

Zur Diasporenausbreitung von *Cymbalaria muralis* (Scrophulariaceae)

THOMAS JUNGHANS

Summary

Dispersal in *Cymbalaria muralis* can be interpreted as a two-stage process first of which is the well-known blastochorous mechanism leading to diaspore deposition in the vicinity of the parent plant depending on pedicel growth, availability and number of safe sites and competence between capsules, seeds and seedlings etc. The resulting small number of safe-site dispersed diaspores and the limited distances from the parent plants compensates thereby for the great seed losses of capsules that failed to reach safe sites. But observations in the field indicate that such diaspores are not only subject to highly incidental and unusual dispersal events. A great variety of factors like the asynchrony of dehiscence, hygroscopic movements of capsule teeth, the formation of seed clusters, different patterns of seed germination due to seed size and surface structure including germination of the basifix seed, the use of seeds and capsules as diaspores etc. provide complex functional interactions enabling the species to take advantage of a broad range of biotic and abiotic dispersal vectors influencing dispersal patterns in space and time. With partitioning the reproductive effort between those diaspores that failed to reach a safe site (enabling a potential long-range seed dispersal to colonize new habitats) and those that replace existing individuals allowing only a limited population growth *Cymbalaria muralis* maximizes dispersal economy by combining the benefits from both strategies.

Stichwörter: Ausbreitung, Autochorie, *Cymbalaria*, Diaspore, Sekundärstandorte.

1. Einleitung

Die Gattung *Cymbalaria* ist mit neun kurzlebig-perennierenden, krautigen Arten vor allem im Mittelmeergebiet verbreitet (FISCHER 2004). *Cymbalaria muralis*

besiedelt ursprünglich Kalkfelsen der Gebirge Norditaliens und der nördlichen Adriagebiete, wo die Art chasmophytisch in Spalten und Ritzen von nicht zu stark besonnten, etwas feuchten Felsen wächst (HARTL 1965, PIGNATTI & FEDERICI 1989, ARRIGONI 1997). Aufgrund der mindestens seit dem 16. Jahrhundert erfolgten Nutzung als Zier- und Heilpflanze (z.B. BRETTHAUER 1991, JUNGHANS 2003a) – wobei auch eine frühere unbeabsichtigte Einführung nach Mitteleuropa durch die Römer oder entlang der südlichen Handelsrouten während des Mittelalters denkbar ist (HEINIS 1964) – ist das Mauer-Zimbelkraut heute fast weltweit verbreitet, wobei unter den Sekundärstandorten vor allem die agriophytischen Vorkommen an Mauern charakteristisch sind, da hier ähnliche vegetations- und standortökologische Bedingungen herrschen wie an den natürlichen Wuchsorten (DEHNEN-SCHMUTZ 2001, LOHMEYER & SUKOPP 2001). Im Gegensatz dazu werden natürliche Felshabitate, wie sie z.B. in Baden-Württemberg durchaus zahlreich vorhanden sind, in der Regel nicht sekundär besiedelt (PHILIPPI 1996). Für die in Deutschland vorkommenden, regional z.T. als gefährdet erachteten Bestände von *Cymbalaria muralis* (HAEUPLER & MUER 2000) stellen die in der Kulturlandschaft und im Siedlungsraum vorhandenen Mauern aufgrund ihrer großen Strukturvielfalt eine Vielzahl von Refugialräumen als Erhaltungs- und Anreicherungsbiotope zur Verfügung und unterstreichen so deren Bedeutung für Naturschutz, Umweltdidaktik, geobotanische Forschung etc. (z.B. SEGAL 1969, OBERDORFER 1975, PAYNE 1978, DARLINGTON 1981, JAHNS 1985, BRANDES 1987, GRIMBACH 1987, KAIRIES & DAPPER 1988, PLACHTER & REICH 1988, WERNER et al. 1989, BRANDES 1992a, b, LIENENBECKER 1992, BRANDES 1995, 1996, 1997, HARD 1997, BRANDES et al. 1998, BRANDES & BRANDES 1999, HÖVELMANN 1999, KREMER & BELLMANN 2000, JUNGHANS 2001 a,b, BRANDES 2002, JUNGHANS 2002a,b,c, BRANDES 2003, JUNGHANS 2003a,c,d, 2004, JUNGHANS & FISCHER (im Druck)).

Bei den in Deutschland vorkommenden *Cymbalaria muralis*-Beständen handelt es sich zumeist um sehr artenarme Bestände ohne konstante Artenkombinationen, so dass die Art nicht Kennart einer eigenen Gesellschaft sein kann und somit auch nicht mehr als Basal- oder Fragmentalgesellschaft der Klasse *Asplenieta* bzw. der Ordnung *Parietarialia* eingestuft wird (BRANDES 1992a, BRANDES 1996).

Als Anpassung an die Anforderungen des ökologisch schwierigen Spaltenstandorts zeigt *Cymbalaria muralis* eine beachtliche morphologisch-physiologische Plastizität, die es der Art ermöglicht, unterschiedlich exponierte Mauern zu besiedeln (WERNER et al. 1989, HÖVELMANN 1999, JUNGHANS 2001a, 2002a, JUNGHANS & FISCHER (im Druck)). Außerdem werden im Laufe der Vegetationsperiode zunehmend geringere Wassergehalte in den Blättern toleriert, wodurch eine Austrocknungs-Toleranz während des Winters erreicht wird (ASCHAN & LÖSCH 1994). Bezüglich des Nitratgehaltes der Substrate zeigt sich *Cymbalaria muralis* indifferent (WERNER et al. 1989).

Bereits seit langer Zeit sind die unter Lichteinfluss erfolgenden Blüten- bzw. Fruchstielbewegungen bekannt, weswegen die Art als vielzitiertes Lehrbuch-Beispiel für Phototropismus gilt (z.B. SITTE et al. 1991: 444, BELL 1994: 267): Aufgrund der lichtinduzierten Umstimmung im basalen Bereich des Blütenstiels erfährt die dem Licht zugewandte Blüte nach der Befruchtung eine Richtungsänderung, so dass sich die nun negativ phototrope junge Frucht der Mauer zuwendet. Durch eine Verlängerung der Kapselstiele, bei der sich deren Länge mehr als verdoppelt, können die Kapseln geeignete Mikrohabitate, wie sie Mauerfugen und –spalten darstellen, erreichen (SCHMITT 1922, MÜLLER-SCHNEIDER 1983: 35, VAN DER PIJL 1969: 70, LEINS 2000: 316). Angesichts der für eine erfolgreiche Etablierung von Diasporen zu überwindenden Hindernissen, ermöglicht bzw. erleichtert die blastochore Selbstablage die Ausbreitung von Samen an sicheren Keimorten. Dabei lässt die autochore Samenablage nur ein beschränktes Populationswachstum im Nahbereich der Mutterpflanze zu (hierzu trägt selbstverständlich auch die vegetative Ausbreitung mittels sich selbst bewurzelnder Ausläufer bei, die hier allerdings nicht weiter berücksichtigt wird) und schließt

gleichzeitig durch die resultierenden geringen Ausbreitungsdistanzen die Besiedlung entfernter Standorte aus (WILLSON 1993). Auch wenn *Cymbalaria muralis* offensichtlich über keinerlei Einrichtungen zur Fernausbreitung verfügt (HARTL 1965), ist die Mittel- oder Weitreckenausbreitung generativer Diasporen jedoch die einzige Möglichkeit zum Austausch von Individuen zwischen verinselten Populationen bzw. zur Neubesiedlung entfernter Habitate (z.B. CAIN et al. 2000). Auch wenn sich die weltweite Verbreitung der Art auf die direkte oder indirekte Mithilfe des Menschen zurückführen lässt (z.B. gut dokumentierte Fälle von Ansalbungen (s. z.B. SEIDEL 1900, WAGENITZ 2000), muss die aktuelle Verbreitung in einem bestimmten Gebiet zumindest zum Teil auf natürlichen Ausbreitungsprozessen basieren, da die vorhandenen Bestände i.d.R. nicht ursächlich mit Anpflanzungen in Verbindung gebracht werden können und/oder auch Diasporenquellen fehlen bzw. die Art und Beschaffenheit der Standorte nicht auf eine Anpflanzung schließen lassen.

In den bisher vorliegenden Untersuchungen verschiedener *Cymbalaria*-Arten standen ausbreitungsbiologische bzw. –ökologische Aspekte nicht im Vordergrund (z.B. CUFODONTIS 1938, 1947, HEINIS 1964, HARTL 1965, SPETA 1986, 1989, ARRIGONI 1997, BIGAZZI & RAFFAELLI 2000) und ausbreitungsrelevante Strukturen (Samen und Kapseln) wurden zumeist nur wegen ihrer systematisch-taxonomischen Bedeutung untersucht (z.B. SUTTON 1988, BIGAZZI & RAFFAELLI 2000). Aus diesem Grund wurde die Diasporenausbreitung von *Cymbalaria muralis* näher untersucht (JUNGHANS 2001a, 2002b, 2003a,d, JUNGHANS & FISCHER (zum Druck angenommen), wobei die bisher vorliegenden Ergebnisse und Beobachtungen andeuten, dass die blastautochore Nahausbreitung lediglich einen ausbreitungsbiologischen Sonderfall darstellt und bestimmte Faktoren einen Mittel- oder Weitreckentransport von Diasporen begünstigen können, so dass die Fernausbreitung nicht ausschließlich unwahrscheinlichen und äußerst selten auftretenden Ausbreitungsereignissen, also einem chance-dispersal bzw. einer „Lotterie-Ausbreitung“, unterliegen müssen.

2. Methode

Da für die Mauergesellschaften im Südwesten Deutschlands nur wenige Angaben vorliegen (z.B. in BRANDES 1992, DEMUTH 1988, 2001:160ff) wurde die Mauervegetation im Raum Mannheim-Heidelberg (Baden-Württemberg) einer Inventarisierung unterzogen. Über eine Ergänzung der floristischen Erforschung der Region hinaus, sollten die erhaltenen Daten zu Populationsgrößen und Verbreitungsmustern vor allem als Grundlage für städtische Biotopschutzmaßnahmen dienen (JUNGHANS 2001a, 2002a, 2003c, 2004, JUNGHANS & FISCHER (im Druck)). Zusätzlich wurde die raum-zeitliche Dimension des Landschaftswandels und die damit einhergehenden Probleme für den Naturschutz exemplarisch für einen Teil des Untersuchungsgebietes dargestellt (JUNGHANS 2003b). Im Rahmen der Erfassung der Mauervegetation wurden an insgesamt neun Wuchsorten von *Cymbalaria muralis*, an denen die Art in größeren Beständen vorkommt, ausbreitungsökologische Untersuchungen durchgeführt. Hierzu wurden Blüten- und Fruchtstiele vermessen und die Anzahl von sicher-etablierten Kapseln mit der Gesamtanzahl einzelner Individuen verglichen. Ausbreitungsdistanzen von sicher-etablierten Kapseln wurden vermessen und die durchschnittliche Samenanzahl von gesammelten Kapseln bestimmt, um so das Samenausbreitungsmuster abschätzen zu können. Zur Beurteilung der Bedeutung sekundärer und tertiärer Ausbreitungsereignisse wurden Ablageorte von nicht-etablierten Diasporen herangezogen. Um potentiell ausbreitungsrelevante Aspekte möglichst vollständig zu erfassen, wurde an gesammelten Kapseln und Samen außerdem der Öffnungsmechanismus, die Samenfreisetzung, die Samengröße und -anzahl sowie die Samenoberfläche untersucht und durch Keimungsexperimente ergänzt.

3. Ergebnisse

Etwa fünf bis sechs Wochen nach erfolgter Bestäubung können die ersten dehiszierenden Kapseln beobachtet werden. Die Öffnung der Porenkapsel, die aus einem oberständigen, zweikarpelligen und coenokarp septierten Fruchtknoten hervorgeht, beginnt gewöhnlich damit, dass die zum Zeitpunkt der Dehiszenz hellbraunen und papierartig brüchigen Kapseln entlang einer quer, parallel zum Septum verlaufenden Linie im apikalen Bereich der Karpellwand aufreißen. Zeitlich unmittelbar darauf krümmen sich meist vier zahnchenartige Kapselwandstücke je Fruchtfach entlang längs verlaufender Linien nach oben und außen und mehrere Zähnnchen im Bereich des Septums nach oben und bilden so eine Pore (Siehe Fig. 5h in SUTTON 1988). Die sich maximal etwa 2mm nach außen umbiegenden Zähnnchen können sich an der Spitze auch leicht einrollen. In der Medianansicht deutlich zu erkennen ist die unterschiedliche Größe der beiden Fruchtfächer, wobei das adaxiale (=dorsale) Fach kleiner ist als das abaxiale (=ventrale) (Heterokarpidie, SPETA 1986). Diese Asymmetrie der Kapsel bedingt auch die zeitlich versetzte Öffnung der beiden Fächer, wobei sich das abaxiale Fach zuerst öffnet. Die Kapsel ist ca. 4mm breit (gemessen in der Medianebene) und auch etwa 4mm hoch (gemessen von der Kapselbasis zur Spitze des Septums). Vollständig geöffnet misst die Kapsel 5,5-6mm (in der Medianebene), Das größere Fach ist dabei ca. 3,5mm, das kleinere 2-2,5mm breit (gemessen vom Septum bis zur Zähnnchenspitze in der Medianebene).

Die Kapselöffnung vollzieht sich nur in trockenem Zustand, wobei der zugrundeliegende Quellungs- und Entquellungsmechanismus reversibel verläuft. Bei Feuchtigkeit bleiben die Kapseln geschlossen, so dass, wenn überhaupt, nur ein sehr kleiner Porus geöffnet bleibt, durch welchen keine Samen die Kapseln verlassen können. Die erneute Öffnung einer befeuchteten Kapsel wird nach etwa zehn Minuten erreicht.

Etwa zwei Wochen nach simulierter erfolgreicher Etablierung der Kapseln in einem Anzuchtmedium (Petrischale mit Blumenerde) konnte bei einigen Kapseln eine Abtrennung vom Stiel beobachtet werden: Die Kapseln lösen sich

dabei im Übergangsbereich zur Kapselbasis vom Fruchtsiel. Diese „Sollbruchstelle“ ist durch die dann aufgefaserte Fruchtsielspitze gut zu erkennen.

Die Oberfläche der hellbraunen bis schwärzlichen Samen erscheint durch dreidimensionale, deutlich hervortretende Strukturen stark skulpturiert. Diese gehen nach SPETA (1986) auf einzellige und unterschiedlich lange Epidermiszellen zurück. Die dicht gepackt liegenden Samen sind dadurch in einem fortgeschrittenen Stadium der Samenreife schon von außen gut zu erkennen, da die Kapselwand den Samen sehr eng anliegt. An der Basis der Fruchtfächer sitzt je ein Same (seltener sind zwei pro Fach bzw. gar kein Same vorhanden), der dort fixiert ist und auch bei der Öffnung der Kapsel nicht herausfällt (Basifixer Same, SPETA 1986). Aufgrund der stark skulpturierten Samenoberfläche können die Samen eines Fachs miteinander „verzahnen“ und so eine Art „Diasporenpaket“ bilden.

Die durchschnittliche Samenanzahl pro Kapsel beträgt $34,25 \pm 3,59$ und schwankt zwischen 29 und 37 (im Vergleich dazu gibt SPETA (1986) 39 Samen an).

Das Auskeimen der basifixen Samen konnte bestätigt werden, nachdem eine erfolgreiche Etablierung von Kapseln an sicheren Keimorten simuliert wurde. Um geeignete Keimorte zu erreichen, zeigen die Stiele der Kapseln postfloral eine beträchtliche Verlängerung. Mit durchschnittlich $4,206 \pm 0,74$ cm ($n=50$) sind die Stiele reifer Kapseln mehr als doppelt so lang wie die Blütenstiele ($2,068 \pm 0,27$ cm; $n=50$). Bei 17 zufällig ausgewählten Pflanzen betrug die durchschnittliche Kapselanzahl $32,5 \pm 19,46$, wobei die Zahl zwischen 13 und 66 stark variierte. Die Anzahl der Kapseln, die einen sicheren Keimplatz erreichten, lag bei mindestens 0 bzw. 5,6 % und maximal 50% ($n=110$ an einem sicheren Keimplatz abgelegte Kapseln).

An zwei verschiedenen Standorten erreichten 16,3% und 17,4% (durchschnittlich 16,9%) der Kapseln einen sicheren Keimort, wobei die Anzahl etablierter Kapseln von der Gesamtanzahl der Kapseln der Pflanzenindividuen abhängig war: Pflanzen, die insgesamt weniger Kapseln hervorbrachten erreichten höhere Etablierungswerte, während bei Pflanzen mit einer höheren Gesamtanzahl an Kapseln weniger Kapseln einen sicheren Keimplatz

erreichten (bei Individuen, die 1-35 Kapseln aufwiesen, erreichten durchschnittlich 21,8% von diesen einen sicheren Keimplatz, während Individuen, die zwischen 36 und 66 Kapseln bildeten, nur 15,2% von diesen einen sicheren Keimplatz erreichten). Außerdem fanden sich die höchsten Etablierungswerte (24%, 26,6% und 50%) bei Pflanzen, die 1-35 Kapseln bildeten. Hinsichtlich der Ausbreitungsdistanz etablierter Kapseln zeigt sich, dass die große Mehrheit der sicher-etablierten Kapseln (78,1%) mit einer errechneten Samenanzahl von 2924 Samen innerhalb von zehn Zentimetern im Umkreis der Mutterpflanze zu finden sind. Der sichere Keimort von 14,5% der sicher-etablierten Kapseln befindet sich zwischen 10 und 20 Zentimetern entfernt. 1% der Kapseln erreichen Entfernungen zwischen 20 und 30 Zentimetern und 6,4% der Kapseln erreichen einen sicheren Keimort, der zwischen 30 und 40cm vom Wuchsort der Mutterpflanze entfernt ist. Multipliziert man die durchschnittliche Samenanzahl pro Kapsel mit der Entfernung der sicher-etablierten Kapseln von der Mutterpflanze erhält man eine stark rechtsschiefe (leptokurte) Kurve (s. Abb. 1).

4. Diskussion

Aufgrund einer Umstimmung im basalen Bereich des Blüten- bzw. Kapselstiels orientiert sich die nunmehr negativ phototrope junge Fruchtkapsel bald nach erfolgreicher Bestäubung zu dunklen Fels- und Mauerspalten hin. Während der etwa fünf- bis sechswöchigen Reifungsphase verlängern sich die Kapseln in erheblichem Maße und versuchen so geeignete Keimorte (safe sites) zu erreichen. Wie Messungen von Blüten- und Kapseln zeigen, sind die Kapselstiele durchschnittlich mehr als doppelt so lang wie die Blütenstiele. Die Dehiszenz der reifen Kapsel vollzieht sich auf die oben beschriebene Weise nur in trockenem Zustand, wobei die xerochase Öffnung reversibel ist. Da die Karpelle ungleich groß sind (Heterokarpidie, SPETA 1986), öffnen sich die beiden Fruchtfächer nacheinander, beginnend mit dem größeren abaxialen Fach. Dies ist insofern von Bedeutung als ein sukzessives Freisetzen der Samen aus der Kapsel heraus erfolgen kann, bei der die Diasporen - abhängig

von den äußeren Wetterbedingungen - über einen längeren Zeitraum biotischen und/oder abiotischen Ausbreitungsvektoren ausgesetzt werden. Außerdem können so immer nur einige der Samen zur gleichen Zeit entlassen werden. Dieser Portionierungs-Effekt wird zudem durch die Ausgestaltung der Samenoberfläche begünstigt, so dass neben einzelnen Samen auch Agglomerationen („seed cluster“) von vier bis sieben Samen freigesetzt werden können. Angesichts der ungleichmäßigen Verteilung von zur pflanzlichen Besiedlung geeigneten Mikrohabitaten (RUSSEL & SCHUPP 1998) und der Schwierigkeiten, diese mittels Diasporen zu erreichen, mag es vorteilhaft sein, neben einzelnen Samen auch „Samenpakete“ auszubreiten. Zusätzlich können diese aber auch unnötigen Samenverlusten vorbeugen, indem sie als eine Art Barriere das Ausfallen der darunter befindlichen Samen verhindern.

Obwohl Kapseln selbst kleinste Hohlräume besiedeln können, ist die Anzahl der Kapseln, die einen sicheren Keimort erreichen mit durchschnittlich etwa 17% bemerkenswert niedrig. Kapseln können ferner von der Mutterpflanze unabhängig werden, indem sich ihr Stiel unterhalb der Kapselbasis von der Kapsel löst. So können neben Samen auch ganze Kapseln (einschl. des bzw. der basifixen Samen!) als Diasporen fungieren. Samen können portioniert entlassen werden oder in feuchter Umgebung in der Kapsel verbleiben, wo sie vor eventuellen Prädatoren geschützt sind. Abhängig von abiotischen (z.B. Temperatur, Feuchtigkeit etc.) und endogenen Faktoren wie die Dauer der Samenruhe etc. können die Samen über längere Zeiträume in ungekeimtem Zustand an geeigneten Keimplätzen in der Samenbank verbleiben. Dies ist von großer Bedeutung im Hinblick auf die zeitlichen Aspekte der Diasporenausbreitung innerhalb von Populationen (s. z.B. KADEREIT 1989, BONN & POSCHLOD 1998: 32, LEINS & EMIG 1999), besonders hinsichtlich der Wiederbesiedlung ge- bzw. zerstörter Standorte aus der Bodensamenbank. In diesem Zusammenhang spielt auch die unterschiedliche Samengröße und die Samenoberfläche eine wichtige Rolle. Der durch die unterschiedliche Samengröße (Heterospermie, SPETA 1986) bedingte Gehalt an Endosperm bietet den Samen doch sicher auch unterschiedliche Keimungsbedingungen: Aufgrund des größeren Gehalts an Endosperm dürften die Bedingungen zur Keimung am besten für die Samen mit den größten Embryos sein, die an der

Basis der Fruchtfächer fixiert sind (basifixe Samen, SPETA 1986). Das Auskeimen der mit dem größten Endosperm versehenen Samen im Schutze der Kapsel bietet zugleich einen sicheren Weg, die für das Überleben einer Population notwendige Mindestanzahl an Individuen an sicheren Keimplätzen sicherzustellen. Wie Beobachtungen bei *Agrostemma githago* zeigen (KADEREIT 1989), könnte die Dormanz der Samen von *Cymbalaria muralis* auch dadurch beeinflusst werden, dass eine Keimung erst bei höherem Feuchtegehalt des Substrates erfolgen kann, da nur dann ein hinreichender Kontakt zwischen Substrat und Samenoberfläche erfolgen kann, während die Samen auf trockenem Substrat durch die stark skulpturierte Oberfläche kaum mit diesem in Kontakt kommen.

Die blastautochore Ablage der Kapseln geht selbstverständlich mit sehr geringen Ausbreitungsdistanzen einher, so dass rund 78% der sicher etablierten Kapseln innerhalb eines Radius von 10cm um die Mutterpflanze einen Keimort finden. Betrachtet man die aus den Ausbreitungsdistanzen und der durchschnittlichen Samenanzahl pro Kapsel berechnete Diasporenausbreitungskurve (s. Abb. 1) erkennt man ein bei vielen Pflanzen gefundenes Muster: Während die große Mehrzahl der Diasporen in der direkten Umgebung der Mutterpflanze freigesetzt werden, nimmt deren Anzahl mit der Entfernung von der Mutterpflanze sehr schnell ab (z.B. SILVERTOWN & LOVETT DOUST 1993: 41, Abb. 3.5, WILLSON 1993, BONN & POSCHLOD 1998: 24, Abb. 3, FREY et al. 1999, LEINS & EMIG 1999). Die Tatsache, dass die Diasporenausbreitungskurve von *Cymbalaria muralis* (berechnet aus der Anzahl sicher-etablierter Kapseln bzw. Samen!) sich gut in das allgemeine Muster einfügt, zeigt dessen übergeordnete Bedeutung für die Ausbreitungsbiologie der Pflanzen. Eine Ausbreitung der Diasporen im Nahbereich der Mutterpflanze ist vor allem aus zwei Gründen sinnvoll: Zunächst einmal hat die Mutterpflanze die Eignung des Wuchsortes bereits selbst erfolgreich getestet. Zum anderen kann man annehmen, dass die Wahrscheinlichkeit einen geeigneten Wuchsort zu finden mit der Entfernung von der Mutterpflanze abnimmt, da dann limitierende Faktoren wie Konkurrenz, samen- oder fruchtfressende Tiere, veränderte mikroklimatische Bedingungen etc. zunehmend Bedeutung erlangen. Außerdem kann der auf den ersten Blick

nachteilige starke Konkurrenzdruck zwischen den Kapseln, Samen oder Keimlingen einer Pflanze bzw. zwischen benachbarten Pflanzen eine bedeutende Rolle als post-zygotischer Selektionsfaktor haben, indem die Fitness der Art erhöht wird, da sich nur die bestangepassten Individuen in relevantem Maße ausbreiten (s. z.B. LEINS & EMIG 1999).

83 Prozent der Kapseln (541 von 652 Kapseln mit (aus der durchschnittlichen Samenanzahl pro Kapsel berechneten) 18399 Samen) erreichen keinen sicheren Keimplatz aufgrund der großen Kapselkonkurrenz, der beschränkten Anzahl geeigneter Mikrohabitate etc. Allerdings müssen die an der Außenseite von Mauern aus nicht-etablierten Kapseln freigesetzten Samen nicht notwendigerweise verloren sein. Sie können aus geöffneten Kapseln heraus präsentiert werden oder auf der Blattoberfläche, auf Mauervorsprüngen oder am Mauerfuß abgelagert werden (sekundäre Samenpräsentation), wo abiotische (z.B. die Höhe des Wuchsortes in der Mauerwand, die Habitatstruktur, Wind und Regen etc.) oder biotische Faktoren wie Fressfeinde einen sekundären Effekt auf das Muster der Samenausbreitung haben können (im Gegensatz zu den Beobachtungen von DARLINGTON (1981) scheinen Ameisen keine Bedeutung für die Ausbreitung der Samen zu haben). Die anemochore Ausbreitung der von ihren Stielen abgetrennten Kapseln kann ebenso in gewissem Umfang zur Ausbreitung (Samen einschl. der basifixen, ausschließlich basifixe Samen, ausgekeimte basifixe Samen) beitragen wie z.B. die Ausbreitung durch Vögel, wobei die Samenpakete die Attraktivität gegenüber einzelnen Samen erhöhen können. Zudem konnten BRANDES & EVERS (1999) nachweisen, dass 55% der Samen von *Cymbalaria muralis* in bzw. unter Wasser keimen und bis zu 39 Tagen in diesem Medium lebensfähig waren. In gewässerreichen Landschaften können mittels hydrochorer Diasporenausbreitung somit große Entfernungen zurückgelegt werden.

Obwohl sich diese potentiellen Ausbreitungsereignisse einer genaueren Quantifizierbarkeit weitgehend entziehen, beeinflussen sie den Verlauf des rechten Abschnitts (der „tail“) der Diasporenausbreitungskurve in unbekanntem Maße und Dimension. Letztlich sind es nur (oder doch ganz überwiegend) die Diasporen, die im ersten Schritt des Ausbreitungsgeschehens zunächst keinen sicheren Keimplatz erreichen, die die Möglichkeit einer Mittel- oder gar

Weitstreckenausbreitung eröffnen. Und nur dies ermöglicht der Art bislang unbesetzte Wuchsorte zu besiedeln und den Genfluss zwischen isolierten Standorten aufrechtzuerhalten, mit entsprechenden Auswirkungen auf die genetische und demographische Struktur von Populationen (s. z.B. SILVERTOWN & LOVETT DOUST 1993: 115, BERHOLZ & POSCHLOD 1998). Die großen Diasporenverluste, die mit der Mittel- oder Fernausbreitung einhergehen, werden dabei durch den blastochoren Mechanismus kompensiert, bei dem nur eine kleine Anzahl von Kapseln einen sicheren Keimort in der unmittelbaren Nähe der Mutterpflanze finden, der geeignete Bedingungen für eine Samenkeimung und eine erfolgreiche Etablierung der Keimlinge bietet.

Literatur

- ARRIGONI, P. V. (1997): *Cymbalaria*. - In: PIGNATTI, S. (Hrsg.): *Flora d'Italia* 2: 548-549; Edagricole: Bologna.
- ASCHAN, G. & LÖSCH, R. (1994): Water relations of wall-fissure plants. - *Acta Oecologica* **15** (2): 151-164.
- BELL, A. D. (1994): *Illustrierte Morphologie der Blütenpflanzen*. - 335 S.; Ulmer: Stuttgart.
- BERHOLZ, A. & POSCHLOD, P. (1998): Genetische Aspekte fragmentierter Pflanzenpopulationen - Eine Übersicht. - In: BRANDES, D. (Hrsg.): *Vegetationsökologie von Habitatisolaten und linearen Strukturen*. Braunschweiger Geobotanische Arbeiten, Band 5, S. 61-67; Braunschweig.
- BIGAZZI, M. & RAFFAELLI, M. (2000): Taxonomy of two *Cymbalaria* species (Scrophulariaceae) endemic to Italy: *C. glutinosa* sp. nov. and *C. pubescens* (J. & C. Presl.) Cuf. - *Webbia* **54** (2): 193-205.
- BONN, S. & POSCHLOD, P. (1998): *Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas*. - 404 S.; Quelle & Meyer, UTB: Wiesbaden.
- BRANDES, D. (1987): Die Mauervegetation im östlichen Niedersachsen. - *Braunschw. naturkd. Schr.* **2** (4): 607-627.
- BRANDES, D. (1992a): *Asplenietea-Gesellschaften an sekundären Standorten in Mitteleuropa*. - *Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges.* **4**: 73-93.

- BRANDES, D. (1992b): Flora und Vegetation von Stadtmauern. - *Tuexenia* **12**: 315-339.
- BRANDES, D. (1995): The Flora of old town centres in Europe. - In: SUKOPP, H., NUMATA, M., HUBER, A.: *Urban Ecology as the Basis of Urban Planning*. - S. 49-58; SPB Academic Publishing bv: Amsterdam.
- BRANDES, D. (1996): Burgruinen als Habitatinseln. Ihre Flora und Vegetation sowie die Bedeutung für Sukzessionsforschung und Naturschutz dargestellt unter besonderer Berücksichtigung der Burgruinen des Harzgebietes. -*Braunsch. naturkd. Schr.* **5** (1): 125-163.
- BRANDES, D. (1997): Zur Ruderalvegetation von Estland. - *Tuexenia* **17**: 283-294.
- BRANDES, D., SCHRADER, H.-J., WEISHAUPT, A. (1998b): Die Mauerflora der Stadt Braunschweig.- *Braunsch. naturkd. Schr.* **5** (3): 629-639.
- BRANDES, D. & EVERS, C. (1999): Keimung unter Wasser - eine Strategie nur von Gebirgsschwemmlingen? - *Braunsch. naturkd. Schr.* **5** (4): 947-953.
- BRANDES, D. & BRANDES, E. (1999): The flora of Maltese walls. - <http://opus.tu-bs.de/opus/volltexte/1999/55>.
- BRANDES, D. (2002): Some remarks on the flora of walls and ruins in eastern Crete. - <http://opus.tu-bs.de/opus/volltexte/2002/291>.
- BRANDES, D. (2003): Contributions to the urban flora and vegetation of Strasbourg (France). - <http://opus.tu-bs.de/opus/volltexte/2003/517>.
- BRETTTHAUER, A. R. (1991): Isolierung und Identifizierung von Inhaltsstoffen aus *Linaria Cymbalaria* L. - 125 S.; Diss., Universität Basel.
- CAIN, M. L., MILLIGAN, B. G., STRAND, A. E. (2000): Long-Distance Seed Dispersal in Plant Populations. - *Am. J. Bot.* **87** (9): 1217-1227.
- CUFODONTIS, G. (1938): *Linaria* sect. *Cymbalaria* Chav. -In: HANNIG, E. & WINKLER, H. (Hrsg.): *Die Pflanzenareale*. 4. Reihe, Heft 6. - S. 69-71; Fischer: Jena.
- CUFODONTIS, G. (1947): Die Gattung *Cymbalaria* Hill. - *Bot. Not.* **2**: 135-156.
- DARLINGTON, A. (1981): *Ecology of walls*. - Heinemann: London.
- DEMUTH, S. (1988): Über zwei bemerkenswerte Mauerfarne an der Bergstraße. - *Carolinea* **46**: 135-136.

- DEMUTH, S. (2001): Die Pflanzenwelt von Weinheim und Umgebung. - 1. Aufl., 416 S.; Verlag Regionalkultur: Ubstadt-Weiher.
- DEHNEN-SCHMUTZ, K. (2001): Agriophyten auf Fels- und Mauerstandorten von Burgen. - In: BRANDES, D. (Hrsg.): Adventivpflanzen - Beiträge zu Biologie, Vorkommen und Ausbreitungsdynamik von gebietsfremden Pflanzenarten in Mitteleuropa. Braunschweiger Geobotanische Arbeiten, Band 8, S. 103-115; Braunschweig.
- FISCHER, E. (2004): Scrophulariaceae. - In: KUBITZKI, K. (Hrsg.): The Families and Genera of Vascular Plants. Band 7: Lamiales, S. 333-433; Springer: Berlin.
- FREY, W., HEINZ, S., HENSEN, I., PFEIFFER, T. (1999): Nahausbreitung bei Pflanzen - Ermittlung der Ausbreitungsweiten von Diasporen mittels Klebeplatten. - Bot. Jahrb. Syst. **121** (1): 75-84.
- GRIMBACH, N. (1987): Floristische Untersuchung der alten Stadtmauern von Zons. - Der Niederrhein (Krefeld) **54**: 161-171.
- HAEUPLER, H. & MUER, TH. (2000): Bildatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. 1. Aufl. - 759 S.; Ulmer: Stuttgart.
- HARD, G. (1997): Spontane Vegetation und Naturschutz in der Stadt. - Geogr. Rundschau **49**: 562-568.
- HARTL, D. (1965): *Cymbalaria* Hill. - In: HEGI, G. (ed.): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band VI (1), S. 63-68; Hauser: München.
- HEINIS, F. (1964): *Linaria cymbalaria* L. „Baselgät“. - Tätigkeitsber. Naturf. Ges. Basel. **23**: 37-42.
- HÖVELMANN, TH. (1999): Kartierung mauertypischer Vegetation im Stadtgebiet von Münster. - Pulsatilla **2**: 14-23.
- JAHNS, U. (1985): Grundlagen für den Schutz der Mauer- und Ruderalvegetation im Siedlungsbereich. - Diplomarbeit (unveröffentlicht), Inst. f. Landschaftspflege und Naturschutz, Univ. Hannover.
- JUNGHANS, TH. (2001a): Mauerfugen als Lebensraum für Farn- und Blütenpflanzen. Grundlagen zum Schutz der Mauervegetation im Raum Mannheim-Heidelberg. - Diplomarbeit (unveröffentlicht), Universität Koblenz.
- JUNGHANS, TH. (2001b): Bemerkenswerter Neufund der Efeu-Sommerwurz *Orobanche hederæ* in Heidelberg. - Carolinaea **59**: 129-130.

- JUNGHANS, TH. (2002a): Mauern als Modellökosysteme zur Vermittlung von Umweltwissen. - Biologen heute (Rundbr. d. Bayr. Landesverb.) **18** (1), Nr. 36: 57-66.
- JUNGHANS, TH. (2002b): Mauern - unbeachteter Lebensraum. Beispiel des Mauer-Zimbelkrauts. - Biologen heute **4**: 14-15.
- JUNGHANS, TH. (2002c): Lebendiges Mauerwerk - Erhalt und Förderung pflanzlicher Vielfalt an Mauern im Siedlungsbereich. - http://www.nabu.de/m09/m09_06/00751.html.
- JUNGHANS, TH. (2003a): Das Zimbelkraut - Heimvorteil durch Eigenantrieb. - Pharm. Unserer Zeit **32** (3): 268.
- JUNGHANS, TH. (2003b): Landschaftswandel und Naturschutz am Beispiel von Mannheim-Neckarau. --Badische Heimat **83** (3): 516-520.
- JUNGHANS, TH. (2003c): Mannheimer Mauern als Lebensräume für Pflanzen. - Badische Heimat **83** (3): 521-526.
- JUNGHANS, TH. (2003d): Untersuchungen zur Besiedlung von Mauern durch *Cymbalaria muralis*. - In: BRANDES, D. (Red.): Phytodiversität von Städten. 5. Braunschweiger Kolloquium. S. 17-18; Institut für Pflanzenbiologie und Universitätsbibliothek der TU Braunschweig.
- JUNGHANS, TH. (2004): Lebensräume aus Stein - Der spontane Pflanzenwuchs der Mauern in und um Heidelberg. In: HAAS, W., LAYER, G., NESER, K. H., RÜCKERT, H. (Hrsg.): Unser Land - Heimatkal. für Neckartal, Odenwald, Bauland und Kraichgau. S. 193-195; Verlag Rhein Neckar Zeitung GmbH: Heidelberg.
- JUNGHANS, TH. & FISCHER, E. (im Druck): Sekundärstandorte für Kormophyten im Siedlungsraum am Beispiel der Mauern im Raum Mannheim-Heidelberg (Baden-Württemberg). - In: MÜLLER, N. (Hrsg.): Biodiversität im besiedelten Bereich. - Schriftenreihe der Thüringer Landesanstalt für Umwelt und Geologie.
- JUNGHANS, TH. & FISCHER, E. (zum Druck angenommen): Aspects of seed dispersal in *Cymbalaria muralis* (Scrophulariaceae). - Beitr. Biol. Pflanzen.
- KADEREIT, J. W. (1989): Der Boden als Samenbank. - Biol. uns. Zeit **19**: 89-93.
- KAIRIES, M. & DAPPER, H. (1988): Mauern in Berlin (West) als Standort für Farn- und Blütenpflanzen. - Verh. Berl. Bot. Ver. **6**: 3-11.

- KREMER, B. P. & BELLMANN, H. (2000): Auch Mauerwerk ist Lebensraum. - Biologie uns. Zeit **30**: 97-104.
- LEINS, P. & EMIG, W. (1999): Über den Umgang der Blütenpflanzen mit ihren Samen. - Biol. uns. Zeit **29**: 330-335.
- LEINS, P. (2000): Blüte und Frucht. Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Phylogenie, Funktion, Ökologie. - 390 S.; Schweizerbart: Stuttgart.
- LIENENBECKER, H. (1992): Verbreitung und Vergesellschaftung der Mauerpflanzen im Stadtgebiet von Bielefeld. - Ber. Naturwiss. Verein Bielefeld u. Umgegend **33**: 247-269.
- LOHMEYER, W. & SUKOPP, H. (2001): Agriophyten in der Vegetation Mitteleuropas. - In: BRANDES, D. (Hrsg.): Adventivpflanzen - Beiträge zu Biologie, Vorkommen und Ausbreitungsdynamik von gebietsfremden Pflanzenarten in Mitteleuropa. Braunschweiger Geobotanische Arbeiten, Band 8, S. 179-220; Braunschweig.
- MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1983): Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. - 226 S.; Veröff. Geobot. Inst., Stiftung Rübel: Zürich.
- OBERDORFER, E. (1975): Die Mauerfugen-Vegetation Siziliens. - Phytocoenologia **2**: 146-153.
- PAYNE, R. M. (1978): The flora of walls in south-eastern Essex. - Watsonia **12**: 41-46.
- PHILIPPI, G. (1996): *Cymbalaria* Hill 1756. - In: SEBALD, O., SEYBOLD, S., PHILIPPI, G., WÖRZ, A. (Hrsg.): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Band 5, S. 268-269; Ulmer: Stuttgart.
- PIGNATTI, S., FEDERICI, F. M. (1989): The synanthropic vegetation from the ecosystemic point of view. - Braun-Blanquetia **3**: 29-35.
- PLACHTER, H. & REICH, M. (1988): Mauern und Zäune als Lebensräume für Tiere. - Laufener Sem. beitr. **2/88**: 77-96.
- RUSSEL, S. K., SCHUPP, E. W. (1998): Effect of microhabitat patchiness on patterns of seed dispersal and seed predation of *Cercocarpus ledifolius* (Rosaceae). - OIKOS **81**: 434-443.
- SCHMITT, E. M. (1922): Beziehungen zwischen der Befruchtung und den postfloralen Blüten- bzw. Fruchtblöbewegungen bei *Digitalis purpurea*, *Digitalis ambigua*, *Althaea rosea* und *Linaria cymbalaria*. - Z. Bot. **14**: 625-675.

- SEGAL, S. (1969): Ecological Notes on Wall Vegetation. - 325 S.; Junk: Den Haag.
- SEIDEL, H. (1900): *Linaria cymbalaria*. In: Vorstadtgeschichten (= Erzählende Schriften 3), S. 103-116; Cotta: Stuttgart.
- SILVERTOWN, J. W. & LOVETT DOUST, J. (1993): Introduction to plant population biology. - 210 S.; Blackwell: Oxford.
- SITTE, P., ZIEGLER, H., EHRENDORFER, F., BRESINSKY, A. (1991): Strasburger - Lehrbuch der Botanik. - 1030 S.; Fischer: Stuttgart, Jena, New York.
- SPETA, F. (1986): Heterokarpidie, Dehiszenz, Heterospermie und basifixe Samen bei *Cymbalaria Hill* (Scrophulariaceae) und systematische Schlußfolgerungen. - *Phyton* **26**: 23-57.
- SPETA, F. (1989): Zur Morphologie und Karyologie von *Cymbalaria ebelii* (Cufod.) Speta (Scrophulariaceae, Antirrhineae). - *Phyton* **29**: 247-254.
- STARFINGER, U. & STÖCKLIN, J. (1996): Seed, Pollen, and Clonal Dispersal and Their Role in Structuring Plant Populations. - *Prog. Bot.* **57**: 336-355.
- SUTTON, D. A. (1988): A revision of the tribe Antirrhineae. - 575 S.; Oxford University Press: Oxford, London.
- VAN DER PIJL, L. (1969): Principles of Dispersal in Higher Plants. - 153 S.; Springer: Berlin, Heidelberg, New York.
- WAGENITZ, G. (2000): Über das Wort „Ansalben“. - *Flor. Rundbr.* **34** (1): 25-27.
- WERNER, W., GÖDDE, M., GRIMBACH, N. (1989): Vegetation der Mauerfugen am Niederrhein und ihre Standortverhältnisse. - *Tuexenia* **9**: 57-73.
- WILLSON, M. F. (1993): Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. - *Vegetatio* **107/108**: 261-280.

Danksagung

Mein herzlicher Dank gilt:

Herrn Prof. Dr. Dietmar Brandes (Braunschweig) für das Überlassen von Kopien und Sonderdrucken zur Mauervegetation sowie für die Einladung zur Braunschweiger Tagung „Phytodiversität von Städten“ im Jahre 2003.

Herrn Prof. Dr. E. Fischer (Koblenz) für die ausgezeichnete Zusammenarbeit.

Herrn Prof. Dr. P. V. Arrigoni (Florenz) und Herrn Prof. Dr. M. Bigazzi (Florenz) für Literaturhinweise und zahlreiche Mitteilungen zu Standorten verschiedener *Cymbalaria*-Arten in Süd- und Mittelitalien, Sizilien, Sardinien und Korsika.

Herrn Dr. habil. P. Hanelt (Gatersleben) für den Hinweis auf den Schriftsteller Heinrich Seidel.

Abb. 1: Diasporenausbreitungskurve von *Cymbalaria muralis* (n=652 sicher-etablierte Kapseln mit einer errechneten Anzahl von 22168 Samen)

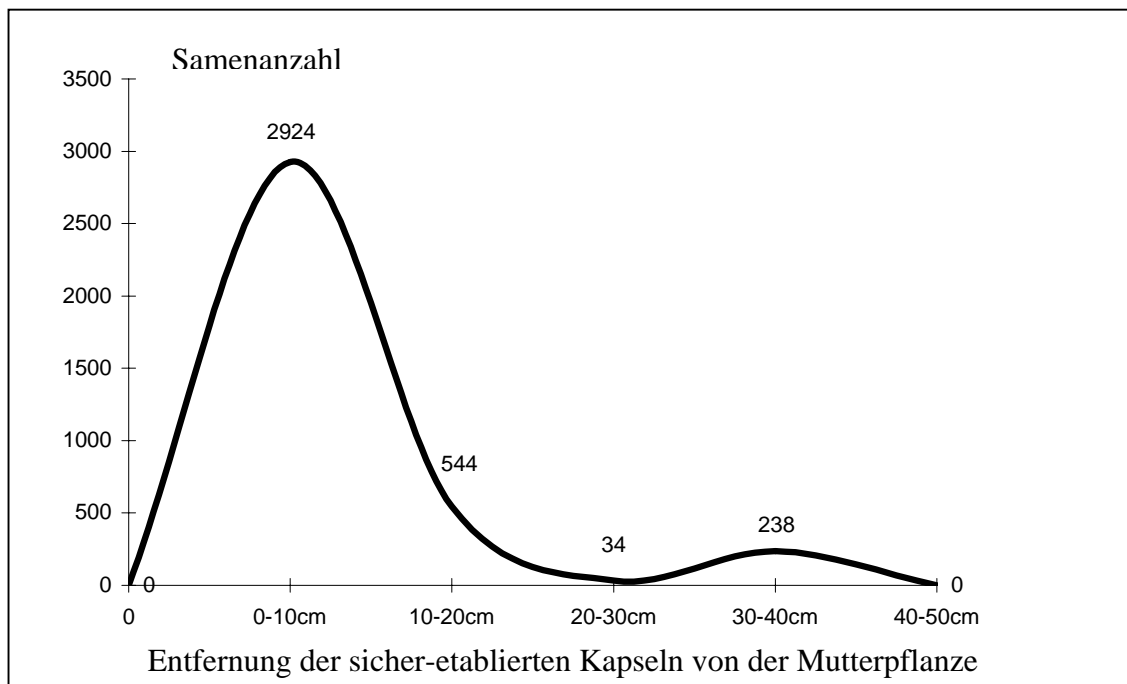


Abb. 2



Die Samen von *Cymbalaria muralis* können sekundär in Mauernischen (links) oder z.B. auch aus der Kapsel heraus präsentiert werden (rechts).



Durch eine feste Verzahnung der Samenoberflächen können mehrere Samen gemeinsam als „Diasporenpaket“ ausgebreitet werden (links). Auch die starke Konkurrenz der Kapseln untereinander sorgt dafür, dass nur relativ wenige Samen einen sicheren Keimplatz erreichen (rechts).



Die asynchrone Dehiszenz der Kapseln bedingt eine sukzessive Freisetzung der Samen. Während sich das adaxiale Fach (rechts oben) erst öffnet, hat das abaxiale seine Samen bereits entlassen (links). Auskeimen des basifixen Samens im Schutze der Kapsel (rechts).



Der blastautochore Mechanismus geht mit sehr geringen Ausbreitungsweiten einher: Die große Mehrzahl der Samen verbleibt im Nahbereich der Mutterpflanze (links). Kapseln können sich an ihrer Basis vom Stiel trennen und so auch als Diasporen fungieren (rechts).