

Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg	115	1-20	Berlin 1980
-----------------------------------	-----	------	-------------

BEITRÄGE ZUR ÖKOLOGIE VON CHENOPODIUM BOTRYS L.

VII. KEIMUNG, INTRASPEZIFISCHE KONKURRENZ UND PHÄNOLOGIE

Frank Zacharias

Mit 5 Tabellen und 3 Abbildungen

Inhalt	Seite
1. Einleitung	3
2. Zur Keimung von <i>Chenopodium botrys</i> L.	3
2.1 Problemstellung	3
2.2 Material, Methode und Ergebnisse	5
2.3 Diskussion der Ergebnisse	8
3. Untersuchungen zur Samenproduktion und -verbreitung sowie der intraspezifischen Konkurrenz von <i>Chenopodium botrys</i> L.	12
3.1 Samengröße und -produktion	12
3.2 Samenverbreitung	14
3.3 Intraspezifische Konkurrenz	15
4. Phänologische Beobachtungen an <i>Chenopodium botrys</i> L.	17
5. Zusammenfassung	18
6. Literatur	19

1. Einleitung

Im Band 108 dieser Zeitschrift wurden 6 Arbeiten unter dem Titel "Beiträge zur Ökologie von *Chenopodium botrys* L." veröffentlicht, worin die Ökologie der genannten Art unter zahlreichen Aspekten zur Darstellung gelangte. Ausgenommen blieben die Aspekte Keimung, intraspezifische Konkurrenz und Phänologie. Diese Lücke soll durch vorliegende Arbeit geschlossen werden. Bezüglich der Gesamtproblematik sei auf SUKOPP (1971) verwiesen¹⁾.

2. Zur Keimung von *Chenopodium botrys* L.

2.1 Problemstellung

CUMMING (1959, 1963, 1967) hat die Samenkeimung einiger *Chenopodium*-Arten, darunter auch *Ch. botrys*, in Kanada eingehend untersucht und an Hand des Phytochrom-Gleichgewichts diskutiert. Dabei erwies sich die Art als absoluter Lichtkeimer. Darüber hinaus wurden starke Beziehungen der Keimungsraten zur Photoperiode festgestellt. Die genannten Verhältnisse variieren zudem sehr stark mit den Temperaturen, denen das Saatgut ausgesetzt ist. Des weiteren besteht eine Abhängigkeit der Keimungsraten von den spektralen Eigenschaften der jeweiligen Lichtquelle, ausgedrückt durch das Verhältnis der im Hellroten (640 nm) und Dunkelroten (740 nm) zugestrahlten Energieanteile. Auch Beziehungen zur Sonnenfleckenaktivität wurden festgestellt (CUMMING 1967). Diese sollen jedoch hier nicht diskutiert werden.

Abb. 1 gibt einen Ausschnitt der von CUMMING mitgeteilten Ergebnisse (1963) wieder. In Teil a sind die Ergebnisse unter drei verschiedenen Belichtungen in ihrer Abhängigkeit von der im Versuchsablauf konstant gehaltenen Temperatur dargestellt. Die Abbildungsteile b und c stellen die entsprechenden Ergebnisse bei tagesperiodischem Temperaturwechsel dar ($\pm 5^{\circ}$ und $\pm 10^{\circ}$ der Nenn-temperatur). Als Lichtquelle für die hier wiedergegebenen Versuchsteile wird weißes Kunstlicht (Leuchtstofflampe) von ca. 3200 lx (300 ft-cd) angegeben. Von einer Vorbehandlung des (anscheinend mehrere Jahre alten) Saatgutes ist nirgends die Rede, so daß trockene Aufbewahrung bei Raumtemperatur anzunehmen sein dürfte.

Bedenken hinsichtlich der Identität des von amerikanischen

1) Herrn Prof. Dr. H. SUKOPP danke ich für Anregung und Unterstützung dieser Untersuchungen.

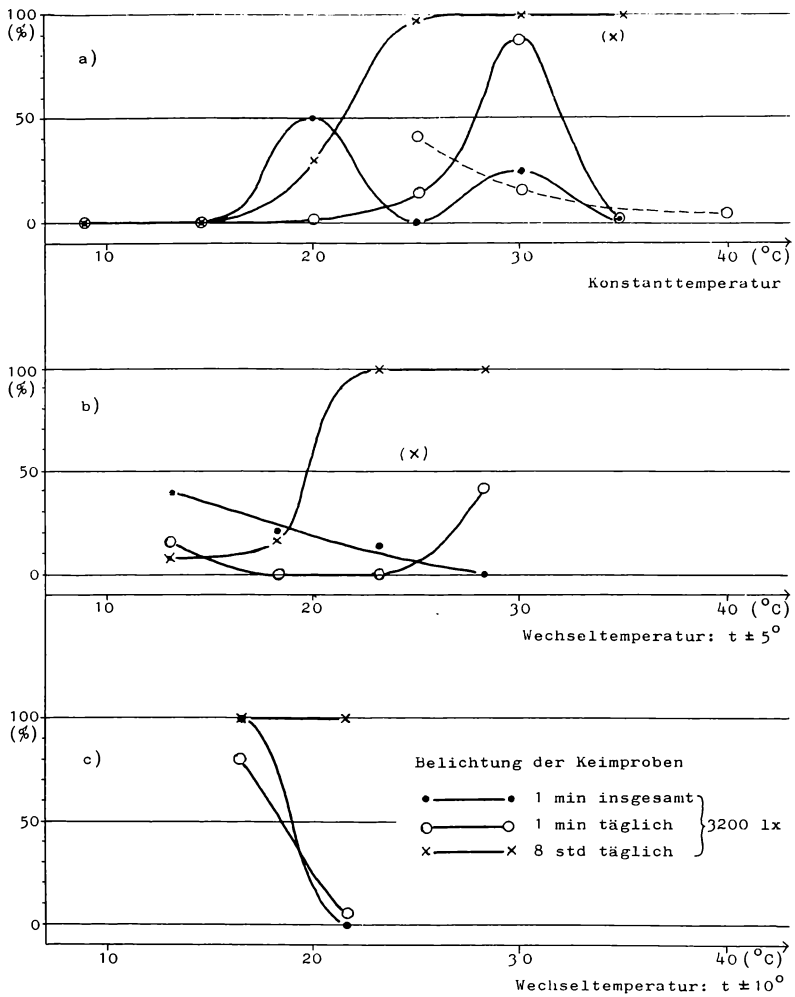


Abbildung 1: Einfluß von Temperatur und Photoperiode auf die Samenkeimung bei *Chenopodium botrys* L. Nach Daten von CUMMING (1963). Eingetragen sind ferner eigene Ergebnisse, soweit unter vergleichbaren Bedingungen gewonnen: eingeklammerte Werte bzw. gestrichelte Kurve. Erläuterung im Text.

Autoren verwendeten Pflanzenmaterials mit den Pflanzen der Berliner Population (s. Teil 3) ließen es wünschenswert erscheinen, selbst entsprechende Untersuchungen anzustellen. Aus technischen Gründen mußte dabei auf Ansätze mit Temperaturen unter 25° verzichtet werden. Auch konnte die Temperatur-Tagesrhythmik nicht in reproduzierbarer Weise berücksichtigt werden.

2.2 Material, Methode und Ergebnisse

Zur Verwendung gelangte nur Saatgut autochthoner Herkunft. Die Versuche wurden jeweils im zeitigen Frühjahr angesetzt, um Störeinflüsse durch noch nicht abgeschlossene Samenruhe weitgehend ausschließen zu können. Auf eine besondere Vorbehandlung des Saatgutes zur Erhöhung der Keimfähigkeit (mechanische Beschädigung der Testa, Kältebehandlung des gequollenen Samens etc.) ist verzichtet worden. Differenziert wurde lediglich nach der Aufbewahrungsweise des reifen Saatgutes (vgl. insbesondere die Ansätze A und B).

Ansatz A:

Das Saatgut entstammt einem für das Berliner Vorkommen von *Chenopodium botrys* typischen Standort, einer jungen, trümmerhaltigen Sandschüttung. Im Oktober 1965 wurden hier zwei für hiesige Verhältnisse üppig entwickelte Pflanzen (34 bzw. 38 cm hoch) geerntet und der reife Samen aufgefangen. Das Saatgut wurde bei Zimmertemperatur trocken aufbewahrt. Mitte Februar des folgenden Jahres wurden jeweils 6 Petrischalen à 100 Samen in geschlossenen, fensterlosen Trockenschränken bei drei verschiedenen Konstanttemperaturen (I: $25,1 \pm 0,2^{\circ}$, II: $30,0 \pm 0,1^{\circ}$, III: $40,1 \pm 0,7^{\circ}$ C, Streuungsangaben sind Standardabweichungen) zur Keimung angesetzt. Bemessene Lichtgaben waren nicht vorgesehen worden. Bis zum 12. Tag wurde jedoch täglich (danach seltener) für ca. 10 Minuten zwecks Auszählens der gekeimten Samen Kunstlicht gegeben (Glühfadenlampe) bzw. die Samen dem gedämpften Tageslicht des Arbeitsraumes ausgesetzt. Durchschnittlich dürften dabei höchstens 500 lx Beleuchtungsstärke geherrscht haben.

Auszählt wurden hier, wie in allen weiteren Untersuchungen, nur voll ausgekeimte Samen: äußeres (hartes) und inneres (häutiges) Integument der Testa durchbrochen; vgl. CUMMING (1963): Keimungsphasen.

Eine weitere Teilprobe wurde mit ebenfalls 6 x 100 Samen

in einem befensterten Trockenschrank angesetzt, der in einem hellen Raum stand, wo sich die Tageslichtperiodik voll auswirken konnte, wenngleich naturgemäß mit verminderten Intensitäten. Diese Probe (IV: $34,4 \pm 1,1^0$ C) erreichte eine etwas geringere Temperaturkonstanz als die übrigen. Die Ergebnisse der vier Teilproben zeigt Tabelle 1.

Tabelle 1: Prozentsatz der vollständig gekeimten Samen
(Ansatz A/1966)

	Tage nach Ansatz	3.	6.	9.	12.	15.	38. Ver- suchs- ende	Samen- zahl
Probe (Nr.) Temperatur								
I	25,1 ± 0,2 ⁰	7	18	24	32	35	41	600
II	30,0 ± 0,1 ⁰	4	7	10	11	13	15	600
III	40,1 ± 0,7 ⁰	0	4	4	4	4	4	600
IV	34,4 ± 1,1 ⁰	11	23	31	35	38	90!	600

Bereits nach 12 Tagen war bei den überwiegend dunkel gehaltenen Proben I - III der Endstand nahezu erreicht. Dies traf jedoch nicht für die tageslichtexponierte Probe IV zu. Hier setzte sich die Keimung selbst nach dem 30. Tag noch fort und erreichte am 38. Tag mit 90 % den vermutlichen Endstand.

Ansatz B:

Da nicht auszuschließen war, daß im Freien überwintertes Saatgut ein anderes Keimverhalten als das trocken-warm Gelagerte zeigen würde, wurde ein weiterer Ansatz zu den gleichen Terminen und in den gleichen thermokonstanten Behältnissen (gleiche Temperaturbedingungen) vorgenommen wie beim Ansatz A. Die Samen entstammten einer größeren Anzahl normal entwickelter Pflanzen (gleicher Wuchsort wie für Ansatz A), waren jedoch erst im Januar 1966 geerntet und bis zum Versuchsbeginn an der Außenluft gelagert worden, hier jedoch gegen Schnee und Regen geschützt, so daß keine vorzeitige Quellung eintreten konnte. Ergebnisse sind Tabelle 2 zu entnehmen.

Tabelle 2: Prozentsatz der vollständig gekeimten Samen von
im Freien (feucht-kalt) überwintertem Saatgut
(Ansatz B/1966)

Probe (Nr.)	Tage nach Ansatz	3.	6.	9.	12.	15.	38. Ver- suchs- ende	Samen- zahl
I	25,1 ± 0,2 ⁰	18	28	29	30	30	31	300
II	30,0 ± 0,1 ⁰	6	9	10	10	10	10	300
III	40,1 ± 0,7 ⁰	0	1	3	3	3	3	300
IV	34,4 ± 1,1 ⁰	14	16	17	18	19	51!	300

Ansatz C:

Eine dritte Versuchsserie wurde im darauffolgenden Jahr (März 1967) angesetzt. Hierbei fand verschiedenartig vorbehandeltes Saatgut unter gleichen Keimungsbedingungen Verwendung. Die Keimschalen wurden im nicht abgedeckten Gewächshaus bei Temperaturen um 25⁰ C exponiert²⁾. Das Saatgut war also der Tageslichtperiodik voll ausgesetzt, bei relativ geringfügiger Intensitätsschwächung. Folgende Proben kamen zum Ansatz:

- gleiches Saatgut wie im Ansatz A verwendet, seither weiter unter Zimmerbedingungen (trocken-warm) gelagert
- Samen, die beim Ansatz A (Proben I - III) nicht oder unvollständig zur Keimung gelangt waren
- gleiches Saatgut wie im Ansatz B verwendet, seither weiter im Freien gelagert und ein weiteres Mal überwintert
- Saatgut von einer vorjährigen, abgestorbenen und windverdrifteten Pflanze (s. Teil 3), die kurz vor Versuchsansatz im Freien abgeerntet wurde. Hier wurden zwei Teilproben unterschieden, und zwar d₁: voll ausgefärbte (schwarze) Samen und d₂: bräunliche, meist etwas kleinere Samen.
- diese Samen wurden nicht geerntet, sondern wenige Tage vor Versuchsbeginn aus Bodenproben desselben Wuchsortes verlesen. Das Samenmaterial befand sich größtenteils auf oder nahe der Bodenoberfläche. In Bodenmaterial aus mehr als 3 cm Tiefe konnten nur zwei Samen verlesen werden, die nicht auskeimten.

2) Trotz thermostatisch geregelter Heizung ergaben sich je nach Witterung unterschiedliche Tagesschwankungen der Temperatur, die durchschnittlich ±4⁰ betrugen. Ein Vergleich mit den Angaben von Abb. 1 b lag daher nahe.

Die Ergebnisse aus dem Versuch von 1967 (Ansatz C) zeigt Tabelle 3.

Tabelle 3: Prozentsatz der gekeimten Samen von verschiedenartig vorbehandeltem Saatgut (siehe Text) (Ansatz C/1967)

Tage nach Ansatz	3.	6.	9.	12.	15.	25. Ver- suchs- ende	Samen- zahl
Probe							
a)	9	44	51	54	55	58	300
b)	10	77	93	97	97	97	600
c)	2	35	61	63	66	69	300
d) ₁	44	56	60	62	63	64	100
d) ₂	60	78	84	84	85	86	200
e)	16	73	78	79	79	79	400

Tabelle 4: Signifikanz auf 5%-Niveau nach SACHS (1972) von Unterschieden der in Tabelle 3 verglichenen Proben (Prozentsatz der gekeimten Samen bis Versuchsende)

	a)	b)	c)	d) ₁	d) ₂	e)
a)	X	+	+	-	+	+
b)	X	X	+	+	+	+
c)	X	X	X	-	+	+
d) ₁	X	X	X	X	+	+
d) ₂	X	X	X	X	X	-
e)	X	X	X	X	X	X

2.3 Diskussion der Ergebnisse

Ansatz A bestätigt zunächst die durch CUMMING (s. Abb. 1 a) ausgewiesene Lichtabhängigkeit sowohl der Keimungsraten selbst als auch der optimalen Keimungstemperatur. Die hier gegebenen Lichtmengen (rd. 10 min $\dot{\sim}$ 500 lx) kommen den von CUMMING durch täglich 1-minütige Belichtung von 3200 lx erzielten Bedingungen quantitativ ziemlich nahe, weshalb die eigenen Untersuchungsergebnisse (s. Tab. 1, Proben I - III) mit der Signatur --0-- in Abbildung 1a übertragen wurden. Ebenfalls vergleichbar erschienen die Proben im tageslichtzugänglichen Trockenschrank (Tab. 1, Probe IV) mit den 8 (-24) Stunden belichteten CUMMING'schen Pro-

ben: (x) in Abbildung 1a. Es zeigt sich, daß die Kurven z.T. erheblich voneinander abweichen. Besonders die erste Kurve (1 min Licht täglich) zeigt bei CUMMING ein steiles Maximum bei 30° . Dagegen ergab die entsprechende Probe des eigenen Ansatzes ein Keimungsmaximum bei 25° oder sogar bei einer (nicht mehr erfaßten) niedrigeren Temperatur. Eine Keimungsrate von 100 % wurde beim eigenen Ansatz nicht erreicht, doch liegt der eine Vergleichswert (Probe IV) der CUMMING'schen Kurve so nahe, daß von Übereinstimmung gesprochen werden kann.

Der Grund für die gezeigten Differenzen dürfte nicht so sehr in unterschiedlichen Saatgut-Provenienzen als vielmehr in der unterschiedlichen Lichtqualität zu suchen sein. Die von CUMMING verwendete Lichtquelle (Leuchtstofflampe - weißes Licht) wies ein sehr hohes Hellrot/Dunkelrot-Verhältnis auf (10,3); der entsprechende Wert für Tageslicht liegt bei 1,2, der von Glühlampenlicht noch etwa eine Zehnerpotenz darunter. Insbesondere bei langen Belichtungszeiten erhielt aber CUMMING (1963) deutlich höhere Keimraten bei Lichtarten mit hohem Hellrot/Dunkelrot-Quotienten. Der Autor weist in diesem Zusammenhang darauf hin, daß im Schatten grüner Pflanzen erheblich niedrigere Hellrot/Dunkelrot-Quotienten angetroffen werden als im ungefilterten Sonnenlicht. Die ökologische Bedeutung des hier beschriebenen Keimungsverhaltens wird deutlich vor dem Hintergrund der geringen Konkurrenzkraft der Art (BORNKAMM u. SUKOPP 1971). Die Lichtqualität hindert den Samen u.U. daran, im Schatten früher ausgetriebener Konkurrenten überhaupt zu keimen. Bei erneuter Vegetationsvernichtung am Ort oder Verbringung des Bodenmaterials an einen günstigen Standort ist die Art dann durch ihre bis dahin keimungsgehemmten Samen sofort präsent.

Die Zusammenschau der kanadischen und eigenen Ergebnisse hat gezeigt, daß der vergleichenden Interpretation Grenzen gesetzt sind. Im Groben läßt sich aber durchaus Übereinstimmung aufweisen: sowohl die eigenen Ergebnisse als auch die von CUMMING mitgeteilten zeigen bei hohen Temperaturen (30° und darüber) dann die höchsten Keimungsraten, wenn zugleich die Lichtverhältnisse günstig sind. Eine 8-stündige Lichtperiode pro Tag scheint dabei in jedem Fall ausreichend.

Unter Einbeziehung der Dämmerung wird in unserem Klima die 8-stündige Lichtperiode selbst im Mitwinter stets überschritten.

Das Auskeimen wird somit - Beendigung der Samenruhe und hinlängliches Feuchtemilieu an der Bodenoberfläche vorausgesetzt - wesentlich durch die Temperaturverhältnisse gesteuert. Nach Abb. 1a müßte eine Durchschnittstemperatur von mindestens 16°C an der Bodenoberfläche gegeben sein, um überhaupt Keimung zu ermöglichen. Derartige Temperaturwerte werden bei uns jedoch nicht vor Mitte Mai erreicht. In der Tat keimt *Ch. botrys* vergleichsweise spät, gemessen an anderen Sommerannuellen der Berliner Flora. Andererseits wurden in Berlin die ersten Keimlinge mehrfach schon im April und nie später als in den ersten Maitagen beobachtet. In einem Fall (SCHOLZ 1956) ist sogar ein noch weit früheres Keimungsdatum (19. März) verbürgt.

Somit stellt sich die Frage nach der Auswirkung alternierender Temperaturen, insbesondere im Hinblick auf die erheblichen Tagesschwankungen der Temperatur an der Bodenoberfläche (vgl. GEIGER 1961), auf das Keimungsgeschehen. Die von HERRON (1953) hierzu mitgeteilten Daten lassen keine einheitliche Tendenz erkennen und sind im übrigen in bezug auf *Ch. botrys* schwer zu interpretieren, weil nicht deutlich wird, ob und in welchem Maße Licht zu den Keimproben hinzutreten konnte. Vergleicht man hingegen in Abbildung 1 die Teile a, b und c (Konstanttemperatur, mäßige und starke Tagesschwankung), so läßt sich, zumal für die 8 Stunden pro Tag belichteten Proben, eine deutliche Tendenz wahrnehmen: je größer die Temperaturamplitude, um so weiter rückt der Bereich hoher Keimungsraten nach links, also zu niedrigeren Nenntemperaturen (hier: wahre Tagesmittel). Bei einer Temperaturamplitude von $\pm 10^{\circ}$ genügen schon 17° Nenntemperatur, um 100%iges Auskeimen zu stimulieren. Und selbst bei einer während warmer Frühjahrsperioden jederzeit erreichbaren nur halb so großen Amplitude werden relevante Keimungsraten (10 %) schon bei etwa 12°C Nenntemperatur erreicht (Tagesschwankung zwischen 7° und 17°C). Mit anderen Worten: tagesperiodisch alternierende Temperaturen vermögen zu höheren Keimungsraten zu führen als eine Dauer-temperatur in der Höhe des betreffenden Tagesmaximums! Im Rahmen der eigenen Untersuchungen ließen sich die bei Wechseltemperatur erhaltenen Ergebnisse (Tabelle 3: a, c) mit den bei konstanter Temperatur ermittelten wesentlich geringeren Keimungsraten (Tabelle 2: I) wegen abweichender Belichtung kaum vergleichen, doch geht die Tendenz der Ergebnisse mit der o.a. Aussage konform.

Vor dem Hintergrund dieses Teilergebnisses erscheint eine erneute Diskussion insbesondere der höheren TK-Werte (ökologischer Gruppenwert für den Temperaturanspruch der Keimung, vgl. LAUER 1953) wünschbar. Bei alternierenden Keimungstemperaturen müßte man z.B. *Ch. botrys* einen um etwa eine Stufe niedrigeren TK-Wert zuweisen (3 bis 4) als bei konstanter Temperatur.

Der Vergleich der Ansätze A und B (Tabellen 1 und 2) zeigt deutlich geringere Keimungsraten (Proben I und IV signifikant auf 5%-Niveau) bei dem im Freien überwinterten gegenüber dem im Zimmer trocken-warm gelagerten Saatgut. Angesichts des Artareals (SUKOPP 1971) entspricht dies der Erwartung. Etwas überraschend ist demgegenüber der Befund, daß vom gleichen Saatgut ein Jahr später angesetzte Proben (Ansätze a und c in Tabelle 3) ein gegenteiliges Ergebnis brachten. Hierfür konnte keine befriedigende Erklärung gefunden werden.

Von den Ergebnissen in Tabelle 3 verdienen, neben den schon erwähnten, zwei Tatsachen hervorgehoben zu werden: Zum einen fällt auf, daß nahezu alle Samen der Probe b zur Keimung gelangten. Diese Probe enthält alle nicht gekeimten, nach Versuchsschluß getrockneten und trocken aufbewahrten Samen des vorjährigen Ansatzes A. Dies zeigt, daß es sich bei den teilweise recht hohen Anteilen nicht gekeimten Samens keineswegs um nicht oder nicht mehr keimfähiges Saatgut handelt. Vielmehr erweist sich hier eine Polyvalenz im Hinblick auf keimungsstimulierende Bedingungen, deren Anpassungswert für einen Therophyten wie *Ch. botrys*, zumal an den Grenzen oder außerhalb seines ständigen Areals, leicht einzusehen ist. CUMMING (1963) hebt in diesem Zusammenhang die lange Lebensfähigkeit von unvollständig gekeimten Samen hervor, sowie deren raschere Reaktion auf günstige Keimungsbedingungen.

Des weiteren ist in Tabelle 3 und 4 auf die statistisch gesicherten Unterschiede zwischen den Proben d₁ und d₂ hinzuweisen. Die Bedeutung der Anteile braun gefärbter Samen war vom Verf. zunächst nicht erkannt worden (vgl. Teil 3). Es handelt sich aber hier, wie die Keimungsproben erweisen, keineswegs um nicht ausgereiften und somit weniger keimfähigen Samen. Vielmehr scheint ein Samendimorphismus mit ökologischer Funktion vorzuliegen. In einem Bestimmungsschlüssel für 14 *Chenopodium*-Arten (HERRON 1953) werden für *Ch. botrys* beide Färbungen, "dark brown" und "purplish

black" angegeben. Unter den keimfähigen Samen der Probe d₂ befanden sich darüber hinaus auch als hell- bis mittelbraun gefärbt zu bezeichnende Exemplare. Die signifikant höhere Keimungsrate der Probe e gegenüber der vergleichbaren Probe c dürfte ähnlich zu interpretieren sein, da die aus dem Boden verlesenen Samen zu einem erheblichen Anteil derartige Braunfarbige waren.

Die Untersuchungen des Keimungsverhaltens haben gezeigt, daß *Ch. botrys* nicht nur in hoher Samenproduktion ein charakteristisches Unkrautmerkmal besitzt, sondern ebenso "durch diskontinuierliche Keimung (unter eigener Kontrolle) ..." (s. BAKER in BORNKAMM u. SUKOPP 1971, Tab. 3). Im übrigen wird die von letztgenannten Autoren hervorgehobene hohe phänotypische Plastizität der Art von CUMMING (1959) als Kriterium für "weediness" angeführt. Andererseits deutet die hohe Empfindlichkeit der Art bezüglich der Voraussetzungen zur Samenkeimung eher auf einen geringeren Grad an Plastizität. Verf. neigt zu der Auffassung, daß solche Reaktionen nicht generell, sondern nur in bezug auf eine konkrete Population mit den ihr verfügbaren permanenten oder temporären Standorten eingeschätzt werden können.

3. Untersuchungen zur Samenproduktion und -verbreitung sowie der intraspezifischen Konkurrenz von *Chenopodium botrys* L.

3.1 Samengröße und -produktion

Einige quantitative Samenmerkmale wurden mit den üblichen Methoden festgehalten, wobei die Varianz der Proben so gering blieb, daß auf Einheitlichkeit des Materials geschlossen werden konnte. Die eigenen Ergebnisse sind den von HERRON (1953) für *Ch. botrys* mitgeteilten gegenübergestellt. Nicht berücksichtigt wurde ein erst später in seiner Bedeutung erkannter Umstand: Die zunächst als nicht ausgereift aufgefaßten, weil helleren (dünnschaligen?) und durchschnittlich kleineren Samen erwiesen später eine ausgezeichnete Keimfähigkeit (s. Teil 2.2). Die Berücksichtigung dieser hier ausgeschiedenen Fraktion würde vermutlich zu zweigipfligen Verteilungen führen und evtl. die in Tabelle 5 aufgezeigten Gewichts- und Größenunterschiede ausgleichen.

Die eigenen Angaben, soweit es sich um Durchschnittswerte handelt, beziehen sich auf normal entwickelte, gut verzweigte

Tabelle 5: Samenmenge und quantitative Samenkenngößen
von *Chenopodium botrys* L. - Vergleich eigener
Ergebnisse mit denen von HERRON (1953)

	HERRON (1953)	eigene Unter- suchungen (1966)
Samenmenge pro Pflanze	330 000 (200 000 - 450 000)	10 000 (5 - 113 500)
mittlerer Sa- mendurchmesser ³⁾	0,7 (0,5 - 0,9) mm	0,76 (0,7 - 0,9) mm
(mittlerer Sa- mendurchmesser) ³⁾	0,34 mm ³	0,44 mm ³
Tausendkorngewicht	0,15 g	0,2 g
mittl. Gewicht der Samen pro Pflanze	50 g	2 g

Pflanzen an Standorten, wo *ch. botrys* bestandsbildend auftritt. Ein Beispiel für Zwergwuchs findet sich bei SUKOPP (1971, S. 13) abgebildet. Das kleinste vom Verf. ausgezählte Exemplar wies nur 5 Samen auf; doch wurden blühende Zwergpflanzen mit nur einer Blüte gefunden.

SALISBURY (1942) hebt für Pflanzen offener Standorte hervor, "that some of these species have extremely minute seeds". Das Tausendkorngewicht von *ch. botrys* liegt mit 0,15 - 0,2 g noch deutlich unter dem von SALISBURY gegebenen Mittelwert für diese Artengruppe (ca. 1 g), zugleich aber bedeutend höher als für Arten am unteren Ende der betr. Skala (z.B. *Sagina apetala*: 0,0075 g).

Dem niedrigeren Tausendkorngewicht der von HERRON untersuchten Samen, verglichen mit den Berliner Populationen, entspricht ihr im gleichen Verhältnis geringerer Rauminhalt. Dennoch produzierten die von HERRON untersuchten Pflanzen im Mittel die 33-fache Samenzahl und das 25-fache Samengewicht der für Berlin typischen Pflanzen⁴⁾. Die größte vom Verfasser untersuchte Pflanze, ein ausgesprochen üppiges, stark verzweigtes Exemplar, das im Kontakt zu sehr nährstoffreichem Substrat aufgewachsen war, enthielt nur etwa die Hälfte der von HERRON als Untergrenze (!) angegebenen Samenzahl. Die Annahme, daß solche Unter-

3) HEGI: 0,5 - 0,9 mm.

4) KREH (1955) rechnete bei *ch. album* auf Trümmerschuttböden Stuttgarts sogar mit durchschnittlich 0,5 Millionen Samen je Pflanze.

schiede allein von den möglicherweise besseren Wuchsbedingungen auf den amerikanischen Standorten herrühren, erscheint zweifelhaft. Eher sind genetische Unterschiede der Herkünfte zu vermuten. In diesem Zusammenhang könnten Informationen über die Höhe der Pflanzen von Interesse sein. AELLEN (HEGI III, 2) gibt "bis 70 cm" an. Für die Berliner Pflanzen wurden vom Verf. maximal 38 cm gemessen. Typisch für die hiesigen Pflanzen, insbesondere der üppig entwickelten Exemplare, ist eine tellerförmige Stauung des Infloreszenzgipfels.

3.2 Samenverbreitung

Kleinste Verbreitungseinheit der Art ist die einsamige Frucht, deren Wand als hinfälliges Häutchen dem Samen eng anliegt. Die Ausbreitungsmechanismen dieser sommerannuellen Pflanze im Untersuchungsgebiet erschienen auf den ersten Blick sehr eingeschränkt. DAPPER (1971) fand, daß die Keimlinge "insbesondere in der Nähe vorjähriger Mutterpflanzen auflaufen", was durch eigene Untersuchungen bestätigt werden konnte (Topochorie). LHOTSKÁ (schriftl. Mitt.) nimmt des weiteren Formen der Hemerochorie sowie Boleochorie und Kinochorie an (zur Terminologie s. MÜLLER-SCHNEIDER u. LHOTSKÁ 1971, MÜLLER-SCHNEIDER 1977).

Eine erhebliche Bedeutung für die Diasporenausbreitung der Art kommt zumindest in Berlin der Chamaechorie zu, und zwar vorwiegend in einer bei Steppenpflanzen häufigen Variante: Fruchtende, abgestorbene Pflanzen von *Ch. botrys* werden nicht selten während des Winters vom Wind ganz oder - bei stärker verzweigten Exemplaren - auch partiell abgebrochen und in der Art von "Steppenrollern" über den Boden getrieben. Dabei dürften sie einen großen Teil ihrer Diasporen verstreuen. Ein nicht unerheblicher Anteil wird jedoch im Fruchtstand festgehalten. Eine im Winter 1966/67 ca. 250 m vom nächstgelegenen Wuchsort entfernt aufgefundene Altpflanze (keinesfalls ein Einzelfall) enthielt in ihrem Fruchtstand mehr als 500 gute Samen. Zunächst 300 von diesen wurden in die Keimungsuntersuchungen einbezogen (Ansatz C, Proben d_1 und d_2 in Tabelle 3) und erwiesen sich als normal keimfähig. Daß diesem Ausbreitungsmechanismus eine Bedeutung für die Besiedlung neu entstandener offener Flächen in der Nachbarschaft alter Wuchsorte zukommt, liegt auf der Hand.

3.3 Intraspezifische Konkurrenz

Auszählungsergebnisse von DAPPER (1971) illustrieren die rasche Abnahme der Pflanzenzahlen pro Fläche bei dichtem Keimlingsbesatz. Innerhalb von 37 Tagen war die Zahl der Pflanzen (387 Keimpflanzen auf 1 m^2) auf knapp ein Viertel des Ausgangswertes zurückgegangen. Daß zwischenartliche Konkurrenz bei diesem Ergebnis mitgewirkt hat, ist wahrscheinlich. Bei einer kleineren eigenen Untersuchung konnte diese dadurch weitgehend ausgeschlossen werden, daß eine sehr kleine Fläche ausgewählt wurde, auf der die Keimpflanzen von *Chenopodium botrys* beherrschend und nahezu flächendeckend aufkamen. Die Fläche betrug nur $10 \times 10 \text{ cm}$. Jede Auszählung wurde durch mindestens zwei Wiederholungen gestützt.

Die Ergebnisse sind in Abbildung 2 dargestellt. Zur ersten Beobachtung, Anfang Juni, waren nur Keimblattstadien feststellbar. Zur zweiten Beobachtung waren überwiegend schon die Primärblätter, zur dritten (zweite Junidekade) auch das erste Paar Folgeblätter vorhanden. (Die Angaben beziehen sich auf den durchschnittlichen Zustand der jeweils vitalen Pflanzen). Mitte August, zur vierten Auszählung, war noch rund ein Drittel der anfangs festgestellten Pflanzen am Leben, und die Kräftigeren unter ihnen befanden sich überwiegend im blühenden Zustand. Daß von diesem Termin an bis Mitte Oktober (Fruchtreife) die Zahl der Pflanzen noch einmal um fast die Hälfte zurückging - nur ein Fünftel der ursprünglichen Individuenzahl gelangte zur Reproduktion - weist darauf hin, daß viele Pflanzen zwar bis in den Sommer hinein am Leben blieben, jedoch kümmerlich aufwuchsen und keine Blüten hervorbrachten. Die Entwicklungsstadien der Pflanzen in Abbildung 2 sind annähernd maßstäblich wiedergegeben. Einige Pflanzen wurden erheblich größer; doch hatten zuletzt lediglich vier Pflanzen eine Höhe von 10 cm geringfügig überschritten.

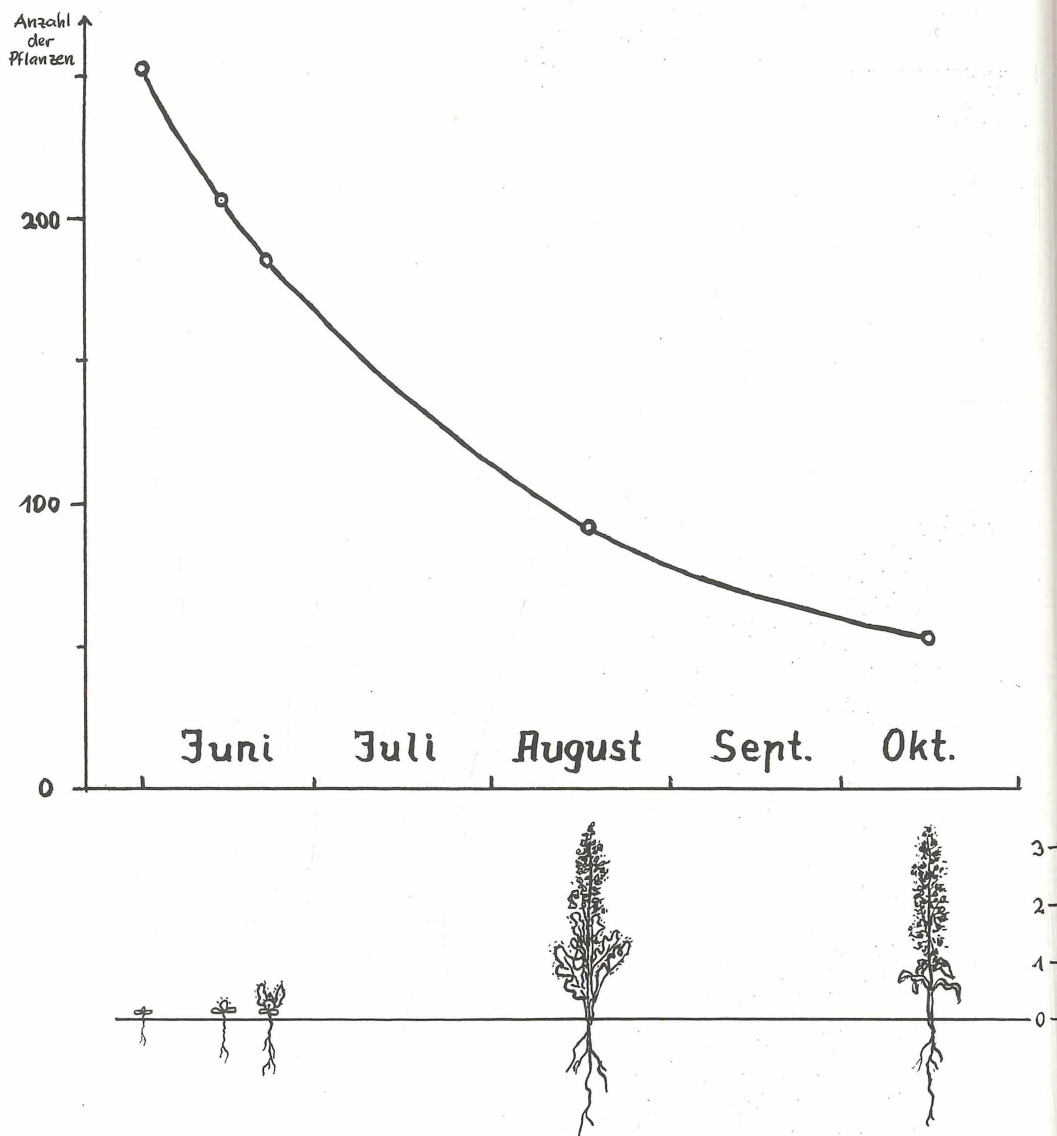


Abbildung 2: Intraspezifische Konkurrenz bei *Chenopodium botrys* L. (Berlin 1964). Erläuterung im Text.

4. Phänologische Beobachtungen an *Chenopodium botrys* L.

Die in Abbildung 2 wiedergegebene zeitliche Abfolge der Entwicklung unter Bedingungen extremer intraspezifischer Konkurrenz läßt sich nicht ohne weiteres auf die Verhältnisse bei typischen Wuchsbedingungen übertragen. Insbesondere gilt das für das Keimpflanzenstadium, das unter Konkurrenzbedingungen ungewöhnlich lange ausgedehnt erscheint. Die nachfolgend mitgeteilten Ergebnisse wurden im wesentlichen auf zwei typischen Standorten des Berliner Verbreitungsgebietes gewonnen: einer jungen, trümmerhaltigen Sandschüttung⁵⁾ und einem Standort auf Trümmerschutt, also einem Substrat mit sehr hohem Skelettanteil (vgl. DE SANTO-VIRZO 1971, SUKOPP 1971). Die Unterschiede im zeitlichen Eintritt der Entwicklungsphasen erlaubten keine gesicherte Differenzierung der Standorte. Beobachtungen an anderen, ähnlichen Standorten wurden einbezogen. Notiert wurde nach der von ELLENBERG (1956) verwendeten 6-stufigen Skala,

. Frühling . Sommer . Herbst . Winter . Frühling .

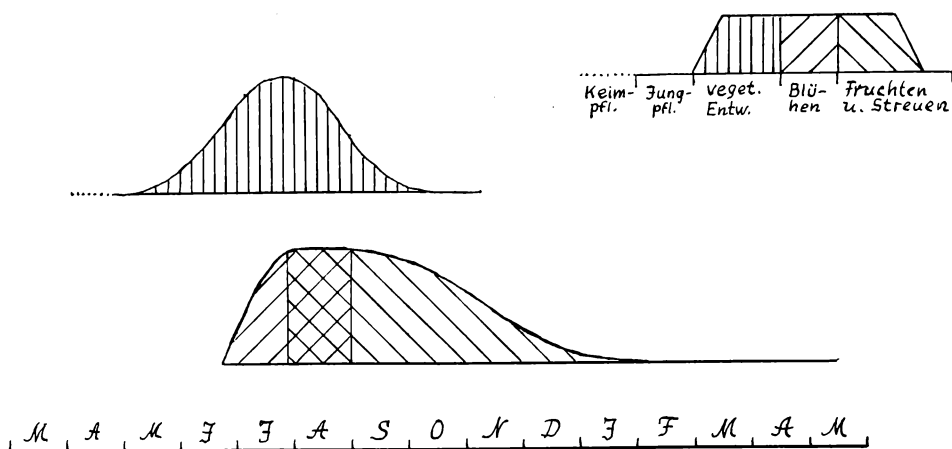


Abbildung 3: *Chenopodium botrys* L., jährlicher Entwicklungsgang. Durchschnittliche Verhältnisse nach Beobachtungen in den Jahren 1964-1967.

5) Es handelt sich um den gleichen Standort, von dem das Samenmaterial für die Keimproben entnommen worden war.

jeweils gesondert für die Entwicklungsphasen p (Keimpflanzen), j (Jungpflanzen), v (vegetative Entwicklung), fl (Blühentwicklung) und fr (Fruchtentwicklung und Ausstreuen der Diasporen). Daneben sind jedoch auch quantitative Schätzungen vorgenommen und einbezogen worden. Das in Abbildung 3 wiedergegebene Ergebnis faßt Beobachtungen aus den vier Jahren 1964 bis 1967 zusammen. Die Mittelbildung führte zu einem Phänogramm, das mit dem des klimatisch "normalen" Jahres 1966 weitgehend übereinstimmt.

5. Zusammenfassung

Von den das Keimungsverhalten von *Chenopodium botrys* bestimmenden Faktoren werden hier insbesondere Wärmeanspruch, Photoperiode und Lichtanspruch behandelt. Die Art benötigt Licht zur Keimung. Die Veränderung der Lichtqualität am Boden durch eine Pflanzendecke erweist sich als ökologisch bedeutsam. Unter Freilandbedingungen tritt die Photoperiode nicht begrenzend in Erscheinung, doch werden hierbei hohe Temperaturen zum Keimen benötigt. Bei ausgeprägter Tagesrhythmik der Temperatur werden die Keimungsraten im wesentlichen durch die Maxima stimuliert. Gequollener, aber nicht gekeimter Samen erwies sich nach 1-jähriger Trockenlagerung bei erneuter Exposition unter zusagenden Bedingungen als voll keimfähig. Die Art besitzt zwei hinsichtlich ihres Keimungsverhaltens unterschiedliche Samenformen.

Normal ausgebildete *Ch. botrys*-Pflanzen der Berliner Population produzieren durchschnittlich ca. 10 000 Samen, eine im Vergleich zu amerikanischen Angaben außerordentlich kleine Zahl.

Auf einen für die Art charakteristischen Mechanismus der Samenverbreitung auf mittlere Reichweiten wird hingewiesen.

Hohe Samenkonzentrationen um die abgestorbenen Mutterpflanzen führen hier zu dominantem Aufwuchs von *Ch. botrys*, wodurch extreme Bedingungen intraspezifischer Konkurrenz gegeben sind. Vier Fünftel aller Pflanzen gehen zugrunde. Die übrigen vermögen sich zu reproduzieren, werden aber im Durchschnitt kaum 5 cm hoch.

Phänologische Untersuchungen erwiesen die für einen Thero-phyten sehr spät einsetzende und relativ langsame Entwicklung der Art.

6. Literatur

- BORNKAMM, R. u.
SUKOPP, H.: Beiträge zur Ökologie von *Chenopodium botrys* L. VI. Die ökologische Konstitution von *Chenopodium botrys*. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 108, 64 - 74 (1971).
- CUMMING, B.G.: Extreme sensitivity of germination and photoperiodic reaction in the genus *Chenopodium*. Nature 184, 1044 - 1045 (1959).
- - - The dependence of germination on photoperiod, light quality, and temperature, in *Chenopodium* spp. Canad. J. Bot. 41, 1211 - 1233 (1963).
- - - Correlations between periodicities in germination of *Chenopodium botrys* and variations in solar radio flux. Canad. J. Bot. 45, 1105 - 1113 (1967).
- DAPPER, H.: Beiträge zur Ökologie von *Chenopodium botrys* L. II. Produktion an Ruderalstandorten. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 108, 26 - 28 (1971).
- DE SANTO-VIRZO, A.: Beiträge zur Ökologie von *Chenopodium botrys* L. IV. Wasserhaushalt. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 108, 37 - 55 (1971).
- ELLENBERG, H.: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Stuttgart 1956.
- GEIGER, R.: Das Klima der bodennahen Luftschicht. Die Wissenschaft Bd. 78, 4. Auflage, Braunschweig 1961.
- HERRON, J.W.: Study of seed production, seed identification, and seed germination of *Chenopodium* ssp. Cornell Univ., Agricult. Exp. Station, Memoir 320, 1 - 24. Ithaca, N.Y. 1953.
- KREH, W.: Auf dem Stuttgarter Trümmerschutt erzeugte Samenmengen. Jahresh. Ver. Vaterländ. Naturkd. Württ. 110, 212 - 215 (1955).
- LAUER, E.: Über die Keimtemperaturen von Ackerunkräutern und deren Einfluß auf die Zusammensetzung von Unkrautgesellschaften. Flora 140, 551 ff. (1953).
- MÜLLER-SCHNEIDER, P. u.
LHOTSKA, M.: Zur Terminologie der Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen. Folia Geobot. Phytotax. Praha, 6, 407-417 (1971).
- MÜLLER-SCHNEIDER, P.: Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, H. 61, 2. Aufl. 1977.

- SACHS, L.: Statistische Methoden. 2. Auflage, Berlin, Heidelberg, New York 1972.
- SALISBURY, E.J.: Reproductive capacity of plants. (Studies in quantitative biology). London 1942.
- SCHOLZ, H.: Die Ruderalvegetation Berlins. Diss. Freie Univ. Berlin 1956.
- SUKOPP, H.: Beiträge zur Ökologie von *Chenopodium botrys* L. I. Verbreitung und Vergesellschaftung. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 108, 3 - 25 (1971).

Priv.-Doz. Dr. Frank Zacharias
Inst. f. Pädagogik d. Naturwiss.
an der Universität Kiel
Olshausenstr. 40-60
D-2300 Kiel 1