POSTER zu Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Berlin 1980) Band IX 1981

Über die Interferenz von Arten unterschiedlicher Lebensform bei Beginn einer ruderalen Sukzession

- Reinhard Bornkamm und Werner Schrade -

During one vegetation period an annual *(Galinsoga parviflora)*, a biennial *(Oenothera biennis)* and a perennial species *(Solidago canadensis)* were cultivated in pure and mixed cultures. *Galinsoga* was dominating in summer, *Oenothera* in fall, each of them showing high shoot/root ratios. *Solidago* playing a minor role mainly developed its root system (shoot/root ratio <1).

Competition, Galinsoga parviflora, Oenothera biennis, Solidago canadensis.

1. Einführung

In den ersten Stadien einer Sukzession folgen Arten unterschiedlicher Lebensform in regelmäßiger Weise aufeinander: Liegt der Schwerpunkt der einjährigen Pflanzen im ersten Jahr, so folgt ihnen rasch der Schwerpunkt der zweijährigen und später der mehrjährigen Arten. Die Arten der späteren Stadien sind häufig bereits von Anfang an im Bestand enthalten und setzen sich erst nach und nach im Rahmen der Interferenz zwischen den Arten durch.

Eine besondere Rolle spielt dies bei Ruderalgesellschaften, die uns in kleinflächigem Wechsel verschieden alter Sukzessionsstadien entgegentreten. Um zur Kenntnis der Interferenz von Ruderalgesellschaften beizutragen, wird in der vorliegenden Arbeit das Verhalten von drei häufigen ruderalen Pflanzenarten unterschiedlicher Lebensform während der ersten Vegetationsperiode von Rein- und Mischkulturen untersucht.

2. Material und Methoden

Von den Arten *Galinsoga parviflora* (einjährig), *Oenothera biennis* (zweijährig) und *Solidago canadensis* (mehrjährig) wurde im Herbst 1974 Saatgut von jeweils einer Einzelpflanze auf dem Versuchsgelände des Instituts für Ökologie am Kehler Weg in Berlin-Dahlem entnommen, Anfang des Sommers 1975 ausgesät und auf sandigem Lehmboden in folgenden Anordnungen kultiviert (Größe der Versuchsfläche: 1/6 m^2):

a) ohne Konkurrenz in Einzelkultur
b) bei intraspezifischer Konkurrenz mit ca. 100 Pflanzen/Versuchsfläche
c) bei interspezifischer Konkurrenz in Zweierkombinationen mit etwa 50 Individuen jeder Art je Fläche
d) bei interspezifischer Konkurrenz in Dreierkombinationen mit etwa 33 Individuen jeder Art je Fläche.

Die Kulturen wurden in der Regel am 2.7., 19.7. und 27.9.1975 geerntet, getrocknet und gewogen. Die Witterung des Versuchsjahres war trocken-warm; insbesondere der Frühsommer brachte eine starke Trockenperiode.

3. Ergebnisse

3.1 Reinkulturen

Galinsoga: An der Biomasse der Einzelpflanzen (9-18 g, s. Tab. 1) waren der Sproß mit >80% und die Wurzel mit <20% beteiligt, so daß das Verhältnis Sproß/Wurzel stets bei 5 lag. Innerhalb des Sprosses nahm der Anteil der Blüten- und Fruchtstände sowie der übrigen Sproßachsen vom 2.7. zum 19.7. zu, derjenige der Blätter dementsprechend ab. Dies steht im Zusammenhang mit der Trockenperiode des Sommers.

In der Reinkultur mit hoher Dichte lag die Biomasse je Fläche meist um 50 g, die Einzelpflanze wog also nur noch etwa 0.5 g. Dies wird insbesondere durch die Verminderung des Sproßsystems verursacht, denn das Sproß/Wurzel-Verhältnis lag nur um 2. In der ersten Julihälfte nahm der Wurzelanteil ab, während der Sproßachsenanteil und die Blüten- bzw. Fruchtstände zunahmen. Ende September war der größte Teil der Blätter abgefallen, so daß fast 50% der Biomasse aus Sproßachsen bestanden.

Als Vergleichsdatum eignet sich am besten der 19.7. Betrachten wir zu diesem Zeitpunkt die Beziehung zwischen Dichte und Biomasse in der Darstellung nach WIT 1960 (Abb. 1), so ergibt sich ein theoretischer Maximalwert der Biomasse von ca. 50 g; der Anteil der Blütenstände beträgt 3.3 g.

Oenothera: Bei *Oenothera* war zu berücksichtigen, daß einige der Pflanzen zum Blühen kamen. Wegen der andersartigen Dynamik und Wuchsform wurden Rosettenpflanzen und blühende Pflanzen getrennt berücksichtigt.

Tab. 1: Gewichte der Reinkulturen und Anteile der einzelnen Fraktionen an der Biomasse.

	Galinsoga				*Oenothera*						*Solidago*		
	2.7.	10.7.	19.7.	27.9.	2.7.		19.7.		20.9.		2.7.	19.7.	20.9.
					n.bl.	bl.	n.bl.	bl.	n.bl.	bl.			
Zahl der Pflanzen/Fläche	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1
Trockengewicht (g)	11.0	9.2	17.7		2.6	3.2	4.0	4.8	12.7	3.6	0.3	0.5	2.3
davon (%)													
Blütenstände	6	12	15			19		25		67			
Blätter	39	25	21			51		27		[1]		49	36
Sproßachsen bzw. Gesamtsproß	38	46	49		88	20	87	38	74	28	71	18	13
Wurzel	17	17	15		12	10	13	10	26	5	29	33	51
Sproß : Wurzel	4.9	4.7	5.5		7.2	9.4	6.9	8.9	2.9	20.1	2.4	2.1	0.9
Zahl der Pflanzen/Fläche	121	100	99		109 +	12	105 +	29	112 +	14	8.4	11.8	27.8
Trockengewicht (g)	54.8	52.9	48.7	17.7	33.7 +	7.6	29.1 +	23.1	52.0 +	13.4			
davon (%)													
Blütenstände	3	9	7	8		4		13		29			
Blätter	28	23	22	7[2]		58		24		[1]		52	32
Sproßachsen bzw. Gesamtsproß	28	26	40	48	91	28	90	52	75	57	70	10	9
Wurzel	41	42	31	37	9	10	10	11	25	14	30	38	59
Sproß : Wurzel	1.5	1.4	2.0	1.7	10.2	8.6	8.6	7.8	3.1	6.1	2.4	1.6	0.7

[1] Blätter abgefallen
[2] Blätter großenteils abgestorben

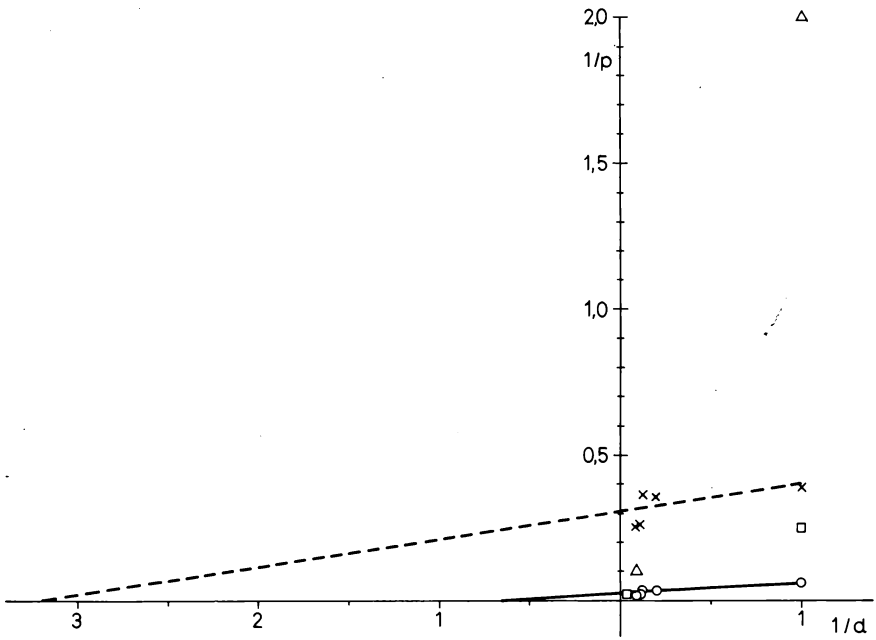

Abb. 1: Darstellung des Kehrwerts der Biomasse (p), aufgetragen gegen den Kehrwert der Bestandesdichte (d) nach WIT 1960.
Kreise und ausgezogene Linie: *Galinsoga parviflora* Gesamt-Biomasse
Kreuze und gestrichelte Linie: *Galinsoga parviflora* Blüten- und Fruchtstände
Quadrate: *Oenothera biennis* Gesamt-Biomasse
Dreiecke: *Solidago canadensis* Gesamt-Biomasse
Werte vom 19.7.75.

In Einzelkultur erreichte die Biomasse der Rosettenpflanzen (s. Tab. 1) im Juli ca. 4 g und nahm zum September hin zu, wobei insbesondere das Wurzelsystem verstärkt wurde. Dadurch sank das Sproß/Wurzel-Verhältnis auf 3. Auch die blühenden Pflanzen erreichten im Juli 4 g, wovon 1/4 bis 1/5 auf den Blütenstand entfiel. Von da an nahm die lebende Blattmasse ab; im September waren die Pflanzen blattlos. Die Masse des Blüten- bzw. Fruchtstandes nahm noch zu, die der Wurzeln nicht, so daß das Sproß/Wurzel-Verhältnis stark anstieg.

In Reinkultur mit hoher Pflanzendichte war die Gesamt-Biomasse mehr als 10 mal so groß wie in der Einzelkultur (vgl. auch Abb. 1), das Sproß/Wurzel-Verhältnis lag um 8-10. Ende September waren auch hier die Pflanzen blattlos. Bei erhöhtem Anteil des Blüten- bzw. Fruchtstandes, jedoch geringer Wurzelentwicklung, war das Sproß/Wurzel-Verhältnis auf etwa 6 abgesunken. Bei den Rosettenpflanzen hingegen wurde, obwohl die Blätter noch lebten, der Wert 3 erreicht, weil sich das Wurzelsystem stark vergrößert hatte.

Solidago: In der Einzelkultur erreichte das Sproßgewicht erst Mitte Juli 0.5, im September 1 g. Die Wurzelentwicklung folgte allmählich nach, wobei das Sproß/Wurzel-Verhältnis von >2 auf <1 sank. Der Blattanteil sank von etwa 1/2 auf 1/3; Blütenstände wurden nicht ausgebildet.

In der Reinkultur mit hoher Dichte war die Gesamtbiomasse am 2. Juli ca. 30 mal, am 19. Juli mehr als 20 mal und am 27. September noch weit mehr als 10 mal so hoch wie in Einzelkultur. Die Verteilung auf die Organe war hingegen ähnlich.

3.2 Die Zweierkombinationen

In den Zweierkombinationen wurden z.T. unterschiedliche Dichten erreicht, wie dies auch bei den Reinkulturen mit hoher Dichte der Fall war. Um hier einen Vergleich zu ermöglichen, wurden alle Werte auf eine Gesamtdichte von 100 Pflanzen/Versuchsfläche bei gleichmäßigem Anteil der beteiligten Arten umgerechnet (s. Abb. 2). Bei *Oenothera* wurden nur die vegetativen Pflanzen berücksichtigt. In der Mischkultur von *Galinsoga* mit *Oenothera* entwickelte *Galinsoga* kleinere Pflanzen als in Reinkultur. Die Sproß/Wurzel-Verhältnisse lagen niedriger als in Reinkultur, und der Anteil der Blütenstände blieb gering. *Oenothera* zeigte gleich große Pflanzen wie in Reinkultur, im September sogar größere. Jahreszeitlich ist eine sehr starke Veränderung zu erkennen: *Galinsoga* machte am 2.7. 51%, am 19.7. 42% und am 27.9. nur 15% der Gesamt-Biomasse aus.

In der Mischkultur von *Galinsoga* mit *Solidago* wies *Galinsoga* größere Pflanzen auf als in Reinkultur, und das Sproß/Wurzel-Verhältnis war ± unverändert. *Galinsoga* machte stets 90% der Biomasse aus.

In der Mischkultur von *Oenothera* mit *Solidago* besaß *Oenothera* etwas größere Rosettenpflanzen und weitaus größere blühende Pflanzen. Die *Solidago*-Pflanzen waren wesentlich kleiner als in Reinkultur.

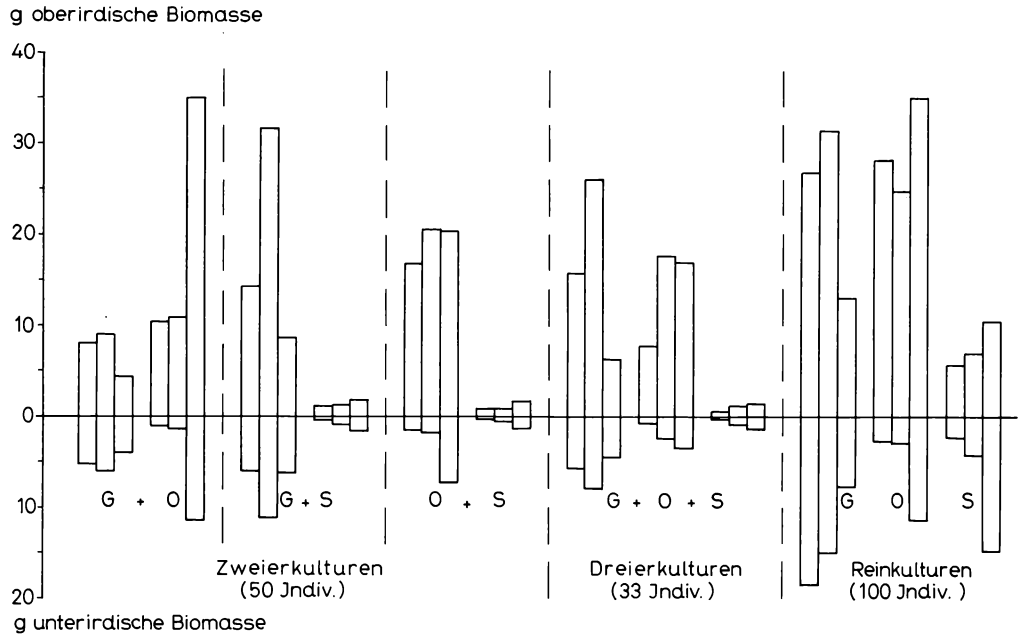

Abb. 2: Biomasse der Arten in Misch- und Reinkulturen am 2.7.75 (jeweils links), 19.7.75 (jeweils Mitte) und 27.9.75 (jeweils rechts).
G = *Galinsoga parviflora*, O = *Oenothera biennis*, S = *Solidago canadensis*.

Die Wirkung der Interferenz läßt sich am besten durch den Vergleich der Arten in Rein- und Mischkultur ermitteln. Die relativen Erträge nach WIT, BERGH (1965), d.h. die Verhältnisse von Biomasse in Mischkultur zu Biomasse in Reinkultur bei voll ausgebildeten Zustand (Mittelwerte der Messungen vom 19.7. und 27.9.) lagen bei *Galinsoga* und *Oenothera* in der Kombination mit *Solidago* bei 0.7 - 0.8, während *Solidago* selbst nur 0.1 - 0.2 aufwies. Die Summe der relativen Erträge (relative yield total, RYT) betrug bei der Kombination *Galinsoga* + *Oenothera* 0.98, bei *Galinsoga* + *Solidago* 0.96 und bei *Oenothera* + *Solidago* nur 0.82. Hieraus läßt sich (WIT, BERGH 1965) wohl nicht der Schluß ziehen, daß eine andere Interferenzform als Konkurrenz auftritt; es dürfte sich vielmehr um Streuung auf Grund zu geringer Parallelenzahl handeln (TRENBATH 1974).

Der Vergleich zwischen den Arten ist am leichtesten durch den Vergleich der Individuengrößen möglich (relative Wüchsigkeit nach BORNKAMM 1961). Hier müssen die Termine getrennt gewertet werden, da die einzelnen Arten unterschiedliche Entwicklungsrhythmen besitzen. Betrachten wir diese Werte, so wird deutlich, daß während des Sommers *Galinsoga* der überlegene Konkurrent ist. Das höhere Individualgewicht geht dabei auf die besonders stark entwickelten Wurzeln zurück. Erst im Herbst erreicht durch den früheren Blattfall von *Galinsoga* und die stärkere Wurzelbildung von *Oenothera* letztere die Oberhand. Wegen der unregelmäßigen Individuenzahl können die blühenden Oenotheren auch hier nicht berücksichtigt werden: Sie verhielten sich ähnlich wie *Galinsoga*. *Solidago* besitzt im Vergleich zu den beiden anderen Arten sehr kleine Werte - besonders bei den Sprossen.

3.3 Die Dreierkombination

In der Dreierkombination (jeweils Mittel zweier Parallelen) entwickelten *Galinsoga* und *Oenothera* größere Pflanzen als in Einzelkultur (ähnlich wie bei den Zweierkombinationen), während die Pflanzen von *Solidago* auch hier kleiner waren als in Reinsaat.

Tab. 2: Relative Wüchsigkeit nach BORNKAMM 1961.
(= Gewicht Individuum der einen Art/Gewicht Individuum der Vergleichsart).
Ga = *Galinsoga parviflora*, Oe = *Oenothera biennis*, So = *Solidago canadensis*
O = oberirdische, U = unterirdische, G = Gesamt-Biomasse.

Kombination	Datum	Ga : Oe			So : Ga			So : Oe		
		O	U	G	O	U	G	O	U	G
Ga/Oe	2.7.	0.77	4.75	1.16						
	19.7.	0.84	4.13	1.23						
	27.9.	0.15	0.49	0.23						
Ga/So	2.7.				0.07	0.07	0.07			
	19.7.				0.04	0.07	0.05			
	27.9.				0.22	0.25	0.23			
Oe/So	2.7.							0.05	0.20	0.07
	19.7.							0.02	0.22	0.06
	27.9.							0.08	0.16	0.10
Ga/Oe/So	2.7.	2.02	6.83	2.49	0.03	0.04	0.03	0.07	0.25	0.08
	19.7.	1.46	3.61	1.70	0.04	0.07	0.05	0.07	0.26	0.09
	27.9.	0.37	0.77	0.53	0.23	0.27	0.25	0.08	0.36	0.13

Betrachten wir die relative Wüchsigkeit der beteiligten Arten (Tab. 2), so bestätigt sich das aus den Zweierkombinationen bereits bekannte Bild: *Galinsoga* ist im Sommer die stärkste Art, *Oenothera* im Herbst. *Solidago* ist besonders schwach hinsichtlich der oberirdischen Biomasse, während das Wurzelsystem etwas stärker entwickelt ist.

4. Diskussion

Die untersuchten Arten unterscheiden sich in ihrem Konkurrenzverhalten sowohl durch die jeweils zu einem Zeitpunkt feststellbare Biomasse als auch durch ihren Entwicklungsrhythmus. Beurteilt man die Konkurrenzkraft nach der erzielten Biomasse je Pflanze, d.h. bei gleicher Dichte auch nach der Biomasse je Fläche (relative Wüchsigkeit nach BORNKAMM 1961, Tab. 2), so ist im Hauptabschnitt der Vegetationsperiode eindeutig *Galinsoga parviflora* die konkurrenzstärkste Art, gefolgt von *Oenothera*, während *Solidago* die geringste Rolle spielt.

Beurteilt man die Ergebnisse danach, ob die Art in Mischkultur eine höhere oder geringere Biomasse produziert als in Reinsaat (relativer Ertrag nach WIT, BERGH 1965), so ist ebenfalls *Solidago* die weitaus schwächste Art. Von den beiden übrigen schneidet *Oenothera* etwas günstiger ab als *Galinsoga*. Diese Differenz dürfte darauf zurückzuführen sein, daß bei *Oenothera* eine Reihe von Pflanzen bereits im ersten Jahr zu Blüte kamen (vgl. hierzu RENNER 1948). Dies geschah bei einer meist geringen und insbesondere unregelmäßigen Zahl von Individuen, so daß diese Exemplare nicht berücksichtigt werden konnten. Für die Auswertung wurden nur die Ergebnisse für die vegetativen (Rosetten-)Pflanzen herangezogen, korrigiert nach der Zahl der Individuen je Fläche.

Die Verteilung der Biomassefraktionen wird durch die Bestandesdichte beeinflußt: Bei höherer Dichte ist der Anteil der Blütenstände (bzw. Fruchtstände) bei *Galinsoga* zugunsten der Wurzeln, bei *Oenothera* zugunsten der vegetativen Sproßteile erniedrigt. Bei *Solidago* sind solche Unterschiede nicht erkennbar. Bei keiner der Arten lassen sich durch die Zusammensetzung der Mischkulturen bedingte Verschiebungen der Biomasse-Fraktionen oder des Entwicklungsablaufes nachweisen.

Hinsichtlich des Entwicklungsablaufes verhalten sich *Galinsoga* und die blühenden Oenotheren als Therophyten. Beide zeigen eine rasche Sproßentwicklung und keine Verringerung des Sproß/Wurzel-Verhältnisses; beide sind im Herbst blattlos. Die vegetativen Oenotheren hingegen besitzen im Herbst extrem hohe Blattanteile und verringern ihr Sproß/Wurzel-Verhältnis durch die Ausbildung eines stärkeren Wurzelsystems. Noch ausgeprägter ist letzteres bei *Solidago*, wo das genannte Verhältnis auf <1 absinkt. Das stärkere Durchsetzungsvermögen dieser beiden Arten im 2. Sukzessionsjahr wird damit vorbereitet. Die Interferenz der drei untersuchten Arten ist also dadurch geprägt, daß sie sich zeitlich teilweise ausweichen und somit nicht um dieselben Ressourcen konkurrieren. Es wird vermutet, daß das Verhalten der untersuchten Arten repräsentativ ist für ähnliche Gemische von Lebensformen auch im Freiland.

Literatur

BORNKAMM R., 1961: Zur quantitativen Bestimmung von Konkurrenzkraft und Wettbewerbsspannung. Ber. Dt. Bot. Ges. 74: 74-83.

RENNER O., 1948: Über die Modifizierbarkeit der Oenotheren. Biol. Zentralbl. 67: 52-60.

TRENBATH B.R., 1974: Biomass productivity of mixtures. Adv. Agron. 26: 177-210.

WIT C.T. de, 1960: On competition. Versl. landbouwk. onderz. (Wageningen) 66/8: 82 p.

WIT C.T. de, BERGH J.P. van den, 1965: Competition between herbage plants. Versl. landbouwk. onderz. (Wageningen) 687: 3-30.

Adressen

Prof. Dr. Reinhard Bornkamm
Werner Schrade
Inst. f. Ökologie TU
Rothenburgstr. 12

D-1000 Berlin 41

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: 9_1981

Autor(en)/Author(s): Bornkamm Reinhard, Schrade Werner

Artikel/Article: Über die Interferenz von Arten unterschiedlicher Lebensform bei Beginn einer ruderalen Sukzession 197-201