©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tuexenia 7: 447–458. Göttingen 1987

Auswirkungen der Kletterstrategie der Lianen auf deren Verbreitung

– Sebastian Ruiz Fernandez –

Zusammenfassung

Bezeichnend für die Lebensform Liane sind Kletterstrategie und tropischer Verbreitungsschwerpunkt. In Mitteleuropa sind die Kletterpflanzen vor allem in stützen- und nährstoffreichen, feuchten und nicht zu hochwüchsigen Pflanzengesellschaften der planaren bis submontanen Vegetationsstufe beheimatet.
Die vorliegende Arbeit untersucht vergleichend phänometrisch zum gleichen Zeitpunkt gekeimte Lianen und Nicht-Lianen. Das Ziel war, die Entwicklungsbesonderheiten der Lianen vor dem Hintergrund der Entwicklung selbstaufrechter Pflanzen quantitativ herauszustellen.

Wie die Ergebnisse zeigen, liegt der Sproßentwicklung der Lianen ein anderer „Verteilerschlüssel" zwischen Blättern und Sproßachse zugrunde als der Sproßentwicklung der Vergleichspflanzen. Der Unterschied besteht darin, daß die wachsenden Sproßenden der Lianen eine verzögerte Blattentwicklung aufweisen und damit verbunden eine beträchtliche Internodienstreckung. Dieses „Strecksyndrom" erleichtert das Klettern im Gewirr der Stützen, bedingt jedoch kleine Blattflächen. Erst Ende Juli, wenn der Anteil sich entwickelnder Sproßachsen eine untergeordnete Rolle spielt, erreichen die Lianen Blattflächenwerte wie die untersuchten Nicht-Lianen. Im Gegensatz zu letzteren benötigen die Lianen – durch das Ausnutzen fremder Stützen zur eigenen Aufrechterhaltung – jedoch wesentlich geringmächtigere Achsen.
Der charakteristische „Verteilerschlüssel" zieht ein spezifisches Produktionsmuster nach sich: zu Beginn der Vegetationsperiode sind die Zuwachsraten der Lianen wesentlich geringer als die ihrer Trägerpflanzen; später im Jahr liegen sie dagegen weit höher. Je früher das Ende der Vegetationsperiode eintritt, desto weniger gelingt es den Lianen, die Produktionsvorteile selbstaufrechter Pflanzen auszugleichen. Dies wird als Grund für das Ausfallen der Lebensform Liane mit abnehmender Dauer der Vegetationsperiode gedeutet.

Abstract

Characteristic for liana life form is a climbing strategy and a tropical distribution center. Lianas occur in central Europe in Lowland to submontane plant communities rich in nutrients and moisture and with supporting vegetation that does not grow excessively tall.

In order to understand these common features of habitat demands at least partly, seeds from liana and non-liana species from the same habitat were simultaneously germinated in pots, with and without fertilizer, and their growth phenometrically compared.

Results suggest that shoot development in lianas tested follows a different partitioning pattern between leaf and shoot axis, as compared to the non-lianas. The following features explain this difference: The growing shoots of lianas show retarded leaf development near the tip, as well as considerable internodal lengthening. This stretching syndrome facilitates climbing, especially in the entangled supporting vegetation, but results in a small leaf area. Not until the end of July, when the proportion of developing shoots is of minor importance, do the lianas achieve a leaf area similar to that of the non-lianas. Of course lianas require only a remarkably weak shootaxis, in contrast to non-lianas, due to their utilisation of foreign supporting structures.
This characteristic partitioning ratio causes a specific production pattern in which the rate of increase at the beginning of the vegetation period is less than that of the host plants; later in the season, however, this situation is reversed. Thus, the shorter the vegetation period is, the less the lianas are able to compensate for the production advantages of the self-supporting plants. This could be interpretated as the reason for the absence of the liana life form with decreasing duration of the vegetation period.

Einleitung

Die Lianen bilden jene Lebensform (ELLENBERG u. MUELLER-DOMBOIS 1967), die befähigt ist, an geeigneten Stützen emporzuklettern. Ihre Anpassungen an diese Lebensweise gehen soweit, daß sie sich ohne Stützen nicht aufrecht halten können (TROLL 1937).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Weiterhin charakteristisch für die Lianen ist ihr tropischer Verbreitungsschwerpunkt und ihr Fehlen in den polaren Gebieten und Hochgebirgen (SCHIMPER 1898, SCHENCK 1892, KLINGE et al. 1975, WALTER u. BRECKLE 1984).

In Mitteleuropa sind die Lianen mit einem Anteil von 2,65% an der Gesamtflora zwar nach ihrer Artenzahl nicht sehr stark vertreten, gelangen jedoch in den Gesellschaften, in denen sie vorkommen, häufig zur Dominanz (WILMANNS 1983) und stellen dann einen wichtigen Bestandteil der Vegetationsstruktur dar (BARKMAN 1979). Solche Lianen-reiche Phytozönosen gibt es in der Unterklasse *Galio-Urticenea* innerhalb der *Artimisietea vulgaris* und in der Klasse *Rhamno-Prunetea*. Außerhalb dieser naturnahen Gesellschaften kommen Lianen in den Getreideunkraut-Gesellschaften (*Centauretalia cyani* bzw. *Stellarietea mediae*) besonders häufig vor.

Die Standorte dieser Gesellschaften haben einiges gemeinsam: sie sind stützenreich, nicht besonders hochwüchsig, bodenfeucht, nährstoffreich und weisen, bedingt durch ihr Hauptvorkommen in der planaren bis submontanen Höhenstufe, eine für mitteleuropäische Verhältnisse lange Vegetationsperiode auf (WILMANNS 1983).

Die ersten zwei Punkte dieser gemeinsamen Züge in den Standortsansprüchen der Lianen lassen sich auf ihre Kletterstrategie zurückführen, wobei Strategie als genetisch determiniertes Verhaltensmuster verstanden wird (HARPER u. OGDEN 1970, GRIME 1979, TISCHLER 1984). So verschafft ihnen das Klettern gerade in stützenreichen Pflanzengesellschaften besondere Vorteile, denn dadurch gelingt es, die Tragkraft anderer Achsensysteme ausnutzend, mit verhältnismäßig geringem Stoffaufwand in die lichten Außenbereiche vorzustoßen. Hochwüchsige Pflanzengesellschaften wie z.B. Wälder sind jedoch im Gegensatz zu den Lianen-reichen Gesellschaften über eine zu lange Kletterstrecke hin zu dunkel und zu stützenarm und für Lianen daher in der Regel undurchdringbar. Nur in Waldgesellschaften, die, von Störungen betroffen, zumindest zeitweise lichter sind, können Lianen als Störzeiger dominant werden (WILMANNS 1983).

Auch für die Tropen wurden solche Verhältnisse beschrieben, wo die Lianen in Waldmänteln, Waldschlägen, lichten Sekundärwäldern und vor allem in Plantagen zu einer Plage werden können, im Waldesinnern aber weitaus seltener vorkommen (RICHARDS 1957, PUTZ 1984, CABALLE 1984).

Die vorliegende Arbeit soll die phänometrischen Unterschiede im Verlauf der Entwicklung von Lianen und Nicht-Lianen quantifizieren, in der Annahme, daß aus der Kenntnis der Besonderheiten der Lianen-Entwicklung weitere Ursachen ihrer Standortsbindungen jedenfalls teilweise verständlich werden.

Material und Methode

1. Keimungsexperimente

Um eine vergleichende Untersuchung von Lianen und Nicht-Lianen zu ermöglichen, wurden die Versuchspflanzen aus Samen gezogen, die zuvor im Gelände (Umgebung von Freiburg i.Br.) gesammelt worden waren. Da die Keimungszeitpunkte aller Versuchsarten möglichst zusammenfallen sollten, um die Entwicklung einer synchronen Population zu gewährleisten, wurden Keimungsexperimente unternommen. Durch Anwendung der hierbei gewonnenen Erkenntnisse konnten die Samen aller Versuchsarten gleichzeitig zur Keimung gebracht werden.

2. Versuchspflanzen

Von den zunächst gesammelten Samen der Lianenarten *Tamus communis, Humulus lupulus, Polygonum dumetorum, Galium aparine, Bryonia dioica, Clematis vitalba, Solanum dulcamara, Convolvulus arvensis* und *Convolvulus sepium* schieden die drei erstgenannten Arten wegen ihres, für diesen Versuch ungünstigen Keimungsverhaltens aus. *Galium aparine* und *Bryonica dioica* wurden während des Versuches aufgegeben, da die Wägung einzelner Versuchstöpfe zur Wasserregulation infolge starker Verfilzung der Versuchspflanzen benachbarter Ansätze nicht durchgeführt werden konnte.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Von den schließlich untersuchten Lianenarten kommt *Convolvulus sepium* in den nitrophytischen Saum-, Verlichtungs- und Uferstaudengesellschaften *(Galio-Urticenea)* vor. Anders verhält sich *Convolvulus arvensis* als Kletterpflanze von Ruderal- und Ackerstandorten (*Agropyretea* und *Stellarietea*). Beide Arten sind krautige Winder, gemäß der von SCHENCK (1892) nach ihrem Klettermodus vorgenommenen Einteilung der Lianen in Ranker, Winder, Wurzelkletterer und Spreizklimmer. Unter den holzigen Lianen wurden *Clematis vitalba* und *Solanum dulcamara* ausgesucht, wobei erstere ein Ranker der Mantelgesellschaften (*Rhamno-Prunetea*) ist, während letzteres dem Übergangsfeld von Lianen zu Nicht-Lianen zugerechnet wird und in Bruchwäldern (*Alnetea glutinosae*), in Weidengebüschen (*Salicetea purpureae*) und in Röhricht-Gesellschaften (*Phragmitetea*) beheimatet ist. Wie sich im Laufe der Versuche zeigte, unterdrückt *Solanum dulcamara* bei vollem Sonnenlicht sein Windevermögen, so daß sich diese Art unter Freiland-Versuchsbedingungen als Nicht-Liane verhielt und auch als solche gewertet wurde. Nur im Schatten entfaltet diese Art ihr Klettervermögen.

Will man sich den Blick für die Bedeutung der Kletterstrategie für die Lianen nicht durch unterschiedliche Standortsanpassungen der Versuchsarten trüben lassen, so ist es erforderlich, die Untersuchung auf Lianen und Nicht-Lianen vergleichbarer Standorte einzuschränken. Neben dieser Einschränkung sollte eine möglichst unterschiedliche Ausbildung des Sproßsystems als weiteres Auswahlkriterium für die Nicht-Lianen gelten, da im Bereich der Sproßausbildung die Hauptunterschiede zu den Lianen vermutet wurden (WILMANNS 1983). Daher wurden folgende Arten ausgesucht: der Neophyt *Impatiens glandulifera,* der auf die Unterklasse *Galio-Urticenea* beschränkt bleibt und sehr früh eine kräftige, wenn auch hohle, selbsttragende Sproßachse bildet; *Lapsana communis,* die innerhalb dieser Unterklasse hohe Stetigkeiten aufweist, aber auch an feuchten Standorten vorkommt, und sich durch ein Rosettenstadium mit nachfolgender Bildung einer aufrechten Achse auszeichnet; und schließlich *Rumex obtusifolius,* der, eine weite ökologische Amplitude aufweisend, in den *Artemisietea* als bezeichnender Begleiter auftritt und im ersten Lebensjahr gänzlich auf eine aufrechte Achse verzichtet. Alle drei Arten blühen wie die meisten Lianen erst ab Juni.

3. Versuchsaufbau

Als Versuchstöpfe wurden schwarze Kunststofftöpfe mit einem Fassungsvolumen von 21 l verwendet. Die Versuchserde wurde zuletzt durch ein Sieb mit 13 mm Maschenweite gesiebt. Der pH-Wert (KCl) betrug 6.3, der Gehalt an austauschbaren Basen lag bei 22 mval. Die Hälfte der Versuchstöpfe wurde mit 22 g des Volldüngers „Nitrophoska blau" gedüngt. Dies entspricht, laut Herstellerangaben, der in Intensivkulturen von Hopfen üblichen Menge. Die Eimer waren unterseits nicht mit Löchern versehen, um den Wasserhaushalt besser kontrollieren zu können und um die Wurzeln am „Entfliehen" zu hindern. Bei starken Regenfällen auftretendes Stauwasser konnte durch eingelassene Röhren, die mit Schlitzen versehen waren, abgesaugt werden. Entsprechend der Wuchsform der Lianen wurden Klettergerüste angeboten. Die Aufstellung der Töpfe erfolgte in Gruppen getrennt nach Species und nach gedüngten bzw. ungedüngten Ansätzen. So war interspezifische Konkurrenz vermeidbar, intraspezifische aber dadurch gegeben, daß pro Topf acht Pflanzen eingesetzt wurden.

Um trotz unterschiedlicher Wasserverbrauchsraten der einzelnen Versuchsansätze möglichst ähnliche Versuchsbedingungen für alle Ansätze zu schaffen, mußte ein Topfgewichtsbereich festgelegt werden, innerhalb dessen die Wasserversorgung der Versuchspflanzen gesichert war. Das niedrigst erreichbare Wasserpotential sollte dabei den Wert von −7 bar nicht unterschreiten. Das dazugehörige Topfgewicht wurde mit einem Taupunkt-Mikrovoltmeter und 18 stationären Meßfühlern ermittelt. Es lag bei 17,5 kg. Die obere Grenze der Topfgewichte wurde von einer ausreichenden Luftversorgung des Wurzelraumes abhängig gemacht. Als gut durchlüftet gilt ein Boden mit mindestens 10 bis 15 Vol. % Luft (SCHEFFER 1979). Unter Berücksichtigung des Volumens der unterirdischen Pflanzenteile ergab sich ein zulässiges Höchst-Topfgewicht von 20.7 kg.

Die Wasserregulation erfolgte durch tägliches Wiegen von je einem Topf pro Versuchsansatz, wobei die Differenz aus Soll-Topfgewicht (20 kg) und Ist-Topfgewicht (gewogenes Brutto-Topfgewicht abzüglich Biomasse, Klettergerüstgewicht, etc.) die tägliche Gießmenge für jeden Ansatz ergab. Durch anhaltende Niederschläge, insbesondere Ende Mai, konnte allerdings Stauwasser zeitweise nicht vermieden werden.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

4. Verarbeitung der Versuchspflanzen

In meist 9-tägigen Abständen gelangte pro Ansatz ein Topf, als Repräsentant des gesamten Ansatzes, zur Bearbeitung. Da die Pflanzenpopulationen in allen Töpfen des gedüngten bzw. des ungedüngten Absatzes einigermaßen gleichmäßig entwickelt waren, war es möglich, je eine zeitliche Entwicklungsreihe aufzustellen. Innerhalb eines einzelnen Topfes ergaben sich aus Gründen der intraspezifischen Konkurrenz jedoch beträchtliche Unterschiede zwischen den einzelnen Pflanzen.

Die Pflanzen wurden in einem Ausschwemmverfahren von der Topferde befreit und in die Fraktionen Grob- und Feinwurzeln, evtl. Rhizom, Sproßachsen, Blätter, Blüten und Früchte aufgetrennt. Die Blattstiele wurden gemäß ihrer Funktion dem Achsensystem zugeschlagen. Anschließend wurden sofort die Frischgewichte der Blätter und der Achse bestimmt. Zusätzlich wurde die Gesamt-Biomasse ermittelt, um den Wasserhaushalt der Versuchstöpfe regulieren zu können.

Die Blattfläche ergab sich aus der Messung mit einem Parabolspiegel-Blattflächenmeßgerät. Der Meßwert entspricht der beidseitigen Blattfläche.

Im Anschluß daran wurden die Pflanzenteile bei 105 °C getrocknet und ihr Trockengewicht bestimmt.

Die Darstellung der Meßwerte in den Grafiken erfolgte unter Anwendung des Verfahrens der gleitenden Mittelwerte über drei Meßwerte bei doppelter Gewichtung des mittleren Wertes.

Ergebnisse

1. Relative Wasserverbrauchsmengen der Versuchsarten

Aus der Topfgewichtregulation resultierten die relativen Wasserverbrauchswerte der einzelnen Versuchsarten. Relativ sind diese Werte, weil weder Regenfälle noch Evaporation aus den Versuchstöpfen mitberücksichtigt werden konnten. Für den Vergleich der Versuchsarten untereinander bleibt die Aussagekraft dieser Messungen jedoch uneingeschränkt. Die Werte beziehen sich auf Wasserpotentiale zwischen −7 und −0.1 bar. Sie stellen Durchschnittswerte über den ganzen Tag dar und wurden in den Monaten Juni und Juli erhoben.

Tab. 1: Relativer Wasserverbrauch pro Blattflächeneinheit; *Impatiens glandulifera* = 1.00; NL: Nicht-Liane; L: Liane; (NL): unter den Versuchsbedingungen Nicht-Liane

		gedüngt	ungedüngt
Impatiens glandulifera	NL	1.00	1.91
Rumex obtusifolius	NL	1.24	1.67
Lapsana communis	NL	2.09	2.79
Solanum dulcamara	(NL)	1.32	2.21
Convolvulus sepium	L	1.36	1.92
Convolvulus arvensis	L	1.72	2.68
Clematis vitalba	L	1.16	2.16

Bezogen auf eine Blattflächeneinheit weisen die Pflanzen in den gedüngten Ansätzen, unabhängig davon, ob es Lianen oder Nicht-Lianen sind, durchweg geringere Wasserverbrauchswerte als die ungedüngten Versuchspflanzen. Nach BAUMEISTER u. ERNST (1978) hängt der niedrigere Wasserverbrauch der gedüngten Ansätze mit dem erhöhten Kaliumangebot zusammen, da Kalium eine regulatorische Bedeutung für die Stomatabewegung besitzt.

Unterschiedliche Wasserverbrauchswerte zwischen Lianen und Nicht-Lianen konnten dagegen nicht festgestellt werden, so daß die Annahme berechtigt erscheint, daß die weitlumigen Tracheen der Lebensform Liane in erster Linie der Kompensation der geringen Sproßachsendurchmesser dienen (s.a. BERGER 1931).

2. Gesamt-Trockengewicht und Blattflächenentwicklung

Eine deutliche Trennung der Lianen von den Nicht-Lianen läßt hingegen die Betrachtung der Gesamt-Trockengewichte (Ges-TG) am 30. Versuchstag zu, verglichen mit ihren Samengewichten.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab. 2: Vergleich der Samengewichte (als 1000-Korn-Gewicht) mit dem Ges-TG (als Ges-TG × 1000) am 30. Versuchstag.
L: Liane, NL: Nicht-Liane, (NL): unter den Versuchsbedingungen Nicht-Liane

		1000-Korn-Gewicht in g	Ges-TG einer Pflanze × 1000 am 30. Vers.tag in g
Convolvuluis sepium	L	30.3	70
Convolvulus arvensis	L	12.6	27
Clematis vitalba	L	3.0	6
Impatiens glandulifera	NL	9.5	186
Rumex obtusifolius	NL	1.8	53
Solanum dulcamara	(NL)	1.4	39
Lapsana communis	NL	1.2	32

Betrachtet man zunächst Lianen und Nicht-Lianen getrennt, so entspricht die Reihenfolge der Trockengewichte der einzelnen Versuchsarten am 30. Versuchstag der Reihenfolge ihrer Samengewichte. Insgesamt betrachtet zeigen jedoch die Nicht-Lianen eine viel stärkere Zunahme der Trockengewichte (etwa 30fach im Vergleich zu 2,5fach bei den Lianen). Den Start-Gewichtsvorteil der untersuchten Lianen, der sich aus ihren höheren Samengewichten ergibt, haben die Nicht-Lianen damit bereits am 30. Versuchstag zum großen Teil kompensiert. Auch der weitere Verlauf der Kurven zeigt zunächst höhere Zuwachsraten für die Nicht-Lianen (Abb. 1). Ab Mitte Juni flacht der Verlauf der Kurven der Nicht-Lianen jedoch deutlich ab, während der Kurvenverlauf der Lianen weiterhin ansteigend bleibt und damit für die zweite Hälfte der Vegetationsperiode eine höhere Produktivität der Lianen anzeigt.

Die Zunahme der Ges-TG findet ihre Entsprechung in der Entwicklung der Blattflächen, die, zeitlich etwas vorverlegt, sehr ähnlich verlaufen (Abb. 2). Besonders auffällig ist der langsame Aufbau der Lianen-Blattfläche im Gegensatz zu der überaus raschen Blattflächenentwicklung der Nicht-Lianen. Letztere haben bereits Anfang Juni ihre maximalen Blattflächenwerte erreicht. Von da an bleiben ihre Blattflächen mehr oder weniger konstant (Ausnahme: *Lapsana communis,* die ihre Blätter bei Fruchtreife einzieht). Im Vergleich dazu weisen die Lianen jedoch auch in der zweiten Hälfte der Vegetationsperiode eine stetige Zunahme der Blattflächen auf. Gegen Ende der Versuchsdauer (Anfang August) erreichen die Blattflächen der Lianen die der Nicht-Lianen und haben dabei noch steigende Tendenz.

Der Vergleich von gedüngten mit ungedüngten Ansätzen zeigt, daß insbesondere die Steigung der Kurven und die maximal erreichten Werte sehr stark vom Nährstoffgehalt des Bodens abhängen. Andererseits ist jedoch der Zeitpunkt, zu dem bestimmte Entwicklungszustände, wie z.B. maximale Blattflächen, realisiert werden, unabhängig von der Düngung.

3. „Verteilerschlüssel" zwischen Blattfläche und Trockengewicht der Sproßachse

In noch stärkerem Maße vom Nährstoffgehalt des Bodens unabhängig ist der „Verteilerschlüssel" zwischen Blattfläche und Trockengewicht der Sproßachse, wie der Vergleich der gedüngten mit den ungedüngten Ansätzen zeigt (Abb. 3). Ein enger Zusammenhang besteht dagegen zwischen dem „Verteilerschlüssel" und der Lebensform.

Im einzelnen kann man folgendes feststellen: Zunächst fördert der „Verteilerschlüssel" (VBS) der Nicht-Lianen die Bildung von Blattfläche und hemmt dagegen die Achsenbildung, während derjenige der Lianen umgekehrt zunächst die Achsenbildung fördert und die Blattflächenentwicklung hemmt. Dadurch ist bei den Lianen der VBS-Wert am 30. Versuchstag ausnahmslos niedriger als bei den Nicht-Lianen. Ab diesem Zeitpunkt beginnen die Nicht-Lianen, allen voraus *Impatiens glandulifera*, sehr intensiv mit der Förderung des Sproßachsensystems, wodurch eine starke Senkung des „Verteilerschlüssel"-Wertes eintritt. Mitte Mai folgen *Lapsana communis* und *Solanum dulcamara* und erfahren daher ebenfalls einen starken Abfall dieses Wertes. Auch die Werte von *Rumex obtusifolius* sinken, doch liegt hier der Grund darin, daß die zunehmende Blattfläche zur optimalen Lichtexposition eines immer größer werdenden An-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

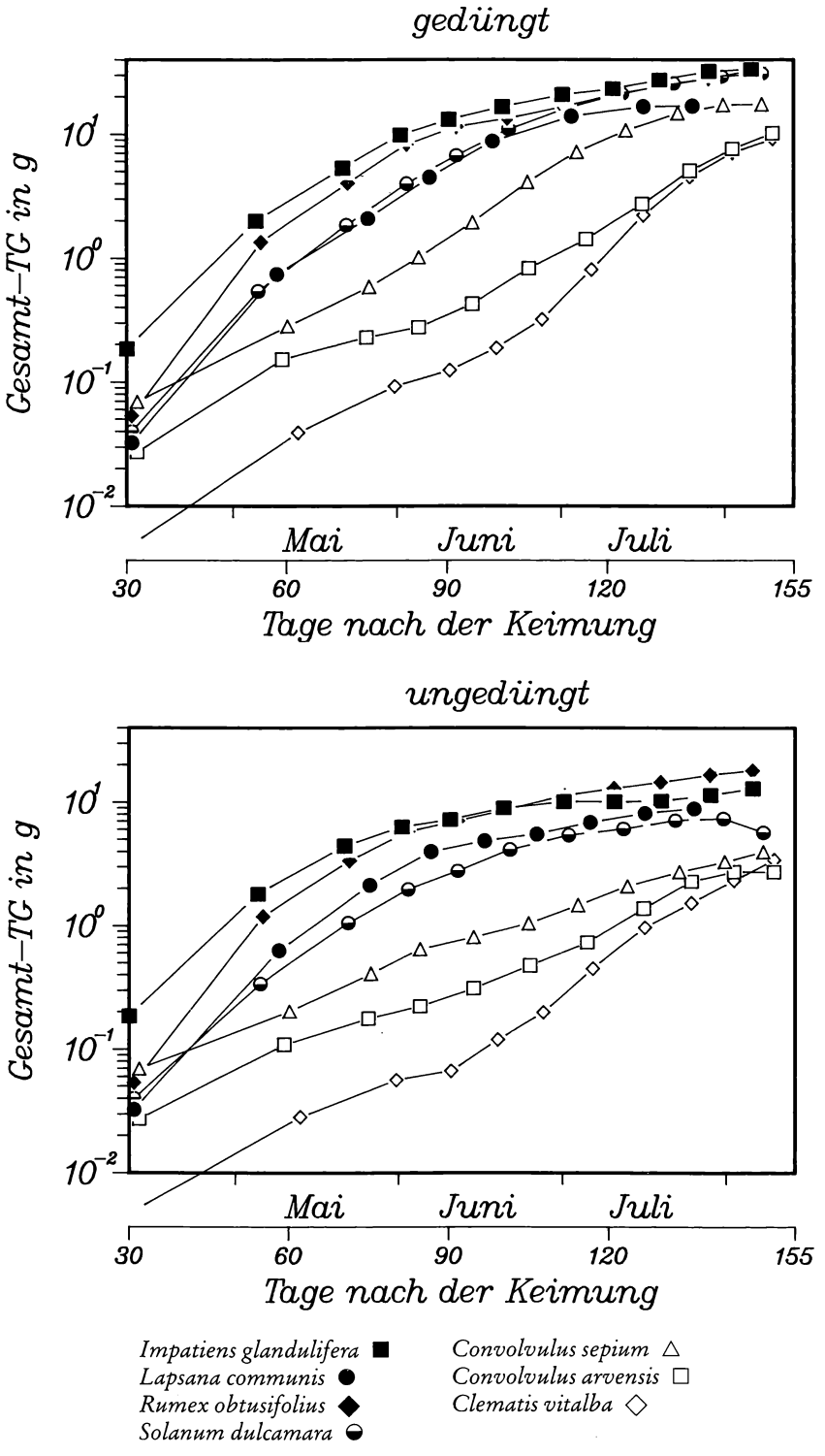
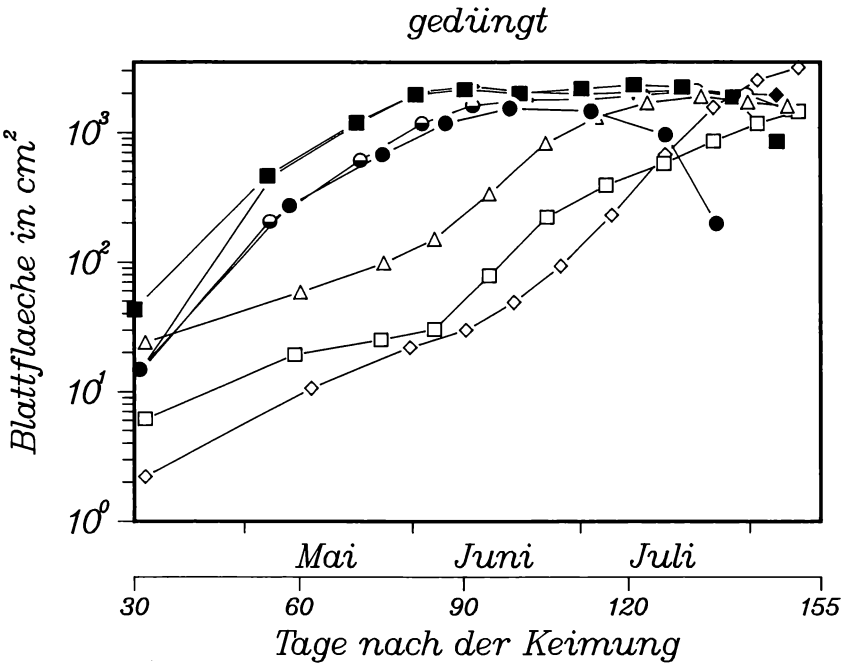


Abb. 1: Entwicklung der Gesamt-Trockengewichte.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at



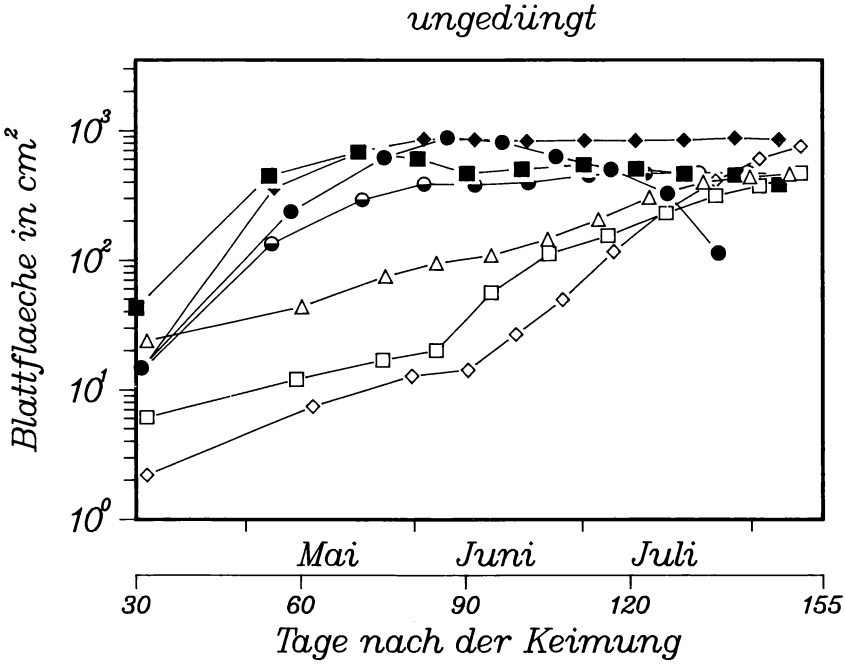


Abb. 2: Blattflächenentwicklung. (Symbole s. Abb. 1)

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

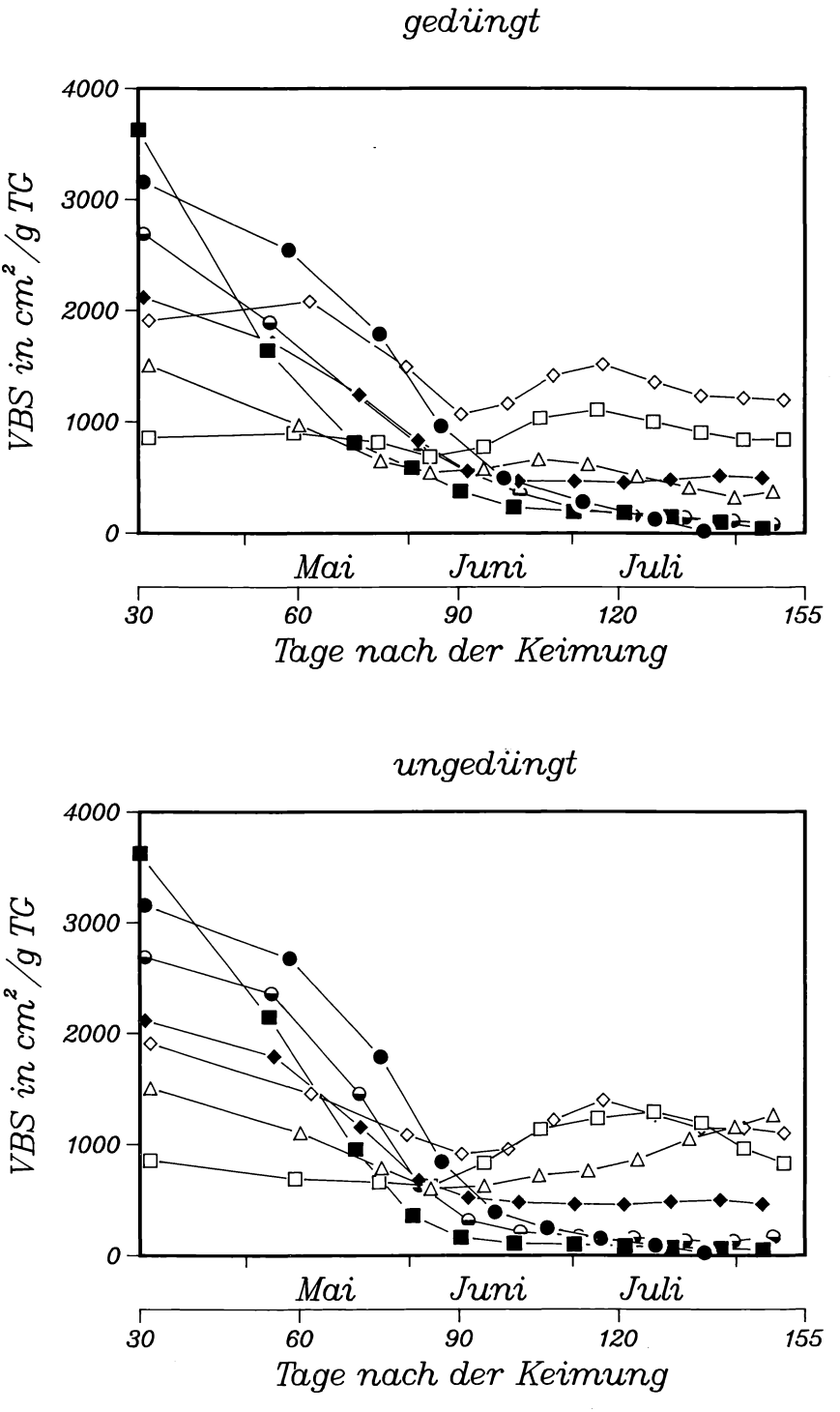


Abb. 3: „Verteilerschlüssel" Blattfläche zu Trockengewicht Sproßachse (VBS) (Symbole s. Abb. 1)

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

teils an Blattstielen bedarf. Mitte Juni unterschreiten die Nicht-Lianen schließlich größtenteils die VBS-Werte der Lianen.

Im Gegensatz dazu beginnen ab Ende Mai bis Mitte Juni die VBS-Werte der Lianen sogar zu steigen. Diese Entwicklung hat zwei Gründe: zum einen bleiben die Hemmung der Blattentwicklung und die Förderung des Sproßachsenwachstums auf die Sproßenden beschränkt, wobei diese Bereiche im Verlauf der Vegetationsperiode einen immer geringer werdenden Anteil der Gesamtpflanze ausmachen. Zum anderen sind die Lianen in der Lage, die Tragkraft anderer Sproßachsen für die eigene Aufrechterhaltung einzusetzen, so daß sie mit der Ausbildung von nur relativ dünnen Sproßachsen auskommen. Dies führt zu erheblichen Einsparungen im Sproßachsenbereich, ohne auf die Entfaltung großer Blattflächen verzichten zu müssen. Beide Effekte bewirken in der zweiten Hälfte der Vegetationsperiode höhere VBS-Werte als es bei den selbstaufrechten Pflanzen der Fall ist.

Nur *Rumex obtusifolius* und *Convolvulus sepium* weichen etwas von diesem Bild ab. Der relativ hohe Wert für *Rumex obtusifolius* ist aus dem Rosettenstadium im ersten Lebensjahr zu verstehen, das im Vergleich zu den achsenbildenden Nicht-Lianen höhere VBS-Werte ergibt. Auch der relativ niedrigere Wert für den gedüngten Ansatz von *Convolvulus sepium* erklärt sich aus einer Besonderheit der gedüngten Pflanzen im ersten Lebensjahr: Es zeigte sich, daß die gedüngten *Convolvulus*-Pflanzen neben normalen Klettersprossen eine beträchtliche Anzahl von Kriechsprossen ausbilden, die, anstatt zu klettern, längere Strecken kriechend und dabei an den Knoten wurzelnd zurücklegen. Solche Kriechsprosse besitzend sehr wenige Blätter und drükken so den VBS-Wert etwas herab. Dieses Verhalten verleiht speziell den gut mit Nährstoffen versorgten, einjährigen Pflanzen von *Convolvulus sepium* einen deutlichen Pioniercharakter. Bei aus Rhizomen aufgezogenen und damit älteren Pflanzen, in ebenfalls gedüngten Ansätzen, ist die Ausbildung von Kriechsprossen jedenfalls nicht zu beobachten.

Diskussion

1. Die Bedeutung des „Verteilerschlüssels" für das Klettervermögen der Lianen

Wie im Ergebnisteil dargestellt, zeichnen sich die Lianen zu Beginn der Vegetationsperiode durch einen hohen Sproßanteil bezogen auf die Bildfläche aus. Dieser charakteristische „Verteilerschlüssel" ist gerade die Anpassung, die sie benötigen, um durch das Gewirr der Stützen ans Licht zu gelangen. Vollentwickelte Blätter würden durch Gewicht und Ausdehnung behindernd wirken. TROLL (1937) führte diese für Lianen typische Entwicklung der Sproßenden auf ein vom Licht unabhängig gewordenes Etiolement zurück und prägte dafür den Begriff des „autonomen Etiolements" (TROLL 1937, Bd. 1, S. 818). Im Unterschied zu den selbstaufrechten Pflanzen, deren Etiolement eine Anpassung an ungünstige Lichtverhältnisse ist, stellt das „autonome Etiolement" der Lianen die Grundvoraussetzung für das Klettern dar; denn nur „etiolierte" Pflanzen sind in der Lage, ihre Verankerungsstrategien anzuwenden.

Bei *Solanum dulcamara* und *Galium aparine* – beide Arten sind evolutionsbiologisch gesehen eine Übergangsgruppe zwischen Nicht-Lianen und Lianen – ist das „Etiolement" noch lichtabhängig, so daß diese Arten unter Lichtbedingungen, wie sie im Versuch herrschten, nicht in der Lage sind zu klettern, dies aber im Vegetationsschatten sehr wohl können.

Keine Hemmung der Blattflächenentwicklung oder Förderung der Achsenstreckung ist bei *Hedera helix* zu beobachten, deren Kletterstrategie darin besteht, daß sie stets mit ihren Wurzeln der Kletterunterlage anhaftet. Somit muß die Gültigkeit des besprochenen Entwicklungssyndroms auf die im Geäst spreizklimmenden, windenden oder rankenden Lianen eingeschränkt werden. Diese sind dadurch an die spezifische Situation stützenreicher Mantel-, Saum- und Ackergesellschaften angepaßt, in denen *Hedera helix* dementsprechend auch nicht als Liane auftritt. Die Domänen von *Hedera* sind vielmehr Waldgesellschaften, deren standortsbedingte sommerliche Dunkelheit sie durch immergrüne Blätter kompensiert.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

2. Zusammenhang zwischen „Verteilerschlüssel", Produktionsmuster und Verbreitung der Lebensform Liane

Von großer Bedeutung für die Konkurrenzstärke einer Art ist ihre Produktionsleistung, verglichen mit der ihrer Konkurrenten (WALTER 1960). Diese ist bei den untersuchten Arten, insgesamt betrachtet, nicht sehr verschieden. Auffallend verschieden ist jedoch das zeitliche Produktionsmuster der Lianen von dem ihrer Trägerpflanzen. Während die Nicht-Lianen ihre Hauptproduktionsphase im Frühjahr durchschreiten, können die Lianen zu dieser Zeit nur eine „schleppende" Zunahme ihrer Biomasse verbuchen; denn einer kleinen produzierenden Blattfläche steht ein relativ hoher Anteil konsumierenden Achsengewebes gegenüber.

Erst wenn im Sommer der Anteil sich entwickelnder Sproßenden an der Gesamtpflanze auf ein Minimum reduziert wird, erreichen die Kletterpflanzen die Zeit ihrer maximalen Produktivität. Die Lianen sind dann bereits fest im Geäst verankert und verfügen über große Blattflächen bei kleinen Achsenanteilen. Der starke Zuwachs an Biomasse, den die Kletterpflanzen im Vergleich zu ihren Trägerpflanzen am Ende der Vegetationsperiode erzielen, macht deutlich, daß gerade eine Verkürzung dieser produktionsgünstigen Zeit die Lianen wesentlich stärker benachteiligt als die Nicht-Lianen. Ihre Konkurrenzkraft sinkt mit früher eintretendem Ende der Vegetationsperiode stärker als die ihrer Trägerpflanzen, und schließlich fallen sie als Lebensform ganz aus. Eine Verkürzung der Vegetationsperiode und damit eine Einschränkung ihrer Verbreitung tritt im wesentlichen mit zunehmender Höhe über NN, mit zunehmenden geographischen Breite und mit zunehmender Kontinentalität ein.

Neben den experimentellen Daten, auf deren Basis diese Aussagen in erster Linie beruhen, gibt es eine Reihe von Beobachtungen, die ebenfalls die besondere Bedeutung der Dauer der Vegetationszeit für die Verbreitung der Lianen bekräftigen:

Während es in den Tropen eine schier unübersehbare Artenfülle an phanerophytischen Rankern und Windern gibt, ist diese Gruppe in Mitteleuropa, abgesehen von den seltenen Arten *Clematis alpina* und *Vitis sylvestris*, nur durch *Clematis vitalba* und *Lonicera periclymenum* vertreten. Unter dem Gesichtspunkt, daß die Phanerophyten unter allen RAUNKIAERschen Lebensformen die längste Vegetationsperiode benötigen (KLÖTZLI 1977, LARCHER 1980), könnte man die auffällige Artenarmut mitteleuropäischer phanerophytischer Lianen aus einem gerade für diese Lebensform besonders ausgeprägtem Bedürfnis nach einer langen Vegetationsperiode ableiten. Dies würde auch erklären, weshalb viele mitteleuropäische Lianen bis spät in den Herbst beblättert sind (HÖRTH 1982). Aber auch einjährige Lianen wie *Polygonum dumetorum* oder *P. convolvulus* versuchen, die Dauer ihrer Vegetationsperiode auszudehnen, indem sie ausgesprochene Kältekeimer sind (LAUER 1953). Ähnliches gilt für *Galium aparine*, das bereits im Herbst keimt, mit wenigen Wirteln den nachfolgenden Winter überdauert und dadurch im Frühjahr einen Entwicklungsvorsprung verbuchen kann. Ein weiterer Hinweis ergibt sich aus der Beobachtung, daß sich die Baumarten an den Arealgrenzen, die durch die Kürze der Vegetationsperiode verursacht wird, auf nährstoffreiche Standorte zurückziehen (KLÖTZLI 1977). Unter diesem Gesichtspunkt betrachtet, läßt sich die Nährstoffabhängigkeit der Lebensform Liane (abgesehen von den Fabaceen-Lianen) (ELLENBERG 1979, OBERDORFER 1979) mit der verbreitungsbegrenzenden Wirkung der mitteleuropäischen Vegetationsperiode erklären.

Im Vergleich zu dem Bedürfnis nach langen Vegetationsperioden scheint dagegen das Feuchtebedürfnis der Lianen von untergeordneter Bedeutung zu sein; denn außerhalb von Gebieten mit günstigen Vegetationsperioden findet man auch an feuchten Standorten keine Lianen. Umgekehrt ist ihre auffällige Bindung an feuchte Standorte innerhalb ihres Verbreitungsgebietes möglicherweise mit ihrer in den Sommer- und Herbstmonaten liegenden Hauptproduktionsphase zu begründen, die diese Lebensform auf Standorte beschränkt, die auch in den Sommermonaten noch gut mit Wasser versorgt sind.

Eine verbreitungsökologisch bedeutsame Rolle scheint die Konkurrenz zwischen Kletterpflanzen und ihren Trägern zu spielen. Dies wird dadurch ersichtlich, daß die Lianen an künstlichen Stützen auffallend üppiger gedeihen als in ihren natürlichen Gesellschaften. Manche mitteleuropäische Liane hat dem ihren deutschen Namen zu verdanken, wie z.B. die Zaunrübe, die

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Zaunwinde oder die Zaunwicke. Der Grund könnte darin zu suchen sein, daß die Nicht-Lianen zu Beginn ihrer Entwicklung früher eine große Blattfläche entwickeln. Dadurch beschatten sie die Lianen besonders effektiv und üben dadurch eine stark hemmende Wirkung auf sie aus. Mit dieser Vermutung im Einklang steht der Befund, daß die nördlichen Verbreitungsgrenzen vieler Lianen nur synanthrop zu erklären sind (MEUSEL, JÄGER u. WEINERT 1965).

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß sowohl die experimentellen Daten über die Entwicklung von Lianen im Vergleich zu Nicht-Lianen als auch die im Gelände möglichen Beobachtungen die Vorstellung bestätigen, wonach in erster Linie die Kletterstrategie der Lianen, und nicht etwa ihr Feuchte- oder Wärmebedürfnis, sie zu einer Lebensform prädestiniert, die in den Tropen ihren Verbreitungsschwerpunkt besitzt, in Mitteleuropa jedoch auf Gebiete mit verhältnismäßig langen Vegetationsperioden beschränkt bleibt.

Danksagung

Die verwendeten Daten wurden im Rahmen meiner Diplomarbeit am Institut für Biologie II, Geobotanik, der Universität Freiburg, erhoben. Bei der Verwirklichung war mir Frau Prof. Dr. WILMANNS durch ihre Betreuung und ihre wertvollen Hinweise bei der Durchsicht des Manuskriptes sehr behilflich, wofür ich mich herzlich bedanken möchte. Bei Herrn Prof. Dr. BOGENRIEDER bedanke ich mich für seinen „technischen Beistand" ebenso wie für die inhaltlichen Diskussionen. Mit Herrn Prof. Dr. WAGNER konnte ich die Arbeit, insbesondere im Hinblick auf den physiologischen Hintergrund der Ergebnisse, diskutieren; auch dafür meinen Dank. Zuletzt möchte ich mich für die Hilfe bei der Datenverarbeitung bei den Herren U. OSER und Th. MAY bedanken.

Schriften

BARKMANN J.J. (1979): The investigation of vegetation texture and structure. – In: WERGER, M.J.A.: The study of vegetation: 123–160. Junk.
BAUMEISTER, W., ERNST, W. (1978): Mineralstoffe und Pflanzenwachstum. 3. Aufl. G. Fischer. 416 S.
BERGER, W. (1931): Das Wasserleitungssystem von krautigen Pflanzen, Zwergsträuchern und Lianen in quantitativer Betrachtung. – Beih.Bot.Cbl. 48 (I): 364–390.
CABALLE, G. (1984): The dynamics of woody liana communities in a rain forest of northeast Gabon. – Rev.Ecol.Terre vie 39 (1): 3–36
ELLENBERG, H. (1979): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. – Göttingen. 122 S.
MUELLER-DOMBOIS, D.(1967): A key to Raunkiaer plant liefe forms with revised subdivisions. – Ber.Geobot.Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 37: 56–73.
GRIME, J.P. (1979): Plant strategies and vegetation processes. – John Wiley & Sons Inc. 222 S.
HARPER, J.L., OGDEN, J. (1970): The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to Senecio vulgaris L. – J.Ecol. 58: 681–698.
HÖRTH, K.D. (1982): Lianen in der mitteleuropäischen Vegetation. Winterbeobachtungen an einigen einheimischen Lianen und Untersuchung ihrer Anatomie. – Staatsex. Arb. Inst. f. Biol., Univ. Freib. 85 S.
KLINGE, H. et al. (1975): Biomass and structure in a central amazonian rain forest. – Ecol. Studies 11: 115–122.
KLÖTZLI, F. (1977): Grenzen von Laubwäldern in Europa. – Ber.Bot.Ges. 89: 371–380.
LARCHER, W. (1980): Ökologie der Pflanzen. 3. Aufl. – Ulmer. 399 S.
LAUER, E. (1953): Über die Keimtemperatur von Ackerunkräutern und deren Einfluß auf die Zusammensetzung von Unkrautgesellschaften. – Flora 140: 551–595.
MEUSEL, H., JÄGER, E., WEINERT, E. (1968) Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. – G. Fischer. 258 + 583 S.
OBERDORFER, E. (1979) Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 4. Aufl. – Ulmer. 997 S.
OBERDORFER, E. (1983): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. 2. Aufl. Teil III. – G. Fischer. 455 S.
PUTZ, F.E. (1984): The natural history of lianas on Barrio Colorado Island. Panama. – Ecology 65 (6): 1713–1724.
RICHARDS, P.W. (1957): The tropical rainforest. – Cambridge Univ. Press. 450 S.
SCHEFFER, F. (1976): Lehrbuch der Bodenkunde. 9. Aufl. – F. Enke. 394 S.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

SCHENCK, H. (1892): Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. I. Teil. – Bot.Mitt. aus den Tropen. (Hrsgb. A.F.W. SCHIMPER) Heft 4. Jena.
SCHIMPER, A.F.W. (1898): Pflanzen-Geographie. G. Fischer. 876 S.
TISCHLER, W. (1984): Einführung in die Ökologie. 3. Aufl. – G. Fischer, 437 S.
TROLL, W. (1937–1943): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 3 Teile. – Bornträger.
TROLL, W. (1973): Allgemeine Botanik. 4. Aufl. – F. Enke, 994 S.
WALTER, H. (1960): Grundlagen der Pflanzenverarbeitung. I. Teil, Standortslehre. 2. Aufl. – Ulmer. 566 S.
WALTER, H., BRECKLE, S.W. (1984): Ökologie der Erde. Bd. 2. – G. Fischer. 461 S.
WILMANNS, O. (1983): Lianen in mitteleuropäischen Pflanzengesellschaften und ihre Einmischung. – Tüxenia 3: 343–359.

Anschrift des Verfassers:
Dipl. Biol. Sebastian Ruiz Fernandez
Institut f. Biologie II/Geobotanik
Schänzlestr. 1
D–7800 Freiburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 1987

Band/Volume: NS_7

Autor(en)/Author(s): Fernandez Sebastian Ruiz

Artikel/Article: Auswirkungen der Kletterstrategie der Lianen auf deren Verbreitung 447-458