

Keimungsökologie von 5 horstbildenden *Carex*-Arten nasser Standorte

Wolfgang Schütz

Synopsis

Germination responses of 5 tussock-forming *Carex* species were compared in laboratory and garden experiments. Fresh-matured seeds were sown in summer at exposed sites or under leaf canopy and afterripened seeds were sown in autumn, either buried or light-exposed.

Differences in germination phenology are mainly related to the lower temperature limit for germination and several forms of dormancy. Unchilled seeds of the investigated species showed a strict light requirement and a far red-dormancy. Chilling resulted in a widening of temperature limits for germination. Initial dormancy was found only in *Carex elongata*, a response to fluctuating temperatures (gap detection-mechanism) in the other 4 species. Immediate germination was found in exposed sites in *Carex canescens* and *C. paniculata*. It is concluded that a successful establishment depends mainly on the postponement of germination to a more suitable (earlier) time in the following year, at least in sites with dense leaf canopies. All investigated species are able to form a persistent seed bank due to species-specific degree of dark dormancy after chilling. The seed bank-type is habitat-dependent.

germination ecology, Carex, gap detection-mechanism, seed bank-type

Keimungsökologie, Carex, „gap detection“-Mechanismus, Samenbank-Typ

Einleitung

Die Steuerung des Keimungsprozesses ist für das Überleben einer Pflanzenpopulation von entscheidender Bedeutung, es sei denn, daß sie zu intensiver vegetativer Ausbreitung und Erneuerung befähigt ist (HARPER 1977, MEYER et al. 1990). Für das Studium dieser Prozesse bieten Seggen eine Reihe guter Beispiele, da die vegetative Vermehrung absolut vorherrschen kann, aber auch eine alleinige Regeneration durch Samen nicht selten ist. Die bisherigen Untersuchungen beziehen sich jedoch weitestgehend auf die Mechanismen vegetativer Regeneration von rasenbildenden Seggen (z.B. BERNARD 1975, BED-

FORD & al. 1988, NOBLE et al. 1979, SOUKUPOVA 1988). Einige randliche Beobachtungen im Rahmen dieser Untersuchungen zeigen, daß eine erfolgreiche Etablierung aus Samen offenbar ein seltenes Ereignis ist (SOUKUPOVA 1988). Für klonal wachsende Arten wie z.B. *Carex acutiformis* mag dies von minderer Bedeutung sein, aber eine beträchtliche Anzahl horstbildender Seggen ist auf eine generative Vermehrung angewiesen. Mit Ausnahme von *Carex flava* (SCHMID 1984) gibt es über die Gattung *Carex* keine detaillierten keimungsökologischen Studien. Kenntnisse über die Keimungseigenschaften sind jedoch von großer Bedeutung, wenn Entscheidungen über Pflege- oder Restaurierungsmaßnahmen getroffen werden müssen (MILBERG 1994). Die artenreiche Gattung *Carex* hat in diesem Zusammenhang eine besondere Bedeutung, da sie bei der Restaurierung von Feuchtgebieten und Halbtrockenrasen aus der Diasporenbank eine wichtige Rolle spielt (BERNHARDT 1994, POSCHLOD & JORDAN 1992, PFADENHAUER & MAAS 1987). Diese Arbeit wurde unternommen um (1) die Keimungseigenschaften und Kontrollmechanismen einer Reihe von horstbildenden Seggen zu charakterisieren, (2) ihre Keimungsphenologie im kontrollierten Freilandversuch zu studieren und (3) den Samenbank-Typ (sensu GRIME & HILLIER 1981) zu bestimmen. Es sei hinzugefügt, daß die Resultate uneingeschränkt nur für die untersuchten Populationen gelten.

Methoden

Reife Früchte (hiernach als Samen angesprochen) von *Carex canescens* L., *C. elongata* L., *C. pseudocyperus* L., *C. paniculata* L. und *C. remota* L. wurden von jeweils einer Population in Bruchwäldern und an Seeufern in der Umgebung Kiels (Schleswig-Holstein) gesammelt und bis zur Verwendung trocken gelagert. Ein Teil der Samen wurde bei 4°C während einer Dauer von 4 Monaten kalt stratifiziert. Tests im Labor wurden bei konstanten Temperaturen in Keimsschränken und bei fluktuierenden Temperaturen in einem Thermogradienten-Incubator (EKSTAM & BENGTSOON 1993) durchgeführt. In beiden Inkubatorotypen liefern »warm white«-Leuchstoffröhren eine Photonenflußdichte (PFD) von 25 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$. Die

Samen wurden auf zwei Lagen Filterpapier ausgebracht und bei einer Photoperiode von 12 Stunden inkubiert. Mit Ausnahme des Amplitudenexperiments (keine Wdhl.) wurden jeweils 3 Wiederholungen a 50 oder 100 Samen angesetzt. Alle Labortests wurden nach 6 Wochen beendet.

Für das erste Freilandexperiment wurden jeweils 100 Samen (3 Wdh.) von *C. elongata* und *C. pseudocyperus* im Dezember 1992 in 8er Töpfe mit steriler P-Erde gesät, jeweils auf die Oberfläche oder in 1-2 cm Bodentiefe. Die Töpfe wurden in wassergefüllte Schalen gestellt und im Versuchsgarten unter einem Plexiglasdach mit offenen Seiten an einem wenig beschatteten Ort plaziert. Ein Topf mit vergrabenen Samen von jeder Art wurde im März 1994 bei 25°C konstanter Temperatur inkubiert, nachdem die Deckerde entfernt worden war, um die Keimfähigkeit der verbliebenen Samen zu testen. In einem zweiten Experiment wurden frische Samen aller 5 Arten im Juli oder August ausgesät. Ein Teil der auf die Bodenoberfläche ausgesäten Samen wurde unter einem dichten Blätterdach, ein anderer Teil an einem direkt benachbarten, kaum beschatteten Standort plaziert. Der Versuchsaufbau war derselbe wie im vorigen Experiment. Keimlinge wurden 2x wöchentlich gezählt und entfernt.

Resultate

Die im Dezember 1992 auf die Bodenoberfläche gesäten Samen von *Carex elongata* und *C. pseudocy-*

perus keimten fast gänzlich im ersten Frühjahr bei Temperaturen nahe 15°C. Von den vergrabenen Samen keimten bei *C. elongata* 48 %, von *C. pseudocyperus* jedoch nur 1.5 %. Die Hauptphase der Keimung setzte bei den vergrabenen Samen von *C. elongata* erst Mitte Juni 1993 ein, nachdem die Durchschnittstemperaturen erstmals 20°C erreicht hatten. Im 2. Frühjahr war die Keimrate sehr gering. Vergrabene Samen von *C. pseudocyperus* liefen in geringem Ausmaß (6 %) im 2. Frühjahr auf, nachdem die Bodentemperaturen Werte von über 25°C erreicht hatten. Samen beider Arten waren nach Überführung in einen Inkubator bei 25°C im Licht vollständig keimfähig.

Unter den am 7.7.1993 gesäten Arten (Abb.2) sind *Carex canescens* und *C. paniculata* am lichtexponierten Standort Sofortkeimer, während *C. elongata* im Jahr der Aussaat nur eine Keimrate von 4 % zeigte. Erst im folgenden Frühjahr keimen die später ausreifenden Arten *C. pseudocyperus* und *C. remota* (Aussaat 1.8.1993). Am beschatteten Standort waren die Keimraten fast durchgehend geringer. In allen Fällen ist hier die Keimung auf das folgende Frühjahr verschoben, falls sie nicht, wie bei *C. canescens* und *C. pseudocyperus*, sogar fast ganz ausbleibt.

Die Keimung beginnt im April, zuerst am exponierten Standort bei Tagesmitteltemperaturen zwischen 10° und 15°C und mit 3 bis 12 Tagen Verzögerung am beschatteten Standort, jedoch noch vor der Ausbildung eines dichten Blätterdaches.

Auf unterschiedlich starke Temperatur-Amplituden bei einer Durchschnittstemperatur von 22°C

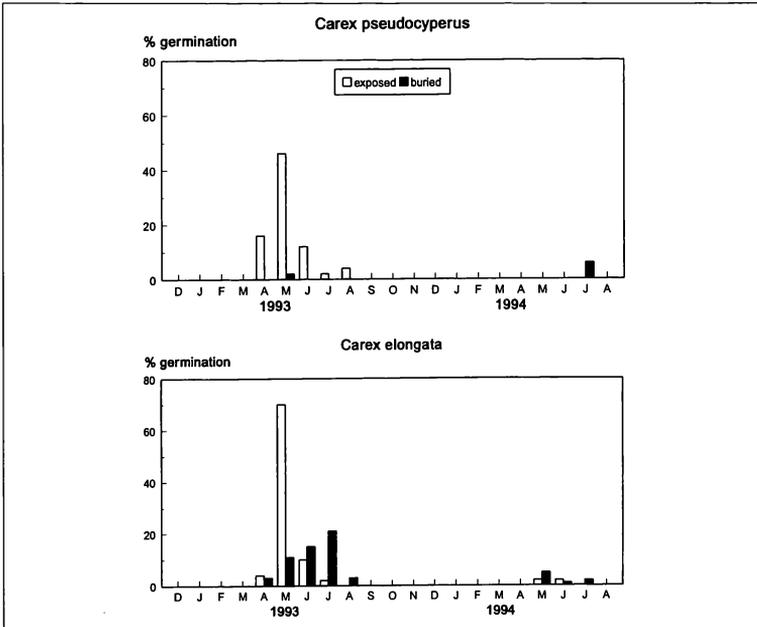


Abb.1
Keimung vergrabener und exponierter Samen von *Carex elongata* und *C. pseudocyperus* unter Freilandbedingungen.
Fig.1
Germination of buried and exposed seeds of *Carex elongata* and *C. pseudocyperus* under outdoor conditions.

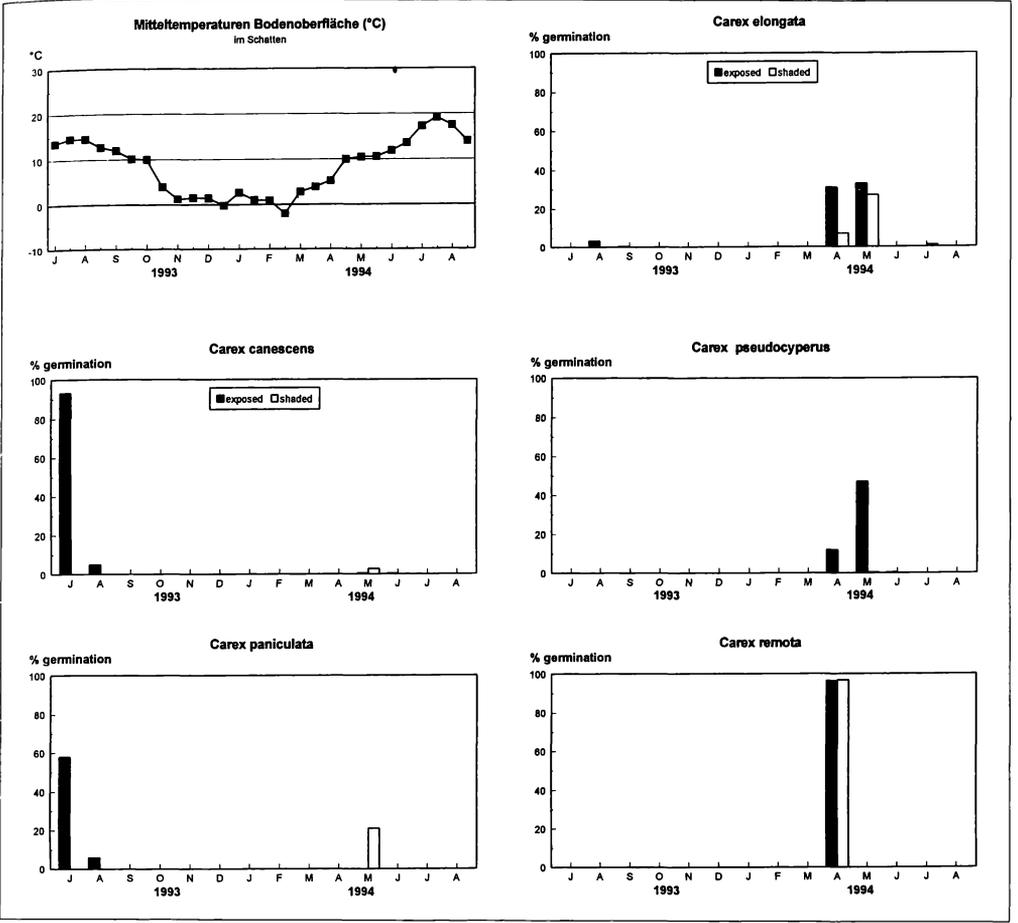


Abb.2
Keimung von 5 *Carex*-Arten unter Freilandbedingungen an einem exponierten Standort und unter einem Blätterdach.
Fig.2
Germination of 5 *Carex*-species under outdoor conditions in a light-exposed site and under a leaf canopy.

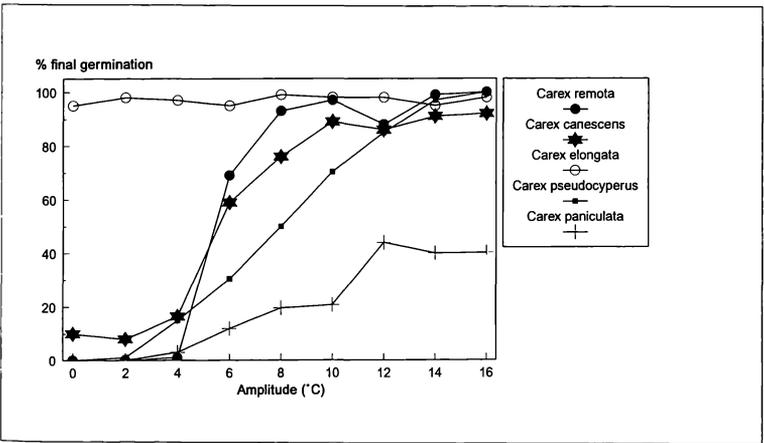


Abb.3
Keimung von 5 *Carex*-Arten bei fluktuierenden Tag/Nacht-Temperaturen im Licht (Durchschnittstemperatur 22°C)
Fig.3
Germination response of 5 *Carex*-species to diurnal temperature fluctuations in the light (mean temperature 22°C)

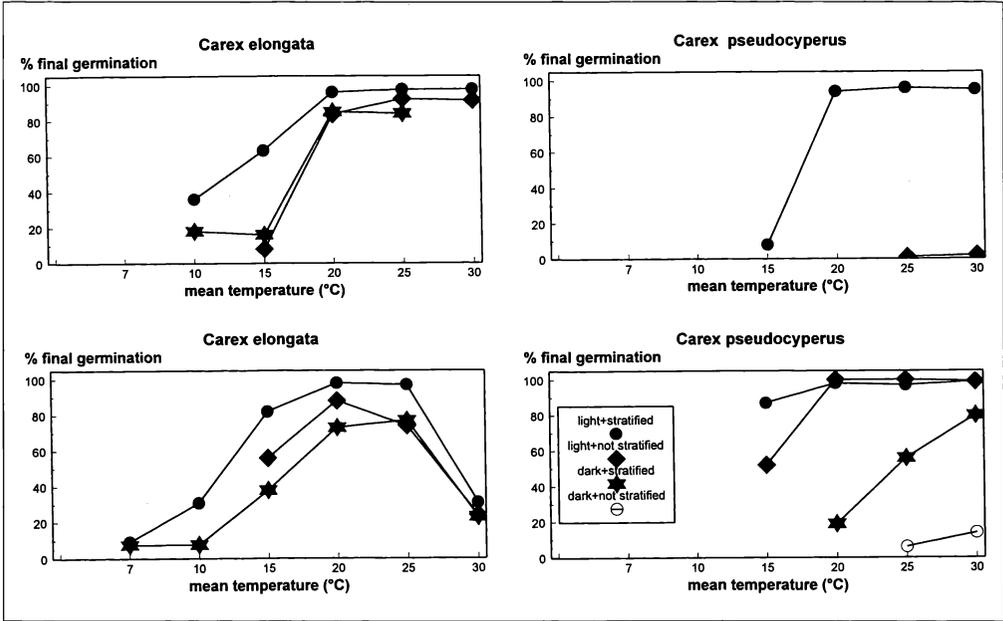


Abb. 4: Keimung von vernalisierten und nicht vernalisierten Samen von *Carex elongata* und *C. pseudocyperus* bei konstanten (oben) und fluktuierenden (Ampl. 10°C) Temperaturen (unten).

Fig. 4: Germination of chilled and unchilled seeds of *Carex elongata* and *C. pseudocyperus* at constant (above) and fluctuating (Ampl. 10°C) temperatures (below).

reagieren 4 von 5 Arten (Abb.3) positiv. Zur Auslösung der Keimung sind Amplituden zwischen 4° und 6°C erforderlich. Lediglich *C. elongata* zeigt keinerlei Reaktion auf die Amplitude.

Vernalisation bewirkt bei allen Arten (Abb.4, Tab.1) eine Erweiterung des unteren Temperaturlimits und eine Erhöhung der Keimraten. Darüber hinaus wird die bei allen Arten vorkommende absolute Dunkel-Dormanz wenigstens teilweise aufgehoben. Bei *C. pseudocyperus* sind hierfür jedoch fluktuierende und relativ hohe Temperaturen erforderlich.

Die Keimraten nach Vernalisation sind im Licht zwischen 15° und 30°C bei *C. canescens*, *C. paniculata* und *C. remota* durchgehend hoch. Im Dunkelversuch liegen sie bei Temperaturen zwischen 20° und 30°C bei *C. canescens* bei über 90 %, bei *C. paniculata* und *C. remota* zwischen 40 und 70 %, bei Temperaturen <15°C ist die Keimung jedoch um das 2 bis 4-fache niedriger als im Licht. Ausschlaggebend für die Keimung vernalisierter Samen ist die Tages-, nicht die Durchschnittstemperatur (SCHÜTZ, Mskr.)

In Tab.1 sind die Reaktionen der 5 untersuchten Arten auf Temperatur- und Lichtfaktoren dargestellt. Der Samenbank-Typ ist aus dem von GRIME & HILLIER (1981) gegebenen Schema abgeleitet, wobei I und II transiente, III und IV persistente Samenbanken bezeichnen.

Diskussion

Die Unterschiede in der Keimungsphänologie, wie sie sich in den Freilandversuchen zeigen (Abb.1 und 2), lassen sich durch das art- bzw. populationspezifische Zusammenwirken mehrerer exogener und endogener Faktoren erklären, die in zeitlicher Abfolge oder zur gleichen Zeit wirksam werden (THOMPSON 1973). Der Temperatur kommt dabei, wie bei vielen anderen Arten temperater Zonen, die führende Rolle bei der Terminierung der Keimung zu (BASKIN & BASKIN 1988). Neben einer ausreichend hohen Durchschnittstemperatur ist bei 4 Arten eine Tag/Nacht-Amplitude zwischen 4 und 6°C zur Auslösung der Keimung notwendig (Abb.3). Dieser als »gap-detection« bezeichnete Mechanismus kann entweder den an der Bodenoberfläche liegenden Samen dazu dienen, Lücken in der Vegetation und damit günstige Etablierungsbedingungen zu erkennen, oder als »depth sensing« in vergrabenen Samen die Nähe der Bodenoberfläche oder einen sinkenden Wasserspiegel anzeigen (THOMPSON & GRIME 1983). Zur Vermeidung der Keimung unter ungünstigen zeitlichen und örtlichen Umständen dienen bei allen 5 untersuchten Arten in erster Linie verschiedene Ausprägungen von Dormanz (sensu BASKIN & BASKIN 1989). Gemeinsam ist allen 5 Arten eine strikte Dunkel-Dormanz

Tab.1: Ausprägung einiger wichtiger Keimungseigenschaften von 5 *Carex*-Arten (Erweiterung des Temperaturlimits nach Vernalisation, initiale Dormanz, Dunkel-Dormanz vor Vernalisation, Dunkel-Dormanz nach Vernalisation, Existenz eines »gap detection« oder »depth sensing«- Mechanismus, Dunkelrot - Dormanz, Samenbank-Typ)

Tab.1: Important germination features of 5 *Carex*-species (widening of temperature limits after vernalisation, initial dormancy, dark dormancy prior to vernalisation, existence of a »gap-detection« – or »depth-sensing«-mechanism, far red - dormancy, seed bank-type).

	Erweiterung Temp.limit	initiale Dormanz	Dunkel-Dorm. v.Vernal.	Dunkel-Dorm. n.Vernal.	»gap-det.« Mechanism.	FR- Dormanz	Samenbank- Typ
<i>Carex elongata</i>	ja	ja	ja	mäßig	nein	ja	III/IV
<i>Carex canescens</i>	ja	keine	ja	gering	mäßig	ja	I/II(III)
<i>Carex pseudocyperus</i>	ja	keine	ja	ja	ja	ja	IV
<i>Carex paniculata</i>	ja	keine	ja	gering	ja	ja	III/IV
<i>Carex remota</i>	ja	keine	ja	mäßig	ja	ja	III/IV

vor einer Vernalisation und eine sekundäre, durch ein niedriges „red : far red“-Verhältnis induzierte Dormanz (SCHÜTZ Mskr.). Als conditionale Dormanz können auch die bei den frischen Samen aller Arten auftretenden engen Temperaturlimits gelten (BASKIN & BASKIN 1988). Eine deutlich ausgeprägte initiale (primäre) Dormanz finden wir dagegen nur bei *C. elongata* (vgl. Abb.1), die nach ca. 4 Wochen Nachreife in eine conditionale Dormanz übergeht.

Ähnlich wie bei *Lycopus europaeus* (THOMPSON 1969) dient bei *C. pseudocyperus* eine Kombination der Faktoren »Temperaturamplitude« und »Lichtbedürfnis«, sowohl vor als auch nach einer Kälteperiode, zur Regulation der Keimung. Vergrabene Samen keimen nur bei hohen Temperaturen (ab 20°C), die mit erheblichen Tag/ Nacht-Schwankungen kombiniert sein müssen (vgl. Abb.1). Da auch hohe konstante Temperaturen keine Keimung auslösen, kann die Amplitude offenbar bis zu einem gewissen Grad den Faktor Licht ersetzen. Lichtexponierte Samen bedürfen dagegen nur Temperaturschwankungen von 4° bis 6°C (Abb.3) und Durchschnittstemperaturen von ca. 15°C, um zu keimen. Die unteren Temperaturlimits sind auch nach einer Vernalisation noch sehr hoch, was eine frühe Keimung an stark beschatteten Plätzen vor der Belaubung im späten Frühjahr unterbindet. Nach der Belaubung kommt zusätzlich eine Keimhemmung durch ein niedriges R:FR-Verhältnis hinzu. Offene Stellen, z.B. Vegetationslücken, bieten aufgrund größerer Tag/Nacht-Amplituden und höherer Durchschnittstemperaturen gute Voraussetzungen für die Keimung dieser Art. Ähnlich, insbesondere durch die Existenz eines »gap-detection«-Mechanismus, verhalten sich *Carex paniculata*, *C. remota*, *C. canescens* (Abb.3) und die von SCHMIDT (1984) untersuchte

C. flava. Ein wesentlicher Unterschied besteht jedoch in der geringeren Dunkel-Dormanz dieser Arten nach einer Kälteperiode.

Im Gegensatz zu den anderen 4 Arten besitzt *C. elongata* offenbar keinen »gap-detection«-Mechanismus, da conditional dormante Samen nicht auf fluktuierende Temperaturen reagieren. Die Keimung wird bei sonst günstigen Licht- und Feuchtigkeitsbedingungen allein von der Durchschnittstemperatur gesteuert (Abb.3 und 4). Eine Keimung frischer Samen der überwiegend in nassen Erlenbruchwäldern vorkommenden Art (BODEUX 1955, JANKOVSKA & RYBNICEK 1988, SCHRAUTZER et al. 1991) wird durch eine innere Dormanz und nach deren Nachlassen durch eine FR-Dormanz verhindert. Nach dem Blattfall im Herbst sind die Temperaturen für eine Keimung in der Regel zu niedrig, außerdem verhindert die absolute Dunkel-Dormanz eine Keimung unter dem abgefallenen Laub der Bäume.

Unter den in Bruchwäldern herrschenden Bedingungen (MÖLLER 1970) ist eine Verschiebung auf das folgende Frühjahr oder sogar eine vollständige Unterbindung der Keimung bei allen 5 Arten zu beobachten (Abb.2). Im Offenland oder in Vegetationslücken reagieren dagegen die früher abreifenden Arten *C. canescens* und *C. paniculata* mit sofortiger Keimung und sehr hohen Keimraten (Abb.2). Bestätigt wird dies durch POSCHLOD (1990), der *C. canescens*-Keimlinge im Sommer oft auf abgetorften Hochmoorflächen fand. *C. remota* und *C. pseudocyperus*-Samen fallen meistens erst am Ende des Sommers aus den Fruchtständen, wenn die Temperaturen für eine Keimung zu niedrig sind. Generell erhöht eine Verschiebung der Keimung auf das folgende Frühjahr die Etablierungschancen aller Arten.

Die Keimlinge müssen bis zum Ende der Vegetationsperiode eine gewisse Größe erreicht haben, um die winterlichen Überflutungen der nassen Wälder zu überleben (SCHÜTZ, pers. Beobachtung). An überwiegend beschatteten Wuchsorten, vor allem in Wäldern, kann für alle 5 Arten die Bildung einer persistenten Samenbank angenommen werden, da ein Teil der Samen bei allen Arten auch nach einer Vernalisation dunkel-dormant ist. Auch die relativ hohen unteren Temperaturlimits für die Keimung und die Existenz von »gap detection« bzw. »depth sensing«-Mechanismen begünstigen im Wald oder unter einer Hochstaudenflur die Akkumulation der Samen im Boden. An lichtexponierten, offenen Standorten hingegen bildet zumindest die früh abfallende *C. canescens* keine Samenbank, da die Samen zu fast 100 % innerhalb des ersten Monats nach Aussaat keimen. Unter derartigen Umständen ist nur bei *C. pseudocyperus* die Bildung einer Samenbank vom Typ IV zu erwarten. Dies heißt auch, daß das Laborschema zur Bestimmung des Samenbank-Typs von GRIME & HILLIER (1981) nicht pauschal angewendet werden kann, da die spezifischen Eigenschaften des Habitats die Ausbildung der Samenbank stark modifizieren.

Literaturverzeichnis

- BASKIN, C. & J.M.BASKIN, 1988: Germination ecology of herbaceous plant species in a temperate region. *Amer. J. Bot.* 75(2): 286–305
- BASKIN, C. & J.M.BASKIN, 1989: Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. In: LECK, M.A., V.T. PARKER, R.L. SIMPSON, eds.– *Ecology of soil seed banks*: 53–66
- BEDFORD, B.L., N.R. RAPPAPORT, J.M.BERNARD, 1988: A life history of *Carex lasiocarpa* EHRH. *ramets. Aquatic Botany* 30: 63–80
- BERNARD, J.M., 1975: The life history of shoots of *Carex lacustris*. *Can. J. Bot.* 53: 256–260
- BERNHARD, K.-G., 1994: Vegetation und Diasporenbank von Kalkflachmooren und Kalksümpfen. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 261: 13–20
- BODEUX, A., 1955: *Alnetum glutinosae* – Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F.5: 114–157
- EKSTAM, B. & B.E.BENGTSSON, 1993: An incubator for studies of germination responses to temperature and interacting environmental factors. *Seed Science and Technology* 21: 301–308.
- GRIME, J.P. & S.H.HILLIER, 1981: Predictions based upon the laboratory characteristics of seeds in: »Annual report 1981«, p.6. Unit of Comparative Plant Ecology NERC, Univ. of Sheffield, England
- HARPER, J.L., 1977: *Population biology of plants*. New York
- JANKOVSKA, V. & K.RYBNICEK, 1988: The genus *Carex* in the Late Glacial and Holocene of Czechoslovakia. *Aquatic Botany* 30: 23–38
- MEYER, S.E., S.B.MONSEN, E.D.McARTHUR, 1990: Germination response of *Artemisia tridentata* (Asteraceae) to light and chill: Patterns of between-population variation. *Bot. Gaz.* 151(2): 176–183
- MILBERG, P., 1994: Germination ecology of the polycarpic grassland perennials *Primula veris* and *Trollius europaeus*. *Ecography* 17: 3–8
- MÖLLER, H., 1970: Soziologisch-ökologische Untersuchungen in Erlenwäldern Schleswig-Holsteins. *Mitt. Arbeitsgem. Florist, Schl.-Holst. u.Hamburg* 19: 1–109
- NOBLE, J.C., A.D.BELL, J.L.HARPER, 1979: The population biology of plants with clonal growth. I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. *J.Ecology* 67: 983–1008
- PFADENHAUER, J. & D.MAAS, 1987: Samenpotential in Niedermoorböden des Alpenvorlandes bei Grünlandnutzung unterschiedlicher Intensität. *Flora* 179: 85–97
- POSCHLOD, P., 1990: Vegetationsentwicklung in abgetorferten Hochmooren des bayerischen Alpenvorlandes unter besonderer Berücksichtigung standortkundlicher und populationsbiologischer Faktoren. *Dissertationes Botanicae* 152: 1–331
- POSCHLOD, P. & S.JORDAN, 1992: Wiederbesiedlung eines aufgefrosteten Kalkmagerrasenstandortes nach Rodung. *Z. Ökologie u.Naturschutz* 1: 119–139
- SCHMID, B., 1984: Life histories in clonal plants of the *Carex flava* group. *J.Ecology* 72: 93–114
- SCHÜTZ, W. (Mskr.): Seed bank and germination ecology of a tussock-forming wetland sedge *Carex elongata* L. in Vorb.
- SOUKUPOVA, L., 1988: Short life-cycles in two wetland sedges. *Aquatic Botany* 30: 49–62
- THOMPSON, K. & J.P.GRIME, 1983: A comparative study of germination responses to diurnally fluctuating temperatures. *J. Applied Ecology* 20: 141–156
- THOMPSON, P.A., 1973: Seed germination in relation to ecological and geographical distribution. In: HEYWOOD, V.A. ed., *Taxonomy and ecology*. London: 93–119
- THOMPSON, P.A., 1969: Germination of *Lycopus europaeus* L. in response to fluctuating temperature and light. *J. Exp. Bot.* 20: 1–11

Adresse

Dr. Wolfgang Schütz
 Institut für Wasserwirtschaft und Landschafts-
 ökologie, Universität Kiel
 Olshausenstr. 40, D-24098 Kiel

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): Schütz Wolfgang

Artikel/Article: [Keimungsökologie von 5 horstbildendenden Carex-Arten nasser Standorte 155-160](#)