

Schriftenreihe für Vegetationskunde	H. 38	2002	197–201	Bundesamt für Naturschutz, Bonn
-------------------------------------	-------	------	---------	---------------------------------

Ökologische Strategietypen

STEFAN KLOTZ & INGOLF KÜHN

Summary: Ecological strategy types

The ecological behaviour of plants was characterized by MACARTHUR & WILSON (1967) into r-selected individuals having a r-strategy and K-selected individuals showing a K-strategy. The former are those species of constant or predictable habitats, the latter live in unpredictable or ephemeral habitats. This system was expanded by GRIME (1974, 1979), who distinguished a competitive strategy (c) where disturbance is rare and resources are abundant, stress tolerant strategy (s) when resources are scarce and conditions severe (either minimum or maximum) but disturbance is uncommon, and ruderal strategy (r) when disturbance levels are high, resources abundant and conditions not in the extremes. Furthermore, there are intermediate strategies in all possible combinations. Most plant species in BIOLFLOR are assigned to one of the six resulting ecological strategy types according to their life form, leaf persistence, leaf anatomy, maximum growth height, flowering period, pollination and dispersal characteristics, and ecological indicator values (after ELLENBERG et al. 1991).

1 Einführung

Das unterschiedliche Verhalten von Arten in den Pflanzengemeinschaften und insbesondere in Sukzessionsreihen wurde versucht mit ökologischen Strategietypen zu charakterisieren und zu typisieren. In Zusammenhang mit der Entwicklung der Inselbiogeographie definierten MACARTHUR & WILSON (1967) ein Kontinuum zwischen der r-Strategie und der K-Strategie. Die r-Strategen definierten sie als kurzlebige Arten, die viele kleine Samen bilden und somit einen hohen Anteil ihrer Phytomasse für die Reproduktion verwenden. Es handelt sich somit um Arten, die sehr schnell neu entstehende, meist konkurrenzarme Standorte besiedeln können. Ihre Vorteile sind die hohe Samenproduktion und die effektiven Ausbreitungsformen (oft Windausbreitung, Fähigkeit zur Ausbildung persistenter Samenbanken usw.). Durch ihre Kurzlebigkeit, geringere Wuchshöhe und oft auch Empfindlichkeit gegenüber Beschattung sind sie den langlebigen Arten, die oft auch schattenresistent sind, unterlegen. Durch die Investition großer Phytomasseanteile in die vegetativen Organe erlangen diese K-Strategen erhebliche Vorteile gegenüber den kurzlebigen Arten. Die Standortbedingungen für beide Artengruppen unterscheiden sich vor allem in ihrer Kontinuität. Während die Ruderalstrategen positiv auf Störungen reagieren, die Konkurrenzgefüge beseitigen (d. h. Pionierstandorte schaffen), benötigen die K-Strategen über längere Zeit stabile Lebensräume.

Natürlich lassen sich nicht alle Pflanzenarten eindeutig einem Typ zuordnen. Vielmehr sind diese Typen Extreme eines Kontinuums. In diesem Modell sind es die Störungen, ihre Intensität und Häufigkeit, die für günstige Bedingungen für den einen oder anderen Strategietyp sorgen.

Für das Vorkommen von Pflanzenarten ist aber nicht nur dieser Faktor entscheidend, sondern eine Vielzahl von abiotischen Bedingungen wie Temperatur, Feuchte, Nährstoffsitua-

tion, Salzgehalte im Boden usw. Wenn diese Faktoren in einen Extrembereich kommen (Minimum oder Maximum), dann geraten die Pflanzen in Stress-Situationen. Aus dieser Erkenntnis heraus entwickelte GRIME (1974, 1979) das bekannte Dreiecksmodell der ökologischen Primärstrategien (vgl. Abb. 1). Aufbauend auf das r-K-Modell definierte er die Stresstoleranzstrategie als dritten Strategietyp. Neben der Intensität der Störung spielt in diesem Modell die Intensität des Stresses eine gleichberechtigte Rolle.

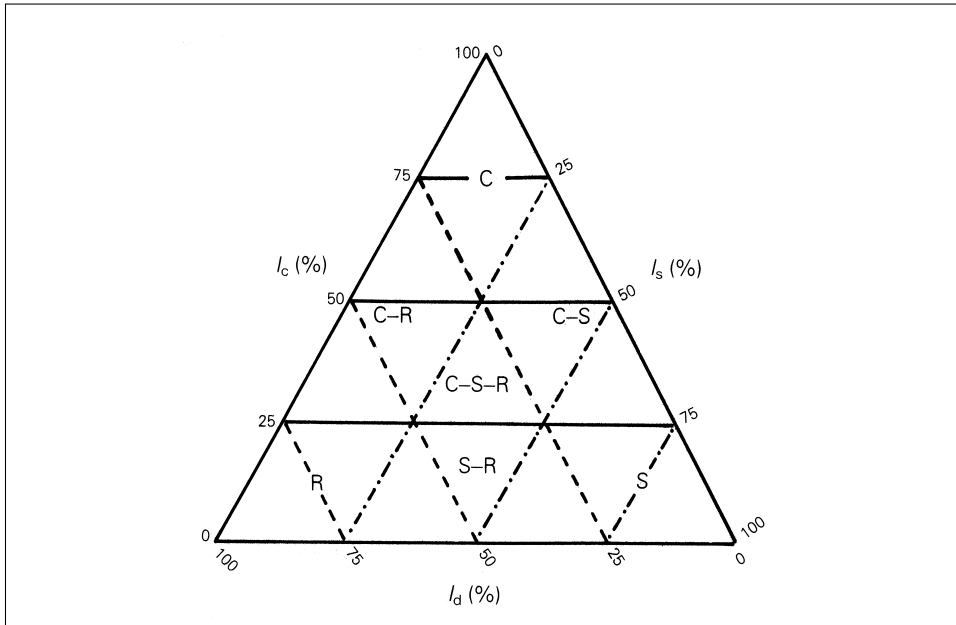


Abb. 1: Dreiecksmodell der ökologischen Primärstrategien: C=Konkurrenzstrategen, S=Stresstoleranzstrategen, R=Ruderalstrategen und Übergangstypen mit relativer Bedeutung von Konkurrenz (I_c), Stress (I_s) und Störung (I_d) (nach GRIME et al. 1988).

Triangular model of primary ecological strategies: C=competitor, S= stress tolerator, R=ruderal and intermediate strategists with relative importance of competition (I_c), stress tolerance (I_s), and disturbance (I_d) (after GRIME et al. 1988).

Folgendermaßen werden die Hauptstrategietypen charakterisiert:

- 1) Die **Konkurrenzstrategen** (C-Strategen; C = **competitors**) sind langlebige konkurrenzstarke Arten auf günstigen Standorten auf denen kein Umweltfaktor sich im Minimum oder Maximum befindet. Das bedeutet, dass nahezu keine Stressbedingungen vorhanden sind. Die Pflanzen haben eine hohe Plastizität, oft Speicherorgane und eine geringe Samenproduktion. Meist handelt es sich um ausdauernde Stauden, Sträucher und Bäume.
- 2) Die **Stresstoleranzstrategen** (S-Strategen; S = **stress tolerators**) sind Arten, die unter extremen Standortsbedingungen durch schwer verfügbare Ressourcen leben. Sie sind oft langlebig, haben aber niedrigen Produktions- und Reproduktionsraten. Typische Stresstoleranzstrategen sind Arten der Salzstandorte, ausdauernde Arten in Trockengebieten oder extrem kalten Klimaten (z. B. Hochgebirge).
- 3) Die **Ruderalstrategen** (R-Strategen; R = **ruderals**) sind kurzlebige, meist krautige Arten, die einen schnellen Zuwachs haben, aber die meisten Ressourcen in die generative Repro-

duktion investieren. Sie sind meist Selbstbestäuber und Windausbreiter und können oft eine persistente Samenbank ausbilden. Sie kommen hauptsächlich an Standorten mit häufigen Störungen, wie an Tierbauten, Spülsäumen der Küsten und auf anthropogen gestörten bzw. erst geschaffenen Standorten vor (z. B. Schuttplätze).

Auch diesen drei Haupttypen lassen sich die meisten Pflanzenarten nicht problemlos zuordnen. Es gibt in diesem System auch kontinuierliche Übergänge zwischen allen Hauptstrategien. Deshalb definierte Grime die Übergangstypen: Konkurrenz-Ruderalstrategen = CR-Strategen, Konkurrenz-Stressstrategen = CS-Strategen, Stress-Ruderalstrategen = SR-Strategen und Konkurrenz-Stress-Ruderalstrategen = CSR-Strategen.

2 Zuordnung der Pflanzenarten Deutschlands zu den Strategietypen

Aus der Erkenntnis heraus, dass sich Arten im Keimlings- und Jugendstadium anders verhalten als in den späteren Phasen und z. T. auch andere ökologische Ansprüche haben, unterschied GRIME zwei Strategien, die etablierte Strategie und die regenerative Strategie. In BIOLFLOR wird nur die etablierte Strategie berücksichtigt.

GRIME (1974, 1979) sowie GRIME et al. (1988) benutzten physiologische und produktionsbiologische Merkmale wie z. B. die maximale Zuwachsrate zur Einordnung von Arten in das System. Uns standen diese Daten nur für wenige Arten zur Verfügung, deshalb suchten wir nach Alternativkriterien zur Zuordnung der Arten zu den Strategietypen. Diese Methodik wurde von KLOTZ (1984) entwickelt, die auch den Einschätzungen der Strategie bei FRANK & KLOTZ (1990) und in BIOLFLOR zugrunde liegt. Folgende Arteeigenschaften wurden für die Charakterisierung der ökologischen Strategie genutzt:

- Lebensform (siehe Abschnitt Morphologie, KRUMBIEGEL 2002),
- Blattlebensdauer,
- Blattanatomie,
- Maximale Wuchshöhe,
- Blütezeit,
- Bestäubungs- und Ausbreitungsverhältnisse,
- Ökologische Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (1991).

Ruderalstrategen sind dann nach diesen Kriterien annuelle Arten (Therophyten), die vor-sommergrün oder sommergrün sind, deren Blätter meist mesomorphe Struktur haben, eine nur geringe Wuchshöhe aufweisen, schnell zur Blüte und zur Samenbildung gelangen, oft mit Hilfe des Windes bestäubt und auch ausgebreitet werden und deren ökologischen Zeigerwerte meist im mittleren Bereich der Amplitude liegen.

Stressstrategen sind oft niedrigwüchsige Pflanzen, mit relativ später Blütezeit, bei denen mindestens ein ökologischer Zeigerwert sich im Maximum oder Minimum befindet (z. B. hohe Salzzahl, niedrige oder hohe Feuchtezahl usw.). Es handelt sich entweder um Arten mit skleromorphen, sukkulenten oder helomorphen Strukturen.

Die **Konkurrenzstrategen** sind Bäume, Sträucher oder ausdauernde krautige Arten, die meist sommergrün sind, mesomorphen Blattbau haben, sehr groß werden und die Fähigkeit zur vegetativen Ausbreitung besitzen. Die meisten Zeigerwerte liegen im mittleren Bereich, die Zeigerwerte für Licht und Nährstoffe im oberen Bereich der Amplitude.

Bei anderen Merkmalskombinationen erfolgte die Zuordnung der Arten zu den Übergangstypen wie CR-, CS-, CSR- und SR-Strategen. Ungeachtet der Einbeziehung vieler biologisch-ökologischer Merkmale, konnten nicht alle Arten den Strategietypen zugeordnet werden. Fließende Übergänge zwischen den Strategietypen führen zu Unsicherheiten bei den Zuordnungen. Vergleicht man deshalb Einschätzungen der ökologischen Strategie von Arten

der Flora von Sheffield durch GRIME (1988) mit denen in BIOLFLOR vorgenommenen Charakterisierungen, findet man Übereinstimmungen, die die beschriebene Methodik in BIOLFLOR stützen. Unterschiede in den Zuordnungen treten bei Arten auf, die intermediäre Merkmale aufweisen.

Bei einigen Arten wurde auf eine Einschätzung der ökologischen Strategie verzichtet, weil diese eine sehr spezialisierte Lebensweise haben und somit in das Strategiemodell kaum eingeordnet werden können. Hierbei handelt es sich um einige Halb- und Vollparasiten, aber auch Wasserpflanzen.

In der Datenbank BIOLFLOR werden die ökologischen Strategietypen wie folgt bezeichnet:

Konkurrenzstrategen (c): Bäume, Sträucher und krautige Arten mit hoher Konkurrenz-kraft, bedingt durch Investition des Hauptteils der Biomasse in vegetative Pflanzenorgane.

Stressstrategen (s): Kleine Sträucher und Kräuter mit geringem Zuwachs und Anpassungen an extreme Umweltfaktoren wie z. B. hohe Salzgehalte, geringe Temperaturen, Trockenheit, Nässe usw.

Ruderalstrategen (r): Meist einjährige krautige Pflanzen, die sich durch kurze Lebensdauer und hohe Samenproduktion auszeichnen und dadurch Pionierstandorte schnell besiedeln können.

Konkurrenz-Ruderalstrategen (cr): Übergangstyp zwischen c und r. Es sind entweder großwüchsige einjährig überwinterte Arten oder kurzlebige ausdauernde Arten.

Konkurrenz-Stress-Strategen (cs): Übergangstyp zwischen c und s. Es handelt sich um ausdauernde konkurrenzkräftige Arten auf Standorten mit mindestens einem ökologischen Faktor im Minimum oder Maximum. Hierzu gehören z. B. Sumpfpflanzen, Pflanzen von Trockenstandorten (xerothermen Säumen) oder hochwüchsige Gebirgspflanzen.

Stress-Ruderalstrategen (sr): Übergangstyp zwischen s und r. Hierzu gehören kurzlebige Arten auf Standorten mit mindestens einem Faktor im Minimum oder Maximum (z. B. kurzlebige einjährige Arten auf Trocken- oder Nass-Standorten, leicht salzhaltigen Böden oder in kalten Klimaten).

Konkurrenz-Stress-Ruderalstrategen (csr): Intermediärer Typ zwischen allen Haupttypen stehend. Es sind meist relativ kleinwüchsige, kurzlebige ausdauernde Rosettenpflanzen.

Die Daten in BIOLFLOR beruhen auf den Listen von KLOTZ (1984) und FRANK & KLOTZ (1990). Diese wurden weitgehend übernommen und in Einzelfällen korrigiert. Für weit über 1 000 Arten sind erstmals Charakterisierungen vorgenommen worden.

3 Das Strategietypenspektrum der Flora Deutschlands

Auf Grund der Standortbedingungen der wesentlichen Lebensräume in Deutschland sind die Konkurrenzstrategen stark vertreten (vgl. Abb. 2). In vielen Pflanzengemeinschaften ist die Konkurrenz der bestimmende Faktor. Einen besonders hohen Anteil haben die CSR-Strategen. Sie nutzen meist räumlich-zeitlich eng limitierte Nischen z. B. in rasenartigen Lebensgemeinschaften. Stress-Strategen sind bedeutend seltener, da sie in Deutschland nur wenige Standorte vorfinden (z. B. Salzstandorte, extreme Standorte der Hochgebirge). Erstaunlich ist der relativ geringe Anteil der Ruderalstrategen. Durch menschliche Aktivitäten entstehen ständig konkurrenzarme Standorte. Hierzu gehören z. B. viele Landwirtschaftsflächen. Da diese Lebensräume gleichzeitig aber sehr stickstoffreich sind, können sich dort eher konkurrenzstarke, hochwüchsige Annuelle oder kurzlebige Ausdauernde etablieren, die zum CR-Strategietyp gehören. So beschränkt sich das Vorkommen vieler typischer Ruderalstrategen auf natürliche Störstellen.

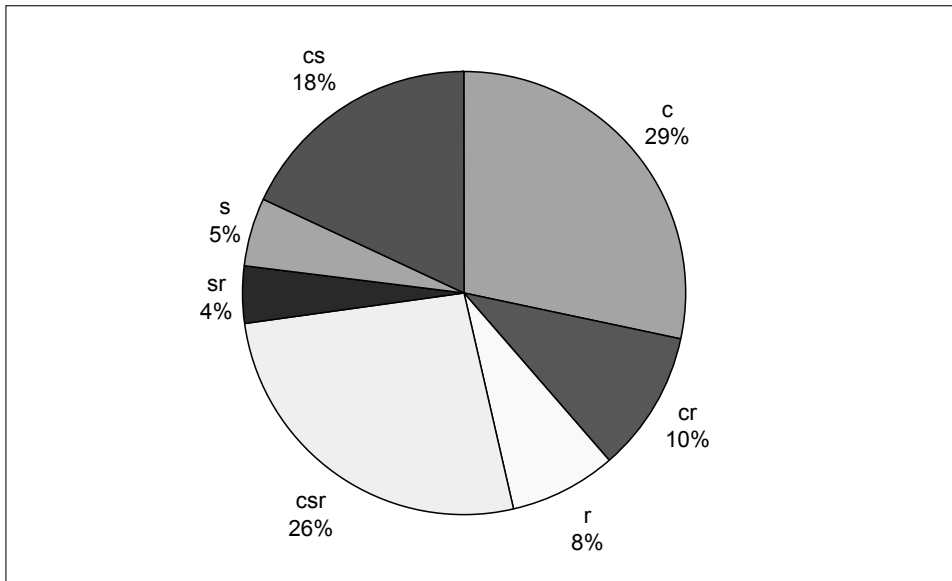


Abb. 2: Strategietypenspektrum der Flora Deutschlands.
Spectrum of strategy types in the German flora.

Literatur:

- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULISSEN, D. [Hrsg.] (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. (1. Aufl.) – *Scripta Geobotanica* **18**: 248 S.
- FRANK, D. & KLOTZ, S. (1990): Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. – *Wissenschaftliche Beiträge der Martin-Luther-Universität P 41*: S. 1-167
- GRIME, J. P. (1974): Vegetation classification by reference to strategies. – *Nature* **250**: S. 26-31
- GRIME, J. P. (1979): *Plant strategies and vegetation processes*. – Chichester (Wiley) 222 S.
- GRIME, J. P., HODGSON, J. G. & HUNT, R. (1988): *Comparative plant ecology*. – London (Unwin Hyman) 742 S.
- KLOTZ, S. (1984): *Phytoökologische Beiträge zur Charakterisierung und Gliederung urbaner Ökosysteme, dargestellt am Beispiel der Städte Halle und Halle-Neustadt*. – Martin-Luther-Universität Halle (Dissertation)
- MACARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. (1967): *The theory of island biogeography*. – Princeton (Princeton University Press) 220 S.

Anschriften der Verfasser:

Dr. Stefan Klotz
 Dr. Ingolf Kühn
 Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH
 Sektion Biozönoseforschung
 Theodor-Lieser-Str. 4
 06120 Halle