

Die Wirkung chemischer Komponenten der Laubstreu auf das Wald-Greiskraut, *Senecio sylvaticus*.

W. H. O. Ernst

Zusammenfassung

Die Wirkung der baumartenspezifischen Unterschiede im Chemismus der Laubstreu wird auf Keimung, Wachstum und Fruchtentwicklung von *Senecio sylvaticus*, einer Pflanzenart von Kahlschlägen und lichtgestellten Wäldern, untersucht. Frische Blattstreu von *Betula pendula*, *Crataegus monogyna* und *Quercus robur* verhindert das Wachstum von Wald-Greiskraut; frische Nadelstreu der Waldkiefer hinterläßt keine nachteiligen Folgen. Im Gegensatz zur frischen Streu wird für die gealterte Streu der vier untersuchten Baumarten keine negative Beeinflussung gefunden. Aufgrund vergleichender Untersuchungen mit wässrigen Blattextrakten und den Phenolsäuren Vanillinsäure und p-Hydroxybenzoesäure wird eine keimungs- und wachstumshemmende Wirkung dieser Phenolsäuren festgestellt, wobei vor allem der Phosphat- und Kaliumhaushalt der Pflanzen beeinträchtigt wird. Die Differenzierung von *Senecio sylvaticus* in Winter- und Sommergenerationen und seine Verbreitung in lichtgestellten Wäldern wird in Beziehung zur Phenolsäure- und Mikronährstoff-Konzentration der Streu der Bäume diskutiert.

Einleitung

Im Laufe der postglazialen Vegetationsentwicklung sind häufig Veränderungen in der Dominanz der Baumschicht mitteleuropäischer Wälder aufgetreten, die durch die Nutzungsweise der Wälder noch modifiziert worden sind (BURRICHTER 1969, 1973). Auch die Krautschicht ist aufgrund pollenanalytischer Daten einem Wechsel unterworfen worden, der aber kaum in Relation zur Baumschicht gesehen und interpretiert worden ist (GODWIN 1956). Die Effekte der Baumschicht auf den Unterwuchs des Waldes werden meistens Veränderungen des Lichthaushaltes (GORSKI et al. 1978) und der mechanischen Belastung als Folge des herbstlichen Blattfalles (GRIME et al. 1981) zugeschrieben. Nur selten sind Versuche unternommen worden, die Einwirkungen der chemischen Komponenten der Blattstreu auf die Kraut- und Grasschicht der Wälder in Relation zu dominanten Baumarten zu erklären (LODHI 1976).

Im Rahmen eines Schwerpunktprogrammes zur Erforschung der ökologischen Aspekte organischer Bodenkomponenten in Wald-Ökosystemen (VAN DER WERFF 1981; ERNST 1982, ERNST et al. 1984; KUITERS 1986) werden die Einflüsse der Laubstreu der Bäume auf die Wachstums- und Überlebensbedingungen der Arten des Unterwuchses analysiert, nachdem Anpassungen an andere ökologisch wirksame Faktoren bereits erarbeitet worden sind (ERNST 1979; ERNST & NELISSEN 1979; ERNST 1983 a, 1983 c; DE NEELING 1982; VAN BAALEN 1982). Zusätzlich zu den beim Streuabbau frei werdenden Mineralstoffen werden aus frischer ebenso wie aus gealterter Blattstreu eine Reihe organischer Verbindungen, insbesondere Phenolsäuren mit potentiell allelopathischer Wirkung (RICE 1984) freigesetzt.

Für die vorliegende Untersuchung wurde *Senecio sylvaticus* als Testpflanze gewählt. Diese Art von Kahlschlägen und lichten Wäldern weist eine deutliche Affinität

zur organischen Bodensubstanz auf (ERNST & NELISSEN 1979, ERNST et al. 1984), wenn auch die Klassifikation als Humuszehrer (OBERDORFER 1970) zweifelhaft ist. Ziel dieser Arbeit ist eine Anlyse der Reaktion von *Senecio sylvaticus* auf die Blattstreu einiger Laubbaum- und Nadelholzarten.

Material und Methoden

Die Versuche wurden mit der Sommergeneration von *Senecio sylvaticus* L. ausgeführt (ERNST 1985 a). Nach Stratifikation der Achänen bei 5° C für 4 Wochen erfolgte eine fast synchrone Keimung bei 20° C, so daß gleichalte Keimpflanzen in genügender Menge zur Verfügung standen.

Für die Ermittlung des Gehaltes an Phenolsäuren und mineralischen Nährstoffen wurden im Herbst 1983 frisch gefallene Blätter und im Februar 1984 gealterte Blätter aus der Streuschicht von Monokulturen von *Betula pendula* ROTH, *Quercus robur* L., *Crataegus monogyna* JACQ. und *Pinus sylvestris* L. gesammelt und luftgetrocknet für die Bestimmung des Trockengewichtes und der Mineralstoffkonzentrationen. Die Phenolsäurenbestimmung erfolgte an frisch gesammeltem Material.

Phenolsäurebestimmung. Nach 20-stündiger Extraktion von 20 g frischer Streu mit bidestilliertem Wasser wurde der Gesamtgehalt wasserlöslicher Phenolsäuren mit Hilfe des Folin-Ciocalteus-Reagenz spektralphotometrisch bestimmt (SWAIN & HILLIS 1959); Tannin diente als Bezugs-substrat. Aufgrund vergleichender gaschromatographischer Analysen kommt 1 µg Tannin g⁻¹ Streu überein mit 0,22 µg Phenolsäure g⁻¹ Streu (SARINK 1985). Die einzelnen Phenolsäurekomponenten wurden nach Eindickung des wässrigen Extraktes im Rotavapor, anschließender Ansäuerung auf pH 2 und Überführung in 100 % Äthanol, nach Aufnahme in Pyridin und unter Zusatz von N,N-bis(trimethylsilyl)trifluoroacetamid (VAN DE CASTEELE et al. 1976) gaschromatographisch über eine 2 % OV-17-Säule mit einem Temperaturprogramm von 100 bis 300° C (10° C min⁻¹) getrennt. Als interner Standard diente Hydrochinon. Eichreihen wurden mit reinen Phenolsäuren und Phenolsäuregemischen aufgestellt (KUITERS 1986).

Mineralstoffanalyse. Für die Analyse der Mineralstoffe wurde das Pflanzenmaterial 48 Stunden bei 70° C getrocknet. Nach nassem Aufschluß in einem Gemisch aus konzentrierter HClO₄/HNO₃ (7 : 1) wurden die Proben in aqua bidest. aufgenommen und im Atomabsorptionsspektrophotometer (Perkin Elmer 4000) die Konzentrationen an Kalium, Natrium, Eisen, Mangan, Zink und Kupfer direkt, diejenige von Calcium und Magnesium nach Zusatz von 1 %iger Lanthannitratlösung bestimmt. Die Phosphatkonzentration wurde spektrophotometrisch als Molybdänblau-Ascorbinsäure-Komplex analysiert (vgl. ERNST 1983 b).

Blattstreu-Experimente. Die Reaktion von *Senecio sylvaticus* auf die Blattstreu der Holzarten wurde in zwei Experimenten festgestellt: mit frisch gefallenem Blatt im Herbst und mit gealterter Streu im Frühjahr. Für die Experimente wurden Plastiktöpfe (600 cm³ Volumen) mit luftgetrockneter Streu gefüllt, mit destilliertem Wasser befeuchtet und eine Woche lang in einem Gewächshaus bei 80 % rel. Luftfeuchtigkeit zur Gleichgewichtseinstellung belassen. Nach der Bepflanzung mit drei Tage alten Keimpflanzen von *Senecio sylvaticus* wurde die rel. Luftfeuchtigkeit im Gewächshaus auf 70 ± 5 % eingestellt; Licht und Temperatur wurden in einem Tag/Nacht-Rhythmus von 14/10 Stunden und 20/15° C gegeben. Jede Versuchsreihe bestand aus 10 Einheiten. Die Versuche mit frischer Laubstreu wurden zur Hälfte nach 75 Tagen (Ende des Rosettenstadiums) und zur anderen Hälfte nach abgeschlossener Fruchtreife (156–175 Tagen) beendet. Infolge der schnellen Zersetzung abgestorbener *Senecio*-Blätter bei Kontakt mit feuchtem Substrat wurden diese Blätter wöchentlich aus der Rosette entfernt und zur Messung der Gesamtproduktion und des Mineralstoffhaushaltes gesammelt. Der Versuch mit gealterter Streu wurde unter gleichen technischen Bedingungen durchgeführt.

Phenolsäureversuch. Um die Effekte von Phenolsäuren von denjenigen der Mineralstoffe und anderer Blattkomponenten unterscheiden zu können, wurden stratifizierte Achänen von *Se-*

senecio sylvaticus in Petrischalen auf Filtrierpapier gelegt und den folgenden vier Behandlungen unterworfen: Neben einer Kontrolle mit destilliertem Wasser wurde eine Versuchsreihe mit Vanillinsäure (10^{-3} , 10^{-5} , 10^{-6} mol l⁻¹), eine Versuchsreihe mit p-Hydroxybenzoesäure (10^{-3} , 10^{-5} , 10^{-6} mol l⁻¹) und eine Versuchsreihe zur Simulation der natürlichen Situation mit filtriertem wässrigen Blattextrakten frisch gefallener Blätter angesetzt. Der Keimungsversuch dauerte 28 Tage.

Zur Ermittlung der Wirkung der Phenolsäuren auf das Wachstum wurden 3 Wochen alte Pflanzen von *Senecio sylvaticus* in 5 Liter-Behältern mit einer für *Senecio* modifizierten Hoagland'schen Nährlösung (ERNST et al. 1983) bei einem pH von 5,5 eingesetzt. Von den Phenolsäuren p-Hydroxybenzoesäure, Vanillinsäure, Syringasäure, Salicylsäure, p-Cumarsäure, Kaffeesäure und Ferulasäure wurde ein äquimolares Gemisch hergestellt und in einer Endkonzentration von 0, 10^{-5} , 10^{-4} und 10^{-3} mol l⁻¹ der Nährlösung zugesetzt; alle drei Tage wurde die Nährlösung inklusiv der Phenolbehandlung erneuert. Die Versuchsdauer betrug nur 28 Tage, weil in der höchsten Phenolbehandlung eine hohe Mortalität festgestellt wurde.

Zink-Experiment. Aufgrund der bekannten hohen Zinkgehalte von Birkenblättern (ERNST 1985 b) wurden 14 Tage alte Keimpflanzen von *Senecio sylvaticus* in 5 Liter-Behältern mit oben angegebener Nährlösung eingesetzt und in einem Gewächshaus bis zur Fruchtreife herangezogen. Die technischen Bedingungen im Gewächshaus waren die gleichen wie bei den Streu-Experimenten. Zur Standard Zink-Konzentration der Nährlösung wurden Zinkgaben von 10, 25, 50, 100 und 200 µmol Zn l⁻¹ zugefügt. Die durchlüftete Nährlösung wurde wöchentlich erneuert. Am Ende der Rosetten-Phase wurde die Hälfte der Pflanzen geerntet (10 je Versuchsreihe), die andere Hälfte der Pflanzen wurde bis zur Fruchtreife in der Nährlösung belassen. Während der Fruchtproduktion wurden die reifen Früchte kurz vor dem Zurückschlagen der Hüllblätter geerntet.

Statistische Analyse. Unterschiedliche Reaktionen der Pflanzen auf die gegebene Behandlung sind auf Signifikanz mit Hilfe der Ein- und Zweiweg ANOVA (SOKAL & ROHLF 1981) bei p < 0,05 getestet.

Ergebnisse

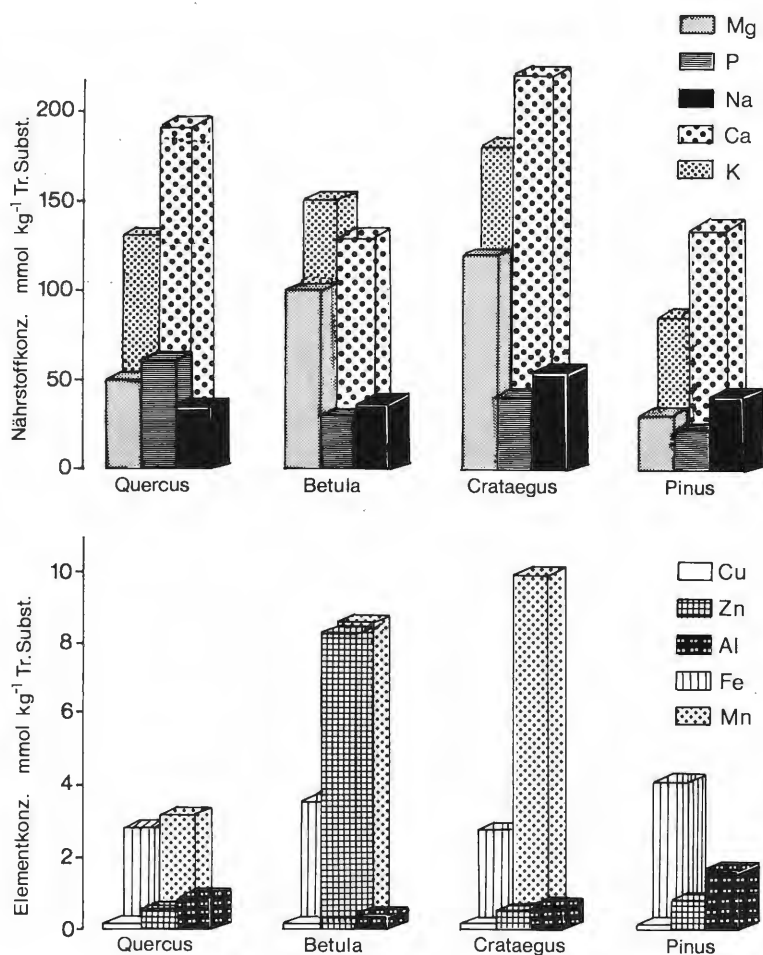
1. Chemische Eigenschaften der Blattstreu

Die untersuchten Arten unterschieden sich artspezifisch hinsichtlich des Gesamtgehaltes der Phenolsäuren und der einzelnen wasserlöslichen Phenolsäuregruppen. Alte Blätter von Birken sind sehr reich an Phenolsäuren (2,3 ‰ der Trockensubstanz); der niedrigste Gehalt wird in Weißdorn-Blättern angetroffen (0,4 ‰ der Trockensubstanz). In allen vier Arten dominieren die Phenolsäuren aus der Benzoesäuren-Gruppe (Tab. 1). Die höchsten wasserlöslichen Konzentrationen erreichen die p-Cumarsäure (3 µmol g⁻¹ Trockensubstanz), die Vanillinsäure (2 µmol g⁻¹) und die p-Hydroxybenzoesäure (1,7 µmol g⁻¹). Während des Winters wird der größte Teil dieser Phenolsäuren (90 %) aus der Laubstreu ausgewaschen oder/und durch Mikroorganismen umgesetzt. Nur in den Kiefernadeln bleibt noch etwa 50 % der ursprünglichen, herbstlichen Phenolsäurekonzentration erhalten (KUITERS 1986).

Tab.1: Gesamtgehalt an wasserlöslichen Phenolsäuren (µg g⁻¹ Blatt-Trockengewicht) im Herbst (Oktober) und im Spätwinter (Februar) und prozentualer Anteil einiger Phenolsäuren in frisch gefallenen Nadeln und Blättern von Bäumen.

Baumart	Gesamtgehalt (µg g ⁻¹)		Prozentualer Anteil von	
	Oktober	Februar	Benzoesäuren	Zimtsäuren
<i>Crataegus monogyna</i>	378	39	76 %	9 %
<i>Pinus sylvestris</i>	514	241	61 %	27 %
<i>Quercus robur</i>	813	118	46 %	24 %
<i>Betula pendula</i>	2295	330	52 %	35 %

Der Gehalt an Mineralstoffen weist ebenfalls artspezifische Unterschiede auf. Alte Kiefernadeln sind sehr nährstoffarm im Gegensatz zu den besonders nährstoffreichen Blättern des Weißdorn (Fig. 1). Der Kalkreichtum der niederländischen Küstendünen stimuliert eine hohe Calcium-Akkumulation aller Laubholzarten. Infolge der oberflächlichen Versauerung des Sandbodens (ERNST 1985 c) ist eine starke Anreicherung von Mangan in Birken- und Weißdorn-Streu sowie eine hohe Konzentrierung des Zinks in Birkenstreu möglich. Der Stickstoffgehalt der Streu (nicht in Fig. 1 angegeben) variiert von 1,2 % (*Pinus*) über 1,5 % (*Crataegus*) bis zu 2,1 % (*Betula*, *Quercus*). Wie bei anderen Laubstreu-Arten (u. a. KOVACS 1977) wird beim Abbau der Streu zunächst das sehr mobile Kalium ausgewaschen, gefolgt von Calcium und Magnesium; im Frühjahr sind nur noch 30 % des herbstlichen Kaliumgehaltes vorhanden. Aufgrund des Salzeintrages durch Winterstürme steigt der Natriumgehalt der Laubstreu zum Frühjahr mit 40 % an und dürfte infolge von Massenaustausch zur starken Verminderung des pflanzenverfügbaren Kaliums beitragen.



Figur 1: Konzentration einiger Haupt- und Mikronährstoffe und von Aluminium in den abgeworfenen Blättern von *Quercus robur*, *Betula pendula* und *Crataegus monogyna* und in den Nadeln von *Pinus sylvestris*.

2. Reaktion von *Senecio sylvaticus* auf frische Blattstreu

Keimpflanzen vom Wald-Greiskraut reagieren sehr empfindlich auf frisch gefallene Streu von Birke, Stieleiche und Weißdorn. Nach vierwöchigem kümmerlichen Wachstum sterben alle Pflanzen ab. Im Gegensatz zur Laubstreu entwickeln sich die Pflanzen in der Nadelstreu der Waldkiefer gut und erreichen das Stadium der völligen Fruchtreife (Tab. 2). Wenn die Nährstoffmengen fruchtender Pflanzen mit dem Nährstoffangebot in der Nadelstreu verglichen werden, dann wird deutlich, daß mit Ausnahme des hohen Nutzungsgrades von Mangan (13,8 %) und Zink (7,6 %) alle übrigen Nährstoffe nur zu 2,6 bis 4,0 % genutzt werden. Ebenso wie bei anderen einjährigen Arten (u. a. ERNST 1983 a) findet während der Blüten- und Fruchtpphase ein intensives Wachstum und eine hohe Nährstoffaufnahme statt. Natrium, Calcium, Magnesium, Eisen und Zink werden in der Phase des generativen Wachstums in viel stärkerem Maße aufgenommen als in der Phase des vegetativen Wachstums.

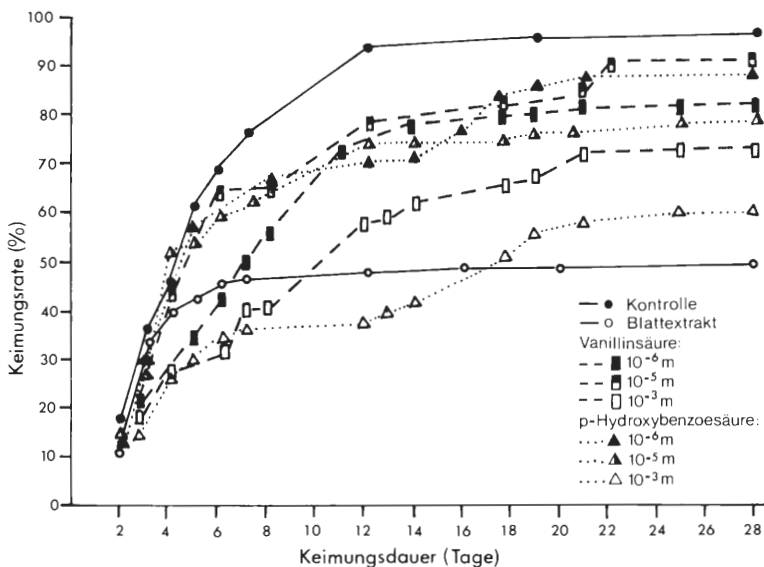
Tab.2: Nährstoffentzug von *Senecio sylvaticus* aus frischer Kiefernadelstreu am Ende der vegetativen und der generativen Phase. Zur Berechnung der Aufnahme-Effektivität ist das gesamte Nährstoffpotential je Kulturgefäß angegeben.

Entwicklungs- Stadium	Biomasse (mg je Pflanze)	P	Nährstoffgehalt ($\mu\text{mol je Pflanze}$)						
			K	Na	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn
Rosettenstadium	130+ 34	9,1	58,5	126	44	15,6	0,52	1,24	0,22
Fruchtreife	1218+ 413	53,5	205,8	2055	826	237,0	8,98	8,30	4,76
Zunahme in %	937	588	352	1631	1877	1519	1727	699	2164
Nährstoffangebot ($\mu\text{mol je Gefäß}$)		1980	7830	45390	25100	5940	320	60,4	62,5
Aufnahme-Effektivität bis zur Fruchtreife (%)		2,7	2,6	4,5	3,3	4,0	3,0	13,8	7,6

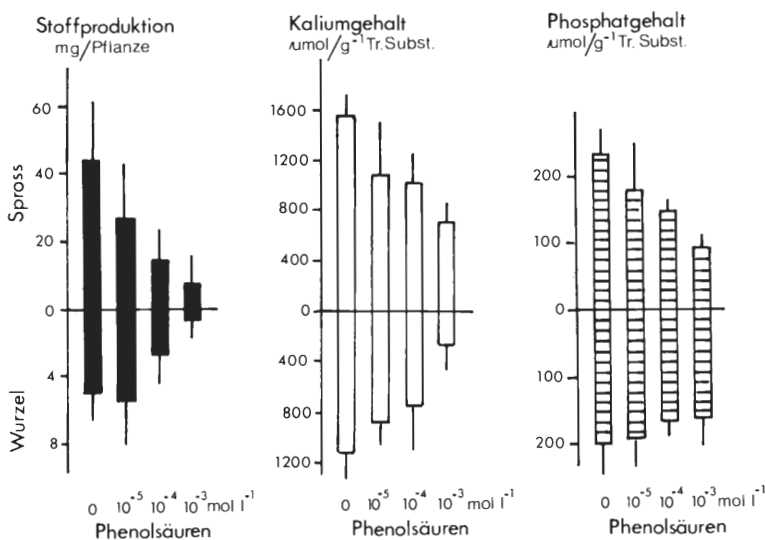
Der vollständige Ausfall von *Senecio sylvaticus* auf frischer Laubstreu kann seine Ursache in einer phytotoxischen Wirkung der Phenolsäuren (RICE 1984) oder/und einiger Mikronährstoffe (Mangan, Zink) haben. Gegenüber der Kontrolle hemmen Vanillinsäure und p-Hydroxybenzoesäure in allen Konzentrationen die Keimung von *Senecio sylvaticus*, wobei hochkonzentrierte Lösungen (1 mol l^{-1}) um 22 % (Vanillinsäure) resp. 34 % (p-Hydroxybenzoesäure) erniedrigte Keimkapazitäten zur Folge haben. Ein Blattextrakt der Birke setzt die Keimung sogar um 50 % herab (Fig. 2). Anscheinend beruht die allelopathische Wirkung der untersuchten Phenolsäuren sowohl auf qualitativen wie auf quantitativen Veränderungen des Stoffwechsels.

Um die allelopathischen Effekte von Phenolsäuren weiter zu unterbauen, wurden die Pflanzen von *Senecio sylvaticus* in der Nährlösung mit einem Phenolsäuregemisch herangezogen. Wie Fig. 3 ausweist, ist bereits nach vier Wochen ein sehr negativer, konzentrationsabhängiger Effekt auf *Senecio sylvaticus* zu beobachten. Bei einer 10^{-3} -molaren Phenolsäurekonzentration ist das Wachstum minimal, d. h. der während der Keimung dieser Art beobachtete Phenolsäuren-Effekt wird während des Wachstums erheblich verstärkt. Als Ursache dürfte die Hemmung der Kalium- und Phosphataufnahme in Anwesenheit von Phenolsäuren anzuweisen sein.

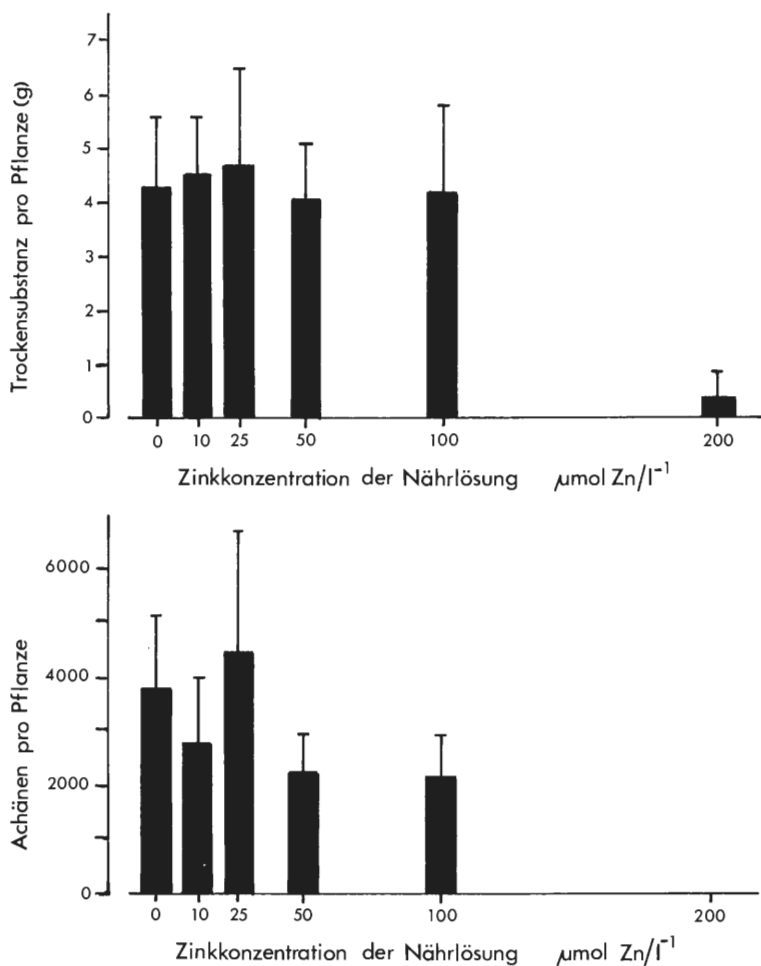
Während die hohe Manganresistenz von *Senecio sylvaticus* aus vorhergehenden Untersuchungen bekannt ist (DE NEELING 1982, DE NEELING & ERNST 1986), liegt über die Zinkresistenz dieser Art noch keine Arbeit vor. Wie Fig. 4 zeigt, kann *Senecio sylvaticus* bis zum Blühbeginn eine Zinkkonzentration von $200 \mu\text{mol l}^{-1}$ Nährmedium ertragen, wenn auch die Produktivität bei dieser Zinkdosis signifikant eingeschränkt ist. Jedoch hat keine Pflanze diese Konzentration bis zur Fruchtreife ertragen. Bei niedrigeren Zinkgaben läßt sich keine signifikante Verminderung der Fruchtproduktion erkennen.



Figur 2: Effekte eines wässrigen Blattextraktes von frisch gefallenen Birkenblättern und der Phenolsäuren Vanillinsäure und p-Hydroxybenzoesäure auf die Keimung stratifizierter Achänen der Sommergeneration von *Senecio sylvaticus*.



Figur 3: Die Wirkung verschiedener Konzentrationen eines äquimolaren Phenolsäurengemisches auf das Wachstum von *Senecio sylvaticus* und auf den Kalium- und Phosphatgehalt in Wurzeln und Blattrosetten. Das Phenolsäurengemisch bestand aus Vanillinsäure, p-Hydroxybenzoesäure, Syringasäure, Salicylsäure, p-Cumarsäure, Kaffeesäure und Ferulasäure und wurde in den Konzentrationen 0, 10^{-5} , 10^{-4} und 10^{-3} mol je Liter Nährlösung appliziert.



Figur 4: Die Beeinflussung der Trockensubstanzproduktion bis zur Blütephase (oben) und der Achänenproduktion (unten) von *Senecio sylvaticus* durch steigende Zinkkonzentrationen des Nährmediums.

3. Reaktion von *Senecio sylvaticus* auf gealterte Blattstreu

Aus Tab. 3 ist abzulesen, daß im Gegensatz zu frischer Blattstreu alle Versuchspflanzen auf gealterter Streu bis zur generativen Phase überleben können. Streuspezifische Unterschiede sind in der Wachstumsleistung nicht nachzuweisen, wohl aber in der Verteilung der Trockensubstanz auf die Pflanzenorgane. Birkenblattstreu hemmt das Wurzelwachstum und läßt den Anteil der Wurzeln am Gesamtrockengewicht auf weniger als 10 % absinken ($5,97 \pm 2,14$) im Gegensatz zur Blattstreu von Waldkiefern und Weißdorn ($12,15 \pm 3,53$ %, resp. $12,80 \pm 2,28$ %). Bereits vor Blühbeginn läßt sich ein streutypischer Aufnahmetrend der Nährstoffe erkennen. Aus der Eichenblatt-Streu kann *Senecio sylvaticus* am schlechtesten das Phosphat freisetzen, während die Kaliumversorgung auf Waldkiefern-Streu beeinträchtigt ist. Auf Weißdornblatt-Streu findet eine intensive Akkumulation von Mangan statt, die das für das Pflanzenwachstum sehr entscheidende Eisen/Mangan-Verhältnis (DE NEELING 1982) weit unter 1 fallen läßt

(Fe/Mn-Ratio 0,37). Gleichzeitig nimmt *Senecio sylvaticus* aus allen Laubstreutypen sehr viel Zink auf; die höchsten Mengen werden bei Wachstum auf Birkenblatt-Streu erreicht.

Tab.3: Stoffproduktion und Mineralstoffaufnahme von *Senecio sylvaticus* bei Kultur auf gealterter Blattstreu von *Pinus sylvestris*, *Crataegus monogyna*, *Betula pendula* und *Quercus robur*. Die Pflanzen wurden am Ende der vegetativen Phase nach 75-tägiger Versuchsdauer geerntet. Unterschiedliche Exponenten geben signifikante Unterschiede bei $P < 0,05$ an.

Streu-Typ	Biomasse (mg)	P	K	Mineralstoffmenge ($\mu\text{mol je Pflanze}$)					
				Na	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn
<i>Pinus</i>	96 + 28	19,9 ^a	89,9 ^a	147	25,7 ^a	12,2 ^a	0,42	0,26 ^a	0,13 ^a
<i>Crataegus</i>	116 + 48	29,9 ^b	159,9 ^b	117	82,0 ^b	18,8 ^b	0,42	1,13 ^b	0,33 ^b
<i>Betula</i>	110 + 75	15,8 ^{ac}	160,0 ^b	145	69,3 ^b	14,2 ^{ab}	0,16	0,16 ^c	0,48 ^c
<i>Quercus</i>	101 + 23	12,5 ^c	141,2 ^b	137	46,7 ^c	12,5 ^a	0,44	0,31 ^a	0,27 ^b

Diskussion

Die schnellen chemischen Veränderungen, die sich in den abfallenden Blättern in der Periode zwischen Blattfall im Herbst und fortschreitender Streuzersetzung im Vorjahr vollziehen, betreffen einerseits die allgemein bekannte Abnahme der organischen Substanz und der mobilen Nährstoffe (NYKVIST 1959, BOCK 1963, MACLEAN & WEIN 1978 a, b, MCCLAUGHERTY 1983), andererseits die Freisetzung phenolischer Verbindungen (BLASCHKE 1979, KUITERS 1986). Aufgrund der baumartenspezifischen Quantität und Qualität der Phenolsäuren und der artspezifischen Empfindlichkeit der Kraut- und Grasschicht gegenüber Phenolsäuren (VAN DER WERFF 1981, ERNST 1982, ERNST et al. 1984, KUITERS 1986) kann die Laubstreu der Bäume zur Selektion des Artenspektrums der Waldflora beitragen (LODHI 1975, 1976, SCHUCK et al. 1976). Hemmende Effekte der Streu auf Keimung und Wachstum von Pflanzenarten sind schon lange belegt (MOLISCH 1937, GRÜMMER 1955, RICE 1984, LEIBUNDGUT 1976), doch sind die wirkungsvollen Komponenten weitgehend unbekannt geblieben. Wie in der vorliegenden Arbeit gezeigt ist, können die Konzentrationen dominanter Phenolsäuren in der frischen Blattstreu hoch genug sein, um die Keimung von *Senecio sylvaticus* und anderen Arten der Waldflora (ERNST 1982, 1983 a, STOOT 1982) zu verzögern und die Keimkapazität herabzusetzen.

Von durchschlaggebender Bedeutung sind jedoch die Effekte der Phenolsäuren auf das vegetative und generative Wachstum der Pflanzen, wie der völlige Ausfall des Wachstums auf der Streu von Weißdorn, Birke und Stieleiche gezeigt hat. Die Untersuchungsergebnisse unterstützen die Hypothese von GLASS (1973, 1974, 1975), daß die physiologische Basis für die allelopathischen Wirkungen von Phenolsäuren in einer Veränderung des Nährstoffhaushaltes der Pflanzen zu suchen ist. Die phenolsäuren-induzierte Unterversorgung mit Kalium und Phosphat hemmt andere basale Stoffwechselprozesse wie Photosynthese (EINHELLIG et al. 1970) und Phytohormonhaushalt (ZENK & MÜLLER 1963). Letztendlich sterben die Pflanzen ab. Diese drastischen Effekte von frischer Laubstreu sind auch bei anderen Arten der Kraut- und Grasschicht von Laubwäldern gefunden worden (KUITERS 1986).

Die Selektionskraft frischer Laubstreu kann noch durch andere chemische Eigenschaften der Blätter akzentuiert werden, insbesondere durch das hohe Angebot an Mikronährstoffen. Die Zinkanreicherungen in den Blättern von *Betula pendula* (BAUMEISTER & ERNST 1978, ERNST 1985 b) und anderen Birkenarten (LIKENS & BORMANN

1970) sowie die Manganakkumulation in den Blättern von Weißdorn, Eiche und Buche (ERNST 1985 b) haben zu einer Selektion zink- und manganresistenter Pflanzenarten in diesen Laubwaldbeständen geführt, wie hier für *Senecio sylvaticus* und in anderen Arbeiten für *Molinia caerulea* (DUECK et al. 1984) und die Birken-Mykorrhizapilze *Amanita muscaria* und *Paxillus involutus* demonstriert worden ist (BROWN & WILKINS 1985 a, b). Das Fehlen der Sommerpopulationen von *Senecio sylvaticus* in geschlossenen Laub- und Nadelwaldbeständen ist im Gegensatz zum Ausbleiben der Winterpopulation in Laubwäldern (VAN ANDEL & ERNST 1985) weder auf die mechanische Belastung durch die Streu (GRIME et al. 1981) noch auf die schwache selektierende Wirkung gealteter Streu zurückzuführen, zumal diese Pflanzenart sehr positiv auf hochmolekulare Bodensubstanzen wie Fulvin- und Huminsäuren reagiert (MARQUENIE-VAN DER WERFF & OUT 1979, VAN DER WERFF 1981). Vielmehr dürfte im Sommer die geringe Lichtzufuhr zur Krautschicht lichtliebende Pflanzen wie *Senecio sylvaticus* eliminieren.

Insgesamt zeigen diese Experimente, daß die Kraut- und Grasschicht der Wälder, vor allem der Laubwälder, während eines Jahres sehr unterschiedlichen selektiven Faktoren unterworfen ist, wobei die Bodenart (KUITERS 1986) und das Bodenprofil (ERNST & NELISSEN 1979) modifizierend wirken können. Während einjährige Arten wie *Senecio sylvaticus* mit einer Differenzierung in ökologisch sehr unterschiedlich reagierende Winter- und Sommergenerationen auf diese selektierenden Faktoren reagiert haben (ERNST 1985 a, VAN ANDEL & ERNST 1985), müssen mehrjährige Arten sich an den gesamten Faktorenkomplex anpassen. Die Häufigkeit von Vorjahreskeimern in der Krautschicht der Wälder, u. a. *Allium ursinum* (ERNST 1979), *Anemone nemorosa* (ERNST 1983 c), *Mercurialis perennis* und *Milium effusum* (SLADE & CAUSTON 1979), deutet darauf hin, daß das herbstliche Phenolsäuremaximum durch die empfindliche Keimlingsphase vermieden wird. Die Stimulation des Wachstums mehrjähriger Waldarten, u. a. *Deschampsia flexuosa* und *Milium effusum*, durch Phenolsäuren und die Hemmung von Waldrandarten, u. a. *Holcus lanatus* und *Scrophularia nodosa* (SARINK 1985), unterstützt die Hypothese der hohen Selektionskraft organischer Komponenten in Ökosystemen (RICE 1984).

Danksagung

Ich danke Frau Drs. L. Stoots, Frau Drs. H. Sarink, Herrn H. J. M. Nelissen und Herrn Drs. L. Kuiters für die gewissenhafte Mitarbeit bei den Versuchen und bei der chemischen Analyse.

Literatur

- BAUMEISTER, W. & W. ERNST (1978). Mineralstoffe und Pflanzenwachstum. – G. Fischer Verlag, Stuttgart.
- BLASCHKE, H. (1979). Leaching of water soluble organic substances from coniferous needle litter. – Soil Biol. Biochem. **11**: 581–584.
- BOCOCK, K. L. (1963). Changes in the amount of nitrogen in decomposing leaf litter of sessile oak (*Quercus petraea*). – J. Ecol. **51**: 555–556.
- BROWN, M. T. & D. A. WILKINS (1985 a). Zinc tolerance of *Amanita* and *Paxillus*. – Trans. Brit. mycol. Soc. **84**: 367–369.
- BROWN, M. T. & D. A. WILKINS (1985 b). Zinc tolerance of mycorrhizal *Betula*. – New Phytol. **99**: 101–106.
- BURRICHTER, E. (1969). Das Zwillbrocker Venn, Westmünsterland, in moor- und vegetationskundlicher Sicht. – Abhandl. Landesmuseum Naturkd. Münster Westf. **31** (1): 1–60.
- ,– (1973). Die potentielle natürliche Vegetation in der Westfälischen Bucht. – Landeskundl. Karten Hefte Geogr. Kommission Westf., Siedlung Landschaft Westfalen **8**.

- DE NEELING, A. J. (1982). Adaptation of Plants from Clearings to Acid and Alkaline Soil. – Diss. Vrije Universiteit Amsterdam.
- DE NEELING, A. J. & W. H. O. ERNST (1986). Manganese and aluminium tolerance of *Senecio sylvaticus*. – Acta Oecol., Oecol. Plant. 7: 43–56.
- DUECK, Th. A., W. H. O. ERNST, J. FABER & F. PASMAN (1984). Heavy metal imission and genetic constitution of plant populations in the vicinity of two metal emission sources. – Angew. Bot. 58: 47–59.
- EINHELLIG, F. A., E. L. RICE, P. G. RISSER & S. H. WENDER (1970). Effects of scopoletin on growth, CO₂ exchange rates, and concentration of scopoletin, scopolin, and chlorogenic acids in tobacco, sunflower, and pigweed. – Bull. Torrey Bot. Club 97: 22–23.
- ERNST, W. H. O. (1979). Population biology of *Allium ursinum* in Northern Germany. – J. Ecol. 67: 347–362.
- ,– (1982). Ecologische betekenissen van fenol-, fulvine- en huminezuren. – Vakblad Biol. 62: 350–352.
- ,– (1983 a). Ökologische Anpassungsstrategien an Bodenfaktoren. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 96: 49–71.
- ,– (1983 b). Element nutrition of two contrasted dune annuals. – J. Ecol. 71, 197–209.
- ,– (1983 c). Population biology and mineral nutrition of *Anemone nemorosa* with emphasis on its parasitic fungi. – Flora 173: 335–348.
- ,– (1985 a). The effects of forest management on the genetic variability of plant species in the herb layer. – In: S. R. GREGORIUS (ed.), Lecture Notes in Population and Ecological Genetics. Springer Verlag, Berlin.
- ,– (1985 b). Bedeutung einer veränderten Mineralstoffverfügbarkeit (Schwermetalle, Al, Ti) für Wachstums- und Selektionsprozesse in Wäldern. – In: S. W. BRECKLE & H. KAHLE (eds.), Schwermetalle und saure Depositionen. Bielefelder Ökol. Beitr. 1: 143–158.
- ,– (1985 c). De begroeiing als onderdeel van het duinoecosysteem. Haalt het duin het jaar 2000? – Van duingebrouk naar duinbeheer, pp. 30–39. Prov. Waterleid. Noord-Holland, Castricum.
- ERNST, W. H. O. & H. J. M. NELISSEN (1979). Growth and mineral nutrition of plant species from clearings of different horizons of an iron-humus podzol profile. – Oecologia 41: 175–182.
- ERNST, W. H. O., A. J. DE NEELING & R. VOOIS (1983). Replacement of sodium and potassium in a natrophobe and a natrophile *Senecio* species. – Z. Pflanzenphysiol. 112: 147–154.
- ERNST, W. H. O., I. RIPHAGEN & L. STOOT (1984). Plantengroei onder invloed van organisch bodemmateriaal. – Vakblad Biol. 64, 392–395.
- GLASS, A. D. M. (1973). Influence of phenolic acids on ion uptake. I. Inhibition of phosphate uptake. – Plant Physiol. 51: 1037–1041.
- ,– (1974). Influence of phenolic acids on ion uptake. III. Inhibition of potassium uptake. – J. Exp. Bot. 25: 1104–1113.
- ,– (1975). Inhibition of phosphate uptake in barley roots by hydroxybenzoic acids. – Phytochemistry 14: 2127–2130.
- GODWIN, H. (1956). History of the British Flora. – Cambridge University Press, London.
- GORSKI, T., K. GORSKA & J. RYBICKI (1978). Studies on the germination of seeds under leaf canopy. – Flora 167: 289–299.
- GRIME, J. P., G. MASON, A. V. CURTIS, J. RODMAN, S. R. BAND, M. A. G. MOWFORTH, A. M. NEAL & S. SHAW (1981). A comparative study of germination characteristics in a local flora. – J. Ecol. 69: 1017–1059.
- GRÜMMER, G. (1955). Die gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen – Allelopathie. – G. Fischer Verlag, Jena.
- KOVACS, M. (1977). Der Abbau von Waldstreu, das Freiwerden biogener Elemente unter Laborverhältnissen. – Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 23: 105–118.
- KUITERS, L. (1986). Phenolic acids and plant growth in forests. – Dis. Vrije Universiteit Amsterdam.
- LEIBUNDGUT H. (1976). Beitrag zur Erscheinung der Allelopathie. Schweiz. Z. Forstwesen 127: 621–635.
- LIKENS, G. E. & F. H. BORMANN (1970). Chemical analyses of plant tissues from the Hubbard Brook Ecosystem in New Hampshire. – Bull. School Forestry, Yale University 79: 1–25.
- LODHI, M. A. K. (1975). Allelopathic effects of Hackberry in a bottomland forest community. – J. Chem. Ecol. 1: 171–182.

- , (1976). Role of allelopathy as expressed by dominating trees in a lowland forest in controlling the productivity and pattern of herbaceous growth. - Amer. J. Bot. **63**: 1-8.
- MACLEAN, A. D. & R. W. WEIN (1978). Weight loss and nutrient changes in decomposing litter and forest floor material in New Brunswick forest stands. - Can. J. Bot. **56**: 2730-2749.
- MARQUENIE-VAN DER WERFF, M. & T. OUT (1981). The effect of humic acid as Zn complexing agent on water cultures of *Holcus lanatus*. - Biochem. Physiol. Pflanzen **176**: 274-282.
- MCCLAUGHERT, C. A. (1983). Soluble polyphenols and carbohydrates in throughfall and leaf litter decomposition. - Acta Oecol., Oecol. Gener. **4**: 375-385.
- MOLISCH, H. (1937). Der Einfluß einer Pflanze auf die andere - Allelopathie. G. Fischer Verlag, Jena.
- NYKVIST, N. (1959). Leaching and decomposition of litter. II. *Pinus sylvestris*. - Oikos **10**: 212-224.
- OBERDORFER, E. (1970). Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- RICE, E. L. (1984). Allelopathy. 2nd edition. - Academic Press, Orlando, Florida
- SARINK, H. (1985). Fenolzuren in strooisels en hun invloed op enkele bos- en kapvlaktesoorten. - Doctoraal-Verslag Plantenoecologie, Vrije Universiteit Amsterdam.
- SCHUCK, H. J., P. SCHÜTT & A. VON SYDOW (1976). Zur allelopathischen Wirkung von Forstunkräutern. - Forstwiss. Cbl. **95**: 286-294.
- SLADE, E. A. & D. R. CAUSTON (1979). The germination of some woodland herbaceous species under laboratory conditions, a multifactorial study. New Phytol. **83**: 549-557.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF (1981). Biometry. - W. H. Freeman & Cie, San Francisco.
- STOOTS, L. (1982). Effekten von fenolzuren en extrakten van verschillende strooisels op enkele hogere planten. Doctoraal-Verslag Plantenoecologie Vrije Universiteit Amsterdam.
- SWAIN, T. & W. E. HILLIS (1959). The phenolic constituents of *Prunus domestica*. - J. Sci. Food Agric. **10**: 63-68.
- VAN ANDEL, J. & W. H. O. ERNST (1985). Ecophysiological adaption, plastic responses, and genetic variation of annuals, biennials and perennials in woodland clearings. - In: J. HAECK & J. W. WOLDENDORP (eds.), Structure and Functioning of Plant Populations. II. Phenotypic and Genotypic Variation in Plant Populations, pp. 27-49, North Holland Publ. Comp. Amsterdam.
- VAN BAALen, J. (1982). Population Biology of Plants in Woodland Clearings. - Diss. Vrije Universiteit Amsterdam.
- VAN DE CASTEELE, K., H. POTER & C. F. VAN SUMERE (1976). Gas-chromatographic separation and analysis of trimethylsilyl derivatives of some naturally occurring non-volatile phenolic compounds and related substances. - J. Chromatogr. **121**: 49-63.
- VAN DER WERFF, M. (1981). Ecotoxicity of Heavy Metals in Aquatic and Terrestrial Higher Plants. - Diss. Vrije Universiteit Amsterdam.
- ZENK, M. W. & G. MÜLLER (1963). In vivo destruction of exogenously applied indolyl-3-acidic acid as influenced by naturally occurring phenolic acids. - Nature (London) **200**: 761-763.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Wilfried H. O. Ernst, Vrije Universiteit, Biologisch Laboratorium, Postbus 7161, 1007 MC Amsterdam, Niederlande.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen aus dem Westfälischen Provinzial-Museum für Naturkunde](#)

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: [48_2-3_1986](#)

Autor(en)/Author(s): Ernst W.H.O.

Artikel/Article: [Die Wirkung chemischer Komponenten der Laubstreu auf das Wald-Greiskraut, *Senecio sylvaticus*. 291-301](#)