

# Populationsökologie als geobotanische Kausalanalyse

- Clemens Abs, Freising -

## Summary

In this article a concept is put forward, how population ecology can be used to analyse causal relationship in geobotany. An example of this is the life history of *Aposeris foetida* and the plant communities inhabited by this species.

The ecological relations of the population are emphasized in three phases: germination, establishment and the adult phase. Germination is dependent on light. The achenes are subject to an enforced dormancy, of which the environmental conditions and their ecological meaning are discussed. Safe sites are necessary for establishment, and their microenvironmental character is described. In the adult phase light is again a decisive factor for a permanent survival of the population.

*Aposeris foetida* optimizes its survival by adopting different tactics regarding its dependence on the environment. These tactics are manifested in a distinct population structure and dynamics and a different amount of energy allocation to functional parts of the plant.

The population ecology data are compiled to a quantitative model of ecological niche. The limiting site factors are revealed by using environmentally defined population-zero-growth-lines. In the comparison of the various habitats represented in different vegetation units the potential integration and its causes can be derived. The outlined approach renders the occurrence of the species and its affinity to certain communities plausible and is suited to detect the causes for this behaviour.

Population ecology analysis is aiming at the mechanisms, determining the origin and maintenance of vegetation units. Thus it is a valuable supplement to the existing knowledge of phytosociology.

## 1. Einführung

Geobotanische Forschung im deutschsprachigen Raum basiert in erster Linie auf dem floristisch-soziologischen Ansatz. Damit gelingt die Erfassung und Ordnung der Vegetationseinheiten. Die Kombination der vegetationskundlichen Erhebung mit der Standortkunde ermöglicht es, die ökologischen Gegebenheiten und Beziehungen der Vegetationseinheiten zu kennzeichnen, so daß ein weiteres Kriterium für die Vegetationsgliederung zur Verfügung steht. So gelang es nicht nur, die Vegetationsdecke an sich detailliert zu erfassen, sondern auch ihre Beziehungen zur Umwelt aufzuzeigen und nutzbar zu machen. Aus der Koinzidenz zwischen charakteristischer Artenkombination und Standortfaktoren läßt sich allerdings nur selten unmittelbar eine kausale Beziehung ableiten, da die Verbreitung der beteiligten Arten unter anderem auch durch historische und ausbreitungsbiologische Faktoren bestimmt ist.

Populationsökologische Untersuchungen zielen auf die Mechanismen ab, welche zur Herausbildung von Vegetationseinheiten beitragen und ihre Fortexistenz bestimmen. Werden diese Untersuchungen in den Rahmen der Pflanzensoziologie eingehängt, so wird es möglich, den Ursachenkomplex der speziellen floristischen Zusammensetzung der Vegetationseinheiten und ihrer gerichteten oder zyklischen Veränderung zu beleuchten. Dieser Aspekt der Vegetations-

kunde soll hier unter dem Begriff „kausalanalytische Geobotanik“ zusammengefaßt werden. Populationsökologische Analysen stellen somit eine Ergänzung der Erkenntnisse der floristisch-soziologischen Arbeitsweise dar und führen zu einem tiefergreifenden Verständnis der Pflanzengesellschaften (FISCHER 1989). Diese Kenntnisse sind neben der Grundlagenforschung sowohl für die Naturschutzbemühungen als auch für den wirtschaftenden Menschen von besonderer Bedeutung, da Eingriffe in den Naturhaushalt zwangsläufig in das Wirkgefüge der Mechanismen eingreifen. Die Kenntnis der Wirkmechanismen eröffnet erst die Möglichkeit bestandensbezogener Prognosen.

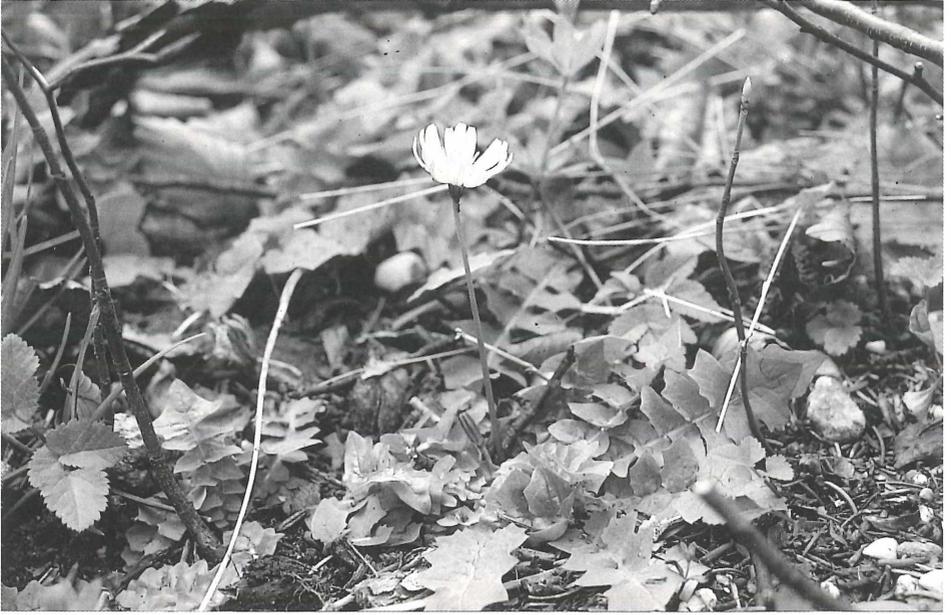


Foto 1: *Aposeris foetida*.

In dem vorliegenden Beitrag soll ein Aspekt der geobotanischen Kausalanalyse, die Integration einer Art in verschiedene Pflanzengesellschaften beleuchtet werden. Als Beispiel dient *Aposeris foetida* und die von ihr besiedelten Waldassoziationen.

## 2. Methodische Grundlagen

Die vorliegende Abhandlung basiert auf den Ergebnissen der Dissertationsschrift zur Populationsökologie von *Aposeris foetida* (ABS 1994). Hier sei nur insoweit auf die methodischen Grundlagen eingegangen, als sie dem Verständnis dienen.

Der Auswahl der Untersuchungsbestände lagen folgende Kriterien zugrunde:

- Geographische Lage im bayerischen Teil des Verbreitungsgebietes von *Aposeris foetida*.
- Naturnähe der Waldbestände.
- Standörtliche Repräsentanz der Bestände.

Ziel der Auswahl war es, die standörtliche Spanne und den gesamten Höhenverbreitungsbereich abzudecken, in dem *Aposeris foetida* innerhalb Bayerns präsent ist. Die so ausgewählten Untersuchungsbestände wurden nach der Methode von BRAUN-BLANQUET (1964) aufgenommen. Fundament und Bezugsrahmen der populationsbiologischen Analyse von *Aposeris foetida* stellt somit die Pflanzensoziologie dar, da sie ein ökologisch akzeptables Bezugssystem

zur Verfügung stellt, welches Generalisierungen der populationsbiologisch untersuchten Bestände auf höhere ökologische Einheiten zuläßt. Sämtliche Assoziationen der *Fagetalia* im bayerischen Teilareal von *Aposeris foetida* wurden berücksichtigt, in denen diese Art regelmäßig vorkommt, sowie auch Ersatzgesellschaften, die infolge Degradation entstanden sind. In diesem Beitrag werden stellvertretend die Populationen von *Aposeris foetida* aus dem *Aceri-Fraxinetum*, dem *Aposerido-Fagetum* und dem *Carici-Fagetum* herausgegriffen.

Die Verfolgung der Individualentwicklung, die es ermöglicht, die Populationsstruktur und die Populationsdynamik zu quantifizieren, beruht auf jeweils 5 Dauerbeobachtungsflächen von je 0,25 qm, auf welchen alle *Aposeris*-Individuen mittels eines Koordinatenrahmens (FISCHER 1987, S. 137) eingemessen werden. Die so dauerhaft markierten Individuen wurden in den Jahren 1988 bis 1992 jährlich zu drei Terminen, welche die gesamte Vegetationsperiode abdeckten, bzgl. der Zugehörigkeit zu den Entwicklungsstufen, aber auch bzgl. der Anzahl von Blättern und Blüten- bzw. Fruchtständen angesprochen.

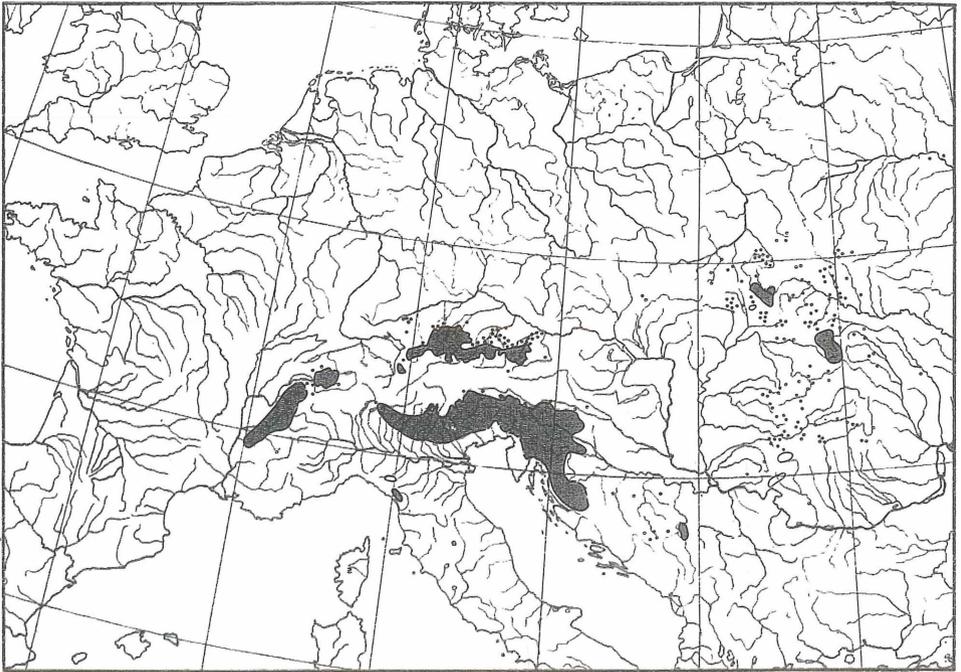
Des weiteren wurden populationsökologische Experimente im Freiland, Gewächshaus und Labor durchgeführt, um die spezifischen Verhältnisse und Prozesse zu beleuchten, die den Lebenszyklus von *Aposeris* beeinflussen:

- Wie lange sich *Aposeris*-Achänen im Boden unter Beibehaltung der Keimfähigkeit erhalten, wurde mittels der Ausbringung von Achänenepots in Gasesäckchen an der Bodenoberfläche und in 5 cm Bodentiefe untersucht. Die Exponate, im Herbst 1988 ausgebracht, wurden über drei Jahre hinweg im 1/2-jährlichen Rhythmus auf Keimfähigkeit im Labor geprüft. Der Umfang der Diasporenbank von *Aposeris foetida* im Boden und ihre Bedeutung für das Populationsgeschehen konnte durch eine Diasporenbankanalyse mittels der Keimungsmethode (PUTENSEN 1882, KELLMANN 1978, FISCHER 1987) geklärt werden.
- Der Einfluß von verschiedenen Umweltbedingungen (Licht, Wasser, Bodensubstrat, Laubstreu) auf die Keimung konnte in Laborversuchen unter standardisierten Bedingungen (Temperaturschrank mit separater Lichtsteuerung) untersucht werden.
- Für *Aposeris* konnten Safe Sites ermittelt werden, indem die Etablierung markierter Keimlinge an unterschiedlichen Mikrostandorten im Freiland verfolgt wurde. Der Einfluß von Licht- und Wurzel-Konkurrenz wurde mittels Grassoden-Experimenten im Gewächshaus überprüft.
- Eine Trockensubstanzanalyse über die gesamte Vegetationsperiode ermöglichte neben der Ansprache der phänotypischen Modifikationen in Abhängigkeit von den jeweiligen Umweltbedingungen die Erfassung der Energy Allocation, also der Energiezuteilung zu funktionellen Einheiten der Pflanze. Als wichtige populationsbiologische Größe ist hier insbesondere der reproduktive Aufwand zu nennen.

### **3. Morphologie, Chorologie, standörtliche Bindung und Vergesellschaftung von *Aposeris foetida***

Der Stinkende Hainsalat ist eine ausdauernde Rosettenstaude mit einem kleinfingerdicken Wurzelstock, die mit ihren hygromesomorphen, schrotsägeförmig-fiederteiligen Blättern an den Löwenzahn erinnert. Ähnlich wie beim Löwenzahn ist der blütentragende Sproß unverzweigt, die Achänen sind jedoch pappuslos und werden nach der Fruchtreife und dem Öffnen der Hüllblätter ausgestreut. Bemerkenswert ist ein deutliches Längenwachstum des Blütschaftes während der Fruchtreifung, was einer Erhöhung der Ausbreitungsdistanz dient. Allerdings wird im ersten Schritt der Ausbreitung eine Distanz von 25 cm nur in Ausnahmen überschritten.

*Aposeris* besitzt ein disjunktes Areal (Abb. 1) mit Vorkommen in den Karpaten, den österreichischen und bayerischen Kalkalpen, dem Prätigau und den Friburger Alpen bis zur Dauphiné; südlich der Alpen sind die Teilareale im Nordapennin und in Nordillyrien zu nennen.



Aposeris CASS.

○ A. foetida (L.) LESS.

Abb. 1: Areal von *Aposeris foetida* aus MEUSEL & JÄGER 1992.

*Aposeris* besitzt ihren Schwerpunkt in frischen Laubmischwäldern der montanen Höhenstufe der alpiden Gebirge Mitteleuropas und gilt als Charakterart der Ordnung *Fagetalia*, innerhalb derer sie ihren Schwerpunkt in artenreichen Bergmischwäldern besitzt. Mediterraner Sommertrockenheit und lufttrockenen Lagen weicht sie aus und bevorzugt niederschlagsreiche Bergzonen. *Aposeris* besiedelt vorzugsweise basenreiche Lehm- und Tonböden, kommt aber auch auf Rohböden und reinen Humus-Carbonatböden vor. Innerhalb dieses standörtlichen Rahmens kommt *Aposeris* bei unterschiedlicher Humusform und Nährstoffangebot vor.

Die Vergesellschaftung im bayerischen Teilareal stellt sich wie folgt dar:

- *Aposeris* erreicht ihre nördliche Verbreitungsgrenze im Münchner Raum am nördlichen Rand der Münchner Schotterebene. In den dortigen Waldbeständen, die vermutlich infolge der Spätfrostgefahr buchenarm sind und aufgrund ihrer floristischen Ausstattung dem *Galio-Carpinetum* angeschlossen werden, ist *Aposeris* allerdings nur mit geringer Stetigkeit vertreten.
- Auf den südlich anschließenden Rißmoränenplateaus ist *Aposeris foetida* sehr selten, was auf die tiefverwitterten, oft lößüberdeckten und meist entkalkten Böden der Altmoränen zurückgeführt werden kann.
- In der Würmmoränenlandschaft des schwäbisch-oberbayerischen Alpenvorlandes beteiligt sich *Aposeris foetida* an der Subassoziatiion mit *Carex sylvatica* des *Carici-Fagetum*, dem *Hordelymo-Fagetum*, dem *Galio odorati-Fagetum* (*Asperulo-Fagetum*) und dem *Aceri-Fraxinetum*. Die Subassoziatiion mit *Carex sylvatica* des *Carici-Fagetum* stockt auf mäßig frischen, ± lehmigen und oberflächlich verdichteten Böden und beschränkt sich in ihrem Vorkommen auf die Kuppen der Wallmoränen. Die relativ flachgründigen Pararendzinen, die Kuppenlage bzw. Südexposition bedingen ein relativ hohes Trockenstreßrisiko. Eng verzahnt

ist dieser Seggen-/Orchideen-Buchenwald mit dem *Hordelymo-Fagetum*, dem frischen und basenreichen Buchenwald, der im Gebiet an Kalk- und Basenzeigern kenntlich gemacht werden kann. Mit geringer Stetigkeit kommt *Aposeris foetida* dagegen im *Galio odorati-Fagetum* vor, das den standörtlichen Mittelbereich abdeckt und der Buche Optimalstandorte bietet. Auch an der Krautschicht von Schlucht- und Hangfußwäldern (*Aceri-Fraxinetum*) beteiligt sich *Aposeris foetida*. Unter diesen nährstoffreicheren Bedingungen kommt es häufig zur Faziesbildung.

- In den niederschlagsreichen bayerischen Kalkalpen ist *Aposeris foetida* mit sehr hoher Stetigkeit (80 %; Tab. 1) im *Aposerido-Fagetum* anzutreffen (Syn.: *Cardamino trifoliae-Fagetum* p.p. und *Seslerio-Fagetum* p.p., jeweils OBERDORFER 1992). Diese aus wechselnden Anteilen von Fichte, Tanne und Buche aufgebaute präalpine *Fagion*-Gesellschaft karbonatreicher Standorte unterscheidet sich durch das Auftreten zahlreicher gebirgsspezifischer, zumeist (luft-)feuchtebedürftiger Arten wie *Veronica urticifolia*, *Lonicera alpigena*, *Salvia glutinosa*, *Dentaria enneaphyllos* vom *Hordelymo-Fagetum* des außeralpinen Mitteleuropa. Die Gesellschaft könnte auch als montan-oreale Form des *Hordelymo-Fagetum* aufgefaßt werden. Das Spektrum der standörtlichen Ausbildungen reicht von einer trockenen, basiphilen, seggenreichen Subassoziation von *Carex alba* bis hin zu hochstaudenreichen Typen der kühl-feuchten Hochlagen (EWALD & FISCHER 1993, MICHIELS 1993, STORCH 1983). Besonders bezeichnend für das *Aposerido-Fagetum* ist eine große Vielfalt an Kleinstandorten, die einen ungewöhnlichen Artenreichtum zur Folge hat (Ø 70 Arten pro 100 qm). In den durch Degradation entstandenen Ersatzgesellschaften – montane Blaugras-Horstseggenrasen und Latschengebüsche – findet man in den Alpen *Aposeris foetida* auch außerhalb des Waldes.

Die unterschiedlichen Einnischungschancen finden ihren Niederschlag in der jeweiligen Stetigkeit der Art in den Pflanzengesellschaften, wie folgende Zusammenstellung der Stetigkeiten von *Aposeris foetida* in verschiedenen Waldgesellschaften darlegt (Tab. 1):

Tab. 1: Stetigkeitsangaben zu *Aposeris foetida* aus PETERMANN 1970, PFADENHAUER 1969 und STORCH 1983.

Pflanzengesellschaft	Stetigkeit (%)
<i>Luzulo-Fagetum</i>	0
<i>Galio odorati-Fagetum luzuletosum</i>	8
<i>Galio odorati-Fagetum typicum</i>	9
<i>Galio odorati-Fagetum stachyetosum</i>	9
<i>Aceri-Fraxinetum</i>	~ 31
<i>Galio odorati-Fagetum hepaticetosum</i> (Syn. <i>Hordelymo-Fagetum</i> )	22
<i>Carici-Fagetum</i>	50
<i>Aposerido-Fagetum</i>	80

Die Gründe für diese zunächst nicht leicht zu interpretierende Vergesellschaftung soll im folgenden unter Verwendung populationsökologischer Erkenntnisse dargestellt werden.

## 4. Populationsökologie von *Aposeris foetida*

### 4.1 Diaspore und Keimung

*Aposeris*-Achänen sind langjährig im Boden überdauerungsfähig und bilden eine mehrjährig ausdauernde Samenbank. Die Keimung ist obligat an Licht gebunden (Abb. 3), ein Keimstimulus erreicht nur die oberflächennah gelagerten Früchte. *Aposeris*-Achänen unterliegen einer Enforced Dormancy, d.h. sie sind gleich nach der Freisetzung keimfähig, werden aber durch die herrschenden Umweltbedingungen zunächst an der Keimung gehindert.

Experimentell konnte nachgewiesen werden, daß hierfür zum einen ein geschlossenes Laubdach, also der Grünschatten (Abb. 2), zum anderen Laubstreuauflagen von  $\geq 6$  cm Dicke als Lichtbarriere (Abb. 3) verantwortlich sind. Begleitende Experimente belegen, daß Temperatur- bzw. chemische Effekte der Laubstreudecke auf die Keimung keinen Einfluß haben (Abs 1994).

### Keimrate (%) unter verschiedenen Lichtqualitäten

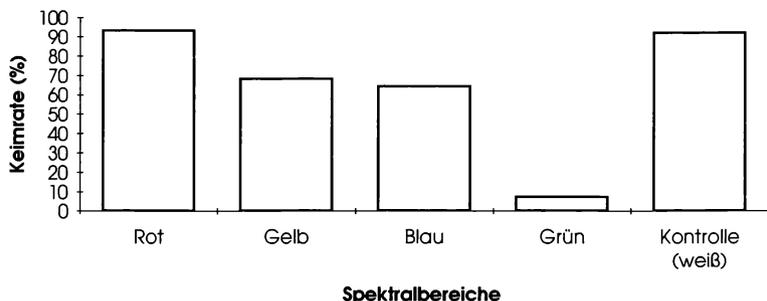


Abb. 2: Einfluß der Lichtqualität auf die Keimrate.

### Beeinflussung der Keimrate (%) durch Laubstreudecken

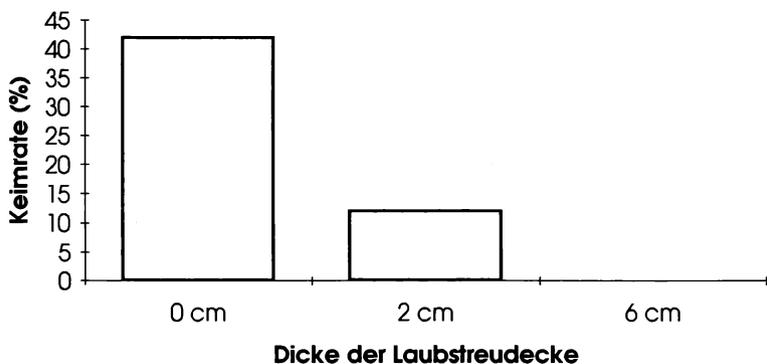


Abb. 3: Einfluß der Laubstredicke (Lichtquantität) auf die Keimrate.

Durch die Enforced Dormancy wird der Keimzeitpunkt von der Samenreife im Juli/August in das zeitige Frühjahr (Lichteinfall, Verwitterung bzw. Verlagerung der Laubstreue) des nachfolgenden Jahres verschoben. Für die Keimlingsentwicklung ergeben sich daraus folgende Vorteile:

- Hoher Lichtgenuß infolge noch unvollständigen Kronenschlusses.
- Ausreichende Feuchtigkeit infolge von Schneeschmelze und Niederschlägen.
- Für die Keimlingsentwicklung steht die gesamte Vegetationsperiode zur Verfügung.
- In den ersten Wochen der Keimlingsentwicklung herrscht eine  $\pm$  geringe Wurzelkonkurrenz.

Aber auch das Keimbett hat einen Einfluß auf Keimung und Keimlingsentwicklung. Auf basenarmen Substraten zeigt *Aposeris foetida* um 40 % niedrigere Keimraten und anschließend höhere Mortalitätsraten.

## 4.2 Etablierung

Die Etablierung von Keimlingen und juvenilen Individuen ist in erster Linie an „Safe Sites“ gebunden. Nach HARPER (1977) versteht man unter „Safe Sites“ kleinräumige Lokalitäten, die ein für die Keimung und die Keimlingsentwicklung günstiges Bedingungsgefüge darstellen. Für *Aposeris* stellen laubstreudefreie Flächen mit einem Mindestabstand von 3 cm zur nächsten Pflanze günstige Etablierungsorte dar, obgleich auch hier noch Mortalitätsraten von bis zu 20 % herrschen (Abb. 4). Weitere ökologische Etablierungsexperimente in Grassoden konnten belegen, daß die Etablierung von *Aposeris foetida* sehr stark durch Wurzelkonkurrenz beeinflusst wird. Unter Wurzelkonkurrenz durch Gräser steigt die Mortalitätsrate auf 80 % (Abb. 5).

Einen ähnlich negativen Effekt auf die Etablierung haben Laubstreudecken geringer Mächtigkeit. Sie erlauben zwar eine Keimstimulation (Abb. 3), doch führen sie zur Vergeilung des Hypokotyls der Keimlinge, und die Mortalität in der Etablierungsphase steigt auf über 80 % an.

### Etablierung im Freiland

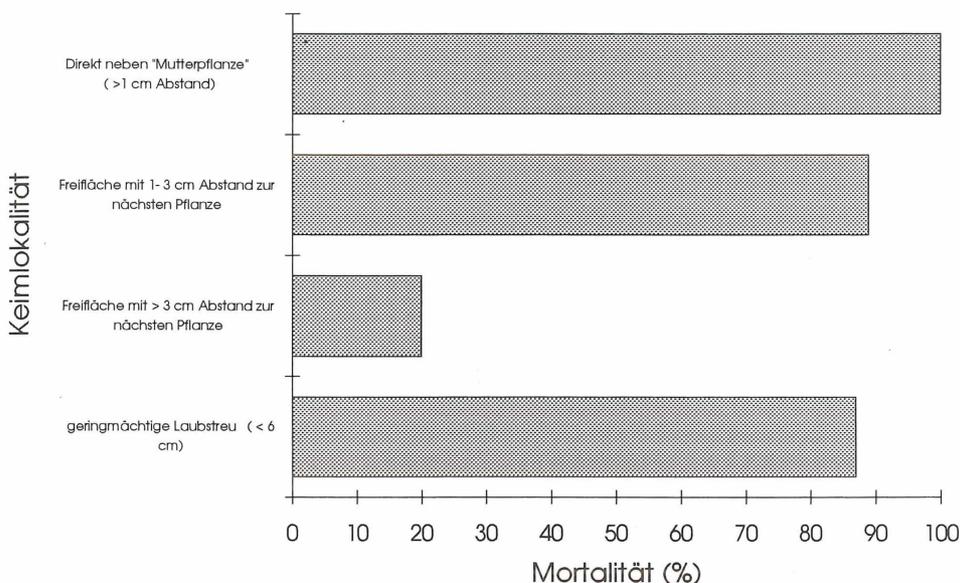


Abb. 4: Mortalität in der Etablierungsphase an verschiedenen Mikrostandorten.

## 4.3 Adultphase

### 4.3.1 Lichtgenuß

Das Licht stellt nicht nur bei der Keimung einen relevanten Standortfaktor für *Aposeris*-Populationen dar. Voraussetzung für dauerhaft überlebensfähige Populationen ist ein Lichtgenuß von mindestens 40 % der Freilandstrahlung, was mittels einer direkten Gradientenanalyse nachgewiesen werden konnte (Abs 1994). Sinkt der Lichtgenuß unter 40 % der Freilandstrahlung, so kommt nur ein geringer Anteil der *Aposeris*-Population zur generativen Reproduktion, wodurch eine Aufrechterhaltung der Population langfristig nicht gewährleistet ist. Bei Beleuchtungsverhältnissen, bei denen weniger als 30 % der Freilandstrahlung die Krautschicht erreicht, konnten keine *Aposeris*-Populationen gefunden werden.

### Keimlingsetablierung unter Konkurrenzbedingungen

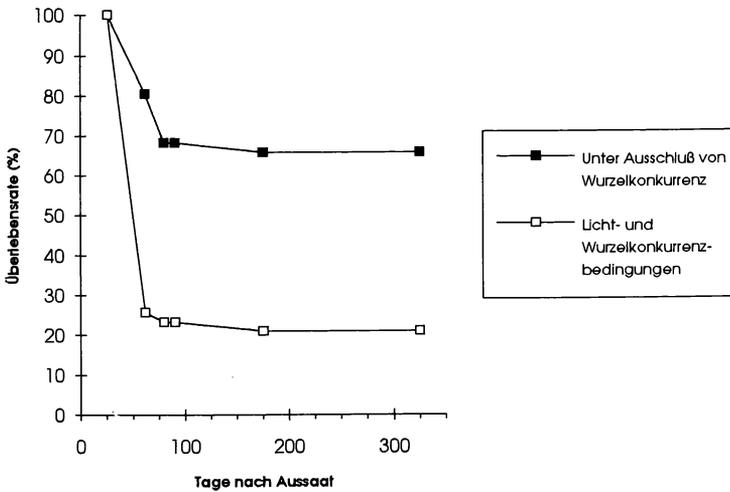


Abb. 5: Einfluß von Licht- und Wurzelkonkurrenz auf die Etablierung.

#### 4.3.2 Sekundärstrategien in Abhängigkeit von den Standortbedingungen

Im folgenden soll auf die Fitness von *Aposeris foetida* in Abhängigkeit von verschiedenen Umweltbedingungen eingegangen werden. *Aposeris foetida* ist als C-Strategie im Sinne GRIME's (1979) einzuschätzen, wofür folgende Kennzeichen zu nennen sind:

- Ausdauernde Pflanze mit einer mittleren Lebensdauer von 23 Jahren (ABS 1994).
- Relativ später Beginn der reproduktiven Phase (frühestens im 4-ten Jahr).
- Relativ geringer reproduktiver Aufwand (~11 %).
- Relativ konstante Populationsstruktur.
- Beteiligung an sukzessionsreiferen, klimaxnahen Pflanzengesellschaften.

*Aposeris* ist in der Lage, über phänotypische Plastizität im Rahmen der C-Strategie verschiedene Taktiken zu realisieren und somit die Überlebenschancen bezüglich der herrschenden Umweltbedingungen zu optimieren.

Im *Aceri-Fraxinetum* unter reichlichem Nährstoff- und Wasserangebot und bei ausreichendem Lichteinfall kommt es zu einer Konkurrenztaktik. Dies schlägt sich in einer Populationsstruktur nieder, in welcher reife Entwicklungsstufen dominieren (Abb. 7 und 8).

Die Jugendmortalität ist außerordentlich hoch und währt bis in die Entwicklungsstufe der immaturren Individuen hinein (24 %; Abb. 7). Individuen, die diese Jugendphase überleben, werden allerdings biomassereich und vermögen mit hoher Wahrscheinlichkeit in die reproduktive Phase einzutreten und auch darin relativ lange (3,5 - 6 Vegetationsperioden) zu verbleiben.

Im Gegensatz hierzu ergeben sich eine völlig andere Struktur (Abb. 8) und Dynamik (Abb. 9) der Populationen im *Aposerido-Fagetum*. Diese Populationen unterliegen einer relativ kurzen und kühlen Vegetationsperiode unter eher nährstoffärmeren Verhältnissen. In der Entwicklungsstufenstruktur dominieren nun jugendliche und nicht-reproduktive Individuen. Die Eingangs- und Verweilwahrscheinlichkeiten in die reproduktive Phase sind reduziert.

Die Individuen dieser Populationen sind biomasseärmer, und ihr Trockensubstanzverhältnis ist zugunsten der unterirdischen Einheiten hin verschoben. Letztere Populationsmerkmale kennzeichnen eine Strebtaktik innerhalb der C-Strategie.

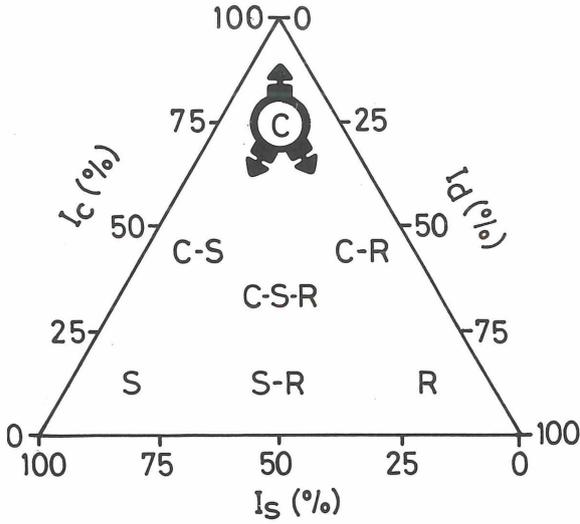


Abb. 6: Modell der Primärstrategien (nach GRIME 1977) der Pflanzen und der Taktiken von *Aposeris foetida*.  $I_c$  = relativer Einfluß von Konkurrenz,  $I_s$  = rel. Einfluß von Streß,  $I_d$  = rel. Einfluß von Störung, schwarze Pfeile = Taktiken.

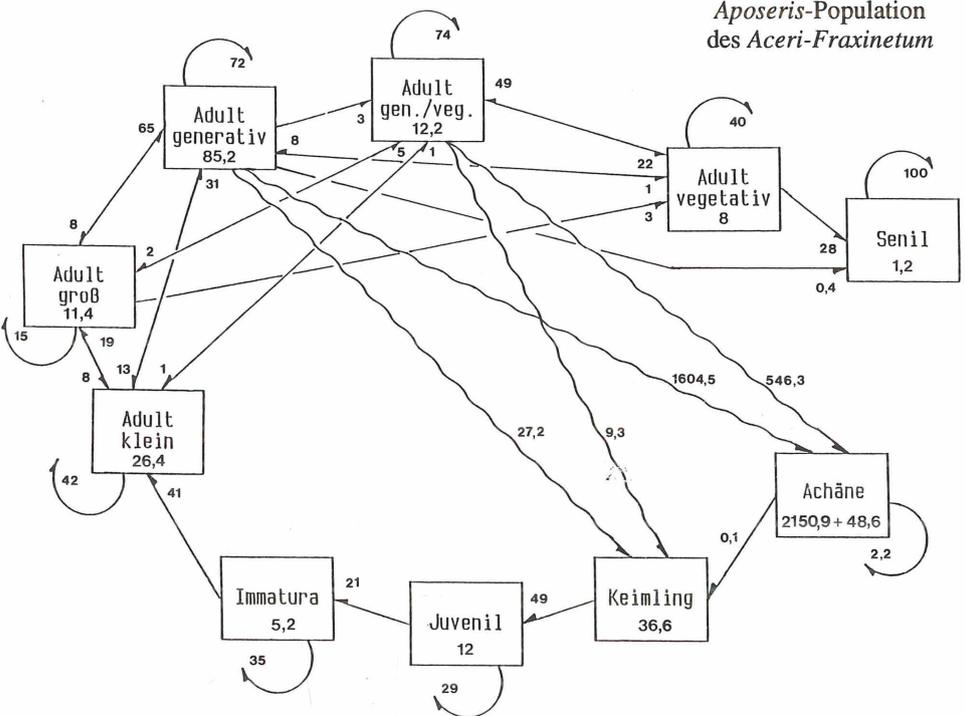
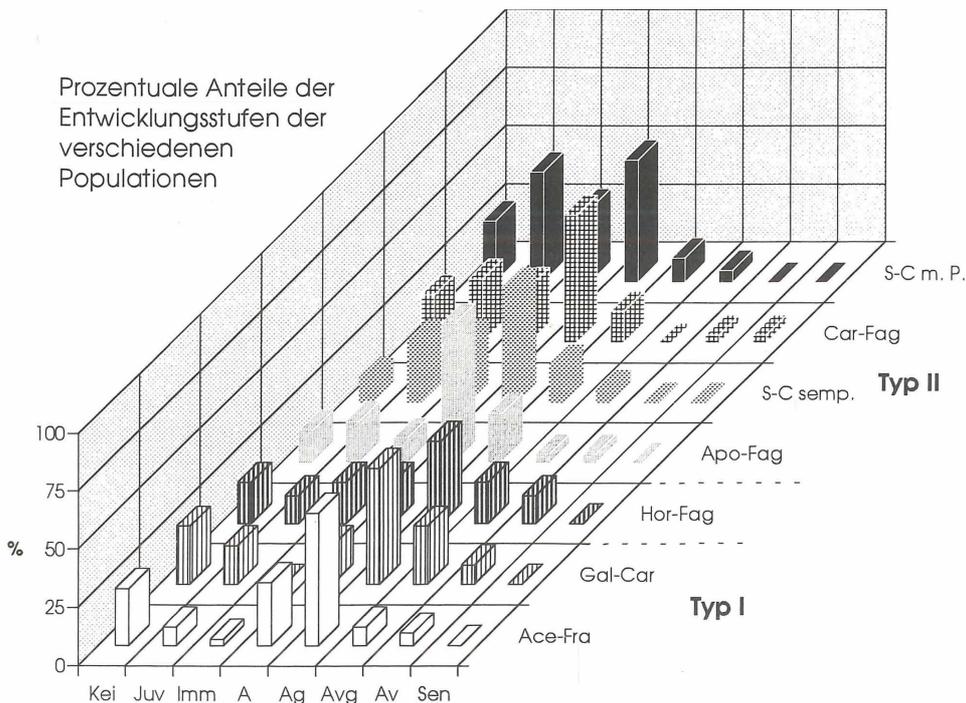


Abb. 7: Quantifizierter Lebenszyklus der *Aposeris*-Population im *Aceri-Fraxinetum*. In den Rahmen sind die ontogenetischen Entwicklungsstufen und ihre jeweilige Individuenzahl pro qm angegeben. Die Entwicklungsschritte sind mit der mittleren Übergangswahrscheinlichkeit in % beziffert, die sich aus der Beobachtung der Individualentwicklung markierter Individuen über die Jahre 1988 bis 1992 ergab (ABS 1994). Die Wellenlinien symbolisieren generative Vermehrungswege im Populationsgeschehen. Die Differenz der Summe aller Übergangswahrscheinlichkeiten an einer Entwicklungsstufe zu 100 ergibt die Mortalität in Prozent, der die jeweilige Entwicklungsstufe unterliegt.

Prozentuale Anteile der Entwicklungsstufen der verschiedenen Populationen



ES

Abb. 8: Struktur der Populationen verschiedener Pflanzengesellschaften.

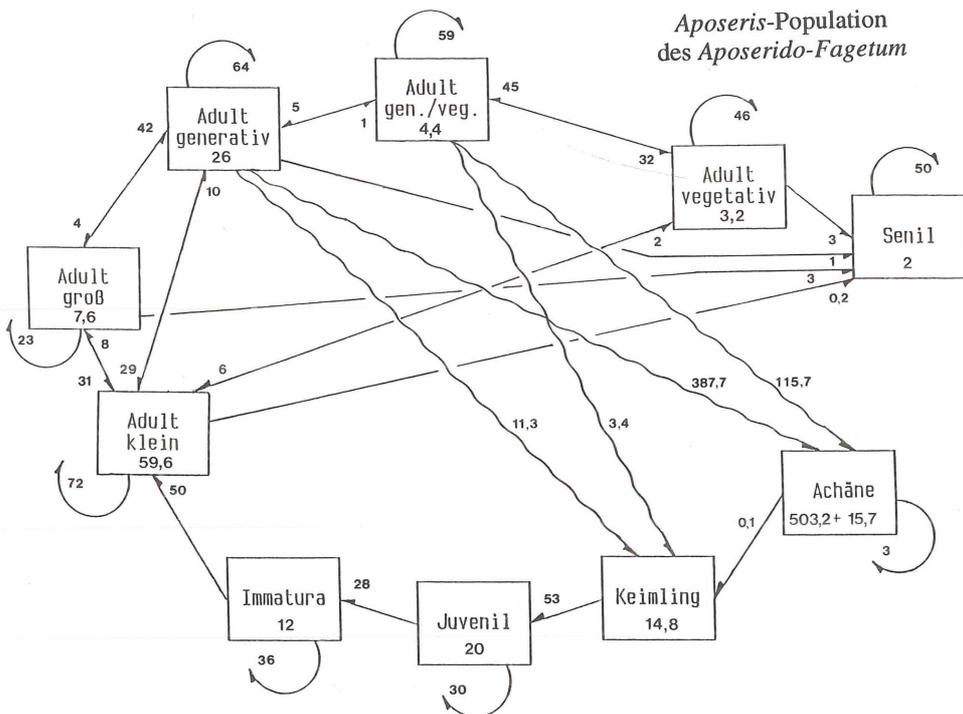


Abb. 9: Quantifizierter Lebenszyklus der *Aposeris*-Population des *Aposerido-Fagetum* (Erläuterung wie Abb. 7).

Die Populationen von *Aposeris foetida* im *Carici-Fagetum* zeigen eine ganz ähnliche Populationsstruktur (Abb. 9), ihre Populationsdynamik ist allerdings durch eine geringere Jugendmortalität und niedrigere Wahrscheinlichkeit, in der reproduktiven Phase zu verbleiben, gekennzeichnet (Abb. 10). Im Gegensatz zu den vorgenannten Populationen ist der reproduktive Aufwand von 11 % auf 15 % erhöht, und die Trockensubstanzverhältnisse sind nicht zugunsten der unterirdischen, also vegetativer Strukturen verschoben. Die Modellierung der Populationsentwicklung deckt auf, daß die jugendlichen Entwicklungsstufen einen vergleichsweise größeren Einfluß auf das Populationswachstum haben (Abs 1994). Die Population setzt also auf Erneuerung durch generative Reproduktion.

Im Alpenvorland ist das *Carici-Fagetum* auf flachgründige Würmmoränenkuppen beschränkt. Diese Standorte weisen ein unkalkulierbares hohes Trockenstreßrisiko auf. Solche Trockenstreßereignisse fallen in die Wachstumsperiode von *Aposeris foetida* und konkurrierender Waldbodenpflanzen und führen zu Störungen im Sinne GRIME's (1979), d.h. zur vollständigen oder teilweisen Zerstörung der Individuen. Die Merkmale des Lebenszyklus sind Ausdruck einer ruderalen Taktik innerhalb der C-Strategie.

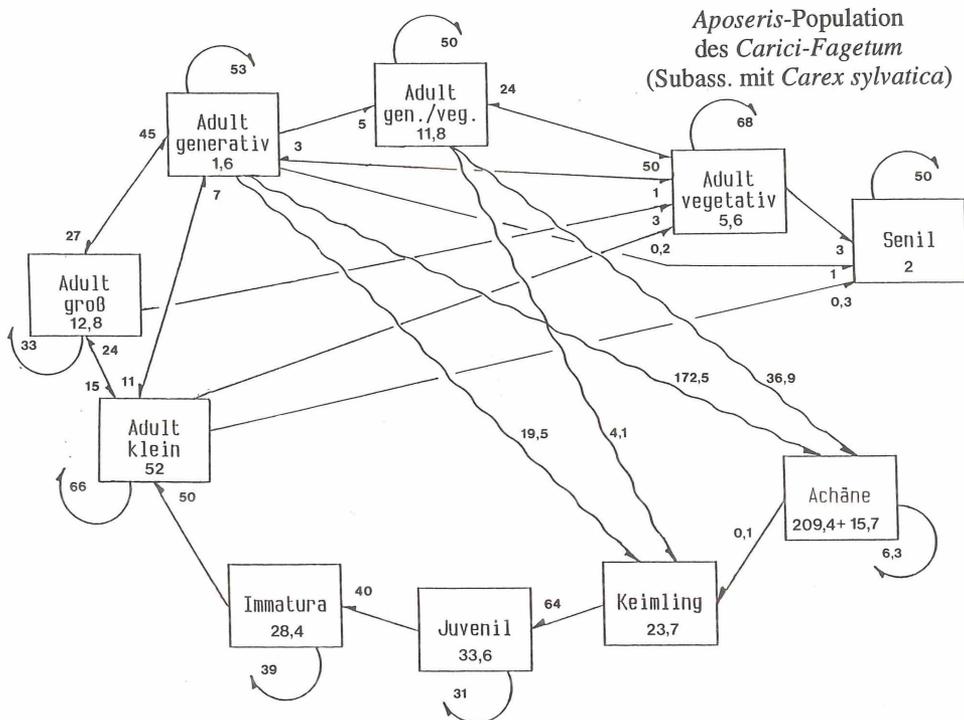


Abb. 10: Quantifizierter Lebenszyklus der *Aposeris*-Population des *Carici-Fagetum* (Erläuterung wie Abb. 7).

## 5. Synthese

### 5.1 Ökologische Nische

Aufbauend auf diesen populationsökologischen Kenngrößen läßt sich die ökologische Nische von *Aposeris foetida* detailliert beschreiben. Folgende Umweltbedingungen stellen Limitierungen der ökologischen Nische dar:

- Lichtgenuß: *Aposeris* ist ein obligater Lichtkeimer. Populationen mit einem Lichtgenuß von weniger als 40% der Freilandstrahlung sind nicht dauerhaft überlebensfähig.

- Laubstreudecke: Eine Laubstreudecke von  $\geq 6$  cm Höhe unterdrückt als Lichtbarriere jegliche Keimung. Schon geringmächtige Laubstreudecken reduzieren die Etablierungsrate in erheblichem Umfang.
- Basenreichtum: Auf Substraten mit  $\text{pH} \leq 4$  sind reduzierte Keimraten und geringere Etablierungserfolge zu verzeichnen.
- Feuchte: Über phänotypische Plastizität wird eine gewisse Anpassung an Trockenstreß ermöglicht. *Aposeris* meidet allerdings lufttrockene Lagen und mediterrane Sommertrockenheit.

Zum Teil können diese limitierenden Faktoren quantitativ angegeben werden. Damit wird es möglich, über standörtlich definierte Populations-Nullwachstums-Linien einen Raum aufzuspinnen, der die besiedelbaren Habitate für *Aposeris foetida* kennzeichnet. In Abb. 11 ist dies zum einen für die Faktoren „Laubstreudecke“ mit der Populations-Nullwachstums-Linie bei 6 cm Laubstreudecke und „Lichtgenuß“ mit einer Populations-Nullwachstums-Linie bei 40 % der Freilandstrahlung dargestellt. Das Prinzip ist der TILMANN'schen Darstellung der ökologischen Nischen durch Null-Nettowachstums-Isoklinen nachempfunden (TILMANN 1982).

Ökologische Nische bzgl. Laubstreudecke und Lichtgenuß der Freilandstrahlung von *Aposeris foetida*

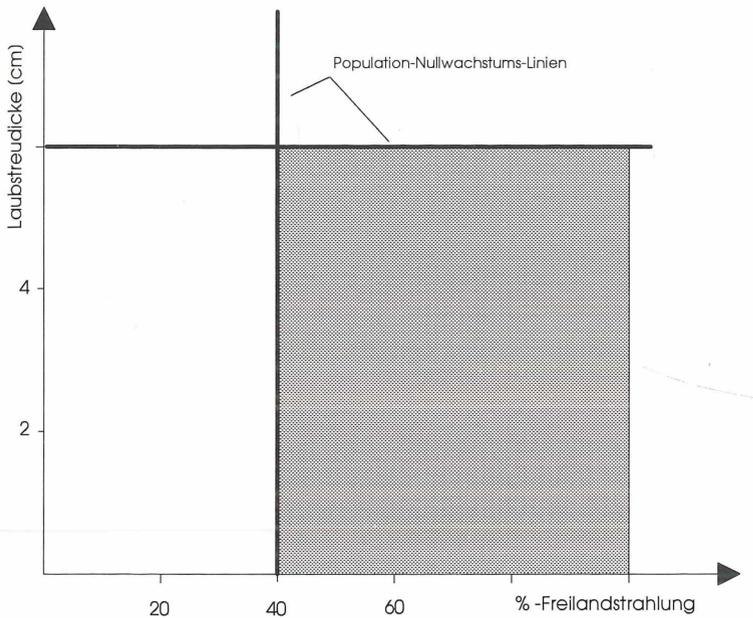


Abb. 11: Ökologische Nische von *Aposeris foetida*, definiert über standörtlich definierte Populations-Nullwachstums-Linien.

## 5.2 Vergesellschaftung

Vergleicht man nun diese ökologische Nische mit dem Habitatangebot der Pflanzengesellschaften, so läßt sich in erster Näherung eine Beteiligungswahrscheinlichkeit der Art an der jeweiligen Pflanzengesellschaft ableiten.

Wie schon in der Formulierung „in erster Näherung“ angeklungen, hängt die Beteiligungswahrscheinlichkeit nicht nur vom Habitatangebot ab. Zusätzlich ist die Immigrationsrate, d.h. die Möglichkeit, zuzugangene Habitate zu besetzen, von entscheidender Bedeutung. Die Immigrations-

rate ist neben der Ausbreitungsbiologie von der Nähe vitaler Populationen abhängig. Bei ausgesprochener Nahausbreitung, wie sie bei *Aposeris foetida* gegeben ist, wird die Immigrationsrate für die Beteiligungswahrscheinlichkeit entscheidend, wenn das Habitatangebot gering und/oder von ungeeigneter Qualität ist. Hierbei wird die Vergesellschaftung mit Pflanzengesellschaften mit hohem Habitatpotential für die betreffende Art entscheidend.

In Abb. 12 wird die ökologische Nische von *Aposeris foetida* bzgl. der Umweltbedingungen „Licht“ und „Laubstreudecke“ dem Habitatangebot (dargestellt durch gestrichelte Kästen) von vier Waldpflanzengesellschaften gegenübergestellt.

Typischerweise herrschen im *Aposerido-Fagetum* Bedingungen, die alle vier genannten limitierenden Faktoren für die ökologische Nische von *Aposeris foetida* nicht über- bzw. unterschreiten. Ökologische Nische und Habitatangebot des *Aposerido-Fagetum* decken sich weitgehend. Eine Beteiligung an dieser Pflanzengesellschaft erfolgt also mit hoher Wahrscheinlichkeit. Das Vorkommen von *Aposeris foetida* in dieser Pflanzengesellschaft wird somit plausibel.

Im Alpenvorland sind die Verhältnisse anders: Im *Carici-Fagetum*, das infolge Streuenausblasung und lichter Bestandesstruktur günstige Einnischungschancen bietet, stellt die sommerliche, wenigstens zeitweise wirkende Anspannung des Wasserhaushaltes einen „limitierenden“ Faktor dar, der in der zweidimensionalen Abb. 12 nicht berücksichtigt wird. Bezüglich der dargestellten Parameter kommt es zu einem hohen Überlappungsgrad, so daß für *Aposeris foetida* eine hohe Stetigkeit im *Carici-Fagetum* angenommen werden muß. Würde man in der dritten Dimension

Ökologische Nische bzgl. Laubstreudecke und Lichtgenuß der Freilandstrahlung von *Aposeris foetida*

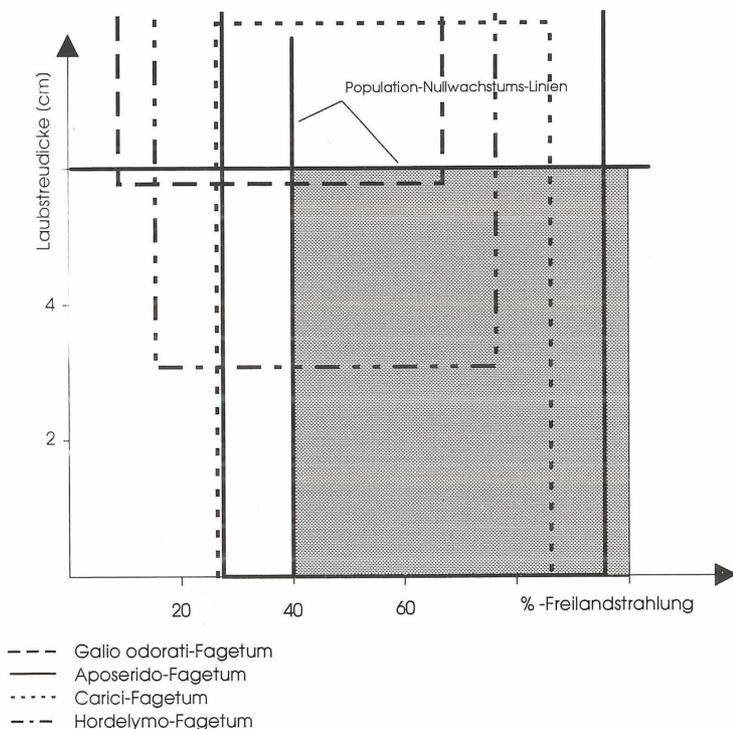


Abb. 12: Ökologische Nische und Habitatangebot.

die Feuchte bzw. das Trockenstreßrisiko darstellen, so kämen die günstigeren Einnischungschancen im *Aposerido-Fagetum* im Gegensatz zum *Carici-Fagetum* deutlicher zutage.

Im *Hordelymo-Fagetum* vermindern eine durchgehende Laubstreudecke und relativ geringer Lichtgenuß die Integrationswahrscheinlichkeit, und im *Galio odorati-Fagetum* ist schließlich eine Überlappung von ökologischer Nische und Standortspektrum nur unter besonderen Bedingungen gegeben; z.B. bei forstlicher Nutzung; sei es durch Einbringung von Nadelgehölzen oder Edellaubhölzern (Reduktion der Laubstreudecke), sei es durch Auflichtung der Bestände. In analoger Weise wären die Entwicklungsphasen der Waldgesellschaften differenziert zu betrachten, im *Galio odorati-Fagetum* mit ungünstigen Einnischungschancen in der Dickungsphase und Optimalphase (Ausdunkelung, Laubstreudecken). Unter derartig eingeschränkten Einnischungsverhältnissen ist in besonderem Maße der Kontakt zu vitalen Populationen entscheidend dafür, ob die wenigen ansprechenden Habitate besiedelt werden können.

Unter Verwendung der populationsökologischen Daten wird das differenzierte Vorkommen von *Aposeris foetida* in den jeweiligen Vegetationseinheiten plausibel.

Die Übereinstimmung der Überlappingsgrade von ökologischer Nische und dem Habitatangebot mit den über die floristisch-soziologische Arbeitsweise ermittelten Stetigkeiten von *Aposeris foetida* in den verschiedenen Waldassoziationen (Tab. 1) unterstreicht die herausragende Bedeutung der dargestellten Standortfaktoren für die Integration der Art.

Die geobotanische Kausalanalyse ermöglicht es, wesentliche Ursachen anzugeben, die die Beteiligung von *Aposeris foetida* an den jeweiligen Pflanzengesellschaften bestimmen.

## 6. Zusammenfassung

In der vorliegenden Abhandlung wird ein Konzept vorgestellt, wie populationsökologische Kenntnisse im Sinne einer geobotanischen Kausalanalyse genutzt werden können. Die Umsetzung dieses Konzeptes wird exemplarisch an *Aposeris foetida* und den von ihr besiedelten Waldgesellschaften demonstriert.

Die populationsökologische Bedeutung von Keimung, Etablierung und adulter Lebensphase im Lebenszyklus von *Aposeris foetida* wird analysiert. *Aposeris*-Achänen sind obligate Lichtkeimer und unterliegen einer erzwungenen Keimruhe, deren standörtliche Ursachen und ökologische Bedeutung ausgeführt werden. Die Etablierung erfolgt an „Safe Sites“, deren kleinstandörtliche Eigenschaften beschrieben werden. In der adulten Lebensphase kommt wiederum dem Lichtfaktor für die Gewährleistung dauerhaft überlebensfähiger Populationen eine entscheidende Bedeutung zu. *Aposeris foetida* ist in der Lage, über phänotypische Plastizität durch verschiedene Taktiken seine Überlebenschancen in Beziehung zu den herrschenden Umweltbedingungen zu optimieren. Die verschiedenen Taktiken manifestieren sich in der Populationsstruktur und -dynamik sowie in der Energy Allocation zu funktionellen Einheiten der Pflanze.

In einer Synthese werden die populationsökologischen Daten zu einer quantitativen Kennzeichnung der ökologischen Nische zusammengeführt. Die limitierenden Umweltbedingungen werden mit Hilfe standörtlich definierter Populations-Null-Wachstums-Linien als ökologische Nische veranschaulicht. Aus dem Vergleich mit dem Habitatangebot in den verschiedenen Vegetationseinheiten werden die jeweiligen Einnischungschancen und ihre Ursachen deutlich. Somit kann die Vergesellschaftung von *Aposeris foetida* plausibel im Sinne einer Kausalanalyse erklärt werden.

Populationsökologische Untersuchungen zielen auf die Mechanismen ab, die die Herausbildung und die Fortexistenz von Vegetationseinheiten bestimmen. Damit stellen sie eine sinnvolle Ergänzung der floristisch-soziologischen Arbeitsweise dar.

## Danksagung

Herr Dipl.-Biol. J. Ewald hat das Manuskript sorgfältig gelesen und durch wertvolle Anmerkungen ergänzt. Herrn Prof. Dr. A. Fischer (Freising) und Herrn Dipl.-Geogr. N. Hölzel möchte ich für ihre kritischen Beiträge und Diskussionen danken.

## Literatur

- ABS, C. (1994): Populationsökologie von *Aposeris foetida* - Standortbedingte Modifikationen des Lebenszyklus und das Wirkgefüge bei der Etablierung in verschiedene Pflanzengesellschaften. - Diss., 212 S., Geobotanica-Verlag, Fürholzen.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. - 3. Aufl., 865 S., Wien, New York.
- EWALD, J. & FISCHER, A. (1993): Montane und hochmontane Waldgesellschaften am nördlichen Abfall der Benediktenwand (Bayerische Kalkalpen). - Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. **54**: 191-300.
- FISCHER, A. (1989): Die Pflanzenpopulationen in ihrer Umwelt. - Verh. GfÖ **18**, 645-653, Göttingen.
- FISCHER, A. (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Sekundärsukzessionen. - Diss. Bot. **110**: 234 S.
- GRIME, J. P. (1977): Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological evolutionary theory. - American Naturalist **111**: 1169-1194.
- HARPER, J. L. (1977): Population biology of plants. - 892 S., London.
- KELLMAN, M. (1978): Microdistribution of viable weed seed in two tropical soils. - J. Biogeogr. **5**: 291-300.
- MEUSEL, H. & JÄGER, E.J. (1992): Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Bd. III. - 689 S., Stuttgart, New York.
- MICHELIS, H. G. (1992): Die Stellung einiger Baum- und Straucharten in der Struktur und Dynamik der Vegetation im Bereich der hochmontanen und subalpinen Waldstufe der Bayerischen Kalkalpen. - Diss. an der forstwissenschaftlichen Fakultät der LMU München. 313 S., Freising.
- OBERDORFER, E. (1992): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil IV: Wälder und Gebüsche (A. Text, B. Tabellen). - Stuttgart, New York. 282 S.
- PETERMANN, R. (1970): Montane Buchenwälder im westbayerischen Alpenvorland zwischen Iller und Ammersee. - Diss. Bot. **8**: 228 S.
- PFADENHAUER, J. (1969): Edellaubholzreiche Wälder im Jungmoränengebiet des bayerischen Alpenvorlandes und in den Bayerischen Alpen. - Diss. Bot. **3**: 212 S.
- PUTENSEN, H. (1882): Untersuchungen über die im Ackerboden enthaltenen Unkrautsämereien. - Hann. Land. u. Forstwirtsch. Vereinsbl. **21**: 514-524.
- STORCH, M. (1983): Zur floristischen Struktur der Pflanzengesellschaften in der Waldstufe des Nationalparks Berchtesgaden und ihrer Abhängigkeit vom Standort und der Einwirkung des Menschen. - Diss. der Fakultät für Biologie der LMU München. 407 S.
- TILMANN, D. (1982): Resource Competition and Community Structure. - Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Clemens Abs, Forstwiss. Fakultät LMU München, Lehrbereich Geobotanik,  
Hohenbachernstr. 22, D-85354 Freising

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [6](#)

Autor(en)/Author(s): Abs Clemens

Artikel/Article: [Populationsökologie als geobotanische Kausalanalyse  
149-163](#)