©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 16, 17-28. Hannover 2004

Langlebigkeit der Diasporenbanken von Arten der Niedermoorflora Nordwest-Deutschlands: Überblick und Methodenvergleich

- Kai Jensen, Hamburg -

Abstract

Seed persistence in the soil of 237 herbaceous species of the fen flora of northern Germany is investigated by a meta-analysis of a large data-set on seed banks of European wet grasslands. Differences in seed persistence between early and late successional species, between regionally endangered and common species and between different phytosociological species groups are especially considered. In addition it is tested to which degree the results are affected by different methods of seed bank sampling (analysis of viable seeds in soil samples, artificial burial experiments) and by the applied classification criteria ('all counts', 'real seedbank counts') to distinguish transient from short- and long-term persistent seed banks. In addition, the relevance of seed banks for wet grassland conservation and restoration is discussed.

Early successional species have a slightly higher seed persistence in the soil than late successional ones. No pronounced differences in seed persistence between the analysed phytosociological groups were detected. In fact both the regenerative strategies and also seed persistence varies between the species within these groups. According to the 'all counts' method regionally endangered species were found to have a lower seed persistence in the soil than common species. However, this might be due to the classification criteria of the 'all counts' method, assigning a species to the transient seed bank type if it is occurring in the aboveground vegetation whereas it is not found in the seed bank samples. Thus the 'all count' method underestimates seed persistence as the fact that a species was not found in seed bank samples could be simply a result of low seed densities or due to the lack of suitable germination cues.

Altogether, the study shows that seed persistence results are largely influenced by different methods of seed bank sampling and by the applied classification criteria. The differences between the methods of seed bank research were found to be greater than differences between the analysed species groups.

According to the presented results only a few species of the regional fen flora are characterised by transient seed banks whereas most species are able to accumulate short-term or even long-term persistent seed banks in the soil. It is concluded that seed banks might play a more important role in wet grassland conservation and restoration than it has been argued previously.

1. Einleitung

Die Langlebigkeit von Diasporen im Boden ist im Laufe der letzten Jahrzehnte verstärkt in den Fokus pflanzenökologischer Arbeiten gerückt. Dabei wurden zunächst überwiegend Acker-Standorte untersucht (z.B. Brenchley & Werrington 1930, Roberts 1970), nicht zuletzt um ein aus agrarwirtschaftlicher Sicht ‚optimiertes'

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Management der Ackerunkräuter zu erreichen. Seit den 80er Jahren des 20. Jahrhunderts wurden aber in Europa auch zahlreiche Untersuchungen zu den Diasporenbanken extensiv genutzter Grünlandsysteme (insbesondere Kalkmagerrasen und Feuchtwiesen) durchgeführt (z.B. PFADENHAUER & MAAS 1987, POSCHLOD & JACKEL 1993, JENSEN 1998). Hier standen neben grundlagenorientierten Fragestellungen auch angewandte Fragen des Natur- und Artenschutzes im Vordergrund der Analysen: Haben (regional) gefährdete Pflanzenarten die Möglichkeit, temporär ungünstige Standortbedingungen im Boden zu überdauern und lassen sich mit Hilfe der Diasporenbank artenreiche Grünlandbestände aus degenerierten und verarmten Systemen entwickeln? Mittlerweile liegen für europäische Feuchtgrünlandsysteme eine Reihe von Diasporenbank-Untersuchungen vor, so dass aufgrund der Datenlage heute eine übergeordnete Auswertung zur Langlebigkeit der Diasporen zahlreicher hier vorkommenden Arten möglich ist und gleichzeitig auch grundlegende Hypothesen zur Dauerhaftigkeit von Diasporenbanken überprüft werden können.

Nach den von THOMPSON et al. (1997) vorgeschlagenen Klassifikationskriterien lassen sich transiente und kurzfristig sowie langfristig persistente Diasporenbanken unterscheiden. Die Bildung von (persistenten) Diasporenbanken wird sowohl von den Eigenschaften der Diasporen bzw. Samen (Keimungsansprüche, Dormanzmuster, Resistenz gegen Pathogene, Samengröße und –form, Beschaffenheit der Samenschale) als auch von den Standorteigenschaften (Bodenart und Porenverteilung, Temperatur- und Lichtbedingungen, Nährstoffverfügbarkeit, Bodenfauna) beeinflusst. Dabei kommt der Samengröße und –form nach THOMPSON et al. (1993) eine Schlüsselrolle zu, da kleine und rundliche Diasporen leichter in den Boden eingearbeitet werden und dann dort auch länger überdauern können (vgl. auch BEKKER et al. 1998a, FUNES et al. 1999, MOLES et al. 2000, CERABOLINI et al. 2003).

Die Überdauerungsfähigkeit von Diasporen im Boden ist in Systemen, in denen Sukzessionsprozesse zu einem Wandel der Vegetationszusammensetzung und teilweise auch der Standortbedingungen führen, von besonderer Bedeutung. Die allgemeine Sukzessionstheorie sagt voraus, dass im Laufe von Sukzessionsprozessen kurzlebige Arten mit einem hohen Regenerationspotenzial durch langlebigere Arten ersetzt werden, die mehr Energie in Wachstum und Stoffspeicherung investieren (z.B. ODUM 1969, DRURY & NISBETH 1973). In diesem Zusammenhang kann die Diasporenbank als ‚ökologisches Gedächtnis' (TOUZARD et al. 2002) eines Standortes bezeichnet werden, in dem auch in späteren Sukzessionsphasen noch charakteristische Arten früher Sukzessionsstadien vorhanden sind. Andererseits wurde aus den Ergebnissen klassischer Diasporenbanken von Extensivgrünlandsytemen oft gefolgert, dass zahlreiche charakteristische Arten des Feuchtgrünlandes, die im Zuge von Sukzessionsprozessen auf brachgefallenen Standorten oder nach Nutzungsintensivierung aus der Vegetation verdrängt werden, nur transiente Diasporenbanken aufbauen und aus diesem Grund kaum ein Potenzial für eine Wiederbesiedlung nach Renaturierungsmaßnahmen besteht (vgl. BEKKER et al. 1998b). Noch einen Schritt weiter gehen Ergebnisse von FISCHER & STÖCKLIN (1999), die anhand langfristiger Vegetationsveränderungen von Kalkmagerrasen des Schweizer Jura zeigen konnten, dass insbesondere habitatspezifische und regional gefährdete Arten nur transiente Diasporenbanken aufbauen und dass aus diesem Grund auch die (lokale) Aussterbewahrscheinlichkeit der entsprechenden Arten besonders hoch ist.

In der vorliegenden Arbeit soll analysiert werden, ob sich Arten früher und später Sukzessionsstadien der Feuchtgrünlandstandorte Nordwest-Deutschlands, soziologisch-ökologische Artengruppen sowie regional gefährdete und weit verbreitete Arten

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

hinsichtlich der Langlebigkeit der Diasporenbanken unterscheiden. Weiterhin wird untersucht, welchen Einfluss unterschiedliche Erfassungsmethoden und Klassifikationskriterien auf die Ergebnisse haben. Abschließend soll diskutiert werden, ob den Diasporenbanken von Arten des Feuchtgrünlandes eine Bedeutung für Naturschutz und Renaturierung zukommen kann.

2. Material und Methoden

Als Grundlage für die vorliegende Arbeit wurde die von THOMPSON et al. (1997) publizierte Datenbank zu Diasporenbanken von Arten Nordwest-Europas herangezogen. Sie wurde zunächst durch Ergebnisse der in der eigenen Arbeitsgruppe durchgeführten ‚klassischen' Diasporenbankuntersuchungen (Analyse von Bodenproben auf keimfähige Diasporen) von unterschiedlichen Feuchtgrünland-Standorten ergänzt (DRÜCKHAMMER 1991, WRIEDT 1991, Jensen 1998, unveröff., SACH 1997; 31 Untersuchungsflächen in Schleswig-Holstein, darunter Bestände genutzter Kleinseggenrasen [Caricion nigrae], Feuchtwiesen [Calthion] und Flutrasen [Lolio-Potentillion] sowie deren Brachestadien). Darüber hinaus wurden die in der Literatur verfügbaren Ergebnisse zu Diasporenbanken europäischer Feuchtgrünland-Systeme ebenfalls in die Datenbank eingegeben (BERNHARDT 1994, SCHNEIDER & POSCHLOD 1994, MAAS & SCHOPP-GUTH 1995, MCDONALD et al. 1996, SCHOPP-GUTH 1997, JUTILA 1998, 2002, BEKKER et al. 1999, 2000, FALINSKA 1999, HÖLZEL & OTTE 2001, MATUS et al. 2003, WAGNER et al. 2003; 102 Untersuchungsflächen aus unterschiedlichen Ländern Europas).

In einem weiteren Arbeitsschritt wurde jeder einzelne Nachweis einer Art in einer Diasporenbank-Untersuchung einem Diasporenbank-Typ zugeordnet, wobei transiente (Diasporen maximal ein Jahr bzw. bis zur nächsten Vegetationsperiode lebensfähig), kurzfristig persistente und langfristig persistente Diasporenbanken (Diasporen zwischen 1 bis 4 bzw. mindestens 5 Jahre lebensfähig) unterschieden wurden (vgl. THOMPSON et al. 1997). Die Zuordnung der Arten zu den Diasporenbank-Typen erfolgte nach den von THOMPSON et al. (1997) vorgeschlagenen Klassifikationskriterien: Vorhandensein bzw. Fehlen in aktueller Vegetation und Diasporenbank, Tiefenverteilung der Diasporen im Boden, Zeitraum seit dem letzten Nachweis einer Art in der aktuellen Vegetation.

Da die Zuordnung zu den einzelnen Diasporenbank-Typen innerhalb der einzelnen Arten erheblich variieren kann, wurde anschließend für alle vorkommenden Arten mit mindestens 5 Zuordnungen der von BEKKER et al. (1998a) vorgeschlagene ‚Longevity–Index (LI) berechnet, der als Quotient der Anzahl persistenter Diasporenbanknachweise und der Gesamtanzahl der Diasporenbanknachweise definiert ist. Der LI variiert zwischen 0 (nur transiente Diasporenbanknachweise) und 1 (nur persistente Diasporenbanknachweise) und kann als Maß für die Langlebigkeit der Diasporen im Boden gewertet werden. Die Berechnung des LI wurde zunächst auf der Basis aller vorhandener Diasporenbankzuordnungen berechnet (‚all counts'), anschließend wurden diejenigen Diasporenbankzuordnungen von der Berechnung ausgeschlossen, die darauf beruhen, dass eine Art auf einer Untersuchungsfläche in der aktuellen Vegetation, nicht aber in der Diasporenbank nachgewiesen wurde und dann die Diasporenbank anhand der Kriterien von THOMPSON et al. (1997) als transient charakterisiert wurde. Auf der Basis der verbliebenen (‚echten') Diasporenbanknachweise (‚real seedbank counts') wurde dann erneut der LI berechnet.

Für einen Methodenvergleich wurden weiterhin Ergebnisse von Vergrabungsexperimenten mit Diasporen herangezogen, aus denen direkt die Langlebigkeit der Dia-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

sporen bzw. der Diasporenbanktyp abgeleitet werden kann (Gattung *Carex*: SCHÜTZ 1997, 1998, 1999; regional gefährdete Arten der Niedermoorflora Schleswig-Holsteins: JENSEN 2001, 2004; Asteraceae und Lamiaceae: BRÄNDEL 2004; sowie weitere Angaben aus: MILBERG 1990, THOMPSON et al. 1997). Auch für diese Angaben (‚burial experiments') wurde der LI für die einzelnen Arten berechnet.

Die nach diesen drei unterschiedlichen Methoden berechneten LI-Werte wurden mit einem Datensatz verknüpft, in dem Angaben zum Sukzessionsverhalten (ausgedrückt als Sukzessionskategorien; vgl. SCHRAUTZER & JENSEN 1998), zur Zugehörigkeit zu soziologisch-ökologischen Artengruppen (Artemisietea, Molinio-Arrhenatheretea, Molinietalia, Phragmitetea, Scheuchzerio-Caricetea, Sonstige; Zuordnung nach DIERßEN et al. 1988), zur regionalen Gefährdung (MIERWALD & BELLER 1990) sowie zu ökologischen Kenngrößen (Wuchshöhe, Samengewicht, Samenform, Wuchsform) von 237 krautigen Samenpflanzen der Niedermoorflora Schleswig-Holsteins enthalten sind (vgl. JENSEN & SCHRAUTZER 1999).

Die verwendeten Sukzessionskategorien (Sk) beschreiben Veränderungen der Populationsgröße der Arten während des Sukzessionsverlaufs auf Feuchtgrünland-Brachen. Arten der Sk A fallen im Sukzessionsverlauf aus, während die Deckung der Arten der Sk B im Sukzessionsverlauf zwar abnimmt, die Arten aber auch in späten Sukzessionsstadien noch vorkommen. Die Deckung von Arten der Sk C wird durch das Brachfallen von Feuchtgrünland-Standorten nicht beeinflusst, während die Deckung der Arten der Sk D im Sukzessionsverlauf zunimmt.

Mit Hilfe varianzanalytischer Verfahren wurde überprüft, ob sich der LI (i) zwischen den Sukzessionskategorien, (ii) zwischen den soziologisch-ökologischen Artengruppen sowie (iii) zwischen regional gefährdeten und nicht gefährdeten Arten unterscheidet. Weiterhin wurde analysiert, ob sich die unterschiedlichen Methoden der Ableitung des LI auf die Ergebnisse auswirken.

Alle statistischen Auswertungen erfolgten mit der Statistiksoftware STASTICA (StatSoft 2003). Die Nomenklatur der Gefäßpflanzen richtet sich nach WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998).

3. Ergebnisse

3.1 Allgemeine Struktur des Datensatzes

Durch die Berücksichtigung der Ergebnisse der eigenen Arbeitsgruppe sowie die Auswertung der Literatur zu Diasporenbanken von Feuchtgrünland-Standorten aus unterschiedlichen Regionen Mitteleuropas hat sich vor allem die Datengrundlage zur Beurteilung der Langlebigkeit der Diasporen für Arten der Molinietalia, der Phragmitetea sowie der Scheuchzerio-Caricetea erheblich verbessert: Während bei den Arten der Molinio-Arrhenatherethea, der Artemisietea sowie der nicht weiter zuzuordnenden Arten (‚Sonstige') der Anteil der neuen Diasporenbank-Einträge lediglich 18 – 27% ausmacht, sind 38% der Angaben zu den Diasporenbanken der Molinietalia, 55% der Angaben zu Arten der Scheuchzerio-Caricetea und 57% der Angaben zu Arten der Phragmitetea Neueinträge (Abb. 1).

3.2 Diasporenbanken und Sukzessionsverhalten

Hinsichtlich des Longevity-Indices (LI) wurden nur geringe Unterschiede zwischen den Arten der Sukzessionskategorien nachgewiesen. Arten früher Sukzessionsstadien (Sk A und B) haben nach den Ergebnissen der klassischen Diasporenbankuntersuchungen (all counts, real seedbank counts) eine geringfügig niedrigere Überdaue-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

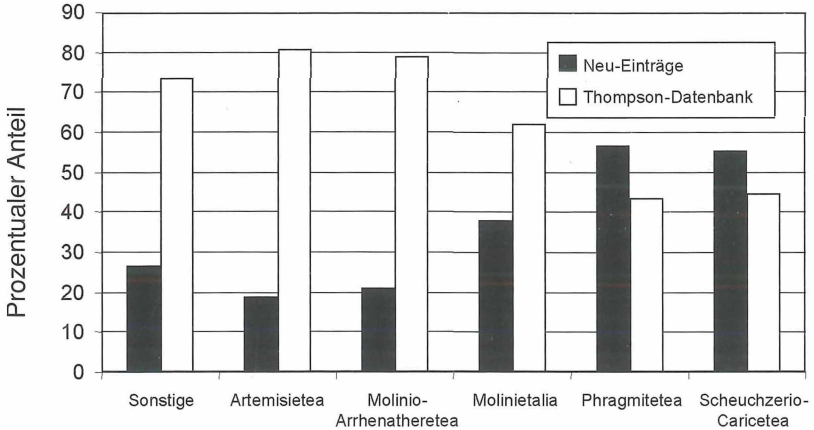

Abb. 1: Prozentuale Verteilung der Häufigkeit der Diasporenbanknachweise von Arten unterschiedlicher soziologisch-ökologischer Artengruppen in der Datenbank von THOMPSON et al. (1997) sowie der für die vorliegende Arbeit ergänzten Neu-Einträge.

rungsfähigkeit als die Arten später Sukzessionsstadien (Sk C und D). Auf der Grundlage der Ergebnisse der Vergrabungsexperimente treten keine Unterschiede hinsichtlich des LI zwischen den Arten der einzelnen Sk auf (Abb. 2). Werden die Arten der Sukzessionskategorien A und B sowie die Arten der Sk C und D jeweils als Arten früher respektive später Sukzessionsstadien zusammengefasst, so ergibt sich auf der Basis der ‚all count' und der ‚real seedbank count' Methode ein signifikant höherer LI für die Arten früher Sukzessionsstadien ($F = 4{,}4$; $p < 0{,}05$ für ‚all counts' und $F = 4{,}5$; $p < 0{,}05$ für ‚real seedbank counts'; Ergebnisse nicht dargestellt).

3.3 Diasporenbanken und soziologisch-ökologische Artengruppen

Unabhängig von der Auswertungsmethode sind die Arten der Molinietalia jeweils durch den niedrigsten LI aller differenzierten soziologisch-ökologischen Artengrup-

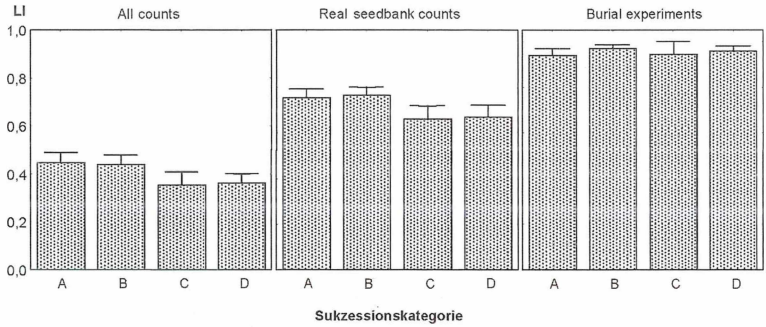

Abb. 2: Longevity Index (LI) der Arten der Sukzessionskategorien A (Arten fallen im Laufe der Sukzession auf Feuchtgrünland-Brachen in der Vegetation aus), B (Deckung der Arten nimmt im Sukzessionsverlauf ab, Arten kommen aber auch in späten Sukzessionsstadien vor), C (Arten, deren Deckung im Sukzessionsverlauf mehr oder weniger unverändert bleibt) und D (Arten, deren Deckung im Sukzessionsverlauf zunimmt). Angegeben sind jeweils Mittelwert und Standardfehler. Die Berechnung des LI erfolgte anhand (a) aller zur Verfügung stehender Ergebnisse klassischer Diasporenbank-Analysen (all counts), (b) nur der Berücksichtigung der Einträge, die auf einem direkten Nachweis in der Diasporenbank beruhen (real seedbank counts) und (c) von Ergebnissen von Vergrabungsexperimenten (burial experiments).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

pen gekennzeichnet. Allerdings sind die nachgewiesenen Unterschiede im mittleren LI nur zwischen den Arten der Molinietalia und der Gruppe der sonstigen Arten für die auf klassischen Diasporenbankuntersuchungen beruhenden Ergebnisse signifikant. Die Unterschiede zwischen den Methoden zur Ableitung des LI sind sehr viel ausgeprägter und der mittlere LI steigt von der ‚all count'–Methode (LI = 0,4) über die ‚real seedbank count'–Methode (LI = 0,7) bis hin zu den Vergrabungsexperimenten (LI = 0,9) kontinuierlich an (Abb. 3).

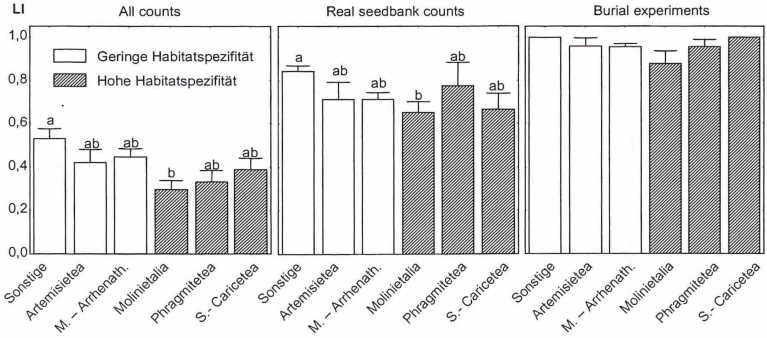

Abb. 3: Longevity Index (LI) unterschiedlicher soziologisch-ökologischer Artengruppen (Artemisietea, Molinio-Arrhenatherethea, Sonstige: geringe Habitatspezifität für Feuchtgrünland-Standorte; Molinietalia, Phragmitetea, Scheuchzerio-Caricetea: Hohe Habitatspezifität für Feuchtgrünland-Standorte). Angegeben sind jeweils Mittelwert und Standardfehler. Die Berechnung des LI erfolgte anhand (a) aller zur Verfügung stehender Ergebnisse klassischer Diasporenbank-Analysen (all counts), (b) nur der Berücksichtigung der Einträge, die auf einem direkten Nachweis in der Diasporenbank beruhen (real seedbank counts) und (c) von Ergebnissen von Vergrabungsexperimenten (burial experiments).

3.4 Diasporenbanken und regionale Gefährdung

Regional gefährdete Arten zeigen lediglich nach den Ergebnissen der all-counts Methode einen signifikant niedrigeren LI (0,35) als regional nicht gefährdete Arten (0,45). Wiederum sind die Unterschiede zwischen den Berechnungsmethoden ausgeprägter als die Unterschiede zwischen den beiden betrachteten Artengruppen und der mittlere LI regional gefährdeter und auch nicht gefährdeter Arten steigt von der ‚all count'–Methode über die ‚real seedbank count'–Methode bis hin zu den Vergrabungsexperimenten an (Abb. 4).

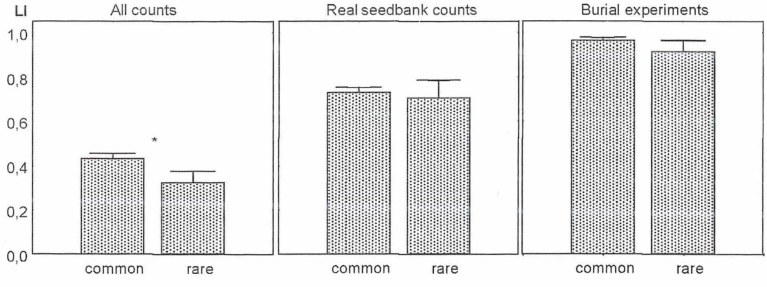

Abb. 4: Longevity Index (LI) von nach MIERWALD & BELLER (1990) regional gefährdeten (rare) und regional nicht gefährdeten (common) Arten der Niedermoorflora Schleswig-Holsteins. Angegeben sind jeweils Mittelwert und Standardfehler. Die Berechnung des LI erfolgte anhand (a) aller zur Verfügung stehender Ergebnisse klassischer Diasporenbank-Analysen (all counts), (b) nur der Berücksichtigung der Einträge, die auf einem direkten Nachweis in der Diasporenbank beruhen (real seedbank counts) und (c) von Ergebnissen von Vergrabungsexperimenten (burial experiments).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

3.5 Methodenvergleich

Wie bereits in den vorherigen Abschnitten betont wurde, sind die Unterschiede zwischen den differenzierten Berechnungsmethoden des LI jeweils ausgeprägter als die Unterschiede zwischen den betrachteten Gruppen (Differenzierung nach Sukzessionskategorien, soziologisch-ökologischem Verhalten, regionaler Gefährdung). In Abb. 5 wird deutlich, dass die Häufigkeitsverteilung der Zuordnung einzelner Arten zu den Diasporenbanktypen zwischen den betrachteten Ableitungsmethoden des LI erheblich variiert. Während nach den Ergebnissen der all-counts Methode etwa 55% der Arten lediglich eine transiente Diasporenbank und 30% bzw. 15% eine kurzfristig respektive langfristig persistente Diasporenbank aufbauen (linksschiefe Verteilung), zeigen die Ergebnisse der Vergrabungsexperimente ein entgegengesetztes Bild (rechtsschiefe Verteilung). Hier sind 50% der Arten durch eine langfristig persistente sowie weitere 40% der Arten durch eine kurzfristig persistente Diasporenbank gekennzeichnet, während 5% der untersuchten Arten nach den Ergebnissen der Vergrabungsexperimente lediglich transiente Diasporenbanken bilden (Abb. 5).

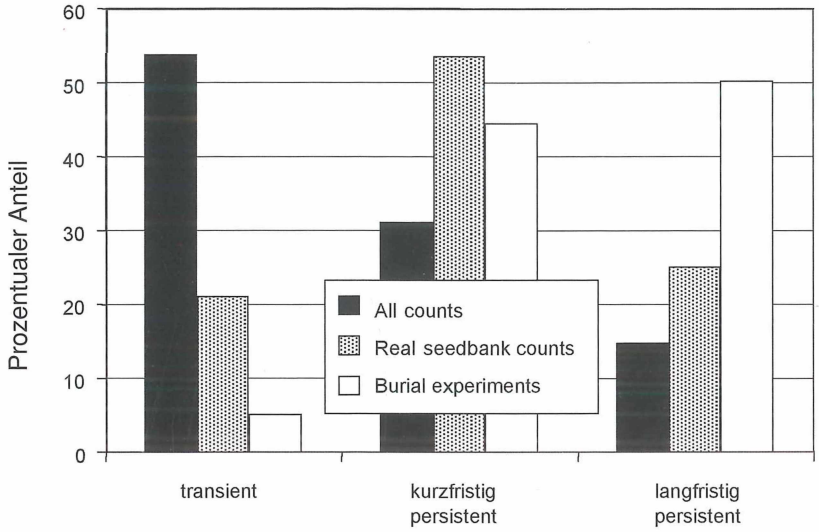

Abb. 5: Vergleich der Häufigkeitsverteilung der Zuordnung von Arten zu transienten, kurzfristig-persistenten und langfristig-persistenten Diasporenbanken nach unterschiedlichen Methoden zur Ableitung des Diasporenbanktyps. Die Zuordnung zu den Diasporenbanktypen erfolgte anhand (a) aller zur Verfügung stehenden Ergebnisse klassischer Diasporenbank-Analysen (all counts), (b) lediglich der Berücksichtigung der Einträge, die auf einem direkten Nachweis in der Diasporenbank beruhen (‚real seedbank counts') sowie (c) von Ergebnissen von Vergrabungsexperimenten (burial experiments).

4. Diskussion

Die hier vorgestellten Ergebnisse widersprechen einer Reihe von Hypothesen, die im Laufe der letzten Jahre hinsichtlich der Dauerhaftigkeit der Diasporenbanken unterschiedlicher Artengruppen formuliert wurden: So sollen prinzipiell Arten früher Sukzessionstadien durch eine höhere Langlebigkeit der Diasporen gekennzeichnet sein als Arten später Sukzessionsstadien (z.B. THOMPSON et al. 1997). Weiterhin zeigten FISCHER & STÖCKLIN (1999) für Arten der Kalkmagerrasen, dass Arten mit einer

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

hohen Habitatspezifität sowie regional gefährdete Arten eine geringere Langlebigkeit der Diasporen aufweisen als Arten mit einer geringen Habitaspezifität bzw. als regional weit verbreitete Arten. In einer größeren Anzahl von Publikationen wird darüber hinaus formuliert, dass die Diasporenbanken von Arten extensiv bewirtschafteter Mähwiesen und Weiden eine vergleichsweise geringe Dauerhaftigkeit aufweisen und sich aus diesem Grund die Diasporenbank nicht als Quelle für die Wiederbesiedlung degenerierter Standorte nach ‚Renaturierungsmaßnahmen' eignet (z.B. BEKKER et al. 1997, HÖLZEL & OTTE 2001).

Wie sind diese Unterschiede zu erklären? Zunächst wird anhand der hier präsentierten Ergebnisse deutlich, dass die jeweils betrachteten Datengrundlagen bzw. die Methode zur Zuordnung zu den Diaporenbanktypen einen erheblichen Einfluss auf die Ergebnisse haben. Ergebnisse von Vergrabungsexperimenten liefern ein Maß für die maximale Überdauerungsfähigkeit von Diasporen im Boden, da durch die Art der Durchführung (eine bestimmte Anzahl von Samen bzw. Früchten wird in Gazebeuteln in tieferen Bodenschichten für einen gewissen Zeitraum gelagert und die Keimfähigkeit in regelmäßigen Abständen überprüft) sowohl Mortalitätsfaktoren (Samenfraß) ausgeschlossen als auch Keimungsstimuli (Licht, Temperaturfluktuationen) minimiert werden. Darüber hinaus wird der Prozess der Einarbeitung der Diasporen in tiefere Bodenschichten, der von großer Bedeutung für die tatsächliche Überdauerungsfähigkeit der Diasporen sein kann, durch das artifizielle Vergraben umgangen. Andererseits wird in Vergrabungsexperimenten oft eine vergleichsweise geringe Anzahl von Diasporen verwendet (in der Regel 25 – 100 pro Gazebeutel), so dass es nicht unwahrscheinlich erscheint, dass ein bestimmter (geringer) Anteil der Samenproduktion eines Individuums oder auch einer Population (die etliche Millionen gebildete Samen ausmachen kann) durchaus auch die durch ein Vergrabungsexperiment ermittelte (maximale) Langlebigkeit im Boden erreichen kann.

Die von THOMPSON et al. (1997) empfohlene Methode zur Ableitung der Diasporenbanktypen unterschätzt hingegen die Langlebigkeit der Diasporen im Boden. Eine wesentliche Kritik an dem empfohlenen Ableitungsschema der Diasporenbank-Typen ist die Klassifikation einer Diasporenbank als transient, wenn die Art in der Vegetation einer Untersuchungsfläche vorkommt, aber in den untersuchten Diasporenbankproben nicht nachgewiesen werden konnte. Dass keimfähige Diasporen in Bodenproben nicht nachgewiesen werden können, kann allein die Konsequenz einer geringen Diasporendichte sein (die Art fehlt in den analysierten Bodenproben, in der Untersuchungsfläche kommt sie aber im Boden mit geringer Diasporendichte vor). Arten mit geringer Diasporendichte lassen sich mit der gängigen Probenmenge kaum nachweisen: So wurden beispielsweise von BEKKER et al. (1997) in einer umfangreichen Untersuchung zu Diasporenbanken europäischer Grünlandgesellschaften nur jeweils 0,05% der Flächengröße, auf der die aktuelle Vegetation analysiert wurde, durch Diasporenbank-Bodenproben erfasst. Weiterhin können die Keimungsansprüche der Art durch die Expositionsbedingungen der Bodenproben nicht erfüllt sein, so dass zwar keimfähige Diasporen in den Proben vorhanden sind, diese aber mit der verwendeten Methodik nicht nachgewiesen werden können. Da etwa ein Drittel der über 21.000 Samenbanknachweise in der von THOMPSON et al. (1997) publizierten Datenbank zu Diasporenbanken von Arten Nordwest-Europas auf diesem Klassifikationskriterium beruhen, ist eine deutliche Unterschätzung der tatsächlichen Langlebigkeit der Diasporen im Boden die Folge, wenn als Datengrundlage undifferenziert auf diese Daten zurückgegriffen wird.

Im Laufe der letzten Jahrzehnte sind insbesondere habitatspezifische Arten des

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

extensiv bewirtschafteten Grünlandes stark zurückgegangen (z.B. KORNECK et al. 1998), die heute teilweise nur noch in Habitatfragmenten mit vergleichsweise kleinen Populationen vorkommen. Die von FISCHER & STÖCKLIN (1999) festgestellte geringe Überdauerungsfähigkeit dieser Arten könnte ein methodisches Artefakt sein, da durch den Rückgang der Populationsgröße auch die Samenproduktion und letztlich auch die Samendichte im Boden abnimmt, so dass ein Nachweis entsprechender Arten mit der klassischen Analysemethodik für Diasporenbanken immer schwieriger wird. Hinzu kommt, dass die Diasporendichte auch von Arten mit persistenten Diasporenbanken exponentiell abnimmt, sobald keine Nachlieferung neuer Diasporen aus der aktuellen Vegetation erfolgt (ROBERTS & FEAST 1973). Die Dauerhaftigkeit der Diasporenbanken von regional gefährdeten Arten dürfte durch die von THOMPSON et al. (1997) vorgeschlagenen Klassifikationskriterien noch stärker unterschätzt werden als diejenige habitatspezifischer Arten. Ein Beispiel für eine ausgeprägt unterschiedliche Beurteilung der Langlebigkeit von Diasporen aufgrund verschiedener angewandter Methoden liegt für *Gentianella germanica* vor: In der Datenbank von THOMPSON et al. (1997) liegen fünf Zuordnungen zu Diasporenbanken vor (transient: 4; kurzfristig persistent: 1), drei der transienten Nachweise beruhen darauf, dass die Art bei Diasporenbankuntersuchungen in der aktuellen Vegetation, nicht aber in den analysierten Bodenproben nachgewiesen wurde. Andererseits zeigten FISCHER & MATTHIES (1998) durch ein Vergrabungsexperiment, dass die Diasporen von *Gentianella germanica* mehrere Jahre im Boden überdauern können und prognostizieren aufgrund des Mortalitätsverlaufes eine Langlebigkeit von einigen Diasporen von mindestens 17 Jahren.

In den einzelnen soziologisch-ökologischen Artengruppen sind jeweils Arten mit unterschiedlichen Regenerationsstrategien vereinigt. So finden sich in der Gruppe der Molinietalia zwar überwiegend ausdauernde Grasartige und Kräuter mit der Fähigkeit zur vegetativen Fortpflanzung (z.B. *Juncus subnodulosus*, *Filipendula ulmaria*), einzelne Arten sind aber auch kurzlebig und auf die Fortpflanzung durch Samen angewiesen (z.B. *Bromus racemosus*, *Rhinanthus angustifolius*, *Senecio aquaticus*). Eine entsprechend hohe Variabilität findet sich auch hinsichtlich der Langlebigkeit der Diasporen im Boden: Von den 20 von JENSEN (2004) in einem Vergrabungsexperiment untersuchten Arten der Molinietalia und Scheuchzerio-Caricetea sind lediglich drei (*Bromus racemosus*, *Sanguisorba officinalis*, *Succisa pratensis*) durch transiente Diasporenbanken gekennzeichnet, während neun Arten kurzfristig persistente (z.B. *Valeriana dioica*, *Rhinanthus angustifolius*) und acht Arten langfristig persistente Diasporenbanken (z.B. *Silene flos-cuculi*, *Pedicularis palustris*) aufbauen.

Aus den präsentierten Ergebnissen wird deutlich, dass die Langlebigkeit von Diasporen habitatspezifischer Arten des Feuchtgrünlandes aufgrund der diskutierten Probleme im Zusammenhang mit der Diasporenbankerfassung in der Vergangenheit häufig unterschätzt wurde. Eine realistischere Beurteilung des Diasporenpotenzials degenerierter Feuchtgrünlandstandorte ist durch die Berücksichtigung neuerer Ergebnisse aus Vergrabungsexperimenten mit Diasporen habitatspezifischer sowie teilweise regional gefährdeter Arten möglich. Um die Überdauerungsfähigkeit von Diasporen zu beschreiben, ist der von BEKKER et al. (1998a) eingeführte Longevity Index ein geeignetes Maß. Allerdings sollte bei der Berechnung des LI auf der Basis klassischer Diasporenbankanalysen nur auf echte Nachweise von Arten in der Diasporenbank (‚real seedbank counts') zurückgegriffen werden. Die Ableitung des Diasporenbanktyps trotz eines fehlenden Nachweises einer Art in den analysierten Bodenproben sollte hingegen nicht weiter angewandt werden.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Zusammenfassung

Auf der Grundlage eines umfangreichen Datensatzes zu Diasporenbanken von europäischen Feuchtgrünlandsystemen wird die Überdauerungsfähigkeit von 237 Arten der nordwestdeutschen Niedermoorflora analysiert. Dabei wird insbesondere untersucht, ob sich Arten früher und später Sukzessionsstadien, unterschiedlicher soziologisch-ökologischer Artengruppen sowie regional gefährdete und weit verbreitete Arten hinsichtlich der Langlebigkeit der Diasporenbanken (ausgedrückt als Longevity Index, LI) unterscheiden. Weiterhin wird untersucht, welchen Einfluss unterschiedliche Erfassungsmethoden (klassische Diasporenbankuntersuchungen, Vergrabungsexperimente) und Klassifikationskriterien (‚all counts', ‚real seedbank counts') auf die Ergebnisse haben. Abschließend wird die Bedeutung von Diasporenbanken für Naturschutz und Renaturierung von Feuchtgrünlandsystemen diskutiert.

Arten früher Sukzessionsstadien sind im Vergleich zu Arten später Sukzessionsstadien durch eine geringfügig höhere mittlere Überdauerungsfähigkeit im Boden charakterisiert. Zwischen den analysierten soziologisch-ökologischen Artengruppen bestehen keine deutlichen Unterschiede hinsichtlich der Langlebigkeit der Diasporen. Vielmehr finden sich innerhalb dieser Gruppen in der Regel Arten mit unterschiedlichen Diasporenbanktypen. Regional gefährdete Arten weisen lediglich nach den Ergebnissen der ‚all count'-Methode eine geringere Überdauerungsfähigkeit auf. Die Ursache hierfür wird in einer generellen Unterschätzung der Langlebigkeit der Diasporen (insbesondere von seltenen Arten) durch diese Methode gesehen. Insgesamt waren die Unterschiede zwischen den verglichenen Methoden und Klassifikationskriterien größer als die Unterschiede zwischen den analysierten Artengruppen. Die Ergebnisse zeigen, dass einige Arten der Niedermoorflora lediglich transiente Diasporenbanken aufbauen, dass der Großteil der Arten aber in der Lage ist, kurzfristig bzw. langfristig persistente Diasporenbanken zu akkumulieren. Nach der (Wieder-)Herstellung geeigneter Standortbedingungen besteht für habitatspezifische Arten des Feuchtgrünlandes zumindest nach kurz- bis mittelfristigem Ausfallen aus der Vegetation (zwei bis fünf Jahre) durchaus ein Potenzial für eine Wiederbesiedlung aus der Diasporenbank.

Literatur

BEKKER, R.M., G.L VERWEIJ, R.E.N. SMITH, R. REINE, J.P. BAKKER & S. SNEIDER (1997): Soil seed banks in European grasslands: does land use affect regeneration perspectives? – Journal of Applied Ecology **34**: 1293-1310.

BEKKER, R.M., J.P. BAKKER, U. GRANDIN, R. KALAMEES, P. MILBERG, P. POSCHLOD, K. THOMPSON & J.H. WILLEMS (1998a): Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. – Functional Ecology **12**: 834-842.

BEKKER, R.M., J.H.J. SCHAMINEE, J.P. BAKKER & K. THOMPSON (1998b): Seed bank characteristics of Dutch plant communities. – Acta Botanica Neerlandica **47**(1): 15-26.

BEKKER, R.M., E.J. LAMMERTS, A. SCHUTTER & A.P. GROOTJANS (1999): Vegetation development in dune slacks: the role of persistent seed banks. – Journal of Vegetation Science **10**(5): 745-754.

BEKKER, R.M., G.L. VERWEIJ, J.P. BAKKER & L.F.M. FRESCO (2000): Soil seed bank dynamics in hayfield succession. – Journal of Ecology **88**: 594-607.

BERNHARDT, K.G. (1994): Vegetation und Diasporenbanken von Kalkflachmooren und Kalksümpfen. Untersuchungen zum Samenpotential im Kanton St. Gallen (Schweiz). – Naturschutz und Landschaftsplanung **26**(1): 13-20.

BRÄNDEL, M. (2004): Comparative ecological study on the temperature-dependent regulation of seed dormancy and germination of wetland species. – Ecosys Supplement **40**: 1-129.

BRENCHLEY, W.E. & K. WERRINGTON (1930): The weed seed population of arable soil: I. Numerical esti-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

mation of viable seeds and observations on their natural dormancy. – Journal of Ecology **18**: 235-272.

CERABOLINI, B., R.M. CERIANI, M. CACCIANIGA, R. DE ANDREIS & B. RAIMONDI (2003): Seed size, shape and persistence in soil: a test on Italian flora from Alps to Mediterranean coasts. – Seed Science Research **13**: 75-85.

DIERßEN, K., H. V. GLAHN, W. HÄRDTLE, H. HÖPER, U. MIERWALD, J. SCHRAUTZER & A. WOLF (1988): Rote Liste der Pflanzengesellschaften Schleswig-Holsteins. – Schriftenreihe des Landesamtes für Naturschutz und Landespflege S.-H. **6**: 1-158.

DRÜCKHAMMER, A. (1991): Untersuchungen zur Samenbank ausgewählter Grünlandgesellschaften des Eidertals. – Diplomarbeit am Botanischen Institut der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel. 106 S..

DRURY, W.H. & I.C.T. NISBETH (1973): Succession. – Journal of the Arnold Arboretum **54**(3): 331-368.

FALINSKA, K. (1999): Seed bank dynamics in abandoned meadows during a 20-year period in the Bialowieza National Park. – Journal of Ecology **87**: 461-475.

FISCHER, M. & D. MATTHIES (1998): Experimental demography of the rare *Gentianella germanica*: seed bank formation and microsite effects on seedling establishment. – Ecography **21**: 269-278.

FISCHER, M. & J. STÖCKLIN (1999): Plants with longer-lived seeds have lower local extinction rates in grassland remnants. – Oecologia **120**: 539-543.

FUNES, G., S. BSCONCELO, S. DIAZ & M. CABIDO (1999): Seed size and shape are good predictors of seed persistence in soil in temperate mountain grassland of Argentina. – Seed Science Reseach **9**: 341-345.

HÖLZEL, N. & A. OTTE (2001): The impact of flooding regime on the soil seed bank of flood-meadows. – Journal of Vegetation Science **12**: 209-218.

JENSEN, K. (1998): Species composition of soil seed bank and seed rain of abandoned wet meadows and their relation to aboveground vegetation. – Flora **139**: 345-359.

JENSEN, K. (2001): Succession and extinction processes on abandoned fen grasslands: Patterns, mechanisms and possibilities for species recovery. – Ecosys Supplement **34**: 1-122.

JENSEN, K. (2002): Experimentelle Sukzessionsforschung: Beschreibung von Mustern und Analyse von Mechanismen. In: JENSEN, K. & K. DIERßEN (Hrsg.): Sukzessionsprozesse in Feuchtwiesen und Salzrasen. – Kieler Notizen für Pflanzenkunde **30**: 20-33.

JENSEN, K. (2004): Dormancy patterns, germination ecology, and seed-bank type of twenty temperate fen grassland species. – Wetlands **24**: 152-166.

JENSEN, K. & J. SCHRAUTZER (1999): Consequences of abandonment for a regional fen flora and mechanisms of successional change. – Applied Vegetation Science **2**: 79-88.

JUTILA, H.M. (1998): Seed banks of grazed and ungrazed Baltic seashore meadows. – Journal of Vegetation Science **9**: 395-408.

JUTILA, H.M. (2002): Seed banks of river delta meadows on the west coast of Finland. – Annales Botanici Fennici **39(1)**: 49-61.

KORNECK, D., M. SCHNITTLER, F. KLINGENSTEIN, G. LUDWIG, M. TAKLA, U. BOHN & R. MAY (1998): Warum verarmt unsere Flora? Auswertungen der Roten Liste der Farn- und Blütenpflanzen. – Schriftenreihe für Vegetationskunde **29**: 299-358.

MAAS, D. & A. SCHOPP-GUTH (1995): Seed Banks in Fen Areas and Their Potential Use in Restoring Ecology. In: WHEELER, B.D., S.C. SHAW, W.J. FOJT & R.A. ROBERTSON (Hrsg.), Restoration of Temperate Wetlands. 189-206.

MATUS, G, R. VERHAGEN, R.M. BEKKER & A.P. GROOTJANS (2003): Restoration of the Cirsio dissecti-Molinietum in The Netherlands: can we rely on soil seed banks? – Applied Vegetation Science **6**: 73-84.

MCDONALD, A.W., J.P. BAKKER & K. VEGELIN (1996): Seed bank classification and its importance for the restoration of species-rich flood-meadows. – Journal of Vegetation Science **7**: 157-164.

MIERWALD, U. & J. BELLER (1990): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen Schleswig-Holsteins. Landesamt Natsch. Landschpfl. Schl-H. 64 pp.

MILBERG, P. (1990): Hur länge kann ett frö leva? – Svensk Botanisk Tidsskrift **84**: 323-352.

MOLES, A.T., D.W. HODSON & C.J. WEBB (2000): Seed size and shape and persistence in the soil in the New Zealand flora. – Oikos **89**: 541-545.

ODUM, E.P. (1969): The strategy of ecosystem development. – Science **164**: 262-270.

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. – Flora **188**: 49-71.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

ROBERTS, H.A. (1970): Viable weed seeds in cultivated soils. – Reports of the National Vegetation Research Station **1969**: 23-28.

ROBERTS, H.A. & P.M. FEAST (1973): Emergence and longevity of seeds of annual weeds in cultivated and undisturbed soil. – Journal of Applied Ecology **10**: 133-143.

SACH, W. (1997): Vegetation und Nährstoffdynamik unterschiedlich genutzten Grünlandes in Schleswig-Holstein. – Dissertation an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel. 208 S..

SCHNEIDER, S. & P. POSCHLOD (1994): Landschaftsökologisch-moorkundliche Untersuchungen im Osterried bei Laupheim. III. Die generative Diasporenbank in unterschiedlich genutzten Flächen. – Tagungsbericht der 26. Hohenheimer Umwelttagung: 277-285.

SCHOPP-GUTH, A. (1997): Diasporenpotential intensiv genutzter Niedermoorböden Nordostdeutschlands - Chancen für die Renaturierung? – Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz **6**: 97-109.

SCHRAUTZER, J. & K. JENSEN (1998): Quantitative und qualitative Auswirkungen von Sukzessionsprozessen auf die Flora der Niedermoorstandorte Schleswig-Holsteins. – Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz **7**: 219-240.

SCHÜTZ, W. (1997): Primary dormancy and annual dormancy cycles in seeds of six temperate wetland sedges. – Aquatic Botany **59**: 75-85.

SCHÜTZ, W. (1998): Seed dormancy cycles and germination phenologies in sedges (*Carex*) from various habitats. – Wetlands **18**: 288-297.

SCHÜTZ, W. (1999): Germination responses of temperate *Carex*-species to diurnally fluctuating temperatures - a comparative study. – Flora **194**: 21-34.

StatSoft (2003): Statistica for Windows, Version 6.0. Statsoft Inc, Tulsa.

THOMPSON, K., S.R. BAND & J.G. HODGSON (1993): Seed Size and shape predict persistance in Soil. – Functional Ecology **7**: 236-241.

THOMPSON, K., J.P. BAKKER & R.M. BEKKER (1997): The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. Cambridge University Press. 276 pp.

TOUZARD, B., B. AMIAUD, E. LANGLOIS, D. LEMAUVIEL & B. CLÉMENT (2002): The relationships between soil seed bank, aboveground vegetation and disturbances in an alluvial wetland of western France. – Flora **197**: 175-185.

WAGNER, M., P. POSCHLOD & R.P. SETCHFIELD (2003): Soil seed bank in managed and abandoned semi-natural meadows in Soomaa National Park, Estonia. – Annales Botanici Fennici **40**: 87-100.

WRIEDT, S. (1991): Vegetationskundliche Untersuchungen im Schwentinetal unter besonderer Berücksichtigung des Samenpotentials ausgewählter Gesellschaften. – Diplomarbeit am Botanischen Institut der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel. 68 S..

Anschrift des Verfassers:
Dr. Kai Jensen, AG Populations- und Vegetationsökologie, Biozentrum Klein Flottbek, Ohnhorststr. 18, 22609 Hamburg
e-mail: KJensen@iangbot.uni-hamburg.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: 16

Autor(en)/Author(s): Jensen Kai

Artikel/Article: Langlebigkeit der Diasporenbanken von Arten der Niedermoorflora Nordwest-Deutschlands: Überblick und Methodenvergleich 17-28