

Zur Keimungsbiologie einiger Pflanzen des Mainzer Sandes

WOLFGANG LICHT & ECKART SINGER (†)

Kurzfassung

Die Diasporen von 5 annuellen und 4 perennen typischen Pflanzen des Mainzer Sandes (vgl. Tab. 1) wurden auf ihr Keimungsverhalten, näherhin deren Reaktion auf unterschiedliche Temperaturen, Belichtungsdauer, Substrat und Bodenwassergehalt untersucht. Es wurde auch geprüft, inwieweit sie eine Nachreifezeit benötigen. Die Ergebnisse werden in Hinblick auf die ökologischen Verhältnisse des natürlichen Standortes diskutiert. – Die Winter- bzw. Frühjahrsannuellen erwiesen sich als insgesamt gut angepaßt; meist wirken mehrere Mechanismen auf eine Keimung im Herbst oder zeitiges Frühjahr hin. – Die mehrjährigen Arten *Potentilla arenaria*, *Silene otites* und *Gypsophila fastigiata* hingegen sind kaum speziell angepaßt; immerhin ermöglichen fehlende Nachreifezeit (*Silene* und *Gypsophila*) bzw. Förderung der Keimung durch Kurztagsbedingungen (*Potentilla*) eine Keimung im Herbst bzw. Frühjahr. – Nicht angepaßt scheinen dagegen *Jurinea cyanoides* und *Silene conica* zu sein, bei denen alle Mechanismen auf eine Keimung in der warmen Jahreszeit hinwirken, wo die Keimpflanzen infolge der häufigen Austrocknung der obersten Bodenschicht gefährdet sind. Dieser Umstand ist insbesondere für die annuelle *Silene conica* von großer ökologischer Bedeutung.

Abstract

9 plant species (Tab. 1) of the „Mainzer Sand“, a xerophytic plant formation (mean annual temperature 9–10 °C, mean annual precipitation 500–600 mm) were investigated concerning the behaviour of germination (temperature, long/short day, substrate, pH, soil moisture, dormancy). Only the winter annuals (cf. Tab. 1) are adapted to the ecological conditions of a seasonly superficial dry and hot sandy soil.

Inhalt

1.	Einleitung	92
2.	Material und Methode	92
3.	Ergebnisse	93
3.1	Temperatur	93
3.2	Lang-/Kurztag	93
3.3	Bodenart	95
3.4	pH-Wert	97
3.5	Huminstoffe	97
3.6	Verfügbares Bodenwasser	100
3.7	Alter der Samen	100
4.	Diskussion	102
4.1	Zum Keimungsverhalten einzelner Arten	102

4.2 Zur Steuerung des Zeitpunktes der Keimung 105

4.3 Substrat und Keimung 107

4.4 Zur Frage der „Anpassung“ 108

5. Schriftenverzeichnis 108

1. Einleitung

Für viele Pflanzen offener Sandflächen ist bereits die Keimung die entscheidende Phase ihres Lebenszyklus', da bei der sich rasch und hoch erhitzenden und leicht austrocknenden obersten Bodenschicht (vgl. z. B. VOLK 1930; BERGER-LANDEFELD & SUKOPP 1965; LÖTSCHERT & GEORG 1977 und 1980; U. LICHT 1991) mit hohen Ausfällen zu rechnen ist. Man sollte deshalb also erwarten, daß sandbewohnende Pflanzen über ausgefeilte Regelmechanismen verfügen, um diese Ausfälle in Grenzen zu halten. Insbesondere stellt sich den Annuellen dieses Problem, da sie ja auf ± regelmäßig erfolgreiche Keimung existentiell angewiesen sind; nicht ohne Grund ist die Etablierung einjähriger Pflanzen auf Sandböden eines der bestuntersuchten Teilgebiete ökologisch orientierter Keimungsbiologie. Aber auch eine Überprüfung des Keimverhaltens mehrjähriger Pflanzen des Mainzer Sandes ist von Interesse, da einige der charakteristischen Besiedler dieses isolierten Gebietes „eigentlich“ gar keine Sandpflanzen sind, sondern die offene Fläche lediglich wegen ihrer Anforderungen an das lokale Strahlungsklima besiedeln (W. LICHT 1977).

2. Material und Methode

Die untersuchten Arten sind in Tab. 1 angeführt. Aus den oben erwähnten Gründen ist auf einjährige Arten und „Endemiten“ des Mainzer Sandes besonderes Gewicht gelegt. Die Diasporen (im folgenden „Samen“ genannt) entstammen Wildpflanzen vom natürlichen Standort, wurden alle im gleichen Jahr gesammelt und im Folgejahr ausgesät, um eine vorauszusetzende Nachreifezeit abzuwarten (vgl. dazu 3.7).

Tabelle 1: Die untersuchten Arten

Name	Lebensform ¹⁾	Geoelement ²⁾	Verbreitung ³⁾	Soziologie ⁴⁾
<i>Cerastium semidecandrum</i> L.	Wi.-annuell	smed-subatl	sehr weit	Sedo-Scleranthetea
<i>Erophila verna</i> (L.) Chev.	Wi.-annuell	euras-med	sehr weit	“
<i>Myosotis stricta</i> Lk.	Wi.-annuell	smed-euraskont	weit	“
<i>Holosteum umbellatum</i> L.	Wi.-annuell	med(-kont)	weit	“
<i>Silene conica</i> L.	So.-annuell	smed-subatl	eng	Sileno-Cerastion
<i>Potentilla arenaria</i> BORKH.	perenn	europkont	weit	Festucetalia valesiacae
<i>Silene otites</i> (L.) WIBEL	“	(g.)kont(-smed)	eng	Koelerion glaucae
<i>Jurinea cyanoides</i> (L.) RCHB.	“	kont	MzS	“
<i>Gypsophila fastigiata</i> L.	“	g.kont	MzS	“

¹⁾ Wi.-annuell: Winter- und Frühjahrsannuelle; So.-annuell: Frühsommerannuelle. – Vgl. LICHT (1977)

²⁾ nach OBERDORFER (1990); g. = gemäßigt

³⁾ die Angaben drücken aus, inwieweit die betreffende Art auch auf anderen xerischen Standorten Süddeutschlands auftritt. MzS: isoliertes Vorkommen auf dem Mainzer Sand

⁴⁾ nach OBERDORFER (1990) und KORNECK (1987). Die Verbände Sileno-Cerastion und Koelerion glaucae gehören zur Klasse der Sandtrockenrasen (Sedo-Scleranthetea), die Festucetalia sind der „kontinentale Flügel“ der (Kalk-)Trockenrasen (Festuco-Brometea)

Orientierende Aussaaten in Töpfen erwiesen sich als wenig aussagekräftig. Aus diesem Grund wurden die Versuche dann in 9-cm-Petrischalen durchgeführt, die zudem eine bessere Standardisierung zuließen und eine statistische Auswertung (ungepaarter t-Test) erleichterten. Es wurden jeweils 100 Samen ausgelegt.

Zur Beschreibung der Keimfähigkeit sollen folgende Begriffe benutzt werden:

Keimungsbeginn bezeichnet den Zeitabschnitt vom Versuchsbeginn bis zum (beginnenden) Auflaufen der Samen [entspricht der „Keimungsenergie“ im Sinne BECKER's (1912)],

Keimungsrate bezeichnet die Menge der gekeimten Samen in % der angesetzten Samen („Keimkraft“ sensu BECKER l.c.),

Keimfähigkeit kombiniert diese beiden Parameter.

Keimungstyp schließlich umfaßt alle Pflanzenarten, deren Keimung, bezogen auf einen oder mehrere ökologische(n) Faktor(en), ähnlichen Regeln unterworfen ist.

3. Ergebnisse

3.1 Temperatur

Geprüft wurde die Keimung innerhalb folgender vier Temperaturbereiche: 7–10 °C, 11–14, 15–18 und 21–25. Folgende drei Keimungstypen wurden gefunden:

- Bei hoher Temperatur setzt die Keimung rascher ein, erreicht aber nicht dieselben Keimungsraten wie bei tieferen Temperaturen (*Holosteum*, Abb. 1; ähnlich *Erophila*). *Myosotis* tendiert ebenfalls zu diesem Typ, die Unterschiede sind aber nur gering.
- Hohe Temperaturen fördern Keimungsbeginn wie auch Keimungsraten (*Silene conica*, Abb. 2; ähnlich *Cerastium* und *Jurinea*).
- Die Keimfähigkeit ist von der Temperatur weitgehend unabhängig, nur der tiefste Temperaturbereich zeichnet sich durch signifikant niedrigere Keimfähigkeit aus (*Potentilla*, Abb. 3; ähnlich *Gypsophila* und *Silene otites*).

Diese Ergebnisse sind jedoch möglicherweise nur bedingt aussagekräftig: gleichbleibende, insbesondere höhere Temperaturen sind am natürlichen Standort nicht die Regel. Die dort auftretenden Temperaturschwankungen aber üben offenbar in vielen Fällen einen keimungsfördernden Reiz aus (v. LIEBENBERG 1884; PICKHOLZ 1911; WEHSARG 1918; HARRINGTON 1923; DOERFEL 1930; STEINBAUER & GRIGSBY 1957; THOMPSON 1969; annuelle Dünenpflanzen: ROZIJN 1983 und ROZIJN & ANDEL 1985), insbesondere in Wechselwirkung mit anderen Faktoren (MORINAGA 1926; VINCENT & ROBERTS 1977); demgegenüber fanden freilich HEMMERLY & QUATERMAN (1978) lediglich bei einem Viertel der referierten Fälle eine Keimungsförderung durch Temperaturwechsel.

3.2 Lang-/Kurztag

Die Samen wurden vergleichsweise 5 (Kurztag) bzw. 16 (Langtag) Stunden mit einer 30-Watt-Leuchtstoffröhre belichtet, da die Existenz von „Kurz-“ und „Langtagsamen“ aus der Literatur bekannt ist (Zusammenfassung bei KOLLER 1972: 42ff und MAYER &

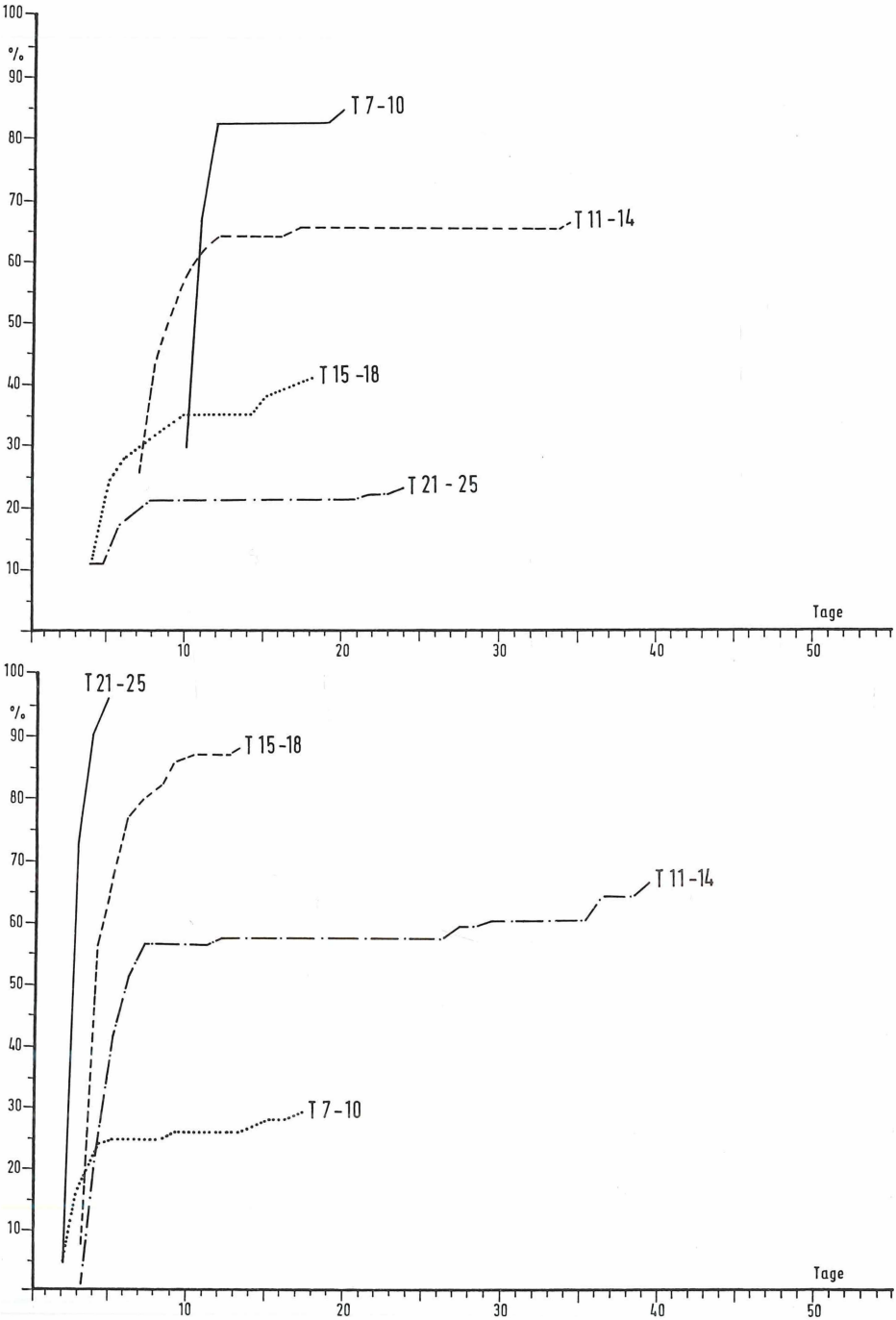
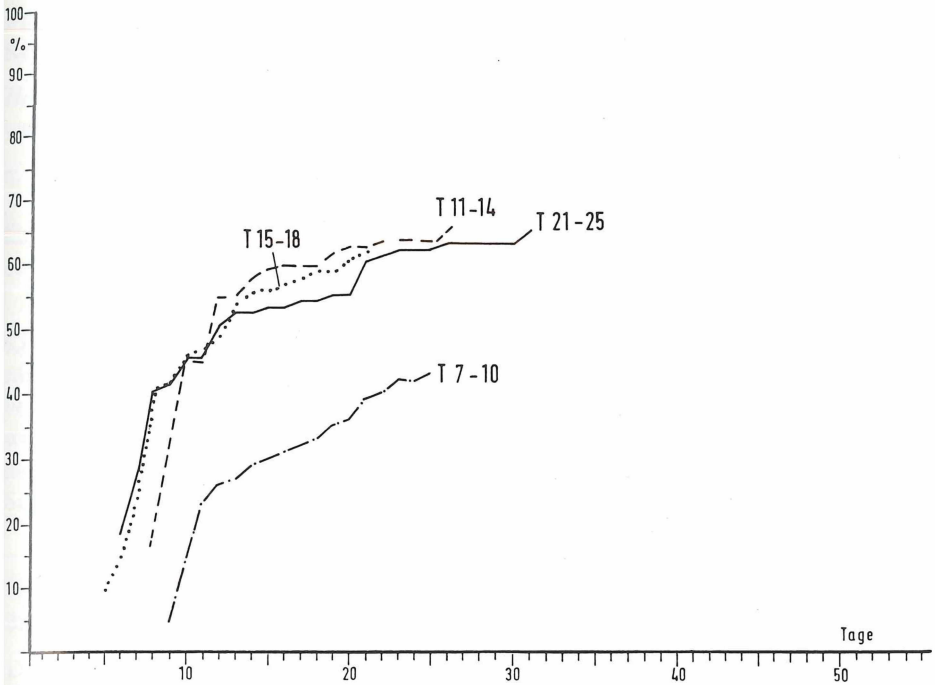


Abb. 1-3: Keimverlauf von *Holosteum* (oben), *Silene conica* (unten) und *Potentilla* (nächste Seite) bei unterschiedlichen Temperaturbereichen (Angabe der Temperaturspannen in °C)



POLJAKOFF-MAYBER 1989: 88ff). – Die Keimtemperatur betrug 21–25°. *Holosteum* wurde nicht untersucht. Es konnten zwei Keimungstypen unterschieden werden:

- Kurztag fördert die Keimung (*Potentilla*, Abb. 4; ähnlich *Cerastium* und *Erophila*).
- Die Belichtungsdauer blieb ohne Einfluß (*Silene conica*, Abb. 5; ähnlich *Jurinea* und *Gypsophila*).

Eine Zwischenstellung – eine geringe Förderung der Keimfähigkeit durch Kurztag – nehmen *Myosotis* und *Silene otites* ein.

Die Frage nach einer Licht- bzw. Dunkelkeimung wurde nicht untersucht, zumal deren standortsökologische Bedeutung sicher eher gering (z. B. NIETHAMMER 1934: 47) oder doch in hohem Maße von anderen Bedingungen abhängig oder durch sie ersetzbar ist (NIETHAMMER 1934; KOLLER et al. 1962); insbesondere die Wechselwirkungen mit der Temperatur sind seit langem bekannt (LEHMANN 1912; GASSNER 1915; MAYER & POLJAKOFF-MAYBER 1989: 217).

3.3 Bodenart

Sandpflanzen finden sich normalerweise nicht auf humusreichen Böden. Um zu prüfen, ob hier der Sand als Bodenart bereits bei der Keimung eine Rolle spielt, wurden vergleichende Aussaaten auf je 30 cm³ Sand vom Originalstandort und gesiebter Komposterde durchgeführt. Beiden Substraten wurden je 6 cm³ Wasser hinzugefügt. Keimtemperatur

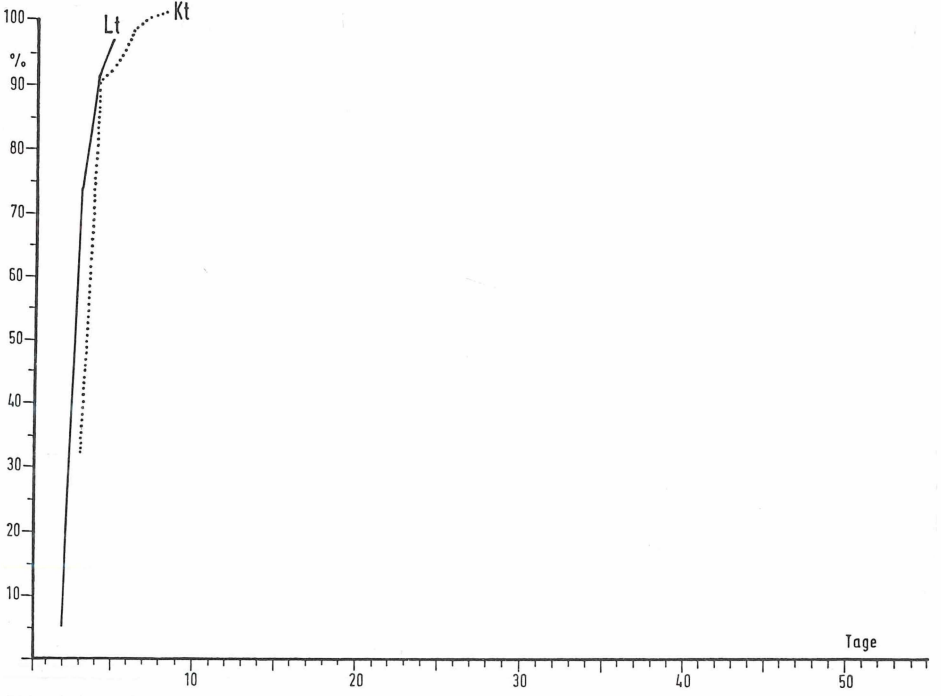
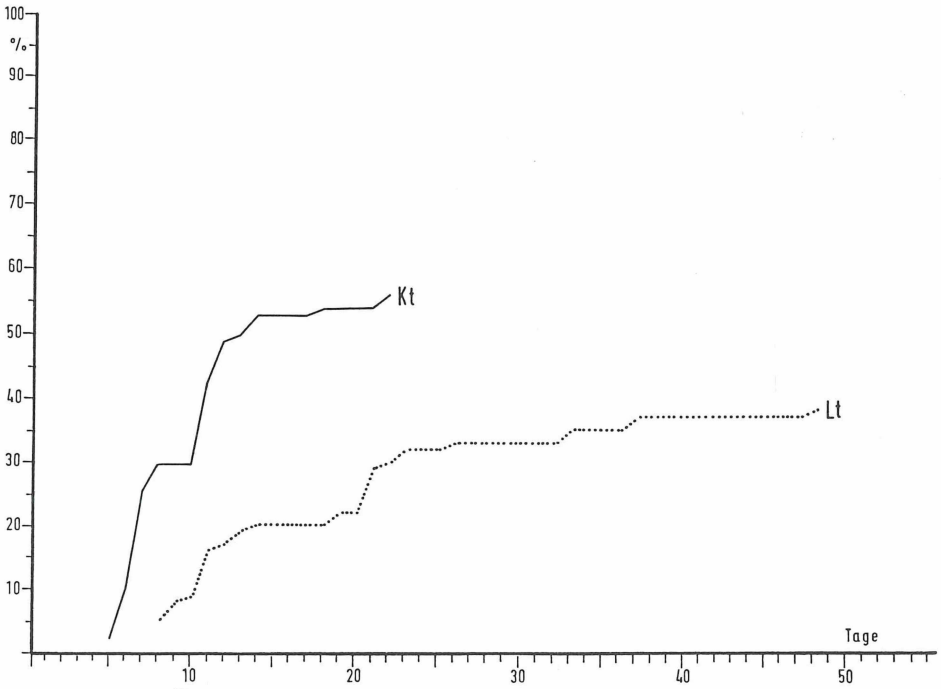


Abb. 4-5: Keimverlauf von *Potentilla* (oben) und *Silene conica* (unten) unter Kurztag (= Kt) bzw. Langtag (= Lt)

war wieder 21–25° bei 16 h Licht, nur für *Holostium* wurde wegen der dort höheren Keimungsrate (vgl. 3.1) der Bereich 11–14° und Dauerlicht gewählt.

Holostium zeigte im Verhalten keine signifikanten Unterschiede. Bei allen übrigen Arten war zumindest eine geringe Hemmung der Keimfähigkeit durch Humus nachzuweisen:

- a. Bei *Gypsophila* (Abb. 6) und *Jurinea* verzögerte sich geringfügig der Keimungsbeginn.
- b. Bei *Potentilla* wurde die Keimungsrate auf etwa die Hälfte herabgesetzt.
- c. *Silene conica* (Abb. 7) und *S. otites*, *Myosotis*, *Erophila* und *Cerastium* keimten sowohl später als auch in herabgesetzter Zahl.

Kontrollversuche auf Filterpapier („F“ in Abb. 6 und 7) zeigten, daß nicht etwa der Sand fördernd, sondern der Kompost hemmend wirkte. Als hemmendes Prinzip kommen hier vor allem der pH-Wert und die Huminstoffe in Frage; daneben muß noch berücksichtigt werden, daß bei gleichem absoluten Wassergehalt (hier: 20 Vol% vom Trockengewicht des Bodens) der Kompost wegen seines höheren Restwasseranteils das relativ trockenere Substrat darstellt. Diese drei Faktoren müssen deshalb noch geprüft werden.

3.4 pH-Wert

Destilliertes Wasser wurde durch Zugabe von HCl auf pH 3,0–3,2, durch Zugabe von KOH auf pH 9 eingestellt. Die übrigen Bedingungen waren wieder 21–25° und 16 h Licht. *Holostium* keimte nicht.

- a. Bei *Silene otites* und *Cerastium* hemmen extreme pH-Werte die Keimung; diese Hemmung kann für beide Extremwerte gleichsinnig verlaufen (*Cerastium*, Abb. 8), oder es hemmt das saure Substrat deutlich stärker als das alkalische (*Silene otites*, Abb. 9). – Man beachte in diesem Zusammenhang, daß bei *Silene otites* ein pH von 4,5 die Keimfähigkeit noch kaum herabsetzt (vgl. 3.5).
- b. Bei den übrigen sechs gekeimten Objekten ergaben sich keine signifikanten Unterschiede.

3.5 Huminstoffe

10 l wassergesättigter Torf wurden nach einigen Tagen ausgedrückt und ergaben ein Torfextrakt von pH 4,5. 4 cm³ dieser Lösung (bzw. 4 cm³ destilliertes Wasser im Kontrollversuch) wurden pro Petrischale verwendet.

- a. Bei *Potentilla*, *Myosotis*, *Erophila* und *Jurinea* ergab sich kaum ein Unterschied, auch bei *Silene otites* und *Gypsophila* (Abb. 10) war er nicht signifikant.
- b. Bei *Cerastium* (Abb. 11) und *Holostium* wurde die Keimungsrate, nicht aber die Keimungsgeschwindigkeit durch den Torfauszug hochsignifikant gesenkt.
- c. Bei *Silene conica* (Abb. 12) wurde zusätzlich die Keimungsgeschwindigkeit reduziert.

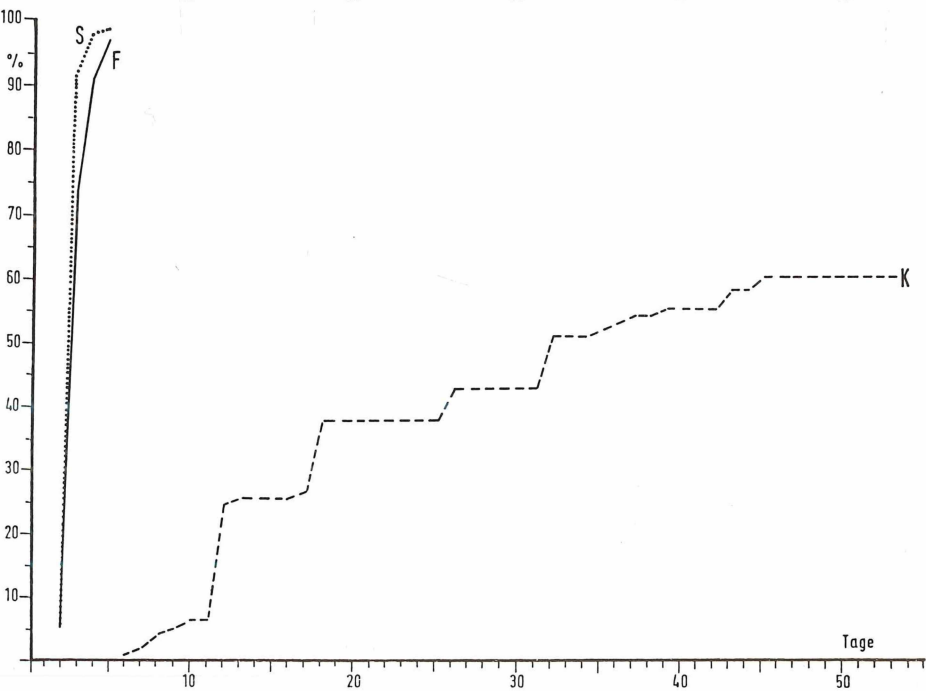
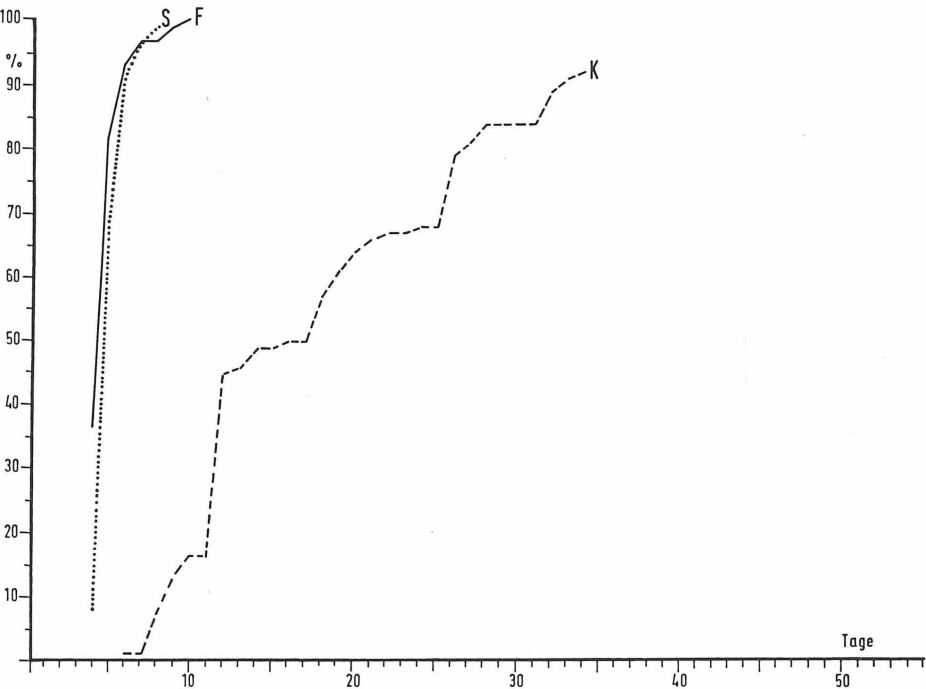


Abb. 6-7: Keimverlauf von *Gypsophila* (oben) und *Silene conica* (unten) auf Sand (= S), Kompost (= K) und - als Kontrolle - auf Filterpapier (= F)

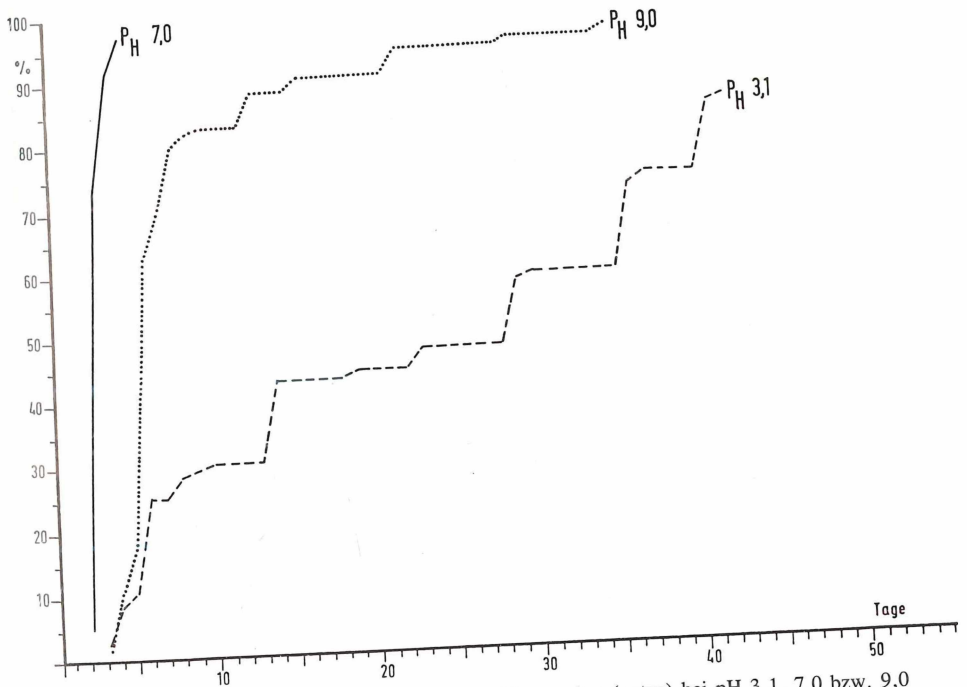
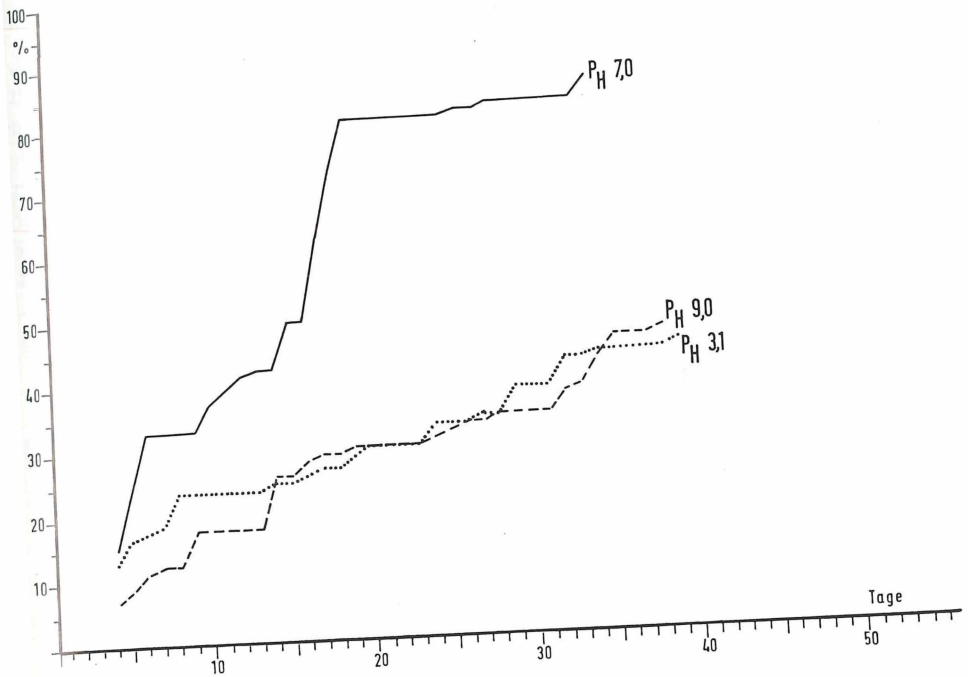


Abb. 8-9: Keimverlauf von *Cerastium* (oben) und *Silene otites* (unten) bei pH 3,1, 7,0 bzw. 9,0

3.6. Verfügbares Bodenwasser

Je 100 cm³ getrockneter und gesiebter Boden vom Originalstandort wurden mit 3, 5, 10, 15 und 25 cm³ Wasser befeuchtet und in luftdicht verschließbaren Gläsern von 1/2 l Inhalt eingefüllt. Das Ergebnis war sehr einheitlich: auch wenn die jeweils benachbarten Kurven nicht immer statistisch gesichert voneinander zu trennen sind, nahm doch die Keimungsrate regelhaft vom feuchten zum trockenen Substrat ab (Tab. 2). Dabei ist häufig von 5 cm³ zu 3 cm³ der größte „Sprung“ festzustellen. Nur bei *Cerastium* liegt dieser Einschnitt bereits zwischen 10 und 5 cm³. Diese Art bevorzugt also in besonders auffälliger Weise die feuchteren Substrate; wir werden darauf zurückkommen. – Abb. 13 und 14 zeigen Beispiele dafür im zeitlichen Ablauf. Eine signifikante Verzögerung des Keimungsbeginnes war – wenn überhaupt – nur bei der Wassermenge 3 cm³ festzustellen und betrug dann etwa 1 Woche (*Jurinea*) bis 3 Wochen (*Myosotis*, Abb. 14).

Tabelle 2: Keimungsraten (%) bei Zugabe unterschiedlicher Wassermengen zu je 100 cm³ trockenen Sandes

Art	Wassermenge (cm ³)					n ₂ < n ₁	n ₂ < 1/2 n ₁
	25	15	10	5	3		
<i>Gypsophila</i>	100	100	98	72	17	5→3	5→3
<i>Silene otites</i>	99	99	99	77	21	5→3	5→3
<i>Jurinea</i>	91	84	58	31	4	5→3	5→3
<i>Potentilla</i>	83	74	67	25	4	5→3	10→5 5→3
<i>Cerastium</i>	94	100	96	26	5	10→5	10→5 5→3
<i>Erophila</i>	89	74	77	50	14	5→3	5→3
<i>Myosotis</i>	95	81	70	51	3	5→3	5→3
<i>Holosteum</i>	61	47	35	26	5	5→3	5→3
<i>Silene conica</i>	91	100	95	57	18	5→3	5→3

n₂ < n₁: Angabe des Intervalls mit der stärksten Abnahme der Keimungsrate
n₂ < 1/2 n₁: Angabe des Intervalls/der Intervalle mit einer Abnahme der Keimungsrate um über 50%

Man beachte, daß lediglich *Potentilla* und vor allem *Cerastium* vom sonst einheitlichen Verhalten abweichen

3.7 Alter der Samen

Neben den bisher besprochenen exogenen Faktoren spielen auch endogene Einflüsse bei der Keimung eine große Rolle. Neben periodisch verlaufenden Kurven hoher und geringer Keimungsbereitschaft (BÜNNING 1948; BÜNNING & MÜSSLE 1951; RUGE & LIEDTKE 1951; weiter Literatur in Kummerow 1965), die hier nicht weiter verfolgt wurden, verdient besonders das Phänomen der Nachreife Beachtung (Übersicht bei DEVILLEZ 1979), das gerade für Annuelle häufig nachgewiesen wurde.

In einer ersten Versuchsreihe wurde die Keimfähigkeit im April und Mai frisch geernteter Samen der Annuellen *Erophila*, *Myosotis* und *Cerastium* mit der im Vorjahr geernteter Samen verglichen. Zunächst keimten bei allen Arten nur die ältere Ernte; erst in den Monaten September und Oktober – also nach drei bis vier Monaten – setzte zögernd die Keimung ein. – Anfang Oktober wurde der Versuch unter Einschluß der inzwischen ebenfalls ausgereiften Samen der Perennen wiederholt:

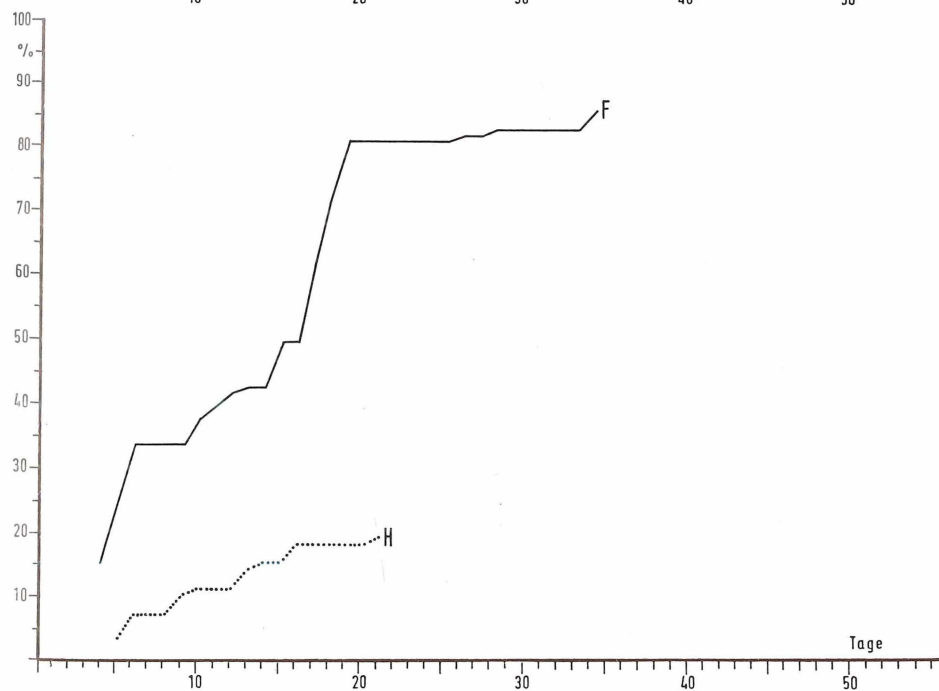
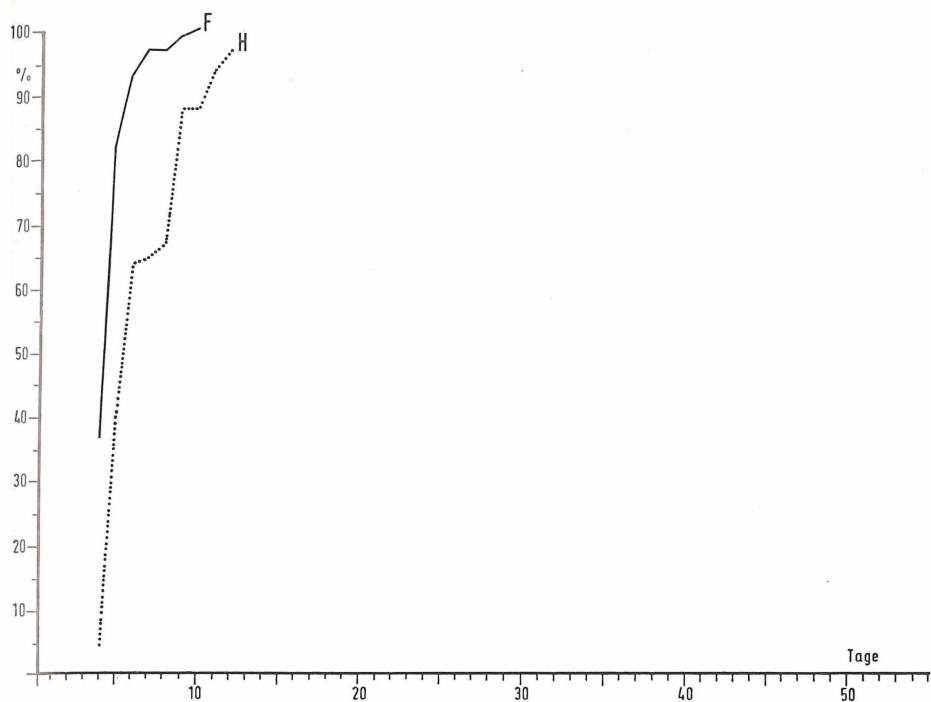
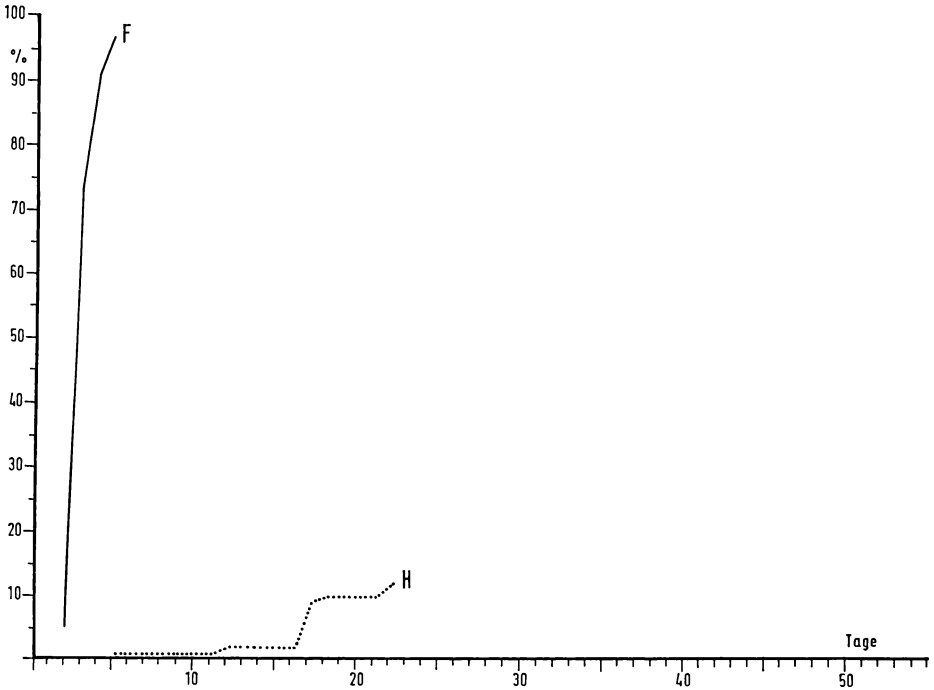


Abb. 10-12: Keimverlauf von *Gypsophila*, (oben), *Cerastium* (unten) und *Silene conica* (nächste Seite) auf Torfwater (H) und Filterpapier (F)



- a. Beide Samenproben verhielten sich $\pm$ gleich und keimten annähernd vollständig (*Silene otites*, Abb. 15; ähnlich *Gypsophila*).
- b. Die vorjährigen Samen erreichten höhere Keimungsraten. Im Keimungsbeginn zeigten sich dagegen keine oder doch nur sehr geringe Unterschiede (*Potentilla*, Abb. 16; ähnlich *Jurinea* und *Cerastium*; bei *Silene conica* war der Unterschied der Keimungsraten nur gering, aber noch signifikant).
- c. Bei *Myosotis* (signifikant) und *Erophila* (nicht signifikant) verlief die Keimung der diesjährigen Samen anfangs verzögert, doch erreichten die jüngeren Samen letztendlich höhere Keimungsraten. Sie betrug bei *Myosotis* annähernd 100%, bei *Erophila* 30%.
- d. Die diesjährigen Samen von *Holosteum* keimten nicht; da die vorjährigen Samen dieser Pflanze zu immerhin rund 25% aufliefen, konnte dies nicht (nur) an der (für *Holosteum*) ungünstigen relativ hohen Versuchstemperatur gelegen haben.

4. Diskussion

4.1 Zum Keimungsverhalten einzelner Arten

Während über die hier besprochenen Perennen in der Literatur keine Angaben zu finden waren, ist, wie einleitend bereits erwähnt, über die Annuellen einiges bekannt. *Erophila verna* z. B. keimt nach unseren Erkenntnissen bevorzugt unter kühlen Bedingungen

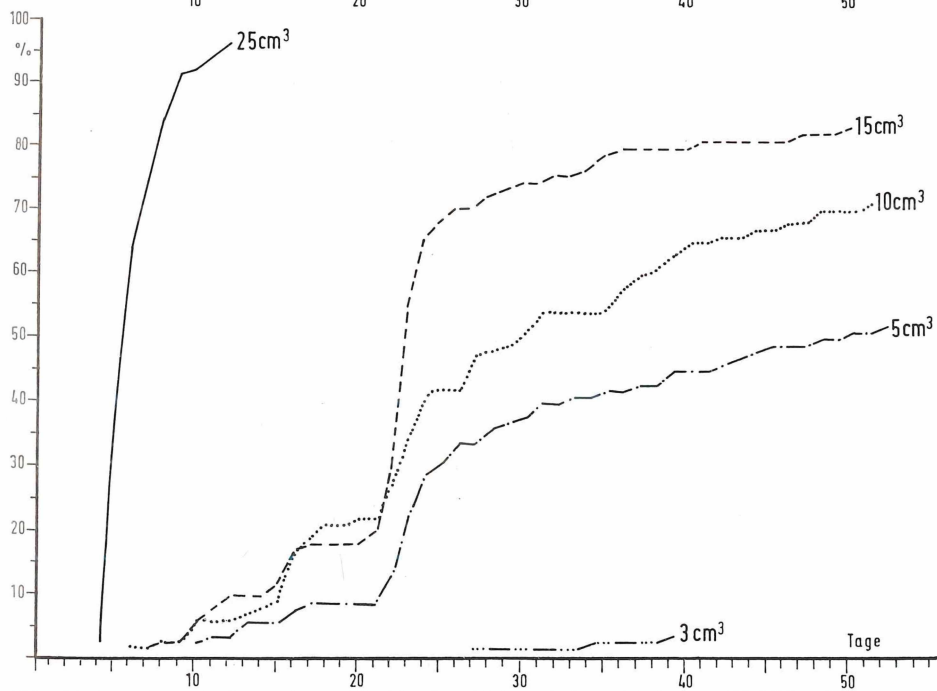
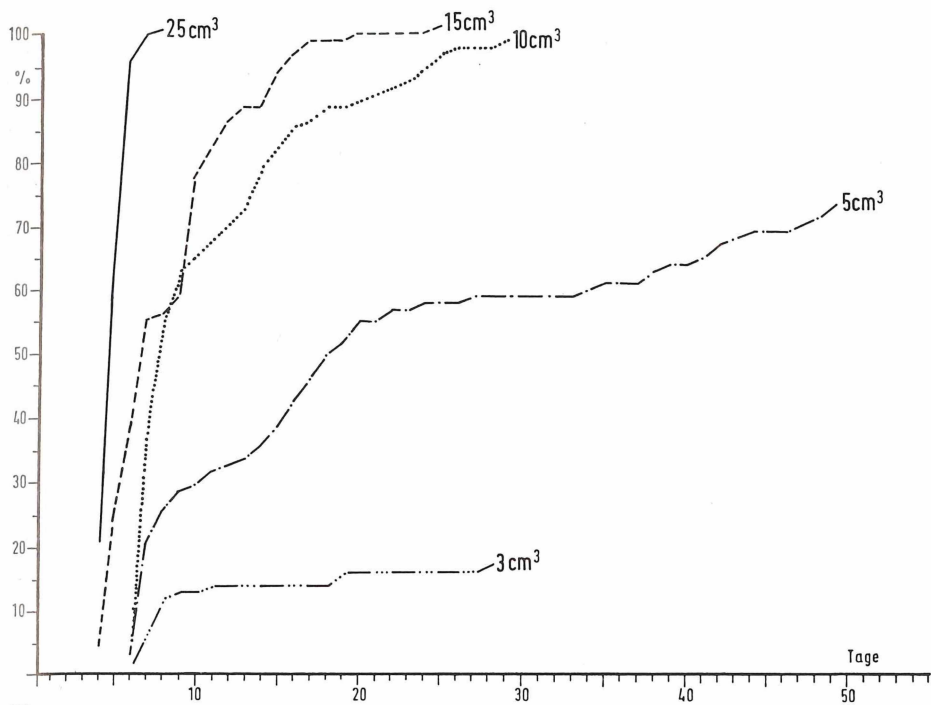


Abb. 13-14: Keimverlauf von *Gypsophila* (oben) und *Myosotis* (unten) bei unterschiedlichen Wasserzugaben (in cm³) zu je 100 cm³ trockenem Boden

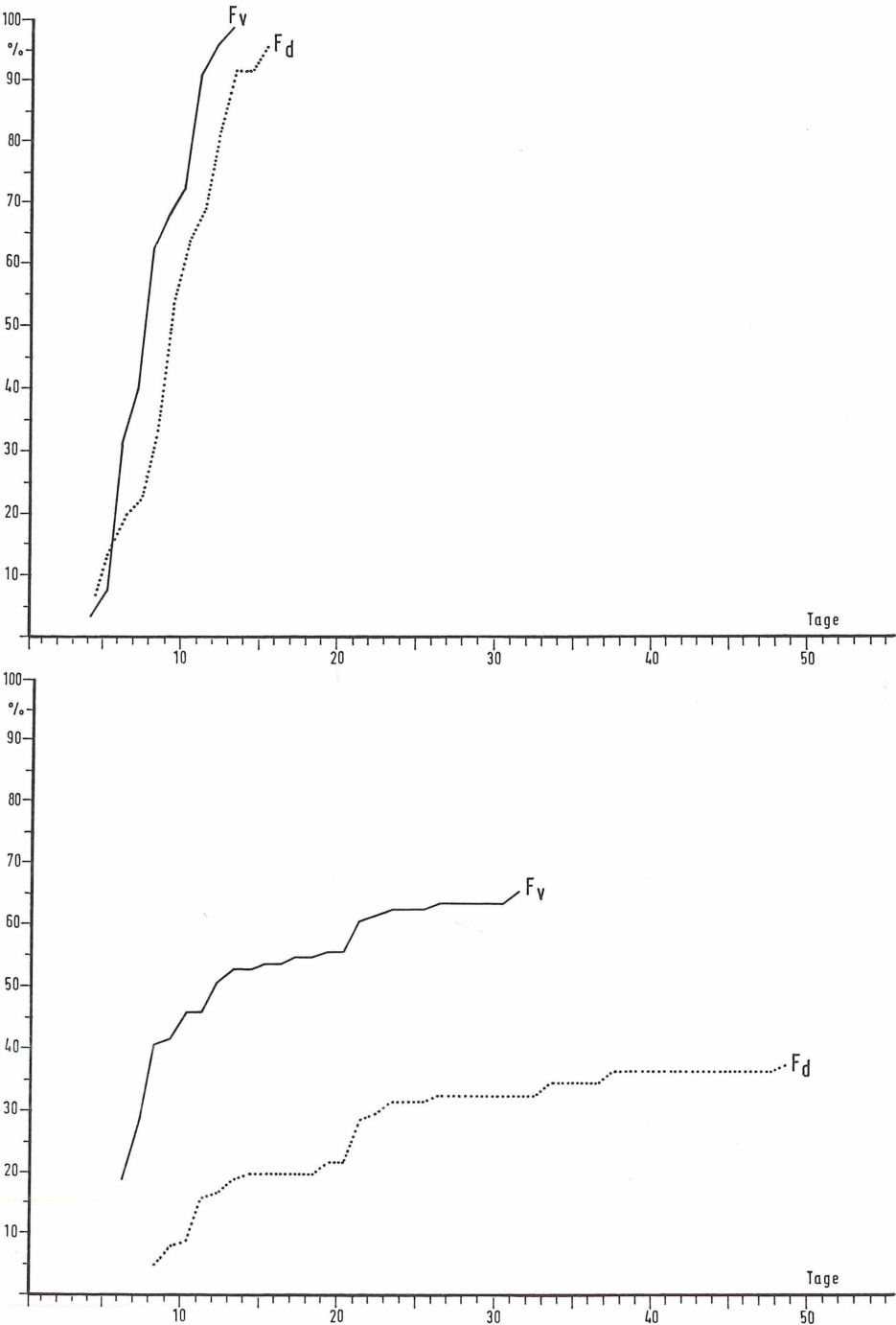


Abb. 15–16: Keimverlauf von *Silene otites* (oben) und *Potentilla arenaria* (unten) bei Verwendung diesjähriger (Fd) bzw. vorjähriger (Fv) Samen; Aussaat Anfang Oktober

(7–10°), im Kurztag und auf (feuchtem) Sand. Nach Ablauf einer Nachreifezeit von 3–4 Monaten ist kein merklicher Unterschied in der Keimfähigkeit dies- und vorjähriger Samen festzustellen. Eine pH-Spanne von 3,1 bis 9 hat keine erkennbare Auswirkung.

RATCLIFF (1961) setzt ebenfalls eine 15-wöchige Ruheperiode an. Danach erfolgt die Keimung bevorzugt zwischen 10 und 20°; mindestens 40% Wassersättigung des Substrates sind zur Keimung erforderlich. – Eine Nachreifezeit bis in den September/Okttober und ein Temperatur-Optimum von 10–15° bestätigen BASKIN & BASKIN (1970). – Nach EBNER (1924) kann die zumindest dreimonatige Ruheperiode „durch keinerlei äußeren Einfluß“ gebrochen werden. Nach ROZIYN (1983) sowie ROZIYN & van ANDEL (1985) ist dies auch nach 7–8 Wochen nur durch Temperatursprünge möglich. – Weitere Angaben zur Keimungsökologie entnehme man NIETHAMMER (1934) und BASKIN & BASKIN (1972a und 1979). – PEMADASA & LOVELL (1975) und RATCLIFFE (l.c.) bringen auch Daten vom natürlichen Standort. – *Cerastium semidecandrum* wird nach 12 Wochen insbesondere durch zumindest zeitweise einwirkende Temperaturen von 20–25° in seiner Keimung gefördert (ROZIYN & van ANDEL 1985); auch bei uns erreichte die Keimungsrate bei 21–25° etwa den vierfachen Wert der tieferer Temperaturen. Ob allerdings die Nachreifezeit unter natürlichen Bedingungen nicht länger währt als 12 Wochen, sei dahingestellt (vgl. unten). – Eine Nachreifezeit von „ungefähr drei Monaten“ stellt EBNER (1924) auch für *Holosteum* fest; Frost und Licht begünstigen zudem die im übrigen eher zögerliche Keimung. Auch BASKIN & BASKIN (1973) erwähnen ein – gemessen an anderen Winterannuellen – relativ spätes Auflaufen. Sie wiesen zudem eine optimale Keimungstemperatur von (5–)10° nach; über 15° bereits – als Dauertemperatur – wurden nur noch vereinzelte Keimungen nachgewiesen. Unsere Versuche bestätigen *Holosteum* als Kältekeimer, wenn auch nicht in so ausgeprägter Form. – Über *Myosotis stricta* (= *M. arenaria*) ist der Literatur lediglich zu entnehmen (NIETHAMMER 1934), daß die Keimung durch Licht begünstigt wird. Besser bekannt ist die – auch ökologisch – nahestehende *M. ramosissima* (z. B. RATCLIFFE 1961; HÁJKOVÁ & KREKULE 1971 *sub M. hispida*; ROZIYN 1983; ROZIYN & van ANDEL 1985), die ebenfalls ein charakteristisches Nachreifeverhalten zeigt, worauf wir hier aber nicht näher eingehen wollen. – *Silene conica* gilt als Dunkelkeimer (KINZEL 1926, zit. in MAYER & POLJAKOFF-MAYBER 1989:57).

4.2 Zur Steuerung des Zeitpunktes der Keimung

Wie einleitend erwähnt, stellt die Oberfläche eines Sandbodens wegen der Gefahr der Überwärmung und vor allem Austrocknung ein risikoreiches Keimbett dar. Um der Gefahr zu entgehen, während einer kurzen feuchten und/oder kühlen Periode zu keimen und anschließend zu vertrocknen, bieten sich vor allem drei Wege an, die Keimung in den Herbst bzw. das zeitige Frühjahr zu verlagern, wo es in der Regel feucht genug ist, um das Überleben der Keimlinge und das Erreichen der Samenreife zu ermöglichen: eine endogene Periodik bzw. eine Nachreifezeit, eine Förderung der Keimung durch tiefe Temperaturen oder eine Förderung durch Kurztagsbedingungen.

Alle diese Möglichkeiten werden insbesondere von den Winter- bzw. Frühjahrsannuellen in unterschiedlicher Weise genutzt. *Erophila*, *Myosotis*, *Holosteum* und *Cerastium* vermeiden die Keimung im Sommer zunächst durch eine obligate Nachreifezeit, wie dies schon aus der Literatur bekannt ist (vgl. oben). Bei den drei erstgenannten Arten wird

diese Beschränkung der Keimung auf die kühle Jahreszeit durch deren Vorliebe für niedrige Keimtemperaturen noch verstärkt; insbesondere *Holosteum* ist ein ausgeprägter Kältekeimer. Da die Nachreifezeit der Annuellen offenbar häufig nur wenige Monate währt – ihr Ende fiel damit in den Hochsommer –, ist diese temperaturbedingt herabgesetzte Keimungsbereitschaft vermutlich von großer ökologischer Bedeutung. Wie der Wärmekeimer *Cerastium* dieses Problem umgeht, ist nicht recht deutlich. Möglicherweise wird den Samen durch die Trockenheit eine sekundäre (exogene) Dormanz (BARTON 1962 und 1965; vgl. auch CROCKER 1916) aufgezwungen – die Art hat sich schließlich, was die Feuchtigkeit des Keimbetts betrifft, als recht anspruchsvoll herausgestellt (vgl. 3.6). Uns sind allerdings auch nach längeren Regenperioden im Hoch- und Spätsommer keine jungen Pflanzen aufgefallen; möglicherweise dauert also die endogene Ruhezeit bei *Cerastium* unter natürlichen Bedingungen länger als die oben zitierten 12 Wochen.

Eine zu lange endogene Ruhephase freilich wäre für die Pflanzen auch nicht sinnvoll: wie NEWMANN (1963) bei *Teesdalia nudicaulis* und *Aira praecox* gezeigt hat, würde dies zwar das Absterberisiko vermindern, die betreffenden Individuen können dann aber die schönen Herbsttage nicht nutzen und bleiben in Wuchshöhe und Samenproduktion hinter den zeitiger gekeimten Exemplaren zurück. In wintermilden Gebieten ist Herbstkeimung also günstig, zumal damit das konkurrenzarme Winterhalbjahr genutzt werden kann (CAPLENOR 1967).

Insgesamt sind die genannten Annuellen in ihrem Keimungsverhalten den klimatischen Bedingungen des Standortes „Mainzer Sand“ also recht gut angepaßt. Ähnliche Anpassungen – zunächst eine endogene Ruheperiode, dann, gewissermaßen Gewehr bei Fuß, ein Abwarten günstiger äußerer Bedingungen wie herbstlicher Temperaturen und/oder ausreichender Feuchtigkeit – sind bei dieser biologischen Gruppe weit verbreitet und vielfach nachgewiesen, insbesondere natürlich in ariden Gebieten; neben der bereits zitierten Literatur vergleiche man etwa BARTON (1936), WENT (1948, 1949), JUHREN et al. (1956), BASKIN & BASKIN (1972b, 1976, 1977, 1982a und b, 1983), STOLLER & WAX (1973), INOUE (1980) oder ERNST (1981), sowie die Zusammenstellungen von HEMMERLY & QUATERMAN (1978) und (über Unkräuter) von CHEPIL (1946). –

Nicht so einheitlich sind die Verhältnisse bei den Mehrjährigen: Samen von *Silene otites* und *Gypsophila* ähneln sich insofern, als sie beide wahrscheinlich kaum eine Nachreifezeit benötigen – die diesjährigen Samen dieser spät reifenden Arten keimen im Oktober $\pm$ ebensogut wie die vorjährigen, vgl. oben – und auch bei tieferen Temperaturen noch recht gut keimen; Herbst- und Frühjahrskeimlinge, deren Wurzeln vor Beginn der sommerlichen Trockenheit feuchte Bodenschichten erreichen, können also stets in ausreichender Anzahl vorhanden sein, um den Bestand zu erhalten. – Nicht recht angepaßt verhalten sich hingegen *Jurinea* und *Potentilla*: deren Nachreifezeit – erschlossen aus der deutlich herabgesetzten Keimfähigkeit diesjähriger Samen –, kombiniert mit ihrer Eigenart, bei höheren Temperaturen bevorzugt aufzulaufen (was besonders für *Jurinea* gilt) begünstigt eine Keimung im Sommer. Ob eine generative Verjüngung der Bestände auf feuchte Jahre beschränkt bleibt oder ob die Keimpflanzen der Gefahr des Vertrocknens durch andere Mechanismen entgehen können, sei dahingestellt. So erinnere man sich beispielsweise, daß *Potentilla* durch Kurztagsbedingungen in seiner Keimung gefördert wird; da tiefere Temperaturbereiche zudem die Keimung nicht völlig unterbinden, könnte man an eine obligate Frühjahrskeimung denken. Was *Jurinea* betrifft, so sei darauf

hingewiesen, daß sie sich mittels Wurzelsprosse auch vegetativ zu vermehren vermag (LICHTENEGGER in W. LICHT 1977).

Von den Winter- und Frühljahrsannuellen – die man im Gebiet zu einem einheitlichen biologischen Typ zusammenfassen kann – sind die (Früh-)Sommerannuellen abzusetzen (W. LICHT 1977). Die einzige aus dieser Gruppe in ihrem Keimungsverhalten untersuchte Art war *Silene conica*. Deren Keimungsverhalten widerspricht nun den Erwartungen: Hohe Temperaturen fördern die Keimung, ohne daß – wie bei *Cerastium* oder *Potentilla* vermutet – ein anderer Mechanismus eine (zu) späte Keimung verhindern könnte. Die Art ist bei früh einsetzender Sommertrockenheit also gefährdet. In der Tat tritt *Silene conica* auf dem Mainzer Sand nur relativ wenig in Erscheinung und fand sich früher – die Art ist insgesamt stark zurückgehend – auch häufiger in sandigen Gärten und lichten Obstpflanzungen, also in insgesamt gemäßigteren Biotopen (vgl. auch KORNECK 1987, Tab. 2).

4.3 Substrat und Keimung

Daß reine Mineralböden meist ein besseres Keimbett darstellen als stark humose Böden ist schon lange (NOBBE 1876) bekannt und vielfach bestätigt (z. B. BAUTZ 1952; TICHY & CHALUPOVA-JANOVICOVA 1958). Es entspricht auch der gärtnerischen Praxis, grobe Sande als Keimsubstrat zu nutzen; der Vorteil des keimungsgünstigen besseren Wasserhaltevermögens humoser Böden kann ja bei gärtnerischer Pflege ausgeglichen werden. Insofern bieten die erzielten Ergebnisse wenig Überraschungen. Worauf diese bei unseren Objekten verbreitete Hemmung durch humoses Substrat allerdings zurückzuführen ist, wird nicht recht deutlich; Huminstoffe z. B. hemmen lediglich *Holosteum*, *Cerastium* und *Silene conica*, wobei der Verdacht besteht, daß bei *Cerastium* eher der pH-Wert von 4,5 als die Huminstoffe „als solche“ die Keimfähigkeit herabsetzen (vgl. 3.4). – Dem pH-Wert mißt man denn auch allgemein eine größere ökologische Bedeutung zu (z. B. SALTER & McILVAINE 1920; SINGH et al. 1975). Jedoch erwiesen sich auch hier die meisten der hier untersuchten Objekte innerhalb weiter Grenzen als indifferent; ähnlich breite Spannen haben auch HIXON (1920) und EVERITT (1983), aber auch SINGH et al. (l.c.: *Dactyloctenium*: $\pm$ gleichstarke Keimung von pH 3,5 bis 11) festgestellt. Zudem sind Fälle bekannt, wo sich die Reaktion auf vorgegebenen pH-Wert mit zunehmendem Alter des Samens ändert (SCHÜTZ & URBANSKA 1984: *Taraxacum alpinum*). Es wird denn auch bisweilen die Ansicht vertreten, Acidophyten und Calciphyten verhielten sich „keimungsphysiologisch gleich“ (ZOLLITSCH 1927; ähnlich WEILENMANN 1981 und FOSSATI 1980, der zumindest unter Laborbedingungen ebenfalls kaum Unterschiede zwischen Silikat- und Karbonat-Arten feststellen konnte), doch gibt es offensichtlich Ausnahmen (vgl. *Silene otites* und *Cerastium*; auch WEILENMANN 1981 nennt einige Arten). – Insgesamt wird man sagen können, daß das Substrat den keimungsphysiologischen Ansprüchen der geprüften Arten des Mainzer Sandes hinreichend entspricht. Da das Substrat jedoch keine besonderen Anforderungen an den keimenden Samen stellt, wird man von einer speziellen „Anpassung“ in diesem Punkt kaum sprechen können.

Die Bodenfeuchtigkeit allerdings kann zum begrenzenden Faktor werden. Die abnehmende Keimungsbereitschaft bei zunehmender Trockenheit entspricht den Erwartungen.

Festzuhalten ist lediglich die Tatsache, daß, wie oben bereits erwähnt, in den meisten Fällen die Keimfähigkeit bei abnehmender Feuchte zunächst langsam, dann aber stark abnimmt. Ansonsten lassen sich kaum Regeln aufstellen: weder verhalten sich die Winter-Annuellen insgesamt anders als die Mehrjährigen, noch benutzt etwa *Silene conica* zunehmende Trockenheit in besonderem Maße als keimungshemmenden Regelmechanismus. Vielleicht hängt die unterschiedliche Reaktion der Samen mit deren Anatomie, speziell der Testa zusammen.

Eine wichtige (und artspezifische) Rolle könnte wechselnde Befeuchtung und Austrocknung der Samen auf deren Keimwilligkeit haben (z. B. GRISWOLD 1936); diese Frage wurde von uns jedoch nicht untersucht. – Eine Reihe weiterer Aspekte zu den Komplexen „Bodenfeuchte“ und „Substrat“ werden in MAYER & POLJAKOFF-MAYBER (1989: 207ff und 220ff) zusammengestellt.

4.4 Zur Frage der „Anpassung“

Wir haben bereits festgehalten, daß sich – in Übereinstimmung mit der Literatur – die Winter- (bzw. Frühjahrs-)Annuellen an die klimatische Situation eines zumindest jahrzeitleich ariden Klimas gut angepaßt sind. Spezielle Anpassungen an die chemische Beschaffenheit und die Struktur des Bodens sind offenbar nicht erforderlich. Die mehrjährigen Arten hingegen, die für die soziologische Strukturierung der meisten Gesellschaften des Gebietes von entscheidender Bedeutung sind (vgl. KORNECK 1987), sind dies keineswegs in vielleicht erwarteter Weise. Da wir einige der charakteristischsten Vertreter der Mainzer Sandflora ausgewählt haben – von *Onosma arenarium* haben wir wegen der problematischen Samenbeschaffung abgesehen –, kann dieses Ergebnis trotz der relativ geringen Zahl von Objekten wohl als repräsentativ bezeichnet werden. Es verdient deshalb besonders hervorgehoben zu werden, als häufig Beispiele dafür genannt werden, daß sich bereits im Keimungsverhalten von Arten die ökologische Situation des Standortes widerspiegelt (z. B. HAASIS & THRUPP 1931; LINDAUER & QUINN 1972; CRUDEN 1974; BANSAL & SEN 1981; MOTT & GROVES 1981; MAHMOUD et al. 1984; BHATT et al. 1985; EL-SHAR-KAWI & FARGHALI 1985). Doch sind auch Gegenbeispiele bekannt (z. B. LÜDI 1932; HAMMOUDA & BAKR 1969; ABULFATIH 1983; BALBOA 1983; HOFFMAN 1985). Diese unterschiedlichen Ergebnisse überraschen jedoch nicht, da die generative Vermehrung bei den Perennen naturgemäß mit zunehmender K-Strategie eine zunehmend geringere Bedeutung besitzt und damit auch enge Anpassungen „unnötig“ werden.

5. Schriftenverzeichnis

- ABULFATIH, H.A. (1983): Germination characteristics of nine species from Abha. – J. Arid Environm. **6**: 247–251. London.
- BALBOA, O. (1983): Seed dormancy in four species in a Chilean sand-dune: a laboratory study. – Acta Oecologica Oecol. Plant. **4** (18): 355–361.
- BANSAL, R.P. & SEN, D.N. (1981): Differential germination behaviour in seeds of the indian arid zone. – Fol. Geobot. Phytotax. **16**: 317–330. Praha.
- BARTON, L.V. (1936): Germination of some desert seeds. – Contrib. Boyce Thompson Inst. **8**: 7–11. o.O.
- BARTON, L.V. (1962): The germination of weed seeds. – Weeds **10**: 174–182. Geneva, N.Y.

- BARTON, L.V. (1965): Seed dormancy: general survey of dormancy types in seeds ... In: Ruhland, W. (Ed.): Hdb. Pflanzenphysiologie **XV** (2): 699–720. Berlin usw.
- BASKIN, J.M. & BASKIN, C.C. (1970): Germination eco-physiology of *Draba verna*. – Bull. Torrey Bot. Club **97**: 209–216. – Lancaster (Pa).
- BASKIN, J.M. & BASKIN, C.C. (1972a): The light factor in the germination ecology of *Draba verna*. – Amer. J. Bot. **59**: 756–759. Columbus (Ohio)
- BASKIN, J.M. & BASKIN, C.C. (1972b): Physiological ecology of germination of *Viola rafinesquii*. – Amer. J. Bot. **59**: 981–988. Columbus (Ohio)
- BASKIN, J.M. & BASKIN, C.C. (1973): Studies on the ecological life cycle of *Holosteum umbellatum*. – Bull. Torrey Bot. Club **100**: 110–116. Lancaster (Pa).
- BASKIN, J.M. & BASKIN, C.C. (1976): Germination ecology of winter annuals: *Valerianella umbilicata* f. *patellaris* and f. *intermedia*. – J. Tennessee Acad. Sci. **51**: 138–144. Nashville.
- BASKIN, J.M. & BASKIN, C.C. (1977): Germination ecology of *Sedum pulchellum* Michx. (Crassulaceae). – Amer. J. Bot. **64**: 1242–1247. Columbus (Ohio).
- BASKIN, J.M. & BASKIN, C.C. (1979): Effect of relative humidity on afterripening and viability in seeds of the winter annual *Draba verna*. – Bot. Gaz. **140**: 284–287. – Chicago.
- BASKIN, J.M. & BASKIN, C.C. (1982a): Germination ecophysiology of *Arenaria glabra*, a winter annual ... – Amer. J. Bot. **69**: 973–978. Columbus (Ohio).
- BASKIN, J.M. & BASKIN, C.C. (1982b): Temperature relations of seed germination in *Ruellia humilis* NUTT. and ecological implications. – Castanea **47**: 119–131. Ref. Exc. Bot. A **44**: 173, 1985.
- BASKIN, J.M. & BASKIN, C.C. (1983): Germination ecology of *Veronica arvensis*. – J. Ecol. **71**: 57–68. Cambridge.
- BAUTZ, E. (1953): Einwirkung verschiedener Bodentypen und Boden-Extrakte auf die Keimung von *Picea excelsa*. – Z. f. Bot. **41**: 41–84. Stuttgart.
- BECKER, H. (1912): Über die Keimung verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Spezies. – Beih. Bot. Cbl. Abt. I **29**: 21–143. Dresden.
- BERGER-LANDEFELDT, U. & SUKOPP, H. (1965): Zur Synökologie der Sandtrockenrasen, insbesondere der Silbergrasflur. – Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg **102**: 41–98. Berlin.
- BHATT, R.M., NAUTIYAL, S. & PUROHIT, A.N. (1985): Seed germination in some himalayan alpine and temperate Composites. – Seed Research **13**: 1–7.
- BÜNNING, E. (1948): Die endogene Ruheperiode der Samen. – Planta **35**: 354–359. Berlin.
- BÜNNING, E. & MÜSSELE, L. (1951): Der Verlauf der endogenen Jahresrhythmik in Samen ... – Z.f.Naturforsch. **6b**: 108–112, Tübingen.
- CAPLENOR, D. (1967): Temperature control of germination of *Helenium amarum* seeds. – Ecology **48**: 661–664. Durham.
- CHEPIL, W.S. (1946): Germination of weed seeds 1. – Scientific Agriculture **26**: 307–346. Ottawa.
- CROCKER, W. (1916): Mechanism of dormancy in seeds. – Amer. J. Bot. **3**: 99–120. Lancaster (Pa).
- CRUDEN, R.W. (1974): The adaptive nature of seed germination in *Nemophila menziesii* aggr. – Ecology **55**: 1295–1305. Durham.
- DEVILLEZ, F. (1979): Ecologie de la germination des semences. – Rev. Questions Scient. **150**: 165–186.
- DOERFEL, F. (1930): Über den Einfluß des Frostes und intermittierender Temperaturen auf die Keimung verschiedener Samen. – Bot. Archiv **30**: 1–50. Leipzig.
- EBNER, H. (1924): Keimungsphysiologie von *Draba verna*, *Thlaspi perfoliatum*, *Holosteum umbellatum* und *Veronica hederifolia*. – Österr. Bot. Zeitschr. **73**: 23–41. Wien.
- EL-SHARKAWI, H.M. & FARGHALI, K.A. (1985): Interactive effects of water potential and temperature in the germination of seeds of three desert perennials. – Seed. Sci. & Technol. **13**: 265–283. Wageningen.
- ERNST, W.H.O. (1981): Ecological implication of fruit variability in *Phleum arenarium* L., an annual dune grass. – Flora **171**: 387–398. Jena.
- EVERITT, J.H., ALANIZ, M.A. & LEE, J.B. (1983): Seed germination characteristics of *Kochia scoparia*. – J. Range Management **36**: 646–648. – Baltimore.
- FOSSATI, A. (1980): Keimverhalten und frühe Entwicklungsphasen einiger Alpenpflanzen. – Veröff. Geobot. Inst. ETH Zürich. Stiftung Rübel. **73**, 193 S. Zürich.
- GASSNER, G. (1915): Altes und Neues zur Frage des Zusammenwirkens von Licht und Temperatur bei der Keimung lichtempfindlicher Samen. – Ber. Dtsch. Bot. Ges. **33**: 203–232. Berlin.
- GRISWOLD, S.M. (1936): Effect of alternate moistening and drying on germination of seeds of Western Range plants. – Bot. Gaz. **98**: 243–269. Chicago.

- HAASIS, F.W. & THRUPP, A.C. (1931): Temperature relations of Dodgepole-Pine germination. – *Ecology* **12**: 728–744. Durham.
- HÁJKOVÁ, L. & KREKULE, J. (1972): The developmental pattern in a group of therophytes. – *Flora* **161**: 111–120. Jena.
- HAMMOUDA, M.A. & BAKR, Z.Y. (1969): Some aspects of germination of desert seeds. – *Phyton* (Austria) **13**: 183–201. Horn.
- HARRINGTON, G.T. (1923): Use of alternating temperatures in the germination of seeds. – *J. agric. Res.* **23**: 295–332. Washington (D.C.).
- HEMMERLY, T.E. & QUATERMAN, E. (1978): Optimum conditions for the germination of seeds of cedar glade plants: a review. – *J. Tennessee Acad. Sci.* **53**: 7–11. Nashville.
- HIXON, R.M. (1920): The effect of the reaction of a nutritive solution on germination and the first stages of plant growth. – *Meddelanden Svenska vetenskapsakademiens Nobelinstitut* **4**: 1–28. Uppsala.
- HOFFMAN, G.R. (1985): Germination of herbaceous plants common to aspen forest of western Colorado. – *Bull. Torrey Bot. Club* **112**: 409–413. Lancaster (Pa).
- INOUE, R.S. (1980): Density-dependent germination response by seeds of desert annuals. – *Oecologia* **46**: 235–238. Berlin.
- JUHREN, M., WENT, F.W. & PHILLIPS, E. (1956): Ecology of desert plants. IV. Combined field and laboratory work on germination of annuals in the Joshua Tree National Monument, California. – *Ecology* **37**: 318–330. Durham.
- KOLLER, D. (1972): Environmental control of seed germination. – In Kozlowski, T.T. (Ed.): *Seed Biology*, Vol. **II**, S. 1–101. New York & London.
- KOLLER, D., MAYER, A.M., POLJAKOFF-MAYBER & KLEIN, S. (1962): Seed germination. – *Ann. Rev. Plant Physiol.* **13**: 437–464. Stanford.
- KORNECK, D. (1987): Pflanzengesellschaften des Mainzer-Sand-Gebietes. – *Mainzer Naturw. Arch.* **25**: 135–200. Mainz.
- KUMMEROW, J. (1965): Endogen-rhythmische Schwankungen der Keimfähigkeit von Samen. – In: RUHLAND, W. (Ed.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie* **XV**(2): 721–726. Berlin usw.
- LEHMANN, E. (1912): Über die Beeinflussung lichtempfindlicher Samen durch die Temperatur. – *Z. f. Botanik* **4**: 465–529. Stuttgart.
- LICHT, U. (1991): Beziehungen zwischen Vegetation und Mikroklima im Lennebergwald bei Mainz. In: LICHT, W. & KLOS, S. (Eds.): *Das Ökosystem Lennebergwald bei Mainz. Pollichia-Buch Nr. 23*. Bad Dürkheim. Im Druck.
- LICHT, W. (1977): Zur Bewurzelung dikotyler Sandpflanzen. – *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **90**: 149–166. Stuttgart.
- LIEBENBERG, A.V. (1884): Über den Einfluß intermittierender Erwärmung auf die Keimung von Samen. – *Bot. Cbl.* **18**: 21–26. Berlin & Kassel.
- LINDAUER, L.L. & QUINN, J.A. (1972): Germination ecology of *Danthonia sericea* populations. – *Amer. J. Bot.* **59**: 942–951. Columbus (Ohio).
- LÖTSCHERT, W. & GEORG, A. (1977): Mikroklima und Bodenwassergehalt im Jurineo-Koelerietum des Mainzer Sandes im Extremjahr 1976. – *Mitt. Flor.-Soziol Arbeitsgem. N.F.* **19/20**: 275–282. Todenmann-Göttingen.
- LÖTSCHERT, W. & GEORG, A. (1980): Zur Ökologie des Jurineo-Koelerietum des Mainzer Sandes. – *Phytocoenologia* **7**: 252–270. Stuttgart.
- LÜDI, W. (1932): Keimungsversuche mit Samen von Alpenpflanzen. – *Mitt. Naturf. Gesellsch. Bern* **1932**: XLVI–L. Bern
- MAHMOUD, A., EL-SHEIKH, A.M. & ABDUL-BASET, S. (1984): Germination ecology of *Rhazya stricta* Decne. – *J. Coll. Sci. Univ. Riyadh* **15**: 5–26. Ref. in *Exc. Bot. (A)* **44**: 82. 1985.
- MAYER, A.M. & POLJAKOFF-MAYBER, A. (1989): The Germination of Seeds. – 4. Aufl. Oxford usw., 270 S.
- MORINAGA, T. (1926): Effect of alternating temperatures upon the germination of seeds. – *Amer. J. Bot.* **13**: 141–158. Burlington (Verm.).
- MOTT, J.J. & GROVES, R.H. (1981): Germination Strategies. – In: PATE, J.S. & McCOMB, A.J.: *The Biology of Australian Plants* S. 307–341. Nedlands.
- NEWMAN, E.I. (1963): Factors controlling the germination date of winter annuals. – *J. Ecol.* **51**: 625–638. – Cambridge.
- NIETHAMMER, A. (1934): Licht, Dunkelheit und Strahlung als Faktoren bei der Samenkeimung. – *Tabulae biol. period.* **4**: 45–77. Berlin.
- NOBBE, F. (1876): *Handbuch der Samenkunde*. Berlin.
- OBERDORFER, E. (1990): *Pflanzensoziologische Exkursionsflora*. – 6. Aufl. Stuttgart, 1050 S.

- PEMADASA, M.A. & LOVELL, P.H. (1975): Factors controlling germination of some dune annuals. – J. Ecol. **63**: 41–59. Oxford & London.
- PICKHOLZ, L. (1911): Ein Beitrag zur Frage über die Wirkung des Lichtes und der intermittierenden Temperatur auf die Keimung von Samen ... – Z. f. landw. Versuchswesen in Österr. **14**: 124–151. Wien.
- RATCLIFFE, D. (1961): Adaptation to habitat in a group of annual plants. – J. Ecol. **49**: 187–203. Cambridge.
- ROZIJN, N.A.M.G. (1983): Keimung und Wachstum von Winterannuellen im Dünenbereich. – Verh. Ges. Ökologie (Mainz 1981) **10**: 497–498. Göttingen
- ROZIJN, N.A.M.G. & ANDEL, J.V. (1985): Analysis of the germination syndrome of dune annuals. – Flora **177**: 175–185. Jena.
- RUGE, U. & LIEDTKE, D. (1951): Zur periodischen Keimbereitschaft einiger Malven-Arten. – Ber. Dtsch. Bot. Ges. **64**: 141–150. Stuttgart.
- SALTER, R.M. & McILVAINE, T.C. (1920): Effect of reaction of solution on germination of seeds ... – J. Agric. Res. **19**: 73–96. Washington.
- SCHÜTZ, M. & URBANSKA, K.M. (1984): Germinating behaviour and growth potential in *Taraxacum alpinum* ($2n=32$) from the Swiss Alps. – Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel **51**: 118–131. Zürich.
- SINGH, V.P., MALL, S.L. & BILLORE, S.K. (1975): Effect of pH on germination of four common grass species of Ujjain (India). – J. Range Managmt. **28**: 497–498. Portland (Ore.).
- STEINBAUER, G.P. & GRIGSBY, B. (1957): Interaction of temperatur, light, and moistening agent in the germination of weed seeds. – Weeds **5**: 175–182. Champaign.
- STOLLER, E.W. & WAX, L.M. (1973): Periodicity of germination and emergence of some annual weeds. – Weed Sci. **21**: 574–580.
- THOMPSON, P.A. (1969): Germination of *Lycopus europaeus* L. in response to fluctuating temperatures and light. – J. Exper. Bot. **20**: 1–11. London.
- TICHY, V. & CHALUPOVA-JANOVICOVA, J. (1958): Der Einfluß von Humusstoffen auf Keimung und Wachstum einiger Kulturpflanzen. – Folia Biol. **4**: 281–285. Prag.
- VINCENT, E.M. & ROBERTS, E.H. (1977): The interaction of light, nitrate and alternating temperature in promoting the germination of dormant seeds of common weed species. – Seed. Sci. & Technol. **5**: 659–670. Wageningen.
- VOLK, O.H. (1930): Beiträge zur Ökologie der Sandvegetation der Oberrheinischen Tiefebene. – Z. f. Bot. **24**: 81–185. Jena.
- WEHSARG, O. (1918): Die Verbreitung und Bekämpfung der Ackerunkräuter in Deutschland, Band 1. – Arbeiten der Dtsch. landwirtsch. Ges. Berlin **294**. Berlin.
- WEILENMANN, K. (1981): Bedeutung der Keim- und Jungpflanzenphase für alpine Taxa verschiedener Standorte. – Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel **48**: 68–119. Zürich.
- WENT, F.W. (1948): Ecology of desert plants. I. Observations on germination in the Joshua Tree National Monument, California. – Ecology **29**: 242–253. Durham.
- WENT, F.W. (1949): Ecology of desert plants. II: The effect of rain and temperature on germination and growth. Ecology **30**: 1–13. Durham.
- ZOLLITSCH, L.: (1927): Zur Frage der Bodenstetigkeit alpiner Pflanzen ... – Flora N.F. **22**: 93–158. Jena.

Anschrift des Verfassers: Dr. WOLFGANG LICHT, Institut für Spezielle Botanik der Universität, Saarstraße 21, D-6500 Mainz.

Manuskript eingegangen am: 21. April 1991.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mainzer naturwissenschaftliches Archiv](#)

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [29](#)

Autor(en)/Author(s): Licht Wolfgang, Singer Eckart

Artikel/Article: [Zur Keimungsbiologie einiger Pflanzen des Mainzer Sandes 91-111](#)