

1) DIASPORENBANKEN IN BÖDEN — GRUNDLAGEN UND BEDEUTUNG

PETER POSCHLOD

Universität Hohenheim, Institut für Landeskultur und Pflanzenökologie,
Fachgebiet Landeskultur, Postfach 700562, D-7000 Stuttgart 70

ABSTRACT

Diaspore banks in the soil. — This paper summarizes the history, aims, methods, and results of investigations of diaspore banks in the soil. The build up of diaspore banks in the soil depends on the dispersal, burial, and type of dormancy of diaspores. Diaspore banks are reduced by germination, physiological death or death from pathogens, and predation of diaspores. Categories of transient and persistent diaspore banks are discussed and a new type of persistent diaspore bank of pioneer plants at ephemeral sites is described. Persistent diaspore banks are divided into 'persistent' (1–5 years) and 'permanent' (> 5 years). Calcareous grasslands are used as an example to show that morphological and germination characteristics of spermatophytes are related to diaspore-bank type. Diaspore banks influence the dynamics of populations and communities and should be considered in conservation programmes, e.g. to restore previous vegetation after damage or change in land use. Under intensively used forage meadows on originally oligotrophic sites and under forests on calcareous grassland sites a large proportion of species of the previous vegetation still occurs in the diaspore banks. In a raised bog different *Sphagnum* species could regenerate to a depth of 30 cm in the peat by spores or shoot parts although the species were absent from the above-ground vegetation.

'I took in February three table-spoonfuls of mud from three different points, beneath water, on the edge of a little pond; this mud when dry weighed only 6 3/4 ounces; I kept it covered up in my study for six months, pulling up and counting each plant as it grew; the plants were of many kinds, and were altogether 537 in number; and yet the viscid mud was all contained in a breakfast cup.'

Darwin (1859)

EINLEITUNG

Populationsdynamische Prozesse wurden in Mitteleuropa bisher fast ausschließlich durch die Erfassung der Veränderungen (Sukzession i.w.S.) auf Dauerbeobachtungsflächen beschrieben (zusammenfassend in Pfadenhauer et al. 1986). Die floristische Zusammensetzung ist aber nicht geeignet, die kausalen Ursachen der Sukzession zu erklären. So spielen neben standortkundlichen Faktoren v.a. populationsbiologische Parameter der an der Sukzession beteiligten Arten eine große Rolle. Diasporenbanken¹ als ein Teil der Population von Arten, bestimmen vor allem am Beginn von Sekundärsukzessionen die Artenzusammensetzung entscheidend mit (Symonides 1986, Fischer 1987 u.a.).

Hier soll aus diesem Grunde die Bedeutung der Diasporenbank für populations- und vegetationsdynamische Prozesse aufgezeigt und eine Zusammenfassung wichtiger Ergebnisse gegeben werden. Gleichzeitig werden Anregungen für weitere Untersuchungen gegeben, so daß der Schwerpunkt auch auf den begrifflichen Grundlagen und unterschiedlichen methodischen Ansätzen der Untersuchung von Diasporenbanken liegt. Schließlich wird auf die Bedeutung der Diasporenbank für den Arten- und Biotopschutz eingegangen.

HISTORISCHES

Das Vorhandensein einer Samenbank von Blütenpflanzen in Böden als ein Teil der Diasporenbank wurde schon vor relativ langer Zeit erkannt. Eindrucksvoll bringt dies das obige Zitat aus Darwin (1859) zum Ausdruck. So existieren noch einige weitere Arbeiten aus dieser Zeit, die über das Phänomen der langen Haltbarkeit von Samen in Böden, Gräbern etc., oft über mehrere hundert Jahre berichten (Girardin 1849, Fancourt 1856, Salter 1857 u.a.).

Erst um die Jahrhundertwende tauchen erste umfangreiche Arbeiten über Samenbanken in Böden auf. So startete Beal 1879 ein Experiment, in dem soviele Samen von zwanzig verschiedenen Pflanzen unter kontrollierten Bedingungen vergraben wurden, daß bis heute zuerst alle 5 Jahre, später alle 10 Jahre Proben entnommen und auf ihre Keimfähigkeit hin überprüft werden konnten. Dabei waren einige Samen von *Oenothera biennis* und *Rumex crispus* 80 Jahre, die von

¹ Als Diasporen werden nach Sernander (in Müller-Schneider und Lhotska 1971) die Verbreitungseinheiten einer Pflanze bezeichnet, seien sie generativen (Samenpflanzen: Früchte, Samen; Sporenpflanzen (Farne, Moose u.a.): Sporen) oder vegetativen Ursprungs (Sproßteilchen, Turionen, Blättchen, Rhizome, Brutkörper u.a.).

Verbascum blattaria (hier 21 von 50 Samen), *V. thapsus* und *Malva rotundifolia* noch 100 Jahre nach dem Vergraben keimfähig (Kivilaan und Bandurski 1981)! Ein vergleichbares, 1902 von Duvel begonnenes Experiment mit 109 Arten ergab, daß nach 39 Jahren Diasporen von immerhin noch 36 Arten keimfähig waren (Toole und Brown 1946). Peter (1893, 1894) wies auf zahlreichen aufgeforsteten Ackerstandorten noch nach Jahrzehnten die ehemalige Ackerunkrautflora in der Samenbank nach. Diese Ergebnisse sind ein eindrucksvolles Beispiel dafür, daß sich die Nutzungsgeschichte einer Fläche auch in der Zusammensetzung der Diasporenbank niederschlägt.

Snell (1912) untersuchte die Samenbank von Ackerböden und dabei v.a. die Mechanismen, die die Keimung vergrabener Samen in Böden unterdrücken. Er kam dabei zum Schluß, daß nicht nur Licht- und Sauerstoffabschluß, sondern auch der Druck darüberliegender Erdschichten die Samenkeimung verhindern.

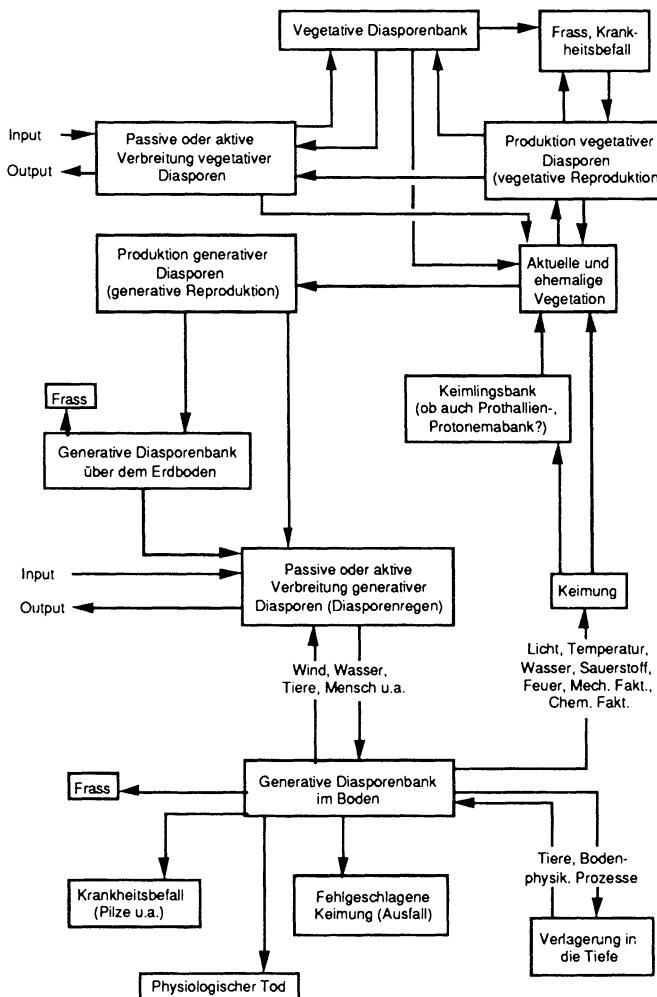
Der Schwerpunkt des Interesses der meisten weiteren und bisherigen Untersuchungen zur Samenbank lag auf landwirtschaftlich genutzten Standorten, sowohl auf ackerbaulich (Brenchley 1918, Brenchley und Warington 1930, 1933, 1936, 1945, Chancellor 1965, Roberts 1958, 1962, 1963a, 1963b, etc.) als auch auf als Grünland genutzten Standorten (Chippindale und Milton 1934, Milton 1939, 1943, 1948, Champness und Morris 1948, u.v.a.), wobei die Samenbank hauptsächlich als Quelle der Verunkrautung betrachtet wurde. Schließlich besitzen diese Untersuchungen bis heute vor allem im anglo-amerikanischen Raum eine lange Tradition, nicht nur auf landwirtschaftlich genutzten, sondern auch auf vergleichsweise naturnäheren Standorten — dies gipfelt in den grundlegenden Werken der Arbeitsgruppe um Grime (zusammenfassend in Grime 1979a) und den beiden Samenbankuntersuchungen zusammenfassenden Werken von Roberts (1981) und Leck et al. (1989).

Über die Bank anderer Diasporen als der von Samen in Böden, und damit auch anderer Pflanzengruppen als der von Samenpflanzen, existieren dagegen kaum Arbeiten. Zwar liegen einige Beobachtungen über die Bildung vegetativer Überdauerungsorgane bei Samenpflanzen vor (bspw. Turionenbildung bei Wasserpflanzen, vgl. Sculthorpe 1967), allerdings wurden diese nur unter dem Aspekt der Einteilung der Pflanzen in Lebens- und Wuchsformen betrachtet, d.h. als Überdauerungsorgane während einer für ihr Wachstum ungünstigen Zeit (Winter). Ausser der Diasporenbank von Samenpflanzen (Samenbank) wurde bisher nur die von Farnen und Moosen in wenigen Arbeiten betrachtet (Leck und Simpson 1987, During und Ter Horst 1983, Poschlod 1989, 1990 u.a.).

BEGRIFFLICHE UND METHODISCHE GRUNDLAGEN

Voraussetzungen für den Aufbau bzw. das Vorhandensein einer Diasporenbank

Das Zusammenwirken der am Aufbau einer Diasporenbank beteiligten Faktoren zeigt Figur 1. Daraus wird deutlich, daß am Aufbau einer Diasporenbank nicht nur die Pflanzen des momentanen Bestandes, sondern auch die eines ehemaligen Bestandes und die angrenzender Bestände (Eintrag) beteiligt sind. Schließlich müssen die Diasporen auf und durch bestimmte Mechanismen in den Boden gelangen.



Figur 1.
Zusammenhang der die Diasporenbank beeinflussenden Faktoren (verändert und ergänzt nach Simpson et al. 1989).

Schon Putensen (1882) und Chippindale und Milton (1934) konnten auf Acker- bzw. beweideten Grünlandstandorten keimfähige Samen von Blütenpflanzen in tieferen Bodenschichten nachweisen. Dies hängt v.a. von der Grösse der Diasporen ab. Kleinere Diasporen werden eher und in größerer Zahl in tiefere Schichten verlagert. (Trocken-)Risse im Boden und die Tätigkeit der Bodenfauna (McRill 1974, Van Der Reest und Rogaar 1988) sind die Hauptursachen für die Tiefenverlagerung. Auf landwirtschaftlich genutzten Flächen spielen v.a. Bodenbearbeitungsmaßnahmen eine große Rolle (Roberts 1981). Die auf und im Boden aufgebaute Diasporenbank wird dabei durch erfolgreiche oder fehlgeschlagene Keimung, physiologischen Tod, Krankheitsbefall oder Fraß der Diasporen reduziert.

Die Überdauerung in Böden erfordert aber nicht nur eine Resistenz gegen Fraß und Krankheitsbefall. Primäre Voraussetzung ist eine Dormanz der Diasporen, d.h. daß bestimmte interne (physiologische) oder externe Faktoren ihre Keimung verhindern bzw. die Diaspore in einen Ruhezustand versetzen. Dabei wird zwischen folgenden Dormanztypen unterschieden (Harper 1957, vgl. auch Roberts 1972).

Typ 1 ist die sogenannte 'angeborene' oder 'primäre' Dormanz ('innate' oder 'primary' dormancy), d.h. die Diaspore ist schon an der Mutterpflanze bzw. nach dem Loslösen von der Mutterpflanze dormant. Gründe für eine angeborene Dormanz gibt es mehrere — bei Blütenpflanzen kann dies eine notwendige Nachreifung des Embryos sein, das Vorhandensein einer undurchlässigen Samenschale, die Notwendigkeit einer Kälteperiode zur Brechung der Dormanz (Bildung der keimungsanregenden Hormone) oder auch eine Hemmung der Keimung durch Licht (vgl. Grime 1979a).

Typ 2 ist die sogenannte 'erzwungene' oder durch die Umgebung bedingte Dormanz ('enforced' oder 'environmental' dormancy), d.h., die Diaspore wird durch ungünstige externe Faktoren (beispielsweise Dunkelheit, Beschattung, schlechte Wasserversorgung u.a.) an der Keimung gehindert. Eine Keimung ist dann sofort möglich, wenn diese externen Faktoren für eine Keimung günstig sind (Licht, gute Wasserversorgung usw.).

Typ 3 ist die sog. 'induzierte' oder 'sekundäre' Dormanz ('induced' oder 'secondary' dormancy), d.h., die Diaspore wird durch ungünstige externe Faktoren nicht nur an der Keimung gehindert, sondern sie erlangt auch bei anschließend günstigen Bedingungen die Keimbereitschaft nicht sofort. Diese Keimbereitschaft wird dann beispielsweise erst über eine Kälteperiode hinweg (Bildung des Keimungshormons) wieder erlangt.

Schließlich darf nicht vergessen werden, daß eine Diasporenbank auch über dem Erdboden existiert, zumindestens bis die Samen auf dem Erdboden angelangt sind. Dies kann bei zahlreichen Pflanzen oft bis zu einem Jahr (*Alisma* spp., *Typha*

Poschlod

spp. u.a., sogenannte Wintersteher; vgl. Müller-Schneider 1986) oder länger dauern. So sind manche Arten auf bestimmte äußere Faktoren wie Feuer angewiesen, bevor die Früchte überhaupt die Samen entlassen (Pyrophyten, vgl. Walter und Breckle 1983, S. 76). Treten diese Ereignisse über einen längeren Zeitraum nicht auf, kann auch eine Diasporenbank über dem Erdboden über Jahrzehnte vorhanden sein.

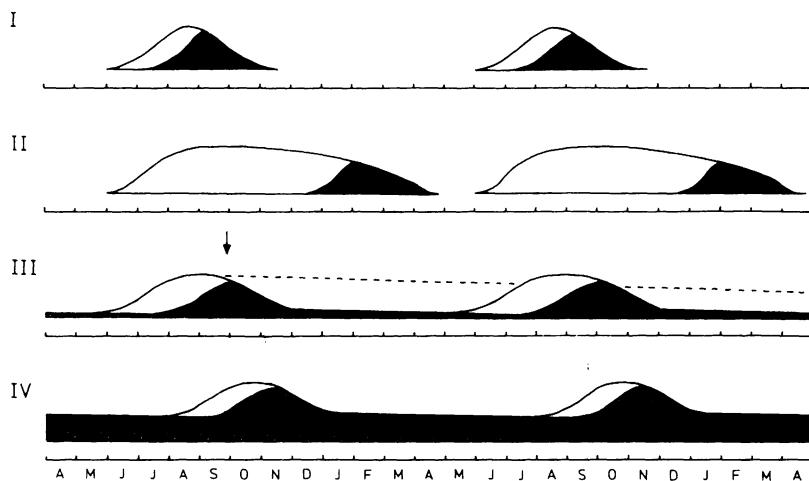
Diasporenbanktypen

Eine Klassifikation von Diasporenbanktypen am Beispiel mitteleuropäischer Samenpflanzen beschrieben als erste Thompson und Grime (1979). Dabei unterschieden sie aufgrund der Phänologie der Diasporenbank in Böden Samenpflanzen mit einer ‘transient seed bank’, also einer ‘vorübergehenden’ Samenbank und einer ‘persistent seed bank’, also einer ‘persistenter’ oder ‘dauerhaften’ Samenbank. Auf die Überlebensdauer eines Samens bezogen bedeutet dies kürzer als 1 Jahr bzw. länger als 1 Jahr. Gleichzeitig unterschieden sie jeweils zwei Typen sowohl der ‘vorübergehenden’ als auch der ‘dauerhaften’ Samenbank (Fig. 2).

Typ 1 der ‘vorübergehenden’ Samenbank (Fig. 2, I) stellen diejenigen Arten dar, die sofort keimen können, also nach dem Samenfall im Sommer oder im Herbst auflaufen (beispielsweise ein- oder mehrjährige Gräser trockener bzw. gestörter Standorte wie *Brachypodium pinnatum*, *Bromus erectus*, *Hordeum murinum*, *Lolium perenne* u.a.). Die Diasporen dieser Arten besitzen weder eine angeborene Dormanz, noch lässt sich sekundär eine Dormanz erzwingen bzw. induzieren.

Typ 2 der ‘vorübergehenden’ Samenbank (Fig. 2, II) vertreten diejenigen Arten, die den Winter überdauern und im Frühjahr in Lücken der Vegetation auflaufen können (beispielsweise ein- oder mehrjährige Kräuter wie *Anthriscus sylvestris*, *Heracleum sphondylium* u.a.). Im Laufe der darauffolgenden Vegetationsperiode sind die Diasporen im Boden nicht mehr nachzuweisen. Die Diasporen dieser Arten besitzen eine angeborene Dormanz, die durch die Kältestratifikation über den Winter aufgehoben wird. Eine sekundäre Dormanz kann aber nicht erzwungen oder induziert werden.

Arten, deren Großteil der produzierten Samen im Herbst keimen — die Diasporen besitzen keine angeborene Dormanz —, aber zumindest eine kleine Samenbank das ganze Jahr über aufrecht erhalten, stellen den Typ 1 (Fig. 2, III) der ‘dauerhaften’ Samenbank dar (beispielsweise ein- oder mehrjährige Gräser wie *Agrostis tenuis*, *Holcus lanatus*, *Poa annua* oder Kräuter wie *Arabidopsis thaliana*, *Arenaria serpyllifolia*, *Epilobium hirsutum* u.a.).



Figur 2. Schematische Darstellung von vier Diasporenbanktypen bei Samenpflanzen aufgrund des phänologischen Auftretens im Boden (verändert nach Thompson und Grime 1979).

Schwarze Flächen: sofort keimfähige Diasporen der Proben unter günstigen 'Labor'-Bedingungen (Diasporen ohne angeborene Dormanz bzw. mit erzwungener Dormanz). Weiße Flächen: keimfähige Diasporen, aber nicht sofortige Keimung (Diasporen mit angeborener oder induzierter Dormanz). A, M, J, ...: Monate. I: Typ 1, II: Typ 2 der vorübergehenden Diasporenbank ('transient diaspore bank'); III: Typ 1, IV: Typ 2 der dauerhaften Diasporenbank ('persistent diaspore bank'). Vgl. Text.

Arten, bei denen nur ein geringer Teil der produzierten Samen im Herbst oder im Frühjahr aufläuft — meist besitzen die Diasporen eine angeborene Dormanz —, vertreten den Typ 2 (Fig. 2, IV) der 'dauerhaften Samenbank' (beispielsweise Sauergräser wie *Carex flacca*, *Carex panicea* oder Binsen wie *Juncus effusus*, ein- oder mehrjährige Kräuter wie *Chenopodium rubrum*, *Stellaria media* oder Zwergräucher wie *Calluna vulgaris*). Bei diesen Arten ist deshalb über das ganze Jahr eine große Samenbank zu finden. Charakteristisch ist für alle Arten mit einer dauerhaften Diasporenbank, daß sich durch externe Faktoren (Dunkelheit u.a.) sekundär eine Dormanz der Diasporen erzwingen oder induzieren läßt.

Diese beiden Typen der 'dauerhaften' Samenbank sind aber nicht eindeutig zu trennen, auch wenn sie die oben erwähnten keimungsphysiologischen Unterschiede zeigen. So können auch Arten ohne angeborene Dormanz dann eine große, dauerhafte Samenbank aufbauen, wenn während der Reife bzw. der Verbreitung der Diasporen die Standortbedingungen so verändert werden, daß die

Poschlod

Diasporen nicht auflaufen können. Dies soll die gestrichelte Linie (Fig. 2, III) verdeutlichen. Gerade auf 'zeitlich begrenzten' oder 'ephemeren' Standorten wie periodisch überschwemmte Schlammböden an Flußufern oder Teichböden finden wir zahlreiche Arten dieses Typs der Diasporenbank (*Limosella aquatica* u.a., Poschlod unveröff. Daten).

Übergänge zwischen diesen Typen von Diasporenbanken sind nicht selten und die Klassifizierung hängt oft auch von den während der Untersuchung vorhandenen Standortbedingungen ab. Möglicherweise existieren weitere, noch unerkannte Typen von Diasporenbanken. So unterscheidet Garwood (1989) unter Einbeziehung der Zeit und Zeitspanne der Verbreitung der Diasporen und periodisch auftretender Schwankungen der Dormanz bei Samenpflanzen sieben Typen von Diasporenbanken in tropischen Böden.

Die Einteilung der Diasporenbanken nach Thompson und Grime (1979) wurde auch an einer Gruppe von Sporenpflanzen, nämlich Moosen, auf einem Standort (Kalkmagerrasen) überprüft. Dabei kamen During und Ter Horst (1983) zu dem Ergebnis, daß die in der Diasporenbank gefundenen Arten alle dem Diasporenbantyp IV (Fig. 2) entsprachen. Allerdings kamen zahlreiche Arten in der aktuellen Vegetation vor, die überhaupt nicht in der Diasporenbank vertreten waren (v.a. Leber- und pleurokarpe Laubmoose). Im Gegensatz zu den Samenpflanzen, deren überdauerungsfähige Diasporen meist generativen Ursprungs sind, dürfte dabei bei den Moosen ein Großteil eher vegetativen Ursprungs sein (Brutkörper, Sprosssteilchen u.a., vgl. During und Ter Horst 1983, Poschlod und Pfadenhauer 1989, Poschlod und Schrag 1990).

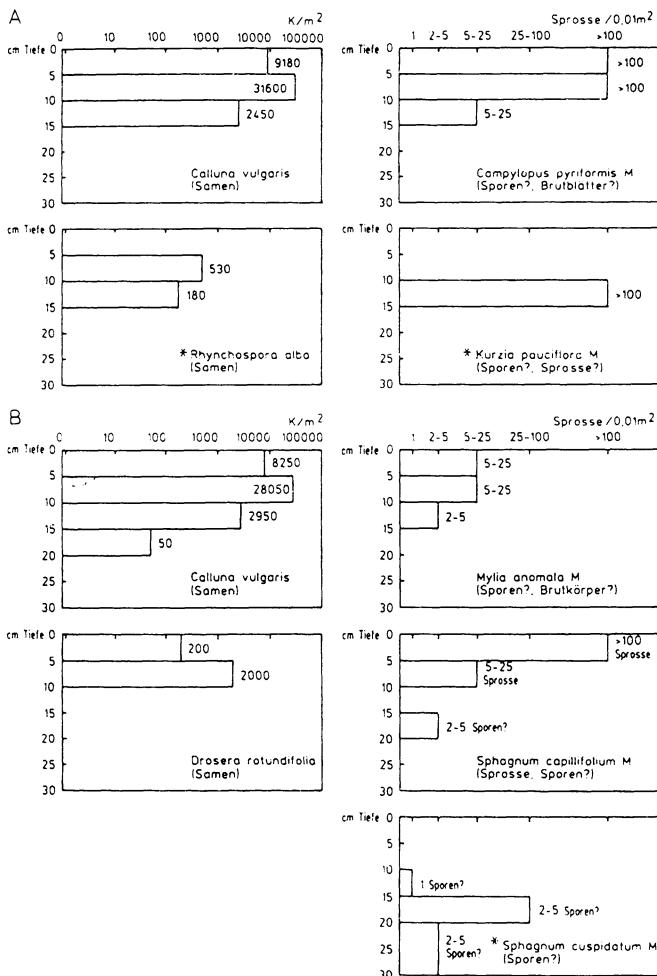
Diese Einteilung bleibt aber dann unbefriedigend, wenn über die Zeit, die die Diasporen im Boden überdauern können, Aussagen gemacht werden müssen. Aus diesem Grunde wird seit kurzem die 'dauerhafte' Diasporenbank in eine 'mittelfristige' oder 'persistente' und eine 'langfristige' oder 'permanente' Diasporenbank aufgeteilt (Maas 1987, Bakker 1989). Gerade bei Arbeiten zur Renaturierung oder Wiederherstellung ehemaliger Lebensräume spielt die permanente Samenbank eine wichtige Rolle (vgl. auch Pfadenhauer und Maas 1987, Pfadenhauer et al. 1987, Bakker 1989, Poschlod 1990). Dabei bedeutet 'persistent' eine Lebensdauer von 1–5(7) Jahren, 'permanent' eine Lebensdauer von mehr als 5 Jahren (Bakker et al. 1990). Diese Grenzziehung sollte aber noch einmal überdacht werden, da sich einige Arten bzw. Artengruppen dadurch auszeichnen, daß sie nicht nur mehrere Jahrzehnte, sondern sogar Jahrhunderte überdauern können (vgl. Tab. 1). Dies konnte Odum (1965) an bei archäologischen Ausgrabungen entnommenen und auf ein Alter zwischen 200 und 1700 Jahre datierten Bodenproben zeigen. Dabei fiel auf, daß beispielsweise *Chenopodium* spp., *Euphorbia* spp., *Hyoscyamus* spp., *Rumex crispus*, *Stellaria media*, *Verbascum* spp. u.a. an sehr vielen der untersuchten Standorte vertreten waren.

Tabelle 1. Langlebigkeit von Diasporen.

Diasporentyp	Art	Zeit der Überdauerung	Autoren
A. Samenpflanzen			
Generative Diasporen (Samen u.a.)	<i>Festuca rubra</i>	< 1 Jahr	Rampton und Te May Ching (1970)
	<i>Trifolium pratense</i>	> 39 Jahre	Toole und Brown (1946)
	<i>Verbascum thapsus</i>	> 39 Jahre	Toole und Brown (1946)
	<i>Oenothera biennis</i>	> 80 Jahre	Kivilaan und Bandurski (1981)
	<i>Rumex crispus</i>	> 80 Jahre	Kivilaan und Bandurski (1981)
	<i>Verbascum thapsus</i>	> 100 Jahre	Kivilaan und Bandurski (1981)
	<i>Hyoscyamus niger</i>	bis zu 650 J.	Odum (1965)
	<i>Chenopodium album</i>	> 1700 Jahre?	Odum (1965)
	<i>Lupinus arcticus</i>	> 10000 J.	Porsild et al. (1967)
Vegetative Diasporen (Rhizome, Zwiebeln u.a.)	<i>Gagea</i> spp.	7-8 Jahre	Shorina und Smirnova (1985)
B. Sporenpflanzen			
Sporen?	<i>Sphagnum</i> spp.	> 70 Jahre?	Clymo und Duckett (1986) (vgl. Poschlod 1990)
Sproßteilchen	<i>Sphagnum</i> spp.	> 20 Jahre	Poschlod (1989)

Auch an einer Gruppe von Sporenpflanzen, den Torfmoosen, konnte von Clymo und Duckett (1986) und Poschlod (1990) nachgewiesen werden, daß sie über Jahrzehnte, wenn nicht sogar Jahrhunderte im Boden überdauern konnten. So trieben in Proben aus 10–30cm Tiefe aus einem Latschenfilz in einem Hochmoor im bayerischen Alpenvorland zwei Arten von Torfmoosen aus, die in der aktuellen Vegetation nicht mehr vertreten waren (vgl. Fig. 3). Die Zeit, die Diasporen im Boden überleben können, ist aber nicht nur artspezifisch, sie hängt auch von einigen Standortsfaktoren ab. So können Diasporen von Samenpflanzen (Samen) im Boden wesentlich länger überdauern, wenn dieser feucht oder nass ist (Villiers 1973). Dies erklärt auch das Vorkommen hoher Diasporenzahlen in aquatischen Ökosystemen (vgl. Tab. 5).

Poschlod



Figur 3. Diasporenbank einiger Arten (Samen-, Sporenpflanzen) zweier Hochmoorstandorte (Wieninger Filz) im bayerischen Alpenvorland (aus Poschlod 1990). Erläuterung siehe Text.

A: stark entwässerte Zwergstrauchheide über Hochmoortorf mit *Calluna vulgaris* (durchschnittlicher Wasserstand 71 cm unter Flur). B: Latschengebüsche über Hochmoortorf mit *Calluna vulgaris*, *Eriophorum vaginatum*, *Drosera rotundifolia*, *Sphagnum* spp. (*S. magellanicum*, *S. capillifolium*, *S. angustifolium*) u.a. (durchschnittlicher Wasserstand nicht erhoben, auf vergleichbaren Standorten ca. 20 cm unter Flur). Angaben in Anzahl Keimlinge pro m² (Samenpflanzen) bzw. Sprosse pro 0.01 m² (Sporenpflanzen, hier Moose = M). Tiefe: Angabe der Bodenschicht, aus der die Proben stammen. * vor Artnamen: Art in der aktuellen Vegetation nicht vorkommend, sondern nur in Diasporenbank vertreten, in Klammern Angabe der Art der Diaspore.

Tabelle 2. Morphologische und keimungsbiologische Charakteristika von Samenpflanzen und deren Diasporenbanktyp (nach Grime et al. 1988 und Poschlod et al. 1991).

Diasporenmerkmale	Diasporenbanktyp		Vorübergehende Diasporenbank		Dauerhafte Diasporenbank	
	Typ I	Typ II	Typ III	Typ IV		
Größe (mm)	meist > 4mm	meist > 4mm	meist \leq 4mm	meist \leq 4mm		
Gewicht (mg)	meist > 1mg	meist > 1mg	meist \leq 1mg	meist \leq 1mg		
Loslösen der Diaspore von der Frucht bzw. der Pflanze	früh-spät	früh-spät	früh	früh		
Primäre phys. Dormanz vorhand., lässt sich durch Kälte aufheben	nein	ja	nein	ja		
Primäre mechan. Dormanz durch harte Schale vorhanden, lässt sich durch Skarifikation aufh.	nein	bei einigen Arten	bei einigen Arten*	bei einigen Arten*		
Sekundäre Dormanz lässt sich durch externe Faktoren erzwingen bzw. induzieren	nein	nein	ja	ja		

* Eine harte, undurchlässige Samenschale kann auch bewirken, daß der Same nicht nur über einen Winter, sondern jahrelang im Boden überdauert.

Schließlich sollte noch erwähnt werden, daß nicht nur die oben erwähnten keimungsbiologischen Eigenschaften der Diasporen, sondern auch Größe und Gewicht häufig auf den Diasporenbanktyp schließen lassen (Tab. 2, vgl. Grime und Hillier 1981). So sind beispielsweise die Diasporen von Samenpflanzen der Kalkmagerrasen mit vorübergehender Diasporenbank häufig länger als 4mm und meist schwerer als 1mg. Diasporen von Arten mit dauerhaften Diasporenbänken sind dagegen vergleichsweise klein und leicht. In manchen Fällen besitzen die Diasporen aufgrund einer harten Schale eine erzwungene Dormanz, die durch Skarifikation aufgehoben werden kann (vgl. Tab. 3).

Untersuchungsmethoden

Methoden zur Untersuchung der Diasporen- (Samen-)bank in Böden sind in der Literatur zahlreich beschrieben worden und wurden von Roberts (1981) zusammenfassend diskutiert.

Poschlod

Tabelle 3. Morphologische und keimungsbiologische Charakteristika von Samenpflanzen auf Kalkmagerrasenstandorten, deren vermuteter Diasporenbanktyp (nach Beier und Poschlod, unveröff. Daten) und tatsächlicher Diasporenbanktyp nach Grime et al. 1988 und Poschlod et al. 1991).

D_L: Länge der Diaspore (bzw. des Samens);

D – F/P: Diaspore löst sich nicht sofort von der Frucht bzw. der Pflanze (+);

Masse D – Masse der Diaspore (bzw. des Samens);

K: erhöhte Keimungsrate nach Kältebehandlung (>), d.h. die Diasporen haben eine angeborene Dormanz;

L: Licht zur Keimung notwendig (+) bzw. erhöhte Keimungsrate bei Licht (>), d.h. durch Dunkelrotlicht oder/und Dunkelheit wird eine Dormanz der Diasporen erzwungen oder induziert;

Skar: Skarifikation zur Keimung notwendig (+);

vDT: vermuteter Diasporenbanktyp. I bzw. II: Typ 1 bzw. Typ 2 der vorübergehenden Diasporenbank; III bzw. IV: Typ 1 bzw. Typ 2 der dauerhaften Diasporenbank;

DTnG: Diasporenbanktyp nach Grime et al. (1988).

Art	D _L (mm)	D – F/P	Masse D (mg)	K	L	Skar	vDT	DTnG
<i>Brachypodium pinnatum</i>	5.7	–	4.0	–	–	–	I	II?
<i>Bromus erectus</i>	9.3	–	3.9	–	–	–	I	I
<i>Carlina acaulis</i>	4.5	+	2.6	–	–	–	I	–
<i>Hippocrepis comosa</i>	4.5	–	2.9	>	–	+	II/III	–
<i>Carex caryophyllea</i>	1.8	–	0.7	–	+	–	III	III/IV
<i>Carex flacca</i>	1.9	–	1.1	–	+	–	II	III/IV
<i>Hypericum perforatum</i>	1.1	–	0.1	–	+	–	II	IV
<i>Origanum vulgare</i>	0.8	–	0.1	–	+	–	II	IV
<i>Pimpinella saxifraga</i>	2.0	–	0.9	–	>	–	II	II
<i>Thymus pulegioides</i>	0.9	–	0.1	–	+	–	II	IV
<i>Linum catharticum</i>	1.1	–	0.2	>	+	–	IV	III/IV
<i>Plantago media</i>	2.2	–	0.4	>	>	–	IV	–

Während in der Probenahme meist einheitlich verfahren wird (Bohrstockmethode) — nur über die Größe bzw. den Umfang der Proben herrschen unterschiedliche Auffassungen —, existieren in der Methodik der Bestimmung sehr unterschiedliche Ansätze. Die beiden Hauptansätze sind das Trennen der Samen vom Boden bzw. das Auflaufverfahren.

Samen können vom Boden mit unterschiedlichen Methoden getrennt werden, die meist miteinander kombiniert angewendet werden. So kann durch trockenes bzw. nasses Sieben durch Siebe unterschiedlicher Maschenweite ein Großteil der Korngrößenfraktionen von den Samen getrennt werden. Durch anschließendes Aufschlämmen der verbliebenen Korngrößen mit Hilfe von

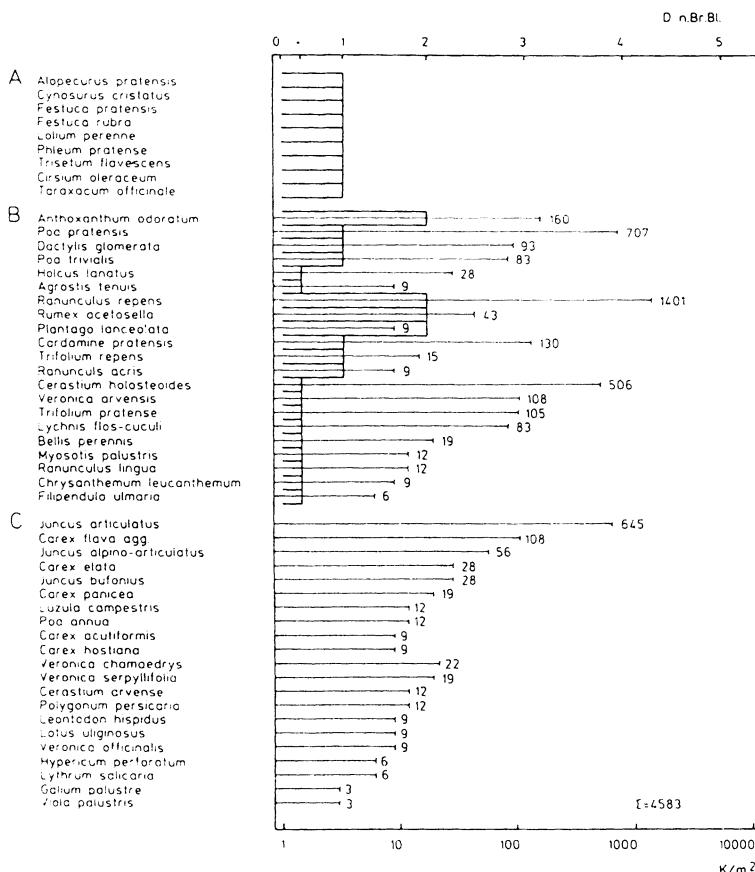
wässrigen Lösungen hoher Dichte (meist Salzlösungen mit K_2CO_3 , Na_2CO_3 , $CaCl_2$ u.a.) schwimmen die Diasporen auf. Mineralische und organische Bestandteile setzen sich ab. Schließlich besteht aber auch die Möglichkeit durch einen Luftstrom die schwereren mineralischen Bestandteile von organischen Bestandteilen zu trennen. Anschließend werden die Diasporen entweder bestimmt und gezählt und die Vitalität (Tetrazoliumtest) ermittelt bzw. die Diasporen auf einem Keimbett ausgestrichen, um die Keimungsrate zu erfaßen. Oder die Diasporen werden auf einem Keimsubstrat kultiviert und die Keimlinge bestimmt und ausgezählt. Umfassende Arbeiten mit Bestimmungsschlüsseln und guten Abbildungen existieren für Diasporen mitteleuropäischer Samenpflanzen von Beijerinck (1947), für Keimlinge von Müller (1978).

Beim Auflaufverfahren werden die Bodenproben nach Krümelung und Entfernen vegetativer Pflanzenteile unter kontrollierten Bedingungen kultiviert und die auflaufenden Keimlinge bestimmt und gezählt. Je nach Expositionsduer und Kultivierung der Proben können die Ergebnisse bezüglich Artenzahl bzw. Anzahl Keimlinge einer Art unterschiedlich sein. So zeigten Oomes und Ham (1983) und Edelmann et al. (1989) recht deutlich, daß dies von unterschiedlichen Temperatur- und Lichtregimen abhängt. Auch kann ein unterschiedlicher Wasserhaushalt während der Kultivierung der Proben Artenzahl und Anzahl der auflaufenden Keimlinge beeinflussen (Van der Valk und Pederson 1989). Aus den oben genannten Gründen, vor allem deshalb, weil die Keimung vieler Arten von Temperaturzyklen abhängt, die im Gewächshaus nur sehr schwer nachvollzogen werden können und über die wir zum großen Teil nur sehr wenig wissen, empfiehlt sich die Kultivierung der Proben unter Freilandbedingungen. Dabei sollte darauf geachtet werden, daß die Proben wenigstens über eine Kälteperiode (Winter) hinweg kultiviert werden, da viele Arten auf die Kältestratifikation zur Keimung angewiesen sind (Fischer 1987, Maas 1987, Poschlod 1990).

Aus den obigen Ausführungen wird aber deutlich, daß die Ergebnisse der Untersuchungen auch nach der Methode beurteilt werden müssen, wobei ein Vergleich der beiden häufigsten Methoden auf ein- und demselben Standort bisher nur in wenigen Fällen erfolgt ist (Jensen 1969 u.a.). Meist ergeben sich mit Hilfe des Auflaufverfahrens geringere Mengen keimfähiger Diasporen, als wenn sie mit physikalischen Methoden getrennt werden. Vergleicht man die beiden Methoden hinsichtlich des technischen und des zeitlichen Aufwands, so ist er bei dem ersten Methodenansatz etwas höher. Ob dieser Ansatz überhaupt für andere Diasporen als für Samen oder große vegetative Diasporen geeignet ist, bleibt dahingestellt. So sind Samen oder sogar Sporen bzw. andere Diasporen wie Brutkörper von Moosen vergleichsweise schwieriger als Keimlinge oder gar nicht zu bestimmen. Aus diesem Grunde dürfte bei den meisten Fragestellungen die Auflaufmethode vorzuziehen sein, wobei bei der Untersuchung von leicht verbreit-

Poschlod

baren Diasporen (Sporen u.a.) eine Kontaminationsmöglichkeit während der Kultivierung ausgeschlossen werden muß (During und Ter Horst 1983 u.a.).



Figur 4. Diasporenbank und aktuelle Vegetation einer ehemaligen Streuwiese, seit 1966 intensiv als dreischnittige Futterwiese genutzt, im Jahre 1983 (aus Maas 1987). A: Gräser und Kräuter, nur in der aktuellen Vegetation vorkommend; B: Gräser und Kräuter, sowohl in aktueller Vegetation, als auch in Diasporenbank vorkommend; C: Gräser und Kräuter, nur in Diasporenbank vorkommend.

■ : Deckungsgrad nach Braun-Blanquet in der aktuellen Vegetation, Angabe oben. — : Anzahl gekeimter Diasporen (Auflaufmethode, Kultivierung über 1.5 Jahre unter Freilandbedingungen) pro m² (in Klammern: Anzahl in Humusschicht/Mineralboden), Angabe unten. Σ : Gesamtsumme aller gekeimter Diasporen.

Wichtig für die Interpretation einer Diasporenbank ist auch der Zeitpunkt der Probenahme. Von den meisten Autoren wird eine Probenahme im Frühjahr empfohlen. Dabei werden aber Arten mit einer vorübergehenden Diasporenbank des Typ 1 (Fig. 2) nicht erfaßt. Deshalb empfiehlt sich, wenn das Nichtvorhandensein einer Art in der Diasporenbank interpretiert werden soll, trotzdem sie in der aktuellen Vegetation vertreten ist, eine zusätzliche Probenahme im Spätsommer oder Herbst, wenn nicht sogar eine phänologische Erfassung der Diasporenbank über ein oder zwei Jahre hinweg. Letzteres erfordert aber ein entsprechendes Platzangebot zur Kultivierung der Proben.

Um die wirkliche Langlebigkeit von Diasporen zu bestimmen, können Diasporen kontrolliert 'vergraben', nach bestimmten Zeitpunkten entnommen und auf ihre Keimfähigkeit hin überprüft werden (siehe z.B. Meyer und Schmid, Kapitel 9). Zur Erlangung schnellerer Ergebnisse eignen sich aber auch Untersuchungen auf Flächen mit genau datierbaren Nutzungswechseln (vgl. auch Fig. 4 und 5).

BEDEUTUNG

Bedeutung der Diasporenbank für populations- und vegetationsdynamische Prozesse

Diasporenbanken kommen in Böden wahrscheinlich aller Ökosysteme in Mitteleuropa vor (Tab. 4). Für populations- und vegetationsdynamische Prozesse spielen sie vor allem nach Störungen der Ökosysteme eine große Rolle, da dies Voraussetzung für eine Aktivierung der Diasporenbank ist (v.a. mechanische Störung des Bodens). Gerade in häufig gestörten Lebensräumen, wie beispielsweise auf Ackerflächen, finden wir deshalb viele Arten, deren Populationen oft über sehr dauerhafte Diasporenbanken verfügen. So können ein großer Teil der Population oder die ganze Population solcher Arten über lange Zeit nur auf das Vorkommen der Diasporen im Boden reduziert sein.

Arten mit einer vorübergehenden Diasporenbank dagegen sind in ihrem Vorkommen auf mehr oder weniger häufig wechselnden bzw. gestörten Standorten gefährdet. Sind sie nämlich aus der aktuellen Vegetation einmal verschwunden, so können sie sich nur dann wieder in einem Bestand etablieren, wenn Diasporen von außerhalb eingetragen werden. So ist es nicht verwunderlich, daß ein vergleichsweise großer Teil der Arten mit einer vorübergehenden Diasporenbank an die Fernverbreitung (> 100 m, Lufstensteiner 1982) angepaßt ist. So sind nach Grime et al. (1988) von 271 sehr häufigen Samenpflanzen der britischen Flora 33 bzw. 39 dem Typ 1 bzw. Typ 2 der vorübergehenden Diasporenbank, 48 bzw. 151 dem Typ 1 bzw. Typ 2 der dauerhaften Diasporenbank zuzuordnen. Betrachtet man nun die Vertreter der Familie der Compositae, einer

Poschlod

Familie mit an die Windverbreitung angepaßten Diasporen, so finden wir von 33 dort aufgeführten Arten 11 bzw. 2 Arten, die dem Typ 1 bzw. Typ 2 der vorübergehenden Diasporenbank, und 20, die dem Typ 1 der dauerhaften Diasporenbank zugeordnet sind. Vertreter mit einer hohen dauerhaften Samenbank finden wir gar nicht. Die meisten Diasporen der anderen Arten mit einer vorübergehenden Diasporenbank sind entweder auch anemochor (*Salix* spp. u.a.) oder an die Tierverbreitung (viele Arten der Poaceae, *Agrimonia eupatoria*, *Geum* spp. u.a.), also einer anderen Möglichkeit der Fernverbreitung, angepaßt.

Tabelle 4. Diasporenbanken von Samen- und Sporenpflanzen in ausgewählten Ökosystemen Mitteleuropas.

M - Methode (A = Auflaufverfahren); Z - Zeitpunkt der Probenahme (F = Frühjahr, H = Herbst); A: Autoren, 1: Albrecht und Bachthaler (1988), 2: Van Altena und Nijerhoud (1972), 3: Poschlod et al. (1991), 4: Fischer (1987), 5: Peter (1893), 6: Maas (1987), 7: Poschlod (1990), 8: Skoglund und Hytteborn (1990); 9: During und Ter Horst (1983).

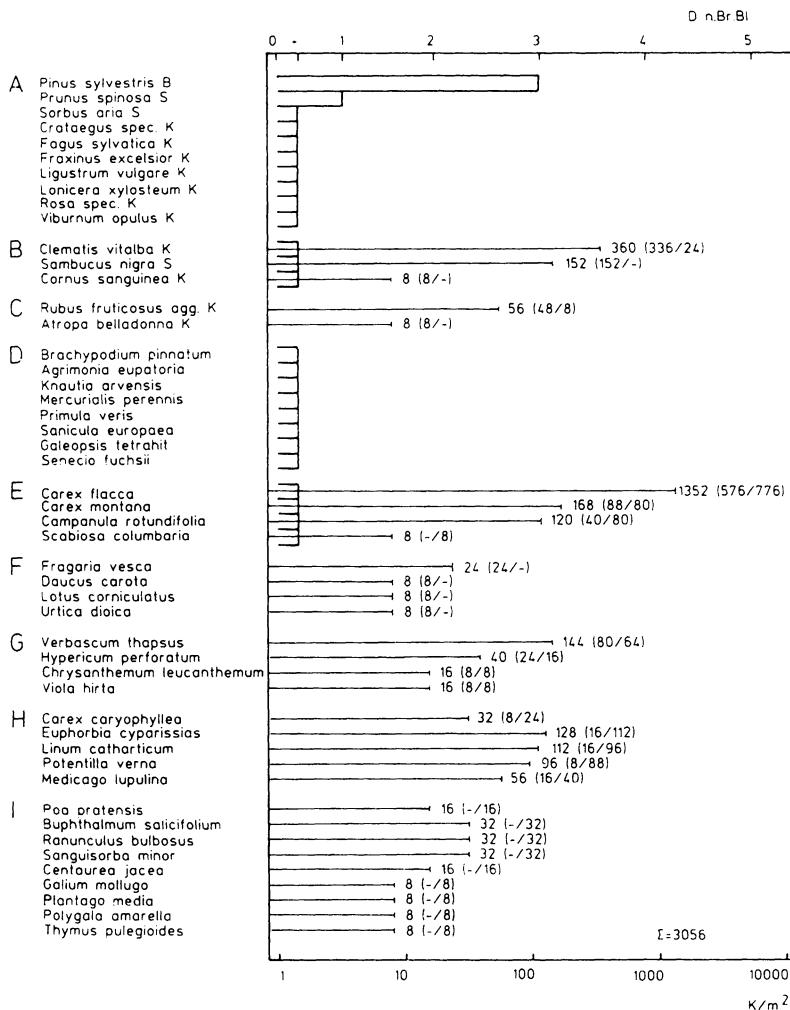
Bestand	Unter-suchter Horizont (cm)	M/Z	Diasporen /m ²	Boden	Ort	A
A. Samenpflanzen						
A1. Terrestrische Ökosysteme						
Äcker (mit geringer Bewirtschaftungsintensität)	0–25	A/F	8700–192000	Braunerden	Allersberg, Bayern	1
Äcker (mit hoher Bewirtschaftungsintensität)	0–25	A/F	330–6330	Auenrendz.	Rain a.L., Bayern	1
Intensiv bewirtschaftetes Weidegrünland	0–5	A/H	9954 (ø-Zahl aus 73 Flächen)	mehrere Bodenarten	Niederlande	2
Kalkmagerrasen, beweidet	0–6.5	A/F	3986	Mullrendz.	Owen, Bad.-Württemberg	3
Kalkmagerrasen-brache, seit ca. 1950 (Schlehengebüsch)	0–6.5	A/F	2204	Mullrendz.	Owen, Bad.-Württemberg	3
Perlgrasbuchenwälder	0–6.2	A/F	2325–8830	Braunerden	Giessen, Hessen	4
Buchenwälder	0–20.2	A/F	10420–27312	?	Göttingen, Niedersach.	5
	0–16	A/?	1145–2200			

Tabelle 4. Fortsetzung

Bestand	Unter-suchter Horizont (cm)	M/Z	Diasporen /m ²	Boden	Ort	A
A2. Semiterrestrische Ökosysteme						
Niedermoore (Kopf-binsen-, Kleinseggen-rieder, als Streuwiesen genutzt)	0-12	A/F	750-3139	Niedermoor-torfe	Allgäu, Bad.-Württ.	6
Hochmoore (Stillstandskompl.)	0-30	A/F	41500-54250	Hochmoort.	Traunstein, Bayern	7
A3. Aquatische Ökosysteme						
Süßwasserseen	0-50	A/H	1000-481000	Seesed.	Südschweden	8
B. Sporenpflanzen (Moose)						
B1. Terrestrische Ökosysteme						
Kalkmagerrasen	0-6	A/-	Keine genau-en Bestimm.	-	Niederlande	9
B2. Semiterrestr. Ökosysteme						
Hochmoore (Still-standskompl.)	0-30	A/F	Keine genauen Bestimm., ca. 36000-56000	Hochmoor-torfe	Traunstein, Bayern	7

Der Einfluß der Diasporenbank auf vegetationsdynamische Prozesse wurde von Fischer (1987) in Wald- und Grünlandgesellschaften untersucht. Am Beispiel kleiner, umgegrabener Störflächen ($0,25 \text{ m}^2$) in diesen Beständen konnte er nachweisen, daß sogar bei diesen vom etablierten Bestand umgebenen Flächen eine Wiederbesiedlung bei sehr vielen Arten nur von den im Boden vorhandenen Diasporen ausgeht. In Wäldern wurden die Flächen sogar meist nur durch die vegetative Ausbreitung benachbarter Pflanzen wiederbesiedelt. Er konnte aber dabei auch zeigen, daß ein Eintrag von Diasporen in diese Flächen von außerhalb fast gar nicht stattfand. Mindestens 95 % des Diasporenniederschlags bestand aus Diasporen der Arten, die innerhalb einer 1 m^2 großen Fläche um eine Diasporen-falle vorkamen.

Poschlod



Figur 5. Diasporenbank und aktuelle Vegetation eines ehemalig beweideten, ca. 1960 aufgeforsteten Kalkmagerrasens auf der Schwäbischen Alb im Jahre 1989 (Erkenberg b. Neidlingen; Poschlod et al. 1991).

A: Gehölze, nur in der aktuellen Vegetation vorkommend; B: Gehölze, sowohl in aktueller Vegetation als auch in Diasporenbank vorkommend; C: Gehölze, nur in Diasporenbank vorkommend. D: Gräser und Kräuter, nur in der aktuellen Vegetation vorkommend; E: Gräser und Kräuter, sowohl in aktueller Vegetation als auch in Diasporenbank vorkommend; F, G: Gräser und Kräuter, nur in Diasporenbank vorkommend, mit Dominanz der Diasporen in der durch die Aufforstung entstandenen Humusschicht; H, I: Gräser und Kräuter, nur in Diasporenbank vorkommend, mit Dominanz der Diasporen im mineralischen Boden. Erklärungen siehe Figur 4.

Im Verlauf einer Sukzessionsreihe von aufgelassenen Äckern zu einem Kiefernwald wies Symonides (1986) nach, daß die Zahl der Diasporen im Boden abnimmt. Während auf 6 Jahre alten aufgelassenen Äckern noch durchschnittlich ca. 28'000 Diasporen/m² vorhanden waren, sank diese Zahl auf ca. 5'700 auf 26 Jahre alten Brachen. Verbrachten beweidete Kalkmagerrasen, so sinkt die Diasporenzahl von ca. 4'000 pro m² innerhalb von wenigen Jahrzehnten auf ca. 2'200 pro m² (Poschlod et al. 1991). Dies zeigt deutlich, daß je geringer störanfällig Ökosysteme sind, die Arten dieser Ökosysteme nicht darauf angewiesen sind, eine dauerhafte Diasporenbank aufzubauen. So findet man in Wäldern deshalb oft nur niedrige Diasporenzahlen, zumindest von typischen Waldarten (0–2000 Diasporen/m², Pickett und McDonnell 1989; vgl. auch Tab. 4).

Bedeutung für den Naturschutz

Das Vorkommen von dauerhaften Diasporenbanken, vor allem der permanenten Diasporenbank, ist aus der Sicht des Arten- und Biotopschutzes bisher kaum berücksichtigt worden. Dies ist vor allem unter dem Gesichtspunkt bedeutend, daß Arten bisher als verschollen an einem Standort angesehen wurden, wenn sie in der aktuellen Vegetation nicht mehr vorkommen. Die Überdauerungsphase als Diaspore wird dabei nicht berücksichtigt. Erst in neuerer Zeit wird aufgrund des starken Rückgangs von Flächen mit naturnaher Vegetation und der Notwendigkeit aus der Sicht des Naturschutzes, zumindestens einen Teil davon wieder in einen möglichst ursprünglichen Zustand zurückverwandeln zu wollen, der Diasporenbank mehr Beachtung geschenkt.

Pfadenhauer und Maas (1987) zeigten am Beispiel des im Alpenvorland durch intensive landwirtschaftliche Nutzung stark gefährdeten Lebensraumes der oligo- bis mesotrophen Streuwiesen, daß zumindest ein Teil der Arten (ca. ein Drittel) der ursprünglichen Vegetation in der Diasporenbank noch mehr als 20 Jahre nach Beginn einer Intensivierung im Boden vorhanden ist (Fig. 4). Dies sind vor allem *Carex*-Arten. Zwar bilden noch mehrere Arten eine dauerhafte Diasporenbank, doch sind diese nur über wenige Jahre im Boden, also mittelfristig vorhanden. Ähnliche Ergebnisse legt Bakker (1989) am Beispiel von zahlreichen Feuchtwiesenstandorten in den Niederlanden dar. Dominante Vertreter in der Diasporenbank waren hier auch Pionierarten oder sogenannte 'Störungszeiger' wie *Juncus* spp. und 'Graslandunkräuter'. Allerdings waren darunter auch gefährdete Zwergbinsenarten wie *Isolepis setacea* u.a.

Auf der Schwäbischen Alb sind Kalkmagerrasen durch Verbrachung, Aufforstung u.a. gefährdet. Poschlod et al. (1991) wiesen nach, daß wenigstens ein Viertel bis ein Drittel des Arteninventars der ursprünglichen Magerrasen nach Verbrachung oder Aufforstung noch Jahrzehnte danach als keimfähige Diasporen

im Boden vorhanden ist (Fig. 5). Diese Beispiele zeigen deutlich, daß bei der Einschätzung des Gefährdungsgrades einer Art auch der Aspekt der Diasporenbank miteinbezogen werden sollte. Die Diasporenbank sollte in Zukunft auch bei der Planung von Pflegemaßnahmen bzw. Renaturierungsverfahren berücksichtigt werden. Ein Beispiel dafür gibt Steinhauser (1988). In einem Teich, in dem bis 1985 *Trapa natans* nur mehr in wenigen Exemplaren vorkam und seitdem verschollen war, wurde im Jahre 1987 der Boden nach keimfähigen Nüssen abgesucht. Nachdem dies keinen Erfolg brachte, wurde der Teichboden mit der Hoffnung auf ein vergrabenes Potential umgepflügt. Damit konnten schließlich vergrabene Diasporen aktiviert werden, so daß sich 1988 fast 60 Pflanzen wieder etablieren konnten. Voraussetzung war allerdings, daß zuvor die Gründe für das Verschwinden der Art (intensive fischereiliche Nutzung, Schadstoffeinträge) ausgeschaltet wurden.

Poschlod (1989) weist darauf hin, daß auf Torfabbauflächen im bayerischen Alpenvorland, der vor Beginn des Abbaus entfernte obere, diasporenhaltige Horizont erhalten und zwischengelagert werden soll, da wenigstens ein Teil der ursprünglich torfbildenden Vegetation (*Rhynchospora alba*, *Sphagnum* spp., vgl. Fig. 3) in der Diasporenbank über Jahrzehnte im Torf erhalten bleibt, auch wenn sie aufgrund der Standortbedingungen (Entwässerung) in der aktuellen Vegetation nicht mehr vertreten sind. Dieses Beispiel soll deutlich machen, daß gerade bei Abgrabungen, Baumaßnahmen etc. der obere Horizont in bestimmten Fällen erhalten werden sollten und nicht durch Verfüllung oder ähnliche Maßnahmen verloren gehen darf.

Albrecht und Bachthaler (1988) weisen allerdings am Beispiel von Untersuchungen zur Diasporenbank von gefährdeten Ackerunkräutern berechtigterweise darauf hin, dass die Bedeutung der Diasporenbank für den Arten- und Biotopschutz auch nicht überschätzt werden darf. So können sich in Äckern mit intensiver Unkrautbekämpfung Diasporen der gefährdeten Arten nicht über lange Zeit dormant im Boden halten. Die Diasporen mehr oder weniger resisterter Arten häufen sich dagegen im Boden an. Schumacher (1984) zeigte, daß der Verzicht von Herbiziden auf Äckern nur zur Erholung von noch vorhandenen minimalen Restbeständen der gefährdeten Arten führte. Nur wenige Krumenfeuchtezeiger (*Montia arvensis*, *Myosurus minimus*) überdauerten während der ungünstigen Bewirtschaftung als Diasporen im Boden. Schließlich können auf landwirtschaftlich intensiv genutzten Standorten die resistenten Arten eine im Vergleich zu empfindlicheren Arten so hohe Diasporenbank aufbauen, daß möglicherweise bei Herausnahme der Nutzung oder extensiver Nutzung die resistenten Arten die Vegetationszusammensetzung dominieren. Es empfiehlt sich in der Naturschutzpraxis vor der Durchführung irgendwelcher Maßnahmen

zur Aktivierung einer Diasporenbank eine vorherige experimentelle Untersuchung durchzuführen.