

Reproduktionsaufwand und Reproduktionskapazität der Sträucher und Bäume mitteleuropäischer Gehölzfluren - Eine Bewertung aus der Sicht des Schemas der r- und K-Selektion

Michael Pirl

Synopsis

Data on basic reproductive traits in 100 individuals of 17 shrub and tree species common for Central European forests and thickets are presented, based on a survey of the aboveground biomass allocation patterns. Generally, the results are in accordance with the r- and K-selection theory, but also deviate from it in some respect. For example, there exists no clear correlation between the reproductive capacity or the reproduction effort of a species and its ecological niche differentiation. In regard to the number of seeds produced some shrubs outnumber herbaceous species typical of forest clearings. On the other hand, woody plants which usually represent earlier successional stages, e.g. *Clematis vitalba*, *Sambucus nigra*, *Fraxinus excelsior*, sometimes produce more seeds than those of stable climax forests, as does the complete successional vegetation type, too. Vegetative and generative growth apparently relies on the same resources, since it was observed that mast fruiting in trees leads to a marked decrease in the amount of leaves. There is strong evidence of a highly significant, inverse, and interspecific relationship between the number of diaspores on one side (quantity) and their mass and caloric values on the other (quality). Besides theoretical considerations in evolutionary biology, also the importance of the data concerning plant reproduction is emphasized, since they provide the necessary basis for understanding the processes of seed rain, seed dispersal, and the feeding ecology of birds.

reproductive effort, reproductive capacity, r-/K-selection, succession, forest, scrubland

1. Einführung

Die Auseinandersetzung mit Fragen der Biomasse-Verteilung im Tier- oder Pflanzenkörper und die Bewertung wichtiger fortpflanzungsbiologischer Kenngrößen einer Art werden oft mit dem Versuch verknüpft, die erzielten Ergebnisse in ein möglichst anschauliches und einfaches Schema einzuordnen. Eines der bekanntesten Beispiele ist das von MACARTHUR & WILSON (1967) entworfene Gedankengebäude der r- und K-Selektion, das seit seiner erstmaligen Vorstellung allerdings von zahlreichen Autoren verfeinert, ergänzt und weiterentwickelt wurde, z. B. GADGIL & BOSSERT (1970), PIANKA (1970), GADGIL & SOLBRIG (1972), PIANKA (1972), DEMETRIUS (1975), NICHOLS, CONLEY, BATT & TIPTON (1976) und GRIME (1977). Hiervon unabhängig, beansprucht die Kenntnis des Reproduktionsgeschehens einer Art ein herausragendes Interesse. Überlegungen und Untersuchungen darüber, wann und wie oft in ihrer Lebensgeschichte eine Pflanze Nachkommenchaft erzeugt und mit welchem Erfolg dies eintritt, stehen im Spannungsfeld mehrerer Problemkreise.

Menge und Beschaffenheit des jährlichen Fruchtbehanges bei Gehölzen beispielsweise schlagen im individuellen Stoffhaushalt mitunter merklich zu Buche. Nahrungsökologisch spielen Pollen, Nektar, Samen und Früchte für viele Insekten und Wirbeltiere eine große Rolle, und letztlich nehmen die in "Vektordiensten" stehenden Tiere auf dem Wege der Bestäubung und Diasporen-Ausbreitung ganz erheblichen Einfluß auf die Populationsbiologie der jeweiligen Pflanzenspezies (Austausch genetischen Materials, seed-rain, Boden-Samenbank usw.). Grunddaten zur Fortpflanzungskapazität einer Pflanze sind demnach für Ökophysiologen, Evolutions- und Populationsbiologen gleichermaßen wichtig.

Die Mehrzahl der bisherigen Arbeiten zum Thema "life history" bezieht sich auf Reptilien, Vögel und krautige Pflanzen. Im folgenden werden Zahlenangaben zur Fruktifikation mitteleuropäischer Sträucher und Bäume vorgelegt und vor dem Hintergrund des r- und K-Schemas interpretiert, das - in Abb. 1 stark vereinfacht - ein Dilemma zwischen Quantität und Qualität (a, b) sowie infolge Rückgriffs auf gemeinsame Ressourcen ein konkurrierendes Nebeneinander (c, d) vegetativen und generativen Wachstums fordert und versucht, Entspre-

zungen zwischen den reproduktionsbiologischen Kenngrößen und der ökologischen Nische einer Spezies aufzudecken. Demzufolge sei der für die geschlechtliche Fortpflanzung betriebene "Aufwand" nach Zahl und Masse bei Pionierarten (r -Strategen) größer als bei Vertretern ökologisch "stabiler", d. h. reifer, klimaxnaher Bestände (K -Strategen). In Abschnitt 3.3 soll eine Antwort auf die weitergehende Frage gegeben werden, ob solche geschlossenen Bestände als Ganzes mit Blick auf ihre reproduktiven Aufwendungen voneinander abweichen.

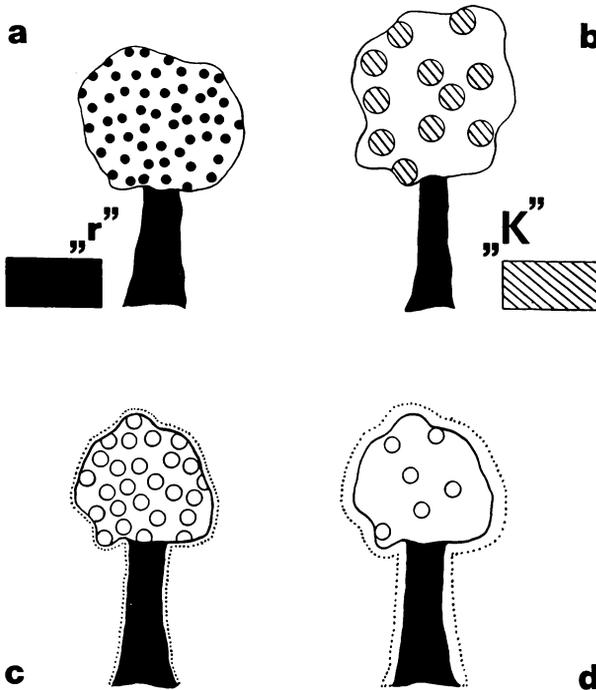


Abb. 1: Stark vereinfachtes Schema zur Veranschaulichung der r - und K -Fortpflanzungs-Strategien. In (a) und (b) seien zwei verschiedene Gehölzarten gegeben, denen zur Fruchtbildung gleich große Vorräte verfügbar sein mögen. Art (a) (r -Strategie) beschreitet den Weg zahlreicher kleiner Einheiten, Art (b) (K -Strategie) tätigt umfangreiche Ressourcen-Investitionen für den Einzelfall unter Inkaufnahme einer geringeren Zahl. In (c) und (d) ist in eine dritte Spezies mit stark alternierendem Fruchtbehang dargestellt. Mastjahre (c) beanspruchen den Stoffhaushalt derart, daß kein nennenswerter vegetativer Zuwachs (gepunktete Umrißlinie) erfolgt. Umgekehrt verhält es sich in Jahren schwacher oder ausbleibender Fruktifikation.

2. Methoden und Untersuchungsgebiet

Die Angaben zu den Biomassen (vgl. Tab. 1) bedeuten Trockenmassen und gründen auf der vollständigen Bergung und Zerlegung der oberirdischen Vegetationskörper der Sträucher und Bäume, also Stamm und Krone, unter Auslassung der Wurzel, zu einem Zeitpunkt vor der Frucht-Vollreife, um Verluste durch Frugivorie weitgehend auszuschalten. Die Zerkleinerung erfolgte zunächst manuell, bei größeren Kronen im Anschluß daran unter Einsatz eines handelsüblichen Komposthäckslers und lieferte - nach Maßgabe der mechanischen Abtrennbarkeit - drei Fraktionen: Früchte, Holz und Grünmasse. "Holz" ist hier festgelegt als das Holz des Stammes, der Äste und aller nicht diesjährigen Zweige, d. h. einschließlich des Dicken-Zuwachses an den vorjährigen und älteren Kronenteilen, aber ausschließlich der diesjährigen Verlängerung der Kurz- und Langtriebe. Die Grünmasse umfaßt das gesamte Blattwerk und eben jenen Teil des Jungholzes, dessen man durch bloßes Abschneiden habhaft werden kann.

Um den Einfluß von Alter und Kronen-Größe auf die Fruchtmenge nach Möglichkeit auszugleichen, sei als Hilfsgröße bzw. Relativmaß zur Kennzeichnung des Frucht-Aufkommens der Begriff des Reproduktionsauf-

wandes (im folgenden RAW) eingeführt. Er ist hier definiert als prozentualer Anteil der Fruchtmasse an der Grünmasse. Ein RAW von 50% bedeutet demnach, daß die Fruchtmasse nur halb so groß ist wie die der Blätter und der frischen Lang- und Kurztriebe zusammen. Demgegenüber bezeichnet die Reproduktionskapazität die einfache Gesamtzahl der je Individuum oder im Mittel pro Art und Jahr festgestellten Samen.

Die Bestimmung des Blatt-Anteils an der Grünmasse geschah bei jeder Art gesondert durch weitergehende Zerkleinerung der Kurz- und Langtriebe (n=30 jeweils). Hochrechnungen der Zahl der Samen und Früchte fanden bei Werten von n>1000 mittelbar über Wägungen statt, oder nachdem die Zahl der Samen bzw. Kerne pro Frucht, der Früchtchen pro Sammelfrucht usw. in mindestens 100 Fällen in Erfahrung gebracht worden war. Die für den Blüten- und Fruchtausatz maßgeblichen Lichtverhältnisse konnten in grober Näherung durch Beschränkung der Individuen-Ernte auf klar abgrenzbare Fälle berücksichtigt werden: Solitär, Lichtgenuß bei allseitiger Konkurrenz durch gleich hohe Nachbarn, Stand im Waldesinneren bzw. unter Vollschaten.

Die Angaben zur spezifischen Verbrennungsenergie wurden mit einem Wasserkalorimeter gewonnen und beruhen auf nicht aschefreien, bei 333 °K vorgetrockneten Proben. - Die Abschätzung der Biomasse ganzer Gehölzbestände gründet auf der Vorgehensweise, zunächst die an mehreren Einzelexemplaren einer Art erhaltenen Werte auf den jeweiligen Stammumfang zu beziehen und darauf die Summe aller Stammumfänge aller Individuen aller Gehölzarten auf einigen, je nach Dichte und Homogenität 20 bis 200 m² großen Probestellen zu ermitteln (3800 Registrierungen auf ca. 7000 m²).

Die Entnahme des Pflanzenmaterials ging vonstatten im Rahmen von Pflege- und Durchforstungsarbeiten an mehreren Standorten der Wetterau (Hessen) im Laufe des Jahres 1989, im Einvernehmen mit den Grundbesitzern und unter Beachtung naturschutzrechtlicher Belange. Die zur Beurteilung des Bestandsaufkommens erforderlichen Aufnahmen und Vermessungen von Parzellen fanden an zwei Punkten innerhalb des genannten Landschaftsraumes statt: in einem an Esche (*Fraxinus excelsior*) und Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*) reichen, eutrophen, mäßig frischen, auf Lößlehm über tertiären Kiesen in 160 m NN stockenden, 90 Jahre alten Eichen-Bestand (*Quercus robur* und *Qu. petraea*), auf dem sich auch im vorigen Jahrhundert bereits Wald befand (Untersuchungsfläche "Wald"), des weiteren in einem seit rund fünf Jahrzehnten aufgelassenen, flächenhaft verbuschten Wein- und Obstberg auf Rotliegendem in einem Seitental der Nidder (Untersuchungsfläche "Feldgehölz" bzw. "Sukzession", 140 m NN, ein gleichfalls eutropher, aber trockener Standort mit Kalkvorkommen).

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 **Grunddaten zur Kennzeichnung des Fruchtbehangs einzelner Sträucher und Bäume (Tab. 1)**

Die Daten vermitteln einen Überblick der für generative Zwecke bereitgestellten Biomasse bzw. Samen-Anzahl bei Gehölzen. *Sambucus nigra* (Nr. 34), *Fraxinus excelsior* (Nr. 13) und auch *Clematis vitalba* (Nr. 05) beispielsweise können im Hinblick auf ihre Reproduktionskapazität offensichtlich in Größenordnungen vordringen, die man gewöhnlich nur krautigen Arten früher Sukzessionsstadien (Ruderal- und Kahlschlagfluren) zuordnen würde. Die Zahl der hervorgebrachten Samen liegt in den genannten Fällen etwa in dem Bereich, den SALISBURY (1942) für *Digitalis purpurea* angibt.

Eine Bewertung hängt jedoch stets von den gewählten Bezugsgrößen ab: In Relation zu den Krautigen wären die obigen Zahlenwerte bei Gehölzen, die im Regelfalle als Angehörige fortgeschrittener Sukzessionsstufen aufzufassen sind, überhaupt nicht zu erwarten. Innerhalb eines allein von Phanerophyten gebildeten Artenspektrums kommen die drei soeben aufgeführten Arten aber durchaus als Erstbesiedler in Frage oder haben in Frühstadien der Wiederbewaldung ihren Schwerpunkt. Aus dieser Sicht ergibt sich der "Vorsprung" etwa gegenüber der Eiche (*Quercus robur*, Nr. 25) zu Recht.

Der verminderte Fruchtbehang artgleicher Individuen unter Konkurrenz bzw. Beschattung (s. besonders *Prunus avium* ssp. *avium* und *Sambucus nigra*) entspricht allgemeiner Erfahrung. Es sei auf die Differenzen hingewiesen, die intraspezifisch selbst bei standort- und weitgehend altersgleichen Individuen zu beobachten sind. *Prunus avium* ssp. *avium* (Nr. 19 und 20 der Tab. 1) sowie *Sambucus nigra* (Nr. 33 und 32) zeigen diesbezüglich einen Faktor von weit über zehn. Auch die RAW-Werte streuen über eine große Bandbreite hinweg, und zwar innerartlich teilweise stärker als interspezifisch, was eine Zuordnung zwischen Reproduktionsauf-

wand und ökologischer Nische nahezu unmöglich macht. *Clematis vitalba* (Rohbodenpionier an Störstellen) etwa zeichnet sich durch einen weit unter dem Durchschnitt liegenden RAW aus.

Tab. 1: Auswahl wichtiger reproduktiver Kenndaten, gewonnen an 42 Exemplaren 17 mitteleuropäischer Strauch- und Baumarten. Jede laufende Nummer repräsentiert ein Individuum mit vollständiger Kronen-Zerlegung. Leere Kreise bedeuten Einzelstand (Solitäre), halb ausgefüllte Stellung inmitten etwa gleich hoher, geschlossener Vegetation, voll ausgefüllte Stand im Waldschatten (Unterholz). RAW steht für Reproduktionsaufwand; er wird in Prozent angegeben und dient als Hilfsmaß zur Kennzeichnung der für die Fortpflanzung bereitgestellten Biomasse (vgl. Text).

| Lfd. Nummer | Standort | Art | Alter in Jahren | Fruchtmasse in g | RAW | Anzahl Samen | Spezifische Verbrennungsenergie in kJ/g Frucht |
|-------------|----------|---------------------------------------|-----------------|------------------|-----|--------------|--|
| 01 | ○ | <i>Acer campestre</i> | 13 | 779 | 20 | 29094 | 16,7 |
| 02 | ○ | <i>Acer pseudoplatanus</i> | 65 | 10619 | 113 | 63208 | 16,4 |
| 03 | ○ | <i>Clematis vitalba</i> | 3 | 17 | 12 | 4803 | 21,3 |
| 04 | ○ | <i>Clematis vitalba</i> | 5 | 212 | 24 | 47162 | . |
| 05 | ○ | <i>Clematis vitalba</i> | 13 | 708 | 39 | 155560 | . |
| 06 | ◐ | <i>Cornus sanguinea</i> | 20 | 246 | 63 | 2457 | 20,1 |
| 07 | ◐ | <i>Cornus sanguinea</i> | 11 | 91 | 45 | 907 | . |
| 08 | ◐ | <i>Cornus sanguinea</i> | 20 | 12 | 2 | 116 | . |
| 09 | ○ | <i>Crataegus laevigata</i> | 43 | 1566 | 48 | 15715 | 16,1 |
| 10 | ○ | <i>Crataegus monogyna</i> | 32 | 1128 | 90 | 5989 | . |
| 11 | ○ | <i>Crataegus curvisepala</i> | 19 | 241 | 22 | 821 | . |
| 12 | ○ | <i>Euonymus europaea</i> | 25 | 361 | 241 | 5479 | 25,9 |
| 13 | ○ | <i>Fraxinus excelsior</i> | 38 | 37858 | 192 | 569293 | 18,1 |
| 14 | ○ | <i>Hedera helix</i> | 13 | 424 | 36 | 12350 | 23,2 |
| 15 | ○ | <i>Ligustrum vulgare</i> | 17 | 105 | 38 | 4913 | 20,0 |
| 16 | ◐ | <i>Lonicera xylosteum</i> | 27 | 48 | 14 | 3821 | 10,8 |
| 17 | ◐ | <i>Lonicera xylosteum</i> | 12 | 16 | 6 | 1399 | . |
| 18 | ○ | <i>Lonicera xylosteum</i> | 9 | 20 | 28 | 2006 | . |
| 19 | ○ | <i>Prunus avium</i> ssp. <i>avium</i> | 89 | 12167 | 170 | 24083 | 17,0 |
| 20 | ◐ | <i>Prunus avium</i> ssp. <i>avium</i> | 87 | 658 | 5 | 1303 | . |
| 21 | ○ | <i>Prunus avium</i> ssp. <i>avium</i> | 26 | 750 | 22 | 1484 | . |
| 22 | ○ | <i>Prunus spinosa</i> | 19 | 1124 | 262 | 3020 | 17,5 |
| 23 | ◐ | <i>Prunus spinosa</i> | 11 | 25 | 16 | 67 | . |
| 24 | ◐ | <i>Prunus spinosa</i> | 15 | 65 | 167 | 165 | . |
| 25 | ○ | <i>Quercus robur</i> | 34 | 9494 | 87 | 3043 | 16,2 |
| 26 | ○ | <i>Quercus robur</i> | 14 | 964 | 18 | 309 | . |
| 27 | ○ | <i>Quercus robur</i> | 11 | 90 | 9 | 29 | . |
| 28 | ○ | <i>Rhamnus catharticus</i> | 45 | 2142 | 118 | 81793 | 18,6 |
| 29 | ○ | <i>Rosa canina</i> | 15 | 1256 | 36 | 48692 | 16,1 |
| 30 | ○ | <i>Rosa canina</i> | 13 | 557 | 42 | 20017 | . |
| 31 | ◐ | <i>Rosa canina</i> | 11 | 135 | 27 | 5549 | . |
| 32 | ○ | <i>Sambucus nigra</i> | 12 | 2883 | 270 | 423219 | 16,7 |
| 33 | ○ | <i>Sambucus nigra</i> | 12 | 203 | 44 | 35921 | . |
| 34 | ○ | <i>Sambucus nigra</i> | 11 | 6120 | 154 | 898404 | . |
| 35 | ○ | <i>Sambucus nigra</i> | 6 | 2179 | 109 | 319873 | . |
| 36 | ○ | <i>Sambucus nigra</i> | 5 | 1109 | 162 | 162799 | . |
| 37 | ◐ | <i>Sambucus nigra</i> | 39 | 139 | 13 | 20416 | . |
| 38 | ◐ | <i>Sambucus nigra</i> | 19 | 119 | 21 | 17534 | . |
| 39 | ◐ | <i>Sambucus nigra</i> | 12 | 12 | 41 | 605 | . |
| 40 | ○ | <i>Sambucus racemosa</i> | 22 | 459 | 43 | 88748 | 22,2 |
| 41 | ◐ | <i>Sambucus racemosa</i> | 10 | 53 | 16 | 10127 | . |
| 42 | ◐ | <i>Sambucus racemosa</i> | 9 | 253 | 53 | 48938 | . |

Der Brennwert bzw. die spezifische Verbrennungsenergie variiert zwar innerhalb einer gewissen Spanne (vgl. *Lonicera xylosteum* mit *Hedera helix* oder *Euonymus europaea*), hat jedoch als Einzelgröße keine weitere Aussagekraft. Die Fruchtmassen streuen über einen noch erheblich größeren Bereich (10^1 bis 10^4 g, vgl. in Tab. 1 *Fraxinus excelsior*, Nr. 13, mit *Sambucus nigra*, Nr. 39) und bestimmen - aus der Sicht des Stoffhaus-

haltes der Pflanze - weitgehend die Wertigkeit der generativen Ausgaben. Im Rahmen von Bestandesabschätzungen ist es unerheblich, ob Massen oder Brennwerte zu einem Vergleich herangezogen werden, da die Arten mit fettreichen Früchten (s. o.) sich an der gesamten, je ha und Jahr anfallenden Fruchtmasse der untersuchten Bestände (Abb. 5) in nur untergeordnetem Maße beteiligen.

Aufgrund des Gesamtmaterials (100 Kronenzerlegungen, von denen eine Auswahl in Tab. 1 wiedergegeben ist), ist bei Bäumen und Sträuchern mit vorherrschend baumförmigem Habitus (*Crataegus*) ein Zusammenhang zwischen Alter und RAW wie auch zwischen Alter und Holzmasse anzunehmen. Stäucher im engeren Sinne (*Prunus spinosa*, *Sambucus nigra*, *Lonicera xylosteum*) sind in der Stärke ihrer Fruktifikation und auch in ihrer Holzmasse offenbar weithin altersunabhängig.

3.2 Die "Kosten" der Fortpflanzung

Detaillierte Stoff-Bilanzen (C-Haushalt, Elementflüsse) und der Nachweis unmittelbarer Verknüpfungen müssen selbstverständlich ökophysiologischen Studien vorbehalten bleiben. Einige Ergebnisse der Untersuchungen zur Biomasse-Verteilung sind aber geeignet, Hinweise auf die Beanspruchung von Ressourcen infolge der Frucht- und Samenreife ergeben. Dies entspricht der aus der forstlichen Ertragskunde vertrauten Tatsache, daß in Jahren übermäßigen Fruchtbehanges ("Mastjahre") der Stammzuwachs geringer und auch ohne jegliche Immissionsschäden mit natürlichen Blatt- und Nadelausfällen zu rechnen ist (WALTER & BRECKLE 1986, BURSCHEL & HUSS 1987): Begrenztheit und Nutzungs-Verschiebung von Vorräten. Eine eindrucksvolle Studie zu diesem "internen Wettbewerb", dargelegt am Beispiel einer krautigen Art, haben SNOW & WHIGHAM (1989) vorgelegt.

In Abb. 2 ist anhand von vier Beispielen jeweils der Massenzuwachs der jungen Früchte, beginnend mit der Anschwellung des Fruchtknotens bis hin zur Vollreife, sowie der Anteil, der während dieser Zeit im Vergleich zu einer im Frühjahr festgelegten Stichprobe von Blüten noch zu überdauern vermochte, gegen die Zeit aufgetragen. Beide Vorgänge sind, je für sich betrachtet, trivial: Massenzunahme infolge steigender Assimilation, Abstoßung von Blüten und unreifen Früchten ("Junifall") wegen Befalls mit Schaderregern oder auch von der Mutterpflanze selbst veranlaßt. Als aufschlußreich erweist sich indessen eine Übereinanderlagerung beider Kurven: Die jeweils stärksten Änderungen pro Zeiteinheit treten etwa synchron auf, oder aber die Massenzunahme der noch unreifen Früchte verläuft am raschesten kurz nach "Ausschaltung" einer großen Zahl konkurrierender Ressourcen- bzw. Assimilatnutzer. In der "life history" der Pflanze ist dies als entscheidender Punkt zu werten: Je mehr Früchte bis zur Endreife und zur Ausbreitung gelangen, desto höher die Aussicht, sich mit dem eigenen Erbmaterial in den Genpool künftiger Generationen einbringen zu können, desto stärker aber auch der Verbrauch an der Netto-Assimilation des laufenden und den Rücklagen früherer Jahre (r-Strategie des Arterhalts durch Ausweichen und Neubesiedlung, d. h. auf dem Wege einer hohen Nachkommenzahl unter Vernachlässigung der Wettbewerbsfähigkeit der Elterngeneration, bei kurzer individueller Lebensdauer). Umgekehrt schonit geringe oder ausbleibende Reproduktion den Stoffhaushalt der Mutterpflanze bzw. Reserven können dazu verwandt werden, durch stärkeren Austrieb Raum- und Lichtgewinn zu erzielen und damit die (kurzfristige) Konkurrenzkraft zu steigern (Abb. 1, c und d), allerdings langfristig zulasten der zahlenmäßigen Präsenz in einer Vegetationseinheit (K-Strategie des Verbleibs am Ort, ermöglicht durch geringe Nachkommenzahl, große Wettbewerbsstärke und hohe Lebenserwartung).

In Abb. 3 sind einige Daten der drei jeweils überdurchschnittlich fruchtenden Eichen (*Quercus robur* Nr. 25-27) aus Tab. 1 graphisch aufgetragen: Das älteste und größte Exemplar (55 cm Stammumfang) besitzt einen rund zehnfach höheren RAW, eine hundertmal größere Fruchtmasse und eine rund 40 mal größere Holzmasse, die auf die Fruchtmasse bezogene einfache Blattfläche ist aber etwa zehnfach kleiner als bei der jüngsten Eiche (20 cm Stammumfang). Da ein solcher Faktor bei Solitären, die von demselben Standort stammen, wohl kaum mit Unterschieden der photosynthetischen Leistungsfähigkeit erklärbar ist, kann der Mehrbehang an Eicheln nur unter Aufwendung vorjähriger Überschüsse erzielt werden. Anders formuliert: Das jüngste Exemplar muß zur Deckung der Ausgaben für die Fruchtproduktion weitgehend auf die aktuelle Netto-Assimilation zurückgreifen, da die (noch) bescheidenen Abmessungen von Stamm und Wurzeln für bedeutendere Speicherkapazitäten nicht ausreichen. Ältere Eichen können einen maßgeblichen Teil der generativen Kosten kraft ihrer Ressourcen bereitstellen: Der Fruchtbehang geht über das durch das Blattwerk "finanzierbare" Kontingent hinaus.

Abb. 4 greift die Frage nach dem in Anlehnung an das r- und K-Schema zu fordernden gegenläufigen Zusammenhang zwischen Anzahl und "Wertigkeit" auf, erläutert am Beispiel von siebzehn Gehölzarten. Die Qualität

der Diasporen (Ausbreitungseinheiten) wird hier nach deren absoluten Energiegehalt bemessen, also nach dem Produkt aus Einzelmasse und spezifischer Verbrennungsenergie, ihre Quantität durch Bezug der Gesamtzahl pro Individuum auf dessen Stammumfang. Zwischen beiden Größen besteht (im interspezifischen Vergleich !) ein hochsignifikanter, inverser Zusammenhang: Je mehr Diasporen hervorgebracht werden, desto kleiner und energetisch "geringwertiger" sind diese; je geringer ihre Anzahl, desto massiger und energiereicher wird eine Ausbreitungseinheit sein.

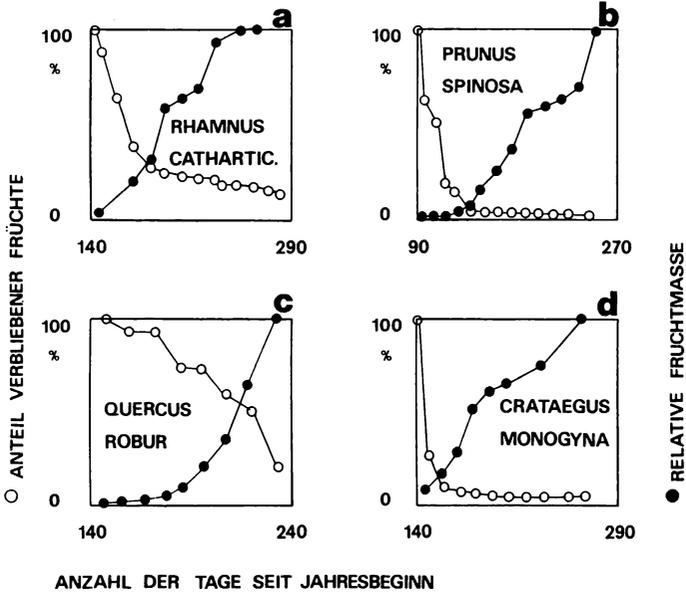


Abb. 2: Phänologie und Phänometrie junger Früchte im Laufe einer Vegetationsperiode, dargestellt am Beispiel von Kreuzdorn (*Rhamnus catharticus*, a), Schwarzdorn (*Prunus spinosa*, b), Stieleiche (*Quercus robur*, c) und Eingriffeligem Weißdorn (*Crataegus monogyna* s. str., d). Auf der Abszisse ist die Zeit abgetragen (in Tagen seit Jahresbeginn), auf der Ordinate das "Blütenschicksal" (leere Kreise) sowie die relative Fruchtmasse (ausgefüllte Kreise), jeweils ausgedrückt in Prozenten. Blütenschicksal bedeutet den Anteil verbliebener Früchte im Vergleich zur ursprünglichen Zahl der Blüten (n=100 mindestens), die Fruchtmasse ist in ihrem Anteil an der Endmasse zur Vollreifezeit angegeben (n=50 mindestens je Termin).

3.3 Vergleich des Fortpflanzungs-Aufkommens ganzer Pflanzenbestände

Die Regel, nach der sich Arten und Individuen der mitteleuropäischen Wälder in mehrfacher Hinsicht durch ein geringeres reproduktives Aufkommen auszeichnen als Vertreter früher, junger Gehölzsukzessionen, bestätigt sich offenbar auch auf der höheren Betrachtungsebene dieser Einheiten selbst: Wie Abb. 5 erkennen läßt, ist die Gesamtzahl der in einem flächenhaften Feldgehölz ("Sukzession") pro Hektar und Jahr zu erwartenden Gehölzsamen mehr als viermal so hoch wie in einem klimaxnahen Waldbestand ("Wald"). SCHULZ (1989) gelangte bei einem entsprechenden Vergleich einer Wirtschaftswiese (infolge regelmäßiger Mahd vergleichsweise stabile Pflanzengesellschaft) mit einer benachbarten Grünlandbrache (instabiler Bestand) nahezu zu demselben Faktor.

Die Fruchtmassen erreichen zudem im Wald im Mittel weniger als die Hälfte bis etwa ein Drittel dessen, was im Feldgehölz ansteht. Neben dem je Baum bzw. Strauch geringeren Fruchtansatz kommt hierbei die Bestandesstruktur zum Tragen bzw. der einfache, aber entscheidende Umstand der sehr viel geringeren Individuendichte. Selbst in gut gegliederten, naturnahen Wäldern (Strauchschicht, Unterstand, Haupt-Kronenschicht) kann sie auf weit unter 1000 pro Hektar absinken, in filzartigen Rosen-Schlehen-Gebüschern geringen Alters dagegen auf über 50000 hochschnellen. Ausgesprochene Hochwaldbezirke besitzen eine Fruchtmasse, die knapp eine Größenordnung unter derjenigen solcher Gehölzbrachen anzusiedeln ist.

Nach demselben Verfahren vorgenommene Abschätzungen weiterer Bestandes-Parameter liegen in guter Übereinstimmung mit den Literaturwerten, so z. B. der Blattflächenindex mit 5,12 im Wald, gegenüber 5,7 (WALTER 1986). Die gesamte oberirdische Biomasse aller Gehölze beläuft sich im Wald auf 317 t; DUVIGNEAUD (zitiert nach WALTER 1986) fand 270 t.

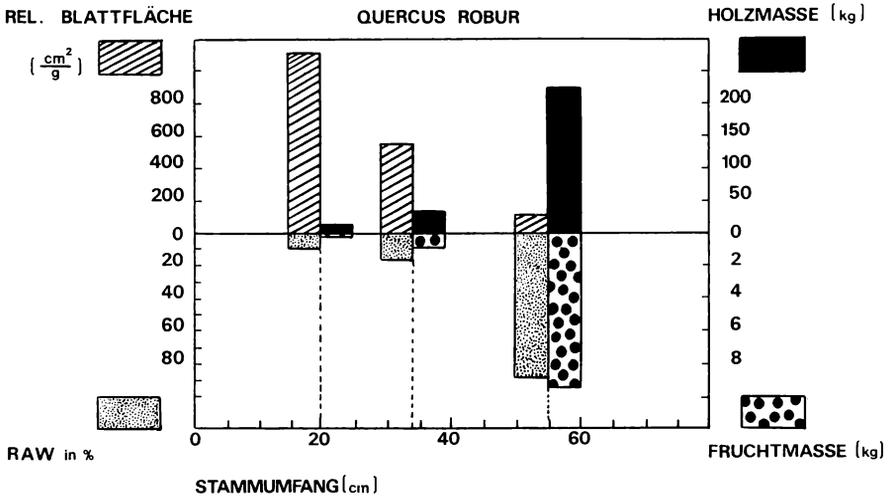


Abb. 3: Oberirdische Biomasse-Verteilung dreier fruchtender Solitär-Eichen (*Quercus robur*) von demselben Standort. Die absolut wie relativ hohen Investitionen des bzgl. des Stammumfanges größten bzw. ältesten Exemplares lassen sich nur durch Inanspruchnahme von Ressourcen erklären, über die ein junges Bäumchen noch nicht verfügt. Schwarze Säulen geben die Holzmasse an, solche mit schräger Strichschraffur die relative Blattfläche, erhalten aus der einfachen Blattfläche, dividiert durch die Fruchtmasse. Feine Punktschraffur repräsentiert den Reproduktionsaufwand (RAW), ausgefüllte schwarze Kreise symbolisieren die absolute Fruchtmasse. Auf der Abszisse ist der Stammumfang abgetragen.

4. Ausblick

Die erzielten Ergebnisse können wegen des geringen Stichprobenumfangs nur mit Einschränkungen für weitergehende Schlußfolgerungen verwendet werden. Insbesondere zwischenartige Vergleiche sind dadurch erschwert, daß die intraspezifische Variabilität ein größeres Ausmaß annehmen kann als die interspezifische Veränderlichkeit. Die lange Lebensdauer von Sträuchern und Bäumen, die Plastizität ihres Wettbewerbs um Nährstoffe, Licht und Wuchsraum, ferner Vorratsbegrenzung, Witterung, Schadfraß, genetische Voraussetzungen und die jeweils verschiedene Vorgeschichte bedingen innerhalb einer Population ein räumlich und zeitlich unübersichtliches Muster der Fruktifikation. Eine zufriedenstellende Korrelation zwischen ökologischer Nische einerseits und Reproduktionsaufwand bzw. Reproduktionskapazität andererseits ist vielfach, aber nicht in jedem Fall oder nur mit Einschränkungen möglich. Das r- und K-Schema bewährt sich bei Fragen nach der jahreszeitlichen oder lebensgeschichtlichen Partitionierung der im Dienst der Fortpflanzung stehenden Biomassen.

Eine Gegenüberstellung ganzer Lebensgemeinschaften vor dem Hintergrund möglicher "kollektiver" Reproduktionsstrategien ist recht neu (DANSERAU & LEMS 1957, LUFTESTEINER 1982, SCHULZ 1989). So kann auch der Vergleich "Feldgehölz/Wald" nur ein Schritt auf dem Wege sein, entsprechende Untersuchungen noch in einer Vielzahl geographisch und pflanzensoziologisch andersartiger Vegetationseinheiten in Angriff zu nehmen. Hierbei sind die mit der Bereitstellung von Frucht-Biomasse unmittelbar verknüpften Prozesse der Samen-Ausbreitung durch Tiere und des Aufbaus einer Boden-Samenbank zu berücksichtigen. Abb. 5 beschreibt demgegenüber ein potentielles Frucht-Aufkommen, das sich - ohne Ornithochorie und Schadfraß in Rechnung zu stellen -, ungeschmälert in einen rein eigenbürtigen Diasporen-Niederschlag fortsetzen würde. Neuere Feldstudien (KOLLMANN 1992) belegen aber den z. T. hohen exogenen Eintrag von Samen auf

Danksagung

Mein Dank gilt Herrn Prof. Dr. G. Gottsberger für die Betreuung der Arbeit. Herr Dr. A. Seibert vom Institut für Physikalische Chemie der Justus Liebig-Universität Gießen ermöglichte freundlicherweise die kalorimetrischen Untersuchungen. Wertvolle Hilfe bei bodenkundlichen Analysen wurde mir durch Herrn Dr. H.-R. Wegener, Institut für Bodenkunde und Bodenerhaltung der Justus Liebig-Universität, und Herrn R. Tegeler von der Hessischen Forsteinrichtungsanstalt Gießen zuteil.

Literatur

- BURSCHEL, P. & J. HUSS, 1987: Grundlagen des Waldbaus. Ein Leitfaden für Studium und Praxis. Pareys Studententexte 49. - Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin: 352 S.
- DANSERAU, P. & K. LEMS, 1957: The grading of dispersal types in plant communities. - Contrib. Inst. Bot. Montreal 71: 1-52.
- DEMETRIUS, L. 1975: Reproductive strategies and natural selection. - American Naturalist 109: 243-249.
- GADGIL, M. & W. H. BOSSERT, 1970: Life historical consequences of natural selection. - American Naturalist 104: 1-24.
- GADGIL, M. & O. T. SOLBRIG, 1972: The concept of r- and K-selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. - American Naturalist 106: 14-31.
- GRIME, J. P. 1977: Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary ecology. - American Naturalist 111: 1169-1194.
- KOLLMANN, J. 1992: Gebüschentwicklung in Halbtrockenrasen des Kaiserstuhls. - Natur und Landschaft 67: 20-26.
- LUFTENSTEINER, H. W. 1982: Untersuchungen zur Verbreitungsbiographie von Pflanzengemeinschaften an vier Standorten in Niederösterreich. - Bibl. Bot. 135: 1-68.
- MACARTHUR, R. H. & E. O. WILSON, 1967: The theory of island biogeography. - Princeton University Press, Princeton: 203 S.
- NICHOLS, J. D., CONLEY, W., BATT, B. & A. R. TIPTON, 1976: Temporally dynamic reproductive strategies and the concept of r- and K-selection. - American Naturalist 110: 995-1005.
- PIANKA, E. R. 1970: On r and K selection. - American Naturalist 104: 592-597.
- PIANKA, E. R. 1972: r and K selection or b and d selection?. - American Naturalist 106: 581-588.
- SALISBURY, E. J. 1942: The reproductive capacity of plants. - Bell, London: 244 S.
- SCHULZ, B. 1989: Vergleichende Untersuchungen zur Diasporenverbreitung, zum Reproduktionsaufwand und zur Verbreitungseffektivität in zwei krautigen Pflanzengesellschaften. - Diplomarbeit, Justus Liebig-Universität Gießen: 163 S. mit Anhang.
- SNOW, A. A. & D. F. WHIGHAM, 1989: Costs of flower and fruit production in *Tipularia discolor* (Orchidaceae). - Ecology 70: 1286-1293.
- WALTER, H. & S. W. BRECKLE, 1986: Ökologie der Erde. Band 3: Spezielle Ökologie der Gemäßigten und Arktischen Zonen Euro-Nordasiens. - G. Fischer Verlag, Stuttgart: 587 S.
- WALTER, H. 1986: Allgemeine Geobotanik. 3., neubearb. Aufl. (UTB 286). - E. Ulmer Verlag, Stuttgart: 279 S.

Adresse

Dipl.-Biol. Michael Pirl
Justus Liebig-Universität Gießen
Botanisches Institut I
Senckenbergstraße 17-25

D-6300 Gießen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: [21_1992](#)

Autor(en)/Author(s): Pirl Michael

Artikel/Article: [Reproduktionsaufwand und Reproduktionskapazität der Sträucher und Bäume mitteleuropäischer Gehölzfluren - Eine Bewertung aus der Sicht des Schemas der r- und K-Selektion 437-445](#)