

Zur Keimungsbiologie von zwölf ausgewählten Xerothermrassen-, Saum- und Waldarten - Teil 6: Lamiaceae

Monika PARTZSCH

4 Abbildungen und 6 Tabellen

Abstract

PARTZSCH, M.: Germination biology of twelve xerothermic grassland, fringe and wood species - Part 6: Lamiaceae. - *Hercynia N. F.* 49 (2016): 27 – 45.

Germination is an important functional trait which might explain structure and dynamic of plant communities, but there is still lack of comparable data. Therefore, with the present study the series on investigation of germination behavior under standardized conditions should be proceeding. Seed germination of the following twelve species of the family Lamiaceae was studied: *Acinos arvensis*, *Ajuga reptans*, *Betonica officinalis*, *Clinopodium vulgare*, *Galeopsis tetrahit*, *Origanum vulgare*, *Prunella vulgare*, *Salvia nemorosa*, *S. pratensis*, *Teucrium botrys*, *T. chamaedrys* and *Thymus serpyllum*.

The germination experiments were carried out under three temperature-light regimes (8 / 4°C, 20 / 10°C, 32 / 20°C; 12 h light : 12 h darkness; 45 days), simulating climate conditions in spring, summer and autumn. The collected seeds were divided into two parts. Germination experiment of half of the seeds was carried out in the year of harvest. The other half was buried in soil from November till March, to ensure hibernation until the next experimental phase in following spring. Seed viability was tested before and after the experiments.

The results show that germination percentages of six of the species (*Betonica officinalis*, *Clinopodium vulgare*, *Origanum vulgare*, *Prunella vulgaris*, *Salvia nemorosa*, *Teucrium botrys*) were >50%, whereas seeds of the others (*Acinos arvensis*, *Ajuga reptans*, *Galeopsis tetrahit*, *Salvia pratensis*, *Teucrium chamaedrys*, *Thymus serpyllum*) germinated badly. *Clinopodium vulgare* and *Salvia nemorosa* showed a significant optimum of germination under warm conditions, and *Prunella vulgaris* and *Thymus serpyllum* under hot conditions, whereas the other species germinated in a broad range of temperature between warm and hot conditions. There was almost no germination under cold conditions. Germination was promoted after hibernation only in the therophytes *Galeopsis tetrahit* and *Teucrium botrys* (cold germinators). Most species were characterized by an asynchronous germination (except from *Origanum vulgare* and *Teucrium botrys*), where only part of the seeds germinate. The test of seed viability following the experiment showed that non-germinating seeds are still viable. Their germination behavior and literature references indicate that the investigated diaspores of the Lamiaceae possess physiological and physical dormancy and build up a longterm-persistent diaspore bank in the soil.

Key words: dormancy, life form, natural cold stratification, seed bank type, seed viability

1 Einleitung

In Mittelpunkt der aktuellen ökologischen Forschung stehen Analysen von Pflanzenbeständen, die anhand von funktionellen Merkmalen vorgenommen werden, um tiefere Einblicke in das Zusammenspiel von biotischen und abiotischen Faktoren zu erlangen, und damit sowohl die Muster als auch die Dynamik innerhalb von Pflanzengesellschaften zu erklären. Die Anzahl der verwendeten „plant traits“ ist dabei vielfältig. Zunehmend spielen regenerative Merkmale von Diasporen eine wichtige Rolle, da diese eine große Bedeutung bei der Bewertung der Fähigkeiten der Pflanzen hinsichtlich Ausbreitung und Etablierung neuer Individuen haben (PARTZSCH et al. eingereicht). Allerdings wurden bisher die Merkmale zur Keimungsbiologie der Arten stark vernachlässigt, während Merkmale zur Diasporenmorphologie sehr

häufig in die funktionellen Analysen einbezogen worden sind (DONOHUE et al. 2010, JIMÉNEZ-ALFARO et al. 2016). Leicht zu erfassende morphologische Diasporenmerkmale wie Größe, Gewicht, Anhängsel bzw. Sonderbildungen (z.B. Elaisomen), Ausbreitungsart usw. sind in den Datenbanken (z.B. Bioflor; KLOTZ et al. 2002) meist vorhanden, während Angaben zum Keimverhalten auch in den neueren, großen Datenbanken (z.B. www.try-db.org; KATTGE et al. 2011) fehlen. Ursache hierfür ist wohl der Mangel an Daten zur Keimungsbiologie, die unter vergleichbaren, standardisierten Bedingungen erhoben worden sind (JIMÉNEZ-ALFARO et al. 2016). Während diesbezüglich vor allem Ackerunkraut- bzw. Ruderalarten in der Vergangenheit sehr intensiv untersucht wurden (THOMPSON et al. 1997, OTTE et al. 2006), sind die Angaben zum Keimverhalten von Xerothermrassen-, Saum- und Waldarten unvollständig oder fehlen. Die vorliegende Studie soll deshalb dazu beitragen, diese Lücke zu schließen.

Für die hier vorgestellte Studie wurden zwölf Sippen aus der Familie der Lamiaceae ausgewählt. Ihre Verbreitungseinheiten (Diasporen) sind Nüsse (Klausen), bei denen der Same von einem festen, verholzten Perikarp umschlossen ist. Wie bereits Theophrastus feststellte, keimen häufig alte Diasporen der Lamiaceae besser als frische, wahrscheinlich wegen einem höheren Anteil an ätherischen Ölen im Perikarp (THANOS et al. 1995). Außerdem wird für eine Reihe von Lamiaceen von einer physiologischen Dormanz berichtet (COCHRANE et al. 1999, BRÄNDEL 2006, ALBRECHT & MCCARTHY 2006). Die Vertreter der Familie sind weitverbreitet in Europa und ihre Areale erstrecken sich über eine oder mehrere Florenzonen (JÄGER 2011, Tab. 1). Sie reichen von der temperaten (gemäßigten Zone), meist südlich temperaten Zone (Zone der sommergrünen Laub- und Nadelwälder) über die submeridionale (meist sommergrüne Trockenwälder und Steppen) bis zur meridionalen Zone (immergrüne Laub- und Nadelwälder, Steppen und Wüsten) oder zur subtropischen Zone (Savannen und Trockenwälder). Dabei steht das Vorkommen von Arten innerhalb von geographischen Zonen in einem engen Zusammenhang mit der Adaptation der Arten an die jeweiligen abiotischen Umwelteigenschaften wie Photoperiode, Lichtintensität, Niederschlagsmenge und -verteilung sowie Temperatur (THOMPSON 1970, TER BORG 2005).

Die Keimung ist der erste und wichtigste Prozess bei der Etablierung von neuen pflanzlichen Individuen, deren Erfolg die Fitness der Arten bestimmt. Der Keimprozess ist sehr variabel und wird von vielen abiotischen und biotischen Umweltfaktoren sowohl positiv als auch negativ beeinflusst (BASKIN & BASKIN 2001, FENNER & THOMPSON 2005). Dabei ist die Dormanz eine immanente Sameneigenschaft, die durch die Umweltbedingungen bestimmt wird, unter welchen die Arten ihre reproduktive Phase erreichen (FINCH-SAVAGE & LEUBNER-METZGER 2006). Neben starken Umwelteinflüssen wird die Samenruhe vor allem genetisch, besonders durch die Phytohormone Abscissinsäure und Gibbereline gesteuert. So sind bei einer physiologischen Dormanz bestimmte Substanzen im Samen akkumuliert, die verhindern, dass die Keimung vor Ablauf einer bestimmten Zeit (z.B. Wintermonate oder Trockenperioden) keimen. Die morphologische Dormanz zeichnet sich durch unreife Samen bei der Ausbreitung (Ausstreu) aus, da der Embryo noch nicht vollständig entwickelt ist. Der Embryo benötigt eine entsprechende Zeit für Wachstum und Entwicklung, bevor er keimbereit ist. Eine Kombination von beiden Typen stellt die morpho-physiologische Dormanz dar. Bei einer physikalischen Dormanz sind die Diasporen von einer nicht permeablen Testa oder einem Perikarp umhüllt, welche den Wassereintritt und somit die Quellung des Embryos verhindern (BASKIN & BASKIN 2004, FENNER & THOMPSON 2005). In der Natur wird die Dormanz durch verschiedene natürliche Phänomene wie Überwindung von Kälte- oder Trockenperioden, Hitzeeinwirkung oder sogar Tierfraß überwunden. Im Labor werden meist künstliche Verfahren wie Stratifikation mit niedrigen oder hohen Temperaturen, mechanische oder chemische Skarifikation zur Perforation der Testa bzw. des Perikarps oder eine Behandlung mit Phytohormonen (z.B. Gibberellinsäure) angewendet (THOMPSON 1969, COCHRANE et al. 1999, BASKIN & BASKIN 2004, FENNER & THOMPSON 2005).

Die Art der Dormanz bestimmt die Persistenz der Diasporen im Boden und somit den Diasporenbanktyp der Pflanzenarten (THOMPSON et al. 2003). Nach der Lebensdauer der Diasporen im Boden wird der Diasporenbanktyp in vier Kategorien unterteilt: transient (weniger als ein Jahr im Boden keimfähig), kurzzeit-persistent (zwischen ein und fünf Jahre im Boden keimfähig), langzeit-persistent (mehr als fünf Jahre im Boden keimfähig) oder indifferent (unklares Verhalten) (THOMPSON et al. 1997, Tab. 1). Es wurden auch Zusammenhänge zwischen der Lebensdauer der Diaspore im Boden und ihrer Größe beschrieben,

wonach große Diasporen schneller keimen als kleine und somit schnell aus der Diasporenbank verschwinden (GRIME & JEFFREY 1965, BAKER 1972, GROSS 1984). Ebenso besteht ein Zusammenhang zwischen der Diasporengroße und der Lebensdauer der Pflanzen. Während biennelle und perennierende Arten eine ähnliche Spannweite in der Diasporenmasse aufweisen, haben annuelle Arten signifikant leichtere Diasporen als längerlebige Kräuter (SILVERTOWN 1981, MOLES et al. 2000). Die niedrige Diasporenmasse bei den Annualen (Therophyten) korrespondiert mit einer erhöhten Reproduktionsleistung (HARPER 1977) und einer besseren Möglichkeit, die Diasporen in den Boden einzubringen, um somit eine persistente Diasporenbank aufzubauen (PECO et al. 2003, FENNER & THOMPSON 2005). Außerdem wird ein gegenläufiger Zusammenhang zwischen der Lebensdauer und damit der Lebensform der adulten Pflanzen und der Lebensdauer der Diasporen beschrieben, wonach langlebige Pflanzen nur kurzlebige Diasporen produzieren und umgekehrt (REES 1997, BEKKER et al. 1998, HONDA 2008).

Die vorliegende Studie soll ein weiterer Beitrag zur Keimungsbiologie von Arten aus verschiedenen Habitaten wie Trocken- und Halbtrockenrasen, Wiesen, Saumstandorten und Wäldern sowie ruderal beeinflussten Standorten leisten. Folgende Vertreter aus der Familie der Lamiaceae wurden untersucht: *Acinos arvensis*, *Ajuga reptans*, *Betonica officinalis*, *Clinopodium vulgare*, *Galeopsis tetrahit*, *Origanum vulgare*, *Prunella vulgare*, *Salvia nemorosa*, *S. pratensis*, *Teucrium botrys*, *T. chamaedrys*, *Thymus serpyllum*. Folgende Fragen sollen mit dieser Studie beantwortet werden:

1. Sind die Diasporen der Arten dormant?
2. In welchem Temperaturbereich erfolgt eine optimale Keimung?
3. Welchen Effekt übt die natürliche Kältestratifikation auf das Keimverhalten der Arten aus?
4. Welchem Diasporenbanktyp lassen sich die Arten aufgrund ihres Keimverhaltens zuordnen?
5. Besteht ein Zusammenhang zwischen Lebensform und Keimverhalten der Arten?

2 Charakterisierung der Arten

Die 12 ausgewählten Arten gehören der Familie der Lamiaceae an und unterscheiden sich in Lebensdauer, Lebensform und Habitatpräferenz. Die Beschreibung der biologischen Eigenschaften der Arten folgt JÄGER (2011), und die Diasporeneigenschaften wie Größe und Gewicht sind in Tabelle 1 zusammengestellt (OTTO 2002). Folgende Arten wurden untersucht:

Acinos arvensis (LAM.) DANDY (Gewöhnlicher Steinquendel) ist ein rosettenloser, sommerannueller Therophyt oder immergrüner, bienneller Hemikryptophyt mit einer Wuchshöhe zwischen 10 und 30 cm. Die Art ist basenhold und blüht zwischen Juni und September. Sie besiedelt Felsfluren, Trocken- und lückige Halbtrockenrasen sowie trockene Ruderalstellen. Die Diasporen sind langlebig.

Ajuga reptans L. (Kriech-Günsel) ist ein immergrüner, halbrosettiger, ausdauernder Hemikryptophyt mit oberirdischen Ausläufern. Die Blütezeit erstreckt sich von Mai bis August. Die nährstoffanspruchsvolle Art besiedelt frische Wiesen, Gebüsche, Wälder und deren Säume sowie Waldwegränder. Die Diasporen sind langlebig.

Betonica officinalis L. (Gewöhnliche Betonie, Heilziest) ist ein 30 bis 100 cm hoher, sommergrüner, ausdauernder Hemikryptophyt. Die Blütezeit erstreckt sich von Juli bis August. Die basenholdige Art besiedelt wechsellückige bis -feuchte, extensiv genutzte Magerrasen, Halbtrockenrasen, Moorwiesen, lichte Laubmischwälder und ihre Säume. Die Diasporen gelten als Lichtkeimer.

Clinopodium vulgare L. (Gewöhnlicher Wirbeldost) ist ein sommergrüner, rosettenloser Hemikryptophyt bzw. Geophyt durch die Bildung von unterirdischen Ausläufern. Die Wuchshöhe beträgt zwischen 30 und 60 cm. Die basenholdige Art blüht zwischen Juli und September. Sie besiedelt trockene bis mäßig frische, lichte Eichen- und Kiefernwälder und deren Säume sowie trockene Ruderalstellen.

Galeopsis tetrahit L. (Stechender Hohlzahn) ist ein sommerannueller Therophyt mit einer Wuchshöhe zwischen 10 und 80 cm. Die Art blüht zwischen Juni und Oktober und besiedelt frische bis feuchte, nähr-

Tab. 1 Lebensform (C= Chamaephyt, H= Hemikryptophyt, T= Therophyt), Diasporenmerkmale (aus Biolflor, OTTO 2002) und Diasporenbanktyp (nach THOMPSON et al. 1997) der untersuchten Lamiaceen-Arten

Table 1 Life form (C= chamaephyte, H= hemicryptophyte, T= therophyte), traits of diaspores (after Biolflor, OTTO 2002) and diaspore bank type (after THOMPSON et al. 1997) of the investigated species of the family Lamiaceae.

Zielarten	Lebensform	Zonalität				Diasporenmerkmale			Diasporenbanktyp			
		südlich temperate	submeridional	meridional	subtropisch	Gewicht [mg]	Länge [mm]	Breite [mm]	transient	kurz-zeit persistent	kurz-zeit persistent	indifferent
<i>Acinos arvensis</i>	T	x				0,3	1,3	0,8	-	-	-	-
<i>Ajuga reptans</i>	H			x		1,5	2,1	1,4	11	5	5	4
<i>Betonica officinalis</i>	H			x		1,2	3,2	1,5	-	-	-	-
<i>Clinopodium vulgare</i>	H				x	0,5	1,3	1,0	1	1	1	0
<i>Galeopsis tetrahit</i>	T		x			4,6	2,9	2,3	8	7	6	4
<i>Origanum vulgare</i>	H			x		0,1	0,8	0,5	3	5	3	3
<i>Prunella vulgaris</i>	H	x	x	x		0,7	1,8	1,0	21	6	3	14
<i>Salvia nemorosa</i>	H	x	x			0,9	1,7	1,2	-	-	-	-
<i>Salvia pratensis</i>	H	x	x			2,0	2,0	1,7	2	-	-	1
<i>Teucrium botrys</i>	T	x	x	x		0,9	1,7	1,6	1	-	-	-
<i>Teucrium chamaedrys</i>	C	x	x	x		1,5	1,6	1,4	1	-	3	-
<i>Thymus serpyllum</i>	C				x	0,1	0,6	0,6	-	-	-	1

stoffreiche Äcker, frische Ruderalstellen sowie Waldschläge und Waldränder. Die Diasporen sind langlebig und gelten als Kältekeimer.

Origanum vulgare L. (Gewöhnlicher Dost) ist ein sommergrüner, rosettenloser Hemikryptophyt, der ober- und unterirdische Ausläufer bilden kann. Die Wuchshöhe beträgt zwischen 20 und 60 cm. Die basenholde Art blüht zwischen Juli und September. Sie besiedelt trockene bis mäßig frische, lichte Eichen- und Kiefernwälder, Wald- und Gebüschränder, walddnahe Halbtrockenrasen und trockene Ruderalstellen. Die Diasporen sind langlebig.

Prunella vulgaris L. (Gewöhnliche Braunelle) ist ein immergrüner, rosettenloser, ausdauernder Hemikryptophyt mit oberirdischen Ausläufern. Die Wuchshöhe beträgt 5 bis 30 cm und die Art blüht zwischen Juni und September. Sie besiedelt frische bis feuchte Wiesen und Weiden, Parkrasen, Waldwegränder und frische Halbtrockenrasen. Sie bildet Schleimsamen und die Diasporen sind langlebig und Lichtkeimer.

Salvia nemorosa L. (Steppen-Salbei) ist ein sommergrüner, ausdauernder Hemikryptophyt mit einer Wuchshöhe von 30 bis 70 cm. Die kalkholde Art blüht von Juni bis Juli. Sie besiedelt ruderal beeinflusste Trocken- und Halbtrockenrasen, Böschungen und Gebüschsäume. Die Diasporen sind Lichtkeimer.

Salvia pratensis L. (Wiesen-Salbei) ist ein sommergrüner, halbrosettiger, ausdauernder Hemikryptophyt mit einer Wuchshöhe von 30 bis 60 cm. Die basenholde Art blüht zwischen Mai und August und besiedelt Trocken- und Halbtrockenrasen, trockene Frischwiesen und Ruderalstellen. Sie bildet Schleimsamen.

Teucrium botrys L. (Trauben-Gamander) wächst als rosettenloser, sommerannueller Therophyt mit einer Wuchshöhe zwischen 10 und 40 cm. Die kalkholde Art blüht zwischen Juli und September. Sie besiedelt trockene Felsfluren und Schotterhalden, skelettreiche Brachen und Ruderalstellen wie Steinbrüche, Bahnanlagen, Kiesgruben und Weinberge. Die Diasporen sind Kältekeimer.

Teucrium chamaedrys L. (Edel-Gamander) ist ein immergrüner Zwergstrauch (Chamaephyt) mit unterirdischen Ausläufern und einer Wuchshöhe zwischen 10 und 30 cm. Die kalkholde Art blüht zwischen Juli und September und besiedelt submediterrane/kontinentale Fels- und Schotterfluren, Trocken- und Halbtrockenrasen, lichte Trockenwälder und deren Säume. Die Diasporen sind langlebig und gelten als Lichtkeimer.

Thymus serpyllum L. (Sand-Thymian) ist ein immergrüner Zwergstrauch (Chamaephyt) mit einer Wuchshöhe von 2 bis 10 cm. Die kalkmeidende Art blüht von Juli bis September und besiedelt Silikatfelsfluren, Sandtrockenrasen und trockene Kiefernwälder. Die Diasporen sind Lichtkeimer.

3 Material und Methoden

3.1 Probenahme und Versuchsansätze

Bei den Diasporen von sechs Lamiaceen-Arten handelt es sich um Aufsammlungen in entsprechenden Biotopen in Sachsen-Anhalt von der Firma SaaleSaaten, Matthias Stolle, Halle/S. (Tab. 2). Die Diasporen der anderen sechs Arten wurden selbst im natürlichen Habitat gesammelt. Sie wurden im reifen Zustand an der Mutterpflanze geerntet. Je nach Art und Samenreife lagen die Sammeltermine zwischen Mitte Juli und Anfang September der jeweiligen Erntejahre. Die Orte der Aufsammlungen waren typische Xerotherm- und Saumstandorte bzw. ruderal beeinflusste Habitats in Sachsen-Anhalt und Sachsen. Die Diasporen von *Acinos arvensis*, einer Art, die auch in Mitteldeutschland in den Xerothermrassen vorkommt, stammten aus der Slowakei. *Galeopsis tetrahit* wurde in einem Waldgebiet bei Freiberg (Sachsen) beprobt.

Die Diasporenproben (Mischproben von mindestens 30 Individuen pro Population) wurden geteilt, wobei ein Teil für den ersten Keimversuch im Jahr der Ernte verwendet wurde. Bis dahin wurden die Diasporen zur Nachreife bei Zimmertemperatur trocken gelagert (siehe Tab. 2). Im Herbst wurde der restliche Teil der Diasporen in luftdurchlässige Säckchen verpackt, im Boden vergraben (ca. 5 cm tief) und den Witterungsbedingungen im Freiland zwischen November und März ausgesetzt und somit einer natürlichen Kältestratifikation unterzogen. Dabei schwankten die Bodentemperaturen in 5 cm Tiefe von Jahr zu Jahr (Tab. 3). Die Klimaaufzeichnungen stammten aus der Klimastation Halle-Seeben, die von Herrn Dr. Jürgen Döring zur Verfügung gestellt worden sind (DÖRING & BORG 2008).

Tab. 2 Orte und Zeiten der Aufsammlung der Diasporen, Zeiten des ersten Keimversuches nach der Ernte und Zeiten des zweiten Keimversuches nach der Überwinterung. *) Hierbei handelt es sich um Saatgut der Firma Saale-Saaten von Matthias Stolle aus Halle/S.

Table 2 Locations and dates of seed collection, dates of the first germination experiment after harvest, and dates of the second experiment after hibernation. *) seeds were collected by the firm SaaleSaaten of Matthias Stolle from Halle/S.

Zielarten	Sammelort	Sammeldatum	Ansatz nach Ernte	Ansatz nach Überwinterung
<i>Acinos arvensis</i>	Slowakei/Tematsinske Kopce	14.7.2005	18.10.2005	15.5.2006
<i>Ajuga reptans</i>	Sachsen-Anhalt*)	2011	17.10.2011	29.2.2012
<i>Betonica officinalis</i>	Sachsen-Anhalt*)	2011	17.10.2011	29.2.2012
<i>Clinopodium vulgare</i>	Freyburg/Neue Göhle	5.9.2011	17.10.2011	29.2.2012
<i>Galeopsis tetrahit</i>	Sachsen/Großschirma	30.8.2004	19.10.2004	22.3.2005
<i>Origanum vulgare</i>	Sachsen-Anhalt*)	2011	17.10.2011	29.2.2012
<i>Prunella vulgaris</i>	Sachsen-Anhalt*)	2011	17.10.2011	29.2.2012
<i>Salvia nemorosa</i>	Sachsen/Wiedemar	19.8.2004	19.10.2004	22.3.2005
<i>Salvia pratensis</i>	Sachsen-Anhalt/Brachwitz	19.7.2008	13.10.2008	2.4.2009
<i>Teucrium botrys</i>	Freyburg	29.8.2004	19.10.2004	22.3.2005
<i>Teucrium chamaedrys</i>	Sachsen-Anhalt*)	2011	17.10.2011	29.2.2012
<i>Thymus serpyllum</i>	Sachsen-Anhalt*)	2011	17.10.2011	29.2.2012

Zwischen Ende Februar und Ende März wurden die Diasporen ausgegraben, gegebenenfalls bei Zimmertemperaturen kurzzeitig zwischengelagert und einem weiteren Keimversuch unterzogen.

Tab. 3 Zusammenstellung der minimalen und maximalen Temperaturen in einer Bodentiefe von 5 cm in den Jahren der Überwinterung vom 1. November bis 1. März der jeweiligen Jahre (schriftl. Mittl. Dr. J. Döring).

Table 3 Minimal and maximal temperatures in a soil depth of 5 cm in the years of hibernation from 1st November till 1st March of the respective years (unpubl. data from Dr. J. Döring).

Jahre	maximale Temperaturen (über Tag)		minimale Temperaturen (nachts)	
	von	bis	von	bis
2004/2005	-0,5	13,3	-1,5	10,3
2005/2006	-4,5	19,4	-9,4	9,1
2008/2009	-6,5	9,0	-2,0	13,4
2011/2012	-1,3	11,6	-1,9	7,1

3.2 Untersuchungen zum Keimtemperaturoptimum

Die Untersuchungen zur Keimungsbiologie der Arten erfolgten in speziellen Keimschranken (Firma Rument, Memmert), wobei der erste Ansatz nach der Ernte und der zweite Keimansatz nach der Überwinterung im nächsten Frühjahr starteten (Tab. 2). Dabei wurde jeweils ein Lichtregime von 12 Stunden Helligkeit und 12 Stunden Dunkelheit beibehalten; die Temperaturen in den verschiedenen Lichtphasen variierten jedoch. Folgende Varianten wurden getestet: a) 8 °C bei Licht und 4 °C im Dunkeln; b) 20 °C bei Licht und 10 °C im Dunkeln; c) 32 °C bei Licht und 20 °C im Dunkeln. Dies sollte kalte, warme und heiße Klimabedingungen simulieren, wie sie in verschiedenen Phasen der Vegetationsperiode auftreten. Je Pflanzenart wurden vier Parallelproben zu jeweils 25 oder 40 Diasporen in einer Petrischale (Befeuchtung mit Aqua dest.; pH 7,05) ausgelegt. Auf dem Grund der Petrischalen wurde ein Abstandshalter positioniert, um den Rundfilter gleichmäßig feucht zu halten, auf dem die Diasporen gelagert wurden.

Der Keimungsverlauf (deutlich hervortretende Radikula) wurde im zwei- bis dreitägigen Abstand kontrolliert und die gekeimten Diasporen wurden aus der Petrischale entfernt. Die Versuche dauerten jeweils 45 Tage.

3.3 Test auf Lebensfähigkeit

Die Diasporen wurden nach den beiden Keimversuchen auf Lebensfähigkeit mit dem Tetrazoliumtest (TTC-Test) geprüft (HENDRY & GRIME 1993). Hierfür wurden die Diasporen angeschnitten, so dass der Embryo sichtbar war und die 1%ige TTC-Lösung (2,3,5 Triphenyl-Tetrazolium-Chlorid) in das Innere der Diasporen eindringen konnte. Die Inkubation erfolgt über 24 Stunden bei Zimmertemperatur und in Dunkelheit. Dringt die farblose Lösung in die lebenden Zellen ein, so wird sie durch eine NADH+H⁺ (Nicotinamidadeninukleotid)-abhängige Dehydrogenase reduziert. Die H⁺-Ionen werden dabei von den Zellen der Diaspore geliefert. Es entsteht das wasserunlösliche Formazan, welches zur Rotfärbung noch lebensfähiger Embryos beiträgt. Bei sehr kleinen Diasporen ist die Färbung teils sehr schwer erkennbar, weshalb weitere Merkmale wie die Konsistenz und Verfärbung des Embryos und des Endosperms herangezogen wurden (COCHRANE et al. 1999, ISTA 2003).

3.4 Berechnungsverfahren

Die Berechnungen der Keimergebnisse beziehen sich immer auf die Anzahl der in den Petrischalen ausgelegten Diasporen. Um das Keimverhalten der Arten bei den unterschiedlichen Temperaturen zu vergleichen, wurde der Timson-Index, ein Wert zur Berechnung der Keimgeschwindigkeit, herangezogen (TIMSON 1965). Hierbei wurde die Anzahl der täglich gekeimten Diasporen summiert (BASKIN & BASKIN 2001). Da dieser Wert von der Versuchsdauer abhängig ist und ins Unendliche steigen kann, wurde sensu

KHAN & UNGAR (1996, 1997) ein modifizierter Timson-Index verwendet, bei dem die täglichen prozentualen Keimwerte addiert und durch die Anzahl der Versuchstage dividiert werden (PÉREZ-FERNÁNDEZ et al. 2006). Der modifizierte Timson-Index berücksichtigt neben der prozentualen Endkeimung auch die Keimgeschwindigkeit einer Art und kann maximal den Wert 100 erreichen.

Für die statistische Auswertung wurden die Prozentwerte und der Timson-Index arcsinus-wurzel-transformiert und mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test auf Normalverteilung geprüft. Die Homogenität der Varianzen wurde mittels Bartlett-Test geprüft, um damit die Voraussetzung für eine ANOVA zu testen. Zum Vergleich der Mittelwerte in Abhängigkeit von den verschiedenen Temperaturregimen wurde eine einfaktorielle ANOVA und der Post hoc Tukey-Test auf dem Signifikanzniveau von $p \leq 0,05$ durchgeführt. Um die Interaktionen zwischen den unterschiedlichen Zeiten der beiden Versuchsansätze (nach Ernte und nach Überwinterung) und den Temperaturregimen auf Signifikanz zu prüfen, wurde eine zweifaktorielle ANOVA mit dem Programm SPSS (2015) durchgeführt.

Die Ergebnisse der zweifaktoriellen ANOVA wurden durch Interaktionsplots dargestellt. Sie sollen das Zusammenwirken von zwei Umweltfaktoren auf die Entwicklung der pflanzlichen Parameter darstellen. In diesen Untersuchungen sind es das variable Temperatur-Licht-Regime und die natürliche Kältestratifikation, die das Keimverhalten der Arten unterschiedlich beeinflussen können. Dabei kann einer der beiden Umweltfaktoren die Sensitivität der Arten gegenüber dem anderen verändern, was durch signifikante Interaktionen verdeutlicht wird. Verlaufen die Linien in den Interaktionsplots nahezu parallel, so liegen keine signifikanten Interaktionen vor.

4 Ergebnisse

4.1 Keimung nach Ernte

Die meisten Vertreter der Lamiaceae keimten unter kalten Bedingungen kaum oder gar nicht. Eine Ausnahme bildete *Origanum vulgare*, der mit ca. 50 % sowie *Clinopodium vulgare* und *Thymus serpyllum*, die mit ca. 20 % unter kalten Bedingungen keimten (Abb. 1, 2, 3, 4, Tab. 4). Bei Temperaturen von 20/10 °C bzw. 32/20 °C begann die Keimung in den ersten zwei bis sechs Tagen; diese zeigte aber keine signifikanten Unterschiede bei *Acinos arvensis*, *Ajuga reptans*, *Betonica officinalis*, *Origanum vulgare*, *Salvia pratensis*, *Teucrium botrys* und *T. chamaedrys*. Ein Keimoptimum nur unter warmen Bedingungen wiesen *Clinopodium vulgare* und *Salvia nemorosa* auf und ein Keimoptimum unter heißen Bedingungen zeigten *Prunella vulgaris* und *Thymus serpyllum*. Mit einer prozentualen Keimung zwischen 75 und 92 % keimten *Clinopodium vulgare*, *Origanum vulgare*, *Prunella vulgaris* und *Salvia nemorosa* am besten. Eine mittlere Keimung zwischen 50 und 60 % wiesen *Betonica officinalis* und *Thymus serpyllum* auf, während *Acinos arvensis*, *Ajuga reptans*, *Galeopsis tetrahit*, *Salvia pratensis*, *Teucrium chamaedrys* nur zu ca. 20 % und darunter keimten. Die Werte für den Timson-Index der Arten waren in Vergleich zur prozentualen Keimung etwas niedriger.

Die Lebensfähigkeit der Diasporen der zwölf Lamiaceen-Arten wurde direkt nach der Ernte, vor dem Keimversuch, getestet und lag zwischen 96 und 100 %. Nach dem ersten Keimversuch im Jahr der Ernte schwankte die Lebensfähigkeit der in den Petrischalen verbliebenen, nicht gekeimten Diasporen sehr stark und lag zwischen 0 und 92 %. Viele der nichtgekeimten Diasporen waren von Pilzen befallen und somit geschädigt. Dies traf vor allem auf *Acinos arvensis*, *Prunella vulgaris*, *Salvia nemorosa* und *Thymus serpyllum* zu.

4.2 Keimung nach Überwinterung

Nach Überwinterung wurde die Keimung nur bei *Galeopsis tetrahit* deutlich gesteigert (auf 41 % unter kalten Temperaturbedingungen). *Clinopodium vulgare* und *Teucrium botrys* keimten nur zwischen 13 und 18 %, wobei alle anderen Arten keine oder nur eine sehr geringe Keimung unter 8/4 °C aufwiesen. Unter warmen Bedingungen keimten *Origanum vulgare* (84 %) und *Teucrium botrys* (68 %) am besten, *Betonica*

Tab. 4 Prozentuale Endkeimung und Timson-Index der zwölf untersuchten Lamiaceen-Arten unter verschiedenen Temperatur- und Licht-Regimen nach der Ernte (Versuchsdauer: 45 Tage). Die arcsinus-wurzel-transformierten Daten wurden mit der Varianzanalyse (ANOVA) auf signifikante Unterschiede getestet. Die Prüfgröße F und der P-Wert werden angegeben. Die Buchstaben geben signifikante Untermengen an (n = 4).

Table 4 Percentage of final germination and the Timson's index of the twelve species of the family Lamiaceae under different temperature and light regimes after harvest (duration of experiment: 45 days). The arcsinus square root transformed data were calculated by factorial ANOVA. Test statistic F-values and P-values are shown. The small letters indicate significant groups (n = 4)

Nach Ernte	8 / 4 °C	20 / 10 °C	32 / 20 °C	ANOVA	
				F-Wert	P-Wert
<i>Acinos arvensis</i>					
Endkeimung	2,50 a	7,50 b	8,33 b	6,770	< 0,05
Timson-Index	1,85 a	6,70 b	7,93 b	9,235	< 0,05
<i>Ajuga reptans</i>					
Endkeimung	0,63 a	16,88 b	20,63 b	76,232	< 0,0001
Timson-Index	0,51 a	8,63 b	12,39 b	49,793	< 0,0001
<i>Betonica officinalis</i>					
Endkeimung	0,00 a	49,38 b	50,00 b	217,859	< 0,0001
Timson-Index	0,00 a	33,07 b	29,74 b	125,375	< 0,0001
<i>Clinopodium vulgare</i>					
Endkeimung	20,63 a	74,38 c	30,00 b	60,694	< 0,0001
Timson-Index	10,07 a	55,44 b	16,17 b	97,716	< 0,0001
<i>Galeopsis tetrahit</i>					
Endkeimung	3,75 b	0,00 a	10,00 b	8,623	< 0,05
Timson-Index	1,25 a	0,00 ab	2,07 b	4,771	< 0,05
<i>Origanum vulgare</i>					
Endkeimung	56,25 a	91,88 b	87,50 b	36,641	< 0,0001
Timson-Index	35,40 a	79,83 b	83,78 b	141,626	< 0,0001
<i>Prunella vulgaris</i>					
Endkeimung	0,00 a	83,13 b	92,50 c	451,531	< 0,0001
Timson-Index	0,00 a	67,38 b	87,36 c	842,662	< 0,0001
<i>Salvia nemorosa</i>					
Endkeimung	3,13 a	80,00 c	26,25 b	9,001	< 0,05
Timson-Index	0,74 a	71,46 c	21,78 b	105,301	< 0,0001
<i>Salvia pratensis</i>					
Endkeimung	2,50 a	20,63 b	16,25 b	12,829	< 0,05
Timson-Index	0,43 a	17,79 b	14,63 b	33,327	< 0,0001
<i>Teucrium botrys</i>					
Endkeimung	3,75 a	61,25 b	70,63 b	66,136	< 0,0001
Timson-Index	2,18 a	50,54 b	62,40 c	84,417	< 0,0001
<i>Teucrium chamaedrys</i>					
Endkeimung	1,88 a	28,75 b	33,13 b	36,839	< 0,0001
Timson-Index	0,22 a	18,73 b	21,53 b	70,790	< 0,0001
<i>Thymus serpyllum</i>					
Endkeimung	24,38 a	35,63 b	48,25 c	18,861	< 0,001
Timson-Index	20,18 a	32,61 b	45,50 c	25,028	< 0,001

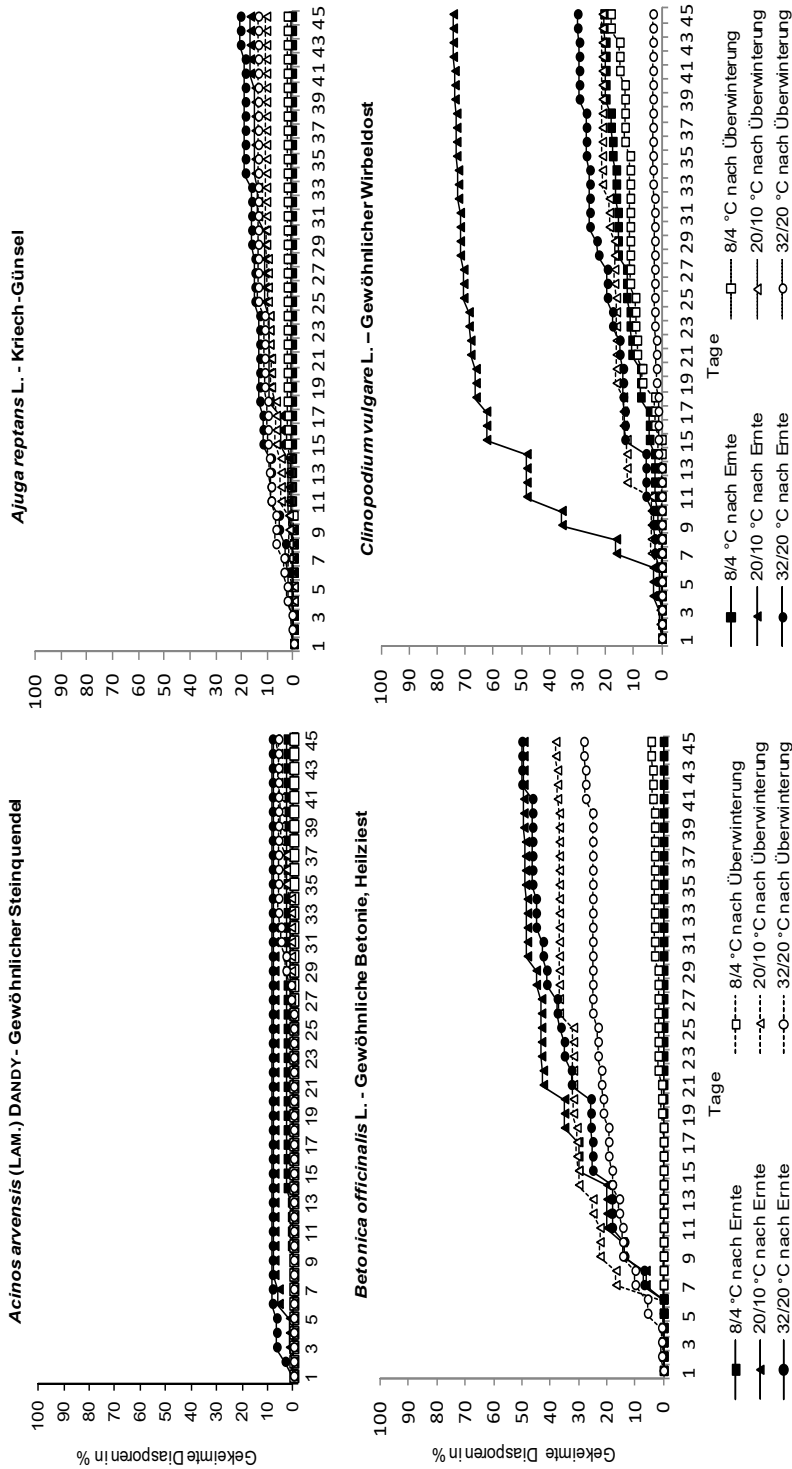


Abb. 1 Kumulativer Keimverlauf von *Acinos arvensis*, *Ajuga reptans*, *Betonica officinalis* und *Clinopodium vulgare* unter den verschiedenen Temperatur- und Licht-Regimen nach Ernte und nach Überwinterung (Versuchsdauer: 45 Tage).

Fig. 1 Cumulative germination of *Acinos arvensis*, *Ajuga reptans*, *Betonica officinalis* and *Clinopodium vulgare* under different temperature and light regimes after harvest and hibernation (duration of experiment: 45 days).

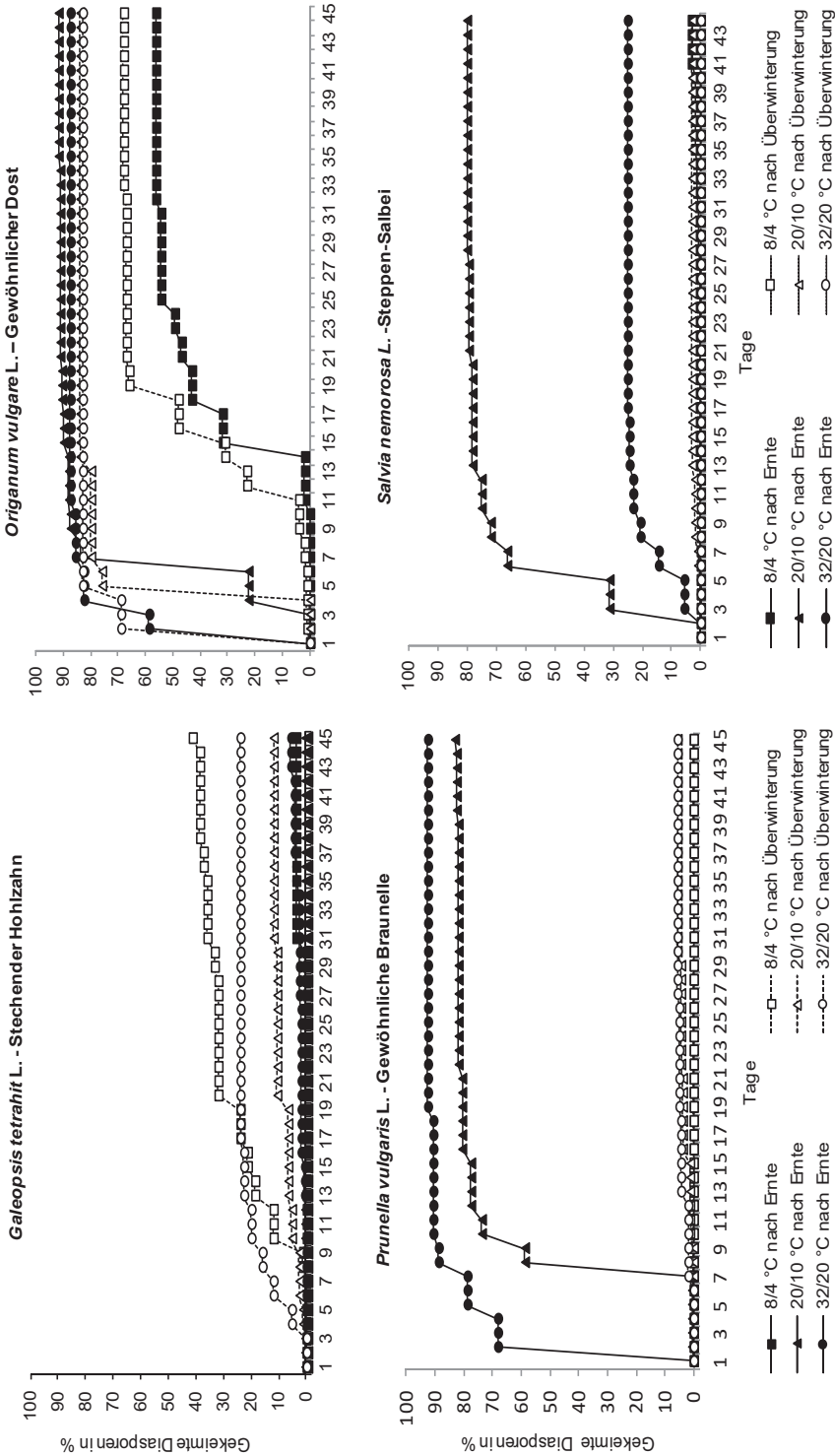


Abb. 2 Kumulativer Keimverlauf von *Galeopsis tetrahit*, *Origanium vulgare*, *Prunella vulgaris* und *Salvia nemorosa* unter verschiedenen Temperatur- und Licht-Regimen nach Ernte und nach Überwinterung (Versuchsdauer: 45 Tage).

Fig. 2 Cumulative germination of *Galeopsis tetrahit*, *Origanium vulgare*, *Prunella vulgaris* and *Salvia nemorosa* under different temperature and light regimes after harvest and hibernation (duration of experiment: 45 days).

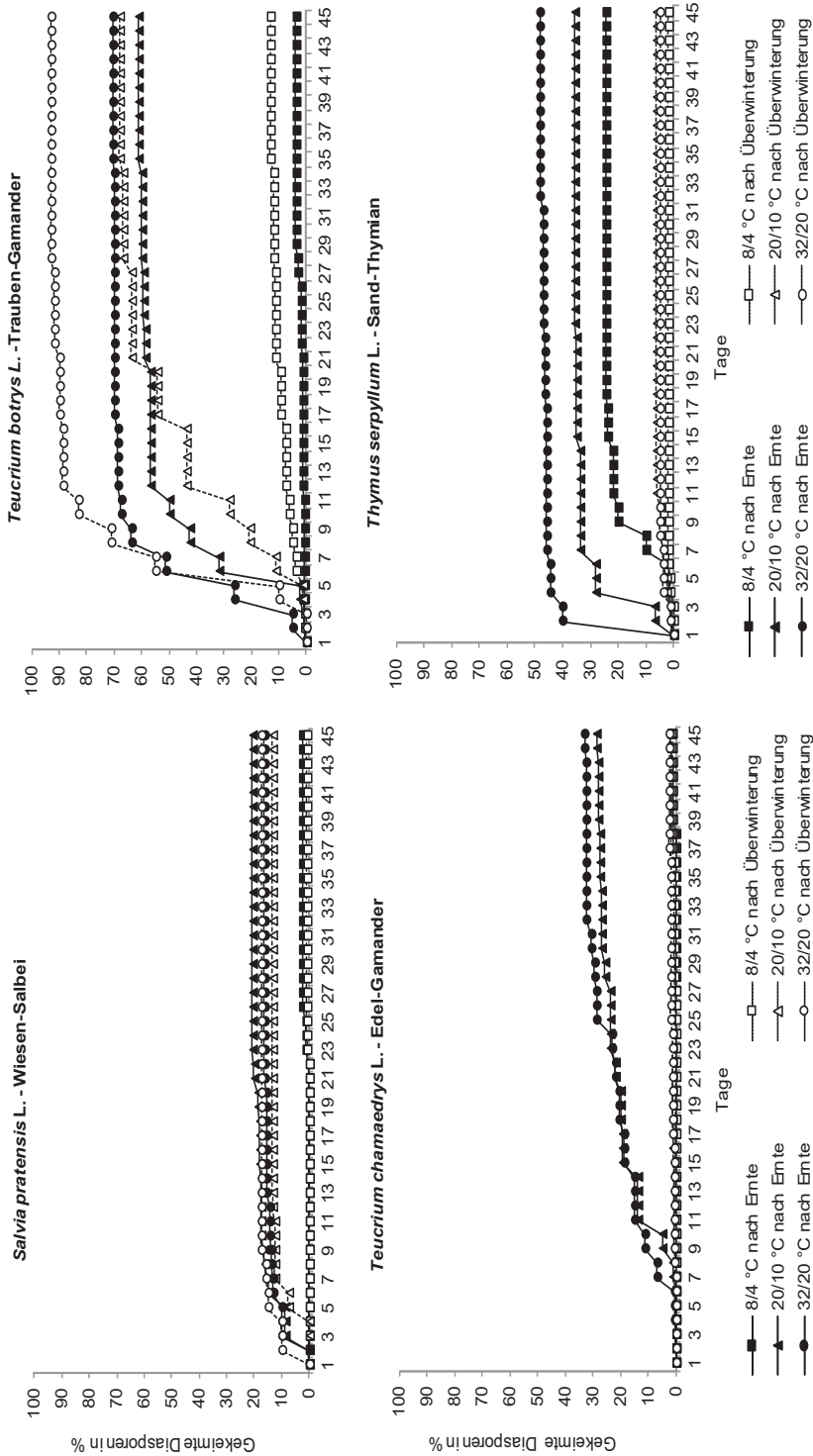


Abb. 3 Kumulativer Keimverlauf von *Salvia pratensis*, *Teucrium botrys*, *T. chamaedrys* und *Thymus serpyllum* unter verschiedenen Temperatur- und Licht-Regimen nach Ernte und nach Überwinterung (Versuchsdauer: 45 Tage).

Fig. 3 Cumulative germination of *Salvia pratensis*, *Teucrium botrys*, *T. chamaedrys* and *Thymus serpyllum* under different temperature and light regimes after harvest and hibernation (duration of experiment: 45 days).

officinalis und *Clinopodium vulgare* lagen mit Werten zwischen 21 und 38% deutlich darunter, während bei den übrigen Arten weniger als 15% der Diasporen keimten. Die Temperaturerhöhung auf 32/20°C bewirkte nur bei *Teucrium botrys* eine deutliche Zunahme keimender Diasporen auf 93%. *Origanum vulgare* zeigte mit 83% die zweithöchsten Werte. Alle anderen Arten zeigten nur geringe oder keine Veränderung der Keimung nach Temperaturerhöhung. So ergaben sich für *Origanum vulgare* und *Teucrium chamaedrys* keine signifikanten Keimunterschiede zwischen den drei Temperaturbereichen. Für *Acinos arvensis*, *Betonica officinalis*, *Prunella vulgaris*, *Salvia pratensis* und *Thymus serpyllum* gab es keine signifikanten Unterschiede in der Keimung zwischen warmen und heißen Bedingungen, während *Salvia nemorosa* (sehr geringe Werte!) ein signifikantes Keimoptimum bei 20/10°C bzw. *Ajuga reptans* und *Teucrium botrys* bei 32/20°C zeigten. Im Falle von *Clinopodium vulgare* war die Keimung unter heißen Bedingungen signifikant geringer im Vergleich zu 20/10°C und 8/4°C.

Obwohl die Keimung bei *Origanum vulgare* keinen signifikanten Unterschied zwischen den drei Temperaturstufen aufwies, zeigte der Timson-Index eine deutliche Temperaturabhängigkeit dahingehend, dass die Keimgeschwindigkeit unter kalten Bedingungen deutlich verlangsamt war. Ebenso ergab sich bei *Acinos arvensis* und *Ajuga reptans* eine signifikante Erhöhung der Keimgeschwindigkeit mit der stufenweisen Temperaturerhöhung.

Die Lebensfähigkeit der Diasporen wurde auch nach dem zweiten Keimversuch nach Überwinterung geprüft. Auch hier schwankten die Werte zwischen 0 und 81%. Das ist zum einen abhängig von der Anzahl der jeweils gekeimten Diasporen, aber auch von dem Pilzbewuchs, der bei einigen Arten weniger stark, bei den anderen Arten aber die gesamte Petrischale befallen hatte. Stark geschädigt wurden vor allem Diasporen von *Acinos arvensis*, *Ajuga reptans*, *Prunella vulgaris*, *Salvia nemorosa* und *S. pratensis*.

4.3 Vergleich der Keimung nach Ernte und nach Überwinterung

Die Interaktionsplots zeigen, ob es nach Überwinterung zu einer veränderten Keimung in Abhängigkeit von dem jeweiligen Temperatur-Licht-Regime kam (Abb. 4). Die beiden Kurven für *Acinos arvensis*, *Ajuga reptans*, *Origanum vulgare*, *Salvia pratensis* und *Teucrium botrys* verlaufen nahezu parallel, was zeigt, dass sowohl das temperaturabhängige Keimverhalten als auch die Keimgeschwindigkeit der vier Arten nach Überwinterung keine signifikanten Änderungen zeigt (Tab. 6). Obwohl die Überwinterung einen signifikanten Effekt auf die prozentuale Keimung bei *Galeopsis tetrahit* hatte, wurde die Keimgeschwindigkeit nicht signifikant beeinflusst. Bei den übrigen Arten wirkt sich die Interaktion zwischen Temperatur und Kältestratifikation zumeist hoch signifikant auf die prozentuale Keimung und die Keimgeschwindigkeit aus. Allerdings zeigten nur *Galeopsis tetrahit* und *Teucrium botrys* einen besseren Keimerfolg nach Überwinterung unter allen drei Temperaturbedingungen. Bei den übrigen Arten bewirkte die Kältestratifikation eine meist deutlich verringerte Keimung.

5 Diskussion

Die zwölf Arten aus der Familie der Lamiaceae zeigten deutliche Unterschiede in der temperaturabhängigen Keimung, und zwar sowohl im Erntejahr als auch nach Überwinterung. Ähnliches Verhalten konnte bereits in den Familien der Asteraceae (PARTZSCH 2011b), der Apiaceae (PARTZSCH 2012b), der Caryophyllaceae (PARTZSCH 2011a), der Fabaceae (PARTZSCH 2012a) und der Poaceae (PARTZSCH 2010) nachgewiesen werden. So lag bei einem Teil der in dieser Studie untersuchten Arten (*Betonica officinalis*, *Clinopodium vulgare*, *Origanum vulgare*, *Prunella vulgaris*, *Salvia nemorosa*, *Teucrium botrys*) die Keimrate bei ca. 50% bzw. deutlich darüber, während bei den übrigen Arten (*Acinos arvensis*, *Ajuga reptans*, *Galeopsis tetrahit*, *Salvia pratensis*, *Teucrium chamaedrys*, *Thymus serpyllum*) zu meist deutlich weniger als die Hälfte der Diasporen keimten. *Clinopodium vulgare* und *Salvia nemorosa* zeigten ein deutliches Keimoptimum unter warmen Bedingungen und *Galeopsis tetrahit*, *Prunella vulgaris* und *Thymus serpyllum* unter heißen Bedingungen, während die übrigen in einem breiten Temperaturbereich

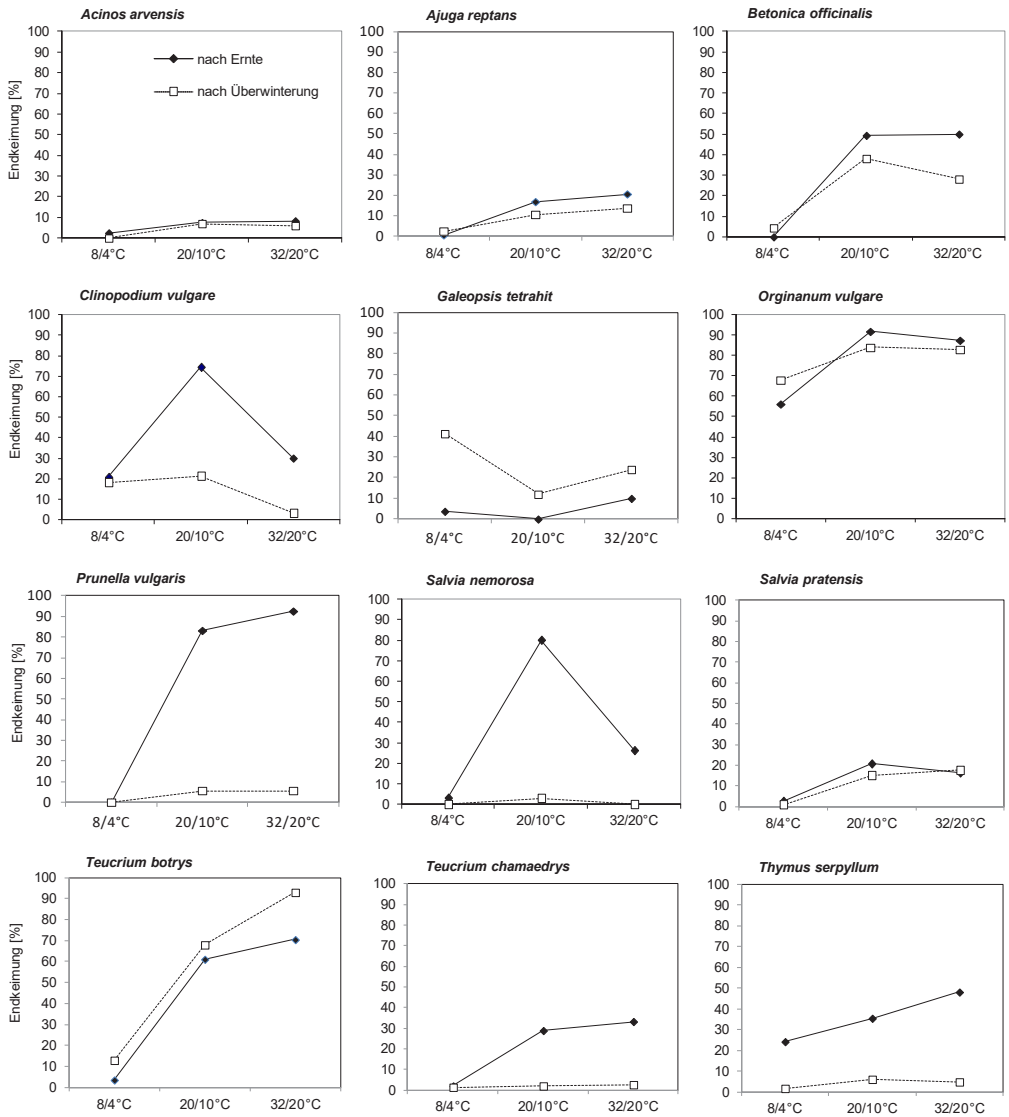


Abb. 4 Interaktionsplots der Endkeimung der zwölf untersuchten Lamiaceen-Arten zur Darstellung der Interaktionen zwischen dem Zeitpunkt des Keimansatzes (nach Ernte und nach Überwinterung) und den verschiedenen Temperatur-Licht-Regimen.

Fig. 4 Interaction plots of the final germination of the twelve species of the family Lamiaceae, showing the interactions between the time of the experiment (after harvest and after hibernation) and different temperature-light-regimes.

von warm bis heiß gut keimten. Eine Keimung unter kalten Bedingungen fand fast nicht statt. Der Vergleich mit den bereits von PARTZSCH (2009) untersuchten Lamiaceen zeigte, dass das Keimverhalten von *Prunella vulgaris* dem von *P. grandiflora* (Keimrate nach Ernte zwischen 9 und 76 % und nach Überwinterung zwischen 7 und 11 %) sehr ähnlich ist, während *Stachys recta* (nach Ernte zwischen 0 und 4 % und

Tab. 6 Interaktionen zwischen dem Zeitpunkt des Versuchsansatzes (nach Ernte und nach Überwinterung) und den verschiedenen Temperatur-Licht-Regimen in Bezug auf die prozentuale Endkeimung und den Timson-Index. Die arcsinus-wurzel-transformierten Daten wurden mit einer zweifaktoriellen ANOVA auf signifikante Unterschiede getestet (n. s. = nicht signifikant).

Table 6 Interactions between the time of the experiments (after harvest and after hibernation) and the different temperature-light-regimes in relation to the percentage of final germination and the Timson's index. The arcsinus square root transformed data were calculated by a Two-Way ANOVA (n. s. = not significant).

	d.f.	mittlere Quadratsumme	F-Wert	P-Wert
<i>Acinos arvensis</i>				
Endkeimung	2	0,009	3.077	n. s.
Timson-Index	2	0,0007	0,396	n. s.
<i>Ajuga reptans</i>				
Endkeimung	2	0,029	1.652	n. s.
Timson-Index	2	0,011	1.067	n. s.
<i>Betonica officinalis</i>				
Endkeimung	2	0,030	20.317	< 0,0001
Timson-Index	2	0,103	5.776	0,011
<i>Clinopodium vulgare</i>				
Endkeimung	2	0,150	26.913	< 0,0001
Timson-Index	2	0,084	27.332	< 0,0001
<i>Galeopsis tetrahit</i>				
Endkeimung	2	0,027	3.983	< 0,05
Timson-Index	2	0,008	2.087	n. s.
<i>Origanum vulgare</i>				
Endkeimung	2	0,037	2.599	n. s.
Timson-Index	2	0,016	1.796	n. s.
<i>Prunella vulgaris</i>				
Endkeimung	2	0,663	268.186	< 0,0001
Timson-Index	2	0,557	503.441	< 0,0001
<i>Salvia nemorosa</i>				
Endkeimung	2	0,309	690.975	< 0,0001
Timson-Index	2	0,311	78.188	< 0,0001
<i>Salvia pratensis</i>				
Endkeimung	2	0,006	0,603	n. s.
Timson-Index	2	0,005	0,747	n. s.
<i>Teucrium botrys</i>				
Endkeimung	2	0,026	2.269	n. s.
Timson-Index	2	0,025	3.329	n. s.
<i>Teucrium chamaedrys</i>				
Endkeimung	2	0,124	18.147	< 0,0001
Timson-Index	2	0,092	30.059	< 0,0001
<i>Thymus serpyllum</i>				
Endkeimung	2	0,016	4.821	< 0,05
Timson-Index	2	0,019	6.326	< 0,05

nach Überwinterung zwischen 8 und 10%) ähnlich schlecht keimt wie *Acinos arvensis*. Generell korrespondieren die Ergebnisse mit PARTZSCH (2009, 2010, 2011a, 2011b, 2012a, b), die nachweisen konnte, dass die bevorzugte Keimtemperatur von vielen Xerothermrasenarten um 20 °C und darüber liegt. Dies könnte im Zusammenhang mit den Gesamtarealen der Arten stehen, die sich von der südlich temperaten bis zur meridionalen Zone erstrecken.

Eine Ausnahme bildet *Galeopsis tetrahit*, der bevorzugt auf weniger xerothermen, teils schattigen Waldstandorten vorkommt. Nach LAUER (1953) keimt die Art optimal bei 13 °C, wohingegen bei 25 °C keine Keimung stattfindet. Auch in den vorliegenden Untersuchungen zeigt die Art nach der Ernte bei allen Temperaturen eine nur sehr geringe Keimung; diese wurde aber nach Überwinterung vor allem unter kalten Temperaturen stark gefördert. Nach JÄGER (2011) handelt es sich sowohl bei *Galeopsis tetrahit* als auch bei *Teucrium botrys* um Kältekeimer, die erst nach Durchlaufen einer Kälteperiode zu keimen beginnen. Dies kann für beide Arten bestätigt werden, da sie nach Überwinterung eine mehr oder weniger starke Keimförderung erfuhren. Bei beiden Arten handelt es sich um sommerannuelle Therophyten, die erst im nächsten Frühjahr keimen. Auch *Acinos arvensis* gehört zu dieser Lebensform; eine Förderung der Keimung nach Überwinterung konnte allerdings nicht festgestellt werden.

Der Test auf Lebensfähigkeit der nichtgekeimten und in den Petrischalen verbleibenden Diasporen ergab kein einheitliches Bild. Viele Diasporen waren durch die lange Lagerung im feuchten Milieu und auch durch Pilzbefall geschädigt. Meist war der Pilzbefall unter warmen und heißen Bedingungen stärker als unter kalten Bedingungen, da Pilze für ihr Wachstum ein feucht-warmes Milieu bevorzugen. So sind die Werte zur Überlebensfähigkeit der Diasporen wenig belastbar und lassen keine verlässlichen Aussagen über die generelle Lebensfähigkeit der Diasporen zu.

Auffällig ist, dass bei den meisten Arten nicht alle Diasporen vollständig keimten. Ein solches Keimverhalten wird als „asynchrone Keimung“ bezeichnet (GASQUE & GARCIA-FAYOS (2003) und gewährleistet, dass selbst bei guten Keimbedingungen nur ein Teil der gesamten Samenpopulation einer Art bereit ist, zu einer bestimmten Zeit zu keimen (GUTTERMANN 1992). Diese Form der Keimung kommt vor allem in der Familie der Poaceae vor (FENNER 1985, PARTZSCH 2010). Dies ist ein Hinweis auf vorliegende Dormanz bei einem Teil der Diasporen. Falls es sich um eine physiologische Dormanz handelt, müssten die keimungshemmenden Substanzen sowohl durch die natürliche Kältestratifikation als auch die längere Lagerung der Diasporen im Boden abgebaut werden und sie müssten danach deutlich besser keimen als im Erntejahr, wie es bei *Galeopsis tetrahit* und *Teucrium botrys* der Fall ist. Dies stimmt mit den Untersuchungen von ALBRECHT & MCCARTHY (2006) überein, die für *Collinsonia canadensis* (Lamiaceae) eine physiologische Dormanz fanden und bei der eine 12-wöchige Kältestratifikation eine schnellere und bessere Keimung bewirkte als eine 4- bzw. 8-wöchigen Stratifikation. Im natürlichen Habitat streut die Art ihre Diasporen von Mitte- bis Spätherbst aus und keimt nach Überwindung der endogenen Samenruhe und nach Durchlaufen der Winterperiode im nächsten Frühjahr.

Ein physiologische Dormanz konnte für einige Arten aus der Familie der Apiaceae gezeigt werden, die nach Überwinterung deutlich besser und schneller, vor allem auch bei niedrigen Temperaturen keimten (OJALA 1985, PARTZSCH 2012 b). Dies war bei vielen der in dieser Studie untersuchten Arten nicht der Fall und so könnte bei den Lamiaceen auch eine physikalische Dormanz aufgrund des stark verhärteten Perikarps der Nussfrüchte vermutet werden. Die geringe Permeabilität der Frucht- bzw. Samenschale (artspezifisch unterschiedlich) führte deshalb bei einer Reihe von Lamiaceen-Arten nur bei relativ hohen Gaben von Gibberellinsäure zu einer Keimförderung (THOMPSON 1969). Die Dormanz bei den Lamiaceae könnte aber auch durch den hohen Gehalt an ätherischen Ölen in der Fruchtschale verursacht werden, der wahrscheinlich unter natürlichen Bedingungen erst durch die Auswaschung der hemmenden Substanzen durch Regenwasser bewirkt wird. Es ist eine Anpassungsstrategie zur Keimungsverzögerung bei hohen Niederschlagsmengen in der frühen Phase der Regenperiode, die im mediterranen Klima meist durch Trockenperioden unterbrochen wird (TANOS et al. 1995).

JÄGER (2011) gibt für *Acinos arvensis*, *Ajuga reptans*, *Galeopsis tetrahit*, *Origanum vulgare*, *Prunella vulgare* und *Teucrium chamaedrys* an, dass sie langlebige Diasporen bilden. Auch in der Datenbank von THOMPSON et al. (1997) findet sich mit Ausnahme von *Acinos arvensis*, *Betonica officinalis* und *Salvia*

nemorosa eine Vielzahl von Hinweisen auf den Diasporenbanktyp der jeweiligen Art, zum Teil mit Mehrfachnennungen (Tab. 1). Außerdem werden für die Lebensdauer der Diasporen im Boden für *Galeopsis tetrahit* zwischen zwei und mehr als 24 Jahre, für *Origanum vulgare* zwischen mehr als drei und mehr als 20 Jahre, für *Prunella vulgaris* mehr als ein und mehr als 45 Jahre und *Teucrium chamaedrys* mehr als 20 Jahre angegeben (THOMPSON et al. 1997). WÄLDCHEN et al. (2005) gaben eine Lebensdauer der Diasporen für *Galeopsis tetrahit* zwischen 35 und 68 Jahre und für *Teucrium botrys* von mehr als 60 Jahre an. Die hohe Lebensdauer der Diasporen der beiden letztgenannten Arten könnte mit ihrer Lebensform bzw. Lebensdauer der Individuen insgesamt zusammenhängen. So bilden kurzlebige Arten (Therophyten) meist langlebige Diasporen aus (SILVERTOWN 1981). Ähnliches müsste dann auch für *Acinos arvensis* gelten.

Sowohl aus dem Keimverhalten als auch den Literaturangaben zum Diasporenbanktyp und der Langlebigkeit der Diasporen im Boden (THOMPSON et al. 1997, JÄGER 2011, WÄLDCHEN et al. 2005) lässt sich für die in dieser Studie untersuchten Lamiaceen-Arten generell ein langzeit-persistenter Diasporenbanktyp ableiten.

Die Keimbereitschaft und damit die Fähigkeit zum Aufbau einer kurz- bzw. langlebigen Diasporenbank im Boden hängen eng mit der Lebensdauer und somit mit der Lebensform der Pflanzen zusammen. So besteht eine gegenläufige Abhängigkeit (trade-off) zwischen dem Lebensalter der Pflanzen und der Lebensdauer der Diasporen (THOMPSON et al. 1993, REES 1994, 1997). Rückschlüsse darauf lassen sich unter anderem aus dem Keimverhalten der Arten ziehen (OTTE et al. 2006). So gehören *Acinos arvensis*, *Galeopsis tetrahit* und *Teucrium botrys* zu den sommerannuellen Therophyten, die durch langlebige Diasporen gekennzeichnet sind (PECO et al. 2003; FENNER & THOMPSON 2005). *Acinos arvensis* und *Galeopsis tetrahit* zeigten eine verzögerte Keimung, die im Zusammenhang mit der Langlebigkeit der Diasporen stehen könnte. Demgegenüber keimte aber *Teucrium botrys* fast vollständig nach Überwinterung, wodurch sein Diasporenreservoir im Boden aufgebraucht wäre. Bei dieser Art könnte es sich eher um einen kurzzeitig persistenten Diasporenbanktyp handeln. Die beiden Chamaephyten *Teucrium chamaedrys* und *Thymus serpyllum* keimten ähnlich, im Erntejahr zu ca. 30 % und nach Überwinterung zu ca. 6 % und weniger, obwohl die in den Petrischalen verbliebenen Diasporen fast vollständig lebensfähig waren. Die übrigen Hemikryptophyten zeigten ein sehr variables Keimverhalten, sodass sich keine Zusammenhänge zwischen Lebensform und Keimverhalten ableiten lassen.

Die Keimung der untersuchten Arten wurde unter Simulierung natürlicher Umweltbedingungen bei einem Licht-Dunkel-Wechsel durchgeführt, da Licht für viele Arten wichtig ist (FENNER & THOMPSON 2005). Nach JÄGER (2011) sind bei *Betonica officinalis*, *Prunella vulgaris*, *Salvia nemorosa*, *Teucrium chamaedrys* und *Thymus serpyllum* Lichtkeimer. Es besteht ein Zusammenhang zwischen dem Lichtbedarf für die Keimung und der Diasporengröße (MILBERG et al. 2000). So ist die Keimung von großsamigen Arten weniger vom Licht abhängig und somit weniger empfindlich gegenüber dichten Vegetationsdecken. Bei den meisten der in dieser Studie untersuchten Lamiaceen handelt es sich jedoch um kleinsamige Arten, deren Keimung durch Licht begünstigt werden könnte.

6 Zusammenfassung

PARTZSCH, M.: Zur Keimungsbiologie von zwölf ausgewählten Xerothermrasen-, Saum- und Waldarten - Teil 6: Lamiaceae. - *Hercynia* N. F. 49 (2016): 27 – 45.

Die Keimung von Arten gilt zunehmend als wichtiges funktionelles Merkmal zur Erklärung der Struktur und Dynamik innerhalb von Pflanzengesellschaften. Allerdings sind vergleichbare Daten bis heute schwer verfügbar. Mit der vorliegenden Studie soll die Serie zum Keimverhalten unter standardisierten Bedingungen fortgesetzt werden. Es wurden zwölf Arten aus der Familie der Lamiaceae untersucht: *Acinos arvensis*, *Ajuga reptans*, *Betonica officinalis*, *Clinopodium vulgare*, *Galeopsis tetrahit*, *Origanum vulgare*, *Prunella vulgaris*, *Salvia nemorosa*, *S. pratensis*, *Teucrium botrys*, *T. chamaedrys*, *Thymus serpyllum*. Unter drei Temperatur-Licht-Regimen (8 / 4 °C, 20 / 10 °C, 32 / 20 °C; 12 h Licht: 12 h Dunkelheit; 45 Tage), die die klimatischen Verhältnisse im Frühjahr, Sommer und Herbst in Mitteldeutschland simu-

lieren, wurden die optimalen Keimansprüche der Arten im Erntejahr untersucht. Ein Teil der Diasporen wurde einer natürlichen Kältestratifikation durch Überwinterung ausgesetzt und im darauf folgenden Frühjahr einem weiteren Keimtest unterzogen. Vor und nach den Keimtests wurden die Diasporen auf Lebensfähigkeit geprüft.

Die Ergebnisse zeigten, dass ein Teil der Arten (*Betonica officinalis*, *Clinopodium vulgare*, *Origanum vulgare*, *Prunella vulgaris*, *Salvia nemorosa*, *Teucrium botrys*) zu ca. 50% bzw. deutlich mehr und der andere Teil (*Acinos arvensis*, *Ajuga reptans*, *Galeopsis tetrahit*, *Salvia pratensis*, *Teucrium chamaedrys*, *Thymus serpyllum*) in deutlich geringem Umfang keimten. *Clinopodium vulgare* und *Salvia nemorosa* zeigten ein signifikantes Keimoptimum unter warmen Bedingungen und *Prunella vulgaris* und *Thymus serpyllum* unter heißen Bedingungen, während die übrigen Arten in einem breiten Temperaturbereich von warm bis heiß gut keimten. Eine Keimung unter kalten Bedingungen fand fast nicht statt. Nur bei *Galeopsis tetrahit* und *Teucrium botrys* wurde die Keimung durch Überwinterung gefördert (Kältekeimer). Die meisten Arten zeichneten sich durch eine asynchrone Keimung aus (Ausnahme: *Origanum vulgare*, *Teucrium botrys*), wobei nur ein Teil der Diasporen keimte. Der anschließende Test auf Lebensfähigkeit zeigte jedoch, dass die Diasporen noch lebensfähig waren. Aus dem Keimverhalten und den Literaturangaben lässt sich ableiten, dass die Diasporen der untersuchten Lamiaceen infolge einer physiologischen bzw. physikalischen Dormanz eine langzeit-persistente Diasporenbank im Boden ausbilden.

7 Danksagung

Für die Unterstützung bei der Durchführung der Keimversuche bedanke ich mich ganz herzlich bei Frau Christine Voigt. Für die Bereitstellung der Klimadaten danke ich Herrn Dr. Jürgen Döring. Für die kritische Durchsicht des Manuskriptes bedanke ich mich bei Frau Prof. Isabell Hensen und Herrn Dr. Anselm Krumbiegel.

8 Literatur

- ALBRECHT, M. A., MCCARTHY, B. C. (2006): Seed germination and dormancy in the medicinal woodland herbs *Collinsonia canadensis* L. (Lamiaceae) and *Dioscorea villosa* L. (Dioscoreaceae). - Flora: 201: 24 – 31.
- BASKIN C. C., BASKIN, J. M. (2001): Seeds - Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. - Academic Press, Chapman & Hall, London.
- BASKIN C. C., BASKIN, J. M. (2004): A classification system for seed dormancy. - Seed Sci. Res. 14: 1 – 16.
- BRÄNDEL, M. (2006): Effect of temperatures on dormancy and germination in three species in the Lamiaceae occurring in northern wetlands. - Wetlands Ecol. Manage. 14: 11 – 28.
- BEKKER, R. M., BAKKER, J. P., GRANDIN, U., KALAMEES, R., MILBERG, P., POSCHLOD, P., THOMPSON, K., WILLEMS, J. H. (1998): Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. - Funct. Ecol. 12: 834 – 842.
- COCHRANE, A., BROWN, K., MEESON, N., HARDING, C. (1999): The germination requirements of *Hernigenia exilis* (Lamiaceae) - seed plug removal and gibberellic acid as a successful technique to break dormancy in an arid zone shrub from Western Australia. - CALMScience 3: 21 – 30.
- DONOHUE, K., CASAS, K. K., BURGHART, L., KOVACH, L. K., WILLIS, C. G. (2010): Germination, post germination adaptation, and species ecological ranges. Ann. Rev. Ecol., Evol. Syst. 41: 293 – 319.
- DÖRING J., BORG, H. (2008): Ist das Klima von Halle (Saale) noch „normal“? Betrachtungen anhand der Temperatur- und Niederschlagsreihe von 1851 bis heute. - Hercynia N. F. 41: 3 – 21.
- FENNER, M., THOMPSON, K. (2005): The ecology of seeds. - Cambridge University Press, Cambridge.
- FINCH-SAVAGE, W. E., LEUBNER-METZGER, G. (2006): Seed dormancy and the control of germination. - New Phytologist 171: 501 – 523.
- GASQUE, M., GARCIA-FAYOS, P. (2003): Seed dormancy and longevity in *Stipa tenacissima* L. (Poaceae). - Plant Ecol. 168: 279 – 290.
- GRIME, J. P., JEFFREY, D. W. (1965): Seedling Establishment in Vertical Gradients of Sunlight. J. Ecol. 53: 621 – 642.

- HENDRY, G. A., GRIME, J. P. (1993): *Methods in Comparative Plant Ecology*. - Chapman & Hall, London.
- HONDA, Y. (2008): Ecological correlations between the persistence of the soil seed bank and several plant traits, including seed dormancy. - *Plant Ecol.* 196: 301 – 309.
- ISTA (2003): *International rules for seed testing*. - Zurich, Switzerland.
- JÄGER, E. J. (ed.) (2011): *Exkursionsflora von Deutschland, begründet von ROTHMALER W., Gefäßpflanzen: Grundband. 20. Aufl.* - Spektrum Akad. Verlag, Heidelberg.
- JIMÉNEZ-ALFARO, B., SILVEIRA, F. A. O., FIDELIS, A., POSCHLOD, P., COMMANDER, L. E. (2016): Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. - *J. Veg. Sci.*, online-first: DOI: 10.1111/jvs.12375.
- KATTGE, J., DÍAZ, S., LAVOREL, S., PRENTICE, I. C., LEADLEY, P., BÖNISCH, G., GARNIER, E., WESTOBY, M., REICH, P. B., (...) & WIRTH, C. (2011): TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biol.* 17: 2905 – 2935.
- KHAN, M. A., UNGAR, I. A. (1996): Influence of salinity and temperature on the germination of *Haloxylon recurvum* Bunge ex Boiss. - *Ann. Bot.* 78: 547 – 551.
- KHAN, M. A., UNGAR, I. A. (1997): Alleviation of seed dormancy on the desert forb *Zygophyllum simplex* L. from Pakistan. - *Ann. Bot.* 80: 395 – 400.
- KLOTZ, S., KÜHN, I., DURKA, W. (2002): BIOLFLOR: Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. - *Schr.R. Veg.kd.* 38: 1 – 235.
- LAUER, E. (1953): Über die Keimtemperatur von Ackerunkräutern und deren Einfluss auf die Zusammensetzung von Unkrautgesellschaften. - *Flora* 140: 551 – 595.
- MOLES, A. T., HODSON, D. W., WEBB, C. J. (2000): Seed size and shape and persistence in the soil in the New Zealand flora. - *Oikos* 89: 541 – 545.
- MORGAN, J. W. (1998): Comparative germination responses of 28 temperate grassland species. - *Austr. J. Bot.* 46 (2): 209 – 219.
- OJALA, A. (1985): Seed dormancy and germination in *Angelica archangelica* subsp. *archangelica* (Apiaceae). - *Ann. Bot. Fenn.* 22: 53 – 62.
- OTTO, B. (2002): Merkmale von Samen, Früchten, generativen Geminulen und generativen Diasporen. - In: Klotz, S., Kühn, I., Durka, W.: BIOLFLOR - Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. - *Schr.R. Veg.kunde* 38: 177 – 196.
- OTTE, A., BISSELS, S., WALDHARDT, R. (2006): Samen-, Keimungs- und Habitateigenschaften: Welcher Parameter erklärt Veränderungstendenzen in der Häufigkeit von Ackerwildkräutern in Deutschland? - *J. Plant Diseases and Protection*. Sonderh. XX: 507 – 516.
- PARTZSCH, M. (2009): Zur Keimungsbiologie acht ausgewählter ephemerer Xerothermrassenarten. - *Hercynia N. F.* 42: 93 – 110.
- PARTZSCH, M. (2010): Zur Keimungsbiologie von zehn ausgewählten xerothermen Grasarten. - *Hercynia N. F.* 43: 299 – 317.
- PARTZSCH, M. (2011a): Zur Keimungsbiologie ausgewählter Xerothermrassenarten - Teil 2: Caryophyllaceae. - *Hercynia N. F.* 44: 127 – 144.
- PARTZSCH, M. (2011b): Zur Keimungsbiologie ausgewählter Xerothermrassenarten - Teil 3: Asteraceae. - *Hercynia N. F.* 44: 211 – 227.
- PARTZSCH, M. (2012a): Zur Keimungsbiologie von zehn ausgewählten Ruderal- und Xerothermrassenarten – Teil 4: Fabaceae. - *Hercynia N. F.* 45: 125 – 144.
- PARTZSCH, M. (2012b): Zur Keimungsbiologie von zehn ausgewählten Ruderal- und Xerothermrassenarten – Teil 5: Fabaceae. - *Hercynia N. F.* 45: 173 – 192.
- PARTZSCH, M., FAULHABEN, M., MEIER, T. (eingereicht): The effect of the dominant grass *Festuca rupicola* on the establishment of rare forbs in semi-dry grasslands - *Folia Geobot.*
- PÉREZ-FERNÁNDEZ, M. A., CALVO-MAGRO, E., MONTANERO-FERNÁNDEZ, J., OYOLA-VELASCO, J. A. (2006): Seed germination in response to chemicals: Effect of nitrogen and pH in the media. - *J. Environ. Biol.* 27 (1): 13 – 20.
- REES, M. (1994): Delayed germination of seeds: a look at the effects of adult longevity, the timing of reproduction, and population age/stage structure. - *Am. Nat.* 144: 43 – 64.
- REES, M. (1997): Evolutionary ecology of seed dormancy and seed size. - In: Silvertown, J., Franco, M., Harper, J. L. (eds.): *Plant life histories. Ecology, phylogeny and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SILVERTOWN, J. (1981): Seed size, life span, and germination date as coadapted features of plant life history. - *Am. Nat.* 118: 860 – 864.
- SPSS (2015) *SPSS for Windows 21.0*. - SPSS, Chicago.
- TER BORG, S. J. (2005): Dormancy and germination of six *Rhinanthus* species in relation to climate. - *Folia Geobot.* 40: 243 – 260.
- THANOS, C. A., COSTAS C., KADIS, C. C., SKAROU, F. (1995): Ecophysiology of germination in the aromatic plants thyme, savory and oregano (Labiatae). - *Seed Sci Res.* 5: 161 – 170.

- THOMPSON, K., BAND, S. R., HODGSON, J. G. (1993): Seed size and shape predict persistence in soil. - *Funct. Ecol.* 7: 236 – 241.
- THOMPSON, K., BAKKER, J. P., BEKKER, R. M. (1997): *The soil seed banks of north west Europe: methodology, density and longevity.* - University Press, Cambridge.
- THOMPSON, K., CERIANI, R. M., BAKKER, J. P., BEKKER, R. M. (2003): Are seed dormancy and persistence in soil related? - *Seed Sci. Res.* 13: 97 – 100.
- THOMPSON, P. A. (1969): Germination of Species of Labiatae in Response to Gibberellins. - *Physiol. Plant.* 22: 575 – 586.
- THOMPSON, P. A. (1970): Germination of Species of Caryophyllaceae in Relation to their Geographical Distribution in Europe. - *Ann. Bot.* 34 (2): 427-449.
- TIMSON, J. (1965): New method of recording germination data. - *Nature* 207: 216 – 217.
- VANDELOOK, F., VAN DE MOER, D., VAN ASSCHE, J. A. (2008): Environmental signals for seed germination reflect habitat adaptations in four temperate Caryophyllaceae. - *Funct. Ecol.* 22: 470 – 478.

Manuskript angenommen: 1. September 2016

Anschrift der Autorin:

Dr. rer. nat. Monika Partzsch

Martin-Luther-Universität Halle, Institut für Biologie, Abt. Geobotanik u. Botanischer Garten,

Am Kirchtor 1, D-06108 Halle

E-Mail: monika.partzsch@botanik.uni-halle.de