

Steckbriefe zum Keimverhalten von 240 Pflanzenarten - Teil 2: Zusammenhang zwischen Keimverhalten und verschiedenen Pflanzenmerkmalen

Monika PARTZSCH

8 Abbildungen und 7 Tabellen

Abstract

PARTZSCH, M.: Characteristics of germination biology of 240 plant species - Part 2: Relationship between germination behavior and different plant traits. - *Hercynia N. F.* 53/2 (2020): 357 – 384.

Germination percentage and germination velocity were investigated on 240 plant species at cold (8/4 °C), warm (20/10 °C) and hot (32/20 °C) temperature-light changing conditions in climate chambers over six weeks. One part of the diaspores was tested in the year of harvest and the other part after hibernation. The big data set allowed investigating the relationship between germination behavior and several morphological-anatomical, phylogenetical and ecological plant traits. All species showed a mean germination of 40 % under warm condition, which did not increase on hot conditions. Germination under cold conditions was generally low, but increased after hibernation. The species of the family Campanulaceae showed best germination, followed by species of Asteraceae, Dipsacaceae, and Scrophulariaceae with highest values between 50 – 70 %. After hibernation the species of all families germinated better under cold but not under warm and hot conditions. For the Apiaceae a significant increase of germination was found under all three temperature-light conditions after hibernation, which reflects a physiological and morpho-physiological dormancy, respectively. These were also relevant for the Ranunculaceae and the species of Asparagales. The species of Fabaceae germinated faster and better after hibernation, but the results were not significant. For this family a physical dormancy is known, similar like for the Lamiaceae and the Boraginaceae. The species of the other families did not show dormancy, but they did not germinate completely, which is called as asynchronous germination. In connection to the habitat preference the species of salt locations and ruderal locations showed best germination. Germination of the hemicryptophytes, geophytes and chamaephytes was significantly depending on temperature, with best values under warm and hot conditions. The therophytes germinated similar under all three temperature conditions. This germination behavior strongly corresponds with the life duration of the species, where the annual species showed not significant differences in comparing with the biennial and the perennial species. The comparison of the species without organs for vegetative reproduction, which are just able for generative reproduction, with the species with different organs for vegetative reproduction, did not show clear differences. The effect of temperature of the species without organs for vegetative reproduction was only significant; the differences of the species with vegetative reproduction were highly significant. Only species with rootstock and onions showed no significant differences. The species with the different strategy types germinated very similar, but best results showed the species with S-strategy. Temperature had no significant effect on the

germination of species with R- and S-strategy. Despite the big data set, there were found only low negative correlations between the germination percentage and the diaspore weight (but not of diaspore size), but only under warm conditions.

The present study shows that germination is a very variable process which is in connection with several morphological-anatomical, phylogenetical and ecological plant traits. Over all it is strongly affected by the environmental conditions.

Key words: germination, plant traits, plant family, habitat preference, life form, life duration, vegetative reproduction, strategy type

1 Einführung

Bei der Etablierung von pflanzlichen Individuen ist die Keimung der erste und wichtigste Prozess, der die Fitness einer Art 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, YANG et al. 2020). Die Spannbreite der Bedingungen unter denen ein Same keimt, wird als Keimungsnische bezeichnet und ist ein Schlüsselfaktor für die pflanzliche Regenerationsnische (GRUBB 1977, WAGNER et al. 2011). Diese wird bestimmt durch die Adaptationsfähigkeit, die ökologische Amplitude und die geographische Verbreitung einer Pflanzenart (DONOHUE et al. 2010). Unten den verschiedenen Dimensionen dieser Faktoren, die die Keimungsnische bestimmen, ist die Umgebungstemperatur von überragender Bedeutung, da sie sowohl die Keimung als auch die Dormanz bestimmt (FENNER & THOMPSON 2005). Die Umgebungstemperatur kontrolliert den Zeitpunkt der Keimung und die darauffolgenden Entwicklungsstadien der Pflanzen (DONOHUE 2005).

Der Zeitpunkt der Keimung ist besonders wichtig in saisonalen Klimaten, wo die Arten der natürlichen Selektion unterworfen sind und diese die Ausprägung anderer Merkmale der Lebensgeschichte der Pflanzen bestimmen (DONOHUE et al. 2005a, b, c). Für das Verständnis der Beziehungen zwischen Keimungsnische und Umwelt ist deshalb die Adaptation der Pflanzen an ihr jeweiliges Habitat bedeutend (OTTE et al. 2006, VANDERLOOK et al. 2008, WANG et al. 2009, AL-HAWIJA et al. 2012, FERNÁNDEZ-PASCUAL et al. 2013, TUDEL-ISANTA et al. 2018). Vergleichende Untersuchungen haben gezeigt, dass das Keimverhalten der Arten mit ihrer Lebensform bzw. ihrer Lebensdauer korreliert (GROSS 1984, GRIME et al. 1981, FIGUEROA 2003, WANG et al. 2009). Ebenso wurde von verschiedenen Autoren geprüft, ob es einen Zusammenhang zwischen dem Keimungserfolg und der Ausbildung von vegetativen Speicherorganen gibt (HOYLE et al. 2015). Da die Keimung auch einen starken Einfluss auf die Konkurrenzfähigkeit von Arten innerhalb ihrer Pflanzengesellschaften haben kann, lässt sich eine Beziehung zwischen Keimung und Strategietyp der Pflanzen vermuten (GRIME 1974, 2006).

Es wurde auch ein Zusammenhang zwischen der Phylogenie der Arten und verschiedenen Pflanzenmerkmalen gefunden (LEISHMAN et al. 1995, CORNELISSEN et al. 2003, FIGUEROA 2003, BU et al. 2007, WU & DU 2007, WANG et al. 2009, MIGLÉCZ et al. 2013, KOUTSOVOULOU et al. 2014, BU et al. 2018). Da die Zugehörigkeit zu einer Pflanzenfamilie den jeweiligen Fruchttyp bestimmt, sind spezielle

Samenmerkmale wie Samengewicht und Samengröße davon abhängig. Es wurden auch Zusammenhänge zwischen der Lebensdauer der Diasporen 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 Diasporengröße und der Lebensdauer der Pflanzen. Während biennelle und perennierende Arten eine ähnliche Spannweite in der Diasporenbank aufweisen, haben annuelle Arten signifikant leichtere Diasporen als längerlebige Kräuter (SILVERTOWN 1981, MOLES et al. 2000). Die geringe Diasporenbank 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).

Mehrere Autoren haben Zusammenhänge zwischen dem Keimverhalten und der Größe bzw. dem Gewicht der Diasporen festgestellt. So wurden positive Korrelationen gefunden, wenn verschiedene Individuen ein und derselben Art untersucht worden sind (VERA 1997, WEIS 1982) oder Arten innerhalb einer Pflanzenfamilie (Poaceae: WU & DU 2007; Brassicaceae: MIGLÉCZ et al. 2013; Campanulaceae: KOUTSOVOULOU et al. 2014). Auch konnte bei der Untersuchung eines breiten Spektrums von verschiedenen Graslandarten ein positiver Zusammenhang gefunden werden (SILVERTOWN 1981, JAKOBSSON & ERIKSSON 2000). Andererseits gab es auch eine Reihe von Studien, die keine Korrelation zwischen Keimung und Diasporengröße bzw. -gewicht fanden (ERIKSSON 1999, PARTZSCH 2010, PARTZSCH et al. 2018) oder sogar negative Korrelationen nachweisen konnten (COUNTS & LEE 1991, BU et al. 2007).

Der physiologische Prozess der Keimung ist also auf vielfältige Weise mit den verschiedenen morphologisch-anatomischen, den phylogenetischen und den ökologischen Merkmalen einer Pflanzenart verknüpft. Die Daten zur Keimungsbiologie von 240 Pflanzenarten aus der Studie von PARTZSCH (2020) erlauben es, diese Zusammenhänge zu prüfen und folgende Fragen zu beantworten:

1. Welchen Temperaturbereich (kalt, warm, heiß) bevorzugen die ausgewählten Arten unserer Breite für eine optimale Keimung?
2. Gibt es einen Zusammenhang zwischen dem Keimverhalten und der Familienzugehörigkeit?
3. Gibt es einen Zusammenhang zwischen dem Keimverhalten und der Habitatpräferenz?
4. Gibt es einen Zusammenhang zwischen dem Keimverhalten und der Lebensform bzw. der Lebensdauer der Arten?
5. Gibt es einen Zusammenhang zwischen dem Keimverhalten und den vegetativen Reproduktionsorganen im Boden?
6. Gibt es einen Zusammenhang zwischen dem Keimverhalten und dem Strategietyp der Arten?
7. Gibt es einen Zusammenhang zwischen dem Keimverhalten und dem Diasporengewicht bzw. der -größe der Arten?

2 Material und Methoden

2.1 Auswahl der Pflanzenarten

In der Analyse zur Keimungsbiologie von 240 Gefäßpflanzenarten aus PARTZSCH (2020) wird ein breites Spektrum der Pflanzenfamilien aus unseren Breiten (temperate Zone), bevorzugt Mitteleuropa, erfasst (Tab. 1 im Appendix). Die Arten gehören insgesamt 38 Pflanzenfamilien an. In die statistische Auswertung wurden aber nur 14 Familien einbezogen, von denen mindestens fünf Pflanzenarten hinsichtlich ihrer Keimungsbiologie untersucht worden sind. Außerdem wurden krautigen, monokotyle Vertreter der Alliaceae, der Anthericaceae, der Hyacinthaceae, der Iridaceae und der Liliaceae zu den Asparagales zusammengefasst (nach JÄGER 2017) und in die Analyse einbezogen.

Die Angaben zu den verschiedenen Pflanzenmerkmalen wie die Familienzugehörigkeit, die Habitatpräferenz, die Lebensdauer, die Lebensformen, das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein von Organen zur vegetativen Vermehrung, die Strategietypen und Diasporengröße bzw. -gewicht wurden von JÄGER (2017) und aus BiolFlor (KLOTZ et al. 2002) entnommen.

2.2 Erhebung der Keimdaten

Die Untersuchungen zur Keimungsbiologie erfolgten in speziellen Keimschränken, wobei der erste Ansatz nach der Ernte und der zweite Keimansatz nach der Überwinterung (natürliche Kältestratifikation) im nächsten Frühjahr stattfanden. Es wurde jeweils ein Lichtregime von 12 Stunden Helligkeit und 12 Stunden Dunkelheit beibehalten; die Temperaturen in den verschiedenen Lichtphasen variierten jedoch. Folgende Temperatur-Licht-Varianten wurden getestet: a) 8 °C bei Licht und 4 °C im Dunkeln; b) 20 °C bei Licht und 10 °C; c) 32 °C bei Licht und 20 °C im Dunkeln. Dies sollte kalte, warme und heiße Witterungsbedingungen simulieren, wie sie in verschiedenen Phasen der Vegetationsperiode bei uns auftreten.

2.3 Statistische Analyse der Keimdaten

Für die statistische Auswertung wurden die Werte für die prozentuale Endkeimung (nach 45 Tagen) 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 einfaktorische ANOVA mit anschließendem Post hoc Tukey-Test und Prüfung der Signifikanz auf dem Niveau von $p \leq 0,05$ durchgeführt. Dabei wurden die prozentuale Endkeimung und der Timson-Index als abhängige Variable und die Temperatur als Umweltfaktor eingegeben. Um die Interaktionen zwischen den unterschiedlichen Zeiten der beiden Versuchsansätze (nach Ernte und nach Überwinterung) und den verschiedenen Temperaturregimen zu testen (beide als Umweltfaktoren und prozentuale Endkeimung und Timson-Index als abhängige Variable), wurden zweifaktorielle ANOVAs durchgeführt und auf Signifikanz geprüft. Zur Darstellung der Beziehungen zwischen Diasporengewicht bzw. -größe und den verschiedenen Temperatur-Licht-Regimen wurden die Pearson-Korrelationskoeffizienten ermittelt und auf Signifikanz getestet.

3 Ergebnisse

3.1 Vergleich der Keimung unter kalten, warmen und heißen Bedingungen nach Ernte und nach Überwinterung

Die mittlere prozentuale Keimung von allen 240 Pflanzenarten lag im warmen und heißen Temperaturbereich nach sechs Wochen bei ca. 40 % nach der Ernte (Abb. 1). Nach Überwinterung ergaben sich keine signifikanten Veränderungen. Nur die Keimung unter kalten Bedingungen war signifikant niedriger als unter warmen und heißen Bedingungen, stieg allerdings nach Überwinterung auf das Doppelte an.

Die Keimgeschwindigkeit (Timson-Index) lag im warmen und heißen Bereich bei ca. 30 sowohl nach der Ernte als auch nach Überwinterung. Im kalten Bereich erfolgte die Keimung signifikant langsamer im Jahr der Ernte; nach Überwinterung verdoppelte sich die Keimgeschwindigkeit.

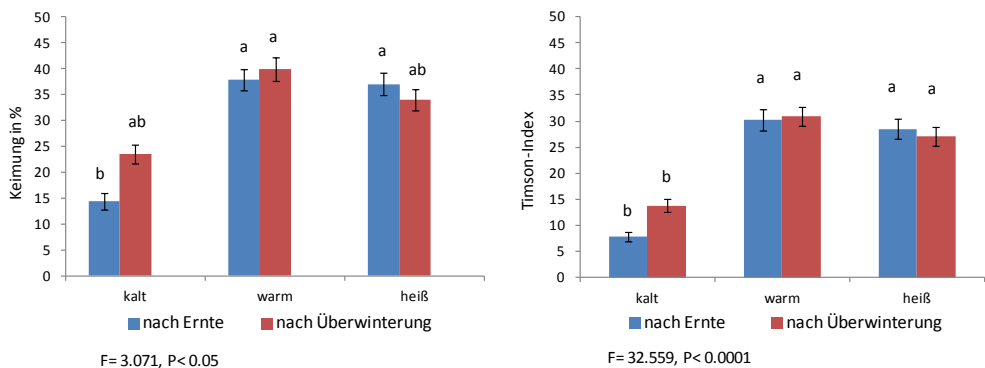


Abb.1 Vergleich der prozentualen Endkeimung (links) und des Timson-Index (rechts) der 240 Pflanzenarten (aus PARTZSCH 2020) unter kalten, warmen und heißen Bedingungen sowohl im Jahr der Ernte als auch nach Überwinterung (Mittelwerte + SE; unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen).

Fig. 1 Comparison of final germination in percentage (left) and Timson-Index (right) of 240 plant species (from PARTZSCH 2020) under cold, warm and hot conditions after harvest and after hibernation (mean + SE; different letters show significant differences between groups).

3.2 Zusammenhang zwischen Keimung und der Familienzugehörigkeit der Arten

Die höchste Keimung zeigten die Vertreter der Familie der Campanulaceae unter warmen Bedingungen mit über 70 % (Abb. 2 oben). Bei den Vertretern der Asteraceae, der Dipsacaceae und der Scrophulariaceae keimte gut die Hälfte aller Diasporen sowohl unter warmen als auch unter heißen Bedingungen. Vergleichsweise schlecht keimten die Vertreter der Apiaceae, der Fabaceae, der Asparagales und der Ranunculaceae mit unter 25 %.

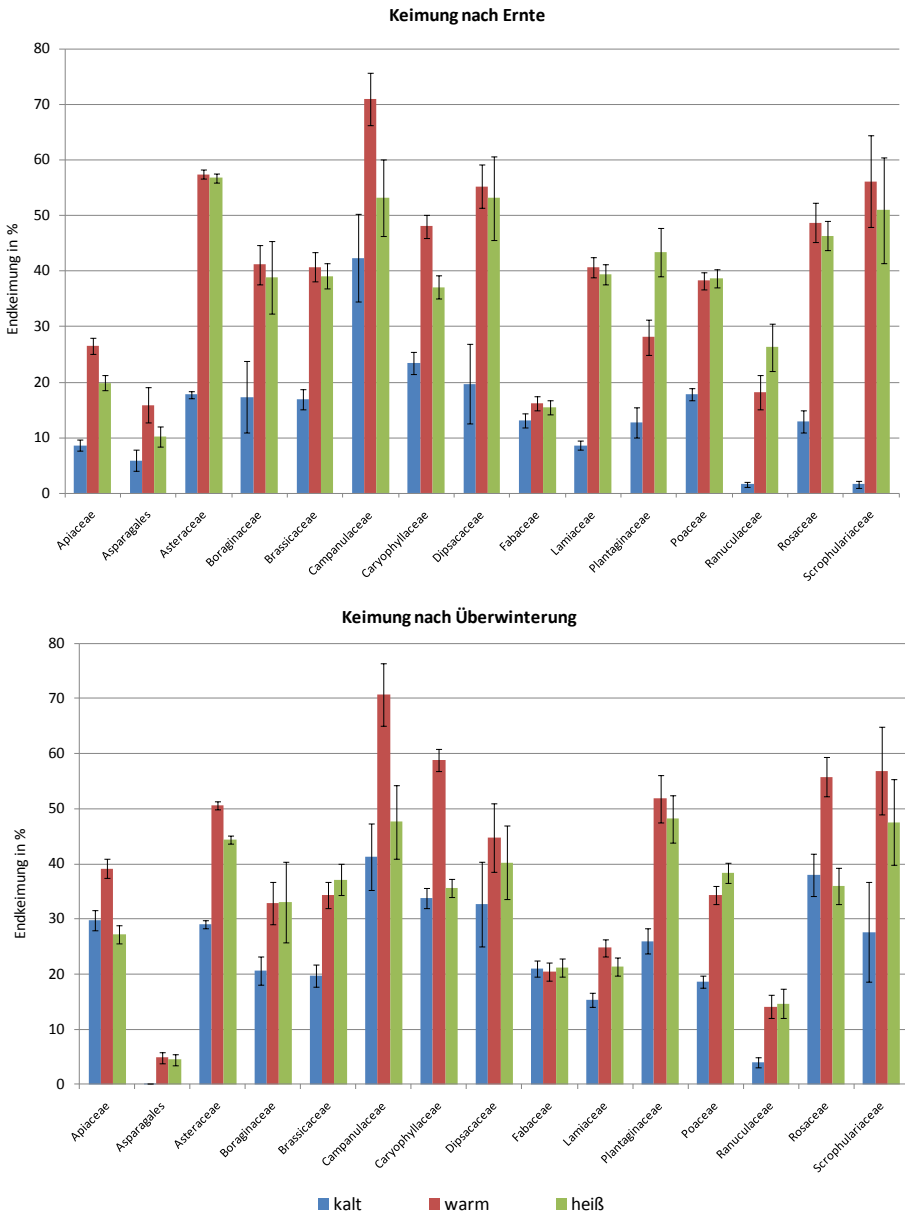


Abb. 2 Zusammenhang zwischen der prozentualen Keimung der 240 Pflanzenarten (aus PARTZSCH 2020) und ihrer Pflanzenfamilie unter kalten, warmen und heißen Bedingungen im Jahr der Ernte (oben) und nach Überwinterung (unten) (Mittelwerte + SE; unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen).

Fig. 2 Relation between the germination in percentage of 240 plant species (from PARTZSCH 2020) and the plant families under cold, warm and hot conditions after harvest (above) and after hibernation (below) (mean + SE; different letters show significant differences between groups).

Auch nach Überwinterung zeigten die Vertreter der Campanulaceae die höchsten Keimwerte unter warmen Bedingungen (Abb. 2 unten). Nur die Vertreter der Apiaceae und der Fabaceae erfuhren eine deutliche Keimförderung nach Überwinterung. Allerdings ist die Keimung der Asparagales noch geringer als im Jahr der Ernte. Allgemein scheint die Überwinterung vor allem unter kalten Bedingungen eine Keimförderung (schneller und mehr) bei vielen Vertretern aus den verschiedenen Pflanzenfamilien zu bewirken. Besonders hoch war der Anstieg bei den Vertretern aus der Familie der Apiaceae, der Asteraceae, der Caryophyllaceae, der Fabaceae, der Dipsacaceae, der Lamiaceae, der Plantaginaceae, der Rosaceae und der Scrophulariaceae, wohingegen bei den Asparagales gar keine Keimung unter kalten Bedingungen erfolgte.

Die Vertreter aus der Familie der Asteraceae, der Brassicaceae, der Caryophyllaceae, der Lamiaceae, der Plantaginaceae, der Poaceae, der Rosaceae, der Scrophulariaceae und der Ranunculaceae (marginal signifikant) zeigten einen signifikanten Anstieg der prozentualen Endkeimung und des Timson-Index nach Temperaturerhöhung (Tab. 1), wobei die Vertreter der Apiaceae, der Campanulaceae und der Dipsacaceae nur eine signifikante Steigerung der Keimgeschwindigkeit aufwiesen. Die Vertreter der Apiaceae, der Caryophyllaceae und der Plantaginaceae zeigten eine Keimförderung bei allen drei Temperaturbedingungen nach Überwinterung, während die der Asteraceae, der Boraginaceae, der Brassicaceae, der Dipsacaceae, der Lamiaceae, der Ranunculaceae, der Rosaceae und der Scrophulariaceae nur eine deutliche Erhöhung unter kalten Bedingungen aufwiesen.

Andererseits ergab sich für die Vertreter der Boraginaceae, der Fabaceae und der Asparagales keine signifikante Änderung von prozentualer Endkeimung und des Timson-Index. Bei den Asparagales war die Keimung generell gering, nahm nach Überwinterung aber deutlich ab. Interessant ist, dass nur für die Vertreter der Apiaceae sich ein signifikanter Anstieg von Keimung und Timson-Index nach Überwinterung zeigte. Bei den Vertretern der Asteraceae ergab sich eine signifikante Interaktion von Temperatur x Jahr für Keimung und Timson-Index, für die Lamiaceae nur für den Timson-Index.

Tab. 1 Zweifaktorielle ANOVAs testen die Auswirkung von Temperatur und Überwinterung (Jahr) auf die prozentuale Endkeimung und den Timson-Index der Vertreter der verschiedenen Pflanzenfamilien.

Tab. 1 Two-way ANOVAs tested the effect of temperature and hibernation (year) on the germination percentage and the Timson-Index of the species of the plant families.

	Keimung in %			Timson-Index		
	df	F	P	df	F	P
Apiaceae						
Temperatur (T)	2	3.044	0.051	2	5.531	< 0.01
Jahr (J)	1	5.846	< 0.05	1	7.131	< 0.01
T x J	2	0.304	0.739	2	0.221	0.801
Error	120	0.173		120	0.097	
Asparagales						
Temperatur (T)	2	0.965	0.389	2	0.81	0.452
Jahr (J)	1	1.996	0.165	1	2.929	0.094
T x J	2	0.163	0.850	2	0.037	0.964
Error	42	0.061		42		
Asteraceae						
Temperatur (T)	2	22.542	< 0.0001	2	34.367	< 0.001
Jahr (J)	1	1.591	0.208	1	0.437	0.509
T x J	2	4.176	< 0.05	2	4.437	< 0.05
Error	228			228		

Boraginaceae						
Temperatur (T)	2	0.582	0.566	2	0.987	0.387
Jahr (J)	1	0.673	0.420	1	0.139	0.712
T x J	2	0.475	0.627	2	0.225	0.800
Error	24	0.138		24	0.101	
Brassicaceae						
Temperatur (T)	2	3.336	< 0.05	2	4.252	< 0.05
Jahr (J)	1	0.075	0.785	1	0.089	0.766
T x J	2	0.174	0.840	2	0.234	0.792
Error	84	0.228		84		
Campanulaceae						
Temperatur (T)	2	2.708	0.094	2	9.638	< 0.01
Jahr (J)	1	0.008	0.929	1	0.56	0.484
T x J	2	0.076	0.927	2	0.306	0.740
Error	18	0.097		18	0.046	
Caryophyllaceae						
Temperatur (T)	2	6.268	< 0.01	2	7.999	< 0.001
Jahr (J)	1	0.516	0.474	1	0.238	0.626
T x J	2	0.259	0.772	2	0.967	0.383
Error	102	0.200		102		
Dipsacaceae						
Temperatur (T)	2	2.142	0.139	2	4.843	< 0.05
Jahr (J)	1	0.006	0.936	1	0.019	0.891
T x J	2	0.545	0.587	2	0.253	0.778
Error	24	0.185		24	0.106	
Fabaceae						
Temperatur (T)	2	0.095	0.910	2	0.217	0.805
Jahr (J)	1	0.032	0.858	1	0.003	0.955
T x J	2	0.05	0.951	2	0.046	0.955
Error	96	0.105		96		
Lamiaceae						
Temperatur (T)	2	9.446	< 0.001	2	12.075	< 0.0001
Jahr (J)	1	2.761	0.100	1	0.415	0.521
T x J	2	1.419	0.247	2	5.305	< 0.01
Error	102	1.127		102	0.081	
Plantaginaceae						
Temperatur (T)	2	3.272	< 0.05	2	5.579	< 0.01
Jahr (J)	1	0.5794	0.450	1	0.778	0.382
T x J	2	0.151	0.860	2	0.154	0.857
Error	48			48		
Poaceae						
Temperatur (T)	2	6.237	< 0.01	2	9.577	< 0.001
Jahr (J)	1	0.721	0.398	1	0.459	0.500
T x J	2	0.179	0.836	2	0.199	0.820
Error	113			113		
Ranunculaceae						
Temperatur (T)	2	3.14	0.054	2	3.078	0.056
Jahr (J)	1	0.884	0.352	1	0.548	0.463
T x J	2	0.436	0.649	2	0.531	0.592
Error	42	0.096		42	0.047	
Rosaceae						
Temperatur (T)	2	4.834	< 0.05	2	5.67	< 0.01
Jahr (J)	1	1.408	0.241	1	2.587	0.114
T x J	2	1.964	0.151	2	1.441	0.247
Error	48			48		
Scrophulariaceae						
Temperatur (T)	2	3.949	< 0.05	2	5.403	< 0.05
Jahr (J)	1	0.424	0.522	1	0.222	0.642
T x J	2	0.456	0.640	2	0.35	0.708
Error	21	0.288		21		

3.3 Zusammenhang zwischen dem Keimverhalten und der Habitatpräferenz

Nach der Ernte zeigten die höchsten Keimwerte unter warmen und heißen Bedingungen die Vertreter der Salzstandorte, gefolgt von denen der Ruderalstandorte (Abb. 3 links). Nur bei den Vertretern der Xerothermrassen keimten die Arten unter heißen Bedingungen sowohl im Jahr der Ernte als auch nach Überwinterung deutlich schlechter als unter warmen Bedingungen. Die Vertreter der anderen Habitate (Ausnahme Wald) erfuhren unter heißen Bedingungen eine mehr oder weniger starke Keimförderung. Die niedrigsten Keimwerte zeigten die Vertreter der Äcker. Nach Überwinterung war die Keimung vor allem unter kalten Bedingungen mit Ausnahme der Ackerbegleiter in allen anderen Habitaten deutlich besser als im Jahr zuvor. Unter warmen und heißen Bedingungen keimten die Vertreter aller Habitate recht ähnlich.

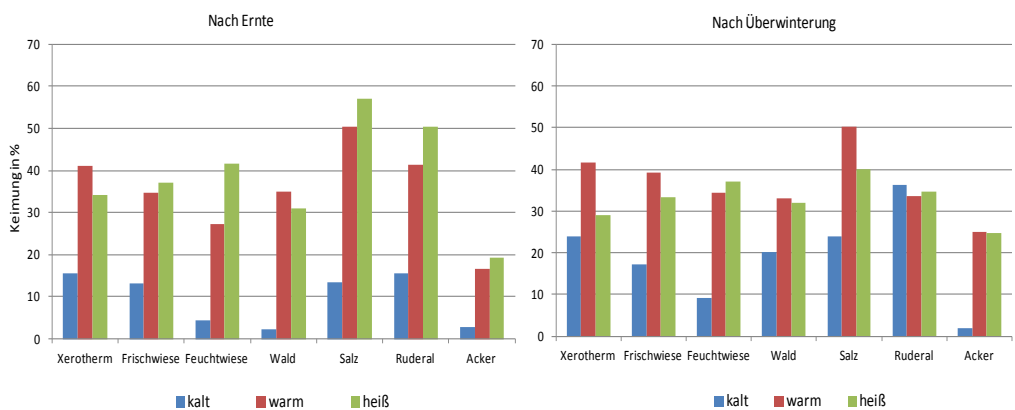


Abb. 3 Zusammenhang zwischen der prozentualen Keimung der 240 Pflanzenarten (aus PARTZSCH 2020) und ihren Habitaten unter kalten, warmen und heißen Bedingungen nach Ernte (links) und nach Überwinterung (rechts) (Mittelwerte + SE; unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen).

Fig. 3 Relation between the germination in percentage of 240 plant species (from PARTZSCH 2020) and the habitats under cold, warm and hot conditions after harvest (left) and after hibernation (right) (mean + SE; different letters show significant differences between groups).

Hinsichtlich des Faktors Temperatur zeigten die Vertreter der Xerothermrassen, der Feuchtwiesen und der Ruderalstandorte hoch signifikante Unterschiede, bei den Vertretern der Frischwiesen, der Salzstandorte und der Äcker ergaben sich nur signifikante Unterschiede, wohingegen das Keimverhalten der Waldarten keine signifikanten Unterschiede aufwies (Tab. 2). Bei allen Habitaten wirkte sich die Überwinterung jedoch nicht signifikant aus und es konnten auch keine signifikanten Interaktionen von Temperatur x Jahr festgestellt werden.

Tab. 2 Zweifaktorielle ANOVAs testen die Auswirkung von Temperatur und Überwinterung auf die prozentuale Endkeimung und den Timson-Index der Vertreter aus den verschiedenen Habitaten.

Tab. 2 Two-way ANOVAs tested the effect of temperature und hibernation on the germination percentage und the Timson-Index of the habitats.

	Keimung in %			Timson-Index		
	df	F	P	df	F	P
Xerothermrassen						
Temperatur (T)	2	35.166	< 0.0001	2	50.444	< 0.0001
Jahr (J)	1	0.19	0.663	1	1.153	0.283
T x J	2	2.553	0.078	2	2.419	0.090
Error	743	0.168		738	0.114	
Frischwiese						
Temperatur (T)	2	4.467	< 0.05	2	6.715	< 0.01
Jahr (J)	1	0.058	0.810	1	0.396	0.532
T x J	2	0.272	0.763	2	0.039	0.962
Error	54	0.115		54		
Feuchtwiese						
Temperatur (T)	2	11.911	< 0.0001	2	12.923	< 0.0001
Jahr (J)	1	0.381	0.539	1	0.767	0.384
T x J	2	0.389	0.679	2	0.326	0.723
Error	66	0.115		66		
Wald						
Temperatur (T)	2	3.067	0.054	2	3.478	< 0.05
Jahr (J)	1	0.629	0.431	1	0.939	0.336
T x J	2	0.656	0.522	2	0.569	0.569
Error	60			60		
Salzstandorte						
Temperatur (T)	2	4.103	< 0.05	2	6.318	< 0.001
Jahr (J)	1	0.004	0.948	1	0.049	0.827
T x J	2	0.763	0.473	2	0.614	0.547
Error	36	0.209		36	0.115	
Ruderalstandorte						
Temperatur (T)	2	12.127	< 0.0001	2	17.477	< 0.0001
Jahr (J)	1	1.194	0.276	1	1.819	0.179
T x J	2	1.29	0.277	2	1.158	0.316
Error	249	0.197		249	0.143	
Acker						
Temperatur (T)	2	4.82	< 0.05	2	7.457	< 0.01
Jahr (J)	1	0.272	0.605	1	0.283	0.598
T x J	2	0.249	0.781	2	0.145	0.865
Error	36	0.089		36	0.049	

3.4 Zusammenhang zwischen dem Keimverhalten und den Lebensformen sowie der Lebensdauer der Arten

Im Jahr der Ernte wiesen die Vertreter der Hemikryptophyten die besten Ergebnisse unter warmen und heißen Bedingungen auf (Abb. 4). Die Vertreter der sommerannuellen und einjährig überwinternden Therophyten keimen jedoch relativ ähnlich unter allen drei Temperaturbedingungen, zeigen aber eine deutlich verbesserte Keimung unter warmen Bedingungen nach Überwinterung. Letzteres gilt auch für die Chamaephyten. Bei den Geophyten ist der Keimverlauf in Abhängigkeit von der Temperatur relativ ähnlich.

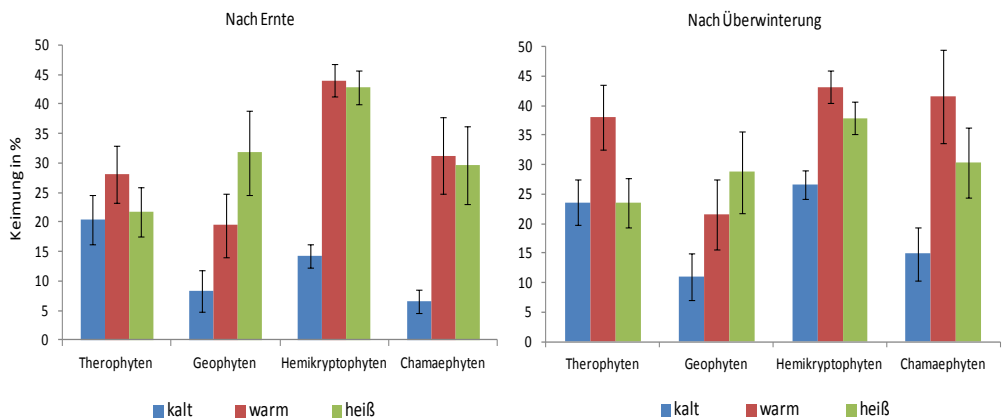


Abb. 4 Zusammenhang zwischen der prozentualen Keimung der 240 Pflanzenarten (aus PARTZSCH 2020) und ihren Lebensformen unter kalten, warmen und heißen Bedingungen nach Ernte (links) und nach Überwinterung (rechts) (Mittelwerte + SE; unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen).

Fig. 4 Relation between the germination percentage of 240 plant species (from PARTZSCH 2020) and the life forms under cold, warm and hot conditions after harvest (left) and after hibernation (right) (mean + SE; different letters show significant differences between groups).

Während die Temperatur einen hoch signifikanten Effekt auf die Hemikryptophyten und Chamaephyten aufwies, ergab sich für die Geophyten nur ein signifikanter Effekt, wohingegen die Therophyten keine signifikanten Unterschiede in der Keimung zeigten. Interessant ist, dass sich nach Überwinterung ein hoch signifikanter Interaktionseffekt von Temperatur x Jahr auf Endkeimung und Timson-Index bei den Hemikryptophyten ergab, wonach vor allem die Keimung nach Überwinterung unter kalten Bedingungen gefördert wurde.

Tab. 3 Zweifaktorielle ANOVAs testen die Auswirkung von Temperatur und Überwinterung auf die prozentuale Endkeimung und den Timson-Index der Vertreter aus den verschiedenen Lebensformen.

Tab. 3 Two-way ANOVAs tested the effect of temperature und hibernation on the germination percentage and the Timson-Index of the different life forms.

	Keimung in %			Timson-Index		
	df	F	P	df	F	P
Therophyten						
Temperatur (T)	2	2.801	0.063	2	4.793	<0.05
Jahr (J)	1	0.148	0.700	1	0.882	0.348
T x J	2	0.135	0.875	2	0.101	0.904
Error	258	0.169		258		
Hemikryptophyten						
Temperatur (T)	2	51.244	<0.0001	2	74.236	<0.0001
Jahr (J)	1	1.181	0.278	1	2.151	0.143
T x J	2	6.452	0.002	2	4.84	0.008
Error	901	0.179		901		
Geophyten						
Temperatur (T)	2	5.425	<0.05	2	7.96	<0.001
Jahr (J)	1	0.227	0.634	1	0.429	0.514
T x J	2	0.167	0.846	2	0.147	0.863
Error	129	0.155		129	0.111	
Chamaephyten						
Temperatur (T)	2	11.025	<0.0001	2	13.261	<0.0001
Jahr (J)	1	1.149	0.286	1	0.609	0.437
T x J	2	0.259	0.772	2	0.765	0.468
Error	96	0.106		96	0.075	

Während bei den annualen Arten sich kein Unterschied in der Keimung in Abhängigkeit von der Temperatur zeigte, war der Unterschied bei den biennen und perennierenden Arten hoch signifikant (Tab. 4). Signifikante Veränderungen nach Überwinterung traten nicht auf, aber es ergaben sich signifikante Interaktionen bei der Kombination der Faktoren Temperatur x Jahr bei den biennen Arten (prozentuale Keimung) und den perennierenden Arten (prozentuale Keimung und Timson-Index), die vor allem auf eine Verbesserung der Keimung nach Überwinterung unter kalten Bedingungen zurück zu führen waren (Tab. 4).

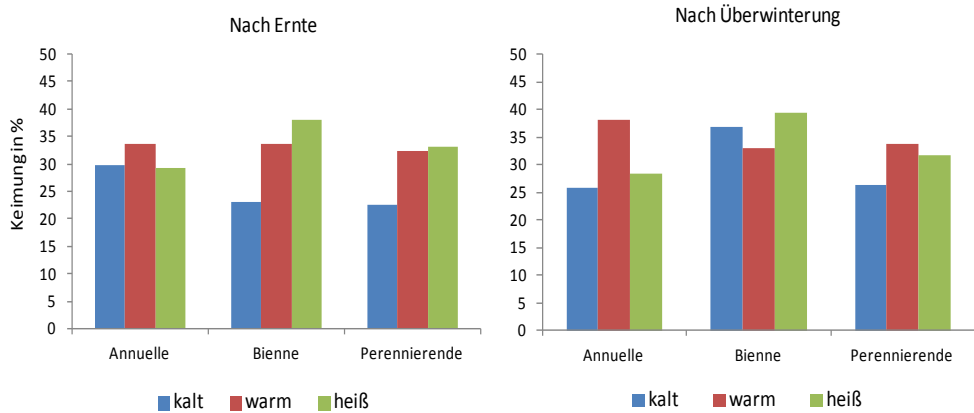


Abb. 5 Zusammenhang zwischen der prozentualen Keimung der 240 Pflanzenarten (aus PARTZSCH 2020) und ihrer Lebensdauer unter kalten, warmen und heißen Bedingungen nach Ernte (links) und nach Überwinterung (rechts) (Mittelwerte + SE; unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen).

Fig. 5 Relation between the germination in percentage of 240 plant species (aus PARTZSCH 2020) and their life span under cold, warm and hot conditions after harvest (left) and after hibernation (right) (mean + SE; different letters show significant differences between groups).

Tab. 4 Zweifaktorielle ANOVAs testen die Auswirkung von Temperatur und Überwinterung auf die prozentuale Endkeimung und den Timson-Index der Vertreter mit verschiedener Lebensdauer.

Tab. 4 Two-way ANOVAs tested the effect of temperature und hibernation on the germination percentage and the Timson-Index of the different life duration.

	Keimung in %			Timson-Index		
	df	F	P	df	F	P
Annuelle Arten						
Temperatur (T)	2	2.501	0.084	2	4.826	<0.05
Jahr (J)	1	<0.0001	0.998	1	0.349	0.555
T x J	2	0.325	0.723	2	0.235	0.791
Error	247	0.175		247	0.114	
Biene Arten						
Temperatur (T)	2	11.676	<0.0001	2	18.917	<0.0001
Jahr (J)	1	0.943	0.333	1	0.494	0.483
T x J	2	3.481	<0.05	2	2.547	0.082
Error	150	0.209		150	0.136	
Perennierende Arten						
Temperatur (T)	2	55.330	<0.0001	2	74.489	<0.0001
Jahr (J)	1	0.956	0.328	1	2.791	0.095
T x J	2	4.052	<0.05	2	3.431	<0.05
Error	1001	0.162		1001	0.114	

3.5 Zusammenhang zwischen dem Keimverhalten und der Ausbildung von vegetativen Reproduktionsorganen

Die Keimung der Arten im Bezug zu ihren Speicherorganen ist im Erntejahr und nach Überwinterung unter warmen und heißen Bedingungen recht ähnlich, nur nach Überwinterungen keimen die meisten Arten besser unter kalten Bedingungen als im Erntejahr (Abb. 6). Dabei zeigten die Arten mit Ausläufern, Pleiokorm, Rhizom und Rhizompleiokorm hoch signifikante Unterschiede in der prozentualen Keimung und im Timson-Index hinsichtlich des Faktors Temperatur und die Arten mit Rübe und die ohne vegetative Speicherorgane zeigten nur signifikante Unterschiede (Tab. 5). In Unterschied dazu ergaben sich bei den Arten mit Wurzelsproß oder Zwiebeln keine signifikanten Unterschiede. Ebenso wurden bei allen Arten keine signifikanten Unterschiede bezüglich der Überwinterung und auch keine interaktiven Effekte zwischen Temperatur x Jahr gefunden.

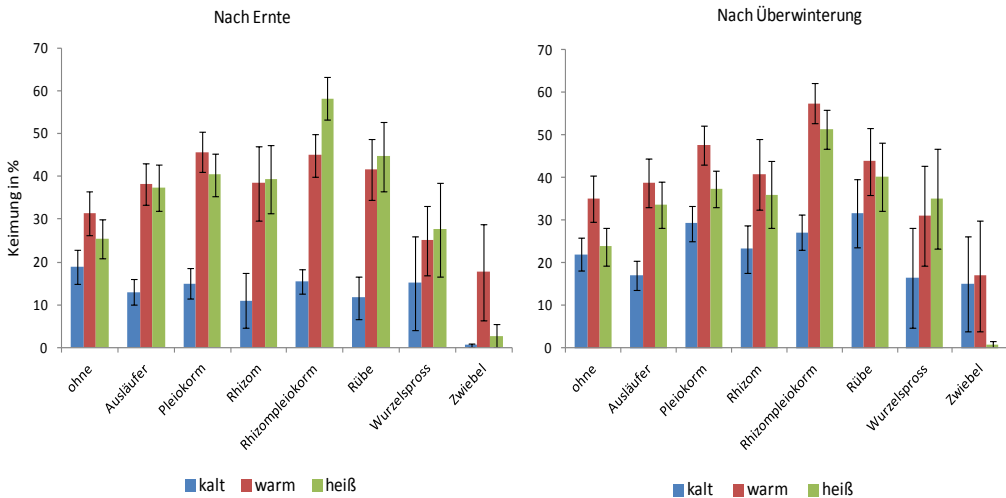


Abb. 6 Zusammenhang zwischen der prozentualen Keimung der 240 Pflanzenarten (aus PARTZSCH 2020) und ihren vegetativen Reproduktionsorganen unter kalten, warmen und heißen Bedingungen nach Ernte (links) und nach Überwinterung (rechts) (Mittelwerte + SE; unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen).

Fig. 6 Relation between the germination percentage of 240 plant species (from PARTZSCH 2020) and their vegetative reproduction organs under cold, warm and hot conditions after harvest (left) and after hibernation (right) (mean + SE; different letters show significant differences between groups).

Tab. 5 Zweifaktorielle ANOVAs testen die Auswirkung von Temperatur und Überwinterung auf die prozentuale Endkeimung und den Timson-Index der Vertreter mit verschiedenen Speicherorganen.

Tab. 5 Two-way ANOVAs tested the effect of temperature and hibernation on the germination percentage and the Timson-Index of the species with different vegetative storage organs.

	Keimung in %			Timson-Index		
	df	F	P	df	F	P
Ohne Speicherorgane						
Temperatur (T)	2	3.188	<0.05	2	6.301	<0.05
Jahr (J)	1	0.085	0.770	1	0.108	0.742
T x J	2	0.015	0.985	2	0.027	0.973
Error	267	0.19		267		
Ausläufer						
Temperatur (T)	2	16.129	<0.0001	2	22.839	<0.0001
Jahr (J)	1	0.016	0.899	1	0.001	0.970
T x J	2	0.421	0.657	2	0.383	0.682
Error	207	0.14		207		
Pleioform						
Temperatur (T)	2	16.965	<0.0001	2	20.947	<0.0001
Jahr (J)	1	1.265	0.262	1	1.492	0.223
T x J	2	2.193	0.113	2	1.966	0.142
Error	320	0.182		320	0.133	
Rhizom						
Temperatur (T)	2	15.222	<0.0001	2	17.918	<0.0001
Jahr (J)	1	0.774	0.380	1	1.232	0.268
T x J	2	2.034	0.133	2	1.165	0.313
Error	246	0.149		246	0.103	
Rhizompleioform						
Temperatur (T)	2	15.161	<0.0001	2	23.782	<0.0001
Jahr (J)	1	1.228	0.271	1	1.630	0.205
T x J	2	1.246	0.292	2	1.262	0.288
Error	90	0.141		90	0.096	
Rübe						
Temperatur (T)	2	5.850	0.004	2	9.297	<0.001
Jahr (J)	1	0.565	0.453	1	0.678	0.412
T x J	2	1.538	0.219	2	0.924	0.399
Error	120	0.219		120	0.141	
Wurzelsproß						
Temperatur (T)	2	1.986	0.150	2	3.833	<0.05
Jahr (J)	1	0.263	0.611	1	0.336	0.565
T x J	2	0.023	0.977	2	0.007	0.993
Error	42	0.183		42	0.097	
Zwiebel						
Temperatur (T)	2	1.538	0.231	2	2.112	0.138
Jahr (J)	1	0.378	0.543	1	0.474	0.496
T x J	2	0.566	0.574	2	0.279	0.758
Error	30	0.096		30	0.046	

3.6 Zusammenhang zwischen dem Keimverhalten und den Strategietypen der Arten

Die S-Strategen zeigten die höchste Keimung, vor allem unter kalten und warmen Bedingungen (Tab. 7). Im Gegensatz dazu keimten die R-Strategen am schlechtesten unter allen drei Temperaturen. Die übrigen Strategietypen keimten relativ ähnlich.

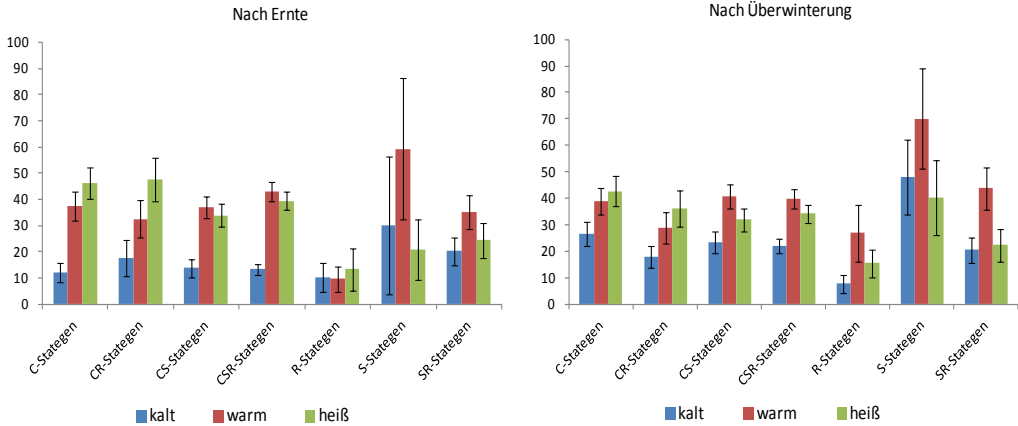


Abb. 7 Zusammenhang zwischen der prozentualen Keimung der 240 Pflanzenarten (aus PARTZSCH 2020) und ihren Strategietypen unter kalten, warmen und heißen Bedingungen nach Ernte (links) und nach Überwinterung (rechts) (Mittelwerte + SE; unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen).

Fig. 7 Relation between the germination percentage of 240 plant species (aus PARTZSCH 2020) and their strategy types under cold, warm and hot conditions after harvest (left) and after hibernation (right) (mean + SE; different letters show significant differences between groups).

Tab. 6 Zweifaktorielle ANOVAs testen die Auswirkung von Temperatur und Überwinterung auf die prozentuale Endkeimung und den Timson-Index der Vertreter mit verschiedenen Strategietypen.

Tab. 6 Two-way ANOVAs tested the effect of temperature und hibernation on the germination percentage and the Timson-Index of the species with different strategy types.

	df	Keimung in %		df	Timson-Index	
		F	P		F	P
C-Strategen						
Temperatur (T)	2	14.450	<0.0001	2	15.609	<0.0001
Jahr (J)	1	1.021	0.313	1	0.836	0.361
T x J	2	2.233	0.110	2	1.47	0.232
Error	207	0.173		207	0.137	

CR-Strategen

Temperatur (T)	2	3.856	0.024	2	7.414	<0.001
Jahr (J)	1	0.744	0.390	1	0.786	0.377
T x J	2	0.458	0.634	2	0.455	0.635
Error	114			114		

CS-Strategen

Temperatur (T)	2	14.435	<0.0001	2	46.777	<0.0001
Jahr (J)	1	0.928	0.336	1	0.022	0.165
T x J	2	0.910	0.404	2	2.728	0.375
Error	312	0.173		312	0.118	

CSR-Strategen

Temperatur (T)	2	31.952	<0.0001	2	46.777	<0.0001
Jahr (J)	1	0.015	0.902	1	0.022	0.882
T x J	2	2.961	0.053	2	2.728	0.066
Error	528	0.167		528		

R-Strategen

Temperatur (T)	2	0.692	0.505	2	1.138	0.328
Jahr (J)	1	0.615	0.437	1	1.774	0.189
T x J	2	0.732	0.486	2	1.027	0.365
Error	51	0.088		51	0.055	

S-Strategen

Temperatur (T)	2	0.976	0.408	2	1.896	0.192
Jahr (J)	1	2.950	0.111	1	1.485	0.246
T x J	2	0.401	0.678	2	0.089	0.916
Error	12	0.187		51		

SR-Strategen

Temperatur (T)	2	4.202	<0.05	2	6.069	<0.05
Jahr (J)	1	0.015	0.902	1	0.334	0.564
T x J	2	0.086	0.918	2	0.158	0.854
Error	141	0.189		141	0.122	

Während die C-Strategen eine hoch signifikante Keimförderung bei Temperaturerhöhung erfuhren, gab es bei den beiden anderen Primärstrategien (Ruderal und Stress) keine signifikanten Unterschiede im Keimverhalten (Tab. 6). Bei den SR-Strategen waren die Unterschiede nur signifikant.

3.7 Zusammenhang zwischen dem Keimverhalten und dem Diasporengewicht bzw. der Diasporengröße

Zwischen der Größe der Diasporen und der prozentualen Keimung sowie dem Timson-Index ergaben sich nur signifikante Korrelationen nach Überwinterung, allerdings mit sehr geringen

Korrelationskoeffizienten (Tab. 7). Nur das Gewicht der Diasporen und die prozentuale Keimung zeigten unter warmen Bedingungen einen signifikanten Zusammenhang (Abb. 8), wobei die Korrelationskoeffizienten leicht negativ sowohl im Jahr der Ernte als auch nach Überwinterung waren.

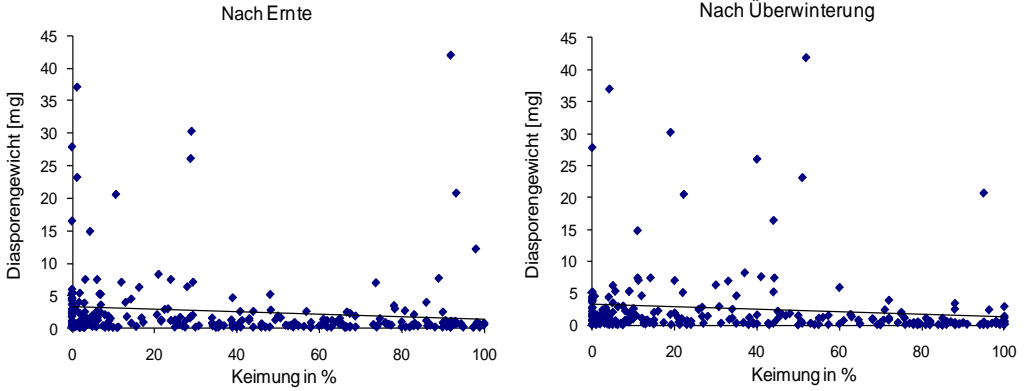


Abb. 8 Korrelation zwischen der prozentualen Keimung der 240 Pflanzenarten (aus PARTZSCH 2020) und dem Diasporengewicht unter warmen Bedingungen nach Ernte (links) und nach Überwinterung (rechts).

Fig. 8 Correlation between the germination percentage of 240 plant species (from PARTZSCH 2020) and the weight of diaspores under warm conditions after harvest (left) and after hibernation (right).

Tab. 7 Pearson-Korrelationskoeffizienten (auf Signifikanz geprüft) zwischen Diasporengröße bzw. Diasporengewicht und der prozentualen Keimung und dem Timson-Index unter den drei Temperatur-Lichtstufen in Jahr der Ernte bzw. nach Überwinterung.

Tab. 7 Pearson-Correlation coefficients (tested on significance) between diaspore size and diaspore weight with the germination percentage and Timson-Index under three temperature-light-levels in the year of harvest und after hibernation.

		Nach Ernte			Nach Überwinterung		
		kalt	warm	heiß	kalt	warm	heiß
Diasporengröße							
Keimung%	r	0.059	-0.002	-0.006	0.118	-0.010	-0.023
	P	0.182	0.487	0.464	<0.05	0.437	0.363
Timson-Index	r	0.075	-0.026	-0.009	0.144	-0.009	-0.013
	P	0.130	0.346	0.448	<0.05	0.449	0.424
Diasporengewicht							
Keimung%	r	-0.005	-0.113	-0.085	0.017	-0.120	-0.036
	P	0.468	<0.05	0.097	0.400	<0.05	0.295
Timson-Index	r	0.046	-0.085	-0.058	0.029	-0.102	-0.024
	P	0.240	0.095	0.188	0.333	0.063	0.357

4 Diskussion

4.1 Bevorzugter Temperaturbereich der ausgewählten Arten für eine optimale Keimung?

Der bevorzugte Temperaturbereich für die Keimung der Pflanzenarten unseres Gebietes liegt im warmen Temperaturbereich. Eine Steigerung der Temperatur auf 32/20 °C führt aber nicht zu einer signifikanten Erhöhung der prozentualen Endkeimung und der Keimgeschwindigkeit (Timson-Index). Dies zeigt, dass viele Arten unserer Breiten eine relativ breite Keimnische von warmen bis heißen Temperaturen aufweisen. Bereits MORGAN (1998) stellte in seiner Studie zum Keimverhalten von 28 Graslandarten der temperaten Zone fest, dass die bevorzugte Keimtemperatur bei 20/10 °C liegt. Temperate, schattentolerante Waldarten keimen bei moderaten Frühjahrs- und Herbsttemperaturen zwischen 10 und 15 °C am besten (VANDERLOOK et al. 2019). Andererseits fanden FERNÁNDEZ-PASCUAL et al. (2013), dass Arten der montanen Kalk-Moore in Spanien eine optimale Keimung bei 30/20°C aufwiesen, aber viele Arten auch unter geringeren Temperaturen keimen konnten. Für Arten der Zentralasiatischen Steppen berichteten WESCHE et al. (2006) über ein Keimungsoptimum im heißen Temperaturbereich (32/20 °C) und eine nahezu vollständige Keimung in relativ kurzer Zeit.

Neben der Temperaturabhängigkeit der Keimung gibt es sowohl Licht- als auch Dunkelkeimer (BASKIN & BASKIN 2001, FENNER & THOMPSON 2005, JÄGER 2017). Die meisten Arten keimen jedoch bevorzugt unter einem Licht-Dunkel-Wechsel, der die natürlichen Verhältnisse in den Lebensräumen nachzeichnet (VANDERLOOK et al. 2008, KOUTSOVOULOU et al. 2014).

4.2 Zusammenhang zwischen dem Keimverhalten und der Familienzugehörigkeit der Arten

Es gibt Hinweise, dass das Keimverhalten von Arten in einem gewissen Maß genetisch festgelegt ist, ungeachtet dessen, dass spezifische Umwelteinflüsse (Witterung, Standort) einen Einfluss ausüben können (BASKIN & BASKIN 2001, FENNER & THOMPSON 2005). So konnte TER BORG (2005) nachweisen, dass die Keimmuster bei *Rhinanthus minor* und *R. alectorolophus* genetisch fixierte sind, da Samen, die in verschiedenen Höhenlagen bzw. Breitengraden gesammelt wurden, sehr ähnliches Keimverhalten zeigten.

In der vorliegenden Studie wiesen die Vertreter der Familie der Campanulaceae die besten Keimergebnisse auf. Dies stimmt mit den Untersuchungen von KOUTSOVOULOU et al. (2014) überein, die 131 weltweit verbreitete **Campanulaceen** untersuchten und fanden, dass der Großteil der Arten zwischen 70 und 100 % keimt und nur wenige Vertreter eine deutlich geringere Keimung aufwiesen.

Generell zeigten die untersuchten Arten dieser Studie in allen Familien eine signifikante Temperaturabhängigkeit, aber nur die Vertreter der **Apiaceae** wiesen auch eine signifikante Steigerung der Keimung nach Überwinterung auf. Dies ist ein deutlicher Hinweis auf physiologische Dormanz in dieser Familie, bei der die Samenruhe durch keimungshemmende Substanzen verursacht wird, die erst durch eine Kältestratifikation abgebaut werden müssen. Dies führt auch häufig dazu, dass nach Überwinterung eine sehr gute Keimung schon unter kalten Temperaturbedingungen bei einigen Arten erreicht wurde. Andererseits wird für eine Reihe von Arten eine morpho-physiologische Dormanz beschrieben, bei der zum Zeitpunkt des Diasporenausstreu der Embryo noch nicht vollständig entwickelt ist und die Keimung zusätzlich durch Inhibitoren gehemmt wird (LHOTSKA 1977, AUGÉ et al. 1989, BASKIN et al. 1995, 2000, VANDERLOOK et al. (2007). Ein solcher Dormanztyp wird auch für viele

Arten der **Ranunculaceae** beschrieben (LEE et al. 2018). Ebenso gilt dies für die Vertreter der krautigen Monokotyledonen (**Asparagales**), deren Keimung im Erntejahr sehr gering war und nach Überwinterung sogar abnahm (VANDELOOK & VAN ASSCHE 2008). Die weist auf eine Langzeitstrategie bei der Keimung hin.

Bei einer ausgeprägten morphologischen oder morpho-physiologischen Dormanz ist es nicht möglich, die Keimruhe durch die Gabe von Phytohormonen (z. B. Gibberelinsäure) zu brechen (VANDELOOK et al. 2007). Künstliche Kältestratifikation, die meist als drei- bis vierwöchige Lagerung der Diasporen zwischen +5 und -5 °C im Kühlschrank erfolgt, reicht zur Dormanzbrechung nicht aus, da deutlich mehr Zeit für das Wachstum des Embryos benötigt wird. Die natürliche Kältestratifikation über ca. drei bis vier Monate im Boden, bei der die Diasporen zusätzlich Temperaturschwankungen ausgesetzt sind, ist deshalb besser zur Überwindung der Samenruhe geeignet (PARTZSCH 2012b, LEE et al. 2018).

Auch bei den Vertretern der **Fabaceae** keimten die Arten nach Überwinterung unter allen drei Temperatur-Licht-Bedingungen etwas schneller als im Vorjahr. Die Unterschiede zwischen dem Jahr der Ernte und nach Überwinterung sind jedoch geringer und deshalb nicht signifikant. Für die Familie der Fabaceae ist eine physikalische Dormanz bekannt, bei der die Diasporen von einer nicht permeablen Testa oder einem Perikarp umhüllt sind, die Wassereintritt und nachfolgende Quellung des Embryos verhindern (BASKIN & BASKIN 2001, FENNER & THOMPSON 2005). Dies kann durchaus mehrere Jahre in Anspruch nehmen und nicht durch natürliche Kältestratifikation überwunden werden (PARTZSCH 2012a). Eine physikalische Dormanz wird auch für die **Laminaceae** und die **Boraginaceae** aufgrund des stark verhärteten Perikarps der Nussfrüchte vermutet (BASKIN & BASKIN 2005). Die geringe Permeabilität der Frucht- bzw. Samenschale (artspezifisch unterschiedlich) führte deshalb bei einer Reihe von Lamiaceen nur bei relativ hohen Gaben von Gibberellinsäure zu einer Keimförderung (THOMPSON 1969). Die Dormanz könnte aber auch durch den hohen Gehalt an ätherischen Ölen in der Fruchtschale verursacht werden, der wahrscheinlich unter natürlichen Bedingungen erst nach Auswaschung der hemmenden Substanzen durch Regenwasser reduziert wird (TANOS et al. 1995). Andererseits berichten COCHRANE et al. (1999), BRÄNDEL (2006) und ALBRECHT & MCCARTHY (2006) von einer physiologischen Dormanz bei einer Reihe von Lamiaceen. Es handelt sich häufig um Kältekeimer, die erst nach Durchlaufen einer Kälteperiode zu keimen beginnen (JÄGER 2017).

Bei den Vertretern der anderen Pflanzenfamilien scheint jedoch keine Dormanz vorzuliegen, allerdings keimen die Arten nicht vollständig aus. GASQUE & GARCIA-FAYOS (2003) beschrieben dieses Phänomen als *asynchrone Keimung*, die nach FENNER (1985) vor allem in der Familie der Poaceae auftritt. Diese gewährleistet, dass selbst unter gut geeigneten Keimbedingungen nur ein Teil der gesamten Diasporenpopulation einer Art bereit ist, zu einer bestimmten Zeit zu keimen (GUTTERMANN 1992).

4.3 Zusammenhang zwischen dem Keimverhalten und der Habitatpräferenz der Arten

Es gibt Studien, die zeigen, dass die phylogenetische Zugehörigkeit nicht entscheidend für ein sehr ähnliches Keimverhalten ist, sondern dass die Besonderheiten der Habitateigenschaften dafür verantwortlich sind. Dies konnte anhand von drei schattentoleranten Wald-Arten *Allium ursinum* (Amaryllidaceae), *Mercurialis perennis* (Euphorbiaceae) und *Dioscorea communis* (Dioscoreaceae) gezeigt werden, die bei Temperaturen unter 20 °C am besten keimten (VANDELOOK et al. 2019). Dies gilt auch für die Waldarten in dieser Studie, die am besten unter mittleren Temperaturen keimten.

Bei der Untersuchung des Keimverhaltens der Arten in Bezug zu ihren bevorzugten Habitaten fiel auf, dass die beste Keimung die Arten der Salzstandorte zeigten, gefolgt von den Ruderalarten im Jahr der Ernte. Die Vertreter der verschiedenen Rasentypen (Xerothermrassen, Frisch- und Feuchtwiese) keimten sehr ähnlich. Verschiedene Autoren fanden jedoch, dass Arten der Feuchtgebiete unter relativ hohen Temperaturen keimen und dormant sind (GRIME et al. 1981, THOMPSON & GRIME 1983, SCHÜTZ 2000, BASKIN & BASKIN 2001, FERNÁNDEZ-PASCUAL et al. 2013). Die hier vorgestellten Ergebnisse zeigten jedoch nach natürlicher Kältestratifikation keine signifikante Steigerung der Keimung bei den Feuchtwiesenarten. Die Notwendigkeit von kalten Temperaturen während der Dormanz-brechenden Stratifikation ist danach nicht zwingend notwendig, sondern in den meisten Fällen fakultativ (SCHÜTZ & RAVE 1999, KETTENRING & GALATOWITSCH 2007). Die Keimung von Arten der montanen basenreichen Niedermoore findet bei relativ kalten Temperaturen statt, die für den permanent wassergesättigten Boden dieses Habitats typisch sind (BASKIN & BASKIN 2001).

Nach BASKIN & BASKIN (2001) verfügen viele Arten von Trockenstandorten über eine physiologische Dormanz, bei der bestimmte Inhibitoren in den Diasporen die Keimruhe auslösen, die erst aufgehoben wird, wenn diese Substanzen über die Zeit abgebaut werden. Dies konnte in dieser Studie aber nicht nachgewiesen werden.

TUDELA-ISANTA et al. (2018) berichteten über unterschiedliche Keimungsstrategie von alpinen Arten in Abhängigkeit vom Habitat, dem artspezifischen Mikrohabitat und der Chorologie der Arten. Solche Unterschiede verdeutlichen die Adaptation der Arten an die lokalen Umweltbedingungen und unterstreichen die funktionale Rolle von Keimung und Dormanz in der Vegetationsökologie.

Im Vergleich zu den anderen Habitaten zeigten die Ackerunkräuter die geringste Keimung sowohl im Jahr der Ernte als auch nach Überwinterung. Allerdings war die Anzahl der untersuchten Arten (7) relativ gering. Den Bezug zwischen Keimung und Habitat haben OTTE et al. (2006) über die ökologischen Zeigerwerte von ELLENBERG et al. (2001) für 130 annualen Ackerunkräuter erstellt und festgestellt, dass das Keimverhalten weniger mit den Habitateigenschaften der Äcker, sondern stärker mit den Ausbreitungstendenzen der Unkräuter zusammenhängt.

4.4 Zusammenhang zwischen dem Keimverhalten und der Lebensform bzw. der Lebensdauer der Arten

Zwischen Lebensform und Lebensdauer besteht ein enger Zusammenhang. So handelt es sich bei den Therophyten um annuelle Arten, während die anderen - Hemikryptophyten, Geophyten und Chamaephyten - zwei- und mehrjährig sind. Die Therophyten zeigen keinen Unterschied in der Keimung über die drei Temperaturstufen und auch nicht nach Überwinterung. Aufgrund ihres kurzen Lebenszyklus müssen sie in einem breiten Temperaturbereich keimbereit sein, damit sie schnell eine neue Generation hervorbringen können. Ausdauernde Arten, die unterschiedliche Lebensformtypen nutzen, um ihre Überdauerungsorgane bei ungünstigen Witterungsbedingungen zu schützen, können jedoch erst unter wärmeren und damit günstigeren Temperaturen keimen. In diesen ausdauernden Lebensformtypen haben sich auch verschiedene Dormanztypen entwickelt (BASKIN & BASKIN 2005). Therophyten bilden meist kleine Diasporen aus, die im Boden eine langlebige Diasporenbank aufbauen können (MOLES et al. 2000, FENNER & THOMPSON 2005).

4.5 Zusammenhang zwischen dem Keimverhalten und den Organen zur vegetativen Reproduktion der Arten

Viele Pflanzen setzen auf verschiedene Formen der Reproduktion, um ihre nächsten Generationen und deren Fitness zu sichern (HARPER 1977). Die generative Reproduktion, d.h. die Bildung von Samen und Früchten, kommt bei allen Samenpflanzen vor. Mit verschiedenen Speicherorganen kann ein Teil der Pflanzen sich gleichzeitig auch vegetativ vermehren, allerdings mit dem Nachteil, dass es ohne Befruchtung (Verschmelzung männlicher und weiblicher Gameten) nicht zu einer Neukombination von Merkmalen kommt. Denkbar wäre, dass die Keimbereitschaft von Diasporen bei Pflanzen mit zusätzlichen vegetativen Ausbreitungs- bzw. Speicherorganen geringer ist, als bei Pflanzen, die sich ausschließlich generativ fortpflanzen. So kann man bei einigen Pflanzenarten (z.B. *Armoracia rusticana*) von einer potentiellen Unsterblichkeit aufgrund einer erfolgreichen vegetativen Vermehrung durch Wurzelsprosse über Jahrhunderte sprechen (BARNISKE et al. 2016, KLIMEŠOVÁ & KLIMEŠ 2016). Bei Rhizompflanzen, wie zum Beispiel *Anemone nemorosa*, konnte ein Alter zwischen 190 und 320 Jahren festgestellt werden (STEHLIK & HOLDEREGGER 2000). Auch bei Zwiebelpflanzen kann ein Großteil der Individuen einer Population sich nur vegetativ vermehren, wobei es immer wieder zur Bildung von Tochterzwiebeln kommt, die durchaus mehrere Jahre im Boden lebensfähig sind. Der Anteil von blühenden Individuen mit Fruchtansatz ist in solchen Arten (Geophyten) eher gering (JÄGER 1973). Bei relativ konstanten Standortbedingungen ist die vegetative Vermehrung ausreichend, um eine Art über lange Zeit am Standort zu sichern, treten jedoch katastrophale Ereignisse auf, ist es von Vorteil, wenn über Samen und Früchte eine Neubesiedlung stattfinden kann. Allerdings konnte bei einer Untersuchung von 54 australischen Arten aus 16 verschiedenen Pflanzenfamilie kein signifikanter Zusammenhang zwischen Keimung und vegetativen Pflanzenmerkmalen gefunden werden (HOYLE et al. 2015).

4.6 Zusammenhang zwischen dem Keimverhalten und dem Strategietyp der Arten

Das Strategiemodell von GRIME (1974, 1979, 1985, 2006) umfasst drei Primärstrategien und vier intermediäre Typen. Dabei zeichnen sich die Konkurrenzstrategen durch hohe Konkurrenzkraft, gute Ressourcennutzung, dichte hochwüchsige und langlebige Bestände aus. Die Ruderalstrategen sind störungstolerante, einjährige bis kurzlebige, krautige Arten mit raschem Wachstum und die Stress-Strategen sind langlebig, kleinwüchsig und kommen auf ungünstigen Standorten mit Stress aufgrund von Nährstoffarmut, Trockenheit, Lichtmangel oder sehr hohen Lichtintensitäten, Salz, Schwermetallen u. ä. vor. Es war deshalb überraschend, dass die besten Keimergebnisse von den Stress-Strategen und nicht von den Ruderalstrategen erzielt wurden. Diese beiden Primärstrategen zeigten allerdings keine signifikanten, temperaturabhängigen Unterschiede.

4.7 Zusammenhang zwischen dem Keimverhalten und dem Diasporengewicht bzw. der Diasporengröße

Der Einfluss von Diasporengröße und -gewicht auf das Keimverhalten wurde in vielfältiger Weise untersucht und die Ergebnisse waren zum Teil sehr widersprüchlich. So wurden positive Korrelationen

innerhalb einer Art (VERA 1997, WEIS 1982) bzw. innerhalb eine Pflanzenfamilie (Poaceae: WU & DU 2007; Brassicaceae: MIGLÉCZ et al. 2013; Campanulaceae: KOUTSOVOULOU et al. 2014) oder Arten bestimmter Graslandbiotope gefunden (SILVERTOWN 1981, JAKOBSSON & ERIKSSON 2000). Andere Ergebnisse ergaben keine Korrelation zwischen Keimung und Diasporengröße bzw. -gewicht (ERIKSSON 1999, PARTZSCH 2010, PARTZSCH et al. 2018) oder es wurden sogar negative Korrelationen gefunden, wobei die Keimung mit Zunahme von Größe und Gewicht der Diasporen sogar abnahm (GRIME et al. 1981, COUNTS & LEE 1991, BU et al. 2007).

Generell ist das Merkmal der Diasporengröße bzw. des -gewichts sehr eng mit den anderen Pflanzenmerkmalen verknüpft. So gibt es auf phylogenetischer Ebene einen engen Bezug zu den jeweiligen Pflanzenfamilien, die meist durch einen oder mehrere Fruchttypen gekennzeichnet sind (JÄGER 2017). Familien, die vor allem Streufrüchte wie Balgfrüchte, Schoten oder Kapseln hervorbringen, streuen ihre Samen aus, die meist sehr klein und leicht sind und schnell keimen können. Dabei soll die Keimung von kleinen Diasporen stärker lichtabhängig sein als von größeren (Milberg et al. (2000), was HOYLE et al. (2015) in ihren Untersuchungen allerdings nicht bestätigen konnten. Andere Familie bilden Schließfrüchte, in denen der Same in einem meist harten Perikarp eingehüllt ist, die deshalb größer und schwerer sind und somit längere Zeit für die Wasseraufnahme und die Auslösung der Quellungsprozesse im Samen benötigen. Häufig besitzen diese Diasporen eine Form der Dormanz (BASKIN & BASKIN 2005).

Für den Erhalt einer Art am Standort ist neben der Keimbereitschaft der Diasporen auch deren Überlebensfähigkeit im Boden wichtig. Nach THOMPSON et al. (1997) lassen sich vier Typen unterscheiden. Bei dem transienten Diasporenbanktyp ist die Lebensfähigkeit der Diasporen im Boden sehr kurz; weniger als ein Jahr. Diasporen von Arten mit einem kurzlebigen Diasporenbanktyp (short-term persistent) bleiben im Boden zwischen ein und weniger als fünf Jahre lebensfähig und Arten mit einem langlebigen Diasporenbanktyp (long-term persistent) könnten fünf Jahre und zum Teil deutlich länger ihre Lebensfähigkeit im Boden erhalten und irgendwann unter für sie günstigen Bedingungen auskeimen. Neben diesen drei Typen gibt es Diasporen, die keinem dieser Diasporenbanktypen zugeordnet werden können und deshalb in einem vierten Typ (present) zusammengefasst wurden. Die Persistenz der Diasporen im Boden wird in Zusammenhang mit der Lebensdauer der Arten gebracht, sodass ausdauernde, krautige Arten kurzlebige Diasporen hervorbringen (REES 1993) und kurzlebige Arten langlebige Diasporen produzieren, die eine persistente Diasporenbank entwickeln (MOLES et al. 2000, THOMPSON et al. 2001, FENNER & THOMPSON 2005). Habitate, die vor allem durch häufige Störungen (z.B. Ruderalstandorte, Äcker) gekennzeichnet sind, sollen im Vergleich zu Habitaten mit konstanten Standortsbedingungen (z.B. Xerothermrassen) die Tendenz zum Aufbau einer langlebigen Diasporenbank besitzen (THOMPSON et al. 1998).

In der vorliegenden Studie waren die Korrelationskoeffizienten zwischen Keimverhalten und Diasporengröße bzw. -gewicht sehr gering und lagen nur wenig über oder unter null, sodass sich trotz der hohen Anzahl von untersuchten Arten kein eindeutiger Trend ergab. Es zeigte sich nur eine leicht negative Korrelation zwischen Keimung und Diasporengewicht unter warmen Bedingungen, aber nicht für die Diasporengröße.

Obwohl das Keimverhalten von Pflanzenarten schon in vielfältiger Weise weltweit untersucht worden ist, ist es schwer, anhand bestimmter Pflanzenmerkmale das Ausmaß der Keimung vorherzusagen, da dieser Prozess sowohl von vielen endogenen artspezifischen Pflanzenmerkmalen als auch von exogenen Umweltbedingungen bestimmt wird.

5 Zusammenfassung

PARTZSCH, M.: Steckbriefe zum Keimverhalten von 240 Pflanzenarten - Teil 2: Zusammenhang zwischen Keimverhalten und verschiedener Pflanzenmerkmale. - *Hercynia N. F.* 53/2 (2020): 357 – 384.

Für 240 Pflanzenarten wurden die prozentuale Keimung und die Keimgeschwindigkeit (Timson-Index) nach sechswöchiger Versuchsdauer im Jahr der Ernte und nochmals nach Überwinterung (natürliche Kältestratifikation) unter kalten (8/4 °C), warmen (20/10 °C) und heißen (32/20 °C) Temperatur-Lichtwechsel-Bedingungen in Klimaschränken getestet. Die große Zahl der untersuchten Arten erlaubte es, Zusammenhänge zwischen dem Keimverhalten und verschiedenen morphologisch-anatomischen, phylogenetischen und ökologischen Pflanzenmerkmalen zu überprüfen. Alle untersuchten Arten zeigten eine ca. 40 % Keimung unter warmen Bedingungen. Eine Temperaturerhöhung führte nicht zu einer Steigerung der Keimung. Unter kalten Bedingungen war die Keimung generell sehr niedrig, allerdings führte hier die Überwinterung zu einer Verdopplung der Keimung. Die Vertreter der Campanulaceae, gefolgt von denen der Asteraceae, der Dipsacaceae und der Scrophulariaceae zeigten die höchsten Keimwerte zwischen 50 – 70 %. Nach Überwinterung keimten die Vertreter nahezu aller Familien besser unter kalten, aber nicht unter warmen und heißen Bedingungen. Nur bei den Vertretern der Apiaceae ergab sich eine signifikante Steigerung der Keimung nach Überwinterung unter allen drei Temperaturbedingungen, was auf eine physiologische bzw. morpho-physiologische Dormanz hinweist. Dies gilt auch für die Ranunculaceae (BASKIN & BASKIN 1994) und die krautigen Monokotyledonen (Asparagales). Auch die Vertreter der Fabaceae keimten schneller und besser nach Überwinterung (allerdings nicht signifikant). Für diese Familie ist auch eine physikalische Dormanz bekannt, ähnlich wie für die Lamiaceae und die Boraginaceae. Für die Vertreter der anderen Pflanzenfamilien scheint keine ausgeprägte Dormanz vorzuliegen, allerdings keimten sie nicht vollständig aus, was als „asynchrone Keimung“ beschrieben wird. Hinsichtlich der Habitatpräferenz keimten die Arten der Salzstandorte sowie der Ruderalstandorte am besten. Die Vertreter der Hemikryptophyten, der Geophyten und der Chamaephyten zeigten eine signifikante Temperaturabhängigkeit und keimten am besten unter warmen und heißen Bedingungen. Nur die Therophyten keimten unter allen drei Temperaturbedingungen relativ ähnlich. Dieses Keimverhalten korrespondierte auch mit der Lebensdauer der Arten, wobei die annuellen Arten im Vergleich zu den biennen und perennierenden Arten keine signifikanten Unterschiede bezüglich der Temperaturen zeigten. Der Vergleich zwischen Arten ohne Möglichkeit der vegetativen Reproduktion, die nur zur generativer Reproduktion befähigt sind, mit Arten, die verschiedene Formen von vegetativen Reproduktionsorganen und damit die Möglichkeit zu vegetativen Vermehrung besitzen, ergab keinen eindeutigen Unterschied. Während der Temperatureinfluss bei den Arten ohne Speicherorgane nur signifikant war, waren die Unterschiede bei den Arten der übrigen vegetativen Reproduktionsorganen hoch signifikant. Nur Arten mit Wurzelsprossen oder Zwiebeln zeigten keine signifikanten Unterschiede. Die verschiedenen Strategietypen ähnelten sich sehr in ihrem Keimverhalten, wobei die beste Keimung die S-Strategen aufwiesen. Bei den R- und S-Strategen hatte die Temperatur keinen signifikanten Einfluss auf die Keimung. Trotz des großen Artensets sind nur geringe negative Korrelationen zwischen der prozentualen Keimung und dem Diasporengewicht (nicht für die Diasporengröße) unter warmen Temperaturen gefunden worden.

Die Untersuchungen an 240 Pflanzenarten haben gezeigt, dass die Keimung ein sehr variabler Prozess ist, der zum einen mit verschiedenen morphologisch-anatomischen, phylogenetischen und ökologischen

Pflanzenmerkmalen zusammenhängt und darüber hinaus von verschiedenen Umweltbedingungen beeinflusst wird.

6 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.
- AL-HAWIJA, B. N., PARTZSCH, M., HENSEN, I. (2012): Effects of temperature, salinity and cold stratification on seed germination in halophytes. - Nordic J. Bot. 30: 1 – 8.
- AUGÉ, R., BOURGEAIS, P., PÉRON J. Y. (1989): Etude des conditions de la germination des semences de cerfeuil tubéreux (*Chaerophyllum bulbosum* L.). - Acta Horticulturae 242: 239 – 247.
- BAKER, H. G. (1972): Seed weight in reaction to environmental conditions in California. - Ecology 53: 997 – 1010.
- BASKIN, C. C., BASKIN, J. M. (1994): Deep complex morphophysiological dormancy in seeds of the mesic woodland herb *Delphinium tricorne* (Ranunculaceae). - Int. J. Plant Sci. 155/6: 738 – 743.
- 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. (2005): Seed dormancy in wild flower. - In: McDonald, M. B., Kwong, F. Y.: Flower seeds. - Biology and technology. - CABI Publishing, Cambridge.
- BASKIN, C. C., MEYER, S. E., BASKIN, J. M. (1995): Two types of morphophysiological dormancy in seeds of two genera (*Osmorhiza* and *Erythronium*) with an arcto-tertiary distribution pattern. - Am. J. Bot. 82: 293 – 298.
- BASKIN, C. C., MILBERG, P., ANDERSSON, L., BASKIN, J. M. (2000): Deep complex morphophysiological dormancy in seeds of *Anthriscus sylvestris* (Apiaceae). - Flora 200: 245 – 251.
- BARNISKE, A.-M., HEKLAU, H., JÄGER, E. J. (2016): Beitrag zur Wuchsform und Biologie der Gefäßpflanzen des hercynischen Raumes: 8. *Armoracia rusticana* G. Gaert., B. Mey. & Scherb. (Meerrettich; Brassicaceae). - Hercynia N. F. 49/1: 1 – 25.
- 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.
- 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.
- BU, H., CHEN, X., XU, X., LIU, K., JIA, P., DU, G. (2007): Seed mass and germination in an alpine meadow on the eastern Tsinghai-Tibet plateau. - Plant Ecol. 191: 127 – 149.
- BU, H., JIA, P., QI, W., LIU, K., XU, D.-H., GE, W.-J., WANG, X.-J. (2018): The effects of phylogeny, life-history traits and altitude on the carbon, nitrogen, and phosphorus contents of seeds across 203 species from an alpine meadow. - Plant Ecol. 219: 737 – 748.
- 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. - CALMSscience 3: 21 – 30.
- CORNELISSEN J. H. C., LAVOREL, S., GARNIER, E., DÍAZ, C. S., BUCHMANN, D. N., GURVICH D. E., REICH, P. B., TERSTEEGE, H., MORGAN H.G., VAN DER HEIJDEN M. G. A., PAUSAS, J. G., POORTER, H. (2003): A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. - Austr. Bot. 51: 335 – 380.
- COUNTS, R. L., LEE, P. F. (1991): Germination and early seedling growth in some northern wild rice (*Zizania palustris*) populations differing in seed mass. - Can. J. Bot. 69: 689 – 696.
- DONOHUE, K. (2005): Niche construction through phenological plasticity: life history dynamics and ecological consequences. - New Phytol. 166: 83 – 92.
- DONOHUE, K., DORN, L., GRIFFITH, C., KIM, E., AGUILERA, A., POLISETTY, C. R., SCHMITT, J. (2005a): Environmental and genetic influences on the germination of *Arabidopsis thaliana* in the field. - Evolution 59:

740 – 757.

- DONOHUE, K., DORN, L., GRIFFITH, C., KIM, E., AGUILERA, A., POLISETTY, C. R., SCHMITT, J. (2005b): The evolutionary ecology of seed germination of *Arabidopsis thaliana*: variable natural selection on germination timing. - *Evolution* 59: 758 – 770.
- DONOHUE, K., DORN, L., GRIFFITH, C., KIM, E., AGUILERA, A., POLISETTY, C.R., SCHMITT, J. (2005c): Niche construction through germination cueing: life-history responses to timing of germination in *Arabidopsis thaliana*. - *Evolution* 59: 771 – 785.
- DONOHUE, K., DE CASAS, R. R., BURGHARDT, L., KOVACH, K., WILLIS, C. G. (2010): Germination, post-germination adaptation, and species ecological ranges. - *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 41: 293 – 319.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W., PAULISSEN, D. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 3. durchgesehene Aufl. - *Scripta Geobot.* 18: 1 – 262.
- ERIKSSON, O. (1999): Seed mass variation and its effect on germination and seedling performance in the clonal herb *Convallaria majalis*. - *Acta Oecol.* 20: 61 – 66.
- FENNER, M. (1985): *Seed Ecology*. - Chapman & Hall, London.
- FENNER, M., THOMPSON, K. (2005): *The ecology of seeds*. - Cambridge University Press, Cambridge.
- FIGUEROA, J. A. (2003): Seed germination in temperate rain forest species of southern Chile: chilling and gap-dependency germination. - *Plant Ecol.* 166: 227 – 240.
- FINCH-SAVAGE, W. E., LEUBNER-METZGER, G. (2006): Seed dormancy and the control of germination. - *New Phytologist* 171: 501 – 523.
- FERNÁNDEZ-PASCUAL, E., JIMÉNEZ-ALFARO, B., DÍAZ, T. E. (2013): The temperature dimension of the seed germination niche in fen wetlands. - *Plant Ecol.* DOI 10.1007/s11258-012-0165-7.
- GASQUE, M., GARCIA-FAYOS, P. (2003): Seed dormancy and longevity in *Stipa tenacissima* L. (Poaceae). - *Plant Ecol.* 168: 279 – 290.
- GRIME, J. P. (1974): Vegetation classification by reference to strategies. - *Nature* 250: 26 – 31.
- GRIME, J. P. (1979): *Plant strategies and vegetation processes*. - Wiley, London.
- GRIME, J. P. (1985): Towards a functional description of vegetation. - In: White, J. (eds.): *The population structure of vegetation. Handbook*. - Junk, Dordrecht.
- GRIME, J. P. (2006): *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. - books.goggle.com.
- GRIME, J. P., MASON, G., CURTIS, A. V., RODMAN, J., BAND, S. R., MOWFORTH, M. A. G., NEAL, A. M., SHAW, S. (1981): A comparative study of germination characteristics in a local flora. - *J. Ecol.* 69: 1017 – 1059.
- GRIME, J. P., JEFFREY, D. W. (1965): Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. - *J. Ecol.* 53: 621 – 642.
- GROSS, K. L. (1984): Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. - *J. Ecol.* 72: 369 – 387.
- GRUBB P. J. (1977): The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. - *Biol. Rev.* 52: 107 – 145.
- GUTTERMANN, Y. (1992): Maternal effects on seed germinability: phenotypic maternal effects during seed maturation. - *Israel J. Bot.* 29: 105 – 117.
- HOYLE, G. L., STEADMAN, K. J., GOOD, R. B., MCINTOSH, E. J., GALEA, L. M. E., NICOTRA, A. B. (2015): Seed germination strategies: An evolutionary trajectory independent of vegetative functional traits. - *Frontiers in Plant Sci.* 6: 1 – 13.
- HARPER, J. L. (1977): *Population biology of plants*. - Academic Press, 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.
- JAKOBSSON, A., ERIKSSON, O. (2000): A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. - *Oikos* 88: 794 – 502.
- JÄGER, E. J. (1973): Zur Verbreitung und Lebensgeschichte der Wildtulpe (*Tulipa sylvestris* L.) und Bemerkungen zur Chorologie der Gattung *Tulipa* L. - *Hercynia* N. F. 10/4: 429 – 448.
- JÄGER, E. J. (2017): *Rothmaler - Exkursionsflora von Deutschland, Gefäßpflanzen: Grundband*. 21. Auflage. - Springer-Spektrum, Heidelberg, Berlin.
- LEISHMAN, M. R., WESTOBY, M., JURADO, E. (1995): Correlates of seed size variation: A comparison among five

- temperate floras. - J. Ecol. 83/3: 517 – 529.
- LEE, S. Y., RHIE, Y. H., KIM, K. S. (2018): Dormancy breaking and germination requirements of seeds of *Thalictrum uchiyamae* (Ranunculaceae) with underdeveloped embryos. - Scientia Horticulturae 231: 82 – 88.
- KLIMEŠOVÁ, J., KLIMEŠ, L. (2016): Clo-Pla 3 – A database of clonal growth of plants from Central Europe. < clopla.butbn.cas.cz >
- KOUTSOVOULOU, K., DAWS, M. I., THANOS C. A. (2014): Campanulaceae: a family with small seeds that require light for germination. - Ann. Bot. 113: 135 – 143.
- KETTENRING, K. M., GALATOWITSCH, S. M. (2007): Tools for *Carex* revegetation in freshwater wetlands: understanding dormancy loss and germination temperature requirements. - Plant. Ecol. 193: 157 – 169.
- KLOTZ, S., KÜHN, I., DURKA, W. (2002): BIOLFLOR: Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. - Schr.R. Veg.kd. 38: 1 – 334.
- LHOTSKA, M. (1977): Notes on the ecology of germination in *Myrrhis odorata*. - Folia Geobot. Phytotax. 12: 209 – 213.
- MIGLÉCZ, T., TÓTHMÉRÉSZ, B., VALKÓ, O., KELEMEN, A., TÖRÖK, P. (2013): Effects of litter on seedling establishment: an indoor experiment with short-lived Brassicaceae species. - Plant Ecol. 214: 189 – 193.
- MILBERG, P., ANDERSSON, L., THOMPSON, K. (2000): Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. - Seed Sci. Res. 10: 99 – 10.
- 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.
- OTTE, A., BISSELS, S., WALDHARDT, R. (2006): Samen-, Keimungs- und Habitatsigenschaften: Welcher Parameter erklärt Veränderungstendenzen in der Häufigkeit von Ackerwildkräutern in Deutschland - J. Plant Diseases and Protection. Sonderheft XX: 507 – 516.
- PARTZSCH, M. (2010): Zur Keimungsbiologie von zehn ausgewählten xerothermen Grasarten. - Hercynia N. F. 43/2: 299 – 317.
- PARTZSCH, M. (2012a): Zur Keimungsbiologie von zehn ausgewählten Ruderal- und Xerothermrasenarten - Teil 4: Fabaceae. - Hercynia N. F. 45/1: 125 – 144.
- PARTZSCH, M. (2012b): Zur Keimungsbiologie von zwölf ausgewählten Ruderal-, Wiesen- und Xerothermrasenarten - Teil 5: Apiaceae. - Hercynia N. F. 45/2: 173 – 192.
- PARTZSCH, M. (2020): Steckbriefe zum Keimverhalten von 240 Pflanzenarten - Teil 1: Datensammlung. - Hercynia N. F. 53/1: 1 – 248.
- PARTZSCH, M., FAULHABER, M., MEIER, T. (2018): The effect of the dominant grass *Festuca rupicola* on the establishment of rare forbs in semi-dry grasslands. - Folia Geobot. 53: 103 – 113.
- PECO B., TRABA J., LEVASSOR C., SANCHEZ A. M., AZCÁRATE F. M. (2003): Seed size, shape and persistence in dry Mediterranean grass and scrublands. - Seed Sci. Res. 13: 87 – 95.
- 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.
- SCHÜTZ, W. (2000): Ecology of seed dormancy and germination in sedges (*Carex*). - Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 3: 67 – 89.
- SCHÜTZ, W., RAVE, G. (1999): The effect of cold stratification and light on the seed germination of temperate sedges (*Carex*) from various habitats and implications for regenerative strategies. - Plant Ecol 144: 215 – 230.
- SILVERTOWN, J. W. (1981) Seed size, life span, and germination date as coadapted features of plant life history. - Am. Nat. 118: 860 – 864.
- STEHLIK, I., HOLDEREGGER, R. (2000): Spatial genetic structure and clonal diversity of *Anemone nemorosa* in late successional deciduous woodlands of Central Europe. - J. Ecol. 88/3: 424 – 435.
- 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.
- TER BORG, S. J. (2005): Dormancy and germination of six *Rhinanthus* species in relation to climate. - Folia Geobot. 40: 243 – 260.

- THOMPSON, K., GRIME, J. P. (1983): A comparative study of germination responses to diurnally-fluctuating temperatures. - *J. Appl. Ecol.* 20: 141 – 146.
- 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., BAKKER, J. P., BEKKER, R. M., Hodgson J. G. (1998): Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. - *J. Ecol.* 86/1: 163 – 169.
- THOMPSON, K., JALILI, A., HODGSON, J. G., HAMZEHËE, B., ASRI, Y., SHAW, S., SHIRVANY, A., YAZDANI, S., KHOSHNEVIS, M., ZARRINKAMAR, F., GHAHRAMNI, M.-A., SAFAVI, R. (2001): Seed size, shape and persistence in the soil in an Iranian flora. - *Seed Sci. Res.* 11: 345 – 355.
- THOMPSON, P. A. (1969): Germination of Species of Labiatae in Response to Gibberellins. - *Physiol. Plant* 22: 575 – 586.
- TUDELA-ISANTA, M., FERNÁNDEZ-PASCUAL, E., WIJAYASINGHE, M., ORSENIGO, S., ROSSI, G., PRITCHARD, H. W., MONDONI, A. (2018): Habitat-related seed germination traits in alpine habitats. - *Ecol. & Evol.* 8/1: 150 – 161.
- VANDELOOK, F., BOLLE, N., VAN ASSCHE J. A. (2007): Seed dormancy and germination of the European *Chaerophyllum temulum* (Apiaceae), a member of a trans-atlantic genus. - *Ann. Bot.* 100: 23 – 239.
- VANDELOOK, F., VAN ASSCHE J. A. (2008): Temperature requirements for seed germination and seedling development determine timing of seedling emergence of three monocotyledonous temperate forest spring Geophytes. - *Ann. Bot.* 102: 865 – 875.
- 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.
- VANDELOOK, F., VAN DE VYVER, A., CARTA, A. (2019): Three phylogenetically distant shade-tolerant temperate forest herbs have similar seed germination syndromes. - *Folia Geobot.* 54: 73 – 84.
- VERA, M. L. (1997): Effects of altitude and seed mass on germination and seedling survival of heathland plants in north Spain. - *Plant Ecol.* 133: 101 – 106.
- YANG, L., LIU, S., LIN, R. (2020): The role of light in regulating seed dormancy and germination. - *J. Integr. Plant Biol.* 62/9: 1310 – 1326.
- WAGNER, M., PYWELL, R. F., KNOPP, T., BULLOCK, J. M., HEARD, M. S. (2011): The germination niches of grassland species targeted for restoration: effects of seed pre-treatments. - *Seed Sc. Res.* 21: 117 – 131.
- WANG, J., H., BASKIN, C. C., CUL, X. L., DU, G. Z. (2009): Effect of phylogeny, life history and habitat correlates on seed germination of 69 arid and semi-arid zone species from northwest China. - *J. Ecol.* 23: 827 – 846.
- WEIS, I. M. (1982): The effect of propagule size on germination and seedling growth *Mirabilis hirsuta*. - *Can. J. Bot.* 60: 1868 – 1874.
- WESCHE, K., PIETSCH, M., RONNENBERG, K., UNDRAKH, R., HENSEN, I. (2006): Germination of fresh and frost-treated seeds from dry Central Asian steppes. - *Seed Sci. Res.* 16: 123 – 136.
- WU, G., DU, G. (2007): Germination is related to seed mass in grasses (Poaceae) of the eastern Quinhai-Tibetan Plateau, China. - *Nord. J. Bot.* 25: 361 – 365.

Manuskript angenommen: 28. Dezember 2020

Anschrift der Autorin:

Dr. rer. nat. Monika Partzsch

Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Institut für Biologie/Geobotanik und Botanischer Garten,
Am Kirchtor 1, 06108 Halle/ S.

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