

Beiträge zur Populationsbiologie der Silberdistel (*Carlina acaulis* L.)

4. Beitrag zur Wuchsform und Biologie der Gefäßpflanzen des hercynischen Raumes

Anja NICKSTADT und Eckehart J. JÄGER

5 Abbildungen und 2 Tabellen

ABSTRACT

NICKSTADT, A.; JÄGER, E. J.: Contribution to the population biology of *Carlina acaulis* L. – Hercynia N. F. 33 (2000): 245–256.

The life history, seasonal development and population dynamics of *Carlina acaulis* L., a plant protected by law in Germany and endangered in many parts of the country, were investigated in 1997–1999 at 12 sites in Central Germany. The rate of seedling emergence is very low, and seedlings establish only rarely. The longevity is at least 50 years. The first flowering depends on a minimal value of leaf area. Young generative plants usually remain vegetative in the year after first flowering. The population growth is enhanced by pasture, although the young flower heads are browsed by sheep and goat and the rosettes are damaged by trampling. But the plant is able to regenerate easily from root suckers. The main threat for the plant is a high closure of herb vegetation. Under these conditions, the development of high flowering shoots, large flower heads and long leaves is not a sign of high fitness.

Keywords: *Carlina acaulis*, population, Central Germany, regeneration, life history

1 EINLEITUNG

Obwohl die Gattung *Carlina* von MEUSEL et KÄSTNER (1990, 1994) in einer sehr vielseitigen Monographie ausführlich behandelt wurde, fehlten für die geschützte und in Bayern, Hessen, Sachsen und Sachsen-Anhalt als gefährdet eingestufte *Carlina acaulis* bisher spezielle populationsbiologische Untersuchungen. In der vorliegenden Arbeit sollen dazu Daten aus der Diplomarbeit der Erstautorin mitgeteilt werden. Das Ziel war es vor allem, Ursachen für die Bestandsdynamik (Rückgang bzw. Zunahme) der Populationen zu erkennen und damit Art und Zeitpunkt geeigneter Maßnahmen für den Schutz der Art zu ermitteln. Eine gleichzeitig an der Universität Göttingen angefertigte Diplomarbeit (NEUMANN 1999) hatte vor allem das Ziel, Ursachen für die Nordwestgrenze der Art zu ermitteln, enthält aber auch viele populationsbiologische Daten, auf die zum Vergleich verwiesen wird.

Carlina acaulis ist ein sommergrüner Halbrosetten-Hemikryptohyt. Die fleischige Primärwurzel, die in lockerem Sediment bis über 4 m Tiefe erreichen kann (KUTSCHERA et LICHTENEGGER 1992), wird von einem Pleiokorm gekrönt, d. h. von einer Gruppe von Sproßbasen, die untereinander und mit der Primärwurzel verbunden bleiben. Im Alter kann sich die Primärwurzel aufspalten, eine Verselbständigung der Teilprodukte wurde jedoch nicht beobachtet.

Aus ihrem südeuropäisch-südmitteleuropäischen Gebirgsareal steigt *Carlina acaulis* in das rhenanisch-herzynisch-polonische Hügelland herab und wird dabei nach Norden und in den Trockengebiete schnell seltener, im Zentrum des Mitteldeutschen Trockengebietes fehlt sie ganz. Von den beiden Unterarten, der östlichen subsp. *acaulis* mit gestauchten Blütentrieben und flach ausgebreiteten, wenig krausen Blättern und der westlicheren subsp. *caulescens* (LAM.) SCHÜBLER et MART. (Syn.: subsp. *simplex* (W. et K.) NYM.) mit gestreckten Blütentrieben und sehr krausen, mit schmaler Basis ansitzenden Blattsegmenten kommt im Untersuchungsgebiet nur die letztere vor. Im Unterschied zu subsp. *acaulis* wächst sie vor allem auf kalkreichem Substrat.

2 UNTERSUCHUNGSGEBIETE

In den Jahren (1997)-1998-1999 wurde auf 9 m² großen Dauerbeobachtungsflächen in 12 Gebieten im mittleren und südlichen Sachsen-Anhalt und im östlichen Thüringen (Abb. 1) die Entwicklung der Populationen untersucht. Die Untersuchungsflächen liegen auf Hang-Standorten mit 5-40° Hangneigung in 165 bis 380 m Höhe über N. N. (Abb. 1 und Tab. 1).

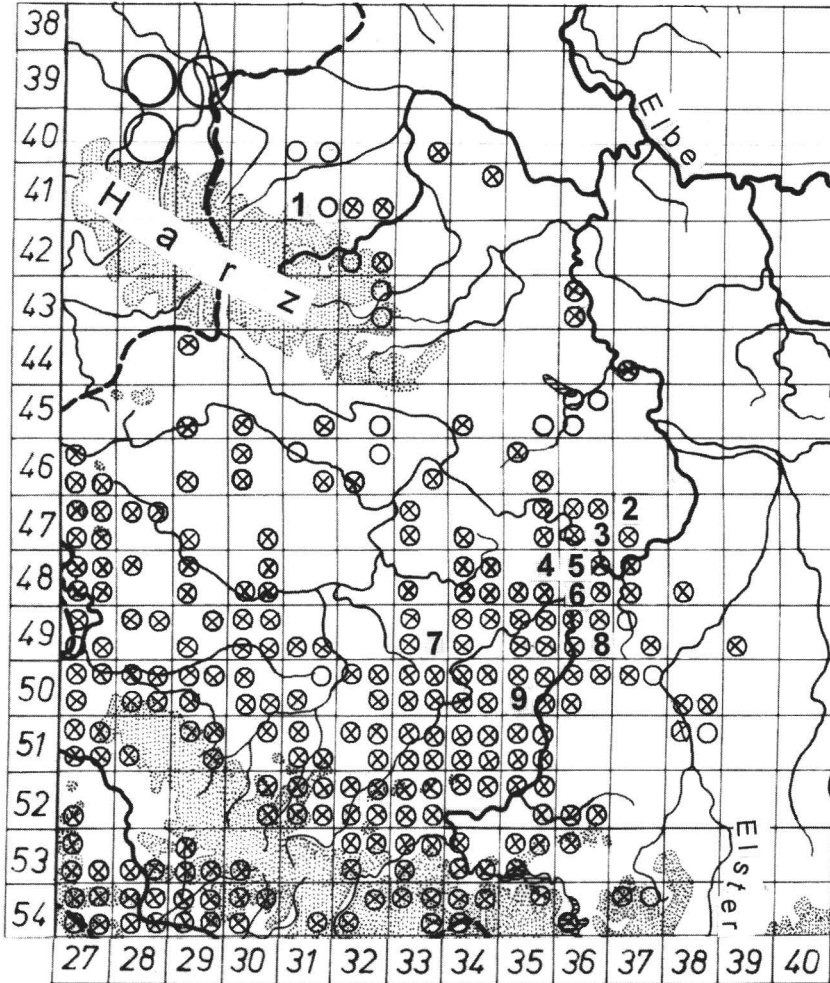


Abb. 1: Verbreitung von *Carlina acaulis* in Sachsen-Anhalt, Thüringen und im angrenzenden Niedersachsen (neue Bundesländer nach BENKERT et al. 1996, alte Bundesländer nach GARVE 1994) und Lage der Untersuchungsgebiete (1-9, vgl. Tab.1). ⊗ Nachweis ab 1950, ○ Nachweis bis 1949.

Die Jahres-Niederschlagssummen liegen in diesen Gebieten bei etwa 600 mm, das langjährige Temperaturmittel von Januar und Juli bei -1° und 18°C . Die Untersuchungsjahre 1998 und 1999 waren im Durchschnitt 1,0 bzw. $1,8^{\circ}\text{C}$ wärmer und besonders im August bzw. September trockener als das langjährige Mittel (im August 1998 nur halb so viel Regen wie im langjährigen Mittel, im September 1997 und 1999 kaum ein Viertel des langjährigen Mittels, Station der Universität Jena). Die Böden der

Tab. 1 Charakteristik der Untersuchungsflächen (Lage und Meßtischblattquadranten s. Abb. 1). Höhe: Höhe über N. N.; Exp.: Exposition; Hangng.: Hangneigung; GeoUG: Geologischer Untergrund; mu: Unterer Muschelkalk; mo: Oberer Muschelkalk; so: Oberer Buntsandstein; LTKFRN: Mittlere Zeigerwerte der Vegetationsaufnahmen, L: Licht, T: Temperatur, K: Kontinentalität, F: Feuchte, R: Reaktionszahl, N: Stickstoffzahl, vgl. Text. Deckung: senkrechte Projektion der Vegetation in % nach Aufnahmen Ende Mai und Ende August/Anfang September.

Nr.	Untersuchungsgebiete	Höhe	Exp.	Hangng.	GeoUG	L	T	K	F	R	N	Deckung%
1	NSG "Ziegenberg"	295	N	35°	mo	7,6	5,6	3,9	3,6	7,5	2,9	45 50
2a	Kotberg	185	NW	30°	mu	7,5	5,7	4,1	3,6	7,4	3,1	20 60
2b	Zeuchfeld	165	SO	25°	mu	7,5	5,8	4,3	3,3	7,5	2,6	30 50
3a	NSG "Tote Täler"	220	N	40°	mm	7,3	5,4	4,2	3,3	7,7	2,5	35 40
3b	NSG "Göttersitz"	240	SO	5°	mu	7,6	5,9	4,1	3,3	7,6	2,9	30 35
4	Lerchenberg	240	SO	5°	so(Röt)	7,5	5,8	4,1	3,6	7,6	2,9	30 65
5	Galgenberg	140	N	30°	mu	7,7	5,7	3,9	3,4	7,1	2,7	30 50
6	Rudelsburg	180	N	10°	mu	7,4	5,7	4,0	3,6	7,2	3,3	50 95
7a	NSG "Südhang Ettersberg"	380	SW	10°	mo	7,5	5,5	4,0	3,4	7,4	2,8	45 45
7b	Daasdorfer Lehden	360	SW	10°	mo	7,4	5,7	4,1	3,6	7,5	3,1	55 50
8	Kieferngrund	250	N	20°	mu	7,3	5,5	3,8	3,9	7,3	3,5	70 65
9	NSG "Windknollen"	345	W	5°	mo	7,3	5,7	4,1	3,4	7,4	2,9	35 50

Halbtrockenrasen-Standorte sind flachgründige Rendzinen über Unterem oder Oberem Muschelkalk mit hoher Basensättigung im Oberboden (pH 7,0 bis 7,2 in KCl), in einem Fall ein Pelosol über Oberem Buntsandstein (Röt) mit einem pH von 6,8. Die Vegetation der Halbtrockenrasen auf den Untersuchungsflächen, die mit Vegetationsaufnahmen beschrieben wurde (NICKSTADT 2000), ist Halbtrockenrasen-Gesellschaften des *Cirsio-Brachypodium* oder solchen des *Mesobromion erecti* (*Onobrychido-Brometum*) zuzuordnen, also potentiellen Waldstandorten. Die Zeigerwertspektren (nach ELLENBERG et al. 1992) der Untersuchungsflächen unterscheiden sich nur geringfügig: Licht 7,3-7,7, Temperatur 5,4-5,9, Kontinentalität 3,8-4,3, Feuchte 3,3-3,9, Reaktion 7,1-7,7, Stickstoff 2,5-3,5 (Tab. 1). Damit sind die Standorte charakterisiert als sehr lichtreich (meist Pflanzen, die mit < 40 % relativer Beleuchtungsstärke nicht auskommen), als mäßig warm bis warm, frisch-trocken und eher stickstoffarm. Die Vegetation wird vorwiegend von subozeanischen Arten und (Schwach-)Basenzeigern gebildet. Nach KUTSCHERA et al. (1992) läßt in Kärnten das Auftreten von *Carlina acaulis* in Halbtrockenrasen der kollinen Stufe auf frische Bodenschichten in einer Tiefe schließen, die von den Wurzeln noch erreicht werden, so daß diese Magerrasen durch Düngung in *Arrhenatherum*-Fettwiesen umgewandelt werden können.

3 METHODEN

In allen 12 Dauerbeobachtungsflächen wurden alle Pflanzen markiert, ihre jahreszeitliche Entwicklung registriert (mit Hilfe von Knospenpräparation auch die Zeit der Blütenanlage), die Blattlängensummen gemessen, ebenso die Länge der Blüentriebe und die Durchmesser der Köpfechen (ohne die abstehenden Hochblätter). Ermittelt wurde die Zahl der Blüten pro Köpfechen, der sterilen Rosetten, der Blüentriebe und der Keimlinge. Aus den Daten aller Untersuchungsgebiete wurde die Übergangswahrscheinlichkeit der biologischen Altersstadien bzw. Größenklassen, die Mortalität und die Natalität ermittelt.

Für orientierende Untersuchungen zur Ausbreitung der Diasporen wurden in 3 Untersuchungsgebieten jeweils 4 (zusammen 60) Diasporenfallen von 15 cm Durchmesser in 0,5 m, 1 m, 2 m, 5 m und 10 m Abstand von isoliert stehenden Pflanzen eingegraben und im Dezember, Januar und Februar geleert.

Um die Keimung am Standort zu kontrollieren, wurden am Ziegenberg (Untersuchungsgebiet 1 in Abb. 1 und Tab. 1) auf 4 Flächen von je 1 m² im Dezember 1997 je 100 Achänen ausgebracht. Wegen der Lichtabhängigkeit der Keimung wurden sie nur angedrückt, gegen Prädation und Erosion waren sie

nicht geschützt. Auf einer dieser Flächen war vorher die gesamte Vegetation oberflächlich entfernt worden. Dieser Versuch wurde im Dezember 1998 auf 7 Flächen von je 0,25 m² wiederholt. Die Entwicklung der aufgelaufenen Keimlinge wurde jeweils im nächsten Jahr registriert.

Außer den Gelände-Untersuchungen wurden Keimversuche in einem Licht-Thermostaten (Rumed Typ 1200, Wechseltemperaturen von 20°C/4°C und 24°C/8°C, in voll beleuchteten und in mit Aluminiumfolie abgedunkelten Petrischalen, insgesamt 2000 Achänen) und im Botanischen Garten Halle (1500 Achänen) angesetzt, getrennt nach der Herkunft aus den einzelnen Untersuchungsflächen und nach ihrer Lage im Köpfchen. Verwendet wurden äußerlich intakte Achänen, die jedoch nicht in Parallelversuchen (Tetrazoliumtest) auf Vitalität geprüft worden waren.

4 ERGEBNISSE

4.1 Diasporen-Ausbreitung, Samenbank

Die Diasporen von *Carlina acaulis* werden erst im Spätherbst oder Winter freigesetzt, also zu einer Zeit, in der die Vegetation die Windausbreitung wenig hindert. Die orientierenden Untersuchungen mit Samenfallen zeigten, daß dann die Windausbreitung effektiv ist (Trichometeorochorie, MÜLLER-SCHNEIDER 1986). In den Samenfallen wurden Achänen noch in 5 m Entfernung von der Mutterpflanze gefunden. Bezieht man den Durchmesser der Fallen auf die gleiche Strecke des mit dem Entfernungsradius gebildeten Kreises, so waren in 5 m Entfernung deutlich mehr (26 Achänen) zu finden als in 1 m, 2 m und in unmittelbarer Nähe der Pflanze (0,5 m: 8 Achänen). Ein Versuch mit einem Wollpullover ergab die prinzipielle Möglichkeit der epizoochoren Ausbreitung durch Schafe. Allerdings sind zur Zeit der Dissemination keine Weidetiere auf den Rasen. Auch nach BONN et POSCHLOD (1998) gibt es bisher keine Hinweise darauf, daß die Pflanze epizoochor ausgebreitet wird, obwohl sie als Waldweide-Zeiger bekannt ist. Nach MÜLLER-SCHNEIDER (1986) erfolgt auch dyszoochore Ausbreitung durch Stieglitze. Die Ausbreitung der Achänen in den losgelösten Spreublattkörpern (Cyclochorie) spielt allenfalls über kurze Strecken eine Rolle (eigene Beobachtung: bis 15 m).

In Bodenproben, die zur Keimung im Gewächshaus angesetzt wurden, liefen keine Keimlinge auf. Achänen, die von Dezember 1998 bis September 1999 im Boden eingegraben waren, keimten nicht mehr. Das stimmt mit den Ergebnissen von POSCHLOD et JACKEL (1993) überein (vgl. auch THOMPSON et al. 1997). Die Lebensdauer der Samen im Boden liegt unter einem Jahr. Im September ausgesäte Achänen aus einem im Gelände gefundenen Köpfchen vom Vorjahr keimten aber noch zu 31 %.

4.2 Keimung

Die Keimung der Achänen lag in den Aussaatversuchen im Keimschrank bei nur 30-50 (65) %, von einem Standort keimten, wohl wegen des starken Befalls mit Dipteren- und Curculioniden-Larven, gar keine Achänen. Im Keimschrank erfolgte die Keimung ausschließlich im Licht. Damit ist es wohl auch zu erklären, daß die Aussaatversuche im Garten eine deutlich geringere Keimrate als die im Keimschrank ergaben, denn hier wurden die Achänen mit Erde bedeckt. Ende September frisch geerntete Achänen keimten sofort, eine Dormanz liegt also nicht vor. Allerdings werden die Achänen so spät aus dem Köpfchen entlassen, daß sie am Standort wohl ausschließlich im Frühjahr keimen. Im Keimschrank erfolgte die Keimung (Austritt der Primärwurzel aus der Fruchtschale) bereits nach 4 Tagen (Tageslänge 11,5 Std., Temperatur am Tag 20°C, nachts 4°C; höhere Temperaturen beschleunigten die Keimung nicht). Die Keimrate der Achänen der 3 äußeren Reihen im Köpfchen war um etwa 1/4 bis 1/3 geringer als die der mittleren Reihen und des Köpfchen-Zentrums. Die beiden letzteren Gruppen unterschieden sich in der Keimung nicht deutlich.

Von den am Standort Ziegenberg ausgebrachten 400 Achänen wurden 1998 nur auf der von der Vegetation befreiten Fläche 12 Keimlinge gefunden. Nach 2 Jahren hatte sich der Pflanzenbestand wieder

geschlossen, und keiner der *Carlina*-Keimlinge hatte überlebt. Beim zweiten Versuch (Aussaart 1998, Keimung 1999) wurden nur auf 2 von 7 Flächen Keimlinge gefunden, auf einer 2, auf der zweiten 6. Die letzteren starben bis zum September alle ab, im August hatten noch 3 Keimpflanzen mit 2-3 Blättern von 3-5 mm Länge gelebt. Nicht größer war auch der einzige Keimling, der auf der ersten Fläche bis zum September 1999 überlebte.

4.3 Dauer des vegetativen Stadiums, potentielle Lebensdauer, Wurzelsprosse

Um die Dauer des vegetativen Stadiums zu ermitteln, wäre eine langjährige Markierung nötig. Eine morphologische oder anatomische Altersbestimmung der Pflanzen ist bei *Carlina acaulis* nämlich nicht möglich. Die Pflanze bildet weder Jahresringe in den Sproß- oder Wurzelbasen, noch eine Dickenperiode in der Sproßbasis. Infolge der raschen Zersetzung ist auch keine Altersbestimmung anhand von abgestorbenen Blattbasen möglich.

Die Blühreife ist jedoch eng mit der Gesamtlänge der Rosettenblätter korreliert, die zur allometrischen Bestimmung der assimilierenden Blattfläche dienen kann (JÄGER et MÖRCHEN 1977). In Tab. 2 sind die Blattlängensummen von 19 markierten Pflanzen (Gebiet 2b und 3a in Tab. 1) dem Blütenansatz gegenübergestellt. Mit Ausnahme einer Pflanze, die sich im Folgejahr ungewöhnlich stark entwickelte und wahrscheinlich 1998 durch Tritt geschädigt gewesen war (Pflanze 6), waren alle 1999 blühenden Pflanzen im Vorjahr durch Blattlängensummen von >50 cm gekennzeichnet. Wenn Pflanzen mit größeren Blattlängensummen keine Blüte ansetzten, bildeten sie in der Regel eine zweite Rosette aus.

Tab. 2 Beziehung zwischen der Blattlängensumme (Summe Bl) der Rosetten von 19 vegetativen Pflanzen und der Möglichkeit, im nächsten Jahr zu blühen bzw. eine zweite Rosette zu bilden. Grenzwert bei ca. 50 cm. Bt: Blütentriebe; Ros: Blattrosetten. Untersuchungsflächen 2a und 3b.

1998			1999		
Bt	Ros.	SummeBl.	Bt	Ros.	SummeBl.
NSG "Tote Täler" (Hasselberg)					
	1	71	1		86
	1	58	1		54
	1	51	1		36
	1	55	1		99
	1	34		2	69
	1	24	1	2	151
	1	52	1		95
	1	32		1	64
	1	33		1	62
	1	27		1	45
Zeuchfeld					
2		66		2	112
	1	68	1		99
	1	52		2	202
	1	75		2	140
	1	75		2	192
	1	11		1	47
	1	28		1	24
	1	45		1	37
	1	16		1	35

Von den am Standort beobachteten Keimlingen erreichte keiner eine Blattlängensumme von >2 cm. (NEUMANN 1999 fand allerdings bei seinen Etablierungstests im Gelände Keimlinge mit einer Blattlängensumme von durchschnittlich 11,6 cm!) Deswegen und wegen der geringen Wahrscheinlichkeit des Blütenansatzes bei vegetativen Einzelrosetten (s. Kap. 4.6.) ist am Standort eine Dauer des vegetativen Stadiums von 5-10 Jahren wahrscheinlich. In Gartenkultur bildeten die Jungpflanzen dagegen bereits im Keimjahr 5-11 Blätter von bis 20 cm Länge aus. Setzt man auch hier die für den Blütenansatz nötige Blattlängensumme von 50 cm an, so kann hier die Blühreife im Alter von 2-3 Jahren eintreten, was auch tatsächlich beobachtet wird.

Auf die mögliche maximale Lebensdauer kann aus Beobachtungen in den Botanischen Gärten auf dem Brocken und in Halle geschlossen werden. An beiden Stellen wurden zwischen 1955 und 1958 von H. MEUSEL Silberdisteln gepflanzt, die noch heute regelmäßig blühen.

Nach MEUSEL (1952) wird die senile Phase durch zu starke Aufspaltung der Rübenwurzel eingeleitet. Unklar ist aber, ob die Regenerationsfähigkeit der Rübe begrenzt ist. Auch die äußerst geringe Zahl etablierter Keimlinge in allen Untersuchungsflächen (s. Kap. 4.5.) weist auf ein hohes Alter der Bestände hin.

Dazu kommt die Möglichkeit der Regeneration aus Wurzelsprossen. Diese werden gewöhnlich nur nach Verletzung an der Primärwurzel an den Ursprungsstellen der Seitenwurzeln gebildet (Abb. 2, vgl. WITTROCK 1884). In einem Versuch wurde bei einer einjährigen Gartenpflanze im August und bei 3 Pflanzen am Standort im September 1998 der obere Teil der Rübe abgestochen. Die Pflanze aus dem Garten entwickelte bis Mitte November 3 Wurzelsprossen und hatte aus der obersten eine fünfblättrige Rosette gebildet (Abb. 2). Von den Pflanzen am Standort erfolgte bei der schwächsten (mit 1 Rosette) im nächsten Jahr keine Regeneration, eine stärkere (2 Rosetten) bildete 1999 wieder 2 Rosetten, und die stärkste (1998: 3 Blütentriebe) bildete 1999 4 Rosetten. Ob eine Regeneration aus kräftigen Seitenwurzeln auch zur vegetativen Vermehrung führen kann, ist nicht bekannt.

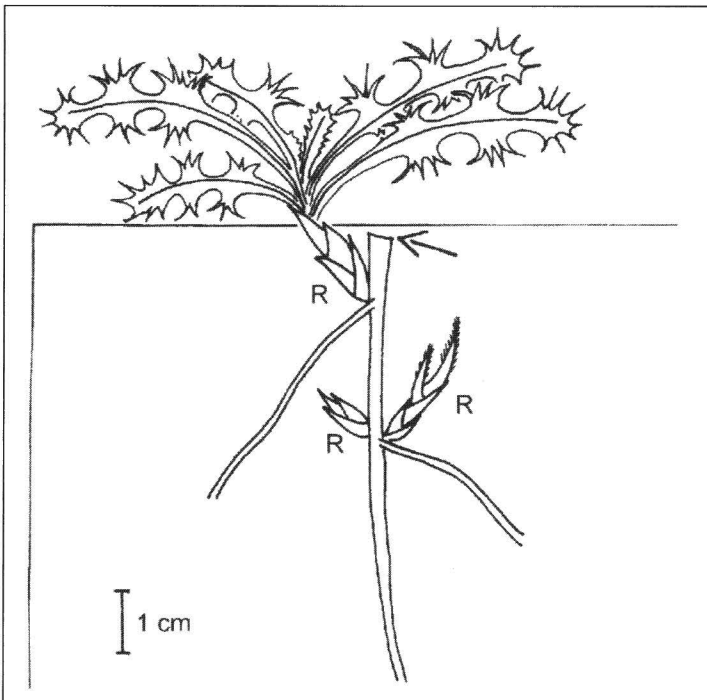


Abb. 2: Einjährige Pflanze von *Carlina acaulis* aus Gartenkultur. Rübe im August abgestochen, regenerative Ausbildung von Wurzelsprossen (R) im November. Die Basis der Wurzelsprosse ist von Niederblättern bedeckt.

4.4 Bestandesdichte, Altersstruktur

In den 12 Untersuchungsflächen (je 9 m²) kamen 4 bis 62 Exemplare vor, d. h. 0,44 bis 6,9 Pflanzen pro m². NEUMANN (1999) fand in mehreren westdeutschen Untersuchungsgebieten Populationsdichten von 0,02 bis 0,7 Pflanzen/m², allerdings beziehen sich diese Angaben auf wesentlich größere Flächen (400 m²). Nach KUTSCHERA et LICHTENEGGER (1992) können im Großglockner-Gebiet bei 1800-2000 m über N. N. über 30 Pflanzen/m² auftreten.

Die Anzahl der Blütenköpfchen schwankte auf den untersuchten 12 Flächen zwischen 0 und 40 (9 m²).

Als Beispiel für die auf den 12 Flächen ermittelte Altersstruktur sind in Abb. 3 die Größenklassen auf den Flächen 1 (Ziegenberg) und 6 (Rudelsburg) wiedergegeben. In der Fläche 1 war das Verhältnis der sterilen zu den fertilen Exemplaren 1997 31:11, 1998 20:20, 1999 18:23, die Zahl der fertilen Pflanzen nahm also von 26 % auf 56 % zu. Die Zahl der Blütenköpfchen verdoppelte sich schon 1998. Die Population an diesem Standort hatte noch 1932 nach MERTENS (zitiert in HERDAM 1993) etwa 500 blühende Exemplare umfaßt und war bis 1990 auf etwa 10 blühende Pflanzen zusammenschmolzen. Durch intensive Pflegemaßnahmen (Entbuschung und Schaffung von vegetationsfreien Flächen um die *Carlina*-Pflanzen) ist sie wieder im Aufbau und umfaßt heute schon 150 Pflanzen.

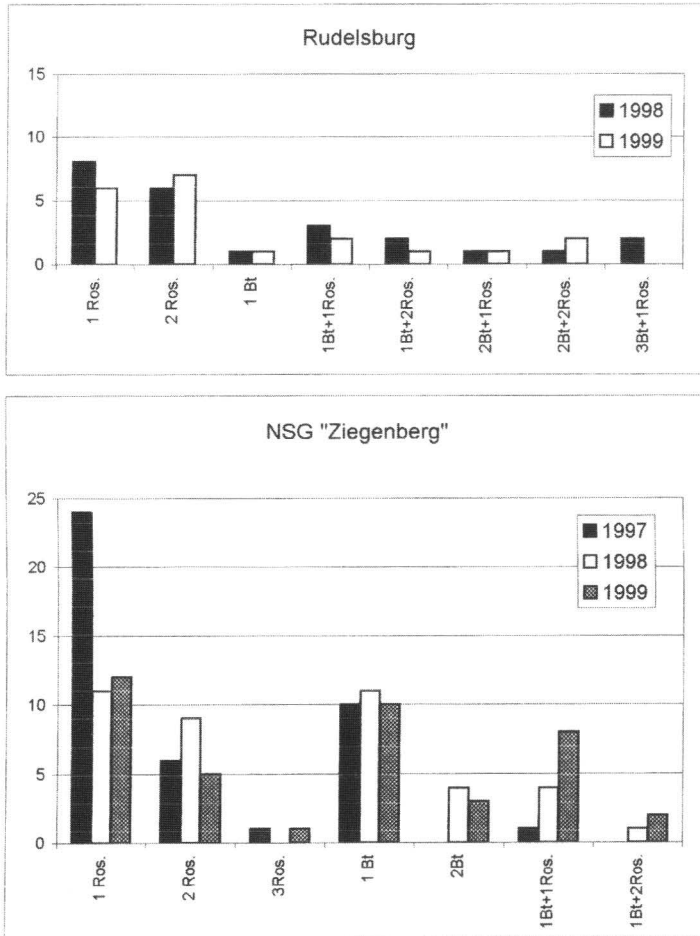


Abb. 3: Größenklassen-Verteilung (Zahl der Pflanzen) in den Populationen am Ziegenberg (Fläche 1) und an der Rudelsburg (Fläche 6). Bt: Blütentrieb, Ros: sterile Rosette.

Anders an der Rudelsburg (Fläche 6). Hier nahm die Zahl der Pflanzen in einem Jahr von 24 auf 20 ab. Davon waren 1998 10 fertil (42 %), 1999 noch 7 (35 %). Die Zahl der Blütenköpfe ging von 16 auf 10 zurück.

Beide Standorte unterscheiden sich nicht nur durch die Hangneigung, sondern vor allem durch die Deckung der Vegetation, die im Jahresverlauf auf Fläche 1 zwischen 45 und 50 %, auf Fläche 6 zwischen 50 und 90 % betrug. Bei fehlender Beweidung entwickelt sich auf den frischgetrockneten Standorten eine hochwüchsige, dichte Krautschicht. Dadurch wird *Carlina acaulis* als Starklichtpflanze zurückgedrängt (nach ELLENBERG et al. 1992 kommt sie nur ausnahmsweise bei weniger als 50 % relativer Beleuchtungsstärke vor). Zunächst können kräftige Pflanzen dann noch lange Blätter, hohe Stengel und auch große Köpfchen ausbilden. Die Höhe der Blütentriebe ist nach unseren Messungen (vgl. NICKSTADT 2000) eindeutig mit der Höhe der umgebenden Vegetation korreliert, nicht mit der Tiefgründigkeit des Bodens. Der mittlere Durchmesser der Köpfchen war gerade in den Flächen mit den höchsten Individuendichten (Fläche 2b und 7a) am geringsten (2,5 bzw. 2,9 cm), dagegen in den stark gefährdeten Beständen der Flächen 4 und 6 viel größer (3,6 bzw. 3,8 cm). Lange Blätter, hohe Blütentriebe und große Köpfchen können also nicht ohne weiteres als Zeichen hoher Fitness angesehen werden. In den beweideten Flächen sind etwa 50 % der Pflanzen vegetativ, offenbar ein Zeichen ausreichender Erneuerung.

4.5 Natalität, Mortalität

In allen 12 Flächen zusammen, also auf 108 m², wurden 1998 und 1999 insgesamt nur 32 Keimlinge gefunden. Von den im ersten Jahr beobachteten überlebte nur einer bis zum zweiten Jahr, und auch von den im zweiten Jahr gekeimten waren bis zum Ende des Beobachtungszeitraumes die meisten abgestorben (Abb. 4), das Überleben der übrigen ist sehr ungewiß. Allerdings war der Spätsommer 1998 und der Herbst 1999 ungewöhnlich trocken, so daß die noch nicht tief wurzelnden Pflanzen vertrockneten. In feuchteren Jahren sind die Überlebenschancen sicher größer. Lockere Vegetation ist für die Etablierung etwas günstiger als offener Boden. Im geschlossenen Rasen aber überleben die Keimlinge nicht (vgl. Kap. 4.2.). Auch SÖYRINKI (1954) beobachtete in den Alpen ältere Keimpflanzen und sterile Jungpflanzen auf entblößten Stellen.

Von den adulten vegetativen und generativen Pflanzen wurden 1999 fast genauso viele gefunden wie 1998 (211: 210). Nur auf der Fläche 6 entspricht die Abnahme um 4 Exemplare (17 %) wohl tatsächlich einem Rückgang (evtl. auch Fläche 4: Abnahme von 4 auf 3 Exemplare). Auf manchen der anderen Flächen war eine geringfügige Zunahme zu verzeichnen, die jedoch nicht auf etablierte Keimlinge, sondern auf oberirdische Trittschädigung durch Beweidung im Vorjahr zurückzuführen war. Die Mortalität der älteren vegetativen und generativen Pflanzen ist also auf den meisten Flächen außerordentlich gering. Nur bei starkem Bestandesschluß der Halbtrockenrasen ist eine Abnahme deutlich. Wegen des geschilderten vorübergehenden Ausfalls einzelner Pflanzen ist der Rückgang oder die Zunahme der Bestände nur nach einer mehrjährigen Kontrolle zuverlässig zu bestimmen.

4.6 Übergangswahrscheinlichkeiten

Aus Abb. 4 geht hervor, mit welcher Wahrscheinlichkeit eine Pflanze im nächsten Jahr in eine andere Größenklasse übergeht. Hier sind 220 markierte Pflanzen aus allen Untersuchungsflächen zusammengefaßt, dazu die 32 beobachteten Keimlinge.

Auffällig ist vor allem die geringe Wahrscheinlichkeit (15 %) des Übergangs der vegetativen Pflanzen in das generative Stadium. Darin äußert sich die lange Dauer des vegetativen Stadiums. Unter den vegetativen Pflanzen sind aber auch einige, die bereits einmal geblüht haben. Von den Pflanzen mit nur einem Blütentrieb bilden nämlich 86 % im darauffolgenden Jahr nur eine Rosette und keine Blüten-

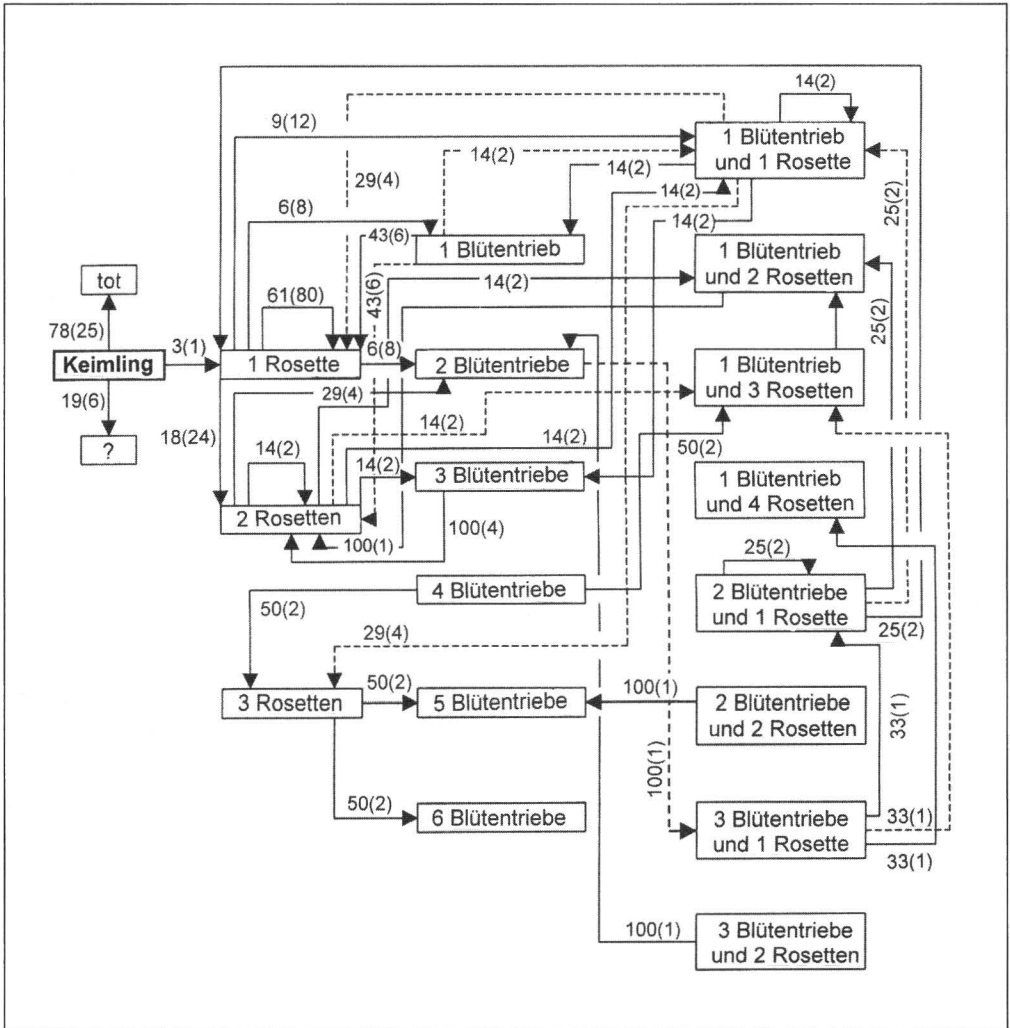


Abb. 4: Übergangswahrscheinlichkeiten (in %) der Größenklassen, ermittelt aus allen wiedergefundenen Pflanzen und den Keimlingen in den 12 Untersuchungsflächen. In Klammern die absoluten Zahlen.

köpfchen, sie fallen also in das vegetative Stadium zurück. So sind unter den vegetativen Pflanzen viele, die bereits einmal geblüht haben. Die Pflanzen mit mehreren Blüetrieben und mindestens einer zusätzlichen Blattrosette blühten mit 2 Ausnahmen auch im Folgejahr, nur die Zahl der Blüetriebe änderte sich. Offenbar verbraucht die Blütenbildung bei schwachen Pflanzen die Assimilatreserven in so hohem Maße, daß sie danach wenigstens ein Jahr aussetzen müssen. Wegen solcher Schwankungen ist auch die Zahl der Blütenköpfe nur als Durchschnittswert aus vielen Pflanzen ein Fitnesskriterium. Da die Köpfe im Herbst angelegt werden, hängt der Blütenansatz von den Bedingungen des Jahres vor der Blüte ab.

4.7 Saisonale Entwicklung

Das Phänogramm (Abb. 5) zeigt die durchschnittlichen Daten für die Keimung, den Laubaustrieb, die Lebensdauer der Rosettenblätter, die Anlage der Blüten, die Anthese, die Fruchtreife und die Dissemination.

Die Innovationsknospen werden im Spätsommer angelegt. Im November sind sie etwa 3 mm groß und enthalten einige Niederblätter als Knospenschutz, die Blattanlagen und evtl. die Anlage des Blütenköpfchens. Der Laubaustrieb beginnt erst in der zweiten Aprilhälfte, also im Vergleich mit anderen Stauden relativ spät, er verläuft aber ziemlich rasch. Im Lauf eines Monats wird die Blattrosette voll ausgebildet. Ende April erfolgt auch die Keimung. Bei Keimlingen erstreckt sich die Blattbildung über 3 Monate. Die Sproßstreckung der generativen Pflanzen ist Ende Mai bemerkbar, sie vollzieht sich dann rasch von Mitte Juni bis Mitte Juli. Ende Juli beginnt die Anthese, die Vollblüte fällt auf Mitte August (in den Bayerischen Alpen auf Ende August, SÖYRINKI 1954), die letzten Köpfchen verblühen Anfang September. Ende Oktober vergilbt das Laub und stirbt ab. Wenig später beginnt die Dissemination, die sich über den ganzen Winter hinzieht (Wintersteher).

Die vegetative Entwicklung von *Carlina acaulis* ist also im Vergleich mit anderen Stauden der Halbtrockenrasen auf einen relativ kurzen Zeitraum zusammengedrängt. Die Anlage der Blüten beginnt für eine spätblühende Staude relativ früh (bei den meisten Spätsommerblüherern erst im späten Frühjahr), das ist jedoch typisch für Pflanzen der Bergstufe und der kalten Breiten.

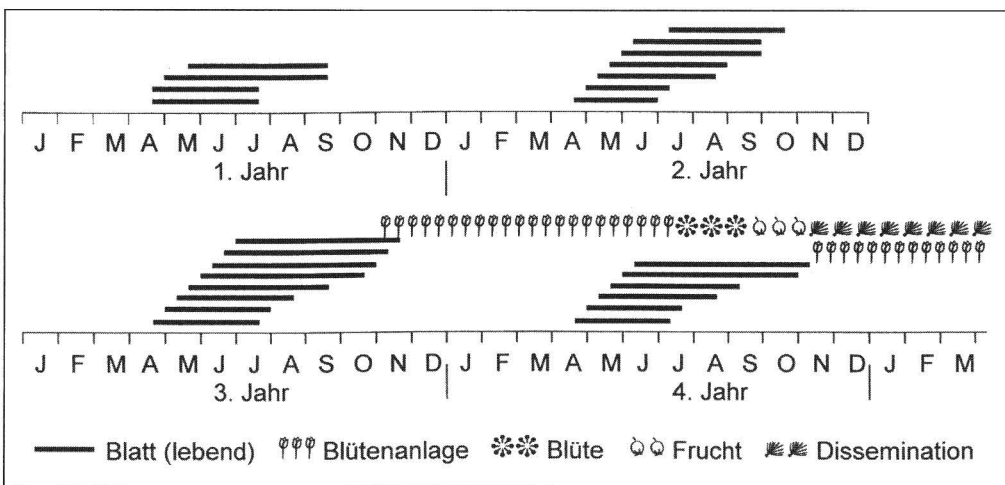


Abb. 5: Phänogramm von *Carlina acaulis* in Mitteldeutschland. Die Streckung der Blütentriebe beginnt Mitte Juni und ist Mitte Juli nahezu abgeschlossen. Die Vollblüte fällt auf Mitte August, bis zur Reife der Achänen verstreichen 10 Wochen. – Die mit den waagerechten Linien angegebene Blattzahl der Rosetten gilt für Jungpflanzen, die gerade in das generative Stadium übergehen. Das vegetative Stadium kann am Standort wesentlich länger dauern als angegeben (5-10 Jahre).

4.8 Generative Reproduktion

Die Zahl der Blüten und damit der Samenanlagen schwankt zwischen 140 und 500 pro Köpfchen. Die Auszählung von 21 zufällig ausgewählten Köpfchen ergab einen Mittelwert von 270 Blüten. Dieses "weibliche Angebot" ist mit dem Köpfchendurchmesser korreliert: Köpfchen von <3 cm Durchmesser haben <200 Blüten, bei 3-4 cm im Mittel 255 Blüten, bei 4-5 cm im Mittel 410 Blüten und bei 5-6 cm im Mittel 490 Blüten (21 Blütenköpfchen ausgezählt). Nach der Zählung der Pollenkörner liegt eine

Pollenlimitation nicht vor, möglicherweise aber eine Bestäuberlimitation, denn von den Bestäubern (besonders Hummeln, aber auch Dipteren und Falter) steht etwa die Hälfte der Arten in mehreren Bundesländern in den Roten Listen.

Der Hauptgrund für die beobachtete geringe Keimfähigkeit (im Mittel bei 2000 Achänen 23 %) aber ist offenbar die Schädigung der Köpfchen durch Larven von Dipteren und Käfern (Curculioniden; Artenliste bei MEUSEL et KÄSTNER 1990), die das Rezeptakulum ausfressen. Auf 7 Untersuchungsflächen wurden insgesamt 70 Köpfchen auf Insektenbefall untersucht. Davon waren in den einzelnen Flächen 45-100%, im Mittel 77% befallen.

Die Zahl der Köpfchen/m² lag 1998 durchschnittlich bei 1,5, 1999 bei 1,43, sie schwankte zwischen 0 und 4,2. Legt man einen mittleren Anteil von etwa 75 keimfähigen Achänen pro Köpfchen zugrunde, so schwankt die Zahl der keimfähigen Achänen pro Quadratmeter in den untersuchten Flächen zwischen 0 und 320 und liegt im Mittel bei etwa 100. Verglichen damit ist die Zahl der jährlich beobachteten Keimlinge mit 0,14/m² sehr gering.

5 ZUSAMMENFASSUNG

NICKSTADT, A.; JÄGER E. J: Beiträge zur Populationsbiologie der Silberdistel (*Carlina acaulis* L.). – Hercynia N. F. 33 (2000): 245-256.

Die Silberdistel (*Carlina acaulis* L) steht in Deutschland unter Naturschutz und ist in mehreren Bundesländern gefährdet. Ihre Lebensgeschichte, der Jahreszyklus und die Populationsdynamik wurde in den Jahren 1997 – 1999 auf 12 Untersuchungsflächen in Mitteldeutschland untersucht. Das Keimlings-Aufkommen ist am Standort sehr gering (im Durchschnitt 0,14 /m²). Zudem können sich nur sehr wenige Keimlinge etablieren, über 90% sterben im ersten Lebensjahr. Die potentielle Lebensdauer der Pflanze beträgt mindestens 50 Jahre. Der Übergang ins generative Stadium (erster Blütenansatz) ist eng mit der assimilierenden Blattfläche korreliert. Die Blüten werden bereits im Herbst des Vorjahres angelegt. Die Dauer des vegetativen Stadiums (am Standort etwa 5-10 Jahre?) konnte nicht genauer bestimmt werden. Junge generative Pflanzen setzen meistens nach Ausbildung des ersten Blütenköpfchens wieder ein Jahr mit der Blütenbildung aus. Das Populationswachstum wird durch Beweidung gefördert, obwohl die jungen Köpfchen von Schafen und Ziegen gefressen werden. Schädigungen durch den Tritt der Weidetiere werden leicht durch regenerative Bildung von Wurzelsprossen kompensiert. Dagegen stellt eine hohe und dicht schließende Vegetationsdecke der Halbtrockenrasen eine große Gefahr für die Starklichtpflanze *Carlina acaulis* dar. Wenn unter diesen Bedingungen zunächst besonders lange Blätter, hohe Blütentriebe und auch große Köpfchen gebildet werden, kann das nicht als Zeichen hoher Fitness der Population gewertet werden.

6 DANKSAGUNG

Wir danken den Naturschutzbehörden in Sachsen-Anhalt und Thüringen für die Unterstützung der Arbeiten und Frau Prof. Dr. I. HENSEN für zahlreiche Hinweise zum Manuskript.

7 LITERATUR

- BENKERT, D.; FUKAREK, F.; KORSCH, H. (1996): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Ostdeutschlands. – Jena, Stuttgart, New York.
- BONN, S.; POSCHLOD, P. (1998): Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas: Grundlagen und kulturhistorische Aspekte. – Wiesbaden.
- ELLENBERG, H.; WEBER, H. E.; DÜLL, R.; WIRTH, V.; WERNER, W.; PAULISSEN, D. (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – Scripta Geobotanica (Göttingen) 18: 1-258.

- GARVE, E. (1994): Atlas der gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. – Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen (Hannover) **30/1-2**: 1-895.
- HERDAM, H. (1993): Neue Flora von Halberstadt. – Quedlinburg: Botan. Arbeitskreis Nordharz.
- JÄGER, E. J.; MÖRCHEN, G. (1977): Morphometrische Untersuchungen zur Fremdfaktorindikation an *Cirsium acaule* und *Euphorbia cyparissias*. – Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-nat. R. **26/H. 4**: 115-122.
- KUTSCHERA, L.; LICHTENEGGER, E. (1992): Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. - Stuttgart, Jena, New York.
- MEUSEL, H. (1952): Über Wuchsform, Verbreitung und Phylogenie einiger mediterran-mitteleuropäischer Angiospermen-Gattungen. – Flora **139**: 333-393.
- MEUSEL, H.; KÄSTNER, A. (1990,1994): Lebensgeschichte der Gold- und Silberdisteln – Monographie der mediterran-mitteleuropäischen Compositengattung *Carlina*. Band 1 u. 2. – Wien, New York.
- MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1986): Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. – Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich **65**: 1-268.
- NEUMANN, St. M. (1999): Populationsbiologische und autökologische Untersuchungen an *Carlina acaulis* ssp. *caulescens* (LAM.) SCHÜBLER et MARTENS 1834 im geographischen Vergleich. – Diplomarb. Univ. Göttingen.
- NICKSTADT, A. (2000): Populationsbiologie und ökologische Morphologie der Halbtrockenrasenart *Carlina acaulis* L. – Diplomarb. Univ. Halle.
- POSCHLOD, P.; JACKEL, A.-K. (1993): Untersuchungen zur Dynamik von generativen Diasporenbanken von Samenpflanzen in Kalkmagerrasen. – Flora **188**: 49-71.
- SÖYRINKI, N. (1954): Vermehrungsökologische Studien in der Pflanzenwelt der Bayerischen Alpen. – Ann. Bot. Soc. Vanamo **27**: 1-232.
- THOMPSON, K.; BAKKER, J. P. ; BEKKER, R. M. (1997): The soil seed banks of North West Europe. – Cambridge.
- WITTRICK, V. B. (1884): Über Wurzelsprossen bei krautartigen Gewächsen, mit besonderer Rücksicht auf ihre verschiedene biologische Bedeutung. – Botanisches Centralblatt **17**: 227-232, 258-264.

Manuskript angenommen: 1. Juni 2000

Anschriften der Autoren:
Dipl.-Biol. Anja Nickstadt
August-Bebel-Str. 9
06108 Halle

Prof. Dr. Eckehart J. Jäger
Martin-Luther-Universität Halle
Institut für Geobotanik und Botanischer Garten
Neuwerk 21
06108 Halle