Originalarbeiten

(Aus dem Botanischen Institut der Universität für Bodenkultur. Vorstand: ao. Univ.-Prof. Dr. Hanno Richter)

Unkraut-Typen

Eine Einteilung der Ruderal- und Segetalpflanzen nach komplexen biologisch-ökologischen Kriterien

1. Teil: Die „ein- und zweijährigen“ Arten

VON W. HOLZNER

1. Einleitung

Die Unkrautbiologie hat in den letzten Jahrzehnten einen rapiden Aufschwung genommen und nimmt an Bedeutung noch zu. Ein Grund ist die Änderung in der Einstellung gegenüber den „Wildkräutern“ und dem Umgang mit ihnen: zur Unkrautregulierung, der Steuerung des Acker-Wildpflanzenbestandes statt simpler Bekämpfung, braucht man detaillierte Kenntnisse der Biologie.

Ich habe es mir zur Aufgabe gemacht, die Ergebnisse und Erfahrung aus der pflanzensoziologischen Geländearbeit so auszuwerten, daß Veröffentlichungen entstehen, die einem weiteren Kreis zugänglich sind und praktisch verwertbare Informationen liefern (z. B. HOLZNER 1979, 1981, 1987). Die allgemeinen und grundlegenden Prinzipien der Unkrautbiologie wurden bisher kaum publiziert, in deutscher Sprache praktisch gar nicht — die pflanzensoziologischen Bearbeitungen der Unkrautvegetation hingegen sind kaum mehr zu überblicken. Ich habe daher die Ergebnisse aus der intensiven Geländearbeit, die die Pflanzensoziologie mit sich bringt, mit den Ergebnissen experimentell arbeitender Biologen, vornehmlich der Populationsökologen, kombiniert. Daraus entstand eine komplexe Typisierung oder Einteilung der „Unkräuter“, wobei Verbreitung, Standortsansprüche, Vergesellschaftung, Wuchs- und Lebensform, Keimbologie und Populationsverhalten berücksichtigt wurden. Grundlage waren die zum größeren Teil noch unpublizierten Daten (ca. 3000 Aufnahmen) von 22 Jahren Unkrautforschung in Österreich und Südeuropa¹.

2. Lebensformen und Strategie-Typen der Unkräuter

Bei der Erstellung von Lebensformen- und Wuchsformensystemen wurden die Besonderheiten der „Unkräuter“ von den Biologen so wenig berücksichtigt, daß sich in der Herbolgie bis heute die Primitivklassifikation „Samenunkräuter/Wurzelunkräuter“ gehalten hat. Dabei gibt es bereits aus dem Jahr 1925 eine originelle, weil auf eigenen Beobachtungen beruhende, und detaillierte Aufgliederung der annuellen Pflanzen von BLUM (1925), die aber kaum beachtet wurde. Spätere Systeme, die speziell für Unkräuter erstellt wurden (ELLENBERG 1950,

¹ Die Geländearbeiten in Österreich wurden zum Teil vom Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft unterstützt, die in Südeuropa vom Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

UJVÁROSI 1952), sind sehr schematisch und heute veraltet, da die experimentell arbeitenden Ökologen inzwischen eine Fülle von Ergebnissen gebracht haben, die die Erstellung eines „natürlicheren“ Systems möglich machen. Die numerische Charakterisierung von NUMATA (NUMATA und ASANO 1969, NUMATA 1982) stellt einen Schritt in diese Richtung dar. Ich selbst verwende seit längerem ein komplexes System im Unterricht (HOLZNER 1987, HOLZNER und Ma. 1982). WILMANN'S (1989) ging einen ähnlichen Weg als sie pflanzensoziologische Daten mit den Strategie-Typen von GRIME (1979) kombinierte.

3. Definitionen

Ich möchte den Begriff „Strategie“ hier vermeiden. Er klingt aggressiv und vermittelt den Eindruck, als hätten die „Unkräuter“ ihren Angriff auf den Boden, den der Mensch für sich beansprucht, geplant. Außerdem umfassen „Strategien“ im Sinne von GRIME (1979) oder WHITTAKER und GOODMAN (1979) nur einen Teil meines Klassifikations-Konzeptes. Ich spreche stattdessen von **Lebensweise** und von **Nische** dann, wenn es um die Charakterisierung der Besonderheiten des räumlich/zeitlichen Auftretens der Art geht, das ihr durch ihre Lebensweise ermöglicht wird.

Den Begriff **Unkraut** verwende ich hier als Kurzbezeichnung für Ruderal- und Segetalpflanzenarten. Über die Schwierigkeiten, „Unkraut“ zu definieren, wurde bereits viel geschrieben (z. B. HOLZNER 1982). Trotzdem gibt es es keinen geeigneteren Begriff, der alle diese Menschenbegleitpflanzen umfaßt. „Unkraut“ ist jedenfalls kurz und allgemein verständlich.

In dieser Arbeit sind nicht nur die Segetal-Arten berücksichtigt, sondern auch ein Teil der Ruderalpflanzen, soweit diese auf jungem Brachland eine Rolle spielen. Kenntnisse auch dieser Arten sind heute für den Landwirtschaftsexperten wichtig, da Sozial- und Ökobrachen in der Agrarlandschaft eine immer größere Rolle spielen werden.

Unter dem Punkt **Primärstandort** (=Wildstandort) habe ich Überlegungen angestellt, auf welche Standortbedingungen und Gebiete außerhalb der vom Menschen geprägten oder geschaffenen Landschaft die jeweilige Lebensweise zugeschnitten sein könnte. Dieser Überlegung liegt die Idee zugrunde, daß es sich bei den „Unkräutern“ um Wildpflanzen handelt, die sekundär in vom Menschen geschaffene Pionierstandorte, die **Sekundärstandorte**, eingewandert sind.

Tatsächlich sind aber eine Reihe von Acker-, Ruderal- (und auch Wiesen-) Pflanzenarten überhaupt erst unter Einfluß und Mithilfe des Menschen entstanden und kommen daher nirgends in der Wildnis vor. Selbst bei Arten, von denen Wildstandorte bekannt sind, stellt sich bei genauer Betrachtung heraus, daß die Formen, die auf Menschenland leben, sehr verschieden von denen in der Wildnis sind (z. B. GROLL und MAHN 1986, MAHN 1987), sodaß man behaupten kann, daß „Unkräuter“ streng genommen Kulturprodukte sind und es daher vergebliche Mühe oder reine Spekulation ist, ihre Wildstandorte zu suchen (HOLZNER 1984).

Nichtsdestoweniger tragen Reflexionen über einen eventuellen Wildstandort sehr zum Verständnis der Biologie der „Unkräuter“ bei, so wie auch Beobachtungen der Arten in der „Natur“ (auch wenn es sich wahrscheinlich um andere Ökotypen handelt) manche Rätsel des Verhaltens auf Kulturland klären helfen.

Eine praktische Konsequenz dieser Arbeit ist die Erkenntnis, daß viele Pflanzen, die von Landwirten mit der Vorsilbe „Un-“ versehen werden, kaum oder gar nicht schädlich sein können, weil in ihrer Lebensweise Konkurrenz eine ganz

geringe Rolle spielt. Es war daher notwendig, Angaben zur **Konkurrenzskraft** zu machen. Dazu benützte ich eine fünfstufige Skala von 1 (sehr konkurrenzschwach) bis 5 (sehr konkurrenzstark). Man muß sich aber dabei bewußt sein, daß die Konkurrenzskraft eine relative Größe ist, oder um es praxisnahe auszudrücken, daß es einen Unterschied macht, ob eine „Dreier-Art“ in einem Bestand einer (relativ) schwachen (z. B. Karotte, 2) oder einer relativ starken Kulturpflanze (z. B. Raps, 4–5) auftritt, wobei außerdem noch der Zeitpunkt des ersten Auftretens des Konkurrenten eine große Rolle spielen kann.

Die hier eingeführte Konkurrenzskala wurde nicht experimentell ermittelt, sondern stammt aus Beobachtungen in der Natur und soll der ungefähren Orientierung dienen.

4. Die Unkraut-Typen

4.1 Typ A („Die Frühreifen“)²

Lebensweise

- Große Samenbank im Boden, von der immer ein Teil keimbereit ist (POPAY und ROBERTS 1970).
- Der Keimzeitpunkt ist nicht so ausgeprägt von saisonalen Rhythmen geprägt wie bei anderen Annuellen. Eine Keimung ist fast das ganze Jahr und unter einem weiten Bereich von Bedingungen möglich.
- Die ersten Blüten und Früchte werden sehr bald nach der Keimung gebildet. Mit der Reife der ersten Samen geht der Lebenszyklus des Individuums aber nicht zu Ende, sondern die Pflanze blüht und fruchtet weiter, solange sie nicht durch äußere Einflüsse getötet wird (z. B. durch Bodenbearbeitung, Frost, Dürre, . . . POPAY und ROBERTS 1970).
- Die Jungpflanzen bleiben nach einer konkurrenzstarken Anfangsphase im Wuchs gegenüber Arten anderer Typen zurück, können sich aber trotzdem behaupten, da sie an Halbschatten angepaßt sind.

Nische

Besondere Anpassung an häufige und unregelmäßig auftretende Standortzerstörung, bzw. das Ausnützen unvorhersehbarer Lücken in dichter Vegetation.

Es wird wenig Energie und Material für den Aufbau von Wurzel, Stengel und Blättern, aber möglichst viel in die Samenproduktion investiert. Das macht die „Frühreifen“ (in der gemäßigten Zone) zumindest im Boden zu allgegenwärtigen „Unkräutern“. Die Lebensweise ist wie die der „Kraftlackel“ vor allem auf günstige Boden- und Klimaverhältnisse ausgelegt. Die „Frühreifen“ überleben hier durch ihr Entwicklungstempo und ihre relative Toleranz gegenüber der Konkurrenz Stärkerer.

Primärstandorte

Ufer, Küsten, Erosionshänge, Wildwechsel, Tierbauten, . . .

Sekundärstandorte

Vielerlei Ruderal- und Segetalbiotope.

² Dieser Typ ist in der Populationsbiologie bereits gut definiert worden (HARPER 1977). Er wird dort „Indeterminate annuals“ genannt. Gerade diese Nicht-Determiniertheit ist aber fraglich, da eine ganze Reihe von Untersuchungen das Vorhandensein zahlreicher Ökotypen bei den „Frühreifen“ wahrscheinlich machen (z. B. LAW und MA 1977, VAN DER VEGTE 1978, McNEILLY 1981). Mehrere Ökotypen in einer Population können eine breite Amplitude der Art bewirken. Ich habe daher den Ausdruck „Frühreife“ als Gruppennamen gewählt.

Landwirtschaftliche Bedeutung

Die Frühreifen sind wegen ihrer geringen Konkurrenzkraft (2–3) nur in konkurrenzschwachen Kulturen mit langsamer Jugendentwicklung und in Sonderfällen als Unkräuter anzusehen, sonst als wertvolle Bodendecker, die außerdem das Auflaufen später keimender Arten bremsen können.

Beispiele

Capsella bursa-pastoris, *Poa annua*, *Senecio vulgaris*, *Stellaria media*.

4.2 Typ B („Hungerblümchen“)

Lebensweise

- Herbst- und/oder Frühlingskeimer und
- (Vor-)Frühlingsblüher
- Samenreife und Ende des Lebenszyklus: Frühling bis Frühsommer.
- Eine Keimhemmung der frisch ausgefallenen Samen (durch Nachreife, hohe Temperaturen und Dürre) verhindert Sommerkeimung.
- Dies und spezielle Taglängenansprüche sorgen dafür, daß sowohl im Herbst als auch im Vorfrühling gekeimte Individuen im Frühjahr blühen (BASKIN und BASKIN 1974, 1976, 1983, HÁJKOVÁ und KREKULE 1972, KREKULE und HÁJKOVÁ 1972).

Der Schwerpunkt liegt hier, im Gegensatz zum vorigen Typ, auf der Anpassung an die Saisonalität der Wasserversorgung und das Überleben unter mageren Standortbedingungen. Die Arten zeichnen sich daher auch im Gegensatz zu den meisten anderen Unkrauttypen durch eine recht geringe phänotypische Plastizität aus.

Nische

Anpassung an zu sommerlicher Austrocknung neigende Standorte in Gebieten mit feuchten, kühlen Wintern und trockenen, warmen Sommern. Durch gelegentliche Sommerregen lassen sich die Samen nicht aus der Keimruhe locken, da auf ihren Standorten die Gefahr besteht, daß die Keimlinge im Spätsommer Probleme mit der Wasserversorgung bekommen.

Da manche Ökotypen von Arten der „Frühreifen“ starke Züge dieser Gruppe aufweisen, kommen sie auch oft miteinander vor, die Individuen vom Typ A allerdings meist in kümmerlichen Exemplaren.

Primärstandorte

Trockenrasen, Steppen, Gebüsch, Felsennischen, ...

Sekundärstandorte

Wintergetreideäcker, Weingärten, lückige Wiesen, Straßenböschungen, ...

Landwirtschaftliche Bedeutung

Sehr konkurrenzschwach³ (1) und kurzlebig.

³ *Veronica hederifolia* ist konkurrenzstärker als die anderen Ehrenpreis-Arten der Gruppe. Da der Konkurrenzdruck dieser Art aber im Frühling bald wegfällt, ist auch sie als Unkraut nicht zu fürchten, im Gegenteil: sie vermag wahrscheinlich später keimende oder langsamer wachsende Unkräuter zu hemmen, die später ein länger andauerndes und damit echtes Problem für die Kulturpflanzen werden können.

Beispiele

Veronica verna, *V. dillenii*, *V. triphyllos*, *V. praecox* und *V. hederifolia*; *Valerianella locusta* und *V. carinata*; *Androsace maxima* und *A. elongata*; *Alyssum alyssoides*, *Erophila verna*.

4.3 Typ C („Kraftlackel“)

Lebensweise

- Frühlingskeimer mit reservestoffreichen Samen.
- Diese ergeben rasch wachsende Keimlinge.
- Die Pflanzen sind konkurrenzstark (4–5): blattreich; rascher und hoher, ausladender Wuchs; nährstoffbedürftig.
- Hohe phänotypische Plastizität.
- Sehr langlebige Samen und hohe Samenproduktion ergeben eine große Samenbank im Boden.

Nische

Rasche Erstbesiedlung und möglichst vollständige Eroberung von nach dem Winter offenen Böden und optimale Ausnützung der vorhandenen Nährstoffressourcen für konkurrenzstarken Wuchs und maximale Samenproduktion. Der übermächtigen Konkurrenz der in der Sukzession nachfolgenden ausdauernden Pflanzen wird unter die Erde ausgewichen.

Diese Lebensweise kann nur auf nährstoffreichen und gut mit Wasser versorgten Standorten optimal ausgenutzt werden und ist auf Gebiete mit gemäßigttem und nicht zu trockenem Klima ausgerichtet.

Es bestehen viele Parallelen zu Typ A. So können auch die „Kraftlackel“ viel länger als ein Jahr leben, wie Glashausexperimente beweisen. Im Freiland sind es aber die Herbstfröste, die die Pflanzen abtöten. Vertreter beider Typen können am gleichen Standort stehen. Typ C versucht aber durch Verdrängung der Konkurrenten den Standort möglichst lang zu nutzen, Typ A setzt auf Geschwindigkeit und kann auch noch im Schatten anderer Pflanzen optimal gedeihen. Bei beiden liegt das Schwergewicht auf der Samenproduktion und dem Aufbau einer üppigen und langlebigen Samenbank im Boden. Darum sind auch die Samen des Typs C fast in jedem Boden vorhanden, der irgendwann einmal Pioniervegetation getragen hat.

Primärstandorte

Durch natürliche Einwirkungen geöffnete Flächen in einer Waldlandschaft, vor allem im Uferbereich, weiters auf Erdrutsch- und Windwurfflächen, auf Tierwechsellern, Tierbauten und dergleichen.

Sekundärstandorte

Erstbesiedler aller im Frühling offenen Bodenflächen, soweit sie nicht nährstoffarm, extrem trocken oder extrem naß sind und soweit die entsprechenden Samen vorhanden sind.

Ist kein Samenpotential im Boden, so wird die erste Besiedlungswelle von Anemochoren (z. B. *Tussilago*, *Conyza*, *Epilobium*) beherrscht. In den meisten Fällen kommen aber doch Samen der „Kraftlackel“ an Schuhen, Fahrzeugen oder mit Tieren an. Aus den Samen weniger Pflanzen kann sich dann im zweiten Jahr ein Massenwuchs einstellen.

Landwirtschaftliche Bedeutung

Starke Konkurrenten (4–5) vor allem des Sommergetreides und der Hackfrüchte, die wegen der Langlebigkeit ihrer Samen (auch bei erfolgreicher Bekämpfung) praktisch nicht auszurotten sind.

Außerhalb der Äcker spielen sie vor allem die kurze Rolle vorübergehender Beherrscher frischer Ruderalstellen und ganz junger Brachen. Da ihre Samen unter der Mutterpflanze

zu Boden fallen, ist eine Infektion über Entfernungen von mehr als einem Meter unwahrscheinlich. Da außerdem jeder Ackerboden sowieso immer reichlich mit Samen der „Krafftackel“ versorgt ist, würden von außen kommende Samen keine Rolle mehr spielen (was für den Landwirt zählt, sind ja nicht die Samen, sondern die tatsächlich auflaufenden Pflanzen und wie sie mit den Kulturpflanzen konkurrieren können, denn hier kann er eingreifen).

Der Nährstoffreichtum der Samen macht die „Krafftackel“ zu wichtigen Nahrungsquellen für Tiere, z. B. für Rebhühner. Diese Unkräuter werden auch bevorzugt von Schädlingen befallen, wodurch Nützlinge der Gegend erhalten bleiben und die Kulturpflanzen verschont bleiben können. Diese wichtige Rolle von Unkräutern in der Agrarlandschaft weist darauf hin, daß es vernünftig wäre, sie auf ungenutzten Fleckchen oder „Ökoflächen“ zu dulden.

Beispiele

Chenopodium album, *C. ficifolium*, *C. hybridum*; *Atriplex nitens*, *A. patula*, *A. oblongifolia*; *Polygonum lapathifolium*, *Sinapis arvensis*, *Raphanus raphanistrum*.

Einen verwandten Typ repräsentieren die *Galeopsis*-Arten (*G. tetrahit*, *G. speciosa*, *G. pubescens* und *G. bifida*).

Sie sind anspruchsloser, keimen früher und haben einen kürzeren Lebenszyklus. Ihre Primärstandorte sind in Gebirgen zu finden: Schutthalden, Lawinenrinnen, Ufer. Sie besiedeln ähnliche Sekundärstandorte wie die „Krafftackel“, doch sind sie in Äckern und auf offenen Ruderalstellen auf Gebiete mit kühl-feuchtem (Lokal-)Klima je nach Art mehr oder weniger beschränkt. Sie stellen den Übergang zum nächsten Typ dar.

4.4 Typ D („Die anspruchsvollen Kleinen“)

Lebensweise

- Frühlingskeimer.
- Mäßig konkurrenzstark bis -schwach (1–3), da von eher zartem und/oder niedrigem Wuchs.
- Geringe phänotypische Plastizität.
- Sehr langlebige Samen (Samenbank).

Nische

Ähnlich Typ C aber wegen der geringeren Konkurrenzkraft (und bei manchen Vertretern aus physiologischen Gründen, KINZEL 1971) eher auf sauren, ärmeren (aber nicht sehr nährstoffarmen) Böden. Relativ kühl-feuchtes Klima wird bevorzugt.

Primärstandorte

Ufer, Sanddünen, Erdrutschflächen, ... Verbreitungsschwerpunkt West- und Südwest-Europa (HOLZNER 1978, 1984).

Sekundärstandorte

Hackfruchtäcker in relativ kühl-feuchten Gebieten und vor allem auf sauren Böden, besonders wenn sie gut mit Feuchtigkeit versorgt und nicht sehr nährstoffarm sind. Weiters Gärten, frische Erdhaufen, Gräben, ...

Landwirtschaftliche Bedeutung

Konkurrenzschwache (1–3) Hackfruchtunkräuter.

Beispiele

Chenopodium polyspermum, *Vicia hirsuta* und *V. tetrasperma*, *Stachys arvensis*, *Digitaria ischaemum*, *Spergula arvensis*, *Polygonum persicaria* und *P. hydropiper*.

4.5 Typ E („Schlammzwerge“)

Lebensweise

Im Spätfrühling oder Sommer keimende, kurzlebige, flachwurzelnende und sehr kleinwüchsige Einjährige mit langlebigen Samen (Samenbank).

Nische

Nach dem Winter stark vernäbte kalte, sauerstoff- und nährstoffarme Böden, auf denen sich ausdauernde Vegetation wegen fast jährlicher Zerstörung nicht bodendeckend durchsetzen kann.

Primärstandorte

Ufer von Gewässern mit stark schwankendem Wasserspiegel.

Sekundärstandort

Vernäbte, meist bodensaure Äcker; Schlammflächen, Ziegel- und Schottergruben, Böden abgelassener Teiche, ...

Landwirtschaftliche Bedeutung

Zeiger für oberflächlich vernäbte, saure Böden; Massenaufreten besonders in Furchen und Fahrspuren.

Konkurrenzkraft = 1.

Beispiele

Juncus bufonius, *Gnaphalium uliginosum*, *Centunculus minimus*, *Cerastium glomeratum*.

4.6 Typ F („Die wärmebedürftigen Kleinen“)

Lebensweise

Kleinwüchsige, aber anspruchsvolle Frühlingskeimer mit relativ langsamem Wuchs (im Vergleich zu den Arten der Typen A, B); Samenreife im Spätsommer/Herbst.

Primärstandorte

Felsritzen, Schutthalden (und ähnliche Standorte, die auch in der Sommerdürre halbwegs gut mit Wasser versorgt sind) im Mittelmeerraum.

Sekundärstandorte

Konkurrenzschwache (1–3) Hackfruchtunkräuter der wärmsten Teile Mitteleuropas (und der Mittelmeerländer); Schutthaufen. In Mitteleuropa wieder fast ausgestorben.

Beispiele

Reseda phyteuma, *Heliotropium europaeum*, *Eragrostis poaeoides*, *Hibiscus trionum*.

Mercurialis annua zeigt Anklänge an die Typen A und D und hat sich daher in Äckern und Ruderalstellen Mitteleuropas bis jetzt behaupten können.

4.7 Typ G („Die wärmebedürftigen Riesen“)

Lebensweise

- Wärmekeimer (bei uns: Frühsommerkeimer).
- C 4-Pflanzen.
- Ansonsten entspricht die Lebensweise dem Typ C.

Nische

Man könnte diesen Typ auch „Subtropische Kraftlackel“ nennen, da ihre Lebensweise für Gebiete mit heißen, feuchten Sommern optimal ist. Das Leben der Pflanzen wird im Herbst durch die eintretende Trockenzeit oder in unseren Breiten durch den Frost, bzw. in Äckern durch die Bodenbearbeitung, beendet. Ihre langlebigen Samen erlauben ihnen das Überleben auch in klimatischen Verhältnissen, in denen Feuchtigkeit nicht jedes Jahr verlässlich zur Verfügung steht. Diese Samenbank kommt ihnen dann auch in unseren Äckern zugute, wo sie viele Jahre mit effizienter Unkrautbekämpfung im Boden überdauern können.

Ihre Plastizität ermöglicht ihnen die optimale Ausnutzung der jeweils zur Verfügung stehenden Feuchtigkeit bzw. der übrigen Möglichkeiten. Gibt es nur wenig Regen (oder die Konkurrenz anderer Pflanzen ist groß, wie dies z. B. bei unter Getreide im Juni gekeimten Pflanzen bei uns der Fall ist), dann entstehen Zwergpflanzen, die wenigstens ein paar Samen produzieren. Ist es feucht (oder wurden z. B. sämtliche Konkurrenten „weggespritzt“), so wachsen Riesenpflanzen mit entsprechender Samenproduktion heran. Die Plastizität bewährt sich also sowohl am Wildstandort als auch unter Ackerbedingungen.

Ihre speziellen Photosyntheseigenschaften erlauben ihnen eine rasche und effiziente C-Fixierung bei hohen Temperaturen und hoher Lichtintensität, wobei sie das vorhandene Wasser sehr wirkungsvoll ausnutzen.

Primärstandorte

Wildstandorte sind daher vor allem in Sommerregen-Wüstengebieten zu suchen (MULROY und RUNDEL 1977, FREAS und KEMP 1983). Auch in anderen Gebieten mit subtropischem bis warmgemäßigem Klima, besonders solchen mit Sommermonsun, treten Arten des Typs als Pioniere unter ganz ähnlichen Bedingungen wie die „Kraftlackel“ (Typ C) auf. So wachsen z. B. *Setaria glauca* (bzw. *S. pallide-fusca*) und *Cannabis* als Pioniere in der immergrünen Laubwaldstufe der Südabdachung des Himalaya.

Sekundärstandorte

Hackfruchtäcker, frische Ruderalstellen, Ufer, ...

Landwirtschaftliche Bedeutung

Konkurrenzstarke (5) Hackfruchtunkräuter, vor allem im Mais.

Beispiele

Amaranthus retroflexus und *A. hybridus* agg., *Datura stramonium*, *Setaria glauca*, *Echinochloa crus-galli*, *Panicum dichotomiflorum*, *Ambrosia elatior*.

4.8 Typ H („Steppenkräuter“)

Lebensweise

- Relativ geringe Samenproduktion.
- Keimung im Herbst, Winter und/oder zeitigen Frühjahr.
- Pflanzen von mittlerer Größe, Konkurrenzkraft 2–3, streßtolerant, was die Wasserversorgung betrifft. Sie vermögen daher Trockenzeiten zu überstehen und weichen der Sommerdürre viel später unter die Erde aus als die „Hungerblümchen“. Sie haben also eine längere Lebensspanne als die Arten dieses Typs (B) und vermögen auch viel größer zu werden.
- Wegen ihrer relativ zu anderen „Unkräutern“ geringen phänotypischen Plastizität meiden sie aber extrem magere und flachgründige Böden und dichte Vegetation.

Nische

Anpassung an ausgesprochene Winterregen/Sommerdürre-Gebiete: die Pflanzen keimen nach den ersten Regenfällen und bleiben, solange die Temperaturen niedrig sind, im vegetativen Zustand. Mit dem Eintritt der Sommerdürre kommen sie zum Blühen und Fruchten.

Die Pflanzen dieses Typs sind also keine Pioniere im Sinne von Kolonisatoren offener Standorte. In den ersten Stadien von Sekundärsukzessionen treten sie nur auf, wenn ihre Samen im Boden bereits vorhanden waren.

Primärstandorte

Steppen, Schutthalden, Gebüsche und lichte Wälder Vorderasiens und Südeuropas.

Sekundärstandorte

Wegen ihrer mäßigen Konkurrenzkraft kann man sie eigentlich auch nicht als Unkräuter bezeichnen. Sie sind typische Begleiter der Getreidearten, die ja aus „den gleichen Verhältnissen“ stammen (und mit denen sie vermutlich bei uns eingeführt wurden).

Unter entsprechenden Verhältnissen können sich die Arten dieses Typs auch in Sekundärsteppen (Trockenrasen) halten.

Landwirtschaftliche Bedeutung

Typische Getreidebegleiter mit geringer bis mäßiger Konkurrenzkraft.

Beispiele

Consolida regalis, *Bupleurum rotundifolium*, *Galium spurium*, *Anthemis austriaca*, *Avena fatua*, *Centaurea cyanus*, *Papaver rhoeas* und *P. dubium*, *Ranunculus arvensis*, *Descurainia sophia*, *Buglossoides arvensis*, *Camelina microcarpa* agg.

Anmerkungen zu den Beispielen:

Buglossoides und *Camelina* leiten zum Typ B über.

Auffällig ist, daß die Arten die vorwiegend im Herbst oder Winter keimen (*Consolida*, *Buglossoides*, *Ranunculus*) weniger plastisch sind, als diejenigen, die den Frühling bevorzugen (*Papaver*, *Centaurea*, *Avena fatua*). Dies könnte so erklärt werden, daß die später Keimenden mit stärkerer Konkurrenz rechnen müssen.

Avena fatua ist sicher keine Wildpflanze, sondern eine unter menschlichem Einfluß entstandene Formengruppe, die zu Kulturhafern und Steppen-Pionierhafern gleitende Übergänge hat. Dementsprechend gibt es von dieser Art recht konkurrenzstarke Formen, die zum Unkrauttyp C gerechnet werden können, sowie solche mit dem Schwerpunkt auf Stresstoleranz, die in (gestörte) Steppen eindringen können.

Eine Wildform von *Centaurea cyanus*, die in der Phrygana Griechenlands vorkommt, unterscheidet sich von den in unseren Äckern wachsenden Pflanzen durch eine unterschiedliche Wuchsform und anderes Keimverhalten (GLAUNINGER, mündliche Mitteilung). Derartige Unterschiede zwischen an naturnahen Standorten wachsenden Typen und Unkrautformen der selben Art sind wohl die Regel.

Papaver rhoeas ist, was die Nährstoff- und Wasserversorgung betrifft, ähnlich anspruchsvoll wie *Avena fatua* (aber nicht so konkurrenzstark). Dies würde auch zu einem Standort passen, an dem die Art am ehesten wild angetroffen werden kann: Schutthalden unter Felsen (in Südeuropa).

Nach HARPER (1977) kommt die Herbst- und Frühlingkeimung bei *P. dubium* dadurch zustande, daß in einer Population zwei Typen vorhanden sind, bei denen die unterschiedliche Keimzeit genetisch fixiert ist.

Außerdem muß erwähnt werden, daß es sich bei dieser „Art“, um eine Gruppe schwer voneinander abgrenzbarer Kleinarten handelt. Diese Anmerkungen illustrieren einige der Schwierigkeiten, die die Klassifikation (Typisierung) von Naturerscheinungen mit sich bringt.

4.9 Typ I („Spezialisten“)

Lebensweise

Spezialisten, die an bestimmte Kulturpflanzen angepaßt sind und kaum Pioniereigenschaften haben. Die Biologie dieser Arten wurde so oft beschrieben, daß sie hier nicht wiederholt werden soll (z. B. HAMMER und Ma. 1982, HOLZNER 1982).

Nische

Enge Anpassung an eine bestimmte landwirtschaftliche Kultur garantiert sicheres Überleben unter entsprechenden Bedingungen.

Die Pflanzen „verlassen sich darauf“, daß sie jedes Jahr vom Bauern mit dem Saatgut wieder angebaut werden.

Primärstandorte

Streng genommen kommen die Vertreter dieses Typs nirgend wild vor, da sie sich außerhalb der Äcker nicht halten können. Nahe Verwandte und vielleicht die Stammformen wachsen wild in Steppen und lichten Wäldern und haben ähnliche Lebensweisen wie die Arten des Typs H. Da auch die Vorfahren unserer Getreide eine ähnliche Herkunft und Ökologie aufweisen, ergab es sich, daß „Steppenpflanzen“ Getreideäcker mitbesiedelten und sich mit den Kulturarten an den Ackerbau anpaßten bzw. unfreiwillig „mitgezüchtet“ wurden.

Sekundärstandorte

Vor allem Wintergetreide-, Lein- und Flachsäcker.

Landwirtschaftliche Bedeutung

Die Spezialisierung bringt zwar einen immensen Vorteil aber auch die Gefahr mit sich, daß die Arten sich an plötzliche Änderungen der Umweltbedingungen, in diesem Fall bestimmter landwirtschaftlicher Methoden, nicht mehr anpassen können.

So wurden die „Wintergetreidespezialisten“ durch die moderne Saatgutreinigung an den Rand des Aussterbens gebracht. Die „Flachsspezialisten“ starben mit dem Ende des Anbaus der entsprechenden Kulturpflanze aus.

Beispiele

Agrostemma githago, *Lolium temulentum*, *Lolium remotum*, *Bromus secalinus*, *Camelina alyssum*, *Vaccaria hispanica*.

Anmerkung: *Apera spica-venti* ist ein Gras, das in vielen Eigenschaften den Arten dieses Typs entspricht: seine Samen sind kurzlebig, seine Konkurrenzkraft mittel (3), es ist eng an den Wintergetreidebau angepaßt und kommt außerhalb dieser Kulturen nur ganz sporadisch vor. Allerdings werden die Samen nicht mit dem Saatgut verbreitet, zumindest nicht in erster Linie. Ebenfalls mit den Arten dieser Kategorie hat *Apera* gemeinsam, daß es nirgends auf der Welt einen Wildstandort zu geben scheint, daß die Art sich also anscheinend unter Ackerbaubedingungen entwickelt hat, vielleicht aus *Apera interrupta*.

Die Lebensweise von *Apera spica-venti* erinnert an die der „Dünen-Einjährigen“ (HARPER 1977). Es ist daher denkbar, daß sie ihren Ursprung an derartigen Standorten in Südwesteuropa hat. Mit anderen „Unkräutern“, die ihren Verbreitungsschwerpunkt und vermutliche Herkunft in diesem Raum haben, hat sie ja auch die Bevorzugung saurer Böden gemeinsam.

4.10 Typ J („Die Anspruchslosen“)

Lebensweise

- Keimung im Herbst und zeitigen Frühling.
- Samenreife im Hochsommer
- langsam- und kleinwüchsig
- anspruchslos.

Nische

Dieser Typ steht zwischen den Typen B und H, was die Lebensdauer betrifft. Der wesentliche Unterschied ist, daß hier nicht die Anpassung an Nährstoffmangel durch dürre Sommer im Vordergrund steht, sondern das Ertragen ganzjährig sehr magerer Standorte, wobei die Wasserversorgung durchaus ausreichend sein kann. Der sommerlichen Austrocknung wird nur dadurch Rechnung getragen, daß das Keimverhalten dafür sorgt, daß die Samen frühestens im Herbst auskeimen.

Primärstandorte

Magere und daher lückige und kurze Rasen auf Sand oder sehr flachgründigen Böden über Felsen, lichte Wälder. Hauptverbreitung in (Süd-)Westeuropa, vor allem auf sauren Böden.

Sekundärstandorte

Magere Wiesen und Weiden, Straßen- und Bahnböschungen, magere Äcker.

Landwirtschaftliche Bedeutung

Konkurrenzschwache (1) Magerkeits- und Säurezeiger.

Beispiele

Myosotis arvensis, *Veronica arvensis*, *Arenaria serpyllifolia*, *Cardamine hirsuta*; Säurezeiger: *Scleranthus annuus*, *Amoseris minima*, *Teesdalea nudicaulis*.

4.11 Typ K („Die Flexiblen“)

Lebensweise

- Keimung im zeitigen oder späten Frühling, bzw. im Herbst.
- Quantitative Langtag-Pflanzen: Verhältnis vegetative/generative Phase von der Taglänge relativ zur Keimzeit gesteuert⁴: im Herbst gekeimte Individuen bilden zunächst eine Rosette und blühen, bzw. fruchten im nächsten Frühling oder Frühsommer. Im zeitigen Frühling gekeimte Pflanzen wachsen längere Zeit vegetativ und blühen im Hochsommer. Später gekeimte zeigen geringes vegetatives Wachstum und kommen viel rascher als die übrigen zum Blühen und Fruchten.
- Die Samen sind langlebig (Samenbank) und/oder Samenfernverbreitung⁵.
- Der Schwerpunkt liegt eher auf Flexibilität und auf „Allgegenwart“ der Diasporen als auf Konkurrenzstärke.

Nische

Vielseitige Pioniere, die auf gelegentlich und unregelmäßig auftretende vegetationsfreie Stellen auf gut mit Wasser und Nährstoffen versorgten Böden „warten“.

⁴ Eine derartige Reaktion auf die Taglänge ist auch von Arten des Typs G bekannt (LAVDIEN 1972).

⁵ Bemerkenswert ist, daß (räumliche) Fernverbreitung der Samen bei fast allen der bisher als Beispiele besprochenen Arten kaum eine Rolle spielt. Die Gründe sind einerseits, daß bei einer Störung die Wahrscheinlichkeit, daß das gleiche Ereignis an der gleichen Stelle wieder einmal eintreten wird, relativ groß ist, und sei es auch in Jahrhunderten. Sehr langlebige Samen sorgen hier für die Erhaltung der Art. Andererseits ist der Mensch ein derart effektiver Samenverbreiter, daß die meisten Ackerunkräuter auf eigene Verbreitungseinrichtungen verzichten können.

Primärstandorte

Ähnlich denen der Arten von Typ C, jedoch gelangen die Flexiblen kaum jemals zur Dominanz⁶.

Sekundärstandorte

Junge, frische und nährstoffreiche Ruderalstellen und Brachen (vor allem im ersten und zweiten Jahr), Getreide- und Hackfruchtäcker.

Landwirtschaftliche Bedeutung

Mäßig konkurrenzstarke (3) Ackerunkräuter, die meistens mit geringerer Deckung vorkommen.

Beispiele

Chamomilla recutita und *C. suaveolens*, *Matricaria inodora*⁶, *Thlaspi arvense*, *Sonchus oleraceus* und *S. asper*.

4.12 Typ L („Opportunisten“)

Lebensweise

- Lebensdauer von kurzlebig-sommereinjährig bis überwinternd-einjährig (MACK und ПУКЕ 1983). Die erfolgreichsten Individuen sind jedoch jene, die im Spätsommer keimen und überwintern, also die Überwinternd-Einjährigen.
- Die frühlingsgekeimten Individuen zeigen verkürztes vegetatives Wachstum (Nichtgräser bilden keine Rosette) und kommen im gleichen Jahr zur Blüte. Sie brauchen also weder Vernalisation noch eine bestimmte Pflanzengröße, um in die reproduktive Phase einzutreten, sondern reagieren auf die Taglänge.
- Die Pflanzen sind zarter als „Zweijährige“ und haben weniger Speicherewebe. Überwinternde Rosetten oder Pflanzen sind anfällig gegenüber Aufrieren des Bodens.
- Eine hohe Wintermortalität wird durch üppiges Wachstum der Restpflanzen wieder ausgeglichen, sodaß die Samenproduktion ziemlich konstant bleibt.
- Samenfernverbreitung im Raum durch den Wind oder durch Tiere.
- Die Samen keimen simultan und sofort. Eine gewisse Samenbank entsteht aber dadurch, daß die Keimung von außen durch Umwelteinflüsse (Dürre, hohe Dichte bereits gekeimter Pflanzen) verhindert wird (Young und Ma. 1968).
- Im Gegensatz zu den Arten der Gruppen K oder C anspruchslos gegenüber der Nährstoffversorgung; Konkurrenzkraft 3–4.
- Anders als bei den meisten Unkraut-Typen wird die Keimung hier durch mäßige Beschattung begünstigt (bzw. durch volles Sonnenlicht gehemmt, SILVERTOWN 1989) und die Keimlinge wachsen im Halbschatten von anderen Arten zu Rosetten heran. Für die weitere Entwicklung bis zur Blüte und Frucht ist jedoch volles Sonnenlicht optimal.

⁶ *Matricaria inodora* vermittelt zur nächsten Gruppe, da sie anspruchslos ist, auf sehr mageren Böden zu gedeihen vermag (wenn sie nicht sehr trocken sind) und weil sie vor allem auf Brachen dominieren kann. Weil sie aber meist in der ersten Besiedlungswelle auftritt und sich kaum auf Dauer (als Dominante) zu halten vermag, habe ich sie hierher gestellt. *Anthemis arvensis* gehört auch zu Typ K, was die Flexibilität betrifft, ist aber sehr anspruchslos wie die Arten von Typ J.

Nische

Flexible Pioniere, die gerne auch unter Vegetation keimen, z. B. unter den Sommereinjährigen der ersten Besiedlungswelle, die gerade am Gipfel ihrer Produktivität sind (REGGER und BAZZAZ 1979). Sie übernehmen dann im folgenden Frühling die Vorherrschaft, da sie nun bereits mit kräftigen Rosetten präsent sind, die schneearme Winter sogar zur Stoffproduktion nutzen konnten. Dies ermöglicht ihnen ein rasches Austreiben im Frühling. Dadurch können sie verhindern, daß sich die spät auflaufenden Keimlinge anderer Pioniere, vor allem der vom Typ C oder K, in großer Zahl durchsetzen.

Die Winterassimilation kompensiert so den Nachteil, daß ihre Samen relativ geringe Nährstoffvorräte haben, was wieder die Fernverbreitung erleichtert.

Ihre Plastizität bezüglich Keimzeit und Lebensdauer, sowie Größe der Pflanzen und Samenproduktion ermöglicht einerseits ein Überleben der Population in ungünstigen Jahren (mit hoher Vegetationsdichte oder Trockenheit) und andererseits maximales Ausnützen der Ressourcen in günstigen Jahren. Die Fernverbreitung der Samen sorgt für eine Präsenz, sobald neue Standorte auftauchen.

Primärstandorte

Pioniere in Waldsteppen und Steppen, wo sie von Tieren stärker gestörte Flächen besiedeln. Zum Unterschied von den Weidepionieren des Typs N haben sie keinen Fraßschutz. Dafür vermögen sie nach dem Abgefressenwerden leicht wieder auszutreiben, wie man z. B. bei *Conyza* auf Stoppelfeldern immer wieder beobachten kann. Bei *Bromus* erhöht Beweidung sogar die „Fitneß“ der Pflanzen (PYKE 1987). *Lactuca* ist diesbezüglich eine Ausnahme, die die Regel bestätigt: sie treibt nicht so stark nach, hat aber dafür einen schwachen Fraßschutz durch Stacheln bzw. bitteren Milchsaff.

Sekundärstandorte

Vorherrschend in der zweiten Besiedlungswelle auf Erdhaufen, Brachen, Mauerschutt. Dieses Stadium ist allerdings unter diesen (für viele Pflanzen) günstigen Wuchsbedingungen nur von ein- bis zweijähriger Dauer, da unsere Arten der Konkurrenz ausdauernder Pioniere nicht lange standhalten können. Sie beherrschen daher Acker- bzw. Gartenbrachen nur etwa vom zweiten bis ins vierte Jahr.

Auf Dauer halten sie sich nur auf zwei Typen von Standorten: 1. Solchen, die regelmäßig immer wieder ein wenig gestört werden, wie dies vor allem an Wegrändern außerhalb der intensiv betretenen Zone der Fall ist. 2. Wegen ihrer (relativen) Anspruchslosigkeit, wie ihrer Fähigkeit, trockenen Boden zu ertragen, halten sie sich auf Standorten wie Schotterflächen und Kiesdächern auf Dauer, wobei allerdings die einzelnen Individuen nur geringe Wuchsleistung erbringen. Doch auch die Kümmerlinge produzieren Samen, sodaß der Art hier zusätzlich ihre Plastizität zu Hilfe kommt. Wegen ihrer relativ zu anderen Pionierpflanzen hohen Schattenfestigkeit können sie sich in Windschutzstreifen oder Robinienwäldchen halten, obwohl die Störung, die ihnen die Ansiedlung ermöglichte, schon lange vorbei ist.

Landwirtschaftliche Bedeutung

Weil die Arten dieses Typs im Vergleich zu anderen Pionieren relativ viel Zeit brauchen, um konkurrenzstarke Individuen hervorzubringen, traten sie bisher nur gelegentlich in Äckern auf. In neuerer Zeit erobern einige von ihnen, und zwar *Bromus tectorum* und *Conyza* immer mehr diesen Lebensraum und treten vor allem in Wintergetreide gelegentlich stark auf.

Eine Ursache dafür dürfte Herbizidresistenz sein (GLAUNINGER 1986).

Beispiele

Conyza canadensis, *Erigeron annuus* s. l., *Lactuca serriola*, *Bromus tectorum* und *B. sterilis*, *Hordeum murinum*, *Sisymbrium loeselii*, *Descurainia sophia* (Übergang zu Typ H), *Hyoscyamus niger* (Übergang zu Typ C).

4.13 Die Typen M und N („Zweijährige“)

Die Arten, die üblicherweise als „zweijährig“⁷ bezeichnet werden, stellen eine heterogene Gruppe dar. Hier werden zwei Typen vorgestellt, die als „Unkräuter“ bezeichnet werden können.

Zunächst fasse ich die Gemeinsamkeiten der Typen M und N zusammen:

Lebensweise

- Frühlings- (Frühsommer-) und Herbstkeimer, die zunächst eine an den Boden angedrückte Blattrosette bilden.
- Zur Blühreife sind nötig: in den meisten Fällen⁸ Vernalisation (und/oder Kurz/Langtag) und eine genügend erstarkte Pflanze (Reservestoffe). Der vegetative Zustand kann einige Jahre dauern.
- Nach der Fruchtreife sterben die Pflanzen ab⁹.
- Häufig „turmartiger“ Wuchs: ein hoher blüentragender Stengel auf einer Rosette kennzeichnet die meisten Zweijährigen. Auffallend ist im Gegensatz zu einjährigen Pionieren (vor allem zum sonst sehr ähnlichen Typ L) die relativ geringe phänotypische Plastizität, was die Größe der Pflanzen und die Samenproduktion betrifft. Die Strategie besteht hier eben darin, solange mit der Blüte zu warten, bis die Bedingungen für eine Samenproduktion optimal sind.

Nische

Die „Strategie“ der „Zweijährigen“ ermöglicht die Eroberung von zweierlei Standorttypen:

a) Offene Bodenstellen, die nur gelegentlich und unregelmäßig mit großen zeitlichen und räumlichen Abständen auftreten.

b) Standorte, die wegen ihrer Kargheit nie (oder zumindest sehr lange nicht) dichte, hohe Vegetation ernähren können. Hier verhindert die Lebensweise, daß die Pflanzen Hungerformen ausbilden. Sie „sparen“ gewissermaßen so lange, bis sie stark genug sind, daß eine reiche Samenproduktion gesichert ist.

Die Populationen fluktuieren stark: Die meiste Zeit sind sie im Rückgang, in günstigen Jahren erholen sie sich wieder (DE JONG und KLINKHAMER 1988).

Diese eigenartige Lebensweise und ihre ökologische Bedeutung faszinierte die Populationsbiologen derart, daß in den vergangenen Jahrzehnten eine Fülle von Untersuchungen über „biennials“ veröffentlicht wurde (z. B. YOUNG und EVANS 1969, WERNER 1976, GROSS 1980 und 1984, VAN BAALen und PRINS 1983, KLINKHAMER und Ma. 1985, DE JONG und KLINKHAMER 1988 und 1988 a). Es zeigte sich, daß besonders bezüglich der Größe und der Langlebigkeit der Samen Unterschiede bestehen, die auf Anpassung an recht verschiedene Umweltbedingungen hindeuten.

Ich bringe hier nur zwei Typen, den „*Verbascum*-“ und den „*Carduus*-Typ“. Andere, wie etwa der „*Gentianella*-Typ“, dessen Vertreter klein sind und regelmäßig im zweiten Jahr blühen (SCHENKEVELD und VERKAAR 1984), wurden hier nicht ausgearbeitet, da sie weder ruderal noch segetal auftreten.

⁷ Obwohl seit langem bekannt ist (BAKKER und Ma. 1966, HARPER 1977), daß Arten, die als „Zweijährige“ bezeichnet werden, meist mehrere Jahre leben und in Ausnahmefällen sogar im ersten Jahr ihren Lebenszyklus abschließen können, z. B. *Melilotus officinalis*, Kultursorten von *Digitalis purpurea*, bestimmte Typen von *Daucus*, *Onopordon acanthium* (YOUNG und EVANS 1969), will ich die alte Bezeichnung beibehalten, da sie immer noch üblich ist.

⁸ Ausnahme: *Oenothera* spp., die ohne Vernalisation zum Blühen kommen können, wie man bei Glashauskultur feststellen kann.

⁹ Ausnahme: z.B. *Digitalis purpurea* kann mit Seitenrosetten ausdauern.

4.13.1 Typ M („Pionierkerzen“)

Lebensweise

- Hohe Samenproduktion, aber keine speziellen Verbreitungseinrichtungen, abgesehen vom hohen, im Wind schwankenden Stengel (bei einer Königskerzen-Art wurde die größte Samendichte etwa 4 m von der Mutterpflanze festgestellt, HARPER 1977).
- Die Samen sind klein, aber ausgesprochen langlebig: für Königskerzen sind mehr als 100 Jahre experimentell (KIVILAAIN und BANDURSKI 1975) und Jahrhunderte archäologisch (ØDUM 1978) nachgewiesen.
- Lichtkeimer (SEMENZA und Ma. 1978).
- Anspruchslos gegenüber der Versorgung mit Wasser und Nährstoffen.

Nische

- a) Offene Bodenstellen, die nur vorübergehend und in großen zeitlichen Abständen auftreten, sowie
- b) trockene Standorte, wo sich die Vegetationsdecke nie oder nur sehr langsam schließt.

Auf gut mit Wasser und Nährstoffen versorgten Böden, z. B. auf Waldschlägen und Ackerbrachen, werden die in den Anfangsstadien der Sukzession auftretenden Pflanzen dieses Typs von den nachdrängenden Ausdauernden bald wieder von der Oberfläche vertrieben. Sie weichen in den Untergrund aus, wo ihre Samen Jahrhunderte darauf warten können, daß wieder eine offene Bodenstelle, die nicht von Blättern anderer Pflanzen überschattet ist, Möglichkeiten zum Ausreifen einer Kerzenpflanze gibt. Die Samen reagieren dabei auf die Spektralzusammensetzung des Lichtes (SEMENZA 1978). Dies ist sehr wichtig: da ihm die winzigen Samen nur wenig Reservestoffe zur Verfügung stellen, wäre es für einen zarten Kerzenkeimling unmöglich, mit bereits etablierten Pflanzen zu konkurrieren.

Während also auf günstigen Standorten Pionierkerzen nur ein vorübergehender Anblick sind, so vermögen sie sich auf trockenen Böden (Schotterflächen, Südhänge, . . .) auf Dauer zu halten.

Primärstandorte

(Steil-)Ufer, Windwurfflächen in Wäldern, Erdrutschflächen, Tierbauten, Schotteranschwemmungen, Felsen, . . .

Sekundärstandorte

„Ruderalstellen“ aller Art: Bahngelände, Schotterhaufen, Steinbrüche, Mülldeponien, Ackerbrachen, Straßenränder, Dämme, Baustellen, und weiters vor allem Waldschläge, Weiden und Trockenrasen.

Landwirtschaftliche Bedeutung

Sie treten als harmlose Lückenbesiedler auf mageren, trockenen Weiden auf. Nur *Digitalis* kann wegen seiner Giftigkeit hier als Unkraut bezeichnet werden.

Beispiele

Die meisten Arten der Gattungen *Verbascum*, *Oenothera*, *Echium*, *Digitalis*, weiters *Picris hieracioides*.

4.13.2 Typ N („Pionierdisteln“)

Lebensweise

- Geringe Produktion großer, kurzlebiger Samen, die keine Samenbank im Boden aufbauen können.
- Überlebenschancen der Samen also gering, dafür aber kräftige, gut mit

- Nährstoffen versorgte Keimlinge. Die hohe Überlebensrate der Rosetten und ihre z. T. lange Lebensdauer erhalten die Population.
- Einrichtungen für Wind- oder Tierverbreitung ermöglichen immer wieder eine Neuansiedlung.
 - Dunkelkeimer, die besser unter Vegetation als im ganz offenen Boden keimen – Bodenstörung fördert allerdings die Keimung, vermutlich durch besseren Kontakt der Samen mit dem Boden (KLINKHAMER und DE JONG 1988 und 1988 a).
 - Fraßschutz: Stacheln, Giftstoffe, Bitterstoffe, eng an den Boden gedrückte Blattrosetten.

Nische

Besiedlung von Stellen mit etwas gestörter Vegetation, die in gewissen räumlichen Abständen, aber zeitlich gesehen verlässlich immer wieder auftreten, also vor allem auf von Pflanzenfressern stark in Anspruch genommenen Flächen. Die Population bleibt nicht durch die unterirdische Samenbank, sondern durch das Überdauern noch nicht blühfähiger Rosetten erhalten. Dieses Überlebensrisiko wird durch die flugfähigen Samen, sowie dadurch verringert, daß die Arten dieses Typs nicht so unbedingt auf ganz offenen Boden angewiesen sind wie die des vorigen, da die Jungpflanzen konkurrenzstärker sind.

Primärstandort

Vegetation mit hoher Dichte an großen Pflanzenfressern, Kaninchensiedlungen, ...

Daß es sich hier um „Weidespezialisten“ handelt, wird neben den Fraßschutzeinrichtungen auch durch andere Merkmale bestätigt: Tierverbreitung der Samen (*Cynoglossum*, *Daucus*, *Arctium*, *Dipsacus*, z. T. auch die Haarkelche der Disteln), Keimung wird durch Nitrat-N gefördert (FREIJSEN und Ma. 1980), und die Blattrosette, die den Zähnen leicht entgeht und relativ trittfest ist.

Die eng an den Boden gepreßte Rosette bietet als Überwinterungsform den Vorteil, daß sie die rauhe Jahreszeit im günstigen Milieu der Bodennähe (Erwärmung, gebremster Wind, auch dünne Schneedecke schützt) verbringt, wo sie an wärmeren Wintertagen sogar nennenswert zur Stoffproduktion beitragen kann (Typ L).

In Trockenzeiten hält sie den Boden feucht (MULROY und RUNDEL 1977) und bietet außerdem einen gewissen Schutz vor Konkurrenten. Samen können unterhalb der Rosettenblätter nicht keimen. Die offenen Bodenstellen, die die abgestorbenen Rosetten der Mutterpflanzen zurücklassen sind hingegen günstige Standorte für das Auflaufen der Nachkommenschaft (WERNER 1976).

Was die Ansprüche gegenüber der Feuchtigkeit von Boden und Klima betrifft, kann man zwei Untergruppen unterscheiden: Steppenpflanzen (bei den Beispielen mit S markiert) und Hochstauden feuchterer Berglagen (H).

Sekundärstandort

Die Arten dieses Typs besiedeln ähnliche Standorte wie die der vorigen Gruppe, sind aber anspruchsvoller, was die Wasser- und Nährstoffversorgung betrifft, dafür ertragen sie jedoch (vor allem die der Untergruppe H) Halbschatten.

Landwirtschaftliche Bedeutung

Typische Weide-, „Unkräuter“. Die harmlosen (weil ungiftigen) Disteln und Karden sollte man wegen ihrer Schönheit und ihrer großen Bedeutung als Nektarspender (Schmetterlinge!) und Vogelfutter (Distelfink) möglichst schonen, umso mehr als sie immer seltener werden, weil ihnen kaum mehr ein Plätzchen in der modernen Landschaft gegönnt wird.

Auf Ökobrachen können sie in den Anfangsjahren stark auftreten. Sie sind hier eine ästhetische und ökologische Bereicherung der Landschaft und sorgen dafür, daß die Fläche ihre Vorsilbe zu Recht trägt. Ihre spezielle Strategie kann man dazu benutzen, ältere Brachen, die schon stark vergrast und damit artenarm und eintönig geworden sind, zu bereichern, indem man dafür sorgt, daß Samen von Arten des Typs eingebracht werden.

Die Rosetten müßten imstande sein, Breschen in die Vegetation zu schlagen, wie dies bei *Dipsacus* von WERNER (1976) beobachtet worden ist. Will man auch nach längerer Zeit üppigere Bestände dieser Arten haben, so muß man in Zeiträumen von etwa fünf Jahren den Boden immer wieder aufreißen.

Beispiele

Carduus nutans (S)¹⁰, *C. acanthoides* (S), *C. crispus* (H); *Cirsium vulgare* (SH), *C. eriophorum* (H); *Onopordon acanthium* (S), *Cynoglossum officinale* (S), *C. germanicum* (H); *Arctium* spp. (HS), *Dipsacus* spp. (HS), *Conium maculatum* (S), *Chaerophyllum temulum* (H), *Pastinaca sativa* (H).

5. Zusammenfassung

Unter Berücksichtigung möglichst vieler Eigenschaften, vor allem des Keimverhaltens, der Wuchs- und Lebensform, des Konkurrenzverhaltens, der Standortansprüche, der Verbreitung und Vergesellschaftung wurden 14 „Unkraut-Typen“ beschrieben:

A. Nach der Keimung bald Blüte und Samenreife, die sich fortsetzt, solange die Umweltbedingungen günstig sind; Lebensrhythmus nicht so ausgeprägt saisonal wie bei anderen Einjährigen.

B. Konkurrenzschwache Frühlingsblüher; Samenreife im Spätfrühling, danach Absterben.

C. Konkurrenzstarke, anspruchsvolle Sommer-Einjährige mit reicher, langlebiger Samenbank (im Boden).

D. Konkurrenzschwache Sommer-Einjährige kühler Gebiete und saurer Böden.

E. Winzige Sommer-Einjährige auf nach dem Winter stark vernässten Böden.

F. Wärmebedürftige konkurrenzschwache Sommer-Einjährige.

G. Wärmebedürftige, frühlingskeimende, konkurrenzstarke Sommer-Einjährige.

H. Herbstkeimende, sommerreifende einjährige Getreidewildkräuter.

I. An die Verbreitung mit Saatgut angepasste Spezialisten.

J. Kleine, anspruchslose Winter-/Sommer-Einjährige.

K. Größere Arten, die bezüglich Lebensdauer und dem Verhältnis vegetativer/reproduktiver Phase sehr flexibel sind — beides hängt von der Keimzeit ab.

L. Anspruchslose Winter-Einjährige (seltener sommereinjährig) mit Samenfernverbreitung.

M. Anspruchslose, lichtkeimende „Zweijährige“ mit sehr langlebiger Samenbank (Verbreitung in der Zeit).

N. Anspruchsvollere, dunkelkeimende „Zweijährige“ ohne Samenbank, aber mit Samenfernverbreitung; Schutzrichtung gegen große Pflanzenfresser.

Von allen diesen Typen werden die Lebensweise (Strategie), die (theoretische) Nische und der Standort beschrieben, Überlegungen zur Herkunft (Primärstandort) gemacht und einige Beispiele gegeben. Es zeigt sich, daß aus diesen biologischen Überlegungen Rückschlüsse auf die landwirtschaftliche Bedeutung gezogen werden können.

¹⁰ Unter Umständen können Pflanzen dieser Art ihren Lebenszyklus schon im ersten Jahr (dem Keimjahr) vollenden — ein Beispiel, daß es für alle Regeln in der Natur Ausnahmen gibt.

Weed-Types
A Classification of Ruderals and Segetals Using Complex
Biological-ecological Criteria

Part one: "Annual and Biennial" Species

Summary

14 "weed-types" were described regarding as many characteristics as possible, particularly germination habit, growth form, life form, site requirements, distribution area, and sociological properties:

A. Flowering and seed-set soon after germination; reproductive phase continues as long as environment is favourable; not such a pronounced seasonality as with other annuals.

B. Poor competitors, flowering and seed-set in spring followed by death.

C. Competitive summer-annuals, preferring rich soils, with large seed bank (great seed longevity).

D. Weak summer-annuals of cool areas and acid soils.

E. Tiny summer-annuals on soils that are very wet after winter.

F. Weak summer-annuals requiring warm summers.

G. Strong (competitive) summer-annuals requiring high soil-temperatures for germination and warm summers.

H. Winter-annual segetals ripening their seeds in summer.

I. Specialists with crop mimicry, seeds distributed as impurities of grain.

J. Small, modest winter-/summer-annuals.

K. Larger species, very flexible regarding life-span and the relationship vegetative/reproductive phase — both depending on the germination time.

L. Modest winter-annuals (rarely summer-annual) with seed dispersal over long distances.

M. Modest "biennials", requiring light for germination, with seed-bank of very long life (dispersal in time).

N. "Biennials" preferring better soils, germinating without light, seed dispersal in space, practically no seed bank; protective features and agents against big herbivores.

The strategy, (theoretical) niche and the site properties of all these types are described, the question of the origin (primary site) discussed and some examples are given for each type. From this biological considerations conclusions on the agricultural importance (weediness) of the species can be drawn.

Literatur

- BAALEN, J. VAN and E. G. M. PRINS: Growth and reproduction of *Digitalis purpurea* in different stages of succession. *Oecologia* 58, 84—91, 1983.
- BAKKER, D., S. J. TER BORG and D. OTZEN: Ecological research at the Plant Ecological Laboratory, State University Groningen, III. On the life forms of hapaxanth in the Dutch Flora. *Wentia* 15, 13—24, 1966.
- BASKIN, J. M. and C. C. BASKIN: Germination and survival in a population of the winter annual *Alyssum alyssoides*. *Canad. J. Bot.* 52, 2442—2445, 1974.
- BASKIN, J. M. and C. C. BASKIN: High temperature requirement for afterripening in seeds of winter annuals. *New Phytol.* 77, 619—624, 1976.
- BASKIN, J. M. and C. C. BASKIN: Germination ecology of *Veronica arvensis*. *J. Ecol.* 71, 57—68, 1983.
- BLUM, A.: Beiträge zur Kenntnis der annualen Pflanzen. *Bot. Arch. (Berlin-Dahlem)* 9, 3—36, 1925.
- ELLENBERG, H.: Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden. *Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie I.* Eugen Ulmer-Verlag, Stuttgart 1950.

- FREAS, K. E. and P. R. KEMP: Some relationships between environmental reliability and seed dormancy in desert annual plants. *J. Ecol.* 71, 211—217, 1983.
- FREIJSEN, A. H. J., S. R. TROELSTRA and M. J. VAN KATS: The effects of soil nitrate on the germination of *Cynoglossum officinale* L. (*Boraginaceae*) and its ecological significance. *Oecol. Plant.* 1, 71—79, 1980.
- GLAUNINGER, J.: Auftreten triazinresistenter Biotypen des Kanadischen Berufkrautes *Conyza canadensis* (L. Cronqu.) in Österreich. *Der Pflanzenarzt* 39, 131—132, 1986.
- GRIME, J. P.: Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, Chichester 1979.
- GROLL, U. und E.-G. MAHN: Zur Entwicklung ausgewählter Populationen des Kletten-Labkrautes (*Galium aparine* L.). *Flora* 178, 93—110, 1986.
- GROSS, K. L.: Colonization by *Verbascum thapsus* (mullein) of an old-field in Michigan: Experiments on the effects on vegetation. *J. Ecol.* 68, 919—927, 1980.
- GROSS, K. L.: Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *J. Ecol.* 72, 369—387, 1984.
- HÁJKOVÁ, L. and J. KREKULE: The developmental pattern in a group of therophytes. I. Seed dormancy. *Flora* 161, 111—120, 1972.
- HAMMER, K., P. HANELT und H. KNÜPFER: Vorarbeiten zur monographischen Darstellung von Wildpflanzensortimenten: *Agrostemma* L. Kulturpflanze XX, 45—96, 1982.
- HARPER, J. L.: Population Biology of plants. Acad. Press, London 1977.
- HOLZNER, W.: Weed species and weed communities. *Vegetatio* 38, 13—20, 1978.
- HOLZNER, W.: Ungräser im österreichischen Maisbau. *Die Bodenkultur* 30, 377—400, 1979.
- HOLZNER, W.: Ackerunkräuter. Bestimmung, Verbreitung, Biologie und Ökologie. L. Stokker-Verlag, Graz 1981.
- HOLZNER, W.: Concepts, characteristics and categories of weeds. In: HOLZNER, W. und M. NUMATA (Hrsg.): Biology and ecology of weeds, S. 3—20. Dr. W. Junk Publ., Den Haag — Boston — London 1982.
- HOLZNER, W.: The origin of weeds: an ecological approach. *Schweiz. Landw. Forschg.* 23, 63—66, 1984.
- HOLZNER, W.: „Unkräuter“ aus der Sicht eines Biologen. *Obstbau-Weinbau. Mitt. d. Südtiroler Beratungsrings* 5, 141—146, 1987.
- HOLZNER, W., I. HAYASHI and J. GLAUNINGER: Reproductive strategy of annual agrestals. In: HOLZNER, W. und M. NUMATA (Hrsg.): Biology and ecology of weeds, S. 111—121. Dr. W. Junk Publ., Den Haag — Boston — London 1982.
- JONG, T. J. DE and P. G. L. KLINKHAMER: Population ecology of the biennials *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale* in a coastal sand-dune area. *J. Ecol.* 76, 366—382, 1988.
- JONG, T. J. DE and P. G. L. KLINKHAMER: Seedling establishment of the biennials *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale* in a sand-dune area: The importance of water for differential survival and growth. *J. Ecol.* 76, 393—402, 1988 a.
- KINZEL, H.: Biochemische Ökologie — Ergebnisse und Aufgaben. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 82, 381—403, 1981.
- KIVILAAN, A. and R. S. BANDURSKI: The ninety-year period for Dr. Beal's seed viability experiment. *Amer. J. Bot.* 60, 141—145, 1975.
- KLINKHAMER, P. G. L. and T. J. DE JONG: The importance of small scale disturbance for seedling establishment in *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale*. *J. Ecol.* 76, 383—392, 1988.
- KLINKHAMER, P. G. L. and T. J. DE JONG: Production, dispersal and predation of seeds in the biennial *Cirsium vulgare*. *J. Ecol.* 76, 403—414, 1988 a.
- KLINKHAMER, P. G. L., T. J. DE JONG and E. VAN DER MEIJDEN: Over „eenjarige“ en „tweejarige“ planten. *Gorteria* 7, 143—150, 1985.
- KREKULE, J. and L. HÁJKOVÁ: The developmental pattern in a group of therophytes. II. Vernalization and photoperiodic induction. *Flora* 161, 121—128, 1972.
- LAUDIEN, H.: Beiträge zur Biologie, Ökologie, wirtschaftlichen Bedeutung und Verbreitung der Schadhirsens *Echinochloa crus-galli* L., *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop., *Setaria glauca* L. und *Setaria viridis* L. in der Bundesrepublik Deutschland. Diss. Univ. Stuttgart-Hohenheim 1972.
- LAW, R. A. D., A. D. BRADSHAW and P. D. PUTWAIN: Life history variation in *Poa annua*. *Evolution* 31, 233—246, 1977.
- MACK, R. N. and D. A. PYKE: The demography of *Bromus tectorum*: Variation in time and space. *J. Ecol.* 71, 69—93, 1983.
- MAHN, E.-G.: Bedeutung anthropogenen Einflusses auf Entwicklungszyklus und Stoffproduktion bei annuellen Arten. *Wiss. Z. Univ. Halle XXXVI*, 61—68, 1987.
- MCNEILLY, T.: Ecotypic differentiation in *Poa annua*: Interpopulation differences in response to competition and cutting. *New Phytol.* 38, 539—547, 1981.
- MULROY, T. W. and P. R. RUNDEL: Annual plants: Adaptations to desert environments. *Bio-science* 27, 109—114, 1977.

- NUMATA, M.: A methodology for the study of weed vegetation. In: HOLZNER, W. und M. NUMATA: Biology and ecology of weeds, S. 21—34. Dr. W. Junk Publ., Den Haag - Boston - London 1982.
- NUMATA, M. and S. ASANO: Biological flora of Japan, S. 26—39. Tsukiji Shokan, Tokyo 1969.
- ØDUM, S.: Dormant seed in Danish ruderal soils, an experimental study of relations between seed bank and pioneer flora. Royal Vet & Agric. Univ., Hørsholm Arboretum, Dänemark 1978.
- POPAY, A. I. and B. H. ROBERTS: Ecology of *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. and *Senecio vulgaris* L. in relation to germination behaviour. J. Ecol. 58, 123—139, 1970.
- PYKE, D. A.: Demographic responses of *Bromus tectorum* and seedlings of *Agropyron spicatum* to grazing by small mammals: The influence of grazing frequency and plant age. J. Ecol. 75, 825—835, 1987.
- REGHEER, D. L. and F. A. BAZZAZ: The population dynamics of *Erigeron canadensis*, a successional winter annual. J. Ecol. 67, 923—933, 1979.
- SEMENZA, R. J., J. A. YOUNG and R. A. EVANS: Influence of light and temperature on the germination and seedbed ecology of common mullein (*Verbascum thapsus*). Weed Sci. 26, 577—581, 1978.
- SCHENKEVELD, B. and D. VERKAAR: On the ecology of short-lived forbs in chalk grasslands. Diss. R. U. Utrecht 1984.
- SILVERTOWN, J. W.: Introduction to plant population ecology. Longman, Harlow 1989.
- UJVÁROSI, M.: Die Unkrautarten der ungarischen Ackerböden und ihre Lebensformenanalyse. Acta Agron. Acad. Sci. Hung. II, 237—274, 1952.
- VAN DER VEGTE, F. W.: Population differentiation and germination ecology in *Stellaria media* (L.) Vill. Oecologia 32, 232—246, 1978.
- WERNER, P. A.: Ecology of plant populations in successional environments. Systematic Bot. 1, 246—268, 1976.
- WHITTAKER, R. H. and D. GOODMAN: Classifying species according to their demographic strategy. I. Population fluctuations and environmental heterogeneity. Amer. Naturalist 113, 185—200, 1979.
- WILMANN, O.: Vergesellschaftung und Strategie-Typen von Pflanzen mitteleuropäischer Rebkulturen. Phytocoenologia 18, 83—128, 1989.
- YOUNG, J. A., R. A. EVANS and R. E. ECKERT, Jr.: Population dynamics of Downy Brome. Weed Sci. 16, 20—26, 1968.
- YOUNG, J. A. and R. A. EVANS: Control and ecological studies of Scotch Thistle. Weed Sci. 17, 60—63, 1969.

(Manuskript eingelangt am 19. 11. 1990)

Anschrift des Verfassers:

Ao. Univ.-Prof. Dr. phil. Wolfgang HOLZNER, Institut für Botanik der Universität für Bodenkultur Wien, Feistmantelstraße 4, A-1180 Wien