

# Konkurrenzverhältnisse und Konkurrenzverhalten von Pflanzen im Dauergrünland

E. HUBER-SANNWALD

## 1. Einleitung

Wenn sich Organismen in der Überlebensrate, dem Wachstum und der Fortpflanzung gegenseitig negativ beeinflussen, dann konkurrieren sie um eine oder mehrere Ressourcen (Licht, Nährstoffe, Wasser, Raum) (REYNOLDS, 1999). Der Prozess der Konkurrenz tritt ein, wenn der Ressourcenbedarf der Pflanzen das Ressourcenangebot in der Umwelt übersteigt. Die Konkurrenz um Ressourcen wirkt sich einerseits auf die Physiologie und Morphologie von Pflanzen aus, andererseits auf die Verteilung und Häufigkeit von Arten. Deshalb sind Pflanzeninteraktionen wichtige Schlüsselprozesse bei der Strukturierung und Dynamik von Pflanzengesellschaften (GRIME ET AL., 1979; AARSEN, 1983; TILMAN, 1988; KEDDY, 1989; GRACE and TILMAN, 1990).

Das Dauergrünland Mitteleuropas umfasst artenreiche Pflanzengemeinschaften entlang eines Nährstoffgradienten (von Magerwiesen bis Wirtschaftsgrünland), die durch Bewirtschaftung (Mahd, Weide) erhalten werden. Floristisch betrachtet, setzt sich das Dauergrünland aus drei taxonomischen Gruppen zusammen, den Gräsern, Krautigen und Leguminosen. Die Konkurrenzkraft einer Pflanze im Dauergrünland ergibt sich aus ihrer Befähigung wachstumslimitierende Ressourcen rasch aufzunehmen und sie effizient in Wachstum und Reserven umzusetzen. Neben der Konkurrenz um Ressourcen sind periodisch auftretende Störungsereignisse (Entblätterung, Trittbelastung) wichtige Faktoren, die die Interaktionen zwischen Pflanzen und die Struktur von Pflanzengemeinschaften seit ihrer Entstehung beeinflussen.

Die ökologischen Anforderungen an Pflanzengemeinschaften werden von einer Vielzahl biotischer (intra- und interspezifischer Wettbewerb, Herbivorie, Symbiose mit N-fixierenden Bakterien

und Mykorrhizapilzen, Pathogenbefall) und abiotischer Interaktionen (heterogene Ressourcenverfügbarkeit, Klima, etc) gesteuert.

Die Bedeutung der Konkurrenz bei der Strukturierung von Pflanzengemeinschaften im Gegensatz zu anderen biotischen und abiotischen Einflüssen, ist in intakten Grünlandgesellschaften sehr schwer nachzuweisen (TURKINGTON und MEHRHOFF, 1990), konnte in künstlichen Gesellschaften unter kontrollierten Bedingungen jedoch bestätigt werden (TURKINGTON ET AL., 1993).

Wie viele und welche Gattungen und Arten das Vegetationsbild verschiedener Grünlandtypen heute prägen, welche Pflanzen also miteinander in welchen Verhältnissen und Verteilungsmustern vorkommen, hängt von unterschiedlichen Faktoren ab: 1) vom Artenpool, d.h. von der Anzahl aller Grünlandarten auf biogeographisch - regionaler Ebene, die potentiell auf einer Grünlandfläche vorkommen können (ZOBEL, 1997), 2) von Konkurrenzverhältnissen, die bereits in der Vergangenheit auf die Artenzusammensetzung und -verteilung gewirkt haben („*the ghost of competition past*“, CONNELL, 1980) und zu der heute erkennbaren Nischendifferenzierung geführt haben, 3) von aktuellen Konkurrenzverhältnissen entlang von Nährstoff- und Störungsgradienten (GRIME, 1979; TILMAN, 1982,), 4) von der Anpassung an die Häufigkeit und Intensität von Störungsereignissen (z. B. Anzahl Schnitte pro Jahr, Exkrementablagerung durch Weidetier, Trittbelastung, Wühlaktivität von Nagetieren) und 5) von der Nutzungsgeschichte. Die aktuelle Artenzusammensetzung und Struktur einer Grünlandpflanzengemeinschaft ergeben sich aus dem Zusammenspiel von evolutiven Anpassungen der Pflanzen und einer sich räumlich und zeitlich ändernden Umwelt. Wohl wissend um die komplexen Zusammenhänge in der Entste-

hung und Entwicklung von Pflanzengemeinschaften im Grünland, wird in diesem Artikel speziell die Bedeutung der Konkurrenzverhältnisse und deren Mechanismen in den Vordergrund gestellt. Diese kausalanalytischen Grundlagen sollen zum Verständnis der dynamischen Entwicklung von Grünlandbeständen beitragen und Einblicke und mögliche Hilfeleistungen bei der Formulierung von Regulierungsstrategien zur Unkrautbekämpfung bieten.

## Welche Fragen interessieren uns in diesem Zusammenhang?

Letztlich wollen wir verstehen, warum verschiedene Arten nebeneinander vorkommen und inwieweit die botanische Zusammensetzung eines Grünlandbestandes durch die Bewirtschaftung beeinflusst werden kann. Darüber hinaus wollen wir verstehen, inwieweit die Zahl der Arten oder taxonomischen Gruppen pro Flächeneinheit ein Maß für die Produktivität eines Grünlands sein kann und inwieweit Arteneigenschaften, wie Wuchsform, Regenerationspotential (nach Störungsereignissen) und Ausbreitungsstrategie eine Rolle bei der Invasibilität (Eindringbarkeit) von Unkräutern oder exotischen Pflanzen in eine Grünlandfläche spielen.

Im folgenden werden die Konkurrenzverhältnisse im Dauergrünland geschildert. Dazu werden die wachstumslimitierenden Ressourcen kurz erläutert und die Mechanismen der Spross- und Wurzelkonkurrenz dargestellt. Das Konkurrenzverhalten der Grünlandpflanzen wird dann anhand ihrer Wuchseigenschaften bei Licht- und Nährstoffkonkurrenz und gleichzeitiger Störung (Herbivorie, Tritt) diskutiert. Schließlich werden experimentelle Ansätze zur Ermittlung der Bedeutung von Konkurrenz in Pflanzengemeinschaften des Dauergrünlands vorgestellt, und Vorschläge geliefert, wie Resultate aus der Integra-

**Autor:** Dr. Elisabeth HUBER-SANNWALD, Technische Universität München, Lehrstuhl für Grünlandlehre, D-85350 FREISING-WEIHENSTEPHAN

tion von Topf- und Feld-Untersuchungen als Grundlage für Bewirtschaftungsmaßnahmen inkl. Unkrautregulierung dienen können.

## 2. Konkurrenzverhältnisse im Dauergrünland

### 2.1 Welche Ressourcen begrenzen das Wachstum der Pflanzen im Dauergrünland?

Die Pflanzen benötigen zum Leben Licht, Raum, Kohlendioxid, Sauerstoff, Wasser und ca. 20 wesentliche Mineralstoffe, wovon hauptsächlich Stickstoff (N) und Phosphor (P) für die photosynthetische Aktivität und das Wachstum verantwortlich sind. In Grünlandbeständen sind Licht und Bodennährstoffe (N,P) die primär wachstumslimitierenden Ressourcen.

#### 2.1.1 Licht

Die Ressource Licht ist eine gerichtete und daher von den Pflanzen vorhersagbare Größe. Strahlung besteht aus unterschiedlichen Wellenlängen und Partikeln, den sogenannten Photonen, die die Lichtenergie übertragen. Die Anzahl der Mole Photonen, die pro Einheit Blattfläche ( $m^2$ ) und Zeit (s) im Wellenlängenbereich zwischen 400 und 700 nm auf die Bestandesdecke auftreffen, ist ein Maß für die photosynthetisch aktive Strahlung. Der Blattflächenindex (BFI) einer Pflanzenart ist die gesamte Blattfläche pro Einheit Grundfläche. Er ist das wichtigste Maß für die Strahlungsinterzeption und somit den Ertrag einer Pflanze. Der BFI eines Bestandes, der 95% der Strahlung auffangen kann, ist der sogenannte kritische BFI. Der Extinktionskoeffizient eines Bestandes (k) ist ein Maß für die Wirksamkeit mit der die Blattfläche Strahlung absorbiert. Bei den Gräsern liegt der kritische BFI bei 4-6, während er bei Dikotylen, wie z.B. Weißklee bei 3 liegt. Die planen Blätter der Dikotylen haben einen hohen k-Wert (ca. 0.9-1), während die Gräser mit ihren aufrechten Blättern einen wesentlich geringeren k-Wert (0.4-0.5) haben (BROUGHAM, 1958). Folglich ist die Lichtdurchlässigkeit in grasreichen Beständen wesentlich höher als in krautreichen.

Neben der Lichtquantität spielt auch die Lichtqualität (Verhältnis des R/DR; =rot/

dunkelrot) eine große Bedeutung bei der Sprosskonkurrenz. Eine Pflanze kann Veränderungen des R/DR Verhältnisses, ausgelöst durch die Anwesenheit einer Nachbarpflanze, bereits bevor sie beschattet wird wahrnehmen und daraufhin mit zunehmendem Streckenwachstum reagieren (SCHMITT und WULFF 1993).

Die Ausschöpfung des Lichts ist bei Einzelpflanzen am höchsten und nimmt mit zunehmender Pflanzendichte bis hin zur Schließung der Bestandesdecke innerhalb des Bestandes ab. Licht ist in Abhängigkeit von der Bewirtschaftung des Grünlands und der Position der Pflanzen im Bestand unterschiedlich verfügbar. Das höchste Lichtangebot ist stets in der obersten Bestandesschicht und nimmt mit zunehmender Nähe zum Boden exponentiell ab (MONSI und SAEKI, 1957). Je nach Wuchsform der Pflanze und Positionierung, Orientierung und Morphologie der Blätter kann der Anteil des einfallenden Lichts bei gleicher Individuendichte in mittlerer Bestandeshöhe unterschiedlich hoch sein (SPEHN ET AL., 2000; STROH, 2000).

In einem Freiland - Mikrokosmos Experiment mit Grünlandarten konnte gezeigt werden, dass sich unterschiedlicher Artenreichtum und Anteil an den drei taxonomischen Gruppen auf die Lichtnutzung eines Grünlandbestandes auswirkt. Der BLI hat mit zunehmender Artenzahl zugenommen. Er war umso höher, je höher der Anteil an Leguminosen war. Natürliche Wiesenbestände bestehen zumeist aus zwei Bestandesschichten, einer oberen Grasschicht mit aufrechten Blättern und einer unteren Krautschicht mit horizontal ausgerichteten Blättern (CERNUSCA, 1976; TAPPEINER und CERNUSCA, 1989).

Im intensiven Wirtschaftsgrünland bleibt eine vertikale Strukturierung des Pflanzenbestandes in kleine und große Pflanzen infolge häufiger Mahd oder intensiver Beweidung aus. In diesem Fall erhalten alle Pflanzen einen ähnlichen Anteil der einfallenden Strahlung. Die Bedeutung der Konkurrenz um Licht ist also relativ gering. Bei weniger intensiver Nutzung, z.B. wenig-schürige Wiesen und im Aufwuchs auf Kot- und Harnstellen, bilden sich jedoch je nach Nährstoffangebot lockere bis dichte, deutlich

hierarchisch strukturierte Bestände aus großen und kleinen Pflanzen.

Die Bewirtschaftung und Produktivität eines Grünlands können also die Lichtverhältnisse und damit die Struktur eines Bestandes maßgeblich prägen.

#### 2.1.2 Bodenressourcen

Der Großteil der wichtigsten Nährstoffe, aus denen Pflanzen aufgebaut sind, liegen im Dauergrünland in organisch gebundener (N) oder schwer verfügbarer (Eisen- oder Aluminiumphosphat) Form vor. Die Verfügbarkeit des anorganischen N ( $NO_3^-$ ,  $NH_4^+$ ) hängt primär von der mikrobiellen Aktivität (Mineralisierung, Nitrifizierung, Ammonifizierung) des Bodens ab. Die Verfügbarkeit des P ist aufgrund der extrem niedrigen Mobilität und Diffusionsrate im Boden generell sehr gering (NYE und TINKER, 1977). Eine in Grünlandökosystemen häufig vorkommende Symbiose zwischen Pflanzen und arbuskulärer Mykorrhiza kann jedoch die P-Versorgung der Pflanzen deutlich verbessern. Die dünnen an den Wurzeln inserierten Pilzhypen erschließen über ein ausgedehntes Hyphennetzwerk ein viel größeres Bodenvolumen als die Feinwurzeln. Im Austausch gegen Kohlehydrate liefert die Mykorrhiza der Pflanze das P. Einen weiteren Beitrag zur Steigerung der Produktivität eines Dauergrünlands bildet die wichtige Symbiose zwischen den Wurzeln der Leguminosen und den Knöllchen bildenden Bakterien. Diese Symbiose erlaubt es den Schmetterlingsblütlern Luftstickstoff ( $N_2$ ) direkt zu assimilieren. Diesen N nutzen die Leguminosen nicht allein, sondern sie können ihn auch an Nicht-Leguminosen weiterleiten, ein Fall von positiver Pflanzeninteraktion (LAIDLAW ET AL., 1996), die speziell auf N-armen Böden von großer Bedeutung sein kann.

In Pflanzengemeinschaften des Grünlands sind Kot, Harn und Streuabbau die Hauptquellen von N und P im Boden. So kommt es speziell auf Weiden zu sehr heterogen verteiltem Vorkommen („patches“) von N und P (HAYNES und WILLIAMS, 1993). Auf Wiesen ist die Nährstoffverteilung vergleichsweise viel homogener, jedoch trägt auch hier die lokale Aktivität der Mikroorganismen im Boden, neben Wühlaktivitäten von Mäusen und Maulwurf zu einer heterogen

verteilten Verfügbarkeit der Nährstoffe bei (STARK, 1994).

Wasser kann in den Früh- und Haupt-sommermonaten auf allen Grünlandstandorten durchaus wachstumslimitierend sein, unabhängig von der Verfügbarkeit von Nährstoffen und Licht. FITTER (1986) hat gezeigt, dass auf nährstoffreichen Grünlandflächen auf Alluvionen die flachwurzelnenden Arten vorwiegend im Frühling und die tiefwurzelnenden Arten im Sommer aktiv waren. Diese Unterschiede waren auf eine jahreszeitlich bedingte Wasserverfügbarkeit zurückzuführen.

## 2.2 Mechanismen der Konkurrenz

Der Vielfalt an Arten in einem Dauergrünland steht ein relativ geringes Angebot an Nährelementen zur Verfügung, zumal fast alle Pflanzen dieselben Ressourcen benötigen. Da Pflanzengemeinschaften des Grünlands zumeist aus ziemlich dichten Populationen unterschiedlicher Arten zusammengesetzt sind (ca. 100-1000 Individuen/m<sup>2</sup>), ist Konkurrenz um eine oder mehrere Ressourcen sehr wahrscheinlich.

Allgemein werden zwei Mechanismen der Konkurrenz um Ressourcen unterschieden: die Ausbeutungskonkurrenz und die Interferenzkonkurrenz (BEGON ET AL., 1996). Die Ausbeutungskonkurrenz (*exploitation competition*) ist die am häufigsten verbreitete Form der Konkurrenz. Da Pflanzen ortsgebunden sind, nehmen sie so viele Ressourcen wie möglich auf. Dabei leeren sie den verfügbaren Ressourcenpool bis für die Nachbarpflanzen nicht ausreichend übrigbleibt. Nachbarpflanzen können aber zeitgleich denselben Ressourcenpool nützen wollen; diese Ressourcenquelle ist also für beide Individuen lebenswichtig. In diesem Fall beeinflussen sich die beiden Individuen (egal ob von der gleichen = intraspezifische Konkurrenz, oder einer anderen Art = interspezifische Konkurrenz) negativ in ihrem Wachstum, und zwar *indirekt* über die Ausbeute des Nährstoffpools. Was in diesem Zusammenhang zum besseren Verständnis der Mechanismen der Konkurrenz beiträgt, sind zwei zwar voneinander abhängige jedoch isoliert zu betrachtende Prozesse: 1) die Herabsetzung der Verfügbarkeit einer Ressource durch eine Pflanze

und die daraus resultierenden Unterschiede in der Nährstoffaufnahme geben Hinweise über die bessere Konkurrenzkraft einer der beteiligten Pflanzen 2) dieselbe Pflanzen, die Verfügbarkeit von Ressourcen herabgesetzt hat, reagiert nun mit einem modifizierten Sproß- und/oder Wurzelwachstum auf die verminderte Nährstoffkonzentration im Boden um ihre Überlebensrate unter den neuen Bedingungen zu erhöhen (*effect und response; sensu GOLDBERG, 1990*).

Bei Interferenzkonkurrenz (*interference competition*) beeinflussen sich Pflanzen hingegen *direkt* negativ; z.B. indem sie sich überwachsen oder über physischen oder chemischen Kontakt (Allelopathie) das Wachstum und den Zugriff auf Ressourcen erschweren oder verhindern (WILLIAMSON, 1990; MAHALL and CALLAWAY, 1992). Diese Form der Konkurrenz wird sehr selten direkt untersucht, da sich ihre Mechanismen nicht klar identifizieren und ihre Auswirkungen von den Auswirkungen der Ausbeutungskonkurrenz experimentell nur schwer differenzieren lassen (HUBER-SANNWALD ET AL., 1996).

### 2.2.1 Mechanismus der Licht- bzw. Sprosskonkurrenz

Die relative Wuchshöhe in Relation zur Bestandeshöhe ist maßgeblich für die Lichtabsorption und damit für die Photosyntheserate und Biomasseproduktion einer Pflanze verantwortlich. Pflanzen, die die oberste Bestandesschicht bilden, absorbieren am meisten Licht und diese Energie wird unmittelbar in Wachstum umgewandelt. Die großen Individuen beschatten mit ihren relativ großen Blättern die kleineren Pflanzen, die dadurch in ihrem Wachstum umso mehr eingeschränkt werden (asymmetrische Konkurrenz, *sensu* WEINER, 1986). Die höhere relative Wachstumsrate der größeren Individuen gegenüber den kleinen führt zur hierarchischen Strukturierung eines Grünlandbestandes. Kommt es zum Bestandesschluss eines hierarchisch strukturierten Bestandes einer Art, sterben die kleinsten Individuen mit der Zeit ab. Dies führt zu einer Ausdünnung des Bestandes, die mit zunehmender mittlerer Höhe der Individuen immer ausgeprägt wird (-3/2 power law, YODA ET AL., 1963). Die kleinen und großen Individuen eines gemischten Grünlandbe-

standes gehören jedoch meist unterschiedlichen Arten mit unterschiedlichen Wachstumsraten, Morphologien, Wuchsformen, Alter an, sodass neben dem Dichte/Masse-Verhältnis vorwiegend andere Faktoren die Populationsdichte und Größenhierarchie einzelner Arten regulieren. Erfolgsprinzip einer konkurrenzstarken Pflanze im dichten Bestand ist ein ausgeprägtes Höhenwachstum pro C-Fixierung. Licht ist die einzige Ressource, die nicht direkt gespeichert werden kann, obgleich die Photosyntheseprodukte sehr wohl in Kohlehydrate (C-) Reserven angelegt werden können. Die vertikale Verteilung des N und des spezifischen Blattgewichts (Biomasse/Einheit Blattfläche) im Bestand nimmt mit zunehmendem Lichtangebot zu.

### 2.2.2 Mechanismen der Nährstoff- bzw. Wurzelkonkurrenz

Die Nährstoffe im Boden gelangen über drei Prozesse an die Wurzeloberfläche: 1) über gerichtetes Wurzelwachstum in Richtung der Bodenressourcen (*root interception*) 2) über den über den Transpirationsstrom der Pflanze angetriebenen Massenfluss des Wassers mit den darin gelösten Nährstoffen, und 3) über Diffusion von Nährstoffen entlang eines Konzentrationsgradienten, der entsteht, wenn die Aufnahmerate von Nährstoffen die Versorgungsrate übersteigt. Die Versorgung der drei Hauptnährstoffe (N, P, K) erfolgt hauptsächlich über den Massenfluss und die Diffusion. Der Bereich der Ausdehnung des Konzentrationsgradienten um eine Wurzelachse ist die Verarmungszone (*depletion zone*). Generell nehmen die Ausdehnung der Verarmungszone und die Diffusionskoeffizienten der Nährstoffe mit zunehmendem Wassergehalt und Nährstoffkonzentration im Boden zu (CASPER und JACKSON, 1997). Der Mechanismus der Wurzelkonkurrenz basiert auf Überlappung der Verarmungszonen benachbarter Wurzeln und einer dabei induzierten Reduktion in der Nährstoffaufnahme durch die Nachbarwurzel. Im Gegensatz zu dem überproportionalen Vorteil im Sprosswachstum von großen Pflanzen gegenüber kleinen Pflanzen in einem Bestand zeigen sich diese Vorteile für große Pflanzen im Nährstoffwerb nicht (symmetrische Konkurrenz, WEINER 1986). Um Nährstoffe konkurrieren

rende Pflanzen reduzieren zwar das Wachstum der Nachbarpflanze, jedoch ändert sich die Variabilität in der Größe der Pflanzen dabei nicht.

### 3. Konkurrenzverhalten von Grünlandpflanzen

Im folgenden werden Wachstumsstrategien von Grünlandpflanzen besprochen, die bei limitierendem Ressourcenangebot (Licht, Nährstoffe) und Störungseinflüssen durch Entblätterung, Tritt, etc. Konkurrenzvorteile verleihen können. Zu den Schlüsselprozessen, die maßgeblich am Erfolgprinzip einer Pflanze beteiligt sind und zu ihrer Fitness beitragen sind Etablierung, Wachstum und Verbreitung. Fitness ist „ein relatives Maß für den evolutiven Vorteil von Individuen einer Art mit unterschiedlichen Phänotypen (das sind genetisch bedingte Erscheinungsbilder eines Organismus) aufgrund ihres Überlebens und ihres reproduktiven Erfolges“, SCHMID und STÖCKLIN, 1991).

Grünlandpflanzengemeinschaften kommen meist auf nährstofflimitierten Standorten vor, die von ausdauernden Pflanzen besiedelt werden. Dort liegt das Erfolgprinzip einer Art in ihrem Vermögen sich über Samen erfolgreich zu etablieren und dann möglichst rasch horizontal und vertikal den ober- und unterirdischen Raum zu erobern.

#### 3.1 Sprosswachstum

##### 3.1.1 Konkurrenzverhalten bei Konkurrenz um Licht

Lichtkonkurrenz (bei quantitativen und qualitativen Veränderungen der Strahlung) kann zu folgenden Veränderungen im Pflanzenwachstum führen:

- 1 bevorzugte Biomasseallokation in den Spross (größeres Spross/Wurzelverhältnis) (BLOOM ET AL., 1985, BROUWER, 1983)
- 2 höheres spezifisches Blattgewicht ( $\text{g m}^{-2}$ ) bei hohem Lichtangebot (POORTER und DE JONG, 1999)
- 3 reduzierte Verzweigung und vermehrtes Höhenwachstum bei vermindertem Lichtangebot (LEMAIRE und GASTAL 1997)
- 4 morphologische Plastizität im Streckungswachstum (Internodienlänge) zur Vermeidung von Nachbarpflanzen als Folge von verändertem R/DR Verhältnis (SCHMITT und WOLFF, 1993)

5 steiler N-Gradient in dominanten Pflanzen dichter Bestände (HIROSE und WERGER, 1994)

Pflanzen, die die oberste Bestandesschicht erreichen, sind die konkurrenzstärksten, da sie die höchste C-Fixierungsleistung, d.h. Nettoassimilationsrate, pro Einheit Blattfläche erzielen. Jedoch hängt dies maßgeblich vom N-Gehalt des Blattes ab.

Die photosynthetische Kapazität eines Blattes wird durch eine Einheit N umso stärker gesteigert, je höher die Lichtintensität ist. Kleinere Grünlandpflanzen, die von größeren beschattet werden, bilden eine ähnlich hohe Blattflächendichte (Fläche Blatt pro Einheit Bestandeshöhe) wie große Pflanzen und haben auch einen relativ hohen N-Gehalt in den Blättern. Dennoch können die kleinen Pflanzen aufgrund des Lichtmangels nicht die gleichen C-Fixierungsleistungen erbringen wie die großen Pflanzen (STROH 2000). Eine dem Licht angepasste vertikale N-Verteilung scheint umso dringlicher zu sein, je höher das angebotene Licht im Verhältnis zum verfügbaren N steht. Die hierarchische Position der Pflanze im Bestand trägt also deutlich zur vertikalen N-Verteilung in der Pflanze bei. Dies ist eine plastische physiologische Anpassung an das Licht- und N-Angebot der Pflanzen. Eine Möglichkeit an mehr Licht zu gelangen, besteht darin, das Wachstum über horizontale Ausdehnung („foraging“) zu modifizieren und nicht ausgeschöpfte Lichtlücken (*light gaps*; PEARCY UND SIMS, 1994) zu besetzen (SLADE und HUTCHINGS, 1987). Grünlandbestände sind sehr heterogen in der Lichtquantität und -qualität, und zwar nicht nur vertikal in Mischbeständen, sondern auch in horizontaler Richtung, infolge von Bestandslücken, unterschiedlichen Wuchsformen und Störungsflächen (TAPPEINER und CERNUSCA, 1989; SKALOVA ET AL., 1999). Auf den Weiden spielt das Weidetier eine wichtige Rolle in der vertikalen und horizontalen Ausrichtung der Bestandesstruktur. Grünlandpflanzen sind vorwiegend ausdauernde Pflanzen, die sich bevorzugt vegetativ über klonales Wachstum vermehren. Klonale Pflanzen bestehen aus einzelnen vegetativen Einheiten, den Ramets, die zu selbständiger Existenz

fähig sind, falls sie von der Mutterpflanze abgetrennt werden (URBANSKA, 1992). Das Vermögen sich nach einem Störungsereignis relativ rasch zu regenerieren, hat speziell auf Weiden, wo durch hohe Trittbelastung Teile eines Klons absterben können, eine große funktionelle Bedeutung. Klonales Wachstum kommt durch die iterative Bildung von Ramets zustande und äußert sich in horizontal expandierendem Wachstum. Gräser sind typische durch klonales Wachstum gekennzeichnete Wuchsformen. Je nach Anordnung der Ramets werden grundsätzlich zwei Wuchsformen unterschieden: „phalanx“ und „guerilla“ (LOVETT DOUST, 1981). Diesen beiden Wuchsformen verfolgen unterschiedliche Strategien zur Raumbesetzung. Pflanzen mit ober- oder unterirdischen Ausläuferorganen (Stolone, Rhizome) gehören dem „Guerilla“-Typ an. Hierbei sorgt die Mutterpflanze für eine im Raum (horizontale Richtung) ausgerichtete Verteilung der Tochterpflanzen entlang der Ausläuferorgane. Weißklee (*Trifolium repens*), Gemeine Risppe (*Poa trivialis*), Gemeine Quecke (*Agropyron repens*) sind typische Guerilla-Pflanzen. Im Gegensatz dazu bilden Pflanzen mit äußerst kurzen Verbindungsstücken zwischen den Einzeltrieben eine sehr kompakte Wuchsform aus, sie gehören dem „Phalanx“-Typ an. Hier ist die Dichte der Ramets auf kleinem Raum sehr hoch. Horstgräser wie Knautgras (*Dactylis glomerata*), Schafschwingel (*Festuca ovina*), Borstgras (*Nardus stricta*) sind typische Phalanx-Pflanzen. Zwischen diesen extremen Formen gibt es alle Übergangsformen. Grundsätzlich bilden Pflanzen des Guerilla-Typs lockere Bestände, und das Besiedlungsareal eines Individuums kann mehrere Quadratmeter umfassen. Im Gegensatz dazu ist das Besiedlungsareal bei Pflanzen des Phalanx-Typs recht klein. Solange die Verbindungsorgane zwischen Tochter- und Mutterpflanze intakt sind, kommt es bei den meisten Arten zum reziproken Austausch von Kohlenstoff, Wasser und Nährstoffen. Die Pflanzen sind also physiologisch integriert (WATSON und CASPER, 1984). Die funktionelle Bedeutung der physiologischen Integration ist speziell dann relevant, wenn ein Teil der durch das Weidetier entfernten Blattmasse erneuert werden muss.

Rhizome gelten primär als Orte der Reservespeicherung, die in solchen Fällen genutzt werden. Stolone dienen vor allem zur Wanderung und räumlichen Ausdehnung von Pflanzen. Eroberung von Raum ist nicht immer gleichzusetzen mit Wachstum, also Zunahme in Spross- oder Wurzelbiomasse. Darunter versteht man eine optimale räumliche Platzierung von Ressourcen erwerbenden Organen im Raum (DE KROON und HUTCHINGS, 1995), die zur späteren Aufnahme von Licht, Nährstoffen und Wasser dienen sollen. Solche plastischen morphologischen Anpassungen bei sessilen, also ortsgebundenen Pflanzen können als Anpassung analog zur Futtersuche bei Tieren („foraging“) interpretiert werden (DE KROON und HUTCHINGS, 1995). Diese beiden klonalen Wuchsformen tragen entscheidend zur Verteilung der Arten und Musterbildung innerhalb von Pflanzengemeinschaften bei (HERBEN und HARA, 1997).

In Grünlandpflanzengemeinschaften, die hauptsächlich aus klonalen Pflanzen zusammengesetzt sind, sind die unmittelbaren Nachbarn vertikal wachsender Triebe einer Graspflanze meist Triebe desselben (genetischen) Individuums. Das gegenseitige Überwachsen von Trieben innerhalb eines Individuums erscheint unwahrscheinlich (DE KROON ET AL., 1992). Obwohl die Mechanismen, die die Triebdichte innerhalb einer Pflanze regulieren, nach wie vor umstritten sind (BRISKE und DERNER, 1998), gibt es Hinweise darüber, dass die Konkurrenz zwischen Rameten innerhalb einer klonalen Pflanze die Konkurrenz zwischen klonalen Individuen durchaus übersteigen kann (DE KROON ET AL., 1992; DE KROON, 1993). D.h. dass es zwischen klonalen Pflanzen mit relativ breiter horizontaler Ausrichtung möglicherweise zu keiner asymmetrischen Konkurrenz kommt. Die Einzelindividuen beschatten sich also nicht soweit, dass sie sich gegenseitig negativ beeinflussen, außer die Grasarten weisen genetisch bedingt unterschiedliche Wuchsformen auf (Vergleich Ober- und Untergräser).

### 3.1.2 Interaktion zwischen Lichtkonkurrenz und Entblätterung

In Grünlandpflanzengemeinschaften ist neben dem effizienten Erwerb von Ressourcen auch die Befähigung zur raschen

Wiederbeblätterung nach periodischen Entblätterungsereignissen entscheidend für die Konkurrenzkraft von Grünlandarten. Das Quellen/Senken Verhältnis zwischen der Verfügbarkeit der in Reserven gespeicherten Ressourcen und der Nutzung der bereitgestellten Ressourcen z.B. zur Aktivierung von Sprossmeristemen, bestimmt die Wiederbeblätterungsrate von Grünlandpflanzen (RICHARDS, 1993). Die Triebdichte eines Horstes steht in Zusammenhang mit der Nutzungshöhe (Verbiss- oder Schnitthöhe) und ist unabhängig von der Populationsdichte der Art. Die Ausdünnung auf einer Weide wird also nicht über Pflanzendichte, sondern vielmehr über die Triebdichte kontrolliert (WHITE und HODGSON, 1999). Durch ein Entblätterungsereignis kommt es zu einer deutlichen Reduktion der Triebmasse, jedoch nicht der Triebdichte. Aufgrund des erhöhten Lichtangebots nach Entblätterung bildet sich nicht nur neue Blattmasse, sondern die kleinen Triebe und Pflanzen schieben sich nach oben. Dies führt zu einer neuerlichen Zunahme in der Triebdichte und Triebmasse bis zum Erreichen des Bestandesschlusses, wo der Ausdünnungsprozess innerhalb eines Klons erneut beginnt. Vor allem auf Umtriebsweiden kommt es zu diesen zyklischen Prozessen in der Triebdynamik. Je größer der Weidedruck umso geringer die Blattfläche des Gesamtbestandes. Je kürzer jedoch die Schnitt- bzw. Verbisshöhe, umso weniger sind entblätterte Graspflanzen befähigt, den Blattverlust über Neutriebbildung zu kompensieren. Generell kann folgendes Prinzip gelten: in höherwüchsigen Beständen optimieren die Pflanzen den BLI über eine hohe mittlere Triebmasse bei geringer Triebdichte, während in niederwüchsigen Beständen die Pflanzen über erhöhte Triebdichte jedoch geringe Triebmasse den BLI optimieren. Über Bewirtschaftungsmanagement kann die Struktur eines Grünlandbestandes reguliert werden. Die Spanne der Variabilität in der Triebgröße einzelner Pflanzen hängt von der morphologischen Plastizität einer Art ab (WHITE und HODGSON, 1999).

Konkurrenzkraft, speziell auf Weiden, äußert sich also nicht allein in raschem Höhenwachstum, sondern in Mechanismen zur Vermeidung oder Toleranz von

Herbivorie (RICHARDS, 1993; BRISKE und RICHARDS, 1995; BRISKE, 1996). Pflanzen, deren Erneuerungsmeristeme unterhalb der Nutzungsebene, d.h. an der Sprossbasis oder entlang von Ausläuferorganen liegen, sind am besten an Herbivorie angepasst. Daher zählen Horstgräser und Rosettenpflanzen, sowie Rhizom- und Stolonpflanzen zu den häufigsten Wuchsformen auf Weidegrünland. Pflanzen, die diese Wuchsform ausgebildet haben, haben bei häufiger Entblätterung also einen deutlichen Konkurrenzvorteil. In den vegetativen Horstgräsern und Rosettenpflanzen liegen nicht nur die Erneuerungsmeristeme, sondern auch die Wachstumszonen der Blätter an der Sprossbasis. Hier schieben sich also die älteren Blätter und Blatteile mit dem Bestand nach oben. Die Folge der Blattalterung ist genau entgegengesetzt dem Lichtgradienten. Da jedoch die obersten Blätter am meisten von der Weidenutzung und Mahd betroffen sind, erscheint diese Anpassung der Verteilung junger und alter Blätter und die Lage von Erneuerungsmeristemen vielmehr eine Anpassung an Herbivorie als an Lichtkonkurrenz. Jedoch dürfte die steile, erekte Blattstellung der meisten Gräser, die verhältnismäßig viel Licht an die Basis der Horste und in die unteren Bestandesschichten durchlässt, eine evolutive Anpassung sowohl an Herbivorie als auch an Wachstum in hierarchisch strukturierten Beständen. Denn selbst geschlossene Bestände des Dauergrünlands werden in den meisten Fällen von Gräsern (zumeist Obergräsern) bestimmt, mit Ausnahme stark gedüngter Kerbelwiesen (*Anthriscus sylvestris*), wo der hochwüchsige Doldenblütler das Vegetationsbild prägt. Dies ist ein seltener Fall, wo eine Schaftpflanze in einem Grünlandtyp dominiert.

Schaftpflanzen haben ein determiniertes Wachstum, d.h. das apikale Meristem endet in der Ausbildung einer Blüte und Frucht. Neuaustrieb von der Basis nach einer Entblätterung ist aufgrund fehlender basaler Erneuerungsknospen nicht möglich. Ein großer Anteil der dikotylen Kräuter des Grünlands sind Schaftpflanzen. Im Gegensatz zu den Gräsern sitzen die jüngsten Blätter an der Stängelspitze, dies ist dort ein Vorteil, wo sich dichte Bestände bilden, z.B. wenig-schü-

rige Wiesen, und das photosynthetisch aktivste Blattgewebe im Bestand nach oben zum Ort des höchsten Lichtangebots geschoben wird (STROH, 2000). Schaftpflanzen können häufiger Herbivorie aber nicht standhalten, da sie den Verlust der Blattmasse nicht kompensieren können. Anders als bei Graspflanzen, wo zur selben Zeit einzelne Triebe absterben und neu austreiben.

### 3.2 Wurzelwachstum

#### 3.2.1 Konkurrenzverhalten bei Konkurrenz um Nährstoffe

Folgende Eigenschaften der Wurzeln können den Grünlandpflanzen potentiell Konkurrenzkraft verleihen (nach CASPER und JACKSON, 1997)

- 1 Eroberung des Bodenvolumens über erhöhte Wurzeldichte
- 2 Vergrößerung der Wurzeloberfläche
- 3 Symbiose mit Mykorrhizapilz oder *Rhizobium* ( $N_2$  fixierenden) Bakterien
- 4 Morphologische und physiologische Plastizität
- 5 Unterschiedliche Durchwurzelungstiefe
- 6 Räumliche und zeitliche Trennung der Durchwurzelung des Bodens und der Wuchsaktivität

Eine der wichtigsten Eigenschaften für unterirdische Konkurrenzkraft ist die Befähigung der Pflanzen, ein möglichst großes Bodenvolumen zu besetzen. Das Wurzelsystem einer Pflanze kann umso mehr Raum erobern, je höher die relative Wachstumsrate, die Biomasse, die Wurzeloberfläche und die Feinwurzeldichte sind. Aus einem der wenigen Feldexperimente zur Evaluierung der Bedeutung der Wurzelkonkurrenz, ging hervor, dass nicht allein die Wurzelmasse für eine verbesserte Nährstoffaufnahme verantwortlich ist, sondern dass eine Reihe von begleitenden Faktoren daran beteiligt sein kann (CALDWELL ET AL., 1991, 1996). Da die Bodennährstoffe im Bereich einer Pflanze sehr heterogen verteilt sein können (JACKSON und CALDWELL, 1993), nützt der Pflanze ein großes Wurzelsystem allein sehr wenig, wenn sie die lokal angereicherten Nährstoffe nicht erreichen oder ihre Wurzeldichte nicht entsprechend verändern kann (CAMPBELL ET AL. 1991; FRANSEN ET AL. 1998). Ein weiterer Grund, warum ein großes Wurzelsystem

nicht unbedingt Konkurrenzkraft verleihen muss, sind Mykorrhizasymbiosen, die maßgeblich an der Nährstoffaufnahme beteiligt sein können. Eine weitere Anpassung des Wurzelsystems, die die Nährstoffaufnahme erhöhen kann, nicht jedoch mit der Größe korreliert ist, ist die physiologische Plastizität in der Nährstoffaufnahme. Es konnte gezeigt werden, dass manche Arten bei lokaler Nährstoffanreicherung im Boden die Enzymaktivität auf der Wurzeloberfläche und die Affinität zu den Nährstoffionen erhöhen und dabei die Nährstoffkonzentration in der Bodenlösung rascher herabsetzen können (CALDWELL 1994). Diese Beobachtungen wurden an Gräsern in Labor- und Feldversuchen gemacht (JACKSON und CALDWELL, 1991; BASSIRIRAD, 2000).

Viele Pflanzen reagieren auf lokale Nährstoffanreicherungen mit vermehrtem Wurzelwachstum (morphologische Plastizität), diese Wurzeln sind meist wesentlich dünner und in höherer Dichte gepackt (pro Einheit Bodenvolumen) als die Achsen des Hauptwurzelsystems (JACKSON und CALDWELL, 1989). Das Vorkommen morphologischer Plastizität im Wurzelwachstum scheint aber von der Nährstoff- und Wasserverfügbarkeit des Bodens abzuhängen (FRANSEN ET AL., 1998; DERNER und BRISKE 1999). Ausgewählte Grasarten des Dauergrünlands z.B. zeigten zwar erhöhtes Wurzelwachstum bei heterogener Nährstoffzugabe im Gegensatz zu homogener Nährstoffzugabe, jedoch führte das angeregte Wachstum nicht zu einer verbesserten Nährstoffaufnahme. Es wäre zu erwarten, dass bei lokalen Anreicherungen von relativ mobilen Nährstoffen (z.B. Nitrat) im Boden die Pflanzen eher physiologische als morphologische Mechanismen einsetzen, um die Nährstoffaufnahme zu erhöhen, da sich eine Investition in Wurzelmasse nicht lohnen würde. Jedoch wurde in einem Konkurrenzversuch (Monokultur und Mischkultur) mit *Lolium perenne* und *Poa pratensis* gezeigt, dass die Wurzelwucherung bei *Lolium* nur dann ausgelöst wurde, wenn *Lolium* mit *Poa* um einen Nitratpatch konkurrierte (ROBINSON ET AL., 1999). Die Bedeutung der Wurzelwucherung steht hier also in engem Zusammenhang mit der Konkurrenz um und Besetzung von Raum. Allgemein ist

sehr wenig bekannt über konkurrenzbedingte, artenspezifische Raumbesetzung und Wurzelverteilung im Boden von Grünlandökosystemen (aber siehe PECHÁÈKOVÁ ET AL., 1999) und inwieweit sich die Pflanzen in ihrer Aktivität räumlich und zeitlich ausschließen oder überlappen. Aus KUTSCHERA ET AL. 1982, 1992 geht hervor, dass sowohl Gräser als auch Krautige inkl. der Leguminosen Bodentiefen bis zu 2 m erreichen können. Rein taxonomisch lassen sich also keine Unterschiede in der potentiellen Durchwurzelungstiefe von Grünlandpflanzen ableiten. Selbst die funktionelle Bedeutung der tief reichenden Wurzeln in Grünlandökosystemen ist bislang noch nicht eindeutig geklärt (HUBER-SANNWALD ET AL., 2000).

#### 3.2.2 Interaktion zwischen Nährstoff-Konkurrenz und Entblätterung

Entblätterung führt meist zu einer deutlichen Reduktion in der Wurzelbiomasse, da die zu ersetzenden Blätter eine neue Senke für Kohlehydrate bilden (SCHNYDER und DE VISSER 1999). Jedoch ist eine Reduktion in der Wurzellänge und Wachstumsrate hauptsächlich bei Pflanzen nährstoffreicher Standorte beobachtet worden (BRISKE und RICHARDS, 1995). Bei Nährstoff- oder Wassermangel hingegen, bleibt die Wurzelaktivität und das Wurzelwachstum auch unmittelbar nach der Entblätterung intakt (CHAPIN und SLACK, 1979; MCNAUGHTON ET AL., 1998). Der Großteil der Untersuchungen über die Einflüsse von Entblätterung auf Wurzelbiomasse, Wurzelarchitektur und Wurzelverteilung im Dauergrünland konzentrierte sich auf Topf-Experimente. Es gibt dazu kaum Feldbeobachtungen. Obwohl der Großteil der Wurzelbiomasse im Dauergrünland in den obersten 15-20 cm des Bodens zu finden ist, wurzeln manche intensiv und häufig entblätterte Grünlandpflanzen jedoch bis 30-40 cm tief (DAWSON ET AL., 2000). Allgemein gilt, dass entblätterte Pflanzen (Bestände) zwar die maximale Durchwurzelungstiefe reduzieren, jedoch bleibt das Verteilungsmuster der Durchwurzelung (relative Biomasseverteilung konstant (SCHUSTER, 1964). Neben Änderungen in der Durchwurzelungstiefe kann Entblätterung auch zu einer Reduk-

tion in der lateralen Ausdehnung von Graswurzeln führen (TOMANEK and ALBERTSON, 1957; SCHUSTER 1964). Diese negativen Einflüsse auf das Wurzelwachstum durch Entblätterung kann sich auf die unterirdischen Konkurrenzverhältnisse auswirken. Für das Dauergrünland gibt es dazu bislang keine Untersuchungen.

### 3. Experimentelle Ansätze und Messung von Konkurrenz

Der Nachweis von Konkurrenz um Ressourcen unter Freilandbedingungen ist äußerst schwierig (STRONG ET AL. 1984, CONNELL 1990), da neben der Heterogenität der Umwelt auch die Ontogenie, das Alter, die genetische Vielfalt und die Größe der Pflanzen Pflanzeninteraktionen stark beeinflussen können. Generell gilt die Regel „wir können erst dann Schlussfolgerungen von der Bedeutung eines Prozesses (z.B. Konkurrenz) ableiten, wenn wir diesen Prozess auch tatsächlich experimentell getestet haben“ (zitiert nach Deborah Goldberg). Eine Zusammenfassung von Konkurrenzuntersuchungen im Freiland (CONNELL, 1983; SCHOENER, 1983; UNDERWOOD, 1986; AARSEN und EPP, 1990; GOLDBERG und BARTON, 1992; GOLDBERG und SCHEINER, 1993). Die meisten dieser Untersuchungen wurden jedoch in annuellen oder semi-ariden Graslandökosystemen durchgeführt. Für ausdauernde artenreiche Grünlandbestände liegen jedoch verhältnismäßig wenig Untersuchungen über Konkurrenzverhalten von Arten vor (TURKINGTON, 1989; TURKINGTON und HARPER, 1979; TURKINGTON und MEHRHOFF, 1990; LAW ET AL. 1996; HERBEN ET AL. 1997, GRUBB ET AL., 1997). Die häufigsten Untersuchungen über die Verteilung und Abundanz ausgewählter Arten sind Langzeiterhebungen in Dauerquadraten. Davon lassen sich räumliche und zeitliche Verteilungsmuster von Arten ableiten (HERBEN ET AL., 1993; LAW ET AL., 1997). Ein weiteres Verfahren zur Quantifizierung der Konkurrenzverhältnisse in Grünlandökosystemen sind sogenannte Entfernungs-Experimente (removal Experiments). Dabei werden pro Untersuchungseinheit (z.B. 1 m<sup>2</sup>

Plot) alle Individuen einer Pflanzenart (und zwar nur die oberirdische Biomasse) entfernt und in den Folgemonaten und Jahren die horizontale Ausdehnung der verbliebenen Arten in den unbesiedelten Bereich beobachtet. Breitet sich eine Pflanzenart in den unbesiedelten Bereich aus, so lässt sich ableiten, dass die entfernte Art konkurrenzstärker war als ihre Nachbarart. Bleibt der offene Raum jedoch unbesiedelt, so war nicht allein Konkurrenz die vorherrschende Form der Pflanzeninteraktion (HERBEN und HARA, 1997; HERBEN ET AL. 1997). Welche Mechanismen tatsächlich der Dynamik von Grünlandpflanzengemeinschaften zugrunde liegen, lassen sich häufig nur in Kombination mit kontrollierten Experimenten erfassen.

Unter kontrollierten Bedingungen lassen sich Einflüsse wie Fertilität des Bodens, Pathogene, Herbivorie etc. regulieren. Es gibt vier experimentelle Versuchskonzepte zur Evaluierung von intra- und interspezifischer Konkurrenz: 1) *Replacement Design*, 2) *Simple Additive Design*, 3) *Simple Pairwise Design*, 4) *Binary Factorial Design*. Genaue Beschreibungen dieser Designs, ihre Anwendungsbereiche, Analysen, sowie deren Vor- und Nachteile hinsichtlich Interpretationsmöglichkeiten können in ausgezeichneten Übersichtsartikeln nachgelesen werden (FRECKELTON AND WATKINSON 1997 a,b; GIBSON ET AL., 1999; JOLLIFFE, 2000; FRECKELTON und WATKINSON 2000). Die Interpretation der Ergebnisse aus Konkurrenzuntersuchungen hängt entscheidend davon ab, wie Konkurrenz gemessen wird (FRECKELTON und WATKINSON, 1999). Es gibt über zwei Dutzend Konkurrenzindices (für aktuelle Vergleiche der Indices siehe COUSENS, 1996; LOREAU, 1998; REYNOLDS, 1999; JOLLIFFE, 2000). Diese Konkurrenzindices versuchen im wesentlichen die relativen Produktionsbeiträge von Misch- und Monokulturen bei unterschiedlichen Nährstoffzugaben zu quantifizieren. Diese Indices geben Aufschluss, inwieweit sich zwei Arten in der Ressourcennutzung ergänzen oder ausschließen (Nischendifferenzierung) oder überlappen (Ausschlussprinzip). Kontrollierte Experimente sind meist Kurzzeitstudien und lassen lediglich Aussagen über Interaktionsbeziehungen (Wirkung einer Art auf

eine andere, GOLDBERG 1990) zwischen zwei oder mehreren Arten zu, wovon aber keine Langzeitbeziehungen zwischen den gleichen Arten in einer Pflanzengemeinschaft als Folge von Konkurrenzbeziehungen abzuleiten sind (GIBSON ET AL., 1999). Kurzzeitstudien können neben Konkurrenzbeziehungen um Ressourcen auch wertvolle Aufschlüsse liefern über andere Mechanismen der Interferenz z.B. Mutualismus, Facilitation (positive Interaktion, CALLAWAY und PUGNAIRE, 1999) oder Allelopathie (Williamson 1990). Diese Formen der Interaktion werden nur in seltenen Fällen erkannt (MAHALL und CALLAWAY, 1996; HUBER-SANNWALD ET AL., 1996), liefern jedoch zusätzliche mechanistischen Zusammenhänge in der komplexen Struktur und Dynamik von Pflanzengemeinschaften (CALLAWAY, 1995; MAHALL und CALLAWAY, 1996; CALLAWAY und PUGNAIRE, 1999).

### 4. Einfluss von Konkurrenzverhalten auf Struktur und Dynamik von Grünlandgemeinschaften

Seit WATT (1947) ist eines der Hauptziele in der Pflanzenökologie, die kausalen Zusammenhänge zwischen Häufigkeit, Abundanz, Verweildauer und räumlichen Verteilungsmustern von Arten in Pflanzengemeinschaften zu erfassen - also die Grundlage für die Koexistenz von Arten zu ergründen. Ebenso lange wie das Interesse an der Erforschung dieser Grundlagen, existieren Kontroversen über die relative Bedeutung der Konkurrenz als Ursache für die Struktur und Dynamik von Pflanzengemeinschaften im Vergleich zu anderen biotischen und abiotischen (Stress, Störungsereignisse, etc) Faktoren. Grundsätzlich ist weithin ungeklärt, ob sich die Intensität der Konkurrenz entlang eines Umweltgradienten (z.B. Nährstoffverfügbarkeit) ändert (GRIME, 1979) oder gleich bleibt (TILMAN, 1982) und welche Eigenschaften einer Pflanze überhaupt Konkurrenzkraft verleihen. Ursprung der Kontroverse liegt weitgehend in semantischen Details und im Mangel an Definitionen (GRACE, 1992). Welche Pflanze ist nun die konkurrenzstärkere in einer Pflanzen-Pflanzen Interaktion?

1 Ist die Pflanze konkurrenzstärker, die mehr Nährstoffe aufnehmen und in schnelles Wachstum (inkl. Fitness, Zunahme der relativen Wachstumsrate, Samenproduktion, Überlebenschance) umsetzen kann (*sensu* GRIME 1979)?

2 Ist die Pflanze konkurrenzstärker, die mit weniger Nährstoffen auskommen kann und so am Standort überleben kann (*sensu* TILMAN 1987)?

Dass eine Pflanze sowohl wenn sie am meisten Nährstoffe (1) als auch wenn sie am wenigsten Nährstoffe (2) aufnehmen kann die konkurrenzfähigere ist, gründet in einer unzureichenden Begriffsklärung der Konkurrenz (GRACE, 1990). Die Konkurrenzkraft einer Pflanze ergibt sich nicht nur aus der Fähigkeit, Umweltveränderungen hervorzurufen, z.B. die Verfügbarkeit von Nährstoffen herabzusetzen durch gesteigerte Nährstoffaufnahme (*effect*, *sensu* Goldberg 1990), sondern auch auf die Verschlechterung in der Umwelt reagieren können (*response*, *sensu* Goldberg 1990). Beide Mechanismen müssen bei der Betrachtung von Konkurrenzkraft von Pflanzen berücksichtigt werden. Jedoch GRIME's Theorie berücksichtigt ausschließlich den *effect* Mechanismus und TILMAN's Theorie ausschließlich den *response* Mechanismus.

Basierend auf der Annahme, dass Konkurrenz um Ressourcen ein Schlüsselprozess in der Struktur von Pflanzengesellschaften ist, sind folgende Konzepte und Theorien über die Koexistenz von Arten vorgeschlagen worden:

- Nischendifferenzierung (PARRISH und BAZZAZ 1976)
- Veränderungen in der abiotischen Umwelt führen zu Änderungen im Konkurrenzvorteil von Arten
- Periodische Störungsereignisse liefern konkurrenzfreie Mikrostandorte, die die Konkurrenzhierarchie (dominante Arten, subordinate Arten) stets ändert (MCNAUGHTON, 1985)
- Räumlich und zeitlich variierende Verfügbarkeit von Bodenressourcen (STARK 1994) und Licht (PEARCY und SLIMS, 1994) fördert die Koexistenz von Arten mit unterschiedlicher Phänologie und Lebensstrategie (AL MUFTI ET AL., 1977; BILBROUGH und CALDWELL, 1997)

- Heterogenität im Verhältnis verfügbarer Ressourcen beeinflussen die Hierarchie konkurrierender Arten (TILMAN 1985, 1988)

- Räumliche Strukturen (z.B. Wühl- und Grabtätigkeit, Tritt, Exkrementablagerung) fördern Nischenvorkommen (VAN DER MAAREL ET AL., 1995)

- Zeitliche Strukturen (durch unterschiedliche Tierbesatzdichte auf Weiden im Jahr oder zwischen den Jahren, zeitlich unterschiedliche Präferenz von Futterpflanzen (SILVERTOWN ET AL., 1994; THORNLEY ET AL., 1994)

- Artspezifische morphologische und physiologische Plastizität im Wachstum ermöglicht die Eroberung von Raum und Ressourcen (CHAPIN ET AL. 1996, GRIME ET AL. 1997) und eine Umverteilung von Ressourcen im Raum (*hydraulic lift*; RICHARDS und CALDWELL, 1989; CALDWELL ET AL., 1998; P, Wasser - Transfer zwischen mykorrhizierten Pflanzen, NEWMAN und RITZ, 1986)

Grünlandgesellschaften zählen zu den artenreichsten Pflanzengesellschaften in Mitteleuropa. Der hohe Konkurrenzdruck um limitierende Ressourcen hat also nicht nur zum Ausschluss von Arten (*competitive exclusion*, LAW und WATKINSON, 1987) geführt, sondern in der Evolution von Grünlandpflanzengesellschaften Selektionsprozesse ausgelöst, die die Koexistenz vieler Arten auf sehr kleinem Raum (auf 5-10 Arten pro 10 cm<sup>2</sup>) gewährleisten (VAN DER MAAREL ET AL. 1995; TURKINGTON, 1989) und zwar sowohl auf Magerwiesen und -weiden (MITCHLEY und GRUBB, 1986) und Wirtschaftsgrünland (SILVERTOWN ET AL., 1994).

Erst seit gut 10 Jahren werden die räumlich und zeitlich sich ändernden Verteilungsmuster interagierender Pflanzen bei Konkurrenzuntersuchungen (THÓRHALSDÓTTIR, 1990; HERBEN ET AL. 1993, 1995; VAN DER MAAREL ET AL 1993) und in Simulationsmodellen (COFFIN und LAUENROTH, 1990; WU und LEVIN, 1994) für Grünlandsysteme mitberücksichtigt. Diese Untersuchungen wiesen alle auf die Bedeutung der kleinräumigen Dynamik in der Artenverteilung hin. Einzelne Pflanzenar-

ten ersetzen sich gegenseitig auf kleinstem Raum innerhalb weniger Jahre ohne sich jedoch gegenseitig auszuschließen. Will man diese Veränderungen auf kleiner Skala mit Artenverschiebungen auf größerer Skala vergleichen, so ergeben sich keine Zusammenhänge. Die kleinräumige Dynamik geht rein aus dem klonalen Wachstum (horizontale Ausdehnung, klonale Fragmentation) der Pflanzen hervor (LAW ET AL., 1993; HERBEN ET AL., 1993, 1995), während auf höherer Ebene andere Faktoren die Zusammensetzung der Arten beeinflussen, z.B. Herbivorie, Störungsereignisse, Einwanderung von Arten.

Praktisch alle Formen biotischer Interaktionen können durch Veränderungen in der abiotischen Umwelt oder durch die Invasion von Unkräutern oder fremdländischen Arten in ihrer Intensität beeinflusst werden (z.B. Herbivorie, MASCHINSKI und WHITHAM, 1989; Mutualismus, BRONSTEIN, 1994; Konkurrenz, CONNELL 1983, ZAMORA ET AL., 1999; Allelopathy, TANG ET AL., 1995). Speziell auf Dauerweiden wird durch Beweidung, Tritt, Exkrementdeposition, Wühltätigkeit von Nagetieren, etc. eine ausgeprägte räumliche Heterogenität hervorgerufen, die die Koexistenz vieler Arten, aber auch die Einwanderung unerwünschter Pflanzen fördern können. Offene Stellen werden meist von Besiedlungsspezialisten bewachsen. Dazu zählen einerseits Grünlandpflanzen, die sich mit Ausläufern rasch ausbreiten können oder Ruderalarten. Letztere haben ein hohes Wachstumspotential. Sie schöpfen die vorhandenen Ressourcen rasch aus und setzen sie vor dem nächsten Störungsereignis in maximale sexuelle Reproduktion um (GRIME, 1979). Auf Weiden zählen zu diesen sich rasch vermehrenden Ruderalarten die sogenannten Weideunkräuter, da sie in der Regel vom Weidetier gemieden werden und sich so ungestört ausbreiten können. Typische und hartnäckige Weideunkräuter sind Stumpfblättriger Ampfer (*Rumex obtusifolia*), Acker-Kratzdistel (*Cirsium arvense*), und Gemeine Distel (*Cirsium vulgare*). Zum Erfolgsprinzip dieser Arten gehören ihre Lebensstrategie (annuelle, biennale Arten). Ein hohes Samenpotenzial und große Speicherorgane (Pfahlwurzeln, wurzelbürtige Knospen-

anlagen) verleihen diesen Pflanzen hohe Konkurrenzkraft in Grünlandgesellschaften. Unkrautvorkommen im Grünland kann auf verschiedene Methoden reguliert werden: 1) über intensive Konkurrenz mit Weidegräsern, 2) über das Weidetier, 3) über biologische oder 4) über chemische Regulierung. Während 1) und 2) mit verbessertem Weidemanagement erzielt werden können, z.B. indem die Grasnarbe möglichst dicht gehalten wird zur Verminderung des Keimungserfolgs im Frühjahr, sind 3) und 4) logistisch sehr aufwendig und ökonomisch unrentabel, da manuelle Entfernung, oder Ausbringung von Schädlingen oder Herbiziden lokal durchgeführt werden müssen.

#### 4. Literatur

- AARSSSEN, L.W. (1983): Ecological combining ability and competitive ability in plants: towards a general evolutionary theory of coexistence in systems of competition. *American Naturalist* 122, 707-731.
- AARSSSEN, L.W. und G.A. EPP (1990) Neighbor manipulations in natural vegetation: a review. *Journal of Vegetation Science* 1, 13-30.
- AL-MUFTI, M.M., C.L. WALL, S.B. FURNESS, J.P. GRIME und S.R. BAND (1977): A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *J Ecol.* 65, 759-791.
- BASSIRIRAD, H. (2000): Kinetics of nutrient uptake by roots: responses to global change. *New Phytologist* 147, 155-169.
- BEGON, M., J.L. HARPER, und C.R. TOWNSEND (1996): *ECOLOGY*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- BILBROUGH C.J., und M.M. CALDWELL (1997): Exploitation of springtime ephemeral N pulses by six Great Basin species. *Ecology* 78, 231-243.
- BLOOM, A.J., F.S. CHAPIN, III, und H.A. MOONEY (1985): Resource limitation in plants – an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16, 363-392.
- BRISKE, D.D. (1996): Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. In: HODGSON, J. und A.W. ILLIUS (HRSG) *The Ecology and Management of Grazing Systems*, S.37-68, CAB International, Oxon, UK.
- BRISKE, D.D. und J.H. Richards (1995): Plant response to defoliation: a physiological, morphological, and demographic evaluation. In: BDEUNAH, D.J. und R.E. SOSEBEE (HRSG) *Wildland Plants: Physiological Ecology and Developmental Morphology*. Society for Range Management, Denver, Colorado, S. 635-710.
- BRISKE, D.D. und J.D. DERNER (1998): Clonal biology of caespitose grasses. In: CHEPLICK, G.P. (Hrsg.) *Population Biology of Grasses*. Cambridge University Press, UK, S. 106-134.
- BRONSTEIN, J. (1994): Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 9, 214-217.
- BROUGHAM, R.W. (1958): Interception of light by the foliage of pure and mixed stands of pasture plants. *Australian Journal of Agricultural Research* 9, 39-52.
- BROUWER, R. (1983): Functional equilibrium: sense or nonsense? *Netherlands Journal of Agricultural Science* 31, 335-348.
- CALDWELL, M.M. (1994): Exploiting nutrients in fertile soil microsites. In: M.M. CALDWELL & R.W. PEARCY (Hrsg) *Exploitation of Environmental Heterogeneity by plants*. Academic Press, San Diego, CA, 325-347.
- CALDWELL, M.M., J.H. MANWARING, S.L. DURHAM (1991): The microscale distribution of neighbouring plant roots in fertile soil microsites. *Functional Ecology* 5: 765-772.
- CALDWELL, M.M., J.H. MANWARING, S.L. DURHAM (1996): Species interactions at the level of fine roots in the field: influence of soil nutrient heterogeneity and plant size. *Oecologia* 106, 440-447.
- CALDWELL M.M., T.E. DAWSON und J.H. RICHARDS (1998): Hydraulic lift: consequences of water efflux form the roots of plants. *Oecologia* 113,151-161.
- CALLAWAY, R.M. (1995): Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61, 306-349.
- CALLAWAY, R.M. und F.I. PUGNAIRE (1999): Facilitation in Plant Communities. In: PUGNAIRE, F.I. und F. VALLADARES (eds) *Handbook of Functional Plant Ecology*. 623-648. Marcel Dekker, Inc. New York, NY.
- CAMPBELL, B.D., GRIME, J.P. und J.M. MACKEY (1991): A trade-off between scale and precision in resource foraging. *Oecologia* 87, 532-538.
- CASPER, B.B. und R.B. JACKSON (1997): Plant competition underground. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28, 545-570.
- CERNUSCA, A. (1979): Energy exchange within individual layers of a meadow. *Oecologia* 23, 141-149.
- CHAPIN III, F.S., und M. SLACK M (1979): Effect of defoliation upon root growth, phosphate absorption, and respiration in nutrient-limited tundra graminoids. *Oecologia* 42: 67-79.
- CHAPIN III, F.S., H.L. REYNOLDS, C.M. D'ANTONIO und V.M. ECKHART (1996): The functional role of species in terrestrial ecosystems. In: WALKER B, & STEFFEN W (Hrsg) *Global Change and Terrestrial Ecosystems*. Cambridge University, New York, NY, S 03-428.
- CONNELL, J.H. (1980): Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35, 131-138.
- CONNELL, J.H. (1983). On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist* 122, 661-696.
- CONNELL, J.H. (1990): Apparent versus 'real' competition in plants. In: J.B. GRACE und D. TILMAN (Hrsg.) *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press. New York, NY, 9-26.
- COUSENS, R. (1996) Design and interpretation of interference studies: are some methods totally unacceptable. *New Zealand Journal of Forest Science* 26: 5-18.
- DE KROON, H. (1993): Competition between shoots in stands of clonal plants. *Plant Species Biology* 8, 85-94.
- DE KROON, H., HARA, T., und R. KWANT (1992): Size hierarchies of shoots and clones in clonal herb monocultures: do clonal and non-clonal plants compete differently? *Oikos* 63, 410-419.
- DE KROON, H. und M.J. HUTCHINGS (1995): Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology* 83, 143-152.
- DAWSON, L. A. ,S. J. GRAYSTON, und E. PATERSON (2000): Effects of Grazing on the roots and rhizosphere of grasses. In: G Lemaire et al. (Hrsg) *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*, CABI Publishing, Wallingford, GB pp. 61-84.
- FITTER, A.H. (1986): Spatial and temporal patterns of root activity in a species-rich alluvial grassland. *Oecologia* 69, 594-599.
- FRANSEN, B, H. de KROON, und F. BERENDSE (1998): Root morphological plasticity and nutrient acquisition of perennial grass species from habitats of different nutrient availability. *Oecologia* 115, 351-358.
- FRECKLETON, R.P. und A.R. WATKINSON (1997a): Measuring plant neighbour effects. *Functional Ecology* 11, 532-534.
- FRECKELTON, R.P. und A.R. WATKINSON (1997b): Response to Markham. *Functional Ecology* 11, 536.
- FRECKELTON, R.P. und A.R. WATKINSON (1999): The mis-measurement of plant competition. *Functional Ecology* 13, 285-287.
- FRECKELTON, R.P. und A.R. WATKINSON (2000): Designs for greenhouse studies of interactions between plants: an analytical perspective. *Journal of Ecology* 88, 386-391.
- GIBSON, D.J., J. CONOLLY, D.C. Hartnett und J.D. Weidenhammer (1999). Design for greenhouse studies of interactions between plants. *Journal of Ecology* 87, 1-16.
- GOLDBERG, D.E. (1990): Components of resource competition in plant communities. In: GRACE, J.B. und D. TILMAN (Hrsg.) *Perspectives on Plant Competition*. S. 27-49, Academic Press, New York, NY.
- GOLDBERG, D.E. und D.E. BARTON (1992) Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants. *American Naturalist* 139, 771-801.
- GOLDBERG, D.E. und S.M. SCHEINER (1993). ANOVA and ANCOVA: field competition experiments. In: S.M. Scheiner und J. Gurevitch (Hrsg.) *Design and Analysis of Ecological Experiments*. Chapman and Hall, New York, NY, 69-93.
- GRACE, J.B. und D. TILMAN, D. (1990): Perspectives on Plant Competition. Academic Press, New York, NY.
- GRIME, J.P. (1979): *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- GRIME, J.P., HODGSON, J.G., R. HUNT, K. THOMPSON, G.A.F. HENDRY, B.D. CAMPBELL, A. JALILI, S.H. HILIER, S. DIAZ, M.J.W. BURKE. (1997): Functional Types: te-

- sting the concept in Northern England. In: (eds) T.M. SMITH, H.H. SHUGART, und F.I. WOODWARD Plant Functional Types. Cambridge University, New York, NY, 122-150
- GRUBB, P.J., FORD, M.A., und L. ROCHEFORT (1997): The control of relative abundance of perennials in chalk grassland: is root competition or shoot competition more important? *Phytocoenologia* 27, 289-309.
- HAYNES, R.J. und P.H. WILLIAMS (1993): Nutrient cycling and soil fertility in the grazed pasture ecosystem. *Advances in Agronomy* 49, 119-199.
- HERBEN, T. und T. HARA (1997): Competition and spatial dynamics of clonal plants. In: H. DE KROON und J. Van GROENENDAEL (Hrsg) *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Backhuys Publishers, Leiden, NL, S. 331-357.
- HERBEN, T., F. KRAHULEC, V. HADINCOVA und M. KOVARTOOVA (1993): Small-scale spatial dynamics of plant species in a grassland community over six years. *J. Veg. Sci* 4, 171-178.
- HERBEN, T., F. KRAHULEC, V. HADINCOVA und S. PECHACKOVA (1997): Fine-Scale species interactions of clonal plants in a mountain grassland: a removal experiment. *Oikos* 78, 299-310.
- HIROSE, T. und M.J.A. WERGER (1994). Photosynthetic capacity and nitrogen partitioning among species in the canopy of a herbaceous plant community. *Oecologia* 100, 203-212.
- HUBER-SANNWALD, E., D.A. PYKE und M.M. CALDWELL (1996): Morphological plasticity following species-specific recognition and competition between two perennial grasses. *American Journal of Botany* 83, 919-931.
- HUBER-SANNWALD, E. und H. SCHNYDER (2000): Auswirkungen heterogener N- und P-Verfügbarkeit auf Wurzelndynamik, Artengruppenverteilung, Diversität und Produktivität von Grünlandpflanzengemeinschaften. *FAM Bericht* 39, S.35-39.
- JACKSON, R.B. und M.M. CALDWELL (1989): The timing and degree of root proliferation in fertile soil microsites for three cold-desert perennials. *Oecologia* 81: 149-153.
- JACKSON, R.B. und M.M. CALDWELL (1991): Kinetic responses of *Pseudoroegneria* roots to localized soil enrichment. *Plant and Soil* 138: 231-238.
- JACKSON, R.B. und M.M. CALDWELL (1993): The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics. *Ecology* 74: 612-614.
- JOLLIFFE, P.A. (2000) The replacement series. *Journal of Ecology* 88, 371-385.
- KEDDY, P.A. (1989): *Competition*. Chapman and Hall, London.
- LAIDLAW, A.S., P. CHRISTIE, und H.W. LEE (1996): Effect of white clover cultivar on apparent transfer of nitrogen from clover to grass and estimation of relative turnover rates of nitrogen in roots. *Plant and Soil* 179, 243-253.
- LAW, R. T. HERBEN und U. DIECKMANN (1997): Non-manipulative estimates of competition coefficients in a montane grassland community. *Journal of Ecology* 85, 505-517.
- LEMAIRE, G. und F. GASTAL (1997) : N uptake and distribution in plant in plant canopies. In: LEMAIRES, G. (Hrsg.) *Diagnosis of the Nitrogen Status in Crops*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, S. 3-43.
- LOREAU, M (1998): Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos* 82, 600-603.
- LOVETT DOUST, L. (1981): Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*) I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *J. Ecol.* 69, 743-755.
- MAHALL, B.E. und R.M. CALLAWAY (1992): Root communication mechanisms and intracommunity distributions of two Mojave Desert shrubs. *Ecology* 73: 2145-2151.
- MASCHINSKI, J. und T.G. WHITHAM (1989). The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. *American Naturalist* 134, 1-19.
- MCNAUGHTON, S.J. (1985): Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological Monographs* 55, 259-294.
- MCNAUGHTON, S.J., F.F. BANYIKWA, und M.M. MC NAUGHTON (1998): Root biomass and productivity in a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecology* 79: 587-592.
- MONSI, M. und T. SAEKI (1957) Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.* 14, 22-52.
- NEWMAN, E.I. und K. RITZ (1986): Evidence on the pathways of phosphorus transfer between vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. *New Phytologist* 104, 77-87.
- NYE, P.H. und P.B. TINKER (1977): *Solute movement in the soil-root system*. Blackwell Science, Berkeley, CA.
- PARRISH, J.A.D. und F.A. BAZZAZ (1976): Underground niche separation in successional communities. *Ecology* 57, 1281-1288.
- PEARCY, R.W. und D.A. SIMS. (1994): Photosynthetic acclimation to changing light environments: scaling from the leaf to the whole plant. In: M.M. CALDWELL & R.W. PEARCY (Hrsg) *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*. Academic Press, San Diego, CA, 145-174.
- POORTER, H. und R. De JONG (1999): A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist* 143, 163-176.
- REYNOLDS, H.L. (1999): Plant interactions: competition. In: Pugnaire, F.I. und F. Valladares (eds) *Handbook of Functional Plant Ecology*. S. 649-676. Marcel Dekker, Inc. New York, NY.
- RICHARDS, J.H. (1993): Physiology of plants recovering from defoliation. In: M.J. Baker (Hrsg) *Grasslands of our World*. SIR Publishing, Wellington, New Zealand, 46-54.
- RICHARDS, J. H. und M.M. CALDWELL (1989): Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia* 73, 486-489.
- SCHMID, B. und J. STÖCKLIN (1991): *Populationsbiologie der Pflanzen*. Birkhäuser Verlag, Basel, CH.
- SCHMITT, J. und R.D. WULFF (1993): Light spectral quality, phytochrome and plant competition. *Trends in Ecology and Evolution* 8, 47-51.
- SCHOENER, T.W. (1983): Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* 122, 240-285.
- SCHUSTER, J. L. (1964): Root development of native plants under three grazing intensities. *Ecology* 45: 63-70.
- SCHNYDER, H. und R. DE VISSER (1999): Fluxes of reserve-derived and currently assimilated carbon and nitrogen in perennial ryegrass recovering from defoliation. The regrowing tiller and its component functionally distinct zones. *Plant Physiology* 119, 1423-1435.
- SILVERTOWN, J., S. J. JOHNSON, und P. DALE (1994): Spatial competition between grasses – rates of mutual invasion between four species and the interaction with grazing. *Journal of Ecology* 82, 527-534.
- SKALOVA, H, F. KRAHULEC, H.J. DURING, V. HADINCOVA, S. PECHACKOVA und T. HERBEN (1999): Grassland canopy composition and spatial heterogeneity in the light quality. *Plant Ecology* 143, 129-139.
- SLADE, A.J. und M.J. HUTCHINGS (1987): The effects of light intensity on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology* 75: 639-650.
- SPEHN, E.M., J. JOSHI, B. SCHMID, M. DIEMER, und C. KÖRNER (2000) Above-ground resource use increases with plant species richness in experimental grassland ecosystems. *Funct. Ecol.* 14, 326-337.
- STARK, J. (1994): Causes of soil nutrient heterogeneity at different scales. In: M.M. CALDWELL & R.W. PEARCY (Hrsg) *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants*. Academic Press, San Diego, CA, 255-284.
- STROH, K. (2000): Stickstoff-Verteilung in Einzelpflanzen und Beständen des Grünlandes in Abhängigkeit von Stickstoff-Angebot, Bestandsstruktur und Lichtregime. *FAM-BERICHT* 45, Shaker Verlag, S. 70.
- STRONG D.R., D. SIMBERLOFF, L. ABELE und A.B. THISTLE (1984) *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- TANG, C., CAI, W. KOHL, K., und R.K. NISHIMOTO (1995): Plant stress and allelopathy. In: (eds) K.M. Inderjit, M. Dakshini, F.A. Einhellig *Allelopathy*. Washington, DC.: American Chemical Society 142-157.
- TAPPEINER, U. und A. CERNUSCA (1989): Canopy structure and light climate of different alpine plant communities: analysis by means of a model. *Theoretical and Applied Climatology* 40, 81-92.
- THORHALLSDOTTIR, T.E. (1990): The dynamics of a grassland community: a simultaneous investigation of spatial and temporal heterogeneity at various scales. *Journal of Ecology* 78, 884-908.
- TOMANEK, G. W. und F. W. ALBERTSON. (1957): Variations in cover, composition, production, and roots of vegetation on two prairies in Western Kansas. *Ecological Monographs* 27, 267-281.

- TILMAN, D. (1982): Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- TILMAN, D. (1985). The resource ratio hypothesis of succession. *American Naturalist* 125: 827-852.
- TILMAN, D. (1988): Dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- TURKINGTON, R. (1989): The growth distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in permanent pastures. V. The coevolution of competitor. *Journal of Ecology* 77, 717-733.
- TURKINGTON, R. und J.L. HARPER (1979): The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture: IV. Fine scale biotic differentiation. *Journal of Ecology* 67, 245-254.
- TURKINGTON, R. und L.A. MEHRHOFF (1990): The role of competition in structuring pasture communities. In: GRACE, J.B. und D. TILMAN (Hrsg.) *Perspectives on Plant Competition*. S. 307-340, Academic Press, New York, NY.
- TURKINGTON, R., E. KLEIN, und C.P. CHANWAY (1993): Interactive effects of nutrients and disturbance: an experimental test of plant strategy theory. *Ecology* 74, 863-878.
- UNDERWOOD, T. (1986): The analysis of competition by field experiments. In: J. KIKKAWA & D.J. ANDERSON (Hrsg.) *Community Ecology: Pattern and Process*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK, 240-268.
- URBANSKA, K.M. (1992): *Populationsbiologie der Pflanzen*. Gustav Fischer Verlag, München, Deutschland.
- VAN DER MAAREL, E. V. NOEST, und M.W. PALMER (1995): Variation in species richness on small grassland quadrats-niche structure or small-scale plant mobility. *Journal of Vegetation Science* 6, 741-752.
- WATSON, M.A. und B.B. CASPER (1984): Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15, 233-258.
- WEINER, J. (1986): How competition for light and nutrients affects size variability in *Ipomea tricolor* populations. *Ecology* 67, 1425-1427.
- WILLIAMSON, G.B. (1990): Allelopathy, Koch's Postulates, and the Neck Riddle. In: J.B. GRACE & D. TILMAN (Hrsg.) *Perspectives on plant competition*. S. 143-162, Academic Press, San Diego, CA.
- YODA, K., T. KIRA, H. OGAWA, und K. HOZUMI (1963): Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *J. Biol. Osaka City Univ.* 14, 107-129.
- ZAMORA R. HÓDAR J.A., und J.M. GÓMEZ. 1999. Plant-herbivore Interaction: Beyond a Binary Vision. In: Pugnaire, F.I. and F. Valladares (eds) *Handbook of Functional Plant Ecology*. 677-718. Marcel Dekker, Inc. New York, NY.
- ZOBEL, M. (1997): The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence?. *Trends Ecol. Evol* 12, 266-269.

