

Reaktion von *Stachys alopecuroides* (L.) Benthams auf Entfernen der Nachbarn: Präzisionsmanagement gefährdeter Arten in Graslandbrachen

Brigitte Holzer, Andreas Stampfli & Peter Stoll¹

A neighbor-removal experiment was carried out in an abandoned grassland dominated by *Molinia arundinacea* with the low abundant perennial *Stachys alopecuroides* (L.) Benthams as a target species. With neighbors removed *S. alopecuroides* produced more ramets and leaves resulting in increased total leaf area per individual plant although leaves were smaller and had shorter petioles compared to control individuals within the intact vegetation. Treatment and design as demonstrated in this experiment with *S. alopecuroides* are recommended for further controlled actions to reinforce endangered populations of rare species in abandoned grasslands.

Pflanzen sind naturgemäss an ihrem Standort verwurzelt und ihre Lebensweise ist sesshaft. Mit Ausnahme des Samenstadiums haben Pflanzen nicht die Möglichkeit, ihre angestammte Pflanzengesellschaft zu verlassen, um dem Konkurrenzdruck auszuweichen und sich einen geeigneteren Lebensraum zu suchen (ERIKSSON 1986, STOLL & WEINER 2000). Die Nachbarindividuen müssen somit einen grossen Einfluss auf Überleben, Wachstum, Fortpflanzung und damit auf die gesamte Ökologie aber auch Evolution einer Pflanze haben (GOLDBERG 1987).

Im allgemeinen wird davon ausgegangen, dass Konkurrenz um Ressourcen in geschlossenen Pflanzenbeständen die stärksten Nachbarschaftseffekte hat und damit wesentlich zur Strukturierung von Pflanzengemeinschaften beiträgt. Die nachbarschaftlichen Interaktionen, die sowohl inter- als auch intraspezifisch sein können, sind lokal begrenzt. Je grösser die Distanz zwischen zwei Individuen ist, desto geringer wird ihre gegenseitige Beeinflussung (WEINER 1984, SILANDER & PACALA 1985, BONAN 1993). Wenn Nachbarn um beschränkt vorhandene Ressourcen konkurrieren, führt dies zu negativen Effekten (GOLDBERG & BARTON 1992). Nachbarn können sich aber auch positiv beeinflussen, z. B. indem sie einander vor zu intensiver Lichtstrahlung und dem daraus resultierenden Wasserstress schützen (AARSEN & EPP 1990). In nicht mehr bewirtschafteten Wiesen und Weiden kann Licht zur limitierenden Ressource werden, da die Licht- aber auch Temperaturverhältnisse auf der Bodenoberfläche durch akkumuliertes abgestorbenes Pflanzenmaterial verändert werden (STÖCKLIN & GISI 1989). Die Konkurrenz um Licht führt oft dazu, dass viele Arten verschwinden und wenige stark überhand nehmen (z. B. STAMPFLI & ZEITER in press). Längerfristig überleben nur diejenigen Arten, die diesen veränderten Bedingungen gewachsen sind.

Möglicherweise nehmen sich Nachbarindividuen gegenseitig durch veränderte Lichtverhältnisse wahr. Zahlreiche Experimente haben gezeigt, dass Pflanzen auf die Gegenwart von

Keywords: Calcareous grassland, conservation management, local populations, *Molinia arundinacea*, Monte Barro

Adresse des Autorenteams:
Geobotanisches Institut
Universität Bern
Altenbergrain 21
3013 Bern/Schweiz

¹ Korrespondenz:
stoll@sgi.unibe.ch

Eingereicht: 23. 11. 1998
Angenommen: 17. 9. 1999

Nachbarindividuen mit wirksamen Wachstumsstrategien reagieren können und zwar bevor sie nachteiligen Bedingungen wie zum Beispiel einer Beschattung voll ausgesetzt sind (BALLARÉ & SCOPEL 1997). Dem Phytochromsystem kommt bei der Wahrnehmung von Nachbarn und anschließender Steigerung des Höhenwachstums eine zentrale Bedeutung zu. Veränderte Lichtverhältnisse haben deshalb möglicherweise Änderungen von Ausläuferzahl, Blattstiellänge oder Blattzahl zur Folge. Diese Strategien können mit Verhaltensweisen von Tieren wie Flucht, Verteidigung des Territoriums usw., verglichen werden, denn sie können zu höherer Überlebenswahrscheinlichkeit der Individuen und damit letztlich zur Arterhaltung beitragen (GIVNISH 1982).

Seit den 1950er Jahren hat die Aufgabe der landwirtschaftlichen Nutzung an steilen Hängen und auf anderen wenig rentablen Flächen in vielen Regionen der Alpen zu einem Rückgang von Arten magerer Wiesen geführt. In vergandendem Grasland der südlichen Kalkvoralpen überleben selten gewordene Arten heute oft nur noch in kleinen Populationen. Die Frage, ob und wie diese Arten erhalten werden können, stellt sich gegenwärtig sowohl auf dem Monte San Giorgio in der Schweiz als auch auf dem Monte Barro in Italien, wo mitunter auch Endemiten betroffen sind (STAMPFLI et al. 1994, ANTOGNOLI et al. 1995, VILLA & NEGRI 1998). Versuche am Monte San Giorgio zeigten nach zehnjähriger Dauer, dass die gesamte Artenvielfalt in *Molinia-arundinacea*-dominierten Graslandbrachen durch eine wieder eingeführte Mahd zu traditionellen Schnitterminen nicht erhalten werden kann, weil das Erlöschen der kleinen Populationen in Dürreperioden nicht verhindert wird (A. Stampfli unpubl.). Die reduzierte Produktion und Verbreitung von lebensfähigen Samen ist für viele in vergandenden Graslandbeständen selten gewordene Arten ein limitierender Faktor, der verhindert, dass günstige Standorte neu besiedelt werden (STAMPFLI & ZEITER 1999). Eine Förderungsmassnahme kleiner Populationen könnte also darin bestehen, diese von Lichtkonkurrenz zu befreien, indem benachbarte Pflanzen kleinräumig weggeschnitten werden.

Das hier vorgestellte Feldexperiment soll darüber Auskunft geben, ob *Stachys alopecuros* als Beispiel einer auf dem Monte Barro (Lombardei) potentiell gefährdeten Art, durch eine Verminderung von Konkurrenz gezielt gefördert werden kann.

Material und Methoden

Die Versuchsfläche befindet sich auf einer Höhe von ca. 800 m ü. M. im Naturpark Monte Barro in Norditalien (Lombardei). Der ausgewählte Hang ist südexponiert und ungefähr 30° geneigt. Bis Mitte der 1950er Jahre wurde die Fläche einmal im Sommer gemäht, seither liegt sie brach. Die Vegetation, ein ehemaliger Halbtrockenrasen, wird heute von *Molinia arundinacea* dominiert und ist mit einem lockeren Gebüsch- und Baumbestand durchsetzt (Abb. 1). Solche Graslandbrachen sind am Monte Barro häufig. *Stachys alopecuros* (L.) Bentham (Lamiaceae)

ist eine kalkstete, südeuropäische Gebirgspflanze, die am Monte Barro häufig in relativ frischen Trockenrasen mit *M. arundinacea* oder *Sesleria varia* vorkommt, jedoch nur geringe Deckungswerte erreicht (CERABOLINI 1997, VILLA 1997). *S. alopecuroides* ist ein mehrjähriger Hemikryptophyt mit kurzen Ausläufern. Die Monte Barro-Population zeigt möglicherweise, wenigstens in einzelnen Jahren, eine stark reduzierte Fekundität: 1997 waren nur 10 von 100 getesteten Samen lebensfähig (KUPFERSCHMID et al. in press).

Anfang März 1998 wählten wir, auf einer Fläche von ca. 15 Aren, 12 von insgesamt 24 Individuen von *Stachys alopecuroides* zufällig aus. Im Umkreis von ungefähr 20 cm entfernten wir sämtliche Vegetation. *S. alopecuroides* war zu diesem Zeitpunkt im Begriff, die ersten neuen Blätter zu bilden. Die ausgewählten Pflanzen wurden mit einem Plastikring um den letztjährigen Fruchtstand und einem eingeschlagenen Pflock markiert und auf einer Karte eingezeichnet (Abb. 2). Als Kontrolle wurden ebenfalls 12 Individuen markiert (Plastikring um letztjährigen Fruchtstand). Die umgebende Vegetation wurde jedoch nicht entfernt.

Im Juni 1998 suchten wir die markierten Pflanzen wieder und fanden alle 12 freigestellten Individuen sowie 9 Kontrollpflanzen. Drei Kontrollindividuen, die nur mit dem Plastikring



Abb. 1: Aufnahme vom März 1998 des Versuchshanges am Monte Barro. Die hellere Fläche zeigt den Bestand an *Molinia arundinacea*. *Quercus pubescens* kommt in lockerem Bestand vor.

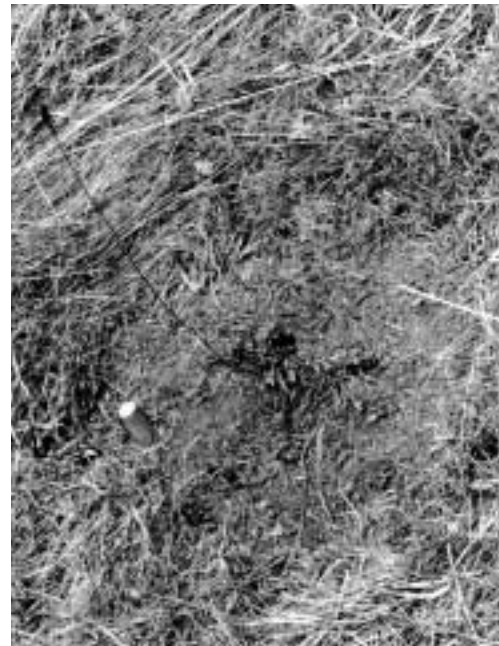


Abb. 2: Aufnahme vom März 1998. Letztjähriger, markierter Fruchtstand von *Stachys alopecuroides*. Die Vegetation im Umkreis von ungefähr 20 cm wurde entfernt.

markiert waren, blieben unauffindbar und wurden durch zufällig ausgewählte Individuen in der Nähe des kartierten Fundortes ersetzt.

Um die (positiven oder negativen) Effekte der Freistellung auf die Morphologie und das Wachstum der Individuen zu quantifizieren, zählten wir die Anzahl vegetativer Ausläufer (ramets) pro Individuum und die Anzahl Blätter pro Ausläufer. Die Blattstiellänge sowie Länge und Breite des grössten Blattes jedes Ausläufers wurden gemessen. Da während der Untersuchungsperiode auf der Versuchsfläche kein einziges Individuum reproduktive Sprosse zeigte, konnten wir keine Daten über allfällige Effekte auf die sexuelle Fortpflanzung sammeln. An anderen Stellen am Monte Barro war *S. alopecurus* zum Zeitpunkt der Aufnahmen bereits aufgeblüht.

Die Rohdatenmatrix wurde für die Auswertung über alle Ausläufer eines Individuums gemittelt. Jede der fünf Variablen (Anzahl Ausläufer, Anzahl Blätter pro Ausläufer, Stiellänge, Blattlänge und Blattbreite) wurde auf Unterschiede zwischen freigestellten und Kontrollindividuen getestet. Die statistischen Tests (two-sample T-test) wurden mit einem Statistikprogramm (Genstat 5) durchgeführt.

Resultate und Diskussion

Die morphologischen Grössen zeigten deutliche Unterschiede zwischen den beiden Behandlungen (Tab.1). Während die Kontrollpflanzen ihre Energie vermehrt in das Grössenwachstum ihrer Blätter fliessen liessen, investierten die freigestellten Individuen ihre Energie in die vegetative Vermehrung und produzierten vermehrt Ausläufer (Abb. 3). Der neu geschaffene Raum wurde offenbar von der Pflanze wahrgenommen und mit ihren Ausläufern besetzt.

Die freigestellten Individuen bildeten durchschnittlich mehr Blätter pro Ausläufer aus als die Kontrollen, der Unterschied

Tabelle 1: Mittlere Blattlänge (cm), Blattbreite (cm), Blattstiellänge (cm), Anzahl Ausläufer und Anzahl Blätter freigestellter Individuen von *Stachys alopecurus* (Sf.: Standardfehler, n = 12). Als Kontrolle wurden Individuen (n = 12) in der intakten Vegetation verwendet. Die t-Werte (Freiheitsgrad = 22) geben die Teststatistik zum Vergleich der Gruppenmittelwerte.

	Behandlung				t-Wert	P
	Nachbarn enfernt		Kontrolle			
	Mittel	Sf.	Mittel	Sf.		
Blattlänge	5.35	1.05	7.26	1.34	-3.91	***
Blattbreite	3.19	0.46	3.65	0.36	-2.76	**
Blattstiellänge	8.12	3.02	14.56	4.32	-4.23	***
Anzahl Ausläufer	4.75	2.70	2.83	1.64	2.10	*
Anzahl Blätter	6.54	1.57	5.45	2.66	1.22	n.s.

*** P < 0.001; ** P < 0.01; * P < 0.05; n.s.: nicht signifikant

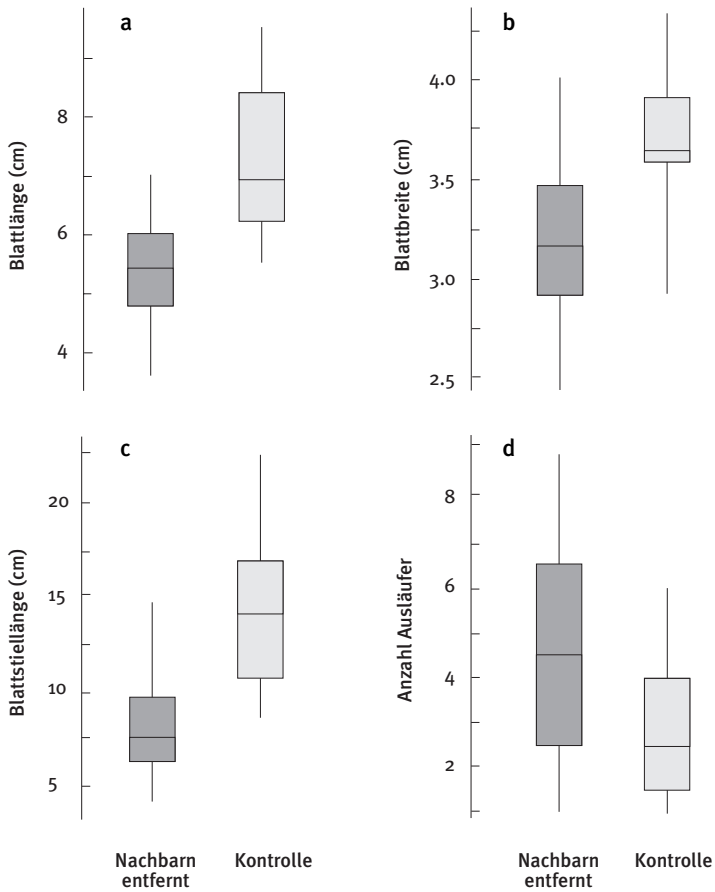


Abb. 3: Die morphologischen Reaktionen von *Stachys alopecuroides* auf das Entfernen der unmittelbaren Nachbarn. Dargestellt sind (a) Blattlänge, (b) Blattbreite, (c) Blattstiellänge und (d) die Anzahl vegetativer Ausläufer. Die Boxplots geben Median (horizontale Linie), Quartile (Höhe der Box), Minimum und Maximum (Enden der vertikalen Linien) der gemessenen morphologischen Größen.

war jedoch nicht signifikant (Tab. 1). Verglichen mit den Kontrollpflanzen war die durchschnittliche Länge der Blattstiele der freigestellten Individuen nahezu halbiert (14.6 bzw. 8.1 cm, Abb. 3 und 4).

Im Gegensatz zu den Blättern der freigestellten Individuen ragten die Blätter der Kontrollpflanzen aus der umgebenden Vegetation heraus. Diese morphologische Plastizität kann als Reaktion zur Steigerung der Lichtaufnahme (bzw. Vermeidung von Beschattung) und somit auch der Photosyntheserate interpretiert werden (HUBER & WIGGERMANN 1997). Allerdings müssten die strukturellen «Kosten», die bei der Ausbildung längerer Blattstiele für die Individuen anfallen, kleiner als der potentielle «Nutzen» sein, damit eine solche Reaktion als adaptiv bezeichnet werden kann (SCHMITT et al. 1995).

Die Blätter der Kontrollpflanzen waren signifikant länger (Abb. 3a) und breiter (Abb. 3b) als die Blätter der freigestellten Pflanzen. Durch das Entfernen sämtlicher Vegetation im Umkreis der freigestellten Individuen kam teilweise der nackte Boden zum Vorschein, wodurch der Boden stärker austrocknete und verhärtete. Möglicherweise verursachte dies ein limitiertes



Abb. 4: Zwei ausgegrabene Individuen von *Stachys alopecuros*. Rechts im Bild die Kontrollpflanze mit deutlich längeren Blattstielen. Links die freigestellte Pflanze mit kürzeren Blattstielen und vegetativen Ausläufern.

Blattwachstum. Allerdings sind Schattenblätter im allgemeinen grösser als Sonnenblätter, da die Vergrösserung der Blattfläche auch einen erhöhten Lichteintrag bedeutet. Wenn wir die Gesamtfläche der photosynthetisierenden Organe (Blattlänge \times Blattbreite \times Anzahl Blätter, Mittelwerte aus Tab. 1) als Mass für die potentielle Produktivität betrachten, kann zusammenfassend folgendes festgestellt werden: Die durchschnittliche Blattfläche eines Blattes der freigestellten Individuen war mit 17.1 cm^2 um einiges kleiner als diejenige der Kontrollindividuen (26.5 cm^2). Trotzdem machte die grössere Anzahl Ausläufer und Anzahl Blätter pro Ausläufer diesen Unterschied mehr als wett, denn die durchschnittliche Blattfläche der freigestellten Individuen betrug 530.4 cm^2 gegenüber 408.6 cm^2 für Kontrollindividuen.

Das experimentelle Entfernen der Nachbarn führte also insgesamt zu gesteigertem vegetativem Wachstum. Wir nehmen an, dass längerfristig auch die Fekundität gesteigert worden wäre, weil die Anzahl Samen, die ein Individuum ausbilden kann, oft sehr eng mit der vegetativen Masse korreliert ist (SAMSON & WERK 1986). Da die Kontrollpopulation in unserem Versuch ein geringeres vegetatives Wachstum zeigte als die durch Entfernen der Nachbarn geförderte Population, schliessen wir daraus, dass die Populationsentwicklung von *Stachys alopecuros* in einer Graslandbrache durch direkte Konkurrenz negativ beeinflusst wird.

In einem andern Versuch, der in einer *Molinia-arundinacea*-Graslandbrache am Monte San Giorgio durchgeführt wurde, bewirkte wiedereingeführte Mahd im Jahr nach der ersten Mahd eine Zunahme der reproduktiven Sprosse bei vielen Arten (STAMPFLI 1992). Darauf folgte jedoch bei einigen Arten ein erneuter Rückgang der reproduktiven Sprosse. Die vorübergehende Zunahme reproduktiver Sprosse kann, wie in unserem Versuch, auf ein erhöhtes Lichtangebot und erhöhte Temperaturen an der Bodenoberfläche bei ausreichenden Nährstoffreserven in den Pflanzen zurückgeführt werden. Längerfristig führte die Mahd hingegen zu einer Verknappung der Nährstoffreserven, was eine Förderung der Population verhinderte. Da die Nährstoffreserven einer Pflanze beim Entfernen ihrer Nachbarn im Gegensatz zur Mahd nicht direkt beeinflusst werden, empfehlen wir diese Massnahme zur Förderung von stark gefährdeten Arten in Graslandbrachen. Allerdings könnte das Entfernen von Nachbarn in trockenen Jahren auch zu negativen Ergebnissen führen, wenn die zu fördernde Population einer zu intensiven Lichteinstrahlung ausgesetzt ist und die Gefahr besteht, dass die Pflanzen infolge von Trockenstress absterben.

In *Molinia-arundinacea*-Graslandbrachen des Monte Barro überleben bis heute zahlreiche endemische oder selten gewordene Arten in kleinen Populationen (z. B. *Aquilegia einseleana*, *Carex austroalpina*, *Carex baldensis*, *Gladiolus palustris*, *Laserpitium nitidum*). Eine grossflächige Mahd, Beweidung oder das Abbrennen dieser Bestände scheint uns als Pflegemassnahme zu

riskant. Das hier mit *Stachys alopecurus* demonstrierte experimentelle Vorgehen könnte hingegen als Vorlage für einen kontrollierten Förderungsversuch (Präzisionsmanagement) mit diesen gefährdeten Populationen dienen.

Literatur

- AARSEN LW & EPP GA (1990) Neighbor manipulations in natural vegetation: a review. *Journal of Vegetation Science* 1: 13–30
- ANTOGNOLI C, GUGGISBERG F, LÖRTSCHER M, HÄFELFINGER S & STAMPFLI A (1995) Prati magri ticinesi tra passato e futuro. *Memorie 5 Società ticinese di scienze naturali* (Poncioni, Losone)
- BALLARÉ CL & SCOPEL AL (1997) Phytochrome signalling in plant canopies: testing its population-level implications with photoreceptor mutants of *Arabidopsis*. *Functional Ecology* 11: 441–450
- BONAN GB (1993) Analysis of neighborhood competition among annual plants: implications of a plant growth model. *Ecological Modelling* 65: 123–136
- CERABOLINI B (1997) Aspetti floristici e fitosociologici delle praterie insubriche. *Quaderni del Parco Monte Barro* 4: 15–35 (Cattaneo, Oggiono-Lecco)
- ERIKSSON O (1986) Mobility and space capture in the stoloniferous plant *Potentilla anserina*. *Oikos* 46: 82–87
- GIVNISH TJ (1982) On the adaptive significance of leaf height in forest herbs. *American Naturalist* 120: 353–381
- GOLDBERG DE (1987) Neighbourhood competition in an old-field plant community. *Ecology* 68: 1211–1223
- GOLDBERG DE & BARTON AM (1992) Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: A review of field experiments with plants. *American Naturalist* 139: 771–801
- HUBER H & WIGGERMANN L (1997) Shade avoidance in the clonal herb *Trifolium fragiferum*: A field study with experimentally manipulated vegetation height. *Plant Ecology* 130: 53–62
- KUPPERSCHMID AD, STAMPFLI A & NEWBERY DM (in press) Dispersal and microsite limitation in an abandoned calcareous grassland of the southern Prealps. *Folia Geobotanica*
- SAMSON DA & WERK KS (1986) Size-dependent effects in the analysis of reproductive effort in plants. *American Naturalist* 127: 667–680
- SCHMITT J, MCCORMAC AC & SMITH H (1995) A test of the adaptive plasticity hypothesis using transgenic and mutant plants disabled in phytochrome-mediated elongation responses to neighbors. *American Naturalist* 146: 937–953
- SILANDER JA & PACALA SW (1985) Neighborhood predictors of plant performance. *Oecologia* 66: 256–263
- STAMPFLI A (1992) Effects of mowing and removing litter on reproductive shoot modules of some plant species in abandoned meadows of Monte San Giorgio. *Botanica Helvetica* 102: 85–92
- STAMPFLI A, GUGGISBERG F, BERLI S & PESTALOZZI HU (1994) The abandoned *Danthonia alpina*-grasslands on Monte San Giorgio: evidence of floristic change and suggested management practices. In: Lotter AF & Ammann B (Hrsg) *Festschrift Gerhard Lang. Dissertationes Botanicae* 234: 59–78
- STAMPFLI A & ZEITER M (1999) Plant species decline due to abandonment of meadows cannot easily be reversed by mowing. A case study from the southern Alps. *Journal of Vegetation Science* 10: 151–164
- STAMPFLI A & ZEITER M (in press) Species responses to climatic variation and land-use change in grasslands of southern Switzerland. In: Burga CA & Kratochwil A (Hrsg) *Biomonitoring*. Kluwer, Dordrecht
- STÖCKLIN J & GISI U (1989) Auswirkungen der Brachlegung von Mähwiesen auf die Produktion pflanzlicher Biomasse und die Menge und Struktur der Streudecke. *Acta Oecologica Oecologia Applicata* 10: 259–270
- STOLL P & WEINER J (2000) A neighborhood view of interactions among plants. In: Law R, Metz H & Dieckman U (Hrsg) *The geometry of ecological interactions: simplifying*

spatial complexity. Cambridge University Press

VILLA M (1997) Elaborazione statistica dei dati ecologici relativi alle praterie del Monte Barro. Quaderni del Parco Monte Barro 4: 37–61 (Cattaneo, Oggiono-Lecco)

VILLA M & NEGRI D (1998) Gestione delle praterie e dei prati di interesse naturalistico. Quaderni del Parco Monte Barro 4 (Cattaneo, Oggiono-Lecco)

WEINER J (1984) Neighborhood interference amongst *Pinus rigida* individuals. *Journal of Ecology* 72: 183–195