

Unterschiedliche Besiedlungsstrategien von *Juncus articulatus* als kolonisierende Art an Stillgewässern

Karl-Georg Bernhardt

Synopsis

To explain the significance of population parameters during succession the successional dynamic of *Juncus articulatus* was studied at secondary habitats. The colonisation, the soil seed bank, the strategies of clonal growth during succession are pointed out. Therefore, the phenotypic plasticity, depending on nutrients in soil and on genetic diversity, are shown. These colonizing species change their strategy »guerrilla-strategy« to »phalanx-strategy«.

Populationsbiologie, Juncus articulatus, phänotypische Plastizität, klonales Wachstum, Diasporenbank

biology of populations, Juncus articulatus, phenotypic plasticity, clonal growth, soil seed bank

1. Einleitung

Während langjähriger Sukzessionsuntersuchungen an nordwestdeutschen Abgrabungsflächen konnte neben der Vegetationsentwicklung auch die Bestandsentwicklung einzelner Arten bzw. ihrer Populationen betrachtet werden (BERNHARDT 1993a). Bisher liegen kontinuierliche Beobachtungen zum Ablauf der Pionierphase von Sukzessionen nur als Beschreibung des Vegetationsbildes vor. Nur von wenigen Autoren (z.B. FISCHER 1987) wurden populationsbiologische Aspekte berücksichtigt. Neben den Ausbreitungs- und Stabilisierungsprozessen sind der Diasporenvorrat im Boden sowie die Keimfähigkeit der Pflanzenarten von Bedeutung (CORNELIUS 1991, HURKA & NEUFFER 1991). Nur die Kenntnis dieser populationsbiologischen Merkmale läßt eine Prognose zu Besiedlungsprozessen zu. Am Beispiel der kolonisierenden Art *Juncus articulatus* soll dieses gezeigt und einzelne Populationseigenschaften aufgeführt werden. Dabei spielen die Strategien bei der Raumbesetzung eine wichtige Rolle (vgl. HARPER 1977, LOVETT-DOUST 1981a, BELL & TOMLISON 1990). Insbesondere kolonisierende Pflanzen (BAKER 1974) zeichnen sich durch eine hohe Anpassungs- und Erscheinungsvielfalt aus (vgl. WHITE 1984, HURKA & NEUFFER 1991). Die Populationseigenschaften sind im Diasporenvorrat des Bodens als

genetischer Pool festgelegt (LEVIN 1990). Deshalb wurde an *Juncus articulatus* nicht nur die Bestandsentwicklung im aktuellen, sichtbaren Vegetationsbild, sondern auch im Diasporenvorrat des Bodens untersucht.

2. Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungsfläche »Ersatzbiotop Geeste« (NSG) liegt im Emsland (Land Niedersachsen) zwischen Meppen und Lingen. Bei den Flächen innerhalb des Naturschutzgebietes handelt es sich um wechselfeuchte Sandufer neuangelegter Gewässer, die nicht durch Tritt etc. gestört werden.

3. Methoden

Zur Untersuchung des Diasporenvorrates wurden randomisierte Proben aus einer homogenen Probefläche genommen. Dabei wurde ein Bohrstock (Durchmesser 3 cm) benutzt. Die Proben stammen aus einer Bodentiefe bis zu 20 cm. Für jede Probestelle wurden 2 Mischproben (aus je 30 Einstichen) verwendet. Die Proben wurden mit einem weichen Strahl kalten Wassers durch sechs Siebe mit verschiedenen Maschenweiten gespült. Danach wurden die in den jeweiligen Sieben verbleibenden Fraktionen auf ein Filterpapier gebracht und unter einem Binokular ausgezählt (BERNHARDT & HURKA 1989). Zum Diasporenvorrat eines Bodens zählen nur lebensfähige Samen. von den dominanten Pflanzenarten der Samenproben wurden Stichproben auf ihre Keimfähigkeit getestet. Je nach Samenmenge wurden 20 oder 50 Samen auf Filterpapier in Petrischalen ausgelegt und mit destilliertem Wasser eingesprüht. Die Petrischalen standen jeweils 30 Tage in der Vegetationshalle bei leicht modifizierten Witterungsbedingungen. Die Samen zählten als gekeimt, wenn der Radiculardurchbruch sichtbar war.

Zur Feststellung des Diasporenniederschlags wurden Plastikbecher mit einer Randhöhe von 6 cm und einem Durchmesser von 12 cm verwendet und in den Boden eingesetzt. Der Gefäßgrund war mit einer Zuckerlösung angefüllt (RYVARDEN 1971), um zu verhindern, daß die zumeist leichten Samen wieder verlagert werden können (HARPER 1977). Diese

Auffanggefäße standen insgesamt 5 Wochen im Gelände und wurden 10 mal geleert.

Zur Erfassung der aktuellen Vegetation wurden weitgehend homogene Flächen als Dauerprobeflächen genutzt. Die Probeflächen für die Untersuchung der Bestandentwicklung von *Juncus articulatus* waren 1 m² groß und lagen innerhalb einer Gesamtprobefläche von 25 m². Diese kleinen Flächen ermöglichten eine genaue Erfassung von Strukturmerkmalen sowie Ausbreitungsstrategien einzelner Arten. Für die Schätzung (mit Schätzrahmen) der Vegetationsbedeckung wurde die Methode nach SCHMIDT (1974) verwendet. Die Untersuchungen fanden im Zeitraum von 1986 bis 1990 statt.

4. Ergebnisse

4.1 Aktuelle Vegetation

Die Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die Vegetationsentwicklung von 1986 bis 1990. Es zeigt sich, daß die Fläche sehr langsam besiedelt wird. Während der ersten beiden Jahre besiedeln nur 3 Arten die Fläche mit einer Gesamtbedeckung von 3%. Erst ab 1989 schließt sich die Vegetationsdecke zu 70%, die Artenzahl steigt auf 8. *Juncus articulatus* wird zur dominanten Pflanze. Diese *Juncus articulatus*-Dominanzgesellschaft kann als Fragmentgesellschaft zu den Zwergbinsen-Gesellschaften, den Isoöto-Nanojuncetea gerechnet werden (BERNHARDT 1990).

Art	1986	1987	1988	1989	1990
<i>Juncus bufonius</i>	1	–	–	–	–
<i>Juncus articulatus</i>	–	1	10	15	60
<i>Juncus bulbosus</i>	–	2	6	10	10
<i>Sagina procumbens</i>	–	–	1	10	8
<i>Plantago intermedia</i>	–	–	1	3	3
<i>Lycopus europaeus</i>	–	–	1	–	3
<i>Rorippa palustris</i> agg.	–	–	1	8	15
<i>Betula pendula</i>	–	–	–	–	1
Vegetationsbedeckung	1	3	20	70	95
Artenzahlen	1	2	6	5	7

Tab. 1
Zusammensetzung der aktuellen Vegetation von 1986 bis 1990 im untersuchten Dauerquadrat (25 m²)

Tab. 1
Comparison of the vegetation of the permanent plot during 1986–1990.

Art	1986	1987	1988	1989	1990
<i>Juncus bufonius</i>	90	18	15	3	–
<i>Juncus articulatus</i>	48	51	105	180	103
<i>Juncus bulbosus</i>	3	–	–	–	–
<i>Sagina procumbens</i>	–	1	2	1	8
<i>Plantago intermedia</i>	–	–	1	–	–
<i>Lycopus europaeus</i>	–	–	–	–	1
<i>Rorippa palustris</i> agg.	–	13	27	41	30
<i>Betula pendula</i>	10	–	20	5	8
<i>Conyza canadensis</i>	5	–	–	–	–
<i>Polygonum mite</i>	3	–	–	2	–
<i>Chenopodium album</i>	1	–	3	–	–
Vegetationsbedeckung	160	52	119	158	226
Artenzahlen	7	4	7	6	5

Tab. 2
Zusammensetzung der Diasporenbank von 1986–1990 im Dauerquadrat (25 m²). Angabe der Diasporenzahl für 500 ml Boden.

Tab. 2
Composition of the seed bank in soil of the permanent plot during 1986–1990 (numbers of diaspores in 500 ml soil).

4.2 Diasporenbank

In der Tabelle 2 wird sichtbar, daß die ersten Diasporen, die auf die Fläche gelangen und in der Diasporenbank der Bodenoberfläche vorhanden sind, im wesentlichen zu zwei Arten gehören: zu *Juncus bufonius* und zu *Juncus articulatus*. *Juncus bufonius* zeigt generell gute Ausbreitungseigenschaften (BERNHARDT 1993b). Aufgrund der geringen Größe gelangen die Diasporen bei Trockenheit durch die Streuwirkung des Windes an den Standort, bei Feuchtigkeit können die Diasporen zoochor ausgebreitet werden. In der aktuellen Vegetation konnte sich die Art nicht etablieren (Tab. 1), so daß die Diasporenbank dieser Pflanzen nur gering (aus dem konstanten Eintrag) aufgefrischt wird.

Anders ist die Entwicklung der Diasporenbank bei *Juncus articulatus*. Während der ersten zwei Jahre besteht die Diasporenbank aus Samen des »seed rain«, also Diasporen, die von außen auf die Fläche gelangen. Erst ab dem dritten Jahr werden von Pflanzen der Probefläche selbst Diasporen gebildet, so daß das Diasporenpotential ansteigt (Tab. 2) und relativ konstant erhalten bleibt. Es sind Diasporen von Pflanzen auf der Fläche sowie fernverbreitete Diasporen (wie auch bei *J. bufonius*) im Boden vorhanden (vgl. POSCHLOD 1993). Weitere Arten mit ständigem Diasporeneintrag und relativ hohen Individuenzahlen sind *Rorippa palustris* und *Betula pendula*. Beides sind typische Pionierarten für die untersuchten Standorte in Nordwestdeutschland.

4.3 »Seed rain«

Die Abb. 1 zeigt, daß der Eintrag von *Juncus articulatus*-Samen auf die Probefläche sehr groß ist. Zwi-

schen 58 und 223 Diasporen (Fallenfänge) gelangen in den einzelnen Jahren auf die Fläche. Ein Teil dieses Sameneintrags gelangt nicht in die Diasporenbanken, da die Samen weiter verlagert werden (HARPER 1977). Da sich überall in der direkten Umgebung der Probefläche *Juncus articulatus* etablieren konnte, ist der Eintrag aus den umgebenden Flächen sehr groß. Das zeigt sich auch am Anteil von *Juncus articulatus*-Diasporen an der Gesamtzahl der eingebrachten Diasporen (Abb. 1).

Abb. 1 zeigt aber auch die großen Schwankungen des Diasporeneintrags während der einzelnen Jahre. Einmal betrifft das *Juncus articulatus* selbst, von der 1989 zwar 91 Diasporen eingetragen wurden, dabei aber nur 39% des Gesamteintrags ausmachten. Auf der anderen Seite wird deutlich, daß der Gesamteintrag sehr unterschiedlich sein kann (vgl. GRIME 1977). So betrug der Eintrag von *J. articulatus*-Samen 1988 nur 58 Stück, hatten dabei aber einen Anteil von 81%.

4.4 Keimung

Die Keimrate der aufgefangenen und der ausgespülten Diasporen war sehr hoch. Tabelle 2 zeigt, daß die Keimrate der untersuchten Diasporen aus dem »seed rain« zwischen 88–100% betrug und damit während 6 Beobachtungsjahren nur eine Schwankung von 12% aufwies. Samen, die von Mutterpflanzen aus der Probefläche gesammelt wurden (Mischproben von 10 Pflanzen), zeigten während der ersten Jahre eine hohe Keimrate, die aber in den letzten beiden Beobachtungsjahren absank. Ähnlich ist die Entwicklung in der Diasporenbank. Während der ersten Sukzessionsphase schwankte die Keimrate zwischen 90–100%, sank dann aber 1990 auf 80 und 1991 auf 68%.

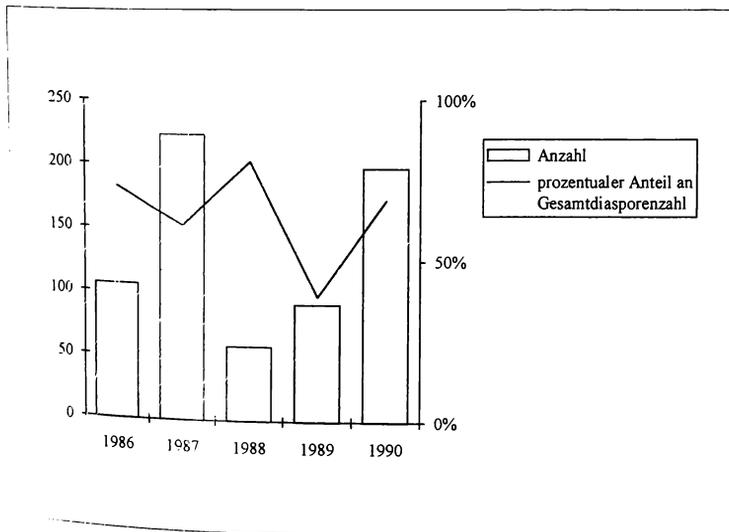


Abb. 1
Diasporenniederschlag von *Juncus articulatus* als Gesamtsumme von jeweils 10 Leerungen sowie ihr Anteil am gesamten Diasporenniederschlag

Figure 1
Seed rain of *Juncus articulatus* as the sum of 10 traps and their portion at the total seed rain

	1986	1987	1988	1989	1990	1991
Mutterpflanzen (Probefläche)	—	—	98	90	58	52
Diasporenbank	100	90	100	100	80	68
»seed rain«	100	88	98	92	100	94

Tab. 3
Vergleich der Keimraten (%) von *Juncus-articulatus*-Diasporen

Tab. 3
Comparison of the germination rates of *Juncus articulatus* seeds.

Individuen	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	\bar{x}
Länge der Stolonen	45	58	61	47	48	78	40	39	50	55	51
Anzahl der Nodien	3	2	2	2	2	2	3	4	3	3	3

Tab. 4
Länge der Stolonen nach zwei Jahren (gerundete Werte) in cm

Tab. 4
Length of the stolones after two years (rounded values)

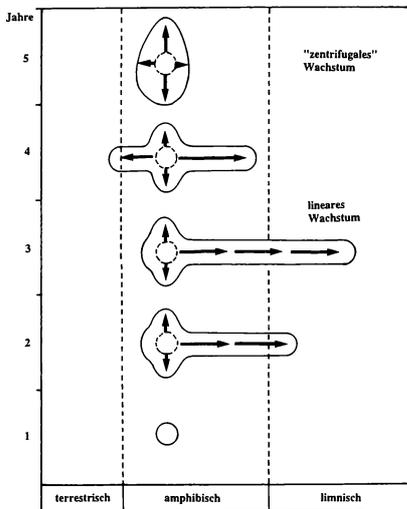


Abb. 2
Schematische Darstellung der Geometrie-Kategorien während des klonalen Wachstums von *Juncus articulatus*. Es wurde dabei die Form der eingenommenen Flächen berücksichtigt (ausgezogene Linien) (n. URBANSKA 1992).

Fig. 2
Model of the geometric characters during the clonal growth.

4.5. Vegetative Ausbreitung

Während der ersten zwei Entwicklungsjahre wachsen die Einzelpflanzen heran und bilden im dritten Jahr lange Stolonen aus. Diese Stolonen werden vermehrt wasserseitig ausgebildet. Insgesamt konnten Stolonen zwischen 39 und 78 cm Länge (Tabelle 4) mit nur zwei bis zu vier Nodien beobachtet werden. Die Tabelle 4 gibt eine Übersicht über vermessene Stolonen von 10 Pflanzen. Die Stolonen bewurzelten sich nicht und bildeten am Ende nur kurzlebige Ramets, die nach zwei Jahren abstarben bzw. verkümmerten. Parallel dazu breitete sich *J. articulatus* rasig aus; es wurden nur noch die terrestrischen und amphibischen Bereiche besiedelt. Vergleicht man die Geometrie-Kategorien (vgl. URBANSKA 1992) des klonalen Wachstums, ergibt sich im Laufe der Pionierphase ein Wechsel im Wachstum (Abb. 2). Im zweiten und dritten Jahr nach der Ansiedlung erfolgt ein weitgehend lineares Wachstum in Richtung des

Wasserkörpers. Im vierten Jahr erfolgt ein seitliches Wachstum entlang der Uferlinie, aber auch in Richtung der terrestrischen Bereiche. Die Stolonen verkümmern und es erfolgt nur noch ein geringes Wachstum in Richtung Wasserfläche. Dabei kann man fast von einem zentrifugalen Wachstum (vgl. URBANSKA 1992) gesprochen werden. Es bilden sich dichte rasige Bestände aus.

5. Diskussion

Die vorliegende Untersuchung hat gezeigt, daß *Juncus articulatus* als Pionierart sehr schnell und mit großer Diasporenzahl Uferstandorte erreichen kann. Ein schnelles Auflaufen wird durch eine insgesamt hohe Keimungsbereitschaft ermöglicht. Zahlreiche Uferpionierarten besitzen diese Fähigkeit ebenfalls; z.B. *Juncus bufonius*, *Isolepis setacea*, *Eleocharis acicularis*, *Elatine hexandra* (vgl. BERNHARDT 1992).

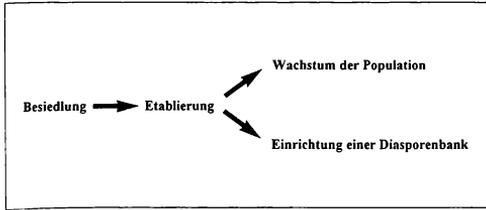


Abb. 3
 Entwicklungsschema von *Juncus articulatus*
 Fig. 2
 Development of *Juncus articulatus*

POSCHLOD 1993, BERNHARDT 1993b). Während der Großteil dieser Arten nur kurzzeitig auftritt, verfolgt *Juncus articulatus* andere Strategien. Die Raumbesetzung dieser Art erfolgt durch klonales Wachstum. In der Abb. 3 wird die Strategie dieser Art während der Sukzession schematisch dargestellt (vgl. BAZZAZ 1986). Durch Wind, aber auch durch zoochore Ausbreitung gelangt *Juncus articulatus* an den Standort. Die Pflanzen laufen schon im ersten Jahr auf und bilden in der ersten Phase lange oberirdische Ausläufer. Das Wachstum der Population erfolgt klonal. Die Form dieses Wachstums verändert sich aber im Laufe der Sukzession. Parallel zur oberirdischen Raumvergrößerung wird im Boden ein langfristiger Diasporenvorrat angelegt (GRIME 1981, BERNHARDT & POSCHLOD 1993). Bei Störungen, die zur Öffnung der Vegetationsdecke und zu Bodenverlagerungen führen, kann die Art sich aus der Diasporenbank heraus regenerieren (vgl. POSCHLOD 1993).

Die Art des klonalen Wachstums ändert sich – wie beschrieben – im Laufe der Sukzession. Dabei werden die beiden, von verschiedenen Autoren beschriebenen Strategien der Raumbesetzung deutlich (HARPER 1977, 1979; NOBLE et al. 1979, LOVETT-DOUST 1981a, b). Beim »Guerilla-Typ« bewirkt klonales Wachstum eine Verteilung der Ramets im Raum. Dagegen führt bei »Phalanx-Typ« das klonale Wachstum zu einer kompakt gebauten Pflanze. Klonal wachsende Pflanzen des Guerilla-Typs besiedeln ihre Standorte anders als Phalanx-Strategen. Beim ersten Typ entstehen lockere Bestände mit ausgedehntem Individuenareal (vgl. GRIME 1981). Dagegen werden beim zweiten Typ kleinere, aber dichte Areale ausgebildet. Im Untersuchungsgebiet bildete *Juncus articulatus* durchschnittlich im dritten Jahr lange oberirdische Ausläufer, die am Ende Ramets ausbildeten. Bei ihnen kam es aber nicht zur Reproduktion, sie blieben steril. Interessant ist dabei, daß diese langen Ausläufer hauptsächlich zur Wasserfläche hin ausgebildet wurden, dabei richtete sich die Länge der Stolonen teilweise nach der Ent-

fernung zum limnischen Bereich. Das bedeutet, daß die Ausläufer den Bereich, in dem der Wasserstand stark schwankte, überbrückten. Durch dieses »Guerilla«-Verhalten ergibt sich für die Pflanze die Möglichkeit, den Standort zu »wechseln«. Vermutlich hängt dieses Verhalten mit den stark schwankenden Wasserständen und damit unterschiedlichen Nährstoffversorgungen in der amphibischen Zone zusammen. Ein extremes Absinken des Wasserspiegels könnte der Anlaß gewesen sein. In den beiden darauffolgenden Jahren zeigte der Wasserstand geringe Schwankungen. Während dieser Zeit starben einige Ausläufer ab; einige wurden während der winterlichen Stürme abgerissen oder auch von Wasservögeln gefressen.

Als Folge fand ein Wechsel der Strategie-Typen statt. Der »Guerilla«-Typ wurde vom »Phalanx«-Typ abgelöst. Nach HARPER (1979) werden die Strategien des klonalen Wachstums insbesondere von Standortbedingungen wie Nährstoffmangel und Wasserverfügbarkeit beeinflusst. Der Autor vermutet, daß Pflanzen in einer mit Nährstoffen und Wasser gut versorgten Umgebung an den Nodien keine Wurzeln bilden. Das war bei den beobachteten Stolonen der Fall.

Dünne und lange Ausläufer dienen den Guerilla-Strategen meistens zur Wanderung und räumlichen Vergrößerung der Individuen (URBANSKA 1992). Das klonale Wachstum wird durch die innere Veranlagung einer Pflanze und durch die ökologischen Faktoren bestimmt. So können klonale Pflanzen in Hinblick auf das Wachstum phänotypische Plastizität zeigen. Nach HARPER (1977) und WHITE (1984) drückt sich die phänotypische Plastizität in der Menge der gebildeten Ramets aus, seltener in der Form und Größe. Im vorliegenden Beispiel ist die phänotypische Plastizität von *Juncus articulatus* so groß, daß die Populationen die Guerilla-Eigenschaften zugunsten der Phalanx-Eigenschaften aufgeben. Es entstehen kleine abgegrenzte, dichtrase Populationen. Die günstigen Standortbedingungen, vermutlich Nährstoffverhältnisse, machen einen Standortwechsel nicht mehr nötig und die Pflanzen breiten sich kleinräumig aus (vgl. GINZO & LOVELL 1973). Diese Fähigkeit von *Juncus articulatus* ermöglicht eine lange Lebensdauer der Klone und erklärt, warum die Art an sandigen Gewässeruferrn mit schwankendem Wasserstand »langlebige Pionierstadien« bilden kann. Erst das aufkommende Gehölzwachstum verdrängt *J. articulatus* durch die Beschattung. Für den Artenschutz ergibt sich daraus, daß Standortveränderungen nicht nur durch Artwechsel beantwortet werden, sondern bei variablen Arten auch durch einen Wechsel der Wachstumsstrategie. Dadurch entstehen Regenerationsmöglichkeiten der Populationen nicht nur aus dem Diasporenvorrat, sondern auch aus vorhandenen Klonen.

6. Literatur

- BAKER, H.-G. (1974): The Evolution of weeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 1–24.
- BAZZAZ, F.A. (1986): The physiological ecology of plant ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 351–371.
- BELL, A.D. & TOMLISON, P.B. (1980): Adaptive architecture in rhizomatous plants of plant architecture. *J. Theor. Biol.* 81: 351–373.
- BERNHARDT, K.-G. (1990): Die Pioniervegetation der Ufer nordwestdeutscher Sandabgrabungsflächen. *Tuexenia* 10: 83–99.
- BERNHARDT, K.-G. (1993a): Untersuchungen zur Besiedlung und Dynamik der Vegetation von Sand- und Schlickpionierstandorten. Habilitationsschrift Diss. Bot. 202, 223 Seiten.
- BERNHARDT, K.-G. (1993b): Populationsökologische Untersuchungen an *Juncus bufonius* an sekundären Abgrabungsstandorten. *Zeitschrift f. Ökologie + Naturschutz* 2(4): 157–162.
- BERNHARDT, K.-G. & HURKA, H. (1989): Dynamik des Samenspeichers in einigen mediterranen Kulturböden. *Weed Research* 29: 247–254.
- BERNHARDT, K.-G. & POSCHLOD, P. (1993): Zur Biologie semiaquatischer Lebensräume aus botanischer Sicht – eine Einführung. In: BERNHARDT, K.-G., HURKA, H. & POSCHLOD, P. (Hrsg.): *Ökologie semiaquatischer Lebensräume – Aspekte der Populationsbiologie*. Natur + Wissenschaft, Solingen.
- CORNELIUS, R. (1991): Populationsbiologische Grundlagen des speziellen Artenschutzes. *Verh. Ges. f. Ökologie* 1990 20/2: 905–915.
- FISCHER, A. (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Sekundärsukzessionen. *Diss. Bot.* 110 Stuttgart, 230 S.
- GINZO, H.D. & LOVELL, P.H. (1973): Aspects of the comparative physiology of *Ranunculus bulbosus* and *R. repens*. *Ann. Bot.* 37: 765–776.
- GRIME, J.P. (1977): *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley & Sons, Chichester, 222 S.
- GRIME, J.P. (1981): The Role of Seed Dormancy in Vegetation Dynamics. *Ann. appl. Biol.* 98: 556–558.
- HARPER, J.L. (1977): *Population Biology of Plants*. London, Academic Press, 892 S.
- HARPER, J.L. (1979): The demography of plant with clonal growth. In: FREYSEN, A.H.C. & WOLDENDORF, J.W. (Hrsg.): *Structure and Functioning of Plant Populations*. North Holland Publ. Comp. Amsterdam, 27–48.
- HURKA, H. & NEUFFER, B. (1991): Colonizing success in plants: Genetic variation and phenotypic plasticity in life history traits in *Capsella bursa-pastoris*. In: ESSER, G. & OVERDIECK, D. (Hrsg.): *Modern Ecology: Basic and applied aspects* 1991: 77–96. Elsevier, Amsterdam.
- LEVIN, D.A. (1990): The seed bank as a source of genetic novelty in plants. *The American Naturalist* 135(4): 563–572.
- LOVETT-DOUST, L. (1981a): Interclonal variation and competition in *Ranunculus repens*. *New Phytol.* 89: 495–502.
- LOVETT-DOUST, L. (1981b): Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). *J. Ecol.* 69: 743–755.
- NOBLE, J.C., BELL, A.D. & HARPER, J.L. (1979): The population biology of plants with clonal growths. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. *J. Ecol.* 67: 983–1008.
- POSCHLOD, P. (1993): »Underground floristics« – keimfähige Diasporen im Boden als Beispiel zum floristischen Inventar einer Landschaft am Beispiel der Teichbodenflora. *Natur und Landschaft* 68(4): 155–159.
- RYVARDEN, D.L. (1971): Studies in Seed Dispersal. I. Trapping of Diaspores in the alpine Zone of Finse, Norway. *Journal Bot.* 18: 215–226.
- SCHMIDT, W. (1974): Die vegetationskundliche Untersuchung von Dauerprobeflächen. *Mitt. flor.-soz. AG N.F.* 17: 103–106.
- URBANSKA, K.M. (1992): *Populationsbiologie der Pflanzen*. UTB Taschenbuch, Stuttgart, 374 s.
- WHITE, J. (1984): Plant metamerism. – In: DIRZO & SARUNHAM, J. (Hrsg.): *Perspectives on Plant Population Ecology*. Mass. Sinauer Ass. S. 15–47.

Adresse

PD Dr. K.-G. Bernhardt
 Universität Osnabrück, FB Biologie/Chemie
 Spezielle Botanik
 Barbarastraße 11
 D-49069 Osnabrück

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: [24_1995](#)

Autor(en)/Author(s): Bernhardt Karl-Georg

Artikel/Article: [Unterschiedliche Besiedlungsstrategien von *Juncus articulatus* als kolonisierende Art an Stillgewässern 93-98](#)