

Zur Phänologie der Pioniervegetation an Flußufern

ANNETTE OTTE

1. Einleitung

Der natürlichen Pioniervegetation der amphibischen Uferzonen unserer Fließgewässer entstammen viele annuelle Arten, deren sekundäre Standorte heute vorwiegend in Siedlungen und Agrarbiozönoson sind.

Ihre aktuellen Verbreitungsschwerpunkte haben diese einjährigen Arten in den Pflanzengesellschaften der Klassen Bidentetea Tx., Lohm. et Prsg. in Tx. 1950, Stellarietea mediae (Br.-Bl. 1931) Tx., Lohm. et Prsg. in Tx. 50 und Isoeto-Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx. 43.

Belege für das frühzeitige Vorhandensein von heutigen Bidentetea-Arten in unseren Flußniederungen liefern Funde von Makroresten (= Samen und Früchte, Teile davon) aus flußnahen archäologischen Grabungen. So belegen Untersuchungen von KÜSTER (1991) an neolithischen, flußnahen Siedlungen von Vils (Lkr. Deggendorf) und Amper (Lkr. Freising) u. a. *Chenopodium ficifolium* und *Polygonum lapathifolium*, in einer bronzezeitlichen Siedlung im Isartal bei Landshut ließen sich *Echinochloa crus-galli*, *Polygonum lapathifolium* und *Polygonum mite* nachweisen.

In Pflanzenresten aus dem römischen Hafen von Straubing-Azlbürg an der Donau hat er neben vielen anderen Arten *Bidens cernua*, *Bidens tripartita*, *Polygonum hydropiper* und *Polygonum minus* nachgewiesen. Umfangreiche Artenlisten von flußnahen Fundstellen und dem dortigen Nachweis von Bidentetea-Arten liefert KNÖRZER (1987) für Köln am Rhein. Die Funde belegen zwar nicht, daß die Arten an der Ausgrabungsstelle gewachsen sind, aber ihre Häufung in Flußauen, wo sich auch menschliche Siedlungstätigkeiten und Aktivitäten konzentrier(t)en, ist sicherlich kein Zufall und steht in Zusammenhang mit den dort vorhandenen Standortbedingungen.

Klima, Relief, Ausgangsgesteine, Wasserhaushalt und Boden bestimmen das potentielle Areal von Arten (und ihren Pflanzengemeinschaften), das aktuelle Areal ist aber kleiner. "Denn die Pflanzenarten kommen durchaus nicht überall dort vor, wo die Standortbedingungen selbst unter Berücksichtigung des Wettbewerbsfaktors für sie günstig sind. Viele für sie günstige Standorte vermögen sie gar nicht zu erreichen, weil die Ausbreitungseinheiten, auch Choren genannt, also Früchte, Samen oder auch vegetative Teile, nicht hingelangen" (WALTER 1954, S. 26). Besonders "klar wird dies bei Arten, die der Mensch in ihnen zusagende Klimagebiete unbewußt eingeschleppt oder bewußt eingeführt hat und die sich dann eingebürgert haben" (WILMANN 1993, S. 50 f). Beispiele dafür sind Anthropochoren der Äcker und der Siedlungen wie *Chenopodium ficifolium*, *Chenopodium glaucum* oder *Chenopodium rubrum*, die geographische Florenelemente des submediterranen und eurasiatisch-kontinentalen Raumes sind (vgl. OBERDORFER 1990) und die ihr Areal mit der Ausdehnung von Landwirtschaft und bäuerlichen Siedlungen nach Mitteleuropa ausgeweitet haben.

Der Verlauf der Verbreitungsgrenzen von Arten zeigt eine deutliche Abhängigkeit von den Klimaparametern und da vor allem vom Wärmefaktor, wie es bereits WALTER 1954 (S. 29, 41) formuliert hat.

Bei annuellen Arten, denen ausschließlich eine generative Vermehrungsstrategie zur Verfügung steht, bedingt das Keimungs- und Auflaufverhalten spezifische Einnischungen in jährlich wieder entstehende offene und/oder lückige Standorte.

Dabei wird das Areal, das sie potentiell besiedeln können, durch ihre Temperaturansprüche bei der Keimung sowie die Dauer der Vegetationszeit, die sie für ihre vegetativen und generativen Entwicklungsphasen benötigen, bestimmt. Beobachten läßt sich der Einfluß der Temperatur auf den Entwicklungsgang von Pflanzenarten über ihr phänologisches Erscheinungsbild (SCHNELLE 1955, S. 189 ff).

Beispielhaft für 16 Arten, die innerhalb der Klasse Bidentetea Kenn- und Trennarten sind (OBERDORFER 1983), sollen artspezifische Unterschiede in der Entwicklung mit Hilfe phänologischer Methoden aufgezeigt werden. Daraus resultierende Ergebnisse, die mit einem engen oder weiten Verbreitungsbild der Arten in Bayern (SCHÖNFELDER & BRESINSKY 1990) korrespondieren, werden aufgezeigt.

2. Material und Methoden

2.1. Ausgewählte Arten

Folgende Arten, die sowohl an naturnahen Fließgewässeruferrn wie anthropogenen Acker- und Ruderalstandorten vorkommen, sind für die Versuche ausgewählt worden (vgl. Tab. 1):

Amaranthus retroflexus, *Atriplex patula*, *Chenopodium album* agg., *Chenopodium ficifolium*, *Chenopodium glaucum*, *Chenopodium polyspermum*, *Chenopodium rubrum*, *Echinochloa crus-galli*, *Juncus bufonius*, *Plantago intermedia*, *Poa annua* agg., *Polygonum lapathifolium* s. l., *Sinapis arvensis*, *Sonchus asper*, *Stellaria media* und *Tripleurospermum inodorum*.

2.2. Laborversuche: Temperaturansprüche von Arten bei der Keimung

In Laborversuchen wurde die Temperaturspanne von annualen Arten bei der Keimung zwischen 3 und 35 °C unter standardisierten Bedingungen bestimmt (LAUER 1953, MAAS 1987, OTTE 1994, 1995).

Die Versuche wurden in Klimakammern (Fa. Heraeus-Vötsch) durchgeführt, die auf konstante Temperaturen (3, 7, 10, 15, 20, 25, 30 und 35 °C) mit einem Tag- und Nachtwechsel (16/8 Stunden) programmiert waren. Eine Klimakammer war auf Wechseltemperatur (WT) eingestellt: 16 Stunden lang bei Beleuchtung 15 °C und 8 Stunden bei Dunkelheit 5 °C. Je Temperaturstufe wurden fünf Parallelen à 50 Samen getestet. Die Samen wurden in Petrischalen (Ø 9 cm) auf Filterpapier eingezählt und sofort nach dem Anfeuchten (mit destilliertem Wasser) 6 Wochen (= 42 Tage) in den Klimakammern zum Keimen aufgestellt. Das Auszählen der gekeimten Samen erfolgte wöchentlich einmal, die Kontrolle der Feuchtigkeit in den Petrischalen zweimal.

2.3. Freilandversuche: Phänologische Dokumentation unter kontrollierten Bedingungen

Um die vegetative und generative Entwicklung der Testpflanzen im Jahresgang beobachten und vergleichen zu können, wurden 1993 auf dem Versuchsfeld des Lehrstuhls für Vegetationsökologie in Freising-Weißenstephan (467 m ü. NN, submontane Höhenstufe) die Arten verschiedener Herkünfte in Pflanzgefäßen ausgesät und im wöchentlichen Rhythmus vom Aufgang bis zum völligen Absterben nach dem von DIERSCHKE (1972) vorgeschlagenen phänologischen Aufnahmeschlüssel dokumentiert (Tab. 2). Von Vorteil dabei ist, daß die Populationen der verschiedenen Arten und Herkünfte unter gleichen mesoklimatischen

Tab. 1: Liste der untersuchten annualen Pflanzenarten, Tausendkorngewichte ihrer Samen, Samenmenge/Pflanze, Dauer des Lebenszyklus und Zeitspannen der Reproduktion.

Artnamen	Herkunft	Populationsbiologische Parameter			Phänologische Beobachtungen						1. Generation			2. Generation			3. Generation		
		Sammel-Jahr	Tausendkorngewicht (g)	Samenzahl / Pflanze (Medianwert)	Aufgangstermin	Dauer des Lebenszyklus (Tage)	Dauer der generativen Phase (Tage)	erste Samen reif (nach xy Tagen)	Geschwindigkeit der Samenbildung	Aufgangstermin	Dauer des Lebenszyklus (Tage)	Dauer der generativen Phase (Tage)	erste Samen reif (nach xy Tagen)	Geschwindigkeit der Samenbildung	Aufgangstermin	Dauer des Lebenszyklus (Tage)	Dauer der generativen Phase (Tage)	erste Samen reif (nach xy Tagen)	Geschwindigkeit der Samenbildung
<i>Amaranthus retroflexus</i>	Lkr. DGF	1990	0,393	900	27.4.	189	154	70	35	1.6.	154	119	77	42	0	0	0	0	0
<i>Amaranthus retroflexus</i>	Lkr. ND	1990	0,429	1.100	27.4.	189	154	84	49	1.6.	154	119	77	42	0	0	0	0	0
<i>Atriplex patula</i>	Lkr. OHA	1990	1,417	-	27.4.	189	119	98	28	25.5.	161	112	77	28	0	0	0	0	0
<i>Chenopodium album</i>	Lkr. FS	1990	0,739	7.300	27.4.	91	70	63	42	1.6.	91	70	56	35	12.10.	28	0	0	0
<i>Chenopodium album</i>	Lkr. ND	1990	0,684	4.000	11.5.	77	56	49	28	1.6.	91	70	56	35	0	0	0	0	0
<i>Chenopodium album</i>	Lkr. FS	1990	0,404	1.500	27.4.	119	91	63	35	8.6.	112	91	77	56	0	0	0	0	0
<i>Chenopodium album</i>	Lkr. EI	1990	0,694	1.000	27.4.	91	63	63	35	1.6.	98	77	56	35	12.10.	28	0	0	0
<i>Chenopodium ficifolium</i>	Austria	1990	0,337	11.500	20.4.	98	63	70	35	1.6.	112	91	56	35	0	0	0	0	0
<i>Chenopodium ficifolium</i>	Lkr. FS	1990	0,407	5.720	27.4.	98	70	63	35	1.6.	112	84	70	42	0	0	0	0	0
<i>Chenopodium ficifolium</i>	Lkr. FS	1990	0,330	8.300	27.4.	91	63	63	35	1.6.	112	91	56	35	0	0	0	0	0
<i>Chenopodium ficifolium</i>	Lkr. TOR	1992	-	11.800	27.4.	126	98	63	35	1.6.	98	77	63	42	0	0	0	0	0
<i>Chenopodium ficifolium</i>	Lkr. EI	1990	0,254	12.500	20.4.	105	70	70	35	1.6.	98	77	63	35	0	0	0	0	0
<i>Chenopodium ficifolium</i>	Lkr. FS	1989	0,285	8.000	27.4.	91	63	63	35	1.6.	91	70	56	35	0	0	0	0	0
<i>Chenopodium ficifolium</i>	Lkr. P	1990	0,291	40.300	27.4.	91	63	63	35	1.6.	98	77	56	35	0	0	0	0	0
<i>Chenopodium glaucum</i>	Stadt DGF	1990	0,048	7.300	20.4.	98	63	70	35	25.5.	105	56	70	21	12.10.	28	0	0	0
<i>Chenopodium polyspermum</i>	Lkr. FS	1990	0,221	1.600	18.5.	168	133	56	21	1.6.	126	84	63	21	0	0	0	0	0
<i>Chenopodium polyspermum</i>	Lkr. Gó	1990	-	4.700	4.5.	91	70	42	21	1.6.	154	119	49	14	0	0	0	0	0
<i>Chenopodium rubrum</i>	Stadt HAL	1990	0,204	18.500	27.4.	112	70	63	21	8.6.	105	70	77	42	0	0	0	0	0
<i>Echinochloa crus-galli</i>	Lkr. FS	1990	1,024	-	27.4.	133	70	77	14	25.5.	105	56	77	28	0	0	0	0	0
<i>Echinochloa crus-galli</i>	Lkr. ND	1990	1,910	4.300	27.4.	105	56	63	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Juncus bulbosus</i>	Lkr. ND	1990	0,017	75.000	4.5.	189	147	63	21	15.6.	147	98	70	21	0	0	0	0	0
<i>Juncus bulbosus</i>	Lkr. Gó	1990	0,023	42.000	27.4.	196	147	70	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Juncus bulbosus</i>	Austria	1990	0,019	57.000	27.4.	196	147	70	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago intermedia</i>	Lkr. FS	1990	0,180	-	27.4.	189	154	63	28	15.6.	174	153	49	28	12.10.	272	0	0	0
<i>Poa annua</i>	Lkr. Gó	1990	0,208	-	20.4.	140	105	63	28	22.6.	77	56	49	28	0	0	0	0	0
<i>Poa annua</i>	Lkr. EI	1990	0,127	-	20.4.	140	105	70	35	8.6.	91	49	63	21	12.10.	21	0	0	0
<i>Poa annua</i>	Lkr. Gó	1990	0,190	-	20.4.	140	105	63	28	20.7.	292	236	0	0	12.10.	244	64	244	36
<i>Polygonum lapathifolium</i>	Lkr. OHA	1990	1,867	-	27.4.	98	77	35	14	8.6.	105	70	56	21	0	0	0	0	0
<i>Polygonum lapathifolium</i>	Lkr. OHA	1990	2,057	600	20.4.	105	77	42	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum lapathifolium</i>	Lkr. EI	1990	1,841	-	20.4.	105	77	42	14	1.6.	112	84	49	21	0	0	0	0	0
<i>Sinapis arvensis</i>	Lkr. EI	1990	-	2.000	20.4.	91	63	42	14	25.5.	70	49	49	28	0	0	0	0	0
<i>Sinapis arvensis</i>	Lkr. Gó	1990	-	2.700	20.4.	112	63	77	28	25.5.	70	49	49	28	12.10.	55	0	0	0
<i>Sonchus asper</i>	Lkr. Gó	1990	-	-	27.4.	105	63	63	21	1.6.	154	91	77	14	12.10.	28	0	0	0
<i>Sonchus asper</i>	Lkr. Gó	1990	-	-	27.4.	105	63	63	21	1.6.	154	91	77	14	12.10.	28	0	0	0
<i>Stellaria media</i>	Lkr. EI	1990	0,283	-	20.4.	112	84	56	28	15.6.	140	112	49	21	12.10.	272	126	208	72
<i>Tripleurospermum inodorum</i>	Lkr. Gó	1990	0,351	6.700	20.4.	91	49	77	35	1.6.	84	49	63	28	12.10.	272	28	272	28
<i>Tripleurospermum inodorum</i>	Lkr. FS	1990	0,347	10.200	4.800	98	56	77	35	25.5.	105	63	84	42	12.10.	272	28	272	28
<i>Tripleurospermum inodorum</i>	Lkr. Gó	1990	0,368	6.700	3.000	98	49	84	35	25.5.	105	56	84	35	12.10.	272	49	272	49
<i>Tripleurospermum inodorum</i>	Austria	1990	0,295	7.000	20.4.	112	70	77	35	1.6.	126	91	77	42	12.10.	272	28	272	28
<i>Tripleurospermum inodorum</i>	Lkr. Gó	1990	0,332	6.500	2.200	91	42	77	28	25.5.	133	84	77	28	12.10.	272	49	272	49
<i>Tripleurospermum inodorum</i>	Lkr. EI	1990	0,340	11.000	6.200	105	56	77	35	25.5.	195	153	77	35	12.10.	272	49	272	49

Voraussetzungen in ihrem Entwicklungsgang beobachtet werden können. Um ein Austrocknen der Gefäße zu vermeiden, wurde bei Bedarf gegossen. Auf der Versuchsfläche war außerdem eine Wetterhütte mit Thermohygrograph und ein Regenschirm installiert worden, um den Witterungsverlauf 1993 zu dokumentieren. War die generative Entwicklung der Arten soweit fortgeschritten, daß es möglich war, die für die Reproduktion notwendigen Merkmale zu erfassen, wurden Auszählungen von Blüten/Pflanze und Samen/Blüte ausgeführt.

Tab. 2: Phänologischer Aufnahmeschlüssel für Kräuter und Gräser (DIERSCHKE 1972).

vegetativ		generativ	
a	Kräuter		
0	ohne oberirdische Triebe	0	ohne Blütenknospen
1	Triebe ohne entfaltete Blätter	1	Blütenknospen erkennbar
2	erstes Blattpaar entfaltet	2	Blütenknospen stark geschwollen
3	2 – 3 Blattpaare entfaltet	3	kurz vor der Blüte
4	mehrere Blätter entfaltet	4	beginnende Blüte
5	fast alle Blätter entfaltet	5	bis 25 % erblüht
6	Pflanze voll entwickelt	6	bis 50 % erblüht
7	Stengel und /oder erste Blätter vergilbend	7	Vollblüte
8	Vergilbung bis 50 %	8	abblühend
9	Vergilbung über 50 %	9	völlig verblüht
10	abgestorben	10	fruchtend
		11	Ausstreuen der Diasporen
b	Gräser		
0	ohne oberirdische Triebe	0	ohne erkennbaren Blütenstand
1	Triebe ohne entfaltete Blätter	1	Blütenstand erkennbar, eingeschlossen
2	erstes Blatt entfaltet	2	Blütenstand teilweise sichtbar
3	2 – 3 Blätter entfaltet	3	Blütenstand voll sichtbar, nicht eingeschlossen
4	beginnende Halmentwicklung	4	Blütenstand entfaltet
5	Halme teilweise ausgebildet	5	erste Blüten stäubend
6	Pflanze voll entwickelt	6	bis 50 % stäubend
7	Halme und /oder erste Blätter vergilbend	7	Vollblüte
8	Vergilbung bis 50 %	8	abblühend
9	Vergilbung über 50 %	9	völlig verblüht
10	abgestorben	10	fruchtend
		11	Ausstreuen der Diasporen

3. Ergebnisse

3.1. Kennzeichen der vegetativen Entwicklung

3.1.1. Zuordnung zu Keimtemperatur-Typen

Dabei zeigt es sich, daß die unter Laborbedingungen festgestellten Keimtemperaturansprüche von annuellen Arten reproduzierbar sind und als Art- und Herkunfts-spezifische Merkmale angesehen werden können (vgl. LAUER 1953, OTTE 1995: 226 ff). Auf der Grundlage der vorliegenden Ergebnisse lassen sich die untersuchten Arten Typen von Keimtemperaturkurven zuordnen (Abb. 1 und Abb. 2, OTTE 1995):

- a) *Consolida regalis*-Typus mit Keimung zwischen 3 und 15 °C,
- b) *Papaver rhoeas*-Typus mit Keimung zwischen 3 und 20 °C,
- c) *Valerianella dentata*-Typus mit Keimung zwischen 3 und 25 °C,
- d) *Poa annua*-Typus mit Keimung zwischen 3 und 30 °C,
- e) *Veronica persica*-Typus mit Keimung zwischen 3 und 35 °C,
- f) *Stellaria media*-Typus mit Keimung zwischen 7 und 30 °C,
- g) *Galinsoga ciliata*-Typus mit Keimung zwischen 7 und 35 °C,
- h) *Echinochloa crus-galli*-Typus mit Keimung zwischen 10 und 35 °C,
- i) *Matricaria discoidea*-Typus mit Keimung zwischen 15 und 35 °C,
- j) *Amaranthus reflexus*-Typus mit Keimung zwischen 20 und 35 °C,
- k) *Datura stramonium*-Typus mit Keimung zwischen 25 und 35 °C und
- l) *Polygonum aviculare*-Typus mit Keimung erst nach Stratifizierung.

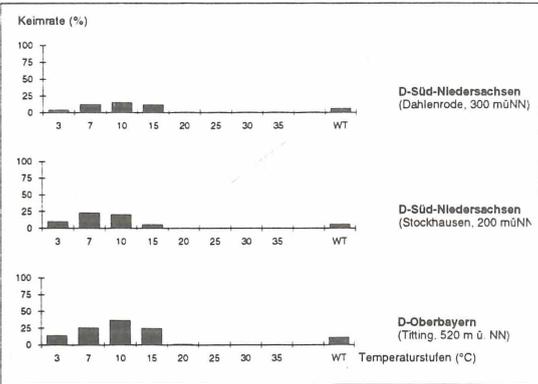
Den Keimtemperaturtypen a (*Consolida regalis*-Typus), b (*Papaver rhoeas*-Typus) und c (*Valerianella dentata*-Typus), wo sich die sog. "Kältekeimer" (LAUER 1953; Keimung zwischen 3 und 25 °C) gruppieren, gehören keine der hier getesteten Arten an. Dazu zählen vor allem Getreide-Ackerwildkräuter (→ Winter-Annuelle: Therophyta hivernalia) wie *Papaver argemone*, *Papaver rhoeas*, *Phleum paniculatum*, *Ranunculus arvensis*, *Veronica hederifolia*, *Veronica triphyllos* und *Viola arvensis* (LAUER 1953, OTTE 1994, 1995), die in Bidentetea-Gesellschaften selten sind. Die Arten, die in Bidentetea-Gesellschaften vorkommen, zählen entweder zu Arten mit einer weiten Amplitude bei der Keimung (3 bzw. 7 bis 35 °C: d) *Poa annua*-Typus mit *Poa annua*, e) *Veronica persica*-Typus mit *Chenopodium ficifolium*, *Chenopodium album*, *Polygonum lapathifolium* und *Sinapis arvensis*, f) *Stellaria media*-Typus mit *Juncus bufonius* und *Stellaria media*, g) *Galinsoga ciliata*-Typus mit *Sonchus asper* und *Tripleurospermum inodorum*) oder zu den sog. "Wärmekeimern" (LAUER 1953), die erst ab 10 °C unter Laborbedingungen zu keimen beginnen. Es sind die Keimtemperaturtypen h) *Echinochloa crus-galli*-Typus mit *Echinochloa crus-galli*, j) *Amaranthus retroflexus*-Typus mit *Amaranthus retroflexus* und *Chenopodium glaucum*, k) *Datura stramonium*-Typus mit *Chenopodium polyspermum*, *Chenopodium rubrum* und *Plantago intermedia*. Nicht zur Keimung gebracht werden konnte *Atriplex patula*, obwohl die Samen keimfähig waren und im Freiland aufliefen.

	0	3	7	10	15	20	25	30	35	WT	str.	
a) <i>Consolida regalis</i> - Typus		[Bar chart showing germination range from 3 to 15 °C]										
b) <i>Papaver rhoeas</i> - Typus		[Bar chart showing germination range from 3 to 20 °C]										
c) <i>Valerianella dentata</i> - Typus		[Bar chart showing germination range from 3 to 25 °C]										
d) <i>Poa annua</i> - Typus		[Bar chart showing germination range from 3 to 30 °C]										
e) <i>Veronica persica</i> - Typus		[Bar chart showing germination range from 3 to 35 °C]										
f) <i>Stellaria media</i> - Typus		[Bar chart showing germination range from 7 to 30 °C]										
g) <i>Galinsoga ciliata</i> - Typus		[Bar chart showing germination range from 7 to 35 °C]										
h) <i>Ballota nigra ssp. nigra</i> - Typus		[Bar chart showing germination range from 10 to 35 °C]										
i) <i>Matricaria discoidea</i> - Typus		[Bar chart showing germination range from 15 to 35 °C]										
j) <i>Amaranthus retroflexus</i> Typus		[Bar chart showing germination range from 20 to 35 °C]										
k) <i>Datura stramonium</i> - Typus		[Bar chart showing germination range from 25 to 35 °C]										
l) <i>Polygonum aviculare</i> - Typus		[Bar chart showing germination range from 30 to 35 °C]										

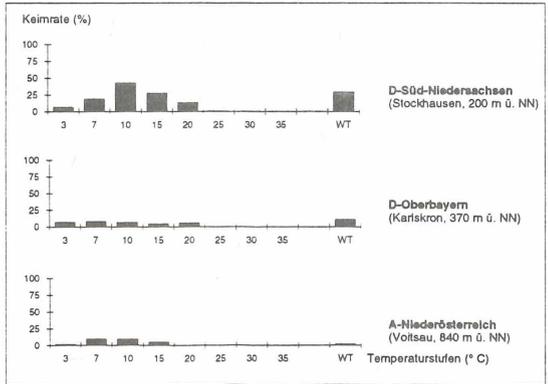
Legende: WT: Wechsetemperatur 5/15 °C
str.: stratifiziert, anschließend WT

Abb. 1: Keimtemperaturspannen von annualen Arten (ermittelt unter Laborbedingungen bei konstanten Temperaturen).

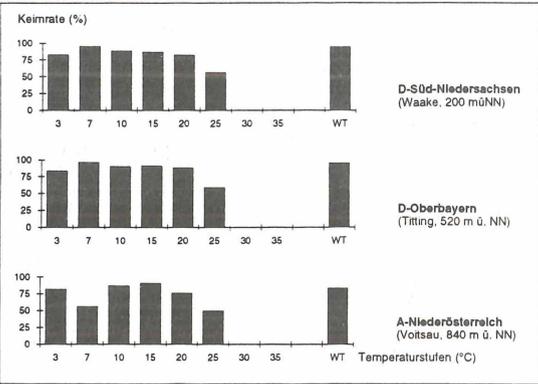
a) *Consolida regalis*-Typus (Keimung zwischen 3 und 15 °C)



b) *Papaver rhoeas*-Typus (Keimung zwischen 3 und 20 °C)



c) *Valerianella dentata*-Typus (Keimung zwischen 3 und 25 °C)



d) *Poa annua*-Typus (Keimung zwischen 3 und 30 °C)

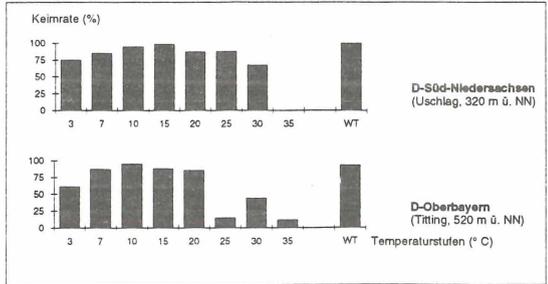
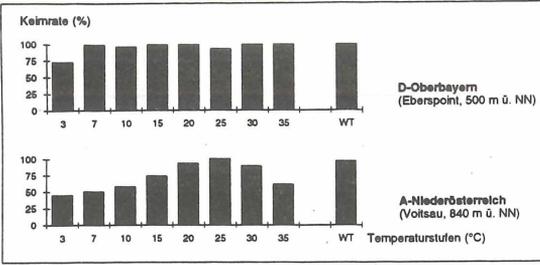
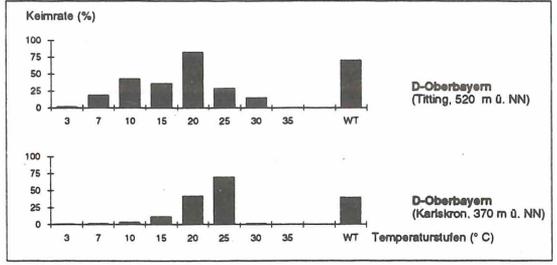


Abb. 2 a: Keimtemperaturspannen von annualen Arten (ermittelt unter Laborbedingungen bei konstanten Temperaturen).

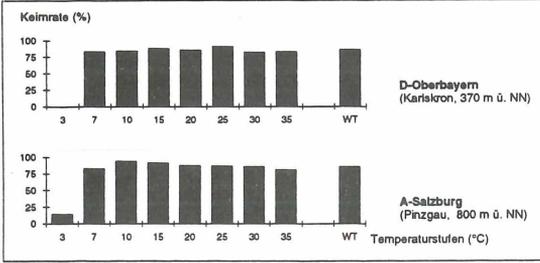
e) *Veronica persica*-Typus
(Keimung zwischen 3 und 35 °C)



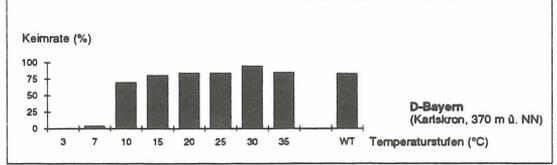
f) *Stellaria media*-Typus
(Keimung zwischen 7 und 30 °C)



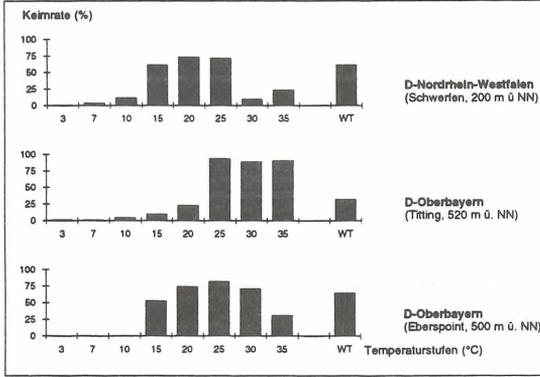
g) *Galinsoga ciliata*-Typus
(Keimung zwischen 7 und 35 °C)



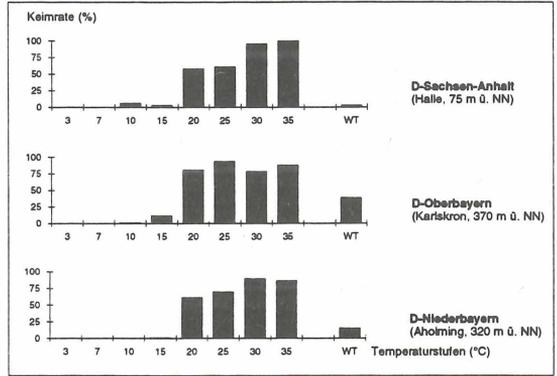
h) *Echinochloa crus galli*-Typus
(Keimung zwischen 10 und 35 °C)



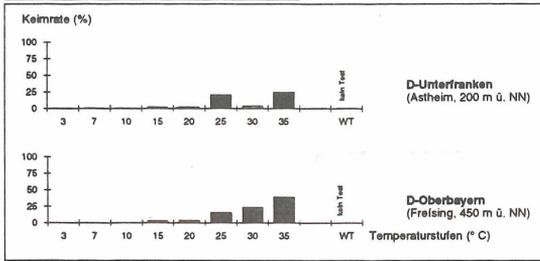
i) *Matricaria discoides*-Typus
(Keimung zwischen 15 und 35 °C)



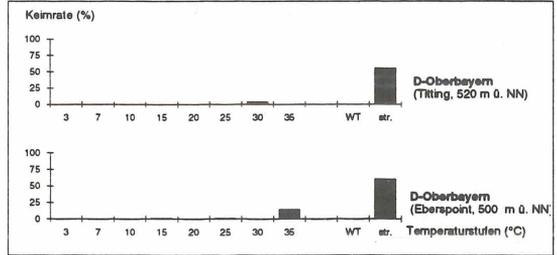
j) *Amaranthus retroflexus*-Typus
(Keimung zwischen 20 und 35 °C)



k) *Datura stramonium*-Typus
(Keimung zwischen 25 und 35 °C)



l) *Polygonum aviculare*-Typus
(Keimung erst nach Stratifizierung, str.)



Legende: WT: Wechseltemperatur 5/15 °C
str.: stratifiziert, anschließend WT

Abb. 2 b: Keimtemperaturspannen von annuellen Arten (ermittelt unter Laborbedingungen bei konstanten Temperaturen).

3.1.2. Auflaufzeiten im Freiland

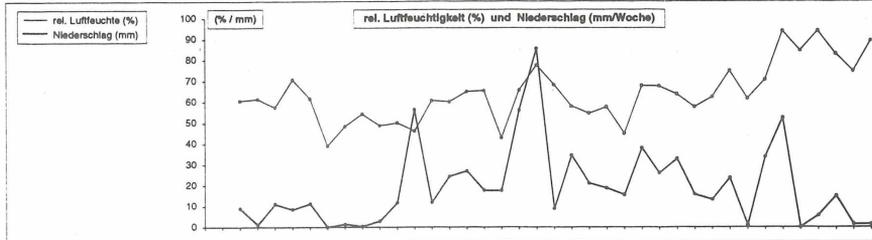
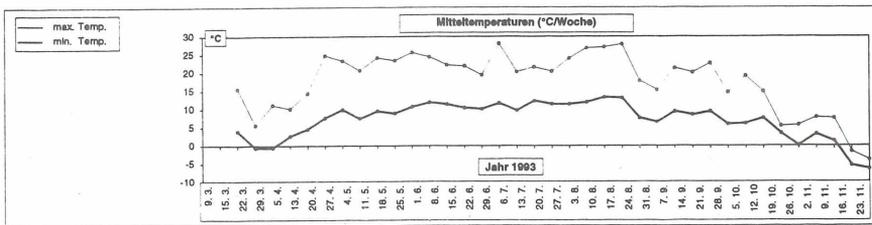
Im Anschluß an die labor-experimentelle Klassifizierung der Test-Arten zu Keimtemperaturtypen, sollte überprüft werden, in welchem Ausmaß sich diese Einstufung unter Freilandbedingungen widerspiegelt bzw. in welchem Zeitraum während der Vegetationsperiode diese Arten im Freiland aufgehen.

Die Jahreszeit, in die das Auflaufen der Samen fällt, sowie die Geschwindigkeit der Samenbildung und -abreifung bestimmen schließlich, ob sich eine annuelle Art in einer Landschaft erfolgreich etablieren und ausbreiten kann.

Abb. 3 zeigt die Auflaufzeiten der getesteten Arten im Freiland. Sie können nach ihren Auflaufzeiten in vier Gruppen eingeteilt werden:

- a) Zu den Arten mit Aufgangszeiten während des zeitigen Frühjahrs (9. März bis 11. Mai 1993) gehören *Stellaria media*, *Polygonum lapathifolium*, *Juncus bufonius* und *Poa annua*,
- b) zu den Arten mit Aufgangszeiten vom zeitigen Frühjahr bis Frühsommer (5. April bis 29. Juni 1993) gehören *Amaranthus retroflexus*, *Atriplex patula*, *Chenopodium album*, *Chenopodium ficifolium*, *Chenopodium glaucum*, *Chenopodium rubrum*, *Echinochloa crus-galli* und *Sinapis arvensis*,
- c) zu den Arten mit Aufgangszeiten vom Vollfrühling bis Frühherbst (4. Mai bis 21. September 1993) gehören *Chenopodium polyspermum* und *Plantago intermedia* und
- d) zu den Arten, die sowohl im Frühling, im Frühsommer und im Herbst auflaufen, gehören *Tripleurospermum inodorum* und *Sonchus asper*.

Ein Vergleich zwischen den Auflaufzeiten der Arten im Freiland und ihrer Einstufung zu den Keimtemperaturtypen zeigt (vgl. Abb. 3), daß *Polygonum lapathifolium*, *Chenopodium album*, *Chenopodium ficifolium*, *Chenopodium glaucum*, *Sinapis arvensis* (= *Veronica persica*-Typus), *Echinochloa crus-galli* (= *Echinochloa crus-galli*-Typus), *Amaranthus retroflexus* und *Chenopodium glaucum* (= *Amaranthus retroflexus*-Typus) von Anfang April bis zur ersten Juni-Woche auflaufen. Später im Jahr laufen von den im März ausgesäten Samen keine mehr auf. *Sonchus asper* und *Tripleurospermum inodorum* (= *Galinsoga ciliata*-Typus) haben ihre Hauptauflaufphase ebenfalls von Mitte April bis Mitte Juni, erscheinen dann aber nochmal von Mitte September bis Mitte November beim Absinken der sommerlichen Temperaturen und gleichzeitiger Zunahme der Luftfeuchtigkeit.



Jahr 1993	Kelchtemperaturtypus (vgl. Tab. 2)	9.3	15.3	22.3	29.3	5.4	13.4	20.4	27.4	4.5	11.5	18.5	25.5	1.6	8.6	15.6	22.6	29.6	6.7	13.7	20.7	27.7	3.8	10.8	17.8	24.8	31.8	7.9	14.9	21.9	28.9	5.10	12.10	19.10	26.10	2.11	9.11	16.11	23.11
-----------	------------------------------------	-----	------	------	------	-----	------	------	------	-----	------	------	------	-----	-----	------	------	------	-----	------	------	------	-----	------	------	------	------	-----	------	------	------	------	-------	-------	-------	------	------	-------	-------

Arten mit Aufgangzeiten vom zeitigen Frühjahr bis Frühsommer (5. April bis 29. Juni)	
<i>Stellaria media</i>	f
D - Titting, Lkr. EI	
<i>Polygonum lapathifolium</i>	e
D - Hörden, Lkr. OHA	
<i>Juncus bufonius</i>	j
D - Bovenden, Lkr. GÖ	
<i>Poa annua</i>	d
D - Titting, Lkr. EI	
<i>Poa annua</i>	d
D - Uschlag, Lkr. GÖ	
<i>Polygonum lapathifolium</i>	e
D - Hörden, Lkr. OHA	
<i>Amaranthus retroflexus</i>	j
D - Aholming, Lkr. DGF	
<i>Poa annua</i>	d
D - Bovenden, Lkr. GÖ	
<i>Chenopodium ficifolium</i>	e
A - Pinzgau	
<i>Chenopodium ficifolium</i>	e
D - Torgau, Lkr. THO	
<i>Chenopodium ficifolium</i>	e
D - Schönbichl, Lkr. FS	
<i>Chenopodium album</i>	e
D - Hohenbachern, Lkr. FS	
<i>Chenopodium glaucum</i>	j
D - Aholming, Lkr. DGF	
<i>Sinapis arvensis</i>	e
D - Titting, Lkr. EI	
<i>Amaranthus retroflexus</i>	j
D - Karlskron, Lkr. ND	
<i>Chenopodium ficifolium</i>	e
D - Hohenbachern, Lkr. FS	
<i>Polygonum lapathifolium</i>	e
D - Titting, Lkr. EI	
<i>Chenopodium ficifolium</i>	e
D - Titting, Lkr. EI	
<i>Echinochloa crus-galli</i>	h
D - Karlskron, Lkr. ND	
<i>Echinochloa crus-galli</i>	h
D - Schönbichl, Lkr. FS	
<i>Atriplex patula</i>	-
D - Hörden, Lkr. OHA	
<i>Chenopodium album</i>	e
D - Titting, Lkr. EI	
<i>Chenopodium ficifolium</i>	e
D - Eberspoint, Lkr. FS	
<i>Chenopodium rubrum</i>	g
D - Halle, Lkr. HAL	
<i>Chenopodium album</i>	e
D - Karlskron, Lkr. ND	
Arten mit Aufgangzeiten vom Vollfrühling bis Frühherbst (4. Mai bis 21. September)	
<i>Chenopodium polysepium</i>	j
D - Böttinghausen, Lkr. GÖ	
<i>Chenopodium polysepium</i>	j
D - Schönbichl, Lkr. FS	
Arten mit Aufgangzeiten im Frühling, im Frühsommer und im Herbst	
<i>Plantago intermedia</i>	k
D - Schönbichl, Lkr. FS	
<i>Triplurospermum inodorum</i>	g
D - Titting, Lkr. EI	
<i>Triplurospermum inodorum</i>	g
A - Voltau	
<i>Triplurospermum inodorum</i>	g
D - Waake, Lkr. GÖ	
<i>Triplurospermum inodorum</i>	g
D - Eberspoint, Lkr. FS	
<i>Triplurospermum inodorum</i>	g
D - Waake, Lkr. GÖ	
<i>Sonchus asper</i>	g
D - Wahnbeck, Lkr. GÖ	
<i>Sonchus asper</i>	g
D - Stockhausen, Lkr. GÖ	
<i>Chenopodium album</i>	e
D - Schönbichl, Lkr. FS	

Verwendete Abkürzungen zur Herkunft der Samen:
 D: Deutschland
 A: Österreich
 Lkr.: Landkreis (DGF: Dingolfing, EI: Eichstätt, FS: Freising, GÖ: Göttingen, HAL: Halle, ND: Neuburg-Schrobenhausen, OHA: Osterode/Harz).

Aufbauzeiten:
 ■ Hauptaufbauzeiten
 ■ Aufbauzeiten

Abb. 3: Freilandbeobachtungen zum Auftreten von Keimpflanzen annueller Arten, die in den Zweizahn-Ufergesellschaften (Klasse *Bidentetea*) der Fließgewässer typisch und häufig sind.

Stellaria media - dem *Stellaria media*-Typus zugehörig - erscheint nur von Mitte April bis zur ersten Mai-Woche. *Plantago intermedia* und *Chenopodium polyspermum*, die dem *Datura stramonium*-Typus mit den höchsten Temperaturansprüchen bei der Keimung zugeordnet werden, laufen nur von Anfang Mai bis Mitte Juni auf.

Da unter den hier getesteten Arten nur wenige sind, die sich in ihrem Labor-Keimverhalten extrem verhalten wie *Chenopodium polyspermum*, *Chenopodium rubrum*, *Plantago intermedia* (Keimung zwischen 25 - 35 °C), die übrigen dagegen während einer breiten Temperaturspanne zu keimen vermögen, bildet sich die unter Laborbedingungen festgestellte Staffelung im Freiland nicht ab. Denn ein Vergleich mit dem Temperaturverlauf der wöchentlichen Tagesminimum- und -maximum-Werte zeigt, daß die Auflaufphase der Arten beginnt, wenn die Minimumtemperaturen über 0 °C steigen (ab 13.4.1993), um dann bei einem mittleren Temperaturmaximum von ca. 25 °C bei mittlerem Temperaturminimum von 12 °C zum Stillstand zu kommen.

Es ist deutlich erkennbar, daß die Aufgangszeiten der Keimlinge im Freiland in der Zeit zwischen 15. Juni bis 15. September 1993 stark reduziert sind (Abb. 3). Diese Lücke in der Keimung könnte durch zeitweilige starke Erwärmung in den unbeschatteten Experimentiertöpfen verursacht sein, die über den Temperaturgrenzen für die Keimung der Arten liegen. Die Lücke im Auflaufen der Arten ist nicht durch Trockenheit verursacht, da die Wasserversorgung immer ausreichend war. Erst bei Absinken der Temperaturen auf 20,5 °C bzw. 8,5 °C bei einem kontinuierlichem Anstieg der Luftfeuchte (ab 21.9.1993) erscheinen bei *Tripleurospermum inodorum* und *Sonchus asper* spätsommerliche Keimlinge.

Dies bedeutet, daß ab 13.4.1993 mit der Erwärmung und Abkühlung im Tagesgang, regelmäßig die gesamttemperaturspannen, unter denen die Test-Arten zu keimen vermögen, auf die ausgesäten Samen einwirken. Demzufolge keimen sie auch kontinuierlich bis die hochsommerliche Wärmegrenze für die Keimung erreicht ist.

Vergleicht man diese Art-spezifische Eigenschaft, innerhalb einer bestimmten Jahreszeit immer wieder neu auflaufen zu können, mit den regional unterschiedlichen Überflutungsregimes unserer Flüsse (HELLER 1969, OTTE 1986), dann könnten sämtliche Test-Arten gemein verbreitet sein. Dies ist aber nicht der Fall, wie Verbreitungskarten der *Bidentetea*-Arten von HAEUPLER & SCHÖNFELDER (1988) und SCHÖNFELDER & BRESINSKY (1990) zeigen.

3.1.2. Dauer des Lebenszyklus

Für Annuelle mit einer relativ lange dauernden Entwicklung (> 112 Tage; z. B. *Atriplex patula* (189 Tage), *Amaranthus retroflexus* (189 Tage), *Chenopodium ficifolium* (bis 126 Tage), *Chenopodium polyspermum* (168 Tage), *Chenopodium rubrum* (112 Tage), *Echinochloa crus-galli* (133 Tage), *Juncus bufonius* (196 Tage; vgl. Tab. 1) ist es günstig, möglichst zeitig im Jahr zu keimen, um die generative Entwicklung einschließlich des Fruchtwassers abschließen zu können.

Treffen hohe Temperaturansprüche bei der Keimung und eine lange Entwicklungsdauer zusammen (*Amaranthus retroflexus*, *Chenopodium polyspermum*), bieten warme bis mäßig warme Regionen die günstigsten Voraussetzungen für den Abschluß der Entwicklung. Daher ist die Verbreitung von *Amaranthus retroflexus* in Bayern auch auf die colline bis untere submontane Höhenstufe beschränkt (bis ca. 630 m ü. NN), wo die Landschaften durch ein zeitiges Frühjahr und/oder einen späten Herbst ausgezeichnet sind.

Allgemein gilt, daß Arten mit den höchsten Keimtemperaturansprüchen (*Datura stramonium*-, *Amaranthus retroflexus*- und *Matricaria discoidea*-Typus: Spanne 15 bis 35 °C) vorwiegend in tieferen, klimatisch günstigeren Lagen verbreitet sind und diejenigen Arten mit den weitesten Spannen (*Stellaria media*-, *Veronica persica*- und *Poa annua*-Typus: Spanne 3 bis 35 °C) bis in die alpine Stufe hinauf vorkommen (vgl. dazu ausführliche Darstellung bei OTTE 1995, S. 197 ff). Bei Annuellen des *Veronica persica*-Typus mit einer weiten Keimtemperaturspanne und einem Lebenszyklus (> 112 Tage) - wie *Chenopodium ficifolium* - ist die Verbreitung trotz günstiger Keimungsvoraussetzungen, die die Ausweitung des Areals fördern würden, auf warme Regionen begrenzt. Demgegenüber stehen Arten des *Stellaria media*- und *Veronica persica*-Typus mit einem kurzen Lebenszyklus (< 112 Tage) - wie *Polygonum lapathifolium* und *Stellaria media* - die überall verbreitet sind (vgl. SCHÖNFELDER & BRESINSKY 1990). Geländebeobachtungen, die dies belegen, hat HÜGIN (1991) zwischen Feldberg und Kaiserstuhl dokumentiert.

3.2. Kennzeichen der generativen Entwicklung

3.2.1. Zeitspanne bis zur Samenbildung, Geschwindigkeit der Samenbildung

Entscheidend für das Überdauern einer annuellen Art in einer Landschaft ist ihr Reproduktionserfolg. Deshalb wurde über die phänologischen Aufzeichnungen bestimmt, wie lange es dauert, bis die untersuchten Arten die ersten reifen Samen (ab der Keimung) produziert

haben (vgl. Tab. 1). Dabei ergeben sich aber deutliche Unterschiede zwischen den verschiedenen, sich zeitlich versetzt entwickelnden Generationen. Im allgemeinen werden die Samen der zweiten Generation etwa eine Woche schneller gebildet als die der ersten (vgl. MAHN 1984, MAHN & MARSCHAT 1985).

In der ersten Generation dauert die Zeit vom Aufgang bis zur Ausbildung der ersten reifen Samen bei *Atriplex patula* am längsten: Nach 98 Tagen waren die ersten Samen reif. 84 bzw. 70 Tage benötigen Populationen von *Amaranthus retroflexus*, 77 bis 84 Tage *Tripleurospermum inodorum*, 63 bis 77 Tage *Echinochloa crus-galli*, 63 bis 70 Tage *Chenopodium ficifolium* und am schnellsten läuft die Samenbildung bei *Polygonum lapathifolium* ab; bereits nach 35 bzw. 42 Tagen sind die ersten Samen reif!

In der zweiten Generation verkürzt sich die Zeit der Samenbildung bei *Atriplex patula* und *Amaranthus retroflexus* auf 77 Tage, bei *Tripleurospermum inodorum* und *Echinochloa crus-galli* bleibt sie fast unverändert, bei *Chenopodium ficifolium* verkürzt sich die Zeit auf 63 bzw. 56 Tage und bei *Polygonum lapathifolium* dauert sie mit 49 bzw. 56 Tagen eine Woche länger. In der dritten Generation erreichen überhaupt nur *Tripleurospermum inodorum*, *Poa annua* und *Stellaria media* die generative Phase.

Ein weiteres Kennzeichen für den Reproduktionserfolg einer Art ist die Geschwindigkeit der Samenbildung, also der Zeitraum zwischen dem Erscheinen der ersten Knospen und den ersten reifen Samen. Bei *Amaranthus retroflexus* dauert diese Phase in der ersten Generation mit 49 bzw. 35 Tagen am längsten, bei *Chenopodium album*, *Tripleurospermum inodorum* und *Chenopodium ficifolium* dauert sie 35 Tage, bei *Poa annua*, *Atriplex patula*, *Plantago intermedia* und *Stellaria media* 28 Tage, bei *Sonchus asper* 28 bzw. 21 Tage, bei *Juncus bufonius*, *Chenopodium rubrum* und *Chenopodium polyspermum* 21 Tage, und am schnellsten mit 14 Tagen sind *Polygonum lapathifolium* und *Sinapis arvensis*.

Für die zweite Generation kann keine Tendenz angegeben werden. Die Samenbildung schwankt im allgemeinen um 7 Tage länger oder kürzer als bei der ersten Generation. Bei den wenigen Arten, die die Samenbildungsphase bei der dritten Generation erreichen, sind im Vergleich zur ersten Generation ebenfalls verlängerte und verkürzte Samenbildungsphasen bei den gleichen Arten verschiedener Herkünfte festzustellen.

3.3. Zur Verbreitung von Arten der Klasse Bidentetea in Bayern

3.3.1. Klimagradienten in der Verbreitung ausgewählter Arten im Vergleich zu ihrer phänologischen Entwicklung

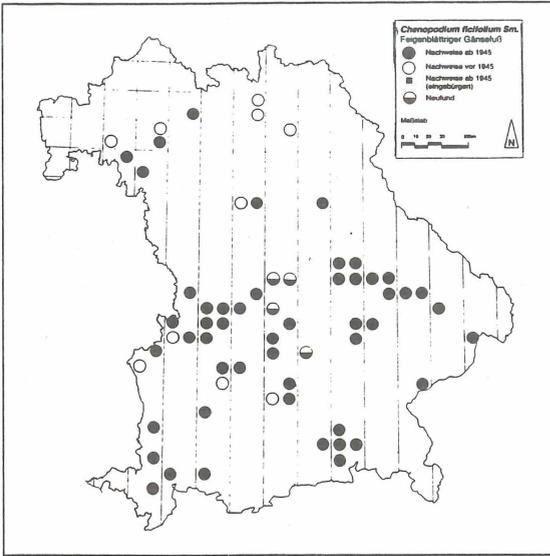
3.3.1.1. Arten mit planarer bis colliner Verbreitung

Rumex maritimus und *Chenopodium ficifolium* sind collin verbreitet (200 bis 439 m ü. NN) und kennzeichnend für Uferfluren in den wärmsten Untersuchungsgebieten (7,9 bis 8,6 °C). Von ELLENBERG et al. (1991, S. 14) werden die Arten als Wärmezeiger eingestuft, die in Mitteleuropa nur in warmen Tieflagen vorkommen.

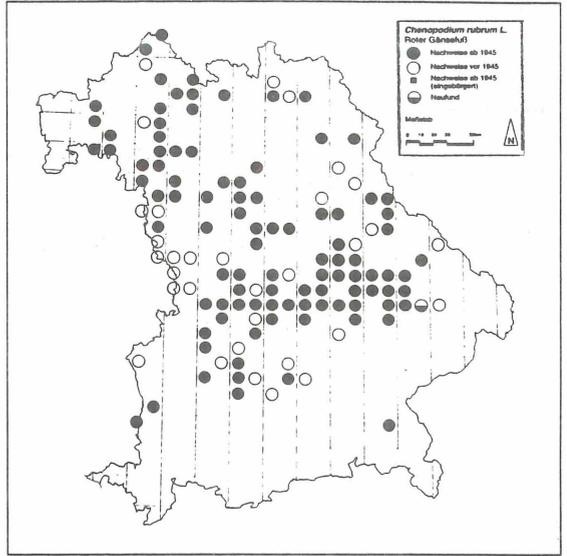
Chenopodium ficifolium kommt schwerpunktmäßig im Talraum der Donau und ihren südlichen Nebenflüssen vor. Die Art hat sich - vom Donautal ausgehend - mit der Einführung des Maisanbaus in den siebziger Jahren in Südbayern ausgebreitet (OTTE 1991, vgl. Karte 1). Die Entwicklung von *Chenopodium ficifolium* ist ein Beispiel für die Auflaufzeiten und den phänologischen Entwicklungsgang einer hochwüchsigen Sommerannuellen (*Therophyta aestivalia*) mit einer Fröhsommer- und Hochsommergeneration.

Die Auflaufzeit von *Chenopodium ficifolium* erstreckt sich vom 20.4. bis 8.6. (breite Keimtemperaturspanne zwischen 3 und 35 °C), so daß sich eine Fröhsommer- und eine Hochsommergeneration entwickeln können.

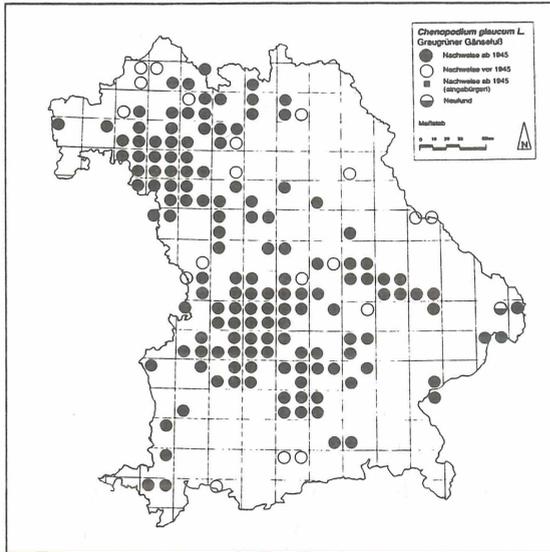
Naturnahe Standorte für die hochsommerliche Entwicklung von *Chenopodium ficifolium* bieten im Sommer abtrocknende, vegetationsfreie Uferzonen. Denn neben einem sommerwarmen Klima mit einer in den Herbst hinein verlängerten Vegetationszeit hat *Chenopodium ficifolium* im Gegensatz beispielsweise zu *Chenopodium album* hohe Ansprüche an die Bodenfeuchtigkeit (UDWAL 1989). Zu *Chenopodium ficifolium* ist weiterhin festzustellen, daß sich die Keimtemperaturansprüche der Art seit den Untersuchungen von LAUER (1953) von einem ausgesprochenen Wärmekeimer zu einer bezüglich der Keimtemperaturen indifferenten Art verschoben haben (vermutlich Selektion Triazin-resistenter Formen durch Maisanbau; OTTE 1991). Möglicherweise hat es vor der Einführung des Maisanbaus nur die Hochsommergeneration von *Chenopodium ficifolium* gegeben. Trotz intensiver Bemühungen ist es bislang nicht gelungen, eine Form von *Chenopodium ficifolium* zu finden, deren Keimtemperaturverlauf den Messungen von LAUER (1953) entspricht.



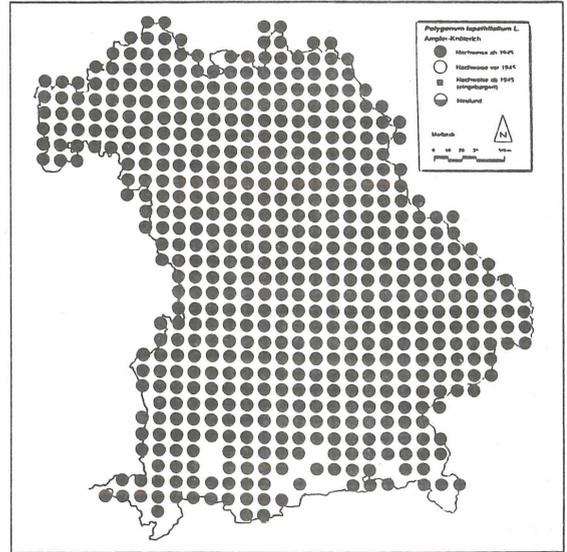
Karte 1: Verbreitung von *Chenopodium ficifolium* in Bayern – Beispiel für eine Art mit Hauptverbreitung in den sommerwarmen Flußsystemen südlich der Donau.
(nach SCHÖNFELDER & BRESINSKY 1990 zusammengefaßt, Maßstab 1 : 25 000).



Karte 2: Verbreitung von *Chenopodium rubrum* in Bayern – Beispiel für eine Art nährstoffreicher Uferzonen mit Hauptverbreitung in sommerwarmen, collinen bis submontanen Höhenstufen in Bayern.
(nach SCHÖNFELDER & BRESINSKY 1990 zusammengefaßt, Maßstab 1 : 25 000).



Karte 3: Verbreitung von *Chenopodium glaucum* in Bayern – Beispiel für eine Art nährstoffreicher Uferzonen in warmen bis milden, collinen bis submontanen Höhenstufen in Bayern.
(nach SCHÖNFELDER & BRESINSKY 1990 zusammengefaßt, Maßstab 1 : 25 000).



Karte 4 Verbreitung von *Polygonum lapathifolium* in Bayern – Beispiel für eine Art nährstoffreicher Uferzonen in collinen bis montanen Höhenstufen in Bayern.
(nach SCHÖNFELDER & BRESINSKY 1990 zusammengefaßt, Maßstab 1 : 25 000).

Phänologischer Entwicklungsgang (Abb. 4):

Ab 18. 5. setzt bei den zuerst aufgelaufenen Keimpflanzen von *Chenopodium ficifolium* ein rasches vegetatives Höhenwachstum ein, dessen Höchststand (85 cm) am 22.6. mit Beginn des kalendarischen Sommers erreicht ist. Die ersten Samen sind nach 11 Wochen reif, und am 3.8. sind die Pflanzen bereits abgestorben. Nach sechs Wochen entwickelt sich (wie bei *Amaranthus retroflexus*) eine zweite Generation. Die Pflanzen erreichen den Höchststand (45 cm) Anfang September (hier: am 7.9.). Die ersten Samen der zweiten Generation sind wiederum schon nach 11 Wochen reif. Die Entwicklung der zweiten Generation, die in die abnehmende Tageslänge fällt, dauert länger als bei der ersten. Abgestorben sind Pflanzen in der letzten September-Woche (am 28.9.) - also in der Übergangszeit zwischen Früh- und Voll-Herbst, wenn die ersten herbstlichen Niederschläge den allmählichen Anstieg des Wasserspiegels im Mittellauf der dealpinen Flußläufe fördern.

3.3.1.2. Arten mit colliner bis submontaner Verbreitung

Kennzeichnend für Naßstandorte in collinen bis submontanen Höhenlagen (bis 529 m ü. NN), ein warmes bis mildes Klima und Niederschläge bis 809 mm sind *Atriplex hastata*, *Chenopodium glaucum*, *Chenopodium rubrum* und *Polygonum mite* (sogar bis 1169 mm). Die regionalen Verbreitungsschwerpunkte der Arten sind deutlich verschieden: *Chenopodium rubrum* (Karte 2, Abb. 5) und *Atriplex hastata* sind nördlich der Donau häufiger als südlich davon, *Polygonum mite* hat südlich der Donau im Tertiären Hügelland einen Verbreitungsschwerpunkt (vgl. dazu SCHÖNFELDER & BRESINSKY 1990, S. 121) und *Chenopodium glaucum* (Karte 3, Abb. 6) ist in den Siedlungen warmer Tieflagen sowohl nördlich und als auch südlich der Donau verbreitet.

Phänologischer Entwicklungsgang (Abb. 5):

Die Entwicklung von *Chenopodium rubrum* ist ein Beispiel für die Auflaufzeiten und den phänologischen Entwicklungsgang einer niedrigwüchsigen Sommerannuellen (Therophyta aestivalia) mit kurzem Entwicklungsgang und einer Frühlings- sowie einer Hochsommergeneration. Die Auflaufzeit von *Chenopodium rubrum* beginnt am 27.4. und dauert bis 22.6. (Keimung unter Laborbedingungen zwischen 25 und 35 °C).

Zwischen dem 18.5. und 6.7. nimmt das Höhenwachstum rasch zu (bis 55 cm). Obwohl schon am 8.6. Blüten (nach sechs Wochen) zu erkennen sind, sind die ersten Samen erst nach 17 Wochen reif (vgl. *Chenopodium glaucum*)! Dafür ist die Phase des Fruchtens kurz: Sie dauert nur zwei Wochen. Die herabfallenden Samen keimen wie bei *Chenopodium glaucum* sofort wieder (3. Generation), erzeugen aber keine reifen Samen mehr.

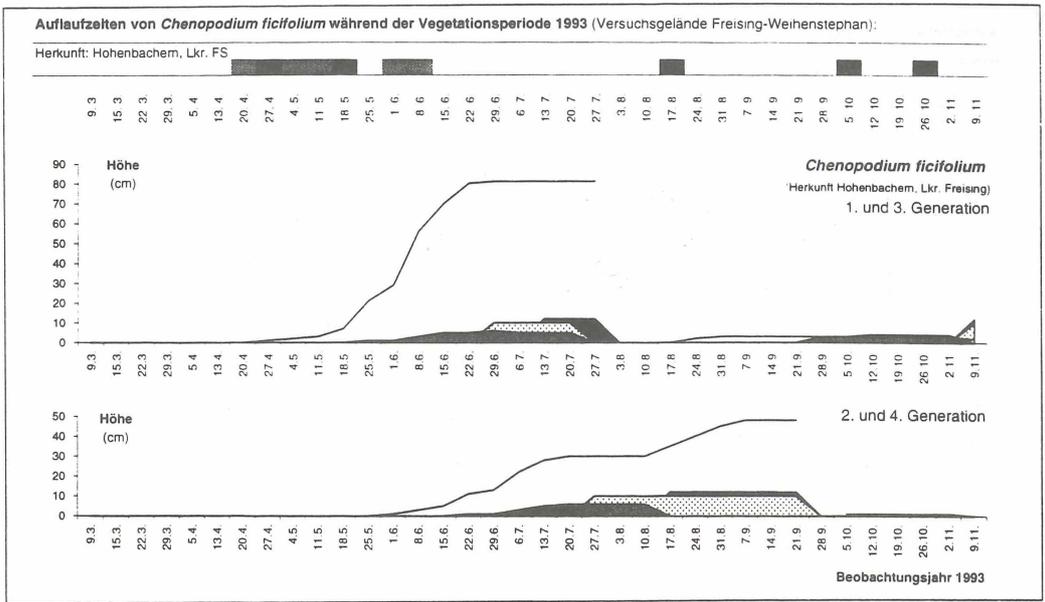


Abb. 4: Die Entwicklung von *Chenopodium ficifolium* ist ein Beispiel für die Auflaufzeiten und den phänologischen Entwicklungsgang einer hochwüchsigen Sommerannuellen (*Therophyta aestivalia*) mit einer Fröhsommer- und Hochsommergeneration.

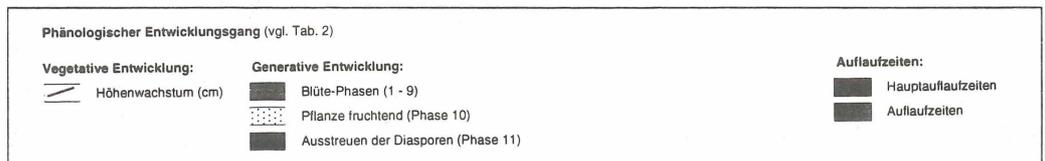
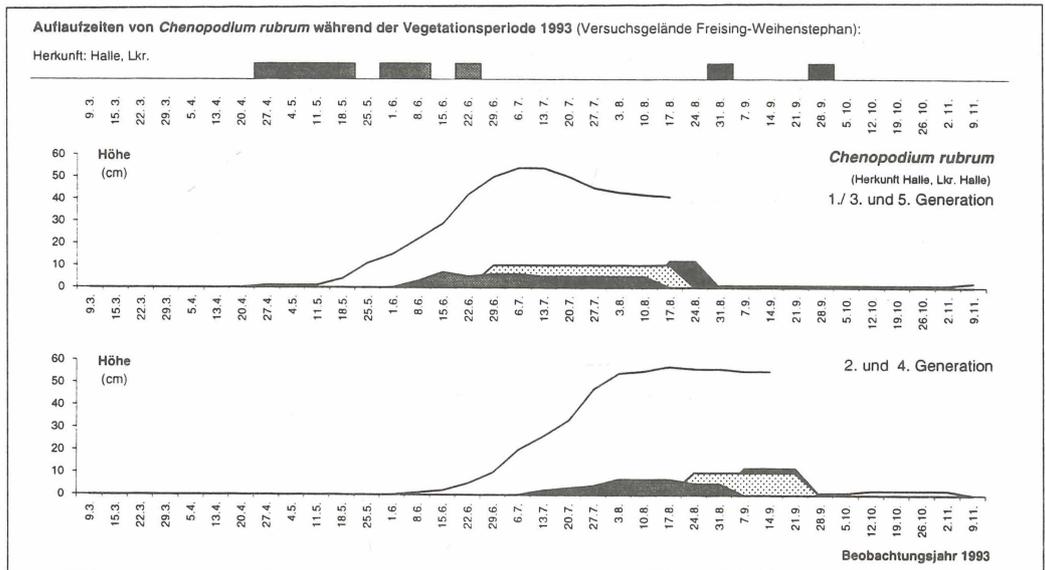


Abb. 5: Die Entwicklung von *Chenopodium rubrum* ist ein Beispiel für die Auflaufzeiten und den phänologischen Entwicklungsgang einer niedrigwüchsigen Sommerannuellen (*Therophyta aestivalia*) mit kurzem Entwicklungsgang und einer Fröhsommer- sowie Hochsommergeneration.

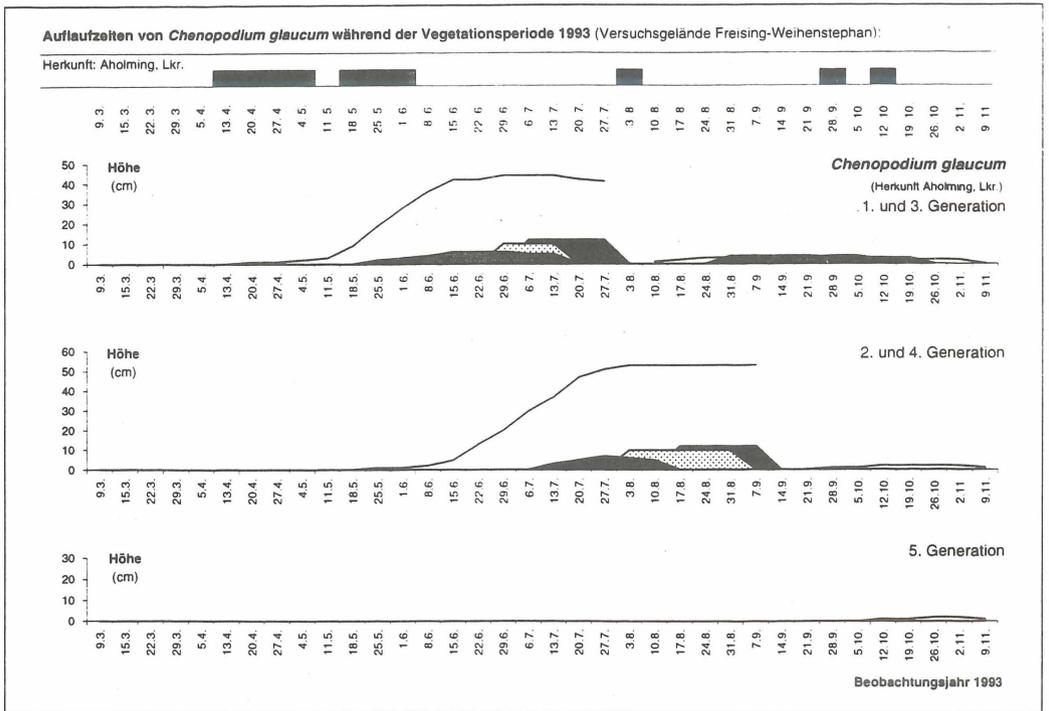


Abb. 6: Die Entwicklung von *Chenopodium glaucum* ist ein Beispiel für die Auflaufzeiten und den phänologischen Entwicklungsgang einer niedrigwüchsigen Sommerannuellen (*Therophyta aestivalia*) mit kurzem Entwicklungsgang und einer Fröhsommer- sowie Hochsommergeneration.

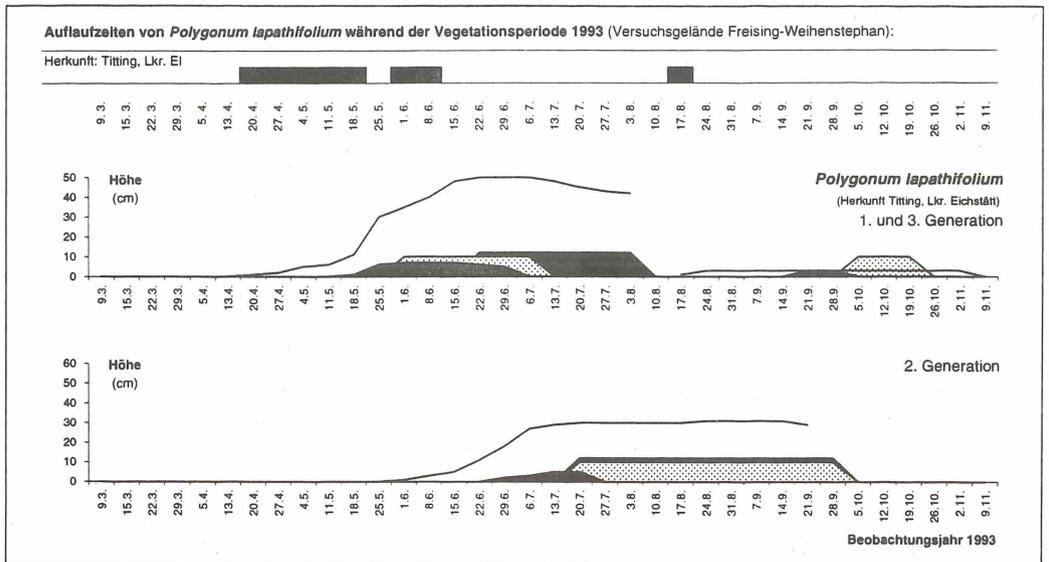


Abb. 7: Die Entwicklung von *Polygonum lapathifolium* ssp. *lapathifolium* ist ein Beispiel für die Auflaufzeiten und den phänologischen Entwicklungsgang einer niedrigwüchsigen Sommerannuellen (*Therophyta aestivalia*) mit kurzem Entwicklungsgang und einer Fröhsommer- sowie Hochsommergeneration. (Die Beobachtungen (Abb. 4 bis 7) wurden in einer Versuchsanlage auf dem Gelände der Technischen Universität München in Freising-Weihenstephan nach den Vorschlägen von DIERSCHKE (1972; vgl. Tab. 2) aufgezeichnet.)

Die zweite Generation entwickelt sich aus den Sämlingen des zweiten Keimschubs (8.6.) und wächst innerhalb von 11 Wochen bis zur maximalen Höhe von 60 cm (17. 8.). Erste reife Samen werden schon nach 14 Wochen beobachtet, an die sich eine kurze, drei Wochen dauernde Phase des Fruchtens anschließt. In der letzten September-Woche sind die Pflanzen abgestorben. Ihre herabfallenden Samen keimen sofort massenhaft aus (4. Generation) und fallen - wie die der dritten Generation - dem ersten Frost zum Opfer (1. November-Woche).

Im Vergleich zu *Chenopodium glaucum* beginnt die Entwicklung von *Chenopodium rubrum* später und dauert länger. *Chenopodium rubrum* hat eine engere Bindung an warme colline Höhenlagen als *Chenopodium glaucum* (Karten 2 und 3).

Phänologischer Entwicklungsgang (Abb. 6):

Die Entwicklung von *Chenopodium glaucum* ist ebenfalls ein Beispiel für die Auflaufzeiten und den phänologischen Entwicklungsgang einer niedrigwüchsigen Sommerannuellen (*Therophyta aestivalia*) mit kurzem Entwicklungsgang und einer Frühlings- sowie Hochsommergeneration. Die Auflaufzeit von *Chenopodium glaucum* beginnt schon am 13.4. und somit zwei Wochen früher als bei *Chenopodium rubrum*. Die Hauptaufzeit fällt mit dem Temperaturanstieg in der dritten Mai-Woche zusammen (Keimung unter Laborbedingungen zwischen 20 und 35 °C). In dieser Zeit nimmt auch das Höhenwachstum der bis dahin stagnierenden Pflanzen rasch zu. Am 15.6. ist mit 40 cm der Höchststand erreicht. Nach 12 Wochen sind bei der ersten Generation die ersten Samen reif, und nach 15 Wochen sind die Versuchspflanzen abgestorben. Ihre herabfallenden Samen keimen sofort wieder (3. Generation) und entwickeln im Zeitraum von Ende August bis Mitte Oktober nochmals reife Samen.

Die zweite Generation entwickelt sich aus den Sämlingen der Hauptkeimphase (18.5.) und erreicht die maximale Höhe von 55 cm nach 11 Wochen (1. August-Woche), und erste reife Samen können nach 13 Wochen beobachtet werden; abgestorben sind die Pflanzen bereits in der ersten September-Woche. Die herabfallenden Samen keimen sofort massenhaft aus (4. Generation) und fallen den ersten Frösten (1. November-Woche) zum Opfer. Dieser im Gegensatz zu *Chenopodium ficifolium* und *Chenopodium rubrum* schneller ablaufende Lebenszyklus ermöglicht es *Chenopodium glaucum*, in Regionen mit kürzerer Vegetationsperiode vorzudringen (z. B. Innerer Bayerischer Wald, Lkr. Freyung - Grafenau, vgl. Karte 3).

3.3.1.3. Arten mit submontaner bis montaner Verbreitung

Bis in montane Höhenlagen kommen in Bayern *Polygonum lapathifolium*, *Polygonum hydropiper* und *Bidens tripartita* vor (PAUL 1947).

Im Oberpfälzer Wald in Höhenlagen ab 529 m ü. NN im mäßig kühlen (7,3 bis 7,4 °C) bis kühlen (6,9 bis 7,0 °C) Klima erreichen *Polygonum lapathifolium* und *Polygonum hydropiper* sogar höhere Stetigkeiten als in tieferen Lagen, da andere Bidentetea-Arten ausfallen.

Phänologischer Entwicklungsgang (Abb. 7):

Die Entwicklung von *Polygonum lapathifolium* ssp. *lapathifolium* ist ein Beispiel für die Auflaufzeiten und den phänologischen Entwicklungsgang einer niedrigwüchsigen Sommerannuellen (*Therophyta aestivalia*) mit kurzem Entwicklungsgang und einer Fröhsommer- sowie Hochsommergeneration.

Polygonum lapathifolium ssp. *lapathifolium* zählt zu den "gemein" verbreiteten Arten, dessen höchste Vorkommen in den Alpen nach PAUL (1947) bei 960 m ü. NN liegen. Wie *Chenopodium ficifolium* keimt er unter Laborbedingungen zwischen 3 und 35 °C. Vereinzelt läuft er deshalb - wie *Chenopodium* - schon im April (ab 20.4.) auf. Die Hauptauflaufzeit setzt allerdings erst eine Woche später nach Erwärmung auf 25 °C ein. Insgesamt zieht sich die fröhsommerliche Keimung hin bis zur ersten Juni-Woche.

Das Höhenwachstum von *Polygonum lapathifolium* erfolgt innerhalb von nur vier Wochen (vom 18.5. bis 22.5.) auf 50 cm. Nach 10 Wochen sind bei der ersten Generation dann auch bereits die ersten Samen reif (22.6.) und nach 16 Wochen sind die Versuchspflanzen abgestorben. Ihre herabfallenden Samen keimen ab 17.8. schon wieder aus (3. Generation); sie erreichen aber die Fruchtreife nicht mehr.

Die zweite Generation entwickelt sich aus den Sämlingen der zweiten Hauptkeimphase ab 1.6. und erreicht den relativ niedrigen Höchststand von 30 cm bereits nach fünf Wochen (6.7.). Schon vier Wochen nach dem Auflaufen erscheinen die ersten Blüten und erste reife Samen davon können nach sieben Wochen beobachtet werden. Die Zeitspanne vom Erscheinen der ersten Knospen bis zur Reife der ersten Samen beträgt dabei nur 14 Tage!

Die Phase des Abreifens zieht sich dann allerdings 11 Wochen lang bis Ende September hin. Interessant ist in diesem Fall, daß die zweite Generation von *Polygonum* eine geringfügig schnellere Entwicklung bis zur Fruchtreife der ersten Samen hat als die erste. So ist gewährleistet, daß die Art auch unter ungünstigeren klimatischen Voraussetzungen fruchtet.

Der bei *Polygonum lapathifolium* im Gegensatz zu *Chenopodium ficifolium*, *Chenopodium glaucum* und *Chenopodium rubrum* schneller ablaufende Samenbildungsprozeß begünstigt die Verbreitung der Art in Regionen mit kürzerer Vegetationsperiode (vgl. Tab. 1).

4. Zusammenfassung

Die Temperaturansprüche von einjährigen Arten bei der Keimung bestimmen den Zeitraum im Jahr, währenddessen Arten potentiell auflaufen können. Je eher sie sich während der Vegetationszeit etablieren können, um so größer ist die Wahrscheinlichkeit, daß sie ihren Lebenszyklus mit der Samenabreifungsphase erfolgreich beenden können.

Ein kurzer Lebenszyklus, der damit gekoppelt ist, daß die betr. Art in Sommertracht überwintern kann (*Therophyta epiteia*), fördert die Höhenverbreitung bis in montane und hochmontane Lagen (> 1200 m ü. NN, z. B. *Stellaria media*, *Galinsoga ciliata*, *Lamium purpureum*, *Poa annua*, *Veronica persica*, *Capsella bursa-pastoris*).

Dagegen sind Arten mit einem charakteristischen langen Lebenszyklus, hohen Temperaturansprüchen bei der Keimung und einer Empfindlichkeit gegenüber Frost (z. B. *Amaranthus species*, *Digitaria sanguinalis*, *Datura stramonium*) an tiefere Höhenlagen (< 630 m ü. NN) gebunden.

5. Literatur

DIERSCHKE, H. (1972): Zur Aufnahme und Darstellung phänologischer Erscheinungen in Pflanzengesellschaften. - In: TÜXEN, R. (Hrsg.): Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie. - Ber. Internat. Sympos. IVV Rinteln 1970: 291 - 311. Den Haag.

ELLENBERG, H., H. E. WEBER, R. DÜLL, V. WIRTH, W. WERNER & D. PAULISSEN (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. - Scripta Geobotanica, 18. 248 S.

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.

HAEUPLER, H.-H. & P. SCHÖNFELDER (1988): Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. 1. Aufl. - Stuttgart. 768 S.

- HELLER, H. (1969): Lebensbedingungen und Abfolge der Flußauenvegetation in der Schweiz. - Mitt. Schweizer. Anst. forstl. Versuchswes., 45 (1).
- HÜGIN, G. (1991): Hausgärten zwischen Feldberg und Kaiserstuhl. Versuch einer Landschaftsgliederung mit Hilfe von Unkräutern, Zier- und Nutzpflanzen der Gärten in Schwarzwald, Vogesen, Baar und Oberrheintal. - Beih. Veröff. Landesst. Natursch. Landschaftspfl. Bad.-Württ., 59. 176 S.
- KNÖRZER, K. H. (1987): Geschichte der synanthropen Vegetation von Köln. - Kölner Jahrbuch für Vor- und Frühgeschichte, 20: 271 - 388.
- KÜSTER, H. (1991): Postglaziale Vegetationsgeschichte Südbayerns - Geobotanische Studien zur Praehistorischen Landschaftskunde. - Habilitationsschrift Ludwig-Maximilians-Universität München. 286 S.
- LAUER, E. (1953): Über die Keimtemperaturen von Ackerunkräutern und deren Einfluß auf die Zusammensetzung von Unkrautgesellschaften. - Flora, 140: 551 - 595.
- MAAS, D. (1987): Keimungsansprüche von Streuwiesenpflanzen und deren Auswirkung auf das Samenpotential. - Dissertation Technische Universität München. 172 S.
- MAHN, E.-G. (1984): Structural changes of weed communities and populations. - Vegetatio, 58: 79 - 85.
- MAHN, E.-G. & S. MARSCHAT (1985): Vergleich des Einflusses mehrjähriger mechanischer und chemischer Behandlungsmaßnahmen auf Populationsdynamik und Struktur von Agrophytozönosen. - Wiss. Z. Univ. Halle, math.-nat. Reihe, 34: 45- 55.
- OBERDORFER, E. (unter Mitarbeit von T. MÜLLER) (1990): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 6., überarb. und erg. Aufl. - Stuttgart. 1050 S.
- OBERDORFER, E. (Hrsg.) (1983): Süddeutsche Pflanzengesellschaften Teil III. Bearb. von T. MÜLLER & E. OBERDORFER. 2., stark bearb. Aufl. - Stuttgart/New York . 455 S.
- OTTE, A. (1986): Phänologische Beobachtungen in Hochstaudenfluren auf Kiesinseln in der Oder (SW-Harzrand). - Tuexenia, 6: 105 - 125.

OTTE, A. (1991): Veränderungen im Keimungs- und Auflaufverhalten bei *Chenopodium ficifolium* im Vergleich von 1950 zu 1985-88. - In: MAHN, E.-G. & F. TIETZE (Hrsg.): Agro-Ökosysteme und Habitatsinseln in der Agrarlandschaft. - Wissenschaftl. Beiträge/-Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, 1991/6 (P 46): 38 - 48.

OTTE, A. (1994): Die Temperaturansprüche von Ackerwildkräutern bei der Keimung - auch eine Ursache für den Wandel im Artenspektrum auf Äckern. - Aus Liebe zur Natur, 5: 103 - 122.

OTTE, A. (1995): Die Vegetation ländlicher Siedlungen in Bayern - ökologische Kennzeichnung, Grundzüge der Verbreitung und Beziehungen zum Nutzungsgefüge. - Habilitationsschrift Technische Universität München. 382 S.

PAUL, H. (1947): Die Höhenverbreitung der in den Bayerischen Alpen bisher beobachteten Gefäßpflanzen. - Ber. Bayer. Bot. Ges., 28: 144 - 174.

SCHNELLE, F. (1955): Pflanzen-Phänologie. - In: DE RUDDER, B., F. RUTTNER & F. STEINHAUSER (1955): Probleme der Bioklimatologie III. 1. Aufl. - Leipzig. 190 - 197.

SCHÖNFELDER, P. & A. BRESINSKY (1990): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Bayerns. 1. Aufl. - Stuttgart (Ulmer). 753 S.

UDWAL, L. (1989): Phänotypische Plastizität bei Populationen von *Chenopodium album* L. und *Chenopodium ficifolium* SMITH unter dem Einfluß von Konkurrenz, Stickstoff- und Lichtangebot. - Dissertation Universität Halle. 100 S.

WALTER, H. (1954): Einführung in die Phytologie Band III: Grundlagen der Pflanzenverbreitung. 2 Teil: Arealkunde (floristisch - historische Geobotanik). 1. Aufl. - Stuttgart. 245 S.

WILMANN, O. (1993): Ökologische Pflanzensoziologie - Eine Einführung in die Vegetation Mitteleuropas. 5., neubarb. Aufl. - Heidelberg/Wiesbaden. 479 S.

Prof. Dr. Annette Otte
Professur für Landschaftsökologie und Landschaftsplanung
Justus-Liebig-Universität Gießen
Schloßgasse 7
35390 Gießen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Braunschweiger Geobotanische Arbeiten](#)

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [4](#)

Autor(en)/Author(s): Otte Annette

Artikel/Article: [Zur Phänologie der Pioniervegetation an Flußufern 323-345](#)