

Wachstum und Nährstoffhaushalt von *Calla palustris* in Abhängigkeit vom Standort

Wolfgang Eber

The perennial herb *Calla palustris* is a typical species of the bog-fen gradient which is present as well in shaded situations (alderwood, willow scrub) as in varied fen communities in the open. In three populations from (a) a willow scrub (shaded, moderate nutrient supply), (b) a mesotrophic fen (unshaded, rich nutrient supply) and (c) an acid *Sphagnum* carpet (unshaded, severe nutrient deficiency) dry matter production, tissue nutrient concentrations and the allocation of dry matter and nutrients to the different organs were studied. Shade populations were characterized by low dry matter production and an increased leaf biomass/total biomass ratio. They usually fail to produce an inflorescence. Due to reduced availability of photosynthate mineral tissue concentrations, especially nitrogen concentrations were found to be comparatively high. Maximum production accompanied by high nutrient concentrations, but only minor contributions to reproductive organs was observed in the fen population. The population from the nutrient deficient site showed slow growth, reduced proportions of leaves and extremely low nutrient contents. Phosphorus deficiency was likely to be the primary limiting factor. The most striking phenomenon was the rich flowering and the extremely high allocation of as well dry matter as nutrients to reproductive activities. The results are discussed with respect to concepts of reproductive strategies.

Calla palustris, dry matter allocation, dry matter production, nutrient allocation, nutrient contents, nutrient deficiency, reproductive strategy.

1. Einführung

Die ökonomische Verwendung von Assimilaten und Nährstoffen ist eine entscheidende Voraussetzung für das Überleben von Pflanzenarten, da in natürlichen Ökosystemen durchweg Aufnahme- und Assimilationsprozesse durch produktionsbegrenzende Faktoren oder interspezifische Konkurrenz eingeschränkt werden. Eine große Bedeutung kommt dabei der harmonischen Verteilung der Assimilate und Nährstoffe auf Organe und Teilsysteme zu. Besonderes Interesse haben dabei das Sproß-Wurzel-Verhältnis (BROUWER 1968), die Verteilung auf photosynthetisch aktive und nur respirierende Systeme (KUROIWA et al. 1964) sowie vor allem in letzter Zeit die Aufwendungen für Produktion und Reproduktion (GADGIL, SOLBRIG 1972) gefunden. Die vorliegenden Untersuchungen befaßten sich mit dem Einfluß von Licht- und Nährstoffmangel auf die Stoffproduktion und die interne Verteilung der Assimilate und Nährstoffe bei *Calla palustris*. Die hier dargestellten ersten Ergebnisse aus einem umfangreichen Untersuchungsprogramm beziehen sich nur auf Einzelpflanzen; Untersuchungen, die sich mit Populationen befassen, sind noch nicht abgeschlossen und sollen später dargestellt werden.

2. Material und Methoden

Calla palustris tritt meist in kaum betretbaren Schwingrasen auf, in denen die Konkurrenz anderer Arten keine oder nur eine geringe Rolle spielt. Häufig findet man sie in mesotrophen Röhrichtbeständen oder diesen wasserseitig vorgelagert. Sie dringt aber auch in Erlenbruchwälder und Grauwiedengebüsche ein und stößt in sauren Kleinseggensümpfen bis an den Hochmoorrand vor.

Die Untersuchungen wurden im Randbereich des Ipweger Moores gegen die Hunteniederung bei Oldenburg durchgeführt. *Calla palustris* tritt dort im Hochmoor-Niedermoor-Übergangsbereich in außerordentlich reichen Beständen und mit großer Formenvielfalt auf. Für die Untersuchungen wurden drei Bestände ausgewählt, die in bezug auf das Nährstoffangebot und die Lichtverhältnisse Extreme darstellen:

I. Moor

Dieser Bestand tritt im Hochmoorrandbereich in einem größeren Torfstich mit einer geschlossenen Decke von *Sphagnum fallax* auf. Weitere höhere Pflanzen sind *Carex rostrata* und *Eriophorum angustifolium*.

II. Teich

Dieser Bestand bildet einen dichten Gürtel am Ufer eines Teiches, dessen Wasserfläche dicht mit *Wolffia arrhiza* bedeckt ist. In dem dichten *Calla*-Bestand treten einzeln *Rumex hydro-lapathum*, *Cicuta virosa*, *Peucedanum palustre* und *Potentilla palustris* auf.

III. Gebüsch

Dieser Bestand ist dem 'Moor'-Bestand dicht benachbart, erhält aber durch die Beschattung durch umgebende Grauweiden nur 30-40% der Freilandhelligkeit. Neben *Calla* treten weder höhere Pflanzen noch Moose auf.

Die Ergebnisse der Wasseranalysen wiesen eine sehr große Streuung auf. Als Tendenz war eine Abnahme der Nährstoffkonzentrationen vom Teich- über den Gebüsch- zum Moor-Standort zu erkennen. Die Ca-Gehalte des Teich-Wassers waren deutlich erhöht; wahrscheinlich ist der Teich zeitweilig als Fischteich genutzt und gedüngt worden.

Von Anfang Mai bis Anfang Oktober wurden in Abständen von 2 bis 3 Wochen Proben von jeweils 10 Pflanzen des Moor-Bestandes sowie je 5 Pflanzen des Teich- und Gebüsch-Bestandes genommen, die in Blätter, vorjähriges und neues Rhizom, Wurzeln, Blütenstandsachse mit Spatha und Kolben unterteilt wurden. Um Probenahmefehler in Grenzen zu halten, wurden nur vergleichbare Pflanzen der obersten Größenklasse ausgewählt, die aus Samen oder Rhizomverzweigungen sich entwickelnde Pflanzen erst nach mehreren Jahren erreichen. Bei den Moor- und Teichbeständen wurden nur Pflanzen entnommen, die einen Blütenstand entwickelten. Das Trockengewicht wurde nach Trocknung bei 105 °C bestimmt, N nach der Mikrokjeldahlmethode, K, Na und Ca flammenphotometrisch, Mg atomabsorptions-spektralphotometrisch und P kolorimetrisch mit der Vanadat-Molybdat-Methode.

3. Ergebnisse

3.1 Wachstumsverlauf

Das Wachstum beginnt etwa Mitte April mit dem Austrieb der Wurzeln, dem 14 Tage später der Austrieb von Sproß und Blättern folgt. Die ersten 3-5 Internodien bleiben sehr kurz, da zunächst die Ausbildung der Blätter gefördert wird. Bereits nach dem 3. oder 4. Internodium wird der terminale Blütenstand ausgebildet. Ein aus der Achsel des vorletzten Blattes entspringender Seitensproß setzt das horizontale Wachstum des sympodialen Sproßsystems ohne Unterbrechung fort (DUDLEY 1937). Reiche Blüten wurde nur am Moor-Standort beobachtet; am Teich war der Anteil blühender Pflanzen wesentlich kleiner, im Gebüsch nur minimal. Die Unterschiede von Jahr zu Jahr sind allerdings beträchtlich. Nicht blühende Pflanzen wachsen scheinbar unbegrenzt fort. Ihre Rhizome sind, wie auch die horizontalen Rhizome der blühenden Pflanzen, durch die im Jahreslauf wechselnde Internodienlänge in Jahrgangsabschnitte gegliedert. Jeder Jahrgang wird bereits in seinem zweiten Lebensjahr mit der Entwicklung des neuen Austriebs sukzessiv abgebaut. Die Größenunterschiede zwischen den Pflanzen der untersuchten Standorte sind außerordentlich groß. Während die Moor-Pflanzen nur wenig mehr als 10 cm Länge erreichen, sind für die Teich-Pflanzen Längen um 50 cm, für Gebüsch-Pflanzen sogar bis 60 cm typisch. Die mastigen Teich-Pflanzen werden mit einem Trockengewicht von 13 g allerdings wesentlich schwerer als die Gebüsch-Pflanzen mit ihren sehr schlanken Rhizomen (6 g) und die Zwergformen des Moorstandortes (4 g).

Deutliche Unterschiede sind auch bei der Entwicklung und Ausbildung der Blätter zu erkennen. Im Laufe der Vegetationsperiode werden bei den Moor-Pflanzen 10-11, bei den Gebüsch-Pflanzen 15-16 und bei den Teich-Pflanzen 16-18 Blätter ausgebildet. Die Lebensdauer der einzelnen Blätter beträgt freilich nur drei bis maximal acht Wochen; es sind also nie mehr als 4-5 Blätter bei den Moor-Pflanzen und 5-7 Blätter bei den Gebüsch- und Teich-Pflanzen vorhanden. Entsprechend der geringeren Gesamtzahl ist die Lebensdauer der Blätter bei den Moorpflanzen um etwa 50% länger.

3.2 Nährstoffgehalte

Die Nährstoffkonzentrationen in pflanzlichen Geweben werden durch die selektive Absorption der Nährstoffe bestimmt, die artspezifisch ist. Sie spiegeln darüber hinaus auch das Nährstoffangebot des Standortes wider und können daher auch als Indikatoren für die Nährstoffversorgung der Pflanze benutzt werden. Eine sichere Interpretation von Pflanzenanalysen setzt allerdings die genaue Kenntnis der Beziehungen zwischen Nährstoffversorgung, Stoffproduktion und Nährstoffkonzentration in pflanzlichen Geweben voraus und ist deshalb bei Wildpflanzen kaum möglich. Die in natürlichen Ökosystemen häufig auftretende Unausgewogenheit im Nährstoffangebot und Ionenantagonismen kommen erschwerend hinzu.

Für den Vergleich der untersuchten *Calla*-Bestände wurden die Nährstoffgehalte der ganzen Pflanzen ausgewählt, um die Auswirkungen lediglich durch interne Umlagerung bedingter Konzentrationsänderungen auszuschalten. Die Jahresgänge (Abb. 1) zeigen einen für die einzelnen Nährstoffe charakteristischen Verlauf, der in seinen Grundzügen standortsunabhängig ist. Nährstoffe, die in größerem Umfang gespeichert werden und für den Neuaustrieb sofort in größeren Mengen bereitstehen müssen, wie N, P und K, treten von Beginn an in hohen Konzentrationen auf, die in der Hauptwachstumsphase stark zurückgehen (Verdünnungseffekt). Verluste mineralstoffreicher Organe (Blätter, Wurzeln, Früchte) resultieren ebenfalls in einer Konzentrationsenkung. Bei Ca, Mg und Na dagegen nehmen die Nährstoffgehalte zunächst mit der Trockensubstanzproduktion zu und sinken dann ebenfalls ab. Beim Vergleich der Nährstoffkonzentrationen zeigt sich sehr deutlich, daß bei den Moor-Pflanzen nicht nur die Trockensubstanzproduktion, sondern auch die Nährstoffkonzentrationen

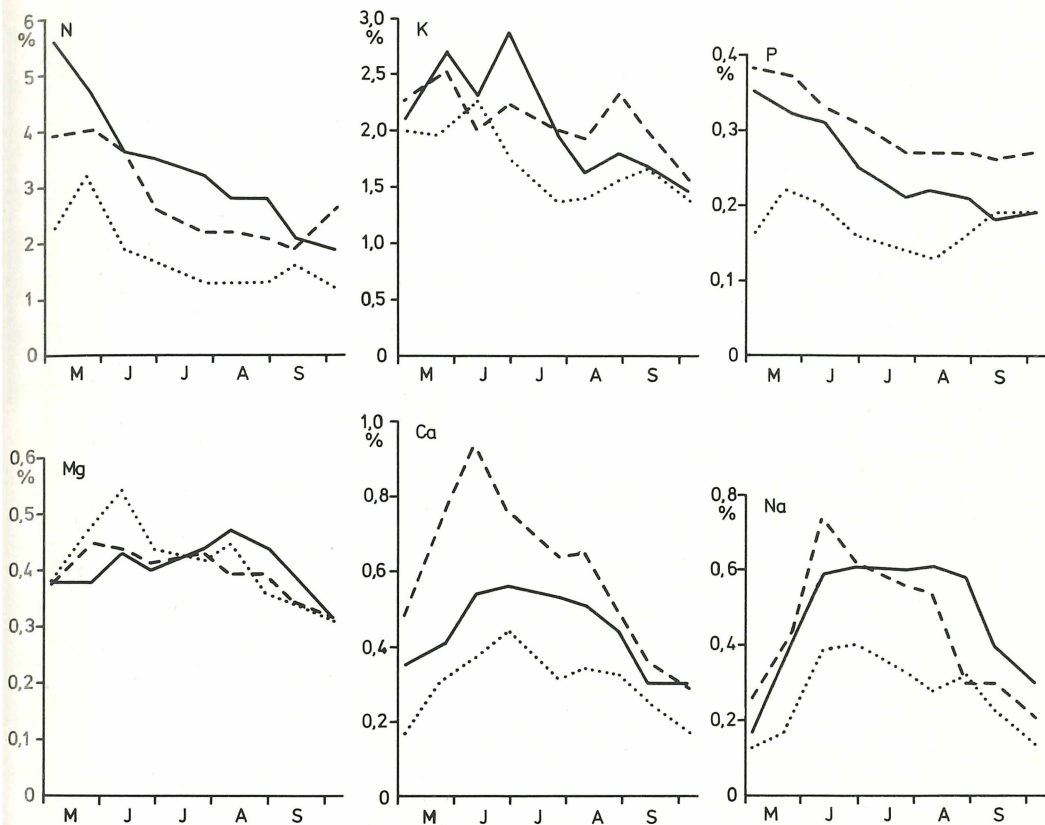


Abb. 1: Jahresgang der prozentualen Gehalte an N (a), K (b), P (c), Mg (d), Ca (e) und Na (f) von *Calla palustris*.

deutlich reduziert sind. Bei den Gebüschpflanzen dagegen ist die reduzierte Helligkeit offensichtlich der Minimumfaktor für die Stoffproduktion. Durch die begrenzte Anlieferung organischer Molekülgerüste wird der Anteil der Mineralstoffe an der Biomasse größer. N, K, Mg und Na erreichen dabei ähnlich hohe, sogar höhere Konzentrationen als bei den Teich-Pflanzen. Lediglich die P- und Ca-Gehalte liegen deutlich niedriger. Wenn man davon ausgeht, daß das Ca-Angebot am Teich-Standort düngungsbedingt überhöht ist, kristallisiert sich P dabei als der Nährstoff heraus, der im unmittelbaren Hochmoorrandbereich bei einem allgemeinen Nährstoffmangel sich am weitesten im Minimum befindet. Mg scheint an allen Standorten ausreichend zur Verfügung zu stehen, da selbst die Moor-Pflanzen keine herabgesetzten Konzentrationen zeigen.

3.3 Die Verteilung der Trockenmasse und der Mineralstoffe innerhalb der Pflanze

Es war zu erwarten, daß die deutlichen Standortsunterschiede zwischen den Probenflächen und die daraus resultierenden Unterschiede in den Nährstoffgehalten nicht ohne Einfluß auf die Verteilung der Assimilate und Nährstoffe innerhalb der Pflanze bleiben konnten, zumal die Ausbildung der einzelnen Organe unterschiedliche Aufwendungen erfordert. *Calla palustris* erwies sich in dieser Hinsicht als eine Art, die außerordentlich plastisch auf Standortsunterschiede reagiert.

Die Verteilung der Biomasse zeigt im Laufe der Vegetationsperiode charakteristische Veränderungen (Abb. 2): Vor der Vegetationsperiode besteht die Pflanze nur aus dem Speicherrhizom mit einer terminalen Knospe, in der bereits mehrere Blätter angelegt sind. Mit dem Austrieb beginnt eine rasche Entwicklung von Blättern und Wurzeln. Die Entwicklung des neuen Rhizoms verläuft dagegen zunächst sehr langsam; erst wenn Blätter und Wurzeln ihre Höchstwerte erreicht haben,

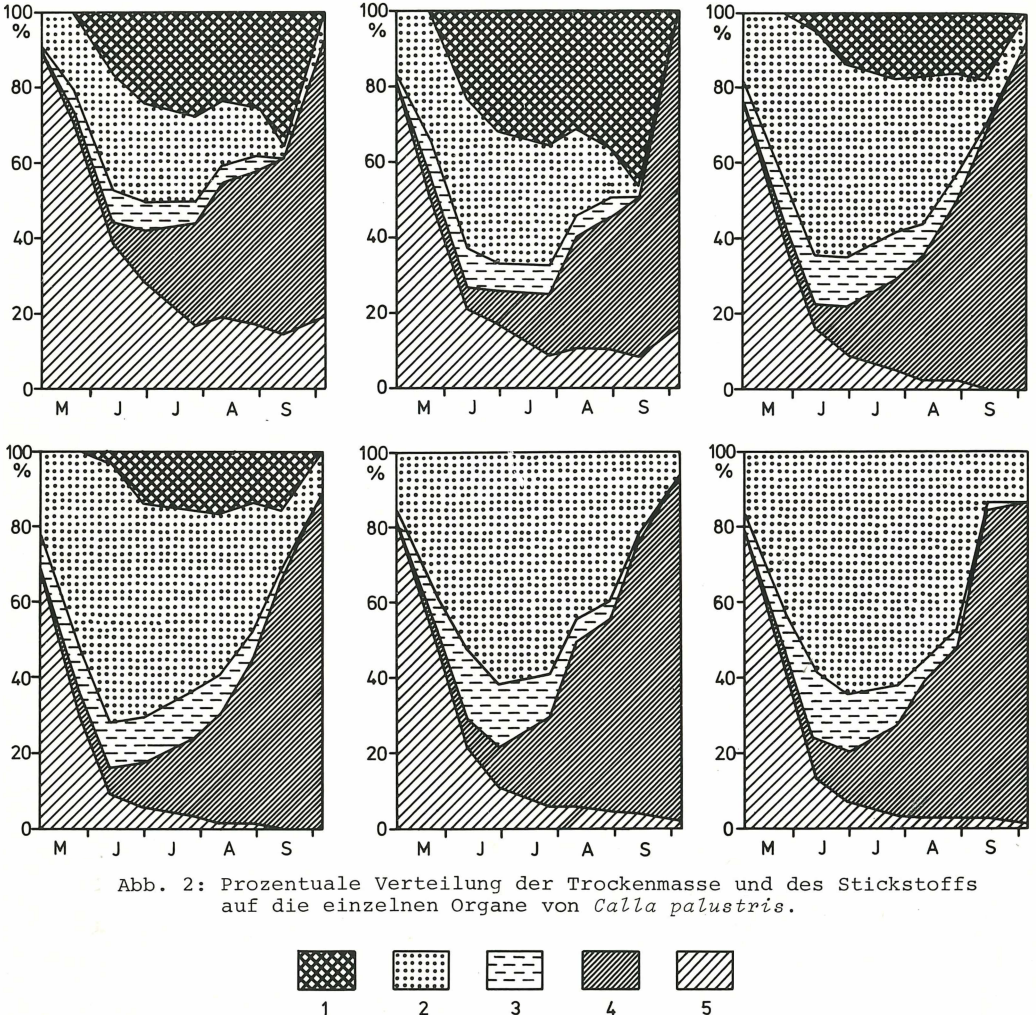


Abb. 2: Prozentuale Verteilung der Trockenmasse und des Stickstoffs auf die einzelnen Organe von *Calla palustris*.

1 Blütenstand, 2 Blätter, 3 Wurzeln, 4 vorjähriges Rhizom, 5 neues Rhizom.

- a) Verteilung der Trockenmasse innerhalb der Moor-Pflanzen.
- b) Verteilung des Stickstoffs innerhalb der Moor-Pflanzen.
- c) Verteilung der Trockenmasse innerhalb der Teich-Pflanzen.
- d) Verteilung des Stickstoffs innerhalb der Teich-Pflanzen.
- e) Verteilung der Trockenmasse innerhalb der Gebüsch-Pflanzen.
- f) Verteilung des Stickstoffs innerhalb der Gebüsch-Pflanzen.

erfolgt auch bei den Rhizomen eine schnelle Gewichtszunahme. Nur bei den Moor- und Teich-Beständen kommt es zur Ausbildung von Blütenständen, deren Hauptwachstumsperiode zwischen derjenigen von Blättern und Rhizom liegt. Nacheinander werden also zunächst - weitgehend unter Verbrauch gespeicherter Assimilate und Nährstoffe - die Absorptionsorgane für Licht und Nährstoffe, danach die Reproduktionsorgane und schließlich die Speicherorgane für den Austrieb der nächsten Vegetationsperiode ausgebildet.

In den Anteilen der einzelnen Organe zeigen sich deutliche Unterschiede zwischen den Pflanzen der drei Probestände. Die Moor-Pflanzen sind durch extrem hohe Anteile an Reproduktionsorganen gekennzeichnet, die während des Sommers 25-30% ausmachen. Der Rhizomanteil beträgt stets mehr als 40%, da die vorjährigen Rhizome nur sehr langsam abgebaut werden. Der Blattanteil ist dagegen nur gering. Die Biomassenverteilung innerhalb der Teich- und Gebüsch-Pflanzen ist einander relativ ähnlich, wenn man von den nur bei den Teich-Pflanzen ausgebildeten Blütenständen absieht, die allerdings nur Gewichtsanteile von weniger als 20% erreichen. Während des Sommers dominieren die Blattmassen, während der Rhizomanteil auf fast 20% absinkt.

Da die Nährstoffgehalte in den einzelnen Organen sehr verschieden sind, ihre Dynamik deutlich von der Trockenmassenentwicklung abweichen kann und zudem noch einen organspezifischen Verlauf besitzt, kann die Verteilung der Nährstoffe und deren Jahresgang sich erheblich von dem bei der Trockensubstanz gefundenen Bild unterscheiden. Sehr augenscheinlich ist das beim Stickstoff (Abb. 3b, d, f), der in Blättern, Wurzeln und Blütenständen in höherer Konzentration auftritt als in Rhizomen. Bei den Teich- und Gebüsch-Pflanzen unterscheidet sich das Verteilungsbild relativ wenig von dem der Trockenmasse. Die Zunahme der Blatt- und Wurzelanteile beginnt lediglich eher, ihr Rückgang zugunsten der Rhizomanteile erfolgt später. Bei den Moor-Pflanzen dagegen sind die Unterschiede sehr viel weiterreichend. Gegenüber der Trockenmassenverteilung sind die Stickstoffanteile des Rhizoms auf fast die Hälfte reduziert, während sie in Blättern und Wurzeln um 30%, im Blütenstand sogar um 35% erhöht sind.

Tab. 1: Prozentuale Verteilung der Biomasse, Asche und Mineralstoffe auf die einzelnen Organe.
Mittelwerte der Vegetationsperiode.

<u>Moor</u>	Bio- masse	Asche	N	P	K	Ca	Mg	Na
Blütenstand	18.9	23.7	25.7	24.4	28.1	24.9	21.5	18.2
Wurzeln	4.5	6.8	5.9	6.7	4.3	7.4	7.6	19.4
Blätter	18.3	24.3	23.5	22.1	25.8	21.7	15.7	13.0
Rhizom (neu)	26.3	19.2	23.3	26.8	18.0	16.8	26.0	18.4
Rhizom (vorjährig)	32.0	25.9	21.7	19.9	23.7	29.2	29.5	31.0
<u>Teich</u>								
Blütenstand	10.7	10.4	9.9	10.1	10.7	7.7	11.3	11.5
Wurzeln	8.8	12.7	9.0	10.4	6.5	14.0	13.1	25.6
Blätter	35.2	39.7	41.7	35.4	48.7	34.6	30.0	18.9
Rhizom (neu)	30.5	23.4	28.2	31.2	23.1	23.0	29.4	25.7
Rhizom (vorjährig)	14.8	13.9	11.2	13.0	11.0	20.7	16.3	18.3
<u>Gebüsch</u>								
Blütenstand	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Wurzeln	8.7	12.2	8.8	10.5	6.8	12.5	9.8	21.9
Blätter	40.6	46.8	44.1	41.2	55.0	36.4	37.6	23.9
Rhizom (neu)	32.0	25.7	32.1	33.3	25.5	28.9	33.2	31.8
Rhizom (vorjährig)	18.7	15.8	15.0	15.0	12.3	22.2	19.4	22.4

Eine vergleichende Übersicht über die Verteilung von Trockenmasse, Asche und Mineralstoffen auf die einzelnen Organe gibt Tab. 1. Bei den Moor-Pflanzen sind die Aschen- und Mineralstoffgehalte im Blütenstand (mit Ausnahme von Na), in den Blättern (mit Ausnahme von Na und Mg) und in den Wurzeln (mit Ausnahme von Mg) gegenüber den Trockenmassenanteilen deutlich erhöht, während die Rhizome, vor allem die vorjährigen, durch niedrigere Gehalte gekennzeichnet sind. Bei einem Trockenmassenanteil von fast 60% (vorjährige und neue Rhizome) erreichen die Mineralstoffanteile (mit Ausnahme von Mg) kaum mehr als 45%. P erreicht in den vorjährigen Rhizomen nur 60% des Trockenmassenanteils, da es anscheinend besonders weitgehend in die neuen Organe umgelagert wird. Bei den Wurzeln ragen die außerordentlich hohen Natriumgehalte heraus; *Calla* gehört anscheinend zu den 'natrophoben' Pflanzen (MENGEL 1979), bei denen der Na-Transport in die oberirdischen Teile nur schwach ausgeprägt ist.

Tab. 2: Biomasse, Aschen- und Mineralstoffgehalte der Moor- und Gebüsch-Pflanzen in Prozent der entsprechenden Werte der Teichpflanzen

<u>Moor</u>	Bio- masse	Asche	N	P	K	Ca	Mg	Na
Gesamte Pflanze	29.8	22.2	20.1	15.4	23.9	15.7	31.6	17.6
Blütenstand	52.6	50.6	52.2	37.2	62.8	50.8	60.1	26.9
Wurzeln	15.2	11.9	13.2	9.9	15.8	8.9	17.2	14.6
Blätter	13.0	13.6	11.3	9.6	12.7	11.4	16.5	13.1
Rhizom (neu)	25.7	18.2	16.6	13.2	18.6	17.5	27.9	11.4
Rhizom (vorjährig)	55.5	22.2	20.1	15.4	23.9	15.7	31.6	17.6
<u>Gebüsch</u>								
Gesamte Pflanze	54.5	56.3	68.0	40.7	53.9	41.7	53.1	56.2
Blütenstand	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Wurzeln	53.9	54.1	66.5	41.1	56.4	39.8	37.2	47.4
Blätter	62.9	65.2	71.9	47.4	60.9	50.6	66.6	75.8
Rhizom (neu)	57.2	61.8	77.4	43.4	59.5	52.4	60.0	71.6
Rhizom (vorjährig)	68.9	64.0	91.1	47.0	62.7	44.7	63.2	75.2

Die Teich- und Gebüsch-Pflanzen lassen grundsätzlich ähnliche Tendenzen erkennen; allerdings weichen die Aschen- und Mineralstoffanteile nicht so stark von der Trockenmassenverteilung ab; bei den Blütenständen der Teich-Pflanzen liegen sie sogar in derselben Größenordnung; Besonderheiten bei einzelnen Nährstoffen dürften überwiegend in standörtlichen Unterschieden in der Größe und Zusammensetzung des Nährstoffangebotes ihre Erklärung finden.

Die Wirkung produktionsbegrenzender Faktoren führt dazu, daß Stoffproduktion und Nährstoffgehalte der Moor- und Gebüsch-Pflanzen im Vergleich zu den Teich-Pflanzen mehr oder weniger reduziert sind (Tab. 2). Am stärksten betroffen sind dabei sowohl bei den Moor- als auch bei den Gebüsch-Pflanzen die P- und Ca-Gehalte. Bei den Moor-Pflanzen muß auch der Stickstoff zu den Mangelfaktoren gezählt werden, während die Gebüsch-Pflanzen einen überraschend hohen Gehalt davon haben. Den Erwartungen entspricht dagegen, daß die Trockenmasse der Moor-Pflanzen relativ viel weniger reduziert ist als die Mineralstoffe und verhältnismäßig weniger als bei den Gebüsch-Pflanzen. Zu den auffälligsten Erscheinungen gehört die extrem ungleichmäßige Verteilung des Mangels innerhalb der Pflanzen. Bei den Schattenpflanzen unterbleibt die Ausbildung eines Blütenstandes zugunsten der anderen Organe, deren Defizite gegenüber den Teich-Pflanzen relativ ähnlich sind. Demgegenüber findet innerhalb der Moorpflanzen eine weitgehende Umverteilung statt. Bei Blättern und Wurzeln sind die Defizite fast doppelt so hoch wie der Durchschnitt, während sie beim Blütenstand weniger als die Hälfte betragen. Im Blütenstand erreicht der Kolben mit den Früchten sogar dieselbe Trockenmasse und ähnliche Nährstoffgehalte wie die Teich-Pflanzen, bei denen die vegetativen Teile überwiegen (Tab. 3).

Tab. 3: Aufwendungen für die Reproduktionsorgane pro Pflanze in mg

<u>Moor</u>	Bio- masse	Asche	N	P	K	Ca	Mg	Na
Kolben	671	55.0	16.6	1.74	13.8	5.23	2.62	0.54
Achse und Spatha	164	15.0	1.0	0.23	4.1	1.28	0.66	0.98
Summe	835	70.0	17.6	1.97	17.9	6.51	3.28	1.52
<u>Teich</u>								
Kolben	650	55.7	22.1	2.21	14.4	4.81	2.64	0.46
Achse und Spatha	1200	130.0	12.0	2.40	24.0	3.60	4.80	0.84
Summe	1850	185.7	34.1	4.61	38.4	8.41	7.44	1.30

4. Diskussion

Calla palustris ist eine Art, die in einem begrenzten Areal ein breites Spektrum sehr verschiedener Standorte besiedeln kann. Sie tritt dabei sowohl an beschatteten als auch offenen, an relativ nährstoffarmen und relativ nährstoffreichen Wuchsorten, in ausgesprochenen Pionierstadien von Verlandungssukzessionen als auch in deren Endstadium auf. Sie verträgt nicht die Konkurrenz höherwüchsiger Pflanzen und meidet tieferes Wasser ebenso wie Biotope, an denen der Wasserspiegel längere Zeit unter die Oberfläche absinkt. Häufig tritt sie deshalb in Reinbeständen oder mit konkurrenzschwachen Begleitern auf.

Ein äußerst plastisches Anpassungsvermögen in ihrer Morphologie und ihrem Stoffhaushalt ist bei *Calla palustris* die Voraussetzung für die Besiedlung von Biotopen mit zum Teil konträren Standortbedingungen. Ihre höchste Stoffproduktion erreicht *Calla palustris* bei voller Helligkeit und guter Nährstoffversorgung, blüht unter diesen Optimalbedingungen aber nur mäßig.

Pflanzen beschatteter Standorte bleiben kleiner und kommen nur selten zur Blüte. Ihre Rhizome sind dünner, aber länger als an unbeschatteten Standorten. Der Blattanteil ist erhöht; nach ABRAHAMSON & GADGIL (1973) ist das ein grundsätzliches Charakteristikum von Populationen unter Lichtmangel. Als Folge der eingeschränkten CO₂-Assimilation treten höhere Mineralstoffgehalte auf. Überproportional erhöht ist dabei der Stickstoffgehalt; das scheint eine allgemeine Erscheinung bei reduzierter Helligkeit zu sein, denn in einem Schattierungsversuch wurden auch bei *Oxalis acetosella* zunehmende Stickstoffgehalte mit abnehmender Helligkeit festgestellt (EBER, nicht publ.).

Unmittelbar im Hochmoorrandbereich erreicht *Calla* als letzte meso- bis hygromorphe Pflanze ihre trophische Grenze. Die Pflanzen sind hier sehr klein, und ihr Blattanteil ist stark reduziert. Rhizome und Blätter sind erheblich langlebiger als bei Pflanzen reicherer Standorte. Da die Proteinsynthese durch Stickstoff- und Phosphormangel gehemmt ist, nehmen Photosyntheseprodukte einen höheren Anteil an der Trockenmasse ein. Diese Erscheinungen können durchweg als Anpassungen an nährstoffarme Standorte interpretiert werden und treten noch ausgeprägter bei den echten Hochmoorpflanzen auf (EBER 1982). Bei der durchgehenden Reduzierung aller Organe fallen die reiche Blüte und die damit verbundenen hohen Aufwendungen an knappen Nährstoffen besonders auf. Dies steht in Widerspruch zu den Beobachtungen an vielen Kultur- und Wildpflanzen, daß bei Nährstoffmangel, insbesondere bei Phosphormangel, vor allem die Ausbildung von Blüten, Früchten und Samen beeinträchtigt wird. Bei *Calla palustris* erhalten die Kolben der Blütenstände dort sogar ebensoviel Trockensubstanz und Mineralstoffe wie an reicheren Standorten; lediglich Stickstoff- und Phosphorgehalt sind deutlich niedriger. Die hohen Aufwendungen für die Reproduktion werden durch eine weitgehende Umverteilung innerhalb der Pflanze ermöglicht, die vor allem zu Lasten der Blätter geht. Da Photosyntheseprodukte ohnehin im Überschuß vorliegen, dürfte das weder die Stoffproduktion noch die Harmonie des Bauplanes wesentlich beeinträchtigen.

Die Mineralstoffverluste mit den Samen sind enorm, da ein partieller Rücktransport wie aus Blättern vor deren Absterben nicht möglich ist. Es erhebt sich daher die Frage, ob mit dieser extremen Förderung der Reproduktion die Leistungsfähigkeit der Population gefördert wird oder gar ihr Überleben davon abhängt. Nach der Theorie der r- und K-Selektion (GADGIL, SOLBRIG 1972) wird ein höherer Aufwand für die Reproduktion bei Populationen an Standorten mit hoher dichteunabhängiger Mortalität in der Selektion begünstigt (r-Strategen), während an Standorten mit hoher dichteabhängiger Regulation die Verteilung auf andere Organe begünstigt wird (K-Strategen). GRIME (1977) erweitert dieses Konzept und unterscheidet drei Primärstrategien. Die Strebtoleranz unter extremen Standortbedingungen entspricht weitgehend der K-Strategie, die Ruderal-Strategie der Pflanzen gestörter Standorte dagegen der r-Strategie. Intermediär ist die Konkurrenz-Strategie, die an Standorten mit geringem Streß und geringer Störung vorherrscht. In diese Konzepte lassen sich lediglich die Gebüsch-Bestände als K- bzw. Strebtoleranz-Strategen zweifelsfrei einordnen. Es fällt dagegen schwer, die Moor-Bestände auf Grund ihrer hohen Aufwendungen für die Reproduktion als r- oder Ruderal-Strategen anzusprechen, wenn das für diese Strategien charakteristische Standortsrisiko nicht erkennbar ist und das Vorliegen eines Streßfaktors, des Nährstoffmangels, viel augenscheinlicher ist. Es bleibt weiteren Untersuchungen überlassen zu prüfen, ob eine bessere Kenntnis der Populationsbiologie von *Calla palustris* Befunde liefert, die mit Evolutionstheorien in Einklang zu bringen sind.

Literatur

- ABRAHAMSON W.G., GADGIL M., 1973: Growth form and reproductive effort in goldenrods (*Solidago*, Compositae). Amer. Nat. 107: 651-661.
- BROUWER R., 1968: Beziehungen zwischen Sproß- und Wurzelwachstum. Angew. Bot. 41: 244-254.
- DUDLEY M.G., 1937: Morphological and cytological study of *Calla palustris*. Bot. Gaz. 98: 556-571.
- EBER W., 1982: The ecology of bogs and bog plants. J. Life Sci. (Dublin) 3: 243-254.
- GADGIL M., SOLBRIG O.T., 1972: The concept of r- and K-selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. Amer. Nat. 106: 14-31.
- GRIME J.P., 1977: Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Amer. Nat. 111: 1169-1194.
- KUROIWA S., HIROI R., TAKADA K., MONSI M., 1964: Distribution ratio of net photosynthate to photosynthetic and non-photosynthetic systems in shaded plants. Bot. Mag. [Tokyo] 77: 37-42.
- MENGEL K., 1979: Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. 5. Aufl. Stuttgart/New York (Fischer): 466 S.

Adresse

Prof. Dr. Wolfgang Eber
Fachbereich Biologie Univ.
Ammerländer Heerstr. 67-99
D-2900 Oldenburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [10_1983](#)

Autor(en)/Author(s): Eber Wolfgang

Artikel/Article: [Wachstum und Nährstoffhaushalt von Calla palustris in Abhängigkeit vom Standort 505-512](#)