

RHINANTHUS ALECTOROLOPHUS (ZOTTIGER KLAPPERTOPF) KANN DIE DIVERSITÄT IN WIESEN ERHÖHEN

STEFFEN BOCH, NICO HEER, FABIAN KLIMMEK, CHRISTOPH ZWAHLEN, DANIEL PRATI, MARKUS FISCHER

In 47 extensiven Wiesen um Bern, im Berner Oberland und im Wallis untersuchten Studierende der Uni Bern Auswirkungen des Halbparasiten *Rhinanthus alectorolophus* (Zottiger Klappertopf) auf die Produktivität und die funktionelle Zusammensetzung der Vegetation entlang eines *Rhinanthus*-Dichtegradienten. Bei einer *Rhinanthus*-Dichte von 31% war die Artenzahl am höchsten und der Ertrag nur um ein Viertel reduziert. Ab einer Dichte von 60% sank die Artenzahl jedoch unter den Wert von Flächen ohne *Rhinanthus*. Die Ergebnisse zeigen, dass *Rhinanthus* in landwirtschaftlichen Biodiversitätsförderflächen einen Beitrag zur Diversitätserhöhung in weniger ertragsorientierten Wiesen leisten kann.

Ausgangslage

Grünländer liefern Futter und Streu, schützen Hänge vor Erosion, tragen mit ihrer Blütenpracht zur Landschaftsästhetik bei und beherbergen eine grosse Vielfalt verschiedener Organismengruppen, weshalb sie von grosser Bedeutung für den Menschen und den Naturschutz sind (Allan et al. 2015). Die Intensivierung der Landnutzung mit dem Ziel die Produktivität zu erhöhen, hat jedoch zu einem drastischen Rückgang der Diversität geführt (Allan et al. 2014). Bei Renaturierungen erweist sich die Umwandlung von artenarmen, intensiv genutzten, zu artenreichen Wiesen als anspruchsvoll, da oft teure Massnahmen notwendig sind (Bosshard 2000, Pywell et al. 2002) und da verschiedene Faktoren wie Samenlimitierung, das Fehlen von Mikrohabitaten und Lücken für die Keimung neuer Arten, Konkurrenz um Platz und Ressourcen und eine lang anhaltend hohe Bodenfruchtbarkeit den Erfolg beeinträchtigen können. In Grossbritannien haben Versu-

che gezeigt, dass die Einsaat von halbparasitischen Pflanzenarten eine kostengünstige Alternative zur Renaturierung artenreicher Wiesen darstellen könnte (Press & Phoenix 2005). Halbparasiten sind vorwiegend einjährige Arten, die über sogenannte Haustorien anderen Pflanzen Wasser und Nährstoffe entziehen und dadurch die Wirtspflanze schwächen. Arten der Gattung *Rhinanthus* (Klappertopf) aus der Familie der Orobanchaceae (Sommerwurzgewächse) sind ein natürlicher Bestandteil der Europäischen Flora und kommen in unterschiedlichen Wiesentypen vor. Da sie potentiell viele Grünlandarten parasitieren, wird erwartet, dass sie die Vegetationsstruktur und -zusammensetzung ändern können (Pennings & Callaway 2002). Die Samen von *Rhinanthus* sind leicht zu ernten, daher günstig und führen selbst unter relativ nährstoffreichen Bedingungen zu erfolgreicher Etablierung. In der Schweiz stehen verschiedene Arten der Gattung *Rhinanthus* auf der Liste der Indikatorar-

RHINANTHUS ALECTOROLOPHUS (RHINANTHE CRÊTE DE COQ OU RHINANTHE VELU) PEUT CONTRIBUER À ACCROÎTRE LA DIVERSITÉ VÉGÉTALE DANS LES PRAIRIES

STEFFEN BOCH, NICO HEER, FABIAN KLIMMEK, CHRISTOPH ZWAHLEN, DANIEL PRATI, MARKUS FISCHER

Des étudiants de l'Université de Berne ont examiné, dans 47 prairies extensives situées aux alentours de Berne, dans l'Oberland bernois et en Valais, l'impact de la plante semi-parasitaire *Rhinanthus alectorolophus* (rhinante crête de coq ou rhinante velu) sur la productivité et la composition fonctionnelle de la végétation le long d'un gradient de densité du rhinante. C'est en présence d'une densité de rhinante de 31% que le nombre d'espèces était le plus élevé, le rendement n'étant réduit quant à lui que d'un quart. À partir d'une densité de 60%, le nombre d'espèces tombait par contre en deçà du chiffre concernant les surfaces dépourvues de rhinante. Ces résultats montrent que le rhinante peut, sur des surfaces agricoles de pro-

motion de la biodiversité, contribuer à accroître la diversité végétale dans des prairies peu axées sur le rendement.

Rappel de la situation

Les prairies fournissent des fourrages et de la litière, protègent les pentes de l'érosion, contribuent par la splendeur de leur floraison à l'esthétique des paysages et hébergent une grande diversité de groupes d'organismes, ce qui explique leur éminente importance pour l'être humain et la protection de la nature (Allan et al., 2015). Or l'intensification de l'exploitation des sols à des fins de productivité s'est traduite par un recul radical de la diversité (Allan et al., 2014). Lors d'opérations de renaturation, la transformation de surfaces vertes pauvres en espèces et de culture intensive en prairies diversifiées se révèle difficile, sachant qu'elle implique de prendre des mesures souvent coûteuses (Bosshard, 2000; Pywell et

al., 2002) et qu'un certain nombre de facteurs – limitation des semences, absence de microhabitats et de creux favorisant la germination d'espèces nouvelles, course à l'espace et aux ressources, haute fertilité persistante – peuvent en compromettre la réussite. Des essais menés en Grande-Bretagne ont révélé que l'ensemencement d'espèces végétales semi-parasitaires pouvait constituer une solution de rechange bon marché à la renaturation de prairies riches en espèces (Press & Phoenix, 2005). Les semi-parasites sont des espèces principalement annuelles qui, par le biais de Haustories, ou suçoirs, privent d'autres plantes de leur eau et de leurs nutriments, affaiblissant ainsi la plante hôte. Les espèces du genre *Rhinanthus* (rhinante), de la famille des orobanchacées, sont une composante naturelle de la flore européenne et on les trouve dans divers types de prairies. Comme elles sont à même de para-

ten, die zur Ausweisung von Biodiversitätsförderflächen in extensiv genutztem Grünland herangezogen werden, da angenommen wird, dass sie eine generell hohe Artenvielfalt in Wiesen anzeigen. Die Auswirkungen von *Rhinanthus* auf die Diversität einer Wiese werden jedoch kontrovers diskutiert und es wurde sowohl von positiven (Bardgett et al. 2006) als auch von negativen Effekten berichtet (Gibson & Watkinson 1992).

In der produktionsorientierten Landwirtschaft sind Halbparasiten, insbesondere *Rhinanthus*, unbeliebt, obwohl die beschriebenen negativen Ertragseffekte nicht generell auftreten (Ameloot et al.

2005, Joshi et al. 2000). Selbst wenn die Abundanz von *Rhinanthus* in Grünländern einmal überhand nähme, liesse sich diese durch einen Schnitt oder eine Beweidung vor der Samenreife von *Rhinanthus* relativ einfach reduzieren. Da die Samenreife von *Rhinanthus* jedoch vor dem offiziellen Mahdtermin für Biodiversitätsförderflächen liegt, muss der Bewirtschafter einen Antrag für einen früheren Schnitt stellen.

Die unterschiedlichen Ergebnisse aus früheren Studien könnten daher stammen, dass bislang die Diversität und Produktivität von Flächen mit und ohne *Rhinanthus* verglichen wurden, also zwei Si-

tuationen mit möglicherweise unterschiedlichen Umweltbedingungen. Methodisch besser und aussagekräftiger wäre es, die Auswirkungen von *Rhinanthus* entlang eines Dichtegradients zu untersuchen, da sich dadurch Unterschiede in Umweltbedingungen kontrollieren lassen. Zudem beschränkten sich bisherige Studien auf Diversität und Produktivität, während *Rhinanthus*-Effekte auf funktionelle Eigenschaften der Vegetation sowie auf den Futterwert der Biomasse weitgehend vernachlässigt wurden. Deshalb untersuchten Studierende der Universität Bern die Auswirkungen von *Rhinanthus alectorolophus* (Zottiger

Abb. 1: Studierende untersuchen eine *Rhinanthus*-Wiese auf der Schynigen Platte (Foto: Nico Heer).



Fig. 1: Des étudiants examinent une prairie complantée de l'espèce *Rhinanthus* à la Schynige Platte (photo: Nico Heer).

site de nombreuses espèces de prairies, il est fort probable qu'elles puissent modifier la structure et la composition de la végétation (Pennings & Callaway 2002). Les graines de rhinante sont faciles à récolter, donc d'un coût avantageux, et la plante s'installe sans difficulté même dans un milieu relativement riche en substances nutritives. En Suisse, différentes espèces du genre *Rhinanthus* figurent sur la liste des espèces indicatrices servant à mettre en évidence des surfaces de promotion de la biodiversité dans des prairies à usage extensif car on suppose qu'elles sont révélatrices d'une grande diversité végétale dans ces habitats. L'impact du rhinante sur la diver-

sité d'une prairie est toutefois sujet à controverse et les études rendent compte d'effets aussi bien positifs (Bardgett et al., 2006) que négatifs (Gibson & Watkinson, 1992).

Dans l'agriculture axée sur la production, les semi-parasites, notamment *Rhinanthus*, sont peu appréciés des exploitants, bien que les effets négatifs sur le rendement qui ont été décrits ne présentent aucun caractère de généralisation (Ameloot et al., 2005; Joshi et al. 2000). Quand bien même l'abondance du rhinante deviendrait excessive dans les prairies, il suffirait d'une coupe ou d'une mise en pâtûre avant maturation des graines de rhinante pour en réduire assez facile-

ment l'extension. Étant donné cependant que la maturation des graines précède la date de fauchage des surfaces de promotion de la biodiversité, l'exploitant est tenu de solliciter une autorisation pour des coupes plus précoces.

La disparité constatée dans les résultats d'études antérieures pourrait s'expliquer par le fait que, jusqu'ici, la diversité et la productivité des surfaces faisaient l'objet de comparaisons avec et sans rhinante, présentant donc deux situations aux conditions environnementales possiblement différentes. Sur le plan méthodologique, il vaudrait mieux – et ce serait là un indicateur plus utile – examiner l'impact de cette plante le long d'un gradient de

Klappertopf] auf die Diversität, die Produktivität und die funktionelle Zusammensetzung der Vegetation entlang eines *Rhinanthus*-Dichtegradienten (Abb. 1).

Methoden

Im Sommer 2015 wurden auf 47 extensiven Wiesen um Bern, im Berner Oberland und im Wallis jeweils neun Vegetationsaufnahmen von 20×20cm erstellt, die auf jeder Wiese einen Dichtegradienten von *Rhinanthus* abdeckten. Dabei wurden alle Pflanzenarten und deren Deckungsgrade erfasst und danach die Biomasse getrennt nach *Rhinanthus*, Gräsern und

Kräutern geerntet, bei 80 °C getrocknet und gewogen. Schliesslich wurde der Einfluss einer steigenden *Rhinanthus*-Dichte (relativer Anteil der *Rhinanthus*-Biomasse an der Gesamtbiomasse) auf die Pflanzenartenvielfalt (alle Arten ausser *Rhinanthus*), Produktivität, mittlere Landolt Zeigerwerte (Feuchtigkeit, Licht, Nährstoffe, pH-Wert; Landolt 2010) und verschiedene mittlere funktionale Eigenschaften der Pflanzengemeinschaft getestet (z.B. spezifische Blattfläche, Pflanzenhöhe, Samenmasse).

Ergebnisse und Diskussion

Die Beziehung zwischen der relativen *Rhinanthus*-Biomasse und der Artenvielfalt folgte einer Optimumskurve: Bei einer relativen *Rhinanthus*-Biomasse von 31% war die Artenzahl am höchsten (12% oder 1,4 Arten mehr als in Flächen ohne *Rhinanthus*). Ab einer Dichte von 60% sank die Artenzahl jedoch unter den Wert von Flächen ohne *Rhinanthus* (Abb. 2). Bei der für die Artenvielfalt optimalen *Rhinanthus*-Dichte von 31% war der Biomasse-Ertrag um 26% reduziert (Abb. 3). Bei einer steigenden relativen *Rhinanthus*-Biomasse nahm die Biomasse von

Abb. 2: Beziehung der relativen *Rhinanthus*-Biomasse und Pflanzenartenzahl. Jeder Punkt repräsentiert den Wert einer Teilfläche, die schwarze Linie die signifikante Regression des statistischen Modells.

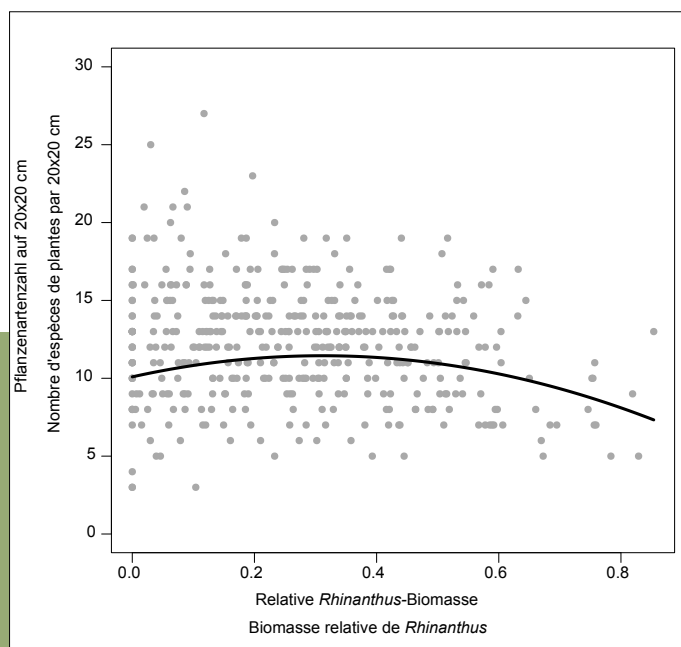


Fig. 2 : Rapport entre la biomasse relative de rhinante et le nombre d'espèces végétales. Chaque point représente la valeur d'une surface partielle, la ligne noire retraçant la régression significative du modèle statistique.

densität, sachant que cela permettrait de contrôler les différences de conditions environnementales. De surcroît, les études menées à ce jour se limitaient à des aspects de diversité et de productivité, tandis que les effets du rhinante sur les propriétés fonctionnelles de la végétation et sur la valeur fourragère de la biomasse avaient tendance à être négligés. C'est pourquoi les étudiants de l'Université de Berne se sont penchés sur l'impact de *Rhinanthus alectorolophus* (rhinante crête de coq ou rhinante velu) sur la diversité, la productivité ET la composition fonctionnelle de la végétation le long d'un gradient de densité de rhinante (fig. 1).

Méthodes

Durant l'été 2015, 47 prairies extensives situées aux alentours de Berne, dans l'Oberland bernois et en Valais ont fait l'objet de neuf relevés de végétation de 20×20cm chacune, couvrant un gradient de densité de rhinante sur chaque surface. Toutes les espèces de plantes et leurs taux de couverture respectifs ont été répertoriés, puis la biomasse a été récoltée séparément par espèce – rhinante, graminées et herbacées –, séchée à une température de 80° C et pesée. Enfin, des tests ont été effectués (surface foliaire, hauteur des plantes, masse séminale) quant à l'incidence d'une densité croissante en rhinante

Abb. 3: Beziehung der relativen *Rhinanthus*-Biomasse und der Gesamtbiomasse. Jeder Punkt repräsentiert den Wert einer Teilfläche, die schwarze Linie die signifikante Regression des statistischen Modells.

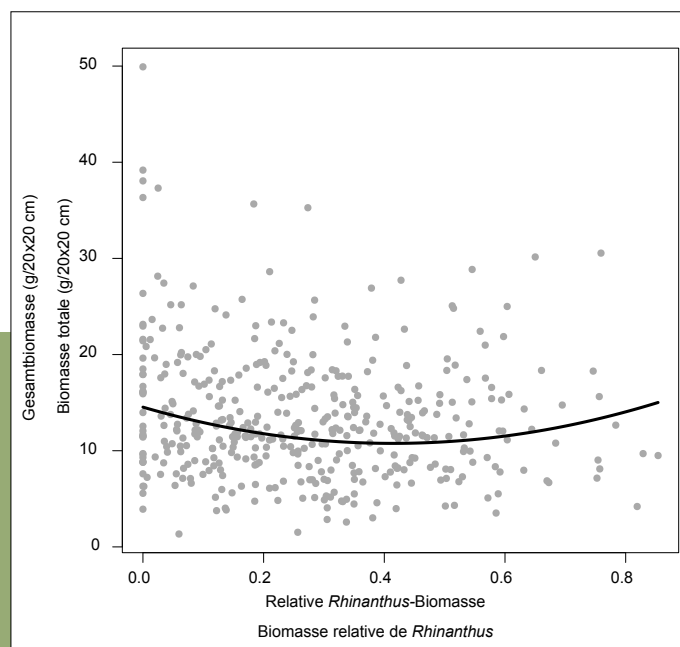


Fig. 3: Rapport entre la biomasse relative de rhinante et la biomasse totale. Chaque point représente la valeur d'une surface partielle, la ligne noire retraçant la régression significative du modèle statistique.

(part de la biomasse de rhinante dans la biomasse totale) sur la diversité végétale alentour (toutes espèce hormis le rhinante), la productivité, les valeurs indicatrices moyennes selon Landolt (humidité, lumière, nutriments, pH; Landolt 2010) et sur diverses propriétés fonctionnelles moyennes de la phytocénose (communauté végétale).

Résultats et discussion

Le rapport entre la biomasse relative de rhinante et la diversité des espèces suit une courbe d'optimum: c'est pour une biomasse relative de rhinante de 31% que le nombre d'espèces est le plus élevé (12%, soit 1,4 espèce de plus que sur des

Gräsern und Kräutern linear ab. Interessanterweise folgte die Beziehung zwischen der relativen *Rhinanthus*-Biomasse und der Gesamtbiomasse (inkl. *Rhinanthus*) einer Minimumskurve mit geringsten Ertrag bei mittleren *Rhinanthus*-Biomassewerten. Diese Ergebnisse zeigen, dass *Rhinanthus* als Generalist vor allem häufige und dominante Pflanzen parasitiert, wodurch er deren Konkurrenzstärke mindert und indirekt die Koexistenz von konkurrenzschwächeren Arten fördert (Gibson & Watkinson 1989; Press & Phoenix 2005). Nach Chesson (2000) handelt es sich hierbei um einen

ökologischen Ausgleichsmechanismus, der die durchschnittlichen Fitnessunterschiede zwischen Pflanzenarten durch die Wachstumsreduktion der dominanten Arten mindert und dadurch die Koexistenz unterstützt. Der Rückgang der Artenvielfalt bei hohen *Rhinanthus*-Dichten zeigt jedoch, dass dieser Mechanismus nur bis zu einem gewissen Grad wirkt und dass darüber hinaus die Schwächung subdominanter Arten überhandnimmt, wodurch diese ausgeschlossen werden. Daher ist die Regulierung der *Rhinanthus*-Dichte wesentlich, z.B. durch eine frühe Mahd besonders dichter *Rhinan-*

thus-Bestände vor der Samenreife, um die Artenvielfalt in Wiesen zu maximieren.

Während ansteigende *Rhinanthus*-Dichten keinen Einfluss auf mittlere Landolt Zeigerwerte, mittlere spezifische Blattfläche oder mittlere Samenmasse der Pflanzengesellschaften hatten, verringerte sich jedoch die mittlere Pflanzhöhe der vorkommenden Pflanzenarten mit zunehmender *Rhinanthus*-Dichte (Abb. 4). Dies weist darauf hin, dass *Rhinanthus* auch die Artenzusammensetzung der Pflanzengemeinschaft ändert. Noch nicht abgeschlossene chemische Analysen sollen nun noch zeigen, ob unterschiedliche *Rhinanthus*-Anteile auch den Futterwert der Biomasse, wie den Stickstoff- oder Faseranteil, beeinflussen.

Die Ergebnisse zeigen, dass *Rhinanthus* einen Beitrag zur Diversitätserhöhung in weniger ertragsorientierten Wiesen leisten kann, wenn gewährleistet wird, dass seine Abundanz nicht überhand nimmt.

Abb. 4: Beziehung der relativen *Rhinanthus*-Biomasse und der mittleren Pflanzhöhe der Pflanzengemeinschaft. Jeder Punkt repräsentiert den Wert einer Teilfläche, die schwarze Linie die signifikante Regression des statistischen Modells.

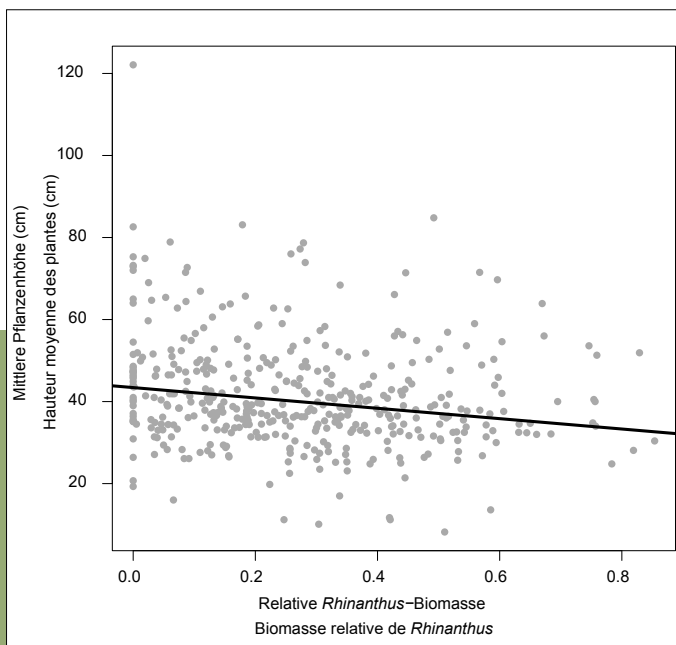


Fig. 4: Rapport entre la biomasse relative de rhinante et la hauteur moyenne des plantes formant la phytocénose. Chaque point représente la valeur d'une surface partielle, la ligne noire retraçant la régression significative du modèle statistique

surfaces dépourvues de rhinante). À partir d'une densité de 60%, ce nombre tombe toutefois en deçà du chiffre correspondant aux surfaces dépourvues de rhinante (fig. 2). Pour une biomasse relative de rhinante de 31%, soit le pourcentage optimal pour la diversité des espèces, le rendement de biomasse se trouve réduit de 26% (fig. 3). Plus cette biomasse relative augmente, plus celle des graminées et des herbacées diminue de façon linéaire. Il est intéressant de noter que le rapport entre la biomasse relative de rhinante et la biomasse totale (rhinante inclus) suit une courbe de minimum présentant le rendement le plus

faible pour des valeurs moyennes de biomasse de rhinante. Ces résultats montrent que le rhinante, en tant que généraliste, parasite surtout des plantes fréquentes et dominantes, ce qui atténue d'autant leur «compétitivité» et favorise indirectement la coexistence d'espèces moins compétitives (Gibson & Watkinson, 1989; Press & Phoenix, 2005). Selon Chesson (2000), il s'agit là d'un mécanisme de compensation écologique qui atténue les écarts moyens de «forme physique» entre les espèces végétales en réduisant la croissance des espèces dominantes au profit de la coexistence. Le recul de la diversité en présence d'une forte densité

de rhinante n'en est pas moins le signe que ce mécanisme n'agit que jusqu'à un certain point et que l'affaiblissement des espèces sous-dominantes prend le dessus, ce qui les évince. Aussi est-il essentiel de réguler la densité de rhinante, par exemple par un fauchage précoce d'une population de rhinantes particulièrement dense avant la maturation des graines, afin de maximiser la diversité des espèces végétales dans les prairies. Alors qu'une densité croissante de rhinante n'a aucune influence sur les valeurs indicatrices moyennes de Landolt, la surface foliaire moyenne ou la masse séminale de la phytocénose, la hauteur moyenne des espèces végétales présentes alentour diminue à mesure que la densité de rhinante augmente (fig. 4). Cela indique que *Rhinanthus* modifie la composition des espèces formant la phytocénose. Des analyses chimiques qui ne sont pas encore achevées devraient montrer si des proportions différentes de rhinante ont une incidence sur la valeur

Marktplatz für Forschungsfragen Naturschutz

Die Fragestellungen für die vorliegende Arbeit wurden durch den „Marktplatz für Forschungsfragen Naturschutz“ (www.kbnl.ch/de/6000.asp) angeregt, eine Plattform des Forums Biodiversität Schweiz der Akademien der Naturwissenschaften (scnat) und der Konferenz der Beauftragten für Natur- und Landschaftsschutz (KBNL) die naturschutzrelevante Fragestellungen aus der Praxis sammelt und sie entsprechend ausgewiesenen und interessierten Forschenden vorstellt mit dem Ziel, durch die Erforschung dieser Fragen den Austausch zwischen Praxis und Forschung zu fördern.

Kontakt STEFFEN BOCH

Institut für Pflanzenwissenschaften und Botanischer Garten, Universität Bern, Altenbergrain 21, 3013 Bern

Email steffen.boch@ips.unibe.ch

Literatur

- Allan E et al. (2014) Interannual variation in land-use intensity enhances grassland multidiversity. *PNAS* 111:308–313.
- Allan E et al. 2015. Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecol Lett* 18:834–843.
- Ameloot E 2005. Meta-analysis of standing crop reduction by *Rhinanthus* spp. And its effect on vegetation structure. *Folia Geobot* 40:289–310.
- Bardgett RD et al. 2006. Parasitic plants indirectly regulate below-ground properties in grassland ecosystems. *Nature* 439:969–972.
- Bosshard A 2000. Blumenreiche Heuwiesen aus Ackerland und Intensiv-Wiesen. Eine Anleitung zur Renaturierung in der landwirtschaftlichen Praxis. *Naturschutz Landschaftsplan* 32:161–171.
- Chesson P 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 31:343–358.
- Gibson CC, Watkinson AR 1989. The host range and selectivity of a parasitic plant: *Rhinanthus minor* L. *Oecologia* 78:401–406.
- Joshi J et al. 2000. Root hemiparasites and plant diversity in experimental grassland communities. *J Ecol* 88:634–644.
- Landolt E 2010. *Flora indicativa*. Haupt Verlag, Bern.

- Pennings SC, Callaway RM 2002. Parasitic plants: parallels and contrasts with herbivores. *Oecologia* 131:479–489.
- Press MC, Phoenix GK 2005. Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytol* 166:737–751.
- Pywell RF et al. 2002. Restoration of species-rich grassland on arable land: assessing the limiting processes using a multi-site experiment. *J Appl Ecol* 39:294–310.

foutragère de la biomasse comme les proportions d'azote ou de fibres.

Les résultats indiquent que le rhinathe peut contribuer à accroître la diversité végétale dans un petit nombre de prairies axées sur le rendement dès lors qu'il est garanti qu'il ne prendra pas le dessus au sein de la phytocénose.

Foire aux questions de recherche sur la protection de la nature

La problématique étudiée dans ce travail a été suggérée dans la «Foire aux questions de recherche sur la protection de la nature» (www.kbnl.ch/de/6000.asp), plateforme du Forum Biodiversité Suisse de l'Académie des sciences naturelles (SC-NAT) et de la Conférence des délégués à la protection de la nature et du paysage (CDPNP), qui recueille les questions de protection de la nature qui se posent dans la pratique et les présente à des chercheurs qualifiés et intéressés en vue de promouvoir, en creusant ces questions, l'échange entre praticiens et chercheurs.

Interlocuteur STEFFEN BOCH

Institut für Pflanzenwissenschaften und Botanischer Garten, Universität Bern, Altenbergrain 21, 3013 Bern

courriel steffen.boch@ips.unibe.ch

Bibliographie

- Allan E et al. (2014) Interannual variation in land-use intensity enhances grassland multidiversity. *PNAS* 111:308–313.
- Allan E et al. 2015. Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecol Lett* 18:834–843.
- Ameloot E 2005. Meta-analysis of standing crop reduction by *Rhinanthus* spp. And its effect on vegetation structure. *Folia Geobot* 40:289–310.
- Bardgett RD et al. 2006. Parasitic plants indirectly regulate below-ground properties in grassland ecosystems. *Nature* 439:969–972.
- Bosshard A 2000. Blumenreiche Heuwiesen aus Ackerland und Intensiv-Wiesen. Eine Anleitung zur Renaturierung in der landwirtschaftlichen Praxis. *Naturschutz Landschaftsplan* 32:161–171.
- Chesson P 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 31:343–358.

- Gibson CC, Watkinson AR 1989. The host range and selectivity of a parasitic plant: *Rhinanthus minor* L. *Oecologia* 78:401–406.
- Joshi J et al. 2000. Root hemiparasites and plant diversity in experimental grassland communities. *J Ecol* 88:634–644.
- Landolt E 2010. *Flora indicativa*. Haupt Verlag, Bern.
- Pennings SC, Callaway RM 2002. Parasitic plants: parallels and contrasts with herbivores. *Oecologia* 131:479–489.
- Press MC, Phoenix GK 2005. Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytol* 166:737–751.
- Pywell RF et al. 2002. Restoration of species-rich grassland on arable land: assessing the limiting processes using a multi-site experiment. *J Appl Ecol* 39:294–310.