

## Grundlagen effizienter Raufutterproduktion mit Mischbeständen

A. Lüscher<sup>1</sup>, N. Buchmann<sup>2</sup>, O. Huguenin-Elie<sup>1</sup>, D. Nyfeler<sup>1</sup>, M. Suter<sup>1</sup>, A. Weigelt<sup>3</sup>,  
E. Frossard<sup>2</sup>, M. Scherer-Lorenzen<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Forschungsanstalt Agroscope Reckenholz Tänikon ART, Reckenholzstrasse 191, CH-8046 Zürich; Email: andreas.luescher@art.admin.ch

<sup>2</sup>Institut für Pflanzenwissenschaften, ETH Zürich, Universitätstrasse 2, CH-8092 Zürich;

<sup>3</sup>Friedrich-Schiller-Universität Jena, Institut für Ökologie, Dornburger Str. 159, D-07743 Jena,

### Landwirtschaft und Diversitätsexperimente

Das grosse Potential von Mischbeständen für landwirtschaftlich genutztes Grasland wurde schon sehr früh erkannt (HECTOR und HOOPER, 2002; SANDERSON *et al.*, 2004) und gezielt genutzt (FREY, 1955). In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts ging jedoch der Einsatz von Mischbeständen in weiten Regionen Europas zu Gunsten von sehr hoch mit Stickstoff (N) gedüngten Reinbeständen ertragreicher Futtergräser mit hoher Futterqualität verloren. Einige Länder haben jedoch durchgehend am Einsatz von Gras-Leguminosen-Mischungen festgehalten (FRANKOW-LINDBERG, 2005; KESSLER und SUTER, 2005). Neue politische und ökonomische Rahmenbedingungen machen es nötig, den Einsatz von Mischbeständen neu zu beurteilen. Einerseits gilt es aus ökonomischen Gründen die Produktionskosten zu senken, andererseits ist ein hoher Einsatz von mineralischem N unerwünscht: wegen der Produktion des Treibhausgases CO<sub>2</sub> bei seiner energieaufwändigen Herstellung und wegen der mineralischen und gasförmigen N-Verluste an die Umwelt bei seiner Anwendung.

Biodiversitätsexperimente im Grasland, bei denen die Anzahl und die Zusammensetzung der Pflanzenarten experimentell variiert wird, haben häufig mit steigender Artenzahl eine steigende Biomasseproduktion, aber auch Effekte auf eine Reihe weiterer Ökosystemleistungen gefunden (BALVANERA *et al.*, 2006). Diese Untersuchungen wurden vornehmlich in ungedüngten Systemen durchgeführt und decken i.d.R. einen Diversitätsgradienten zwischen einer Art (Reinkulturen), artenarmen (2-4 Artenmischungen) und relativ artenreichen Mischungen (16-60 Arten) ab. Die Resultate legen nahe, dass Ökosystemprozesse in artenreichen Systemen „besser funktionieren“ – d.h. dass beispielsweise Prozessraten auf höherem Niveau ablaufen – und dass artenreiche Systeme mehr bzw. höhere Ökosystemleistungen liefern und deshalb die Ressourcen effizienter nutzen als artenarme Bestände. Es ist zu erwarten, dass dies noch stärker zutrifft, wenn nicht nur die Biomasseproduktion, sondern mehrere Ökosystemleistungen gleichzeitig beurteilt werden (HECTOR und BAGCHI, 2007).

Es bleiben jedoch viele Fragen offen. So wurde beispielsweise bis jetzt hauptsächlich die Biomasseproduktion untersucht, während andere Leistungen der Ökosysteme erst in den letzten Jahren verstärkt miteinbezogen wurden. Weiter bleibt abzuklären, ob die gemachten Beobachtungen auch auf intensiv landwirtschaftlich genutzte und gedüngte Graslandökosysteme übertragbar sind. Dies ist nicht klar, da grosse Unterschiede in den Prozessen zwischen nährstoffarmen (Konkurrenz um Nährstoffe) und stark ge-

düngten (Konkurrenz um Licht oder Wasser) Ökosystemen bestehen. Dementsprechend sind unter den beiden Bedingungen auch andere Merkmale für den Erfolg von Pflanzenarten entscheidend: langsam wachsende Arten mit einem tiefen Blattflächenverhältnis und langsam abbaubarer Streu herrschen in nährstoffarmen Systemen vor, während in nährstoffreichen Systemen schnell wachsende Arten mit einem hohen Blattflächenverhältnis und schnell abbaubarer Streu zu finden sind (LAMBERS und POORTER, 1992). Diese unterschiedliche Artausstattung bedingt wiederum unterschiedliche Prozessraten durch Feedback-Mechanismen zwischen Pflanzen und Bodenorganismen.

In landwirtschaftlich genutzten und halbnatürlichen Graslandsystemen nimmt die Artenzahl bei steigender Nährstoffverfügbarkeit stark ab und parallel dazu nimmt der Ertrag zu. Dieser negative Zusammenhang zwischen Diversität und Produktivität wird regelmässig in vergleichenden Studien in wohl etablierten Systemen beobachtet und kann durch den Ausschluss konkurrenzschwacher Arten durch schnell wachsende Arten mit zunehmender Nährstoffverfügbarkeit erklärt werden (GRIME, 2001). Es bleibt also zu prüfen, ob unter nährstoffreichen (landwirtschaftlichen) Bedingungen artenarme Mischungen oder gar Reinbestände den höchsten Ertrag liefern. Der negative Zusammenhang zwischen Produktivität und Artenzahl mit steigendem Nährstoffniveau und der positive Zusammenhang zwischen Artenzahl und Produktivität in Biodiversitätsexperimenten mit konstant gehaltenem Nährstoffniveau betreffen zwei unterschiedliche Fragestellungen: während in den vergleichenden Studien v.a. der Einfluss von Umweltfaktoren auf die Diversität gezeigt wird – d.h. die Umweltfaktoren sind die erklärende Variable und die Diversität ist die abhängige Variable – wird in den Biodiversitätsexperimenten der Frage nachgegangen, wie sich Ökosystemleistungen ändern, wenn sich die Artenzahl verändert – d.h. die Diversität ist nun die erklärende Variable und die Ökosystemleistungen sind die abhängigen Variablen.

Für die Beurteilung der Ergebnisse aus den Diversitätsexperimenten kommt der Vergleichsbasis, mit der die Leistung von Mischungen verglichen wird, eine entscheidende Rolle zu. In vielen Publikationen wird der Ertrag der Mischungen mit dem Durchschnitt der Erträge aller Reinkulturen verglichen. Ist der Mischungsertrag höher, so spricht man von „Overyielding“ und die Mischung wird als besser eingestuft als die Reinkulturen. Um das effizienteste System zu sein, müsste eine Mischung bei einem gegebenen Angebot an Wachstumsressourcen jedoch besser sein als die beste Reinkultur („transgressive Overyielding“; TRENATH, 1974). Dies gilt besonders in der Landwirtschaft, wo eine Reinkultur als Alternative zu einer Mischung nicht zufällig gewählt wird, sondern gezielt die beste Reinkultur gewählt wird. Es bleibt also zu untersuchen, ob unter landwirtschaftlichen Bedingungen Mischungen nicht nur besser sind als eine durchschnittliche Reinkultur, sondern ob sie auch besser sind als die beste Reinkultur.

Das Ziel dieses Artikels ist es, Antworten zu diesen offenen Fragen für landwirtschaftlich genutzte und gedüngte Graslandökosysteme zu geben. Dabei greifen wir hauptsächlich auf zwei grosse Mischungsexperimente mit unterschiedlichen Schwerpunkten zurück: das COST 852 Agrodiversity Grassland Experiment (KIRWAN *et al.*, 2007; [http://www.iger.bbsrc.ac.uk/COST\\_852/COST852Homepage.html](http://www.iger.bbsrc.ac.uk/COST_852/COST852Homepage.html)) und auf das Jena Experiment (ROSCHE *et al.*, 2005; [www.the-jena-experiment.de](http://www.the-jena-experiment.de)). Im COST Experiment stehen intensiv genutzte Ansaatwiesen im Vordergrund, welche im Experiment einen Ertragsbereich bis  $1700 \text{ g TM m}^{-2} \text{ J}^{-1}$  abdeckten (für Deutschland und die Schweiz). Über einen grossen Klimabereich von Süd- bis Nordeuropa wurden neben der Artenzahl vor allem die relativen Anteile der Arten manipuliert und der Einfluss auf die Ertragsbildung untersucht. Im Gegensatz dazu bezieht sich das Jena Experiment auf wenig intensives Dauergrünland (Glatthaferwiesen), mit einem Ertragsbereich bis etwa  $1000 \text{ g TM m}^{-2} \text{ J}^{-1}$ . Hier stehen die Effekte der Artenzahl auf Ertrag und andere Ökosystemprozesse im Vordergrund.

## Material und Methoden

### COST 852 Experiment

Im Rahmen der COST-Aktion 852 „Quality Legume-Based Forage Systems for Contrasting Environments“ wurde an 40 Standorten in Europa ein Mischungsexperiment durchgeführt mit dem Ziel, den Einfluss der Artenzahl, der Artanteile (Evenness) und der Identität der Einzelarten auf die Ökosystemleistungen zu analysieren (KIRWAN *et al.*, 2007). Dabei wurde an jedem Standort mit den je zwei wichtigsten Gras- und Klee-Arten intensiv genutzter Wiesen gearbeitet, die in sehr unterschiedlichen Verhältnissen gemischt wurden (Tab.1). Da die klimatischen Bedingungen zwischen den Standorten von Griechenland und Süd-Italien bis Island und Nord-Norwegen sehr unterschiedlich waren, unterschieden sich die vier Arten je nach klimatischer Region (Mittelmeer trocken, Mittelmeer feucht, Mitteleuropa, Nordeuropa). In Mitteleuropa wurde mit den Arten *Lolium perenne*, *Dactylis glomerata*, *Trifolium pratense* und *Trifolium repens* gearbeitet (Details siehe KIRWAN *et al.*, 2007). Um die Dynamik der Bestandeszusammensetzung nicht zu beeinflussen wurden die Parzellen nicht gejätet. Die Resultate in diesem Artikel basieren auf 28 Standorten mit dem Schwerpunkt auf Mitteleuropa, insbesondere auf Zürich-Reckenholz, wo als zusätzlicher Faktor die N-Düngung in 3 Stufen (50, 150 und 450 kg N ha<sup>-1</sup> J<sup>-1</sup>) variiert wurde.

**Tab. 1:** Relative Anteile der vier Arten in den Saatmischungen des COST 852 Experimentes. Jede Mischung wurde in zwei Dichten angesät (100% und 60%).

Lp: *Lolium perenne*, Dg: *Dactylis glomerata*, Tp: *Trifolium pratense*, Tr: *Trifolium repens*, fett: Mischungen an allen mitteleuropäischen Standorten, Nicht fett: zusätzliche Mischungen bei 150 kg N ha<sup>-1</sup> J<sup>-1</sup> am Standort Zürich-Reckenholz.

	Zusammensetzung [% der Arten (Lp/Dg/Tp/Tr)]			
Reinkulturen	<b>(100/0/0/0)</b>	<b>(0/100/0/0)</b>	<b>(0/0/100/0)</b>	<b>(0/0/0/100)</b>
Zwei Arten, gleiche Anteile	(50/50/0/0)	(50/0/50/0)	(50/0/0/50)	
	(0/50/50/0)	(0/50/0/50)	(0/0/50/50)	
Vier Arten, extrem dominiert	(90/3/3/3)	(3/90/3/3)	(3/3/90/3)	(3/3/3/90)
Vier Arten, dominiert	<b>(70/10/10/10)</b>	<b>(10/70/10/10)</b>	<b>(10/10/70/10)</b>	<b>(10/10/10/70)</b>
Vier Arten, co-dominiert	<b>(40/40/10/10)</b>	<b>(40/10/40/10)</b>	<b>(40/10/10/40)</b>	
	<b>(10/40/40/10)</b>	<b>(10/40/10/40)</b>	<b>(10/10/40/40)</b>	
Vier Arten, gleiche Anteile	<b>(25/25/25/25)</b>			

### Jena Experiment

Das Jena Experiment ist das weltweit grösste Biodiversitätsexperiment an einem Standort mit künstlich angelegten Wiesenmischungen, bestehend aus 1, 2, 4, 8, 16 und 60 Pflanzenarten auf 90 grossen (400 m<sup>2</sup>) und 390 kleinen Parzellen (12,25 m<sup>2</sup>). Jede Diversitätsstufe wurde dabei mit unterschiedlich zusammengesetzten Mischungen wiederholt, mit Ausnahme der kompletten 60-Artenmischung mit Wiederholung der identischen Artenkombination (Tab. 2). Parallel wurde auch die Anzahl funktioneller Gruppen (definiert als Gräser, Leguminosen, klein- und grosswüchsige Kräuter) weitgehend unabhängig von der Artenanzahl variiert (Tab. 2; ROSCHER *et al.*, 2004). Zu beachten ist, dass neben den 16 zufällig ausgewählten Reinkulturen in den grossen Parzellen (Tab. 2), alle anderen 44 Arten auf kleinen Parzellen ebenfalls in Reinkultur angelegt wurden, um die Berechnung des Overyieldings durchführen zu können. Zum Aufrechterhalten des Diversitätsgradienten müssen die Parzellen regelmässig gejätet werden, zudem wird zweimal jährlich gemäht. Angelegt im Jahr 2002, werden seither nicht nur die ober- und unterirdische Produktivität, sondern auch sehr detailliert der

Kohlenstoff-, Wasser- und Nährstoffhaushalt auf allen Parzellen kontinuierlich gemessen. Darüber hinaus werden trophische Interaktionen zwischen Pflanzen, Konsumenten, Prädatoren und Destruenten untersucht, um die Abhängigkeit dieser Interaktionen von der Pflanzendiversität aufzudecken. Zudem gibt es einen sog. Dominanzversuch (auf 206 kleinen Parzellen), bei denen 9 potentiell dominante Gräser und Kräuter als Mischungen unterschiedlicher Artenzahl (1, 2, 3, 4, 6, 9 Arten) angesät wurden. Seit 2006 wird auf fünf Teilflächen pro Parzelle des Hauptversuches zusätzlich die Bewirtschaftungsintensität variiert (sog. Managementversuch), um die Diversitäts-Produktivitätsbeziehung unter landwirtschaftlich relevanten Bedingungen zu untersuchen. Dabei wird sowohl die Mahdfrequenz (1, 2, oder 4 Schnitte) als auch das Düngungsniveau (NPK-Dünger mit 0, 100 oder 200 kg N ha<sup>-1</sup> J<sup>-1</sup>) in 5 Verfahren (siehe Abb. 2) variiert, um einen Bewirtschaftungsgradienten von extensiv zu intensiv zu erzeugen.

**Tab. 2:** Experimentelles Design des Jena Experiments mit der Anzahl an unterschiedlichen Mischungen (=Parzellen) pro Diversitätsstufe, dargestellt am Beispiel des Hauptversuches mit 400 m<sup>2</sup> grossen Parzellen. \*: Die 60-Artenmischung beinhaltet immer die gleiche Artkombination.

		Artenzahl					Parzellen	
		1	2	4	8	16		60
Funktio- nelle Gruppen	1	16	8	4	4	2	34	
	2		8	4	4	4	20	
	3			4	4	4	12	
	4			4	4	4	4*	16
Parzellen		16	16	16	16	14	4	82

## Ergebnisse und Diskussion

### Overyielding

Die Resultate des COST 852 Experimentes zeigten im ersten Jahr ein deutliches Overyielding. Die ausgeglichene Mischung (25% jeder der vier Arten) erzielte über alle 28 Standorte gemittelt einen Mehrertrag von 47% über dem Durchschnitt der vier Reinkulturen (KIRWAN *et al.*, 2007), wobei der Effekt an 25 Standorten signifikant war. Es ist erstaunlich, dass dieser Effekt so konstant war und über den grossen klimatischen Gradienten von Südeuropa bis Island auftrat, wie auch über den extrem grossen Bereich der Produktivität der Standorte, die von 250 bis 1840 g TM m<sup>-2</sup> J<sup>-1</sup> reichte (Erträge der Mischungen mit gleichen Artanteilen). Vorläufige Analysen der mitteleuropäischen Standorte zeigten, dass das deutliche Overyielding auch im zweiten und dritten Jahr signifikant war (LÜSCHER *et al.*, 2008).

Im Jena Experiment waren die Mischungen ebenfalls produktiver als der Durchschnitt der Reinkulturen, und mit zunehmender Artenzahl stieg die Biomasseproduktion kontinuierlich an. Über alle Mischungen gemittelt zeigte sich im zweiten Versuchsjahr (2003) bereits eine um 46,7% erhöhte Produktivität der Mischungen gegenüber dem Mittel der Reinkulturen. Dieser Vorteil der Mischungen bestätigte sich auch in den Folgejahren (ausgewertet bis 2006, dem fünften Versuchsjahr, MARQUARD *et al.*, subm.). Wurden nur Arten berücksichtigt, die in typischen mitteleuropäischen Wiesen dominant werden können (sog. Dominanzversuch), so war der Mehrertrag der Mischungen sogar um 82,6% erhöht (ROSCHE *et al.*, 2005).

### Transgressives Overyielding

KIRWAN *et al.* (2007) konnten mit der Analyse von 28 Standorten zeigen, dass im COST Experiment im ersten Jahr signifikantes transgressives Overyielding auftrat. Vorläufige Analysen zeigten diesen Effekt auch im zweiten und im dritten Jahr. Der durchschnittliche Ertrag aller angesäten Mischungen mit ihren sehr unterschiedlichen Artanteilen (Tab. 1) war in den drei Jahren 6, 20 und 16% höher als der Ertrag der ertragreichsten Reinkultur (HELGADOTTIR *et al.*, 2008). Am Standort Zürich-Reckenholz resultierten die starken Diversitätseffekte ebenfalls in signifikantem transgressivem Overyielding (Abb. 1).

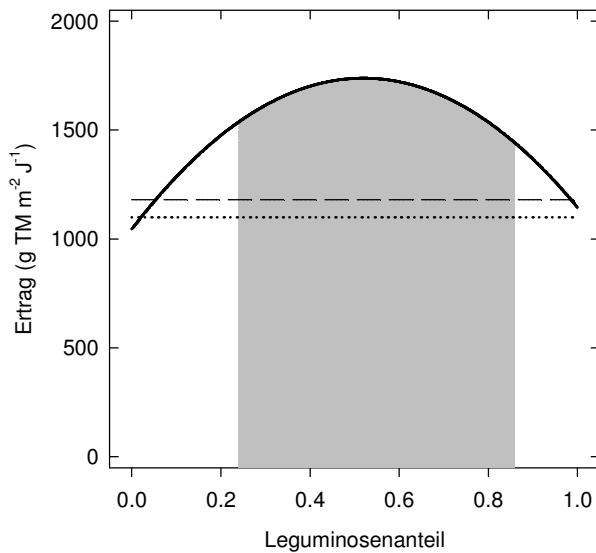


Abb. 1: Einfluss des Leguminosenanteils auf den Ertrag der Mischungen bei 150 kg N-Düngung  $\text{ha}^{-1} \text{J}^{-1}$  im zweiten Jahr des COST Experimentes am Standort Zürich-Reckenholz (gefittete Linie der Regressionsanalyse aus  $n=50$  Messpunkten, Tab. 1). Dargestellt sind die Erträge der Mischungen, die gleiche Anteile der beiden Grasarten *L. perenne* und *D. glomerata* und der beiden Leguminosenarten *T. pratense* und *T. repens* enthielten (—). Zum Vergleich sind ebenfalls die Erträge der Reinkulturen mit dem höchsten Ertrag (— — —, Referenz für transgressives Overyielding) und dem durchschnittlichen Ertrag (······, Referenz für Overyielding) dargestellt. Grau eingefärbt ist der Bereich mit signifikantem transgressivem Overyielding.

Im Jena Experiment trat im zweiten Jahr transgressives Overyielding in nahezu einem Viertel aller Mischungen auf (ROSCHER *et al.* 2005). Eine detaillierte Analyse aus den folgenden Versuchsjahren zeigte, dass transgressives Overyielding v.a. bei Kombination von zwei funktionellen Gruppen auftrat, d.h. bei Kombination von Arten mit unterschiedlicher Wuchsform bzw. Physiologie. (MARQUARD *et al.*, subm.). Im Dominanzversuch (mit potentiell dominanten Arten wie *Arrhenaterum elatius*, *Dactylis glomerata*, *Trifolium pratense*) wiesen sogar 67,7% aller Mischungen höhere Erträge als die beste Reinkultur auf (ROSCHER *et al.*, 2005). Im dritten Versuchsjahr (2004) sank dieser Prozentsatz dann auf 33.5% (ROSCHER *et al.*, 2007).

CARDINALE *et al.* (2007) fanden in einer Metaanalyse über 44 Mischungsexperimente, dass der Ertrag der artenreichsten Mischung im Durchschnitt 1.77 mal grösser war als der Durchschnittsertrag aller Reinkulturen. Das Ausmass des Overyieldings in unseren beiden Experimenten war also in einem ähnlichen Bereich wie dieser Wert, dies obwohl für das Jena Experiment das durchschnittliche Overyielding aller Mischungen und nicht nur dasjenige der artenreichsten Mischung angegeben wurde. Herausragend und unerwartet war jedoch das Ausmass des transgressivem Overyieldings, das in unseren

beiden Experimenten gefunden wurde. CARDINALE *et al.* (2007) stellten nämlich nur in 12% der Experimente signifikantes transgressives Overyielding fest. Im Durchschnitt aller 44 Experimente erreichte der Ertrag der artenreichsten Mischung nur gerade 88% des Ertrages der ertragreichsten Reinkultur. Ein zentraler Unterschied zwischen den 44 Experimenten der Metaanalyse und dem COST Experiment sowie dem Jena Experiment, insbesondere dem Dominanzversuch, liegt im Unterschied der Reinkulturerträge zwischen einzelnen getesteten Arten. In den Experimenten der Metaanalyse war der Ertrag der ertragreichsten Reinkultur nahezu doppelt so gross wie der Durchschnittsertrag aller Reinkulturen ( $1.77:0.88=1.93$ ), was das Erreichen eines signifikanten Overyieldings sehr vereinfacht. Demgegenüber braucht es dann einen grossen Schritt vom Overyielding zum transgressiven Overyielding. Im COST Experiment wurden jedoch gezielt die jeweils besten futterbaulich genutzten Arten ausgewählt, im Jenaer Dominanzversuch die potentiell dominanten Arten. Der Ertrag aller Reinkulturen war dementsprechend hoch (Abb. 1). Dies führte dazu, dass es deutlich schwieriger war, Overyielding zu erreichen, während der Schritt zum transgressiven Overyielding danach jedoch wesentlich geringer war. Die grossen Diversitätseffekte (Overyielding und transgressive Overyielding), die in beiden Experimenten trotz der durchwegs hohen Erträge der Referenz (Reinkulturen) erzielt wurden, zeigen das enorme Potenzial der getesteten Mischungen.

### Einfluss der Düngung auf die Diversitätseffekte

Am Standort Zürich-Reckenholz (COST Experiment) war das Overyielding für die drei Jahre mit 49, 106 und 69% bei der tiefsten N-Stufe (N50) am höchsten. Diese sehr starken Diversitätseffekte führten dazu, dass der Ertrag der ertragreichsten Mischungen bei einer N-Düngung von  $50 \text{ kg ha}^{-1} \text{ J}^{-1}$  so hoch war wie der Ertrag der mit  $450 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ J}^{-1}$  gedüngten Grasreinkulturen (NYFELER *et al.*, 2008). Die hervorragende Leistung der Mischungen bei tiefer N-Düngung deuten an, dass die symbiotische  $\text{N}_2$ -Fixierung (BOLLER und NÖSBERGER, 1987) einen bedeutenden Anteil an den Diversitätseffekten hatte. Am Standort Zürich-Reckenholz erreichte die Menge an fixiertem Luftstickstoff, der mit der Kleebiomasse geerntet wurde, bis  $326 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ J}^{-1}$ .

Durch die höchste N-Düngung (N450) wurde das Overyielding reduziert, blieb aber selbst bei dieser hohen N-Gabe mit 42, 34 und 22% für die drei Jahre von Bedeutung. Sogar das transgressive Overyielding war bei der höchsten N-Stufe noch nachweisbar: Es betrug im ersten Jahr 19% ( $p < 0.001$ ); während es im zweiten und dritten Jahr nur noch 14% (ns) und 6% (ns) betrug. Erstaunlich war der hohe Wert für das transgressive Overyielding, wenn der kumulierte Ertrag über alle drei Versuchsjahre analysiert wurde. Die ertragreichste Mischung produzierte über drei Jahre hinweg selbst bei der höchsten N-Stufe 33% mehr Ertrag als die ertragreichste Reinkultur.

Durch die Überlagerung des Diversitäts- mit dem Bewirtschaftungsgradienten (sog. Managementversuch im Jena Experiment) ist es möglich, den relativen Anteil der Diversität und der Bewirtschaftung an der Ertragsbildung sowie eine mögliche Interaktion zwischen beiden Faktoren zu untersuchen. Zu Beginn des Versuches wurde davon ausgegangen, dass Bewirtschaftungseffekte über Düngung und Mahdfrequenz einen deutlich stärkeren Einfluss auf den Ertrag haben sollten als eine Veränderung der Artenzahl. Wie Abb. 2 allerdings zeigt, wurde im vierten Jahr nach der Ansaat durch eine Intensivierung ein durchschnittlicher Mehrertrag von  $315 \text{ g m}^{-2} \text{ J}^{-1}$  (TM) erreicht, während eine Erhöhung der Artenzahl von 1 auf 16 im Mittel sogar eine Erhöhung von  $440 \text{ g m}^{-2} \text{ J}^{-1}$  erzielte, was v.a. in den Mischungen mit Leguminosen zustande kam (WEIGELT *et al.*, subm). Damit waren sehr diverse, ungedüngte Mischungen genauso produktiv wie stark gedüngte Reinkulturen bzw. stark gedüngte artenarme Mischungen. Zu beachten ist dabei, dass am Standort Jena aufgrund der relativ geringen Niederschlagsmenge (587mm im langjährigen Mittel) die Ertragssteigerung durch Düngung

sicherlich geringer ausfällt als an gut wasserversorgten Standorten, wobei unter solchen guten Bedingungen auch die Diversitätseffekte deutlicher ausfallen sollten, wenn die Artenzahl der Mischungen aufrecht erhalten werden kann. Ausserdem sind nicht alle Arten der Glatthaferwiesen im Jena Experiment an häufige Schnittnutzung angepasst, so dass das Ertragsmaximum schon bei einer mittelintensiven Nutzung erreicht wurde. Da im Jena Experiment ein zufälliger Artenverlust simuliert wurde, sind einige typische, durch die landwirtschaftliche Nutzung geförderte Mischungen nicht im Design vorhanden, wie z.B. Klee-gras-Ansaatwiesen. Aus diesem Grund haben wir die Ertragsdaten des Managementversuchs im Jena Experiment solchen aus konventionell bewirtschafteten Wiesen unterschiedlicher Nutzungsintensität auf ähnlichen Standorten gegenübergestellt. Auch hier zeigt sich, dass die ungedüngten, hoch-diversen Mischungen mit 60 Arten genauso produktiv waren wie eine sehr artenarme, stark gedüngte Klee-gras-Mischung (Abb. 2).

Beide Experimente zeigen, dass mit artenreichen und leguminosenhaltigen Mischungen bei reduziertem Ressourceninput ähnlich hohe Erträge wie in Reinkulturen mit hoher N-Düngung erzielt werden können.

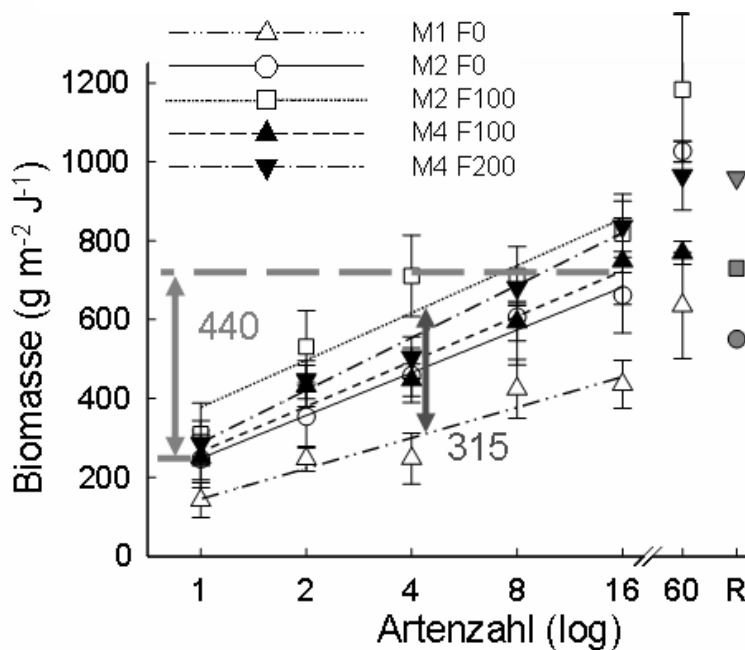


Abb. 2. Beziehung zwischen Diversität und Produktivität im Managementversuch des Jena Experiments mit unterschiedlichen Bewirtschaftungsintensitäten. M1, 2, 4: Mahd-frequenz in Schnitten pro Jahr; F0, 100, 200: Düngungsstufe in  $\text{kg N ha}^{-1} \text{J}^{-1}$ . Die grauen Symbole (R) geben das Ertragsniveau konventionell bewirtschafteter Wiesen auf vergleichbaren Referenz-Stand-orten an; Dreieck: gedüngte Klee-gras-Mischung, Quadrat: mittelintensive Dauerwiese, Kreis: wenig intensive Dauerwiese.

### Einfluss der Artenzahl (Richness) und der Artanteile (Evenness) auf die Diversitätseffekte

Die Analysen über alle Standorte des COST Experimentes (KIRWAN *et al.* 2007) hinweg im ersten Jahr ergaben, dass die Artanteile in der Mischung einen entscheidenden Einfluss auf die Diversitätseffekte ausübten. Die Mischungen mit gleichen Artanteilen, also mit der grösstmöglichen Evenness, zeigten das stärkste Overyielding ( $310 \text{ g m}^{-2} \text{ J}^{-1}$ ). Je weniger ausgeglichen die Mischung war (Tab. 1), desto geringer waren das Overyielding (KIRWAN *et al.*, 2007). Dieser Zusammenhang wurde auch für die Ausgeglichenheit der Gras-Leguminosenanteile am Standort Zürich beobachtet (Abb. 1). Die Auswertungen zeigten weiter, dass die Grösse der Diversitätseffekte mit steigender Artenzahl zunahm, dass diese Zunahme jedoch eine deutliche Sättigung erfuhr. Der Produktivitätsgewinn bei einer Erhöhung der Artenzahl von drei auf vier Arten war nur noch gering.

Im Jena Experiment zeigte sich ein über fünf Jahre hinweg sehr stabiler Diversitätseffekt auf die Produktivität (MARQUARD *et al.*, *subm.*), wobei sich auch hier eine Sättigung einstellte (linearer Anstieg in der logarithmischen Darstellung der Artenzahl in Abb. 2), allerdings bei höheren Diversitätsstufen als in der COST Studie. Diese positive Diversitäts-Ertragsbeziehung bestätigt die Ergebnisse aus vielen anderen Diversitätsexperimenten weltweit (BALVANERA *et al.*, 2006). Darüber hinaus blieb dieser positive Zusammenhang auch unter unterschiedlichen Bewirtschaftungsintensitäten bestehen (Abb. 2).

Die sehr grossen Diversitätseffekte, die im COST-Experiment mit nur vier Arten erzeugt werden konnten und die Sättigung der Diversitätseffekte mit steigender Artenzahl in beiden Experimenten, wie auch die grosse Bedeutung der Ausgeglichenheit der Artanteile in der Mischung zeigen, dass es für die Landwirtschaft eine gute Strategie sein könnte, Mischungen einzusetzen und die Ausgeglichenheit dieser Mischungen bewusst zu fördern. An vielen Standorten der COST 852 Studie ist dies nur schlecht gelungen. Über die Zeit nahm der Anteil an Leguminosen stark ab und die Mischungen wurden immer mehr durch *D. glomerata* dominiert. Diese Entwicklung war vor allem durch die Identität der Arten (sehr hohe Konkurrenzkraft von *D. glomerata*) und durch die Reaktion der Arten auf die N-Düngung beeinflusst. Der relative Anteil von *D. glomerata* in der ursprünglich gesäten Mischung hatte dagegen einen untergeordneten Einfluss. Auch im Jena Experiment kam es zu Veränderungen der Artanteile über die Zeit, so dass sich Rang-Abundanz-Muster einstellten, die typisch für bewirtschaftete Dauergrünlandgesellschaften sind, mit deutlicher Dominanz von *Arrhenatherum elatius* (ROSCHER *et al.*, 2005). Diese zeitliche Instabilität der Artenzusammensetzung, die in beiden Experimenten auftrat, bedeutet, dass über längere Zeiträume die realisierte Evenness abnahm. Dadurch könnte der Diversitätseffekt mit der Zeit abnehmen, was jedoch im COST-Experiment einzig im dritten Jahr bei der höchsten N-Stufe am Standort Zürich auftrat. In einem Zusatzversuch im Jena Experiment, indem neben der Artenzahl auch die Evenness manipuliert wurde zeigte sich tatsächlich, dass der Effekt der Artenzahl grösser als derjenige unterschiedlicher Evenness war, was auf die rasche Einstellung typischer Rang-Abundanz-Muster selbst in Mischungen mit ursprünglich gleichen Artanteilen (=maximale Evenness) zurückzuführen war (SCHMITZ *et al.* in prep.). Artenreiche Mischungen, in denen andere Arten die Funktionen von zurückgedrängten Arten übernehmen können („Versicherungsleistung“) oder auch eine Zusammenstellung von Mischungen aus Arten und/oder Sorten mit ausgeglichener Konkurrenzkraft (LÜSCHER und JACQUARD, 1991; LÜSCHER *et al.*, 1992) können diesem Phänomen entgegenwirken.

Wegen der ausgeprägten Diversitätseffekte der getesteten vier-Arten-Mischungen im COST Experiment waren die Vorteile der Mischungen, trotz der Bedeutung der Evenness, über einen weiten Bereich der Artanteile vorhanden. Auch wenn nicht die „opti-



mal ausgeglichene“ Mischung erzeugt werden konnte, waren die Vorteile immer noch deutlich. Dies war bei der mittleren N-Stufe (N150) am ausgeprägtesten: die Mischungen mit einem Leguminosenanteil zwischen 5 und 98% lieferten mindestens den gleichen Ertrag wie die beste Reinkultur (Abb. 1). Das transgressive Overyielding war dabei im Bereich von 25 bis 90% Leguminosenanteil in der Mischung signifikant. Es zeigte sich also, dass die Ansaat einer Mischung im Vergleich zur Reinkultur bei diesem N-Niveau praktisch immer ein Vorteil war, selbst wenn die optimale Mischungszusammensetzung nicht erreicht wurde.

Zur optimalen Nutzung der Diversitätseffekte wird es daher eine interessante Herausforderung für die Forschung sein, Mischungen und Bewirtschaftungsstrategien zu entwickeln, die einerseits langfristig ausgeglichene Artanteile in den Beständen ermöglichen, andererseits auch eine hohe Diversität bei intensiver Nutzung erhalten können, um damit das biologische Potenzial zur Ertragssteigerung und –sicherung voll ausschöpfen zu können.

### Ursachen der Mischungseffekte

Mit zunehmender Diversität steigt auch die Wahrscheinlichkeit an, dass besonders produktive Arten in einer Mischung enthalten sind, die das System dominieren können. Dieser als „sampling“ oder „selection“ bezeichnete Effekt führt dann dazu, dass im Mittel über alle Mischungen die Produktivität mit zunehmender Diversität ebenfalls ansteigen kann. Dieser Effekt ist vor allem von Bedeutung bei einem grossen Unterschied im Ertragsniveau der einzelnen Monokulturen. In unseren beiden Experimenten spielte dieser Effekt aber nur eine untergeordnete Rolle. Durch den Test auf transgressives Overyielding, der sich auf die produktivste Reinkultur bezieht, wird sichergestellt, dass dieser „sampling“-Effekt nicht als Erklärung für den höheren Ertrag in unseren Mischungen auftreten kann.

Beide hier vorgestellten Experimente unterstreichen, dass die zusätzliche Versorgung mit Leguminosen-fixiertem Stickstoff eine wichtige Grundlage für positive Mischungseffekte ist. Dennoch zeigen detaillierte Analysen der Ergebnisse, dass nicht ausschliesslich die symbiotische N<sub>2</sub>-Fixierung für die Diversitätseffekte verantwortlich war (siehe auch VAN RUIJVEN und BERENDSE, 2005). Dies ist einerseits ersichtlich an der Tatsache, dass auch im weitgehend nicht durch Stickstoff limitierten System (COST Standort Zürich-Reckenholz, N450) bedeutende Diversitätseffekte auftraten, sowie dass auch unter Gabe von 200 kg N die positive Diversitäts-Ertragsbeziehung im Jena Experiment bestehen blieb. Andererseits ergaben die Analysen auch signifikante Diversitätseffekte, wenn Gräser mit Gräsern oder Leguminosen mit Leguminosen gemischt wurden.

Wir gehen daher davon aus, dass die Diversitätseffekte bei den untersuchten Arten neben der symbiotischen N<sub>2</sub>-Fixierung durch folgende Mechanismen zustande kamen. (1) Eine räumliche Niscentrennung für die Aufnahme von Nährstoffen und Wasser zwischen tief wurzelnden Arten wie *T. pratense* und flachwurzelnden Arten wie *T. repens* oder Gräsern (BARNARD *et al.*, subm.). (2) Eine zeitliche Niscentrennung innerhalb der Vegetationsperiode zwischen den Gräsern, die ihre höchste Biomasseproduktion im ersten Aufwuchs verzeichnen (MENZI *et al.*, 1991) und den Kleearten, die im Sommer dominieren (LÜSCHER *et al.*, 2005). (3) Eine zeitliche Niscentrennung über die Jahre zwischen den sich schnell etablierenden Arten (z.B. *T. pratense*, *L. perenne*) und den sich langsamer etablierenden aber persistenteren Arten (z.B. *T. repens*, *D. glomerata*). Diese Verschiebung über die Jahre hinweg war der Prozess, der im COST Experiment in Zürich bei der höchsten N-Stufe für das hohe transgressive Overyielding von 33% verantwortlich war, wenn der kumulierte Ertrag über drei Jahre betrachtet wurde, obwohl das transgressive Overyielding in den einzelnen Jahren deutlich kleiner war. Während in den Reinkulturen die ertragreichste Art von *T. pratense* im ersten Jahr

zu *D. glomerata* im dritten Jahr wechselte, hatten die Mischungen den Vorteil, dass sie in jedem Jahr die ertragreichste Art enthielten. So kam der oben beschriebene "Versicherungseffekt" zum Tragen, der den Ertrag der Mischungen stabilisierte. Auch in anderen Diversitätsexperimenten kann ein Wechsel der ertragreichsten Art über die Jahre hinweg beobachtet werden: in 17 Experimenten mit Langzeitdaten lag die Wahrscheinlichkeit, dass eine Art in zwei aufeinanderfolgenden Jahren jeweils die ertragreichste Reinkultur bildete, nur bei 25% (CARDINALE *et al.* 2007). (4) Neben der symbiotischen N-Fixierung kann auch eine chemische Einnischung durch präferentielle Aufnahme unterschiedlicher Stickstoffformen (Ammonium, Nitrat, organischer Stickstoff) erfolgen, wobei dieser Mechanismus vermutlich eher in stark N-limitierten Systemen eine signifikante Rolle spielt, während er in den von uns untersuchten, gut N-versorgten Böden weniger bedeutsam ist (KAHMEN *et al.*, 2006; VON FELTEN *et al.*, *subm.*).

Diese Mechanismen haben unter dem Schlagwort „Komplementäre Ressourcennutzung“ Eingang in die Diskussion um die zugrundeliegenden Ursachen von Diversitätseffekten auf Ökosystemfunktionen gefunden. Das bedeutet, dass durch die unterschiedliche Einnischung der Arten die vorhandenen Ressourcen effizienter und vollständiger genutzt werden können, als dies in Reinbeständen möglich ist. Ökologisch betrachtet heisst das, dass die innerartliche (intraspezifische) Konkurrenz höher ist als die zwischenartliche (interspezifische) Konkurrenz (SUTER *et al.*, 2007).

Zusammenfassend zeigen diese Ergebnisse aus sehr unterschiedlichen Studien und vielen Standorten eindrücklich, dass sehr grosse Diversitätseffekte erzielt werden können, v.a. wenn Arten und/oder Sorten für die landwirtschaftliche Nutzung gezielt ausgewählt werden, damit sie sich möglichst gut ergänzen (z.B. unterschiedliche N-Quellen, unterschiedliche Wurzelhorizonte, unterschiedliche zeitliche Wachstumsoptima innerhalb und zwischen den Jahren) (HILL, 1990; LÜSCHER und JACQUARD, 1991).

### Vielfältige Vorteile der Mischungen

Neben den detailliert beschriebenen positiven Effekten der Mischungen auf den Ertrag und auf den notwendigen (geringen) Einsatz von N-Dünger konnten in diesen und anderen Experimenten weitere Vorteile von Mischungen nachgewiesen werden. Der Ertrag bleibt in der Regel in Mischungen sowohl zeitlich (HELGADOTTIR *et al.*, 2008), wie auch räumlich (WEIGELT *et al.*, 2008) stabiler als in Reinkulturen, die Einwanderung von ungesäten Arten ist in Mischungen stark reduziert (LÜSCHER *et al.*, 2008, MWANGI *et al.*, 2007; ROSCHER *et al.*, *subm.*) und die N-Verluste (Nitrat und Lachgas) können reduziert sein (FISCHER *et al.*, 2007, OELMANN *et al.*, 2007, SCHERER-LORENZEN *et al.*, 2003). Zudem weisen artenreiche Mischungen i.d.R. eine höhere Habitatqualität für andere Organismengruppen wie z.B. für Insekten auf (JOSHI *et al.*, 2004) und sind oft stabiler gegenüber Störungen wie z.B. Sommertrockenheit (KAHMEN *et al.*, 2005). Schliesslich darf bei einer agronomischen Betrachtungsweise der Aspekt der Futterqualität nicht fehlen. Erste vorläufige Analysen zeigen, dass verschiedene Aspekte der Futterqualität (Rohprotein, Rohfett, Faseranteile, Netto-Energie-Laktation) im Jena Experiment über den Diversitätsgradienten konstant bleiben und nicht etwa abnehmen (HÄMMIG, 2007, PROBST, 2007). In der an Glatthaferwiesen angepassten mittelintensiven Nutzung blieb die Futterqualität jedoch hinter derjenigen zurück, die in intensiv genutzten Klee-Grasmischungen mit *Lolium*-Arten erzielt werden kann. Dies ist begründet durch den späten ersten Schnitt und die Dominanz von Arten der Glatthaferwiese. Bei intensiver Nutzung mit frühem Schnitt konnte der Futterwert kurzfristig sogar in sehr diversen Mischungen auf ein vergleichbares Niveau gebracht werden, wie in den Klee-Grasmischungen.

Es ist wichtig festzuhalten, dass auch bei diesen Leistungen der Mischungen die Anteile der einzelnen Arten bzw. funktionellen Gruppen von entscheidender Bedeutung sind. So steigerte ein zunehmender Grasanteil in der Mischung die Aktivität der symbioti-

schen N<sub>2</sub>-Fixierung von Einzelpflanzen der Leguminosen (ZANETTI *et al.*, 1997; NYFELER *et al.*, 2006). Die schnelle und vollständige Aufnahme von mineralischem N im Boden durch die Gräser reduziert das N-Verlustpotential mit zunehmendem Grasanteil (PALMBORG *et al.*, 2005, ROSCHER *et al.*, 2008). Die unterschiedlichen Eigenschaften der Einzelarten können sich in der Mischung folglich ideal ergänzen. Dies wird jedoch erst vollständig sichtbar, wenn auch unterschiedliche Ökosystemleistungen betrachtet werden. In einem Optimierungsprozess, der die verschiedenen Ökosystemleistungen der Mischbestände beurteilt, wird es eine Aufgabe der Zukunft sein, optimale Mischungszusammensetzungen zu definieren (z.B. optimaler Leguminosenanteil für hohe Erträge bei tiefen N-Verlusten), die auch bei klimatischen Veränderungen in der Zukunft sichere Erträge liefern.

### Zusammenfassende Schlussfolgerungen

Die Ergebnisse zeigen sowohl in ungedüngtem als auch in gedüngtem, landwirtschaftlich genutztem Grasland grosse Ertragsvorteile von Mischungen im Vergleich zu Reinkulturen. Dieser Effekt war über mehrere Jahre, über einen sehr grossen Bereich von Standortbedingungen und über einen grossen Bereich von Düngergaben und Schnitthäufigkeiten konsistent, was eine Verallgemeinerung zulässt:

- Schon Mischungen mit relativ wenigen, jedoch gut aufeinander abgestimmten Arten können grosse Ertragsvorteile gegenüber Reinkulturen erzielen.
- Aufgrund des Stickstoffinputs der N<sub>2</sub>-fixierenden Leguminosen kann mit Gras-Leguminosen-Mischungen bei ausbleibender oder tiefer N-Düngung derselbe Ertrag erreicht werden wie mit hoch gedüngten Gras-Reinkulturen. Ausgeglichen zusammengesetzte Gras-Leguminosen-Mischungen haben also ein grosses Potential zur Reduktion des Einsatzes von N-Dünger ohne die Produktion zu senken.
- In Gras-Leguminosen-Mischungen bewirken die Gräser durch ihre N-Aufnahme eine Steigerung der N<sub>2</sub>-Fixierung der Leguminosen und eine Reduktion des N-Verlust-Potentials über Nitrat und Lachgas.
- Die Ertragsvorteile der Mischungen ohne Leguminosen gegenüber den Reinkulturen wie auch die Ertragsvorteile der Gras-Leguminosen-Mischungen bei hoher N-Düngung belegen, dass neben der N<sub>2</sub>-Fixierung noch andere Mechanismen für die Diversitätseffekte verantwortlich sind.
- Mischbestände sind deutlich resistenter gegen die Einwanderung von ungesäten Arten.
- Das Ausmass der Diversitätseffekte steigt mit zunehmender Artenzahl und mit grösserer Ausgeglichenheit der Artanteile in der Mischung (Evenness).

Um die Diversitätseffekte in Zukunft optimal nutzen zu können, steht die Forschung vor zwei grossen Herausforderungen: Erstens, die Prozesse auf denen die Diversitätseffekte basieren zu verstehen und zweitens Mischungen mit sich ideal ergänzenden Arten (und Sorten) weiter zu entwickeln, die auch bei intensiver Nutzung und unter Bedingungen des Klimawandels langfristig divers bleiben und verschiedene Ökosystemleistungen optimieren.

### Literatur

- BALVANERA, P., PFISTERER, A.B., BUCHMANN, N., HE, J.-S., NAKASHIZUKA, T., RAFFAELLI, D. & SCHMID, B. (2006): Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9, 1146-1156.
- BARNARD, R., de BELLO, F., GILGEN, A.K., HABEKOST, M., GLEIXNER, G., WEIGELT, A., SIEGWOLF, R.T.W., SCHERER-LORENZEN, M. & BUCHMANN, N. (subm.): First indications of a diversity effect on plant source water. *Ecology*.

- BOLLER, B.C. und NÖSBERGER, J. (1987): Symbiotically fixed nitrogen from field-grown white and red clover mixed with ryegrasses at low levels of  $^{15}\text{N}$ -fertilization. *Plant and Soil* 104, 219-226.
- CARDINALE, B.J., WRIGHT, J.P., CADOTTE, M.W., CARROLL, I.T., HECTOR, A., SRIVASTAVA, D.S., LOREAU, M. & WEIS, J.J. (2007): Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104(46), 18123-18128.
- FISCHER, C., JOCHER, M., NYFELER, D. & NEFTEL, A. (2007):  $\text{N}_2\text{O}$  exchanges over different grass-clover mixtures. *Proceedings of the final meeting COST 852 quality legume-based forage systems for contrasting environments*, 30<sup>th</sup> August - 3<sup>rd</sup> September 2006, Gumpenstein, Austria, 57-60.
- FRANKOW-LINDBERG, B. (2005): Forage legumes in Sweden. In: Frankow-Lindberg, B.E., Collins, R.P., Lüscher, A., Sébastia, M.T. und Helgadottir, A. (eds.) *Adaptation and Management of Forage legumes – Strategies for Improved Reliability in Mixed Swards*. SLU Service/Repro, Uppsala, Sweden, 13-20.
- FREY, E. (1955): Neue Standardmischungen für den Futterbau. *Mitteilungen für die Schweizerische Landwirtschaft* 3(9), 129-142.
- GRIME, J.P. (2001): *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties.*, 2 edn. Wiley, New York.
- HÄMMIG, A. (2007): Auswirkungen von Änderungen der Bewirtschaftung und Phytodiversität auf Faser- und Proteingehalte von Futterpflanzen. Diplomarbeit ETH Zürich.
- HECTOR, A. und BAGCHI, R. (2007): Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* 446, 188-190.
- HECTOR, A. und HOOPER, R. (2002): Ecology – Darwin and the first ecological experiment. *Science* 295, 639–640.
- HELGADOTTIR, A., CONNOLLY, J., COLLINS, R., FOTHERGILL, M., KREUZER, M., LÜSCHER, A., PORQUEDDU, C., SEBASTIA, M.T., WACHENDORF, M., BROPHY, C., FINN, J.A., KIRWAN, L. & NYFELER, D. (2008): The benefits of sward diversity for cultivated grasslands. *Grassland Science in Europe* 13, 39-51.
- HILL, J. (1990): The 3 Cs – competition, coexistence and coevolution – and their impact on the breeding of forage crop mixtures. *Theoretical and Applied Genetics* 79, 168-176.
- JOSHI, J., OTWAY, S.J., KORICHEVA, J., PFISTERER, A.B., ALPHEI, J., ROY, B.A., SCHERER-LORENZEN, M., SCHMID, B., SPEHN, E. & HECTOR, A. (2004): Bottom-up effects and feedbacks in simple and diverse experimental grassland communities. Insects and ecosystem function (eds Weisser, W.W. und Siemann, E.), pp. 115-134. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- KAHMEN, A., PERNER, J. & BUCHMANN, N. (2005): Diversity-dependent productivity in semi-natural grasslands following climate perturbations. *Functional Ecology* 19, 594–601.
- KAHMEN, A., RENKER, C., UNSICKER, S. & BUCHMANN, N. (2006): Niche complementarity for nitrogen use in grasslands - an explanation for the biodiversity and ecosystem functioning relationship in grasslands? *Ecology* 87, 1244–1255.
- KESSLER, W. und SUTER, D. (2005): The role of grass-clover mixtures in Swiss agriculture. In: Frankow-Lindberg, B.E., Collins, R.P., Lüscher, A., Sébastia, M.T. und Helgadottir, A. (eds.) *Adaptation and Management of Forage legumes – Strategies for Improved Reliability in Mixed Swards*. SLU Service/Repro, Uppsala, Sweden, 176-182.
- KIRWAN, L., LÜSCHER, A., SEBASTIA, M.T., FINN, J.A., COLLINS, R.P., PORQUEDDU, C., HELGADOTTIR, A., BAADSHAUG, O.H., BROPHY, C., CORAN, C., DALMANNSDÓTTIR, S., DELGADO, I., ELGERSMA, A., FOTHERGILL, M., FRANKOW-LINDBERG, B.E., GOLINSKI, P., GRIEU, P., GUSTAVSSON, A.M., HÖGLIND, M., HUGUENIN-ELIE, O., ILIADIS, C., JØRGENSEN, M., KADZIULIENE, Z., KARYOTIS, T., LUNNAN, T., MALENGIER, M., MALTONI, S., MEYER, V., NYFELER, D., NYKÄNEN-KURKI, P., PARENTE, J., SMIT, H.J., THUMM, U. & CONNOLLY, J. (2007): Evenness drives consistent diversity effects in an intensive grassland system across 28 European sites. *Journal of Ecology* 95, 530-539.
- LAMBERS, H. und POORTER, H. (1992): Inherent Variation in Growth-Rate between Higher-Plants - a Search for Physiological Causes and Ecological Consequences. *Advances in Ecological Research*, 23, 187-261.
- LÜSCHER, A. und JACQUARD, P. (1991): Coevolution between interspecific plant competitors? *Trends in Ecology and Evolution* 6, 355-358.
- LÜSCHER, A., CONNOLLY, J. & JACQUARD, P. (1992): Neighbor specificity between *Lolium perenne* and *Trifolium repens* from a natural pasture. *Oecologia* 91, 404-409.

- LÜSCHER, A., FINN, J.A., CONNOLLY, J., SEBASTIÀ, M.T., COLLINS, R., FOTHERGILL, M., PORQUEDDU, C., BROPHY, C., HUGUENIN-ELIE, O., KIRWAN, L., NYFELER, D. & HELGADOTTIR, A. (2008): Benefits of sward diversity for agricultural grasslands. *Biodiversity* 9, 29-32.
- LÜSCHER, A., FUHRER, J. & NEWTON, P.C.D. (2005): Global atmospheric change and its effect on managed grassland systems. In *Grassland: A global resource*. (ed. McGilloway, D.), pp. 251-64. Wageningen Academic, Wageningen.
- MARQUARD, E., WEIGELT, A., TEMPERTON, V.M., ROSCHER, C., SCHUMACHER, J., BUCHMANN, N., FISCHER, M., WEISSER, W.W. & SCHMID, B. (SUBM.): Plant species richness and functional composition drive overyielding in a 6-year grassland experiment. *Ecological Monographs*.
- MENZI, H., BLUM, H., NÖSBERGER, J. (1991): Relationship between climatic factors and the dry-matter production of swards of different composition at 2 altitudes. *Grass and Forage Science* 46, 223-230.
- MWANGI, P.N., SCHMITZ, M., SCHERBER, C., ROSCHER, C., SCHUMACHER, J., SCHERER-LORENZEN, M., WEISSER, W.W. & SCHMID, B. (2007): Niche pre-emption increases with species richness in experimental plant communities. *Journal of Ecology* 95, 65-78.
- NYFELER, D., HUGUENIN-ELIE, O., SUTER, M., FROSSARD, E. & LÜSCHER, A. (2006): Regulation of symbiotic nitrogen fixation in grass-clover mixtures. *Grassland Science in Europe* 11, 246-248.
- NYFELER, D., HUGUENIN-ELIE, O., SUTER, M., FROSSARD, E. & LÜSCHER, A. (2008): Well-balanced grass-legume mixtures with low nitrogen fertilization can be as productive as highly fertilized grass monocultures. *Grassland Science in Europe* 13, 197-199.
- OELMANN, Y., WILCKE, W., TEMPERTON, V.M., BUCHMANN, N., ROSCHER, C., SCHUMACHER, J., SCHULZE, E.D. & WEISSER, W.W. (2007): Soil and plant nitrogen pools as related to plant diversity in an experimental grassland. *Soil Science Society of America Journal* 71, 720-729.
- PALMBORG, C., SCHERER-LORENZEN, M., JUMPPONEN, A., CARLSSON, G., HUSS-DANEL, K. & HÖGBERG, P. (2005): Inorganic soil nitrogen under grassland plant communities of different species composition and diversity. *Oikos* 110, 271-282.
- PROBST, S. (2007): Futterwert von Wiesenfutter aus Beständen unterschiedlicher pflanzlicher Diversität und Managementintensität. Diplomarbeit, ETH Zürich.
- ROSCHER, C., SCHUMACHER, J., BAADE, J., WILCKE, W., GLEIXNER, G., WEISSER, W.W., SCHMID, B. & SCHULZE, E.D. (2004): The role of biodiversity for element cycling and trophic interactions: an experimental approach in a grassland community. *Basic and Applied Ecology* 5, 107-121.
- ROSCHER, C., SCHUMACHER, J., WEISSER, W.W., SCHMID, B. & SCHULZE, E.D. (2007): Detecting the role of individual species for overyielding in experimental grassland communities composed of potentially dominant species. *Oecologia* 154, 535-549.
- ROSCHER, C., TEMPERTON, V.M., BUCHMANN, N. & SCHULZE, E.D. (subm.): How plant invasion affects community assembly and aboveground biomass production in grasslands sown with different diversity. *Acta Oecologica*.
- ROSCHER, C., TEMPERTON, V.M., SCHERER-LORENZEN, M., SCHMITZ, M., SCHUMACHER, J., SCHMID, B., BUCHMANN, N., WEISSER, W.W. & SCHULZE, E.D. (2005): Overyielding in experimental grassland communities – irrespective of species pool or spatial scale. *Ecology Letters* 8, 419-429.
- ROSCHER, C., THEIN, S., SCHMID, B. & SCHERER-LORENZEN, M. (2008): Complementary nitrogen use among potentially dominant species in a biodiversity experiment varies between two years. *Journal of Ecology* 96, 477–488.
- SANDERSON, M.A., SKINNER, R.H., BARKER, D.J., EDWARDS, G.R., TRACY, B.F. & WEDIN, D.A. (2004): Plant species diversity and management of temperate forage and grazing land ecosystems. *Crop Science* 44, 1132-1144.
- SCHERER-LORENZEN, M., PALMBORG, C., PRINZ, A. & SCHULZE, E.D. (2003): The role of plant diversity and composition for nitrate leaching in grasslands. *Ecology* 84, 1539-1552.
- SCHMITZ, M., MWANGI, P., SCHERER-LORENZEN, M., WEISSER, W.W. & SCHMID, B. (in prep.): Density and evenness effects on biodiversity–ecosystem functioning relationships.
- SUTER, M., RAMSEIER, D., GUESEWELL, S. & CONNOLLY, J. (2007): Convergence patterns and multiple species interactions in a designed plant mixture of five species. *Oecologia* 151, 499-511.
- TRENBATH, B.R. (1974): Biomass productivity of mixtures. *Advances in Agronomy*, 26, 177-210.
- VAN RUIJVEN, J. und BERENDSE, F. (2005): Diversity-productivity relationships: Initial effects, long-term patterns, and underlying mechanisms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102, 695-700.

## Hauptreferate

- VON FELTEN, S., BUCHMANN, N., HECTOR, A., NIKLAUS, P.A., SCHMID, B. & SCHERER-LORENZEN, M. (subm.): Belowground nitrogen partitioning in experimental grassland plant communities of varying species richness. *Ecology*.
- WEIGELT, A., SCHUMACHER, J., ROSCHER, C. & SCHMID, B. (2008): Does biodiversity increase spatial stability in plant community biomass? *Ecology Letters*.
- WEIGELT, A., WEISSER, W.W. & SCHERER-LORENZEN, M. (subm.): Biodiversity and multifunctional agriculture: equal productivity in high diversity low-input and low diversity, high-input grasslands. *Ecological Applications*.
- ZANETTI, S., HARTWIG, U.A., VAN KESSEL, C., LÜSCHER, A., HEBEISEN, T., FREHNER, M., FISCHER, B.U., HENDREY, G.R., BLUM, H. & NÖSBERGER, J. (1997): Does nitrogen nutrition restrict the CO<sub>2</sub> response of fertile grassland lacking legumes? *Oecologia* 112, 17-25.