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

Untersuchungen zur Populationsbiologie von Calla palustris L.

- Wolfgang Eber -

ZUSAMMENFASSUNG

Rhizomorganisation und Populationsbiologie von *Calla palustris* L. wurden in einem Hochmoorrandgebiet bei Oldenburg (Nordwestdeutschland) untersucht. Die Rhizome wachsen horizontal auf nassem Schlamm und auf der Wasseroberfläche. Neben einem oder zwei basalen Seitentrieben besitzen die Rhizome im vorderen Rhizomabschnitt in Einzelfällen noch knospenartige Brutsprosse, die sehr leicht abbrechen. Der Blütenstand wird terminal ausgebildet; ein Seitentrieb setzt von seiner Basis aus das horizontale Rhizom fort. Mit der Entwicklung des neuen Jahrestriebes stirbt das Rhizom des Vorjahres allmählich ab und das Rhizomsystem zerfällt in selbständige Einheiten.

Die Häufigkeitsverteilung der Länge und des Gewichts einzelner Rhizome entspricht am Ende der Vegetationsperiode der Altersverteilung abnehmender oder konstanter Populationen, bietet aber nach dem Zerfall des Rhizomsystems im Frühling das Bild einer stark wachsenden Population. Die Samenproduktion von *Calla* ist sehr hoch. Am Beginn der Vegetationsperiode besteht der *Calla*-Bestand aus 178 Hauptrhizomen, 168 aus Seitenachsen hervorgegangenen Tochterrhizomen und 21.900 Samen pro m^2. Trotz dieses hohen Aufwandes für die vegetative und generative Vermehrung können sich nur selten Sämlinge entwickeln, und die Dichteregulation scheint fast ausschließlich über die hohe Mortalität in den unteren Größenklassen zu erfolgen. Die hohe Reproduktionsrate läßt sich jedoch gut mit den ehemaligen hydrologischen Verhältnissen in Einklang bringen, als der erhöhte Abfluß der Hochmoore im Winterhalbjahr und Frühjahrshochwasser ein Risiko für die *Calla*-Bestände darstellten und die hydrochore Verbreitung von Samen und kleineren Rhizomen ermöglichten.

SUMMARY

The rhizome organisation and population biology of the rhizomatous perennial *Calla palustris* L. was studied i a bog margin area near Oldenburg (north-western Germany). The rhizomes of *Calla palustris* spread horizontally over the mud and on the water surface of ponds and ditches. Mature rhizomes usually produce one or two basal branches and occasionally at their distal end a small number of bud-like short shoots which easily breäk off and form a new rhizome. The inflorescence is developed terminally, while a branch shoot continues the horizontal rhizome. When the new growth starts the rhizome of the previous year decays and the rhizome system is fragmented to independent units.

The frequency distribution of individual rhizome lenghts and weights is that of a declining or constant population at the end of the growing season, but that of a rapidly growing population as soon as the branches become independent in spring. Seeds are produced abundantly. At the beginning of the growing season the *Calla* population consists of 178 parent rhizomes, 168 daugther rhizomes and about 22.000 seeds per square meter. Inspite of these enormous efforts for vegetative and generative reproduction seedlings rarely develop and density seems to be regulated almost exclusively by the high mortality within the lower weight classes. Nevertheless, the reproduction rate is in a better agreement with the former water regime of the bog margin when the increased run-off in the winterhalf-year and spring inundations were a risk for the *Calla* populations, but allowed the hydrochorial distribution of seeds and mainly smaller rhizomes.

EINLEITUNG

Calla palustris L. ist ein auffälliges Glied in der Verlandungsvegetation im Randbereich des Ipweger Moores bei Oldenburg. Sie tritt dort in Erlenbruchwäldern, Grauweidengebüschen, mesotrophen Röhrichten und nassen *Sphagnum*-Rasen zahlreich und mit großer Formenvielfalt auf (EBER, im Druck). Vor dem Röhricht kann sie dabei im offenen Wasser oder auf lockerem Schlamm geschlossene Reinbestände bilden.

Ein charakteristisches Merkmal der *Calla*-Populationen ist das sehr weite Größenspektrum der Einzelpflanzen, das von Zwergpflanzen von wenigen Zentimetern bis zu kräftigen Rhizomen von in Einzelfällen mehr als einen Meter Länge reicht. Die enormen Größenunterschiede machen es praktisch unmöglich, Stoffproduktion und Nährstoffumsätze nach der Einzelpflanzen-Methode zu ermitteln, bei der Mittelwerte von Einzelpflanzen mit Angaben über die Bestandesdichte (Individuenzahl pro Flächeneinheit) verbunden werden, um den Flächenbezug herzustellen (NEWBOULD 1967). Erste Untersuchungen über die interne Verteilung der Biomasse und der Nährstoffe beschränkten sich daher zunächst ausschließlich auf Pflanzen der obersten Größenklasse (EBER, im Druck). Als Grundlage für die Gewinnung

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

flächenbezogener Daten wurde darauf die Untersuchung der Populationsstruktur von *Calla palustris* begonnen, die im wesentlichen durch die Organisation des Rhizomsystems bestimmt wird. Im vorliegenden Beitrag sind die ersten Ergebnisse dieser Arbeiten dargestellt.

PROBEBESTAND UND UNTERSUCHUNGSMETHODEN

Der Probebestand ist der in einer vorausgegangenen Arbeit (EBER, im Druck) mit "Teich" bezeichnete geschlossene *Calla*-Gürtel, der einem mesotrophen Schilfröhricht auf lockerem Schlamm vorgelagert ist. Im März 1982 wurden auf einer repräsentativen homogenen Fläche von 1 m^2, die, von Wasserlinsen abgesehen, keine weiteren Arten enthielt, sämtliche Rhizome abgeerntet. Im Labor wurden die Internodienzahl, sowie die Anzahl und Lage der Blütenstände und Seitenachsen ermittelt. Bei allen Rhizomen wurden, getrennt für Haupt- und Seitenachsen, Länge und Trockengewicht festgestellt. Die terminalen Erneuerungsknospen sowie die geringen Reste des Rhizomjahrgangs 1980 wurden getrennt erfaßt und sind nur, wenn angegeben, in den Rhizomgewichten enthalten.

RHIZOMORGANISATION

Die Rhizome befinden sich stets an der Oberfläche und werden lediglich während der Vegetationsperiode durch das Gewicht der Blätter teilweise unter Wasser gedrückt. Im vegetativen Zustand können sie jahrelang monopodial wachsen. Die Blütenstände jedoch werden terminal ausgebildet, erscheinen jedoch seitenständig, da ein kräftiger Seitensproß aus der Achsel des vorletzten Blattes das Rhizom horizontal ohne Unterbrechung und Richtungsänderung fortsetzt (DUDLEY 1937). Länge und Blattzahl der Rhizomjahresabschnitte werden durch die Ausbildung eines Blütenstandes nicht erkennbar beeinflußt. Hauptachse und Fortsetzungsprozeß erscheinen als eine Einheit und werden daher mit den vegetativen Rhizomen zusammen als " Hauptrhizom" von den weiteren Seitenachsen unterschieden.

Durch die im Jahreslauf wechselnde Internodienlänge können wie bei Gehölzen Jahrestriebe sicher erkannt werden. Die Verzweigung des Rhizoms ist nur spärlich. Größere Rhizome bilden ziemlich regelmäßig zwei, seltener einen oder drei Seitentriebe am 4. - 6. Knoten aus, die bald Blätter und Wurzeln ausbilden und damit zunehmend zu ihrer Versorgung beitragen. Bei besonders kräftigen Rhizomen können an einigen der vorderen Knoten noch zusätzlich knospenartige Brutsprosse ausgebildet werden, die eine Länge von maximal 4-6 cm erreichen, dabei aber bis 1 cm Durchmesser aufweisen können. Sie tragen nur häutige Niederblätter und besitzen lediglich eine schmale Verbindung zum Hauptrhizom, an der sie leicht abbrechen.

Nach dem Abschluß des Jahreswachstums ist die Rhizomorganisation am besten zu erkennen, da das Rhizomsystem seine maximale Ausbildung erreicht hat (Abb. 1).

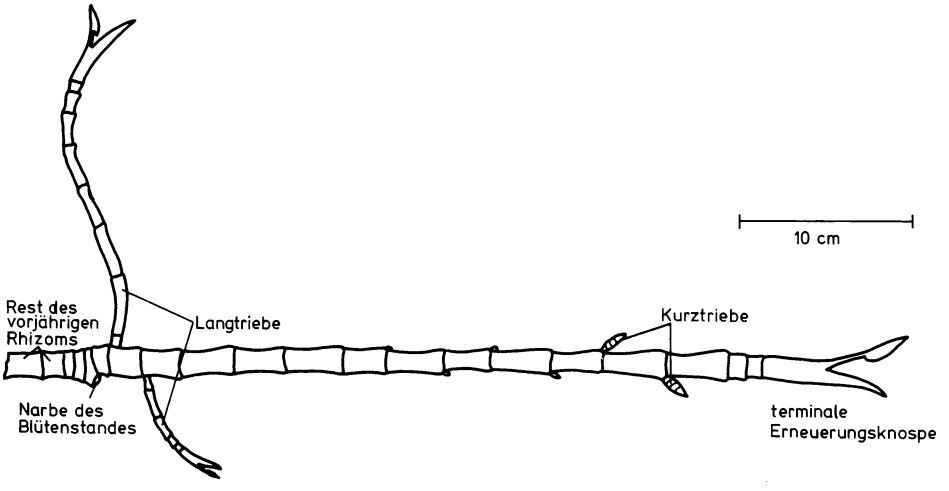


Abb. 1: Rhizomsystem von *Calla palustris* zu Beginn der Vegetationsperiode

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

Bereits in der nächsten Vegetationsperiode wird jeder Jahrestrieb mit der Entwicklung des neuen Austriebs fast vollständig abgebaut. Die basalen Seitentriebe werden dabei schon im Frühjahr selbständig; die knospenartigen Brutsprosse sind oft schon im Winter abgebrochen. Durch den kontinuierlichen alljährlichen Zerfall der Rhizomsysteme können aus einer Zygote innerhalb relativ kurzer Zeit umfangreiche Bestände entstehen, wie es auch für Wasserpflanzen der Gattungen *Lemna* und *Pistia* bekannt ist (HARPER 1978).

POPULATIONSSTRUKTUR

Der *Calla*-Bestand besitzt eine charakteristische Größenklassenverteilung (Abb. 2). Die Längenverteilung der Hauptrhizome zeigt dabei die typische Urnenform, die für regressive Populationen kennzeichnend ist (STUGREN 1978). Wenn man die Seitenachsen als selbständige Rhizome wertet, entspricht das etwa dem Zustand nach dem Zerfall des Rhizomsystems. Die Längenverteilung nimmt dann die Pyramidenform wachsender Populationen an.

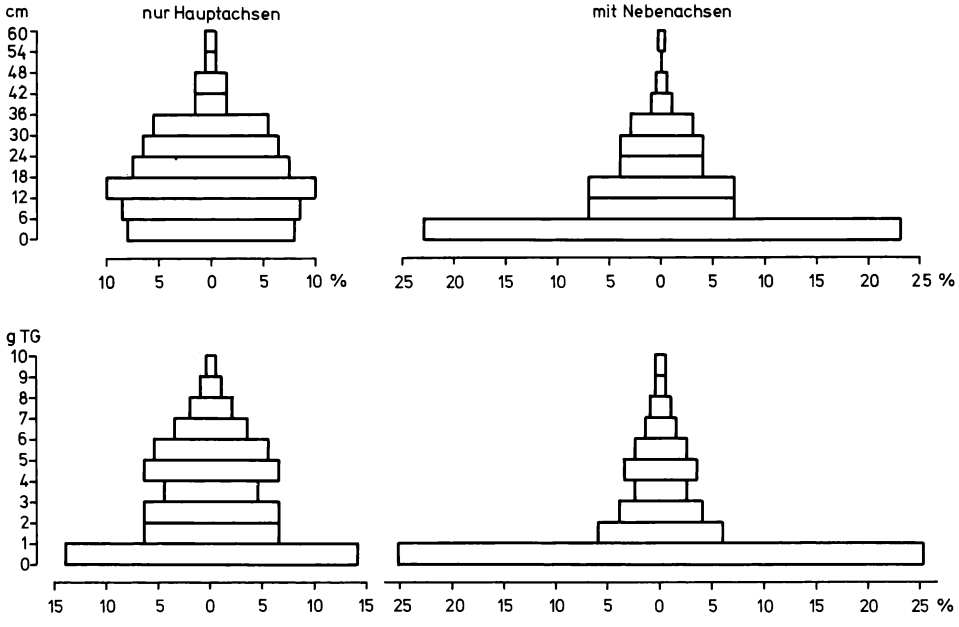


Abb. 2: Häufigkeitsverteilung der Rhizomlängen und Rhizomgewichte vor Beginn der Vegetationsperiode (links) und nach dem Zerfall des Rhizomsystems (rechts)

Die Verteilung der Rhizomgewichte weicht in einigen Einzelheiten deutlich von der Längenverteilung ab. Bemerkenswert ist dabei vor allem der ganzjährig hohe Anteil sehr kleiner Pflanzen, die mit ihren schlanken Rhizomen den Habitus von Schattenpflanzen zeigen. Sie werden während der ganzen Vegetationsperiode von den dominierenden Pflanzen stark beschattet, deren Blattstiele bis 60 cm Länge erreichen können. Trotz ihrer großen Individuenzahl tragen die unteren Gewichtsklassen nur wenig zur Gesamtbiomasse des Bestandes bei (Abb. 3); die sehr kleine Zahl extrem großer Exemplare erreicht etwa dieselbe Größenordnung, während auf die mittleren Größenklassen der klar überwiegende Anteil entfällt.

Die theoretisch unbegrenzte alljährliche Erneuerung der Rhizome macht es sehr unwahrscheinlich, daß die Größenverteilung engere Beziehungen zur Altersstruktur aufweist. Sicher ist lediglich, daß die unteren Größenklassen einen hohen Anteil junger Pflanzen enthalten und daß die oberen Größenklassen erst nach einem mehrjährigen Erstarkungswachstum erreicht werden können. Verlagerung durch Wind und Strömung sowie Überschichtung mit Getreibsel kann einzelne Pflanzen gegenüber den Konkurrenten so stark benachteiligen, daß sie zum Teil deutlich hinter der Größe des Vorjahres zurückbleiben und in tiefere Größeklassen absinken, während begünstigte Exemplare einen erhöhten Zuwachs erreichen.

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

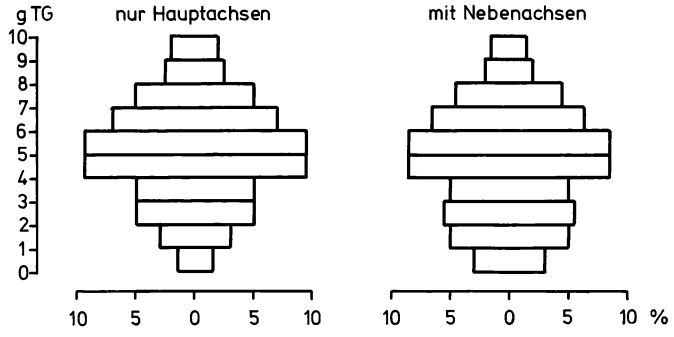


Abb. 3: Biomassenanteile (%) der einzelnen Gewichtsklassen vor Beginn der Vegetationsperiode (links) und nach dem Zerfall des Rhizomsystems (rechts)

Die Rhizomlänge bleibt in geschlossenen Beständen meist unter 0,70 m, kann in offenen Pionierbeständen aber durchaus bis zu 1,20 m betragen.

Die Größenverteilung kann am besten als konkurrenzbedingte Abstufung von dominierenden bis zu stark unterdrückten Individuen verstanden werden, wie sie sich sowohl in dichten Beständen einjähriger Arten (KOYAMA & KIRA 1956) als auch in gleich- und verschiedenaltrigen Waldbeständen (RABOTNOV 1978) entwickelt. Die Unterscheidung definierter Entwicklungsstadien (PELTON 1953, HARPER 1978) ist dagegen nur sehr begrenzt möglich. Allerdings ist eine Abhängigkeit der generativen und vegetativen Vermehrung von der Rhizomgröße sehr ausgeprägt (Abb. 4). Kleinere Rhizome bilden nur ausnahmsweise Blütenstände oder Seitenachsen aus; sie befinden sich weitgehend im juvenilen Zustand. Mit steigendem Rhizomgewicht nehmen Zahl und Größe der Seitenachsen zu. Anders verhält es sich mit dem Aufwand für die generative Reproduktion. Dieser erreicht bereits bei den 3 - 4 g schweren Rhizomen seinen höchsten Wert und nimmt darüber hinaus kontinuierlich ab. Der hohe Aufwand für die generative Vermehrung schränkt offensichtlich das vegetative Wachstum erkennbar ein.

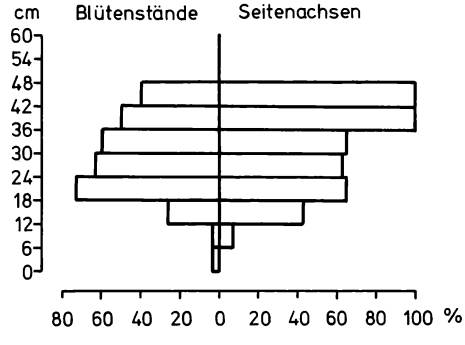


Abb. 4: Anteil (%) der Rhizome mit Blütenständen und Seitenachsen innerhalb der einzelnen Größenklassen

POPULATIONSDYNAMIK

Aus der Analyse der Rhizomorganisation und der Populationsstruktur kann eine starke Populationsdynamik abgelesen werden. Jedes Rhizom erneuert sich zu Beginn der Vegetationsperiode aus der terminalen Knospe und kann gleichzeitig mit mehreren Seitentrieben und Brutsprossen zur vegetativen Vermehrung der Individuenzahl beitragen. Einen wesentlichen Anteil der *Calla*-Population stellen auch die Samen dar, deren Zahl aus der Zahl der Blütenstände und vorausgegangenen Untersuchungen über die Samenproduktion in einem anderen Bestande zumindest in der Größenordnung abgeschätzt werden kann. Ein Blütenstand enthält im Mittel 300 Samen mit einem Gewicht von 0,74 g. Die 73 Blütenstände des untersuchten Bestandes enthielten danach 21.900 Samen mit einem Gewicht von 54 g. Danach hat

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

der *Calla*-Bestand zu Beginn der Vegetationsperiode nach dem Zerfall des Rhizomsystems die in Tab. 1 dargestellte Zusammensetzung. Einer kleinen Zahl reservestoffreicher großer Einheiten steht eine große Zahl kleiner, sehr mobiler Einheiten gegenüber. Wenn man von der sicher zutreffenden Annahme ausgeht, daß sich der Bestand im Gleichgewichtszustand befindet, muß während der Vegetationsperiode eine starke Reduzierung der Individuenzahl durch Mortalität oder Export erfolgen. Die besten Voraussetzungen für ein Überleben haben zweifellos die großen Rhizome, während die kleinsten Vermehrungsstadien in einem stabilen Bestand nur minimale Entwicklungsmöglichkeiten finden. Nach Abb. 2 hat es sogar den Anschein, daß die Mortalität fast ausschließlich auf die unteren Größenklassen beschränkt ist, während die Populationsstruktur in den oberen Klassen sehr stabil ist.

Tabelle 1: Zusammensetzung einer *Calla palustris*-Population zu Beginn der Vegetationsperiode (alle Werte pro m^2). In den Rhizomgewichten sind die Erneuerungsknospen enthalten.

	Zahl der Einheiten	mittleres Gewicht pro Einheit (mg)	Gesamtgewicht (g)
Hauptrhizome	178	3.391	603,5
Langtriebe	100	728	72,8
Brutsprosse	68	158	10,7
Samen	21.900	2,4	54,0
Summe	22.246		741,0

Der hohe Aufwand für die vegetative und generative Reproduktion steht nicht im Einklang mit der gegenwärtigen Stabilität der *Calla*-Bestände. Er läßt sich aber gut aus den ursprünglichen hydrologischen Verhältnissen im Übergangsbereich vom Hochmoor zur Flußniederung erklären, in denen der erhöhte Abfluß der Hochmoore im Winterhalbjahr (EGGELSMANN 1981) und Frühjahrsüberschwemmungen ein Bestandesrisiko darstellten, zugleich aber die hydrochore Verbreitung von Samen und kleineren Rhizomen ermöglichten.

SCHRIFTEN

DUDLEY, M.G. (1937): Morphological and cytological studies of Calla palustris. - Bot. Garz. 98: 556-571.

EBER, W., im Druck: Wachstum und Nährstoffhaushalt von Calla palustris in Abhängigkeit vom Standort. - Verh. Ges. f. Ökol. 10.

EGGELSMANN, R. (1981): Ökohydrologische Aspekte von anthropogen beeinflußten und unbeeinflußten Mooren Nordwestdeutschlands. - Diss. Univ. Oldenburg.

HARPER, J.L. (1978): The demography of plants with clonal growth. - In: FREYSEN, A.H. & WOLDENDORP, J.W. (Ed.): Structure and functioning of plant populations. - North Holland Publishing Company, Amsterdam, Oxford, New York.

KOYAMA, H. & KIRA, T. (1956): Intraspecific competition among higher plants. VIII. Frequency distribution of individual plant weight as affected by the interaction between plants. - J. Inst. Polytech. Osaka City Univ. D7: 73-94.

NEWBOULD, P.J. (1967): Methods for estimating the primary production of forests. - IBP Handbook No. 2. Blackwell Scientific Publications, Oxford u. Edinburgh.

PELTON, J. (1953): Ecological life cycle of seed plants. - Ecology 34: 619-628.

RABOTNOV, T.A. (1978): On coenopopulations of plants reproducing by seeds. - In: FREYSEN, A.H. & WOLDENDORP, J.W. (Ed.): Structure and functioning of plant populations. - North Holland Publishing Company, Amsterdam, Oxford, New York.

STUGREN, B. (1978): Grundlagen der allgemeinen Ökologie. - Gustav Fischer Verlag, Jena.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Wolfgang Eber
Universität Oldenburg
Fachbereich Biologie
Ammerländer Heerstr. 66-99

D - 2900 Oldenburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: NS_3

Autor(en)/Author(s): Eber Wolfgang

Artikel/Article: Untersuchungen zur Populationsbiologie von Calla palustris L. 417-421