf je 25 cm Abstand konstant gehalten werden kann, eignen sich zur Untersuchung des Einflusses von Boden- und Niederschlagswasser und von Nährstoffkonzentrationen auf die Entwicklung von Pflanzen. Abb. 2 zeigt einen Längsschnitt durch ein solches Becken.

Ueber einer 30 cm tiefen Kiesschicht (karbonathaltige, meist über 3 cm dicke Steine), die nach oben mit Steinwatte abgedeckt ist, wurde

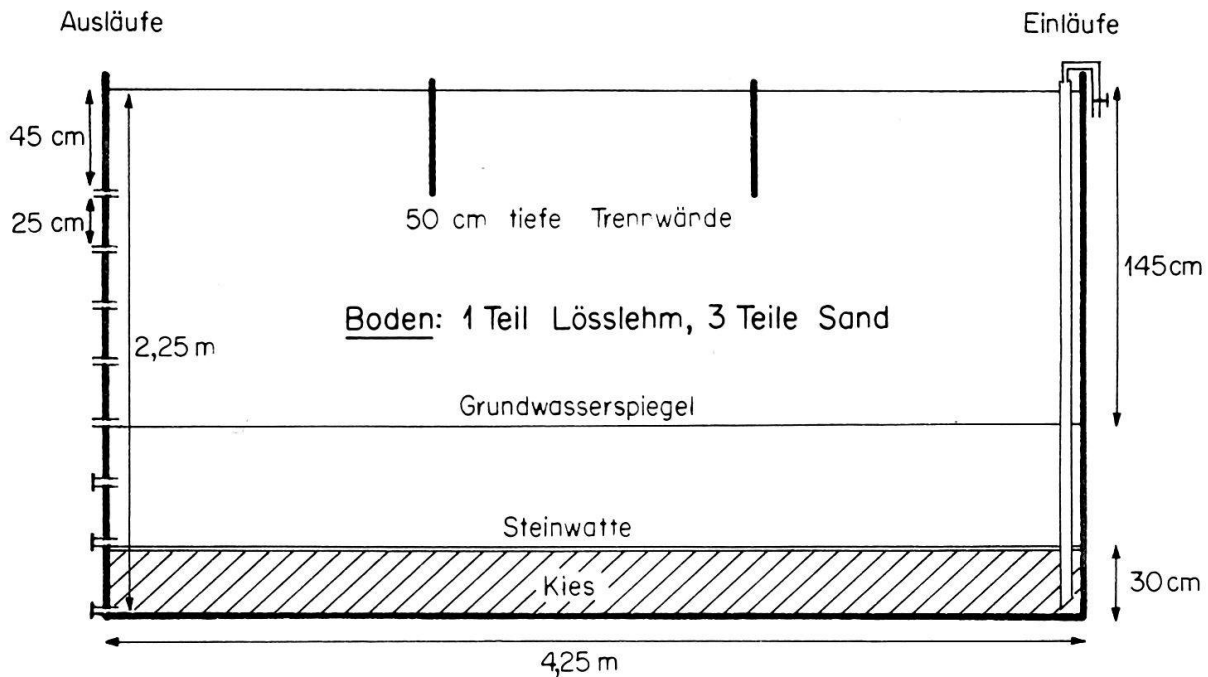


Abb. 2. Längsschnitt durch ein Grundwasserbecken im Freien

als eigentliches Bodenmaterial eine Mischung von Lösslehm zu Sand im Verhältnis 1 : 3 verwendet. Der Lösslehm stammt von Lengnau (Aargau), ist sehr nährstoffarm (ca. 1 g Stickstoff pro m<sup>3</sup> Boden) und karbonatfrei. Der beigemischte im Handel erworbene Sand von 0,2 - 2 mm Korndurchmesser ist karbonathaltig.

Die Niederschlags- und Temperaturverhältnisse während der Vegetationszeit der Versuchsjahre sind in Tabelle 2 dargestellt (Messwerte aus der 100 m höher gelegenen Meteorologischen Zentralanstalt MZA, Zürich).

Tabelle 2. Monatliche Niederschläge (in mm) und monatliche Mitteltemperaturen (°C) in Zürich (MZA)

		Niederschläge			Mitteltemperaturen		
Monat	Jahr	1968	1969	1970	1968	1969	1970
April		76	85	200	9,6	7,6	5,8
Mai		105	74	95	11,7	14,0	11,2
Juni		74	187	149	15,7	13,7	16,9
Juli		82	58	105	16,9	18,4	17,1
August		204	189	225	15,5	16,2	17,2
September		228	23	56	13,0	14,7	14,4
Oktober		36	10	57	11,0	10,0	8,6

Die insgesamt 12 Becken bilden zwei Gruppen von je 6 Becken. Die untersuchten Bedingungen sind in Tabelle 3 zusammengestellt.

Tabelle 3. Bedingungen in den Grundwasserbecken (abgekürzte Bezeichnungen)

Bedingungen	Grundwasser in cm unter der Bodenoberfläche	Düngung entsprechend der jährlichen Stickstoffzufuhr in g pro m <sup>2</sup>	Berechnungs- intervall in Tagen
G <sub>45</sub>	45	0	natürlich
G <sub>45</sub> <sup>D</sup> <sub>3</sub>	45	3	natürlich
G <sub>45</sub> <sup>D</sup> <sub>30</sub>	45	30	natürlich
G <sub>145</sub> <sup>D</sup> <sub>0</sub>	145	0	natürlich
G <sub>145</sub> <sup>D</sup> <sub>3</sub>	145	3	natürlich
G <sub>145</sub> <sup>D</sup> <sub>30</sub>	145	30	natürlich
B <sub>7</sub> <sup>G</sup> <sub>45</sub>	45	3	7
B <sub>7</sub> <sup>G</sup> <sub>95</sub>	95	3	7
B <sub>7</sub> <sup>G</sup> <sub>145</sub>	145	3	7
B <sub>28</sub> <sup>G</sup> <sub>45</sub>	45	3	28
B <sub>28</sub> <sup>G</sup> <sub>95</sub>	95	3	28
B <sub>28</sub> <sup>G</sup> <sub>145</sub>	145	3	28

In den ersten 6 Becken (Becken 1 - 6) wurde unter normalen Niederschlagsbedingungen der Einfluss der Nährstoffkonzentration bei 2 verschiedenen Wasserständen (45 cm und 145 cm unter der Bodenoberfläche) geprüft. Drei verschiedene Nährstoffkonzentrationen kamen zur Anwendung: ungedüngt, schwach gedüngt und stark gedüngt. Als Dünger diente Bel Planto Rapid Dünger (gekörnt), der 8 % Stickstoff, 8 % Phosphor und 8 % Kali enthält. Beim Füllen des Beckens wurde der Dünger auf die ganze Tiefe verteilt und so bemessen, dass für die starke Düngung 100 g und für die schwache Düngung 10 g Stickstoff auf 1 m<sup>3</sup>

Boden anfiel. Diese Stickstoffgehalte entsprechen etwa jenen einer gedüngten Fettwiese (*Arrhenatheretum*) bzw. eines ungedüngten Halbtrockenrasens (*Mesobrometum*) (vgl. GIGON 1968). An Spurenelementen erhielten die stark gedüngten Versuchsflächen 1 Liter AZ-Lösung nach Hoagland pro m<sup>3</sup>, die schwach gedüngten 0,1 Liter. Im Verlaufe des Versuches wurde 4mal pro Vegetationsperiode Knop-AZ-Lösung gegeben und zwar wiederum so, dass die starke Düngung (entsprechend jährlich 30 g N pro m<sup>2</sup> oder 300 kg N pro ha) der Versorgung einer sehr stark gedüngten Fettwiese entspricht, die schwache (entsprechend jährlich 3 g N pro m<sup>2</sup>) jener eines ungedüngten Halbtrockenrasens. Diese Gaben sind relativ hoch bemessen, da angenommen werden muss, dass im gut durchlässigen Kulturboden unter Zürcher Klimabedingungen beträchtliche Nährstoffmengen ausgewaschen werden. Andererseits ist damit zu rechnen, dass mit den Niederschlägen jährlich mindestens 0,5 g N pro m<sup>2</sup> in die Becken gelangen (berechnet aus Angaben in KELLER 1970), was sich auf die ungedüngten und die schwach gedüngten Becken wesentlich auswirken dürfte.

Die übrigen 6 Becken (Becken 7 bis 12) wurden automatisch bei Regen von einem durchsichtigen Dach überrollt und erhielten deshalb kein Niederschlagswasser. In diesen Becken wurde der Einfluss des Grundwasserstandes (45 cm, 95 cm und 145 cm unter der Bodenoberfläche) bei schwacher Düngung untersucht. Drei Becken wurden alle 7 Tage, die anderen alle 28 Tage mit 2 cm entionisiertem Wasser begossen (100 l Wasser pro Becken, mit einer Wasseruhr gemessen). Die während einer Vegetationsperiode bei einem Intervall von 28 Tagen gegossene Wassermenge (15,2 cm) entspricht etwa einem Drittel der in Martigny (Herkunftsort von *S. gramuntia*) gleichzeitig gefallenen Niederschlagsmenge (45 cm), ist also extrem gering. Auch im Wallis treten vierwöchige regenlose Perioden im Sommer selten auf. Die bei einem Intervall von 7 Tagen gegossene Wassermenge (60,7 cm) ist etwas weniger gross als die mittlere Niederschlagsmenge von Boppelsen (Herkunftsort von *S. columbaria*) während der gleichen Zeit (74 cm). Sie entspricht in der Menge, nicht aber in der Verteilung annähernd den natürlichen Regenmengen der Becken 1 bis 6 (1968:80cm;1969:63cm;1970:89cm).

Im Winter (Mitte November bis Ende März) wurden die Grundwasserbecken entleert, um ein Sprengen der Beckenwände durch Fröste zu verhindern, und auch das automatisch verschliessbare Dach blieb offen, damit alle Becken in bezug auf die Schneebedeckung gleiche Bedingungen aufwiesen. Abgesehen von der Nähr-

stoffkonzentration waren deshalb Klima- und Bodenverhältnisse für alle 12 Becken während der Ruheperiode gleich.

In den Grundwasserbecken wurden nur *S. columbaria* und *S. gramuntia* untersucht. Die Becken wurden je in drei Felder unterteilt und mit Reinkulturen von *S. columbaria* und *S. gramuntia* und mit Mischkulturen beider bepflanzt. Jedes Feld enthielt 42 Pflanzen (Abstand zwischen den Pflanzen 18 cm, Randabstand 15 - 16 cm).

Die blühenden Pflanzen wurden von Bienen und anderen Insekten frei bestäubt und setzten reichlich Früchte an. Die Keimlinge in den Versuchsbeeten wurden nicht entfernt, dagegen fremde Pflanzen regelmässig gejätet.

### 2.2.2 Anlagen im Gewächshaus

Die Pflanzen im Gewächshaus wuchsen in Kulturgefässen aus Email (45 cm x 45 cm Oberfläche und 45 cm Tiefe). Ueber einer 10 cm tiefen mit Steinwatte abgedeckten Kiesschicht befand sich der gleiche Boden wie in den Grundwasserbecken (ein Teil Lösslehm und 3 Teile Sand) der in allen Gefässen schwach gedüngt war (jährlich 3 g Stickstoff pro m<sup>3</sup> Boden). Die Mächtigkeit des für die Pflanzen zugänglichen Bodens betrug etwa 30 cm. Die Gefässe wurden zuerst zweimal, ab Mitte Juli 1968 dreimal in der Woche soweit gegossen, dass der Boden ganz durchfeuchtet war, jedoch keine nennenswerten Wassermengen unten ausflossen. Um allfällige Unterschiede in den Temperatur- und Lichtverhältnissen im Gewächshaus auszugleichen, wurden die Gefässe jede Woche systematisch verschoben.

Die Pflanzen wurden bei 70 - 80 % Feuchtigkeit und den folgenden 2 Temperaturbedingungen gezogen:

	Tagestemperatur (10 Stunden)	Nachttemperatur (14 Stunden)
1.	30 <sup>0</sup> (28 - 31 <sup>0</sup> )	20 <sup>0</sup> (20 - 21 <sup>0</sup> )
2.	17 <sup>0</sup> (16 - 19 <sup>0</sup> )	7 <sup>0</sup> ( 5 - 8 <sup>0</sup> )

Die Schwankungen in der Tagestemperatur sind auf Sonneneinstrahlungen zurückzuführen, die durch die Klimaanlage nur langsam korrigiert werden. Die mittlere Temperatur der wärmeren Kammer (24<sup>0</sup>) liegt etwa 5<sup>0</sup> über jener des wärm-



sten Monats von Martigny (Herkunftsort von *S. gramuntia*) und etwa 9<sup>o</sup> über jener der Monate April bis Oktober. Indessen ist in Martigny die Sonneneinstrahlung viel grösser als im Gewächshaus in Zürich, so dass die Temperaturunterschiede tatsächlich nicht ganz so gross sind wie es scheint. Die Mitteltemperatur der kühlen Kammer erreicht 11<sup>o</sup>. Sie liegt um 0,5<sup>o</sup> höher als jene des wärmsten Monats von Davos-Schatzalp (in der Nähe des Herkunftsortes von *S. lucida*) und um 4,3<sup>o</sup> höher als jene der Monate April bis Oktober. Auch hier dürfte die viel intensivere Sonneneinstrahlung am natürlichen Standort von *S. lucida* diesen Klimaunterschied etwas ausgleichen. Die Mitteltemperatur der Monate April bis Oktober von Boppelsen (Herkunftsort von *S. columbaria*) liegt etwa 2<sup>o</sup> höher als jene der kühlen Kammer und etwa 11<sup>o</sup> tiefer als in der warmen Kammer. Während der Winterzeit (Mitte November bis Ende März) wurden die Gefässe ins Freie gestellt und standen dort alle unter den winterlichen Bedingungen von Zürich (ähnlich wie die Grundwasserbecken). Während 3 Wochen vor dem Transport ins Freie im Herbst und während einer Woche nach dem Rücktransport im Frühjahr wurden die Temperaturen im Gewächshaus allmählich den neuen Bedingungen angepasst. Beim Vergleich der Temperaturen der Gewächshauskammern mit jenen des natürlichen Standortes muss berücksichtigt werden, dass die Länge der Vegetationsperioden und die jahreszeitliche Temperaturverteilung nicht gleich sind. Besonders im April und im Oktober waren die Temperaturen im Gewächshaus viel höher als in der Natur. Für *S. columbaria* und mehr oder weniger auch für *S. gramuntia* stimmen die Bedingungen im Winter in Zürich mit jenen am natürlichen Standort überein; für *S. lucida* dagegen ist die Ruheperiode hier in Zürich etwa 3 Monate kürzer als am natürlichen Standort, und die häufig zu Beginn (April, Mai) und am Ende der Vegetationsperiode (September, Oktober) auftretenden Fröste fehlen im Gewächshaus ganz.

Für die Versuche fanden *S. lucida*, *S. columbaria* und *S. gramuntia* Verwendung. In jedes Gefäss wurden normalerweise 6 Pflanzen gesetzt (Abstand zwischen den Pflanzen 18 cm, Randabstand 18,5 cm), und zwar entweder in Reinkulturen der drei Arten oder in Mischkulturen der vier möglichen Kombinationen. In der warmen Kammer wurden 4 Wiederholungen, in der kühlen aus Platzmangel nur 2 durchgeführt. Zudem wurden in der warmen Kammer von jeder Art je 4 Gefässe mit 3 Pflanzen und mit einer Pflanze besetzt, um den Einfluss der Pflanzdichte festzustellen. Schliesslich wurden 4 Gefässe mit je 3 Pflanzen von

*S. columbaria* und *Bromus erectus* Huds. bepflanzt.

Da im Gewächshaus keine bestäubenden Insekten vorhanden sind, wurde während der Blütezeit zweimal wöchentlich mit einem Pinsel nach zufälliger Verteilung bestäubt.

## 2.3 Messungen

### 2.3.1 Messungen an der Pflanze

Es wurden die folgenden Merkmale gemessen, die für die Pflanzen in ihrem Konkurrenzkampf eine grosse ökologische Bedeutung besitzen: Rosettendurchmesser (Assimilationsfläche!), Höhe, Trockengewicht (Stoffproduktion!), Blüten- und Fruchtköpfchenzahl (Vermehrungsvermögen!). Daneben fanden auch einige systematisch wichtige artspezifische Merkmale Beachtung, die durch Aussenfaktoren relativ wenig beeinflusst werden: Kelchborstenlänge und -breite, Blattbehaarung, Verhältnis der Stengelblattlänge zur Länge des Endabschnittes usw. Indessen wird über diese Merkmale erst in einer späteren Arbeit berichtet.

Von jeder Art wurden für jede Bedingung in den Grundwasserbecken 20 Pflanzen bezeichnet, an denen 1968 vier Messungen (am 1.4., 5.6., 6.8., 4.11.) erfolgten; im Gewächshaus wurden an den gleichen Daten alle Pflanzen gemessen. Im November 1968 wurde die Hälfte aller Pflanzen sorgfältig ausgegraben und anschliessend das Trockengewicht bestimmt. Im Jahr 1969 konnten an den verbliebenen Pflanzen nochmals Messungen durchgeführt werden (am 18.6. und 13.8. Rosettendurchmesser, Höhe und Köpfchenzahl, am 2.11. nur noch die Köpfchenzahl). 1970 wurde einzig am 14.8. die Höhe der noch lebenden Pflanzen gemessen. Jährlich wurden der Blühbeginn jeder Pflanze (zweimal wöchentliche Kontrollen) und im Frühjahr die Zahl der abgestorbenen Pflanzen notiert.

#### *Definition der gemessenen Merkmale.*

**Rosettendurchmesser:** Grösster Durchmesser der grünen Blattrosette in cm, ohne Berücksichtigung von abgestorbenen Blätter.

**Höhe:** Grösste Höhe in cm, die die Pflanze noch mit lebenden Teilen erreicht. Geknickte und niedergedrückte Pflanzen wurden aufgerichtet; Pflanzen, die noch keinen Stengel ausgebildet hatten, wurden nicht berücksichtigt.

**Köpfchenzahl:** Zahl der blühenden (mindestens 1 Blüte geöffnet) und fruchtenden (einschliesslich verdorrten) Köpfchen.

*Trockengewicht*: Gewicht der bei  $105^{\circ}$  im Ofen getrockneten Pflanzen, getrennt nach oberirdischen (*Sprossgewicht*) und unterirdischen Teilen (*Wurzelgewicht*), auf 0,2 g genau gewogen.

### 2.3.2 Standortkundliche Messungen

Standortkundliche Messungen wurden nach den Methoden durchgeführt, wie sie in STEUBING (1965) und in GIGON (1968) beschrieben sind. Die Inkubationsbedingungen für die Stickstoffakkumulation waren  $20^{\circ}\text{C}$  und 95 % relative Luftfeuchtigkeit. Der Karbonatgehalt wurde in 2 mm gesiebter lufttrockener Fein-erde mit dem Passon-Apparat gemessen und als Kalziumkarbonat-Gehalt angegeben.

### 2.4. Auswertungen

Von allen Messungen wurde das Mittel und die Standardabweichung bestimmt. Der Einfluss der verschiedenen Aussenfaktoren auf die Pflanzen wurde soweit möglich mit Hilfe einer Varianzanalyse auf einem Computer der ETH erfasst. Diese Methode hat unter anderem dem Vorteil, dass auch relativ komplizierte Wechselwirkungen erkannt werden können. Leider war die Varianzanalyse nur für die Auswertung der Ergebnisse von 1968 aus den Grundwasserbeckenversuchen anwendbar, weil einzig dort und in jenem Jahr unter allen Bedingungen gleich viele Pflanzen (je 10) gemessen werden konnten. Für den Vergleich der übrigen Resultate wurde der t-Test verwendet. Ziel der Teste war, herauszufinden, wie weit Unterschiede zwischen den Messresultaten von Pflanzen, die unter verschiedenen Bedingungen wuchsen, gesichert sind. Die Resultate der Teste, die erst nach einer Logarithmustransformation aller Messwerte berechnet wurden, sind in den Tabellen 4 und 5 dargestellt. Es wurden die folgenden Vergleiche durchgeführt:

#### a. Vergleiche zwischen Pflanzen in den Grundwasserbecken

- |                |                      |   |
|----------------|----------------------|---|
| O              | (Ort der Pflanzung): | Unterschied zwischen den Pflanzen am Rand und in der Mitte der Becken   |
| S              | (Mischung):          | Unterschied zwischen den Pflanzen in Reinkultur und in Mischkultur  |
| G <sub>1</sub> | (Grundwasserstand):  | Unterschied zwischen den Pflanzen bei einem Grundwasserstand von 45 cm und von 145 cm unter der Bodenoberfläche |

- $G_2$  (Grundwasserstand): Unterschied zwischen den Pflanzen bei einem Grundwasserstand von 95 cm unter der Bodenoberfläche und bei einem Grundwasserstand von 145 cm und 45 cm (gemittelte Werte)
- $B_1$  (Beregnung): Unterschied zwischen den Pflanzen mit natürlicher Regenmenge und mit siebentägigem Bewässerungsintervall
- $B_2$  (Beregnung): Unterschied zwischen den Pflanzen mit siebentägigem und mit 28-tägigem Bewässerungsintervall
- $D_1$  (Düngung): Unterschied zwischen den Pflanzen mit starker Düngung (jährlich 30 g Stickstoff pro  $m^2$  Fläche) und ohne Düngung
- $D_2$  (Düngung): Unterschied zwischen den Pflanzen mit schwacher Düngung (jährlich 3 g Stickstoff pro  $m^2$  Fläche) und jenen mit starker Düngung und ohne Düngung (gemittelte Werte)
- $SG_1$  (Wechselwirkung Mischung/Grundwasserstand): Unterschied zwischen dem Mischungsvergleich bei einem Grundwasserstand von 45 cm und von 145 cm unter der Bodenoberfläche
- $G_1 D_1$  (Wechselwirkung Grundwasserstand/Düngung): Unterschied zwischen dem Grundwasserstand-Vergleich (45 cm und 145 cm) bei starker Düngung und ohne Düngung
- $B_2 G_1$  (Wechselwirkung Beregnung/Grundwasserstand): Unterschied zwischen dem Beregnungsvergleich (7-tägiges und 28-tägiges Bewässerungsintervall) bei einem Grundwasserstand von 45 cm und 145 cm unter der Bodenoberfläche

b. Vergleiche zwischen Pflanzen im Gewächshaus

- T (Temperatur): Unterschied zwischen den Pflanzen bei warmer Temperatur (Tag  $30^\circ$ , Nacht  $20^\circ$ ) und bei kühler Temperatur (Tag  $17^\circ$ , Nacht  $7^\circ$ )
- P (Pflanzdichte):  $P_{1-3}$ : Unterschied zwischen den Pflanzen zu 1 und zu 3 je Gefäß  
 $P_{1-6}$ : Unterschied zwischen den Pflanzen zu 1 und zu 6 je Gefäß  
 $P_{3-6}$ : Unterschied zwischen den Pflanzen zu 3 und zu 6 je Gefäß
- K (Konkurrenz): Unterschied zwischen Pflanzen in Reinkultur und in Mischkultur
- $K_{wc}$ : mit *S. columbaria* bei warmer Temperatur  
 $K_{wg}$ : mit *S. gramuntia* bei warmer Temperatur  
 $K_{w1}$ : mit *S. lucida* bei warmer Temperatur  
 $K_{w2}$ : mit den beiden anderen Arten bei warmer Temperatur

Tabelle 4. Gesicherte Merkmalsunterschiede (Varianzanalyse) 1968 in den Grundwasserbecken

Grundwasserbecken	Vergleich *	Art Merkmal	S. columbaria				S. gramuntia				Trocken- gewicht S. W.							
			Monat	Rosetten- durchmesser	Höhe	Köpf- chen- zahl	Trocken- gewicht S. W.	Rosetten- durchmesser	Höhe	Köpf- chen- zahl		Trocken- gewicht S. W.						
1 bis 6	0		IV VI VIII XI	+3	=	+1	VIII XI	=	IV VI VIII XI	+3	+1	VIII XI	=	VI VIII XI	+3	+3	VIII XI	=
	S			+2	=	=		+2		-1	=		-1		=	-1		-1
	G <sub>1</sub>			+1	=	=		+3		=	=		-3		=	-3		-3
	D <sub>1</sub>			+3	=	+3		+3		=	+3		+3		=	+3		+3
	D <sub>2</sub>			-3	=	-2		-1		=	-3		-3		=	-3		-3
	SG <sub>1</sub>					=	=				+2		+1		=			
7 bis 12	0		IV VI VIII XI	+3	+3	+3	VIII XI	+3	IV VI VIII XI	+2	+2	+3	+3	VI VIII XI	+2	+3	+3	+3
	S			+2	+2	+2		+2		-1	-3	-1			-1		-1	
	B <sub>2</sub>			+3	+3	+3		+1		+2	+2	+3			+1		+3	
	G <sub>1</sub>			+1	+3	+3		-2		+2	+2	-3			-3		-2	
	G <sub>2</sub>			+3	+3	+3		+1		+3	+3	+3			+2		+2	
	SG <sub>1</sub>					=	=				+1				+1		+1	
2, 5, 8, 9, 11, 12	0		IV VI VIII XI	+3	+3	+1	VIII XI	+3	IV VI VIII XI	+3	+3	+3	+3	VI VIII XI	+3	+2	+3	+3
	S			+2	+2	+2		+2		-1	-2	-2			-2		-2	
	G <sub>1</sub>			+3	+3	+3		-2		+2	+2	-3			-3		-3	
	B <sub>1</sub>			+3	+3	+3		+3		+3	+3	+3			+2		+3	
	SG <sub>1</sub>			+1	+1	+1		+1		+1	+1	+1			+1		+1	
						=	=				-1	+1			=		+1	

1 mit mindestens 95 % Wahrscheinlichkeit gesichert  
 2 mit mindestens 99 % Wahrscheinlichkeit gesichert  
 3 mit mindestens 99,9 % gesichert

↑ Unterschied positiv, bzw. negativ  
 = kein Vergleich möglich, da das Merkmal nicht messbar  
 Erklärung der übrigen Zeichen siehe bei Tabelle 5

Tabelle 5. Gesicherte Merkmalsunterschiede (t-Test) im Gewächshaus

Art	Vergleich	Rosetten- durchmesser			Höhe			Köpfchen- zahl			Trocken- gewicht				
		1968			1969			1968			1968				
		Jahr	VI	VIII	XI	VI	VIII	XI	VI	VIII	XI	VI	VIII	XI	
<i>S. gramuntia</i>	T	-2	+3	=	+3	-2	+3	=	=	+3	=	+3	+3		
	P <sub>1-3</sub>		+1	=	=		=	=			=	=			
	P <sub>1-6</sub>		+1	=	=		=	=	+1	+1	=	=			
	P <sub>3-6</sub>		-2				-1	-1	-1	+2	=	+1	+1		
	K <sub>wc</sub>					-2									
	K <sub>w1</sub>			=					+2						
	K <sub>w2</sub>														
	K <sub>kc</sub>		+1	=					=	=	=	=			
	K <sub>k1</sub>			=					=	=	=	=	-2		
	K <sub>k2</sub>			-1	=		-1		=	=	=	=	-2		
<i>S. columbaria</i>	T				=	+1	+3	=	+2	+3	=	+3	+3		-2
	P <sub>1-3</sub>		-1	=			=	-1	+1		=	-1		=	=
	P <sub>1-6</sub>			=			=	-3	+2		=	-1	-2	=	=
	P <sub>3-6</sub>				+1							+1			+2
	K <sub>wg</sub>														
	K <sub>w1</sub>			+1											
	K <sub>w2</sub>											-1	-1		
K <sub>kg</sub>															
K <sub>k1</sub>			=												
K <sub>k2</sub>															
K <sub>wB</sub>											+3	+3	+1	+2	
<i>S. lucida</i>	T										+1				-1
	P <sub>1-3</sub>						=							=	=
	P <sub>1-6</sub>						=	+2						=	=
	P <sub>3-6</sub>						-1				-1				
	K <sub>wg</sub>								+1						
	K <sub>wc</sub>			+1											
	K <sub>w2</sub>			+1				=							
K <sub>kg</sub>	+1				=		+1			=					
K <sub>kc</sub>	+2		+1		=	=	=	=	=	=	=	=	=		
K <sub>k2</sub>					=	=	=	=	=	=	=	=	=		

1 mit mindestens 95 % Wahrscheinlichkeit gesichert

2 mit mindestens 99 % gesichert

3 mit mindestens 99,9 % gesichert

+, - Unterschied positiv, bzw. negativ

= kein Vergleich möglich, da das Merkmal nicht messbar war

\* Die Bedeutung der Buchstaben in dieser Kolonne ist auf den vorangegangenen Seiten erklärt

↑ Werte, die für die Auswertung verwendet wurden

S. = Spross (Trockengewicht)

W. = Wurzel (Trockengewicht)

- $K_{WB}$  : mit *Bromus erectus* bei warmer Temperatur  
 $K_{kC}$  : mit *S. columbaria* bei kühler Temperatur  
 $K_{kG}$  : mit *S. gramuntia* bei kühler Temperatur  
 $K_{k1}$  : mit *S. lucida* bei kühler Temperatur  
 $K_{k2}$  : mit den beiden anderen Arten bei kühler Temperatur

In den Tabellen 6 bis 15 wurden die Mittelwerte auf die nächste ganze Zahl auf- oder abgerundet. In Klammern sind die Standardabweichungen beigefügt.

### 3. Verhalten der Arten in Reinkulturen

#### 3.1 Entwicklung der Pflanzen

Als Beispiel für die Entwicklung der Pflanzen im Laufe der Versuchsdauer sei *S. gramuntia* unter 4 verschiedenen Bedingungen aufgeführt (Tabelle 6). *S. columbaria* und, soweit untersucht, *S. lucida* verhalten sich ähnlich, wenn auch besonders im Blühbeginn gewisse Unterschiede auftreten.

Die jungen Pflanzen überwintern mit einer Blattrosette; bei älteren Pflanzen sind es meist mehrere dicht beieinanderliegende Rosetten. Vom Frühjahr bis in den Juni wird die Rosette durch Blattneubildungen vergrößert. Dann bildet sich im Zentrum der Rosette ein Stengel, und die Rosettenblätter sterben meist ab. Die ersten Köpfchen blühen frühestens im Juni. Im August und September erreicht der Stengel die maximale Höhe; nachher sterben die höchsten Triebe teilweise ab. Einzelne Stengelteile bleiben im Freien bis in den Dezember grün und können sogar teilweise noch blühen, aber nicht mehr fruchten. Im Laufe des späteren Sommers bilden sich am Grunde des Stengels neue, seitliche Rosetten, die überwintern. Die Pflanzen sind sowohl in Kultur wie in der Natur relativ kurzlebig. Dies hängt damit zusammen, dass die Rosetten sich kaum adventiv bewurzeln und deshalb auch nicht verselbständigen können.

Die Unterschiede der Messergebnisse zwischen 1968 und 1969 liegen wahrscheinlich weniger darin, dass die Messungen im Juni und August 1969 13 bzw. 7 Tage später durchgeführt wurden als 1968 (die Entwicklung war 1969 allgemein etwas verspätet, wie der Blühbeginn zeigt), sondern an den verschiedenen Konkurrenzbedingungen. Im November 1968 sind in den Kulturgefäßen die Hälfte

Tabelle 6. Jahreszeitliche Entwicklung von *S. gramuntia* unter verschiedenen Bedingungen  
(in Klammer die Standardabweichungen)

Bedingung	Jahr	Pflanzen- zahl	Rosettendurchmesser in cm		Höhe in cm	Köpfchenzahl					Blühbeginn (Tage nach dem 1.VI.)	abgestor- bene Pflanzen in %
			IV	VI		VIII	XI	IV	VI	VIII		
G <sub>45</sub> D <sub>30</sub>	1968	20	12(2)	24(4) +	0 32(11)	118(19)	130(19)	0 0	38(25)	128(79)	33(4)	0
	1969	13	23(7) +		0 45(25)	95(31)		0 0	78(55)	196(122)	46(15)	33
	1970	5				53(33)					65(16)	
	1971	2										90
G <sub>45</sub> D <sub>0</sub>	1968	20	13(3)	20(4) +	0 22(11)	93(19)	79(21)	0 0	8(4)	16(14)	43(8)	0
	1969	16	17(3) +		0 22(9)	62(16)		0 0	9(5)x	22(12)	51(15)	24
	1970	6				64(7)					56(3)	
	1971	2										90
T <sub>w</sub>	1968	24	15(6)	15(7)15(11)+23(8) <sup>o</sup>	0 54(12)	59(18)	39(35)	0 4(3)	*26(17)	29(17)	5(10)	0
	1969	10	17(5)11(5) +		0 69(9)	79(13)		0 5(5)	35(15)	43(22)	13(4)	17
	1970	5				46(12)					20(10)	
	1971	5										58
T <sub>k</sub>	1968	12	17(3)	22(5)17(7)+ 9(3)	0 13(3)	54(29)	73(18)	0 0	0	5(3)	103(11)	0
	1969	6	16(3) +		0 27(8)	58(27)		0 0	1(1)x	9(4)	73(19)	0
	1970	4				59(24)						
	1971	3										50

G<sub>45</sub>D<sub>30</sub> Grundwasserbecken im Freien; Grundwasserstand hoch; stark gedüngt

G<sub>45</sub>D<sub>0</sub> Grundwasserbecken im Freien; Grundwasserstand hoch; nicht gedüngt

T<sub>w</sub> Kulturgefäße im warmen Gewächshaus

T<sub>k</sub> Kulturgefäße im kühlen Gewächshaus

+ Rosettenblätter zum Teil verdorrt und deshalb nicht in das Mittel einbezogen bzw. alle verdorrt

o ein grosser Teil der Stengel verdorrt

x einzelne Pflanzen noch ohne Köpfchen und nicht mitgemessen



der Pflanzen weggenommen worden; ebenso wurde die halbe Fläche jedes Abteils der Grundwasserbecken geräumt, um Trockengewichtsbestimmungen durchzuführen. Die dadurch für viele Pflanzen geringere Konkurrenz wurde 1969 durch die neu aufkommenden Keimpflanzen erst teilweise ausgeglichen. Dies wirkte sich insbesondere in einer Erhöhung der mittleren Köpfchenzahl aus. Im allgemeinen verlief aber die Entwicklung 1969 ähnlich wie 1968. Dagegen fallen die Werte für 1970 gegenüber früheren Jahren deutlich ab; dies wohl vor allem wegen dem aufkommenden Konkurrenzdruck der zum Teil bereits zweijährigen Jungpflanzen. Für die Darstellung der Ergebnisse wurden deshalb fast nur Messwerte aus dem Jahre 1968 berücksichtigt, und auch von diesen nur die Maximalwerte (Juniwerte des Rosettendurchmessers, Augustwerte der Stengelhöhe, Novemberwerte der Köpfchenzahl), da die Unterschiede zwischen verschiedenen Arten und zwischen verschiedenen Standortsbedingungen hier am besten zutage treten.

Im Frühjahr 1975 wurden je 10 dreimonatige Pflanzen der 3 Arten zur Beobachtung der Wurzelentwicklung in einem Grundwasserbecken von mittleren Nährstoffbedingungen, tiefem Grundwasserstand und natürlichen Niederschlagsverhältnissen angepflanzt. Ende Oktober wurden die Pflanzen wieder ausgegraben und die Wurzeln gemessen und gewogen. Es zeigte sich, dass die Wurzeln aller drei Arten innerhalb einer Vegetationsperiode im Mittel zwischen 125 und 130 cm tief wuchsen und dass das Weiterwachsen verschiedener Einzelpflanzen offenbar durch den Grundwasserspiegel bei 145 cm gehemmt wurde (grösste Wurzeltiefe 150 cm, siehe Tabelle 12). Auch aus der Natur ist bekannt, dass *S. columbaria* sehr tief wurzeln kann. BORNKAMM (1958) stellte in Mesobrometen bei Göttingen eine mittlere Wurzeltiefe von 70 cm fest.

### 3.2 Einfluss der Randlage

Um abzuklären, ob auch die randständigen Pflanzen in die Auswertung einbezogen werden dürfen, wurden die Werte von randständigen und mittelständigen Pflanzen getrennt notiert.

Ganz allgemein konnte beobachtet werden, dass sich die am Rand gewachsenen Pflanzen besser entwickelten als jene der Mitte (Tabelle 7). Der Rosettendurchmesser und die Köpfchenzahl zeigen gut gesicherte Unterschiede (s. Tab. 4, Vergleich 0). Die Rosetten der randständigen Pflanzen waren im Juni 1968 bei *S. columbaria* im Mittel 15 % grösser als jene der nicht rand-

Tabelle 7. Unterschiede zwischen randständigen und mittelständigen Pflanzen  
(in Klammer Mittelwert/Standardabweichung aller Pflanzen)

Bedingungen	S. columbaria			S. gramuntia			
	Art	Rosetten- durchmesser in cm	Höhe in cm	Köpfchen- zahl	Rosetten- durchmesser in cm	Höhe in cm	Köpfchen- zahl
	Monat	VI	VIII	XI	VI	VIII	XI
G <sub>45</sub> D <sub>0</sub>		-1,2(15/2)	4,7(52/10)	1,9(10/ 4)	2,7(20/4)	0,7( 93/20)	9,0( 16/ 14)
G <sub>45</sub> D <sub>3</sub>		2,9(16/4)	-6,0(55/14)	3,2(20/ 7)	1,5(20/4)	-11,9( 84/20)	17,9( 32/ 20)
G <sub>45</sub> D <sub>30</sub>		7,0(24/5)	4,9(67/11)	0,0(66/40)	2,0(24/4)	-16,3(118/19)	43,0(128/ 79)
G <sub>145</sub> D <sub>0</sub>		0,9(14/4)	-4,8(54/11)	5,2(17/11)	6,4(20/6)	12,3( 83/25)	28,9( 34/ 27)
G <sub>145</sub> D <sub>3</sub>		4,7(15/4)	1,5(61/12)	9,6(27/17)	2,6(20/4)	11,1(106/23)	20,8( 41/ 25)
G <sub>145</sub> D <sub>30</sub>		-0,7(24/5)	-7,2(66/12)	7,7(52/29)	0,8(28/5)	10,0(124/27)	76,4(144/103)
B <sub>7</sub> G <sub>45</sub>		3,5(16/4)	1,3(54/15)	7,5(22/16)	4,4(19/5)	14,9(101/24)	8,7( 23/ 11)
B <sub>7</sub> G <sub>95</sub>		4,3(17/4)	9,4(57/13)	4,1(17/11)	-0,2(17/4)	4,1( 84/23)	3,1( 15/ 9)
B <sub>7</sub> G <sub>145</sub>		4,0(13/3)	-0,7(52/ 8)	13,3(18/ 9)	1,0(16/4)	2,4( 92/23)	7,1( 24/ 15)
B <sub>28</sub> G <sub>45</sub>		2,2(14/3)	2,2(56/15)	11,7(17/12)	2,9(19/4)	4,6( 87/19)	0,5( 27/ 16)
B <sub>28</sub> G <sub>95</sub>		1,8(16/4)	1,7(59/14)	9,5(28/18)	0,8(18/4)	9,4( 96/23)	10,8( 37/ 21)
B <sub>28</sub> G <sub>145</sub>		0,7(11/2)	6,8(41/12)	1,5(15/11)	2,3(14/2)	5,7( 64/21)	14,9( 27/ 20)

Die Bedingungen sind in Tabelle 3 erklärt.

ständigen Pflanzen und die Köpfchenzahl im November 1968 30 % grösser. Auf die Höhe hat die Randlage meist keinen Einfluss. Bei *S. gramuntia* ist der "Randeffekt" eher noch grösser als bei *S. columbaria*.

Die bessere Wuchsleistung der randständigen Pflanzen ist teilweise durch mehr Licht und geringere räumliche Einengung bedingt; mehr noch spielt die geringere Wurzelkonkurrenz eine Rolle. Nur dadurch lässt sich die Wirkung auf den Rosettendurchmesser im Juni erklären, da dann noch keine Konkurrenz um Licht und Raum herrschte. Bei geringer nutzbarer Bodentiefe (hoher Grundwasserstand) steht den randständigen Pflanzen zusätzlich verhältnismässig mehr Wurzelraum zur Verfügung als bei tiefgründigem Boden.

Um die Individuenzahl nicht auf die Hälfte vermindern zu müssen, wurden in der Folge die randständigen Pflanzen ebenfalls zur Auswertung herangezogen, auch wenn dadurch die Mittelwerte bei hohem Grundwasserstand etwas mehr erhöht wurden als bei tiefem.

### 3.3 Einfluss der Pflanzdichte

Zur Abklärung wie stark die 18 cm voneinander entfernt stehenden Pflanzen der gleichen Art sich gegenseitig konkurrenzieren, wurden im warmen Gewächshaus drei verschiedene Pflanzdichten miteinander verglichen: 6 Pflanzen, 3 Pflanzen und 1 Pflanze pro Kulturgefäss. Die Resultate sind in der Tabelle 8 zusammengestellt. Infolge der geringen Zahl der Wiederholungen (4 Kulturgefässe für jede Bedingung) sind die Ergebnisse nicht gut gesichert; dies gilt besonders für die einzel wachsenden Pflanzen. Gesicherte Unterschiede zeigen sich in der Köpfchenzahl (Abb. 3) sowie im Spross- und Wurzelgewicht zwischen den Pflanzen der Bestandesdichte 3 und 6. Im Mittel betragen die Werte der Bestandesdichte 3 etwa das Doppelte jener der Bestandesdichte 6. Stoffproduktion und Köpfchenzahl sind also pro Gefäss ungefähr gleich gross, unabhängig davon, ob sich darin 3 oder 6 Pflanzen befinden. KNAPP (1967) erhielt in Versuchen mit *Agrostis alba*, *Festuca rubra* und *Lotus corniculatus* ähnliche Resultate, ebenso KLAPP (1954) für den Ertrag von Wiesen mit unterschiedlicher Saaddichte. Rosettendurchmesser und Höhe zeigen für die verschiedenen Pflanzdichten nur unwesentliche Unterschiede.

Aus den Ergebnissen kann geschlossen werden, dass 1 Pflanze pro Gefäss den Wurzelraum nicht völlig ausnützen kann, dass aber 3 Pflanzen bereits das

Optimum der Stoffproduktion unter den gegebenen Bedingungen erreichen und den gesamten Wurzelraum auszunützen vermögen, also miteinander in Konkurrenz treten. Der Pflanzabstand von 18 cm (6 Pflanzen pro Gefäss) gewährleistet zumindest im warmen Gewächshaus eine intensive Konkurrenz zwischen den einzelnen Pflanzen.

Tabelle 8. Einfluss der Pflanzdichte in der warmen Gewächshauskammer (1968)  
(in Klammer die Standardabweichungen)

Art	Pflanzen pro Gefäss	Merkmal	Rosetten- durchmes- ser in cm	Höhe in cm	Köpfchen- zahl	Trockengewicht in 0,1 g			
								Spross	Wurzel
						Monat	VI	VIII	XI
<i>S. columbaria</i>	1		20 (6)	32 (17)	41 (21)	-	-		
	3		19 (5)	42 (17)	57 (51)	124 (67)	29 (7)		
	6		16 (4)	40 (11)	27 (18)	66 (30)	16 (7)		
<i>S. gramuntia</i>	1		16 (5)	76 (26)	119 (122)	359 (346)	19 (11)		
	3		15 (8)	64 (9)	64 (37)	97 (37)	19 (15)		
	6		15 (6)	59 (18)	29 (17)	60 (34)	12 (7)		
<i>S. lucida</i>	1		16 (4)	15 (4)	13 (5)	-	-		
	3		12 (4)	21 (9)	13 (15)	60 (49)	17 (12)		
	6		12 (4)	17 (9)	6 (6)	22 (23)	11 (7)		

- keine Messungen

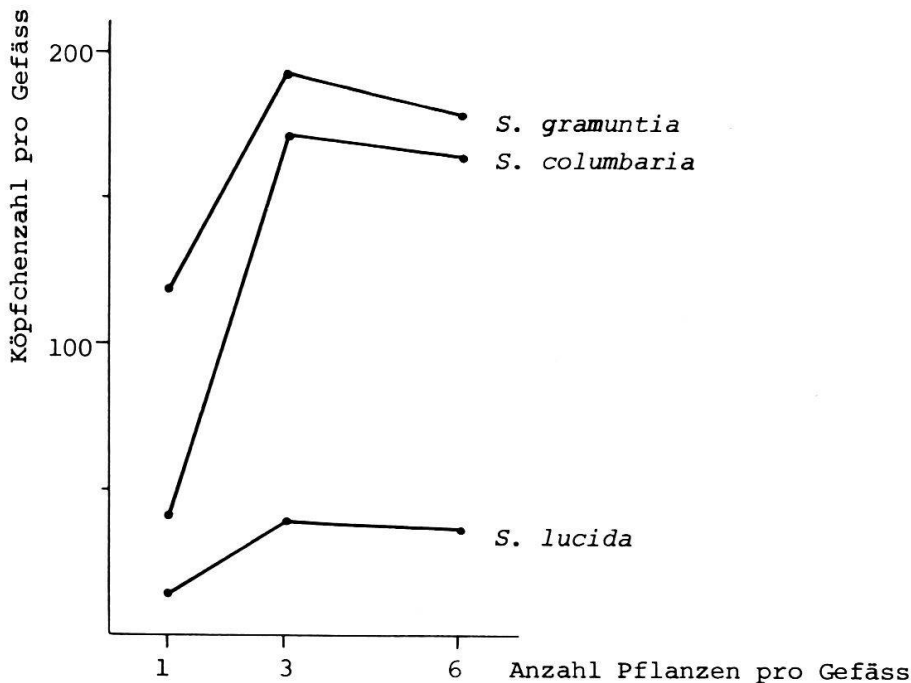


Abb. 3. Einfluss der Pflanzdichte auf die Köpfchenzahl

### 3.4 Einfluss der Düngung

Durch die Düngung wurden bei beiden untersuchten Arten alle Merkmale sehr stark beeinflusst (Tabelle 9). Zwischen den ungedüngten und den stark gedüngten Flächen sind die Unterschiede überall gesichert (vgl. Tabelle 4). Besonders eindrücklich sind die Unterschiede in der Köpfchenzahl und im Trockengewicht des Sprosses. Das Verhältnis der Köpfchenzahlen von *S. gramuntia* auf stark gedüngten (entsprechend jährlich 30 g Stickstoffzufuhr pro m<sup>2</sup> Fläche), schwach gedüngten (entsprechend jährlich 3 g Stickstoffzufuhr pro m<sup>2</sup> Fläche) und ungedüngten Flächen beträgt für beide untersuchten Jahre und bei beiden Grundwasserständen (45 cm und 145 cm unter der Bodenoberfläche) 9 zu 2 zu 1 (Abb. 4). Für *S. columbaria* ist das Verhältnis bei hohem Grundwasserstand ähnlich, bei tiefem dagegen 3 zu 1,5 zu 1. Das entsprechende Verhältnis für Sprossgewichte ist für beide Arten bei hohem Grundwasserstand ähnlich (9 zu 2 zu 1), bei tiefem dagegen für *S. columbaria* etwa 2 zu 1 zu 1 und für *S. gramuntia* 4 zu 1 zu 1. Die Streuung der Werte für Sprossgewichte ist allerdings so gross, dass die Verhältniszahlen nur Hinweise geben können. Am wenigstens wird die Stengelhöhe durch die Düngung beeinflusst. Der Unterschied ist aber auch hier gesichert. Pflanzen der ungedüngten Flächen sind im Mittel nur 20 % weniger hoch als jene der stark gedüngten. Die Düngung

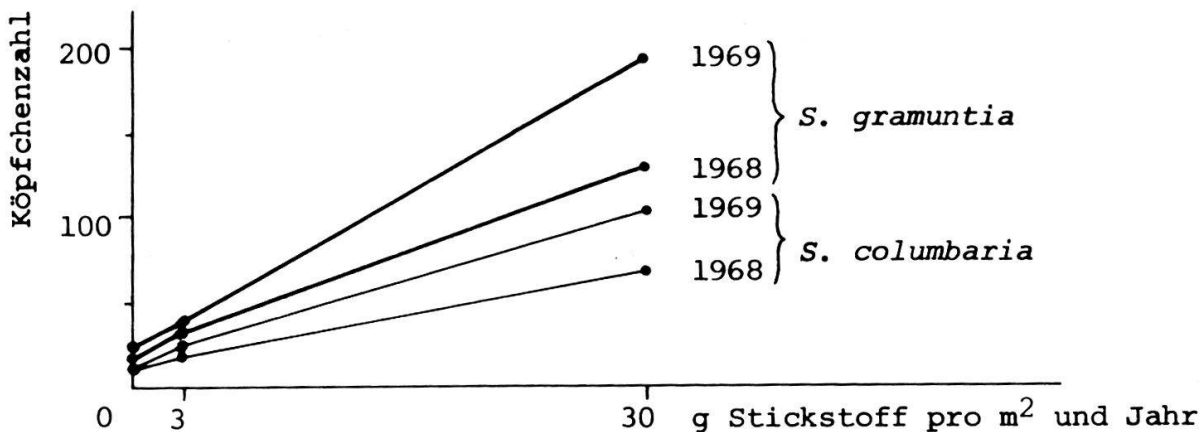


Abb. 4. Köpfchenzahl bei verschiedenen Düngungsstufen und hohem Grundwasserstand

Tabelle 9. Einfluss der Düngung in den Grundwasserbecken unter natürlichen Niederschlagsverhältnissen  
(in Klammer die Standardabweichung)

Merkmal	Rosetten- durchmesser in cm		Höhe in cm		Köpfchen- zahl		Trockengewicht in 0,1 g		Blühbeginn		abgestor- bene Pflanzen in %			
	VI. 1968	VI. 1969	VIII. 1968	VIII. 1969	XI. 1968	XI. 1969	Spross	Wurzel	Tage nach dem 1.VI.	1968		1969		
Monat	VI.		VIII.		XI.		XI.		1968		IV.			
Jahr	1969		1969		1969		1968		1968		1971			
Art	D	G												
<i>S. columbaria</i>	0	45	15(2)	14(3)	52(10)	43(10)	10(4)	10(10)	31(12)	18(10)	32(13)	48(15)	5	14
	0	145	15(4)	19(6)	54(12)	49(15)	17(11)	27(15)	96(60)	18(6)	30(13)	45(17)	0	9
	3	45	16(4)	20(5)	55(14)	50(13)	20(7)	24(16)	64(24)	23(6)	29(12)	47(15)	0	48
<i>S. graminia</i>	3	145	16(4)	21(6)	61(12)	60(17)	27(17)	38(31)	109(103)	33(17)	33(11)	38(12)	0	24
	30	45	24(5)	32(14)	68(11)	65(14)	66(41)	101(76)	271(252)	43(26)	26(12)	39(14)	43	100
	30	145	24(5)	25(15)	66(12)	54(26)	52(29)	82(108)	183(100)	41(29)	27(11)	33(9)	57	100
<i>S. graminia</i>	0	45	20(4)	17(3)	93(20)	63(16)	16(14)	22(12)	57(54)	11(6)	42(8)	50(15)	24	90
	0	145	20(6)	21(8)	83(25)	77(26)	34(27)	33(28)	130(125)	18(14)	41(8)	55(12)	5	57
	3	45	20(4)	20(6)	84(20)	80(29)	32(20)	39(27)	117(91)	32(29)	40(8)	56(8)	17	50
<i>S. graminia</i>	3	145	20(4)	21(7)	107(23)	93(31)	41(25)	61(43)	88(77)	14(10)	41(7)	52(8)	14	67
	30	45	24(4)	23(7)	118(19)	95(32)	128(79)	196(122)	516(313)	46(31)	33(4)	45(15)	33	90
	30	145	28(5)	30(8)	124(27)	94(33)	144(103)	304(220)	414(163)	37(17)	33(4)	50(8)	19	71

Bedingungen: D: Düngung, entsprechend g Stickstoffzufuhr pro m<sup>2</sup> Fläche und Jahr

G: Grundwasserstand, in cm unter der Bodenoberfläche

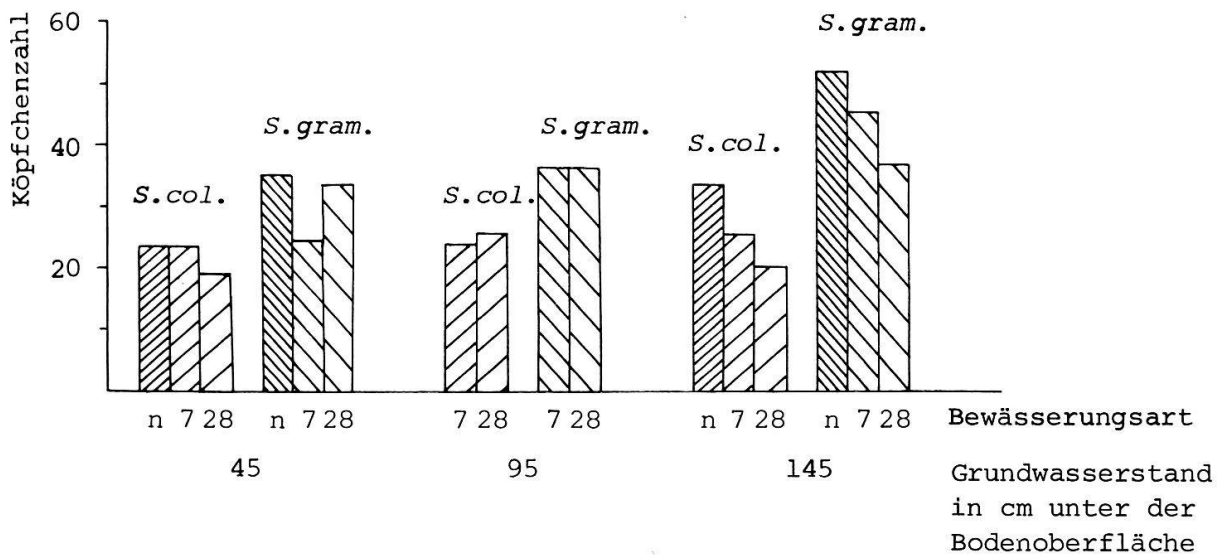
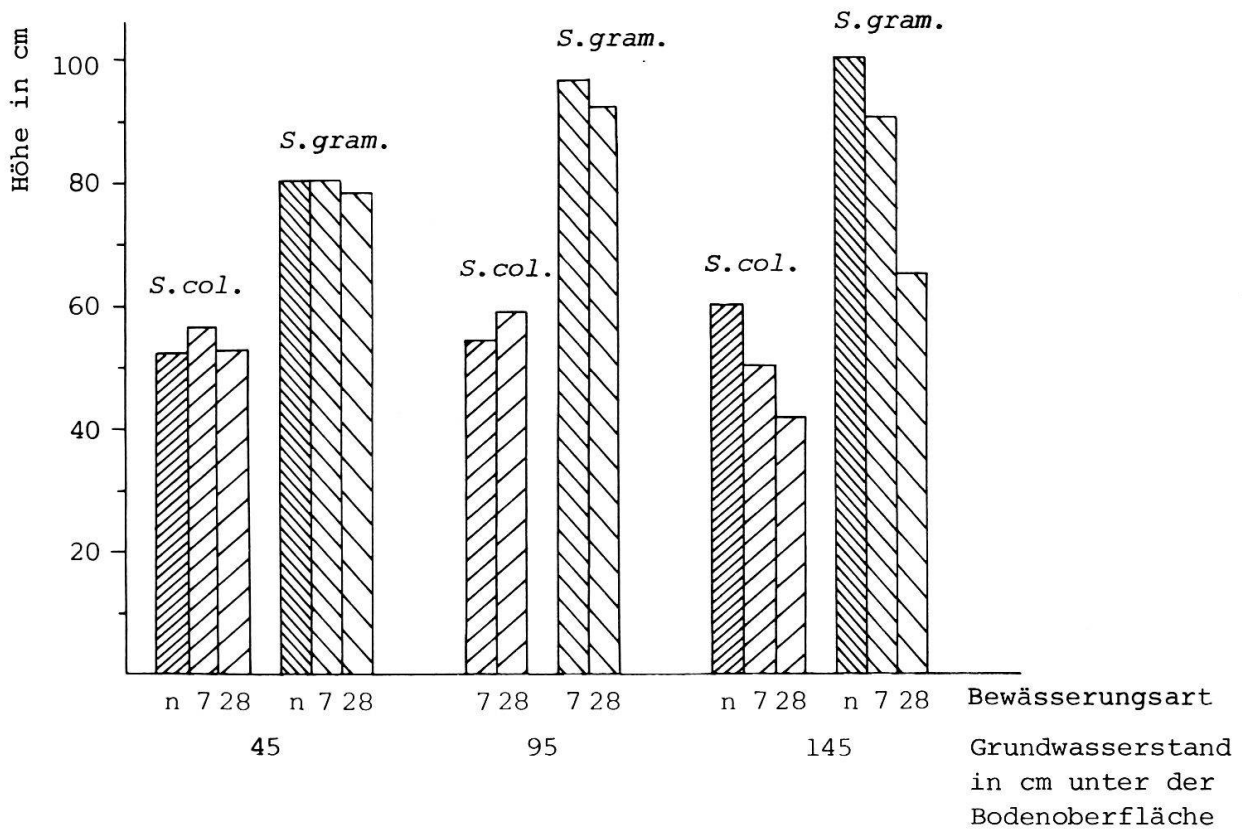
hat auch auf die Lebensdauer einen Einfluss. 3 1/2 Jahre nach Auspflanzung sind bei *S. columbaria* in stark gedüngten Flächen 100 %, in schwach gedüngten 30 % und in ungedüngten 12 % abgestorben. Für *S. gramuntia* sind die Unterschiede weniger deutlich, da auch in ungedüngten Flächen ein höherer Prozentsatz abgestorben ist. Die entsprechenden Zahlen lauten 81 %, 59 % und 74 %. Schliesslich ist auf die Verschiebung des Blühbeginns durch veränderte Nährstoffbedingungen hinzuweisen. Die starke Düngung hat bei beiden Arten und in beiden Jahren eine Vorverlegung des Blühbeginns im Mittel um 4 bis 8 Tage bewirkt (gegenüber dem Blühbeginn auf ungedüngten oder schwach gedüngten Flächen).

Die Unterschiede zwischen stark gedüngten und schwach gedüngten Flächen sind bei beiden Arten und allen Merkmalen gesichert grösser als jene zwischen schwach gedüngten und ungedüngten Flächen.

### 3.5 Einfluss des Grundwasserstandes

Der Einfluss des Grundwasserstandes ist teilweise abhängig von der Düngung und von der Bewässerungsart (Tabellen 9 und 10). Bei starker Düngung (entsprechend jährlich 30 g Stickstoffzufuhr pro m<sup>2</sup> Fläche) und natürlichen Niederschlagsverhältnissen ist für *S. columbaria* der hohe Grundwasserstand (45 cm unter der Bodenoberfläche) günstiger als der tiefe (145 cm unter der Bodenoberfläche), besonders in bezug auf die Köpfchenzahl und das Sprossgewicht, etwas weniger deutlich in bezug auf die Höhe. Bei schwacher oder keiner Düngung wirkt der hohe Grundwasserstand weniger günstig als der tiefe. Die Köpfchenzahl von *S. gramuntia* ist auch in stark gedüngten Flächen bei hohem Grundwasserstand kleiner als bei tiefem. Bei schwacher oder keiner Düngung ist der Unterschied noch grösser.

Man sieht also, dass unter den vorliegenden experimentellen Bedingungen für *S. columbaria* das Wasser zum physiologischen Minimumfaktor werden kann, für *S. gramuntia* eher die Nährstoffe. Die ökologische Bedeutung davon ist, dass *S. columbaria* in der Natur die trockensten Standorte meidet, *S. gramuntia* hingegen kommt an trockeneren Orten vor, wo eine Wachstumseinschränkung durch Nährstoffmangel kaum mehr Bedeutung im Konkurrenzkampf hat.



n = natürliche Niederschlagsverhältnisse  
 7 = 7tägige Bewässerungsintervalle  
 28 = 28tägige Bewässerungsintervalle

Abb. 5. Höhe (oben) und Köpfchenzahl (unten) von *S. columbaria* und *S. gramuntia* bei verschiedenem Grundwasserstand und verschiedenen Bewässerungsarten (Mittelwerte von 1968 und 1969)



Wenn die Verhältnisse trocken sind (28tägige Bewässerungsintervalle) wächst der Stengel von beiden Arten dagegen höher bei hohem als bei tiefem Grundwasserstand. Wenn die Bewässerung alle 7 Tage erfolgt, gilt für *S. columbaria* das gleiche (nicht gesichert), während *S. gramuntia* bei tiefem Grundwasserstand höher wächst, eine grössere Köpfchenzahl und grösseres Spross- und Wurzelgewicht hat.

Unter natürlichen Niederschlagsverhältnissen wachsen beide Arten bei tiefem Grundwasserstand besser als bei hohem. Bei 7tägigen Bewässerungsintervallen verhält sich *S. gramuntia* gleich.

Interessant ist, dass der mittlere Grundwasserstand (95 cm unter der Bodenoberfläche) für die Entwicklung beider Arten fast ebenso gut oder besser ist als der günstigere der beiden extremen Wasserstände. Dies äussert sich vor allem in der Höhe (Abb. 5), in der Köpfchenzahl (Abb. 5) und im Sprossgewicht.

Auf Blühbeginn und Lebensdauer der Arten hat der Grundwasserstand keinen gesicherten Einfluss.

### 3.6 Einfluss der Bewässerungsverhältnisse

Aus der Tabelle 10 und aus der Abbildung 5 ist ersichtlich, dass bei tiefem Grundwasserstand natürliche Niederschlagsverhältnisse eindeutig günstiger sind als Bewässerung mit 7- oder 28tägigen Intervallen; höhere Werte sind für die Höhe, die Köpfchenzahl und das Sprossgewicht festzustellen. Bei hohem Grundwasserstand sind erwartungsgemäss fast keine Unterschiede vorhanden. Zwischen den Flächen mit 7tägigen und mit 28tägigen Bewässerungsintervallen ist nur der Unterschied für die Höhe bei tiefem Grundwasserstand gesichert. Diese ist unter den trockeneren Verhältnissen für beide Arten um 10 bis 30 % geringer.

Der Wassermangel hat offenbar auch eine lebensverkürzende Wirkung, dies vor allem bei tiefem Grundwasserstand für *S. columbaria*, wo der Prozentsatz der abgestorbenen Pflanzen für natürliche Niederschlagsverhältnisse, für 7tägige Bewässerungsintervalle und für 28tägige Bewässerungsintervalle lautet: nach 1 1/2 Jahren: 0 %, 14 %, 48 % und nach 3 1/2 Jahren: 24 %, 33 %, 86 %.

Tabelle 10. Einfluss des Grundwasserstandes und der Beregnung in den Grundwasserbecken bei schwacher Düngung  
(in Klammer die Standardabweichung)

Merkmal	Rosetten- durchmesser in cm		Höhe in cm	Köpfchen- zahl	Trockengewicht in 0,1 g		Blühbeginn Tage nach dem 1.VI.	abgestor- bene Pflanzen in %					
	VI. 1968	VI. 1969			Spross XI. 1968	Wurzel XI. 1969							
Monat	VI.		VIII.	XI.	XI.	XI.	1968	1969	IV. 1971				
Jahr	1968		1968	1968	1968	1968	1968	1969	1971				
Art	G	B											
<i>S. columbaria</i>	45	n	16(4)	20(5)	55(14)	20(7)	24(16)	64(24)	23(6)	29(12)	47(15)	0	48
	45	7	17(4)	20(6)	57(13)	17(11)	28(22)	63(49)	24(11)	36(11)	40(13)	35	45
	45	28	14(3)	20(3)	56(15)	17(12)	20(11)	56(37)	19(8)	33(10)	46(10)	29	52
	95	7	16(4)	22(4)	54(15)	22(16)	34(30)	87(79)	21(7)	35(12)	42(14)	14	38
	95	28	16(4)	21(7)	59(14)	28(18)	33(31)	90(75)	26(9)	32(11)	45(10)	14	57
	145	n	16(4)	21(5)	61(12)	27(17)	38(31)	109(103)	33(17)	33(11)	38(12)	0	24
	145	7	13(3)	23(6)	52(8)	18(9)	31(30)	58(27)	24(9)	34(9)	43(10)	14	33
	145	28	11(2)	19(7)	40(12)	15(11)	27(23)	56(39)	24(7)	36(16)	33(17)	48	86
	<i>S. graminia</i>	45	n	20(4)	20(6)	84(20)	32(20)	39(27)	117(91)	32(29)	40(8)	56(18)	17
45		7	17(4)	23(7)	84(23)	16(9)	32(19)	56(37)	13(8)	41(8)	46(13)	24	57
45		28	19(4)	19(6)	86(19)	27(16)	41(32)	110(75)	21(9)	45(11)	45(18)	19	85
95		7	19(5)	22(8)	101(24)	23(11)	50(30)	121(76)	20(9)	40(7)	51(7)	33	76
95		28	18(4)	23(6)	96(23)	37(21)	36(24)	128(87)	19(10)	41(6)	44(12)	19	76
145		n	20(4)	21(7)	106(23)	40(25)	61(43)	87(77)	14(10)	41(7)	51(8)	14	67
145		7	16(4)	25(8)	92(23)	24(15)	66(42)	72(40)	17(8)	42(8)	47(12)	38	76
145		28	14(2)	22(6)	64(21)	27(20)	44(47)	73(51)	16(10)	44(7)	52(7)	10	90

G: Grundwasserstand, cm unter Bodenoberfläche

B: Beregnung; n: natürliche Niederschlagsverhältnisse;

7: 7tägige Bewässerungsintervalle

28: 28tägige Bewässerungsintervalle

Tabelle 11. Einfluss der Temperatur in den Gewächshäusern (Kulturgefäße mit schwacher Düngung)  
(in Klammer die Standardabweichung)

Merkmal	Rosetten- durchmesser in cm		Höhe in cm		Köpfchenzahl		Trockengewicht in 0,1 g Spross Wurzel Total		Blühbeginn Tage nach (-vor) dem 1.VI.		abgestor- bene Pflanzen in %		
	Monat Jahr	VI. 1968	VI. 1969	VIII. 1968	VIII. 1969	XI. 1968	XI. 1969	XI. 1968	XI. 1968	1968		1969	
Art <i>S. columbaria</i>	Temperatur												
	Tag/Nacht												
	30°/20°	16(4)	23(3)	40(11)	41( 8)	27(18)	19( 8)	66(30)	16( 7)	82	-2(15)	9(12)	8
	17°/ 7°	16(4)	26(3)	30(22)	42(22)	3( 2)	5( 3)	36(13)	33(11)	69	83(26)	81(18)	17
Art <i>S. gramuntia</i>	Temperatur												
	Tag/Nacht												
	30°/20°	15(7)	17(5)	59(18)	79(13)	29(17)	43(22)	60(34)	12( 7)	72	4(11)	12( 4)	17
	17°/ 7°	22(5)	16(3)	54(29)	58(27)	5( 3)	9( 4)	37(14)	24(19)	61	102(11)	72(19)	0
Art <i>S. lucida</i>	Temperatur												
	Tag/Nacht												
	30°/20°	12(4)	18(4)	17( 9)	23(13)	6( 6)	13(13)	22(23)	11( 7)	33	-32( 9)	-21( 4)	8
	17°/ 7°	13(5)	18(7)	22(13)	29(17)	5( 4)	9( 6)	21(19)	20( 6)	41	19(36)	2( 7)	0

Tabelle 12. Spross- und Wurzelgewicht sowie Wurzellängen von einjährigen Pflanzen in Grundwasserbecken  
(tiefer Grundwasserstand G<sub>145</sub>, mittlere Nährstoffbedingung D<sub>3</sub>, natürliche Niederschlagsverhältnis  
n<sub>1</sub>, Pflanzabstand 22 cm) (in Klammer die Standardabweichung)

Merkmal	Wurzellänge		Wurzelgewicht in 0,1 g		Sprossgewicht in 0,1 g		Gesamtgewicht		Verhältnis Spross/Wurzel	
	Art									
<i>S. columbaria</i>		125(26)	164(82)	104(60)	268(100)	0,9(0,6)				
<i>S. gramuntia</i>		130(18)	107(36)	168(93)	275(101)	1,8(1,1)				
<i>S. lucida</i>		128(27)	55(25)	30(29)	84( 28)	0,9(1,4)				

-----\*----- Unterschied mit 95% Wahrscheinlichkeit gesichert

### 3.7 Einfluss der Temperatur

Wie zu erwarten ist, hat der Temperaturunterschied grosse Auswirkungen auf die Entwicklung der Pflanzen (Tabelle 11), wobei die einzelnen Arten in vielen Merkmalen ein unterschiedliches Verhalten zeigen (vgl. Kapitel 3.9 und Abb. 6). Für alle Arten gilt, dass das Wurzelgewicht bei kühlen Temperaturen etwa doppelt so gross ist wie bei warmen, während das Sprossgewicht gleich gross (*S. lucida*) oder nur wenig mehr als halb so gross ist (*S. columbaria*, *S. gramuntia*). Aehnlich wie das Sprossgewicht verhält sich auch die Köpfchenzahl. Auf die Lebensdauer der Pflanzen scheinen die Temperaturverhältnisse keinen grossen Einfluss zu haben. Dagegen wird die zeitliche Entwicklung aller 3 Arten durch kühlere Temperaturen verzögert, was sich besonders eindrücklich im späteren Blühbeginn äussert. Die alpine Art *S. lucida* wird deutlich weniger stark betroffen. Die Verzögerung des Blühbeginns beträgt bei *S. lucida* für 1968 52, für 1969 23 Tage, für *S. columbaria* 85 und 72 Tage und für *S. gramuntia* 98 und 60 Tage.

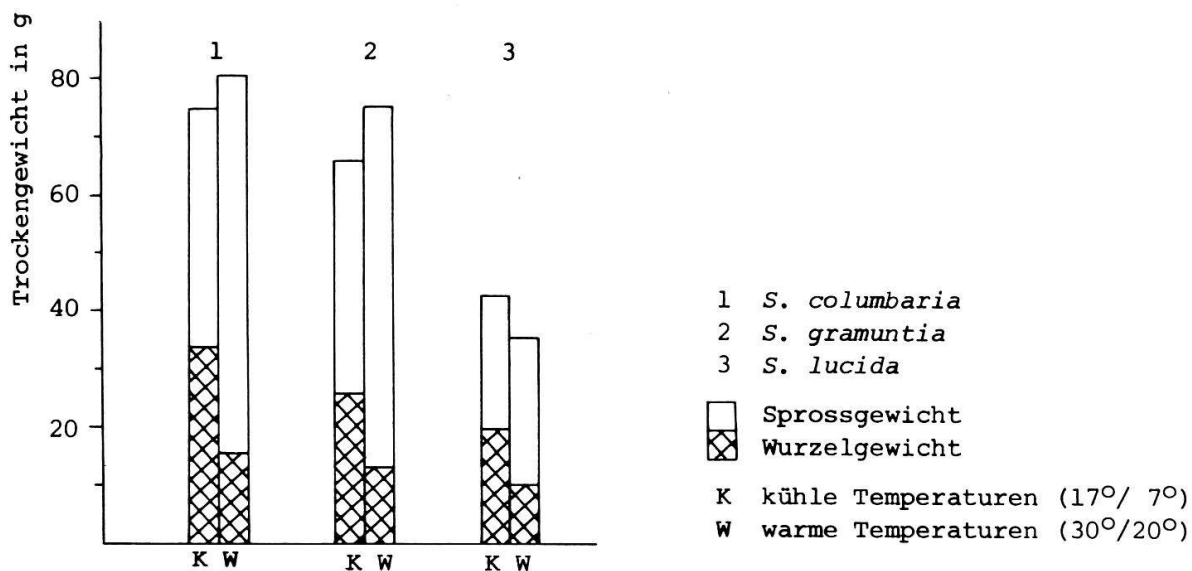


Abb. 6. Einfluss der Temperatur auf das Spross- und Wurzelgewicht

### 3.8 Vergleich der Merkmale

#### 3.8.1 Köpfchenzahl und Sprossgewicht

Von den untersuchten Merkmalen sind Köpfchenzahl und Sprossgewicht sehr eng korreliert und unterscheiden sich meist durch einen konstanten Faktor. Interessanterweise kommt für alle drei Arten in der Regel auf etwa 3,5 g Trockensubstanz des Sprosses im Mittel ein Blütenköpfchen. Nur im Gewächshaus sind die Verhältnisse für *S. columbaria* und *S. gramuntia* verschieden. Dort fällt unter warmen Bedingungen für *S. columbaria* ein Köpfchen auf etwa 2,5 g Sprossgewicht und für *S. gramuntia* auf etwa 2 g. Unter kühlen Bedingungen sind es 1 Köpfchen auf 7 g, bzw. 12 g. Die Erklärung für die Abweichung bei tiefen Temperaturen liegt darin, dass *S. columbaria* und in vermehrtem Masse auch *S. gramuntia* im Herbst 1968 zur Zeit der Köpfchenzählung ihre Entwicklung noch nicht beendet hatten und zahlreiche Köpfchen nicht mehr rechtzeitig aufblühen und fruchten konnten. Für die Abweichung bei warmen Temperaturen mag eine Rolle spielen, dass die oberirdischen Organe im Herbst vor der Wärgung bereits zu einem grossen Teil abgestorben und die meisten Früchte abgefallen waren, so dass das Sprossgewicht im Verhältnis zur Köpfchenzahl kleiner war als in den Grundwasserbecken, wo die Pflanzen noch grösstenteils grüne Stengel besaßen und die Früchte in ihrer Mehrzahl noch nicht abgefallen waren. Die enge Korrelation zwischen Fruchtzahl und Sprossgewicht gilt nicht für alle Pflanzenarten. Nach KNAPP (1967) sollen namentlich hohe Stickstoffgaben oft nur das Sprossgewicht und nicht die Blütenzahl fördern.

Der Einfluss der Düngung auf die Köpfchenzahl bei genügender Grundwasserversorgung geht nahezu linear mit der mengenmässigen Zugabe (vgl. Abb. 4, S.106). Dies bedeutet, dass Skabiosen bis fast zu den Werten der starken Düngung zumindest einen der Nährstoffe noch voll ausnützen können. Dass die Pflanzen in der Natur nur auf relativ nährstoffarmen Böden wachsen, muss deshalb auf die Konkurrenz mit anderen Wiesenarten zurückgeführt werden und liegt nicht im "physiologischen Verhalten" (nach ELLENBERG 1963) begründet.

Die Abhängigkeit der Köpfchenzahl vom Grundwasserstand und von der Bewässerungsart ist komplexer und teilweise artspezifisch. Der hohe Grundwasserstand (45 cm unter der Bodenoberfläche) ist besonders für *S. gramuntia* weniger

günstig als der mittlere (95 cm unter der Bodenoberfläche). Dies muss darauf zurückgeführt werden, dass bei mittlerem Grundwasserstand mehr Boden für die Durchwurzelung zur Verfügung steht. Lange Trockenperioden sind für die Entwicklung der Pflanzen nicht günstig, sofern deren Wurzeln nicht bis zum Grundwasser vordringen können.

Kühle Temperaturen haben gegenüber warmen eine Entwicklungsverzögerung zur Folge, die von Art zu Art verschieden ist. Bei *S. columbaria* und *S. gramuntia* ist die Verzögerung so gross, dass die für die Arten und für die Nährstoff- und Feuchtigkeitsbedingungen charakteristische Köpfchenzahl bei weitem nicht erreicht wird. Das Vorhandensein von Blütenköpfchenanlagen deutet aber darauf hin, dass bei längerer Vegetationsdauer diese charakteristische Zahl auch unter kühlen Bedingungen erreicht würde. Bei *S. lucida*, deren Wachstum durch kühle Temperaturen weniger verzögert wird, sind zwischen den beiden Bedingungen keine grossen Unterschiede in der Köpfchenzahl und im Sprossgewicht zu erkennen.

### 3.8.2 Wurzelgewicht

Die Werte der Wurzelgewichte sind für die Grundwasserbecken mit den tieferen Wasserständen (145cm und 95 cm unter der Bodenoberfläche) durchwegs zu klein, weil nicht tiefer als 30 bis 40 cm gegraben wurde, um die zurückbleibenden Pflanzen nicht zu schädigen. Ihre Abhängigkeit vom Grundwasser lässt sich deshalb nicht verfolgen. Tatsächlich reichen die Wurzeln bereits nach einer Vegetationsperiode bei allen 3 Arten im Mittel bis fast 130 cm tief und wiegen ein Mehrfaches des gemessenen Wertes (s. Tabelle 12). Dagegen zeigen sich gesicherte Korrelationen mit der Düngung und mit der Temperatur. Das Wurzelgewicht ist aber nicht gekoppelt mit dem Sprossgewicht. Es nimmt zwar auch mit der Nährstoffzufuhr zu, aber bedeutend weniger als das Sprossgewicht. Das Verhältnis beträgt für *S. columbaria* und *S. gramuntia* zwischen ungedüngt, schwach gedüngt und stark gedüngt 1 zu 1,5 zu 2,5. Diese Zunahme ist also bei weitem nicht linear mit der Nährstoffkonzentration. Die Temperatur hat gerade den umgekehrten Einfluss auf das Wurzelgewicht wie auf das Sprossgewicht. Das Wurzelgewicht wird durch kühlere Temperaturen gefördert. Es beträgt in den kühlen Gewächshauskammern für alle 3 Arten unge-

fähr das Doppelte der Werte in der um etwa 13<sup>o</sup> wärmeren Gewächshauskammer. KAUTER (1933) erhielt für 8 Wiesengräser bei allerdings gleich hohen Tag- und Nachttemperaturen unterschiedliche Resultate. Von 3 Temperaturen (9<sup>o</sup>, 17<sup>o</sup>, 30<sup>o</sup>) war für alle Arten das Wurzelgewicht bei 9<sup>o</sup> am kleinsten. Die Unterschiede zwischen 17<sup>o</sup> und 30<sup>o</sup> waren oft gering (*Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Trisetum flavescens*, *Dactylis glomerata*); nur für *Lolium italicum* und *Arrhenatherum elatius* war das Wurzelgewicht bei 17<sup>o</sup> deutlich höher als bei 30<sup>o</sup>, für *Agrostis alba* und *Alopecurus pratensis* war es gerade umgekehrt. Dagegen nahm das Verhältnis Sprossgewicht zu Wurzelgewicht bei allen untersuchten Gräsern mit zunehmender Temperatur zu, wie das ähnlich auch für *Scabiosa* gilt (Tabelle 13). Die Werte in Tabelle 12 entsprechen ungefähr jenen aus der kühlen Gewächshauskammer. Tatsächlich sind auch die Mitteltemperaturen während der Vegetationszeit in Zürich ähnlich wie jene in der kühlen Kammer.

Tabelle 13. Verhältnis des Sprossgewichts zum Wurzelgewicht

Art	Temperatur	17 <sup>o</sup> /7 <sup>o</sup>	30 <sup>o</sup> /20 <sup>o</sup>
<i>S. gramuntia</i>		1,5	5
<i>S. columbaria</i>		1	4
<i>S. lucida</i>		1	2

### 3.8.3 Höhe

Die Höhe ist korreliert mit dem Sprossgewicht, allerdings in weit geringerem Mass als die Köpfchenzahl. Die Unterschiede der Höhe zwischen den günstigsten und den schlechtesten Bedingungen sind relativ gering. Die Höhe variierte 1968 in den Grundwasserbecken für *S. columbaria* nur zwischen einem Mittel von 52 cm und 68 cm, für *S. gramuntia* zwischen 64cm und 128cm. Die Unterschiede sind somit sehr gering, aber besonders bezüglich Nährstoffkonzentrationen deutlich gesichert.

#### 3.8.4 Rosettendurchmesser

Der Rosettendurchmesser zeigt sowohl eine geringe Artspezifität wie auch nur selten eine gesicherte unterschiedliche Reaktion auf die verschiedenen Einflüsse. Wegen der raschen und unregelmässigen Veränderung im Laufe der Vegetationsentwicklung (Neubildung und Absterben von Blättern) ist dieses Merkmal für Vergleiche ungünstig. Dort, wo gesicherte Unterschiede auftreten (in den Grundwasserbecken bei verschiedenen Düngungsstufen und verschiedenen Grundwasser- und Bewässerungsverhältnissen) verhält sich der Rosettendurchmesser ähnlich wie die Köpfchenzahl; allerdings sind die relativen Unterschiede viel kleiner.

#### 3.8.5 Lebensdauer

Die Lebensdauer ist teilweise artspezifisch und von Aussenfaktoren abhängig. Lange Trockenperioden und hohe Nährstoffkonzentrationen verkürzen das Leben von *S. columbaria* und *S. gramuntia*. Im Gegensatz zum Nährstoffmangel scheint periodischer Wassermangel die Lebensfähigkeit der Pflanzen herabzusetzen. Umgekehrt wird offenbar bei sehr intensivem Wachstum (starke Düngung) das Altern der Pflanzen beschleunigt.

#### 3.8.6 Blütezeit

Der Beginn der Blütezeit ist artspezifisch. Zudem ist er abhängig von der Düngung und von der Temperatur. Starke Düngung lässt den Blühbeginn im Mittel um 4 bis 8 Tage vorverlegen. 13° wärmere Mitteltemperatur (30°/20° gegenüber 17°/7°) bringt *S. columbaria* und *S. gramuntia* 2 bis 3 Monate, *S. lucida* etwa 1 Monat früher zum Blühen. Offenbar spielen weniger die Mitteltemperaturen als die zeitweise einwirkenden hohen Temperaturen eine Rolle. Denn die beiden Arten blühen unter kühlen Bedingungen im Gewächshaus fast 2 Monate später als unter den in Zürich herrschenden Temperaturbedingungen in den Grundwasserbecken im Freien, obwohl die Mitteltemperaturen fast die gleichen sind: im Gewächshaus betragen sie 11°, in Zürich für die Monate April, Mai und Juni 11,6° (Blühbeginn Ende Juni). Möglicherweise hat die in den Grundwasserbecken etwas höhere Lichtintensität (+ 20 %) ebenfalls einen



Einfluss.

### 3.9 Vergleich der 3 Arten

Die 3 Arten unterscheiden sich in einer Reihe von artspezifischen Merkmalen (z.B. Blatt- und Stengelbehaarung, Kelchborstenlänge und -breite, Blattzuschnitt), die in ihrer Ausbildung nur wenig durch Aussenfaktoren beeinflusst werden und deshalb hier keine Berücksichtigung fanden. Von den untersuchten Merkmalen sind vor allem Höhe, Köpfchenzahl, Sprossgewicht, Blühbeginn und Lebensdauer für einzelne Arten charakteristisch (s. Tabelle 11). Bei den Versuchen im Gewächshaus nimmt *S. lucida* morphologisch und im physiologischen Verhalten das eine Extrem ein und *S. gramuntia* das andere.

*S. lucida* zeichnet sich aus durch kurzen Stengel, kleine Köpfchenzahl, geringes Sprossgewicht und frühen Blühbeginn. In ihrem Verhalten ist zudem charakteristisch, dass sich Höhe, Köpfchenzahl und Sprossgewicht bei kühlen und bei warmen Temperaturen kaum unterscheiden und der Blühbeginn bei kühlen Temperaturen nur wenig verzögert wird (ca. 1 Monat).

*S. gramuntia* hat demgegenüber lange Stengel, grosse Köpfchenzahl, hohes Sprossgewicht und späte Blütezeit (1 Monat später als *S. lucida* bei warmen Temperaturen, 2 bis 3 Monate später bei kühlen Temperaturen). Bei kühlen Temperaturen sind die Werte für die Köpfchenzahl und das Sprossgewicht deutlich geringer als bei warmen Temperaturen.

*S. columbaria* verhält sich in bezug auf Stengelhöhe und Köpfchenzahl intermediär, hinsichtlich Blühbeginn und Blüteverhalten bei verschiedenen Temperaturen ähnlich wie *S. gramuntia*.

Das Verhältnis der Höhe und der Köpfchenzahl zwischen *S. lucida*, *S. columbaria* und *S. gramuntia* beträgt bei warmen Temperaturen im Mittel der Jahre 1968 und 1969 etwa 1 zu 2 zu 3. Auch in der Sterblichkeit zeigen sich im Gewächshaus Unterschiede. 1971 waren im Mittel 58 % von *S. lucida*, 46 % von *S. gramuntia* und 17 % von *S. columbaria* gestorben. Ein ähnlicher Unterschied zwischen *S. columbaria* und *S. gramuntia* zeigte sich auch in den Grundwasserbecken, wo *S. columbaria* im Mittel deutlich länger lebt. Dies deckt sich mit Beobachtungen in der Natur. Die geringe Lebensdauer von *S. lucida* im Gewächs-

haus, die in der Natur wohl das höchste Alter der 3 Arten erreicht, muss wahrscheinlich auf die Ueberwinterung zurückgeführt werden. Die winterlichen Bedingungen sind für *S. columbaria* und *S. gramuntia* in Zürich ähnlich wie am natürlichen Standort. Dagegen sind sie für *S. lucida* bedeutend milder als am natürlichen Standort, wo der Boden oft frühzeitig ausapert und grosse Temperaturextreme erreicht werden. Diese unnatürlichen Ueberwinterungsbedingungen zusammen mit der viel längeren Vegetationsperiode im Gewächshaus mögen eine lebensverkürzende Wirkung haben.

In den Grundwasserbecken treten zwischen *S. columbaria* und *S. gramuntia* folgende Unterschiede auf: Die meisten Werte sind für *S. gramuntia* höher als für *S. columbaria*, jene der Höhe, der Köpfchenzahl und des Sprossgewichtes in der Regel 1 1/2 bis 2 mal. Besonders interessant ist das unterschiedliche Verhalten der beiden Arten unter verschiedenen Feuchtigkeitsverhältnissen. *S. gramuntia* vermag im Unterschied zu *S. columbaria* trocknere Böden ohne Wachstumseinbusse zu ertragen, wird indessen durch hohen Grundwasserstand mehr als jene gehemmt. Dies äussert sich etwa dadurch, dass die Köpfchenzahl im Mittel für beide Arten bei einem Grundwasserstand von 95 cm unter der Bodenoberfläche am grössten ist; für *S. columbaria* fällt sie gegen den tiefen Wasserstand deutlich, gegen den hohen nur wenig ab; für *S. gramuntia* ist es gerade umgekehrt. Schliesslich muss noch erwähnt werden, dass *S. columbaria* grosse Nährstoffkonzentrationen bei hohem Grundwasserstand besser ausnützen kann als bei tiefem, während für *S. gramuntia* die Förderung durch starke Düngung bei beiden Grundwasserständen gleich stark ist. Anfänglich erklärten wir uns das unterschiedliche Verhalten durch die Annahme, dass *S. gramuntia* im Mittel tiefer wurzelt als *S. columbaria*. Ein Versuch im Sommerhalbjahr 1975 zeigte dann aber, dass alle drei Arten gleich tief wurzeln und auch den tiefen Grundwasserstand (145 cm) meist erreichen können (s. Tab. 12). Umgekehrt zeichnete sich *S. columbaria* unter den Klimaverhältnissen von Zürich gegenüber *S. gramuntia* durch ein gesichert grösseres Wurzelgewicht aus bei ungefähr gleichem Gesamtgewicht. Es scheint deshalb, dass *S. columbaria* einen grösseren Teil ihrer Nettoproduktion als Reserve in den Wurzeln anlegt, während *S. gramuntia* die Assimilationsflächen und die Reproduktionsorgane vergrössert. Damit wäre *S. gramuntia* in einem nicht zu kühlen Klima mit relativ milden, kurzen Wintern (geringe Beanspruchung von Reservestoffen) der *S. columbaria* im Konkurrenzkampf eindeutig überlegen, während *S. columbaria* in

Gegenden mit langen Wintern infolge des grösseren Stoffvorrates mehr Ueberlebenschancen hat. Ein ähnliches Spross-/Wurzelgewichtsverhältnis wie *S. columbaria* hat bei kühlen Temperaturen auch *S. lucida*, wobei das Gesamtgewicht allerdings bedeutend geringer ist. Ueber die Verteilung der Wurzeln im Boden sagt allerdings der Versuch nichts aus, da das Wurzelgewicht nicht nach Bodenschichten aufgeteilt wurde. Das Aussehen der ausgegrabenen Wurzeln deutet darauf hin, dass *S. gramuntia* in tieferen Schichten ein dichteres Wurzelnetz bildet als *S. columbaria*. Das würde erklären, warum der hohe Grundwasserstand das Wachstum von *S. gramuntia* mehr einschränkt als jenes von *S. columbaria*. Bei tiefem Grundwasserstand ist dagegen das Wachstum von *S. gramuntia* besser, weil ein grösserer Raum durchwurzelt und vermehrt noch Wasser aus der Tiefe aufgenommen werden kann. Besonders gross ist der Unterschied in stark gedüngten Kulturen, die viel Wasser transpirieren können.

Das Verhältnis des Wurzelgewichtes zum Sprossengewicht ist charakteristisch für die 3 Arten (s. Tab. 12 und 13). Es ist am grössten bei *S. lucida*, am kleinsten bei *S. gramuntia*; *S. columbaria* verhält sich bei niederen Temperaturen ähnlich wie *S. lucida*, bei hohen ähnlich wie *S. gramuntia*.

#### 4. Konkurrenzverhalten der 3 Arten

Das Konkurrenzverhalten der 3 Arten ist in den Tabellen 14 - 16 dargestellt. Leider sind die Resultate wegen der grossen Variabilität innerhalb der einzelnen Arten und wegen der besonders im Gewächshaus geringen Individuenzahl nicht immer eindeutig. Gesicherte Merkmalsunterschiede sind in den Tabellen 4 und 5 unter dem Vergleich "S" ersichtlich.

##### 4.1 *Scabiosa columbaria*

*S. columbaria* zeigt in den Grundwasserbecken fast unter allen Bedingungen in Mischkulturen mit *S. gramuntia* geringere Werte als in Reinkulturen (Tabelle 14). Dies betrifft vor allem die Köpfchenzahl und das Sprossgewicht, wo die Unterschiede gut gesichert sind für alle 3 Beckengruppen (6 Becken mit 3 verschiedenen Nährstoffkonzentrationen und 2 verschiedenen Grundwasserständen; 6 Becken mit 3 verschiedenen Grundwasserständen und 2 verschiedenen Bewässerungsarten; 6 Becken mit 2 verschiedenen Grundwasserständen und 3 verschiede-

nen Bewässerungsarten). Die Einbusse von *S. columbaria* in Mischkulturen für die beiden Merkmalswerte gegenüber jenen in Reinkulturen beträgt im Mittel etwa 30 %. Die Behinderung in Mischkulturen ist besonders deutlich bei tiefem Grundwasserstand (145 cm unter der Bodenoberfläche), wo das Sprossgewicht im Mittel nur halb so gross und auch das Wurzelgewicht gesichert kleiner ist als in Reinkulturen. Eine überraschende Ausnahme von dieser Tendenz machen die Werte für die Höhe bei niederem Grundwasserstand (45 cm unter der Bodenoberfläche) und starker Düngung. Hier ist die mittlere Höhe in Mischkulturen gesichert grösser (ca. 15 %) als in Reinkulturen. Bei hohem Grundwasserstand, natürlichen Niederschlagsverhältnissen und keiner oder schwacher Düngung wächst *S. columbaria* in Mischkulturen fast ebenso gut wie in Reinkulturen. *S. columbaria* ist also der *S. gramuntia* unter feuchten Bedingungen und nicht zu starker Düngung in den Grundwasserbecken am wenigstens unterlegen.

Im Gewächshaus (Tab. 16) sind in der warmen Kammer keine gesicherten Unterschiede zwischen Reinkulturen und Mischkulturen mit *S. gramuntia* festzustellen, wenn auch das Sprossgewicht in der Mischkultur deutlich kleiner ist. In der kühlen Kammer ist die Höhe und das Sprossgewicht etwas höher in den Mischkulturen als in den Reinkulturen, allerdings auch nicht gesichert. Gegenüber *S. lucida* treten nur in der kühlen Kammer gesicherte Unterschiede auf. Höhe und Köpfchenzahl sind in Mischkulturen deutlich grösser als in Reinkulturen. Unerwartet ist indessen das in Mischkulturen mit *S. gramuntia* und *S. lucida* gesicherte niedrigere Sprossgewicht.

#### 4.2. *Scabiosa gramuntia*

Das Wachstum von *S. gramuntia* ist in den Grundwasserbecken in Mischkultur mit *S. columbaria* durchwegs gleich gut oder besser als in Reinkultur (Tab. 15). Von insgesamt 60 verglichenen Werten waren lediglich 8 kleiner in Mischkultur als in Reinkultur, wobei der Unterschied jeweils nur gering und nie gesichert war. 7 dieser kleineren Werte wurden in den Becken mit hohem Grundwasserstand bei geringer oder keiner Düngung festgestellt. Unter diesen Bedingungen sind sich offenbar die beiden Arten in ihrer Konkurrenzkraft fast gleichwertig, wie das schon bei *S. columbaria* beobachtet wurde. Unter den übrigen Bedingungen sind die Werte von *S. gramuntia* in Mischkulturen

Tabelle 14. Konkurrenzierung von *S. columbaria* durch *S. gramuntia* in den Grundwasserbecken 1968  
(in Klammer die Standardabweichung)

Merkmal	Rosetten- durchmesser in cm		Höhe in cm		Köpfchen- zahl		Trockengewicht in 0,1 g			
	R	M	R	M	R	M	Spross		Wurzel	
Mischung							R	M	R	M
G										
B										
D										
45 n 0	15(2)	14(3)	52(10)	50(14)	10(4)	9(6)	31(12)	25(21)	18(10)	15(8)
45 n 3	16(4)	16(4)	55(14)	58(16)	20(7)	16(10)	64(24)	55(30)	23(6)	28(15)
45 n 30	24(5)	24(4)	68(11)	68(13)	66(40)	52(31)	271(252)	176(69)	43(25)	54(24)
45 7 3	17(4)	14(3)	57(13)	52(11)	17(11)	14(10)	63(49)	37(17)	24(11)	21(6)
45 28 3	14(3)	13(4)	56(15)	48(12)	17(12)	14(9)	56(37)	53(33)	19(8)	21(10)
95 7 3	16(4)	16(4)	54(15)	58(18)	22(16)	17(16)	87(79)	67(67)	21(7)	22(11)
95 28 3	16(4)	13(3)	59(14)	50(17)	28(18)	16(11)	90(75)	65(40)	26(9)	22(13)
145 n 0	14(4)	14(4)	54(11)	61(11)	17(11)	9(2)	96(60)	34(33)	18(6)	16(13)
145 n 3	16(4)	15(3)	61(12)	56(9)	27(17)	20(14)	109(103)	53(47)	33(17)	22(15)
145 n 30	24(5)	25(5)	66(12)	80(14)	52(29)	32(25)	183(99)	111(68)	41(28)	34(24)
145 7 3	13(3)	12(3)	52(8)	45(13)	18(9)	11(9)	58(27)	33(31)	24(9)	20(11)
145 28 3	11(2)	11(3)	40(12)	44(10)	15(11)	10(6)	56(39)	29(28)	24(7)	18(4)

1mal unterstrichen: — : Unterschied Reinkultur - Mischkultur mit 95 % Wahrscheinlichkeit gesichert  
 2mal unterstrichen: == : Unterschied Reinkultur - Mischkultur mit 99 % Wahrscheinlichkeit gesichert  
 R: Reinkultur M: Mischkultur G: Grundwasserstand, cm unter der Bodenoberfläche  
 B: Beregnung n: natürliche Niederschlagsverhältnisse 7: 7tägige Bewässerungsintervalle  
 28: 28tägige Bewässerungsintervalle  
 D: Düngung, entsprechend g Stickstoffzufuhr pro m<sup>2</sup> Fläche und Jahr

Tabelle 15. Konkurrenzierung von *S. gramuntia* durch *S. columbaria* in den Grundwasserbecken 1968  
(in Klammer die Standardabweichung)

Merkmal	Rosetten- durchmesser in cm		Höhe in cm		Köpfchen- zahl		Trockengewicht in 0,1 g							
	R	M	R	M	R	M	Spross			Wurzel				
Mischung							R	M	R	M	R	M	R	M
G														
B														
D														
45 n 0	20(4)	19(5)	93(20)	84(20)	16(14)	18(10)	57(54)	70(49)	11(16)	15(17)				
45 n 3	20(4)	20(4)	84(20)	92(17)	32(20)	31(20)	117(91)	86(37)	32(29)	21(10)				
45 n 30	24(4)	26(6)	118(9)	118(27)	128(79)	157(96)	516(313)	603(271)	46(30)	70(22)				
45 7 3	17(4)	18(4)	84(23)	88(26)	16(9)	25(15)	56(37)	93(70)	13(8)	22(14)				
45 28 3	19(4)	19(4)	86(19)	88(21)	27(16)	27(18)	110(75)	80(56)	21(9)	17(9)				
95 7 3	19(5)	25(6)	101(24)	107(22)	23(11)	50(39)	121(76)	198(135)	20(9)	37(25)				
95 28 3	18(4)	18(5)	96(23)	88(22)	37(21)	42(41)	128(87)	143(98)	19(10)	23(20)				
145 n 0	20(6)	24(4)	83(25)	86(21)	34(27)	40(24)	130(125)	161(77)	18(14)	21(7)				
145 n 3	20(4)	23(4)	106(23)	108(20)	40(25)	52(29)	87(77)	156(88)	14(10)	26(9)				
145 n 30	28(5)	29(5)	124(27)	129(15)	144(103)	239(209)	414(163)	626(400)	37(17)	48(34)				
145 7 3	16(4)	19(7)	92(23)	103(24)	24(15)	45(31)	72(40)	193(170)	17(8)	33(26)				
145 28 3	14(2)	16(5)	64(21)	87(27)	27(20)	50(49)	73(51)	187(184)	16(10)	28(20)				

1mal unterstrichen: —: Unterschied Reinkultur - Mischkultur mit 95 % Wahrscheinlichkeit gesichert  
2mal unterstrichen: ==: Unterschied Reinkultur - Mischkultur mit 99 % Wahrscheinlichkeit gesichert  
R: Reinkultur M: Mischkultur G: Grundwasserstand, cm unter der Bodenoberfläche  
B: Beregnung n: natürliche Niederschlagsverhältnisse 7: 7tägige Bewässerungsintervalle  
28: 28tägige Bewässerungsintervalle  
D: Düngung, entsprechend g Stickstoffzufuhr pro m<sup>2</sup> Fläche und Jahr

Tabelle 16. Gegenseitige Konkurrenzierung der 3 Arten im Gewächshaus 1968  
(in Klammer die Standardabweichung)

Art	Merkmal Temperatur Tag/Nacht	Rosettendurchmesser						Höhe in cm			Köpfchenzahl			
		R	M <sub>g</sub>	M <sub>l</sub>	M <sub>gl</sub>	R	M <sub>g</sub>	M <sub>l</sub>	M <sub>gl</sub>	R	M <sub>g</sub>	M <sub>l</sub>	M <sub>gl</sub>	
<i>S. columbaria</i>	17°/7°	16(4)	17(4)	20(5)	16(5)	30(28)	41(28)	67(6)	43(9)	3(2)	4(1)	8(5)	3(2)	
	30°/20°	16(4)	15(5)	18(3)	15(3)	40(11)	37(8)	38(4)	38(11)	27(18)	25(19)	32(17)	32(29)	
<i>S. graminuntia</i>	17°/7°	R	M <sub>c</sub>	M <sub>l</sub>	M <sub>cl</sub>	R	M <sub>c</sub>	M <sub>l</sub>	M <sub>cl</sub>	R	M <sub>c</sub>	M <sub>l</sub>	M <sub>cl</sub>	
	30°/20°	22(5)	20(6)	22(6)	25(5)	54(29)	47(26)	71(29)	70(12)	6(3)	5(3)	7(4)	6(4)	
<i>S. lucida</i>	17°/7°	15(7)	15(10)	20(8)	17(6)	59(18)	66(14)	59(11)	65(16)	29(17)	43(21)	35(24)	42(27)	
	30°/20°	R	M <sub>c</sub>	M <sub>g</sub>	M <sub>cg</sub>	R	M <sub>c</sub>	M <sub>g</sub>	M <sub>cg</sub>	R	M <sub>c</sub>	M <sub>g</sub>	M <sub>cg</sub>	
<i>S. columbaria</i>	17°/7°	13(4)	12(4)	10(2)	8(2)	22(13)	20(10)	24(4)	12(6)	5(3)	5(6)	3(1)	2(1)	
	30°/20°	12(4)	11(4)	12(5)	10(6)	17(9)	18(6)	17(6)	18(5)	6(6)	6(5)	3(3)	4(3)	
Trockengewicht in 0,1 g														
Spross														
<i>S. columbaria</i>		R	M <sub>g</sub>	M <sub>l</sub>	M <sub>gl</sub>	R	M <sub>g</sub>	M <sub>l</sub>	M <sub>gl</sub>	R	M <sub>g</sub>	M <sub>l</sub>	M <sub>gl</sub>	
	17°/7°	36(13)	60(51)	36(7)	12(9)	33(11)	29(15)	31(14)	28(6)	11(8)*	13(6)	18(4)*	18(4)*	
<i>S. graminuntia</i>	30°/20°	66(30)	36(29)*	55(18)*	80(0)*	16(7)	11(8)*	13(6)	18(4)*	R	M <sub>c</sub>	M <sub>l</sub>	M <sub>cl</sub>	
	17°/7°	R	M <sub>c</sub>	M <sub>g</sub>	M <sub>cl</sub>	R	M <sub>c</sub>	M <sub>g</sub>	M <sub>cl</sub>	37(14)	36(9)	151(57)*	99(4)	
<i>S. lucida</i>	30°/20°	60(34)	71(30)	56(38)	74(35)*	12(7)	13(11)	12(5)	17(9)	7(1)	7(1)	38(13)*	15(5)	
	17°/7°	R	M <sub>c</sub>	M <sub>g</sub>	M <sub>cg</sub>	R	M <sub>c</sub>	M <sub>g</sub>	M <sub>cg</sub>	21(19)	23(26)	15(9)	8(4)	
<i>S. lucida</i>	30°/20°	22(23)	39(15)*	25(35)	50(22)*	11(7)*	17(6)*	11(4)*	12(7)	20(6)	17(4)	15(7)	16(6)	
	17°/7°	21(19)	23(26)	15(9)	8(4)	20(6)	17(4)	15(7)	16(6)	22(23)	39(15)*	25(35)	50(22)*	

R : Reinkultur  
M<sub>c</sub> : Mischkultur mit *S. columbaria*  
M<sub>g</sub> : Mischkultur mit *S. graminuntia*  
M<sub>l</sub> : Mischkultur mit *S. lucida*  
M<sub>gl</sub> : Mischkultur mit *S. columbaria* und *S. graminuntia*  
M<sub>cl</sub> : Mischkultur mit *S. columbaria* und *S. lucida*  
M<sub>cg</sub> : Mischkultur mit *S. graminuntia* und *S. lucida*

1mal unterstrichen : Unterschied Reinkultur - Mischkultur mit 95 % Wahrscheinlichkeit gesichert  
2mal unterstrichen ==: Unterschied Reinkultur - Mischkultur mit 99 % Wahrscheinlichkeit gesichert  
\*: Bei Durchführung der Messung waren bereits 1 oder 2 Pflanzen abgestorben, so dass die Konkurrenz geringer war und die Werte möglicherweise zu hoch sind



meist deutlich grösser als in Reinkulturen, was sich besonders in der Köpfchenzahl (15 - 100 % grösser) und im Sprossgewicht (15 - 180 % grösser) zeigt.

Im Gewächshaus sind die Ergebnisse weniger eindeutig. Gesichert ist nur unter kühlen Bedingungen das im Vergleich zur Reinkultur grössere Sprossgewicht in Mischkulturen mit *S. lucida* und in Dreiermischung mit *S. columbaria* und *S. lucida*. Die Pflanzen werden auch höher (nicht gesichert).

#### 4.3 *Scabiosa lucida*

*S. lucida* wurde im Gewächshaus kultiviert. Gesicherte Unterschiede sind eindeutig beim Rosettendurchmesser vorhanden (allerdings erst im August), der bei kühlen Temperaturen in Mischkulturen mit *S. gramuntia* und in Dreiermischung mit *S. columbaria* und *S. gramuntia* geringer ist als in Reinkulturen. Deutlich kleiner, aber nicht gesichert, sind auch die Köpfchenzahlen bei beiden Temperaturbedingungen in Mischkulturen mit *S. gramuntia* und in Dreiermischung mit *S. columbaria* und *S. gramuntia*, sowie die Sprossgewichte für die gleichen Mischkulturen bei kühlen Temperaturen. Andere Unterschiede in der Tabelle 16 sind wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass einzelne Pflanzen bereits im Sommer 1968 starben und sich die Konkurrenzverhältnisse deshalb änderten.

### 5. Diskussion

#### 5.1 Allgemeine Gesichtspunkte zur Konkurrenz zwischen 3 Arten

Die Konkurrenz zwischen 2 oder mehreren Pflanzen geht meistens um Licht, Wasser oder Nährstoffe. Der Wettbewerb um das Licht findet oberirdisch mit den assimilierenden Organen statt, die sich bedecken und durch Beschattung die Assimilationsrate herabmindern können. Die Hauptassimilationsflächen der *Scabiosa*-Arten sind die grundständigen Blattrosetten. Bei einem Pflanzabstand von 18 cm können sie sich gegenseitig nur überdecken, wenn ihr Durchmesser wesentlich grösser als 18 cm ist. Nur selten erreichte er aber in unseren Versuchen Werte von über 20 cm (bei allen 3 Arten), so dass die Lichtkonkur-



renz im allgemeinen eine geringe Bedeutung haben dürfte. Zwar können auch die Stengel und die Stengelblätter beschatten. Meist ist indessen der Wuchs so locker, dass der Einfluss klein bleibt. Einzig in den Grundwasserbecken mit starker Düngung beschatten sich die Pflanzen gegenseitig so stark, dass die Stoffproduktion in den Rosettenblättern wesentlich herabgesetzt wird. Eine weitere Wirkung der geringeren Lichtintensität ist nach KNAPP (1967), dass die Bildung von Seitentrieben in der unteren Stengelhälfte unterdrückt und der Stengel zu vermehrtem Längenwachstum angeregt wird. Daraus lässt sich erklären, warum die Höhe von *S. columbaria* in den Grundwasserbecken mit niederem Grundwasserstand und starker Düngung in Mischkulturen mit *S. gramuntia* gesichert grösser ist als in Reinkulturen, obwohl Köpfchenzahl und Sprossgewicht deutlich kleiner sind. Unter diesen Bedingungen wächst die höhere *S. gramuntia* am üppigsten und macht viel Schatten. Ähnliche Beobachtungen kann man bei Bäumen machen, die im Wald höher wachsen als in freier Umgebung. Auch bei *Dactylis glomerata* konnte KNAPP (1967) nachweisen, dass mit Zunahme der Pflanzdichte (und Beschattung) die einzelnen Pflanzen bei abnehmender Stoffproduktion im allgemeinen höher werden.

Die Konkurrenz um Wasser und Nährstoffe findet im Boden statt und wird auch als Wurzelkonkurrenz bezeichnet. Die Konkurrenz in unseren Untersuchungen dürfte fast ausschliesslich Wurzelkonkurrenz sein. Es lässt sich nicht immer erkennen, ob die Wurzelkonkurrenz hauptsächlich um Wasser oder um Nährstoffe geht. Aus den vorliegenden Ergebnissen kann indessen geschlossen werden, dass unter trockenen Bedingungen (tiefer Grundwasserstand, lange Bewässerungsintervalle) die Konkurrenz vorwiegend um das Wasser, in den ungedüngten und schwach gedüngten Flächen vor allem um die Nährstoffe geht.

Die Auswirkungen der Konkurrenz lassen sich am besten in der veränderten Wuchsleistung und in der veränderten Reproduktionsfähigkeit erkennen (BORNKAMM 1963). Nach BORNKAMM sind diese Merkmale eng miteinander korreliert. Dies gilt auch für unsere *Scabiosa*-Arten, wo das Trockengewicht des Sprosses fast direkt proportional der Köpfchenzahl und damit der Samenzahl ist. Für unsere Untersuchungen genügt es deshalb meist, die Fruchtköpfchenzahlen auszuwerten, um ein Mass für die Konkurrenzfähigkeit zu erhalten. Ist wie in unseren Versuchen die Pflanzdichte in Reinkultur gleich wie in Mischkultur und so gross, dass jedes Besserwachsen der einen Art ein Schlechterwachsen der anderen Art

bewirkt (vgl. Kapitel 3.3), so kann die Konkurrenzkraft mit dem Verdrängungsfaktor nach VAN DOBBEN (1955, aus BORNKAMM 1963) gemessen werden:

$$k_{AB} = \frac{S_{AB}}{S_A} : \frac{S_{BA}}{S_B}$$

$k_{AB}$  = Verdrängungsfaktor der Art A gegenüber der Art B

$S_A$  = Samenertrag der Art A in Reinkultur

$S_B$  = Samenertrag der Art B in Reinkultur

$S_{AB}$  = Samenertrag der Art A in Mischkultur mit Art B

$S_{BA}$  = Samenertrag der Art B in Mischkultur mit Art A

Sind die beiden Arten einander in der Konkurrenz ebenbürtig, so wird  $k_{AB} = 1$ , breitet sich die Art A auf Kosten der Art B aus, so wird  $k_{AB} > 1$ , breitet sich die Art B auf Kosten der Art A aus, so wird  $k_{AB} < 1$ . Welche Art in einem solchen Gemisch überlebt, hängt aber noch von Parametern ab, die durch diese Zahl nicht erfasst werden können. Dazu gehören: 1. die absolute Zahl der keimfähigen Samen, die produziert wird, 2. die Ueberlebenschancen der Keimlinge, 3. die Ueberlebenschancen der Pflanzen während des Winters und 4. die Entwicklung der Konkurrenz zwischen den ausgewachsenen Pflanzen im Laufe ihres Lebens. Zu diesem letzten Punkt ist zu bemerken, dass im allgemeinen die konkurrenzstärkere Art im Laufe der Zeit von immer günstigeren Bedingungen für die Konkurrenzierung des Partners ausgeht (vgl. z.B. GIGON 1971, S. 107). Ob und wie weit sich der Verdrängungsfaktor zwischen den *Scabiosa*-Arten während der Versuchsjahre änderte, konnte nicht einwandfrei abgeklärt werden, da durch Herausnahme und Absterben von Pflanzen die Verhältnisse 1969 nicht mehr die gleichen waren wie früher. In den Grundwasserbepfunden, wo die Verhältnisse noch am ehestens vergleichbar waren, konnte insgesamt keine eindeutige Veränderung der Zahl bemerkt werden. Unter den günstigen Bedingungen, unter denen das Wachstum am stärksten ist (starke Düngung), hat der Verdrängungsfaktor von *S. gramuntia* von 1968 zu 1969 stark zugenommen, bei hohem Wasserstand von 1,6 auf 2,3, bei tiefem gar von 2,7 auf 7,6. In ungedüngten oder schwach gedüngten Flächen, wo die Konkurrenz weniger stark war, nahm der Verdrängungsfaktor von 1968 auf 1969 zu oder ab, blieb aber auf jeden Fall über 1, das heisst, *S. gramuntia* war immer konkurrenzstärker. Das Ueberleben der Keimlinge der verschiedenen Arten wurde nicht

untersucht. Es ist denkbar, dass auch hier artspezifische Unterschiede vorhanden sind, wie ja schon die von den einzelnen Pflanzen unter den verschiedenen Bedingungen produzierte Zahl der keimfähigen Samen artspezifisch ist. Im allgemeinen hat *S. gramuntia* von den 3 Arten entsprechend dem spezifisch höheren Sprossgewicht auch am meisten Fruchtköpfchen. Sie könnte sich deshalb gegenüber den anderen Arten unter Umständen auch dann halten, wenn ihr Verdrängungsfaktor kleiner als 1 wäre, weil sie dann immer noch mehr Köpfchen und Samen als ihre Konkurrenten produzieren würde.

Zur Beurteilung der Konkurrenzfähigkeit einer Art muss auch die Lebensdauer beachtet werden. In dieser Hinsicht unterscheiden sich die 3 Arten. In der Natur dürfte *S. lucida* am längsten leben, *S. gramuntia* am wenigstens lang. Unter Kulturbedingungen ist *S. lucida* wegen den für sie unnatürlichen Ueberwinterungsbedingungen kurzlebig. *S. columbaria* und *S. gramuntia* lassen sich dagegen gut vergleichen. Die erste lebt im Mittel etwa 6 Jahre, die zweite 4 Jahre. Das ergibt eine leichte Verbesserung der Konkurrenzfähigkeit von *S. columbaria* gegenüber *S. gramuntia*, weil die etwa 2jährige Dauer der nicht samentragenden Jungpflanzen weniger häufig erfolgt.

Allgemein wurde in unseren Untersuchungen festgestellt, dass das Konkurrenzverhalten einer Art gegenüber den anderen beiden Arten dem relativen Wachstum in Reinkulturen unter den verschiedenen Bedingungen entspricht. Die in Reinkulturen besser wachsende Art kann in Mischkulturen die andere zurückdrängen oder zumindest einen Teil des von dieser Art noch nicht eingenommenen Wurzelraumes ausfüllen. Dies entspricht zwar meist nicht den Ergebnissen die andere Autoren mit Konkurrenzversuchen zwischen verschiedenen Arten gemacht haben. LAMPETER (1960) schreibt zum Beispiel: "es kann zusammenfassend festgestellt werden, dass von der Reinsaatleistung einer Art nicht auf ihre Leistung im Gemisch geschlossen werden darf". Er schliesst allerdings *Sorten* der gleichen Art aus, da bei diesen die Konkurrenzwirkung oft nur von der Substanzproduktion abhänge. Da unsere Arten sehr nah miteinander verwandt sind und sich in ihrer Wuchsform gleichen, ist ihr Konkurrenzverhalten deshalb nicht weit verschieden von jenem verschiedener Sorten innerhalb einer Art.

## 5.2 Besonderes Konkurrenzverhalten unter den Versuchsbedingungen

### 5.2.1 Grundwasserstand

Bei hohem Grundwasserstand und schwacher oder keiner Düngung beträgt der Verdrängungsfaktor von *S. columbaria* gegenüber *S. gramuntia* etwa 0,8, bei tiefem Grundwasserstand 0,3 bis 0,5. Berücksichtigt man noch die hohe Fruchtköpfchenproduktion von *S. gramuntia*, so ist *S. gramuntia* bei hohem Grundwasserstand etwa 2mal, bei tiefem 3 bis 4mal so stark wie *S. columbaria*. Als Erklärung für diese Unterschiede im Konkurrenzverhalten kommt möglicherweise eine verschiedene Durchwurzelungsfähigkeit des Bodens in Frage. *S. gramuntia* wäre danach befähigt, die tieferen Bodenschichten besser zu durchwurzeln als *S. columbaria* und deshalb bei tiefgründigen Böden (tiefer Wasserstand) konkurrenzfähiger als bei flachgründigen Böden (hoher Grundwasserstand, Kulturgefässe). Ueber einen ähnlichen Fall berichtet TRENBATH (1970, aus ELLERN et al. 1970). Er untersuchte die Konkurrenz zwischen *Avena fatua* und *A. strigosa*. Dabei zeigte sich, dass *A. fatua* in tieferen Böden bedeutend höhere Erträge liefert als in flachgründigen und dass die Art in Mischkulturen mit *A. strigosa* in tiefgründigen Böden viel besser wächst als in Reinkulturen. ELLERN et al. (1970) untersuchten nun die Wurzelverteilung der beiden Arten im Boden durch radioaktive Markierung, da sie vermuteten, dass die beiden Arten verschiedene Bodentiefen ausnützen können. Während der Wurzelanteil von *A. fatua* in 0 - 10 cm Tiefe ungefähr dem von *A. strigosa* entsprach, war er in 30 - 40 cm Tiefe mehr als doppelt so gross.

### 5.2.2 Düngung

Bei starker Düngung ist der Verdrängungsfaktor für *S. columbaria* gegenüber *S. gramuntia* noch etwas kleiner als bei schwacher oder keiner Düngung. Hier mag teilweise der Lichtfaktor eine Rolle spielen, indem *S. columbaria* durch die höher werdende *S. gramuntia* beschattet und dadurch noch mehr geschwächt wird. Bei starker Düngung und tiefem Grundwasserstand produziert *S. gramuntia* etwa 7mal so viele Fruchtköpfchen wie *S. columbaria*, was dem grössten Unterschied entspricht.

### 5.2.3 Bewässerungsart

Lange Trockenperioden (28 Tage) setzen die Konkurrenzfähigkeit von *S. columbaria* gegenüber *S. gramuntia* herab. Bei tiefem Grundwasserstand und langen Trockenperioden produziert *S. gramuntia* etwa 5mal so viele Fruchtköpfchen wie *S. columbaria*, während es unter natürlichen Niederschlagsverhältnissen von Zürich nur 2  $\sqrt{2}$  mal so viele sind.

### 5.2.4 Temperatur

Der Verdrängungsfaktor von *S. columbaria* gegenüber *S. gramuntia* ist in den Gewächshäusern bei beiden Temperaturen nahezu 1. Trotzdem produziert *S. gramuntia* 1  $\sqrt{2}$  bis 2mal so viele Fruchtköpfchen wie *S. columbaria*. *S. lucida* hat im Gewächshaus bei beiden Temperaturen und gegenüber beiden anderen Arten einen Verdrängungsfaktor, der etwas kleiner als 1 ist. Da *S. lucida* weniger rasch wächst als die beiden anderen Arten, kann sowohl *S. gramuntia* wie *S. columbaria* in Mischkulturen mit *S. lucida* deutlich besser wachsen als in Reinkulturen. In Mischkulturen aller 3 Arten gedeihen bei warmen Temperaturen *S. columbaria* und *S. gramuntia* etwas besser, *S. lucida* eher schlechter als in Reinkulturen. Bei kühlen Temperaturen wächst nur *S. gramuntia* in Dreiermischung besser als in Reinkulturen, *S. columbaria* und *S. lucida* dagegen schlechter. Dass *S. lucida* in Mischkulturen schlechter gedeiht als in Reinkulturen, hängt offenbar mit ihrem langsamen Wachstum zusammen, so dass der Boden von den beiden anderen Arten bereits durchwurzelt ist bevor *S. lucida* den ihr in konkurrenzfreier Situation möglichen Platz eingenommen hat. Etwas schwieriger ist das geringere Wachstum von *S. columbaria* in Dreiermischung mit *S. lucida* und *S. gramuntia* zu erklären, ist doch *S. columbaria* in Mischkulturen mit *S. gramuntia* dieser fast ebenbürtig, in Mischkulturen mit *S. lucida* sogar deutlich stärker als diese. Offenbar hat sie gegenüber *S. lucida* vorwiegend die tieferen Bodenschichten ausgenützt, die in Dreiermischung von *S. gramuntia* durchwurzelt werden, während sie gegenüber *S. gramuntia* vorwiegend die oberen Schichten einnahm, die in Dreiermischung teilweise von *S. lucida* eingenommen werden.

Berücksichtigt man, dass unter den kühlen Bedingungen ein Teil der ge-

zählten Köpfchen nicht mehr ausreifen kann, so erscheint die Konkurrenzkraft der früher fruchtenden *S. lucida* weniger schwach, als auf Grund der anderen bisher besprochenen Werte angenommen werden muss.

### 5.3. *Zum Konkurrenzverhalten in der Natur und zur Bildung von ökologischen Sippen*

Müsste man eine Prognose stellen, wie sich die Nachkommen der 3 Arten unter den verschiedenen Bedingungen entwickeln, so würde sie etwa so lauten: Merkmale von *S. lucida* werden sich nur in der kühlen Gewächshauskammer halten können und dort mit jenen der beiden anderen Arten mischen. Das Ergebnis werden *S. columbaria*-ähnliche Pflanzen sein, dies umso mehr, als auch die Ueberwinterungsbedingungen jenen von *S. columbaria* entsprechen. Unter warmen Bedingungen werden die Pflanzen Merkmalskombinationen von *S. columbaria* und *S. gramuntia* aufweisen. Der Unterschied zwischen den Pflanzen dieser beiden Bedingungen ist bereits heute sehr deutlich sichtbar. Für die Grundwasserbecken liegen die Verhältnisse komplizierter, weil dort zwischen den Pflanzen der verschiedenen Bedingungen freier Genaustausch möglich ist, während im Gewächshaus freie Kreuzungsmöglichkeit nur innerhalb der einzelnen Kammern besteht. In den Grundwasserbecken können sich deshalb unter den einzelnen Bedingungen nur selbständige Kombinationen entwickeln, wenn die Selektion sehr stark wirkt und ungünstige Kombinationen rasch ausscheiden. Das dürfte nach den vorliegenden Ergebnissen nicht der Fall sein. So wird wahrscheinlich eine Gesamtpopulation entstehen, die in vielen Merkmalen *S. gramuntia* nahe steht. Die Untersuchungen sind noch nicht abgeschlossen. Ueber die tatsächliche Entwicklung kann deshalb erst in einigen Jahren berichtet werden.

Nicht berücksichtigt in unseren Ueberlegungen zur Konkurrenz zwischen den nah verwandten Arten wurde bisher der Bewirtschaftungsfaktor, der am natürlichen Standort der Arten eine Rolle spielt. *S. gramuntia* stammt von einem Trockenrasen, der extensiv beweidet wird. Auch sonst ist sie in der Natur kaum in Mähwiesen anzutreffen. *S. columbaria* wurde einer Wiese entnommen, die einmal im Spätsommer oder Herbst gemäht wird. Dieser Standort ist für *S. columbaria* typisch, wenn sie auch gelegentlich in Weiden und in lichten

Wäldern auftreten kann. Da die grössere Stoffproduktion von *S. gramuntia* gegenüber *S. columbaria* fast ausschliesslich die Organe oberhalb der Rosetten umfasst, wird *S. gramuntia* durch den Schnitt stärker betroffen als *S. columbaria*. In gemähten Wiesen dürfte die Konkurrenzkraft von *S. columbaria* gegenüber *S. gramuntia* deshalb ansteigen. Etwas ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Centaurea Jacea* und *C. angustifolia* (GEBERT 1972). Ohne Mahd wächst die grössere und mehr Stengelblätter produzierende *C. angustifolia* in allen Düngungsstufen besser als *C. Jacea*. Da in der Natur in gedüngten Mähwiesen nur *C. Jacea* wächst, und *C. angustifolia* einzig magere, erst im Herbst geschnittene Wiesen besiedelt, muss angenommen werden, dass der auf die beiden Arten unterschiedlich wirkende Schnitt das Ergebnis der Konkurrenz entscheidend beeinflusst.

Ob eine Art in einem Gebiet vorkommen kann, hängt nicht nur von der Konkurrenzkraft gegenüber nah verwandten Arten ab, sondern auch von den Möglichkeiten, sich gegenüber ähnliche Standorte besiedelnden anderen Arten zu behaupten. Dass eine solche Konkurrenz, zumindest wenn sie erst in einem späteren Stadium des Pflanzenwachstums auftritt, viel stärker sein kann als jene zwischen nah verwandten Arten, zeigt sich aus einem Konkurrenzversuch zwischen *S. columbaria* und *Bromus erectus* im Gewächshaus unter warmen Bedingungen (Tabelle 17).

Tabelle 17. Konkurrenz zwischen *Scabiosa columbaria* und *Bromus erectus* (in Klammer die Standardabweichung)

Merkmal	Höhe in cm		Köpfchenzahl		Trockengewicht in 0,1 g			
					Spross		Wurzel	
Mischung	R	M	R	M	R	M	R	M
Jahr								
1968	40(11)	40(14)	27(18)	14(9)	66(30)	37(36)	<u>16</u> (7)	<u>7</u> (4)
1969	41( 8)	33( 7)	<u>19</u> ( 8)	<u>3</u> (1)				

R: Reinkultur

M: Mischkultur mit *Bromus erectus*

unterstrichen: \_\_\_\_\_: Unterschiede mit 95 % Wahrscheinlichkeit gesichert



Daraus erkennt man, dass 1968 (im 2. Jahr) Köpfchenzahl, Sprossgewicht und Wurzelgewicht von *S. columbaria* in Mischkulturen auf etwa die Hälfte gegenüber Reinkulturen reduziert wurden. 1969 nahm die Vitalität von *S. columbaria* in den Mischkulturen weiter ab, so dass es aussieht, wie wenn *S. columbaria* unter den warmen Bedingungen neben *B. erectus* keine Chance hätte. *S. columbaria* wächst an den natürlichen Standorten mit *B. erectus* zusammen. Es erstaunt deshalb, dass sie so wenig Konkurrenzskraft gegenüber diesem Gras aufweist. Es muss allerdings bemerkt werden, dass in den Kulturgefäßen mit *B. erectus* zahlreiche Keimlinge von *S. columbaria* in den späteren Jahren aufgekommen sind und vereinzelt zum Blühen und Fruchten gelangten, so dass sich *Scabiosa* möglicherweise doch, wenn auch nur reduziert halten kann. Gerade die Keimlingsstadien von *S. columbaria* werden offenbar von *B. erectus* wenig beeinflusst, da zwischen zwei *B. erectus*-Pflanzen immer offene, relativ wenig beschattete Stellen bleiben, wo sich Jungrosetten von *S. columbaria* offenbar ungehindert entwickeln können. Da *S. columbaria* in der Natur meist tiefer wurzelt als in den Kulturgefäßen (durchwurzelbarer Boden 30cm), sind die Verhältnisse dort möglicherweise günstiger. Ebenfalls nicht berücksichtigt wurde der Bewirtschaftungsfaktor. *S. columbaria* gedeiht vorwiegend in *Bromus*-Wiesen, die jährlich einmal im Sommer gemäht werden. Dabei wird *B. erectus* mit den aufrechten Blättern mehr Substanz lassen müssen als *S. columbaria* mit ihren dem Boden anliegenden Blattrosetten. Der Faktor des Schnittes, der in den Kulturgefäßen ausblieb, hätte die Konkurrenzkraft von *S. columbaria* gegen *B. erectus* wahrscheinlich erhöht. Die Untersuchungen von BORNKAMM (1974) zeigen, dass sich *S. columbaria* in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (*Gentiano-Koelerietum*) bei Göttingen neben *Bromus* über viele Jahre hinweg halten konnte. BORNKAMM untersuchte die Entwicklung von künstlich vegetationslos gemachten Flächen und erhielt nach wenigen Jahren neben einem von Jahr zu Jahr wechselnden Deckungsgrad zwischen 28,6 und 58,8 % für *Bromus erectus* einen solchen von 0,3 bis 1,8 % für *Scabiosa columbaria*.

Eigentliches Ziel unserer Untersuchungen ist es, Einblick in die ökologisch-systematische Differenzierung innerhalb von bestimmten Artengruppen zu erhalten und die Entstehung von neuen Sippen im Experiment verfolgen zu können. Eine Diskussion über diese Probleme soll aber erst nach Vorliegen weiterer Ergebnisse erfolgen.



## Zusammenfassung

Im Rahmen von Untersuchungen zur Abklärung der ökologischen Differenzierungsmuster bei Wiesenpflanzen wurden 1967 bis 1970 Kultur- und Konkurrenzversuche mit Arten von *Scabiosa columbaria* s.l. durchgeführt, und zwar unter folgenden Bedingungen:

- in Grundwasserbecken im Freien mit *S. columbaria* und *S. gramuntia*:
  - 3 Düngungsstufen (entsprechend Stickstoffversorgungen von 0 g, 3 g und 30 g pro m<sup>2</sup> und Jahr)
  - 3 Grundwasserstände (45 cm, 95 cm und 145 cm unter der Bodenoberfläche)
  - 3 Bewässerungsarten (natürliche Niederschlagsverteilung, 7tägige und 28-tägige Bewässerungsintervalle)
- in Kulturgefässen im Gewächshaus mit *S. columbaria*, *S. gramuntia* und *S. lucida*:
  - 2 Temperaturstufen (30°/20° und 17°/7° Tagestemperatur/Nachttemperatur bei mittlerer Düngungsstufe und zweimaligem Giessen pro Woche).

Gemessen wurden Rosettendurchmesser, Höhe, Köpfchenzahl und Trockengewicht des Sprosses und der Wurzel; ferner wurden Blütezeit und Lebensdauer beobachtet.

### Ergebnisse

#### 1. Versuche mit Reinkulturen

##### 1.1 Allgemeines

- Die 3 Arten unterscheiden sich in ihrem Verhalten unter den verschiedenen Bedingungen in vielen nur statistisch erfassbaren Eigenschaften sowie in systematisch wichtigen Merkmalen.
- Die Köpfchenzahl der 3 Arten ist sehr eng mit dem Trockengewicht des Sprosses korreliert. Im Mittel kommt auf 3,5 g Trockengewicht des Sprosses ein Köpfchen bei allen 3 Arten. Die Stengelhöhe und das Wurzelgewicht verhalten sich nicht immer parallel dazu. Der Rosettendurchmesser hat eine grosse individuelle und jahreszeitliche Variabilität; die Unterschiede zwischen den verschiedenen Bedingungen sind demgegenüber eher klein und konnten deshalb nur selten ausgewertet werden.
- Unter warmen Gewächshausbedingungen wird in Kulturgefässen mit 3 Pflanzen insgesamt etwa gleich viel Stoff produziert wie in Gefässen mit 6 Pflanzen.
- *S. columbaria*, *S. gramuntia* und *S. lucida* wurzeln innerhalb einer Vegetationsperiode im Mittel bis fast 130 cm tief (bei tiefem Grundwasserstand). Die Wurzeln einzelner Pflanzen reichen tiefer als 150 cm.

##### 1.2 Düngung

- Die Düngung beeinflusst besonders die Köpfchenzahl und das Sprossgewicht. Bei hohem Grundwasserstand beträgt das Verhältnis der Köpfchenzahlen von stark gedüngten zu schwach gedüngten zu ungedüngten Pflanzen 9 : 2 : 1

sowohl für *S. columbaria* wie für *S. gramuntia*.

- Die starke Düngung bewirkt eine Vorverlegung des Blühbeginns im Mittel um 4 bis 8 Tage.
- Die Lebensdauer ist bei stark gedüngten Kulturen kürzer als bei schwach gedüngten und ungedüngten; dies gilt besonders für *S. columbaria*.

### 1.3 Grundwasserstand und Bewässerungsart

- Der Einfluss des Grundwasserstandes ist abhängig von der Bewässerungsart und von der Düngung.
- Der hohe Grundwasserstand engt den Wurzelraum ein und ist besonders für *S. gramuntia* ungünstig.
- Der tiefe Grundwasserstand hemmt besonders bei trockenen Verhältnissen (28tägige Bewässerungsintervalle) das Wachstum von *S. columbaria*.

### 1.4 Temperaturen

- Unter warmen Temperaturen ist das Trockengewicht der Sprosse von *S. columbaria* und *S. gramuntia* fast doppelt so gross wie unter kühlen Temperaturen. Bei *S. lucida* ist kaum ein Unterschied vorhanden.
- Das Wurzelgewicht ist bei allen 3 Arten unter kühlen Bedingungen etwa doppelt so gross wie unter warmen.
- Das Spross/Wurzel-Verhältnis ist bei tiefen Temperaturen kleiner als bei hohen. Es nimmt ab in der Reihenfolge *S. gramuntia* - *S. columbaria* - *S. lucida*.
- Der Blühbeginn tritt bei *S. columbaria* und *S. gramuntia* unter kühlen Bedingungen um 2 - 3 Monate später auf als unter warmen, bei *S. lucida* nur um etwa 1 Monat.

## 2. Konkurrenzversuche

- Jede Art zeigt sich in Mischkulturen dort am konkurrenzkräftigsten, wo auch ihre Wuchsleistung in Reinkulturen gegenüber den andern Arten am besten ist.
- Entsprechend der grössten Wuchsleistung ist *S. gramuntia* vegetativ nahezu unter allen Bedingungen in Mischkulturen im Vorteil.
- Besonders gross ist die Konkurrenzkraft von *S. gramuntia* gegenüber *S. columbaria* bei tiefem Grundwasserstand und gleichzeitig starker Düngung oder 28tägigen Bewässerungsintervallen. *S. gramuntia* bildet unter diesen Bedingungen in Mischkulturen 5 - 7 mal, in Reinkulturen 2 - 3 mal so viele Köpfchen wie *S. columbaria*.
- Bei schwacher Düngung und hohem Grundwasserstand ist die Köpfchenzahl von *S. gramuntia* in Mischkulturen etwa 2 mal, in Reinkulturen etwa 1 1/2 mal so gross wie bei *S. columbaria*.
- Im Gewächshaus unterscheiden sich die Werte der Mischkulturen nur wenig

und meist nicht gesichert von jenen der Reinkulturen. Immerhin scheint auch hier ein Zusammenhang zwischen Wuchsleistung und vegetativer Konkurrenz zu bestehen. Demnach ergibt sich die folgende Reihenfolge in der Konkurrenzkraft: *S. gramuntia*  $\geq$  *S. columbaria*  $\geq$  *S. lucida*.

- Unter kühlen Temperaturen hat *S. lucida* insofern einen Vorteil gegenüber den beiden anderen Arten, als ihre Früchte zum Ausreifen kommen, während ein grosser Teil der Früchte der beiden anderen Arten nicht mehr reif wird.

### Summary

(Competition experiments with closely related species of *Scabiosa columbaria* L.s.l. I. Responses to different temperature, moisture and nutrient conditions)

In an extensive investigation with the purpose to determine the patterns of ecological differentiation in meadow plants, growth and competition experiments with different species of *Scabiosa columbaria* s.l. were carried out between 1967 and 1970. The following experimental conditions were applied:

- In plots in the field with an adjustable ground water table and planted with *S. columbaria* and *S. gramuntia*:
  - 3 fertilizer treatments corresponding to a supply of none, 3 g and 30 g of nitrogen per m<sup>2</sup> and year
  - 3 levels of ground water table (45 cm, 95 cm, 145 cm below surface)
  - 3 different water regimes (natural precipitation, irrigation at intervals of 7 days and 28 days respectively)
- In growth containers in the greenhouse with *S. columbaria*, *S. gramuntia* and *S. lucida*:
  - 2 different temperature regimes (30°/20° and 17°/7° C as day/night temperatures respectively; fertilizer treatment corresponding to a supply of 3 g nitrogen per m<sup>2</sup> and year; irrigation twice a week).

The following characters were measured: diameter of the rosette, number of flower-heads, height, dry matter of shoots and roots. Notes were taken on the flowering time and the life-span.

### Results

#### 1. Pure cultures

##### 1.1 General results

- The 3 species responded in a different way to the various experimental conditions, some aspects being taxonomically important, some others being only of statistical value.

- The number of flower-heads is strongly correlated to the dry weight of the shoot. In all 3 species on the average 3.5 g shoot dry weight correspond to one flower-head. The height of the shoot and the root dry weight do not show a similar pattern. The diameter of the rosette varied greatly, both individually and seasonally; consequently, differences between the various treatments could only partially be evaluated.
- Under the warm conditions in the greenhouse the dry matter production of 3 plants per growth container was about the same as that of 6 plants per container.
- *S. columbaria*, *S. gramuntia* and *S. lucida* root down on the average to a depth of almost 130 cm within one vegetation period (at low ground water table). The roots of some plants even reached a depth of more than 150 cm.

#### 1.2 Influence of fertilizer

- The various fertilizer treatments influenced in particular the number of flower-heads and the dry weight of the shoots. With *S. columbaria* and *S. gramuntia* at high ground water table the relative numbers of flower-heads of high, low and no fertilizer treatments were like 9 : 2 : 1.
- At high fertilizer treatment the flowering began on the average 4 to 8 days earlier than in the other treatments.
- The life-span of plants at high fertilizer treatment was shorter than that of poorly or not at all fertilized ones, particularly in *S. columbaria*.

#### 1.3 Influence of ground water table and irrigation regime

- The effects of the ground water table were influenced by irrigation and fertilizer treatment.
- A high ground water table reduces the rooting space and was particularly unfavourable for *S. gramuntia*.
- A low ground water table inhibited the growth of *S. columbaria*, in particular within series irrigated at 28 days intervals.

#### 1.4 Influence of temperature

- At high temperature the shoot weights of *S. columbaria* and *S. gramuntia* were nearly twice those at low temperature. With *S. lucida* hardly any differences could be observed.
- With all 3 species the root weight under cool conditions was about twice that under warm conditions.
- The root/shoot ratio is larger under cool conditions than under warm conditions. It increases in the following order: *S. gramuntia* - *S. columbaria* - *S. lucida*.
- With *S. columbaria* and *S. gramuntia* the flowering began 2 to 3 months later under cool conditions than under warm conditions. With *S. lucida* the respective delay was only about 1 month.

## 2. Competition experiments

- In mixed culture all 3 species were most competitive under those conditions, where they showed the best relative growth in pure culture.
- Because of its strong growth, *S. gramuntia* was vegetatively the most successful competitor nearly under all the experimental conditions.
- The competitive potential of *S. gramuntia* versus *S. columbaria* was particularly strong under conditions with a low ground water table and simultaneously a strong fertilizer treatment or irrigation intervals of 28 days; under these conditions *S. gramuntia* produced 5 to 7 times more flower-heads than *S. columbaria* (in the respective pure cultures it was only 2 to 3 times more).
- *S. gramuntia* grown in mixed culture with a high ground water table and low fertilizer treatment produced about twice as many flower-heads as *S. columbaria*; in pure culture it was only about 1 1/2 times as many.
- Differences occurring between mixed cultures and pure cultures in the greenhouse were not much pronounced and in general not significant, statistically. However, also under these conditions a relation seems to occur between the growth in pure culture and the vegetative competition; accordingly, the following sequence of the competition potential can be established: *S. gramuntia*  $\geq$  *S. columbaria*  $\geq$  *S. lucida*.
- Under cool conditions *S. lucida* has an advantage over the other 2 species in so far as its fruits come to maturity, whereas a large proportion of those of the other species do not ripen.

## Résumé

(Expériences de compétition avec des espèces proches parentes de *Scabiosa columbaria* L.s.l. I. Réactions des espèces à différents régimes de température, d'humidité et d'engrais)

Dans le cadre de recherches visant à déterminer des types de différenciation écologique chez des plantes de prairies, on a effectué de 1967 à 1970 des expériences de culture et de compétition avec des espèces de *Scabiosa columbaria* s.l.:

Pour des expériences avec *S. columbaria* et *S. gramuntia* en plein air dans des bassins à nappe phréatique de profondeur réglable, dans les conditions suivantes:

- 3 degrés de fertilisation (correspondant à un apport en azote nul, de 3 g et de 30 g par m<sup>2</sup> et par an).
- 3 niveaux pour la nappe phréatique (45 cm, 95 cm et 145 cm de profondeur)
- 3 régimes d'arrosage (précipitations naturelles, arrosage tous les 7 jours ou tous les 28 jours).

Pour des expériences avec *S. columbaria*, *S. gramuntia* et *S. lucida* dans des bacs de culture en serre, on a réuni les conditions suivantes:

- 2 régimes de température ( $30^{\circ}/20^{\circ}$  et  $17^{\circ}/7^{\circ}$ C, températures diurnes/nocurnes; niveau de fertilisation correspondant à un apport en azote de 3 g par m<sup>2</sup> et an, arrosage deux fois par semaine).

On a mesuré les caractères suivants: le diamètre de la rosette, le nombre des capitules, la hauteur, le poids sec des parties aériennes et des racines. En outre on a relevé la durée de la floraison et de la vie des différentes espèces.

## Résultats

### 1. Cultures pures

#### 1.1 Résultats généraux

- Chacune des trois espèces réagit d'une manière différente aux divers traitements, certains aspects étant importants taxinomiquement, d'autres ne possédant qu'une valeur statistique.
- Le nombre des capitules chez les 3 espèces est très étroitement lié au poids sec des parties aériennes: en moyenne un capitule correspond à 3,5 g de poids sec. La hauteur de la tige et le poids des racines sont plus difficiles à mettre en corrélation avec d'autres caractères. Le diamètre de la rosette montre une grande variation individuelle et saisonnière; par conséquent, on ne peut évaluer que de manière restreinte les différences relativement petites, dues aux seules variations de traitement.
- En serre, dans des conditions chaudes, la production totale est à peu près la même, que l'on ait planté 3 ou 6 plantes par bac.
- Dans les séries à nappe phréatique basse, *S. columbaria*, *S. gramuntia* et *S. lucida* forment des racines jusqu'à une profondeur de 130 cm en moyenne (pour quelques plantes jusqu'à plus de 150 cm).

#### 1.2 Influence du degré de fertilisation

- La fertilisation influence particulièrement le nombre des capitules et le poids des parties aériennes. Tant pour *S. columbaria* que pour *S. gramuntia*, à un niveau élevé de la nappe phréatique, la relation entre le nombre des capitules des plantes fertilisées fortement, peu ou pas du tout est de 9 : 2 : 1.
- Une fertilisation élevée avance la floraison de 4 à 8 jours en moyenne par rapport aux deux autres traitements.
- La durée de vie des plantes de cultures fortement fertilisées est plus courte que de celles des cultures peu ou pas fertilisées, particulièrement pour *S. columbaria*.

### 1.3 Influence du niveau de la nappe phréatique et du régime d'arrosage

- L'influence du niveau de la nappe phréatique dépend du régime d'arrosage et de la fertilisation.
- Un niveau élevé de la nappe limite la zone racinaire et semble particulièrement défavorable à *S. gramuntia*.
- Un niveau bas réduit la croissance de *S. columbaria*, surtout si l'arrosage n'a lieu que tous les 28 jours.

### 1.4 Influence de la température

- A température élevée, le poids des parties aériennes de *S. columbaria* et de *S. gramuntia* vaut presque le double qu'à température basse. Chez *S. lucida* on n'observe presque pas de différence.
- Pour les 3 espèces le poids sec des racines des plantes soumises à une température élevée est presque le double du poids des racines des plantes à une température basse.
- Le rapport entre les parties aériennes et les racines est plus petit à une température basse qu'à une température élevée; il diminue dans l'ordre suivant: *S. gramuntia* > *S. columbaria* > *S. lucida*.
- Chez *S. columbaria* et *S. gramuntia* la floraison commence environ 2 à 3 mois plus tard dans les séries à température basse que dans celles à température élevée; chez *S. lucida* ce délai n'est que d'un mois.

## 2. Expériences de compétition

- Chaque espèce se montre la plus compétitive dans les conditions qui lui ont déjà été relativement les plus favorables en culture pure.
- Grâce à sa grande productivité, *S. gramuntia* se révèle dominante dans presque toutes les cultures mixtes.
- La force de compétition de *S. gramuntia* face à *S. columbaria* est particulièrement grande lorsque le niveau phréatique est bas et que simultanément la fertilisation est forte ou l'arrosage n'a lieu que tous les 28 jours. Dans ces conditions *S. gramuntia* produit 5 à 7 fois plus de capitules que *S. columbaria* (en culture pure seulement 2 à 3 fois plus).
- Si la fertilisation est forte et le niveau de l'eau est bas, *S. gramuntia*, en culture mixte, produit environ 2 fois plus de capitules que *S. columbaria* et environ 1 1/2 fois de plus qu'en culture pure.
- Dans les cultures mixtes à nappe phréatique élevée et à fertilisation faible *S. gramuntia* produit environ 2 fois plus de capitules que *S. columbaria* (dans les cultures pures seulement 1 1/2 fois de plus).
- En serre les différences entre les cultures mixtes et pures sont peu prononcées et dans la plupart des cas difficiles à assurer statistiquement. Un rapport semble pourtant exister entre la croissance en culture pure et la compétition végétative; on peut en tirer l'ordre suivant pour la force de compétition: *S. gramuntia*  $\geq$  *S. columbaria*  $\geq$  *S. lucida*.



- A température basse *S. lucida* a un avantage sur les deux autres espèces, car ses fruits murissent, contrairement à la plupart des fruits des autres espèces.

## Literatur

- BORNKAMM, R., 1958: Standortsbedingungen und Wasserhaushalt von Trespen-Halbtrockenrasen (*Mesobromion*) im oberen Leinegebiet. *Flora* 146, 23-67.
- 1963: Erscheinung der Konkurrenz zwischen höheren Pflanzen und ihre begriffliche Fassung. *Ber. Geob. Inst. ETH, Stiftung Rübel*, 34, 83-107.
  - 1974: Zur Konkurrenzkraft von *Bromus erectus*. II. Ein zwanzigjähriger Dauerversuch. *Bot. Jahrb. Syst.* 94, 391-412.
- BRADSHAW, A.D., 1959: Population differentiation in *Agrostis tenuis* Sibth. 1. Morphological differentiation. *New Phytologist* 58, 208-227.
- 1960: Population differentiation in *Agrostis tenuis* Sibth. 3. Populations in varied environments. *New Phytologist* 59, 92-103.
- DOBBERN van, W.H., 1955: Concurrentie tussen haver en zomergerst op een pH-trappenproefveld. *Verg. Centr. Inst. Landb. Onderz.* 1955, 128-131.
- ELLENBERG, H., 1963: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. In: H. WALTER: Einführung in die Phytologie IV/2, Stuttgart, 943 S.
- ELLERN, S.J., HARPER, J.L. und SAGAR, G.R., 1970: A comparative study of the distribution of the roots of *Avena fatua* and *A. strigosa* in mixed stands using a <sup>14</sup>C-Labeling technique. *J. Ecology* 58, 865-868.
- GEBERT, R., 1972: Konkurrenzversuche mit *Centaurea jacea* L. und *C. angustifolia* Schrank. *Ber. Geob. Inst. ETH, Stiftung Rübel*, 41, 25-34.
- GIGON, A., 1968: Stickstoff- und Wasserversorgung von Trespen-Halbtrockenrasen (*Mesobromion*) im Jura bei Basel. *Ber. Geob. Inst. ETH, Stiftung Rübel*, 38, 28-85.
- 1971: Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und Karbonatboden. Veröff. Geob. Inst. ETH, Stiftung Rübel, 48, 163 S.
- GROSSMANN, F., 1975: Morphologisch-ökologische Untersuchungen an *Scabiosa columbaria* L.s.l. im mittleren und westlichen Alpengebiet. Veröff. Geob. Inst. ETH, Stiftung Rübel, 52, 1255.
- HARDIN, G., 1960: The competitive exclusion principle. *Science* 131, 1292-1297.
- JAIN, S.K. und BRADSHAW, A.D., 1966: Evolutionary divergence among adjacent plant populations. I. The evidence and its theoretical analysis. *Heredity* 21, 407-441.
- KAUTER, A., 1933: Beiträge zur Kenntnis des Wurzelwachstums der Gräser. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 42, 37-108.
- KELLER, H.M., 1970: Der Chemismus kleiner Bäche in teilweise bewaldeten Einzugsgebieten in der Flyschzone eines Voralpentales. *Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw.* 46, 111-155.
- KLAPP, E., 1954: Wiesen und Weiden. P. Parey. Berlin, 519 S.
- KNAPP, R., 1967: Experimentelle Soziologie und gegenseitige Beeinflussung der Pflanzen, E. Ulmer, Stuttgart, 266 S.
- LAMPETER, W., 1960: Gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen in bezug auf Spross- und Wurzelwachstum, Mineralstoffgehalt und Wasserverbrauch -



- untersucht an einigen wirtschaftlich wichtigen Futterpflanzen. *Wiss. Z. Karl-Marx Univ. Math.-Nat. R.* 9, 611-722.
- LANDOLT, E., 1970: Mitteleuropäische Wiesenpflanzen als hybridogene Abkömmlinge von mittel- und südeuropäischen Gebirgssippen und submediterranen Sippen. *Feddes Rep.* 81, 61-66.
- MÖRIKOFER, W., 1932: Zur Bioklimatologie der Schweiz. 2. Teil: Die Strahlungsverhältnisse. *Schweiz. Med. Jahrb.* 1932, 11 S.
- SCHÜEPP, M., 1960: Klimatologie der Schweiz. C. Lufttemperatur, 1. Teil. *Beih. Ann. MZA, Zürich.*
- 1962: Klimatologie der Schweiz. I. Sonnenscheindauer, 1. Teil. *Beih. Ann. MZA, Zürich.*
- STEBBINS, G.L. und DALY, K., 1961: Changes in the variation pattern of a hybrid population of *Helianthus* over an eight-year period. *Evolution* 15, 60-71.
- STEUBING, L., 1965: Pflanzenökologisches Praktikum. P. Parey, Berlin und Hamburg, 262 S.
- UTTINGER, H., 1949: Die Niederschlagsmengen in der Schweiz 1901 - 1940. Niederschlagskarte der Schweiz 1 : 500'000. *Schweiz. Wasserwirtschaftsverb.*, 27 S.
- WALTHER, H. und LIETH, H., 1967: Klimadiagramm - Weltatlas. G. Fischer, Jena.

Adresse der Autoren: Prof. Dr. E. Landolt  
Dr. F. Grossmann  
Dr. A. Gigon  
Dr. M. Meyer  
  
Geobotanisches Institut ETH, Stiftung Rübel  
Zürichbergstrasse 38  
  
CH-8044 Zürich