KIELER NOTIZEN

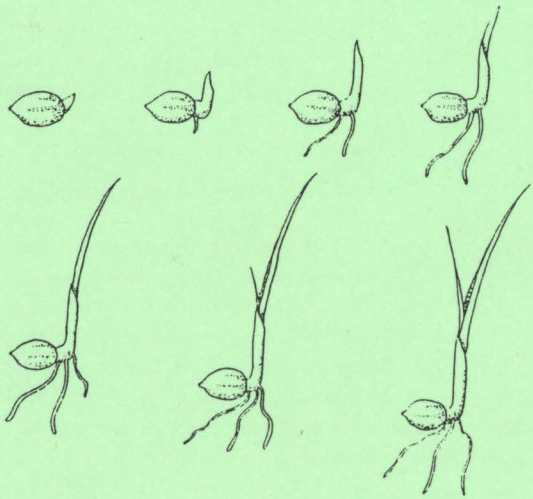
zur Pflanzenkunde
in Schleswig-Holstein
und Hamburg

Jahrgang 23/1995

Arbeitskreis Populationsbiologie der Pflanzen der GfÖ

(Gesellschaft für Ökologie)

Erweiterte Zusammenfassungen des Jahrestreffens in Kiel
vom 26. - 28. Mai 1995



Herausgegeben von R. Neuhaus und W. Schütz für die Arbeitsgemeinschaft Geobotanik (AG Floristik...von 1922) in Schleswig-Holstein und Hamburg e.V., Neue Universität, Biologiezentrum N 41a, 24098 Kiel

Vorwort

Die Pflanzensoziologie bezeichnet sich mit einem Alter von 60-70 Jahren als jungen Zweig der Botanik. In welchem Stadium befindet sich dagegen die Populationsbiologie? Uns scheint, daß ihre Wurzeln bereits frühzeitig durch Gleason angelegt worden sind, sie jedoch erst in den letzten 30 Jahren mit Harper einen erfolgreichen Gärtner gefunden hat. Seitdem konnte sich seine direkte und indirekte Nachkommenschaft über den ganzen Erdball verstreuen und etablieren.

Einer der "kontinentalen Ableger", der Arbeitskreis "Populationsbiologie der Pflanzen" innerhalb der GFÖ, spiegelt mit seinen hohen Teilnehmerzahlen das in den letzten Jahren deutlich gestiegene Interesse an entsprechenden Fragestellungen wider.

Am 8. Treffen des Arbeiskreises in Kiel 1995 nahmen über 70 Personen aus Deutschland, Österreich, Schweiz und Schweden teil. 20 Vorträge und 5 Posterbeiträge beschäftigten sich überwiegend mit dem Schwerpunktthema des Treffens: „Keimungsökologie und Samenbanken". Andere Beiträge behandelten z.B. die Ausbreitung oder Simulation von Populationswachstum, Dichteregulation oder Schwermetalltoleranz.

Das Inhaltsverzeichnis der vorgelegten "Kieler Notiz" zählt 21 erweiterte Zusammenfassungen beziehungsweise mitteleuropäische Abkömmlinge des ursprünglichen Harper-Klones. Ein verzögertes Auflaufen und/oder erhöhtes Längenwachstum der Beiträge (ursprünglicher Sollwert 3 Seiten) führte entgegegen sonstiger Praxis nicht zu einem Konkurrenzausschluß durch die Redaktion. Wir möchten uns stattdessen für den Entscheidungsnotstand mit einer kleinen Statistik revanchieren.

Seitenzahl	<4	4-5	5-7	>7
Beiträge	8	10	2	1

Von unserer Seite wurden allein Layout- nicht aber inhaltliche Korrekturen der Beiträge vorgenommen, wie es auch für erweiterte Zusammenfassungen gelegentlich üblich ist.

Wir danken Prof. Dr. Klaus Dierssen und der AG. Geobotanik für das Angebot, die Beiträge als erweiterte Zusammenfassungen in den "Kieler Notizen" zu veröffentlichen. Allen Mitarbeitern des Projektzentrums für Ökosystemforschung an der CAU Kiel, des Botanischen Institutes und des Lehrstuhls für Landschaftsökologie, die bei der Organisation geholfen und wesentlich zum Gelingen des Treffens beigetragen haben, gilt unser besonderer Dank. Dr. Uli Mierwald hat mit seiner Exkursion zu den brackwasserbeeinflußten Standorten der Schlei einen abschließenden Höhepunkt gesetzt.

DIE HERAUSGEBER

Inhaltsverzeichnis

1) Zur Sporenkeimung gefährdeter Farnpflanzen in Deutschland

H. Wilfried Bennert & Barbara Danzebrink 1

2) Untersuchungen zum Ausbreitungspotential von *Elymus ssp.*

Anna-Christina Bockelmann & Reimert Neuhaus 5

3) Dichteregulation zweier *Elymus*-Arten und ihres Hybriden

Martina Dahl & Reimert Neuhaus 9

4) *Puccinellia maritima* und das Puccinellietum

Wolfgang Eber und Bert Brauser 12

5) Seed regeneration of *Phragmites australis* and *Typha latifolia*

Börje Ekstam 15

6) Populationsökologische Untersuchungen an *Viola riviniana* RCHB. in unterschiedlich stark geschädigten Kiefernforsten der Dübener Heide (Sachsen-Anhalt)

Friederike Erlinghagen 16

7) Aussterbevorgänge bei Pflanzenarten aus Kalkmagerrasen im Schweizer Jura zwischen 1950 und 1985

Markus Fischer & Jürg Stöcklin 20

8) Keimungsbiologie und Dormanzverhalten der seltenen Ackerwildkrautarten *Centaurea cyanus, Consolida regalis* und *Bupleurum rotundifolium*

Gundula Günter 24

9) Untersuchungen zur Dichteabhängigkeit der Geruchlosen Kamille, *Tripleurospermum perforatum* (Asteraceae), eine Zielpflanze für die biologische Unkrautkontrolle in Kanada

Hariet Hinz. 28

10) Diasporenregen und Diasporenbank als Grundlagen der Regeneration artenreicher Feucht-wiesen aus Brachen ?

Kai Jensen 31

11) Reduced reproductive success in small populations of the fragmented grassland species *Primula veris* L. and *Gentiana lutea* L.

Marc Kéry and Diethart Matthies 38

12) Samenbankpotential und Diasporenverdriftung in überschwemmten Feuchtwiesen

Carola Kleinschmidt & Gert Rosenthal 40

13) Untersuchungen zur Vertikalverteilung der Überdauerungsorgane dreier Frühlingsgeophyten im Boden

Dierk Kunzmann 45

14) Schwermetalltoleranz bei *Agropyron repens* und *Calamagrostis epigejos*

Cornelia Lehmann 49

15) Samenbankuntersuchungen in zwei unterschiedlichen Rasengesellschaften der Zentralalpen

Ruth Niederfriniger-Schlag & Brigitta Erschbamer 52

16) Seed bank oder Sofortkeimung? - Zur Keimungsökologie der Gattung *Carex*

Wolfgang Schütz 56

17) Faktoren des Etablierungserfolges unter konkurrenzintensiven Aussaatbedingungen

Andreas Stockey 59

18) Kriterien zur Einteilung von Arten in Diasporenfall- und Diasporenbankgruppen am Beispiel von Untersuchungen auf Acker- und Grünlandbrachen

Sabine Tischew 67

19) Samenbank und Wildkrautbestand auf Ackerbrachen vor und nach der Stillegung

Petra Toetz & Jörg Pfadenhauer 74

20) Zur intraspezifischen Konkurrenz von *Agrostis coarctata* und *A. tenuis* in Mischkulturen

Gertrud Vester 78

21) Klonale Strategien krautiger Pflanzen - eine Simulationsstudie über Populationswachstum und zwischenartliche Konkurrenz

Eckart Winkler & Bernhard Schmid 83

Buchbesprechungen

Zur Sporenkeimung gefährdeter Farnpflanzen in Deutschland

H. Wilfried Bennert und Barbara Danzebrink

Einleitung

Von den 82 in Deutschland vorkommenden Pteridophyten-Arten sind 41 (entsprechend 50%) sehr selten, gefährdet oder vom Aussterben bedroht. Dies ist relativ gesehen eine wesentlich ungünstigere Gefährdungsbilanz als bei den Blütenpflanzen, bei denen nach Angaben in der letzten Version der Roten Liste von West-Deutschland (KORNECK & SUKOPP 1988) 832 Arten von insgesamt 2.646 (entsprechend 31,4%) gefährdet sind.

Zu den reproduktionsbiologischen Besonderheiten der Farnpflanzen gehört, daß die Ausbreitungseinheit (in den meisten Fällen) aus einer einzelligen Spore besteht, die nur einen geringen Vorrat an Reservesubstanzen mit sich führt. Weiterhin besitzen die Farnpflanzen zwei morphologisch völlig verschiedene und auch in ihren ökologischen Bedürfnissen voneinander abweichende, freilebende Generationen, wobei sich der wasserabhängige Befruchtungsvorgang auf dem kleinwüchsigen, konkurrenzschwachen und ungeschützten Gametophyten abspielt. Im Rahmen eines Forschungsprojektes über die Biologie der gefährdeten Pteridophyten-Arten wurden unter anderem keimungsökologische Laborexperimente durchgeführt, die klären sollten, ob und in welchem Maße die Keimfähigkeit der Sporen für das Ausbleiben eines hinreichenden Reproduktionserfolges in der Natur verantwortlich gemacht werden kann. Dabei wurde auch überprüft, ob aus Sporenaussaaten Sporophyten herangezogen werden können, die sich für verschiedene Zwecke weiterverwenden lassen, wie etwa für Wiederausbringungsversuche oder Erhaltungskulturen in Botanischen Gärten.

Material und Methoden

In Tabelle 1 sind alle Arten aufgeführt, von denen Sporen gesammelt wurden. Kleine, fertile Pflanzenteile (Fiedern, Wedelabschnitte, Sporophyllstände etc.) wurden geerntet und zum Aussporen in Samentütchen aufbewahrt. Bei den heterosporen, aquatisch lebenden Arten wurden äußere Sporophylle (*Isoètes*) oder Sporokarpien (*Salvinia*) gesammelt und in destilliertem Wasser transportiert und gelagert. Die Mikro- und Makrosporen von *Isoètes lacustris* wurden vor Beginn der Keimungsexperimente einer Kältebehandlung ausgesetzt (3 Monate bei 4 °C, vgl. KOTT & BRITTON 1982). Nur bei Aussaaten auf zuckerhaltigen Nährböden wurden die Sporenoberflächen sterilisiert (4 min in 3 %igem Natriumhypochlorit).
Je nach Keimverhalten wurden verschiedene Nährböden (DYER 1979, ESSER 1992) verwendet:

- 0,8 %iger Agar mit Knop's Nährlösung für Arten mit chlorophyllhaltigen Sporen;
- 0,8 %iger Agar mit Benecke's Lösung für Lichtkeimer mit nicht-grünen Sporen;
- 0,8 %iger Agar mit modifizierter Knudson's Lösung (mit Saccharose-Zusatz, vgl. WHITTIER 1990) bei Dunkelkeimern;
- destilliertes Wasser bei aquatischen Arten (vgl. KOTT & BRITTON 1982).

Art	Wuchsort	Zeitpunkt der Sporenentnahme
**Asplenium adulterinum*	Wurlitz, Bayern	August 1992
Asplenium ceterach	Bad Ems, Rheinland-Pfalz	September
**Asplenium cuneifolium*	Kulmbach, Bayern	1993
**Asplenium fontanum*	Göppingen, Baden-Württemberg	August 1992
**Asplenium foreziense*	Bad Ems, Rheinland-Pfalz	August 1993
Botrychium lunaria	Amberg, Bayern	August 1993
Botrychium matricariifolium	Amberg, Bayern	Juni 1992
Botrychium virginianum	Eibsee, Bayern	Juni 1992
**Cystopteris dickieana*	Waldhut, Baden-Württemberg	Juli 1993
**Cryptogramma crispa*	Bruggtal, Baden-Württemberg	Juli 1992
**Dryopteris cristata*	Kuchem, Nordrhein-Westfalen	Juli 1992
**Dryopteris oreades*	Olpe, Nordrhein-Westfalen	August 1993
**Equisetum ramosissimum*	Augsburg, Bayern	August 1993
**Equisetum variegatum*	Berchtesgadener Land, Bayern	September
**Isoètes lacustris*	Feldsee, Baden-Württemberg	1993
Lycopodiella inundata	Coesfeld, Nordrhein-Westfalen	August 1993
Lycopodium alpinum	Arber, Bayern	Oktober 1993
Lycopodium clavatum	Olpe, Nordrhein-Westfalen	September
Lycopodium complanatum	Holzhausen, Nordrhein-Westfalen	1993
Lycopodium issleri	Lindau, Baden-Württemberg	August 1993
Lycopodium tristachyum	Erlangen, Bayern	August 1993
Lycopodium zeilleri	Erlangen, Bayern	August 1993
**Matteuccia struthiopteris*	Bröltal, Nordrhein-Westfalen	August 1992
Ophioglossum vulgatum	Bramsche, Niedersachsen	November 1992
**Osmunda regalis*	Wittmund, Niedersachsen	Oktober 1992
**Polystichum braunii*	Oberallgäu, Bayern	Oktober 1993
**Polystichum setiferum*	Bröl, Nordrhein-Westfalen	Juni 1993
**Salvina natans*	Dessau, Sachsen-Anhalt	Juni 1993
**Thelypteris palustris*	Steinchesbach, Nordrhein-Westfalen	August 1993
**Woodsia alpina*	Hochvogel, Bayern	August 1993
**Woodsia ilvensis*	Nordhausen, Sachsen-Anhalt	Oktober 1993
		Oktober 1993
		August 1993
		Juni 1992

Tab. 1: Arten, bei denen die Keimfähigkeit der Sporen untersucht wurde; mit Sternchen sind die Arten gekennzeichnet, bei denen Sporophyten aus Sporenaussaaten herangezogen werden konnten. Allen festen Nährböden wurden Spurenelemente zugesetzt (vgl. ESSER 1992). Die Aussaaten wurden bei einem 12stündigen Hell-Dunkel-Wechsel und bei 5 verschiedenen Temperaturstufen (12, 16, 20, 24 und 28 °C) kultiviert.

Ergebnisse und Diskussion

Bezüglich der Keimungscharakteristika lassen sich vier Haupttypen mit folgenden Eigenschaften abgrenzen:

Lichtkeimer mit chlorophyllhaltigen Sporen

Die Keimung verläuft bei dieser Gruppe (*Equisetum ramosissimum*, *E. variegatum*, *Matteuccia struthiopteris*, *Osmunda regalis*) besonders schnell: Bei optimalen Temperaturen (zumeist 24 bis 28 °C) liegt t_{50} (Zeitraum, der verstreicht, bis die Hälfte aller Sporen gekeimt ist) zwischen 1 und 2 Tagen. Bei 16 und 20 °C ist die Keimung leicht, bei 12 °C stark verzögert (bis zu 10 Tagen). Bei *Osmunda*-Sporen beträgt die Keimrate bei allen

Temperaturstufen 100%, bei *Equisetum variegatum* zwischen 92-98%. Die Keimrate nimmt bereits nach Lagerung von nur wenigen Tagen bei normal trockener Zimmerluft rapide ab, nach etwa 2 Wochen ist die Keimfähigkeit weitgehend erloschen (vgl. PAEGER & BENNERT 1990).

Lichtkeimer mit nicht-grünen Sporen

Innerhalb dieser Gruppe variiert die Keimgeschwindigkeit beträchtlich. Zu den Arten mit rascher Keimung (bei optimalen Temperaturen beträgt t_{50} 3-4 Tage) gehören *Cryptogramma crispa*, *Dryopteris cristata*, *D. oreades*, *Polystichum braunii*, *P. setiferum* und *Thelypteris palustris*, während bei *Asplenium ceterach*, *A. cuneifolium*, *A. fontanum*, *A. foreziense* und *Woodsia alpina* die Keimung verzögert ist (t_{50} 5,5-7 Tage). Ausgesprochen langsam (t_{50} 9-17 Tage) verläuft die Keimung bei etlichen felsbewohnenden Arten wie *Asplenium adulterinum*, *Cystopteris dickieana* und *Woodsia ilvensis*. Wie bei den grünsporigen Arten liegen die Keimraten einheitlich bei 95-100%. Bei den meisten Arten keimen die Sporen bei 24 oder 28 °C am schnellsten, während bei 16 und 12 °C die Keimung schwach bis mäßig verzögert ist.

Dunkelkeimer

Bei den Dunkelkeimern mit unterirdischen, obligat mykotrophen Prothallien ließ sich die Keimung nur bei zwei der untersuchten *Ophioglossaceae* (*Botrychium lunaria* und *B. matricariifolium*) induzieren, nicht hingegen bei den *Lycopodiaceae* (*Lycopodium alpinum* u. a., s. Tab. 1). Erste Keimungen wurden nach etwa 3 Monaten beobachtet. Die maximalen Keimraten betrugen bei *B. lunaria* 72% (nach 48 Wochen), bei *B. matricariifolium* hingegen nur 9% (nach 1 Jahr). Bei 20 °C verlief die Keimung am schnellsten, bei 16 und 24 °C war sie verzögert und die Keimrate herabgesetzt. Bei den *Lycopodiaceae* konnte im Untersuchungszeitraum von 1 Jahr keine Keimung festgestellt werden. Allerdings ist fraglich, ob die unter Laborbedingungen erhaltenen Resultate bei dieser keimungsbiologisch hoch spezialisierten Gruppe (Keimung im Dunkeln, unterirdisch, Prothallien bleich, mykotroph) auf Freilandverhältnisse übertragbar sind. Experimentell kann die Keimung ohnehin nur auf geeigneten Nährböden (Saccharosezusatz, Ammonium als Stickstoffquelle) und bei sterilem Arbeiten induziert werden. Es erscheint plausibel anzunehmen, daß bereits ein eingeschränktes Keimvermögen sich reproduktionshemmend auswirken kann und damit eine mögliche biologische Ursache für die Gefährdung dieser Arten darstellt.

Heterospore Arten aquatischer Lebensräume

Bei diesen Pflanzen werden zwei verschiedene Arten von Sporen (Mikro- und Megasporen) gebildet, die eingeschlossen in Sporophyllen (*Isoètes lacustris*) oder in Sporangienbehältern (*Salvinia natans*) ausgebreitet werden. Bei *Isoètes lacustris* zeigten die Mikrosporen mit 80% einen besseren Keimerfolg als die Megasporen (20 %). Bei beiden Sporentypen begann die Keimung sehr früh, zumeist nach 1 bis 3 Tagen. Die günstigste Temperatur war 24 °C, gefolgt von 20 °C. Bei 12 °C keimten die Mikrosporen nur zu 18%, während bei den Megasporen die Keimung völlig ausblieb. Bei *Salvinia natans* konnte nur die Keimung der Megasporen quantitativ ausgewertet werden (Keimerfolg je nach Temperatur 55 bis 64 %). Die Mikrosporen keimen innerhalb des Mikrosporangiums und durchbrechen dessen Wand in Form sogenannter Mikrosporenschläuche (vgl. PRINGSHEIM 1863). Diese Strukturen ließen sich

nach 1 bis 2 Wochen und bei Temperaturen oberhalb von 16 °C (20, 24 and 28 °C) beobachten. Die maximale Anzahl von Mikrosporenschläuchen pro Sporangium betrug 6.

Danksagung

Wir danken Frau S. Dresbach, Essen, für ihre Hilfe bei den Kulturversuchen und Herrn G. Leber, Witten, für die sorgfältige Pflege der Jungpflanzen im Gewächshaus. Weiterhin sei folgenden Personen für die Bereitstellung von Sporenmaterial gedankt: Herrn H. Bäppler, Drolshagen, Herrn K. Horn, Erlangen, Frau A. Katheder, Gelsenkirchen sowie Herrn J. Vogel, London. Wir danken dem Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit für die Förderung der Untersuchungen.

Literatur

DYER, A.F., 1979: The culture of fern gametophytes for experimental investigation. In: A.F. Dyer ed.): The experimental biology of ferns. - Academic Press, London/New York/San Francisco: 253-305.

ESSER, K., 1992: Kryptogamen II. Moose - Farne. Praktikum und Lehrbuch. - Springer, Berlin/ Heidelberg/ New York: 220 S.

KORNECK, D. & H. SUKOPP, 1988: Rote Liste der in der Bundesrepublik Deutschland ausgestorbenen, verschollenen und gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen und ihre Auswertung für den Arten- und Biotopschutz. - Sch.R. Vegetationskd. 19: 1-210.

KOTT, L.S. & D.M. BRITTON, 1982: A comparative study of spore germination of some *Isoètes* species of northeastern North America. - Can. J. Bot. 60: 1679-1687.

PAEGER, J. & H.W. BENNERT, 1990: Untersuchungen zur Sporenproduktion und Sporenkeimung einheimischer Schachtelhalme. - Florist. Rundbr. 24: 46-56.

PRINGSHEIM, N., 1863: Zur Morphologie der *Salvinia natans*. - Jb. wissenschaftl. Bot. 3: 464-472.

WHITTIER, D.P., 1990: Effects of nitrogen source on spore germination and gametophyte growth in *Psilotum*. - Bot. Gaz. 151: 50-53.

Prof. Dr. H. Wilfried Bennert und Barbara Danzebrink,
Spezielle Botanik,
Ruhr-Universität Bochum,
D-44780 Bochum

Untersuchungen zum Ausbreitungspotential von *Elymus ssp.*

Anna-Christina Bockelmann & Reimert Neuhaus

Einleitung

In den letzten Jahrzehnten ist in den Salzwiesen der Nordseeküste eine Ausbreitung von *Elymus ssp.*, einer Gattung klonal wachsender Gräser, in untere Salzwiesengesellschaften zu beobachten (BAKKER, 1989; LEENDERTSE 1995). Entsprechend dem allgemeinen Zonierungsmodell der Vegetation in Salzwiesen, ist die Gat-tung *Elymus* bisher aufgrund der ökologischen Standortbedingungen auf den Bereich der oberen Salzwiese beschränkt gewesen. Die Ursachen der Ausbreitung könnten in einer Veränderung dieser Standortbedingungen z.B. des Stickstoffhaushaltes liegen. Salzwiesen sind stickstofflimitierte Ökosystemen (PIGOTT, 1969). Ein Anstieg des atmosphärischen Stickstoffeinstrages, wie er seit mehreren Jahrzehnten zu beobachten ist (NILSON & GRENNBELT, 1988), könnte sich deshalb positiv auf die Konkurrenzkraft von *Elymus*-Arten auswirken.

In lange oder gänzlich unbeweideten Salzwiesen ist das Ausbreitungspotential dieser Art jedoch weniger offensichtlich. Durch die Anwesenheit anderer, ebenfalls Einartengesellschaften bildender Arten wie *Halimione portulacoides*, kommt es zu einem ausgewogenen Konkurrenzverhältnis, daß die Ausbreitung von *Elymus ssp.* verhindern kann.
Um das Ausbreitungspotential dieser Art zu untersuchen, wurde in einer lange unbeweideten Salzwiese an der schleswig-holsteinischen Westküste 1994 bis 1995 in einem Experiment die Wirkung von Stickstoff-Düngung und Deletion auf das Konkurrenzverhältnis getestet.
Einige Ergebnisse aus dem Untersuchungszeitraum 1994 sollen hier vorgestellt werden.

Hypothese:
Wenn man *Halimione portulacoides* an der unteren Ausbreitungsgrenze der *Elymus ssp.*-Gesellschaft eliminiert und/oder die Verfügbarkeit von Stickstoff erhöht, wird das Ausbreitungspotential von *Elymus ssp.* aktiviert.
Nullhypothese:
Elymus ssp. hat kein Ausbreitungspotential in die untere Salzwiese.
Alternative Erklärungsmodelle:
Die ökologische Amplitude des *Elymus*-Komplexes könnte sich durch die Hybridisierung der Arten erweitert haben.
Die ökologischen Standortsbedingungen haben sich überregional im Zusammenhang mit einer generellen Klimaverschiebung (z.B. Temperaturanstieg, CO_2-Gehalt der Atmosphäre, Strahlungsintensität, Gezeitenregime) verändert.

Methoden

Der Versuch wurde als ein kombiniertes (2-faktorielles) Deletions/Düngungsexperiment in randomisierten Blockdesign durchgeführt. Im April '94 wurde entweder *Elymus ssp.* oder *Halimione portulacoides* in den Behandlungsflächen (Plots) eliminiert. Der Stickstoff-Dünger wurde nach der Deletion in einem Zeitraum von sechs Wochen (an drei Terminen) aufgebracht (Gesamtkonzentration 40 kg NH_4NO_3 x ha^{-1} x $Jahr^{-1}$). Gemessen wurden die oberirdische Biomasse und die Deckung beider Arten. Die Ernte der Biomasse und die Deckungsschätzung

Ergebnisse

Deckungsschätzung 1994

Nach Deletion von *Halimione portulacoides* und Stickstoff-Düngung (H+N) konnte eine signifikante Deckungszunahme von *Elymus ssp.* beobachtet werden (ANOVA, Tukey HSD, $p<0{,}02$, Abb.1). Auch nachdem *Elymus ssp.* (E) eliminiert und mit Ammoniumnitrat gedüngt wurde, nahm die Deckung dieser Artengruppe leicht, jedoch nicht signifikant zu.
Nach Deletion von *Halimione portulacoides* ohne Stickstoff-Düngung stiegen die Deckungswerte von *Elymus ssp.* ebenfalls an, wenn auch weniger stark (nicht signifikant, s.o.).
Einen signifikanten Unterschied zwischen gedüngten und ungedüngten Behandlungsflächen gab es nicht.

Oberirdische Biomasse 1994

Durch die hohe Variabilität der Biomasse-Daten (bis 200%), ist die Aussagekraft dieser Meßgröße wesentlich geringer. Die Biomasse von *Elymus ssp.* lag in den Kontrollflächen (K) im April'94 zwischen 78g und 256g (Mittelwert: 171g) pro Plot, im Juli'94 zwischen 359g und 676g (Mittelwert: 473g, Abb.2). Die Werte der Kontrollflächen mit Stickstoff-Düngung (K+N) waren im Juli geringfügig (nicht signifikant) höher; sie lagen zwischen 367g und 639g pro Plot (Mittelwert: 511g). Die Werte für die Behandlungsflächen und der Kontrollen für 1995 liegen erst bei Ende des Experiments vor.

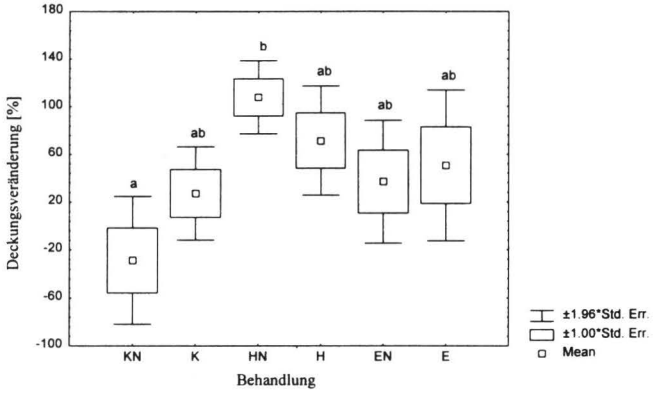


Abb.1: Deckungsveränderung [%] von *Elymus ssp.* zwischen April und Juli'94 nach verschiedenen Behandlungen: K=Kontrolle, K+N=Kontrolle+N-Düngung, H=Deletion von *Halimione portulacoides*, H+N= Deletion von *Halimione portulacoides*+N-Düngung, E=Deletion von *Elymus ssp.*, E+N=Deletion von *Elymus ssp.*+N-Düngung, unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede

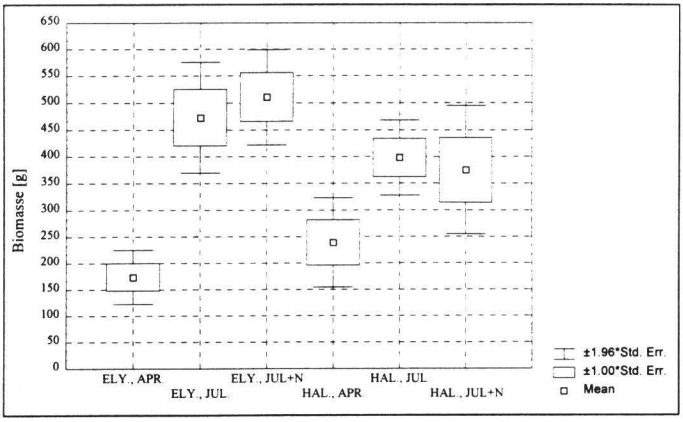


Abb.2: Mittlere Biomassewerte von *Elymus ssp.* und *Halimione portulacoides* in den Kontrollflächen für 1994: Ely, Apr=*Elymus ssp.* im April'94, Ely, Jul=*Elymus ssp.* im Juli'94, Ely, Apr+N=*Elymus ssp.* im Juli'94+N-Düngung, Hal, Apr=*Halimione portulacoides* im April'94, Hal, Apr=*Halimione portulacoides* im Juli'94, Hal, Apr+N=*Halimione portulacoides* im April'94 mit N-Düngung

Diskussion

Die Ergebnisse bestätigen den ersten Teil der Hypothese sehr überzeugend. Die Anwesenheit von *Halimione portulacoides* ist dazu in der Lage das Ausbreitungspotential von *Elymus ssp.* zu hemmen.

Auf der anderen Seite ist *Elymus ssp.* in der Lage in die untere Salzwiese einzuwandern, wenn dieser Konkurrent fehlt. *Elymus ssp.* ist also nicht durch die sehr selektiv wirkenden Standortbedingungen auf den Wuchsort obere Salzwiese beschränkt.

Die Ergebnisse der Stickstoff-Düngung sind weniger einfach zu deuten. Es scheint nicht richtig zu sein, daß ein Stickstoff-Eintrag in der Größenordnung der atmosphärischen Stickstoff-Deposition einen kurzfristig in Biomasse oder Deckung meßbaren Effekt auf die Ausbreitung und das Wachstum von *Elymus ssp.* hat. Ergebnisse anderer Untersuchungen bestätigen dies (JEFFERIES, 1977; LEENDERTSE, 1995). Bei höheren Stickstoff-Konzentrationen (100-300 kg NH_4NO_3 x ha^{-1} x $Jahr^{-1}$) tritt dagegen sehr wohl eine Wachstumsstimulation auf, wie andere Autoren nachweisen konnten (HENNINGS, 1995; LEENDERTSE, 1995). Dies stützt die Annahme, daß zwischen 40kg und 100kg Ammoniumnitrat ein Schwellenwert liegt, der überschritten werden muß, um einen Effekt auf der oberirdischen Biomasse von *Elymus ssp.* messen zu können.

Es gibt eine Reihe möglicher Gründe dafür, warum der Effekt der Stickstoff-Düngung so schwierig nachzuweisen ist:

Eine Ursache könnte die Auswaschung der Düngers nach dem Auftragen sein. Um diesen Fak-tor möglichst gering zu halten, wurde die Düngung auf drei Termine verteilt.

Das Wurzel:Sproß-Verhältnis von Pflanzen ist variabel und hängt von den Standortbedingungen ab. Wenn die Stickstoff-Verfügbarkeit limitierend für das Pflanzenwachstum ist, investieren Pflanzen vermehrt in die unterirdische Biomasse (MOONEY & WINNER, 1991; ADAM, 1990). Die unterirdische Biomasse wurde in dieses Experiment nicht miteinbezogen.

Gasförmige Stickstoffverluste sind für den Stickstoff-Haushalt der Salzwiese von großer Bedeutung. Durch Denitrifikationsprozesse können erhebliche Mengen N_2O und in geringerem Maße auch NO an die Atmosphäre abgegeben werden (SKIBA et al., 1993; HOIJBERG et al.,

1995). Die Denitrifikationsrate ist in sauerstoffarmen Böden besonders hoch. Doch auch in besser durchlüfteten Böden, wie es am Standort von *Elymus ssp.* während der meisten Zeit des Jahres der Fall ist, können theoretisch erhebliche Stickstoffverluste auftreten. Durch Nitrifikationsprozesse werden an solchen Standorten große Mengen NO und geringere Mengen N_2O freigesetzt (SKIBA et al., 1993). Untersuchungen von ROBERTSON & KUENEN (1990) zeigen, daß bestimmte Arten von Denitrifizierern auch unter aeroben Bedingungen diesen Stoffwechselweg aufweisen.
Pflanzen mit klonalem Wachstum wie die Gattung *Elymus*, sind in der Lage Photoassimilate und Nährstoffe innerhalb des Klons zu verlagern (BAZZAZ & HARTNETT, 1983; JONSDOTTIR & CALLAGHAN, 1988), z.B. von Bereichen mit Stickstoff-Überschuß in solche mit Stickstoff-Limitation.

Danksagung

Die Untersuchung wurde aus Projektmitteln der Europäischen Gemeinschaft gefördert.

Literatur

ADAM, P., 1990, Salt marsh ecology, Cambridge University Press
BAKKER, J.P., 1989, Nature management by grazing and cutting, Kluwer Dordrecht
BAZZAZ, F.A. & HARTNETT, C.C., 1983, Physiological integration among intraclonal ramets in Solidago canadensis, J.Ecol. 64, S.779-788
HENNINGS, I., Die Wirkung von Stickstoff auf Elymus repens, Elymus pycnanthus und ihren Hybriden an der schleswig-holsteinischen Westküste, Christian-Albrechts-Universität Kiel
HOIJBERG, O., REVSBECH, N.P. & TIEDJE, J.M., 1994, Denitrification in soil aggregates analyzed with microsensors for nitrous oxide and oxygen
JEFFERIES, R.L., 1977, Growth response of coastal halophytes to inorganic nitrogen, J.Ecol. 65, S.847-865
JONSDOTTIR, I.S. & CALLAGHAN, T.V., 1988, Interrelationships between different generations of interconnected tillers of Carex bigelowii, Oikos 52, S.120-128
NILSSON, J. & GRENNBELT, P., 1988, Critical loads for sulphur and nitrogen, Stockholm
PIGOTT, C.D., 1969, Influence of mineral nutrition on the zonation of flowering plants in coastal salt marshes, in: Rorison, I.H. (Ed.), Ecological aspects of the mineral nutrition of plants, Blackwell
MOONEY, H.A. & WINNER, W.E., 1991, Partitioning response of plants to stress, S.129-141, in: Response of plants to multiple stresses, Academic Press, San Diego
ROBERTSON, L.A. & KUENEN, J.G., 1990, Physiological and ecological aspects of aerobic denitrification, a link with heterotrophic nitrification?, in: Revsbech, N.P. & Sörensen, J., Denitrification in soil and sediment, Plenum Press
SKIBA, U., SMITH, K.A. & FOWLER, D., 1993, Nitrification and denitrification as sources of nitric oxide and nitrous oxide in a sandy loam soil, Soil Biol. Biochem. 25/11, S.1527-1536

Anna-Christina Bockelmann, Reimert Neuhaus
Botanisches Institut der Christian-Albrechts-Universität Kiel
Olshausenstr.40-60
24118 Kiel
E-Mail Neuhaus: nbo06@rz.uni-kiel.d400.de

Dichteregulation zweier *Elymus*-Arten und ihres Hybriden

Martina Dahl & Reimert Neuhaus

Einleitung

Ein häufig beobachtetes Phänomen in den Salzrasen der Nordseeküste ist, daß sich *Elymus pycnanthus* (BAKKER 1989; LEENDERTSE 1995) bzw. *Elymus repens* (V. GLAHN 1986) oder ihr Hybrid stark ausbreiten und dadurch andere Arten verdrängen können. Im Rahmen eines EU-Projektes zur Untersuchung der Störungen europäischer-Salzwiesenökosysteme wurden unter anderem populationsbiologische Untersuchungen zur Dichteregulation an zwei *Elymus*-Arten (*Elymus pycnanthus, E. repens*) sowie ihres Hybriden (*E.* x *oliveri*) vorgenommen. Es sollte untersucht werden, inwieweit die *Elymus*-Arten bzw. der Hybride ihre Dichte regulieren können und ob entsprechende Regulationsfähigkeiten zur Einnischung der unterschiedlichen Populationen auf bestimmte Salzwiesenstandorte beitragen können.

Material und Methoden

Für die Untersuchungen wurden drei Probenentnahmegebiete an der schleswig-holsteinischen Westküste ausgewählt, in denen die beiden *Elymus*-Arten bzw. der Hybride in Reinbeständen vorkommen. Diese Populationen werden im weiteren Text als Referenzpopulationen bezeichnet.

Aus „Ein-Knoten-Rhizom-Abschnitten", die aus Bodenmonolithen der jeweiligen Referenzpopulationen stammen, wurden Individuen für die Experimente herangezogen (MCINTYRE 1971; REEKIE 1991). Austreibende Sprosse wurden im Zwei- bzw. Drei-Blatt-Stadium in die Versuchsflächen umgepflanzt, um Uniformität bezüglich des Entwicklungsstadiums und der Größe zu gewährleisten (MCINTYRE 1987; TAYLOR & AARSSEN 1989; MARUYAMA et al. 1993). In dem zwölf Wochen andauernden Versuch wurde die Entwicklung der Sproßanzahl alle 14 Tage protokolliert. Nach der Ernte wurde die Sproßanzahl, die (lebende) Biomasse [g/m²], die Sproßlänge [cm] und das Sproßgewicht pro Länge [g/cm] bestimmt. Die für diese Parameter ermittelten Ergebnisse wurden mit denjenigen der Referenzpopulation verglichen und statistisch ausgewertet

Ergebnisse

Die Versuchsergebnisse zeigen, daß die *Elymus*-Arten und der Hybride unterschiedlich reagieren. Zunächst weichen Beginn und die Intensität der Sproßbildung bei dem Hybriden stark von denen der Elternarten ab (vgl auch Dahl 1995). Bei *E.* x *oliveri* beginnt die Sproßzunahme 10 bis 20 Tage später als bei *E. repens* bzw. *E. pycnanthus*. Bei beiden Elternarten übertreffen darüberhinaus die im Versuch erreichten Sproßanzahlen diejenigen der Referenzpopulationen um ein Vielfaches. Sie liegen bei 319 % (*E. pycnanthus*) und 531 % (*E. repens*). Für den Hybriden liegen die Sproßanzahlen mit 94% unter dem Wert der Referenzpopulation (Abb. 1).

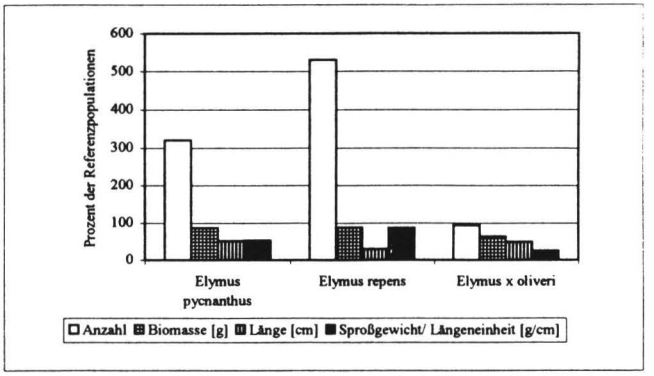


Abb. 1.: Vergleich der Gewächshaus- und Referenzpopulationen, angegeben in % der Referenzpopulationen für den jeweiligen Parameter

Weiterhin zeigt *E.* x *oliveri* die stärkste Dichteregulation; sie tritt hier am Häufigsten und zum frühesten Zeitpunkt auf. Der Schwellenwert für dichteabhängige Mortalität liegt deutlich unter denen der beiden Arten (Tab. 1).

Tab. 1: Häufigkeit und Beginn (Tage nach Versuchsbeginn) der Dichteregulation

	Dichteregulation in % aller Paralellen	Zeitpunkt [Tag]	Schwellenwert für Mortalität (Sprosse/m²)
E. pycnanthus	33	69	3.426
E. repens	50	65	12.102
E. x *oliveri*	70	61	2.886

Produktionsparameter wie Biomasse, Sproßgewicht und Gewicht pro Längeneinheit liegen bei beiden Arten und dem Hybriden deutlich unter den Werten der Referenzpopulationen (Abb.1). Außerdem zeigt sich, daß *E.* x *oliveri* im Vergleich zu den beiden Arten die geringsten Werte aufweist.

Resumée

Beide Arten und der Hybrid zeigen als klonale Pflanzen für bestimmte, sehr hoch liegenden Schwellenwerte dichteabhängige Mortalität und somit Dichteregulation, wobei diese für den Hybriden am stärksten ausgeprägt ist. Ihre Biomasse entspricht nicht einem optimalen Ertrag, da die Vergleichswerte an den Originalstandorten höher liegen.

Die im Experiment erzielten extremen Steigerungen ihrer Dichten können den Elternarten unter bestimmten Voraussetzungen als Konkurrenzvorteil dem Hybriden gegenüber zum Tragen kommen. Die Schlußfolgerung ist allerdings nur indirekt möglich und kann somit eher als Fixpunkt einer weiteren Indizienkette betrachtet werden. So sind Raumkonkurrenz oder Beschattung bei früherem Austrieb und höherer Dichte mögliche Mechanismen.

Sind jedoch die Arten und der Hybrid auch bezüglich ihrer Salztoleranz verschieden, so haben womöglich die auf terrestrische Standorte normierten Versuchsbedingungen für den

salztolerantesten oder sogar salzliebenden Typ, also den Hybriden einen Konkurrenznachteil geschaffen, der sich in der Ausbildung geringerer Dichten niederschlagen könnte. So gälte der Konkurrenzvorteil in diesem Fall nur für die weniger salzhaltigen Standorte in den oberen Salzwiesen, in denen der Hybrid unseren Beobachtungen nach nicht oder nur wenig auftritt. Hypersalinität und auch größere Amplituden der Cloridkonzentrationsschwankungen, die für obere Salzwiesen oft diskutiert werden (z.B. Beeftink 1977), treten in den bisher beobachteten Queckenbeständen weniger ausgeprägt auf, als in den benachbarten, tiefer gelegenen *Puccinellia*-Beständen mit denen *Elymus*-Populationen stellenweise direkt konkurrieren (Aegerter 1993:71). Vergleichende Versuche zur Reaktionsnorm bezüglich der Salztoleranz aller untersuchten Populationen sollten hier weitere Klarheit bringen.

Danksagung

Die Untersuchung wurde aus Projektmitteln der Europäischen Gemeinschaft gefördert.

Literatur

Aegerter, E. (1993). Vegetationskundliche und bodenkundliche Analyse von Gradienten in lang- und kurzfristig unbeweideteten Salzwiesen Schleswig-Holsteins. Diplomarbeit Uni-Würzburg, 128 S.

BAKKER, J.P., (1989). Nature management by grazing and cutting, Kluwer Dordrecht

BEEFTINK, W. G. (1977). The coastal salt marshes of western and northern Europe: an ecological and phytosociological approach. in: V. J. Chapman (Hrsg.) Wet coastal ecosystems. Elsevier: Amsterdam, 109-155

DAHL, M. (1995). Untersuchungen zur Dichteregulation und zum Regenerationsvermögen von *Elymus repens*, *E. pycnanthus* und *E.* x *oliveri*. Diplomarbeit, Uni-Kiel, 70 S.

LEENDERTSE, P. (1995). Impact of nutrients and heavy metals on salt marsh vegetation in the Wadden Sea. Academisch Proefschrift, Vrije Universiteit Amsterdam, Amsterdam, 160 S.

MARUYAMA, J., FUKUNAGA, K. & YANAGISAWA, J. (1993). Growth pattern of established quackgrass (*Agropyron repens* L. Beauv.) plants. Res. Bull. Obihiro University: 83-87.

McINTYRE, G. I. (1971). Apical dominance in the rhizome of *Agropyron repens*. Some factors affecting the degree of dominance in isolated rhizomes. Can. J. Bot. (49): 99-109.

McINTYRE, G. I. (1987). Studies on the growth and development of *Agropyron repens*. Interacting effects of humidity, calcium, and nitrogen on growth of the rhizome apex and lateral buds. Can. J. Bot. (65): 1427-1432.

REEKIE, E. G. (1991). Cost of seed versus rhizome production in *Agropyron repens*. Can. J. Bot. (69): 2678-2683.

TAYLOR, D. R. & AARSEEN, L. W. (1988). An interpretation of phenotypic plasticity in *Agropyron repens* (Graminae). Amer. J. Bot. (75): 401-413.

VON GLAHN, H. (1986). Queckengesellschaften (*Astero tripolii - Agropyro repentis* ass. nov. und *Agropyretum litoralis* Br. Bl. & De Leeuw 1936) im oldenburgisch ostfriesischen Küstenbereich. Drosera 2, 119-131

Martina Dahl & Reimert Neuhaus
Botanisches Institut der Christian-Albrechts-Universität Kiel
Olshausenstr. 40
24098 Kiel
E-Mail Neuhaus: nbo06@rz.uni-kiel.d400.de

Puccinellia maritima und das Puccinellietum

Wolfgang Eber und Bert Brauser

Synopsis

The structure and dynamics of the lower salt marsh vegetation is discussed with respect to the architecture and population strategies of the main species. In this context the peculiarities of *Puccinellia maritima*, the only opportunistic perennial among highly determinate conservative strategists is worked out in detail. Due to its morphological plasticity this species is as well able to colonize bare areas as to maintain dominance as a matrix species in established communities.

Einleitung

Seit nahezu 10 Jahren beschäftigt sich die Arbeitsgruppe Morphologie/Vegetationskunde mit der Populationsstruktur der Salzwiesenvegetation (EBER 1991). Im Mittelpunkt standen dabei zunächst vor allem *Halimione portulacoides* (STRUTZ-FISCHER & EBER 1990), *Limonium vulgare* (EBER & VEENHUIS 1991) und *Aster tripolium* (STRUTZ-FISCHER & EBER 1991), später auch *Triglochin maritimum* und *Plantago maritima*. Die mengenmäßig vorherrschende und namengebende Art des Andelrasens, *Puccinellia maritima*, dagegen wurde zunächst als scheinbar weniger interessant vernachlässigt, obwohl gerade sie für die Struktur und die Funktion des Ökosystems untere Salzwiese von besonderer Bedeutung ist und zudem auch bei der Erst- und Wiederbesiedlung vegetationsfreier Flächen neben dem Queller die wichtigste Pionierart darstellt (BRAUSER 1994, unveröff.). Dennoch konnte aus den zahlreichen Beobachtungen, die im Laufe der Jahre bei Arbeiten mit anderen Schwerpunkten anfielen, sowie aus gezielten Untersuchungen vor allem von VEENHUIS ein abgerundetes Bild über die Populationsbiologie des Andel gewonnen werden.

Der Andelrasen (Puccinellietum maritimae)

Die Vegetation der unteren Salzwiese wird meist nach der dominierenden Art, dem Andelgras (*Puccinellia maritima*), als Andelrasen bezeichnet. Wie andere von Gräsern geprägte Rasen können auch die Andelrasen beweidet oder als Wiese genutzt werden, da ihre Arten eine ausreichende Regenerationsfähigkeit (Puccinellia) besitzen oder durch Rosettenwuchs (*Limonium, Plantago, Triglochin*, vegetative Ramets von *Aster tripolium*) Schädigungen durch Biß und Mahd weniger stark ausgesetzt sind. Die Ursachen für diese Nutzungstoleranz dürfte in der Selektion durch standortcharakteristische natürliche mechanische Belastungen durch Fluten sowie im Winter auch Eisgang liegen. Abweichend vom Grünland des Binnenlandes sind die Salzrasen naturnäher und dadurch weniger stark durch das Einsetzen von Sukzessionen nach Aufgabe der Nutzung gefährdet, wenn man von den Salzwiesen der Ästuare absieht, die lediglich nutzungsbedingte Ersatzgesellschaften von Brackwasserröhrichten sind. Lediglich die gegen Mahd und Beweidung empfindliche Halimione portucaloides, der einzige Chamaephyt unter den zahlreichen Hemikryptophyten und wenigen Therophyten, kann unter solchen Umständen zur Dominanz gelangen. Die Salinität des Lebensraumes schließt das Eindringen fremder Arten aus.

Salzrasen sind aufgrund der hohen Salzbelastung, dem periodischen und aperiodischem Wechsel zwischen Überflutung und Trockenliegen, der starken mechanischen Belastung durch Wellen sowie Zufuhr und Abtrag von Sedimenten ausgesprochene Extremstandorte und dementsprechend artenarm. Ihre Arten sind jedoch an diese Verhältnisse sehr gut angepaßt und machen keineswegs den Eindruck produktionsschwacher Streßtoleranz-Strategen (nach GRIME 1977). Ihre Produktion ist vielmehr recht hoch (GROENENDIJK 1984); wobei sich bei eigenen Untersuchungen *Puccinellia maritima* als die leistungsfähigste Art erwies. Salzrasen sind instabile Lebensräume, deren Pflanzendecke häufiger lokal ge- oder zerstört wird; annuelle und kurzlebige perenne Arten gehören daher zum festen Artenbestand der Andelrasen. Diese daher deutliche Parallelen zu den Flutrasen des Binnenlandes.

Puccinellia maritima

Trotz ihrer Dominanz und vergleichsweise hohen Produktionsleistung ist *Puccinellia* von ihrer Physiognomie her alles andere als konkurrenzkräftig: ihre Blätter sind klein, ihre Sproßachsen können zwar bis zu einem Meter lang werden, sind jedoch sehr schwach und daher prostrat. Im geschlossenen Bestand lagern sie dachziegelartig aufeinander und haben nur an der Basis Bodenkontakt. Ihre Dichte ist groß, aber sehr variabel: bei einem Mittel von ca. 12.000 Sprossen pro m^2 wurden Höchstwerte von fast 16.000 gefunden. Bei jeder Überflutung fluten sie auf und lagern sich bei ablaufendem Wasser in paralleler Anordnung seewärts. Dabei können Position und Dichte der Triebe ständig wechseln, wodurch die Inkonstanz der Lebensbedingungen für die mit *Puccinellia* vergesellschafteten Arten weiter erhöht wird. Besonders betroffen sind Keimpflanzen und juvenile Stadien; sichere Entwicklungsmöglichkeiten („safe sites") finden sie nur auf der dem Rückstrom abgewandten „Leeseite" von *Aster tripolium*-Beständen.

Die Triebe von Puccinellia sterben am Ende der Vegetationsperiode ab, während gleichzeitig aus der basale Stauchungszonen bereits der Austrieb der neuen Sproßgeneration stattfindet. Der Anteil blühender Sprosse ist mit weniger als 1% für ein Gras sehr gering und von Jahr zu Jahr stark schwankend. In Anbetracht der standortbedingten Schwierigkeiten für Keimung und Jugendwachstum muß die Bedeutung der generativen Vermehrung als sehr gering angesehen werden. Während in geschlossenen Beständen die Regeneration ausschließlich aus der basalen Stauchungszone stattfindet, erfolgen Lückenschluß und Neubesiedlung über Ausläufer und spezielle vegetative Propagulen. Die Ausbreitung über kurze Distanzen erfolgt über dem Boden aufliegende und sich an den Knoten bewurzelnde Sprosse, die damit zu Stolonen werden. In offenen Bereichen geht Puccinellia in ganz ähnlicher Weise von der Horstwuchsform in die Ausläuferwuchsform über, wie das auch für *Alopecurus aequalis* beobachtet wurde (EBER 1975).

Die speziellen Propagulen werden im terminalen Abschnitt der Sproßachse gebildet. In den Blattachseln entstehen Triebe, die sich meist wie generativ entstandene Sprosse weiter verzweigen, sodaß bis zu viersprossige Horste entstehen. Die Sprosse dieser Horste sind wie die Bulbillen pseudoviviparer Gräser gebaut und können bis weit in die nächste Vegetationsperiode überdauern, während der Elternsproß schon lange abgestorben ist. Im Winter werden sie in größeren oder kleineren Aggregaten hydrochor verbreitet und können sich dann fern vom Entstehungsort etablieren. Häufig werden auf diese Weise entstandene Bestände fälschlich der generativen Reproduktion zugeschrieben.

Fazit

Der Andelrasen ist eine Lebensgemeinschaft weniger konkurrenzschwacher, aber keineswegs schwachwüchsiger Arten. Unter den Matrixarten verkörpern *Limonium vulgare*, *Triglochin maritimum* und *Plantago maritima* das statische Element. Ihr Rhizomsystem ist ortsfest, hoch integriert, langlebig und besitzt eine hohe Biomasse bei geringen Zuwächsen. Ihr Verhalten ist stark deterministisch, sie verfolgen eine konservative Strategie; durch zentrifugales klonales Wachstum entstehen konzentrische Bestände. Generative Reproduktion ist selten und wurde nur in gut entwickelten Andelrasen beobachtet. Auf Pionierflächen wie den bei der Kleientnahme für den Deichbau entstehenden Pütten sind diese Arten daher nicht zu finden. *Aster tripolium, Atriplex littoralis* und *Atriplex prostrata* sind kurzlebige interstitielle Arten (Lückenbüßer), die durch die starke Dynamik und Instabilität des Lebensraumes sowie die geringe Konkurrenzkraft der Aggregations- oder Phalanxarten begünstigt werden. *Puccinellia maritima* schließlich ist zugleich Matrixart und opportunistischer Lückenbesiedler. Ihre Mobilität und Allgegenwärtigkeit beruht auf einem intensiven Längenwachstum, mit dem sie mit einer ausgeprägten Expansionsstrategie Bestandeslücken und angrenzende Pionierflächen besiedeln kann. Dabei werden die Sproßachsen zu Stolonen. Auch bei *Puccinellia* ist die generative Vermehrung ineffektiv; sehr erfolgreich ist dagegen die Vermehrung und Fernausbreitung durch bulbillenartige spezielle Propagulen, durch die *Puccinellia* sich auch dort etablieren kann, wo angrenzende Ausgangsbestände fehlen.

Literatur

Eber, W. (1975): Vegetationsentwicklung auf trockengefallenem Schlamm von Westberliner Kleingewässern. In: W. Schmidt (Hrsg.): Sukzessionsforschung. Ber. Int. Symp. Int. Ver. Vegetationskunde. S. 355-365.

Eber, W. & Strutz-Fischer (1991): Populations- und produktionsbiologische Untersuchungen in Salzwiesen der niedersächsischen Nordseeküste. Verh. Ges. Ökol. 29/2: 945-950

Eber, W. & Veenhuis, B. (1991): Natalität und Mortalität bei *Limonium vulgare*. in: B. Schmid & J. Stöcklin (Hrsg.) Populationsbiologie der Pflanzen, Birkhäuser: Basel, 62-73.

Grime. J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its' relevance to ecological and evolutionary theory. Amer. Nat. 111, 1169-1194.

Groenendijk, A. M. (1984): Primary production of four dominant salt-marsh angiosperms in the SW Netherlands. Vegetatio 57: 143-152

Strutz-Fischer, H. & Eber, W. (1990). Zur Populationsbiologie von *Halimione portulacoides*. Verh.. Ges. f. Ökologie 19, 54-58.

Strutz-Fischer, H. & Eber, W. (1991). Lebenszyklus, Reproduktion und klonales Wachstum von *Aster tripolium*. Verh.. Ges. f. Ökologie 20, 951-957

Prof. Dr. W. Eber
B. Brauser
Universität Oldenburg
FB Biologie
AG Morpholgie/Vegetationskunde
Ammerländer Heerstr.114-118
26111 Oldenburg

Seed regeneration of Phragmites australis and Typha latifolia

Börje Ekstam

Seedling recruitment is possible only if the seeds are available and possess the ability to germinate at the time when resources and conditions permit growth and survival of the juvenile stages. Seed dormancy and germination responses to environmental cues are therefore likely to function as site- and time-sensing mechanisms which control the seasonal and spatial emergence of seedlings. Studies of the thermal requirements for germination of *Phragmites australis* and *Typha latifolia* showed that both species have a capacity for immediate germination related to the characteristics of the diurnal changes of temperature. *P. australis* required large amplitudes for germination, whereas the amplitude requirement of *T. latifolia* largely was relieved at high temperature, suggesting a stronger avoidance mechanism by the former species against germination at sites characterised by small amplitudes, e.g. in water. Consequently, growth of *P. australis* seedlings was stunted in water, whereas *T. latifolia* exhibited developmental plasticity with thin elongated and ribbonlike leaves when submerged.

The variable response to a diurnal amplitude at different mean temperatures revealed by these two species suggests that experiments including just a few temperature regimes may bias tests of germinability and interpretations of the amplitude requirements in seed populations. Inadequate experimental temperatures may be one reason for poor germination often being reported for *P. australis* seeds.

The sensitivity to temperature fluctuations can also function in the timing of spring germination, since increasing irradiation in spring also leads to increased diurnal changes of temperature. Experimental sowing of *P.australis* in autumn, during the natural dispersal period in Sweden, showed that germination was postponed until spring. All seedlings emerged when diurnal mean temperatures and amplitudes were sufficiently large.

In contrast to what is reported for *T. latifolia*, the seeds of P. australis showed capacity for germination in darkness and exhibited high mortality during burial in wet soils. These two processes counteract the build-up of a soil seedbank and could explain why many *T. latifolia* and few *P. australis* seeds are found in surveys of seed banks in wetlands.

References

EKSTAM B, GRAN'LI W & WEISNER S.1992. Establishment of reedbeds. In: Ward D (Ed.). Reedbeds for wildlife. Proc. of a conference on creating and managing reedbeds with value to wildlife, pp. 3-19. RSPB and University of Bristol.

WEISNER SEB & EKSTAM B 1993. Influence of germination time on juvenile performance of Phragmites australis on temporarily exposed bottoms - implications for the colonization of lake beds. Aquatic Botany 45:107-118

EKSTAM B & BENGTSSON B-E 1993. An incubator for studies of germination responses to temperature and interacting environmental factors. Seed Science and Technology 21:301-308.

WEISNER SEB, GRAN'LI W & EKSTAM B. 1993. Influence of submergence on growth of seedlings of Scirpus lacustris and Phragmites australis. Freshwater Biology: 29:371-375.

Börje Ekstam, Limnology, Lund University-S-581 83 Lund, Sweden, Tel: +46 (0)46 108438 or (0)485 77424, Fax: +46 (0)485 77620, E-mail: bee@ifm.liu.se "or", Borje.Ekstam@limnol.lu.se

Populationsökologische Untersuchungen an *Viola riviniana* RCHB. in unterschiedlich stark geschädigten Kiefernforsten der Dübener Heide (Sachsen-Anhalt)

Friederike Erlinghagen

Einleitung

Die Wald- und Forstökosysteme in Mitteleuropa sind meist Immissionsbelastungen unterschiedlicher Art ausgesetzt. Dies hat Veränderungen der Vegetation zur Folge, denen wiederum Populationsprozesse zugrundeliegen.

In der Dübener Heide nördl. von Leipzig dominieren heute Kiefernforste anstelle von Laub- u. Laubmischwäldern. Seit Anfang des Jahrhunderts erfolgte der Eintrag von kalkhaltigen Flugaschen, welches eine Anhebung der pH-Werte des Bodens zur Folge hatte (NEUMEISTER et al. 1991). SO_2-Einträge führten zu Schädigungen der Kronen.

Die Auflichtung, die Aufkalkung und das verbesserte Nährstoffangebot der ursprünglich meist sauren, nährstoffarmen Sand-Braunerden führten zu einer Veränderung der abiotischen und biotischen Umweltbedingungen in den Kiefernforsten. Die veränderten Pflanzengemeinschaften sind durch die Ausbreitung von Laubwaldarten gekennzeichnet, und es kommt zur Entwicklung unterschiedlicher Kiefernforst-Typen (vgl. dazu MAHN 1981, WIEGAND & AMARELL (1994) u.a.). Zu den eindringenden Arten zählt *Viola riviniana*[1] , eine klonal wachsende Pflanzenart, die in den stark belasteten Kiefernforsten eine hohe Stetigkeit, einen hohen Deckungsgrad bzw. eine hohe Populationsdichte aufweist.

Gegenstand der Untersuchungen waren folgende Fragen:

1. Bestehen in der räumlichen und zeitlichen Entwicklung der *Viola*-Populationen zwischen unterschiedlich stark belasteten Kiefernforst-Typen bzw. in Laubwäldern Unterschiede?
2. Gibt es Unterschiede im Wachstums- und Fortpflanzungsverhalten der Individuen und welchen Einfluß haben diese auf die räumlich-zeitliche Dynamik der *Viola*-Populationen?

Erste Ergebnisse zur zeitlich-räumlichen Dynamik der *Viola*-Populationen werden vorgestellt.

[1] Genetische Untersuchungen müssen klären, inwiefern es sich möglicherweise bei den Populationen der Dübener Heide um einen Bastard handelt, z.B. *Viola reichenbachiana* X *Viola riviniana* (*Viola bavarica* SCHRANK), der in seiner Ausbreitung als recht agressiv beschrieben wird. *Viola riviniana* und *Viola reichenbachiana* kommen in den verinselten Laubwaldbeständen nebeneinander vor, so daß von hier aus eine Bastardbildung möglich wäre. Die untersuchte Sippe zeigt alle morphologischen Merkmale von *Viola riviniana* und wird im folgenden vorerst als *Viola riviniana* bezeichnet.

1

Untersuchungsflächen

Kiefernforste Dübener Heide

In der stark belasteten Zone im Westen (ab April 1994):

Kiefernforst-Population S1: Krautschicht mit *Calamagrostis epigejos*-Dominanz
Kiefernforst-Population S2: Krautschicht mit *Calamagrostis epigejos-Rubus idaeus/Rubus plicatus*
Kiefernforst-Population S3: Krautschicht mit *Vaccinium myrtillus*

In der gering belasteten Zone im Osten (ab April 1995):

Kiefernforst-Population S4: Krautschicht mit Vaccinium myrtillus-Calamagrostis epigejos-Rubus idaeus/plicatus

Laubwald NSG Bergholz, Petersberg nördl. von Halle

Lindenreiches *Galio-Carpinetum*, Laubwald-Populationen Pe1 (ab Sommer 1994) und Pe2 (ab April 1995)

Material und Methodik

Auf den Standorten wurden in einem 10x10m-Raster insgesamt 5-10 4m² große Plots eingerichtet, wobei bei hoher Rametendichte eine geringere Anzahl an Plots gewählt wurde. In regelmäßigen Abständen wurden demographische Parameter (Rameten-, Blüten-, Fruchtanzahl,etc.) und die räumliche Verteilung der Rameten erfaßt. Die Plots wurden nochmals in 100 400 cm² große Subplots unterteilt. Zur Bestimmung des Trockengewichtes wurden zur Zeit der Fruchtreife Rameten außerhalb der Plots entnommen.

Ergebnisse

Klonales Wachstum der Populationen 1994

Die mittlere Anzahl der Rameten (Rosetten) nimmt bei allen Populationen im Jahresverlauf 1994 zu. Dabei erreicht die Population S1 die höchste Rameten-Dichte und zeigt die größte Zuwachsrate (Abb1). Die Laubwald-Population Pe1 erreicht mit durchschnittlich 40 Rameten/Plot im Vergleich zu den Kiefernforst-Populationen eine nur geringe Dichte.

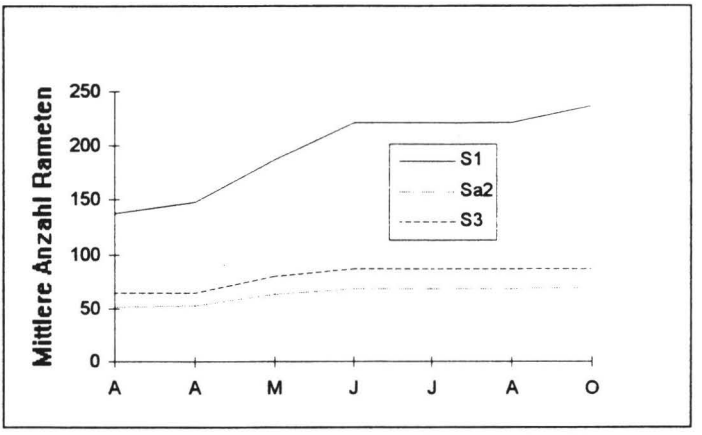


Abb. 1: Mittlere Anzahl der Rameten/4m² im Jahresverlauf 1994 dreier Populationen von *Viola riviniana*

Anzahl der Keimlinge im Jahresverlauf 1994

Die meiste Keimlinge der 1994 untersuchten Kiefernforst-Populationen erscheinen im April . Durch die hohe Mortalität nimmt die Anzahl der Keimlinge im Sommer stark ab. Zwischen den Untersuchungsflächen ergeben sich hinsichtlich des Entwicklungsverlaufes der Keimlinge im Jahr nur geringe Unterschiede.

Überlebensrate der Keimlinge 1994/95

Nach einem Jahr liegt die Überlebensrate der Keimlinge der *Viola*-Populationen in den stark geschädigten Kiefernforsten bei ca. 10%.

Räumliches Verteilungsmuster der *Viola*-Populationen

Für die Kiefernforst-Populationen ergibt sich auf der Maßstabsebene der Subplots (400 cm²) eine geklumpte Verteilung (Dispersionsindex $I=s^2/x$). Die Individuen der Laubwald-Populationen zeigen dagegen meist ein zufälliges Verteilungsmuster, das unabhängig von der Rameten-Anzahl/Plot ist.

Diskussion

Viola riviniana gehört zu den klonal wachsenden Pflanzenarten. Es erfolgt aber auch wiederholte Keimlingsrekrutierung in bereits etablierten Populationen, wobei die Samenausbreitung nur über kurze Distanzen stattfindet (Auto- und Myrmecochorie). Eine wiederholte Keimlingsrekrutierung in Populationen klonaler Pflanzen ist allgemein eher selten (ERIKSON 1989), wobei eine negative Korrelation zwischen den Beiträgen der vegetativen und sexuellen Vermehrung zur Wachstumsrate der Population besteht (SILVERTOWN et al. 1993).

Innerhalb des Untersuchungszeitraumes deutet sich an, daß das klonale Wachstum für die räumlich-zeitliche Dynamik der *Viola*-Populationen eine höhere Bedeutung als die Keimlingsrekrutierung hat. Die Kiefernforst-Population auf der Untersuchungsfläche S1 unterscheidet sich von allen übrigen Populationen durch die sehr hohe Rametendichte und den hohen

Rametenzuwachs im Jahresverlauf . Dies ist bemerkenswert, da einerseits *Calamagrostis epigeios* als sehr konkurrenzstark gilt und häufig Reinbestände aufbaut, andererseits *Viola riviniana* ein konkurrenzschwacher S-Stratege ist (GRIME 1986).

Aus den Ergebnissen lassen sich weitere Fragen formulieren:

Kommt es bei hoher Rametendichte zu dichteabhängigen Regulationsprozessen, insbesondere hinsichtlich des klonalen Wachstums ?

Wie ist der Zusammenhang zwischen der reproduktiven und der vegetativen Vermehrung?

Welchen Einfluß haben Standortfaktoren auf die Regulationsprozesse ?

Literatur

ERIKSSON,O.(1989): Seedling dynamics and life histories in clonal plants. Oikos 55:231-238.

GRIME,J.P. et al. (1986): Comparative plant ecology - a functional approach to common British species. University press, Cambridge.

HIEMEYER,F.(1993): Über einheimische Veilchen und ihre Kreuzungen im mittelschwäbischen Raum - Beobachtungen und Erkenntnisse. - Ber.Bayer.Bot.Ges.63 ("1992"): 81-102.

MAHN,E.-G.(1981): Zur Erfassung des Einflusses anthropogener Belastungen auf die Vegetation der Dübener Heide durch Bioindikatoren.- Naturwiss.Beiträge Museum Dessau, H.2, 5-20

NEUMEISTER,H. et al. (1991): Immissionsbedingte Stoffeinträge aus der Luft als geomorphologischer Faktor. - Geodynamik Bd.XII.1/2: 1-40.

SILVERTOWN,J. et al.(1993): Comparative plant demography - relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. J. of Ecology.,81,465-476.

WIEGAND,S.&AMARELL,U.(1994): Ecological studies in a pollution gradient: Do plant and animal communities respond differently? Archiv für Landschaftsforschung und Naturschutz 33: 271-286.

Friederike Erlinghagen
UFZ Leipzig-Halle
Sekt.Biozönoseforschung
Hallesche Str.44
06246 Bad Lauchstädt

Aussterbevorgänge bei Pflanzenarten aus Kalkmagerrasen im Schweizer Jura zwischen 1950 und 1985

Markus Fischer & Jürg Stöcklin

Habitatszerstörung durch Nutzungsintensivierung und Brachlegung extensiv bewirtschafteter Mähwiesen führte im Schweizer Jura nach dem 2. Weltkrieg zu einem teilweise dramatischen Rückgang vieler Arten von halbtrockenen Kalkmagerrasen (Zoller et al. 1986, Zoller & Wagner 1986). Nicht wenige der übriggebliebenen Flächen stehen heute unter Schutz. Die Erhaltung der gefährdeten Arten dieser Rasen ist jedoch nur gewährleistet, falls auf den restlichen noch intakten Flächen kein Aussterben stattfindet. Es stellt sich deshalb die Frage, ob nicht auch auf den verbliebenen Standorten Arten lokal aussterben, selbst wenn keine Nutzungsänderungen stattgefunden haben. Die Problematik ist umso aktueller, als die Flächen der noch verbliebenen Halbtrockenrasen oft klein und räumlich voneinander isoliert sind. Unser Beitrag verfolgt drei Ziele: Zuerst formulieren wir auf der Grundlage populationsbiologischer Überlegungen Hypothesen bezüglich der Ursachen des Aussterberisikos. Zweitens prüfen wir die Eignung pflanzensoziologischer Vergleichsaufnahmen für einen Test solcher Hypothesen. Drittens testen wir unsere Hypothesen anhand von Daten aus Kalkmagerrasen des Schweizer Jura.

Hypothesenbildung

Theoretische Überlegungen lassen erwarten, dass Populationsschwankungen infolge von Umwelt-, demographischer und genetischer Stochastizität zu einem Aussterberisiko führen, auch wenn die mittlere Zuwachsrate einer Population eins ist, die Population also stabil sein sollte (Menges 1991). Wir benützten demographische Daten von *Gentianella germanica* in der Umgebung von Basel, um ein Matrixmodell der Populationsdynamik dieser Art zu entwickeln (Fischer, unveröffentlicht). Das in Pascal implementierte Modell erlaubt, die Auswirkung stochastischer Änderungen demographischer Parameter auf die Aussterbewahrscheinlichkeit von Populationen zu untersuchen. Im besonderen wollten wir wissen, wie das Aussterberisiko von Populationen durch die unterschiedliche Anzahl ursprünglich vorhandener Individuen, durch die Grösse demographischer Fluktuationen sowie durch das Ausmass räumlicher Isolation beeinflusst wird. Unser Modell bestätigte Hypothesen aus der Literatur, dass die Aussterbewahrscheinlichkeit von Populationen in isolierten Habitaten umso grösser ist, (1) je kleiner die Populationsgrösse der betrachteten Art ist, (2) je grösser ihre Bestandesschwankungen von Jahr zu Jahr sind, und schliesslich (3) je grösser ihre räumliche Isolation von anderen Populationen ist.

Eignen sich pflanzensoziologische Daten für eine Überprüfung der Hypothesen?

Wie für theoretische Modelle üblich, basiert auch unser Modell auf demographischen Daten, die nur während weniger Jahre erhoben wurden. Die Voraussagen erstrecken sich

dagegen über lange Zeiträume von mindestens 50 Jahren. Umso wichtiger ist die Überprüfung der Voraussagen eines Modells anhand konkreter Daten. Bisher existieren jedoch kaum populationsdynamische Langzeituntersuchungen, an denen solche Prognosen überprüft werden könnten. Aus diesem Grund ist es verlockend, pflanzensoziologische Aufnahmen, die zu unterschiedlichen Zeiten auf denselben Flächen erhoben wurden, für eine zumindest qualitative Prüfung theoretischer Voraussagen, wie wir sie formuliert haben, zu verwenden. Auch die Erarbeitung Roter Listen und die Begründung von Schutzmassnahmen für einzelne Arten beruhen heute meistens auf der Auswertung von pflanzensoziologischem Aufnahmematerial, da nichts anderes zur Verfügung steht. Berücksichtigen muss man bei einem Vergleich alter und neuerer Aufnahmen vom gleichen Standort, dass jedes beobachtete Aussterben, d.h. das Fehlen einer Art in den jüngeren Aufnahmen, echt oder ein Artefakt sein kann. Weil die Pflanzen in einer Wiese nicht homogen verteilt sind, kann eine Art als ausgestorben registriert werden, falls die zweite Aufnahme nicht von genau derselben Fläche stammt und die Art im Aufnahmequadrat der ersten Aufnahme noch vorhanden ist ("Pseudoturnover"). Wir überprüften an zwei Standorten die Auswirkungen dieses Positionseffekts auf den Pseudoturnover. Tatsächlich kamen einige Arten einer ersten Aufnahme in einer zweiten Aufnahmefläche, die 15 m von der ersten entfernt war, nicht mehr vor. Wir stellten fest, dass sich dieser Pseudoturnover fast nur im Bereich der Arten mit einer Artmächtigkeit von wenigen Individuen ("minus"; mittlere Deckung 0.1%) abspielt. Wir stellten ausserdem fest, dass mit einer einzelnen pflanzensoziologischen Aufnahme im Mittel nur 67.4% des Artenbestands der Gesamtfläche erfasst wird. Deshalb sind für ein zukünftiges Monitoring gefährdeter Arten pflanzensoziologische Daten nicht optimal geeignet. Wünschenswert ist die Erhebung des Artbestandes auf der ganzen Fläche oder noch besser die regelmässige Erhebung der Populationsgrösse bedrohter Arten.

Test der Hypothesen anhand pflanzensoziologischer Aufnahmen 1950 und 1985

In mehreren Diplomarbeiten wurden um 1985 über 200 Halbtrockenrasen des Schweizer Jura wieder besucht, die H. Zoller um 1950 kartiert und pflanzensoziologisch aufgenommen hatte (Zoller et al. 1986). Aus diesen Arbeiten wählten wir die (wenigen!) Flächen aus, die nach wie vor Mesobrometen sind, keine offensichtlichen Nutzungsänderungen erfahren haben und von denen alte und neue Aufnahmen möglichst an der gleichen Stelle existieren. Dies ist bei 26 Flächen der Fall. Zum Test unserer Hypothesen verwendeten wir die 1950 geschätzte Artmächtigkeit als Mass für die Populationsgrösse. Wir gingen davon aus, dass sich die Wuchsform einer Art dazu eignet, das Ausmass von Bestandesschwankungen vorauszusagen. Wir nehmen an, dass annuelle und kurzlebige monokarpe (= "Bienne") Arten den grössten und klonal sich ausbreitende Arten den geringsten Bestandesschwankungen zwischen den Jahren unterliegen. Ausserdem gingen wir davon aus, dass Arten mit einer hohen Bindung an das *Mesobromion* stärker

räumlich isoliert sind als Arten ohne spezielle Bindung an diesen Lebensraum. Alle 185 in den Aufnahmen vorkommenden Arten wurden deshalb nach ihrer *Mesobromion*-Bindung (stark, gering, keine) und nach ihrer Wuchsform (Monokarpe, Perenne, klonale Arten ohne Ausbreitungstendenz, klonaler "Guerillatyp", klonaler "Phalanxtyp") klassifiziert.

Wir fanden, dass pro Standort in den 35 Jahren durchschnittlich 17 von 43 Arten verschwunden sind. Statistische Analysen ergaben, dass die Aussterberate der einzelnen Arten zwischen 1950 und 1985 signifikant abhängig war von der Artmächtigkeit, der Wuchsform sowie der *Mesobromion*-Bindung. Die Ergebnisse der Analyse bestätigten die theoretischen Erwartungen bzw. alle drei der oben formulierten Hypothesen. Die Aussterbewahrscheinlichkeit auf den 26 untersuchten Flächen ist grösser für Arten mit geringerer Artmächtigkeit (Hypothese 1), für Arten mit einer Wuchsform, die stärkere Bestandesschwankungen bedingt (Hypothese 2) und schliesslich für Arten mit höherer *Mesobromion*-Bindung, von denen wir annehmen, dass ihre Populationen stärker isoliert sind (Hypothese 3).

Die statistischen Analysen führten wir wegen des oben bereits diskutierten Problems des Pseudoturnovers sowohl am gesamten Datensatz als auch an einem reduzierten Datensatz durch, bei dem alle Beobachtungen von Arten mit einer Artmächtigkeit "minus" (mittlere Deckung 0.1%) weggelassen wurden. Die Ergebnisse blieben dabei unverändert.

Schlussfolgerungen

Nutzungsänderungen sind der Hauptgrund für den Rückgang der meisten Arten aus Kalkmagerrasen. Die verbliebenen Rasen, oft als Beispiel seltener gewordener Lebensräume unter Schutz gestellt, sind meist kleinere Habitatinseln, in denen die traditionelle Nutzung beibehalten wird. Unsere Ergebnisse zeigen, dass auch auf solchen Flächen Arten lokal aussterben, obwohl die Habitate intakt geblieben sind. Der in dieser Arbeit gewählte populationsbiologische Ansatz ermöglichte es uns, Eigenschaften von Arten zu identifizieren, die auch auf intakten Flächen besonders gefährdet sind.

Literatur

Menges, E. 1991. The application of minimum viable population theory to plants. Seiten 45-61 in: Falk, D.A. and Holsinger; K.E. (Hrsg.) Genetics and conservation of rare plants. Oxford University Press, Oxford: 45-61

Zoller, H.; Wagner, Ch. und Frey, V. 1986. Nutzungsbedingte Veränderungen in Mesobromion-Halbtrockenrasen in der Region Basel - Vergleich 1950-1985. "Abhandlungen", Münster, 48: 93-108.

Zoller, H. & Wagner, Ch. 1986. Rückgang und Gefährdung von Mesobromion-Arten im Schweizer Jura. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 87: 239-259.

Markus Fischer
Institut für Umweltwissenschaften
Universität Zürich
Winterthurerstr. 190
CH-8057 Zürich

Dr. Jürg Stöcklin
Botanisches Institut
Universität Basel
Schönbeinstr. 6
CH-4056 Basel

Keimungsbiologie und Dormanzverhalten der seltenen Ackerwildkrautarten *Centaurea cyanus, Consolida regalis* und *Bupleurum rotundifolium*

Gundula Günter

Die Keimung von Pflanzen erfolgt nicht zufällig, sondern nur, wenn die Bedingungen für die Etablierung und weitere Entwicklung der Pflanze möglichst günstig sind. Diese genaue Regulation von Keimzeitpunkt und Ort wird durch Umweltfaktoren (v.a. Temperatur, Niederschlag, Licht) gesteuert, welche die Induktion von Keimbereitschaft bzw. Dormanz bewirken. Das Vorkommen einer Art an einem Standort kann sogar wesentlich durch die für Keimung und Dormanzregulation notwendigen Umweltfaktoren bestimmt sein. Die Beziehungen zwischen Keimungsbiologie und Verbreitung werden am Beispiel der drei Ackerwildkrautarten *Centaurea cyanus, Consolida regalis* und *Bupleurum rotundifolium* untersucht.

Die drei untersuchten Arten sind gefährdete Segetalpflanzen mit winterannuellem Lebenszyklus. Lediglich *Centaurea* tritt auch in Sommerkulturen auf. Diese Art ist aufgrund ihrer geringen ökologischen Spezialisierung weiter verbreitet als *Consolida* und *Bupleurum* deren Vorkommen auf basenreiche, warme Standorte beschränkt ist. *Bupleurum* gedeiht nur auf extrem warmen, flachgründigen, skelettreichen Böden, *Consolida* greift auch auch auf tiefgründigere, kühlere Bereiche über (HOFMEISTER und GARVE, 1986, ARLT et al., 1991).

Die vorgestellten Untersuchungen umfassen Beobachtungen des Keimverhaltens am natür-lichen Standort, Diasporenbankuntersuchungen sowie keimungsbiologische Experimente.

Material und Methoden

Populationsbeobachtungen am natürlichen Standort und Diasporenbankuntersuchungen

Die Untersuchungen erfolgten auf einer seit Jahren ungedüngten und ungespritzten Ackerfläche mit skelettreichem, lehmigem Tonboden. Flachgründigkeit des Bodens und Westexposition der Fläche bewirken extreme Wärme und Trockenheit des Standortes. Invidueneiche Populationen der drei Arten kommen hier gemeinsam vor, so daß vergleichende Beobachtungen gut möglich sind..

Die eigentliche Untersuchungsfläche umfaßt 120 m^2. In diesem Bereich wurden 8 Beobachtungsquadrate von 1 m^2, zufällig verteilt, angelegt, in denen jeweils im Herbst der Jahre '92, '93 und '94 alle Keimlinge der drei Arten gezählt wurden. Im Mai '93, und '94 wurden aus den Quadraten Bodenproben zur Erfassung des nach der Auflaufperiode im Boden verbliebenen Samenvorrates entnommen: Pro Quadrat wurden 12 Proben mit einem Pürckauer-Bohrstock gezogen und zu einer Mischprobe vereinigt. In diesen wurde der Gehalt keimfähiger Samen mit der Keimmethode bestimmt.

Keimungsbiologische Untersuchungen

Um Veränderungen der Dormanz in Samen der drei Arten langfristig zu verfolgen, wurden frisch geerntete Samen im Juli 1993, in Nylonnetzen verpackt, 10 cm tief im Boden (tiefgründiger, frischer Auelehm) des Neuen Botanischen Gartens der Universität (NBG) vergraben. Parallel dazu wurde ein Teil der erntefrischen Samen bei Raumtemperatur trocken gelagert. Zu

Versuchsbeginn waren die Samen der Arten in unterschiedlichem Ausmaß primär dormant. Regelmäßig wurden Samenproben des Vergrabungsexperiments und der Raumtemperatur-Lagerung auf Keimfähigkeit bei 15°/5°C (im 12h-Wechsel) und verschiedenen Lichtbedingungen (12h Licht, gelegentliche Lichtreize beim Bonitieren der Versuche, Dunkel) getestet.

Ergebnisse

In jedem Untersuchungsjahr keimten auf der Versuchsfläche annähernd gleichviele Individuen von *Centaurea* und *Consolida*, während die Zahl der *Bupleurum*-Keimlinge im Herbst 1993 signifikant niedriger lag als in den beiden anderen Jahren (Tab. 1). Entsprechend war im Mai '94 eine signifikant höherer Bodensamenvorrat nachweisbar als im Mai des Vorjahres, Samen der beiden anderen Arten waren in der Diasporenbank nicht zu finden.

Tab. 1: Mittelwerte der Keimlingszahl und des Bodensamenvorrats am Versuchsstandort. Signifikante Unterschiede zwischen den Werten wurden mit Hilfe des Scheffe Tests ermittelt und sind mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnet (N=8, p=0,01).

	Herbst 1992 Keimlinge/m^2	Mai 1993 Samen/m^2	Herbst 1993 Keimlinge/m^2	Mai 1994 Samen/m^2	Herbst 1994 Keimlinge/m^2
Bupleurum	110 a	957 a	51 b	2564 b	101 a
Consolida	25	---	30	---	25
Centaurea	6	---	4	---	4

Abb. 1 zeigt die Veränderungen der Keimbereitschaft der Arten während des Untersuchungszeitraumes von August '93 bis 'Februar '95. Maximale Keimraten wurden bei "Boniturlicht" erzielt, nur diese sind dargestellt. Nach dem Abbau der primären Dormanz von *Consolida* und *Centaurea* bis zum Herbst '93: blieb die Keimbereitschaft von *Centaurea* konstant auf hohem Niveau, *Consolida* hingegen entwickelte im Winter Dormanz, die erst zum Herbst wieder abgebaut wurde. Überraschenderweise blieb *Bupleurum* bei Lagerung im Boden zu 100% dormant, bei über 90%iger Vitalität der Samen (Tetrazolium-Test, (ISTA 1985)). Dagegen verloren die bei Raumtemperatur trocken gelagerten Samen aller drei Arten die primäre Dormanz binnen weniger Wochen und keimten zu einem Prozentsatz von über 60%.

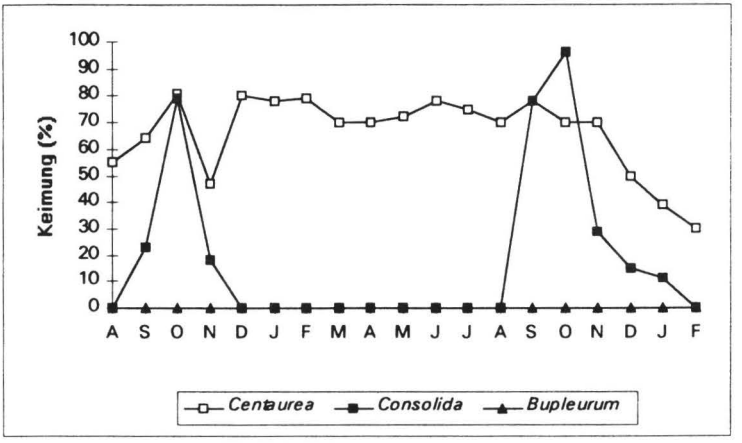


Abb. 1: Veränderung der Keimbereitschaft im Boden lagernder Samen von *Consolida regalis*, *Centaurea cyanus* und *Bupleurum rotundifolium* während des Untersuchungszeit-raumes von Aug.'93 - Feb.'95. Je 150 Samen pro Termin wurden bei 15°/5°C (12h-Wechsel) und "Boniturlicht" getestet.

Diskussion

Im Vergrabungexperiment erwies sich *Centaurea* als Art mit ganzjähriger Keimbereitschaft, entsprechend ihrem Auftreten in Winter- und Sommerkulturen, hingegen zeigt *Consolida* einen winteranuellen Dormanzzyklus (KARSSEN, 1982), der das ausschließliche Auftreten der Art in Wintergetreidebeständen erklärt. Das Verhalten von *Bupleurum* ist durch eine starke Tendenz der Samen zu dauerhafter Dormanz gekennzeichnet: Nicht nur im NBG verharren die Samen im Zustand der Keimruhe, auch am Untersuchungsstandort bleibt ein großer Teil der Samen dormant, wie ihre gute Nachweisbarkeit in der Samenbank zeigt. Die niedrige Keimrate im Herbst '93, verbunden mit hohem Bodensamenvorrat, deutet darauf hin, daß 1993 die Bedingungen für die Entwicklung der Keimbereitschaft von *Bupleurum*-Samen selbst am natürlichen Standort ungünstig gewesen sein müssen - vermutlich wegen der vergleichsweise kühlen und feuchten Witterung des Sommers (Tab. 2.). Bereits SALISBURY (1961) beobachtete geringe Auflaufraten von *Bupleurum* nach feuchten Sommern.

Tab. 2: Sommerliche Klimaverhältnisse während der Untersuchungsjahre (DEUTSCHER WETTERDIENST, Station Göttingen)

	1992	1993	1994
Niederschlagssumme Juni-September (mm)	228	319	249
Durchschnittstemperaturen Juni- September (°C)	17,4	15,18	17,08

Da *Bupleurum* Samen bei trockener Lagerung nach wenigen Wochen ihre primäre Dormanz verlieren, ist davon auszugehen, daß sie zur Entwicklung ihrer Keimfähigkeit, stärker als *Consolida* und *Centaurea*, lange Wärme- und Trockenperioden brauchen - die in Mitteleuropa nur an extremen Standorten, wie flachgründigen, skelettreichen sonnenexponierten Äckern zu finden sind. Das ausschließliche Vorkommen von *Bupleurum* auf diesen Standorten liegt somit auch in Keimungsbiologie und Dormanzverhalten der Art begründet. Vergleichbare Untersuchungen an Arten mit ähnlichen Vorkommen in Mitteleuropa, (*Scandix pecten-veneris, Caucalis platycarpos, Conringia orientalis* etc.) könnten zeigen, ob das für B*upleurum* beschriebene Keimverhalten charakteristisch für Ackerunkräuter dieses Verbreitungstyps ist.

Literatur

ARLT, K., HILBIG, W., ILLIG, H., 1991: Ackerunkräuter - Ackerwildkräuter. - A. Ziemsen Verlag, Wittenberg: 160 S.

HOFMEISTER, H., GARVE, E., 1986: Lebensraum Acker. - Parey, Berlin/Hamburg: 272 S.

ISTA (International Seed Testing Association), 1985: Internationale Vorschriften für die Prüfung von Saatgut. - Seed Sci.& Technol. 13, Supplement 1, 3-64.

KARSSEN, C.M., 1982: Seasonal patterns of dormancy in weed seeds. - In: A.A. KHAN (ed): The physiology and biochemistry of seed development, dormancy and germination. Elsevier, Amsterdam: 243-270.

SALISBURY, E. 1961: Weeds & aliens.- Collins, London: 384 S.

Gundula Günter
Systematisch-Geobotanisches Institut
Universität Göttingen
Untere Karspüle 2
37073 Göttingen

Untersuchungen zur Dichteabhängigkeit der Geruchlosen Kamille, *Tripleurospermum perforatum* (Asteraceae), eine Zielpflanze für die biologische Unkrautkontrolle in Kanada.

Hariet Hinz

Einleitung

Die Geruchlose Kamille, *Tripleurospermum perforatum* (Mérat) Wagenitz tritt je nach Habitat als Winter- oder Sommerannuelle, z.T. auch als kurzlebig perennierende Pflanze auf (HEGI 1987). *T. perforatum* wurde Mitte des letzten Jahrhunderts nach Nordamerika eingeschleppt, wo sie sich vor allem in den letzten drei Jahrzehnten exponentiell ausbreitete (WOO & al. 1991). Da chemische und mechanische Bekämpfungsmaßnahmen nicht immer erfolgreich oder ökonomisch sind, hat sich die Pflanze zu einem schwer kontrollierbaren Neophyten entwickelt, der in verschiedenen Ackerkulturen zu erheblichen Ernteausfällen führen kann (DOUGLAS & al. 1991). 1990 wurde ein Projekt zur biologischen Kontrolle der Geruchlosen Kamille initiiert. Dabei steht neben der Suche spezifischer phytophager Insektenarten und Pathogene auch die Erfassung populationsregulierender Prozesse innerhalb des Lebenszyklus der Pflanze im Vordergrund. Dazu gehört u.a. der Einfluss der Pflanzendichte auf Überleben und Reproduktion.

Material und Methoden

Im September 1993 wurden fünf verschiedene Dichten von *T. perforatum* (10, 100, 1.000, 10.000 und 25.000 Samen) in fünf Wiederholungen (als completely randomized block) auf jeweils 0,25 m^2 ausgesät. Um interspezifische Konkurrenz zu vermeiden wurden die Flächen regelmäßig gejätet. Im Dezember wurde die Anzahl etablierter Keimlinge für drei der fünf ausgesäten Dichten bestimmt. Während der folgenden Vegetationsperiode (1994) wurde die Pflanzendichte und die Anzahl Sproßachsen pro Pflanze zu drei weiteren Zeitpunkten aufgenommen. In den drei geringeren Dichten wurden alle Pflanzen pro Fläche gezählt und individuell markiert, in den beiden höheren Dichten wurden pro Fläche drei "subsamples" von je 10 x 10 cm ausgezählt. Reife Blütenköpfe wurden wöchentlich abgeschnitten und die Samen extrahiert. Neben dem Gesamtsamengewicht pro Fläche wurde auch die Anzahl produzierter Samen durch Abzählen und Abwägen von jeweils fünfmal 100 Samen bestimmt. Um die Keimungsrate zu ermitteln, wurden je 100 Samen pro Quadrat, d.h. fünf Wiederholungen pro Dichte, in Petrischalen ausgekeimt. Nach der Blüte wurde das Trockengewicht pro Fläche für Wurzeln und Sprosse getrennt aufgenommen. Die statistische Auswertung erfolgte mit Hilfe von Varianzanalysen (Dichte als Faktor mit fünf Stufen). Als Kontrast zur Trennung von Mittelwerten wurde der Scheffé-Test verwendet. Prozentwerte wurden Arksinus transformiert.

Ergebnisse

Etablierung der Rosetten

Während sich in der niedrigsten Dichte (10 Samen) im Mittel 86% aller Samen zu Rosetten entwickelten, fiel die Etablierungsrate bei 100 und 1.000 ausgesäten Samen signifikant ($F = 36{,}35$; $p < 0{,}001$) auf rund 25% ab, und betrug bei den beiden höchsten Dichten im Mittel nur etwa 14%. Die meisten Samen keimten im Herbst, ein geringerer Prozentsatz im Frühjahr. Eine Wintermortalität von im Herbst etablierten Keimlingen konnte in den drei niedrigeren Aussaatdichten nicht festgestellt werden.

Überleben

Ein Absterben von etablierten Rosetten kam nur in den beiden höchsten Dichten vor, und zwar überlebten in der zweithöchsten Dichte 70% und in der höchsten Dichte nur 37% der Rosetten bis zur Reproduktion im Sommer. Dabei trat die höchste Mortalität zwischen Juni und August, also während der Blüh- und Reproduktionsphase der Pflanze, auf.

Biomasse

Das Gesamttrockengewicht pro Fläche nahm bis 1.000 ausgesäte Samen signifikant zu ($F = 22{,}44$; $p < 0{,}001$), fiel dann aber in den beiden höchsten Dichten wieder stark ab, allerdings nicht unter den Wert der niedrigsten Dichte. Das Trockengewicht pro Pflanze nahm mit zunehmender Dichte stetig ab. Während bei der niedrigsten Dichte das Gewicht pro Pflanze bei durchschnittlich 14 g lag, wogen die Pflanzen der höchsten Dichte im Mittel nur 0,12 g. Die Gewichtsverhältnisse von Sproß zu Wurzel änderten sich mit zunehmender Dichte nicht signifikant und lagen zwischen 10.1 und 13.5 (Sproß : Wurzel).

Architektur

Pflanzen der beiden niedrigeren Dichten produzierten im Durchschnitt 1,5 bis 2 Sproßachsen, während die Pflanzen ab 1.000 ausgesäte Samen nur eine Sproßachse entwickelten. Außerdem blieben die Pflanzen mit zunehmender Dichte kleiner.

Reproduktion

Das Gesamtsamengewicht pro Fläche verhielt sich ähnlich wie das Trockengewicht: einer Zunahme des Gewichtes bis 1.000 ausgesäte Samen folgte eine starke Abnahme bis unter das produzierte Samengewicht der geringsten Dichte. Dies kann u.a. durch den steigenden Anteil sich nicht reproduzierender Pflanzen erklärt werden. Bis 1.000 ausgesäte Samen erreichten fast alle Rosetten das reproduktive Stadium, bei der höchsten Aussaatdichte nur rund 75%. Das Gewicht pro Einzelsame nahm mit zunehmender Aussaatdichte zwar signifikant ab ($F = 8{,}307$; $p < 0{,}001$), die Keimungsrate veränderte sich aber nicht ($p = 0{,}08$) und lag im Mittel bei 75%.

Diskussion

Obwohl bei der Abnahme der Etablierungsrate - vor allem bei den beiden mittleren Aussaatdichten - auch die Verdriftung von Samen durch Wind eine Rolle gespielt haben dürfte, ist bei

den beiden höchsten Aussaatdichten davon auszugehen, daß es sich um eine rein dichteabhängige Abnahme handelte. Bei der höchsten Aussaatdichte bildeten die Keimlinge einen durchgehend dichten Teppich, wodurch ein weiteres Keimen von Samen verhindert wurde. Durch die erst relativ spät eintretende Mortalität in den beiden höchsten Dichten waren die überlebenden Pflanzen in ihrer Entwicklung wahrscheinlich schon so weit fortgeschritten, daß keine Dichtekompensation mehr stattfinden konnte, d.h. der frei gewordene Raum konnte nicht mehr für eine zusätzliche Biomassen- oder Samenproduktion genutzt werden. Generell scheint die Geruchlose Kamille eher plastisch auf zunehmende Dichten zu reagieren, wie z.B. mit einer geringeren Anzahl Sproßachsen, verringerter Samenproduktion, geringerem Samengewicht, geringeren Anteil blühender Pflanzen, usw. Obwohl die Keimungsfähigkeit der Samen nicht signifikant beeinflusst wurde, ist es vorstellbar, daß Keimlinge aus leichteren Samen einen verringerten Etablierungserfolg aufweisen, und somit auch wieder Auswirkungen auf die nächste Generation haben (MARSHALL 1986).

Im Hinblick auf eine biologische Kontrolle der Geruchlosen Kamille in Nordamerika deuten die Ergebnisse der Untersuchung darauf hin, daß ein Angriff von Kontrollorganismen zu einem späteren Zeitpunkt von Vorteil sein könnte, da eine Pflanzen- oder Sprossachsenreduktion nicht kompensiert würde. Da selbst eine einzelne Pflanze über 100.000 Samen produzieren kann (KAY 1994), müßten samenfressende Insekten einen extrem hohen Prozentsatz (über 99%) zerstören, um einen Eintrag von Samen in die Samenbank zu verhindern. Eine Verminderung der Rosettendichte wiederum hätte nur dann Sinn, wenn der frei werdende Raum nicht neuerlich von keimenden Kamillen besetzt, sondern von anderen Pflanzenarten eingenommen würde.

Danksagung

T. Hunt für Ihre Unterstützung beim Schneiden der Blütenköpfe. D. Matthies für wertvolle Anregungen bei der Planung und Auswertung. H. Müller-Schärer und M. Schwarzländer für die Durchsicht des Manuskripts. Diese Untersuchung wurde durch das kanadische Landwirtschaftsministerium, sowie das Alberta Environmental Centre unterstützt.

Literatur

DOUGLAS, D.W., THOMAS, A.G., PESCHKEN, D.P., BOWES, G.G. & D.A. DERKSEN, 1991: Effects of summer and winter annual scentless chamomile (*Matricaria perforata* Mérat) interference on spring wheat yield. - Can. J. Plant Sci. 71: 841-850.

HEGI, G., 1987: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Spermatophyta. Band VI. Angiospermae, Dicotyledones 4. - Paul Parey, Berlin, Hamburg.

KAY, Q.O.N., 1994: *Tripleurospermum inodorum* (L.) Schultz Bip. - J. Ecol. 82: 681-697.

MARSHALL, D.L., 1986: Effect of seed size on seedling success in three species of *Sesbania* (Fabaceae). - Am. J. Bot. 73: 457-464.

WOO, S.L., THOMAS, A.G., PESCHKEN, D.P., BOWES, G.G., DOUGLAS, D.W., HARMS, V.L. & A.S. MCCLAY, 1991: The biology of Canadian weeds. 99. *Matricaria perforata* Mérat (Asteraceae). - Can. J. Plant Sci. 71: 1101-1119.

Hariet Hinz
CABI
International Institute of Biological Control
Delémont, Schweiz

Diasporenregen und Diasporenbank als Grundlagen der Regeneration artenreicher Feuchtwiesen aus Brachen ?

Kai Jensen

Einleitung

Artenreiche Feuchtwiesen gehören zu den bedrohtesten Lebensräumen im nordwestdeutschen Tiefland. Sie sind im Laufe der letzten Jahrzehnte sowohl durch Nutzungsintensivierung als auch durch Nutzungsaufgabe in ihren Flächenanteilen stark zurückgegangen (SCHRAUTZER 1988, KÖLBEL et al. 1990). Durch Nutzungsaufgabe werden die Standortbedingungen nicht irreversibel verändert. Aus diesem Grunde ist die Möglichkeit der Regeneration artenreicher Feuchtwiesen aus Brachen vor allem von dem Gesamtartenbestand der Brachfläche, der sich aus den Arten der aktuellen Vegetation, der Diasporenbank und des Diasporeneintrags zusammensetzt, abhängig.

Die Sukzession auf Feuchtgrünlandbrachen folgt Mustern, die es erlauben, Sukzessionskategorien (Brachestadien) festzulegen (Tab.1) (vgl. EKSTAM & FORSHED 1992). In einem frühen Sukzessionsstadium (Brachestadium I) erhöhen niedrigwüchsige, kurzlebige Arten, die auf eine Fortpflanzung durch Samen angewiesen sind, kurzzeitig ihre Deckungsanteile. Es folgt eine Phase, in der hochwüchsige Rhizompflanzen, die im Ausgangsbestand bereits vorhanden waren, zur Dominanz gelangen und die niedrigwüchsigen, konkurrenzschwachen Arten in ihren Deckungsanteilen stark zurückgehen oder sogar lokal aussterben (Brachestadium II). In dieser Phase kommt es in der Vegetationsperiode zu einer starken Produktion von Phytomasse, die während der Wintermonate nicht vollständig zersetzt wird, so daß sich eine Streuauflage bildet. In einem weiteren Sukzessionsschritt nehmen nitrophytische Arten, die in die Bestände aus den Randbereichen einwandern, in ihren Deckungsanteilen zu (Brachestadium III). Schließlich gelangen Phanerophyten zur Dominanz (Brachestadium IV). Dieses Stadium wird auf Feuchtgrünlandbrachen erst nach langer Zeit erreicht (vgl. ROSENTHAL 1992, FALINSKA 1995). Es ist nicht Bestandteil der vorliegenden Untersuchungen.

Tab. 1: Definition der Brachestadien (Erläuterung: siehe Text)

Brache-stadium	Vegetations-verteilung	Vegetations-höhe	Nitro-phyten	Streu-auflage	Artenzahl [pro 16m²]
I	homogen	niedrig	-	-	30-35
II	Dominanzbestände	hoch	-	+	10-15
III	Dominanzbestände	hoch	+	+	10-15

Um Vorhersagen über die Erfolgsaussichten der Regeneration artenreicher Feuchtwiesen aus Brachen treffen zu können, sind neben der genauen Kenntnis der aktuellen Vegetation auch

Kenntnisse über die Zusammensetzung und Größe der Diasporenbank und des Diasporenregens erforderlich.

Material und Methoden

Der Diasporenregen wurde auf einem von einer Feuchtwiese in einen brachliegenden Bestand führenden, acht Meter langem Transekt mit Hilfe von Trockenfallen (vgl. FISCHER 1987, POSCHLOD & JORDAN 1992, POSCHLOD & JACKEL 1993) erfaßt. Es wurden auf dem Transekt 8 Kunststofftrichter (Durchmesser 20 cm) als Diasporenfallen bodennah aufgestellt. Am unteren Ende der Kunsstofftrichter wurde ein Kunstfasernetz (Maschenweite 0,1 mm) befestigt. Die Leerung der Diasporenfallen erfolgte in zweiwöchigen Abständen im Zeitraum von Anfang April bis Ende Oktober 1994.

Die Bestimmung der gefangenen Diasporen erfolgte an Hand einer selbst angelegten Vergleichssammlung sowie nach den Werken von BERTSCH (1941) und BROUWER & STÄHLIN (1955).

Die Proben für die Diasporenbankuntersuchung wurden Anfang März 1994 als Mischprobe aus 39 zufällig verteilten Einstichen auf 9 unterschiedlich alten Feuchtgrünlandbrachen entnommen. Der Boden wurde anschließend im Trockenschrank bei +25° C getrocknet. Die getrockneten Bodenproben wurden über dampfsterilisierter Erde (Mischung Torf:Sand; 1:1) in ca. 0,3 cm Schichtdicke aufgetragen. Die Pikierschalen wurden auf Tischen im Freiland exponiert. Aufgelaufene Keimlinge wurden in regelmäßigen Abständen bestimmt (CSAPODY 1968, MULLER 1978), gezählt und entfernt. Nicht determinierbare Keimlinge wurden in Töpfe umgepflanzt und bis zur Bestimmbarkeit weiter kultiviert.

Ergebnisse

Räumliche Verteilung des Diasporenregens

Diasporen der Vertreter der Molinio-Arrhenatheretea wurden fast ausschließlich im genutzten Abschnitt des Transektes (TM) nachgewiesen (99,9 % der Gesamtdiasporenmenge dieser Artengruppe). Nur 0,1 % der Diasporen wurden in dem brachliegenden Abschnitt des Transektes (TB) registriert (Abb. 1). Kein Vertreter dieser Artengruppe erreichte in TB die Samenreife. Die dort gefangenen Diasporen müssen von TM nach TB ausgebreitet worden sein. Ein ähnliches Ergebnis zeigt die räumliche Verteilung des Diasporenregens der Molinietalia-Arten. Auch von diesen gelangte keine Art in TB zur Fruchtreife. 95,1 % der Diasporen wurden in TM und 4,9 % der Diasporen in TB nachgewiesen (Abb. 1). Bei den in

TB nachgewiesenen Diasporen handelt es sich um *Cirsium palustre*-Achänen, die als Pappusflieger größere Ausbreitungsdistanzen zurücklegen können.

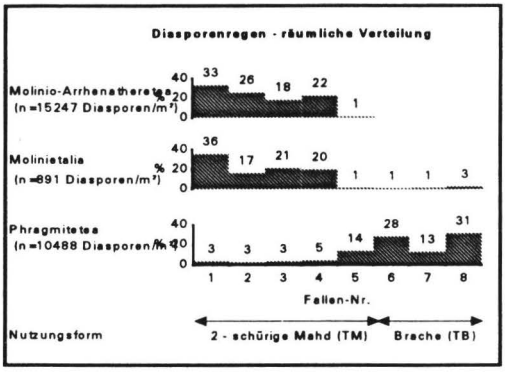


Abb.1: Räumliche Verteilung des Diasporenregens verschiedener Artengruppen entlang eines Transektes

Ein entgegengesetztes Muster der räumlichen Verteilung zeigen die Vertreter der Phragmitetea: Aus dieser Gruppe wurden 72,4 % der Diasporen in TB gefangen, während 27,6 % in TM registriert wurden (Abb. 1). *Carex acutiformis* erreichte in TM die Fruchtreife. Neben Diasporen dieser Art wurden aber auch zahlreiche *Calamagrostis canescens*-Karyopsen in TM nachgewiesen, die aus TB in den genutzten Bestand ausgebreitet worden sind.

Die Diasporendichte (Diasporen/m²) der Molinietalia-Arten ist mit 891 geringer als die der Molinio-Arrhenatheretea-Arten (15247 Diasporen/m²) sowie der Vertreter der Phragmitetea (10488 Diasporen/m²).

Beispielhaft lassen sich die Ausbreitungsdistanzen von *Juncus effusus* darstellen, da diese Art in der aktuellen Vegetation des Transektes

lediglich in dem Kleinquadrat T6 vorkommt. 98,18 % der gesamten registrierten Diasporenmenge von *Juncus effusus* wurden mit der Falle 6 gefangen. Aber auch in allen anderen Fallen des Transektes traten geringe Mengen der Samen dieser Art auf (Tab. 2).

Tab.2: Räumliche Verteilung des Diasporenregens von *Juncus effusus* entlang eines Transektes (n=24319 Diasporen/m²)

Fallen-Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8
Anteil an Gesamtmenge [%]	0,02	0,05	0,02	0,08	0,39	**98,18**	1,11	0,15

Dauerhaftigkeit der Diasporenbank

Das Verhältnis der Artenzahlen zwischen der aktuellen Vegetation der jeweiligen Feuchtgrünlandbrachen und der Diasporenbank ist für die Molinio-Arrhenatheretea-Arten für das Brachestadium I etwas größer als 1. Es finden sich also mehr Arten dieser soziologisch-ökologischen

Artengruppe in der aktuellen Vegetation als in der Diasporenbank. In den Brachestadien II und III hingegen sinkt das Verhältnis auf etwa 0,5 ab (Abb. 3).

Tab.3: Mittlere Keimlingsanzahl [Keimlinge/m²] einiger Molinio-Arrhenatheretea- und Molinietalia-Arten mit dauerhafter Diasporenbank für die einzelnen Brachestadien

	Brachestadium	I	II	III		Brachestadium	I	II	III
Molinio-	Poa trivialis	3340	1159	686	Molinietalia	Lychnis flos-cucli	1528	440	20
Arrhenatheretea	Holcus lanatus	1057	120	7		Caltha palustris	133	746	280
	Cardamine pratensis	8102	133	420		Lotus uliginosus	107	107	80
	Ranunculus repens	5890	1919	1639		Hypericum tetrapterum	98	67	20
	Cerastium holosteoides	693	560	20					

Diasporen von *Poa trivialis, Holcus lanatus, Cardamine pratensis, Ranunculus repens, Glyceria fluitans* und *Cerastium holosteoides* wurden regelmäßig im Boden nachgewiesen, auch wenn diese Arten in der aktuellen Vegetation fehlten. Allerdings nimmt die Keimlingsanzahl mit zunehmendem Brachestadium ab (Tab. 3). Das Verhältnis der Artenzahl der aktuellen Vegetation zur Artenzahl der Diasporenbank beträgt für die Molinietalia-Arten für das Brachestadium I etwa 1.

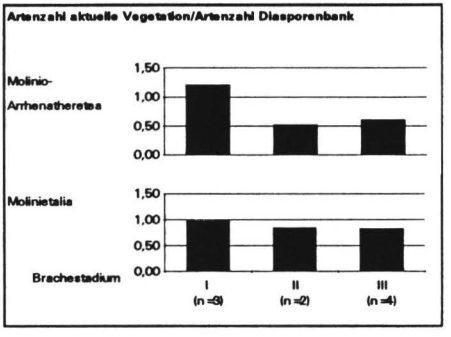


Abb.3: Verhältnis der Artenzahl der aktuellen Ve-getation zur Artenzahl der Diasporenbank für ausgewählte Artengruppen (n: Anzahl der Untersuchungsflächen pro Brache-stadium)

In den Brachestadien II und III sinkt das Verhältnis auf Werte um 0,7; die aktuelle Vegetation der Dauerfläche enthält also weniger Molinietalia-Arten als die Diasporenbank (Abb. 3).In der Diasporenbank der untersuchten Feuchtgrünlandbrachen ist keine Molinietalia-Art regelmäßig vorhanden, wenn sie in der aktuellen Vegetation fehlt. Keimlinge von *Lychnis flos-cuculi, Caltha palustris, Lotus uliginosus* und *Hypericum tetrapterum* konnten aber für einige Untersuchungsflächen in der Diasporenbank nachgewiesen werden, auch wenn diese Arten in der aktuellen Vegetation fehlen. Eine Abnahme der Keimlingsanzahlen/m² bei zunehmendem Brachestadium ist bei den Molinietalia-Arten nicht durchgängig erkennbar. Lediglich für *Lychnis flos-cuculi, Lotus uliginosus* und *Hypericum tetrapterum* wurde ein solcher Zusammenhang festgestellt (Tab. 3).

Diskussion

Räumliche Verteilung des Diasporenregens

Eine durch geringe Ausbreitungsdistanzen verursachte große Übereinstimmung zwischen dem Diasporenniederschlag und der aktuellen Vegetation in unmittelbarer Nähe der Diasporenfallen fanden auch POSCHLOD & JORDAN (1992). Die größte Menge der Diasporen eines fruchtenden Individuums wird oft nur über sehr kurze Entfernungen ausgebreitet, so daß sich eine maximale Diasporendichte in unmittelbarer Nähe des "Spenderindividuums" findet (VERKAAR et al. 1983, MÜLLER-SCHNEIDER 1986). Die geringe Menge über längere Distanzen ausgebreiteter Diasporen in den Diasporenfallen läßt sich jedoch auch darauf zurückführen, daß die Wahrscheinlichkeit, daß eine ausgebreitete Diaspore mit einer Falle gefangen wird, mit dem Quadrat des Ausbreitungsradius abnimmt, da die Diaspore vom "Spenderindividuum" aus in alle Richtungen in die (zweidimensionale) Fläche hinein ausgebreitet werden kann. Aussagen über das Ausbreitungsvermögen und -verhalten der Grünland- und Feuchtgrünlandarten lassen sich aus den Ergebnissen der angewandten Methode nur sehr begrenzt ableiten. In zukünftigen Untersuchungen zum Ausbreitungsverhalten dieser Arten sollte eine direkte Beprobung der durch eine Nutzung vorhandenen Ausbreitungsvektoren erfolgen (vgl. WELCH 1985, BAKKER 1989).

Dauerhaftigkeit der Diasporenbank

Es ist vielfach belegt, daß der Unterschied in der Artenzusammensetzung zwischen aktueller Vegetation und Diasporenbank im Laufe einer fortschreitenden Sukzession zunimmt (MAJOR & PYOTT 1966, VAN DER VALK & DAVIS 1976, WHIPPLE 1978). Diese Tendenz ist auch auf den untersuchten Feuchtgrünlandbrachen feststellbar.

Charakteristische Arten früherer Sukzessions- bzw. Brachestadien lassen sich auch dann noch in der Diasporenbank späterer Sukzessionstadien nachweisen, wenn sie in der aktuellen Vegetation fehlen. Die Ursache für dieses Phänomen ist die Langlebigkeit der Diasporen vieler Arten im Boden.

Die für die Diasporen charakteristischer Molinio-Arrhenatheretea-Arten (*Poa trivialis, Holcus lanatus, Cardamine pratensis, Ranunculus repens* und *Cerastium holosteoides*) ermittelte große Dauerhaftigkeit der Diasporenbanken ist durch eine Vielzahl von Untersuchungen belegt (CHIPPENDALE & MILTON 1934, PFADENHAUER & MAAS 1987, BAKKER 1989, GUGERLI 1993, MILBERG & HANSSON 1993). Auch für die meisten der in der vorliegenden Untersuchung als dauerhaft eingestuften Diasporen der Molinietalia-Arten (*Myosotios palustris* agg., *Lychnis flos-cuculi, Lotus uliginosus* und *Hypericum tetrapterum*) finden sich in der

Literatur vergleichbare Angaben zur Dauerhaftigkeit der Diasporen (CHIPPENDALE & MILTON 1934, PFADENHAUER & MAAS 1987, BAKKER 1989, DRÜCKHAMMER 1991, WRIEDT 1991, ROSENTHAL 1992).

Schlußfolgerungen für den Naturschutz

Die Entwicklung artenreicher Feuchtwiesen aus brachliegenden Beständen scheint nach den vorliegenden Ergebnissen möglich zu sein. Dies bestätigen auch Untersuchungen von MÜLLER et al. (1992) an brachliegenden Wassergreiskraut-Wiesen.

Während die langlebigen Diasporenbanken wiesentypischer Arten als Grundlage einer Regeneration artenreicher Feuchtwiesen aus Brachen gelten können, kann dem Diasporeneintrag durch natürliche Ausbreitungsvektoren nach den vorliegenden Ergebnissen nur eine geringe Rolle zugesprochen werden. Aus Sicht des botanischen Artenschutzes bleibt festzuhalten, daß der Erhaltung noch vorhandener artenreicher Feuchtwiesen absolute Priorität einzuräumen ist, da für seltene oder gefährdete Pflanzenarten eine Überdauerung in der Diasporenbank nur sehr vereinzelt nachgewiesen werden konnte.

Literatur

BAKKER, J. P. - 1989 - Nature Management by Grazing and Cutting. - Geobotany 14: 397S.

BERTSCH, K. - 1941 - Früchte und Samen. - Handb. prakt. Vorgeschichtsforschung I. - Stuttgart.

BROUWER, W. & A. STÄHLIN - 1955 - Handbuch der Samenkunde. - Frankfurt (Main).

CHIPPENDALE, H.G. & W.E.J. MILTON - 1934 - On the viable seeds present in the soil beneath pastures. - J. Ecol. 22: 508-531.

CSAPODY, V. - 1968 - Keimlingsbestimmungsbuch der Dikotyledonen. - Budapest.

DRÜCKHAMMER, A. - 1991 - Untersuchungen zur Samenbank ausgewählter Grünlandgesellschaften. - Diplomarbeit am Bot. Inst. Kiel, Polykopie: 106S.

EKSTAM, U. & N. FORSHED - 1992 - Om hävden upphör. Kärlväxter som indikatorarter i ängs- och hagmarker. - Solna.

FALINSKA, K. - 1995 - Genet disintegration in *Filipendula ulmaria*: consequences for poipulation dynamics and vegetation succession. J. Ecol. 83: 9-21.

FISCHER, A. - 1987 - Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Sekundärsukzessionen. - Diss. Bot. 110: 234 S.

GUGERLI, F. - 1993 - Samenbank als Grundlage für die Rückführung von Fettwiesen zu extensiv genutzten, artenreichen Wiesen? - Bot. Helv. 103: 177-191.

KÖLBEL, A., K. DIERSSEN, H. GRELL & K. VOß - 1990 - Zur Veränderung grundwasserbeeinflußter Niedermoor- und Grünland Vegetationstypen des nordwestdeutschen Tieflandes - Konsequenzen für Extensivierung und Flächenstillegung (Brache). - Kieler Not. Pflanzenkd. Schl.-Holst. 20(3): 67-89.

MAJOR, J. & W. PYOTT - 1966 - Buried, viable seeds in two california bunchgrass sites and their bearing on the definition of a flora. - Vegetatio 13: 253-282.

MILBERG, P. & M.L. HANSSON - 1993 - Soil seed bank and species turnover in a limestone grassland. - J. Veg. Sci. 4: 35-42.

MULLER, F.M. - 1978 - Seedlings of the North-western European lowland. A flora of seedlings. - The Hague.

MÜLLER, J., ROSENTHAL, G. & H. UCHTMANN - 1992 - Vegetationsveränderungen und Ökologie nordwestdeutscher Feuchtgrünlandbrachen. - Tüxenia : 223-244.

MÜLLER-SCHNEIDER, P. - 1986 - Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. - Ver. Geob. Inst. Stift. Rübel 85: 1-263.

PFADENHAUER, J. & D. MAAS - 1987 - Samenpotential in Niedermoorböden des Alpenvorlandes bei Grünlandnutzung unterschiedlicher Intensität. - Flora 179: 85-97.

POSCHLOD, P. & A.-K JACKEL - 1993 - Untersuchungen zur Dynamik von generativen Diasporenbanken von Samenpflanzen in Kalkmagerrasen. 1. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporenregens und der Diasporenbank auf zwei Kalkmagerrasenstandorten der Schwäbischen Alb.. - Flora 188: 49-71.

POSCHLOD, P. & S. JORDAN - 1992 - Wiederbesiedlung eines aufgeforsteten Kalkmagerrasenstandortes nach Rodung. - Z. Ökologie u. Naturschutz 1: 119-139.

ROSENTHAL, G. - 1992 - Erhaltung und Regeneration von Feuchtwiesen. - Diss. Bot. 182: 283S.

SCHRAUTZER, J. - 1988 - Pflanzensoziologische und standörtliche Charakteristik von Seggenriedern und Feuchtwiesen in Schleswig-Holstein. - Mitt. AG. Geobot. 38: 189.

VAN DER VALK, A.G. & C.B. DAVIS - 1976 - The seed banks of prairie glacial marshes. - Can. J. Bot. 54: 1832-1838.

VERKAAR, H.J., A.J. SCHENKEVELD & M.P. VAN DE KLASHORST - 1983 - The Ecology of Short-lived Forbs in Chalk Grasslands: Dispersal of Seeds. - New. Phytol. 95: 335-344.

WELCH, D. - 1985 - Studies in the grazing of heather moorland in north-east Scotland. IV. Seed dispersal and plant establishment in dung. - J. Appl. Ecol. 22: 461-472.

WRIEDT, S. - 1991 - Vegetationskundliche Untersuchungen im Schwentinetal unter besonderer Berücksichtigung des Samenpotentials ausgewählter Gesellschaften. - Diplomarbeit Bot. Inst. Kiel, Polykopie: 68S.

Kai Jensen
Projektzentrum für Ökosystemforschung an der CAU Kiel
Schauenburger Str. 122
24145 Kiel

Reduced reproductive success in small populations of the fragmented grassland species *Primula veris* L. and *Gentiana lutea* L.

Marc Kéry and Diethart Matthies

As a consequence of human activities many plant species today exist only in fragmented and isolated populations. Small populations are more likely than large populations to become extinct due to stochastic fluctuations of environmental conditions and demographic stochasticity. Small populations are also threatened by inbreeding and loss of genetic variation that reduces their chances to adapt to environmental changes. In addition, important interactions between species, e.g. plant pollinator mutualisms, may become disrupted in small populations. One of the first processes affected by reduced population size is often replication. We studied reproductive success in relation to population size in two declining species of nutrient-poor grasslands, *Gentiana lutea* and *Primula veris*.

In 27 studied populations of *Gentiana lutea* (1 to 3430 flowering plants), reproductive success was significantly related to population size. The number of seeds per fruit and per plant increased strongly with population size (Figure 1), but seed mass decreased. Total seed yield was higher in large than in small populations. Reproduction was especially affected in populations consisting of less than about 200 flowering plants. Differences among populations in mean plant size did not account for these relationships, suggesting that variation among populations in habitat quality was not responsible for the observed patterns. The reduced reproduction in small populations is therefore probably the result of pollinator limitation or inbreeding. in a pollinator-exclusion experiment, bagged flowers showed the same reproduction patterns as plants in small populations: a high seed abortion rate, very low seed set but larger seeds. The number of plants in 20 studied populations of *Primula veris* (9 to 13060) was not related to 14 out of 18 investigated habitat variables. Plants were smaller in large populations. However, the number of fruits, the number of seeds per fruit and consequently the number of seeds per plant (Figure 2) were significantly higher in large than in small populations. Individual seed mass was lower in large populations, but the higher number of seeds more than compensated for this and seed yield per plant was higher in large populations. Reproduction in *P. veris* was especially reduced in in populations smaller than about 50 flowering plants. As in *G. lutea* differences among populations of *P. veris* in mean plant size did not account for the observed relationships, suggesting that lower habitat quality was not responsible for these patterns. Because *P. veris* is an obligate outbreeder and a heterostylous species in which only crosses between morphs result in seed set, lack of suitable pollination is alikely explanation for the reduced reproduction in small populations of *G. lutea* and *P. veris* will reduce their tolerance to variations in mortality and may in the long term result in the decline and extinction of local populations. The results of this study suggest, that population size alone may be an unreliable predictor of population persistence , even for long lived plant species. A population may consist of many plants although reproduction is far from sufficient to produce sufficient recruits to the population.

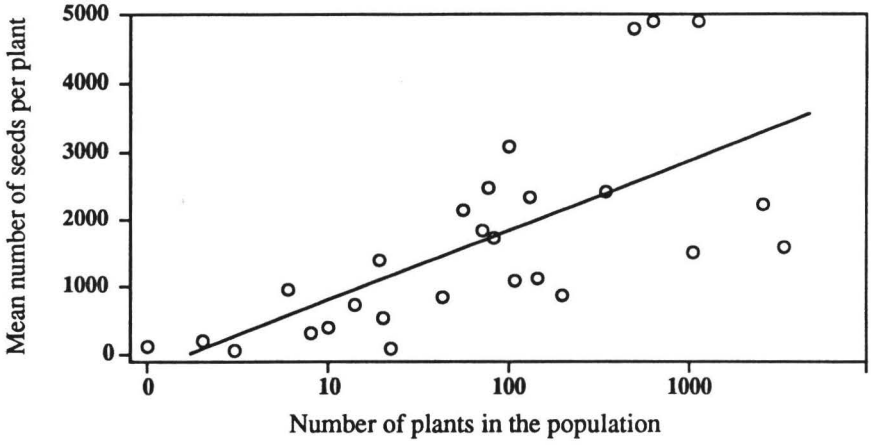


Fig.1: The relationship between the mean number of seeds per plant and population size in *Gentiana lutea* ($r^2 = 0.46$, d.f. = 25, $p < 0.001$).

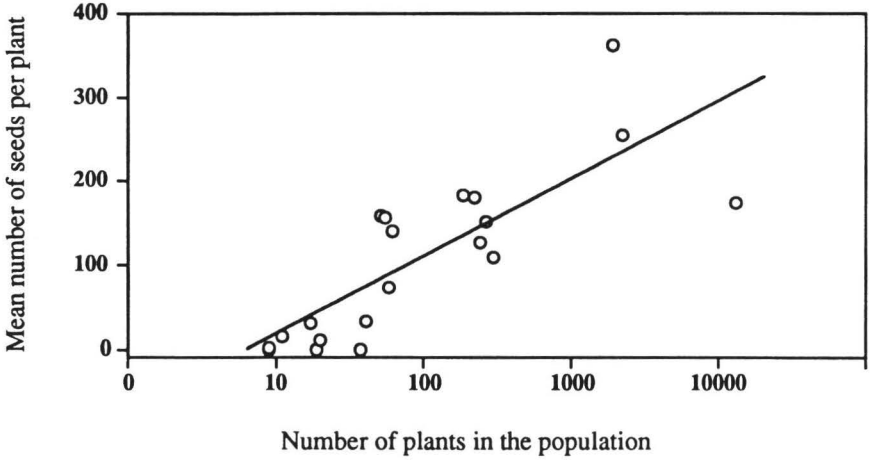


Fig.2: The relationship between the mean number of seeds per plant and population size in *Primula veris* ($r^2 = 0.65$, d.f. = 18, $p < 0.0001$).

Marc Kéry and Diethart Matthies
Botanisches Institut, Schönbeinstr. 6, CH - 4053 Basel and
Institut für Umweltwissenschaften der Universität Zürich,
Winterthurstrasse 190, CH - 8057 Zürich
e-mail: kerym@ubaclu.unibas.ch and matthies@uwinst.unizh.ch

Samenbankpotential und Diasporenverdriftung in überschwemmten Feuchtwiesen

Carola Kleinschmidt und Gert Rosenthal

Einleitung

Für Renaturierungsmaßnahmen in Feuchtwiesen wird oft das Fehlen des entsprechenden biotischen Potentials zum limitierenden Faktor, selbst wenn die Standortsbedingungen (Nährstoff- und Wasserhaushalt und Nutzung) stimmen. Viele Zielpflanzenarten der Feuchtwiesen (wie z.B. *Caltha palustris*) haben keine permanente Samenbank im Boden; ihre Diasporen müssen aus mehr oder weniger entfernt liegenden Mutterpopulationen herantransportiert werden. Ein wichtiges Fernverbreitungsmedium für Diasporen in Flußauen war vor ihrer Eindeichung das Überschwemmungswasser, das diese „gezielt" an jene Standorte brachte, die auch geeignete Standortsbedingungen für die Etablierung aufwiesen. Diese Transport- und Vernetzungsfunktion ist heute nur noch in wenigen Flußtälern gegeben, so daß die intendierte Renaturierung im Sinne der biologischen Anreicherung in ausgeräumten Landschaften sehr lange dauern kann.

Ziel der vorliegenden Untersuchung ist es, das Samenpotential und die Diasporenfracht des Überschwemmungswassers in einem noch naturnahen, regelmäßig überschwemmten Feuchtwiesengebiet, den Wümmewiesen bei Bremen zu untersuchen, um

- die Bedeutung winterlicher Überschwemmungen für die Diasporenverdriftung in Feuchtwiesengebieten und für ihr Renaturierungspotential deutlich zu machen,
- die Bedeutung der hydrochoren Verbreitung für einzelne Pflanzenarten zu quantifizieren,
- Strategietypen hinsichtlich Regenerations- und Ausbreitungsverhalten zu erarbeiten und
- die Rahmenbedingungen für ihre Verbreitung zu benennen.

Gebietsbeschreibung

Die Borgfelder Wümmewiesen bei Bremen sind mit 677 Hektar eines der letzten, größeren, periodisch überfluteten Feuchtwiesengebiete Nordwest-Deutschlands. Die Überschwemmungen finden regelmäßig im Winter statt. Die Vegetation teilt sich entsprechend der Geländemorphologie, in zwei Teilgebiete. Im Süden liegen die kennartenreichen Feuchtwiesen (v.a.Wassergreiskraut-Wiesen); im höher gelegenen nördlichen Teil dominieren dagegen beweidete Flutrasen (häufig mit *Deschampsia caespitosa*-Dominanz) und kennartenverarmte Molinietalia-Fragmentgesellschaften. In den Senken kommen im südlichen Teil Großseggenrieder, im nördlichen Teil dagegen kleinere Röhrichtbestände vor. Entlang der Wege und und Gräben ziehen sich durch das ganze Gebiet Bestände mit Ruderalvegetation.

Methoden

1. Vegetation und Samenbank: Auf zwei Standorten (Wiese und Weide) wurden jeweils 100 Bodenproben genommen und das Samenpotential mit Hilfe der Keimungsmethode (FISCHER 1987, BAKKER 1989) bestimmt. Dabei wurden die Bodenproben, getrennt in zwei Horizonten

(0-3 cm und 3-6 cm), untersucht. Das Verhältnis der Keimzahlen zwischen unterem und oberem Horizont (Quotient Qsb) kann als relatives Maß der "ökologischen Langlebigkeit" (tatsächliche Lebensdauer von Samen im Gelände) herangezogen werden (SCHENKEVELD & VERKAAR 1984, BAKKER 1989). Qsb wurde von A = langlebige Samenbank bis E = kurzlebige Samenbank klassifiziert (vergl. ROSENTHAL 1992).

2.Diasporen im Spülsaum: Zwischen Januar und Mai 1994 wurden von den Spülsäumen, die nach den winterlichen Überschwemmungen an und auf Deichen und Wegen zurückblieben, 83 Proben mit angeschwemmtem Getreibselmaterial genommen. Die Proben (Probenmenge ca. 800 cm^3) wurden in Keimschalen im Gewächshaus kultiviert und die Keimlinge ausgezählt (FISCHER 1987). Insgesamt wurden 3560 Keimlinge von 81 Pflanzenarten erfaßt.

Ergebnisse

Verteilung von Pflanzenartengruppen

In einem ersten Überblick sollen hier die Artenzahlen und Mengenverhältnisse einzelner soziologischer Artengruppen in der aktuellen Vegetation, in der Samenbank des Bodens und im hydrochor verbreiteten Driftgut wiedergegeben werden (Tab. 1). Die Ergebnisse zeigen, daß sich die Vegetation im Diasporenvorrat des Bodens und des Driftgutes nicht proportional widerspiegelt, sondern sich aufgrund innerer (artspezifischer) Eigenschaften und äusserer Bedingungen (z.B. Überschwemmungsdauer) bestimmte (z.T. schwer zu interpretierende) Verschiebungen in diesen floristischen Kompartimenten ergeben. So sind in Boden und Driftgut die „Arten gestörter Standorte" überproportional stark vertreten, während sie im Grünland fehlen. Umgekehrt treten die im Grünland häufigen Röhricht- und Großseggenriedarten in den Kompartimenten „Samenbank" und „Driftgut" zurück. Die Diasporen von Bäumen (*Alnus glutinosa* und *Betula pubescens*) waren nur im Driftgut zu finden.

Im Boden waren besonders jene Arten häufig, die im Gebiet Flutrasen staunasser, häufig gestörter Standorte aufbauen (u.a. *Ranunculus repens, R. flammula, Poa trivialis, Agrostis canina* und *Deschampsia caespitosa*). Bemerkenswert ist die hohe Dominanz der Feuchtwiesenart *Lychnis flos cuculi* im Samenvorrat des Bodens.

Im Driftgut waren *Ranunculus repens, Cardamine pratensis, Mentha arvensis, Alnus glutinosa, Galium palustre* und *Rorippa palustris* am häufigsten. *Cardamine* war ausschließlich als vegetative Diaspore in Form von Teilblättchen vorhanden, aus denen Wurzeln und Stengel austrieben. Zwischen Januar (Ende der ersten Hochwasserphase) und Mai (Ende der letzten Hochwasserphase) sanken 95% der Diasporen ab.

Strategietypen

Der Vergleich der tatsächlichen Vegetation des Gebietes mit dem Samenpotential im Boden und den Diasporen im Spülsaum zeigte, daß die Pflanzen offensichtlich sehr unterschiedliche Mechanismen zur Regeneration nutzen können, die -zumindest für einige Arten- in direktem Zusammenhang zu ihrer Konkurrenzfähigkeit stehen. Hier sollen beispielhaft Vertreter verschiedener Strategietypen bezüglich des Regenerations- und Ausbreitungsverhaltens besprochen werden (Tab. 2).

Tab. 1: Verteilung von soziologischen Artengruppen im Pflanzenbestand, in der Samenbank des Bodens und im Spülsaum von Sumpfdotterblumenwiesen

	Pflanzen-bestand		Samen-bank		Spülsaum	
Artengruppen ↓	Anteil (%)	Artenzahl	Anteil (%)	Artenzahl	Anteil (%)	Artenzahl
Wirtschaftsgrünland	66	35	93	34	77	26
Röhrichte/Großseggenrieder	34	12	7	6	9	13
Pflanzen gestörter Standorte			0,5	4	2	14
Wälder					12	2
Gesamtartenzahl		47		44		55

Ranunculus repens kann sich sowohl über Stolonen in der bestehenden, dichten Vegetationsdecke ausbreiten (die für Keimlinge schlechte Etablierungsmöglichkeiten bietet), als auch durch Überschwemmungen verbreitet werden, um neue Habitate zu besiedeln (Invasion). Zusätzlich wird eine langlebige Samenbank aufgebaut. Das häufige Vorkommen in der Vegetation stützt die These von GRIME 1979, daß ein genereller Zusammenhang, zwischen der Anzahl der Regenerationsmechanismen einer Art und ihrer Abundanz im Gelände besteht. *Lychnis flos cuculi* und *Ranunculus flammula* traten nicht im Spülsaum auf. Sie bilden jedoch eine langlebige Samenbank, die in den von uns untersuchten, periodisch gestörten Habitaten die Grundlage für eine Regeneration bietet (FENNER 1985). Zudem können diese Arten sich durch kurze Ausläufer auch vegetativ an ihrem Wuchsort regenerieren.
Die Diasporen von *Caltha palustris* wurden durch die winterlichen Überschwemmungen nicht verbreitet; dabei wird *Caltha* als hydrochor beschrieben (MÜLLER-SCHNEIDER 1986). Möglicherweise waren die bereits im Mai/Juni ausgestreuten Samen zu Beginn der Winterüberschwemmungen schon in den Boden eingearbeitet. Die Diasporen bilden kein langlebiges Samenpotential, vermutlich erfolgt aber eine saisonale Regeneration nach Froststratifikation (GRIME ET AL. 1988). Die vegetative Verbreitung beschränkt sich auf Seitentriebe am Rande des Horstes.
Oenanthe fistulosa, Filipendula ulmaria, Thalictrum flavum und *Iris pseudacorus* können sich saisonal über Samenkeimung als auch vegetativ über Rhizome regenerieren. Ihre Diasporen sind wasserverbreitet, besitzen besondere Schwimmgewebe und sind recht groß. Auffallend ist, daß sie keine langlebige Samenbank bilden.
Senecio aquaticus und *Pedicularis palustris* sind alleine auf die saisonale Regeneration durch Diasporen angewiesen, da sie keine ausdauernde Samenbank aufbauen. Pedicularis-Samen wurden mehrfach im Schwemmgut nachgewiesen. Beide Arten reagieren empfindlich auf Mahd vor der Fruchtreife, weil dann die Samenreife verhindert wird. Beide gelten deshalb im intensiv bewirtschafteten Grünland als gefährdet (FINK 1996).

Tab. 2: Regenerations- und und Ausbreitungsstrategien einiger Feuchtwiesenarten (z.T. nach GRIME ET AL. 1988)

	Regenerative Strategien			Verbreitungs-mechanismen		
Arteigen-schaften	Vegetative Regeneration (Rhizome, Stolonen)	Saisonale Regeneration (Diasporen)	Langlebige Samenbank	Wasserverbreit-ung	Windverbreitung	Häufigkeit in der Vegetation
Bedingungen, unter denen Arteigen-schaften Vorteile bieten	ungestörte, dichte Vegetation	vorhersagbare, saisonale Störungen (Mahd, Überschwemmungen)	zeitlich unvorhersagbare Störungen (z.B. katastrophale Überschwem-mungsereignisse)	„gezielte" Fernverbreitung an potentiell günstige Standorte	„ungerichtete" Fernverbreitung	
Ranunculus repens	X	X	X	X		sehr häufig
Lychnis flos-cuculi	(X)	X	X		X	häufig
Caltha palustris	X	?		?		häufig
Oenanthe fistulosa	X	X		X		selten
Pedicularis palustris		X		X		sehr selten
Senecio aquaticus		X			X	selten

Resümee

1. Winterliche Überschwemmungen verdriften große Mengen an Diasporen und haben damit eine Vernetzungsfunktion in der Landschaft und Bedeutung für die Regeneration devastierter Teilgebiete.

2. Die verdriftete Samenmenge ist nicht allein eine Funktion der Häufigkeit einer Art im Gebiet, sondern abhängig von externen Bedingungen (Zeitpunkt der Nutzung: Ermöglichung der Samenreife; Zeitpunkt der Überschwemmungen) und internen, artspezifischen Eigenschaften (Samenproduktion, Zeitpunkt der Samenreife, Schwimmfähigkeit der Diaspore).

3. Das biotische Potential für die Renaturierung rekrutiert sich aus noch im Gebiet vorhandenen Restpopulationen, dem Samenpotential im Boden und dem durch verschiedene Ausbreitungsagentien herangetragenen

Diasporenregen. Die Regenerations- und Ausbreitungsmöglichkeiten einer Art lassen sich zu integrierten Strategietypen zusammenfassen, die die Häufigkeit oder Seltenheit z.T. erklären und Grundlage für Naturschutzanwendungen liefern könnten.

Literatur

BAKKER J.P. (1989): Nature management by grazing and cutting.- Geobotany 14: 400 S.

FENNER, M. (1985): Seed Ecology.- Outline studies in Ecology: 151 p.

FISCHER (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Sekundärsukzessionen. Die Bedeutung von Samenbank und Samenniederschlag für die Wiederbesiedlung vegetationsfreier Flächen in Wald- und Grünlandgesellschaften.- Diss. Bot. 110: 234 S.

FINK, S. (1996): Verbreitung, Soziologie und Ökologie von Pedicularis palustris in Niedersachsen.- Diplomarbeit Univ. Bremen (in Vorber.)

GRIME, J.P. (1979): Plant strategies and vegetation processes.- 222 p.

GRIME, J.P., HODGSON, J.G., HUNT, R. (1988): Comparative plant ecology.- 742 p.

MÜLLER-SCNEIDER, P. (1986): Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens.- Veröff. des Geobot. Inst. ETH Zürich, Stift. Rübel 85: 263 S.

ROSENTHAL, G. (1992): Erhaltung und Regeneration von Feuchtwiesen.- Diss. Bot. 182: 283 S.

SCHENKEVELD, A.J. & VERKAAR, H.J. (1984): The ecology of short lived forbs in chalk grassland: distribution of germinative seeds and its significance for seedling emergence.- J. Biogr. 11: 251-260

Carola Kleinschmidt
Dr. Gert Rosenthal
Universität Bremen
Fachgebiet Geobotanik
28334 Bremen

Untersuchungen zur Vertikalverteilung der Überdauerungsorgane dreier Frühlingsgeophyten im Boden

Dierk Kunzmann

Einführung

1992 und 1993 wurden Untersuchungen zur Vertikalverteilung der Überdauerungsorgane dreier Frühlingsgeophyten im Boden durchgeführt.

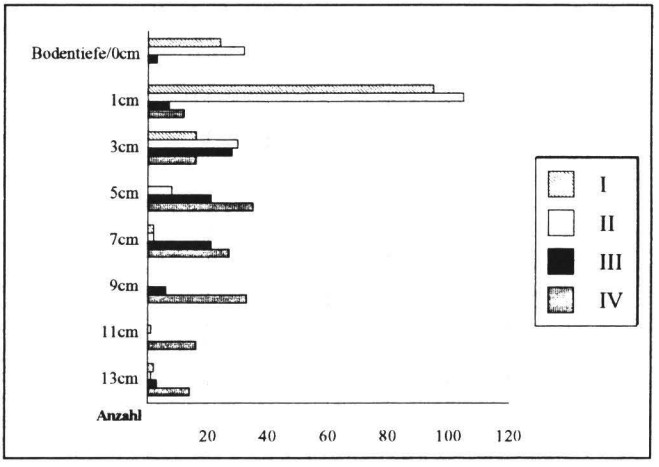
Dabei standen folgende Fragestellungen im Mittelpunkt des Interesses:

1. Bis in welche Tiefen treten die Geophyten *Scilla bifolia*, *Corydalis cava* und *Allium ursinum* in Form ihrer Überdauerungsstadien auf?
2. Wie sind die Größenklassen und damit Alters-Entwicklungsstufen der obengenannten Geophyten in Mischbeständen jeweils zweier dominanter Arten im Boden verteilt?
3. Lassen sich aktive Wanderungen der Überdauerungsorgane mit ihrer zunehmenden Größe und ihrem Alter in größere Bodentiefen nachweisen?
4. Welche Methode eignet sich im Freiland, die Vertikalverteilung der Knollen und Zwiebeln im Boden zu erfassen, um damit die vorangestellten Fragen beantworten zu können?

Methoden, Untersuchungsraum

In zwei Waldgebieten der südbadischen Oberrheinebene wurde jeweils ein Dauerquadrat von 1* 1m= 1qm in eine Mischpopulation angelegt: Blaustern - Bärlauch- (1) und Blaustern - Lerchensporn-Mischbestand (2). Der erste Bestand (bei Merdingen) wuchs in einem frischen Eichen-Hainbuchenwald auf einer Niederterrassenschotter-Ebene, der zweite (bei Märkt) wuchs in einem Eschen-reichen Hangwald am Hochgestade-Steilrand. Zur Untersuchung der Vertikalverteilung wurde der Boden schichtweise in ein- bzw. zwei-Zentimeter-Schritten bis in eine definierte Tiefe auf einer Fläche von 1qm abgetragen. Die Bodenproben wurden durchgesiebt, die vorgefundenen Knollen und Zwiebeln gezählt und vermessen. Die Knollen und Zwiebeln wurden definierten Größenklassen zugeordnet, deren Einteilung eine Näherung zu bestimmten Alters- und Entwicklungsstufen (AES) des überirdischen Sprosses darstellte.

Ergebnisse



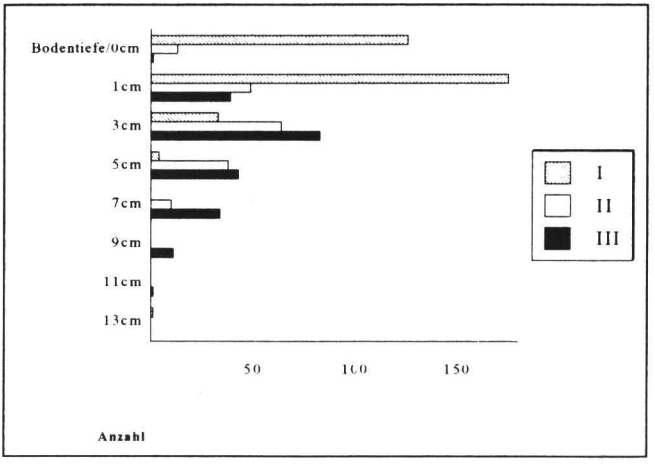
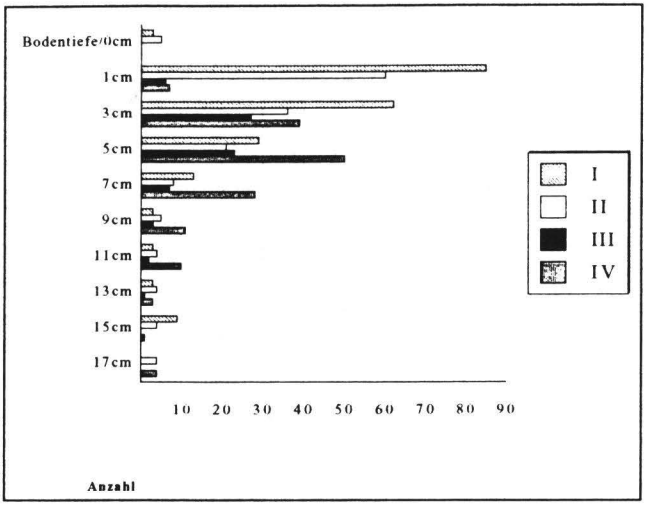


Abb. 1: Vertikal-Verteilung der Zwiebel- und Knollengrößenklassen der untersuchten Geophyten in jeweiliger Bodenschicht; Angabe der Individuenzahl bezogen auf die Gesamtindividuenzahl der jeweiligen Größenklasse in den einzelnen Schichten. Oben: Balkendiagramm I. Merdingen, *Scilla bifolia*; unten: Balkendiagramm II. Merdingen, *Allium ursinum*.
verwendete Größenklassen: *S. bifolia*:I. 0-5mmII. 5-10mmIII. 10-15mmIV. >15mm*A. ursinum*: I. -10mmII. 10-20mmIII. >20mm*C. cava*: I. 0-5mmII. 5-20mmIII. >20mm



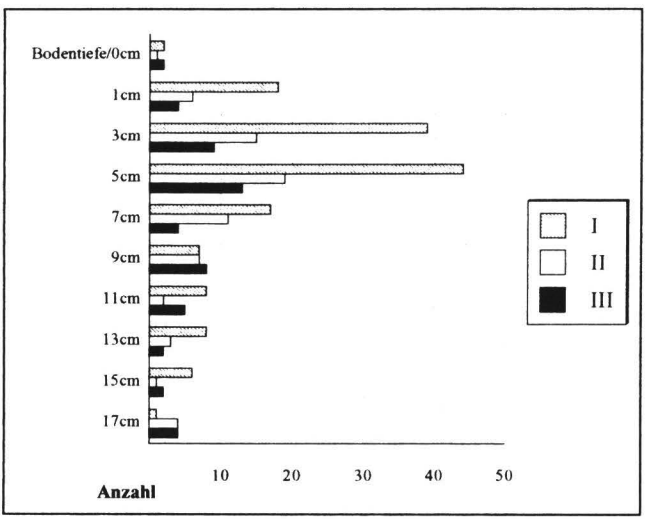


Abb. 2: Vertikal-Verteilung der Zwiebel- und Knollengrößenklassen der untersuchten Geophyten in jeweiliger Bodenschicht; Angabe der Individuenzahl bezogen auf die Gesamtindividuenzahl der jeweiligen Größenklasse in den einzelnen Schichten. Oben: Balkendiagramm III. Märkt, *Scilla bifolia*; unten: Balkendiagramm IV. Märkt, *Corydalis cava*.

Zusammenfassung

Die Methode des schichtweisen-Abtragens der Bodenoberfläche ist zur Beantwortung obiger Fragen zur Vertikalverteilung der Überdauerungsorgane geeignet. Die Überdauerungsorgane von *Allium ursinum* kamen bis in 13cm, die von *Scilla bifolia* und *Corydalis cava* bis in 19cm Tiefe vor. Die größten Individuenzahlen von *Scilla bifolia* und *Allium ursinum* wurden in 1-5cm, die von *Corydalis cava* dagegen in 5-7cm Tiefe gefunden. Die Zunahme der Größenklassen von *Scilla bifolia* und *Allium ursinum* in die Tiefe ist mit einer Abnahme der Individuenzahlen korreliert, während bei *Corydalis cava* alle Größenklassen unterhalb von 7cm gleichmäßig abnehmen. Während die Zwiebeln von *Scilla bifolia* und *Allium ursinum* aktiv mittels Zugwurzeln mit zunehmenden Alter in größere Bodentiefen wandern, konnte dieses Phänomen für die Knollen von *Corydalis cava* nicht nachgewiesen werden.

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich noch einmal **Herrn Prof. Bogenrieder** (vom Lehrstuhl für Geobotanik, **UNI Freiburg i.Br.**) danken, der mich im Rahmen meiner Diplomarbeit über den Blaustern (*Scilla bifolia* L.) inspiriert hatte, die vertikale Verteilung einiger Frühlingsgeophyten zu ergründen.

Dierk Kunzmann
Institut für Wasserwirtschaft und Landschaftsökologie
Christian-Albrechts-Universität Kiel
Olshausenstr. 40
D-24098 Kiel

Schwermetalltoleranz bei Agropyron repens und Calamagrostis epigejos

Cornelia Lehmann

Schwermetallbelastung wirkt sich auf die Arten verschiedener Pflanzen unterschiedlich aus. Während viele Arten auf schwermetallbelasteten Böden eliminiert werden, können andere auf solchen Standorten überleben oder sie neu besiedeln, weil sie in der Lage sind, schwermetalltolerante Populationen zu entwickeln (BRADSHAW and MCNEILLY 1981). Die beiden Gräser *Calamagrostis epigejos* und *Agropyron repens* kommen an Standorten vor, die mit Schwermetallen belastet sind, wobei sie auch große Bestände bilden können. Deshalb sollte untersucht werden, ob diese Arten zu Evolution von schwermetalltoleranten Populationen in der Lage sind.

Für die Untersuchung wurden unterschiedlich belastete Populationen herangezogen. Zur Beurteilung der Belastung wurden an Bodenproben aus dem Wurzelraum der Versuchspflanzen die Schwermetallgesamtgehalte mit dem HNO_3-Aufschluß bestimmt. Die *C. epigejos* Population aus dem Forst Ritojärvi, Finnland (n.n. - 5 ppm Cu; 9 - 28 ppm Zn; 19 - 32 ppm Pb; 0,6 - 1,2 ppm Cd) und die *A. repens* Population von einer Ackerbrache aus dem Forst Schönwalde bei Berlin (4 - 17 ppm Cu; 24 - 62 ppm Zn; 6 - 13 ppm Pb; 0,1 - 0,8 ppm Cd) sind unbelastet. Die Populationen vom ehemaligen Rieselfeld Buch im Nordosten Berlins (30 - 65 ppm Cu; 29 - 141 ppm Zn; 55 - 104 ppm Pb; 0,4 - 4,2 ppm Cd) sind mäßig belastet. Die Populationen von den Kupferhütten Legnica (61 - 6194 ppm Cu; 49 - 2579 ppm Zn; 27 - 5438 ppm Pb; 0,1 - 5,8 ppm Cd) und Glogow (293 - 4040 ppm Cu; 50 - 705 ppm Zn; 40 - 3224 ppm Pb; 0,5 - 4,0 ppm Cd) sind stark belastet, wobei eine mosaikartige Verteilung hoher und niedriger Schwermetallgehalte in der Umgebung der Kupferhütten charakteristisch ist. Zur Bewertung der Belastung an den Kupferhütten wird deshalb auch die Häufigkeit hoher Schwermetallgehalte berücksichtigt. Die gemessenen Kupferwerte sind fast alle höher als 100 ppm und liegen damit über dem bei ALLOWAY (1990) angegebenen kritischen Bereich für Pflanzen. Bei Zink liegt der Hauptteil der Proben im Bereich unter 200 ppm, so daß die Populationen insgesamt nicht mit sehr hohen Konzentrationen belastet sind. Die Bleigehalte sind relativ gleichmäßig bis über 2000 ppm verteilt, wobei aber nur wenige Proben höhere Werte als 1000 ppm aufweisen. Nach dem Maßstab von ALLOWAY (1990), der den pflanzenkritischen Bereich bei der Überschreitung von 100 - 400 ppm sieht, sind die Bleigehalte als pflanzentoxisch einzuschätzen. Da die toxische Wirkung von Blei jedoch nicht so stark wie von Kupfer ist, ist die Belastung nicht so gravierend wie bei Kupfer. Die Cadmiumwerte liegen im wesentlichen zwischen 0,5 und 2 ppm. Damit sind die Cadmiumgehalte insgesamt als erhöht anzusehen, jedoch ist die Belastung nicht im Extrembereich.

Die Schwermetalltoleranztests wurden nach der "Parallelmethode" von WILKINS (1978) durchgeführt. Pro Pflanze wurden jeweils 4 Halme in Kontrollösung (1g Calciumni-

trat/l) und in den Testlösungen (vgl Tab. 1) bewurzelt. Nach 12 Tagen wurde jeweils die längste Wurzel pro Halm gemessen und die Toleranzindices pro Pflanze ermittelt aus dem Verhältnis des Wachstums unter Metalleinfluß zum Wachstum unter Kontrollbedingungen.

In Tabelle 1 sind die Ergebnisse der Toleranztests zusammengefaßt. Beide Arten unterscheiden sich deutlich in ihrer Reaktion auf Kupfer. Im Vergleich mit der Arbeit von WU et al. (1975), wo *Agrostis stolonifera* mit 2 µmol Cu/l (entspricht 0,126 ppm) geprüft wurde und Populationsmittelwerte von 32 - 53 als tolerant bewertet wurden, kann die *C. epigejos* Population von der Kupferhütte Legnica als kupfertolerant eingeschätzt werden. Auf Zink reagiert *A. repens* weniger empfindlich als *C. epigejos*. Jedoch konnten beide Arten nur in einem niedrigen Konzentrationsbereich getestet werden. 10 µmol Zink/l entspricht 0,65 ppm. Zinktoleranztests wurden von anderen Autoren mit 2 - 30 ppm durchgeführt. Im Vergleich damit können beide Arten nicht als zinktolerant eingestuft werden. In Bezug auf Blei und Cadmium ist *C. epigejos* weniger empfindlich als *A. repens*. Die *C. epigejos* Population aus Legnica ist am tolerantesten gegen beide Metalle. 10 µmol Pb/l entspricht 1,3 ppm. Bei dieser Testkonzentration liegen beide Arten im gleichen Toleranzbereich wie *Festuca ovina* mit einem Toleranzindex von 45 (SIMON 1977). 10 µmol Cd/l entspricht 2,2 ppm. Legt man die gleichen Kriterien an wie SIMON (1977), sind beide Arten cadmiumtolerant, da sämtliche Populationsmittelwerte größer als 10 waren.

Die Unterschiede zwischen beiden Arten sind ein weiteres Beispiel dafür, daß sowohl der Grad an Schwermetalltoleranz zwischen verschiedenen Pflanzenarten deutlich variiert als auch die den Arten innewohnende Metallempfindlichkeit (basic level of susceptibility, MACNAIR 1993). Da die Metallkonzentrationen der Testlösungen verhältnismäßig niedrig waren, handelt es sich nicht um Toleranz im strengen Sinne von MACNAIR (1981), der definiert, daß ein toleranter Genotyp bei Testkonzentrationen überleben muß, die normalerweise letal für nicht-tolerante sind. MACNAIR (1981) unterscheidet zwischen differentieller Empfindlichkeit (differential susceptibility) und Toleranz. Die differentielle Empfindlichkeit spiegelt die natürliche Variabilität einer Art wider. Wirklich tolerante Individuen liegen dagegen außerhalb des normalen Bereichs der Art. In diesem Sinne zeigen die Ergebnisse bei *A. repens* und *C. epigejos* den jeweiligen Empfindlichkeitsbereich der Art. Bei *C. epigejos* läßt sich darüberhinaus ein Differenzierungsprozeß zwischen den Populationen nachweisen, da die Population aus Legnica bei Kupfer, Blei und Cadmium die jeweils höchsten Toleranzindices aufweist.

Literatur

ALLOWAY, B.J. 1990: Heavy metals in soils. Blackie, London.

BRADSHAW, A.D. & T. MCNEILLY 1981: Evolution and pollution. Studies in biology no 130. Edward Arnold Publishers Ltd, London.

MACNAIR, M.R. 1981: Tolerance of higher plants to toxic materials. In J.A. BISHOP & L.M. COOKE (edts): Genetic consequences of man made change, pp 177-207. Academic press, London.

MACNAIR, M.R. 1993: The genetics of metal tolerance in vascular plants. The New Phytologist 124: 541-559.

SIMON, E. 1977: Cadmium tolerance in populations of *Agrostis tenuis* and *Festuca ovina*. Nature 265: 328-330.

WILKINS, D.A. 1978: The measurement of tolerance to edaphic factors by means of root growth. The New Phytologist 80: 623-633.

WU, L. BRADSHAW, A.D. & D.A. THURMAN 1975: The potential for evolution of heavy metal tolerance in plants. III. The rapid evolution of copper tolerance in *Agrostis stolonifera*. Heredity 34: 165-187.

Dr. Cornelia Lehmann
Institut für Ökolgie der TU Berlin
Rothenburger Str. 12
12165 Berlin

Samenbankuntersuchungen in zwei unterschiedlichen Rasengesellschaften der Zentralalpen

Ruth Niederfrininger-Schlag & Brigitta Erschbamer

Synopsis

The seed bank of a calcareous and a silicate grassland was investigated in the Central Alps. In spring and in autumn 1993 and 1994 soil samples were collected and the seed bank was determined by germination experiments.

A strong floristical separation was evident in the seed bank although there was only a small distance between the two grassland communities. In the calcareous grassland the seed density was higher than in the silicate grassland. In the autumn soil samples more seeds germinated than in the spring samples. The proportion of monocotyledons to dicotyledons was smaller in the calcareous grassland than in the silicate grassland.

Keywords: Samenpotential, Carex curvula ssp. curvula, Carex curvula ssp. rosae, alpine Rasen, Kalk, Silikat.

Nomenklatur: EHRENDORFER (1973)

Einleitung

Bisher liegen nur sehr wenige Arbeiten über die Samenbank alpiner Böden vor (HATT 1991, DIEMER & PROCK 1993). Ziel der vorliegenden Arbeit war es, das Samenpotential zweier unterschiedlicher Rasengesellschaften in den Zentralalpen zu untersuchen. Es ging dabei um einen Vergleich von Kalkrasen (Elyno-Caricetum rosae) und Silikatrasen (Caricetum curvulae). Im Untersuchungsgebiet ließen sich die Gesellschaften vegetationskundlich scharf voneinander abgrenzen (NIEDERKOFLER 1992). Die zentrale Frage der Untersuchung war, ob sich auch das Samenpotential im Boden genauso scharf differenzieren ließe.

Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt auf ca. 2400 m Meereshöhe in den Zentralalpen im hintersten Abschnitt des Ahrntales (Südtirol, Italien). In diesem geologisch sehr heterogenen Gebiet finden sich Kalkrasen auf basisch verwitternden Kalkglimmerschiefern neben Silikatrasen auf sauren Schwarzphylliten. Auf Kalkglimmerschiefer wurde die Vegetation als Elyno-Caricetum rosae ERSCHBAMER 1992 beschrieben (Kenntaxon: *Carex curvula* subsp. *rosae*, Begleiter: *Elyna myosuroides*, *Oxytropis campestris*, *Festuca pumila*, *Sesleria varia* u. a., ERSCHBAMER & NIEDERKOFLER 1993). Auf dem Schwarzphyllit ist ein Caricetum curvulae RÜBEL 1911 ausgebildet (Kenntaxon: *Carex curvula* subsp. *curvula*, Begleiter: *Oreochloa disticha*, *Leontodon helveticus*, *Agrostis rupestris*, *Phyteuma hemisphaericum*, *Potentilla aurea* u. a., NIEDERKOFLER 1992).

Methodik

Für die Erfassung des Samenvorrates wurde die Auflaufmethode verwendet. Mit Hilfe eines Metallzylinders (Durchmesser: 7 cm, Höhe: 5 cm, Volumen: 192 cm^3) wurden pro Bestand 16 Bodenproben entnommen. Die Entnahme erfolgte jeweils im Frühjahr und im Herbst 1993 und 1994. Pflanzenreste und Steine wurden aus den Proben entfernt, das Bodenmaterial wurde gekrümelt und in Saatschalen 1,5 - 2 cm dick ausgebreitet. Die Herbstproben wurden zwei Wochen lang bei +4°C im Kühlschrank stratifiziert. Der Auflaufversuch erfolgte in einem beheizten Gewächshaus im Botanischen Garten in Innsbruck bei Temperaturen, die +10°C nicht unterschritten. Der Versuch dauerte rund sieben Monate.

Ergebnisse

Die Bodenproben aus dem Elyno-Caricetum rosae wiesen generell eine höhere Keimlingsdichte auf (maximal 990 Keimlinge/m^2) im Vergleich zu jenen aus dem Caricetum curvulae (maximal 503 Keimlinge/m^2, Tab. 1). In den Herbstproben war die Keimlingsdichte und die Artenzahl höher als in den Frühjahrsproben.

Auf Silikat keimten 1993 wesentlich mehr monokotyle Arten als 1994 (Tab. 2). Sowohl 1993 als auch 1994 keimten auf Kalk weniger monokotyle als dikotylen Arten (Tab. 2). *Gnaphalium supinum* und *Campanula barbata* dominierten mit 30 - 50 % der gesamten Keimlinge im Samenpotential auf Silikat. Auf Kalk dominierte 1993 *Helianthemum alpestre*, 1994 waren es *Sesleria varia* und *Elyna myosuroides*.

Die scharfe Trennung der Vegetationstypen spiegelte sich auch in der Samenbank wieder (Tab. 3). Nur wenige Arten (*Sesleria varia, Campanula scheuchzeri, Phyteuma globulariifolium, Silene vulgaris ssp. glareosa, Soldanella pusilla, Minuartia gerardii*) waren sowohl in der Samenbank des Kalk- als auch in jener des Silikatrasens vorhanden. Mit Ausnahme von *Soldanella pusilla* waren diese Arten aber wesentlich häufiger im Kalkrasen-Boden vertreten.

Tab. 1: Absolute Keimlingsdichte (Keimlinge/m^2) in den Bodenproben des Silikat- und des Kalkrasens.
Tab. 1: Absoulte density of seedlings (seedlings/m^2) in the soil samples of the silicate and the calcareous grassland.

	Silikatrasen	Kalkrasen
Frühjahr 1993	178	308
Herbst 1993	324	503
Frühjahr 1994	259	698
Herbst 1994	503	990

Tab. 2: Anzahl der gekeimten monokotylen und dikotylen Arten in den Bodenproben des Silikat- und des Kalkrasens.
Tab. 2: Number of the germinated monocotyledons and dicotyledons in the soil samples of the silicate and the calcareous grassland.

	monokotyle Arten	dikotyle Arten
Silikatrasen		
Frühjahr 1993	5	4
Herbst 1993	7	7
Frühjahr 1994	2	6
Herbst 1994	3	6
Kalkrasen		
Frühjahr 1993	2	9
Herbst 1993	1	9
Frühjahr 1994	2	7
Herbst 1994	2	11

Tab. 3: Anzahl der Keimlinge in den Bodenproben des Silikat- und des Kalkrasens 1994. A und B sind nicht bestimmte Arten.
Tab. 3: Number of seedlings in the soil samples of the silicate and the calcareous grassland in 1994. A and B are not determined species.

Art	Silikatrasen	Kalkrasen
Gnaphalium supinum	17	
Campanula barbata	9	
Leontodon sp.	3	
Potentilla aurea	2	
Avenochloa versicolor	2	
A	1	
B	1	
Elyna myosuroides		23
Draba aizoides		7
Thymus polytrichus		5
Anthyllis alpestris		3
Galium anisophyllum		3
Biscutella laevigata		2
Polygonum viviparum *		2
Helianthemum alpestre		1
Sesleria varia	4	34
Campanula scheuchzeri	2	10
Phyteuma globulariifolium	1	6
Silene vulgaris ssp. glareosa	1	4
Soldanella pusilla	3	2
Minuartia gerardii	1	2

* aus Brutknöllchen

Diskussion

Die scharfe Trennung von Kalk- und Silikatrasen-Arten in der Samenbank war erstaunlich, da die beiden Vegetationstypen im Untersuchungsgebiet zum Teil keine 100 m voneinander entfernt ausgebildet sind. Außerdem wurde angenommen, daß die Samen relativ weit verbreitet werden (BÄUMLER 1988, VOGLER in FOSSATI 1980), was aber im Untersuchungsgebiet offensichtlich nicht der Fall war.

HATT (1991) ermittelte in der alpinen Stufe auf Silikat und Dolomit wesentlich höhere Samendichten im Boden (Silikat: 2291 Samen/m², Dolomit: 1455 Samen/m²). Auch DIEMER & PROCK (1993) fanden Samendichten von 1350 Samen/m² auf Silikat und 1521 Samen/m² auf Kalk. Die niedrigen Werte in der vorliegenden Untersuchung lassen vermuten, daß die Auflaufmethode nicht geeignet ist, um den gesamten Samenvorrat im Boden zu erfassen. HATT (1991) wandte nämlich zusätzlich zur Auflaufmethode auch noch das Siebverfahren an. Eine weitere Erklärung für die geringe Keimlingsdichte könnte die relativ kurze Versuchsdauer von sieben Monaten sein. Es ist anzunehmen, daß ein Großteil der Arten über dormante Samen verfügt, die während der kurzen Versuchszeit noch nicht „keimbereit" waren.

Literatur

BÄUMLER, E., 1988: Untersuchungen zur Dynamik und Populationsbiologie einiger Pionierpflanzen im Morteratschgletschervorfeld. Dissertation, Basel: 242 S.

DIEMER, M. & S. PROCK, 1993: Estimates of Alpine Seed Bank Size in Two Central European and One Scandinavian Subarctic Plant Communities. Arctic and Alpine Research 25: 194 - 200.

EHRENDORFER, F., 1973: Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. erw. Aufl., G. Fischer Verlag, Stuttgart: 318 S.

ERSCHBAMER, B. & H. NIEDERKOFLER, 1993: Die Kalkkrummsegge (*Carex curvula ssp. rosae* Gilom.) im Ahrntal. Der Schlern 9: 628 - 642.

FOSSATI, A., 1980: Keimverhalten umd frühe Entwicklungsphasen einiger Alpenpflanzen. Veröffentl. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 73: 193 S.

HATT, M., 1991: Samenvorrat von zwei alpinen Böden. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 57: 41 - 71.

NIEDERKOFLER, H., 1992: Vegetationskundliche Untersuchungen in der alpinen Stufe des Ahrntales (Südtirol). Verbreitung und Arealüberlappung der Krummseggen *Carex curvula ssp. rosae* und *Carex curvula ssp. curvula*. Diplomarbeit Univ. Innsbruck: 98 S.

WINKLER, J., 1992: Populationsbiologische Untersuchungen an zwei eng verwandten Sippen in alpinen Rasen (*Carex curvula ssp. rosae* Gilomen und *Carex curvula ssp. curvula* Gilomen). Diplomarbeit Univ. Innsbruck: 149 S.

Mag. Ruth Niederfriniger-Schlag
Dr. Brigitta Erschbamer
Institut für Botanik
Sternwartestr. 15
A- 6020 Innsbruck

Tel. 0043/512/5075954
Fax 0043/512/293439
E-Mail: Brigitta.Erschbamer@uibk.ac.at

Seed bank oder Sofortkeimung? - Zur Keimungsökologie der Gattung *Carex*

Wolfgang Schütz

Einleitung

Die Gattung Carex ist mit 120 Arten in der mitteleuropäischen Flora vertreten und vor allem an nassen Standorten häufig. Während die vegetative Vermehrung gut untersucht ist, ist über die Keimungseigenschaften nur sehr wenig bekannt (Grime et al. 1981, Schütz 1995). In der vorliegenden Arbeit sollen 16 *Carex*-Arten hinsichtlich ihres keimungsbiologischen und -ökologischen Verhaltens miteinander verglichen werden. Die wichtigsten Fragestellungen sind (1) wie steuern die Faktoren Licht und Temperatur den Zeitpunkt der Keimung, (2) welche Rolle spielt eine primäre Dormanz und (3) welcher Samenbank-Typ läßt sich aus dem Keimungsverhalten ableiten.

Methoden

Versuche wurden in Keimschränken im Licht und in Dunkelheit bei konstanten Temperaturen (8°, 10°, 15°, 20°, 25°, 30°C) und täglich fluktuierenden Temperaturen mit einer Amplitude von 0°- 16°C (22°C Durchschnittstemperatur) durchgeführt. Nach einer 4-5 monatigen Vernalisation wurden die Versuche bei allen konstanten Temperaturen und bei 22/10°C wiederholt. Die Versuche wurden nach 6 Wochen beendet. In Gartenexperimenten wurde alle Arten 1-3 Wochen nach der Ernte in Töpfen an einem sonnenexponierten Ort und unter einem dichten Blätterdach ausgesät, jeweils in 1cm Tiefe und auf die Substratoberfläche.

Ergebnisse

Die Samen (Nüßchen) der meisten Arten waren direkt nach der Ernte für längere Zeit dormant. Lediglich *C. elata* und *C. disticha* begannen nur wenige Tage nach der Aussaat und mit hohen Raten im Licht und in Dunkelheit zu keimen. Bei konstanten Temperaturen zwischen 8° und 30°C keimte im Dunkeln nur C. elata, im Licht erreichten nur 5 Arten (*C. canescens, C. arenaria, C. elata, C. disticha, C.elongata*) höhere Keimraten bei mittleren Temperaturen. Fluktuierende Tag/Nacht-Temperaturen bewirkten vor allem bei Arten nasser Standorte im Licht eine fast gänzliche Brechung der Dormanz. Die wirksame Amplitudengröße war artspezifisch und lag zwischen 4° und 12°C. Bei Amplituden >10°C begannen mit starker zeitlicher Verzögerung auch im Dunkelversuch die meisten Arten zu keimen, allerdings war die Keimung durchweg geringer als im Licht. Nach einer Vernalisation erweiterte sich bei den meisten Arten der für hohe Keimungsprozente geeignete Temperaturbereich nach oben und

nach unten, außerdem wurde die strikte Dunkeldormanz in eine conditionale überführt. Eine erheblich bessere Keimung im Vergleich zu nicht vernalisierten Samen wurden uneingeschränkt jedoch nur bei den Arten nasser Standorte erzielt *(C. paniculata, C. pseudocyperus, C. cespitosa, C. acutiformis)*. Arten anderer, vor allem trockenerer Standorte zeigten nur mäßig erhöhte (*C. ericetorum, C. flacca*), keine Änderungen (*C. elata*) oder sogar eine schlechtere Keimung (*C. disticha*). Einige Arten (*C. arenaria, C. extensa)*, die direkt nach der Reife nur eine schwache positive Reaktion auf fluktuierende Temperaturen zeigten, keimten nach einer Vernalisation bei 22/10°C weitaus besser.

Im Gartenversuch keimten im Jahr der Aussaat nur lichtexponierte Samen früh reifender Arten. Vergrabene Samen liefen nur bei *Carex disticha* und *C. elata* in größerer Zahl auf. Alle später reifenden Arten waren wegen nachlassender Temperaturen im Spätsommer nach der Aussaat nicht mehr in der Lage zu keimen. In Tab.1 ist die relative Reihenfolge des Keimungsbeginns angegeben. Er lag 1994 zwischen Anfang April bei *C. remota* und Ende Mai bei *C.acutiformis*. Ein dichtes Blätterdach (hoher Dunkelrotanteil der Strahlung) verhinderte eine Keimung aller Arten auch im 2. Jahr nach der Aussaat fast vollständig, es sei denn, die Keimung erfolgte hauptsächlich vor dem Kronenschluß, wie dies vor allem bei *C. remota, C. cespitosa* und *C. elongata* der Fall war.

Tab.1: Vergleichende Übersicht über die wichtigsten keimungsphänologischen und -biologischen Eigenschaften von 16 *Carex*-Arten. Es bedeuten: „++" und „+" - positive Reaktion, „-" keine oder sehr schwache Reaktion auf den betreffenden Faktor.

	Samen-gewicht	Fähigkeit zur Sofortkeimung		Reaktion auf hohe Temperatur-Amplitude	Dunkel-Dormanz vor Vernal.	Wirkung einer Vernali-sation	Samenbank-Typ	Keimungs-beginn (Frühjahr)
	mg	*offener Standort*	*Schat-ten*					
C. acutiformis	1.7	-	-	+	+	+	IV	sehr spät
C. alba	1.88	-	-	-	++	-	IV	?
C. arenaria	0.76	späte Reife		gering	gering	gering	III	spät
C. canescens	0.37	++	-	+	+	+	IV	früh
C. cespitosa	0.63	+	-	+	+	+	III	früh
C. disticha	0.34	++	-	gering	gering	gering	III	spät
C. elata	0.74	+	-	+	-	-	II	spät
C. elongata	0.63	-(+)	-	-	++	gering	IV	früh
C. ericetorum	0.82	+	-(+)	gering	++	gering	IV	sehr spät
C. extensa	1.05	späte Reife		+	gering	gering	III	mittelfrüh
C. flacca	0.84	-	-	+	+	+	IV	mittelfrüh
C. hirta	1.81	späte Reife		-	++	gering	IV	spät
C. nigra	0.65	-	-	+	+	+	IV	mittelfrüh
C. paniculata	0.48	+	-	+	++	+	IV	früh
C. pendula	0.63	-	-	+	+	-	IV	mittelfrüh
C. pseudocyperus	0.43	späte Reife		++	++	+	IV	mittelfrüh
C. remota	0.54	späte Reife		++	+	+	III	sehr früh

Diskussion

Die untersuchten Arten der Gattung *Carex* zeigen Keimungsmerkmale, die unter Arten temperater Zonen weit verbreitet sind. Dazu gehören FR-Dormanz, Aufweitung des für die Keimung notwendigen Temperaturbereichs nach Vernalisation und bessere Keimung im Licht als in Dunkelheit (Baskin & Baskin 1989). Eine positive Reaktion auf hohe Temperaturamplituden, wie sie bei vielen Arten nasser Standorte anzutreffen ist, wurde auch bei der Mehrzahl der untersuchten *Carex*-Arten gefunden (Schütz 1995).

Eine primäre Dormanz ist sehr unterschiedlich ausgebildet und scheint vor allem bei großfrüchtigen Arten (*C. alba, C. hirta*) wirksam zu sein, die ohne Vernalisation auch bei hohen Amplituden nicht keimten. Bemerkenswert ist das im Vergleich zu anderen Sippen für eine Keimung notwendige hohe Temperaturminimum, das für die Gattung *Carex* charakteristisch zu sein scheint. Dies hat zur Folge, daß im Zusammenspiel mit primärer Dormanz der größte Teil der Samen bei fast allen Arten nicht im Jahr der Reife, sondern erst im nächsten oder übernächsten Frühjahr keimt. Da zudem die Keimraten im Dunkeln meist relativ niedrig sind, ist bei allen untersuchten Arten außer *C. elata* ist deshalb mit der Bildung einer persistenten Samenbank zu rechnen, deren Umfang allerdings stark von den am Standort herrschenden Temperaturbedingungen (Amplitude und Durchschnittstemperatur) und dem Dunkelrotanteil der Strahlung (Blätterdach) abhängt.

Literatur

BASKIN, C.& J.M.BASKIN (1988): Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region. Amer. J. Bot. 75(2): 286-305

GRIME, J.P. G.MASON, A.V.CURTIS, J.RODMAN, S.R.BAND, M.A.G. MOWFORTH, A.M.NEAL, S.SHAW (1981): A comparative study of germination characteristics in a local flora. J. Ecology 69: 1017-1059

SCHÜTZ, W. (1995): Keimungsökologie von fünf horstbildenden Carex-Arten nasser Standorte. Verh. Ges. f. Ökologie 24 (Frankfurt 1994): 155-160

Dr. Wolfgang Schütz
Institut für Wasserwirtschaft und Landschaftsökologie
Christian-Albrechts-Universität Kiel
Olshausenstr. 40
D-24098 Kiel

Faktoren des Etablierungserfolges unter konkurrenzintensiven Aussaatbedingungen

Andreas Stockey

Mit der Zielsetzung ein wissenschaftlich fundiertes Konzept zur Zusammenstellung von Saatmischungen zur Etablierung naturnaher Pflanzengesellschaften zu entwickeln (vgl. Stockey 1992, 1994) wurden Untersuchungen zur Identifizierung der autökologischen Eigenschaften, die für den Etablierungserfolg unter konkurrenzintensiven Aussaatbedingungen relevant sind, durchgeführt (vgl. Stockey 1993, 1994; Stockey & Breckle 1991; Stockey & Hunt 1992, 1994). Die **Mechanismen und Faktoren in der Etablierungsphase einer durch Aussaat initiierten Hochstauden-Bachröhricht-Gesellschaft** bildeten dabei den beispielhaften Untersuchungsgegenstand. Bei 21 Arten des feuchten Grünlandes wurden autökologische Keimungs- und Wachstumsversuche und ein syn-ökologischer Aussaatversuch durchgeführt. Es wurden 28 autökologische Parameter erhoben und in einer 'Predictor/Response'-Analyse zur Biomasse aus 6 verschiedenen Varianten des Aussaat-versuches in Beziehung gesetzt. Die Bedeutung der verschiedenen autökologischen Eigenschaften hinsichtlich des Etablierungserfolges sollte ermittelt werden. Anschließend wurde für die wichtigsten Faktorenkombinationen die durch eine multiple Regressionsanalyse erklärte Varianz der artspezifischen Biomasse im Aussatversuch ermittelt. Es wurden die Parameter **'Keimungsgeschwindigkeit'** und **'Gesamtlänge aller Sproße'** als für den Etablierungserfolg entscheidende Eigenschaften identifiziert. Das Regressionsmodell aus der Kombination dieser beiden Faktoren erklärte 83 % der Varianz (F=29.42***) in der artspezifischen Biomasse im Aussaatversuch (Versuchsvariante: Mischungszusammenstellung ohne Berücksichtigung der artspezifischen Konkurrenzkraft). Überflutungsereignisse und die Saatmischungszusammenstellung nach dem SES-Konzept (vgl. Stockey 1992, 1994) wurden als Faktoren, die die Konkurrenz mindern und damit die Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Etablierung der 'Subordinants' (sensu Grime 1987) erhöhen, festgestellt (vgl. Stockey 1993, 1994; Stockey & Hunt 1994). Die wichtigsten Gesichtspunkte der Vegetationsetablierung einer durch Aussaat initiierten Sekundärsukzession als Quintessenz dieser Untersuchungen (Stockey 1992, 1993, 1994; Stockey & Breckle 1989, 1991; Stockey & Hunt 1992, 1994) sollen hier diskutiert werden.

Betrachtet man den zeitlichen Verlauf von Gesamtbiomasse, Artenzahl und Strategie-Typen-Verteilung innerhalb der drei von Stockey (1994) dokumentierten Untersuchungsjahre, so entspricht dieser den bereits aus anderen Arbeiten bekannten Ergebnissen (Bazzaz 1975, DePuit 1980, Bornkamm 1981a, 1985, Grime 1987, Osbornova et al. 1990, Rebele 1992), d.h. auf Brachäckern **bei guter Nährstoffversorgung ist eine kontinuierliche Zunahme der Biomasse und Abnahme der Artenzahl innerhalb der ersten Jahre der Sekundärsukzession zu erwarten**. Dieses ist in erster Linie auf den sukzessiven Wandel von einer annuellen Pioniervegetation zu einer perennen, bei kon-stanten Bedingungen (z.B. anthropogen Nutzung) relativ stabilen Pflanzengesellschaft, einer 'Ersatz-Dauergesellschaft' (sensu Ellenberg 1994, vgl. Glossar Stockey 1994), zurückzuführen. In Abhängigkeit von der Intensität der anthropogenen Beeinflussung bzw. Nutzung handelt es sich hierbei um Hochstauden- oder

Grünland-Gesellschaften[1]. Die Entwicklung der Artenzahl innerhalb der ersten Jahre der Sekundärsukzession kann durch eine Aussaat in zweierlei Weise beeinflußt werden:
1.): Durch die maximale Artenzahl der 'Initial Floristic Composition' (IFC) (sensu Egler 1954) im ersten Jahr der Etablierung.
2.): Durch das Ausmaß des Rückganges der Artenzahl im Verlauf des zweiten und dritten Sukzessionsjahres.
Nachfolgend sollen die wichtigsten Faktoren, die in diesem Zusammenhang eine Rolle spielen, behandelt werden. Sie werden in der chronologischen Reihenfolge diskutiert, in der sie im Verlauf der ersten drei Jahre der Sekundärsukzession von Bedeutung sind (vgl. Stockey 1994).

'Initial Floristic Composition' (IFC)

In einem theoretischen Konzept zur Sekundärsukzession wurde zum ersten Mal von Egler (1954) auf die Bedeutung der 'Initial Floristic Composition' (IFC), d.h. die floristische Vegetationszusammensetzung im ersten Jahr der Sekundärsukzession, hingewiesen. Für die meisten Arten ist die Etablierung in einer geschlossenen Vegetationsdecke deutlich schwieriger als auf vegetationsfreiem Boden, denn in der Regel sind adulte Pflanzen Keimlingen in ihrer Konkurrenzkraft deutlich überlegen. Daraus folgt die prägende Wirkung der IFC auf die Zusammensetzung der Vegetation späterer Jahre (vgl. Egler 1954, Fischer 1987, Graham & Hutchings 1988a, 1988b, Stockey 1994). Die Zusammensetzung der Vegetation im ersten Jahr wiederum wird stark durch die Zusammensetzung der Samenbank beeinflußt, die demzufolge einen lang anhaltenden Einfluß auf die Vegetationsentwicklung während der Sekundärsukzession hat (Stockey 1994).
Um im Folgenden eine differenzierte Betrachtung vornehmen zu können, soll zwischen der IFC der Vegetation des ersten Jahres (IFC_V, IFC sensu Egler 1954) und der IFC des Samenpotentials des Standortes, d.h. der Summe der Samenbank des Bodens und des eingetragenen Samenregens einschließlich Aussaat (IFC_S), unterschieden werden. Um eine Enflechtung der Zusammenhänge zu ermöglichen und damit das Verständnis zu erleichtern, soll IFC_V als die floristische Zusammensetzung der Vegetation im ersten Jahr zum Zeitpunkt der maximalen Artenzahl festgelegt werden. Dieses soll dazu beitragen, eine isolierte Betrachtung von Faktoren, die die Artenzahl erhöhen, und Faktoren, die die Artenzahl mindern, zu ermöglichen, obwohl sie in der Realität auch gleichzeitig wirken. Die Unterscheidung zwischen IFC_S und IFC_V ist auch insofern von großer Bedeutung, daß **eine Erhöhung der IFC_S eben nicht zwangsläufig zu einer entsprechenden Erhöhung der IFC_V führt** (vgl. z.B. Lüft 1987, Stockey & Breckle 1989). Dieses wird nur dann erreicht, wenn die entscheidenden Faktoren für den Etablierungserfolg einer Art berücksichtigt und in eine angemessene qualitative **und**

---

[1]Ist keine Nutzung durch den Menschen vorhanden, setzt eine Verbuschung durch die Einwanderung von Gehölzen ein, wodurch sich die Sukzession in Richtung auf eine potentielle Waldgesellschaft fortsetzt. Diese in der Regel in größeren Zeiträumen ablaufende Verbuschung ist normalerweise mit einer Zunahme der Artenzahl (Einwanderung der Gehölzarten) und einer weiteren Zunahme der Biomasse verbunden (vgl. z.B. Bazzaz 1975, Bornkamm 1985, Osbornova et al. 1990), soll hier aber nicht weiter berücksichtigt werden, da er weit über den durch die Untersuchungen abgedeckten Zeitraum hinausgeht.

quantitative Zusammensetzung der Saatmischung umgesetzt werden. Im Folgenden soll auch versucht werden, zwischen Faktoren, die vornehmlich bis zum Erreichen der IFC_V wirken (Kap. 2), und Faktoren, die maßgeblich erst nach dem Erreichen der IFC_V wirken (Kap. 3), zu unterscheiden. Obwohl auch diese Abgrenzung künstlich ist und nicht exakt die Realität trifft, dient sie dem Verständnis der Zusammenhänge. Die wichtigsten Faktoren und Prozesse innerhalb der ersten drei Jahre der Sekundärsukzession unter Aussaatbedingungen sind in dem graphischen Schema der Abbildung 1 zusammengefaßt.

Autökologische Attribute der Keimlinge und Jungpflanzen ('Establishment Strategy')

Der Beginn der Keimung (gemessen als Keimungsrate in den ersten vier Tagen eines Keimtests, GR/4d) und die Raumerschließung ('Space capture' gemessen als Gesamtstengellänge nach 61 Tagen Monokultur, TSL/61d) sind nach den Untersuchungen von Stockey (1994) die wichtigsten autökologischen Eigenschaften, um die Kapazität einer Art für eine erfolgreiche Etablierung unter konkurrenzintensiven Aussaatbedingungen vorherzusagen. Da es sich bei diesen Parametern um autökologische, in Monokultur bestimmte, Faktoren handelt, sind diese als **Maß für die Konkurrenzkraft einer Art, das unabhängig von den potentiellen oder tatsächlichen Mitkonkurrenten ist**, zu bewerten. Dieses ist ein entscheidender Vorteil gegenüber **Indikatoren der relativen Konkurrenzkraft, die anhand des Verhaltens innerhalb <u>einer bestimmten</u> Artenmischung** bestimmt wurde. Krebs (1992) ermittelte das 'Durchsetzungsvermögen' einer Art als Produkt einer im Aussaatversuch einer Artenmischung ermittelten Etablierungsrate und der artspezifischen Wuchshöhe sowie der Flächendeckung. In diesem Fall gibt die Etablierungsrate das Verhältnis der Anzahl der eingesetzten keimfähigen Samen zur Anzahl der am Ende des ersten Jahres etablierten Individuen wieder. Angaben zur relativen Konkurrenzkraft haben den Nachteil, daß sie für jede Artenkombination neu bestimmt werden müssen. Autökologische Eigenschaften als Indikatoren der Konkurrenzkraft haben zumindest unter vergleichbaren abiotischen Standort-bedingungen allgemeine Gültigkeit. Die Bedeutung von GR/4d und TSL/61d, die nicht bei allen in der Saatmischung von Stockey (1994) eingesetzten Arten durch die CSR-Klassifizierung (Grime et al. 1988) angemessen wiedergegeben wird, zeigt dreierlei:

(a): Die von Park (1982) betonte Empfindlichkeit des Keimlingstadiums und die damit verbundenen Unterschiede in der Konkurrenzkraft von juvenilen und adulten Pflanzen (vgl. z.B. Grubb 1977) spielten unter Aussaatbedingungen (vgl. Molder & Skirde 1993, Stockey 1994), eine entscheidende Rolle für den Etablierungserfolg einer Art.

(b): Die CSR-Klassifizierung (Grime et al. 1988), für die die Morphologie der ausgewachsenen Pflanze (Höhe und Breite, sowie die Tendenz ausschweifende Rhizome oder Ausläufer zu bilden) neben der Menge an gebildeter und schwer abbaubarer Streu und der RGR_{max} einen der zu Grunde liegenden Parameter darstellt (vgl. Grime 1979a), scheint die Eigenschaften des Keimlingsstadiums nicht in dem für Aussaatbedingungen notwendigem Maße zu berücksichtigen.

(c): Für den Erfolg einer Art unter Aussaatbedingungen ist die CSR-Klassifizierung ein gewinnbringendes, aber nicht ausreichendes Mittel zur Prognose bzw. erfolgreichen Beeinflussung.

Diese Beurteilung soll durch nachfolgende Beispiele belegt werden. Im Falle von *Lotus uliginosus* wird die Konkurrenzkraft der Keimlinge bzw. der juvenilen Pflanzen wegen der herausragenden Leistungen bezüglich Keimungsgeschwindigkeit und Raumerschließung und der daraus resultierenden Durchdringungsgeschwindigkeit (sensu Bornkamm 1962) durch die CSR-Klassifizierung (Grime et al. 1988) unterschätzt. Diese Gefahr scheint insbesondere bei kriechenden 'Guerilla'-Formen (sensu Harper 1980) wie *Lotus uliginosus* oder auch *Trifolium repens* (vgl. Turkington et al. 1979, Stockey & Breckle 1989) zu bestehen. Ebenfalls für *Lotus corniculatus* und *Medicago lupulina* wird berichtet, daß diese Arten trotz geringem Anteil in der Saatmischung sehr ausgeprägte Dominanzen im ersten und zweiten Jahr nach der Aussaat entwickelten (Skirde 1984). Nach dem Rückgang von *Lotus corniculatus* bzw. *Medicago lupulina* wurde deren Position von einigen wenigen, sehr konkurrenzkräftigen Gräsern, die sich in ersten und zweiten Jahr mit geringerer Dominanz etabliert hatten, übernommen, und die Artenzahl blieb insgesamt vergleichsweise gering. Denn viele der in der Aussaat eingesetzten Kräuterarten konnten sich weder kurz nach der Aussaat noch später etablieren (Skirde 1984). Somit verhindern diese 'Guerilla'-Arten durch ihre hohe Durchdringungsgeschwindigkeit (sensu Bornkamm 1962) und der daraus resultierenden anfänglichen Dominanz eine Etablierung untergeordneter Arten. Die untergeordneten Arten sind nicht in der Lage dieses in späteren Jahren nachzuholen.
Im Falle von *Lythrum salicaria* hingegen ist die von Park (1982) betonte Tatsache zutreffend, daß der Keimling eine sehr empfindliche Lebensphase der Pflanze darstellt, was zu einer Überschätzung der Konkurrenzkraft dieser Art in der Etablierungsphase unter Aussaatbedingungen durch die CSR-Klassifizierung (Grime et al. 1988) führt.

'Regenerative Strategy' und sukzessiver Wandel 'Relay Floristics' vor dem Hintergrund von Standortbedingungen und Management

Wie in Abbildung 1 dargestellt ist und auch von anderer Seite betont wurde (z.B. Arens 1963, Fischer 1987), erlangen die Standortbedingungen erst zu einem späteren Zeitpunkt der Etablierungsphase Bedeutung. Im Aussaatversuch von Stockey (1994) wird am Beispiel von *Nasturtium officinale* und *Veronica beccabunga* deutlich, daß Arten, wenn sie die entsprechenden Eigenschaften in der Etablierungsphase aufweisen (z.B. eine vergleichsweise hohe Keimungsgeschwindigkeit im Falle der beiden genannten Arten) sich auch an Standorten außerhalb ihres ökologischen Optimums (sensu Ellenberg 1953) etablieren können, langfristig dort aber nicht überlebensfähig sind. Erst nach der Etablierung gewinnen die Standort-bedingungen an Einfluß. Mit zunehmender Extremität nehmen die Standortbedingungen durch die stärkere Beeinflussung der Individualentwicklung früher Einfluß, wie der Vergleich der Varianten mit und ohne Überflutung anschaulich zeigt (vgl. Stockey 1994).
Zwei Schnitte im ersten Jahr scheinen unter Aussaatbedingungen auch für hochwachsende konkurrenzkräftige Arten förderlich zu sein. Durch den frühen Schnitt im ersten Jahr wird die sehr hohe Raumkonkurrenz gemindert. Somit werden ganz generell alle Arten unabhängig von ihrer Konkurrenzfähigkeit, also auch konkurrenzstarke Arten, die in der Regel wenig schnitttolerant sind, unter diesen speziellen Umständen durch einen zweimaligen Schnitt im ersten Jahr gefördert (vgl. Stockey 1994). Nur für die wenigen sehr dominanten Arten dürfte dieses nicht zutreffen. Da aber wegen ihrer Dominanz nicht zu erwarten ist, daß sie durch einen

zweimaligen Schnitt völlig verdrängt werden, steigt die Diversität durch die zweimalige Mahd im ersten Jahr. Die Schnittfrequenz ab dem zweiten Jahr nach der Aussaat ist in Abhängigkeit von der gewünschten Pflanzengesellschaft festzulegen (vgl. Lüft 1987, Müller 1990).
Eine standortgerechte Artenauswahl ist auch deshalb von Bedeutung, weil konkurrenzkräftige Arten unter Umständen auch weit entfernt von ihrem ökologischen Optimum andere standortgerechte Arten dominieren können. Durch die Aussaat einer Gras-Kräuter-Mischung mit Anteilen der sehr konkurrenzkräftigen Arten *Lolium perenne* und *Agropyron repens* an einem Bachuferstandort wurde die Etablierung einer standortgerechten Ufervegetation für viele Jahre nahezu vollständig unterdrückt (Stockey & Breckle 1989, Stockey unveröffentlicht). Rhizothron-Untersuchungen (Stockey & Breckle 1990) konnten zeigen, daß *Agropyron repens* wassergesättigte Bodenschichten nicht durchwurzelt. Im Gelände waren die Individuen dieser Art vergleichsweise klein verglichen mit der Größe an anderen Standorten. Trotzdem unterdrückte diese für den Bachuferstandort unangemessene Art auf Grund ihrer relativen Toleranz gegenüber hohem Grundwasserstand und ihrer Konkurrenzkraft die Etablierung einer naturnahen Bachufervegetation für viele Jahre. Von den in der Saatmischung enthaltenen standortgerechten Kräutern konnte sich keine Art zufriedenstellend etablieren. Molder & Skirde (1993) zeigten ähnliches für *Lychnis flos-cuculi*. Durch Aussaat dieser Art, die von Ellenberg et al. (1991) als Charakterart der Ordnung Molinietalia klassifiziert wird, an einem trockenen mageren Standort konnte sie sich an diesem für *Lychnis flos-cuculi* sehr weit vom ökologischen Optimum (sensu Ellenberg 1953) entfernten Standort erfolgreich etablieren und war dort noch nach neun Jahren stetig vorzufinden.
Der potentiell mögliche sukzessive Wandel der Vegetation durch nachträgliche Einwanderung und Etablierung von Arten in einer vorhandenen Vegetationsdecke ist zwar möglich, aber nach den Ergebnissen von Fischer (1987), Graham & Hutchings (1988a, 1988b) und Stockey (1994) als nahezu unbedeutend einzuschätzen. Dieses dürfte nur für sehr wenige, sehr konkurrenzkräftige Arten bzw. über Zeiträume von vielen Jahren eine reale Möglichkeit darstellen.

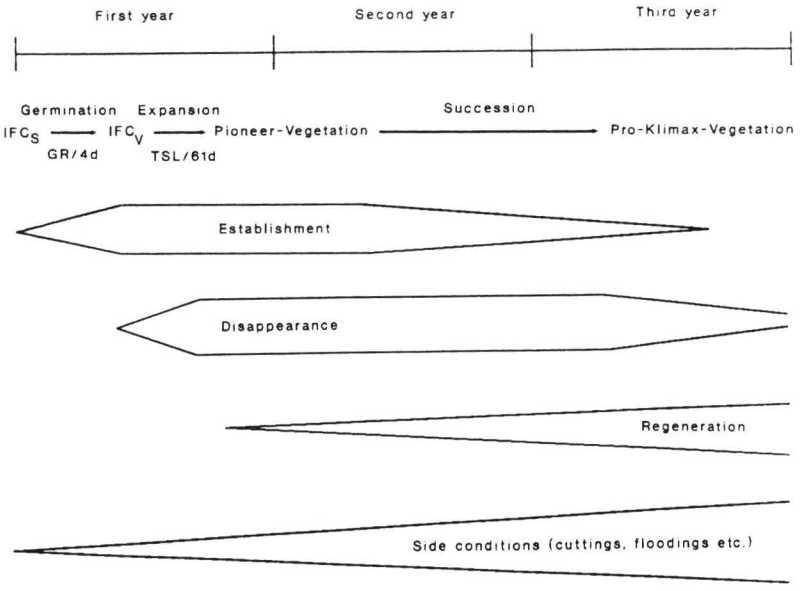


Abb. 1: Schematische Darstellung wichtiger Prozesse im Verlauf der ersten drei Jahre einer durch Aussaat initiierten Sekundärsukzession, die für die Ausprägung der floristischen Zusammensetzung der Vegetation von Bedeutung sind (verändert nach Stockey 1994). (IFC_S = Initial floristic composition of seed bank and seed rain including seedings, IFC_V = Initial floristic composition of vegetation (IFC sensu Egler 1954)), GR/4d = Germination rate of species during the first four days of germination test, TSL/61d = Total shoot length of species after 61 days of monoculture).

Resumée

Der Etablierungserfolg einer Art im ersten Jahr nach der Aussaat, der maßgeblich durch die IFC_S und konkurrenzkraftbestimmende autökologische Eigenschaften wie GR/4d und TSL/61d beeinflußt wird, ist eine notwendige, aber nicht hinreichende Voraussetzung für den langfristigen Etablierungserfolg.

Für den langfristigen Erfolg gewinnen die Standortbedingungen im Verlauf der Sekundärsukzession zunehmend an Bedeutung. Es findet eine Schwerpunktverlagerung von standortunabhängiger physiologischer Konkurrenzkraft zu standortabhängiger ökologischer Konkurrenzkraft statt.

Literatur

ARENS, R. (1973): Grundsätze der Mischungsberechnung für Daueransaaten. Wirtschaftseigene Futter 19: 90-102.

BAZZAZ, F. A. (1975): Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois. Ecology 56: 485-488

BORNKAMM, R. (1962): Über die Rolle der Durchdringungsgeschwindigkeit bei Kleinsukzession. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel 37: 16-26.

BORNKAMM, R. (1981a): Zusammensetzung, Biomasse und Inhaltsstoffe der Vegetation während zehnjähriger Sukzession auf Gartenboden in Köln. Decheniana 134: 34-48.

BORNKAMM, R. (1985): Vegetation changes in herbaceous communities. The population structure of vegetation. In: White, J. (Ed.): Handbook of vegetation science, Vol. 3. pp. 89-109. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.

DE PUIT, E. J., COENENBERG, J. G. & SKILBRED, C. L. (1980): Establishment of diverse native plant communities on coal surface-mined land in Montana as influenced by seeding method, mixture and rate. Research Report 163, Montana Agricultural Experiment Station, Montana State University, Bozeman.

EGLER, F. E. (1954): Vegetation science concepts I. Initial floristic composition. A factor in old-field vegetation development. Vegetatio 4: 412-417.

ELLENBERG, H. (1953): Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. Berichte Deutsche Botanische Gesellschaft 65: 350-361.

ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULISSEN, D. (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica XVIII. Goltze, Göttingen.

FISCHER, A. (1987): Untersuchungen zur Vegetationsdynamik zu Beginn von Sekundärsukzession. Dissertationes Botanicae Vol. 110. Cramer, Berlin.

GRAHAM, D. J. & HUTCHINGS, M. J. (1988a): Estimination of the seed bank of a chalk grassland ley established on former arable land. Journal of Applied Ecology 25: 241-252.

GRAHAM, D. J. & HUTCHINGS, M. J. (1988b): A field investigation of germination from seed bank of a chalk grassland ley established on former arable land. J. Appl. Ecol. 25: 253-263

GRIME, J. P. (1979a): Plant Strategies and Vegetation Processes. John Wiley & Sons, Chichester.

GRIME, J. P. (1987): Dominant and subordinate components of plant communities: implications for succession, stability and diversity. In: Gray, A. J., Crawley, M. J. & Edwards, P. J. (Eds.): Succession and Stability. pp. 413-428. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

GRIME, J. P., HODGSON, J. G. & HUNT R. (1988): Comparative Plant Ecology. Unwin Hyman, London.

GRUBB, P. J. (1977): The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the generation niche. Biological Review 52: 107-145.

HARPER, J. L. (1980): Plant demography and ecological theory. Oikos 35: 244-253.

KREBS, S. (1992): Ansaat autochthoner Wildkräuter zur Biotopentwicklung in intensiv genutzten Agrarlandschaften. Dissertation, Universität Hohenheim.

LÜFT, G. (1987): Vegetationsstruktur artenreicher Ansaaten bei verschiedener Schnittfrequenz. Zeitschrift für Vegetationstechnik 10: 146-155.

MOLDER, F. & SKIRDE, W. (1993): Entwicklung und Bestandsdynamik artenreicher Ansaaten. Natur und Landschaft 68: 173-180.

MÜLLER, N. (1990): Vegetationsentwicklung von Parkrasen nach Pflegeumstellung auf Wiesenschnitt. Rasen-Turf-Gazon 1: 3-10.

OSBORNOVA, J., KOVAROVA, M., LEPS, J. & PRACH, K. (Eds.) (1990): Succession in abandoned fields. Studies in central Bohemia, Czechoslovakia. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

PARK, D. G. (1982): Seedling demography in quarry habitats. In: Davis, B. N. K. (Ed.): Ecology of Quarries. pp. 32-40, ITE Monks Wood Experimental Station, Huntingdon.

REBELE, F. (1992): Colonization and early succession on anthropogenic soils. Journal of Vegetation Sciences 3: 201-208.

SKIRDE, W. (1984): Rasen oder Blumenwiese. Neue Landschaft 29: 427-442.

STOCKEY, A. (1992): Seed mixture composition attached to natural vegetation establishment (I) -The SES-(Stand-Establishment-Succession)-Concept. Rasen-Turf-Gazon 23: 100-106.

STOCKEY, A. (1993): Seed mixture composition attached to natural vegetation establishment (II) - The experimental test of the SES-Concept. Rasen-Turf-Gazon 24: 32-40.

STOCKEY, A. (1994): Etablierung, Sukzession und Diversität von Bachufervegetation - Eine Untersuchung zur Bedeutung von Samenpotential (Aussaaten) und abiotischen Standort-faktoren. Bielefelder Ökologische Beiträge, Bd. 7: 249 S. Universität Bielefeld, Bielefeld.

STOCKEY, A. & BRECKLE, S. W. (1989): Die Bedeutung von Grundwasserpegel und Aussaat bei der Neubesiedlung eines innerstädtischen Feuchtstandortes. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 18: 279-283.

STOCKEY, A. & BRECKLE, S. W. (1991): Standortgerechte Saatmischungen an Fließgewässern - ein Gewinn für Natur und Technik. Rasen-Turf-Gazon 22: 58-63.

STOCKEY, A. & HUNT, R. (1992): Fluctuating water conditions identify niches for germination in *Alisma plantago-aquatica*. Acta Oecologia 13(2): 227-229.

STOCKEY, A. & HUNT, R. (1994): Predicting secondary succession in wetland mesocosms on the basis of autecological information on seeds and seedlings. Journal of Applied Ecology 31: 543-559.

TURKINGTON, R., CAHN, M. A., VARDY, A. & HARPER, J. L. (1979): The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. Journal of Ecology 67: 231-243.

Dr. Andreas Stockey
Universität Bielefeld
Fak. f. Biologie, Abt. Ökologie
Postfach 100131
33501 Bielefeld

Kriterien zur Einteilung von Arten in Diasporenfall- und Diasporenbankgruppen am Beispiel von Untersuchungen auf Acker- und Grünlandbrachen

Sabine Tischew

Einleitung

Mit Beginn des Brachfallens eines Ackers und einer Mähwiese in der strukturarmen Mitteldeutschen Ackerlandschaft bei Halle wurden von 1987 bis 1991 Untersuchungen zum Diasporenfall ("seed rain") und zur Diasporenbank ("seed bank") durchgeführt. Es sollten Aussagen über die Entwicklung des Diasporenfalls und der Diasporenbank auf den verschiedenen Brachetypen mit unterschiedlichen Trophiestufen (ungedüngte und gedüngte Varianten) getroffen werden, wobei deren Bedeutung für die Richtung und Geschwindigkeit der Sekundärsukzession im Mittelpunkt standen. Anhand ihres Verhaltens im Diasporenfall und in der Diasporenbank sollten dabei die häufigen Arten in Gruppen eingeteilt werden, deren reproduktive Strategie im Sukzessionsverlauf diskutiert werden sollte (TISCHEW 1994). Dazu war es notwendig, Kriterien auszuwählen bzw. neu zu definieren, die für eine derartige Einteilung sinnvoll sind. Da diese Kriterien (bzw. Verrechnung der Daten) auch für methodisch ähnlich angelegte Untersuchungen in anderen Vegetationseinheiten hilfreich sein können, sollen diese anhand von einigen Beispielen im vorliegenden Artikel vorgestellt werden.

Methodik

Die Versuchsanlage befindet sich nordöstlich von Halle bei Zöberitz inmitten einer strukturarmen Lößackerlandschaft. Die Versuchsfläche ist in zwei Blöcke (Ackerbrache - A und Grünlandbrache - G) von jeweils 800 m² untergliedert. Innerhalb der Blöcke erfolgt jährlich auf der Hälfte der Fläche eine mineralische Düngung (AD und GD). Jede Variante ist in Teilflächen von 4m² gegliedert.

Die Diasporenbank- und Diasporenfall-Untersuchungen wurden auf den jeweiligen zentralen, am wenigsten durch andere Untersuchungen gestörten Teilflächen durchgeführt (vgl. auch TISCHEW & SCHMIEDEKNECHT 1993). Für die Diasporenbankuntersuchungen wurden jeweils 6 Einstiche um die Diasporenfallen gezogen und zu einer Mischprobe vereinigt. Von den ursprünglich 12 eingesetzten Fallen pro Variante konnten aufgrund der extrem hohen Diasporenproduktion im ersten Brachejahr nur acht ausgewertet werden. In Tab. 1 sind die wichtigen Kenndaten der Untersuchungen zusammengestellt.

Kriterien

Mit Hilfe des **normierten Diasporenfalls** läßt sich der Diasporenfall der Arten trotz verschiedener Anteile an der Gesamtdeckung miteinander vergleichen. Er gibt an, wie hoch der Diasporenfall wäre, wenn die Art 100 % der Fläche decken würde.

$$DF_{norm} = \frac{DF}{DP} x100\% \qquad | \; DF \text{ - Diasporenfall, } DP \text{ - mittleres Deckungsgradprozent}$$

Die Ergebnisse müssen in Hinblick auf zwei Faktoren kritisch gewertet werden: Zum einem kann bei einem sehr geringen Deckungsgrad die Nähe zur Mutterpflanze zum entscheidenden Faktor werden. Zum anderen wird die Wirkung intraspezifischer Konkurrenz (insbesondere in Dominananzbeständen) vernachlässigt.

Tab.1: Methodik der Untersuchungen

	Diasporenfall	**Diasporenbank**
Methode	Trocken-Trichterfallen	Auflaufmethode Freilandbedingungen, 1 Jahr kultiviert, keimungsaktivierende Bedingungen (Wenden der Proben)
Probenumfang	8 Fallen pro Variante Fallenfläche 1038 cm^2 pro Variante	72 Einstiche pro Variante, 0 cm - 10cm Tiefe, 2260 cm^3 Volumen pro Variante
Zeitpunkt der Probennahme	Fallenleerung monatlich	Anfang April
Bearbeitungszeitraum	1987 - 1991	1987 - 1992

Da innerhalb des Sukzessionsverlaufes auch relativ große Schwankungen im normierten Diasporenfall der Arten auftreten können, wurde eine grobe Einteilung in drei Gruppen gewählt:

a) sehr viele Diasporen produzierende Arten (normierter Diasporenfall > 1 Mio Diasporen/m^2 (***)
b) viele Diasporen produzierende Arten (normierter Diasporenfall > 100000 <1 Mio Diasporen/m^2 (**)
c) wenige Diasporen produzierende Arten (normierter Diasporenfall < 100000 Diasporen/m^2 (*)

Tab. 2 zeigt Beispiele für die Zugehörigkeit wichtiger Arten der Sekundärsukzession zu den einzelnen Diasporenfallgruppen und verdeutlich die deutlichen Unterschiede in der flächenbezogenen Diasporenproduktion der einzelnen Arten.

Tab. 2: Normierter Diasporenfall ausgewählter Arten (1987, Lactuca serriola 1988, Apera spica-venti 1990)

Art	normierter Diasporenfall in Diasporen/m^2	Symbol
Apera spica-venti (AU)	4.509.750	***
Chenopodium album (AD)	2.034.618	***
Capsella bursa-pastoris (AD)	947.561	**
Lactuca serriola (AD)	136.857	**
Pastinaca sativa (GD)	38.072	*
Elytrigia repens (AD)	7.454	*

Die **Dauer des Ausbreitung** wird hier im Sinne der zeitlichen Begrenzung, in der die Diasporen in die Fallen gelangten, verstanden. Da ein Großteil der Diasporen unweit der Mutterpflanzen auf den Boden fällt, kann damit auch ein grober Überblick über die Verweildauer der

Diasporen an der Pflanze gegeben werden. Im Sinne von SERNANDER (1901) wird unterschieden in:

-Trachysporie (T) - *sofortige Abgabe der Diasporen und*

-Bradysporie (B) - *verzögerte Abgabe der Diasporen*

Durch die Bradysporie erstreckt sich die Verbreitung der Diasporen bis in den Winter hinein und kann bis zum nächsten Frühling andauern. Beispiele für typische Arten mit Trachysporie sind nach eigenen Untersuchungen *Lactuca serriola, Vicia tetrasperma, Cepis capillaris* und *Bromus sterilis.* Das zeitige Ausstreuen dieser Arten ist in Verbindung mit der z.T. obligaten Herbstkeimung und dem Unvermögen, eine Diasporenbank aufzubauen, zu sehen. Für die Bradysporie stehen als typische Vertreter *Solanum nigrum, Daucus carota, Kickxia elatine und Artemisia vulgaris.* Diese Arten können mindestens eine mittelfristige Diasporenbank aufbauen.

Die Gegenüberstellung der **Anteile der Arten am Gesamt-Diasporenfall und an der Gesamtdiasporenbank** (bzw. auch der aktuellen Vegetation) gibt einen guten Überblick zum unterschiedlichen Verhalten der Arten beim Übergang aus dem Diasporenfall in die Diasporenbank. In Tab. 3 sind für einige dieser Arten diese Anteile dargestellt. Sie zeigen, daß bei Arten mit einem effektiven Übergang der Diasporen aus dem Diasporenfall in die Diaporenbank der Anteil an der Diasporenbank sehr viel höher als an dem Diasporenfall liegen kann (*Solanum nigrum*). Den anderen Extremfall stellt *Lactuca serriola* dar, die trotz relativ hoher Anteile am Diasporenfall kaum in der Diasporenbank nachweisbar war.

Tab. 3: Anteil der Arten am Gesamtdiasporenfall und an der Gesamtdiasporenbank

	% des Gesamt-Diasporenfall (t-1)	% der Gesamt-Diasporenbank (t)
Solanum nigrum	2,3	17,1
Galinsoga parviflora	15,0	33,0
Apera spica-venti	5,5	4,8
Chenopodium album	56,7	12,3
Lactuca serriola	9,8	0,4

Um die Übergangsraten vergleichbarer zu gestalten, wurde ein **Diasporenbank/Diasporenfall-Koeffizient** berechnet:

$$\alpha_{DB-DF} = \frac{DB}{DF_{t-1}} x100\%$$

DB - ***Diasporenbank des jeweiligen Versuchsjahres***

DF_{t-1} - ***Diasporenfall des Vorjahres***

Die Einteilung der Arten erfolgte in vier Gruppen:

a) Diasporenbank/Diasporenfall - Koeffizient > 10%

Durch einen effizienten Übergang aus dem Diasporenfall in die Diasporenbank waren im nächsten Jahr mehr als 10% der Diasporen keimfähig im Boden nachweisbar (z.B. *Solanum nigrum, Galinsoga parviflora*).

b) Diasporenbank/Diasporenfall - Koeffizient < 10%> 1%

Dabei kann es sich um Arten handeln, die prinzipiell schlechte Diasporenbankbildner sind. Zum Teil werden damit auch Arten charakterisiert, von denen zwar ein relativ geringer Anteil der Diasporen aus dem "seed rain" in die Diasporenbank einging, dieser aber sehr lange Zeiträume keimfähig blieb. (z.B. *Chenopodium album*, *Polygonum persicaria*)

c) *Diasporenbank/Diasporenfall - Koeffizient <1%*

nur gelegentlich in der Diasporenbank vertreten (z.B. *Lactuca serriola*, *Bromus hordeaceus*)

Zusätzlich wird beachtet, wenn der

d) *Diasporenbank/Diasporenfall - Koeffizient Werte > 100%*

im Untersuchungszeitraum erreichen konnte, d.h. in der Diasporenbank des jeweiligen Jahres sind mehr keimfähige Diasporen vorhanden, als mit dem Fall des Vorjahres auf die Fläche gelangten (Akkumulationseffekte) (z.B. *Trifolium dubium et T. campestre*, *Thlaspi arvense*)

Dieser Koeffizient ist vor allem dann sinnvoll einsetzbar, wenn ältere Diasporenpopulationen im Boden nur einen geringen quantitativen Umfang aufweisen. Da der Verlust von Diasporen aus der Bank (x_1) und der Verlust beim Übergang vom Diasporenfall in die Bank (x_2) je nach Diasporenbanktyp der betreffenden Art unterschiedlich groß sein kann, ist beim Vorhandensein mehrerer Diasporenpopulationen mit höheren quantitativen Anteilen nur ein Abschätzen der Übergangsraten möglich.

Die weitaus kompliziertere Dynamik der Auffüll- und Abbauvorgänge einer Diasporenbank mit mehreren Populationen kann für den methodischen Ansatz dieser Arbeit durch folgende Gleichung ausgedrückt werden:

$$DB_t = (DB_{t-n} - x_1) + (DF_{t-1} - x_2)$$

DB_t - *Diasporenbank des zu betrachtenden Jahres*
DB_{t-n} - *Diasporenbank der Vorjahre*
DF_{t-1} - *Diasporenfall des Vorjahres*
x_1, x_2 - *Verlust durch Keimung, physiologischen Tod, Fraß, Befall mit Pathogenen*

An vier Beispielen, die sich durch einen einmalig hohen Diasporenfall und eine geringe Ausgangsdiasporenbank auszeichneten, können die unterschiedlichen Verlustraten gut aufgezeigt werden. Rund 9% der Diasporen des "seed rain" 1987 von *Sonchus oleraceus* gingen in die Diasporenbank 1988 ein (vgl. Abb.1). Der jährliche Verlust aus der Diasporenbank betrug ca. 80-90%, so daß 1991 nur noch 3% der Diasporen von 1988 in der Bank keimfähig vertreten waren. Dagegen trugen bei *Chenopodium album* nur ca. 1-2% der Diasporen des "seed rain" 1987 zum Aufbau der Diasporenbank bei, die Diasporen in der Bank waren dann aber wesentlich länger mit einem hohen Anteil nachweisbar (vgl. Abb. 2). Nach fünf Brachejahren waren immerhin noch ca. 28% der Diasporen in der Bank keimfähig vorhanden.

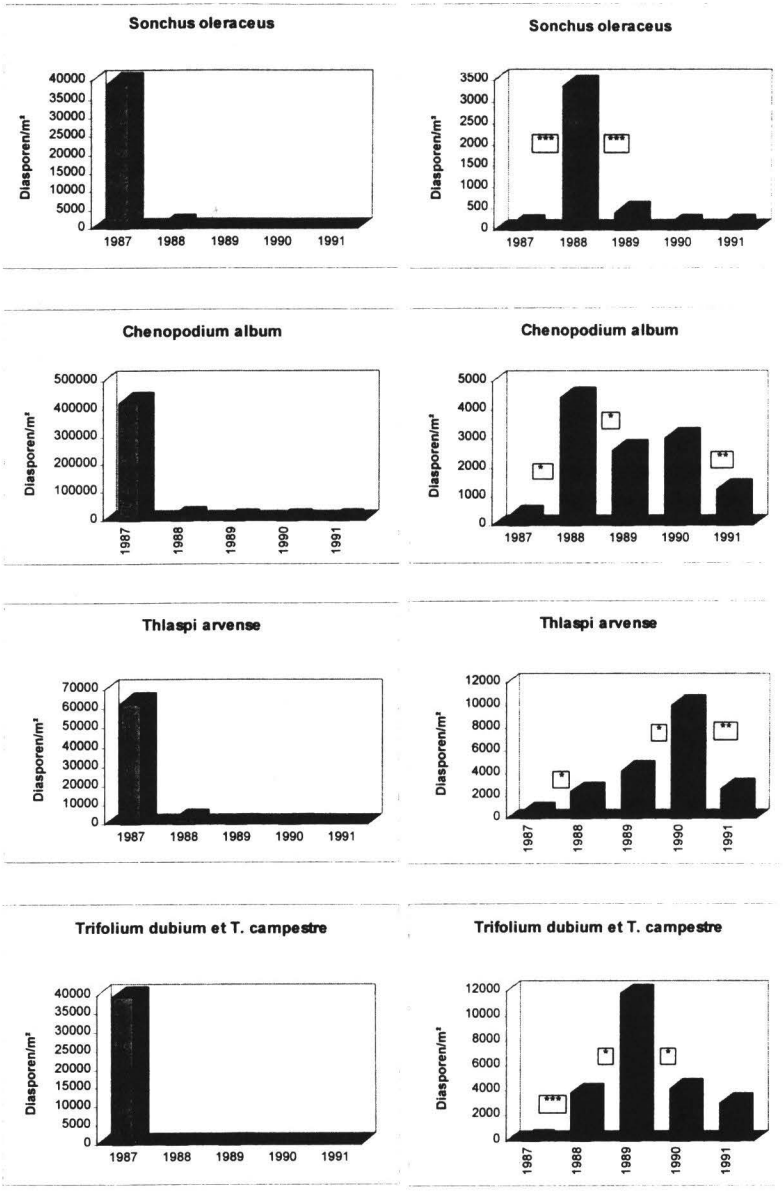


Abb. 1: Dynamik des Diasporenfalls (links) und der Diasporenbank (rechts) von *Sonchus oleraceus* (Ackerbrache, gedüngte Variante), *Chenopodium album* (Ackerbrache, gedüngte Variante), *Thlaspi arvense* (Ackerbrache, gedüngte Variante), *Trifolium dubium et T. campestre* (Grünlandbrache, ungedüngte Variante). Signifikanzniveaus gelten für Mittelwertsunterschiede aufeinanderfolgender Jahre; Mann-Whitney U - Test.

Thlaspi arvense und *Trifolium dubium et T. campestre* sind dagegen typische Beispiele für Arten mit einer ausgeprägten primären (Hartschaligkeit, vgl. auch SCHÜTZ 1988) oder sekundär induzierten Dormanz und einer ausgeprägten permanenten Diasporenbank (vgl. Abb. 3 und 4). Das Maximum der keimfähigen Diasporen in der Diasporenbank liegt erst zwei bis drei Jahre nach dem maximalen Diasporenfall. Dieser Verzögerungseffekt läßt sich auch statistisch nachweisen (TISCHEW 1994). Für eine repräsentative Ermittlung der Überganges aus dem Diasporenfall in die Diasporenbank müßten somit die Daten von 1988-1991 aufsummiert werden.

Im Zusammenhang mit den erhobenen Daten sollten für die Einteilung der Arten in Diasporenfall- und Diasporenbankgruppen weiterhin folgende **weitere Kriterien** diskutiert werden: Größe und Form der Diasporen, Lebensform und Zeitpunkt der Keimung, Strategietyp und die pflanzensoziologische Stellung der Arten.

Diskussion

Für die Beurteilung des quantitativen Umfanges einer Diasporenbank und von Veränderungen beispielsweise während sukzessiver Prozesse ist neben der physiologischen Lebensdauer der Diasporen und ihrem Vermögen sich einer vorzeitigen Keimung durch Eintritt in dormante Zustände zu entziehen, vor allem auch die Diasporenproduktion entscheidend. Ersteren Kriterien wird in zahlreichen Arbeiten nachgegangen (THOMPSON 1987, ROBERTS 1981, WEIß i. Vorb.). Der Diasporenproduktion der einzelnen Arten wird dagegen bisher nur in wenigen Arbeiten Aufmerksamkeit geschenkt (z.B. POSCHLOD & JACKEL 1993). Da die Dichte der Diasporen in der Diasporenbank vorrangig pro Flächeneinheit angegeben wird, ist auch eine Erfassung der Diasporenproduktion pro Flächeneinheit über Diasporenfallen sinnvoll. Der in dieser Arbeit gewählte Bezug zum Deckungsgrad (normierter Diasporenfall) ist praktikabel; bei kleinerern Bezugsflächen von 1-4 m² (Schätzgenauigkeit) auch relativ genau und er läßt in mittleren Deckungsgradbereichen sinnvolle Vergleiche zu.

Durch die Anwendung der vorgestellten Kriterien wird außerdem beachtet, daß der Übergang von Diasporen aus dem Diasporenfall in die Diasporenbank verschieden effizient sein kann. Erschwerend auf die Gruppenbildung wirkt, daß primär oder schwer zu brechende sekundär induzierte Dormanzen zu einem starken Verzögerungseffekt hinsichtlich der nachweisbar keimfähigen Diasporen dieser Arten im Boden führen und die verschiedenen Generationen von Diasporen im Boden differierende Absterberaten aufweisen können (ROBERTS & FEAST 1973). Um die Dynamik des Auffüllens und des Abbaus der Diasporenbank in ihrer gesamten Komplexität nachvollziehen zu können, sind weitaus aufwendigere Methoden anzuwenden (z.B. SARUKHAN 1974), die aber für Erfassung coenotischer Prozesse nicht praktikabel erscheinen. Der vorgestellte Diasporenbank/Diasporenfall - Koeffizient läßt bei Beachtung bestimmter Voraussetzungen zumindest ein vergleichendes Abschätzen der Übergangsraten zu.

Zusammenfassung

Auf der Grundlage von Untersuchungen zum Diasporenfall ("seed rain") und zur Diasporenbank ("seed bank") über einen Zeitraum von fünf Jahren (1987-1991) auf einer Acker- und einer Grünlandbrache im Mitteldeutschen Trockengebiet werden methodische Anregungen zur Auswertung vergleichbarer Datensätze gegeben. Um eine Gruppenbildung zu ermöglichen, werden z.T. neu definierte Kriterien anhand von Beispielen vorgestellt und hinsichtlich ihrer Aussagekraft kritisch diskutiert.

Literatur

POSCHLOD, P., JACKEL, A.-K. 1993: Untersuchungen zur Dynamik von generativen Diasporenbanken von Samenpflanzen in Kalkmagerrasen. 1. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporenregens und der Diasporenbank auf zwei Kalkmagerrasenstandorten der Schwäbischen Alb. - Flora 188: 49-71.

ROBERTS, H. A., 1981: Seed banks in soil. - Adv. Appl. Biol. 6: 1-55.

ROBERTS, H. A., FEAST, P. M., 1973: Changes in the numbers of viable weed seeds in soil under different regimes . - Weed Res. 13: 298-303.

SARUKHAN, J., 1974: Studies in plant demography: Ranunculus repens L., R. bulbosus L. and R. acris L.: II. Reproductive strategies and seed population dynamics. - J. Ecol. 62: 151-177.

SCHÜTZ, M., 1988: Genetisch-ökologische Untersuchungen an alpinen Pflanzenarten auf verschiedenen Gesteinsunterlagen: Keimungs- und Aussaatversuche. - Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel (99): 7-155.

SERNANDER, R., 1901: Den skandinaviska vegetationens Sprindningsbiologi. - Berlin, Uppsala: p. 457.

THOMPSON, K., 1987: Seed and seed banks. - The New Phytologist: 23-34.

TISCHEW, S., 1994: Zur Rolle des Diasporenfalls und der Diasporenbank für den Verlauf von Sekundärsukzessionen am Beispiel von Acker- und Grünlandbrachen des Mitteldeutschen Trockengebietes. - Diss., Martin-Luther-Universität Halle: 174 S.

TISCHEW, S., SCHMIEDEKNECHT, A., 1993: Vegetationsentwicklung und Dynamik der Diasporenbank und des Diasporenfalls einer Ackerbrache unter den Bedingungen des mitteldeutschen Trockengebietes. - Verh. Ges. Ökol. 22: 165-173.

Dr. Sabine Tischew
Institut für Geobotanik und Botanischer Garten
Neuwerk 21
06108 Halle

Samenbank und Wildkrautbestand auf Ackerbrachen vor und nach der Stillegung

Petra Toetz & Jörg Pfadenhauer

Der Forschungsverbund Agrarökosysteme München (FAM) untersucht auf der Versuchsstation Klostergut Scheyern die Veränderungen, die durch den Wechsel von konventionellem zu integriertem Pflanzenbau bzw. ökologischem Landbau entstehen. Im Rahmen dieser Umstellung wurden Ackerflächen stillgelegt. Es fand eine sekundäre Sukzession statt, deren Einfluß auf die Samenbank und den Wildkrautbestand im folgenden dargestellt wird.
Die Flächen wurden nach der Ernte 1992 stillgelegt. Brachfläche A umfaßte 9 Meßpunkte (davon 1 Intensivmeßpunkt); Brachfläche B 6 Meßpunkte (davon 1 Intensivmeßpunkt). An den Rasterpunkten wurden (jeweils im März.) je 1, an den Intensivmeßpunkten 12 bzw. 8 Bodenproben (je 1kg Frischgewicht, Mischprobe) aus dem Ap-Horizont entnommen. Auflaufende Keimlinge wurden über 2 Jahre (Proben von 1994 erst 1 Jahr) bestimmt, gezählt und entfernt. Der Wildkrautbestand wurde mit Vegetationsaufnahmen erfaßt.
Nach Aufgabe der Nutzung nahm die Zahl der Arten im Wildkrautbestand und die Vegetationsdeckung zu (**Abb. 1 + 2**). Der Großteil der Arten erreichte nur eine Deckung < 1%. Die wenigen Arten, deren Deckungen größer waren, werden hier als dominant bezeichnet (**Tab. 1**). Während der Ackernutzung waren nur 3 Arten dominant. Im 1. Brachejahr kamen einige typische Ackerwildkräuter wie *Myosotis arvensis* hinzu, die von der fehlenden Konkurrenz von seiten der Kulturfrucht profitierten. Aber schon im 2. Brachejahr wurden sie von den ausdauernden Arten *Agropyron repens*, *Cirsium arvense* und *Taraxacum officinale* zurückgedrängt. Die Samenbank veränderte sich beim Übergang von Ackernutzung zu Brache in ihrer Quantität und Qualität. (**Abb. 3 + Tab. 2**). Nach dem 1. Brachejahr war die Anzahl der dominanten Arten stark angestiegen. Es handelt sich ausschließlich um einjährige Arten, deren Strategie es ist, einen großen Samenvorrat im Boden anzulegen, aus dem sie im nächsten Jahr eine neue Population aufbauen können.

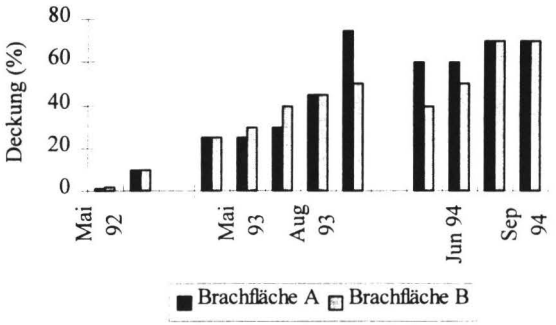


Abb. 1: Veränderungen der Vegetationsdeckung auf den Brachflächen A und B

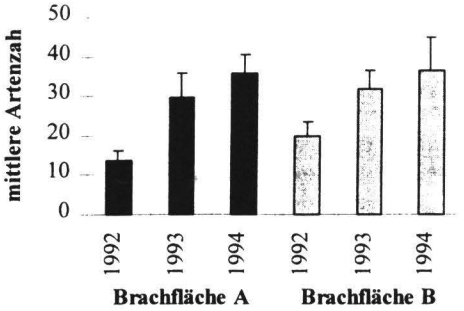


Abb. 2: Veränderung der mittl. Artenzahl auf den Brachflächen A und B (1992 Acker + 1994 Brache)

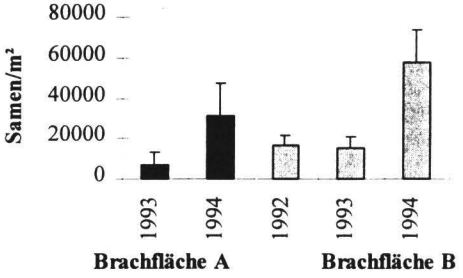


Abb. 3: Veränderung der mittleren Samendichte an den Intensivmeßpunkten auf den Brachflächen A und B (1992 Acker + 1994 Brache).

Die Ergebnisse zeigen, daß in den ersten Brachejahren eine geringe Korrelation zwischen aktueller Vegetation und Samenbank bestand (BRODIE 1992). Während der Ackernutzung kamen typische Arten der Ackerwildkrautflora in der aktuellen Vegetation und der Samenbank vor.

Tab. 1: Veränderung der Dominanzstruktur im Ackerwildkrautbestand auf den Brachflächen A und B ('92 Acker; '93 + '94 Brache)

	Deckung	1992	1993	1994
Brach-fläche A	1 - 5 %		Anthemis arvensis Apera spica-venti Matricaria chamomilla	
	5 - 25 %	Brassica napus	Brassica napus	
	> 25 %		Taraxacum officinale	Taraxacum officinale
Brach-fläche B	1 - 5 %	Brassica napus Matricaria chamomilla Stellaria media	Myosotis arvensis Stellaria media Veronica arvensis Viola arvensis	Agropyron repens Cirsium arvense
	5 - 25 %		Brassica napus Matricaria chamomilla Taraxacum officinale Veronica persica	
	> 25 %			Taraxacum officinale

Tab. 2: Veränderung der Dominanzstruktur in der Samenbank auf den Brachflächen A und B ('92 Acker; '93 + '94 Brache)

Samendichteklasse (Samen/m²)	1992	1993	1994
Brachfläche A			
5.000 -15.000		Capsella bursa-pastoris Matricaria chamomilla	Anthemis arvensis Apera spica-venti Brassica napus Capsella bursa-pastoris Matricaria chamomilla
15.000 - 50.000			Senecio vulgaris Stellaria media Viola arvensis
Brachfläche B			
5.000 - 15.000	Matricaria chamomilla	Veronica persica	Myosotis arvensis Sonchus asper Veronica arvensis Veronica persica
15.000 - 50.000		Matricaria chamomilla	
50.000 - 100.000			Matricaria chamomilla

Es hatte sich ein Kreislauf der zum Großteil einjährigen Arten etabliert, dessen Stationen Keimung, Samenproduktion und Auffüllen der Samenbank sind. Durch das Brachfallen änderte sich dieser Kreislauf nicht. Im 1. Brachejahr hatten die Ackerwildkräuter die Möglichkeit zu

einer optimalen Entfaltung und zur Anlage einer viel größeren Samenbank als in den Jahren davor. Dieser Zusammenhang wird durch die Untersuchungen von JÖDICKE (1994) und TISCHEW (1993) bestätigt. Es siedelten sich brache- und wiesentypische Arten an, aber sie konnten nicht zur Dominanz gelangen und sind in geringem Maße in der Samenbank vertreten (LAWSON 1992). Im 2. Brachejahr breiteten sich dagegen mehrjährige Arten aus ,deren Ausbreitungsstrategien, unterirdische Ausläuferbildung (*Cirsium arvense, Arrhenatherum elatius*) bzw. große Samenproduktion mit sofortigem Auflaufen der Keimlinge (*Taraxacum officinale*), ihnen einen Platz in der Brachevegetation sicherten. Die einjährigen Ackerwildkräuter konnten keine so große Deckung erreichen, obwohl sie mit einer gut gefüllten Samenbank die Vegetationsperiode begannen, z.B. *Matricaria chamomilla*. Etablierungsmöglichkeiten sind für ihre Keimlinge nur noch in geringem Maße gegeben.

Literatur

BRODIE I.D.S., GALLAGHER C., HITCHIN S., NOEL T., HARRIS G.L., PEPPER T.J. 1992: Spatial and temporal variation in the vegetation in set-aside fields at Connington, Cambridgeshire. BCPC Monograph 50: 135-138

JÖDICKE, K., TRAUTZ D. 1994: Veränderungen der Samenbank im Boden von Ackerbrachen. Natur und Landschaft 69: 258-264

LAWSON H.M., WRIGHT G.M., DAVIES D.H.K., FISHER N.M. 1992: Short-term effects of set-aside management on the soil seedbank of an arable field in south-east Scotland. BCPC Monograph 50: 85-90

TISCHEW S., SCHMIEDEKNECHT A. 1993: Vegetationsentwicklung und Dynamik der Diasporenbank und des Diasporenfalls einer Ackerbrache unter den Bedingungen des Mitteldeutschen Trokkengebietes. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 22: 162-173

Petra Toetz & Jörg Pfadenhauer
Lehrstuhl f. Landschaftsökologie
TU München-Weihenstephan
85350 Freising

Zur intraspezifischen Konkurrenz von *Agrostis coarctata* und *A. tenuis* in Mischkulturen

Gertrud Vester

Einleitung

Relative Verdrängungsraten (de Wit 1960) werden häufig zur Bewertung des Konkurrenzverhaltens zwischen Arten herangezogen (z.B. Harper 1990). Summative Konkurrenzeffekte zwischen Arten illustriert Harper (1990) basierend auf der Annahme, in Mischkulturen könne nur intraspezifische Konkurrenz in proportionaler Abhängigkeit von der Pflanzdichte der Arten wirksam sein. Daher soll geprüft werden, ob in Mischkulturen von *Agrostis coarctata* und *A. tenuis* die intraspezifische Konkurrenz proportional zur Pflanzdichte zunimmt.

Methode

In zwei Experimenten mit P-limitierten Mono- und Mischkulturen wurden die geschobenen oberirdischen Module ausgezählt.

In Experiment 1 war die Pflanzdichte der MONOKULTUREN 4, 8, 16, 24 und 32 Sproßvegetationspunkte pro 95 cm², in Experiment 2 2, 4 , 6 und 8. In Experiment 1 war die Pflanzdichte der MISCHKULTUREN 32, in Experiment 2 nur 8. In Experiment 1 wurden sechs und bei Experiment 2 sieben Paralellansätze der Mono- und Mischkulturen in Tontöpfen (13 cm ø) angesetzt, im Freiland mit zusätzlicher Wasserversorgung (durchschnittlich in ml/Tag/dm²: 26 (Experiment 1), 32 (Experiment 2)) und regelmäßiger Düngung mit P-Limitierung (insgesamt in kg/ha: N 101 (70 % als Ammonium- und 30% als Nitration), P 0, K 100, Mg 15, Ca 59, S 101, Cl 119 sowie Fe und Spurenelemente) kultiviert. Bei Experiment 2 war der Wurzelraum während der ersten 5 Monate durch kleine zusätzliche Töpfe (6 cm ø) auf nur ca. 20% des Endvolumens eingeschränkt.

Die geschobenen oberirdischen Module wurden bei Experiment 1 vom 11.91-05.93, bei Experiment 2 vom 11.93-10.94 mehrfach ausgezählt.

Bei den Monokulturen wurde der Zusammenhang zwischen Pflanzdichte und Schieben oberirdischer Module durch die Anzahl der Module je angepflanztem Sproßvegetationspunkt dargestellt. Die Misch- und Monokulturen wurden durch relative Verdrängungsraten (RRR) und (erwartete) relative Erträge (RE) miteinander verglichen.

$RRR_{a/b} = Mi_a/Mo_a * Mo_b/Mi_b$ $RE_{a/b} = Mi_a/Mo'_a * Mo'_b/Mi_b$

Mi = Anzahl oberirdischer Module in der Mischkultur

Mo = Anzahl oberirdischer Module in der Monokultur mit der Pflanzdichte, wie sie jede Art in der Mischkultur hat

Mo' = Produkt aus der relativen Häufigkeit einer Art zu Versuchsbeginn und der Anzahl der Module der Monokultur mit der Gesamtpflanzdichte der Mischkultur

a, b = Indices für die beiden Arten

Ergebnisse

Bei den MONOKULTUREN sinkt die Zunahme der Anzahl der Module/Sproßvegetationspunkt im Versuchsverlauf. *A. tenuis* ist im Schieben oberirdischer Module - v.a. bei niedriger Pflanzdichte - weniger erfolgreich als *A. coarctata*.

Abb. 2 zeigt Vergleiche der MISCHKULTUREN mit den MONOKULTUREN. Die relativen Verdrängungsraten lassen darauf schließen, daß in den Mischkulturen von Experiment 1 *A. coarctata* bei hoher *A. coarctata* Pflanzdichte und *A. tenuis* bei hoher *A. tenuis* Pflanzdichte dominant wird. In Experiment 2 (Gesamtpflanzdichte von nur 8) behauptet sich *A. coarctata*

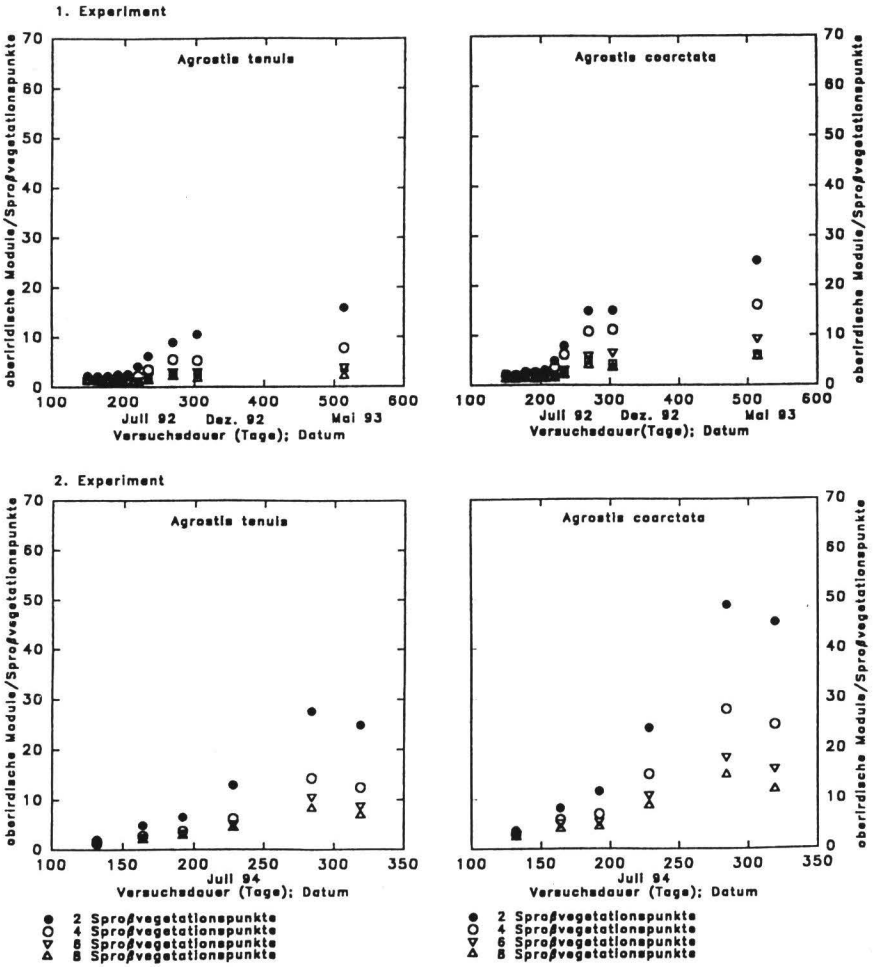


Abb. 1: Pflanzdichteabhängiger Ertrag oberirdischer Module in P-limitierten Monokulturen von *Agrostis coarctata* und *A. tenuis*

1. Experiment

2. Experiment

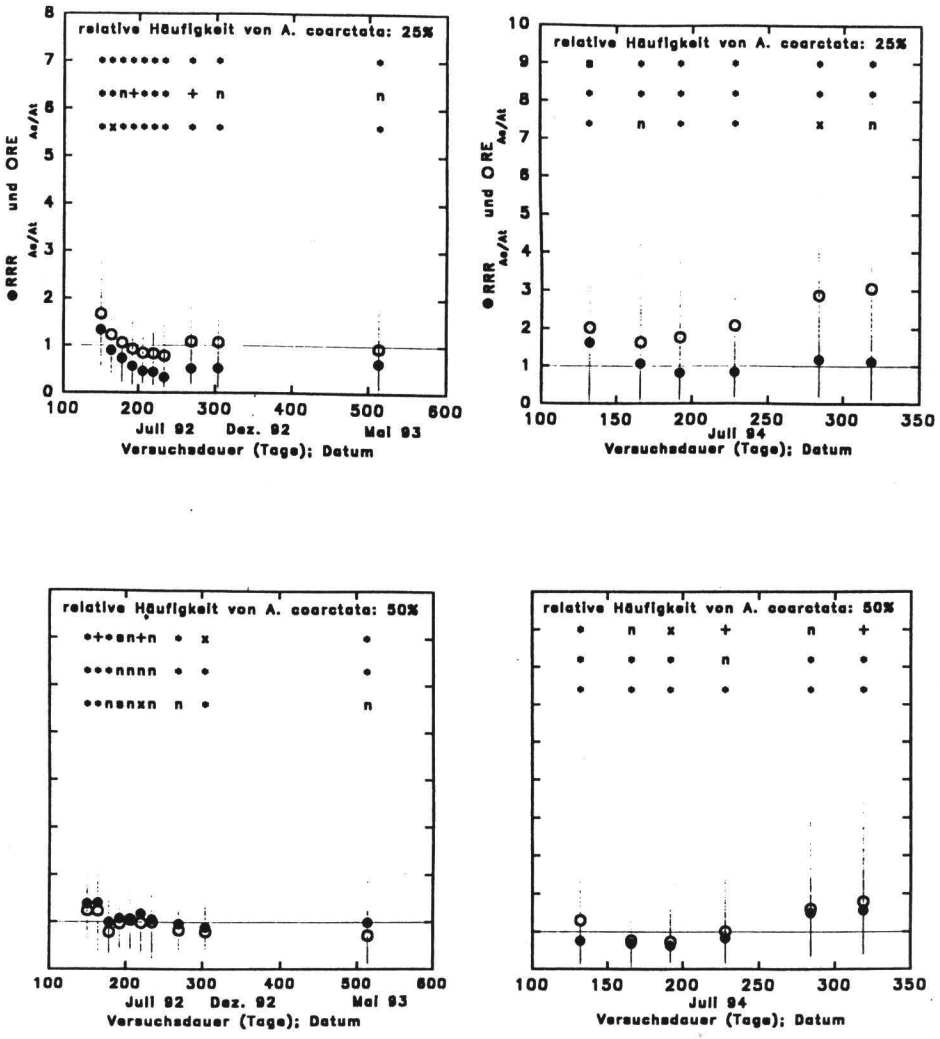
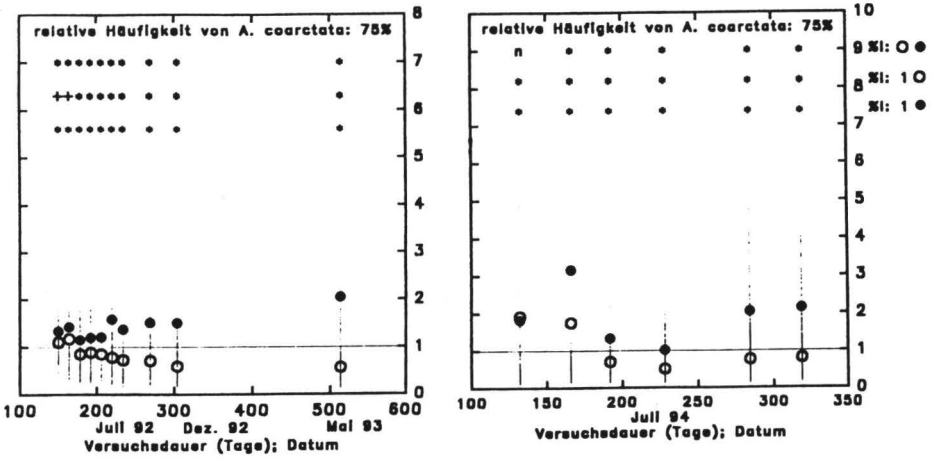


Abb. 2: Relative Verdrängungsraten (RRR .) und Erträge (RE o) von *Agrostis coarctata* (Ac) bezogen auf *A. tenuis* (At). Sie berücksichtigen entweder Monokulturen mit gleicher Pflanzdichte wie die Mischkulturen insgesamt (o), oder wie sie jeder Art in den Mischkulturen entspricht (.). Die relativen Häufigkeiten beziehen sich auf den Versuchsbeginn. Durch die Symbole * >0,01%, x 0,1>0,01%, + 1>0,1%, s 5>1% und n nicht signifikant ist die prozentuale Irrtumswahrscheinlichkeit zwischen RRR und RE (%I: o.) und bezüglich 1 (%I: 1o und %I: 1.) dargestellt.



noch Abb. 2:

schon bei einer relativen Häufigkeit von 50% gegenüber *A. tenuis*. Die relativen Erträge von *A. coarctata* bezogen auf *A. tenuis* zeigen, daß in den Mischkulturen von Experiment 1 *A. coarctata* bei Pflanzdichten von 50 und 75 % geringere Ertragsgewinne als *A. tenuis* aufweist, in den Mischkulturen von Experiment 2 nur bei 75 %iger *A. coarctata* Pflanzdichte. Beide Experimente zeigen somit, daß in P-limitierten Mischkulturen *A. coarctata* einerseits trotz relativer Erträge von <1 zur dominanten Art in den Mischkulturen werden kann (Experiment 1) und andererseits trotz relativer Erträge von >1 keinen Konkurrenzvorteil über *A. tenuis* gewinnen kann (Experiment 2).

Diskussion

Der unterschiedliche Konkurrenzerfolg beider Arten in Experiment 1 und 2 (Abb.2) ist möglicherweise auf unterschiedliche Witterungsbedingungen in den Jahren 91-93 beziehungsweise 93-94 und v.a. auch auf die unterschiedliche Pflanzdichte zurückzuführen.

Die Berechnung der relativen Erträge basiert darauf, daß Mono- und Mischkulturen mit gleicher Gesamtdichte verglichen werden, wohingegen bei der Berechnung der Verdrängungsraten der Einfluß der Pflanzdichte der zweiten Art unberücksichtigt bleibt. Somit waren divergierende Ergebnisse bei beiden Auswertungen zu erwarten (Abb. 2). Da bei den relativen Erträgen ein - mit der Pflanzdichte proportional zunehmender und nicht sich abschwächender (Abb.1) - Konkurrenzeffekt angenommen wird, scheint eine Bewertung des tatsächlichen Konkurrenzverhaltens beider Arten bei P-Limitierung Vergleiche mit Ergebnissen bei anderen Kultivierungsbedingungen zu erfordern (z.B. NPK-Düngung, Vester 1993).

Bei allen Pflanzdichten konstante Erträge hätten einen Hinweis bedeutet, daß bei beiden Arten sich der Gesamteffekt von intra- und interspezifischer Konkurrenz in den Mischkulturen proportional zur Pflanzdichte änderte. Ob sich die intra- und interspezifische Konkurrenz jeweils einer Art proportional zur Pflanzdichte ändert, wird durch die gegebene Auswertung nicht geprüft. Die Hypothese, daß sich die intraspezifische Konkurrenz von *A. coarctata* und *A. tenuis* in den Mischkulturen proportional zu ihrer Pflanzdichte ändert, erweist sich durch die dargestellten Ergebnisse und Auswertungen als unwahrscheinlich.

Fazit

Durch die Anzahl der geschobenen oberirdischen Module in P-limitierten Mono- und Mischkulturen von *Agrostis coarctata* und *A. tenuis* ist deren intraspezifische Konkurrenz in den Mischkulturen nicht bestimmbar.

Literatur

DE WIT, C.T., 1960: On competition. Versl. landouwk. Onderz. The Hague 66: 1-82.

HARPER, J.L., 1990: Population biology of plants. - Academic Press, London : 892 S.

VESTER, G., 1993: Konkurrenzverhalten zwischen *Agrostis tenuis* und *Agrostis coarctata* in gedüngten Freilandsandkulturen. - Verh. Ges. Ökologie 22: 347-350.

Dr. Gertrud Vester
Botanisches Institut
Schloßgarten 3
48149 Münster

Klonale Strategien krautiger Pflanzen - eine Simulationsstudie über Populationswachstum und zwischenartliche Konkurrenz

Eckart Winkler & Bernhard Schmid

Wachstumsstrategien klonaler krautiger Pflanzen lassen sich in 2 Grundtypen einteilen (LOVETT DOUST 1981). Die "Phalanx"-Strategie ist durch kurze Entfernungen zwischen den einzelnen Modulen und durch eine dichte Modulpackung innerhalb von Genets gekennzeichnet, während die "Guerilla"-Strategie durch relativ größere Moduldistanzen und eine lockerere Aggregation der Module gegeben ist. Empirische Befunde (SCHMID & HARPER 1985) zum kompetitiven Wachstum zweier typischer Vertreter dieser beiden Strategien (*Bellis perennis* - Phalanx sowie *Prunella vulgaris* - Guerilla) zeigen, daß bei hoher Anfangsdichte die Phalanx-Species überlegen ist und ihren Konkurrenten verdrängt, während bei niedriger Ausgangsdichte und nach Störungen die Guerilla-Art in einer Gesellschaft erfolgreicher ist.

Mit Modellsimulationen wurde die Frage untersucht, welche Faktoren für das gegensätzliche Verhalten der Arten in dichten und in lockeren Beständen verantwortlich sind und in welchem Ausmaß die "Wachstumsstrategie", welche primär eine räumliche Beschreibung gibt, sich auswirkt. Eine individuenbasierte, räumlich explizite Modellierung kombiniert Elemente architektonischer Modelle mit gitterbasierten stochastischen Simulationsverfahren und berücksichtigt wichtige Teilprozesse der Lebensgeschichte klonaler Pflanzen: Wachstum und Ausbreitung juveniler Module, Etablierung adulter Module unter intra- und interspezifischer Konkurrenz, Absterben von Adulten sowie klonale und sexuelle Reproduktion. Der Modellierung liegt folgendes Szenarium zugrunde (WINKLER & SCHMID 1996): Ein adultes Modul (welches aus einem juvenilen Modul oder auch aus einem Keimling entstanden ist), wurzelt an einer bestimmten Position und verfügt vorerst über den vollen Betrag artspezifischer Ressourcen. Nach einiger Zeit beginnt die Bildung juveniler Module durch Verzweigung: es werden "Spacer" mit Juvenilen an den Apices gebildet. Diese klonale Reproduktion verbraucht Ressourcen. Das adulte Modul stirbt ab, oder es regeneriert seine Ressourcen innerhalb einer bestimmten Zeitspanne. Nach Erreichen des vollen Ressourcenniveaus kann es erneut zur klonalen Reproduktion kommen. Solange jedoch das adulte Modul noch keine Ressourcen verbraucht hat, kann es auch blühen und Samen bilden. Diese sexuelle Reproduktion verbraucht ebenfalls, in Konkurrenz zur klonalen Vermehrung, Ressourcen, mit der nachfolgenden Möglichkeit eines Absterbens oder einer Regeneration. Die Mortalität von Adulten kann somit eine Folge der Reproduktionsereignisse sein, aber Adulte können auch spontan oder bedingt durch äußere Störungen absterben. - Juvenile (d.h. Module, die noch keine Wurzeln gebildet haben und mit dem Elternmodul verknüpft sind) akkumulieren Ressourcen, wachsen und bewegen sich gleichzeitig vom Elternmodul fort. Die volle Entwicklung der

Juvenilen benötigt einige Zeit, bis es zur Fixierung in einer bestimmten Entfernung vom Elternmodul kommt. Dabei konkurrieren Juvenilen, die in demselben Bereich wurzeln wollen, miteinander mit artspezifischer Konkurrenzstärke, und es kommt außerdem zu strategietypischen plastischen Reaktionen in dichten Beständen.
Das Modell enthält bislang einige prinzipielle Einschränkungen: es nimmt eine vollständige Trennung von Modulen nach dem Wurzeln der Juvenilen an und es vernachlässigt saisonale Effekte. Die Modellstudie konzentrierte sich primär auf den raum-zeitlichen Aspekt des Verhaltens klonaler Arten in einer Pflanzengemeinschaft, bedingt durch die klonale Reproduktion. Andere im Modellszenarium schon enthaltene Aspekte, wie z.B. die Bedeutung der sexuellen Reproduktion, verschiedene Strategien der Ressourcenallokation oder das Verhaltens in inhomogenen Habitaten, bleiben weiteren Untersuchungen vorbehalten.
Im Modell ist prinzipiell zwischen solchen Parametern zu unterscheiden, die das Verhalten der Adulten kennzeichnen (Wahrscheinlichkeit einer klonalen oder auch sexuellen Reproduktion, Mortalität), und solchen, die die Juvenilen charakterisieren (Verzweigungswinkel, mittlere Entfernung Eltern-Nachkommen bei der Etablierung der Juvenilen, mittlere Zeitspanne bis zur Etablierung). Die Simulationsuntersuchungen zeigen, daß diese beide Parametergruppen einen unterschiedlichen Einfluß auf das Verhalten der beiden Modell-Species unter kontrastierenden Bedingungen haben. In dichten Beständen wird die Kompetitionsstärke der Populationen insgesamt vor allem durch die Adultenparameter bestimmt, während die Charakteristika der Ausläufer nur in Ausnahmefällen eine Rolle spielen. Für die Populationsentwicklung aus niedrigen Ausgangsdichten heraus oder bei häufigen Störungen, also in Situationen, die eine rasche Reaktion erfordern, ist jedoch das Verhalten der Juvenilen wesentlich. Der Erfolg der Guerilla-Art unter diesen Bedingungen ist zwar durchaus durch die größere Distanz der Module (Vermeidung von Dichteeffekten), also durch die Strategie der Raumausfüllung gegeben. Aber wesentlich ist außerdem die kürzere Entwicklungszeit der Juvenilen und die dadurch bedingte raschere Aufeinanderfolge von Generationen. Somit ist die Definition von "Strategien" klonalen Wachstums durch eine dynamische Komponente zu ergänzen, welche die zeitliche Abfolge von Etablierungsereignissen zum Inhalt hat.

Danksagung

Das Vorhaben wurde von der Deutschen Akademie der Naturforscher Leopoldina mit Mitteln des Bundesministeriums für Forschung und Technologie (Förderkennzeichen LPD 1994/95) gefördert.

Literatur

LOVETT DOUST, L., 1981: Population dynamics and local specialization on a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. - J.Ecol. 69: 743-755.

SCHMID, B. & HARPER, J., 1985: Clonal growth in grassland perennials. I. Density and pattern-dependent competition between plants with different growth forms. - J.Ecol 73:793-808.

WINKLER, E. & SCHMID, B., 1996: Clonal strategies of herbaceous plant species a simulation study on population growth and competition. - Abstracta Bot. (im Druck)

Dr. Eckart Winkler
UFZ- Umweltforschungszentrum
Leipzig-Halle GmbH
Sektion Ökosystemanalyse
Postfach 2
04301 Leipzig

Prof. Dr. Bernhard Schmid
Institut für Umweltwissenschaften der Universität Zürich,
Winterthurstrasse 190, CH - 8057 Zürich

Buchbesprechungen

Hohenester, A. & W. Welß: Exkursionsflora für die Kanarischen Inseln. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 1993, 371 S., 96 Farbtafeln, etwa 440 Strichzeichnungen im Text, DM 68, ISBN 3-8001-3466-7

Die kanarischen Inseln sind botanisches Traumziel (nicht nur) aller norddeutschen Zeitgenossen, die den Frühling auf den "glücklichen Inseln" erleben möchten, bevor in heimischen Gefielden Buschwindröschen das Ende des Winters einläuten und die Buchen ausschlagen.
Der Wunsch, die Flora der Kanaren eingehender zu studieren, scheiterte bislang an geeigneter und vor allem vollständiger Bestimmungsliteratur. Das vorliegende erste Bestimmungsbuch der wildwachsenden Flora aller sieben Kanareninseln schließt folglich eine Lücke.
Die Verfasser haben sich mit der Bearbeitung Zeit gelassen: in gutem Sinne. 30 Jahre Exkursionen bilden nunmehr ein sicheres Fundament. In knapper Form wird die Region Makaronesiens vorgestellt, eine Übersicht der Pflanzengesellschaften skizziert und eine Anleitung zur Nutzung des Bestimmungsschlüssels ausformuliert.
Angesichts der zu bearbeitenden Artenfülle sind die Schlüssel und Artbeschreibungen spartanisch knapp gehalten und mit Abkürzungen gespickt - für den Einstieg sicher gewöhnungsbedürftig, aber letztlich für eine sichere Bestimmung zumeist ausreichend differenziert. Dafür ist die Flora so handlich geraten, daß dem Nutzer selbst bei längeren Touren keine Gewichtsprobleme entstehen.
Insgesamt dürfte mit der vorliegenden Bearbeitung die Pflanzenwelt der Kanaren nunmehr fast so leicht anzusprechen sein wie die dank umfassender Floren gut bearbeiteten Regionen Mittel- und Nordeuropas.

Jahn, R. & P. Schönfelder: Exkursionsflora für Kreta. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 1995, 446 S., 101 Farbtafeln, 7 Textabbildungen, DM 68, ISBN 3-8001-3478-0.

Vergleichbar der Situation auf den Kanaren fehlte bislang eine deutschsprachige Exkursionsflora von Kreta und den umliegenden Inseln. Die für Streifzüge im Gelände erforderliche Bestimmungsliteratur war nur umständlich zu beschaffen und ob ihres Gewichtes im Gelände nur begrenzt nutzerfreundlich.
Die Flora von Jahn und Schönfelder schafft Abhilfe. Als Einstieg werden Region und Vegetation vorgestellt (24 S.) sowie eine knappe Erläuterung der verwendeten Begriffe im Schlüssel gegeben. Schlüssel und Artbeschreibungen entsprechen in Form und Umfang den in Mitteleuropa üblichen, soliden Bestimmungsfloren. Auf Textzeichnungen zur Erläuterung wird verzichtet - mithin eine gewisse Praxis der Nutzer mit Bestimmungsliteratur unterstellt. Der Tafelteil mit sehr guten Abbildungen konzentriert sich auf die endemischen Sippen, etwa 10 % des gesamten Artenbestandes.
Wer, beispielsweise bei vegetationskundlichen Arbeiten, mit unzulänglicher Literatur bestückt, einen Einstieg in die Mediterranflora versucht hat, wird eine gelungene Regionalflora wie die

Vorliegende zu schätzen wissen. Bei rund 1900 aufgeschlüsselten Arten lassen sich die Schlüssel auch in weiteren Regionen des östlichen Mittelmeeres sinnvoll einsetzen.

Timmermann, G. & T. Müller: Wildrosen und Weißdorne Mitteleuropas Landschaftsgerechte Sträucher und Bäume. Verlag des Schwäbischen Albvereins e. V., 1994, 144 S., 42 Strichzeichnungen, 55 Farbtafeln, DM 18, ISBN 3-920-801-40-0.

Neben Brombeeren zählen Wildrosen und Weißdorne zu den kritischen Gattungen, die indessen für die standortkundliche Beurteilung von Knicks und Waldrändern von beträchtlicher Bedeutung sind. Geeignete und gut illustrierte Bestimmungshilfen bilden daher eine sinnvolle Ergänzung zur üblichen Bestimmungsliteratur.
Die bewußt einfach gehaltenen und gut erläuterten Bestimmungshilfen der Schlüssel in der vorliegenden Publikation sind durch klare Strichzeichnungen von Hagebutte, Blatt, Blattausschnitt, Schößlingquerschnitt und -aufsicht ergänzt. Standort und Verbreitung werden knapp angesprochen. Ergänzt wird die Zusammenstellung durch eine Charakteristik der standörtlichen Ansprüche solcher Gehölzarten, die für Pflanzungen in der 'freien Landschaft' infragekommen.
Das flexibel gebundene und damit in Grenzen wetter- und dornenfeste Bändchen könnte vielleicht dazu beitragen, *Rosa* und *Crataegus* spec. bei Erhebungen in gebüschreichen Lebensräumen mit etwas mehr Liebe zum Detail auf den Grund zu gehen.

Kuntze, H., G. Roeschmann & G. Schwerdtfeger: Bodenkunde. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart (UTB Große Reihe), 5.Aufl., 1994, 423 S., 188 Tab., 4 Farbtafeln, 178 Zeichnungen, DM 58,-, ISBN 3-8252-8076-4.

Fünf Auflagen in 25 Jahren zeugen davon, daß sich dieses zunächst als Lehrbuch über Feldbodenkunde konzipierte Werk seinen Abnehmerkreis erschlossen hat. Die nunmehr vollzogene Mutation vom Taschenbuch zum "großen" Handbuch läßt es vom Umfang und Inhalt her zum inzwischen in 13. Auflage erschienenen, ehrwürdigen "Scheffer/Schachtschabel" (Lehrbuch der Bodenkunde) aufschließen, nicht mehr nur als wohlfeile Ergänzung, sondern vielmehr als Konkurrenz auf einen wohl weitgehend identischen Nutzerkreis zielend. Damit stellt sich die Frage nach den Unterschieden.
Die "Bodenkunde" ist unkonventioneller gegliedert und flüssiger, nutzerfreundlicher, geschrieben. Die Hauptkapitel behandeln geowissenschaftliche Grundlagen der Bodenkunde (70 S.), Bodeneigenschaften (123 S.), Genese, Systematik und Verbreitung der Böden (100 S.) und angewandte Bodenkunde (78 S.). Die graphischen Darstellungen wirken im allgemeinen moderner und übersichtlicher als jene des Scheffer/Schachtschabel, und die konsequente Entschlackung des Textes durch Tabellen erhöht unstrittig die Lesbarkeit des Buches. Dahinter wird das Ziel der Verfasser deutlich, eine für unterschiedliche Berufsfelder anwendbare, praxisnahe Bodenkunde anzubieten.
Der Scheffer/Schachtschabel ist im klassischen Sinne universitärer: konventionell gegliedert, dichter geschrieben mit mehr verarbeiteten Details, informativer, auch was die Einbeziehung

ausländischer Quellen betrifft - kurz: weniger ein leicht erschließbares Lehr-, mehr ein umfassend konzipiertes Handbuch.
Konkurrenz spornt bekanntlich an - nicht zum Schaden der Konsumenten, die angesichts der mit den Fragen eines zukunftsgerichteten Bodenschutzes verknüpften Probleme eine informative, fachliche Grundlage benötigen.

Bell, A. D.: Illustrierte Morphologie der Blütenpflanzen. Verlag Eugen Ulmer, 1994, 335 S., 202 Farbfotos, 157 Strichzeichnungen, ISBN 3-8252-8089-6.

Bei manchen Büchern macht die Besprechung schlicht Spaß. So bei diesem 1991 erschienenen und nunmehr in deutscher Übersetzung vorliegenden, rundum gelungenen Morphologie-Einstieg, mit welchem dem Verfasser das Kunststück gelungen ist, das vermeintlich spröde darzustellende Fach Pflanzenmorphologie man denke nur an die üblichen deutschsprachigen Lehrbücher - zugleich faszinierend, informativ und gut strukturiert zu präsentieren. Inhaltlich ergibt sich eine Zweigliederung. Im ersten Teil werden morphologische Grundprinzipien vorgestellt und an Blättern, Wurzeln und Sproßachse erläutert. Blütenstände, Blütenmorphologie, Keimpflanzenentwicklung und vegetative Vermehrung werden behandelt, und auf den Bau der Gräser und Orchideen wird detaillierter eingegangen. Pflanzen sind bekanntlich modular aufgebaut. Der zweite, mit etwa 100 Seiten insgesamt knappere Teil des Buches unter der Überschrift Bau und Organisationträgt der "Architektur" der Pflanzen Rechnung: Lage und Potential der Bildungsgewebe, Zeitpunkt der Meristemaktivität und Konstruktion der Verzweigung bei Gehölzen.
Das Buch lebt von dem fein abgestimmten und ausgefeilten Wechselspiel zwischen Farbtafeln, Strichzeichnungen und kommentierendem Text. Die Farbtafeln konzentrieren sich auf durchweg geschickt ausgewählte Objekte. Teilweise sind es ästhetisch ansprechende Kunstwerke, mitunter aber - leider - im Druck etwas blaß wiedergegebene, nüchterne "Wissenschaftler-Bilder". Die Strichzeichnungen sind durchgängig Originale von Alan Bryan: durchweg klar und eindeutig konzipiert, zum großen Teil von herausragender zeichnerischer Qualität. Pflanzenmorphologie - nur schnödes "Reinziehen" eines Fachwortschatzes oder Werkzeug zum Verständnis der Pflanze als wachsender, dynamischer Struktur und damit essentiell für Fragen der Populationsbiologie und Ökologie? Adrian D. Bell belegt mit dem vorliegenden Buch überzeugend, daß bei allen Fortschritten der Molekularbiologie die Analyse des Organismus als Ganzes zentrales Anliegen auch der modernen Biologie bleibt.

K. Dierßen