



Herkunft der Unkräuter

Herbert Sukopp & Hildemar Scholz

Kurzfassung: Zur Herkunft von Unkräutern (Segetalia und Ruderalia) gibt es zwei Hypothesen: a) das Indigenat auf primären (natürlichen) Standorten: Apophyten. Grundlage der Zuordnung sind rezent-ökologische Beobachtungen (Tab. 1), Pollenanalysen und Großrestanalysen.

Die Herkunft der Unkräuter ist aber nicht allein durch Pflanzenwanderungen und Umweltveränderungen erklärbar. Häufig kommen genetische Veränderungen der Pflanzen hinzu, die erst eine großräumige Ausbreitung ermöglichen.

b) Sippenentstehung auf sekundären Standorten der Kulturlandschaft (Tab. 2): Anökophyten. Um beide Konzepte bei der Gliederung der Flora eines Gebietes zu erfassen, muß man neben Apophyten, Epökophyten und Agriophyten auch Anökophyten (sowohl einheimische als auch nicht einheimische) in eine Übersicht aufnehmen (Abb.1).

Abstract: There are two concepts about the origin of weeds (segetalia and ruderalia):

a) Nativeness (indigenoussness) on primary (natural) habitats: apophytes. The evidence is based on ecological observations (Tab. 1), pollen analysis and the analysis of macrofossils.

The origin of weeds cannot, however, be explained by the introduction of plants and environmental changes alone; these processes are frequently associated with genetic changes taking place in the plants and permitting them to spread over large areas.

b) Evolution of new taxa on secondary habitats of the cultural landscape (Tab. 2): anecophytes. To use both concepts for the analysis of a flora, one has to employ the terms apophytes, epecophytes, agriophytes and anecophytes (native as well as non-native): Fig. 1.

Key words: apophytes, anecophytes, evolution of weeds.

Adressen:

Prof. Dr. H. Sukopp, Institut für Ökologie, TU Berlin, Schmidt-Ott-Str. 1, 12165 Berlin.

Prof. Dr. H. Scholz, Botanisches Museum Berlin-Dahlem, Königin Luise-Str. 6–8, 14191 Berlin.

Die Herkunft bestimmter Unkräuter, Segetalia und Ruderalia, aus natürlicher, vom Menschen unbeeinflusster Vegetation gilt im allgemeinen als unstrittig (z. B. Hellwig 1886: an Salzstellen Mitteleuropas; Meusel 1943: in Steppen). Hat doch die Pflanzengeographie das raumzeitliche Verteilungsmuster von Arten und Sippen auf der Erdoberfläche zum Forschungsgegenstand (Arealkunde, Historische Pflanzengeographie) und be-

rücksichtigt das Wirken des Menschen auf Flora und Vegetation unter dem Gesichtspunkt von Änderungen in der Komposition der Florenglieder infolge von „Pflanzenwanderungen unter dem Einfluß des Menschen“ (Thellung 1915), „Florenvermischungen“, „Austausch von Floren“ etc. Der ökologischen Dimension des Geschehens versucht sie mit der Hypothese eines Standortwechsels von Arten und Sippen – ihr Ausgreifen

von natürlicher Primärvegetation auf anthropogene Sekundärvegetation (Formationswechsel, Apophytie) – gerecht zu werden. Erst in jüngerer Zeit finden sich zusätzlich Ansätze für eine mehr evolutionär-sippendynamische Betrachtungsweise des anthropogenen Floren- und Vegetationswandels (siehe z.B. Williamson 1996).

Tabelle 1 enthält Beispiele von Unkräutern, die heute natürliche Vorkommen in der Vegetation Mitteleuropas haben und Apophyten sein könnten (vergl. Lohmeyer 1954, Ludwig 1955, Krause 1956). Vorher wurden die meisten dieser Arten als Archäophyten angesehen. Neben den rezent-ökologischen Beobachtungen als Grundlage für die Zuordnung sind es pollenanalytische und Großrest-Untersuchungen, vor allem in spätglazialen Ablagerungen, die das Indigenat von Arten nachweisen, die heute zu den Segetal- und Ruderalpflanzen zählen. Sie kamen bereits zu Zeiten sehr geringen, vorackerbauzeitlichen menschlichen Einflusses vor, als offene Böden und damit Schutz vor Konkurrenten ihnen eine weite Verbreitung ermöglichten (Godwin 1949, 1975, Ludwig 1955, Jensen 1985, 1987, Willerding 1986, Frenzel 1992). Klimageschichte und natürliche Landschaftsentwicklung der vorneolithischen Perioden werden aus pollenanalytischen Untersuchungen erschlossen und durch Belege von pflanzlichen Makrofossilien ergänzt und präzisiert. – Ob nicht allerdings die eine oder andere Art – gleichsam umgekehrt – von einer Sekundärvegetation in eine Primärvegetation sich ausgebreitet haben könnte (*Agrostis stolonifera*, *Poa annua*, *Myosurus minimus*, *Rumex obtusifolius*, *Erodium cicutarium* s.str., *Sonchus arvensis*, *Galeopsis segetum* und *Galium aparine*), ist eine offene Frage. Über Kräuter der Flußauen vergleiche hierzu Müller (1995). Nicht immer frei von Kritik sind auch die Ergebnisse von Großrest-Untersu-

chungen und insbesondere von Pollenanalysen hinsichtlich Artbestimmungen (z.B. *Centaurea „cyanus“*) und Datierungen.

Zweifel an der Allgemeingültigkeit der These (partieller) standörtlicher Urwüchsigkeit von Unkrauttaxa entstanden im Zusammenhang mit den Fortschritten der Kulturpflanzenforschung. Als um die Jahrhundertwende deutlich wurde, daß die Kulturpflanzen in ihrer heutigen genetisch-morphologischen Konstitution niemals in primärer, natürlicher Vegetation – wie man früher, zu Zeiten der Doktrin von der Artkonstanz hoffte –, sondern immer nur streng begrenzt auf Landwirtschaftsflächen anzutreffen waren und „Kunstprodukte“ menschlicher Auslese und Züchtung sind, und bald überzeugende Beweise für eine Co-Evolution von Kulturpflanzen und einigen Ackerunkräutern auf gemeinsamen Standorten vorlagen, waren die Folgen für die Pflanzengeographie und die Evolutionstheorie zunächst wenig deutlich. Tatsächlich wurde jedoch mit der Anerkennung einer Co-Evolution von Kulturpflanzen und Unkräutern (Unkräuter vom konvergenten Entwicklungstyp, Unkräuter mit Kulturpflanzenmerkmalen entstanden; Thellung 1925, Rothmaler 1947, Kupzow 1980 nach Hammer 1988) ein Paradigmawechsel in der Unkrautforschung eingeleitet: Art- und Sippenentstehung ist auch in historischer Zeit, nicht nur in geologischen Zeiträumen möglich. Mit wachsender Zahl wird heute von vielen Autoren die Theorie von der vielfach anthropogenen Evolution von Unkräutern, Segetalia und Ruderalia, auf anthropogenem Gelände zumindest als heuristisch wertvoll anerkannt. Die „Heimat“ dieser Pflanzensippen sind gemäß dieser Theorie die sekundären Standorte der Kulturlandschaft (Scholz 1995, 1996). Der Begriff „Anökophyt“ (Zohary 1962), d.h. einer auf Naturstandorten „heimatlosen Pflanze“ (Thellung 1925), bringt dieses Konzept auf

Tab. 1: Segetalpflanzen mit natürlichem Vorkommen in der Vegetation Mitteleuropas (nach Lohmeyer in Schneider et al. 1994). Mehrere Arten kommen sowohl in Tab. 1 als auch in Tab. 2 vor. Ihr Status bedarf weiterer Untersuchung.

Vegetation der Auen und Feuchtstandorte	Küstenvegetation	Trockenrasen, Schutt- und thermophile Saumgesellschaften	Bodensaure Gehölzvegetation	Mesophile Gehölzvegetation und deren natürliche Verlichtungs- und Saumgesellschaften	Sumpfwälder, Quellsümpfe
<i>Aegopodium podagraria</i>	<i>Cardamine hisuta</i>	<i>Alyssum alyssoides</i>	<i>Campanula rapunculoides</i>	<i>Campanula rapunculoides</i>	<i>Mentha arvensis</i>
<i>Agrostis gigantea</i>	<i>Cerastium holosteoides</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>Holcus mollis</i>	<i>Cirsium arvense</i>	<i>Poa trivialis</i>
<i>A. stolonifera</i>	<i>Linaria vulgaris</i>	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Nonea pulla</i>	<i>Equisetum arvense</i>	<i>Ranunculus repens</i>
<i>Atriplex patula</i>	<i>Sonchus arvensis</i>	<i>Arnoseris minima</i>		<i>Galeopsis bifida</i>	
<i>Calystegia sepium</i>	<i>Vicia cracca</i>	<i>Cirsium arvense</i>		<i>G. speciosa</i>	
<i>Centunculus minimus</i>		<i>Equisetum arvense</i>		<i>G. tetrahit</i>	
<i>Chenopodium album?</i>		<i>Erodium cicutarium</i>		<i>Galium aparine</i>	
<i>Ch. polyspermum</i>		<i>Erophila verna</i>		<i>Lapsana communis</i>	
<i>Cirsium arvense</i>		<i>Filago arvensis</i>		<i>Poa trivialis</i>	
<i>Convolvulus arvensis</i>		<i>F. gallica</i>		<i>Ranunculus repens</i>	
<i>Elytrigia repens</i>		<i>F. lutescens</i>		<i>Rubus caesius</i>	
<i>Equisetum arvense</i>		<i>F. pyramidata</i>		<i>Stellaria media</i> subsp. <i>media</i>	
<i>Erysimum cheiranthoides?</i>		<i>F. vulgaris</i>		<i>Veronica sublobata</i>	
<i>Galeopsis bifida</i>		<i>Gagea arvensis</i>			
<i>G. tetrahit</i>		<i>G. pratensis</i>			
<i>Galium aparine</i>		<i>Galeopsis angustifolia</i>			
<i>Gnaphalium luteo-album</i>		<i>G. ladanum</i>			
<i>G. uliginosum</i>		<i>G. segetum</i>			
<i>Illecebrum verticillatum</i>		<i>Hypochoeris glabra</i>			
<i>Isolepis setacea</i>		<i>Melampyrum arvense</i>			
<i>Juncus bufonius</i>		<i>Mibora minima</i>			
<i>Montia fontana</i> subsp. <i>chondrosperma</i>		<i>Minuartia erecta</i>			
<i>Myosurus minimus</i>		<i>M. viscosa</i>			
<i>Plantago intermedia</i>		<i>Moenchia erecta</i>			
<i>Poa annua</i>		<i>Mysotis discolor</i>			
<i>P. trivialis</i>		<i>M. ramoissima</i>			
<i>Polygonum amphibium</i>		<i>M. stricta</i>			
<i>P. aviculare</i> s. l.		<i>Polycnemum verrucosum</i>			
<i>P. hydropiper</i>		<i>Rumex acetosella</i>			
<i>P. minus</i>		<i>Teesdalia nudicaulis</i>			
<i>P. persicaria</i>		<i>Teucrium botrys</i>			
<i>Ranunculus repens</i>		<i>Trifolium arvense</i>			
<i>R. sardous</i>		<i>Tussilago farfara</i>			
<i>Rumex obtusifolius</i>		<i>Veronica arvensis</i>			
<i>Sagina procumbens</i>		<i>Vicia lathyroides</i>			
<i>Stachys palustris</i>					
<i>Stellaria media</i> subsp. <i>media</i>					

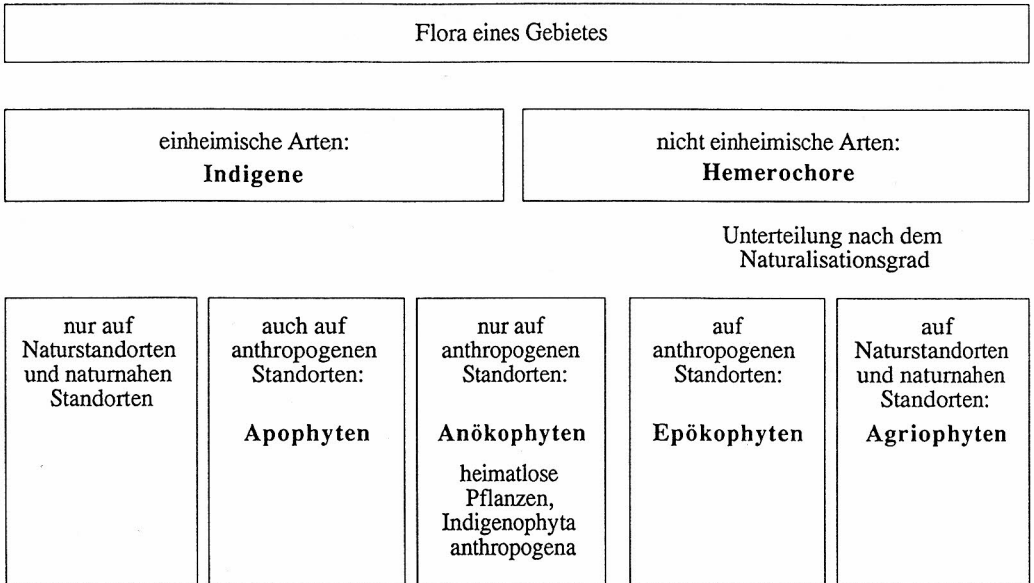


Abb. 1: Einteilung der Pflanzen eines Gebietes nach Indigenat und standörtlichem Vorkommen. Verschiedene Populationen derselben Sippe können in einem Gebiet entweder epökophytisch oder agriophytisch vorkommen.

den Punkt. Synonyma sind „obligatorisches Unkraut“ und „Archäophyt“ im Sinne von Thellung (siehe Scholz 1995). Abgesehen von der damit getroffenen ökologisch-standörtlichen Charakterisierung sind Anökophyten in einem Gebiet entweder dort indigen (autochthon) oder von auswärts zugewandert oder eingeführt (allochthon) und unterliegen den Gesetzmäßigkeiten der Arealbildung.

Die Anökophyten oder obligatorischen Unkräuter machen deutlich, daß die scheinbar einfache Grundeinteilung einer Flora in Wild- und Kulturpflanzen in Gebieten mit einer seit langem bestehenden intensiven Landnutzung nicht ohne weiteres möglich ist. Sie sind weder einheimisch z.B. im Sinne von Schroeder (1969) noch wurden sie von außerhalb aus echt natürlichen Habitaten eingeführt. Während Zajac (1983) sie dennoch den Anthropochoren zuordnet, deren Definition er daraufhin ändert (er verzichtet

auf die Tatsache der Einführung und betrachtet die Anthropochoren nur noch als „nicht-heimische“ Pflanzen), sehen wir dagegen die obligatorischen Unkräuter als eigene Gruppe an, billigen ihnen im Gebiet ihrer Entstehung das Heimatrecht zu („Indigenophyta anthropogena“) und stellen sie neben die Apophyten (Scholz 1991, Schneider et al. 1994). Dieser Weg erscheint sinnvoll, betont er doch eine besondere Form des menschlichen Einflusses auf die Flora und vermeidet es, seit langem eingeführte Begriffe zu ändern: zwischen den einheimischen indigenen Arten/Sippen und den nichteinheimischen Hemerochoren (Anthropochoren) bilden die Anökophyta (Indigenophyta anthropogena) eine intermediäre Gruppe (siehe Abb. 1).

Empirische Daten über Anökophytie gibt es zahlreiche (Tabelle 2). Neben den selektionistisch interpretierten Befunden bei den Segetalia mit Kulturpflanzenmerkmalen

Tab. 2: Einige Anökophyten der Flora Mitteleuropas (unterteilt nach ev. weltweiten Standortpräferenzen)

Segetalpflanzen (seltener Ruderalpflanzen)	Ruderalpflanzen (seltener Segetalpflanzen, Garten- oder Grünlandunkräuter)
<i>Agrostemma githago</i>	<i>Amaranthus bouchonii</i>
<i>Apera spica-venti</i>	<i>Artemisia verlotiorum</i>
<i>Aphanes arvensis</i>	<i>Bromus hordeaceus</i>
<i>Avena fatua</i>	<i>B. lepidus</i>
<i>A. strigosa</i>	<i>B. pseudosecalinus</i>
<i>Bromus grossus</i>	<i>Capsella bursa-pastoris</i>
<i>B. secalinus</i>	<i>Cardamine hirsuta</i>
<i>Camelina alyssum</i>	<i>Chenopodium album</i>
<i>Centaurea cyanus</i>	<i>Ch. hybridum</i>
<i>Consolida regalis</i>	<i>Crepis tectorum</i>
<i>Convolvulus arvensis</i>	<i>Cynodon dactylon</i>
<i>Fallopia convolvulus</i>	<i>Descurainia sophia</i>
<i>Galium spurium</i> s. str.	<i>Digitaria sanguinalis</i>
<i>Lolium remotum</i>	<i>Echinochloa crus-galli</i>
<i>L. temulentum</i>	<i>Elytrigia repens</i> s. str.
<i>Neslia paniculata</i> s. str.	<i>Geranium columbinum</i>
<i>Panicum miliaceum</i> subsp. <i>agricolum</i>	<i>Hordeum murinum</i> s. str.
<i>Papaver dubium</i>	<i>Lamium hybridum</i>
<i>P. rhoeas</i>	<i>L. molucellifolium</i>
<i>Polygonum lapathifolium</i> subsp. <i>incanum</i>	<i>Matricaria maritima</i> subsp. <i>inodora</i>
<i>Raphanus raphanistrum</i>	<i>Oenothera coronifera</i>
<i>Rhinanthus alectorolophus</i> subsp. <i>buccalis</i>	<i>Oe. erythrosepala</i>
<i>Rh. serotinus</i> subsp. <i>apterus</i>	<i>Oe. rubricaulis</i>
<i>Setaria viridis</i> s. lat.	<i>Oe. suaveolens</i>
<i>Sinapis arvensis</i>	<i>Oxalis corniculata</i>
<i>Veronica opaca</i>	<i>Plantago maior</i> s. str.
<i>V. triphyllos</i>	<i>Poa annua</i>
<i>Vicia angustifolia</i> subsp. <i>segetalis</i>	<i>Polygonum aviculare</i> subsp. <i>arenastrum</i>
<i>Viola arvensis</i>	<i>Portulaca oleracea</i>
	<i>Rumex longifolius</i>
	<i>Senecio viscosus</i>
	<i>S. vulgaris</i>
	<i>Setaria verticilliformis</i>
	<i>Silene alba</i>
	<i>Solanum nigrum</i>
	<i>Stellaria media</i> s. str.
	<i>Valerianella locusta</i>
	<i>Verbena officinalis</i>
	<i>Xanthium albinum</i>

(*Lolium temulentum*, *Cuscuta epilinum*, *Agrostemma githago* etc.) hat die Analyse mehrerer extraeurasiatischer Hemerochoren (z.B. in den Gattungen *Epilobium*, *Oenothera*, *Xanthium*) in Europa und vor allem die Bastardforschung bei den Ruderalia Verständnis für primär nicht-selektionistische Evolutionsmechanismen wecken können und viele weitere Beispiele anökophytischer Pflanzentaxa aufgezeigt (meist allerdings ohne sie als solche zu bezeichnen), wie z.B. Allopolyploide (*Echinochloa crus-galli*, *Elytrigia repens*, *Stellaria media*, etc.) und Genintrogressionsderivate infolge anthropogener „Habitathybridisierung“ (Knapp 1984, weitere Referenzen bei Scholz 1996). Dennoch besteht ein beträchtliches Forschungsdefizit. Genauere Abstammungsuntersuchungen sind bei vielen Unkräutern überhaupt noch nicht in Angriff genommen worden. Vorrangig ist, bei den noch zahlreichen ungeklärten Fällen der Anökophyten-genese in jedem Einzelfall test- und falsifizierbare Hypothesen zu formulieren. Zeitstellungen des Differenzierungsprozesses werden dann vielleicht durch molekularbiologische Techniken und Methoden möglich sein.

Literatur

- Frenzel, B. (1992): The history of flora and vegetation during the Quaternary. – *Progress in Botany* 53: 361-400.
- Godwin, H. (1949): The spreading of the British flora considered in relation to conditions of the late-glacial period. – *J. Ecol.* 37: 140-147.
- Godwin, H. (1975): *The History of the British Flora*, ed. 2. – The University Press: Cambridge.
- Hammer, K. (1988): Präadaptationen und die Domestikation von Kulturpflanzen und Unkräutern. – *Biol. Zentralbl.* 107: 631-636.
- Hellwig, F. (1886): Über den Ursprung der Ackerunkräuter und der Ruderalflora Deutschlands. – *Bot. Jahrb. Syst.* 7: 343-434.
- Jensen, H.A. (1985): Catalogue of late- and post-glacial macrofossils of Spermatophyta from Denmark, Schleswig, Scania, Halland, and Blekinge dated 13,000 B.P to 1536 A.D. – *Danm. Geol. Unders Ser. A*, No. 6: 1-95.
- Jensen, H.A. (1987): Macrofossils and their Contributions to the Spermatophyte Flora of Southern Scandinavia from 13 000 BP to 1536 AD. – *Biol. Skrift.* 29. 76 pp. – Munksgaard: Copenhagen.
- Knapp, R. (1984): Perspectives of species differentiation and hybridization in vegetation analysis and in phytosociological relevés. – In: Knapp, R. (Herausg.), *Sampling methods and taxon analysis in vegetation science: 23-34.* – Den Haag.
- Krause, W. (1956): Über die Herkunft der Unkräuter. – *Natur & Volk* 86: 109-119.
- Lohmeyer, W. (1954): Über die Herkunft einiger nitrophiler Unkräuter Mitteleuropas. – *Vegetatio* 5/6: 63-65.
- Ludwig, W. (1955): Ueber das Indigenat von Unkräutern. – *Hess. Florist. Briefe* 4(41): 1-3.
- Meusel, H. (1943): *Vergleichende Arealkunde*, Bd. 1. 466 S. Berlin-Zehlendorf.
- Müller, N. (1995): Zum Einfluß des Menschen auf Flora und Vegetation von Flußauen. – *Schr.-R. Vegetationsk., Sukopp-Festschrift*, 27: 289-298.
- Rothmaler, W. (1947): Artentstehung in historischer Zeit, am Beispiel der Unkräuter des

- Kulturleins (*Linum usitatissimum*). – Züchter 17/18: 89-92.
- Schneider, Chr., Sukopp, U. & Sukopp, H. (1994): Biologisch-ökologische Grundlagen des Schutzes gefährdeter Segetalpflanzen. – Schr.-R. Vegetationsk. 26: 1-356.
- Scholz, H. (1991): Einheimische Unkräuter ohne Naturstandorte („Heimatlose“ oder obligatorische Unkräuter). – Flora et Vegetatio Mundi. 9: 105-112.
- Scholz, H. (1995): Das Archäophytenproblem in neuer Sicht. – Schr.-R. Vegetationsk., Sukopp-Festschrift, 27: 431-439.
- Scholz, H. (1996): Ursprung und Evolution obligatorischer Unkräuter. Origin and evolution of obligatory weeds. – In: Fritsch, R. & Hammer, K. (Herausg.), Evolution und Taxonomie von pflanzengenetischen Ressourcen – Festschrift für Peter Hanelt – . 286 S. – Schrift. Genet. Ressourcen 4: 109-129. – ZADI: Bonn.
- Schroeder, F.-G. (1969): Zur Klassifizierung der Anthropochoren. – Vegetatio 16: 225-238.
- Thellung, A. (1915): Pflanzenwanderungen unter dem Einfluß des Menschen. – Bot. Jahr. Syst. 53., Beibl. 116: 37-66.
- Thellung, A. (1925): Kulturpflanzen-Eigenschaften bei Unkräutern. – Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 3 (Festschrift Carl Schröter): 745-762.
- Willerding, U. (1986): Zur Geschichte der Unkräuter Mitteleuropas. 382 S. – K. Wachholtz: Neumünster.
- Williamson, M. (1996): Biological Invasions. 244 pp.. – Chapman & Hall: London etc.
- Zajac, A. (1983): Studies on the origin of archaeophytes in Poland. Part I. Methodical considerations. – Zesz. Nauk. Uniw. Jagiell., Prace Bot. 11: 87-107.
- Zohary, M. (1962): Plant Life of Palestine, Israel and Jordan. – The Ronald Press: New York.