

Zum Keimverhalten verbreiteter Arten des *Arrhenatherion elatioris*

On the Germination Behaviour of Widespread Species of the *Arrhenatherion elatioris*

W. Opitz von Boberfeld & Christina Ziron
Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung II, Universität Gießen

Zusammenfassung

Unter variierenden Bedingungen (= Temperatur, Licht, Vorkühlung, KNO₃ und Wasserspannung) wurden die Keimungsansprüche verbreiteter Arten des *Arrhenatherion elatioris* (*Arrhenatherum elatius* J. et C. Presl, *Crepis biennis* L., *Galium mollugo* L., *Geranium pratense* L.) untersucht. Alle Arten, außer *Geranium pratense*, zeigten hohe Keimfähigkeiten unter fast allen geprüften Bedingungen. Die untersuchten Arten stellten sich als weitgehend lichtneutral und recht anpassungsfähig heraus.

Schlüsselworte: Keimung, Umweltansprüche, Ökotypen, *Arrhenatherion*-Arten

Summary

Germination requirements of widespread *Arrhenatherion elatioris* species (*Arrhenatherum elatius* J. et C. Presl, *Crepis biennis* L., *Galium mollugo* L., *Geranium pratense* L.) were tested under different conditions. Each species except *Geranium pratense* showed high germination percentages in most of the different conditions. The species were light-neutral and adaptable.

Keywords: Germination, environmental needs, ecotypes, *Arrhenatherion*-species

Problemstellung

Ziel der Untersuchung war es, Gemeinsamkeiten oder Unterschiede im Keimverhalten verbreiteter Arten einer Pflanzengesellschaft festzustellen. Zum Verständnis der Etablierung verschiedener Arten im Grünland ist das Keimverhalten von Bedeutung. Die hier untersuchten Arten sind perennierende oder bienne Pflanzen (OBERDORFER 1994), für die die vegetative Kampfkraft zunächst entscheidend ist. Sind aber Lücken im Bestand vorhanden, regenerieren sich auch diese Arten aus Samen, da sich dort günstige Voraussetzungen für ihre Etablierung bieten. Für jede Art existiert ein bestimmter Temperaturbereich, in dem sie keimen und der Keimling sich entwickeln kann. Minimal- und Maximaltemperaturen sind genetisch vorgegeben, können aber durch Umwelteinflüsse beeinflusst werden (THOMPSON 1974, MAYER & POLJAKOFF-MAYBER 1982). Innerhalb dieses Temperaturbereichs liegt ein Optimum, das der Temperatur entspricht, bei der die höchste Keimfähigkeit erreicht wird (MAYER & POLJAKOFF-MAYBER 1982). Unter natürlichen Bedingungen unterliegen Diasporen starken Temperaturschwankungen. THOMPSON & GRIME (1983) zeigen bei 46 unter konstanten Tem-

peraturen schlecht keimenden Arten eine Verbesserung der Keimfähigkeit durch Wechseltemperaturen. Wechseltemperaturen und Nitrat können keimungsstimulierend wirken und das Aufkommen von Keimlingen in Lücken fördern (THOMPSON & GRIME 1983, PONS 1989). Vorkühlung bedeutet, dass eingequollene Diasporen über einige Zeit niedrigen Temperaturen ausgesetzt werden. Ein Temperaturbereich zwischen 2 und 5 °C (BEWLEY & BLACK 1982) bzw. etwas über 0 °C (TOTTERDELL & ROBERTS 1979) wird für die meisten Arten als günstig angesehen. Nach BEWLEY & BLACK (1982) kann eine Vorkühlung von eingequollenen, dormanten Samen zur Überwindung der Keimruhe führen. Beim Faktor Licht werden die Samen in drei Gruppen eingeteilt, positiv photoblastische Samen, bei denen durch Licht die Keimung induziert bzw. gefördert wird, negativ photoblastische Samen, bei denen durch Licht die Keimung gehemmt oder unterbunden wird und lichtneutrale Samen (BRADBEER 1988). Vertreter der ersten Gruppe sind häufig Wildarten. Die zweite Gruppe ist wenig verbreitet. Landwirtschaftliche Nutzpflanzen lassen sich meist der dritten Gruppe zuordnen (GÓRSKI et al. 1977, GRIME et al. 1981, HARTMANN & HAUPT 1982, OPITZ VON BOBERFELD et al. 1997, 1999). Die Keimung von zahlreichen Arten wird durch das unter einem Blätterfilter erniedrigte Hellrot-Dunkelrot-Verhältnis gehemmt (GÓRSKI et al. 1977, PONS 1986). Zur Quellung und damit zur Keimung benötigen alle Samen Wasser. Die meisten Arten keimen erst bei einem ausreichenden Angebot an Wasser optimal (BRADBEER 1988). Ebenso vermindert sich die Keimfähigkeit vieler Pflanzenarten des Grünlandes bereits bei geringfügigem Wassermangel signifikant (MCWILLIAM et al. 1970, OOMES & ELBERSEE 1976).

Material und Methoden

Die Diasporen der untersuchten Arten wurden 1998 und 1999 aus Wildbeständen der Region Gießen gesammelt. Nach einer Trocknung bei 20 °C und 14-tägiger Nachreife in Dunkelheit bei 15 °C wurden die Diasporen zu je 20 in Petrischalen auf Filterpapier (= Schleicher & Schuell GmbH, Typ 595) eingelegt. Die Durchführung der Versuche fand unter kontrollierten Bedingungen in Klimakammern statt. Der Beobachtungszeitraum betrug 14 Tage; die Anzahl der gekeimten Diasporen wurde jeden zweiten Tag notiert und die Keimlinge entfernt. Dabei erfolgte die Auszählung der Filter (= grüne Folie)- und Dunkelvarianten unter schwachem Grünlicht. Ein Same galt als gekeimt, sobald die Radicula 1 mm Länge erreicht hatte. Es wurde mit vier Wiederholungen á 20 Diasporen pro Variante (Tab. 1) gearbeitet. Nach jeder zweitägigen Kontrolle rotierten die Petrischalen in den Kisten, um einheit-

Tab. 1: Varianten mit vier Wiederholungen eines Erntejahres
Variants of one harvest year with four replicates

FAKTOREN	STUFEN
1 Keimungs- temperatur	1.1 10/20 °C Wechseltemperatur (8/16 h) 1.2 20/30 °C Wechseltemperatur (8/16 h)
2 Vorkühlung	2.1 vorgekühlt (= 10 Tage bei 3 °C) 2.2 nicht vorgekühlt
3 Licht	3.1 Licht (= Glasabdeckung) 3.3 Filter (= grüne Folie) 3.2 Dunkelheit (= lichtdichter Behälter)
4 Medium (= H ₂ O)	4.1 mit Nitrat (= 0,2% KNO ₃) 4.2 0; ohne Nitrat (= H ₂ O) 4.3 -0,5 * 10 ⁵ Pa (= PEG1) 4.4 -1 * 10 ⁵ Pa (= PEG2) 4.5 -2 * 10 ⁵ Pa (= PEG3) 4.6 -4 * 10 ⁵ Pa (= PEG4)
5 Art	5.1 <i>Arrhenatherum elatius</i> 5.2 <i>Crepis biennis</i> 5.3 <i>Galium mollugo</i> 5.4 <i>Geranium pratense</i>

lichere Bedingungen zu gewährleisten. Die unterschiedlichen Wechseltemperaturen wurden in Kombination mit dem Lichtprogramm eingestellt. Die Vorkühlung fand mit in das jeweilige Medium eingequollenen Diasporen in einer Kühltruhe bei +3 °C über 10 Tage vor Beginn der Versuche statt. Das Lichtangebot war dreifach abgestuft. Die jeweiligen Varianten wurden in lichtundurchlässigen Behältern mit unterschiedlicher Abdeckung (= Glasdeckel, grüne Folie, schwarzer Holzdeckel) untersucht. Die Belichtung für die Schalen unter Licht bzw. Filter erfolgte kombiniert mit der höheren Temperaturstufe über einen Zeitraum von 16 Stunden. Die unterschiedlichen Wasserspannungen wurden mit Polyethylenglycol 6000 (= PEG) nach MICHEL & KAUFFMANN (1973) erzeugt. KNO₃ wurde in der nach MAYER & POLJAKOFF-MAYBER (1982) zur

Keimungsstimulation optimalen Konzentration von 0,2% eingesetzt.

Die Auswertung des Datenmaterials erfolgte über mehrfaktorielle Varianzanalysen (Tab. 2). Der Levene-Test auf Varianzhomogenität zeigte heterogene Varianzen. Deshalb erfolgte vor der statistischen Verrechnung eine Arcussinus-Wurzeltransformation der Daten (GOMEZ & GOMEZ 1984), um die Varianzhomogenität zu verbessern; die Signifikanzen wurden unter diesem Aspekt interpretiert, die Ergebnisse sind untransformiert abgebildet (Abb.). Bewusst wurden in der Abbildung 20%-Schritte gewählt, um die relevanten Wechselwirkungen und die Wirkungen der Einzelfaktoren deutlich herauszustellen. Die Berechnungen wurden mit den transformierten Daten ausgeführt. Für den Test auf Signifikanz wurde der F-Test, $\alpha = 0,05$, zugrundegelegt (Tab. 2).

Ergebnisse und Diskussion

Im folgenden werden nur Wechselwirkungen mit deutlich erkennbaren Effekten näher erläutert. Für *Arrhenatherum elatius* bewirkt der Faktor Vorkühlung keine signifikanten Unterschiede. 1999 geht vom Faktor Temperatur deutlich die größte Varianzursache aus (Tab. 2), wobei niedrige Temperaturen die Keimfähigkeit verbessern (Abb.). Beim Faktor Licht lassen sich keine auffälligen Unterschiede erkennen, die Keimung findet unter allen drei Lichtbedingungen statt. Zwischen beiden Beobachtungsjahren zeigen sich stark unterschiedliche Keimfähigkeiten; dies ist möglicherweise durch die feuchte Witterung zum Reifezeitpunkt 1998 und den hohen sichtbaren Verpilzungsgrad im Keimversuch zu erklären. Die Vorkühlungsempfehlung von GRIME et al. (1981) kann im vorliegenden Versuch nicht bestätigt werden, da sich kein gesicherter Einfluss für den Einzelfaktor feststellen lässt, was auch von WIEGAND & MÉSZÁROS (1981) bestätigt wird. OPITZ VON BOBERFELD et al. (1999) beobachten dagegen eine leicht positive Wirkung durch Vorkühlung. Hier ist die Wechselwirkung Temperatur $\times$ Vorkühlung signifikant (Tab. 2),

Tab. 2: Varianztabelle für die Keimfähigkeit
Variances of the germination test

Art	FG	<i>Arrhenatherum elatius</i>		<i>Crepis biennis</i>		<i>Galium mollugo</i>		<i>Geranium pratense</i>	
		1998	1999	1998	1999	1998	1999	1998	1999
Varianzursache		MQ/F-Test	MQ/F-Test	MQ/F-Test	MQ/F-Test	MQ/F-Test	MQ/F-Test	MQ/F-Test	MQ/F-Test
L (= Licht)	2	245*	486*	1323*	14508*	1659*	4160*	379*	1068*
T (= Temperatur)	1	386*	21507*	0	10672*	10260*	3270*	1370*	602*
S (= Stratifikation)	1	5	36	1366*	4073*	632*	15	1847*	3112*
M (= Medium)	5	384*	2346*	4780*	11029*	16173*	10222*	492*	1273*
L $\times$ T	2	1015*	1666*	212*	5681*	559*	312*	258*	239*
L $\times$ S	2	148	284*	293*	1935*	8	62	6	592*
L $\times$ M	10	82	157*	107*	445*	146*	283*	76	96
T $\times$ S	1	821*	3349*	298*	139	521*	29	5	563*
T $\times$ M	5	81	1824*	312*	870*	396*	437*	124	93
S $\times$ M	5	151*	26	81	154	237*	81	92	174*
L $\times$ T $\times$ S	2	91	91	269*	6	134	87	111	200*
L $\times$ T $\times$ M	10	32	82	108*	159*	182*	71	101	63
L $\times$ S $\times$ M	10	96	152*	141*	77	91	26	80	92
T $\times$ S $\times$ M	5	92	76	37	292*	48	63	58	51
L $\times$ T $\times$ S $\times$ M	10	176*	131*	205*	102	154*	36	58	89
Fehler	216	54	56	52	74	57	56	58	64
Total	287								

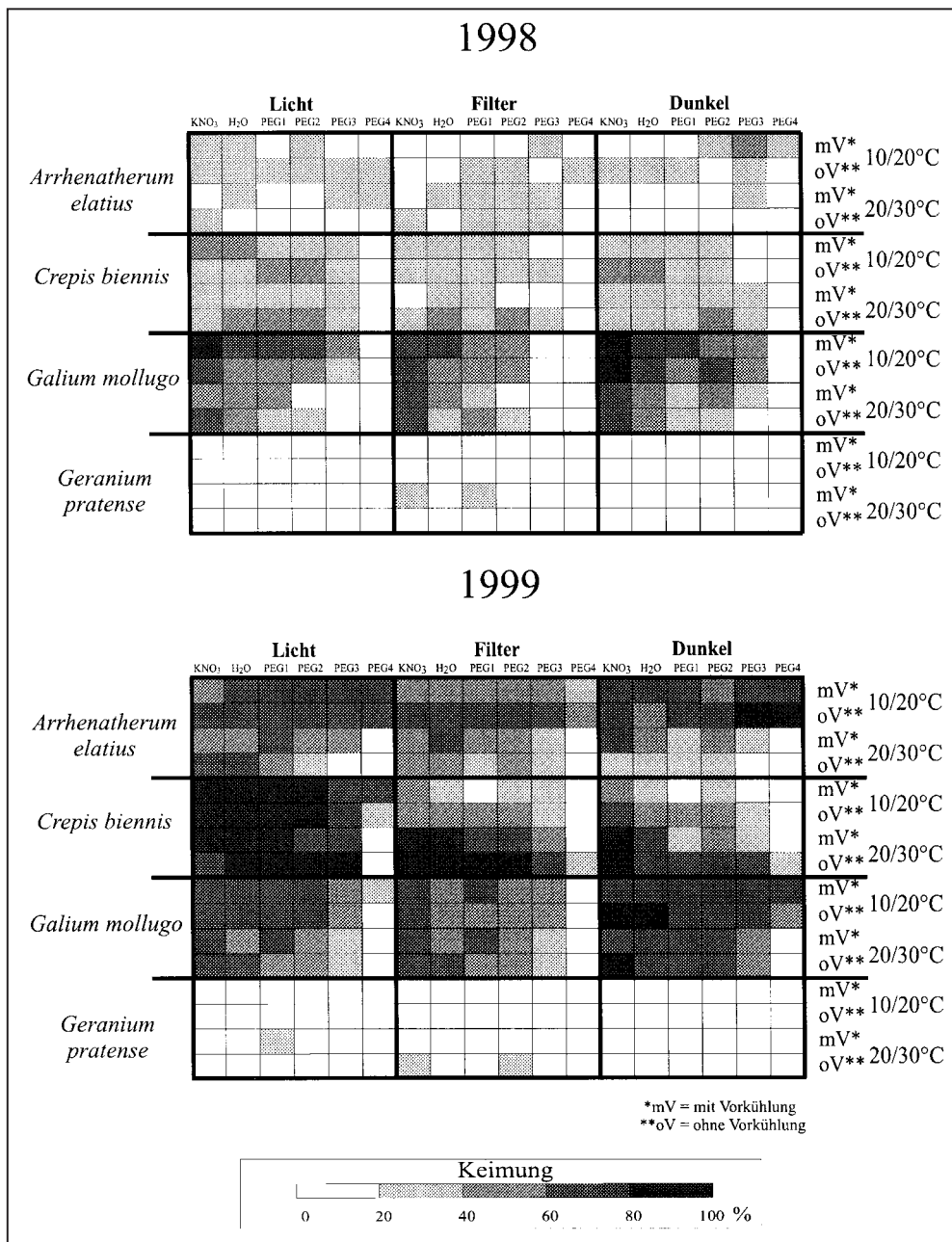


Abb.: Keimungsspektren verbreiteter Arten des *Arrhenatherion elatioris*
Germination spectrums of widespread *Arrhenatherion elatioris* species

was sich auf eine etwas höhere Keimfähigkeit bei 10/20 °C ohne Vorkühlung zurückführen lässt (Abb.). Licht spielt im Vergleich zur Temperatur eine untergeordnete Rolle (GRIME et al. 1981, 1988). Die geringe Lichtempfindlichkeit spricht für eine lichtneutrale Art, was auch für andere Gräser nachgewiesen wurde (OPITZ VON BOBERFELD et al. 1997). Zumindest 1999 ist der Einfluss der Wechselwirkung Temperatur × Medium gesichert (Tab. 2), hier werden vor allem bei den Wasserspannungen PEG3 und PEG4 höhere Keimfähigkeiten bei 10/20 °C erreicht (Abb.). Speziell bei PEG4 und 20/30 °C Wechseltemperatur liegt die Keimfähigkeit 1999 unter 20%.

Die wichtigste Varianzursache bei der Keimfähigkeit von *Crepis biennis* ist 1998 der Faktor Medium (Tab. 2), jedoch lässt sich kein auffälliger Unterschied zwischen KNO₃ und den Wasserspannungsstufen feststellen (Abb.). Lediglich in der höchsten Wasserspannungsstufe sinkt die Keimfähigkeit deutlich ab. 1999 ist der Faktor Licht die bedeutendste Varianzursache, gefolgt vom Faktor Medium.

Die Wechselwirkung Licht × Temperatur wird durch die etwas höhere Keimfähigkeit bei Filter und Dunkelheit unter 20/30 °C bedingt. Durch die höhere Keimfähigkeit bei 20/30 °C ohne Vorkühlung kann die zumindest 1998 signifikante Wechselwirkung Temperatur × Vorkühlung erklärt werden, auch 1999 deutet sich dies an (Abb.). Über das Keimverhalten von *Crepis biennis* wird in der Literatur bisher wenig berichtet. Die Unterschiede in den Keimfähigkeiten der beiden Beobachtungsjahre (Abb.) lassen sich möglicherweise durch die differierenden Witterungseinwirkungen während der Samenreife erklären; dennoch sind gleichgerichtete Tendenzen zu erkennen. Nach OBERDORFER (1994) ist *Crepis biennis* auf Fettweiden und -wiesen verbreitet und gilt als Nährstoffzeiger. Nur eine geringe keimungsfördernde Wirkung von KNO₃ kann 1999 in Dunkelheit beobachtet werden; für die Keimfähigkeit spielt KNO₃ hier offensichtlich eine untergeordnete Rolle.

Die Varianzanalyse weist den Faktor Medium bei *Galium mollugo* in beiden Versuchsjahren als wichtigste Vari-

anzursache aus (Tab. 2). Von PEG1 bis PEG4 fällt die Keimfähigkeit meist kontinuierlich ab; bei KNO₃ zeigt sich häufig eine etwas höhere Keimfähigkeit als in den Wasserspannungsvarianten (Abb.). Auffällig ist die hohe Keimfähigkeit bei Dunkelheit und unter Filter, die in einigen Fällen – vor allem 1999 – sogar die Keimfähigkeit bei Licht überschreiten. Die Wechselwirkung Licht × Medium kann durch die höhere Keimfähigkeit bei KNO₃ und Dunkelheit erklärt werden. GRIME et al. (1981) beobachten gleich starke Keimfähigkeiten in Licht und Dunkelheit, aber etwas niedrigere unter Filterbedingungen. An zweiter Stelle steht 1998 der Faktor Temperatur, während 1999 der Faktor Licht diese Position einnimmt. Die signifikante Wechselwirkung Licht × Temperatur (Tab. 2) ergibt sich aus der etwas höheren Keimfähigkeit bei Dunkelheit und Licht in der niedrigeren Temperaturstufe. Vor allem 1998 erklärt sich die Wechselwirkung Temperatur × Medium aus der höheren Keimfähigkeit bei 10/20 °C und KNO₃ (Tab. 2), 1999 ist dies weniger deutlich ausgeprägt. GRIME et al. (1981) geben für *Galium mollugo* einen Keimtemperaturbereich von 9–29 °C an. Auf die in der vorliegenden Untersuchung eingesetzten Wechseltemperaturen im Bereich von 10–30 °C reagiert die Keimung ähnlich unempfindlich (Abb.). Nach OBERDORFER (1994) ist *Galium mollugo* nicht nur in Fettwiesen, sondern auch am Saum frischer bis mäßig trockener Auenwälder verbreitet, was mit der großen Bereitschaft, unter Filter bzw. im Dunkeln zu keimen, gut korrespondiert. Verschiedene andere *Galium*-Arten zeigen ebenfalls hohe Keimfähigkeiten in Dunkelheit und unter Filterbedingungen (GRIME et al. 1981, 1988).

Bei *Geranium pratense* geht bei allgemein niedrigen Keimfähigkeiten, max. 28%, (Abb.) die größte Varianzursache vom Faktor Vorkühlung aus (Tab. 2). In der höheren Temperaturstufe kommt es zu etwas erhöhten Keimfähigkeiten. In beiden Jahren ist die Wechselwirkung Licht × Temperatur signifikant, bedingt durch die etwas höhere Keimfähigkeit unter Filter und 20/30 °C. Dies erklärt auch 1999 die Wechselwirkung Licht × Vorkühlung, da hier ohne Vorkühlung bei 20/30 °C die Keimfähigkeit erhöht ist. In der Literatur ist bisher wenig über das Keimverhalten von *Geranium pratense* beschrieben. Die niedrigen Keimfähigkeiten erschweren eine Interpretation der Ergebnisse. GRIME et al. (1981) erzielen bei frischen Samen ebenfalls nur geringe Keimfähigkeiten. Nach dreimonatiger Trockenlagerung bei +5 °C steigt die Keimfähigkeit dort zwar auf 92% an, allerdings mit einer Dauer von 34 Tagen bis zum Erreichen von 50%. In der vorliegenden Untersuchung beträgt der Beobachtungszeitraum nur 14 Tage. Nach GRIME et al. (1981) ist die Keimfähigkeit unter Filter und im Licht etwa gleich hoch, während sie durch Dunkelheit etwas vermindert wird. Die hohe Keimfähigkeit unter Filter (GRIME et al. 1981) ermöglicht es *Geranium pratense*, auch noch im späten Frühjahr im schon dichteren Bestand zu keimen.

Die untersuchten Arten des *Arrhenatherion elatioris* zeigen bis auf *Geranium pratense* in beiden Beobachtungsjahren über alle Lichtverhältnisse hinweg ein ähnliches Keimungsspektrum, der Faktor Licht spielt auch in den Varianzanteilen nur eine untergeordnete Rolle. Die höchste Wasserspannungsstufe (= PEG4) vermindert vor allem unter 20/30 °C Wechseltemperatur die Keimfähigkeiten auf meist unter 20%, die anderen Wasserspannungsvarianten üben einen weitaus geringeren Einfluss aus. KNO₃ wirkt wenn, dann nur leicht fördernd auf die Keimfähigkeit. Vor allem die Wechselwirkung Licht × Temperatur ist bei allen untersuchten Arten in beiden Jahren signifikant. Insgesamt betrachtet zeichnen sich die hier untersuchten Vertreter des *Arrhenatherion elatioris* – mit

Ausnahme von *Geranium pratense*, infolge der niedrigen Keimfähigkeit – bei der Keimung durch eine hohe Toleranz gegenüber den untersuchten Bedingungen aus.

Literatur

- BEWLEY, J. D. & M. BLACK, 1982: Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination. – Vol. 1, Vol. 2, Verl. Springer, Berlin, Heidelberg.
- BRADBEER, J. W., 1988: Seed dormancy and germination. – Blackie and Son Ltd., Glasgow, London.
- GOMEZ, K. A. & A. A. GOMEZ, 1984: Statistical procedures for agricultural research. – 2nd ed., J. Wiley & Sons, New York.
- GÓRSKI, T., K. GÓRSKA & J. NOWICKI, 1977: Germination of seeds of various herbaceous species under leaf canopy. – *Flora* **166**, 249–259.
- GRIME, J. P., G. MASON, A. V. CURTIS, J. RODMAN, S. R. BRAND, M. A. G. MOWFORTH, A. M. NEAL & S. SHAW, 1981: A comparative study of germination characteristics in a local flora. – *J. Ecol.* **69**, 1017–1059.
- GRIME, J. P., J. G. HODGSON, R. HUNT, S. R. BAND, A. V. CURTIS, J. M. FLETCHER, E. M. MCGEE, M. A. G. MOWFORTH, A. M. NEAL, C. R. V. RATHEY, L. J. RODMAN, A. M. N. RUTTLE, J. M. L. SHACKLOCK & S. SHAW, 1988: Comparative Plant Ecology. A functional approach to common British species, Reprint 1996. – Chapman & Hall, London.
- HARTMANN, K. M. & W. HAUPT, 1982: Photomorphogenese. In: HOPPE, W., W. LOHMANN, H. MARKL & H. ZIEGLER (Hrsg.): Biophysik., 2. Aufl., Verl. Springer, Berlin Heidelberg, New York.
- MAYER, A. M. & A. POLJAKOFF-MAYBER, 1982: The germination of seeds. – 3rd ed., Pergamon Press, London.
- MCWILLIAM, J. R., R. J. CLEMENTS & P. M. DOWLING, 1970: Some factors influencing the germination and early seedling development of pasture plants. – *Aust. J. Agric. Res.* **21**, 19–32.
- MICHEL, B. E. & M. R. KAUFFMANN, 1973: The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. – *Plant Physiol.* **51**, 914–916.
- OBERDORFER, E., 1994: Pflanzensoziologische Exkursionsflora. – 7. Aufl., Verl. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- OOMES, M. J. M. & W. T. ELBERSEE, 1976: Germination of six grassland herbs in microsites with different water content. – *J. Ecol.* **64**, 745–755.
- OPITZ VON BOBERFELD, W., C. STEINLE & E. JUCKEN, 1997: Sind ansaatwürdige Gräser Lichtkeimer? – *Mitt. Ges. Pflanzenbauwiss.* **10**, 221–222.
- OPITZ VON BOBERFELD, W., K. NEUHAUS & M. STERZENBACH, 1999: Keimungsdynamik verschiedener Gräserökotypen. – *Arbeitsgem. Grünland u. Futterbau d. Ges. Pflanzenbauwiss. Bericht 43. Jahrestagung Bremen*, 204–206.
- PONS, T. L., 1986: Response of *Plantago major* seeds to the red/farred ratio as influenced by other environmental factors. – *Physiol. Plantarum* **68**, 252–258.
- PONS, T. L., 1989: Breaking of seed dormancy by nitrate as a gap detection mechanism. – *Ann. Bot.* **63**, 139–143.
- THOMPSON, K., 1974: Effects of fluctuating temperatures on germination. – *J. Exp. Bot.* **25**, 164–175.
- THOMPSON, K. & J. P. GRIME, 1983: A comparative study of germination responses to diurnally-fluctuating temperatures. – *J. Applied Ecol.* **20**, 141–156.
- TOTTERDELL, S. & E. H. ROBERTS, 1979: Effects of low temperatures on the loss of innate dormancy in seeds of *Rumex obtusifolius* and *Rumex crispus* (L.). – *Plant Cell Environment* **2**, 131–137.
- WIEGAND, K. & L. MÉSZÁROS, 1981: Einfluss der Wasser- und Luftzufuhr auf die Ergebnisse der Keimfähigkeitsbestimmung bei Glatthafer (*Arrhenatherum elatius*). – *Landwirtsch. Forsch., Sonderh., Kongreßband Trier* **38**, 419–424.

Eingegangen am 13. September 2000;
angenommen am 05. Oktober 2000

Anschrift der Verfasser:

Prof. Dr. Dr.h.c. Wilhelm Opitz von Boberfeld und Dipl.-Ing. agr. Christina Ziron, Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung II, Lehrstuhl für Grünlandwirtschaft und Futterbau, Justus-Liebig-Universität, Ludwigstraße 23, D-35390 Gießen.