

Ausgewählte Aspekte zur Ökologie von *Filago vulgaris* Lam. in Schleswig-Holstein: Bestäubung, Keimung und Populationsdynamik einer unscheinbaren Art

- Christiana Anagnostou & Kai Jensen, Kiel -

Kurzfassung

Das einjährige Gewöhnliche Filzkraut (*Filago vulgaris*) findet sich in Schleswig-Holstein meist in älteren Kiesgruben oder auch auf anderen offenen Flächen früher Sukzessionsstadien mit vorrangig sandig-kiesigem Boden.

In der Vegetationsperiode 2002 wurden an vier unterschiedlichen Populationen der Art vegetationsökologische Untersuchungen durchgeführt. An einer kleinen Population (weniger als 100 Individuen) in einer in Teilen noch im Abbau befindlichen Kiesgrube im Oberen Eidertal bei Schmalstede (UG 1) sowie an einer großen Population (mehrere tausend Individuen) in einer ehemaligen Kiesabbaufläche am Rastorfer Kreuz (UG 2) wurden Experimente zur Bestäubungsökologie durchgeführt. Am Hemmelfmarker Strand bei Eckernförde (UG 3), im Eidertal bei Flintbek (UG 4) und auch an UG 2 wurden Untersuchungen zur Populationsdynamik von *Filago vulgaris* vorgenommen. Außerdem wurden die Samen der Individuen von UG 2 für Laborexperimente zur Keimungsökologie eingesetzt.

Filago vulgaris ist zur Bildung reifer Samen nicht auf Fremdbestäubung angewiesen. Auch unter experimentellem Ausschluss von Bestäubungsvektoren (Arthropoden und Wind) wurden Samen produziert. Die Art ist demnach sowohl selbstkompatibel als auch autofertil. In der Population an UG 2 war die Samenproduktion bei den frei bestäubten Individuen am höchsten.

Ein dreifaktorielles Experiment zur Keimungsökologie von *Filago vulgaris* ergab, dass nicht stratifizierte Samen sowohl im Licht als auch in Dunkelheit und in beiden Testtemperaturen (Temperaturregime I: 20 °C tagsüber/10°C nachts, Temperaturregime II: 15°C tagsüber/ 5°C nachts) einen hohen Keimungsprozentsatz zeigten. Durch Kälteeinwirkung wurde eine Dormanz induziert, bei der die Samen nur noch unter spezifischen Bedingungen (Licht, hohe Temperatur) hohe Keimungsprozentsätze erreichten.

Die Populationsdynamik von *Filago vulgaris* verlief an den einzelnen Untersuchungsgebieten sehr unterschiedlich. Insbesondere Standortbedingungen und Störungsregime wirkten sich auf das Keimlingsaufkommen, die Jungpflanzenentwicklung und die Reproduktion der Individuen aus. Wichtige Mortalitätsursachen waren eine hohe Keimlingsdichte, mechanische Beanspruchung, Einflüsse durch Weidetiere und trockene Witterungsverhältnisse. Streuauflagen und die Begleitvegetation können sich durch Veränderung des Mikroklimas vorteilhaft auf die Keimlingsetablierung auswirken.

Auf der Untersuchungsfläche am Rastorfer Kreuz, die nach den Straßenbaumaßnahmen und nach Aushebung der Kiesgrube weitgehend der Sukzession überlassen wurde, herrschten für *Filago vulgaris* besonders günstige Bedingungen. Eine größere Anzahl derartiger Standorte könnte es *Filago vulgaris* ermöglichen, in Zukunft zahlreichere vitale Populationen in Schleswig-Holstein aufzubauen.

Abstract: Selected aspects to the ecology of *Filago vulgaris* Lam. in Schleswig-Holstein: Pollination, germination and population dynamics of an inconspicuous species

The annual species common cudweed (*Filago vulgaris*) is mostly found in older gravel-pits or at other open patches of early successional stages and with mostly sandy and gravelly soil.

Four different populations were considered for ecological investigations. A small population (less than 100 individuals) in a gravel-pit with partially continuous active digging in the upper Eider valley near Schmalstede (UG 1) and a large population (several thousand individuals) in a former gravel-pit close to the Rastorfer Kreuz (UG 2) were considered for pollination experiments.

At the Hemmelfmarker Strand (UG 3), a barrier beach near Eckernförde, in the upper Eider valley near Flintbek (UG 4), an old shut-down gravel-pit, and at UG 2, investigations concerning the population dynamics of *Filago vulgaris* were accomplished. In addition, seeds of individuals growing at UG 2 were used for a germination experiment carried out in the laboratory.

In order to produce ripe and germinable seeds, *Filago vulgaris* is not dependent on outcrossing. It was able to produce seeds with pollination vectors such as arthropods and wind being experimentally excluded. Thus

the species is self-compatible and also autofertile. Open pollinated individuals of the population at UG 2 produced the highest number of seeds.

A three factorial germination experiment showed that unstratified seeds achieved a high germination success both in light and darkness and at both temperature regimes (temperatureregime I: 20 °C during day/10°C at night, temperatureregime II: 15°C during day/ 5°C at night. After a longer period of cold treatment (stratification) dormancy was induced after which seeds achieved a high germination success only under specific conditions (light, high temperature).

The population dynamics of *Filago vulgaris* showed great differences among investigation areas. Above all site conditions and disturbance regimes had effects on seedling recruitment, juvenile development and reproduction. Important causes for mortality were high seedling density, trampling and other physical disturbances, effects caused by herbivores and dry weather conditions. Via a microclimatic change, litter and non conspecific neighbouring plants of the established vegetation can have positive effects on seedling recruitment.

At UG 2, which was to a large extent abandoned to succession after the road construction of the cross-way at Rastorf ("Rastorfer Kreuz") and the closing of the gravel-pit, the living conditions for *Filago vulgaris* were particularly favourable. A higher number of these kind of sites could enable *Filago vulgaris* to build up more viable populations in Schleswig-Holstein in the future.

1 Einführung

Allen Organismen gemein sind einige grundlegende Aspekte, mit denen jedes Lebewesen konfrontiert wird: Wachstum, Differenzierung, Speicherung und Reproduktion (BEGON et al. 1991). Der Reproduktion kommt hierbei eine besonders wichtige Rolle zu, da sie die Weitergabe der genetischen Information an die Nachkommen garantiert und große Bedeutung für das Weiterbestehen der Arten hat. Aus diesem Grund sind Kenntnisse über die Reproduktionsökologie von Organismen auch für den Naturschutz von Bedeutung. Die anthropogen bedingte Fragmentierung und flächenhafte Reduzierung geeigneter Habitate wirft zum einen die Frage auf, ob Blütenpflanzen, die auf organismische Bestäubungsvektoren angewiesen sind, noch in der Lage sind, genügend Bestäuber anzulocken. Auch kann der genetische Austausch zwischen Individuen und Populationen in fragmentierten Landschaften vermindert und die Vitalität von Populationen durch Inzuchtdepression reduziert sein. Das Überleben von Populationen schließt jedoch nicht nur eine erfolgreiche Reproduktion mit ein, sondern erfordert ebenfalls eine erfolgreiche Keimung und Etablierung der Nachkommen.

Das Gewöhnliche Filzkraut (*Filago vulgaris*) ist in der Roten Liste Schleswig-Holsteins (MIERWALD & BELLER 1990) als vom Aussterben bedroht (Status 1) aufgeführt. Ursachen der Gefährdung sind insbesondere das Zurückgehen geeigneter Standorte aufgrund der Intensivierung der Landwirtschaft sowie einer beschleunigten Eutrophierung (HEGI 1959-1979, ELLENBERG 1996). Vermutlich wird *Filago vulgaris* aufgrund ihrer Unscheinbarkeit bei Kartierungen jedoch auch häufig übersehen. Nach RAABE (1987) waren bis 1945 in Schleswig-Holstein und Hamburg 57 Populationen, zwischen 1954 und 1960 nur 44 Populationen beschrieben und zwischen 1960 und 1987 47 Populationen bekannt. Auch für *Filago vulgaris* stellt sich die Frage, ob das seltene Auftreten der Art mit einer verminderten Reproduktions-, Keimungs- oder Etablierungsfähigkeit zusammenhängen könnte. Zur Reproduktionsbiologie der Art ist bislang nur wenig bekannt. Bezüglich des Reproduktionsmodus wird vermutet, dass *Filago vulgaris* vornehmlich selbstbestäubend ist (HEGI 1959-1979). In der vorliegenden Arbeit werden einige Aspekte der Reproduktionsbiologie von *Filago vulgaris* untersucht, um die Bedeutung von Bestäubung, Keimung und Etablierungsbedingungen für die Erhaltung der Art zu analysieren

Hierzu wurden Experimente zur Bestäubung (I), zur Keimung (II) und Untersuchungen zu Etablierung und Populationsentwicklung (III) von *Filago vulgaris* in unterschiedlichen Gebieten in Schleswig-Holstein durchgeführt.

Folgende Fragestellungen sollen beantwortet werden:

I) Ist *Filago vulgaris* vorwiegend selbstbestäubend? Wird die Bestäubung durch Vektoren (Wind, Arthropoden) unterstützt?

II) Inwiefern beeinflussen Stratifikation, Temperatur- und Lichtverhältnisse die Keimung von *Filago vulgaris*?

III) Wie wird die Etablierung von *Filago vulgaris* von unterschiedlicher Standortbedingungen und Nutzungsregimes beeinflusst?

2 Methoden

2.1 Untersuchungsgebiete

UG 1: Noch in Betrieb befindliche Kiesgrube bei Schmalstede (Oberes Eidertal)

UG 2: Ehemalige Kiesgrube am Rastorfer Kreuz; seit etwa zehn Jahren der Sukzession überlassen

UG 3: Strandwall am Hemmelmarker Strand bei Eckernförde

Teilgebiete:

HS 1: stark mechanisch beanspruchte Fläche, kurzrasig

HS 2: gekennzeichnet durch Baumjungwuchs (*Populus spec.*); weniger stark mechanisch beansprucht

UG 4: Sehr alte Kiesgrube bei Flintbek (Oberes Eidertal); extensive Rinderbeweidung

Teilgebiete:

FB1: sandig-kiesiger Boden; Ruheplatz für Weidetiere; stark beansprucht

FB 2: sandig-lehmiger Boden; weniger stark beansprucht; Vegetation höherwüchsig

2.2 Experiment zur Bestäubungsökologie

Das Bestäubungsexperiment wurde an Individuen zweier unterschiedlicher Untersuchungsgebiete durchgeführt (UGe 1 und 2), dabei wurde die Samenproduktion frei zugänglicher und umhüllter Infloreszenzen (Abb. 1) verglichen. Folgende Varianten wurden untersucht:

Variante I: Ausschluss von Arthropoden und Windbestäubung

Variante II: Ausschluss von Arthropoden

Variante III: Freie Bestäubung

Der Ausschluss erfolgte an Hand von Gazesäckchen definierter Maschenweite (Abb. 1): 10 μ m zum Ausschluss von Arthropoden und Windbestäubung; 100 μ m für den Ausschluss von Arthropoden). Die frei bestäubten Individuen wurden lediglich mit einem Faden markiert.

Für jede Variante wurde ein Knäuel des 1. Verzweigungsgrades eines Individuums herangezogen. Noch bevor die Blüten ausgereift und nachdem die Knäuel nach Arthropoden abgesehen worden waren, wurden die Säckchen mit Hilfe eines Fadens an der Pflanze befestigt.

Um den (weiblichen) Reproduktionserfolg zu ermitteln wurden die Samenanzahl, das Samengewicht und der Keimungserfolg der reifen Samen ermittelt.

Hierzu wurden nach Ausreifen der Samen alle untersuchten Individuen geerntet und im Labor mittels Binokular zunächst die Anzahl der Samen des betrachteten Knäuels und die Anzahl der Köpfchen pro Knäuel ermittelt, um dann die Anzahl an Samen pro Köpfchen zu ermitteln. Die reifen Samen wurden zu 100 Stück gewogen und anschließend das Einzelgewicht der Samen ermittelt. Der Keimungserfolg der reifen Samen wurde im Labor erfasst (vgl. Keimungsexperiment). Hierzu wurden die Samen ohne vorherige Stratifikation, unter Lichteinwirkung und bei 20 °C Tag- und 10°C Nachttemperatur in Petrischalen auf feuchtem Filterpapier in Klimaschränken exponiert.



Abb. 1: Individuum von *Filago vulgaris* an UG 2. Die Infloreszenz (Knäuel) der ersten Verzweigung wurde mit einem Gazesäckchen umhüllt.

2.3 Experiment zur Keimungsökologie

Im Labor wurde ein dreifaktorielles Keimungsexperiment durchgeführt, in dem die Auswirkung der Faktoren Stratifikation (Keine Stratifikation, eine Woche, zwei, drei und vier Wochen Stratifikation bei 4°C in Feuchte und Dunkelheit), Licht (Ja/ Nein) und Temperatur (Temperaturregime I: 20 °C tagsüber/10°C nachts, Temperaturregime II: 15°C tagsüber/ 5°C nachts) auf die Keimung analysiert wurden.

Für jede Faktorenkombination wurden zehn Replikate angelegt. Das Experiment wurde mit durch feuchtes Filterpapier ausgekleideten Plastikpetrischalen (Durchmesser neun cm) mit jeweils 40 Samen pro Petrischale durchgeführt. Für die Dunkelvarianten wurden die Petrischalen mit Aluminiumfolie umwickelt.

Die Anzahl der Keimlinge wurde alle sieben Tage erfasst, wobei die Keimlinge der Dunkelvariante in einer Dunkelkammer bei Rotlicht gezählt wurden. Nach 28 Tagen wurde das Experiment beendet, da kaum mehr neue Keimlinge zu verzeichnen waren.

Die für das Experiment herangezogenen Samen stammten von frei bestäubten Individuen von *Filago vulgaris*, die an UG 2 gewachsen waren.

Alle insgesamt 8000 Samen wurden zur gleichen Zeit in die Klimaschränke überführt: Jene Samen, die einer Stratifikationsdauer von vier Wochen unterzogen werden sollten, wurden als erste zum Stratifizieren gebracht. Nach jeweils einer Woche folgten sukzessive die Samen der übrigen Stratifikationsvarianten.

2.4 Untersuchungen zur Populationsdynamik

In drei Untersuchungsgebieten (UG 2, UG 3 und UG 4) wurden jeweils 20 Flächen einer Größe von 20 cm x 20 cm (Plots) markiert und die Populationsdynamik von *Filago vulgaris* über einen Zeitraum von vier Monaten (fünf Aufnahmezeitpunkte) untersucht. Im Abstand von ca. zwei Wochen wurden in den Plots alle Individuen der Art gezählt, ihre Größe vermessen und der Entwicklungszustand und Verzweigungsgrad erfasst. Hierbei wurde die Lage der Individuen im Plot maßstabsgetreu auf kariertes Papier übertragen.

Nach jeder Aufnahme wurde auf den 400 cm² großen Plots der prozentuale Anteil des Offenbodens, der Streu, der Phanerogamen, der Kryptogamen und eventuell vorhandener Kuhfladen ermittelt. Gleichfalls wurde auch die maximale Höhe der Vegetation notiert und die durchschnittliche Vegetationshöhe abgeschätzt.

Die fünf Aufnahmen erfolgten zu folgenden Zeitpunkten: Aufnahme 1: 26.5.-7.6.2002, Aufnahme 2: 10.6.-19.6.2002, Aufnahme 3: 25.6.-9.7.2002, Aufnahme 4: 10.7.-28.7.2002, Aufnahme 5: 30.7.-16.8.2002.

2.5 Statistische Verfahren

Um Effekte der unterschiedlichen Bestäubungsvarianten auf die Anzahl reifer Samen pro Köpfchen, das Samengewicht und den Keimungsprozentsatz zu analysieren, wurde eine Varianzanalyse (**Analysis of Variance** - ANOVA) durchgeführt. Wurden signifikante Unterschiede festgestellt, so erfolgte der Paarvergleich zwischen den Bestäubungsvarianten mit TUKEYS-HSD-TESTs.

Die Effekte von Stratifikationsdauer, Temperatur und Licht auf den Keimungsprozentsatz wurden ebenfalls mittels einer ANOVA analysiert. Anschließend wurden Paarvergleiche der unterschiedlichen Stratifikationsdauern mit TUKEYS-HSD-TESTs durchgeführt.

Um Effekte des Anteils an Offenboden, der Streu, der Phanerogamen und Kryptogamen-Deckung, der maximalen und durchschnittlichen Höhe der Vegetation sowie der Bedeckung durch Kuhfladen auf die anfängliche Individuendichte im Plot bzw. auf die Mortalität der Individuen im Plot zu analysieren, wurden ebenfalls Regressionsanalysen durchgeführt. Hierbei wurden je nach Erklärungskraft des Modells lineare und exponentielle Anpassungen vorgenommen.

Sämtliche statistische Verfahren wurden mit dem Programm STATISTICA 5.0 (STATSOFT 1997) durchgeführt.

3 Ergebnisse

3.1 Experiment zur Bestäubungsökologie

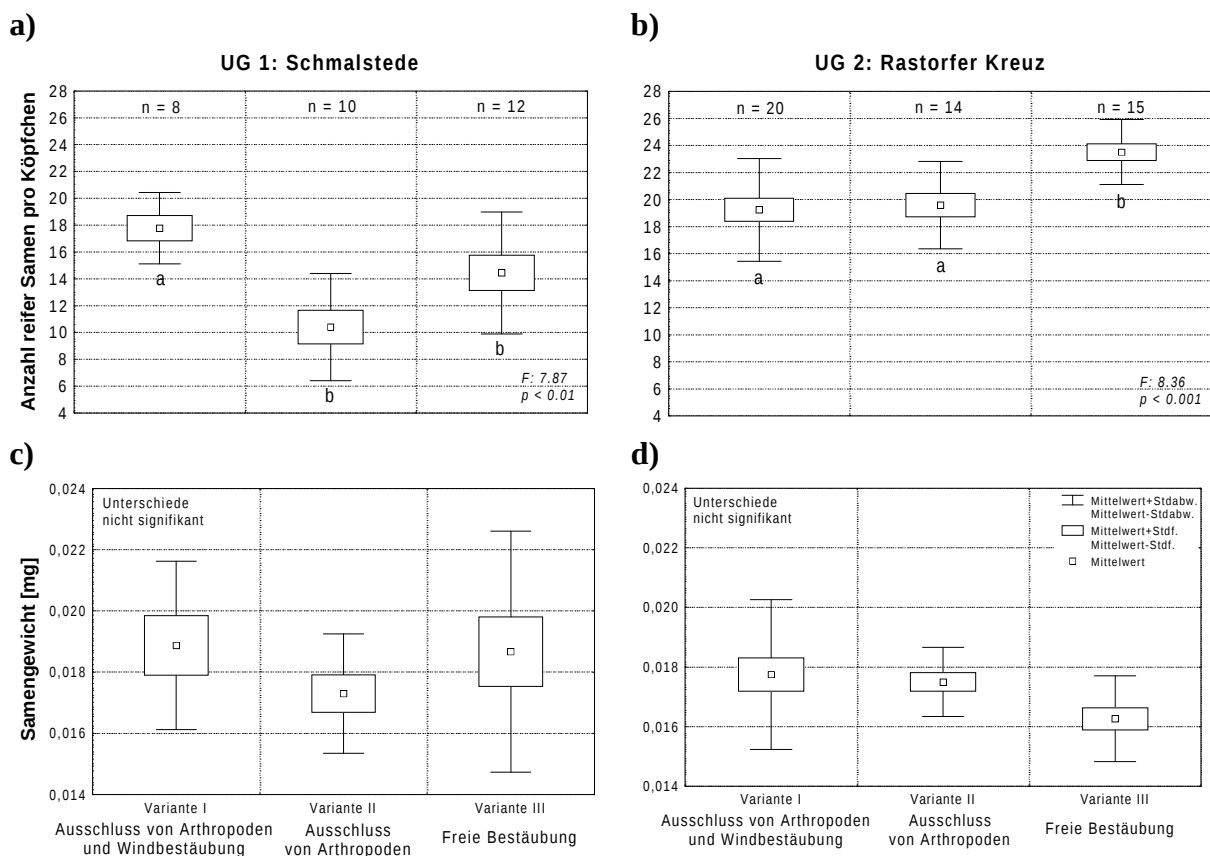


Abb. 2: Vergleich der mittleren Samenzahl pro Köpfchen und des durchschnittlichen Samengewichtes reifer Samen bei den drei unterschiedlichen Bestäubungsvarianten für die beiden Untersuchungsgebiete Schmalstede (a und c) und Rastorfer Kreuz (b und d). Variante I: Ausschluss von Windbestäubung mit gleichzeitigem Ausschluss von Arthropoden, Variante II: Ausschluss von Arthropoden, Variante III: Freie Bestäubung.

An UG 1 war die mittlere Samenanzahl bei Variante I (Ausschluss von Windbestäubung und Arthropoden) mit 18 Samen pro Köpfchen signifikant höher als in den anderen Varianten ($F = 7,87$; $p < 0,01$; Abb. 2a). Die Unterschiede im Samengewicht zwischen den Bestäubungsvarianten waren insgesamt mit maximal 0,0019 mg gering und nicht signifikant (Abb. 2c). Der mittlere Keimungsprozentsatz der Samen lag bei allen Varianten bei annähernd 100 %.

Für UG 2 stieg die Samenanzahl reifer Samen pro Köpfchen mit Hinzutreten weiterer Bestäubungsmechanismen von Variante I mit 19 Samen pro Köpfchen über Variante II mit 20 hin zu Variante III mit 24 Samen pro Köpfchen (Abb. 2b). Der Unterschied in der Samenanzahl von Variante III zu den anderen beiden Varianten war signifikant ($F = 8,36$; $p < 0,001$). Das Samengewicht verhielt sich genau spiegelbildlich zur Samenanzahl (Abb. 2d). Hier sank das Samengewicht von Variante I mit 0,0178 mg über Variante II mit 0,0175 mg hin zu Variante III mit nur 0,0163 mg. Allerdings waren die Unterschiede hier nicht signifikant. Wie auch in UG 1 waren die Unterschiede im Keimungsprozentsatz (99-100 % in allen Varianten) der reifen Samen gering.

3.2 Experiment zur Keimungsökologie

Unabhängig von der Stratifikationsdauer keimten die Samen unter Einwirkung von Licht signifikant besser als in Dunkelheit ($F = 383,4$; $p < 0,001$); (Abb. 3). Weiterhin war der durchschnittliche Keimungsprozentsatz in Temperaturregime I (20°C tagsüber und 10°C nachts) höher als in Temperaturregime II (15°C tagsüber und 5°C nachts); ($F = 12,6$; $p < 0,001$). Samen, die vor der Keimung nicht stratifiziert und die eine Woche lang stratifiziert worden waren, erzielten sowohl in Dunkelheit als auch bei Licht und in beiden Temperaturregimes hohe Keimungsprozentsätze von 66 bis 100 %. Der Unterschied zwischen Licht- und Dunkelkeimung und der Keimung in Temperaturregime I und II bei nicht und nur für eine Woche stratifizierten Samen war insgesamt mit zwei bis maximal 15 % gering. Ein signifikanter Abfall des Keimungsprozentsatzes ergab sich bei Samen, die zwei Wochen oder länger stratifiziert worden waren (ANOVA: $F = 215,1$; $p < 0,001$; TUKEYS-HSD-Paarvergleich zwischen keiner Stratifikation und Stratifikationsdauer von 1 Woche gegen Stratifikationsdauer 2, 3 und 4 Wochen: $p < 0,001$).

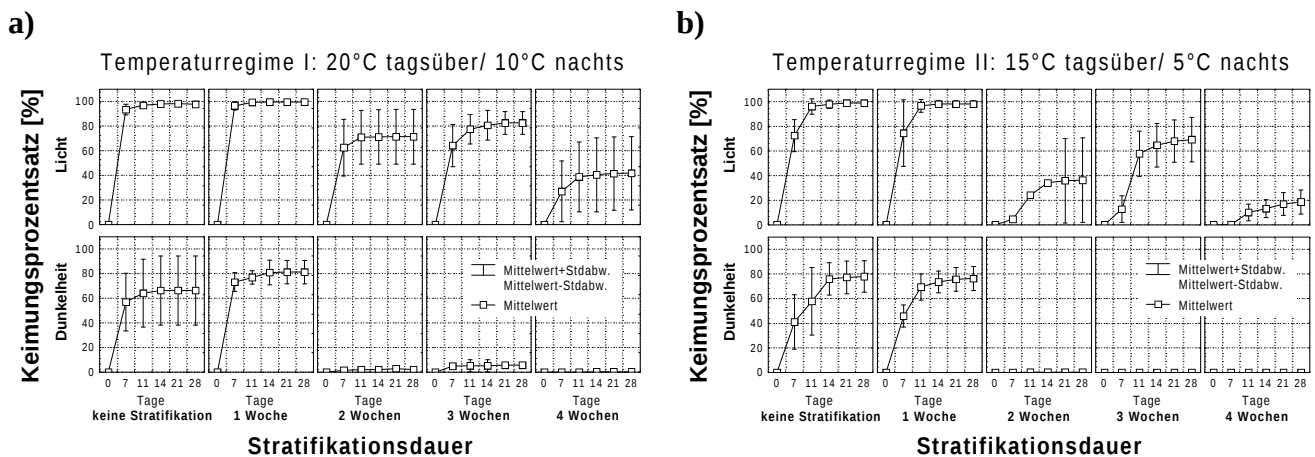


Abb. 3: Vergleich des Keimungsprozentsatzes reifer Samen von frei bestäubten Pflanzen am Rastorfer Kreuz nach unterschiedlich langer Stratifikationsdauer (4°C in feuchtem Zustand). Die Keimung wurde in Licht und Dunkelheit bei zwei unterschiedlichen Temperaturregimes getestet. Temperaturregime I: 20°C tagsüber und 10°C nachts (a) und Temperaturregime II: 15°C tagsüber und 5°C nachts (b). Die Tageslänge betrug 12 Stunden.

3.3 Untersuchungen zur Populationsdynamik

Reproduktion

In UG 3 blühten lediglich 49,3 % (HS 1: 28 %; HS 2: 69,8 %), in UG 4 nur 45,3 % (FB 1: 35,5 %; FB 2: 76,4 %). In UG 2 war der Anteil der zur Reproduktion gelangenden Pflanzen mit 78,1 % am größten (Abb. 4a). Die ersten blühenden Individuen traten in Flintbek Mitte Juni auf (am zweiten Aufnahmezeitpunkt). Hier endete die Blühperiode auch am frühesten, nämlich etwa Anfang August. Ende Juni standen auch in UG 3 Pflanzen in Blüte, in UG 2 erst Anfang Juli (Abb. 4b). In UG 2 dauerte die Blühperiode bis etwa Mitte August an und währte damit am längsten.

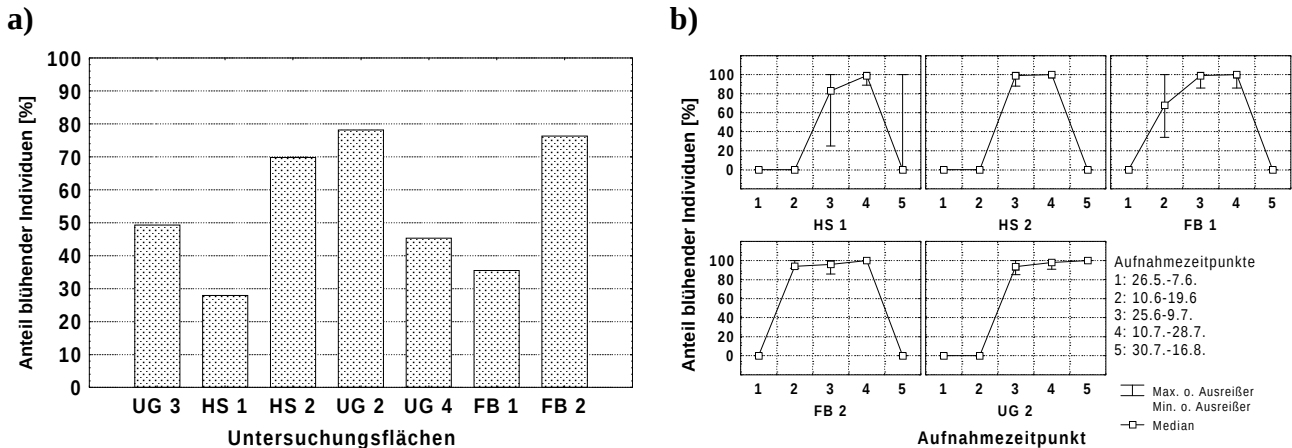


Abb. 4: a) Anteil der Individuen, die innerhalb des Untersuchungszeitraums Blüten ausgebildet haben, b) Anteil blühender Individuen in einem Plot während des Untersuchungszeitraums an den jeweiligen Untersuchungsflächen. Darstellung zu den fünf Aufnahmezeitpunkten.

Wachstum

Am ersten Aufnahmezeitpunkt betrug die mittlere Größe der Individuen zwischen einem und zwei cm. (Abb. 5a). Lediglich an FB 2 wurden bereits fünf cm erreicht. Dort stieg die Größe bis zum dritten Aufnahmezeitpunkt kontinuierlich bis acht cm an (größte Höhe im Vergleich mit allen Untersuchungsflächen), fiel jedoch zuletzt auf sieben cm ab. Am fünften Aufnahmezeitpunkt wurden im Eidertal keine Größen mehr erfasst, da alle Pflanzen verblüht waren. An Eider 1 und am Rastorfer Kreuz nahm die mittlere Größe der Individuen ebenfalls kontinuierlich zu, jedoch weniger ausgeprägt als an FB 2. Die beiden Untersuchungsflächen in UG 3 unterschieden sich, vergleichbar zu den Teilflächen in UG 4, bezüglich der maximal erreichten mittleren Größe und des zeitlichen Verlaufs. An HS 1 verblieben die Pflanzen mit 3 cm vergleichsweise kleinwüchsig, an HS 2 erreichten sie hingegen nach einer kontinuierlichen Größenzunahme ab dem zweiten Aufnahmezeitpunkt sieben cm.

Mortalität

Viele Individuen starben im Verlauf der Untersuchung ab, bevor sie die reproduktive Phase erreicht hatten. („prä-reproduktive Mortalität“). Die Mortalität betrug 50,8 % der gesamten Individuen (HS 1: 72 %, HS 2: 30,5 %). An UG 2 starben mit 25 % vergleichsweise wenig Pflanzen. An UG 4 war die Mortalität mit 66,1% am größten (FB 1: 79,1 %, FB 2: 28,4 %; Abb. 5b).

Regressionsanalysen:

Insgesamt lassen sich für alle erhobenen Begleitparameter gewisse Tendenzen erkennen, inwiefern sie die anfängliche Individuendichte im Plot und die Mortalität der Individuen beeinflussten (Tab. 1). Ein signifikanter Zusammenhang ergab sich lediglich für die Begleitparameter Anteil an Streu und Phanerogamen. An UG 2 ist erkennbar, dass eine Zunahme an Streu

zu einer Erhöhung der anfänglichen Individuendichte führte ($r = 0,61$; $p < 0,01$). An UG 4 nahm die anfängliche Individuendichte mit steigender Deckung der Phanerogamen zu ($r = 0,71$; $p < 0,05$).

Die Mortalität juveniler Individuen von *Filago vulgaris* zeigt eine Abhängigkeit von der Individuendichte, die zu Beginn der Untersuchung im Plot vorlag (Abb. 6). Je höher die anfängliche Individuendichte war, desto höher war auch die Mortalität im Jugendstadium ($r = 0,31$; $p < 0,05$).

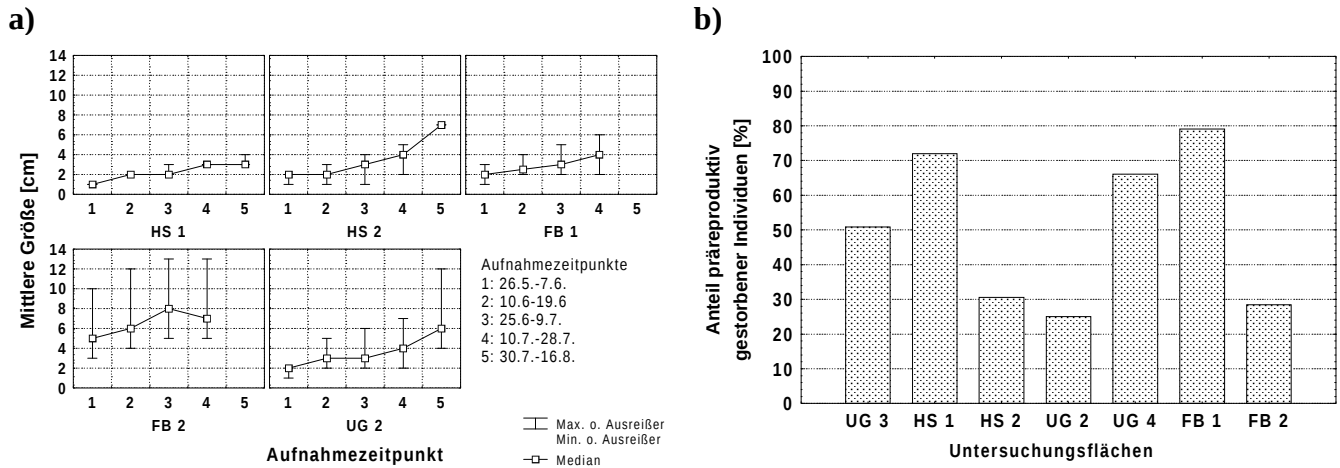


Abb. 5: a) Mittlere Größe der während des Untersuchungszeitraums erfassten Individuen von *Filago vulgaris* an den jeweiligen Untersuchungsflächen, b) Relativer Anteil präreproduktiv gestorbener Individuen. Darstellung für alle Untersuchungsflächen.

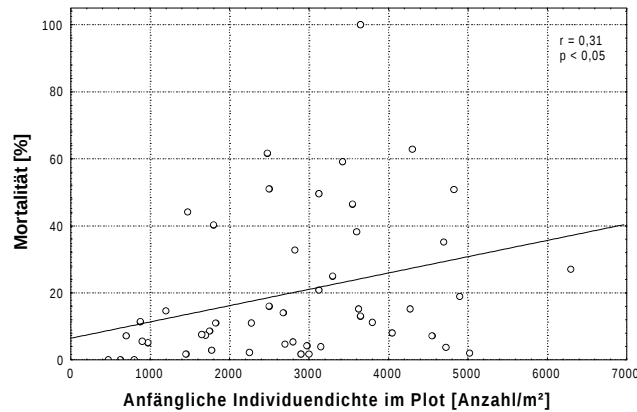


Abb. 6: Mortalität der Individuen von *Filago vulgaris* im Jugendstadium (vom ersten zum zweiten Aufnahmezeitpunkt) in Abhängigkeit von der anfänglichen Dichte der Individuen im Plot für alle Untersuchungsgebiete außer der Teilfläche HS 1. Darstellung als Scatterplot mit den einzelnen Datenpunkten, wobei eine lineare Regression vorgenommen wurde.

Tab. 1: Korrelationskoeffizienten für die Regressionsanalysen zwischen der anfänglichen Dichte der Individuen von *Filago vulgaris* in den Plots (zum ersten Aufnahmezeitpunkt) und den Parametern Anteil an Offenboden, Streu, Phanerogamen und Kryptogamen und durchschnittliche Höhe der Vegetation.. Wurde ein positiver Zusammenhang gefunden, so ist dies mit einem +, bei abfallender Tendenz mit einem – dargestellt. 0 kennzeichnet, dass keine Veränderung erkennbar ist. In Klammern sind die Werte für das Bestimmtheitsmaß r angegeben, wobei vermerkt wurde, auf welcher Anpassung der Wert beruht: lin für lineare, exp für exponentielle Anpassung. Ist nichts vermerkt, so haben beide Anpassungen dieselbe Erklärungskraft. Signifikante Ergebnisse sind grau unterlegt. Es wurde jeweils die Anpassung gewählt, bei der die Erklärungskraft des Modells am höchsten war.

Untersuchungsfäche		Offenboden	Streu	Phanerogamen	Kryptogamen	durchschn. Vegetationshöhe
HS 1	Dichte	+ (0,58)	+ (0,49)	- (0,13 lin)	- (0,72 exp)	+ (0,08 lin)
HS 2	Dichte	- (0,66 exp)	+ (0,30 exp)	+ (0,68 exp)	- (0,39 lin)	+ (0,54 exp)
UG 2	Dichte	- (0,46 exp)	+ (0,61 lin)	+ (0,00)	+ (0,31 lin)	+ (0,00)
FB 1	Dichte	- (0,20)	+ (0,22)	+ (0,71 exp)	- (0,55 exp)	+ (0,49 exp)
FB 2	Dichte	0	+ (0,01)	+ (0,30 lin)	- (0,38 lin)	- (0,26)

4 Diskussion

4.1 Bestäubungsökologie

Die Ergebnisse zeigen, dass *Filago vulgaris* imstande ist, reife und keimfähige Samen zu bilden, obwohl durch die Gasesäckchen Arthropoden bzw. Arthropoden und Pollenzutritt durch den Wind ausgeschlossen wurden. Die Art kann sich also ohne Fremdbestäubung reproduzieren (autofertil). Dies ist einerseits durch Selbstbestäubung (Autogamie bzw. Geitonogamie) möglich (innerhalb der innersten Hüllblattreihe sind zwittrige Blüten und weibliche Blütenorgane räumlich genähert), andererseits ließe sich die erfolgreiche Reproduktion aber auch durch Apomixis erklären. Anhand der durchgeführten Untersuchungen lassen sich beide Möglichkeiten nicht ausschließen. Für eine Differenzierung beider Reproduktionsweisen wäre eine Entfernung der Staubbeutel (Emaskulation) notwendig gewesen, die aber technisch nicht durchführbar war. Sollte eine Selbstbestäubung vorliegen, so wäre *Filago vulgaris* selbstkompatibel, also in der Lage, mit eigenem Pollen Samen zu bilden (JAIN 1976). Nach den an UG 2 erzielten Ergebnissen ist der Samenansatz (die Anzahl der Samen pro Köpfchen) erhöht, wenn der Wind Pollen an die Blüten herantragen kann oder wenn zusätzlich Arthropoden Zugang zu den Blüten erhalten. Dies spricht dafür, dass der gebildete Pollen bestäubungsfähig ist und keine obligate Apomixis auftritt (es sei denn, *Filago vulgaris* ist pseudogam und die Bestäubung löst eine Parthenogenese aus). Der gesteigerte Samenansatz kann entweder auf geförderte Selbstbestäubung (facilitated autogamy, LLOYD & SCHOEN 1992) oder auf Fremdbestäubung zurückzuführen sein, die durch Wind und / oder Arthropoden ermöglicht wird. Welche Art von Bestäubung gefördert wird, lässt sich allerdings aufgrund der nicht durchgeführten Emaskulation nicht beurteilen. Die einzigen häufig zu beobachtenden Tiere auf *Filago vulgaris* waren Blattläuse (vermutlich *Pemphigus filaginis* mit Bildung bläulich weißer Wolle), die zunächst insbesondere die jungen und noch wollig behaarten Knäuel als Versteck nutzten. Doch auch ausgereifte Knäuel beherbergten häufig saugende Blattläuse. So ist denkbar, dass diese eher ortstreuen („knäuel-treuen“) Tiere durch Herumwandern auf dem Blütenstand Selbstbestäubung verursachen können. LLOYD & SCHOEN (1992) bezeichnen solch länger verweilende Tiere wie Blattläuse (Aphidae), Thripse (Thysanoptera: Thripidae) und Spinnmilben (Tetranychidae), die Pollen fressen und/oder Pflanzensäfte saugen, als squatters („Hausbesetzer“). Diese können Selbstbestäubung verursachen, während sie auf den Blüten herumlaufen (LLOYD & SCHOEN 1992).

Das an UG 2 ermittelte Samengewicht der reifen Samen korrespondiert in der Weise mit der Anzahl der Samen, dass es dem trade-off zwischen Samengewicht und Samenanzahl folgt, der häufig bei Pflanzen beobachtet wird (CRAWLEY 2000, SILVERTOWN & CHARLESWORTH 2001). Nach den Ergebnissen, die an UG 1 erzielt wurden, war der Samenansatz von *Filago vulgaris* am höchsten, wenn Wind und Arthropoden ausgeschlossen wurden. Für diese Ergebnisse lässt sich keine ökologische Erklärung finden. Mit größter Wahrscheinlichkeit haben methodische Probleme (kleine Population, kleine und wenig verzweigte Individuen), die sich an UG 1 ergaben, zu dem überraschenden Ergebnis geführt.

4.2 Keimungsökologie

Die Samen sommerannueller Pflanzen keimen in der temperaten Zone im Frühjahr oder Sommer und die aus den Samen herangewachsenen Individuen vollenden ihren Lebenszyklus (d. h. sie reproduzieren sich und bringen Samen hervor) noch vor Einbruch der Kälteperiode im Herbst. Bei diesen Pflanzen führt eine auf die Samen einwirkende Kältephase dazu, dass eine vorhandene Dormanz gebrochen wird. Winterannuelle Pflanzen keimen hingegen im Herbst, überwintern als juvenile Pflanze (beispielsweise als Rosette) und reproduzieren sich im darauf folgenden Frühjahr oder Sommer. Eine Kälteeinwirkung auf Samen obligat winterannueller Arten induziert eine Dormanz (NORONHA et al. 1997, BASKIN & BASKIN 1998, MILBERG & ANDERSSON 1998). Im hier vorgestellten Experiment zur Keimungsökologie von *Filago vulgaris* führte eine Zunahme der Stratifikationsdauer bei 4°C zu einer signifikanten Abnahme des Keimungsprozentsatzes. Demnach befanden sich die Samen vor Beginn des Keimungsexperiments in einem nicht-dormanten Zustand. Die Tatsache, dass sie sowohl bei höherer (20°C tagsüber/10°C nachts) als auch niedrigerer Temperatur (15°C tagsüber/5°C nachts) keimen konnten, spricht dafür, dass sie zur Keimung bei kühleren Temperaturen, wie sie im Herbst vorherrschen, in der Lage gewesen wären. Dies wiederum spricht dafür, dass die Pflanzen zumindest fakultativ winterannuell sind. Die eigene Beobachtung neu auftretender Keimlinge in den Plots zur Untersuchung der Populationsdynamik in den Monaten September und Oktober stützt diese Einschätzung. *Filago pyramidata* ist in Südeuropa winterannuell und bildet ab März Blüten, in Großbritannien ist sie hingegen sommerannuell und blüht von Juli bis November, wobei Keimlinge während des ganzen Jahres auftreten (RICH et al. 1999). Blühende Individuen von *Filago vulgaris* wurden in der vorliegenden Arbeit erst ab Mai beobachtet, was dafür spricht, dass entweder im Herbst gekeimte Individuen den Winter nicht überstanden oder aber eine längere Zeit zur Ausbildung von Blüten benötigten als *Filago pyramidata* in Südeuropa. Es erscheint nahe liegender anzunehmen, dass der Großteil der Samen von *Filago vulgaris* erst im Frühjahr keimt, die Pflanze also bevorzugt sommerannuell ist, wobei dennoch - vergleichbar mit *Filago pyramidata* in Großbritannien - auch zu anderen Zeitpunkten im Jahr Keimlinge auftreten können.

Die Induktion der Dormanz führte durch Kälteeinwirkung zu einem "engeren Keimfenster", insbesondere wurden die Lichtansprüche für die Keimung größer. Erhöhter Lichtanspruch ist eine wichtige Eigenschaft dormanter Samen, da er die Keimung verhindert, solange die Samen sich im Boden befinden (MILBERG & ANDERSSON 1998). Dies könnte besonders für kleinsamige Arten bedeutend sein, deren Keimlinge nur schwer die Oberfläche erreichen können, wenn sie in tieferen Bodenschichten auskeimen (VENABLE & BROWN 1988).

Wie für viele andere Arten so lässt sich auch für *Filago vulgaris* annehmen, dass es von Vorteil ist, mehrere unterschiedliche Keimungsstrategien zu verfolgen. Für fakultative Herbstkeimer, die es schaffen, den Winter zu überdauern, könnte ein zeitlicher Vorsprung im darauf folgenden Frühjahr den Reproduktionserfolg steigern. Samen, die erst im Frühjahr zu Keimung gelangen, haben andererseits eine geringe Mortalität im Winter, können jedoch vermutlich erst später im Jahr ausreifen und mit ihrer reproduktiven Phase beginnen. Denkbar wäre auch, dass *Filago vulgaris*, die sich in Schleswig-Holstein der nördlichen Grenze ihrer Verbreitung nähert und hier mit einer sommerannuellen Strategie höhere Überlebenschancen

hat, allmählich ihre winterannuelle Strategie „ablegt“, die vermutlich von Vertretern südlicher Breiten verfolgt wird.

Die Entwicklung einer Dormanz verschafft *Filago vulgaris* die Möglichkeit, sich zeitlich auszubreiten. Dies kann im Hinblick auf die von ihr besiedelten zeitlich veränderlichen Habitate eine hilfreiche Strategie sein, um das Überleben zumindest eines Teils ihrer Nachkommen zu sichern (VENABLE & LEVIN 1983, VENABLE & BROWN 1988).

4.3 Populationsdynamik

Mortalitätsraten und Mortalitätsursachen können selbst innerhalb einer Art von Gebiet zu Gebiet beträchtlich variieren. Auch innerhalb einer einzigen Population können sich auf einer bestimmten Fläche die Ursachen für eine Mortalität von Jahr zu Jahr unterscheiden (FENNER 1987). Die in dieser Arbeit erhaltenen Ergebnisse zur Populationsdynamik von *Filago vulgaris* zeigen zwischen den drei betrachteten Untersuchungsgebieten und ihren Teilflächen beträchtliche Unterschiede. In UG 2 erreichten mit 78,1 % am meisten Individuen die Reproduktion. Die reproduktive Phase währte hier am längsten (bis weit in den August) und die Individuen wuchsen während des Untersuchungszeitraums annähernd kontinuierlich, bildeten währenddessen stets neue Verzweigungen und Knäuel und erreichten einen hohen Verzweigungsgrad. Das Wachstum ist bei *Filago vulgaris* eng mit der Ausbildung weiterer reproduktiver Organe verknüpft. Die Pflanzen sind plastisch und können an jeder sich zusätzlich entwickelten Verzweigung neue Knäuel entstehen lassen. Die sukzessive Bildung neuer Knäuel bietet *Filago vulgaris* vermutlich die Möglichkeit, eine gescheiterte Reproduktion eines Knäuels wieder auszugleichen bzw. die Reproduktion durch Bildung weiterer Knäuel zu steigern.

Die Mortalität an UG 2 war während des gesamten Untersuchungszeitraums vergleichsweise gering. Die Individuen starben zum Großteil erst nach Abschluss der reproduktiven Phase. An UG 3 traten Unterschiede zwischen den Teilflächen HS 1 und HS 2 auf. An HS 1 führte eine starke mechanischen Belastung (parkende Autos, Spaziergänger, Verwendung als Rastplatz) dazu, dass sich nur 28 % der Individuen reproduzieren konnten und die Mortalität während des gesamten Untersuchungszeitraums hoch war. Die Individuen begannen bereits nach geringem Wachstum mit der Ausbildung von Blüten. An HS 2 fiel die starke mechanische Beanspruchung zum Großteil weg (größerer Abstand zum Spazierweg) und die Pflanzen konnten im Schutz des Pappelnjungwuchses ähnliche Verzweigungsgrade und Knäuel ausbilden wie die Individuen an UG 2. Auf der Teilfläche FB 1 an UG 4 begannen die Individuen bereits nach einem geringen Stängelwachstum mit der Ausbildung von Blüten. Falls Verzweigungen auftraten, so waren auch diese Stängel äußerst kurz. Dadurch waren die Knäuel häufig sehr gedrängt und einem einzigen Stängel schienen scheinbar mehrere Knäuel zu entspringen. Dies ermöglichte den Pflanzen vermutlich trotz geringer Größe und eines niedrigen Verzweigungsgrades mehrere Knäuel zu bilden und somit eine höhere Reproduktion zu erzielen. Durch die Anwesenheit von Rindern, die die Fläche als Ruheplatz nutzten, war die Mortalität an FB 1 insgesamt sehr hoch. Sehr auffällig an FB 2 war, dass die Individuen erst nach ausgeprägtem Stängelwachstum erste Knäuel bildeten, was vermutlich auf die besonders hochwüchsige Begleitvegetation zurückzuführen war, die eine starke Lichtkonkurrenz bedingte. Obgleich auch auf dieser Teilfläche Rinder anwesend waren, so hatten sie offensichtlich geringeren Einfluss auf die Mortalität von *Filago vulgaris* und ein größerer Anteil an Individuen erreichte das reproduktive Stadium.

Die Juvenilphase einer Pflanze wird neben Wasser- und Nährstoffverhältnissen durch verschiedenste Standortfaktoren beeinflusst (URBANSKA 1992). Die Größe von Störstellen ist ein besonders wichtiges Kriterium für Keimung und Etablierung (GOLDBERG & WERNER 1983) und insbesondere an Störungen angepasste, meist kurzlebige Ruderalarten sind auf Lücken in der Vegetation angewiesen (GRIME 1981). Für *Filago vulgaris* wurde allerdings kein signifikanter Zusammenhang zwischen Offenbodenanteil und Keimlingsdichte gefunden.

Zahlreiche Untersuchungen auf Acker- und Grünlandbrachen haben gezeigt, dass eine hohe Streuauflage die Keimung durch ungünstige Lichtverhältnisse unterdrückt (GOLDBERG & WERNER 1983, JENSEN & GUTEKUNST in press). Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, dass Streuauflagen jedoch auch durch Beschattung während heißer Witterung das Keimlingsaufkommen begünstigen können. Eine derartige Schutzfunktion für Keimlinge könnte auch für eine höhere Phanerogamendeckung zutreffen. Offenbar handelt es sich einerseits um direkten Schutz vor Austrocknung von Keimlingen, andererseits kann gleichzeitig durch die Beschattung der Bodenwasserhaushalt ausgeglichener sein. In Kalkmagerrasen der Schweiz ist von so genannten nurse plants bekannt, dass sie Keimlingen und Jungpflanzen Schutz vor der prallen Sonne gewähren und so die Mortalität senken (CERLETTI in URBANSKA 1992). Der gefundene positive Zusammenhang zwischen der anfänglichen Individuendichte im Plot und der Mortalität im frühen Entwicklungsstadium ist auf intraspezifische Konkurrenz zurückzuführen.

5 Schlussfolgerungen

Vermutlich wird *Filago vulgaris* tatsächlich häufig übersehen, wie auch schon bei RAABE (1987) vermutet. Dies liegt wohl zum einen daran, dass *Filago vulgaris* ein äußerst unscheinbares Pflänzchen ist, insbesondere wenn sie eher kleinwüchsig und weniger reproduktiv verbleibt, wie die meisten Individuen auf der Teilfläche HS 1, FB 1 oder an UG 1. Zum anderen sind die meisten in Schleswig-Holstein auftretenden Populationen wahrscheinlich kurzlebig. An UG 1 wurde die Population von *Filago vulgaris* noch während der vorliegenden Arbeit im Spätherbst 2002 zugeschüttet. Denkbar ist, dass *Filago vulgaris* in unserer Kulturlandschaft häufig damit konfrontiert ist, dass ihr Lebensraum eine anthropogene Veränderung erfährt. Durch ihre hohe Plastizität vermag *Filago vulgaris* auf standörtliche Heterogenität in gewissem Ausmaß zu reagieren und ihr Reproduktionsmodus erlaubt es ihr, auch in kleinen Populationen zu bestehen, da die Art vermutlich nicht durch Inzucht gefährdet ist. Problematisch dürfte für sie eher sein, dass potenziell geeignete Habitate zu kurze Zeit Bestand haben. Aufgrund eiszeitlicher Ereignisse sind in Schleswig-Holstein sandig-kiesige Böden häufig anzutreffen. So ist anzunehmen, dass es durchaus ausreichend geeignete Habitate für *Filago vulgaris* gäbe, diese jedoch nur sehr kurzzeitig vorhanden sind und einer un gelenkten Sukzession nicht genügend Raum gegeben wird. Ideal für die Art wären sandig-kiesige Habitate eines jungen Sukzessionsstadiums, welche im Folgenden keiner weiteren Störung mehr ausgesetzt werden.

Die Untersuchung zeigte, dass an UG 2 besonders günstige Bedingungen für *Filago vulgaris* herrschen und sie dort in der Lage war, eine äußerst produktive und langlebige Population aufzubauen (über zehn Jahre, ERIK CHRISTENSEN, schriftliche Mitteilung). Für die Erhaltung von *Filago vulgaris* wären vergleichbare Flächen wie an UG 2 von großer Bedeutung. Um entsprechende Flächen zu entwickeln, ist es notwendig an ehemaligen Kiesabbauflächen davon abzusehen, neuen Oberboden aufzufahren und eine Saatmischung auszubringen. Vielmehr sollten ehemalige Kiesabbauflächen der Sukzession überlassen werden.

6 Literatur

- BASKIN, J.M. & C.C. BASKIN (1998): Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. San Diego: Academic Press. 666 S.
- BEGON, M., HARPER, J.L. & C.R. TOWNSEND (1991): Ökologie. Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. Birkhäuser Verlag, Basel. 1024 S.
- CRAWLEY, M.J. (2000): Plant Ecology. Blackwell Science Ltd. University Press, Cambridge, 2nd edition. 717 S.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. UTB für Wissenschaft. Eugen Ulmer GmbH & Co. 5. Auflage. 1095 S.

- FENNER, M. (1987): Seedlings. *New Phytologist* 106 (Suppl): 35-47.
- GOLDBERG, D.E. & P.A. WERNER (1983): The effects of size of opening in vegetation and litter cover on seedling establishment of Goldenrods (*Solidago* spp.). *Oecologia* 60: 149-155.
- GRIME, J.P. (1981): *Plant strategies & vegetation processes*. John Wiley & Sons, Ltd. 222 S.
- HEGL, G (1959-1979): *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Band IV.
- JAIN, S. K. 1976. The evolution of inbreeding in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 469-495
- JENSEN K. & K. GUTEKUNST (in press): Effects of litter on establishment of grassland plant species: the role of seed size and successional status. *Basic and Applied Ecology* 4.
- LLOYD, D.G. & D.J. SCHOEN (1992): Self - and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization. *International Journal of Plant Science* 153 (3): 370-380.
- MIERWALD, U. & J. BELLER (1990): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen Schleswig-Holstein. Landesamt für Naturschutz und Landespflge Schleswig-Holstein. 3. Fassung
- MILBERG, P. & L. ANDERSSON (1998): Does cold stratification level out differences in seed germinability between populations? *Plant Ecology* 134: 225-234.
- NORONHA, A., ANDERSSON, L. & P. MILBERG (1997) : Rate of change in dormancy level and light requirement in weed seeds during stratification. *Annals of Botany* 80: 795-801.
- RAABE, E.W. (1987): *Atlas der Flora Schleswig-Holsteins und Hamburgs*. Her.: K. Dierßen & U. Mierwald. Wachholtz Verlag, Neumünster. 654 S.
- RICH, T.C.G., GIBSON, C. & M. MARSDEN (1999): Re-establishment of the extinct native plant *Filago gallica* L. (Asteraceae), Narrow-Leaved Cudweed, in Britain. *Biological Conservation* 91: 1-8.
- SILVERTOWN, J. & D. CHARLESWORTH (2001): *Introduction to plant population biology*. Blackwell Science. 4th Edition. 347 S.
- URBANSKA, K.M. (1992): *Populationsbiologie der Pflanzen*. UTB für Wissenschaft. Gustav Fischer Verlag Stuttgart Jena. 374 S.
- VENABLE, D.L. & J.S. BROWN (1988): The selective interactions of dispersal, dormancy and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The American Naturalist* 131 (3): 361-384.
- VENABLE, D.L. & D.A. LEVIN (1983): Morphological dispersal structures in relation to growth habit in the Compositae. *Plant Systematics and Evolution* 134: 1-16.

Manuskript eingereicht: 1.12.2003

Anschrift der Verfasser:

Christiana Anagnostou & Dr. Kai Jensen
Ökologie-Zentrum, Fachabteilung Geobotanik, Universität. Kiel
Ohlshausenstraße 75
24118 Kiel
canagnostou@ecology.uni-kiel.de & kjensen@ecology.uni-kiel.de