

## **4. DISKUSSION**

### **4.1 DAS WACHSTUM VON SCHILFHALMEN**

#### **4.1.1 Der Durchmesser**

Umgangssprachlich wird Schilf aufgrund seines drehrunden Stängels auch als Schilfrohr oder Rohr bezeichnet. Ein Rohr lässt sich anhand von Durchmesser und Länge beschreiben, der Durchmesser ist also „zentraler Parameter zur Beschreibung eines Schilfbestandes“ (OSTENDORP 1993). Ein Schilfhalm verjüngt sich zur Spitze hin, damit hängt der Durchmesser von der Stelle ab, an der er gemessen wird. Durch die Untersuchung der Form sollte ein Wachstumsparameter erarbeitet werden, der Vergleiche zwischen Halmen ermöglicht.

Im basalen Bereich bis 60 cm Höhe bleibt der Durchmesser konstant, der Halm ist zylinderförmig. Weiterhin ist der Basaldurchmesser zu Beginn der Vegetationsperiode festgelegt und ändert sich im Jahresverlauf nicht. Er ist damit eine von zeitlichen Einflüssen unabhängige Eigenschaft der Halme und für vergleichende Untersuchungen geeignet. Die gleich bleibende Dicke einzelner Schilfhalme im Jahresverlauf ist bekannt (HARA et al. 1993, HASLAM 1970b) und durch die Zugehörigkeit von Schilf zu den Einkeimblättrigen gegeben. Die Pflanzengruppe hat kein sekundäres Dickenwachstum, der Vegetationskegel gibt den Durchmesser dauerhaft vor. Diese Unveränderlichkeit des Basaldurchmessers wird aber in einer Reihe von Untersuchungen vernachlässigt. Äußere Einflüsse können den Durchmesser aus den genannten Ursachen gar nicht beeinflussen, zumindest nicht innerhalb einer Vegetationsperiode. Es muss zwischen der Änderung des Durchmessers einzelner Halme und der langfristigen Änderung des mittleren Durchmessers von Schilfbeständen unterschieden werden. So lassen sich widersprüchliche Untersuchungen erklären, die eine Zunahme des Durchmessers bei hohen Nährstoffgehalten belegen (RAGHI-ATRI & BORNKAMM 1980) bzw. keine derartigen Einflüsse finden (OSTENDORP 1990a).

Die Größe des Basaldurchmessers hängt nach einer Darstellung von HASLAM (1969b, 1970a) vom Zeitpunkt seiner Bildung sowie von Lage, Größe und Nährstoffgehalt des Rhizoms ab, aus dem er entspringt. Große vertikal wachsende Rhizome werden im Spätsommer bis Herbst gebildet. Diese Rhizome wachsen tief im Boden, haben hohe Nährstoffgehalte und werden vergleichsweise lang. Hier bilden sich auch Knospen mit großen Durchmessern. Später nimmt der Nährstoffgehalt des Rhizoms ab. Im Winter und im Frühjahr bilden sich dünne, kurze und

oberflächennah gelegene Rhizome, aus denen auch dünnere Halme entspringen. Die plausibel klingenden Zusammenhänge werden im genannten Artikel allerdings ohne Darstellung der Datengrundlage beschrieben. Weiterhin ist nicht geklärt, welche Faktoren letztendlich Zeitpunkt und Lage der Knospenbildung beeinflussen.

Oberhalb von 60 cm nimmt der Durchmesser ab, die Schilfhalme werden kegelförmig. In oberen Halmbereichen oder gar an veränderlichen Positionen wie Wasseroberfläche oder Brusthöhe ist der Durchmesser zwar oft einfacher zu messen, aber variabel und damit nicht für eine Charakterisierung der Halme geeignet. Eine kegelförmige Gestalt bei einjährigen Einkeimblättrigen ist ein bekanntes Phänomen, das durch Querschnittsverringering des apikalen Meristems zustande kommt (SITTE et al. 1999). Dabei schrumpft der Querdurchmesser des Vegetationspunktes beim Eintritt in die Blühphase. Ein ähnlicher Vorgang ließe sich auch für die annuellen Schilfhalme annehmen. Dabei bleibt aber unklar, warum der Halmdurchmesser ab einer festgelegten Höhe von 60 cm abnimmt. Diese Länge wird bereits im Mai von einem Großteil der Halme überschritten, die ersten Rispen werden erst zwischen Juli und August gebildet. Der Eintritt in die Blühphase kommt als Ursache für die Verjüngung des Halmdurchmessers also nicht in Frage. Die Form der Halme hängt auch nicht von der durchschnittlichen oder häufigsten Wassertiefe der Teiche ab. Auch in flachen Bereichen bleiben die Stängel im basalen Bereich zylinderförmig. Mögliche Faktoren sind eine Begrenzung der Nährstoffversorgung des Stängels mit Assimilationsprodukten aus dem Rhizom, der Einfluss von Licht oder eine genetische Determination.

#### **4.1.2 Die Länge**

Schilfstängel sind runde, spitz zulaufende Hohlstäbe. Mit dem Durchmesser eines Stängels steigt seine Festigkeit potenziell (KLÖTZLI 1973). Dickere Halme haben also die mechanische Voraussetzung um länger zu werden. Im Freiland werden sie es auch, es gibt zu allen Untersuchungszeitpunkten einen positiven Zusammenhang zwischen Durchmesser und Länge. Die im Freiland vorgefundenen Halmlängen steigen jedoch nicht potenziell mit dem Durchmesser sondern nähern sich einem Grenzwert von 4,1 m. Es ist anzunehmen, dass die mechanische Beanspruchung durch das Eigengewicht der Halme und ihrer Rispen sowie durch Umwelteinflüsse wie Wind oder Regen eine begrenzende Rolle spielt. Wie auch in den weiteren Ausführungen gelten alle Angaben für Schilfbestände, die sich mit den Gegebenheiten in der Lausitz vergleichen lassen. Beispielsweise gibt es irakische Schilfhalme mit

Durchmessern von 32 mm, Längen von 8 m und mehr als 60 Internodien (RODEWALD-RUDESCU 1974), auf die sich die hier dargestellten Ergebnisse nicht übertragen lassen.

Die durch den Durchmesser vorgegebenen Möglichkeiten des Längenwachstums werden auch bei vergleichbaren Durchmessern sehr unterschiedlich ausgenutzt. In der Literatur werden überwiegend Formen beschrieben, bei denen dünne Halme kürzer bleiben (HANGANU et al. 1999, HRADECKÁ 1973), aber auch solche, bei denen sie länger sind (DYKYJOVÁ & HRADECKÁ 1976). Unter diesen Umständen ist nicht eindeutig zu klären, ob beobachtete Längenunterschiede auf äußere Einflüsse oder auf Wachstumsbegrenzungen durch den Durchmesser zurückzuführen sind. Es ist schon länger bekannt, dass der Durchmesser eines Halmes seine Länge begrenzt (HASLAM 1969a). Es liegt aber nur eine quantitative Beschreibung der Zusammenhänge vor (OSTENDORP 1991), die im Bereich großer Durchmesser unrealistische Halmlängen liefert. Die in den Ergebnissen beschriebene Berechnung der erreichbaren Länge ermöglicht einen neuen Ansatzpunkt zur Bewertung von Umwelteinflüssen. Die erreichbare Länge kann anhand des Durchmessers ermittelt und mit der tatsächlich erreichten Länge verglichen werden. Man erhält eine relative Länge und damit ein Maß dafür, wie vorgegebene Wachstumsmöglichkeiten ausgenutzt werden. Eine Anwendung am Beispiel des Nährstoffgehalts ist im Anhang 8.5 dargestellt.

Der Durchmesser begrenzt die Länge eines Schilfhalmes, bestimmt sie aber nicht. Der Durchmesser bleibt konstant, während die Länge im Lauf der Vegetationsperiode zunimmt. Am Anfang der Vegetationsperiode haben dünne Halme höhere Wachstumsraten. Das bedeutet nicht, dass sie länger sind. Sie wachsen jedoch schneller im Vergleich zu ihrer gegenwärtigen Länge. Ein derartiger Zusammenhang ist bei Pflanzen verbreitet und wurde auch für Schilf nachgewiesen (EKSTAM 1995). Er trifft aber nicht für alle Schilfhalme zu. Während der Vegetationsperiode ändern sich die Verhältnisse des Längenwachstums. Bei einer generellen Abnahme verschiebt sich die Wachstumsrate dergestalt, dass dicke Halme später eine höhere Wachstumsrate haben. Sehr dünne Halme wachsen gar nicht mehr. Eine Beziehung zwischen Länge eines Halmes und seinem Durchmesser ohne Berücksichtigung des Zeitpunktes der Messung ist daher nicht aussagekräftig.

### 4.1.3 Halmmasse

Üblicherweise wird die Biomasse von Organismen, seien es Tiere oder Pflanzen, als Funktion ihres Volumens angegeben. Diese Vorgehensweise setzt voraus, dass die mittlere Dichte des entsprechenden Organismus' unabhängig von seinem Volumen ist. Schilfhalme sind hohl oder mit Aerenchym gefüllt, jedenfalls trägt der überwiegende Teil des Volumens nicht zur Biomasse bei. Die mittlere Dichte sinkt mit steigendem Volumen, so dass die Biomasse von der Halmoberfläche abhängt. Zwar haben nach Literaturdaten dicke Stängel auch größere Wandstärken (RODEWALD-RUDESCU 1974), dieser Anstieg hat aber anscheinend einen geringen Einfluss im Vergleich zur Vergrößerung der Hohlräume. Die Abhängigkeit der Halmmasse von der Halmoberfläche erklärt einige Besonderheiten von Schilf auf Bestands-ebene, die im Abschnitt 4.2.3 diskutiert werden.

### 4.1.4 Internodien und Blätter

Schilfhalme sind durch Nodien in natürliche Wachstums-Untereinheiten geteilt. Ein Längenwachstum kann bei Gräsern grundsätzlich durch zwei Vorgänge geschehen: durch Wachstum des Gewebes im apikalen Bereich und durch Wachstum der Interkalarmeristeme oberhalb der Nodien. In der folgenden Diskussion wird zwischen apikalem Wachstum und Streckungswachstum unterschieden. Dabei bezeichnet apikales Wachstum eine Kombination beider genannter Vorgänge und ist durch eine Zunahme der Internodienzahl gekennzeichnet. Streckungswachstum wird als ausschließlich interkalar definiert. Anhand der Internodienanzahlen soll geklärt werden, wodurch die Unterschiede im Längenwachstum der Halme verschiedener Durchmesser entstehen.

Im Mai haben Halme mit großen Durchmessern größere Längen und mehr Internodien, wahrscheinlich aufgrund ihres früheren Austriebs. Bis Juli kommen bei allen Halmen durch apikales Längenwachstum Internodien hinzu. Die Nodienanzahl der Halme steigt in diesem Zeitraum, die mittlere Internodienlänge sinkt. Da die Länge vorhandener Internodien nicht abnehmen kann, kommen apikal kurze Internodien dazu. Unabhängig vom Durchmesser entsteht etwa alle acht Tage ein neues Internodium, das auch der Ansatzpunkt eines neuen Blattes ist. Die längenkorrigierten Internodienanzahlen sind jedoch bei dicken Halmen größer. Halme mit großen Durchmessern wachsen zwischen Mai und Juli nicht als vergrößertes Abbild von dünnen Halmen, sondern mit kürzeren Internodien im Vergleich zu ihrer Länge.

Im Zeitraum zwischen Juli und Oktober ändern sich die Wachstumsvorgänge in Abhängigkeit vom Halmdurchmesser. Die Steigung der Ausgleichgeraden zwischen Durchmesser und Internodienanzahl sinkt. Es gibt prinzipiell zwei Vorgänge, die diese Änderung verursachen können. Entweder hören dicke Halme früher auf, apikal neue Internodien auszubilden. Oder dünne Halme bilden am Ende der Vegetationsperiode vermehrt neue Internodien aus. Die zweite Möglichkeit ist nicht plausibel, die Wachstumsraten nehmen ab und die Ausbildung von Rispen beendet die Internodien-Neubildung. Dicke Halme hören also früher mit dem apikalen Längenwachstum auf. Das erklärt auch, warum die Internodienanzahl am Ende der Vegetationsperiode unabhängig vom Durchmesser ist. Dicke Halme haben zwar anfänglich mehr Internodien, da sie aber früher mit dem Wachstum aufhören werden am Ende der Vegetationsperiode von allen Halmen 23 Internodien erreicht. Dieser Wert liegt im mittleren Bereich der Angaben für zentraleuropäische Schilfbestände zwischen 15 und 29 (vergleiche 8.7). Die Literaturangaben zu den Zusammenhängen zwischen Internodienanzahl und Durchmesser oder Länge von Schilfhalmen sind widersprüchlich. Es werden sowohl weitgehend konstante Internodienanzahlen beschrieben (HASLAM 1970c, RAGHI-ATRI 1976), als auch positive Zusammenhänge zwischen Durchmesser und Internodienanzahl bzw. Länge und Internodienanzahl dargestellt (GRANÉLI 1985, HANGANU et al. 1999, HASLAM 1970b, RODEWALD-RUDESCU 1974). In der vorliegenden Arbeit wurden positive Zusammenhänge für Zeitpunkte bis Juli bestätigt, danach aber nicht mehr gefunden. Die Unabhängigkeit der Blattanzahl vom Durchmesser am Ende der Vegetationsperiode unterstützt das Ergebnis der konstanten Anzahl Internodien. Auch sind in der genannten Literatur saisonale Aspekte vernachlässigt worden bzw. Messzeitpunkte nicht angegeben.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit relativieren weitere Literaturangaben. Es ist mehrfach belegt, dass Schilfhalme ab Juli bis August gar nicht mehr in die Länge wachsen (ASAEDA & KARUNARATNE 2000, DYKYJOVÁ & HRADECKÁ 1976, HASLAM 1971a). Zwar beenden nach den dargestellten Ergebnissen alle Halme ihr apikales Wachstum in diesem Zeitraum, die Länge von Halmen mit großen Durchmessern nimmt aber zwischen Ende Juni und Ende September weiterhin deutlich zu. Obwohl Halme mit großen Durchmessern früher mit dem apikalen Wachstum aufhören, sind sie am Ende der Vegetationsperiode länger. Die relativ kurzen Internodien dicker Halme strecken sich nach Erreichen der endgültigen Internodienanzahl, bei dünnen Halmen tun sie es nicht. Dadurch nimmt zwischen Juli und Oktober die Längen-Wachstumsrate zwar für Halme aller Durchmesser ab, bei dünnen Halmen jedoch deutlicher. Das Längenwachstum dicker Schilfhalme ist in zwei Phasen unterteilt. Zu Anfang

der Vegetationsperiode bestimmt das apikale Wachstum die Entwicklung, später schließt sich eine Phase der interkalaren Streckung an.

Nach der Ausbildung einer Rispe ist das apikale Wachstum von Gräsern beendet und es kommen keine weiteren Internodien hinzu. Die Unterschiede zwischen den Wachstumsphasen könnten auf der Ausbildung einer Rispe bei etwa 23 Internodien beruhen. Dünne Halme würden dann nach Eintritt in die Blühphase nicht weiter wachsen, während sich bei dicken Halmen ein Streckungswachstum anschließt. Die Anteile der Halme mit ausgebildeten Rispen liegen am Ende der Vegetationsperiode bei dünnen Halmen zwischen 30 und 70 % (8.4). Ein großer Teil der Halme hat keine Rispen, könnte also ganzjährig apikal wachsen. Das ist aber nicht der Fall, so dass als Ursachen der konstanten Internodienanzahl eine genetische Fixierung, ein Wachstumsstopp bei einer gewissen relativen Länge oder ein saisonaler Einfluss in Frage kommen.

Die Internodienlängen steigen zunächst im Verlauf des Schilfhalms bis zu Positionen von etwa 50 cm und nehmen dann wieder ab (Abb. 6). Ein vergleichbarer Längenverlauf wurde mehrfach beschrieben (HASLAM 1969b, HOFMANN 1986, RODEWALD-RUDESCU 1974). Es liegt nahe, eine Verbindung zwischen der Ungleichverteilung der Internodienlänge im Halmverlauf und der Form der Halme anzunehmen. Im zylindrischen Bereich bis 60 cm (ca. 50 cm + Länge des letzten Internodiums) werden die Internodien mit zunehmender Entfernung vom Boden länger. Im anschließenden kegelförmigen Bereich nimmt die Internodienlänge langsamer wieder ab. Die Ursachen der Längenunterschiede wie auch der Form der Halme bleiben unklar, auch in der genannten Literatur finden sich keine Erklärungen.

Mit steigendem Durchmesser sind Halme zu gegebenen Zeitpunkten länger und haben größere Blattflächen. Große Pflanzen werden oft als konkurrenzstärker angesehen (AIKMANN & WATKINSON 1980, WEINER & THOMAS 1986). Hierbei sei zunächst nicht diskutiert, unter welchen Umständen und mit wem Schilfhalme konkurrieren. Der eventuelle Konkurrenzvorteil großer Schilfhalme bringt auch Nachteile mit sich. Der Aufbau der Biomasse der einjährigen Schilfhalme ist naturgemäß vergänglich. Die Pflanze muss also jährlich erneut diesen Konkurrenzvorteil aufbauen und dafür Ressourcen investieren. Die gesteigerte Länge dicker Halme geht auf Kosten der Speicherstoffe im Rhizom (DINKA & SZEGLET 1999, GRIES & GARBE 1989, KÜHL et al. 1997, LIPPERT et al. 1999). Während einige Halme bereits zwischen Juli und August Assimilationsprodukte im Rhizom anreichern (CÍŽKOVÁ et al. 2001,

GRANÉLI et al. 1992, GUTHRUF et al. 1993, HALDEMANN & BRÄNDLE 1986), dienen sie bei sehr großen Halmen noch dem Streckungswachstum. Auch die negative Korrelation zwischen Blattflächenquotient und Durchmesser spricht für Nachteile des Streckungswachstums dicker Halme. Da bei einem Streckungswachstum keine neuen Blätter hinzukommen, sinkt die assimilatorisch produktive Blattfläche im Vergleich zur Halmmasse.

## 4.2 DAS WACHSTUM IN BESTÄNDEN

### 4.2.1 Durchmesser

Im vorhergehenden Teil wurde gezeigt, dass der Durchmesser eines Schilfhalmes sein Wachstum und seine Wachstumsmöglichkeiten beeinflusst. Die mittleren Durchmesser von Halmen aus verschiedenen Beständen können sich stark unterscheiden. Damit liegen für die Halme auch unterschiedliche Wachstumsbedingungen vor, die zunächst im mittleren Durchmesser begründet sind und nicht auf Umwelteinflüssen basieren. Unterschiede des mittleren Durchmessers von Schilfröhrichten treten zwischen Gewässern, zwischen den Beständen eines Gewässers (DYKYJOVÁ & HRADECKÁ 1976) und mosaikartig innerhalb von Beständen auf (HASLAM 1990). Auch in den Karpfenteichen treten deutliche Unterschiede bei Beständen aus verschiedenen Teichen, innerhalb eines Teiches und dort auch in unmittelbarer Nachbarschaft auf. Mosaikartige Anordnungen wurden aber nicht gefunden.

Bei einigen Schilfbeständen gab es Unterschiede der Durchmesser zwischen Zentral- und Außenbereichen, also eine ufersenkrechte Zonierung. In der Literatur werden für die Außenseiten von Beständen sowohl dickere und längere Halme beschrieben (GUTHRUF et al. 1993), als auch dünnere und kürzere (OSTENDORP 1990b, SCHMIEDER et al. 2002). Entscheidender Faktor ist die Wassertiefe. Mit steigender Tiefe bildet Schilf größere Halme in eingeschränkten Dichten aus (HASLAM 1970c, VRETARE et al. 2001), bei den vergleichsweise geringen Tiefen in den Karpfenteichen sind die Halme der Außenfront kleiner. Die Durchmesser der Halme an der Außenfront der Bestände unterscheiden sich jedoch nicht zwangsläufig von den uferseitig gelegenen.

Neben Unterschieden, die auf der Lage der Halme beruhen, kann sich der Durchmesser in Abhängigkeit von der Jahreszeit ändern. Die saisonale Entwicklung ist durch eine Abnahme am Anfang und eine Zunahme am Ende der Vegetationsperiode gekennzeichnet. Als Anfang wird die Zeitspanne zwischen Mitte Mai und Ende Juni, als Ende die zwischen Ende Juni und Ende September bezeichnet. Dabei wurden ausschließlich lebende Halme gemessen. Da einzelne Schilfhalmes einen konstanten Durchmesser haben ändern sich die Mittelwerte von Beständen durch Folgetriebe oder durch das Absterben von Halmen. Nach dem Erstaustrieb auftretende Folgetriebe sind dünner (DINKA & SZEGLET 2001, HASLAM 1969b, 1990), der mittlere Durchmesser der Bestände verringert sich. Am Ende der Vegetationsperiode steigt



der mittlere Durchmesser durch das frühere Absterben dünner Halme (VAN DER TOORN & MOOK 1982). Diese Vorgänge sind bei den untersuchten Beständen sehr unterschiedlich ausgeprägt, eine detaillierte Diskussion in Abschnitt 4.2.5.

Auch zwischenjährlich ändern sich die mittleren Durchmesser einiger Schilfbestände. Eine altersabhängige Entwicklung des mittleren Durchmessers wurde bei Schilf in Pflanzenkläranlagen (ATHEN & TSCHARNTKE 1999), in Laborversuchen (BORNKAMM & RAGHI-ATRI 1986) und in Beständen natürlicher Gewässer belegt (ROLLETSCHKEK et al. 1999, SCHMIEDER et al. 2003). Eine eventuelle Änderung in den Beständen der Karpfenteiche bedeutet immer eine langfristige Zunahme des Durchmessers. Das Rhizom dringt mit zunehmendem Alter tiefer in den Boden vor, dadurch nimmt die Tiefe der Knospung und der Durchmesser der Halme zu (HASLAM 1969a). Diese Zunahme lässt sich zu Beginn und am Ende der Vegetationsperiode nachweisen. Die langfristige Entwicklung im Juni/Juli wird durch Unterschiede im Auftreten von dünnen Folgehalmen überlagert. Wenn Folgetriebe auftreten, kann der mittlere Durchmesser zwischen verschiedenen Jahren abnehmen. Fehlen Folgetriebe, bleibt er konstant oder nimmt zu.

Der mittlere Durchmesser der Halme hängt also von der Lage der Halme, von der saisonalen Entwicklung und vom Alter des Bestandes ab. Damit ist eine Gruppierung von Beständen nach ihrem Durchmesser kein statisches Merkmal sondern eine vergleichende Zustandsbeschreibung. In der vorliegenden Arbeit wurde für Bestände mit vergleichbaren Durchmessern der Begriff D-Typ eingeführt. Üblicherweise werden anhand von Durchmesser, Länge oder Dichte unterscheidbare Wachstumsformen von Schilf als Ökotypen oder Klone bezeichnet (BJÖRK 1967, DYKYJOVÁ & HRADECKÁ 1976, HANGANU et al. 1999, KOPPITZ 1999). Beide Begriffe bezeichnen Formen innerhalb einer Art, die aufgrund genetischer Unterschiede anders auf Umwelteinflüsse reagieren (WAGENITZ 2003). Das äußert sich letztendlich in morphologischen Unterschieden. Ein Zusammenhang zwischen Ausprägung der genannten Merkmale und genetischen Ursachen ist für Schilf nach Ansicht des Autors aber nicht befriedigend belegt. Es gibt zwar Untersuchungen, die genetische Unterschiede zwischen morphologisch unterscheidbaren nachweisen (CLEVERING & LISSNER 1999, NEUHAUS et al. 1993), damit ist ein ursächlicher Zusammenhang jedoch nicht bewiesen. Genetische Unterschiede können auch durch somatische Mutationen in den Meristemen entstehen. Dieser Vorgang tritt häufig und bei vielen Pflanzenarten auf (WHITHAM & SLOBODCHIKOFF 1981). Auch bei Schilf selber werden Genomveränderungen

als Folge von Störungen durch Umwelteinflüsse beschrieben, die auf eine „überraschende genetische Plastizität“ hinweisen (DITTRICH 1995). Es ist also nicht geklärt, ob die als Ökotypen bezeichneten Wachstumsformen tatsächlich Nachkommen unterschiedlicher Diasporen sind. Mit dem hier eingeführten Begriff D-Typ werden diese Fragen umgangen.

#### **4.2.2 Länge**

Die Länge der Halme in einem Bestand ist ein variabler Wachstumsparameter. Mit steigendem mittlerem Durchmesser der Halme werden zwar im Allgemeinen auch länger, die erreichte Länge hängt aber nur grob mit der Wachstumsbegrenzung durch den Durchmesser zusammen. Es gibt so große Unterschiede zwischen der möglichen, der realisierten und der relativen Länge der Halme, dass die Länge eines Halmes am Ende der Vegetationsperiode nicht aufgrund seines Durchmessers vorausgesagt werden kann. Damit liefert ein Vergleich von Halmlängen ohne Zusatzinformationen kaum brauchbare Aussagen. Das gilt auch, wenn nur Längen am Ende der Vegetationsperiode verglichen werden. Beispielsweise sind Halme in dichten und sich schnell ausdehnenden Beständen in den VT etwa so lang wie Halme aus leicht rückläufigen Schilfbeständen mit geringen bis mittleren Dichten im Biwatsch. Nur der Vergleich mit der aus dem Durchmesser errechneten maximal erreichbaren Länge lässt erkennen, dass die Halme aus dem Biwatsch weit hinter ihren Wachstumsmöglichkeiten zurück bleiben. In den VT wird hingegen die maximal mögliche Länge nahezu erreicht. Bei ähnlichen Längen werden die Wachstumsmöglichkeiten in den beiden Teichen ganz unterschiedlich ausgenutzt.

Große Unterschiede des realisierten Wachstums gibt es auch zwischen verschiedenen Jahren. Ein deutliches Beispiel ist Lohsa IV. Bei ähnlichen mittleren Durchmessern erreichten die Halme eines Bestandes im Jahr 2000 etwa 1,3 m und im folgenden Jahr beinahe doppelt so viel. Die Unterschiede werden anscheinend nicht durch großräumig wirkende Einflüsse wie Temperatur, Sonnenscheindauer oder Wolkenbedeckung verursacht. Die Hälfte der untersuchten Bestände blieb im Untersuchungsjahr 2001 unter der im Vorjahr erreichten Länge und wuchs damit schlechter. Die verbleibende Hälfte zeigte ein besseres Längenwachstum. Es gibt offensichtlich kleinräumige oder bestandsinterne Einflüsse, die großräumig und daher auf alle Bestände gleich wirkenden Faktoren überdecken.

### 4.2.3 Dichte und „standing crop“

Mit Dichten von 8 bis 220 Halmen/m<sup>2</sup> wurde während der Untersuchungen nahezu das gesamte, in der Literatur beschriebene Spektrum gefunden (vergleiche 8.7). In zentralen Bereichen der Röhrichte hängt die Dichte der Halme von ihrem mittleren Durchmesser ab. Dünnere Halme wachsen in größeren Dichten. Dieser einleuchtende Zusammenhang ist für Schilf mehrfach belegt (CLEVERING et al. 2001, HANGANU et al. 1999), aber nicht quantitativ beschrieben oder gar selbstverständlich. Dünne Halme in geringen Dichten können auch auftreten und werden als charakteristisch für geschädigte Schilfbestände angesehen (DYKYJOVÁ & HRADECKÁ 1976, GUTHRUF et al. 1993, SCHMIEDER et al. 2002).

Unabhängig von ihrer Halmdichte erreichen die Bestände am Ende des Jahres etwa den gleichen „standing crop“. Dies ist ungewöhnlich, da bei vielen Arten wenige große Pflanzen höhere Biomassen ausbilden als eine Vielzahl kleiner. Um die Besonderheiten des Schilfwachstums in den Karpfenteichen darzustellen, müssen zunächst allgemeine Gesetzmäßigkeiten erläutert werden. Für gleichaltrige, monospezifische Bestände werden negativ quadratische Potenzfunktionen zwischen Größenparametern der Pflanzen und ihrer Dichte als nahezu universell gültige Gesetzmäßigkeit beschrieben. Je größer die Pflanzen werden, desto größer ist ihr Einflussbereich und es kommt zum dichteabhängigen Tod kleiner Pflanzen. Dieser Vorgang wird als „self-thinning“ bezeichnet (YODA et al. 1963). Da die Dichte negativ potenziell mit dem gewählten Größenparameter (z. B. Durchmesser  $D$ ) abnimmt und die Masse einzelner Pflanzen potenziell zunimmt, sollten folgende Beziehungen gelten (Gleichungen ohne Konstanten,  $sc$  = „standing crop“):

1. Wenn Dichte =  $D^{-2}$ ,
2. und Halmmasse =  $D^3$ ,
3. dann gilt Halmmasse = Dichte<sup>-3/2</sup>
4. und  $sc$  = Dichte • Halmmasse = Dichte • Dichte<sup>-3/2</sup> = Dichte<sup>-1/2</sup>

Aus diesen Gesetzmäßigkeiten folgen einige prinzipielle Vorgänge. Mit zunehmender Größe einzelner Pflanzen nimmt die Bestandsdichte ab. Dabei steigt der „standing crop“, so dass wenige große Pflanzen einen höheren „standing crop“ produzieren als viele kleine. Die Zusammenhänge werden als „-3/2 power law“ bezeichnet (YODA et al. 1963), ihre umfassende Gültigkeit ist mehrfach belegt (GORHAM 1979, WHITE & HARPER 1970). Sie wurden auch auf dichte Schilfbestände übertragen (MOOK & VAN DER TOORN 1982).

Schilf wächst ebenfalls in gleichaltrigen, monospezifischen Beständen. Die Halmdichte nimmt mit steigendem Durchmesser der Halme ab, der Einflussbereich der Halme steigt quadratisch. Die erste Voraussetzung des „-3/2 power law“ ist damit erfüllt. Die Halmmasse ist bei Schilf aber nicht kubisch, sondern quadratisch vom Durchmesser abhängig. Damit ist die Halmmasse proportional zum Kehrwert der Dichte und der „standing crop“ konstant:

1. Wenn Dichte =  $D^{-2}$
2. und Halmmasse =  $D^2$ ,
3. dann gilt Halmmasse =  $Dichte^{-2/2} = Dichte^{-1}$
4. und  $sc = Dichte \cdot Halmmasse = Dichte \cdot Dichte^{-1} = 1$  (konstant)

Die Gesetzmäßigkeiten des „-3/2 power law“ lassen sich also nicht auf Schilf übertragen. Die mathematischen Zusammenhänge erklären die empirisch gefundene Unabhängigkeit des „standing crop“ von der Dichte am Ende der Vegetationsperiode (eigene Ergebnisse und Literaturdaten von KVÉT (1973)). Die Besonderheiten des Wachstums von Schilf beruhen auf dem Zusammenhang zwischen Größe bzw. Volumen der Halme und ihrer Biomasse. Sie hängen nicht mit einem fehlenden „self-thinning“ zusammen, wie von einigen Autoren vermutet (GORHAM 1979, HUTCHINGS 1979). Es gibt eine deutliche, den Voraussagen entsprechende Abnahme der Dichte mit steigendem Durchmesser der Halme.

Die Unabhängigkeit des „standing crop“ von der Halmdichte wird durch die vorliegende Untersuchung und die genannte Literatur für Bestände aus Karpfenteichen belegt. Die entsprechenden Dichten liegen zwischen 50 und 200 Halmen/m<sup>2</sup>. Das bedeutet nicht, dass alle Schilfbestände unter allen Umständen den gleichen „standing crop“ ausbilden. In natürlichen Gewässern gibt es diesbezüglich große Unterschiede, die mit der Lage im Bestand (GOLDYN 1994, SCHMIEDER et al. 2002), Nährstoffgehalten der Umgebung (BJÖRK 1967, GRANÉLI 1985) sowie Mahd, Brand und Frost (MOOK & VAN DER TOORN 1982) zusammen hängen können. Es bedeutet jedoch, dass Schilfbestände unabhängig von der Dichte den gleichen „standing crop“ erreichen können und das unter den günstigen Bedingungen in Karpfenteichen auch tun. Der in den sächsischen Teichen erreichte „standing crop“ ist mit einem Mittelwert von 1,6 kg Trockenmasse/m<sup>2</sup> am Ende der Vegetationsperiode relativ hoch. Dem Anhang 8.7 können Literaturdaten zum Vergleich entnommen werden.

#### 4.2.4 Wachstumsphasen

Die D-Typen in den Karpfenteichen zeigen deutliche Unterschiede des Längenwachstums. In der vorliegenden Arbeit wird zwischen zwei Wachstumsphasen unterschieden, dem apikalen Wachstum und dem Streckungswachstum. Kleine und mittlere D-Typen haben etwa zehn Internodien pro Meter Halmlänge. Ähnliche Internodienfrequenzen lassen sich aus Literaturdaten ermitteln (HASLAM 1971a, HOFMANN 1986, RODEWALD-RUDESCU 1974). Bei zehn Internodien pro Meter Halm und einer durchschnittlichen Internodienanzahl am Ende der Vegetationsperiode von 23 sollte das apikale Wachstum bei einer Halmlänge von etwa 2,3 m abgeschlossen sein. Die Halme der kleinen, der mittleren und der großen D-Typen überschreiten diese Länge auch nicht, sie zeigen kein Streckungswachstum. Beim sehr großen D-Typ, den Schilfhalmen aus dem Großen Teich Torgau, werden jedoch deutlich größere Längen erreicht. Die Halme wachsen hier bis zu einer Länge von etwa 2,5 m apikal, anschließend tritt eine Phase des reinen Streckungswachstums auf. Das Streckungswachstum ist am Ende der Vegetationsperiode für ca. 40 % der Halmlänge verantwortlich.

Im Rahmen der vorliegenden Dissertation konnte nicht geklärt werden, ob die Wachstumsunterschiede zwischen den D-Typen in den Folgejahren vergleichbar waren. Die hier dargestellten Ergebnisse bedeuten nicht, dass alle Schilfhalme 2,3 m lang werden. Dieser Wert ist die Grenze, an der das apikale Wachstum der meisten Halme im Jahr 2000 endete. Einige Halme blieben kleiner, so dass die Mittelwerte der Halmlängen unter 2,3 m liegen (Abb. 8). Im Untersuchungsjahr 2001 wurden bei mittleren und großen D-Typen größere Längen erreicht.

Schilfbestände mit überwiegend dicken und langen Halmen können konkurrenzstärker im Vergleich zu anderen Pflanzen des Uferbereichs sein, beispielsweise bei der Ausnutzung von Licht. Andererseits müssen in das späte Längenwachstum der Halme Ressourcen investiert werden. Am Ende der Vegetationsperiode haben große Halme geringere Speicherstoffmengen im Rhizom (DINKA & SZEGLET 1999, GRIES & GARBE 1989, KÜHL et al. 1997, LIPPERT et al. 1999). Sie haben am Ende der Vegetationsperiode auch weniger Rispen (vergleiche Anhang 8.6). Die Investition in den Konkurrenzvorteil vorhandener Halme geht also zu Lasten kommender Generationen.

#### 4.2.5 Saisonale Entwicklung

In den bisherigen Teilen der Arbeit wurde die Abhängigkeit des Schilfwachstums von der saisonalen Entwicklung mehrfach betont. Zur vollständigen Charakterisierung eines Schilfbestandes muss demnach nicht nur ein Wachstumszustand beschrieben, sondern auch die Entwicklung im Jahresverlauf betrachtet werden. Hierzu reichen Angaben der Mittelwerte von Halmeigenschaften nicht aus. Eine Abnahme des Mittelwertes von Durchmesser, Länge oder relativer Länge kann bedeuten, dass dünne bzw. kurze Halme hinzukommen oder dass dicke bzw. lange Halme absterben. Für die Zunahme des Mittelwertes gilt entsprechendes. Anhand der Häufigkeitsverteilungen der Eigenschaften lassen sich die beteiligten Vorgänge identifizieren. Der Variationskoeffizient  $V_k$  ist dabei ein Maß für die Verteilungsbreite der jeweiligen Eigenschaft. Einige Entwicklungen treten bei allen Beständen auf:

- Der Erstaustrieb im Mai weist immer die dicksten Halme auf, spätere Folgetriebe bleiben dünner. Die Verteilung der Durchmesser kann sich daher nur zu einer rechtsschiefen Form ändern, in einigen Beständen steigen die Halmdichten und dünne Halme kommen hinzu. Die Durchmesser der Folgetriebe sind dünner als die Halme des Erstaustriebs, besitzen aber keine festgelegte Größe. So können Folgetriebe bei großen D-Typen dicker sein als Erstaustriebe dünner D-Typen, deutlichstes Beispiel dafür ist ein Vergleich von Halmen aus dem Großen Teich Torgau mit Halmen der Versuchsteiche.
- Nur wenige Halme überschreiten im Mai eine Länge von 1 m. Die Halmlängen im Mai sind annähernd normal verteilt, mit Verteilungsspitzen bei 60 bis 70 cm. Sie steigen bis Mitte August, danach bleibt der Mittelwert gleich. Im August und im September treten in einigen Beständen linksschiefe Längenverteilungen auf, rechtsschiefe gibt es zu diesen Zeitpunkten nicht.
- Die relative Länge der Halme entwickelt sich von einer Normalverteilung im Mai zu einer linksschiefen Verteilung Ende September. Die  $V_k$  der relativen Längen am Ende der Vegetationsperiode sind klein. Innerhalb von Beständen werden die Wachstumspotenziale gleichmäßig ausgenutzt.

Neben diesen Gemeinsamkeiten des Wachstums gibt es deutliche Unterschiede zwischen den Beständen. Anhand von Durchmesser, Länge, relativer Länge und Dichte sowie den entsprechenden  $V_k$  lassen sich fünf charakteristische Entwicklungsformen (E-Typen) beschreiben.

1) Der instabile E-Typ mit hoher Variabilität kennzeichnet Bestände mit den dünnsten und kürzesten Halmen der Untersuchungen. Die Durchmesser liegen zwischen 4 und 5 mm, die Halmlängen fast immer unter 2 m. Mitte August und Ende September erreichen die Halme 65-70 % ihrer maximal möglichen Länge. Damit bleiben die Halme nicht nur absolut klein, sie nutzen ihre Wachstumsmöglichkeiten auch wenig aus. Bei heterogener Verteilung wurden in einigen Bereichen sehr hohe Dichten erreicht. Die Entwicklung der Wachstumsparameter unterscheidet sich deutlich von anderen Beständen. Die Durchmesser sind am Ende der Vegetationsperiode bei hohen  $V_k$  deutlich rechtsschief verteilt. Andere Bestände zeigen Normalverteilungen. Die Längen entwickeln sich von rechtsschiefen Verteilungen Ende Juni zu Normalverteilungen im September, andere Bestände haben gleichmäßige oder linksschiefe Längenverteilungen. Die  $V_k$  der Länge sind insgesamt hoch und steigen nur bei diesem E-Typ im Jahresverlauf. In Beständen dieses E-Typs wachsen dünne Halme in hohen Dichten. Die rechtsschiefen Verteilungen der Durchmesser und Längen und die hohen  $V_k$  lassen sich durch einen großen Anteil dünner und kurzer Folgetriebe erklären, die bis Ende Juni in den Beständen wachsen.

Der instabile E-Typ mit hoher Variabilität trat überwiegend in den Versuchsteichen auf. Die Teiche werden normalerweise mehrmals jährlich gemäht, um eine Ausdehnung der Schilfbestände zu verhindern. Für die Untersuchungen wurden jedoch Teilbereiche unbehandelt gelassen, was eine Invasion aus uferseitigen Beständen zur Folge hatte. Die Bestände hatten mit ein bis zwei Jahren ein geringes Alter und dehnten sich schnell in Richtung Teichmitte aus. Vergleichbare E-Typen kommen in Karpfenteichen nur in Habitaten vor, die erst vor relativ kurzer Zeit besiedelt wurden. Beispiel ist ein Bestand im Zipfelteich, der 2002 untersucht wurde. Nach dem Ausheben eines Drainagegrabens im Jahr 1998 dehnte sich Schilf in einem vorher unbewachsenen Bereich aus. Der instabile E-Typ mit hoher Variabilität ist charakteristisch für junge und sich schnell ausdehnende Bestände. Im weiteren Text wird diesen Entwicklungstyp die eingängigere Bezeichnung Invasionsschilf genutzt.

2) Der instabile E-Typ mit frühen Folgetrieben ist durch dünne Halme in hohen Dichten gekennzeichnet, die bültenförmig wachsen. Zwischen Mai und Juni nehmen der mittlere Durchmesser ab und der Variationskoeffizient zu. Auch die Dichte steigt. Die Durchmesser-Verteilung wird rechtsschief, es treten also dünne Folgetriebe auf. Zwischen Juni und August nimmt die Dichte deutlich ab. Es wachsen keine weiteren Folgetriebe und der V<sub>k</sub> des Durchmessers wird kleiner. Auch die Entwicklung der Halmlängen spiegelt das frühe Auftauchen von Folgetrieben wieder. Von Mai bis Juni nimmt der Variationskoeffizient der Länge deutlich zu. Die Verteilung ist im Juni flach und deckt ein Längenspektrum von 2 m ab. Später nimmt der V<sub>k</sub> ab. Am Ende der Vegetationsperiode erreichen die Halme 75 bis 80 % ihrer erreichbaren Länge.

Der instabile E-Typ mit frühen Folgetrieben wächst in flachen Bereichen, in denen das Schilf an der weiteren Ausdehnung gehindert wird. In den Beständen gibt es ausgeprägte Ansammlungen organischer Materie, sie müssen demnach schon länger bestehen. Durch Verflechtung von Rhizomen und Wurzeln entstehen Bülteln, in denen sich organisches und anorganisches Material festsetzt. Die Bülteln durchdringen die organische Auflage auf dem Boden und können bis an die Wasseroberfläche reichen. Aus den Bülteln heraus wachsen Schilfhalme, die dadurch vergleichsweise geringen Tiefen entspringen. Daher haben sie trotz der ausgeprägten organischen Auflage dünne Durchmesser. Im weiteren Text wird dieser E-Typ als Bültenschilf bezeichnet.

3) Der stabile E-Typ von mittleren D-Typen ist durch eine dauerhafte Abnahme der V<sub>k</sub> von Durchmesser und Länge im Lauf der Vegetationsperiode sowie durch nahezu konstante Dichten gekennzeichnet. Durch das Absterben dünner Halme steigt der mittlere Halmdurchmesser zwischen Juni und August. Die Dichten nehmen wenig ab und der Anteil absterbender Halme ist gering. Halmlängen und relative Längen sind linksschief verteilt. In den stabilen Beständen wachsen kaum Folgetriebe. Die Halme des ersten Austriebs erreichen im August und September durchschnittliche Längen von 2,5 m. Die relativen Längen liegen am Ende der Vegetationsperiode bei 80 %. Damit nutzen die Halme dieser Bestände ihr Wachstumspotenzial am besten aus.

Der stabile E-Typ von mittleren D-Typen ist in zentralen Röhrichtbereichen häufig. Die Akkumulation organischer Substanz ist gering, die Wassertiefen sind sehr unterschiedlich. Derartige Bestände werden stabiles Zentralschilf genannt.



4) Der stabile E-Typ von großen D-Typen ist von der Entwicklung von Durchmesser, Länge und Dichte vergleichbar mit dem stabilen Zentralschilf. Es gibt kaum Folgetriebe, die V<sub>k</sub> nehmen durchgängig ab. Ein deutlicher Unterschied sind aber die dickeren und längeren Halme. Der Anteil rispentragender Halme am Ende der Vegetationsperiode ist mit ca. 20 % viel geringer als in Zentralschilfbeständen (dort 60 %).

Der stabile E-Typ von großen D-Typen trat in den untersuchten Karpfenteichen an steilen und grob geschotterten Ufern auf. Andere E-Typen kamen hier nicht vor. Bestände dieses E-Typs dringen über lange Zeiträume nicht in die Teiche vor. Nach Angaben der Bewirtschafter dehnten sie sich über mehr als zehn Jahre hinweg nicht aus. Die Kombination aus Ufersteilheit und einer dann erreichten Gewässertiefe über 1,2 m scheint ein wirksames Ausdehnungshindernis zu sein. Der E-Typ wird im Folgenden als Steiluferschilf beschrieben.

5) Der instabile E-Typ mit Halmersatz ist durch sehr dicke und lange Halme in geringen Dichten der auffälligste Schilfbestand. Zwischen Mai und Juni verschieben sich die Durchmesser zu dünneren Halmen. Die Dichte bleibt dabei annähernd konstant, dicke Halme des Erstaustriebes werden durch dünnere Folgetriebe ersetzt. Im Vergleich zu anderen Beständen sind diese Folgetriebe jedoch dick. Dieser E-Typ ist der einzige, bei dem es deutliche Längenunterschiede der Halme zwischen August und September gibt. Ursache ist das nur hier auftretende Streckungswachstum zu späten Zeitpunkten der Vegetationsperiode. Trotz der großen absoluten Längen der Halme sind ihre relativen Längen mit 80 % nicht deutlich größer als die anderer Bestände.

Der instabile E-Typ mit Halmersatz bildet Röhrichte aus, in denen eine dicke organische Auflage den Boden bedeckt. Es kommt hier nicht zur Entstehung von Bülden. Die Halme entspringen im Boden und durchwachsen zusätzlich mindestens 0,5 m Auflage. Damit ist die Tiefe der Knospung groß und die Halme haben große Durchmesser. Dieser E-Typ kam im Rahmen der Untersuchungen nur im Großen Teich Torgau vor. Schilf mit vergleichbaren morphologischen Eigenschaften wurde von Teichwirten als Riesenschilf für andere Fundorte beschrieben, z. B. die Teichgruppe Peitz. Im weiteren Text wird diese Bezeichnung übernommen.

Die fünf Entwicklungstypen sind durch Merkmalskombinationen aus Durchmesser, Länge, Dichte und Habitat charakterisiert. Die Unterschiede zwischen den E-Typen ermöglichen keine qualitative Beurteilung, wie sie für natürliche Gewässer oft beschrieben wird. Für Bestände aus Karpfenteichen lassen sich keine Zusammenhänge zwischen den Eigenschaften bzw. ihren Verteilungen und bewertenden Merkmalen wie Vitalität, kraftvolles Wachstum, absterbend oder geschädigt herstellen.

Die Eigenschaften von Schilf in Karpfenteichen unterscheiden sich zum Teil von Merkmalen der Bestände natürlicher Gewässer. Dünne Halme in variablen Dichten werden als charakteristisch für rückläufige Bestände beschrieben (KOVACS 1990, SCHMIEDER et al. 2002), in den Teichen sind sie typisch für sich schnell ausdehnendes Invasionschilf. Auch Bültbildung wird als Merkmal geschädigter, rückläufiger Bestände in natürlichen Gewässern beschrieben (KLÖTZLI & GRÜNIG 1976, KRAUB 1993, SCHMIEDER et al. 2002). In den Teichen zeigen derartige Bestände keine Anzeichen von Schädigung bzw. Rückläufigkeit und bleiben langfristig bestehen. Steiluferschilf kommt in geschotterten Uferbereichen vor und hat Ausdehnungen von wenigen Metern. Es ist in der Literatur nicht beschrieben. Nach Beobachtungen des Autors der vorliegenden Arbeit kommt es an vergleichbar befestigten Ufern natürlicher Gewässer vor, z. B. an der Berliner Havel. Riesenschilf ist in Karpfenteichen ein seltener E-Typ. Halme mit vergleichbaren Durchmessern und Längen kommen in natürlichen Gewässern vor (HANGANU et al. 1999), scheinen aber auch dort selten zu sein (einzige, dem Autor vorliegende Literaturangabe).

Die Unterschiede zwischen den E-Typen sind grundlegend für Untersuchungen von Schilf. Aussagen zum Wachstum, etwa konstante Dichten von Mai bis Juli und eine deutliche Abnahme bis September (HUTCHINGS 1979), können stimmen. Allgemeine Feststellungen über die jahreszeitliche Entwicklung führen aber leicht zu Fehlern. Auch die Bewertung von Umwelteinflüssen ist nur möglich, wenn die bestandstypischen Merkmale berücksichtigt werden. Die Entstehung der E-Typen wird am Ende der Diskussion dargestellt (4.4).

### 4.3 HABITATBESETZUNG

Die Habitatbesetzung ist die Besiedlung neuer Lebensräume. Es gibt bei Schilf verschiedene Möglichkeiten, wie eine Habitatbesetzung erfolgen kann. Eine erfolgreiche Neuansiedlung über Samen mit anschließendem Wachstum der Keimlinge kann nur unter nicht überstauten Bedingungen stattfinden (COOPS & VAN DER WELDE 1995, MAUCHAMP et al. 2001, WEISNER et al. 1993). Damit muss die Besetzung von seewärtigen Habitaten vegetativ durch das Wachstum vorhandener Rhizome erfolgen. Dabei zeigen sich gewisse Gesetzmäßigkeiten der beteiligten Vorgänge. BELL und TOMLINSON (1980) unterscheiden bei Rhizomen grundsätzlich sechseckige, achteckige und lineare Organisationsformen. Der Aufbau des Rhizoms von Schilf entspricht einem linearen Verzweigungsmusters, mit Verzweigungswinkeln von etwa  $45^\circ$  und einem eher gerichteten Wachstum. Die Wachstumsrichtung von Schilfrhizom ändert sich nicht ausschließlich durch Verzweigungen sondern auch durch abknickendes Wachstum einzelner Module. Die Linearität der Rhizome ist beim Wachstum in Beständen gering ausgeprägt. Trotz der Richtungsänderungen wachsen sie nicht in etablierte Bestände zurück. Es scheint hier einen verhindernden Regelungsmechanismus zu geben. Die Linearität des Wachstums wird deutlicher, wenn Rhizome aus etablierten Beständen teichwärts vordringen. Neue Module können dabei sowohl tiefer in den Boden vordringen als auch an oberflächennahen Nodien der Halmbasen entspringen. Mit der Lage von Rhizomabschnitten im Boden ändert sich auch ihr Durchmesser. Im Laufe einer Besetzungslinie kann der Rhizomdurchmesser wechseln, es gibt keinen direkten Zusammenhang zwischen dem Alter des Abschnitts und der Lage im Boden. Genau das ist aber eine wichtige Diskussionsgrundlage vorhergehender Kapitel dieser Arbeit. Die Zusammenhänge sind indirekt. Nicht das Rhizom selber dringt tiefer in den Boden vor, sondern es wird durch zunehmende Ansammlung organischer Substanz tiefer in den Boden verlagert. Tiefer gelegene Rhizome bilden dann dickere Module und Halme aus. Somit werden Schilfbestände langfristig dicker, wenn sie sich ändern. Eine derartige Entwicklung findet nicht zwingend statt. Es gibt keine Änderung wenn neue Rhizommodule oberflächennah wachsen oder bei geringer Ansammlung organischen Materials.

Bei Rhizomen aus Besetzungslinien und etablierten Beständen mit einer Gesamtlänge von 150 m wurde nur eine vegetative Reproduktion durch die Bildung von Ramets nachgewiesen. Die Seltenheit legt die Vermutung nahe, dass es sich um eine erzwungene Klonierung handelte. Damit ist die Selbstklonierung nicht Bestandteil der Habitatbesetzung von Schilf.

Wie lässt sich das Wachstum der Rhizome im Sinne einer Strategie interpretieren? Mit dem unterirdischen Rhizom kann Schilf neue Habitate erreichen, diese jedoch müssen auch geeignete Bedingungen für die oberirdischen Halme bieten. Die Zustände der Halme im Untersuchungsjahr liefern Hinweise auf halmspezifische Lebensbedingungen, die im Folgenden als Mikrohabitat bezeichnet werden. Als tot bezeichnete Halme sind oberirdisch bis in das vertikale Rhizom hinein abgestorben. Für diese Halme waren die Bedingungen des Mikrohabitates ungeeignet. An Rhizommodulen, die in toten Halmen enden, wachsen mittellange bis lange Module. So werden ortsferne und eventuell besser geeignete Mikrohabitate besetzt. In geeigneten Habitaten sterben die Halme nach der Vegetationsperiode im unteren Bereich nicht vollständig ab. Im folgenden Jahr wachsen meist mehrere Halme aus kurzen bis mittleren Modulen in der Nähe des noch grünen Halms. Damit wächst Schilf nach Gesetzmäßigkeiten, die von SUTHERLAND & STILLMANN (1988) anhand von Modellen für Pflanzen mit Rhizomen ermittelt wurden:

- Je geeigneter das Mikrohabitat ist, desto höher ist die Verzweigungswahrscheinlichkeit der Pflanze in diesem Bereich.
- Die Internodien der Pflanze sollten kleiner werden, wenn sie in einem geeigneten Mikrohabitat wächst.

In der vorliegenden Arbeit wurden zwar nicht Internodien-, sondern Modullängen gemessen, das Resultat ist aber ähnlich. Die Neubildung von Halmen folgt einer einfachen Regel, die für Blätter als „put leaves where leaves did well last year“ formuliert wurde (WALLER & STEINGRAEBER 1985).

Bei Schilf entstehen so in geeigneten Habitaten schnell hohe Halmdichten, ungeeignete Habitate werden durch langes, unverzweigtes Rhizom überwunden. Das Wachstum von Schilf entspricht einer Kombination von Wachstumsformen klonaler Pflanzen, die als Phalanx-Typ und als Guerilla-Typ bezeichnet werden (CLEGG (1978) zitiert nach HARPER (1981)). Der Guerilla-Typ bildet lange einzelne Module, die sich schnell ausdehnen. Dies entspricht dem Wachstum von Schilf in weniger geeigneten Habitaten. Der Phalanx-Typ wächst mit kurzen Modulen in hohen Dichten und dehnt sich weniger schnell aus. Diese Merkmale charakterisieren das Wachstum von Schilf geeigneten Habitaten. Die Stellung einer Pflanze im Guerilla-Phalanx-Gradienten kann sich verschieben, entweder im Laufe des Lebens (WALLER & STEINGRAEBER 1985) oder abhängig von sich ändernden Umweltbedingungen (LOVETT DOUST & LOVETT DOUST 1982). Eine Kombination dieser Strategien wurde beispielsweise bei der Uferpflanze *Juncus articulatus* (Gliederbinse) beschrieben

(BERNHARDT 1995) und als Anpassung an Schwankungen von Wassertiefe und Nährstoffgehalt im Uferbereich interpretiert. Die Besonderheit bei Schilf ist, dass die Rhizome verbunden bleiben und sich damit die Wachstumsformen von Teilen eines Individuums unterscheiden.

Guerilla- und Phalanx-Wachstum werden häufig als Strategie einer Pflanze bezeichnet. Der Begriff „Strategie“ beinhaltet evolutionäre Änderungen einer Pflanze, d. h. die entsprechende Eigenschaft ist genetisch fixiert (HARPER 1977). Eine breite Amplitude eines Merkmals als Anpassung an eine vielfältige Umwelt wird von LLOYD (1984) als „labile Strategie“ bezeichnet. Der Begriff ist für Schilf mit seiner hohen morphologischen Variabilität anwendbar. Eine „Taktik“ ist eine phänotypische Merkmalsausprägung und nicht genetisch fixiert. Einzelne Module von Pflanzen können unterschiedlichen Selektionsdrücken unterliegen (HARPER 1981). Auch für Schilfhalme liegen geeignete oder ungeeignete Mikrohabitate vor. Schilfindividuen können Bereiche mit unterschiedlichen Merkmalen als Anpassung an solche partiellen Selektionsdrücke aufweisen. Damit verfolgen Teile eines Individuums unterschiedliche Taktiken. Das Wachstum von Schilf lässt sich also insgesamt als „labile Strategie der standortbedingten Teil-Taktiken“ bezeichnen.

Die phänotypische Vielfalt der Rhizome und Halme ist Bestandteil der Strategie zur Habitatbesetzung von Schilf. Dabei bleiben die unterschiedlich gewachsenen Teile eines Individuums verbunden. Aufbau und Erhalt der Verbindungen zwischen den potenziell physiologisch selbstständigen Teilen einer Pflanze erfordern die Investition von Ressourcen. Sie sollten über evolutionäre Zeiträume nur bestehen bleiben, wenn sie für die Pflanze Vorteile bringen (PITELKA & ASHMUN 1985). Ein weiterer Vorteil einer Ramet-Bildung ist, dass der Tod eines Ramets andere Ramets des Genets unbeschädigt lässt und so die Überlebensrate lokal adaptierter Genets steigert (ASHMUN et al. 1982). Schilf ist aber nicht durch lokal adaptierte Genets gekennzeichnet, sondern durch lokal adaptierte Teile von Individuen. Die Teiltaktiken innerhalb eines Individuums erklären das Fehlen der Selbstklonierung. Eine physiologische Verbindung zwischen Pflanzenteilen reduziert Risiken bei der Habitatbesetzung indem sie eine Integration von ungleichmäßig verfügbaren Ressourcen ermöglicht (HARTNETT & BAZZAZ 1983, PITELKA & ASHMUN 1985). Im Falle eines besetzten, aber ungeeigneten Standortes kann der weitere Rhizomvortrieb durch Versorgung mit Assimilationsprodukten und Sauerstoff gewährleistet werden. Dazu müssen besetzende Rhizome in Verbindung zu Rhizomen mit assimilierenden Halmen an geeigneten Standorten bleiben. Die

experimentelle Trennung von Rhizomverbindungen verringert Wachstum und Überlebensrate der so entstandenen Ramets an ungünstigen Standorten, nicht aber an günstigen (AMSBERRY et al. 2000). Im Uferbereich von Gewässern können günstige Habitate unregelmäßig verteilt und instabil sein. Es gibt also keine dauerhaft geeignete Mindestgröße für Rhizome, sie bleiben verbunden.

Infolge der Wachstumsstrategie von Schilf entstehen in günstigen Habitaten schnell hohe Halmdichten. Klonale mehrjährige Pflanzen sollten Strategien entwickelt haben, bei denen durch interne Kontrolle eine Konkurrenz zwischen den Sprossen vermieden wird. Die Halme sollten also nicht an der gleichen Stelle wachsen. Aufgrund dieser Kontrolle sollte das „-3/2 power law“ nicht für diese Pflanzen gelten und „self-thinning“ vermieden werden (HUTCHINGS 1979). Bei Schilf, einer ebenfalls klonalen und mehrjährig überdauernden Pflanze, treten hohe Halmdichten und langfristiges „self-thinning“ auf, der „standing crop“ bleibt dabei aber immer hoch. Im Vergleich zur Dichte erreicht Schilf einen höheren „standing crop“ als andere, vergleichbare Pflanzenarten (HUTCHINGS 1979). Eine effektive Habitatbesetzung in Form hoher Halmdichten scheint bei Schilf bedeutsamer zu sein als die Vermeidung einer „narzisstischen Konkurrenz“ (Begriff nach HARPER (1981)). Oder, neutraler formuliert, als Überschneidungen bei der Ressourcennutzung der Halme eines Individuums. Diese Überschneidungen können bei Schilf weitgehend intraindividuell sein, was sich begrifflich nicht mit einer Konkurrenz als Beziehung zwischen Organismen vereinbaren lässt. Der hohe „standing crop“ und seine Unabhängigkeit von der Halmdichte sprechen jedenfalls gegen eine nachteilige Auswirkung hoher Dichten.

Nach den beschriebenen Zusammenhängen ist es weitgehend von Umwelteinflüssen abhängig, ob Schilf mit dünnen, kurzen Halmen in hohen Dichten oder mit dicken Halmen in geringen Dichten wächst. Morphologische Unterschiede zwischen Beständen werden in der Literatur aber überwiegend auf genetische Ursachen zurückgeführt. Demnach handelt es sich um verschiedene Schilfklone mit jeweils hoher Anpasstheit. Aus gleich bleibenden Halmeigenschaften nach Verpflanzungen (KOPPITZ et al. 2000, KÜHL & ZEMLIN 2000, ROLLETSCHKE et al. 1999) oder unterschiedlichen Halmeigenschaften an vergleichbaren Standorten (KOPPITZ 1999, KOPPITZ et al. 1997, KÜHL et al. 1999) wird auf genetisch fixierte Unterschiede der Morphologie gefolgert. Die vorliegende Arbeit kann und soll nicht widerlegen, dass es äußerlich unterscheidbare Schilfklone geben kann. Sie zeigt aber, dass ein Großteil der phänotypischen Unterschiede auf der Plastizität von Schilf beruht. Weiterhin gilt:

„Die Hypothese, dass eine bestimmte Manifestation plastischen Verhaltens adaptiv ist, ist sehr viel risikoreicher und braucht mehr Voraussetzungen als die Hypothese, dass die Verhaltensplastizität selber adaptiv ist“ (WEINER (1988) in eigener Übersetzung; Verhalten ist hier die Reaktion von Pflanzen auf Umwelteinflüsse). Unter diesen Voraussetzungen ist es nicht schlüssig, bei Schilf Klone mit hoher Anpasstheit zu vermuten. Nach anderen Literaturangaben benötigt umgepflanztes Schilf vier Jahre um sich neuen Gegebenheiten anzupassen. Dabei ändern sich Dichte, Länge und Durchmesser der Halme sowie Blattlänge und -farbe (HASLAM 1990). Die vorliegende Dissertation zeigt nicht nur die Entwicklungsmöglichkeiten von Schilf auf Bestandsebene, sondern belegt auch die Plastizität innerhalb von Individuen. Die ausgeprägte Fähigkeit zur Änderung der Anpasstheit ermöglicht es Schilf: „Unter ungestörten Bedingungen [...] etwa 200 Jahre lang fortleben und sich dabei ständig verjüngen“ zu können (KOVACS 1990). Andere Autoren schreiben von einem möglichen Alter der Schilfpflanzen von tausend Jahren (KÜHL & NEUHAUS 1993) bzw. von unbegrenzter Lebensdauer (RODEWALD-RUDESCU 1974). In einem wechselhaften Lebensraum ist das nicht mit der Annahme genetisch bedingter enger Reaktionsnormen vereinbar.

Die hier vorgestellte „labile Strategie der standortbedingten Teil-Taktik“ und die damit einhergehenden Halmeigenschaften erklären einige Beobachtungen zum Wachstum von Schilf. In tiefem Wasser wachsen dickere Halme (VRETARE et al. 2001, WEISNER & STRAND 1996). Große Wassertiefen sind eher ungeeignete Habitatbedingungen, weil Halme erst spät Blätter ausbilden und damit assimilieren können. Die dort auftretenden Halme entspringen langen Rhizommodulen und sind groß. Die Bülsenbildung vor rückläufigen Beständen kann durch verstärktes Wachstum an wenigen nicht geschädigten Halmen erklärt werden. Die Erklärung in diesem Abschnitt basieren auf der Annahme, dass eine grüne Halmbasis ein Indiz für geeignete Habitatbedingungen ist. An diesen Halmen wachsen kurze Module. Abgestorbene Halme funktionieren als eine Art Schnorchel für die Versorgung des Rhizoms mit Luft. Dies geschieht über einen Gasdruck durch lebende Halme (ARMSTRONG et al. 1988, BRIX et al. 1996) oder durch z. B. windinduzierte Druckunterschiede zwischen Halmstoppeln (ARMSTRONG et al. 1996c). Davon unabhängig müssen die Halmbasen stehen bleiben und die Wasseroberfläche überragen. Ein Absterben an der Bodenoberfläche oder darunter kann demnach als Indiz für eine Schädigung oder schlechtes Wachstum des Halmes angesehen werden. Es gibt allerdings zwei Einschränkungen der vorgestellten Zusammenhänge, beide betreffen das Fehlen von natürlichen Klonierungen. Das maximale Alter von Schilfrhizomen wird mit 20 Jahren angegeben (RODEWALD-RUDESCU 1974). Ein altersbedingter Tod würde

die mögliche Größe integrierter Individuen begrenzen und zur Entstehung von Ramets führen. Es ist aus der Literaturangabe jedoch nicht ersichtlich, auf welcher Basis die Angabe beruht. Zweite Möglichkeit der natürlich stattfindenden Selbstklonierung sind Legehalme, die in den untersuchten Beständen gelegentlich auftraten. Wenn Legehalme am Ende der Vegetationsperiode absterben, sind die daraus entspringenden Halme aus einer Reproduktion durch Selbstklonierung entstanden. Beide Einschränkungen beeinflussen nicht die prinzipielle Strategie der Habitatbesetzung bei Schilf.

Die Auswirkungen der Habitatbesetzung auf das entsprechende Gewässer und Unterschiede zwischen den E-Typen lassen sich in Karpfenteichen nicht vergleichbar quantifizieren. Die Röhrichte werden im Bedarfsfall gemäht. Fläche und Ausdehnungsgeschwindigkeit liefern eher Aussagen über die Bewirtschaftung als über das Wachstumsverhalten der Schilfbestände. Demzufolge gibt es keinen Zusammenhang zwischen der Teichfläche und dem Anteil der Röhrichtflächen. Die flachen Karpfenteiche würden ohne Mahd im Verlauf weniger Jahre vollständig zuwachsen. Die Uferlänge als Maß für die Strukturvielfalt wird durch die Röhrichte erhöht. Ausnahme sind wenige Teiche mit sehr ausgeprägtem Röhricht. Die Uferseite hat einen erkennbaren Einfluss auf die Ausdehnung der Röhrichte. An den Ostufern der Teiche ist sie weniger ausgeprägt als an westlichen Seiten. Die Ursache sind Erosionen durch die in Mitteleuropa vorherrschenden Westwinde. Es entstehen Oberflächenströmungen, die am östlichen Brandungsufer Nährstoffe und feines Material auswaschen und zum westlichen Verlandungsufer transportieren, wo Uferpflanzen dann bessere Wachstumsbedingungen finden. Die Pflanzenbestände des Ostufers werden durch Wind, Wellen, Getreibsel und Eisgang beeinträchtigt. Unterschiede des Röhrichtwachstums in Abhängigkeit von der Uferseite sind in natürlichen Gewässern häufig. Sie lassen sich auch in Karpfenteichen beobachten, die durch ihre geringe Größe eine vergleichsweise geringe Angriffsfläche für Wind bieten und die Bewirtschaftung den Effekt überlagern kann.

In den Versuchsteichen konnte der Einfluss der Wassertiefe auf die Ausdehnung von Schilf unter Versuchsbedingungen überprüft werden. Die innerhalb einer Vegetationsperiode erreichte Ausdehnung hängt direkt von der Wassertiefe an der entsprechenden Stelle des Bestandes ab. Die jungen Austriebe von Schilf wachsen mit Speicherstoffen aus dem Rhizom. Erst wenn sie die Wasseroberfläche erreichen, können sie Blätter ausbilden und durch Fotosynthese eigene Nährstoffe produzieren. Je tiefer das Wasser ist, desto mehr Speicherstoffe müssen in den anfänglichen Aufbau des Stängels investiert werden. Schilf kann daher



in flachem Wasser öfter austreiben und sich schneller ausdehnen. Bei einer Wassertiefe von 1,3 m stagniert die Ausdehnung, zumindest bei Invasionschilfbeständen. In Karpfenteichen wurde die genannte Maximaltiefe auch von anderen Beständen nicht überschritten, in natürlichen Gewässern kann Schilf jedoch in Wassertiefen bis 2,5 m vordringen (RODEWALD-RUDESCU 1974).

#### 4.4 DIE E-TYPEN ALS TAKTIKEN

Schilfbestände unterliegen einer ständigen Änderung. Durch unvollständigen Abbau abgestorbener Schilfhalm und durch Einträge aus externen Quellen sammelt sich organisches und anorganisches Material in den Röhrichten. Die Dicke der Auflage steigt, der Gewässerboden hebt sich und das Ufer wird in Richtung Gewässermittle verlagert. Schilfbestände beeinflussen also langfristig ihren eigenen Standort. Im vorhergehenden Abschnitt wurde die Anpassungsfähigkeit von Individuen an wechselnde Habitatbedingungen beschrieben. Daher sollte sich langfristig auch die Taktik der entsprechenden Bestände ändern und zwar in einer gerichteten Weise, die sich der Änderung des Ufers anpasst. Dieser Vorgang wird hier als Verlandung durch Schilf bezeichnet, um ihn gegen die Sukzession als Änderung von Pflanzengesellschaften abzugrenzen. Die Entwicklungs-Typen entsprechen zeitlichen Zuständen der Verlandung. Unter der Annahme einer ungestört ablaufenden Bestandsentwicklung lassen sie sich aufeinander folgenden Stadien zuordnen (Abb. 23).

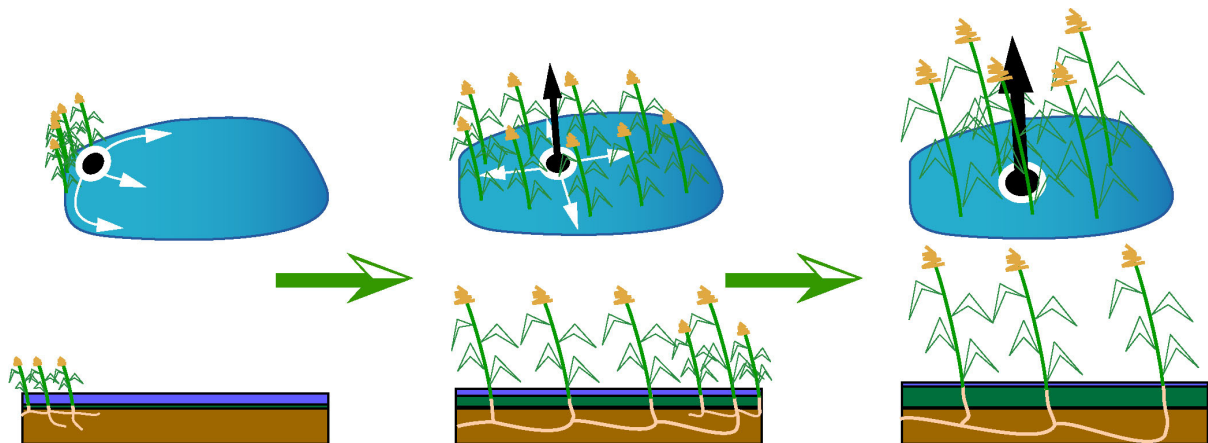


Abb. 23: Die Verlandung in ungestörten Schilfröhrichten von Invasionsschilf über stabiles Zentralschilf zu Riesenschilf (von links).

Neue Habitats sind anfänglich durch Invasionsschilf gekennzeichnet. Das Schilf wächst nahe der Bodenoberfläche und hat dünne, kurze Halme in heterogenen Dichten. Diese Bestände dehnen sich schnell aus. In mittig gelegenen Bereichen sammelt sich bei ansonsten stabilen Bedingungen zunehmend Material an. Die Rhizome werden tiefer in den Boden verlagert und die Halmdurchmesser größer. Das Schilf entwickelt sich zu stabilem Zentralschilf. Wenn sich weiterhin Material ansammelt, entsteht mit der Zeit Riesenschilf mit sehr dicken und langen Halmen in spärlichen Dichten.

Dieser Ablauf ist nicht zwingend oder irreversibel. Eine Vielzahl von Faktoren kann die Ansammlung von Material im Röhricht beeinflussen. Der Eintrag aus externen Quellen in das Röhricht hängt von Wind- und Strömungsrichtung ab, der Abbau organischer Substanzen von Temperatur und Sauerstoffgehalt des Wassers. Eine Abnahme der Auflage im Röhricht und damit eine umgekehrte Entwicklung eines Bestandes ist ebenfalls möglich. In Untersuchungen von HASLAM (1969a) stiegen Halmdichten nach Entfernung der organischen Auflage deutlich an, die Durchmesser nahmen ab. Nach einer Mahd von Schilfbeständen werden die Durchmesser ebenfalls kleiner und die Halme bleiben kürzer. Vergleichbare Auswirkung können auch natürliche Einflüsse wie Frost oder Änderungen des Wasserstandes haben (GÜSEWELL et al. 2000, HASLAM 1969b, KRISCH et al. 1979, VAN DER TOORN & MOOK 1982). Die Abfolge von E-Typen läuft nur in ungestörten Schilfbeständen in der dargestellten Weise ab.

Die langfristige Änderung des E-Typs bedeutet eine Änderung der Wachstumstaktik der Schilfbestände. Anfänglich liegen die Schwerpunkte des Wachstums auf der Ausdehnung und der schnellen Besetzung neuer Habitate. Später entwickeln sich größere Halme, die wahrscheinlich konkurrenzstärker gegenüber im Laufe der Sukzession folgende Pflanzenarten sind. Für den entsprechenden Schilfbestand selber ist die langfristige Änderung des E-Typs aber nicht positiv im Sinne einer Weiterentwicklung. Dafür spricht der von der Dichte unabhängige „standing crop“. Auch sinken die Variationskoeffizienten von Durchmesser und Länge mit der Entwicklung vom Invasionschilf zum stabilen Zentralschilf. Der Variationskoeffizient einer Eigenschaft ist ein Maß für ihre Angepasstheit (COCKBURN 1995). Mit der langfristigen Entwicklung der Bestände steigt ihre Angepasstheit. Damit nimmt aber die Fähigkeit ab, auf wechselnde Habitatbedingungen reagieren zu können. Das Wachstum von Schilfindividuen folgt der beschriebenen labilen Strategie der standortbedingten Teiltaktiken. Auf Bestandsebene liegt der Schwerpunkt in neu besiedelten Habitaten oder bei wechselhaften Bedingungen auf der Labilität und damit auf lokalen Anpassungen. Unter den stabilen Gegebenheiten in zentralen Röhrichtbereichen verschieben sich die Bestands-eigenschaften zu Gunsten einer Minimierung der Varianz angepasster Halme. Die Gesamtstrategie wird stabiler, die Unterschiede zwischen Bestandsteilen geringer. Die Variationskoeffizienten von Riesenschilfhalmen können die von stabilen Beständen aber wieder überschreiten. Die Angepasstheit nimmt im Laufe der weiteren Bestandsentwicklung wieder ab. Möglicherweise handelt es sich um eine Alterserscheinung unter ungünstiger werdenden Bedingungen bei zunehmender Verlandung. Sehr großwüchsige Schilftypen werden als

Mangelercheinung beschrieben (GUTHRUF et al. 1993), zeigen eine niedrigere Stresstoleranz (HANGANU et al. 1999) und sind anfälliger für Parasitenbefall (TSCHARNTKE 1999).

Die Veränderung der Schilfbestände im Laufe der Verlandung lässt sich nur schwer durch gängige Strategiekonzepte beschreiben. Diese basieren grundsätzlich auf der Unterscheidung von Arten. Die Änderung von Schilf ist hingegen eine zeitliche Entwicklung einer Art, evtl. sogar eines Individuums, als Reaktion auf veränderte Standortbedingungen. Entscheidende Kriterien für die Einordnung nach dem r-K-Konzept wären die Investition von Ressourcen in die Reproduktion, die individuelle Überlebensrate und die Anzahl der Nachkommen (GADGIL & SOLBRIG 1972). All das sind Aspekte einer relativen Fitness, im beschriebenen Verlauf der Verlandung ändert sich aber die absolute Angepasstheit. Die Fitness einer klonalen Pflanze, die Habitate überwiegend durch Wachstum besetzt und dabei potenziell unsterblich ist, lässt sich kaum bewerten. Das Gleiche gilt für das C-S-R-Modell nach GRIME (1977).

Die beschriebene Abfolge setzt drei Entwicklungstypen in eine zeitliche Reihenfolge. In den Karpfenteichen kommen zwei weitere E-Typen vor, das Steiluferschilf und das Bültenschilf. Diese sind alternative Entwicklungen eines Schilfbestandes. Steiluferschilf entsteht an geschotterten Ufern, an denen schnell große Wassertiefen erreicht werden (Abb. 24). Diese Bereiche werden langfristig mit tief gelegenen Rhizomen besetzt aus denen große Halme entspringen. Unter den genannten Bedingungen wird Invasionschilf langfristig immer durch Steiluferschilf ersetzt werden. Eine umgekehrte Entwicklung ist nicht wahrscheinlich. Bültenschilf bildet sich durch Verfilzung von Rhizomen, Wurzeln und unteren Halmabschnitten, in denen sich Material sammelt. So liefert sich Schilf eine eigene Wachstumsgrundlage. Die Halme wachsen dann nahe der Wasseroberfläche aus dem Rhizom, sind dünn und bilden hohe Dichten aus. Einzelne Büten sind mit wenigen Rhizomen im Boden verankert, die sich zur Wasseroberfläche hin verzweigen (Abb. 24). Neue Büten entstehen durch Halme, die aus den Rhizomen im Boden unter der ausgeprägten organischen Auflage entspringen. Die Änderung von Bültenschilf in eine der in Abbildung 23 dargestellten Verlandungsstadien ist vorstellbar, wenn der Wasserspiegel sinkt und die Büten dem Boden aufliegen.

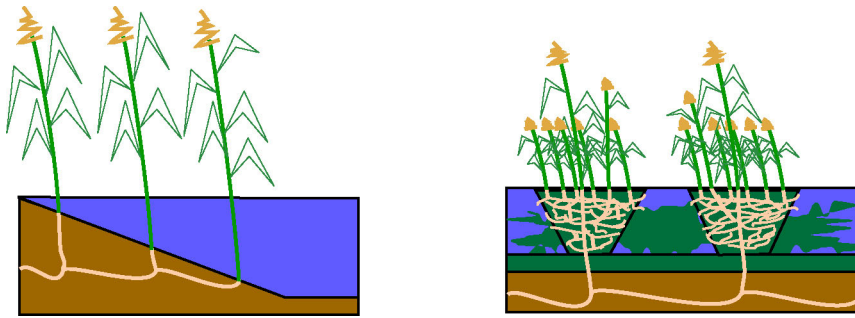


Abb. 24: Alternative Entwicklungen: Steiluferschilf (links) und Bültenschilf.

Steiluferschilf ist wahrscheinlich keine Taktik mit einer adaptiven Bedeutung sondern entsteht infolge einer speziellen und in natürlichen Gewässern seltenen Uferstruktur. Bültenschilf entspricht einer Kombination von Taktiken in einer horizontalen Abfolge. Im Boden wachsen Rhizome mit langen Modulen und großen Halmen in geringen Dichten. An diesen Halmen bilden sich mit der Zeit Bülden, aus denen kleine Halme in hohen Dichten entspringen. Je höher die Halme entspringen, desto dünner sind sie. So lassen sich die labyrinthische Struktur der Bestände und der hohe Variationskoeffizient der Halmdurchmesser und -längen erklären. Auch die Halmdichte ist höher als bei anderen E-Typen, die bei ausgeprägter organischer Auflage wachsen.

Die vorliegende Arbeit hat gezeigt, dass sich Schilfbestände langfristig gerichtet ändern können. Wenn eine Änderung stattfindet, werden die Halme des Bestandes dicker. Die hier dargestellten Zusammenhänge deuten die Unterschiede zwischen den Beständen auf der Basis dieser Ergebnisse. Es konnte jedoch kein Schilfbestand lange genug untersucht werden, um die beschriebenen Übergänge zwischen den Verlandungsstadien nachzuweisen. Die zeitliche Abfolge der E-Typen wird vorgestellt, um eine Alternative zur Erklärung der Unterschiede zwischen Beständen anzubieten. Die Unterschiede müssen nicht als Folge adaptierter Klone entstehen, also auf einer hohen genetisch fixierten Angepasstheit beruhen. Sie können auch Ausdruck zeitlicher Zustände einer fortlaufenden Anpassung sein. Die Variabilität von Individuen und damit ihre Möglichkeit zur Änderung der Angepasstheit schließt nicht aus, dass diese Variabilität selber genetisch fixiert ist und sich Ausmaß und Geschwindigkeit der Entwicklung zwischen Klonen unterscheiden können.

## 4.5 SCHLUSSWORT

Im abschließenden Teil der Arbeit werden die Ergebnisse so knapp wie möglich zusammengefasst und überprüft, inwieweit die eingangs gestellten Fragen beantwortet wurden.

### ○ Wie wächst ein Schilfhalm?

Die Länge eines Schilfhalmes wird von seinem Durchmesser begrenzt. Der überwiegende Teil der Schilfhalmes wächst bis Anfang August durch apikales Wachstum. Einige auffällig dicke Halme wachsen ab dem genannten Zeitpunkt durch ein reines Streckungswachstum und erreichen am Ende der Vegetationsperiode große Längen.

### ○ Wie wachsen Schilfhalmes in Beständen?

Zwischen dem Wachstum von Schilfhalmes aus verschiedenen Beständen gibt es sehr deutliche Unterschiede. Die morphologischen Eigenschaften der Halme unterscheiden sich in ihrer Ausprägung zu einem gegebenen Zeitpunkt und in ihrer Entwicklung im Jahresverlauf. Stark vereinfacht gibt es Bestände in denen dünne und kurze Halme mit jährlich mehreren Ausrieben wachsen. Diese Bestände haben hohe Halmdichten und dehnen sich schnell aus. Das andere Extrem sind stagnierende Bestände, in denen wenige große Halme in geringen Dichten vorkommen. Es gibt Zwischenformen und Sonderstadien. Die Entwicklungstypen lassen sich als zeitliche Stadien einer langfristigen Änderung der Schilfbestände verstehen.

### ○ Wie besetzt Schilf Habitate?

Schilf besetzt Habitate durch eine Strategie, bei der physiologisch integrierte Teile der Pflanze unterschiedliche Wachstumstaktiken ausprägen können. Ungeeignete Habitate werden mit langen Modulen durchwachsen, die in dicken und langen Halmen enden. An geeigneten Standorten bilden sich vermehrt kurze Module, die oberflächennah entspringen und dünne, kurz bleibende Halme ausbilden. Diese Strategie profitiert von verbundenen Modulen. Es kommt daher bei Schilf nicht zur Selbstklonierung, eine vegetative Fortpflanzung mit daraus entstehenden Ramets ist selten und erzwungen. In den untersuchten Beständen wurde nur eine Klonierung beobachtet, eine andere Form erfolgreicher Fortpflanzung wurde nicht gefunden. Die Habitatbesetzung von Schilf ist im Wesentlichen ein Wachstumsvorgang.

Der Beitrag der vorliegenden Arbeit zur Populationsökologie von Schilf liegt

- in der Erarbeitung einiger erstmalig quantitativ dargestellter Zusammenhänge und Besonderheiten des Wachstums,
- in der Erarbeitung von Unterschieden zwischen Schilfbeständen, die auf Wechselwirkungen zwischen den Halmen des Bestandes beruhen und nicht auf Umwelteinflüssen oder genetischen Ursachen basieren,
- in der Erarbeitung einer Strategie der Habitatbesetzung von Schilf mit der Möglichkeit der Änderung der Angepasstheit von Schilfindividuen und dementsprechend auch von Beständen.

Natürlich bleiben weiterhin viele Fragen offen, die offensichtlichste ist vielleicht die Ursache des Schilfsterbens. Hierzu liefern die vorliegenden Ergebnisse keine Erklärung, in den Karpfenteichen wächst Schilf außerordentlich gut. Es bleibt zu hoffen, dass aus der Arbeit weitere Fragen entstehen, denn nur dann hat sie neue Aspekte eröffnet. Und damit wird der Leser mit einem Zitat von BEGON, HARPER und TOWNSEND (1986) entlassen: „The beauty of ecology is that it challenges us to develop an understanding of very basic and apparent problems, in a way that recognizes the uniqueness and complexity of all aspects of nature but seeks patterns and predictions within this complexity rather than being swamped by it.“