

Ber. nat.-med. Verein Innsbruck	Band 96	S. 73 - 88	Innsbruck, April 2010
---------------------------------	---------	------------	-----------------------

Das Keimverhalten von 13 alpinen Arten der Familie Asteraceae im Licht und im Dunkeln

von

Brigitta ERSCHBAMER, Christian ANICH, Marion BENIRSCHKE, Andrea GANTHALER,
Rene GRASSMAIR, Roland HASIBEDER, Valentin HUTER, Daria KONZETT,
Martin LECHLEITNER, Marianne MAGAUER, Ramona MILLER, Stefanie NEWERKLA,
Jürgen SCHNEIDER, Barbara ZEISLER & Erich SCHWIENBACHER *)

Germination responses to light and darkness of 13 alpine Asteraceae species

Synopsis: As there is a lack of information about germination strategies of alpine Asteraceae, one of the most frequent plant families in the Alps, we studied the germination behaviour of 13 species out of this group. The diaspores used for the experiment were collected at Obergurgl (Ötztal, Austrian Central Alps). Germination was performed in the growth chamber under alternating temperatures of 25°C (16 h light or darkness) and 10°C (8 h darkness). We tested the influence of light, phylogenetic relatedness as well as seed mass and seed dimensions on germination. Almost all species showed light-induced germination but with clear discrepancy in terms of germination progression. In part, under light conditions, we proved significant differences between subfamilies and tribes. Furthermore, we found a relation between light-induced germination and seed mass: light- and medium-weight diaspores showed a significantly higher germination than heavy ones. No correlation was found between variance of seed dimensions and germination.

Key words: alpine, darkness, germination, light, seed dimension, seed mass

1. Einleitung:

Das Hochgebirge ist geprägt durch extreme Umweltbedingungen und stellt daher besondere Anforderungen an die hier vorkommenden Pflanzen. Blüten- und Samenbildung sind kostenintensiv und unter alpinen Bedingungen sehr riskant (BLISS 1971, BILLINGS 1974). Trotzdem werden in der alpinen Stufe sehr wohl Samen ausgebildet und verbreitet (STÖCKLIN & BÄUMLER 1996, ERSCHBAMER et al. 2001), und auch Keimlinge sind zu verzeichnen (WELLING & LAINE 2000, NIEDERFRINIGER-SCHLAG & ERSCHBAMER 2000, ERSCHBAMER et al. 2001, 2008). Aufgrund der kurzen Phasen mit günstigen Keim- und Wachstumsbedingungen in dieser Höhenstufe ist der Zeitpunkt der Keimung essentiell für

*) Anschrift der Verfasser: Institut für Botanik der Leopold-Franzens-Universität Innsbruck, Sternwartestraße 15, 6020 Innsbruck, Österreich.

eine erfolgreiche Etablierung. Das „timing“ der Keimung erfolgt durch endogene Mechanismen (z.B. Dormanz), die in enger Wechselwirkung mit den einwirkenden Umweltfaktoren (KÖRNER 1999) stehen. Temperatur und Licht sind wesentliche Faktoren, welche die Anpassung der Pflanzen an alpine Lebensbedingungen beeinflussen. Günstige Temperaturen ermöglichen beispielsweise die Keimung nicht-dormanter Diasporen, hingegen können ungünstige Temperaturen sekundäre Dormanz induzieren (BASKIN & BASKIN 1988). Generell sind die optimalen Keimungstemperaturen für alpine Pflanzen relativ hoch (MOONEY & BILLINGS 1968, PANNIER 1969, ERICH SCHWIENBACHER, unpubl.), wobei beobachtet wurde, dass sich alternierende Temperaturen für Pflanzen generell günstiger auswirken als konstante (THOMPSON & GRIME 1993).

Licht fördert im Allgemeinen die Keimung alpiner Arten (BLISS 1958, SHIMONO & KUDO 2005). Diasporen besitzen die Fähigkeit, mit Hilfe des Phytochromsystems auf Licht zu reagieren. Dabei spielt neben der Intensität auch die spektrale Zusammensetzung des Lichts eine wesentliche Rolle. Positiv photoblastische Diasporen werden meist durch ein hohes Hellrot/Dunkelrot-Verhältnis in ihrer Keimung gefördert (FENNER & THOMSON 2005), während Licht, das durch eine Pflanzendecke gefiltert wird und dadurch einen höheren Dunkelrot-Anteil aufweist, die Keimung hemmen kann.

In den Alpen sind Arten der Familie Asteraceae vom Tal bis ins Hochgebirge weit verbreitet. Im Ötztal stellen sie beispielsweise eine der vier häufigsten Pflanzenfamilien dar, deren Vertreter noch bis über 3000 m Meereshöhe ansteigen (REISIGL & PITSCHMANN 1958, OZENDA & BOREL 2003). Die Familie bietet sich daher besonders für eine vergleichende Untersuchung des Keimverhaltens an. Aus der Literatur sind nur vage Angaben bekannt, dass bei Asteraceae die Dunkelkeimung eher unüblich sei (GRIME et al. 1981, FENNER & THOMPSON 2005). Bei zwei alpinen Vertretern der Familie (*Achillea moschata*, *Artemisia genipi*) wurde jedenfalls eine starke Lichtabhängigkeit der Keimung festgestellt (ERICH SCHWIENBACHER, unpubl.). In einem breit angelegten Experiment mit 13 alpinen Asteraceae sollte daher überprüft werden, ob diese tatsächlich alle Lichtkeimer sind. Die ausgewählten Arten lassen sich drei Unterfamilien und sechs Triben zuordnen. Somit bot sich auch die Frage nach dem Zusammenhang zwischen Keimverhalten und systematischer Stellung der Arten an.

Sowohl Diasporenform als auch -masse sind stark artspezifisch und beeinflussen die Eigenschaften der Ausbreitung und Persistenz sowie der Keimung selbst. Leichte Diasporen weisen ein höheres Lichtbedürfnis der Keimung auf (MILBERG et al. 2000), wohingegen schwere auch an nicht so optimal mit Licht versorgten Standorten zur Keimung befähigt sind. Größere Diasporen beinhalten mehr Reservestoffe, die die Keimung unter suboptimalen Bedingungen begünstigen und auch eine geringere Keimlingssterblichkeit bedingen (DALLING & HUBBELL 2002). Andererseits haben kleine Diasporen hinsichtlich der Ausbreitung Vorteile und erreichen mit höherer Wahrscheinlichkeit günstige Mikrostandorte (DALLING & HUBBELL 2002). Bei argentini-schen Asteraceae wurde jedenfalls festgestellt, dass schwere Diasporen schneller und häufiger keimten als leichte (GALÍNDEZ et al. 2009). Die Form der Diasporen (Sphärizität), aus-

gedrückt als Varianz der Dimensionen Länge, Höhe und Breite, und die Diasporenmasse korrelieren mit ihrer Persistenz (THOMPSON et al. 1993). Kleine und kompakte Formen dringen leichter in den Boden ein und bilden häufiger eine persistente Diasporenbank aus, während große und längliche Diasporen eher nur kurzlebig und kaum in der persistenten Diasporenbank vorzufinden sind. Ziel unserer Untersuchung war daher auch, die Abhängigkeit der Keimung von Diasporenmasse und -form zu testen, um eventuell auf Besonderheiten der Lebensgeschichte der ausgewählten Arten schließen zu können.

Insgesamt sollten mit der vorliegenden Arbeit folgende Hypothesen überprüft werden:

- 1.) alpine Asteraceae keimen im Licht besser als bei Dunkelheit
- 2.) alpine Asteraceae weisen je nach ihrer systematischen Stellung unterschiedlichen Keimerfolg auf
- 3.) Keimverhalten und Keimerfolg sind von der Diasporenmasse bzw. von der Diasporenform (Sphärizität) abhängig.

2. Material und Methoden:

2.1. Untersuchte Arten:

Diasporen der untersuchten Asteraceae-Arten (Tab. 1, Abb. 1) wurden von Erich Schvienbacher im Spätsommer 2009 in Obergurgl im inneren Ötztal (Tirol, Österreich) gesammelt. Sie wurden bis zum Versuchsstart in Papiersäckchen im Kühlschrank bei 4°C trocken gelagert (23 bis 50 Tage).

Tab. 1: Die 13 untersuchten Asteraceae-Arten, ihre systematischen Stellung (Unterfamilie, Tribus), die Achänengröße (Länge x Breite) und die Ausbreitungsstrategie. Die Nomenklatur richtet sich nach FISCHER et al. (2008), die Systematik nach ANDERBERG et al. (2007), die Angaben zur Achänengröße und zu den Ausbreitungsstrategien stammen aus ERTL et al. <http://131.130.59.133/web/service/segmentifer> (* = eigene Bestimmung).

Art	Unterfamilie	Tribus	Achänengröße Länge x Breite (mm)	Ausbreitungsstrategie
<i>Antennaria dioica</i>	Asteroideae	Gnaphalieae	0,8 x 0,3	Trichometeorochor
<i>Artemisia mutellina</i>	Asteroideae	Anthemideae	1,5 x 0,7	Boleochor
<i>Aster alpinus</i>	Asteroideae	Astereae	5,0 x 1,0	Trichometeorochor
<i>Cirsium spinosissimum</i>	Carduoideae	Cardueae	4,0 x 1,5	Trichometeorochor
<i>Crepis aurea</i>	Cichorioideae	Cichorieae	6,0 x 0,5	Trichometeorochor
<i>Erigeron uniflorus</i>	Asteroideae	Astereae	2,0 x 1,0	Trichometeorochor
<i>Homogyne alpina</i>	Asteroideae	Senecioneae	4,0 (Länge)	Trichometeorochor
<i>Hypochaeris uniflora</i>	Cichorioideae	Cichorieae	18,0 x 1,0	Trichometeorochor
<i>Leontodon hispidus</i>	Cichorioideae	Cichorieae	7,0 x 1,0	Trichometeorochor
<i>Leontopodium alpinum</i>	Asteroideae	Gnaphalieae	1,0 x 0,5	Trichometeorochor
<i>Leucanthemopsis alpina</i>	Asteroideae	Anthemideae	3,0 x 1,0	Trichometeorochor
<i>Scorzoneroides helvetica</i>	Cichorioideae	Cichorieae	6,0 x 1,0	Trichometeorochor
<i>Senecio incanus</i> ssp. <i>carniolicus</i>	Asteroideae	Senecioneae	2,0 x 0,5	Trichometeorochor*

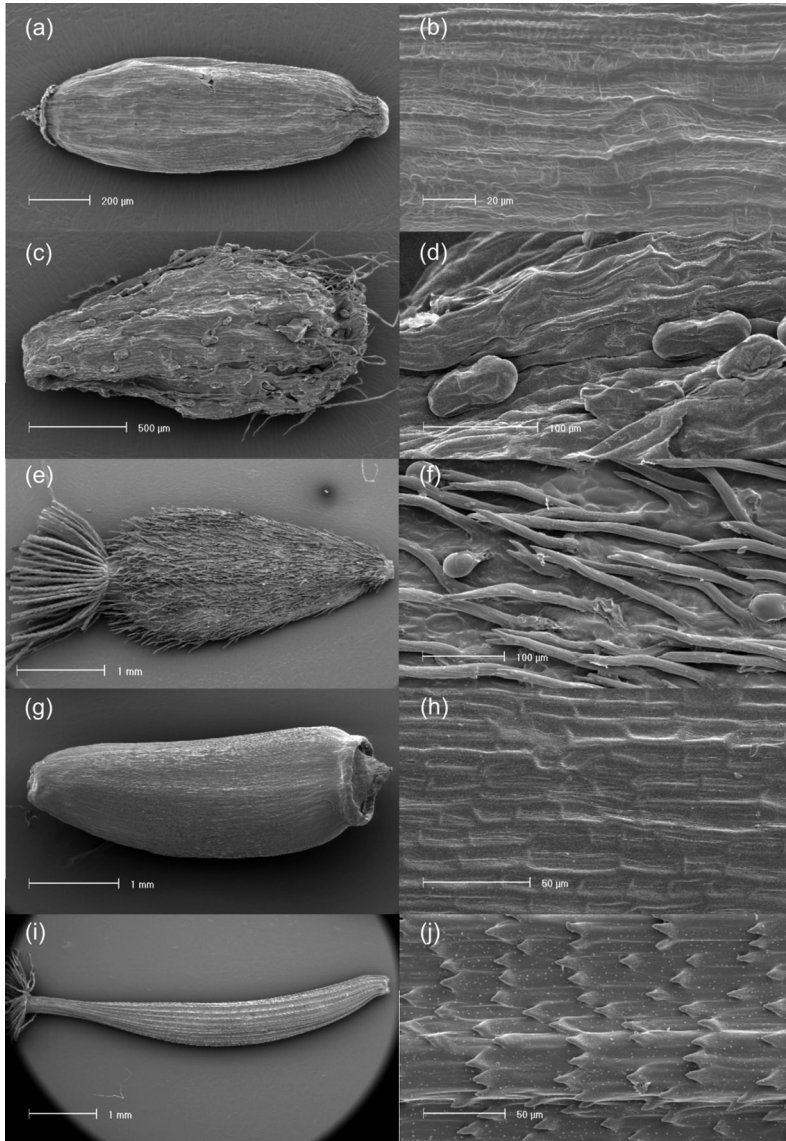


Abb. 1: Elektronenmikroskopische Bilder der Diasporen von zehn der untersuchten Asteraceae-Arten (drei der Arten – *Leontodon hispidus*, *Hypochaeris uniflora*, *Scorzoneroidees helvetica* – waren zu groß für die elektronenmikroskopische Aufnahme): **(a)** *Antennaria dioica*, Länge ca. 6 mm **(b)** *Antennaria dioica*, Detailaufnahme der glatten Diasporenoberfläche **(c)** *Artemisia mutellina*, Länge ca. 4 mm **(d)** *Artemisia mutellina*, Detailaufnahme des Reliefs der Diasporenoberfläche **(e)** *Aster alpinus*, Länge ca. 3,5 mm (exkl. Pappus) **(f)** *Aster alpinus*, Detailaufnahme der behaarten Diasporenoberfläche **(g)** *Cirsium spinosissimum*, Länge ca. 4 mm **(h)** *Cirsium spinosissimum*, Detailaufnahme der glatten Diasporenoberfläche **(i)** *Crepis aurea*, Länge ca. 6 mm (exkl. Pappus) **(j)** *Crepis aurea*, Detailaufnahme der haifischschuppenartigen Diasporenoberfläche.

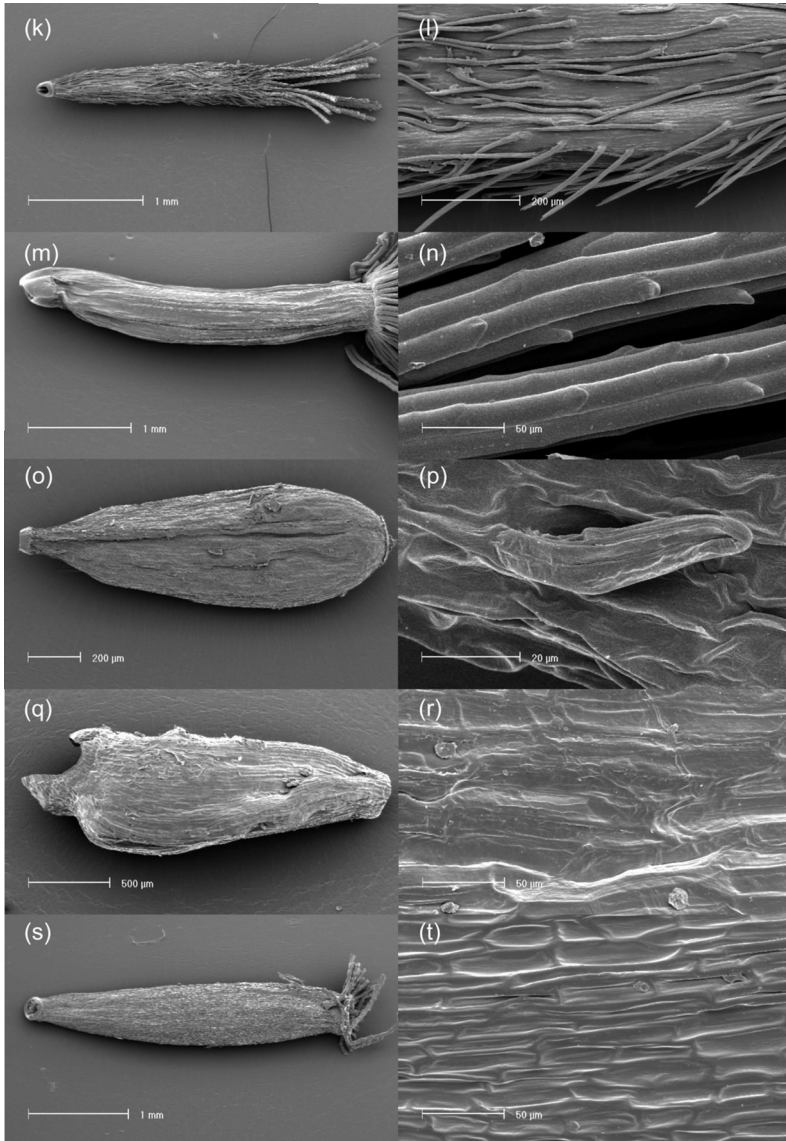


Abb. 1 Fortsetzung: (k) *Erigeron uniflorus*, Länge ca. 2,5 mm (exkl. Pappus) (l) *Erigeron uniflorus*, Detailaufnahme der grob behaarten Diasporenoberfläche (m) *Homogyne alpina*, Länge ca. 3,5 mm (exkl. Pappus) (n) *Homogyne alpina*, Detailaufnahme der Struktur des Pappus (o) *Leontopodium alpinum*, Länge ca. 1,8 mm (p) *Leontopodium alpinum*, Detailaufnahme der Auswüchse an der Diasporenoberfläche (q) *Leucanthemopsis alpina*, Länge ca. 4,5 mm (r) *Leucanthemopsis alpina*, Detailaufnahme der glatten Diasporenoberfläche (s) *Senecio incanus* ssp. *carniolicus*, Länge ca. 3,5 mm (exkl. Pappus) (t) *Senecio incanus* ssp. *carniolicus*, Detailaufnahme der glatten Diasporenoberfläche.

2.2. Untersuchungsmethoden:

Für die Keimversuche wurden nur unbeschädigte Diasporen durchschnittlicher Größe ausgewählt. Für *Antennaria dioica*, *Cirsium spinosissimum* und *Leontopodium alpinum* wurden Diasporen ohne Pappus verwendet, da dieser sehr leicht abfällt. Die Diasporen wurden auf drei Lagen Filterpapier mit destilliertem Wasser in Petrischalen ausgelegt. Pro Art wurden jeweils 4 Wiederholungen mit 50 Diasporen sowohl im Licht als auch im Dunkeln getestet. Die Experimente erfolgten in einer Klimakammer (SANYO MLR-350H) mit einer simulierten Tagesdauer von 16 Stunden bei 25°C und 20.000 Lux und einer Nachtdauer von 8 Stunden bei 10°C. Die Petrischalen für die Dunkelkeimung wurden doppelt mit Alufolie umwickelt, um absolute Dunkelheit zu garantieren.

Das Keimverhalten der Diasporen wurde insgesamt 32 Tage beobachtet und alle zwei bis drei Tage kontrolliert. Alle gekeimten Diasporen wurden bei der Kontrolle aus den Petrischalen entfernt. Ein Same gilt als gekeimt, sobald die Radicula (Keimwurzel) die Testa (Samenschale) durchbrochen hat (URBANSKA 1992). Im vorliegenden Experiment musste die Radicula eine Mindestlänge von 1mm aufweisen, um als gekeimt zu gelten. Die Kontrollen der Lichtserie erfolgten bei Umgebungslicht unter einem Auflichtmikroskop (Olympus SD30). Die Dunkelseerie wurden in einer Grünlichtkammer (Transmissionsmaximum ca. 520 nm, Filter No. 736 Twickenham Green, Fa. LEE Filters, Hampshire, UK) unter einem Auflichtmikroskop mit Grünlicht (Wellenlänge 530 nm, Power LED, LUXEON K2, Fa. Philips) überprüft. Verpilzte Diasporen wurden bei den Kontrollen entfernt und als keimungsunfähig eingestuft.

Zusätzlich zum Keimerfolg wurden Masse und Dimension der Diasporen ermittelt. Die Bestimmung der Masse von jeweils 50 Diasporen erfolgte mit Hilfe von Waagen der Marken Mettler Toledo AB10 und Sartorius MC210P. Pro Art wurden 8 Proben abgewogen. Die Diasporen wurden einerseits aufgrund einer Clusteranalyse in drei Gewichtsklassen unterteilt (Tab. 2), wobei schwere, mittlere und leichte Diasporen unterschieden wurden. Andererseits wurden die Gewichtsklassen nach GALÍNDEZ et al. (2009) verwendet, wobei nur in schwere und mittlere Diasporen zu differenzieren war (Tab. 2), da Gewichte von 0,06 mg und darunter (d.h. leichte Diasporen nach GALÍNDEZ et al. 2009) bei den verwendeten Asteraceae nicht vorhanden waren.

Tab. 2: Die Diasporenmasse (in mg/Diaspore) pro Art (Mittelwerte \pm Standardfehler), die Einteilung der Gewichtsklassen nach GALÍNDEZ et al. (2009), die Einteilung der Gewichtsklassen nach der eigenen Clusteranalyse und die Varianz der Diasporendimensionen.

Art	Diasporenmasse (mg)	Klasseneinteilung		Varianz
		nach GALÍNDEZ et al. (2009)	nach Clusteranalyse	
<i>Antennaria dioica</i>	0,10 \pm 0,004	mittel	klein	0,15
<i>Artemisia mutellina</i>	0,28 \pm 0,010	mittel	klein	0,14
<i>Aster alpinus</i>	1,09 \pm 0,040	groß	mittel	0,17
<i>Cirsium spinosissimum</i>	3,42 \pm 0,330	groß	groß	0,17
<i>Crepis aurea</i>	0,78 \pm 0,040	mittel	mittel	0,27
<i>Erigeron uniflorus</i>	0,20 \pm 0,010	mittel	klein	0,21
<i>Homogyne alpina</i>	1,15 \pm 0,110	groß	mittel	0,25
<i>Hypochaeris uniflora</i>	4,05 \pm 0,300	groß	groß	0,31
<i>Leontodon hispidus</i>	1,41 \pm 0,090	groß	mittel	0,27
<i>Leontopodium alpinum</i>	0,12 \pm 0,000	mittel	klein	0,17
<i>Leucanthemopsis alpina</i>	0,39 \pm 0,040	mittel	klein	0,16
<i>Scorzoneroides helvetica</i>	1,33 \pm 0,050	groß	mittel	0,28
<i>Senecio incanus</i> ssp. <i>carniolicus</i>	0,73 \pm 0,040	mittel	mittel	0,23

Die Diasporenlänge, -breite und -dicke wurden mit dem Durchlichtmikroskop Olympus S7X9, der dazugehörigen Kamera Olympus UC30 und mit Hilfe der Software Analysis vermessen. Die Varianz der Diasporendimensionen wurde nach THOMPSON et al. (1993) berechnet, indem zunächst für alle drei Dimensionen das Verhältnis zur Diasporenlänge berechnet und daraus die Varianz ermittelt wurde. Das Maß der Sphärizität ist bei einer Kugelform gleich Null, während der maximale Wert bei 0,33 liegt.

Die statistischen Analysen erfolgten mit dem Statistikprogramm SPSS 15.0. für Windows®. Die Normalverteilung wurde mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test analysiert. Im Falle einer Normalverteilung der Daten wurden parametrische Tests (t-Tests) durchgeführt. Lag keine Normalverteilung vor, wurden nichtparametrische Tests angewandt (Mann-Whitney-U-Test). Der Einfluss der Sphärizität auf den Keimerfolg wurde mithilfe einer linearen Regression überprüft.

3. Ergebnisse:

3.1. Keimung im Licht und im Dunkeln:

Mit Ausnahme von *Aster alpinus* und *Cirsium spinosissimum* keimten alle Arten signifikant bis höchst signifikant häufiger und schneller im Licht (Abb. 2), obwohl große artspezifische Unterschiede ersichtlich waren. *Aster alpinus* wies den höchsten Keimerfolg sowohl im Licht als auch im Dunkeln auf, am schlechtesten keimte *Cirsium spinosissimum* (Abb. 2). Die Keimung der meisten untersuchten Arten verlief über die Dauer des Versuches sowohl im Licht als auch im Dunkeln relativ gleichmäßig (Abb. 3) mit signifikanten Unterschieden zwischen Licht und Dunkelheit zu allen Kontrollterminen. Unter den Arten mit guter Keimung konnten zwei Typen unterschieden werden. Beim ersten Typ keimte ein Großteil der Diasporen innerhalb der ersten Tage und der Gesamtkeimerfolg war hoch bis sehr hoch (*Aster alpinus*, *Crepis aurea*, *Leontopodium alpinum*, *Scorzoneroidees helvetica*, *Senecio incanus* ssp. *carniolicus*). Beim zweiten Typ zeigte sich eine gleichmäßige Keimung über die gesamte Zeit, die ebenfalls in einen hohen bis sehr hohen Gesamtkeimerfolg mündete (*Leucanthemopsis alpina*, *Leontodon hispidus*, *Erigeron uniflorus*, *Hypochaeris uniflora*, *Artemisia mutellina*).

3.2. Unterschiede im Keimverhalten zwischen Unterfamilien und Triben:

Innerhalb der Unterfamilien bestanden hinsichtlich Licht/Dunkel-Keimung zum Teil höchst signifikante Unterschiede ($p < 0,0001$). Im Licht keimten die Vertreter der Asteroideae und Cichorioideae deutlich besser. Die Carduoideae zeigten hingegen im Licht und Dunkeln denselben geringen Keimerfolg. Allerdings gab es für diese Unterfamilie nur einen Vertreter. Bei der Lichtkeimung resultierten höchst signifikante Unterschiede ($p < 0,0001$) zwischen Asteroideae und Carduoideae sowie zwischen Cichorioideae und Carduoideae. Asteroideae und Cichorioideae unterschieden sich hingegen nicht. Hinsichtlich Dunkelkeimung waren keine signifikanten Unterschiede zwischen den drei Unterfamilien festzustellen.

Zwischen den sechs Triben bestanden hinsichtlich Lichtkeimung nur zum Teil signifikante Unterschiede (Tab. 3). Dies gilt auch für die Keimung im Dunkeln (Tab. 3). In vier

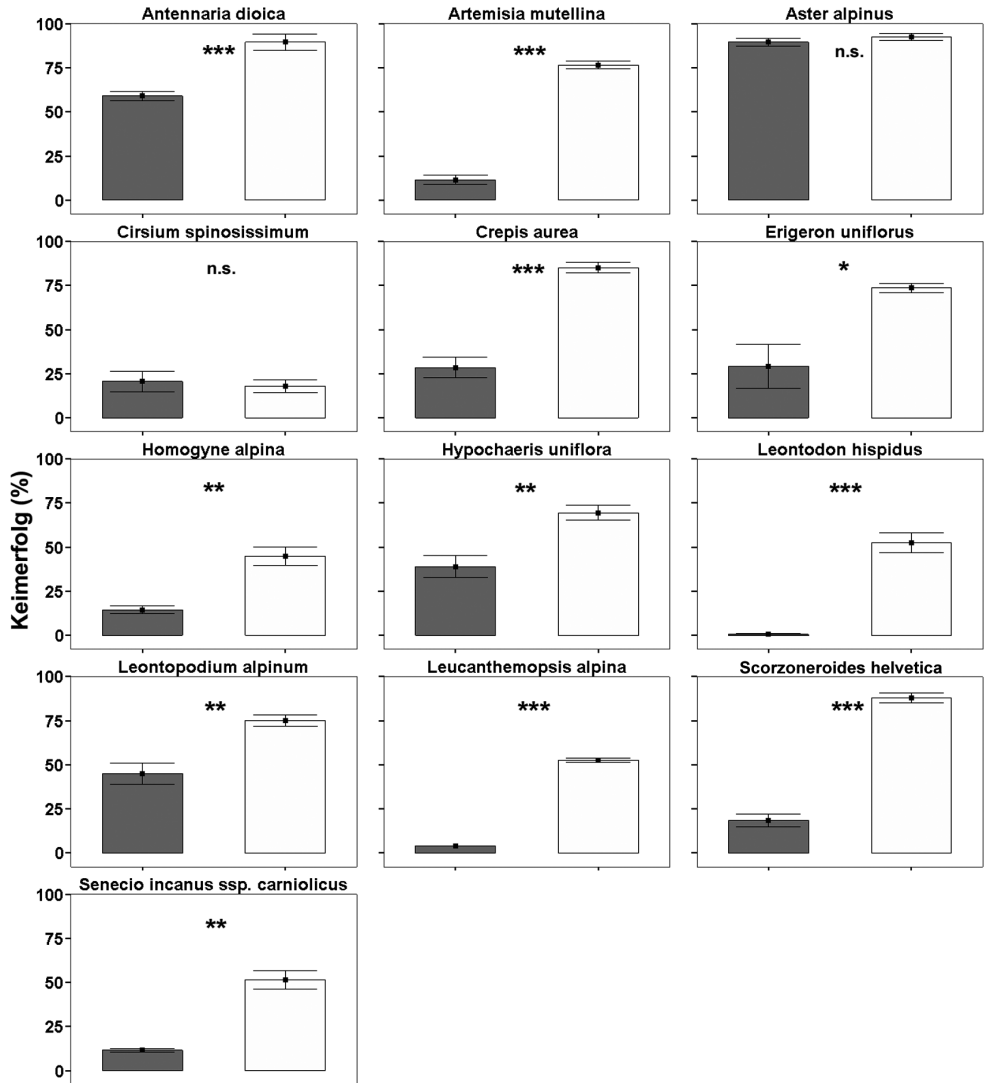


Abb. 2: Relativer Keimerfolg (Mittelwerte und Standardfehler) der 13 untersuchten Asteraceae-Arten nach 32 Tagen im Licht (weiße Balken) bzw. im Dunkeln (graue Balken). Signifikanzniveaus: *** höchst signifikant, ** hoch signifikant, * signifikant, n.s. nicht signifikant.

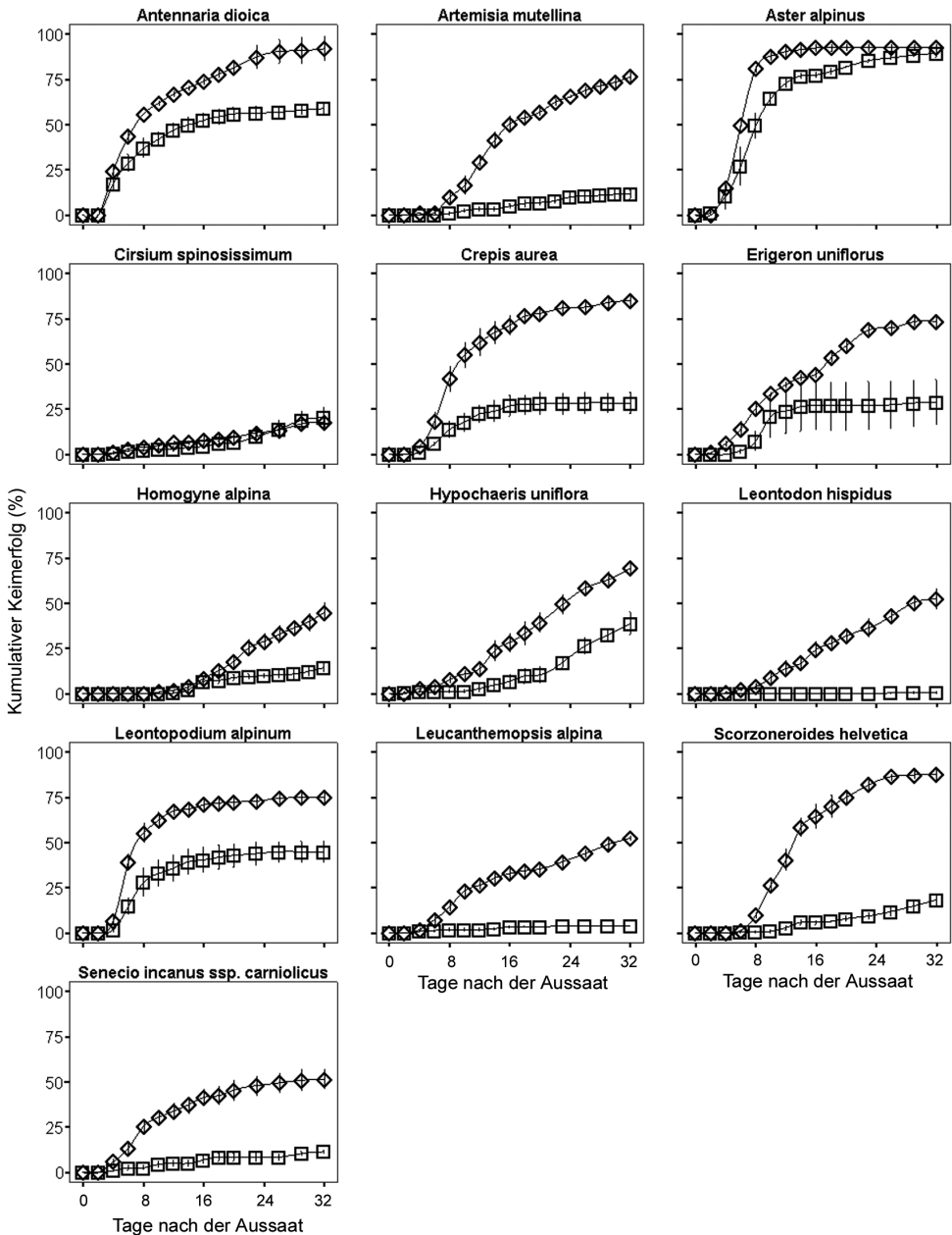


Abb. 3: Kumulativer Keimerfolg (%) der 13 untersuchten Asteraceae-Arten im Licht (Rauten) und im Dunkeln (Quadrate) über einen Zeitraum von 32 Tagen (Mittelwerte und Standardfehler).

Tab. 3: Ergebnisse der paarweisen Mittelwertvergleiche für die Keimerfolge der einzelnen Triben im Licht und im Dunkeln. Angegeben sind die Signifikanzniveaus ($p > 0,05$ = nicht signifikant, $p < 0,05$ = signifikant, $p < 0,01$ = hoch signifikant, $p < 0,001$ = höchst signifikant).

		Gnaphalieae	Anthemideae	Senecioneae	Cichorieae	Cardueae
Licht	Astereae	1,000	0,094	<0,0001	1,000	<0,0001
	Gnaphalieae		0,156	<0,0001	1,000	<0,0001
	Anthemideae			0,231	1,000	<0,0001
	Senecioneae				0,001	0,006
	Cichorieae					<0,0001
Dunkel	Astereae	1,000	<0,0001	<0,0001	<0,0001	0,016
	Gnaphalieae		<0,0001	0,002	0,006	0,012
	Anthemideae			1,000	1,000	1,000
	Senecioneae				1,000	1,000
	Cichorieae					1,000

von sechs Triben war die Lichtkeimung höchst signifikant besser im Vergleich zur Dunkelkeimung, nur Astereae und Cardueae keimten im Licht und Dunkeln annähernd gleich (Abb. 4).

3.3. Zusammenhang zwischen Diasporengröße und Keimerfolg:

Diasporenmassen und Varianz der Diasporendimensionen finden sich in Tab. 2. Vergleicht man die drei mittels Clusteranalyse ermittelten Gewichtsklassen (Abb. 5), keimten die schweren Diasporen im Licht hoch signifikant schlechter als die mittleren ($p = 0,009$) und leichten ($p = 0,003$). Zwischen der Keimung von leichten und mittleren Diasporen bestand hingegen kein signifikanter Unterschied (Abb. 5). Hinsichtlich Keimung im Dunkeln gab es keine Unterschiede (Abb. 5).

Die Arten mit schweren Diasporen wiesen keinen signifikanten Unterschied ($p = 0,238$) zwischen Licht- und Dunkelkeimung auf (Abb. 6). Höchste signifikante Unterschiede ($p < 0,0001$) zeigten sich hingegen bei den mittleren und leichten Diasporen: sie keimten im Licht deutlich besser (Abb. 6).

Unter Verwendung der Klasseneinteilung nach GALÍNDEZ et al. (2009) waren keine signifikanten Unterschiede im Keimerfolg zwischen den beiden Gewichtsklassen im Licht bzw. im Dunkeln festzustellen, d.h. mittlere und schwere Diasporen verhielten sich gleich. Die lineare Regression ergab weder im Licht ($p = 0,079$) noch im Dunkeln ($p = 0,31$) ein signifikantes Ergebnis.

Die Varianz der Diasporendimension liegt für alle untersuchten Arten über dem Wert 0,13. Nach THOMPSON et al. (1993) wäre damit für alle untersuchten Asteraceae-Diasporen eine transiente bis kurzlebige Diasporenbank anzunehmen. Eine Abhängigkeit des Keimerfolgs von der Diasporenform konnte nicht festgestellt werden, weder im Licht (Bestimmtheitsmaß $R^2 = 0,00$) noch im Dunkeln ($R^2 = 0,07$).

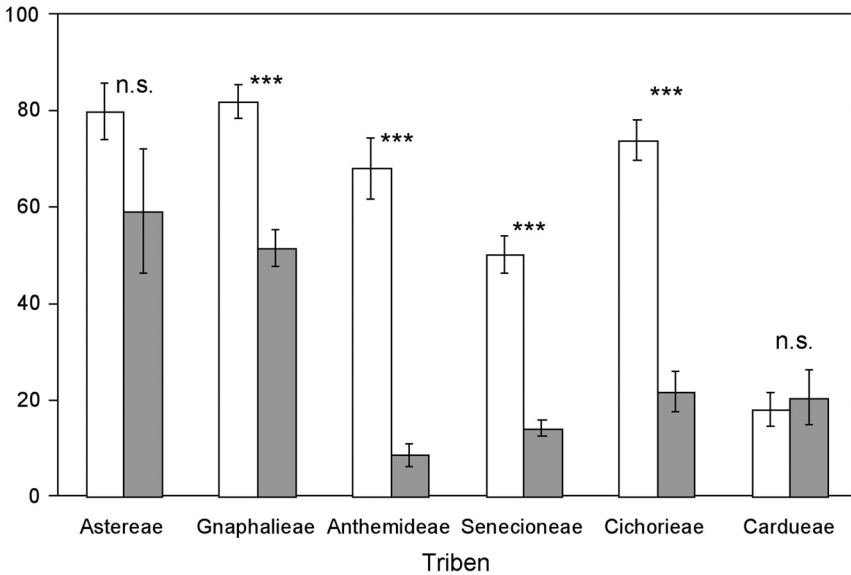


Abb. 4: Relativer Keimerfolg (%) nach 32 Tagen (Mittelwerte und Standardfehler) der sechs Triben im Licht (weiße Balken) und im Dunkeln (graue Balken). Signifikanzniveaus: *** höchst signifikant, n.s. nicht signifikant.

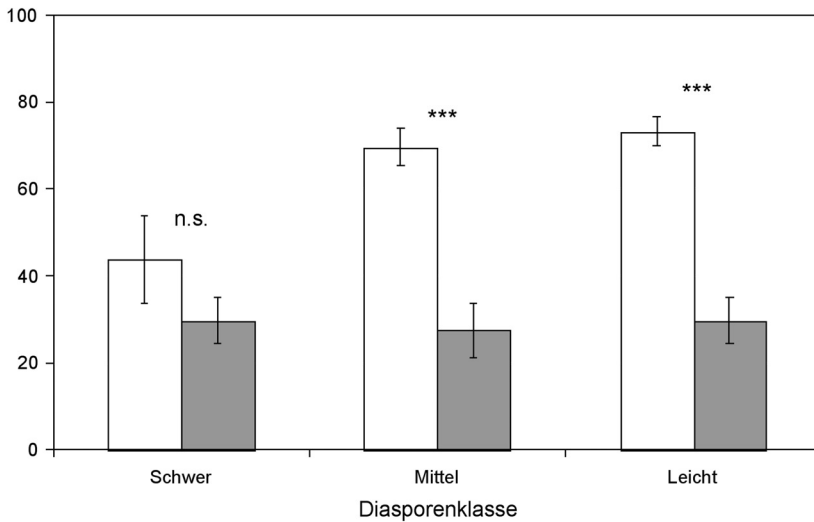


Abb. 5: Relativer Keimerfolg (%) der Asteraceae-Arten (Mittelwerte und Standardfehler) im Licht (weiße Balken) und im Dunkeln (graue Balken), gegliedert nach den drei Gewichtsklassen (Einteilung nach der Clusteranalyse). Signifikanzniveaus: *** höchst signifikant, n.s. nicht signifikant.

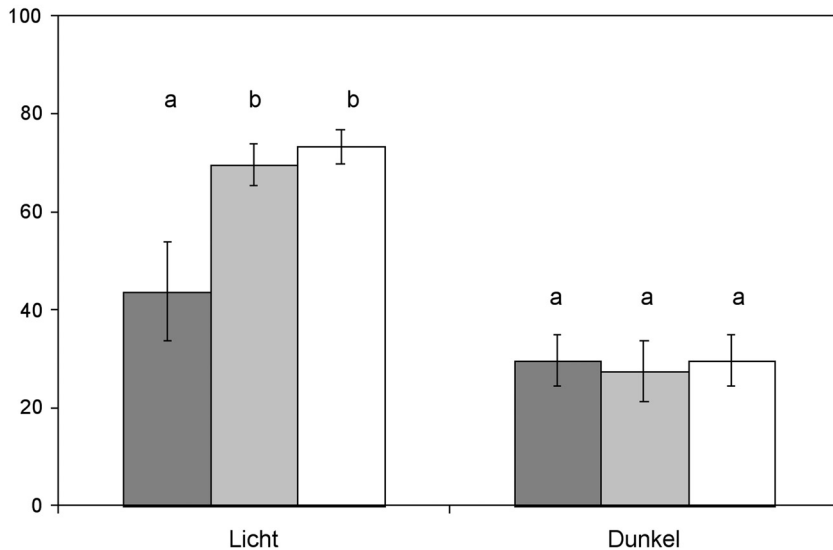


Abb. 6: Relativer Keimerfolg (%) der Arten im Licht und im Dunkeln (Mittelwerte mit Standardfehler) in den Gewichtsklassen (Einteilung nach der Clusteranalyse: schwere Diasporen als dunkelgraue Balken, mittlere als hellgraue Balken, leichte als weiße Balken dargestellt). Unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede an.

4. Diskussion:

Licht hatte, wie in unserer Hypothese angenommen, einen signifikanten Effekt auf die Keimung der untersuchten alpinen Asteraceae. Mit Ausnahme von *Aster alpinus* und *Cirsium spinosissimum* war bei allen Arten im Licht eine deutlich bessere Keimung zu beobachten. Die Annahmen von GRIME et al. (1981) bzw. FENNER & THOMPSON (2005) wurden damit bestätigt: Asteraceae kontrollieren sehr effizient wann und wo sie keimen. Die Fähigkeit, auf Licht oder Dunkelheit zu reagieren, ist vor allem für jene Arten entscheidend, deren Diasporen klein sind und die somit kein rasches Keimlingswachstum garantieren können (FENNER & THOMPSON 2005). Bestimmte Asteraceae-Arten sind sehr gut imstande, Signale einer Bestandeslücke wahrzunehmen (HONDA & KATOH 2007). In Bestandeslücken erwärmt sich der Boden aufgrund der direkten Sonneneinstrahlung stärker als in der umliegenden Vegetation (SHIMONO & KUDO 2005). Lichtkeimung (BLISS 1958, SHIMONO & KUDO 2005) und hohe Temperaturansprüche (MOONEY & BILLINGS 1968, PANNIER 1969, ERICH SCHWIENBACHER, unpubl.) könnten eine passende Strategie sein, um dem Bestandesschatten auszuweichen und eine erfolgreiche Ansiedlung zu erzielen, ohne allzu großer Konkurrenz ausgesetzt zu sein.

In der Regel haben kleinsamige Arten einen höheren Lichtbedarf für die Keimung im Vergleich zu großsamigen (JENSEN & GUTEKUNST 2003). Diesem Ergebnis können wir teilweise beipflichten, zumal beide Arten, deren Keimerfolg nicht vom Licht beeinflusst wurde (*Cirsium spinosissimum*, *Aster alpinus*) zu den Arten mit schweren Diasporen zählen.

Allerdings ist hervorzuheben, dass weitere alpine Asteraceae mit schweren Diasporen in unserem Experiment keine oder eine sehr geringe Dunkelkeimung aufwiesen (z.B. *Leontodon hispidus*, *Homogyne alpina*).

Der durchwegs geringe Keimerfolg bei *Cirsium spinosissimum* deutet auf eine Dormanz der Diasporen hin, sodass wohl eine Vorbehandlung nötig gewesen wäre. Die schlechte Keimung dieser Art wurde bereits in anderen Studien beobachtet (SCHÜTZ 1988, TSCHANDER 1991). TSCHANDER (1991) gibt beispielsweise Keimerfolge von 44 % (Diasporen aus Dolomitgebieten) bzw. 29 % (Diasporen aus Silikatgebieten) nach 100 Tagen an. Im Vergleich dazu liegen unsere Ergebnisse weit darunter, allerdings bei wesentlich kürzerer Versuchsdauer. Zu beachten ist, dass sowohl die Qualität der Diasporen als auch ihr Dormanzzustand von Jahr zu Jahr verschieden und von den Bedingungen der Mutterpflanze während der Diasporenbildung abhängig sein können (URBANSKA & SCHÜTZ 1986, URBANSKA et al. 1988, TSCHANDER 1991).

Die unterschiedlichen Typen des Keimverlaufs gehen mit verschiedenen Strategien einher, die für die Individuen und Populationen Vor- und Nachteile mit sich bringen (URBANSKA 1992). Durch konzentrierte Keimung in einem kurzen Zeitraum kann interspezifischer Konkurrenz ausgewichen werden, jedoch kann dann ein Störereignis die Gesamtheit der Keimlinge einer Population auslöschen. Zudem konkurrieren die Keimlinge innerhalb einer Art um wichtige Ressourcen wie Licht und Nährstoffe. Eine Risikostreuung, wie sie bei einem langsamen, stetigen Keimverlauf auftritt, fördert das Überleben der Population bei Störereignissen, bringt jedoch Nachteile bei der Ausbildung des Bestandes (URBANSKA 1992).

Unterschiede im Keimverhalten zwischen den taxonomischen Gruppen konnten zwar festgestellt werden, jedoch ist bei der Interpretation der Ergebnisse zu berücksichtigen, dass bei einigen Gruppen nur wenige Vertreter untersucht werden konnten. So kann von der Sonderstellung von *Cirsium spinosissimum* wohl nicht auf ein abweichendes Keimverhalten des gesamten Tribus und der Unterfamilie geschlossen werden. Geht man von einem Einfluss der Diasporenmasse und -form auf das Keimverhalten aus, so sind jedoch auch phylogenetisch bedingte Unterschiede zu erwarten, nachdem diese Diasporenmerkmale innerhalb der jeweiligen systematischen Gruppe relativ konstant sind. So ist nicht nur auf Familienebene die Diasporenform der Asteraceae auffällig ähnlich, auch innerhalb der Unterfamilien und Triben zeigen sich homogene Merkmalsgruppen. Die untersuchten Vertreter der Cichorioideae weisen die geringste Sphärizität der Diasporen auf und sind schwerer als die untersuchten Vertreter der Asteroideae, bei denen nur *Aster alpinus* ebenso schwere Diasporen besitzt. Um phylogenetisch bedingte Unterschiede im Keimverhalten deutlicher aufzuzeigen, bedarf es der Berücksichtigung mehrerer Arten in allen taxonomischen Gruppen und einer, auf der Phylogenie basierenden Analyseverfahren.

Pflanzen lassen sich aufgrund von Diasporenanzahl und -gewicht in r- und K-Strategen einteilen (MACARTHUR & WILSON 1967), wobei erstere sehr viele, kleine Diasporen ausbilden, während K-Strategen weniger und dafür schwerere Diasporen aufweisen. Die Produktion schwerer Diasporen stellt insbesondere für alpine Pflanzen, die nur eine kurze Vegetationsperiode zur Verfügung haben, einen beträchtlichen Aufwand dar,

gewährleistet jedoch bessere und schnellere Keimung (GALÍNDEZ et al. 2009). Auf Basis der Klasseneinteilung nach GALÍNDEZ et al. (2009) konnten keine Unterschiede beobachtet werden. Bei Einteilung der Diasporen nach unserer Clusteranalyse kamen wir auf gegenläufige Ergebnisse, da leichte und mittlere Diasporen sogar höhere Keimerfolge erzielten als schwere. Ein Grund hierfür könnte sein, dass leichte Diasporen schneller den Zustand der vollständigen Imbibition erreichen. Dafür sind das größere Oberfläche/Volumen-Verhältnis (WILSON & WITKOWSKY 1998) und die geringere zur Keimung benötigte Wassermenge (KIKUZAWA & KOYAMA 1999) verantwortlich.

Photoblastische Diasporen sind in der Regel leichter als 0,1 mg (GRIME et al. 1981). Von den 13 untersuchten Arten würden nur zwei (*Antennaria dioica*, *Leontopodium alpinum*) dieses Kriterium erfüllen. Laut THOMPSON et al. (1993) bzw. CERABOLINI et al. (2003) besteht ein Zusammenhang zwischen Diasporenmasse und -form: Diasporen, die größer als 1 mg und eine Varianz der Diasporendimension von mehr als 0,13 bzw. 0,18 (FUNES et al. 1999) aufweisen, werden als transient bzw. kurzzeitig lebensfähig eingestuft, während kleine, kompakte Diasporen eine persistente Diasporenbank bilden können. Geht man von dieser Klasseneinteilung aus, so wären alle untersuchten Arten der ersten Gruppe zuzuordnen. Für diese Annahme spricht, dass Asteraceae in der Diasporenbank nahezu fehlen (MARCANTE et al. 2009). Außerdem konnten SCHWIENBACHER et al. (2010) mit Hilfe eines Vergrabungsexperimentes zeigen, dass beispielsweise *Achillea moschata* und *Artemisia genipi* (beides alpine Asteraceae) wirklich nur kurzlebige Diasporen besitzen. Ob dies für alle hier untersuchten Asteraceae-Arten gilt, wäre zu überprüfen.

Insgesamt zeigten unsere Beobachtungen zwar überwiegend eine lichtabhängige Keimung, die Ausnahmen (*Aster alpinus*, *Cirsium spinosissimum*) und die zwei unterschiedlichen Keimungstypen sind jedoch ein Hinweis darauf, dass es für alpine Asteraceae keine einheitliche Keimungsstrategie gibt. Dies scheint generell für alpine Arten zu gelten (CHAMBERS et al. 1991, KÖRNER 1999).

Dank : Wir bedanken uns sehr herzlich bei Herrn Werner Kofler für die elektronenmikroskopischen Bilder der Diasporen, angefertigt mittels Rasterelektronenmikroskop Phillips XL20, und bei Herrn Ao.Univ.-Prof. Dr. Klaus Oeggl für die Benutzung des Olympus SZX9 Mikroskops mit Kamera und entsprechender Software zur Abmessung der Diasporendimensionen.

Experimente, Auswertung und Literaturrecherchen wurden im Rahmen der Lehrveranstaltung „Populationsökologie I, VU 3“ im Wintersemester 2009/2010 durchgeführt.

5. Literatur:

- ANDERBERG A. A., BALDWIN B. G., BAYER R. G., BREITWIESER J., JEFFREY C., DILLON M. O., ELDENÄS P., FUNK V., GARCIA-JACAS N., HIND D. J. N., KARIS P. O., LACK H. W., NESOM G., NORDENSTAM B., OBERPRIELER CH., PANERO J. L., PUTTOCK C., ROBINSON H., STUESSY T. F., SUSANNA A., URTUBEY E., VOGT R., WARD J., WATSON L. E., 2007: Compositae. In: KADEREIT J. W., JEFFREY C. (Eds.), *The Families and Genera of Vascular Plants. Flowering Plants. Eudicots. Asterales*. Volume 8. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, p. 61-588.
- BASKIN C. C., BASKIN J. M., 1988: Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region. *Amer. J. Bot.* 75 (2): 286-305.
- BILLINGS W. D., 1974: Adaptations and origins of alpine plants. *Arct. Alp. Res.* 6: 129-142.
- BLISS L. C., 1958: Seed germination in arctic and alpine species. *Arctic* 11: 180-188.
- BLISS L. C., 1971: Arctic and alpine plant life cycles. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2: 405-438.
- CERABOLINI B., CERIANI R. M., CACCIANIGA M., ANDREIS R. D., RAIMONDI B., 2003: Seed size, shape and persistence in soil: a test on Italian flora from Alps to Mediterranean coasts. *Seed Sci. Res.* 13: 75-85.
- CHAMBERS J. C., MACMAHON J. A., HAEFNER J. H., 1991: Seed entrapment in alpine ecosystems: Effects of soil particle size and diaspore morphology. *Ecology* 72: 1668-1677.
- DALLING J. W., HUBBELL S. P., 2002: Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *J. Ecol.* 90: 557-568.
- ERSCHBAMER B., KNERINGER E., NIEDERFRINGER-SCHLAG R., 2001: Seed rain, seed bank, seedling recruitment, and survival of seedlings on a glacier foreland in the Central Alps. *Flora* 196: 304-312.
- ERSCHBAMER B., NIEDERFRINGER-SCHLAG R., WINKLER E., 2008: Colonization processes on a central Alpine glacier foreland. *J. Veg. Sci.* 19 (6): 855-862.
- ERTL S., HÜLBER K., REITER K., Digitales Diasporenerbar hochalpiner Arten. URL: <http://131.130.59.133/web/service/semantifer> (Abgerufen am 5.2.2010).
- FENNER M., THOMPSON K., 2005: *The ecology of seeds*. Cambridge University Press, Cambridge.
- FISCHER M. A., OSWALD K., ADLER W., 2008: *Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein, Südtirol*. 3. Aufl., Oberösterreich. Landesmuseen, Linz.
- FUNES G., BASCONCELO S., DIAZ S., CABIDO M., 1999: Seed size and shape are good predictors of seed persistence in soil in temperate mountain grasslands of Argentina. *Seed Sci. Res.* 9: 341-345.
- GALÍNDEZ G., ORTEGA-BAES P., DAWS M. I., SÜHRING S., SCOPEL A. L., PRITCHARD H. W., 2009: Seed mass and germination in Asteraceae species of Argentina. *Seed Sci. & Technol.* 37: 786-790.
- GRIME J. P., MASON G., CURTIS A. V., RODMAN J., BAND S. R., MOWFORTH M. A. G., NEAL A. M., SHAW S., 1981: A comparative study of germination characteristics in a local flora. *J. Ecol.* 69: 1017-1059.
- HONDA Y., KATOH K., 2007: Strict requirement of fluctuating temperatures as a reliable gap signal in *Picris hieracioides* var. *japonica* seed germination. *Plant Ecol.* 193 (1): 147-156.
- JENSEN K., GUTEKUNST K., 2003: Effects of litter on establishment of grassland plant species: the role of seed size and successional status. *Basic Appl. Ecol.* 4: 579-587.
- KIKUZAWA K., KOYAMA H., 1999: Scaling of soil water absorption by seeds: an experiment using seed analogues. *Seed Sci. Res.* 9: 171-178.
- KÖRNER CH., 1999: *Alpine plant life – Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- MACARTHUR R. H., WILSON E. O., 1967: *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- MARCANTE S., SCHWIENBACHER E., ERSCHBAMER B., 2009: Genesis of a soil seed bank on a primary succession in the Central Alps (Ötztal, Austria). *Flora* 204: 434-444.

- MILBERG P., ANDERSSON L., THOMPSON K., 2000: Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Sci. Res.* 10: 99-104.
- MOONEY H. A., BILLINGS W. D., 1968: The ecology of arctic and alpine plants. *Biol. Rev.* 43: 481-529.
- NIEDERFRINGER-SCHLAG R., ERSCHBAMER B., 2000: Germination and establishment of seedlings on a glacial retreat area in the Central Alps (Austria). *Arct. Antarct. Alp. Res.* 32: 270-277.
- OZENDA P., BOREL J., 2003: The alpine vegetation of the Alps. In: NAGY L., GRABHERR G., KÖRNER CH. (Eds.), *Alpine Biodiversity in Europe*. Ecological Studies 167, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- PANNIER F., 1969: Untersuchungen zur Keimung und Kultur von *Espeletia*, eines endemischen Megaphyten der alpinen Zone („Páramos“) der venezolanischen-kolumbianischen Anden. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 82: 359-371.
- REISIGL H., PITSCHMANN H., 1958: Obere Grenzen von Flora und Vegetation in der Nivalstufe der zentralen Öztaler Alpen (Tirol). *Vegetatio* 8: 93-129.
- SCHÜTZ M., 1988: Genetisch-ökologische Untersuchungen an alpinen Pflanzenarten auf verschiedenen Gesteinsunterlagen: Keimungs- und Aussaatversuche. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, Zürich*, 99: 7-153.
- SCHWIENBACHER E., MARCANTE S., ERSCHBAMER B., 2010: Alpine species seed longevity in the soil in relation to seed size and shape – A 5-year burial experiment in the Central Alps. *Flora* 205: 19-25.
- SHIMONO Y., KUDO G., 2005: Comparisons of germination traits of alpine plants between fellfield and snowbed habitats. *Ecol. Res.* 20: 189-197.
- STÖCKLIN J., BÄUMLER E., 1996: Seed rain, seedling establishment and clonal growth strategies on a glacier foreland. *J. Veg. Sci.* 7: 45-56.
- THOMPSON K., GRIME J. P., 1983: A comparative study of germination responses to diurnally-fluctuating temperatures. *J. Appl. Ecol.* 20: 141-156.
- THOMPSON K., BAND S. R., HODGSON J. G., 1993: Seed size and shape predict persistence in soil. *Funct. Ecol.* 7: 236-241.
- TSCHANDER B., 1991: Wachstums- und Fortpflanzungsstrategien bei *Cirisium spinosissimum* L. Scop. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, Zürich* 57: 72-115.
- URBANSKA K. M., 1992: Populationsbiologie der Pflanzen. Verlag Gustav Fischer, Stuttgart, Jena.
- URBANSKA K. M., SCHÜTZ M., 1986: Reproduction by seed in alpine plants and revegetation research above timberline. *Bot. Helv.* 96 (1): 43-60.
- URBANSKA K. M., SCHÜTZ M., GASSER M., 1988: Revegetation trials above timberline – an exercise in experimental population ecology. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, Zürich* 54: 85 - 110.
- WELLING P., LAINE K., 2000: Characteristics of the seedling flora in alpine vegetation, subarctic Finland, I. Seedling densities in 15 plant communities. *Ann. Bot. Fennici* 37: 69-76.
- WILSON T., WITKOWSKI E. T. F., 1998: Water requirements for germination and early seedling establishment in four African savanna woody plant species. *J. Arid Envir.* 38: 541-550.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck](#)

Jahr/Year: 2010

Band/Volume: [96](#)

Autor(en)/Author(s): Erschbamer Brigitta, Schwienbacher Erich, Schneider Jürgen, Anich Christian, Benirschke Marion, Ganthaler Andrea, Grassmair Rene, Hasibeder Roland, Huter Valentin, Konzett Daria, Lechleitner Martin, Magauer Marianne, Miller Ramona, Newerkla Stefanie, Zeisler Barbara

Artikel/Article: [Das Keimverhalten von 13 alpinen Arten der Familie Asteraceae im Licht und in Dunkeln. 73-88](#)