

(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**

#### **2. Teil: Die ausdauernden, dominanten Arten<sup>1</sup>**

Von W. HOLZNER

#### **1. Einleitung**

Durch die sehr deutlichen Unterschiede in den Wuchs- und Lebensformen der ausdauernden Unkräuter, von Praktikern „Wurzelunkräuter“ genannt, ist die Typisierung klar. Daher gibt es hier eine Reihe von Systemen, die einander sehr ähnlich sind (z. B. ELLENBERG 1950, UJVÁROSI 1952, HÅKANSSON 1982). Als unterscheidende Kriterien wurden dabei aber nur vegetative Lebenserscheinungen der betreffenden Pflanzen herangezogen, vor allem ob Ausläuferbildung auftritt oder nicht, ob diese Triebe ober- und/oder unterirdisch verlaufen, und ob sie im zweiten Fall von Stengeln oder von Wurzeln gebildet werden. Eigenschaften aus dem generativen Bereich wurden hingegen überhaupt nicht berücksichtigt, obwohl diese für das Verständnis der ökologischen Rolle einer ausdauernden Unkrautart ganz wesentlich sind. Kombiniert man die vegetativen Kriterien mit Merkmalen der Samenproduktion und mit Wuchseigenschaften, so kommt man zu den im folgenden beschriebenen Typen, wobei hier nur diejenigen behandelt wurden, die entweder in Äckern „Hauptunkräuter“ darstellen oder in Brachen und Ruderalflächen eine dominierende Rolle spielen, da in dieser Arbeit dem Phänomen der Dominanz in Sekundärsukzessionen besondere Aufmerksamkeit gewidmet werden soll.

---

<sup>1</sup> Für die Unterstützung eines Teils der Geländearbeiten wird dem Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft gedankt.

## 2. Beschreibung der einzelnen Typen

### 2.1 Arten mit unterirdischen Ausläufern aber geringer generativer Vermehrungsfähigkeit

Typ O („Die Unverwüstlichen“<sup>2</sup>, „Die Subversiven“)

Lebensweise<sup>3</sup>

- Starke vegetative Ausbreitung durch weitkriechende unterirdische Stengel- und Wurzelausläufer (WEHSARG 1954), wodurch sich eine Pflanze über mehrere Meter im Jahr ausbreiten kann. Nach etwa zwei Jahren sterben die Ausläufer stellenweise ab, sodaß getrennte Tochterpflanzen entstehen (MOORE 1975).
- Hohes Regenerationsvermögen dieser Organe: auch ganz kleine Stückchen können wieder zu vollständigen Pflanzen auswachsen (HÅKANSSON 1973).
- Entweder von vornherein geringe Samenproduktion oder die Bildung und Verbreitung der Samen wird durch eine Reihe von Faktoren (unsichere Bestäubung bzw. Befruchtung, häufige und starke Parasitierung, keine oder wenig effektive Verbreitungseinrichtungen, Flugapparate brechen leicht ab) behindert. Keimung und Heranwachsen erfolgen nicht so rasch und effektiv, wie bei vielen anderen Pionierpflanzen.
- Aufbau einer Samenbank im Boden (MOORE 1975).

Nische

Die „Subversiven“ sind die einzigen Ausdauernden, die starke und regelmäßige Störungen der Vegetation und des Bodens nicht nur aushalten, sondern sogar dadurch gefördert werden. Derartige Umweltbedingungen sind ja sonst eine Domäne der Einjährigen. Nach der Zerstörung der oberirdischen Organe vermögen die „Subversiven“ rasch mit Hilfe ihrer unterirdischen Reservestoffvorräte wieder auszutreiben. Sobald wieder einige Blätter vorhanden sind, wird der Reservestoffvorrat wieder ergänzt, sodaß nur durch mehrmalige und rasch aufeinanderfolgende Vegetationszerstörung die Population ernstlich durch Erschöpfung gefährdet ist.

Bleiben die Bestände aber ungestört, so können sie rasch und dicht wachsen und einen Großteil der übrigen Pionierpflanzenarten unterdrücken. Ihre kriechenden Ausläufer können unterirdisch in bereits etablierte Arten eindringen. Da die nach oben drängenden grünen Triebe von der Mutterpflanze ernährt werden, macht ihnen Licht- und Nährstoffkonkurrenz wenig aus. Auf diese subversive Weise gelingt es den Arten dieses Typs, niedrige Pflanzen zu überwachsen und zu verdrängen.

Ihre räumliche Nische sind also Standorte mit offenem Boden. Ihre zeitliche Nische kann sehr ausgedehnt sein, da sie, nachdem sie sich einmal etabliert haben, wenn überhaupt, nur sehr langsam und allmählich von „stärkeren“ Pflanzen, vor allem von Gehölzen verdrängt werden.

---

<sup>2</sup> Da die von mir früher verwendete Bezeichnung „Die Subversiven“ bereits durch populäre Publikationen eingebürgert ist, hat dieser Typ zwei Trivialnamen. Nun ziehe ich den keine negative Assoziation auslösenden ersten Namen vor.

<sup>3</sup> Da die Eigenschaften der Arten dieses Typs schon so oft zusammenfassend dargestellt wurden, z. B. von HOLM und Ma. (1977) oder HOLZNER (1981), wird hier nur mehr das Wesentliche mitgeteilt.

### Primärstandorte

Alle Standorte mit regelmäßigen Vegetationszerstörungen und Bodenarissen: Ufer, Steilhänge, Tierbauten, Wildwechsel, Läger und Tränken, Dünen, ...

### Sekundärstandorte

Äcker und Ruderalstellen aller Art. In Ackerland kommt den „Subversiven“ die ausgezeichnete Regenerationsfähigkeit auch kleinster Stückchen ihrer vegetativen Verbreitungsorgane (HÅKANSSON 1973) zugute. Durch intensive (aber ungeschickte) Bodenbearbeitung werden sie gefördert, indem sie über den ganzen Acker gleichmäßig ausgebreitet und mit anhaftender Erde auf Maschinen und Reifen von Acker zu Acker verschleppt werden.

Die Pflanzen auf Primär- und Sekundärstandorten werden zwar zur gleichen Art gezählt. Bei genauerer und experimenteller Untersuchung stellt sich aber heraus, daß sie sehr verschieden sind, oder mit anderen Worten, daß sich im Laufe der Ackerbaugeschichte eigene „Acker-Typen“ entwickelt haben. Dies hat PEGTEL (1976) für *Sonchus arvensis* durch den Vergleich von Dünen- und Ackerpopulationen besonders gründlich herausgearbeitet.

### Landwirtschaftliche Bedeutung

Schwer bekämpfbare, auf guten Böden konkurrenzstarke (3–4) Ackerunkräuter. Auf aus ökologischen Gründen angelegten Brachen werden sie vor allem dann lästig, wenn sie bereits unter Ackerbedingungen stark vertreten waren. In diesem Fall können sie innerhalb von 2–3 Jahren die Fläche völlig beherrschen, sodaß sehr eintönige Bestände entstehen, was einem der wesentlichen Ziele der Brachlegung, Vielfalt in die Landschaft zu bringen, widerspricht. Man kann versuchen, derartige Bestände durch Einsaat von „Disteln“ anzureichern. Das sicherste Gegenmittel ist die Pflanzung von Gehölzen.

Eine Infektionsgefahr für Nachbaräcker ist nur durch Verschleppen unterirdischer Triebstückchen, nicht aber durch Samenflug gegeben. Selbst wenn Samen ankommen und keimen können, so entwickeln sich die empfindlichen Frühlingskeimlinge so zögernd, so daß sie praktisch immer der Bodenbearbeitung im Herbst zum Opfer fallen.

### Beispiele

*Cirsium arvense*, *Agropyron repens*, *Sonchus arvensis*, *Sorghum halepense*, *Artemisia verlotiorum*.

## 2.2 Starke vegetative Vermehrung, hohe Samenproduktion

### 2.2.1 Typ P („Die Unduldsamen“)

#### Lebensweise

- Hohe Samenproduktion, Samenfernverbreitung vor allem durch den Wind (über mehrere Kilometer).
- Eine Samenbank wird nur aufgebaut, wenn die Samen durch Bodenstörung oder dadurch, daß sie in Ritzen geblasen werden, so tief verschüttet werden, daß sie ganz im Dunkeln liegen (CORNELIUS 1990 a).
- Die Samen keimen sofort und unter einem weiten Bereich von Umweltbedingungen. Im Experiment keimen sie zwar auch bei geringer Lichtintensität (CORNELIUS 1990 a). Diese Pflänzchen würden sich aber in der Natur nicht durchsetzen, da ihnen die Mutterpflanzen nur wenig Reservestoffe mitgeben. Das Schwergewicht liegt ja hier auf möglichst hoher Samenquantität und Flugvermögen. Dafür muß in Kauf genommen werden, daß die Keimlinge sich nur auf offenem Boden durchsetzen können.

Diese Kombination von Eigenschaften (hohe Samenproduktion — weites Flugvermögen — keine Samenbank — weite Amplitude bei der Keimung, aber empfindliche Keimlinge) finden wir bei vielen ausdauernden Pionier-

pflanzen, und zwar nicht nur bei Kräutern, sondern auch bei Pionierbäumen (z. B. Pappeln und Weiden).

- Die Samen reifen im Spätsommer oder Herbst und keimen im Frühling.
- Zunächst „konzentrieren sich“ die jungen Pflanzen auf den Aufbau eines unterirdischen Sproßsystems und bilden nur wenige grüne Triebe.
- Unter günstigsten Umständen vermögen sie ab dem zweiten Jahr zu blühen, unter ungünstigen kommen sie nie zur Blüte, wachsen aber trotzdem vegetativ weiter.

Auch bei diesem Typ hat also die vegetative Vermehrung Vorrang vor der generativen, wie bei den Subversiven, bei denen allerdings die Samenproduktion noch zusätzlich stark reduziert sein kann.

- Im Spätsommer und Herbst wird das dichte unterirdische Rhizomnetz weitergetrieben, das mit zahlreichen Spitzen allmählich in alle Richtungen vorzudringen versucht, eine Taktik, die „Phalanx-Wuchs“ genannt wird, da Konkurrenten einer dichten Front von Triebspitzen gegenüberstehen. Jedes Rhizomende kann mehrere Triebe bilden.
- Durch diesen Wuchs entstehen dichte Reinbestände, die aus Einzelpflanzenflecken von mehreren Metern im Durchmesser bestehen, welche mit dichtem, stark schattendem Kronendach kaum Unterwuchs zulassen.
- Da die einzelnen Pflanzen mindestens einige Jahrzehnte alt werden, können die „Unduldsamen“ nicht nur einen Standort vollständig und allein besetzen, sondern sich dort auch sehr lange halten. Aus den wenigen Angaben in der Literatur und von eigenen Beobachtungen her, ist ein Alter von 50 Jahren für einen derartigen Bestand nichts Besonderes, wobei dieses Alter auch für die Einzelpflanzen gilt, da sich fast nur diejenigen durchzusetzen vermögen, die im ersten Jahr gekeimt haben (HARTNETT und BAZZAZ 1985 a).
- Da das ganze unterirdische System einer Pflanze, das einen dichten Filz bildet, im Zusammenhang bleibt, vermögen die günstig gelegenen Triebe diejenigen mitzuversorgen, die in einen ungünstigeren Mikrostandort gelangt sind – das ist vor allem dann der Fall, wenn sie sich in Konkurrenz (um Wasser, Nährstoffe und Licht) mit einer Nachbarpflanze befinden. Das hat zwar den Vorteil, daß die Pflanzen sich weiter vergrößern können, aber auch den Nachteil, daß die ganze Pflanze geschwächt wird, wenn es einem Teil nicht gut geht. Ganz wissenschaftlich ausgedrückt: heterogene Umweltbedingungen werden über das ganze Sproßsystem integriert (HARTNETT und BAZZAZ 1985 a).
- Obwohl gerade bei diesem Typ die Ansicht mancher Autoren, daß hier Allelopathie eine der Hauptursachen für die Unduldsamkeit ist (NUMATA 1982) und daß Selbstvergiftung auch der Auslöser für eine eventuelle Auflösung der Bestände und damit den Fortgang der Sukzession ist (RICE 1974), überzeugend klingt, ist bis heute ein hundertprozentiger experimenteller Beweis dafür nicht gelungen (STOWE 1979).

#### *Nische*

Die „Unduldsamen“ sind das ausdauernde Gegenstück zu den „Kraftlackeln“. Auch sie versuchen, offenen Boden möglichst rasch mit konkurrenzstarken Pflanzen zu besetzen, wobei sie ihre verdrängende Kraft nur unter günstigen Bodenbedingungen optimal einsetzen können. Die „Unduldsamen“ erreichen ihr Ziel nur mit Verzögerung und nur dadurch, daß die „Kraftlackel“-Bestände der ersten Besiedlungswelle im Herbst zusammenbrechen und im nächsten Frühling erst recht spät keimen.

Dadurch haben die lichtbedürftigen Keimlinge der „Unduldsamen“ einen Vor-

sprung. Doch die später kommenden „Kraftlackel“-Keimlinge bereiten den jungen „Unduldsamen“ immer noch Probleme und zwingen sie zu kümmerlichem, vegetativem Wuchs. Doch sie sind zwar unduldsam, aber geduldig. Ihre große Zeit kommt ab dem Frühling des zweiten, dritten oder vierten Jahres, in dem sie auf so reichliche unterirdische Reservestoffvorräte zurückgreifen können, daß sie rasch austreiben und damit Keimlingen davonwachsen können. Auch den Keimlingen der eigenen Art geht es da nicht besser. Deswegen bestehen „Unduldsamen“-Bestände fast nur aus Individuen, die schon im ersten Jahr Fuß gefaßt haben (HARTNETT und BAZZAZ 1985 a).

Die Spezialität der „Unduldsamen“ ist also das Besetzen offenen Bodens frühestens etwa ab dem dritten Jahr. Dies gelingt ihnen wegen ihrer weiten ökologischen Amplitude auf vielerlei Standorten in dem weiten Umkreis, den sie mit ihrem Samen erreichen können.

Es gibt nur zwei Umstände, die diesen Erfolg verhindern können:

a) Höherwüchsige, stark schattende Konkurrenten setzen sich gleich von Anfang an durch. Der häufigste derartige Fall ist gegeben, wenn sich Samenbäume geeigneter Gehölze in erreichbarer Entfernung befinden. Seltener gelingt Krautigen ein derartiger „Start-Ziel-Sieg“. Im sommerwarmen Ostösterreich und auf gut mit Nährstoffen versorgten Böden kann etwa *Artemisia vulgaris* sich gegen die „Unduldsamen“ durchsetzen, auch wenn deren Samen reichlich anfliegen. Auf für sie optimalen Standorten ist auch die Große Brennessel ein derartiger Erfolgstyp.

b) Auf sehr mageren oder sehr trockenen Böden können sich die „Unduldsamen“ zwar ansiedeln, zeigen aber dort nur kümmerlichen Wuchs, kommen kaum zur Blüte und schließen vor allem die Bestände nicht. Dadurch können sich Arten der früheren Besiedlungswellen, vor allem die der verschiedenen „zweijährigen“ Typen, Disteln und Pionierkerzen, aber auch die echten Zweijährigen, wie *Melilotus*, sehr lange Zeit halten. Allmählich werden die Pioniere von anspruchslosen Gräsern oder von Gehölzen ersetzt.

#### *Primärstandort*

Typische Pioniere von Gebieten mit dichter Waldbedeckung, wo unregelmäßig auftretende Vegetationszerstörungen für Pionierstandorte sorgen, also z. B. Brandflächen, Windwürfe, Erdbeben, Zerstörungen durch Großtierherden, ...

#### *Sekundärstandorte*

Waldschläge, ältere Ruderalstellen in Städten (früher z. B. Bombenruinen, heute Baupekulationsflächen) und auf dem Lande (Bahndämme, Straßenböschungen, ...).

#### *Landwirtschaftliche Bedeutung*

In Ackerland können sich „Unduldsame“ nicht halten, da sie regelmäßigen Bodenbruch nicht überleben. Lästig können sie vor allem auf Waldschlägen werden, wo sie die Verjüngung hemmen.

Auf Ökobrachen können sie den gleichen Effekt wie die „Subversiven“ haben. Mögliche Gegenmaßnahmen sind: regelmäßiges Umbrechen der Bestände, wodurch die Sukzession immer wieder von vorne beginnt, oder Förderung der Gehölze.

#### *Beispiele*

Die Beschreibung des Typs orientierte sich vor allem an den Arten *Solidago canadensis* und *Epilobium angustifolium*, von denen gründliche Untersuchungen vorliegen (VAN ANDEL 1975, WERNER und PLATT 1976, WERNER und Ma. 1980,

GOLDBERG und WERNER 1983, SCHMIDT 1981 und 1983, HARTNETT und BAZZAZ 1985, 1985 a und 1985 b, CORNELIUS 1990 und 1990 a, CORNELIUS und FAENSEN-THIEBES 1990).

Vom Verhalten in der Natur her ist anzunehmen, daß auch *Calamagrostis epigejos*, *Phragmites australis* und *Solidago altissima* zu den „Unduldsamen“ gehören. *Tussilago farfara* verhält sich sehr ähnlich, ist aber von niedrigerem Wuchs und seine Ausläufer sind von kürzerer Lebensdauer, sodaß bald viele getrennte Individuen entstehen (BAKKER 1960). Interessant ist, daß der Huflattich dadurch rasch dichte Bestände aufbaut, daß das Rhizomwachstum bei schütterem Stand forciert wird. Mit zunehmender Dichte wird ein immer höherer Anteil der Stoffproduktion für die Blütenbildung verwendet (ODGEN 1974). Diese stellt eine Lebensweise dar, die von der der Goldrute etwas abweicht.

### 2.2.2 Typ Q („Brennesseln“)

#### Lebensweise

- Sehr hohe Produktion von winzigen, leichten Samen ohne spezielle Verbreitungseinrichtungen.
- Die meisten Samen fallen im Herbst und Winter ab und keimen im zeitigen Frühling. Die Keimung wird durch Licht und wechselnde Temperaturen stimuliert (BASSET und Ma. 1977), sodaß sie am besten auf offenem Boden stattfindet.
- Die Samen sind langlebig (ØDUM 1978). Solche, die durch Verschütten und Beschattung am Keimen gehindert werden, bauen daher eine Samenbank auf.
- Die Brennesseln bilden ein weitkriechendes Netz unterirdischer Ausläufer, die sich pro Jahr um etwa 50 cm vorschieben können (GREIG-SMITH 1948).
- Ihre leichtzersetzliche Laubstreu fördert eine gute Bodengare mit hoher N-Mineralisationsrate, was den hohen Nährstoffansprüchen der Brennesseln entgegenkommt (PIGOTT und TAYLOR 1964). Auf entsprechenden Böden sind die Brennesseln sogar der „Unduldsamen“ *Solidago* überlegen (SCHMIDT 1981, 1983).
- Auf gut mit Wasser und Nährstoffen versorgten Böden setzen sie sich durch ihren frühen Austrieb im Frühjahr und ihre hohe Wachstumsrate gegen viele andere Pflanzen durch.
- Die Brennesseln sind etwas schattentolerant. Dies bedeutet nicht nur, daß sie auch in Wäldern zu wachsen vermögen, sondern auch, daß sie nicht so leicht von anderen Pflanzen durch Überwachsen verdrängt werden können.

#### Nische

Die Lebensweise der „Brennesseln“ rechnet sicherlich damit, daß neben Wind, Wasser und Erdrutschen auch Tiere und Menschen Vegetationszerstörungen verursachen. Darauf weisen ihre wenig spezifischen Verbreitungseinrichtungen sowie ihre Brennhaare (Fraßschutz) hin. Sie wachsen entlang von Wechsellern oder in der Umgebung von Bauten und Lägern und ihre Samen werden im Verdauungstrakt oder auf Fell, Gefieder, Pfoten und Hufen verschleppt. Da die Samen auch gut auf dem Wasser schwimmen, wachsen Brennesseln auch häufig in Wassernähe. Beide Verbreitungsmöglichkeiten passen gut zu den hohen Ansprüchen an die Nährstoff- und Wasserversorgung des Bodens.

Der Mensch sorgt mit seiner Mobilität dafür, daß Brennesselsamen in seinem

Bereich fast überallhin verschleppt werden. Er sorgt auch (unfreiwillig) für ihre gute Ernährung.

*Primärstandort*

Tierbauten, Tierwechsel, Höhleneingänge, Schutthalden, Ufer.

*Sekundärstandort*

Nährstoffreiche Ruderalstellen, die längere Zeit nicht oder nur wenig gestört werden.

*Landwirtschaftliche Bedeutung*

Kein Ackerunkraut, da die Lebensweise nicht für das Überleben häufiger Bodenbearbeitung geschaffen ist.

Brennesseln sollten möglichst geschont werden, da sie viele nützliche Eigenschaften haben und Wirtspflanzen vieler Schmetterlingsarten sind.

*Beispiel:*

*Urtica dioica*

### 2.3 Pioniere ohne Ausläufer

*Typ R („Die Hungrigen“)*

*Lebensweise*

- Sehr hohe Samenproduktion.
- Samenfernverbreitung im Raum (z. B. Klebsamen durch Vögel, Fahrzeuge) und in der Zeit (Samenbank im Boden).
- Keimung im Frühling.
- Horstiger Wuchs; junge Triebe überwintern als Rosette.
- Im nächsten Frühling zeitiges und rasches Triebwachstum.
- Geringe vegetative Verbreitung durch sich verzweigenden Wurzelstock. Dadurch wachsen die Stöcke bis zu 30 cm im Jahr (GRIME und Ma. 1988).
- Hohe Ansprüche an die Nährstoffversorgung.
- Fraßschutz (durch Inhaltsstoffe).

*Nische*

Offene, gut mit Nährstoffen versorgte Böden ab dem zweiten, dritten Jahr, oft den Ausdauernden der vorherigen Typen beigemischt; dichte Reinbestände nur in optimalen Klimagebieten und nur dort, wo durch die Nähe von Mutterpflanzen oder reiches Ankommen von Samen aus anderen Gründen von vornherein auf im Frühling offenem Boden eine hohe Keimlingsdichte erreicht werden kann.

*Primärstandort*

vielleicht Wildwechsel, Tierbauten, Läger in der Waldsteppe.

*Sekundärstandort*

Offene, gut mit Nährstoffen versorgte Böden warmer Ruderalstandorte.

*Landwirtschaftliche Bedeutung*

Kein Ackerunkraut, da die Keimlinge bzw. die Jungpflanzen die Bodenbearbeitung nicht überstehen.

*Beispiel*

*Artemisia vulgaris*

### 3. Diskussion

Die Dominanz ausdauernder Kräuter in der dritten Besiedlungswelle von Sekundärsukzessionen ist ein faszinierendes Phänomen. Auf allen möglichen anthropogenen Standorten entwickeln sich nach einigen Jahren, wenn die Böden nicht extrem trocken oder nährstoffarm sind, sehr artenarme Krautbestände, die sich über Jahrzehnte mehr oder weniger unverändert halten können. Die zunächst auf derartigen Standorten so rasche Sukzession kommt scheinbar zum Stillstand, sodaß die Weiterentwicklung zu Gehölzstadien nur eine theoretische bleibt.

Es sind nur ganz wenige Pflanzenarten, die an dieser Entwicklung beteiligt sind. Betrachtet man deren Lebensweise, wie dies soeben bei der Aufstellung der vier Typen geschehen ist, so beginnt man zu verstehen, wie es möglich ist, daß eine Pflanzenart so vorherrschend werden kann, obwohl manches noch unklar bleibt.

Für diese Betrachtungen muß man vor allem drei Phasen im Pflanzenleben berücksichtigen:

#### 3.1 Samenverbreitung

Die Samenverbreitung entscheidet darüber, ob und wie dicht auf einem neu entstandenen Pionierstandort die Art zumindest theoretisch präsent ist.

Es gibt hier zwei ganz gegensätzliche Möglichkeiten:

a) Es wird mit nur gelegentlich und unregelmäßig auftretenden Vegetationsstörungen und damit Standorten gerechnet. Die Chance hier anzukommen kann am besten mit einer Unmenge von Samen, die über einen sehr weiten Bereich verstreut werden, wahrgenommen werden. Diesen Weg haben die „Unduldsamen“ beschritten. Sein Nachteil ist, daß die einzelnen Samen (genauer: Früchte, da es sich meist um *Compositen* oder *Gramineen* handelt) nur wenig Reservestoffe mitnehmen können, da sie leicht sein müssen und in möglichst großer Masse produziert werden sollen. Dies bereitet dann den Keimlingen in der Anfangsphase Probleme, vor allem, wenn sie von anderen Pflanzen beschattet werden. Diese Samenfernverbreitung kann auch in der Zeit erfolgen, ein Weg, den z. B. die Pionierkerzen beschritten haben.

Die Wuchsweise der „Unduldsamen“ ist gut auf die Tatsache ausgelegt, daß ihre sporadisch auftretenden Standorte meist durch Naturkatastrophen entstehen, wodurch gleich größere Flächen für die Besiedlung durch Pioniere frei werden. Rasche Besiedlung großer Flächen ist eine Spezialität der „Unduldsamen“.

b) Regelmäßige, dafür aber eher kleinflächige Vegetationszerstörungen gibt es in der Wildnis vor allem durch Tiere. Die „Hungrigen“ und die Brennessel, die ja eine „Hungrige“ mit der vegetativen Vermehrung der „Unverwüstlichen“ ist, dürften hier vor dem Auftreten des Menschen ihre Nische gehabt haben. Ihre Samenbank im Boden ist hilfreich bei der Ausnutzung regelmäßiger Störungen, die Verbreitung der Samen durch Tiere sowie ihr Fraßschutz sprechen auch für diese Hypothese. Auch die Lebensweise der „Unverwüstlichen“ (Subversiven) könnte hier ihren Ursprung haben, da eines ihrer hervorstechendsten Merkmale, ihre starke Regenerationsfähigkeit (die vermutlich bei den Wildtypen nicht so hoch ist wie bei den Ackertypen), bei stark im Boden wühlenden Tieren Vorteile bringt.

Besonders den „Unverwüstlichen“, aber auch den anderen Typen, hat der Mensch durch seine im Boden wühlenden und „Nährstoffe“ aller Art verstreuenen Aktivitäten, und dadurch, daß er ihre Verbreitungseinheiten auf der ganzen Welt verstreut, ein riesiges Betätigungsfeld erschlossen.



### 3.2 Phase nach der Keimung

Eine besonders kritische Phase im Leben der Pflanzen, besonders der Pionierpflanzen, sind die ersten Wochen und Monate nach der Keimung. Wird dem Keimling das „establishment“ gelingen? Hier ist der wundeste Punkt in der sonst so vollendeten Lebensweise der dominanten Ausdauernden. Sie alle haben, die „Unverwüstlichen“ ausgenommen, die ganz auf vegetative Verbreitung setzen, viel dafür gegeben, in möglichst großer Zahl präsent zu sein. Nun sehen sie sich der übermächtigen Konkurrenz der raschwüchsigen Keimlinge Einjähriger oder zwar langsam, aber beharrlich und letzten Endes viel höher wachsender Gehölze gegenüber.

Es wird oft übersehen, daß auch die Ausdauernden, ja in vielen Fällen sogar die Gehölze, auf offenem Boden, z. B. auf einer Ackerbrache, Pioniere der ersten Stunde sind. Man zählt sie zwar zur dritten oder gar vierten Besiedlungswelle, weil sie erst in späteren Jahren auffällig werden. Doch im ersten oder zweiten Jahr müssen sie ankommen, wenn sie eine Chance für die Vorherrschaft haben sollen.

Davon und von verschiedenen anderen Umständen hängt es ab, ob die Fläche eine Kräuterdominanz bekommen wird oder nicht. So kann z. B. die Mahd einer Ackerbrache, bei der die vorherrschenden Pioniere der ersten Besiedlungswelle vernichtet werden, diese Entwicklung beschleunigen, weil die kümmernden Jungpflanzen der „Unduldsamen“ ihre Konkurrenten mit einem Schlag verlieren.

Die schwierige Anfangszeit müssen die jungen Ausdauernden irgendwie überstehen. Ihre große Zeit ist im Frühling gekommen, in dem ihnen prall gefüllte unterirdische Vorratsspeicher dazu verhelfen, rasch auszutreiben und über die benachbarten Keimlinge hinwegzuwachsen. Von da an ist ihr Erfolg nur mehr von Gehölzen zu bremsen (die allerdings bereits ebenfalls etabliert sein müssen), da nun ihre Ausläufer sich vorzuarbeiten beginnen.

Die „Hungrigen“, die nicht über diese subversive Ausbreitungstechnik verfügen, können eben nur dann dominant werden, wenn sie von vorneherein in entsprechender Dichte keimen konnten oder wenn auf dem Standort immer wieder kleinere Störungen ein neues Keimbett schaffen (z. B. Kaninchen).

### 3.3 Entwicklung zur „Monokultur“

Daß sich zunächst lockere Bestände schließlich zu einer dichten „Monokultur“ verdichten, ist bei den „Unduldsamen“ nicht überraschend, wenn man die Wuchsform betrachtet, bei der ein dichter Ausläuferfilz, ein hohes und dichtes Blätter-Kronen-Dach und die Langlebigkeit der Einzelpflanzen kombiniert sind. Ob und wie weit Allelopathie dabei eine Rolle spielt, ist trotz einer Unzahl von Untersuchungen unklar.

Auf die Dauer würden allelopathisch wirkende Stoffe ohnehin zur Selbstvergiftung ihrer Urheberpflanzen führen. Allelopathie könnte also zwar die Entstehung von Monobeständen, aber nicht deren Aufrechterhaltung über sehr lange Zeiträume erklären. Hier bieten sich eher die Untersuchungen von VAN ANDEL (1975) an, der gezeigt hat, daß in derartigen Beständen ein interner Nährstoffkreislauf entsteht, bei dem die Mineralstoffe sobald sie freigesetzt werden, sofort wieder von derselben Pflanze aufgenommen werden, sodaß für Konkurrenten nichts übrig bleibt. Diese Theorie könnte auch für andere Vertreter der vier Typen zutreffen.

Interessant ist, daß zwar mehrere Dominante zu Mischbeständen zusammentreten können, daß aber Reinbestände unter recht verschiedenen Umständen

auftreten. Ordnet man die wichtigsten Arten nach fallenden Ansprüchen an Nährstoff- und Wassergehalt des Bodens, so kommt folgende Reihung zustande:

*Urtica dioica* — *Artemisia vulgaris* — *Solidago canadensis* — *Epilobium angustifolium* — *Tussilago farfara* — *Calamagrostis epigejos*.

*Artemisia* ist am wärmebedürftigsten, *Solidago* kommt dafür in feuchtem (Lokal)-Klima zur Dominanz. *Epilobium* bevorzugt saure Böden, *Tussilago* kalkhältige oder zumindest basenreiche. Jede der „großen Dominanten“ hat so ihren eigenen ökologischen Bereich, so daß es aussieht, als ob sie versuchten, einander möglichst aus dem Wege zu gehen. Daher wird eine ältere „Gstätten“ im trocken-östösterreich bei gutem Nährstoffangebot von *Artemisia* dominiert werden, bei geringem von *Calamagrostis*, im Aubereich kann *Solidago gigantea* vorherrschen.

Weiter im Süden und Westen unseres Landes übernimmt *Solidago canadensis* die Rolle von *Artemisia*, *Epilobium* dominiert vor allem in Silikatgebieten.

### Zusammenfassung

Als Fortsetzung zur Typisierung der monokarpen „Unkräuter“ (HOLZNER 1991) wurden hier die polykarpen Ausdauernden, die zur Bildung von Reinbeständen neigen, auf die gleiche Weise behandelt. Dabei wurden vier Typen festgestellt:

O. Starke vegetative Vermehrung durch unterirdische Ausläufer mit hoher Regenerationsfähigkeit bedeutet besondere Anpassung an häufige Bodenstörungen, ein Umweltfaktor, der von Ausdauernden schwer zu ertragen ist. Der Schwerpunkt der Lebensweise liegt ganz auf der vegetativen Seite, die generative Vermehrung spielt nur eine ganz untergeordnete Rolle.

P. Hohe Samenproduktion und effiziente Verbreitung über weite Strecken macht sporadisch auftretende Standorte erreichbar. Diese werden dann mittels einer unterirdisch wandernden „Ausläufer-Phalanx“ besetzt.

Q. Intermediäre Lebensweise zwischen O und R.

R. Hohe Samenproduktion, Verbreitung durch Tiere (und den Menschen), Samenbank, Fraßschutz und hohe Nährstoffansprüche weisen auf Standorte mit regelmäßig von Tieren gestörter Vegetation als Nische hin.

### Weed-Types

#### A Classification of Ruderals and Segetals Using Complex Biological-Ecological Criteria

##### Part two: The Dominant Perennials

### Summary

The polycarpic perennials with a tendency to form pure stands were classified according to the principles used in part one of this paper (HOLZNER 1991). Four types have been determined:

O. Strong vegetative reproduction by underground tillers with high regenerative capacity means special adaptation to frequent soil disturbance, an environmental factor difficult to bear by perennials. The focus of reproduction is on the vegetative side. Generative reproduction plays a subordinal part.

P. High seed production and efficient dispersal over long distances brings only sporadically available stands within the reach of the species. They are afterwards occupied by the means of a subterranean tiller-phalanx.

Q. Intermediate type between O and R.

R. High seed production, dispersal by animals (and man), a seed bank, protective devices against browsing, and high nutrient requirements point to a niche of sites where the vegetation is regularly disturbed by animals.

## Literatur

- ANDEL, J. VAN: A study on the population of dynamics of the perennial plant species *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. *Oecologia* 19, 329—337, 1975.
- BAKKER, D.: A comparative life-history study of *Cirsium arvense* and *Tussilago farfara*, the most troublesome arable weeds in the newly reclaimed polders of the former Zuider Zee. In: HARPER, J. L. (ed.): The biology of weeds, 205—222. Blackwell, Oxford 1960.
- BASSET, I. J., C. W. CROMPTON and D. W. WOODLAND: The biology of Canadian weeds. 21. *Urtica dioica*. *Can. J. Plant Sci.* 57, 491—498, 1977.
- CORNELIUS, R.: The strategies of *Solidago canadensis* L. in relation to urban habitats. I. Resource requirements. *Acta OEcolog.* 11, 19—34, 1990.
- CORNELIUS, R.: The strategies of *Solidago canadensis* L. in relation to urban habitats. III. Conformity to habitat dynamics. *Acta OEcolog.* 11, 301—310, 1990 a.
- CORNELIUS, R. and T. FAENSEN-THIEBES: The strategies of *Solidago canadensis* L. in relation to urban habitats. II. Competitive ability. *Acta OEcolog.* 11, 145—153, 1990.
- ELLENBERG, H.: Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden. Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie I. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart 1950.
- GOLDBERG, D. E. and P. A. WERNER: The effects of size of opening in vegetation and litter cover of seedling establishment of Goldenrods. *Oecologia* 60, 149—155, 1983.
- GREIG-SMITH, P.: Biological Flora of the British Isles: *Urtica dioica* L. *Journ. of Ecol.* 36, 343—351, 1948.
- GRIME, J. P., J. G. HODGSON and R. HUNT: Comparative plant ecology. A functional approach to common British species. Unwin Hyman, London 1988.
- HÅKANSSON, S.: *Agropyron repens* (L.) Beauv. and *Sonchus arvensis* L. als Ackerunkräuter — Wuchsrhythmik und Bekämpfungsmöglichkeiten. In: SCHUBERT, R., W. HILBIG und E. G. MAHN (Hrsg.): Probleme der Agrogeobotanik. Wissensch. Beiträge der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg 11, 108—116, 1973.
- HÅKANSSON, S.: Multiplication, growth and persistence of perennial weeds. In: HOLZNER, W. and M. NUMATA: Biology and ecology of weeds, 123—136. Dr. W. Junk Publ., Den Haag — Boston — London 1982.
- HARTNETT, D. C. and F. A. BAZZAZ: The genet and ramet population dynamics of *Solidago canadensis* in an abandoned field. *J. Ecol.* 73, 407—413, 1985.
- HARTNETT, D. C. and F. A. BAZZAZ: The integration of neighbourhood effects by clonal genets in *Solidago canadensis*. *J. Ecol.* 73, 415—427, 1985 a.
- HARTNETT, D. C. and F. A. BAZZAZ: The regulation of leaf, ramet and genet densities in experimental populations of the rhizomatous perennial *Solidago canadensis*. *J. Ecol.* 73, 429—443, 1985 b.
- HOLM, L. G., D. L. PLUCKNETT, J. V. PANCHO and J. P. HERBERGER: The worlds worst weeds. University Press of Hawaii, Honolulu 1977.
- HOLZNER, W.: Ackerunkräuter. L. Stocker-Verlag, Graz 1981.
- HOLZNER, W.: Unkraut-Typen. Eine Einteilung der Ruderal- und Segetalpflanzen nach komplexen biologisch-ökologischen Kriterien. 1. Teil: Die „ein- und zweijährigen“ Arten. *Die Bodenkultur* 42, 1—20, 1991.
- MOORE, R. J.: The biology of Canadian weeds. 13. *Cirsium arvense* (L.) Scop. *Can. Journ. Plant Sci.* 55, 1033—1048, 1975.
- NUMATA, M.: Weed-ecological approaches to Allelopathy. In: HOLZNER, W. and M. NUMATA: Biology and ecology of weeds, 169—174. Dr. W. Junk Publ., Den Haag — Boston — London 1982.
- ØDUM, S.: Dormant seeds in Danish ruderal soils: An experimental study of relations between seed bank and pioneer flora. Horstolm Arboretum, The Royal Veterinary & Agricultural University, Denmark 1978.
- OGDEN, J.: The reproductive strategy of higher plants. 2: The reproductive strategy of *Tussilago farfara*. *J. Ecol.* 62, 291—324, 1974.
- PEGTEL, D. M.: On the ecology of two varieties of *Sonchus arvensis* L. Dissertation, Rijksuniversiteit Groningen, Niederlande 1976.
- PIGOTT, C. D. and K. TAYLOR: The distribution of some woodland herbs in relation to the supply of nitrogen and phosphorus in the soil. *J. Ecol.* 52, 175—185, 1964.
- RICE, E. L.: Allelopathy. Academic Press, New York 1974.
- SCHMIDT, W.: Über das Konkurrenzverhalten von *Solidago canadensis* und *Urtica dioica*. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 9, 173—188, 1981.
- SCHMIDT, W.: Über das Konkurrenzverhalten von *Solidago canadensis* und *Urtica dioica*. II. Biomasse und Streu. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 11, 373—384, 1983.
- STOWE, L. G.: Allelopathy and its influence on the distribution of plants in an Illinois old-field. *J. Ecol.* 67, 1065—1085, 1979.

- UJVÁROSI, M.: Die Unkrautarten der ungarischen Ackerböden und ihre Lebensformenanalyse. Acta Agron. Acad. Sci. Hung. II, 237—274, 1952.
- WEHSARG, O.: Ackerunkräuter, Akademie-Verlag, Berlin 1954.
- WERNER, P. A. and W. J. PLATT: Ecological relationship of co-occurring Goldenrods (*Solidago: Compositae*). American Naturalist 110, 959—971, 1976.
- WERNER, P. A., I. K. BRADBURY and R. S. GROSS: The biology of Canadian weeds. 45. *Solidago canadensis*. Can. J. Plant. Sci. 60, 1393—1409, 1980.

(Manuskript eingelangt am 19. März 1991)

Anschrift des Verfassers:

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