

Die Realisierung zeitlicher Nischen bei der Blattentwicklung in Hochstaudenbeständen.

Reinhard Bornkamm und Marlies Hanna

Synopsis

High forb stands dominated by *Solidago* species were investigated for the production of leaf area and leaf numbers throughout one vegetation period. It was shown that temporal niches of leaf development were realized. Using the data available it could, however, not be decided whether stronger competitors outcompete weaker ones in the time best suited for growth ('crowding for time'). Here additional investigations are necessary.

Zeitliche Nischen, Blattflächen, Solidago, Arrhenatherum

Temporal niches, time sharing, leaf area, Solidago, Arrhenatherum

1. Einleitung

Vegetation besitzt ein raum-zeitliches Gefüge. Auch die Ressourcen, die Pflanzen nutzen, wechseln in Raum und Zeit. Wenn die einzelne Ressource, um die mehrere Pflanzenarten miteinander konkurrieren, nicht benannt werden kann, wird in der Pflanzenökologie oft von Raum-Konkurrenz gesprochen, womit zugleich die in dem Raum befindlichen Ressourcen gemeint sind ('crowding for space', DE WIT 1960). Seltener wird in der Pflanzenökologie die Frage nach der zeitlichen Differenzierung gestellt (die in der Tierökologie ganz selbstverständlich ist). Bei der Bildung zeitlicher (saisonaler) Nischen geht es um unterschiedliche Lebensabläufe unter sonst gleichen oder ähnlichen Außenbedingungen. Ausgehend von den Gedanken von HUTCHINSON (1961) sprechen SHMIDA & ELLNER (1984) und ELLNER (1987) vom 'time sharing' und stellen theoretische Beziehung zur Stabilität von Umweltfaktoren her. Bei höheren Pflanzen mit ihren im Grunde recht ähnlichen Lebensabläufen stellt die vegetative Phase einen konkurrenzintensiven Zeitraum dar, und die Sproß- und Laubentwicklung ist eine entscheidende Größe. Sie hängt von dem Allokationsmuster ab (wie es TILMANN, 1988 beschrieben hat) und kann durch zwei Parameter erfaßt werden: 1.) Lage des Maximums, 2.) Lebensdauer der Blattorgane. Für letzteres hat HARPER (1977) die Blattflächendauer (leaf area duration) als Größe eingeführt, die auch in der vorliegenden Arbeit benutzt werden soll.

Hinweise auf dieses Phänomen liegen vor. Bekannt ist z.B. das Verhalten der Geophyten im Laubwald oder das der Therophyten in bestimmten Ökosystemen, wo saisonale Nischen genutzt werden (s. ELLENBERG 1978, S. 624 ff., TÜXEN 1986). Sind solche Erscheinungen Besonderheiten oder sind sie vielleicht in der Vegetation allgemein verbreitet? Falls dies so ist, stellt sich die Frage, ob sich bei der zeitlichen Nutzung von Ressourcen eine Verdrängung aus den für die Stoffproduktion günstigen Bereichen beobachten läßt, wie das bei den üblichen Umweltfaktoren (s. ELLENBERG 1952) bekannt ist, d.h. ob die Konkurrenz anderer Arten den Wachstumsrhythmus verändert. Als Beispiel möchten wir das Verhalten von *Solidago*-Arten unter unterschiedlichen Bedingungen benutzen. Dabei kann es noch nicht um eventuelle quantitative Zusammenhänge gehen, sondern zunächst sollte geprüft werden, ob ein Phänomen im Sinne der beiden oben gestellten Fragen überhaupt nachweisbar ist.

2. Material und Methoden

Untersucht wurden 8 Flächen von je 1m² Größe, an deren Vegetation in 6 Fällen *Solidago canadensis* L. (*Solidago anthropogena* im Sinne von SCHOLZ 1993), in 2 Fällen *Solidago gigantea* AIT. maßgebend beteiligt war. Diese beiden Arten sind sich im Wachstumsrhythmus recht ähnlich (WERNER & PLATT 1976). In ihnen wurden während der Vegetationsperiode 1992 die Blattzahlen und (mit einer auf Blattlängenmessung und Umrechnungsfaktor basierenden zerstörungsfreien Methode) die Blattflächen für die vorhandenen Arten alle 1–2 Wochen erhoben (nähere Angaben bei HANNA 1993). Aus diesen Angaben wurden die mittleren Größen der Einzelblätter und die Blattflächendauer (nach HARPER 1977) errechnet.

3. Ergebnisse

3.1 Charakterisierung der Bestände

Tab. 1 zeigt die charakteristischen Werte für die einzelnen Versuchflächen. B1 und B2 stellen stark beschattete Waldrandstandorte in der Nähe von Brieselang (Kr. Havelland) dar, K1 – K4 mäßig be-

	Brieselang B1 B2		Kehler Weg K1 K2 K3 K4				Flughafensee F1 F2	
Blattflächenindex (F), Maximum (in m ² /m ²)	2,2	3,9	0,7	0,5	5,5	1,0	6,5	5,2
Datum	159	226	232	232	167	232	152	152
Flächendauer (FD, in F x Wochen)	88,5	173,1	10,9	9,8	65,5	18,9	92,9	79,5
Beschattung	stark		mittel				sehr gering	
<i>Solidago canadensis</i>	% F	82,7	40,0	43,6	6,9	77,0		
	% FD	82,9	42,3	41,7	6,6	76,1		
<i>Solidago gigantea</i>	% F						30,0	21,1
	% FD						30,7	25,5
<i>Arrhenatherum elatius</i>	% F		55,4	54,3	3,8	16,2		
	% FD		53,6	56,3	3,5	17,6		
<i>Thalictrum minus</i>	% F				88,0			
	% FD				88,8			
<i>Rubus fruticosus</i>	% F						60,8	68,4
	% FD						59,7	64,4
<i>Poa angustifolia</i>	% F	5,1						
	% FD	5,1						
<i>Calamagrostis epigeios</i>	% F						8,5	7,6
Sonstige Arten	% FD						0,7	2,9
	% F	12,2	4,6	2,1	1,3	6,8	0,6	2,5
	% FD	12,0	4,1	2,0	1,1	6,3		

Sonstige Arten in B1 + B2: *Epipactis helleborine*, *Agropyron repens*, *Equisetum arvense*; in B1: *Cornus sanguinea*, *Acer pseudoplatanus*, *Euonymus europaea*, *Taraxacum officinale*, *Ranunculus acris*, *Potentilla reptans*; in B2: *Carex spicata*; in K1, K2, K3 und K4: *Poa compressa*; in K1 + K4: *Convolvulus arvensis*, in K2 + K3: *Trifolium repens*; in K2: *Vicia angustifolia*; in K3: *Quercus rubra*; in F1 + F2: *Humulus lupulus*; in F1: *Carex hirta*; in F2: *Urtica dioica*.

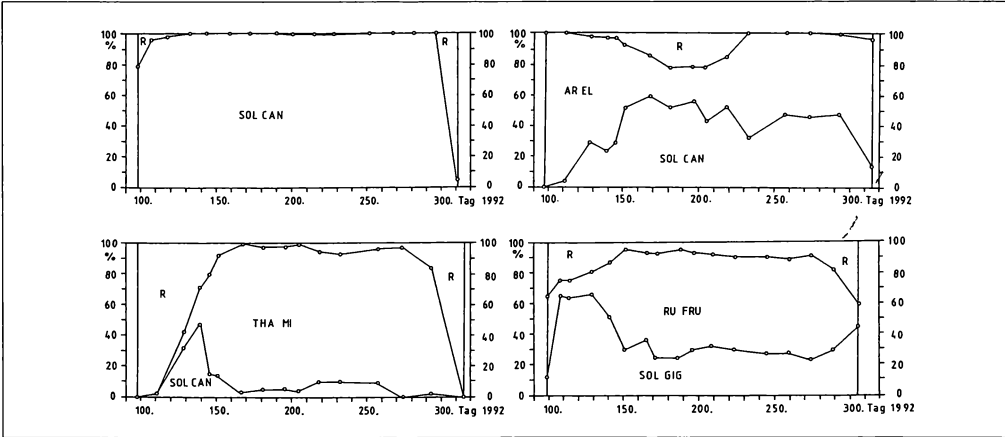
Tab. 1
Vegetationsstruktur der
Versuchsflächen. F=
Blattflächenindex, % F=
Blattfläche einer Art in % der
Gesamtblattfläche, % FD =
Blattflächendauer einer Art in
% der Gesamtblattflächen-
dauer

Table 1
Vegetation structure of the
plots. F= leaf area index,
% F= leaf area of one species
in % of total leaf area,
% FD= leaf area duration of
one species in % of total leaf
area duration.

Abb. 1: Blattflächensumme einzelner Arten in % der Gesamtblattfläche der Versuchsfläche. 1 A= Fläche B2, 1 B= Fläche K1, 1 C= Fläche K3, 1 D= Fläche F1 (vgl. Tab. 1).

Abkürzungen: AR EL = *Arrhenatherum elatius*, R = übrige Arten, RU FRU = *Rubus fruticosus*, SOL CAN = *Solidago canadensis*, SOL GIG = *Solidago gigantea*, THA MI = *Thalictrum minus*.

Fig. 1. Leaf area of a given species in % of total leaf area of the plot. 1A= plot B2, 1B= plot K1, 1C= plot K4, 1D= plot F1 (see table 1). Abbreviations: AR EL = *Arrhenatherum elatius*, R = other species, RU FRU = *Rubus fruticosus*, SOL CAN =



schattete Standorte (Aufschüttungsboden aus tonigem Lehm) im Versuchsgelände Kehler Weg (Berlin-Dahlem) des Instituts für Ökologie (vgl. BORN-KAMM & HENNIG 1982), F1 und F2 wenig beschattete Standorte oberhalb der Uferböschung des Flughafensees in Berlin-Reinickendorf.

Das Maximum der Gesamtblattflächenentwicklung lag entweder im Frühsommer (Tag 150–170) oder im Spätsommer (um den 230. Tag). Wie am Blattflächenindex und der Blattflächendauer zu erkennen ist, war die Dichte der Bestände sehr unterschiedlich. Um

diese Unterschiede zu eliminieren, werden im folgenden relative Werte benutzt und zwar bezogen auf die Gesamtblattfläche (Mittelwerte für den Zeitraum zwischen Tag 135 und 260).

Die Konkurrenzsituation war recht unterschiedlich: In B1 und B2 war *Solidago* völlig dominant, in K1, K2 und K4 war sie mit dem Gras *Arrhenatherum elatius*, in K3 mit der wuchskräftigen Staude *Thalictrum minus* (Gartenflüchtling) vergesellschaftet, in F1 und F2 mit dem Halbstrauch *Rubus fruticosus*. Bei den beteiligten Arten waren die relativen Werte für die Blattflächen (F) und für die Blattflächendauer

(FD) kaum verschieden, so daß im folgenden der Kürze halber nur die F-Werte weiter verwendet werden.

3.2 Verhalten der Solidago-Arten

Das Verhalten der Solidago-Arten unter den verschiedenen Bedingungen ist in Abb. 1 A-D dargestellt. In B2 (Abb. 1 A, ähnlich B1) dominiert *Solidago canadensis* vollständig während der günstigen Wachstumsmonate, andere Arten nehmen nur in den saisonalen Randlagen (Frühling, Herbst) größere Anteile ein.

In K1 (Abb. 1 B, ähnlich K2, K4) dominiert zunächst das teilweise wintergrüne Gras *Arrhenatherum elatius*, ebenso im Herbst, während *Solidago canadensis* während des Sommers die höchsten Blattflächenanteile einnimmt. In K3 (Abb. 1 C) nimmt *Solidago canadensis* nach einem frühen (relativen) Maximum nur geringe Anteile ein, da *Thalictrum minus* stark dominiert. Die übrigen Arten (darunter auch hier geringe Mengen von *Arrhenatherum elatius*, vgl. Tab. 1), besetzen die Frühjahrs- und Herbstmonate. Ein ähnliches Bild ergibt sich in F1 (Abb. 1 D, ähnlich F2), wo *Solidago gigantea* nach einem frühen (relativen) Maximum stark abnimmt und *Rubus fruticosus* stark dominiert und während der gesamten Vegetationszeit vertreten ist, da einige Blätter den (relativ milden) Winter 1991/2 überlebt haben. Die übrigen Arten nehmen wieder Randpositionen ein. Im Ganzen kann man sagen, daß die Intensität der Konkurrenz für *Solidago* von 1A nach 1 D zunimmt.

Eventuelle Unterschiede im Rhythmus der Blattentwicklung sind in den Kurven der Abb. 1 nicht zu erkennen, da sie sich auf die Gesamtblattfläche aller Arten beziehen. In Abb. 2 sind hingegen die Blattflächen auf den während der Vegetation erreichten Maximalwert bezogen. Hier zeigt sich ein grundsätzlich gleichartiger Verlauf aller drei Kurven. Eine Ausnahme machen zwei Absenkungen in F bei der hier vorhandenen, bezüglich der Feuchtigkeit etwas anspruchsvolleren Art *Solidago gigantea* (s. ELLENBERG et al. 1991). Diese Minima können zwanglos durch Blattverluste während der beiden hochsommerlichen Trockenperioden des trockenen Sommers 1992 erklärt werden, die gerade zu dieser Zeit auftraten (Abb. 2). Die entsprechenden Kurven für die Blattanzahlen zeigen übrigens in allen drei Fällen einen ganz ähnlichen Verlauf wie die Kurven der Gesamtblattflächen in Abb. 2, so daß sie hier nicht wiedergegeben werden. Das bedeutet, daß auch die mittleren Größen der Einzelblätter sich nicht nach den Konkurrenzsituationen unterscheiden, sondern nur nach den Untersuchungsgebieten.

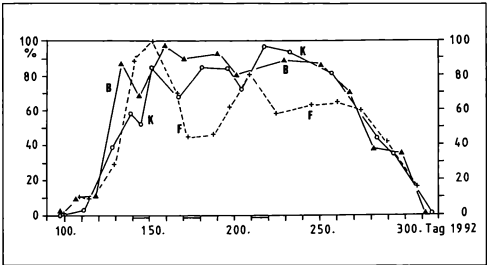


Abb. 2
Blattflächen von *Solidago canadensis* (B, K) und *Solidago gigantea* (F) in % der während der Vegetationsperiode erreichten Maximalwerte. Mittelwerte aus den Versuchsgebieten B = Brieselang, F = Flughafensee und K= Kehler Weg. Die Doppelstriche markieren längere Trockenperioden

Fig. 2
Leaf area of *Solidago canadensis* (B,K) and *Solidago gigantea* (F) in % of the maximum value attained during the vegetation period. Mean values for the experimental areas B= Brieselang, F= Flughafensee und K= Kehler Weg. The duplicate lines indicate extended dry periods.

Dies lassen die Angaben in Tab. 2 erkennen (Mittelwerte aus allen Einzelerhebungen).

3.3 Das Verhalten von Arrhenatherum elatius

Abschließend soll noch das Verhalten von *Arrhenatherum elatius* besprochen werden, das in 4 Flächen als Konkurrent von *Solidago canadensis* auftrat. Abb. 3 zeigt trotz der starken Streuung, daß eine deutliche Zweigipfligkeit der Blattentwicklung mit einem Maximum Frühjahr (ca. Tag 110) und einem Maximum im Spätsommer (ca. Tag 230) vorliegt.

4. Diskussion

Die von uns ermittelten mittleren Größen der Einzelblätter erscheinen klein gegenüber den Angaben von CORNELIUS (1990) und EGLI & SCHMID (1991). Das dürfte methodisch bedingt sein, da die von uns mit berücksichtigten kleineren Blätter in den oberen Sproßpartien den Mittelwert absenkten. Verringerungen der Blattfläche, wie sie von uns beobachtet wurden, können entweder durch Neubildung zahlreicher kleiner Blätter oder durch Verlust weniger großer Blätter erklärt werden. Da sich die Blattzahlen nicht drastisch ändern, dürfte die zweite Interpretation richtig sein. Das stimmt mit den

	Brieselang	Kehler Weg	Flughafensee
<i>Solidago canadensis</i>	8,8 ± 0,7 (16)	5,3 ± 1,0 (40)	
<i>Solidago gigantea</i>			3,5 ± 0,9 (20)
<i>Arrhenatherum elatius</i>		4,8 ± 1,4 (40)	
<i>Thalictrum minus</i>		374,5 ± 173,9 (9)	
<i>Rubus fruticosus</i>			110,6 ± 16,9 (18)
<i>Poa angustifolia</i>	3,4 ± 1,1 (10)		
<i>Acer pseudoplatanus</i>	64,0 ± 9,2 (8)		
<i>Epipactis helleborine</i>	13,7 ± 2,1 (8)		
<i>Euonymus europaea</i>	10,0 ± 2,4 (8)		
<i>Agropyron repens</i>	5,0 ± 1,7 (10)		
<i>Convolvulus arvensis</i>		4,8 ± 0,8 (16)	
<i>Poa compressa</i>		1,2 ± 0,3 (40)	
<i>Calamagrostis epigios</i>			22,5 ± 3,7 (20)

Tab. 2
Mittlere Größe eines Blattes (in cm²) während der Hauptvegetationsperiode (135.–260. Tag) für die wichtigsten Arten (in Klammern Zahl der Werte).

Table 2
Mean size of a single leaf (in cm²) during the main vegetation period (days 135–260) for the most important species (in brackets number of values)

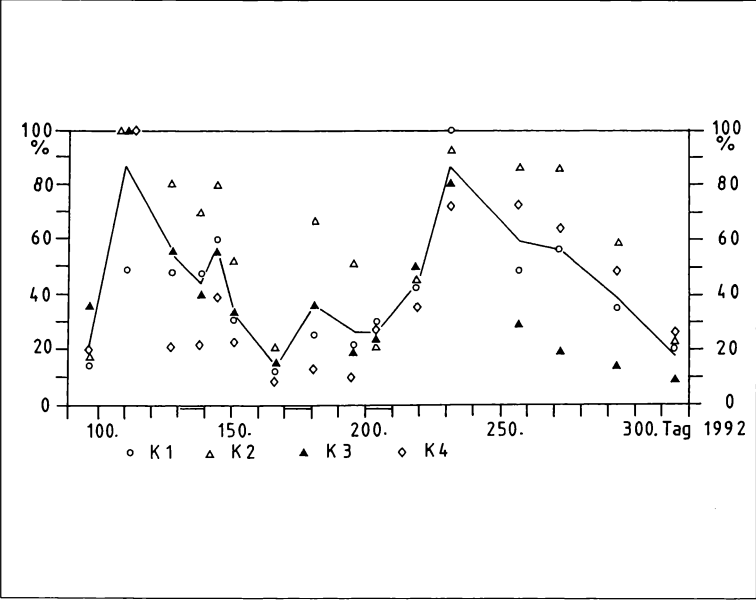


Abb. 3
Blattflächen von *Arrhenatherum elatius* in % der während der Vegetationsperiode erreichten Maximalwerte. Die ausgezogene Linie verbindet die Mittelwerte für die 4 Versuchsfächen am Kehler Weg (K1 – K4). Die Doppelstriche markieren die stärksten Trockenperioden.

Fig. 3
Leaf area of *Arrhenatherum elatius* in % of the maximum values attained during the vegetation period. The solid line shows the mean values for the 4 plots in the Kehler Weg area (K1–K4). The duplicate lines indicate the most severe dry periods.

Angaben von EGLI & SCHMID (1991) überein, wonach im Sommer große Blätter der unteren Sproßpartien abfallen (Fig. 3 S. 186) während sich, wie bei uns, die mittlere Fläche der Einzelblätter nur wenig vermindert (Fig. 2 S. 185). In beiden Arbeiten wird eine Beziehung zu sommerlichen Trockenperioden hergestellt, die vor allem am Standort F für *Solidago gigantea* manifest sind. *Solidago canadensis* ist weniger betroffen, kleinere Blattverluste durch Trockenheit würden aber erklären, warum das Maximum der Blattentwicklung entweder schon um den 160. Tag oder erst um den 230. Tag und nicht in der Sommermitte liegt.

Von den Begleitpflanzen haben gerade einige Holzgewächse relativ große Blätter. Das könnte darauf hindeuten, daß für den Übergang von der Stauden- zur Gehölzvegetation (BORNKAMM 1984,

S. 68/69) nicht nur die Überwachung, sondern bereits die Blattgröße in Bodennähe eine Rolle spielt. Die Kurven für *Solidago* in Abb. 2 geben keinen Hinweis auf eine durch Konkurrenz erzwungene Rhythmusänderung der Blattentwicklung. Bei den weniger starken Konkurrenten *Arrhenatherum elatius* erkennen wir einen starken Einbruch in der Sommermitte (Abb. 3). Ob dieser konkurrenzbedingt ist, würde sich nur mit Hilfe gleichzeitig erhobener Daten aus *Arrhenatherum*-Beständen erkennen lassen, die aber nicht vorliegen. Der sehr frühe Blattfall in der durch die Konkurrenz von zwei Hochstauden gekennzeichneten Fläche K3 könnte eine Andeutung in diese Richtung sein.

Unter Bezug auf die beiden in der Einleitung gestellten Fragen läßt sich sagen, daß in dem untersuchten Beispiel der Hochstaudenbestände zeitliche

Nischen der Blattentwicklung realisiert werden. Ob jedoch Konkurrenz zur Verdrängung einer Art aus der günstigen (optimalen) Wachstumszeit führt ('crowding for time') konnte mit vorliegenden Daten noch nicht geklärt werden, so daß hier weitere Untersuchungen notwendig sind.

Literaturverzeichnis

BORNKAMM, R. & U. HENNIG, 1982: Experimentell-ökologische Untersuchungen zur Sukzession von ruderalen Pflanzengesellschaften auf unterschiedlichen Böden. I. Zusammensetzung der Vegetation. – Flora 172: 267–316.

BORNKAMM, R., 1984: Experimentell-ökologische Untersuchungen zur Sukzession von ruderalen Pflanzengesellschaften. II Quantität und Qualität der Phytomasse. – Flora 175: 45–74

CORNELIUS, R. 1990: The strategies of *Solidago canadensis* L. in relation to urban habitats. I. Resource requirements. – Acta OEcologica 11: 19–34

DE WIT, D.T., 1960: On competition. – Verslagen van landbouwk. onderz.: 66/8: 1–82

EGLI, P. & B. SCHMID, 1991: Beziehungen zwischen Struktur und Dynamik von Blattpopulationen und Sproßwachstum. – In: SCHMID, B. & J. STÖCKLIN, (Hrsgb.), Populationsbiologie der Pflanzen. – Birkhäuser-Verlag Basel-Boston-Berlin: 179–200

ELLENBERG, H., 1952: Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. – Ber. Dtsch.Bot. Ges. 65: 350–361.

ELLENBERG, H., 1978: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. – 2. Aufl., Ulmer, Stuttgart: 982 S.

ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R. WIRTH, V., WERNER, W. & D. PAULISSEN, 1991: Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica XVIII: 1–248

ELLNER, S., 1987: Alternative life history strategies and coexistence in randomly varying environments. Vegetatio 69: 199–208.

HANNA, M. 1993: Zeitliche Nischen bei *Solidago canadensis* L. und *S. gigantea* AIT. – Unveröff. Diplomarbeit TU Berlin.

HARPER, J.L., 1977: Population Biology of Plants. – Acad. Press., London

HUTCHINSON, G.E. 1961: The paradox of the plankton. – Am. Nat. 95: 137–145.

SCHOLZ, H., 1993: Eine unbeschriebene anthropogene Goldrute (*Solidago*) aus Mitteleuropa. – Flor. Rundbr. 27: 7–12.

SHMIDA, A. & S. ELLNER, 1984: Coexistence of plants with similar niches. – Vegetatio 58: 29–55.

TILMAN, D., 1988: Plant Strategies and the Dyn-

amics and Structure of Plant Communities. – Princeton Univ. Press.

TÜXEN, R., 1986: Unser Buchenwald im Jahreslauf. – Beih. Veröff. Natursch. Landschaftspflege Bad.-Württ. 47: 1–128.

WERNER, P.A. & W.J. PLATT, 1976: Ecological relationship of co-occurring golden rods (*Solidago*: compositae). Am. Nat. 110: 959–971.

Adresse

Prof. Dr. Reinhard Bornkamm und Dipl.-Biol. Marlies Hanna, Institut für Ökologie der TU Berlin, Rothenburgstr. 12, 12165 Berlin

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: [24_1995](#)

Autor(en)/Author(s): Bornkamm Reinhard, Hanna Marlies

Artikel/Article: [Die Realisierung zeitlicher Nischen bei der Blattentwicklung in Hochstaudenbeständen. 105-109](#)