

**BEDEUTUNG DER VEGETATIVEN UND DER  
GENERATIVEN VERMEHRUNG VON  
*FESTUCA PRATENSIS* HUDS. FÜR SEINE  
LANGFRISTIGE ERHALTUNG IN EINER NATURWIESE**

ABHANDLUNG

zur Erlangung des Titels

DOKTOR DER NATURWISSENSCHAFTEN

der

EIDGENÖSSISCHEN TECHNISCHEN HOCHSCHULE ZÜRICH

vorgelegt von

MICHAEL ZIMMERMANN

DIPL. ING. AGR. ETH

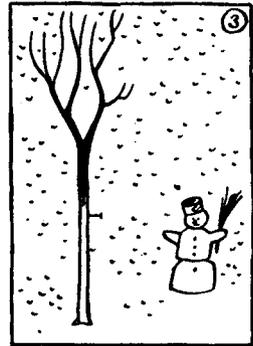
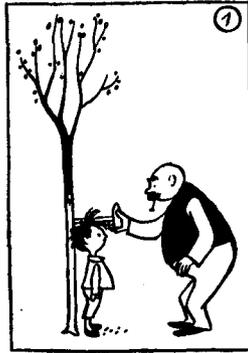
geboren am 17. März 1964

von Oberwil bei Büren (BE)

Angenommen auf Antrag von:

PROF. DR. J. NÖSBERGER, Referent

PROF. DR. P.J. EDWARDS, Korreferent



# INHALTSVERZEICHNIS

---

<b>I</b>	<b>ZUSAMMENFASSUNG</b>	<b>1</b>
<b>II</b>	<b>SUMMARY</b>	<b>3</b>
<b>III</b>	<b>EINLEITUNG</b>	<b>5</b>
<b>IV</b>	<b>BESCHATTUNGSREAKTION VON WACHSTUM UND TRIEBBILDUNG EINES ÖKOTYPEN VON <i>FESTUCA PRATENSIS</i> HUDS. IM VERGLEICH MIT SORTEN VON <i>F. PRATENSIS</i> UND <i>DACTYLIS GLOMERATA</i> L.</b>	<b>8</b>
	1 EINLEITUNG	8
	2 MATERIAL UND METHODEN	8
	2.1 Pflanzenmaterial und Wachstumsbedingungen	8
	2.2 Erhobene Parameter	9
	2.3 Statistische Auswertung	10
	3 RESULTATE UND DISKUSSION	10
	3.1 Tageszuwachs	10
	3.2 Blattfläche: Wurzellänge-Verhältnis	11
	3.3 Triebbildung	13
	4 ZUSAMMENFASSUNG	15
<b>V</b>	<b>TRIEBBILDUNG UND WURZELAUSTRIEB JUNGER TRIEBE VON <i>FESTUCA PRATENSIS</i> HUDS. IN ABHÄNGIGKEIT DER FEUCHTIGKEIT DER OBERSTEN BODENSCHICHT</b>	<b>16</b>
	1 EINLEITUNG	16
	2 MATERIAL UND METHODEN	17
	2.1 Pflanzenmaterial und Wachstumsbedingungen	17
	2.2 Erhobene Parameter	19
	2.3 Statistische Auswertung	19
	3 RESULTATE	20
	3.1 Trockengewicht	20
	3.2 Triebbildung	21
	3.3 Erschliessung des Bodens durch Wurzeln	21
	3.4 Austrieb und Entwicklung der Wurzeln	22
	4 DISKUSSION	24
	5 ZUSAMMENFASSUNG	28

<b>VI</b>	<b>VEGETATIVE UND GENERATIVE VERMEHRUNG VON <i>FESTUCA PRATENSIS</i> HUDS. IN EINER NATURWIESE IN ABHÄNGIGKEIT SEINER BEWIRTSCHAFTUNGSINTENSITÄT UND SEINER KONKURRENZ</b>	<b>29</b>
1	EINLEITUNG	29
2	MATERIAL UND METHODEN	31
2.1	Standort und Witterungsverlauf	31
2.2	Verfahren und Versuchsanlage	33
2.3	Erhebungen der Trockensubstanzerträge	36
2.4	Erhebungen der vegetativen und generativen Vermehrung	36
2.5	Mikroklimatische Erhebungen	38
2.5.1	Lichtangebot	38
2.5.2	Wasserhaushalt	39
2.6	Statistische Auswertung	40
3	RESULTATE UND DISKUSSION	41
3.1	Trockensubstanzerträge	41
3.1.1	Jahreserträge der Wiese und Ertragsanteile der Pflanzengruppen	41
3.1.2	Jahreserträge von <i>F. pratensis</i>	43
3.1.3	Erträge der einzelnen Schnitte von <i>F. pratensis</i>	43
3.1.4	Ertragsdynamik der Nachbararten von <i>F. pratensis</i>	45
3.1.5	Beziehung zwischen Ertrag und Triebzahl von <i>F. pratensis</i>	49
3.1.6	Diskussion	49
3.2	Vegetative Vermehrung von <i>F. pratensis</i>	55
3.2.1	Triebzahl 1991 - 1993	55
3.2.2	Triebbildung und Triebsterben	58
3.2.3	Lebensdauer und Altersstruktur der Triebe	59
3.2.4	Mittlere Triebgewichte	63
3.2.5	Dynamik der Horste	64
3.2.6	Diskussion	65
3.3	Generative Vermehrung von <i>F. pratensis</i>	71
3.3.1	Versamungspotential	71
3.3.2	Versamungserfolg	73
3.3.3	Verteilung der Sämlinge	74
3.3.4	Sämlingsentwicklung	76
3.3.5	Diskussion	77
4	ZUSAMMENFASSUNG	82
<b>VII</b>	<b>GESAMTDISKUSSION</b>	<b>84</b>
<b>VIII</b>	<b>LITERATUR</b>	<b>87</b>

**Dank**

**Lebenslauf**

## I ZUSAMMENFASSUNG

---

Wiesenschwingel (*Festuca pratensis* Huds.) ist aufgrund seiner agronomischen und ökologischen Qualitäten für den Schweizerischen Futterbau ein wertvolles Gras. In intensiv bewirtschafteten Pflanzenbeständen ist er jedoch kaum mehr anzutreffen. Aus ökologischen und agronomischen Gründen ist er zu fördern. Das Finden hierfür geeigneter Bewirtschaftungsformen setzt Kenntnisse seiner Populationsbiologie voraus. Ziel dieser Arbeit war, die Bedeutung der vegetativen und generativen Vermehrung von Wiesenschwingel in Naturwiesen zu untersuchen.

In einem Klimakammerversuch wurde die Reaktion von Wachstum und Triebbildung eines Wiesenschwingel-Ökotypen auf die Beschattung untersucht (Teil IV). In einem Gewächshausversuch wurden seine Triebbildung und sein Wurzelaustrieb in Abhängigkeit der Trockenheit der obersten Bodenschicht verfolgt (Teil V). Ein dreijähriger Feldversuch diente zum Ergründen der Bedeutung von Bestockung und Versamung für seine langfristige Ausdauer in Naturwiesen (Teil VI).

Ergebnisse:

### Teil IV

1. Eine 50% geringere Lichtintensität reduzierte das Wachstum und die Triebbildung eines Ökotypen von Wiesenschwingel. Ungünstige Lichtverhältnisse führten zu einer Abnahme der TS-Produktion um 17% und zu einer Reduktion der Triebbildung um 20%. Die geringere Zunahme seiner Blattfläche bei der Beschattung könnte dabei die Hauptursache gewesen sein. Seine Reaktion war verglichen mit Sorten von Wiesenschwingel und Knaulgras unabhängig der Stickstoffversorgung am empfindlichsten.

### Teil V

2. Die Triebbildung und der Wurzelaustrieb von Wiesenschwingel reagierten bereits auf das Austrocknen der obersten Bodenschicht empfindlich. Die Triebbildung wurde um einen Drittel und der Wurzelaustrieb um die Hälfte reduziert. Dies führte zu Pflanzen mit geringerer Wurzel-TS und einem grösseren Anteil nicht bewurzelter Triebe.

## Teil VI

3. Der Ertragsanteil von Wiesenschwingel nahm in einer Naturwiese unabhängig der Bewirtschaftungsintensität ab. Die Ursachen für diese Abnahme sind, wegen der Komplexität des Ökosystems und der sich stark unterscheidender Klimata der Versuchsjahre nicht alleine in Konkurrenzprozessen zu suchen.
4. Die Triebzahl von Wiesenschwingel bestimmte seinen Trockensubstanzertrag. Sie wurde durch die Verfahren über die Faktoren Licht und Wasser stark beeinflusst. Ungünstige Licht- und Wasserverhältnisse führten zur deutlichen Abnahme seiner Triebzahl. Es kann angenommen werden, dass die Ursachen in der Empfindlichkeit von Wiesenschwingel gegenüber Beschattung (1.) und Trockenheit (2.) liegen.
5. Die Bewirtschaftungsintensität beeinflusste die Altersstruktur der Triebpopulation von Wiesenschwingel. Eine raschere Anpassung an günstigere Wachstumsbedingungen führte bei intensiver Bewirtschaftung zu einem grösseren Anteil junger und leichter Triebe. Ohne Berücksichtigung der Sämlinge nahm die Zahl der Horste von Wiesenschwingel unabhängig der Bewirtschaftungsintensität ab. Die Konkurrenz verhinderte die Vergrösserung der Horstflächen. Wiesenschwingel konnte sich daher durch die Bestockung allein nicht ausbreiten.
6. Die Höhe der generativen Vermehrung von Wiesenschwingel war von der Grösse seiner Triebpopulation abhängig. Die Konkurrenz beeinflusste das Potential seiner Versamung über die Triebzahl. Sie hatte auf den Versamungserfolg keinen Einfluss.
7. Die Versamung von Wiesenschwingel spielte für die Erhaltung seiner Triebpopulation im Bestand eine wichtige Rolle. Ein einmaliger Versamungserfolg von 1.5% führte zu einer Steigerung seiner Triebzahl um 30%. Die Sämlinge von Wiesenschwingel steuerten 20% seines TS-Ertrages bei. Sie besiedelten neue Nischen in der Naturwiese und 50% davon konnten sich zu etablierten Pflanzen entwickeln.
8. Aus den Resultaten kann geschlossen werden, dass Wiesenschwingel für seine nachhaltige Bewirtschaftung in Naturwiesen auf eine Versamung angewiesen ist. Eine häufige Nutzung nach dem generativen Aufwuchs ist empfehlenswert. Seine Triebe und die neu gekeimten Sämlinge haben auf diese Weise bessere Lichtbedingungen für ihre Entwicklung.

## II SUMMARY

---

Meadow fescue (*Festuca pratensis* Huds.) is a valuable grass in Switzerland due to its agronomic and ecological qualities. However, it is not frequently seen in intensive managed grasslands. The survival of meadow fescue in natural grasslands can be mainly achieved by alternative management systems. The development of such management systems requires a better knowledge of the population biology of meadow fescue. Therefore, the aim of this study was to investigate the importance of the vegetative and the generative propagation of meadow fescue in a natural grassland.

An experiment was conducted in a growth-chamber to determine the impact of shade on tillering and growth of a meadow fescue ecotype obtained from Watt (Zürich, Switzerland) (part IV). A glasshouse experiment was done to evaluate the effect of a dry topsoil on tillering and root appearance of the meadow fescue ecotype (part V). A field experiment was conducted over three years in Watt to study the importance of the vegetative and the generative propagation for the conservation of meadow fescue in natural grasslands (part VI).

Results:

### Part IV

1. The growth and tillering of the ecotype of meadow fescue was reduced by a 50% reduction of light intensity. Unfavorable light conditions led to a 17% decline of dry matter production and a 20% reduction in tillering. This could be due to lower increment of leaf area due to shading. The ecotype used was more sensitive to shade than a cultivar of the same species (Prédix) and cocksfoot (Baraula), irrespective of nitrogen fertilization.

### Part V

2. Tillering and the appearance of roots of meadow fescue was influenced strongly by a dry topsoil. Tillering and adventitious root production decreased by 33% and 50%, respectively. Thus, the dry topsoil led to plants with lower root dry matter and a greater proportion of tillers without roots.

**Part VI**

3. The contribution of meadow fescue to the herbage yield in the natural grassland decreased irrespective of the management intensities. This observation could not be attributed to processes of competition only, because of the complex ecosystem and of the varying climates during the experiment.
4. Tiller numbers of meadow fescue determined its dry matter yields. Unfavorable light and water conditions led to a distinct decrease in tiller numbers in the field experiment. This decrease might be related to the sensitivity of meadow fescue to shade (1.) and drought (2.).
5. Management intensities had an effect on tiller age structure of meadow fescue. Frequent defoliations and high nitrogen fertilizations, which induced more favorable growth conditions, led to a higher proportion of young tillers with lower dry weights. If seedlings were not considered, the number of tufts of meadow fescue decreases over time, irrespective of the management intensity. An expansion of its tuft surfaces was prevented due to competition by other species. Therefore, the long term survival of meadow fescue was not ensured by tillering only.
6. Generative propagation of meadow fescue was determined by its tiller numbers. Competition by other species affected tiller numbers and therefore determined the potential of its generative propagation. However, competition had no effect on the success of the natural reseeding of meadow fescue.
7. Generative propagation of meadow fescue had a significant beneficial effect in conserving its tiller population in the sward. A survival of 1.5% of plants from natural reseeding over the next growth period enhanced tiller number by 30%. The seedlings of meadow fescue contributed 20% to its dry matter yield over the same period. The new plants colonized niches in the meadow and 50% of developed into small tufts.
8. It can be concluded, that meadow fescue requires a generative propagation for its long term survival in natural grasslands. After generative regrowth frequent defoliations of the sward is recommended to ensure favorable light conditions for the establishment of seedlings and for tillering.

### III EINLEITUNG

---

Wiesen und Weiden spielen in der Schweizerischen Landwirtschaft eine wichtige Rolle. Über 70% der landwirtschaftlich genutzten Fläche werden futterbaulich genutzt. Dabei machen die Naturwiesen flächenmässig den grössten Teil aus. Neben ihrer Funktion als Rauhfutterlieferant erfüllen sie eine bedeutende Rolle in der Kulturlandschaft. Sie sind Lebensraum für eine artenreiche Flora und Fauna und stellen ein wichtiges Landschaftselement der Schweiz dar. Der Futterbau hat daher eine nicht nur landwirtschaftliche Verantwortung zu tragen.

Naturwiesen entstanden in ihrer Vielfalt durch jahrtausendalte Bewirtschaftungsformen in der Landwirtschaft. Archäologische Funde in ganz Europa lassen vermuten, dass bereits vor 5000 Jahren Wiesen bewirtschaftet wurden (Green 1990). Der Mensch schaffte durch seine Eingriffe Lebensräume für viele Arten. Ohne die stetige Bewirtschaftung würden die meisten Wiesen in eine Waldvegetation übergehen und ihre Pflanzenarten auf nicht waldfähige Standorte zurückgedrängt. In den letzten hundert Jahren erlebten die Bewirtschaftungsformen allerdings eine markante Veränderung. Die Intensivierung der Landwirtschaft führte zu einem Verlust der Artenvielfalt in Naturwiesen (Dietl 1986, Green 1990). Gleichzeitig tauchten vermehrt neuartige Probleme wie Verunkrautungen und die damit verbundenen Ertrags- und Qualitätsverluste des Wiesenfutters auf. Viele Wiesen haben durch den Verlust ihrer Artenvielfalt die Stabilität der botanischen Zusammensetzung und des Ertrages verloren. Mit einer 11 jährigen Untersuchung konnten Tilman und Downing (1994) zeigen, dass Pflanzenbestände mit grösserer Diversität weniger empfindlich auf störende Einflüsse reagieren. Für den Schweizerischen Futterbau ist es von grösster Wichtigkeit, das verlorene Gleichgewicht dieser Naturwiesen wieder herzustellen oder neu zu erreichen. Dies ist jedoch nur bei einer standortangepassten Bewirtschaftungsform der Wiesen möglich.

Wiesenschwingel hat in der Schweiz dank seiner Ertragsleistung, seiner guten Futterqualität und seiner Resistenz gegenüber Frost und Schneeschimmel eine besondere Bedeutung. Es wäre wertvoll, wenn er an Standorten Bestandesbildner wird, an denen die Raigräser diese Funktion nicht mehr zuverlässig ausüben. Wiesenschwingel ist aber

eine der Arten, deren Anteil in Wiesen stark abgenommen haben. Vor hundert Jahren fanden ihn Stebler und Schröter (1887) in unseren Wiesen und Weiden noch stärker vertreten. Heute ist er nur noch in extensiv bewirtschafteten Naturwiesen anzutreffen. Einer der Gründe seiner Abnahme liegt in der schwachen Konkurrenzkraft des Wiesenschwingsels bei intensiver Bewirtschaftung (Mott 1982, Gügler 1993). Carlen (1994) konnte zeigen, dass er vor allem im Sprossraum starken Konkurrenten nicht ebenbürtig war. Die Entfaltung seiner Blattfläche war wegen seiner tieferen spezifischen Blattfläche (SLA) gegenüber Knaulgras (Carlen 1994) und Italienischem Raigras (Büring 1990) langsamer. Durch die schwächere Konkurrenzkraft um Licht reagierte der Wiesenschwengel sehr empfindlich auf eine Beschattung (Jelmini und Nösberger 1978, Gügler 1993, Carlen 1994). Gügler (1993) vermutete, dass diese Empfindlichkeit für seine stärkere Verdrängung bei extensiver im Vergleich zu intensiver Bewirtschaftung verantwortlich war, da bei geringerer Schnitthäufigkeit eine längere Beschattungsdauer vorherrschte. Warum ist aber heute Wiesenschwengel bei extensiver Bewirtschaftung durchaus noch in Naturwiesen anzutreffen?

Wiesenschwengel ist ein perennierendes Gras (Grime *et al.* 1988) und hat daher die Fähigkeit, sich vegetativ und generativ fortzupflanzen. Beide Fortpflanzungsarten sichern ihm eine, für die langfristige Erhaltung notwendige Grösse seiner Triebpopulation. Allerdings wurde die generative Vermehrung der Gräser, trotz ihrem sehr hohen Potential (Zimmermann und Zbinden 1993), bis jetzt in Untersuchungen stark vernachlässigt. Das einseitige Interesse an der vegetativen Vermehrung wird damit begründet, dass in der Praxis zum Erreichen einer guten Futterqualität die Schnitte vor der Versamung erfolgen und die generative Vermehrung somit eine untergeordnete Rolle spiele. Wiesenschwengel und auch andere Gräser wachsen aber nur einmal im Frühjahr generativ auf und haben einen kurzlebigen Samenvorrat im Boden (Grime *et al.* 1988). Smith und Jones (1991) vermuteten daher, dass regelmässig frühe erste Schnitte zu einem Rückgang von Wiesenschwengel und anderen Pflanzenarten führen, da sie an ihrer Versamung gehindert werden. Langer *et al.* (1964) stellten bei Reinkulturen von Wiesenschwengel (ohne Versamung) eine Abnahme der Pflanzenzahl im Verlauf der Zeit fest. Schmitt (1995) konnte zeigen, dass die Lebensdauer seiner Pflanzen (3 bis 4 Jahre) in Reinbeständen und in Mischung mit *Poa pratensis* relativ kurz ist. Durch die Verhinderung der Versamung werden die abgestorbenen Pflanzen nicht mehr ersetzt. Dies könnte zu einer genetischen Verarmung der Population von Wiesenschwengel im Pflanzenbestand führen (Snaydon 1985). Ausserdem könnte er den Verlust von Pflanzen aufgrund seiner

Konkurrenzwäche (Gügler 1993, Carlen 1994) nicht mehr durch die Pflanzengrösse wie bei Langer *et al.* (1964) kompensieren. Somit beeinflusst nicht nur die Intensität der Bewirtschaftung, sondern auch der Termin des ersten Schnittes die botanische Zusammensetzung einer Wiese. Das Argument vieler Autoren, dass die Futterqualität aus ökologischen Gründen einer Versamungsmöglichkeit der Pflanzen vorzuziehen ist, trägt daher nur bedingt einer nachhaltigen Bewirtschaftung von Naturwiesen Rechnung. Bassetti (1989) stellte auch bei dem konkurrenzstarken und intensiv nutzbaren Italienischen Raigras fest, dass für seine langfristige Erhaltung in der Wiese eine Versamung notwendig ist. Auch bei *Bromus willdenowii* spielte die Versamung eine wichtige Rolle für die Persistenz dieses Grases im Bestand (Hume *et al.* 1990). Sind also gewisse Pflanzenarten in einer Naturwiese erwünscht, genügt hiefür unter Umständen eine nur standortangepasste Bewirtschaftung nicht. Das Fördern und Erhalten gewünschter Arten kann daher nur über eine, für die gewünschten Futterpflanzen artgerechte Bewirtschaftung erreicht werden.

Das Ziel, den futterbaulich wertvollen Wiesenschwingel in Naturwiesen zu fördern, ist ein Schritt zur Wiederherstellung des verlorenen Gleichgewichtes in Pflanzenbeständen. Seine Förderung muss aber über die Bewirtschaftung der an die jeweiligen Standorte angepassten Ökotypen erfolgen, weil ein Einführen von züchterisch bearbeiteten, konkurrenzstärkeren Sorten in Naturwiesen ökologisch nicht sinnvoll ist. Dazu sind bessere Kenntnisse der Reaktion auf Wachstumsfaktoren und der Populationsbiologie von Wiesenschwingel-Ökotypen an ihrem ursprünglichen Standort nötig. Deshalb wurde ein Feldversuch in einer Naturwiese durchgeführt. Zur breiteren Abstützung der Resultate wurde die Empfindlichkeit von Wiesenschwingel der ausgewählten Naturwiese gegenüber Beschattung (Teil IV) und auf oberflächliche Trockenheit (Teil V) genauer untersucht. Die Kenntnisse der Bedeutung seiner vegetativen und generativen Vermehrung (Teil VI) erlauben das Finden von Alternativen in der Bewirtschaftung, die ihm eine langfristige Erhaltung in einer Naturwiese sichern könnten.

Aus den Ergebnissen kann geschlossen werden, dass Wiesenschwingel für seine Erhaltung in Naturwiesen längerfristig auf seine Versamung angewiesen ist. Weitere Anforderungen an seine Bewirtschaftung werden durch seine Empfindlichkeit gegenüber Beschattung und Trockenheit gestellt.

## **IV BESCHATTUNGSREAKTION VON WACHSTUM UND TRIEBBILDUNG EINES ÖKOTYPEN VON *FESTUCA PRATENSIS* HUDS. IM VERGLEICH MIT SORTEN VON *F. PRATENSIS* UND *DACTYLIS GLOMERATA* L.**

---

### **1 EINLEITUNG**

In Pflanzenbeständen sind ganze Pflanzen oder zumindest Teile davon beschattet. Pflanzen können auf eine Reduktion des Lichtangebotes morphologisch und physiologisch reagieren (Allard *et al.* 1991a,b). Nicht alle Pflanzenarten reagieren aber gleich. Verschiedene Autoren haben zeigen können, dass Wiesenschwingel im Vergleich zu andern Gräsern beschattungsempfindlicher ist (Jelmini und Nösberger 1978, Heilmann 1991, Carlen 1994). Die Arbeiten wurden jedoch mit Sorten der Gräser durchgeführt. Da die Sorte und der Ökotyp des Wiesenschwingels einem anderen Selektionsdruck unterworfen waren, könnten sie verschieden auf die unterschiedlichen Angebote von Ressourcen reagieren.

Das Ziel des Versuches war, die Reaktion von Wachstum und Triebbildung eines Ökotypen von Wiesenschwingel auf Beschattung zu untersuchen. Dabei interessierte auch, ob der Ökotyp auf Beschattung gleich reagiert wie eine Wiesenschwingelsorte, die in mehreren Versuchen bereits untersucht wurde (Heilmann 1991, Gügler 1993, Carlen 1994). Die Resultate dieses Versuches sollen helfen, das Wachstum und die Triebbildung des Ökotypen besser zu verstehen.

### **2 MATERIAL UND METHODEN**

#### **2.1 Pflanzenmaterial und Wachstumsbedingungen**

Auf der Naturwiese ("Bettli", Koordinaten: 679 450 / 255 550) in Watt (ZH) wurden Samen von Wiesenschwingel gesammelt. Zum Vergleich wurden Wiesenschwingel (*F. pratensis* cv. Prédix) und Knaulgras (*D. glomerata* cv. Baraula) herangezogen. (Im Folgenden wird das Pflanzenmaterial als Ökotyp, Prédix und Baraula bezeichnet). Samen von Ökotyp, Prédix und Baraula wurden in mit Quarzsand (Körnung 0.8 - 1.2 mm)

gefüllte Töpfe (Höhe 25 cm, Durchmesser 5 cm) gesät. Der Versuch wurde in zwei Klimakammern (PGR 15, Conviron Instruments CO, Winnipeg, Canada) durchgeführt. Die Wachstumsbedingungen betragen 18°C/13°C (Tag/Nacht) und 75%/85% relative Luftfeuchtigkeit bei einer Tageslänge von 16 Stunden. Die photosynthetisch aktive Photonen-Bestrahlung (PPFD) wurde auf Topfhöhe gemessen (Li-185, Li-Cor, Lincoln, NE, USA) und betrug 330  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Nach der Keimung wurden die Pflanzen zweimal täglich mit Nährlösung nach Hammer *et al.* (1978) mit Sequestren (NaFe 13%) als Eisenquelle und mit 7.5 mM Nitrat gegossen. Zehn Tage nach der Keimung wurde pro Topf eine Pflanze selektioniert.

Nach einem 14-tägigen Aufwuchs wurden die Pflanzen während 14 bis 21 Tagen zwei Licht- und zwei Stickstoffverfahren unterworfen. Die PPFD bei hoher Lichtintensität betrug 400  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$  und bei niedriger Lichtintensität 200  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Die Beleuchtung erfolgte mit weissen Leuchtstoffröhren (Sylvania, CW/VHO, 125 W). Das Hellrot:Dunkelrot-Verhältnis (660:730 nm) lag bei 3.2 (Fibre Optic 660/730, Skye Instruments, UK).

Die Pflanzen des hohen Stickstoffverfahrens erhielten Nährlösung mit 7.5 mM Nitrat. Die Pflanzen, die mit wenig Stickstoff versorgt wurden, erhielten die gleiche Menge Nährlösung, jedoch nur mit 1 mM Nitrat.

## 2.2 Erhobene Parameter

Vierzehn Tage nach der Keimung wurde eine Anfangsernte durchgeführt. Pflanzen erhöhen ihr Spross:Wurzel-Verhältnis während der Entwicklung (Harper 1977, Lonsdale und Watkinson 1982). Deshalb wurde die Schlussernte so festgesetzt, dass die Pflanzen der vier Verfahren das gleiche Endgewicht hatten. Das massgebende Erntegewicht wurde 28 Tage nach der Keimung bei dem sich am schnellsten entwickelten Verfahren erhoben. Die Erntezeitpunkte der restlichen Verfahren wurden mit Stichproben von Restpflanzen mittels Regressionen berechnet. Sie lagen zwischen 30 und 36 Tagen nach der Keimung. Bei den Ernten wurden die Anzahl Triebe, Blätter und Wurzeln der Pflanzen erhoben. Ein Trieb wurde als solcher gezählt, wenn die Spitze des ersten Blattes mindestens 1 cm sichtbar war. Ein Blatt musste ganz entfaltet sein (sichtbares Blatthäutchen), um gezählt zu werden. Die Pflanzen wurden danach in die Fraktionen Blattspreiten, Blattscheiden

und Wurzeln zerlegt. Die Blattfläche und die Blattlänge (der Blattspreiten) wurden mit dem Blattflächenmessgerät (Li-300, Li-Cor, Lincoln, NE, USA), die Wurzellänge mit der Methode von Tennant (1975) erhoben. Nach diesen Erhebungen wurden die Pflanzenfraktionen bei 105°C während 24 Stunden getrocknet. Anschliessend wurde das Gewicht ihrer Trockensubstanz (TS) erfasst.

### **2.3 Statistische Auswertung**

Der Versuch wurde als Faktoren-Experiment mit acht Wiederholungen mittels einer Varianzanalyse ausgewertet. Die Zuwachsdaten mussten transformiert ( $\log_{10}(x)$ ) werden, da das Wachstum einen nicht-linearen Kurvenverlauf aufwies. Da die Pflanzen verschieden lang den Verfahren ausgesetzt waren, wurden die Daten des Trockensubstanz-Zuwachses und der Triebbildung relativ zur Zeit berechnet. Die statistische Auswertung erfolgte mit Hilfe des Programmpaketes SAS (Statistical Analyses System, SAS Institute, Cary, Carolina, USA).

## **3 RESULTATE UND DISKUSSION**

### **3.1 Tageszuwachs**

Vor dem Beginn der Verfahren hatten die Pflanzen des Ökotypen mehr Trockensubstanz (9.4 mg) gebildet als die von Baraula (5.7 mg) und Prédix (5.0 mg; mF: 0.4). Der Gewichtsunterschied kann mit der Keimungsgeschwindigkeit der drei Gräser erklärt werden. Der Ökotyp keimte ein bis zwei Tage früher als Baraula und Prédix.

Die niedrigere Lichtintensität führte bei hohem Stickstoffangebot zu einer signifikanten Abnahme des Tageszuwachses des Ökotypen um 18% (Tab. 1). Prédix reagierte ähnlich (-13%), Baraula dagegen nicht auf die niedrigere Lichtintensität. Bei voller Belichtung war der Tageszuwachs aller drei Gräser gleich gross. Bei niedriger Stickstoffversorgung reagierten alle Gräser mit einer signifikanten Abnahme des Tageszuwachses auf die niedrigere Lichtintensität. Allerdings reagierte der Ökotyp stärker als Prédix und Baraula.

Bei voller Belichtung war der Tageszuwachs des Ökotypen und Prédix bereits kleiner als derjenige von Baraula.

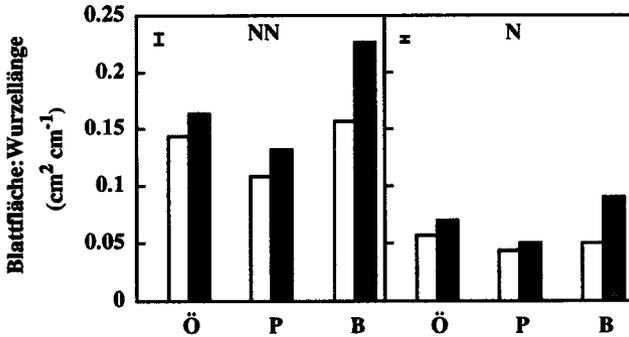
**Tab. 1. Tageszuwachs der Trockensubstanz (TS) pro Pflanze von Wiesenschwingel (Ökotyp und Prédix) sowie Knaulgras (Baraula) bei zwei Stickstoffstufen und zwei Lichtintensitäten. Mittelwerte der transformierten Daten von 8 Wiederholungen und rücktransformierte Mittelwerte in Klammern.**

Stickstoffversorgung	7.5 mM		1 mM	
Belichtung ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	400	200	400	200
	----- log (mg TS Pflanze <sup>-1</sup> Tag <sup>-1</sup> ) -----			
Ökotyp	0.095 (1.24)	0.078 (1.2)	0.076 (1.19)	0.064 (1.16)
Prédix	0.091 (1.23)	0.080 (1.2)	0.071 (1.18)	0.065 (1.16)
Baraula	0.096 (1.25)	0.090 (1.23)	0.080 (1.2)	0.075 (1.19)
mF	0.002		0.001	

Die niedrigere Lichtintensität hemmte bei hohem wie bei niedrigem Stickstoffangebot das Wachstum der Gräser (Tab. 1). Wilda (1992) fand ebenfalls eine geringere TS-Produktion von *Lolium multiflorum* bei einer Reduktion der Lichtintensität von 400 auf 200  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Der Tageszuwachs des Wiesenschwingsels, besonders des Ökotypen, wurde durch die niedrigere Lichtintensität stärker beeinträchtigt als derjenige von Knaulgras. Die grössere Empfindlichkeit von Wiesenschwingel auf ein geringeres Lichtangebot konnte schon in einem anderen Versuch gezeigt werden (Heilmann 1991).

### 3.2 Blattfläche:Wurzellänge-Verhältnis

Die Fähigkeit der Pflanzen, Ressourcen aufnehmen zu können, kann besser mit dem Blattflächen:Wurzellängen-Verhältnis beschrieben werden (Boot und Mensink 1990, Aerts *et al.* 1992). Auch in diesem Versuch schien dieses Verhältnis das empfindlichere Mass zu sein ( $R^2 < 0.7$ ;  $R^2$  ist ein statistisches Qualitätsmass und gibt an, wieviel Prozent der Streuung durch das Modell erklärt werden kann. In diesem Fall sind es 70%). Bei der



**Fig. 1. Blattfläche:Wurzellänge-Verhältnis von Wiesenschwingel [Ökotyp (Ö) und Prédix (P)] sowie Knaulgras (B) bei hohem (NN) und niedrigem (N) Stickstoffangebot in Abhängigkeit der Lichtintensität. 400  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (□), 200  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (■), 7.5 mM N (NN), 1 mM N (N). Mittelwerte von 8 Wiederholungen. Die Balken stellen den mittleren Fehler dar.**

Auswertung des Spross:Wurzelverhältnisses waren die Modelle schlechter ( $R^2 < 0.5$  bei beiden Stickstoffstufen). Deshalb wurde hier das Blattfläche:Wurzellängen-Verhältnis dem Spross:Wurzel-Verhältnis vorgezogen (Fig. 1). Bei hoher Stickstoffgabe erhöhte der Ökotyp sein Blattfläche:Wurzellängen-Verhältnis um 14%, Prédix um 20% und Baraula um 80% (Fig. 1NN). Bei geringer Stickstoffgabe war die Veränderung des Verhältnisses aller drei Gräser geringer (Fig. 1N). Knaulgras reagierte auch hier am stärksten.

Mit schrittweisen Mehrfach-Regressionen wurde untersucht, welche Blattparameter hauptsächlich für die Vergrößerung der Blattfläche bei der niedrigeren Lichtintensität verantwortlich waren. Über beide Stickstoffstufen wurde die Zunahme der Blattfläche ( $\Delta\text{BF}$ ) jeder Art am besten durch die Verlängerung der Blätter ( $\Delta\text{BL}$ ) erklärt (Tab. 2). Bei Baraula und Prédix wurden neben  $\Delta\text{BL}$  keine weiteren Blattparameter in die Regression einbezogen. Beim Ökotyp lieferten die Zunahme der spezifischen Blattfläche ( $\Delta\text{SLA}$ ) und der Blattzahl ( $\Delta\text{BZ}$ ) einen Beitrag zur Vergrößerung der Blattfläche. Ihr Einfluss war aber gering, weil das  $R^2$  des Modells durch ihren Einbezug in die Regression nur um je 2% erhöht wurde. Dies erstaunt wenig, weil bei Gräsern eine Zunahme der Blattfläche am wirksamsten über die Blattverlängerung erfolgt. Allard *et al.* (1991a) stellten fest, dass *Festuca arundinacea* seine Blätter bei Beschattung um mehr als 50% verlängerte.

**Tab. 2. Zusammenfassung der schrittweisen Mehrfach-Regressionen für die abhängige Variable  $\Delta BF$  (Blattflächen-Zunahme) während 30 bis 36 Tage nach der Keimung. Unabhängige Variablen: Zunahme von Blattlänge ( $\Delta BL$ ), spezifische Blattfläche ( $\Delta SLA$ ) und Blattzahl ( $\Delta BZ$ ). Schrittweise Mehrfach-Regression wurden für jede Art mit  $n=32$  berechnet. Die Signifikanzgrenze für den Einbezug der unabhängigen Variable liegt bei  $P = 0.15$ .**

Art	einbezogene Variable	unabhängige Variable	Modell $R^2$	$R^2$ -Erhöhung je einbezogener unabhängiger Variable	$P < 0.15$
<b>B</b>	1	$\Delta BL$	0.85	0.85	0.0001
<b>P</b>	1	$\Delta BL$	0.91	0.91	0.0001
<b>Ö</b>	1	$\Delta BL$	0.78	0.78	0.0001
	2	$\Delta SLA$	0.80	0.02	0.1171
	3	$\Delta BZ$	0.82	0.02	0.0417

Bei einer Reduktion der Lichtintensität produzierten der Ökotyp und Prédix im Verhältnis zu ihrer Wurzellänge weit weniger Blattfläche als Knaulgras (Fig. 1). Dies zeigt, dass Wiesenschwingel seine Assimilationsfläche bei ungünstigen Lichtverhältnissen weniger gut vergrößern konnte. Da die Zunahme der Blattfläche am besten durch die Verlängerung der Blätter erklärt werden konnte (Tab. 2), ist anzunehmen, dass Wiesenschwingel seine Blätter bei tieferen Lichtintensitäten weniger stark verlängern konnte als Knaulgras. Die geringere Anpassungsfähigkeit der Blattfläche führte beim Wiesenschwingel wahrscheinlich zu einer stärkeren Limitierung der Lichtaufnahme. Ihre empfindlichere Abnahme des Tageszuwachses (Tab. 1) ist daher gut verständlich.

### 3.3 Triebbildung

Die tägliche Triebbildung des Ökotypen nahm durch die niedrigere Lichtintensität um 23% bei hoher und um 16% bei niedriger Stickstoffversorgung ab (Tab. 3). Im Gegensatz dazu senkte die niedrigere Lichtintensität die Triebbildung von Baraula nur bei geringem Stickstoffangebot, während diejenige von Prédix nicht verändert wurde. Prédix

hatte allerdings bei hoher Lichtintensität schon eine niedrige Triebbildung (Tab. 3). Die beiden Wiesenschwingel waren bezüglich Triebbildung dem Knaulgras unterlegen.

**Tab. 3. Tägliche Triebbildung pro Pflanze von Wiesenschwingel (Ökotyp und Prédix) sowie Knaulgras (Baraula) bei zwei Stickstoffstufen und zwei Lichtintensitäten. Mittelwerte der transformierten Daten von 8 Wiederholungen und rücktransformierte Mittelwerte in Klammern.**

Stickstoffversorgung	7.5 mM		1 mM	
Belichtung ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	400	200	400	200
	----- log (Triebe Pflanze <sup>-1</sup> Tag <sup>-1</sup> ) -----			
Ökotyp	0.048 (1.12)	0.037 (1.09)	0.031 (1.07)	0.026 (1.06)
Prédix	0.032 (1.08)	0.030 (1.07)	0.026 (1.06)	0.024 (1.06)
Baraula	0.041 (1.1)	0.042 (1.1)	0.041 (1.1)	0.032 (1.08)
mF	0.002		0.001	

Die Triebbildung des Ökotypen nahm durch die Reduktion der Lichtintensität am stärksten ab. Ähnliche Resultate wurden auch mit *F. pratensis*, *F. arundinacea* und *L. multiflorum* erzielt (Jelmini und Nösberger 1978, Barnes und Bugbee 1991, Wilda 1992). Die Ausbildung von Blattachselknospen und deren Entwicklung zu sichtbaren Trieben wurde klar gehemmt. Ito *et al.* (1987) konnten bei verschiedenen Gräsern zeigen, dass bei geringem Lichtangebot noch Blattachselknospen gebildet, ihre spätere Weiterentwicklung aber gehemmt oder ganz eingestellt wurde. Dass Prédix nicht auf die niedrigere Lichtintensität reagierte, muss vermutlich auf die niedrige Triebbildung bei hoher Lichtintensität zurückgeführt werden. Ein möglicher Grund dafür könnte die langsame Keimung von Prédix sein. Baraula scheint, wie schon beim Tageszuwachs gezeigt wurde, erst auf die Abnahme des Lichtangebotes zu reagieren, wenn wenig Stickstoff angeboten wird.

#### 4 ZUSAMMENFASSUNG

In Klimakammern wurde die Reaktion auf die Beschattung von Wachstum und Triebbildung eines Ökotypen von Wiesenschwingel untersucht. Der Ökotyp wurde mit einer Sorte von Wiesenschwingel und Knaulgras verglichen. In zwei Stickstoffstufen (7.5 mM und 1 mM Nitrat) wurde die Lichtintensität um die Hälfte auf 200  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$  reduziert. Der Versuch führte zu folgenden Ergebnissen:

1. Der Ökotyp von Wiesenschwingel reduzierte bei geringerer Lichtintensität seinen TS-Tageszuwachs in beiden Stickstoffstufen. Im Vergleich zu den andern Gräsern reagierte er am empfindlichsten.
2. Die geringere Lichtintensität führte zur Erhöhung des Blattfläche:Wurzellänge-Verhältnisses aller Gräser. Knaulgras vergrößerte bei geringerer Lichtintensität seine Blattfläche stärker als die beiden Wiesenschwingel. Die Zunahme der Blattfläche konnte bei allen Gräsern am besten durch eine Verlängerung der Blätter erklärt werden. Es ist daher anzunehmen, dass die Wiesenschwingel ihre Blätter nicht so stark verlängern konnten wie Knaulgras.
3. Der Ökotyp von Wiesenschwingel reduzierte durch die geringere Lichtintensität die tägliche Triebbildung. Die Reduktion war im Vergleich zu den andern Gräsern am stärksten.
4. Es kann gefolgert werden, dass eine niedrige Lichtintensität Wachstum und Triebbildung des Ökotypen von Wiesenschwingel empfindlich einschränkt.

## V TRIEBBILDUNG UND WURZELAUSTRIEB JUNGER TRIEBE VON *FESTUCA PRATENSIS* HUDS. IN ABHÄNGIGKEIT DER FEUCHTIGKEIT DER OBERSTEN BODENSCHICHT

---

### 1 EINLEITUNG

Wiesen und Weiden sind während der Vegetationsperiode oft kürzeren oder längeren Trockenheiten ausgesetzt. Dies kann zur Abnahme der oberirdischen Pflanzenmasse und sogar zu Verlusten von Pflanzenarten führen. Die Bestände solcher Wiesen und Weiden werden hauptsächlich durch perennierende Gräser gebildet. Für diese Gräser ist die Wahrscheinlichkeit des Artenverlustes eng korreliert mit ihrem Vorkommen vor der Trockenheit (Tilman und El Haddi 1992). Aufgrund einer schnelleren Regeneration dichter Grasbestände nach einer Trockenperiode (Barker *et al.* 1985) ist die Triebdichte für die Ausdauer perennierender Gräser von grosser Bedeutung. Die Triebdynamik wird durch Triebbildung und Triebsterben reguliert. Bei vielen Gräsern reagieren beide Prozesse empfindlich auf trockene Bedingungen.

Trockenperioden hemmen die Triebbildung der Gräser (Langer 1963, Norris 1982, Matthew *et al.* 1991, Bullock *et al.* 1994). Die Triebe erscheinen weniger schnell (Stark und Longley 1986, Cabeza *et al.* 1993), weil die Blatterscheinungsrate langsamer und die Ausbildung der Triebe aus den Blattachselknospen gehemmt ist (van Loo 1992). Gleichzeitig verstärken Trockenperioden das Absterben von jungen Trieben (Ito *et al.* 1989, Davidson und Chevalier 1990). Junge Triebe besitzen kein eigenes Wurzelwerk und sind daher für die Wasser- und Nährstoffaufnahme von ihren Mutterpflanzen abhängig. Deshalb sterben sie am schnellsten ab, wenn die ganze Pflanze gestresst wird (Ong 1978).

Trockenperioden beeinflussen ebenfalls den Wurzelaustrieb. Die Triebbasen der meisten Gräser müssen während mindestens drei Tagen mit einem feuchten Medium umgeben sein, damit sie neue Wurzeln austreiben (Troughton 1981). Dies führt zu zwei Konkurrenznachteilen der Pflanzen: 1) Alle Triebe, die während einer Trockenperiode entstehen, können keine eigenen Wurzeln bilden. Somit wird der Bedarf an Ressourcen der Muttertriebe erhöht. 2) Der Ersatz absterbender Wurzeln der ganzen Pflanze ist gehemmt. Dadurch ist die Aufrechterhaltung eines grossen Wurzelsystems nicht mehr gewährleistet. In einem solchen Fall tritt ein höherer Nährstoffbedarf gleichzeitig mit

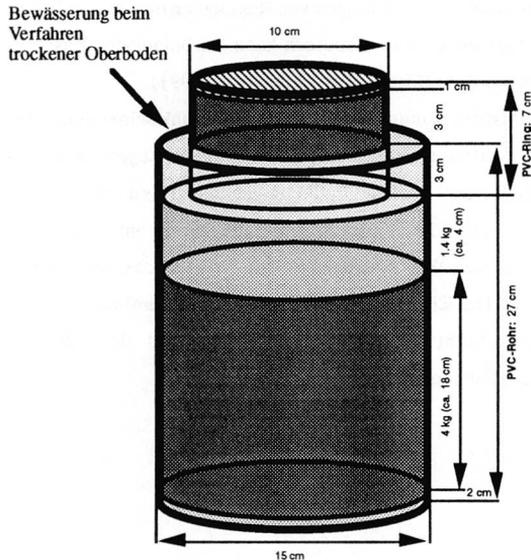
einem geringeren Aneignungsvermögen von Ressourcen ein. Eine zeitliche wie räumliche Hemmung der Aufnahme von Ressourcen kann die botanische Zusammensetzung von Pflanzenbeständen prägen (Fitter 1986, Grime *et al.* 1991).

Wiesenschwingel ist ein perennierendes Gras. Er ist dank seiner hohen Futterqualität und Winterhärte ein wertvoller Bestandespartner höherer Lagen. Wiesenschwingel wird jedoch empfindlich durch trockene Bedingungen beeinflusst (Mott 1982, Pettersson und Hansson 1990). Ursache dieser starken Empfindlichkeit könnte eine frühe Reaktion der Triebdynamik und des Wurzelaustriebes von Wiesenschwingel auf oberflächlichen Trockenstress sein. Das Ziel dieses Versuches war, den Einfluss einer Austrocknung der obersten Bodenschicht auf die Triebbildung und den Wurzelaustrieb von Wiesenschwingel zu untersuchen.

## **2 MATERIAL UND METHODEN**

### **2.1 Pflanzenmaterial und Wachstumsbedingungen**

Mitte November 1993 wurden zehn Horste von Wiesenschwingel auf der Naturwiese "Bettli" in Watt (ZH) gesammelt. Die Triebe wurden vereinzelt und in einem Gewächshaus vermehrt. Davon wurden am 10. 12. 1993 junge Triebe im 2-Blatt-Stadium ausgelesen und einzeln in Spezialtöpfe gepflanzt (Abb. 1). Zum Tageslicht wurde zusätzlich Kunstlicht (HPI/T 400 W von Philips) angeboten. Damit war eine Beleuchtungsstärke von mindestens  $400 \mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$  gewährleistet (gemessen auf Topfhöhe mit einem Quantum Sensor, Li-185A, Li-Cor, Lincoln, NE, USA). Die Tageslänge betrug 16 Stunden mit einer Tag/Nachttemperatur von 18/13 °C. Mit einer Tröpfchenbewässerung wurden die Triebe an ihrer Basis entsprechend ihrer Entwicklung genügend bewässert.



**Abb. 1. Schematische Darstellung des Spezialtopfes.** Die Töpfe wurden aus einem PVC-Rohr ( $\varnothing$  15 cm, 27 cm Höhe) und einem PVC-Ring ( $\varnothing$  10 cm, 7 cm Höhe) konstruiert und mit einem 3:1-Erde:Sand-Gemisch (■), Quarzsand (Körnungen: grob: ▨ 4-8 mm; mittel: □ 0.8-1.2 mm) und Perlit (▩) wie folgt aufgefüllt:

**Unterboden:** 2 cm Quarzsand (grob), 4 kg Erde:Sand-Gemisch, 1,4 kg Quarzsand (grob), 3 cm Quarzsand (mittel);

**Oberboden:** 3cm Erde:Sand-Gemisch, 1 cm Perlit.

Der Versuch hatte zwei Verfahren: trockener Oberboden (Bewässerung direkt in die Röhre; Abb. 1) und Kontrolle (Bewässerung an den Triebbasen). Die angebotene Wassermenge betrug in beiden Verfahren  $230 \text{ ml Topf}^{-1} \text{ Tag}^{-1}$ . Die Licht- und Temperaturbedingungen wurden beibehalten (vgl. oben). Wöchentlich wurde den Pflanzen direkt in die Röhre eine Stickstoffdüngung ( $18 \text{ mg N Topf}^{-1}$ ) verabreicht. Vor Verfahrensbeginn und am Schluss des Versuches wurden je Verfahren 10 Pflanzen geerntet. Die Pflanzen der gleichen Wiederholung hatten die gleiche Triebzahl bei Verfahrensbeginn.

## **2.2 Erhobene Parameter**

Sechs Wochen nach dem Einpflanzen der Triebe in die Töpfe wurden die Verfahren begonnen. Gleichzeitig wurde eine Referenzernte durchgeführt. Dabei wurde von den Pflanzen die Trockensubstanz (TS) der Fraktionen Gesamtpflanze, Spross und Wurzel bestimmt (105°C, 24 h). Pro Pflanze wurden die Triebe und die Wurzeln gezählt. Dabei wurde ein Trieb als Trieb klassiert, wenn sein erstes Blatt sichtbar wurde. Eine Wurzel galt mit allen ihren Verzweigungen als eine Einheit.

Während der Verfahrenszeit wurden neue Bestockungstribe wöchentlich markiert und in Altersklassen eingeteilt. Nach fünf Wochen erfolgte die Schlussernte. Es wurden dieselben Parameter wie bei der Referenzernte erhoben. Zusätzlich wurde aber die Wurzelfraktion in Oberboden und Unterboden aufgetrennt. Die Wurzelfraktion im Unterboden wurde noch in Erdschicht und Sandschicht (grobe und mittlere Körnung, vgl. Abb. 1) eingeteilt. Die Wurzeln des Oberbodens wurden durch sorgfältiges Auftrennen der Pflanzen in die Triebe den einzelnen Trieben zugeordnet. Sie wurden in etablierte (verzweigte) und austreibende (nicht verzweigte) Wurzeln unterteilt. Die Linien-Raster-Methode (Tennant 1975) diente zur Schätzung der Länge austreibender Wurzeln. Die Temperatur (in 2 cm Tiefe) und der Wassergehalt (gravimetrisch) des Oberbodens wurden ebenfalls erfasst.

## **2.3 Statistische Auswertung**

Der Versuch wurde als Faktoren-Experiment mittels einer Varianzanalyse ausgewertet. Die Pflanzen wurden in 10 Grösseklassen eingeteilt, die als Wiederholungen dienen. Die Mittelwerte wurden mit dem Duncan-Test ( $P = 0.05$ ) auf Unterschiede getestet. Die Auswertungen wurden mit dem SAS Programmpaket durchgeführt (Statistical Analyses System, SAS Institute, Cary, Carolina, USA).

### 3 RESULTATE

#### 3.1 Trockengewicht

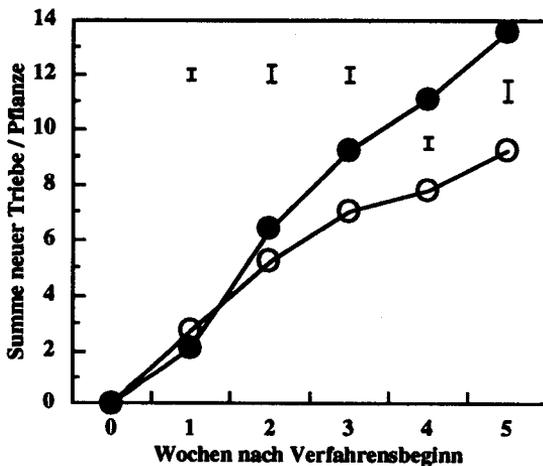
Bei der Referenzernte hatten die Pflanzen die gleichen Trockengewichte (Tab. 1). Der trockene Oberboden hatte in 5 Wochen auf die Gesamtpflanzen-TS keinen Einfluss. Ebenfalls produzierten alle Pflanzen die gleiche Spross-TS. Allerdings war die Gesamtwurzel-TS der Pflanzen mit trockenem Oberboden signifikant kleiner als diejenige der Kontrollpflanzen ( $P < 0.05$ ). Im bewässerten Bereich (Tab. 1, Wurzeln Unterboden) unterschied sich die Wurzel-TS beider Verfahren nicht. Sie war bei trockenem Oberboden aber dreimal kleiner als bei der Kontrolle ( $P < 0.001$ ). Dies zeigt, dass nur dieser Unterschied für die kleinere Gesamtwurzel-TS der Pflanzen mit trockenem Oberboden verantwortlich war.

**Tab. 1. Initialgewicht von 20 Pflanzen (Standardfehler) und Vergleich der Trockensubstanz (TS) von Pflanzenfraktionen zwischen den Verfahren trockener Oberboden und Kontrolle nach fünfwöchiger Verfahrenszeit. Mittelwerte nach 5 Wochen von 10 Wiederholungen.**

Verfahrenszeit	Beginn	nach 5 Wochen				
		Gesamt- pflanze	Spross	Gesamt- Wurzel	Wurzel Oberboden	Wurzel Unterboden
		----- g TS Pflanze <sup>-1</sup> -----				
Oberboden trocken		7.1	4.2	2.9	0.2	2.7
	0.68 (0.099)					
Kontrolle		7.2	3.8	3.4	0.6	2.8
mF		0.22	0.16	0.13	0.05	0.1

### 3.3 Triebbildung

Bei der Referenzernte hatten die Pflanzen ähnlich viele Triebe. Der trockene Oberboden beeinflusste die Bestockung der Pflanzen (Fig. 1). Die Pflanzen mit trockenem Oberboden bildeten 32% weniger Triebe als die Kontrollpflanzen (letztes Wertepaar:  $P < 0.004$ ). Bereits drei Wochen nach Verfahrensbeginn konnte ein signifikanter Unterschied in der Summe neuer Triebe zwischen den beiden Verfahren festgestellt werden ( $P < 0.03$ ). Er vergrößerte sich stetig mit zunehmender Verfahrensdauer.



**Fig. 1.** Einfluss des trockenen Oberbodens auf die Summe neu gebildeter Triebe pro Pflanze in Abhängigkeit der Verfahrensdauer. Trockener Oberboden (○), Kontrolle (●). Mittelwerte von 10 Wiederholungen. Die Balken stellen den mittleren Fehler dar.

### 3.3 Erschliessung des Bodens durch Wurzeln

Die Erschliessung des Bodens durch Wurzeln in der 5 wöchigen Verfahrenszeit war stark vom Wasserhaushalt des Oberbodens abhängig (Tab. 2). Im Oberboden hatten die Pflanzen mit trockenem Oberboden nur halb so viele Wurzeln wie die Kontrollpflanzen ( $P < 0.001$ ). Zudem blieben zwei Drittel der Wurzeln im trockenen Oberboden stecken.

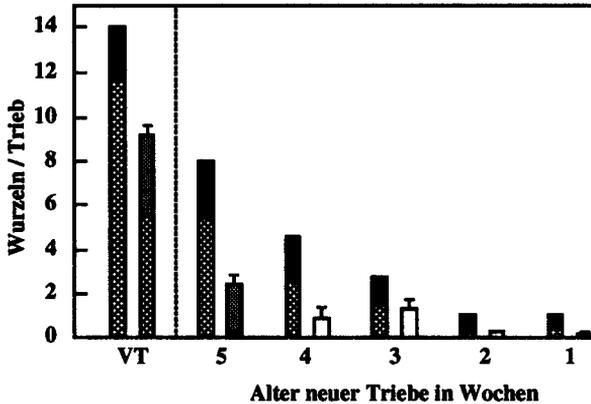
In der Kontrolle hingegen konnten 62% der Wurzeln die Sandschicht erreichen. Die trockenen Bedingungen im Oberboden führten zu einer signifikant geringeren Wurzelzahl in der Sandschicht ( $P < 0.001$ ) und in der Erdschicht ( $P < 0.001$ ). Die Reduktion der Wurzelzahl betrug über Sand- und Erdschicht durchschnittlich 69%.

**Tab. 2. Wurzelzahl pro Pflanze. Anfangswert von 20 Pflanzen (Standardfehler) und Vergleich dreier Schichten zwischen den Verfahren trockener Oberboden und Kontrolle nach fünfwöchiger Verfahrenszeit. Mittelwerte nach 5 Wochen von 10 Wiederholungen.**

Verfahrenszeit	Beginn	nach 5 Wochen		
		Oberboden	Sandschicht	Erdschicht
Schicht	----- Anzahl Wurzeln Pflanze <sup>-1</sup> -----			
Oberboden trocken		60	20	16
	30 (3.2)			
Kontrolle		118	73	43
mF		5.1	4.1	2.1

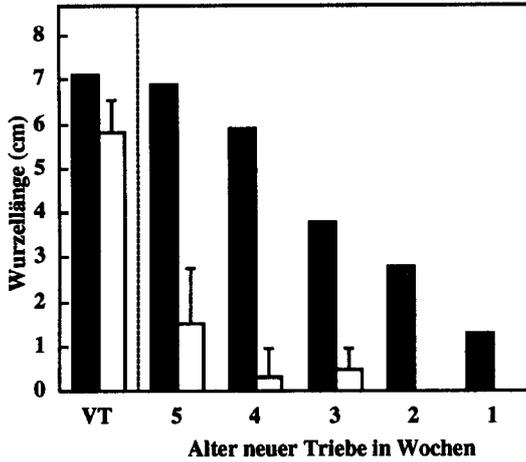
### 3.4 Austrieb und Entwicklung der Wurzeln

Der Einfluss des trockenen Oberbodens auf den Austrieb und die Entwicklung der Wurzeln lässt sich noch besser zeigen, wenn die Wurzeln pro Trieb berechnet und den verschiedenen Altersklassen zugeordnet werden. Mit abnehmendem Triebalter nahm in beiden Verfahren die Zahl der Wurzeln pro Trieb ab (Fig. 2). Jedoch hatten unabhängig des Alters im trockenen Oberboden alle Triebe weniger Wurzeln im Vergleich zur Kontrolle ( $P < 0.01$  in jeder Altersklasse). Der trockene Oberboden bewirkte nicht nur einen geringeren Wurzelaustrieb, sondern hatte auch eine stark gehemmte Wurzelentwicklung zur Folge. Die Triebe der Kontrolle hatten unabhängig ihres Alters stets Wurzeln etablieren können. Sie hatten deshalb einen grösseren Anteil verzweigter Wurzeln verglichen mit den Trieben im trockenen Oberboden. Die Triebe im trockenen Oberboden hatten kaum verzweigte Wurzeln.



**Fig. 2. Einfluss des trockenen Oberbodens auf die Anzahl Wurzeln pro Trieb und den Anteil verzweigter Wurzeln pro Trieb (▨) in Abhängigkeit des Triebalters nach fünfwöchiger Verfahrenszeit. Trockener Oberboden (□), bei Verfahrensbeginn bereits vorhandene Triebe (VT). Mittelwerte von 10 Wiederholungen. Die Balken stellen den mittleren Fehler der Anzahl Wurzeln pro Trieb dar.**

Die Trockenheit im Oberboden verhinderte ein Wachstum austreibender Wurzeln (Fig. 3). Die Länge austreibender Wurzeln in der Kontrolle nahm mit abnehmendem Triebalter kontinuierlich ab. Im Gegensatz dazu wurde im Verfahren mit trockenem Oberboden ein markanter Rückgang von 5.8 auf 1.5 cm zwischen den bei Verfahrensbeginn bereits vorhanden (VT) und den 5 Wochen alten Trieben festgestellt. Alle neuen bei trockenem Oberboden entstandenen Triebe hatten signifikant kürzere Wurzeln als diejenigen der Kontrolle ( $P < 0.01$  in jeder Altersklasse).



**Fig. 3. Einfluss des trockenen Oberbodens auf die Länge austreibender Wurzeln pro Trieb in Abhängigkeit des Triebalters nach fünfwöchiger Verfahrenszeit.** Trockener Oberboden (□), Kontrolle (■), bei Verfahrensbeginn bereits vorhandene Triebe (VT). Mittelwerte von 10 Wiederholungen. Die Balken stellen den mittleren Fehler dar.

#### 4 DISKUSSION

Das Austrocknen der obersten Bodenschicht hemmte die Bestockung und den Austrieb sowie die Entwicklung der Wurzeln von Wiesenschwingel stark. Trockenheit kann sich daher auf die Konkurrenzkraft und die Ausdauer von Wiesenschwingel längerfristig ungünstig auswirken.

##### *Trockengewichte*

Die Trockenheit im Oberboden übte einen starken Einfluss auf die Wurzeln der obersten Bodenschicht aus (Tab. 1). Die starke Reduktion der Wurzel-TS im trockenen Oberboden konnten die Wurzeln im Unterboden nicht vollständig kompensieren. Deshalb unterschied sich die gesamte Wurzel-TS beider Verfahren. Allerdings waren die Gesamt-TS und die Spross-TS der Pflanzen beider Verfahren bei der Schlussernte noch gleich.

Dies lässt vermuten, dass die Versorgung der Pflanzen mit Nährstoffen und Wasser durch die Wurzeln unterhalb des Oberbodens noch gewährleistet war. Die Unterschiede der TS-Verteilung innerhalb der Pflanze deuten deshalb auf eine Reaktion von Wiesenschwingel auf Frühstadien von Trockenperioden hin. Troughton (1978) stellte bei oberflächlichem Trockenstress von *Lolium perenne* auch nur eine Abnahme des Wurzelgewichtes fest.

### *Triebbildung*

Das Austrocknen des Oberbodens führte zu einer geringeren Bestockung (Fig. 1). Eine Abnahme der Triebbildung von Gräsern durch Trockenheit wurde schon oft beschrieben (Langer 1963, Norris 1982, Stark und Longley 1986, Matthew *et al.* 1991, van Loo 1992, Cabeza *et al.* 1993, Bullock *et al.* 1994). In allen Arbeiten war aber der gesamte Wurzelraum einem Trockenstress unterstellt. Mit diesem Versuch vergleichbare, oberflächlich trockene Bedingungen erreichte einzig Troughton (1978), indem er die Triebbasen von *L. perenne* frei in der Luft stehen liess. Er stellte jedoch innerhalb von 3 Wochen keinen Unterschied in der Triebzahl fest. Die Triebbildung von Wiesenschwingel scheint im Gegensatz zu *L. perenne*, auf einen oberflächlichen Trockenstress schneller zu reagieren. Es kann also angenommen werden, dass in einem natürlichen Pflanzenbestand bereits ein Austrocknen der obersten Bodenschicht die Bestockung bei Wiesenschwingel schneller reduziert als bei andern Grasarten.

### *Erschliessung des Bodens durch Wurzeln*

Das Austrocknen der obersten Bodenschicht verhinderte die Wurzeln am Besiedeln des Bodens, weil sie in ihrem Austrieb und in ihrer Entwicklung gehemmt wurden (Tab. 2). Wurzeln entstehen an den Basen der Triebe. Für ihren Austrieb müssen die Triebbasen während mindestens drei Tagen in einem feuchten Milieu stehen (Troughton 1981). Diese Bedingung war beim trockenen Oberboden nicht gewährleistet und führte zur Reduktion der Wurzelzahl pro Pflanze im Oberboden um 50% (Tab. 2). Diese Reduktion liegt etwas höher als sie Troughton (1978) bei *L. perenne* feststellte. Die Verfahrenszeit des vorliegenden Versuches dauerte jedoch zwei Wochen länger. Ebenfalls durch die Trockenheit des Oberbodens wurde die Entwicklung der Wurzeln stark gehemmt oder sogar gestoppt. Dies führte relativ zum Oberboden zu einer stärkeren Reduktion der Wurzelzahl in den tieferen Schichten (Tab. 2). Die Ernährung der ganzen Pflanze, die bei trockenem Oberboden wuchs, musste also durch eine geringere Anzahl Wurzeln

gewährleistet werden. Das Absterben einer dieser Wurzeln würde eine starke Verkleinerung des besiedelten Bodenvolumens zur Folge haben, weil ihr Ersatz durch neue Wurzeln fehlt. Wurzeln von Gräsern haben unter Feldbedingungen, besonders im Sommer, eine sehr kurze Lebensdauer (Garwood 1967). Ein Austrocknen der obersten Bodenschicht in einem Pflanzenbestand kann somit für Wiesenschwingel rasch zu einem kleinen, oberflächlichen Wurzelwerk führen. Ein solches Wurzelwerk ist für die Aufnahme von Ressourcen ein Nachteil. Dieser wird noch verstärkt, wenn bedingt durch zunehmende Trockenheit Wurzeln tieferer Bodenschichten für die Ernährung der Pflanze nötig sind (Fitter 1986). Ein fehlender Ersatz der Wurzeln von Wiesenschwingel führt auch später zu Konkurrenznachteilen. Ein grösseres Bodenvolumen kann erst bei genügendem Wasserangebot neu von oben erschlossen werden. Dies ist mit hohen Kosten verbunden und schränkt eine rasche und flexible Aufnahme von Ressourcen ein. Flexibilität und Geschwindigkeit der Aufnahme von Ressourcen steht mit der Konkurrenzkraft einer Pflanze aber in enger Beziehung (Grime *et al.* 1991). Deshalb kann angenommen werden, dass ein Austrocknen der obersten Bodenschicht zu einer Abnahme der Konkurrenzkraft von Wiesenschwingel führt.

#### *Austrieb und Entwicklung der Wurzeln*

Aus der Sicht einzelner Triebe ist die Zahl und die Entwicklung der Wurzeln von essentieller Bedeutung. In diesem Versuch konnten durch das Austrocknen der obersten Bodenschicht alle Triebe unabhängig ihres Alters weniger Wurzeln bilden (Fig. 3). Für die vor Verfahrensbeginn bereits vorhandenen Triebe (VT) hatte dies nach 5 Wochen oberflächlichem Trockenstress noch keine negativen Folgen. Sie hatten vor dem Verfahrensbeginn schon ein Wurzelwerk entwickelt, das fähig war, die ganze Pflanze mit Wasser und Nährstoffen zu versorgen. Viel gravierender ist aber der reduzierte Wurzelaustrieb (Fig. 3) und besonders die Hemmung der Entwicklung von Wurzeln (Fig. 3 und 4) bei den jüngeren Trieben. Aus den Figuren 3 und 4 geht klar hervor, dass diese Triebe kein eigenes Wurzelwerk hatten. Die Pflanzen des Verfahrens OBT hatten daher einen höheren Anteil an Trieben, die sich nicht selbständig mit Nährstoffen und Wasser versorgen konnten. Solche Triebe sterben bei zusätzlichem Stress ihrer Mutterpflanzen schneller ab, weil sie nicht mehr unterstützt werden (Ong *et al.* 1978). Deshalb kann angenommen werden, dass in Pflanzenbeständen, wo zusätzlich Konkurrenzstress herrscht, mehr junge Triebe von Wiesenschwingel durch das Austrocknen der obersten Bodenschicht absterben.

*Schlussfolgerung*

Dieser Versuch hat gezeigt, dass Wiesenschwingel auf ein Austrocknen der obersten Bodenschicht stark reagiert hat. Die Triebbildung und der Austrieb sowie die Entwicklung der Wurzeln sind stark gehemmt worden. Ein Austrocknen der obersten Bodenschicht hat zu Pflanzen mit weniger Trieben und mit einem grösseren Anteil unbewurzelter Triebe geführt. Es kann daher angenommen werden, dass in Naturwiesen durch den zusätzlichen Stress der Konkurrenz mehr Triebe solcher Pflanzen absterben. Unter Feldbedingungen kann also bereits das Austrocknen der obersten Bodenschicht die Triebdichte von Wiesenschwingel auf zwei Arten reduzieren: 1) durch Hemmen der Triebbildung und 2) durch Erhöhen der Triebsterberate. Eine zu geringe Triebdichte kann die Ausdauer von Wiesenschwingel in Wiesen gefährden. Die Hinderung des Austriebes und der Entwicklung der Wurzeln führt zu einem oberflächlicheren Wurzelsystem des Wiesenschwingels, weil absterbende Wurzeln nicht ersetzt werden. Ein oberflächliches Wurzelsystem kann für die Aufnahme von Ressourcen und für die Konkurrenzkraft einer Pflanzenart ein Nachteil sein. Daraus kann geschlossen werden, dass die Reaktion des Wiesenschwingels auf ein Austrocknen der obersten Bodenschicht eine Ursache für seine Empfindlichkeit gegenüber Trockenheiten ist.

## 5 ZUSAMMENFASSUNG

In einem Gewächshaus wurde der Einfluss des Austrocknens der obersten Bodenschicht auf die Triebbildung und den Wurzelaustrieb junger Triebe von Wiesenschwingel untersucht. Die Pflanzen wurden unter optimalen Wachstumsbedingungen angezogen. Dank Spezialtöpfen war es möglich, die obersten 3 cm des Bodens austrocknen zu lassen. Die Triebbildung wurde wöchentlich verfolgt, der Wurzelaustrieb und die Verteilung der Trockengewichte am Schluss des Versuches erfasst. Das Austrocknen der obersten Bodenschicht führte zu folgenden Ergebnissen:

1. Nur die Wurzel-Trockensubstanz der obersten Bodenschicht wurde um zwei Drittel reduziert. Dies führte zu einer niedrigeren Gesamt-TS der Wurzeln.
2. Die Triebbildung wurde um einen Drittel reduziert.
3. Der Austrieb und die Entwicklung der Wurzeln wurden hauptsächlich bei jüngeren Trieben stark gehemmt.
4. Bereits das Austrocknen der obersten Bodenschicht kann für die Erhaltung des Wiesenschwingsels nachteilige Folgen haben. Die geringere Triebbildung und die Verhinderung der Wurzelbildung und -entwicklung können die Grösse seiner Triebpopulation stark reduzieren.

## VI VEGETATIVE UND GENERATIVE VERMEHRUNG VON *FESTUCA PRATENSIS* HUDS. IN EINER NATURWIESE IN ABHÄNGIGKEIT SEINER BEWIRTSCHAFTUNGSINTENSITÄT UND SEINER KONKURRENZ

---

### 1 EINLEITUNG

Wiesenschwingel (*Festuca pratensis* Huds.) ist ein perennierendes und futterbaulich wertvolles Gras. Soll er in einer Wiese stets vertreten sein, muss er seine Triebpopulation über lange Zeit im Bestand aufrecht erhalten können. Weil die einzelnen Triebe von Gräsern aber oft nur eine kurze Lebenserwartung haben (Langer 1963, Korte 1986, Murphy und Briske 1992), müssen sie ständig ersetzt werden. Wiesenschwingel ist in der Lage, seine Triebe auf vegetative wie auch auf generative Weise durch die Bestockung und die Versamung zu ersetzen.

Die Bestockung von Wiesenschwingel wurde bereits von verschiedenen Autoren untersucht. Langer *et al.* (1964) stellten fest, dass sie starken saisonalen Schwankungen unterliegt. Sie ist besonders in intensiv bewirtschafteten Reinbeständen hoch (Langer *et al.* 1964, Gügler 1993). Gügler (1993) und Carlen (1994) konnten aber zeigen, dass seine Bestockung in Konkurrenz mit Knaulgras nicht genügte, um die Grösse seiner Triebpopulation konstant zu halten. Dabei spielte die Lichtverfügbarkeit eine zentrale Rolle (vgl. auch Teil IV, S. 8ff). Im Gegensatz zur Bestockung ist über die natürliche Versamung von Wiesenschwingel wenig bekannt. Sie ist auf den generativen Aufwuchs im Frühling beschränkt. Seine Samen überdauern kaum den folgenden Winter. Deshalb bildet der Wiesenschwingel keine Samenbank (Thompson und Grime 1979). Damit eine erfolgreiche generative Vermehrung stattfinden kann, müssen sie also im Jahr der Versamung auflaufen. Mit einer frühen Nutzung intensiv bewirtschafteter Wiesen wird der generative Aufwuchs und der Auflauf der Samen von Wiesenschwingel verhindert. Seine langfristige Erhaltung im Bestand muss daher über die Bestockung erfolgen. Ist er aber in der Lage sich nur durch seine Bestockung im Bestand zu halten? Oder ist er zusätzlich auf seine Versamung angewiesen?

Vor 100 Jahren fanden Stebler und Schröter (1887) Wiesen mit Ertragsanteilen von Wiesenschwingel bis zu 36%. Seither ist er vermutlich durch die Intensivierung der Landwirtschaft stark zurückgedrängt worden. Als Hauptgrund für die Abnahme seines Ertragsanteils wurde eine schwache Konkurrenzskraft bei intensiver Bewirtschaftung

vermutet. Gügler (1993) zeigte, dass Wiesenschwingel unabhängig der Bewirtschaftungsintensität konkurrenzschwach ist. Carlen (1994) konnte die Hauptschwächen seiner Konkurrenzkraft dem Sprossbereich zuordnen. Beide Autoren beschränkten sich auf die Bestockung und untersuchten die Versamung nicht. Die Verhinderung der Versamung von Wiesenschwingel durch die intensive und frühe Bewirtschaftung könnte aber auch ein Grund für seine Verdrängung aus Wiesenbeständen sein. Gügler (1993) und Carlen (1994) wählten Knaulgras (*Dactylis glomerata* L.) als starken Konkurrenzpartner von Wiesenschwingel. Sie verglichen Sorten der beiden Gräser in angesäten Modellbeständen. In einer Naturwiese steht der Wiesenschwingel aber nicht nur starken Konkurrenten gegenüber. Dazu kommt, dass die Altersstruktur seiner Triebe ausgeglichener ist, weil er sich bereits über lange Zeit etablieren konnte. Es stellt sich die Frage, ob die von Gügler (1993) und Carlen (1994) gemachten Erkenntnisse auch für komplexe Pflanzenbestände mit verschiedenen Bewirtschaftungsintensitäten gelten.

Mit diesem Versuch wurden drei Ziele verfolgt. [1] Untersuchung der vegetativen und der generativen Vermehrung von Wiesenschwingel in einer Naturwiese. [2] Ergründung der Beziehung zwischen Bewirtschaftungsintensität und Vermehrungsstrategie von Wiesenschwingel unter praxisnahen Bedingungen. [3] Abstützung der Aussagekraft von Erkenntnissen früherer Arbeiten (Gügler 1993, Carlen 1994).

In einem dreijährigen Feldversuch wurde die Bestockung und die Versamung von Wiesenschwingel in einer verschieden intensiv bewirtschafteten Naturwiese untersucht. Die Resultate zeigten, dass der Trockensubstanz-Ertrag von Wiesenschwingel in einer Naturwiese von seiner Triebzahl abhängig war. Seine Bestockung war unabhängig von der Bewirtschaftungsintensität schwach und seine Versamung übernahm bei extensiver Bewirtschaftung eine wichtige Erhaltungsfunktion. Die Resultate dieses Versuches stimmen mit denjenigen von Gügler (1993) und Carlen (1994) überein.

## 2 MATERIAL UND METHODEN

### 2.1 Standort und Witterungsverlauf

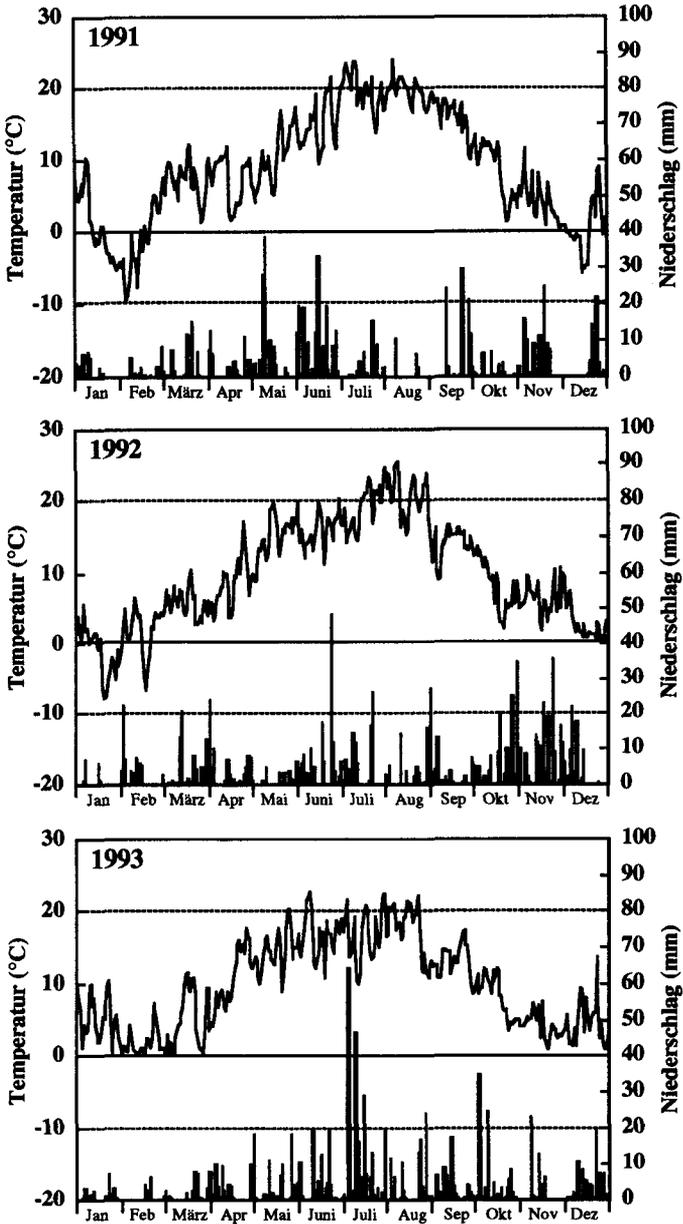
Als Versuchsstandort wurde eine seit 50 Jahren extensiv genutzte Naturwiese ("Bettli") nordöstlich von Watt (ZH) ausgewählt (Koordinaten: 679 450 / 255 550). Sie liegt 500 m ü.M. auf einer flachgezogenen Kuppe, südlich des Ibigwaldes. Die Wiese wurde bisher dreimal im Jahr geschnitten. Der erste Schnitt (Heuschnitt) erfolgte spät (Ende Mai bis Mitte Juni). Das anfallende Futter wurde als Bodenheu konserviert. Die botanische Zusammensetzung der Wiese "Bettli" ist in der Tabelle 1 zusammengestellt. Es handelt sich um ein Arrhenatheretum frischer Ausprägung.

**Tab. 1. Botanische Zusammensetzung der Wiese "Bettli" in Watt.**  
Ertragsanteile in % des Gesamt-Trockensubstanzertrages

Gräser	60	Leguminosen	8	Kräuter	32
<i>Festuca rubra</i>	11	<i>Vicia</i> ssp.	4	<i>Galium mollugo</i>	9
<i>Dactylis glomerata</i>	9	<i>Lathyrus pratensis</i>	1	<i>Plantago lanceolata</i>	5
<i>Holcus lanatus</i>	7	<i>Trifolium repens</i>	1	<i>Cardamine prat.</i>	4
<i>Arrhenatherum el.</i>	6	<i>Trifolium pratensis</i>	1	<i>Glechoma hed.</i>	2
<i>Trisetum flavescens</i>	6	<i>Lotus corniculatus</i>	+	<i>Ranunculus fries.</i>	2
<i>Anthoxantum od.</i>	5	<i>Medicago lupulina</i>	+	<i>Rumex acetosa</i>	2
<i>Festuca pratensis</i>	4			<i>Taraxacum off.</i>	2
<i>Lolium perenne</i>	4			<i>Ajuga reptans</i>	1
<i>Cynosurus cristat.</i>	4			<i>Cerastium caesp.</i>	1
<i>Poa trivialis</i>	3			<i>Crepis biennis</i>	1
<i>Helictotrichon pu.</i>	+			<i>Veronica</i> ssp.	1
<i>Bromus mollis</i>	+			<i>Bellis perennis</i>	+
				<i>Knautia arvensis</i>	+
				<i>Tragopogon prat.</i>	+
				<i>Colchicum autumn.</i>	+

Aufnahme: Mai 1992

(nach Laich und Stürnemann 1992)



**Fig. 1. Temperaturverlauf und Niederschläge der Jahre 1991 - 1993.**  
 —, Tagesmittel der Temperatur in 1.5 m über Boden gemessen; |, Niederschlag

Der Boden war ein schwach humoser, sandiger Lehm (Parabraunerde) mit einem pH von 6.5. Die P- und K-Versorgung war im Frühling 1991 genügend (P-Test = 11; K-Test = 2). Die Grunddüngung mit P und K wurde jeweils vor Vegetationsbeginn nach den Empfehlungen der Eidgenössischen landwirtschaftlichen Forschungsanstalten gegeben: 120 kg P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> und 360 kg K<sub>2</sub>O ha<sup>-1</sup>.

Die Klimadaten stammten von der Wetterstation der 2.5 km weiter südöstlich gelegenen Eidgenössischen Forschungsanstalt für landwirtschaftlichen Pflanzenbau Reckenholz (FAP) in Zürich. Der Witterungsverlauf der Jahre 1991 bis 1993 ist in Figur 1 dargestellt. Nach einem etwas kühlen Frühling folgte 1991 ein warmer und sehr trockener Sommer. Für die Monate Juli und August wurden Wasserdefizite von 73 mm bzw. 97 mm errechnet (Wasserdefizit = Niederschlag - potentielle Evapotranspiration berechnet nach Turc (Schrödter 1985)). Das ganze zweite Versuchsjahr 1992 war überdurchschnittlich warm. Das Wasserdefizit im Mai betrug 71 mm und von Juli bis September im Durchschnitt 16 mm pro Monat. Ein warmer, aber trockener Frühling folgte 1993. Anschliessend prägten regelmässig fallende Niederschläge den Sommer. Er war daher kühler und wesentlich feuchter (Wasserüberschuss Juli bis September durchschnittlich 48 mm pro Monat) als die beiden vorangehenden.

## **2.2 Verfahren und Versuchsanlage**

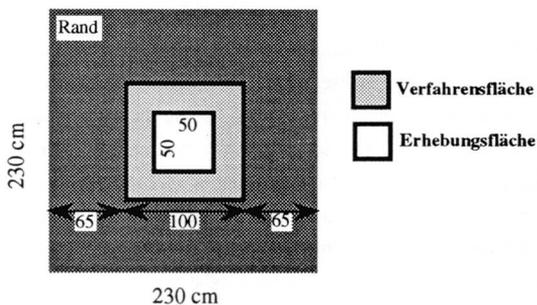
Am natürlichen Standort wurden Beziehungen zwischen der Bewirtschaftungsintensität und der Vermehrungsstrategie von Wiesenschwingel untersucht. Eine Intensivierung der bisher extensiv bewirtschafteten Naturwiese "Bettli" sollte mehr Ressourcen (Licht und Nährstoffe) in den Bestand bringen und eine Versamung des Wiesenschwingsels verhindern. Mit der intensiveren Bewirtschaftung eines Pflanzenbestandes werden aber auch die Konkurrenzverhältnisse zwischen den Arten verschoben. Direkte Einflüsse der Bewirtschaftung und der Konkurrenzpartner auf den Wiesenschwingel können somit nur durch die Schaffung von verschiedenen Konkurrenzbedingungen erfasst werden. Aus diesen Gründen wurde ein dreijähriger Versuch mit zwei Bewirtschaftungsintensitäten und zwei Konkurrenzbedingungen in siebenfacher Wiederholung durchgeführt (Tab. 2).

Tab. 2. Verfahren des Versuches in Watt.

Verfahren		Nutzung	Düngung	Manipulation
Bewirtschaftung	Konkurrenz	Schnitte Jahr <sup>-1</sup>	kg N ha <sup>-1</sup> Jahr <sup>-1</sup>	Nachbarnpflanzen
<b>intensiv</b>	<b>vollständig</b>	6	240	-
	<b>reduziert</b>	6	240	entfernt
<b>extensiv</b>	<b>vollständig</b>	3	75	-
	<b>reduziert</b>	3	75	entfernt

Der Versuch wurde anfangs April 1991 auf der Wiese "Bettli" eingerichtet. Als Pflanzenmaterial diente der ursprünglich gewachsene Pflanzenbestand. Die Triebzahl von Wiesenschwingel auf der zentral gelegenen Erhebungsfläche (Abb. 1) der Parzellen wurde als Kriterium für die Bildung der Wiederholungsblöcke verwendet (Thomas und Laidlaw 1993).

Bei vollständiger Konkurrenz wurden keine Manipulationen am Pflanzenbestand vorgenommen. Damit in diesen Verfahren aber die Veränderung der botanischen Zusammensetzung in der nächsten Nachbarschaft des Wiesenschwingsels untersucht werden konnte, wurde im April 1992 in jede Erhebungsfläche ein konzentrischer Ring (Stahldraht: 2 mm) gelegt. Er hatte einen Radius von 10 cm und als Zentrum eine Wiesenschwingelpflanze.



**Abb. 1 Schematische Darstellung einer Parzelle.** Die Grösse der Flächen waren: Parzelle (5.3 m<sup>2</sup>), Verfahrensfläche (0.75 m<sup>2</sup>), Erhebungsfläche (0.25 m<sup>2</sup>). —: verzinkter Stahldraht (Durchmesser: 4 mm).

Die Reduktion der interspezifischen Konkurrenz wurde durch die Entfernung mittels einer 1% Glyphosat-Lösung (Round-up) der Nachbararten von Wiesenschwingel erreicht. Die Distanz zwischen Horstrand des Wiesenschwingsels und der Restvegetation betrug mindestens 10 cm. Die vegetationsfreien Streifen wurden über die ganze Versuchszeit gejätet und stets der Fläche der Wiesenschwingelhorste angepasst. Die Reduktion der Konkurrenz wurde auf die Erhebungsfläche und die Verfahrensfläche beschränkt (Abb. 1).

Die Schnittermine für die drei Jahre sind aus der Tabelle 3 zu entnehmen. Dabei war wichtig, dass der erste Schnitt in den intensiven Verfahren vor der Blüte von Wiesenschwingel durchgeführt wurde. Im Gegensatz dazu wurde in den extensiven Verfahren frühestens zwei Wochen nach Blühbeginn das erste mal geschnitten, weil nach Schöberlein (1981) zu diesem Zeitpunkt etwa 50% der Samen bereits keimfähig sind. Wiesenschwingel fing in allen drei Jahren Ende Mai / Anfang Juni zu blühen an. Bei den Ernten waren in allen drei Jahren 55% bis 62% der Samen keimfähig.

**Tab. 3. Erntezeitpunkte der zwei Intensitätsstufen**

<b>intensiv</b>	●	●	●	●	●		●
<b>extensiv</b>		●		●			●
<b>Datum</b>	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.

Da der Versuch unter möglichst natürlichen Bedingungen laufen sollte, wurden keine chemotherapeutischen Behandlungen gegen Krankheiten und Schädlinge gemacht. Einzig Carbarilum (Matil Pulver, Maag) gegen das gehäufte Auftreten von Ameisen im trockenen Sommer 1992 kam nesterweise zum Einsatz. Gegen Mäuse wurden Fallen aufgestellt.

Die Stickstoffdüngung wurde in flüssiger Form nach jedem Schnitt verabreicht. Dazu wurde für jede Parzelle Ammonsalpeter (27%) in 5 l Wasser aufgelöst. Zur Verhinderung von Verbrennungsschäden wurde mit 5 l Wasser nachgegossen.

### 2.3 Erhebung der Trockensubstanzerträge

Die Schnitthöhe aller Flächen des Versuches betrug 5 cm. Der Rand der Parzellen wurde ein Tag vor den jeweiligen Ernten mit einem kleinen Motormäher (Kawasaki FA76D, Kawasaki Heavy Industries, Japan) geschnitten. Die Verfahrensfläche und die Erhebungsfläche (inklusive Ringe) wurden von Hand geschnitten. Die Verfahrensfläche diente zur Erhebung der Ertragsleistung der Wiese. Zur Berechnung des Ertrages wurde von dieser Fläche eine Stichprobe von mindestens 300 g Frischgewicht bei 105°C getrocknet. Das Erntegut der Erhebungsfläche wurde bei jedem Schnitt in vier Fraktionen zerlegt (Wiesenschwingel, Gräser, Leguminosen und Kräuter). Anschliessend wurden alle Fraktionen bei 105°C getrocknet und danach deren Trockengewichte bestimmt.

Ab 1992 wurde bei jeder Ernte die botanische Zusammensetzung der konzentrischen Ringe ermittelt. Das Erntegut der Ringe wurde bei jedem Schnitt nach den Pflanzenarten aufgetrennt. Danach wurden die Trockengewichte jeder Art wie oben beschrieben bestimmt.

### 2.4 Erhebung der vegetativen und generativen Vermehrung

Vor jeder Ernte und beim Vegetationsbeginn (März) wurden die vegetativen Triebe des Wiesenschwingsels der gesamten Erhebungsfläche gezählt. Jeweils bei der ersten Ernte (Intensiv: Mai, Extensiv: Juni) wurden zusätzlich die generativen Triebe erhoben. Zur Bestimmung des Triebsterbens wurden zusätzlich ab Mai 1992 pro Parzelle 50 Triebe mit Plastikröhrchen (Trinkhalme) markiert. Abgestorbene wurden durch junge Triebe mit neuer Markierung ergänzt. Anhand des relativen Triebsterbens und der Triebzahlen der Ernten liess sich die relative Triebbildung mit der Gleichung 1 errechnen.

$$\text{relative Triebbildung} = [(T_{x-1} * A\%_x) + (T_x - T_{x-1})] * T_x^{-1} \quad \text{G 1}$$

T=Triebzahl; A%=Triebsterben in %; x=Ernte zur Zeit x; x-1=vorangegangene Ernte.

$(T_{x-1} * A\%_x)$  erfasst die zu ersetzenden abgestorbenen Triebe.  $(T_x - T_{x-1})$  berücksichtigt, ob mehr bzw. weniger Triebe gebildet werden als diejenigen, die abgestorben sind.  $(T_x^{-1})$  setzt die Gleichung relativ zur Triebzahl bei der Ernte x.

Die Dynamik der Horstausdehnung von Wiesenschwingel wurde auf der Erhebungsfläche mit senkrechter Projektion im Masstab 1:1 auf einer Folie festgehalten. Die Kartierungen wurden jeweils 7 Tage nach dem ersten Aufwuchs (Intensiv: Mai, Extensiv: Juni) und nach der Augusternte (Intensiv und Extensiv) durchgeführt. Sie wurden bildanalytisch ausgemessen (Imco/S, Kontron Elektronik, München, D).

Die Erhebungen der generativen Vermehrung beschränkten sich auf die beiden extensiven Verfahren. Die Zahl fertiler Triebe und die Samenproduktion dienten zur Ermittlung des Versamungspotentials. Die Samenproduktion wurde mittels Samenfall vor dem Schnitt, Ausfall der Samen nach dem Schnitt und an den Rispen anhaftender Samen bestimmt. Der Samenfall vor dem Schnitt wurde durch Auffangvorrichtungen (Gitterchen) erfasst. Die U-förmig gebogenen Stahlnetze (Maschengröße 0.9 mm) waren 50 cm lang und 1.1 cm breit. Pro Erhebungsfläche wurden 7 solcher Auffangvorrichtungen 2 cm über der Bodenoberfläche aufgestellt. Die Rispen fertiler Triebe der Erhebungsfläche wurden für die Gewichtsbestimmung gebraucht. Aus diesem Grund musste der Samenfall nach dem Schnitt mittels der Wiesenschwingelrispen der Verfahrensfläche und des Parzellenrandes erhoben werden. Sie wurden unmittelbar vor dem ersten Schnitt geerntet und bei Zimmertemperatur 14 Tage gelagert. Der Samenausfall einer Bodenheubearbeitung wurde durch starkes Schütteln der gelagerten Rispen in Papiersäcken simuliert. Anschliessend wurden die ausgefallenen und die an der Rispe haftenden Samen gezählt. Die pro Quadratmeter ausgefallenen Samen wurden nach der Augusternte der Jahre 1991 und 1992 über die Verfahrens- und Erhebungsfläche (1 m<sup>2</sup>) gesät.

Die Keimfähigkeit wurde über beide Konkurrenzverfahren mit 400 Samen nach internationalem Standard getestet (Anonym, 1985). Die Einsaat von 40 Samen an zwei zufällig ausgewählten Orten in der Erhebungsfläche diente zur Erfassung der Keimung im Feld und des Überlebens der Sämlinge bis zum Frühling des nächsten Jahres.

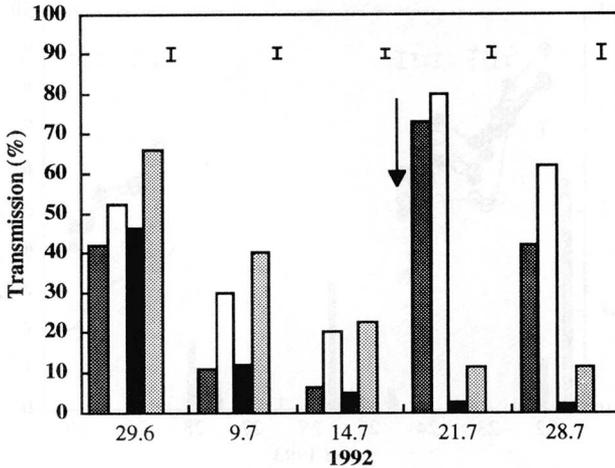
Der Versamungserfolg wurde anhand der Sämlinge auf der Erhebungsfläche im März der Jahre 1992 und 1993 bestimmt. Die Etablierung der Sämlinge wurde bis ins Frühjahr 1994 verfolgt. Die Sämlinge und ihre Bestockungstriebe wurden separat markiert.

## 2.5 Mikroklimatische Erhebungen

Zur Beschreibung der Pflanzenbestände der verschiedenen Verfahren wurden Licht- und Wassergehaltsmessungen durchgeführt. Lichtmessungen (Photonen-Beleuchtungsstärke) wurden 1992 wöchentlich während 6 Wochen im Bestand auf einer Höhe von 1 cm über Boden durchgeführt (Decagon Sunfleck Ceptometer; Decagon Devices Inc., USA). Der volumetrische Wassergehalt wurde 1993 mit einem Kabeltester (Tektronix 1502B) anhand der Time Domain Reflectometry (TDR) Methode bestimmt (Dasberg und Dalton 1985). Die 15 cm lange Sonde wurde nach Roth *et al.* (1990) geeicht und waagrecht 1 cm unter der Bodenoberfläche in den Boden eingeführt.

### 2.5.1 Lichtangebot

Bis vier Wochen nach einem gemeinsamen Schnitt fanden die Pflanzen bei intensiver und extensiver Bewirtschaftung dieselben Lichtbedingungen in Bodennähe vor (Fig. 2). Nach einem weiteren Schnitt am 15. Juli (Fig. 2: Pfeil) wurde den Pflanzen der intensiven Verfahren an ihrer Basis deutlich mehr Licht angeboten. Über die ganze Vegetationszeit gesehen, waren die Lichtbedingungen in Bodennähe in den intensiven Verfahren besser als in den extensiven. Die Reduktion der Konkurrenz bewirkte während der ganzen Messreihe eine höhere Transmission des Lichtes in den Bestand. Mit zunehmendem Bestandesalter nahm das Verhältnis der Transmission der reduzierten zur vollständigen Konkurrenz sogar zu. So wurde bei extensiver Bewirtschaftung zwei Wochen nach dem Schnitt (29.6.) 1.4 und vier Wochen danach (28.7.) 5 mal mehr Licht in Bodennähe bei reduzierter als bei vollständiger Konkurrenz gemessen.

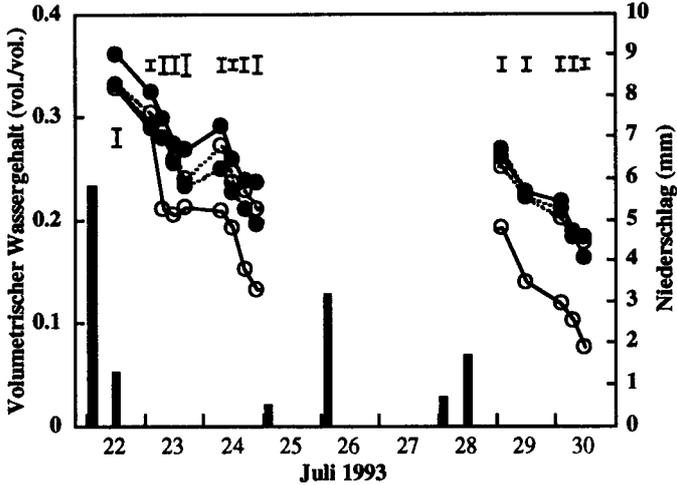


**Fig. 2. Lichtangebot am Boden der Bestände während vier Wochen in Abhängigkeit von Bewirtschaftungsintensität und Konkurrenzbedingung.**

Die Messreihe begann 14 Tage nach dem ersten gemeinsamen Schnitt beider Intensitäten. Intensive Bewirtschaftung mit vollständiger (■) und reduzierter (□) Konkurrenz, extensive Bewirtschaftung mit vollständiger (■) und reduzierter (▨) Konkurrenz. Mittelwerte aus 14 Wiederholungen. Die Balken stellen den mittleren Fehler dar. Der Pfeil zeigt einen Schnitt an.

### 2.5.2 Wasserhaushalt

Durch häufiges Schneiden und Entfernen von Nachbarpflanzen hatte der Wiesenschwingel im Verfahren mit intensiver Bewirtschaftung und reduzierter Konkurrenz die höchste Einstrahlung (Fig. 2). Dies wirkte sich stark auf den Wasserhaushalt um Wiesenschwingelpflanzen aus. Die oberste Bodenschicht dieses Verfahrens trocknete schneller aus als in allen andern Verfahren. Dabei nahm der Wassergehalt innerhalb von acht Tagen um 77% ab (Fig. 3).



**Fig. 3 Volumetrischer Wassergehalt der obersten Bodenschicht um Wiesenschwingel in Abhängigkeit von Bewirtschaftungsintensität und Konkurrenzbedingung sowie Niederschläge (■) Ende Juli 1993. Vollständige (●), reduzierte (○) Konkurrenz; intensive (—), extensive (---) Bewirtschaftung. Mittelwerte von 4 Wiederholungen. Die Balken stellen den mittleren Fehler dar.**

## 2.6 Statistische Auswertung

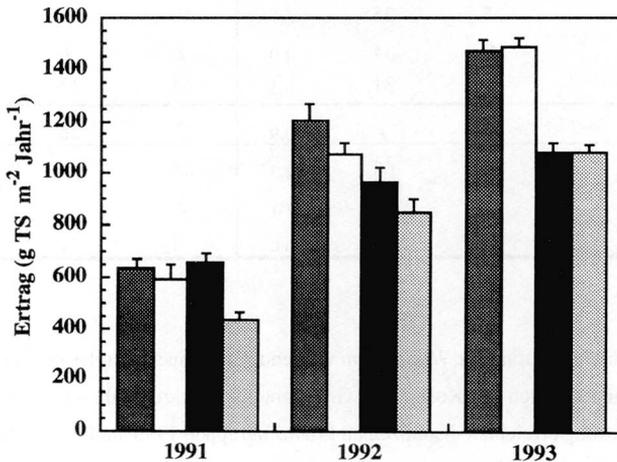
Der Versuch wurde als Faktorenexperiment mit vier Verfahren und 7 Blöcken angelegt. Anhand der Ausgangstriebzahl der Erhebungsflächen wurde die Blockeinteilung durchgeführt. In einem Block waren vier Parzellen mit ähnlicher Starttriebzahl eingeteilt. Damit die Daten normalverteilt waren, mussten sie logarithmisch transformiert werden ( $\log_{10}(x+1)$ ). In Tabellen mit rücktransformierten Werten können keine Streuungsmasse angegeben werden. In diesen Fällen wird das  $R^2$  als Präzisionsmass für das Modell in die Tabelle aufgenommen. Die statistischen Berechnungen und Varianzanalysen wurden mit dem Programmpaket SAS (Statistical Analyses System, SAS Institute, Cary, North Carolina, USA) durchgeführt. In Tabellen und Figuren wird der mittlere Fehler bezogen auf die jeweiligen Mittelwerte angegeben.

### 3 RESULTATE UND DISKUSSION

#### 3.1 Trockensubstanzerträge

##### 3.1.1 Jahreserträge der Wiese und Ertragsanteile der Pflanzengruppen

Die Trockensubstanzerträge der Wiese aller Verfahren steigerten sich von Jahr zu Jahr (Fig. 4). Die Ertragssteigerung war bei intensiver höher als bei extensiver Bewirtschaftung. Dies führte 1993 zu einer um 37% höheren Ertragsleistung der intensiv bewirtschafteten Wiesen. Die Reduktion der Konkurrenz durch das Entfernen von Nachbarpflanzen des Wiesenschwingsels schlug sich im Jahresertrag der Wiese nicht nieder. Der Wiesenbestand konnte das Fehlen von Pflanzen kompensieren.



**Fig. 4. Jahreserträge der Wiese pro Quadratmeter mit zwei Bewirtschaftungsintensitäten und zwei Konkurrenzbedingungen von 1991 bis 1993. Intensive Bewirtschaftung mit vollständiger (■) und reduzierter (□) Konkurrenz; extensive Bewirtschaftung mit vollständiger (■) und reduzierter Konkurrenz (▨). Mittelwerte von 7 Wiederholungen und Standard-Fehler.**

**Tab. 4. Anteil des Wiesenschwings (F.p), aller Gräser (G), der Leguminosen (L) und der Kräuter (K) am Jahresertrag der Wiese von 1991 bis 1993 bei zwei Bewirtschaftungsintensitäten und zwei Konkurrenzbedingungen. Mittelwerte von 7 Wiederholungen. Der mittlere Fehler wird über die Konkurrenz angegeben.**

Konkurrenz	Bewirtschaftung	vollständig			reduziert		
		intensiv	extensiv	mF	intensiv	extensiv	mF
		----- % -----					
91	F.p	7	4	0.8	40	28	3.3
	G	81	65	1.2	81	90	4.8
	L	6	15	1.5	3	4	1.3
	K	13	20	2	16	6	3.7
92	F.p	1	1	0.4	19	26	5.1
	G	35	35	6.7	45	78	6.6
	L	4	34	4.9	2	7	2.7
	K	61	31	6.3	53	15	5.5
93	F.p	3	1	0.9	7	25	5.5
	G	42	68	2.2	45	83	4.5
	L	3	10	3.1	2	6	1.6
	K	55	22	6.6	53	11	3.6

Durch die Intensivierung der Wiese nahm während der Versuchszeit der Ertragsanteil der Kräuter hauptsächlich auf Kosten des Gräseranteils stark zu (Tab. 4). Bei extensiver Bewirtschaftung erreichten die einzelnen Pflanzengruppen 1993 ähnliche Ertragsanteile wie 1991. Die Gräser hatten 1992 den geringsten Anteil am Ertrag der Wiese. Diese Verschiebungen der Ertragsanteile galten für beide Konkurrenzbedingungen. Der Ertragsanteil von Wiesenschwengel nahm sowohl bei beiden intensiven Verfahren wie auch beim extensiven Verfahren mit vollständiger Konkurrenz ab. Nur bei extensiver Bewirtschaftung und reduzierter Konkurrenz blieb er über alle drei Jahre konstant.

### 3.1.2 Jahreserträge von *F. pratensis*

Wiesenschwingel hatte über alle drei Jahre grosse Unterschiede im Jahresertrag (Tab. 5). Er produzierte 1991 bei reduzierter Konkurrenz vier bis fünfmal mehr Trockensubstanz als bei vollständiger Konkurrenz. Da aber sein Ertrag im intensiven Verfahren mit reduzierter Konkurrenz so stark abnahm, resultierte 1993 eine Interaktion ( $P < 0.01$ ) zwischen Intensität und Konkurrenz. Bei intensiver Bewirtschaftung nahm der Jahresertrag von Wiesenschwingel unabhängig der Konkurrenz ab. Dabei war die Abnahme bei reduzierter Konkurrenz grösser. Im Gegensatz dazu blieb er bei extensiver Bewirtschaftung über die drei Jahre gleich.

**Tab 5. Jahreserträge von Wiesenschwingel pro Quadratmeter bei zwei Bewirtschaftungsintensitäten und zwei Konkurrenzbedingungen. Mittelwerte (rücktransformiert von  $\log_{10}(x+1)$ ) von 7 Wiederholungen. Der Faktor "Jahr" wurde im Modell als Nebenfaktor berücksichtigt.**

Konkurrenz	Bewirtschaftung	91	92	93	R <sup>2</sup>	Signifikanz
		----- g TS m <sup>-2</sup> Jahr <sup>-1</sup> -----				Jahr (j)
vollständig	intensiv	45	11	24	0.71	p<0.042
	extensiv	22	9	11	0.69	n.s.
reduziert	intensiv	204	139	52	0.70	p<0.004
	extensiv	105	150	159	0.77	n.s.
R <sup>2</sup>		0.97	0.92	0.72		
Signifikanz	Intensität (i)	p<0.0001	n.s.	n.s.		
	Konkurrenz (k)	p<0.0001	p<0.0001	p<0.0003		
	Interaktion (i*k)	n.s.	n.s.	p<0.01		

### 3.1.3 Erträge der einzelnen Schnitte von *F. pratensis*

Die Unterschiede der Jahreserträge von Wiesenschwingel zwischen der vollständigen und der reduzierten Konkurrenz entstanden jeweils verteilt über die ganze Vegetationsperiode (Fig. 5 und 6). In beiden Bewirtschaftungsintensitäten waren die Schnitterträge höher bei reduzierter als bei vollständiger Konkurrenz. Sie nahmen im ersten Jahr um ein 12- (Fig. 6) bis ein 20-faches (Fig. 5) zu. Auffallend ist jedoch, dass bei intensiver Bewirtschaftung die Ertragsunterschiede im zweiten Jahr wieder abnahmen und 1993 zum Teil kaum mehr

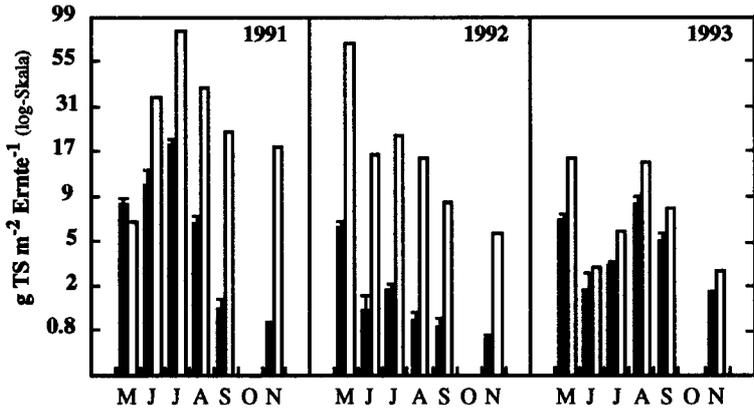


Fig 5. Erträge pro Quadratmeter und Schnitt von Wiesenschwingel bei intensiver Bewirtschaftung. Vollständige (■) und reduzierte (□) Konkurrenz. Mittelwerte von 7 Wiederholungen und Standardfehler.

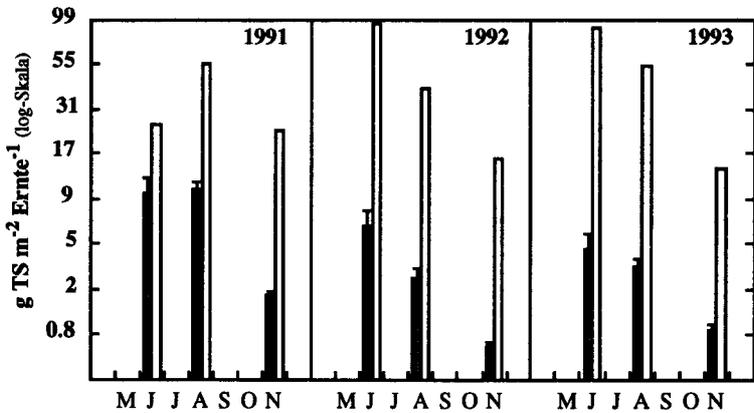


Fig 6. Erträge pro Quadratmeter und Schnitt von Wiesenschwingel bei extensiver Bewirtschaftung. Vollständige (■) und reduzierte (□) Konkurrenz. Mittelwerte von 7 Wiederholungen und Standardfehler.

beobachtet werden konnten (Fig. 5). Ohne generativen Aufwuchs produzierte der Wiesenschwingel in diesem Jahr bei reduzierter Konkurrenz nur noch zwischen 48 und 85% mehr TS als bei vollständiger Konkurrenz. Im Gegensatz dazu blieben die Unterschiede der Schnitterträge von Wiesenschwingel bei extensiver Bewirtschaftung im zweiten und dritten Jahr deutlich und relativ konstant (Fig. 6). Sie waren bei reduzierter Konkurrenz über beide Jahre um ein 20-faches höher als bei vollständiger Konkurrenz.

### 3.1.4 Ertragsdynamik ausgewählter Nachbararten von *F. pratensis*

Die Ertragsdynamik der Nachbararten wurde anhand von TS-Erhebungen in Ringen (314 cm<sup>2</sup> Ring<sup>-1</sup>) mit Wiesenschwingel als Zentralpflanze erhoben (vgl. S. 36). Die ausgewählten Gräser, Leguminosen und Kräuter produzierten bei den meisten Ernten mehr als 75% des Ertrages ihrer Pflanzengruppe (Tab. 6). Im intensiven Verfahren wurden keine Leguminosen ausgewählt, da in der Nachbarschaft von Wiesenschwingel ihr Ertragsanteil bei keiner Ernte über 3% stieg.

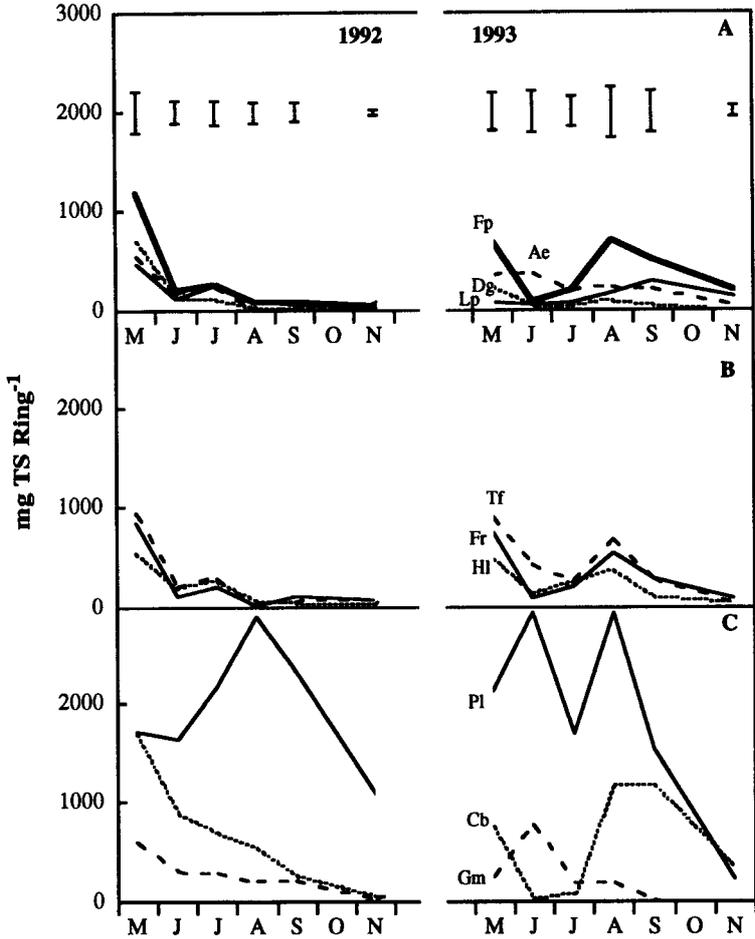
**Tab. 6. Anteil der ausgewählten Arten am Pflanzengruppen-Ertrag pro Schnitt 1992 und 1993.**

Arten	Jahr	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sep.	Nov.	
<b>Intensiv</b>		----- % -----						
Gräser Auswahl <sup>1)</sup>	7 von 11	92	83	94	94	96	96	100
		93	72	94	91	86	85	70
Legum. Auswahl	0 von 5	Ertragsanteil 92 und 93 stets < 3%						
Kräuter Auswahl <sup>2)</sup>	3 von 14	92	72	90	89	94	59	90
		93	75	88	86	85	85	85
<b>Extensiv</b>								
Gräser Auswahl <sup>1)</sup>	7 von 11	92		88		99		97
		93		97		98		94
Legum. Auswahl <sup>3)</sup>	2 von 4	92		77		89		92
		93		98		88		97
Kräuter Auswahl <sup>2)</sup>	3 von 10	92		76		75		84
		93		83		61		70

<sup>1)</sup> *Arrhenaterum elatius*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Festuca rubra*, *Holcus lanatus*, *Lolium perenne*, *Trisetum flavescens*

<sup>2)</sup> *Crepis biennis*, *Galium mollugo*, *Plantago lanceolata*

<sup>3)</sup> *Trifolium pratense*, *Vicia ssp.*

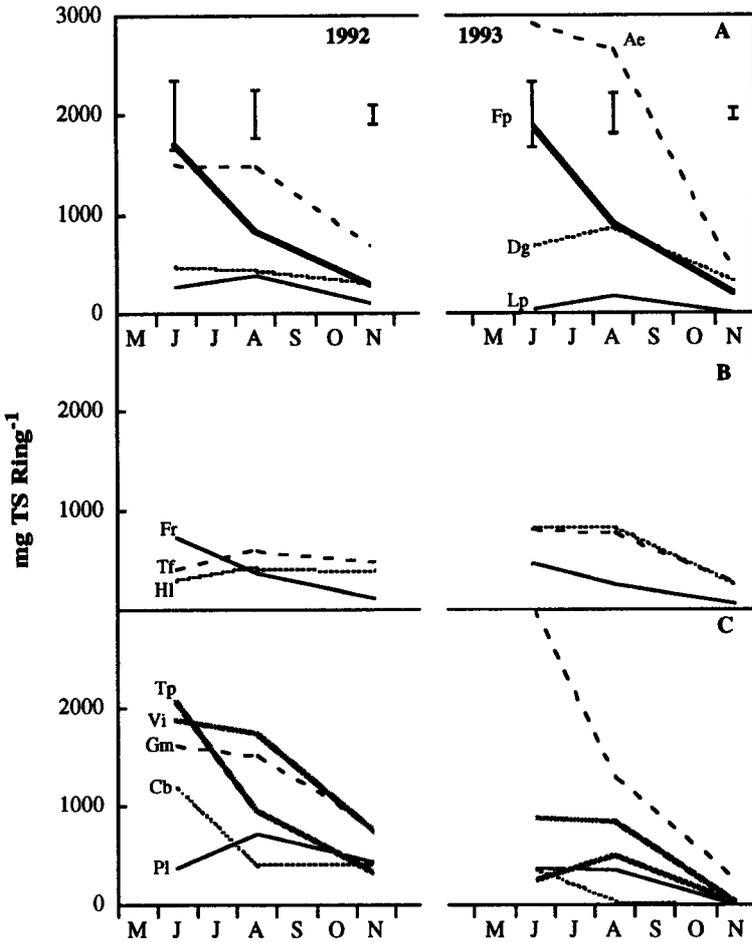


**Fig. 7. Ertragsdynamik wichtiger Nachbararten des im Zentrum des Ringes stehenden Wiesenschwingsels bei intensiver Bewirtschaftung.** *Festuca pratensis* (Fp), Nachbararten: *Arrhenaterum elatius* (Ae), *Dactylis glomerata* (Dg), *Lolium perenne* (Lp), *Festuca rubra* (Fr), *Holcus lanatus* (Hl), *Trisetum flavescens* (Tf), *Crepis biennis* (Cb), *Galium mollugo* (Gm), *Plantago lanceolata* (Pl). Mittelwerte von 7 Wiederholungen. Die Balken stellen den mittleren Fehler über alle Arten dar.

Die Ertragsdynamik der zehn ausgewählten Arten der intensiven Bewirtschaftung ist in Figur 7 dargestellt. Alle Nachbargräser von Wiesenschwingel hatten 1992 den gleichen Ertragsverlauf wie er selber (Fig 7; A und B). Nach dem starken ersten Aufwuchs brach der Ertrag ein und blieb bis Ende Jahr unter 300 mg TS pro Ring. Der Ertrag von *G. mollugo* und *C. biennis* nahm stetiger und bei *C. biennis* stärker ab (Fig. 7; C). Die Ausnahme bildete *P. lanceolata*, der bis in den August um 69% zulegen konnte. Trotz dem steilen Ertragsabfall bis zum Herbst, hatte einzig *P. lanceolata* in der Nachbarschaft von Wiesenschwingel gegenüber allen andern Arten viel an Bedeutung gewonnen.

Der Wiesenschwingel (Fp) reagierte im Frühjahr 1993 gleich wie 1992. Er konnte sich jedoch im August erholen und einen dem ersten Aufwuchs ebenbürtigen Ertrag erzielen. Gegen Ende des Jahres nimmt seine Ertragsleistung wieder ab. Wie der Wiesenschwingel verhielten sich auch die Gräser *T. flavescens*, *F. rubra* und *H. lanatus* (Fig. 7; B). Keine Reaktion im Sommer zeigten *A. elatius* und *D. glomerata*. Ihre Erträge sanken kontinuierlich bis ans Jahresende (Fig 7, A). *L. perenne* konnte gegenüber dem Frühjahr etwas zulegen, blieb aber auf einem Ertragsniveau unter 300 mg pro Ring. Bei den Kräutern verhielt sich *C. biennis* ähnlich wie der Wiesenschwingel (Fig. 7; C). *G. mollugo* verschwand Ende Jahr nach einer Ertragsspitze im Juni sogar ganz aus dem Ring. Und *P. lanceolata* verlor trotz sehr hohen Erträgen im Juni und August seine 1992 gewonnene Bedeutung.

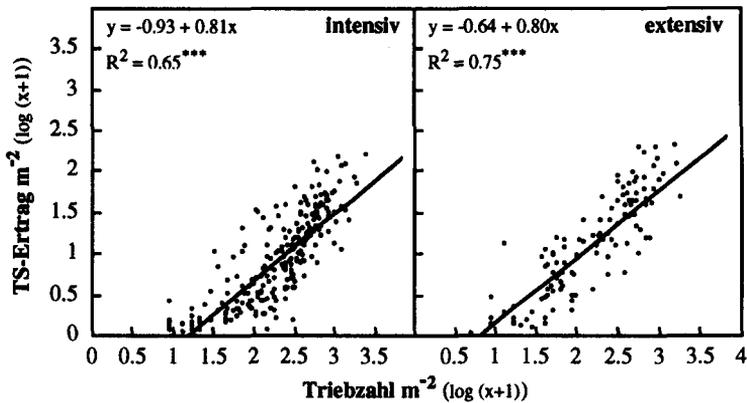
Bei extensiver Bewirtschaftung nahmen in beiden Jahren die Erträge der ausgewählten Arten gegen den Herbst ab (Fig. 8). Einzelne Arten konnten sich jedoch über das Jahr 1992 gut halten (*D. glomerata*, *T. flavescens*, *H. lanatus* und *P. lanceolata*). Ihr Ertragsniveau war aber im Verhältnis zu andern Arten gering. Die Ertragsleistungen von Wiesenschwingel blieben über beide Jahre konstant. *D. glomerata*, *T. flavescens* und *H. lanatus* konnten im Juni und August 1993 ihre Erträge im Vergleich zu 1992 vorübergehend leicht anheben. *A. elatius* hatte in der selben Zeitperiode einen klaren Ertragsanstieg um 88% zu verzeichnen. Die übrigen Arten nahmen über beide Jahre gesehen ab. Dabei handelte es sich vor allem um Arten der Pflanzengruppe der Leguminosen und der Kräuter (Fig. 8, C).



**Fig. 8.** Ertragsdynamik wichtiger Nachbararten des im Zentrum des Ringes stehenden Wiesenschwingsels bei extensiver Bewirtschaftung. *Festuca pratensis* (Fp), Nachbararten: *Arrhenatherum elatius* (Ae), *Dactylis glomerata* (Dg), *Lolium perenne* (Lp), *Festuca rubra* (Fr), *Holcus lanatus* (Hl), *Trisetum flavescens* (Tf), *Crepis biennis* (Cb), *Galium mollugo* (Gm), *Plantago lanceolata* (Pl), *Trifolium pratense* (Tp), *Vicia ssp.* (Vi). Mittelwerte von 7 Wiederholungen. Die Balken stellen den mittleren Fehler über alle Arten dar.

### 3.1.5 Beziehung zwischen Ertrag und Triebzahl von *F. pratensis*

Zwischen dem Ertrag und der Triebzahl von Wiesenschwingel bestand bei intensiver wie auch bei extensiver Bewirtschaftung eine starke positive Beziehung (Fig. 9). Die Regressionskoeffizienten waren vergleichbar. Der TS-Ertrag von Wiesenschwingel wurde in beiden Bewirtschaftungsintensitäten durch seine Triebzahl bestimmt.



**Fig 9.** Beziehung zwischen Ertrag und Triebzahl von Wiesenschwingel bei zwei Bewirtschaftungsintensitäten. Beide Achsen sind  $\log (x+1)$  transformiert!.

### 3.1.6 Diskussion

Wiesenschwingel wurde von andern Arten der Wiese stark konkurrenziert. Deshalb nahm sein Ertragsanteil bei intensiver wie auch bei extensiver Bewirtschaftung ab. Alle Gräser litten unter der Trockenheit des Spätsommers 1991 und des Sommers 1992. Für den Wiesenschwingel hatten diese trockenen Bedingungen nicht nur kurzfristige Folgen, sondern bestimmten auch längerfristig seine Leistung und seine Vertretung im Bestand. Sein TS-Ertrag wurde durch seine Triebzahl bestimmt.

*TS-Erträge und Ertragsanteile*

Der Wiesenschwingel wurde in der Wiese unabhängig der Bewirtschaftungsintensität zurückgedrängt. Sein Ertragsanteil nahm in vollständiger Konkurrenz bei intensiver wie auch bei extensiver Bewirtschaftung ab (Tab. 4). Der Hauptgrund lag einerseits im Anstieg des Ertrages der ganzen Wiese von Jahr zu Jahr (Fig. 4), andererseits im Jahresertrag des Wiesenschwingsels selbst. Dieser nahm bei intensiver Bewirtschaftung ab, während er bei extensiver Bewirtschaftung über die Jahre gleich blieb (Tab. 5). Daraus lässt sich schliessen, dass andere Pflanzenarten ihre TS-Produktion erhöhen konnten. Bei intensiver Bewirtschaftung waren die Kräuter in der Lage, auf Kosten der Gräser stark an Bedeutung zu gewinnen (Tab. 4). Sie konnten das höhere Licht- und Nährstoffangebot besser nutzen und rasch in Biomasse umsetzen. Dadurch drängten sie die Gräser im zweiten und dritten Jahr stark zurück. Ähnliche Reaktionen von intensivierten Wiesen stellten Geering (1941), Dietl (1980) und Schmid und Thöni (1990) fest. Das Ausmass dieser Reaktion kann auf die geringe Vertretung von intensivierbaren und konkurrenzstarken guten Futtergräsern, vor allem von Raigräsern, im Ausgangsbestand (Tab. 1) zurückgeführt werden. Der Wiesenschwingel gehört nicht zu den konkurrenzstarken Gräsern (Gügler 1993, Carlen 1994). Dies führte zur Abnahme seines Ertragsanteils in der Wiese bei intensiver Bewirtschaftung. Bei extensiver Bewirtschaftung dagegen veränderte sich die botanische Zusammensetzung des Bestandes weniger. Eine steigende oder abnehmende Tendenz der Ertragsanteile der Pflanzengruppen war trotz grossen Schwankungen von Jahr zu Jahr nicht erkennbar (Tab. 4). Aufgrund des Ertragsanstieges der Wiese bei extensiver Bewirtschaftung (Fig. 4) ist anzunehmen, dass in diesem Verfahren die Düngung (die Nutzung blieb gleich) während der Versuchszeit etwas höher ausgefallen war als bisher. Das vermutlich etwas höhere Stickstoffangebot förderte das Pflanzenwachstum und führte mit den langen Schnittintervallen zu ungünstigen Lichtbedingungen im Bestand. Diese benachteiligten beschattungsempfindliche Pflanzenarten. Wiesenschwingel reagierte empfindlich auf ungünstige Lichtverhältnisse mit einer Ertragsabnahme (Tab. 1, S. 11). Dass er bei extensiver Bewirtschaftung mit vollständiger Konkurrenz am stärksten beschattet wurde, kann der Figur 2 entnommen werden. Eine erhöhte Konkurrenz um Licht kann daher als eine der Ursachen für die Abnahme des Ertragsanteils von Wiesenschwingel bei extensiver Bewirtschaftung angenommen werden.

### *Interaktion mit Nachbararten*

Wiesenschwingel wurde im Bestand unabhängig der Bewirtschaftungsintensität stark konkurrenziert, ohne dass jedoch eine seiner Nachbararten über längere Zeit überhand nehmen konnte. Die übers ganze Jahr verteilten, zum Teil recht krassen, Unterschiede der Schnitterträge zwischen vollständig und reduziert konkurrenziertem Wiesenschwingel (Fig. 5 und 6) verdeutlichen, wie stark die Interaktionen zwischen ihm und seinen Nachbararten gewesen sein muss. In Anwesenheit der Nachbarn herrschte ein Verteilungskampf um limitierte Ressourcen wie Licht, Nährstoffe und Wasser, der sich auf die Schnitterträge aller Arten niederschlug. Einige Arten in der nächsten Nachbarschaft von Wiesenschwingel reagierten temporär mit einer starken Steigerung ihrer Biomassenproduktion (Fig. 7 und 8). Bei intensiver Bewirtschaftung profitierte *Plantago lanceolata* vermutlich bereits 1991 von der Intensivierung des Bestandes. Ein Mehrangebot von Licht und Stickstoff stimulierte die Keimung dormanter Samen (Kuiper und Bos 1992). Dies kann seine starke Vertretung bereits zu Beginn des Jahres 1992 erklären (Fig. 7C). Die Dynamik der Arten wurde aber durch die Witterungsverläufe der Jahre 1992 und 1993 (Fig. 1) mitbestimmt. Die Konkurrenzkraft der intensiv bewirtschafteten Gräser litt unter den trockenen Bedingungen des Sommers 1992 (Fig. 7A und 7B). Die relativ jungen Pflanzen von *P. lanceolata* hingegen hatten mit geringem Wasseranspruch bei der Keimung, hohem Stickstoff-Aneignungsvermögen, hoher Wachstumsrate und Pfahlwurzel (Kuiper und Bos 1992) gute Voraussetzungen, sich gegen die geschwächten Gräser durchzusetzen. Dies kann der Grund für seine Bedeutungszunahme in der Nachbarschaft von Wiesenschwingel sein (Fig. 7C). Von einer Verdrängung der Gräser durch *P. lanceolata* kann aber nicht gesprochen werden. Die Gräser erholten sich im feuchten Jahr 1993 (Fig. 1) und konnten dadurch *P. lanceolata* wieder zurückdrängen. Bei extensiver Bewirtschaftung beeinflusste das Wasserangebot der beiden Jahre die Nachbararten nicht so augenfällig, aber gleich interpretierbar (Fig. 8). Die Abnahme der Bedeutung der Leguminosen und Kräuter 1993 (Fig. 8C) könnte auch hier durch die stärkere Konkurrenz der Gräser bedingt sein. Aus der Dynamik der ausgewählten Arten in beiden Bewirtschaftungsintensitäten muss geschlossen werden, dass die Gräser auf die trockenen Bedingungen des Jahres 1992 aufgrund ihrer geringeren Bewurzelungstiefe empfindlicher reagierten als die Arten der zwei anderen Pflanzengruppen. Die höchste Wurzelaktivität vieler Arten liegt in der obersten (5 cm) Bodenschicht. Sie verlagert sich im Sommer mangels Wasser in tiefere Regionen (Fitter 1986). Der niederschlagsarme Sommer 1992 (vgl. S.33, Wasserdefizite:

Mai 71 mm, Juli bis September durchschnittlich 16 mm) trocknete den Boden vermutlich so tief aus, dass die Gräser bei der Aufnahme von Ressourcen durch tiefer wurzelnde Arten stärker konkurrenziert wurden. Der tiefste Ertragsanteil der Gräser in der Wiese 1992 über alle Verfahren (Tab. 4) kann daher auf die Trockenheit in diesem Jahr zurückgeführt werden. Auffallend ist, dass keine Pflanzenart die Steigerung der Biomassenproduktion zu ihrem längerfristigen Vorteil ausnützen konnte. Dies bedeutet nicht, dass eine Art nicht fähig wäre, über längere Zeit dominant zu werden oder andere Arten zu verdrängen. Vielmehr war die Beobachtungszeit zu kurz und die Komplexität des Ökosystems dieser Naturwiese zu komplex, um Schlüsse über die langfristige Veränderung der botanischen Zusammensetzung ziehen zu können. In komplexen Ökosystemen darf die Konkurrenz nicht alleine als treibende Kraft für Änderungen der botanischen Zusammensetzung angesehen werden (Turkington und Mehrhoff 1990, Goldberg und Barton 1992). In artenreichen Wiesen ist aufgrund der inter- und intraspezifischen Vielfalt von Genotypen eine unzählige Kombination genotypischer Wechselwirkungen möglich. Da die Konkurrenzkraft von Genotypen innerhalb und zwischen den Arten unterschiedlich sein kann (Taylor und Aarssen 1990), entsteht ein dichtes, kaum zu durchschauendes Netz mit direkten und indirekten Wechselwirkungen. Dieses Netz bestimmt nicht nur das Vorkommen einzelner Arten, sondern auch die Diversität und die Stabilität einer Pflanzengesellschaft (Miller 1994). Auch die bei vielen Arten üblichen heterogenen Verbreitungsmuster haben einen grossen Einfluss auf den Ausgang von Konkurrenzprozessen. Diese Prozesse spielen sich zwischen Individuen in ihrer Nachbarschaft ab und sind auf einen relativ engen Raum beschränkt, weil Pflanzen sesshafte Organismen sind (Bazzaz 1990, Silvertown *et al.* 1992, Tilman 1994). Die Kombination von räumlicher, zeitlicher sowie inter- und intraspezifischer genotypischer Heterogenität eines Pflanzenbestandes ermöglicht den Individuen, sich aus dem Verdrängungsprozess der Konkurrenz zu entziehen und miteinander im selben Bestand zu leben (Aarssen 1992). Allerdings sind die effektiven Kräfte, die eine Koexistenz in artenreichen Pflanzenbeständen erklären können, bis heute noch nicht gefunden worden (Tilman und Pacala 1994).

#### *Reduktion der Konkurrenz*

Die Reduktion der Konkurrenz führte zu einer erhöhten Ertragsleistung des Wiesenschwiegels. Allerdings wurde sie bei intensiver Bewirtschaftung vermutlich durch die Trockenheit stark negativ beeinflusst. Der Rückgang des Jahresertrages von

Wiesenschwingel um 75% (Tab. 5) kann sonst durch die Verfahren alleine nicht erklärt werden. Durch das Entfernen der Nachbarpflanzen von Wiesenschwingel konnte oberirdisch mehr Licht in den Bestand einfallen (Fig. 2). Unterirdisch entstand durch das Absterben der Wurzeln entfernter Pflanzen ein Raum mit anfangs erhöhter Mineralisation, der neu besiedelt werden konnte. Es ist anzunehmen, dass zu Beginn des Versuches vor allem der direkt begünstigte Wiesenschwingel davon profitierte. Dies führte im ersten Jahr im Vergleich zur vollständigen Konkurrenz zur Zunahme seiner Schnitterträge um das 12- (Fig. 6) bis 20-fache (Fig. 5). Daraus resultierte ein vier- bis fünffacher Jahresertrag (Tab. 5). Diese Reaktion scheint für viele Pflanzenarten allgemein gültig zu sein (Olson und Richards 1989, Aarssen und Epp 1990, Hartnett 1993). Der 1991 gelegte Grundstein der Ertragsunterschiede von Wiesenschwingel zwischen den beiden Konkurrenzverfahren (Tab. 5) hatte für die nächsten Jahre weiterreichende Folgen. Bei extensiver Bewirtschaftung blieb der Unterschied zwischen vollständiger und reduzierter Konkurrenz der einzelnen Schnitterträge bis ans Versuchsende relativ konstant auf dem Niveau, das Ende 1991 erreicht wurde (Fig. 6). Anders verhielt sich dieser Unterschied bei intensiver Bewirtschaftung. Er nahm 1992 stetig ab und war 1993 fast verschwunden (Fig. 5). Gründe für diese Angleichung der Schnitterträge könnten einerseits eine sich verstärkende Wurzelkonkurrenz sein, weil die Wurzeln von Wiesenschwingel und der Restvegetation im Verlauf der Zeit den Raum der ehemals entfernten Pflanzen besiedelt hatten. In diesem Fall müsste aber der Wiesenschwingel auch bei extensiver Bewirtschaftung mit reduzierter Konkurrenz früher oder später eine Angleichung der Schnitterträge aufweisen. Dies wurde jedoch nicht festgestellt (Fig. 6). Andererseits wäre eine Unverträglichkeit von Wiesenschwingel gegenüber häufigen Schnitten als Ursache seiner Ertragsabnahme denkbar. Gügler (1993) konnte jedoch zeigen, dass er in Reinbeständen bei häufiger Nutzung ein sehr hohes Ertragspotential hat. Eine Kombination der beiden möglichen Gründe ist ebenfalls eher unwahrscheinlich, da die Konkurrenzkraft von Wiesenschwingel im Wurzelraum unabhängig der Schnitthäufigkeit ähnlich ist (Carlen 1994). Der unterschiedliche Verlauf seiner Schnitterträge bei reduzierter Konkurrenz musste daher noch durch andere Faktoren beeinflusst worden sein. Bei der Entfernung von Nachbarpflanzen wird nicht nur die Konkurrenz vermindert, sondern werden auch kleinräumige Umweltbedingungen wie Lichtintensität und -qualität, Temperatur, Wassergehalt des Bodens und Luftfeuchtigkeit verändert. Geringe Abweichungen dieser mikroklimatischen Faktoren können sich sogar zum Nachteil der betroffenen Pflanzen ändern (Fowler 1981, Aarssen und Epp 1990). Im

Versuch war die Lichteinstrahlung bei intensiver Bewirtschaftung und reduzierter Konkurrenz durch das häufige Schneiden und die künstlichen Lücken im Bestand am höchsten (Fig. 2). Daraus erfolgte ein rascheres Austrocknen der obersten Bodenschicht um Wiesenschwingelpflanzen (Fig. 3). Im Teil V (S. 16ff) konnte gezeigt werden, dass Wiesenschwingel auf ein Austrocknen der obersten Bodenschicht mit einer Reduktion der Bestockung und des Austriebes sowie der Entwicklung seiner Wurzeln reagiert. Die trockenen Bedingungen in den Lücken der intensiven Bewirtschaftung führten zu Wiesenschwingelpflanzen mit einem höheren Anteil unbewurzelter Triebe, die bei zusätzlichem Stress schneller absterben.

#### *Beziehung zwischen TS-Ertrag und Triebzahl*

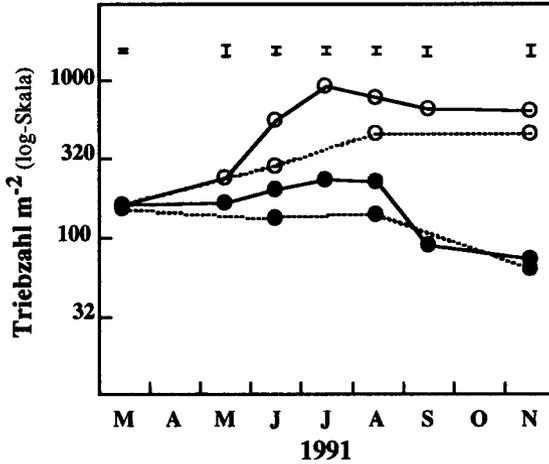
Der Ertrag von Wiesenschwingel war von seiner Triebzahl abhängig (Fig. 9). Die Ursachen für die oben diskutierten Ertragsschwankungen können somit besser mit der Dynamik seiner Triebpopulation erklärt werden. Diese wird durch Bildung und Absterben seiner Triebe bestimmt. Die Bildung von Trieben ist bei Wiesenschwingel auf vegetative sowie generative Weise möglich. Aus diesem Grund wird in den nächsten zwei Kapiteln die vegetative und generative Vermehrung von Wiesenschwingel genauer untersucht.

### 3.2 Vegetative Vermehrung von *F. pratensis*

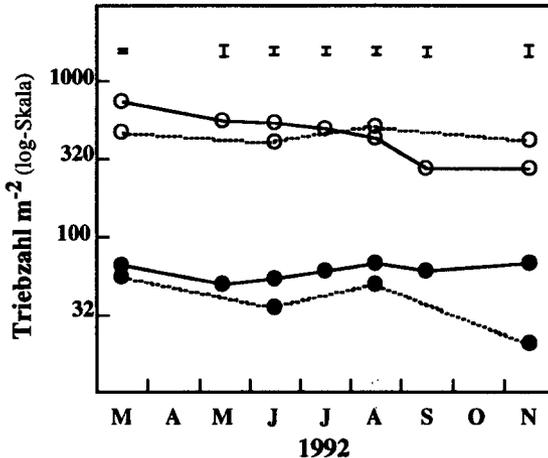
#### 3.2.1 Triebzahl 1991 - 1993

Zu Beginn des Versuches im März 1991 hatte der Wiesenschwingel in allen vier Verfahren die gleiche Starttriebzahl. Sie betrug im Mittel 155 Triebe pro Quadratmeter (Fig. 10). Drei Monate später konnten signifikante Unterschiede zwischen den Verfahren festgestellt werden. Bei vollständiger Konkurrenz war die Triebzahl im Juni mit derjenigen im März vergleichbar, während sie bei reduzierter Konkurrenz anstieg. Ebenfalls signifikant waren die Unterschiede zwischen der intensiven und extensiven Bewirtschaftung. Die intensiven Verfahren hatten 27% mehr Triebe als die extensiven Verfahren. Ein ähnliches Bild konnte bis in den August 1991 beobachtet werden, wobei sich der Unterschied der Triebzahlen zwischen den beiden Konkurrenzbedingungen zunehmend verstärkte. Ende Jahr hatte der Wiesenschwingel in vollständiger Konkurrenz nur noch 12% der Triebe, die in reduzierter Konkurrenz gezählt wurden. Dies entsprach einer Reduktion der Starttriebzahl um 58% bei vollständiger Konkurrenz. Bei reduzierter Konkurrenz hatte der Wiesenschwingel Ende Jahr eine Triebzunahme von 248% zu verzeichnen. Am Ende der Vegetationsperiode bestand nur noch ein markanter Unterschied zwischen den beiden Konkurrenzbedingungen.

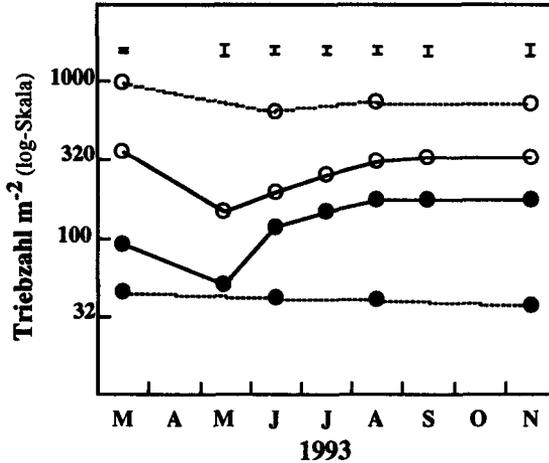
Das Niveau der Triebzahlen der Verfahren war im März 1992 gleich hoch wie beim Einwintern im November 1991 (Fig. 10 und 11). Übers ganze Jahr hatte der Wiesenschwingel bei reduzierter Konkurrenz mehr Triebe als bei vollständiger Konkurrenz (Fig. 11). Zwischen der intensiven und extensiven Bewirtschaftung wurden keine Unterschiede in der Triebzahl beobachtet. Die einzige Ausnahme stellte der November 1992 dar. In vollständiger Konkurrenz hatte der Wiesenschwingel bei extensiver Bewirtschaftung signifikant weniger Triebe als bei intensiver Bewirtschaftung. Bei näherem Betrachten der Figur 11 ist ersichtlich, dass die beiden Kurven der extensiven Bewirtschaftung ähnlich verlaufen. Sie sind bis auf den letzten Wert des extensiven Verfahrens mit vollständiger Konkurrenz konstant. Im Gegensatz dazu ist bei intensiver Bewirtschaftung eine gegenläufige Tendenz der Kurven festzustellen. Während die Triebzahl des intensiven Verfahrens mit vollständiger Konkurrenz konstant blieb (61 Triebe), nahm sie bei reduzierter Konkurrenz von 731 auf 275 Trieben ab.



**Fig. 10** Verlauf der Triebzahlen pro  $m^{-2}$  aller Verfahren des Jahres 1991. Vollständige Konkurrenz (●), reduzierte Konkurrenz (○); intensive Bewirtschaftung (—), extensive Bewirtschaftung (---). Mittelwerte von 7 Wiederholungen. Die Balken stellen den mittleren Fehler dar.



**Fig. 11** Verlauf der Triebzahlen pro  $m^{-2}$  aller Verfahren des Jahres 1992. Vollständige Konkurrenz (●), reduzierte Konkurrenz (○); intensive Bewirtschaftung (—), extensive Bewirtschaftung (---). Mittelwerte von 7 Wiederholungen. Die Balken stellen den mittleren Fehler dar.

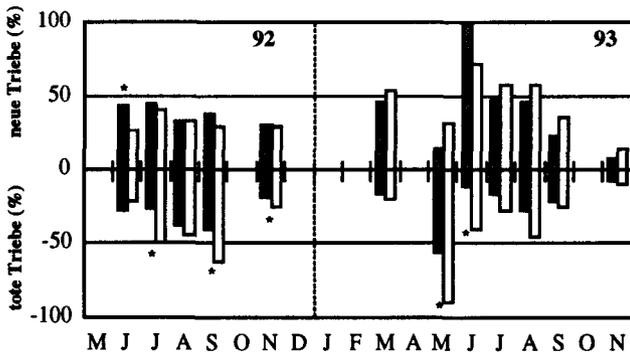


**Fig. 12** Verlauf der Triebzahlen pro  $m^{-2}$  aller Verfahren des Jahres 1993. Vollständige Konkurrenz (●), reduzierte Konkurrenz (○); intensive Bewirtschaftung (—), extensive Bewirtschaftung (---). Mittelwerte von 7 Wiederholungen. Die Balken stellen den mittleren Fehler dar.

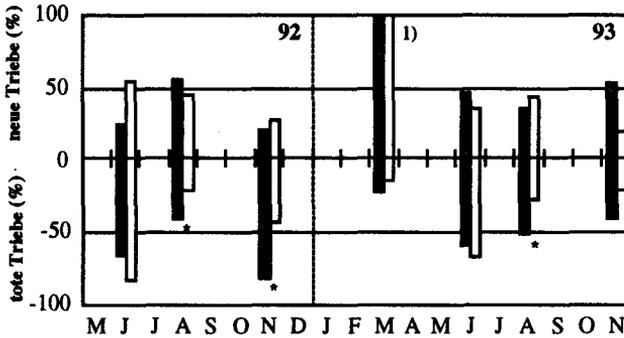
Im März 1993 hatten die beiden extensiven Verfahren, besonders dasjenige mit reduzierten Konkurrenzbedingungen, höhere Triebzahlen gegenüber dem November 1992. Die intensiven Verfahren blieben auf dem Niveau des Vorjahres (Fig. 11 und 12). Übers ganze Jahr 1993 gesehen, hatten die beiden extensiven Verfahren ganz leicht abfallende Triebzahlen (Fig. 12). Sie unterschieden sich aber zwischen vollständiger und reduzierter Konkurrenz. Der Unterschied betrug Ende Jahr 694 Triebe pro Quadratmeter. Anders reagierte die Triebzahl von Wiesenschwingel der beiden intensiven Verfahren. Nach einem leichten Abfall (März bis Mai) steigerte sie sich bis in den August 1993 wieder auf eine Höhe von durchschnittlich 225 Trieben. Dieses Niveau wurde bis ans Ende des Jahres gehalten. Die anfangs Jahr noch vorhandenen Unterschiede zwischen den beiden intensiven Verfahren verschwanden und konnten ab Juni 1993 bis Ende 1993 nicht mehr beobachtet werden. Im November 1993 hatte der Wiesenschwingel pro Quadratmeter die höchste Triebzahl (723 Triebe) bei extensiver Bewirtschaftung und reduzierter Konkurrenz. Die tiefste Triebzahl erzielte er bei extensiver Bewirtschaftung mit vollständiger Konkurrenz (29 Triebe). Sie lag bei beiden intensiven Verfahren dazwischen (166 bzw. 323 Triebe).

### 3.2.2 Triebbildung und Triebsterben

Aus der Figur 13 geht hervor, dass sich das Triebsterben der zwei intensiven Verfahren vorwiegend im Sommer 1992 und im Frühsommer 1993 unterschieden (\*). Das höhere Triebsterben in reduzierter Konkurrenz im Sommer 1992 wurde nicht durch eine erhöhte Triebbildung kompensiert. Aus diesem Grund war der Verlauf der Triebzahlkurven der beiden intensiven Verfahren gegenläufig (Fig. 11). Der Unterschied des Triebsterbens im Mai und Juni 1993 führte zu einer Angleichung der Triebzahlen der beiden intensiven Verfahren (Fig. 12). Auffallend ist das geringere Triebsterben und die höhere Triebbildung durch den ganzen Sommer 1993 im Vergleich zur gleichen Vorjahresperiode (Fig. 13).



**Fig. 13:** Triebsterben und Triebbildung in % von Wiesenschwingel bei intensiver Bewirtschaftung. Vollständige Konkurrenz (■), reduzierte Konkurrenz (□). Angegeben werden Mittelwerte (rücktransformiert aus arcussinus) von 7 Wiederholungen. Wertepaare mit \* unterscheiden sich signifikant mit  $p < 0.05$ .



<sup>1)</sup> Werte > 100%, da Sämlinge erstmals mitgezählt wurden (vgl. Text)

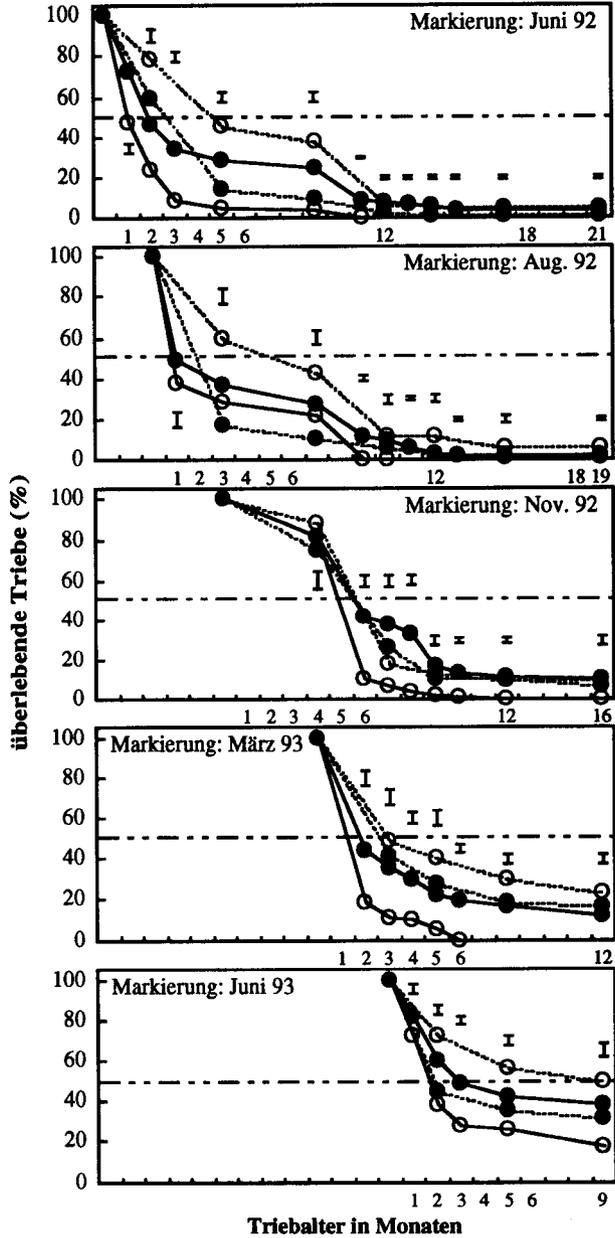
**Fig. 14: Triebsterben und Triebbildung in % von Wiesenschwingel bei extensiver Bewirtschaftung.** Vollständige Konkurrenz (■), reduzierte Konkurrenz (□). Angegeben werden Mittelwerte (rücktransformiert aus arcussinus) von 7 Wiederholungen. Wertepaare mit \* unterscheiden sich signifikant mit  $p < 0.05$ .

Das Absterben der Wiesenschwingeltriebe in den beiden extensiven Verfahren waren im Sommer und Herbst 1992 sowie im Sommer 1993 unterschiedlich (Fig. 14). Dabei starben prozentual mehr Triebe in vollständiger Konkurrenz ab. Die grosse Differenz des Triebsterbens im November 1992 muss zum Teil auf Mäuseschäden zurückgeführt werden. Keine Unterschiede ergab es rechnerisch bei der Triebbildung. Im März 1993 wurden zum ersten Mal die Sämlinge des Wiesenschwingels mitgezählt (vgl. S.37 und 71). Dies führte zu einer Triebbildung von 240% bzw. 160% bei vollständiger bzw. reduzierter Konkurrenz (Fig. 14).

### 3.2.3 Lebensdauer und Altersstruktur der Triebe

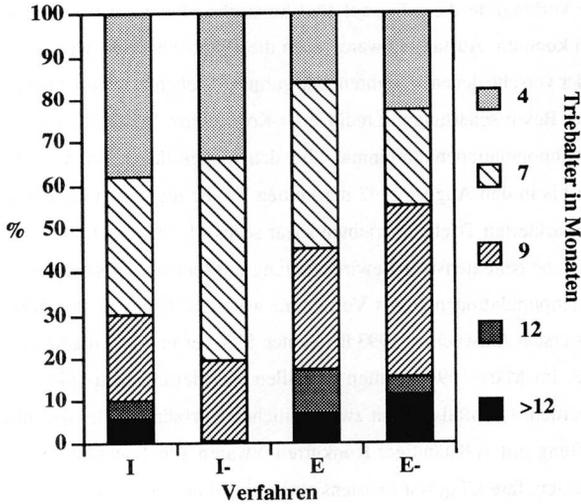
Die Lebensdauer (LT) junger Triebe war über die ganze Markierungsperiode am geringsten (Fig. 15). Die Lebensdauer der Hälfte der Population ( $LT_{50}$ : 50% der markierten Triebpopulation abgestorben) der jüngsten Triebe betrug oft nur ein bis drei Monate. Eine Ausnahme bildeten die Triebe, die im November 1992 markiert wurden.

**Fig. 15. Prozentualer Anteil der überlebenden Triebe und ihr Alter in Abhängigkeit ihrer Entstehung und Markierung.**  
 Die Sämlinge in den extensiven Verfahren wurden nicht berücksichtigt. Vollständige Konkurrenz (●), reduzierte Konkurrenz (○); intensive Bewirtschaftung (—), extensive Bewirtschaftung (---). Mittelwerte von 7 Wiederholungen. Die Balken stellen den mittleren Fehler dar.



Der Winter verlängerte die  $LT_{50}$  auf fünf bis sechs Monate, weil viele junge Triebe überwintern konnten. Auffallend waren auch die Unterschiede in der Lebenserwartung der Triebe der verschiedenen Verfahren. Die geringste Lebenserwartung hatten die Triebe bei intensiver Bewirtschaftung mit reduzierter Konkurrenz. In diesem Verfahren war die  $LT_{50}$  der Triebpopulationen nur einmal, über den Winter, länger als zwei Monate. Auch wurden alle bis in den August 1992 markierten Triebe nicht älter als ein Jahr. Die im März 1993 markierten Triebe überlebten sogar sechs Monate nicht. Das andere Extrem waren die Triebe bei extensiver Bewirtschaftung mit reduzierter Konkurrenz. Die  $LT_{50}$  fast aller Triebpopulationen dieses Verfahrens war stets länger als drei Monate. Einzig während des ersten Aufwuchses 1993 überlebten 50% der im März markierten Triebe nur drei Monate. Im März 1994 konnten von allen Markierungszeitpunkten noch Triebe gefunden werden. Ebenfalls in den zwei restlichen Verfahren (intensive und extensive Bewirtschaftung mit vollständiger Konkurrenz) waren alle Triebpopulationen bis am Schluss vertreten. Ihre  $LT_{50}$  war meistens einen Monat länger als die kürzeste.

Werden die ersten neun Monate der im Juni 1992 und 1993 markierten Triebpopulationen verglichen, fällt auf, dass ihre Lebenserwartung im zweiten Jahr im allgemeinen höher war. Besonders ab dem zweiten Lebensmonat überlebte 1993 ein weit grösserer Anteil der Triebe. Die Folge davon war, dass nach der Überwinterung der Anteil überlebender Triebe des zweiten Jahres um 84% höher war als derjenige des ersten Jahres.

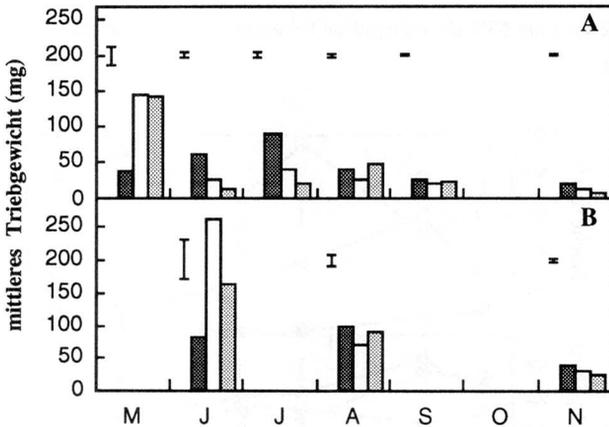


**Fig. 16. Altersstruktur der Triebpopulationen im März 1994 in Abhängigkeit von zwei Bewirtschaftungsintensitäten und zwei Konkurrenzbedingungen.** Sämlingstriebe wurden nicht berücksichtigt. Intensive Bewirtschaftung mit vollständiger (I) bzw. reduzierter (I-) Konkurrenz; extensive Bewirtschaftung mit vollständiger (E) bzw. reduzierter (E-) Konkurrenz. Mittelwerte von 7 Wiederholungen.

Die Unterschiede der Lebenserwartung (Fig. 15) und der Triebbildung (Fig. 13 und 14) der verschiedenen Verfahren führten, ohne Berücksichtigung der Sämlinge der extensiven Verfahren, zu anderen Altersstrukturen der Triebpopulationen. Im März 1994 hatten die beiden extensiven Verfahren im Durchschnitt 9% Triebe, die älter als ein Jahr waren (Fig. 16). Im Vergleich dazu konnten in den intensiven Verfahren nur noch 3% gefunden werden. Ebenfalls war der Anteil der zwölf und neun Monate alten Triebe bei extensiver höher als bei intensiver Bewirtschaftung. Im Gegensatz dazu waren, in beiden intensiven Verfahren 34% mehr sieben und vier Monate alte Triebe zu finden. Diese beiden Alterskategorien machten 70 - 80% der gesamten Triebpopulation dieser beiden Verfahren aus.

## 3.2.4 Mittlere Triebgewichte

Im allgemeinen nahmen die mittleren Triebgewichte der intensiven Verfahren im Verlauf der Versuchsjahre ab (Fig. 17A). Die Triebe des ersten Aufwuchses waren ausser 1991 gleich schwer. Bei der Etablierung des Versuches war die Störung vermutlich so stark, dass 1991 ein leichteres mittleres Triebgewicht resultierte. Die Triebe im August waren 1992 leichter als 1991 und 1993. Das gleiche mittlere Gewicht hatten die Triebe im September. Allerdings bestand im Herbst (September und November) eine signifikante Interaktion zwischen Jahr und Konkurrenz. Bei vollständiger Konkurrenz nahmen die mittleren Triebgewichte weniger schnell ab als bei reduzierter Konkurrenz.

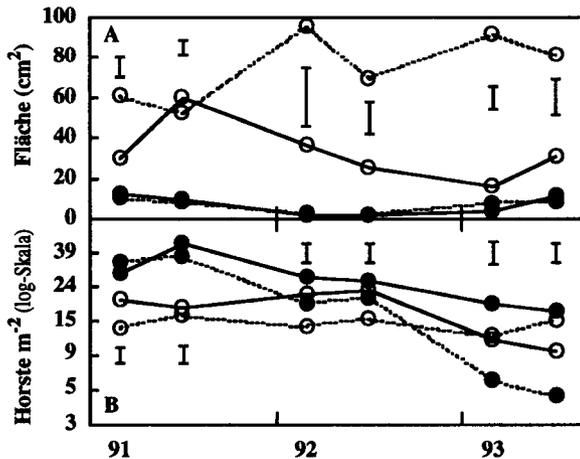


**Fig. 17. Vergleich des mittleren Triebgewichtes von WiesenSchwingel über drei Jahre bei intensiver (A) und extensiver (B) Bewirtschaftung.** 1991 (■), 1992 (□), 1993 (▨). Sämlingstriebe wurden nicht berücksichtigt. Mittelwerte aus 14 Wiederholungen. Die Balken stellen den mittleren Fehler dar.

Ohne die Berücksichtigung der Sämlinge waren die mittleren Triebgewichte bei extensiver Bewirtschaftung schwerer als bei intensiver, da die Triebe länger wachsen konnten (Fig. 17B). Die Triebe waren in allen drei Jahren gleich schwer. Wie bei den intensiven Verfahren wurde das mittlere Triebgewicht beim ersten Aufwuchs 1991 vermutlich durch die Etablierung des Versuches beeinflusst.

## 3.2.5 Dynamik der Horste

Die mittlere Horstfläche von Wiesenschwingel unterschied sich von 1991 bis 1993 zwischen intensiver und extensiver Bewirtschaftung bei vollständiger Konkurrenz nie (Fig. 18A). Sie schwankte wenig und war im Mittel über beide Verfahren klein ( $7.2 \text{ cm}^2$ ). Die Zahl der Horste nahm aber im Mittel über beide Verfahren um 65% ab (Fig. 18B). Die mittleren Horstflächen bei reduzierter Konkurrenzbedingung waren bis auf die Erhebung im Frühsommer 1993 grösser als diejenigen bei vollständiger Konkurrenz (Fig. 18A). Die Bewirtschaftungsintensität beeinflusste hier jedoch die Horstgrösse. Während im extensiven Verfahren die mittlere Horstfläche zunahm (+33%), war sie im intensiven Verfahren am Schluss gleich wie im Frühling 1991. Vom Sommer 1991 bis zum Frühling 1993 nahm sie aber um 74% ab. Die Horstzahl pro  $\text{m}^2$  nahm bei intensiver Bewirtschaftung um 53% ab, während sie bei extensiver Bewirtschaftung gleich blieb (Fig. 18B).



**Fig. 18:** Mittlere Horstfläche (A) und Anzahl Horste  $\text{m}^{-2}$  (B) von Wiesenschwingel 1991 bis 1993. Die Sämlinge wurden nicht berücksichtigt. Vollständige (●), reduzierte (○) Konkurrenz; intensive (—), extensive (---) Bewirtschaftung. Mittelwerte von 7 Wiederholungen. Die Balken stellen den mittleren Fehler dar.

### 3.2.6 Diskussion

Der Verlauf der Triebzahlen der verschiedenen Verfahren kann mit den direkten und indirekten Einflüssen der Faktoren Wasser und Licht erklärt werden. Dabei war ein Einfluss von Stickstoff eng mit dem Wasserhaushalt und dem Lichtangebot gekoppelt. Durch die Trockenheit im Spätsommer 1991 und im Sommer 1992 unterschied sich die Triebzahl unabhängig der Bewirtschaftungsintensität nur zwischen vollständiger und reduzierter Konkurrenz. Bei genügendem Wasserangebot konnte der Wiesenschwingel nur dank häufigeren Schnitten und dadurch besseren Lichtbedingungen mit einer Erhöhung seiner Triebzahl reagieren. Er war aber nicht fähig sich im Bestand auszubreiten, weil die Zahl seiner Horste abnahm und diese sich nicht vergrössern konnten. Daraus ist zu schliessen, dass für die langfristige Erhaltung von Wiesenschwingel in Pflanzenbeständen die vegetative Vermehrung alleine nicht ausreicht.

#### *Einfluss der Trockenheit*

Die zunehmenden Unterschiede der Triebzahl aller Verfahren bis in den August des ersten Jahres deuten darauf hin, dass durch die Intensivierung und die Reduktion der Konkurrenz mehr Licht und mehr Nährstoffe angeboten wurden, die zu einer grösseren Triebpopulation führten (Fig. 10). Ab August 1991 bis Ende 1992 überdeckten die trockenen Wachstumsbedingungen jedoch den Einfluss der Bewirtschaftungsintensität (Fig. 10 und 11). Die Trockenheit führte nicht nur zu Wasser- und Nährstoffmangel, sondern übte auch Einflüsse auf die Morphologie und Physiologie von Wiesenschwingel aus. In Teil V (S. 16ff) dieser Arbeit konnte gezeigt werden, dass einerseits seine Triebbildung und andererseits die Bewurzelung seiner Triebe bereits durch das Austrocknen der obersten Bodenschicht stark beeinträchtigt wurde. Dies führte zu einem erhöhten Anteil nicht oder ungenügend bewurzelter Triebe in der gesamten Triebpopulation, die nach Ong (1978) vollständig von ihren Mutterpflanzen abhängig sind und bei zusätzlichen Stressbedingungen rasch absterben. Die Grösse einer Population mit abhängigen Trieben wird deshalb ganz empfindlich und rasch durch Stressbedingungen bestimmt. Eine empfindliche Dezimierung der Triebzahl von Wiesenschwingel wurde 1991 im September bei denjenigen Verfahren festgestellt, bei denen Wiesenschwingel oberirdisch und unterirdisch direkt mit seinen Konkurrenten in Wechselwirkung stand (Fig. 10). Der trockene Spätsommer (Fig. 1) könnte die

Voraussetzungen für einen grossen Anteil unbewurzelter Triebe ermöglicht haben, die von ihren in Konkurrenz stehenden Muttertrieben nicht mehr unterstützt wurden und folglich abstarben (Ong 1978). Durch die reduzierte Konkurrenz konnte Wiesenschwingel die Population der abhängigen Triebe besser aufrechterhalten und somit seine Triebzahl auf einem hohen Niveau halten (Fig. 10). Ebenfalls durch die Trockenheit könnte die mit den Verfahrenseinflüssen nicht erklärbare stetige Abnahme der Triebzahl bei intensiver Bewirtschaftung mit reduzierter Konkurrenz 1992 (Fig. 11) verursacht worden sein. Die oberste Bodenschicht in diesem Verfahren trocknete um die Horste von Wiesenschwingel am schnellsten aus (Fig. 3) und hinderte seine Bestockungstriebe am Austreiben und Entwickeln von eigenen Wurzeln (S. 16ff). Die Konsequenz davon war die geringste Lebenserwartung der jüngsten Triebe in diesem Verfahren (Fig. 15) und höhere Absterberaten der Triebe in reduzierter als in vollständiger Konkurrenz zwischen Juli 1992 und Juni 1993 (Fig. 13). Als zusätzlichen Stress kommt in diesem Verfahren allerdings nicht die Konkurrenz in Frage, sondern Faktoren wie Verhärtung und Verkrustung des Bodens, höhere Bodentemperaturen, Beschattung im ersten Aufwuchs und andere.

Dass das Wasserangebot die Einflüsse der verschiedenen Verfahren überdeckt hat, wird durch den Vergleich der Triebzahlen des trockenen und des feuchten Jahres (1992 und 1993; Fig. 1, 11 und 12) noch verdeutlicht. Die über alle Jahre gleichbleibende Menge der Stickstoffgabe der intensiven Verfahren war dank der nasseren Witterung 1993 im Gegensatz zu 1992 vermutlich besser verfügbar und daher wirksamer. Dies führte im Sommer 1993 zu einem Anstieg der Triebzahl der intensiven Verfahren (Fig. 12), weil mehr Triebe gebildet werden konnten (Fig 13). Eine ähnliche Beziehung zwischen Wasserangebot und Triebbildung fand Jonsdottir (1991) auch bei andern Grasarten. Für viele Wiesen stellen Trockenperioden einen wichtigen abiotischen Faktor dar, der die Triebpopulation vieler Pflanzenarten dezimieren kann (Fowler 1986, Briske und Butler 1989, Bullock *et al.* 1994).

#### *Einfluss von Licht und Stickstoff*

Neben dem Einfluss Trockenperioden ist derjenige der Faktoren Licht (Lichtintensität wie Lichtqualität) und Stickstoff auf die Bestockung der Gräser nicht zu vernachlässigen. Simon und Lemaire (1987) konnten zeigen, dass die positive Wirkung des Stickstoffes auf die Bestockung verschiedener Gräser mit zunehmendem Blattflächenindex (BFI)

verschwand. Durch eine höhere Stickstoffgabe wird die Zunahme des BFI und damit der Beschattung sogar beschleunigt und verstärkt. Die Kombination von hohen Stickstoffgaben mit langen Schnittintervallen führt daher zur Reduktion der Triebdichten von Gräsern (Wilman und Mohamed 1980, Alberda und Sibma 1982, Bassetti 1989, Gügler 1993). Der Effekt des Stickstoffes auf die Bestockung des Wiesenschwingsels beider intensiver Verfahren 1993 (Fig. 12) wurde also nur sichtbar, weil häufig geschnitten und dadurch das Lichtangebot nicht über lange Zeit zum limitierenden Faktor wurde. Im Gegensatz dazu verhinderte 1993 die lange und starke Beschattung des Wiesenschwingsels bei extensiver Bewirtschaftung (Fig. 2) eine höhere Triebbildung (vgl. auch Teil IV, S. 8ff). Eine Beschattung reduziert nicht nur die Intensität, sondern auch die Qualität des Lichtes, weil Pflanzen hauptsächlich im Wellenlängenbereich zwischen 400 und 700 nm Licht absorbieren können. Als Mass für die Qualität dient das Verhältniss von hellrotem (HR=650-700 nm) zu dunkelrotem (DR = 700-750 nm) Licht. Eine Abnahme des HR/DR-Verhältnisses führt zu einer Abnahme der Bildung und zu einer Erhöhung des Absterbens von Trieben (Deregibus *et al.* 1985, Casal *et al.* 1986). Dies könnte 1993 der Grund für die Ausgeglichenheit zwischen absterbender und neugebildeter Triebe in den extensiven Verfahren gewesen sein (Fig. 14). Eine, den intensiven Verfahren ähnliche, Zunahme der Triebzahl von Wiesenschwengel (Fig. 12) war daher nicht möglich.

Ebenfalls durch ein Zusammenspiel von Stickstoff- und Lichteffect war der Unterschied der Triebzahl der beiden extensiven Verfahren im ersten Jahr zustande gekommen (Fig. 10). Durch die oberirdische Entfernung der Nachbararten von Wiesenschwengel wurde bei reduzierter Konkurrenz mehr Licht und durch den neu zu erschliessenden Bodenraum der absterbenden Wurzeln mehr Stickstoff angeboten. Es ist aber anzunehmen, dass die Wurzeln im zweiten und dritten Jahr den frei gewordenen Raum wieder besiedelt haben. Dadurch herrschte im Wurzelraum vermutlich eine zwischen den extensiven Verfahren vergleichbare Intensität der Konkurrenz um Nährstoffe. Auch ist bekannt, dass Wiesenschwengel nicht im Wurzelraum, sondern vorwiegend im Sprossraum konkurrenzschwach ist (Carlen 1994). Aus diesen Gründen war für die Beibehaltung des Unterschiedes der Triebzahl bis ans Ende des Versuches hauptsächlich das Lichtangebot verantwortlich. Die im Bestand angebotene Lichtmenge beider extensiven Verfahren unterschied sich (Fig. 2) und schlug sich in der Absterberate der Triebe von Wiesenschwengel nieder. Prozentual starben in den Sommeraufwüchsen bei vollständiger Konkurrenz mehr Triebe ab als bei reduzierter Konkurrenz (Fig. 14).

Ebenfalls bei Ong (1978) wurde das Absterben von Trieben vor allem durch das Lichtangebot und weniger durch die Nährstoffversorgung der Pflanzen beeinflusst. Durch Entfernen der Nachbarpflanzen wurde der Bestand um Wiesenschwingelhorste gelichtet, was vermutlich auch zu einer besseren Lichtqualität führte. Es ist also möglich, dass bei reduzierter Konkurrenz der nach dem Schnitt immer grösser werdende Unterschied der Lichtintensität und Lichtqualität die geringere Absterberate zur Folge hatte. Die Triebe der Population dieses Verfahrens hatten entsprechend die längste Lebenserwartung (Fig. 15).

#### *Altersstruktur der Triebpopulation*

Durch die Bewirtschaftungsintensität übten der Wasserhaushalt und das Lichtangebot indirekt auch einen Einfluss auf die Altersstruktur der Triebpopulationen von Wiesenschwingel der verschiedenen Verfahren aus. Sie verursachten Unterschiede bezüglich Triebbildung und Triebsterben (Fig. 13 und 14) sowie der Lebenserwartung verschiedener Triebaltersklassen (Fig. 15). Dadurch wurde letztendlich die Alterstruktur der Triebpopulationen (ohne Berücksichtigung der Sämlinge bei extensiver Bewirtschaftung) der verschiedenen Verfahren im März 1994 bestimmt (Fig. 16). Die Triebpopulation der intensiven Verfahren waren jünger als diejenige der extensiven Verfahren. Nach der Überwinterung im März 1994 war der Anteil der vier und sieben Monate alten Triebe bei intensiver im Gegensatz zu extensiver Bewirtschaftung um 34% grösser und machte dabei 70 bis 80% der gesamten Triebpopulation aus (Fig. 16). Bei reduzierter Konkurrenz war dies die Konsequenz der höheren Triebbildung im Sommer 1993 gegenüber 1992 (Fig. 13) und der geringsten Lebenserwartung vor allem der Triebe, die bis März 1993 gebildet worden waren (Fig. 15: Markierungen Juni 92 bis März 93). Die verstärkte Ersetzung älterer Triebe führte deshalb zur jüngsten Triebpopulation aller Verfahren (Fig. 16). Bei vollständiger Konkurrenz gewannen die jungen Triebe vor allem durch ihre höhere Lebenserwartung 1993 im Vergleich zu 1992 (Fig. 15) an Bedeutung. Durch die Verjüngung der Triebpopulation der intensiven Verfahren nahm im Verlauf des Versuches das mittlere Triebgewicht ab (Fig. 17A). Im Gegensatz dazu war die Struktur der Triebpopulationen (ohne Sämlinge) der extensiven Verfahren heterogener auf verschiedene Triebalter verteilt (Fig. 16) und daher das mittlere Triebgewicht über die Versuchszeit konstant (Fig. 17B). Die verschiedenen Triebaltersklassen dieser zwei Verfahren hatten die gleiche Lebenserwartung wie

diejenigen bei intensiver Bewirtschaftung mit vollständiger Konkurrenz (Fig. 15). Weil jedoch der Anteil an vier und siebenmonatigen Trieben der extensiven Verfahren geringer war, mussten sie zwischen August und November 1993 eine tiefere Triebbildung als die intensiven Verfahren gehabt haben. Die im November 1993 höhere Triebbildung der extensiven Verfahren (Fig. 14) im Vergleich zu den intensiven Verfahren (Fig. 13) ist kein Widerspruch zur oben gemachten Aussage. Bei der Berechnung der Triebbildung der extensiven Verfahren (Fig. 14) wurden die Sämlinge mitberücksichtigt. Der grössere Prozentsatz der extensiven gegenüber den intensiven Verfahren kann daher auf die Bestockung der Sämlinge von Wiesenschwingel zurückgeführt werden.

Eine Verjüngung der Triebpopulation bei intensiver Bewirtschaftung steht im Widerspruch zum Resultat von Korte *et al.* (1985). Bei ihnen hatten Triebpopulationen von *Lolium perenne* in extensiv genutzten Verfahren den geringsten Anteil an älteren Trieben. Korte *et al.* (1985) machten ihre Untersuchungen allerdings in sehr jungen (10 Monate), angesäten sowie genügend gedüngten und bewässerten Beständen. Bei ihnen beschränkten sich die bestimmenden Einflüsse auf die Altersstruktur der Triebpopulationen daher auf die Intensität der Beschattung. Lange Schnittintervalle oder zu extensive Nutzungen reduzieren das Lichtangebot im Bestand sehr stark und lassen vor allem kleine und junge Triebe absterben (Ong *et al.* 1978, Colvill und Marshall 1984). Die Verjüngung der Triebpopulation im vorliegenden Versuch verdeutlicht, dass der Wiesenschwingel bei intensiver Bewirtschaftung schnell auf die 1993 günstigeren Wachstumsbedingungen (Wasserangebot) reagieren konnte. Bei extensiver Bewirtschaftung fehlte eine solche Reaktion, weil sich die Bildung und das Absterben der Triebe durch die Beschattung die Waage hielten.

#### *Bedeutung der vegetativen Vermehrung*

Wiesenschwingel konnte sich unabhängig der Bewirtschaftungsintensität nicht durch die Bestockung allein ausbreiten. Ohne Berücksichtigung der Sämlinge war bei vollständiger Konkurrenz die mittlere Horstfläche in beiden Intensitäten gleich und über die ganze Versuchszeit konstant (Fig. 18A). Gleichzeitig nahm aber die Horstzahl im Mittel über beide Verfahren um 65% ab (Fig. 18 B). Daraus resultierte eine Abnahme der von Wiesenschwingel besiedelten Fläche in der Naturwiese. Bei der Reduktion der Konkurrenz konnte die mittlere Horstfläche ausgedehnt und die Anzahl Horste gehalten werden. Allerdings nur wenn der Wiesenschwingel nicht durch andere Faktoren gestresst

wurde. Die Empfindlichkeit des Wiesenschwingels auf das schnellere Abtrocknen der obersten Bodenschicht (vgl. Teil V, S. 16ff und Fig. 3, S. 40) könnte Ursache für die starke Verkleinerung seiner Horste vom Sommer 1991 bis zum Frühling 1993 sowie für die Abnahme seiner Horstzahl bei intensiver Bewirtschaftung gewesen sein.

Wird ein Horst einer Pflanze gleichgesetzt, stimmen die Resultate dieses Versuches mit denjenigen anderer Autoren überein. Schmitt (1995) konnte zeigen, dass horstbildende Graspflanzen in Mischung mit *Poa pratensis* nur eine relativ kurze Lebensdauer haben (3 bis 5 Jahre). Langer *et al.* (1964), Colvill und Marshall (1984) und Bassetti (1989) stellten eine Abnahme der Zahl der Pflanzen über die Versuchszeit fest. Gleichzeitig nahm bei ihnen die Grösse der Pflanzen zu. Diese basiert aber auf der Triebzahl pro Pflanze und kann daher nicht mit der mittleren Horstfläche verglichen werden. Die Konstanz der mittleren Horstfläche bei vollständiger Konkurrenz ist den Nachbarpflanzen von Wiesenschwingel zuzuschreiben. Olson und Richards (1988) vermuteten, dass die Ausdehnung von Horsten in ausgewachsenen Beständen ein langsamer Prozess ist. Die Abnahme der Anzahl und die Konstanz der Fläche der Horste von Wiesenschwingel in diesem Versuch sowie seine relativ kurze Lebensdauer (Schmitt 1995) lassen schliessen, dass er sich im Bestand längerfristig nicht durch die vegetative Vermehrung alleine erhalten kann. Bassetti (1989) und Hume *et al.* (1990) stellten diese Vermutung auch bei *Lolium multiflorum* und *Bromus willdenowii* auf. Damit der Einfluss der Versamung eingeschätzt werden kann, wird im nächsten Kapitel die generative Vermehrung von Wiesenschwingel behandelt.

### 3.3 Generative Vermehrung von *F. pratensis*

Eine Versamung war nur bei extensiver Bewirtschaftung möglich (vgl. Teil VI, S. 33ff). Im folgenden werden deshalb nur die beiden extensiven Verfahren berücksichtigt.

#### 3.3.1 Versamungspotential

Auf die Fläche bezogen unterschied sich das Versamungspotential von Wiesenschwingel zwischen vollständiger und reduzierter Konkurrenz 1991 nicht (Tab. 7). Danach hatte der Wiesenschwingel aber im Mittel über die Jahre 1992 bis 1994 bei reduzierter Konkurrenz 30 mal mehr fertile Triebe pro Quadratmeter. Dies ergab pro Flächeneinheit eine um den Faktor 34 erhöhte Samenproduktion.

**Tab. 7. Versamungspotential von Wiesenschwingel auf die Fläche bezogen in Abhängigkeit der Konkurrenzbedingung.** Die Mittelwerte von 7 Wiederholungen wurden rücktransformiert.

Konkurrenz	fertile Triebe				Samen		
	91	92	93	94	91	92	93
	----- Anzahl m <sup>-2</sup> -----				----- Anzahl m <sup>-2</sup> -----		
vollständig	4	6	3	3	18	134	187
reduziert	2	116	117	130	150	4919	6309
R <sup>2</sup>	0.76	0.93	0.82	0.77	0.78	0.84	0.68
Signifikanz	n.s.	p<0.001	p<0.02	p<0.02	n.s.	p<0.01	p<0.05

Wurde jedoch das Versamungspotential pro Trieb berechnet, so konnten in allen Jahren zwischen den beiden Verfahren keine signifikante Unterschiede festgestellt werden (Tab. 8). Der Anteil der fertilen Triebe an der Gesamttriebzahl lag zwischen 1992 und 1994 nie über einem Drittel. Der sehr tiefe Anteil 1991 muss wahrscheinlich auf die

Störung bei der Versuchsetablierung zurückgeführt werden. Pro Rispe hatten alle Triebe im Mittel über die drei Jahre und die beiden Konkurrenzbedingungen 54 Samen. Die Streuung zwischen den einzelnen Rispen war aber hoch.

**Tab. 8. Versamungspotential von Wiesenschwingel auf die Triebe bezogen in Abhängigkeit der Konkurrenzbedingung. Mittelwerte von 7 Wiederholungen.**

Konkurrenz	91	92	93	94	91	92	93
	--- Anteil fertiler Triebe in % ---				Samen pro Rispe		
vollständig	2	31	16	13	37	34	50
reduziert	2	30	20	15	85	46	73
mF	1	6	6	6	10.1	7.9	9.6

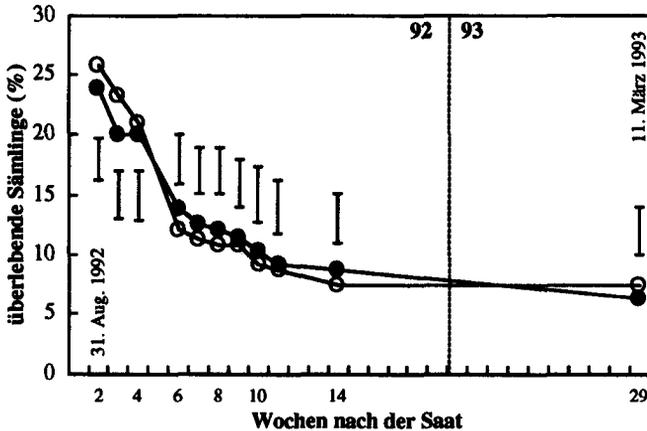
**Tab. 9. Anteil ausgefallener Samen und Tausendkorngewicht (TKG) in Abhängigkeit der Konkurrenzbedingung. Mittelwerte von 7 Wiederholungen**

Konkurrenz	91	92	93	91	92	93
	----- Samenfall in % -----			----- TKG in g -----		
vollständig	84	90	96	0.9	0.98	0.98
reduziert	82	87	93	0.9	1.29	1.52
mF	2.9	3.9	1.8	-	0.09	0.33

Relativ zur gesamten Samenproduktion bestand ebenfalls kein Unterschied beim Samenausfall und im Tausendkorngewicht (TKG) zwischen vollständiger und reduzierter Konkurrenz (Tab. 9). Das TKG war über alle drei Jahre konstant.

### 3.3.2 Versamungserfolg

Infolge der extremen Sommertrockenheit keimten die Samen von Wiesenschwingel 1991 im Feld nicht. Im Frühjahr 1992 konnte dementsprechend kein Versamungserfolg festgestellt werden. Die folgenden Daten beruhen also nur auf der Versamung von 1992. Der Versamungserfolg und die Etablierung der Sämlinge wurde ab 1993 bis ins Frühjahr 1994 untersucht.



**Fig. 19** Keimung und Etablierung der am 17. August 1992 eingesäten Sämlinge in Abhängigkeit der Konkurrenz. Vollständige (●) und reduzierte (○) Konkurrenz. Mittelwerte von 7 Wiederholungen. Die Balken stellen den mittleren Fehler dar.

Ende August 1992 waren 25% der ausgesäten Samen von Wiesenschwingel gekeimt (Fig.19). Die Etablierung der Sämlinge der vollständigen und reduzierten Konkurrenz verlief sehr ähnlich. Sechs Wochen nach der Saat lebte in beiden Verfahren nur noch knapp die Hälfte der Sämlinge. Die Überlebenschancen waren aber danach deutlich besser, so dass bis zur Einwinterung (14 Wochen nach der Saat) ein Drittel der Sämlingspopulation noch am Leben war. Ende Winter, am 11. März 1993, überlebten 28% der Sämlinge, was einem Versamungserfolg der ausgesäten Samen von 7% entspricht.

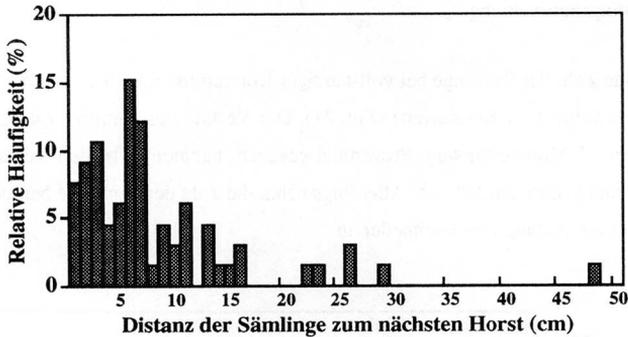
Der Versamungserfolg von 1992 war ein Jahr später in beiden Konkurrenzverfahren gleich gross (Tab. 10). Der Anteil der Sämlinge an den 1992 total ausgesäten Samen betrug 1993 im Mittel um die 1.5%. Der Anteil der Sämlinge an der Totaltriebzahl und am TS-Ertrag von Wiesenschwingel war wegen den grossen Streuungen in beiden Konkurrenzverfahren gleich. Die Streuung war deshalb gross, weil in beiden Verfahren Parzellen ohne Versamungserfolg vorhanden waren. Zur Triebzahl steuerten die Sämlinge durchschnittlich 30% und zum TS-Ertrag 20% bei.

**Tab. 10. Erfolg der Versamung von 1992: Anteil der Sämlinge an Samenangebot, Totaltriebzahl und TS-Ertrag von Wiesenschwingel im Mittel der Erhebungen 1993 in Abhängigkeit der Konkurrenzbedingung.** Mittelwerte von 4 Erhebungen zu 7 Wiederholungen (Samenangebot und Totaltriebzahl) sowie 3 Erhebungen zu 7 Wiederholungen (TS-Ertrag). Die Erhebungen wurden als Nebenfaktor im Modell berücksichtigt.

Anteil der Sämlinge an	Samenangebot	Totaltriebzahl	TS-Ertrag
Konkurrenz	----- % -----		
vollständig	1.6	39	32
reduziert	1.5	20	12
mF	0.6	14.4	12.2

### 3.3.3 Verteilung der Sämlinge

Durch die Versamung konnte der Wiesenschwingel sich im Bestand ausbreiten und sich in neuen Nischen ansiedeln. Die kleinste Distanz zum nächsten Horst von Wiesenschwingel betrug bei 91% der Sämlinge 16 cm und weniger (Fig. 20). Diese gehäufte Verteilung entstand zur Hauptsache durch die bei reduzierter Konkurrenz vorhandenen Lücken (vgl. Teil VI, S. 33ff). Viele Sämlinge konnten sich in und am Rand dieser Lücken etablieren.



**Fig. 20.** Relative Häufigkeit der Sämlinge in Abhängigkeit ihrer Distanz zum nächstgelegenen Horst von Wiesenschwingel im August 1993.

**Tab. 11.** Zahl der Horste von Wiesenschwingel im August 1993 ohne und mit einer Versamung. Es wurden nur die Parzellen mit Versamungserfolg berücksichtigt. Rücktransformierte Mittelwerte aus 3 (vollständige Konkurrenz) und 5 (reduzierte Konkurrenz) Wiederholungen.

Horste	exkl. Sämlinge	inkl. Sämlinge	R <sup>2</sup>	Signifikanz
Konkurrenz	----- Horste m <sup>-2</sup> -----			
vollständig	<b>4</b>	<b>9.2</b>	0.95	p<0.03
reduziert	<b>15.3</b>	<b>57.9</b>	0.92	p<0.005

Die Horstzahl nahm durch den Erfolg der Versamung in beiden Konkurrenzbedingungen zu (Tab. 11). Im August 1993 wurden dadurch 2.3 bzw. 3.8 mal mehr Horste bei vollsätändiger bzw. reduzierter Konkurrenz gezählt.

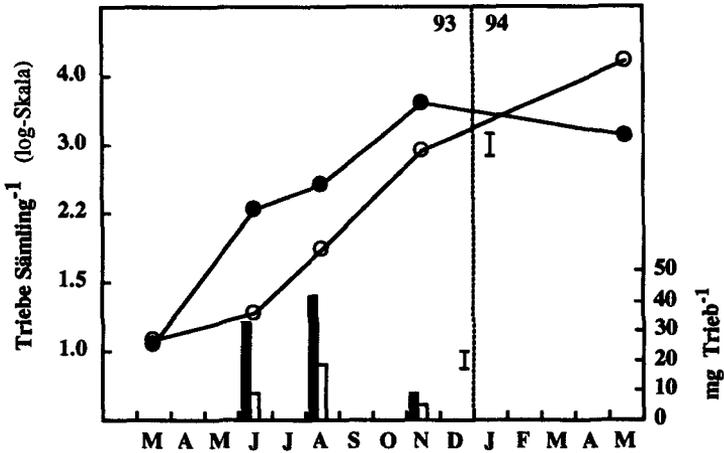
### 3.3.4 Sämlingsentwicklung

Die absolute Zahl der Sämlinge bei vollständiger Konkurrenz war stets um 95% geringer als jene bei reduzierter Konkurrenz (Fig. 21). Der Verlauf der Sämlingszahl glich sich jedoch über 15 Monate hinweg. Prozentual gesehen, nahmen in beiden Verfahren die Sämlinge gleich stark um 50% ab. Allerdings nahm die Zahl der Sämlinge bei reduzierter Konkurrenz am Anfang etwas schneller ab.



**Fig. 21.** Verlauf der Zahl der Sämlinge während des Jahres 1993 in Abhängigkeit der Konkurrenzbedingung. Vollständige (●) und reduzierte (○) Konkurrenz. Mittelwerte von 5 Erhebungen zu 7 Wiederholungen. Die Erhebungen wurden als Nebenfaktor im Modell berücksichtigt. Der Balken stellt den mittleren Fehler über alle Erhebungszeitpunkte dar.

Die Sämlinge blieben in ihrer Entwicklung nicht stehen. Sie bestockten im Verlauf des Jahres 1993, unabhängig der Konkurrenzbedingung (Fig. 22). Im Mai 1994 hatten sie sich bereits zu Pflanzen mit einer mittleren Größe von drei bis vier Trieben entwickelt. Die Sämlinge in vollständiger Konkurrenz hatten am Anfang (Juni und August 1993) tendenziell schwerere Triebe (Fig 22). Dies könnte ein Hinweis auf eine schnellere Entwicklung der Sämlinge zu Beginn des Jahres 1993 bei vollständiger im Vergleich zur reduzierten Konkurrenz sein.



**Fig. 22. Entwicklung der Sämlinge in Abhängigkeit der Konkurrenz. Bestockung: Vollständige (●) und reduzierte (○) Konkurrenz. Mittelwerte von 5 Erhebungen zu 7 Wiederholungen.**

**Mittleres Triebgewicht: Vollständige (■) und reduzierte (□) Konkurrenz. Mittelwerte von 3 Erhebungen zu 3 bzw. 5 Wiederholungen in vollständiger bzw. reduzierter Konkurrenz.**

Bei beiden Grössen wurden die Erhebungen als Nebenfaktor im Modell berücksichtigt. Die Balken stellen den mittleren Fehler über alle Erhebungszeitpunkte der entsprechenden Grössen dar.

### 3.3.5 Diskussion

Das Potential der Versamung von Wiesenschwingel wurde durch die Konkurrenz über die Grösse seiner Triebpopulation beeinflusst. Unabhängig der Konkurrenz war sein Versamungserfolg (1.5%) hoch. Die Sämlinge von Wiesenschwingel besiedelten neue Nischen und entwickelten sich zu Jungpflanzen. Sie steuerten 1993 einen bedeutenden Beitrag zur Triebzahl (30%) und zum TS-Ertrag (20%) von Wiesenschwingel bei.

### *Versamungspotential*

Die Höhe der generativen Vermehrung von Wiesenschwingel wurde durch die Konkurrenz beeinflusst. Sie war von der Grösse seiner Triebpopulation abhängig. Die Reduktion der Konkurrenz führte nicht nur zu einer um siebenfache höheren Triebzahl (Fig. 10, 11 und 12), sondern auch zu 30 mal mehr fertilen Trieben pro Quadratmeter (Tab. 7). Daraus resultierte eine um den Faktor 34 erhöhte Samenproduktion pro Quadratmeter. Die niedrige Anzahl fertiler Triebe und Samen pro Quadratmeter im ersten Jahr (1991) bildete dabei die Ausnahme. Es kann angenommen werden, dass die Ursache in der grossen Störung des Pflanzenbestandes beim Etablieren des Versuches und in der noch kurzen Laufzeit der Verfahren liegt. Für die weiteren Untersuchungen der Versamung war dieses Jahr jedoch nicht von Bedeutung, weil wegen Trockenheit keine Samen keimten (vgl. S. 70). Entsprechend den Unterschieden in der Anzahl fertiler Triebe und der Samenproduktion im Jahre 1992 wurden bei reduzierter Konkurrenz 1993 auch mehr Sämlinge pro Quadratmeter gefunden (Fig. 20). Der Anteil fertiler Triebe an der Gesamttriebzahl und die Anzahl Samen pro Rispe waren jedoch unabhängig der Konkurrenz über alle vier bzw. drei Jahre gleich (Tab. 8). Der Ausfall der Samen stieg zwar von Jahr zu Jahr an, unterschied sich aber zwischen den Verfahren auch nicht (Tab. 9). Das heisst, dass pro Trieb gleich viele Samen in die Naturwiese gefallen waren und damit den gleichen Beitrag zur Versamung erbrachten. Daraus kann gefolgert werden, dass die Konkurrenz sich hauptsächlich indirekt auf das Versamungspotential von Wiesenschwingel ausübte. Die Unterschiede des flächenbezogenen Versamungspotentials von Wiesenschwingel wurde also durch die Grösse seiner Triebpopulation hervorgerufen, die 1992 und 1993 zwei verschiedene Niveaus hatte (Fig. 11 und 12). Dies entspricht dem Argument von Weiner (1988), dass die Konkurrenz auf das Versamungspotential von Pflanzen über ihre Grösse wirkt.

### *Versammlungserfolg*

Auf den Versammlungserfolg von Wiesenschwingel hatte die Konkurrenz keinen Einfluss. Die Keimfähigkeit der Samen lag bei der ersten Ernte im Durchschnitt aller Jahre bei 57% (vgl. S. 35). Die Summe der Tagesmitteltemperaturen während der vierzehntägigen Wartezeit nach dem Blühbeginn reichte in allen drei Jahren aus, um eine Keimfähigkeit von Wiesenschwingel von über 50% zu erlangen. Zum Zeitpunkt der Ernten waren die Samen schon recht gut entwickelt und hatten unabhängig der Konkurrenz das gleiche

Gewicht (Tab. 9). Diesen Entwicklungsstadien entsprechend fand Schöberlein (1981) vergleichbare Werte der Keimfähigkeit und des Tausendkorngewichtes von Wiesenschwingel. Die Keimung im Feld war mit 25% geringer als beim Keimtest. Dies erstaunt wenig, da für die erfolgreiche Keimung in einem Bestand zusätzlichen Faktoren wie Samenfrass (van Tooren 1988, Reader 1993), Temperatur- und Wasserverhältnisse auf kleinstem Raum (Winkel *et al.* 1991) und Lichtqualität (Deregibus *et al.* 1994) eine essentielle Bedeutung zukommen kann. Die Keimung im Feld und die Überlebenschance der Sämlinge bis zum nächsten Frühling unterschied sich zwischen den beiden Verfahren nicht (Fig. 19). Da zur Erfassung der Keimung im Bestand Samen an zufällig ausgewählten Orten gesät wurden (vgl. S. 37), waren die Verfahrensunterschiede nicht so gross wie für die etablierten Pflanzen von Wiesenschwingel. Aus diesem Grund ist es verständlich, dass für die Keimung der Samen und die anschliessend beobachtete Überlebenschance der Sämlinge keine Verfahrenseffekte festgestellt werden konnten. Erstaunlicher aber war, dass aus der Übersaat auf die Verfahrens- und Erhebungsfläche zwischen vollständiger und reduzierter Konkurrenz ebenfalls ein gleich hoher Versamungserfolg von durchschnittlich 1.5% resultierte (Tab. 10). Insbesondere bei vollständiger Konkurrenz wurde, aufgrund schlechterer Wachstumsbedingungen für Sämlinge (Peart 1989a,b, Bassetti 1989, Wilda 1992), im Gegensatz zur reduzierten Konkurrenz ein geringerer Versamungserfolg erwartet. Der im Mittel über das Jahr 1993 errechnete Erfolg der Versamung war hoch. Er liegt näher bei den Prozentsätzen der nach einem Jahr überlebenden Sämlinge verschiedener Gräser, die Peart (1989b) in mit künstlichen Lücken versehenen Wiesen gefunden hat. Im Vergleich dazu konnte Peart (1989a) in ausgewachsenen, ertragreichen Beständen nach einem Jahr höchstens 0.1% der eingesäten Sämlinge finden. Der hohe Versamungserfolg bei vollständiger Konkurrenz des vorliegenden Versuches lässt vermuten, dass die Wiese auch in diesem Verfahren relativ lückig war. Auf der anderen Seite war der Versamungserfolg im Vergleich zu Peart (1989b) bei reduzierter Konkurrenz geringer. Zu grosse Lücken im Bestand können aber für die Sämlingsetablierung auch negative Einflüsse haben (Fenner 1987). Ryser (1993) zeigte, dass einige Pflanzenarten (Dikotyledonen) in einem Mesobrometum ohne Schutz der Vegetation sich kaum etablieren konnten. Die Etablierung der Sämlinge von Wiesenschwingel in den Lücken könnte durch die in diesen Lücken herrschende Trockenheit verhindert worden sein. Deshalb führten vermutlich einerseits die natürliche Lückigkeit der Wiese und andererseits der fehlende

Vegetationsschutz in den künstlich geschaffenen Lücken zum ausgeglichenen, aber trotzdem hohen Versamungserfolg.

Die Sämlinge von Wiesenschwingel steuerten im Mittel über beide Verfahren 1993 einen Drittel seiner Triebe und 20% seines TS-Ertrages bei (Tab. 10). Sie leisteten damit einen grossen Beitrag zur Erhaltung seiner Triebpopulation und steuerten einen beachtlichen Anteil seines Ertrages bei. Hume *et al.* (1990) fanden bei *Bromus wildenowii* einen Beitrag der Sämlinge an die Totaltriebzahl von nur 11%. Da sie aber ihren Versuch mit Reinkulturen durchgeführt hatten, waren die etablierten Pflanzen einem geringeren Konkurrenzstress ausgesetzt und konnten daher gut bestocken. Die kleinen Sämlinge machten daher im Verhältnis zu den grossen Mutterpflanzen prozentual nur wenig aus. Diese Vermutung wird durch den tendenziell geringeren Anteil der Sämlingstriebe von Wiesenschwingel bei reduzierter Konkurrenz verstärkt (Tab. 10). Die von Kitahara (1985) berichteten TS-Beiträge der Sämlinge verschiedener Gräser an den Gesamtertrag ihrer Bestände (29 - 36%) waren im Durchschnitt etwas höher als in diesem Versuch. Diese Daten wurden aber erst im zweiten Jahr nach der natürlichen Versamung bestimmt. Somit hatten diese Sämlinge eine längere Etablierungsphase hinter sich, waren vermutlich grösser und produzierten daher mehr Biomasse. Es ist durchaus vorstellbar, dass auch die Sämlinge des vorliegenden Versuches im folgenden Jahr (1994) ähnlich hohe TS-Beiträge an den Gesamtertrag von Wiesenschwingel leisten würden.

#### *Sämlingsentwicklung*

Die Zahl der Sämlinge sank vom März 1993 während einem Jahr in beiden Verfahren noch um 50% (Fig. 21). Diese Abnahme im Folgejahr der natürlichen Versamung war im Vergleich zu der von Hume *et al.* (1990) (-97%) gering. Die Entwicklung der Sämlinge während der gleichen Zeitspanne war hingegen sehr ähnlich. Sie etablierten sich zu Pflanzen mit drei bis vier Trieben (Fig. 22). Die Sämlinge in vollständiger Konkurrenz entwickelten sich anfänglich schneller als diejenige in reduzierter Konkurrenz. Einerseits könnte dies die Folge der Schutzfunktion der Vegetation bei vollständiger Konkurrenz sein. Andererseits ist es aber auch möglich, dass sich in diesem Verfahren wegen reduzierter Konkurrenz bis im März 1993 mehr kleine und schwache Sämlinge halten konnten. Die tendenziell leichteren Sämlingstriebe anfangs 1993 bei reduzierter Konkurrenz (Fig. 22) würden diese Hypothese unterstützen. Unter den ungünstigen Lichtverhältnissen des ersten Aufwuchses könnten besonders kleine und schwache

Sämlinge stark gelitten haben. Dies könnte die Ursache für die raschere Abnahme der Sämlinge pro Quadratmeter im ersten Aufwuchs 1993 (Fig. 21) gewesen sein. Diese Hypothese wäre im Widerspruch zu den Resultaten von Wilda (1992). Er fand bei Jungpflanzen von *Lolium multiflorum*, dass Lücken mit einem Durchmesser von 34 cm einen positiven Effekt auf ihren TS-Ertrag hatten. Allerdings waren die Lücken bei Wilda (1992) im Gegensatz zu diesem Versuch gross. Bei Bassetti (1989) hatte die Lückengrösse bei extensiver Schnittnutzung keinen Einfluss auf die Trockensubstanz und die Triebzahl der Sämlinge. In seinem Versuch war vor allem das Lichtangebot durch die langen Schnittintervalle limitiert. Bei beiden Autoren war die Beobachtungszeit aber relativ kurz und ihre Pflanzenbestände (Reinkulturen) wüchsig, da sie mit 180 bzw. 540 kg N ha<sup>-1</sup> Jahr<sup>-1</sup> gedüngt worden waren. Die Sämlinge von Wiesenschwingel in diesem Versuch standen hingegen in einem relativ lockeren artenreichen Bestand und wurden erst ein halbes Jahr nach der Saat erfasst.

#### *Bedeutung der generativen Vermehrung*

Durch seine Versamung konnte Wiesenschwingel neue Nischen der Naturwiese mit neuen Pflanzen besiedeln. Die Besiedlung neuer Nischen war sehr lokal. Die Entfernung der Sämlinge zum nächstgelegenen Wiesenschwingelhorst war in den meisten Fällen gering (Fig 20). Dies hatte aber mehr mit der Lückengrösse von mindestens 10 cm zu tun. Weil in reduzierter Konkurrenz absolut ein Vielfaches an Sämlingen pro m<sup>2</sup> vorhanden war (Fig. 21), fielen bei der relativen Häufigkeit (Fig 20) diejenigen stark ins Gewicht, die sich in den Lücken und in deren Randregionen etablierten. Wegen den Sämlingen konnte aber im August 1993 in Parzellen mit Versamungserfolg beider Verfahren ein Vielfaches an Horsten pro Quadratmeter gezählt werden (Tab. 11). Werden die Horste Pflanzen gleichgesetzt, so kann gefolgert werden, dass Wiesenschwingel in vollständiger Konkurrenz dank seiner Versamung viele seiner abgestorbenen Pflanzen (Fig. 18) ersetzte. In reduzierter Konkurrenz war er in der Lage, seine Pflanzenzahl zusätzlich zu erhöhen. Der Ersatz abgestorbener Pflanzen und die Zunahme der Pflanzenzahl durch eine Versamung wurde ebenfalls bei andern Gräsern nachgewiesen (Kitahara 1985, Fowler 1986, Hume *et al.* 1990). Die Möglichkeit, Pflanzen zu ersetzen und neue Nischen zu besiedeln, ist für Wiesenschwingel langfristig essentiell, weil seine Einzelpflanzen mit 3 bis 4 Jahren eine relativ kurze Lebensdauer haben (Schmitt 1995). Seine Ausdauer in der Naturwiese ist deshalb von der vegetativen Vermehrung abhängig.

#### 4 ZUSAMMENFASSUNG

In einem dreijährigen Feldversuch wurden Ertrag, vegetative und generative Vermehrung von Wiesenschwingel in Abhängigkeit der Bewirtschaftungsintensität und der Konkurrenz unter möglichst praxisnahen Bedingungen untersucht. Der Versuch wurde 1991 auf einer bisher extensiv bewirtschafteten Naturwiese etabliert und zwei Bewirtschaftungsintensitäten (intensiv: 6 Schnitte und  $240 \text{ kg N ha}^{-1}\text{Jahr}^{-1}$ ; extensiv: 3 Schnitte und  $75 \text{ kg N ha}^{-1}\text{Jahr}^{-1}$ ) sowie zwei Konkurrenzbedingungen (vollständige Konkurrenz: keine direkte Bestandesmanipulation; reduzierte Konkurrenz: Entfernung der Nachbarpflanzen von Wiesenschwingel) unterworfen. Der Versuch führte zu folgenden Ergebnissen:

1. Der Ertragsanteil von Wiesenschwingel nahm in der Naturwiese unabhängig der Bewirtschaftungsintensität ab. Die Ursachen für diese Abnahme sind, wegen der Komplexität des Ökosystems und der sich stark unterscheidender Klimata der Versuchsjahre nicht alleine in Konkurrenzprozessen zu suchen.
2. Die Triebzahl von Wiesenschwingel pro Fläche bestimmte seinen Trockensubstanzertrag. Sie wurde durch die Faktoren Licht und Wasser stark beeinflusst. Ungünstige Licht- und Wasserverhältnisse führten zu einer deutlichen Abnahme seiner Triebzahl in der Wiese. Es kann angenommen werden, dass die Ursachen in der Empfindlichkeit von Wiesenschwingel gegenüber Beschattung und Trockenheit liegen.
3. Die Bewirtschaftungsintensität beeinflusste die Altersstruktur der Triebpopulation von Wiesenschwingel. Eine raschere Anpassung an günstigere Wachstumsbedingungen führte bei intensiver Bewirtschaftung zu einem grösseren Anteil junger und leichter Triebe. Ohne Berücksichtigung der Sämlinge nahm die Zahl der Horste von Wiesenschwingel unabhängig der Bewirtschaftungsintensität ab. Die Konkurrenz verhinderte die Vergrößerung der Horstflächen. Wiesenschwingel konnte sich daher durch die Bestockung allein nicht ausbreiten.

4. Die Höhe der generativen Vermehrung von Wiesenschwingel war von der Grösse seiner Triebpopulation abhängig. Die Konkurrenz beeinflusste das Potential seiner Versamung über die Triebzahl. Sie hatte auf den Versammlungserfolg keinen Einfluss.
5. Die Versamung von Wiesenschwingel spielte für die Erhaltung seiner Triebpopulation im Bestand eine wichtige Rolle. Ein einmaliger Versammlungserfolg von 1.5% führte zu einer Steigerung seiner Triebzahl um 30%. Die Sämlinge von Wiesenschwingel steuerten 20% seines TS-Ertrages bei. Sie besiedelten neue Nischen in der Naturwiese und 50% davon konnten sich zu etablierten Pflanzen entwickeln.
6. Aus den Resultaten kann geschlossen werden, dass Wiesenschwingel für seine nachhaltige Bewirtschaftung in Naturwiesen auf eine Versamung angewiesen ist. Eine häufige Nutzung nach dem generativen Aufwuchs ist empfehlenswert. Seine Triebe und die neu gekeimten Sämlinge haben auf diese Weise bessere Lichtbedingungen für ihre Entwicklung.

## VII GESAMTDISKUSSION

---

### **Konkurrenz Nachteile von Wiesenschwingel**

Der Wiesenschwingel-Ökotyp von Watt zeigte eine starke Empfindlichkeit gegenüber Beschattung und Trockenheit. Eine Beschattung führte zu langsamerem Wachstum und geringerer Bestockung im Vergleich zu Sorten von Wiesenschwingel und Knaulgras. Die geringere Fähigkeit, seine Blattfläche bei ungünstigen Lichtbedingungen zu vergrößern, könnte dabei die Hauptursache gewesen sein. Ebenfalls war bereits beim Austrocknen der obersten Bodenschicht seine Trieb- und Wurzelbildung sowie die Entwicklung seiner austreibenden Wurzeln stark gehemmt. Dies führte zu Pflanzen mit geringerer Wurzel-TS und zu einem größeren Anteil unbewurzelter Triebe. In einer Naturwiese führen solche Empfindlichkeiten unweigerlich zu Konkurrenz Nachteilen, weil andere Pflanzenarten auf Beschattung und Trockenheit besser reagieren können. Bei einer Beschattung ist Wiesenschwingel benachteiligt, weil er im Vergleich zu andern Arten seine oberirdische Assimilationsfläche weniger stark vergrößern kann. Dadurch kann er den limitierten Faktor Licht weniger gut aufnehmen. Bereits ein Austrocknen der obersten Bodenschicht beeinträchtigt die Entwicklung der Wurzeln von Wiesenschwingel stark. Die Aufnahme von Nährstoffen und die Versorgung abhängiger unbewurzelter Triebe ist daher eingeschränkt. Beim Austrocknen der obersten Bodenschicht ist zudem der Anteil solcher Triebe auch noch grösser, was zusätzlich eine Stresssituation für die Pflanzen bedeuten kann. Allerdings spielen in natürlichen, komplexen Pflanzenbeständen nicht nur Konkurrenzmechanismen eine Rolle. Wiesenschwingel kann sich in einer Naturwiese über seine Bestockung und seine Versamung vermehren und erhalten.

### **Bedeutung der vegetativen Vermehrung**

Wiesenschwingel war auf seine Bestockung angewiesen. Seine Triebe bestimmten seinen Trockensubstanz-Ertrag. Seine Bestockung ermöglichte ihm den Ersatz abgestorbener Triebe und die kurz- bis mittelfristige Aufrechterhaltung seiner Triebpopulation. Damit konnte er seine Präsenz in der Naturwiese wahren. Voraussetzung für die Bestockung von Wiesenschwingel waren aber genügend Licht und Wasser. Wurde er beschattet oder traf er trockene Bedingungen an, bestockte er schlecht. Bei genügendem Angebot von Licht und Wasser konnte er sich rasch an die günstigen Wachstumsbedingungen anpassen und stark bestocken. In natürlichen Pflanzenbeständen sind die zwei Faktoren aber nicht uneingeschränkt verfügbar. Daher hat Wiesenschwingel in Naturwiesen eher eine geringe Bestockung. Zudem ist die Lebensdauer seiner Pflanzen beschränkt und relativ kurz. Wiesenschwingel kann sich daher langfristig in Wiesenbeständen alleine durch die vegetative Vermehrung nicht erhalten. Aus diesem Grund ist er auf seine generative Vermehrung angewiesen.

### **Bedeutung der generativen Vermehrung**

Die Bestockung sicherte Wiesenschwingel kurz- bis mittelfristig die Aufrechterhaltung seiner Triebpopulation. Abgestorbene Pflanzen oder Horste konnten damit aber nicht ersetzt werden. Eine Kompensation durch das Vergrössern seiner Pflanzen oder Horste war wegen der Konkurrenz nicht möglich. Wiesenschwingel ist daher langfristig auf neue Pflanzen angewiesen. Seine Versamung gewährleistete den Ersatz abgestorbener Pflanzen und eine Besiedlung neuer Nischen in der Naturwiese unabhängig der Konkurrenz. Allerdings bestimmte die Grösse seiner Triebpopulation die Höhe seiner generativen Vermehrung. Sie erhält dadurch eine wichtige Bedeutung für die Versamung von Wiesenschwingel. Das Verhindern der Versamung durch frühes Schneiden ist also mit ein Grund für die Verdrängung des Wiesenschwingels in den letzten Jahrzehnten.

## Schlussfolgerung

Wiesenschwingel ist langfristig sowohl auf seine Bestockung wie auch auf seine Versamung angewiesen. Die Grösse seiner Triebpopulation spielt dabei eine zentrale Rolle. Mit den Kenntnissen über die Bedeutung der vegetativen und generativen Vermehrung von Wiesenschwingel können die Konsequenzen für seine nachhaltige Bewirtschaftung in Naturwiesen gezogen werden. Für seine langfristige Erhaltung, ist eine möglichst grosse Population seiner Triebe zu erwirtschaften. Dazu verlangt Wiesenschwingel frische bis feuchte Standorte ohne ausgeprägte Trockenperioden. Eine Versamung kann nur in einem späten Heuschnitt erfolgen. Anschliessend ist zur Verhinderung einer zu starken Beschattung und zur Förderung der Bestockung sowie der Sämlinge eine dem Standort entsprechende intensive Nutzung angesagt. Die Düngung ist dabei der Nutzungsintensität anzugleichen. Nur auf diese Weise ist für Wiesenschwingel eine standortangepasste und artgerechte Bewirtschaftung gewährleistet.

Ob Wiesenschwingel wunschgemäss mittels vorgeschlagener Bewirtschaftung an verschiedenen Standorten gefördert wird, kann mit dieser Arbeit nicht beantwortet werden. Der dreijährige Versuch war zu kurz und sein Geltungsbereich beschränkte sich auf den ausgewählten Standort, obwohl mit dem untersuchten Wiesenschwingel-Ökotyp eine genetisch breitere Abstützung der Resultate als bei Sortenversuchen vorhanden war. Zur Abklärung dieser Frage und zur Optimierung von Nutzung und Düngung zur Förderung von Wiesenschwingel sind deshalb langjährige Versuche an verschiedensten Standorten nötig. Ebenfalls interessant wäre die Abklärung der Frage, ob sich Wiesenschwingelpopulationen durch die Verhinderung der Versamung genetisch verengen. Dies könnte mit ein Grund sein, dass Wiesenschwingel und andere Gräser bei intensiver Bewirtschaftung verdrängt worden sind.

## VIII LITERATUR

---

- Aarssen, L.W., 1992. Causes and consequences of variation in competitive ability in plant communities. *Journal of Vegetation Science* 3, 165-174.
- Aarssen, L.W. und Epp, G.A., 1990. Neighbour manipulations in natural vegetation: a review. *Journal of Vegetation Science* 1, 13-30.
- Aerts, R., de Caluwe, H. und Konings, H., 1992. Seasonal allocation of biomass and nitrogen in four *Carex* species from mesotrophic and eutrophic fens as affected by nitrogen supply. *Journal of Ecology* 80, 653-664.
- Alberda, Th. und Sibma, L., 1982. The influence of length of growing period, nitrogen fertilization and shading on tillering of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Netherlands Journal of Agricultural Science* 30, 127-135.
- Allard, G., Nelson, C.J. und Pallardy, S.G., 1991a. Shade effects on growth of Tall Fescue: I. Leaf anatomy and dry matter partitioning. *Crop Science* 31, 163-167.
- Allard, G., Nelson, C.J. und Pallardy, S.G., 1991b. Shade effects on growth of Tall Fescue: II. Leaf gas exchange characteristics. *Crop Science* 31, 167-172.
- Anonym, 1985. Seed, science and technology. International rules for seed testing 1985. *Proceedings of the International Seed Testing Association* 13, 440-447.
- Barker, D.J., Chu, A.C.P. und Korte, C.J., 1985. Some effects of spring defoliation and drought on perennial ryegrass swards. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association* 46, 57 - 63.
- Barnes, C. und Bugbee, B., 1991. Morphological responses of wheat to changes in phytochrome photoequilibrium. *Plant Physiology* 97, 359-365.
- Bassetti, P., 1989. Einfluss der Bewirtschaftung auf die Regeneration von Italienisch Raigras (*Lolium multiflorum* Lam.). Diss. ETH Nr. 8976.
- Bazzaz, F.A., 1990. Plant-plant interactions in successional environments. In: Grace, J.B. und Tilman, D. (Eds.) *Perspectives on plant competition*. pp. 239-263. Academic Press, San Diego, California.
- Boot, R.G.A. und Mensink, M., 1990. Size and morphology of root systems of perennial grasses from contrasting habitats as affected by nitrogen supply. *Plant and Soil* 129, 291-299.

- Briske, D.D. und Butler, J.L., 1989. Density-dependent regulation of ramet populations within the bunchgrass *Schizachyrium scoparium* : Interclonal versus intracolonial interference. *Journal of Ecology* 77, 963-974.
- Bullock, J.M., Hill, B.C. und Silvertown, J., 1994. Tiller dynamics of two grasses. - Responses to grazing, density and weather. *Journal of Ecology* 82, 331-340.
- Büring Stuki, G., 1990. Vergleich der Temperaturabhängigkeit der Photosynthese und des Wachstums zwischen *Lolium multiflorum* Lam. und *Festuca pratensis* Huds.. Diss. ETH Nr. 9094.
- Cabeza, C., Kin, A. und Ledent, J.F., 1993. Effect of water shortage on main shoot development and tillering of common and spelt wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science* 170, 243-250.
- Carlen, C., 1994. Root competition and shoot competition between *Festuca pratensis* Huds. and *Dactylis glomerata* L.. Diss. ETH Nr. 10512.
- Casal, J.J., Sanchez, R.A. und Deregibus, V.A., 1986. The effect of plant density on tillering: - The involvement of R/FR ratio and the proportion of radiation intercepted per plant. *Environmental and Experimental Botany* 26, 365-371.
- Colvill, K.E. und Marshall, C., 1984. Tiller dynamics and assimilate partitioning in *Lolium perenne* with particular reference to flowering. *Annals of applied Biology* 104, 543-557.
- Dasberg, S. und Dalton, F.N., 1985. Time-domain reflectometry field measurements of soil water content and electrical conductivity. *Soil Science Society of America Journal* 49, 293-297.
- Davidson, D.J. und Chevalier, P.M., 1990. Preanthesis tiller mortality in spring wheat. *Crop Science* 30, 832-836.
- Deregibus, V.A., Sanchez, R.A., Casal, J.J. und Trlica, M.J., 1985. Tillering responses to enrichment of red light beneath the canopy in a humid natural grassland. *Journal of Applied Ecology* 22, 199-206.
- Deregibus, V.A., Casal, J.J., Jacobo, E.J., Gibson, D., Kauffman, M. und Rodriguez, A.M., 1994. Evidence that heavy grazing may promote the germination of *Lolium multiflorum* seeds via phytochrome-mediated perception of high red/far-red ratios. *Functional Ecology* 8, 536-542.
- Dietl, W., 1980. Die Pflanzenbestände der Dauerwiesen bei intensiver Bewirtschaftung. *Mitteilungen für die Schweizerische Landwirtschaft* 28, 101-113.

- Dietl, W., 1986. Pflanzenbestand, Bewirtschaftungsintensität und Ertragspotential von Dauerwiesen. Schweizerische Landwirtschaftliche Monatshefte 64, 241-262.
- Fenner, M., 1987. Seedlings. *New Phytologist* 106, 35-47.
- Fitter, A.H., 1986. Spatial and temporal patterns of root activities in a species-rich alluvial grassland. *Oecologia* 69, 594-599.
- Fowler, N.L., 1981. Competition and coexistence in a North Carolina grassland. II. The effects of the experimental removal of species. *Journal of Ecology* 69, 843-854.
- Fowler, N.L., 1986. Density-dependent population regulation in a Texas grassland. *Ecology* 67, 545-554.
- Garwood, E.A., 1967. Seasonal variation in appearance and growth of grass roots. *Journal of the British Grassland Society* 22, 121-130.
- Geering, J., 1941. Über den Einfluss der Häufigkeit des Wiesenschnittes auf Pflanzenbestand, Nährstoffgehalt und Nährstofferrag. *Landwirtschaftliches Jahrbuch der Schweiz* 37, 579-597.
- Goldberg, D.E. und Barton, A.M., 1992. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: A review of field experiments with plants. *The American Naturalist* 139, 771-801.
- Green, B.H., 1990. Agricultural intensification and the loss of habitat, species and amenity in British grasslands: A review of historical change and assessment of future prospects. *Grass and Forage Science* 45, 365-372.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G. und Hunt, R., 1988. *Comparative plant ecology. A functional approach to common British species.* Unwin Hyman Ltd, London.
- Grime, J.P., Campbell, B.D., Mackey, J.M.L. und Crick, J.C., 1991. Root plasticity, nitrogen capture and competitive ability. In: Atkinson, D. (Ed.) *Plant root growth: an ecological perspective.* pp. 381-397. Special publication no. 10, British Ecological Society, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Gügler, B., 1993. Die Konkurrenz zwischen Wiesenschwingel (*Festuca pratensis* Huds.) und Knaulgras (*Dactylis glomerata* L.) bei verschiedener Bewirtschaftung. Diss. ETH Nr. 10081.
- Hammer, P.A., Tibbits, T.W., Langhans, T.W. und McFarlane, J.C., 1978. Baseline growth studies of 'Grand Rapids' lettuce in controlled environments. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 103, 649-655.

- Harper, J.L., 1977. Population biology of plants. Academic Press, London, England.
- Hartnett, D.C., 1993. Regulation of clonal growth and dynamics of *Panicum virgatum* (Poaceae) in tallgrass prairie: Effects of neighbor removal and nutrient addition. *American Journal of Botany* 80, 1114-1120.
- Heilmann, B., 1991. Vergleich des Wachstums und der Stickstoffaufnahme von Wiesenschwingel (*Festuca pratensis* Huds.) und Knaulgras (*Dactylis glomerata* L.) bei unterschiedlichem Nährstoff- und Lichtangebot. Semesterarbeit, Institut für Pflanzenwissenschaften, ETH Zürich, unveröffentlicht.
- Hume, D.E., Falloon, R.E. und Hickson, R.E., 1990. Productivity and persistence of prairie grass (*Bromus willdenowii* Kunth). 2. Effects of natural reseeding. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 33, 395-403.
- Ito, M., Nakayama, S. und Tsubota, Y., 1987. Morphological studies on tillering habitats in temperate herbage grasses. V. Patterns of tillering and tiller bud development of some grasses under contrasting light regimes. *Journal of Japanese Society of Grassland Science* 33, 163-174.
- Ito, M., Ohno, Y. und Tohyama, S., 1989. Formation of tillers at different seasons and their productive role in orchardgrass swards. *Journal of Japanese Grassland Science* 34, 247-256.
- Jelmini, G. und Nösberger, J., 1978. Einfluss der Lichtintensität auf die Ertragsbildung, den Gehalt an nichtstrukturbildenden Kohlehydraten und Stickstoff von *Festuca pratensis* Huds., *Lolium multiflorum* Lam., *Trifolium pratense* L. und *Trifolium repens* L.. *Journal of Agronomy and Crop Science* 146, 154-163.
- Jonsdottir, G.A., 1991. Effects of density and weather on tiller dynamics in *Agrostis stolonifera*, *Festuca rubra* and *Poa irrigata*. *Acta Botanica Neerlandica* 40, 311-318.
- Kitahara, N., 1985. Natural reseeding by some temperate grass species. III. Contribution of new seedlings to the density and production of grass swards. *Journal of Japanese Society of Grassland Science* 31, 289-296.
- Korte, C.J., 1986. Tillering in 'Grasslands Nui' perennial ryegrass swards. 2. Seasonal pattern of tillering and age of flowering tillers with two mowing frequencies. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 29, 629-638.
- Korte, C.J., Watkin, B.R. und Harris, W., 1985. Tillering in 'Grasslands Nui' perennial ryegrass swards. 1. Effect of cutting treatments on tiller appearance and longevity, relationship between tiller age and weight, and herbage production. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 28, 437-447.

- Kuiper, P.J.C. und Bos, M. (Eds.), 1992. *Plantago: a multidisciplinary study*. Ecological Studies 89, Springer-Verlag.
- Laich, R. und Stirnemann, M., 1992. Vegetationsanalyse der Fromentalwiese "Bettli" im Furttal. Semesterarbeit, Institut für Pflanzenwissenschaften, ETH Zürich, unveröffentlicht.
- Langer, R.H.M., 1963. Tillering in herbage grasses. *Herbage Abstracts* 33, 141-148.
- Langer, R.H.M., Ryle, S.M. und Jewiss, O.R., 1964. The changing plant and tiller populations of Timothy and Meadow Fescue swards. *Journal of Applied Ecology* 1, 197-208.
- Lonsdale, W.M. und Watkinson, A.R., 1982. Light and self-thinning. *New Phytologist* 90, 431-445.
- Matthew, C., Xia, J.X., Chu, A.C.P., Mackay, A.D. und Hodgson, J., 1991. Relationship between root production and tiller appearance rates in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). In: Atkinson, D. (Ed.) *Plant root growth: an ecological perspective*. pp. 281-290. Special publication no. 10, British Ecological Society, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Miller, T.E., 1994. Direct and indirect species interactions in an early old-field plant community. *The American Naturalist* 143, 1007-1025.
- Mott, N., 1982. Konkurrenzverhalten von Sorten des Deutschen Weidelgrases, Wiesenschwingels, Wiesenlieschgrases und der Wiesenrispe. *Das wirtschaftseigene Futter* 28, 193-201.
- Murphy, J.S. und Briske, D.D., 1992. Regulation of tillering by apical dominance: Chronology, interpretive value, and current perspectives. *Journal of Range Management* 45, 419-429.
- Norris, I.B., 1982. Soil moisture and growth of contrasting varieties of *Lolium*, *Dactylis* and *Festuca* species. *Grass and Forage Science* 37, 273 - 283.
- Olson, B.E. und Richards, J.H., 1988. Spatial arrangement of tiller replacement in *Agropyron desertorum* following grazing. *Oecologia* 76, 7-10.
- Olson, B.E. und Richards, J.H., 1989. Crested wheatgrass growth and replacement following fertilization, thinning, and neighbour plant removal. *Journal of Range Management* 42, 93-97.
- Ong, C.K., 1978. The physiology of tiller death in grasses. 1. The influence of tiller age, size and position. *Journal of the British Grassland Society* 33, 197-211.

- Ong, C.K., Marshall, C. und Sagar, G.R., 1978. The physiology of tiller death in grasses. 2. Causes of tiller death in a grass sward. *Journal of the British Grassland Society* 33, 205-211.
- Peart, D.R., 1989a. Species interactions in a successional grassland. II. Colonization of vegetated sites. *Journal of Ecology* 77, 252-266.
- Peart, D.R., 1989b. Species interactions in a successional grassland. III. Effects of canopy gaps, gopher mounds and grazing on colonization. *Journal of Ecology* 77, 267-289.
- Pettersson, R. und Hansson, A.C., 1990. Net primary production of a perennial grass ley (*Festuca pratensis*) assessed with different methods and compared with a lucerne ley (*Medicago sativa*). *Journal of Applied Ecology* 27, 788 - 802.
- Reader, R.J., 1993. Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. *Journal of Ecology* 81, 169-175.
- Roth, K., Schulin, R.; Flühler, H. und Attinger, W., 1990. Calibration of time domain reflectometry for water content measurement using a composite dielectric approach. *Water Resources Research* 26, 2267-2273.
- Ryser, P., 1993. Influences of neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. *Journal of Vegetation Science* 4, 195-202.
- Schmid, Ch. und Thöni, E., 1990. Wirkung von Schnitthäufigkeit und Stickstoffdüngung auf eine Naturwiese - Resultate eines 10jährigen Versuchs. *Schweizerische Landwirtschaftliche Forschung* 29, 177-201.
- Schmitt, R., 1995. Horstgräser: Lebensdauer, Ertrag, Vermehrungspotential. *Agrar Forschung* 2, 108-111
- Schöberlein, W., 1981. Untersuchungen über den Einfluss des Erntezeitpunktes auf die Saatgutqualität bei *Dactylis glomerata* L., *Festuca pratensis* Huds. und *Lolium perenne* L. sowie über Möglichkeiten zur Eingrenzung der Erntezeitpunktbestimmung. *Archiv für Acker- und Pflanzenbau und Bodenkunde* 25, 3-13.
- Schrödter, H., 1985. Verdunstung. Anwendungsorientierte Messverfahren und Bestimmungsmethoden. Springer-Verlag.
- Silvertown, J., Holtier, S., Johnson, J. und Dale, P., 1992. Cellular automaton models of interspecific competition for space - the effect of pattern on process. *Journal of Ecology* 80, 527-534.

- Simon, J.C. und Lemaire, G., 1987. Tillering and leaf area index in grasses in the vegetative phase. *Grass and Forage Science* 42, 373-380.
- Smith, R.S. und Jones, L., 1991. The phenology of mesotrophic grassland in the Pennine Dales, Northern England: Historic hay cutting dates, vegetation variation and plant species phenologies. *Journal of Applied Ecology* 28, 42-59.
- Snaydon, R.W., 1985. Aspects of the ecological genetics of pasture species. In: Haeck, J. und Woldendorp, J.W. (Eds.) *Structure and functioning of plant population*. Vol. 2, pp. 127-157. North-Holland Publishing Company, Amsterdam.
- Stark, J.C. und Longley, T.S., 1986. Changes in spring wheat tillering patterns in response to delayed irrigation. *Agronomy Journal* 78, 892-896.
- Stebler, F.G. und Schröter, C., 1887. Beiträge zur Kenntnis der Matten und Wiesen der Schweiz. *Landwirtschaftliches Jahrbuch der Schweiz* 1, 77-190.
- Taylor, D.R. und Aarssen, L.W., 1990. Complex competitive relationships among genotypes of three perennial grasses: implications for species coexistence. *The American Naturalist* 136, 305-327.
- Tennant, D., 1975. A test modified line intersect method of estimating root length. *Journal of Ecology* 63, 995-1001.
- Thomas, H. und Laidlaw, A.S., 1993. Planning, design, analysis and establishment of experiments. In: Davies, A., Baker, R.D., Grant, S.A. und Laidlaw, A.S. (Eds.) *Sward measurement handbook*, 2nd Edition. pp. 13-37. The British Grassland Society, Reading.
- Thompson, K. und Grime, J.P., 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67, 893-921.
- Tilman, D., 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75, 2-16.
- Tilman, D. und El Haddi, A., 1992. Drought and biodiversity in grasslands. *Oecologia* 89, 257-264.
- Tilman, D. und Pacala, S., 1993. The maintenance of species richness in plant communities. In: Ricklefs, R.E. und Schluter, D. (Eds.) *Species diversity in ecological communities*. pp. 13-25. University of Chicago Press, Chicago.
- Tilman, D. und Downing, J.A., 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367, 363-365.

- Troughton, A., 1978. The effect of prevention of the production of additional root axes upon the growth of plants of *Lolium perenne*. *Annals of Botany* 42, 269-276.
- Troughton, A., 1981. Length of life of grass roots. *Grass and Forage Science* 36, 117-120.
- Turkington, R. und Mehrhoff, L.A., 1990. The role of competition in structuring pasture communities. In: Grace, J.B. und Tilman, D. (Eds.) *Perspectives on plant competition*. pp. 307-340. Academic Press, San Diego, California.
- van Loo, E.N., 1992. Tillering, leaf expansion and growth of plants of two cultivars of perennial ryegrass grown using hydroponics at two water potentials. *Annals of Botany* 70, 511-518.
- van Tooren, B.F., 1988. The fate of seeds after dispersal in chalk grassland: the role of the bryophyte layer. *Oikos* 53, 41-48.
- Weiner, J., 1988. The influence of competition on plant reproduction. In: Doust, J.L. und Doust, L.L. (Eds.) *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. pp. 228-245. Oxford University Press, New York.
- Wilda, C. F., 1992. Die Entwicklung von Jungpflanzen von Italienisch-Raigras (*Lolium multiflorum* Lam.) in intensiv bewirtschafteten Grasbeständen. Diss. ETH Nr. 9726.
- Wilman, D. und Mohamed, A.A., 1980. Response to nitrogen application and interval between harvests in five grasses - I. Dry-matter yield, nitrogen content and yield, numbers and weight of tillers, and proportion of crop fractions. *Fertilizer Research* 1, 245-263.
- Winkel, K., Roundy, B.A. und Cox, J.R., 1991. Influence of seedbed microsite characteristics on grass seedling emergence. *Journal of Range Management* 44, 210-214.
- Zimmermann, M. und Zbinden, P., 1993. Natürliche Versamungsleistung der Gräser in einer Naturwiese während der Bodenheubereitung. *Landwirtschaft Schweiz* 6, 318-319.

## **DANK**

Viele Personen haben mir diese Arbeit ermöglicht und zu ihrem Gelingen Wesentliches beigetragen. Allen möchte ich hier ganz herzlich danken. Ein besonderer Dank gebührt:

Herrn Prof. Dr. J. Nösberger für das Angebot in einem interessanten Fachgebiet arbeiten zu dürfen, für die kompetente wissenschaftliche und menschliche Betreuung, für das mir entgegengebrachte Vertrauen und für die Freiheiten, die ich während meiner Arbeit geniessen durfte;

Herrn Prof. Dr. P.J. Edwards für die Übernahme des Korreferates und die kritische Durchsicht dieser Arbeit;

Herrn H.P. Meier für die Versuchsfläche und die Umgebungsarbeiten;

den Herren Dres. W. Kessler und M. Dubach, die nicht ganz unschuldig sind, dass ich überhaupt diese Arbeit angefangen habe;

Frau A. Allenbach und Herrn H. Hänni sowie Patrik Schlüssel und Kaspar Rüegg für die Mithilfe und die fachliche Beratung beim Installieren, Pflegen und Ernten der Versuche in Feld, Klimakammer und Gewächshaus und für die Diskussionen leichter und ernsterer Natur;

den Kollegen der "Festuca-Gruppe" sowie der ganzen Gruppe "Nö" für die fachliche und menschliche Rückendeckung und für die geführten Gespräche über Gott und die Welt. Ich konnte mich stets als integriertes Mitglied der Gruppe fühlen;

meinen Diskussionspartnern Markus Lötscher, Christoph Carlen und Silvano Ortelli für die kurzweiligen Gespräche in guten und schlechten Zeiten während dieser Arbeit;

meinen Endspurtkollegen Stefan Odermatt und Stefan Marx für den humorvollen, starken Ansporn in der emotional schwierigen Schreibphase dieser Arbeit;

Kathrin und unsern Eltern für die Unterstützung und die Geduld während den oft zeitraubenden Arbeiten in meinen Versuchen. Sie haben es verstanden, mich immer wieder auf den Boden der Realität zu stellen.

Diese Arbeit wurde vom Schweizerischen Nationalfond finanziert

## **Lebenslauf**

17. 3. 1964      geboren in Langnau i. E.  
Sohn von Katharina und Christoph Zimmermann-Indermühle
- 1964 - 1971      Vorschulzeit in Banjarmasin (Süd-Kalimantan) Indonesien
- 1971 - 1974      Primarschule in Bern
- 1974 - 1979      privater Unterricht durch Hauslehrer in Tarakan  
(Ost-Kalimantan) Indonesien
- 1979 - 1984      Gymnasium in Köniz (BE), Abschluss: Matura Typus C
- 1984 - 1985      Landwirtschaftliches Praktikum in Freienstein (ZH)
- 1985 - 1990      Studium an der Abteilung für Landwirtschaft der ETH Zürich
- 1990              Abschluss: Dipl. Ing. Agr. ETH, Fachrichtung Pflanzenproduktion  
Fähigkeitsausweis für Landwirtschaftliches Lehramt
- seit 1990        Assistent und wissenschaftlicher Mitarbeiter am Institut für  
Pflanzenwissenschaften der ETH Zürich
- seit 1993        verheiratet mit Kathrin Hirsbrunner