Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Mainz 1981) Band X 1983

Anpassungsstrategien einjähriger Dünenpflanzen

Wilfried Hans Otto Ernst

The reaction of dune annuals from the Dutch coast on different abiotic stress factors (mineral deficiency, drought, burial) has been investigated. Within dune plants there is a great variety in response to mineral nutrition, being not in accordance with the stress strategies of GRIME (1979). Due to the deficiency in nutrients, especially nitrogen and phosphorus in dune sand, dune annuals have a very efficient internal retranslocation of nutrients from vegetative to reproductive organs. In shallow rooting species nutrient deficiency of the soil shortens the time for reproduction, whereas in deep rooting species the reverse is the case. This adaptation is related to the small drought tolerance of dune annuals. The ecological consequence is an avoidance strategy. At the time of high humidity the risk of burial is also low. *Phleum arenarium* and *Cerastium semidecandrum* are the only species with a meaningful burial resistance. These results are discussed in relation to dune management.

Burial, drought resistance, dune annuals, nutrient efficiency, nutrient retranslocation, Tortulo-Phleetum, vesicular-arbuscular mycorrhiza

1. Einführung

Anpassungsstrategien sind das Ergebnis der Selektion funktioneller Merkmale eines Organismus, wodurch die Überlebenschance der Population an einem bestimmten Standort erhöht wird. Im Gegensatz zu GRIME (1979), der den Pflanzen eines Standortes nur eine Hauptstrategie zuerkennt, muß zwischen den Pflanzenarten noch eine erhebliche Divergenz in Anpassungsstrategien vorhanden sein, wenn eine langfristige Koexistenz im Sinne von MACARTHUR und LEVINS (1967) gewährleistet bleiben soll.

An der Vegetation offener Sanddünen, dem *Tortulo-Phleetum*, soll die Notwendigkeit für und die Diversität von Anpassungsstrategien aufgezeigt werden. Auf Sanddünen erreichen abiotische Faktoren ständig, periodisch und/oder aperiodisch ökologische Extremwerte, sowohl Minima als auch Maxima. Als ständiger ökologischer Minimum-Faktor wird die Versorgung der Pflanzen mit Hauptnährstoffen, vor allem Stickstoff und Phosphat angeführt, da Düngungsexperimente mit Dünenpflanzen zu gesteigerter Produktion von Biomasse geführt haben (PEMADASA, LOVELL 1974a). Periodisch vorhersagbar kommen hohe Temperaturen im Sommer vor, die in Bodennähe die bisher bekannten Hitzeresistenzgrenzen von Spermatophyten überschreiten können (LÖTSCHERT, GEORG 1980). Aperiodisch und damit nicht vorhersagbar kann die Wasserversorgung in niederschlagsfreien Perioden von Herbst, Frühjahr und Sommer ökologische Minima erreichen. Zu Zeiten großer Trockenheit wird bei offener Vegetation die Mobilität des Sandes erhöht. Die sich hieraus ergebende Übersandung von Pflanzen verursacht sowohl eine mechanische Belastung als auch einen Lichtmangel übersandeter Organe. Innerhalb des Lebenszyklus einjähriger Dünenpflanzen können diese Extremwerte abiotischer Faktoren(komplexe) sowohl zu Zeiten der Keimung, des Wachstums als auch der reproduktiven Phase eintreten.

2. Material und Methoden

Das Saatgut für die Untersuchungen stammt aus den Küstendünen bei Noordwijk und aus dem nordholländischen Dünenreservat bei Castricum, wo auch die Freilandexperimente von 1975 bis 1981 durchgeführt wurden. Die Vegetationszonierung entspricht den Beschreibungen von BOERBOOM (1960) und DOING (1964). Für die Keimverscuhe und Übersandungsexperimente wurden die bereits früher publizierten Methoden (ERNST 1981) angewandt. Zur Ermittlung des Nährstoffbedarfes wurden 5 Tage alte Keimpflanzen in Container gepflanzt, wobei als Substrate Dünensand, Dünensand mit 10% Einheits-

erde (Calceolaria) und Einheitserde verwandt wurde. Die Versuche wurden in einem hinsichtlich Temperatur (20 °C/Tag, 15 °C/Nacht), Luftfeuchtigkeit (70% rel. Feuchte) und Licht kontrollierbaren Gewächshaus (5000 Lux) durchgeführt. Bei den Experimenten zur Wasserversorgung wurde der Dünensand auf 80% Wasserkapazität zu Versuchsbeginn eingestellt und 1-, 2-, 4- resp. 7mal pro Woche bis zu diesem Wert angefüllt. Daneben wurden Serien mit 100% Wassersättigung und 150% wasserübersättigtem Sand ausgeführt. Zur Prüfung der Austrocknungsresistenz wurde auf 80% Wasserkapazität eingestellter Dünensand mit älteren Keimpflanzen von *Erodium glutinosum* und *Senecio vulgaris* bepflanzt und ohne weitere Wasserversorgung im Gewächshaus bei 70% rel. Luftfeuchtigkeit bis zu sechs Wochen belassen. In regelmäßigem Abstand wurden Blattproben auf den Prolingehalt nach der Methode von TROLL und LINDSLEY (1955) und auf den Gehalt an Malondialdehyd (HEATH, PACKER 1968) analysiert. Der Mineralstoffgehalt der Pflanzen wurde mit Hilfe der Atomabsorptionsspektrophotometrie ermittelt, ausgenommen die kolorimetrische Bestimmung von Phosphat (CHEN et al. 1951) und die Stickstoffbestimmung mit einem N-Microrapidanalyzer. Zur Ermittlung des Infektionsgrades mit vesiculär-arbusculärer Mykorrhiza (VAM) wurden 100 Wurzelsegmente je Pflanzenart nach Fixation in KOH und Anfärbung mit Laktophenolblau (PHILLIPS, HAYMANN 1970) ausgezählt.

3. Ergebnisse

3.1 Freisetzung der Diasporen

Innerhalb der fast 20 Arten, die in der Pioniervegetation des *Tortulo-Phleetum* auf offenen Dünen vorkommen, sind mehrere Strategien entwickelt worden, die ein simultanes Freikommen der Samen und Früchte und damit einen schnellen Kontakt mit dem Dünensand als Keimsubstrat behindern. *Senecio vulgaris, Erodium glutinosum, Jasione montana, Viola curtesii* und *Vicia lathyroides* disseminieren die Diasporen wenige Tage nach der Reife passiv durch Wind *(Senecio, Jasione)* oder aktiv durch Schleudermechanismen *(Erodium, Viola, Vicia)*. Durch die relativ lange Reproduktionsperiode dieser Arten streckt sich die Freisetzung reifer Diasporen über mehrere Monate hin, so daß die Samen einer Pflanzen z.Z. des Substratkontaktes sehr unterschiedliche Keimbedingungen vorfinden (Abb. 1).

Eine ähnliche Situation einer langgestreckten reproduktiven Phase ergibt sich auch bei *Cerastium semidecandrum, Myosotis ramosissima, Veronica arvensis, Stellaria pallida* und *Arenaria serpyllifolia*. Bei diesen Arten können die Samen bis zur Zersetzung der Samenkapseln einige Monate an der Mutterpflanze verbleiben. So beträgt nach Beendigung der Fruchtreife der Anteil gefüllter Kapseln bei *Veronica arvensis* immer noch 50 ± 15%. Beide Reproduktionsstrategien fördern die Aufteilung einer Population in viele physiologische Subpopulationen, wie es von Ackerunkräutern bekannt ist (VEGTE 1978).

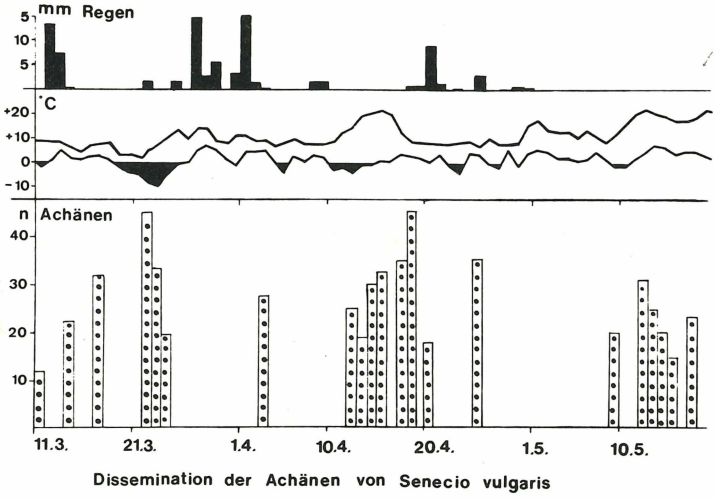

Abb. 1: Veränderung von klimatischen Faktoren während der Disseminationsperiode der Achänen von *Senecio vulgaris* in den holländischen Küstendünen.
Die Achänen stammen alle von einem Individuum ab.

Bei anderen Pflanzenarten wie *Phleum arenarium, Aira praecox, Arabidopsis thaliana, Cardamine hirsuta, Erophila verna, Saxifraga tridactylites* und *Sedum acre* reifen die Samen relativ simultan innerhalb von 1-2 Wochen. Danach ist der Verbleib auf der Mutterpflanze sehr artspezifisch. *Erophila* und *Saxifraga* geben die Samen innerhalb weniger Tage frei. Bei *Sedum* und *Phleum* (ERNST 1981) können sie z.T. bis zur übernächsten Vegetationsperiode in alten, über der Erde stehenden Fruchtständen ausharren. Auf diese Weise sind sie nur bei Niederschlägen kurzfristiger Befeuchtung ausgesetzt, so daß sie eine spezifische physiologische Resistenz gegen kurzfristige Inhibition entwickeln müssen, um eine ökologisch nicht zweckmäßige Keimung auf der Mutterpflanze zu verhindern.

3.2 Samenruhe und Keimung

Zwei abiotische Faktoren können z.Z. der Fruchtreife im Spätfrühjahr bis zum Sommer Extremwerte erreichen: die Temperatur mit Werten über 50 °C und der Wasserhaushalt mit völliger Austrocknung der oberen 50 bis 100 mm Sand. Fast alle einjährigen Pflanzenarten der Sanddünen überbrücken diese Periode im Zustand minimaler Hydratur, d.h. als Samen oder Frucht. Dabei folgt nach der Samenreifung eine Periode genetisch festgelegter Samenruhe, die auch durch Veränderung abiotischer Faktoren wie Temperatur, Wasserversorgung und/oder Licht nicht gebrochen werden kann. Allerdings ist es möglich, durch Veränderung der Tempertatur den Umfang der genetisch bedingten Samenruhe von der durch Außenfaktoren auferlegten Samenruhe zu differenzieren. Vor allem der Umfang der Synchronisation der Keimung gibt ökologisch eine erste Einsicht in die Dynamik und Genetik der Populationen (VEGTE 1978, VERKLEIJ et al. 1980).

Tab. 1: Keimeigenschaften von Pflanzen der holländischen Küstendünen.

	Saat(Frucht)reife	Nachreifeperiode (Wochen)	Keimung am Standort
Erophila verna	März - Mai	20 - 28	November
Saxifraga tridactylites	April - Juni	7 - 26	November
Cerastium semidecandrum	April - Juli	0 - 12	August
Aira praecox	Mai - Juni	4 - 16	Oktober
Arabidopsis thaliana	Juni - Juli	8 - >30	Oktober
Phleum arenarium	Juni - Juli	4 - 6	September
Veronica arvensis	Juni - Juli	4 - 8	August
Erodium glutinosum	Juni - Oktober	0 - >30	Juni - Mai
Sedum acre	Juli - August	0	August - Oktober
Jasione montana	August - September	1 - >20	September - März
Senecio vulgaris	Oktober - Juni	0 - 18	August - April

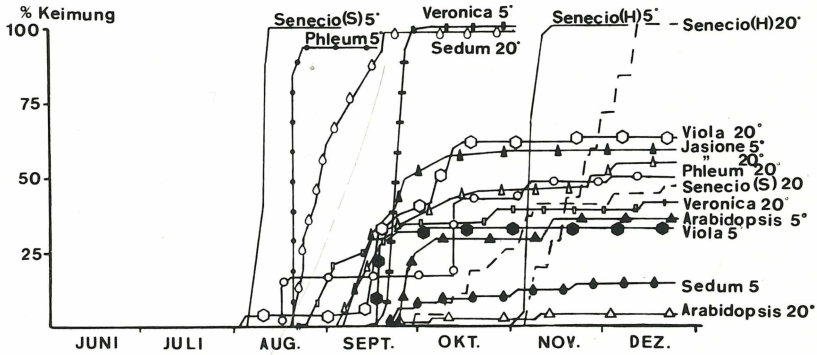

Abb. 2: Keimung der Diasporen von Dünenpflanzen.
Die Diasporen wurden sofort nach der Reife auf feuchtes Filtrierpapier in Eifrig-Gefäße bei 5 °C und 20 °C gebracht. Für *Senecio vulgaris* wurde eine Frühjahrs- und eine Herbstgeneration getestet.

Der Zustand genetisch bedingter Samenruhe (Tab. 1) reicht von 0 Wochen bei *Senecio vulgaris*, *Sedum acre*, *Erodium glutinosum* und *Cerastium semidecandrum* bis zu über einem halben Jahr, wobei neben artspezifischen Unterschieden auch genotypische Unterschiede innerhalb einer Population zu finden sind. Fast alle einjährigen Arten des *Tortulo-Phleetum* keimen nach einem 4wöchigen Verbleib bei 20 °C schnell und fast synchron bei 5 °C, ausgenommen *Arabidopsis thaliana*, die maximal nur zu 40% keimt. *Viola curtesii* und *Sedum acre* als mehrjährige Arten werden dagegen durch niedrige Temperaturen in der Keimung beeinträchtigt. *Sedum* zeigt dabei die beste Anpassung, indem die im Sommer reifenden Samen, sofern sie aus der Samenkapsel fallen, sofort keimen können. Doch bleiben mehr als 90% der Samen bis zum Herbst in den Kapseln. Eine vergleichbare ökologische Anpassung zeigen die Dünenpopulationen von *Senecio vulgaris*, wobei die im Frühjahr gereiften Achänen bei hohen Temperaturen einen Monat länger in Samenruhe verweilen als die im Spätherbst und Winter produzierten Früchte (Abb. 2). Pflanzen mit asynchroner Keimung haben eine genetisch viel größere Heterogenität als Arten mit synchroner Keimung, z.B. *Phleum* (ERNST 1981). Doch bauen beide Gruppen eine häufig kleine Saatbank auf, die die lokale Erhaltung einer Population auch nach Katastrophen garantiert.

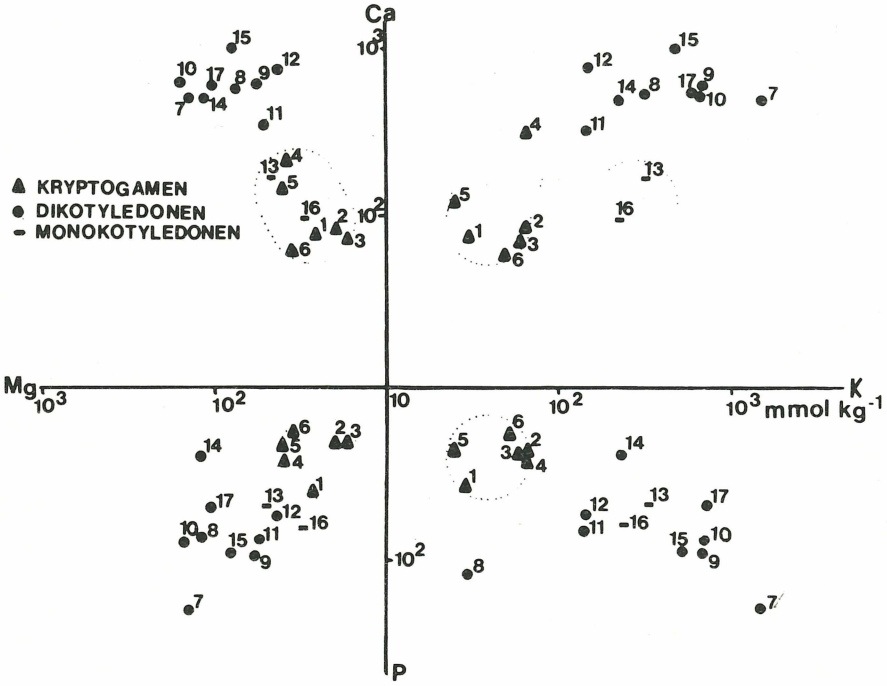

Abb. 3: Nährstoffkonzentration in den photosynthetisch aktiven Organen von Dünenpflanzen.

1- 3: Flechten: 1. *Cladonia foliacea* (Hds.) Willd., 2. *Cladonia furcata* (Hds.) Schrad., 3. *Cladonia rangiformis* Hffm.

4- 6: Moose: 4. *Tortula ruralis* Ehrh., 5. *Hypnum cupressiforme* L., 6. *Rhacomitrium canescens* (Timm) Brid.

7-14: Dünenannuelle: 7. *Cardamine hirsuta* L., 8. *Erophila verna* (L.) Chevall, 9. *Myosotis ramosissima* Rochel, 10. *Veronica arvensis* L., 11. *Saxifraga tridactylites* L., 12. *Erodium glutinosum* Dum., 13. *Phleum arenarium* L., 14. *Cerastium semidecandrum* L.

15-17: Mehrjährige Dünenpflanzen: 15. *Sedum acre* L., 16. *Koeleria macrantha* (Ledeb.) Schult., 17. *Viola tricolor* L. ssp. *curtesii* (Forst) Syme.

3.3 Mineralstoffhaushalt

Trotz des geringen Angebotes an den Hauptnährstoffen Stickstoff, Phosphor und Kalium im Dünensand weisen die Pflanzenarten des *Tortulo-Phleetum* eine hohe Differenzierung im Nährstoffgehalt der photosynthetisch aktiven Organe auf (Abb. 3). Dabei sind die Kryptogamen, sowohl Moose als auch Flechten, besonders arm an

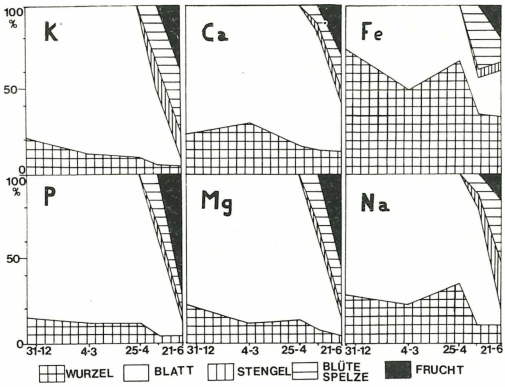

Abb. 4: *Phleum arenarium*. Pflanzeninterne Nährstoffverlagerung von vegetativen zu reproduktiven Organen im Laufe der Vegetationsperiode.

Nährstoffen, während die Kräuter die reichste Komponente darstellen. Doch läßt sich aus dieser statischen Betrachtung noch kein Rückschluß auf die Wirksamkeit der Nährstoffnutzung ziehen.

Dazu wurde an *Phleum arenarium* und *Erodium glutinosum*, die sich hinsichtlich der Nährstoffkonzentration in den Blättern stark unterscheiden, der Verlauf und die Bilanz der Nährstoffe während eines Lebenszyklus untersucht. Selbst wenn bis zum Ende des Wachstums stets neue Nährstoffe aus dem Dünensand aufgenommen werden (ERNST 1983), so spielt die pflanzeninterne Nährstoffverlagerung eine große Rolle. Zu Beginn der Vegetationsperiode (Abb. 4) werden Stickstoff, Phosphat und Kalium verstärkt aufgenommen und innerhalb der Pflanze stets aus den alten Blättern in die neuen Blätter verlagert. Doch die große Nährstoffmobilisation erfolgt erst zur Zeit der Blüte und des Wachstums der Samen. Hierbei werden insbesondere Stickstoff, Phosphat und Kalium aus Blättern und Sprossen in die reproduktiven Organe transportiert, wobei bei *Phleum arenarium* fast 70% des Phosphates der Gesamtpflanze in den Caryopsen konzentriert ist. HARPER (1977) hat behauptet, daß dieses Leersaugen der Blätter ein typisches Anzeichen hohen Nährstoffmangels ist. Doch ist dieser Prozeß für viele einjährige Pflanzen charakteristisch, u.a. einjährige Ackerunkräuter wie *Arabidopsis thaliana* (FRANK 1954), einjährige Kahlschlagpflanzen wie *Senecio sylvaticus* (ANDEL, VERA 1977) oder ruderale Gräser wie *Bromus mollis* (LAPINS, WATSON 1970). Dagegen spielt der Prozeß der Nährstofftranslokation bei mehrjährigen Arten sich innerhalb der vegetativen Organe ab, und zwar von den kurzlebigen (Blättern) zu den langlebigen (Stamm, Rhizom, Wurzel).

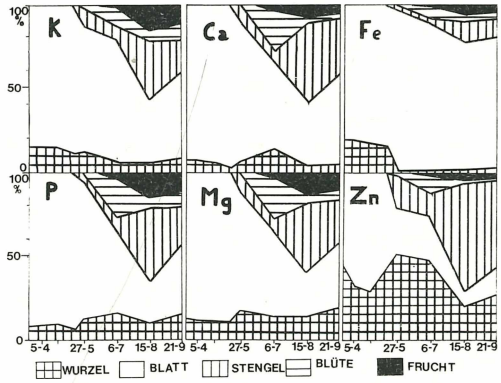

Abb. 5: *Erodium glutinosum*. Pflanzeninterne Nährstoffverlagerung im Laufe der Vegetationsperiode.

Wie ein Vergleich von *Phleum arenarium* mit *Erodium glutinosum* zeigt (Abb. 5), ist aber die Wirksamkeit und vielleicht auch die Notwendigkeit dieses Prozesses bei den einzelnen Arten sehr unterschiedlich. Denn *Erodium glutinosum* verlagert auf Grund seines ständigen Wachstums mit asynchroner Saatproduktion in viel geringerem Umfang die Nährstoffe Phosphor und Stickstoff in die Samen als *Phleum arenarium* mit relativ synchroner Diasporenproduktion. Hinsichtlich des Phosphathaushaltes der Pflanzen wird in den letzten Jahren für Gräser und Kräuter die Bedeutung der vesikulär-arbuskulären Mykorrhiza für eine optimale Phosphatversorgung dieser Pflanzen unterstrichen (SANDERS, TINKER 1971; MOSSE 1973; COOPER, TINKER 1978). Doch bleibt diese Mykorrhiza-Form in den Dünen auf die mehrjährigen Gräser *Ammophila arenaria, Agropyron junceiforme* (NICOLSON, JOHNSTON 1979), *Festuca rubra* var. *arenaria* (OLD, NICOLSON 1975) und *Calamagrostis epigejos* (ERNST, unveröff.) beschränkt. Der Infektionsgrad mehrjähriger Gräser in den hier untersuchten Dünen lag zwischen 54.6% *(Festuca rubra)* und 71.2% *(Calamagrostis epigejos)* (Abb. 6), derjenige von *Aira praecox* war null, derjenige von *Phleum arenarium* lag unter 0.1%. Dadurch sind annuelle Arten der Küstendünen auf eine sehr wirksame pflanzeninterne Phosphat-Retranslokation angewiesen.

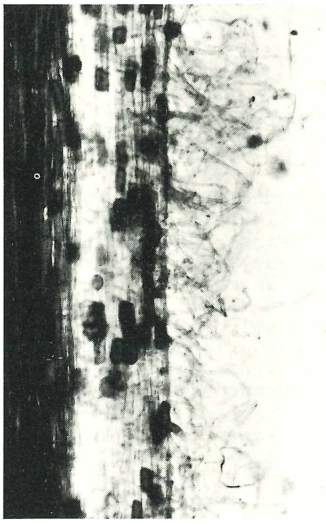

Abb. 6: Vesiculär-arbusculäre Mykorrhiza in der Dünenpopulation von *Festuca rubra* ssp. *arenaria*.

Stets verursacht eine Erhöhung von Phosphat und Stickstoff im Substrat eine starke Stimulation der Stoffproduktion von Pflanzen. Hiervon sind einjährige Dünenpflanzen nicht ausgenommen (PEMADASA, LOVELL 1974b), wobei auch die Produktion an Samen resp. Früchten stimuliert wird (ERNST 1981). Doch lassen die Dünenpflanzen zwei verschiedene Anpassungsstrategien an die Nährstoffversorgung erkennen. Dünenpflanzen mit einem kurzen, maximal 10 cm tief reichenden Wurzelsystem, u.a. *Phleum arenarium, Aira praecox* und *Veronica arvensis*, kommen bei geringer Nährstoffversorgung schneller zu Blüte und Fruchtreife als Dünenpflanzen mit einem langen, mehr als 20 cm tief reichenden Wurzelsystem, u.a. *Erodium glutinosum* (ERNST 1983). Im Frühjahr 1980 ist deutlich geworden, daß die Nährstoffarmut der Dünen große Überlebensvorteile für flachwurzelnde Arten bietet. Infolge einer mehrwöchigen Trockenperiode starben viele einjährige Pflanzen im Mai noch vor Erreichen der Fruchtreife ab. Dagegen konnten kleine Pflanzen auf besonders nährstoffarmen Mikrostandorten ihren Lebenszyklus mit fertilen Samen vollenden, da sie bereits vor der großen Dürre das reproduktive Stadium erreicht hatten. Ökologisch bedeutet diese Beobachtung, daß der Nährstoffhaushalt eines Standortes stets in Beziehung zum Wasserhaushalt kritischer Perioden gesehen werden muß.

3.4 Trockenresistenz

In einem Gewächshausversuch wurde der Effekt der Wasserversorung auf *Phleum arenarium* und *Erodium glutinosum* untersucht, wobei der Wassergehalt des Bodens

Tab. 2: Auswirkung des Wassergehaltes von Dünensand auf die Überlebensrate, die Stoffproduktion, die Anzahl von Caryopsen pro Ähre und das Caryopsengewicht von *Phleum arenarium*.

Wasserversorgung	Überlebensrate (%)	Stoffproduktion (mg pro Pflanze)	Anzahl Caryopsen	Gewicht der Caryopsen (µg)
150% Wasserkapazität	100	18.4 ± 7.2	44 ± 31	112 ± 17
100% Wasserkapazität	100	30.9 ± 11.5	59 ± 9	120 ± 25
80% Wasserkapazität				
täglich angefüllt	100	34.2 ± 9.8	58 ± 12	179 ± 22
4mal pro Woche	45	30.3 ± 17.2	58 ± 15	141 ± 31
2mal pro Woche	0	(12.2 ± 7.9)	-	-
1mal pro Woche	0	(1.3)	-	-

1-, 2-, 4- resp. 7mal pro Woche auf 80% Wasserkapazität eingestellt wurde (Tab. 2). Bei ein- und zweimaliger Wassergabe pro Woche überlebten keine Individuen von *Phleum arenarium*, während *Erodium* zwar langsamer wuchs, aber auf Grund seines tiefreichenden Wurzelsystems überlebte. Mit zunehmender Wasserversorgung erhöhte sich auch die Überlebensrate von *Phleum*. Dabei hatte die Wasserversorgung des Substrates bei *Phleum* einen ebenso großen Einfluß auf das Caryopsengewicht wie die Veränderung der Nährstoffsituation (ERNST 1981). Diese Resultate sind in guter Übereinstimmung mit dem Verhalten der Pflanzen am Standort, wo in trockenen Jahren das Caryopsengewicht signifikant geringer ist als in nassen Jahren (ERNST 1981).

Im Hinblick auf die unterschiedlichen Wurzelsysteme von Dünenpflanzen erhebt sich die Frage, ob die tiefwurzelnden Arten nur auf Grund der besseren Wasserversorgung Trockenperioden überleben oder ob sie tatsächlich durch eine Trockenresistenz der Organe gekennzeichnet sind. Seit den Untersuchungen von HUBA & GUERRIER (1972) wird eine Prolinanhäufung unter Wasserstreß als entscheidender physiologischer Indikator einer Trockenresistenz (JÄGER, MEYER 1977) angesehen. Über eine Periode von 6 Wochen wurden Pflanzen von *Erodium glutinosum* und der Dünenrasse von *Senecio vulgaris* einer stets zunehmenden Trockenheit des Substrates ausgesetzt (Tab. 3). Beide Arten, die in einem zu 50% wassergesättigten Dünensand gewachsen waren, zeigten bei voller Wassersättigung des Substrates zunächst einmal einen langsamen Rückgang des Prolingehaltes. Bei der flachwurzelnden *Senecio* wurde das Prolin-Minimum nach einer Woche, beim tiefwurzelnden *Erodium* nach 2 Wochen erreicht. Anschließend stieg der Prolin-Gehalt mit zunehmender Trockenheit bis zum Absterben der Pflanzen an. Nach diesen Resultaten ist *Erodium glutinosum* an eine Austrocknung des Substrates bessser angepaßt als *Senecio vulgaris*. Da Trockenschäden zu einer Beeinträchtigung von Biomembranen führen, wurde parallel zum Prolin der Gehalt an Malondialdehyd, einem Produkt der Lipidperoxidation, analysiert. Beim austrocknungsempfindlichen *Senecio* kommt es zu einem raschen Anstieg an Malondialdehyd bei Trockenheit, während der MDA-Gehalt bei *Erodium* gering bleibt. Dieses Resultat ist in Übereinstimmung mit Befunden an Moosen (DHINDSA, MATOWE 1981). Im Vergleich zum charakteristischen Dünenmoos *Tortula ruralis* (DILKS, PROCTOR 1976) ist die Trockenresistenz der Spermatophyten jedoch gering. Auch das sukkulente *Sedum acre* kann allein durch ständige Verlagerung von Wasser aus alten zu jungen Blättern eine Trockenperiode überleben.

Tab. 3: Gehalt an Prolin (mg/kg Trockengewicht) und Malondialdehyd (nmol/g Frischgewicht) in den Blättern von *Senecio vulgaris* und *Erodium glutinosum* nach Entnahme vom Standort und Transplantation in einen bei Versuchsbeginn zu 80% wassergesättigten Dünensand.
Nach Versuchsbeginn wurde der Sand nicht mehr bewässert (rel. Luftfeuchtigkeit 70%, Temperatur 20 °C Tag/15 °C Nacht).

Tage nach Versuchsbeginn	Prolin *Senecio*	Prolin *Erodium*	Malondialdehyd *Senecio*	Malondialdehyd *Erodium*
0	36.1 ± 2.0	174 ± 65	0.02 ± 0.01	0.100 ± 0.015
7	24.7 ± 7.8	66 ± 8	0.07 ± 0.01	0.030 ± 0.002
14	57.2 ± 15.0	21 ± 9	0.17 ± 0.02	0.011 ± 0.007
21	abgestorben	130 ± 17	-	0.070 ± 0.027
28	-	257 ± 25	-	0.092 ± 0.051
35	-	955 ± 190	-	0.100 ± 0.013
42	-	abgestorben	-	

3.5 Übersandungsresistenz

Zu Zeiten von Trockenheit, die meist mit stärkeren östlichen Winden zusammenfällt, wird das Substrat offener Dünen relativ stark bewegt. Hierbei können innerhalb einer Woche im *Tortulo-Phleetum* Verwehungen bis zu 50 mm vorkommen. Solche Trockenperioden treten im Sommer, Frühherbst und Frühjahr auf, d.h. zu völlig verschiedenen Zeiten im Lebenszyklus von einjährigen Dünenpflanzen. Darum wurde die Übersandungsresistenz zur Zeit der Keimung und des Blütenschiebens untersucht. Die Übersandungsresistenz besteht aus zwei Komponenten, der Verminderung der Lichtzufuhr bis zur völligen Dunkelheit und der mechanischen Belastung.

Bei voll nachgereiften Diasporen wurde in Übereinstimmung mit den Befunden anderer Autoren keine Hemmung der Keimung bei Dunkelheit bei *Veronica arvensis* und *Myosotis ramosissima* (JANSSEN 1973), *Saxifraga tridactylites* (PEMADASA, LOVELL 1975), *Aira praecox* und *A. caryophyllea* (GRIME 1979), *Phleum arenarium* (ERNST 1981), *Senecio vulgaris* und *Erodium glutinosum*, wohl aber bei *Arabidopsis thaliana* (GRIME 1979) und *Erophila verna* (PEMADASA, LOVELL 1975) beobachtet. Die meisten Dünenpflanzen sind also fähig, im Dunkeln zu keimen, ohne aber auf Dunkelkeimung angewiesen zu sein.

Tab. 4: Diasporengewicht (µg) von Dünenpflanzen eines *Tortulo-Phleetum* in den Küstendünen Hollands.

Saxifraga tridactylites	7	*Veronica arvensis*	115 ± 14
Erophila verna	21 ± 3	*Phleum arenarium*	170 ± 22
Arabidopsis thaliana	24 ± 2	*Myosotis ramosissima*	183 ± 35
Jasione montana	31 ± 4	*Stellaria pallida*	190 ± 21
Sedum acre	44 ± 5	*Senecio vulgaris*	191 ± 16
Arenaria serpyllifolia	53 ± 10	*Viola tricolor curtesii*	602 ± 140
Cerastium semidecandrum	59 ± 12	*Erodium glutinosum*	1167 ± 191
Aira praecox	110 ± 25	*Vicia lathyroides*	2580 ± 179

Über die Länge der zu ertragenden Dunkelperiode entschieden die in den Diasporen vorhandenen Nährstoffreserven. Die Diasporen der Dünenannuellen haben eine große Variabilität im Gewicht, wobei die kleinsten Samen (7 µg) bei *Saxifraga tridactylites*, die größten (2580 µg) bei *Vicia lathyroides* vorkommen (Tab. 4). Von diesen Gewichten fällt noch 10-25% auf die Samen- resp. Fruchtschale. 1 cm etioliertes Hypocotyl resp. Blatt wiegt zwischen 10 und 35 µg (*Phleum:* 16 µg, *Veronica:* 30 µg, *Erodium:* 32 µg). Je länger die Keimpflanzen durch den dunklen Sand wachsen müssen, desto geringer wird das Gewicht und damit die Stabilität des Hypocotyls, da infolge von Atmung und Energietranslokation stets weniger Energie verfügbar ist. So nimmt bei *Erodium glutinosum* das Gewicht des Hypocotyls von 70 µg/cm (3 mm, 1 Tag nach Keimung) auf 14 µg/cm (25 mm lang, 7 Tage nach Keimung) ab. Selbst ohne Berücksichtigung der Atmung und der zu leistenden Arbeit (Sanddruck) können Arten mit Diasporengewichten unter 50 µg höchstens 10-13 mm Übersandung ertragen, diejenigen mit 200 µg 30 mm und 300 µg schwere Diasporen die kritische Grenze von 50 mm Sandbedeckung (ERNST 1981). Vor allem eine frühzeitige Ausbreitung der Keimblätter erschwert die Durchdringung des Sandes, so daß neben dem Samengewicht auch die Wachstumsstrategie von großem Einfluß auf die Übersandungstoleranz in der Sämlingsphase ist (Abb. 7). Diese unterschiedliche Kapazität des Etiolements kann einen großen Teil der Nichedifferenzierung innerhalb des *Tortulo-Phleetum* erklären.

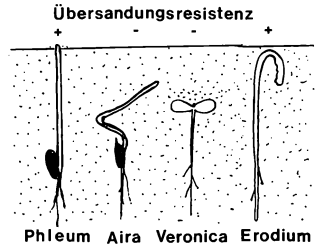

Abb. 7: Wachstumsstrategien von Pflanzen mit unterschiedlicher Übersandungstoleranz.

Eine zweite Periode mit starker Sandmobilität tritt während der Frühjahrstrockenperiode (Mitte März bis Mitte Mai) ein. In dieser Wachstumsphase erwiesen sich *Phleum arenarium* (Abb. 8), *Cerastium semidecandrum* und *Viola curtesii* übersandungsresistent, während *Erodium glutinosum* mit den dem Boden anliegenden Blättern (März-April) übersandungsempfindlich, jedoch mit hochstehenden Blättern (Mai-Oktober) übersandungsresistent ist.

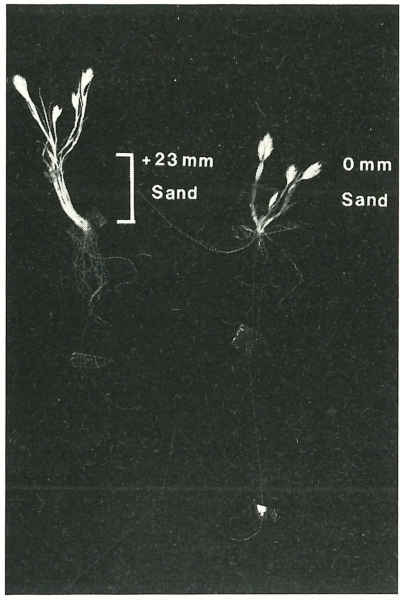

Abb. 8: Effekte der Übersandung im Frühjahr auf das Sproßwachstum von *Phleum arenarium*.

4. Schlußfolgerungen

Die Pflanzenarten des *Tortulo-Phleetum* besitzen eine Reihe von Anpassungsstrategien, um die vielen Streßfaktoren eines Dünenstandortes ertragen resp. vermeiden zu können. Durch die sehr geringe Trockenresistenz (drought avoidance syndrome, ANGEVINE, CHABOT 1979) sind die einjährigen Arten gezwungen, ihren Lebenszyklus in der kühlen, feuchten Jahreszeit abzuschließen oder innerhalb der Dünen sich auf Kleinstandorte zu beschränken. Die Übersandungsresistenz ist ein weiterer stark selektiver Faktor, der die meisten Arten auf die kaum mehr stäubenden Dünen zurückdrängt. Lediglich *Tortula ruralis* (BIRSE et al. 1957), *Phleum arenarium* (ERNST 1981) und *Cerastium semidecandrum* sind echte Pionierarten des *Tortulo-Phleetum*. Auf völlig festgelegten Dünen können alle einjährigen Arten der Konkurrenz mehrjähriger Gewächse nicht standhalten. An diesen Standorten dürfte die

Tab. 5: Anpassungsstrategien einjähriger Dünenpflanzen
- keine Anpassung, ± schwache Anpassung, + gute Anpassung.

	Mineralstoffmangel	Wassermangel	Übersandungsresistenz Keimling	Übersandungsresistenz Blühphase
Phleum arenarium	+	±	+	+
Cerastium semidecandrum	+	±	-	+
Erodium glutinosum	-	+	+	±
Arenaria serpyllifolia	+	±	-	-
Aira praecox	+	±	-	-
Saxifraga tridactylites	+	-	-	-
Myosotis ramosissima	+	±	-	-
Veronica arvensis	+	±	-	-
Senecio vulgaris	+	-	-	+
Vicia lathyroides	+	-	-	-

fehlende vesiculär-arbusculäre Mykorrhiza in einjährigen Dünenpflanzen ein ausschlaggebender Faktor bei der Beschaffung von Phosphat sein. Insgesamt erfüllen die bisher untersuchten Dünenpflanzen die Vorhersagen eines Simulationsmodells von JAIN (1979), das für Standorte mit aperiodischen Schwankungen von Außenfaktoren bei einem niedrigen Anteil genetisch festgelegter Samenruhe eine hohe phänotypische Plastizität an Stelle eines genetischen Polymorphismus erwarten läßt. Trotz erheblicher Ähnlichkeit der Anpassungsstrategien liegt im *Tortulo-Phleetum* eine hohe physiologische Verschiedenheit koexistierender Arten vor, wie sie auf Grund der Überlegungen von MACARTHUR & LEVINS (1967) zu erwarten ist.

Für die Erhaltung einer optimalen artenreichen Dünenvegetation ist daher eine Konservierung kleiner stäubender Parzellen notwendig. Dieses Resultat steht also im Gegensatz zu Unterhaltungsmaßnahmen in vielen Dünengebieten, in denen durch die Festlegung kleinster stäubender Flächen des Tertiärdünenbereiches mit *Ammophila arenaria* die Existenzmöglichkeit einer artenreichen Vegetation genommen wird.

Dem Provinzial-Wasserleitungsbetrieb Noordholland (PWN) danke ich für die Arbeitserlaubnis in "Noordhollands Duinreservaat", Herrn H.J.M. Nelissen und Frau R. Vooijs für die analytische Hilfe.

Literatur

ANDEL J. van, VERA F., 1977: Reproductive allocation in Senecio sylvaticus and Chamaenerion angustifolium in relation to mineral nutrition. J. Ecol. 65: 747-758.

ANGEVINE M.W., CHABOT B.F., 1979: Seed germination syndromes in higher plants. In: SOLBRIG O.T., JAIN S., JOHNSON G.B., RAVEN P.H.: Topics in plant population biology. New York (Columbia Univ. Press): 188-206.

BIRSE E.M., LANDSBERG S.Y., GIMINGHAM C.H., 1957: The effects of burial by sand on dune mosses. Trans. Br. Bryol. Soc. 3: 285-301.

BOERBOOM J.H.A., 1960: De Plantengemeenschappen van de Wassenaarse Duinen. Thesis. Wageningen.

CHEN P.S., FORIBARA T.Y., WARNER H., 1951: Microdetermination of phosphorus. Anal. Chem. 28: 1756-1758.

COOPER K.M., TINKER P.B., 1978: Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. New Phytol. 81: 43-52.

DHINDSA R.A., MATOWE W., 1981: Drought tolerance in two mosses: Correlated with enzymatic defence against lipid peroxidation. J. Exp. Bot. 32: 79-91.

DILKS T.J.K., PROCTOR M.C.F., 1976: Seasonal variation in desiccation tolerance in some British bryophytes. J. Bryol. 9: 239-247.

DOING H., 1964: Recreatie en Natuurbescherming in het Noordhollands Duinreservaat. ITBON [Arnhem] Med. 69c.

ERNST W.H.O., 1981: Ecological implication of fruit variability in Phleum arenarium, an annual dune grass. Flora 171: 387-398.

ERNST W.H.O., 1983: Mineral nutrition of two contrasting dune annuals, Phleum arenarium and Erodium glutinosum. J. Ecol. 71:

FRANK H., 1954: Über den Stickstoffverlust in alternden Pflanzen. Planta 44: 319-340.

GRIME J.P., 1979: Plant strategies and vegetation processes. Chichester/New York/Brisbane/Toronto (Wiley).

HARPER J.L., 1977: Population biology of plants. London/New York/San Francisco (Acad. Press).

HEATH R.L., PACKER L., 1968: Photoperoxidation in isolated chloroplasts. Arch. Biochem. Biophys. 125: 189-198.

HUBAC C., GUERRIER D., 1972: Etude de la composition en acides amines de deux Carex: Le Carex stenophylla Wahl. f. pachystylis (J. Gay) Asch. et Graebn. très résistant à la sêcheresse et le Carex setifolia Godron non Kunze, peu résistant. Oecol Plant. 7: 147-165.

JÄGER H.J., MEYER H.R., 1977: Effect of water stress on growth and proline metabolism of Phaseolus vulgaris L. Oecologia 30: 83-96.

JAIN S., 1979: Adaptive strategies: Polymorphism, plasticity, and homeostasis. In: SOLBRIG O.T., JAIN S., JOHNSON G.B., RAVEN P.H.: Topics in population biology. New York (Columbia Univ. Press): 160-187.

JANSSEN J.G.M., 1973: Effects of light, temperature and seed age on the germination of the winter annual Veronica arvensis L. and Myosotis ramosissima Rochel ex Schult. Oecologia 12: 141-146.

LAPINS P., WATSON E.K., 1970: Loss of nitrogen from maturing plants. Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb. 10: 599-603.

LARCHER W., 1973: Temperature resistance and survival. In: PRECHT H., CHRISTOPHERSEN J.,HENSEL H., LARCHER W.: Temperature and life. Berlin/Heidelberg/New York (Springer): 203-231.

LÖTSCHERT W., GEORG A., 1980: Zur Ökologie des Jurineo-Koelerietum des Mainzer Sandes. Phytocoenologia 7: 252-270.

MACARTHUR R.H., LEVINS R., 1967: The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. Amer. Nat. 101: 377-385.

MOSSE B., 1973: Advances in the study of vesicular-arbuscular mycorrhiza. Ann. Rev. Phytopathol. 11: 171-196.

NEWMAN E.I., 1967: Response of Aira praecox to weather conditions. I. Response to drought in spring. J. Ecol. 55: 539-566.

NICOLSON T.H., JOHNSTON C., 1979: Mycorrhiza in the Gramineae. III. Glomus fasciculatus as the endophyte of pioneer grasses in a maritime sand dune. Trans. Br. Mycol. Soc. 72: 261-268.

OLD K.M., NICOLSON T.H., 1975: Electron microscopical studies of the microflora of roots of sand dune grasses. New Phytol. 74: 51-58.

PEMADASA M.A., LOVELL P.H., 1974a: Factors controlling the flowering time of some dune annuals. J. Ecol. 62: 869-880.

PEMADASA M.A., LOVELL P.H., 1974b: The mineral nutrition of some dune annuals. J. Ecol. 62: 647-657.

PEMADASA M.A., LOVELL P.H., 1975: Factors controlling germination of some dune annuals. J. Ecol. 63: 41-57.

PHILLIPS J.M., HAYMAN D.A., 1970: Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. Trans. Br. mycol. Soc. 55: 158-161.

SANDERS F.E., TINKER P.B., 1971: Mechanism of absorption of phosphate from soil by Endogone mycorrhiza. Nature [London] 233: 278-279.

TROLL W., LINDSLEY J., 1955: A photometric method for the determination of proline. J. biol. Chem. 215: 655-660.

VEGTE F.W. van der, 1978: Population differentiation and germination ecology in Stellaria media (L.) Vill. Oecologia 37: 231-245.

VERKLEIJ J.A.C., BOER A.M. de, LUGTENBORG T.F., 1980: On the ecogenetics of Stellaria media (L.) Vill. and Stellaria pallida (Dum.) Pire from abandoned arable field. Oecologia 46: 354-359.

Adresse

Prof. Dr. Wilfried H.O. Ernst
Biologisch Laboratorium
Vrije Universiteit
Postbus 7161

1007 MC Amsterdam
Niederlande

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: 10_1983

Autor(en)/Author(s): Ernst Wilfried H. O.

Artikel/Article: Anpassungsstrategien einjähriger Dünenpflanzen 485-495