

Lebenszyklus, Reproduktion und klonales Wachstum von *Aster tripolium*

Heide Strutz-Fischer und Wolfgang Eber

Synopsis

Aster tripolium is a coastal halophyte with a high plasticity in morphology and life span. Under optimal conditions in culture all plants were able to complete their life cycle within two years and died after seed maturation. In the field the life span was found to be prolonged by unfavourable conditions up to three to five years. Clonal growth is intensive and, as lateral spread is low, results in dense clones consisting of shoots which remain interconnected for the whole life time. The production of new modules starts already in the vegetative stage of the first year, continues for several years and finally decreases after intense flowering in a stage of senescence. Seed production and germination were found to be high which may be regarded as a consequence of the short life span.

Aster tripolium, life history, annual growth rhythm, clonal growth, seed production

1. Einleitung

Im Rahmen eines größeren Forschungsprojektes wird die Populations- und Produktionsbiologie der Salzwiesenarten der niedersächsischen Nordseeküste (EBER & STRUTZ-FISCHER, in Vorbereitung) systematisch untersucht. Neben *Limonium vulgare* (EBER 1987, EBER & VEENHUIS 1991) und *Halimione portulacoides* (STRUTZ-FISCHER & EBER, im Druck) ist *Aster tripolium* eine der ersten Arten, die bereits intensiver untersucht werden.

Aster tripolium gehört zu den Salzwiesenarten, die eine besonders weite ökologische Amplitude besitzen. An der Küste reicht ihre Verbreitung von den Quellerwatten über die Andelrasen und die Keilmeldengesellschaft der unteren Salzwiese bis zu den Bottenbinsen- und Strandbeifußgesellschaften der oberen Salzwiese (GLAHN & al. 1989). Außerdem ist sie in Brackwasserröhrichten und an binnenländischen Salzstandorten zu finden. Die Strandaster ist ein kurzlebiger Schaft-hemikryptophyt mit sehr variabler Lebensdauer, die sowohl durch die Standortverhältnisse als auch durch die Konkurrenzbedingungen beeinflusst wird. In der Literatur wird sie dadurch sehr unterschiedlich eingestuft: manchmal einjährig, überwiegend zweijährig, aber auch mehrere Jahre überdauernd.

Das Erscheinungsbild von *Aster tripolium* variiert erheblich. Diese morphologische Plastizität ist möglicherweise nicht nur phänotypisch bedingt. Bereits länger wird eine sehr früh blühende niedrige Form als *var. praecox* BÖCKELER 1836 (= *var. solstitialis* FOCKE 1894) von einer herbstblühenden hochwüchsigen *var. serotinus* BÖCKELER 1836 (= *var. autumnalis* FOCKE 1894) unterschieden (WAGENITZ 1979), eine *f. discoideus* (RCHB.) VUYCK ohne Zungenblüten von der Normalform (VAN DER MEIDEN 1990). Letztere soll nach Untersuchungen von STERK & WIJNANDS (1970) vor allem in tidebeeinflussten Salzwiesen auftreten. Eine größere Zahl von Typen, deren taxonomische Stellung noch unsicher ist, wird in neueren Arbeiten (siehe HUISKES & al. 1985) aufgrund morphologischer und ökologischer Kriterien beschrieben.

Die Bestände des Untersuchungsgebietes sind morphologisch sehr einheitlich. Die Pflanzen sind hochwüchsig, blühen sehr spät und besitzen fast ausnahmslos keine Zungenblüten. Aus dem Gesamtprogramm, das auch produktionsbiologische Untersuchungen einschließt, sollen hier erste Ergebnisse über die Populationsbiologie vorgestellt werden.

2. Untersuchungsgebiet und Methoden

Das Untersuchungsgebiet umfaßt Salzwiesen bei Cäciliengroden im nordwestlichen Jadebusen und ist Bestandteil des Nationalparks Niedersächsisches Wattenmeer. Es handelt sich dabei um Buchtensalzwiesen mit schlickigen Sedimenten. Die Salzwiesen dieses Bereiches liegen relativ tief und können daher der unteren Salzweide zugerechnet werden. Die Pflanzengesellschaften dieser Salzwiesen sind gerade in letzter Zeit gründlich beschrieben und in Teilbereichen auch kartiert worden (GLAHN & al. 1989). Die Vegetation unserer Probestellen besteht ausschließlich aus verschiedenen Ausbildungen des Andelrasens (*Puccinellietum maritimae*) und ist nie oder schon lange nicht mehr genutzt worden. Zu Beginn der Untersuchungen wurden drei Probestellen entlang der Zonierung vom Quellerwatt zum Deichfuß ausgewählt und pflanzensoziologisch durch die von GLAHN & al. (1989) ausgeschiedenen Vegetationstypen charakterisiert. Bereich 1 grenzt unmittelbar an das Quellerwatt (*Aster tripolium*-Ausbildung des *Puccinellietum maritimae typicum*), Bereich 2 liegt in den sich anschließenden Flächen (*Puccinellietum maritimae limonietosum*), Bereich 3 in der Nähe des Deichfußes (*Puccinellietum maritimae typicum*, typische Ausbildung). Zwischen den Populationen der Bereiche 2 und 3 konnten keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden; das überraschte nicht, da die Höhenunterschiede im gesamten Profil nur gering sind und alle morphologischen Merkmale eine große Variationsbreite besitzen. Die hier vorgestellten Ergebnisse stammen ausschließlich aus Probeständen des Bereiches 3.

Die Untersuchungen wurden im Sommer 1987 mit morphologischen Untersuchungen begonnen; dafür wurden Pflanzen unterschiedlicher Entwicklungsstadien geerntet. Von Beginn der Vegetationsperiode 1988 an wurden Beobachtungen und Messungen auf Dauerprobestellen und an markierten Pflanzen durchgeführt. An 30 markierten adulten Pflanzen, die überwiegend bereits im Vorjahr einen Blütensproß ausgebildet hatten, wurden in dreiwöchigen Abständen folgende Parameter gemessen: Anzahl der Sprosse ("Ramets" nach HARPER 1977) und Blätter, Blattlänge und -breite, Durchmesser der Sproßbasis sowie Anzahl und Länge der Blütensprosse. Im Herbst 1988 wurden zusätzlich 20 juvenile Pflanzen, die im Frühjahr desselben Jahres gekeimt waren, für Dauerbeobachtungen ausgewählt. Leider erwiesen sich diese Pflanzen als relativ schwachwüchsig und daher für den Bestand als wenig repräsentativ. Die Aussagen über die Lebensspanne und die Lebensgeschichte beruhen sowohl auf diesen Dauerbeobachtungen als auch auf den morphologischen Altersbestimmungen an 30 geernteten Pflanzen.

Die Vermehrung der Sprosse durch klonales Wachstum wurde ebenfalls durch Dauerbeobachtungen und morphologische Analysen ermittelt. Die Populationsdichte wurde durch Zählungen auf einer Fläche von 24 m² gemessen. Bei jeder Einzelpflanze wurden sämtliche Sprosse gezählt und dabei vegetative und Blütensprosse unterschieden. Die Ermittlung der Samenproduktion erfolgte an zehn Pflanzen verschiedener Größe während der Fruchtreife. Dazu wurde Anzahl der Früchte pro Blütenköpfchen, der Blütenköpfchen pro Sproß und der Blütensprosse pro Pflanze gezählt.

Ergänzend zu den Freilanduntersuchungen wurden Beobachtungen und Messungen an Pflanzen ausgeführt, die aus Samen angezogen und in Lysimeter-Becken ausgepflanzt worden waren.

3. Lebensgeschichte der Einzelpflanzen

Die Lebensgeschichte von *Aster tripolium* konnte durch dreijährige Beobachtungen und ergänzende morphologische Analysen weitgehend aufgeklärt werden (Abb. 1). Die Samen von *Aster tripolium* keimen Ende April in großer Zahl; Nachzügler werden jedoch bis in den Herbst gefunden. Im ersten Lebensjahr findet noch keine Internodienstreckung statt; alle Blätter sind daher rosettig gehäuft. Bemerkenswert ist, daß bereits im ersten Lebensjahr das klonale Wachstum mit der Ausbildung einer größeren Anzahl von Tochterrosetten beginnt, die zum Teil sogar schon am Ende der Vegetationsperiode sproßbürtige Wurzeln besitzen (Abb. 2). Im zweiten Lebensjahr machten alle Sprosse ein Erstarkungswachstum durch und produzierten weitere Tochterrosetten, so daß die Pflanzen nunmehr aus jeweils drei Sproßgenerationen bestanden (Abb. 3). Die Rosettenbereiche des ersten Lebensjahres hatten überwiegend eine horizontale Lage eingenommen und waren überschlickt worden; ältere Pflanzen von *Aster tripolium* machen daher den Eindruck von Rhizompflanzen. Durch extrem starke Überschlickung im Frühjahr 1990 gingen sechs Pflanzen verloren. Von den verbliebenen 14 blieben sechs vegetativ, während bei acht Pflanzen der

Hauptspieß einen Blütenstand ausbildete. Ganz offensichtlich gibt es, wie auch bei *Limonium vulgare* festgestellt (EBER & VEENHUIS, im Druck), eine kritische Größe für die Blühfähigkeit, denn die Rosetten der blühenden Sprosse waren stets deutlich größer als die der vegetativ verbliebenen. Nach der Fruchtreife stirbt der Blütenspieß bis auf die Basalbereiche ab, an denen die Seitensprosse sitzen. Auch im dritten Lebensjahr wurden bei allen Pflanzen weitere Tochterrosetten ausgebildet; bei einem Durchschnitt von 2,6 wurden maximal acht Rosetten gezählt. Auf anderen Flächen wurden auch wüchsrigere Klone gefunden, die ein wesentlich stärkeres Wachstum besaßen und im dritten Lebensjahr bereits eine größere Anzahl von Blüten sprossen verschiedener Generationen hervorgebracht hatten (Abb. 4). Ein Ende der Lebensgeschichte ist noch nicht erkennbar, da alle Pflanzen sich erst im Übergang von der vegetativen in die reproduktive Phase befinden und noch eine sehr intensive Vermehrung der Sproßzahl durch klonales Wachstum erfolgt.

Weitere Aufschlüsse ergeben sich aus morphologischen Untersuchungen an Einzelpflanzen und den Vegetationsversuchen in den Lysimeterbecken. Bei den Untersuchungen im Freiland zeigte sich nämlich, daß Pflanzen mit einer besonders großen Zahl blühender Sprosse nur wenige Erneuerungstrieb (Abb. 4) besitzen. So besaß eine Pflanze mit 33 blühenden Sprossen, der größten bisher gefundenen Anzahl, nur noch sieben vegetative Sprosse. Die Pflanzen des Vegetationsversuches besaßen am Ende ihres ersten Lebensjahres wohl weniger, aber wesentlich größere Rosetten als am natürlichen Wuchsort. Sämtliche Rosetten gingen im folgenden Jahr in die generative Phase über, Tochterrosetten wurden nicht mehr ausgebildet. Die Pflanzen zeigten also sämtlich einen biennen Lebenszyklus.

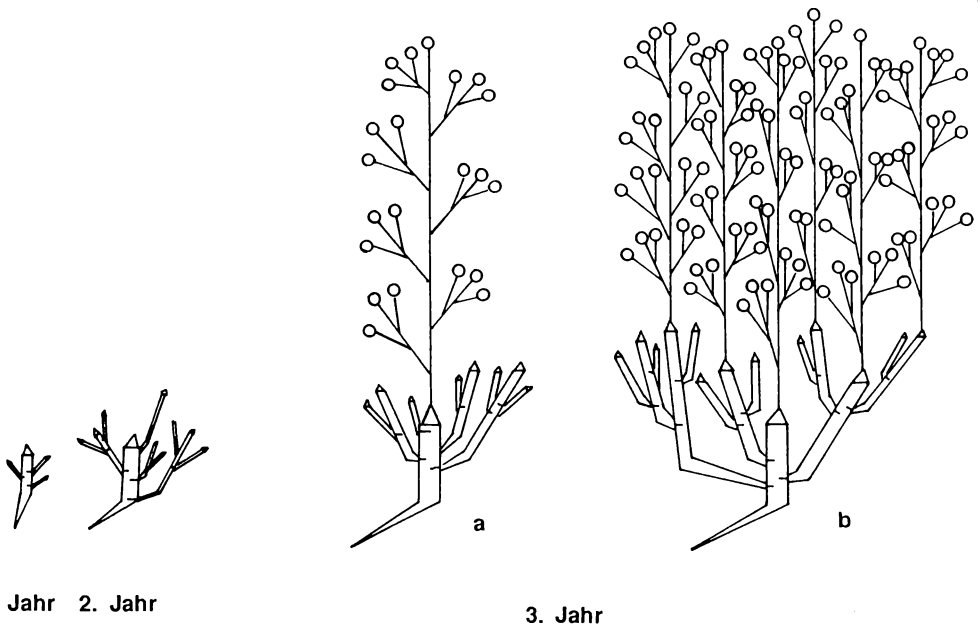


Abb. 1: Lebensgeschichte von *Aster tripolium* während der ersten drei Jahre

1. Jahr: Primärspieß mit ersten Tochterrosetten
2. Jahr: Weitere Sproßvermehrung durch klonales Wachstum
3. Jahr: a) Pflanze mit Hauptspieß in der generativen Phase
b) Pflanze, bei der neben dem Hauptspieß bereits mehrere Seitensprosse in die generative Phase gelangt sind und andere vegetativ geblieben sind

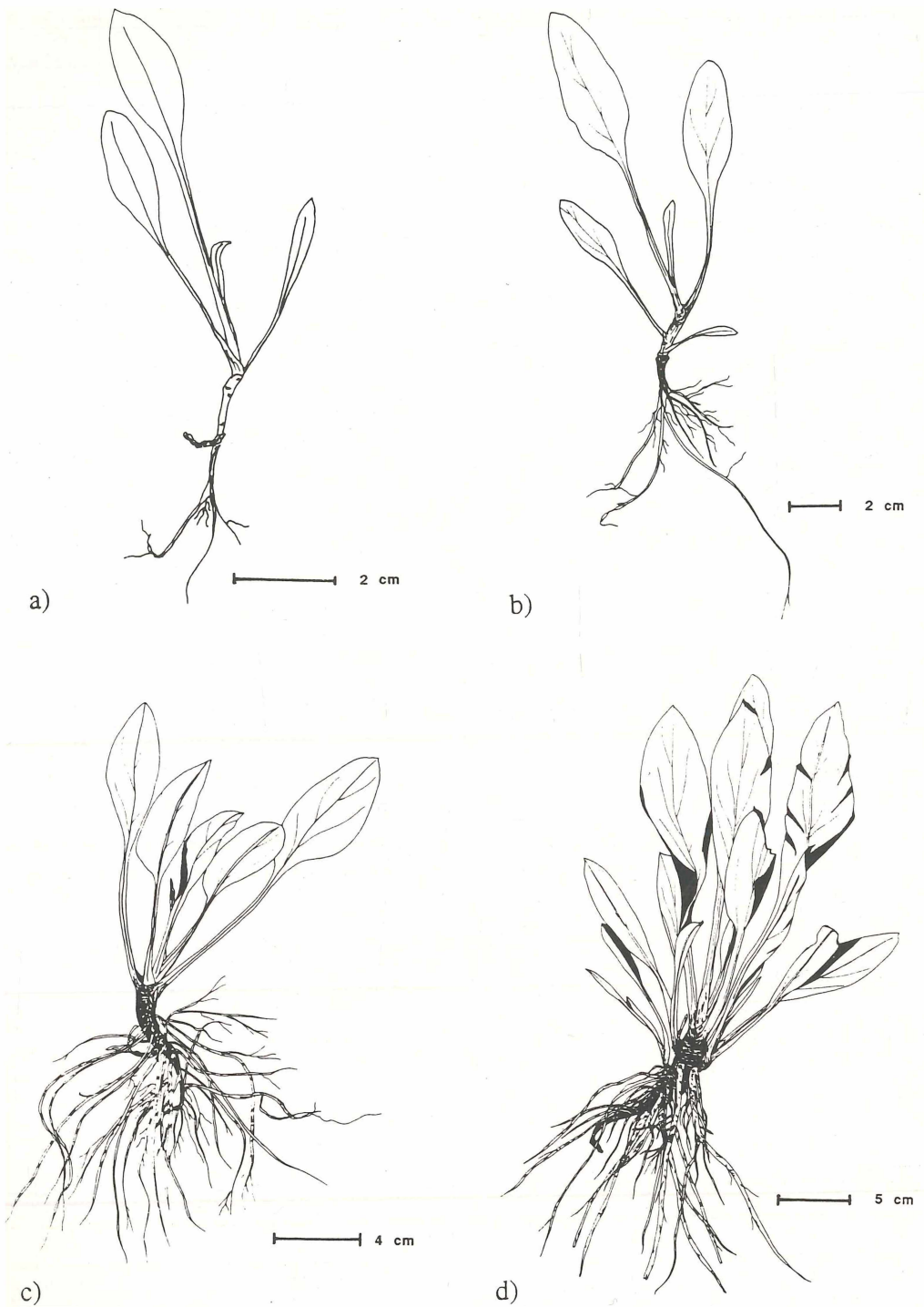


Abb. 2: Entwicklung von *Aster tripolium* im 1. Lebensjahr: In der Lysimeteranlage gezogene Pflanze im Alter von vier (a), sechs (b), acht (c) und zwölf (d) Wochen



Abb. 3:
Zweijährige Pflanze von *Aster tripolium* mit Tochterrosetten der 1. und 2. Ordnung. Blätter und Wurzeln nicht dargestellt. Rosettenzone (a) des 1. Jahres, Zuwachs des 2. Jahres (b) der Hauptachse

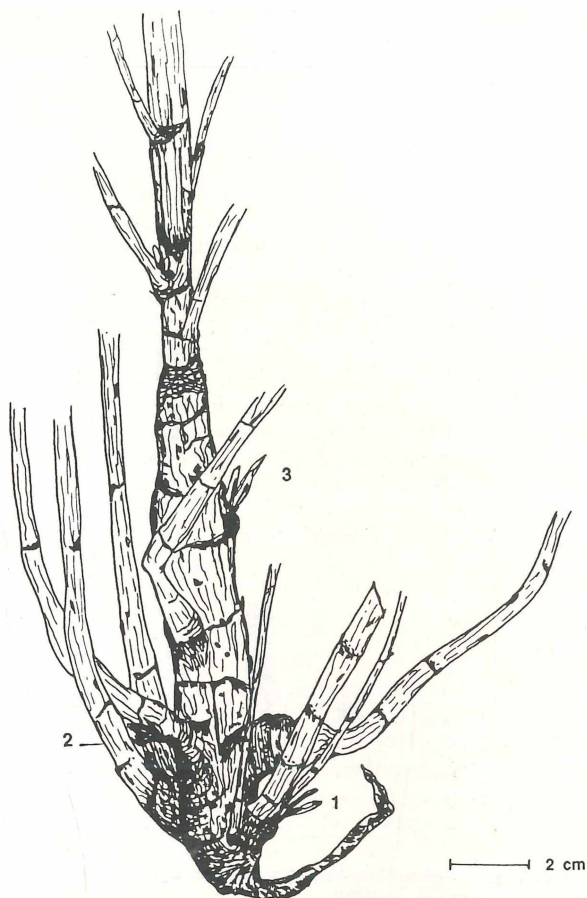


Abb. 4:
Dreijährige Pflanze von *Aster tripolium* mit Tochter sprossen 1. bis 3. Ordnung. Erneuerungstriebe 1 bis 3

4. Jahresrhythmus des Wachstums

Zu Beginn der Vegetationsperiode besitzen die Sprosse von *Aster tripolium* nur vier bis fünf kleine, stark sukkulente Rosettenblätter, wie sie auch bei *Plantago maritima* und *Halimione portulacoides* beobachtet wurden (STRUTZ-FISCHER & EBER, nicht publiziert). Ab Ende März bis Mitte April setzt der Neuaustrieb ein, und es wird in rascher Blattfolge eine Rosette entwickelt, deren Blätter sukzessive größer werden. Anfang Mai beginnt die Internodienstreckung der Blüten sprosse. Blühfähige Triebe besitzen zu diesem Zeitpunkt sechs bis elf große Rosettenblätter von im Durchschnitt 14 cm Länge und 2,5 cm Breite.

Die Streckung des Blüten sprosses erfolgt sehr schnell. Nach etwa zwanzig Tagen ist er 8 bis 12 cm lang, und die Ausbildung eines Blütenstandes mit zahlreichen Bereicherungstrieben beginnt. Mitte Juni haben die Blüten sprosse eine durchschnittliche Länge von 30 cm und bestehen

aus 50 bis 90 Internodien. Sämtliche Rosettenblätter sind bereits abgestorben. Die Entwicklung der Blütenköpfchen beginnt Mitte Juni, die Blühphase Ende August und erstreckt sich über mehrere Wochen. Die Blütensprosse sind zu diesem Zeitpunkt meist 60-90 cm lang (Abb. 5) und besitzen 15-30 Bereicherungstrieb. Es handelt sich dabei um relativ kleinwüchsige Pflanzen, denn in anderen Bereichen herrschten bis 140 cm hohe Pflanzen vor.

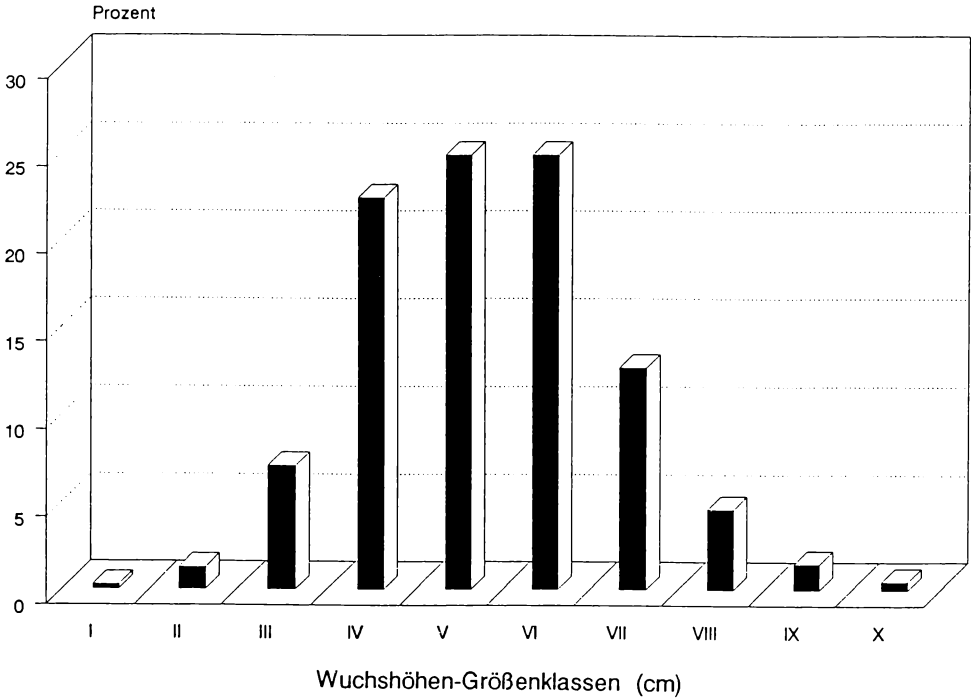


Abb. 5: Häufigkeitsverteilung der Wuchshöhen blühender Sprosse auf einer Probefläche von 24 m² (n = 608). (Längenklassen à 10 cm; Klasse I: 10-40 cm)

5. Reproduktion und klonales Wachstum

Die Vermehrung der Pflanzen erfolgt teils generativ über die Samenproduktion, teils vegetativ durch klonales Wachstum. Hohe Vermehrungsraten sind eine Voraussetzung für eine effektive Vermehrung.

Die Samenproduktion der Astern-Bestände ist außerordentlich hoch. Pro Köpfchen wurden im Mittel 23 Früchte, pro Blütensproß bei einer mittleren Zahl von 53,8 Köpfchen 1.237 Früchte gezählt. Für die bereits erwähnte Pflanze mit der größten bisher beobachteten Zahl von 33 Blütensprossen ergeben sich damit 40.834 Früchte, für die 24 genauer untersuchten Quadrate in einem dichten Asternbestand durchschnittlich 25.667 Früchte pro m².

Das klonale Wachstum beginnt bei Aster bereits im ersten Lebensjahr mit der Ausbildung von Tochterrosetten und ist in den ersten Jahren sehr intensiv, da es sich auf immer neue sproßgenerationen erstreckt. Bis zu vier sproßgenerationen konnten bisher sicher festgestellt werden, und jeder sproß kann im ersten Lebensjahr bis zu vier seitensprosse produzieren, stärkere im zweiten Lebensjahr noch ein bis zwei zusätzliche. Alle sprosse bleiben zeitlebens miteinander verbunden.

Bei Analysen der Populationsstruktur auf einer Fläche von 24 m² wurden 374 Pflanzen (= Klone) gefunden. Davon befanden sich 210 Pflanzen (56,1 %) in der vegetativen Phase und besaßen durchschnittlich 1,7 sprosse, während die 164 Pflanzen (43,9 %) in der generativen Phase im Mit-

tel aus jeweils 8,0 Sprossen bestanden, von denen 3,0 (37,8 %) vegetativ, 5,0 (62,2 %) generativ waren. Maximal wurden dabei 48 Sprosse pro Pflanze gefunden.

6. Schlußbemerkungen

Bei unseren Untersuchungen konnte für Pflanzen von *Aster tripolium* bisher nur unter Kulturbedingungen eine zweijährige Lebensdauer festgestellt werden. Diese Pflanzen wuchsen außerordentlich mastig und starben nach einer Vollblüte, da sie keine Erneuerungssprosse gebildet hatten. Offensichtlich fördern günstige Lebensbedingungen die generative Reproduktion zu Lasten des klonalen Wachstums. Unter den sehr viel rauheren Lebensbedingungen und der intensiven Konkurrenz in den Salzwiesen wird die Entwicklung erheblich verlangsamt; alle Entwicklungsphasen werden wesentlich später erreicht. Allerdings ist die Variation innerhalb der Populationen sehr groß. Mit zunehmendem Alter werden die Klone immer dichter; das führt offensichtlich zu einer Reduzierung der vegetativen Erneuerung und schließlich zum Tod.

Sowohl die generative Vermehrung als auch die vegetative durch klonales Wachstum sind sehr effektiv, wenn man die Dichte der Pflanzen und ihrer Triebe als Maßstab nimmt. Erstere dient der Vermehrung der Genotypen, letztere ihrer Vergrößerung und Ausbreitung. Während die hohe Samenproduktion für eine kurzlebige Pflanze nicht ungewöhnlich ist, überrascht die Intensität und Schnelligkeit des klonalen Wachstums, das wie bei Gräsern bereits im ersten Lebensjahr beginnt. Eine Vermehrung der Individuen der Genotypen wird hierbei nicht erreicht, da keine Fragmentation stattfindet. Zudem ist der Raumgewinn zu gering, als daß eine dichtebedingter Tod vermieden werden könnte.

Literatur

- EBER, W. & H. STRUTZ-FISCHER, 1991: Populations- und produktionsbiologische Untersuchungen in Salzwiesen der niedersächsischen Nordseeküste. Verh. Ges. Ökol. 20: 945-950.
- EBER, W. & B. VEENHUIS, 1991: Natalität und Mortalität bei *Limonium vulgare*. In: SCHMID, B. & J. STÖCKLIN (Hrsg): Populationsbiologie der Pflanzen. Birkhäuser-Verlag, Basel: 62-73.
- GLAHN, H. VON, DAHMEN, R., LEMM, R. VON & D. WOLFF, 1989: Vegetationssystematische Untersuchungen und großmaßstäbliche Vegetationskartierungen in den Außengroden der niedersächsischen Nordseeküste. Drosera '89 (1/2): 145-168.
- HARPER, J. L., 1977: Population biology of plants. Academic Press, London.
- HUISKES, A. H. L., SOELEN, J. VAN & M. M. MARKUSSE, 1985: Field studies on the variability of *Aster tripolium* L. in relation to salt marsh zonation. Vegetation 61: 163-169.
- MEIJDEN, R. VAN DER, 1990: Heukel's Flora van Nederland. Wolters-Noordhoff, Groningen.
- STERK, A. A. & D. O. WIJNANDS, 1970: On the variation in the flower heads of *Aster tripolium* L. in the Netherlands. Acta Bot. Neerl. 19: 436-444.
- STRUTZ-FISCHER H. & W. EBER, 1991: Zur Populationsbiologie von *Halimione portulacoides*. Verh. Ges. Ökol. 19: im Druck.
- WAGENITZ, G., 1979: Compositae I. In: CONERT, H. J., HAMANN, U., SCHULTZE-MOTEL, W. & G. WAGENITZ (Hrsg.): Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa Bd. VI, Teil 3: 64-67.

Adresse

Dipl.-Biol. Heide Strutz-Fischer
Prof. Dr. Wolfgang Eber
Universität Oldenburg
FB Biologie
Ammerländer Heerstr. 114-118

W - 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: 1991

Band/Volume: [20_2_1991](#)

Autor(en)/Author(s): Strutz-Fischer Heide, Eber Wolfgang

Artikel/Article: [Lebenszyklus, Reproduktion und klonales Wachstum von *Aster tripolium* 951-957](#)