

# Die *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft im südostspanischen Trockengebiet – Lebensstrategien in einer mesomediterranen Ersatzgesellschaft

– Isabell Hensen, Svenja Zuther –

## Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit beschreibt das Lebensstrategien-Gefüge in der *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft, einer mesomediterranen Ersatzgesellschaft auf aufgelassenen Ackerflächen, die heute stark beweidet werden. Grundlage der Analyse sind pflanzensoziologische Aufnahmen aus dem südostspanischen Trockengebiet. Für die Gewichtung der Lebensstrategien wurde der mittlere Gruppenmengenanteil herangezogen.

In der *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft dominieren Ausdauernde mit Fern- und Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten und Kurzlebige mit Fern- und Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten. Auffallend ist die starke Gewichtung der generativen Reproduktion und das polychore Ausbreitungsverhalten der Diasporen vieler Arten. Die Variabilität und Tendenz zur Risikoverteilung der Ausbreitung und Reproduktion veranschaulicht die klonal wachsende Art *Anthyllis cytisoides*. Ihre akantho-/sakkophoren Diasporen werden zum einen zoochor über größere Entfernungen transportiert, zum anderen durch den Wind verweht. Ihr Flugvermögen ist jedoch trotz des Lufteinschlusses und der hohen Expositionshöhe gering. Die harte, impermeable Fruchthülle, die den Samen umgibt, verhindert eine Massenkeimung der Diasporen unter ungünstigen Habitatbedingungen.

Für die Diasporen zahlreicher Arten der *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft wurde eine Verschleppung durch Ernteamaisen nachgewiesen. Davor geschützt sind viele Arten, die ihre Diasporen während des Sommers in einer am Sproß verbleibenden Diasporenbank lagern. Die Produktion schleimbildender oder sich einbohrender Diasporen sind weitere signifikante Mechanismen, die die sekundäre Verfrachtung von Diasporen verhindern.

Die Ersatzgesellschaft ist ökologisch bedeutsam, da *Anthyllis cytisoides* in der Lage ist, nährstoffverarmte Böden zu besiedeln und Luftstickstoff zu fixieren. Im Rahmen von Anpflanzungsmaßnahmen kann sie einen bedeutenden Beitrag leisten, um der zunehmenden Erosion und Desertifikation entgegenzuwirken.

## Abstract. Life strategies in the *Anthyllis cytisoides* community, a mesomediterranean substitute community of semi-arid southeastern Spain

The purpose of this study is to analyze the life strategy spectrum of the mesomediterranean *Anthyllis cytisoides* community, which colonizes former farming areas presently used as pasture land. The study is based on sociological relevés, carried out in the Province of Almería (southeastern Spain). The biological significance of the different life strategies is represented by the Mean group quantity fraction.

The *Anthyllis cytisoides* community is dominated by perennials and fugitives, both with long- and short-range dispersal and with sexual reproduction. Important characteristics are the high significance of sexual reproduction and the polychorous dispersal capacity. Variability and the tendency towards scattering the risk of dispersal and reproduction are best represented by the dominant species *Anthyllis cytisoides*. This shrubby *Fabaceae* produces akantho-/saccophorous diaspores equally adapted to zoo- as well as anemochorous dispersal. Their flight efficiency is low, however, despite the inclusion of air and their exposition height. The hard, impermeable fruit coat enclosing the seed protects the diaspores from mass germination under unfavorable habitat conditions.

The diaspores of a high percentage of species are collected by seed-harvesting ants. Significant mechanisms for avoiding heavy losses of diaspores are aestatiphory, the retention of seeds on the parent plant during the summer drought; myxospermy, development of a mucilaginous layer under humid conditions; and trypanocarp, drilling into the soil by hygroscopic movement.

The substitute community studied is of high ecological value because of its contribution to soil fertilization. Therefore, in the struggle against progressing erosion and desertification, biotope protection has to be aimed at supporting this shrubland community.

**Keywords:** *Anthyllis cytisoides*, dispersal, life strategies, reproduction, semi-arid southeastern Spain, substitute community.

## 1. Einleitung

Die im Südosten von Spanien gelegene Provinz Almería ist die trockenste Region Europas. Eine der dominanten Landschaftselemente am Fuße der Südabdachung der Sierra de los Filabres (Abb. 1) ist die *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft. Diese artenreiche Ersatzgesellschaft besiedelt vorwiegend ehemalige Ackerflächen, die heute als Viehweide genutzt werden. Ihr Erscheinungsbild wird geprägt durch die bis zu 1,5 m hohen, im Frühjahr leuchtend gelb blühenden Sträucher von *Anthyllis cytisoides* (Abb. 2).

Die vorliegende Arbeit analysiert das Lebensstrategien-Gefüge der *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft im Sinne des Klassifizierungsvorschlags von FREY & HENSEN (1995a). Die synthetische Untersuchung von Lebensstrategien als ein „Komplex gemeinsam erworbener Anpassungsmerkmale“ (STEARNS 1976, DURING 1979) umfaßt neben der Lebensdauer und Lebensform auch das Ausbreitungs- und Reproduktionsverhalten der am Gesellschafts-Aufbau beteiligten Arten. Im südostspanischen Trockengebiet sind es vor allem die geringen Niederschläge, hohe Sommertemperaturen und die Aktivität von Ernteameisen, die sich auf den Regenerationserfolg der hier siedelnden Arten auswirken (Abb. 3, 4; vgl. HENSEN 1999a, b). In Gebieten mit einer ausgeprägten Trockenperiode werden Diasporen daher mit sehr unterschiedlichen, oftmals lebensfeindlichen Standortbedingungen konfrontiert, je nachdem, zu welcher Zeit sie ausgebreitet werden. Das Überleben der Vegetation unter extremen Habitatgegebenheiten ist damit eng verbunden mit einer Anpassung ihres Ausbreitungs- und Reproduktionsverhaltens. Verschiedene Mechanismen müssen gewährleisten, daß Keimung und Keimlingsentwicklung zur rechten Zeit und am richtigen Ort stattfinden (GUTTERMAN 1993).

Die Lebensstrategien-Analyse der *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft ist Teil eines Projektes, in dem die jeweils vorherrschenden Ausbreitungs- und Reproduktionsmechanismen in mediterranen Pflanzengesellschaften entlang eines Höhengradienten im südostspanischen Trockengebiet untersucht werden. Die Erweiterung pflanzensoziologischer Aufnahmen durch populationsbiologische und synstrategische Daten ermöglicht die Erstellung funktionaler Gruppen mit gleichen Strategien zur Inbesitznahme, Etablierung, Besiedlung und Wiederbesiedlung potentiell geeigneter Standorte. Wie die Arbeiten von z. B. FREY & KÜRSCHNER (1991, 1995a, b), FREY & HENSEN (1995 b), HENSEN (1997, 1998, 1999a, b), HENSEN & KENTRUP (1998) sowie SCHRAMM (1998) zeigen, können Lebensstrategien-Analysen dazu beitragen, zu einem besseren Verständnis der ökologischen Anpassungen und Überlebensmechanismen in extremen Lebensräumen zu gelangen.

## 2. Das Untersuchungsgebiet

Die Aufnahmeflächen für die vorliegende Untersuchung befinden sich am Fuße der Sierra de los Filabres, etwa 40 km nordöstlich von Almería (südostspanisches Trockengebiet, 37°08'N, 2°25'W, 680–1000 m ü. M.; Abb. 1). Die Sierra de los Filabres besteht vorwiegend aus Silikatgestein (vor allem Glimmerschiefer und Quarzite); Karbonatgestein ist nur kleinflächig vorhanden (Mapa Geológico de España; nach PEÑAS 1997). Das Untersuchungsgebiet liegt etwa auf der 300 mm-Isohyete. Wie Abb. 3 zeigt, sind die Menge und monatliche Verteilung der Niederschläge allerdings sehr variabel. Die Monate Juni bis September sind in der Regel durch Trockenheit gekennzeichnet, während der Oktober als der regenreichste Monat gilt (vgl. CABELLO 1997). Die durchschnittliche Jahrestemperatur im Untersuchungsgebiet beträgt 15,5–16,5 °C (PUIGDEFÁBREGAS et al. 1996).

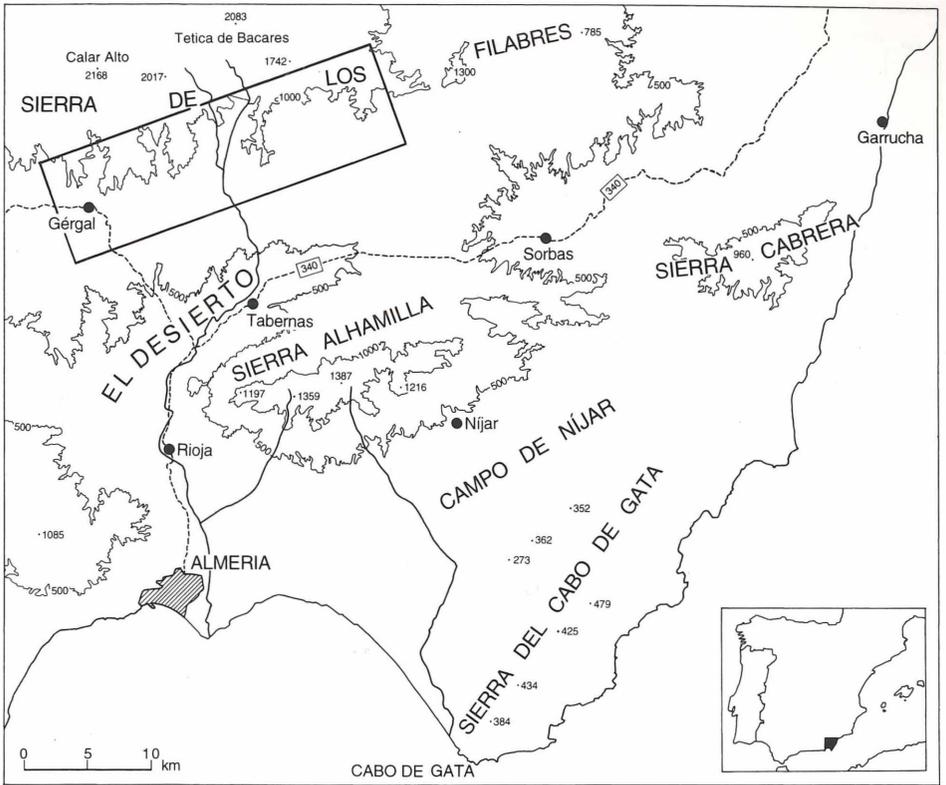


Abb. 1: Lage des Untersuchungsgebietes.



Abb. 2: Die *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft.

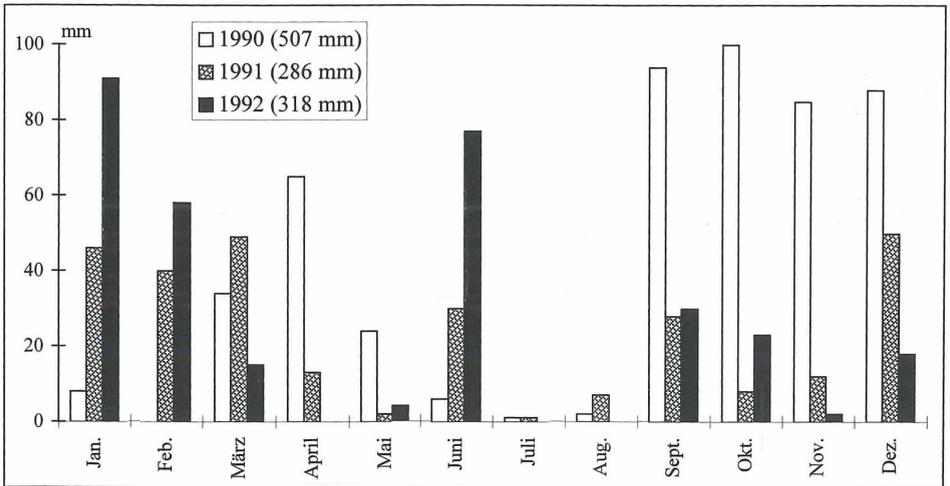


Abb. 3: Monatliche Verteilung der Niederschläge im Untersuchungsgebiet (Rambla Honda, 630 m ü. M., nach PUIGDEFÁBREGAS et al. 1996, leicht verändert).

### 3. Material und Methoden

#### 3.1 Vegetations- und Standortsanalyse

Die biologische Gewichtung des Strategiengefüges einer Pflanzengesellschaft beruht auf der Erfassung von Artmächtigkeit und Stetigkeit der vorkommenden Arten. Die vegetationskundliche Analyse der *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft wurde von Mai bis Juli 1997 durchgeführt und umfaßt 24 homogene Probestellen einer durchschnittlichen Fläche von 25 m<sup>2</sup>. Die Schätzung der Artmächtigkeit der Phanerogamen erfolgte in Anlehnung an BRAUN-BLANQUET (1964; beschrieben in DIERSCHKE 1994, FREY & LÖSCH 1998). Die Nomenklatur der Arten richtet sich nach TUTIN et al. (1968–1980, 1993; Flora Europaea Vols 1–5) und CASTROVIEJO et al. (1990–1997; Flora Ibérica Vols 2–5 und 8); zur Bestimmung der *Teucrium*-Arten wurde NAVARRO (1995) hinzugezogen. Die syntaxonomische Zuordnung der Arten folgt PEINADO et al. (1992). Moose und Flechten wurden nicht berücksichtigt.

Zur Charakterisierung der Böden wurden Messungen der pH-Werte, des Karbonatgehaltes nach Scheibler, der Wasserkapazität und des Gehaltes an organischer Substanz durchgeführt (Methodik nach STEUBING & FANGMEIER 1992). Untersuchungen der Gründigkeit als Maß für die durchwurzelbare Bodentiefe dienen der Beurteilung des Wasserhaushalts. Mit einem Data-Logger (Hotdog DT 1, ELPRO Meßtechnik GmbH) wurden der jährliche Verlauf und die Spanne der Bodentemperaturen in 1 cm Tiefe zwischen dem 11.06.1997 und dem 10.06.1998 aufgezeichnet.

#### 3.2 Bestimmung und Gewichtung der Lebensstrategien

Die Zuordnung einer Art zu einer bestimmten Lebensstrategie wurde aufgrund des Kriterienkatalogs (Tab. 1) ermittelt. Mit dem mittleren Gruppenmengenanteil (GM), definiert nach DIERSCHKE (1994, S. 290) bzw. FREY & HENSEN (1995a), läßt sich die biologische Relevanz der in den Pflanzengesellschaften auftretenden Lebensstrategien berechnen und werten und somit innerhalb der Gesellschaften eine Gewichtung vornehmen. Dabei sind die mittleren Deckungsprozente für r -, + 0,5 %, 1 2,5 %, 1m 2,5 %, 2a 10,0 %, 2b 20,0 %, 3 37,5 %, 4 62,5 %, 5 87,5 %. Die Beurteilung des Ausbreitungsverhaltens (Nicht-, Fern-, Nahausbreitung, Pendeln im Sinne von FREY & HENSEN 1995a) bezieht sich sowohl auf generative als auch auf vegetative Diasporen.

Tab. 1: Lebensstrategien-System.

1. Einjährige Pendler		EPe
Kurze Lebensdauer (annuell), ausgeprägte generative Reproduktion, vegetative Reproduktion fehlend, geringes Ausbreitungspotential der generativen Diasporen (Pendeln).		
2. Kurzlebige		Ku
Kurze Lebensdauer (annuell, bienn), ausgeprägte generative Reproduktion, vegetative Reproduktion fehlend oder selten, hohes Ausbreitungspotential der generativen Diasporen.		
3. Kryptophyten (= Geo-, Helo-, Hydrophyten)		K
Ausdauernd (perennierend), generative und vegetative Reproduktion häufig, Ausbreitungspotential der generativen Diasporen sippenspezifisch verschieden (Pendeln, Nah- und Fernausbreitung).		
4. Wenigjährige Pendler		WPe
Bienn oder wenigjährig (paucienn), generative Reproduktion häufig, vegetative Reproduktion selten, geringes Ausbreitungspotential der generativen Diasporen (Pendeln).		
5. Besiedler		B
Wenigjährig (paucienn) oder ausdauernd (perennierend), ausgeprägte generative Reproduktion, vegetative Reproduktion häufig, hohes Ausbreitungspotential der generativen Diasporen. Raumbesetzung des Habitats meist über vegetative Reproduktion.		
6. Ausdauernde Besiedler		AB
Ausdauernd (perennierend), hohe Absterberaten, ausgeprägte generative Reproduktion, vegetative Reproduktion selten, hohes Ausbreitungspotential der generativen Diasporen.		
7. Ausdauernde Pendler		APe
Ausdauernd (perennierend), ausgeprägte generative Reproduktion, vegetative Reproduktion häufig, geringes Ausbreitungspotential der generativen Diasporen (Pendeln).		
8. Ausdauernde s. str.		A
Ausdauernd (perennierend), generative und vegetative Reproduktion häufig, Ausbreitungspotential der generativen Diasporen sippenspezifisch verschieden (Nah- und Fernausbreitung, Nichtausbreitung).		
9. Ausdauernde mit Diasporenjahren		ADi
Baumarten, die nur zu bestimmten Zeiten fruchten (Mastjahre) und einen Stock von Jungpflanzen aufbauen. Generative Reproduktion häufig, Ausbreitungspotential der generativen Diasporen sippenspezifisch verschieden (Nah-, Fernausbreitung).		
Weitere Unterteilung		
<u>nach dem Ausbreitungsverhalten von generativen und vegetativen Diasporen</u>		
mit Fernausbreitung	F	z.B. AF
mit Nahausbreitung	N	AN
mit Fern- und Nahausbreitung	FN	AFN
<u>nach dem Reproduktionsverhalten</u>		
,mit generativem Reproduktionsverhalten	g	z.B. AF <sub>g</sub>
,mit vegetativem (s. str.) Reproduktionsverhalten	v	
,mit klonalem Reproduktionsverhalten	kl	
,mit passivem Reproduktionsverhalten	p	
,mit generativem und klonalem Reproduktionsverhalten bzw. andere Kombination	g, kl	

### 3.2.1 Klonales Wachstum und klonale Reproduktion

Bei allen Arten fand im Untersuchungsgebiet eine Überprüfung auf klonales Wachstum und klonale Reproduktion statt. Klonale Reproduktion ist definiert als die Fragmentation eines Genets in morphologisch ähnliche Ramets, die nach einer Abtrennung von der Mutterpflanze zur selbständigen Existenz fähig sind. Dieser Mechanismus führt zu einer lateralen Ausbreitung des Individuums (HENSEN 1997, FREY & LÖSCH 1998).

### 3.2.2 Ausbreitungsverhalten generativer Diasporen

Die Beurteilung des Ausbreitungsverhaltens der generativen Diasporen erfolgte auf Basis der jeweiligen Diasporen-Eigenschaften und von Gelände-Beobachtungen. Von allen vorkommenden Arten wurden, sofern vorhanden, generative Diasporen gesammelt und zur Bestimmung ihres Gewichtes jeweils 500 Stück ausgewogen. Zusätzlich erfolgte ein Test auf Myxospermie (Schleimbildung). Die Diasporen-Eigenschaften wurden nach JENNY (1995) klassifiziert:

- akanthophor: klettend
- elaiosomophor: mit einem Elaiosom versehen
- myxophor: bei Benetzung schleimend
- pogonophor: mit Haarschirm oder behaarter Granne
- pterophor: geflügelt
- sakkophor: mit Luftraum
- trypanophor: mit Drehbohrer
- keine: ohne ausbreitungsfördernde oder -hindernde Eigenschaft.

Da die Diasporen-Eigenschaften nicht unbedingt mit einer bestimmten Ausbreitungsweise korrelieren, wurde im Untersuchungsgebiet der primäre Ausbreitungsmechanismus bestimmt:

- Ballanemochorie: Diasporen werden ausgestreut
- Ballautochorie: Diasporen werden durch einen Explosionsmechanismus weggeschleudert
- Chamaeanemochorie: ganze Fruchtstände rollen über den Boden
- Dyszoochorie: verschleppte oder gefressene Diasporen entgehen zufällig der Vernichtung
- Endozoochorie: Diasporen werden gefressen und keimfähig wieder ausgeschieden
- Epizoochorie: Diasporen werden durch Anhaften an Tiere ausgebreitet
- Meteoranemochorie: Diasporen sind flugfähig
- Ombrohydrochorie: Diasporen werden durch fallende Regentropfen ausgestreut
- Stomatochorie: elaiosomophore Diasporen werden von Ameisen ausgebreitet.

Jede Art wurde weiterhin daraufhin untersucht, ob die folgenden Ausbreitungsmechanismen zutreffen:

- Heterodiasporie: Produktion heteromorpher Diasporen, die durch unterschiedliche Ausbreitungstypen charakterisiert sind
- Hygrochasia/Xerochasia: Öffnung von Diasporenbehältern unter luftfeuchten bzw. lufttrockenen Bedingungen
- Synaptospermie: Diasporen werden bis zur Keimung zusammengehalten. Typ 1: Diasporen sind primär miteinander verbunden; Typ 2: primär voneinander getrennte Diasporen verhaken sich bei der Ausbreitung häufig miteinander (HENSEN 1999c).

Beobachtungen zur Verfrachtung von Diasporen durch Ernteameisen erfolgen direkt im Untersuchungsgebiet. Zusätzlich wurde die Zusammensetzung der Diasporenreste von drei verschiedenen „Ameisenmüllplätzen“ analysiert. Dem Nachweis auf Epizoochorie dienten Versuche mit einem 50 x 140 cm großen Wollstoff, der mehrere Male durch insgesamt fünf Bestände gezogen wurde. Untersuchungen zur Flugfähigkeit der Diasporen von *Anthyllis cytisoides* erfolgten an einem Windgebläse (zur Methodik siehe HENSEN & MÜLLER 1997). Alle Arten der *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft wurden im August 1997 daraufhin überprüft, ob sie eine am Sproß verbleibende Diasporenbank ausbilden (Aestatiophorie, ZOHARY 1937).

### 3.3 Keimversuche

Zur Ermittlung möglicher Keimhemmungsmechanismen wurde das Keimverhalten von 6 Monate lang trocken gelagerten Diasporen von *Brachypodium distachyon*, *Paronychia capitata*, *Plantago albicans* und *Stipa capensis* untersucht. Die Untersuchungen erfolgten in Klimakammern in einem 12h Licht- / 12h Dunkel-Rhythmus bei Temperaturen von 12 / 8 °C, 22 / 16 °C und 32 / 24 °C. Die Einstrahlung auf dem Niveau der Samen betrug 20  $\mu\text{E s}^{-1}\text{m}^{-2}$ . Jeder Versuchsansatz umfaßte etwa 100 Diasporen. Die Kontrolle der Anzahl gekeimter Samen erfolgte täglich. Als Nachweis für die erfolgte Keimung galt der Durchbruch der Radikula durch die Samenschale.

## 4. Ergebnisse

### 4.1 Standortökologie und Synsystematik

Die von *Anthyllis cytisoides* dominierte Ersatzgesellschaft besiedelt im südostspanischen Trockengebiet ehemals landwirtschaftlich genutzte Ackerflächen, die heute stark beweidet werden. Neben der Fabacee kommen viele Arten mit hoher Stetigkeit vor, die nach SÁNCHEZ et al. (1996) als Zeiger für stark nitrifizierte Habitats gelten (z.B. *Artemisia herba-alba*, *Brachypodium distachyon*, *Desmazeria rigida*, *Plantago albicans*, *Stipa capensis*; Tab. 2). Die vor allem im Frühjahr durch die hellgelben Blüten von *Anthyllis cytisoides* gekennzeichneten Bestände liegen oftmals auf stark geneigten Hängen in nordwest- bis nordöstlicher Exposition (Tab. 2). Die geringmächtigen, stark sand- und kieshaltigen Lehmböden der Aufnahmeorte sind von einer grau-braunen Farbe und ohne Humusaufgabe, da das semiaride Klima die chemische Verwitterung und Humusbildung stark herabsetzt (JÄTZOLD et al. 1992). Dem geringen Gehalt an Feinerde und organischer Substanz (4–5 %TG) entspricht eine niedrige Wasserkapazität von etwa 30 %. Die pH-Werte bewegen sich trotz eines Karbonatgehaltes von <2% im neutralen Bereich. Während der sommerlichen Trockenperiode heizt sich der Boden stark auf (Abb. 4).

Die syntaxonomische Einordnung der Gesellschaft ist schwierig, da sich nach PEÑAS (1997) keine Charakterarten ausgliedern lassen. Die Gesellschaft wird daher ranglos belas-

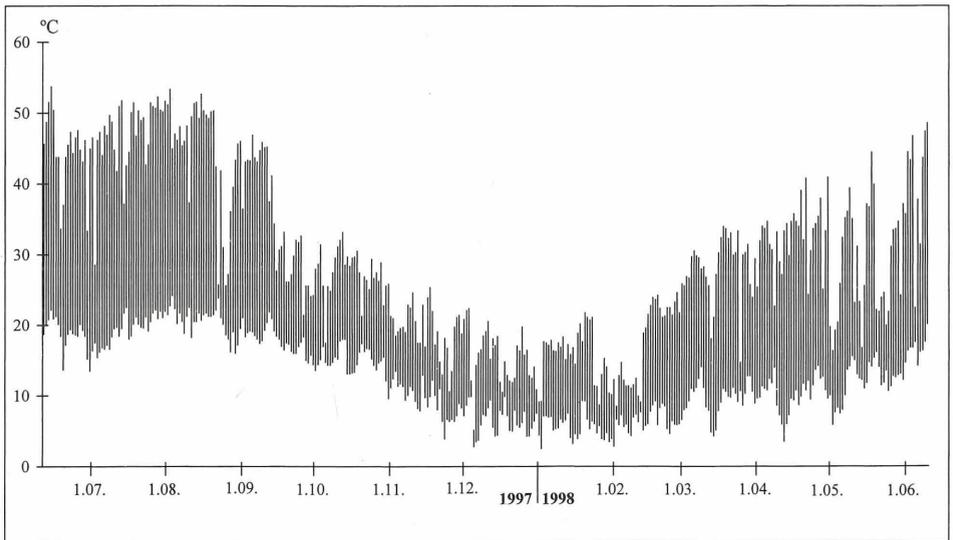


Abb. 4: Tägliche Spanne der Bodentemperaturen (1 cm unterhalb der Bodenoberfläche) im Untersuchungsgebiet (Velefique, 1100 m ü. M., Meßzeitraum 11.06.1997 bis 10.06.1998).

Tab. 2: Die Anthyllis cytsoides-Gesellschaft im südostspanischen Trockengebiet.

Fortlaufende Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Fundort	G	G	G	G	G	G	A	A	A	V	V	V	V	V	T	S	C	C	C	C	C	O	O	O
Höhe über NN (m)	750	740	740	740	730	730	700	700	700	810	800	800	800	790	770	680	720	720	720	720	700	1000	1000	990
Exposition	NW	NW	W	W	NW	NW	W	W	SW	NW	NW	NW	NW	N	NW	NO	NO	NO	NO	N	-	NO	SO	O
Inklination (°)	46	46	40	36	16	34	30	20	20	21	28	16	16	20	10	23	12	12	12	25	0	17	33	10
Bodengründigkeit (cm)	8	7	6	6	13	17	11	11	7	10	17	12	8	14	18	10	9	10	10	18	19	11	10	16
Vegetationsdeckung (%)	60	60	70	65	85	95	60	70	90	70	90	90	75	90	95	90	95	95	80	95	100	70	95	95
absolute Artenzahl	33	27	29	31	30	34	30	37	53	28	41	33	29	31	42	38	41	32	37	35	37	30	17	18

Charakterarten Rosmarinetea officinalis

KC <i>Anthyllis cytsoides</i>	3	3	3	4	4	3	4	3	3	3	4	4	3	3	4	4	4	4	4	4	3	3	3	5	5
KC <i>Thymus baeticus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
KC <i>Paronychia suffruticosa</i>																									
KC <i>Thymus zygis</i>																									
OC <i>Teucrium capitatum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
OC <i>Launsea lanifera</i>	2a	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
OC <i>Teucrium muricium</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
OC <i>Helianthemum almeriense</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
VC <i>Genista umbellata</i>																									

Charakterarten Pegano-Salsioletea vermiculatae

KC <i>Artemisia herba-alba</i>	1	2a	1	+	2a	2a	1	1	2a	2a	1	2a	2a	2a	+	2b	2a	2b	2a	2a	1	2a	2a	2a	2a
KC <i>Balloia hirsuta</i>																									
KC <i>Artemisia campestris</i> subsp. <i>glutinosa</i>																									
VC <i>Capparis spinosa</i>									2a	+															
VC <i>Hammada articulatae</i>																									

Tuberarieletea guttatae

<i>Desmaziera distachyon</i>	1m	2a	1	1	1	1	1	1m	1m	1m	1	2b	1		1	1	2b	2a	2a	2a	1m	1	1	1m	1m
<i>Desmaziera rigida</i>	1	1	1	1	1	1	1	1m	1	1	1m	1	1	+	1	1	1	1	1m	1m	1	+	+	+	1
<i>Silene sclerocarpa</i>		+	+	+	1	1	+	+	+	+	+	1	1	+	1	1	1m	1	1	1	1m	1	1	1	1
<i>Linum strictum</i>	1	+	+	+	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	2a	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Hippocrepis ciliata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Crucianella patula</i>																									
<i>Asterolinum linum-stellatum</i>																									
<i>Silene secundiflora</i>																									
<i>Atractylis cancellata</i>	1	1																							
<i>Euphorbia exigua</i>																									
<i>Daucus durieua</i>																									
<i>Neotetrasia apulum</i>																									
<i>Galium parisiense</i>																									
<i>Crucianella angustifolia</i>	1																								
<i>Medicago minima</i>																									
<i>Callipeltis cucullata</i>																									
<i>Valerianta hispida</i>																									
<i>Helianthemum salicifolium</i>																									
<i>Helianthemum ledifolium</i>																									



Tab. 3: Lebensstrategien-Analyse der Anthyllis cytisoides-Gesellschaft.

	Summe mittlerer Deckungsprozent	Blüte- und Fruchtzeit (Monate)	Lebensdauer	Lebensform	Diasporen-Eigenschaften	Aestlithone	Heterodiaspore	Synsporemie, Typ	Hygrochasie/ Xerochasie	primärer Ausbreitungstyp	Gewicht der Diasporen in mg	Ausbreitungsverhalten	Konierung	Konales Wachstum	Lebensstrategie
<i>Anthyllis cytisoides</i>	38,2	4-6	P	Ch	akanth, sarko	+	-	-	-	ane-meteo, zoo-endo <sup>1</sup> , zoo-	3,4	F, N	-	+	AFNg
<i>Stipa capensis</i>	7,7	4-5	A	Th	trypano, akanth, pogon	-	2	2	-	ane-meteo, zoo-dys, zoo-epi	4,1	F, N	-	-	KuFNg
<i>Artemisia herba-alba</i>	5,8	9-10	P	Ch	myx	-	-	-	-	ane-ball	0,1	N	-	-	ANG
<i>Plantago lagopus</i>	4,3	3-5	A(P)	Th(H)	myx	-	-	-	-	ane-ball, zoo-dys	0,3	N	-	-	EPE
<i>Brachypodium distachyon</i>	3,7	3-6	A	Th	akanth, pter	-	-	1	-	ane-ball, zoo-epi	7,7	F, N	-	-	KuFNg
<i>Plantago albicans</i>	2,5	3-6	P	H	myx	+	-	-	-	ane-ball, zoo-dys	1,9	N	-	-	ANG
<i>Stipa tenacissima</i>	2,2	3-5	P	H(Ch)	trypano, akanth, pogon	-	-	2	-	ane-meteo, zoo-epi, zoo-dys	6,4	F, N	+	+	AFNg, kl
<i>Leonodon taraxacoides</i> ssp. <i>longirostris</i>	2,2	4-6	A	Th	pogon, akanth, innere Achänen keine: mittlere Achänen akanth; randliche Achänen	P	+	2	-	ane-meteo, zoo-epi	0,4	F, N	-	-	KuFNg
<i>Lobularia maritima</i>	2	1-12	P	H	myx	+	-	1	-	zoo-epi	0,8	F	-	-	ANG
<i>Avena barbata</i>	1,8	2-6	A	Th	trypano, akanth, pogon	-	-	2	-	ane-meteo, zoo-epi, zoo-dys	5,4	F, N	-	-	KuFNg
<i>Bromus rubens</i>	1,7	4-5	A	Th	akanth; pter	-	-	1	-	ane-meteo, zoo-epi, zoo-dys	3,0	F, N	-	-	KuFNg
<i>Plantago aira</i>	1,7	2-6	A	Th	myx	-	-	-	-	ane-ball, zoo-dys	0,7	N	-	-	EPE
<i>Desmazeria rigida</i>	1,5	3-6	A	Th	pter	+	-	-	-	ane-ball	0,2	N	-	-	EPE
<i>Linum strictum</i>	1,4	4-7	A	Th	myx	P	+	-	X	ane-ball	0,2	N	-	-	EPE
<i>Hedysarum cretica</i>	1,2	3-6	A	Th	pogon, akanth; innere Achänen keine: mittlere Achänen akanth; randliche Achänen	P	+	-	-	ane-ball, zoo-dys, zoo-epi	0,6	F, N	-	-	KuFNg
<i>Silene sclerocarpa</i>	1	2-5	A	Th	keine	+	1	-	-	zoo-epi	0,9	F	-	-	EPE
<i>Ononis sicula</i>	0,9	4-6	A	Th	keine	-	-	-	-	ane-ball, zoo-dys	0,2	N	-	-	EPE
<i>Alyssum granatense</i>	0,9	2-6	A	Th	myx	-	-	-	-	aut-ball, zoo-dys, zoo-epi	0,4	F, N	-	-	KuFNg
<i>Stipa parviflora</i>	0,9	5	P	H	trypano, akanth, pogon	-	-	2	-	ane-ball	0,5	N	-	-	EPE
<i>Asterolunium linum-stellatum</i>	0,8	3-6	A	Th	keine	-	-	-	-	ane-ball, zoo-epi	1,7	F, N	+	+	AFNg, kl
<i>Paronychia capitata</i>	0,8	3-7	P	H	pter, sarko	+	-	1	-	ane-ball	0,3	N	-	-	EPE
<i>Crucianella patula</i>	0,7	5-6	A	Th	sarko	+	-	-	-	ane-meteo	12,9	N	-	-	ANG
<i>Cynodon dactylon</i>	0,7	1-12	P	H	pter	-	-	-	-	ane-ball	0,7	N	-	-	ANG, kl
<i>Relana sphaerocarpa</i>	0,6	4-7	P	NPh	keine	P	+	-	-	ane-ball	92,7	F, N	+	+	AFNg, kl
<i>Leysera leysericoides</i>	0,6	4-5	A	Th	pogon; innere Achänen keine: mittlere Achänen akanth; randliche Achänen	P	+	2	X	ane-meteo, zoo-epi	0,1	F, N	-	-	KuFNg
<i>Reichardia tingitana</i>	0,6	3-6	A	Th	keine	P	1	1	-	zoo-epi	0,2	N	-	-	ANG
<i>Capparis spinosa</i>	0,6	6-9	P	Ch	keine	+	-	-	-	ane-ball	0,4	N	-	-	EPE
<i>Palafoxia spinosa</i>	0,6	4-7	A	Th	pter	+	-	1	-	zoo-epi	0,4	N	-	-	EPE
<i>Arctostaphylos cancellata</i>	0,6	5-7	A	Th	pogon, akanth	+	-	2	-	ane-meteo, zoo-epi	2,3	F, N	-	-	KuFNg
<i>Dactylis glomerata</i>	0,6	3-7	P	H	pter	+	-	-	-	ane-meteo	0,6	F, N	-	+	AFg
<i>Centaurea melitensis</i>	0,5	5-7	A	Th	pogon, akanth	+	-	2	X	ane-meteo, zoo-dys, zoo-epi	1,5	F, N	-	-	KuFNg
<i>Phagnalon saxatile</i>	0,5	2-7	P	Ch	pogon	-	-	2	X	ane-meteo, zoo-epi	0,05	F	-	-	AFg
<i>Aegilops geniculata</i>	0,5	4-6	A	Th	trypano, akanth	+	-	1	-	ane-cham, zoo-epi	81,6	F, N	-	-	KuFNg
<i>Carrichtera annua</i>	0,5	1-7	A	Th	myx	+	-	-	H	ane-ball, ombri-hyd	0,7	N	-	-	EPE

<i>Daucus diureua</i>	0.5	4-5	A	Th	akanth	+ - 2	-	ane-ball, zoo-epi	3.9	F, N	-	-	KuFNng
<i>Neotostema apulum</i>	0.5	3-5	A	Th	akanth	+	-	ane-ball, zoo-epi	0.7	F, N	-	-	KuFNng
<i>Siene secundiflora</i>	0.5	3-7	A	Th	keine	-	-	ane-ball	0.9	N	-	-	EPe
<i>Hippocrepis ciliata</i>	0.4	2-5	A	Th	akanth	+	- 1	ane-ball, zoo-epi	10.8	F, N	-	-	KuFNng
<i>Eryngium campestre</i>	0.3	5-9	P	Th	akanth	+	- 1	ane-cham, ane-ball	0.8	F, N	-	-	AFNg
<i>Asphodelus tenuifolius</i>	0.3	1-5	A	Th	keine	-	-	ane-ball	1.4	N	-	-	EPe
<i>Mispopates oronitum</i>	0.3	3-6	A	Th	keine	-	-	ane-ball	0.1	N	-	-	EPe
<i>Convolvulus althaeoides</i>	0.3	5-7	P	H	keine	-	-	ane-ball	19.4	N	+	+	ANG,kl
<i>Euphorbia exigua</i>	0.3	3-5	A	Th	myx, elaiol	-	- 2	aut-ball, zoo-stom?	0.3	N	-	-	EPe
<i>Launaea lanifera</i>	0.3	4-6	P	Ch	pogon	-	-	ane-meteo, zoo-epi	0.4	F	-	+	AFg
<i>Helianthemum almeriense</i>	0.3	12-5	P	Ch	myx	-	-	ane-ball	0.8	N	-	-	ANG
<i>Valeriana hispidia</i>	0.3	3-5	A	Th	keine; freies Merikarp	+	1	ane-ball	0.3	N	-	-	KuFNng
					akanth; umschlossenes Merikarp	-	1	zoo-epi	0.9	F	-	-	KuFNng
<i>Herniaria cinerea</i>	0.3	2-7	A	Th	akanth	-	- 1	ane-ball, zoo-epi	0.1	F, N	-	-	KuFNng
<i>Teucrium capitatum</i>	0.2	2-11	P	Ch	pter, sakkol	+	-	ane-meteo	0.9	N	-	-	ANG
<i>Callipeltis cucullaria</i>	0.2	5-6	A	Th	pter	-	-	ane-ball	0.3	N	-	-	EPe
<i>Crotanella angustifolia</i>	0.2	4-6	A	Th	sakkol	-	-	ane-ball	0.6	N	-	-	EPe
<i>Valeriana parviflora</i>	0.2	1-5	A	Th	myx	+	-	ane-ball	0.2	N	-	-	EPe
<i>Helianthemum salicifolium</i>	0.2	2-6	A	Th	myx	-	-	ane-ball, zoo-dys	0.1	N	-	-	EPe
<i>Anagallis arvensis</i>	0.2	3-8	A	Th	keine	-	-	ane-ball, zoo-dys	0.5	N	-	-	EPe
<i>Calendula arvensis</i>	0.2	2-5	A	Th	akanth; innere Achänen	-	+	zoo-epi, zoo-dys	5.2	F	-	-	KuFNng
					sakkol; mittlere Achänen	-	-	ane-cham, zoo-dys	5.1	N	-	-	KuFNng
					akanth; randliche Achänen	-	-	ane-ball, zoo-dys, zoo-epi	1.9	F, N	-	-	KuFNng
<i>Erodium cicutarium</i>	0.2	11-5	A	Th	trypano, akanth, pogon	P	-	ane-ball, zoo-dys, zoo-epi	2.0	F, N	-	-	KuFNng
<i>Galium parisiense</i>	0.2	4-6	A	Th	akanth	-	- 2	aut-ball, zoo-epi	0.1	F, N	-	-	KuFNng
<i>Medicago minima</i>	0.2	3-5	A	Th	akanth	+	- 1	ane-ball, zoo-epi, zoo-dys	10.2	F, N	-	-	KuFNng
<i>Medicago truncatula</i>	0.2	3-6	A	Th	akanth	+	- 1	ane-ball, zoo-epi, zoo-dys	42.6	F, N	-	-	KuFNng
<i>Velexia rigida</i>	0.2	5-6	A	Th	keine	P	-	ane-ball	0.2	N	-	-	EPe
<i>Aegilops triuncialis</i>	0.2	5-7	A	Th	akanth, trypano	-	- 1	ane-ball, zoo-epi	94.9	F, N	-	-	KuFNng
<i>Methiolla lunata</i>	0.2	2-6	A	Th	myx	-	-	aut-ball	0.2	N	-	-	EPe
<i>Paronychia suffruticosa</i>	0.1	5-10	A	Ch	pter, sakkol	-	- 1	ane-meteo	0.2	N	-	+	ANG
<i>Scabroscia stellata</i>	0.1	5-7	A	Th	pter	+	-	ane-meteo	6.8	N	-	-	EPe
<i>Asragalus sesamoides</i>	0.1	4-6	A	Th	keine	P	- 1	H ombr-hyd	1.6	N	-	-	EPe
<i>Calendula tripterocarpa</i>	0.1	11-6	A	Th	akanth, pter; innere Achänen	-	+	ane-meteo, zoo-dys, zoo-epi	3.7	F, N	-	-	KuFNng
					sakkol; randliche Achänen	-	-	ane-meteo, zoo-dys	1.0	N	-	-	KuFNng
<i>Filago pyramidata</i>	0.1	4-7	A	Th	pogon*, myx; innere Achänen	-	+	ane-meteo	0.03	F	-	-	KuFNng
					myx; randliche Achänen	P	-	ane-ball	0.03	F, N	-	-	KuFNng
<i>Helianthemum leicifolium</i>	0.1	3-6	A	Th	myx	-	-	ane-ball, zoo-dys	0.2	N	-	-	EPe
<i>Lamarckia aurea</i>	0.1	2-6	A	Th	akanth, pter	-	- 2	ane-meteo, zoo-epi	0.9	F, N	-	-	KuFNng
<i>Limonium echinoides</i>	0.1	5-7	A	Th	akanth, pter	+	- 1	ane-ball, zoo-epi	6.3	F, N	-	-	KuFNng
<i>Reseda phytoloma</i>	0.1	3-8	A	Th	keine	-	-	ane-ball	0.1	N	-	-	EPe
<i>Reseda undata</i>	0.1	3-6	A	Th	keine	-	-	ane-ball	0.1	N	-	-	EPe
<i>Thesium tumile</i>	0.1	4-5	A	Th	pter	-	-	ane-ball	0.1	N	-	-	EPe
<i>Galium divaricatum</i>	0.1	4-6	A	Th	keine	-	-	ane-ball	0.05	N	-	-	EPe
<i>Hamnada articulata</i>	0.1	7-12	P	Ch	pter	-	-	ane-meteo	0.6	F	-	-	AFg
<i>Launaea resedifolia</i>	0.1	5-8	B,P	H	pogon	-	- 2	ane-meteo, zoo-epi	0.6	F	-	-	AFg
<i>Oronis natrix</i>	0.1	3-8	P	Ch	keine	-	-	aut-ball	1.9	N	-	-	ANG
<i>Paronychia argentea</i>	0.1	3-6	P(B)	H	pter, sakkol	+	- 1	ane-meteo	87.9	N	-	-	ANG
<i>Topis umbellata</i>	0.1	4-6	A	Th	pogon; innere Achänen	-	+	ane-meteo	0.1	N	-	-	KuFNng
					keine; mittlere Achänen	P	-	ane-ball	0.2	N	-	-	KuFNng
					akanth; randliche Achänen	P	1	zoo-epi	0.2	F	-	-	KuFNng
<i>Trifolium scabrum</i>	0.1	3-7	A	Th	akanth	-	- 2	ane-ball, zoo-epi	0.2	F, N	-	-	KuFNng

Merkmalskomplex: + häufig; - selten oder nie; P partiell; leeres Feld; keine Angabe. Lebensdauer: A annuell; B bienn; P perennierend.

Lebensform: Ch Chamaephyt; H Hemikryptophyt; Np Nanophanerophyt; Th Therophyt. Diasporen-Eigenschaften: keine = ohne ausbreitungsfördernde bzw. -hindernde Eigenschaft; akanth akanthophor; elai elaiosomophor; myx myxophor; pogon pogonophor; pogon\* pogonophor; aber Pappus dehiszent; pter-pterophor; sakkol sakkophor; sarko sarkophor; trypano trypanophor; ane-ball Ballanemochorie; ane-cham Chamaeanemochorie; ane-meteo Meteoranemochorie; aut-ball Ballautochorie; ombr-hyd Ombrohydrochorie; zoo-dys Dyszoochorie; zoo-endo Endozoochorie; zoo-epi Epizoochorie; zoo-stoma Stomatochorie; 1 nach IBÁÑEZ & PASSERA (1997); 2 P. Sanchez (Univ. Murcia), pers. Mitt. Ausbreitungsverhalten; N Nahausbreitung; F Fernausbreitung. Lebensstrategie: siehe Tab. 1.

Tab. 4: Mittlere Gruppenmengen von Diasporen-Eigenschaften, Ausbreitungsmechanismen, klonalem Wachstum und klonaler Reproduktion in der *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft.

<u>Diasporen-Eigenschaften</u>	<u>GM %</u>
akanthophor	65,2
sakkophor	40,6
myxophor	20,5
pogonophor / pogonophor*	18,7 / 0,7
trypanophor	13,5
keine	11,2
pterophor	10,8
elaiosomophor	0,3
<u>Primärer Ausbreitungstyp</u>	
Epizoochorie	67,3
Meteoranemochorie	60,3
Ballanemochorie	40,7
Endozoochorie	38,8
Dyszoochorie	27,9
Ballautochorie	1,7
Chamaeanemochorie	1,0
Ombrohydrochorie	0,6
Stomatochorie	0,3
<u>Weitere Ausbreitungsmechanismen</u>	
Aestatiphorie	55,8
Synaptospermie Typ 1 / Typ 2	14,5 / 18,4
Myxospermie	20,5
Heterodiasporie	5,3
Hygrochasie / Xerochasie	0,6 / 3,0
<u>Klonales Wachstum</u>	
	43,9
<u>Klonale Reproduktion</u>	
	4,1

sen. *Anthyllis cytisoides* gilt nach PEINADO et al. (1992) als Klassencharakterart der *Rosmarinetea officinalis* Br.-Bl. 1947 em. Rivas-Martínez et al. 1991. Weitere Arten dieser Klasse, wie z. B. *Thymus baeticus* und *Paronychia suffruticosa*, traten jedoch nur vereinzelt und mit geringer Artmächtigkeit auf (Tab. 2). Wir folgen daher PEÑAS (1997), der die Gesellschaft aufgrund der zahlreichen Stickstoffzeiger und Dominanz der vorkommenden *Artemisia*-Arten innerhalb der Klasse *Pegano harmalae-Salsoletea vermiculatae* Br.-Bl. & Bolos 1958 dem Verband *Hammado articulatae-Atriplicion glaucae* Rivas Goday & Rivas Martínez ex Rigual 1972 zuordnet. Unter den Einjährigen wurden vor allem Arten der Klasse *Tuberarietea guttatae* (Br.-Bl. et al. 1952) Rivas Goday et Rivas Martínez 1963 em. Rivas Martínez 1978 notiert.

## 4.2 Vorherrschende Ausbreitungs- und Reproduktionsmechanismen

Die untersuchten Ausbreitungs- und Reproduktionsmechanismen sind für die Arten einer mittleren Gruppenmenge = 0,1 in Tab. 3 zusammengestellt. Aus dieser geht hervor, daß die erfaßten Arten fast alle kurz vor oder während der heißen und trockenen Sommermonate blühen und fruchten (vgl. NAVARRO et al. 1993; HENSEN 1999a, b). Viele dieser Arten speichern zumindest einen Teil ihrer Diasporen in einer am Sproß verbleibenden Diasporenbank (Aestatiphorie, vgl. auch Tab. 4). Ihre Freisetzung erfolgt häufig erst durch Verwitterung in der nächsten Regenperiode.

Tab. 3 macht deutlich, daß die Diasporen eines hohen Prozentsatzes von Arten durch mehrere Ausbreitungstypen gekennzeichnet sind. Da auch *Anthyllis cytisoides* zu diesen Polychoren gehört, sind die Diasporen-Eigenschaften akanthophor und sakkophor mit den höchsten mittleren Gruppenmengen in der Gesellschaft vertreten (Tab. 4). Die vorherrschenden Ausbreitungstypen sind Epizoochorie und Meteoranemochorie. Außerdem wurde die

Verschleppung durch Ameisen für viele Arten nachgewiesen. Berücksichtigt werden muß jedoch, daß zur Endozoochorie von Arten des südostspanischen Trockengebietes bislang nur wenige Daten vorliegen (z. B. IBAÑEZ & PASSERA 1997).

Unter den weiteren untersuchten Ausbreitungsmechanismen sind vor allem Aestatiphorie, Synaptospermie und Myxospermie biologisch relevant. Klonal wachsende Arten erreichen eine mittlere Gruppenmenge von 43,9 %; klonale Reproduktion hat allerdings in der *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft als Fortpflanzungsmechanismus keine Bedeutung.

### 4.3 Lebensstrategien

Die gewichtete Lebensstrategien-Analyse der *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft zeigt eine deutliche Dominanz der Ausdauernden (GM 57,3 %). Neben diesen sind auch die Lebensstrategien Kurzlebige und Einjährige Pendler mit höheren mittleren Gruppenmengen vertreten. Chamaephyten und Therophyten sind die vorherrschenden Lebensformen. Folgende Lebensstrategien-Untergruppen kommen im Gesellschaftsgefüge mit höherer biologischer Signifikanz vor (Abb. 5):

- Ausdauernde mit Fern- und Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten (AFN<sub>g</sub>; GM = 39,1 %),
- Kurzlebige mit Fern- und Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten (KuFN<sub>g</sub>; GM = 25,8 %),
- Einjährige Pendler (EPe; GM = 16,9 %) und
- Ausdauernde mit Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten (AN<sub>g</sub>; GM = 12,5 %).

Weitere Untergruppen bleiben mit mittleren Gruppenmengenanteilen zwischen 1,0 und 3,1 % von untergeordneter Bedeutung.

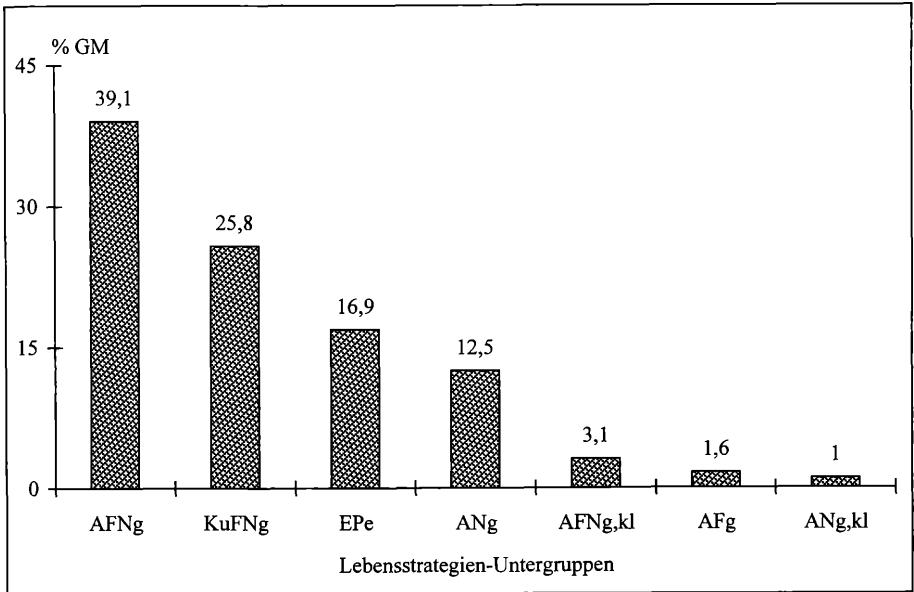


Abb. 5: Lebensstrategien-Spektrum der *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft (mittlere Gruppenmengenanteile der Lebensstrategien-Untergruppen). Abkürzungen siehe Tab. 1.

#### 4.3.1 Ausdauernde mit Fern- und Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten (AFN<sub>g</sub>; GM = 39,1 %)

Die Ausdauernden mit Fern- und Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten sind die dominante Lebenstrategien-Untergruppe in der *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft. *Anthyllis cytisoides*, eine im westlichen Mittelmeergebiet endemische Art, hat daran mit einer mittleren Gruppenmenge von 38,2 % den größten Anteil. Wie Abb. 6 zeigt, vermag die Fabacee mittels unterirdischer Kriechtriebe klonal zu wachsen; Klonierung wurde jedoch nicht festgestellt. Während der heißen und trockenen Sommermonate wirft die arido-aktive Art ihre Blätter ab und betreibt Photosynthese nur noch mittels ihrer frisch ausgetriebenen, grünen Sproßabschnitte. Nach einem Absterben der oberirdischen Teile vermag sie aus dem Wurzelstock wieder auszutreiben (HAASE et al. 1997) und überlebt auch oberflächliche Brände (eigene Beobachtung).

Im Untersuchungszeitraum bildete *Anthyllis cytisoides* reichlich Früchte aus. Die einsamigen, verschlossen bleibenden Hülsen (Abb. 7) werden mitsamt dem persistierenden Kelch ausgebreitet. Die Diasporen reifen Ende Juni und überdauern den heißen und trockenen Sommer in Form einer am Sproß verbleibenden Diasporenbank. Durch den Lufteinschluß sind die sakkophoren Diasporen flugfähig, erreichen jedoch am Gebläse unter Einfluß einer gleichmäßigen horizontalen Strömung bei einer Windgeschwindigkeit von 5 m/s nur eine geringe horizontale Flugdistanz von etwa 2,5 m (Abb. 8). Versuche mit einem Wollstoff zeigten, daß die Behaarung des Kelches allerdings eine epizoochore Ausbreitung ermöglicht. Direkte Verbißspuren an *Anthyllis cytisoides* im Untersuchungsgebiet konnten nicht festgestellt werden. Nach ALADOS et al. (1996) und IBAÑEZ & PASSERA (1997) ist *Anthyllis cytisoides* jedoch ein bevorzugtes Futtermittel für Weidetiere und wird endozoochor im Darmtrakt über weite Distanzen ausgebreitet.

IBAÑEZ & PASSERA (1997) stellten fest, daß Samen, deren Fruchtwand durch Skarifizierung verletzt oder vollständig entfernt wurde, sehr viel höhere Keimungsraten zeigen als unbehandelte Früchte. Die höchste Keimrate für geschälte Samen betrug 78 % bei einer Temperatur von 20 °C; bei 0 und 40 °C fand keine Keimung statt (IBAÑEZ & PASSERA 1997).

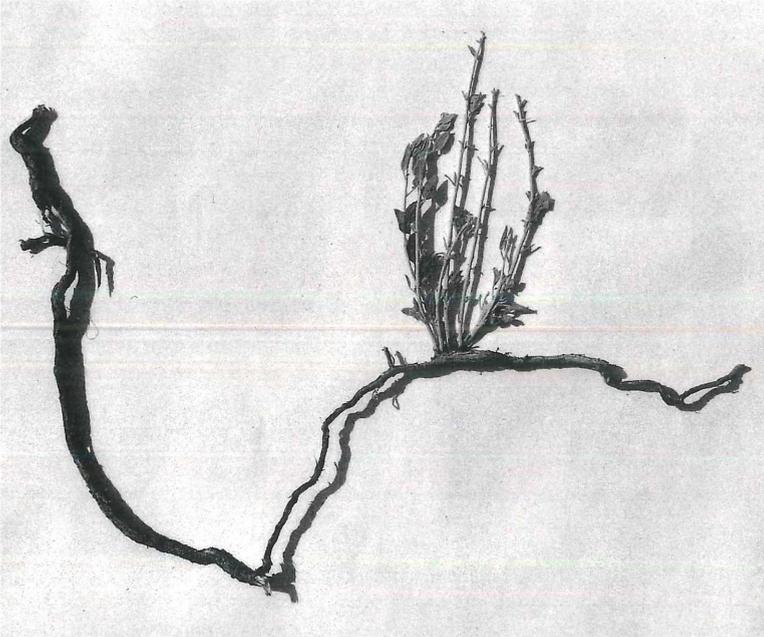


Abb. 6: *Anthyllis cytisoides*, klonales Wachstum.

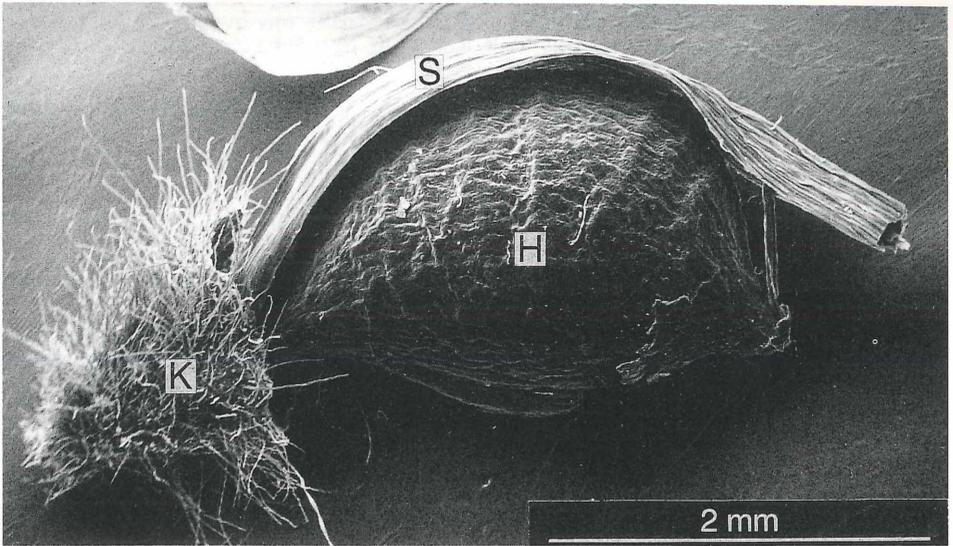


Abb. 7: *Anthyllis cytisoides*, Diaspore. H Hülse, K Reste des Kelches, S vertrocknete Staubblattröhre.

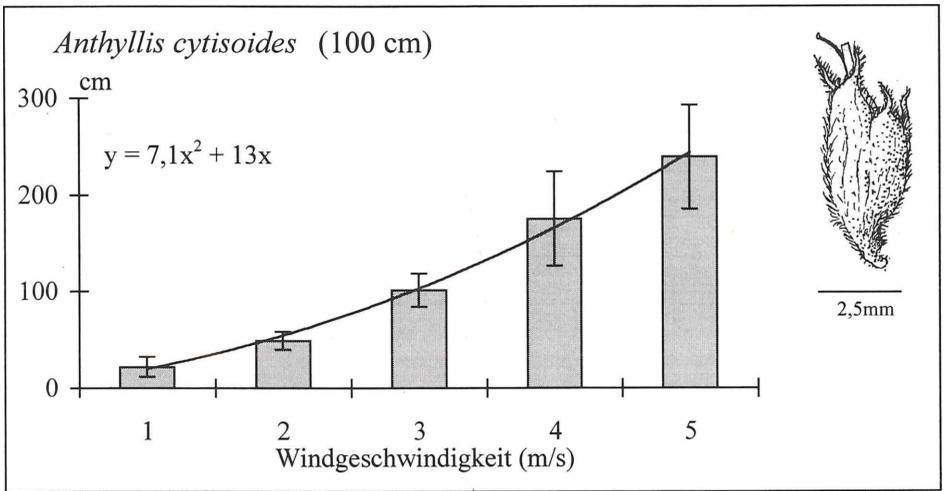


Abb. 8: Horizontale Flugdistanzen (Mittelwerte und Standardabweichung) der Diasporen von *Anthyllis cytisoides* bei verschiedenen Windgeschwindigkeiten. Expositionshöhe berechnet für 100 cm. Die mathematische Formel beschreibt das Flugverhalten.

#### 4.3.2 Kurzlebige mit Fern- und Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten (KuFN<sub>g</sub>; GM = 25,8 %)

28 Arten der Tab. 3 wurden der Gruppe der Kurzlebigen mit Fern- und Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten zugeordnet. Wichtige Vertreter sind *Stipa capensis*, *Brachypodium distachyon*, *Leontodon taraxacoides* subsp. *longirostris*, *Avena barbata* und *Valantia hispida*.

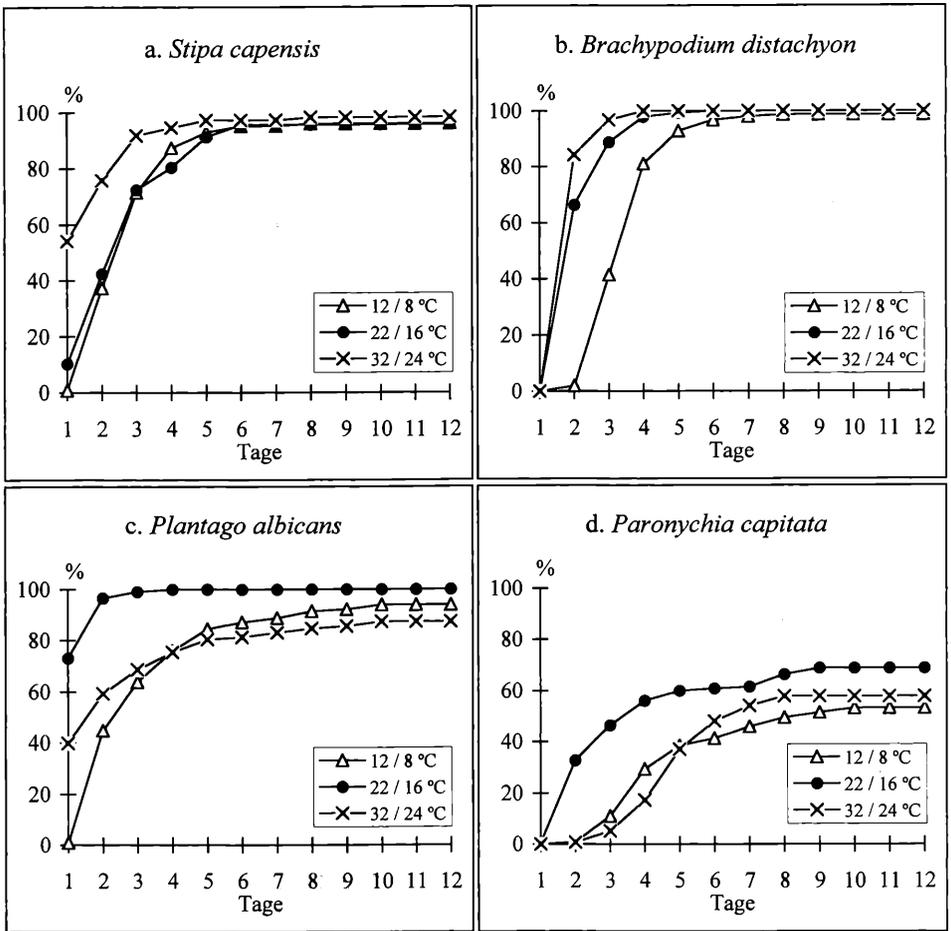


Abb. 9a-d: Keimung der Diasporen von a. *Stipa capensis*, b. *Brachypodium distachyon*, c. *Plantago albicans* und d. *Paronychia capitata* bei verschiedenen Temperaturen.

*Stipa capensis* ist eine der weitverbreiteten Arten des gesamten Mittelmeerraumes. Ihren Ruf als die „unbeliebteste Pflanze von Südspanien“ (KUNKEL 1993) verdankt sie ihren trypanophoren Diasporen, die mit einem Kallus und einer 4–14 mm langen, zweifach geknietten Granne ausgestattet sind. Mittels dieser hygroskopischen Struktur vermögen sie sich tief in die Haut von Säugetieren einzubohren. Zur Reifezeit im Mai/Juni werden die Diasporen vorwiegend durch vorbeistreifende Tiere aus der dichten Ähre herausgelöst. Bei Feuchtigkeitsschwankungen schrauben sie sich selbst aus den Hüllspelzen heraus und exponieren sich dem Wind. Die pogonophoren Diasporen erreichen allerdings unter Versuchsbedingungen bei einer Windgeschwindigkeit von 5 m/s nur horizontale Flugdistanzen von 2–3 m (HENSEN 1999a). Häufig knäulen sie sich zudem zu mehreren zusammen und bilden synaptosperme Ausbreitungseinheiten. Bei feuchter Witterung vermögen sich die trypanophoren Karyopsen 2–3 cm tief in den Erdboden einzubohren und entziehen sich damit einer sekundären Weiterverfrachtung. Der größte Teil frisch geernteter Diasporen bleibt zunächst dormant (HENSEN, unveröff.). Nach einer Nachreifezeit von 6 Monaten keimt *Stipa capensis* innerhalb von wenigen Stunden und bei einer weiten Spanne von Temperaturen (Abb. 9a).

Auch die Karyopsen von *Avena barbata* sind begrannt. Sie werden epizoochor fernausgebreitet und vermögen zu fliegen, erreichen allerdings nur geringe Flugdistanzen (HENSEN 1999b). Die Diasporen keimen vorwiegend bei Temperaturen zwischen 12 und 24 °C (HENSEN 1999b).

Die Ähre der häufig sehr kleinwüchsigen Poacee *Brachypodium distachyon* setzt sich aus bis zu 5 Ährchen zusammen, die im Juni einzeln oder zu mehreren ausgestreut werden. Die rauhe Granne unterstützt allerdings eine epizoochore Weiterverfrachtung. Frisch geerntete Karyopsen keimen unter einer weiten Spanne von Temperaturen zu 40 bis 80 % aus (HENSEN, unveröff.). Die Dauer des Auskeimprozesses verringert sich jedoch nach einer mehrmonatigen Nachreifezeit deutlich (Abb. 9b).

*Leontodon taraxacoides* subsp. *longirostris* entwickelt drei Typen heteromorpher Achänen, die sich sowohl in ihrem Ausbreitungs- als auch in ihrem Keimverhalten unterscheiden. Während die innersten, mit einem Pappus versehenen Achänen bereits zur Reifezeit im Mai fliegend oder klettend ausgebreitet werden, verbleiben die mittleren, gekrönten Achänen bis etwa August im Körbchen. Die äußeren, ebenfalls gekrönten Früchte sind zusätzlich in die stachelig-behaarten Involukrallblätter eingeschlossen und bilden eine aestatiphore, synaptosperme Ausbreitungseinheit, die epizoochor verfrachtet wird. Die verschiedenen Diasporentypen sind unterschiedlich dormant, sind jedoch alle vor einem verfrühten Auskeimen durch eine Keimhemmung bei höheren Temperaturen geschützt (HENSEN 1999b).

*Valantia hispida*, eine Rubiacee, bildet Spaltfrüchte aus, die zwischen dem Stengel und einer fruchttragenden Struktur eingeschlossen sind (Abb. 10). Letztere entsteht durch eine postflorale Vergrößerung der Blütenstiele und ist mit spitzen Anhangsgebilden versehen, mit der sie sich im Fell von Tieren anheften kann. Bricht daraufhin diese Struktur vom Stengel ab, nimmt sie eine der umschlossenen Spaltfrüchte mit sich fort, während die andere zu Boden fällt (Abb. 10b). Nach ZOHARY (1937) werden auch ganze Sproßfragmente von *Valantia hispida* synaptosperm ausgebreitet.

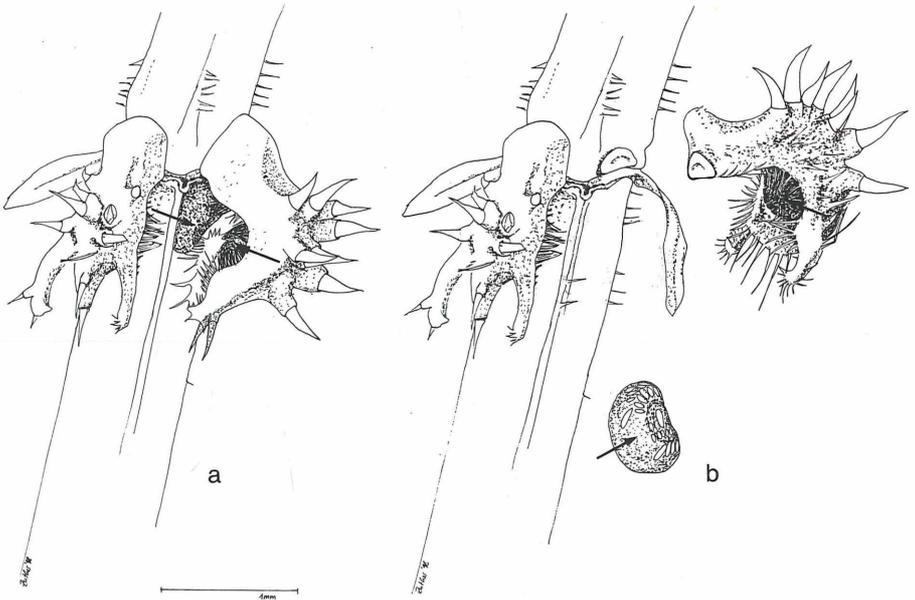


Abb. 10: Heterodiasporie bei *Valantia hispida*.

a. je zwei Teilfrüchte von fruchttragender Struktur umschlossen;

b. Ausbreitung zweier Teilfrüchte. Teilfrüchte mit Pfeilen gekennzeichnet.

### 4.3.3 Einjährige Pendler (EPe; GM = 16,9 %)

Die Gruppe der Einjährigen Pendler ist in Tab. 3 mit 29 Arten vertreten. Von diesen bilden 35 % myxophore Diasporen aus, darunter auch *Linum strictum*, *Plantago lagopus*, *P. afra* und *Carrichtera annua*.

Die 10-fächerigen Kapseln von *Linum strictum* sind xerochas; bei Einwirkung von Feuchtigkeit schließen sich bereits geöffnete Früchte wieder. Dieser Mechanismus verhindert, daß die schleimenden Samen bei Regen in der Kapsel kleben bleiben. Bei trockener Witterung werden sie bei Berührung der Pflanze durch Wind oder Tiere herausgeschüttelt. Ein Teil der Kapseln bleibt allerdings während des Sommers verschlossen (partielle Aestatiophorie, vgl. ZOHARY 1937). Die Samen verfügen über eine angeborene Keimruhe; erst nach einer gewissen Nachreifezeit keimen sie innerhalb von wenigen Stunden, bevorzugt bei hohen Temperaturen (HENSEN 1999b).

Die Diasporen von *Plantago lagopus* und *P. afra* unterscheiden sich lediglich in der Größe von denen des ausdauernden *Plantago albicans* (Abb. 11, siehe unten). Unter trockenen Witterungsbedingungen werden sie nach der Ausstreu häufig von Ernteamaisen verschleppt. Die Diasporen von *Carrichtera annua* hingegen bleiben während des Sommers in der geschnäbelten Schote eingeschlossen. Die Brassicaceae gehört zu den ombrohydrochoren Arten, bei denen die Samen erst nach längerer Einwirkung von Feuchtigkeit entlassen werden (GUTTERMAN 1993). Da die Keimrate der Samen unter Langtagbedingungen bedeutend höher ist als unter Kurztagbedingungen, keimt der größte Teil vermutlich erst im späten Frühjahr aus (GUTTERMAN 1978). Nach GAT-TILMAN (1995) stimuliert die Schleimhülle der Samen von *Carrichtera annua* die Keimung eigener Diasporen, während sie die Keimrate anderer Arten deutlich verringert.

### 4.3.4 Ausdauernde mit Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten (AN<sub>g</sub>; GM = 12,5 %)

Der Zwergstrauch *Artemisia herba-alba* ist im westlichen Mittelmeergebiet endemisch. Die Äste und fleischig verdickten gefiederten Blätter der Asteraceae sind grau-filzig behaart. Die schleimbildenden Achänen reifen während der regenreicheren Wintermonate und werden durch den Wind oder die Berührung von Tieren ausgestreut. Die Samenreife und Keimung der Diasporen liegen daher vermutlich zeitlich dicht beieinander (vgl. GUTTERMAN 1993 für *Artemisia sieberi*; HENSEN 1999d für *Salsola genistoides*).

Die Diasporen von *Plantago albicans* (Abb. 11a) entwickeln sich jeweils zu zweit in Deckelkapseln, die in dichten Ähren angeordnet sind. Die persistierenden Kronblätter umschließen die Kapsel röhrenförmig und können aufgrund ihrer ausgebreiteten freien Enden als sparrige Organe dienen, die dazu führen, daß der obere Teil der Deckelkapsel gemeinsam mit dem oberen Teil der Kronblätter von der Mutterpflanze abgetrennt wird. Die Samen fallen dabei aus den Fächern der Kapsel heraus. Sie sind an ihrer Oberfläche mit schleimbildenden Haaren versehen (Abb. 11b) und kleben bei Befeuchtung sofort und sehr stark am Erdboden fest. Bei allen untersuchten Temperaturen keimten sie nach kurzer Zeit aus (Abb. 9c).

Die Diasporen der aestiphoren *Paronychia capitata* bestehen aus kopfigen Fruchständern, die von häutigen, silbrig glänzenden Brakteen überragt werden. Die Samen selbst sind von einer häutigen Fruchtwand umgeben (Utriculus) und werden von den lang behaarten lederen Sepalen fest umschlossen. Auch die Samen dieser Art keimten bei allen Temperaturen aus, allerdings nur mit Keimraten zwischen 50 und 63 % (Abb. 9d).

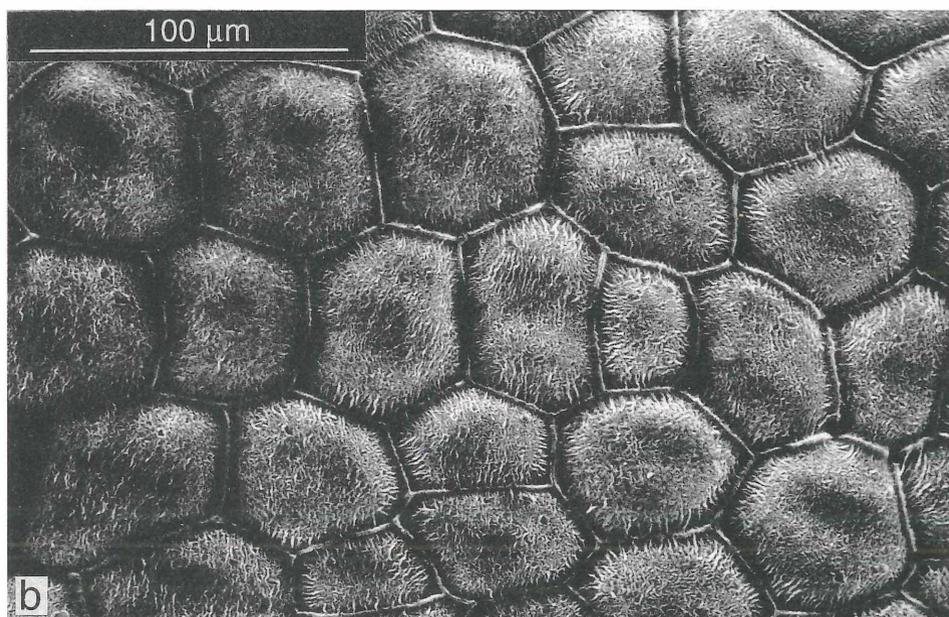
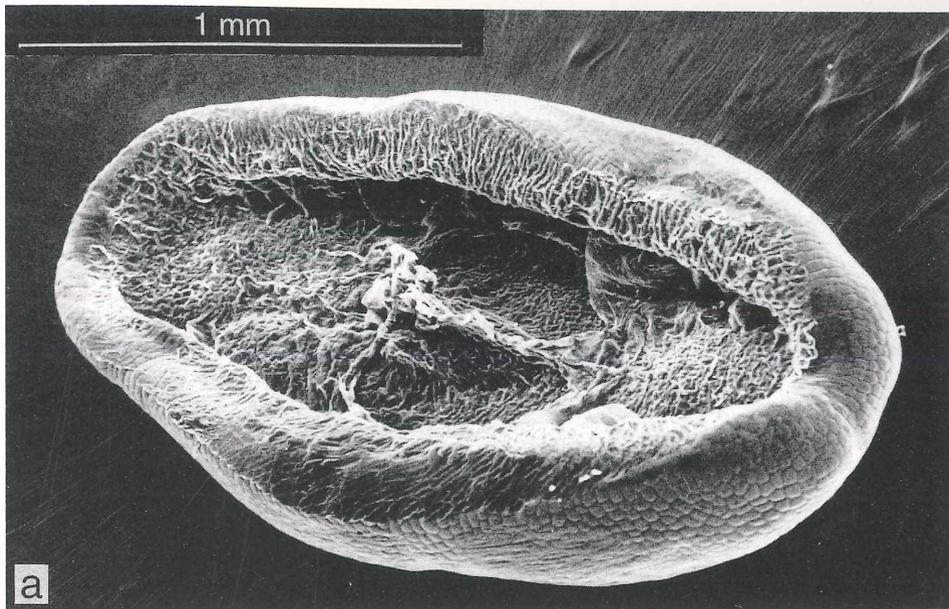


Abb. 11a–b: *Plantago albicans*. a. Same; b. schleimbildende Haarzellen auf der Samenoberfläche.

## 5. Diskussion

Die *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft ist eine Ersatzgesellschaft, deren weite Verbreitung an den südlichen Ausläufern der Sierra de los Filabres dem Menschen zu verdanken ist. Die Bestände besiedeln die ehemals terrassierten Hänge, auf denen noch bis vor etwa 40 Jahren Getreide angebaut wurde (HAASE et al. 1997). Heute werden sie von Schaf- oder Ziegenhirten als Viehweiden genutzt. PEINADO et al. (1992) führen an, daß im Sukzessionsgeschehen viele *Pegano-Salsoletea*-Gesellschaften von *Rosmarinetea*-Gesellschaften abgelöst werden. Diese Tendenz ist bei der hier untersuchten Gesellschaft noch nicht zu beobachten – außer *Anthyllis cytisoides* sind *Rosmarinetea*-Arten nur vereinzelt verzeichnet worden (Tab. 2).

Lebensstrategien-Spektren von Pflanzengesellschaften reflektieren gemeinsam erworbene Anpassungsmerkmale der vorkommenden Arten (DURING 1980, FREY & HENSEN 1995a). Die quantitative Auswertung der vorherrschenden Ausbreitungs- und Reproduktionsmechanismen zeigt, daß drei Lebensstrategien die *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft charakterisieren. Die dominanten Untergruppen sind Ausdauernde mit Fern- und Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten, und Kurzlebige mit Fern- und Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten; von geringerer Bedeutung sind die Einjährigen Pendler und die Ausdauernden mit Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten. Charakteristisch für die Gesellschaft ist somit eine hohe biologische Signifikanz von Arten, deren Diasporen sowohl zur Fern- als auch zur Nahausbreitung befähigt sind. Der Klonierung hingegen kommt in der *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft keine Bedeutung zu. Dies liegt sicherlich daran, daß die Wasserhaushaltsbedingungen der flachgründigen, sehr steinigen Böden extrem angespannt sind (Tab. 2). Klonale Reproduktion scheint auf bodenfeuchteren Standorten eine wesentlich größere Bedeutung zu haben als auf trockenen (vgl. z. B. HENSEN 1997, HENSEN 1999a, b).

Das effektive Ausbreitungsverhalten der *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft verdeutlicht die namengebende Art als ihr biologisch signifikantester Vertreter. Die Diasporen dieser Ausdauernden mit Fern- und Nahausbreitung und generativem Reproduktionsverhalten werden durch Tiere über weite Distanzen ausgebreitet. Die Weidetätigkeit auf diesen Standorten ist aber nicht so stark, daß alle Früchte verbissen werden. Im Untersuchungszeitraum verblieb ein großer Teil der Früchte während der heißen Sommermonate in einer Diasporenbank am Sproß der Mutterpflanze. Aestatifhorie dient vor allem dazu, die Zeit zwischen Ausbreitung und Keimung in Gebieten mit Sommertrockenheit zu verkürzen und möglichst bis zur Regenzeit zu verzögern. Bei einigen Arten verbleibt nur ein Teil der Diasporen während des Sommers an der Pflanze (Tab. 3). Partielle Aestatifhorie führt zu einer Risikoverteilung, die nach GUTTERMAN (1982) als einer der wichtigsten Überlebensfaktoren unter ariden Bedingungen gilt.

Nach den Untersuchungen von IBAÑEZ & PASSERA (1997) ist eine Skarifizierung der Früchte notwendig, um die Samen von *Anthyllis cytisoides* zum Keimen zu bringen. Die keimungsfördernde Verletzung der Fruchtwand kann unter natürlichen Bedingungen sowohl durch eine Abreibung der Hülsenoberfläche durch bewegte Sandkörner oder Steine hervorgerufen werden (HARPER 1977), als auch durch ein Passieren des Verdauungstraktes von Tieren (IBAÑEZ & PASSERA 1997). Die Ausbildung harter Samenhüllen gilt nach EHRMAN & COCKS (1996) als eine Form der angeborenen Dormanz im Sinne von HARPER (1977; vgl. auch BASKIN & BASKIN 1989) und ist unter den *Fabaceae* sehr verbreitet (GUTTERMAN 1993; vgl. auch WHITE 1908, TAYLORSON & HENDRICKS 1977, IBAÑEZ & PASSERA 1997). Nach einem Niederschlagsereignis keimt jeweils nur ein kleiner Teil der Diasporen aus; die Keimung zieht sich dadurch über einen längeren Zeitraum hin. Dieser Mechanismus reduziert die Gefahr einer Massenkeimung zu einem ungünstigen Zeitpunkt auf ein Minimum.

Die auffallendsten Merkmale der *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft sind zum einen die überaus starke Gewichtung der generativen Reproduktion, zum anderen das polychore Ausbreitungsverhalten. Die Diasporen zahlreicher Arten werden sowohl durch Wind als

auch durch Tiere ausgebreitet (Tab. 3). Der Weidewirtschaft kommt damit vermutlich die größte Bedeutung für die weite Verbreitung dieser Gesellschaft zu (vgl. auch IBAÑEZ & PASSERA 1997). Eine weitere Besonderheit ist die hohe biologische Signifikanz der Kurzlebigen und Einjährigen Pendler. Diese Strategien kennzeichnen 72 % der vorkommenden Arten. Annuelle sind besonders gut an die Standortgegebenheiten in ariden Gebieten angepaßt, da sie die Trockenperiode als Same überdauern. Dieser stellt das trockenresistenteste Stadium in der Lebensgeschichte einer Pflanze dar. Für viele der Therophyten konnte eine am Sproß verbleibende Diasporenbank nachgewiesen werden (Tab. 3); über Diasporenbanken in den Böden semiarider Gebiete ist bislang wenig bekannt (vgl. KEMP 1989, GUTTERMAN 1993: 145 ff., PAKE & VENABLE 1996). Eine persistente Diasporenbank eröffnet Annuellen die Möglichkeit, ihr Auftreten von den Witterungsbedingungen abhängig zu machen – in niederschlagsarmen Jahren können sie ganz ausfallen.

Die Verschleppung durch Ameisen wurde für die Diasporen eines hohen Prozentsatzes der Arten in der *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft nachgewiesen (Tab. 3, 4). Da in semiariden Gebieten eine enge Korrelation zwischen der Aktivität von Ernteameisen und dem Samenangebot besteht (vgl. z. B. WHITFORD & ETTERS HANK 1975, BRIESE & MACAULEY 1980, STEINBERGER et al. 1992), sind diese vor allem kurz vor und während der heißen Sommermonate aktiv. HAASE et al. (1995) stellten fest, daß sich die Verschleppung der Diasporen durch Ernteameisen wesentlich auf den Regenerationserfolg von *Stipa tenacissima* auswirkt. Neben der Aestaphorie sind es vor allem Myxospermie und Trypanokarpie, die Diasporen vor der Vernichtung durch Ernteameisen bewahren können. Nach den Untersuchungen von GUTTERMAN & SHEM-TOV (1997) und HENSEN (1999d) kleben schleimbildende Diasporen so stark am Bodensubstrat fest, daß sie nicht mehr von der Stelle zu bewegen sind. Das Auftreten myxospermer Effekte ist in der *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft vor allem für die Einjährigen Pendler charakteristisch. Trypanophore Diasporen, die sich in den Boden einzubohren vermögen, sind ebenfalls vor einer Verfrachtung geschützt, da Ameisen nicht in der Lage sind, Diasporen zu sammeln, die tiefer als 1,5 cm im Boden verborgen sind (BERNSTEIN 1974). Der Transport durch Ameisen kann allerdings für zufällig überlebende Samen sehr günstig sein, da sich an den Rändern von Ameisennestern häufig Nährstoffe anreichern (BEATTIE 1983, 1985). Pflanzen, die den Randbereich von Ameisennestern besiedeln, sind daher oftmals überdurchschnittlich groß und produzieren mehr Blüten (GUTTERMAN 1993).

Diasporen, die vor oder während der sommerlichen Trockenperiode ausgebreitet werden, müssen davor geschützt sein, daß ihre Keimung durch die im Untersuchungsgebiet durchaus üblichen Sommerregenschauer ausgelöst wird (Abb. 3, 4). Für verschiedene Arten des südostspanischen Trockengebietes wurde bereits nachgewiesen, daß hohe Temperaturen eine Keimhemmung auslösen (HENSEN 1999a, b, d). Es ist daher erstaunlich, daß von den vier daraufhin untersuchten Arten der *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft keine diesen Schutzmechanismus zeigt (Abb. 9a–d). Vermutlich sind sie vor dem Auskeimen unter ungünstigen Temperatur- und Feuchtebedingungen durch eine primäre Dormanz ihrer Diasporen geschützt (vgl. MOTT 1972, BASKIN & BAKIN 1989, JURADO & WESTOBY 1992). Diese wurde für *Anthyllis cytisoides* (IBAÑEZ & PASSERA 1997) und *Stipa capensis* bereits nachgewiesen (HENSEN 1999b).

Im Bezug auf ihr polychores Ausbreitungsverhalten ähnelt die *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft der von HENSEN (1999b) untersuchten thermomediterranen Graslandgesellschaft *Lapiedro-Stipetum tenacissimae*. Beide Gesellschaften verdanken ihre weite Verbreitung im Untersuchungsgebiet dem Einfluß von Mensch und Weidevieh, und so steht neben der Behauptung am Standort die Besiedlung neuer Habitats im Vordergrund. Die Dauerhaftigkeit beider Gesellschaften im Untersuchungsgebiet ist also nicht durch Konstanz, sondern durch Flexibilität, Variabilität und Risikoverteilung der Ausbreitungsmechanismen gekennzeichnet.

Ebenso wie das *Lapiedro-Stipetum tenacissimae*, so ist auch die *Anthyllis cytisoides*-Gesellschaft vergleichsweise arm an seltenen oder endemischen Arten. Trotzdem ist diese Ersatzgesellschaft von hohem ökologischen Wert. Durch die Fähigkeit von *Anthyllis cytisoi-*

des, nährstoffverarmte Böden zu besiedeln und Luftstickstoff zu fixieren, erhöht sie die Qualität der Böden und wirkt der Erosion entgegen. Vermutlich ermöglicht diese Fabacee vielen weiteren Arten das Siedeln an diesem Standort, denn das Mikrohabitat unter Sträuchern gilt als sehr vorteilhaft für die Keimung und Etablierung von Wüstenannualen und weiteren Ausdauernden (WEINSTEIN 1995 in GUTTERMAN 1982, PUGNAIRE et al. 1996, HAASE et al. 1997).

Aufgrund der Erosionsprobleme und der fortschreitenden Degradationsprozesse, die momentan große Teile des Mittelmeergebiets betreffen, besteht ein großer Bedarf an Handlungen, die zum Erhalt der natürlichen Ressourcen und der Regeneration der fragilen ariden und semiariden Ökosysteme von Südostspanien beitragen. Nach PUGNAIRE et al. (1996) ist die Ansammlung von Ressourcen durch strauchige Fabaceen einer der wesentlichen Faktoren, die eine Sukzession in ariden und semiariden Gebieten überhaupt erst ermöglichen. IBÁÑEZ & PASSERA (1997) betrachten *Anthyllis cytisoides* daher als eine der wichtigsten Arten für Anpflanzungsprojekte.

### Danksagung

Diese Untersuchung wurde aus Mitteln des DAAD Programms „Acciones Integradas Hispano-Alemanas“ gefördert. Für die Kooperation und Hilfsbereitschaft danken wir der Arbeitsgruppe von Prof. Dr. J. Guerra und Dr. R. Ros (Universität Murcia), insbesondere P. Sánchez für die Nachbestimmung schwieriger Taxa. Unser Dank gilt außerdem Prof. Dr. W. Frey für die Unterstützung der vorliegenden Arbeit und H. Lünser für die Anfertigung der Abb. 1 und 8.

### Literatur

- ALADOS, L., BARROSO, F. G., AGUIRRE, A., ESCÓS, J. (1996): Effects of early season defoliation of *Anthyllis cytisoides* (a Mediterranean browse species) on further herbivore attack. – J. Arid Env. 34: 455–463.
- BASKIN, J. M., BASKIN, C. C. (1989): Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. – In: LECK, M. A., PARKER, V. T., SIMPSON, R. L. (Edit.): Ecology of soil seed banks. Academic Press, San Diego: 53–66.
- BEATTIE, A. J. (1983): Distribution of ant-dispersed plants. – In: KUBITZKI, K. (Edit.): Dispersal and distribution. – Parey, Hamburg: 249–267.
- , (1985): The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. – Cambridge University Press, Cambridge: 181 S.
- BERNSTEIN, R. A. (1974): Seasonal food abundance and foraging activity in some desert ants. Amer. Naturalist 108: 490–498.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3. Aufl. – Springer, Wien, New-York: 865 S.
- BRIESE, D. T., B. J. MACAULEY (1980): Temporal structure of an ant community in semi-arid Australia. – Austr. J. Ecol. 5: 121–134.
- CABELLO, J. (1997): Factores ambientales, estructura y diversidad en comunidades de matorral de ambiente mediterráneo semiárido (Tabernas – Sierra Alhamilla – Níjar, SE ibérico). – Dissertation, Universität Almería: 612 S.
- CASTROVIEJO, S., LAÍNZ, M., LÓPEZ-GONZÁLES, G., MONTSERRAT, P., MUÑOZ GARMENDIA, F., PAIVA, J., VILLAR, L. (Edit.) (1990): Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. Vol. II: Plantanaceae-Plumbaginaceae. – Real Jardín Botánico de Madrid, CSIC, Madrid: 897 S.
- CASTROVIEJO, S., AEDO, C., CIRUJANO, S., LAÍNZ, M., MONTSERRAT, P., MORALES, R., MUÑOZ GARMENDIA, F., NAVARRO, C., PAIVA, J., SORIANO, C. (Edit.) (1993a): Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. Vol. III: Plumbaginaceae (partim)-Capparaceae. – Real Jardín Botánico de Madrid, CSIC, Madrid: 730 S.
- CASTROVIEJO, S., AEDO, C., GÓMEZ CAMPO, C., LAÍNZ, M., MONTSERRAT, P., MORALES, R., MUÑOZ GARMENDIA, F., NIETO FELINER, G., RICO, E., TALAVERA, S., VILLAR, L. (Edit.) (1993b): Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. Vol. IV: Cruciferae-Monotropaceae. – Real Jardín Botánico de Madrid, CSIC, Madrid: 730 S.

- CASTROVIEJO, S., AEDO, C., LAÍNIZ, M., MORALES, R., MUÑOZ GARMENDIA, F., NIETO FELINER, G., PAIVA, J. (Edit.) (1997a): Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. Vol. V: Ebenaceae-Saxifragaceae. – Real Jardín Botánico de Madrid, CSIC, Madrid: 320 S.
- CASTROVIEJO, S., AEDO, C., BENEDI, C., LAÍNIZ, M., MUÑOZ GARMENDIA, F., NIETO FELINER, G., PAIVA, J. (Edit.) (1997b): Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. Vol. VIII: Haloragaceae-Euphorbiaceae. – Real Jardín Botánico de Madrid, CSIC, Madrid: 375 S.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden. – Ulmer, Stuttgart: 683 S.
- DURING, H. J. (1979): Life strategies of bryophytes: a preliminary review. – *Lindbergia* 5: 2–18.
- , (1980): Life forms and life strategies in Nanocyperion communities from the Netherlands Frisian islands. – *Acta Bot. Neerl.* 29: 483–496.
- EHRMAN, T., COCKS, P. S. (1996): Reproductive patterns in annual legume species on an aridity gradient. – *Vegetatio* 122: 47–59.
- FREY, W., HENSEN, I. (1995a): Lebensstrategien bei Pflanzen: ein Klassifizierungsvorschlag. – *Bot. Jahrb. Syst.* 117: 187–209.
- , (1995b): *Spergulo morisonii-Corynephorum canescentis* (Frühlingsspark-Silbergrasflur) – Lebensstrategien von Binnendünen- und Lockersandbesiedlern. – *Feddes Repert.* 106: 533–553.
- FREY, W., KÜRSCHNER, H. (1991): Lebensstrategien von terrestrischen Bryophyten in der Judäischen Wüste. – *Bot. Acta* 104: 172–182.
- , (1995a): Bryosoziologische Untersuchungen in Jordanien. 3. Lebensstrategienanalyse der terrestrischen und epilithischen Moosgesellschaften. – *Fragm. Flor. Geobot.* 40: 491–511.
- , (1995b): Soziologie und Lebensstrategien epiphytischer Bryophyten in Israel und Jordanien. – *Nova Hedwigia* 61: 211–232.
- FREY, W., LÖSCH, R. (1998): Lehrbuch der Geobotanik. – Fischer, Jena, Lübeck, Ulm: 436 S.
- GAT-TILMAN, G. (1995): The accelerated germination of *Carrichtera annua* seeds and the stimulating and inhibiting effects produced by the mucilage at supra-optimal temperatures. – *J. Arid Env.* 30: 327–338.
- GUTTERMAN, Y. (1978): Influence of environmental conditions and hormonal treatment of the mother plants during seed maturation on the germination of their seeds. – In: MALIK, C. P. (Edit.): *Advances in plant reproductive physiology*. Kalyani, New Delhi: 288–294.
- (1982): Survival mechanisms of desert winter annuals in the Negev highlands of Israel. – In: MANN, H. S. (Edit.): *Scientific reviews on arid zone research*. I. Scientific Publishers, Jodhpur: 249–283.
- (1993): *Seed germination in desert plants*. – Springer, Berlin: 253 S.
- SHEM-TOV, S. (1997): The efficiency of the strategy of mucilaginous seeds of some common annuals of the Negev adhering to the soil crust to delay collection by ants. – *Isr. J. Plant Sci.* 45: 317–327.
- HAASE, P., PUGNAIRE, F. I., INCOLL, L. D. (1995): Seed production and dispersal in the semi-arid tussock grass *Stipa tenacissima* L. during masting. – *J. Arid Env.* 31: 55–65.
- HAASE, P., PUGNAIRE, F. I., CLARK, S. C., INCOLL, L. D. (1997): Spatial pattern in *Anthyllis cytisoides* shrubland on abandoned land in southeastern Spain. – *J. Veg. Sci.* 8: 627–634.
- HARPER, J. L. (1977): *Population biology of plants*. – Academic Press, London: 892 S.
- HENSEN, I. (1997): Life strategy systems of xerothermic grasslands - mechanisms of reproduction and colonization within *Stipetum capillatae* s.l. and *Adonido-Brachypodietum pinnati*. – *Feddes Repert.* 108: 425–452.
- (1998): Life strategies in salt marsh communities of the East Frisian North Sea Coast (Northwestern Germany). – *Fragm. Flor. Geobot.* 43: 237–256.
- (1999a): Life strategies of desert plants – mechanisms of dispersal and reproduction within *Anabasio hispanicae-Euzomodendretum bourgaeani*, an endemic shrubland community of semi-arid Southeastern Spain. – *Anal. Jard. Bot. Madrid (im Druck)*.
- (1999b): Life strategies in a widespread thermomediterranean grassland community – mechanisms of dispersal and reproduction within *Lapedro martiniezii-Stipetum tenacissimae* (semi-arid Southeastern Spain). – *Feddes Repert.* 110: 265–285.
- (1999c): A comparative analysis of dispersal strategies in semi-desert plant communities of Southeastern Spain and xerothermic plant communities of Eastern Germany. – *Flora (eingereicht)*.
- (1999d): Reproductive patterns in five semi-desert perennials of Southeastern Spain. – *Bot. Jahrb. Syst. (im Druck)*.
- , KENTRUP, M. (1998): *Teucrio botryos-Melicetum ciliatae* (Traubengamander-Wimperperlgrasflur) – Lebensstrategien in einer xerothermen Fels-Pioniergesellschaft. – *Tuexenia* 18: 217–236.

- , MÜLLER, C. (1997): Experimental and structural investigations of anemochorous dispersal. – *Plant Ecol.* 133: 169–180.
- IBAÑEZ, A. N., PASSERA, C. B. (1997): Factors affecting the germination of albaida (*Anthyllis cytoides* L.), a forage legume of the Mediterranean coast. – *J. Arid Env.* 35: 225–231.
- JÁTZOLD, R., NEGENDANK, J., RICHTER, G., SCHROEDER-LANZ, H. (1992): *Physische Geographie und Nachbarwissenschaften*. – List/Schroedel, Hannover: 424 S.
- JENNY, M. (1995): Dispersal and micro-habitat conditions within a desert plant community (Wadi Araba, Jordan). – *Bot. Jahrb. Syst.* 116: 483–504.
- JURADO, E., WESTOBY, M. (1992): Germination biology of selected central Australian plants. – *Austr. J. Ecol.* 17: 341–348.
- KEMP, P. R. (1989): Seed banks and vegetation processes in deserts. – In: LECK, M. A., PARKER, V. T., SIMPSON, R. L. (Edit.): *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego: 257–281.
- KUNKEL, G. (1993): *Florula del Desierto Almeriense*. 2. Aufl. – Instituto de Estudios Almerienses, Almería: 252 S.
- MOTT, J. J. (1972): Germination studies on some annual species from an arid region of Western Australia. – *J. Ecol.* 60: 293–304.
- NAVARRO, T. (1995): Revisión del género *Teucrium* L. sección *polium* (Mill.) Schreb. (Lamiaceae) en la Península Ibérica y Baleares. – *Acta Bot. Malac.* 20: 173–265.
- NAVARRO, T., NIETO CALDERA, J. M., PÉREZ LATORRE, A. V. & CABEZUDO, B. (1993): Estudios fenomorfológicos en la vegetación del sur de España. III. Comportamiento estacional de una comunidad de badlands (Tabernas, Almería, España). – *Acta Bot. Malac.* 18: 189–198.
- PAKE, C. E., VENABLE, D. L. (1996): Seed banks in desert annuals: Implications for persistence and coexistence in variable environments. – *Ecology* 77: 1427–1435.
- PEINADO, M., ALCARAZ, F., MARTINEZ-PARRAS, J. M. (1992): *Vegetation of Southeastern Spain*. – J. Cramer, Berlin: 487 S.
- PEÑAS, J. (1997): Estudio fitocenológico y biogeográfico de la Sierra de los Filabres (Andalucía Oriental, España). Análisis de la diversidad de los matorrales. – Dissertation, Universität Granada: 604 S.
- PUGNAIRE, F. I., HAASE, P., PUIGDEFÁBREGAS, J., CUETO, M., CLARK, S. C., INCOLL, L. D. (1996): Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. – *Oikos* 76: 455–464.
- PUIGDEFÁBREGAS, J., ALONSO, J. M., DELGADO, L., DOMINGO, F., CUETO, M., GUTIÉRREZ, L., LÁZARO, R., NICOLAU, J. M., SÁNCHEZ, G., SOLÉ, A., TORRENTÓ, J. R., VIDAL, S., AGUILERA, C., BRENNER, A. J., CLARK, S. C., INCOLL, L. D. (1996): The Rambla Honda field site: Interactions of soil and vegetation along a catena in semi-arid SE Spain. – In: THORNES, J. B., BRANDT, J. (Edit.): *Mediterranean Desertification and Land Use*. – J. Wiley & Sons, New York: 137–168.
- SÁNCHEZ GÓMEZ, P., GUERRA, J., COY, E., HERNÁNDEZ, A., FERNÁNDEZ, S., CARILLA, A. F. (1996): *Flora de Murcia*. Claves de identificación de plantas vasculares. – Promociones y Publicaciones Universitarias, Murcia: 378 S.
- SCHRAMM, G. (1998): *Astragalo-Velletum spinosae* – Lebensstrategien in einer Dornpolstergesellschaft aus den südostspanischen Betschen Kordilleren. – Diplomarb., Freie Universität Berlin: 93 S.
- STEINBERGER, Y., LESCHNER, H., SHMIDA, A. (1991): Activity pattern of harvester ants (*Messor* spp.) in the Negev desert ecosystem. – *J. Arid Env.* 23: 169–176.
- STEARNS, S. C. (1976): Life history tactics: a review of the ideas. – *Quart. Rev. Biol.* 51: 3–47.
- STEUBING, L., FANGMEIER, A. (1992): *Pflanzenökologisches Praktikum*. – Ulmer, Stuttgart: 205 S.
- TAYLORSON, R. B., HENDRICKS, S. B. (1977): Dormancy in seeds. – *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28: 331–354.
- TUTIN, T. G., BURGESS, N. A., CHATER, A. O., EDMONDSON, J. R., HEYWOOD, V. H., MOORE, D. M., VALENTINE, D. H., WALTERS, S. M., WEBB, D. A. (1993): *Flora Europaea* Vol. 1. 2. Aufl. – Cambridge University Press, Cambridge: 581 S.
- TUTIN, T. G., HEYWOOD, V. H., BURGESS, N. A., MOORE, D. M., VALENTINE, D. H., WALTERS, S. M., WEBB, D. A. (Edit.) (1968-1980): *Flora Europaea* Vols 2–5. – Cambridge University Press, Cambridge.
- WHITE, J. (1908): The occurrence of an impermeable cuticle on the exterior of certain seeds. – *Proc. Roy. Soc. Canada*: 21: 203–210.

- WHITFORD, W. G., ETTERSHANK, G. E. (1975): Factors affecting foraging activity in Chihuahuan desert harvesting ants. – *Environm. Entomol.* 4: 689–696.
- ZOHARY, M. (1937): Die verbreitungsökologischen Verhältnisse der Pflanzen Palästinas. – I. Die antitelechorischen Erscheinungen. – *Beih. Bot. Centralbl.* 56: 1–155.

Prof. Dr. Isabell Hensen  
Dipl.-Biol. Svenja Zuther  
Martin-Luther-Universität  
Institut für Geobotanik  
Neuwerk 21  
06108 Halle/Saale