


Otti Wilmanns

Ökologische Pflanzensoziologie

6. Auflage

UTB
FÜR WISSEN SCHAFT

Quelle & Meyer

UTB 269

UTB
FÜR WISSEN
SCHAFT

Eine Arbeitsgemeinschaft der Verlage

Wilhelm Fink Verlag München
A. Francke Verlag Tübingen und Basel
Paul Haupt Verlag Bern · Stuttgart · Wien
Hüthig Fachverlage Heidelberg
Verlag Leske + Budrich GmbH Opladen
Lucius & Lucius Verlagsgesellschaft Stuttgart
Mohr Siebeck Tübingen
Quelle & Meyer Verlag Wiesbaden
Ernst Reinhardt Verlag München und Basel
Schäffer-Poeschel Verlag Stuttgart
Ferdinand Schöningh Verlag Paderborn · München · Wien · Zürich
Eugen Ulmer Verlag Stuttgart
Vandenhoeck & Ruprecht in Göttingen und Zürich

Otti Wilmanns

Ökologische Pflanzensoziologie

Eine Einführung in die Vegetation Mitteleuropas

6., neu bearbeitete Auflage

Quelle & Meyer Verlag Wiesbaden

Prof. Dr. Otti Wilmanns
Institut für Biologie II
Lehrstuhl für Geobotanik
Schänzlestr. 1
D-79104 Freiburg

Die Deutsche Bibliothek - CIP-Einheitsaufnahme

Wilmanns, Otti:
Ökologische Pflanzensoziologie / Eine Einführung in die Vegetation Mitteleuropas / Otti Wilmanns. - 6., neu bearb. Aufl. - Wiesbaden : Quelle und Meyer, 1998
(UTB für Wissenschaft : Uni-Taschenbücher ; 0269)
ISBN 3-8252-0269-0 (UTB)
ISBN 3-494-02239-9 (Quelle und Meyer)

© 1973, 1998, by Quelle & Meyer Verlag GmbH & Co., Wiesbaden
ISBN 3-494-02239-9

Das Werk ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlages unzulässig und strafbar. Dies gilt insbesondere für Vervielfältigungen auf fotomechanischem Wege (Fotokopie/Mikrokopie), Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Satz/DTP: OnLine DTP-Service Eckstein & Co. KG, Nierstein/Rh.
Umschlaggestaltung: Jürgen Reichert
Druck und Verarbeitung: AZ Druck und Datentechnik, Kempten
Printed in Germany/Imprimé en Allemagne

ISBN 3-8252-0269-0 (UTB-Bestellnummer)

Inhaltsverzeichnis

Vorwort 10

A Grundbegriffe und Aspekte der Pflanzensoziologie 13

1. Einführung 13

2. Struktur der Pflanzengesellschaften: Symmorphologie 16
   - *Der Begriff Struktur* 16
   - *Wuchsformen und Lebensformen* 16
   - *Synusien* 17
   - *Formationen* 18
   - *Populationsbiologie und Pflanzensoziologie Der Strategie-Begriff* 18
   - *Artenreichtum, Diversität, biologisches Gleichgewicht, Stabilität, Belastbarkeit* 21
   - *Soziologische Progression* 23

3. Grundbegriffe der Standortslehre: Synökologie 24
   - *Der Energieumsatz an der Erdoberfläche und seine Konsequenzen für die Pflanzendecke* 24
   - *Einige wichtige Begriffe aus der Bodenkunde* 26
   - *Konkurrenz und Kooperation* 30

4. Floristische Verwandtschaft der Gesellschaften: Synsystematik/Syntaxonomie 32
   - *Aufnahme und Tabellenarbeit* 33
   - *Bestimmung des syntaxonomischen Ranges* 36
   - *Untergliederung der Assoziation* 38
   - *Nomenklatur* 40
   - *Einige Zusatz-Informationen* 40

5. Verbreitung von Pflanzensippen und Pflanzengesellschaften: Chorologie und Synchorologie (Arealkunde) 43
   - *Arealbildung* 43
   - *Arealbeschreibung* 44

6. Zeitlicher Wandel von Pflanzengesellschaften: Syndynamik/Sukzessionslehre 46
   - *Der Begriff Sukzession* 46
   - *Natürliche- und Ersatzgesellschaften* 47

7. Vegetationsgeschichte: Symphylogenie und Synchronologie 49
   - *Vegetationsprägende Vorgänge im Tertiär* 49
   - *Vegetationsprägende Vorgänge im Quartär* 50

8. Gesellschaftskomplexe: Sigmasoziologie 54
9. Biozönologie 58
10. Einsatz in der Praxis: Angewandte Pflanzensoziologie 59
11. Eine Erläuterung zur folgenden Gliederung 60

B Die Einzeldarstellungen: Formationen und Gesellschaften 61

1. Formation: Wasserpflanzengesellschaften 61
   - *Lebensraum Wasser* 62

– *Morphologische Anpassungen* ... 63
– *Physiologische Anpassungen* ... 65
1. Kl. Lemnetea minoris, Wasserlinsendecken ... 66
– *Bau und Lebensweise* ... 66
– *Systematischer Überblick* ... 67
2. Kl. Zosteretea, Seegraswiesen ... 69
– *Das Watt* ... 69
– *Standortsökologie* ... 72
– *Die Bedeutung der Seegraswiesen* ... 73
– *Systematischer Überblick* ... 74
3. Kl. Ruppietea, Salden-Gesellschaften ... 74
– Gewässergliederung und Bedeutung der Makrophyten in Süßgewässern ... 76
4. Kl. Charetea, Chara-Gesellschaften, Armleuchteralgen-Gesellschaften ... 79
– *Standortsökologie und Syndynamik* ... 79
– *Systematischer Überblick* ... 81
5. Kl. Utricularietea intermedio-minoris, Wasserschlauch-Gesellschaften ... 83
6. Kl. Littorelletea, Strandlings-Gesellschaften ... 83
7. Kl. Potamogetonetea pectinati, Schwimmblatt- und Laichkraut-Gesellschaften ... 88
Zur angewandten Soziologie von Wasserpflanzen ... 93
– *Bioindikation* ... 93
– *Aquatic weeds* ... 96

2. Formation: Therophytenreiche Pioniergesellschaften ... 98
8. Kl. Thero-Salicornietea, Einjährige Quellerwatten ... 100
9. Kl. Saginetea maritimae, Küsten-Mastkraut-Gesellschaften ... 102
10. Kl. Cakiletea maritimae, Meersenf-Spülsäume ... 103
11. Kl. Bidentetea tripartitae, Zweizahn-Gesellschaften ... 105
12. Kl. Polygono-Poetea annuae, Einjährigen-Trittgesellschaften ... 106
13. Kl. Stellarietea mediae, Ackerwildkrautgesellschaften, Ackerunkrautfluren ... 108
– *Die Bewältigung der Standortsverhältnisse* ... 108
– *Ökologischer Zeigerwert* ... 111
– *Die Rolle der Unkräuter im Ökosystem* ... 112
– *Herkunft und Zukunft der Ackerunkräuter* ... 116
– *Systematischer Überblick* ... 120
14. Kl. Isoeto-Nanojuncetea, Zwergbinsen-Gesellschaften ... 122

3. Formation: Gramineen-Pioniergesellschaften ... 125
15. Kl. Spartinetea, Schlickgras-Gesellschaften ... 125
16. Kl. Ammophiletea, Strandhafer-Dünengesellschaften
17. Kl. Honkenyo-Elymetea, Hochnordische Strandroggen-Gesellschaften ... 128
– *Standort* ... 128
– *Systematischer Überblick* ... 130
– *Dünenbefestigung als Beispiel für Lebendbau* ... 132

18. Kl. Agropyretea intermedio-repentis, Halbruderale Halbtrockenrasen, Quecken-Ödland ... 134

4. Formation: Schuttfluren und Felsspaltengesellschaften ... 137
19. Kl. Thlaspietea rotundifolii, Gesteinsschuttfluren ... 137
– *Edaphische Standortsfaktoren* ... 137
– *Sukzession* ... 140
– *Klimatische Standortsfaktoren* ... 140
– *Zur Konstitution von Hochgebirgspflanzen* ... 141
– *Systematischer Überblick* ... 142
20. Kl. Asplenietea trichomanis, Felsspaltengesellschaften ... 145
– *Arealkundliche Aspekte* ... 146
21. Kl. Parietarietea judicae, Glaskraut-Mauerfugengesellschaften ... 150

5. Formation: Röhrichte und Großseggensümpfe ... 152
22. Kl. Phragmitetea, Röhrichte und Großseggensümpfe ... 153
– *Einige Beispiele zur Biozönologie der Phragmitetea* ... 159
– *Gefährdung und Schutz von Röhrichtgürteln* ... 162

6. Formation: Quellfluren, Schneeböden, Niedermoor- und Schlenkengesellschaften ... 165
23. Kl. Montio-Cardaminetea, Quellflurgesellschaften ... 165
24. Kl. Scheuchzerio-Caricetea nigrae, Niedermoor- und Schlenkengesellschaften ... 169
– *Standortsökologie und Gefährdung* ... 169
– *Zur biozönologischen und vegetationsgeschichtlichen Bedeutung* ... 171
– *Systematischer Überblick* ... 173
25. Kl. Salicetea herbaceae, Schneebodengesellschaften ... 176

7.–9. Formation: Mitteleuropäische Grasfluren, Rasengesellschaften ... 179
7. Formation: Magerrasen trockener Standorte ... 181
26. Kl. Violetea calaminariae, Europäisch-westsibirische Schwermetallrasen ... 181
– *Standort und Schwermetallresistenz* ... 182
– *Zur Synevolution* ... 182
– *Systematischer Überblick* ... 185
Hinweise zum Wasserhaushalt ... 185
27. Kl. Sedo-Scleranthetea, Sandrasen und Felsgrusgesellschaften ... 187
28. Kl. Festuco-Brometea, Schwingel-Steppen- und Trespenrasen ... 192
– *Floren- und Vegetationsgeschichte* ... 193
– *Standort* ... 195
– *Sukzessionen und ihre biozönologische Bedeutung* ... 198
– *Mesobromion-Landschaften und Fragen ihrer Pflege* ... 202
– *Einige Assoziationen* ... 203

8. Formation: Hochgebirgsrasen ... 205
Auswirkungen von Gesteinsunterschieden ... 205
29. Kl. Seslerietea albicantis, Blaugras-Kalk-Steinrasen ... 207
30. Kl. Carici rupestris-Kobresietea bellardii, Holarktische Nacktriedrasen ... 209

31. Kl. Caricetea curvulae, Krummseggenrasen 210
2 Beispiele für Umweltforschung in der Curvuletum-Stufe 211

9. Formation: Salz-, Kriech- und Kulturrasen 213
32. Kl. Asteretea tripolii, Salzrasen der nördlichen Holarktis 213
– *Standort* 214
– *Systematischer Überblick* 217
33. Kl. Agrostietea stoloniferae, Flut- und Trittrasen 218
– *Trittrasen* 220
– *Flutrasen* 220
– *Einige Assoziationen* 222
34. Kl. Molinio-Arrhenatheretea, Wirtschaftsgrünland 222
– *Grünland als Phytozönose von Nutzpflanzen* 222
– *Eigenschaften von Grünlandpflanzen* 224
– *Herkunft und Entstehung von Grünlandarten* 225
– *Die wichtigsten differenzierenden Faktoren* 226
– *Grünlandkartierung* 230
– *Der Schwund von Grünlandgesellschaften* 231
– *Systematischer Überblick* 232

10. Formation: Zwergstrauchgesellschaften 238
35. Kl. Nardo-Callunetea, Borstgrasrasen und Ginsterheiden 238
1. Ordn. Nardetalia, Borstgrasrasen 239
– *Entstehung und Bewirtschaftung* 239
– *Einige Assoziationen* 242
2. Ord. Calluno-Ulicetalia, Ginsterheiden, Calluna-Heiden 243
– *Der Begriff Heide* 243
– *Zur Ökologie ozeanischer Zwergstrauchheiden* 243
– *Einige Assoziationen* 244
– *Entstehung und Standortsökologie von Calluna-Heiden* 245
– *Der Entwicklungszyklus der Calluna-Heide* 247
– Systematische Feingliederung 247
– *Heideschutz durch Heidepflege* 248
– *Intensitätsstufen menschlicher Einwirkung: Hemerobie* 250
36. Kl. Cetrario-Loiseleurietea, Arktisch-alpine Windheiden 250
37. Kl. Oxycocco-Sphagnetea, Hochmoorbultgesellschaften und Heidemoore 253
– *Grundbegriffe* 253
– *Der Extremstandort Hochmoor* 255
– *Bau und Lebensweise der Sphagnen und ihre Bedeutung für das Hochmoor* 256
– *Die kormophytischen Hochmoorbewohner* 257
– *Das Bult-Schlenken-System – ein „Regenerations-komplex"?* 258
– *Fragen der Entstehung, Zerstörung und Regeneration von Hochmooren* 260
– *Systematischer Überblick* 263

11. Formation: Hochstaudenreiche Ruderal-, Saum- und Schlaggesellschaften ... 264
38. Kl. Artemisietea, Beifuß-Gesellschaften ... 264
39. Kl. Epilobietea angustifolii, Schlagfluren ... 270
40. Kl. Trifolio-Geranietea sanguinei, Saumgesellschaften und Staudenhalden trockener Standorte ... 274
– *Theoretische Bedeutung der Trifolio-Geranietea* ... 275
– *Systematischer Überblick* ... 277
41. Kl. Betulo-Adenostyletea, Subalpine Hochstaudenfluren und -gebüsche ... 279
– *Systematischer Überblick* ... 280
– *Zur Geschichte der Betulo-Adenostyletea im außeralpischen Bereich* ... 282

12. Formation: Strauchgesellschaften ... 284
– *Strukturbildner und Elemente der Landschaft* ... 284
– *Syntaxonomie* ... 285
42. Kl. Rhamno-Prunetea, Schlehengebüsche ... 286
– *Systematischer Überblick* ... 286
– *Die Bedeutung der Hecken für die Landespflege* ... 288
43. Kl. Salicetea purpureae, Ufer-Weidengebüsche und -wälder ... 291
– *Standort* ... 291
– *Systematischer Überblick* ... 295

13. Formation: Wälder ... 298
– *Die Lebensform Baum und Grenzen des Baumwuchses* ... 298
– *Biozönologie des Waldes: Beziehungen zwischen Pflanzen und Tieren* ... 304
– *Waldinnenklima* ... 311
– *Stoffumsatz und Bodenverhältnisse* ... 312
– *Wohlfahrtswirkungen des Waldes* ... 316
– *Einflüsse der Bewirtschaftung* ... 319
– Forstgesellschaften ... 323
– *Systematischer Überblick* ... 324
44. Kl. Alnetea glutinosae, Erlenbruchwälder und Grauweidengebüsche ... 329
45. Kl. Erico-Pinetea, Schneeheide-Kiefernwälder ... 332
46. Kl. Pulsatillo (patentis)-Pinetea (sylvestris), Kiefern-Steppenwälder ... 334
47. Kl. Vaccinio-Piceetea, Boreale Nadelwälder ... 335
48. Kl. Querco-Fagetea sylvaticae, Europäische Sommerwälder ... 339
1. Ordn. Quercetalia robori-petraeae ... 339
2. Ordn. Quercetalia pubescenti-petraeae ... 343
3. Ordn. Fagetalia sylvaticae ... 345
– *Ein Beispiel für ein Gesellschaftsmosaik und seine Feingliederung* ... 352

C Schlüssel für die höheren Syntaxa der mitteleuropäischen Pflanzengesellschaften ... 355

D Literaturverzeichnis ... 361

E Stichwortverzeichnis ... 387

Vorwort zur sechsten Auflage

Dieses Buch, 1973 in erster Auflage erschienen, ist aus Vorlesungen und Exkursionen für meine Freiburger Studenten, vorwiegend aus den Fachrichtungen der Organismischen Biologie entstanden. Der starke Zuwachs an wissenschaftlicher Erkenntnis wie an persönlicher Erfahrung im Laufe der Jahre hatte einen ebenso deutlichen Zuwachs an Inhalt und Umfang zur Folge; dem konnte in dieser Auflage erfreulicherweise mit einem größeren Format entsprochen werden. Dennoch sind Absicht und Aufbau des Buches die gleichen geblieben: Es soll neben Studenten verschiedener Hochschultypen und Fachrichtungen einem weiteren Kreise von freilandbiologisch Interessierten fachliches Rüstzeug zunächst zum Verständnis der Vegetation Mitteleuropas bieten; Beobachtung im Gelände und theoretische Durchdringung des Vertrauten werden dann den Einblick auch in die Vegetation fremder Gebiete ermöglichen. Es soll damit ferner eine Grundlage zu sachkundigem Einsatz im erhaltenden und gestaltenden Naturschutz geschaffen werden; gerade hier besitzt ja heute eine ökologisch ausgerichtete Pflanzensoziologie eine weit über das Fachinteresse des Botanikers hinausgreifende Bedeutung. Freilich muß sie mit verwandten Forschungsrichtungen verknüpft sein, vor allem mit Zoologie und Limnologie, mit Populationsbiologie und Ökophysiologie, selbstverständlich auch mit den Nutzungs-orientierten und den Geo-Wissenschaften. Besonderes Gewicht wird den Beziehungen von Pflanzen und Tieren in der Biozönose beigelegt; wenn auch Spezialistentum in der eigenen Forschung unvermeidlich ist, so ist doch das Verständnis für ein derart hohes Komplexitätsniveau nur durch die Fähigkeit zur Verknüpfung zu gewinnen. Dazu trägt auch das Studium klassischer Arbeiten bei, welche also nicht in der Flut moderner und modischer Studien untergehen dürfen.

Im Laufe der Zeit sind mir eine Reihe von Änderungs- und Ergänzungsvorschlägen, meist formale Dinge betreffend, zugegangen; sie wurden alle bedacht, freilich nicht alle für angemessen und realisierbar gehalten. Hierzu einige Bemerkungen.

Wünsche nach einer wesentlichen Erweiterung des Stoffes – so sehr sie mich freuten – konnten verständlicherweise nur begrenzt erfüllt werden. Die Aufnahme von Moos- und Flechtengesellschaften mußte weiterhin zurückgestellt werden. – Um auf naturschutzfachliche und landschaftspflegerische Gesichtspunkte noch deutlicher aufmerksam zu machen, habe ich unter dem übergreifenden Stichwort „Naturschutz" auch jene Beispiele dafür ins Register aufgenommen, bei denen dieses Wort im Text nicht ausdrücklich fällt. Entsprechendes gilt für die Bereiche „Biozönologie", „Populationsbiologie" und „Paläoökologie" (unter Einbeziehung der ihr begrifflich verwandten Floren- und Vegetationsgeschichte). Die Strichzeichnungen konnten vermehrt und ausgestaltet, die modernen schrifttechnischen Möglichkeiten zu übersichtlicherer Gliederung genutzt und vor allem einige Fotografien in Schwarzweißdruck hinzugefügt werden. Diese sollen nicht nur dem Anfänger lebendige Anschauung vermitteln, sondern auch dem Erfahreneren individuelle Vielfalt innerhalb eines Vegetationstyps aufzeigen, worin zugleich eine Warnung vor rascher Verallgemeinerung von einzelnen ökologischen und syndynamischen Befunden liegen möchte. – Die Anregung, den Namen der Gesellschaften jene der Autoren beizufügen, habe ich aus mehreren Gründen nicht aufgegriffen. Denn die Nomenklatur folgt im wesentlichen der Übersicht in der Flora von E. Oberdorfer, an welche sich auch H. Ellenberg in seinen letzten (nicht syntaxonomischen Zielen dienenden) vegetationskundlichen Werken hielt. In jüng-

ster Zeit sind aufgrund gewiß verdienstvoller Synopsen eine Reihe von verwirrenden Namensänderungen zu bedauern. Ich habe mich diesen gegenüber eher konservativ verhalten; warten wir ab, ob die Vorschläge sich bewähren und ob es sich folglich für die Mehrheit der Nutzer der Pflanzensoziologie lohnen wird, mehrere Namen und sogar Teile des Systems parallel zu erlernen, was ja wegen der bereits erarbeiteten und publizierten Kenntnisfülle unerläßlich wäre. Und schließlich könnte aus reichlicher Zitation von Autorennamen eine unbeabsichtigte Überbetonung der an sich unverzichtbaren Syntaxonomie mit Nomenklaturregeln in der Lehre folgen. Der immer mehr junge Leute fesselnde Kern der Pflanzensoziologie sind ja Studium und Verständnis des lebendigen Zusammenwirkens der Organismen untereinander, der Anpassung der Gemeinschaften an den Standort, ihrer Entwicklung und ihrer Bedeutung für den modernen Menschen. Man vergleiche einmal die Schwerpunkte, welche Josias Braun-Blanquet in seiner Grundlegung der Pflanzensoziologie (1. Aufl. 1928, 3. Aufl. 1964) setzt! Dieser Aspekt bestimmt auch den Titel meines Buches und die notwendige Auswahl an Literatur.

Dessen bisheriger Charakter als Begleiter für Exkursionen und geobotanische Vorlesungen ist um so lieber beibehalten worden, als mit dem gegenwärtigen Aufschwung der Geländebiologie eine Reihe anders gearteter und damit ergänzender Werke erschienen sind: Mit seinen reich bebilderten „Pflanzengesellschaften Deutschlands" strebt Richard Pott eine vollständige Übersicht an (2. Auflage 1995); „Grundfragen und Methoden der Pflanzensoziologie" hat Hartmut Dierschke (1994) ausführlich dargestellt, wogegen Klaus Dierssen (1990) eine „Einführung" gegeben hat; und nach wie vor steht – nunmehr in 5. Auflage, 1996 – Heinz Ellenbergs schon klassisches, umfangreiches Werk über „Die Vegetation Mitteleuropas" zur Verfügung.

Wenn in der modernen pflanzensoziologischen Forschung stärker als bisher die positiven Beziehungen der Lebewesen untereinander ins Blickfeld treten, so findet das derzeit durchaus eine Parallele in der freundschaftlichen Kooperation so mancher europäischer Pflanzensoziologen. Viele persönliche und über dieses Buch hinausgreifende Anregungen und Hilfen habe ich über nun mehr als ein Vierteljahrhundert hin von Kollegen, Mitarbeitern, älteren Studenten und Freunden erfahren dürfen; nur wenige kann ich hier nennen. Dankbare Erinnerung gilt Herrn Prof. Dr. Drs. h.c. mult. Reinhold Tüxen († 16. 5. 1980), der die erste Auflage seinerzeit kritisch geprüft und mir damit und in vielen Gesprächen den Einbau und die Weitergabe so mancher seiner pflanzensoziologischen Erfahrungen ermöglicht hat. Mit Herrn Prof. Dr. Günther Osche, Freiburg, konnte ich in jahrelanger freundschaftlicher Zusammenarbeit auf allen Feldern der Universitätstätigkeit Gespräche führen und aus diesen lernen. Freundliche Unterstützung durch unveröffentliche Manuskripte, Literaturhinweise, Exkursionen und Ratschläge erfuhr ich von – in alphabetischer Reihenfolge – Herrn Prof. Dr. Konrad Buchwald, Hannover, Herrn Prof. Dr. W.H.O. Ernst, Amsterdam, Frau Prof. Dr. Gisela Jahn, Göttingen, Herrn Dr. Joachim Kuhn, früher Seewiesen, jetzt Leipzig, Herrn Prof. Dr. Dr. h.c. Erich Oberdorfer, Freiburg, Herrn Dr. habil. Harro Passarge, Eberswalde, und Herrn Prof. Dr. H. Zwölfer, Bayreuth. Gerade in den letzten Jahren haben mir einige unserer Studenten viele Verbesserungsvorschläge gemacht, unter ihnen besonders Alexander Frisch, Bert Piest und Reinhold Treiber. – Ihnen und allen Ungenannten gilt mein herzlicher Dank!

Fruchtbare Arbeit in Forschung und Lehre ist nicht möglich ohne ein gutes alltägliches Umfeld; hierfür danke ich meinen stets hilfs- und einsatzbereiten Mitarbeitern am Lehrstuhl für Geobotanik bis zu meiner Emeritierung im März 1996, denen, die nunmehr selber Professuren innehaben: Dr. Arno Bogenrieder, Dr. Rainer Buchwald,

Dr. Anselm Kratochwil, Frau Dr. Angelika Schwabe-Kratochwil; und – wahrlich nicht zuletzt – unserer Sekretärin Frau Ingeborg Vierlinger, die weit über das Pflichtmaß schreibtechnischer Arbeiten hinaus uns andern verantwortungsvolle Tätigkeiten abgenommen hat. Ohne aller verständnisvolles Zusammenwirken hätten wir den zuweilen ausufernden Lehrbetrieb der letzten Jahre nicht bewältigen können.

Eine gute Zusammenarbeit verbindet mich auch mit den Herstellern dieses Buches. Das Graphiker-Ehepaar Peter († 1996) und Christine Schweitrieg, Stuttgart, verstand und verwirklichte meine die Abbildungen betreffenden Wünsche unverzüglich. Frau Dipl.-Biol. Claudia Huber und, ihr folgend, Herrn Dr. Andreas Kohl, beide ehemalige Freiburger Studenten, vom Lektorat des Verlages Quelle & Meyer, Wiesbaden, haben „UTB 269" sachkundig, verantwortungsvoll und mitdenkend betreut. So sage ich auch dieser Helfer-Gruppe nicht nur konventionellen, vielmehr herzlichen Dank.

O. Wilmanns

A Grundbegriffe und Aspekte der Pflanzensoziologie

1. Einführung

Es ist ein Gesetz: Kein Organismus lebt im Freiland solitär; kein Individuum, keine Population und keine Art ist ohne fördernde oder hemmende Beziehungen zu anderen Organismen (**Interaktionen**) auf die Dauer lebensfähig; ebenso ist kein Lebewesen unabhängig von den äußeren Faktoren, die seine Umwelt bilden. Demgemäß gibt es in der freien Natur keine Reinkulturen, sondern nur Lebensgemeinschaften, **Biozönosen**, in ihrem Lebensraum, dem **Biotop.** Es gibt damit im Gelände auch keine derart einfachen Systeme, bei denen jeder biologisch wirksame Faktor einzeln experimentell variiert und seine Wirkung isoliert studiert werden könnte; vielmehr sind uns äußerst komplexe Systeme vorgegeben, bei denen die Änderung eines einzigen Faktors in verschiedenen Richtungen Kettenreaktionen auslöst. Hierbei ist auch der Mensch als Subjekt und Objekt betroffen. Man nennt diese Beziehungsgefüge aus Organismen sowie physikalischen und chemischen Faktoren unabhängig von ihrer Ausdehnung und Komplexität **Ökosysteme**. Der Ausdruck kann für die Moosdecke einer Mauerkrone mit ihren Kleintieren und ihren Umweltfaktoren ebenso benutzt werden wie für einen See oder sogar für die ganze Biosphäre. Meist faßt man dabei allerdings grobstrukturell abgegrenzte Bereiche ins Auge, z. B. einen Buchenwald an einem Südhang, der deutliche Grenzen etwa gegen angrenzende andere Waldtypen oder eine Lichtung hat; es sind zugleich Größenordnungen, die für interdisziplinäre Forschungen wie für landespflegerisches Handeln zugänglich sind.

Gewisse Grundzüge sind allen Ökosystemen gemeinsam (vgl. KLÖTZLI 1989): 1. Alle sind **offene Systeme**, – zumindest betrifft dies die Energie-Zufuhr durch Sonnenstrahlung und die Wasserversorgung. 2. Alle haben Energie-Umsatz, – zumindest betrifft dies den Wärmehaushalt. 3. Alle haben Stoff-Umsatz, – zumindest teilweise ist dieser ein Durchsatz. Wissenschaftlich interessant und für die Praxis wichtig sind dabei nicht so sehr diese bekannten Prinzipien, denen man, im Modell dargestellt, Allgemeingültigkeit zusprechen kann; wichtiger sind die spezifischen Eigenschaften scharf definierter Systemtypen, wie sie sich aus dem Vergleich verschiedener konkreter Fälle ergeben; nur sie vermitteln uns Einsicht in die Mannigfaltigkeit und Unersetzbarkeit der Lebensgemeinschaften. „Die Natur läßt sich in der höchsten Ebene der Lebensentfaltung nicht in wenige Regeln pressen." So der Zooökologe TISCHLER (1993) in seinen „kritischen Schlußbetrachtungen".

D a ß die ökologischen Faktoren verkettet und vernetzt sind, haben die umweltpolitischen Diskussionen der letzten gut zwei Jahrzehnte jedem dafür Aufgeschlossenen deutlich gemacht. W i e das Netz im konkreten Fall beschaffen ist, kann nur durch vielseitige, in der Regel interdisziplinäre Forschung am Objekt erkannt werden. Eines der wenigen, geschlossen publizierten Beispiele dafür bietet das sog. Solling-Projekt, über das, 20 Jahre nach seinem Beginn, ein ausführlicher Bericht vorgelegt werden konnte (ELLENBERG, MAYER & SCHAUERMANN 1986, instruktive Kurzfassung ELLENBERG 1987). Selbst hier zeigt sich einerseits, daß der Weg zum Verständnis eines historisch gewachsenen Ökosystems noch sehr weit ist, und andererseits, daß es immer schwie-

riger wird, über der oft leicht, weil automatisch gewinnbaren Fülle an Einzeldaten gleichsam die Knotenpunkte des Netzes zu überblicken.

Die **Pflanzensoziologie, Phytozönologie, Vegetationskunde** oder **Vegetationsökologie** *(vegetation science, vegetation ecology)* erforscht einen wesentlichen Teil der verschiedenen Typen von Ökosystemen, eben ihren pflanzlichen Anteil, d.h. ihre Pflanzengemeinschaften. Man bezeichnet sie auch als **Phytozönosen** (in einem weiteren Sinne, s. dazu S. 33); die Gesamtheit der Phytozönosen eines Gebietes wird als dessen Vegetation bezeichnet. – Inhaltlich erreicht eine Erkenntnis erst dann ihren vollen Wert, wenn sie sich nicht nur auf einen einzelnen Bestand, etwa ein bestimmtes Waldstück, bezieht, sondern für alle Objekte des gleichen Typs gilt; solche Typen von floristisch, d.h. nach ihrer Artenverbindung definierten Pflanzenbeständen nennt man **Pflanzengesellschaften** (s. S. 33); weniger gebräuchlich, aber dafür nicht mehrdeutig ist der Ausdruck **Phytozönon** (Plural Phytozöna).

Gegenstand der Pflanzensoziologie sind also aus Organismen aufgebaute Organisationen; diese haben einen recht hohen Komplexitätsgrad, stehen sie doch zwischen Individuum und Population einerseits, zwischen Biozönose und Ökosystem andererseits; sie sind damit auch von „mittlerer" Größenordnung, „zwischen Lupe und Fernglas" gleichsam. Feldbotanik zu betreiben, heißt aber keineswegs, ausgefeilte Meßmethoden und Laboranalysen zu vernachlässigen oder Daten der Physiologie, Genetik und Strukturforschung zu negieren, wie der Hauptteil unseres Buches verdeutlichen wird. Die Pflanzensoziologie ist damit ein Teil der **Geobotanik**, die auf das Verständnis des Verhaltens sowohl von Pflanzensippen als auch von Pflanzengesellschaften im Gelände abzielt.

Ziel der Pflanzensoziologie ist es also, die floristisch definierten Pflanzengesellschaften in ihrer Artenverbindung und Struktur, in der Funktion ihrer Glieder, ihrer Einpassung in die Umgebung und ihrer geschichtlichen Entwicklung zu verstehen und die Folgerungen für die Erhaltung und Gestaltung von Ökosystemen zu ziehen.

Es ist folglich eine „level science", wie Barkman (1990) dies in einer scharfsinnigen Analyse ihrer wissenschaftstheoretischen Position dargelegt hat. Dazu sind viele Aspekte (s.u.) mit verschiedenen Methoden (deskriptiv/experimentell) und verschiedenen Ansätzen (induktiv/deduktiv; verbal/mit mathematischen Modellen) zu betrachten. So ist es aber auch logisch, daß sich im Laufe der letzten Jahre eine inhaltliche Ausweitung und engere Verknüpfung der Pflanzensoziologie in zweierlei Richtungen entwikkelt hat; zum einen mit der auf Elemente der Pflanzengesellschaften ausgerichteten **Populationsbiologie** (dazu s. White 1985, Schmid & Stöcklin 1991, ferner die deutsche Übersetzung des klassischen russischen Lehrbuches von Rabotnov 1995). Zum andern gewinnt die Zusammenarbeit von Botanikern und Zoologen in der **Biozönologie** rasch an Umfang und Tiefe (vgl. Kratochwil 1991). Damit wird auch die Kenntnis nicht nur der Denkweise, sondern auch der Terminologie der „Schwesterdisziplin" um so wichtiger. Gewisse Unterschiede in Definitionen der Begriffe müssen zur Zeit in Kauf genommen werden. (Vgl. dazu H.J. Müller 1991, Schaefer 1992 sowie die zoologisch ausgerichteten Lehrbücher von Osche 1981, Remmert 1992, Schwerdtfeger 1975 und 1978, Tischler 1993.) Dazu finden sich im folgenden viele Beispiele (S. 73, 171 u. a.).

Man pflegt die verschiedenen Aspekte in Analogie zu denen der auf Sippen ausgerichteten (sog. Idio-)Botanik zu benennen; diese Bezeichnungen dürfen nicht den Blick dafür verstellen, daß Organisationen mit ihrer recht losen Bindung der Organismen anderen Gesetzmäßigkeiten unterworfen sind als Organismen mit ihrem ganzheitlichen Charakter.

Die Struktur der Pflanzengesellschaften ist Gegenstand der **Symmorphologie**.

Ihre Abhängigkeit von abiotischen und biotischen Umweltfaktoren, vor allem also

Mikroklima, Boden und menschlichem Einfluß, ist Gegenstand der **Synökologie**. Hier wird auch meist die Wirkung der Gesellschaftsglieder aufeinander einbezogen, die man als **Symphysiologie** begrifflich sondern könnte.

Die **Symphänologie** beschreibt die Erscheinungsformen der Pflanzengesellschaften im Jahreslauf, abhängig von der Physiologie der Arten und von Klimarhythmus und jährlichem Witterungsverlauf.

Die räumliche Verbreitung wird in der **Synchorologie** behandelt. Die kurz- bis mittelfristigen Entwicklungen und Veränderungen in der Artenzusammensetzung, vergleichbar der Sippenontogenie, sind Gegenstand der **Syndynamik** mit dem Schwerpunkt **Sukzessionslehre**.

Die Entstehung bestimmter Gesellschaften läßt sich als Abfolge in einer bestimmten Landschaft studieren und ist dann Gegenstand der **Synchronologie**. Zur Frage nach der Herausbildung von Gesellschaften im Laufe der Evolution sind erst wenige Forschungsergebnisse gewonnen worden, weshalb auch die Begriffe hierfür, **Symphylogenie** (oder **Synevolution** oder **Synepiontologie**) bisher wenig geläufig sind.

Die Gesetzmäßigkeiten der Ordnung der Gesellschaften zu räumlichen Komplexen sucht die eben aufkommende Richtung der **Sigma-** oder **Synsoziologie** zu erkennen.

Folgerungen für die Praxis (Wirtschaft, Landesplanung, Naturschutz) zieht die **Angewandte Pflanzensoziologie**. Gerade sie beweist, wie rasch und leicht, aber tiefgreifend der Mensch die Ausprägung der Bestände beeinflussen kann.

Solche Forschungen und Anwendungen sind selbstverständlich nicht ohne klare Beschreibungen, Abgrenzungen, Benennungen und Ordnung ihrer Gegenstände möglich. Dies geschieht in der **Synsystematik** und der ihr nahestehenden, aber begrifflich zu unterscheidenden **Syntaxonomie**. Ohne ein System – nach KANT ein nach logischen Prinzipien geordnetes Ganzes – ist keine Generalisierung, also keine Übertragung der Ergebnisse auf entsprechende Fälle, und keine Kommunikation möglich. Hat die Systematik die Typen und ihr gegenseitiges Verhältnis festgelegt, so hat die Taxonomie die Rangstufen im System und danach die Nomenklatur zu bestimmen. Synsystematik und Syntaxonomie (Synsystematik im weiteren Sinne) standen daher – wie in der Idiobiologie – am Anfang; auch heute noch spielen sie eine wichtige Rolle, vor allem einerseits in unerforschten Gegenden, andererseits bei großräumigen Gesellschaftsübersichten, wie sie für Süddeutschland (OBERDORFER, Herausg., 1977–1992, Erstaufl. schon 1957), die Bundesrepublik Deutschland (POTT 1995a), für Österreich (MUCINA, GRABHERR et al. 1993), für die Britischen Inseln (RODWELL ab 1991) bereits mehr oder weniger detailliert vorliegen und für die Niederlande in Entstehung begriffen sind (SCHAMINÉE et al. ab 1995). Dennoch soll diese Richtung in diesem Buch zurücktreten, da die Nomenklatur sich sehr in Diskussion und Veränderung befindet und der Blick nicht von den für die meisten Interessenten der Pflanzensoziologie viel fesselnderen und vielfach forschungsintensiven Bereichen abgelenkt werden soll.

Diese verschiedenen Ansätze, der typologisch ordnende, der kausal und funktional analysierende und der historisch reihende, müssen kurz beleuchtet werden, wenn die Ökologie der Gesellschaften, unser Hauptthema, in Ursachen und Konsequenzen erfaßt werden soll. Es werden dazu in den folgenden Einführungskapiteln kurze Übersichten gegeben, in denen die im Hauptteil benutzten Grundbegriffe in ihrem theoretischen Kontext erläutert werden. Dies soll zugleich darauf aufmerksam machen, wo für jene, die ein tieferes Verständnis für Vegetation anstreben, eine eingehendere Orientierung, vor allem in Nachbardisziplinen, angezeigt ist. Es sollen indessen nicht verschiedene Arbeitsmethoden dargestellt oder bestimmte Schulen verglichen werden; MCINTOSH (1978) hat die Konzeptionen bedeutender Pflanzensoziologen, von diesen selbst dargestellt, zusammengetragen.

Es liegen nunmehr mehrere Lehrbücher der Vegetationskunde mit jeweils anderem methodischem Aufbau vor, die sich mit Vorteil zur Abrundung und Erweiterung des Wissens nutzen lassen: DIERSSEN (1990), PFADENHAUER (1993), DIERSCHKE (1994), FISCHER (1995), GLAVAC (1996).

2. Struktur der Pflanzengesellschaften: Symmorphologie

Der Begriff Struktur

Man versteht hierunter bei strenger Fassung des Begriffes die räumliche Anordnung der Bestandteile der Phytozönose nach Qualität und Quantität, also die horizontale und vertikale Gliederung (detaillierte Analyse s. BARKMAN 1979). Die horizontale führt zu einem als *pattern* bezeichneten Muster, die vertikale zu einer Schichtung. Beide sind von besonderer Bedeutung für Mikroklima und Fauna. Beispiele für einfach strukturierte Bestände sind die Ackerunkrautfluren; höchste Komplexität andererseits erreicht der Tropische Regenwald. Gute Beispiele in unseren Breiten bieten lichte Laubmischwälder mit mehreren Baumschichten, mit Strauchunterwuchs, Krautteppich, Moosflecken, mit Epiphyten an Stämmen und in Kronen, mit Kletterpflanzen (Lianen), aber auch mit unterirdischen Wurzelstockwerken und mosaikartiger Verteilung der Mikroorganismen im Boden (s. S. 314). Die Struktur von Wäldern wird stark durch die Bewirtschaftung geprägt (s. S. 319).

Der Begriff Struktur wird in der Zoologie und neuerdings auch ansatzweise in der Botanik im übertragenen Sinne für den Aufbau aus Typen beliebiger Art (z. B. Hemerobietypen) benutzt. Im Interesse der sprachlichen Klarheit sollte man in der Geobotanik die enge Fassung des Begriffs beibehalten.

Wertvoll ist in vielen fachsprachlich kritischen Fällen das Lexikon der Ökologie von SCHAEFER (1992).

Wuchsformen und Lebensformen

Eine reiche strukturelle Gesellschaftsgliederung ist nur dann möglich, wenn die aufbauenden Pflanzenarten mannigfachen morphologischen Typen, die als **Wuchsformen** bezeichnet werden, angehören. Bis zu einem gewissen Grade erlauben diese auch Aussagen über funktionale Beziehungen zwischen den Partnern. Beispiele für symmorphologisch klare Abhängigkeiten sind Epiphyt und Trägerpflanze, Parasit und Wirt, Schattbaumart und spärlicher Strauchunterwuchs.

Viele Wuchsformen lassen sich als Anpassungssyndrom an bestimmte Standortsverhältnisse auffassen; in Grenzen läßt sich aus der Physiognomie daher auf die Ökologie schließen (s. S. 185). Unter diesem Gesichtspunkt bezeichnet man Wuchsformen auch als **Lebensformen**. Wuchs- wie Lebensformen lassen sich klassifizieren. Will man sich der Gefahr der Spekulation über den Anpassungscharakter bestimmter Merkmale enthalten, so kann man den Oberbegriff **„Gestalttypus"** wählen. Das bekannteste System der Gestalttypen ist das auf den Dänen C. RAUNKIAER zurückgehende und inzwischen verfeinerte Lebensformensystem. Seine Grundkategorien

sind nach der Lage der Überdauerungsknospen während der ungünstigen Jahreszeit in folgender Weise definiert:

Phanerophyten: Knospen höher als 25–50 cm über dem Boden (Bäume, Sträucher);
Chamaephyten: Knospen in 1 bis 25–50 cm Höhe (Zwergsträucher, aber auch viele Moose und Flechten werden hier zugeordnet);
Hemikryptophyten: Knospen unmittelbar an der Erdoberfläche befindlich („Erdschürfepflanzen");
Kryptophyten: Knospen im Boden; Hauptgruppe: Geophyten (Pflanzen mit Knollen, Zwiebeln oder Rhizomen in trockenem Boden überdauernd); bei den Helophyten befinden sich die Knospen im Sumpfboden, bei den Hydrophyten am Gewässergrund;
Therophyten: nur als Same überdauernd, ihren Entwicklungszyklus innerhalb einer einzigen Vegetationsperiode durchlaufend (Einjährige).

Ein detailliertes System der Gestalttypen bringen Mueller-Dombois & Ellenberg (1974). Es ist zu weltweiter Anwendung bestimmt und stützt sich auf leicht ansprechbare, zumeist vegetative Merkmale. So werden z. B. die Phanerophyten als erstes untergliedert in die Kategorien

1.1 Phanerophyten mit normalen Holzstämmen und Ästen (dazu gehören dann, ihrerseits weiter aufgeteilt, Bäume, Sträucher und Krummholz)
1.2 Schopfbäume (Bäume mit holzigen Stämmen und großen apikalen Blattschöpfen oder rosettigen Ästen; z. B. Palmen)
1.3 Flaschenbäume (Bäume mit stark verdickten, Wasser speichernden Stämmen; z. B. Affenbrotbaum)
1.4 Hochwüchsige Sukkulente (z. B. Feigenkaktus, *Opuntia ficus-indica*)

Weitere Gliederungsmöglichkeiten bieten dann die Lebensdauer der Blätter/Nadeln, deren Konsistenz, Größe und Form, bieten Höhe und Kronenform, bieten Rinden-/Borkenbeschaffenheit der Stämme u. a.

Man erkennt, daß die ökologische Aussagekraft solcher struktureller Parameter recht hoch sein kann; dies gilt in erster Linie für den Wasser- und Strahlungshaushalt. **Spektren von Lebensformen** sind in schlecht studierten Gebieten aussagekräftig (Beispiel: Ellenberg 1975); in gut erforschten bringen sie heutzutage wenig Neues, sofern es sich um Kormophyten handelt – anders bei Thallophyten. Wenn man dagegen den generativen Bereich, z. B. Blüten-/Blumentypen und Ausbreitungstypen beachtet, so können sie von heuristischem Wert sein. Wird dann auch noch der ökophysiologisch bedingte Anpassungscharakter berücksichtigt, so ist der Schritt zur Populationsbiologie vollzogen: Man erhält Strategietypen (s. u.).

Synusien

Wir sehen, daß es innerhalb der Bestände ± zahlreiche ökologisch verschiedene Teillebensräume gibt, die demgemäß von verschiedenen Gestalttypen ausgefüllt werden, etwa Moosschicht und Feld- oder Krautschicht der Wiesen; auch gibt es Artengruppen, die nur zu bestimmter Jahreszeit aktiv sind, z. B. Frühlingsgeophyten in nährstoffreichen Wäldern (Lerchensporn, Märzenbecher, Bärlauch). Solche ökologisch und morphologisch einander nahestehenden und unter annähernd gleichen kleinstandörtlichen Bedingungen lebenden Artengruppen kann man wie ganze Bestände zu Typen zusammenfassen, gezielt studieren und hierarchisch ordnen; man nennt die so erhalte-

nen Einheiten **Synusie(n) = Verein(e)**. Sie spielen vor allem in der Kryptogamensoziologie eine große Rolle, gibt es doch außerordentlich zahlreiche und ökologisch vielseitige sog. **Mikrohabitate**, die nur von Thallophyten besiedelt werden, welche dann einschichtigen Gesellschaften entsprechen, z. B. Klüfte, Spalten und Vorsprünge in verschiedenen Expositionen an einem einzigen Kalkfelsen. Es kann sich aber auch um Sonderstandorte innerhalb von Kormophyten-dominierten Gesellschaften handeln; Stämme verschiedener Baumarten bieten in verschiedener Höhe über dem Boden eine Fülle verschiedener Epiphyten-Mikrohabitate in einem einzigen Waldtyp; freigeblasene Ringe um Stämme in Waldrandnähe, liegende und stehende Stämme als Totholz, Stümpfe in allmählicher Zersetzung – die Zahl an Arten Niederer Pflanzen in naturnahen Wäldern kann die der Höheren weit übertreffen (s. z. B. Schuhwerk 1986). Bodenbewohner werden dabei meist als Schicht der betreffenden Gesellschaft behandelt, lassen sich aber auch, unabhängig davon, in einem Synusialsystem unterbringen.

Eine Übersicht der nordeuropäischen Kryptogamenvereine (mit gewisser Auswahl), die auch für Mitteleuropa wertvoll ist, gibt Dierssen (1996).

Der Begriff Synusie wird auch in der Zoologie benutzt. (Zur theoretischen Bedeutung s. Barkman in: Whittaker 1973.)

Formationen

Pflanzengesellschaften lassen sich nicht nur als Kombinationen von Arten, also nach der floristischen Zusammensetzung, charakterisieren, sondern auch nach dominierenden Gestalttypen. Man erhält dann die als Formationen bezeichneten Grundeinheiten; auch diese lassen sich systematisieren (s. Mueller-Dombois & Ellenberg 1974, Schmithüsen 1968). Begriffe aus dem Formationssystem sind z. B. Steppe, Mangrove, Wiese, Laubwald. Diesen physiognomischen Einheiten kommt ebenfalls ein – freilich weniger exakter – ökologischer Indikatorwert zu. Auch sind solche pauschal gefaßten Raumeinheiten in der Regel in sich strukturell und damit ökologisch wirksam differenziert. Sie sind geeignet für sehr kleinmaßstäbige Kartierungen, etwa der Vegetation der Erde.

Zuweilen wird die Formationslehre aus der Pflanzensoziologie „hinausdefiniert", der Vegetationskunde aber belassen, wodurch diese Begriffe sich nicht mehr decken. Wir folgen dem nicht, sondern halten am Inhalt des Begriffes Pflanzensoziologie fest, also auch mit starker Betonung der Ökologie, so wie ihn sein Autor J. Braun-Blanquet umrissen hat (1964, 1. Aufl. 1928); eine Aufspaltung dient nicht dem Erkenntnisfortschritt, zumal gerade in den letzten Jahren die Strukturforschung von seiten der floristisch ausgerichteten Pflanzensoziologen intensiviert wurde (s. Werger et al. 1988).

Populationsbiologie und Pflanzensoziologie. Der Strategie-Begriff

Die Gesetzmäßigkeiten der Populationsentwicklung von Tierarten sind weit intensiver studiert worden als die von Pflanzen. Die zusammenfassende Darstellung der „Population Biology of Plants" von Harper (1977), die Einführungen von Silvertown (1987) und Urbanska (1992), die Sammlung von Fallstudien aus dem deutschsprachigen Bereich von Schmid & Stöcklin (1991) und viele Spezialarbeiten lehren jedoch, daß diese Betrachtungsweise auch das Verständnis der Pflanzengesellschaften wesent-

lich fördern kann (s. WILMANNS in: WHITE 1985). Weiter sind populationsbotanische Untersuchungen, die im übrigen meist keinen hohen apparativen, wohl aber zeitlichen Aufwand erfordern, für die Praxis des modernen Naturschutzes unverzichtbar. Daher seien einige Überlegungen aus diesem Nachbarbereich der klassischen Pflanzensoziologie eingefügt.

Unter einer **Population** versteht man hier die Gesamtheit der Individuen einer Art, die in einem Gebiet vorkommen, innerhalb dessen noch Gen-Austausch möglich ist. Handelt es sich um eine Anzahl sehr kleiner Teilpopulationen, von denen man annimmt, daß sie doch noch in Genaustausch stehen und wie sie heutzutage häufig geworden sind (z. B. in Magerrasen-Flecken), so kann man von einer **Metapopulation** sprechen. Die Erhaltung einer Art ist nur möglich, wenn im Durchschnitt über mittelfristige Zeiträume und große Areale hin mindestens ein Nachkomme pro Individuum zur Fortpflanzung gelangt. Gleichgewicht besteht, wenn die Geburtenrate (Natalität) gleich der Sterberate (Mortalität) ist. Gleichgewicht einer konkreten Biozönose setzt entsprechend Populationsgleichgewichte aller ihrer Arten in ihrem Siedlungsraum voraus (s. u.). Freilich ist ein großräumiges und langfristiges Gleichgewicht im Sinne konstanter Populationsgrößen nie zu erwarten (und im übrigen auch gar nicht wünschenswert), denn es gibt 1. allmählichen und langfristigen Wandel der Arten durch Evolution, 2. langfristige und großräumige Standortsänderungen, 3. kurzfristigen und kleinräumigen Standortswandel durch Naturereignisse, 4. seit Jahrtausenden klein- und großräumige, kurz- oder mittelfristige Eingriffe des Menschen in Biozönosen, seien sie direkt oder indirekt. Wir haben also immer mit Populationsschwankungen zu rechnen. Diese demographischen Phänomene, ihre Ursachen und Folgen untersucht die Populationsbiologie.

Die quantitative Behandlung geht von der folgenden Modell-Vorstellung aus: Eine Population bestehe zu einem Zeitpunkt t_0 aus N Individuen; sie wachse im Verlaufe von dt um die Zahl dN und zwar mit der Vermehrungsrate r, die sich ergibt aus der Differenz von Natalität und Mortalität (allgemein in Prozent angegeben). Aus

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \text{ folgt für die Individuenzahl zum Zeitpunkt } t: N_t = N_0 \cdot e^{r \cdot t},$$

also die exponentielle Zunahme. Ein solches Wachstum ist nicht ad infinitum, sondern nur solange möglich, als kein „Widerstand", z. B. die Begrenzung eines lebensnotwendigen Faktors, einer Ressource, etwa des Wassers oder der Brutplätze, auftritt. Der für jede Art verschiedenen Grenze des Wachstums entspricht ihre Individuenzahl K (für *carrying capacity*, Tragfähigkeit des Lebensraums). Je näher die Population dieser rückt, desto langsamer wird sie wachsen. Daher geht in die Wachstumsformel noch der Abstand vom erreichbaren Maximum als $K - N$ ein.

Ideale Verhältnisse mit sigmoider Wachstumskurve beschreiben demgemäß die Formeln

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \; \frac{K-N}{K} \quad \text{und} \quad N_t = \frac{K}{1 + \left(\frac{K}{N_0} - 1\right) e^{-r \cdot t}}.$$

Konkret bedarf es allerdings ausgeklügelter Versuchsanordnungen, um die spezifischen Konstanten r und K zu messen.

Bei Pflanzen kommen eine Reihe grundsätzlicher Schwierigkeiten hinzu (HARPER 1977): 1. Bei der Entwicklung der Formel wird vorausgesetzt, daß sich die Individuen im betrachteten Raum jeweils gleichmäßig verteilen können; andernfalls käme es zu lokaler Häufung, *K* wäre vorzeitig erreicht. Für Pflanzen ist eine der idealen angenäherte Kurve daher am ehesten zu erhalten, wenn mit einzelligen Algen, mit *Lemna* oder anderen schwimmenden Wasserpflanzen dieser Wuchsform experimentiert wird. 2. Die Bestimmung des Wertes von *N* ist oft sehr schwierig, wenn nicht unmöglich. Ein hektargroßes Schilfröhricht kann aus einer einzigen Zygote und damit Jungpflanze von *Phragmites australis* entstanden sein; genetisch gesehen ist $N = 1$; der ganze auf vegetativem Wege entstandene Polykorm oder **Polykormon** wird auch als ein *genet* bezeichnet. Morphologisch und ökologisch aber entspricht ein solches Röhricht zahlreichen Individuen, ist es durchaus ein „Dividuum". Für die oberirdisch als Individuen erscheinenden, selbständig lebensfähigen Polykormonteile gibt es den Ausdruck *ramet.* 3. Der Zahlenwert von *N* sagt oft nicht viel aus wegen der außerordentlichen Größenunterschiede der Individuen derselben Art in Abhängigkeit von Alter und Standortsbedingungen. So können sich z. B. die Samenzahlen von *Chenopodium album*-Pflanzen wie 1 : 50 000 verhalten. 4. Pflanzenpopulationen können nicht nur wie Tiere auf Standortsänderungen mit einer Änderung der Zahl der Individuen reagieren, sondern zusätzlich mit einer der Organe; die Einzelpflanze kann also über die generative Fortpflanzung hinaus durch Regulation des vegetativen Wachstums wie eine ganze Population von Tieren reagieren. Dies bringt Folgen für die Fragestellungen und die Untersuchungsmethodik mit sich.

Es gibt eine Reihe von Versuchen, die überwältigende Mannigfaltigkeit der Merkmalskomplexe (= Syndrome), dank derer die Arten leben und überleben, in wenige Grundtypen zu fassen; diese werden als **Strategien** bezeichnet (S. im Sinne der lexikalischen Definition von „Planung und Führung in großem Rahmen"; der anthropomorphe Beiklang wird in Kauf genommen, soll aber selbstverständlich inhaltlich negiert werden). Zunächst in der Zoologie gebraucht, sind Wort und Inhalt (Ausdruck und Begriff) jetzt auch in der Botanik allgemein üblich. Alle Organismen oder doch alle Pflanzen in zwei oder drei ökologische Kategorien zu pressen, wäre unsinniger Schematismus; man kann allenfalls Tendenzen ausdrücken, erhält dann freilich Unzahlen von Zwischentypen. Wenn man jedoch einzelne Gruppen von Organismen und bei diesen bestimmte Lebensfunktionen analysiert und vergleicht, dann zeigt sich der wissenschaftliche Wert des Strategie-Begriffes. So kann man nach den Möglichkeiten der Anpassung an ihre Extremstandorte bei Sukkulenten oder bei Wasserpflanzen fragen, nach den Syndromen bei Wind-, Insekten- oder Fledermausbestäubern, nach dem physikalischen Hintergrund bei den offensichtlichen morphologisch-anatomischen Anpassungen bei Windausbreitung, nach den Entwicklungsrhythmen, die es Wildkräutern ermöglicht haben, trotz intensiver Bekämpfung zu Unkräutern zu werden.

Da häufig zitiert, seien dennoch zwei Ansätze, die sich auf wenige Grundtypen konzentrieren, vorgestellt.

a) Das Konzept der r- und K-Strategie baut auf dem oben dargestellten Modell der Populationsentwicklungen auf. r-Strategen sind danach Arten, die eine hohe Fortpflanzungsrate *r* besitzen, ihr *K* wird nicht erreicht. *K*-Strategen besitzen Populationsgrößen nahe *K*, haben aber auch unter günstigen Bedingungen ein niedriges *r*. Maus und Elefant, Krill und Bartenwal wären Beispiele, die zugleich verdeutlichen, daß es sich um Extremtypen handelt; die meisten Tierarten liegen dazwischen. Unter den Pflanzen sind leicht klare *r*-, schwer aber gute *K*-Strategen auszumachen. *r*-Strategen entwickeln sich rasch zur einmaligen Fruchtreife, haben eine kurze Lebensdauer und verzichten auf Schutzmechanismen (wie ätheri-

sche Öle); das Samengewicht ist gering; die Größe der aktiv lebenden Populationen schwankt stark mit der Zeit, doch bauen sie einen Vorrat ruhender Diasporen im Boden, eine Samenbank, auf. Ihre Konkurrenzkraft ist gering. So sind sie geeignet für Pionierstandorte mit äußerst variablen, „unvorhersehbaren" Lebensbedingungen, die nur vorübergehend (transitorisch) besiedelbar sind. Therophyten der Äcker (wie *Stellaria media*) und kurzlebige Annuelle echter Wüsten mit episodischen Regenfällen gehören hierher (s. S. 109). Umgekehrtes gilt für die *K*-Strategen, die sich als Individuen wie als Populationen langsam zu hoher, konstanter Dichte entwickeln und als starke, altwerdende Konkurrenten ihren Platz behaupten. Sie sind geeignet für konstante oder doch „vorhersehbar" variierende, also permanente Standorte. Ein gutes Beispiel ist die Palme *Lodoicea seychellarum* mit ihren wenigen 20 kg schweren, mehrere Jahre bis zur Reife benötigenden Nüssen. Auch den Adlerfarn *(Pteridium aquilinum)* mit seinen Jahrhunderte überdauernden Klonen kann man nennen; indessen ist seine Sporenzahl, wenn die Witterung ihre Bildung überhaupt zuläßt, riesig.

b) Ein wenig differenzierter ist das C-R-S-Strategien-System von Grime (1979). Die wettbewerbsstarken *competitors* entsprechen etwa den *K*-Strategen, die *ruderals* etwa den an häufige Störungen (s. S. 219) angepaßten *r*-Strategen. Hinzugekommen sind die *stress-tolerators*, die an Standorten leben können, welche für die meisten Arten schwer zu bewältigen, also allgemein als „extrem" zu bezeichnen sind; so verschiedenartig Streß sein kann (bezogen auf die Faktoren Wasser, Salz, Hitze u. a., s. Larcher [1994b]) – verbunden ist damit die Fähigkeit, trotz langsamer Entwicklung zu überleben.

Dieser zweite Gedankengang wurde von Stortelder (1992) in modifizierter Form auf Gesellschaften übertragen. Vorgeschlagen werden drei Strategietypen (auf Niederländisch/Englisch): uitwijken/escape – omvormen/transformation – trotseren/resistence. Der erste entspricht dem Grimeschen R-Typ; ein klares Beispiel sind die Stellarietea, die Ackerwildkrautgesellschaften. Beim zweiten liegt der Nachdruck auf der Gestaltung eines neuen Lebensraumes durch Pflanzen, welche unter nicht dauerhaft extremen Standortsbedingungen kräftig gedeihen; dies entspricht nur vage dem C-Typ; als klarster Vegetationstyp werden hierfür die Oxycocco-Sphagnetea, die Hochmoorbultgesellschaften, genannt. Der dritte Typ „trotzt" dauerhaft extremen Standortsbedingungen; ein gutes Beispiel sind die Asplenietea, die Felsspaltengesellschaften. Im Schnittpunkt der drei Typen liegen bei einer solchen Gliederung die Molinio-Arrhenatheretea, das Wirtschaftsgrünland.

Artenreichtum, Diversität, biologisches Gleichgewicht, Stabilität, Belastbarkeit

Diese Begriffe werden häufig, oft schlagwortartig und überdies in recht verschwommener Weise benutzt, daher bedürfen sie einiger Hinweise. – Allgemein ist eine strukturell stark gegliederte Phytozönose auch reich an verschiedenen Pflanzenarten (der Umkehrschluß gilt nicht). Umfassend wurde dies von A. Thienemann (z. B. 1956) als **„erstes biozönotisches Grundprinzip"** formuliert: „Je variabler die Lebensbedingungen einer Lebensstätte, um so größer die Artenzahl der zugehörigen Lebensgemeinschaft". Mit dem gesteigerten Angebot an Kleinstlebensräumen u. a. für Kryptogamen wird eben das Angebot an Aktionsbereichen und an Nahrung für Heterotrophe mannigfaltiger. So können hier eine größere Zahl ökologisch verschiedenartiger Tiere zusammentreten; in der Ausdrucksweise der Zoologie: Tiere, die verschiedene

ökologische Nischen bilden, d. h. die den gleichen Raum in unterschiedlicher Weise nutzen und damit einen verschiedenen Stellenwert in der Biozönose und im Ökosystem haben (Beispiele: Räuber und Aasfresser, Nest- und Höhlenbrüter). Der Begriff ist also, wenn er korrekt verwendet wird, nicht räumlich, sondern funktionell aufzufassen. Nischenbildung findet man, wie viele spätere Beispiele zeigen, auch bei Pflanzen, wenn auch der Ausdruck erst allmählich in die Botanik Eingang findet. Instruktive Beispiele bieten KUHN (1984) und GIGON (1997).

Biologische Mannigfaltigkeit läßt sich mit dem Begriff **Diversität** beschreiben. (Zu *diversity* und verwandten Begriffen vgl. WHITTAKER 1975). Der Ausdruck wird in verschiedener Bedeutung verwandt:

1. allgemein, qualitativ, dimensionslos im Sinne von Vielfalt;
2. im informationstheoretischen Sinne; in diesem Fall gehen neben der Artenzahl pro Flächeneinheit auch die Individuenzahlen und ihre Gleichmäßigkeit *(evenness)* in Formeln (z. B. die SHANNON-WEAVER-Formel) ein. Wie weit solchen Zahlenwerten eine ökologische Bedeutung zukommt, ist kritisch zu fragen, wie es HAEUPLER (1982) getan hat.
3. Weiter wird der Ausdruck in der Vegetationskunde verwandt
   als α-Diversität zur Angabe der Artenzahl pro Flächeneinheit,
   als β-Diversität zur Angabe des Artenunterschiedes bzw. der -gleichheit bei zwei Flächen längs eines standörtlichen Gradienten,
   als γ-Diversität zur Angabe der Gesellschaftsvielfalt einer (Teil-)Landschaft.
   (δ- und ε-Diversität stehen bei noch größeren geographischen Einheiten.)

Mit dem politisch aktuellen, oft vage benutzten und doch entscheidend wichtigen Begriff **Biodiversität** sollte man nicht so sehr auf bloße Artenzahlen abheben; man muß vielmehr auch alle Beziehungen zwischen diesen, also die gesamten Funktionen im Gefüge eines biotischen Systems, einschließen.

Eine ähnliche Rolle spielen die Ausdrücke und Begriffe **Stabilität** und **biologisches** oder **ökologisches Gleichgewicht** (hierzu s. GIGON 1983). Als stabil wird eine Biozönose bezeichnet, wenn die Populationsgrößen ihrer Arten entweder unter gleichbleibenden Rahmenbedingungen nur gering und kurzfristig um einen Mittelwert pendeln, also **Konstanz** zeigen; oder wenn sie auf gewisse Störungen hin elastisch wieder in den alten Zustand zurückkehren, also **Elastizität** besitzen; oder wenn nur starke Einwirkungen von außen zu Veränderungen führen, also **Resistenz** vorliegt. Hierzu siehe die inhaltsreiche Arbeit von LINSENMAIR (1994). Der Zustand, die Lage im Mittelbereich, wird als biologisches Gleichgewicht bezeichnet bzw. als ökologisches G., wenn man das ganze Ökosystem, z. B. auch den Boden, im Auge hat. Es kann also stabil oder labil sein. Unter „gleichbleibenden Randbedingungen" ist dabei nicht zeitliche Konstanz der Einzelfaktoren zu verstehen; vielmehr sind jahreszeitlicher Wechsel, Ebbe und Flut oder alljährliche Mahd, also rhythmische Schwankungen, durchaus „gleichbleibende Randbedingungen". Stabil bedeutet auch nicht „Aufrechterhaltung des Gleichgewichtes trotz Änderung der Randbedingungen". Dem Begriff werden leider oft auch allerlei andere Bedeutungen unterlegt, z. B. „nicht zu Sukzessionen neigend" oder „widerstandsfähig gegenüber bestimmten Eingriffen". Es liegt auf der Hand, daß dies zu Irrtümern führt; der als Musterbeispiel für Stabilität im eigentlichen Sinne geltende Tropische Regenwald wäre höchst labil, wenn man seine Regenerationskraft nach Abholzung bewerten wollte. Weiter wird aus diesen Überlegungen deutlich, daß keinesfalls nur d a s biologische Gleichgewicht existiert; es gibt vielmehr unendlich viele Gleichgewichtslagen, die stabil oder labil, die natürlich oder vom Menschen eingestellt sein können. Eine alte, mehrschürige Wiese ist ein stabi-

les, anthropogenes Ökosystem; wird die Bewirtschaftung geändert oder unterlassen, so tritt eine Sukzession zu einer anderen Pflanzengesellschaft mit anderer Tierwelt ein, die ebenso stabil sein kann. Während der Zeit der Umstellung ist die Biozönose nicht im Gleichgewicht; der Begriff Stabilität ist in dieser Zeit nicht sinnvoll anwendbar, ohne daß solche Bestände automatisch „weniger wertvoll" wären. Man sollte ihn also nur für permanente, nicht für transitorische Bestände, Gesellschaften oder Ökosysteme benutzen. Bei all solchen allgemeinen Betrachtungen sollte man die Mahnung Linsenmairs (1994) beherzigen: „Viele besondere Eigenarten und Empfindlichkeiten von natürlichen Ökosystemen sind in keiner Weise generalisierbar, sondern gelten ganz spezifisch nur für ein bestimmtes System. Diese Besonderheiten müssen wir unbedingt kennen und verstehen, um Eingriffsfolgen abschätzen zu können."

In eindringlicher Weise wird uns immer wieder die Erfahrung aufgezwungen, daß sich **Gradationen** (Massenvermehrungen) von Schadorganismen, meist Insekten, die zu Kalamitäten (mit starken wirtschaftlichen Einbußen verknüpfte Störungen von Beständen) führen, in Monokulturen an ungeeigneten Standorten wiederholen, daß das biologische Gleichgewicht dort also labil ist; die Bestände können sogar zusammenbrechen. Dies führte die Forstzoologen frühzeitig zu der Feststellung: „Je vielfältiger eine Tiergemeinschaft ist, d. h. je mehr Arten sie enthält, um so gesicherter ist ihre Existenz, um so größer ist ihre Stabilität" (Zitat Schwerdtfeger 1975 nach Escherich 1935). Diese Gesetzmäßigkeit, „Die Stabilität steigt mit der Diversität", gilt natürlich nur beim Vergleich ähnlicher Gesellschaften oder Systeme, etwa innerhalb der gleichen Formation. Sie gründet sich auf die starke Vernetzung im Beziehungsgefüge der Organismen, wie es an zwei Beispielen (S. 114 und S. 309) verdeutlicht wird. So gelten mit Recht nischenreiche Biozönosen als stabil, nischenarme als labil. In nischenreichen Beständen schlägt das Pendel der quantitativen Artenzusammensetzung im Falle kurzfristiger Störungen, etwa in Trockenjahren, weniger stark aus, sie sind besser „gepuffert".

Der Begriff „Belastbarkeit" ist erst mit der Umweltdiskussion aufgekommen. Unter „Belastung" eines Ökosystems oder klarer, weil besser faßbar, einer Pflanzengesellschaft, ist eine „nicht zum normalen Haushalt gehörige (meist durch den Menschen ausgelöste) Einwirkung eines Faktors (z. B. der Luftverunreinigung durch SO_2) oder eines Komplexes von Faktoren" (Ellenberg in Steubing et al. 1972) zu verstehen. Während Organismen darauf mit Stärkung oder Zusammenbruch reagieren, kommt es bei Organisationen zu Änderungen der Artenzusammensetzung, je nach Eingriff quantitativer oder qualitativer Art, kurzfristig oder dauernd. Die Frage ist somit nicht, was eine (streng gefaßte) Gesellschaft erträgt, sondern welche Abweichung vom vorherigen Zustand wir für tragbar halten. Belastbarkeit ist also im Grunde nicht ein naturwissenschaftlicher, sondern eine normativer Begriff.

Soziologische Progression

Da die Struktur ein recht guter und vor allem leicht faßlicher Ausdruck für die inneren Beziehungen im Ökosystem ist, hat J. Braun-Blanquet, der Begründer der heute in Europa und zahlreichen außereuropäischen Ländern üblichen pflanzensoziologischen Methodik, die Struktur als Hauptindiz für die soziologische Entwicklungshöhe von Gesellschaften gewertet. Als Kriterien dafür kann man u. a. ansetzen:

1. Ortsbeständigkeit der Individuen der Gesellschaft; Dichte des Zusammenschlusses der Individuen;
2. Wechselbeziehungen zwischen den Individuen verschiedener Arten;
3. Vielfalt des Schichtenaufbaus, Mannigfaltigkeit der Gestalttypen;
4. Lebensdauer der Bestände der Gesellschaft.

Die Steigerung der Entwicklungshöhe der Gesellschaften bei einer formalen Reihung nennt man soziologische Progression. Diese bestimmt die Anordnung der höchsten syntaxonomischen Einheiten, der Klassen (s. S. 37). Wir werden bei unserer Darstellung dieser Progression folgen. Außerdem werden wir Gruppen von symmorphologisch verwandten Klassen zu Formationen zusammenfassen, um die Übersichtlichkeit zu erhöhen; dazu ist die Erläuterung auf S. 60 zu beachten.

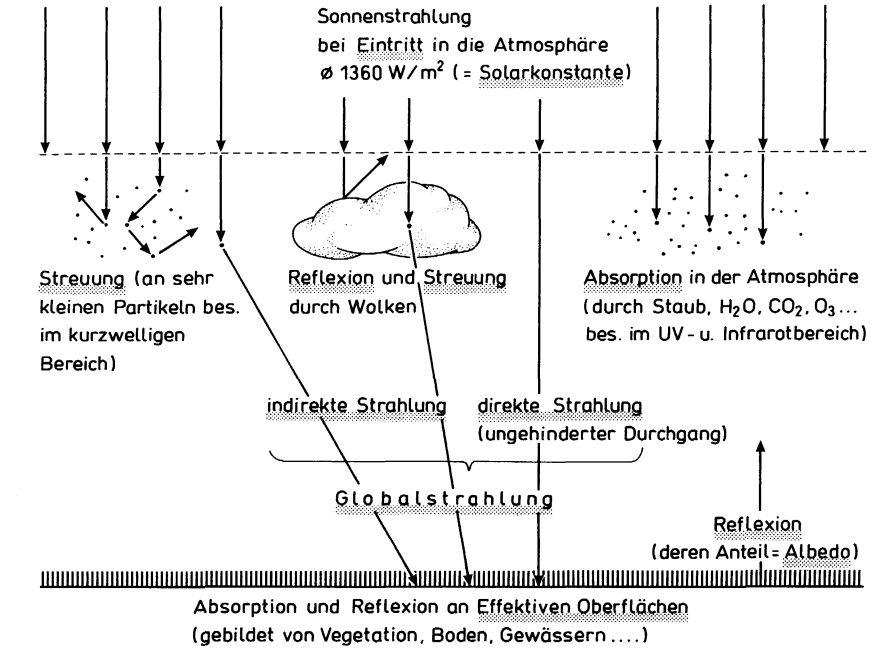
3. Grundbegriffe der Standortslehre: Synökologie

Wir bringen hier nur eine ganz knappe Einführung, die zum Verständnis des folgenden Textes notwendig ist; im übrigen sei auf die Einführungen von Larcher (Auflage von 1984) und Lerch (1991) verwiesen. Zum vertieften Studium der Nachbarwissenschaften Mikroklimatologie, Bodenkunde sowie Pflanzenernährungslehre sind Geiger (1961), Stoutjesdijk & Barkman (1992), Scheffer-Schachtschabel (1989), Schlichting (1986), Schroeder (1984) sowie Mengel (1991) und Finkh (1991) zu empfehlen. Für die Geländearbeit nützlich sind die Anweisungen des forstlichen Arbeitskreises Standortskartierung (1996).

Die Gesamtheit der auf einen Organismus oder eine Biozönose einwirkenden Faktoren wird als deren **Standort** (auch **Habitat** oder **Biotop**) bezeichnet, wobei der erste Ausdruck in der Botanik, die beiden andern in der Zoologie gebräuchlich sind. Die räumliche Gliederung von Biozönosen hat zur Folge, daß die Umwelten auch der Pflanzenarten gruppenweise verschieden sind (vgl. etwa den Lichtgenuß im Kronenraum und am Boden eines Waldes). Der Standort der gesamten Phytozönose muß also anders charakterisiert werden als der einer einzelnen Art; man könnte von „Syn-" bzw. „Authabitat" sprechen. Ersterer wäre mit „Geländequalität" zu beschreiben; dies ist der Inhalt des Standortbegriffs z. B. bei Schmithüsen (1968); er liegt auch bei der „Standortskartierung" zugrunde, wo unabhängig vom momentanen Pflanzenbestand Geländeabschnitte gleicher Qualität und damit gleichen Potentials, sog. **Fliesen**, erfaßt werden sollen. In den „Authabitat" gehen zusätzlich Wirkungen anderer Partner ein, z. B. erhöhte Luftfeuchte als Folge von Strahlungsschutz durch eine Baumschicht. In diesem Sinne verwandte z. B. H. Walter den Ausdruck. Beide Inhalte des Standortbegriffs haben ihre Berechtigung und Notwendigkeit. Meist ist ohne weiteres aus dem Zusammenhang klar, was gemeint ist. (Dagegen ist **Fundort** ein Begriff der Floristik; der Ausdruck bezeichnet die Lokalität, an welcher eine Population einer Art vorkommt.)

Der Energieumsatz an der Erdoberfläche und seine Konsequenzen für die Pflanzendecke

Er umfaßt eine Reihe von „Schlüssel-Prozessen" (s. Abb. 1). Von der Energie der Sonnenstrahlung, die an der Obergrenze der Atmosphäre eintritt, gelangen durch-



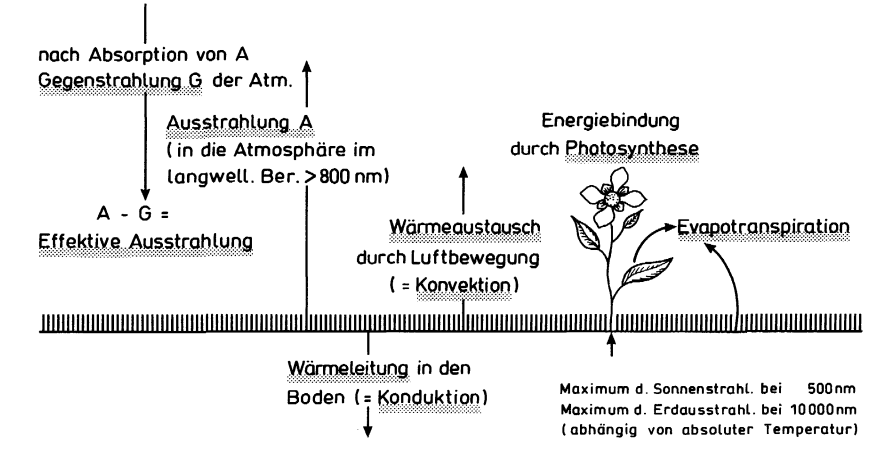


Abb. 1: Schema des Umsatzes der solaren Strahlungsenergie in der Atmosphäre (A) und an der Erdoberfläche (B).

schnittlich 45 % bis an die Erdoberfläche (man bedenke aber die Spanne zwischen den geographischen Breiten, den Expositionen und Hangneigungen!). Der weitere Umsatz wird von der lokalen Beschaffenheit der Oberfläche in äußerst mannigfaltiger Weise bestimmt, wobei grundsätzlich ein Teil (bei Schnee bis zu 90%) reflektiert wird. Die restliche Menge wird von einer dünnen Oberflächenschicht absorbiert ($Q_{Abs.}$) und auf verschiedenen Wegen umgesetzt: Sie wird zu einem Teil sofort wieder im langwelligen Bereich abgestrahlt (Ausstrahlung), teils durch Wärmeleitung (Konduktion), teils durch Massenaustausch (Konvektion), teils durch Wasserabgabe (Evaporation von nicht regulationsfähigen Systemen, Transpiration von regulationsfähigen) abgeleitet; der Verbrauch bei Stoffwechselvorgängen (im Metabolismus) und Speicherung (z. B. Erwärmung von Organen) spielt quantitativ keine Rolle; qualitativ sind freilich die rd. 0,5%, die in die Photosynthese der autotrophen Pflanzen eingehen, für das Leben auf der Erde Existenz-entscheidend. In Gleichungsform:

$$Q_{Abs.} = Q_{Ausstr.} + Q_{Kond.} + Q_{Konv.} + Q_{Evap.transp.} + Q_{Metab.} + Q_{Speich.}$$

Bei Nacht führt die Ausstrahlung von der Oberfläche an die Atmosphäre zur Abkühlung; gemildert wird diese durch Wärmenachleitung von tieferen Bodenschichten her, durch Wärmeabgabe infolge Kondensation von Wasser und (quantitativ zu vernachlässigen) durch Atmung.

Daraus folgen eine Reihe von Gesetzmäßigkeiten und Tatsachen:

a) Der Hauptstrahlungsumsatz vollzieht sich an der sog. **effektiven** (oder tätigen) **Oberfläche**; diese kann an der Bodenoberfläche oder an der Obergrenze eines Pflanzenbestandes liegen; bei Wäldern ist sie entsprechend vom Boden abgehoben. Während sich die Hauptabsorption auf nacktem Boden in den obersten Bruchteilen von Millimetern abspielt, erfolgt sie bei Pflanzenbeständen gestaffelt; schon aus diesem Grunde sind die erreichten Extremtemperaturen im Bestandesinneren geringer.
b) Als höchste Temperaturen bei Tag werden bei unbewachsenem Boden leicht 70–80 °C erreicht (Gefährdung von Keimlingen, Erhitzung von Kryptogamen!). In den Alpen wurden in 2 000 m Höhe bei einer Neigung von 35° SW noch in 1 cm Tiefe im Boden 79,8 °C gemessen!
c) Bei Nacht geht auch die **Ausstrahlung** von der effektiven Oberfläche aus; die Abkühlung wird gemildert, falls eine Wolkendecke absorbiert und ihrerseits eine Gegenstrahlung zurücksendet. Strahlungsfröste entstehen daher vor allem in klaren Nächten im Herbst und Frühling. Die bodennahe **Kaltluft** kann nur bei geneigtem Gelände abfließen (Kaltluftströme und -seen).
d) Durch intensive **Transpiration** können die Temperaturen von Pflanzenteilen um 10 bis 15 °C herabgesetzt werden. Man schätzt, daß Wälder an warmen Sonnentagen bei guter Wasserversorgung etwa 1/2 bis 2/3 der eingestrahlten Energie für die Transpiration verwenden; diese dürfte bei einem Buchenbestand um 40 000 l/ha liegen (Angabe bei Mitscherlich 1971).

Einige wichtige Begriffe aus der Bodenkunde

In der Definition: „Böden sind klimabedingte, petro- und biogene Umwandlungsprodukte der äußeren Erdkruste" steckt eine Aussage über die Ausgangsmaterialien und die

Feststellung einer Bodendynamik. Wir wollen beides näher ausführen und dabei abzielen auf die Funktionen, die der Boden für die Biozönose hat; es sind: Wasserspeicherung, Lieferung von Mineralsalzen, Bereitstellung von Sauerstoff für die Atmung von Wurzeln und Edaphon (= Gesamtheit der lebenden Bodenorganismen), Bereitstellung energiereicher Substanzen für Heterotrophe (Saprophyten, Saprozoen) und Substratbildung zur Befestigung Höherer Pflanzen.

a) Das anorganische Ausgangsmaterial stammt aus dem **Muttergestein** und wird durch **Verwitterung** (physikalische und chemische Zerstörung des Gesteins) bereitgestellt, z. B. durch Spaltenfrost und mikrobielle Säureproduktion. Menge und Qualität sind so stark gesteinsabhängig, daß sich petrographische Unterschiede nicht nur zu Beginn, sondern auch in den Schlußstadien der Bodenentwicklung in die Vegetation „durchpausen". Bei karbonatischen Sedimentgesteinen, als wichtigstem Kalkstein, bleibt nach der Lösung nur wenig Feinmaterial neben noch unverwitterten Steinen zurück; die Bodenbildung läuft entsprechend langsam ab; Bodenerosion ist desto gravierender. Bei magmatischen Gesteinen (Granit, Gneis, Basalt u.v.a.) sind neben kaum verwitterbarem Quarz die Hauptmineralien (wie Feldspäte, Glimmer u. a.) zersetzbare Silikate.

   Aus diesen Verbindungen entstehen die entscheidend wichtigen **Tonminerale**; es sind blattförmige Alumosilikate von kolloidaler Größenordnung, die aufgrund ihres Baues als Kationenaustauscher mit verschiedener Kapazität fungieren. Diese Ionen mit Schwarmwasserhülle können von den Pflanzen genutzt werden.

b) Vom Gestein werden normalerweise alle von den Wurzeln aufzunehmenden **Ionen** mit Ausnahme von Ammonium- und Nitrationen angeliefert; denn so gut wie kein Gestein enthält Stickstoff. Der gebundene Stickstoff im Boden stammt letzten Endes aus dem Stickstoff-Reservoir der Luft und ist durch N_2-bindende Mikroorganismen (gewisse Bakterien, Blaualgen und Pilze) und in Form photochemisch oder durch technische Prozesse entstandener Ammoniumverbindungen oder Stickoxide in den Boden gelangt. Er wird durch einen eigenen Kreislauf, bei dem unter natürlichen Bedingungen die Verluste sehr gering bleiben, im Ökosystem gehalten. Da er aber mit 1– 8% der Trockensubstanz von Pflanzen ein Makronährstoff ist, gilt er dennoch neben Wasser als der häufigste **Minimumfaktor**, d. h. jener Faktor, dessen Steigerung die größte Produktionszunahme bewirkt. Dies trifft allerdings nicht für alle Ökosysteme zu, wie die Nicht-Reaktion vieler Phytozönosen trotz hoher N-Immissionen lehrt; hier ist z. B. die Rolle von Phosphaten zu prüfen (s. EGLOFF 1986).

c) Das tote, in chemischem Umsatz befindliche **organische Material** des Bodens, der **Humus**, entsteht aus toten Wurzeln, Streu und Leichen, auch denen der Bodenlebewesen. Diese bilden das **Edaphon;** es ist standortsspezifisch und besteht zur Hauptsache aus Bakterien, Pilzen, Protozoen, Nematoden, Collembolen und Anneliden; es erreicht Zahlen von mehreren Milliarden pro Liter Boden (s. auch Abb. 65). Die stofflichen Umsetzungsprozesse werden größtenteils von ihm bewirkt. Ein vereinfachendes Schema gibt diese biogenen Schritte wieder (Abb. 2).

Eine notwendige Zwischenbemerkung: Abbauprozesse werden auch als **Destruktion** oder **Dekomposition** bezeichnet, Um- und Einbau als **Konsumption**. Sie können nur stattfinden, wenn zuvor (Primär-)**Produktion** durch Autotrophe bewirkt worden ist. Mit dieser Begriffstrias werden also Funktionen im Ökosystem herausgestellt. Destruktion und Konsumption werden dabei von ein und demselben heterotrophen Lebewesen vollzogen, wie man sich an Hand der Stoffwechselphysiologie von Tieren leicht überlegen kann. Die üblichen Schemata, die diese Funktionen zwei verschiedenen Organismen-Sammelgruppen zuteilen, den Konsumenten und den Destruenten, sind darin irreführend.

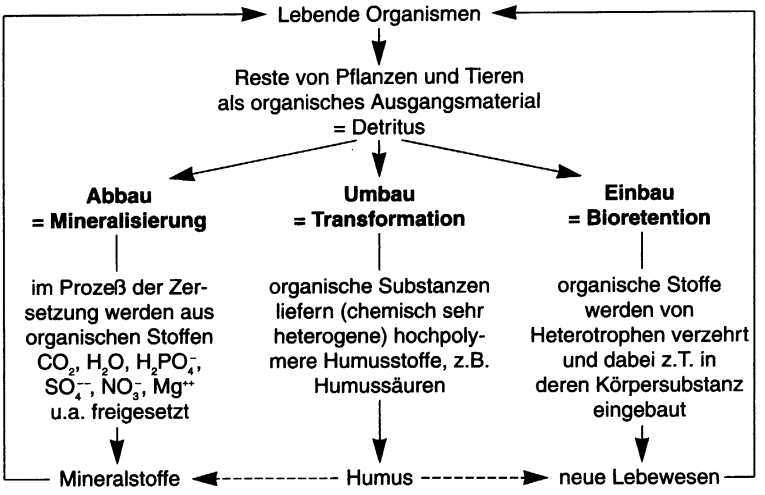


Abb. 2: Schema des Umsatzes organischer Substanzen im Boden.

Humus kann gemäß den Bildungsbedingungen in verschiedener Form vorliegen, z. B. als Rohhumus, Torf oder Mull (s. S. 169 und 314). Soweit die Humusstoffe kolloidal sind, spielen sie eine wichtige Rolle als Ionen- und Wasserspeicher. Sind sie chemisch an Tonminerale gebunden, liegen sie also als sog. **Tonhumuskomplexe** vor, so wirken sie darüber hinaus als Mikroben-resistente Kittsubstanz, die Bodenpartikel zu Krümeln verklebt; dieser für die Bodenkultur wesentliche Vorgang spielt sich bevorzugt im Tierdarm, z. B. von Regenwürmern, ab.

d) **Struktur** (= Gefüge), **Durchlüftung, Wasserspeicherung**. Böden sind dreiphasige Systeme aus festen, flüssigen und gasförmigen Bestandteilen; deren Verhältnis macht sich in der Vegetation bemerkbar. Wesentlich ist, wie groß das Porenvolumen zwischen den festen Bestandteilen ist und welche Größe diese Poren haben (vgl. Abb. 3). In Grobporen (mit einem Durchmesser von >10 µm) zieht das Niederschlagswasser unter dem Einfluß der Schwerkraft als **Sickerwasser** rasch aus dem Wurzelbereich hinaus; Luft strömt nach. Von dem in engeren Poren verbleibenden sog. **Haftwasser** können die Pflanzen nur jene Menge aufnehmen, deren Bindungsfestigkeit im Boden geringer ist als die Saugkraft der Wurzeln. Als Grenzwert für Pflanzen „mittlerer" Standorte, z. B. Kulturpflanzen, setzt man übereinkunftsgemäß 15 bar an (entsprechend $10^{4,2}$ cm Wassersäule, als pF-Wert 4,2 bezeichnet). Mit dieser Saugkraft kann noch Wasser aus Mittelporen (10–0,2 µm Durchmesser) aufgenommen werden; bei Austrocknung strömt auch hier Luft nach. Das in den noch engeren Feinporen gebundene Wasser mit höheren pF-Werten dagegen ist nicht pflanzenverfügbar. Wichtig ist also bei der Beurteilung des Wasserhaushaltes eines Bodens nicht die gesamte vorhandene Wassermenge, sondern diejenige, deren Saugspannung geringer ist als pF 4,2, die aber nicht im Verlaufe weniger Stunden wegsickert (entsprechend etwa pF 1,8). Dieses ist das sog. **pflanzenverfügbare Wasser**. Seine Menge ist horizontweise verschieden und hängt hauptsächlich von der Struktur ab. Ein **Krümelgefüge** mit ausgeglichenem Anteil an

Poren verschiedener Größe gilt als optimal, denn es kommt für Pflanzenwurzeln und Edaphon außerdem auf ausreichenden Luftaustausch zwischen Boden und Atmosphäre und damit Zufuhr von Atmungssauerstoff an. Lagen mit wenig Grobporen entstehen leicht in tonreichen Böden; diese neigen daher zu Wasserstau und Luftarmut und lassen sich durch Zeigerpflanzen erkennen (s. S. 111). Sandböden mit ihrem hohen Anteil an Grobporen haben geringe Speicherkraft. Die in den durchwurzelten Schichten eines Bodens maximal vorhandene Menge an pflanzenverfügbarem Wasser wird als „nutzbare Regenkapazität" bezeichnet.

Es werden folgende Ausdrücke für den meist geschätzten Wasser- bzw. Lufthaushalt im Jahreslauf benutzt:

naß = infolge oberflächennahen, luftarmen Wassers mit Sauerstoffmangel;
feucht = reichliches Wasserangebot, zeitweise alle Hohlräume erfüllend, aber noch mäßige Sauerstoffversorgung;
frisch = gut durchfeuchtet und dank Grobporen gut durchlüftet;
trocken = zeitweiliger Wassermangel erzwingt allgemein Transpirationseinschränkungen.

e) **Bodenarten** (= Körnungsklassen). Nach diesen Überlegungen ist es klar, daß die Größe der Partikel eines Bodens sicher ein ökologisch aussagekräftiges Merkmal ist, vor allem das Verhältnis von sparrigem **Skelett** (> 2 mm Ø) zu **Feinerde** (≤ 2 mm Ø)

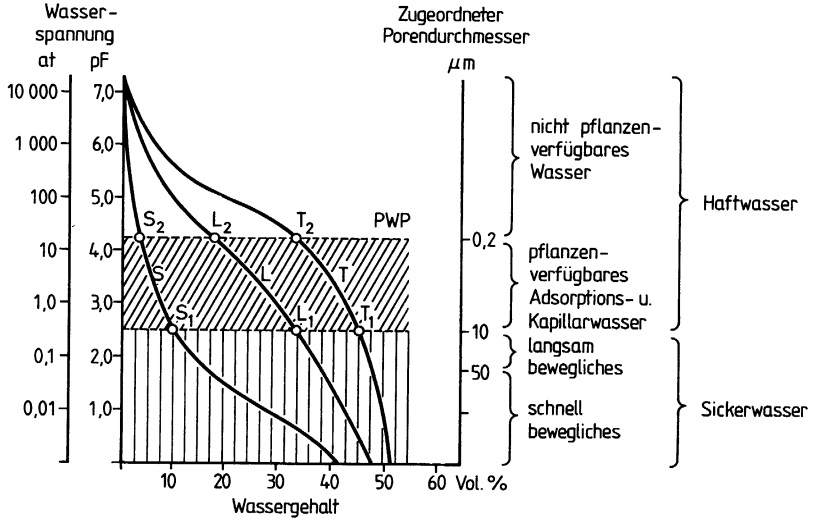


Abb. 3: Beziehungen zwischen Wassergehalt (Vol.%) und Wasserspannung (Saugkraft; at bzw. bar) beim Gleichgewichtszustand für verschiedene Böden (S = Sandboden, L = Lehmboden, T = Tonboden). PWP = Permanenter Welkepunkt; d. h. Wassergehalt bei dem übereinkunftsmäßig festgelegten pF-Wert von 4,2, der etwa dem Punkt irreversiblen Welkens bei Sonnenblumen entspricht. Von Xerophyten wird er jedoch überschritten (bis etwa 30 at, in Wüsten noch weiter), von Hygrophyten aber nicht einmal erreicht. Die Differenz der Wassergehalte zwischen T_2 und T_1 (bzw. L_2 und L_1, bzw. S_2 und S_1) entspricht der nach Abzug des Sickerwassers aufnehmbaren Wassermenge. (Nach Schroeder 1984.)

und die Menge der Kolloide. Nach letzteren pflegt man daher die Körnungsklassen = Bodenarten zu bestimmen; einige Ausdrücke hierfür sind geläufig; Beispiele: Sand enthält <10% sog. Abschlämmbares, d. h. Teilchen mit einem Ø von <10 µm, Lehm enthält 30–44% Abschlämmbares, Ton (als Bodenart, nicht als Korngröße) >60%.

f) **Horizonte** und **Bodentypen.** Neben den genannten spielen auch Prozesse der Umlagerung und Auswaschung, dies bei sauren Böden in niederschlagsreichem Klima, eine Rolle. Infolgedessen beobachtet man an einem Bodenprofil verschiedenartige Lagen, die Horizonte. Aus Abfolge, Farbe, Struktur und Bodenart der Horizonte lassen sich bereits wichtige ökologische Schlüsse ziehen, die durch Laboranalysen präzisiert werden können (s. STEUBING & FANGMEIER 1992). Eine Übersicht der in den letzten Jahren mehrfach veränderten Horizontsymbolik und der Bodentypen-Nomenklatur hat der ARBEITSKREIS FÜR BODENSYSTEMATIK (1985, unveränd. 1988) vorgelegt.

Wichtige und allgemein übliche Horizont-Symbole sind:

A = belebter, u. U. auch ausgewaschener, oberster Horizont des Mineralkörpers, Hauptwurzelhorizont;
B = verwitterte Zone zwischen dem A-Horizont und dem Muttergestein, also ein Horizont im unteren Bereich des Mineralkörpers;
C = Muttergestein; nur der bereits angewitterte Teil (C_V) gehört zum Boden;
G = Gley-Horizont = Mineralkörper im Grundwasserbereich;
O = organische Auflage (außer Torf = T oder H), z. B. kaum zersetzte Streu (O_L).

Infolge der Gesetzmäßigkeiten der Bodenentwicklung treten immer wieder bestimmte Horizontfolgen auf; sie werden als Bodentypen bezeichnet und mit Namen belegt, die vielfach von Volksnamen abgeleitet sind (s. KUBIENA 1953). Beispiele: Mull-Rendzina mit A-C-Profil über Kalkgestein; Braunerde mit A-B-C-Profil über Silikatgestein; Eisen-Humus-Podsol: Rohhumusauflage – gebleichter, da ausgewaschener A-Horizont – B-Horizont mit eingewaschenen und ausgefällten Humusstoffen und Eisenhydroxid – C.

Konkurrenz und Kooperation

Pflanzensippen und Pflanzengesellschaften sind erfahrungsgemäß an bestimmte Standorte gebunden und können als **Indikatoren** für die Größe bestimmter Faktoren dienen. Der **Zeigerwert** kann sich dabei auf einen oder mehrere Faktoren beziehen, einen schmalen oder einen breiten Ausschnitt aus dessen möglicher Spanne umfassen. Ist diese Korrelation von Pflanze zu Standort eine einfache und direkte Folge der physiologischen Ansprüche der einzelnen Arten? Die Frage ist in zweifacher Hinsicht zu verneinen; zum einen wird der Lebensbereich durch die **Konkurrenz** anderer Arten, also eine negative Interaktion *(inhibition)*, wesentlich eingeschränkt; zum andern aber wird er durch positive Interaktionen, die man als **Kooperation** (Förderung, *facilitation*) bezeichnen kann, erweitert. Konkurrenz = Wettbewerb läßt sich (mit SCHWERDTFEGER 1978) definieren als „die gemeinsame Inanspruchnahme eines begrenzt angebotenen Requisits" (einer lebensnotwendigen Gegebenheit); es sind also, anders ausgedrückt, solche Vorgänge, die zur Vorherrschaft bestimmter Organismen gegenüber anderen in einem bestimmten Lebensraum führen. Sie können sich unter den Individuen ein und derselben Art (intraspezifisch) oder zwischenartlich (interspezifisch) abspielen und sind mit der Hemmung mindestens eines der Partner verknüpft. Während Konkurrenzprozesse recht intensiv erforscht sind (zur Begrifflichkeit

s. BORNKAMM 1963), tritt die Kooperation erst allmählich recht ins Blickfeld; GIGON & RYSER (1986) belegen nicht weniger als 11 Typen positiver Interaktionen von Pflanzenarten untereinander mit Beispielen. Bezieht man Pflanze-Tier-Beziehungen ein, so wird Kooperation noch deutlicher und fesselnder (s. Kap. Biozönologie).

Besonders illustrativ ist das von ELLENBERG angelegte und als Hohenheimer Grundwasserversuch bekannt gewordene Experiment (Einzelheiten bei ELLENBERG 1953, 1996). Es wurden mehrere Gras-Arten bei verschiedenem, aber jeweils konstantem Grundwasserstand in Monokultur und in Mischkultur angezogen. Sie wurden zu gleicher Zeit geerntet und ihre Massenerträge unter den verschiedenen experimentellen Bedingungen bestimmt. Die Quintessenz läßt sich aus dem Zahlenbeispiel der Tab. 1 ersehen (Zahlen aus Abbildungen ermittelt):

Tab. 1: Verschiebung von Produktions- und damit Konkurrenzkraft in Abhängigkeit vom Grundwasserstand bei drei Gräsern.

Spezies	Synökologischer Charakter, soziologische Bindung	Optimum (relatives Ertragsmaximum) bei cm Grundwassertiefe	
		in Monokultur	in Mischkultur
Bromus erectus, Aufrechte Trespe	in mäßig bis sehr trocknen Kalkmagerrasen	35	80
Arrhenatherum elatius, Glatthafer	in frischen bis mäßig trockenen Fettwiesen	12–30	65
Alopecurus pratensis, Wiesen-Fuchsschwanz	in feuchten bis nassen, gut gedüngten Wiesen	35	5

Ohne fremde Konkurrenten (aber bei intraspezifischem Wettbewerb) erreichten alle Arten bei etwa gleichem Wasserstand ihr Optimum; durch fremde Konkurrenten wurde jedoch das Gras der Trockenrasen in den trockeneren Bereich, das der Naßwiesen in den nässeren abgedrängt. Die beiden hochwüchsigen Arten (Glatthafer, Fuchsschwanz) wurden weniger stark beeinflußt als die mittelwüchsige Art, waren also konkurrenzstärker.

Man erhält folglich das zunächst paradox erscheinende Ergebnis, daß eine Art im Gelände und damit unter der Konkurrenz fremder Arten nicht unbedingt dort wächst, wo sie ohne solche am besten gedeiht. „Ökologische" und „physiologische Konstitution" (H. ELLENBERG) oder, anders ausgedrückt, „synökologisches" und „autökologisches Optimum" (T. A. RABOTNOV) decken sich nicht. Daraus ergeben sich weitere Folgerungen:

a) Der **Zeiger-** oder **Indikatorwert** der Arten hängt von ihren Konkurrenten ab; in vielen Fällen ist er daher nicht absolut, sondern gilt er nur innerhalb einer Gesellschaft. Außerdem ist die Möglichkeit der **„ökologischen Kompensation"** gegeben (auch wenig glücklich als „Relative Standortskonstanz" bezeichnet): Tiefgründigkeit des Bodens kann z. B. oft durch regelmäßigen Niederschlag ersetzt werden oder, in engen Grenzen, Wasser durch leicht erhöhte Stickstoffzufuhr. In solchen Fällen hat die betrachtete Art auch nicht exakt die gleiche Begleiterschar; die Gesellschaft weicht ab. Dies ist auch bei der Bioindikation zu bedenken (s. S. 93).
b) Man sollte auch in der **Terminologie** deutlich unterscheiden, ob das physiologische oder das synökologische Verhalten einer Art in bezug auf einen bestimmten

Faktor gemeint ist und daher konsequent verschiedene Suffixe verwenden. Für das physiologische Verhalten (sei es experimentell erwiesen oder sicher erschlossen) gelten die Endungen **-phil** bzw. **-phob**; sie bedeuten physiologische Förderung bzw. Hemmung; für das synökologische Verhalten verwende man **-phytisch** bzw. **a...phytisch** (vorkommend bzw. nicht vorkommend); diese Endungen sagen über das physiologische Verhalten lediglich aus, daß die Art die betreffenden Bedingungen toleriert. Beispiel: *Bromus erectus* ist mesophil, aber mäßig xerophytisch und mäßig xerotolerant.

Wichtig ist diese deutliche Unterscheidung auch beim Boden-pH. Die Korrelation ist hier gebietsweise sehr eng; ganze Gesellschaftsklassen sind an saure bzw. neutral-basische Böden gebunden. Die Wirkung des pH ist jedoch fast immer nur indirekter Natur (s. dazu S. 205).

Die oft verwendeten Präfixe „eury-" bzw. „steno-" („weit" bzw. „eng") sagen aus, ob die synökologische Amplitude oder die Valenz einer Art in bezug auf einen bestimmten Faktor groß oder klein ist. Die Ausdrücke „euryök" bzw. „stenök" geben an, daß eine Art unter sehr verschiedenen Standortsbedingungen bzw. nur an Spezialstandorten lebt. Euryök sind z. B. *Quercus robur* und *Vicia sepium*, stenök *Salicornia stricta* und *Phyllitis scolopendrium*.

c) Im mittleren Teil des in der Natur verwirklichten Gesamtbereichs der Faktoren können im Experiment die meisten Arten leben; hier ist die Konkurrenz daher am schärfsten; in Extrembereichen (an sog. Grenzstandorten, Lötschert 1969) fallen viele Konkurrenten schon aus physiologischen Gründen aus. Die entsprechenden Gesellschaften sind daher artenarme Spezialistengesellschaften. Das **„zweite biozönotische Grundprinzip"** A. Thienemanns (1956) bringt dies zum Ausdruck: „Je mehr sich die Lebensbedingungen eines Biotops vom Normalen und für die meisten Organismen vom Optimalen entfernen, um so artenärmer wird die Biozönose, um so charakteristischer wird sie, in um so größerem Individuenreichtum treten die einzelnen Arten auf."

4. Floristische Verwandtschaft der Gesellschaften: Synsystematik/Syntaxonomie

Grundsätzlich lassen sich alle Gegenstände nach verschiedenen Kriterien systematisieren, so auch Pflanzenbestände und Pflanzengesellschaften. Wir besprechen hier nur den theoretischen Ansatz (mit einem Blick auf das praktische Verfahren), der von Josias Braun-Blanquet (1884–1980) entwickelt worden ist (sog. Schule von Zürich-Montpellier). Dieses System hat sich in Europa weitgehend durchgesetzt und sich auch in anderen Erdteilen bereits bewährt. (Andere Ansätze s. bei Dierschke 1994, McIntosh 1978, Mueller-Dombois & Ellenberg 1974, Whittaker (ed.) 1973.) Der Gedankengang bei der **Aufstellung des Systems** der Pflanzengesellschaften ist folgender: Wir sind umgeben von einer Vielzahl verschiedener Pflanzenbestände. Diese ändern sich an den meisten Stellen sprunghaft und sind dann gut gegeneinander abgrenzbar; seltener erfolgt der Übergang kontinuierlich. Immer wieder trifft man Bestände an, die sich nach Floristik, Physiognomie und Ökologie mehr oder weniger stark gleichen. Man kann also Gruppen von Beständen finden und intuitiv oder (vor allem bei mangelnder Geländeerfahrung) mit Hilfe von Computer-Programmen (d. h. numerisch) zusammenschließen, die dem gleichen Typ folgen. Die Typen sind ebenfalls einander mehr oder weniger ähnlich; sie werden als Pflanzengesellschaften be-

zeichnet. Diese kann man also definieren als: die Gesamtheit von Beständen und den daraus abstrahierten Vegetationstypus, der gekennzeichnet wird durch eine bestimmte Artenverbindung, daher auch bestimmte Standortsbedingungen und eine bestimmte Geschichte. Es besteht also eine formale Analogie zum Begriff Sippe, wobei die Arten der Gesellschaft gleichsam den Merkmalen der Sippe entsprechen.

Diese logisch klare Sachlage läßt sich folgendermaßen in eine ebenso klare Begrifflichkeit fassen, bei deren Verwendung es allerdings (noch) an sprachlicher Disziplin mangelt. Der (konkrete) Bestand kann als **Phytozönose** im engen Sinne, der (abstrakte) Typus als Gesellschaft oder **Phytozönon** (d. i. innerhalb des Braun-Blanquet-Systems = **Syntaxon** s. u.) bezeichnet werden (s. Westhoff & Van der Maarel in: Whittaker (ed.) 1973). Will man keine derartige Differenzierung durchführen, so kann man von Pflanzengemeinschaft *(plant community)* sprechen.

Voraussetzung für das wissenschaftliche Verständnis und den praktischen Umgang mit der Vegetation ist eine Übersicht über die Typen. Hierfür muß ein Ordnungssystem gefunden werden, das linear oder nach dem Prinzip einer Begriffspyramide aufgebaut ist. Letzteres, ein enkaptisches System, ist logisch befriedigender und zweckmäßiger, weil sich aus der Zuordnung zu einer bestimmten Rangstufe im System bereits Aussagen über untergeordnete Einheiten ableiten lassen. Diesem Prinzip folgen sowohl das System der Taxa als auch das der **Syntaxa**. Das methodische Vorgehen ist induktiv-synthetisch; es beruht auf der Zusammenfassung von Vegetationstypen auf Grund gemeinsamer Arten mit enger Bindung an den betreffenden Typus (Treueprinzip) und dazu regelmäßig darin vorkommender Arten (Stetigkeitsprinzip) (s. u.).

Aufnahme- und Tabellenarbeit

Hierzu s. die Lehrbücher von Dierssen (1990), Dierschke (1994), Fischer (1996) und Glavac (1996).

Man macht im Gelände von einzelnen Beständen auf Probeflächen, die keine physiognomischen oder ersichtlichen standörtlichen Differenzen aufweisen, **soziologische Aufnahmen** (Beispiel Tab. 2). Hierbei wird eine Liste aller makroskopisch sichtbaren Pflanzen mit Angabe ihrer sog. **Artmächtigkeit** oder **Menge** (Deckung bzw. Individuenzahl, im Beispiel 1. Zahl) und **Häufungsweise** (2. Zahl) erstellt; dazu gehören Angaben über Lokalität (oft Gemeinde, ferner Rechts- und Hochwert) und Standort (s. Tab. 3). Diese Skalenkombination hat den Vorteil, a) bei geringen Vorkommen der Arten empfindlicher zu sein als bei großen Mengen, b) eine gewisse Anschaulichkeit zu vermitteln und c) zügige Entscheidungen zu ermöglichen. Für detaillierte Fragestellungen bedarf es oft anderer Parameter und Skalen.

Solche Aufnahmen sind das zu ordnende Datenmaterial. Sie werden in **Tabellen** so angeordnet, daß Arten, die oft gemeinsam vorkommen, also hohe Affinität haben und bei mathematischer Analyse als *cluster* erscheinen, in der Senkrechten beisammenstehen, und Bestände, die eine ähnliche Artenkombination aufweisen, in der Waagrechten, wie es die kleine Tab. 4 illustriert. Jede Artenkombination repräsentiert eine – zunächst nicht hierarchisch eingeordnete – Einheit oder Pflanzengesellschaft. Man kann diese Typen bereits „handhaben": man kann sie beschreiben, kartieren, ökologisch untersuchen.

Bei großen Tabellen, in denen Hunderte von Aufnahmen zu verarbeiten sind, kann jeder einzelnen Einheit nur eine Spalte zugebilligt werden; man pflegt dabei für jede Art die sog. **Stetigkeit** (Präsenz = *presence degree*) anzugeben, d. i. die Zahl der Bestände jeder Einheit (in Prozent), in denen die betreffende Art vorkam, ohne Rück-

Tab. 2: Beispiel einer pflanzensoziologischen Aufnahme.

Nr. 251c. Weinbergsunkrautflur am Edelberg ö Kiechlingsbergen/Kaiserstuhl; 280 m NN. Löß. Neig. 2° W. Rebzeilenverlauf O-W, Abstand 1,50 m. Aufnahmefläche 10 x 10 m², Vegetationsdeckung fast 100 %.	
Krautschicht:	
5 *Stellaria media*	2.1 *Lamium purpureum*
2.1 *Muscari racemosum*	1.1 *Cirsium arvense*
2.1 *Allium vineale*	1.1 *Convolvulus arvensis*
2.2 *Ornithogalum umbellatum*	+.1 *Malva neglecta*
1.1 *Geranium rotundifolium*	+.1 *Valeriana officinalis* agg.
1.1 *Veronica persica*	1.1 *Taraxacum officinale*
1.1 *Veronica hederaefolia*	+.1 *Poa annua*
Moosschicht: fehlt	

Tab. 3: International verwendete Aufnahme-Skalen bei der Methode nach Braun-Blanquet.

Schätzung der Artmächtigkeit (Menge):	
r:	1 Individuum in der Aufnahmefläche, auch außerhalb im Bestand nur sehr sporadisch
+:	2–5 Individuen in der Aufnahmefläche, Deck. < 5 %
1:	6–50 Individuen in der Aufnahmefläche, Deck. < 5 %
2m:	> 50 Individuen in der Aufnahmefläche, Deck. < 5 %
2a:	Individuenzahl beliebig, Deck. 5–15 %
2b:	Individuenzahl beliebig, Deck. 16–25 %
3:	Individuenzahl beliebig, Deck. 26–50 %
4:	Individuenzahl beliebig, Deck. 51–75 %
5:	Individuenzahl beliebig, Deck. 76–100 %
Soziabilität (Geselligkeit, Häufungsweise):	
1:	einzeln wachsend
2:	gruppen- oder horstweise wachsend
3:	truppweise wachsend (kleine Polster oder Flecken bildend)
4:	In kleinen Kolonien wachsend oder größere Flecken oder Teppiche bildend
5:	In großen Herden wachsend

sicht auf deren Menge. Die römischen Zahlen I, II ... V bedeuten Klassen von 1–20, 21–40 ... 81–100% Stetigkeit, zuweilen wird die erste Stufe noch aufgeteilt in r = ≤ 5 % und + = 6–10 %. Aus Vergleichen der Mengen und Stetigkeiten einer Art in verschiedenen Einheiten ergibt sich der Grad ihrer Bindung an eine bestimmte Einheit, d. h. ihr **Treuegrad**. Dieser, ein synthetisches und nur durch umfassenden Vergleich zu erkennendes Merkmal, wird in 5 Stufen (treu – fest – hold – vag – fremd) angegeben (s. Abb. 4). Barkman (1989) hat ein verbessertes mathematisches Verfahren zur Bestimmung des Treuegrades entwickelt. Es ist indessen bei allen derartigen Rechenoperationen zu bedenken, daß das zu Grunde gelegte Aufnahmematerial in der Regel be-

Tab. 4: Beispiel einer kleinen soziologischen Tabelle; Material aus SISSINGH 1969; stark gekürzter und vereinfachter Auszug.

a – Typische oder Reine Subassoziation; auf Sand- und Lehmböden im Flachland;
b – Subass. von *Ranunculus repens;* auf feuchten, lehmigen Böden;
c – Subass. von *Juncus compressus;* auf tonigen, mäßig betretenen Böden, die im Winter zeitweise überschwemmt sind;
d – Subass. von *Sagina procumbens;* auf Kies- und Schlackenwegen und in Pflasterfugen bei nicht zu starkem Verkehr.

Lolio-Plantaginetum, Trittwegerich-Gesellschaft

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Größe der Probefl. (m²)	3	–	–	2	6	10	5	4	3	4	5	50	2	1
Vegetationsdeck. (%)	70	–	90	45	50	70	50	70	75	75	30	20	90	100
Artenzahl	7	9	9	11	11	11	14	13	13	14	9	8	9	13
Syntaxon		**a**				**b**			**c**				**d**	
Plantago major	4	3	4	2	2	2	1	1	2	2	1	+	2	2
Lolium perenne	+	1	1	2	3	2	3	+	.	+	+	1	+	+
Poa annua	+	3	3	1	2	+	3	+	+	1	2	2	2	2
Trifolium repens	1	(+)	+	+	1	1	1	+	+	+	.	.	+	1
Potentilla anserina	.	2	+	+	.	1	1	2	2	+	(+)	.	.	+
Polygonum aviculare agg.	1	+	1	1	.	+	.	1	+	1	.	+	.	1
Ranunculus repens				+	1	1	1							
Rumex crispus				+	+	1	+							
Juncus compressus								1	2	2				
Juncus bufonius								3	1	2				
Sagina procumbens											1	2	1	2
Bryum argenteum											2	2	.	.
und weitere Arten														

wußt nicht zufällig erhoben worden ist und werden kann (s. auch WHITTAKER (ed.) 1973, STORM 1996), sondern daß gut entwickelte Bestände ausgewählt werden. Überdies sind nicht alle Arten sinnvollerweise gleich zu bewerten: einer alten Eiche kommt ökologisch wahrlich eine andere Bedeutung zu als einem Trupp Veilchen; diese Differenzierung wird bei den numerischen Verfahren ausgeschlossen (s. dazu GLAVAC 1996).

Bestimmung des syntaxonomischen Ranges

Die so gewonnene Fülle von Pflanzengesellschaften läßt sich nur dann geistig wie praktisch bewältigen, wenn sie systematisch geordnet und dabei zweckmäßigerweise nach Ober- und Unterbegriffen, also hierarchisch gegliedert ist. An der kleinen, schematisierten Tab. 4 sei die hierarchische Gliederung der Pflanzengesellschaften entwickelt. – Man bestimmt aus einem umfassenden tabellarisch geordneten Aufnahmematerial Grund-Einheiten; eine Grund-Einheit soll dadurch gekennzeichnet sein, daß sie diejenige kleinste Einheit (Gesellschaft) ist, welche noch mindestens eine einzige Art enthält, die in dieser Gesellschaft ihren eindeutigen Schwerpunkt des Vorkommens hat. Dieses Kriterium kann quantitativ nach Stetigkeit und Artmächtigkeit festgelegt werden (s. BRAUN-BLANQUET 1964). Eine solche Gesellschaft, eine Grund-, aber nicht absolut kleinste Einheit, wird **Assoziation** genannt. Arten mit klarem Schwerpunkt in einer Einheit (Gesellschaft) niederen oder höheren Ranges heißen **Kenn-** oder **Charakterarten**. Sie sind definitionsgemäß nicht unbedingt auf eine bestimmte Gesellschaft beschränkt, was oft in der Diskussion übersehen wird, sondern zeigen eben nur bestimmte Optima. Verschiedene Möglichkeiten des Verhaltens von Charakterarten veranschaulicht Abb. 4. Selbstverständlich ist eine solche Bestimmung der Asso-

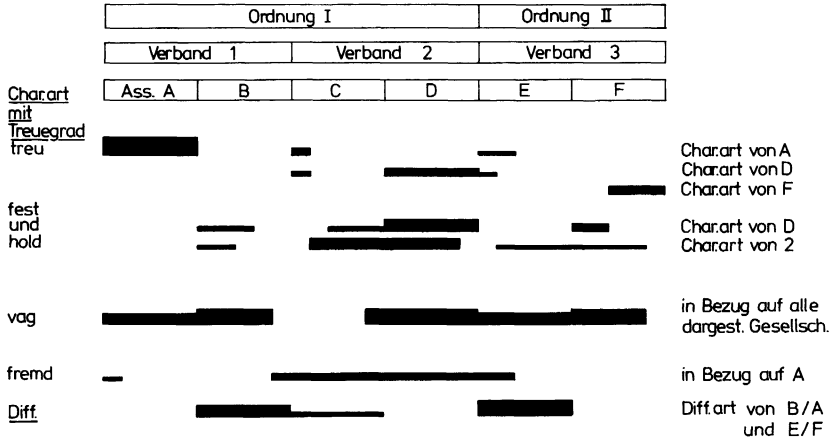


Abb. 4: Illustration der Kriterien für die Bestimmung von Charakter- und Differentialarten. Die Dicke der Balken veranschaulicht die Menge der Art in der betreffenden Gesellschaft, die Länge der Balken gibt ihre Stetigkeit in dieser an. Zur Vereinfachung der Darstellung ist die Annahme gemacht worden, daß die als Charakterarten eingestuften Arten außerhalb der Klasse nur spärlich vorkommen sollen; die unteren 3 Arten sollen dagegen auch in andern Klassen reichlich auftreten.

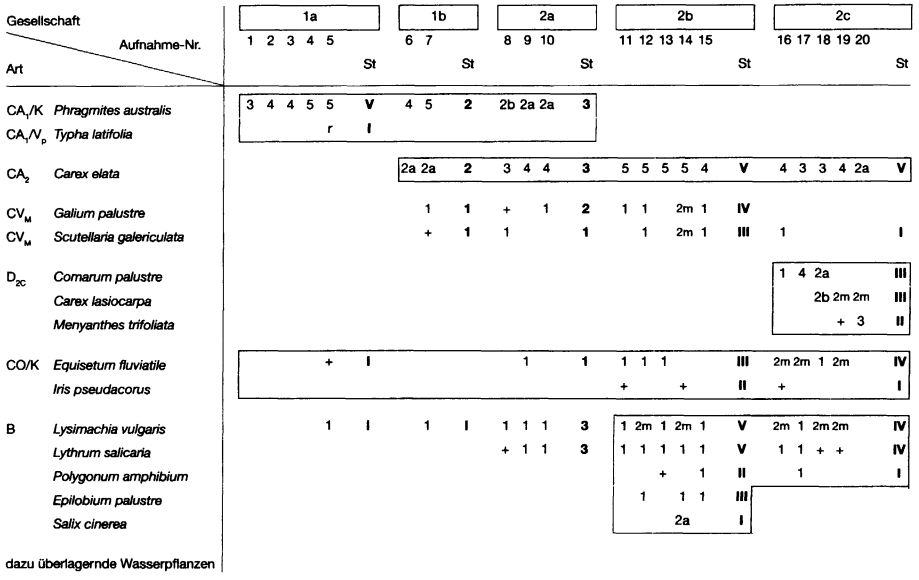
ziation nur dann haltbar, wenn auch die übrigen Arten zu einem hohen Prozentsatz übereinstimmen. Gegenbeispiel: Es wäre sinnlos, alle Wälder, in denen Traubeneichen vorkommen, zu einer Assoziation zusammenzufassen, denn die begleitenden Arten wären völlig verschieden. Eine Assoziation ist daher durch ihre **Charakteristische Artenkombination** gekennzeichnet, d. h. durch Charakterarten (auch höherer Ordnung, s. u.) sowie solche Begleiter, die entweder die Eigenschaft von **Trenn-** oder **Differentialarten** haben (s. u.) oder mindestens 60 % Stetigkeit erreichen (Ausnahmefälle s. u.). In Tab. 4 wären die Einheiten a + b, c, d – f, g, h + i und j jeweils eigene Assoziationen.

Wie in der Sippensystematik mehrere Arten aufgrund gemeinsamer übergreifender Merkmale zu einer Gattung vereinigt werden, werden in der Synsystematik aufgrund gemeinsamer Charakterarten mehrere Assoziationen zu einem **Verband** vereinigt (hier die Einheiten a–c durch die Arten 14 + 15, d–i durch 16–19). Entsprechend halten weitere Charakterarten mehrere Verbände zu einer **Ordnung** zusammen (Einheiten a–i durch die Arten 20 + 21). Die Einheit j in der Tabelle steht offenbar abseits; sie hat zwar eigene Charakterarten (12 + 13), läßt sich aber nur aufgrund der Arten 22–24 an die Ordnung a–i anschließen. 12 + 13 gelten also zugleich als Charakterarten der Assoziation, des Verbandes und der Ordnung. 22–24 sind Kennarten der höchsten üblichen Einheit, der **Klasse**.

Tab. 5: Schematische Darstellung des Vorkommens von Kenn- und Trennarten in den Syntaxa einer Klasse. Näheres s. Text. In den Blockschemata (BS) des speziellen Teils ist die umgekehrte Anordnung gewählt: Im oberen Kasten stehen die Klassenkennarten; sie übergreifen die Kästen der Ordnungskennarten, diese die der Verbände.

Sippe (Taxon) / Pfl. gesellsch. (Syntaxon)		a	b	c	d	e	f	g	h	i	j
Assoziations-Kenna.	1	V	III				I				
	2	III	III								
	3	II	II								
	4			IV							
	5			III							
	6				II	III	V				
	7				III	III	III				
	8							V			
	9							IV			
	10								III	V	
	11								IV	II	
	12										III
	13							I			V
Verbands-K. a.	14	III	III	V							
	15	II	IV	IV							
	16				V	V	IV	IV	·	I	
	17				IV	IV	IV	II	V	IV	
	18				III	II	II	IV	III	II	
	19				IV	IV	III	III	·	I	
O.-K. a.	20	V	IV	IV	V	III	III	II	II	II	
	21	II	II	III	IV	III	III	II	I	·	
Klass.-K. a.	22	III	III	V	III	II	II	·	I	I	III
	23	III	II	II	I	III	I	II	·	II	II
	24	I	II	III	II	II	I	I	·	I	I
Trenna.	25	V			IV				III		
	26	IV			V				IV		
	27					V					IV
	28					III					V

Tab. 6: Ausschnitt aus der Gesellschaftsgliederung der Verlandungsvegetation sowie Charakterisierung der „Röhrichtvögel" Teichrohrsänger und Rohrammer im Schmiechener See bei Blau-



1 (Scirpo-)Phragmitetum australis (s. S. 156) a typicum (= Typische od. Reine Subass.)
b *Subass. von Carex elata*

2 Caricetum elatae (s. S. 159) a Ausbildung mit *Phragmites australis* (Ursache?)
b typicum
c Subass. von *Comarum palustre* (mesotraphent)

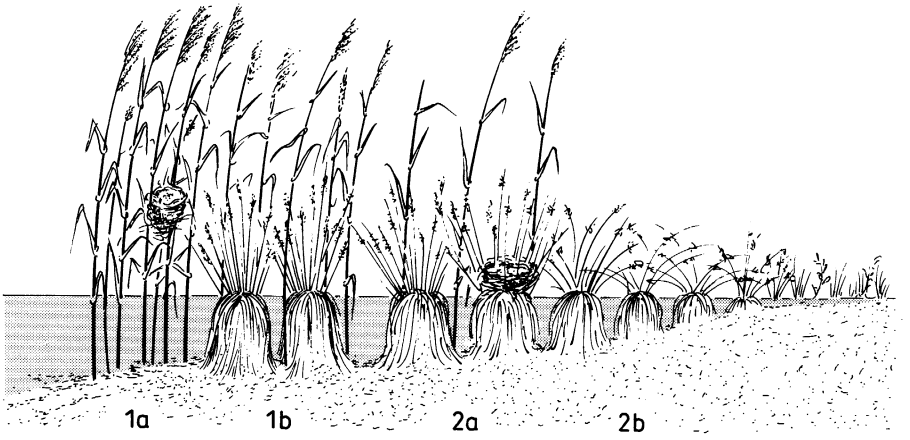
Allg. Abkürzungen: A, V, O, K Assoziation, Verband, Ordnung, Klasse
C Charakterart (-Sippe) D Differentialart (-Sippe) B Begleiter
speziell hier: P Phragmitetum, -ion etc., M Magnocaricion St Stetigkeitsklasse

Untergliederung der Assoziation

Für ökologische und Praxis-orientierte Untersuchungen stellen die Assoziationen bei weitem zu grobe Einheiten dar. Eine Assoziation wie die mitteleuropäische Tal-Glatthaferwiese, das Arrhenatheretum elatioris, z. B. hat trockene Bestände mit Salbei, deren Bewirtschaftung als Wiese gegenwärtig kaum lohnt; sie hat mittlere und auch frische mit Wiesen-Fuchsschwanz, wo reichliche und qualitativ gute Erträge erzielt werden. Diese weite Spanne läßt sich in folgender Weise bewältigen:

Die Untereinheiten der Assoziationen sind oft sehr klar standörtlich voneinander abgesetzt, differenziert, durch Gruppen von Arten, die hohen Indikatorwert haben, z. B. durch Feuchte- oder Trockenheitszeiger. Oft sind dies Charakterarten anderer Einheiten, die nur in bestimmte Ausbildungen anderer Assoziationen übergreifen, z. B. Arten der Trespenrasen in trockene Fettwiesen. Solche Arten werden als **Trenn-** oder

beuren (Württemberg). Zusammengestellt nach J. KUHN (1988) und briefl.).



Teichrohrsänger		Rohrammer
(Scirpo-)Phragmitetum typ. in *Phragmites*-Fazies (1a) *Typha*- und *Scirpus lacustris*-Fazies	bevorzugter Brutplatz auch angenommen	Caricetum elatae, Subass. v. *Phragmites* (2a) (Scirpo-)Phragmitetum, Subass.v. *Carex elata*
Nest hängt im Röhricht	Nestbau	Nest auf hochwasser--sicheren Horsten
in Nestnähe im (Sc.-)Phragm. und in unterer Etage und Innenraum von Gebüsch	Singwarte	oben an Schilfhalmen und in oberer Etage von Gebüsch
	zur Habitat-Struktur insgesamt:	
attraktiv	offene Wasserfläche	im Extrem gemieden
einheitliche Bestände	Vegetationskomplex	Mischung verschiedener Gesellschaften

Differentialarten bezeichnet. In Tab. 5 sind es die Artengruppen 25 + 26 und 27 + 28; diese differenzieren Subassoziationen innerhalb der Assoziationen (z. B. a gegen b, d gegen e + f). Nach dem gleichen Prinzip lassen sich **Subassoziationen** in **Varianten** und **Subvarianten** gliedern.

Ein Beispiel für die Präzision der Gliederung und Aussagekraft der Gesellschaften niederen Ranges gibt Tab. 4. Tabelle 6 verdeutlicht außerdem, wie man die oft sog. Übergänge, also die „Flügel"-Ausbildungen, die zu einer anderen Assoziation überleiten, abgrenzen kann; letztlich müssen die Artmächtigkeiten entscheiden. In unserem Falle handelt es sich um 2 Assoziationen an einem Seeufer, die im Kern deutliche Struktur- und Positionsunterschiede aufweisen, aber eben ineinander übergehen. KUHN (1988) erkannte, daß die von ihm untersuchten Röhricht-Vogelarten sehr wohl auf solche Unterschiede, die man zunächst vielleicht für eine Marotte des Menschen halten möchte, reagieren. Ein gutes, d. h. die natürliche Mannigfaltigkeit widerspiegelndes System ist eben mehr als ein bloßes Ordnungsschema!

Zu weiteren Gliederungsmöglichkeiten s. u., auch S. 125.

Nomenklatur

Oft machen die zunächst zungenbrecherischen Namen der Gesellschaften Schwierigkeiten. Hat man sich indessen in die wissenschaftliche Nomenklatur eingearbeitet, so erhöht sie die Übersichtlichkeit, zumal die deutschen Namen nicht verbindlich festgelegt sind.

Bei Assoziationen wird die Endung **-etum** an den Stamm des Gattungsnamens einer typischen (meist einer Charakter-)Art angehängt; das spezifische Epitheton des Artnamens tritt in den Genitiv. Für Verbände gilt die Endung **-ion**, für Ordnungen **-etalia**, für Klassen **-etea**, für Unterverbände etc. **-enion**, **-enalia**, **-enea**. Subassoziationen werden entweder durch den Namen einer Trennart mit der Endung **-etosum** oder als „Subass. von" oder „Subass. nach" benannt. Meist werden zur Verdeutlichung zwei Sippennamen in der syntaxonomischen Bezeichnung vereinigt. Beispiele finden sich im folgenden Text. In einem internationalen Code (BARKMAN et al. 1986) sind die Nomenklaturregeln festgelegt.

Einige Zusatz-Informationen,
die bereits eingeführten Lesern das Literaturstudium erleichtern werden.

a) Charakterarten können unterschiedlich eng an bestimmte Syntaxa gebunden sein, also unterschiedliche Treuegrade haben. Eine Art kann etwa auf eine höhere Ebene beschränkt, z. B. in einer Klasse treu sein, in einer bestimmten niederen Einheit, z. B. einer Assoziation, aber reichlicher vorkommen als in anderen der gleichen Klasse; in dieser Assoziation ist sie dann holde Kennart (Beispiel s. Phragmitetea).

b) Läßt sich eine Assoziation nur in einem kleinen Gebiet durch Charakterarten nachweisen, so spricht man von einer **Gebietsassoziation**; diese kann ihrerseits wieder je nach Arealgröße eine **Lokal-** bzw. **Territorialassoziation** sein (z. B. gültig für Kaiserstuhl bzw. Harz).
Arten ohne festen Gesellschaftsanschluß heißen Begleiter, Gesellschaftsfremde werden oft als sog. Zufällige abgetrennt.

c) Einheiten, die horizontal-großräumig durch geographische Differentialarten geschieden sind, werden als Vikarianten oder Rassen bezeichnet; Höhen-Differentialarten

erlauben, sog. Höhenformen auszuweisen. Syngenetische Trennarten differenzieren Initial- oder Spätphasen der Gesellschaftsentwicklung. Stufen sind niedere Einheiten, die lokal auf einen Standortsfaktor „geeicht" sind, d. h. diesen quantitativ anzeigen. Fazies sind niedrige Einheiten, die durch Dominanz einer oder weniger Arten auffallen. Von Agroformen (hergeleitet von Agrikultur) kann man sprechen, wenn Artmächtigkeitsunterschiede durch kurzfristige, aber durchschlagende Bewirtschaftungseingriffe zustande gekommen sind (s. WILMANNS 1989 a). Ein durchgearbeitetes Beispiel für die Gliederungsmöglichkeiten in einem großen Gebiet bieten W. & A. MATUSZKIEWICZ (1985) an Hand der Eichen-Hainbuchenwälder Polens. Eine Übersicht vermittelt Tab. 7.

Tab. 7: Möglichkeiten der Gliederung von Assoziationen (und gegebenenfalls anderen Einheiten) mit Hilfe von Trennarten, die Ausdruck bestimmter Fatorenkomplexe sind. Solche bilden die Kriterien für eine korrekte Terminologie.

Kriterium	Bezeichnungen für die Gesellschaftseinheiten
Standort:	Subassoziation – Variante – Subvariante – Stufe (als Hierarchie der Begriffe)
unmittelbarer Einfluß der Bewirtschaftung:	Nutzungsform Agroform
Entwicklungszustand:	Phase Waldentwicklungsstufe (Initialphase, Optimalphase u. ä.).
Verbreitung:	Rasse (horizontal) Höhenform (vertikal) } Vikariante

d) Ist eine Subassoziation oder niedrigere Einheit differentialartenlos, weil sie den Kern der nächsthöheren Einheit bildet, so erhält sie den Zusatz „typicum" und wird als „Typische" oder „Reine Subassoziation" oder entsprechend bezeichnet.

e) Durch Differentialarten können auch höhere Einheiten zusätzlich abgegrenzt werden. Ferner ermöglichen sie Zwischenrangstufen wie Unterklassen, Unterverbände, Assoziationsgruppen.

f) Ein syntaxonomisches Problem bilden Einheiten, die zwar in typischer Artenkombination weit verbreitet sind, aber nach dem gegenwärtigen Stand des Wissens keine eigentlichen Charakterarten haben. Hier gibt es zwei verschiedene Fälle: Es kann sich um eine Assoziation handeln, bei der die Verbandskennarten gut entwickelt sind, aber eigene Assoziationskennarten fehlen, also gleichsam das Typicum eines Verbands vorliegt; solche Vegetationstypen können als **Zentralassoziationen** gefaßt werden. Häufig, besonders an gestörten Stellen wie jungen Böschungen, handelt es sich jedoch um Fragmente mit einer sich wiederholenden Artenverbindung, die zwar typisierbar sind, aber nur einer höheren Einheit zugeordnet werden können. Nun ist das System zwar nicht entworfen worden, um jedes Fetzchen Vegetation zu klassifizieren, doch braucht man aus praktischen Gründen auch hierfür Regeln; am einfachsten spricht man von ranglosen oder auch Fragmentgesellschaften, bei denen man den Namen des niedrigsten noch ansprechbaren Syntaxons mit dem einer dominierenden Art nomenklatorisch verbindet, z. B.

Solidago gigantea-Convolvuletalia-Gesellschaft. Bei Vegetationsstudien in Zivilisationslandschaften kann man nicht selten nur von (nicht weiter zuzuordnenden) Dominanzbeständen sprechen.

g) In langfristig voneinander isolierten Gebieten, besonders in verschiedenen Kontinenten, gibt es vielfach Klassen, die zwar keine gleichen, wohl aber vikariierende Arten (nahe verwandte Arten der gleichen Gattung) besitzen und einander physiognomisch und ökologisch entsprechen. Diese lassen sich aufgrund gleicher charakteristischer Gattungen zu **Klassengruppen** (Endung -ea) vereinigen; ein Beispiel bilden die holarktischen Strauchgesellschaften der Rubo-Rosea (s. auch S. 50).

h) Im Unterschied hierzu bezeichnet man seit jeher (vgl. Braun-Blanquet 1964) mit dem Ausdruck **Vegetations- oder Gesellschaftskreis** die Gesamtheit des Gesellschaftsinventars der sehr weit gefaßten Vegetationsregionen, bei welchen sich geologische Vergangenheit und großklimatische Bedingungen gleichen; Beispiele sind der alpisch-hochnordische und der mediterrane Gesellschaftskreis. Es handelt sich also logischerweise nicht um einen syntaxonomischen, sondern um einen der modernen Sigmasoziologie zugehörigen Begriff.

i) Die Nomenklatur der Syntaxa ist leider oft verworren, und es tauchen Namensänderungen auf, die für den Nutzer pflanzensoziologischer Befunde lästig sind. Ursachen sind – neben unvermeidlichen Irrtümern – einerseits verschiedene wissenschaftliche Auffassungen, andererseits Regelungen des Internationalen Code der pflanzensoziologischen Nomenklatur.

Im ersten Falle handelt es sich häufig nur um veränderte Rangstufen oder Zuordnungen bekannter Gesellschaften, z. B. die Aufspaltung der Klasse Artemisietea in zwei neue Klassen, die nach anderer Auffassung zwei bekannten Unterklassen entsprechen. Je höher der Rang eines Syntaxons, desto weniger läßt sich schematisch oder mit Hilfe eines formelhaften Ansatzes zu einer die gegebenen Verhältnisse abbildenden, sinnvollen Gliederung kommen, desto mehr spielen großräumige Erfahrung und ein „pflanzensoziologischer Blick" eine Rolle.

Im zweiten Falle handelt es sich um formale Gründe. Der genannte Code (Barkman et al. 1986, 3. Aufl. in Vorbereitung) enthält Regeln für die Benennung erkannter und beschriebener Gesellschaften (Phytozöna) zwischen Klasse und Subassoziation. Unter den „Grundsätzen", „Regeln" und „Empfehlungen" sind die wichtigsten das Prioritätsprinzip und das Typusprinzip, beide gedanklich den Codices für die botanische bzw. zoologische Nomenklatur der Sippen entsprechend. Das heißt: Als Name für ein Syntaxon ist – unter gewissen Voraussetzungen – der älteste zu wählen; dazu muß eine reguläre pflanzensoziologische Aufnahme – gleichsam als Muster – vorliegen. Damit sind Namensänderungen programmiert. Ob sich die Hoffnung auf eine gewisse Konstanz der Nomenklatur bewahrheitet, wird die Zukunft lehren.

Ein Vergleich des syntaxonomischen mit dem sippen- oder idiotaxonomischen System möge zusammenfassend deren formalen Parallelismus aufzeigen und die Anwendung erleichtern: Der logischen Begriffsreihe: Individuum – Sippe (Taxon) – Art – Unterart – Gattung – Abteilung (Stamm) entspricht die Folge: Bestand (Phytozönose) – Gesellschaft (Syntaxon, Phytozönon) – Assoziation – Subassoziation – Verband – Klasse. Im Sippensystem ist das Kriterium die Ähnlichkeit in strukturellen und funktionellen Merkmalen aufgrund von historisch gewordener genetischer Verwandtschaft; diese bestimmt die Typenzugehörigkeit in einem phylogenetisch orientierten System der Organismen. Im Gesellschaftssystem nach Braun-Blanquet ist die Ähnlichkeit der floristischen Zusammensetzung das Typenkriterium; auch sie ist Ausdruck struktureller und funktioneller Merkmale und der geschichtlichen Entwicklung der Gemeinschaften; ein genetischer Zusammenhang besteht hier jedoch nicht. Nicht organismische

Ordnung, sondern ökologische Ordnung liegt ihnen zugrunde (TISCHLER 1993).

Die wesentlichen Punkte der BRAUN-BLANQUET-Konzeption sind also folgende: 1. Das System der Vegetationstypen gründet sich auf ein inhärentes und unmittelbar erfaßbares Merkmal, die Artenverbindung. 2. Arten von hoher Treue und Stetigkeit ermöglichen eine induktiv-synthetische, enkaptische Hierarchisierung. 3. Damit ist ein Bezugssystem z. B. für ökologische Messungen, flächenhafte Kartierungen und andere Forschungen und Anwendungen gegeben, das auch Generalisierungen ermöglicht.

5. Verbreitung von Pflanzensippen und Pflanzengesellschaften: Chorologie und Synchorologie (Arealkunde)

Arealbildung

Das **Areal** ist das Wohngebiet einer Sippe bzw. Pflanzengesellschaft. Diese **Verbreitung** *(distribution)* wird bestimmt von der ökologischen Konstitution der Arten, dem Vorkommen geeigneter Standorte, aber auch den Ausbreitungsmöglichkeiten der einzelnen Sippen im Laufe der Geschichte. Die Ausbreitungs- oder Wanderfähigkeit einer Art hängt unter anderem von der Art ihrer **Diasporen**, das heißt Ausbreitungseinheiten ab; das sind Pflanzenteile, welche im Dienste der Propagation (Vermehrung und Ausbreitung) abgetrennt werden, also Sporen, Samen, Brutkörper u. a. Die effektive **Ausbreitung** setzt nicht nur Transport der Diasporen *(dispersal)* voraus, sondern auch die dauerhafte Ansiedlung *(establishment)* an einem erreichten Ort; diese aber findet nur statt, wenn geeignete Standorte ohne allzu starke Konkurrenz existieren. **Ausbreitungsschranken** können Gebirge, Meere, aber auch wenige Kilometer breite Flußtäler oder andere, eben von der betreffenden Art nicht besiedelbare Geländestreifen sein.

Nach der Größe des Areals von Sippen und Gesellschaften pflegt man **Kosmopoliten** und **Endemiten** als Extremtypen herauszustellen. Erstere besiedeln weite Teile der Erdoberfläche und nahezu alle Kontinente, sind aber nicht unbedingt euryök! Letztere haben ein relativ kleines Areal (klein in Relation zu anderen gleichrangigen Taxa). Die Entstehung des Endemismus ist unter Berücksichtigung historischer Tatsachen zu erklären. Die eine Möglichkeit ist die Evolution neuer, noch junger Taxa: progressiver oder Neoendemismus. Die andere Möglichkeit liegt darin, daß das heutige Areal der Rest eines ehemals größeren ist; die Sippen pflegen dann auch systematisch isoliert zu stehen: konservativer, Relikt- oder Paläoendemismus (Beispiel S. 146).

Einen Markstein für die Chorologie Mitteleuropas bedeutet der auf Meßtischblattraster angelegte „Atlas der Farn- und Blütenpflanzen" von HAEUPLER & SCHÖNFELDER (1988) für die damalige Bundesrepublik Deutschland; ihm ist 1996 das ostdeutsche Gegenstück von BENKERT et al. gefolgt.

Das **aktuelle Areal** einer Art ist oft nicht gleich dem **potentiellen**, sondern kleiner. Dies ist besonders klar bei Arten, die der Mensch in ihnen zusagende Klimagebiete (unbewußt) eingeschleppt oder (bewußt) eingeführt hat und die sich dann eingebürgert haben (naturalisiert sind). Beispiele s. S. 269. Pflanzen, welche ihr Vorkommen in einem bestimmten Raum direkt oder indirekt dem Menschen verdanken, werden als **Adventivpflanzen** bezeichnet; das Gegenteil sind **Indigene**, einheimische Pflanzen.

Je nach Alter der Ansiedlung im Gebiet unterscheidet man **Archäophyten**, die bis zum Ende des 15. Jahrhunderts, und **Neophyten**, die nach der Entdeckung Amerikas eingedrungen sind. Einheimische, die ihr Areal infolge des Menschen dichter besiedeln können als in der ursprünglichen Vegetation, also auf anthropogene Standorte übergegangen sind, werden als **Apophyten** bezeichnet. Die meisten Adventivpflanzen würden im neu besiedelten Gebiet rasch ausgemerzt sein, falls die Tätigkeit des Menschen aufhören würde; diesen sog. Epökophyten steht die nicht geringe Zahl von sog. Agriophyten gegenüber (es sollen in Deutschland 228 sein); diese haben sich in Pflanzengesellschaften eingefügt, die auch in der potentiellen natürlichen Vegetation (s. S. 269) vorkämen, vor allem an (zeitweilig) offenen Standorten.

Andererseits besteht die Gefahr der anthropogenen Ausrottung in bestimmten Gebieten oder gar absolut. Korneck & Sukopp (1988) haben den bedrückenden Rückgang unserer Höheren Pflanzen und von weitgefaßten Gesellschaftseinheiten und -komplexen erfaßt und die Ursachen der Gefährdung analysiert. Am schwersten wiegen die Folgen der Intensivierung der Landwirtschaft, dabei in erster Linie der Verlust von Kleinlebensräumen und die Entwässerungen (vgl. z. B. S. 231). In Einsicht solcher Gefährdungen hat man **Rote Listen** von Arten aufgestellt, die in bestimmten Gebieten bedroht sind. Da Sippen nur bei Erhaltung ihres Lebensraumes auf Dauer schützbar sind, da weiter alle nicht in irgendeinem Entwicklungsstadium auffälligen Lebewesen nur indirekt als gefährdet erkennbar sind, nämlich über die Kenntnis ihres Lebensraums und damit der Vegetation, müssen dringend Rote Listen von Pflanzengesellschaften und von Tierarten-bezogenen Gesellschaftskomplexen (s. S. 63, 272) erstellt werden. Ein erstes Beispiel legte Dierssen (1983, 1988) für Schleswig-Holstein vor; weitere sind gefolgt (so Bayern, DDR, Niedersachsen, Thüringen, s. Literaturverzeichnisse bei Riecken et al. 1994 und Pott 1996). Die meisten von ihnen enthalten enorm viel Information, weit mehr, als die schlichte Bezeichnung „Liste" erwarten läßt. Auch die bundesdeutsche Liste der Biotoptypen läßt sich als eine von gefährdeteten Pflanzengesellschaften interpretieren (s. S. 60).

Arealbeschreibung

Nach der Form der Areale lassen sich zusammenhängende, sog. **geschlossene**, und aus Teilarealen bestehende, gleichsam zerstückelte, sog. **disjunkte Areale** feststellen. Im letzten Falle liegen die Teilareale so weit voneinander entfernt, daß eine Überbrückung des Zwischengebietes (etwa zwischen Alpen und Arktis) unter den aktuellen Bedingungen mit den natürlichen Ausbreitungsmitteln der Art nicht möglich ist. Auch die Bildung von Arealdisjunktionen muß unter geschichtlichen Aspekten betrachtet werden; Beispiele s. S. 147 und 167.

Zwar haben wohl keine zwei Taxa oder Syntaxa identische Areale, doch lassen sich nach den Verbreitungsschwerpunkten bestimmte wiederkehrende Typen von Arealen erkennen. Alle Sippen eines Gebiets, die den gleichen **Arealtyp** besitzen, werden zu einem **Geo-** oder **Florenelement** zusammengefaßt. Oft zeigen Spektren der Arealtypen für eine Landschaft, daß ein bestimmtes Geoelement besonders reich vertreten ist und den Klimacharakter widerspiegelt, z. B. das submediterrane Geoelement im Kaiserstuhl, das boreale im Harz. Die Arealtypen können nach horizontaler und vertikaler Erstreckung beschrieben werden. Die Bezeichnungen in der Literatur sind nicht einheitlich; wir versuchen hier, eingebürgerte und neuere Termini, besonders die von Meusel & Jäger (1965/1978/1992), in einem einfachen System zu verbinden.

Die mit der Höhe abnehmende Dichte der Luft bedingt im Gebirge eine allgemeine Temperaturabnahme und Verkürzung der Vegetationsperiode (festgelegt als die Zeit mit Tagesmitteltemperaturen von >5 °C oder auch von >10 °C); dies hat eine deutliche **Stufung der Vegetation** und damit der Wirtschaftsmöglichkeiten zur Folge. Bei aller klimatischen und floristischen Verschiedenheit je nach Lage der Gebirge kann man sich doch auf gewisse Bezeichnungen festlegen und zwar: **kollin – montan – subalpin – alpin –nival**. Für die großen Küsten- und Binnenebenen unter 100 m verwendet man den Ausdruck **planar**. (Näheres s. HAEUPLER 1970). Qualität und Höhenlage der Stufen lassen sich nur für den speziellen Fall genau schildern; für die deutschen Mittelgebirge und die Nordalpen ist ihr Inhalt ganz knapp zusammengefaßt folgender (die Zahlen können nur einen groben Anhalt für den südwestdeutschen Raum bieten):

Das **kolline** Gebiet ist die Stufe günstigsten Obst- und Weinbaus (bis 300 m); Wald erreicht nicht die Wüchsigkeit wie in der anschließenden **montanen**, der eigentlichen Waldstufe. Deren untere Lagen, als **submontan** bis 500 m abgrenzbar, besitzen noch wärmebedürftige Arten, sind z. B. reicher an Eichen und Hainbuchen als die **mittelmontane** Stufe = **montane** Stufe im engeren Sinne (bis 1100 m). Hier gedeihen Buche und Tanne optimal, letztere nach Norden nur bis zum Thüringer Wald reichend. Im **hochmontanen** = **orealen** Bereich (bis 1600 m) weicht der Ackerbau der reinen Grünlandwirtschaft, denn Stürme, Kälte und Schneereichtum nehmen zu. Als **subalpin** sei diejenige Stufe bezeichnet, in welcher in den Nordalpen Krummholz aus Latsche und Grünerle, in den Zentralalpen Lärchen-Arvenwälder oder ihre Ersatzgesellschaften vorkommen. Oft wird aber auch der tieferliegende Streifen mit natürlichem Fichtenwald zur subalpinen Stufe gerechnet. Oberhalb der klimatischen Grenze des Waldes (mit Gehölzen von mindestens 2 m Höhe) bei rund 2000 m beginnt das Reich der **alpinen** Rasen- und Schuttgesellschaften. („Alpin" ist in diesem System von chorologischen Termini also eine Höhenstufenbezeichnung; meint man das Gebiet der Alpen, so sollte man von **„alpisch"** sprechen; wir verwenden diesen Ausdruck einfachheitshalber auch für Pflanzen, die in den **alpiden** (den im Tertiär aufgefalteten europäischen) Hochgebirgen vorkommen.) Die Lebensbedingungen in der gut abgesetzten alpinen Stufe werden immer härter, die Vegetation schütterer und relativ kryptogamenreicher. Die **nivale** Stufe schließlich wird meist definiert als der Bereich oberhalb der klimatischen Schneegrenze; dies ist die konstruierte Linie, von der an auf (meist nur gedachter) horizontaler Fläche der Schnee nicht mehr dauerhaft schmilzt. Hier kommen Höhere Pflanzen nur noch in Flecken und Polstern vor. Ihre lokalen Höhengrenzen sind gegenwärtig als Indikatoren eines zu erwartenden *global change* von weltweitem Interesse (s. S. 212).

Bei der Darstellung der **horizontalen Gliederung** beschränken wir uns auf die **Holarktis**, d. i. dasjenige der 6 Florenreiche, welches die Nordhalbkugel bis etwa zum nördlichen Wendekreis einnimmt. Die Florenreiche sind diejenigen Großräume der Erde, welche eine in sich relativ einheitliche Flora meist mit eigenen Familien besitzen und gegen die Nachbarreiche auf kurze Distanz, also mit steilem Florengefälle, klar abgesetzt sind. Karten siehe MEUSEL & JÄGER (1966/1978/1992), auch „STRASBURGER" (1991). Vom Nordpol in Richtung Äquator lassen sich nach Klima und Vegetation der Tieflagen eine Reihe von **Gürteln** oder **Zonen** abgrenzen. Innerhalb der Holarktis sind dies von Nord nach Süd: 1. die **arktische** Zone als das Gebiet nördlich der polaren Waldgrenze mit langen Wintern, kühlen Sommern und riesigen Tundren. 2. In der anschließenden **borealen** Zone werden die Klimaverhältnisse mit längerer Vegetationsperiode günstiger, doch ist Getreidebau nicht bis zu ihrer Nordgrenze möglich; hier dominieren nordische Nadelwälder mit Fichte, Waldkiefer und Lärche. Die an-

schließenden gemäßigten Breiten umfassen 3. eine nördlichere, als kühlgemäßigt oder **temperat** bezeichnete und 4. eine südlichere, warmgemäßigte oder **submeridionale** Zone: hier kommen sommergrüne Laubwälder in niederschlagsreichen, Steppen in niederschlagsarmen Gegenden vor. 5. Die **meridionale** Zone ist in Europa im wesentlichen mit dem Mediterrangebiet identisch; hier wird sie durch Hartlaubgehölze (im kontinentalen Asien durch Wüsten) charakterisiert. Die zonalen Temperaturverhältnisse ähneln (von Nord nach Süd) denen der Höhenstufen (von oben nach unten) und spiegeln sich vielfach in den Verbreitungsbildern wider (s. u.).

Dieser Folge von Gürteln kann man zur Eingrenzung der West-Ost-Erstreckung von Arealen die Angaben der Erdteile gegenüberstellen und hier wiederum die meernahen **ozeanischen** von den **kontinentalen** Räumen mit ausgeprägterem Temperaturgang und geringeren Niederschlägen trennen. – Durch die Vorsilbe „sub-" pflegt man anzugeben, daß der Begriff in abgeschwächtem Sinne aufzufassen ist.

Die Kausalität der Arealgrenzen ist zu einem guten Teil noch unbekannt und von der experimentellen Ökologie zu erforschen; dabei ist zum Beispiel auf den Grad der Kälteresistenz, die Lage des Assimilationsoptimums, die Regulation des Wasserhaushalts, aber auch auf biotische Faktoren, z. B. Schädlingsanfälligkeit (s. S. 301) abzuheben.

6. Zeitlicher Wandel von Pflanzengesellschaften: Syndynamik/Sukzessionslehre

Der Begriff Sukzession

Schon aus der Tatsache, daß Pflanzengesellschaften empfindliche Zeiger ihrer Standortsfaktoren sind, folgt, daß sie auf Änderungen ihres Standortes reagieren müssen; die Reaktion äußert sich als Artenverschiebung, also Gesellschaftswandel. Die gerichtete Abfolge verschiedener Pflanzengesellschaften beliebigen Ranges an ein und demselben Wuchsort bezeichnet man als Sukzession, die Gesamtheit der Gesellschaften als **Serie**. Läuft sie in Richtung auf das Endglied der betreffenden Sukzessionslinie, wird sie als **progressiv**, springt sie auf ein früheres Stadium zurück, als **regressiv** bezeichnet; trifft keines von beiden zu, kann man von einem discessiven Schritt sprechen. Startet die Entwicklung auf unbelebtem Substrat, etwa frischem Hangschutt, so wird die anschließende Sukzession als **primär**, andernfalls als **sekundär** bezeichnet.

Standortsveränderungen können natürlich, d. h. ohne Beteiligung des Menschen, zustandegekommen sein (z. B. durch Vulkanismus, Klimawechsel, Tierkolonien); in der Kulturlandschaft werden sie meist vom Menschen ausgelöst. Die Sukzessionen können ungewollt anthropogen sein (z. B. bewirkt durch Immissionen, Bodenverdichtung) oder gewollt, also in dieser Form beabsichtigt (z. B. durch Düngung, Entwässerung). Viele Fragen der Bodennutzung und der Landschaftspflege sind damit Fragen nach Sukzessionen: „Was geschieht, wenn man einen Waldstreifen abschlägt? wenn man es mit Schädlingsbekämpfung ohne Biozide versucht? gar nichts mehr tut?" Auch Brachfallen bedeutet ja einen Wechsel in der bisherigen Faktorenkonstellation für Pflanze und Tier und führt allmählich zu einer neuen Gleichgewichtslage. Antworten auf solche Fragen sind durch Beobachtungen und direkte Messun-

gen relativ kurzfristig, innerhalb weniger Jahre, zu gewinnen. Außerdem gibt es langfristige Sukzessionen, die nur mit indirekten Methoden, etwa der Pollenanalytik, aufgeklärt werden können. Hier ist die Grenze zur Synevolution nicht scharf (s. folg. Kap.). Andererseits beobachtet man, daß Artmengen von Jahr zu Jahr schwanken können, meist in Abhängigkeit von der Witterung; darin liegt eine gewisse Dynamik, die man als **Fluktuation** bezeichnet und die eher von ökophysiologischem Interesse ist.

Die zuerst auftretenden Gesellschaften werden als **Pioniergesellschaften** bezeichnet; ist der Standort durch sie „aufbereitet", so wandeln sie sich allmählich zu **Folgegesellschaften**, deren letzte die **Schlußgesellschaft** ist. Dabei spielt eine solche Fülle von Faktoren, die im Einzelfall unterschiedlich zu gewichten sind, eine Rolle (s. z. B. das Vordringen von Gehölzen, S. 198), daß man Sukzession nicht mit einem einzigen Modell beschreiben kann.

Natürliche und Ersatzgesellschaften

Besondere Bedeutung kommt jenen Schlußgesellschaften zu, die sich einstellen würden, wenn der Einfluß des Menschen von heute an unterbleiben würde. Um hier zu sinnvollen und regional vergleichbaren Aussagen zu kommen, fordert man, daß diese Gesellschaften im Gleichgewicht stehen mit den zeitgleichen klimatischen und edaphischen Faktoren; dabei werden also die zeitgleichen Einwirkungen des Menschen als ausgeschlossen gedacht, nicht aber die der Vergangenheit. Diese Gesellschaften werden als **natürlich** in strengem Sinne bezeichnet; ihre Gesamtheit ist die **natürliche Vegetation** (Tüxen 1956). Sie wird, falls sie nicht schon **real**, also vorhanden ist, als sich einstellend gedacht und ist dann **potentiell**. Dabei sollen etwaige Änderungen abiotischer Faktoren, die im Laufe einer hypothetischen Sukzession eintreten könnten (z. B. eine Vernässung durch Verfall von Gräben oder gar spekulative Bodenveränderungen durch unvorhersehbare Immissionen oder Erosionen), gedanklich ausgeschlossen sein; man hat sich die potentielle natürliche Vegetation also als sich schlagartig einstellend zu denken.

Über große Flächen hin natürlich in diesem Sinne sind in Mitteleuropa nur verschiedenartige Waldgesellschaften. Diese darf man sich nicht homogen vorstellen, sondern mit mosaikartigen, nicht-synchronen Entwicklungsphasen (s. S. 322), mit temporären Windwurflücken und mit Randstrukturen (s. S. 267). Das Mosaik-Zyklus-Konzept (Remmert, z. B. 1991) geht von dieser Vorstellung aus und postuliert sie auch für andere langlebige Ökosysteme (wie Korallenriffe); nicht verifizieren ließen sich die Aussagen zu einem sich über Jahrhunderte hinziehenden Zyklus von verschiedenen Waldgesellschaften, der über die bekannte Abfolge von Schlaggesellschaften hinausgehen sollte.

Wenn die natürliche Vegetation aktuell vorhanden wäre, wären die **anthropogenen** oder **Ersatzgesellschaften**, Ackerfluren, Wiesen, Heiden u. a., verschwunden. Zwar kleinflächig, aber dennoch von höchster biologischer Bedeutung wären Seen und Flüsse mit ihren Röhricht-Ufern und Moore, einige Dünen und das Watt, Felswände und flachgründigste Schutthalden, dazu die Hochgebirgsgipfel mit ihren Vegetationen; und das alles wäre durchschnitten und durchsetzt von einem knotigen Netzwerk von dicht bebauten Wohn- und Industrie-Arealen, von Asphalt- und Betonstraßen, denn diese Flächen wären für Pflanzen, abgesehen von einigen Kryptogamen, so gut wie unbesiedelbar. Hier verliert der Begriff der potentiellen natürlichen Vegetation seinen Sinn.

Man kann den Begriff potentielle natürliche Vegetation auf verschiedene Zeiten beziehen; ohne weiteren Zusatz meint man die „pnV von heute". Die natürliche Vegetation in Mitteleuropa vor Beginn der ernsthaften Eingriffe des Menschen, also vor etwa 6000 Jahren und unter den Klimabedingungen der postglazialen Wärmezeit, war damals real und wird als ursprüngliche Vegetation bezeichnet.

Ursprüngliche Vegetation und heutige potentielle natürliche Vegetation brauchen nicht identisch zu sein; sieht man einmal von zwischenzeitlichen Klimaänderungen ab, so gibt es immer noch genügend viele, wenn auch nicht immer genügend erforschte Fälle, wo der Mensch die Ökologie der Landschaft irreversibel verändert hat. Man braucht bei der Suche gar nicht ins berühmte Mediterrangebiet auszuweichen; besonders eindrücklich ist es in der südlichen Oberrheinebene. Hier haben die Rheinkorrektion vor hundert Jahren und der Bau des Rheinseitenkanals nach dem ersten und zweiten Weltkrieg zu Grundwasserabsenkungen um 10 m und mehr geführt; anstelle der ursprünglichen Auenwälder, Weidengebüsche und Röhrichte findet man heute als Ersatzgesellschaften Äcker, Trockenrasen mit Buschwerk und Kiefernplantagen; hier und da aber stocken kleine Waldstücke mit Stiel-Eiche, Hainbuche und Winter-Linde mit *Carex alba*-Herden, die es erlauben, ein Bild von der noch nie realisierten potentiellen natürlichen Vegetation dieser veränderten Aue zu entwerfen (Hügin 1962). Ein Beispiel aus Norddeutschland betrifft die Ablagerung von mehrere Meter mächtigen Auelehmen im Weser- und Leinetal. Sie war eine Folge der Rodung, Besiedlung und Bodenerosion in den Mittelgebirgen im Einzugsgebiet dieser Flüsse. An Stelle der vermuteten ehemaligen Eichenwälder auf Kies bilden anspruchsvolle Eschen-Ulmen-Auenwälder die potentielle natürliche Vegetation von heute; auch sie war noch nie realisiert.

Die natürliche Vegetation ist also über große Teile der Erde hin nur potentiell, nur möglich; sie muß demgemäß konstruiert werden (Methoden s. Trautmann 1966). Der Begriff der natürlichen Vegetation ist verwandt mit dem der Klimax, muß aber klar unterschieden werden. Die **Klimax-Hypothese** ging von der Vorstellung aus, daß im Laufe von Jahrtausenden alle Böden altern, sich dabei über große Gebiete hin angleichen und sich demgemäß eine einheitliche, in humiden Regionen azidophytische Vegetation einstelle, die Klimaxvegetation. Da die Hypothese von falschen Voraussetzungen ausging und unkontrollierbar lange Zeiten mit unvorhersehbaren Vorgängen einschloß, wurde der Begriff modifiziert und auch unscharf. Falls heute von Klimaxgesellschaft gesprochen wird, ist die über große Flächen eines Gebietes hin, also auf dessen „mittleren Standorten" als heutiges Endglied entwickelte oder gedachte Vegetation gemeint; man kann sie auch als **„regionale natürliche Vegetation"** bezeichnen.

Die Erforschung und Kartierung der potentiellen natürlichen Vegetation ist eine wichtige Aufgabe der theoretischen wie der angewandten Pflanzensoziologie; denn die natürlichen Pflanzengesellschaften sind vorzügliche Indikatoren für die heutigen abiotischen Umweltbedingungen; sie charakterisieren heutige standörtlich einheitliche Flächen (Fliesen), welche durchaus in früheren Zeiten vom menschlichen Einfluß geprägt worden sein können. Karten der pnV abstrahieren von den momentanen, wandelbaren menschlichen Wirtschaftsmaßnahmen und geben somit das natürliche biotische Potential der heutigen Landschaft wieder.

Beispiele sind die Karte der pnV der Umgebung von Göttingen, die als erste von Preising (1956) vorgelegt wurde, und das Musterblatt der zunächst für die ganze Bundesrepublik geplanten Kartierung 1 : 200 000, Blatt Minden mit Erläuterungen (Trautmann 1966); nach diesem sind nur wenige weitere Blätter (in der Schriftenreihe für Vegetationskunde) publiziert worden.

7. Vegetationsgeschichte: Symphylogenie und Synchronologie

Die drei Aspekte Syndynamik, Symphylogenie (= Synevolution) und Synchronologie haben einen zeitlichen Bezug. Um den Unterschied zwischen den ersten beiden zu verdeutlichen, sei wieder an die formale Parallele bei Organismen erinnert: Die Individualentwicklung (Ontogenese) und der erste Schritt einer Evolution (eine Mutation, die zu einer Phylogenese führen kann) spielen sich an ein und demselben Individuum ab; ebenso kann ein der Sukzession unterworfener Bestand zugleich zum Repräsentanten eines neuen Phytozönon werden. Dabei ist das Niveau der Assoziation besonders interessant; WESTHOFF (1990) stellt solche Assoziationen in statu nascendi vor; er hat den Ausdruck Synepiontologie für diese Forschungsrichtung eingeführt.

Symphylogenie und Synchronologie (frühere Abfolge der Gesellschaften in bestimmten Gebieten) werden wir im folgenden nicht trennen. Der Grund ist einsichtig: Für die Vergangenheit muß man sich auf Fossilien bzw. beim Quartär auf Subfossilien stützen; diese erlauben nur in glücklichen Fällen Aussagen über definierte Gesellschaften (s. u.). Auf ausführlichere Darstellungen vor allem von LANG (1994), aber auch noch von FIRBAS (1949/1952) und WALTER & STRAKA (1970) sei verwiesen, obwohl die letztgenannten Schriften nicht mehr in allen Punkten aktuell sind. Das breitgestreute Wissen über die Tertiärfloren und -vegetation hat MAI (1993) zusammengefaßt.

Wir beschränken uns auch hier auf die Holarktis. Ihre Floren- und Vegetationsgeschichte läßt sich, wenn auch lückenhaft, vom Alttertiär an aufgrund von Fossilien entschlüsseln und damit eine Ökologie der Vorzeit **(Paläoökologie)** entwickeln.

Vegetationsprägende Vorgänge im Tertiär

Eozäne Ablagerungen auf Spitzbergen und in anderen heutigen Polargebieten lieferten Blätter, Pollenkörner und wenige Fruktifikationen, die, zuerst von O. HEER als Flora fossilis arctica (1868–1883) beschrieben, als **Arktotertiäre Flora** berühmt wurden. Identifizieren ließen sich z. B. die Gattungen *Salix, Pinus, Betula,* aber auch *Ginkgo, Sequoia, Liriodendron* und *Sassafras*. Geht man von der Prämisse aus, daß Gattungen, die gegenwärtig eine enge wärmeklimatische Spanne haben, auch damals stenotherm waren, daß also der morphologischen Ähnlichkeit der Funde mit den heute lebenden Pflanzen eine ökologische entspricht, so muß man den Schluß ziehen, daß im Alttertiär im heutigen Polargebiet eine warmgemäßigte Flora und Vegetation gediehen, vergleichbar mit den Verhältnissen im heutigen Ostasien (**Aktualitätsprinzip**). Über das Polargebiet hinweg müssen damals Wanderwege bestanden haben; es muß also Florenaustausch möglich gewesen sein. Zu gleicher Zeit herrschten in Mitteleuropa tropische Verhältnisse, wie Palmen und Zimtbäume aus alttertiären Braunkohlelagern des Geiseltals bei Halle beweisen.

Die späteren Fossilien belegen als „Thermometer der Vergangenheit" eine generelle, allmähliche Abkühlung und damit ein Südwärtswandern der Klima- und Vegetationsgürtel (s. MÄGDEFRAU 1968). So ist die aus dem Pliozän stammende „Frankfurter Klärbeckenflora" der Arktotertiären Flora recht ähnlich, während im hohen Norden in dieser Epoche bereits Tundren- und boreale Vegetation lebte. Damit war aber der Zusammenhang zwischen den gemäßigten Teilen Nordamerikas, Europas und Ostasiens unterbrochen; infolge dieser Separation konnte die Evolution in diesen Räumen

auf getrennten Bahnen ablaufen. Sippen, die den drei Gebieten gemeinsam sind, müssen schon vor der Trennung entstanden sein, z. B. die Arten *Hepatica nobilis, Blechnum spicant,* die Gattungen *Fagus, Quercus, Tilia, Acer.* Diese Sippen besitzen daher heute eine ostasiatisch-nordamerikanisch-europäische Disjunktion. Die genannten und viele andere Gattungen haben seither eigene Arten entwickelt, z. B. *Fagus sylvatica* in Europa, *Fagus crenata* in Ostasien, *Fagus grandifolia* in Nordamerika. Diese Disjunktion von Taxa verschiedenen Ranges findet verständlicherweise ihre Parallele bei den Syntaxa, die sich aus diesen Taxa aufgebaut haben. Soziologische Untersuchungen, welche japanische Forscher in den letzten Jahren nach europäischer Methodik durchgeführt haben, zeigen die Gesetzmäßigkeiten viel klarer, als dies durch bloße Florenlisten möglich wäre. Aufnahmen von Hochmoorgesellschaften der Klasse Oxycocco-Sphagnetea aus Japan und Nordamerika sind fast identisch mit solchen aus Nord- und Mitteleuropa; sie differieren nur in wenigen Arten und gehören sogar den gleichen Ordnungen an (s. S. 261). Bei den Fichtenwäldern sind die Unterschiede etwas stärker; hier handelt es sich um mehrere verschiedene Ordnungen der Klasse Vaccinio-Piceetea, charakterisiert u. a. durch *Picea glauca* in Amerika, *Picea abies* in Europa und *Picea jezoensis* in Ostasien. Es liegen Großdisjunktionen vor.

Die Formation der sommergrünen Laubwälder schließlich ist wärmebedürftiger als die vorigen und dürfte daher am frühesten kontinentweise isoliert worden sein, ihre Synevolution muß also am längsten auf eigenen Bahnen abgelaufen sein; hier sind in der Tat drei verschiedene Klassen mit einer Fülle vikariierender Arten gleicher Gattungen entwickelt, die Querco-Fagetea sylvaticae bei uns, die (Querco-) Fagetea crenatae in Japan und die Querco-Fagetea grandifoliae in Nordamerika. Aufgrund zahlreicher gleicher charakteristischer Gattungen läßt sich die Klassengruppe Fagea aufstellen.

Ins Tertiär fällt auch die Auffaltung der alpiden, zentralasiatischen und nordamerikanischen Hochgebirgsketten, damit die früheste Entstehung von Hochgebirgs- und Tieflandsippen bei den Angiospermen und damit der Aufbau der Gebirgsgesellschaften.

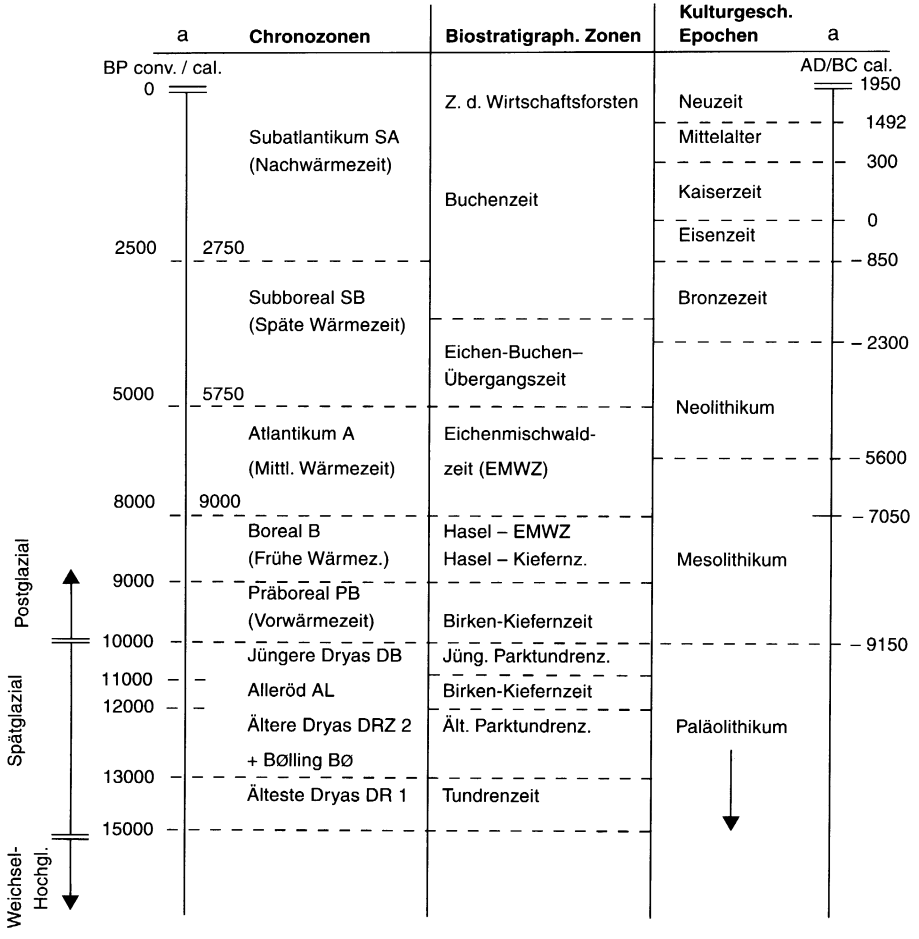
Ein spannendes Kapitel eröffnet die moderne Geotektonik; die Kontinentalverschiebungen im Zusammenspiel mit Klimaveränderungen werden Areale und synsystematische Verwandtschaften über die Kontinente hin verständlich werden lassen (vgl. Wilmanns 1989 b).

Vegetationsprägende Vorgänge im Quartär

Starke Florenverschiebungen fanden auch im anschließenden Quartär statt, das geologisch in Pleistozän und Holozän zu gliedern ist. In mindestens vier **pleistozänen Kaltzeiten, Glazialen,** stießen von Norden und aus den Alpen Eismassen vor, maximal einerseits bis an den nördlichen Rand der Mittelgebirge, andererseits bis an die Donau bei Ulm. Eingeschaltet waren **Warmzeiten, Interglaziale,** in denen die zuvor abgewanderten Arten aus ihren Refugien (Mittelmeerraum, Balkan, Pannonisches Becken) zurückkehren konnten. Freilich blieb dabei manche Art „auf der Strecke", zumal die Alpen sich direkten Nord-Süd-Wanderungen als Querriegel entgegenstellten. Heute ist die Flora Mitteleuropas erheblich artenärmer als die vergleichbaren Teile Nordamerikas und Ostasiens; denn in Nordamerika erstreckten sich die Gebirge parallel zur Richtung der Eisvorstöße, und in Ostasien war die Vergletscherung überhaupt schwächer.

Dank der Methode der **Pollen- und Großrestanalyse** sind wir über die Floren- und Vegetationsgeschichte des ausklingenden letzten (Würm-) Glazials und des anschlie-

Tab. 8: Zeittafel der chronostratigraphischen und biostratigraphischen Gliederung mit den kulturgeschichtlichen Abschnitten. – a = Jahre, BP (before present) = vor 1950, AD/BC = nach/vor Christi Geburt, conv. = konventionelle Datierung, d. h. nach Radiokarbonmessungen, cal. = Daten kalibriert, d. h. "geeicht" nach Dendrochronologie u. a. Zusammengestellt nach LANG (1994), WALTER & STRAKA (1970) und KÖRBER-GROHNE (1990).



ßenden Holozän gut unterrichtet. Diese Arbeitsweise besteht in der Untersuchung pflanzlicher Sediment-Einschlüsse, vor allem der sich gut erhaltenden Pollenkorn-Exinen und Sporenwände, ergänzt durch Großrestfunde (Samen, Holzstückchen u. ä.). Meist sind diese „Archive" See- oder Moorablagerungen, bei denen sogar verschieden alte Schichten analysiert werden können. In Pollendiagrammen werden die prozentualen Anteile der Funde aus den einzelnen Schichten in chronologischer Folge dargestellt. Aus ihnen kann man – mit gewissen Einschränkungen und Vorbehalten –

den allgemeinen Ablauf der Vegetationsentwicklung in der weiteren Umgebung der Entnahmestelle ablesen (s. Tab. 8). Dabei ist zu bedenken, daß die entdeckten (meist erbohrten) Fundkombinationen, die Taphozönosen, meistens zusammengeschwemmte, -gewehte, -getragene Reste von Organismen sind, also allochthon; es sind dann Thanatozönosen (Totengemeinschaften), nur selten gibt es als Paläobiozönosen bezeichnete ehemalige Lebensgemeinschaften. Die Identifizierung ist gelegentlich bis zur Art möglich, oft aber nur bis zu Gattungsgruppe oder Familie.

Absolute Datierungsmöglichkeiten bestimmter Schichten sind gegeben durch ^{14}C-Analysen (Radiokarbon-Methode), Jahrringmessungen an zeitlich überlappenden Hölzern (Dendrochronologie), für historische Zeiten auch durch Akten.

Dabei ergaben sich Diskrepanzen zwischen den beiden Meßmethoden; die biologische ist die korrektere. Wie Tab. 8 zeigt, ist daher zwischen sog. konventionellen und sog. kalibrierten Zeitangaben zu unterscheiden; wir benutzen im folgenden die häufiger genannten konventionellen (^{14}C-Daten).

Relative Datierungsmöglichkeiten ergeben sich aus der regelmäßigen Abfolge bestimmter Pollentypen (s. unten). Interessant ist die Verknüpfung mit vorgeschichtlichen Funden, die bei bekannter Zeitstellung die Schicht, bei datierter Schicht die Funde einzustufen erlaubt.

Verfolgen wir die mitteleuropäische Floren- und Vegetationsgeschichte vom beginnenden **Spätglazial**, 15000 BP, bis zur Gegenwart! Am besten bekannt ist die Rückwanderung der Baumarten, deren Gattungen und damit vielfach auch Arten schon früh eindeutig bestimmbar waren. Ihre allmähliche Rückkehr aus den **Refugien** hing nicht nur von ihren Wärmeansprüchen ab, sondern auch von der Lage der Überdauerungsgebiete und von ihrer Wandergeschwindigkeit. Pollenanalysen in vielen Gebieten lehrten, daß eine in Grundzügen gleiche, daher als **„Mitteleuropäische Grundfolge der Waldentwicklung"** bezeichnete Abfolge von regionalen Baumarten-Kombinationen stattgefunden hat. Nach dieser pflegt man einzelne Zeitabschnitte, sog. biostratigraphische Zonen oder Biozonen, zu benennen (s. u.). In den einzelnen Landschaften sind indessen doch immer deutlicher werdende spezifische Züge erkennbar; denn die Zeit der Ankunft war verschieden, und es sind zusätzliche Baumarten zu verschiedenen Zeiten eingewandert; so ist für die Mittlere Wärmezeit im Schwarzwald bereits die Tanne nachweisbar, in der Frühen Wärmezeit wuchs in Südostbayern bereits die Fichte, die sich im Harz erst in der Späten Wärmezeit zur Buche gesellte.

1. Zu Beginn des Eisrückzugs wuchs zwischen den Eisschilden noch die Vegetation des Hochglazials; sie rückte beim Abschmelzen der Gletscher allmählich in die eisfrei werdenden Gebiete nach. Es war eine Tundrenvegetation; der entsprechende Zeitabschnitt wird als (waldlose) **Ältere Tundrenzeit** bezeichnet. Die Reste sind als subfossile Dryasfloren im Glazialton der Eisrandseen erhalten; aus Pflanzen wie *Dryas octopetala* (vgl. Abb. 42, S. 210), *Betula nana, Polygonum viviparum, Menyanthes trifoliata* läßt sich folgern, daß damals bei uns Zwergstrauch- und Rasengesellschaften, Seggenrieder und artenarme Wasserpflanzengesellschaften gelebt haben müssen. Zu diesen kamen mit Sicherheit noch andere, die zwar nicht pollenanalytisch erfaßbar sind, deren heutiges Arealbild aber darauf schließen läßt (s. S. 168 Wilmanns 1981). Alpische und arktische Pflanzen trafen also, vom Eis in die Zange genommen, zusammen; bei der späteren Erwärmung und Wiederbewaldung wurden sie verdrängt bis auf wenige Vorkommen, wo sie als Glazialrelikte weiterexistieren. Sofern sie nach Norden wie nach Süden ausgewichen sind, bilden sie heute das arktisch-alpische Florenelement mit disjunktem Areal (s. S. 282).

2. Schon im Spätglazial gab es kurzfristige Wärmeschwankungen; während der **Allerödschwankung** stießen bereits Baumbirken und Kiefern in ehemaliges Tundrengebiet vor. In dieser Älteren Kiefernzeit = **Allerödzeit** hat sich ein vorzüglicher Leithorizont gebildet: 11000 BP wurden bei einem Vulkanausbruch in der Eifel derartige Aschenmengen ausgestoßen, daß ein Regen von Bims-Tuff niederging, der als gut kenntliches Band in Sedimenten zwischen Ostsee und Oberitalien nachweisbar ist und die zeitliche Gleichheit der jeweiligen Begleitschichten verbürgt.
3. Ein Klimarückschlag charakterisiert die (waldarme) **Jüngere Tundrenzeit**.
4. Bei 10000 BP wird übereinkunftsgemäß der Beginn des **Postglazials**, der Nacheiszeit, angesetzt. Die allmähliche Erwärmung führte in Mitteleuropa zur **Jüngeren Birken-Kiefernzeit**, während Mittel- und Nordskandinavien noch eisbedeckt waren. (Dieser Abschnitt wird als Vorwärmezeit bezeichnet.)
5. In der **Haselzeit** lieferte dieser lichtbedürftige Strauch große Pollenmengen; sein Massenvorkommen zeigt, daß die Konkurrenz der Baumarten noch recht gering war (Frühe Wärmezeit = Boreal).
6. In der **Eichenmischwaldzeit**, für die Eiche, Linde, Ulme, Esche besonders reichlich nachweisbar sind, wurde der Höhepunkt der Erwärmung erreicht. Um welche Arten es sich dabei handelte, ist für die drei ersten Gattungen nicht bekannt; daher sind auch (noch) keine präzisen Vorstellungen von den Wäldern möglich; man schaue sich nur die vielen Möglichkeiten von Artenverbindungen an, bei denen diese Gattungen heutzutage beteiligt sind (s. Querco-Fagetea)! Die Waldgrenze muß damals 200–400 m höher gelegen haben als heute, wie z. B. Haselnußfunde weit über deren gegenwärtiger Höhengrenze lehren. Die Zeit von ca. 8000 bis 2500 BP wird daher als **postglaziale Wärmezeit** i. e. S. bezeichnet. Zahlreiche wärmebedürftige Kräuter konnten damals einwandern, denn die Wälder waren bei der größeren Wärme und Trockenheit an vielen Stellen lockerer als heute, so daß sich lichtbedürftige Arten besser ansiedeln konnten. Später schlossen sich die Wälder dichter zusammen, sofern sie nicht von den steinzeitlichen Siedlern offengehalten wurden. (Eine durch Wildtiere bewirkte waldsteppenartige Vegetation vor den Eingriffen des Menschen und seiner Haustiere durch Rodung und Waldweide ist spekulativ und hält kritischer Überprüfung nicht stand (Zoller & Haas 1995.) Damit verloren submeridionale Arten vielerorts ihr zusammenhängendes Areal und wurden zu Relikten mit Disjunktion. Getreide- und Chenopodiaceen-Pollenkörner zeigen gebietsweise die erste Besiedlung durch Ackerbauern an. (Mittlere und Späte Wärmezeit, Atlantikum und Subboreal).
7. Nach ca. 2500 BP wurde das Klima rasch feuchter und kühler; damit erfuhr die Buche eine Förderung: **Buchenzeit.** Klimatisch gesehen dauert sie bis in die Gegenwart an (Nachwärmezeit, Subatlantikum).
8. Dagegen lassen die Pollenspektren der Neuzeit durch ihre zahlreichen Nadelholzpollenkörner die **Zeit der Wirtschaftsforsten** seit etwa 130 Jahren erkennen. Aber auch schon für frühere Zeiten kann man wirtschaftliche Eingriffe in die Wälder, etwa die Bevorzugung der Eiche infolge von Mittelwaldbetrieb (s. S. 320) nachweisen.

Von besonderem Interesse sind Zeugnisse für den anthropogenen Vegetations- und Landschaftswandel. Solche sind z. B. Verschiebungen des Verhältnisses von Baum- zu Nichtbaumpollen bei Rodungen oder Wüstungen, Funde von Pollen von Getreide und anderen sog. Siedlungszeigern wie *Plantago lanceolata* und Chenopodiaceen, die ja in der Regel im Binnenlande Unkräuter oder Ruderalpflanzen sind; plötzliches reichliches Auftreten von *Calluna* im Pollendiagramm läßt auf Heide-Entstehung schlie-

ßen, *Pteridium*-Sporen können nur von warm-offenen, allenfalls extensiv genutzten Flächen stammen; aber auch Holzkohlenstückchen und vielleicht erosionsbedingte Mineralpartikel im Torf lassen vorsichtige Schlüsse zu. Im Pollendiagramm spiegeln sich meist nicht einzelne Gesellschaften, sondern Komplexe aus der Umgebung der Sedimentationsstelle. Ein gutes Beispiel für die aktualistische Ableitung eines anthropogenen Mosaiks bietet Pott (1985, 1988) für die Hauberge des Siegerlandes; Berichte zahlreicher Autoren sammelten Birks et al. (1988). Wesentliche Aussagen, die bis zur Rekonstruktion urgeschichtlicher Gesellschaften und damit längst vergangener Lebensräume des Menschen führen können, lassen sich aus Subfossilien (d. h. nur schwach chemisch veränderten Resten) aufgrund archäologischer Grabungen gewinnen. Eindrucksvolle Beispiele zur Paläoökologie bieten Körber-Grohne (1967; vgl. S. 215), Fritz (1977; vgl. S. 194) und Behre (1983).

8. Gesellschaftskomplexe: Sigmasoziologie

Ausgangspunkt dieser jungen Arbeitsrichtung, die auch Symphytosoziologie oder Synsoziologie genannt wird, ist ein vertrauter Tatbestand: die räumliche Ordnung der Pflanzengesellschaften. Wie Arten in gesetzmäßiger Verbindung zu bestimmten Pflanzengesellschaften zusammentreten, so gilt dies auch für die Pflanzengesellschaften, die Mosaik- oder (streifenförmige) Zonationskomplexe bilden, z. B. Steppenheide, Ufervegetation. Dies kann auf natürlichen Standorts- oder auf Bewirtschaftungsunterschieden beruhen. "Vergesellschaftungen von Gesellschaften" sind es, welche die Landschaft prägen. Dazu s. Abb. 5 und 6.

Will man solche Komplexe erforschen, so hat man analog zur Methodik der Bearbeitung der Gesellschaften vorzugehen (s. Wilmanns & Tüxen 1978): An Stelle der Arten werden jedoch Gesellschaften und vielfach auch Einzelelemente (wie Steinriegel, Weidbäume, auch Hütten u. ä.) in sich einheitlicher Flächen von meist mehreren Hektar Größe halbquantitativ aufgenommen; ein kommentiertes Beispiel einer solchen Sigma-Aufnahme zeigt Tab. 9. Man erhält im allgemeinen zwischen (5) 10 und 25 (30) Einheiten, wobei ein großer Teil nicht zu wohldefinierten Assoziationen gehört. Durch tabellarische Ordnung der Aufnahmen erhält man zunächst ranglose Gesellschaftskomplexe (vgl. S. 33), aus denen dann mit Hilfe von Kenn- und Trenngesellschaften die Sigmagesellschaften (Sigmasyntaxa) herausgefiltert werden können. Das Präfix Sigma (Σ) stammt von Béguin et al. (1977) und besagt, daß in dieser höheren Integrationsstufe die Summe der Informationen eben über diese Gesellschaften und Arten enthalten ist. Die Sigmagesellschaften lassen sich weiter entweder typologisch oder nach räumlichem Kontakt zu größeren Einheiten zusammenfassen (dazu Tüxen 1979): Man kann – zur Zeit kaum geübt – mit rein theoretischem Ziel ein hierarchisches System auf der Basis von Kenngesellschaften entwickeln (mit Sigmassoziation = **Sigmetum**, Sigmaverband = Sigmion usw.); man kann aber auch – das ist zur Zeit besonders vielversprechend – in regelmäßigem Kontakt miteinander stehende Sigmagesellschaften zu Komplexen höherer Ordnung zusammenfassen, z. B. die Strand-, die Dünen- und die Watt-Sigmeten zu einem Gesellschaftskomplex der Ostfriesischen Inseln. Ohne auf den weiteren theoretischen Ausbau dieser Raum-Hierarchien z. B. durch Theurillat (1992) näher einzugehen, sei doch auf einen grundlegenden Unterschied bei den landschaftstypischen Vegetationskomplexen aufmerksam gemacht: Die pflanzensoziologischen Elemente können einen Komplex von di-

Tab. 9: Beispiel einer Sigma-Aufnahme mit Kommentar, entnommen aus Schwabe (1987) (umgestellt).

Flußufer bei Wolfach / Mittlerer Schwarzwald, 280 m NN; Komplex der *Polygonum cuspidatum*- Gesellschaft		
Gesellschaft	**Menge**	**Bemerkungen**
Polygonum cuspidatum- Ges.	3	bes. an gestörten Abschnitten mit Steinsatz
Stellario-Alnetum glutinosae	1	Rest des natürl. Auenwaldes
Impatiens glandulifera-Bestand	3	differenziert submont. Stufe
Urtica dioica- Convolvuletalia- Ges.	2	differenziert submont. Stufe
Rubus idaeus-Vormantel	+	Gebüschbildner
Rubus fruticosus-Vormantel	+	Gebüschbildner
Phalaridetum arundinaceae	1	Im Wechselwasserbereich, nicht abflußhindernd
Phalarido-Petasitetum hybridi	1	auf Kiesinseln erosionshindernd
Filipendula ulmaria- Ges.	1	Bienenweide
Urtica dioica-Herde	+	
Sanecio fuchsii- Bestand	+	
Agrostis stolonifera pror.- Ges.	+	Pionierges. nährstoffreicher Standorte
Polygonum hydropiper- Ges.	+	Pionierges. nährstoffreicher Standorte
Scirpetum sylvatici	+	an Gewässern mit geringer Fließgeschwindigkeit
Mimulus guttatus-Vorkommen	+	„nicht-aggresssiver" Neophyt

stinkten Standorten nachzeichnen, z. B. als Steppenheide (s. S. 275) oder als Verlandungszonen an Seeufern (s. S. 91); der Vegetationskomplex kann dann als **catenal**, einer Catena entsprechend (s. S. 292) bezeichnet werden. Ganz anders ist der Hintergrund bei den **serialen Komplexen**; bei solchen stehen die Elemente auf der selben Fliese, also unter gleichen Boden- und Klimafaktoren und sind Glieder der selben Sukzessionslinie, z. B. Wald, Mantel, Saum und angrenzende Wiese (s. S. 46, 268).

Abb. 4 gibt ein Beispiel: die Anordnung von Sigmeten längs zweier Flußläufe in verschiedenen Landschaften. Das Beispiel der Tab. 9 tritt auf diesem Transekt nicht auf, gehört aber mit zu einer Gruppe von „Stör-Sigmeten" an Flüssen; Folgerungen für den praktischen Wasserbau liegen auf der Hand.

So ermöglicht die Sigmasoziologie eine induktive landschaftliche Fein- wie Großgliederung; auch Stadtquartiere haben verschiedene Inventare (Kienast 1978). Zahlreiche Tierarten sind an verschiedenartige, ± im Kontakt stehende Lebensräume gebunden; nicht nur "Amphibien" sind Biotopkomplex-Bewohner (sensu Weidemann 1986/88). Hier läßt sich mit der Sigma-Methode eine vergleichende Analyse der Lebensräume mit deren Ressourcen und Signalen in verschiedenen Gebieten vornehmen (Seitz 1982, 1988, Schwabe & Mann 1990); daraus folgt wieder eine Ansprache von potentiellen (sog. Lizenz-)Biotopen und deren Ausgestaltung. Auch Naturschutzgebiete kann man auf objektiver Basis vergleichen und damit nachvollziehbar bewerten (Schwabe-Braun 1979).

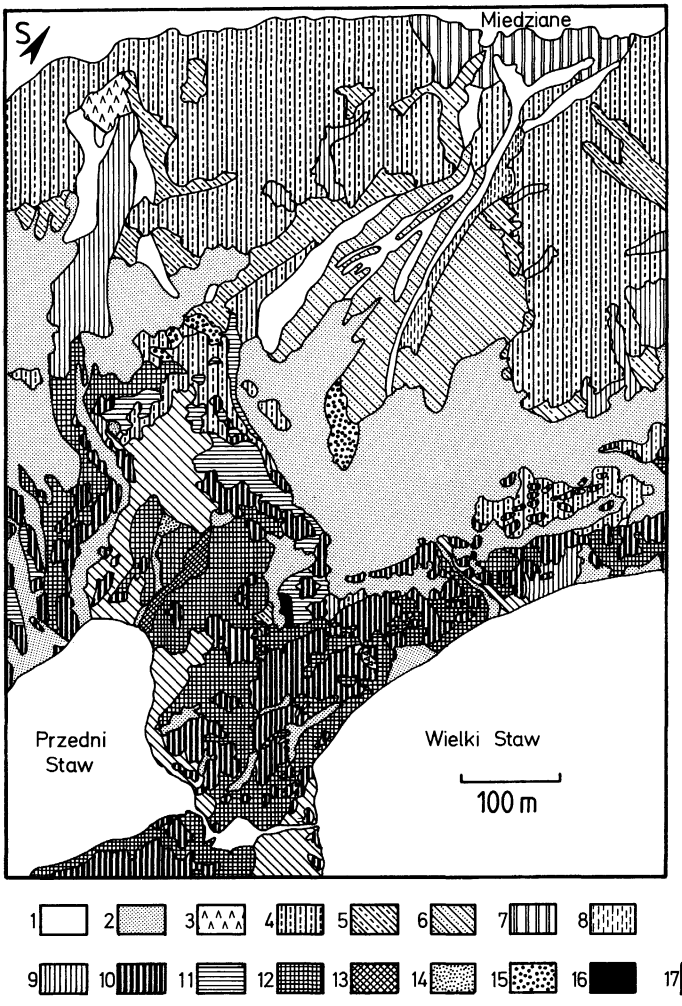


Abb. 5a: Vegetationskarte der nordexponierten Hänge von Miedziane in der Hohen Tatra; Kartierung 1:5000.

1 Erosionsflächen
2 Rhizocarpetum alpicolo-tinei
3 Felsen
4 Trifido-Distichetum
5 Luzuletum spadiceae
6 dto. mit Festuca picta
7 Distichetum subnivale
8 Oxyrio-Saxifragetum
9 Calamagrostietum villosae
10 Pinetum mugi
11 Empetro-Vaccinietum
12 Vaccinietum myrtilli
13 Philonotido-Cardaminetum
14 Violo-Scapanietum
15 Salicetum herbaceae
16 Polytrichetum sexangularis
17 Meo-Deschampsietum cespitosae
18 Adenostyletum alliariae

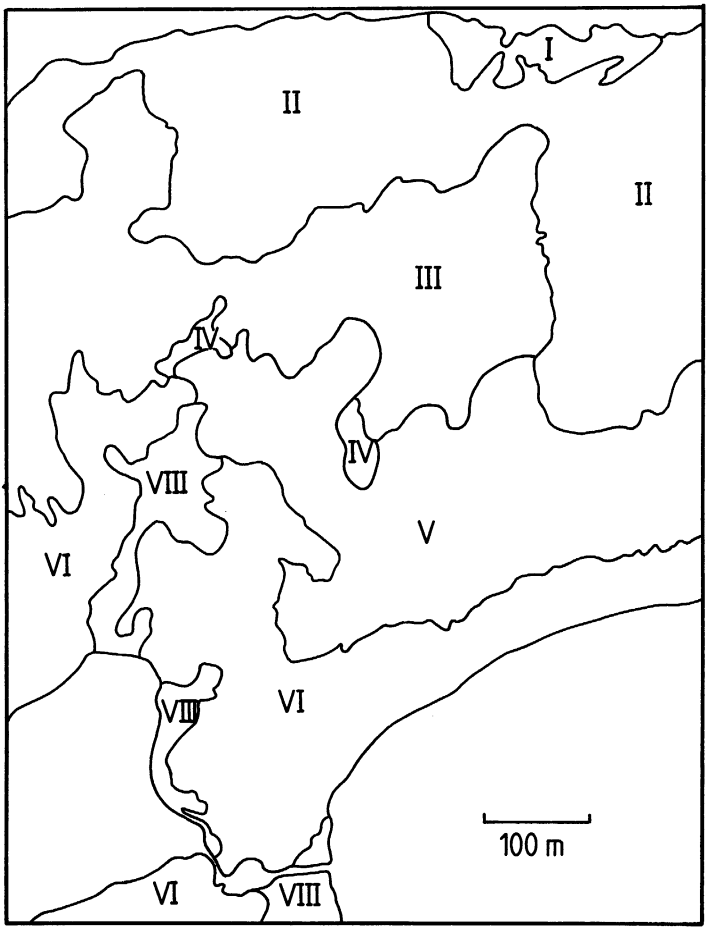


Abb. 5b: Karte der Sigmassoziationen des gleichen Gebietes, entwickelt aus 5a.

- **I** Disticheto subnivale-Sigmassoziation
- **II** Trifido-Disticheto sphagnetosum-Sigmassoziation
- **III** Oxyrio-Saxifrageto-Sigmassoziation
- **IV** Polytricheto sexangularis-Sigmassoziation
- **V** Umbilicarieto cylindricae-Sigmassoziation
- **VI** Pineto mugi-Sigmassoziation
- **VIII** Meo-Deschampsieto cespitosae-Sigmassoziation

(Aus Balcerkiewicz & Wojterska 1978.)

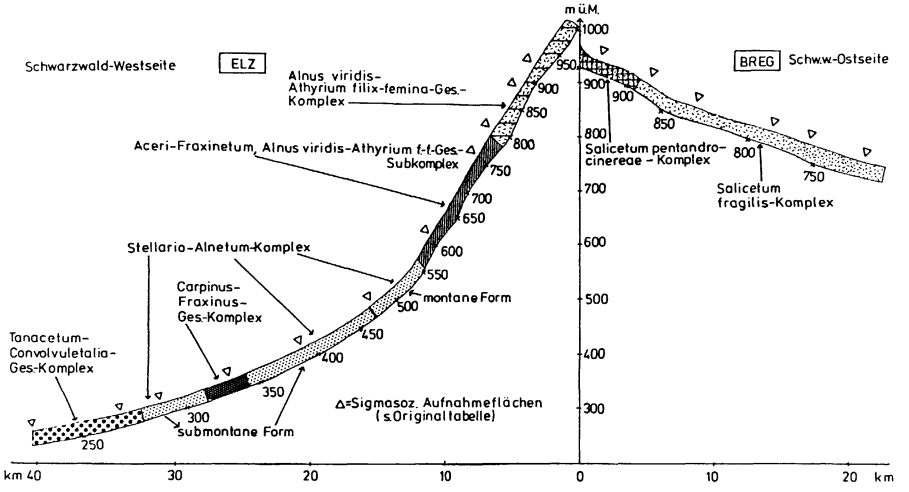


Abb. 6: Abfolge von Vegetationskomplexen im Längsprofil zweier Täler im Schwarzwald (Elz- und Bregtal).
(Aus SCHWABE 1987.)

9. Biozönologie

Mit diesem Arbeitsfeld überschreiten wir das Komplexitätsniveau der Phytozönose und damit auch der eigentlichen Pflanzensoziologie. Die bisherigen Ergebnisse sind indessen ebenso wissenschaftlich interessant wie praktisch wichtig, weshalb immer wieder bei den Gesellschaften auf Beispiele aufmerksam gemacht werden soll. Es gilt in erster Linie die funktionalen, in zweiter Linie die kausalen Beziehungen zwischen Pflanzen und Tieren, ihr hochspezifisches Zusammenwirken in den verschiedenen Biozönosen zu erkennen.

In doppelter Weise stellt die Vegetation sog. Requisiten, d. h. lebensnotwendige Gegebenheiten, für die Tiere: sie bestimmt die trophische und die strukturelle Situation; RABELER, einer der Pioniere auf diesem Gebiet, sprach (1965) von ihrer "raumbildenden, raumausformenden" und ihrer "ernährungsbiologischen Bedeutung".

In beiden Fällen sind gerade die spezifischen, art- bzw. gesellschaftseigenen Verhaltensweisen und Qualitäten wichtig, die z. B. die Eignung eines Habitats als Jagd-, Balz- oder Brutplatz, als Versteck oder Winterquartier, aber auch als Informationsträger bei der Habitatselektion (s. S. 161) bestimmen.

Umgekehrt nutzen Pflanzen die Beweglichkeit von Tieren zum Pollen- und Samentransport; sie sind aber auch dem spezifischen Verzehr durch Tiere unterworfen, etwa direkt bei Beweidung unter natürlichen oder anthropogenen Bedingungen mit all ihren syndynamischen Konsequenzen, indirekt bei der Schädlingsregulation (hierzu ausführlich S. 309; WILMANNS 1987).

Aus der Natur der Beziehungen zwischen Vegetation und Fauna ergibt sich, daß es methodisch sinnvoll ist, biozönologische Untersuchungen auf floristisch definierte Einheiten zu beziehen. Ebenso sicher darf man andererseits nicht erwarten, daß der Lebensbereich von Tiergruppen regelmäßig mit den Grenzen von Pflanzengesellschaften und gar Assoziationen zusammenfällt; oft sind ihre Requisiten, z. B. leicht zugänglicher Nektar, morsche Eichenborke oder offene Bodenfläche mit hoher Einstrahlung, in syntaxonomisch weit voneinander entfernt stehenden Pflanzengesellschaften vorhanden. Ein instruktiver Bericht über neueste Untersuchungen mit verschiedenen Fragestellungen und Methoden in den verschiedenen Pflanzengesellschaften ehemaliger Extensivweide-Landschaften stammt von KRATOCHWIL & ASSMANN (1996).

Die methodischen Schwierigkeiten bei der Erfassung der Tiere über und in dem Boden sind wegen deren Beweglichkeit, der oft verborgenen Lebensweise und der hohen Artenzahl enorm. Zu berücksichtigen sind auch tages- oder jahreszeitliche Wanderungen, entwicklungsgeschichtlich bedingter Biotopwechsel (ausgeprägt bei den Amphibien), Trennung von Brut- und Jagdrevier (bei Greifvögeln), – Erfahrungstatsachen, die verdeutlichen, daß der Monotop (das ist die Gesamtheit der von der Art genutzten Lebensraumtypen) mehrere Biotope überstreichen kann. Geeignetes Bezugssystem für tiersoziologische und autökologische Untersuchungen dürfte daher in vielen Fällen ein bestimmter Gesellschaftskomplex sein, wie er in der Sigmasoziologie studiert wird (s. o.). Es wird nur selten möglich und wohl auch nur selten nötig sein, alle Tiere eines Bestandes zu erfassen; man wird sich auf bestimmte systematische Gruppen (Taxa) oder auf Gilden (gleiche Funktion ausübende Tiere, z. B. Pollensammler, Stengelbohrer) beschränken oder biozönotische Konnexe studieren, d. h. die Gesamtheit der unmittelbaren Beziehungen zu einer bestimmten Sippe (zum biozönotischen Konnex eines Baumes bzw. einer Baumart gehören neben den Primärkonsumenten z. B. auch die dort nistenden Vögel und die epiphytischen Flechten und Moose). Gerade angesichts der Aufwendigkeit tierökologischer Arbeiten ist es nicht nur zweckmäßig, sondern für den Schutz der Lebensgemeinschaften notwendig, Koinzidenzen von Tier-Monotopen und Gesellschaftsmosaiken zu erkennen, denn letztere lassen sich leichter typisieren, kartieren und als Schutzgebiete abgrenzen (WILMANNS 1988a). Im übrigen läßt sich die Fülle der Kleintiere, die ja als einzelne Arten gar nicht schützbar sind, nur dann erhalten, wenn auch das ganze Spektrum der durch ihre Pflanzengesellschaften erkennbaren Lebensräume erhalten bleibt oder neu geschaffen wird.

10. Einsatz in der Praxis: Angewandte Pflanzensoziologie

Im speziellen Teil werden zahlreiche Beispiele besprochen, welche die Rolle pflanzensoziologischer Grundkenntnisse und Untersuchungen für die Praxis beleuchten. Während der Schwerpunkt bis in die Nachkriegszeit eher auf der Standortserkundung und daraus folgender standortsgerechter Anbauplanung lag, richtet sich die Tätigkeit in den letzten beiden Jahrzehnten stärker auf die Probleme des biologisch-ökologischen Umweltschutzes, nämlich des Naturschutzes, besonders auf die Erfassung, Bewertung und Gestaltung schutzwürdiger Gebiete mit ihrem Mosaik von Pflanzengesellschaften und dessen Tieren. Dazu gehört viel solides Hintergrundwissen, dessen Nutzbarkeit – unabhängig von Beispielen – auf der Hand liegt. Die international als Ziel erklärte „Erhaltung der Biodiversität" läßt sich nicht anders konkretisieren

denn als Forderung nach Schutz der Lebensgemeinschaften (Biozönosen) und ihrer Lebensräume (Biotope). Pflanzengesellschaften spielen dabei die zentrale Rolle, denn diese sind sowohl selbst Gegenstand des Schutzes als auch essentielle Teile der Umwelt der Tiere, von deren Biotopen also; sie ermöglichen aber auch die Beurteilung der Standorte, der gegenwärtigen und vergangenen Bewirtschaftung, der Geschichte und Zukunft, der Möglichkeiten und Grenzen von Entwicklung und Erhaltung der ganzen Ökosysteme. Bei den internationalen Absprachen innerhalb der Europäischen Union findet für die Schutzobjekte oft der Ausdruck Biotoptyp Verwendung. (Die Begriffe Biotop für den konkreten Gegenstand/Biotoptyp für den abstrahierten Typus entsprechen logisch den Begriffen Individuum/Sippe und Bestand/Gesellschaft.) Diese Bezeichnung ist unter zoologischem Blickwinkel gewählt worden, denn ein Großteil der konkreten Bezeichnungen sind Namen oder standortsökologische Beschreibungen von Pflanzengesellschaften (z. B. Schilfröhricht, kalkarmes Niedermoor). Dies wird klar beim Studium der offiziösen, vom Bundesamt für Naturschutz herausgegebenen „Roten Liste der gefährdeten Biotoptypen der Bundesrepublik Deutschland" (Riecken et al. 1994) und des lehrbuchartig aufgebauten, reich bebilderten Bandes "Biotoptypen" von Pott (1996). Bei der Bestimmung des Gefährdungsgrades muß zu dem üblichen quantitativen Kriterium „Gefährdung durch direkte Vernichtung" (Flächenverlust) auch die „Gefährdung durch qualitative Veränderung", nämlich Degradation vor allem durch Intensivierung oder Nutzungsaufgabe, eingehen. Beides sowie die Einschätzung einer "Regenerationsfähigkeit" setzt zweifellos nicht nur Kenntnis, sondern auch Verständnis der Biozönosen voraus. Dies gilt auch für das begrüßenswerte neue Instrument der "Blauen Liste" der erfolgreich erhaltenen oder geförderten Tier- und Pflanzenarten der Roten Liste (Gigon et al. 1996).

11. Eine Erläuterung zur folgenden Gliederung

Wir schildern die Pflanzengesellschaften nach Klassen in der Folge aufsteigender Organisationshöhe, d. h. nach der soziologischen Progression. Da in diese mehrere, teilweise voneinander unabhängige Kriterien eingehen (s. S. 23), ist die Abfolge nicht streng bestimmt und wird damit nicht ganz einheitlich gehandhabt. Um die Klassen übersichtlich zu gruppieren, haben wir sie zu Formationen zusammengefaßt. Dies bedeutet insofern einen logischen Bruch, als man dabei das floristische Prinzip verläßt; daher ist auch keine völlige Kongruenz zu erreichen. Die Formationsgliederung ist nicht als Fortsetzung des floristisch-hierarchischen Systems aufzufassen, sondern als eine physiognomisch begründete Gruppierung mit möglichst verständlichen Bezeichnungen. Diese wie auch die unverbindlichen deutschen Namen für die mit latinisiertem "Etikett" versehenen Gesellschaften können nie exakt deren Umfang abdecken.

In den Blockschemata werden folgende Abkürzungen verwendet: A = Assoziation, C = Charakterart, D = Differentialart, K, Kl = Klasse, O = Ordnung, V = Verband.

B Die Einzeldarstellungen: Formationen und Gesellschaften

1. Formation: Wasserpflanzengesellschaften

Diese Gruppe von Klassen soll recht ausführlich dargestellt werden, denn obschon die Gesellschaften nicht allzu häufig und auch nicht landschaftsprägend sind, bieten sie doch unter zwei Gesichtspunkten besonderes wissenschaftliches und praktisches Interesse:

1. Die entscheidenden Züge in Bau und Entwicklung der Höheren Pflanzen, der Kormophyten (Gefäßpflanzen), sind stammesgeschichtlich gerade als Anpassungssyndrom an das Landleben und als Lösung vom Wasserleben zu verstehen. Obwohl Wasser als Substanz unabdingbar bleibt, spielte es als Lebensraum für sie in der Vergangenheit zunächst keine Rolle mehr. Die heutigen Wasserpflanzen sind sekundäre Eroberer dieser ökologischen Nische; nur wenigen Arten – großzügig geschätzt kaum 1 % – ist das gelungen (systematische Darstellung s. Cook 1990). Diese stammen aus ganz verschiedenen Verwandtschaftskreisen, wie die späteren Beispiele zeigen, und haben eine Reihe faszinierender morphologischer und physiologischer Konvergenzmerkmale entwickelt; andererseits gibt es noch manche „Relikteigenschaften" als Zeugen ihrer terrestrischen Herkunft. Eine zusammenfassende Darstellung der „Biology of Aquatic Vascular Plants" hat Sculthorpe (1967, Nachdruck 1985) gegeben.
2. Wasserpflanzengesellschaften sind aus mehreren Gründen von besonderer Bedeutung für den biologischen Umweltschutz: Sie besiedeln den zur Zeit gefährdetsten Lebensraum; viele sind selbst stark von Ausrottung bedroht; sie können zur praktischen Gewässerpflege beitragen; sie können als Indikatoren für den Zustand der von ihnen besiedelten Gewässer eingesetzt werden. Hier bietet sich ein Anschluß der Pflanzensoziologie an die Limnologie. (Einführung Schwoerbel 1993).

Da der Großbiotop Wasser durch verschiedene **Lebensformen** besiedelt worden ist und da alle Übergänge zur terrestrischen Lebensweise bestehen, ist der Begriff Wasserpflanze (**Hydrophyt**) nicht leicht verbindlich zu definieren. Hier seien alle Sippen darunter verstanden, die mindestens eines der folgenden Kriterien erfüllen:

a) Die Pflanze lebt vegetativ gänzlich untergetaucht (submers) und blüht auch unter Wasser (z. B. *Zostera, Najas, Ceratophyllum*);
b) die Pflanze lebt vegetativ submers, Blüten entfalten sich jedoch nur an der Luft (z. B. *Ranunculus fluitans, Myriophyllum, Potamogeton lucens*);
c) die Pflanze bildet teils (submerse) Wasserblätter, teils (der Wasseroberfläche aufliegende) Schwimmblätter oder nur den zweiten Typ; sie blüht an der Luft (z. B. *Nuphar, Nymphaea, Trapa natans, Potamogeton natans*);
d) die Pflanze schwimmt frei auf der Wasseroberfläche, gehört damit dem Pleuston an (z. B. *Lemna, Stratiotes*);

e) die Pflanze gehört bei hohem Wasserstand einer der vorigen Gruppen an, bei niedrigem oder ohne Wasserschicht lebt sie landpflanzenartig: Amphiphyten (z. B. *Hippuris vulgaris, Polygonum amphibium, Ranunculus aquatilis*).

In der Literatur findet man zuweilen feinere Gliederungen auf Grund von konvergenter Wuchsform und damit gleicher Lebensweise, wobei die Gruppen nach bezeichnenden Gattungen benannt werden; z. B. Myriophylliden (mit *Myriophyllum, Hottonia* und *Ranunculus circinatus*), Nymphaeiden (mit *Nymphaea, Nuphar),* Elodeiden (mit *Elodea, Najas, Zannichellia* und vielen *Potamogeton*-Arten) und Isoetiden (s. S. 84) (vgl. Den Hartog & Segal 1964).

Die Fülle der Algen, die natürlich auch als pflanzliche Partner zu diesen Biozönosen gehören, kann in der Regel in der Soziologie noch nicht berücksichtigt werden. Die Großalgengesellschaften der Meeresküsten sind teilweise bereits bekannt; wir behandeln sie hier nicht, ebensowenig die übrigen reinen Kryptogamengesellschaften mit einer einzigen Ausnahme: den Gesellschaften der *Charophyceae* (Armleuchteralgen). Sie sollen beispielhaft zeigen, daß auch Thallophyten (gefäßlose Pflanzen, Lagerpflanzen) derart in Gemeinschaft wachsen, daß eine systematische Gliederung möglich und sinnvoll ist.

Lebensraum Wasser

Zum Verständnis der biologischen Eigenarten der Hydrophyten sei deren Lebensraum, die Hydrosphäre, knapp im Gegensatz zur Atmosphäre charakterisiert.

1. Die Dichte von Wasser beträgt bei 0 °C das 775fache der Dichte von Luft. Folge: Schwimm-Möglichkeit; Stützgewebe für Pflanzen (im Gegensatz zu aktiv schwimmenden Tieren) weithin entbehrlich.
2. Dichte-Anomalie des Wassers: Das Maximum liegt unter Normaldruck bei +4 °C. Folge: Tiefe Gewässer frieren nicht bis zum Grunde durch. Je geringere Dichtegradienten, desto leichtere Durchmischung des Wassers durch Wind.
3. Hohe Oberflächenspannung des Wassers. Folge: Es läßt sich leicht Unbenetzbarkeit von Schwimmblättern erzielen.
4. Veränderung der eindringenden Strahlung nach Intensität und Qualität. In reinem Wasser liegt das Maximum der Durchlässigkeit (Transmission) im violettblau-grünen Bereich zwischen 380 und 550 nm. Schwebstoffe können die Transmission qualitativ stark ändern und verringern und das Licht schon in 1 m Tiefe unmeßbar werden lassen. Folge: Rechnet man damit, daß Höhere Wasserpflanzen noch 1–4 % der Freilandlichtintensität auf die Dauer zu ausreichender Netto-Assimliation brauchen, so kann nur eine relativ dünne Schicht durch photosynthetisch lebende Primärpoduzenten belebt sein. So geht *Zosterea marina* vor der deutschen Küste auch nur bis etwa 11 m Tiefe. Entscheidend ist freilich die Intensität der photosynthetisch wirksamen Strahlung (PhAR); hier liegt der Mindestbedarf von wurzelnden Wasserpflanzen in der Größenordnung von 20 %, Characeen genügt die Hälfte
5. Die hohe Wärmekapazität durch die spez. Wärme von 1 (gegen Luft mit etwa 0,24) „puffert" Temperaturschwankungen ab.
6. Inwieweit der Wasserdruck und entsprechend die Gasdrücke in größeren Tiefen pflanzenwirksam werden, ist unzulänglich erforscht.
7. Strömung und Turbulenz bewirken einerseits mechanische Belastung auf Zug und Biegung, fördern andererseits den Stoffaustausch (s. Punkte 9 und 10).

Folge: Bei Arten in rasch strömendem Wasser Konstruktion auf Zugfestigkeit und Biegsamkeit hin.

8. Das ökologische Kardinalproblem der Landpflanzen, die Wasserbilanz aufrechtzuerhalten, stellt sich für Wasserpflanzen (von Amphiphyten abgesehen) nicht. Eine Durchströmung der Pflanze verlangt aktiven Wassertransport; ein solcher ist in der Tat experimentell nachgewiesen (PEDERSEN & SAND-JENSEN 1993).
9. Die Aufnahme von Mineralstoffen ist nicht auf den Wurzelbereich beschränkt.
10. Besonders wichtig ist die recht geringe Löslichkeit von Sauerstoff und die allgemein geringe Diffusionsgeschwindigkeit von Gasen in Wasser. (Wasser enthält bei 5 °C im Gleichgewicht mit Luft von 210 ccm O_2/l nur 12,7 ccm/l, bei 20 °C 8,8 ccm/l.) Folge: Sauerstoff wird durch Atmungs- und Zersetzungsvorgänge leicht zum begrenzenden Faktor. Am Grunde von Gewässern kann es bei reichlichem Anfall von organischen Abfallprodukten und geringem Massenaustausch zu totalem Sauerstoffschwund und damit zur Entstehung von Faulschlamm (Sapropel) kommen (s. S. 78). Die Zunahme der O_2-Löslichkeit mit sinkender Temperatur ist eine der Ursachen dafür, daß das Algen- und Tierleben in den Ozeanen mittlerer Breiten reicher ist als in den tropischen Meeren.
11. Die in reinem Wasser lösbare Menge an CO_2 ist zwar relativ groß, aber auch hier reichen Diffusionsvorgänge allein nicht aus, lokale Unterkonzentrationen auszugleichen. Folge: Es kann bei intensiver Assimlationstätigkeit und fehlendem Massenaustausch zur Verarmung an CO_2 und Limitierung der Photosynthese kommen.

Die lange bekannten morphologischen Charakteristika von Wasserpflanzen werden hieraus verständlich: Man bedenke, daß die Stoffwechselvorgänge in der Zelle in den Grundzügen so ablaufen müssen, wie es eben für „die grüne Pflanze" typisch ist; das heißt auch, daß trotz abweichender „Außenwelt" die „Innenwelt" die gleiche bleiben muß (Prinzip der Homoiostase). Es gibt durchaus auch einige biochemische Anpassungen; einzelne können bereits dargestellt werden (s. S. 65). Die biochemische Ökologie ist indessen ein so junger Wissenschaftszweig, daß man noch kein fertiges Bild von etwaigen Besonderheiten des Zellstoffwechsels der Hydrophyten zeichnen kann. Seit langem studiert sind dagegen strukturelle Eigenarten:

Morphologische Anpassungen

1. Submerse Blätter sind in der Regel bandartig oder zerschlitzt; die große Oberfläche erleichtert den Stoffaustausch, vor allem den Gaswechsel.
2. An Unterwasserblättern und an der Unterseite von Schwimmblättern ist die Cuticula sehr dünn; Stomata fehlen meist; falls vorhanden, sind sie dauernd geschlossen und funktionslos, so daß kein Wasser kapillar und damit unkontrollierbar in die Interzellularen eindringen kann. An einigen amphibischen Pflanzen ist nachgewiesen, daß hohe CO_2-Konzentrationen in der umgebenden Luft Wasserpflanzenmerkmale induzieren können, z. B. das Fehlen von Stomata. Die Entspezialisierung bei Epidermiszellen kann bei einigen Hydrophyten so weit gehen, daß sie Chloroplasten führen. Manche Arten haben winzige Ausdünnungen der Cuticula im Bereich einzelner Zielgruppen, der sog. Hydropoten; sie dienen nachweislich dem rascheren Stoffaustausch.
3. Die Oberseiten von Schwimmblättern dagegen besitzen funktionierende Stomata. Die Cuticula ist hier oft sehr kräftig entwickelt und wirkt dadurch wasserabsto-

ßend (Beispiel *Nymphaea*). Dieser Effekt läßt sich auch durch Haarbüschel erzielen (Beispiel *Salvinia*). Andernfalls käme es leicht zu einer Blockierung des Gasaustausches; auch würde sich Algen- und Bakterienaufwuchs ansiedeln.

4. Wurzeln können ganz fehlen (Beispiele *Utricularia, Ceratophyllum*) oder pflegen spärlich entwickelt zu sein. Dies weist darauf hin, daß nicht nur der Gaswechsel, sondern auch die Mineralaufnahme jedenfalls zum Teil durch das Sproßsystem besorgt werden kann (s. Punkt 9).
5. Generell findet man reichliche Entwicklung von Durchlüftungsgewebe (Aerenchym) mit großen Interzellularen, ein schizogenes Lakunensystem. Es bietet in dreierlei Hinsicht Vorteile:
   a) Das Aerenchym reicht bei wurzelnden Hydrophyten von den Blättern bis in Rhizom und Wurzeln hinein und dient offensichtlich dem Gastransport; einerseits diffundiert O_2 von assimilierenden zu nur atmenden Organen, andererseits CO_2 in umgekehrter Richtung (vgl. S. 84 und 152).
   Aerenchym ist auch bei Sumpfpflanzen (Helophyten) reich entwickelt. Diese sind, solange ihr Substrat überflutet ist, in bezug auf Sauerstoffmangel im Boden den Wasserpflanzen gleichgestellt. Ihren „Sauerstoffspeicher" pflegen auch Tiere zu nutzen; so bohren die Larven des Schilfkäfers *Donacia* zu diesem Zwecke gern das Aerenchym von Rohrkolben an.
   b) Eine geringe Menge atmenden Gewebes pro Oberflächeneinheit ist vorteilhaft.
   c) Weitere Bedeutung kommt dem Aerenchym insofern zu, als es das spezifische Gewicht der Pflanze verringert. Freischwimmende Pflanzen und Schwimmblätter tauchen nach gelegentlicher Überspülung sofort wieder auf.
6. Die Leitbündel pflegen nur grobmaschig vernetzt und die Xylemstränge nur schwach ausgebildet zu sein. Die Tracheiden sind wenig verholzt, Tracheen sind selten. Dies hat nicht nur den Vorteil der Materialeinsparung, sondern es erhöht auch die Biegsamkeit im strömenden Wasser; es ermöglicht zudem, daß sich die Blattstiele bei steigendem Wasserstand vielfach noch strecken können. Eine Beanspruchung erfolgt am ehesten in starker Strömung; hier müssen die Wasserpflanzen Zug- und nicht wie die Landpflanzen Biegungs- und Scherfestigkeit besitzen; daraus wird die oft zentrale, nicht ringförmige Anordnung der Festigungselemente verständlich.
7. Vielfach werden ungefähr zentimetergroße Winterknospen (Turionen) gebildet; sie überdauern, wenn sie nicht von Wasservögeln verzehrt worden sind, am Gewässergrund, von wo die Jungpflanzen im Frühjahr emporsteigen. Diese haben einen Startvorsprung gegenüber Konkurrenten, die sich aus dem Samenstadium und überdies mit geringeren Nährstoff-Vorräten entwickeln.
8. Eine Spezialität, jahrelang bezweifelt, wurde für junge *Nuphar-Blätter* nachgewiesen (Schröder et al. 1986): Zwischen Palisaden- und Schwammparenchym findet sich eine kleinzellige Grenzschicht, durch deren ca. 1 µm feine Poren bei Erwärmung der Blattoberfläche eine Thermo-Osmose von O_2-Molekülen in die Stiele und somit ein Massenfluß ins Parenchym stattfindet; in alten Blättern ist diese Schicht grob-löcherig geworden, so daß sich der Gasdruck unter CO_2-Austritt ausgleicht. Wir wissen noch nicht, ob sich dieser histologische „Trick" bei weiteren Nymphaeiden findet.

Physiologische Anpassungen

9. Lange Zeit war die Frage umstritten, inwieweit nicht nur wurzellose, sondern auch wurzelnde Hydrophyten Mineralstoffe durch die Sproßoberfläche aufnehmen können. Versuche von Bristow & Whitecombe (1971) mit markiertem Phosphat zeigten für *Myriophyllum spicatum* und *Elodea densa,* daß bei diesen submers lebenden Arten die Aufnahme durch die Blätter außerordentlich hoch ist und quantitativ der Wurzelaufnahme nahekommt. Bei der einzig untersuchten amphibischen Art, *Myriophyllum brasiliense,* überwog auch in untergetauchtem Zustand die Aufnahme durch die Wurzel.
10. Etliche kormophytische Wasserpflanzen und Algen können in kalkhaltigen (also $Ca(HCO_3)_2$reichen) Gewässern nicht nur freies CO_2 assimilieren, sondern auch das HCO_3^--Ion unter Abgabe von OH^--Ionen eintauschen und dann zur Photosynthese nutzen. Sie können CO_2-Mangel in harten Gewässern also „unterlaufen". Wassermoose sind hierzu nicht in der Lage und daher auf Gewässer mit dauernd hoher CO_2-Konzentration angewiesen.
11. Das Problem „CO_2-Erwerb" ist von mehreren Gattungen durch Aufnahme aus dem Wasser der Bodenhohlräume bzw. durch das CAM-Syndrom gelöst worden. Da wir nicht wissen, ob diese Fähigkeiten weiter verbreitet sind, gehen wir erst bei den Isoetiden, für die sie nachgewiesen sind, darauf ein (s. S. 84).

Gliederung der Wasserpflanzengesellschaften

Für die Großgliederung, wie sie in den floristisch definierten Klassen zum Ausdruck gebracht wird, sind Wasserchemismus und Wasserbewegung die bestimmenden ökologischen Faktoren; schematisch vereinfacht:

Süßwasser – stehend – nährstoffreich:
Kl. 1: Lemnetea minoris, Wasserlinsendecken und
Kl. 7: Potamogetonetea pectinati, Laichkraut-Gesellschaften z. T.
Süßwasser – stehend – nährstoffarm:
Kl. 4: Charetea, Armleuchteralgen-Gesellschaften,
Kl. 5: Utricularietea intermedio-minoris, Wasserschlauch-Gesellschaften und
Kl. 6: Littorelletea, Strandlings-Gesellschaften (amphibisch)
Süßwasser – fließend:
Kl. 7: Potamogetonetea pectinati, Laichkraut-Gesellschaften z. T.
Brackwasser:
Kl.: 3 Ruppietea, Salden-Gesellschaften
Meerwasser:
Kl. 2: Zosteretea, Seegraswiesen

Für die feinere Differenzierung der Vegetation und damit ihre systematische Gliederung sind die Faktoren Fließgeschwindigkeit, Wellenschlag, Nährstoffgehalt, folglich auch anthropogene Verunreinigung, Substrat, Temperatur und Lichtgenuß wichtig.

1. Klasse: Lemnetea minoris, Wasserlinsendecken

Lichtgrüne Decken von Lemnaceen gehören als „Entengrütze" zum vertrauten Bild ruhiger Gewässer (Seen, Teiche, Tümpel, Gräben, Altwässer) unserer Breiten. Recht selten sind auch andere Arten mit ihnen vergesellschaftet. Die Struktur der Bestände ist einförmig: frei an oder unter der Oberfläche schwimmende Kormen, seltener Thalli bilden eine dünne einfache oder eine doppelte Schicht. Sie sind voneinander ziemlich unabhängig, erst bei dichtem Bewuchs konkurrieren sie um Raum und damit Licht. Von Wind und Strömungen werden sie leicht verdriftet und im Strömungsschatten, z. B. zwischen Röhricht, angetrieben. Auch durch Vögel leicht verschleppbar, können sie sich rasch in Lücken innerhalb anderer Wasser- und Sumpfgesellschaften ansiedeln. Dieses „Vagabundieren" war auch Ursache dafür, daß die Klasse erst relativ spät (1955) als eigenständig erkannt worden ist. In syntaxonomisch enger und scharfer Fassung wurde sie durch Tüxen (1974a) zunächst gründlich für Nordwestdeutschland, dann von Schwabe-Braun & Tüxen (1981) weltweit und – für die Pflanzensoziologie ungewöhnlich – auch evolutionsbiologisch behandelt.

Oft sind kleine Gruppen von Individuen oder Gesellschaftsfragmente anderer Gesellschaften, z. B. von Röhrichten, eingestreut; solche Mosaike werden als **Überlagerungen** aufgefaßt, die im genannten Prodromus (1981, S. 7) folgendermaßen definiert werden: „Ephemere Verzahnungen von Gesellschaften (Gesellschaftsgruppen) mit unterschiedlichem Rang in der soziologischen Progression, die keine fest zu umreißende raum-zeitliche Beziehung zueinander haben und keinen standörtlichen Gradienten aufweisen." Von Durchdringungen spricht man bei entsprechenden langfristigen Mischungen. Beide Typen von Mustern kommen als entsprechende Komplexe in der Zivilisationslandschaft mit ihren vielen Störstandorten häufig vor; die Benutzung dieser Begriffe kann oft Klarheit schaffen.

In soziologischen Aufnahmen, besonders älteren, sind häufig solche Komplexe wiedergegeben. Infolge der Artenarmut und der Kleinheit der Individuen genügen schon wenige Quadratzentimeter zur Aufnahme, bei größeren Flächen besteht die Gefahr, „verwaschene Typen" zu bekommen.

Die Lemnetea bilden Pioniergesellschaften, die über Jahrzehnte hin erhalten bleiben können (**Dauer-Initialgesellschaften**); ja, dichte Decken verhindern sogar das Aufkommen von Folgegesellschaften.

Die Wasserlinsendecken erfüllen also modellartig die Kriterien soziologisch einfacher Gesellschaften (s. S. 23) und stehen zu Recht am Anfang des Systems. Soziologische Primitivität bedeutet freilich nicht phylogenetische Primitivität der aufbauenden Arten, hier sogar das Gegenteil: Der Lebensraum ist für Kormophyten extrem in dem Sinne, daß er adaptive Abweichungen vom morphologischen Typus verlangt. Sie sind in diesem Falle besonders eindrucksvoll und durchschaubar; daher seien sie hier exemplarisch dargestellt. Dabei sollen auch einige biologisch ähnliche tropische Schwimmpflanzen-Arten einbezogen werden, obwohl deren Gesellschaften vermutlich nicht unserer Klasse zuzuordnen sind.

Bau und Lebensweise

der bezeichnenden Sippen: Die Sproßglieder der Lemnaceen (*Lemna, Spirodela, Wolffia*) sind lakunenerfüllt (die Felderung der Oberfläche bildet die Trennwände aus Zellplatten ab) und dementsprechend leicht; die schwere Wurzel hält die „Boje" auf-

recht. Die Wasserfarne *Salvinia* und *Azolla* zeigen konvergent ähnlichen Bau. Die Lebermoosfamilie der Ricciaceen erreicht den gleichen Effekt durch senkrechte Luftkanäle im Thallus. In den Tropen tritt die Araceen-Gattung *Pistia* (Muschelblume) mit unbenetzbaren, aufrechten, rosettigen Kammerblättern herdenweise deckend auf. Ebenso verhält sich die berühmt-berüchtigte, aus Südamerika stammende Wasserhyazinthe, *Eichhornia crassipes*; ihre Blattstiele sind „dickfüßige", aerenchymatische „Bojen", die ontogenetisch nur dann entstehen, wenn die betreffende Pflanze im Wasser aufwächst. *Pistia*- und *Eichhornia*-Bestände gehören aber wahrscheinlich einer eigenen Klasse an.

Alle diese Arten zeichnen sich auch durch intensive Vermehrung aus: Die Lemnaceen fruchten (jedenfalls in Mitteleuropa) zwar sehr selten; statt dessen sprießen aber aus Gewebetaschen am hinteren Teil der Glieder Tochterglieder, die sich später ablösen. Überwintert wird mit stärkeerfüllten, schweren, kleinen Gliedern, den Winterknospen oder Turionen; diese *resting fronds* beginnen nach einer Ruheperiode im Frühjahr stärker zu atmen, werden dadurch leichter, bilden auch Interzellularen und steigen an die Oberfläche. Von *Eichhornia crassipes* wird berichtet, zwei Elternpflanzen hätten nach 4 Monaten auf vegetativem Wege etwa 1200 Nachkommen gehabt. Diese Art fruchtet stark, wenn das Gewässer austrocknet: bis zu 5000 Samen mit mindestens 15jähriger Keimfähigkeit werden pro Pflanze erzeugt. So ist leicht ein Transport durch Vögel über große Entfernungen hin *(long distance dispersal)* möglich.

Dies gilt allgemein für Gewässer und Sümpfe bewohnende Pflanzen; die Diasporen bleiben mit Schlamm leicht an ihren „Transporteuren" hängen und gelangen mit diesen an andere mit einiger Wahrscheinlichkeit standörtlich geeignete Stellen. Die Areale von *Wolffia arrhiza* und *Lemna gibba* decken sich denn auch in überzeugender Weise mit Vogelzugstraßen. Von disjunkten Arealen sollte man hier nicht sprechen, denn die Entfernungen zwischen den Teilarealen werden durchaus mit natürlichen Mitteln überbrückt.

Systematischer Überblick

Die Klasse ist durch Aufnahmen für Europa, Ostasien, Indien, Israel und Nordamerika belegt; letzteres besitzt 20 gegenüber den 8 europäischen Lemnetea-Arten. Angaben aus Afrika, Australien, Süd- und Mittelamerika lassen eine stammesgeschichtlich alte Klassengruppe Wolffio-Lemnea (vgl. S. 41) erwarten.

Die Assoziationen der Lemnetalia werden nach abnehmendem Nährstoffgehalt des Wassers angeordnet, wie dies zunächst von Tüxen (1974a) aus Geländebeobachtungen erschlossen und in den letzten Jahren durch verschiedene messend-ökologische Arbeiten untermauert wurde; wir fügen die Zahlen von Pott (1980) aus der Westfälischen Bucht bei (Mittelwerte in mg/l). Die Spannen der gemessenen Faktoren überschneiden sich allerdings, wofür sich mehrere Gründe finden lassen, z. B. zeitliche Schwankungen, weitere limitierende Faktoren.

Übrigens haben die floristisch definierten Gesellschaften 1, 2, 3 und 5 auch eigene Schnecken-Zönosen, was die methodische Bedeutung, z. B. für den Tierartenschutz, aber auch die ökologische Aussagekraft eines solchen „sauberen" Systems beleuchtet (Schwabe-Braun & Tüxen 1961).

1. **Lemnetum gibbae**, Buckellinsen-Gesellschaft; AC die namengebende Art. In sehr nährstoff-, vor allem stickstoffreichen Gewässern. Dies ist zu schließen aus dem Vorkommen in hofnahen Gräben, an Viehtränken, hochgedüngten Weiden und

BS 1

Kl. **Lemnetea minoris**
Wasserlinsendecken

KC *Azolla filiculoides, Lemna minor, Spirodela polyrhiza, Wolffia arrhiza*

O. **Lemnetalia minoris**
Wasserlinsendecken

OC = KC

1. V. **Lemnion gibbae**
Buckellinsendecken

VC *Lemna gibba*

Beisp. 1 + 2

2. V. **Riccio-Lemnion trisulcae**
Dreifurchenlinsendecken

VC *Lemna trisulca, Ricciocarpus natans, Riccia fluitans*

Beisp. 3 - 5

ähnlichen eutrophierten Stellen sowie aus der Faulschlammbildung. 5,69 mg PO_4^{3-}/l; 5,24 mg Gesamt-N/l. In Mittel- und Südeuropa weit, wenn auch zerstreut verbreitet; verständlicherweise nicht gefährdet. Die Paukenform von *Lemna gibba* verleiht dieser besondere Konkurrenzkraft, denn bei seitlichem Druck in dichten Decken, wie sie bei solchen Ernährungsverhältnissen leicht entstehen, schieben sich die Glieder über flach auffliegende und erst recht über submerse Kommensalen.

2. **Spirodeletum polyrhizae**, Teichlinsen-Gesellschaft; AC die namengebende Art (optimal). Die häufigste Assoziation, mit noch hohen Nährstoffansprüchen und entsprechend hoher Produktivität. P 3,51, N 4,16.
3. **Lemnetum trisulcae**, Dreifurchenlinsen-Gesellschaft; AC die namengebende Art (opt.). Diese lebt untergetaucht und damit bei verringertem Lichtgenuß. Es handelt sich um die *Lemna*-Gesellschaft des ökologischen Mittelfeldes. P 2,08, N 2,7.
4. **Ricciocarpetum natantis**, Schwimm-Sternlebermoos-Gesellschaft und
5. **Riccietum fluitantis** bzw. **rhenanae**, Klein-Sternlebermoos-Gesellschaft (AC *R. fluitans*, diploid, für Norddeutschland angegeben, bzw. *R. rhenana*, tetraploid, für Süddeutschland angegeben) sind ziemlich schattenfeste Gesellschaften circumneutraler, nährstoffarmer Gewässer ohne Verschmutzung und Sapropel und demgemäß gefährdet. Ricciocarpetum P <0,1, N 2,1; Riccietum P 0,38, N 1,3. Die beiden Assoziationen stehen sich offenbar nahe; beide können amphibisch leben und ertragen Frost, geschützt im feuchten Schlamm; die Riccien leben jedoch untergetaucht, und ihre Gewässer scheinen humusreicher zu sein.

Auf einige bezeichnende, klimatisch bedingte Gesellschaften sei zusätzlich aufmerksam gemacht: In sehr sommerwarmen Gebieten dringt bei uns *Salvinia natans*, ein

Schwimmfarn, aus kontinentalen Steppenseen in verschiedenartige Lemnetalia-Bestände ein (eigener Verband?) und zeugt von deren ökologischer Sonderstellung, z. B. in der nördlichen Oberrheinebene an der Westgrenze des Areals der Art. Umgekehrt verarmen die Lemnetalia mit zunehmender Meereshöhe und wahrscheinlich mit abnehmender Sommertemperatur und klingen in Form reiner *Lemna minor*-Decken in der montanen Stufe und ebenso im nördlichen Skandinavien aus.

Stellenweise finden sich Neophyten in den Wasserlinsendecken: In wintermilden Gebieten sind aus Botanischen Gärten *Azolla filiculoides und A. caroliniana*, deren Gattung erst in der Riß-Eiszeit in Europa ausgestorben ist, verwildert. Die ostasiatischen Reisfeld-Unkräuter *Lemna paucicostata* und *Spirodela oligorrhiza* sind an einer Stelle der Po-Ebene eingeschleppt. Sie alle sind nur örtlich von hoher Vitalität und Konkurrenzkraft.

2. Klasse: Zosteretea, Seegraswiesen

Wiesen von *Zostera* oder einigen ähnlichen Gattungen sind die einzigen submersen Angiospermengesellschaften im Meer. Nur die *Zosteraceae* und etwa 4 weitere Familien aus dem Verwandtschaftskreis (U.Kl.) der stammesgeschichtlich alten *Alismatidae* haben überhaupt entsprechende Sippen hervorgebracht. Es sind weltweit 13 habituell ähnliche Gattungen: sie haben bandartig flutende Blätter und blühen submers und unscheinbar. Es handelt sich – hinsichtlich der Höheren Pflanzen – um äußerst artenarme, oft sogar „einartige" Bestände. Extrem ist der Lebensraum Meer freilich nur für Kormophyten; denn algen- und tierreich können die submarinen Küstenbiotope sehr wohl sein. (Man darf allerdings bei der Gewichtung der entsprechenden Artenlisten nicht übersehen, daß es sich dabei üblicherweise um gemischte Sammellisten von verschiedenen Habitaten handelt; die Großalgen pflegen dabei für Felsstandorte bezeichnend zu sein.)

Seegras-Ökosysteme in gleicher Struktur und Funktion gibt es weltweit mit Ausnahme der polnahen Meere. Die Gattungen sind einander stellenäquivalent. Den Hartog (in McRoy & Helffrich 1977) gliedert die „sea grass beds" in 5 Klassen, die synökologisch nach Substrat und Wassertemperatur differenziert sind. Unsere Seegraswiesen, die Zosteretea, leben in den gemäßigten Breiten beider Halbkugeln und zwar an geschützten, aber durch die Gezeiten geprägten Küstenstrichen auf lockerem Sediment. In Mitteleuropa ist dies der Lebensraum Watt mit Wattenmeer; auf diesen beschränken wir uns auch im folgenden. Eine allgemein verständliche Einführung geben Abrahamse et al. (1978), einen historisch und landschaftsökologisch ausgerichteten Farbatlas legt Pott (1995) vor.

Das Watt

Dies ist derjenige küstennahe Bereich, der im Schutz der West-, Ost- und Nordfriesischen Inseln im Niveau zwischen Springtidehochwasser und Springtideniedrigwasser liegt (Abb. 7). Der Unterschied zwischen Niedrig- und Hochwasser, der Tidenhub, ändert sich streng periodisch; kurz nach Neu- und Vollmond ist er am größten (Springtide), kurz nach dem 1. und 3. Viertel des Mondes am geringsten (Nipptide). Der Tidenhub ist auch ortsweise verschieden; er beträgt z. B. auf Helgoland im Mittel 2,25 m, zur Springtide 2,56 m, in Wilhelmshaven 3,59 bzw. 3,96 m. Hierzu kommen durch auf- und ablandige Stürme noch aperiodische Änderungen des Meeresspiegelniveaus.

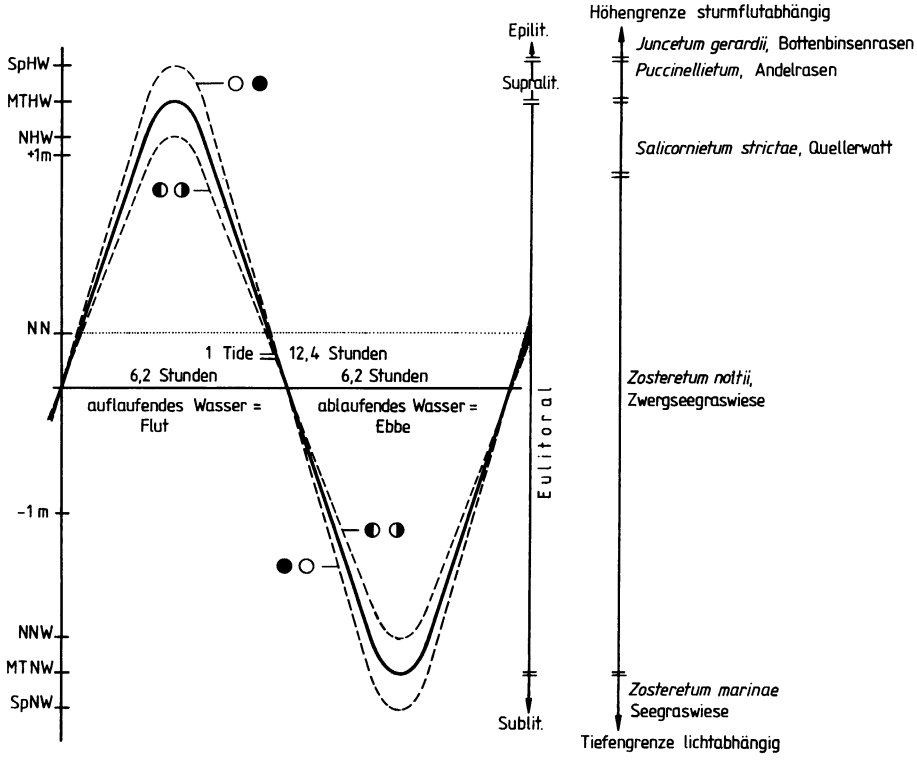


Abb. 7: Schema der Vegetationszonation an Wattküsten der Nordsee in Abhängigkeit von den Gezeiten (Tiden = Ebbe + Flut). SpHW = Springtidehochwasser, MTHW = Mittleres Tidehochwasser, NHW = Nipptidehochwasser, entsprechend NW = Niedrigwasser. NN = Normalnull = Nullpunkt des Amsterdamer Hafenpegels. Kreise = Mondphasen. Da die Oberfläche des Wattbodens nicht völlig eben ist, können sich die Gesellschaften verzahnen. Weiteres zu ihrer Ökologie s. S. 72.

Watt und Wattenmeer sind an der deutschen Küste durchschnittlich 13,5 km breit. Das Watt selbst läßt sich als eigenes Ökosystem beschreiben, zu verstehen ist es freilich nur als Teil eines umfassenderen und in dieser Ausbildung einzigartigen Großökosystems aus Wattenmeer, Watt und Inselkette (Abb. 8). Und auch dieses ist funktional offen, durch Meeresströmungen zur Nordsee und durch Flüsse vom Festland her, beides mit entsprechendem Stofftransport. Das gesamte Gebiet ist ein Sammelzentrum von Zugvögeln und durch diese weltweit vernetzt; sei es, daß diese hier brüten, überwintern oder beim Durchzug rasten. Um seiner hohen biologischen und landschaftsökologischen Bedeutung willen wurde 1985 der Nationalpark „Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer" mit 285 000 ha, 1986 der niedersächsische mit 240 000 ha ausgewiesen. Dennoch ist die Gefährdung dieses Lebensraumes bekanntlich bedrückend hoch. Die naturwissenschaftliche Basis, die wirtschaftlichen Fakten und die notwendigen politischen Konsequenzen stellt K. Buchwald (1990) dar an Hand reichen Materials und unter der Titelfrage: „Ein Lebensraum ohne Zukunft?" (s. auch

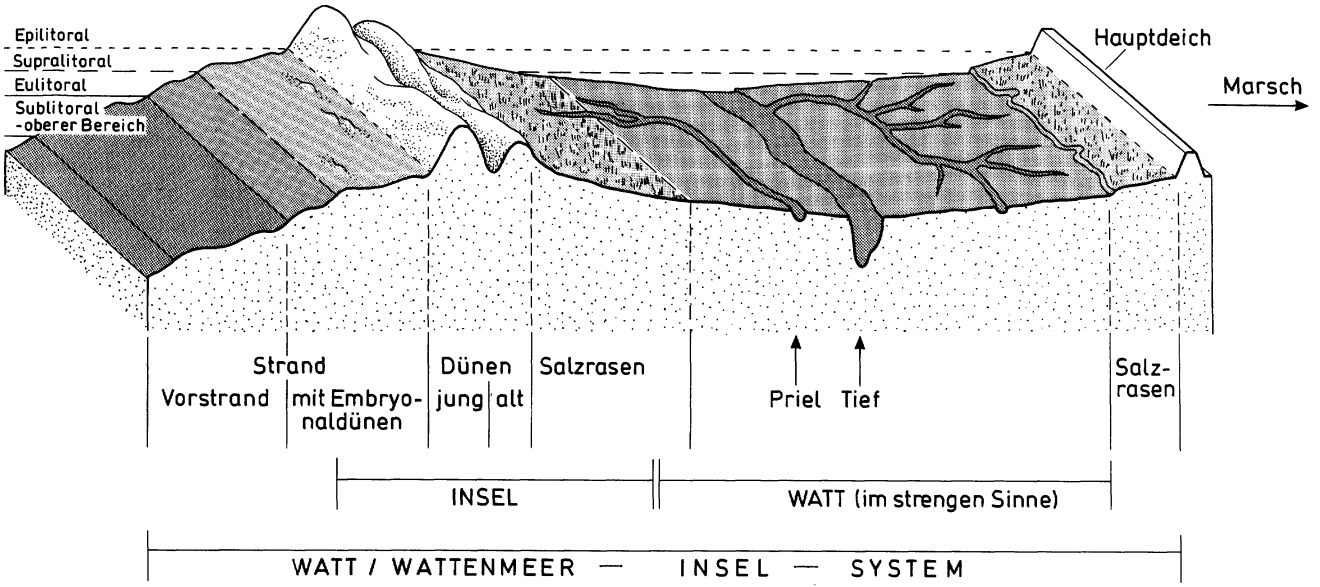


Abb. 8: Landschaftliche Gliederung des Gesamtlebensraums Inselkette – Watt und Wattenmeer – Außendeichsland an der Nordseeküste. (Nach K. BUCHWALD 1990.)

Sondergutachten des Rates von Sachverständigen für Umweltfragen 1980). – Wir müssen die Elemente des Großökosystems hier getrennt besprechen; doch sei auf S. 100, 125 und 213 hingewiesen.

Standortsökologie

Innerhalb des Watts im engeren Sinne sind die Lebensbedingungen nicht gleichförmig, denn erstens zieht sich der Ebbstrom in einem System von Rinnen, den Prielen (wenn dauernd wassererfüllt: Tiefs oder Baljen) zurück, zwischen denen höhere Verebnungen (Platen) liegen; und zweitens hängen die Sedimentationsbedingungen von der unterschiedlichen Strömungsgeschwindigkeit und damit Transportkraft des Meerwassers ab. Das Sediment aber ist für die Wattorganismen ein entscheidender Faktor.

Das graue Wattenmeer enthält große Mengen an biogener und abiogener Substanz, teils sedimentierbar, teils gelöst; diese stammt teils aus dem Meer, teils ist es Flußtrübe: Sand vom Meeresboden (meist Quarz), Schluff und Ton, Muschelschill, auch Diatomeenschalen, Detritus aus zerriebenen Seegras- und Quellerpflanzen, Plankton, dazu gelöste Phosphate und Stickstoffverbindungen, aber auch Schwermetalle und schwer abbaubare, teilweise als Gifte wirkende organische Substanzen, die größtenteils von den verunreinigten Flüssen angeliefert worden sind. Die Körnung des Sediments nimmt im großen ganzen vom Meer zur Küste hin ab, so daß man nach den Korngrößen Sandwatt, Schlicksandwatt und Schlickwatt mit jeweils verschiedenem Tierbesatz unterscheiden kann. Das Substrat ist sehr nährstoffreich; wird das Watt vom Menschen in Kögen (Poldern) trockengelegt, so gewinnt er entsprechend wertvolles Land.

Wären nur physikalische Kräfte am Werk, so würden binnen kurzem Anlandung und Abtragung durch die Strömungen ein Gleichgewicht erreichen. Daß eine dauernde Anlandung und damit Erhöhung des Bodenniveaus, unabhängig von etwaigen Landsenkungen, möglich wird, ist der Tätigkeit von Organismen zu verdanken; kriechfähige Cyanophyceen (Blaualgen) und Diatomeen (Kieselalgen, nur *Pennales*) können im Watt leben; wenn sie beim Absatz des Sediments verschüttet waren, kriechen sie erneut empor an seine Oberfläche und festigen es dabei durch ausgeschiedenen Schleim; Tiere, vorwiegend Anneliden wie der Beutegreifer *Nereis* und der Substratfresser *Arenicola* (Pierwurm), aber auch strudelnde Muscheln (so *Scrobicularia plana*, die Pfeffermuschel, ein „Leittier" für das tonreiche, sauerstoffarme Schlickwatt) leben in Röhren, die durch Schleim verfestigt sein können. Diese Organismen spielen weiter eine Rolle bei der Durchlüftung des Wattbodens. Dichte Lagerung, Luftarmut und Detritusreichtum führen zu Sauerstoffmangel, der in einer Schwarzfärbung durch FeS sichtbar wird. Algendecken hindern das Eindringen von Luftsauerstoff, Tierbauten fördern umgekehrt die Oxidation (Rostauskleidung von Bauten). Ferner weiden Algenfresser die Algendecken ab; ihre Kotbällchen sind stabiler als das rohe Sediment im Einzelkorngefüge.

Der Reichtum an Individuen wird aus dem hohen Nahrungsangebot, das nicht zuletzt vom Festland stammt, also allogen ist, verständlich. Der Reichtum an Arten ist dagegen nicht besonders hoch, was auf zeitweilig extreme Standortsbedingungen schließen läßt. In der Tat: 1. fällt der Wattboden immer wieder trocken, je höher gelegen, desto länger und häufiger. 2. gibt es starke Temperaturschwankungen in Oberflächennähe ohne Wasserdecke; während die Spanne im Wasser allenfalls bei 20 K

liegt, kann sie an der Bodenoberfläche leicht 40 K betragen. 3. Damit sind erhebliche Salzgehaltsschwankungen an der Oberfläche der Organismen (nicht so sehr im Substrat) verbunden, von nahezu destilliertem Wasser bis zum Sättigungssalzgehalt reichend. Dies alles können bewegliche Bodenbewohner am ehesten vermeiden („Strategie der *avoidance*", s. S. 186), Seegräser und ihr Bewuchs aber nicht.

Die Bedeutung der Seegraswiesen

Die beiden mitteleuropäischen Seegras-Arten sind nicht an ein bestimmtes Sediment des Wattbodens gebunden; Voraussetzung für sie ist lediglich, daß es nicht stark bewegt wird; deshalb fehlen sie grobkörnigem Sandwatt. Ihre bis 1 m langen Blätter flottieren im Meerwasser oder liegen dem Boden locker auf; es können bis über 7500/ m^2 sein. Für die Watt-Biozönose sind sie in dreierlei Weise wichtig:

1. Sie bewirken Festigung des Substrats; Wirbelstürmen sollen tropische Seegräser besser standhalten als Korallenriffe.
2. Als Nahrungsquelle sind sie bei uns vor allem indirekt, als Träger von Aufwuchs und durch ihren Detritus, wichtig; andernorts werden sie auch frisch, z. B. von Seekühen, verzehrt.
3. Als Strukturlieferanten bestimmen sie den Lebensraum für andere Arten; solche Habitat-Präger werden als **Schlüsselarten** bezeichnet. (Man hat dabei meist positive Wirkungen im Auge, doch können andere Organismen natürlich auch beeinträchtigt werden.)
   a) Seegräser bilden ein Substrat für Epiphyten und Epizoen.
   b) Ihr eigener Gaswechsel bewirkt O_2-Zufuhr bei Tag, aber auch O_2-Verbrauch bei Nacht.
   c) Ihr Blattwerk bildet schattige Höhlungen und damit Schutz gegen Strahlung und Austrocknung.
   d) Wasserberuhigung und Sedimentfang sind nur gebietsweise wichtig und weniger als z. B. bei Quellfluren.

Auf der Kombination mehrerer Faktoren beruht die oft genannte Bedeutung für Fische, seien es Standfische (wie Aalmutter, daher heißt *Zostera marina* auf englisch eelgrass) oder Saisongäste (wie die Makrele), vor allem aber als „Kinderstube", z. B. für Seezunge, Scholle, Hering und Sprotte, die alle in der freien Nordsee laichen, deren Larven aber im Watt und Wattenmeer heranwachsen.

Die Vernichtung von Schlüsselarten ist besonders folgenschwer. So sind in den 30er Jahren die europäischen und die atlantisch-nordamerikanischen Bestände von *Zostera marina* durch eine in ihren Ursachen unklare, von dem saprophytisch und parasitisch lebenden Pilz *Labyrinthula zosterae* (*Myxomycota*?) hervorgerufene Seuche flächenhaft abgestorben; mit *Zostera* verschwanden vielerorts auch zahlreiche Fische, Mollusken und Krebse, die sich direkt oder indirekt von ihr ernährt hatten. Nur sehr langsam und bisher unvollständig erfolgt eine Wiederbesiedlung der ehemaligen Areale. Vergleichende Kartierungen im Jadebusen (1935/37 versus 1975/77, Michaelis 1987) ergaben neben lebhaften Bestandesschwankungen (Fluktuationen) auch starken Biotop- und Biozönosenwandel mit einer summarischen Zunahme der Artenzahl, vielfach durch Neozoen. Ursachen und Wechselspiel analysiert Reise (1990).

Systematischer Überblick

Die Klasse Zosteretea mit einer Ordnung, Zosteretalia, und einem gesicherten Verband, Zosterion, läßt sich nicht durch einzelne Arten, sondern nur durch die Gattung *Zostera* (mit insgesamt 11 Arten) charakterisieren (Prinzipielles zu diesem syntaxonomischen Problem s. S. 81 u. 125).

Bei uns kommen 2 Assoziationen als Dauer-Pioniergesellschaften (s. S. 47) vor, die längs der Nordseeküste einen vielfach durchbrochenen Gürtel bilden; beide sind ebenso sehr schutzbedürftig wie schutzwürdig.

1. **Zosteretum noltii**, Zwergseegraswiese, AC *Zostera noltii* (= *Z. nana*). Siedelt mit Tidebereich etwa zwischen der Mittelhochwasserlinie und der Mittelniedrigwasserlinie. Es fällt also periodisch einige Stunden frei; die Pflanzen müssen sowohl zeitweilige Austrocknung als auch Beregnung mit fast ionenfreiem Wasser ertragen.
2. **Zosteretum marinae**, (eigentliche) Seegraswiese; AC *Zostera marina*. Es schließt sich nach unten an das Zosteretum noltii an und reicht in der Nordsee meist bis 4, im Mittelmeer bis 11, im klaren Wasser des Pazifik bis 30 m Tiefe hinab. Die beiden Assoziationen können kleinräumig verzahnt sein; dann lebt *Zostera marina* in Vertiefungen innerhalb des Zosteretum noltii, in denen auch bei Niedrigwasser Restlachen stehenbleiben, so daß der Wasserhaushalt dem der unteren Zone entspricht. Das Zosteretum marinae ist aus Nordsee und Atlantik von Marokko bis zum Eismeer, von den Küsten Japans und Nordamerikas bekannt geworden.

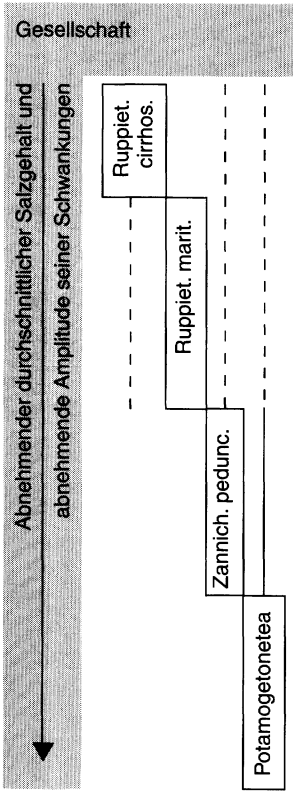
Im Mittelmeer kommt auf sandig-tonigem Substrat das **Cymodoceetum nodosae**, einer eigenen Klasse angehörend, vor. Auf sandig-kiesigem Untergrund wird es von *Posidonia oceanica*-Wiesen abgelöst; die Posidonietea kommen auch an den klimatisch entsprechenden Küsten Australiens vor, bilden also eine Großdisjunktion. Abgestorbene *Posidonia*-Blätter findet man, von der Brandung zerfasert und zu „Seebällen" gerollt, oft in Spülsäumen an den Küsten. Neuerdings haben Kartierungen gezeigt, daß die Gesellschaft im klaren Mittelmeer bis in 90 m Tiefe hinuntergehen kann. Dies spricht dafür, daß Licht und nicht ein hydrostatischer Druck von mehr als einer Atmosphäre limitierend wirkt.

3. Klasse: Ruppietea maritimae, Salden-Gesellschaften

Die kosmopolitische, artenarme Klasse mit einer Ordnung und weltweit mehreren, bei uns nur einem Verband kann durch die Gattung *Ruppia (Potamogetonaceae)* charakterisiert werden. Sie kommt in wenig bewegten, brackischen Küsten- und in salzhaltigen Binnengewässern vor. Dabei kann entweder dauernd ein zwischen Meer- und Süßwasser liegender Salzgehalt gewahrt sein (so weithin in der Ostsee), oder es können sehr starke Schwankungen auftreten, bei denen zeitweise sogar der Prozentsatz des Meerwassers, 35 ‰ Salinität (= Salzgehalt), entsprechend 20 ‰ Chlorinität (= Chlorgehalt), überschritten wird. Salden-Gesellschaften kommen auch in Gips- und Bittersalz-Seen vor.

Die Terminologie bei der Beschreibung von Salzstandorten und deren Organismen ist verwirrender als der Sachverhalt selbst. Man kann die Standortstypen als poikilohalin (d. h. wechselhalin) = mit stark wechselndem Salzgehalt versus homoiohalin = mit

Tab. 10: Nischenbildung von Ruppietea-Schlüsselarten (▭ Bereich der Gesellschaft —— - - - als Art weitergreifend).



Gesellschaft	Art	Salztoleranz	vegetative und generative Entwicklung	Standorte, an denen die Art Gesellschaften bildet
Ruppiet. cirrhos.	*Ruppia cirrhosa* (= *R. spiralis*) Schrauben-Salde VC, AC	erträgt >20‰ Cl' am Standort	Rhizom kräftig, mäßig in 3 cm Tiefe verankert; aus diesem rasch austreibend; Samen werden gebildet	in großen, permanenten Gewässern; Salzgehalt von 1,5–60‰ Cl' gemessen
Ruppiet. marit.	*Ruppia maritima* Strand-Salde AC	erträgt nicht > 20‰ Cl' am Standort	Rhizom weniger kräftig; Austrieb langsamer als bei *R. cirrhosa*; Samenbildung reichlich; Diasporen kälte- und dürrefest	in kleinen Gewässern; Salzgehalte von 0,1–15‰ Cl' gemessen; Entfernung von organischen Resten am Keimort nötig: natürlicherweise durch Wellen, u.U. durch Pflegemaßnahmen
Zannich. pedunc.	*Zannichellia pedunculata* (= *Z. palustris ssp. pedicellata*) Teichfaden AC	Keimung nur bis 12‰ Cl' möglich	Rhizom im Prinzip mehrjährig, aber Regenerierung nach Trockenperioden hauptsächlich aus Samen; diese werden durch Kälte stratifiziert	in temporären Gewässern der Küsten und des Binnenlandes
Potamogetonetea	*Potamogeton pectinatus* Kamm-Laichkraut (aus Potamogetonetea übergreifend)	optimal bis 3‰ Cl' gedeihend, nicht bei > 9‰ Cl' vorkommend	Rhizom in 10 cm Tiefe stark verankert; Entwicklung vielfältig; aus Rhizomknollen, Samen, Stengel, Turionen; rascher wachsend als *Ruppia*-Arten; Stengel länger lebend	mit breiter Amplitude in Süßgewässern lebend, auch bei Verschmutzung

± konstantem Salzgehalt beschreiben; die dort lebenden Arten können als poikilohalophytisch (Pflanzen) oder poikilohalob (alle Organismen) versus homoiohalophytisch/ob bezeichnet werden; der Konzentrationsbereich kann dabei durch Präfixe angegeben werden (z. B. mixohalin = Brackwasserbereich zwischen Süßwasser (<0,5 ‰) und Meerwasser). Die meist poikilohalophytischen Ruppietea tolerieren Salzgehaltsschwankungen sehr viel besser als Süßwasser-Arten und sind diesen an poikilohalinen Stillwasser-Standorten überlegen. Entsalzung ebenso wie Eutrophierung gefährdet sie; der Bau des Deiches, z. B.,der aus der salzigen Zuiderzee ein Süßgewässer, das IJsselmeer machte, bedeutete das Aus für sie.

Salden-Populationen wachsen lockerer, die Blätter sind schmaler als die der Seegräser und schon aus diesen Gründen weniger tierreich. Hinzu kommt der wohl noch schwieriger zu bewältigende Standort. Neuere autökologische, synökologische und entwicklungsbiologische Studien niederländischer Autoren (Verhoeven 1980, Van Viersen 1982, Schaminée & Den Hartog 1989) erlauben eine Synthese, die die Einnischung der dominierenden Arten und damit die Standortsverhältnisse der betreffenden Gesellschaften verständlich macht. Tab. 10 stellt dies vergleichend dar, wenn auch noch nicht alle Arten auf die selben Faktoren hin getestet sind.

Gewässergliederung und Bedeutung der Makrophyten in Süßgewässern

Die vier folgenden Klassen, die Characeen-Gesellschaften (Charetea), Wasserschlauch-Gesellschaften (Utricularietea), Strandlings-Gesellschaften (Littorelletea) und Laichkraut-Gesellschaften (Potamogetonetea) bilden zusammen mit den Wasserlinsendecken (Lemnetea), den Röhrichtgesellschaften (Phragmitetea) und den Quellfluren (Montio-Cardaminetea) die Süßwasser-Vegetation. So sei hier, den Kontakt zur Limnologie herstellend, eine kurze Zusammenstellung allgemein und pflanzensoziologisch wichtiger Begriffe aus diesem Bereich gegeben (s. dazu Abb. 9).

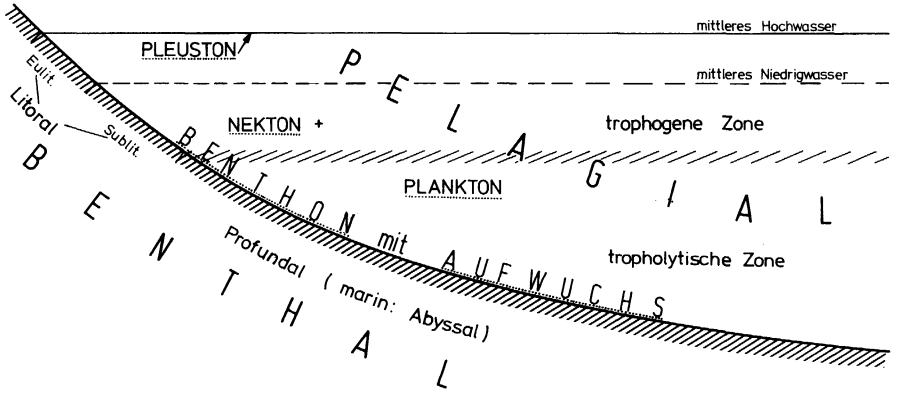


Abb. 9: Standörtliche Grobgliederung und Lebensgemeinschaften von Gewässern (Schema; Erläuterung im Text).

Die Hauptlebensräume lassen sich gleichsam aufgrund der „Koordinaten" Energietransfer und Lebensform bestimmen.

Nur im durchlichteten Bereich können grüne Pflanzen als Autotrophe den primären Aufbau energiereicher organischer Substanz vollziehen; diese Zone wird als **trophogene Schicht** bezeichnet. In der tieferen **tropholytischen** Schicht erfolgt lediglich Um- und Abbau durch Heterotrophe, der natürlich im trophogenen Bereich nicht fehlt. Nur im Bodenbereich können substratgebundene Pflanzen und Tiere, also haftende, wurzelnde, kriechende, laufende Organismen, leben; er wird als **Benthal** bezeichnet; der freie Wasserraum wird als **Pelagial** dagegen begrifflich abgegrenzt (früher in Süßgewässern als Limnion). Die unmittelbaren Bodenbewohner bilden das **Benthon** (früher: Benthos), auf dem zusätzlich **Aufwuchs** (**Periphyton**, z. B. Algen, Polypen, Moostierchen) zu leben pflegt. Die Besiedlung des Pelagials erfolgt durch frei schwimmende Organismen (**Nekton**), durch Arten, die auf oder unmittelbar unter der Wasseroberfläche schwimmen (**Pleuston**), und durch **Plankton**, Kleinstlebewesen, die bei nur geringem Übergewicht langsam absinken oder dies Absinken durch eigene Bewegungen, etwas Geißelschlag, wettmachen. Natürlich können diese alle auch in Bodennähe leben, wie ein Fang mit dem Planktonnetz leicht beweist, doch sind sie hier der Konkurrenz des Benthons ausgesetzt.

Hieraus ergeben sich vier Großbiotope: das obere (durchlichtete) und das untere (dunkle) **Pelagial**, das obere (durchlichtete) **Benthal**, das als **Litoral** bezeichnet werden kann, und die benthische Tiefenzone, das **Profundal** (in Süßgewässern) bzw. Abyssal (in Ozeanen).

Das Litoral als pflanzenbewachsene Uferzone hat besondere Bedeutung und ist in sich oft reich gegliedert. Man hat daher mindestens ein **Eulitoral**, in dem der Wasserstand wechselt, vom dauernd wasserbedeckten **Sublitoral** zu unterscheiden. (Weitere Einteilungen s. jeweils in den betreffenden Spezialarbeiten.)

Diese Begriffe lassen sich auf rasch fließende wie ± stehende Gewässer (sog. lotische bzw. lenitische Biotope), auf Süßgewässer wie Meere anwenden.

Die Bedeutung der Makrophytenvegetation für die Gewässerökologie

1. Die Makrophyten (makroskopisch, mit unbewaffnetem Auge, sichtbare Pflanzen) bilden zusammen mit autotrophem Plankton die energetische Voraussetzung für Leben im Gewässer. (Hierbei sei abgesehen von Abwassereinleitung; unter hochartifiziellen Bedingungen ist rein heterotrophes Leben denkbar und z. B. in sehr stark mit organischen Substanzen verschmutzten Flußabschnitten auch schon realisiert.) Makrophyten bieten dabei andere **Freßketten** als Plankton: Während die pelagischen Freßketten mit Plankton beginnen und letzten Endes zu pelagischen Raubfischen führen, stehen am Anfang der benthischen (meist tote) Höhere Pflanzen, Aufwuchs und sedimentierte Organismen aus dem Pelagial; Endglieder sind hier benthisch lebende Raubfische. Früchte und Samen von Wasserpflanzen, die oft als Schwimmdiasporen ausgestattet sind (so bei *Nymphaea*, *Nuphar*, *Potamogeton*), dienen als Nahrung für Wasservögel.
2. Die **Produktionsintensität** eines Gewässers spielt für dessen gesamten Stoffhaushalt eine derart große Rolle, daß man hiernach die beiden Haupttypen des **eutrophen** und des **oligotrophen** Gewässers (meist auf Stillgewässer bezogen) zu unterscheiden pflegt. Übergänge werden als mesotroph klassifiziert. Unter **Trophie** versteht man die Intensität der organischen Produktion und zwar vor allem der pflanzlichen Primärproduktion, die ja als Nahrungsangebot üblicher-

weise auch für die Intensität der tierischen, also Sekundärproduktion maßgebend ist. Eu- bzw. oligotrophe Standorte besiedelnde Arten heißen **eu-** bzw. **oligotraphent**. Die Stufengrenzen sind zwar nicht verbindlich quantitativ definiert, doch zeigen die Tab. 13 (S. 92) und die Abb. 15 (S. 95) die Parallelen von Trophie und Vegetation für eine bestimmte Landschaft.

Der Terminus eutroph sagt zunächst nichts über die Ursachen der hohen Produktion aus. Das Wort **Eutrophierung** für den Vorgang des Eutroph-Werdens ist heute stark negativ getönt. Dies liegt erstens daran, daß die Produktionserhöhung häufig eine Folge der Einleitung von Abwässern mit hohem Ammonium- und Phosphatgehalt ist; im Extremfall führt dies zu sog. **Hypertrophierung**. Zweitens aber liegt es an der engen Verknüpfung der Trophie mit der **Saprobie** (= Saprobität), d. h. der Art und Intensität des Abbaus. Die hohe Produktion hat ihrerseits also bedeutende standortsprägende Folgen.

Soll eine benthische Lebensgemeinschaft auf die Dauer im Gleichgewicht bleiben, so setzt dies völligen Abbau der zugeführten und selbst produzierten Substanzen, d. h. **Mineralisierung** zu CO_2, H_2O, HNO_3, H_2SO_4, H_3PO_4 usw. voraus. Dies geschieht durch die Populationen vieler verschiedener Heterotropher, von Bakterien, Pilzen, Schlammfressern, Strudlern usw., deren Körpersubstanz ebenfalls in den Kreislauf eingeht. Völlige Mineralisierung verlangt gute Sauerstoffzufuhr, also Durchmischung des Wasserkörpers. Auch unter natürlichen Verhältnissen erfolgt oft kein vollständiger Abbau, sondern Humusbildung in irgendeiner Form und damit Anreicherung organischer Stoffe im Sediment. In einem natürlichen See pflegt Humus in Form von **Gyttja** (= Mudde) vorzuliegen; das ist dunkel graubraun gefärbte, ± zersetzte organische Substanz, die zum großen Teil aus Huminsäuren besteht und im Tierdarm entstanden ist. Übersteigt jedoch die Zufuhr an organischem Material die Sauerstoffzufuhr, so kann nur unvollständige Zersetzung und nach Erschöpfung der O_2-Reserven Fäulnis, d. h. anaerober Abbau, stattfinden. Dessen Endprodukt ist **Sapropel** = Faulschlamm. Aus diesem werden als Hauptgase H_2S und CH_4 frei und treten in angrenzende Wasserschichten über; daher erfolgt Reduktion von Fe^{+++} zu Fe^{++}, welches vor allem als FeS, Hydrotroilit, die charakteristische Schwarzfärbung bewirkt. Eutrophe Gewässer oder Gewässerteile, bei denen Produktion oder Zufuhr organischen Materials die O_2-Reserven in dieser Weise übersteigen, können als **saprotroph** gekennzeichnet werden. Sapropel-Biozönosen weichen von denen der Gyttja völlig ab; sie pflegen arm an Autotrophen und Aerobiern, reich an Anaerobiern zu sein. Bei plötzlichem Umschlag von Gyttja auf Sapropel gehen daher viele Organismen ein; Fischeier sterben rasch ab.

Daß es derartige Faulschlamm-Biozönosen überhaupt gibt, beweist, daß auch unter ursprünglichen Bedingungen Sapropel gebildet wird und früher gebildet worden sein muß, z. B. in Seen durch große Mengen von herbstlichem Fallaub oder in abgeriegelten Meeresbuchten (Limfjord, Schwarzes Meer). Grauschwarze, bitumenhaltige Gesteine sind verfestigte sapropelreiche Sedimente; die vorzügliche Erhaltung der Saurier im Lias-Posidonienschiefer z. B. bezeugt, daß der damalige Meeresboden nicht nennenswert von Tieren, die ja alle auf einen gewissen Sauerstoffpartialdruck angewiesen sind, durchwühlt worden ist. Meist ist die Saprotrophie heutzutage jedoch Folge überstarker Abwassereinleitung. Das bedeutet: Die physikalische Selbstreinigung durch Sedimentation großer Partikel, die chemische durch spontane Oxidation und die biologische durch aerobe Organismen reichen nicht zur oxidativen Mineralisierung aus. Wird also das Wasser nicht zuvor geklärt, so kommt die Fischerei zum Erliegen, die Trink- und Brauch-

wasser-Aufbereitung wird zunehmend schwieriger, Baden aus hygienischen Gründen unmöglich: Fluß oder See werden zur Kloake.

3. Der Einfluß der Makrophyten auf die **Sedimentbildung** erfolgt einerseits, wie besprochen, über die Produktionsintensität, andererseits kann es in kalkreichen Gewässern, also mit hohem Gehalt an leicht löslichem Calciumbicarbonat, durch photosynthetischen Entzug von Kohlendioxid zur Ausfällung von schwerlöslichem Calciumcarbonat kommen (temperaturabhängiges Gleichgewicht von $Ca(HCO_3)_2 \leftrightarrows CO_2 + CaCO_3 + H_2O$). Dies hat kleinflächig Bedeutung für die Tuffgesellschaften des Cratoneurion (s. S. 166).
4. Makrophyten erhöhen die **Zahl ökologischer Nischen** im Gewässer auf folgende Weisen:
   a) Sie tragen den für die biologische Selbstreinigung wichtigen Aufwuchs.
   b) Sie bieten Lebensraum für eine Vielzahl beweglicher Tiere.
   c) Sie bilden Fischbrutstätten, da sie die Strömung bremsen; günstig ist auch die lokale Sauerstoffproduktion durch Photosynthese.
   d) Sie hemmen Sedimentbewegung.

4. Klasse: Charetea (fragilis), Chara-Gesellschaften, Armleuchteralgen-Gesellschaften

Obwohl die Thallophyten-Gesellschaften an sich nicht in unsere kurze Darstellung einbezogen werden können, sei an dieser Stelle eine Ausnahme gemacht, denn die Charophyceen-Gesellschaften lassen sich einerseits zwanglos anfügen, andererseits vermitteln sie zu sonstigen Algen-Gesellschaften. Außerdem erlauben sie eine Reihe allgemeinbiologisch wichtiger Schlüsse. Diese Grünalgen nehmen ja dank ihres Kormophyten-konvergenten Bauprinzips eine Sonderstellung in morphologischer und ökologischer Hinsicht ein (s. STRASBURGER 1991 u. Abb. 10). So treten sie denn nicht nur in reinen Beständen als sog. Grundrasen, sondern auch in Mischung mit Höheren Pflanzen auf. Mit fadenförmigen Einzelzellen (Rhizoiden) im Substrat verankert, tragen die chlorophyllarmen Achsen quirlige „Blätter" (Phylloide), diese zur Überdauerung befähigte „Früchte". Die Wände vieler Arten sind kalkinkrustiert. Biologisch wichtig ist die vegetative Vermehrung durch Brutknospen und austreibende Achsenfragmente.

Standortsökologie und Syndynamik

Die Böden sind stets feinkörnig, also sandig oder schlammig. Bevorzugt werden wenig turbulente, meist stehende Gewässer, doch wird (wohl nur oberflächlicher) Wellenschlag ertragen. Solche Pflanzen werden als **rheoxen** (Gegenteil: rheobiont) bezeichnet. Daß starke Wasserbewegung ein limitierender Faktor ist, versteht sich, da die Armleuchteralgen nur locker befestigt und, soweit verkalkt, brüchig sind.

Charetea-Gesellschaften stoßen im Sublitoral bis mehr als 20 m (Rekordmeldung: 65 m) Tiefe vor. Daß sie unter sonst gleichen Bedingungen tiefer gehen als Phanerogamenbestände, läßt sich schon daraus verstehen, daß sie weniger nicht-assimilierendes („heterotrophes") Gewebe besitzen als Kormophyten. Nimmt man gleiche Lage des Lichtkompensationspunktes für die grünen Teile der Pflanzen an, so müssen die



Abb. 10: *Chara hispida*-Rasen, reich mit Gametangien besetzt, in einem flachen Wasserloch. Bei Schwenningen/Baar; Juli 1980.

Überschüsse der Photosynthese für längere Zeit ausreichen, die Pflanze kann folglich noch bei geringeren Lichtintensitäten existieren. Eine andere Deutung bietet die Annahme, Höhere Pflanzen seien durch den Überdruck des Wassers oder von Gasen in Tiefen unterhalb von 10 m ausgeschaltet (s. dagegen S. 62).

In der Regel sind die Gesellschaften oligo- bis mesotraphent; viele sind an kalkreiche Gewässer gebunden. Forsberg (1965a) und Melzer (1976) fanden eine Korrelation zu niedrigen Phosphatwerten; die Grenzwerte der Vorkommen lagen sowohl in Skandinavien als auch in oberbayerischen Seen bei 20 µg P/l (s. Abb. 15, S. 95).

In Tümpeln, frisch ausgebaggerten Kiesgruben und ähnlichen Freiräumen gibt es Characeen als Pioniere, die sich rasch vegetativ vermehren. Krause (1969) gibt als Jahresproduktion solcher „versunkener Städte" bis zu 130 dt/ha an, wovon allerdings 75 % Asche sind, größtenteils $CaCO_3$; meist liegen die Werte um immerhin 22 dt/ha organischer Trockensubstanz pro Vegetationsperiode. *Chara foetida* kann sogar ein lästiges Reisfeld-Unkraut werden (Hejný 1960).

Unerklärt ist das intermittierende „Dann- und Wann-Auftreten" mancher Arten; selbst wenn sie jahrzehntelang als verschollen zu gelten hatten, können sie schlagartig an einem geeigneten Wuchsort in Menge auftauchen, aber ebenso plötzlich erlöschen. Erstaunlich, aber doch erklärbar ist das (nicht nur Characeen betreffende) Wiederauftauchen verschollener Arten nach vielen Jahrzehnten an jungen, für sie geeigneten Standorten, falls sie früher in nächster Umgebung lebten. Krause (1979) berichtet über solche Fälle; sie beweisen, daß langlebige Diasporen, in der Regel Samen, bei den Characeen verkalkte Oosporen, im Boden überdauert hatten. Für Pflanzen ephemerer Lebensräume ist der Aufbau einer Samenbank eine erfolgversprechende Stra-

tegie (s. auch S. 109). Die Kenntnis der genauen Lage alter Fundstellen ist deshalb für den Naturschutz durchaus von Belang.

Den geschilderten Standorten ist eines gemeinsam: geringe Konkurrenz durch andere Algen und Höhere Pflanzen. In der Tat bringt starker Aufwuchs die Characeen zum Absterben; gleiches dürfte für die Beschattung durch kräftige Dikotyle gelten. Beide Gruppen aber gedeihen in eutrophen Gewässern reichlicher. Mit Sicherheit ist es aber nicht ausschließlich der Konkurrenzfaktor, der über das Vorkommen entscheidet. Denn im Experiment zeigt sich, daß die Pflanzen in Monokultur bei hohem Phosphat-Angebot im Wachstum zurückbleiben (zit. von Forsberg 1965b). Ob Phosphat-Ionen wirklich direkt hemmen, ist jüngst höchst zweifelhaft geworden; die widersprüchlichen Befunde sind im übrigen an anderen Arten gewonnen worden.

Die Eutrophierung der Gewässer gefährdet die Characeen überall und hat zu starkem Rückgang geführt. Um so erfreulicher, daß Pietsch (1987) sie in mecklenburgischen Seen noch reichlich fand.

Systematischer Überblick

Eine von Krause 1969 vorgeschlagene, 1977 (in Oberdorfer et al.) verfeinerte, vorläufige Gliederung der Charetea sei hier – trotz der Seltenheit der Klasse – in vereinfachter Form wiedergegeben, denn sie verdeutlicht an einem übersichtlichen Beispiel die Abhängigkeit der Gesellschaftsbildung vom Wasser- und Substratchemismus, dies übrigens trotz eines ausgeprägten physiologischen Selektionsvermögens für Ionen. Weiter sei eine bei Spezialisten-Gesellschaften oft auftretende syntaxonomische Schwierigkeit an diesem Beispiel besprochen (vgl. Zosteretea und Spartinetea).

Es lassen sich auf Grund des (allerdings noch unzureichenden) Materials eine Reihe von Assoziationen mit ein bis zwei Kennarten namhaft machen, deren Bestände sehr artenarm, ja oft nur „einartig" sind (von Mikroorganismen wird bei diesen quantitativen Betrachtungen allgemein abgesehen). Nach ökologischer Ähnlichkeit lassen sie sich, wie im Blockschema 2 gezeigt, zu Gruppen verschiedenen Ranges, als Unterverbände, Verbände und Ordnungen bezeichnet, zusammenfassen. Schwierig und teilweise unmöglich ist es jedoch, für diese Einheiten und für die ganze Klasse gute, d. h. treue und zugleich genügend stete Kennarten zu finden. Man könnte daran denken, die Gattungen *Chara* bzw. *Nitella* als Kenntaxa für die Ordnungen zu verwenden, da sie so gut wie ganz auf diese beschränkt sind; für die Klasse, bisher nur sehr schwach durch *Chara fragilis* zusammengehalten, wäre als Kenntaxon die Familie *Characeae* zu erwägen.

Die Ursache dieser grundsätzlichen Schwierigkeit liegt in der Artenarmut der Bestände und zugleich der engen ökologischen Amplitude, d. h. der hohen Spezialisierung von Arten eines bestimmten Verwandtschaftskreises. Versuchen wir beides auf bekannte Gesetzmäßigkeiten der Evolutionsbiologie zurückzuführen und damit zu interpretieren (s. dazu z. B. Osche 1981)! a) Tatsache ist, daß es sich im typischen Falle um einen für Kormophyten extremen, weil nährstoff- und strahlungsarmen Lebensraum handelt. b) Die Characeen sind seit dem Devon als Typ bekannt; sie haben also offenbar die Grenzen ihrer morphologischen Differenzierbarkeit erreicht. Zwar sind sie eine für Thallophyten hochentwickelte Familie, aber diese Grenzen sind hier eng gesteckt, da die überwältigende Mannigfaltigkeit in der epharmonischen Ausgestaltung von Blättern und Wurzeln fehlt; morphologisch sind sie einander sehr ähnlich. c) Das Monardsche (oder Konkurrenz-Ausschluß-)Prinzip besagt: zwei Arten, die um

BS 2

Kl. **Charetea fragilis**
Armleuchteralgen-Gesellschaften

1. O. **Charetalia hispidae**

basiphytisch

2. O. **Nitelletalia flexilis**

mit 2 sich im Säuregrad unterscheidenden Verbänden

1. V. **Charion asperae**

nicht halophytisch

2. V. **Charion canescentis**

halophytisch

1. UV. **Eu-Charion asperae**

ausdauernde Gesellschaften auf sauerstoffreichem Substrat ohne Sapropelbildung

2. UV. **Rhodo-Charion asperae**

ausdauernde Gesellschaften auf sauerstoffarmem Substrat mit Sapropelbildung

3. UV. **Thero-Charion asperae**

einjährige Gesellschaften

alle limitierenden Faktoren konkurrieren, können auf Dauer nicht miteinander existieren. Sie können also nur bei Nischendifferenzierung überleben. Anders ausgedrückt: Je ähnlicher, desto schärfer der Wettbewerb. d) Dann muß man weiter fordern, daß zusammenlebende Arten sich möglichst stark unterscheiden im Hinblick auf limitierende Faktoren. Dies führt zum Prinzip der Kontrastbetonung, des sog. character displacement. Es besagt: Es kommt zu einer lebhaften und in verschiedene Richtung verlaufenden Evolution (Radiation) jener Eigenschaften, die im speziellen Fall die Konkurrenz verringern. e) Da die morphologische Radiation bei den Characeen kaum weitere Möglichkeiten bot, könnten sich stoffwechselphysiologische Eigenschaften differenziert haben, die wiederum nährungsökologische Auswirkungen haben. Dies mag eine Erklärung für die starke Abhängigkeit vom Wasserchemismus sein.

5. Klasse: Utricularietea intermedio-minoris, Kleinwasserschlauch-Gesellschaften

In Schlenken von Flach- und Übergangsmooren, in alten wassergefüllten Torfstichen, Heideseen, auch kleinen Tagebau-Restseen und im Flachwasser-Verlandungsgürtel von Seen in Lücken zwischen Seggenbulten und Röhrichtpflanzen wächst zuweilen ein dichtes Gefilz schwimmender *Utricularia*-Pflanzen, durchsetzt entweder von Bleich- oder von Braunmoosen und vereinzelten Höheren Pflanzen. Zu den carnivoren Wasserschlauch-Arten *U. minor* und *intermedia*, gemeinsam mit *U. neglecta* oder *ochroleuca* (in abnehmender Häufigkeit), gesellt sich an sehr warmen Standorten und fast nur im kontinentalen Gebiet die Droseracee *Aldrovanda vesiculosa*, deren Blätter Klappfallen bilden. Diese Arten und die sie begleitenden Moose treten einerseits in großer Regelmäßigkeit miteinander auf, andererseits überlagern sie so viele verschiedene wurzelnde Gesellschaften und sind auch funktionell so wenig von diesen abhängig, daß sie nunmehr als eigene Phytozönose behandelt werden. Da sie an keine der älteren Klassen zwanglos angeschlossen werden können, müssen sie als eigene Klasse bewertet werden. Die gründlichste Bearbeitung verdanken wir Pietsch (1977), auf dessen Angaben wir uns stützen. Das umfangreiche europäische Aufnahmematerial läßt nur eine Ordnung und einen Verband erkennen (mit den oben genannten Kennarten, zu denen *Sparganium minimum* kommt); dieser zeigt jedoch zwei klare Unterverbände. Der eine, das Sphagno-Utricularienion, wird durch zahlreiche Sphagnen differenziert und besiedelt saure, bicarbonatfreie und sulfatreiche Moorgewässer und Heideseen; der andere, das Scorpidio-Utricularienion, mit zahlreichen differenzierenden Braunmoosen, schließt im circumneutral-basischen, bicarbonatreichen, sulfatarmen Flügel an. Ihnen gehören als relativ häufigste Assoziationen das **Sphagno-Utricularietum minoris** bzw. das **Utricularietum intermediae** an. Schlammiger Untergrund, in den die Moose und Schlammsprosse eindringen und in dem die Turionen überwintern können, ist die Regel. Starke Erwärmung des flachen, stehenden Wassers im Sommer kann zu Temperaturen von 40 °C führen. Wenn trotz einer so weiten ökochemischen Spanne eine Gruppe seltener Arten jeweils nur hier und dann häufig gemeinsam auftritt, wird man nach dem entscheidenden Faktor fragen. Aus Analysen von Pietsch, aus der allgemeinen Kenntnis der Standortsverhältnisse und aus den im Kontakt zu den Utricularieten wachsenden Gesellschaften läßt sich als wahrscheinlicher Minimumfaktor der Stickstoff erschließen (wenn auch gelegentlich toxische NH_4^+-Konzentrationen in Tagebau-Seen vorkommen können). Dafür spricht auch, daß bis auf den Zwerg-Igelkolben alle Kennarten zur an sich seltenen Lebensform der fleischfressenden Pflanzen gehören.

6. Klasse: Littorelletea, Strandlings-Gesellschaften

Diese Klasse hat mit der vorigen die Bindung an oligo- bis mesotrophe Standorte gemeinsam; im Gegensatz zu jener leben ihre Gesellschaften jedoch zum größten Teil amphibisch im Litoral der Seen und – seltener – der Teiche auf kiesigen, sandigen oder schlammigen Böden ohne Sapropel; einige Arten stoßen in den Tiefwasserbereich des Sublitorals vor. Diese andersartige Lebensweise prägt sich auch in der Dominanz einer anderen Lebensform aus: Gerade die bezeichnenden Sippen *Isoetes, Littorella,*

Subularia, Eriocaulon, Pilularia, Lobelia und auch verschiedene *Juncus*-Arten sind vegetativ einander ähnliche, niedrig bleibende, schmalblättrige, aerenchymreiche Rosettenpflanzen, die als Isoetiden zusammengefaßt werden können (Den Hartog & Segal 1964) (Abb. 11). Als Klassencharakterarten können in Europa *Juncus bulbosus, Littorella uniflora,* regional auch *Eleocharis acicularis, Ranunculus reptans* und wenige andere gelten.



Abb. 11: *Isoetes lacustris*; durch Stürme aus dem Seeboden gerissene und dann ans Ufer geschwemmte Pflanzen. Titisee; Herbst 1972. (Photo R. Gumprecht,)

Der Standort ist für Kormophyten ein Grenzstandort; dies mag das wissenschaftliche Interesse an ihrer Ökophysiologie bewirken (s. Tab. 11). Der Besitz einer Mykorrhiza ist für Wasserpflanzen ungewöhnlich und hier als Anpassung an den nährstoffarmen Boden einleuchtend. Eine Sedimentation – und damit ein erhöhtes Nährstoff-Angebot – ist für Isoetiden verderblich, weil sie diese nicht durch Streckung ihrer Internodien ausgleichen können. Sie nutzen intensiv den hohen CO_2-Gehalt des Wassers in den Bodenhohlräumen; dieses Interstitialwasser kann das 5 –100fache an CO_2 enthalten und zu 85 –100 % der CO_2-Aufnahme der untersuchten Isoetiden beitragen; dabei ist die kurze Entfernung zwischen Wurzeln und Blättern sicher günstig. Erstaunlich ist

der Besitz des – an sich für xerotherme Sukkulente, also geradezu ihre ökologischen Gegenspieler typischen – CAM-Syndrom; aber wie bei jenen ist ein Speicher für nächtliche Atmungskohlensäure innerhalb der Pflanze als Anpassung verständlich, findet doch im oligotrophen Milieu keine starke nächtliche CO_2-Anreicherung durch Atmung statt.

Tab. 11: Ökophysiologische Besonderheiten bei einigen Littorelletea-Arten, zusammengestellt nach Boston (1986) und Farmer (1985).

	Mykorrhiza	CO_2-Aufnahme mit Wurzeln	CAM-Syndrom
Littorella uniflora	+	+	+
Isoetes lacustris	–	+	+
Lobelia dortmanna	+	+	–
Eriocaulon septangulare	+	+	nicht geprüft
Pilularia globulifera	–	nicht geprüft	
Subularia aquatica	–		

Tab.12: Vikariierende Arten der Littorelletea in Europa und Nordost-Amerika. (Aus Pietsch 1977, gekürzt.)

Boreal-ozeanisches Nordost-Amerika	**Boreal-ozeanisches Europa**
Elatine americana	*Elatine hexandra*
Hypericum boreale	*Hypericum elodes*
Isoetes muricata	*Isoetes setacea*
Isoetes tuckermani	
Juncus militaris	*Juncus bulbosus*
Juncus pelocarpus	
Juncus subtilis	
Littorella americana	*Littorella uniflora*
Sparganium americanum	*Sparganium angustifolium*

Gemeinsame Arten

Eleocharis acicularis
Eriocaulon septangulare
Isoetes lacustris
Lobelia dortmanna
Ranunculus reptans
Subularia aquatica

Der Arealschwerpunkt der Littorelletea in Europa liegt im atlantisch-subatlantischen Gebiet des borealen und temperaten Gürtels. Ursachen dafür sind zu suchen in den dort häufigen armen Gesteinen und Böden sowie in den im Mittel weniger hohen Sättigungsdefiziten, denen die Pflanzen nach Trockenfallen ausgesetzt sind.

Sehr nahestehende Gesellschaften gibt es in Nordamerika; Tab. 12 zeigt eindrücklich die floristisch-systematische Verwandtschaft. *Ranunculus reptans, Eleocharis acicularis* und *Isoetes setacea* (ssp. *asiatica*) kommen auch in Ostasien vor. So zeichnet sich eine holarktische, circumpolar-disjunkt verbreitete Klasse mit mehreren, den Kontinenten eigenen Ordnungen ab, was im Einklang steht mit den auf S. 49 entwickelten Vorstellungen.

Zu den Strandlings-Gesellschaften gehören überwiegend natürliche Gesellschaften, die über Jahrhunderte hin erhalten bleiben, wenn nicht exogene Störungen eintreten, wobei heute die Eutrophierung und damit die Förderung produktionskräftigerer Konkurrenten des Röhrichts oder der Schwimmblatt- und Laichkraut-Gesellschaften (Klasse 7) an erster Stelle steht. Da alle rd. 20 bisher aus Europa beschriebenen Assoziationen (Dierssen 1975, Pietsch 1977) recht oder sogar sehr selten, alle standörtlich gefährdet, alle wirtschaftlich unbedeutend, viele aber von hohem wissenschaftlichem Wert sind, stellt sich die Frage nach ihrer Erhaltung mit besonderer Dringlichkeit (s. Wittig 1980).

Systematischer Überblick

1. **Isoetetum echinosporae** (= **tenellae**), Stachelbrachsenkraut-Gesellschaft; AC *Isoetes echinospora,* VC *Isoetes lacustris* und andere.
2. **Isoeto-Lobelietum,** Lobelien-Gesellschaft; AC *Lobelia dortmanna.* Beide Gesellschaften bilden im Sublitoral oligotropher Seen auf sandig-kiesigen Böden geradezu „Wiesen". Ihr Schwerpunkt liegt in der borealen Zone; die erste kommt dazu disjunkt in alpennahen Gebirgen vor und ist montan, die zweite siedelt in atlantischen Tieflagen. Die bezeichnenden *Isoetes*-Arten sind auf dauernd submerses Dasein „zugeschnitten". Daß *Isoetes lacustris* am weitesten in die Tiefen geht, läßt sich aus ihrer im Vergleich zu *Littorella* niedrigen Dunkelatmung erklären (Sand-Jensen 1978). Kommt es zur Bildung von Mudde (durch Eutrophierung) oder von Dy (ausgeflocktem Torfschlamm), so verschwinden die Gesellschaften. Dabei ist noch zu klären, inwieweit dies auf die Veränderung der Bodendurchlüftung, des Wasserchemismus oder der Licht- und Raumkonkurrenz durch Algenaufwuchs und höherwüchsige Arten zurückgeht. Die Erhaltung dieser Gesellschaften und damit der *Isoetes*-Arten ist besonders wichtig, da es sich, wie Sporenfunde von Brachsenkräutern ausweisen, in Mitteleuropa um späteiszeitliche Relikte handelt und überdies die Gattung *Isoetes* eine phylogenetisch bedeutende letzte Auszweigung der Klasse der Bärlappgewächse (*Lycopodiatae*) ist.
3. **Eleocharitetum acicularis**, Nadelbinsenrasen; AC die namengebende Art. Die Assoziation sei als häufigste und am weitesten verbreitete erwähnt, reicht doch ihr Areal von Island bis Rumänien und an den Südrand der Pyrenäen. Sie hat die weiteste ökologische Amplitude und greift auch auf eutrophe, sommerlich über mehr als 3 Monate hin trockenfallende Schlammböden an Flüssen oder in Teichen über. So fehlen ihr auch die empfindlichen Arten.
4. **Deschampsietum rhenanae**, Strandschmielen-Gesellschaft; AC *Armeria maritima* ssp. *purpurea* †, *Deschampsia rhenana, Myosotis rehsteineri, Saxifraga oppositifolia* ssp. *amphibia* †. Diese Assoziation ist am Bodensee endemisch. Lang

(1968) konnte an ihr das Schicksal einer späteiszeitlichen Reliktgesellschaft entschlüsseln; da sie außerdem ökologisch gut untersucht ist, sei sie, LANG (1967) folgend, ausführlich dargestellt (vgl. auch LANG 1973/90).

Standortsverhältnisse: Das Deschampsietum rhenanae lebt im oberen Eulitoral auf Kies als Glied eines oligotraphenten Gesellschaftskomplexes. Für den Standort ist bezeichnend, daß das Gelände alljährlich im Sommer meist zwischen Mitte Mai und Mitte Oktober als Folge der Gletscherschmelze in den Alpen überflutet wird. Die steten Gesellschaftsbildner haben dennoch keine strukturellen Anpassungen, wie sie andere amphibische Pflanzen besitzen, z. B. Unterwasser- und Luftblätter. Die Überflutung erzwingt eine Ruheperiode, die aber manchen Konkurrenten fernhält. Immerhin treten als Begleiter *Agrostis stolonifera, Carex panicea* und andere Arten auf, die zeigen, daß schon bei geringen Standortsverschiebungen die Assoziation rasch überwältigt wird.

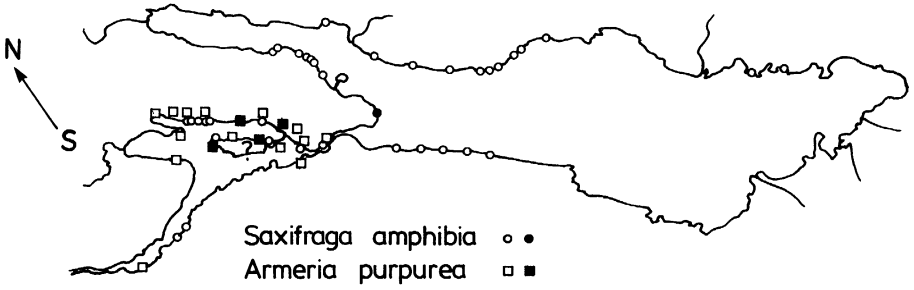


Abb. 12: Die Verbreitung von *Saxifraga oppositifolia* ssp. *amphibia* (Kreise) und *Armeria maritima* ssp. *purpurea* (Quadrate) am Bodensee.

○ □ Fundorte zwischen 1911 und 1967 erloschen,
● ■ Fundorte zwischen 1967 und 1982 erloschen,
? ■ letzter, fraglicher Fundort 1982, 1987 erloschen.
(Nach LANG 1968; ergänzt.)

Nähere Betrachtung verdient das Schicksal der Charakterarten und der Gesellschaft. Die unecht vivipare *Deschampsia rhenana*, mit *D. alpina* nahe verwandt und wohl aus ihr entstanden, kommt nur im Raum Bodensee-Hochrhein vor. *Myosotis rehsteineri,* eine winzige, aber großblütige Sippe aus der *Myosotis palustris*-Gruppe, lebt als ebenfalls gefährdeter Endemit am Bodensee und an zwei weiteren Wuchsorten; möglicherweise kam sie früher an anderen Alpenrandseen vor. *Saxifraga oppositifolia* ssp. *amphibia,* eine nahe Verwandte der arktisch-alpischen typischen *S. oppositifolia*, ist eine Sippe, die bis vor wenigen Jahren am Bodensee endemisch war. Bereits 1967 war sie bis auf ein einziges kümmerliches Vorkommen verschwunden (s. Abb. 12); heute ist sie ausgestorben.

Dies gilt auch für *Armeria maritima* ssp. *purpurea* seit dem Erlöschen ihres weltweit letzten Vorkommens am Bodensee/Untersee; sie stand der alpinen Grasnelke sehr nahe. Pollenfunde von *Saxifraga amphibia* und *Armeria purpurea* selbst oder ihnen

nahestehender Sippen aus dem oberschwäbischen Spätglazial beweisen, daß die heutigen Sippen damals entweder schon im Gebiet existiert haben oder sich doch an Ort und Stelle herausdifferenzieren konnten. Lebensmöglichkeiten, also den heutigen etwa entsprechende Standorte, muß es damals folglich gegeben haben. Nach dem **Aktualitätsprinzip** zu schließen, lagen solche an den Ufern der oberschwäbischen Seen, nachdem der würmzeitliche „Eiskuchen" abgeschmolzen war.

Die anthropogene Abnahme des Deschampsietum rhenanae seit 1960 ist nicht ganz so kraß wie die der empfindlichsten Kennarten; *Deschampsia rhenana* selbst dürfte sich durch ihre Brutknospen leichter neu ansiedeln können als Pflanzen, die Keimlingsstadien durchlaufen müssen. Aber das Verschwinden geeigneter Standorte ist doch alarmierend. Was sind die Ursachen? Eine Rolle spielt sicher die bekannte Eutrophierung des Bodensees; Spülsäume von Pflanzenmassen, anderem Detritus und Zivilisationsmüll überdecken stellenweise die Pflanzen im Uferbereich; mechanische Änderungen wie Uferbauten und Badebetrieb wirkten sich wahrscheinlich nicht weniger aus. Nivellierung der jährlichen Wasserstandsschwankungen wäre für diese standörtlich hochspezifische Assoziation vernichtend.

7. Klasse: Potamogetonetea pectinati, Schwimmblatt- und Laichkraut-Gesellschaften

(Die sprachlich korrekten, allerdings schwerfälligen Namen Potamogetonetea etc. sollen laut Nomenklatur-Code auf Potametea etc. verkürzt werden).

Diese Gesellschaften besiedeln nicht nur ursprüngliche, sondern in hohem Maße auch menschlich beeinflußte Gewässer und zwar sowohl lotische als auch lenitische Biotope. So ist diese Klasse häufig vertreten und dem Aspekt nach jedermann vertraut, gehören doch Seerosendecken und Laichkrautwiesen in Stillgewässern sowie Fluthahnenfußschwaden in Fließgewässern hierher. In Seen pflegen die Gesellschaften einen wasserseitigen Gürtel vor dem Röhricht aufzubauen. Dieser kann nochmals in sich gegliedert sein: Vom Ufer her bis zu etwa 4 m Wassertiefe kann die Teichrose ihre Schwimmblätter noch an die Wasseroberfläche emporschieben; dann ist nur noch submerse oder pleustische Lebensweise möglich. Unterwasserpflanzen kommen jedoch auch im ufernahen Gürtel vor, zumal wenn dieser geschädigt ist; so ist mit übergreifenden Arten zu rechnen.

Wie schwierig diese Klasse zu gliedern ist, zeigt die Vielzahl der Vorschläge; indessen lassen sie alle doch auch, wie gewohnt, Blöcke von verwandten Gesellschaften erkennen, die eben verschieden angeordnet sein können. Einige Ursachen für die praktischen und theoretischen **Schwierigkeiten** (s. auch Wiegleb 1981) sind folgende: Die Wuchsorte guter Bestände sind oft schlecht zugänglich; feinstandörtliche Unterschiede und Grenzen sind häufig schwer zu erkennen; die Identifikation der oft sterilen und dazu phänotypisch ungemein variablen Arten ist oft heikel. Da die Studien vielfach nicht typologische, sondern floristische Ziele verfolgen, ist das Aufnahmematerial nicht so reich, wie es scheint. Die Interpretation von artenarmen Beständen als Sukzessionsphasen, als Relikte, als Fragmente infolge von Unterhaltsmaßnahmen und andres, aber auch die Bewertung von Wuchsformen und Vitalitätsänderungen setzt viel Erfahrung voraus. Eine stärkere Berücksichtigung des Feinmosaiks, besonders der physikalischen Faktoren Strömung, Wassertiefe und Sedimentation, zeigt,

BS 3

Kl. **Potamogetonetea = Potametea pectinati**
Schwimmblatt- und Laichkrautgesellschaften

KC *Ceratophyllum demersum*, *Ceratophyllum submersum*, *Elodea canadensis*, *Myriophyllum spicatum*, *Myriophyllum verticillatum*, *Potamogeton crispus*, *Potamogeton natans*, *Potamogeton pectinatus*, *Ranunculus circinatus*

O. **Potametalia pectinati**
Schwimmblatt- und Laichkrautgesellschaften

OC = KC

1 V. **Nymphaeion albae**
Seerosendecken

VC *Nuphar lutea*, *Nymphaea alba*, *Polygonum amphibium* f. *aquaticum*, *Potamogeton natans* f. *vulgaris*, *Ranunculus aquatilis* (?) u. a.

in eu- bis mesotrophen Stillgewässern, Wassertiefe schwerpunktmäßig 1 - 2 m

Beisp. 1 - 5

2. V. **Potamion pectinati**
Laichkrautwiesen

VC *Elodea nuttallii*, *Potamogeton acutifolius*, *Potamogeton perfoliatus*, *Potamogeton pusillus* u. a.

in eu- bis mesotrophen Stillgewässern, Wassertiefe schwerpunktmäßig 2 - 7 m

Beisp. 6 - 8

3. V. **Ranunculion fluitantis**
Fluthahnenfuß-Gesellschaften

VC *Potamogeton densus*, *Ranunculus fluitans*, *Ranunculus penicillatus*, *Ranunculus trichophyllus* u. a.

in klaren Fließgewässern

Beisp. 9 + 10

daß der vermeintliche Zufall doch vielfach als Standortsabhängigkeit zu verstehen ist (Beispiel: Remy 1994).

Im BS 3 sind 3 recht klare „Gesellschaftsblöcke" aufgeführt; sie sind bisher meist als Verbände geführt worden; doch läßt es sich auch vertreten, die Gesellschaften von salzreichen Gewässern als **Zannichellion palustris** (mit dem **Ranunculetum baudotii**), die amphibischen als **Ranunculion aquatilis** (mit dem Hottonietum) und die der Groß-Pleustophyten als **Hydrocharition morsus-ranae** (mit dem Stratiotetum aloidis) als eigene Verbände zu führen (so Pott 1995a).

Einige der über 30 Assoziationen seien genannt:

Zu **Verb. 1. Nymphaeion albae:**

1. **Myriophyllo-Nupharetum**,Tausendblatt-Teichrosen-Gesellschaft; *Myriophyllum verticillatum* (schwach), *Nuphar lutea* (optimal). Diese Schlamm (Gyttja) bewohnende Gesellschaft ist eutraphent. Da sie in Tieflagen weit verbreitet ist, gibt es neben Subassoziationen auch eine Reihe von Vikarianten (s. S. 40). *Nymphaea alba* nimmt mit der Alterung der Bestände, d. h. mit Anreicherung von Feinsubstanz zu (Kłosowski & Tomaszewicz 1993). Die Nährstoffzeiger *Ceratophyllum demersum* und *Myriophyllum verticillatum* sind für die Diagnose und die Unterscheidung von der folgenden Assoziation wichtig (Abb. 13).
2. **Nupharetum pumilae**, Gesellschaft der Kleinen Teichrose; AC die namengebende Art. Eine Gesellschaft in dystrophen, elektrolytarmen Gewässern mit subarktischem Verbreitungsschwerpunkt, in Mitteleuropa reliktisch.
3. **Hottonietum palustris**, Wasserfeder-Gesellschaft; AC die namengebende Art. In meso- bis eutrophen, beschatteten Altwässern, Gräben, Tümpeln über Schlamm; die Trophie wird durch Differentialarten angezeigt.
4. **Trapetum natantis**, Wassernuß-Gesellschaft; AC die namengebende Art. In eutrophen, oft kräftig verschmutzten Gewässern sommerwarmer Gebiete. In der postglazialen Wärmezeit war die Gesellschaft denn auch geographisch weiter verbreitet; dies bezeugen Reste der von den Steinzeitleuten gern gesammelten Früchte in Pfahlbausiedlungen, z. B. am Federsee, dem sie heutzutage fehlt. Die gegenwärtige Eutrophierung wirkt sich günstig auf die Wüchsigkeit der Wassernuß aus, so daß ihre Rosetten z. B. im Oberrheingebiet riesige, geschlossene Decken bilden können.
5. Vorläufig angeschlossen sei hier das **Stratiotetum aloidis**, die im norddeutschen Tiefland noch häufige Krebsscheren- oder Froschbiß-Gesellschaft; AC *Hydrocharis morsus-ranae* und *Stratiotes aloides*. Sie kommt über oft mächtigen Mudden vor, wobei die Krebsschere bei Eutrophierung bald ausfällt. Wie bei den tropischen *Eichhornia*- und *Pistia*-Herden handelt es sich um großblättrige, freischwimmende Wasserpflanzen, in deren Lücken gelegentlich Wasserlinsen auftreten. Wasserstandsschwankungen kann die Assoziation vertragen, da der Froschbiß nie, die Krebsschere im Alter nicht wurzelt.

Zu **Verb. 2, Potamion pectinati:**

5. **Potametum lucentis**, Glanzlaichkraut-Gesellschaft; AC *Potamogeton crispus, P. lucens*. Häufig in eutrophen Gewässern bis zu 7 m Tiefe; offenbar ebenfalls anthropogen gefördert, da es besonders im Einflußbereich von Siedlungen vorkommt.

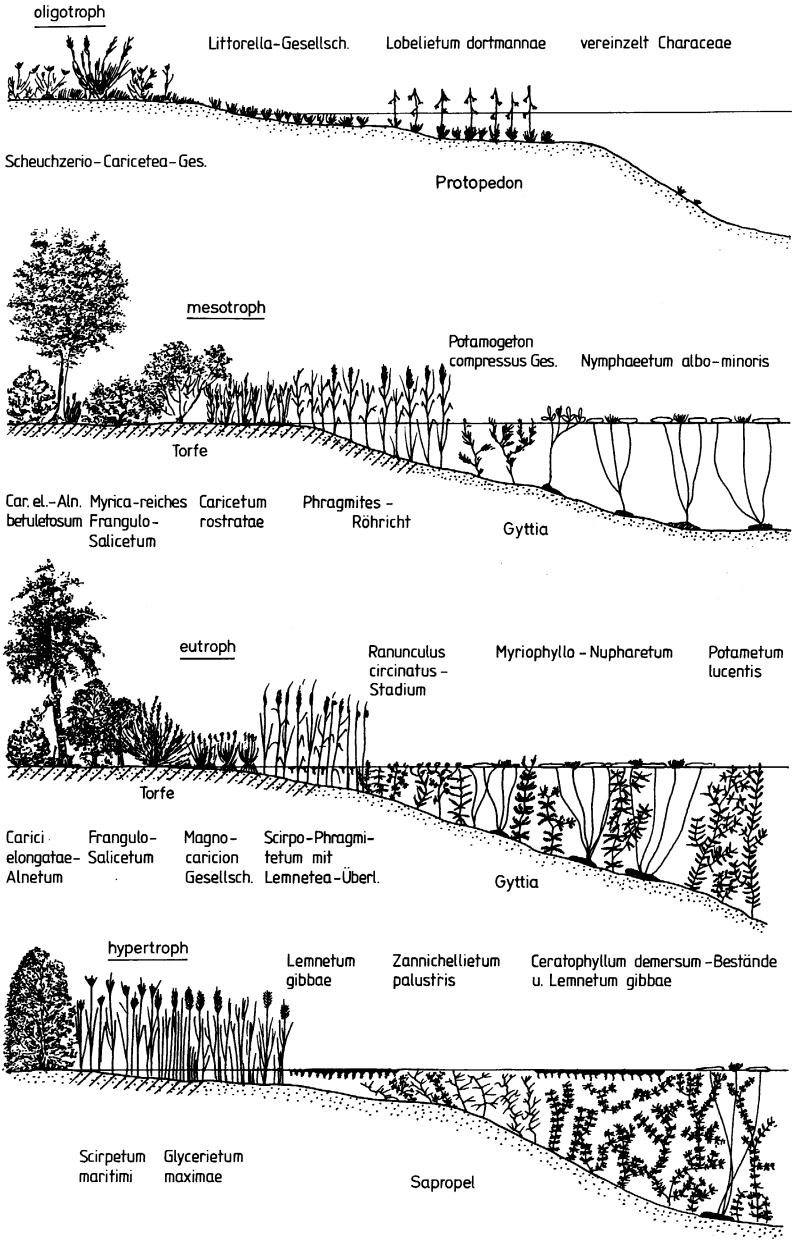


Abb. 13: Vegetationskomplexe verschiedener trophischer Stillgewässertypen in Nordwestdeutschland. (Etwas verändert nach POTT 1983.)

Tab. 13: Die Haupttypen stehender Binnengewässer und ihre Vegetation in Nordwestdeutschland (aus Pott 1983).

Gewässer-typus	pH	mg/l N	mg/l P_2O_5	mg/l Cl	µS	Bodentyp	Wasservegetation	Verbreitung
oligotroph	<4,5	0	0	<10	<100	Proto-pedon	*Littorelletea*- Gesellschaften	nährstoffarme Quarzsand-gebiete
dystroph	<5,0	0	~ 0,5	<10	<100	Dy	*Sphagno-Utricularietea*-Gesellschaften	Hochmoorgebiete
mesotroph	~ 5–7	<1	<0,5	~ 30	<200	Dygyttia Gyttia	Kleinblättrige *Potametea*-Gesellschaften	Sandgebiete und ehemalige Moorgebiete
eutroph	7–8	~ 4,0	>0,5	50	400	Gyttia Sapropel	*Potamion*- und *Nymphaeion*-Gesellschaften	allgemein verbreitet
hypertroph	>8	~ 4–9	5–9	>100	450–1200	Sapropel	Einartbestände von *Ceratophyllum, Zannichellia* etc.	infolge von Nährstoff-anreicherung zunehmend

6. **Potametum graminei**, Graslaichkraut-Gesellschaft; AC die namengebende Art. Auf oligo- bis mesotrophen Sand- und Kiesböden; daher durch Abwassereinleitungen gefährdet.
7. **Zannichellietum palustris**, Teichfaden-Gesellschaft; AC die namengebende Art in der ssp. *palustris*. An hypertrophen Sapropel-Standorten.

Zu **Verb. 3, Ranunculion fluitantis:**

Deutlich weichen die Lebensbedingungen und damit die Pflanzengesellschaften in Fließgewässern von denen der stehenden ab: stärkere Beanspruchung auf Zug, gröberes Substrat, dessen Korngröße von der Fließgeschwindigkeit abhängt, bessere Sauerstoff- und Nährstoff-Versorgung, geringere Temperaturschwankungen und streckenweise hohe Abwasserbelastung. Höhere Fließgeschwindigkeit hemmt den Aufwuchs und die Ablagerung von Feinsediment, was beides infolge der Lichtabsorption die Trägerpflanzen bis zum Absterben schädigen kann. Davon sind Pflanzen mit fein zerteilten, die Strömung bremsenden Blättern (wie die Kleinarten des *Ranunculus fluitans*-Aggregates) weit stärker betroffen als solche mit ganzrandigen, vor allem bandartigen Blättern (wie *Elodea* und die Fließwasser-Modifikation von *Sparganium*) (Remy 1994). Erstere sind denn auch auf ausgeprägt lotische Habitate beschränkt, während letztere weiter ausgreifen (vgl. Pott 1980). Dieser Zusammenhang ist von grundsätzlichem Interesse, lehrt er doch, daß auch scheinbar belanglose Blattformen sich als Anpassungen erweisen können.

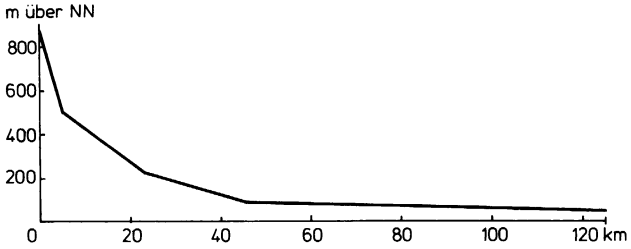
Diese Faktoren ändern sich längs des Flußlaufs, mit ihnen die Pflanzen- und Tierwelt. Seit langem sind die in Abb. 14 für die im Harz entspringende Oker dargestellten **fischereibiologischen Regionen** bekannt, wobei die der Salmoniden durch **kaltstenothermes Wasser** mit hohem Sauerstoffgehalt, die der Cypriniden durch eurythermes Wasser mit geringem Sauerstoffgehalt charakterisierbar ist. Zu den Fischen gesellen sich ebenso bezeichnende Wirbellose; in der Salmonidenregion halten sie dank Saugnäpfen (z. B. Alpen-Planarie) oder abgeplattetem Körper (z. B. Eintags- und Steinfliegenlarven) der starken Strömung stand. Diese begrenzt auch das Vorkommen von Phanerogamen im Oberlauf.

8. **Callitrichetum hamulatae**, Hakenwasserstern-Gesellschaft; AC *Callitriche hamulata*. Dieser aus Süddeutschland beschriebenen Gesellschaft entspricht in Norddeutschland das **Callitricho hamulatae-Myriophylletum alterniflori**. Beide leben in Silikatgebieten und stellen hohe Ansprüche an die Wasserreinheit (Weber-Oldecop 1970/71).
9. **Ranunculetum fluitantis**, Fluthahnenfuß-Gesellschaft; AC *Potamogeton densus* (opt.), *Potamogeton nodosus, Ranunculus fluitans* (opt.). Eine recht weit gefaßte Assoziation rasch fließender Gewässer, besonders gut in Karstquellbächen entfaltet (bisher dort als **Ranunculo-Sietum erecti f. submersi** gefaßt). *Ranunculus fluitans*-Fazies weisen auf deutliche Phosphat-Zufuhr hin.

Zur angewandten Soziologie von Wasserpflanzen

Bioindikation

Die zunächst durch vergleichende Beobachtungen erschlossenen, dann durch Messungen präzisierten Standortscharakteristiken legen es nahe, nicht nur, wie seit 1910



70 ‰	20 ‰	5,1 ‰	0,5 ‰ Durchschnittsgefälle		
Fels		Geröll/Kies	Auelehm	(lehmiger) Sand	Sand
Mittelharz		Harzrand-mulde	Ostbraun-schwei-gisches Hügelland	Burgdorf-Peiner Geest-platten	Aller-Niederung
Forellenregion		Äschenregion	Barbenregion		Bleiregion
Rhitral			Potamal		
Moos-gesellschaften		Ranunculo-Sietum	Sparganio-Potametum pectinati		Übergang z. Nupharetum
Kryptogamen-region		Phanerogamenregion			

Abb. 14: Vegetation und Fischregionen im Verlauf des Harzrandflusses Oker in Abhängigkeit von Gefälle und Substrat. (Nach Weber-Oldecop 1970/71, etwas ergänzt.)

im Saprobiensystem von Kolkwitz und Marsson geschehen, Niedere Wasserpflanzen und Kleintiere zur Kennzeichnung der Gewässergüte, der Wasserreinheit, einzusetzen, sondern auch Höhere Pflanzen und Pflanzengesellschaften. Jedes Lebewesen kann für den Menschen einen **Zeigerwert** haben; seine Sippe muß freilich sowohl innerhalb ihrer Lebensgemeinschaft, als auch im Einzelwuchs auf die entsprechenden Faktoren „geeicht" sein (vgl. S. 31 und 111). Je enger der Spielraum, desto präziser die Aussage. Bei Wasserpflanzen kommen vor allem Wirkungen auf ihren Mineralhaushalt und auf ihren Gaswechsel in Betracht, wogegen der bei den Landbewohnern so oft entscheidende, fein abgestufte Wasserhaushalt keine Rolle spielt. Die Eichung hat in den letzten Jahren gute Fortschritte gemacht. Tab. 13 und Abb. 15 zeigen sehr verschiedenartige Beispiele. Auch auf Faktoren, die nicht in ihrer natürlichen Umwelt vorkamen, wie Tenside und Schwermetalle, sprechen Wasserpflanzen an, wobei die Schadbilder allerdings wenig oder gar nicht spezifisch sind (Kohler 1976). Diese Reaktionsfähigkeit führte zum Begriff **Bioindikator** (s. Arndt et al. 1987). Im weiteren Sinne kann man darunter alle Arten verstehen, deren Verhalten im Gelände wir mit einem oder mehreren Faktoren „zur Deckung bringen", koinzidieren können; das gilt in Mitteleuropa für alle makroskopisch erkennbaren Pflanzen (s. bes. Ellenberg et al. 1991). Im engeren Sinne und meistens meint man Sippen, Artengruppen und Lebensgemeinschaften, welche durch ihr Vorkommen oder Verhalten qualitative oder quantitative Aussagen ermöglichen über Standortsfaktoren, die in der

modernen Industriegesellschaft als Belastung wirken können. Man kann bei einer zu empfehlenden weiten Fassung des Begriffs operational dreierlei Typen aufzeigen:

a) Im Gelände spontan auftretende (oder eben fehlende) **Standortsweiser** (Zeigerorganismen);
b) **Monitoren**, die spontan vorkommen (passives Monitoring) oder eigens ausgebracht werden (aktives Monitoring); sie sollen als „Überwacher und Warner" auf etwaige Veränderungen der Situation aufmerksam machen, sei es direkt, sei es nach chemischer Analyse (Überwachungsorganismen);

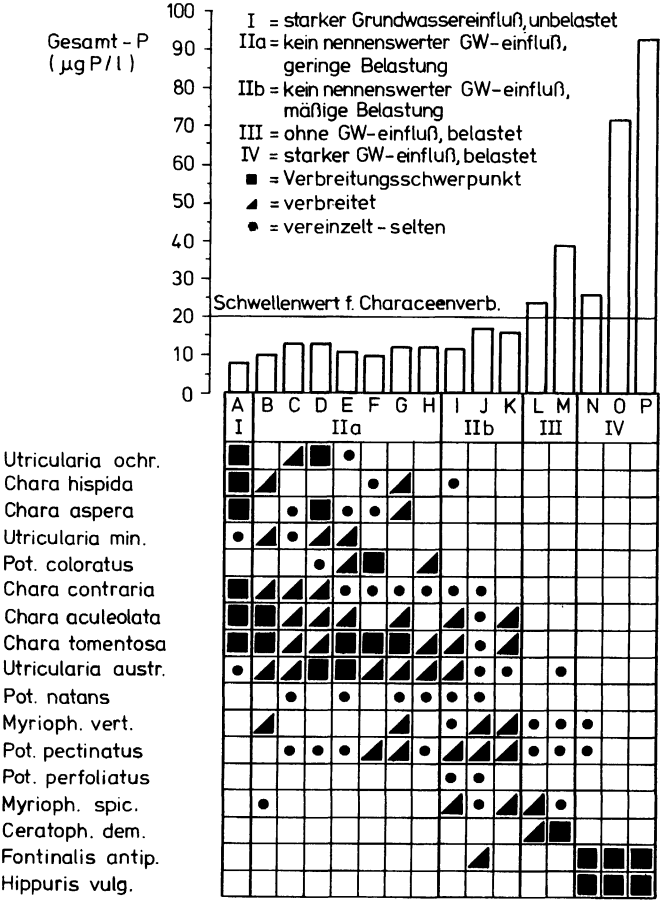


Abb. 15: Der Zusammenhang von Pflanzenverbreitung, Phosphat-Gehalt und Grundwassereinfluß in 16 oberbayerischen Seen. (Nach MELZER 1976.)

c) **Testorganismen**, die den zu untersuchenden Substanzproben ausgesetzt werden und deren Reaktion auf bestimmte Faktoren(komplexe) ausgenutzt wird. Sie fallen in das Arbeitsfeld des Ökotoxikologen.

Eine Kartierung geeichter Pflanzengesellschaften hat erstens den Vorzug aller pflanzensoziologischer Methoden, leicht und rasch flächenmäßige Aussagen zu ermöglichen; dazu kommt zweitens der Vorteil der zeitlichen Unabhängigkeit bei der Kartierung bzw. bei der Entnahme von Pflanzen; beides im Gegensatz zu den im Detail exakteren chemischen Untersuchungsmethoden, die nur zeitlich und räumlich punktuell arbeiten. Achtet man auf ganze Gesellschaften, nicht nur auf einzelne Arten, so sinkt auch die Rolle des Zufalls. Zur gründlichen Erfassung sind oft Tauchkartierungen notwendig (Beispiel Melzer et al. 1987). Während sich die negativen Veränderungen als Schwund von Arten rasch beweisen lassen, setzt der Nachweis von positiven, etwa infolge von verringerter Abwasserlast, voraus, daß sich die Zeigerarten auch ansiedeln konnten, d. h. Diasporen-Zufuhr und Etablierung stattgefunden haben; auch hier liegt eine Grenze der Methode (Beispiel Kohler & Schiele 1985).

Aquatic weeds

In den Tropen sind *Eichhornia crassipes, Pistia stratiotes,* die Wasserfarne *Azolla* spp. und *Salvinia „auriculata"* und andere Arten, die durch vegetative Vermehrung auf Flüssen und Stauseen riesige Decken bilden können, in den letzten Jahren zu lästigen bis katastrophalen Unkräutern geworden. Diese **aquatic weeds** können durch ihre Transpiration die Verdunstungsverluste in Trockengebieten merklich erhöhen (Simulationen ergaben für *Eichhornia crassipes* und *Typha latifolia* Steigerungen bis zum 2,5fachen, der Evaporation einer freien Wasserfläche, Messungen von Herbst & Kappen (1993) in Norddeutschland ergaben das 1,9fache); sie können die Schiffahrt hindern; sie können Kraftwerksturbinen blockieren; sie können Zu- und Abfluß von Bewässerungskanälen verstopfen; sie können, besonders *Pistia,* Brutstätten für Moskitos liefern (umgekehrtes gilt für dichte *Lemna*-Decken in Mexiko, denn diese lassen die Larven nicht mit dem Atemrohr an die Oberfläche durchstoßen). Solche Schadwirkungen überwiegen in der Regel die auf S. 79 geschilderten positiven Funktionen in diesen Ökosystemen.

Die Ursachen der explosionsartigen Ausbreitung sind ebenfalls verschieden: erstens stellt ein Stausee zunächst ein gigantisches biozönotisches Vakuum dar; zweitens entstehen in landwirtschaftlichen Gebieten durch eingeschwemmten Dünger und Abwässer äußerst nährstoffreiche Gewässer, die einen neuen und hocheutrophen Typus von Standort bilden, und drittens mögen im Falle von Fremdlingen zu wenige natürliche Feinde im neuen Areal vorkommen.

Gibt es Möglichkeiten der Abhilfe? Eine mechanische Entfernung wäre eindeutig zu teuer. Für eine chemische Bekämpfung durch Herbizide gilt dies ebenfalls; überdies entstünde durch die toten Pflanzen leicht Sapropel, von der Gefährdung bei Trinkwassernutzung ganz zu schweigen. Um so dringender ist es, Verfahren der biologischen Kontrolle zu entwickeln (Van Zon 1977, ebendort andere Autoren). Aufschlußreich ist der folgende Fall, einer der wenigen, die bisher zum Erfolg führten (Room et al. 1981): *Salvinia „auriculata"* aus Südostbrasilien ist seit etwa 1930 in Reisgebieten von tropischen und subtropischen Ländern aller Erdteile äußerst lästig geworden, besitzt sie doch im Optimum eine Verdoppelungszeit von 2,5 Tagen! 1972 erst erwies es sich, daß *Salvinia auriculata* ein Aggregat aus 4 Arten ist; das neophytische Un-

kraut wurde treffend *S. molesta* Mitchell genannt; seine genaue Heimat war unklar. Man versuchte, einen Rüsselkäfer *(Cyrtobagous singularis)*, der in Brasilien von Salvinien lebt, als tüchtigen Primärkonsumenten und natürlichen Feind einzubringen; vergebens. Erst als man 1978 die autochthonen *S. molesta*-Vorkommen entdeckte und deren *Cyrtobagous*-Tiere nach Australien brachte, gelang es. Man hofft nun in Australien, mit Hilfe dieser Rasse des Käfers ein Gleichgewicht mit niedrigen Populationsdichten von *Salvinia molesta* herbeizuführen.

Ein anderes und vielversprechendes Vorgehen zeichnet sich in Versuchen ab, diese enorme Produktion als „resources out of place" zu nutzen: Verwendung von pestizid- und toxinfreien Wasserpflanzen als Rinderfutter, Haltung von Seekühen oder herbivoren Fischen (Graskarpfen), Nutzung des Proteins für die menschliche Ernährung, aus *Eichhornia* Papierherstellung. (Hierzu s. Bates & Hentgers 1976, Pieterse & Murphy 1980.)

2. Formation: Therophytenreiche Pioniergesellschaften

Unter **Therophyten** versteht man Pflanzen, welche die für sie ungünstige(n) Jahreszeit(en) als Samen, also im resistentesten Zustand der Spermatophyten, überdauern. Der Entwicklungszyklus dieser Pflanzen kann innerhalb weniger Wochen bis Monate durchlaufen werden: viele Arten blühen unter günstigen Bedingungen schon 3 bis 4 Wochen nach der Keimung und haben nach etwa 6 Wochen die Samen ausgestreut. Die Mutterpflanze stirbt danach sogleich ab. In jedem Falle bleibt die Lebensdauer einer Generation unter einem Jahr; man spricht daher auch von **Annuellen**. In der Regel sind die Arten, genetisch bedingt, kleinwüchsig; doch gibt es Ausnahmen, so die aus Nordamerika stammende Sonnenblume, *Helianthus annuus*, und das Indische Springkraut, *Impatiens glandulifera.* Das Wurzelsystem pflegt relativ schwach entwickelt zu sein, die Assimilate werden vorwiegend in die oberirdische Substanz „investiert" (s. z. B. die Abbildungen bei KUTSCHERA 1960). Die Samenproduktion je Pflanze ist natürlich absolut geringer als bei andern Lebensformen, auf die Trockengewichtseinheit berechnet ist sie jedoch hoch. So ist es erklärlich, daß gerade Therophyten als Pioniere plötzlich und in großer Zahl auftauchen können. Auf dem Gradienten von r- zu K-Strategen sind sie die eindeutigen Vertreter des r-Flügels (s. S. 20).

Die „Schlüssel", nach denen die Verteilung der energiereichen Substanzen (das „partitioning") erfolgt, kommen in den Gestalttypen zum Ausdruck. Abb. 16 veranschaulicht dies am Beispiel des therophytischen Schlagflur-Pioniers *Senecio sylvaticus,* der dort nach kurzer Zeit von Ausdauernden verdrängt wird, z. B. eben von dem Hemikryptophyten *Epilobium angustifolium.*

Welche **Standortsbedingungen** müssen für Pflanzen der geschilderten Konstitution günstig sein? Der Vorteil dieser Lebensform ist die Möglichkeit, unter Umständen mehrjährige ungünstige Perioden im Ruhezustand zu überdauern. Dabei braucht die dazwischengeschaltete günstige Periode nur kurz zu sein. Der entscheidende Nachteil ist die Notwendigkeit, bei jedem Start neuen Lebensraum erobern zu müssen. Soweit die Standortsbedingungen, einschließlich menschlicher Einwirkung, auch ausdauernde Arten zulassen, geraten Therophyten in Bedrängnis (s. die Konkurrenzversuche mit *Hordeum murinum,* S. 110) und sind auf gerade konkurrenzfreie Keimplätze angewiesen. Dominanz von Therophyten wird also möglich sein a) an Wuchsorten, die nur kurzfristig günstig sind, b) an Wuchsorten, die zwar langfristig klimatisch günstig sind, von denen aber Ausdauernde durch wiederholte Störungen ferngehalten werden. c) Außerdem müssen Klima- und Bodenbedingungen rasche Substanzproduktion zulassen, in der Subarktis fehlen demgemäß Therophyten (bis auf die kleine Polygonacee *Koenigia islandica*). Wüsten mit episodischen Regen sind ihre absolute Domäne; bei periodischen Niederschlägen treten schon ausdauernde Sukkulente in Konkurrenz (S. 187). Auch in Winterregengebieten wie dem Mittelmeerraum bieten Stellen, die flachgründig sind und im Sommer stark austrocknen, geeignete Standorte. Häufig und für die Praxis wichtig ist die Unterbrechung der allgemeinen Vegetationszeit durch menschliche Störung, z. B. Hacken. Ist der Sommer die ungünstige Jahresszeit, so spricht man von Wintertherophyten, umgekehrt ist es bei Sommertherophyten. Der Ausdruck **Ephemere** meint kurzfristig oberirdisch sichtbare Pflanzen, also neben Therophyten auch solche Geophyten, die rasch einziehen, z. B. Lerchensporn und Schneeglöckchen.

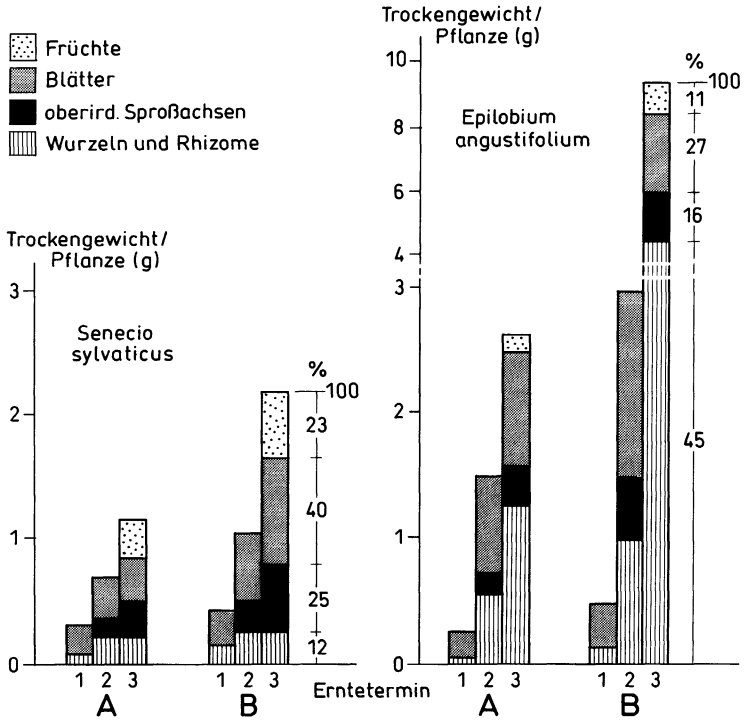


Abb. 16: Biomasse-Verteilung (mittleres Trockengewicht pro Pflanze) bei dem annuellen *Senecio sylvaticus* und der Staude *Epilobium angustifolium*. – **A, B:** steigende Nährstoffversorgung; **A** Boden aus Dünengelände, **B** mit Zusatz von Nährlösung. – **1, 2, 3**: **1** am Ende des Rosettenstadiums, **2** kurz vor der Blüte, **3** im Stadium der Samenreife. (Nach VAN ANDEL & VERA 1977, verändert.)

Es sind also offenbar ganz unterschiedliche ökologische Typen unter den Therophyten zu erwarten. Dies bestätigt die Übersicht über die entsprechenden sieben Klassen in Mitteleuropa:

8. Kl.: Thero-Salicornietea, Einjährige Quellerwatten
9. Kl.: Saginetea maritimae, Küsten-Mastkraut-Gesellschaften
10. Kl.: Cakiletea maritimae, Meersenf-Spülsäume
11. Kl.: Bidentetea tripartitae, Zweizahn-Gesellschaften
12. Kl.: Polygono-Poetea annuae, Einjährigen-Trittgesellschaften
13. Kl.: Stellarietea mediae, Eurosibirische Ackerwildkrautgesellschaften
14. Kl.: Isoeto-Nanojuncetea, Zwergbinsen-Gesellschaften

Bei der folgenden Besprechung möge man die Kriterien für geringe soziologische Entwicklungshöhe im Auge behalten; sie treffen auch auf diese Klassen noch ausgezeichnet zu: lockerer Zusammenschluß der Individuen, geringe Ortsbeständigkeit bei den Segetalfluren (s. S. 108); geringe Wechselbeziehungen zwischen den Gesell-

schaftspartnern, z. B. kaum Wurzelkonkurrenz, keine Parasiten- oder andere Abhängigkeitsverbindungen; geringe ökologische Differenzierung: die Lebensform der Therophyten dominiert, allenfalls treten einige Hemikryptophyten und Geophyten hinzu; ganz geringe, meist sogar fehlende Schichtung; geringe Lebensdauer; geringe standortsprägende Kraft.

8. Klasse: Thero-Salicornietea, Einjährige Quellerwatten

Im Watt oberhalb der Seegraszone, zwischen 40 und 0 cm unter Mittlerem Tidehochwasser (s. S. 70) also im Eulitoral, lebt an der mitteleuropäischen Küste spontan als einzige Höhere Pflanze der Queller, *Salicornia europaea* agg., *Chenopodiaceae.* Meerwärts nur in locker zerstreuten Einzelpflanzen wachsend, schließt er landwärts zu dichten Herden zusammen, in die deichwärts zunehmend Arten der Salzrasen eindringen (s. S. 215) (Abb. 17). Die Obergrenze ist also konkurrenzbedingt, die Untergrenze absolut; die Pflanze verträgt keine dauernde Überstauung. Dazwischen leben Blau- und Kieselalgen auf Sapropel, Gyttja oder Sand. Diese Gesellschaft, das **Salicornietum strictae**, gehört zu den wirtschaftlich wichtigen der Küsten, denn dort, wo die Quellerpflanzen dicht zusammenschließen, wirken sie als Schlickfänger und fördern die Anlandung, so daß man sie auch zur Förderung der Landgewinnung angesät hat. Meist wird das „Feld" zusätzlich durch Faschinen, die Lahnungen, geschützt und der Wasserablauf durch Gräben, die Grüppen, beschleunigt.

Salicornia europaea ist nicht nur halophytisch und toleriert stark wechselnden Salzgehalt des Substrats – Zahlen von 2 bis 140 ‰ der Bodenlösung werden genannt (König 1960) –; die Art ist sogar halophil; Keimung und Entwicklung (z. B. Wurzelbildung) werden durch NaCl-Lösungen in der ½– 1fachen Konzentration des Meerwassers gefördert. Vor überhohen Chloridkonzentrationen im Zellsaft schützt sich die Pflanze, die keinen Absalzmechanismus besitzt, indem sie im Laufe der Ontogenie zunehmend Wasser in die Vakuolen aufnimmt; ihr Sukkulenzgrad, das Verhältnis von Wassergehalt zu Oberfläche, steigt daher von der Keimung im Frühjahr bis zum Absterben im Herbst an. Samen und Herbst-Keimlinge, die aber bei strengem Frost absterben, bilden dann eine wichtige Winternahrung für Strichvögel.

Die Sammelart *Salicornia europaea* ist weit verbreitet und reicht über die europäischen Küsten hinaus an Salzstandorten weit in die Steppen und Halbwüstengebiete hinein. Schon die mitteleuropäischen Populationen sind mindestens 2 Arten mit mehreren infraspezifischen Taxa zuzuordnen, die nicht nur morphologisch, sondern auch physiologisch und ökologisch unterschieden sind (König 1960). Man muß also mit ökotypischer Differenzierung auch im kontinentalen Raum rechnen. Dort dürften weitere Assoziationen der Thero-Salicornietea vorkommen. (Nicht zu unserer Einjährigen-Klasse gehören dagegen die von ausdauernden *Salicornia*-Arten beherrschten Gesellschaften West- und Südeuropas). Quellerfluren von gleicher Physiognomie und mit verwandten Arten gibt es auch in Nordamerika und in Ostasien.

Man fragt sich, ob der Therophyten-Charakter Voraussetzung für das Leben im Gebiet solch periodischer Wasserstandsschwankungen ist. Offenbar erlaubt der Extreme und damit konkurrenzarme Standort diese Lebensform. Die ausdauernde Grasgattung *Spartina* kann solche Standorte jedoch ebenfalls besiedeln; an den tropischen Schlickküsten stockt hier sogar die hochspezialisierte Gehölzformation der Mangrove (s. z. B. Walter & Breckle 1984–91). Dies spricht gegen die Notwendigkeit des Therophyten-



Abb. 17: *Salicornia stricta* bildet die Pioniergesellschaft auf leicht geschichtetem Wattboden am Rande eines Priels; an der Basis der Pflanzen hat sich Schlick abgesetzt. Vor dem von Schafen beweideten Deich auf leicht erhöhtem Gelände wachsen Salzrasen. *Spartina*-Trupps heben sich durch ihren hohen Wuchs vom Salicornietum ab. Insel Nordstrand; Sept. 1982. (Photo A. SCHWABE.)

Charakters. Danach wäre es nur eine Frage des Gen-Reservoirs einer Zone, ob auch ausdauernde Taxa derartige halophytisch-amphibische Arten abgespalten haben. Unsicher wird dieser Schluß für das Nordseegebiet jedoch durch die Tatsache, daß die Mangrove keine durch Eisgang gefährdeten Standorte einnimmt und *Spartina* innerhalb des Quellergebietes nur strömungsgeschützte Stellen. Wir müssen die Frage also offenlassen.

Unser Wissen über die Thero-Salicornietea der deutschen Nordseeküste ist von TÜXEN (1974a) zusammengetragen worden. Aus der einzigen Ordnung mit zwei Verbänden seien drei Assoziationen erwähnt:

1. **Salicornietum strictae**, Echtes Quellerwatt; AC *Salicornia stricta* (= *S. dolichostachya* ssp. *stricta*). Wirtschaftlich wichtiger Schlickfänger im Watt. Im landseitigen Kontakt wachsen Salzwiesen.
2. **Salicornietum** +**decumbentis**, Flugsand-Queller-Gesellschaft; AC *Salicornia stricta* ssp. *decumbens* (= *S. procumbens*). Diese Gesellschaft lebt wahrlich unter Extrembedingungen: Im Sandwatt auf Flächen, die auch im Sommer gelegentlich überflutet, in der Zwischenzeit aber von Flugsand überweht werden; im landseitigen Kontakt bilden sich Strandquecken-Vordünen. Die Bestände sind „einartig", soweit es Kormophyten betrifft. Der Boden kann indessen bis in wenige dm Tiefe

blaugrün-braun-schwarz gestreift sein; in diesem sog. Farbstreifen-Sandwatt leben Blaualgen, die teils autotrophe Chemosynthetiker (Schwefel-Oxidation), teils heterotroph sind. Sie dürften zur Stickstoff-Ernährung des Queller beitragen.

3. **Salicornietum ramosissimae**, Kurzährenqueller-Gesellschaft; AC *Salicornia ramosissima* (= *S. patula* = *S. brachystachya*), *Suaeda maritima* ssp. In kleinen, zeitweise von Salzwasser überfluteten Dellen (vgl. Abb. 18). Trocknen diese aus, so können die Salzkrusten lebensfeindliche „Salzpfannen en miniature" (Gillner 1960) bilden, *Salicornia ramosissima* kommt mit *Suaeda maritima* zusammen auch an entsprechenden Kleinstandorten im Binnenland vor; die weitere Sukzession und die Kontaktgesellschaften sind dort freilich gänzlich anders; so mag genaueres Studium zwei eigene Assoziationen ergeben.

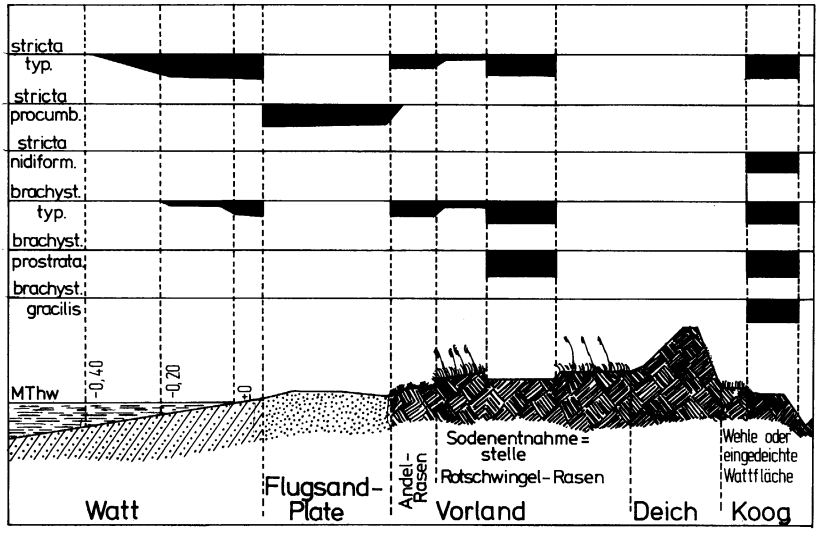


Abb. 18: Das Vorkommen verschiedener Sippen der Sammelart *Salicornia europaea* an unterschiedlichen Biotopen der Nordseeküste. (Aus König 1960.)

9. Klasse: Saginetea maritimae, Küsten-Mastkraut-Gesellschaften

Entlang der europäischen Küsten von Südskandinavien über die Iberische Halbinsel und bis zur Türkei gibt es kleine Flächen, die gelegentlich von Salzwasser durchfeuchtet werden und dann entweder sogleich oder nachdem sie durch Regen ausgesüßt sind, wieder austrocknen. Solche wechselhalinen und zugleich wechselfeuchten Flecken sind z. B. flachgründige Absätze auf Küstenfelsen im äußersten Gischtbereich und kleine Störstellen wie Ameisenhaufen in Salzwiesen. Hier leben die winterannuellen Therophyten, welche die Klasse Saginetea maritimae charakterisieren: *Bupleurum tenuissimum, Parapholis strigosa, Plantago coronopus, Pottia heimii* (Laubmoos), *Sagina maritima* (Tüxen & Westhoff 1963). Ihnen gesellen sich einige Ausdauernde

aus den Kontaktgesellschaften bei, besonders *Agrostis stolonifera* var. *salina, Armeria maritima* und *Festuca rubra* ssp. *littoralis,* die hier entweder ausklingen oder als Vorposten den Abbau der zwergigen Sagineten einleiten. Wenn derartige Spezialistengesellschaften kurzfristig ohne standörtlichen Gradienten mit Gliedern stark abweichender Gesellschaften vermischt auftreten, kann man von **Überlagerungen** sprechen (Definition S. 66).

Von der Nordseeküste ist das **Sagino-Cochlearietum danicae**, Löffelkraut-Gesellschaft, AC *Cochlearia danica,* bekannt geworden. Es ist typisch für offene und dabei festliegende Böden im Grenzsaum des Meeres bei sehr hohen Wasserständen. Oft hat hier der kenternde und damit kurzfristig ruhende Strom Ton abgesetzt; dieser wird später durch Blaualgen und Diatomeen verfestigt und verkrustet dann beim Austrocknen. Dies geschieht nicht alljährlich an exakt der selben Stelle, wenn auch im selben Gürtel; damit „migrieren" auch die Bestände; wir haben es mit einer sog. Pendelgesellschaft zu tun.

10. Klasse: Cakiletea maritimae, Meersenf-Spülsäume

Der holländische Name „vloedmerkgemeenschappen" (Westhoff & Den Held 1969), also „Flutmarkengesellschaften", kennzeichnet den Standort: Wo die winterlichen Sturmfluten Seegras- und Algenstreifen als sehr hohe Tangwälle oder als flache Spülsäume im engeren Sinn aufgeworfen haben, ist ein sich rasch zersetzendes und daher nährstoffreiches Substrat zur Neubesiedlung frei verfügbar. Es ist nur kurzfristig bewohnbar, denn die nächste Sturmflut kann es wegreißen oder überdecken; auch durch Flugsand wird der Standort verändert. Das Chlorid wird binnen kurzer Zeit ausgewaschen. *Cakile maritima* und *Salsola kali* erwiesen sich im Experiment als nur schwach kochsalzresistent, wohl aber sind sie nitrophil (Ernst 1969). Prinzipiell ähnliche, nämlich organische Substrate mit kurzfristigem Salz- und langfristigem, hohem Stickstoffangebot, können an brackigen Flußmündungen und an Salzseen im Binnenland entstehen. Hier überall liegen Standorte der Cakiletea.

Die Klasse ist aus Europa und dem östlichen Nordamerika bekannt geworden; in Ostasien sind ihr die Salsoletea komarovii stellenäquivalent, wie ein Vergleich bezeichnender Arten lehrt (Ohba et al. 1973). Die stellenäquivalenten Gesellschaften auf der Südhalbkugel weichen floristisch stark ab.

Aus den genannten Areal- und Verwandtschaftsverhältnissen muß man schließen, daß diese Spülsaumgesellschaften – ebenso wie die sommergrünen Laubwälder – in der Arktotertiären Flora ihren Ursprung haben und dann wie diese südwärts gedrängt worden sind, wobei sich die Sippen kontinentgebunden differenziert haben. (Leider mangelt es an Aufnahmen aus Nordwest-Amerika.) Die enge Verwandtschaft zwischen dem atlantischen Amerika und Europa wird durch mehrere gemeinsame Arten deutlich, die weniger enge zu Japan durch gemeinsame Gattungen (längere isolierte stammesgeschichtliche Entwicklung?). Diese florengeschichtlich-ökologische Verwandtschaft, die sich auf systematisch einander nahestehende, also vikariierende Arten gründet, wird in knappster Formulierung durch Aufstellung einer Klassengruppe Thero-Salsolo-Atriplicea ausgedrückt. (Ohba et. al. 1973; vgl. S. 49).

Auffallend ist der Reichtum an Chenopodiaceen, einer Familie, die eine große Zahl von Kräutern auf stark gedüngten Böden stellt und insgesamt als nitrophytisch zu bezeichnen ist. Immer wieder findet man auch Ackerwildkräuter anderer Familien in

Tab. 14: Vorläufige Übersicht über bezeichnende ephemere Spülsaumarten in der Holarktis.

Nordost-Amerika		Europa	Japan
Salsola kali	Chenopodiaceae	*Salsola kali*	*Salsola komarovi*
–		*Salsola soda*	–
–		*Kochia hirsuta*	*Kochia littorea*
Atriplex sabulosa		*Atriplex sabulosa*	*Atriplex subcordata*
Atriplex littoralis		*Atriplex littoralis*	*Atriplex gmelinii*
–		*Beta vulgaris* ssp. *maritima*	–
Polygonum raji		*Polygonum raji*	*Polygonum polyneuron*
–		*Euphorbia peplis*	–
Euphorbis polygonifolia		*Euphorbia polygonifolia* (eingeschleppt)	–
Matricaria maritima (eingeschleppt)		*Matricaria maritima*	*Matricaria tetragonosperma*
Cakile maritima ssp. *edentula* (auch in Island)		*Cakile maritima* ssp. *maritima*	–
Cakiletea maritimae			Salsoletea komarovii

Cakiletea-Beständen (s. dazu S. 116). So ist die diploide *Matricaria maritima* – wohl im Zusammenhang mit einer schon eisenzeitlichen Tetraploidisierung – zu der weit verbreiteten, häufigen Ackerpflanze *M. recutita* geworden (s. Willerding 1986).

Die Flora der Spülsäume hat jedenfalls zu unserem Kulturpflanzen-Inventar wesentlich beigetragen: *Beta vulgaris* ssp. *maritima* ist mit hoher Wahrscheinlichkeit diejenige Wildart, von der *Beta vulgaris* ssp. *vulgaris* mit ihren Varietäten Mangold, Futterrübe, Zuckerrübe und Rote Bete abstammt. Die Wildrübe ist eine biotypenreiche, variable Art, die z. B. ein- und mehrjährige Sippen enthält; damit bot ihr Gen-Pool gute Voraussetzungen für die Selektion durch den Menschen. Abgesehen von der morphologischen Ähnlichkeit haben die Kulturrüben die physiologische Eigenschaft mit ihr gemeinsam, bei reichlichem Angebot von NaCl dieses zu speichern; auf gut gedüngten Äckern wird statt dessen intensiv Nitrat aufgenommen.

Als bezeichnende Assoziationen seien genannt:

1. **Cakiletum maritimae**, Meersenf-Spülsaum; AC (regional) *Cakile maritima, Salsola kali.* An der niederländisch-deutsch-dänischen Nordseeküste auf sandüberdeckten Spülsäumen in windexponierter Lage. (Der sprechende ältere Name Cakiletum frisicum ist als geographisches Epitheton gemäß dem Internationalen Code der pflanzensoziologischen Nomenklatur zu verwerfen.)
2. **Atriplicetum littoralis**, Strandmelden-Spülsaum; AC *Atriplex littoralis, Atriplex hastata.* An der Nord- und Ostseeküste auf sandarmen Tangen: auf Braunalgen und Seegräsern, sofern diese in windgeschützter Lage als Wälle oder Decken angespült worden sind.

11. Klasse: Bidentetea tripartitae, Zweizahn-Gesellschaften

Das Gegenstück zu den marinen halophytischen Cakiletea bilden im Binnenland die Bidentetea. Sie kommen, wie der Monographie Tüxens (1974a/78) zu entnehmen ist, in Europa und Ostasien vor. Standorte für die eutraphenten, Meterhöhe erreichenden und mastigen Sommerannuellen bieten sich an den Ufern von Flüssen, Gräben, nichtverdolten Dorfbächen und Abwässern, an Teichen, in Klärschlammbecken und Talsperren, wenn deren Wasserstand im Sommer gefallen ist. Voraussetzung ist, daß Absätze – und seien es dünne Häute – von stickstoffhaltigem Schlamm zurückbleiben, auf denen sich die Bidentetea-Arten als Wärmekeimer und wahrscheinliche Nitrophyten entwickeln können. Wenn auch mit *Bidens frondosa, Bidens connata* und der Ahnensippe der erst in Europa neu entstandenen Ufer-Spitzklette *Xanthium albinum* Neophyten aus Nordamerika am Aufbau beteiligt sind, so ist doch am mitteleuropäischen Indigenat der meisten Arten nicht zu zweifeln. Ähnlich geartete Standorte dürften in der Naturlandschaft nicht gefehlt haben; besonders um Wildtränken muß der Tritt der Tiere geeignete offene Stellen geschaffen haben. Daß der Höhepunkt der Entfaltung der Bidentetea jedoch heute bei uns überschritten ist, läßt sich aus den genannten Standortsbedingungen folgern.

BS 4

Kl.	**Bidentetea tripartitae** Zweizahn-Gesellschaften
KC	*Bidens frondosa*, *Polygonum lapathifolium* ssp. *lapathifolium* u. a.

O.	**Bidentetalia tripartitae** Zweizahn-Gesellschaften
OC = KC	

1. V.	**Bidention tripartitae** Zweizahn-Knöterich-Fluren
VC	*Bidens cernua*, *Bidens connata*, *Bidens radiata*, *Bidens tripartita*, *Polygonum mite*, *Rorippa palustris* u. a.
Beisp. 1 + 2	

2. V.	**Chenopodion rubri** Melden-Ufersäume
VC	*Atriplex hastata*, *Chenopodium glaucum*, *Chenopodium rubrum* + VD
Beisp. 3 + 4	

Systematischer Überblick

Es lassen sich deutlich zwei Blöcke von Assoziationen als Verbände fassen: Das Bidention wächst an Schlammufern stehender Gewässer auf sauerstoffarmem Substrat mit hochanstehendem Reduktionshorizont und wahrscheinlich überwiegender Ammonifikation (vgl. S. 153, ökologische Untersuchungen zum Stickstoffhaushalt fehlen). Auf zumindest oberflächlich gut durchlüftetem Kies oder Sand mit Spülsäumen oder Schlammüberzügen an den Ufern unserer großen Ströme gedeiht das Chenopodion rubri; am schönsten ist es an Rhein, Weser und Elbe entfaltet, wo sich an unverbauten Flußstrecken über Hunderte von Metern im Herbst blutrote Streifen von *Chenopodium rubrum* entlangziehen können, einem auch manche Autobahnstrecke begleitenden Halophyten.

Einige Assoziationen:

Zu **Verb. 1, Bidention tripartitae:**

1. **Polygono hydropiperis-Bidentetum tripartitae,** Wasserpfeffer-Zweizahn-Flur; AC *Polygonum hydropiper.* Es ist die häufigste Gesellschaft der Klasse.
2. **Ranunculetum sceleratі,** Gifthahnenfuß-Flur; AC *Ranunculus sceleratus.* Bei besonders hohem Stickstoff-Angebot an sehr nassen Stellen, z. B. um Rieselfelder.

Zu **Verb. 2, Chenopodion rubri:**

3. **Polygonetum ⁺brittingeri**, Donauknöterich-Gesellschaft; AC *Polygonum lapathifolium* ssp. *brittingeri* (= *P. danubiale*). Charakteristischer Ufersaum an Rhein und Weser; an der Elbe korrespondiert das kontinentalere
4. **Xanthio albini-Chenopodietum rubri**, Spitzkletten-Ufersaum; AC die erstgenannte Art.

12. Klasse: Polygono-Poetea annuae, Einjährigen-Trittgesellschaften

An stark betretenen oder befahrenen Stellen, so in Pflasterritzen bis in die Stadtzentren hinein, an Straßenrändern, auf grusigen Hofplätzen, kommen fast nur noch niederwüchsige Therophyten und einige Kleinmoose vor, diese aber häufig. Welche standortsökologischen Faktoren sind hier für die Auslese auf Therophyten hin entscheidend? Starke Bodenverdichtung mit ihren Folgen für Sauerstoff- und Wasserhaushalt und häufige mechanische Verletzung der Pflanzen wirken gewiß grundsätzlich selektierend, und nur in dieser Beziehung widerstandsfähige Arten sind hier überhaupt lebensfähig. Eine gewisse Schwermetalltoleranz wird hinzukommen müssen (Hellmuth & Schmidt 1990). Sowie der Faktor der mechanischen Verletzung ausfällt, z. B. nach Einzäunung, so ist zu beobachten, daß sich Ausdauernde einstellen. Therophyten sind auch hier also nur Pioniere an einem immer wieder entblößten Standort. Sie haben wegen ihrer kurzen Entwicklungsdauer am ehesten die Chance, bis zur Fruchtreife zu gelangen; ihre Diasporen stehen daher jederzeit reichlicher zur Verfügung als die anderer Pflanzen. Die als Hemikryptophyt aus dem Rahmen fallende *Sagina procumbens* mit den sie begleitenden Moosen ist so niedrig, daß sie durch

Pflastersteine geschützt wird, und bestätigt, daß hier die Selektion der Arten durch Verletzung erfolgt.

Wo solche Verkehrsflächen an städtische oder beweidete, ebenfalls durch „Belastung" lückige Rasenbestände angrenzen, kommt es häufig zu mosaikartigen Verzahnungen und zu Übergängen, meist scharf begrenzt (als Limes convergens, s. S. 221). Dabei greifen *Poa annua* und *Plantago major* am weitesten aus; dies wird verständlich, wenn man die Populationsbiologie dieser Pflanzen betrachtet: *Poa annua* ist eine genotypisch variable (allotetraploide) Art, deren Formenreichtum sich in eine nach kurzer Zeit blühende und kurzlebige, aufrechte ssp. *annua* und eine sich langsamer entwickelnde, ausdauernde, niederliegend-aufsteigende Triebe mit Wurzeln bildende ssp. *reptans* fassen läßt. Die kleinen Horste der annuellen Form werden (meist oder immer?) in den *Polygonum*-Gesellschaften gefunden; in die Ausdauernden-Gesellschaften fügt sich (jedenfalls oft) die ssp. *reptans* ein; wie streng die Bindungen sind, muß noch überprüft werden. Tritt-Wegerich erreicht seine volle Lebenskraft nur dann, wenn er mehrere Jahre alt werden kann. Jedoch ist er phänotypisch plastisch und kann schon nach 6 Wochen Samen bilden, sich also wie ein Therophyt verhalten und auch eine Samenreserve im Boden bilden (s. S. 109) (Hawthorn & Cavers 1976).

Charakterarten höheren Ranges sind z. B. *Matricaria discoidea, Poa annua* ssp. *annua, Polygonum aviculare* in mehreren Kleinarten, *Sagina procumbens*. Ihre Areale zeigen, daß die Klasse infolge Verschleppung der Arten durch den Menschen weltweit verbreitet ist; schon der Verband *Polygonion avicularis* ist holarktisch, wobei jeweils Indigene mit Neophyten zusammentreten, sich also vor unseren Augen junge Symphylogenie abspielt. Südlich des temperaten Polygonion schließen in den einzelnen Kontinenten andere, eigenständigere Verbände an (Oberdorfer 1983).

Bevorzugte Wanderwege für Tritt- und für Ruderalpflanzen (s. S. 108) sind Eisenbahnanlagen, wo sehr verschiedene, dazu überdurchschnittlich warme Standorte angeboten werden (Brandes 1983), wo immer wieder offene, für Pioniere geeignete Stellen geschaffen werden und wo der Transport durch den Menschen mit Waren, mit Erde, mit Baumaterial leicht möglich ist. Der Neophyt *Matricaria discoidea,* in Nordostasien beheimatet, ist ab etwa 1850 zunächst längs der Eisenbahnlinien eingewandert; dank der verschleimenden Fruchtwand konnte die Pflanze mit dem Tritt von Mensch und Tier rasch selbst bis in die subalpine Stufe gelangen. Ähnliches gilt zur Zeit für *Eragrostis minor*, die in warmen Gebieten in Nicht-Bahnhofsgesellschaften, so auf Äcker, ausstrahlt.

Von den zahlreichen, nach Klima und Substrat verschiedenen Gesellschaften seien zwei häufige genannt:

1. **Sagino-Bryetum argentei**, Mastkraut-Birnmoos-Gesellschaft; AC *Sagina procumbens.* Bezeichnend für sandige Pflasterritzen, noch mit winzigen Feinerdemengen überlebend.
2. **Polygono (aequalis)-Matricarietum discoideae**, Vogelknöterich-Kamillen-Gesellschaft; AC die namengebenden Arten. Auf lehmigen Wegen; Nährstoffansprüche etwas höher als bei Ass. 1.

13. Klasse: Stellarietea mediae, Ackerwildkrautgesellschaften, Ackerunkrautfluren

Diese Klasse ist diejenige, welche in Entstehung, Erhaltung und Standortsgestaltung wohl am stärksten dem menschlichen Einfluß unterworfen ist. Die Gesellschaften werden auch, sogar unter Einschluß jener der Gartenunkräuter, **Segetalvegetation** genannt. Sie bilden den Kern dessen, was man umgangssprachlich unter Unkrautvegetation versteht, wozu freilich auch ausdauernde Gesellschaften gehören (s. S. 265). Schon der Begriff Unkraut = unerwünschtes Kraut ist ja anthropozentrisch und wirtschaftsorientiert. Als Unkräuter bezeichnete Wildkräuter sind nicht auf Land- und Gartenbau beschränkt; auch für den Forstwirt gibt es un-liebsame Pflanzen, z. B. die verjüngungshemmenden, dichten Rasen der Seegras-Segge, *Carex brizoides*. Von weltweiter Bedeutung aber sind die Unkräuter da, wo sie mit Kulturpflanzen in Konkurrenz treten und von deren optimaler Nährstoffversorgung profitieren. Seit Jahrtausenden bekämpft der Mensch sie mechanisch durch Jäten, Hacken oder Pflügen; werden doch die ältesten Kulturweizenfunde, die von Jarmo im Irak, auf 6750 v. Chr. datiert, dem oberägyptischen Gerstenanbau werden sogar 18000 Jahre zugeschrieben! Die chemische Bekämpfung begann um 1900 mit ätzenden Düngesalzen und wurde erst nach dem Zweiten Weltkrieg infolge der Entdeckung der Herbizide intensiviert. So wurden und werden durch Vernichtung der Platzräuber immer wieder kurzfristig Stellen geschaffen, die für Therophyten siedlungsgünstig waren und sind; dieser Lebensform gehört denn auch die überwiegende Mehrzahl unserer Ackerunkräuter an. Trotz dieser ausgeprägten Anthropogenität spiegeln die Gesellschaften in den meisten Gegenden noch sehr klar die standörtliche Differenzierung wieder. In einigen Gebieten sind sie jedoch bereits stark nivelliert und auf wenige „zähe", d. h. den verwendeten Herbiziden widerstehende Arten geschrumpft. Dies muß uns anregen, nach der biologischen Rolle der Ackerkräuter im Ökosystem zu fragen; sollte man etwa die Kenntnis ihrer Biologie nutzen, um ihre totale Eliminierung anzustreben? Ob dies ökologisch tragbar, ökonomisch günstig, ob es überhaupt machbar wäre, ist eine andere Frage. Dazu seien im folgenden Tatsachen und Zusammenhänge besprochen, wobei wir den hergebrachten Ausdruck Unkraut mit Vorbehalt beibehalten wollen.

Die Bewältigung der Standortsverhältnisse

Der Lebensraum des Ackers wird bestimmt durch zwei Faktorenkomplexe: die mehrfache Störung der Kontinuität der Entwicklung im Jahreslauf durch Pflügen, Grubbern, Eggen, Hacken oder Jäten und durch die stoßweise Nährstoffzufuhr durch Mist, Kompost, Gülle oder Mineraldünger. Für Rebberge und Gärten gilt dasselbe. Auf Dauer existenzfähig sind hier deshalb nur Arten, die sich schon in der Naturlandschaft an ähnliche Standorte hatten anpassen können. Da die floristische Verwandtschaft der einjährigen Ruderalgesellschaften groß ist (s. BS 5 Sisymbrienea) wird man für sie, die noch kaum ökologisch untersucht sind, entsprechendes annehmen dürfen. **Ruderalpflanzen** sind Arten, die Schutt (lat. *rudus, -eris*), Trümmerplätze, steinige Böschungen, Gleiskörper, gestörte Wegränder und ähnliche zivilisationsbedingte Stellen besiedeln (s. auch S. 265).

Man rechnet mit etwa 650 Arten von Ackerunkräutern (einschließlich „Ungräsern") in Europa. Rund die Hälfte gehört zu den ohnehin sehr artenreichen Familien der

Asteraceen und Cichoriaceen, Brassicaceen, Poaceen und Caryophyllaceen; interessant ist jedoch der überproportionale Anteil der Chenopodiaceen, Amaranthaceen und Polygonaceen, Glieder der Unterklasse Caryophyllidae, denn in dieser ist die Tendenz zur Salzfestigkeit entwickelt – sicher eine gute Präadaptation für stark gedüngte Standorte.

Bei den Unkräutern sind 3 „Großtypen" von Strategien entwickelt, die in Form zahlreicher „Feinstrategien" verwirklicht werden (vgl. WILMANNS 1989a).

Die meisten sind sog. **Samenunkräuter**, Therophyten mit kurzer Generationsdauer und bis zu 4 Generationen pro Jahr. Da die einzelne Wildpflanze (im Gegensatz zur typischen Kulturpflanze) meist über Wochen hin blüht und fruchtet, überlappen sich die Generationen bei solchen Arten, die ganzjährig zur Keimung fähig sind; die Population wird gleichsam immergrün und kann in wintermilden Gebieten das ganze Jahr zu Energiegewinn und Entwicklung nutzen. Die Samenproduktion pflegt außerordentlich hoch zu sein; eine kräftige Pflanze von *Amaranthus retroflexus* kann 500 000 Samen bilden, selbst ein kräftiges Hirtentäschel kann 90 000 erreichen! Dazu ist Langlebigkeit der Samen unter keimungshemmenden Bedingungen die Regel; 20 bis 40 Jahre sind keine Ausnahme. Spitzenkandidaten sind *Chenopodium album* und *Spergula arvensis*, die – glaubhaft geprüft – ihre Keimfähigkeit mehr als 1700 Jahre unter frühgeschichtlichen Resten bewahrt hatten. Der erste Schritt, die Keimung, ist natürlich besonders gut untersucht und zeigt, genetisch bedingt, große Verschiedenheit sowohl zwischen den Arten als auch innerhalb der Populationen. Dazu kommt, daß die steuernden Faktoren je nach Kombination verschieden wirken. Derart variable Reaktionsmöglichkeiten sind verständlicherweise der Erhaltung einer Therophytenart an Störstandorten förderlich. Daher seien weiter unten 3 Beispiele geschildert.

Die zweite Strategie haben die sog. **Dauerunkräuter** entwickelt: Sie behaupten sich als ausdauernde Pflanzen dank stark und rasch regenerierender unterirdischer Organe (als Rhizom- bzw. Wurzelunkräuter). Beispiele sind *Cirsium arvense, Convolvulus arvensis* und *Agropyron repens* (s. Abb. 25, S. 135). Da auch Rhizomfragmente mit Knoten austreiben können, werden solche Pflanzen durch schneidende und rotierende Ackergeräte bei gelegentlichem Einsatz relativ gefördert, bei häufigem führen die Stoffverluste schließlich zum Tod der Pflanze. Sie sind von den Witterungsbedingungen unabhängiger als die Therophyten, da sie bis zu 2 bis 3 m tief wurzeln. Der **Samenbank** *(seedbank)* entspricht hier eine „**Knospenbank**" *(budbank)*.

Evolutionsbiologisch bemerkenswert ist schließlich die dritte Gruppe, die der **crop mimetics**; man kann sie als „Angleichungstyp" den beiden „Widerstandstypen" gegenüberstellen. Sie leiten sich, wie Übergänge beweisen, von Samenunkräutern ab, die konvergent „Tarneigenschaften" entwickelt haben, indem sie Kulturpflanzen in Morphologie und Lebenszyklus imitieren (BARRETT 1983). So wurde z. B. *Echinochloa crus-galli* var. *oryzicola* vegetativ dem Reis täuschend ähnlich und wird daher nicht gejätet. Ging die Mimese allerdings so weit wie bei *Agrostemma githago*, der Kornrade, und einigen andern Unkräutern, vor allem den auf Leinfelder spezialisierten, die kulturpflanzenartig fast geschlossene Kapseln und Samen ohne Keimverzug evoluierten, dann ist bei verbesserter Saatgutreinigung oder gar bei Aufgabe des Anbaus ihr Schicksal besiegelt (KORNAŚ 1988).

Innerhalb dieser „Großtypen" haben die einzelnen Arten durchaus ihren eigenen ökophysiologischen Charakter. Dies zeigten in doppeltem Sinne beispielhaft POPAY & ROBERTS (1970), welche die in ihrer ökologischen Konstitution einander sehr ähnlichen Stellarietea-Kennarten *Capsella bursa-pastoris* und *Senecio vulgaris* vergleichend untersuchten. Beide Pflanzen sind sehr häufig und pflegen, wie auch andere Ackerunkräuter, jeweils schubweise in großer Anzahl zu keimen, besonders unmittel-

bar nach einer Störung wie dem Hacken. Dies macht man sich ja seit jeher bei ihrer Bekämpfung praktisch zunutze. *Capsella* ist ein ausgesprochener Lichtkeimer. In ihrem Falle müssen die Samen einer Kälteperiode unterworfen gewesen sein, ehe sie keimen können. Um die Dormanz (Samenruhe) zu brechen, sind Keimtemperaturen um 4 °C günstiger als hohe; solche fördern jedoch die Entwicklungsgeschwindigkeit; der natürliche Temperaturwechsel ist also durchaus günstig. Werden die Samen einige cm tief im Boden begraben, so keimen sie, u. U. über mehrere Jahre hin, nicht aus, bilden also ein Reservoir, eine Samenbank. Erhöhte CO_2- und erniedrigte O_2-Konzentrationen hemmen ebenfalls. Fördernd wirken Nitrate in der Bodenlösung, wie es am Standort der Fall zu sein pflegt. Bei *Senecio vulgaris* ist dagegen keine Stratifikation (Samenvorbehandlung) zum Bruch der Dormanz notwendig. Die Keimung beginnt daher schon im Herbst. Eine Lichtabhängigkeit ist nur bei hohen Temperaturen nachweisbar; bei tiefen kann ein geringer Prozentsatz der Samen auch im Dunkeln keimen. Die Keimung ist also in komplizierter und artspezifischer Weise von einer „inneren Uhr", von der Temperatur, vom Licht, von der CO_2- und O_2-Konzentration und der Anwesenheit bestimmter Ionen abhängig. Dabei besteht ein und dieselbe Population aus genetisch verschiedenen Individuen.

Schließlich ein Beispiel für die Populationsökologie einer annuellen Ruderalpflanze, *Hordeum murinum* (Davison 1971). Die Mäuse-Gerste ist Kennart des Bromo-Hordeetum (V. Sisymbrion), einer Gesellschaft schwach betretener, nährstoffreicher, warmtrockener Ruderalstandorte. Sie kann sich leicht zu Tritt- oder Staudenruderalgesellschaften weiterentwickeln. Davison beobachtete in England, daß *Hordeum murinum* nie länger als 2 Jahre an der gleichen Stelle vorkam, daß die Population sich also nur dann erhält, wenn stets aufs neue offener Boden besiedelt werden kann. Daß die Mäusegersteflur sich über längere Zeit hin als Dauergesellschaft hält, wie es im Oberrheingebiet z. B. der Fall ist, setzt also offenbar einen ganz bestimmten Störungsgrad voraus, der möglicherweise unter den atlantischen Klimabedingungen Großbritanniens schwieriger zu verwirklichen ist als im submediterran getönten Oberrheintal. Welche experimentellen Befunde machen dieses Verhalten verständlich? Die Dormanz ist so kurz, daß die Keimung schon im Herbst erfolgt. Pflanzen, die erst im Frühling keimen, kommen im gleichen Sommer nicht mehr zur Blüte, da sie durch tiefe Temperaturen zuvor vernalisiert worden sein müssen. Werden junge *Hordeum*-Pflanzen im Winter von einer nur 5 cm dicken Schicht von Laub überdeckt, so sterben sie bis April ab. Beschattet man die blühenden Pflanzen so stark, daß nur noch 25 % relative Lichtintensität herrscht, so bilden sie keine keimfähigen Karyopsen mehr aus. Gleiches muß man annehmen für den Fall, daß im Gelände Konkurrenten Schatten werfen. Die beiden letztgenannten Eigenschaften erklären die auch im Experiment beobachtbare Konkurrenzschwäche der Pflanze (Abb. 19). Umgekehrt ist sie durch die hohe Fruchtproduktion und die rasche Keimung zum Pionier prädestiniert.

Derart eingehende Analysen lassen sich – so aufschlußreich sie sind – natürlich nur für einige wenige Arten durchführen. Doch können genaue vergleichende Geländebeobachtungen auch schon qualitative Korrelationen zwischen Pflanze und Standort aufdecken. Dies ist überhaupt Voraussetzung für sinnvolle Messungen und Experimente, die dann so angesetzt werden müssen, daß eine große Zahl von Arten vergleichend auf wenige Parameter hin geprüft werden können. Dabei ist aus Konkurrenzgründen keine völlige Übereinstimmung zwischen aut- und synökologischem Verhalten zu erwarten (s. S. 31).

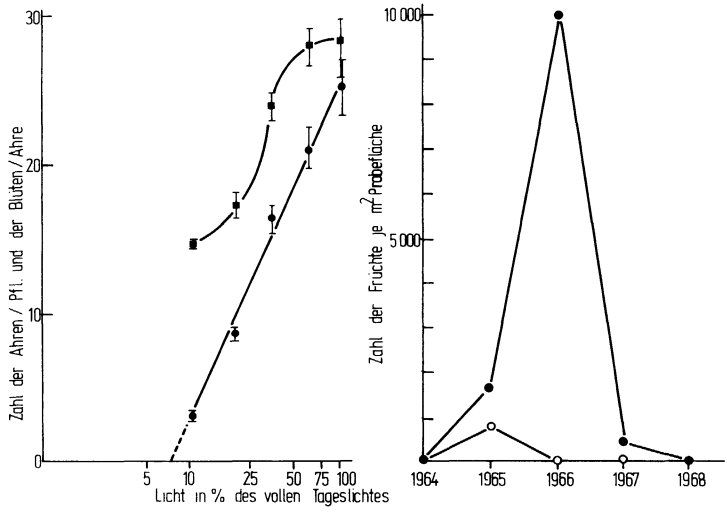


Abb. 19: Ökologisches Verhalten von *Hordeum murinum.* a) Bei Beschattung verringert sich die Zahl der Ähren pro Pflanze ● stärker als die Zahl der Blüten pro Ähre ■. b) die Wirkung des Wettbewerbs: Im August 1964 Aussaat von je 10 Früchten in 1-m^2-Probeflächen; in den folgenden Jahren Bestimmung der Fruchtzahl unter folgenden Bedingungen: ● = Probeflächen 1965 und 1966 durch Jäten von fremden Konkurrenten freigehalten, dann spontanes Eindringen zugelassen; O = 1965 bereits Zusaat von Wiesengräsern und Weißklee. (Aus Davison 1971.)

Ökologischer Zeigerwert

Ackerunkräuter haben sich als **Bioindikatoren** für Bodenreaktion, Stickstoffhaushalt, allgemeine Bodenfeuchte, Krumenfeuchte und Untergrundvernässung (Pflugsohlenverdichtung), Temperatur, in Grenzen auch für Humus- und Phosphatgehalt erwiesen (interessante Beispiele s. J. Tüxen 1958, Hügin 1986). Die vieljährigen Beobachtungen zahlreicher Botaniker, teilweise auch Messungen zum synökologischen Verhalten einer jeden Art lassen sich in einer Kombination **ökologischer Kennzahlen** formelhaft und zweckmäßig ausdrücken und für Berechnungen benutzen. Diese Methode, von Ellenberg schon 1950 für Ackerunkräuter eingeführt, ist von ihm und anderen Autoren später auch auf Grünland- und Waldarten angewandt worden; jetzt liegen versuchsweise Kennzahlen für alle deutschen Arten Höherer Pflanzen und zahlreicher Moose und Flechten vor (Ellenberg et al. 1991). Die Zahlen werden häufig benutzt, daher sei das Vorgehen hier kurz erläutert. Ellenberg selbst warnt – mit Grund – nachdrücklich vor unkritischer Anwendung dieser meist aus Beobachtungen und Erfahrung in bestimmten Gegenden, nicht so sehr aus Messungen abgeleiteten Skalierungszahlen!

Jede Art ist nach ihrem Verhalten gegenüber einem bestimmten Faktor (Licht, Feuchtigkeit, Bodenreaktion u. a.) in eine Skala von (meist) 1 bis 9 eingeordnet worden: Vorkommen bei geringen Werten wurden mit niedrigen Zahlen, große Ansprüche mit

hohen bewertet; indifferente, mit sehr weiter Amplitude also, erhielten ein x. Hinsichtlich des Lichtfaktors z. B. erhielt *Lactuca serriola* die ökologische Kennzahl L 9, *Oxalis acetosella* L 1; der Säurezeiger *Spergula arvensis* hat R 2, das Kalkbodenunkraut *Scandix pecten-veneris* R 8.

Aus den ökologischen Kennzahlen der Arten lassen sich Mittelwerte für einzelne Bestände berechnen (Arten mit x entfallen natürlich) und so die Bestände hinsichtlich der einzelnen Faktoren vergleichen. Man kann die Mittelwerte der Faktoren anschließend auf Meßwerte eichen, also von der qualitativen Artenzusammensetzung auf die Quantität eines Faktors schließen. Durch Berechnung für jeweils mehrere Bestände einzelner Gesellschaften lassen sich auch diese eichen. Eine entsprechende Vegetationskarte gibt dann zugleich die Quantität der einzelnen Faktoren wieder, ist als „Mehr-Faktoren-Karte" zu lesen. Die Korrelation zwischen geeichter Gesellschaft und Faktorengröße wird auch als Koinzidenz bezeichnet (Tüxen 1954). Der Zusammenhang kann dabei durchaus indirekt sein, ein Kausalbezug darf nicht ohne weiteres postuliert werden. Sehr oft wird heutzutage allerdings auf Messungen verzichtet und nur auf Grund der Zahlen, also der Erfahrungen früherer Forscher, geurteilt.

Die Rolle der Unkräuter im Ökosystem

Die Frage danach ist gleicherweise von theoretischer wie praktischer Bedeutung, denn von der Antwort wird wesentlich unsere zukünftige Handhabung der **Unkrautbekämpfung** (neuerdings auch U.regulierung genannt) abhängen. Vom wirtschaftlichen Standpunkt aus sind als **Negativa** der Unkräuter alle Wirkungen des Wettbewerbs mit den Kulturpflanzen zu sehen:

1. Entzug von Nährstoffen; Entzug von Wasser (der Verbrauch von Acker-Senf soll 2,6mal so hoch sein wie der von Gerste); Entzug von Licht bei raschem Jugendwachstum.
2. Ferner verhindern kletternde Unkräuter wie die Acker-Winde, daß sich niedergeschlagenes Getreide wieder aufrichten kann; lästig ist auch die Verfilzung bei der Ernte.
3. Verändertes Mikroklima kann zu stärkerer Schädlingsanfälligkeit führen.
4. Schließlich sind manche Unkräuter Wirtspflanzen von Kulturpflanzenschädlingen, z. B. wird Acker-Senf von *Plasmodiophora brassicae,* dem Erreger der Kohlhernie, sowie vom Rapsglanzkäfer und anderen tierischen Cruciferenschädlingen befallen; dies ist indessen, wie wir später zeigen werden, nicht unbedingt als schädlich einzustufen.

Ausmaß und Bedeutung dieser einzelnen Effekte sind natürlich art- und standortsspezifisch.

Gleiches gilt für die folgenden **Positiva**, die sich freilich weniger leicht quantitativ fassen lassen als etwa eine Ertragsdepression.

1. Unkräuter durchwurzeln und beschatten den Boden zwischen den Zellen und fördern Mikroorganismen und Tiere und die durch diese bewirkte Krümelstruktur, sie fördern also die Gare.
2. Sie bewirken Erosionsschutz bei lange Zeit „offenen" Kulturen (wie Mais) und bei Hangneigung (wie oft bei Reben). Dort kann durch niedrigen Bewuchs überdies die Befahrbarkeit der Rebgassen erleichtert werden.
3. In der Dauerkultur Reben, die ja ortsweise über Jahrhunderte besteht, der Stock 20 bis 30 Jahre lang, läßt sich am besten ein bestimmter Unterwuchs halten, sei

es eine Einsaat, sei es spontane sog. **natürliche Begrünung**. Diese soll in Trockenjahren möglichst wenig Wasser entziehen, aber dennoch neben den genannten weitere günstige Wirkungen entfalten: Es scheint, daß deren rasche Aufnahme von Düngergaben, die dann nach Abbau der Unkräuter allmählich freigesetzt werden, zum Rückgang der gefürchteten Stiellähme der Reben führt. Auch wurde ein Rückgang von Chlorose in feuchten Jahren bemerkt, der aber auch auf bessere Gare zurückgehen könnte.

4. Grundsätzlich gilt: Wildpflanzen sind wichtige Gen-Reservoire, die im Hinblick auf zukünftige Nutzungsmöglichkeiten erhalten bleiben müssen. Eine ganze Reihe von Unkräutern sind z. B. Heilpflanzen, so *Matricaria chamomilla, Tussilago farfara, Equisetum arvense*. Es sei auch an das Beispiel *Beta maritima – vulgaris* erinnert. Unser Kulturroggen, *Secale cereale*, ist als Unkraut aus dem Orient nach Mitteleuropa vorgedrungen und hier erst unbewußt, dann bewußt gezüchtet worden.
5. Wichtige Aspekte steuern die Forschungen zur **biologischen Schädlingsbekämpfung** bei (s. Krieg & Franz 1989). Gründliche Beobachtungen zeigen, daß etliche Schädlinge, z. B. Spinnmilben in Hopfengärten, sich zunächst an „Un"kräutern gütlich tun und erst bei hohen Populationsdichten auf die Kulturpflanze übergehen. Der wichtigste und mutatis mutandis auch für andere Ökosysteme gültige Zusammenhang ist der folgende, der hier als zukunftsweisend ausführlicher dargestellt sei (vgl. S. 308).

Es gibt Schlupfwespen, Raupenfliegen und andere Insektengruppen, deren Larven als Parasiten in Eiern und Larven von Kulturpflanzenschädlingen leben, wodurch **spontane Schädlingsregulation** geschieht. Die meisten dieser Parasiten (genauer: Raubparasiten = Parasitoide) haben mehrere Generationen im Jahr, benötigen also langfristig Wirte. Von jeder einzelnen Wirtsart stehen jedoch nur über kurze Zeit hin Eier zur Parasitierung zur Verfügung. Wenn keine Eier von Schädlingen an Kulturpflanzen belegt werden können, muß ein Ausweichen auf Schädlinge an Wildpflanzen möglich sein, wenn die (für uns nützliche) Parasitenart erhalten bleiben soll. Als Träger von zwischenzeitlichen Wirten können ebenso oder mehr noch Unkrautarten dienen, die rings um das Ackergebiet wachsen; auch sie gehören in dieser Beziehung mit zum Agro-Ökosystem. Die Argumentation gilt also auch für Ruderalpflanzen, Böschungsbewohner, Saumpflanzen, allgemein für kleinflächig eingesprengte Gesellschaften. In die gleiche Richtung weist die Tatsache, daß die Imagines der genannten Nützlinge sich von Nektar und Pollen ernähren; nur reiche Tracht ermöglicht ihnen hohe Eizahlen und damit hohen Parasitierungsgrad. Die auf diese Weise zu erklärende natürliche Regulation in einem anthropogenen, artenreichen Ökosystem veranschaulicht Abb. 20 für Obstgärten mit Grünland-Unterwuchs. Eine schematische Darstellung des Prinzips gibt Abb. 21. Dies Beispiel kann uns auch mahnen, daß wir noch viel zu wenig über die biologischen Zusammenhänge im Ökosystem wissen und schon deshalb keinesfalls einzelne Glieder ausmerzen dürfen.

Folgerungen: Zur Entstehung einer Ackerbiozönose gehört von jeher der Kampf gegen ein Überhandnehmen von Unkräutern; dies geschieht durch physikalische Maßnahmen wie **Bodenbearbeitung** und **Saatgutreinigung** und zunehmend durch **Herbizide** (weed-killer), von deren Wirkung Mahn (1973) ein Schema gibt. (Zusammenfassende Darstellungen bei Heitefuss 1987 und Koch & Hurle 1978.) Der Einsatz von Herbiziden muß heute diskutiert werden, denn weder das ökologische noch das wirtschaftliche Optimum sind bisher verwirklicht. Die grundsätzlich mit Biozid-Einsatz verbundenen Probleme der ungenügenden Spezifität der Wirkung, der Persistenz und

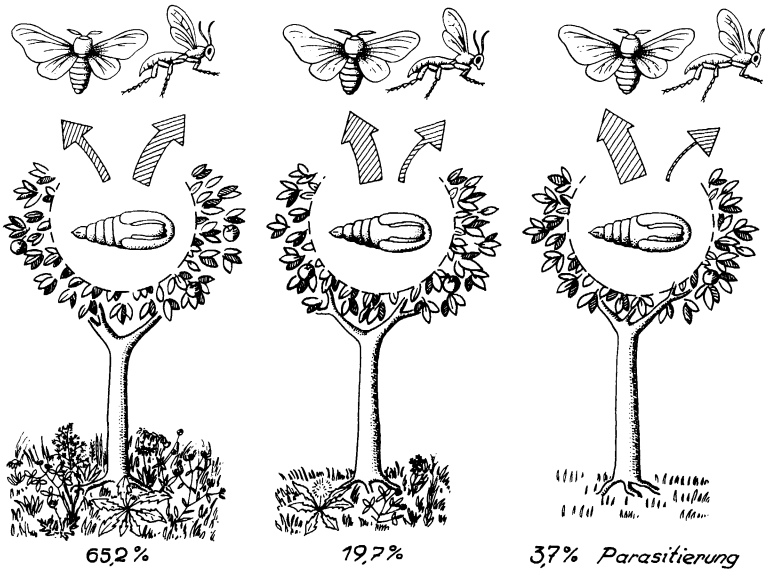


Abb. 20: In 3 Gruppen von je 5 Obstgärten mit sehr krautreicher (links), mäßig krautreicher (Mitte) bzw. hauptsächlich aus Gräsern (rechts) bestehender Feldschicht wurde der Parasitierungsgrad der Puppen des Amerikanischen Ringelspinners *(Malacosoma americana)* bestimmt. Die Zahlen der auf diese Weise getöteten Schädlinge sind eingetragen. Der Apfelwickler *(Carpocapsa pomonella)* war zu 33,6 % bzw. 7,1 % parasitiert. (Entwurf ZWÖLFER, nach LEIUS, Can. Entom. 99, 1967.)

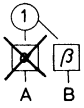
der Resistenz treten auch bei den Herbiziden auf, wenn auch meist nicht in dem Ausmaß wie bei Insektiziden.

Für 1979 wurden von der Biologischen Bundesanstalt rund 350 Präparate als im Handel befindlich genannt. Sie sind in chemische Gruppen zu klassifizieren, die dementsprechend verschieden sind hinsichtlich Aufnahme-, Transport- und Wirkungsmechanismus, Bodensorption, Abbauprodukten, -geschwindigkeit, Wirkungsdauer und -spektrum. Es können z. B. Bodenherbizide sein, die vor der Saat eingebracht werden und keimende Unkräuter vernichten, oder Blattherbizide; sie können über Wurzeln oder Blätter aufgenommen werden; sie können in der Pflanze geleitet und verteilt werden (systemische Wirkung haben) oder Kontaktherbizide sein; es können Biomembranen zerstört, die oxidative Phosphorylierung, die Photosynthese, der Nukleinsäurestoffwechsel gestört werden; die Wirkung kann sich auf Dikotyle oder Monokotyle, auf beide Taxa oder auf bestimmte Gattungen beziehen oder solche aussparen (Total- bzw. Selektivh.); sie können für Warmblüter harmlos oder toxisch sein; ihr Abbau kann rasch oder verzögert erfolgen. Der Einsatz von Herbiziden hat nicht nur zum Rückgang vieler Arten – gänzlich unnötigerweise auch von Ruderalpflanzen der Städte – beigetragen, sondern auch zur Förderung gewisser widerstandsfähiger Arten geführt, die dadurch zu **Problemunkräutern** geworden sind. Unmittelbar augenfällig wird das

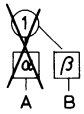


Konsument 2. Ordn. (natürl. Feind)
Konsument 1. Ordn. („Schädling")
Produzent = Pflanze (Kulturpfl.)

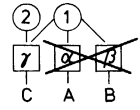
Fall 1: Spezif. Bekämpfung von α → starke Dezimierung. von 1 → Feindpotential von α minimal



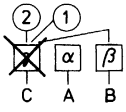
Fall 2: Spezif. Bekämpfung von α → Ausweichen von 1 auf β möglich → Feindpotential von α weiterhin vorhanden



Fall 3: Unspezif. Bekämpfg. von α → Schädigung auch von 1 → Zunahme von Schädling β



Fall 4: Spezif. Bekämpfung von α + β → Dezimierg. von 1, aber Ausweichen auf γ möglich → Feindpotential von α und β bleibt in eingeschränktem Umfang erhalten



Fall 5: 1 ist zeitweise auf γ angewiesen; spezif. Bekämpfung von γ oder C → starke Dezimierung von 1 → Feindpotential von α und β minimal

Abb. 21: Schema des Effekts spezifischer und unspezifischer Schädlingsbekämpfung mit und ohne Ausweichmöglichkeit.

an den Unkraut-Hirsen und den Winden im Mais, die durch mehrjährigen Einsatz von Triazinen in Monokulturen selektiert wurden. Eine solche rezente Gesellschaftsevolution findet leicht statt, wenn empfindliche Arten eliminiert und die übrigen dadurch aus deren Konkurrenz entlassen werden: Unkraut-Kompensation. Resistenz in einem weiteren Sinne kann von vornherein gegeben sein und verschiedene Ursachen haben: morphologisch-anatomische Eigenarten wie senkrechter, glatter, wachsüberzogener Stengel bei *Allium*-Arten oder geschützter Vegetationskegel bei Gräsern; sie kann stoffwechselphysiologisch bedingt sein dank des Besitzes abbauender Enzyme, sie kann aber auch durch Lebensrhythmus und Strategie der Pflanze zustandekommen: so schieben sich die winterannuelle *Cardamine hirsuta* und wintergrüne Geophyten in Weinbergen zwischen die Stör- und Spritzperioden, und *Convolvulus arvensis* u. a. treiben aus den unterirdischen Speicherorganen nach, auch wenn ihre Blätter durch Kontaktherbizide getötet worden sind (Wilmanns 1989a). Eine Reihe von Arten hat ihre Präparat-spezifische Resistenz aber erst jüngst erworben; solche Biotypen mit adaptiver Resistenz gegen Triazine sind z. B. bekannt von *Stellaria media, Cirsium arvense, Chenopodium album* und *Amaranthus*-Arten.

Auf lange Sicht ist also grundsätzlich eine **integrierte Bekämpfung,** d. h. Einsatz physikalischer und biologischer und nur in Notfällen chemischer Verfahren anzustre-

ben. Für Herbizide zeichnen sich erste Möglichkeiten biologisch günstiger Fortentwicklung ab. So konnten STALDER et al. (1977) die Kompensation zur spontanen Begrünung nutzen: sie unterdrückten in einem Test-Weinberg die lästig angereicherten *Convolvulus*-Arten durch Glyphosat, welches das Auflaufen von Einjährigen nicht hindert. Diese (vor allem *Stellaria media, Veronica persica* und *Lamium purpureum)* wurden daraufhin zu wirksamen Konkurrenten der restlichen Winden und zu guten Bodendeckern ohne die früher übliche arbeitsaufwendige Bodenbearbeitung. – Ein pfiffiges Verfahren haben sich HARTMANN & NEZADAL (1990) ausgedacht: Unkräuter sind Lichtkeimer, wobei ein Hellrot-Stimulus im Sekundenbereich zur Induktion genügt; nächtliche Bodenbearbeitung sollte ihr Auflaufen verhindern. In einem 1982 begonnenen Test, bei dem die letzte Bodenbewegung vor der Saat, das Eggen, jeweils nachts bzw. mittags durchgeführt wurde, betrugen die Unkrautdeckungen auf den beiden Ackerstreifen nach 7 Jahren 2 % bzw. 80 %!

Herkunft und Zukunft der Ackerunkräuter

Bei hochanthropogenen Pflanzengesellschaften wie Ackerfluren und Wirtschaftswiesen erhebt sich die Frage nach der Herkunft ihres Arteninventars. Welche Arten sind indigen, welches sind Adventivpflanzen? (Zur Terminologie s. S. 44). Während der Neophytencharakter dank schriftlicher Urkunden und Herbarbelegen im allgemeinen leicht festzustellen ist, bereitet es Schwierigkeiten, die vor 1500, also meist vor- und frühgeschichtlich eingedrungenen Archäophyten von den Ursprünglichen zu sondern. Funde in Kulturschichten erlauben ja noch keinen Schluß auf Indigenat. Man wird vor allem die Standortsbedingungen beachten müssen: Arten, die reichlich an Standortstypen vorkommen, die bereits in der Urlandschaft existiert haben müssen, wird man als einheimisch ansehen dürfen. Allerdings ist nicht ganz auszuschließen, daß sie diese Standorte sekundär erobert haben. Völlige Sicherheit gewinnt man daher erst, wenn sich die phylogenetische Entwicklungsrichtung feststellen läßt (s. S. 225). Für Unkräuter, die offene und nährstoffreiche Biotope brauchen, waren in der Urlandschaft in der Tat genügend Möglichkeiten verwirklicht: Flußuferanrisse, Spülsäume, Rutschungen, Umgebungen von Tierbauten, Wildtränken u.ä. *Stellaria media, Tussilago farfara, Galium aparine, Senecio vulgaris, Sonchus arvensis* dürfen wir demnach als Indigene werten. Umgekehrt pflegt man als Archäophyten solche Arten zu klassifizieren, für die bei uns keine ursprünglichen Standorte rekonstruierbar sind und die zugleich reichliche Vorkommen im Mittelmeer- und Steppenraum haben. Die auch im Mittelmeerraum verbreiteten Arten *Papaver rhoeas, Sherardia arvensis, Consolida regalis* u. ä. dürften erst mit dem Ackerbau, also im Neolithikum, eingewandert und verschleppt worden sein. Wie kompliziert die Sachlage sein kann, zeigt das Beispiel der Kornblume. *Centaurea cyanus* ist nach Pollenkörnern eindeutig identifizierbar; subfossile Funde wurden von WILLERDING (1986) zusammengestellt und beweisen, daß die Pflanze in den spätglazialen Kältesteppen Mitteleuropas durchaus natürlich vorkam. Aus der Zeit der dichten Bewaldung fehlen Pollenfunde fast ganz; erst der aufkommende Ackerbau ließ die Pflanze häufiger werden. Wahrscheinlich hat sie also sehr lokal, z. B. an Steilabbrüchen der Ostseeküste, seit der Späteiszeit ausgeharrt; später konnte sie dann von dort und wohl außerdem aus den Steppengebieten wieder vordringen.

Eben infolge ihrer feinen Ansprache auf Standortsfaktoren einschließlich der Bewirtschaftung haben sich die Unkrautgesellschaften in den letzten Jahrzehnten rapide verändert. Die Ursachen liegen in den modernen Agrarverfahren. Deren Leitlinien

können hier nur schlagwortartig genannt werden: hochrationalisierte Betriebsstruktur, großflächige Monokulturen mit Hochertragssorten von allerdings meist geringer Resistenz, ertragsmaximierende Düngung, präventiver Biozid-Einsatz. Diese Grundsätze wirken sich bis in die Einzelheiten der landwirtschaftlichen Arbeit und damit auf die Biozönosen aus. Durch Vergleich mit soziologischen Aufnahmen aus den letzten fünf Jahrzehnten (z. B. MEISEL & VON HÜBSCHMANN 1976, OTTE 1990) ließen sich quantitative Änderungen auch von „gewöhnlichen" Unkrautarten erkennen, während durch Vergleich mit älteren Floren vor allem die von jeher „bemerkenswerten", weil seltenen Arten erfaßt werden.

Einige Ergebnisse derartiger Studien: Die Besatzdichte mit Unkräutern, ihre Gesamtdeckung, kann, muß aber nicht geringer sein als vor 20 Jahren, da herbizidresistente Arten den freigewordenen Raum nutzen (s. o.) und da Halmverkürzungsmittel lichtbedürftige Arten begünstigen. Die Art-Häufigkeiten haben sich gesetzmäßig geändert, wenn wir auch nicht in allen Fällen eine kausale Deutung geben können. Als Stickstoffzeiger bekannte Arten wurden gefördert, auf nordwestdeutschen Sandböden z. B. *Stellaria media, Polygonum aviculare* und *Cirsium arvense,* wogegen Azidophyten armer Böden wie *Scleranthus annuus, Arnoseris minima* und *Teesdalia nudicaulis* zurückgingen, die beiden letzten bis zur Gefahr des Erlöschens. Zu den gebietsweise bereits verschollenen Arten gehören auch solche der trockenen Kalkäcker, die schon seit langer Zeit selten und teils infolge stärkerer Unkrautbekämpfung, teils infolge der Aufgabe unrentabler Grenzertragsflächen auch außerhalb der Bundesrepublik Deutschland gefährdet sind (z. B. *Adonis flammea, Legousia hybrida, Vaccaria hispanica).* In der Roten Liste (KORNECK & SUKOPP 1988) werden 94 von 266 Arten mit Hauptvorkommen in der Ackerunkraut- und kurzlebigen Ruderalvegetation (entsprechend der Klasse Stellarietea mediae) als regional gefährdet bzw. ausgestorben eingestuft.

Angesichts dieser Zahlen stellt sich die Frage nach den **Erhaltungsmöglichkeiten der Ackerunkräuter** und ihrer Biozönosen („Steckbriefe" und Literatursammlung dazu s. SCHNEIDER et al. 1994). Die Erhaltung der Lebensgemeinschaft als Ganzes ist an die traditionelle Bewirtschaftsweise geknüpft; sie wird daher auf lange Sicht nur in Ausnahmefällen möglich sein. Selbst die Erhaltung der Arten in Botanischen Gärten wird ähnlich wie bei Landsorten von Kulturpflanzen (das sind alte und altbewährte Biotypengemische) besonderer Sorgfalt bedürfen, damit nicht ungewollt Mutanten, z. B. Pflanzen ohne Keimverzug, ausgelesen werden. Erfolgreich waren Versuche des Naturschutzes, die ohnehin lückigen Ackerrandstreifen (gegen Entschädigung für Nutzungsausfall) nicht zu spritzen; 9 selten gewordene Arten tauchten bei SCHUMACHERS Versuchen in der Eifel (1980) wieder auf; sie mußten in der Samenbank überdauert haben. Seither werden in mehreren Bundesländern mit Erfolg sog. Ackerrandstreifen-Programme durchgeführt, bei denen Herbizid-Einsatz und teilweise auch Düngung entfallen; sinnvoll sind sie nur da, wo bis in jüngste Zeit noch ein gutes Artenspektrum vorhanden war.

BS 5

Kl. **Stellarietea mediae**
Ackerunkrautgesellschaften und verwandte Ruderalgesellschaften

KC *Atriplex patula*, *Capsella bursa-pastoris*, *Chenopodium album*, *Geranium pusillum*, *Senecio vulgaris*, *Sonchus oleraceus*, *Stellaria media*, *Tripleurospermum inodorum* u. a.

2. UKl. **Violenea arvensis**

UKC *Anagallis arvensis*, *Lamium amplexicaule*, *Lamium purpureum*, *Myosotis arvensis*, *Polygonum convolvulus*, *Polygonum persicaria*, *Sonchus arvensis*, *Sonchus asper*, *Veronica arvensis*, *Viola arvensis*

an Acker- und Gartenstandorten

1. UKl. **Sisymbrienea**

UKC *Bromus hordeaceus*, *Bromus tectorum*, *Chenopodium strictum*, *Conyza canadensis* u. a.

Pioniergesellschaften
an Ruderalstandorten

1. O. **Sperguletalia arvensis**
Spörgel-Gesellschaften

OC *Anthemis arvensis*, *Raphanus raphanistrum*, *Scleranthus annuus*, *Spergula arvensis*

OD *Arabidopsis thaliana*, *Rumex acetosella*

auf basenarmen Böden

mit den Verbänden 1 - 3

2. O. **Papaveretalia rhoeadis**
Klatschmohn-Gesellschaften

OC *Aethusa cynapium*, *Alopecurus myosuroides*, *Avena fatua*, *Geranium dissectum*, *Papaver rhoeas*, *Sinapis arvensis*, *Thlaspi arvense*, *Veronica persica*

auf basenreichen Böden

mit den Verbänden 4 + 5

3. O. **Sisymbrietalia**
Rauken-Gesellschaften

OC = UKC
2 V in Mitteleuropa:
1. **Sisymbrion officinalis**,
Wegrauken-Ges. auf Lehmböden;
Beisp. 11-15

2. **Salsolion** (kali ssp.) **ruthenicae**,
Ukrainesalzkraut-Ges. auf Sand in kontinentalen Gebieten;

Beisp. 16

1. O. Sperguletalia arvensis			2. O. Papaveretalia rhoeadis	
1. V. **Aperion spicae-venti** Windhalm-Äcker	2. V. **Digitario-Setarion** Hirsen-Äcker	3. V. **Polygono-Chenopodion polyspermi** Gänsefuß-Gesellschaften	4. V. **Fumario-Euphorbion** Erdrauch-Gesellschaften	5. V. **Caucalidion platycarpu** Haftdolden-Gesellschaften
VC *Apera spica-venti*, *Centaurea cyanus*, *Vicia angustifolia*, *Vicia hirsuta*	VC *Digitaria sanguinalis*, *Erodium cicutarium*, *Galinsoga ciliata*, *Setaria pumila*, *Setaria viridis*	VC *Chenopodium polyspermum*, *Cerastium glomeratum*, *Oxalis fontana*	VC *Euphorbia helioscopa*, *Euphorbia peplus*, *Fumaria officinalis*	VC *Consolida regalis*, *Euphorbia exigua*, *Lathyrus tuberosus*, *Lithospermum arvense*, *Neslia paniculata*, *Ranunculus arvensis*, *Valeriana dentata* u. a.
Wintergetreideäcker basenarmer Böden	Hackfruchtäcker basenarmer, sommerwarmer Sandböden	Hackfruchtäcker kalkarmer, frischer Lehmböden	Hackfruchtäcker basen- und nährstoffreicher Böden	Wintergetreideäcker trockener Kalkböden
Beisp. 1 - 3	Beisp. 4	Beisp. 5	Beisp. 6 - 8	Beisp. 9 + 10

Die Verbände 2–4 entsprechen den bisherigen Chenopodietalia albi, die Verbände 1 und 5 den Centauretalia cyani.

Systematischer Überblick

Häufigkeit, standörtliche Differenzierung und wirtschaftliche Bedeutung von Ackerbegleitvegetation machen es verständlich, daß für Mitteleuropa umfangreiches soziologisches Aufnahmematerial vorliegt. Dieses ist von Hüppe & Hofmeister (1990) in einer ganz Deutschland umfassenden Synthese syntaxonomisch aufgearbeitet worden. Wir folgen diesem System; es stützt sich auf mehr als 10 000 Aufnahmen, die in überzeugenden Stetigkeitstabellen kondensiert sind. Die induktiv gewonnene floristische Gliederung (BS 5) läßt sich ökologisch beschreiben und spiegelt die Bedeutung einzelner Faktoren(komplexe) wider. Der wesentliche Unterschied zu den bisherigen Systemen liegt darin, daß Wintergetreide- und Hackfruchtäcker nicht mehr als Klassen oder Ordnungen, sondern erst auf Verbandsniveau geschieden sind. Ihre scharfe Trennung befriedigte nur bei bestimmten Konstellationen, nämlich in sommerwarmen Gegenden ohne regelmäßigen Fruchtwechsel.

Eine große Zahl von Arten ist den einjährigen Ruderalgesellschaften und den Acker- und Gartengesellschaften gemeinsam; diese sind auf dem Niveau von Unterklassen klar getrennt. Deutlich heben sich dann die kalkarmen von den kalkreichen Ackerstandorten ab; dies ist trotz der Düngung unübersehbar. Die Trennung von Gesellschaften in Wintergetreideäckern einerseits, in Hackfrucht- und (nicht ganz so deutlich) Sommergetreideäckern andererseits beruht auf derjenigen Faktorenkonstellation, bei welcher Kulturpflanze und Unkräuter in Wettbewerb zu treten beginnen. Zur Zeit der Wintergetreideaussaat, im Oktober, laufen jene Unkräuter auf, die bei niedrigen Temperaturen unter etwa 10 °C keimen können; Wärmekeimer mit einem Keimungsoptimum bei etwa 20 °C können sich auf dem gleichen Acker nicht mehr durchsetzen, denn zu ihrem Keimtermin im nächsten Mai hat sich das Wintergetreide bereits bestockt, dadurch dicht zusammengeschlossen, und es beschattet stark. Startchancen haben die wärmebedürftigen Arten dagegen in Kartoffel-, Rüben- und Maisäckern; hier erfolgt die letzte Bodenbearbeitung und damit Störung im Mai. Hackfrüchte pflegt man überdies stärker mit Stickstoff zu düngen als Getreide.

Einige Assoziationen (syntaxonomische Stellung s. BS 5):

1. **Teesdalio-Arnoseridetum minimae**, Lammkraut-Gesellschaft; AC *Anthoxanthum aristatum, Aphanes inexpectata, Arnoseris minima.* AD *Teesdalia nudicaulis.* Auf ärmsten Sandböden im Quercion roboris-Gebiet, äußerst selten geworden.
2. **Papaveretum argemones**, Sandmohn-Gesellschaft; AC *Papaver argemone, P. dubium, Veronica triphyllos, Vicia villosa.* Auf ziemlich armen Böden in sommerwarm-niederschlagsarmen Gebieten.
3. **Aphano- (= Alchemillo-) Matricarietum chamomillae**, Kamillen-Gesellschaft; AC *Matricaria chamomilla.* Die häufigste Wintergetreidegesellschaft in Deutschland, da sie zwar kalkarme, aber nährstoffreiche Böden benötigt; bei reichlicher Düngung geht sie über Ton- und Lehmböden hinaus auch auf Sandböden. Ihre standörtliche Amplitude ist weit; die verschiedenen Bodenarten und Feuchteverhältnisse werden durch Trennarten angezeigt.
4. **Setario-Galinsogetum parviflorae**, Borstenhirse-Knopfkraut-Gesellschaft; AC *Galinsoga parviflora.* Weit verbreitet auf gut gedüngten Sandböden. Nahestehend das subatlantische **Spergulo-Echinochloetum cruris-galli**, Hühnerhirse-Gesellschaft.

5. **Chenopodio-Oxalidetum fontanae**, Gänsefuß-Sauerklee-Gesellschaft; AC = VC. Auf sehr nährstoffreichen und gut (bis überreich) mit Wasser versorgten Böden; eine entsprechend häufige Gesellschaft, auch in Gärten und Intensivkulturen vorkommend.
6. **Thlaspio-Fumarietum officinalis**, Erdrauch-Gesellschaft; AC = VC, Zentral- und häufigste Assoziation des Fumario-Euphorbion.
7. **Mercurialetum annuae,** Bingelkraut-Gesellschaft; AC *Mercurialis annua* (dom.), *Erucastrum gallicum.* Auf besonders günstigen, meist Löß-Böden in wintermilder Lage.
8. **Geranio-Allietum vinealis,** Weinbergslauch-Gesellschaft; AC *Allium vineale, Calendula arvensis, Muscari racemosum, Ornithogalum nutans, Tulipa sylvestris.* Diese rebspezifische Unkrautgesellschaft ist durch intensive Bodenbearbeitung in guter Ausbildung selten geworden und am ehesten noch im Elsaß und in Südbaden zu finden, wo sie durch Mulchbetrieb bedroht ist. Die Gesellschaft ist ungemein reich an Zwiebelgeophyten; diese vermehren sich lokal leicht durch Tochterzwiebeln, doch ist der Transport solch grober Diasporen offenbar schwierig; dies gilt auch für die Achänen der Wilden Ringelblume. Die Gesellschaft bildet mit den eleganten Blüten der Wildtulpen eine der schönsten Unkrautfluren überhaupt (Wilmanns et. al. 1989).
9. **Papaveri-Melandrietum noctiflori**, Nachtlichtnelken-Gesellschaft; AC *Silene noctiflora.* Weit verbreitet, wenn auch oft verarmt, in subkontinentalen Gebieten Deutschlands.
10. **Caucalido-Adonidetum flammeae**, Adonisröschen-Gesellschaft; AC *Adonis aestivalis, A. flammea, Caucalis platycarpos, Scandix pecten-veneris* und andere Arten, die mit der Gesellschaft selten geworden oder gar verschollen sind. Sie besiedelt sommertrockene Kalkböden und damit oft Standorte, die an der Grenze der Wirtschaftlichkeit liegen.
11. **Bromo-Hordeetum**, Mäusegersteflur; AC *Bromus sterilis, Lepidium graminifolium, Hordeum murinum.* Häufige, einjährige Ruderalgesellschaft an Wegrändern, Mauern, Bauplätzen in Siedlungen; oft von Trittpflanzen durchsetzt; mit „Steppenaspekt", wenn die dominierenden Gräser vergilben.
12. **Bromo-Erigerontetum,** Dachtrespen-Gesellschaft; AC *Bromus tectorum,* AD *Conyza canadensis* (= *Erigeron c.*), *Senecio viscosus.* Bahnhofsgesellschaft auf Schotter.
13. **Urtico-Malvetum**, Gänsemalven-Gesellschaft; AC *Chenopodium murale, Malve neglecta, Urtica urens.* Auf stark von Ammoniak beeinflußten Hofplätzen und an entsprechenden Mauern; vermutlich ist jedoch starke Phosphatzufuhr entscheidend.
14. **Descurainietum sophiae**, Sophienkraut-Gesellschaft; AC die namengebende Art. Eine stark nitrophytische Gesellschaft um Rübenmieten und an ähnlichen nährstoffreichen Standorten.
15. **Atriplicetum nitentis**, Glanzmeldenflur; AC die namengebende Art. Eine stark nitrophytische, kontinentale Stromtalgesellschaft.
16. **Plantaginetum indicae**, Sandwegerich-Gesellschaft; AC die namengebende Art (= *P. arenaria*). Sekundärpioniergesellschaft, nur bei mäßiger Bodenbewegung dauerhaft.

14. Klasse: Isoeto-Nanojuncetea, Zwergbinsen-Gesellschaften

Ein anderer Typus von nur kurzfristig besiedelbaren Standorten entsteht an den Rändern und am Grunde von austrocknenden Tümpeln, Altwässern und Talsperren, auch von Fischteichen, die zum Ausfischen abgelassen worden sind. Dies sind die Biotope der „wechselnassen Zwergpflanzenfluren", wie Ellenberg (1996) sie treffend nennt, von denen viele Arten ausgesprochene, unauffällige Seltenheiten unserer Flora sind. Von hier aus sind einige der Vertreter auf zeitweise nasse Waldwege und Ackerfurchen oder im atlantischen Gebiet sogar auf großflächig vernäßte Äcker, also offenbar ähnliche Standorte übergegangen. Was diesen gemeinsam und daher für die Klasse Isoeto-Nanojuncetea ausschlaggebend ist, muß man durch qualitativen Vergleich herausschälen, da erst wenige exakte Messungen vorliegen. Die große klimatisch, edaphisch, aber auch florengeschichtlich bedingte Mannigfaltigkeit der Gesellschaften kommt in ihrem Reichtum an gut charakterisierten Assoziationen zum Ausdruck (Zahlen dazu s. Pietsch 1973). Die Klasse hat nach bisherigem Wissensstand ein europäisch-nordafrikanisch Zentralasiatisches Areal; es sind keine verwandten Gesellschaften aus Amerika oder Ostasien bekannt.

Gemeinsam ist diesen Standorten, daß sie durch Überflutung, Pflügen oder Tritt periodisch pflanzenfrei werden. Zeitweise stehen dann feuchter Schlamm, Ton, seltener auch Löß oder Feinsand zur Besiedlung bereit. Dieses Substrat ist, da die Poren wassererfüllt sind, jedenfalls zunächst sauerstoffarm; sofern mineralischer Stickstoff vorhanden ist, muß dieser als NH_4^+ vorliegen. Später trocknet der Boden ab und aus; doch auch jetzt ist er noch dicht gelagert, wie die sehr langen Sickerzeiten beweisen, die Moor (1936) fand.

An Stellen, die sicher über Jahrzehnte oder gar Jahrhunderte hin, wenn auch nur periodisch, besiedelbar waren (z. B. flache Mulden in felsigem Gelände der Mittelmeergebirge), können dauerhaft mit den Therophyten einige Geophyten, z. B. die seltenen *Isoetes*-Arten *I. histrix* und *I. durieui*, oder Hemikryptophyten leben. Wo abgestorbene Algenwatten oder Wasserpflanzenreste den Boden bedecken, wo Röhrichtarten stokken, wo auf verschlämmten Äckern das Getreide dennoch dicht steht, kommen keine Zwergbinsen hoch! Erfolgt keine weitere Störung, so können auf die Pioniere der Zwergpflanzenflur Ausdauernde folgen; doch meist wird die Pioniervegetation nach einigen Monaten ausgelöscht, weil der Wasserstand steigt, der Stoppelacker umgeworfen wird oder eine flachgründige Krume völlig austrocknet.

Im Gelände werden diese Zwergpflanzen nur selten höher als 10 cm. Pietsch konnte jedoch experimentell zeigen, daß bei besserer Wasser- und Stickstoffversorgung jedenfalls einige von ihnen *(Cyperus fuscus* und *Eleocharis ovata)* einen halben Meter Höhe erreichen können; das dürfte aber kaum für alle Arten gelten. Die ökologische Eigenart der Isoeto-Nanojuncetea-Arten liegt also darin, daß sie auch dann, wenn sie nur zwergwüchsig sind, sei dies genetisch bedingt oder ökologisch erzwungen, schon nach 1–2 Monaten zur Fortpflanzung gelangen (ob alle?).

Doch auch diese Fähigkeit hat ihre Grenzen; bei intensivierter Bewirtschaftung unter Verzicht auf jegliche Pause – etwa bei der Teichbewirtschaftung – haben viele Gesellschaften ihren Lebensraum verloren.

Zwergbinsenfluren leben heutzutage ganz überwiegend an menschlich beeinflußten, wo nicht geschaffenen Standorten. In der Urlandschaft müssen mögliche Habitate – etwa Tümpel, Teiche, Altwässer – in manchen Landstrichen selten und weit voneinander entfernt gewesen sein. Wie waren diese überhaupt zu erreichen, wie neu entstandene geeignete Wuchsorte zu besiedeln? Auf den Wind als Ausbreitungsagens

zu setzen, hätte für die Pflanzen ebenso wenig Erfolg gebracht wie dem heutigen Naturschützer. Denn wenn die Diasporen auch klein und zahlreich sind, widerspricht dem schon der geringe Abstand vom Boden und ebenso das „Gießkannenprinzip" der Anemochorie; sie wirkt zufällig und kleinräumig. Nachweislich transportieren jedoch Wat- und Wasservögel die Diasporen mit angetrocknetem Schlamm und mit Schleimhüllen, wodurch sie an Füßen und Gefieder hängen bleiben (Epizoochorie). Eine überlebenswichtige Eigenschaft vieler (aller?) Arten der Zwergbinsenfluren ist es weiter, eine über Jahrzehnte lebensfähige Boden-Samenbank aufzubauen. So können verschollene Seltenheiten plötzlich an Stellen mit Bodenstörung „auftauchen" und so den falschen Eindruck von junger Einwanderung oder potentieller Allgegenwart erwecken (s. dazu KRAUSE 1979, POSCHLOD 1993).

Systematischer Überblick

Der vertraute Name **Nanocyperion** deckt – je nach syntaxonomischer Bewertung etlicher seltener Arten – den ganzen Bereich der Ordnung **Cyperetalia fusci = Nanocyperetalia** ab und enthält dann 3 Unterverbände; oder die Unterverbände werden zu Verbänden aufgewertet, von denen dann einer den Namen Nanocyperion tragen muß.

Einige Assoziationen:

1. **Lindernio-Eleocharitetum ovatae**, Teichrietflur; AC *Elatine hexandra, Eleocharis ovata, Lindernia procumbens.* Auf dicker Schlammdecke in austrocknenden Teichen plötzlich in riesiger Individuenzahl auftretend. Schon eine einmonatige Peri-

BS 6

Kl.	**Isoeto-Nanojuncetea** Zwergbinsen-Gesellschaften
KC	*Centaurium pulchellum, Juncus bufonius, Juncus capitatus, Lythrum hyssopifolia* u. a.

1. O.	**Isoetetalia** Westmediterrane Zwergbinsenfluren
OC	*Cicendia pusilla, Juncus pygmaeus, Lythrum thymifolia, Oenanthe media, Peplis hispidula* u. a.
	14 Assoziationen

2. O.	**Cyperetalia fusci** Mitteleuropäische Zwergbinsenfluren
OC	*Cyperus fuscus, Gnaphalium uliginosum, Gypsophila muralis, Isolepis setacea, Peplis portula* u. a.
	41 Assoziationen
	Beisp. 1 - 3

ode reicht zur Entwicklung aus. Doch muß das Substrat während dieser Zeit dauernd feucht bleiben, etwa infolge eines undurchlässigen Untergrundes.

2. **Centunculo-Anthocerotetum punctati**, Kleinlingsflur; AC *Anthoceros punctatus* und spec., *Centunculus minimus.* Auf lehmig-tonigen, kalkfreien, oberflächlich stark verdichteten und vernäßten Böden in lückigen Getreidefeldern. Die Entwicklung beginnt im Mai, Juni; doch erst bei voller Belichtung nach dem Schnitt kommt die Gesellschaft zur Blüte: fruchten können die Arten daher nur dann, wenn der Stoppelacker nicht sofort geschält wird. Während das Brachejahr der alten Dreifelderwirtschaft erlaubte, daß der volle Entwicklungszyklus der Gesellschaft durchlaufen wurde, ist das heute nicht mehr der Fall; gute Bestände sind daher sehr selten geworden.

3. **Stellario-Isolepidetum setaceae**, Borstenbinsen-Gesellschaft; AC *Isolepis setacea,* AD *Blasia pusilla, Glyceria declinata, Stellaria alsine.* Die Assoziation ist auf schwach sauren, nassen, wenig betretenen Waldwegen, besonders Holzabfuhrwegen, nicht selten; im atlantischen Raum greift sie auch ins Freiland über und kommt auf Viehpfaden vor.

3. Formation: Gramineen-Pioniergesellschaften bewegter Substrate

In dieser Gruppe kann man einschichtige, artenarme, von ausdauernden Gräsern beherrschte, meist lockere, physiognomisch eintönige Pioniergesellschaften zusammenfassen. Ein standörtliches Charakteristikum ist ihr bewegtes, dauernd der Erosion oder Akkumulation unterworfenes Substrat. Dabei handelt es sich entweder um Schlick und Sand, die vom Meer abgesetzt oder fortgespült werden, um Flugsand oder um (heutzutage meist anthropogene) trockene Hanganrisse. In jedem Falle sind nur wenige Arten lebensfähig. Besonders geeignet sind offenbar Arten mit unterirdischen Ausläufern, die nach Anriß oder Verschüttung jeweils wieder in ihre spezifische Bodentiefe hinunter- oder eben hinauswachsen können.

Den 3 eindeutig zu dieser Formation gehörenden Klassen schließen wir eine zu den Ruderalgesellschaften vermittelnde an:

15. Kl.: Spartinetea, Schlickgras-Gesellschaften
16. Kl.: Ammophiletea, Strandhafer-Dünengesellschaften
17. Kl.: Honkenyo-Elymetea, Hochnordische Strandroggen-Gesellschaften
18. Kl.: Agropyretea intermedio-repentis, Halbruderale Halbtrockenrasen, Quecken-Ödland

15. Klasse: Spartinetea, Schlickgras-Gesellschaften

Vertreter der Gattung *Spartina* bauen an amerikanischen, westeuropäischen und australischen Schlammküsten in den temperaten Zonen im Eulitoral Gesellschaften auf, die (fast) keine weiteren Kormophyten enthalten, also „einartig" sind. Es handelt sich regional jeweils um verschiedene, also vikariierende Arten und damit vikariierende Assoziationen. Daraus resultiert ein syntaxonomisches Problem: Wie soll man logischerweise vorgehen, um ihre Verwandtschaft im System auszudrücken? Es ist zwar wahrscheinlich, aber noch nicht gesichert, daß sich unter der Bodenmikroflora ihnen gemeinsame Arten befinden. Vorerst aber lassen sich keine Arten als Verbands- oder höhere Kenntaxa angeben, welche die typologische Zusammengehörigkeit verdeutlichen. Man kann sich jedoch helfen, indem man die Gattung *Spartina* (genauer: eine bestimmte Sektion) als **Charaktertaxon** für Verband, Ordnung und Klasse (Spartinion, Spartinetalia, Spartinetea) führt. (Entsprechendes gilt für die Zosteretea und ist für analoge Fälle denkbar; zum wissenschaftlichen Hintergrund vgl. Deil (1994).)

Obwohl es an der deutschen Nordseeküste nur eine einzige Assoziation, das **Spartinetum anglicae**, gibt, auch Spartinetum townsendii genannt, sei näher auf dieses eingegangen, weil es mehrere allgemein wichtige Tatbestände illustrieren kann.

Der Name *Spartina townsendii* wird in der Literatur in verschiedener Bedeutung benutzt; der sachliche Hintergrund ist folgender: An den westeuropäischen Küsten ist das kräftige Ährengras *Spartina maritima* (= *S. stricta,* 2n = 60*)* indigen; um 1800 wurde eine Verwandte aus Nordamerika, *Spartina alterniflora* (2n = 62), eingeschleppt. Aus ihnen entstand ein (mit 2n = 61 Chromosomen) steriler Bastard, *Spartina x townsendii.* Dieser bildete durch Polyploidisierung eine folglich phylogenetisch junge,

allotetraploide und damit bastardbürtige Art (2n = 122), die korrekt *Spartina anglica* heißt. Sie ist dem Bastard morphologisch ähnlich, aber im Blatt kräftiger und fertil; sie wurde 1892 zuerst beobachtet. Beide breiteten sich rasch an der englischen und französischen Küste aus und verdrängten die heimische Elternart. Stärkere Wüchsigkeit von Polyploiden und von Individuen mit verschiedenen Genomen läßt sich ja häufig beobachten. Da *Spartina anglica* und *S.* x *townsendii* gebietsweise gemischt vorkommen, auch nicht immer namentlich getrennt worden sind, ist es zweckmäßig, einen beide umfassenden Namen zu haben: *Spartina townsendii* agg.

Offenbar ist *Spartina anglica* heutzutage die weit überwiegende Sippe, denn nur sie kann sich generativ ausbreiten. Beide Sippen vergrößern ihre Horste unterirdisch durch speichernde Ausläufer. Die neueren Untersuchungen aus Britannien und den Niederlanden beziehen sich *auf S. anglica* (s. GRAY & BENHAM 1990). Ihr Verhalten muß standortsspezifisch studiert werden; dann zeigen sich folgende wichtige Eigenschaften: Die Pflanze wächst im Wattengürtel vor Quellerflur und Andelrasen. Es handelt sich um eine C4-Gattung (aus tropischem Verwandtschaftskreis); so ist zu verstehen, daß unser Gras erst ab 9 °C Lufttemperatur zu treiben beginnt, daß es wintermilde Gebiete braucht, in England erst ab August blüht, nur bis Mitte September Samen ansetzt und sich daher nur schubweise verjüngt. Es wächst auf Schlick weit besser als auf Sand, besser im Brackwasser als bei Meerwasser-Salinität. Die Pflanzen werden bei Eisgang leicht herausgerissen und im Jugendstadium ausgekolkt. Umgekehrt steht es außer Frage, daß sie unter bestimmten Bedingungen sogar Schlick sammeln und den Boden dadurch erhöhen können.

Da man *Spartina townsendii* agg. vielfach spontan in einem meerseitigen Gürtel vor den Salzwiesen der Küste und bis zu 1 m unter die Mittlere Tidehochwasserlinie (MTHW) beobachtete, versuchte man sie in den Niederlanden und Deutschland zur Landgewinnung einzusetzen, in der Hoffnung, sie möge in tieferem Wasser und damit rascher als *Salicornia* Schlick sammeln und diesen dank ihrer Mehrjährigkeit auch besser festigen. Die Verhältnisse wurden an der schleswig-holsteinischen Küste von KÖNIG über Jahre hin untersucht und 1948 zusammenfassend aufgrund von Archivdaten, Beobachtungen und Messungen dargestellt. Die Pflanze ist danach an den meisten Pflanzstellen sehr bald eingegangen (am Helmsander Damm z. B. 53 000 Stecklinge innerhalb eines Jahres). Offenbar waren diese Probeflächen standörtlich ungeeignet, denn trotz dieser Verluste setzte sich *Spartina* an anderen Stellen durch, allerdings nicht, wie erhofft, v o r dem Queller- und Salzwiesengürtel, sondern a n s e i n e r S t e l l e. Experimente zeigten, daß das Schlickgras sich nur an gut geschützten, z. B. schon durch Lahnungen beruhigten Standorten mit schwachem Wellenschlag halten kann; starker Wellengang ist also limitierender Faktor. An der recht sturmexponierten deutschen Küste geht *Spartina* daher nur bis – 40 cm MTHW, wie der Queller auch; in England beobachtete tiefere Vorkommen dürften sich auf äußerst ruhige Lokalitäten mit starkem Tidenhub beziehen. Die Überlegenheit gegenüber *Salicornia* erklärt sich aus dem Wuchs. Auch den Hauptnarbenbildner der meernahen Salzrasen, den ausdauernden Andel (*Puccinellia maritima)* kann *Spartina anglica* verdrängen, falls es für sich geeignete Standorte vorfindet, da der Andel ein kriechendes, daher niedrig bleibendes und dabei lichtbedürftiges Gras ist. Abb. 22 zeigt, wie eine konkurrenzkräftigere, in ein Gebiet neu eingebrachte Art die einheimischen Arten verdrängen kann. Prinzipiell gleich hat man sich das Vordringen einer überhaupt in der Evolution neu entstandenen Art vorzustellen; hier kann *Spartina anglica* als **Modell** dienen.

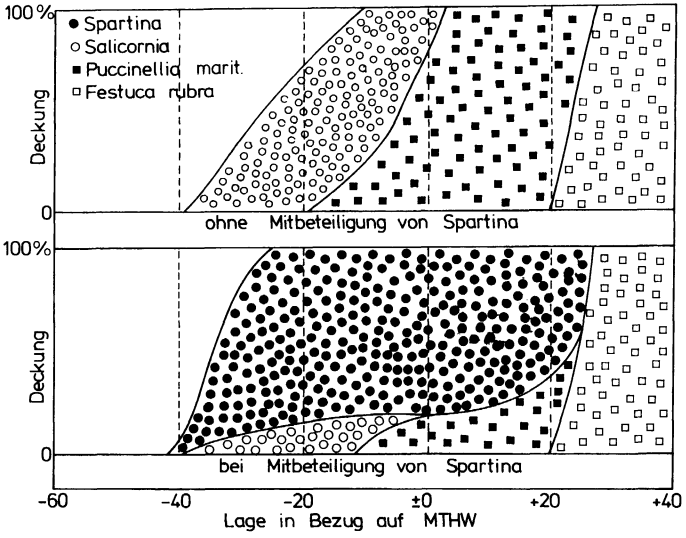


Abb. 22: Zonierung der dominierenden Arten bei Schlickablagerung an der schleswig-holsteinischen Nordseeküste (Schema). (Aus KÖNIG 1948.)

Ist das Spartinetum als Gesellschaft von wirtschaftlichem oder landschaftsökologischem Vorteil? Auch dies ist offenbar landschaftsspezifisch zu beurteilen; geradezu euphorisch wird über Anpflanzungen an den subtropischen Küsten Chinas berichtet, wogegen im Südwesten der Niederlande der Name Slikpest (= Wattpest) geprägt wurde. Für Schleswig-Holstein wird man die eigentliche Gesellschaft mit KÖNIG negativ bewerten. Denn sie besiedelt Stellen, die ohnehin und nicht langsamer in Aufschlickung begriffen waren. Die erreichte Bodenqualität ist sogar geringer, da durch die stärkere Beschattung das Austrocknen der Wattoberfläche verzögert und die Oxidation (Bildung von verfestigenden Eisenhydroxiden) verringert wird. Auch leben hier weniger Kleinalgen als im Salicornietum (s. S. 100). Da Spartineten wegen ihrer Dichte und Höhe für Wattvögel ungünstiger sind als die einheimische Wattvegetation, wird man sie aus naturschützerischer Sicht nicht fördern. Und schließlich gibt es landwirtschaftliche Schwierigkeiten: Die wasserabführenden Grüppen lassen sich wegen der ausgedehnten Ausläufer nicht so leicht ausheben und wachsen leicht wieder zu. Der Boden ist mangelhaft gefestigt. Vor allem: man kann – im Gegensatz zum Andelrasen – keine Soden für den Deichbau gewinnen, da *Spartina* keine geschlossene Narbe bildet. Wo das Schlickgras innerhalb des Andelrasens siedelte, verliert dieser an Wert, weil es fast nicht vom Vieh gefressen wird. Am Deichfuß aber muß der Andelrasen unbedingt beweidet werden, um die Narbe geschlossen zu halten und damit das Land vor Deichbrüchen zu sichern. Dies Beispiel zeigt, wie fein die jahrhundertalte Wirtschaftsweise und die Vegetation aufeinander abgestimmt waren. Solche alten Ökosysteme können leicht zerstört, schwerlich aber verbessert werden.

16. Klasse: Ammophiletea, Strandhafer-Dünengesellschaften

17. Klasse: Honkenyo-Elymetea, Hochnordische Strandroggen-Gesellschaften

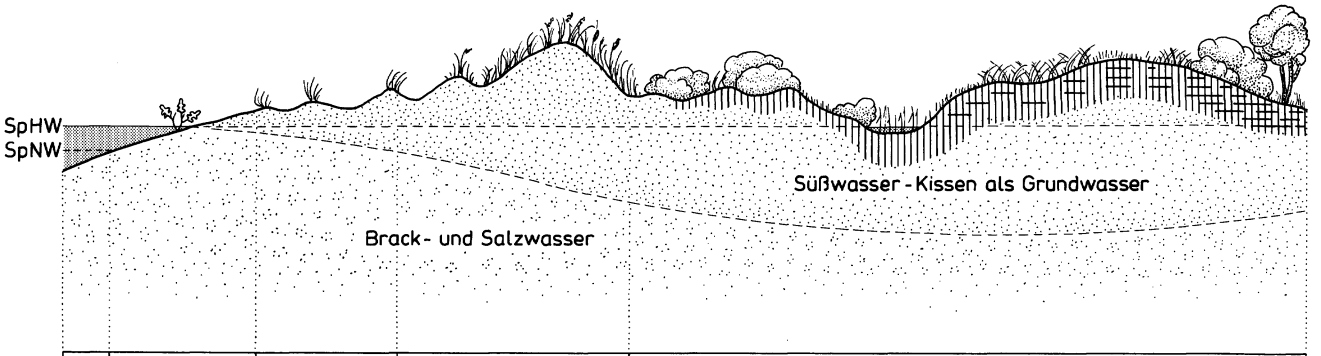
Ganz andere Standorte als die Schlammküsten bieten die **Sandküsten**, deren strandparallele Dünenzüge von den Ammophiletea geprägt werden. Die Klassen 15 und 16 haben keine einzige regelmäßig vorkommende Art gemeinsam, obwohl sie zuweilen in nur wenigen hundert Metern Abstand leben (s. Vegetationskarte von Baltrum, Tüxen & Neumann 1956). Der dritte Typ, die Felsküsten mit ihrem so imposanten Kampf zwischen Meer und Land, ist bei uns kaum entwickelt; hierzu s. Tüxen (1967). Detaillierte Darstellungen unserer Nordsee-Inseln findet man bei Pott (1995b) und Ellenberg (1996).

Die Strandhafer-Gesellschaften sind gleichsam die Charaktergesellschaften der europäischen Dünen und vom Pontus bis Schottland, Südwestnorwegen und ins Baltikum bekannt; der Subarktis fehlen sie. Innerhalb dieses Gebietes sind sie trotz ihres extremen Standortes klimatisch differenziert, wobei die Mittelmeergesellschaften durch Artenreichtum und eigene Sippenbildung abweichen.

Diese Strandhafer-Gesellschaften haben eine ganz besondere Bedeutung für die Entstehung, Entwicklung und Erhaltung der **Dünenlandschaft**. Darüber hinaus zeigen sie modellhaft, wie Höhere Pflanzen neue Standorte und damit Lebensmöglichkeiten schaffen, worin vielleicht ihre größte und allgemeinste Bedeutung liegt. Eine Gliederung, wie sie Abb. 23 zeigt, findet sich in vielen Dünengebieten (so in Nordamerika, Japan, dem südafrikanischen Kapland) auf Grund gleicher Lebensformen, wenn auch verschiedener Sippen wieder: Hochgräser und Dünenpioniere mit niedrigeren Begleitern, welche den bewegten Sand festigen, die Bodenbildung und damit eine allmähliche räumliche und zeitliche Abfolge von Kleingrasdünen, Strauch- und schließlich Waldgesellschaften im Hinterland ermöglichen. Bedenkt man schließlich noch den Wert des Dünengürtels als Schutz gegen Meereseinbrüche, ortsweise als Trinkwasserspeicher und als wichtigen Erholungsraum, aber auch seine Gefährdung durch Sturm, Brandung und den Druck der Menschenmengen, so wird es klar, daß seine Gesellschaften von hohem landespflegerischem Interesse sind.

Standort

Der Pflanzenwuchs an Sandküsten beginnt erst oberhalb der Springtide-Hochwasserlinie (SpHW-Linie), der unterhalb liegende, bis zur Springtide-Niedrigwasserlinie reichende Strand ist im Gegensatz zu Schlammküsten vegetationsfrei. Seine **Pflanzenfeindlichkeit** beruht auf dem Zusammenwirken von 4 Faktoren: 1. Täglich zweimalige Überflutung; diese geschieht durch stark bewegtes Wasser, welches infolgedessen zunächst hohe Transportkraft hat und grobes Material, eben Sand, sedimentiert oder doch bewegt. 2. Der Sand hat minimale Wasserkapazität; die obersten Bodenschichten trocknen im Sommer bei Niedrigwasser rasch aus. 3. Der lockere Sand wird vom Sturm fortgefegt und wirkt auf jedes Hindernis wie ein Sandstrahlgebläse. 4. Abgesehen von Spülsäumen ist das Substrat nährstoffarm; es besteht überwiegend aus Quarzkörnern; nur etwa 8–16 % sind für die Pflanze wichtige Nährsalzlieferanten: Feldspäte, Muschelschill, Spuren organischer Substanz. Analysen zeigen, daß der Nordseesand extrem arm an Stickstoffverbindungen und ziemlich arm an Phosphaten ist.



A	Strand	Primärdünen*	Sekundärdünen	Tertiärdünen	
B	— stellenweise Spülsäume	Weißdünen extrem humusarm		Graudünen (A-C-Profil) mit beginnender Humusbildung und Entkalkung |||||||	Braundünen (A-B-C-Profil) mit zunehmender Tonmineralbildung und Eisenoxidation
C	— stellenweise Meersenf-Ges. *(Cakiletea)*	Dünen-quecken-Ges. *(Honkenyo-Agropyrion)*	Strandhafer-Gesellschaft *(Ammophilion arenariae)*	Dünenweiden-Gebüsche *(Salicion arenariae)* Kleingrasdünenrasen *(Corynephorion, Koelerion)*	Krähenbeer-Heiden *(Empetrion nigri)*
				in Tälern spezifische Gesellschaftsmosaike; gepflanzte Birken, Espen, Eichen, Erlen lebensfähig	

Abb. 23: Schema der standörtlich-landschaftlichen Grobgliederung der Dünen der Friesischen Inseln. – Jede Insel ist ein Individuum. Das Schema spiegelt die generelle Sukzession; doch kommt es durch Meereseinbrüche und Sandverwehungen zu mannigfachen Verzahnungen der Standortstypen und damit der Pflanzengesellschaften. – Reihe **A**: Benennung nach Landschaftsentwicklung, **B**: nach Substrateigenschaften, **C**: typische Pflanzengesellschaften. – * Auch Embryonal- oder Vordünen genannt.

Oberhalb der SpHW-Linie können sich einige wenige Spezialisten ansiedeln, obwohl diese bei Sturmfluten durch auflandige Winde noch mit Sand überschüttet werden. Speziell Gräser sind wirksame Sandfänger, denn sie bilden duchblasbare Hindernisse, an denen sich keine Wirbel bilden. Vor, in und hinter den Horsten werden Sandkissen abgelagert. Auf Dauer halten können sich natürlich nur solche Arten, die ihre Vegetationskegel über die neue Sandoberfläche hinausschieben können. Dies geschieht durch Internodienstreckung und Heben der Rhizomspitzen. Dabei bilden sich an den oberflächennahen Knoten neue Wurzeln; alte Wurzelstockwerke in den tieferen Sandschichten bezeugen den Vorgang. Das Wurzelwachstum kann sommers sehr rasch erfolgen und bis zu 10 cm/Woche betragen; es ist auch wegen der geringen Wasserkapazität des Sandes notwendig.

Diese Festlegung des Sandes ist Voraussetzung für die **Bodenentwicklung**. Es laufen nunmehr die charakteristischen Prozesse des Abbaus, der Verlagerung und des Neuaufbaus ab (s. S. 27): Die leicht löslichen Salze, vor allem also NaCl, aber auch das aus Muschelbruchstücken stammende $CaCO_3$, werden ausgewaschen. Gleichsinnig nimmt der pH-Wert von anfänglich rund 7 auf schließlich rund 4 ab (gemessen unter absterbenden Strandhaferbeständen von Lux, 1964). Durch Säureangriff kann jetzt die Zersetzung der Alumosilicate (Feldspäte, Glimmer, Augit u. a.) beschleunigt ablaufen. Zugleich beginnt auch der Aufbau von Humusstoffen aus nunmehr angelieferter Pflanzensubstanz; er macht sich in der Entstehung eines leicht grau gefärbten A-Horizontes bemerkbar: Aus **Weiß-** sind **Graudünen** entstanden. Aus den anorganischen Bruchstücken werden sekundäre Tonminerale aufgebaut und damit Wasser- und Ionenspeicher gebildet. Da Fe^{++}- zu Fe^{+++}-Ionen oxidiert werden, machen deren braune Hydroxide den Vorgang der Bodenbildung auch makroskopisch deutlich: **Braundünen** mit oligotrophen Braunerden und oft mit braun wirkenden Heiden sind entstanden.

Bodenentwicklung und Vegetationsentwicklung verlaufen gleichzeitig und synchron; man könnte von „Kodynamik" sprechen. Der erste und natürliche Schritt ist der Abbau des **Honkenyo-Agropyretum** der Primärdünen durch das **Elymo-Ammophiletum** der Sekundärdünen. Weitere Sukzessionslinien führen einerseits über Dünengebüsche (s. S. 287) zu Moorbirken- und Erlenwäldchen, andererseits unter anthropozoogenem Einfluß zu Krähenbeerheiden und Kleingrasrasen (s. S. 244, 191). In gleicher Richtung nehmen auch die Stickstoff-Vorräte zu (oder ab) und – so muß man schließen – das Bodenleben. Auf Spiekeroog, wo die Dünen datiert werden konnten, ergab sich eine beträchtliche durchschnittliche Zunahme von rd. 10 kg/ha/a (Gerlach 1993).

Neben **progressiver Sukzession** spielen sich mannigfache **Regressionen** ab; denn Windanrisse, Meereseinbrüche, Beweidung, vor allem aber der Tritt von Menschenmengen kann jederzeit die Dünenvegetation aufreißen und Sand in Bewegung setzen. Unter natürlichen Bedingungen werden solche Stellen rasch ausgeheilt, doch kann heutzutage der Flugsand in Siedlungen, auf Straßen und Kulturland Schaden anrichten, sind die Dünenzerstörungen oft so großflächig, daß man den Heilprozeß künstlich beschleunigen muß (s. u.).

Systematischer Überblick

Von den Dünengesellschaften wie auch den Salzwiesen der Küsten ist aus den verschiedenen, durch Farbspiel und Dynamik immer wieder fesselnden Landschaften eine Fülle von soziologischen Aufnahmen zusammengetragen worden. Die Grund-

linien ihres Wandels von Irland bis Portugal zeichnet Géhu (1991); die boreale und arktische Zone schildert Thannheiser (1991) unter landschaftskundlichem Aspekt.

Unsere europäischen Strandhafer-Gesellschaften, die Klasse Ammophiletea arenariae, umsäumen den größten Teil der europäischen Küsten; sie klingen jedoch in der borealen Zone aus (Mittelnorwegen, Südfinnland, Nordschottland, vgl. Karten bei Meusel & Jäger 1965/78/92). Im boreal-subarktischen Gürtel lebt circumpolar eine eigene Klasse, Honkenyo-Elymetea, die ihrerseits mit dem **Honkenyo-Elymetum arenariae** auf den Nordfriesischen Inseln und dem **Crambeetum maritimae**, der Meerkohl-Geröllstrandflur, an der mecklenburgischen Ostseeküste im mitteleuropäischen Küstengebiet ausklingt und sich hier mit den Ammophiletea verzahnt; *Elymus arenarius* selbst hat sein südwestlichstes Vorkommen in der Normandie. Diese Klasse besiedelt nicht nur Flugsand, sondern im Norden auch Sand- und Kiesstrände, ja Felsen, wenn dort organisches Material angespült oder angeweht ist. Gegen Süden nimmt der ausgeprägte Nitrophytismus offenbar ab.

BS 7

Kl. **Ammophiletea**
Strandhafer-Dünengesellschaften

KC *Calystegia soldanella*, *Honkenya* (= *Minuartia*) *peploides* (außerhalb des borealen Gürtels) + übergreifende VC

O. **Ammophiletalia**
Strandhafer-Dünengesellschaften

OC = KC

1. V. **Honkenyo-Agropyrion**
Dünenquecken-Gesellschaften

VC *Agropyron junceum* (= *Elymus farctus*)

Beisp.: **Honkenyo-Agropyretum**,
Salzmieren-Dünenquecken-Gesellschaft

AC *Agropyron junceum*

AC *Honkenya peploides*

2. V. **Ammophilion arenariae**
Strandhafer-Gesellschaften

VC *Ammophila arenaria*, *Eryngium maritimum*

Beisp.: **Elymo-Ammophiletum**,
Helm-Strandhafer-Gesellschaft

AC *Ammophila arenaria*, *Oenothera ammophila*

AD *Elymus arenarius* (= *Leymus arenarius*), *Lathyrus maritimus*

Dünenbefestigung als Beispiel für Lebendbau

Hierzu bietet die Kenntnis der Ökologie und Dynamik der als sog. **Xeroserie** (s. WESTHOFF 1991) aufeinander folgenden Dünengesellschaften, einen Leitfaden für die Praxis, der Mißerfolge zu vermeiden hilft, denn lebende Pflanzen sind eine unabdingbare Voraussetzung der Dünenbildung und Dünenerhaltung. – Die Pioniergesellschaft der Vordünen ist das **Honkenyo-Agropyretum juncei**, dessen Bauwert von der Dünenquecke bestimmt wird. Diese ist ein salzresistentes, ja halophiles Gras mit derben Rollblättern; es ist vom Grundwasser abhängig. Als Extremgesellschaft enthält das Agropyretum nur 2–4 Arten pro Bestand.

Dank des Sandfangs wachsen die Vordünen mehr und mehr über den Grundwasserspiegel empor. So wandelt sich die Vegetation zur Strandhafer-Gesellschaft, dem **Elymo-Ammophiletum** der Sekundärdüne. Die Ökologie der beiden namengebenden Gräser ist, obwohl sie im gleichen Bestand siedeln und dort die gleiche ökologische Nische bilden, also z. B. gleich tief wurzeln, etwas unterschiedlich: *Ammophila arenaria,* der Strandhafer oder Helm, erträgt nur rund 1 % Salz in der Bodenlösung und gedeiht kaum unter pH 5; die Pflanze ist zwar nicht mehr vom Grundwasser abhängig, hat aber doch einen so hohen Wasserbedarf, daß sie nur gedeiht, wenn das Wurzelsystem kräftig entwickelt ist. Voraussetzung dafür ist wiederum genügende Aufsandung; optimal sind 30–50 cm im Jahr (LUX 1964) (Abb. 24). Dafür gibt es einen lange bekannten ernährungsökologischen und einen erst kürzlich erkannten biozönologischen Grund: Nur so werden die notwendigen Ionen angeliefert; so kann und muß die Pflanze aber auch jeweils höhere Rhizom-Wurzel-Stockwerke mit verstärkter Mykorrhizierung bilden; dies fördert die Resistenz gegen Nematoden; da diese Parasiten rasch beweglich sind, entgehen die Pflanzen deren Infektionsdruck allenfalls kurzfristig, vielleicht aber dem von parasitierenden Bodenpilzen (LITTLE & MAUN 1996). Wo Dünen im Hinterland weniger sturmumtost und daher schon festgelegt sind, kümmert *Ammophila* sichtlich, an frischen Anrissen dort „blüht" sie in doppeltem Sinne „auf". Ältere Dünenkuppen sind daher leicht zerstörbar; es entstehen Kuhlen in den parabolisierten Dünen – ein neuer Zyklus kann beginnen. Die verschütteten Blätter bilden kleinräumig Humus, was wiederum die nicht seltenen oberirdischen Pilzfruchtkörper erklärt.

Elymus arenarius, der Blaue Helm oder Strandroggen, ist salzresistenter als der Helm, aber weniger verschüttungsfest. Er bevorzugt organisches Material im Boden, weicht auch, wie sein Vorkommen im hohen Norden zeigt, in seinen klimatischen Ansprüchen ab. Auf älteren Weißdünen pflegen rasch die ersten Kleinrasenarten einzudringen (Subassoziation von *Festuca rubra* ssp. *arenaria*) und die Degeneration anzukündigen.

Welches Gras kommt folglich zur Bepflanzung von Dünenanrissen in Frage? Offenbar dasjenige, welches sowohl grundwasserunabhängig als auch verschüttungsfest ist, also *Ammophila arenaria.* Der Schlüssel für eine erfolgreiche Strandhafer-Pflanzung liegt, wie LUX (1964) zeigen konnte, darin, bis zur vollen Entwicklung und endgültigen Ansiedlung für gute Sandzufuhr zu sorgen. Das Gelände muß demnach aerodynamisch günstig ausgestaltet werden, so daß keine Düsen mit auskolkender Wirkung entstehen; die Pflanzenbüschel müssen zunächst so locker gesteckt werden, daß der Wind durchstreichen und Sand zuführen kann. Die Pflanzen sind im Herbst zu pflanzen, damit vor der sommerlichen Belastung des Wasserhaushalts bereits ein kräftiges Wurzelsystem aufgebaut werden kann; zusätzliche Stickstoff- und Phosphatdüngung wirkt positiv.



Abb. 24 a: *Ammophila arenaria* schiebt sich, optimal gedeihend, in bewegten Dünensand vor und befestigt ihn großflächig. West-Terschelling; Aug. 1990.



Abb. 24b: Wo Dünen erodiert werden, kümmert *Ammophila* und stirbt schließlich ab. Amrum; Febr. 1980.

Lebendbau (oder **Grünverbauung**, auch **Ingenieurbiologie** genannt) ist dasjenige Arbeitsgebiet der Landschaftspflege, das sich mit der Befestigung instabiler, also rutsch- oder erosionsgefährdeter Böden (oder auch sterilen Materials) mit Hilfe lebender Pflanzen, oft unter Zuhilfenahme technischer Mittel, befaßt. Lebendbau ist notwendig bei der Befestigung von Wasserläufen (Wildbächen, Kanälen, Flüssen), Lawinenrunsen, Vermurungen, Schutthalden, künstlichen Böschungen im Straßenbau, Abraumhalden u. ä. Lebende Pflanzen sind in vielen Fällen totem Material, wie Stein und Beton, überlegen, indem sie bei richtiger Anlage mit zunehmendem Alter weniger Pflege bedürfen und ihre Funktion dabei besser erfüllen; sie zerteilen Luft- und Wasserströmungen, mildern den Aufprall des Niederschlagswassers, festigen den Boden durch zähe Wurzelsysteme, entwässern als „lebende Pumpen" durch ihre Transpiration, aktivieren das Edaphon. – Die Arbeitsmethodik besteht darin, die natürliche Entwicklungstendenz des betreffenden Standorts und der Vegetation zu studieren und dann zu unterstützen oder im gewünschten Sinne umzulenken. Dabei brauchen keineswegs alle Stadien der Sukzessionsserie durchlaufen zu werden. Saat- und Pflanzgut aus dem gleichen Raum ist vorteilhaft, oft notwendig; doch können mit Vorsicht (!) auch sog. Gastpioniere erprobt, etwa Leguminosen eingesät oder rasch wurzelschlagende Weiden an nassen Böschungen gesteckt werden, wenn sie areal- und standortsgerecht sind (Grundlagenuntersuchungen und instruktive Beispiele s. SCHIECHTL 1958, 1973, BITTMANN 1965, DUTHWEILER 1967).

18. Klasse: Agropyretea intermedio-repentis, Halbruderale Halbtrockenrasen, Quecken-Ödland

Hier handelt es sich um eine Gruppe von floristisch eigenständigen Gesellschaften, allerdings nur mit wenigen Charakterarten; sie hat, wie MÜLLER & GÖRS (1969) herausstellten, ihren Verbreitungsschwerpunkt in sommerwarmen, (sub)kontinentalen Gebieten. Die wissenschaftliche Regel, man müsse die Gesellschaft jeweils im Areal ihrer optimalen Entfaltung studieren, bewährt sich auch hier; es läßt sich dann mancher fragmentarische Bestand als Ausklang verstehen.

Die zu betrachtenden Gesellschaften besiedeln meist Acker- und Weinbergsböschungen, auch aufgelassene Ackerparzellen, also durchweg anthropogene Standorte mit lockeren, mineralkräftigen (ob stickstoffreichen?) Böden. Ihre natürlichen Vorkommen dürften trockene Lößanrisse und rasch abtrocknende Flußufer-„Wunden" sein, wo sie ebenso als **Heilgesellschaften** fungieren wie das Agropyro-Rumicion (s. S. 220) auf feuchtnassen Böden. Aufnahmen liegen vor aus den kontinental getönten Inneralpen, aus Ungarn, der Ukraine, Südwestdeutschland (hier besonders aus Weinbaugebieten) und von der mitteldeutschen Schwelle bis nach Brandenburg und Mecklenburg.

Agropyron repens (= Elymus repens) selbst hat als Species eine recht weite soziologische und ökologische Amplitude (in Unkrautgesellschaften verschiedener Art, in Flutrasen, in Saumgesellschaften); doch muß man berücksichtigen, daß auf Sandböden eine eigene var. *maritimum* vorkommt und daß möglicherweise unterschiedliche Ökotypen auffindbar sein werden. Im kontinentalen Raum wird *Agropyron repens (= Elymus repens)* durch *A. intermedium (= Elymus hispidus)* ergänzt und schließlich ersetzt. Diese beiden Quecken-Arten sind in den halbruderalen Trockenrasen kombiniert mit den gleichfalls kräftigen und unterirdische, speichernde Ausläufer bildenden

Gräsern *Bromus inermis* und *Brachypodium pinnatum*; ferner werden von den Autoren als Klassenkennarten bewertet *Poa angustifolia, P. compressa* und *Convolvulus arvensis,* ebenfalls mit diesem Bautyp, und *Cerastium arvense,* dessen oberirdische Triebe sich immerhin niederlegen und einwurzeln können. Wenn die rhizomartigen, unterirdischen Triebe zerrissen werden, sei es durch Bodenrutschungen, sei es durch Bewirtschaftung, treibt das zuvor ruhende Embryonalgewebe an den Knoten aus; es wird also eine **Knospenbank** aktiviert. Den prinzipiellen Ablauf der Entwicklung bei diesem Strategietyp zeigt Abb. 25. *Convolvulus arvensis* hat in der Kulturlandschaft seinen Schwerpunkt in Äckern (s. S. 109), wo ihm diese als Prädisposition in der Urlandschaft erworbene Reaktionsmöglichkeit auf „Störung" (s. S. 219) zugutekommt.

Als Zentralassoziation innerhalb der ganzen Klasse gilt das **Convolvulo-Agropyretum repentis**. Eine markante Assoziation überkleidet großflächig die sonnigen Löß-Böschungen von Südwestdeutschland bis nach Österreich, besonders schön in der Rebflur des Kaiserstuhls, das **Diplotaxio-Agropyretum**; Kennarten sind die submediterranen *Diplotaxis* tenuifolia und *Chondrilla juncea*, ferner *Falcaria vulgaris*, Trennart ist *Saponaria officinalis* (s. dazu Fischer 1982, Wilmanns et al. 1989). Die Assoziation dürfte hier von der Düngung der Rebparzellen profitieren. Eine spontane Sukzession wurde früher durch das Abflämmen im Frühjahr unterbunden. Die Wirkung des Abbrennens auf eben diese Pflanzenarten ist – im Gegensatz zu jener auf Ruhestadien von Tieren! (s. Lunau & Rupp 1987) – gering, obwohl kurzfristig Temperaturen von 800 °C erreicht werden (dazu Zimmermann 1979). Da alle ein bis zwei Jahre abgeflämmt wurde, war nur wenig Streu da; das Feuer huschte, wenn es mit dem Wind und bei trockner Witterung gelegt worden war, über diesen „Zunder" hinweg, so daß selbst Knospen, falls sie ein wenig von alten Blättern geschützt waren, überleb-

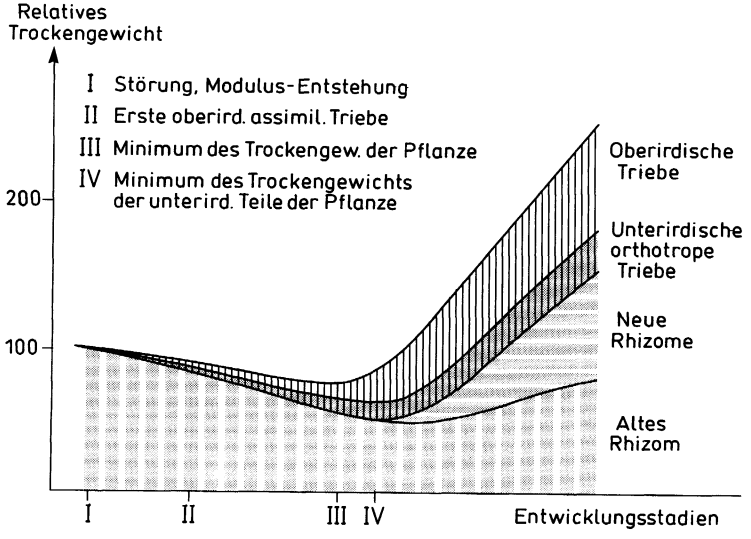


Abb. 25: Schematische Darstellung der Biomasseverteilung im Laufe der Jugendentwicklung von *Agropyron repens,* ausgehend von einem kurzen Rhizomstück mit mindestens einem Knoten (Modulus; dessen Trockengewicht = 100 % gesetzt). (Nach Håkansson in Holzner & Numata 1982.)

ten, ganz zu schweigen von den unterirdischen Knospen häufiger Arten (*Agropyron repens, Brachypodium pinnatum, Convolvulus arvensis, Euphorbia cyparissias* und *seguierana, Falcaria vulgaris,* ebenso von etwa folgenden Brombeeren).

Auch hier einige für die landespflegerische Praxis wichtige Befunde! Nach tiefgreifenden Erdbewegungen bei Rebflurbereinigungen stellt sich, falls Oberboden der alten Böschungen auch an die Oberfläche der neuen gelangt, die Gesellschaft aus Rhizomen und Wurzelbrut wieder ein; schon nach etwa 5 Jahren ist sie eindeutig ansprechbar. Die modernen Riesenböschungen aus Rohlöß müssen allerdings künstlich im Spritzverfahren begrünt und mit Sträuchern bepflanzt werden, weil das Substrat zu wenige Diasporen enthält. Feuchte Stellen rutschen ohne sachgemäßen **Lebendbau** nach Regenperioden ab; unbewachsene Hänge erodieren selbstverständlich rasch durch Wasser, Wind, Frostwechsel. Die Erfahrung lehrt, daß man lückige Magerrasen und Gebüschgruppen aus **autochthonen Ökotypen** anstreben sollte, um den böschungsmechanischen ebenso wie den biologischen Aspekten gerecht zu werden und die Landschaft wieder zu beleben. Das komplizierte Gesellschaftsmosaik der Alt- und Neuböschungen und ihre Syndynamik entschlüsselte Fischer (1982) und leitete daraus Begrünungsvorschläge ab. Riesige Rutschungen nach „Jahrhundertregen" demonstrierten 1983 eindringlich, wie notwendig ein standortsgerechter Bewuchs ist, aber auch, wie schwierig eine Ansiedlung bei gestörter Geländestruktur sein kann.

Zwei Assoziationen der Klasse, die eher marginal stehen, deren namengebende Kennarten aber auch dem geschilderten Strategietyp folgen, seien noch genannt: das **Poo (compressae)-Tussilaginetum farfarae,** die Huflattichflur, auf oberflächlich sandig-schotterigen Böden, aber mit Wasserstau im Untergrund und das **Saponario (officinalis)-Petasitetum spuriae,** die Filzpestwurz-Gesellschaft (sub)kontinentaler Flußufer. Beide sind heute Glieder unserer Kulturlandschaft, doch lassen sich beider Urstandorte leicht vorstellen.

4. Formation: Schuttfluren und Felsspaltengesellschaften

Hier handelt es sich im wesentlichen um einschichtige Gesellschaften, die überwiegend aus verschiedenen Typen von Hemikryptophyten aufgebaut sind, teilweise aber auch schon Chamaephyten enthalten. Es sind im Einzelbestand recht artenarme, lückig-offene und meist auch produktionsschwache Spezialistenbestände feinerdearmer Standorte.

19. Kl.: Thlaspietea rotundifolii, Gesteinsschuttfluren
20. Kl.: Asplenietea trichomanis, Felsspaltengesellschaften
21. Kl.: Parietarietea judaicae, Glaskraut-Mauerfugengesellschaften

Die ersten beiden Klassen leben überwiegend an natürlichen Standorten; ihre reichste Entfaltung finden sie in den alpiden Gebirgen. Da ihnen hier vielfach über Jahrmillionen hin geeignete Wuchsplätze zur Verfügung standen, spielt die Erd- und Klimageschichte für ihr Verständnis eine besondere Rolle. Dies sei an den Felsspaltengesellschaften besprochen, während die aktuellen Bedingungen bei den Gesteinsschuttfluren, wo sie leichter erfaßbar sind, erörtert werden sollen. Ökologische Grenzstandorte mit seltenen und interessanten Arten im Kerngebiet der europäischen Pflanzensoziologie besiedelnd, faszinierten sie die Vegetationsforscher frühzeitig, wie die Autornamen der Assoziationen zeigen. Deutlich weichen von ihnen die erst im Laufe der letzten Jahrzehnte als eigene Klasse erkannten, in Mauerfugen lebenden und damit vom Menschen abhängigen Glaskraut-Gesellschaften ab.

19. Klasse: Thlaspietea rotundifolii, Gesteinsschuttfluren

Edaphische Standortsfaktoren

Eine bewegte – und damit in ihrer Vegetation typische – Schutthalde ist ein Ökosystem in offenkundigem Fließgleichgewicht. Durch Schwerkraft, Wasser- und/oder Eistransport kollern und rutschen Gesteinsbrocken verschiedenster Größe von anstehenden Felswänden herab und bilden die Halde. (Unter Schutt im geologischen Sinne werden kantige Steine beliebiger Größe verstanden, während Schotter (3–30 cm ø) vom Wasser transportiert und dabei gerundet worden sind.) Ist ein vom Schuttmaterial abhängiger Neigungswinkel (etwa 30–35°) erreicht, so kann das instabile Gleichgewicht durch frischen Schutt, durch Wildtritt, durch Schneedruck oder auf ähnliche Weise leicht gestört werden; die Schutthalde bleibt in Bewegung.

In diesem Falle bleiben die **Pioniergesellschaften** über Jahrtausende erhalten; sie sind zugleich **Dauergesellschaften**. Eine Sukzession über **Folge-** zu **Schlußgesellschaften** kann nur dann stattfinden, wenn sich die physikalischen Standortsbedingungen ändern, wie es z. B. im Schuttfeld vor abschmelzenden Gletschern geschieht (s. u.).

Die Besonderheit der Schutthalde als Extremstandort wird erst recht klar, wenn man ein **Bodenprofil** ansieht: Auf eine obere sog. Stein-Luft-Schicht wechselnder

Mächtigkeit, i. a. etwa 10–30 cm, folgt eine Feinerde-Stein-Schicht: diese liegt einer unteren Stein-Luft-Schicht auf; nur letztere ist unbewegt. Entscheidend ist die Ausbildung der Feinerde-führenden Schicht. Diese besteht aus eingewaschenem Staub und aus Pflanzenresten. Braun-Blanquet & Jenny (1926) bestimmten im Schweizerischen Nationalpark 1,4–1,85 kg Flugstaubniederschlag pro m^2 und Jahr. Er sammelt sich an Stellen, wo die Steine dicht lagern; hier kann langsam und spärlich Humus gebildet werden. An diesen Rohböden, die, wenn jenseits der Waldgrenze liegend, Råmark, innerhalb des potentiellen Waldgebietes Syrosem genannt werden, spielt sich die weitere Bodenbildung ab.

Die Verwitterungsweise des Muttergesteins wirkt sich bestimmend auf die Vegetation aus; aus dem BS 8 geht hervor, daß nicht nur die üblichen Haupttypen Kalk- und Silikatgestein geschieden sind, sondern innerhalb des letzteren die in den Zentralalpen anstehenden Kalkschiefer eigene Gesellschaften tragen (Zollitsch 1966). Die unterschiedlichen ökologisch wirksamen Bodenfaktoren der beiden Haupttypen sind auf S. 206 zusammengestellt. Die Gründe für die Eigenständigkeit der Kalkschiefer-Vegetation sind trotz der Bodenanalysen von Zollitsch noch nicht klar; die pH-Werte, um 8 liegend, ähneln denen der Kalkschutthalden, ihr Feinerdereichtum scheint dem von Silikatschutt- und Mergelhalden zu entsprechen; die Humusgehalte überlappen sich. Offenbar gibt es noch unerkannte differenzierende, qualitative Merkmale.

Den Assoziationen der **Epilobietalia fleischeri** ist gemeinsam, daß sie auf grobem, feinerdearmem, oberflächlich rasch und stark austrocknendem Substrat leben (Abb. 26). Aufgefüllt wird das Wasserreservoir durch ein- oder gar mehrmalige Überschwemmungen während der Vegetationsperiode, denn sie besiedeln ja Flußbetten, welche die sommerlichen Schneeschmelzwässer der Alpen abführen. Deren Gewalt reißt auch die Kies- und Sandbänke immer wieder fort und lagert sie um, so daß die Sukzession vielfach abgebrochen wird. Hier sind denn auch die chemischen Substratunterschiede ausgeglichen.

Die folgenden ökologischen Faktoren wirken selektierend auf die Pflanzenarten der Schutthalden ein: 1. Mit der Bewegung sind starke mechanische Zug- und Scherkräfte verbunden. 2. Die Keimung kann nur auf der Feinerde stattfinden; der Keimort liegt also unter Umständen sehr tief. Nur Pflanzen, die dank genügender Reservestoffe die obere Stein-Luft-Schicht durchstoßen können, sind ansiedlungsfähig. Ermöglicht wird dies durch die Fähigkeit zur Etiolierung (Internodienstreckung) unter Lichtmangel (genauer: fehlender Hellrot-Strahlung). 3. Die Wasserspeicherkraft ist, bezogen auf das gesamte Bodenvolumen, äußerst gering; am pflanzengünstigsten sind daher durchsickerte Halden (Ellenberg 1996). Andererseits ist die spärliche Feinerde gegen unproduktive Verdunstungen isoliert. Auch pflegt die Temperatur nicht besonders hoch und niedriger als in Rasen zu sein, da die Halden meist windexponiert und die Gesteine oft heller als Boden sind. Der Bodenbeschaffenheit sind die Schuttpflanzen durch ein ausgedehntes Wurzelsystem angepaßt. Oft reicht die Hauptwurzel als Zuganker in die Tiefe, während Seitenwurzeln, oft vor allem hangaufwärts entwickelt und daher zusätzlich befestigend, die Feinerde intensiv durchsetzen (Wurzeldimorphismus). Hohe Zugfestigkeit besitzen eine Reihe von Arten; doch ist diese Eigenschaft nicht auf Geröllpflanzen beschränkt (Schiechtl 1958); eine Luzernenwurzel z. B. hat mit etwa 600 kp/cm^2 etwa 1/30 der Zugfestigkeit von Stahl. Auffallend stark ist auch die Regenerationsfähigkeit nach Verletzung. Seit Schröters „Pflanzenleben der Alpen" (1926) sind Lebensweisen von Schuttpflanzen, die wir heute als Strategietypen beschreiben können, bekannt; sie werden auch von Reisigl & Keller (1994) veranschaulicht.



Abb. 26: Im oberflächlich ausgetrockneten Schotter des Rhônebettes haben sich *Epilobium dodonaei* (horstbildend) und *Calamagrostis pseudophragmites* (herdenbildend) angesiedelt und weisen auf Wasserzug im Untergrund hin. Bei Susten; Aug. 1981.

Die Vegetation „lebender" Schutthalden pflegt offen zu sein mit Deckungen um 10 %. „Oberflächlich" betrachtet, besteht hier kaum eine Konkurrenz; die Feinerde ist jedoch intensiv durchwurzelt, die **Wurzelkonkurrenz** stark.

Die **Bedeutung der Pflanzen** für die Prägung des Biotops besteht darin, daß sie durch Säure- und Humusproduktion zur Bildung von Feinerde beitragen, daß sie die Erosion von Feinerde hemmen, daß sie Sickerwasserströme bremsen, daß sie den Schutt durch tiefgehendes Wurzelwerk festigen, daß sie im Falle der Horstbildung (z. B. von *Sesleria varia* und *Stipa calamagrostis*) stauen. Ihre mechanische Wirkung ließ diesen Typ von Vegetation zum Modell für den Lebendbau an Böschungen werden (Schiechtl 1958, 1973).

Sukzession

Bei fortschreitender Bodenbildung auf ruhendem Schutt entwickelt sich auch die Vegetation in standortsspezifischer Weise fort. Dies läßt sich besonders gut im Vorfeld zurückweichender Gletscher studieren. Hier herrscht keineswegs floristisch-soziologischer Wirrwarr, sondern ein geordnetes Mosaik von Pioniergesellschaften, allerdings zunächst oft noch fragmentarisch. Besonders eindrucksvoll läßt sich die Sukzession vor dem Aletschgletscher aufweisen, denn dieser reicht, als größter Gletscher der Alpen, bis in die Lärchen-Arven-Stufe hinab, und W. Lüdi legte hier schon 1944 **Dauerflächen** an, die später von Richard verfolgt und ergänzt wurden (1973). In den ersten 5 Jahren siedelten sich auf der vom Gletschereis befreiten Fläche fast nur Arten der Silikatschuttgesellschaften (Androsacetalia alpinae) und der Schneeböden (Salicetea herbaceae) an; dann kamen Pflanzen der alpinen Rasen hinzu, auch Pionier-Weiden wie *Salix hastata* und *S. helvetica;* ab 30 Jahren werden viele Arten der natürlichen Waldgesellschaft (aus den Vaccinio-Piceetea) verzeichnet. Die Darstellung der korrespondierenden Entwicklung der Böden steht noch aus.

Klimatische Standortsfaktoren

An dieser Stelle sollen ganz knapp wesentliche Züge des Pflanzenklimas in der alpinnivalen Stufe der Alpen, die auch auf andere Hochgebirgsgesellschaften übertragbar sind, erläutert werden, denn die aufschlußreichen, mit modernster Meßtechnik durchgeführten ökologischen Untersuchungen der „Innsbrucker Schule" im Rahmen des Internationalen Biologischen Programms am Hohen Nebelkogel in 3184 m bezogen sich überwiegend auf Pflanzen der **Androsacetalia alpinae** (Moser et al. 1977, Zusammenfassungen bei Larcher 1980, 1994a). Zu diesen gehören auch die höchststeigenden Pflanzen der Schweizer Alpen, welche die Schneegrenze noch um mehr als 600 m unter sich lassen: *Androsace alpina, Ranunculus glacialis, Saxifraga bryoides, S. exarata* (auch im Caricetum curvulae) und *S. oppositifolia* (Thlaspietea).

Zwei Tatsachen sind grundlegend für das Verständnis der **klimatischen Eigenart der Hochgebirgslagen:**

1. Die Luft ist „dünner" und „reiner", d. h. sie besitzt weniger Masse pro Volumeneinheit und sie enthält weniger Wasserdampf und Staub. Das bewirkt (gemäß den Gesetzmäßigkeiten des Strahlungsumsatzes an der Erdoberfläche, vgl. S. 26), daß die Einstrahlung bei Tag und die Ausstrahlung bei Nacht stärker sind als in den Tieflagen; ferner laufen Erwärmung und Abkühlung der Luft rascher ab.
2. Die Windgeschwindigkeiten sind höher.

Daraus ergeben sich für die Lebewesen Existenz-bestimmende **Standortseigenschaften**, die vielfach noch durch die Steilheit der Hänge verstärkt werden:

- Es kommt tagsüber zu starker Erwärmung des Bodens und der Pflanzen.
- Nachts ist die Abkühlung beider besonders ausgeprägt; selbst im Sommer können Fröste auftreten, die bis in 10 cm Tiefe reichen.
- Es gibt besonders starke Strahlungsunterschiede, zeitlich: zwischen Tag und Nacht, räumlich: zwischen Nord- und Südexposition. Ein Beispiel: Als Extremwerte der Blatt-Temperatur von *Ranunculus glacialis* während der Vegetationsperiode maß Moser an einem Grat-Standort 42,1 °C bzw. –8,8 °C.
- Das Temperaturmittel liegt niedriger; die Vegetationsperiode ist kürzer.

- Die Lichtintensität kann bei unverhüllter Sonne und zugleich reflektierenden Wolken die Solarkonstante (1,36 kW/m^2), welcher 143 kLux entsprechen, übersteigen.
- Der Anteil an Blaulicht und an UV-Strahlung (UV-A von 400–315 nm und UV-B von 315–280 nm) ist bedeutend höher.
- Die Niederschläge sind höher; sie fallen häufiger als Schnee.
- Die Stürme haben eine starke Umverteilung des Schnees zur Folge: Aperstellen an „Windecken", Graten, Kuppen – Anreicherung in Mulden, Bildung von Wächten in Lee von Rücken.

Die Individuen der Pflanzen müssen also starken zeitlichen Wechsel der Lebensbedingungen bewältigen; den starken räumlichen Wechsel spiegelt das gleichsam feinkörnige Mosaik der Pflanzengesellschaften wider, wie dies auch großmaßstäbige Vegetationskarten zeigen (z. B. 1 : 6 000 von Ammann 1979).

Da die **Wirkung von UV-B** auf Pflanzen bisher, wohl wegen der großen technisch-experimentellen Schwierigkeiten, selten untersucht worden ist, sei hier seine ökologische Relevanz erwähnt. Allerdings gibt es über Hochgebirgspflanzen noch keine Daten. Für zahlreiche Pflanzen der Tieflagen konnten Bogenrieder & Klein (1982) den Nachweis erbringen, daß sie auf UV-B-Dosen, wie sie im Sonnenlicht selbst noch in 300 m Meereshöhe enthalten sind, reagieren. Gemessen wurde vor allem eine Verringerung der Photosynthese; aber auch mit fördernden Wirkungen ist zu rechnen. Ökologisch aufschlußreich ist die Verschiebung der relativen Konkurrenzkraft je nach Empfindlichkeit der Arten: Niedrige Pflanzen, die im Schutz höherer und damit stärker exponierter Pflanzen leben, werden relativ gefördert. Herkünfte derselben Art aus Hoch- bzw. Tieflagen des Schwarzwaldes verhielten sich verschieden: bei denen der hochmontanen Stufe sank die Photosynthese unter UV-Einfluß weniger stark ab. Dies läßt Spannendes für alpin-nivale Arten erwarten.

Zur Konstitution von Hochgebirgspflanzen

Bedenkt man die standörtliche Mannigfaltigkeit auch innerhalb der Hochlagen, so ist durchaus mit verschiedenen Strategien zu rechnen. Schon die verschiedenen Lebensformen zeigen es augenfällig. Auch müssen wir mit dem Zusammenspiel von verschiedenen **Typen von Anpassung** rechnen: Die Eigenschaft kann im Laufe der individuellen Entwicklung vorübergehend auftreten: die Adaptation ist modulativ; sie kann in der Ontogenese dauerhaft erworben werden: die Anpassung ist modifikativ; und sie kann bereits genotypisch festgelegt sein: evolutive Adaptation (Larcher 1980).

Es hat sich gezeigt, daß die am Hohen Nebelkogel in einem Oxyrietum digynae untersuchten Arten eine Reihe grundsätzlich ähnlicher Züge aufwiesen; einige dieser Ergebnisse seien hier mitgeteilt. – Die Kürze der Vegetationsperiode, im Mittel nur 2 Monate, kann bewältigt werden, weil die Speicherfähigkeit der Pflanzen gut ist und die Reservestoffe bei Bedarf rasch verlagert werden können, auch während der Vegetationsperiode. Der Gletscher-Hahnenfuß, *Ranunculus glacialis*, überlebte eine 33monatige Schneebedeckung! Die Knospen werden in der Regel schon im Vorjahr angelegt; so können sich die übrigens sehr frostresistenten Blüten rasch entfalten; schon 4 bis 6 Wochen später sind die Samen reif. Tiefen Temperaturen im Winter begegnen die Pflanzen mit offenbar überdimensionierter Kälteresistenz; *Saxifraga oppositifolia* kann schadlos in flüssigem Stickstoff erstarren. Auch im Sommer können noch Gewebetemperaturen von etwa –8 °C ertragen werden; bis etwa –6 °C (gegenüber –2 bis –3 °C

bei Tieflagenpflanzen) kann assimiliert werden. Dem raschen Temperaturwechsel wird Rechnung getragen durch die Fähigkeit zu schneller modulativer Umschaltung im Stoffwechsel; so kann die Atmung rasch dem jeweiligen Energiebedarf angepaßt werden; die nachts unterbrochene Photosynthese springt am Morgen unverzüglich an. Angesichts der zeitweilig hohen, aber stark wechselnden Lichtintensitäten ist ein breiter Optimalbereich des Lichtes wie der Temperatur bei der Photosynthese verständlich; bei *Ranunculus glacialis* liegt die Lichtsättigung erst bei etwa 80 kLux. Aufschlußreich wäre ein entsprechendes Meßprogramm etwa in einem Halbtrockenrasen und einem Buchenwald!

Systematischer Überblick

Die Thlaspietea sind die Schuttfluren der mittel-, nord- und westeuropäischen Gebirge; der Balkan hat eine eigene Klasse hervorgebracht, denn seine Gebirge weichen standörtlich durch ihre Sommertrockenheit stark ab. In den Pyrenäen kommen weitere Verbände vor, die nicht in diese Übersicht aufgenommen worden sind. Die ersten fünf Ordnungen sind gesteinskorreliert; die sechste besiedelt zeitweilig überflutete Flußschotter und ähnliche Standorte. Die Ordnungen in Mitteleuropa spiegeln darüber hinaus eine Differenzierung nach Höhenstufen, also eine klimatische Gliederung wider. Die Unterschiede zwischen submontaner und nivaler Stufe sind so groß, die Artenzusammensetzung ist daher so verschieden, daß es sich als angemessen erwies, ehemalige Verbände zu Ordnungen (1, 2, 4, 5) aufzuwerten (so Seibert in Oberdorfer (Herausg.) 1977).

Einige Assoziationen:

Aus den **Thlaspietalia rotundifolii** mit dem alpinen **Thlaspion rotundifolii** und dem hochmontan-subalpinen **Petasition paradoxi:**

1. **Thlaspietum rotundifolii** Br.-Bl. 1926, alpine Täschelkrauthalde; AC *Moehringia ciliata, Papaver alpinum* ssp. *sendtneri, Thlaspi rotundifolium.* Pionierassoziation der feinerdearmen Kalkgrobschutthalden; eine der bezeichnenden Gesellschaften der alpinen Stufe der nördlichen Kalkalpen.
2. **Petasitetum paradoxi** Beger 1922, Schneepestwurz-Gesellschaft; AC *Adenostyles glabra, Petasites paradoxus* u. a. In der hochmontan-subalpinen Stufe auf Kalkschutt, dem toniges und damit wasserspeicherndes Material beigemischt ist.

Aus den **Stipetalia calamagrostis:**

3. **Stipetum calamagrostis** Br.-Bl. 1918, Rauhgrashalde; AC *Stipa calamagrostis.* An warmen, feinerdereichen Standorten der montanen Stufe von Alpen und Jura im Kontakt zu Schneeheide-Kiefernwäldern.
4. **Rumicetum scutati** Faber 1938 em. Kuhn 1937, Schildampferhalde; AC *Rumex scutatus.* Auf feinerdearmen, trockenwarmen Schutthalden von der montanen bis in die kolline Stufe hinabreichend; auch auf noch unversauerten Silikatverwitterungsböden.

Aus den **Androsacetalia alpinae:**

5. **Oxyrietum digynae** Br.-Bl. 1926, Säuerlingsflur; AC *Cerastium pedunculatum, Geum reptans, Oxyria digyna.* Alpin-nivale Silikatschuttgesellschaft; bezeich-

BS 8

Kl. **Thlaspietea rotundifolii**
Gesteinsschuttfluren

KC *Arabis alpina*, *Campanula cochleariifolia*, *Chaenorrhinum minus*, *Gypsophila repens*, *Linaria alpina*, *Saxifraga oppositifolia*, *Silene vülgaris* ssp. *glareosa* u. a.

Ordnungsgruppe der Kalkschuttgesellschaften

Kalkschieferschuttgesellschaften

O. **Thlaspietalia rotundifolii**
Kalkschuttgesellschaften der subalpinen/ alpinen Stufe

OC *Achillea atrata*, *Doronicum grandiflorum*, *Chrysanthemum atratum*, *Hutchinsia alpina*, *Valeriana montana* u. a.

in Mitteleuropa 2 Verbände

Beisp. 1 + 2

O. **Stipetalia calamagrostis**
Kalkschuttgesellschaften der submontanen/montanen Stufe

OC *Galeopsis angustifolia*

OD *Vincetoxicum hirundinaria*, *Cardaminopsis arenosa*

in Mitteleuropa 1 Verband

Beisp. 3 + 4

O. **Drabetalia hoppeanae**
Kalkschieferschuttgesellschaften der alpinen/nivalen Stufe

OC *Artemisia genipi*, *Draba hoppeana*, *Pedicularis asplenifolia*, *Sesleria ovata* u. a.

in Mitteleuropa 1 Verband

Ordnungsgruppe der Silikatschuttgesellschaften		Flußschottergesellschaft
O. **Androsacetalia alpinae** Silikatschuttgesellschaften der hochmontanen bis nivalen Stufe	O. **Galeopsietalia segetum** Silikatschuttgesellschaften der submontanen/montanen Stufe	O. **Epilobietalia fleischeri** Pioniergesellschaften der Schuttalluvionen, kolline bis nivale Stufe
OC *Achillea moschata*, *Cardamine resedifolia*, *Poa laxa*, *Ranunculus glacialis*, *Saxifraga bryoides* u. a.	OC *Galeopsis segetum*, *Senecio viscosus*	OC *Epilobium dodonaei*, *Epilobium fleischeri*, *Calamagrostis pseudophragmites*, *Erigeron angulosus*, *Hieracium staticifolium*
	OD *Epilobium collinum*	OD aus Salicetea purpurae als Folgegesellschaften
in Mitteleuropa 1 Verband	in Mitteleuropa 1 Verband	1 Verband
Beisp. 5 + 6	Beisp. 7	Beisp. 8 - 10

nend für den Ruheschutt der Zentralalpen, z. B. auf Moränen in Gletschervorfeldern.
Dem Oxyrietum entspricht in der hochmontan-subalpinen Stufe in Blockmeeren das

6. **Cryptogrammetum crispae** J.-Lips 1930; Rollfarnflur; AC *Cryptogramma crispa.* In Schwarzwald, Vogesen und Bayerischem Wald hat sich dieser Farn mit arktisch-alpischem Hauptareal mit hoher Wahrscheinlichkeit als Glazialrelikt an Standorten gehalten, die wegen der Mächtigkeit der Gesteinsblöcke nicht vom Wald erobert werden konnten und können. Kleine Feinerdenester werden von Kräutern ausgenutzt. Die ruhende Blockhalde ähnelt standörtlich den Felsspalten und hat daher manche Art mit diesen gemeinsam.

Aus den **Galeopsietalia segetum:**

7. **Galeopsietum segetum** Oberd. 1957, Hohlzahn-Steinflur; AC *Galeopsis segetum;* eine subatlantische Gesellschaft auf feinerdearmem Silikatschutt; aus dem Schwarzwald beschrieben.

Aus den **Epilobietetalia fleischeri:**

8. **Epilobietum fleischeri** Br.-Bl. 1923, Schwemmboden-Weidenröschenflur. AC *Epilobium fleischeri.* In den Alpen auf Sand, Kies und Geröll im Überschwemmungsbereich der Bäche und Flüsse in der subalpinen und alpinen Stufe.
9. **Chondrilletum chondrilloidis** Br.-Bl. 1938, Knorpelsalat-Tamariskenflur: AC *Chondrilla chondrilloides, Erigeron* x *angulosus.* In der montanen Stufe in Alpen und Alpenvorland an das Epilobietum fleischeri anschließend.
10. **Epilobio-Scrophularietum caninae** W. Koch et Br.-Bl. 1948, Hundsbraunwurz-Gesellschaft; AC *Epilobium dodonaei, Scrophularia canina.* Auf offenen, oberflächlich stark austrocknenden Schotterböden mit oder ohne Überschwemmungen unter submediterranen Klimabedingungen; an Kiesdämme und in Steinbrüche auf Schutt übergehend, durch Stauwasser auf der Sohle des Anstehenden und durch Zuschußwasser gefördert.

Epilobium dodonaei und *E. fleischeri* sind einander grobmorphologisch ziemlich ähnlich, also genetisch nahe verwandt. Sie vikariieren miteinander, d. h. sie wachsen an sehr ähnlichen, aber durch einen komplexen Faktor unterschiedenen Standorten. Ihr Lebenszyklus wurde vergleichend populationsbiologisch studiert (Stöcklin & Zoller 1991); es zeigten sich dabei spezifische, als Anpassung und Einnischung zu verstehende Züge: *E. dodonaei* bildet hochwüchsige, kompakt-horstähnliche „Stöcke" und zahlreiche, ziemlich große Samen ohne Dormanz und leicht keimend; es ist also auf Neuansiedlung und Konkurrenzstärke hin „konstruiert". *E. fleischeri* dagegen bildet niedrige, durch Ausläuferwurzeln verbundene, lockere Sproßsysteme mit wenigen, nährstoffärmeren Samen, nicht leicht keimend; es ist somit auf Behauptung am konkurrenzarmen, aber schwierig zu bewältigenden Standort „zugeschnitten".

20. Klasse: Asplenietea trichomanis, Felsspaltengesellschaften

Das Areal der Klasse umschließt ganz Europa und Nordafrika; die Ostgrenze ist noch unklar. Die floristischen Daten zeigen, daß einige Arten auch in Nordamerika (*z. B. Asplenium trichomanes, A. viride* und *A. septentrionale*), wenige auch in Ostasien

vorkommen (z. B. *Asplenium ruta-muraria*); *Woodsia ilvensis* ist sogar circumpolar verbreitet. Wahrscheinlich bauen die **Chasmophyten** (spaltenbewohnende Pflanzen) mehrere Klassen mit vielen vikariierenden und wenigen identischen Arten auf.

Arealkundliche Aspekte

Eine Besonderheit der Asplenietea liegt in ihrem Reichtum an **Endemiten** (s. S. 43). Eine Fülle von Beispielen gibt es für Sippen mit winzigem Areal: *Petromarula pinnata* ist ein Gattungsendemit der kretischen Gebirge; *Alyssum pyrenaicum*, ein Halbstrauch, ist auf eine einzige Felsgruppe beschränkt; *Saxifraga paradoxa* gibt es nur in zwei Talgebieten um die Koralpe in Kärnten-Steiermark. Offenbar handelt es sich um systematisch gut getrennte Sippen; sie sind daher als **Relikt-** oder **Paläoendemiten** zu interpretieren. Wann sie im einzelnen entstanden sind, ist aus diesem Befund allein nicht zu schließen, da der Grad der genetischen Differenz, den man durch die taxonomische Einstufung zum Ausdruck bringt, nicht proportional dem Alter der Separation, der räumlichen Trennung, zu sein braucht. Die erste Entstehung von Angiospermen-Gebirgspflanzen innerhalb Europas wird man ins Tertiär legen, wo sich aus Sippen der Tieflagen solche der Gebirge abspalten konnten. Da es sich um viele gut voneinander abgesetzte Arten handelt, schreibt Braun-Blanquet (1948) mit Recht, sie seien mit dem „Stempel des Alters" versehen. Vielfach besitzen Asplenietea-Arten auch **disjunkte Areale**. Ein Versuch, diese chorologischen Eigenarten zu erklären, muß historische und ökologische Faktoren berücksichtigen; die Deutung sollte überdies auch auf die Thlaspietea übertragbar sein, die dieselben Probleme, Reliktendemismus und Disjunktion, bieten.

1. Die **ökologische Sonderstellung** des Spaltenstandorts: a) in Spalten kann sich nur wenig Feinerde ansammeln; Wurzelraum und Wasservorrat sind folglich, bezogen auf die vom Sproßsystem überdeckbare Oberfläche, äußerst gering. Die unterirdische Konkurrenz muß erheblich schärfer sein als die oberirdische. Die quantitative Entwicklung der Wurzelsysteme ist nur in glücklichen Zufällen erfaßbar, etwa bei Sprengungen. b) Soweit die Standorte südexponiert sind, herrscht sehr starke Einstrahlung; an senkrechten Wänden wird das Maximum in unsern Breiten bereits im Winter und Vorfrühling erreicht. Die Folge sind starke Temperaturschwankungen im Tageslauf und scharfe Beanspruchung des Wasserhaushalts. In Nordexposition liegen die Verhältnisse erheblich günstiger. Die Unterschiede der Vegetation in Abhängigkeit von der Himmelsrichtung sind daher ausgeprägt. c) Nicht selten siedeln Asplenietea-Gesellschaften auch unter Überhängen, wo sie einerseits zwar Strahlungs- und Verdunstungsschutz genießen, andererseits aber nicht direkt vom Regen befeuchtet werden. Nicht „Regenschutz" dürfte für diese sog. Anombrophyten entscheidend sein, sondern Verdunstungsschutz, die Wasserversorgung erfolgt durch Sickerwasser in den Spalten. Für eine Reihe lokal anombrophytischer Arten läßt sich zeigen, daß sie sehr wohl direkte Benetzung vertragen, z. B. für das im atlantischen Gebiet freiwachsende *Asplenium billotii,* das an seiner Ostgrenze im pfälzisch-elsässischen Buntsandsteingebiet an Spalten mit Felsüberhang gebunden ist. Die Punkte a) und c) machen es auch verständlich, daß **Kalkfelsspalten** die prägnanteren Gesellschaften besitzen, denn hier entstehen leicht Spalten durch Verkarstung.

   Ein ganz ähnliches Habitat bilden Mauern, sofern sie nicht monoton und perfekt, also fugenlos und unangreifbar gebaut sind. An alten Mauern mit feinerde-

armen Spalten und Höhlungen können sich Pflanzen wie Tiere als Synanthrope (Kulturfolger) ansiedeln; es können sowohl Einheimische (wie Streifenfarne) als auch Adventive sein; letztere überwiegen bei den Parietarietea (s. u.). Besonders die warmen, pflanzenarmen Südmauern sind ein wichtiger sekundärer Lebensraum für Tierarten, deren primärer (z. B. Lößsteilwände und Wurzelteller) selten geworden ist (s. dazu Plachter & Reich 1989).

2. Die **historische Sonderstellung** des Spaltenstandorts: a) Soweit sich die Wuchsorte an ausgedehnten Felspartien, an Steilwänden, in Flußtälern oder an Gebirgsrändern befinden, bieten sie Dauerstandorte, die durch Jahrtausende konstant bleiben können. Denn wenn auch Felsen durch Verwitterung abgesprengt werden, so bleiben doch stets nahebei gleichartige Standortsbedingungen erhalten. Voraussetzung ist freilich, daß es sich nicht nur um eine einzige Felskuppe oder -nase handelt, die seitlich von Wäldern überwachsen werden kann, sondern um ausgedehnte Massive von einigen 100 bis 1000 m Ausdehnung. b) Solche Felsgruppen liegen innerhalb der Mittelgebirge oft in großer Entfernung voneinander; innerhalb der Hochgebirge ist dieser „Inselcharakter" nicht ausgeprägt; dafür lassen sich solche Gebirge als Ganzes als „standortsökologische Insel" im Tiefland auffassen.

Die Kombination dieser Eigenschaften erklärt in der Tat den häufigen Reliktcharakter der Chasmophytenvegetation: Derartige Standorte können von größeren Stauden,

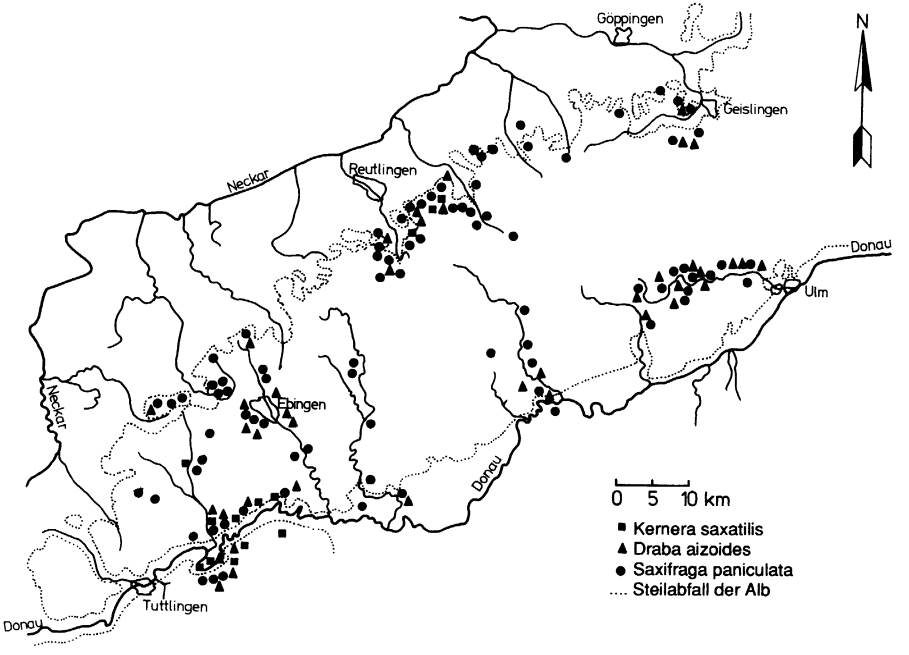


Abb. 27: Punktverbreitungskarte von Felsspaltenarten auf der Schwäbischen Alb. (Nach Wilmanns & Rupp 1966.)

Sträuchern oder Bäumen mit entsprechendem Wasserverbrauch nicht besiedelt werden; sie sind also zwar nicht konkurrenzlos, aber doch von stark schattenden Pflanzen frei. Daher können sich hier, von einschneidenden Klimaänderungen abgesehen, über Jahrtausende Dauergesellschaften ohne menschliches Zutun halten.

Zu erklären bleibt noch die vielfach **geringe Ausdehnung der Areale** und damit die Isolation der Populationen und die Seltenheit der Arten, sei es absolut, sei es innerhalb eines bestimmten Gebirgsteils. Offenbar beruht dies, da ja geeignete Wuchsorte vorhanden sind, auf geringer Ausbreitungsfähigkeit. Diese wiederum kann theoretisch auf gehemmten Transport von Diasporen oder auf schlechter Fähigkeiten zur Ansiedlung beruhen, es können mit anderen Worten „dispersal" oder „establishment" limitieren. In der Tat spielt beides eine Rolle. Dies sei am Beispiel des Drabo-Hieracietum der Schwäbischen Alb erläutert (Wilmanns & Rupp 1966). Abb. 27 zeigt die Teilareale der drei untersuchten Arten auf der Alb. Synökologische Daten belegen, daß alle drei eine recht große ökologische Amplitude haben und lichte wie halbschattige Standorte besiedeln. Alle bilden auch reichlich kleine und damit flugfähige, gut keimfähige Samen. Dennoch ist die Siedlungsdichte sehr verschieden: *Saxifraga paniculata* hat auch Wuchsplätze erobert, die mit Sicherheit erst nach der Rodung des Waldes auf der Hochfläche durch den prähistorischen Menschen besiedelbar waren; für *Draba aizoides* trifft dies in geringem Maße zu, für *Kernera saxatilis* gar nicht. Diese abgestufte Ansiedlungsfähigkeit findet eine Erklärung in der aus morphologischen Beobachtungen erschließbaren Konkurrenzstärke: *Saxifraga* bildet große Rosetten in großen Polstern, die Ausläufer bilden und sich bewurzeln können. *Draba* bildet kleinere Rosetten und Polster ohne Ausläuferbildung. *Kernera* schließlich hat winzige, eng dem Boden angepaßte Rosetten, die Gruppen bleiben klein. Während die Ausbreitungsfähigkeit durch Samen wohl bei den drei Arten im ganzen gleich ist, entspricht ihre Durchsetzungsfähigkeit der morphologisch bedingten Konkurrenzstärke. Im Vergleich zu Rasenpflanzen sind diese drei Chasmophyten (wie wohl fast alle) konkurrenzschwach; die Unfähigkeit, in fremde Gesellschaften nennenswert einzudringen, beweist gleichzeitig ihren Charakter als Glazialrelikte auf der ca. 100 km von den nächsten Alpen-Vorkommen enfernten Schwäbischen Alb.

Daß Neuansiedlungen über größere Entfernungen selbst für Farne mit ihren leichten Diasporen, an denen ja die Asplenietea überdurchschnittlich reich sind, schwierig sind, zeigte Schneller (1991) auf elegante Weise, durch Isoenzym-Analysen von Populationen der Mauerraute: An jungen Mauern hatten alle geprüften Individuen von *Asplenium ruta-muraria* jeweils den selben Zymogrammtyp, d. h. sie waren letztlich aus je einer einzigen Spore mit anschließender Selbstbefruchtung des Prothalliums entstanden; an alten Mauern dagegen ließen variable Zymogramme auf mehrfachen Sporenanflug im Laufe der Zeit schließen.

Einige Assoziationen:

1. **Asplenium trichomanes-Asplenium ruta-muraria-Assoziation** Kuhn 37, Mauerrauten-Gesellschaft; AC *Asplenium ruta-muraria (opt.), AD Tortula muralis.* In Mauerfugen mit Mörtel in der planaren bis submontanen Stufe.
2. **Drabo aizoidis-Hieracietum humilis** Oberd. 77, Habichtskraut-Spaltengesellschaft; AC *Hieracium bupleuroides, Hieracium humile* (innerhalb der Stufe). In offenen, trockenen Felsspalten der montanen Stufe.
3. **Potentilletum caulescentis** (Br.-Bl. 26) Aich. 33, Zentralassoziation in der subalpinen Stufe der Kalkalpen.

BS 9

Kl. **Asplenietea trichomanis**
Felsspalten- und Mauerfugengesellschaften

KC (von geringer Stetigkeit, da die einzelne Art nicht die gesamte Höhenspanne bewältigt) *Asplenium trichomanes* agg., *Ceterach officinarum*, *Sedum dasyphyllum*, *Valeriana tripteris*, im Mittelmeergebiet *Ficus carica*

zu den 2 unten aufgeführten O. noch 2 - 3 weitere im Mittelmeergebiet

1. O. **Potentilletalia caulescentis**
Gesellschaften der Kalkfels-spalten und Mörtelfugen

OC/VC *Asplenium ruta-muraria*, *Draba aizoides*, *Kernera saxatilis*, *Primula auricula*, *Rhamnus pumila*, *Saxifraga paniculata* u. a.

zu den 2 unten genannten noch 4 weitere V. in den spanischen Gebirgen

2. O. **Androsacetalia vandellii**
Silikatfelsspaltengesellschaften

OC *Asplenium septentrionale* und wenige andere

zu den 2 unten genannten noch 4 weitere V. in den spanischen Gebirgen

1. V. **Potentillion caulescentis**
in trockenen Spalten
Beisp. 1-4

2. V. **Cystopteridion fragilis**
in frischen Spalten

Beisp. 5

3. V. **Androsacion vandellii**
Beisp. 6 + 7

4. V. **Asplenion serpentini**
Serpentinspaltengesellschaften

Beisp. 8

4. **Androsacetum helveticae** Br.-Bl. 18, Gesellschaft des Schweizer Mannsschilds; AC *Androsace helvetica, Draba tomentosa, Festuca alpina, Minuartia rupestris.* In der alpinen Stufe in sehr strahlungsintensiven, windexponierten Spalten. Der Polsterwuchs der 3 erstgenannten Kennarten kann als Wind- und Transpirationsschutz, die Behaarung der ersten beiden möglicherweise als Strahlungs- und Transpirationsschutz verstanden werden.
5. **Asplenio-Cystopteridetum fragilis** Oberd. 49, Blasenfarn-Gesellschaft; AC *Asplenium viride, Cystopteris filix-fragilis.* An schattigen, luftfeuchten Felsen in der montanen Stufe.

6. **Asplenium septentrionale-Asplenium adiantum-nigrum-Ass.** Oberd. 38, Gesellschaft des Schwarzstieligen Streifenfarns; AC *Asplenium adiantum-nigrum.* In der kollin-submontanen Stufe, vor allem in Weinbaugebieten, an Lesestein-Mauern aus Silikatgestein und in Felsspalten.
7. **Woodsio-Asplenietum septentrionalis** Tx. 37, Wimperfarn-Spaltengesellschaft; AC *Hieracium schmidtii, Woodsia ilvensis* und lokale AC (im Schwarzwald z. B. *Veronica fruticans,* im Harz z. B. *Sedum telephium* ssp. *maximum*). In der montanen Stufe von Silikatgebirgen.
8. **Asplenietum serpentini** Gauckler 54, Serpentin-Streifenfarn-Spaltengesellschaft; AC *Asplenium adulterinum, Asplenium cuneifolium.* Spezialistengesellschaft in Spalten von Serpentinit. Dies ist ein Gestein, dessen Hauptbestandteil das Mineral Serpentin ist, ein wasserhaltiges Magnesium-Eisen-Silikat ohne Aluminium, das bei Verwitterung nur wenig Calcium und Kalium anliefert. (S. weiter Krause 1958).

21. Klasse: Parietarietea judaicae, Glaskraut-Mauerfugengesellschaften

Die Soziologie dieser Klasse hat Oberdorfer (1975) in kaum übertreffbarer Dichte geschildert, so daß wir seine Darstellung wörtlich wiedergeben wollen. „Es ist ein immer wieder auffälliges Bild, besonders im südlichen Europa, daß Mauern und Mauerreste, oft aber auch gewachsene Felsen, im Umkreis menschlicher Siedlungen einen ganz andern Bewuchs bieten als siedlungsferne Felsen mit ihren spärlichen Kleinfarnen oder Polsterpflanzen. Zwar fehlt es auch bei den von Menschenhand geschaffenen felsspaltartigen Mauerfugen nicht an Arten, die offensichtlich an Felsen beheimatet hier verwandte ökologische Bedingungen gefunden haben. Sie treten aber ganz zurück gegenüber den üppigen Gehängen krautig sprossender und den Mauerfugen auch hervorragend angepaßten Kräutern, die jüngeres oder auch jahrtausendaltes Mauerwerk aus antiker oder mittelalterlicher Zeit fast teppichartig überziehen können. Wuchsfreudigkeit und taxonomische Verwandtschaft, auch die in ihren Ansprüchen bekannten ruderalen Begleiter, wie *Sonchus oleraceus,* lassen einen hohen Nährstoffanspruch vermuten, der ganz im Gegensatz zu der bekannten Anspruchslosigkeit sonstiger siedlungsferner Fels-Spezialisten steht. Noch in Mitteleuropa ist das geschilderte Bild wenig ausgeprägt“ ... „Soziologisch markanter und physiognomisch auffälliger werden diese anspruchsvollen siedlungsbegleitenden Mauerfugen-Gesellschaften erst im westlichen Europa oder südwestlichen Mitteleuropa, dort, wo die an die Mauerbesiedlung angepaßte *Parietaria diffusa“* (= *P. judaica*) „erscheint. Einen auch in ihrer soziologischen Eigenart nicht mehr zu übersehenden Höhepunkt erreicht die anthropogene Mauer-Vegetation aber im Mittelmeergebiet, wo jahrtausendalte menschliche Einflüsse in Verbindung mit einem gemäßigt warmen sommertrockenen Klima die Anhäufung und Mobilisierung von Nährstoffen (insbesondere Stickstoff- und Phosphor-Verbindungen) begünstigen.“

KC *Antirrhinum majus, Cheiranthus cheiri, Corydalis lutea, Cymbalaria muralis, Erigeron karwinskianus, Centranthus ruber, Parietaria judaica, P. lusitanica, Veronica cymbalaria* u. a.

Die einzige klare Assoziation in Deutschland ist das **Parietarietum judaicae** an Mauerfüßen in Tälern von Weinbaugegenden. Der tiefgreifende Unterschied zwischen den beiden Chasmophyten-Klassen, den im Kern oligo-mesotraphenten, an Urstandorten der Gebirge lebenden, anemochoren Asplenietea und den eutraphenten, an Kulturstandorten der mediterranen Tieflagen lebenden, vielfach myrmekochoren Parietarietea verwischt sich an unsern mitteleuropäischen Siedlungsstandorten; für keine der beiden Gesellschaften sind diese optimal. Fragmente und Durchdringungen sind häufig, z. B. Zimbelkraut-Gehänge mit Mauerrauten dazwischen (*Cymbalaria muralis*-Gesellschaft) und aus der Ökologie von dörflichen Mauerfugen mit Trockenheit und Anflug von nährstoffreichem Staub leicht verständlich.

5. Formation: Röhrichte und Großseggensümpfe (Großseggenrieder)

Hier geht es um hochwüchsige Pioniervegetation des Sumpfgeländes an See- und Flußufern. Vorherrschende Lebensform ist die der **Helophyten**; diese sind dadurch charakterisiert, daß ihre Überdauerungsknospen sich unter Wasser in den oberen Schlammschichten befinden, die entwickelten Sprosse aber oberhalb der Wasseroberfläche assimilieren. Den Aspekt beherrschen Süß- und Sauergräser (Gramineen und Cyperaceen), die **Polykorm(on)e** und dadurch häufig Fazies bilden. Unter einem Polykorm oder Polykormon versteht man eine durch vegetative Vermehrung entstandene und infolgedessen ober- und unterirdisch durch Ausläufer, Rhizome o. ä. Organe verbundene Gruppe von Pflanzen einer Art. Da ein Polykormon aus einer einzigen Mutterpflanze hervorgeht, stellt er genetisch einen Klon oder einen Teil eines Klons dar; das zunächst einheitliche Rhizom- oder Ausläufersystem pflegt im Laufe der Jahre von hinten her abzusterben, so daß, formal betrachtet, aus einem einzigen allmählich mehrere Polykormone entstehen. (S. dazu S. 20)

Zu dieser Formation gehört in Europa nach heutigem Kenntnisstand nur eine einzige Klasse, Phragmitetea australis; das unterstreicht deren strukturelle und ökologische Sonderstellung.

Röhricht nennt man Bestände, die am oder im Wasser stehen und die physiognomisch von Schilfrohr, *Phragmites australis* (= *P. communis*), und morphologisch ähnlichen Pflanzen, also Gräsern, Simsen, Rohrkolben bestimmt werden. Unter Ried wird a) allgemein sumpfiges Gelände mit entsprechendem Pflanzenbewuchs und b) dieser Pflanzenbewuchs selbst verstanden. In Süddeutschland wird „Ried" in der Bedeutung von „Moor" gebraucht. Die Volksnamen des Hauptröhrichtbildners *Phragmites*, Reeth in Norddeutschland und reed in England, gehen auf die gleiche indogermanische Wurzel zurück; die sprachliche Verwandtschaft ist Ausdruck der von jeher empfundenen inhaltlichen Verwandtschaft von Ried und Röhricht.

Da die Röhricht- und Riedarten wie Hydrophyten im wasserdurchtränkten Substrat stocken, ist es plausibel, daß sie ebenfalls reich an **Aerenchym** sind (s. S. 64). Eine gewisse Rolle mag dem Aerenchym auch für die **Mechanik** der Helophyten zufallen, denn es ermöglicht eine zylindrische Anordnung der Leitbündel und damit gute Festigkeit bei trotzdem sehr geringem Gewicht des Halmes. Dies ist aber gerade bei flachem Wurzelsystem notwendig; ein flaches Wurzelsystem wiederum ist Folge der niedrigen Sauerstoffspannungen im Boden.

Es hat sich gezeigt, daß Pflanzen, die an zeitweise überfluteten Standorten gedeihen, Eigenarten des Zellstoffwechsels erworben haben, die als **biochemische Adaptation an O_2-Mangel** zu verstehen sind (zusammenfassende Darstellung bei Crawford 1972). Die bisher daraufhin untersuchten Arten gehören zwar sehr verschiedenen Gesellschaften an, doch sei das Prinzip an dieser Stelle behandelt, denn für diese Formation ist gerade lang anhaltende Wasserbedeckung typisch. Pflanzen „normaler" Standorte, die nur ausnahmsweise unter anaerobe Verhältnisse im Wurzelraum geraten, pflegen an Stelle vollständiger Zellatmung eine alkoholische Gärung durchzuführen; die hohen Äthanol-Konzentrationen in den Zellen wirken dabei schädigend oder sogar tödlich. Eine Reihe von Arten, die regelmäßig auf vernäßten Böden siedeln, bildet statt dessen als Endprodukt der Atmung unschädliche Äpfelsäure. Es sind von zahlreichen Pflanzen eine Vielzahl „harmloser" Endprodukte des Atmungs-

stoffwechsels bekannt geworden, ein interessanter Parallelismus zum Tierreich, und es bleibt zu prüfen, inwieweit diese mit einer bestimmten ökologischen Konstitution gekoppelt sind.

Die Sauerstoffkonzentrationen oder die **Redoxpotentiale** sind selten am Standort gemessen worden. Einen Fortschritt brachten hier die Untersuchungen von JANIESCH (1981), die zwar in Erlenbruchwäldern (s. S. 329) und ihren Kontaktgesellschaften durchgeführt wurden, aber in diesem Zusammenhang wichtig sind, zumal 3 der 6 vergleichend geprüften *Carex*-Arten dem Magnocaricion angehören.

Unter reduzierenden Bedingungen, so im Carici elongatae-Alnetum, liegen Fe(II)-Ionen in derart hoher Konzentration vor, daß empfindliche Arten wie *Carex sylvatica* und *C. remota* dort nicht leben können. Sumpfbewohnende Seggen wie *Carex elata, C. acutiformis* und *C. pseudocyperus* benötigen dagegen hohe Konzentrationen. „Überschwemmungen" ihrer Zellen können sie vermeiden durch Abgabe von Sauerstoff aus spezialisierten aerenchymatischen Wurzeln; um diese bilden sich daher Rosthüllen aus Fe(III)-Oxidhydrat. Diese Arten sind auch auf das unter solchen Bedingungen bevorzugt erzeugte Ammonium-Ion angewiesen, da sie kaum Nitratreduktase bilden können. Die Waldbewohner *Carex sylvatica* und *C. remota* dagegen erwiesen sich als „nitratophil". – Auch in den oft überfluteten Kriechrasen des Agropyro-Rumicion (s. S. 220) ist mit ähnlichen Adaptationen zu rechnen.

22. Klasse: Phragmitetea (australis), Röhrichte und Großseggensümpfe (Großseggenrieder)

Sie ist in der ganzen Holarktis verbreitet. In anderen Florenreichen leben ähnliche Gesellschaften, die aus nah verwandten Arten aufgebaut werden; wahrscheinlich handelt es sich also um eine kosmopolitische Klassengruppe (s. S. 49).

Die floristische und standörtliche Großgliederung ist im BS 10 wiedergegeben. Zahlreiche Kennarten höherer Syntaxa erreichen in niedrigen Einheiten Maxima an Menge und Stetigkeit und gelten daher für diese ebenfalls als Kennarten, wenn auch eben mit geringerer Bindung.

Die Klasse bietet ein gutes Beispiel dafür, daß zunächst verwirrende Unterschiede in den Systemen auf unterschiedliche Einstufung bestimmter „Blöcke" von eindeutig nahe „verwandten" Gesellschaften zurückzuführen und damit durchschaubar sind. So wird z. B. die Klasse **Bolboschoenetea** (Brackwasser- und Tideröhrichte) nur noch als Verband innerhalb der Phragmitetalia geführt. Ebenso läßt sich die Grenze zwischen den eu- und den oligotraphenten Seggensümpfen verschieden ziehen (s. „Caricetum rostratae" S. 174).

Die **ökologischen Unterschiede** zwischen den 4 Verbänden: Ein Vegetationsprofil von einer freien Seefläche zum höher gelegenen Ufergelände (Beispiele Abb. 13, S. 91) veranschaulicht qualitativ den Unterschied zwischen Röhrichtverbänden und Magnocaricion: Höheres Niveau über dem See- und Grundwasserspiegel bewirkt geringere Überflutung; damit trocknen die Magnocaricion-Bestände zeitweilig oberflächlich ab, ihr Oberboden ist besser durchlüftet (gleiche Bodenart vorausgesetzt). Quantitativ sind die Verhältnisse nicht so klar: Die Grenze zwischen den Verbänden liegt in den verschiedenen Regionen nämlich nicht in der gleichen Höhe über dem Grundwasserspiegel, weil der Wasserhaushalt zusätzlich durch die oft abweichenden Bodenarten und Niederschlagsmengen bestimmt wird; die gesamte Wasserbilanz aber

entscheidet über die Lebensmöglichkeit der Pflanze, nicht ein einzelner Standortsfaktor.

Den differenzierenden Faktorenkomplex zwischen Glycerio-Sparganion einerseits, Phragmition und Bolboschoenion anderseits zeigt die kleine Übersicht:

Tab. 15: Synökologische Charakteristik der Röhrichtverbände.

	Glycerio-Sparganion	**Phragmition/ Bolboschoenion**
Lage der Bestände	vorwiegend im Litoral	vorw. im Sublitoral
Wasserstand	rasch und oft wechselnd	nicht so
Strömung	deutlich, daher grobes Sediment	gering bis fehlend, daher feinkörniges Sediment
Bodendurchlüftung	ziemlich gut	ziemlich schlecht

Die Sonderung des Bolboschoenion beruht auf dessen Halophytismus. Bei den Verbänden 3 und 4 spielt der Nährstoffgehalt innerhalb der Assoziationen eine differenzierende Rolle; er ist oft deutlicher in qualitativen Stufen aus den Trennarten abzuleiten als aus (notwendigerweise zeitlich und räumlich punktuellen) Messungen.

Einige Assoziationen:

Zu **Verband 1, Glycerio-Sparganion:** Die **Fließwasserröhrichte** sind bei uns nur kleinflächig und dort, wo die Bäche begradigt sind und regelmäßig mit Baggern ausgeräumt werden, nur fragmentarisch entwickelt. Röhrichte im strengen Sinne sind es oft nicht, vielmehr herrschen Dikotyle oder flutende Monokotyle vor.

1. **Nasturtietum officinalis**, Brunnenkresseröhricht; AC die namengebende Art. In sauerstoffreichem, dennoch nährstoffhaltigem, kalkhaltigem Fließwasser als Dauerpioniergesellschaft. Im Winter, soweit submers, mit assimilierenden Rosetten, später üppige, aber an Biomasse arme Herden bildend; daher verschlammen solche Bäche kaum.
2. **Glycerietum fluitantis**, Flutschwadenröhricht; AC *Glyceria fluitans, Mimulus guttatus* (zunächst Zierpflanze, lokal eingebürgert). Mesotraphent, auf sandig-kiesigem, kalkarmem Substrat.
3. **Glycerietum plicatae**, Faltschwadenröhricht; AC die namengebende Art. Eutraphent, daher stellenweise in Ausbreitung begriffen.
4. **Phalaridetum arundinaceae**, Rohrglanzgras-Röhricht, AC die namengebende Art. Häufige und weit verbreitete Assoziation, bis auf sandige Rohböden an der Eismeerküste gehend (Dierssen 1996). Im oberen Litoralbereich wachsend; am Böschungsfuß wirkt sie als Bodenschutz.

Ausgebaute Gräben mit Steinschüttungen und mäßiger Fließgeschwindigkeit können von Röhricht- und Wasserpflanzen geradezu „verstopft" werden, gefördert durch die von anschließenden Nutzflächen ausgehende Nährstoffzufuhr. Schattende Erlen-Streifen können den an dieser Stelle unerwünschten Pflanzenwuchs auf ungiftige Weise, billiger und wirkungsvoller verhindern als steter Herbizideinsatz und mechanische Ausräumung (Lohmeyer & Krause 1975).

BS 10

Kl. **Phragmitetea**
(Eutraphente) Röhrichte und Großseggensümpfe

KC *Alisma lanceolatum*, *Alisma plantago-aquatica*, *Cicuta virosa*, *Equisetum fluviatile*, *Iris pseudacorus*, *Lycopus europaeus*, *Phragmites australis*, *Rumex hydrolapathum*, *Sparganium erectum* agg.

O. **Phragmitetalia**
(Eutraphente) Röhrichte und Großseggensümpfe

OC = KC

1. V. **Glycerio-Sparganion**
Fließwasserröhrichte, Bachröhrichte

VC *Mentha aquatica*, *Rumex aquaticus*, *Sium erectum*, *Veronica anagallis-aquatica*, *Veronica beccabunga*, *Veronica catenata*

VD aus Hochstaudenfluren

Beisp. 1 - 4

2. V. **Bolboschoenion maritimi**
Brackwasserröhrichte, Tideröhrichte

VC *Bolboschoenus maritimus*, *Schoenoplectus americanus*, *Schoenoplectus tabernaemontanus*, *Schoenoplectus triqueter*

Beisp. 5 + 6

3. V. **Phragmition**
Teichröhrichte,Stillwasserröhrichte, Seeröhrichte

VC *Acorus calamus*, *Butomus umbellatus*, *Phragmites australis*, *Ranunculus lingua*, *Sagittaria agittifolia*, *Sium latifolium*, *Typha latifolia*

Beisp. 7 - 9

4. V. **Magnocaricion (elatae)**
(Eutraphente) Großseggensümpfe

VC *Carex acutiformis*, *Galium palustre*, *Lysimachia thyrsiflora*, *Peucedanum palustre*, *Scutellaria galericulata*

VD aus Hochstaudenfluren (+ Großseggen als AD)

Beisp. 10 + 11

Zu **Verband 2, Bolboschoenion maritimi:**
Die **Brackwasserröhrichte** bilden sehr pflanzenartenarme Bestände im Tidebereich der großen Ströme, an der Ostsee und vereinzelt im Binnenland.

5. **Scirpetum tabernaemontani**, Gesellschaft der Grauen Seebinse; AC die namengebende Art. *Sc.* = *Schoenoplectus t.* ist die am weitesten in halische Stillgewässer vordringende Pionierart und entspricht damit *Sch. lacustris* im Süßwasser, auch was die syntaxonomische Bewertung ihrer Gesellschaften betrifft (s. u.).
6. **Bolboschoenetum maritimi**, Meersimsenröhricht; AC die namengebende Art (deren Aufteilung in 2 Unterarten sich nicht halten läßt). Strömungsfester als die vorige Ass. Im Brackwasser; auch auf sehr ionenhaltigen Böden im Binnenland, wo *Bolboschoenus* sogar vernäßte Maisäcker erobern kann.

Zu **Verband 3, Phragmition**: Die **Stillwasserröhrichte** dürften infolge von Entwässerung und Uferverbau insgesamt zurückgegangen sein; doch haben sie auch einige neue Biotope gewinnen können, so Baggerseen und Lößfangbecken. – Im Kern des Phragmition steht ein sehr weit gefaßtes

7. **Scirpo-Phragmitetum australis**, Schilfröhricht; AC *Phragmites australis opt., Schoenoplectus lacustris, Typha angustifolia, T. latifolia.* Oft wird diese Sammelassoziation in mehrere Assoziationen aufgeteilt. Am deutlichsten abgesetzt sind die *Schoenoplectus*-Bestände (daher Ausweisung eines eigenen **Scirpetum lacustris** möglich). Die übrigen Arten nehmen zwar oft lokal verschiedene Standorte ein, doch können sie auch in Mischbeständen auftreten; als ausgeprägte Polykormonbildner bauen sie Fazies der Assoziation auf, die man auch als Dominanzgesellschaften faßt. Bei der Zusammensetzung des Scirpo-Phragmitetum spielen überdies an neu entstandenen Wuchsorten die Geschwindigkeit der Erstansiedlung und damit der Zufall eine Rolle. Die Artenkombination und die damit verbundene Struktur sind biozönologisch von großer Bedeutung (s. u.).

   Schoenoplectus lacustris ist eine bis zu 5 m Wassertiefe vordringende Pionierpflanze. Ihre chlorophyllführenden, laubblattlosen, aerenchymatischen Sproßachsen sind wenig bruchfest und kommen daher nur in recht ruhigem Wasser vor. Sollte sich erweisen, daß die See-Binse und ihre gleichgebauten Verwandten (*Sch. tabernaemontani, Sch. littoralis* auf der Südhalbkugel) auch unter Wasser assimilieren, so böte dies die Erklärung dafür, daß diese Arten weiter seewärts vorrücken können als *Phragmites* und andere, deren Konkurrenz sie landwärts erliegen. Der an *Schoenoplectus lacustris* siedelnden Mikroorganismenflora kommt bei der biologischen Selbstreinigung eine besondere Rolle zu, da sie an sich schwer abbaufähige Substanzen, vor allem Phenole, aus dem Wasser aufnehmen und zu leichter zersetzlichen verarbeiten kann.

   Im Verlandungsgürtel pflegen nach oben *Phragmites*- oder *Typha*-Dominanzbestände anzuschließen. Das Schilfrohr vermehrt sich ganz überwiegend vegetativ durch ein Netz von rhizomartigen Ausläufern. *DNA-fingerprinting*-Analysen zeigten, daß in vielen Seen die gesamte Schilfpopulation genetisch einheitlich ist, Millionen von *ramets* also als ein *genet* auf eine einzige erfolgreiche Samenkeimung zurückgehen (Neuhaus et al. 1993). Ob diese sog. Homoklonalität ein „Schilfsterben" (s. S. 162) begünstigt? Die generative Fortpflanzung zeigt noch einige Züge, die auf tropische Herkunft weisen; es blüht erst im Sommer, die Samen sind ab Januar reif, ihre Keimung gelingt am besten bei 27–36 °C und am ehesten unter Spülsaumbedingungen, nicht im Wasser. Auf mäßig nährstoffreichen Böden, wo die Kennarten der folgenden Assoziation noch fehlen, bildet *Phragmites* geschlosse-

ne Herden. Dies bedeutet nicht, daß es etwa durch Nährstoffzufuhr geschädigt würde; im Gegenteil: Es kann an Abwassereinleitungen und in Kleinklärbecken mit Bodenfilter 4 m hoch werden. Diese „Leistung" beruht a) auf der hohen möglichen Produktivität der Pflanze, also dem Einbau von Ionen aus dem durchsikkerten Substrat, b) auf dem Austritt von Sauerstoff aus den aerenchymatischen Wurzeln; dadurch entsteht ein Mosaik von reduzierenden und oxidierenden Bedingungen im Substrat, was wiederum diverse abbauende Mikroorganismen fördert (kurze Darstellung s. Dierssen 1996).

Nach Entwässerung hält sich die Pflanze zäh und kann auch auf scheinbar trockenen Böden, die aber tiefgelegene Stauhorizonte besitzen, in dichten Herden gedeihen. Solche Bestände ohne andere Kennarten aus den Phragmitetea sind jedoch nicht als Assoziation „Phragmitetum" zu bezeichnen, sondern als „*Phragmites*-Gesellschaft" eines engeren Gebiets.

8. **Glycerietum maximae**, Wasserschwadenröhricht; AC *Glyceria maxima*. An sehr nährstoffreichen Standorten. Am Bodensee bildet diese etwa 1,50 m Höhe erreichende Graminee das Röhricht in den vom Menschen eutrophierten Uferzonen an den Einmündungen abwasserbelasteter Flüsse (Lang 1967). Dort kann die Pflanze lockeren Schlamm sammeln und in diesem durch Ausläufer Schwingrasen, vom Vieh unbetretbar, bilden. Daß sich die Pflanze unter für sie günstigen Umständen gegenüber dem dichter- und höherwüchsigen Schilfrohr durchsetzen kann, läßt sich überzeugend auf dem frühen Austrieb des Wasserschwadens zurückführen: Er beschattet nämlich schon Anfang Mai den Boden so stark, daß andere Arten, so auch die später austreibenden *Phragmites*-Sprosse, nicht mehr konkurrenzfähig sind. Wo sich jedoch wüchsige *Phragmites*-Herden installiert haben, beschatten diese die unteren Schichten später, aber höher hinaufreichend und über längere Zeit, bis in den September hinein.
9. **Cladietum marisci**, Schneidbinsenröhricht; AC die namengebende Art, die dichte, mannshohe Polykormone mit scharf sägekantigen Blättern bildet. Grüttner (1990) beobachtete im Bodenseeraum bei ihr eine „Sparstrategie": Dichte Bestände fruchten nur randlich; im Inneren wäre die „Investition" in viele Nüßchen wegen der intraspezifischen, sogar „intragenet"-Konkurrenz vergeudet. Das Cladietum lebt in Süddeutschland in kalkreich-oligotrophen, sauerstoffreichen Sümpfen und Mooren sommerwarmer Gebiete; in Nordwestdeutschland besteht diese Bindung an kalkreiches Substrat aus noch unbekannten Gründen nicht. Wenn die Schneide sich auch nach Entwässerung zähe hält, verliert sie doch an Vitalität; so ist die Gesellschaft sehr selten geworden. Da sie nachweislich in der postglazialen Wärmezeit häufiger war, kann sie als Reliktgesellschaft gelten. Auf Grund von Großrest-Untersuchungen konnten Grosse-Brauckmann & Dierssen (1973) das subfossile, wärmezeitliche Cladietum eines oldenburgischen Moores in einer „pflanzensoziologischen Tabelle" darstellen; diese zeigt eine so hohe Übereinstimmung mit rezenten Aufnahmen einer *Sphagnum palustre*-Variante des Cladietum, daß man diese als „lebende Fossil-Gesellschaft" bezeichnen kann (Görs 1975). – Der Areal-Schwerpunkt der kosmopolitischen Art liegt im mediterran-subatlantischen Raum. Dies geht offenbar auf die Frostempfindlichkeit des Vegetationskegels zurück. Der mediterran-atlantischen Späten Adonislibelle (*Ceriagrion tenellum)* dienen Cladieten daher als Signalgeber für geeignete Larvalhabitate (R. Buchwald 1989, 1991).

Zu **Verband 4, Magnocaricion elatae:**
Die **Großseggenrieder** des **Magnocaricion** (Kurzform) werden von ½ bis über 2 m hohen Seggen bestimmt. Die Assoziationen lassen nach dem Nährstoffreichtum des Bodens – hier meist als Trophiegrad bezeichnet – 3 Gruppen erkennen: Hauptvertreter für den eutraphenten Flügel ist das Caricetum gracilis, für den meso- bis eutraphenten das Caricetum elatae; das meso- bis oligotraphente „Caricetum rostratae" wächst im ökologischen Grenzbereich zu den Schwingrasen und wird bei den Scheuchzerietalia behandelt (s. S. 174). Die Anordnung im Feuchtegradienten läßt erkennen, daß die Standorte meistens waldfähig sind und daß Bruch- oder Auenwälder die potentielle natürliche Vegetation bilden. Hier kamen die Großseggen und ihre Begleiter offenbar ursprünglich in Lücken und an Rändern vor. Stromtäler mit ihren Flutmulden haben ja ein lebhaftes Relief; wo es heute noch extensiv genutzte Stromtalwiesen gibt, paust dieses sich als „Teppich-Mosaik" der Gesellschaften durch (s. z. B. Thomas 1990). Manche Großseggen-Assoziation hat zunächst unter menschlichem Einfluß ihr Areal dichter erfüllt; heute sind sie alle stark geschrumpft, nicht-eutraphente lassen sich nur in großen Gebieten mit Pufferzonen erhalten (Dierssen 1983/88).

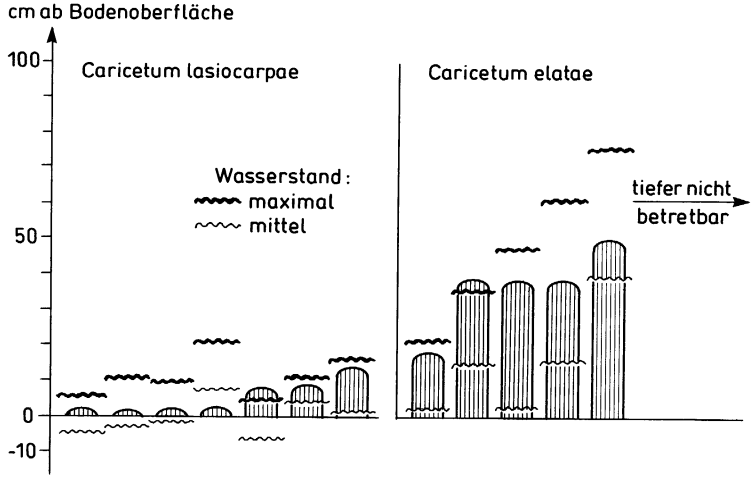


Abb. 28: Mittlere Höhe der Horste von *Carex elata* (Steif-Segge) und der Herden von *Carex lasiocarpa* (Faden-Segge, vgl. S. 174) in Beziehung zu maximalem und mittlerem Wasserstand in Mooren des westlichen Bodenseegebietes (Entwurf R. Warnke-Grüttner.)

10. **Caricetum gracilis**, Schlankseggenried; AC die namengebende Art (= *C. acuta*). Es schließt im Wasserhaushalt an die Kohldistelwiesen an und spielt daher schon eine gewisse grünlandwirtschaftliche Rolle. Da diese Segge Rasen, nicht Bulte bildet, konnte sie im Herbst leicht als feine Streu und als Notfutter gemäht werden. Ohne Mahd dringen hier bereits Gehölze des Bruchwaldes ein.
11. **Caricetum elatae**, Steifseggenried. Wenn die namengebende Art ihre mannshohen Bulte bildet, bezeugt dies starke Wasserstandsschwankungen (s. Abb. 28,

vgl. auch Tab. 6). Sie pflegt die Höhe des mittleren Wasserstandes zu erreichen und etwas zu übertreffen; bei Absenkung des Grundwassers und damit der Überflutungshöhe stirbt sie ab, weil die wachsende Krone des aus lebenden und toten Wurzeln sowie Blattresten bestehenden Bults austrocknet (Warnke-Grüttner 1990). Auch Abwasser-Einleitung zerstört das Steifseggenried; es kann dann vom Wasserschwadenröhricht abgelöst werden (Kuhn 1988/89).



Abb. 29: Die bis meterhohen Bulte des eutraphenten Caricetum paniculatae bilden einen Nahrungs- und deckungsreichen Lebensraum für gefährdete Vogelarten wie Knäk- und Krickente. Dürbheimer Ried/Schwäb. Alb, März 1985.

12. **Caricetum paniculatae, Rispenseggenried**; AC die namengebende Art (Abb. 29). Auf mäßig nährstoffreichen, kalkhaltigen Böden mit deutlichen Wasserstandsschwankungen; offenbar ist eine gewisse Sauerstoffzufuhr in den Wurzelraum notwendig, wie sich aus der Bindung an wasserzügige oder quellige Stellen folgern läßt.

Einige Beispiele zur Biozönologie der Phragmitetea

Trotz der Armut an Kormophyten und erst recht an Blumen ist ein altes Röhricht reich an Tieren; dazu trägt bei, daß Schilf und Rohrkolben mit hohen und hohlen Stengeln, für Tiere also fast gehölzartig, überwintern. Der Reichtum an angepaßten wirbellosen

Phytophagen ist aus dem sicher hohen (symphylogenetischen) Alter der Formation zu verstehen. Auch der Vogelreichtum ist groß, werden doch für die riesigen Schilfflächen im Donaudelta fast 100 Arten, darunter der Pelikan, genannt; er wird einsichtig aus der Lage der Phragmitetea-Bestände zwischen freier Wasserfläche und terrestrischem Gelände, wobei das Ressourcenangebot beider Räume für leicht bewegliche Organismen zugänglich ist. Blab (1993) veranschaulicht die verschiedenen Anforderungen einzelner Vogelarten an Struktur und Kontaktvegetation von Schilfröhrichten, also ihre Einnischung und Konkurrenzvermeidung. Mit einer Fülle von Zusammenhängen im Lebensraum Schilf fesselt Ostendorp (1993). Die folgenden Beispiele beziehen sich auf die drei grundsätzlichen Funktionen von Pflanzengesellschaften für Tiere (s. S. 58): als Strukturlieferant, als Nahrungslieferant, als Signal für die Habitatselektion.

Beispiel 1: Bestimmte Elemente eines Gesellschaftsmosaiks werden von Rohrammer bzw. Teichrohrsänger bevorzugt genutzt (s. Tab. 6 auf S. 39).

Beispiel 2: Abb. 30 zeigt die Lebensweise der phytophagen Schilfeule (*Archanara geminipunctata)*, die sich von *Phragmites* ernährt; trotz hoher Populationsdichten des Schmetterlings behauptet die Pflanze sich langfristig, denn „das Schilf reguliert seine Schädlinge selbst" (Vogel 1984). Die Eule sticht je ein Ei ins innere einzelner Halme; die jungen Larven kriechen über den streubedeckten Boden, um in einem weiteren Halm das zarte Embryonalgewebe des Vegetationskegels zu fressen; in Wasser ertrinken sie. Ältere Larven krabbeln, falls Blattkontakt besteht, hinüber; sie sterben bei zu großem Abstand (<60 Halme/m^2). Larven des letzten Stadiums „messen" basale

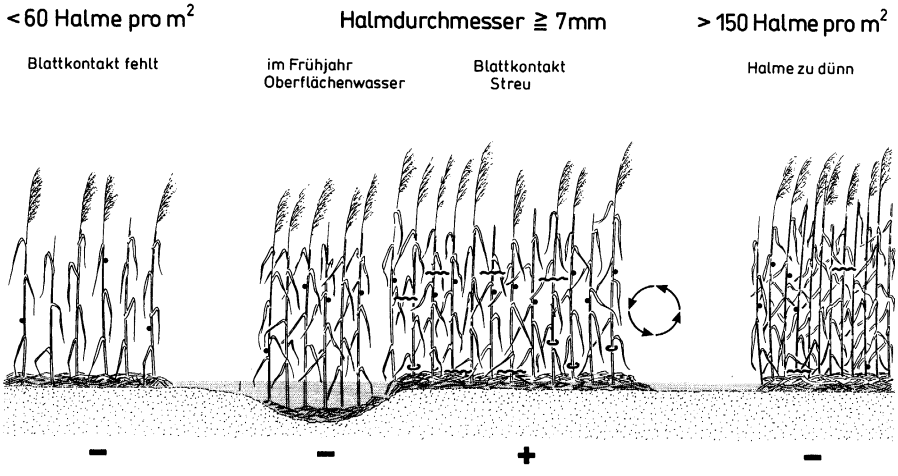
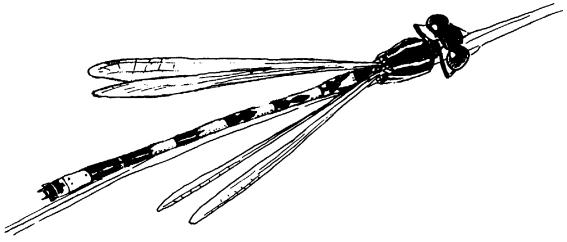


Abb. 30: Lebensraum und Lebensweise der Schilfeule. (Nach Daten von M. Vogel 1984; weitere Erläuterungen s. Text.)

Halmdurchmesser; bei ≥7 mm bohren sie sich ein und verpuppen sich. Damit diese Weite erreicht wird, dürfen nicht mehr als 150 Halme/m² wachsen. Sind durch starken Befall Lücken entstanden, so bilden die geschwächten Rhizome nur dünne, eben larvensichere Halme – eine allmähliche Erholung findet statt.

Beispiel 3: Es soll an Hand der Tab. 16 zeigen, welche Zusammenhänge und Hypothesen zur „vorausschauenden" Habitatselektion bei der mediterran-atlantischen Libelle *Coenagrion mercuriale,* der Helm-Azurjungfer, bestehen, eines Fließgewässer-Tieres, dessen Arealgrenze in Mitteleuropa offenbar durch die Frostempfindlichkeit der in 2 Jahren heranwachsenden Larven bestimmt wird. Es geht um die Frage, wie Erkennen und Auswahl des arteigenen Larval-Lebensraumes durch die Imago stattfinden kann, sofern es sich um notwendige Faktoren handelt, die sich im Jahreslauf

Tab. 16: Wichtige Eigenschaften des Larven-Lebensraumes von *Coenagrion mercuriale* und ihre Erkennbarkeit durch das adulte Tier. (Nach R. Buchwald 1994.)



Was benötigt diese Libellen-Art zur Larvalentwicklung im Gewässer?		**An was erkennt die Imago die zukünftige Verfügbarkeit der Ressourcen am Standort?**
Ultimate Faktoren:		Proximate Faktoren:
Schutz vor Austrocknung dank permanenter Wasserführung	⟷	Auftreten entsprechend feuchtebedürftiger Vegetation, bestehend aus Krautpflanzen wie *Nasturtium, Sium, Veronica* spp., *Callitriche* spp.
Ganzjährig submers lebende Trägerpflanzen für alle Larvalstadien	⟷	Krautige, submerse, wintergrüne Pflanzen wie die oben genannten
Winterliche Eisfreiheit am Gewässerboden; hohe winterliche Minima infolge von Quellnähe oder Grundwasserspeisung	⟷	Auch die oben genannten Pflanzen benötigen Eisfreiheit
Sommerliche Erwärmung des Gewässers durch Besonnung	⟷	Zumindest lokales Fehlen von Galeriewäldern
Mindest-Sauerstoffgehalt	⟷	deutliche Strömung, vermutlich auch Vorkommen der genannten Makrophyten

verändern und zum Zeitpunkt der Ei-Ablage (Juni/Juli) nicht direkt wahrnehmbar sind, z. B. Wintertemperaturen im Gewässerboden. Welche unmittelbar erkennbaren, sog. proximaten Faktoren ermöglichen dem adulten Tier aufgrund eines wohl angeborenen Habitatschemas, einer sehr einfachen Habitat-Vorstellung, ein Habitat zu finden, an dem die später direkt wirkenden, sog. proximaten Faktoren für das Überleben des Nachwuchses geeignet sind? Antworten findet man durch Untersuchung der Koinzidenzen (Übereinstimmungen) von Standortsfaktoren und autochthonen Vorkommen einerseits, durch Wahl-Experimente mit „Modell-Vegetation" und adulten Weibchen andererseits.

Gefährdung und Schutz von Röhrichtgürteln

Zum biozönologischen Wert von Röhrichten allgemein und Schilfröhricht im besonderen kommt die bedeutende Funktion solcher Gürtel als Uferschutz; auch hier spielt *Phragmites* wegen seiner weit verzweigten, bewurzelten Rhizome bei der Sicherung gegen Erosion die Hauptrolle. Der weithin zu verzeichnende Rückgang von Röhrichten mit *Phragmites*-Dominanz ist daher gebietsweise als dramatisch anzusehen. Er weist als Phänomen ebenso wie wissenschaftsmethodisch Parallelen zu den „neuartigen Waldschäden" auf; dem *„tree/forest die-back/decline"* entspricht ein *„reed die-back/decline"* (*reed* bezeichnet sowohl die Pflanze *Phragmites* als auch *Phragmites*-Röhricht als auch Röhricht allgemein). Da die Sachlage hier besser, wenn auch nicht vollständig geklärt ist, vor allem nach mehreren Arbeiten von Sukopp (et al. 1975), Klötzli & Grünig (1976), Ostendorp (1990) und Krauss (1992/93), sei sie exemplarisch dargestellt.

Seit den 40er Jahren wird von kleinflächiger Lochbildung mit faulenden Rhizomen und von großflächigem Rückgang, dies an über 35 Seen zwischen Großbritannien und Ungarn, berichtet. Zuverlässige Zahlen legten Sukopp und Mitarbeiter für die Westberliner Havel vor: Waren 1962 noch 37,5 km, entsprechend 40 % der Uferlinie, mit Röhricht bestanden, so waren es 1972 nur noch 23 %; die Flächen waren sogar um 50,4 % geschrumpft. Besonders stark war das Schilfrohr selbst und mit ihm die Vogelfauna betroffen, wogegen der Kalmus vordrang. Die Ursachen waren überwiegend mechanischer Art (Sportboote und ihre Schneisen, Uferbauten u. ä.), auch Bisamrattenfraß; Eutrophierung wurde erst später als Ursache genannt. Diese wurde jedoch bei der Deutung der Situation in den Alpenrandseen ins Zentrum gerückt; Klötzli & Grünig konnten ein einleuchtendes, wenn auch nicht in allen Punkten bewiesenes, kombinierendes Modell vorlegen. Daß darüber hinaus anthropogene mechanische Faktoren die ufernahen Zerstörungen verursachen, ist unbezweifelbar. Der Faktor Nährstoffanreicherung wurde hinfort noch stärker betont; der postulierte ökosystemare Zusammenhang läßt sich in Form der schematischen Abb. 31 darstellen. Daraus resultierte die (ohnehin berechtigte) Forderung nach besserer Abwasserreinigung; allerdings wurde auch Mahd des Röhrichts vorgeschlagen.

Vielseitige und langfristige Untersuchungen von Ostendorp am stark betroffenen westlichen Bodensee erlauben neuerdings ein anderes Bild zu zeichnen, s. Abb. 32. Auslöser sind – neben landseitigen Uferbauten – meteorologisch-hydrologische Faktoren; dagegen ist zumindest in diesem Gebiet weder die frühere Trophie-Zunahme bzw. die jüngste Abnahme zeitlich mit dem Schilfsterben koinzidierbar, noch ist der Nährstoffgehalt des Sediments für *Phragmites* intolerabel, noch können Sapropel und zu niedriges Redoxpotential Ursachen sein. Dagegen muß man als entscheidend

ansehen die Aufeinanderfolge von drei für das Schilf äußerst bis ziemlich ungünstigen Jahren mit Stürmen, Hagel und vor allem mit Extrem-Hochwässern, die ja bei den Alpenrandseen in den Sommer fallen. Diese Schwächung durch Stoffverluste zu einem Zeitpunkt, in dem die Rhizome entleert waren, ließ sich nicht sofort wettmachen. Der Rückgang der Schilffront um durchschnittlich 8,5, z. T. aber 20–30 m führte zu verändertem Wellenauslauf. Es entstanden Brecher an der Front, die, wohl durch Treibgut unterstützt, zum Abknicken der Pflanzen und Ufererosion führten.

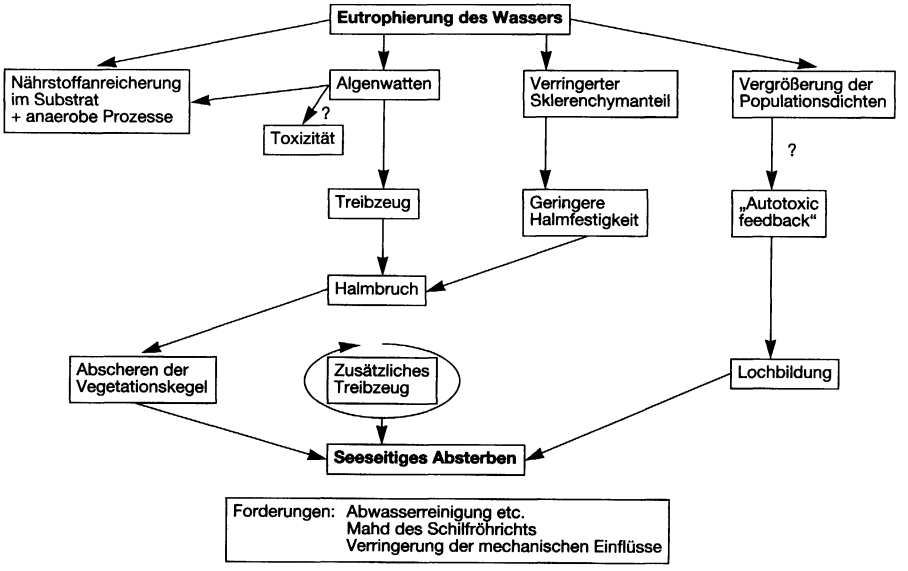


Abb. 31: Postulierter Kausalzusammenhang zwischen Eutrophierung als Ursache und Schilfsterben als Folge.

Die Grundzüge dieser Faktorenanalyse eines einzelnen, wenn auch standörtlich vielseitigen Gebietes lassen sich auf andere übertragen; als entscheidend erwiesen sich Schwäche und Schwächung austreibender Pflanzen und mechanische Schädigung im Sommer, sei es durch die Witterung, sei es durch Bootsbetrieb mit Wellenschlag, alles verstärkt durch Eutrophierungs-bedingtes Getreibsel. Gibt es Maßnahmen, die eine Regeneration von Schilfgürteln bewirken können – außer eher unrealistischen Regelungen zur Verringerung von Schiffsverkehr generell? Hierzu liegen mittlerweile Erfahrungen vor (s. Ostendorp 1987, 1993, Krauss 1992/93). Winterliche maschinelle Mahd erwies sich als kontraproduktiv, denn sie bewirkt Druckschäden an Rhizomen und Triebspitzen und daher verringerte Vitalität. Steinpackungen und sog. Lahnungen (Pfahldoppelreichen mit Faschinen, also Reisigbündeln) schaffen eine wellenberuhigte Zone und fördern die Sedimentation. Lebendbau muß hinzutreten: Dabei werden entweder Einzelpflanzen mit Rhizom-Wurzel-Ballen oder größere, bereits durchwurzelte Kokosfasermatten eingebracht. Unerläßlich ist in jedem Falle eine Selbstbeschränkung im Sport- und Badebetrieb – der Druck auf die Erholungslandschaft gefährdet diese selbst.

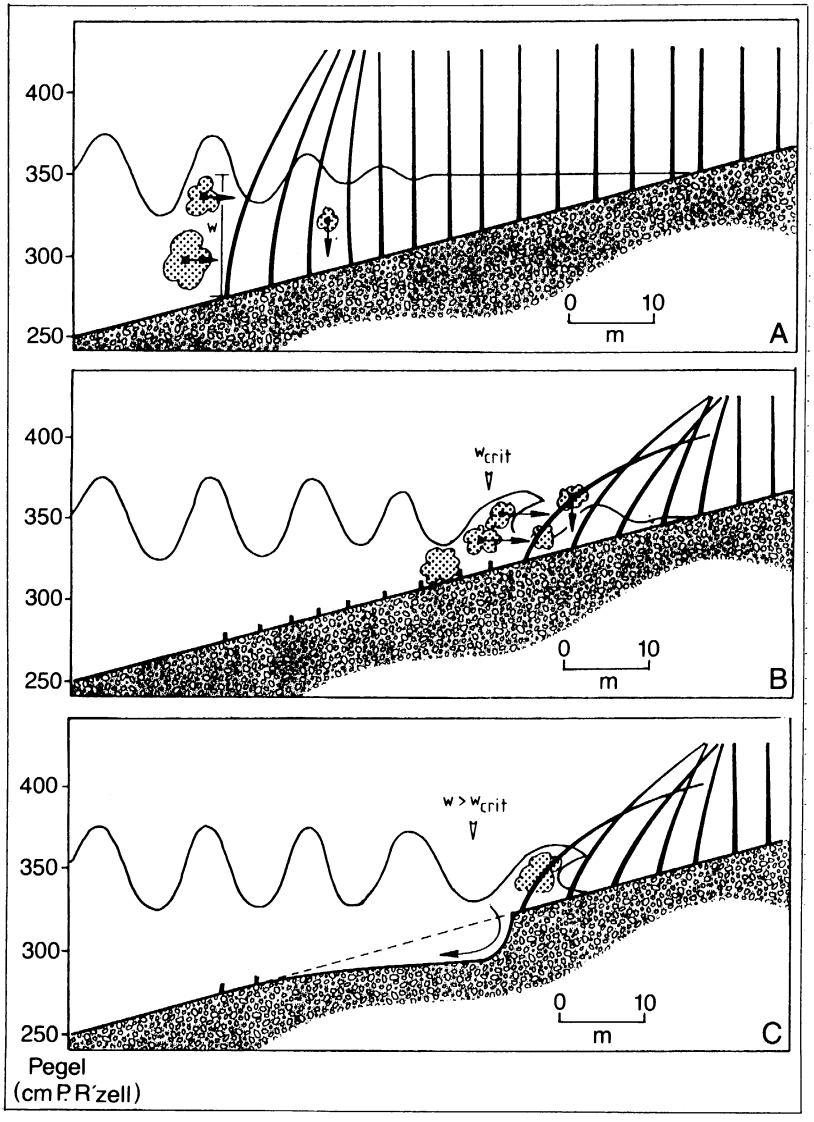


Abb. 32: Auswirkungen des Schilfrückgangs am Bodensee 1965 bis 1967 auf Ufererosion und mechanische Belstung der seewärtigen Schilffront; **A** – vor dem Schilfrückgang, **B** – nach diesem, **C** – nach erfolgter Flächen- und Klifferosion. **W** – Wasserstand, $\mathbf{W}_{crit}$ – Wasserstand, bei dem sich ufernahe Wellen brechen, punktiert – Algenwatten und Getreibsel. (Aus OSTENDORP 1990.)

6. Formation: Quellfluren, Schneeböden, Niedermoor- und Schlenkengesellschaften

Hier werden niederwüchsige, ziemlich geschlossene Bestände vereinigt, in denen meist Moose eine ausgeprägte Schicht bilden; die Feldschicht pflegt locker, zuweilen sogar kärglich entwickelt zu sein; sie wird von Hemikryptophyten, zuweilen auch Zwergsträuchern aufgebaut. Höherwüchsige Gehölze fehlen, es sei denn, es handle sich um späte Stadien in einer Sukzession.

23. Kl.: Montio-Cardaminetea, Quellflurgesellschaften
24. Kl.: Scheuchzerio-Caricetea nigrae, Niedermoor- und Schlenkengesellschaften
25. Kl.: Salicetea herbaceae, Schneebodengesellschaften

Die Schneebodengesellschaften erfahren ihre reichste Entfaltung in der alpinen Stufe, die Quellfluren in der montanen und subalpinen, die Niedermoor- und Schlenkengesellschaften in der montanen, ohne in andern ganz zu fehlen. Ökologisch gemeinsam ist den Klassen der feuchte bis nasse Standort. Chorologisch gemeinsam ist ihnen die große Zahl von Arten, deren Hauptverbreitung in der Arktis und den alpiden Hochgebirgen liegt, die also dem arktisch-alpischen Arealtyp folgen (vgl. die umfassende Monographie der Vegetation Nordeuropas von Dierssen 1996). Sie haben in einigen Mittelgebirgen und/oder im Alpenvorland noch kleine, wissenschaftliche wertvolle „Arealsplitter". Manche Sippen, besonders der Scheuchzerio-Caricetea, haben – etwas abweichend – einen borealen Schwerpunkt. Das zerstückelte Areal vieler Arten läßt sich bei ihrer Bindung an kühl-nasse Standorte zwanglos mit der Theorie erklären, daß es sich bei ihnen um Glazialrelikte handelt. Zusätzliche Beweise liefern Fossilfunde. Wir werden dies an einzelnen Gesellschaften näher analysieren. Das Mosaik solcher interessanter und nur aus der historischen Individualität der Landschaft zu verstehender Gesellschaften schildern Bogenrieder et. al. (1982) für den Feldberg.

23. Klasse: Montio-Cardaminetea, Quellflurgesellschaften

Standort

Die Gesellschaften leben im unmittelbaren Quellbereich auf überrieseltem Gestein oder Rohboden; hier zeichnet sich das Wasser aus durch Sauerstoffreichtum und durch relativ und gleichmäßig niedrige Temperaturen, verglichen mit denen anderer nasser Standorte und quellferner Gewässer. Eindrucksvoll belegen Messungen von Dahl (1956) aus Epilobion-Gesellschaften Südnorwegens die **Kaltstenothermie**; er erhielt in den quellnächsten Moosrasen, denen von *Pohlia wahlenbergii,* Sommerwerte zwischen 1,4 und 5,0 °C, Winterwerte, unter einer Schneedecke gemessen, zwischen 1,8 und 2,2 °C! Die Isothermen folgten dabei sehr gut den Grenzen der dominierenden Moosarten. Vermutlich hängen hiermit auch die Armut an Kormophyten und der Reichtum an Moosen zusammen, konnten Bogenrieder & Werner (1979) doch die Empfindlichkeit selbst des „Kaltwasserspezialisten" *Carex frigida* gegen tiefe Tem-

peraturen im Wurzelbereich nachweisen (Abb. 33). Schon bei 10 °C Wassertemperatur in Hydrokultur betrug die Wuchsleistung bei gutem Nährstoffangebot nur noch 7,6 % von der bei 20 °C erzielten. In einigen wenigen Gefäßpflanzengattungen hat sich offenbar, nachdem die Anpassung gelungen war, eine weitere Artbildung abgespielt, so bei *Saxifraga* und *Epilobium*.

Die Zäsur zwischen den Quellfluren der Silikat- und der Kalkgesteinsgebiete ist so ausgeprägt, daß die Verbände vielleicht besser zu Ordnungen aufgestuft würden. Im Cratoneurion schaffen die Pflanzen selbst ihr Substrat und tragen zur **Gesteinsbildung** bei. Der Zusammenhang ist folgender: Das aus Kalkfelsspalten austretende Wasser ist kühl, reich an CO_2 und gesättigt mit schwerlöslichem $CaCO_3$ und leicht löslichem $Ca(HCO_3)_2$; das Gleichgewicht wird durch die Formel $CaCO_3 + CO_2 + H_2O \leftrightarrows Ca(HCO_3)_2$ qualitativ wiedergegeben. An der Erdoberfläche sinkt die Konzentration an CO_2 ab, weil a) der Partialdruck geringer ist als im Berginneren, b) die Wassertemperatur im Sommer steigt und damit die Löslichkeit des Gases sinkt, c) an pflanzenbewachsenen Stellen dem Quellwasser CO_2 zur Photosynthese entzogen wird. Die Folge der Konzentrationsänderung ist Zerfall des $Ca(HCO_3)_2$ und damit Übersättigung mit $CaCO_3$, welches sich als **Quelltuff** oder Travertin an toten und lebenden Gegenständen niederschlägt. Das tote organische Material (Blätter, Äste, Moose) wird im Laufe von Monaten zersetzt. Wenn die umgebenden Krusten erhärtet sind, stellen sie Abdrücke dieser organischen „Matrizen" dar. Sie sind zu Fossilien geworden und erlauben unter glücklichen Umständen noch nach Jahrmillionen Rückschlüsse auf die Tuffbildner und die Vegetation der Umgebung.

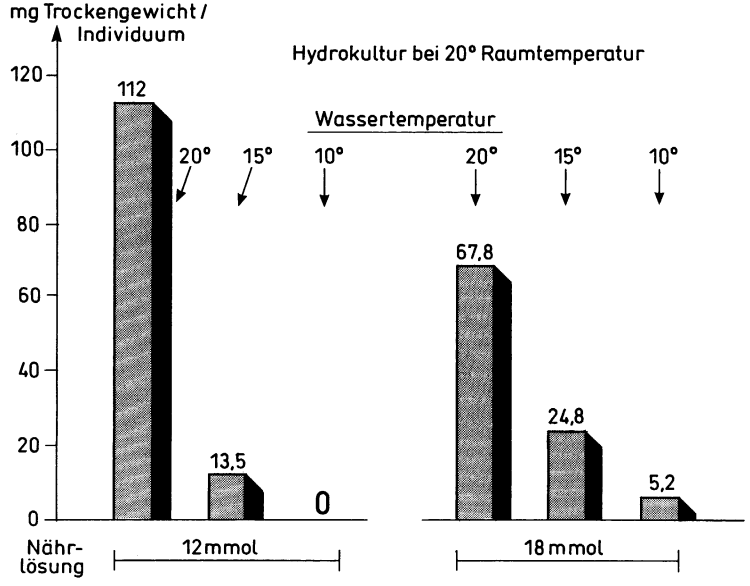


Abb. 33: Abhängigkeit des Wachstums von *Carex frigida* von Wassertemperatur und Ionenangebot im Wurzelraum. (Nach Bogenrieder & Werner 1979.)

Systematischer Überblick

Zu **Verb. 1, Cardamino-Montion**, Silikatquellfluren:
Mit seinem subalpin-alpinen Flügel vikariiert das Mniobryo-Epilobion hornemanni, zu dem Dahl (1956) aus Rondane (Südnorwegen) hervorragendes Material erarbeitet hat; auf diese umfassende Monographie subarktischer Vegetation einschließlich ökologischer Messungen sei nachdrücklich hingewiesen.

BS 11

Kl.	**Montio-Cardaminetea** Quellfluren
KC	*Cardamine amara*, *Epilobium alsinifolium*, *Philonotis fontana*, *Pohlia wahlenbergii* var. *glacialis* u. a.

O.	**Montio-Cardaminetalia** Quellfluren
OC = KC	

1. V.	**Cardamino-Montion** Mitteleuropäisch-alpische Silikatquellfluren
VC	*Chrysosplenium oppositifolium*, *Dicranella palustris*, *Montia rivularis*, *Stellaria alsine*
Beisp. 1 - 3	

2. V.	**Cratoneurion commutati** Nord- und mitteleuropäisch-alpische Kalkquellfluren
VC	*Cratoneuron commutatum* (opt.), *Philonotis calcarea*, *Saxifraga aizoides*
VD	Kalkmoose
Beisp. 4 - 7	

1. **Bryo (schleicheri)-Philonotidetum seriatae (= Montio-Bryetum schleicheri)**, Sternsteinbrechflur; AC *Dicranella palustris* (= *Diobelon squarrosum*), *Pohlia wahlenbergii* (= *Mniobryum albicans) var. glaciale, Philonotis seriata, Saxifraga stellaris.* In der subalpinen und alpinen Stufe der Alpen verbreitet, kommt es außerhalb des Hochgebirges in Deutschland nur noch in den Gipfellagen des Schwarzwalds oberhalb 1300 m vor; erst in Südnorwegen gibt es wieder floristisch ähnliche Assoziationen. Einzelne Arten, so *Dicranella palustris* und *Philonotis seriata* greifen weiter hinunter und fehlen auch andern Mittelgebirgen nicht ganz. Diese Verbreitung ist nur unter Berücksichtigung der historischen Entwicklung zu

verstehen. Unter den heutigen klimatischen Bedingungen hätten die Diasporen der Arten über eine Strecke von mehreren hundert km in einem Sprung transportiert worden sein müssen, und zwar in solch großer Zahl, daß trotz aller Keimungsverluste eine Ansiedlung hätte stattfinden können; ökologisch geeignete „Zwischenlandeplätze" *(= „stepping stones")* sind ja nicht vorhanden. Dies ist, wenn nicht unmöglich, so doch äußerst unwahrscheinlich. Die heutigen Areale sind also **disjunkt**. Will man nicht den nur in seltensten Fällen überhaupt diskutierbaren Vorgang mehrfacher (polytoper) Entstehung ein und derselben Art an verschiedenen Orten annehmen, so muß ein ehemals geschlossenes Wandergebiet postuliert werden. En solches muß während der pleistozänen Kaltzeiten zwischen dem arktischen und dem Alpen-Eisschild zur Verfügung gestanden haben (s. S. 52). Die Chance, Silikatquellflur-Arten selbst direkt als Fossilien nachzuweisen, ist gering, denn sie haben leicht zersetzbare Blätter, die Phanerogamen unter ihnen liefern wenig Pollen, die Moose sporulieren selten, und ihre Sporen wären überdies nicht von denen anderer Arten zu unterscheiden.

Mit der Zunahme der Temperatur, dem Rückgang der Eisschilde und dem allmählich dichter werdenden Vegetationsschluß wurden die Arten auf die spärlichen, ihnen physiologisch noch zusagenden und vor der übermächtigen Konkurrenz der Wälder geschützten Standorte eingeengt. An Spezialstandorten, wie sie eben solche kaltstenothermen Quellbäche darstellen, konnten sich die Quellflurarten offensichtlich auch in der postglazialen Wärmezeit halten. Sie sind also als **Glazialrelikte** aufzufassen: als Sippen oder Pflanzengesellschaften, die eiszeitlich weite Verbreitung hatten und heutzutage auf kleinräumige Sonderbiotope beschränkt sind. Ihre heutigen Wuchsplätze müssen zum großen Teil während des Hochstands der Vereisung vergletschert gewesen sein, später aber boten sie Refugien. Solche Arten, die ihre heutigen Relikt-Wuchsorte also erst nachträglich erreicht haben, können als **Wanderrelikte** gekennzeichnet werden. Es ist damit zu rechnen, daß Arten, die heutzutage in den gleichen Gemeinschaften wachsen, aber infolge ihrer breiteren ökologischen Amplitude nicht auf Sonderstandorte beschränkt sind, ebenfalls während der Eiszeiten (oder mindestens einer Eiszeit) in Mitteleuropa gelebt haben; doch ist dafür der Beweis prinzipiell nur durch Fossilfunde, nicht aber aus dem Areal zu führen.

Manche Arten haben entweder die skandinavischen Gebirge oder auch die Alpen beim Rückzug des Eises nicht erreicht, oder sie sind dort später ausgestorben. *Epilobium hornemannii* z. B. ist in nordischen Quellfluren häufig, fehlt aber in Mitteleuropa; umgekehrt kommt z. B. *Soldanella alpina*, die in den Alpen und am Feldberg in Quellfluren und Flachmooren wächst, nicht in der Arktis vor. Die – erst spärlich untersuchte – **Tierwelt** der Quellfluren bietet ebenfalls eine Reihe offensichtlich reliktischer Arten, so die Laufkäfer *Nebria gyllenhali* und *Pterostichus panzeri* (s. zoologische Beiträge in: Bogenrieder et. al. 1982).

2. **Cardaminetum amarae**, Bitterschaumkrautflur; AC *Cardamine amara*. Weitverbreitet in Silikatgebirgen an leicht beschatteten oder nordexponierten Bächen in montaner (bis subalpiner) Lage.
3. **Philonotido-Montietum**, Quellkrautflur; AC *Montia rivularis, Philonotis fontana.* In Silikatgebirgen an offenen und strahlungsintensiven Standorten der montanen Stufe.

Zu **Verb. 2, Cratoneurion commutati**, Kalkquellfluren:

4. **Cratoneuretum commutati**, Starknervmoos-Quellflur; häufigste und Zentralassoziation (s. S. 41). Im Einzugsbereich dauernd rieselnder Kalkquellen in dich-

ten Decken; oft baut die Gesellschaft ganze Travertin-Felsnasen auf, über welche dann ein Wasserfall hinabstürzt.

5. **Eucladietum verticillati**, Schönastmoos-Quellflur; AC *Eucladium verticillatum.* Eine vorwiegend aus Polstermoosen aufgebaute Gesellschaft, die an sommerlich versiegenden Kalkquellen harten Travertin bildet (Philippi in Sauer & Schnetter (Herausg.) 1971).
6. **Cratoneuro-Arabidetum jacquinii**, Gänsekresse-Tuffmoosflur (= **Cratoneuretum falcati**); AC *Arabis soyeri* (= *A. jacquinii*). *Heliosperma quadridentatum, Saxifraga aizoides.* Schließt in der subalpin-alpinen Stufe an das Cratoneuretum an.

Hier vorläufig angeschlossen sei eine Gesellschaft, die räumlich und ökologisch dem Cratoneurion nahesteht, syntaxonomisch aber wohl einer noch unbeschriebenen Kryptogamenklasse angehört; Kormophyten treten hier völlig, Moose ziemlich zurück; dagegen kommen Cyanobakterien (meist noch Cyanophyceen oder Blaualgen genannt) als dominierendes Element hinzu. Es ist das **Scytonematetum myochrous**, eine Blaualgen-Tuff-Flur, mit *Nostoc verrucosum*, *Scytonema myochrous*, übergreifend *Eucladium verticillatum.* Wo an steilen Kalkplatten und Abbrüchen das Wasser so rasch fließt, daß sich Moose schwer ansiedeln können, bilden einige Cyanophyceen als Pioniere mit ganz wenigen anderen Arten Quelltuff.

Etliche tuffbildende Moose haben die Montio-Cardaminetea gemeinsam mit der mediterran-subtropischen Klasse **Adiantetea capilli-veneris** mit dem Venushaar-Farn als wichtigster Charakterart. Sie lebt an wintermilden, luftfeuchten, kalkreichen, durchrieselten Standorten, besonders in Halbhöhlen (an sog. Balmen), an Felswänden im Spritzbereich von Wasserfällen, auch – dem Prinzip der ökologischen Kompensation folgend (s. S. 31) – in Brunnenschächten. Diese Ansprüche machen es verständlich, daß sie erst im temperat-(sub)atlantischen Raum ausklingt. Ihre Lebensräume, zwar kleinflächig und weit zerstreut liegend, müssen über Jahrmillionen ökologisch ziemlich konstant geblieben sein, so daß sich in Isolation etliche nahe verwandte Neoendemiten haben entwickeln können. So bieten die Adiantetea eines der wenigen Beispiele für eine erste Entschlüsselung der Symphylogenie (Deil 1994, 1996).

24. Klasse: Scheuchzerio-Caricetea nigrae, Niedermoor- und Schlenkengesellschaften

Standortsökologie und Gefährdung

Sümpfe und Niedermoore (= Flachmoore = **Kleinseggenmoore**) zeichnen sich dadurch aus, daß Grund-, Quell- oder Sickerwasser den Boden langfristig durchtränkt; sie trocknen nur ganz oberflächlich ab. In Mooren kommt es dabei zu einer Hemmung der Streuzersetzung, in Sümpfen nicht; Moore bilden daher **Torf** als semiterrestrische Humusform, d. h. die Struktur der Bestandteile ist mikroskopisch noch erkennbar; bei Sumpfhumus ist dies nicht der Fall. Auf Torfbildung und -wachstum sei erst bei den Hochmooren näher eingegangen (s. S. 256), wo diese Prozesse den Standort stärker bestimmen als bei den Niedermooren. Diese stehen den Sümpfen noch so nahe, daß manche Gesellschaften an beiden Standorten vorkommen; wollte man das in den deutschen Namen zum Ausdruck bringen, so würden diese zu schwerfällig. Im Alpenvorland lassen sich aufgrund von Differentialarten (*Sesleria varia, Gentiana verna,*

Pinguicula alpina u. a.) sogar innerhalb der Kalkflachmoore diejenigen Bestände, deren Wurzelboden mineralreich ist, von denen auf reinem Torf unterscheiden.

Die beiden **Niedermoor-Ordnungen** leben in Quellmulden, an durchsickerten Hängen, an Seen oberhalb des Großseggengürtels, auch am Rande von Hochmooren, wo sie dann mit Oxycocco-Sphagnetea-Gesellschaften in Kontakt treten und entsprechende Gradienten bilden. Die **Schlenkengesellschaften**, klarer: Scheuchzerietalia, sind von ihnen ökologisch abgesetzt durch stehendes, nicht sickerndes Wasser; dies führt in flachen Schlenken u. a. zu Temperaturextremen; solche kommen auch in oligotrophen Hochmoorgewässern vor (s. S. 256).

Insgesamt sind die Nährstoffverhältnisse der Scheuchzerio-Caricetea-Gesellschaften trotz gelegentlicher leichter Überschneidungen in einzelnen Faktoren deutlich günstiger als die der Oxycocco-Sphagnetea (s. Tab. 17).

Tab. 17: Einige chemische Meßdaten aus Nieder- und Hochmooren Mittel- und Nordeuropas (zusammengestellt aus Dierssen & Dierssen 1985.)

Gesellschaft	Scheuchzerio-Caricetea nigrae		Oxycocco-Sphagnetea
	Caricetalia davallianae	Caricetalia nigrae	
pH:	4,5 – 7,5	3,3 – 5,5	2,8 – 4,5
Basensättig. (%):	50 – 90 (selten weniger)	15 – 50	keine Angabe
austauschbares Ca (mval):	> 50	< 25	extrem gering
C/N	9 – 25		20 – 50

Manche dieser Standorte sind sicher sekundär; sie wären ohne Mahd oder Beweidung von Gesträuch oder Wald bewachsen oder doch so stark beschattet, daß die lichtliebenden Moorarten nicht gediehen.

Generell sind alle diese Standorte zivilisationsgefährdet, zumal sie kleinflächig sind, oft inmitten von landwirtschaftlich genutztem Gelände liegen und leicht von dort durch Düngung beeinflußt werden, wie man an eindringenden Naßwiesenarten erkennt; so sind sie auch meist leicht dränierbar und somit „meliorierbar".

Das folgende Schema Abb. 34 zeigt die Reaktion auf standortsverändernde Maßnahmen. Bei geringen Eingriffen dringen differenzierende Arten aus verwandten Gesellschaften ein, falls solche aus der Nachbarschaft einwandern können oder von Tier oder Mensch eingeschleppt werden, bei starken Veränderungen verschwinden die Moorgesellschaften völlig. Da die meisten ihrer Arten – gerade die allgemein bedrohten – keine dauerhafte Samenbank bilden (Pfadenhauer & Maas 1987), ist eine spontane Regeneration nicht möglich. (Neben der hier angedeuteten standörtlich bedingten Variabilität kommen auch arealgeographische, sukzessionsbedingte und vegetationsgeschichtliche Differenzierungen vor.)

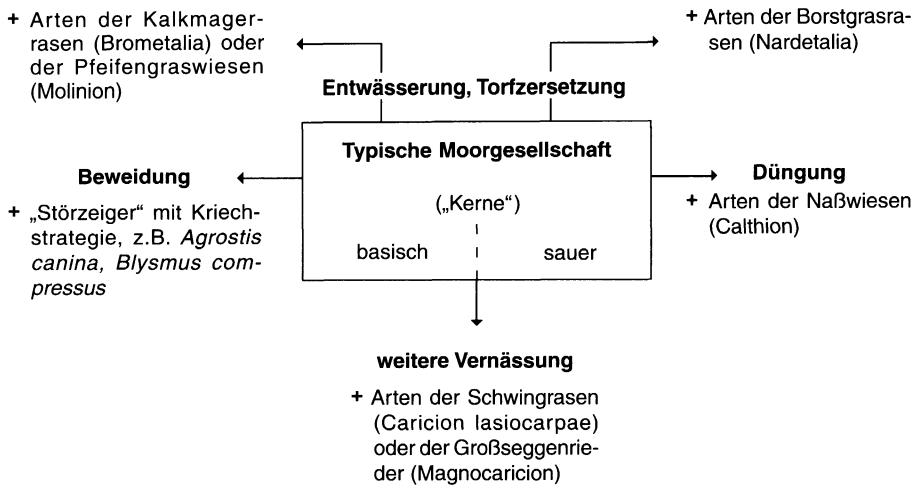
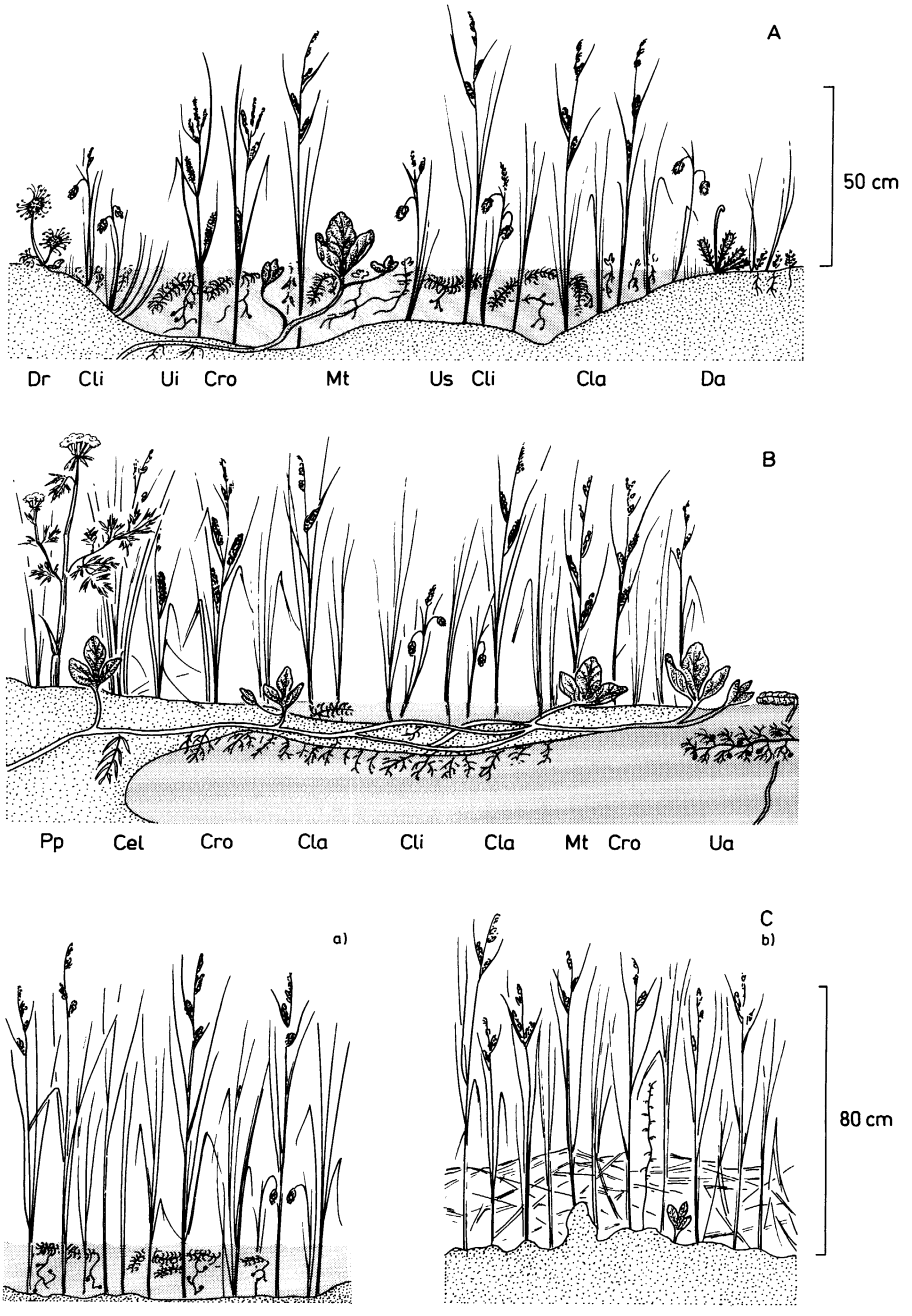


Abb. 34: Schema: Standörtliche Veränderungen unter Wirtschaftseinflüssen und Gesellschaftswandel bei einem „Ideal-Niedermoor".

Zur biozönologischen und vegetationsgeschichtlichen Bedeutung

Wenn Niedermoor-Vegetation (im weiteren Sinne) aus einem Mosaik von verschiedenen Pflanzengesellschaften besteht, bietet sie einen der pflanzen- und tierartenreichsten Biotopkomplexe. Seine Arten nehmen allerdings auch nach absoluter wie relativer Zahl eine Spitzenstellung in den Roten Listen ein. Dabei spielt neben der Gefährdung des Lebensraumes als solchem die enge Einnischung vieler Arten eine Rolle. Dies sei an 2 Beispielen erläutert.

1. Die Zwerg-Libelle *(Nehalennia speciosa)*, ausgewachsen 1,5 cm lang, ist eine in Mitteleuropa vom Aussterben bedrohte Art. Ihre Optimalhabitate im Alpenvorland veranschaulichte Schmidt (1994) mit der Abb. 35a: Es sind lockerrasige, feinhalmige Ausbildungen des basenreichen Flügels von Caricetum lasiocarpae und Caricetum limosae, stets in Durchdringung mit *Utricularia*-Schlenken, in denen die Larven heranwachsen; auch suboptimal kommt sie fast ausschließlich in diesen Kombinationen vor. Offenbar wählt die Imago geeignete Stellen aus. Um die Requisiten der Art an den nicht betretbaren Biotopen zu erfassen, wurde ein darübergleitender, steuerbarer Mikroklima-Meßschlitten entwickelt. Die Schlenken erwiesen sich – wie auch solche in Hochmooren – als erstaunliche Wärmeinseln, die selbst bei sommerlichen Nachtfrösten ringsum noch 10 °C warm sein können. Die Utricularien können – im Gegensatz zu Sphagnen – als Zeiger dafür sowie für winterliche Eisfreiheit am Gewässergrund und für dauernde Wasserführung dienen – falls sie von der adulten Libelle wirklich erkannt werden. In der Tat bevorzugten Imagines in Wahlversuchen warmes Wasser und sie mieden Schlenken mit stark dominierenden Sphagnen, während sie *Utricularia*-reiche bevorzugten. Die Wasserflächen bewirken auch eine deutlich höhere Luftfeuchtigkeit, als sie etwa über einer


A
50 cm
Dr Cli Ui Cro Mt Us Cli Cla Da
B
Pp Cel Cro Cla Cli Cla Mt Cro Ua
a)
C
b)
80 cm

Streuschicht herrscht, wie sie in anderen Ausbildungen der genannten Gesellschaften vorkommt (Abb. 35b) – eine Notwendigkeit für die zarte, leicht austrocknende Libelle. Der Abstand der Seggenhalme in den bewohnten Beständen beträgt stets wenig über 3,0 cm und liegt damit eben über der Flügelspannweite des „Zwerges", der sich „hüpfend" mit ausgespannten Flügeln darin bewegt, verhindert wird hierin aber die Konkurrenz der üblichen größeren Arten. Schließlich sind die Halme und Blätter der Faden-Segge höchstens 0,5 cm breit und damit dünner als der Kopf der etwa daran lauernden Libelle! Deren Bindung an diesen Biotoptyp und ihre enge Einnischung ist also einleuchtend.

2. Viele der Pflanzenarten besitzen ein disjunktes Areal, welches sie zu Glazialrelikten stempelt. Da eine rezente Neuansiedlung dieser konkurrenzschwachen und empfindlichen Seltenheiten an ihren wenigen Wuchsorten äußerst unwahrscheinlich ist, müssen sie sich über Jahrtausende nacheiszeitlich an waldfreien Standorten gehalten haben. Zu diesen Eiszeitrelikten gehören u. a. *Swertia perennis, Pedicularis sceptrum-carolinum, Carex capitata, C. heleonastes*, das Moos *Cinclidium stygium.* Einige Arten konnten sich von den primären Wuchsorten aus ein wenig auf anthropogenes Sumpfgelände ausbreiten (sog. **progressive Glazialrelikte**, Beispiel *Bartsia alpina* im Schwarzwald); während andere auf die ursprünglichen Stellen beschränkt geblieben sind (**konservative Glazialrelikte**, Beispiel *Selaginella selaginoides* im Schwarzwald); schließlich sind einige infolge der Zerstörung ihrer Wuchsorte fast oder gänzlich bis zur lokalen Ausrottung verschwunden (**regressive Glazialrelikte**, Beispiel *Saxifraga hirculus* im Alpenvorland). Diese Typisierung läßt sich auch auf Relikte anderer Formationen anwenden (Wilmanns 1965/66). Selbstverständlich gibt es auch tiefgelegene, ursprüngliche Sumpf- und Moorgesellschaften, in denen heute aus klimatischen Gründen das arktisch-alpische und das nordische Geoelement nicht vertreten sein können.

Systematischer Überblick

Große regionale Übersichten über die gesamten Moorgesellschaften mit zahlreichen synökologischen Daten verdanken wir Dierssen (1982, 1996) für Nordeuropa und Dierssen & Dierssen (1984) für den Schwarzwald. Diese zeigen die unglaubliche Vielfalt an Gesellschaften, bedingt durch mannigfache Kombinationen von Trophie- und

Abb. 35: Habitate und Habitatwahl der Zwerg-Libelle *(Nehalennia speciosa).* (Weitere Erläuterung im Text.)

A: Biotoptyp 1: Übergangsmoorschlenke des Caricion lasiocarpae mit *Carex lasiocarpa, C. limosa, C. rostrata, Menyanthes trifoliata, Utricularia intermedia, U. stygia*, randlich *Drosera anglica, D. rotundifolia*

B: Biotoptyp 2: Seggenschwingdecke des Caricion lasiocarpae in der Verlandungszone eines Moorsees mit *Carex elata, C. lasiocarpa, C. limosa, C. rostrata, Menyanthes trifoliata, Nymphaea alba* var. *minor, Utricularia australis*, randlich *Peucedanum palustre.*

C: Profile von 2 Ausbildungen des Caricetum lasiocarpae; Ausbildung **a** im Wasser in Durchdringung mit dem Scorpidio-Utricularietum und mit hoher Luftfeuchte wird aufgesucht: Ausbildung **b** mit heller Streuschicht am Boden und niedriger Luftfeuchte wird gemieden.
(Aus B. Schmidt 1994.)

Wasserstufen, von Klima und extensiver Nutzung. – Stetigkeitstabellen der gesamten Klasse belegen, daß die Schlenkengesellschaften floristisch – eben als Ausdruck der standörtlichen Verschiedenheit – wenig mit den beiden Niedermoor-Ordnungen gemeinsam haben; man kann sie also auch als eigene Klasse fassen, wie es z. B. die niederländischen Pflanzensoziologen tun.

Zu **Ordnung 1, Scheuchzerietalia palustris**, Schlenken- und Fadenseggen-Gesellschaften:

Zum **1. Verband, Rhynchosporion albae**, den oligotraphenten Schlenkengesellschaften, gehören:

1. **Caricetum limosae**, Schlammseggenschlenke: AC *Carex limosa, Scheuchzeria palustris, Sphagnum cuspidatum* in nicht austrocknenden Übergangs- und Hochmoorschlenken mit nur geringen Wasserstandsschwankungen (Abb. 51b, S. 172).
2. **Rhynchosporetum albae**, Schnabelbinsenmoor; AC *Lycopodiella inundata, Rhynchospora alba* (opt.), *Rh. fusca.* Auf nackten, nährstoffarmen Moor- und torfigen Sandböden, die oberflächlich abtrocknen können.

Der **2. Verband, Caricion lasiocarpae**, vereint schwach mesotraphente, oft dank eines verflochtenen Rhizomnetzes Schwingdecken bildende Gesellschaften (früher als Zwischenmoorgesellschaften geführt); zu ihnen gehören

3. das **Caricetum lasiocarpae** als Zentralassoziation und – Dierssen folgend – die *Carex rostrata*-Dominanzgesellschaft (auch als Caricetum rostratae bezeichnet). Beides sind Bewohner von schwach minerotrophen Hochmoorrandsümpfen (s. S. 158, 253).

Zu **Ordnung 2, Caricetalia nigrae**, Braunseggensümpfe:

4. **Caricetum nigrae**, Braunseggensumpf, Wiesenseggenried; Zentralassoziation des Verbandes. Von kalkfreiem Wasser durchsickerte Niedermoorgesellschaft; oft schwach beweidet, damit zertreten und dann von *Agrostis canina* und *Ranunculus flammula* als Ausläufer-treibenden „Heil"-Pflanzen durchsetzt.
5. **Eriophoretum scheuchzeri**, Kopfwollgrassumpf; AC *Eriophorum scheuchzeri.* Arktisch-alpische Verlandungsgesellschaft in Seen und in Rieselfluren, durch die dicken Wollgrasschöpfe von sehr charakteristischem Habitus.
6. **Parnassio-Caricetum nigrae**, Herzblatt-Braunseggensumpf; lok. AC *Carex lepidocarpa, C. pulicaris, Parnassia palustris, Pinguicula vulgaris.* In Silikatgebirgen und im norddeutschen Flachand. Etwas nährstoffreicher als Assoziation 4 und daher an der Grenze zur folgenden Ordnung stehend. Eine prächtige, reliktenreiche Höhenvikariante (als **Bartsio-Caricetum fuscae** beschrieben) kommt am Feldberg oberhalb 1200 m vor; darin zeigt die Dominanz von *Trichophorum cespitosum* an wulstig-welligen Stellen deutliche Solifluktion an.

Zu **Ordnung 3, Caricetalia davallianae** (= Tofieldietalia calyculatae), **Kalk-Niedermoore, Kalk-Flachmoore:**

7. **Caricetum frigidae**, Eisseggenflur; AC *Carex frigida,* als AD Quellflurarten. In Kalkgebieten der Alpen, im Schwarzwald über Gneis, der von Calcitadern durchzogen ist; daher in den Vogesen fehlend.
8. **Caricetum davallianae**, Davallseggensumpf; AC *Carex davalliana.* Auf durchsickerten, noch sauerstoffreichen Böden, daher meist in Hanglage.
9. **Primulo-Schoenetum ferruginei**, Mehlprimel-Kopfrietmoor; AC *Schoenus ferrugineus* (opt.), AD *Pinguicula alpina, Primula farinosa, Selaginella*

BS 12

Kl. **Scheuchzerio-Caricetea nigrae** Niedermoor- und Schlenkengesellschaften KC *Carex nigra*, *Drepanocladus exannulatus*, *Eriophorum angustifolium*, *Menyanthes trifoliata*, *Pedicularis palustris*, *Potentilla palustris* (= *Comarum palustre*), *Sphagnum contortum*, *Sphagnum subsecundum* u. a.		
1. O. **Scheuchzerietalia palustris** mit 2 Verbänden:	2. O. **Caricetalia nigrae** mit einzigem Verband:	3. O. **Caricetalia davallianae** mit wichtigstem Verband:
V. **Rhynchosporion albae** Schlenken gesellschaften V. **Caricion lasiocarpae** Fadenseggen-Schwingdecken OC/VC *Drosera anglica*, *Drosera intermedia*, *Hammarbya paludosa*, *Menyanthes trifoliata*, *Potentilla palustris*, *Rhynchospora alba*, *Sphagnum cuspidatum* Beisp. 1 - 3	V. **Caricion canescenti-nigrae** Braunseggensümpfe OC/VC *Carex curta* (= *C. canescens*), *Carex echinata*, *Carex nigra* (L.) Rchd. (= *C. fusca* All.), *Juncus filiformis*, *Viola palustris* u. a. Beisp. 4 - 6	V. **Caricion davallianae** Kalk-Flachmoore OC/VC *Campylium stellatum*, *Carex davalliana*, *Carex dioica*, *Carex hostiana*, *Carex pulicaris*, *Dactylorhiza incarnata*, *Eriophorum latifolium*, *Parnassia palustris*, *Tofieldia calyculata* u. a. Beisp. 7 - 12

selaginoides. Die bezeichnende montane Kalkflachmoor- bzw. Kalksumpfgesellschaft.

10. Schoenetum nigricantis, Orchideen-Kopfrietmoor; AC *Orchis palustris*. Dieser Tieflagengesellschaft fehlen die alpinen Arten der vorigen; *Orchis palustris* ist eine submeridionale Art. – *Schoenus nigricans* ist in Mitteleuropa eine typische Kalkflachmoorart; rätselhaft waren daher seit langem ihre Vorkommen in irischen hochmoorartigen Deckenmooren weitab von jeglicher Calciumcarbonatquelle und bei pH-Werten um 4. Den ursächlichen Zusammenhang konnte Sparling (1967) aufklären; er dürfte für manch andere, wenn auch nicht für alle „Kalkpflanzen" zutreffen: Bei pH-Werten unter 5 pflegt die Konzentration an Alumini-

um-Ionen in Mineralböden stark anzusteigen; dadurch werden Al^{+++}-empfindliche Pflanzen eliminiert, u. a. *Schoenus nigricans.* In den irischen „blanket bogs" ist die Mineralsalzkonzentration wegen der Reinheit der Luft jedoch so gering, daß trotz der Azidität keine toxischen Al^{+++}-Konzentrationen auftraten können. (Hierzu s. S. 206).

11. **Junco baltici-Schoenetum nigricantis**, Dünental-Kopfriet-Gesellschaft; mit zahlreichen borealen Trennarten. Es ist – syndynamisch gesehen – die Kerngesellschaft der wechselfeuchten Dünentäler auf den Kalk-führenden Friesischen Inseln, deren Gesellschaften die sog. **Hygroserie** bilden (Westhoff 1991). Sukzessionsfördernd wirken die bultigen Horste der Schlüsselart *Schoenus nigricans*, da sich auf ihnen weniger hygrophytische Kommensalen leicht ansiedeln können. Eine solche Förderung anderer, als *facilitation* bezeichnet, findet auch durch starken Sauerstoff-Austritt aus den Wurzeln statt. Diese und andere Aspekte der Populationsbiologie wurden von Ernst & Van der Ham (1988) in den niederländischen Dünen untersucht, da sich dort auch ohne Entwässerung ein Abbau der Gesellschaft zeigte. Die Ergebnisse lassen sich zum Teil auf andere Gebiete übertragen und seien deshalb als aufschlußreich erwähnt: *Schoenus n.* verjüngt sich nur dann aus Samen, wenn zum Keimungstermin im Spätfrühling offene und vernäßte Stellen mit förderlichen Temperaturschwankungen vorhanden sind. Kräftiges Wachstum der älteren, 20 bis 30 Jahre erreichenden Pflanzen hindert deren eigene Verjüngung, zumal die Entwicklung langsam abläuft und frühestens nach 3 Jahren Samen gebildet werden. Das Kopfriet hat also Pioniercharakter und ist langfristig auf Bodenbewegung angewiesen, sei diese natürlich (Perturbation) oder anthropogen (z. B. durch Sodenstechen). Aber auch Herbivorie spielt in standortsspezifischer Weise eine Rolle: Kaninchen fressen besonders im Winter die Pflanzen, allerdings nur an nicht überfluteten Plätzen (nasse Pfoten!), und ein Kleinschmetterling *(Glyphipteryx schoenicolella)* wirkt als effizienter *seed predator* außer an Brackwasser-Standorten, wohl wegen eines dort höheren NaCl-Gehaltes in den Früchten.

Das **Caricion maritimae** (= **C. bicolori-atrofuscae**) umfaßt (vorwiegend boreale) Schwemmufergesellschaften mit initialer Bodenbildung und allenfalls dünner Torfdecke; reliktisch in den Zentral- und Westalpen und mit letzten Ausklängen im Alpenvorland. Dazu gehört das

12. **Juncetum alpini**, Gesellschaft der Alpenbinse; AC *Equisetum variegatum.* In Hochwasserrinnen der Alpenflüsse auf Schlick und Sand.

25. Klasse: Salicetea herbaceae, Schneebodengesellschaften

Im Juli und August findet man in den Alpen im Umkreis der letzten Schneereste eine sehr charakteristische Vegetation; in den Zentralalpen ist sie reich an *Salix herbacea,* der Kraut-Weide, von Linné als „minima inter omnes arbores" beschrieben; in den Kalkketten blühen hier Herden von weißem *Ranunculus alpestris.* In der Regel sind es Senken, in denen sich derartige Schneemassen angesammelt hatten; die entsprechend spät ausapernden Bestände werden als Schneetälchenvegetation bezeichnet. Häufiger und großflächiger findet man sie in der Arktis. Dort sind die Gebirge durch mächtige Eisdecken stärker abgehobelt als in den Alpen; ebene oder leicht eingemuldete

Flächen sind daher häufiger. Außerdem bleibt der Schnee – ceteris paribus – infolge der geringeren Einstrahlung länger liegen. Dort spricht man daher besser von Schneebodengesellschaften. Die Klasse Salicetea herbaceae ist in der alpinen Stufe der alpiden Gebirge und der Arktis weit verbreitet; in den schneereichen westlichen skandinavischen Gebirgen nimmt sie bis zu 40 % der Fläche ein (Dierssen 1996). In den europäischen Mittelgebirgen klingt sie in Fragmenten, die allenfalls als Lokalassoziationen faßbar sind, aus; hierzu gehört das **Nardo-Gnaphalietum supini** an wenigen Punkten in Schwarzwald und Vogesen.

Die floristische und damit ökologische Ähnlichkeit der Schneebodengesellschaften in Alpen und Arktis ist sehr groß. Selbst für die durch eigene Sippenentfaltung bekannten Pyrenäen gibt Braun-Blanquet (1948) an, daß 61 % der Arten des dortigen Salicion herbaceae arktisch-alpisch verbreitet seien. Dies bedeutet, daß für die Schneebodengesellschaften zwischen den Eisschilden des Nordens und der alpiden Gebirge gute **Wandermöglichkeiten** bestanden haben müssen; und zwar nur für die Arten der Schneeböden auf Silikat, nicht für die kalkspezifischen Arten (keine der in BS 13 genannten Kennarten der Arabidetalia außer *Salix reticulata* kommt auch in der Arktis vor). Fossilfunde von *Salix herbacea, S. reticulata* und *S. retusa* im ehemaligen, heute überstauten Schluchseemoor beweisen unmittelbar das paläoökologische Vorkommen im „Zwischeneisgürtel" (Oberdorfer 1931).

Differenzierender Standortsfaktor gegenüber allen anderen Klassen ist die **Kürze der Vegetationsperiode** infolge anhaltender Schneebedeckung. Zwar ist nachweislich schon vor dem völligen Abschmelzen der **Schneedecke** mit Photosynthese zu rechnen; dennoch bleibt ein zeitlicher Unterschied zu den übrigen Gesellschaften. Unter diesem Gesichtpunkt ist auch zu verstehen, daß schließlich nur noch Moose existenzfähig sind, denn bei ihnen ist der Anteil an „heterotrophem" Gewebe im Verhältnis zu assimilierendem geringer als bei Kormophyten. Die jährliche Produktion an Biomasse ist jedenfalls äußerst gering. Inwieweit der Kälteschutz durch die Schneedecke eine Rolle spielt, ist noch nicht untersucht worden. Die geringe Frostresistenz von *Gnaphalium supinum* spricht für dessen Bedeutung (Bogenrieder 1972); auch ließ sich in den Zentralalpen Frosttrocknis an *Salix herbacea* außerhalb ihrer normalen Artenverbindung beobachten. Die Schneetälchen sind ganzjährig feucht; oft zersetzt sich das organische Material nur schwach, und es kommt zur Bildung von Rohhumus. Innerhalb der Flächen kann sich eine feine standörtliche Differenzierung herausbilden, z. B. durch Solifluktion und Kryoturbation, und ein entsprechendes **Mikromosaik**, ein *pattern* von Gesellschaften, besonders solches von Moosen. Dies ist in der Arktis wenig, in den Alpen noch kaum studiert; man vergleiche weiter dazu Dierssen (1984), der schreibt: „... unser heutiger Kenntnisstand entspricht ... fast jenem von 1926" (dem Erscheinungsjahr des Klassikers von Braun-Blanquet & Jenny).

Systematischer Überblick

Einige Assoziationen der Alpen:
Zu **Verb. 1, Salicion herbaceae**, Silikatschneeböden:

1. **Polytrichetum sexangularis**, Widertonmoos-Schneetälchen; AC die Moose *Anthelia juratzkana, Gymnomitrium varians, Pleuroclada albescens, Polytrichum sexangulare* (= *P. norvegicum*) u. a. Eine nahezu reine Moosgesellschaft mit der kürzesten Aperzeit; 10 Monate, teilweise auch ganzjährig schneebedeckt.

2. **Salicetum herbaceae**, Krautweiden-Schneetälchen; AC *Alchemilla pentaphylla, Arenaria biflora, Salix herbacea* u. a. Die in den Zentralalpen häufigste Schneebodengesellschaft.

Zu **Verb. 2, Arabidion coeruleae**, Kalkschneeböden:

3. **Rumici-Arabidetum coeruleae**, Gänsekresse-Schneetälchen; AC *Gentiana bavarica* var. *bavarica, Rumex nivalis.* In den Kalkalpen nicht selten, besonders in verkarstetem Gelände mit trichterartig eingebrochenem Kalkgestein (Dolinen); den Thlaspietalia rot. daher sehr nahestehend.

BS 13

Kl. **Salicetea herbaceae**
Schneebodengesellschaften

KC *Alchemilla fissa, Cerastium cerastioides*$^+$, *Sagina saginoides*$^+$, *Sedum alpestre, Veronica alpina*$^+$ u. a.

1. O. **Salicetalia herbaceae**
Silikat-Schneebodengesellschaften

mit einzigem Verband in Mitteleuropa:

Salicion herbaceae

C (innerhalb O) *Cardamine alpina, Chrysanthemum alpinum, Dicranum starkei*$^+$, *Gnaphalium supinum*$^+$, *Polytrichum sexangulare*$^+$, *Salix herbacea*$^+$, *Sibbaldia procumbens*$^+$, *Soldanella pusilla* u. a.

Beisp. 1 + 2

2. O. **Arabidetalia coeruleae**
Kalk-Schneebodengesellschaften

mit einzigem Verband:

Arabidion coeruleae

C (innerhalb O) *Arabis coerulea, Carex parviflora, Gentiana bavarica* var. *bavarica, Gnaphalium hoppeanum, Plantago atrata, Ranunculus alpestris, Rumex nivalis, Salix reticulata*$^+$, *Saxifraga androsacea* u. a.

Beisp. 3

7.–9. Formation: Mitteleuropäische Grasfluren, Rasengesellschaften

Mit dem Ausdruck Rasen ist in diesem Zusammenhang nicht ein teppichartiger Gramineenbewuchs im Sinne von „english lawn" gemeint, sondern das Wort wird entsprechend dem angelsächsischen (und zuweilen auch schon eingedeutschten) **„grassland"**, also **„Grasflur"**, „Grasflurgesellschaften" gebraucht. Derartiges „Grasland" kann man definieren als mehr oder weniger geschlossene Vegetation, die vorwiegend aus Gramineen und dikotylen Kräutern besteht, wobei Röhrichte, Rieder und Moore ausgeschlossen sind. Das alte deutsche Wort „Flur", das zunächst „landwirtschaftlich genutztes Gelände einer Gemarkung" bedeutet, wird in der Pflanzensoziologie in Zusammensetzungen mit Standortsbezeichnungen (z. B. Quellflur) oder Gesellschaftseigenarten (z. B. Hochstaudenflur) oder Pflanzennamen (z. B. Quellerflur) benutzt und bezeichnet dann – wie das Wort Wald – sowohl den Bestand und Bestandestyp als auch das Ökosystem.

Will man eine Grobklassifizierung der Grasfluren der Erde vornehmen, so kann man mit Schmithüsen (1968) unterscheiden:

a) trockenes Grasland der Tropen = **Savanne**;
b) trockenes Grasland der gemäßigten und subpolaren Zonen = **Prärie;** dies ist standörtlich durch Winterkälte einerseits, Sommerwärme und -trockenheit andererseits zu kennzeichnen und entspricht damit der **Steppe** im engeren Sinne;
c) **Wiesen** = frische, feuchte und nasse Bestände, in denen demgemäß hygromorphe Arten dominieren (d. h. weichblättrige Arten mit gering ausgeprägtem Transpirationsschutz).

Oft, vor allem in der Landwirtschaft, wird auch der Begriff **Grünland** benutzt. Seinen Umfang kann man aus dem zusammenfassenden Werk Klapps „Grünlandvegetation und Standort" (1965) ablesen: Außer Rasengesellschaften werden dort Niedermoorgesellschaften, Röhrichte und Großseggenrieder behandelt; insgesamt also Gesellschaften, die vorwiegend aus grasartigen Gewächsen und teilweise auch dikotylen Kräutern aufgebaut, gehölzfrei und mäh- oder beweidbar sind. „Kulturgrünland" ist durch planmäßige Pflege-, Düngungs- und/oder Meliorationsmaßnahmen beeinflußt; für **„Ödland"** (in diesem speziellen Sinne als Alternativbegriff) gilt das nicht. Unter **„Magerrasen"** versteht der Pflanzensoziologe vor allem die nicht oder nur sehr schwach gedüngten Grasfluren der Festuco-Brometea und Nardetalia; mager im landwirtschaftlichen Sinne läßt sich definieren als „weniger als 35 dt/ha erntbare Trockenmasse produzierend".

Das Schema der Abb. 36 möge einen Überblick geben über die großen Einheiten der mitteleuropäischen Grasfluren und die sie differenzierenden, komplexen Hauptfaktoren. Im Zentrum stehe die – nur gedachte – Vegetation eines ausgeglichenen, also hinsichtlich keines Faktors extremen Standorts in Mitteleuropa; er sei also weder grundwasserbeeinflußt, noch ungewöhnlicher Austrocknung unterworfen (Saugkräfte < 15 bar); es sei ein ungedüngter Lehm mittlerer Azidität; die Vegetation werde gelegentlich gemäht oder leicht beweidet; sie liege in der submontanen Stufe. Konkret dürfte eine solche Vegetation nicht existieren; denn falls solche Standorte Grasland tragen, so werden sie, da standörtlich wertvoll, intensiv bewirtschaftet – auch dies ein stark auslesend und damit ausmerzend wirkender Faktor; unbewirtschaftet aber entstünde Wald.

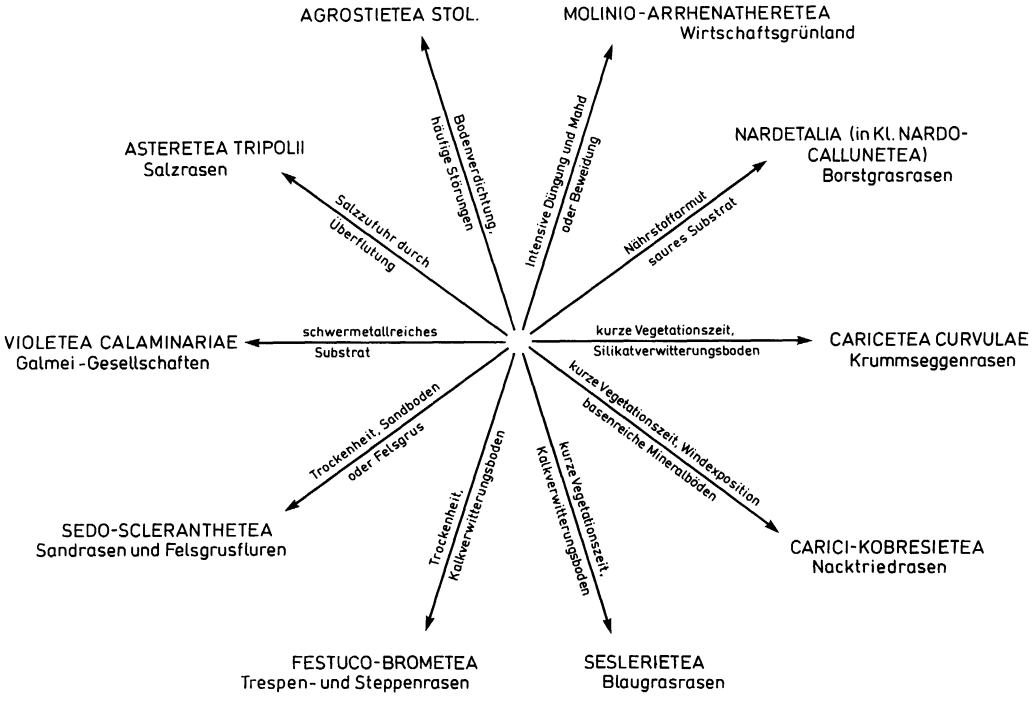


Abb. 36: Schema: Synsystematische Übersicht und synökologische Charakteristik der Grasflur-Klassen in Mitteleuropa.

Die ökologische Spanne der Grasfluren ist schon innerhalb Mitteleuropas enorm und größer als die der Wälder: Sie reichen vom Niveau der Meeresküsten bis in die alpine Stufe der Gebirge; sie können natürlich und von Mensch und Haustier geprägt (anthropozoogen) sein; sie können Kalk- und Silikatböden, dabei alle Bodenarten, überflutetes und extrem trockenes Gelände besiedeln. Die Gliederung in 10 Klassen trägt dem Rechnung.

Unter wissenschaftlichen wie unter Aspekten des Naturschutzes haben vor allem die Magerrasen trockener Standorte seit Beginn der pflanzensoziologischen Forschung und der Naturschutzbestrebungen besonderes Interesse gefunden, oft beides kombiniert. Auf drei neueste umfassende Darstellungen mit verschiedenartigen Schwerpunkten sei hier aufmerksam gemacht: Die Vielfalt heutiger wissenschaftlicher Ansätze wird angedeutet in der Symposionsdokumentation „Trockenrasen Mitteleuropas" (Phytocoenologia 27 (2)/1997); eine territoriale Monographie bildet der Doppelband „Lebensraumtyp Kalkmagerrasen" im Rahmen der Reihe „Landschaftspflegekonzept Bayern", in welchem aus breiter naturwissenschaftlicher Grundlage differenzierte Handlungsanweisungen abgeleitet werden, die natürlich weit über das Studiengebiet hinaus wertvoll sind (s. Zitat Quinger et al. 1994). Schließlich diene als Beispiel für eine weniger großräumige Studie mit lokalem Schwerpunkt, aber weiterreichender biologischer und ökonomischer Basis der Band über „Schutz und Entwicklung der Kalkmagerrasen der Schwäbischen Alb" (s. Zitat Beinlich & Plachter (Herausg.) 1995).

7. Formation: Magerrasen trockener Standorte

Grasfluren aus Hemikryptophyten und oft beträchtlichen Anteilen von Therophyten und Chamaephyten; sie besiedeln trockene Standorte und sind daher oft lückig entwickelt. Wir stellen die folgenden 3 Klassen hierher:

26. Kl.: Violetea calaminariae, Europäisch-westsibirische Schwermetallrasen
27. Kl.: Sedo-Scleranthetea, Sandrasen und Felsgrusgesellschaften
28. Kl.: Festuco-Brometea, Schwingel-Steppen- und Trespenrasen

Bei der erstgenannten Klasse wird das Problem der Schwermetalltoleranz behandelt, bei den folgenden steht der Xerophytismus im Vordergrund; bei der letzten werden außerdem Syndynamik und Schutz besprochen.

26. Klasse: Violetea calaminariae, Europäisch-westsibirische Schwermetallrasen; Galmeigesellschaften

Seit langem ist die Eigenart der Flora und der Vegetation auf verlassenen Bergwerkshalden und in Einsturztrichtern über alten Stollen (in Pingen) bekannt, falls dort schwermetallhaltiges Gestein das Substrat bildet. Diese gewerblich-industriell geschaffenen Standorte gehen bis in das Mittelalter zurück, so im Harz und im Schwarzwald, wo vom 13. Jh. an Erzbergbau nachgewiesen ist. Ursprüngliche Standorte solcher Pflanzen, die an hohe Schwermetallkonzentrationen angepaßt sind, der **Metallophyten** (= Chalkophyten), sind in Europa und Nordamerika selten geworden, auf den Südkontinenten stehen jedoch noch häufiger derartige Gesteine als Ausbisse erzführender Schichten an. Stets ist die Vegetation dort artenarm, schütter und zwergwüchsig; Bäume fehlen. Es haben sich eigene metallophytische Sippen entwickelt; in Europa hat das Galmei-Veilchen, *Viola calaminaria*, Artrang erreicht (Galmei = $ZnCO_3$). (Bei vielen anderen als Arten bewerteten Pflanzen dürfte es sich nur um stark abweichende Phänotypen handeln, die unter Kulturbedingungen allenfalls geringe genetisch fixierte morphologische und biochemische Abweichungen von der Stammform zeigen). Als Schwermetalle kommen – fast immer zu mehreren – Zn, Cu, Pb, Ni, Co, Cd und Cr, selten andere in Betracht. Während die Konzentrationen an Eisen (bis zu 45 %!) nicht selektierend wirken, da es zum größten Teil in inaktiver Form vorliegt, und Mangan nur selten schädigende Mengen erreicht, wirken schon Konzentrationen von 0,1 % im Boden bei den oben genannten Metallen auf die meisten Pflanzen und Tiere toxisch und damit selektierend. (Minimale Mengen von Fe, Mn, Zn, Mo und Cu werden von allen Organismen als Enzymaktivatoren benötigt). Diese Spezifität bedingt, daß man Pflanzen in geologisch wenig erforschten Gebieten bei der Prospektion (gezielten Suche) von Erzvorkommen einsetzen kann. Als Indikatoren können dabei nicht nur Metallophyten, sondern auch teratologische Formen (Mißbildungen, z. B. mit zerschnitzten Kronblättern) von nicht-angepaßten Arten dienen. Die Fragen der Standorts- und damit Vegetationseigenart, der Resistenz der Pflanzen und der Geschichte ihrer Gesellschaften sind am eingehendsten in Europa und damit an der Klasse Violetea calaminariae untersucht worden. Eine vielseitige und gründliche Monographie über

die Schwermetallvegetation der ganzen Erde verdanken wir Ernst (1974); auf diese beziehen wir uns, wobei die Gesetzmäßigkeiten der Violetea offenbar auf andere Einheiten übertragbar sind. Heutzutage finden Metallophyten verstärkt Interesse, da einerseits viele punktförmige Emittenten hinzugekommen sind, andererseits eine großflächig-diffuse Verteilung von bestimmten Schwermetallen (z. B. Blei in der Zivilisationslandschaft, Kupfer mit Flüssigmist) auftritt (Ernst 1985).

Standort und Schwermetallresistenz

Außer hohem Gehalt an Schwermetallen scheint allen Standorten eine geringe mikrobiologische Aktivität gemeinsam zu sein; wesentlich ist ihre Armut an Stickstoffbindern. Aber auch der sonstige Stoffumsatz verläuft träge. Wenn es sich um Halden und aufgeschüttete Sande handelt, sind die Standorte dazu noch trocken. Die Verwitterung und die Anreicherung von Feinerde gehen daher langsam voran. Auch aus diesen Gründen ist die Produktivität gering, eine Entgiftung kontaminierter Böden durch Ansaat und „Ernte" von Metallophyten also nicht praktikabel. So ist es auch verständlich, daß im Harz die Halden aus der Zeit von 1671 bis 1813 noch fast vegetationsfrei, die von 1400 bis 1670 auch nur teilweise bewachsen sind (Schubert 1954). Einen Beitrag zur Bodenbildung können Pflanzen hier also erst nach Jahrhunderten leisten, und selbst dann ist die Mineralisierung der Streu noch erschwert, weil viele Bodenorganismen (z. B. Regenwürmer) durch Schwermetalle geschädigt werden.

In der Feinerde der Schwermetallstandorte ist der Gehalt an wasserlöslichen Schwermetallen (ohne Eisen und Mangan) auf das 10-10 000fache erhöht; berücksichtigt man dazu den durch die schwachen Säuren der Pflanzenwurzeln und Mikroorganismen austauschbaren Anteil, so ist mit weiterer Steigerung um das 10fache zu rechnen. In „Normalboden" rechnet man mit 30-79 ppm in trockener Feinerde; schon Konzentrationen ab 50 ppm gelten für Kulturpflanzen als toxisch; an Schwermetallstandorten findet man jedoch 4 000-40 000 ppm. Selbst Metallophyten gehen in Nährlösungen bei derart hohen Konzentrationen, auch bei Chelator-Zusatz, ein. Eine gewisse Abschirmung im Boden bewirkt die Bindung an Humus; Mykorrhiza-Symbionten können die Aufnahme in die Wirtspflanze hemmen oder (so bei Basidiomyceten) steigern. Jedenfalls werden die Metallophyten gleichsam mit Ionen überschwemmt; ihre Resistenz muß also plasmatisch bedingt sein (Toleranz i. str. S., s. S.). Höchstwerte von 384 µg Atom Zn/g TS = 2,3 % bei *Thlaspi alpestre*, Werte von 1 000–6 000 ppm bei **Galmeipflanzen** allgemein lassen sich feststellen; derartige Mengen werden inaktiviert in Wand und Vakuole festgelegt. Die Resistenz ist dabei art-, populations- und metallspezifisch. Pflanzen mit anhaltendem Sproßwachstum, bei denen ein rasches Absterben alter Blätter ohnehin im Entwicklungsgang verankert ist, z. B. Horstgräser und Rosettenpflanzen, können am ehesten überleben und allmählich eine Resistenz aufbauen (s. weiter Ernst 1985, 1996; Beispiel s. u.). Wenn Resistenz erreicht ist, benötigen die Pflanzen leicht erhöhte Konzentrationen des betreffenden Schwermetalls; sie werden also leicht metallophil.

Zur Synevolution

Auf Grund einer Synthese von arealkundlichen, systematischen und populationsbiologischen Daten lassen sich einige Schlüsse zur Sippen- und Gesellschaftsbildung ziehen. – Die Galmeigesellschaften sind disjunkt weit verbreitet; sie sind aus dem

Harz und seinem Vorland, dem Aachen-niederbelgischen Revier, den Alpen, den Pyrenäen und Großbritannien bekannt, in fragmentarischer Ausbildung auch aus anderen Gegenden.

Aufschlußreich für die Entstehung der Assoziationen ist das Verhalten der Art *Armeria maritima.* Sie hat in mehreren Gebieten endemische Varietäten gebildet; von diesen interessieren uns hier die var. *bottendorfensis* (an einer Lokalität an der Unstrut), die var. *hornburgensis* (an einer Lokalität im Harzvorland), die var. *halleri* (in Mitteleuropa östlich der Weser), die var. *calaminaria* (in Mitteleuropa östlich der Weser), und die var. *mülleri* (in den Zentralpyrenäen). Offenbar sind dies **Endemiten**, die auf eine Stammform zurückgehen, die vor der Separation dieser Areale, also vor der Wiederbewaldung nach der Eiszeit weit verbreitet war. (In der Tat ist *Armeria*-Pollen aus dem Spätglazial verschiedentlich nachgewiesen worden (s. S. 87)). Die Stammform hat an verschiedenen Stellen, bereits ehe der Mensch Halden und damit ein Vielfaches der natürlichen Standorte schuf, **metallophytische Ökotypen** gebildet, die sich heute auch morphologisch im Range von Varietäten unterscheiden. Man muß postulieren, daß es für diese lichtbedürftigen, konkurrenzschwachen Sippen in den betreffenden Gebieten immer offene und konkurrenzarme Standorte gegeben hat, etwa auf unbeschatteten Felsrippen. Auf die heutzutage weitverbreiteten Sippen *Viola calaminaria*, *Thlaspi alpestre*, *Minuartia verna* u. a. übertragen heißt dies, daß auch sie bereits spätglazial existiert haben müssen; es sei denn, man macht die unwahrscheinliche Annahme einer rezenten sprunghaften Ausbreitung über Hunderte von Kilometern. Es handelt sich bei den Schwermetallpflanzen also – auch wenn sie bereits vor dem Holozän entstanden sind – um progressive oder Neoendemiten, bei denen zwar die Stammform ihr Areal dichter besiedelt haben muß, die jungen Ökotypen aber in den heutigen Gebieten ihre Evolution durchlaufen haben und sich unter menschlichem Einfluß sogar noch ausbreiten konnten.

Auch gegenwärtig finden solche **Ökotypenbildungen** noch statt, wie man an frisch entstandenen schwermetallreichen Standorten erkennen kann; es ist genetisch leicht möglich, da i. d. R. nur ein oder zwei Mutationen notwendig sind (s. Ernst 1996). Instruktiv für den Pflanzensoziologen wie für den Evolutionsgenetiker ist das Verhalten der Sippen und Populationen einerseits an den Grenzen von kontaminierten (verunreinigten, also hier schwermetallreichen) zu normalen Böden (Beispiel bei Bradshaw et al. 1965), andererseits auf verschieden stark kontaminierten und verschieden lange von den betreffenden Populationen besiedelten Böden, wie es das folgende Beispiel von Wu et al. (1975) zeigt. In dieser geradezu klassischen Arbeit wurden Populationen von *Agrostis stolonifera* aus der Umgebung einer Kupferhütte untersucht (Abb. 37). Die Toleranz wurde im Wurzellängentest bestimmt: Dazu wurden Pflanzen a) in reiner, b) in einer Nährlösung mit Zusatz von Cu^{++} angezogen und das prozentuale Verhältnis der Wurzellängen in b und a bestimmt; bei Gleichheit ergeben sich 100 %; je niedriger der Wert, desto stärker die Hemmung durch die Schwermetallionen. Man kann folgendes aus Abb. 37 ablesen und durch Ergebnisse weiterer Studien untermauern und ergänzen: 1. Auch an nicht kontaminierten Stellen treten einige schwach tolerante Individuen auf. Solche entstehen mehrfach aus verschiedenen Genotypen in ein und derselben Population. 2. Bei gleicher Kontamination des Bodens nehmen mit dem Alter die Zahl der Toleranten und der Toleranzgrad (Extrem und Durchschnitt) zu. 3. Dies gilt auch in Abhängigkeit von der Stärke der Kontamination. Die Selektion greift dabei sowohl an den Sämlingen an, die bei mangelhafter Toleranz früh absterben, als auch an den adulten Pflanzen mit verringerter Vitalität. Umgekehrt werden Tolerante an Normalstandorten ausgemerzt, weil sie langsamer wachsen; man

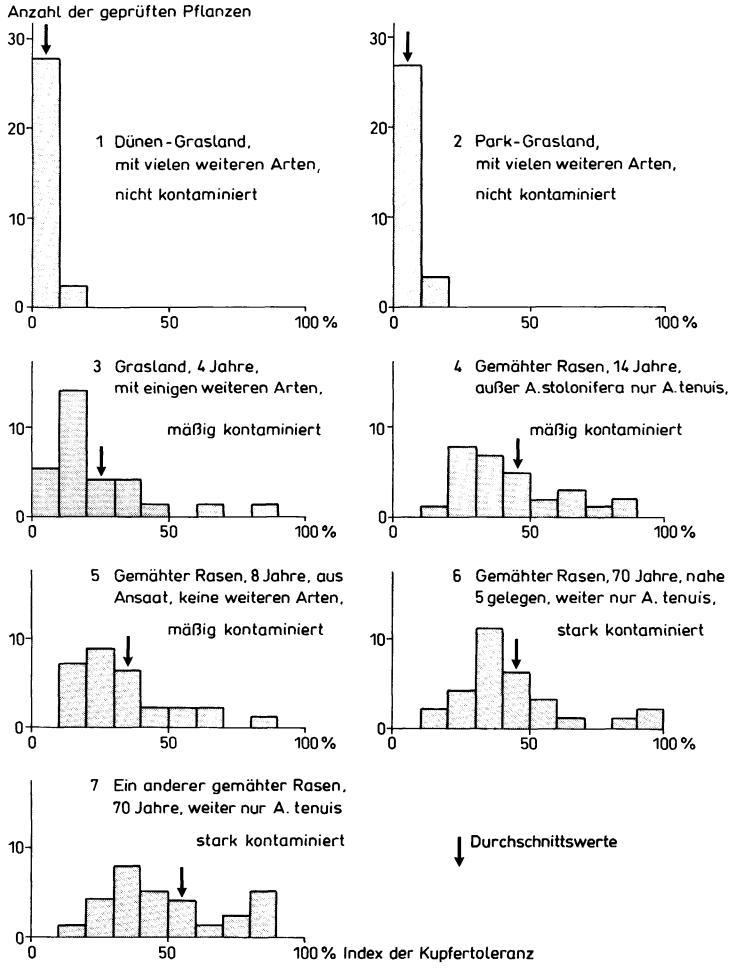


Abb. 37: Die Verbreitung von Kupfertoleranz in 7 Populationen von *Agrostis stolonifera* im Umfeld einer Raffinerie bei Liverpool. (Nach WU et al. 1975.)

spricht von den „Kosten der Resistenz", die auch bei anderen Streßtoleranten festzustellen sind.

Solche ökologischen Populationsanalysen führen zu dem Schluß, daß die räumliche Verteilung der Pflanzen in der Natur, ihr Muster (**pattern**), die Standortsfaktoren weit feiner widerspiegelt, als man bei bloßem Studium der Verbreitung der Spezies insgesamt erkennt. Zum Verständnis der Gesellschaftsbildung ist also auch das populationsbiologische Studium von infraspezifischen, ökologisch definierten Sippen, den Ökotypen, erwünscht.

Systematischer Überblick

Die Klasse Violetea calaminariae wird durch Schwermetallökotypen von *Silene vulgaris* (= S. *cucubalus)* und *Minuartia verna* charakterisiert. Diese beiden Caryophyllaceen erscheinen überall als Pioniere. 2 Ordnungen mit 6 Verbänden mit jeweils mehreren artenarmen Assoziationen sind beschrieben worden. Klassisch sind das **Armerietum halleri** Libbert 1930, im nördlichen Harzvorland, und das **Violetum calaminarieae** Schwickerath 1931, der Galmeirasen der Eifel.

Zur rechten Würdigung der beiden folgenden Klassen geben wir als Einschub

Hinweise zum Wasserhaushalt

Die Physiognomie xerophytischer Bestände ist ja so eigentümlich, daß wir uns den Anpassungscharakter der bestimmenden Merkmale vergegenwärtigen sollten. (Dazu s. Lerch 1991, ferner Lehrbücher der allgemeinen Botanik.) Die oft kleinstflächig wechselnden Kombinationen von Standortsfaktoren (z. B. Spalten, Mulden, Bänder an Felsnasen) einerseits, die verschiedenen Strategien der Arten andererseits (s. S. 20) bewirken verschiedene **Verteilungsmuster** innerhalb von Xerothermvegetation. Dies gilt auch innerhalb so mancher Gesellschaft (s. z. B. Erschbamer et al. 1983).

Zahlreiche Untersuchungen zeigten bereits in den Vorkriegsjahren für viele Arten die aus der Kombination einzelner physiologischer und morphologischer Eigenschaften resultierenden Strategien auf. Bequemere und präzisere Meßtechniken ermöglichen es jetzt, typisch soziologische, also auf die Lebensgemeinschaft bezogene Probleme anzugehen, also der Feinstruktur, Syndynamik und Synevolution (**„pattern and process"**, s. z. B. Kuhn 1984).

Will man den Wasserhaushalt einer Gesellschaft oder einer Synusie beurteilen, so sind folgende **Faktoren** zu beachten:

1. Niederschlagshöhe und -verteilung im Gebiet und am Wuchsort.
2. Sättigungsdefizit der Luft als Maß für die Saugkraft der Atmosphäre; abhängig von Temperatur, Wind und absoluter Luftfeuchte; Relativwerte sind meßbar mit Evaporimetern. Expositionsunterschiede gehen in diesen Wert ein.
3. Grund-, Sicker- und Stauwassereinfluß.
4. Bodenart und -struktur und damit Wasserspeicherkraft unter Feldbedingungen pro Volumeneinheit (Feldkapazität) unter Berücksichtigung des pflanzenverfügbaren Anteils (Beispiel S. 229).
5. Gründigkeit des Bodens: durchwurzelbares Bodenvolumen und damit Gesamtmenge an pflanzenverfügbarem Wasser = nutzbare Regenkapazität (s. S. 28).
6. Schichtenstruktur der Vegetation: Ein Teil der Niederschläge wird von höheren Schichten abgefangen: Vorgang und Mengen werden als **Interzeption** bezeichnet. – Hierher gehört auch die Abdeckung der Bodenoberfläche durch Stroh u. ä. und damit Verringerung von „unproduktiven" Wasserverlusten, d. h. von Wasser, das nicht durch die Pflanzen transpiriert worden ist.
7. Wasserentzug durch Konkurrenten des gleichen Bestandes.

Daraus lassen sich auch die **Strukturen und Verhaltensweisen von Xerophyten**, Pflanzen trockener Standorte, verstehen. Es gibt ganz verschiedene, zwei Grundtypen zuzuordnende Strategien, den xerischen (trockenen), meist sogar xerothermen (trockenheißen) Standort zu meistern: Erstens den **Typ der Thallophyten**, die mit ihrer **„Quellkörperorganisation"** (s. Stocker 1956) keine Möglichkeit haben, aktiv

ihre Wasserbilanz zu regeln; ihr Wasserzustand (Wasserpotential) folgt daher mit nur knappen Verzögerungen jenem der angrenzenden Atmosphäre; sie werden danach als **poikilohyder** bezeichnet. Sie können xerische Standorte nur dann besiedeln, wenn ihre plasmatische Dürreresistenz hoch ist. LANGE (1953) zeigte, daß die Bewohner xerothermer, aber auch viele Arten gemäßigter Standorte monatelange Austrocknung und im trockenen Zustand Temperaturen von 80–100 °C ertragen. Die Thallophyten xerothermer Standorte sind konkurrenzschwach, weil sie während der Zeit der Austrocknung nicht aktiv leben und daher leicht überwachsen werden können von Vertretern des **zweiten Typs**, den **Kormophyten**, die (von ganz wenigen sekundären Ausnahmen abgesehen) durch ihre **„Spaltöffnungsorganisation" homoiohyder** sind. Homoiohydrie setzt voraus: Nutzung des Bodenwasserreservoirs durch ein rasch wachsendes Wurzelsystem, Verdunstungsschutz durch Cuticularschichten oder Periderm, verschiedene Wasserspeicherungsmöglichkeiten, Regulation der Wasserabgabe durch Stomata. Vollkommener Abschluß ist natürlich aus Gründen des Gaswechsels unmöglich. Wie hoch die Wasserverluste sein dürfen, wie weit also das Wasserpotential des Plasmas schadlos absinken darf, ist artspezifisch verschieden und hängt von mehreren Parametern ab, u. a. dem Vorleben des Individuums. BORNKAMM (1958) bestimmte für Mesobromionarten bei Göttingen, also für schon recht gemäßigte Standorte, das subletale Defizit zu 60–80 % (man versteht darunter denjenigen Anteil des Wassergehalts bei Sättigung, der abgegeben werden kann, ohne daß mehr als 10 % der Blattfläche getötet werden). Bei voller Transpirationsintensität könnte diese Menge von *Bromus erectus* und *Brachypodium pinnatum* in etwa 10 Minuten umgesetzt werden! Man erkennt daraus die Wirksamkeit der Einschränkung der stomatären Transpiration.

Unter günstigen Wasserhaushaltsbedingungen unterscheiden sich Xero-, Meso- und Hygrophyten nicht prinzipiell in der Wasserabgabe pro Trockengewichtseinheit; entscheidend sind vielmehr die Streß-Bedingungen. Bei den xerophytischen Kormophyten ist die **plasmatische Resistenz (tolerance)** gegen Austrocknung (wiederum von Ausnahmen wie *Ceterach officinarum* u. ä. abgesehen) weit geringer als bei den oben genannten Thallophyten. Das Prinzip bei ihnen ist vielmehr, durch besondere Eigenschaften morphologischer Art (sog. **Xeromorphien**) oder physiologischer Art eine derartige Austrocknung zu verhindern: **konstitutionelle Resistenz (avoidance)**. Geht man davon aus, daß nur eine begrenzte Wassermenge zur Durchströmung der Pflanze zur Verfügung steht, daß ferner das Sättigungsdefizit und damit die Saugkraft der Atmosphäre durch die Pflanze nicht nennenswert beeinflußt werden kann, so wird klar, daß die „Konstruktion" der Pflanze – in Analogie zum Ohmschen Gesetz: Spannung = Stromstärke x Widerstand – auf eine jedenfalls zeitweilige Erhöhung der Transpirationswiderstände hinauslaufen muß. Unter diesem Aspekt seien die folgenden Merkmale genannt, die in bestimmten Kombinationen aufzutreten pflegen und bestimmte Lebensformen kennzeichnen. (Die Sippenbeispiele beziehen sich auf Vertreter der beiden Klassen Sedo-Scleranthetea und Festuco-Brometea).

1. Passive Xerophyten:
   a) Therophyten, die die dürregefährdete Jahreszeit als Samen überdauern; *Cerastium pumilum, Veronica verna.*
   b) Geophyten, welche die dürregefährdete Jahreszeit mit unterirdischen Speicherorganen als Knollen, Zwiebeln, Rhizome überdauern; *Ophrys, Scilla autumnalis.*

2. Aktive Xerophyten:
   a) Sukkulente, gekennzeichnet durch Wasserspeichergewebe, selten in der Wurzel *(Geranium sanguineum),* in tropischen Klimaten im gesamten metamorphosierten Sproß (Kakteen), bei uns meist in den Blättern *(Sedum, Sempervivum).* Verknüpft damit ist ein „Anpassungssyndrom": kräftige Cuticula, ungewöhnlich geringe Zahl von Stomata, damit freilich träger Gaswechsel und geringer Zuwachs; daher sind Sukkulente nur für konkurrenzarme Standorte geeignet (s. Alysso-Sedion). Eine wichtige biochemische Konvergenz ist das CAM-Syndrom (bei Crassulaceen, Cactaceen, aber auch epiphytischen Orchideen u. a. CAM-Pflanzen, vgl. auch S. 85): bei Nacht Öffnung der Stomata, Aufnahme von CO_2, Einbau in Pyruvat und nach Reduktion Speicherung als Malat in der Vacuole; bei Tag dann Spaltung des Malats und Einschleusung des CO_2 in den Photosyntheseweg. (Einheimische C_4-Pflanzen scheint es in Mitteleuropa (außer *Spartina*) nicht zu geben; selbst an Xerothermstandorten wie denen des Xerobrometum ist die Einstrahlung nicht dauerhaft so hoch, daß dieser Typ hätte evolviert werden können).
   b) Kräftige Entwicklung des Wurzelsystems; Längen von 1–2 m werden verschiedentlich erreicht; *Eryngium campestre, Artemisia campestris.*
   c) Sproß-Wurzel-Relation genotypisch und phänotypisch zugunsten des Wurzelsystems verschoben. Daher rührt der oftmals lückige Habitus der Xerophytenbestände.
   d) Kräftig entwickeltes Leitgewebe, d. h. großer Querschnitt des Leitsystems bezogen auf die von ihm zu versorgende Oberfläche.
   e) Sklerenchymreichtum.
   f) Dicke Cuticulae und Cuticularschichten; sie rufen zusammen mit Sklerenchymreichtum Hartlaubcharakter hervor; *Helianthemum nummularium, Thymus serpyllum, Eryngium campestre.*
   g) Rollblätter und borstliche Blätter mit geschützter Lage der Stomata; *Stipa, Festuca ovina.*
   h) Große Zahl von Stomata; dadurch zu Zeiten guter Wasserversorung intensiver Gaswechsel möglich; bei nicht-sukkulenten Xerophyten liegen die Werte bei ca. 200–600 Stomata pro mm^2 Ober- und Unterseite des Blattes; hygromorphe Pflanzen haben Werte von ca. 100/mm^2.
   i) Wachsüberzüge und wohl auch Behaarung setzen die cuticuläre Transpiration herab; *Festuca pallens, Sedum reflexum.*

27. Klasse: Sedo-Scleranthetea, Sandrasen und Felsgrusgesellschaften

(auch unter dem Namen **Koelerio-Corynephoretea** geführt)

Auf flachgründigsten Felsköpfen und Felssimsen, auf Küsten- und Binnendünen mit nur noch leichtem oder gar ohne Sandflug, auf Sandbrachen, an Steinbruchkanten, in Kies- oder Sandgruben, auf Mauerkronen, in Lücken und an Rändern von sandig-kiesigen Schafweiden, von ebensolchen Wegen, Flug- und Sportplätzen, auf Friedhöfen, auf Bahnsteigen, Stellplätzen findet man diese Gesellschaften, oft auch nur ihre Fragmente. Volle Besonnung und häufige Trockenheit infolge der geringen Fein-

erdemengen oder der durchlässigen Sande halten hier hochwüchsige Pflanzen fern, so daß konkurrenzschwache Einjährige (in BS 14 mit + gekennzeichnet), Moose, spärlicher Flechten und auch Sukkulente (Crassulaceen!) niedrige, oft lückige, jedenfalls sehr produktionsschwache Bestände bilden können. An manchen der genannten Standorte, seien sie vom Menschen geschaffen, seien sie natürlich, können sich die Arten auf Dauer halten; an anderen kommen allmählich abbauende Stauden und Gehölze auf und verdrängen die ausgeprägten Sonnenpflanzen durch Beschattung. Des kargen Zuwachs ungeachtet, können viele der Gesellschaften durchaus artenreich sein (vgl. die Tabellen bei Korneck 1974 und Witschel 1980). In Flächen von nur 1 m^2, womit bei **Kleinschmielenrasen** das Minimalareal bereits erreicht zu sein pflegt, findet man um die 20 Arten, richtige Aufnahmezeit und sorgfältige Erfassung auch der Kryptogamen vorausgesetzt.

Viele Kennarten sind im Winter keimende sog. Frühlingstherophyten, welche die Winterfeuchte zum Blühen und Fruchten zwischen Februar und Mai nutzen. Die *Aira*- und *Vulpia*-Arten erscheinen erst im Frühling und sind stärker von Niederschlägen um diese Zeit abhängig. Zunehmende Stickstoff-Anreicherung in der Kulturlandschaft und damit Eutrophierung, Verschwinden von Ödland durch Nutzung oder spontane Sukzession bedrohen viele dieser Gesellschaften. Es gibt Hinweise, daß die Einjährigen als r-Strategen eine Samenbank aufbauen, wogegen ihre Sprung- und damit heutige Wanderfähigkeit eher gering sein dürfte. So wird in Zukunft gelegentlich die dichter werdende Narbe verletzt oder entfernt werden müssen, um gute Bestände mit bedrohten Arten zu erhalten (s. auch Witschel 1980; vgl. S. 123).

Bei einer überzeugenden Gliederung müssen sich die floristisch definierten Syntaxa auch synökologisch präzise beschreiben lassen; Alternativen müssen sich auf den gleichen Faktor(enkomplex) beziehen (etwa atlantisch vs. kontinental, nicht aber azidophytisch vs. xerotherm). Eine solche und zugleich großräumig gültige Gliederung ist bei den Sedo-Scleranthetea noch nicht vorgelegt worden, wie die verschiedenen System-Vorschläge zeigen.

Folgende Gesellschaftsblöcke lassen sich umreißen (vgl. BS 14):

- Von Einjährigen bestimmte Pionierfluren. Sie leben auf humusarmen, verdichteten, nicht mehr bewegten Sandböden, vereinzelt auch auf sandig-grusigen Felsoberflächen (Grus besteht aus kantigen, erbsen- bis haselnußgroßen Gesteinsbröckchen). Die meisten Wuchsorte sind auch von Höherwüchsigen zu besiedeln, so daß Spätphasen häufig sind. Die Gesellschaften sind als Verband Thero-Airion, wohl auch als eigene Ordnung Thero-Airetalia zusammenzufassen.
- Felsgrusfluren, bei denen noch Sukkulente zu den annuellen Arten treten. Die Eigenständigkeit dieser Gesellschaften, als Ordnung Sedo-Scleranthetalia zusammengefaßt, ist unbestritten. Sie leben primär auf Fels, z. T. mit Grusdecke, wo sie ganz allmählich Humus und Feinerde bilden und sammeln. Die Wasserspeicherkraft der Standorte ist derart niedrig, daß die Sukzessionstendenz gering ist; jedenfalls bleiben diese waldfrei, wenn auch nur kleinflächig. Von Gebirgsstandorten in Alpen, Pyrenäen und Mittelgebirgen sind etliche ihrer Arten auf ökologisch entsprechende Sekundärstandorte bis in die Städte hinein vorgedrungen.
- Durch Sturm oder Rutschungen bewegte, nährstoff- und kalkarme Sandböden werden von extrem artenarmen Pionierbeständen mit Dominanz von *Corynephorus canescens* erobert und befestigt; das Optimum des Silbergrases liegt im atlantischen Raum, doch greift es weiter; Krausch (1962) berichtet von Frosttrocknis und sommerlichem Trockenstreß im östlichen Brandenburg. Sowie solche Böden

Kl. **Sedo-Scleranthetea**
Sandrasen und Felsgrusgesellschaften

KC *Arabidopsis thaliana*+, *Arenaria serpyllifolia*+, *Calamintha acinos*+, *Erodium cicutarium*+, *Erophila verna*+, *Holosteum umbellatum*+, *Medicago minima*+, *Myosotis ramosissima*+, *Petrorhagia prolifera*+, *Poa bulbosa*, *Potentilla argentea*+, *Rumex tenuifolius*+, *Scleranthus perennis*, *Sedum acre*, *Sedum rupestre*, *Sedum sexangulare*, *Trifolium arvense*+, *Trifolium campestre*+, *Valerianella locusta*+, *Veronica verna*+, ferner die Kryptogamen *Brachythecium albicans*, *Cornicularia aculeata*, *Peltigera rufescens*, *Polytrichum piliferum*, *Syntrichia ruralis* u. a.

1. O. **Thero-Airetalia** Kleinschmielenrasen	2. O. **Corynephoretalia** Silbergrasfluren	3. O. **Festuco-Sedetalia acris** Schafschwingelrasen	4. O. **Sedo-Scleranthetalia** MauerpfefferGesellschaften
OC *Aira caryophyllea*, *Aira praecox*, die 6 einheimischen *Filago*-Arten, *Hypochoeris glabra*, *Myosotis discolor*, *Nardurus lachenalii*, *Ornithopus perpusillus*, *Teesdalia nudicaulis*, *Vulpia bromoides*, *Vulpia myuros* u. a.	OC *Corynephorus canescens*	OC *Carex arenaria*, *Carex ligerica*, *Euphrasia stricta*, *Festuca psammophila*, *Helichrysum arenarium*, *Silene otites* u. a.	OC *Allium montanum*, *Arenaria leptoclados*, *Erophila verna*, *Sempervivum soboliferum*, *Sempervivum tectorum*, *Teucrium botrys* u. a.
1 Verband: Thero-Airion	1 Verband und bisher 1 Assoziation	3 Verbände	4 Verbände
Beisp. 1 - 3	Beisp. 4	Beisp. 5 - 8	Beisp. 9 - 13

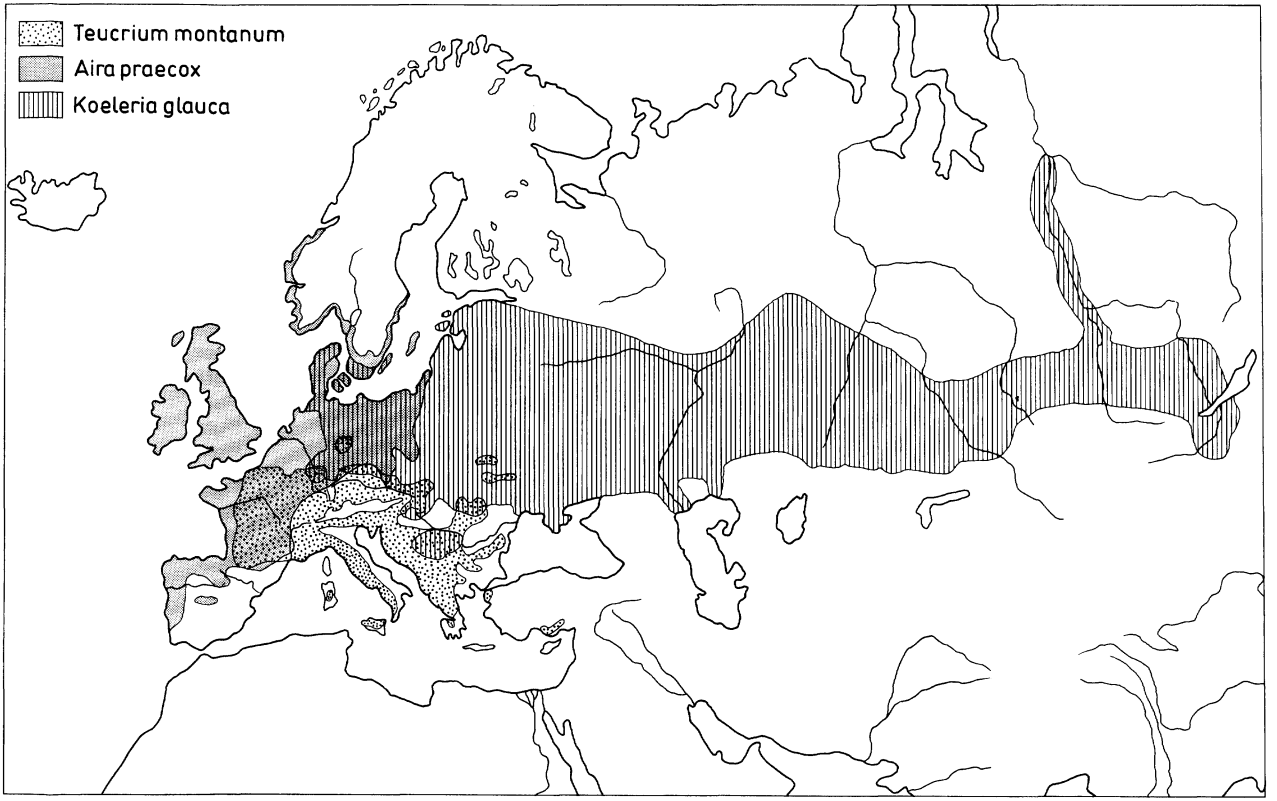


Abb. 38: Beispiele für Arealtypen von Pflanzen trockener Grasfluren (ohne Kleinstexklaven; vereinfacht nach MEUSEL & JÄGER 1965/78/92). Schwerpunkte: *Teucrium montanum* submediterran, *Aira praecox* subatlantisch, *Koeleria glauca* kontinental.

zur Ruhe gekommen sind, können sich viele Arten, falls sie in der unmittelbaren Umgebung vorhanden waren, ansiedeln, so daß sich dann der Klimacharakter klar bemerkbar macht, die Abgrenzung der *Corynephorus*-Gesellschaften von anderen aber auch schwierig wird; wir folgen hier der Auffassung von Küstenkennern (eigene Ordnung mit einem Verband und einer Assoziation).

– Schließlich bleiben die eigentlichen Sandrasen übrig, die schwache Bewegung tolerieren, unter denen sich die Böden aber bereits entwickeln. Sie besiedeln potentielle Waldstandorte; die Geschwindigkeit der Sukzession hängt wesentlich von der Entfernung von Samenquellen ab. Dieser Gesellschaftsblock ist reich an horstbildenden *Festuca*- und *Koeleria*-Arten; es sind die Festuco-Sedetalia acris. Diese sind in Mitteleuropa am besten in der Mark Brandenburg, „des Heiligen Römischen Reiches Streusandbüchse", entwickelt und dort von Krausch (1962) beschrieben worden. Als „Pole" kann man das Galio-Koelerion „albescentis" (korrekt: gracilis) der Friesischen Inseln und das Koelerion glaucae als Ausklang der subkontinentalen Steppenrasen sehen (vgl. Abb. 38); dazwischen steht das Armerion elongatae.

Systematischer Überblick

Einige Assoziationen:

1. **Airo caryophylleae-Festucetum ovinae**, Nelkenhafer-Gesellschaft; AC *Aira caryophyllea*. Von grusigen Silikatfelsköpfen als Primärstandorten auf anthropogene, also Sekundärstandorte übergegangen und weit verbreitet.
2. **Airetum praecocis**, Schmielenhafer-Gesellschaft: AC die namengebende Art. Auf sauren, schwach oder nicht bewegten Sandböden als lückige, niederwüchsige Pioniergesellschaft.
3. **Filagini-Vulpietum**, Federschwingelrasen; AC *Filago arvensis, Vulpia myuros*. Subatlantische Gesellschaft von Sandackerbrachen und ähnlichen Standorten.
4. **Spergulo-Corynephoretum**, Silbergrasflur; AC *Spergula morisonii, Cladonia cervicornis, Cladonia destricta, Cladonia polydactyla*. Eine azidophytische Dünenpionierassoziation, die vom Silbergras dominiert wird. *Corynephorus* wird durch leichte Sandüberwehung (10 cm/a; vgl. S. 132) gefördert, weil die übersandeten Knoten junge Wurzeln bilden. An entkalkten Anrissen kann die Pflanze daher zur Festigung angesät werden.
5. **Tortulo-Phleetum arenarii,** Sandlieschgrasflur; AC *Erodium glutinosum, Phleum arenarium, Silene conica, Tortula ruralis* spp. *ruraliformis* u. a. Auf kalkreichen Küstendünen.
6. **Agrostio-Poetum humilis**, Straußgrasdüne. Blumenbunte, durch Beweidung entstandene, aber auch durch Kaninchen-Massenfraß auf den Nordsee-Inseln stark beeinträchtigte Rasengesellschaft des Galio-Koelerion mit *Galium verum* var. *maritimum, Jasione montana* var. *littoralis, Lotus corniculatus* var. *crassifolius* u. a. Es ist die bezeichnende Gesellschaft unserer Kleingrasdünen.
7. **Diantho deltoidis-Armerietum elongatae**, Grasnelkenflur; AC die namengebenden Arten, *Cerastium arvense;* die nach Nährstoff- und Wasserhaushalt günstigste der subkontinentalen Gesellschaften und bezeichnend für Sande der Altmoränenlandschaft (Jeckel 1984).
8. **Jurinaeo-Koelerietum glaucae**, Silberschartenflur; AC *Alyssum arenarium, Gypsophila fastigiata, Jurinaea cyanoides, Koeleria glauca, Onosma arenarium,*

AD *Kochia arenaria.* Alle Charakterarten gehören dem kontinentalen Geoelement an; sie bauen zusammen mit Mitteleuropäern eine endemische Gebietsassoziation in der xerothermen nördlichen Oberrheinebene auf. Diese Isolation sowie der steppenartige Charakter der Vegetation und des Standorts verleitete dazu, die Assoziation als Relikt des frühen Postglazials (Kiefernzeit) zu werten. Dagegen spricht freilich die Beobachtung, daß sie durchweg anthropogen entwaldete Stellen besiedelt, an denen die Kiefer zwar schwer aufforstbar ist, Eiche und Robinie aber spontan aufkommen. So vermutet Philippi (1971) eher eine prähistorisch-historische Einwanderung und Verschleppung im Gefolge des Menschen. Dies Beispiel zeigt die Schwierigkeit, Vorgänge der Vergangenheit zu entschlüsseln, wenn keine Fossilien (wie Pollenkörner) vorliegen und in einem moorarmen Trockengebiet auch nicht zu erhoffen sind.

9. **Alysso-Sedetum albi**, Kelchsteinkraut-Mauerpfeffer-Gesellschaft; AC (lokal) *Sedum album.* Eine typische therophytenreiche Gesellschaft auf sehr flachgründiger initialer Rendzina über massivem Kalk der Felsköpfe, besonders schön auf der Schwäbischen Alb. *Sedum album* bildet geradezu Decken. Bei dieser wie bei verwandten Felskronengesellschaften beobachtet man, daß die nichtsukkulenten Hemikryptophyten sich nur dort festsetzen können, wo sich mindestens etwa 3 cm Feinerde in den Spalten und Nischen befinden; *Sedum* dagegen nutzt lediglich die Wasserkapazität der oberflächlichsten Streu-Humus-Schicht; deren Entstehung fördert es gleichsam autokatalytisch dank seiner niederliegenden, sich adventiv bewurzelnden Triebe.
10. **Cerastietum pumili,** Zwerghornkraut-Gesellschaft; AC *Arabis auriculata, Cerastium brachypetalum, C. pumilum* u. a. Sie entspricht dem Alysso-Sedetum auf feinsandiger oder Löß-Auflage über Kalk, also auf initialer Pararendzina.
11. **Saxifrago tridactylitis-Poetum compressae**, Fingersteinbrech-Plattrispengras-Gesellschaft; AC *Poa compressa* ssp. *compressa.* Auf humoser Feinerde auf alten Mauerkronen und Dächern.
12. **Scierantho (bienni)-Sempervivetum arachnoidei**, Hauswurz-Gesellschaft; AC *Sempervivum arachnoideum.* Pioniergesellschaft auf Felsbuckeln, Ruheschutt und sekundär auf Mauerkronen in der subalpinen Stufe der Alpen. In sehr trokkenen Sommern gehen die Rasenarten in dieser Gesellschaft ein, die Sukkulenten überdauern jedoch; die Therophyten erneuern sich ohnehin alljährlich aus Samen.
13. **Diantho-Festucetum pallentis**, Pfingstnelkenflur; AC *Dianthus gratianopolitanus*, lokal *Allium montanum, Alyssum saxatile* u. a. Auf heißtrocknen Felsbändern der Schwäbischen und Fränkischen Alb, auch lokal auf Silikatfelsnasen sonstiger Mittelgebirge.

28. Klasse: Festuco-Brometea, Schwingel-Steppen- und Trespenrasen

Bei diesen artenreichen **basiphytischen Magerrasen** auf Kalk, Löß oder basisch verwitternden Silikatgesteinen lassen sich schon innerhalb Mitteleuropas zwei im typischen Falle klar gesonderte Ordnungen verschiedenen Areals erkennen: die subkontinentalen Festucetalia valesiacae und die submediterranen Brometalia erecti (s. BS 15). Die Brometalia sind in Mitteleuropa reich entfaltet, die Festucetalia klingen aus; von den ersten nennt Oberdorfer (1990) 15 Assoziationen, von den letzten 4.

Die Klasse greift ins mediterran-montane Gebiet aus; im Westen leben die Ononidetalia striatae, auf dem Balkan die Scorzonero-Chrysopogonetalia.

Innerhalb dieser basiphytischen Magerrasen gibt es deutliche großräumige geographische Gradienten: Die Brometalia-Arten dünnen nach Osten und Norden hin aus (vgl. *Teucrium montanum* in Abb. 38), die Festucetalia-Arten nach Westen und Norden. In Alpennähe greifen mit der *„Sesleria-Gruppe"* (z. B. *Aquilegia atrata, Buphtalmum salicifolium, Carduus defloratus, Carex sempervirens, Gentiana clusii* u. a.) Arten ein, die in den Schneeheide-Kiefernwäldern, im Latschenkrummholz und in Kalk-Steinrasen ihren Verbreitungsschwerpunkt haben; sie werden als **dealpin** bezeichnet. Es vereinigen sich also ganz verschiedene Geoelemente.

Floren- und Vegetationsgeschichte

Aus den verschiedenen Arealtypen muß man auf verschiedene ökologische Konstitution schließen und aus beiden auf verschiedene Stammesgeschichte der Arten. Lebendige Vorstellungen von den Habitaten der Arten und Artenverbindungen, die ja nicht den heutigen entsprochen haben müssen, können wir uns erst für Spätpleistozän und Holozän machen. Gut definierte Vegetationstypen ableiten zu wollen, ist allerdings nur selten möglich. Andererseits eröffnet die moderne Geobotanik ein faszinierendes Feld für die Erforschung auch der Vegetation noch früherer Zeiten; deshalb sei ein Hinweis trotz des heute noch spekulativen Charakters der Gedankengänge erlaubt.

Es gibt Gattungen der heutigen Klasse Festuco-Brometea, welche grundsätzlich verschiedene Areale besitzen. Beispiele sind die Gattungen *Anthyllis* und *Fumana* einerseits, *Stipa* und *Festuca* andererseits. Die ersten beiden haben einen klaren heutigen Verbreitungsschwerpunkt im Mediterranraum; man darf annehmen, daß sie zu einer Zeit entstanden sind, als das heutige Südosteuropa noch Teil der afrikanischen Kontinentalscholle war und die Alpen noch nicht als Folge der Kontinentaldrift aufgefaltet worden waren. Völlig anders muß die uns noch unbekannte Geschichte der heute in Eurasien, Nordamerika und den Anden verbreiteten Gattung *Stipa* und der kosmopolitischen Gattung *Festuca* verlaufen sein. Daß die holarktischen Klassengruppen, z. B. Fagea und Rubo-Rosea, und Klassen, z. B. Vaccinio-Piceetea und Oxycocco-Sphagnetea, wiederum eine gänzlich andere Synevolution durchlaufen haben müssen, liegt auf der Hand (s. S. 49, 335, 261). Den Festuco-Brometea entsprechen denn auch keine Klassen in der temperaten Zone der anderen Erdteile der Holarktis; Verwandtes findet sich vielmehr in Vorder- und Zentralasien.

Deutlich besser sind wir über die Symphylogenie seit dem Spätglazial (16 000 bis 10 000 BP) orientiert (Wilmanns 1997). Die Festucetalia-Arten, die in kontinentalen Steppen vorkommen, dürften genügend kälteresistent gewesen sein, daß sie eiszeitlich wie manche Steppentiere in Mitteleuropa überdauert haben.

Das disjunkte Vorkommen mancher Arten und Gesellschaften, z. B. das der *Stipa*-Arten und des kontinentalen Adonido-Brachypodietum, ist so zwanglos erklärbar (vgl. Atlanten Hauepler & Schönfelder 1988 und Benkert et al. 1990). Daß dies auch für heute alpin-subalpine Arten galt, ist sicher; *Carduus defloratus* aus der „*Sesleria*-Gruppe" ist sogar fossil in Oberschwaben nachgewiesen.

Sogar einige Submediterrane, z. B. *Ranunculus bulbosus*, sind, allerdings für Großbritannien, durch Makrofossilien nachgewiesen. Im ganzen dürften diese jedoch, vielfach frostempfindlich und mit hohen Ansprüchen an Sommerwärme, erst in der postglazialen Wärmezeit oder später nach Beginn der Rodungen vorgedrungen sein. Noch

komplizierter gestalten sich die Verhältnisse dadurch, daß die einzige bei uns großflächig vorkommende Gesellschaft, das Mesobromion, anthropozoogen, also durch Mahd und Weide entstanden ist. ZOLLER (1954) untersuchte, wo diese Arten ihre ursprünglichen Standorte hatten; sie stammen danach von Schutt- und Rutschhalden, Felsnasen und -bändern, aus Waldsäumen und lichten Trockenwäldern (s. auch die Entwicklung von Kulturwiesen s. S. 225). Von dort aus müssen sie sich dann allmählich zu den heutigen Artenverbindungen zusammengefunden haben.

Dabei waren sicher Schafe, die zu den am frühesten domestizierten Tieren gehören, wirksame Transporteure, besonders später dank der Transhumanz mit ausgedehnten Wanderungen der Herden von milden Tieflagen (z. B. dem Rheintal) auf rauhe Höhen (z. B. die Schwäbische Alb). Im Fell eines einzigen Schafes zählte FISCHER (et al. 1996) bei 16maliger Kontrolle über 8500 Diasporen von 85 Pflanzenarten; solche können sich über Wochen darin halten. Dazu kamen solche, die in die Hufe eingeklemmt waren oder die mehrtägigen Transport im Darmtrakt lebend und keimfähig überstanden hatten.

Die Wahrscheinlichkeit der Erhaltung von Subfossilien ist unter den Standortsbedingungen der trockenen Rasen denkbar gering. Ungewöhnliche Verhältnisse lagen beim bisher frühesten eindeutigen Nachweis eines vorzeitlichen Festuco-Brometea-Rasens vor; er gelang FRITZ (1977/1980) durch eine sorgfältige Analyse von Rasensoden aus einem hallstattzeitlichen Grabhügel und deren aktualistische Interpretation. Um seiner auch methodischen Bedeutung willen sei der Fall näher geschildert. Die Kelten errichteten im 6. Jh. v. Chr. einem ihrer mächtigen Fürsten auf dem Magdalenenberg bei Villingen im Muschelkalkgebiet der Baar am östlichen Schwarzwaldrand einen 8–10 m hohen Tumulus von gut 100 m Durchmesser. Dabei wurden innen Tonboden-Soden verwendet, die in der unmittelbaren Umgebung gestochen worden waren; sie wurden rasch und dicht aufeinander gepackt, so daß aus diesen (und anderen) Gründen ihre Pflanzendecke, auch z. B. Moose mit Rhizoiden, bis heute kaum zersetzt wurden. Jede Sode entspricht also einem Phytocoenose-Fleck *in situ*. Von FRITZ wurde eine „Frequenz-Aufnahme" von 9 m² in Form einer Profil-Säule erhoben. Es ließen sich an Hand der Großreste rd. 55 Arten von Kormophyten und rd. 30 Moos-Arten identifizieren, einige weitere kamen von anderen Soden hinzu. Alle Arten dieser **Paläobiozonose** (mit einer Ausnahme) kommen auch gegenwärtig noch in der unmittelbaren Umgebung vor. Die damalige Vegetation bestand aus Arten verschiedener ökologischer Konstitution, wobei man nicht mit wesentlichen genetischen Änderungen im Laufe dieser stammesgeschichtlich kurzen Zeit von 2½ Jahrtausenden rechnen darf. Es handelt sich um eine Mischung von Arten der Trockenrasen (z. B. *Carex caryophyllea, Prunella grandiflora, Gentiana germanica, Scabiosa columbaria*), des nährstoffreich-frischen Graslandes (z.B. *Leontodon autumnalis, Cerastium holosteoides, Taraxacum officinale*), der Trittrasen (z. B. *Ranunculus repens, Potentilla reptans)* und von Unkräutern, die auch ruderal vorkommen (z. B. *Chenopodium album, Stellaria media).* (Zu den aufschlußreichen *in-situ*-Moosfunden s. FRITZ & WILMANNS 1982). Eben diese Kombination bietet auch eine rezente Vergleichsvegetation in der Nähe: eine ehemalige Extensiv-Schafweide, mit einzelnen Gehölzen bestanden, heute verbracht, mit Störstellen durch Motocrosser, Reiter und Spaziergänger. Es lassen sich weitere Schlüsse ziehen: So häufen sich die Ruderalarten als „Störzeiger" im basalen Teil der Profil-Säule, also auf den Soden, die aus der Nähe der alten Baustelle stammen müssen. Daß fast keine Weideunkräuter (wie *Euphorbia cyparissias*) gefunden wurden, weist auf damals gemischte Herden (z. B. mit Ziegen) hin. Die Beweidung kann damals noch nicht lange – wenn überhaupt – zurückgelegen haben, sonst hätten sich bereits mehr Saumarten eingestellt haben müssen. Wenn

solche geradezu detektivische Schlußfolgerungen noch durch Pollenanalysen aus der weiteren Umgebung ergänzt werden können, läßt sich ein nicht nur lokales, überzeugendes Bild der damaligen Landschaft und ihrer Vegetation entwickeln.

Standort

Die **Festucetalia valesiacae** sind innerhalb Deutschlands an Gebiete mit knapp 500 mm Jahresniederschlag gebunden. Am reinsten – bezogen auf mitteleuropäische Verhältnisse – sind sie im mitteldeutschen Trockengebiet westlich Halle (Mahn 1965) und an den brandenburgischen Oder-Steilhängen (Krausch 1961) ausgeprägt; im Westen, wo eindeutige Vorkommen in Rheinhessen mit dem Mainzer Sand liegen, sind sie schon von Brometalia-Arten durchsetzt. Hier überall sind sie nur kleinflächig ausgebildet, großflächige und wirklich typische Bestände findet man in den trockensten Teilen der Inneralpen (Braun-Blanquet 1961).

Die **Brometalia erecti** finden ihre beste Entwicklung in den submediterranen Gebirgen auf Kalk, aber auch in Mitteleuropa in sommerwarmen und nicht zu winterkalten Gebieten. Berühmt sind Main- und Moselhänge, Kyffhäuser, Kaiserstuhl, ferner die Schwäbische und Fränkische Alb; in Hessen schon artenärmer, sind sie im südlichen Niedersachsen nur noch fragmentarisch entwickelt.

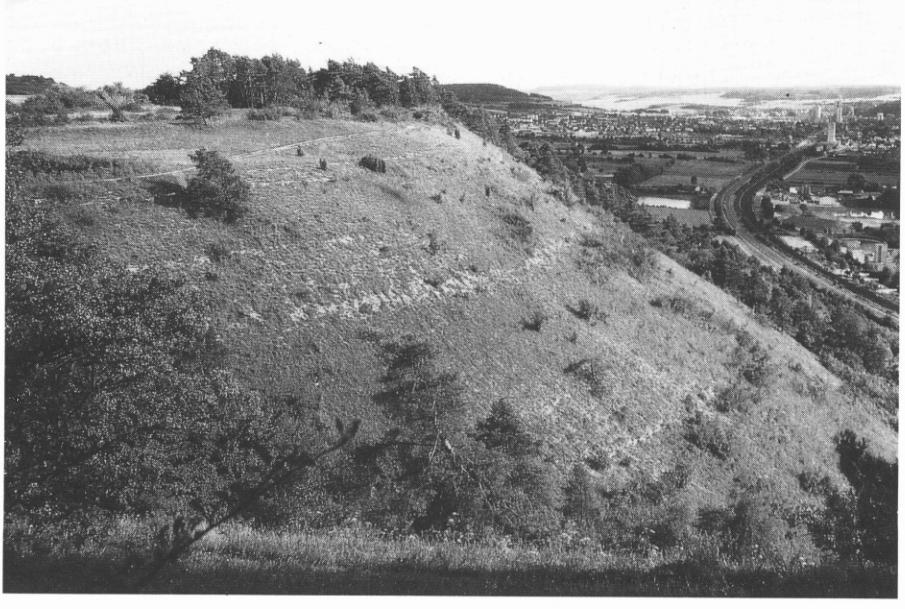


Abb. 39: Volltrockenrasen (hier: Teucrio-Seslerietum) an den südexponierten Karlstadter Muschelkalkhängen des Maintals. Nur punktuell ist Gebüschwuchs möglich. Hier wurden die frühesten, klassischen synökologischen Studien solcher Xerothermstandorte durchgeführt (von Gregor Kraus, 1911 veröffentlicht unter dem Titel „Boden und Klima auf kleinstem Raum"). – Bei Würzburg, Aug. 1994.

BS 15

Kl. **Festuco-Brometea**
Steppen und Trespenrasen

KC *Allium sphaerocephalum*, *Asperula cynanchica*, *Carex caryophyllea*, *Eryngium campestre*, *Euphorbia cyparissias*, *Koeleria gracilis*, *Medicago falcata*, *Potentilla heptaphylla*, *Prunella grandiflora*, *Salvia pratensis*, *Stachys recta*, *Trifolium montanum* die Moose *Abietinella abietina*, *Homalothecium lutescens*, *Rhytidium rugosum* u. a.

1. O. **Festucetalia valesiacae**
Steppenrasen

C (innerhalb O) *Achillea setacea*, *Adonis vernalis*, *Astragalus danicus*, *Euphorbia segueriana*, *Festuca duvalii*, *Festuca valesiaca*, *Poa badensis*, *Potentilla arenaria*, *Seseli hippomarathrum*, *Silene otites*, *Stipa capillata*, *Stipa ioannis*, *Stipa stenophylla*, *Veronica spicata* u. a.

mit 2 alpischen und 2 extraalpischen Verbänden

Beisp. 1 + 2

2. O. **Brometalia erecti**
Submediterrane Trespentrockenrasen

OC *Arabis auriculata*, *Bromus erectus*, *Centaurea scabiosa* ssp., *Dianthus carthusianorum*, *Helianthemum nummularium* ssp. *obscurum*, *Hippocrepis comosa*, *Koeleria pyramidata*, *Pulsatilla vulgaris*, *Scabiosa columbaria*, *Teucrium montanum* u. a.

1. V. **Xerobromion**
Trespen-Volltrockenrasen

VC *Fumana procumbens*, *Globularia elongata*, *Linum tenuifolium*, *Stipa pulcherrima* u. a.

2. V. **Mesobromion**
Trespen-Halbtrockenrasen

VC *Carlina acaulis*, *Euphorbia verrucosa*, *Ononis spinosa*, *Ophrys apifera*, *Ophrys insectifera*, *Ophrys sphegodes*, *Orchis militaris*, *Orchis morio*, *Orchis ustulata*, *Ranunculus bulbosus* u. a.

dazu viele VD aus Wirtschaftswiesen

1. V. **Xerobromion**		2. V. **Mesobromion**	
1. U. V. **Eu-Xerobromion** D ——— Beisp. 3 + 4	2. U. V. **Seslerio-Xerobromion** D *Carduus defloratus*, *Coronilla vaginalis*, *Polygala chamaebuxus*, *Sesleria varia* u. a.	1. U. V. **Eu-Mesobromion** D ——— Beisp. 5 + 6	2. U. V. **Seslerio-Mesobromion** D *Carduus defloratus*, *Coronilla vaginalis*, *Polygala chamaebuxus*, *Sesleria varia* u. a. Beisp. 7

Der Unterschied zwischen den beiden Verbänden **Xerobromion** und **Mesobromion** liegt im Wasserhaushalt. Der Ausdruck Trockenrasen wird bald für beide, also das Ganze, bald nur für den ersten Verband, also einen Teil, benutzt; um diese Unlogik zu vermeiden, sollte man beim Xerobromion von Voll-, beim Mesobromion von Halbtrockenrasen sprechen. Da beide Termini einen ökologischen, nicht einen floristischen Sachverhalt bezeichnen, lassen sie sich auch auf Gesellschaften der Festuco-Sedetalia anwenden. – Das **Xerobromion** nimmt steile, flachgründige, südexponierte Hänge ein, an denen Acker- und Rebbau ausgeschlossen sind (Abb. 39). In solchem Gelände kann es sich selbst noch bei 1000 mm Jahresniederschlag entwickeln, so auf der Schwäbische Alb. Volltrockenrasen heben sich als lückige und sommerlich graubraune Flecken aus der angrenzenden Vegetation, meist Mesobrometen, heraus. Teilweise sind es Dauergesellschaften, die nicht von Wald überwachsen werden können. Sicher sind es aber nur recht kleine Flächen, wo das Xerobromion potentielle natürliche Vegetation ist. Zur Feststellung der genauen Grenzen muß im Laufe der nächsten Jahrzehnte beobachtet werden, wo Buschwerk und Baumarten eindringen können und – entscheidend wichtig – sich auch in außergewöhnlichen Trockenjahren halten. Der Standortsvergleich im Kaiserstuhl, in dem es besonders schöne Trockenrasen gibt, zeigt schon jetzt, daß sich im Grenzbereich ohne gelegentlichen Schlag oder Mahd sehr allmählich Flaumeichenwald oder Berberidion-Gebüsch einstellen kann, die reine Ausbildung der Gesellschaft dürfte indessen widerstehen (v. Rochow 1951, Wilmanns 1988c).

Das **Mesobromion** dagegen nimmt im ganzen solche Fliesen ein, die potentiell Wald tragen, die auch als Ackerland und in der kollinen Stufe als Weinberg genutzt werden könnten. Ersetzt man die schwache, ungeregelte oder fehlende Düngung des Mesobromion durch geregelte, kräftige Nährsalzzufuhr, so entstehen sogar Fettwiesen gleicher Trockenheitsstufe; die **Ersatzgesellschaft** ersten Grades (mit schwachem menschlichem Einfluß s. S. 250) wird zur Ersatzgesellschaft zweiten und dritten Grades. Entfallen die einmalige Mahd oder die extensive Beweidung (Nutzung als Triftweide, s. S. 239), so setzt die Syndynamik ein. Das Mesobromion ist also eine eindeutig anthropozoogene Gesellschaft, in seiner extensiven Nutzung zugleich ein Zeuge früherer Wirtschaftsweise.

Hiermit war ein weiterer Faktor verknüpft, dessen Bedeutung für die Erhaltung der artenreichen Biozönose selbst und gegebenenfalls eines ganzen Xerothermkomplexes

nicht überschätzt werden kann: es entwickelten sich vielerlei kleine „Störstellen", sei es exogen (z. B. durch Witterungsschwankungen, durch Wildschweine, durch kleine Feuerstellen, durch kleine Branntkalkbrüche), sei es endogen (durch Absterben einzelner überalteter Pflanzen, durch Pilzbefall, durch Ameisenhügel, durch Mäusegänge). Solche pflegen im Extensivgrünland nicht beseitigt zu werden; so entsteht eine starke kleinstandörtliche Heterogenität, zu der auch die Pflanzen selbst dank ihres verschiedenartigen ober- und unterirdischen Wuchses beitragen. Sie ist eine entscheidende Voraussetzung für reiches Tierleben und für die Verjüngung konkurrenzschwacher, kurzlebiger und standortsspezifischer Pflanzen, die eben solche sog. Regenerationsnischen bilden. Solche Mikrohabitate sind meist nur kurzfristig verwirklicht, also mit temporärer Heterogenität, wodurch zeitlich begrenzt ein „Regenerationsfenster geöffnet" wird. Mit entsprechenden Zusammenhängen können wir auch in anderen Lebensräumen, etwa Mooren mit kleinen Torfstichen, rechnen. Gigon & Leutert (1996) bezeichnen diese Vorstellung als *„keyhole-key model"*, wobei der angebotene Kleinstlebensraum *(microsite)* das Schlüsselloch, die darauf „zugeschnittene" Art der Schlüssel ist. Ihr Zusammentreffen bedingt die hohe Biodiversität im Mesobrometum. Zum ganzen aktuellen Problemkreis s. Grubb 1977, Kollmann 1995, Gigon 1997; viele Beispiele für Schmetterlinge bei Weidemann 1995.)

Sukzessionen und ihre biozönologische Bedeutung

Es lassen sich zwei verschiedene Sukzessionslinien erkennen: **Verbuschung,** d. h. Ein- und Vordringen von Gehölzen, und **Versaumung**; mit diesem Ausdruck wollen wir das allmähliche Ein- und Vordringen von Saumarten, hier der Trifolio-Geranietea, bezeichnen (Wilmanns 1989c). Die sprachliche Analogie zu Verbuschung wäre eigentlich eine gezwungen unschöne „Verhochstaudung"; dies trifft den Sachverhalt indessen nicht, denn ein solcher Prozeß, bei welchem der Rasen-Biotop dem klassischen Saum-Biotop ähnlich wird, kann auch durch Gräser bewirkt werden. Der Vorgang als solcher bedarf einer Bezeichnung, da er grundsätzlicher Natur und weit verbreitet ist; er kommt z. B. auch – getragen von anderen Arten – in Nardeten vor, wie Schwabe-Braun (1980) zeigte.

Die **Zunahme von Gehölzen** wurde besonders gründlich im Kaiserstuhl durch Kollmann (1994) erforscht. Sie läßt sich zum einen durch **Fotografien**, besonders Luftbilder aus verschiedenen Jahren beweisen, zum anderen durch Analyse des **Altersaufbaus** einzelner Populationen, wie er sich bei Gehölzen schon in der zum Bestandesrand absinkenden Höhe andeutet. Die syndynamisch wirksamen Einzelfaktoren zu erkennen, setzt geduldige experimentelle Arbeit voraus; die Abb. 40 veranschaulicht dies für die allgemein besonders wichtigen endozoochoren Arten (vgl. S. 306).

Am wirksamsten ist das Vorrücken in zunächst lockerer, später geschlossener Front durch **vegetative Fortpflanzung** von Waldrändern oder Hecken aus, wie es die Wurzelbrut von Schlehe (um ½ bis 1 m/Jahr) und Zitter-Pappel (nach Verletzung des Mutterbaumes) schlagartig um 10 m und mehr) bewirkt; auch Hartriegel, Liguster, Pfaffenhütchen sind zu vegetativem Vordringen befähigt, jedoch so langsam, daß es für die Rasen-Sukzession wenig Bedeutung hat. **Generative Fortpflanzung** ist zum einen stets mit riskanter Jugendentwicklung verknüpft; zum andern muß ein Ausbreitungsschritt vollzogen werden; der aber ist in der Regel klein.

Anemochore müssen leichte Diasporen haben, d. h. die Keimlinge haben wenig Reservestoffe zur Verfügung und sind daher ceteris paribus gegen Wurzelkonkurrenz und Trockenheit empfindlicher als Zoochore. An frischen Standorten bildet sich zu-

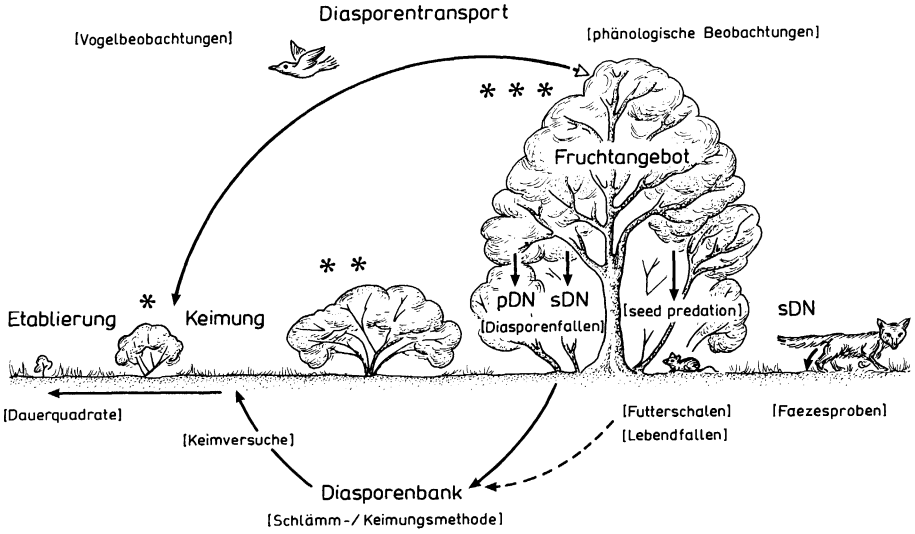


Abb. 40: Populationsbiologische Vorgänge bei der Verbuschung durch endozoochore Gehölze und dabei einzusetzende Untersuchungsmethoden. (Aus KOLLMANN 1994, leicht verändert und vereinfacht.)
In eckiger Klammer: Angabe der Untersuchungsmethode.
Sternchen: verschiedene Entwicklungsphasen des Gebüschs:
* Pionierphase: licht, noch mit Rasenunterwuchs, damit Streu und Wurzelkonkurrenz
** Aufbauphase: stärkere Beschattung, dadurch Rückgang der Rasenarten, günstige Verhältnisse für Gehölzkeimlinge aber zunehmende *seed predation*= Diasporenverzehr durch Tiere;
*** Reifephase: Aufkommende Baumindividuen drängen die Sträucher an den Rand (s. S. 284), im Inneren werden Waldarten begünstigt; dazu weiter verstärkte seed predation.
pDN: primärer Diasporenniederschlag = abgefallene Früchte/Samen;
sDN: sekundärer Diasporenniederschlag = von Tieren verschleppte oder verzehrte, erneut in keimfähigem Zustand abgesetzte Diasporen.

sätzlich zum Wurzelfilz eine Streudecke, die von den Keimwürzelchen durchstoßen werden muß. Rohbodenkeimer (wie Weiden, Birken und Kiefern) haben überhaupt nur in lückiger Narbe eine Chance (s. Regenerationsnische). Diese Zusammenhänge lassen sich auch aus der instruktiven Studie von HARD (1972) über das Vordringen der Wald-Kiefer auf einen brachgefallenen Acker, das nur über etwa 4 Jahre und bis in etwa 100 m Entfernung vom alten Waldrand möglich war, ableiten.

Die Sträucher der Prunetalia-Waldmäntel und -Hecken (s. S. 284) werden fast alle von Vögeln ausgebreitet; diese halten sich bevorzugt in eben diesem Lebensraum auf, wenn sie Beerenfrüchte verzehren, verdauen und die Steinkerne ausscheiden; so erfolgt eben hier die Ansaat. Hat sich einmal dank eines glücklichen Umstandes, etwa durch Mäuse oder neben einem als Sitzplatz geeigneten Pfahl als *„recruitment focus"*, ein Pionierstrauch ansiedeln können, so pflegt sich dort durch weiteren Eintrag allmählich ein streng lokalisiertes, artenbuntes Gebüsch zu entwickeln – je älter, desto artenreicher (Abb. 41). Dazwischen bleiben große Flächen über Jahrzehnte hin nachweislich unverbuscht (WILMANNS1989c, KOLLMANN 1994).

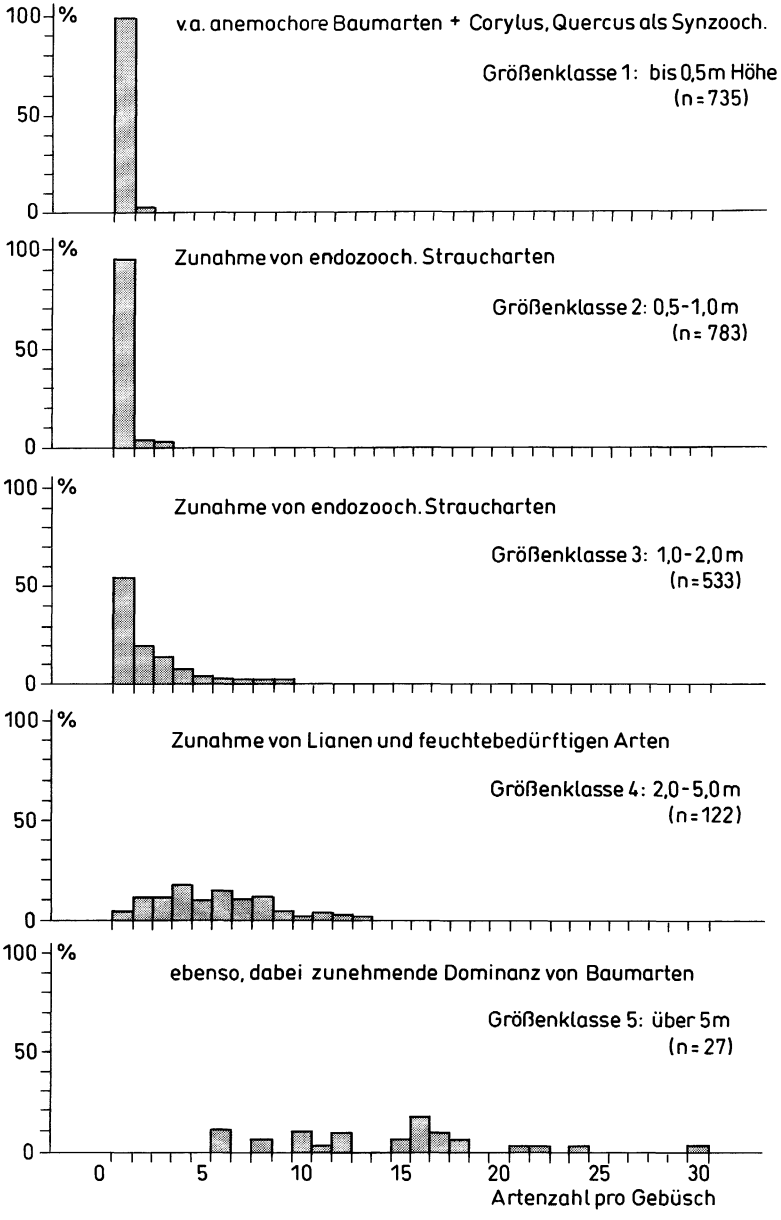


Abb. 41: Gehölzsukzession in Halbtrockenrasen des Kaiserstuhls: Zunahme der Artenzahl und Verschiebung der Ausbreitungsmodi mit Gebüschgröße und -alter. (Entwurf J. KOLLMANN.)

Wichtig für die Ausbreitung von synzoochoren Arten sind Mäuse, vor allem für Haselnüsse, und der Eichelhäher als „le planteur" von Eicheln. Sie verstecken die Diasporen unterhalb der Streuschicht oder gar im Mineralboden, wo Keimung und Entwicklung der schlußendlich nicht versehrten Diasporen gegenüber der Bodenoberfläche begünstigt sind und *seed predation*, d. h. der Verzehr von Diasporen durch Tiere verringert wird (Kollmann & Schill 1996). Da Mäuse sich allenfalls wenige Dekameter von ihren Bauten entfernen und der Eichelhäher beim Verstecken die Nähe schützender Gehölze sucht, resultiert auch hierdurch eine Konzentration der Verbuschung. Sollte sich als allgemeingültig erweisen, daß – wie Bossema 1979 beobachtete – der Eichelhäher dabei strukturelle Grenzlinien bevorzugt, so würde auch dies zu einer Konzentration von Jungwuchs führen.

Eine **Versaumung** läßt sich durch (selten vorhandene) langjährige **Dauerbeobachtungsflächen**, aber auch durch **tabellarischen Vergleich** von Aufnahmekollektiven eines Gebiets aufweisen. Für diesen Sukzessionsschritt ist es ebenfalls Voraussetzung, daß die geeigneten Arten – hier der trocknen Staudenhalden und wärmeliebenden Saumgesellschaften – in der Nähe vorkommen. Auch eine spontane Restitution von Mesobrometen, selbst auf ehemaligem Ackerland, kann nur dann und nur kleinflächig und allmählich erfolgen, wenn sich Diasporenquellen in unmittelbarer Nähe befinden (Booth & Hutchings 1990). Während die Versaumung z. B. im Kaiserstuhl klar erkannt werden konnte, fehlt sie den Mesobrometen der Rheinaue, die durch Nutzflächen von den Diasporenquellen isoliert und erst im Laufe des letzten Jahrhunderts entstanden sind (Witschel 1980). Von den Hochstauden werden zahlreiche Arten, die also offensichtlich konkurrenzschwächer sind, zurückgedrängt: Arten der Festuco-Brometea wie *Anthyllis vulneraria, Carex caryophyllea, Orchis ustulata,* allgemeine, schwachwüchsige „Magerkeitszeiger" wie *Anthoxanthum odoratum, Briza media* u.a., ferner gewisse Arten der Fettwiesen, die in ehemals schwach gedüngten Mähdern vorkamen, wie *Leontodon hispidus* und *Plantago lanceolata.* Auch das lästigen Streufilz bildende *Brachypodium pinnatum* gehört zu den „Gewinnern". Die Geschwindigkeit des Vorgangs ist schwer abschätzbar, weil der Ausgangszustand selten genau bekannt ist; sie ist jedenfalls nicht besorgniserregend hoch.

Verbuschte und versaumte Stadien haben großes „Beharrungsvermögen": die zu erwartende Entwicklung zur Waldgesellschaft benötigt mit Sicherheit viele Jahrzehnte. Ausnahmen sind etwa Zitterpappel- und Robinien-Gehölze, auch Hasel- und Eichen-Wäldchen; sie bilden jedoch nicht die potentielle natürliche Vegetation.

Der **biologischen Bedeutung** solcher Sukzessionsglieder kann man nur mit zusätzlichen gründlichen Untersuchungen gerecht werden. So seien zwei Beispiele erwähnt. 1. Aufkommende Gehölze steigern die floristische und strukturelle, also pflanzensoziologische Mannigfaltigkeit; dabei ist nicht nur die bloße Summe von Elementen, sondern auch das neue Mosaik als solches zu bedenken. Der Artenreichtum von Randzonen ist als zoologischer **„edge effect"** bekannt. Viele Tierarten und -individuen sind auf den Komplex Wald-Strauchmantel-Staudensaum-Halbtrockenrasen (s. S. 267) angewiesen: manche Spinnen z.B. benötigen für die Aufzucht ihrer Jungtiere im Laufe des Jahres verschiedenartige Lebensräume, wie sie in diesem Grenzbereich **(Ökoton)** geboten werden (Heublein 1983). 2. Versaumte Mesobrometen gehören zu den an Pflanzenarten reichsten Gesellschaften Mitteleuropas; dem entspricht eine Vielzahl von Insektenarten. Ein Grund dafür liegt in ihrem **Blührhythmus**, denn fast alle ihre Saum-Pflanzen sind „Spätblüher", während zu Rasen-Pflanzen nur solche Arten hatten werden können, die bis zur damaligen Mahd im Juli jedenfalls einige reife Samen bildeten (Kratochwil 1984). In mehreren „Blühwellen" wird den Blütenbesuchern über die ganze Vegetationsperiode hin Nahrung geboten. Die Versaumung bewirkt also für

viele Hymenopteren-, Lepidopteren-, Dipteren- und Coleopteren-Arten ein wesentliches Nahrungsangebot zu einer sonst kargen Zeit; besonders wichtig ist dies für die staatenbildenden Wildbienen- und Hummelarten, denn sie müssen im Hochsommer ihre Brut versorgen, wobei die Massen der Honigbienen für sie überdies bedrohliche Nahrungskonkurrenten sind.

Mesobromion-Landschaften und Fragen ihrer Pflege

Solche Gebiete, z. B. die Hochfläche der Schwäbischen Alb, gehören zu den wertvollen **Erholungsräumen**. Dabei spielt nicht nur die blumenbunte Vegetation selbst, sondern auch die mit dieser verknüpfte Landschaftsstruktur eine wesentliche Rolle. So finden sich auf den Mesobrometen oft knorrige alte Kiefern oder ausladende, tiefbeastete Weidbuchen, die Menschen und Vieh als Schattenspender dienten. Wo das Gelände zeitweise als Acker genutzt worden ist, zeugen Riegel von Lesesteinen, die am Ackerrand aufgehäuft worden sind, von der Flachgründigkeit der Krume, sie sind jetzt mit Buschwerk zeilenartig bestanden. Wo zusammenhängende Flächen im Gemeindebesitz (Allmende) waren, wurden sie oft als Triftweide, meist für Schafe, genutzt; hier kamen verbißfeste Sträucher auf, wenn der Schäfer sie nicht jeweils abhackte. *Juniperus communis* ist heute noch ein Zeiger ehemaliger Weide in Wäldern und Forsten. Flachgründige Buckel pflegen durch kleinere Waldstücke oder Feldgehölze betont zu werden. In Senken sind heute meist Äcker und Fettwiesen angelegt; sie liegen oft in Dorfferne und werden daher trotz ihrer günstigen Standorte weniger intensiv bewirtschaftet; in seltenen Fällen ist noch die altertümliche Vegetation erhalten. Alle diese Farb- und Formelemente verschaffen heute diesen durchaus kulturbetonten, aber organisch gewachsenen Landschaften ihren besonderen Reiz und damit ihre Bedeutung für die verstädterte Bevölkerung. Der **Erlebniswert** ist aber keinesfalls nur ästhetischer Art. Da beweidete und nicht mehr gemähte Mesobromion-Flächen vielfach ohne Schädigung – wenn auch nicht unbegrenzt von größeren Menschenmengen – betreten werden können, kommt die Freude an freier Bewegung in freier Landschaft hinzu.

So bietet die Erhaltung dieser schon stark geschrumpften Halbtrockenrasen und ihrer Sukzessionsstadien eine wichtige Aufgabe für den **Naturschutz**. Der Druck auf sie ist in mehrfacher Weise groß; man kann geradezu von „Streßfaktoren der Vegetation" sprechen. In Stichworten: Nutzung des „Ödlands" zu Siedlung und Verkehr; Nutzung als Wald, also Aufforstung; Nutzung zu Einrichtungen des Massentourismus; Unterlassen jeglicher Nutzung, da für den Besitzer zur Zeit unrentabel (Sozialbrache).

Eine Reihe von **Landschaftspflege-Maßnahmen** für das Mesobromion stehen im Einzelfall zur Diskussion, dabei muß man sich stets die Fähigkeit der Biozönosen vor Augen halten, auf jeglichen neuen Eingriff und jegliches Unterlassen eines bisherigen in spezifischer Weise zu reagieren. Es liegen mittlerweile viele Erfahrungen vor; vgl. die Literaturangaben auf S. 180 u. S. 232. **Schlag** von einzelnen Strauchgruppen oder Wäldchen kann gelegentlich einmal angebracht sein, vor allem bei sehr kleinen Rasenflächen mit entsprechend langen Randzonen und mit Wurzelbrutbildnern, doch ist dann mehrfache Wiederholung nötig. Aber nicht nur die mögliche Ansiedlung neuer Gehölze an gestörten Stellen und die Förderung der Wurzelbrutbildung durch Schlag lassen zur Vorsicht mahnen, sondern vor allem die Rücksicht auf die Biozönose. Andererseits ist mehrfach gezeigt worden, daß die meisten Arten des Mesobromion keine dauerhafte Samenbank bilden – im Gegensatz zu den Therophyten der Sedo-Scleranthetea (s. z. B. Kollmann & Staub 1995); das heißt auch: eine spontane Wieder-

herstellung findet nicht statt, falls erst einmal ein dichtes Gehölz entstanden ist. **Schafweide** ist nur auf ehemaligen Weideflächen, meist dem Gentiano-Koelerietum, angemessen; denn Mähder verarmen an Blüten, die Narbe kann verletzt werden und Erosion zur Folge haben, besonders auf Löß; auch wird die oft lästige Fieder-Zwenke von den Tieren kaum angenommen. Als bequem und damit empfehlenswert galt es vielfach, kontrolliert **Feuer** zu legen. Von allen Risiken und Wetterabhängigkeiten abgesehen: selbst in verhältnismäßig Masse-armen Gesellschaften wie Mesobrometen entstehen kurzfristig in 5 cm Höhe Temperaturen von mehr als 800 °C, denen die Ruhestadien von Tieren zum Opfer fallen. Aus der präzisen botanischen Auswertung solcher Flämmversuche von Zimmermann (1979) lassen sich einige Gesetzmäßigkeiten ableiten. Die Schädigung einzelner Arten erfolgt in der Regel direkt, die Förderung indirekt durch Entlastung von Konkurrenz. Aus der Morphologie der Arten lassen sich die schon bei einmaligem Flämmen registrierten Änderungen nachträglich verstehen und Prognosen treffen. Gehemmt, ja zerstört werden Pflanzen mit oberirdischen Ausläufern (z. B. *Genista sagittalis*); gefördert werden vor allem solche mit unterirdischen Knospen (z. B. *Brachypodium pinnatum*, bei dem direkt das Blühen induziert wird, *Teucrium chamaedrys, Anthericum ramosum*); Sträucher schlagen wieder aus; bei Rosettenpflanzen (wie den *Ophrys*- und *Orchis*-Arten) entscheidet der Zeitpunkt des Flämmens über Förderung oder Schädigung. Es bleibt also als wichtigste Pflege-Maßnahme die **Mahd**, der die Mesobrometen ja auch ihre Entstehung verdanken. Dabei dürfte es möglich sein, ein bestimmtes Gleichgewicht von Rasen- und Saum-Arten durch Termin und Häufigkeit einzustellen. Das Heu ist abzutransportieren, es ist als kräuterreich durchaus wertvoll. Will man den historischen Zustand der unversaumten Mesobrometen erhalten oder wiederherstellen, so muß man alle 1 bis 3 Jahre Ende Juli mähen, dann, wenn die Saum-Arten noch Stoffeinbußen erleiden und an der Samenbildung gehindert werden. Ausweichmöglichkeiten für die Tierwelt müssen durch Teilmahd in jährlichem Wechsel gesichert sein (s. z. B. in Wilmanns et al. 1989).

Man kann sich in diesen und ähnlichen Fällen fragen, ob bei solchen gezielten Eingriffen der bisherige Erlebniswert, das sog. Erlebnispotential, erhalten bleibt oder ob wir damit Freilichtmuseen erzeugen, denen man eher mit rationalem Interesse oder Nostalgie zu begegnen pflegt; die Erfahrung deutet derzeit auf freudige Akzeptanz.

Einige Assoziationen

Es lassen sich gebietsweise eine Fülle von Einheiten klar begrenzen und ökologisch interpretieren. Eine Übersicht für Süddeutschland ist aus Oberdorfer (Herausg., 1978) zu entnehmen.

Zu **Ordnung 1., Festucetalia valesiacae**, Schwingel-Steppenrasen:

1. **Stipetum capillatae**, Pfriemengrasflur; AC *Achillea collina, Achillea setacea, Astragalus danicus, Stipa capillata* u. a. Weit gefaßte Sammelassoziation in den deutschen Trockengebieten; bezeichnend für schwach bewegtes Substrat. Berühmt ist die als **Potentillo (arenariae)-Stipetum capillatae** bezeichnete Vikariante der Brandenburger Oderhänge. Deutlich reicher an Brometalia-Arten ist das südwestdeutsche **Allio (sphaerocephali)-Stipetum capillatae.**
2. **Adonido-Brachypodietum pinnati,** Adonisröschen-Fiederzwenkenrasen; AC *Adonis vernalis, Pulsatilla grandis, Scorzonera purpurea, Thesium linophyllon.* Eine wechseltrockene, ohne Beweidung versaumende Gesellschaft, die als west-

licher Ausklang kontinentaler Wiesentrespen (Verb. **Cirsio (pannonici)-Brachypodion pinnati)** aufzufassen ist (KRAUSCH 1961). Sie hat ihre lokalen Vorkommen sicher etwas erweitern können, ist aber seit Jahrzehnten wieder im Rückgang. Viele ihrer Wuchsorte sind waldfähig; den naturnahen Reliktvorkommen muß ganz besondere Aufmerksamkeit gelten.

Zu **Ordnung 2, Brometalia erecti, Verb. 1, Xerobromion**, Trespen-Volltrockenrasen:

3. **Xerobrometum erecti**, Volltrockenrasen; lok. AC = VC. An sehr heißen, flachgründigen Südhängen auf Kalk und anderen basisch verwitternden Gesteinen, z. B. Tephrit. Offene Bestände, da überall nackter Fels oder – in kiesigem Alluvium – feinerdearme Schotter zutagetreten. Im Frühjahr blühen in den Lücken oft einzelne Therophyten des Alysso-Sedion wie *Erophila verna, Cerastium pumilum.* An solchen Stellen bilden auch mediteran-kontinentale Kryptogamen eine typische Synusie, die Bunte Erdflechtengesellschaft, mit *Fulgensia fulgens* (gelb), *Squamarina lentigera* (hellgrün), *Cladonia endiviaefolia* (hellgelb); dazu treten *Toninia coeruleo-nigricans* (blau) und *Psora decipiens* (= *Lecidea d.*) (rot), die auch in andere Gesellschaften mit offenen, kalkreichen Böden selbst der alpinen Stufe ausgreifen.
4. **Pulsatillo-Caricetum humilis,** Erdseggen-Trockenrasen; AD *Erysimum odoratum, Leontodon incanus.* Der dealpin-kontinental getönte Volltrockenrasen Ostbayerns, bes. der Fränkischen Alb. – Ihm steht das **Teucrio-Seslerietum** des Maingebietes nahe (Abb. 39).

Zu **Ordnung 2, Verb. 2, Mesobromion**, Trespen-Halbtrockenrasen:

5. **Mesobrometum erecti**, Esparsetten-Halbtrockenrasen oder einfach: Mesobrometum; AC *Anacamptis pyramidalis, Anthyllis vulneraria, Onobrychis viciaefolia, Ophrys fuciflora, Orchis simia.* Es ist die klassische, weit gefaßte Assoziation: Gemähte, blumenbunte, orchideenreiche Mähder (einschürige Wiesen) der kollinen bis montanen Stufe, eine der artenreichsten Gesellschaften Mitteleuropas mit bis zu 40 Pflanzenarten pro m^2.
6. **Gentiano-Koelerietum**, Enzian-Halbtrockenrasen; AC *Cirsium acaule, Gentiana ciliata, Gentiana germanica, Koeleria pyramidata.* Da diese Rasen durch Schafe beweidet werden oder wurden, sind stachelige und bitterstoffreiche Arten positiv ausgelesen worden. *Bromus erectus* ist als nicht weidefest nur eingesprengt, an seiner statt sind *Festuca guestfalica* (aus der *ovina*-Gruppe), *Koeleria pyramidata* und *Brachypodium pinnatum* die Hauptnarbenbildner; alle drei werden nur im jungen Zustand gefressen.
7. **Carlino-Caricetum sempervirentis**, Horstseggen-Blaugrasrasen; charakterisiert durch die ausgeglichene Kombination von Arten der Trespenrasen und der alpischen Kalk-Steinrasen (s. folg. Klasse). In der montanen Stufe der Nordalpen.

8. Formation: Hochgebirgsrasen

Hier werden die offenen bis geschlossenen Grasfluren vorwiegend der alpinen Stufe in den alpiden Gebirgen und der Arktis zusammengefaßt. Die Bestände besitzen fast keine Therophyten und Sukkulente und nur wenige Geophyten; offenbar sind die Bedingungen auch während der kurzen Vegetationsperiode der raschen Entwicklung nicht günstig. Ob diese Gesellschaften, habituell den Festuco-Brometea ähnlich, den Rang einer eigenen Formation verdienen, sei vorerst dahingestellt.

Es handelt sich um 3 Klassen, die standörtlich nach Ausgangsgestein und Böden in die Gruppe der neutrophytisch-basiphytischen Kalkrasen (Seslerietea albicantis und Carici rupestris-Kobresietea bellardii = Elynetea, früher in einer Klasse, den Elyno Seslerietea variae, vereinigt) und die der alpin-nivalen azidophytischen Silikatrasen geschieden sind. Eine ganze Reihe berühmter, „klassischer" Assoziationen gehört hierher, die weitgehend das Bild der alpinen Stufe der Alpen bestimmen. Sie werden auch als **„Urwiesen"** bezeichnet, obwohl die meisten ihrer Gesellschaften nicht mähbar sind. Richtig ist, daß es größtenteils primäre, also nicht menschlich bedingte Gesellschaften sind, wenn ihre Ausdehnung im Almengebiet auch stark gefördert worden ist. Sie sind durch vielerlei Übergänge untereinander und mit Schuttgesellschaften, Borstgrasrasen u. a. verbunden. Qualitativ lassen sich solche Bestände aus Bodenprofil und Kleinklima meist gut verstehen, für quantitative Untersuchungen ist noch ein weites Feld offen. – Zum Klima der Hochlagen s. S. 140.

29. Kl.: Seslerietea albicantis, Blaugras-Kalk-Steinrasen
30. Kl.: Carici rupestris-Kobresietea bellardii (= Elynetea), Holarktische Nacktriedrasen
31. Kl.: Caricetea curvulae, Krummseggenrasen

Einige klassische, zusammenfassende Werke über Alpenvegetation: Braun-Blanquet & Jenny 1928, Schröder 1926, Aichinger 1933, Braun-Blanquet 1948–50, Oberdorfer 1950, Ellenberg 1963/1996. Eine ganz andersartige, reich bebilderte Darstellung der „Alpinen Rasen, Schutt- und Felsvegetation" bieten Reisigl & Keller 1994.

Auswirkung von Gesteinsunterschieden

Der jedem aufmerksamen Alpenwanderer vertraute Unterschied des Rasenwuchses auf Carbonat- und Silikatgestein sei Anlaß, an dieser Stelle sehr kurz den möglichen Gründen für diese sich auch bei anderen Gesellschaften zeigenden edaphischen Grenzen nachzugehen. Die Befunde betreffen Bodenkunde, Geobotanik und Pflanzenphysiologie. Entscheidend ist in den meisten Fällen die physiologische Reaktion der einzelnen Sippen auf einen jener Faktoren, die mit dem Säuregrad des Bodens verknüpft sind, für welche also der pH-Wert ein Indikator ist; die eigentliche Ursache für den Zeigerwert von Azido- bzw. Basiphyten kann verschieden und nur experimentell erhellbar sein. Da die autökologische Spannweite auch hinsichtlich der Bodenreaktion größer zu sein pflegt als die synökologische, können geringe Unterschiede in der Physiologie der Arten zu Existenz-entscheidenden Unterschieden in ihrer soziologischen Bindung werden.

1. Silikatgestein verwittert rascher als Carbonatgestein; es hinterläßt erheblich mehr Verwitterungsrückstände, die Feinerdemenge nimmt rascher zu. Einmal erodiertes Gelände im Kalkgebirge ist quasi irreversibel geschädigt.
2. Alle Gesteine liefern während ihrer physikalischen Verwitterung zunächst etwa neutral reagierendes Feinmaterial, doch versauern die Rohböden auf Silikatgestein unter dem Einfluß von Niederschlägen und biogener Säurebildung rascher.
3. Bei niedrigem pH-Wert werden vermehrt (Zweischicht-)Tonminerale gebildet, die eine Dichtlagerung des Bodens begünstigen. Die Hemmung der Aktivität des Edaphons führt in die gleiche Richtung. An Stelle von Mull entstehen Moder oder Rohhumus. Gut durchlüftete Böden pflegen trockener und damit leichter erwärmbar zu sein.
4. Der pH-Wert kann sich art- und ionenspezifisch direkt über das Plasmalemma auf die Ionenaufnahme auswirken, wenn auch die indirekten Wirkungen wohl wichtiger sind.
5. Die Form, in welcher der Stickstoff den Höheren Pflanzen angeboten wird, ist pH-abhängig; unter pH 5 überwiegt normalerweise das Ammonium-Ion, oberhalb von pH 6,8 das Nitrat-Ion. Nitrat kann im Zellstoffwechsel nur verarbeitet werden, wenn die Pflanze das Enzym Nitratreduktase bereitstellen kann; dessen Induzierbarkeit ist bei vielen Arten gering oder gar nicht entwickelt; solche müssen dann Azidopyten sein (Beispiele s. Gigon & Rorison 1972, Janiesch 1981).
6. Ein niedriger pH-Wert ist Ausdruck geringer Basensättigung der Bodenkolloide. Der Mangel an einem bestimmten Element dürfte aber selten ausschlaggebend sein. Dagegen ist mit Sicherheit die Verfügbarkeit in ionogener Form wesentlich. Die Konzentration an Al^{+++}-, Mn^{++}- und Fe^{++}- Ionen steigt mit sinkendem pH; die Al^{+++}-Kurve z. B. steigt bei pH 4,5 steil an. (Die artspezifische Empfindlichkeit gegen hohe Konzentrationen läßt sich z. B. in Hydrokulturen bestimmen, indem man die Hemmung des Wurzelwachstums feststellt (Sparling 1967.) Basiphytismus kann auf diese Weise zustandekommen. Durch Sauerstoff-Abgabe aus aerenchymatischen Wurzeln können manche Arten überhöhte Fe^{++}-Konzentrationen verringern (s. S. 153). Umgekehrt kann das Angebot an Fe^{++}- oder Mn^{++}-Ionen bei hohem pH-Wert zu gering sein, so daß Kalkchlorose entsteht; dagegen anfällige Pflanzen müssen Azidophyten sein (Hutchinson 1967).

Wenn man – trotz kritischer Prüfung von Wurzeltiefe und etwa verschiedenartigen Bodenhorizonten – „falsche" Vorkommen beobachtet, z. B. nicht selten „Kalkpflanzen" auf Silikatböden, seltener „Silikatpflanzen" auf Kalkböden, so ist zu prüfen, ob es sich um ungewöhnlich geringe Konkurrenz handelt, ob bestimmte Faktoren entkoppelt sind oder ob eigene Biotypen vorliegen, seien es morphologisch kaum erkennbare Ökotypen, seien es infraspezifische Sippen. Ein gutes Beispiel für den letzten Fall bietet die als azidophytisch geltende *Carex curvula*, deren ssp. *curvula* ist für ihr Vorkommen auf sehr Calcium-armen Böden bekannt, Erschbamer (1992) nennt für sie pH-Werte um 4,6; für die ssp. *rosae* indessen fand sie einen Durchschnitt von pH 6,4; diese lebt auf Böden mit hohem Ca-/Mg-Verhältnis und charakterisiert eine eigene Kobresietea-Gesellschaft.

29. Klasse: Seslerietea albicantis, Blaugras-Kalk-Steinrasen

Diese Klasse mit mehreren Ordnungen hat ihren Schwerpunkt in den alpiden Gebirgen des nördlichen Mittelmeerraumes. Wenn auch einzelne ihrer Arten noch im Hohen Norden (dort innerhalb der Carici-Kobresietea) vorkommen, so sind viele doch an die südlichen Gebirge gebunden und auch hier entstanden, von mediterranen Stammformen ausgehend, z. B. *Anthyllis, Biscutella, Calamintha, Helianthemum, Globularia* und *Sesleria* selbst (vgl. S. 193). In den Alpen lösen die Seslerietea die Trespenrasen von der subalpinen Stufe an nach oben ab. Hier sind sie großflächig an der Stelle gerodeten Latschen- und Grünerlen-Krummholzes entstanden und bilden bunte Alpenweiden, seltener auch Wiesen. Natürliche Vegetation sind sie nicht nur in der alpinen Stufe, sondern sie greifen auf Schottern und in Lawinenbahnen auch in die Fichtenstufe hinunter.

Systematischer Überblick

Zu **Verb. 1. Seslerion albicantis**, alpische Blaugrasrasen:
Das Seslerion stockt auf trockenen Rendzinen, aus Carbonatgestein entstanden, oder auf Pararendzinen aus Kalk-Silikat-Gesteinen oder Mergeln. *Sesleria albicans* (= *S. varia* = *S. coerulea*) selbst kann zwar auf Silikatboden wachsen, wird von dort aber meist durch stärkere Konkurrenten wie *Nardus stricta* ferngehalten.

1. **Caricetum firmae**, Polsterseggenrasen (oft kurz Firmetum genannt); AC *Carex firma* (opt.), *Crepis jacquinii, Saxifraga caesia.* Auf sehr trockenen, flachgründigen, skelettreichen, windexponierten Böden aus massiven Carbonatgesteinen: typische Gesellschaft der Hauptdolomitberge der Nordalpen. Stellenweise sind die Bestände selbst im Winter aper. Die Böden bleiben unreif; die derben, immergrünen Horste der Polstersegge bilden Humuspolster, denen der Bodensubtyp den Namen Polsterrendzina verdankt (Kubiena 1953).

2. **Seslerio-Caricetum sempervirentis**, Blaugras-Horstseggenhalde (salopp auch Semperviretum genannt); AC *Leontopodium alpinum, Oxytropis jacquinii,* lokal weitere Arten; bezeichnend ist das reiche Vorkommen der namengebenden Arten im Gegensatz zum Caricetum firmae. Diese viel buntere Gesellschaft wächst auch ein wenig frischer als jenes; sie braucht mehr Feinerde und ist daher auf Kalk-Silikatgesteinen (z. B. Kalkglimmerschiefern und Bündner Schiefern) am besten entfaltet.

Zu **Verb. 2, Caricion ferrugineae**, Rostseggenrasen:
Die Rostseggenrasen bilden den frischen Gesellschaftsflügel. Steile Mergelhänge mit lockeren, tiefgründigen Böden, oft durchsickert oder doch nicht südexponiert, ermöglichen üppigere Produktion.

3. **Caricetum ferrugineae**, Rostseggenhalde; AC *Crepis pontana, Festuca pulchella, Pedicularis foliosa, Phleum hirsutum.* Diese Urwiesen sind ihres üppigen Wuchses wegen als „Wildheuplanken" mähbar; oft sind sie Ersatzgesellschaften an Stelle von gerodetem Grünerlengebüsch (s. S. 280). Aus jüngster Zeit sind Narbenabrisse und Bodenerosion aus dem Caricetum ferrugineae bekannt geworden. Diese offenen Stellen, sog. Blaiken, können einerseits auf die durch Gleitschnee erzeugten Scherkräfte zurückgeführt werden; andererseits sollen sich an nieder-

BS 16

Kl. **Seslerietea albicantis**
Blaugras-Kalk-Steinrasen

KC *Alchemilla hoppeana* agg., *Anthyllis vulneraria* ssp. *alpestris*, *Astragalus frigidus*, *Astragalus penduliflorus*, *Centaurea scabiosa* ssp. *alpestris*, *Galium anisophyllum*, *Globularia cordifolia*, *Helianthemum nummularium* ssp. *grandiflorum*, *Nigritella nigra*, *Pulsatilla alpina* u. a.

O. **Seslerietalia albicantis**
Alpen-Kalk-Steinrasen

OC = KC

innerhalb Mitteleuropas; mehrere O. in mediterranen Gebirgen

1. V. **Seslerion albicantis**
Alpische Blaugrasrasen

VC *Biscutella laevigata* ssp., *Gentiana clusii*, *Helianthemum alpestre*, *Pedicularis rostrato-capitata* u. a.

Beisp. 1 + 2

2. V. **Caricion ferrugineae**
Rostseggenrasen

VC *Campanula thyrsoides*, *Carex ferruginea*, *Festuca violacea* u.a.

VD Hochstauden

Beisp. 3 + 4

liegenden Trieben aus Schnee Eisplatten bilden können, durch deren Gewicht am Steilhang ganze Pflanzen herausgerissen werden. Die verbreitete Annahme, Blaiken entstünden als Folge von Brachlegung, trifft nach neuen Beobachtungen bei Davos nicht (allgemein) zu.

4. **Laserpitio-Calamagrostietum variae**, Bergreitgrashalde; AC *Calamagrostis varia* (lok.), AD *Festuca amethystina, Polygala chamaebuxus* u. a. Diese Gesellschaft stellt den thermophytischen Ausklang der Seslerietalia auf der Schwäbischen Alb und im Schweizer Jura dar. In *Carex sempervirens, Anthyllis vulneraria* ssp. *alpestris* (in einer offenbar jungen, endemischen var. *elonagata*) und Hochstauden wie *Centaurea montana* sind wenige Relikte aus dem Spätglazial am Nordfuß der Südwestalb dort erhalten geblieben, wo der Kalkschutt des Gebirgstraufs auf unterlagernde Mergel stürzt und infolge Steinschlag und Rutschungen kein Wald aufkommen kann und konnte. Eben hier suchen auch die ausgesetzten Gemsen besonders gern ihr Futter.

30. Klasse: Carici rupestris-Kobresietea bellardii (= Elynetea), Holarktische Nacktriedrasen

Daß diese Klasse erst 1974 von OHBA als selbständig beschrieben wurde, ist aus den Verhältnissen in den Alpen leicht zu verstehen, denn hier kann sie mit den Seslerietea bei gleichem Ausgangsgestein eng verzahnt sein, und die Nacktriedrasen erreichen hier meist nur Bestände von wenigen Quadratmetern Größe. Anders in der Subarktis, wo viele Arten der Kalk-Steinrasen der Alpen fehlen und recht einheitliche Gesellschaften sich über Hektare ausdehnen können. Die Verarbeitung aller damals verfügbaren Aufnahmen zeigt eine holarktische Klasse mit eigenen, disjunkt verbreiteten Ordnungen in der Subarktis, in Island und Schottland, in den Pyrenäen und Alpen, in den dinarischen Gebirgen, in Japan und wahrscheinlich in Südsibirien. Viele der Gattungen kommen auch in den zentralasiatischen Hochgebirgen vor, so daß es wahrscheinlich eine ganze holarktische Klassengruppe gibt. Dies alles weist auf eine lange **Evolution** der Gesellschaften hin. Über ihre Ökologie außerhalb der Alpen ist wenig bekannt geworden; doch scheinen die Nacktriedrasen allgemein an basenreiche Ausgangsgesteine gebunden zu sein.

Holarktische KC: *Carex atrata, Carex rupestris, Dryas octopetala, Elyna myosuroides (= Kobresia bellardii), Gentiana nivalis, Lloydia serotina, Minuartia gerardii, Silene acaulis* u. a.

Aus den Alpen war bisher nur eine Assoziation beschrieben (s. aber ERSCHBAMER 1991): **Elynetum (= Kobresietum bellardii)**, Nacktriedrasen. Es ist ausgezeichnet charakterisiert durch Assoziations- und höherrangige Kennarten (s. Abb. 42); zu den oben genannten treten *Antennaria carpatica, Cerastium alpinum, Chamorchis alpina, Erigeron uniflorus, Saussurea alpina* u. a. Auf sehr windexponierten und daher winters lange Zeit schneefreien Kuppen und Graten der Alpen, den **„Windecken"**, erkennt man schon von Ferne das Elynetum an der fuchsroten Färbung des Nacktrieds. Die lange Aperzeit hat es mit dem Polsterseggenrasen und auch dem Loiseleurietum (s. S. 250) auf Rohhumus gemeinsam; für alle diese wind- und kälteharten Bestände ist eine Gruppe sog. Windflechten bezeichnend: *Thamnolia vermicularis, Cetraria cucullata, C. nivalis, Alectoria ochroleuca* sind häufig und leicht erkennbar; diese Windflechten bilden also eine eigene arktisch-alpische Synusie (Verein; s. S. 17).

Felsköpfe im Elynetum benutzen Dohlen und Greifvögel gern als Sitzwarten; daher pflegt hier eine ornithokoprophytische (d. h. Stellen mit Vogelkot bevorzugende) Flechtengesellschaft mit der orangeroten *Caloplaca elegans* in typischem Kontakt an der steilen Felswand zu siedeln; in denselben Komplex gehört in Spalten das Androsacetum helveticae (s. S. 148).

Das Elynetum hat eine sehr weite pH-Amplitude (8,0–3,2); offenbar ist nicht die Azidität, sondern ein höherer Gehalt an mineralischer Feinerde als bei den zwei genannten Assoiationen entscheidend für ihr Vorkommen. An klimatisch entsprechenden Stellen im reinen Silikatgebiet korrespondiert ihr der Krummseggenrasen.



Abb. 42: *Dryas octopetala* kriecht an windexponierten Stellen als Spalierstrauch über Boden oder – so hier – Fels; ihre charakteristisch geformten Blättchen zersetzen sich nach dem Absterben nur langsam, da sie stark kutinisiert sind, und tragen zur Ansammlung von Humus bei; die Pflanze fördert daher die Syndynamik. Andererseits können die Blätter leicht unversehrt verweht werden und dadurch in entferntere Sümpfe und Gewässer geraten, wo sie sich unter Luftabschluß besonders gut erhalten und daher für die Glazialfloren namengebend wurden (s. S. 52). – (Photo R. Gumprecht, 1974.)

31. Klasse: Caricetea curvulae, Krummseggenrasen

Als Schlußgesellschaft auf Silikat in der hochalpinen und nivalen Stufe der Zentralalpen (oberhalb 2500 m) erreichen die Krummseggen-Gesellschaften erst in den österreichischen und schweizerischen Alpen ihre volle Entwicklung; in den deutschen Alpen sind sie nur ausklingend oberhalb des Nardion entwickelt. Der Verbreitungsschwerpunkt der Klasse liegt in der Arktis, wo eine Reihe alpischer Arten, so auch *Carex curvula* selbst, allerdings fehlen. Die Charakterarten der Klasse und Ordnung fallen in den Alpen mit denen des mitteleuropäischen Verbandes, des **Caricion**

curvulae, zusammen. In Skandinavien wird der Verband durch das **Juncion trifidi** ersetzt (daher der illegitime Name Juncetea trifidi für die Klasse). Klassisch ist das **Caricetum curvulae**, der **Krummseggenrasen**, das „Curvuletum".

Charakterarten innerhalb der Caricetea curvulae:
Agrostis rupestris, Androsace obtusifolia, Anemone vernalis, Armeria alpina, Avena versicolor, Carex curvula, Festuca halleri, Juncus trifidus, Luzula lutea, Luzula spicata, Pedicularis kerneri, Phyteuma hemisphaericum, Potentilla frigida, Primula minima, Senecio carniolicus, Sesleria disticha, Veronica bellidioides u. a.

Etwas höherwüchsiger als die ökologisch vikariierenden Polsterseggenrasen, aber in ähnlich graugrünen und lückigen Teppichen, ähnlich extensiv von Rindern, auch Schafen beweidet, sind auch sie ziemlich trittfest. Im Caricetum curvulae pflegt die Krummsegge allein oder mit langsamwüchsigen Strauchflechten (Windflechten, *Cladonia* spp., *Cetraria islandica*) zu dominieren. Über ihre Wachstumsweise geben Untersuchungen von Grabherr et al. (1978) Aufschluß. Ein sich verzweigendes Rhizomnetz mit dichtem Wurzelwerk durchspinnt und festigt den Oberboden; das Verhältnis von unter- zu oberirdischer Pflanzenmasse ist 18:1! Wenige andere Kormophyten können sich in diesem Klon ansiedeln, wogegen in den oberirdischen Lücken zwischen den Horsten Thallophyten buchstäblich „Nischen" finden. Die Rhizomabschnitte können 15–20 Jahre alt werden; sie wuchsen im untersuchten Bestand um 0,9 mm/Jahr. Ganz langsam schieben sie sich also durch den Boden. Die oberirdischen Triebe erreichen ein Alter von 10 Jahren; sie bilden alljährlich ein bis zwei lockig gedrillte Blätter, immergrün, nach zwei bis drei Jahren von der Spitze her absterbend. Ihre zähen Scheiden dienen weiterhin als Speicher. Nur 10 von 4000 Trieben kamen zur Blüte. Da die Nüßchen überdies schlecht keimen, ist es ein Jahrhundertereignis, wenn eine Jungpflanze heranwächst! *Carex curvula* ist also ein Platzhalter und ohne jede Pioniereigenschaft, eher ein K- als ein r-Stratege.

2 Beispiele für Umweltforschung in der Curvuletum-Stufe

1. Wenn auch der Krummseggenrasen dank seiner Trittfestigkeit dem Sommertourismus einigermaßen gewachsen ist, so kann doch keine alpine Pflanzengesellschaft die Folgen des modernen **Wintertourismus** verkraften (zu diesem Problem s. Grabherr 1967). Sind bei der Anlage von Pisten Pflanzendecke und Boden bis zum Muttergestein wegplaniert worden, so verheilen diese Wunden nicht, weder spontan, noch durch Ansaat von Gräsern aus den tieferen Lagen, mag man auch die sonst bewährte Methode des nach ihrem Erfinder benannten „Schiechtlns" einsetzen; dabei wird die Grassaat mit etwas Dünger und dazu Strohhäcksel ausgebracht und locker mit Bitumen besprüht und befestigt (Schiechtl 1958). Diese Gräser können unter den hochalpinen Klimabedingungen nicht überleben; stufeneigene Pioniere aber sind wenig deckende Pflanzen des Moränenschutts, welche die Erosion an Steilhängen nicht verhindern können. Erfolg versprechen allenfalls Pflanzen, die das gefährdete Keimlingstadium selten durchlaufen müssen, die dank guter unterirdischer Entwicklung den Boden festigen, die rasch oberflächlich Raum greifen und so die Erosion hemmen, also Perenne mit starker vegetativer Fortpflanzung. Diese Anforderungen erfüllt am ehesten

die (freilich subalpine) *Agrostis agrostiflora*, mit der GRABHERR im Freiland-Experiment Hoffnung erweckende Bodendeckung erzielte.

2. Unter einem ganz anderen Blickwinkel haben Pflanzen der Krummseggenrasen in jüngster Zeit von sich reden gemacht: Eine Reihe von ihnen haben – wie auch Vertreter anderer alpin-nivaler Gesellschaften, nämlich der Vegetation von Felsschutt und -spalten, von Schneeböden und Graten – im Laufe der letzten 50 bis 100 Jahre ihre **Höhengrenzen** an mehreren Gipfeln der Zentralalpen um einige Meter emporgeschoben. GOTTFRIED, PAULI & GRABHERR berichten 1994 über ihre Befunde aus dem Jahr 1992 an 25 Bergen, meist Dreitausendern (heute ist ein Mehrfaches geprüft). Sie konnten diese mit historischen Dokumentationen aus der Zeit zwischen frühestens 1895 und 1953 vergleichen. Die zurückhaltend interpretierten Ergebnisse sind überzeugend: So entsprechen z. B. den 11 in 1907 in den höchsten 30 Metern des Piz dals Lejs (3042 m ü. M.) beobachteten Arten 34 in 1992, für den Piz Forun (3052 m. ü. M.) lauten die Zahlen 48 in 1903, 69 in 1992; für den Piz Linard (3411 m. ü. M.) freilich 10 in 1947, 10 in 1992. Es spielt offenbar die „Wegigkeit" eine große Rolle, d. h. die standörtliche Möglichkeit, „Schritt für Schritt" hochzusteigen. Unter den „Aufsteigern" befinden sich *Carex curvula* und *Avena versicolor, Sesleria disticha* und *Primula minima, Minuartia recurva* und *Senecio carniolicus*, also an ruhendes, feinerdereiches Substrat gebundene Arten. In ihrer Gesamtheit sind diese Befunde kaum anders denn als Antwort auf eine Erwärmung der Atmosphäre zu verstehen, wobei sie über deren Ursachen natürlich nichts aussagen.

9. Formation: Salz-, Kriech- und Kulturrasen

Es handelt sich hierbei um meist geschlossene Grasfluren überwiegend aus Hemikryptophyten, die auf frischen bis nassen Böden stocken. Die erste Klasse lebt im Bereich des Salzwassers, die beiden anderen werden so gut wie nur von Süßwasser versorgt. Ihrer ökologischen Ähnlichkeit entspricht eine floristische, so daß manche Autoren sie zusammenziehen.

32. Kl.: Asteretea tripolii, Salzrasen der nördlichen Holarktis
33. Kl.: Agrostietea stoloniferae, Flut- und Trittrasen
34. Kl.: Molinio-Arrhenatheretea, Wirtschaftsgrünland, Kulturrasen

32. Klasse: Asteretea tripolii, Salzrasen der nördlichen Holarktis

Standorte, an denen bei kühlgemäßigtem Regionalklima der Boden mit Kochsalz angereichert ist, gibt es in weiter Verbreitung längs der europäischen, japanischen und nordamerikanischen Flachküsten. Dies ist der Kernbereich der Asteretea tripolii. Vorposten halten sich in der Subarktis, aber auch in den südosteuropäischen Trockengebieten, dem pontisch-pannonischen Raum (Ungarische Tiefebene, Rumänien); hier enthält der Boden über salzhaltigem Gestein durch aufsteigendes Grundwasser reichlich Soda und Gips (neben NaCl). In solchen Landschaften, z. B. am Neusiedler See, verzahnen sich die Asteretea an feuchten Standorten mit Gesellschaften der vorderasiatischen Salzsteppen (Halostachyetalia) an trockenen Standorten (Wendelberger 1950). Im Vergleich dazu verarmte Vorkommen sind aus der Umgebung von Salzbergwerken, Salinen, Solquellen in Nord- und Mitteldeutschland (Werratal, Unstruttal, SO-Niedersachsen) seit langem bekannt (Janssen 1986).

Die Asteretea gehören also zu den noch relativ artenarmen Spezialistengesellschaften mit weitem Areal.

Die Asteretea-Arten sind **Halophyten,** d. h. Pflanzen, die in irgendeinem Stadium ihres Lebens einer Salzwirkung des Bodens ausgesetzt sind, die von der großen Menge der Pflanzenarten, den Glykophyten, nicht ertragen wird; als Grenzkonzentration setzt man dabei einen NaCl-Gehalt des Bodenwassers von 0,5 Gew.% an. (Für die übrigen Salze sind noch keine Grenzkonzentrationen festgelegt.) Halophytenarten können ausschließlich oder gelegentlich auf Salzböden vorkommen und damit als obligat oder fakultativ (oder auch exklusiv, präferent oder okkasionell gemäß Barkman 1958) klassifiziert werden. Eine andere Frage ist, ob sie durch den Salzgehalt physiologisch gefördert werden oder nicht, ob sie halophil sind oder eben nur toleranter als Glykophyten. Dieses Problem ist bisher meist nur für die Jugendstadien untersucht worden. Die Erwartung, schon bei der Keimung wirke der Salzgehalt des Bodenwassers selektierend, bestätigte sich nicht; beide Gruppen keimen in reinem Wasser am besten und werden in gleicher Weise durch NaCl-Gehalte gehemmt, wobei es selbstverständlich artspezifische Abstufungen gibt. Eine leichte Wachstumsförderung durch geringe NaCl-Gehalte ist bei einigen Halophyten nachgewiesen; diese sind also im Hinblick darauf tatsächlich halophil (*Salicornia europaea, Aster tripolium*). Die meisten Salzwiesenpflanzen scheinen im erwachsenen Zustand nur halotoleranter zu

sein als Glykophyten. Diese **Halotoleranz** erfordert, daß die Pflanzen schadlos so hohe NaCl-Mengen in das Cytoplasma aufnehmen können, daß die Saugkraft der Zellen die osmotische Saugspannung des Bodenwassers übersteigt. Genaueres über die im einzelnen wirksamen Regulationsmechanismen erfährt man aus den ökophysiologischen Darstellungen, z. B. LARCHER (1994 b).

Standort

Die Salzrasen an den Küsten der Nord- und Ostsee beginnen mit scharfer Grenze oberhalb der Quellerwatten (Salicornietum strictae, s. S. 100), also etwa bei der Linie mittleren Tidehochwassers (Abb. 43). Sie reichen bis zur oberen Grenze der Sturmfluten. Bekannt wurde die von GILLNER (1960) veranschaulichte Zonierung der Gesellschaften an der südschwedischen Küste. Wir zeigen hier (Abb. 44) stattdessen einen von mehreren Transekten mit Feinnivellement von KÖRBER-GROHNE (1992) aus dem Jahr 1957 von der Deutschen Bucht (s. u.). Man erkennt, daß sich trotz kontinuierlichen Anstiegs des Geländes und, damit korreliert, sicher auch kontinuierlicher Änderung der Standortsfaktoren deutliche Gesellschaften abgrenzen lassen. Dies liegt daran, daß sich mehrere Arten jeweils ökologisch fast gleich verhalten. Natürlich gelingt die saubere Grenzziehung nur dann, wenn die Assoziationen genügend fein untergliedert worden sind.

Puccinellietum und Juncetum gerardii bilden an der deutschen Nordsee- und an der westlichen, salzwasserführenden Ostseeküste den Hauptteil der ausgedehnten sog. **Wattwiesen**. Da sie beweidet und kaum gemäht werden, seien sie hier klarer als Salzrasen bezeichnet. Die Standorte der beiden Assoziationen unterscheiden sich durch einen ganzen Komplex von Faktoren; es ist nicht immer möglich, den im Einzelfall als Differenziator wirkenden herauszuschälen, wie Abb. 43 zeigt. Doch weist die Übereinstimmung der Zonation an Nord- und Ostsee darauf hin, daß es nicht in erster Linie der Salzgehalt ist, mit der längeren Überflutung sind eben manngifache pflanzenwirksame Faktoren verknüpft. Die dargestellten Gradienten ergaben die Daten von GILLNER (1960); sie wurden durch Messungen von SCHERFOSE (1987) für Spiekeroog bestätigt und ergänzt. So ist die Netto-Mineralisation von Stickstoff recht hoch und positiv von Überflutung mit Nährstoffanreicherung und Durchlüftung, nicht aber vom Salzgehalt abhängig. Eine synökologische Gesamtübersicht für Schleswig-Holstein, deren Gültigkeit das engere Untersuchungsgebiet gewiß überschreitet, haben jüngst DIERSSEN et. al. (1991) vorgelegt; daraus wird auch – wieder einmal – die Gefährdung der Wattwiesen deutlich (s. S. 70).

Über die küstenparallele Großzonierung hinaus bildet die Wattvegetation ein äußerst „feinkörniges" Mosaik, das einer besonders lebhaften natürlichen und anthropogenen Dynamik unterworfen ist (s. z. B. SCHWABE & KRATOCHWIL 1984, WESTHOFF 1991): Prielgewässer schaffen offene Stellen, nämlich Anrisse am Prallhang, schlickiges Sediment am Gleithang; organisches Getreibsel wird aufgeworfen oder von Pflanzen „herausgekämmt"; Vogelschwärme und Viehherden düngen; Viehhufe schaffen Eindrücke, Sodenentnahme schafft Flachbecken; das Ausheben der Grüppen (Gräben) vertieft diese, der Aushub erhöht die dazwischenliegenden „Beete"; kurzum: eine Fülle von Kleinsthabitaten entsteht und vergeht! Solche Feinmosaike bilden sich auch in den kontinentalen Salzsteppen, z. B. in Ungarn, wo die Koppelung von Salz- und Wasserfaktor eine besonders deutliche Differenzierung bewirkt.

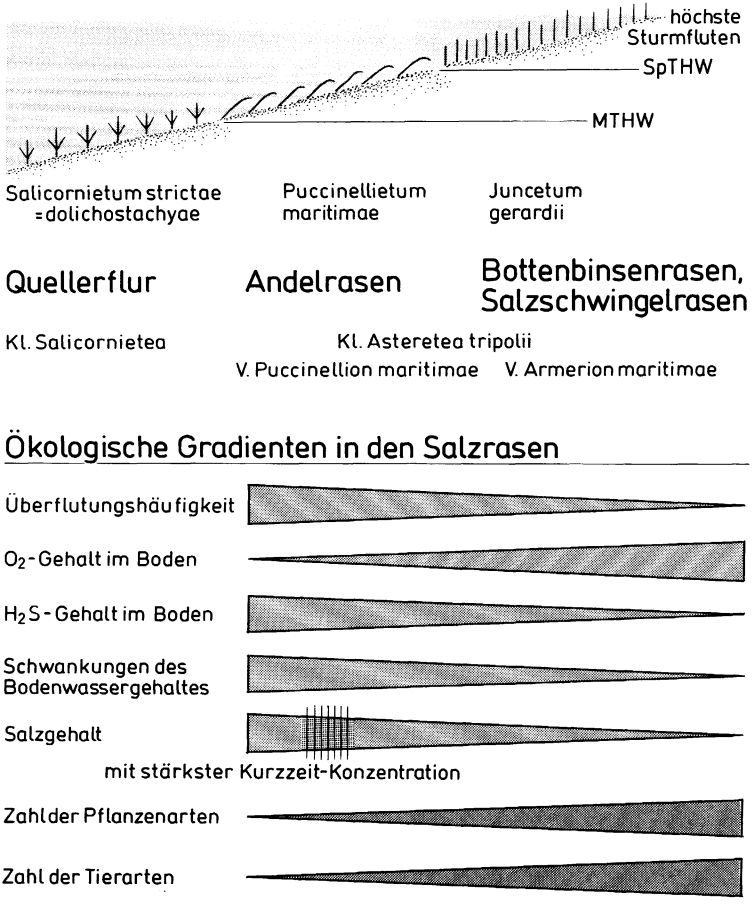


Abb. 43: Die Salzrasen an der deutschen Nord- und Ostseeküste: Grobgliederung, Höhenzonierung und Standortsökologie.

Die meisten der 1957 erhobenen Profile sind heute historisch, denn mit der Erhöhung der Deiche ist auch das ökologisch entscheidende Relief im Vorland verändert worden. Die Gesellschaften und ihre Dokumentation sind wissenschaftlich von hohem Wert, denn sie konnten durch Großrestanalysen von subfossilen Heu- und Streuproben aus der großen Wurten-Grabungstätte „Feddersen Wierde" nachgewiesen werden, übrigens auch solche, die neuzeitlich gar nicht mehr existiert haben dürften, deren Artenkombinationen aber dennoch Schlußfolgerungen erlauben. Als Beispiel sind in Abb. 44 die in einer bestimmten Probe (mit 26086 gezählten Exemplaren) identifizierten Arten (aus Körber-Grohne 1967) markiert; darin dominierte *Juncus gerardi* bei weitem; die Probe belegt einen etwas höher gelegenen Bottenbinsenrasen. Aus solchen und vielen weiteren Bausteinen ließ sich das landschaftliche Umfeld der

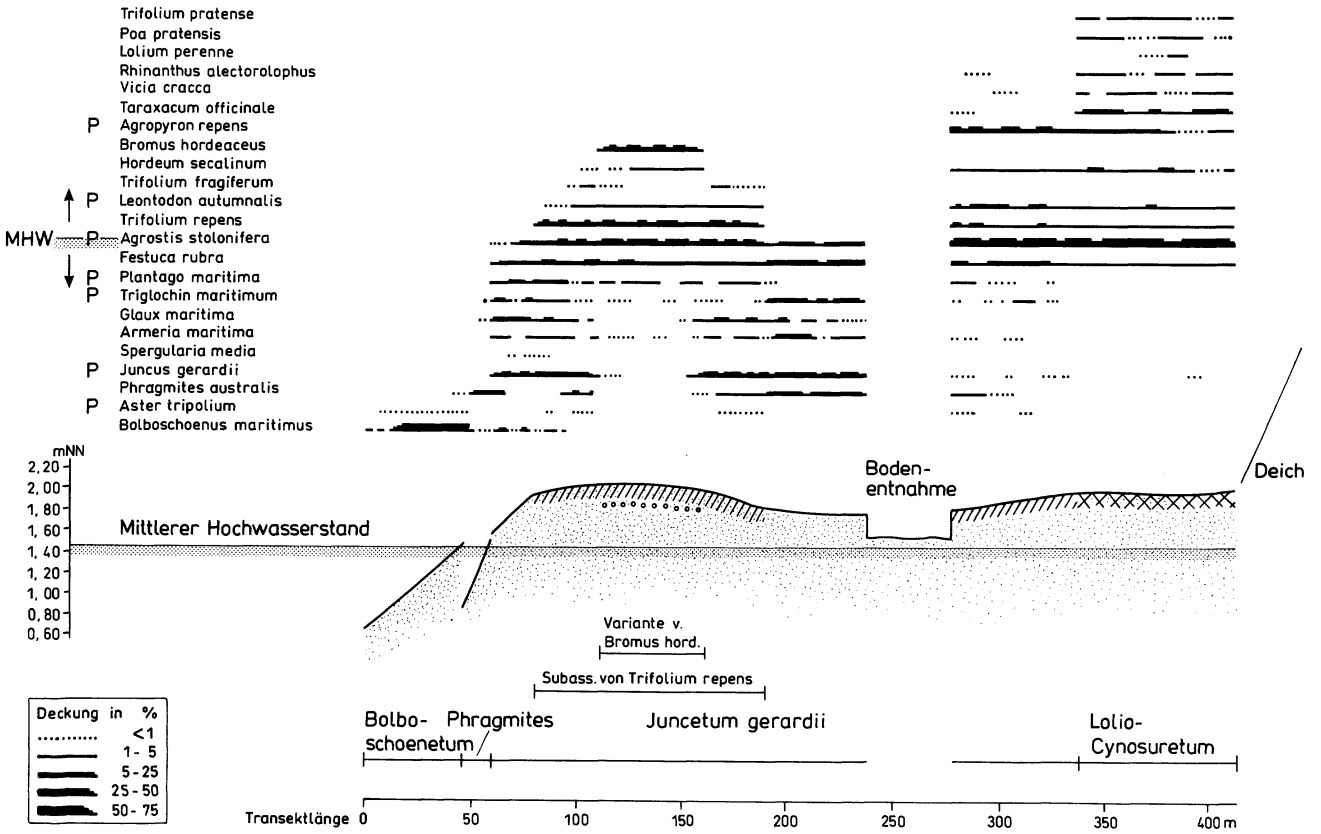


Abb. 44: Pflanzensoziologischer Transekt im Deichvorland bei Wremertief nördl. von Bremerhaven, erhoben 1957. P= Arten, die paläoethnobotanisch in einer Juncetum-Probe nachgewiesen wurden (Erläuterung im Text). (Kombiniert und verändert aus KÖRBER-GROHNE 1992 und 1967.)

Marschenbauern in der römischen Kaiserzeit, den ersten Jahrhunderten n. Chr., aktualistisch rekonstruieren (KÖRBER-GROHNE 1967).

Systematischer Überblick

BS 17

Kl. **Asteretea tripolii**
Salzrasen der nördlichen Holarktis

KC *Aster tripolium, Glaux maritima, Limonium vulgare, Plantago maritima, Spergularia media, Triglochin maritimum*

O. **Glauco-Puccinellietalia**
Andelrasen
im atlantisch-baltischen Raum; in diesem Bereich daher

OC = KC

1. V. **Puccinellion maritimae**	2. V. **Armerion maritimae**
Andel-Verband	Grasnelken-Verband
VC *Cochlearia anglica, Halimione portulacoides* u. a.	VC *Armeria maritima* var. *maritima, Festuca rubra* ssp. *littoralis* u. a.
Beisp. 1 - 4	Beisp. 5 - 7

Einige Assoziationen:

Zu **Verb. 1, Puccinellion maritimae**, Andel-Verband; meernäher und häufiger überschwemmt als Verb. 2. Hierzu gehören:

1. **Puccinellietum maritimae,** Andelrasen; AC *Halimione pedunculata, Puccinellia maritima, Puccinellia rupestris.* Die niedrigen, kriechenden Pflanzen sind Schlickfänger oberhalb der Quellerzone. Sie dominieren an der Nordseeküste im Watt zwischen der Linie des mittleren Tidehochwassers und knapp des Springtidehochwassers. An der Nordsee also periodisch überschwemmt, an der Ostsee aber im Frühjahr wochenlang trockenfallend, erträgt der Andelrasen starke Schwankungen im Salz- und Wassergehalt. Der Boden ist vergleyt; der Wechsel im Wassergehalt macht sich in Rostflecken einerseits, in Sulfidabsätzen andererseits bemerkbar. Hat das Puccinellietum das Gelände bis auf etwa 25 cm über MTHW erhöht, so kann es schon durch niedrige Sommerdeiche geschützt werden; Wintersturmfluten lagern noch weiteren Schlick und Sand auf.

2. **Plantagini maritimae-Limonietum vulgaris**, Wattfliederrasen; AC die namengebenden Arten (opt.). Bei leicht sandigem Boden und nur schwacher Beweidung; eine der blumenreichen Wattwiesen im Gegensatz zu den von Windblütlern bestimmten.
3. **Halimionetum portulacoidis** (= **Obionetum p.**), Salzmeldenrasen; AC die namengebende Art. Bei sehr schwacher oder ohne Beweidung setzt sich an etwas erhöhten Stellen mit besser durchlüfteten Böden noch im Andelrasen-Bereich die Strand-Salzmelde durch; die Gesellschaft gewinnt innerhalb ihres westeuropäischen Areals wegen zurückgehender Viehhaltung an Raum.
4. **Puccinellietum distantis**, Salzmierenrasen; AC *Puccinellia distans, Spergularia salina*. An abgeplaggten, vom Vieh zertrampelten oder anderweitig gestörten Stellen, auch um Salinen, wo sich in Vertiefungen Tümpel bilden, die sommers austrocknen, wo der Salzgehalt also sehr stark schwankt. (Diese Assoziation wird meist einem eigenen kleinen Verbande, dem **Puccinellio distantis-Spergularion salinae**, zugerechnet.)

Zu **Verb. 2, Armerion maritimae**, Grasnelken-Verband; höhergelegen als Verb. 1. Hierzu gehören:

5. **Juncetum gerardii**, Salzbinsen- oder Bottenbinsenrasen; AC *Armeria maritima* var. *maritima* (opt.), *Juncus gerardi* (opt.), dazu AD. Die Gesellschaft bildet einen sich in der Landschaft deutlich abhebenden, durch das Vorherrschen der Bottenbinse dunkelgrün-braunen Gürtel, im Hochsommer übersät von den rosa Grasnelken-Blütenköpfen, wie denn überhaupt durch die Dominanz einzelner Arten die eigenartigen und harmonischen sommerlichen Farbtöne der Nordsee-Wattwiesen zustandekommen. Das Juncetum gerardii beginnt eben unterhalb der Springtide-Hochwasserlinie und reicht so weit, wie das Gelände bei Sturmfluten noch von Salzwasser überschwemmt wird. Für die Ostseemarsch bei Kiel gibt Raabe (1965) eine Bandbreite von 15 bis 70 cm über NN an. Fragmentarisch geht das Juncetum gerardii auch ins Binnenland. Der Boden ist besser durchlüftet und meist sandiger als im Andelrasen. Der Bewuchs wird im höher liegenden Gelände, wo sich reichlich *Festuca rubra* ssp. *littoralis* einstellt, bis 40 cm hoch und ist mähbar; doch dient die Gesellschaft heutzutage in der Regel als wertvolle Außendeichsweide. Unter Verbiß und Tritt, denen die Bottenbinse besser als der Küsten-Rotschwingel widersteht, entwickelt sich eine recht einförmige Narbe; die primären Standortsunterschiede werden verwischt. Sukzessionsbeobachtungen von Raabe 1952 bis 1965 in der Nähe von Kiel liefern einen guten Beweis für das unterschiedliche „Potential", das in solchen nivellierten Beständen stecken kann: Von den 3 Beständen des Juncetum gerardii, die nur geringe floristische Unterschiede aufwiesen, blieb einer nach Ende der Beweidung erhalten; hier war also das Juncetum gerardii aktuelle und zugleich potentielle natürliche Vegetation. Ein zweiter Bestand entwickelte sich zu einer halophytischen Hochstaudengesellschaft der Calystegietalia; hier gepflanzte Erlen gingen fast gänzlich ein. Ein dritter, in welchem ebenfalls Erlen gepflanzt waren und der unter stärkerem Süßwassereinfluß stand, entwickelte sich in Richtung auf einen schwach halophytischen Erlenbruchwald. In den beiden letzten Fällen war das Juncetum gerardii eine Ersatzgesellschaft.
6. **Artemisietum maritimae**, Strandwermutgestrüpp; AC *Artemisia maritima*. Auffällige, silbrige Herden auf leicht erhöhten Sandrücken mit etwas Getreibsel, vor allem an Prielrändern.

7. **Blysmetum rufi**, Braunsimsenrasen; AC *Blysmus rufus* (= *Scirpus r.*). In feuchtnassen Dellen auf schlecht durchlüfteten Böden bei Süßwassereinfluß.

33. Klasse: Agrostietea stoloniferae, Flut- und Trittrasen

Von Weg-, Straßen-, Bach- und Flußrändern, von Viehtränken, Erdaufwürfen, verlassenen Baustellen, ungenutzten Geländemulden und ähnlichen Stellen kennt man das Bild ein wenig „unordentlich" wirkender, wiesenähnlicher Bestände, beherrscht von Gräsern und Grasartigen, grünscheckig, allenfalls mit ein paar gelben Blumentupfern, sich vom homogenen Kulturland und den grauen Verkehrswegen abhebend. Schon der Aspekt verrät oft eine gewisse Unausgeglichenheit der Gesellschaften: Lücken, in denen Kriechtriebe den offenen, lehmig-tonigen Boden zu überspinnen beginnen, Flekken hochwüchsiger Polykormonbildner, oft ein paar Ruderalpflanzen, derbe Binsen-Horste und einzelne Hochstauden dazwischen.

Eine umfangreiche Artengruppe bildet die Charakterarten innerhalb dieser Klasse Agrostietea stoloniferae. (Der Name Plantaginetea ist irreführend und sollte verworfen werden.) Die Klasse ist im Mediterrangebiet reich entfaltet.

C *Agrostis stolonifera, Alopecurus geniculatus, Carex hirta, C. otrubae, Inula britannica, Juncus compressus, J. inflexus, J. tenuis, Leontodon autumnalis, Lolium perenne, Plantago intermedia, P. major* (opt.), *Poa annua* ssp. *reptans, Potentilla anserina, P. reptans, Pulicaria dysenterica, Ranunculus repens, Rorippa sylvestris, Rumex crispus, Trifolium fragiferum, Triglochin palustre* u. a.

Vergleichende Beobachtung erlaubt die gemeinsamen, entscheidenden Standortsfaktoren abzuleiten; es sind einerseits **Bodenverdichtung**, andererseits gelegentliche, unvorhersehbare **Störungen** mit Verletzung oder Tod einzelner Pflanzen.

Der Ausdruck „Störung" *(disturbance)* wird – teils definiert, teils stillschweigend – in verschiedenem Sinne verwendet:

a) Er bezeichnet Mechanismen, die eine Begrenzung der pflanzlichen Biomasse durch deren partielle oder totale Zerstörung bewirken;
b) er bezeichnet irgend einen Eingriff auf den Wuchsort, der einen direkten oder indirekten negativen Einfluß auf die dortigen Lebewesen hat;
c) er bezeichnet eine Änderung der in einem bestimmten Ökosystem normalerweise wirksamen Faktoren.

Wiesenmahd ist nach a) eine Störung, nach b) und c) nicht; Ackerwildkräuter leben nach a) und b) an gestörten Wuchsorten, nach c) nicht. Wenn für Ruderalvegetation „häufige Störung des Wuchsorts" ein Charakteristikum sein soll, so ist das nach c) ein Widerspruch in sich, nach a) und b) aber formal korrekt.

Es gibt 3 deutlich floristisch und damit ökologisch trennbare Gruppen von Gesellschaften in dieser syntaxonomisch noch nicht ausgereiften Klasse:

1. die an *Plantago major* reichen Trittrasen, das **Lolio-Plantaginion majoris** sensu Sissingh 1969 (Ass. 1); den typischen Aspekt hat Albrecht Dürer in seinem „Großen Rasenstück" intuitiv erfaßt;

2. die an *Agrostis stolonifera* reichen Flutrasen, das **Lolio-Potentillion anserinae** im engen Sinne von Sýkora (1982) (Ass. 2–6);
3. die nordischen, nitrophytischen Strandrasen, das **Agropyro-Rumicion crispi** im engen Sinne von Nordhagen (s. bei Dierssen 1996).

Die Gruppen 2 und 3 werden oft zu einem **Agropyro-Rumicion crispi** im weiteren Sinne zusammengefaßt.

Trittrasen

Mit dem Stichwort **„Tritt"** (s. S. 106) wird ein ganzer Komplex von Faktoren bezeichnet, deren Einzelwirkungen auf die Pflanzen noch kaum untersucht worden sind. Wesentlich sind mit Sicherheit a) die mechanische Schädigung empfindlicher Sprosse durch Reifendruck und Tritt von Mensch und Tier, besonders der Hufränder, und b) die Dichtlagerung des Bodens. Dabei wird das Volumen der für die Durchlüftung entscheidenden Grobporen stark vermindert, wie es ja auch sich stauendes Regenwasser demonstriert. Die Sauerstoffdiffusion dürfte demgemäß gering sein, die Durchwurzelung flach, die nutzbare Regenkapazität gering (s. S. 29).

Dennoch spiegelt die quantitative Artenzusammensetzung selbst unter diesen Bedingungen noch standörtliche Nuancen wider. Dies zeigte Pietsch (1968) in origineller Weise am Rasenbewuchs von Fußballplätzen (Abb. 45). Die Spielintensität und damit die Trittbelastung auf den verschiedenen Teilen der Fläche (Torraum, 16-m-Raum, Mitte, Seiten, Ecken des Feldes) sind ja sehr unterschiedlich.

Man erkennt: *Lolium perenne* und *Poa annua* kommen in allen Feldteilen, also bei allen Spielintensitäten vor, während die meisten anderen Arten, z. B. *Bellis perennis*, randlich steter werden. *Poa annua* wird offenbar durch Konkurrenten in ihrer Deckung herabgesetzt, während *Lolium perenne* sich etwa hält und *Agrostis stolonifera* zunimmt. Nur eine quantitative Analyse von Deckung und Stetigkeit erlaubt es, solche feinen Differenzen aufzudecken.

Aber auch klimatisch bedingte Unterschiede in den Trittrasen gibt es: in den tieferen Lagen dominieren spontan die kurzlebigen Horste von *Lolium perenne*. (Das Gras wird ja, weil es sich schnell und konkurrenzstark entwickelt, regelmäßig in Ansaatmischungen verwendet, stirbt allerdings nach wenigen Jahren ab und hinterläßt Lücken). Bei starkem Tritt können sich dort erste Einjährige aus den Polygono-Poetea ansiedeln, also die Gesellschaft überlagern (s. S. 107). In der montanen Stufe klingt das frostempfindliche *Lolium* aus, und *Poa pratensis* nimmt seine Stelle ein; in der subalpinen Stufe schließlich vikariiert die ausdauernde *Poa supina*.

Flutrasen

Auf verdichteten, episodisch vernäßten Standorten, wo durch mannigfache „dann-und wann-Störungen" die Pflanzendecke lückig aufgerissen wird, kommen verschiedene Gesellschaften des Verbandes Lolio-Potentillion anserinae vor. Bleibt z. B. in Dellen großer Flußtäler auf undurchlässigem Auelehm im Frühjahr über längere Zeit hin das Wasser stehen, so bilden sich hier Flutrasen. Zeitweilige Überschwemmung durch Salzwasser oder zusätzliche Eutrophierung durch Vieh an Tränken lassen andere Lolio-Potentillion-Assoziationen aufkommen. Bezeichnend ist, daß neu geschaffene offene Stellen durch diese Arten rasch ausgeheilt werden (**„Heilgesellschaften"**);

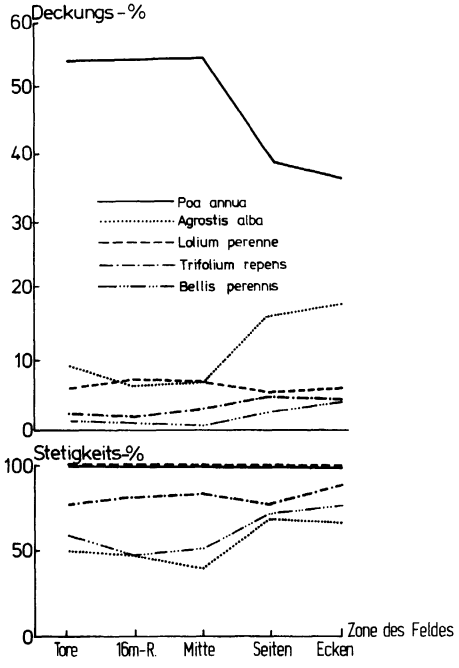


Abb. 45: Die durchschnittliche Häufigkeit charakteristischer Pflanzenarten in den einzelnen Bereichen von 177 westdeutschen Fußballplätzen. (Nach R. PIETSCH 1968.)

auffallend häufig geschieht dies mit Hilfe oberirdischer Ausläufer (vgl. die Charakterarten); diese Ausläufer-Hemikryptophyten bewurzeln sich auf feuchtem Boden rasch an den Knoten und lassen durch diese Strategie den Therophyten kaum Raum; es entstehen typische **Kriechrasen**.

Der Verband spielte als Modell eine Rolle bei dem Bemühen vor allem niederländischer Forscher, **kybernetische Begriffe** auch in der Pflanzensoziologie einzusetzen (VAN LEEUWEN 1966); Struktur, Störung, Regulation z. B. sind ja Begriffe, die in beiden Wissenszweigen benutzt werden. Bei diesen ersten Ansätzen zeigte sich, daß es Zonen in der Pflanzendecke gibt, die einen hohen Grad von „dann- und wann-Störung" („variety in time") aufweisen; man kann derartige meist anthropogene Streifen als **„limes convergens"** bezeichnen. Typisch für sie ist eben das Lolio-Potentillion. Im Gegensatz dazu gibt es Gebiete, die zeitliche Konstanz, aber schnellen räumlichen Wechsel der Faktoren zeigen, also eine hohe „variety in space"; sie pflegen naturnah, ja ursprünglich zu sein; ein Beispiel für einen solchen Typ von **„limes divergens"** bietet die Abfolge Wald-, Mantel-, Saum-, Felsgesellschaften am Rande trockener Felsmassive (s. Abb. 56, 57).

Einige Assoziationen:

1. **Lolio-Plantaginetum,** Weidelgras-Trittwegerich-Gesellschaft. Durch das ganze außermediterrane Europa verbreitete Trittrasen-Gesellschaft. Zur charakteristischen Artenkombination gehören außer den namengebenden Arten als Hochstete *Trifolium repens* und *Taraxacum officinale*, was auf Verwandtschaft zu den Fettweiden hinweist, wohin die nicht unumstrittene Assoziation denn auch gestellt wird.
2. **Dactylo-Festucetum arundinaceae,** Rohrschwingel-Gesellschaft. Bezeichnend für die mäßig verdichteten Streifen zwischen Straßenrand und Wiesen auf nährstoffreichem Lehm und entsprechenden Grenzflächen.
3. **Ranunculo (repentis)-Alopecuretum geniculati** (= Rumici-Al.g.), Knickfuchsschwanzrasen; AC *Alopecurus geniculatus*; in Flutmulden großer Flußtäler bei längerer Überstauung. In den letzten Jahrzehnten im Weser- und Leinetal ersetzt durch eine an nitrophytischen und wenig überflutungsfesten Arten reichere Gesellschaft, das
4. **Ranunculo (repentis)-Agropyretum repentis**, Kriechhahnenfuß-Queckenrasen, der jetzt als kilometerlanges Band die Flüsse begleitet.
5. **Agrostio-Trifolietum fragiferi**, Erdbeerklee-Gesellschaft; AC *Carex otrubae, Trifolium fragiferum,* AD Arten der Salzwiesen. An brackischen, gelegentlich überfluteten Standorten.
6. **Triglochino-Agrostietum stoloniferae**, Sumpfdreizack-Flechtstraußgrasrasen; AC *Triglochin palustre,* AD Arten saurer Niedermoore. Bei geringem N- und P-Gehalt auf sauren, torfigen Böden.

34. Klasse: Molinio-Arrhenatheretea, Wirtschaftsgrünland; Kulturrasen, Streuwiesen und Bach-Hochstaudenfluren

Grünland als Phytozönose von Nutzpflanzen

Die Molinio-Arrhenatheretea werden üblicherweise Wirtschaftsgrünland oder Kulturrasen genannt; die Ausdrücke decken den Umfang der Klasse nicht exakt, weil die bachbegleitenden Hochstaudenfluren des Filipendulion nur sporadisch und umgekehrt einige Mesobrometen regelmäßig gemäht werden (dazu s. S. 237). Das Gros der Gesellschaften aber bilden in der Tat die landwirtschaftlich wichtigen Wiesen und Weiden; nur auf diese soll sich unsere folgende Darstellung beziehen. Man vergleiche hierzu Klapp 1965, wo die ökologischen und soziologischen Aspekte der Grünlandwirtschaft, sowie Klapp 1971 und Opitz v. Boberfeld 1994, wo die ökologisch begründeten landwirtschaftlichen Aspekte betont werden. Die gegenwärtige Entwicklung unseres Grünlandes zu standörtlich nivellierten und artenarmen Einheitsbeständen gehört in das Geflecht der politisch bedingten Umweltprobleme der Landwirtschaft; dazu äußerte sich der bundesdeutsche Rat von Sachverständigen für Umweltfragen (RSU 1985).

Die Pflanzen des Wirtschaftsgrünlandes sind, von ein paar Giftpflanzen abgesehen, Nutzpflanzen, und ihr Standort ist anthropogen. Doch unterscheidet sich ihre Kultur in ökologisch wesentlichen Punkten von jeder anderen land- und forstwirtschaftlichen Produktion: Es kommt hier nicht auf den Anbau einer einzelnen Art an,

sondern der Bestand als Ganzes wird genutzt. Nicht eine möglichst perfekte Monokultur, sondern gerade ein Mischbestand, gleichsam eine **„Polykultur"** ist das Wirtschaftsziel. Demgemäß ist die Reaktion auf kurz- oder langfristige Standortsänderungen, wie Niederschlagsschwankungen oder Düngungswechsel, die Antwort einer Biozönose, nicht die einer einzelnen Art. Überlegen wir einmal die grundsätzlichen Konsequenzen dieser Tatsache:

1. Es stellt sich **spontan** die unter den gegebenen Standortsbedingungen produktionskräftigste Artenkombination ein; sie ist ja die konkurrenzstärkste (Bornkamm 1963). Der Wettbewerb wird nicht zwischen Unkräutern und Nutzpflanzen, sondern zwischen diesen selbst, die allerdings von verschiedener Qualität sein können, ausgetragen. Wenn eine bestimmte Saatgutmischung eingebracht wird, so entwickelt sich im Verlauf weniger Jahre die standortsgemäße Artenzusammensetzung. Voraussetzung dafür ist allerdings, daß Diasporen geeigneter Arten im Boden oder in der Nähe vorhanden sind.
2. Durch **gezielte Standortsveränderungen** hat es der Landwirt in der Hand, die von ihm gewünschte Artenkombination innerhalb der klimatisch und edaphisch bestimmten Grenzen „einzustellen". Die Grünlandvegetation ist bekannt für ihren feinen Zeigerwert (Beispiele s. u.). Bei optimaler Bewirtschaftung treten keine Wiesenunkräuter auf. Wenn jedoch eine Umstellung so unbiologisch rasch vorgenommen wird, daß die Entwicklung der Narbe nicht folgen kann, etwa bei plötzlicher Grundwasserabsenkung (Ellenberg 1952), können Dauerstörungen auftreten.
3. Die Standortsamplitude des Wirtschaftsgrünlandes ist sehr viel größer als die einer einzelnen Nutzpflanze, denn die Anpassungsfähigkeit einer Narbe ist weit größer als die einer einzelnen Art. Man kann das in der Zoologie bewährte **Prinzip der Stellenäquivalenz** auf die Botanik übertragen: Der gleiche Typus von Biozönose „funktioniert" unter verschiedenen Bedingungen, weil die gleiche Funktion im System von verschiedenen Arten wahrgenommen werden kann, verschiedene Arten also funktionell äquivalente Stellen im System einnehmen. In bezug auf Fettwiesen sind folgende Beispiele zu nennen: In montanen Lagen tritt der Goldhafer *(Trisetum flavescens)* als Obergras und Massebildner an die Stelle des Glatthafers *(Arrhenatherum elatius)* der Tieflagen; unter den Kräutern ersetzt *Geranium sylvaticum* das wärmebedürftigere *Geranium pratense*; unter den Giftpflanzen zeigt *Ranunculus acris* frische bis feuchte Standorte an, *Ranunculus bulbosus* ersetzt ihn an trockenen.
4. Als weitere günstige Folge der **„Polykultur"** treten auch in Jahrhunderte altem Grasland keine Bodenmüdigkeitserscheinungen durch einseitigen Bewuchs auf. Solche können auf Anreicherung von Schädlingen, auf Bodenverdichtung, in seltenen Fällen wohl auch auf Wurzelausscheidungen zurückgehen. Schädlingskalamitäten sind im mitteleuropäischen Grünland praktisch unbekannt. Günstig ist auch die gleichmäßigere Ausnutzung der Bodennährstoffe.
5. Ein letzter Gesichtspunkt: die Mannigfaltigkeit in der **Zusammensetzung des Futters** von gut bewirtschafteten Wiesen. Durch sehr intensive Bewirtschaftung, vor allem durch hohe Stickstoff- und Phosphatdüngung im Verein mit häufigem Schnitt oder vielfacher Beweidung, kann die Quantität der Produktion enorm gesteigert werden; die Qualität ändert sich dadurch in Richtung auf Einseitigkeit. Denn der Landwirt schafft auf diese Weise Extremstandorte, für welche die 2. Thienemannsche Regel gilt: Artenarmut bei Individuenreichtum dieser wenigen Arten. Es ist üblich, für die einzelnen Arten Futterwertzahlen zu bestimmen und danach die Qualität des Grün- oder Trockenfutters anzugeben. In die Futterwert-

zahlen sind eine Reihe von Faktoren eingegangen, vor allem Proteingehalt, Kaloriengehalt, Verdaulichkeit, Mineralgehalt, Rohfasergehalt, Giftigkeit, aber auch Schmackhaftigkeit und „Beliebtheit" beim Vieh. Die höchste Futterwertzahl seiner 10stufigen Skala billigt KLAPP (1971) nur *Festuca pratensis, Lolium perenne, Phleum pratense* und *Trifolium repens* zu; die niedrigste haben z. B. *Colchicum autumnale* und *Equisetum palustre.* Da aber einseitige Ernährung selbst mit an sich wertvollen Pflanzen schädlich ist, erhalten bei differenzierterer Bewertung die einzelnen Arten bei hohem Anteil Abschläge bis hin zu Negativwerten. Einseitigkeit des Angebots kann bei Tieren zu schweren Schäden, bes. zu Fruchtbarkeitsstörungen führen, die bei Fütterung mit mannigfaltig zusammengesetztem Heu, etwa von Gebirgswiesen, soweit diese nicht auch bereits „degradiert" sind, vermeidbar sind (HAHN et al. 1971). Hierüber gibt es zwar immer wieder Erfahrungsberichte, aber wenige unanfechtbare Untersuchungen. Es bleibt meist unklar, inwieweit es sich um Wirkungen von Überkonzentrationen (etwa an Dünger-Ionen oder an spezifischen Pflanzeninhaltsstoffen) oder von Mängeln (etwa an Spurenstoffen oder Rohfaser) handelt. Auch ist nicht-tiergerechte Stallhaltung zu prüfen. Die Kausalanalyse der Zusammenhänge wird noch zeigen müssen, wie weit eine Rationalisierung gehen kann, wenn die Erhaltung der notwendigen biologischen Mannigfaltigkeit gewährleistet sein soll – einer der Aspekte bei der Diskussion über die Höhenlandwirtschaft.

Eigenschaften von Grünlandpflanzen

Das Wirtschaftsgrünland besiedelt ehemalige und potentielle Waldstandorte. Es verdankt folglich seine Entstehung und Erhaltung nur den Eingriffen Mahd und Beweidung, ist also anthropozoogen. Dies hat auch die **Selektion** der Grünlandarten bestimmt. 1. Es müssen Arten sein, die entweder sehr regenerationsfähig sind oder der Sense sowie dem Zahn des Viehs entgehen, indem sie den größten Teil ihres Sproßsystems als Rosette oder Kriechtrieb am Boden entwickeln. Daß gerade Gramineen im Grünland dominieren, dürfte mit daran liegen, daß an ihren Blattbasen ein Meristem liegt, welches aktiv wird und die Blätter „nachschiebt"; bei Dikotylenblättern ist das nicht möglich, da ihr Randmeristem nicht erhalten bleibt. 2. Notwendig ist weiter, daß Grünlandpflanzen Sonnenpflanzencharakter haben; auch niederwüchsige, lange Zeit beschattete Arten werden ja durch Mahd zeitweise voller Einstrahlung ausgesetzt. 3. Schließlich muß der Entwicklungsrhythmus so in den Bewirtschaftungsrhythmus eingepaßt sein, daß die Arten jedenfalls gelegentlich Samen bilden können. Zwar ist die Lebensdauer der Individuen im Bestand erheblich höher als im Einzelstand (es wurden 10 bis 30 gegenüber 2 Jahren beobachtet); aber man muß doch mit einem jährlichen Turnover von 2 % der Pflanzen rechnen (s. KLAPP 1971). Am bekanntesten ist das Einpassen der Herbstzeitlose, *Colchicum autumnale*, in den Mährhythmus mit Blüte im Herbst und Entwicklung der assimilierenden Sprosse im Frühling vor dem 1. Schnitt. Aber das ist ein Sonderfall; die meisten Arten blühen zunächst vor dem 1. Schnitt und später erneut zwischen 1. und 2. Schnitt und bringen innerhalb weniger Wochen einige Früchte zur Reife; wenige Arten blühen überhaupt nur zwischen 1. und 2. Schnitt, z. B. *Cirsium oleraceum* und die meisten Individuen von *Heracleum sphondylium, Daucus carota* und *Pastinaca sativa.* Doch die Anpassung hat Grenzen: Bei gar zu frühem und zu häufigem Schnitt wird die Narbe zusehends monotoner, die Artenzahl sinkt auf weniger als die Hälfte. Umgekehrt kommt bzw. kam die Nutzung als Streuwiese den ursprünglichen Lebensbedingungen der Pflanzen nahe: der Schnitt

erfolgte nicht vor Mitte Oktober, denn man wollte als Einstreu geeignetes, also trocknes und saugfähiges Material ernten.

Die Wiesen- und Weidepflanzen nutzen den Lebensraum in recht ähnlicher Form, sie sind ähnlich eingenischt; ihre **Komplementarität** innerhalb der Phytozönose ist also – im Vergleich und im Gegensatz zu Wäldern – gering: die oberirdische Sproßmasse ist auf engem Raum zusammengedrängt; gleiches gilt für die Wurzelmasse (Abb. 46). Die Konkurrenz muß entsprechend scharf sein. Einjährige und Konkurrenzschwache treten daher nur in lockeren, weil mageren (also nur schwach gedüngten) Beständen auf.

Herkunft und Entstehung von Grünlandarten

Die Frage nach der Herkunft der Arten unserer Wirtschaftswiesen und -weiden scheint zunächst recht einfach zu beantworten zu sein. In lichten Wäldern, in Saumgesellschaften an Waldrändern, an Flußufern, in Hochstaudenfluren, also in anderen Gesellschaften des gleichen Areals kommen viele der Wiesenarten heutzutage vor. Es spricht nichts gegen die Annahme, daß sie bei uns in Mitteleuropa seit der Wiederbesiedlung nach der Eiszeit einheimisch waren und dann im Laufe der Entstehung von Wiesen und Weiden quantitativ gefördert worden sind. Solche Pflanzen werden Apophyten genannt. Aber nicht für alle Arten läßt sich ein ursprünglicher Gesellschaftsanschluß im Gebiet finden; Zoller (1954) analysierte Wiesenpflanzen unter diesem Gesichtspunkt für die Nordwestschweiz und befand in diesem doch gewiß standörtlich mannigfaltigen Gebiet eine ganze Reihe von Wiesenpflanzen für „unsicher spontan", darunter so häufige Arten wie *Festuca pratensis, Knautia arvensis, Arrhenatherum elatius* und *Tragopogon pratensis*. Denkbar wäre eine Einwanderung aus fremden Florengebieten; hierfür gibt es jedoch keine Beispiele.

Bei genauer Überlegung zeigen sich noch offene Probleme, deren Lösung eine Kombination vegetationskundlicher und systematischer Methoden erheischt. Haben sich nicht vielleicht neue Arten oder wenigstens neue Ökotypen in Anpassung an die neuen Standortsbedingungen gebildet? Dabei müßten es nicht gleich Arten der gut gedüngten Rasen gewesen sein; auch magere Bestände kämen in Frage. Solche mageren Arrhenatheretalia-Wiesen sind in der Tat durch Heufunde aus der Römerzeit im Dekumatland (Welzheimer Kastell) nachgewiesen (Körber-Grohne et al. 1983). Daß sich **Grünland-Ökotypen**, die also von den Stammformen abwichen, gebildet haben, ist als sicher anzunehmen. Durch längerfristige Evolution dürften sich diese auch morphologisch differenziert haben und zu Sippen höheren Ranges, schließlich Arten geworden sein. Zoller betont, daß die typischen Wiesenarten meist zu genetisch variablen Sippen gehören. Gründlich und vielseitig analysieren Bernard & Carbiener (1979, 1980) 20 Fälle von Pflanzen elsässischer Wiesen und kamen zu dem Schluß, daß jede (weit gefaßte) Art ihre eigene sippengeschichtliche „Personalität" besitzt. Ein schönes Beispiel für die Änderung des Genotyps beim Übergang vom Wald- zum Wiesenstandort bietet *Cardamine pratensis,* das Wiesen-Schaumkraut: Im Wald gibt es di- und tetraploide Cytotypen, die Wiesenform ist nur tetraploid, also jünger. Auf diese Weise läßt sich auch die „soziologische Wanderrichtung" bestimmen; wäre es doch bei zytogenetischer Gleichheit immerhin denkbar, daß Wiesenpflanzen sekundär in Wälder und Säume übergegangen wären. Zweifellos ist kritische Vorsicht am Platze, wie folgendes Beispiel zeigen mag: Bei uns kommt eine Margerite *(Chrysanthemum adustum)* auf warmen Kalkfelsbändern in sicher ursprünglicher Gesellschaft vor; vom Standort her könnte man sie durchaus als Stammform unserer Wiesen-

Margerite *(Chrysanthemum ircutianum)* ansprechen; widerlegt wird dies aber dadurch, daß die erste hexaploid, die Wiesensippe jedoch tetraploid ist.

Die wichtigsten differenzierenden Faktoren

Sie gehen aus der systematischen Übersicht BS 18 hervor und seien an Hand einiger Beispiele erläutert.

1. Beweidung, Mahd, Brache

Weiden und Wiesen im standörtlichen Mittelbereich werden als Unterordnungen, gelegentlich sogar als Ordnungen, also auf recht hohem syntaxonomischen Niveau, voneinander getrennt. Worin unterscheiden sich ihre Standorte grundsätzlich? Auf Wirtschaftsweiden sind Pflanzen mehr **„Streßfaktoren"** unterworfen als auf Mähwiesen: zum häufigen Verbiß (bis allwöchentlich) kommen die mechanisch-verletzende Wirkung des Tritts und die Bodenverdichtung (s. S. 220). So ist auch zu verstehen, daß die Wurzeln weniger tief reichen (s. Abb. 46). Die Wurzelmasse ist geringer, da sie vom assimilierenden Gewebe ernährt und infolgedessen von diesem quantitativ bestimmt wird; die Dürre-Anfälligkeit steigt. Die Schädigung durch Beweidung ist nicht für alle Arten gleich stark. Weideunkräuter (gemiedene Arten wie Wolfsmilch und Disteln) sowie Pflanzen mit schlecht faßbaren Kriechtrieben haben bessere Chancen; die Unkräuter können jedoch leicht durch Nachmahd ausgemerzt werden. So haben die Weiden geringe Diversität. Immerhin spiegeln aber selbst die weithin monotonisierten Weiden Nordwestdeutschlands noch Standortsunterschiede wider: Meisel (1970) konnte aufgrund von über 2 000 Aufnahmen noch 15 Untereinheiten des Lolio-Cynosuretum erkennen.

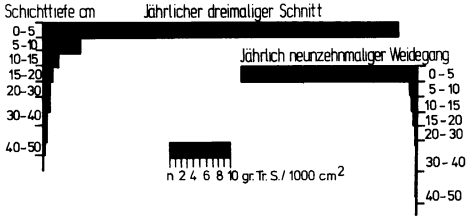


Abb. 46: Wurzelmasse von Intensivgrünland bei verschiedener Nutzungsweise, bestimmt für verschiedene Bodentiefen bis 50 cm als Gramm Trockensubstanz unter 1000 cm^2 Bodenoberfläche. (Aus Klapp 1971.) Den Mengen in den tieferen Lagen kommt höhere Bedeutung zu, weil hier der Anteil an aktiven Wurzelspitzen größer ist.

Bei **Mahd** werden hohe und mittelhohe Arten gleichmäßig betroffen. Häufigkeit und Zeitpunkt der Schnitte haben starken Einfluß auf die floristische Zusammensetzung. In Brachen setzen sich hochwüchsige und kletternde Arten durch, soweit sie im Bestand bereits vorhanden waren, z. B. *Filipendula ulmaria* und *Galium album* (vgl. S. 198; Wolf 1979, Schiefer 1981, Passarge 1984). Am klarsten ist dies bei den erst im Spätaugust bis Oktober gemähten Streuwiesen des Molinion zu erkennen; diese werden denn auch von spät austreibenden und spät blühenden Arten aufgebaut, entspre-

chend spät sterben die Sprosse ganz (bei *Molinia*) oder bis auf basale Teile ab, entsprechend spät werden die „wertvollen" N-, P- und K-Verbindungen zum großen Teil in die Sproßbasen und Wurzelsysteme eingezogen **(Retranslozierung)**. Vorzeitige Mahd im Sommer würde daher das Pfeifengras und andere Pflanzen mit gleichem Rhythmus rasch zurückdrängen und sogar zum Verschwinden bringen. Da die Halme zur üblichen Mahdzeit abgestorben sind und wenig mehr als Zellulose und Lignin enthalten, brauchen die Bestände nicht gedüngt zu werden. Sie liefern gute Stalleinstreu. Ihr Wert war früher erheblich; heute sind sie selten geworden, da den Stalltieren weithin keine Einstreu mehr zuteil wird und da die Standorte leicht entwässert und dann beackert oder beweidet werden können. Die Ergebnisse mehrerer Untersuchungen stellte Pfadenhauer (1989) zusammenfassend dar.

Aus dem allen folgt, daß jede Änderung der Bewirtschaftung zumindest quantitative Änderungen der Artenverbindungen zur Folge haben muß; dies gilt auch, wenn keinerlei Nutzung mehr stattfindet, Flächen also brachfallen. Man kann einen solchen floristisch-faunistischen Wandel als **Verbrachung** bezeichnen. Auch dort, wo Kleinstrukturen den Maschineneinsatz behindern, setzt eine derartige Sukzession ein. Infolge der gegenwärtigen „Disproportionierung" der Eingriffsintensität stehen den hochintensivierten Wirtschaftsflächen zahlreiche sicher biologisch wichtige Brachflächen gegenüber (vgl. Korneck & Sukopp 1988); sie haben ihren Ursprung häufig einerseits in Magerweiden und Riedern, andrerseits in ehemaligem Wirtschaftsgrünland. Es spielen sich allgemein die auf S. 198 besprochenen Prozesse Verbuschung und Versaumung ab; freilich werden diese jeweils von verschiedenen Arten getragen. Der Zunahme von Arten trockener Staudenfluren in Trockenrasen entspricht im Wirtschaftsgrünland an Rändern oder auch flächig eine Versaumung, die sich äußert als Zunahme und vor allem Vitalitätssteigerung von Arten des Wirtschaftsgrünlandes selbst; diese gelten zwar als dessen Kennarten, gedeihen jedoch in Brachen deutlich besser, z. B. *Filipendula ulmaria* an nassen, *Anthriscus sylvestris* und *Lathyrus pratensis* an frischen, *Geranium sylvaticum* an montanen Standorten (Passarge 1984): Hochwüchsige Stauden mit gutem Speichervermögen und Lianen (s. S. 269) nehmen zu, konkurrenzschwache, das sind kurzlebige und niedrigwüchsige Arten, nehmen ab. Polykormonbildner sind dabei im Vorteil, wie man schon an der groben „Scheckung" vieler brachgefallener Talwiesen erkennt. Solche Stadien können über Jahrzehnte hin gehölzfrei bleiben, wenn nämlich sich ansammelnde Streu das Aufkommen von Strauch- und Baumarten mit kleinen, also reservestoffarmen Samen verhindert. So verlangt es vom Forscher ungemein viel Zeit und Ausdauer, wenn die Sukzession nicht nur dokumentiert, sondern auch aus der Populationsdynamik der sukzessionsbestimmenden Schlüsselarten, den sog. Arten von hohem Bauwert, verstanden werden soll. Eine solche Studie über die Entwicklung von *Filipendula ulmaria* während 17 Jahren Brachezeit einer Naßwiese legte Falińska (1995) vor. Das klonale Mädesüß vermehrte sich in den ersten Jahren vor allem generativ; mit zunehmender Dichte entstand mehr Nekromasse, welche ihrerseits die *ramet*-Bildung förderte. Nach etwa 12 Jahren begannen die Polykormone sich unter Rhizom-Zerfall aufzulösen, was nun anderen Wiesenpflanzen im Bestande reichliche Vermehrung erlaubte.

2. Wasserhaushalt

Erfahrungsgemäß bestimmt bei Wiesen in erster Linie der Wasserhaushalt die floristische Zusammensetzung; umgekehrt wird er durch die Arten so exakt angezeigt, daß Karten der Grünlandgesellschaften wichtige Unterlagen für Entwässerungsmaßnahmen geworden sind (zusammenfassende Darstellung Balátová-Tulácková &

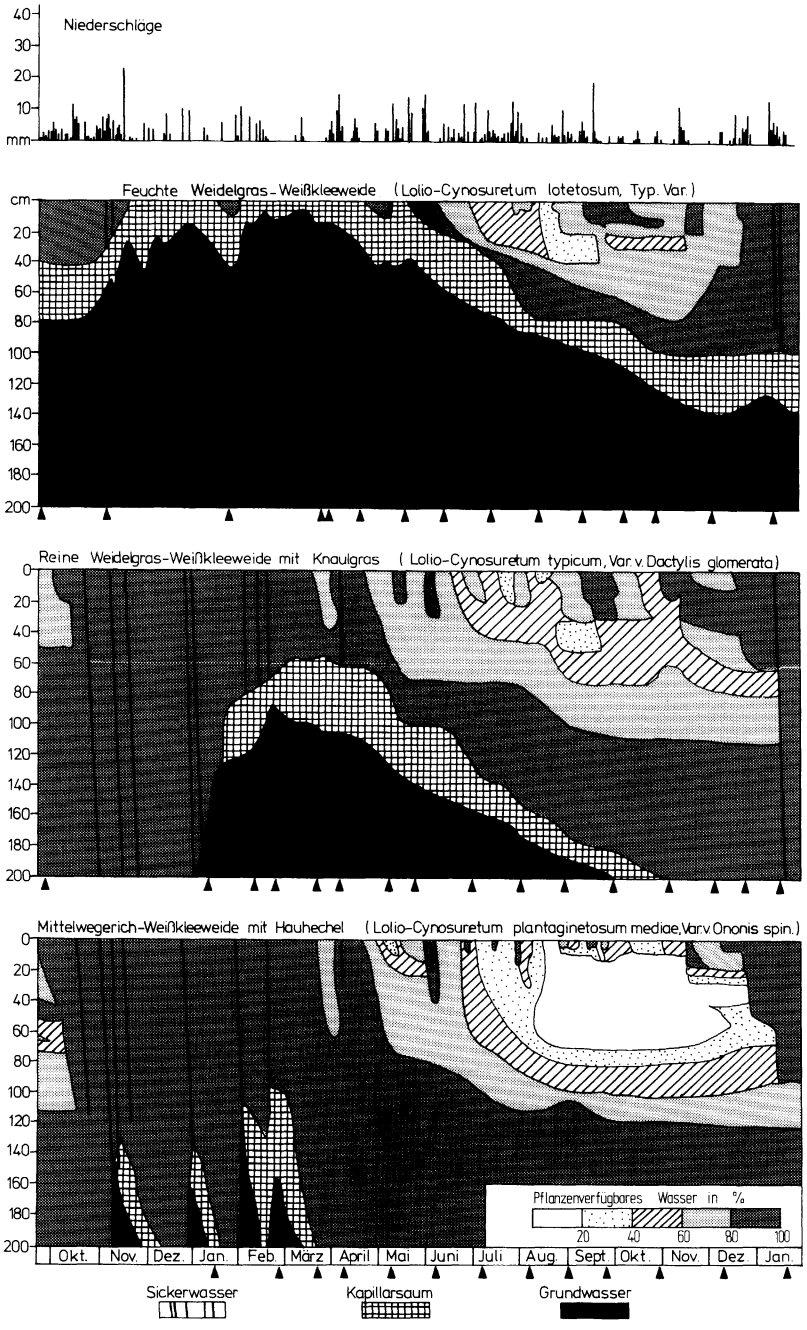
KRAUSE 1977). Als instruktiver Beweis für den unterschiedlichen Wasserhaushalt von Beständen aus verschiedenen, aber nahe verwandten Gesellschaften (Weidelgrasweiden in Norddeutschland) diene die Abb. 39. In Isoplethen wurde der Gang der **Bodenfeuchte** in verschiedenen Tiefen über das Jahr hin dargestellt. Man erkennt: gleichmäßige Auffüllung des Reservoirs im Winter; oberflächliche Abtrocknung im März; Austrocknung von den oberflächennahen Schichten her durch Evaporation und Transpiration; Regengüsse können von oben her auffüllen; dabei kann eine trockene Zwischenzone erhalten bleiben, welche in den trockenen Ausbildungsformen am stärksten ausgeprägt ist. Die Austrocknung wird von der Wurzeltiefe der Pflanzen bestimmt; diese ist in den trockeneren und daher besser durchlüfteten Böden größer. In Abb. 33 ist zu erkennen, daß nach Beweidung infolge der verringerten Transpiration der Kapillarsaum wieder ansteigt. Die Abbildungen belegen als sehr wichtigen Sachverhalt, daß im Boden mit einem Mosaik trockener und feuchter Stellen zu rechnen ist; ein Ausgleich erfolgt kaum, weil der Leitwiderstand zu hoch ist. Von daher wird die geradezu „perfekte" Konstruktion der Kormophytenwurzel verständlich: Spitzenwachstum, reichliche Verzweigung, erhebliche Wachstumsgeschwindigkeit (bei Gräsern ist mit ca. 1 cm/Tag zu rechnen), wodurch die Hohlräume „abgeweidet" werden können. Obwohl die Wurzelmasse unterhalb einer Tiefe von 10 cm sehr gering ist, muß sie, wie die Wasserabnahme im Boden zeigt, noch sehr wirkungsvoll sein; in der Tat fand VON MÜLLER, daß die unteren 5 Gew. % der Wurzeln (natürlich Feinwurzeln!) noch bis zu 27 % der Wasseraufnahme der Pflanze bestreiten können.

Der Unterschied zwischen den Ordnungen Arrhenatheretalia und Molinietalia liegt im Bodenwasserhaushalt. Die Ausdrücke frisch bis mäßig trocken für erstere, feucht bis naß für letztere geben hier und in anderen Fällen keinen präzisen Wassergehaltswert an, sondern sind als Relativbezeichnungen zu verstehen (s. S. 29). Der Verband **Molinion** ist nicht nur durch späte Mahd zur Streugewinnung und durch fehlende Düngung gekennzeichnet, sondern im typischen Falle auch durch **Wechselfeuchtigkeit**. Es ist nötig, diese Auffassung durch exakte Meßwerte in weiteren Fällen zu beweisen. Bisher ließ sich beobachten, daß die Molinion-Kennarten ihren Schwerpunkt dort haben, wo tonige und torfige, also kolloidreiche Bodenschichten eingeschaltet sind. Daraus läßt sich auf bestimmte bodenökologische Verhältnisse schließen: Bei starken Niederschlägen Quellung der Kolloide, Füllung der sehr engen Bodenporen, daher geringe Sauerstoffkonzentration infolge Atmung der Wurzeln und des Edaphons (Bodenorganismen, also Tiere, Pilze, Bakterien); in Trockenzeiten scharfe Austrocknung, da der Anteil an pflanzenverfügbarem Wasser gering ist. Bei Überwiegen der trockenen Phase spricht man von Wechseltrockenheit.

3. Düngung

Die Reaktion der Narbe auf Nährstoffzufuhr, speziell Stickstoff, Phosphor und Kalium gemeinsam, wird durch eine Vielzahl praktischer Erfahrungen und Experimente belegt. Auch die Art und Weise der Ionenzufuhr spielt eine bestimmende Rolle: Das „Gülle-Problem" besteht nicht nur darin, daß für riesige Mengen von Exkrementen aus der Massentierhaltung der Boden als Deponiefläche verwendet wird (meist Acker-

Abb. 47: Isoplethendarstellung des pflanzenverfügbaren Wassers im Boden von 3 Weidelgrasweiden. Oben: Bestand von März bis Dez. als Standweide genutzt; in Febr. und März Bodeneis. Mitte: Im Juni und Juli je einmal im Umtrieb beweidet. Unten: Anfang Juni gemäht, im Juli und Sept. je einmal im Umtrieb beweidet. ▲ = Meßtage. (Nach VON MÜLLER 1956.) Entsprechende Muster bilden sich auch bei anderen Vegetationstypen, z. B. Wäldern.


Niederschläge
40
30
20
10
mm
Feuchte Weidelgras-Weißkleeweide (Lolio-Cynosuretum lotetosum, Typ. Var.)
cm
0
20
40
60
80
100
120
140
160
180
200
Reine Weidelgras-Weißkleeweide mit Knaulgras (Lolio-Cynosuretum typicum, Var. v. Dactylis glomerata)
Mittelwegerich-Weißkleeweide mit Hauhechel (Lolio-Cynosuretum plantaginetosum mediae, Var. v. Ononis spin.)
Pflanzenverfügbares Wasser in %
20
40
60
80
100
Okt.
Nov.
Dez.
Jan.
Feb.
März
April
Mai
Juni
Juli
Aug.
Sept
Okt.
Nov.
Dez
Jan.
Sickerwasser
Kapillarsaum
Grundwasser

land), sondern auch in der Ätzwirkung dieser kaum verdünnten und unvergorenen Harn-Kot-Masse, in ihrer Abdeckwirkung und in dem betriebstechnischen Sachzwang, diese mangels Lagerkapazität auch in Zeiten auszubringen, wo die Pflanzen die Nährstoffe (N, P, wenig K) nicht aufnehmen können.

Bei der Grünlandkartierung lassen sich in siedlungsfernen Gebirgslagen oft noch Syntaxa ausscheiden, deren Ertrag durch Düngung gesteigert werden könnte, oder anders ausgedrückt: die dadurch ebenfalls nivelliert würden. Sie sind heutzutage schutzbedürftig und -würdig (s. z. B. KRETZSCHMAR 1992). Meist handelt es sich dabei nur um Varianten; sie werden angezeigt durch sog. **Magerkeits-** oder **„Hungerzeiger"** Dies sind konkurrenzschwache Arten, die sich nur in lückigen Narben halten, z. B. *Briza media, Luzula campestris*, zuweilen auch Brometalia- oder Nardetalia-Arten. Zwar werden durch Düngung wohl alle Arten gefördert, doch ändert sich ihre relative Konkurrenzfähigkeit und dadurch ihr Anteil an der Stoffproduktion; die „Hungerzeiger" pflegen zurückgedrängt zu werden, weil die wüchsigeren Arten das angebotene Nährstoffpotential besser nutzen können. So verschieden die Düngerwirkung im einzelnen ist, allgemein gilt, daß Leguminosen regelmäßig durch P-K-Zufuhr gefördert und durch N-Zufuhr gehemmt werden, denn bei hohem NO_3-Angebot bietet die Eigenversorgung durch Knöllchenbakterien ihnen keinen Vorteil mehr.

Ein sog. Ausmagern zuvor aufgedüngter Flächen ist nur in engen Grenzen und langen Zeiträumen möglich (SCHIEFER 1961, EGLOFF 1986, KAPFER 1988); ein Grund dafür sind die im Boden fixierten Phosphatreserven. Andererseits zeigte BISCHOF (1992), daß bei regelmäßiger 1- bis 3-maliger Mahd ohne Düngung durchaus positive Veränderungen registrierbar sein können; wahrscheinlich spielten in seinem Falle kalkreicher Boden mit starker Phophat-Festlegung sowie die Nachbarschaft artenreicher Bestände eine Rolle. Der vorherige artenreiche Zustand kann grundsätzlich nur selten wiederhergestellt werden, denn die betreffenden Arten müssen ober- oder unterirdisch noch in der Fläche existieren. Gerade die gefährdeten sind jedoch in der Regel weder in der Samenbank noch in der unmittelbaren Nähe vorhanden (KRETZSCHMAR 1992). Kaum nötig zu sagen, daß auch die faunistischen Auswirkungen von Wiesen-Veränderungen dramatisch sind (z. B. KRATOCHWIL 1989).

4. Höhendifferenzierung

Innerhalb der Fettwiesen und der Fettweiden gibt es je 2 in der Höhenlage unterschiedliche Verbände (s. BS 18). Ursache ist ein ganzer Komplex von Faktoren, den KLAPP (1965) als **„Höhenkomplex"** bezeichnet. Hierzu gehören tiefere Temperaturen bei kürzerer Vegetationsperiode und höhere Niederschläge als unveränderbare Klimafaktoren; sie haben stärkere Bodenauswaschung und stärkere Erosionsneigung zur Folge. Dazu kommt eine besondere betriebswirtschaftliche Situation, liegen doch oft die Parzellen ortsfern, sind die Wege lang und steil, wird der Zeitaufwand höher: Grund genug, weniger intensiv zu wirtschaften. Die Zunahme an Magerkeitszeigern mit der Höhe könnte im Prinzip vermieden werden; das Ausklingen einiger ertragreicher Arten wie *Arrhenatherum elatius* dagegen ist klimatisch bedingt und unabänderlich.

Grünlandkartierung

Die lokalen Konstellationen der besprochenen Faktoren führen zu einer Vielzahl verschiedener Gesellschaftsausbildungen; diese müssen für die Kartierung und ökologische Erforschung in den einzelnen Gebieten zunächst einmal ausgegliedert wer-

den. Der Pflanzensoziologie kommt im Grünland insofern eine spezielle Bedeutung zu, als hier der Gegenstand der Forschung identisch ist mit dem Gegenstand der wirtschaftlichen Nutzung. Als allgemeine Prinzipien der synsystematischen Gliederung im wichtigen standörtlichen Mittelbereich, dem des Arrhenatherion, kann man folgende herausstellen: Feuchte Ausbildungen werden durch Differentialarten angezeigt, die aus den Molinietalia übergreifen; dem trockenen Bereich entsprechen Brometalia-Arten; Molinion-Arten zeigen Wechselfeuchtigkeit bzw. -trockenheit an: „magere" Ausbildungen differenzieren, wie genannt, vielfach Arten aus den Trespen- und den Borstgrasrasen. – Den Grünlandrasen lassen sich, wie den Ackerunkräutern, ökologische Kennzahlen zuordnen und die Aufnahmen entsprechend auswerten (s. S. 111). Karten der Grünlandvegetation sind daher wichtige Hilfsmittel für wasserbauliche und landwirtschaftliche Planungen. Ihre Aussagen sind nach Interpretation durch den Pflanzensoziologen so eindeutig, daß sie als Beweismittel vor Gericht anerkannt sind, etwa bei Entschädigungsverfahren nach Baumaßnahmen (vgl. z. B. Ellenberg 1952). Ältere Karten liegen bei den zuständigen Dienststellen in großer Zahl, sind aber meist nicht publiziert. Sie stellen heutzutage bereits unersetzliche Dokumente dar und sollten weit stärker als bisher ausgewertet werden, beispielsweise im Hinblick auf Beharrungsvermögen einzelner Arten und ganzer Gesellschaften, Samenbank, Veränderungen des Bodens, Erhaltbar- und Regenerierbarkeit.

Der Schwund von Grünlandgesellschaften

Während die Bedrohung von Röhrichten und Mooren, von Halbtrockenrasen und Heiden unübersehbar ist, verläuft der Schwund so mancher bewirtschafteter Grünlandgesellschaften schleichend. Entwässerung und die Überführung in eine zur Zeit eher lohnende Acker- oder hochintensive Weidenutzung, aber auch Brachfallen, Aufforstung und Bebauung „auf der grünen Wiese" haben gebietsweise wörtlich tiefgreifende und irreversible Folgen gehabt. Dies veranschaulicht das Abbildungspaar 48 a und b. Die Autoren Meisel & von Hübschmann (1976) schätzen auf Grund pflanzensoziologischer Unterlagen der Bundesanstalt für Vegetationskartierung (bis 1964) bzw. (derzeit) des Bundesamtes für Naturschutz, daß im nordwestdeutschen Grünland zwischen 1950 und 1976 die Feucht- und Naßwiesen des Calthion von 26 auf 14 % Flächenanteil, die Streuwiesen des Molinion von 11 auf 2 % gesunken sind. Ein instruktives Kartenpaar mit Tabellen für 1964/1988 legten Dierschke & Wittig (1991) für ein niedersächsisches Marschengebiet vor; eine interessante Analyse des Wandels in einem nahe gelegenen Tal in der Geest auf Grund von eingemessenen Dauerflächen zwischen 1952 und 1987 führten Rosenthal & Müller (1988) durch. Das Resultat ist stets im Prinzip das gleiche. Nicht weniger bedrückend ist die Situation in Mitteldeutschland (Hundt 1996).

Während wirtschaftlich genutzte Gesellschaften, solange sie noch nicht ausgesprochen selten sind, bei Normalbetrieb kaum erhaltbar sind, ist es jetzt hohe Zeit, solche Bestände bewußt zu schützen, auch wenn dies nur mit regelmäßiger, die ehemalige Bewirtschaftung nachahmender Pflege möglich ist. Als zuverlässigster Zeiger eines – selbst schleichenden – Standortswandels erweist sich nach wie vor die Artenzusammensetzung der Bestände, wenn man sie denn zu „lesen" versteht, etwa mit Hilfe von Zeigerwerten (Graf 1996). Nicht nur auf das Wirtschaftsgrünland, sondern auf die ganze Spanne der genutzten Rasengesellschaften bezogene Zusammenstellungen der Erfahrungen mit vielerlei Pflegemethoden geben Nitsche & Nitsche (1994,

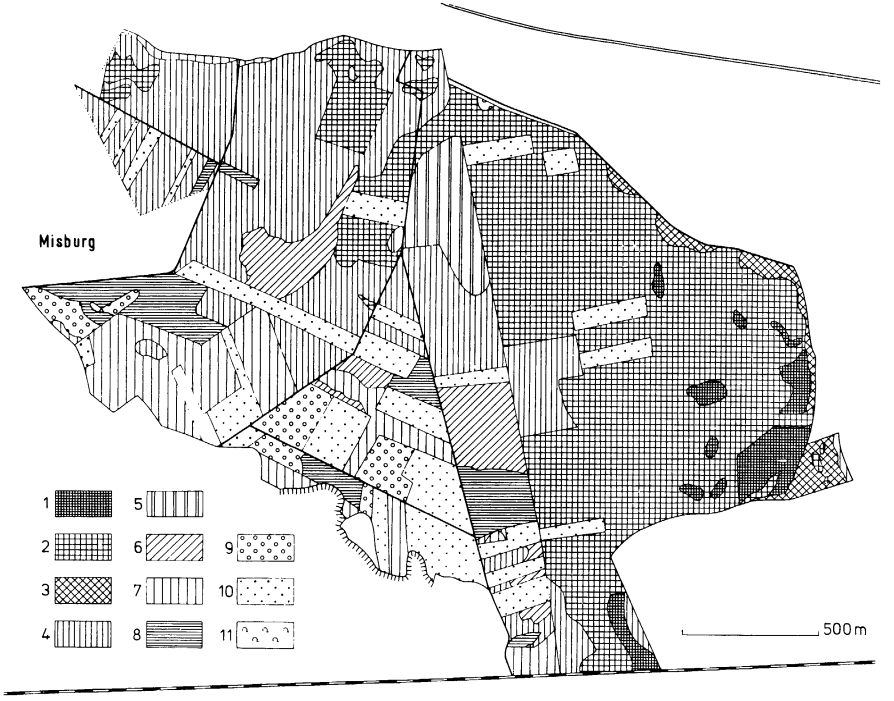


Abb. 48a und b: Vegetationskarte des Seckbruchs östlich Hannover-Misburg. a) Zustand im Jahr 1950; b) Zustand im Jahr 1975. **1** = Großseggen-Gesellschaften, **2** = Dotterblumenwiese, **3** = Kohldistelwiese, **4** = Wiesenknopfwiese, **5** = Benthalmwiese, **6** = Hochstaudenflur, **7** = Glatthaferwiese,

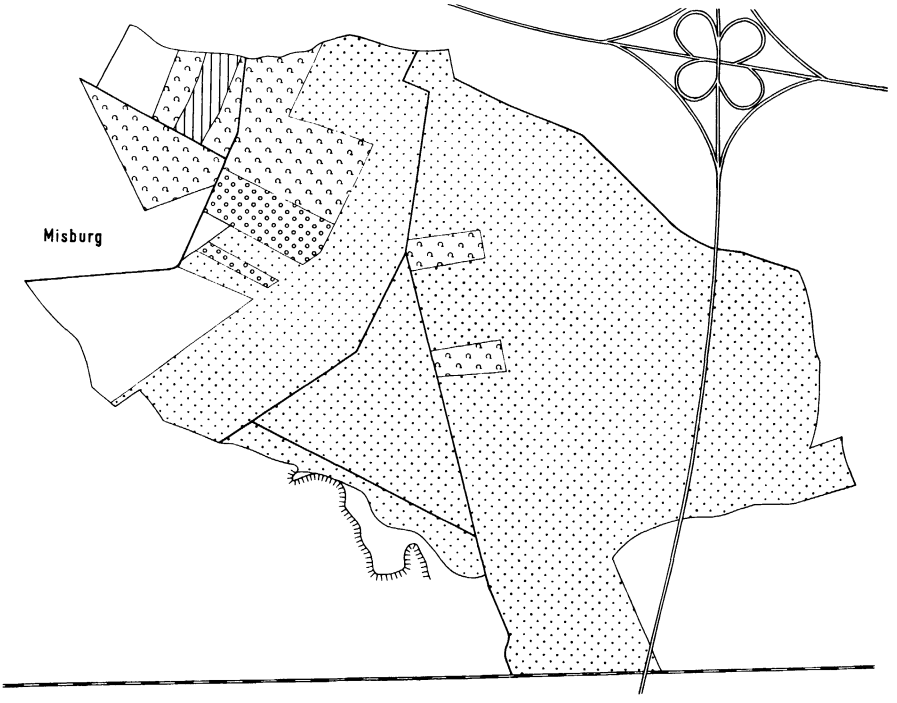
naturschutzbetont) und Spatz (1994, landwirtschaftsbetont). Entsprechende Länderprogramme sind angelaufen; sie sollen nicht nur biologischen Zielen, sondern auch und vor allem der Marktentlastung dienen.

Systematischer Überblick (BS 18)

Die differenzierenden Faktoren der höheren Einheiten sind zuvor behandelt worden. Nun zu den einzelnen Assoziationen:

Zu **Verb. 1, Cynosurion:**

1. **Lolio-Cynosuretum**, Weidelgrasweide; AC = VC. Ertragreiche Intensivweide der planaren bis submontanen Stufe; optimal und häufig im nordwestdeutschen Küstengebiet mit langer Vegetationsperiode, milden Wintern und feuchten Sommern.
2. **Festuco (nigrescentis)-Cynosuretum,** Horstrotschwingelweide; AC = VC, vom Lolio-Cynosuretum durch einige Höhendifferentialarten und drastische Mengen-



8 = Flutrasen, **9** = Weidelgrasweide, **10** = Wald- und Forstgesellschaften, Aufforstungen. (Aus MEISEL & VON HÜBSCHMANN 1976.)

verschiebungen der Gräser unterschieden. In der niederschlagsreichen, montanen Stufe.

3. **Festuco (rubrae)-Crepidetum capillaris**, Pippau-Rasen; AC *Crepis capillaris*. Leicht betretener, 10-25mal/Jahr gemähter, meist zunächst angesäter städtischer Scherrasen.

Zu **Verb 2, Poion alpinae:**

4. **Crepido (aureae)-Festucetum rubrae** (= **Poo-Prunelletum**), Alpen-Fettweide; zu den hochsteten VC kommen als D gegen die 5. Ass. *Prunella vulgaris* und *Trifolium repens*. Es handelt sich um eine anthropogene Weide, die für die Umgebung von Almhütten bezeichnend ist. *Plantago alpina, Ligusticum mutellina* und andere Hochgebirgsarten unterscheiden sie weiter vom Cynosurion; sie ist artenreicher und hat andere, höhenspezifische Entwicklungsmöglichkeiten.
5. **Trifolio (thalii)-Festucetum violaceae**, alpine Ur-Fettweide; AC *Festuca* (*v.* =) *puccinellii*; lokal (Allgäu) *Agrostis alpina*. Eine alpine Weidegesellschaft an Standorten, die wegen langer Schneebedeckung primär gehölzfrei sind. Solche feinerdereichen, frischen, sommerwarmen, leguminosenreichen Standorte dürften

BS 18

Kl. **Molinio-Arrhenatheretea**
Wirtschaftsgrünland

KC *Alopecurus pratensis*, *Cardamine pratensis*, *Colchicum autumnale*, *Festuca pratensis*, *Holcus lanatus*, *Poa pratensis*, *Ranunculus acris*, *Rhinanthus minor*, *Rumex acetosa* u. a.

1. O. **Arrhenatheretalia**
Fettwiesen und -weiden

OC *Avena pubescens*, *Chrysanthemum ircutianum*, *Dactylis glomerata*, *Knautia arvensis*, *Tragopogon pratensis*, *Trifolium repens*, *Trisetum flavescens* u. a.

mit den U.O. Trifolienalia, Fettweiden, und Trisetenalia, Fettwiesen

2. O. **Molinietalia**
Naß- und Streuwiesen, nasse Hochstaudenfluren

OC *Cirsium oleraceum*, *Cirsium palustre*, *Equisetum palustre*, *Galium uliginosum*, *Lychnis flos-cuculi*, *Dactylorhiza majalis*, *Sanguisorba officinalis*, *Silaum silaus* u. a.

1. V. **Cynosurion**
Fettweiden der Ebene und mittleren Gebirgslagen

VC
Bellis perennis, *Cynosurus cristatus*, *Leontodon autumnalis*, *Phleum pratense*, *Veronica serpyllifolia*

Beisp. 1 - 3

2. V. **Poion alpinae**
Alpen-Fettweiden

VC
Crepis aurea, *Phleum rhaeticum*, *Poa alpina*, *Trifolium pratense* ssp. *nivale*, *Trifolium thalii* u. a.

Beisp. 4 + 5

3. V.
Arrhenatherion elatioris
Glatthaferwiesen

VC
Arrhenatherum elatius, *Campanula patula*, *Crepis biennis*, *Geranium pratense* u. a.

Beisp. 6

4. V.
Polygono-Trisetion flavescentis
Goldhaferwiesen

VC
Centaurea pseudophrygia, *Crepis mollis*, *Crocus albiflorus*, *Phyteuma nigrum*, *Thlaspi alpestre* u. a.

Beisp. 7

5. V. **Calthion**
Nährstoffreiche Naßwiesen

VC
Bromus racemosus, *Caltha palustris*, *Crepis paludosa*, *Myosotis scorpioides*, *Polygonum bistorta*, *Scirpus sylvaticus*, *Senecio aquaticus* u. a.

Beisp. 8 - 14

6. V. **Molinion coeruleae**
Pfeifengraswiesen

VC
Carex tomentosa, *Cirsium tuberosum*, *Dianthus superbus*, *Galium boreale*, *Gentiana pneumonanthe*, *Inula salicina*, *Molinia coerulea*, *Senecio helenites*, *Serratula tinctoria*, *Succisa pratensis* u. a.

Beisp. 15 - 17

7. V. **Filipendulion**
Nasse Staudenfluren

VC
Epilobium hirsutum, Geranium palustre, Hypericum tetrapterum, Lythrum salicaria, Stachys palustris, Valeriana procurrens u. a.

Beisp. 18

von jeher bevorzugtes Weidegelände für Gemsen und andere Pflanzenfresser der Alpen gewesen sein.

Zu **Verb. 3, Arrhenatherion:**

6. **Arrhenatheretum elatioris**, Glatthaferwiese der planaren bis montanen Stufe; AC = VC. Es ist die typische Mähwiese der grundwasserfernen, gut gedüngten Standorte; zwei- bis dreischürig; besonders reich gegliedert in Süddeutschland. Hier ist sie auch besonders bunt, denn gegen Norden treten *Tragopogon pratensis* ssp. *orientalis, Geranium pratense* und *Campanula patula* zurück; die dem Mesobromion nahestehenden trocknen Ausbildungen mit *Salvia pratensis, Dianthus carthusianorum* und *Onobrychis viciaefolia* fehlen dort fast ganz. Diese floristisch-ökologische Verarmung in Norddeutschland kann man mit ELLENBERG (1996) wohl auf die dort geringere Erwärmung des Bodens zurückführen. Auch mit der Höhe verändert sich die Artenverbindung; die Höhenform (früher als eigenes Alchemillo-Arrhenatheretum von einem Dauco-Arrhenatheretum der Tieflagen abgetrennt) besitzt Differentialarten aus dem Trisetion; der Glatthafer selbst tritt in den frischeren Ausbildungen schon zurück, Goldhafer und Horstrotschwingel nehmen zu. So deutet sich allmählich das Trisetion an. Das aus feuchtkühlen Lagen, so dem Vogelsberg und Oberschwaben, beschriebene **Poo-Trisetetum** ist eine solche Übergangsgesellschaft.

Zu **Verb. 4, Polygono-Trisetion:**

7. **Geranio-Trisetetum flavescentis**, Goldhaferwiese; AC = VC. (Wir fassen eine ganze Reihe von Gebietsassoziationen, jeweils durch Differentialarten geschieden, in dieser kollektiven Assoziation zusammen.) Goldhaferwiesen schließen an Berg-Glatthaferwiesen nach oben an und sind oft lokal mit ihnen verzahnt; die Glatthaferwiesen nehmen dann die warm-trockenen, die Goldhaferwiesen die kühl-feuchten Fliesen ein. Das G.-Trisetetum ist innerhalb Deutschlands aus Harz, Vogelsberg, Rhön, Schwarzwald, Schwäbischer Alb, Thüringer Wald, Bayerischer Wald und Böhmerwald bekannt. In den Alpen korrespondiert ihm das **Astrantio-Trisetetum**. Die Untergrenze des Trisetion sinkt, der allgemeinen Gesetzmäßigkeit entsprechend, von etwa 900 m in den Nordalpen auf etwa 400 m im Harz ab.

Zu **Verb. 5, Calthion = Bromion racemosi:**
(Die Assoziationen sind so ausgewählt und angeordnet, daß die Parallelität zwischen Kalk- und Silikatgebieten einerseits, zwischen Tief- und Gebirgslagen andererseits deutlich wird.)

8. **Angelico-Cirsietum oleracei**, Kohldistelwiese; AC *Cirsium oleraceum* (opt.). Planar-submontane, gut gedüngte, ertragreiche Feucht- bis Naßwiese auf kalkreichem Substrat mit gut duchlüftetem Oberboden.
9. **Cirsietum rivularis**, Bachkratzdistelwiese; AC *Cirsium rivulare*, AD *Trollius europaeus*. Submontan-montane, gut gedüngte Feucht- bis Naßwiese auf kalkreichem Substrat mit subkontinentaler Verbreitung.
10. **Sanguisorbo-Silaëtum**, Silgenwiese; AC (schwach) *Silaum silaus, Bromus racemosus*. Ausgesprochen wechselfeuchte, sommerwärmebedürftige Gesellschaft der großen Stromtäler Süddeutschlands.
11. **Scirpetum sylvatici**, Waldsimsenwiese; AC *Scirpus sylvaticus* (opt.). Montane Naßwiese auf tonigen Silikatböden unter Stauwassereinfluß. Bezeichnende Gesellschaft in Schwarzwald, Odenwald, Harz und anderen Silikatgebirgen.

12. **Juncetum subnodulosi**, Knotenbinsenwiese; AC *Juncus subnodulosus, Dactylorhiza incarnata*. Schwach gedüngte, einschürige, streuliefernde Wiese auf kalkreichen, durchsickerten Böden.
13. **Juncetum acutiflori**, Silikat-Binsenwiese; AC die namengebende Art, dazu atlantische Seltenheiten wie *Anagallis tenella;* Ausklang des atlantischen Verbands **Juncion acutiflori**.
14. **Chaerophyllo (hirsuti)-Ranunculetum aconitifolii**, Quellstaudenflur; AC *Ranunculus aconitifolius* s.str. (opt.). Bezeichnende Gesellschaft des Schwarzwaldes und anderer Silikatmittelgebirge. Zur Blütezeit des Hahnenfußes fällt sie besonders auf als weißes Band, das an den wenig eingeschnittenen Bächen auf quellig-durchsickerten, von benachbarten Wiesen her gut mit Nährstoffen versorgten Böden entlangzieht.

Zu **Verb. 6, Molinion:**

15. **Molinietum medioeuropaeum**, Stromtal-Pfeifengraswiese; AC *Allium angulosum, Allium suaveolens, Gladiolus paluster, Iris sibirica* (evtl. eigene Ass. charakterisierend, das **Iridetum sibiricae**). Optimal entwickelt ist dieser Kern des Molinion in der sommerwarmen Oberrheinebene. Die Assoziation kann als „basiklines" Molinietum vom folgenden „azidoklinen" abgesetzt werden.
16. **Junco-Molinietum**, Borstgras-Pfeifengraswiese; mit *Juncus conglomeratus* und *J. effusus*. Artenarme Streuwiesen auf Silikatböden, positiv durch eindringende Differentialarten aus den Borstgrasrasen gekennzeichnet.
17. **Gentiano (asclepiadeae)-Molinietum**, Schwalbwurzenzian-Pfeifengraswiese; AD sind *Gentiana asclepiadea, Primula farinosa, Selaginella selaginoides, Veratrum album*. Im kühl-niederschlagsreichen Alpenvorland kommen bereits Streuwiesen mit Alpenpflanzen vor; die wärmebedürftigen Arten des Molinietum medioeuropaeum fehlen hier. Es ist eine präalpische Vikariante von Ass. 15.

Eine Reihe lokaler, pflanzengeographisch interessanter und stark bedrohter Molinion-Gesellschaften sind aus der Oberrheinebene bekannt geworden (Llt. s. Thomas 1990). Sie werden teilweise bereits dem boreal-subkontinentalen **Cnidion dubii** zugeschlagen, das in der nördlichen Oberrheinebene ausklingt. VC sind die Apiaceen *Cnidium dubium* und *Oenanthe lachenalii* und die seltenen *Viola*-Arten *V. elatior, persicifolia* und *pumila* sowie *Gratiola officinalis*. Einige gute Restbestände dieser eigenartigen Gesellschaften zu erhalten, ist eine aktuelle Aufgabe des Naturschutzes!

Durch den subkontinentalen Einschlag wird der Bezug zu den eigentlich kontinentalen Wiesen deutlich, so den Stromtal-Auenwiesen mit Dominanz von *Deschampsia cespitosa* oder *Alopecurus pratensis*, was dort zur Aufstellung eines eigenen **Alopecurion pratensis** geführt hat. Die mannigfaltigen Feucht- und Naßwiesen (einschl. Magnocaricion) in Böhmen hat E. Balátová-Tulácková gründlich syntaxonomisch und synökologisch erforscht; auf eine Zusammenstellung dieser Arbeiten soll aufmerksam gemacht werden (Neuhäuslová & Neuhäusl 1986).

Zu **Verb. 7, Filipendulion** (ehemals Filipendulo-Petasition):
Diese Hochstaudenfluren, welche früher nur meterbreite, gelegentlich gemähte Streifen zwischen Bach und Wiese eingenommen haben, gewinnen heutzutage infolge von Sozialbrache rasch an Fläche; reine Wiesenarten werden zurückgedrängt (s. S. 227).

18. **Filipendulo-Geranietum palustris**, Mädesüß-Gesellschaft; AC *Filipendula ulmaria* (opt.), *Geranium palustre*. Hochstaudenflur an Bächen der Tieflagen.

10. Formation: Zwergstrauchgesellschaften

Zwergsträucher sind von der Basis an verzweigte Holzgewächse, deren Knospen etwa 50 cm Höhe erreichen. Sie entsprechen damit der RAUNKIAER-Lebensform des Chamaephyten. Diese deckt aber auch Thallophyten ab (wiewohl man bei vielen von diesen nicht im strengen Sinne von Knospen sprechen kann), nämlich bodenbewohnende Strauchflechten (so die Gattung *Cladonia*) und hochwüchsige Moose. In den von Zwergsträuchern bestimmten Gesellschaften ist in der Regel eine solche Kryptogamenschicht entwickelt. Die ökologischen Bedingungen, unter welchen Zwergstrauchreichtum, ja -dominanz entsteht, lassen sich qualitativ aus deren Verhältnis von autotrophem Blatt- zu heterotrophem Achsengewebe ableiten (vgl. S. 300): Das Verhältnis ist energetisch sicher günstiger als bei Bäumen, weshalb Zwergstrauchvegetation die Kälte- wie die Trockengrenze, die Nährstoff- wie die Sturmgrenze des Waldes überschreitet (WILMANNS 1993). An produktionskräftigen (eutrophen) Standorten sind höherwüchsige Bäume sowie auch raschwüchsige Kräuter mächtige Konkurrenten; an produktionsschwachen (oligotrophen) wird dagegen der Vorteil, daß bereits zu Laubausbruch ein raumfüllendes Achsengewebe vorhanden ist, überwiegen. So fehlen Zwergsträucher in Hochstaudenfluren, sind aber in Volltrockenrasen reichlich eingesprengt. Auch als Gestein überdeckende Spalierbildner sind sie geeignet. Häufiger Stoffentzug, etwa durch Mahd, wird nicht verkraftet.

Diesen Überlegungen entsprechen die 3 folgenden Klassen mit einer Einschränkung: In den Nardo-Callunetea sind strukturell verschiedenartige Grasflur- und Zwergstrauchgesellschaften vereinigt; eine Aufspaltung ist mehrfach diskutiert und teilweise befürwortet worden. Bis eine großräumige und zugleich feinanalytische Bearbeitung klärt, ob die „floristische Klammer" ausreicht oder ob eine Aufteilung in eine Grasflur-Klasse (Nardetea) und eine oder gar zwei Klassen von Zwergstrauchheiden den Realitäten besser gerecht wird, folgen wir hier der mitteleuropäischen Tradition.

35. Kl.: Nardo-Callunetea, Borstgrasrasen und Ginsterheiden
36. Kl.: Cetrario-Loiseleurietea, Arktisch-alpine Windheiden
37. Kl.: Oxycocco-Sphagnetea, Hochmoorbultgesellschaften und Heidemoore

35. Klasse: Nardo-Callunetea, Borstgrasrasen und Ginsterheiden

Diese Bestände heben sich markant aus den sie umgebenden Wäldern, Äckern, Fettwiesen und -weiden heraus; wenn sie auch nicht die Buntheit der Halbtrockenrasen zu erreichen pflegen, so gehört doch das Rosa der blühenden *Calluna*-Heiden wie das fahle Graugelb der herbstlichen Borstgrashorste zum Bild so mancher Erholungslandschaft. Wie die Mesobrometen sind diese Gesellschaften (meist) nicht natürlich, sondern anthropogen und Zeugen altertümlicher Wirtschaftsweisen und wie diese umrahmt und durchsetzt von Gebüschen, Wäldchen mit strukturreichem Rand, tiefbeasteten Einzelbäumen und anderen Elementen, die Kleinstandorte bewirken. Auch sind sie heute stark geschrumpft; vor allem gilt dies für die niederländisch-nordwestdeutschen und dänischen Sandheiden. In den weniger dicht besiedelten Mittelgebirgen haben sich Nardo-Callunetea-Bestände in ortsferner Lage eher gehalten;

doch auch hier überziehen sie fast ausschließlich potentielles Waldland. Fesselnde Einblicke in diese Beziehungsgefüge von Mensch und Vegetation verdanken wir Tüxen (u. a. 1968) für die Lüneburger Heide und Schwabe-Braun (1980) für den Schwarzwald. Die Erhaltung vor allem der Ginsterheiden sei als hervorragendes Beispiel für die Problematik solcher landschaftsbestimmender Halbkulturformationen (s. u.) genauer besprochen.

Klassentypische Standortsfaktoren sind: niedriger pH-Wert, verknüpft mit geringen Nährstoffreserven, vor allem an Calcium und Nitrat, voller Lichtgenuß und nur extensive Beweidung.

Zur **1. Ordnung, Nardetalia,** Borstgrasrasen:

Entstehung und Bewirtschaftung

Borstgrasrasen verdanken ihre Entstehung der Rodung bodensaurer Waldgesellschaften (meist auf Silikatgestein), die daher heute noch oft mit ihnen in Kontakt stehen. Lediglich in den Alpen und auf wenigen Mittelgebirgskuppen mögen die höchstgelegenen Bestände auch ursprünglichen Charakter haben. Ungeregelt beweidet werden auch sie. Meist sind es heute Allmenden, also Flächen in Gemeindebesitz, die als **Trift-** oder **Huteweiden** genutzt werden. Dieser Weidemodus ist für das Verständnis wichtig: Das Vieh zieht in geringer Stückzahl wiederholt über eine ausgedehnte Fläche. Die Tiere fressen dabei die von ihnen bevorzugten Pflanzen zuerst und beim geringsten Nachtrieb erneut und wiederholt ab; diese werden daher im Lauf der Zeit fast ausgemerzt. Unbeliebte (behaarte, stachlige, giftige) Pflanzen bleiben als Weideunkräuter stehen und können sich anreichern. Auch *Nardus stricta* wird vom Vieh nur in jugendlichem Zustand angenommen; die ausgerupften und dann doch verschmähten Horste pflegen im Herbst als „Borstgrasleichen" herumzuliegen. Werden die Tiere abends in die Ställe getrieben oder gepfercht, so werden den Weiden mit den Exkrementen auch die Nährstoffe entzogen; die Flächen verarmen. 83 % der von Klapp (1965) untersuchten Bestände wurden nie gedüngt, der Rest auch nur kärglich.

Die **Selektivität** des Weideviehs bestimmt wesentlich die spezifische Artenkombination; hinzu kommen standörtliche und Bewirtschaftungsunterschiede. Differentialartengruppen, die sich in den verschiedenen Assoziationen wiederholen, weisen darauf hin. So sind *Thymus pulegioides* und *Galium verum* Trockenheitszeiger; Wechselfeuchtezeiger wie *Succisa pratensis* und *Cirsium palustre* zeigen meliorationsgünstige Bestände an; *Calluna* und Vaccinien halten sich nur bei geringem Weidedruck; Arten der Molinio-Arrhenatheretea wie *Rumex acetosa* und *Trifolium pratense* sind Zeugen für besser geregelte Beweidung mit Düngung durch das Vieh selbst oder Zufuhr von Kunstdünger bei zeitweiliger Erholungsmöglichkeit für die wirtschaftlich wertvollen Arten. Soll das Weideland intensiv genutzt werden, so muß mit verstärkter Düngung die Umtriebsbeweidung eingeführt werden, damit die Selektivität unterbunden wird: Die Gesamtfläche wird dabei in Koppeln aufgeteilt; das Vieh weidet diese nacheinander jeweils einige Tage ab; Weideunkräuter werden in Nachmahd beseitigt; beliebte Futterpflanzen können sich dann bis zum nächsten Auftrieb erholen. Aus dem Borstgrasrasen wird innerhalb weniger Jahre eine Einheitsfettweide.

Die spontane Sukzession von unbeweideten oder sehr extensiv von Schafen befahrenen Borstgrasrasen verläuft dagegen, wie die Studien jedenfalls im Schwarzwald ergeben haben, in mittleren wie in Hochlagen äußerst langsam und beschränkt sich im wesentlichen auf die Ausdehnung von strauchigen und krautigen Poly-

BS 19

Kl. **Nardo-Callunetea**
Borstgrasrasen und Ginsterheiden

KC *Calluna vulgaris* (schwach), *Carex pilulifera*, *Danthonia decumbens* (= *Sieglingia decumbens*), *Luzula multiflora*, *Potentilla erecta* (schwach)

1. O. **Nardetalia**
Borstgrasrasen

OC *Antennaria dioica*, *Arnica montana*, *Botrychium lunaria*, *Coeloglossum viride*, *Dianthus seguieri*, *Nardus stricta* u. a.

2. O. **Calluno-Ulicetalia**
Ginsterheiden, Callunaheiden

OC *Calluna vulgaris*, *Cladonia bacillaris*, *Cladonia cornuto-radiata*, *Cladonia floerkeana*, *Hypnum cupressiforme* var. *ericetorum*

OD *Dicranum spurium*, *Dicranum undulatum*, *Ptilidium ciliare*

1. O. Nardetalia		2. O. Calluno-Ulicetalia	
1. V. **Nardion** Subalpine Borstgrasrasen	2. V. **Violion caninae** = **Nardo-Galion saxatilis** Planar-montane Borstgrasrasen, Labkrautweiden	3. V. **Calluno-Genistion** Subatlantische Sandginsterheiden	4. V. **Empetrion nigri** Krähenbeer-Sandheiden
VC *Campanula barbata*, *Diphasium alpinum*, *Gentiana kochiana*, *Gentiana punctata*, *Leontodon helveticus*, *Pseudorchis albida* (= *Leucorchis albida*), *Potentilla aurea* u. a.	VC *Galium pumilum*, *Galium harcynicum*, *Jasione perennis*, *Polygala vulgaris*, *Viola canina* ssp. *canina* u. a.	VC *Genista germanica*, *Genista pilosa*, *Lycopodium clavatum*	VC *Empetrum nigrum* VD *Carex arenaria*, *Salix repens* ssp. *argentea* u. a.
Beisp. 1 - 4	Beisp. 5 - 8	Beisp. 9 - 11	Beisp. 12

kormonbildnern und den Rückgang von Lückenbewohnern; für letztere spielen Störstellen eine wichtige Rolle (Schwabe, Kratochwil & Bammert 1989, Bogenrieder & Wilmanns 1991).

Einige Assoziationen

Zum Hochlagen-Verband **Nardion:**

1. **Nardetum alpigenum**, Subalpine Borstgrasmatte, AC = VC. Auf Fleckenmergeln und Kössener Schichten der Nordalpen und in den silikatischen Zentralalpen.

Zu **Ass. 2–4:** In den höheren Silikat-Mittelgebirgen (Bayerischem Wald, Schwarzwald, Vogesen, Harz, Riesengebirge) zeichnen sich die Nardeten durch Arten aus, die nach Areal und Standortsansprüchen Eiszeitrelikte sein müssen. Als die Hochlagen zu Weidfeldern (Extensivweiden) gerodet wurden, konnten manche (so *Leontodon helveticus* und *Potentilla aurea*) als progressive Glazialrelikte ihr Restareal erweitern; *Nardus* selbst hat dabei seinen Reliktcharakter gänzlich verloren (s. S. 173; Wilmanns 1965/66).

2. **Leontodonto-Nardetum**, Pyrenäenlöwenzahn-Borstgrasweide; Lokalassoziation der Schwarzwaldhochlagen; einige VC = lokale AC. Ihm korrespondiert in den Vogesen das **Violo-Nardetum** mit der westeuropäischen *Viola lutea* und *Pulsatilla alba*.
3. **Lycopodio-Nardetum**, Alpenbärlapp-Borstgrasrasen. Lokalassoziation des Bayerischen und Böhmerwaldes. Nur spärlich VC vorhanden.
4. **Pulsatillo-Nardetum**, Anemonen-Borstgrasrasen. Weithin zerstörte Lokalassoziation des Brockens. Sehr arm an VC (mit *Pulsatilla alba*).

Zum Tieflagen-Verband **Violion caninae = Nardo-Galion saxatilis:**

5. **Nardo-Gentianetum pneumonanthes**, Lungenenzian-Borstgrasrasen; lok. AC *Gentiana pneumonanthe, AD Pedicularis sylvatica*. Eine bezeichnende Gesellschaft auf frischen bis nassen Böden im atlantischen Küstenbereich (Quercion roboris-Gebiet); sehr selten geworden.
6. **Polygalacto-Nardetum (= Hypericum maculatum-Polygala vulgaris-Ass.),** Kreuzblumen-Borstgrasweide; AC *Polygala vulgaris*. Weitverbreitete Gesellschaft der niederen Gebirgslagen; oft an wechselfeuchten Standorten; wirtschaftlich bedeutungslos.
7. **Festuco-Genistetum**, Flügelginsterweide; AC *Genista sagittalis,* (lok.) *Carlina acaulis*. Hauptgras ist der Horstrotschwingel, *Festuca nigrescens*. Aus sommerwarmen und trockenen Mittellagen von Schwarzwald, Vogesen und östlicher Eifel bekannte Gesellschaft, wohl etwas besser mit Nährstoffen versorgt als Ass. 6. Rasch schrumpfend, da entweder durch Düngung in Cynosurion-Weiden überführt oder aufgeforstet. Sie unterliegt aber auch einem „schleichenden" Wandel durch **Versaumung**; dabei gelangt z. B. die trittempfindliche *Deschampsia flexuosa* zur Dominanz, schwachwüchsige Lückenzeiger wie *Hieracium pilosella* und *Thymus pulegioides* dünnen aus; eine eigentliche Saumpflanze ist die spätblühende Bienenblume *Teucrium scorodonia* (vgl. S. 275).
8. **Sarothamno-Nardetum**, Besenginster-Borstgrasrasen; AD *Sarothamnus scoparius*. Dieser subatlantische Rutenstrauch ist Glied verschiedener Gesellschaften (s. S. 274). Er differenziert diese Schwarzwälder Magerweide, die man auch als Agroform der Ass. 6 anschließen könnte. Er keimt in ihren Narbenlücken und kennzeichnet sie als kulturhistorisch, nicht klimatisch, bedingte Gesellschaft, deren Grenzen mit denen des ehemaligen Reutberggebiets übereinstimmen.

Hier fand eine **Brand-Wechselwirtschaft** von Weide- und Acker- oder von Wald- und Ackernutzung statt. *Sarothamnus* fruchtet zum ersten Mal im Alter von 3 bis 4 Jahren, seine Samen ruhen als Samenbank über Jahrzehnte hin im Boden, ihre Keimung wird durch Feuer gefördert. Das frühere Wirtschaftssystem paust sich bis heute – „the past in the present" – in dieser Landschaft durch (Wilmanns 1995).

Zur **2. Ordnung, Calluno-Ulicetalia**, *Calluna*-Heiden:

Der Begriff Heide

Unter Heiden pflegt man heutzutage baumfreie, von Zwergsträuchern beherrschte Bestände zu verstehen; meist wird der Begriff noch eingeschränkt auf *Ericales*-reiche Bestände in (sub)ozeanischen Gebieten. Dies war nicht von jeher so; vielmehr läßt sich an diesem Beispiel der Inhaltswandel eines vegetationskundlichen Begriffs, wie ihn Krausch (1969) eingehend analysiert hat, gut darstellen. Die Bezeichnung Heide deckte zunächst einen **Rechtsbegriff** und bezog sich auf den nicht ackerbaulich genutzten Teil der Gemarkung; auch der im Gemeindebesitz befindliche Wald, nicht nur als Holzlieferant, sondern auch als Waldweide und zur Streugewinnung genutzt, war eingeschlossen. Das Vegetationsinventar dieses Geländes und seine spätere Entwicklung waren gebietsweise sehr verschieden: trockene, oft kiefernreiche Wälder im nordostdeutschen Sprachraum (z. B. Schorfheide), *Calluna* (Besenheide)- und *Sarothamnus* (Besenginster)-Gesellschaften und Verwandtes statt der ehemaligen Birken-Eichernwälder im Nordwesten, im Süden aber großenteils Trockenrasen (hier entspricht dem der Ausdruck Hardt). Durchgesetzt hat sich schließlich in der wissenschaftlichen Sprache der nordwestdeutsche Inhalt des Begriffes.

Die Ordnung ist möglicherweise aufzuteilen in eine an *Erica*- und *Ulex*-Arten reiche, atlantische (**Calluno-Ulicetalia** im engeren Sinne) und eine subkontinentale **(Vaccinio-Genistetalia)**. Den mitteleuropäischen Heiden gilt der Band 5 der Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (1993).

Zur Ökologie ozeanischer Zwergstrauchheiden

Ericaceenheiden sind zwar nicht völlig beschränkt auf kühl-niederschlagsreiche Gebiete, aber doch sehr bezeichnend für sie. Stocker (1963) zeigte, daß sich unter diesen Bedingungen weltweit Ericaceengürtel finden; in Australien sind die verwandten Epacridaceen den Ericaceen stellenäquivalent. Teils bilden sie natürliche, teils anthropogene Gesellschaften. Weshalb mögen gerade Heidekrautgewächse (sowie die verwandte Gattung *Empetrum,* weltweit: *Ericales*) unter diesen Bedingungen so durchsetzungsfähig sein?

1. In humiden Klimaten sind – ceteris paribus – ausgewaschene und daher basenarme und saure Böden häufiger als in kontinentalen. Da die Ericaceen Mykorrhiza-Bildner sind, dürften sie auf nährstoffarmen Böden bevorzugt sein; denn mit Hilfe des Wurzelpilzes ist eine raschere Absorption von Ionen möglich.
2. Die meisten Ericaceen sind immergrüne Zwergsträucher. Solche sind geeignet a) für Gebiete mit milden Wintern und nicht oder nur kurzfristig unterbrochener Assimilationsmöglichkeit, ferner b) für Gebiete, in denen die Vegetationsperiode sehr kurz ist und nicht ausreichend, jeweils neues, nur einjähriges Laub aufzubau-

en; in diesem Falle sind Schneeschutz oder Frosthärte Voraussetzung. Ozeanische Gebiete erfüllen die erstgenannten Bedingungen; auf hohe Gebirgslagen in den gemäßigten Zonen sowie die Arktis treffen die zweitgenannten zu (vgl. Cetrario-Loiseleurietea). In beiden Bereichen sind Ericaceen häufig.

3. Für ozeanische Gebiete sind neben hoher Luftfeuchte auch anhaltende und heftige Winde typisch. Dies bedeutet für die Pflanzen zunächst starke Transpirationsverluste und nach Schluß der Stomata die Gefahr, daß die Blätter durch Scherkräfte zerstört werden, daß unter Umständen auch Wasser aus den Zellen herausgepreßt wird. Als Anpassung (im Sinne von *avoidance*, s. S. 186) kann man mit Stocker (1923 und später) die kleinen, harten Rollblätter mit kräftiger Cuticula oberseits und behaarter Höhlung unterseits werten, die den sog. ericoiden Habitus bestimmen.

Einige Assoziationen

Zu **Verb. 3, Calluno-Genistion pilosae,** *Calluna*-Ginsterheiden: Die drei mitteleuropäischen Assoziationen, geographisch gut getrennt, stehen einander floristisch recht nahe; die beiden ersten werden von manchen Autoren vereinigt (unter dem Namen Calluno-Genistetum pilosae).

9. Genisto anglicae-Callunetum, (Sub)atlantische Sand-Ginsterheide; AC *Genista anglica,* AD (?) *Cuscuta epithymum, Dicranum spurium.* Es ist die Assoziation, welche die ehemals großflächigen, landschaftsbestimmenden niederländisch-nordwestdeutsch-jütländischen Heiden bildete, deren Reste, z. B. in der Lüneburger Heide, zu erhalten zu den wichtigen Aufgaben und Problemen des Naturschutzes gehört (s. u.). Sie ist Ersatzgesellschaft der Quercion roboris-Gesellschaften Betulo- und Holco-Quercetum roboris. Der Name **Sandheide** ist als Symbol zu verstehen, denn die Assoziation kann auch auf silikatreicheren Böden mit demgemäß höherem Schluff- und Tonanteil wachsen, wie die Übersicht BS 20 zeigt. Doch werden diese besseren Böden meist längst landwirtschaftlich genutzt.

10. Genisto pilosae-Callunetum, Haarginsterheide; AC *Genista pilosa, Viola canina* ssp. *montana,* AD *Diphasium tristachyum.* Diese Gesellschaft wächst weiter im Binnenland, wo die atlantisch-subatlantischen Arten allmählich verschwinden, die kontinentalen zunehmen. Die Ginsterheiden sind hier **Ersatzgesellschaften** der Quercion roboris-Wälder Betulo-Quercetum petraeae und Vaccinio-Quercetum roboris.

11. Vaccinio-Callunetum, Anmoorige Hochheide; AD *Diphasium alpinum, Trichophorum cespitosum, Vaccinium uliginosum, Vaccinium vitis-idaea.* Eine Gesellschaft der niederschlagsreichen Gebirgslagen, auf leicht vernässenden, armen Böden Rohhumus bildend.

Zu **Verb. 4, Empetrion nigri**, Krähenbeer-Sandheiden:

12. Hieracio-Empetretum nigri (früher **Carici arenariae – E.n.**), Sandseggen-Krähenbeerheide. Diese weit gefaßte Zentralassoziation mit dem namengebenden Dünen-Habichtskraut *H. umbellatum* var. *linariifolium* und mit *Polypodium vulgare* an nordexponierten Hängen lebt auf den Friesischen Inseln als Folgegesellschaft von Kleingrasdünen oder Dünenweidengebüsch auf entkalkten, bereits befestigten Dünen an steilen Böschungen; sie ist derzeitiges Endglied

der Sukzession und damit der Xeroserie, doch kann – jedenfalls stellenweise – primärer Wald aufkommen (Westhoff 1991).

Die beiden Zwergsträucher, Besenheide und Krähenbeere, sind Arten von hohem Bauwert; sie ertragen begrenzte Sandüberwehungen, besonders letztere, zumal sich ihre niederliegenden Äste an den Knoten bewurzeln können. Im einzelnen schaffen diese **Schlüsselarten** unterschiedliche Mikrohabitate (Barkman 1979); denn *Calluna* wächst locker-struppig, läßt reichlich Strahlung in beiden Richtungen hindurch, dünne Schneedecken über Calluneten sind löcherig; umgekehrt wirkt das dichte *Empetrum*-Dach. Die isolationsbedingten mikroklimatischen Differenzen sind enorm, z. B. hinsichtlich der Häufigkeit von Bodenfrost; der Krytogamenunterwuchs und wohl auch die Fauna spiegeln dies wider.

Entstehung und Standortsökologie von Calluna-Heiden

Als bezeichnendes Glied der armen, atlantischen Altmoränenböden von hoher landschaftlicher Bedeutung sind die von *Calluna vulgaris* beherrschten (sub)atlantischen Heiden recht intensiv untersucht worden (zusammenfassende Darstellungen bei Tüxen 1968, Gimingham 1972, standortsökologische Messungen von Lache 1974). Die Folgerungen, welche für die praktische Behandlung zu ihrer Erhaltung, das „Management", gezogen wurden, stimmten gut überein. Die folgende Darstellung bezieht sich, wenn nicht anders vermerkt, auf das Genisto anglicae-Callunetum; die ganz andere Entwicklung der brandenburgischen Heiden stellt Knapp (1990) an einem historisch aufgearbeiteten Beispiel dar.

Diese Heide ist Ausdruck eines im Laufe von Jahrtausenden eingespielten **Wirtschaftssystems**. Die ursprünglichen bodensauren Birken-Eichenwälder und Buchen-Eichenwälder des Quercion robori-petraeae wurden mit Beginn der vorgeschichtlichen Besiedlung durch **Waldweide, Brand** und **Rodung** zunehmend aufgelockert; da sie, weitgehend aus Lichtholzarten aufgebaut, ohnehin schon eine lichtbedürftige Feldschicht hatten (s. S. 342), standen nach Entfernung der Baumschicht genügend Arten zur Verfügung, die eine Folgegesellschaft, eben die Heide, aufbauen konnten. Diese wurde auch fernerhin durch Haustiere, in historischer Zeit durch die genügsamen Heidschnucken, offen gehalten; sie fraßen die eingestreuten Gräser, Baumkeimlinge und die jungen Spitzen der *Calluna*-Pflanzen. Durch den Verbiß wurde der Austrieb junger und damit blühender Äste gefördert. Für Bienen bot sich reiche Tracht; so wurde die **Imkerei** ein wichtiger Erwerbszweig, war Honig vor der Einfuhr von Rohrzucker und der Produktion von Rübenzucker doch die einzige Zuckerquelle und das Bienenwachs der Rohstoff für die bronzezeitlichen Gußformen. So waren zugleich Bestäubung und Samenansatz gesichert. Da die einzelne Besenheide-Pflanze altert, indem ihre Seitenäste nach etwa 15 Jahren vom Zentrum her abzusterben beginnen, konnten gleichmäßig blühende Bestände nur gesichert werden, wenn der Mensch verjüngend eingriff. Dies geschah zuweilen durch Abbrennen; meist aber ließ es sich weit zweckmäßiger mit den Bedürfnissen der Ackerwirtschaft verbinden. Die alten Flächen wurden **geplaggt**, d. h. Soden mit den obersten Humuslagen abgeschält; diese dienten als Stallstreu und wurden dann, mit den Exkrementen der Haustiere angereichert, als **Dünger** auf die primär nährstoffarmen Sandäcker gebracht. Auf den geplaggten Flächen flogen *Calluna*-Samen an oder blieben liegen und bildeten, ein genügend feuchtes Jahr vorausgesetzt, dichten Jungwuchs. In Notzeiten konnte die

Heide sogar gemäht werden und als Viehfutter dienen. Wiewohl bewährt, stellte diese Nutzungsweise Raubbau am ursprünglichen Ökosystem dar, denn so wurden dauernd Ionen entzogen, ohne daß die Nachlieferung aus den ohnehin nährstoffarmen (silikatarmen) pleistozänen Sanden damit hätte Schritt halten können. Die geringe Stickstoffnachlieferung im Callunetum bewies LACHE (1974) auch experimentell.

Hinzu kommt, daß die Ericaceen schwer zersetzliche, an Fulvosäuren reiche Streu liefern und daher die Auswaschung von Kolloiden fördern. Dieser Vorgang ist klar aus den Profilen ablesbar: Während unter ursprünglichen Quercion-Wäldern niemals ein Podsol (Aschenboden) entsteht, vielmehr eine ganz charakteristische, durch feine oder kompakte braune Einwaschungsbänder ausgezeichnete podsolige Braunerde, ist das Genisto-Callunetum der **Podsol-Bildner** par excellence (s. TÜXEN 1957). Daß bestimmte Heidepflanzen tatsächlich und zwar im Verlauf weniger Jahrzehnte eine meßbare Bodenauswaschung hervorrufen können, zeigen die Messungen von GRUBB et al. (1969) (Abb. 49). Sie untersuchten eine in England als „chalk grassland" bekannte Vegetation aus Basi- und Azidophyten, die sich auf Verwitterungsboden von Kreidekalken mit Feuersteinknollen, oft mit Lößbeimengung, ansiedelt; unter *Calluna*- und *Ulex*-Sträuchern bekannten Alters fanden sie, daß nach 10–12 Jahren der pH-Wert von 5–6 auf 3,5–4,5 abgesenkt war. – Das Alter einer mächtigen Orterde- oder Ortsteinschicht läßt sich in glücklichen Fällen bestimmen, dann nämlich, wenn durch vorgeschichtliche Brandbestattungen eine kulturgeschichtliche Marke gesetzt ist. An der Brandstelle wurde der Ortstein durch entstehende Pottasche aufgelöst; nach der Bestattung schüttete man über dem Grab einen Sandhügel auf; darauf pflegte sich erneut Heide anzusiedeln und wiederum Ortstein zu bilden. Dieser hat folglich das Alter des Grabes.

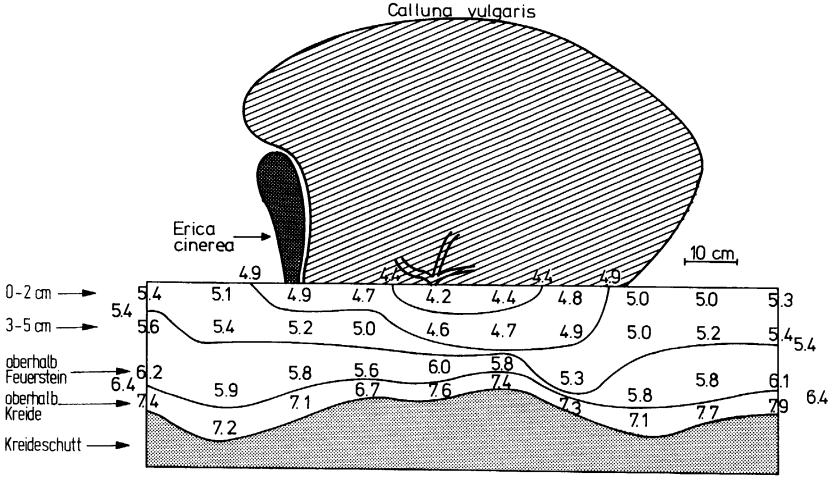


Abb. 49: Die ph-Werte unter einem 55 cm hohen Heidekrautstrauch beweisen Bodenversauerung. (Boden 2,5fach überhöht.) (Nach GRUBB et al. 1969.)

Der Entwicklungszyklus der Calluna-Heide

GIMINGHAM stellt ihn nach mehreren Arbeiten über *Calluna*-Heiden in Großbritannien folgendermaßen dar: Bei der Besiedlung einer offenen Fläche durchläuft die Besenheide zuerst eine Pionierphase von 6 bis 10 Jahren Dauer; hier ist der Konkurrenzdruck in der Phytozönose noch gering, die Zahl der Begleitarten hoch; auf dem offenen Boden können sich Kryptogamen ansiedeln. In der anschließenden Aufbauphase (in Schottland etwa 7. bis 15. Jahr) schließen sich die Bestände; schattenliebende Kleintiere leben unter dem geschlossenen Zwergstrauchdach mit seinem ausgeglichenen Mikroklima. Die Streuproduktion nimmt zu. Niederliegende Seitenäste bewurzeln sich, wo der Rohhumus feucht genug ist. In der Reifephase (nach ca. 14–25 Jahren) mit noch üppiger Blüte beginnen die Pflanzen zentral abzusterben; erste Lücken im Bestande brechen auf; andere Kleintiere dringen ein. In der Altersphase, die etwa mit 20–33 Jahren eintritt und bis Ende des 4. Jahrzehnts dauern kann, entstehen „räudig" aussehende, absterbende, wirtschaftlich wertlose *Calluna*-Bestände. Die größte Diversität an Tieren findet sich natürlich in Flächen, die aus verschieden alten Beständen aufgebaut sind, wo also die größte Zahl von Nischen möglich ist; die Charaktertiere Moorschneehuhn (in Schottland) und Birkhuhn (im friesisch-niedersächsischen Raum) bevorzugen solche Gebiete.

Ein mosaikartiges Muster der Heidevegetation kann – neben selbstverständlichen exogenen Ursachen – auch eine andere Biozönose-eigene, also **endogene** Ursache haben: episodischen Fraß des Heidekäfers *Lochmaea suturalis* (DE SMIDT 1977). Larven und Imago fressen ausschließlich an der Besenheide und können an feuchten, humosen und damit für ihre Ei-Entwicklung günstigen Standorten ganze Pflanzen zum Absterben bringen; in den Lücken siedeln sich Gräser oder Flechten an. *Calluna* verjüngt sich aus Samen und verdrängt diese dann im Laufe von 5 bis 10 Jahren. In diesen Zeitabständen pflegen auch *Lochmaea*-Ausbrüche zu erfolgen. Da sich jedoch auf den zuvor zerstörten Flächen erst wenig Streu angesammelt hat, entwickeln sich hier nur wenige Käfer; dank dieser Rückkoppelung bleiben diese Jungflächen verschont. Wenn die Lebensgemeinschaft als ganzes also auch stabil ist, so können kleinräumig doch durchaus instabile Verhältnisse herrschen.

Die synsystematische Gliederung als Spiegel von Standort und Entwicklung

Alle exogenen und endogenen Faktoren spiegeln sich in der Artenverbindung des Genisto-Callunetum wider und führen zu einer zunächst verwirrenden Vielzahl von Ausbildungen. Wie diese nach sauberer Analyse dennoch klar dargestellt und verstanden werden können, sei – zugleich als Modellfall – an dem Blockschema 20 demonstriert (TÜXEN & KAWAMURA 1975). Das Genisto-Callunetum in Nordwestdeutschland kann in zwei Einheiten gegliedert werden, die sich im **Nährstoffgehalt** ihrer Böden unterscheiden; diese Unterschiede sind primär, vom Muttergestein her gegeben. Auch die Ausgangsgesellschaften, artenarme Eichenwälder, waren verschieden, wie sich aus deren Bodenprofilen, die von Heide-Ortstein überlagert sind, ablesen läßt (TÜXEN 1957, 1968). Deutliche Unterschiede im **Wasserhaushalt** kommen in beiden **Subassoziationen** durch Wasserstau im Untergrund zustande, so daß sich jeweils eine Reine (Typische) und eine Glockenheide-**Variante** ergeben. An lückigen Stellen können sich über einige Jahre hin, aber **fluktuierend**, reichlich Flechten ansiedeln; diese endogenen **Subvarianten** entsprechen wahrscheinlich den Initial- und Degenerationsphasen GIMINGHAMS. In Küstennähe ist, wohl infolge höherer Luftfeuchte und

milderer Winter, die Krähenbeere in allen Syntaxa Glied der Feldschicht; *Empetrum nigrum* erfüllt damit die Forderung, die man an eine Differentialart einer **Rasse** stellt. Wenn die ganze Gesellschaft altert, weil großflächig keine Verjüngung mehr möglich ist, können sich Gehölze ansiedeln, welche zusammen mit *Deschampsia flexuosa* (= *Avenella f.*) und *Dicranum undulatum* ein als **Phase** bezeichnetes Entwicklungsstadium, hier die Degenerations- oder Abbauphase, kennzeichnen.

Unklar ist es noch, inwieweit N-haltige Immissionen, vor allem aus der nordwestdeutsch-niederländischen Massentierhaltung stammend, zu einer „Vergrasung" beitragen. Die Daten verschiedener Arbeitsgruppen sind, da unter verschiedenen Rahmenbedingungen gewonnen, nicht einheitlich. Mit Sicherheit findet mit dem Eintrag von NH_y-Stickstoff eine verstärkte N-Aufnahme durch die Pflanzen, die beiden Gegenspieler *Calluna* und *Deschampsia,* statt; damit pflegt erhöhte Anfälligkeit gegen Tierfraß und Kälte einherzugehen, die sich bei *Calluna* stärker auswirkt. Ob es zu (womöglich ungleich) erhöhter Biomasse-Produktion kommt, hängt erfahrungsgemäß davon ab, ob andere Faktoren, z. B. das Phosphatangebot, limitierend wirken. Sicher ist auch, daß *Calluna* auf Rohhumus schlechter keimt als *Deschampsia*, die ihrerseits große Polykormone aufbauen kann und dabei Rohhumus abbaut. Da Populationsschwankungen in Pflanzengesellschaften durchaus natürlich sind, ist bei einer generellen Prognose Vorsicht am Platze.

Heideschutz durch Heidepflege

Das Genisto-Callunetum ist eine durchaus anthropogene Gesellschaft; seine Gleichgewichtslage wird von einer Reihe heute überlebter Wirtschaftsmethoden bestimmt. In einem System der Gesellschaften nach dem Grad des menschlichen Einflusses kann die Sand-Ginsterheide als Musterbeipsiel einer **kulturbetonten Gesellschaft** gelten (s. u.). Solche bieten dem Naturschutz besondere Schwierigkeiten; dies stellt Buchwald (1984) an unserem Beispiel und unter Bezug auf die ganze Landschaft dar. Im Falle der Heide liegt der Schlüssel in der Kenntnis ihres Entwicklungszyklus. Auf Grund der oben dargestellten Befunde ergibt sich als **Bewirtschaftungsvorschlag** (Westhoff, Gimingham): Abbrennen von Flecken, die jeweils etwa einige Ar bis 2 Hektar groß sind, wobei die einzelnen Flächen nicht älter als 15 Jahre sein sollten; dann haben sich erst wenig Streu und Rohhumus angehäuft, und die Brandtemperatur bleibt niedrig. Die Samenproduktion aber ist dann bereits so groß, daß die Verjüngung gesichert ist. Die Brandzeit sollte Februar/März sein; denn dann sind noch viele Kleintiere im Boden geschützt, der feuchte Rohhumus fängt nicht Feuer und kann anschließend als Saatbett dienen. Bei anderen Heidetypen, z. B. feuchten bis anmoorigen Ausbildungen, muß das Management etwas modifiziert werden. Vor allem besteht an solchen Standorten die Gefahr, daß brandfeste Arten wie Pfeifengras und Adlerfarn zur Massenvermehrung gelangen. Überhaupt sollte man nie vergessen, daß eine bloße Zuordnung von Pflanzenbeständen zu „Heide", „Grünland" und ähnlichen Formationsbegriffen nicht nur für viele wissenschaftliche, sondern auch für praktische Zwecke viel zu ungenau ist; ohne gründliche Kenntnis des betreffenden Ökosystems, der syntaxonomisch klar gefaßten Gesellschaft, ihrer Tierwelt und dem Biotop sind Fehlurteile unvermeidbar.

BS 20

Pflanzensoziologische Gliederung der nordwestdeutschen Calluna-Heide																								
Einheit	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Zahl der Aufn.	11	17	4	5	16	8	1	–	6	11	10	4	67	52	26	12	7	4	6	4	21	10	12	2
Assoziation	*Genista anglica, Genista pilosa, Cuscuta epithymum, Dicranum spurium* Ökologie: durch Schafbeweidung, Plaggenhieb und Brand entstandene Extensivgesellschaft auf nährstoffarmen Böden im atlantischen Klima																							
Subassoziationen	*Danthonia decumbens, Carex pilulifera, Agrostis tenuis, Potentilla erecta;* auf anlehmigem Sand; Dauergesellschaft; Ersatzgesellschaft des Fago-Quercetum petraeae								*Cladonia chlorophaea, Cladonia uncialis, Cladonia gracilis, Cladonia sylvatica, Ptilidium ciliare, Hypogymnia physodes;* auf Sandböden; Dauergesellschaft; Ersatzgesellschaft des Betulo-Quercetum roboris														
Varianten	Reine Variante; Böden nicht staufeucht				*Erica tetralix, Molinia coerulea;* Böden staufeucht				Reine Variante; Böden nicht staufeucht								*Erica tetralix, Molinia coerulea;* auf staufeuchten Böden							
Subvarianten									Reine Subvariante in geschlossenen Beständen				*Cladonia mitis, Cornicularia aculeata;* aufgelichtete Bestände, fluktuierend				Reine Subvariante in geschlossenen Beständen				*Cladonia mitis, Cornicularia aculeata;* aufgelichtete Bestände, flukturierend			
Rasse			*Empetrum nigrum;* in Küstennähe			*Empetrum nigrum;* in Küstennähe				*Empetrum nigrum;* in Küstennähe				*Empetrum nigrum;* in Küstennähe				*Empetrum nigrum;* in Küstennähe				*Empetrum nigrum;* in Küstennähe		
Abbauphase *Pinus sylvestris j. Quercus robur j., Betula pendula j.* u.a.		*Pinus*-Gruppe		*Pinus*-Gruppe		*Pinus*-Gruppe				*Pinus*-Gruppe		*Pinus*-Gruppe		*Pinus*-Gruppe		*Pinus*-Gruppe	Phasen unscharf, zu wenig Aufnahmen vorliegend				*Pinus*-Gruppe		unscharf, zu wenige Aufnahmen	

Intensitätsstufen menschlicher Einwirkung: Hemerobie

Der anthropogene Charakter der Sandheiden wie der Heidelandschaften als ganzen mit den daraus folgenden Problemen legt es nahe, den menschlichen Einfluß grundsätzlich und vergleichend zu analysieren, sind doch so gut wie alle Vegetationstypen der Erde ihm unterworfen, freilich in höchst verschiedener Weise und mit ebenso verschiedenen Folgen. Man kann dennoch versuchen, die Stärke der menschlichen Wirkung auf Vegetation und Landschaft, den sog. **Hemerobiegrad**, skalierend zu erfassen. Für eine Reihung ist es dabei nicht gleichgültig, ob man in irreversibel (etwa durch Grundwasserabsenkung) veränderten Gebieten als „Nullpunkt" die ursprüngliche oder die (potentielle) natürliche Vegetation von heute wählt. (Erwägungen und Literatur dazu s. KOWARIK (1988).)

Es sind eine Reihe von Skalen vorgeschlagen worden, die sich auf Pflanzengesellschaften, Biozönosen, Ökosysteme oder Landschaften beziehen und 3 bis 8 Stufen umfassen (z. B. TÜXEN 1956, ELLENBERG 1963, WESTHOFF in BUCHWALD & ENGELHARDT 1968, SUKOPP 1972, MIYAWAKI & FUJIWARA 1975). Häufig werden die einzelnen Stufen heutzutage mit den Ausdrücken ahemerob (ohne menschlichen Einfluß) – oligohemerob – mesohemerob – schließlich polyhemerob (die Stufen sogar unterteilbar) bezeichnet. Daß für eine solche Skalierung je nach betrachtetem Vegetations- oder Ökosystemtyp, z. B. Feuchtvegetation, Wälder, Lebensraum Stadt, verschiedene Kriterien eingesetzt werden müssen, versteht sich; im kulturbetonten Bereich wird dabei der Neophytenanteil besonders berücksichtigt.

Tab. 18 gibt in systematisierter Weise Kriterien wieder, die ELLENBERG und WESTHOFF aufgestellt haben, um Intensitätsstufen zu beschreiben. Landschaften, in denen **naturbetonte Vegetation** vorherrscht (Stufe I–IV), können als **Natur-** oder **Fast-Naturlandschaften** bezeichnet werden, Stufe V entspricht einer **Halbkulturlandschaft,** die Stufen VI–VIII charakterisieren **Kulturlandschaften.** In Stufe V gehören **Ersatzgesellschaften** 1. Grades, in VI solche 2. und 3. Grades, in VII solche 3. und 4. Grades. Stufe I und II bezeichnen *„natural ecosystems"*, III–VI *„man-influenced ecosystems"*, VII und VIII *„man-made ecosystems"*.

36. Klasse: Cetrario-Loiseleurietea, Arktisch-alpine Windheiden

Diese holarktische Klasse (noch immer ohne gültige Erstbeschreibung und nicht allgemein anerkannt) hat ihren Verbreitungsschwerpunkt in der Subarktis und den von ihr ausstrahlenden Gebirgszügen des Nordens; doch wurden auch in den Alpen schon früh ähnliche Assoziationen erkannt, allerdings den Vaccinio-Piceetea zugeordnet; zur Zeit stellen die meisten Autoren sie mit der zwar ebenfalls saure Substrate besiedelnden, aber mikroklimatisch gegensätzlichen Rostalpenrosen-Vegetation zusammen in eine Klasse, **Loiseleurio-Vaccinietea** genannt. Sie sind an saure Böden und damit überwiegend an Silikatgestein gebunden. Die deutsche Bezeichnung **„Windheiden"** bringt entscheidende floristische und ökologische Züge zum Ausdruck: Die charakteristischen und zugleich oft dominierenden Arten gehören der Ordnung *Ericales* (mit den *Ericaceae, Empetraceae* und *Diapensiaceae*) an: *Loiseleuria procumbens, Empetrum hermaphroditum, Diapensia lapponica,* ferner *Betula nana;* dazu kommt die als „Windflechten" bekannte Gruppe: *Alectoria ochroleuca, Cetraria cucullata, Cetraria nivalis, Cornicularia divergens, Thamnolia vermicularis.* Der Standort wird

Tab 18: Indirekte und direkte menschliche Einwirkungen auf Biozönosen.

Stufenbezeichnungen ELLENBERGS / **Kriterien**	**naturbetont**				**kulturbetont**			
	I unberührt	II natürlich besser: ursprünglich	III naturnah	IV bedingt naturnah	V bedingt naturfern	VI naturfern	VII naturfremd	VIII künstlich
a) Entzug von Biomasse (Ernte, Jagd)	–	(+)	(+)	+	+	+,++	+,++	++
b) Änderung der Häufigkeit einzelner Arten am Wuchsort	–	(+)	+	+	++	++	++	++
c) Änderung des Lebensformen-spektrums am Wuchsort, Arten einheimisch	–	–	–	(+)	+	++	++	++
d) Schaffung neuer Standortstypen	–	–	–	–	–,+	+	++	++
e) Einbringen von Adventiv- oder Kulturpflanzen	–	–	–	–	–	+	++	++
Beispiele:	Felsspalten-ges. im Hochge-birge	Urwälder ohne Groß-raubtiere, Hochmoore	Salzwiesen, eutraphente Wasser-pflanzenges.	Nieder-, Hude-wälder	Heiden, Halb-trocken-rasen	Fettwiesen, Kultur-weiden	Ackerfluren, Ruderalges., Douglasien-forsten	kein Bio-zönosen-charakter, reine Kunst-bestände

– findet nicht statt, (+) findet statt in unbedeutendem Ausmaß, + in bedeutendem Ausmaß, ++ in sehr bedeutendem Ausmaß

durch den Wind geprägt; entscheidend ist die Wirkung der Winterstürme, welche die Wuchsorte jeweils rasch schneefrei blasen. Die Pflanzen haben also zwar eine lange **Aperzeit**, sind aber auch den Wintertemperaturen, die in diesen Lagen leicht –20 °C unterschreiten können, voll ausgesetzt. Die Pflanzen und die Pflanzengesellschaften der Windheiden werden oft als **chionophob**, Schnee-meidend, bezeichnet; wie sie sich unter einer Schneedecke verhalten, ist nicht untersucht worden, sie sollten daher korrekterweise vorerst nur als achionophytisch (s. S. 31) eingestuft werden.

Die Cetrario-Loiseleurietea sind **Naturheiden** der unteren alpinen Stufe. Wo sie infolge von Rodungen im Waldgrenzbereich tiefer hinabsteigen konnten, ist die Wiederbesiedlung ihrer Stand- und Wuchsorte durch Bäume wegen der Gefahr der Frosttrocknis schwer und erst dann möglich, wenn an günstigeren Stellen in der Umgebung Gehölze Windschutz leisten (vgl. dazu die Untersuchungen der Forstl. BVA Wien 1967). Meist bilden die Windheiden mit schneereicheren Gesellschaften ein Mosaik. Im Hohen Norden sind sie noch eher landschaftsbestimmend-großflächig entwickelt als in den Alpen, wo sie Grate und Kanten, eben „Windecken" besiedeln und darin den Carici-Kobresietea entsprechen. Die geringeren Schneemengen und die vom Inlandeis stärker abgeschliffenen Formen sind gewiß ursächlich beteiligt; möglicherweise spielt auch die stärkere Einstrahlung in den Alpen eine Rolle, denn der Schnee sollte dort leichter verharschen und dadurch festgelegt werden.

Diesen Bedingungen sind nur äußerst frostharte Arten gewachsen, wie es die „Innsbrucker Schule" durch ihre Untersuchungen zur Kälteresistenz auch experimentell beweisen konnte (Zusammenfassung Larcher 1977). Nicht von ungefähr sind so gut wie alle Arten wintergrün und damit bei Temperaturen über dem Gefrierpunkt rasch assimilationsfähig. Für die Flechten gelten diese ökologischen Eigenarten in erhöhtem Maße; hinsichtlich ihrer **Frosthärte** sind sie sogar „überdimensioniert", wie die Ergebnisse von Kappen & Lange (1972) zeigen, die nicht einmal an den Windflechten gewonnen wurden, sondern an einer Reihe von Arten wintermilderer Standorte. Temperaturen von –196 °C werden, selbst in eingequollenem Zustand, ertragen; einige Stunden nach dem Auftauen springt die Photosynthese bereits wieder an. Diese ist allgemein bis –5 °C möglich, bei manchen Arten sogar bis –24 °C. Nimmt man an, daß ähnliche Werte auch für Windflechten gelten, so wird deren Eignung für kalte Aperstandorte einsichtig.

Gamsheideteppiche sind sehr empfindlich gegen selbst kleinflächige Verletzungen, wie sie gerade auf Buckeln leicht durch Tritt und Skikantenschliff entstehen; die Wunde kann sich spontan ausweiten. Die Ursachen dafür klärte Körner (1980): Im geschlossenen *Loiseleuria*-Bestand herrscht – so paradox es erscheint – ziemliche Windruhe und hohe Luftfeuchtigkeit; wird dies interne Mikroklima vernichtet, reagiert die Pflanze zunächst mit Spaltenschluß und erleidet die Folgen gehemmten Gaswechsels. Sie kann sogar vertrocknen (Grabherr mdl.).

Einige Assoziationen:

1. **Cetrario-Loiseleurietum**, Gamsheideteppich; AC *Arctostaphylos alpinus, Loiseleuria procumbens* (opt.). An windgefegten Standorten der Alpen; unter Extrembedingungen fast nur noch aus Flechten aufgebaut.
2. **Vaccinio uliginosi-Empetretum hermaphroditi,** Rauschbeeren-Krähenbeerheide; AC *Empetrum hermaphroditum* (opt.). Weniger windexponiert als die vorige Assoziation, aber länger schneefrei als die *Rhododendron*-Gesellschaften (s. S. 328).

37. Klasse: Oxycocco-Sphagnetea, Hochmoorbultgesellschaften und Heidemoore

Grundbegriffe

Der schwedische Geobotaniker DU RIETZ definierte (1954) ein Moor als „jede in der Natur abgegrenzte Einheit von (wenigstens großenteils) torfbildender Vegetation auf (wenigsten zeitweise) nassen Torfböden und mit einer Reihe für diese charakteristischen Arten, zusammen mit dem von dieser Vegetation seit dem Beginn der Torfbildung abgelagerten Torfe". (Obacht ist beim Studium nicht-botanischer Schriften geboten, da „Moor" zuweilen bloß „Torflagerstätte" oder auch „Boden mit > 75 % organischer Substanz" bedeutet). Zur Anhäufung unzersetzter Vegetationsreste, eben von Torf, kommt es, weil unter zeitweiliger Wasserbedeckung infolge Sauerstoffmangels weniger Humus zersetzt als nachgebildet wird.

Je mächtiger die Torfdecke, desto eher ist eine gewisse Unabhängigkeit vom geologischen Untergrund gegeben. Danach hat man die beiden Hauptmoortypen zu unterscheiden: **Nieder- und Hochmoore.** Während bei dünner Torfdecke das sie durchtränkende Wasser noch mit dem ionenliefernden Mineralboden in Kontakt tritt, wird dieser Stoffaustausch bei großer Torfmächtigkeit schließlich unterbrochen, es sei denn, es erfolge ein seitlicher Zustrom von mineralbodenbeeinflußtem Wasser. Ist dies nicht der Fall, so muß schließlich die Vegetation ihren Wasser- und Ionenhaushalt allein aus Niederschlägen und Flugstaub, der u. a. auch Pollenkörner enthält, bestreiten; sie ist nicht mehr **minerotraphent**, sondern **ombrotraphent** und damit auch extrem **oligotraphent**. Ehe **Ombrotrophie** zustandekommt, muß also ein Stadium der **Minerotrophie** durchlaufen worden sein (s. Abb. 50).

Hochmoore im strengen Sinne sind solche Moore oder Moorteile, die rein ombrotroph sind; sie können auch Regenwassermoore (engl. bog, schwed. mosse) genannt werden; aber auch Moore, die aus einem ombrotrophen Kern mit einem minerotrophen Rand aufgebaut sind, bezeichnet man als Hochmoore. **Niedermoore** (engl. fen, schwed. kärr) sind minerotrophe Moorteile.

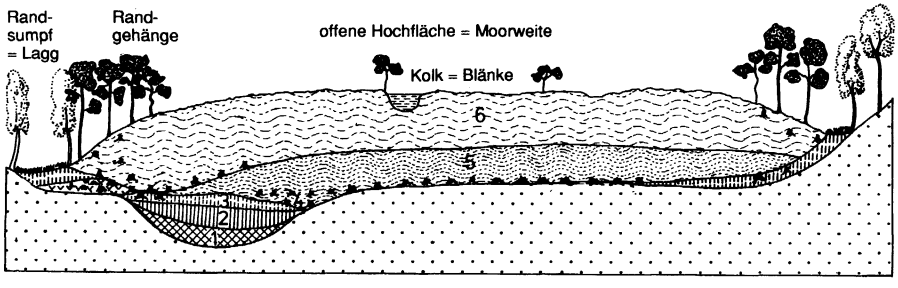


Abb. 50: Schematischer Schnitt durch ein mitteleuropäisches Hochmoor. Aus den Schichten des Untergrundes ist zu folgern, daß es zum Teil über einem verlandeten See, zum Teil durch Versumpfung eines Waldes auf nährstoffarmem Mineralboden (punktiert) entstanden ist. **1** = Mudde, **2** = Schilftorf, **3** = Seggentorf, **4** = Waldtorf, **5** = älterer, **6** = jüngerer Spagnumtorf. (Abb. von FIRBAS in STRASBURGER, ergänzt.)

Die **Oberfläche** eines lebenden Hochmoores ist in sich gegliedert: Die waldlose Hochfläche, die **Moorweite**, geht in ein **Randgehänge** über, welches in eine ringförmige Senke, das **Lagg**, abfällt (s. Abb. 50). Die Hochfläche selbst ist oft in buckelige Erhebungen, die **Bulte**, und unregelmäßig geformte Mulden, die **Schlenken**, gegliedert. Oft liegen dazwischen mehr oder weniger ebene Partien, die man nicht ungezwungen dem einen oder anderen Element zuordnen kann; dafür werden in der nordeuropäischen Literatur zusätzlich die Ausdrücke Teppichhorizont oder -niveau für den an Kryptogamen reichen niedrigeren, Rasenhorizont oder -niveau für den von Cyperaceen geprägten höheren Zwischenbereich benutzt (Übersetzung und Erläuterung s. Dierssen (1996)). Sie können im übrigen auch für Niedermoore gebraucht werden. Diese Differenzierungen liegen im Dezimeter- bis Meterbereich, wie es einige Abbildungen bei Overbeck (1975) und die Abb. 51a, b zeigen. Kartierbar sind daher allenfalls Mosaikkomplexe; man vergleiche dazu die eindrucksvollen Karten (1:2000) des Sonnenberger Moores im Harz von Jensen (1961).

Aktuelle, auch technisch, aber nicht so sehr vegetationskundlich ausgerichtete Handbuch-Information zur „Moor- und Torfkunde" findet man bei Göttlich (Hrsg., 1990). Eine einführende und zugleich umfassende Besprechung der Entstehung, Typologie, Ökologie und Verbreitung der Hochmoore gab Overbeck (1975); aus der ins Einzelne gehenden Darstellung speziell der nordwestdeutschen Moore wird deren hohe Be-



Abb. 51: Verschieden strukturierte Hochmoorflächen.
a: Hohe; daher angetrocknete Bulte, deren Krone schon von *Polytrichum strictum* besiedelt ist; dazwischen sommerlich austrocknende Schlenken mit nacktem Torf: dazwischen ein an Cyperaceen reicher sog. Rasen-Horizont. Hinter einem nur schmalen Streifen von Moorkiefernwald stockt, schon auf Mineralboden, gutwüchsiger Fichtenwald. – Hinterzartener Moor/Schwarzwald, Nov. 1997.

deutung für die Entschlüsselung der Klima-, Vegetations- und Siedlungsgeschichte deutlich. Aber auch ohne um diese Zusammenhänge zu wissen, empfindet wohl jeder Mensch die Eigenart dieses bei uns dahinschwindenden Lebensraumes.

Der Extremstandort Hochmoor

Es sind keine Arten bekannt, die ausschließlich an Hochmoore gebunden wären, wohl aber solche, die dort ihren Verbreitungsschwerpunkt besitzen: es sind die Charakterarten der Oxycocco-Sphagnetea. Niedermoore dagegen haben eine Fülle eigener Pflanzenarten aufzuweisen, so fast alle Kennarten der Scheuchzerio-Caricetea (s. S. 175). Diese klingen jeweils im Grenzgürtel zu den ombrotrophen Moorteilen hin aus, die Linie ihres äußersten Vorkommens wird *exclusive fen plant limit* oder **Mineralbodenwasserzeiger-Grenze** genannt. Schon ehe sie, vom Moorrand her, erreicht ist, sind nur noch wenige der anspruchsvolleren Niedermoorarten in die *physiognomisch* bereits hochmoorartige Pflanzendecke eingesprengt (z. B. *Carex lasiocarpa, Potentilla palustris, Menyanthes trifoliata, Molinia coerulea*); solche Moorteile pflegt man ebenfalls häufig in nicht ganz korrekter Weise als Hochmoor zu bezeichnen; besser ist es, hier von **Übergangsmooren** (nicht Zwischenmooren, einem obsoleten



b: Große Schlenke mit optimal entwickeltem Scheuchzerietum palustris; die *Sphagnum magellanicum*-Bulte sind randlich nur schwach entwickelt; wo sie höher sind, siedelten sich krüppelig wachsende Moorkiefern *(Pinus rotundata)* an. Ein geschlossener Moorkiefernwald (Vaccinio-Pinetum rotundatae) bildet einen marginalen Ring. – Horbacher Moor/Südschwarzwald, Mai 1997.

Begriff und Ausdruck) zu sprechen. Da für die syntaxonomische Gliederung nicht einzelne Arten maßgebend sind, sondern die gesamte Artenverbindung entscheidet, entspricht die begriffliche und reale Grenze von Oxycocco-Sphagnetea gegen Caricetea nigrae nicht exakt der von Hoch- gegen Niedermoor, sondern sie ist etwas ins Niedermoor verschoben; die ein wenig nährstoffreicheren Partien erscheinen dann als Subassoziationen und Varianten.

Die ökologische Gruppe der Mineralbodenwasserzeiger ist am besten für Schweden ausgearbeitet; JENSEN (1961) hat sie für den Harz geprüft und dort bestätigen können. Doch ist sicher, daß man zwischen absolut und nur gebietsweise gültigen Mineralbodenwasserzeigern (z. B. *Eriophorum angustifolium* in Südskandinavien) zu unterscheiden hat. Dieser Befund weist bereits darauf hin, daß in der Natur weitere Faktoren eine vegetationsbestimmende Rolle spielen, z. B. Staubzufuhr. Gerade die feine Ansprache von Moorpflanzen auf Nährstoffzufuhr läßt erwarten, daß man heutzutage die Folgen von unbezweifelbaren Stickstoff-Immissionen fände; solche Änderungen ließen sich indessen bisher nicht nachweisen (s. z. B. JENSEN 1987). Aber auch mitten im ombrotrophen Bereich können entlang von Rüllen, in denen überschüssiges Wasser rasch abfließt, anspruchsvolle Arten leben; vermutlich werden hier in stärkerem Maße Ionen abgefangen.

Außer dem Nährstoffhaushalt weicht auch der **Strahlungshaushalt** des Biotops Hochmoor vom üblichen ab: Bei Einstrahlung erhitzt sich dunkler, vor allem trockener Torf stark; nachts ist die Ausstrahlung und damit Abkühlung besonders hoch; dazu kann seitliche Kaltluft auch in Wald-umstandene Moore einfließen. Selbst im August maß HÖLZER (1977) z. B. in einem Schwarzwälder Moor in 1000 m Seehöhe frühmorgens 0 °C, am Mittag darauf aber 45 °C. Im Juli gab es Reif und vereiste Schlenken!

Bau und Lebensweise der Sphagnen und ihre Bedeutung für das Hochmoor

Um Entstehung und Haushalt der Hochmoore zu verstehen, muß man sich gründlich mit den Massen-Torfbildnern und damit Schlüsselarten vertraut machen, den Torf- oder Bleichmoosen, der Gattung *Sphagnum*. Ein Bestand von *Sphagnum*-Pflanzen stellt ein schwammartiges **Kapillarsystem** dar (s. Lehrbücher der Systematischen Botanik), das nach einer Trockenperiode von Luft, nach Regen aber von Wasser erfüllt ist. Die „Moosblättchen" bestehen zum überwiegenden Teil aus abgestorbenen, oft spiralig versteiften und sogar mit groben Poren versehenen Zellen, Hyalozyten, mit Wasserspeicherfunktion, zwischen denen, volumenmäßig zurücktretend, assimilierende Chlorozyten liegen. Die „Stämmchen" sind von einem Zylinder toter Speicherzellen umkleidet. Kapillarräume entstehen auch zwischen den meist hohlen „Blättchen" und ihrem „Ast" sowie zwischen den polstrig-gedrängt wachsenden ganzen Pflanzen. Die daraus resultierende Wasserspeicherkapazität ist artspezifisch und beträgt für *S. magellanicum (= S. medium)* das 21–25fache des Trockengewichts, für *S. recurvum* das 14–18fache (rund 20 bzw. 10g/100 ccm, s. OVERBECK 1975).

Eine Regulationsmöglichkeit der Wasserabgabe besteht bei diesen Thallophyten natürlich nicht. Da die Evaporation in Hochmooren an warmen Strahlungstagen etwa der in Trockenrasen entspricht (FIRBAS 1931), ist es verständlich, daß Hochmoore an relativ niederschlagsreiche und evaporationsschwache Gebiete gebunden sind (s. u.). – Die „Schwammstruktur" einerseits und die Dichte infolge stärkerer Zersetzung andererseits bewirken, daß *Sphagnum*-Rasen und aus ihnen entstandener Torf wenig wasserdurchlässig und damit wenig durchsickerbar sind; der mooreigene Grundwasserspiegel kann daher kleinflächig wechseln.

Die anhaltende Durchtränkung bewirkt Luftabschluß der tieferen Schichten und entsprechende **Sauerstoffarmut**. Unter anaeroben Verhältnissen wird zunächst die ohnehin nur geringe Eiweißmenge abgebaut; Gasblasen aus Methan, die beim Tritt in Schlenken aufsteigen, und der Geruch nach H_2S machen dies sinnfällig. Tiefwurzler können hier nicht existieren. Die Abnahme an Sauerstoff und die relative Anreicherung an Kohlenstoff und Wasserstoff stellen das erste Stadium der Inkohlung dar; Torflager, wenn auch nicht aus Sphagnen, sondern überwiegend aus Kormophyten aufgebaut, waren Voraussetzung für die Bildung von Braun- und später Steinkohle unter Druck über Jahrmillionen hin. Im Torf erhalten sich nicht nur bekanntlich schwer zersetzliche Polymere wie Lignin (und damit Holz) und Sporopollenin (und damit das äußere Sporoderm, Exospor, Exine) von Farnsporen und Pollenkörnern, sondern in geringerem Maße auch Zellulose. Die Zellwände der Sphagnen sind übrigens schwerer zersetzbar, als es reinen Zellulose-Pektin-Wänden entsprechen würde. So lassen sich die *Sphagnum*-Arten, die den jeweiligen Torf gebildet haben, bei geringeren Zersetzungsgraden nach dem Zellnetz identifizieren. Moore sind daher die besten **„Archive" der nacheiszeitlichen Vegetationsgeschichte**.

Daß die Bleichmoose gerade für den extrem nährstoffarmen Standort Hochmoor so geeignet sind, beruht ferner auf einer weiteren Eigenart im Chemismus ihrer Zellwände: Infolge eines hohen Anteils an Polyuronsäuren wirken die Wände als **Kationenaustauscher**. Man wird sie als „Nährstoff-Fangorgan" und damit als ökologische Anpassung werten dürfen. Kationen, die mit Staub und Niederschlägen auf das Moor gelangen, werden rasch gegen Protonen eingetauscht, welche ihrerseits das Substrat ansäuern; dabei stellt sich ein physikalisch bestimmtes Gleichgewicht zwischen Lösung und Zellwand ein. Die Pflanze kann diese locker gebundenen basischen Kationen allmählich gegen eigene Protonen eintauschen und aktiv, entgegen dem Konzentrationsgefälle, aufnehmen. Dabei wird der „Austauscher regeneriert". Der Kationengehalt des von Moosen abgepreßten Wassers kann daher stark schwanken und vom „Standortswasser" abweichen. Die Azidität des Hochmoores bleibt hoch; pH-Werte von 3–4 sind normal.

Das **Wachstum** der Sphagnen ist dank dieser Anpassungen erstaunlich groß: Der Längenzuwachs ist artspezifisch verschieden und kann von wenigen cm (bei den bultbildenden Sphagnen wie *S. medium*) bis zu etwa 50 cm/Jahr in Schlenken reichen (s. dazu Dierssen & Dierssen 1984). Solche locker und gut durchlichtet wachsenden Schlenkenpflanzen (z. B. *S. recurvum*) sinken auf die Seite und schieben sich so über seitliche Konkurrenten. Das Wachstum einer Hochmooroberfläche kann man auf jährlich 2–10 cm schätzen. Da die toten Pflanzenteile später zusammengepreßt werden, sind freilich für die Bildung von 1 cm Torf größenordnungsmäßig 10–20 Jahre anzusetzen (z. B. Casparie 1969, mit Radiokarbondatierung). Diese positive Stoffbilanz wird nach Entwässerung infolge von Torfzersetzung bei Durchlüftung negativ.

Die kormophytischen Hochmoorbewohner

Die Zahl der Pflanzen, die sich unter diesen ungünstigen standörtlichen Verhältnissen und zudem der scharfen Konkurrenz der raschwüchsigen Sphagnen halten können, ist gering. Unter den sonstigen Hochmoorarten befinden sich neben Moosen, die als „Lückenbüßer" zwischen Sphagnen auftreten, und Flechten, die sich vor allem auf hohen und trockenen Bulten ansiedeln können, überwiegend Ericaceen (*Andromeda, Chamaedaphne, Ledum, Oxycoccus, Vaccinium,* in Nordamerika *Kalmia*), Vertreter einer Familie also, die in ihrer Mykorrhiza ein Analogon zum Austauschermechanismus

der Sphagnen besitzt. Auch der einzige, wenn auch nur ausnahmsweise, im Hochmoor lebende europäische Pteridophyt, *Lycopodiella inundata,* gehört zu den ganz wenigen Arten seiner Abteilung, bei denen der Sporophyt eine Mykorrhiza bildet. Zu den Ericaceen treten Insectivore, welche durch Tierfang geringe Mengen zusätzlicher N-Verbindungen beziehen, die allerdings offenbar nicht dem allgemeinen N-Stoffwechsel zugeführt werden, sondern als spezielle Aminosäuren wichtig sind: die kosmopolitische Gattung *Drosera*, in Nordamerika dazu die Gattung *Sarracenia*, in Hochmoorkolken *Utricularia*. Die kormophytische Hochmoorflora ähnelt in ihrer physiognomischen Kargheit manchen Xerophyten; der anatomische Befund bestätigt diese **Xeromorphie** der Hochmoorpflanzen (Firbas 1931): Sklerenchymreichtum, stark ausgebildetes Leitgewebesystem, große Zahl an Stomata. Die ursprüngliche Hypothese besagte, der Hochmoortorf sei ein „physiologisch trockenes" Substrat, weil entweder Humussäuren oder niedrige Temperaturen die Wasseraufnahme hemmen könnten. Beides erwies sich als unzutreffend; gerade Hochmoorpflanzen nehmen noch bei Temperaturen wenig über 0 °C ungehindert Wasser auf (Firbas 1931). Zur Erklärung muß man zwei andere Befunde heranziehen: 1. Hochmoore sind tatsächlich physikalisch trocken, wenn infolge intensiver Einstrahlung die oberste Torfschicht ausgetrocknet ist (die Pflanzen sind ja Flachwurzler) und die Saugkraft der Atmosphäre hoch ist. Die Xeromorphien haben also durchaus Anpassungswert. 2. Es ließ sich durch Kulturversuche – u. a. an Hochmoorpflanzen – schon von Müller-Stoll (1947) zeigen, daß Stickstoffmangel zu schärferer Ausprägung xeromorpher Merkmale führt. Ob dieser physiologischen Reaktion der Wert einer Anpassung auch an nicht-xerischen Standorten zukommt, ist zweifelhaft.

Lebende, d. h. wachsende Hochmoore sind baumfeindlich; selbst die Moor-Bergkiefer (*Pinus rotundata*) als äußerster Vorposten erreicht hier die Grenzen der Lebensfähigkeit. Sie kann, ohnehin durch Nährstoffmangel geschwächt, innerhalb weniger Tage von dem Borkenkäfer *Pityogenes bistridentatus* getötet werden, dem sie an anderen Standorten, auch auf entwässertem Moor, leicht widersteht. Der Käfer ist damit im Schwarzwald und im Alpenvorland Leitart einer Käferzönose in Moorkiefern, die intakte Hoch- oder Übergangsmoore anzeigt (Gerken 1983).

Das Bult-Schlenken-System – ein „Regenerationskomplex"?

Die Oberfläche von Hochmooren pflegt in kontinentalen Gebieten sehr ausgeprägt in Bulte und Schlenken gegliedert zu sein; im atlantischen Raum ist dieses Relief weniger bis gar nicht deutlich; hier gibt es oft teppichartige Überzüge von Torf: *blanket bogs*, terrainbedeckende oder Decken-Hochmoore. Es war lange Zeit üblich, das mit der Morphologie verknüpfte Gesellschaftsmuster als Regenerationskomplex zu bezeichnen. Dahinter stand die Vorstellung, in Schlenken, die ja im ganzen feuchter sind als Bulten, wüchsen die Torfmoose rascher; daher sollten sich hier nach einigen Jahrzehnten Bulte aufwölben. Die alten Bulte aber sollten sich eindellen, weil sie so hoch über das Niveau des mooreigenen Wasserspiegels hinausgewachsen wären, daß kein weiteres Torfwachstum, sondern Zersetzung der höchsten Torfmoosschichten erfolgen sollte; aus den Löchern sollten Schlenken entstehen. In der Tat lassen sich manche Beobachtungen in diesem Sinne auswerten: Kümmernde Halme der Schlenkenart *Scheuchzeria palustris* in Bulten (als „Relikt"), Einsacken von flechtenreichen Bultkronen, übergreifendes Wachstum von *Sphagnum recurvum* über das Tiefschlenkenmoos *Sphagnum cuspidatum.* Vorsicht anläßlich der Interpretation von Zuständen als Entwicklungsphasen ist jedoch geboten; auch darf man nicht aus kurzfristigen

floristischen Änderungen auf säkulare Prozesse schließen. Eine klare Entscheidung für oder gegen das Regenerationswachstum bietet die Torfsequenz an einer Stichwand oder im Bohrkern. Diese aber spricht in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle gegen die **Regenerationshypothese**. Casparie (1969) fand in gründlichen Untersuchungen in Holland eine über Jahrhunderte währende Stabilität des „Naß-Trocken-Mosaiks" und folgert: „Das stratigraphische Bild, aber auch die pollenanalytischen und rhizopodenanalytischen Befunde weisen darauf hin, daß von zyklischen Sukzessionen beim Moorwachstum keine Rede sein kann".

Messungen und Beobachtungen von Overbeck & Happach (s. Abb. 52) bieten eine gute Erklärung für diese Konstanz: Die Wasserspeicherkraft pro Volumeneinheit ist nämlich bei Bultsphagnen höher als bei Schlenkensphagnen; daher beginnt die Wachstumshemmung in Trockenperioden wider Erwarten in den Schlenken. Dieser Befund erklärt auch, daß im atlantischen Gebiet, wo solche Trockenperioden selten sind, Bulte schlecht ausgeprägt sind, in kontinentalem aber leicht ½ m erreichen.

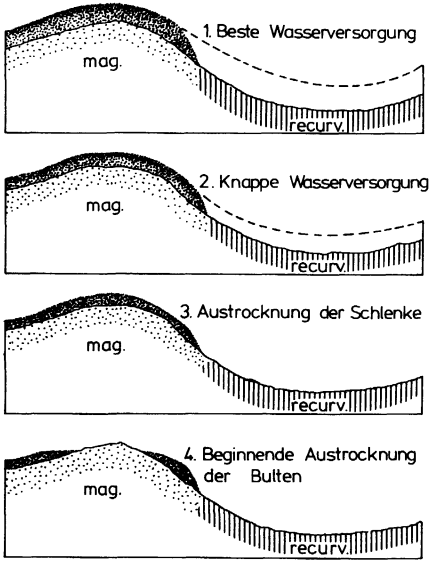


Abb. 52: Wachstum eines *Sphagnum magellanicum*-Bults ( ) und einer angrenzenden *Sphagnum recurvum*-Schlenke ( ) bei allmählicher Austrocknung des Moores (schematische Darstellung). Bei bester Wasserversorgung hat das Schlenkenmoos den stärkeren Zuwachs (----); er geht bei Verknappung rasch zurück, während der des Bultmooses ( ) nur wenig nachläßt. (Nach Overbeck & Happach 1957 aus Overbeck 1975.)

Dies bedeutet nicht, daß jeglicher Gesellschaftswechsel ausgeschlossen wäre! Ganz abgesehen von künstlicher Entwässerung und Anlage von Torfstichen, die später wieder verlanden, können z. B. bei starken Regengüssen Erosionsschlenken entstehen; Einschneiden von Bächen führt zum Absinken des Grundwasserspiegels; das allgemeine Emporwachsen bewirkt schließlich Stillstand des Torfwachstums und ermög-

licht außerhalb der atlantischen Region die Entwicklung von Moorkiefernwäldern (s. S. 336).

Fragen der Entstehung, Zerstörung und Regeneration von Hochmooren

Hochmoore können durch Wachstum von anderen *Sphagnum*-Arten über Verlandungsniedermooren aus ehemaligen Seen (Abb. 50) oder auch über versumpftem mineralischem Untergrund aus Heidemooren oder bodensauren Wäldern entstehen. Der Nachweis der Sukzession ist aus der Beschaffenheit des Torfes im Profil zu führen. Schöne Beispiele bringt GROSSE-BRAUCKMANN (1968); ihm gelang es, 70 Arten aus Großresten im Torf zu identifizieren und so die Entwicklungsgeschichte einzelner Moore zu belegen.

Aus der Verbreitung der Regenwassermoore in Europa lassen sich die notwendigen klimatischen Voraussetzungen erschließen: ein breiter Gürtel zieht sich vom außerarktischen Nordrußland (Südgrenze etwa bei Moskau) über Südfinnland, das Baltikum, Südschweden, Dänemark, Nordwestdeutschland, nach England und Irland mit Exklaven in den deutschen Mittelgebirgen. Niederschlagsreiches, kühles Klima, allgemein als boreal-montan oder subatlantisch zu skizzieren, ist für eine gute Entwicklung nötig. In Schleswig-Holstein kommen z. B. nur Gegenden mit über 700 mm Jahresniederschlag in Betracht, im Schwarzwald sind es Lagen mit über 1000 mm an mindestens 150 Regentagen. Gebietsweise sind es freilich morphologisch und floristisch verschiedene Typen von Mooren.

Im 18. und 19. Jahrhundert gehörte es zu den großen Kulturleistungen im nordwestdeutschen Küstengebiet, die „schauerlichen" Hochmoore, von denen allein das Bourtanger Moor rund 3000 km^2 groß war, zu entwässern und mit oder ohne Torfabbau der landwirtschaftlichen Nutzung zuzuführen. Heute wird die „Ressource Torf" großflächig industriell abgebaut, dies mit einem völlig anderen Effekt, als ihn die Kleintorfstiche der Moorbauern hatten; mit diesem war lokal eine in ihrer Weise biologisch wertvolle Diversitätssteigerung verbunden, wie man jetzt noch beobachten oder erschließen kann. Im ehemals moorreichsten Gebiet Deutschlands, dem niedersächsischen Flachland, gibt es heute zwar noch reichlich **Torflagerstätten**, aber kein intaktes Hochmoor mehr. So begann man in den letzten Jahren mit Versuchen, für diese so hochspezialisierte und empfindliche Lebensgemeinschaft Standortsbedingungen zu schaffen, unter denen sie vielleicht wieder aufleben kann (EIGNER & SCHMATZLER 1980; viele Artikel in der Zeitschrift Telma). Es kommen dafür nur solche Moorgebiete in Frage, die eine Schutzzone von mindestens 30–80 m gegen Mineralbodenwasser besitzen. Es müssen, um den mooreigenen Wasserspiegel anzuheben, Gräben und Schlitzdränagen mit Torfsoden, Plastikfolien und Holz verstopft werden; stark transpirierende Bäume werden geschlagen. So läßt sich zunächst eine sog. **Renaturierung** erreichen, d. h. es kann immerhin eine biologische Bereicherung, z. B. um Sumpfgelände als Watvogel-Biotop, zustandekommen. Ob eine eigentliche **Hochmoor-Regeneration**, d. h. erneutes Wachstum mit Torfbildung, gelingt, kann erst die Zukunft lehren. Es ist höchst zweifelhaft und würde jedenfalls mindestens Jahrhunderte in Anspruch nehmen. Hier gilt in besonderem Maße das Prinzip: Erhaltung vor (spekulativer) Wiederherstellung oder gar Versuchen zu einem Neuaufbau!

Kl. **Oxycocco-Sphagnetea**
Holarktische Hochmoorbult- und Heidemoorgesellschaften

KC *Andromeda polifolia*, *Calypogeia sphagnicola* (M), *Carex pauciflora*, *Cephalozia connivens* (M), *Dicranum bergeri* (M), *Drosera rotundifolia*, *Oxycoccus palustris*, *Polytrichum strictum* (M), *Sphagnum magellanicum* (M), *Sphagnum rubellum* (M) u. a.

1. O. **Sphagnetalia fusci**	2. O. **Eriphoro vaginati-Sphagnetalia papillosi**	3. O. **Sphagnetalia compacti**, Heidemoor- und Anmoorgesellschaften
OC *Chamaedaphne calyculata*, *Mylia anomala* (M), *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum fuscum* (M), *Sphagnum imbricatum* (M)	OC *Eriophorum vaginatum*, *Odontoschisma sphagni* (M), *Sphagnum papillosum* (M), *Sphagnum plumulosum* (M)	OC *Sphagnum compactum* (M), *Sphagnum molle* (M)
holarktisch, boreal-subarktisch mit kontinentalem Verbreitungsschwerpunkt; bisher 4 Verbände; in Europa:	holarktisch, in humideren Gebieten als 1. O.; bisher 3 Verbände; in Europa:	aus Europa und Japan bekannt, in humideren Gebieten als 1. O.; in Europa:
V. **Calluno-Sphagnion fusci** Beisp. 1	V. **Calluno-Sphagnion papillosi** Beisp. 2 - 4	V. **Ericion tetralicis**, Heidemoore Beisp. 5 + 6

Systematischer Überblick

Das System der Oxycocco-Sphagnetea wird seit Jahren intensiv diskutiert. TÜXEN et al. legten 1972 eine holarktische Übersicht vor, die in der Zwischenzeit mehrfach bestätigt wurde. Da diese auch das erste Beispiel einer circumpolaren Klassengliederung ist und sehr gut die Ausdrucksfähigkeit eines auf Charakterarten aufgebauten Systems zeigt, sei es hier zugrunde gelegt und in Abb. 53 veranschaulicht. Die beiden Hochmoor-Bult-Ordnungen lassen sich floristisch von den eher abseits stehenden Heidemooren (3. Ordnung) trennen. Die Bult-Ordnungen haben unterschiedliche klimatische Schwerpunkte. In den drei Kontinenten lassen sich jeweils eigene Verbände aufstellen, die die getrennte florengeschichtliche Entwicklung zum Ausdruck bringen. Eine abweichende Gliederung legte DIERSSEN (1982) seinem umfangreichen nordwesteuropäischen Material zugrunde.

Zum **Verband Calluno-Sphagnion fusci:**

1. **Sphagnetum fusci**, Braune Hochmoorbult-Gesellschaft; AC *Oxycoccus microcarpus, Sphagnum fuscum,* AD *Empetrum nigrum* agg. Bultgesellschaft im borealkontinentalen Gebiet; sehr fragmentarisch und zerstreut auch im Harz, Schwarzwald, selbst im Hohen Venn.

Zum **Verband Calluno-Sphagnion papillosi:**

2. **Sphagnetum magellanici (= medii),** Rote Hochmoorbult-Gesellschaft; AC *Sphagnum magellanicum.* Mit diesem (ergänzungsbedürftigen) Namen wird seit langem die bezeichnende west- und mitteleuropäische Bultgesellschaft belegt. Gut entwickelte Bulte sind dabei noch in sich gegliedert: *Sphagnum rubellum* wächst reichlicher am feuchten Fuß; wenn *Sphagnum magellanicum* auf der trokkenen Krone schwächer wird, dringen zuerst *Oxycoccus palustris,* dann *Calluna vulgaris* ein; schließlich bildet sich eine Kappe von *Cladonia rangiferina, arbuscula* oder *impexa* oder von *Polytrichum strictum.* Auch Moor-Bergkiefern fliegen an, die aber nach einigen Jahren als flechtenumkleidete Krüppel einzugehen pflegen, wahrscheinlich dann, wenn ihre Wurzeln in dauernd sauerstoffarme Schichten gelangen. Immerhin deuten sie die Sukzession zu Moorkiefernwäldern bei weiterem Emporwachsen oder Entwässerung an.
3. **Eriophoro-Trichophoretum cespitosi**, Rasenbinsen-Hochmoor; AD *Trichophorum cespitosum* ssp. *cespitosum,* Assoziation (oder Höhenform von Ass. 2) mit reichlich *Vaccinium uliginosum* auf baumfreien Mooren in der hochmontanen Stufe der Mittelgebirge und Alpen. *Trichophorum* selbst kann bei Solifluktion auf Mineralböden deckenartige Bestände bilden.
4. **Sphagnetum papillosi,** Warzentorfmoos-Gesellschaft; AC *Sphagnum papillosum.* Als „Heilgesellschaft" kann es die Wiederbesiedlung von Torfstichen oder erodiertem Torf einleiten.

Zum **Verband Ericion tetralicis:**

5. **Ericetum tetralicis,** Glockenheide-Anmoor; AC *Hypnum imponens, Odontoschisma denudatum, Sphagnum molle,* AD *Narthecium ossifragum.* Eine teilweise durch Brennen und Plaggenhieb entstandene, torfbildende Heide auf Grund- oder Stauwasser-geprägten Böden (Anmoorgley, Pseudogley) mit hochanstehendem Wasserspiegel (10–55 cm). Sie entwickelt sich bei genügender Feuchte weiter zum Sphagnetum magellanici. Doch können auch Moorbirken als Vorhölzer einer Birkenbruchgesellschaft anfliegen, vor allem in anthropogenen Beständen.

6. **Sphagno (compacti)-Scirpetum germanici**, Rasenbinsen-Anmoor; AC *Trichophorum cespitosum* ssp. *germanicum* (opt.), vom Ericetum weiter durch Fehlen euatlantischer Arten wie *Erica tetralix* und *Narthecium ossifragum* geschieden. Torfauflagen über Mineralboden besiedelnd, so an vernäßten Stellen der Buntsandsteinrücken, den Missen, im Nordschwarzwald; auch im Rheinischen Schiefergebirge.

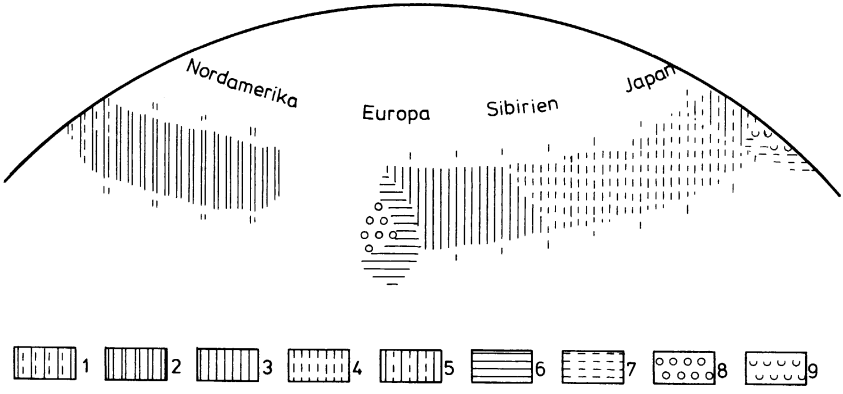


Abb. 53: Schematische Skizze der Verbreitung und syntaxonomische Gliederung der Oxycocco-Sphagnetea auf der nördlichen Halbkugel. **1** = Ledo decumbentis-Sphagnion fusci. **2** = Kalmio-Sphagnion fusci. **3** = Calluno-Sphagnion fusci. **4** = unbekannter sibirischer Verband (Verbände?). **5** = Myrico tomentosae-Sphagnion fusci. **6** = Calluno-Sphagnion papillosi. **7** = Moliniopsio-Sphagnion papillosi. **8** = Ericion tetralicis. **9** = Faurio cristae-galli-Sphagnion compacti. (Nach Tüxen et al. 1972.)

11. Formation: Hochstaudenreiche Ruderal-, Saum- und Schlaggesellschaften

Die 4 hier zusammengefaßten Klassen können strukturell schon recht reich gegliedert sein; unter der mehr als meterhohen Schicht der Hemikryptophyten oder auch Geophyten kann eine zweite Kraut- und sogar eine Moosschicht leben. Sie nehmen großenteils recht produktionskräftige, für die obere Krautschicht lichte und am einfachsten als „nicht extrem" zu beschreibende Standorte ein; von Grenzfällen abgesehen, setzen weder Dürre noch Nässe noch Kürze der Vegetationszeit, weder chemische Bodenfaktoren noch regelmäßige Stoffverluste durch Mahd, Fraß, Tritt oder Bodenbewegung spezielle Anpassungen voraus. Meist sind die Standorte durchaus waldfähig – ebenfalls von um so interessanteren Ausnahmen abgesehen. Die Gesellschaften bilden daher Glieder von Sukzessionsserien, in der Kulturlandschaft häufiger als in der Naturlandschaft. Zuweilen gehören einzelne Gehölze zur charakteristischen Artenverbindung; üblicherweise leiten solche jedoch das nächste Stadium der Syndynamik ein.

38. Kl.: Artemisietea vulgaris, Beifuß-Gesellschaften
39. Kl.: Epilobietea angustifolii, Schlagfluren
40. Kl.: Trifolio-Geranietea sanguinei, Saumgesellschaften und Staudenhalden trokkener Standorte (mit Hinweis auf einige azydophytische Saumgesellschaften)
41. Kl.: Betulo-Adenostyletea, Subalpine Hochstaudenfluren und -gebüsche.

38. Klasse: Artemisietea vulgaris, Beifuß-Gesellschaften

In dieser eine weite ökologische Spanne abdeckenden Klasse lassen sich ruderale Staudenfluren der Schuttplätze (vgl. S. 108) sowie Uferstaudengesellschaften und nitrophytische Waldsäume vereinigen. Oft sind es meter- bis mannshohe, üppige Bestände. Die hohe Produktivität solcher Standorte weist auf allgemein gute Nährstoff- und Wasserversorgung hin. Im Siedlungsbereich gibt es oft Standorte, die dem messenden Ökologen schwer zugänglich sind, z. B. Fabrikgelände; daher muß man sich bei der synökologischen Charakteristik vielfach noch auf Schlüsse aus Geländebeobachtungen stützen, etwa aus Humusform, Porenvolumen und Feuchte das N-Angebot ableiten. Für eine Reihe von Arten konnte Mayser (in Walter 1963) zeigen, daß sie durch starke Ammonium- oder Nitratzufuhr hinsichtlich Keimungsrate und quantitativer Entwicklung gefördert werden, also nitrophil sind; dies gilt z. B. für *Arctium minus, Rumex obtusifolius* und *Urtica dioica,* nicht aber für alle Ruderalarten. Das zunehmende Interesse an der Stadt als Lebensraum hat auch das an den städtischen, vielfach bedrohten Pflanzengesellschaften geweckt und zu zahlreichen populationsbiologischen Arbeiten geführt (Literatur s. Wittig 1991).

Systematischer Überblick

Die beiden ersten Ordnungen im BS 22 stehen sich floristisch, ökologisch und chorologisch näher als die beiden letzten; zuweilen trennt man die beiden Gruppen auf Klassenebene, meist aber als Unterklassen (Artemisienea und Galio-Urticenea).

Zu **Ordnung 1, Onopordetalia acanthii,** Eselsdistel-Gesellschaften: Die Onopordetalia bilden den trockensten Flügel der Klasse und nähern sich damit den einjährigen Ruderalfluren (Sisymbrietalia). **Ruderalvegetation** läßt sich mit Brandes (1988) auch definieren als „die krautige Vegetation anthropogen stark veränderter und/oder gestörter Wuchsplätze, sofern diese weder land- noch forstwirtschaftlich genutzt werden". Ihre Standorte können demgemäß recht verschiedenartig sein. Für den Strahlungs- und Wasserhaushalt in Dörfern der Nachkriegszeit hat dies Grosse-Brauckmann (1953) nachgewiesen; heute sind diese allerdings verstädtert, die Vegetation ist extrem verarmt.

1. **Echio-Melilotetum,** Natterkopf-Gesellschaft; AC *Echium vulgare, Melilotus albus, Melilotus officinalis, Oenothera biennis.* Blumenbunte Pionierassoziation auf feinerdearmen, trockenen Kies- und Schotterböden. Die tiefwurzelnden Steinklee-Arten sind für die künstliche Begrünung entsprechender Biotope geeignet, denn die standortsbildende Kraft der in der Regel zweijährigen Arten ist hoch: neben ihrer Funktion als Substratfestiger spielt dabei die Stickstoffanreicherung durch Knöllchenbakterien eine Rolle.
2. **Dauco-Picridetum,** Möhren-Bitterkraut-Gesellschaft; AC *Daucus carota* (schwach), *Picris hieracioides.* Pionierassoziation auf feinerdereichen Böden in warmer Lage, besonders in aufgelassenen (d. h. brach gefallenen) Weinbergen.
3. **Onopordetum acanthii,** Eselsdistel-Gesellschaft; AC *Echinops sphaerocephalus, Hyoscyamus niger, Onopordon acanthium* u. a. Eine stattliche Schuttgesellschaft ausgesprochen sommerwarmer und trockener Gebiete. Bei uns sehr selten und fragmentarisch aus der Samenbank aufkommend.
4. **Artemisio-Tanacetetum,** Beifußgestrüpp; AC *Artemisia vulgaris* (opt.), *Tanacetum vulgare* (= *Chrysanthemum* v.). Häufig auf mäßig frischen Schuttstandorten in Städten und Dörfern, vor allem nach dem 2. Weltkrieg auf Trümmergrundstücken und auf Bauerwartungsland.

Zu **Ordnung 2, Artemisietalia vulgaris,** Kletten-Gesellschaften und Lägerfluren: Aus diesen frischeren Ruderalfluren seien aufgeführt:

5. **Arctio-Artemisietum,** Kletten-Gesellschaft; AC *Arctium lappa, A. minus,* beide opt. Eine mehrjährige, deutlich nitrophytische Ruderalgesellschaft mäßig frischer Standorte.
6. **Leonuro-Ballotetum nigrae,** Löwenschwanz-Schwarznesselflur, mit den namengebenden Kennarten. Es ist subkontinental und vikariiert mit dem subatlantischen
7. **Lamio albi-Ballotetum albae,** Taubnessel-Schwarznesselflur; AC *Ballota alba* (= *B. nigra* ssp. *foetida*). Es sind beides selten gewordene dörfliche Ruderalgesellschaften warm-trockener Standorte.
8. **Chenopodietum boni-henrici,** Gesellschaft des Guten Heinrich (AC). Von der Ebene bis in die subalpine Stufe greifend, an frischen, stickstoffreichen Standorten, ursprünglich an Eingängen natürlicher Höhlen.
   Grosse-Brauckmann (1953) hat Bestände dieser Gesellschaft und des Urtico-Malvetum (s. S. 121) um Göttingen messend untersucht; seine Befunde kön-

Kl. **Artemisietea vulgaris**
Beifuß-Gesellschaften

KC *Artemisia vulgaris*, *Carduus crispus*, *Cirsium vulgare*, *Conium maculatum*, *Galium aparine*, *Melilotus altissimus*, *Rumex obtusifolius*, *Silene alba* (= *Melandrium album*), *Tanacetum vulgare*, *Urtica dioica* u. a.

1. UKl. **Artemisienea**

1. O. **Onopordetalia**
Eselsdistel-Gesellschaften

C (von verschiedenen Einheiten innerhalb der O.) *Berteroa incana*, *Carduus nutans*, *Cynoglossum officinale*, *Marrubium vulgare*, *Oenothera biennis*, *Reseda lutea*, *Verbascum densiflorum* u. a.

Beisp. 1 - 4

2. O. **Artemisietalia**
Kletten-Gesellschaften und Lägerfluren

C (innerhalb O) *Arctium lappa*, *Arctium minus*, *Arctium tomentosum*, *Ballota nigra*, *Chenopodium bonus-henricus*, *Lamium album*, *Leonurus cardiaca* u. a.

Beisp. 5 - 9

2. UKl. **Galio-Urticenea**

3. O. **Glechometalia**
Nitrophytische Saum- und Verlichtungsgesellschaften

C (innerhalb O.) *Aegopodium podagraria*, *Geranium robertianum*, *Geum urbanum*, *Glechoma hederacea*, *Lamium maculatum*, *Lapsana communis*, *Moehringia trinervia*, *Viola odorata* u. a.

Beisp. 10 - 14

4. O. **Calystegietalia sepium**
Uferstauden- und Schleiergesellschaften

C (innerhalb O.) *Aster salignus*, *Aster tradescantii*, *Calystegia sepium*, *Impatiens glandulifera*, *Myosoton aquaticum*, *Senecio fluviatilis*, *Rudbeckia laciniata* u. a.

Beisp. 15 - 17

nen mutatis mutandis auf entsprechende Gesellschaften übertragen werden. Wichtig ist, daß der Boden sich an offenen Stellen ebenso stark erwärmen kann wie in Halbtrockenrasen; gemessen wurden bis zu 57 °C! Auch die Evaporation erreicht ähnlich hohe Werte. So ist es verständlich, daß sich auch unter den Ruderalpflanzen verschiedene Wasserhaushaltstypen entwickelt haben (vgl. S. 186). Das Nährstoffangebot war – jedenfalls in Dörfern mit Misthaufen und allerlei Getier – sehr hoch; die Phosphat- und Kalium-Werte übertrafen sogar die von Äckern; für den Stickstoff dürfte ähnliches gegolten haben. Anders ist die Situation jedoch in Städten; hier können Pflanzen, besonders Straßenbäume, durchaus unter Nährstoffmangel leiden.

9. **Rumicetum alpini,** Alpenampfer-Läger; AC *Rumex alpinus.* – im Verband Chenopodion subalpinum mit den VC *Cerinthe alpina, Cirsium spinosissimum* und *Senecio alpinus* gesellen sich den Ruderalarten eine Reihe subalpiner Hochstauden bei, so daß man auch einen syntaxonomischen Anschluß bei den Hochstaudenfluren des Adenostylion diskutiert hat. Das Rumicetum alpini fällt jedem Alpenwanderer um die Sennhütten herum auf; seine mastigen Blätter zeigen an, wo die Rinder sich bevorzugt aufhalten. Der Alpen-Ampfer wird zwar auf frisch bestoßenen Weiden vom Großvieh gern, später aber ebenso wenig gefressen wie die im Rumicetum häufigen Stauden *Aconitum napellus, Peucedanum ostruthium, Senecio alpinus* und *Veratrum album.* Ein wesentlicher Standortsfaktor ist der Reichtum an Stickstoffverbindungen, die mit den Viehexkrementen angeliefert werden, und die damit verbundene Nitrifikation. Hinzu kommt reiche Phosphatzufuhr; da Phosphat in diesen Böden kaum ausgewaschen wird und daher im System erhalten bleibt, dürfte dies die Ursache dafür sein, daß das Rumicetum alpini noch nach vielen Jahrzehnten, wenn nicht Jahrhunderten Zeuge längst verschwundener Viehhütten ist.

Zu **Ordnung 3, Glechometalia,** Nitrophytische Saumgesellschaften:
An natürlichen wie an menschlich bedingten Waldrändern ist die Vegetation häufig in bezeichnender Weise strukturiert: Der **Wald** wird durch einen Gebüschstreifen, den **Mantel,** gegen das Freiland abgeschirmt; diesem ist ein von Stauden beherrschter Streifen vorgelagert, der **Saum,** welcher seinerseits vermittelt zu verschiedenen natürlichen oder Ersatzgesellschaften, seien es Röhrichte oder Moore, seien es Grünland, Äcker oder Heiden (Abb. 54). Während Waldmäntel und Mantelgesellschaften und auch der symmorphologische Begriff Saum seit der klassischen Arbeit Tüxens von 1952 bekannt sind, wurden die Saumgesellschaften als Gruppe zuerst 1961 und zwar für Trockenwälder als Trifolio-Geranietea beschrieben. Strukturell entsprechende und durch ihren Reichtum an Umbelliferen *(Apiaceae)* physiognomisch ähnliche Säume gibt es auch im Grenzbereich frischer und feuchter Wälder; erstere gehören zu den Glechometalia, letztere zu den Calystegietalia (s. Ordn. 4). Über die Synökologie vieler Saumgesellschaften wissen wir dank Dierschkes grundlegender und vielseitiger Arbeit (1974) recht gut Bescheid, um so mehr, als hier die Bestände verschiedener Gesellschaften vergleichend im strengen Sinne, mit gleichen Methoden und in gleichen Zeiträumen, untersucht wurden.

Die meisten floristisch definierten, Säume bildenden Gesellschaften sind nicht an Waldränder und damit an deren Mikroklima gebunden, sondern kommen – ebenso wie dies für strauchige Mäntel gilt (s. S. 284) – auch unabhängig von ihnen vor; erst recht trifft dies auf einzelne ihrer Arten zu; es müssen jedoch die Voraussetzungen: nicht-bewirtschaftet, nicht-bewaldet und nicht-extreme Bodenverhältnisse, *erfüllt sein.* Einige Assoziationen gedeihen nur im Halbschatten, so vor allem eine Gruppe von

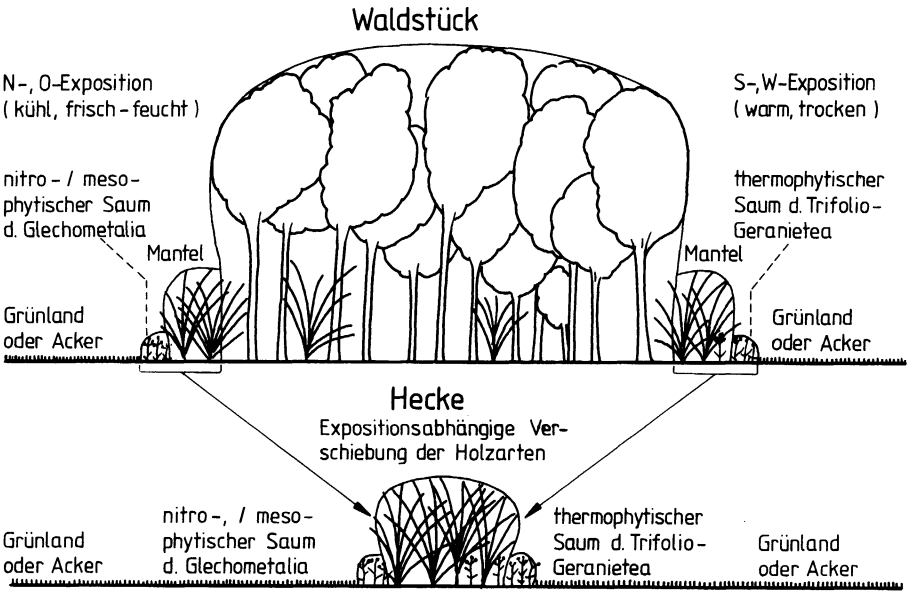


Abb. 54: Naturnahe Waldrandstrukturen spiegeln Standortseigenschaften wider; Hecken sind gleichsam verselbständigte Mantel-Saum-Komplexe. (Aus SCHWABE-BRAUN & WILMANNS 1984.)

Impatiens-noli-tangere-Gesellschaften (zu den Glechometalia gehörend), die in Waldlücken, aber auch saumartig an luft- und bodenfeuchten Standorten als **Verlichtungsgesellschaften** leben (TÜXEN & BRUN-HOOL 1975). In solchen Beständen gibt es viele Arten, die auch in lichten, frischen Wäldern gedeihen und früher dort häufiger waren als heute (s. dazu S. 320), z. B. *Stachys sylvatica* und *Festuca gigantea;* Wälder als solche sind von Natur aus sicher weit stärker mosaikartig strukturiert als der gepflegte Wirtschaftswald mit jeweils gleicher Altersklasse; die Struktur des Mosaiks war „feinkörniger" als heute (vgl. WILMANNS 1988b).

Aus der Artenzusammensetzung und auf Grund von Beobachtungen der Standortsfaktoren hat man auf **Nitrophytismus** der Glechometalia (meist begrifflich mit Nitrophilie zusammengeworfen) geschlossen – zu Recht, wie die Messungen vor allem von DIERSCHKE (1974) beweisen: Die Böden weisen ein niedriges, um 10 liegendes C:N-Verhältnis (vgl. S. 312) auf; der Stickstoff-Umsatz erfolgt rasch und liegt hoch. Auffallend groß ist dabei mit 85 bis fast 100 % der Anteil an Nitrat- im Gegensatz zu Ammonium-Ionen.

Bezeichnende Assoziationen des Ausdauernden-Verbandes **Aegopodion** (10 bis 12) und des Therophyten-reichen Verbandes **Lapsano-Geranion robertiani** (13):

10. Urtico-Aegopodietum, Brennessel-Giersch-Saum. Häufige Zentralassoziation der planaren bis montanen Stufe. Die namengebenden Arten dominieren einzeln oder gemeinsam; ihnen gesellen sich auch Wiesenpflanzen wie *Anthriscus sylvestris, Heracleum sphondylium, Dactylis glomerata, Poa trivialis* bei, die an solchen Standorten wahrscheinlich ihre Urheimat haben.

11. **Chaerophylletum aurei,** Goldkälberkropf-Saum; AC die namengebende Art. In der montanen Stufe, meist an ruderal beeinflußten Standorten.
12. **Alliario-Chaerophylletum temuli,** Knoblauchsrauken-Taumelkälberkropf-Saum; AC die namengebenden Arten. An trockeneren Standorten als Ass. 10. Im Saum im Halbschatten, oft unter Robinie.
13. **Epilobio (montani)-Geranietum robertiani,** Ruprechtskraut-Saum; AC *Epilobium montanum, Moehringia trinervia, Mycelis muralis.* Er besiedelt lückig-offene, luftfeuchte Standorte an Waldwegen, z. B. Holzlagerplätze; eine typische Binnensaumgesellschaft.

Ein 3. Verband, das **Petasition albae,** lebt in Gebirgswäldern; wo in luftfeuchter Lage Hangdruckwasser die Böschungen durchsickert, gedeihen hygromorphe Stauden; am häufigsten ist das

14. **Arunco-Petasitetum albae,** Geißbart-Pestwurzflur; AC *Aruncus dioicus.*

Zu **Ordnung 4, Calystegietalia (= Convolvuletalia) sepium**, Zaunwinden-Gesellschaften:

Der gleichsinnige deutsche Name **„Uferstauden- und Schleiergesellschaften"** weist auf die bezeichnenden Lebensformen hin: Übermannshohe Stauden wie *Angelica archangelica* und *Senecio fluviatilis, Conium maculatum* und *Helianthus tuberosus* werden von einem „Schleier" von Kletterpflanzen wie die (am weitesten über die Ordnung hinausgreifende) *Calystegia sepium, Vicia cracca, Polygonum dumetorum* und parasitischen *Cuscuta*-Arten übersponnen. So entstehen geradezu dschungelartige Dickichte, wie sie Moor (1958) für die Schweiz und Lohmeyer (1975) für den Mittel- und Niederrhein schildern. Solch üppiger Wuchs ist nur bei ganzjährig guter Nährstoff- und Wasserversorgung möglich. In der Tat werden die Böden dieser Flußufer-Staudengesellschaften durch angespültes organisches Getreibsel und Absätze von anorganischem Feinmaterial alljährlich angereichert. Ursprünglich als Säume der Weidenaue (s. Salicetea S. 281) gegen den Fluß oder gegen Röhricht nur bandartig entwickelt, treten sie heuzutage an aufgelichteten oder gar gerodeten Stellen, besonders am Rhein, großflächig auf.

Ein besonderer Zug der Calystegietalia ist ihr Reichtum an faziesbildenden, meist nordamerikanischen **Neophyten,** z. B. *Solidago canadensis* und *gigantea, Aster salignus, tradescantii* und *novi-belgii, Helianthus tuberosus,* auch *Polygonum cuspidatum* (= *Reynoutria japonica)* aus Japan, *Impatiens glandulifera* (einjährig, aus dem Himalaya) u. a. Die Neophytenfrage ist jüngst politisch aktuell geworden, daher einige Worte dazu.

Neophyten sind an sich in unserer Vegetation häufig, sie haben sich in der Regel eingepaßt in vorhandene Gesellschaften, etwa *Matricaria matricarioides, Conyza canadensis, Mimulus guttatus.* Sofern es zur Massenausbreitung und zur Verdrängung von einheimischen Arten kommt, wie bei *Spartina anglica* oder eben bei den *Solidago*-Arten und *Polygonum cuspidatum,* werden zur Zeit Bedenken laut; eine differenzierte Betrachtung aus botanischer, zoologischer und landespflegerischer Sicht ist dann am Platze (Schwabe & Kratochwil 1991, Böcker et al. 1995). Die starke Vermehrung setzt stets eine Störung des Standorts im engeren Sinne (s. S. 219) voraus; zu einer entsprechenden Reaktion darauf sind natürlich nicht nur fremde, sondern auch indigene Arten mit ähnlichen Strategien befähigt: Ausläuferartige Rhizome mit starkem Austrieb ermöglichen Unterwanderung, rasche Regeneration und vegetative Ausbreitung nach Verletzung, wobei gute Belichtung notwendig ist. Sehr häufige Mahd drängt auch „Hartnäckige" schließlich zurück. Man sollte solche Maßnahmen indes-

sen nur dann durchführen, wenn biologisch wertvoller erscheinende Pflanzen bedroht (also wirklich vorhanden) sind oder wenn der Uferschutz nicht gewährleistet ist, etwa weil Topinamburknollen von Bisamratten herausgewühlt werden oder die großen Rhizome des Japan-Knöterichs an Bach-Prallhängen zu wenig festigen. Im übrigen bieten die im Sommer blühenden Herden eine zwar nicht optimale, aber doch nennenswerte Nahrungsquelle für manche Insekten, falls diese aus einheimischen Pflanzengesellschaften in der Nähe einwandern können. Im übrigen empfinden auch viele Menschen den Reiz solch geradezu tropisch anmutender Üppigkeit in Siedlungsnähe und die Schönheit etwa der roten Bänder der harmlosen, als Einjährige nur an Lücken aufkommenden *Impatiens glandulifera.*

15. **Sonchus paluster-Archangelica littoralis-Assoziation,** Sumpfgänsedistel-Erzengelwurz-Gesellschaft; AC die namengebenden Arten. Auf schwach salzhaltigen Böden an brackischen Gewässern, z. B. an den Unterläufen unserer großen Ströme.
16. **Cuscuto (europaeae)-Convolvuletum (= Calystegietum),** Seiden-Windenschleier. Weit verbreitet in den großen Stromtälern in der Stufe der Weichholzaue.
17. **Carduus crispus-Chaerophyllum bulbosum-Assoziation,** Knollenkälberkropf-Gesellschaft; AC die namengebenden Arten. Weit verbreitet im Grenzbereich von Weichholz- und Hartholzaue und in dieser.

39. Klasse: Epilobietea angustifolii, Schlagfluren

Selbst große Schlagflächen sind meist schon im folgenden Jahr von einer Pflanzendecke überzogen, in der Arten zur Vorherrschaft kommen, die dem eigentlichen Walde fremd sind und allenfalls am lichteren Bestandesrand leben können. Plötzlich findet also der erste Schritt einer vom Menschen ausgelösten, dann aber spontan ablaufenden **Sukzession** statt, die allmählich zu erneuter Bewaldung führt. Samenbankstudien in den letzten Jahren haben gezeigt, daß die Samen der Schlagflurarten zum allergrößten Teil zuvor im Boden geruht haben; wo dessen Oberfläche verletzt wurde, wird das Reservoir durch Licht aktiviert. Nur so ist auch die buchstäblich schlagartige Herdenbildung von Pionieren wie *Senecio sylvaticus* oder *Juncus effusus,* die in der Umgebung spärlich waren, zu verstehen. Wo Nadelholzforsten abgetrieben sind, bestimmen die Bestände oft geradezu die Farbe der Landschaft, wenn etwa *Epilobium angustifolium* oder *Digitalis purpurea* blühen oder *Deschampsia flexuosa* im Herbst abzusterben beginnt. Es handelt sich um einheimische Arten, die schon in der vorgeschichtlichen Naturlandschaft und vor Einführung der Kahlhiebe auf Brandstellen, Windwurfflächen, an lichten Stellen um einzelne zusammengebrochene Bäume, auch in der Nähe der Waldgrenze sowie nach Schlag von Nieder- und Mittelwäldern (s. S. 320) vorgekommen sein müssen (**Apophyten**), aber wohl noch nicht die heutige soziologische Geschlossenheit besessen haben. Wo der Forstmann bereits vor dem endgültigen Abtrieb der Bäume für Naturverjüngung unter dem Schirm des Altholzes gesorgt hat, entwickeln sich die Epilobietea allenfalls andeutungsweise.

Landschaftsökologisch erfüllen die Schlagfluren die wichtige Funktion, den freigelegten Boden vor allzu starker Erosion zu schützen. Weiter schaffen sie ein Mikroklima, in dem Sämlinge von Holzarten Fuß fassen können. Allerdings kann die Schlag-

vegetation unter Umständen so üppig aufschießen (z. B. in Form von *Calamagrostis epigejos*-Herden), daß nicht nur eine natürliche, sondern auch eine künstliche Verjüngung, wie sie heute auf Kahlschlagflächen die Regel ist, erschwert wird. Ungünstig ist diese Situation freilich nur aus der Sicht einer auf rasche Holzproduktion bedachten Forstwirtschaft.

Unmittelbar auf Schlagfluren bezogene **ökologische Untersuchungen** sind erst begonnen worden, doch sind die standörtlichen Unterschiede zwischen Wald und Freiland oft und gut belegt, und die qualitativen Änderungen, welche Schlagvegetation auslösen, sind unmittelbar einsichtig: 1. Hohe Lichtintensität. 2. Starke Ein- und Ausstrahlung und damit starke Temperaturschwankungen; extrem in dieser Hinsicht sind Schläge in horizontalem Gelände, deren Durchmesser etwa gleich der doppelten Höhe der umgebenden Bäume ist (s. Geiger 1961), denn hier kann die nächtliche Kaltluft zwar „hineinfallen", aber nicht abfließen. 3. Höhere Windstärke als im Wald. 4. Höhere Niederschläge am Boden als im Wald, da keine Interzeptionsverluste eintreten (s. S. 311); Schläge sind daher zuweilen vernäßt, während die umgebenden Wälder auf gleichem Bodentyp allenfalls ein paar Feuchtezeiger beherbergen. 5. Ein sicher wichtiger Faktor ist der durch die höhere Einstrahlung verstärkte Streuabbau. Die typischen Schlagpflanzen wie *Epilobium angustifolium, Senecio sylvaticus, Atropa belladonna, Rubus idaeus* u. a. gelten vielfach als nitrophil oder zum mindesten nitrophytisch; neuere ökophysiologische und standortskundliche Untersuchungen von *Epilobium angustifolium* und *Senecio sylvaticus* brachten keine eindeutige Bestätigung; es ist auch an eine Förderung durch Phosphat zu denken (van Andel, Ernst & Nelissen 1979).

Die floristische Ausprägung der Schlagfluren ist selbstverständlich standortsspezifisch; es lassen sich bestimmte Schlagfluren als Ersatzgesellschaften ersten Grades zuordnen. Solche Gesellschaften, die unter gleichen Geländestandortsbedingungen und damit auf gleicher Fliese stocken, können als **homolog** bezeichnet werden. Die Epilobietea wachsen dabei auf „mittleren" Standorten, bilden also keine homologen Gesellschaften zu den Flaumeichenwäldern oder zu dem nassen Flügel von Auwäldern und Bruchwäldern.

Große **biozönologische Bedeutung** kommt den Schlagfluren als Element von Waldlandschaften zu, falls sie nicht mit Herbiziden gespritzt oder zur Zeit ihrer Blüte abgemäht werden; dies belegte Ssymank (1991) für Schwebfliegen und mehrere Standortstypen. Da die Begründung im Prinzip sicher auch für andere Gebiete und Tiergruppen gilt, sei sie in Abb. 55 veranschaulicht. Viele Tierarten benötigen ja zu ihrer Entwicklung verschiedenartige Lebensräume; ihr sog. Monotop umfaßt verschiedenartige Biotope, die in nicht allzu großer Entfernung voneinander liegen; sie benötigen also Biotopkomplexe. In diesem Falle sind die abweichenden Lebensweisen der Schwebfliegenlarven und ihrer Imagines entscheidend. Viele Imagines verzehren Pollen von windblütigen Pflanzen, die auf Schlägen ja oft vorherrschen (*Deschampsia cespitosa, D. flexuosa, Calamagrostis epigejos* u. a.).

Auch die Schlagvegetation selbst durchläuft eine **Sukzession** zum Wald hin; sie ist dadurch charakterisiert, daß in die staudenreichen Bestände zunehmend Gehölze eindringen. Als solche kommen neben den sog. Schein- oder Halbsträuchern der Gattung *Rubus* zunächst lichtliebende Pionierhölzer wie *Salix caprea, Populus tremula, Betula pendula, Sambucus*-Arten in Betracht, die allmählich die Stauden zurückdrängen und **Vorwaldgesellschaften** oder (anschaulich) Vorwald-Staudengestrüpp (so Oberdorfer 1978) aufbauen; deren syntaxonomische Zuordnung ist schwierig (s. S. 273). Man kann sie als Ordnung **Sambucetalia racemosae,** Traubenholunder-Vorwaldgesellschaften, namhaft machen und als Verbände das Lonicero (periclymeni)-

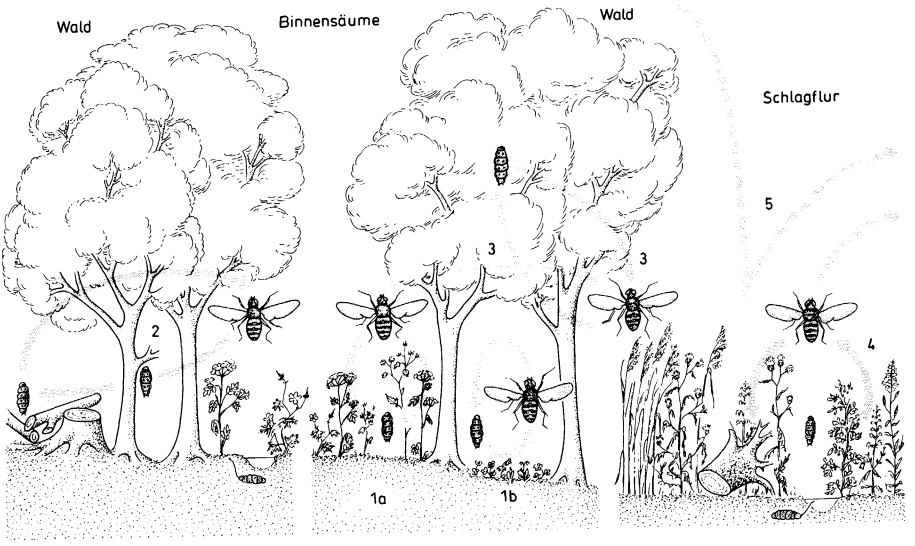


Abb. 55: Schematische Darstellung der Bindung von Schwebfliegen (Syrphiden) an Biotope und Biotopkomplexe in Waldgebieten. (Nach SSYMANK 1991, verändert.)

1 Die Lebensräume von Larve und Imago liegen im selben Bestand, sei es (1a) in einem Binnensaum, sei es (1b) in einem Wald (wo z. B. zunächst Blattläuse, später Blüten genutzt werden).

2 Der Larvalhabitat (z. B. Totholz) liegt im Wald, der Imaginalhabitat wird vom Binnensaum gebildet.

3 Der Larvalhabitat liegt im Wald, die Imagines wechseln im Tageslauf zwischen Binnensaum und Schlagflur.

4 Es gibt hochbewegliche Arten, deren Larvalhabitate recht verschieden sein und unter und unter anderem im Waldvegetationskomplex liegen können; die Imagines nutzen ein Blütenangebot, wo es sich bietet.

5 Wandernde Arten können kurzfristig unter anderem auf blütenreichen Schlagfluren Nahrung aufnehmen.

Rubion sylvatici (Geißblatt-Waldbrombeergestrüppe) auf nährstoffarmen, das Sambuco (racemosae)-Salicion capreae (Salweidengebüsche) auf nährstoffreichen Böden fassen. Auf dem Wege zum eigentlichen Wald gibt es verständlicherweise eine bunte Mischung von Lebensformen und Altersstufen: Gehölze des Vor- wie des Endwaldes können von Beginn an eingesprengt sein; ebenso halten sich die meisten Waldbodenpflanzen auch bei voller Belichtung. In 8 Beständen mehrerer Buchenwaldtypen in der Umgebung Freiburgs im Breisgau blieben 86,5 % der vor dem Hieb im Wald aufgenommenen Arten auf den Kahlschlägen am Leben (WILMANNS, GOETZE & WOTKE 1996). Eine zusätzliche Schwierigkeit liegt in der Fülle der hier und innerhalb der Rhamno-Prunetea lebenden Kleinarten des Aggregats *Rubus fruticosus.* Die Syntaxonomie der Brombeer-Gesellschaften ist ähnlich schwer durchdringbar wie diese selbst.

Systematischer Überblick

Zu **Verb. 1. Epilobion** (= **Fragarion vescae**):

1. **Digitali (purpureae)-Epilobietum,** Schlagflur des Roten Fingerhutes; AC *Digitalis purpurea.* Bezeichnende subatlantisch-montane Gesellschaft. OBERDORFER (1957) gibt für sie eine Lebensdauer von 2–3 Jahren bis zur Ablösung durch eine Vorwaldgesellschaft an. Ersatzgesellschaft von Luzulo- und Galio-Fagetum, vor allem nach Fichtenforsten auftretend.
2. **Senecioni (sylvatici)-Epilobietum,** Schlagflur des Wald-Greiskrauts; AC *Senecio sylvaticus.* Zentralassoziation des Verbandes, außerhalb des Areals von Ass. 1 vorkommend.

Zu **Verb. 2, Atropion:**

3. **Atropetum belladonnae,** Tollkirschen-Schlagflur; AC *Atropa belladonna.* Ersatzgesellschaft montaner Fagion-Gesellschaften auf basenreichen Böden, meist über Kalkgestein oder Löß.
4. **Arctietum nemorosi,** Hainkletten-Schlagflur; AC *Arctium nemorosum, Stachys alpina.* Auf frischen, sehr nährstoffreichen Böden als Ersatzgesellschaft von Auwäldern und ihnen ökologisch nahestehenden Fagetalia-Gesellschaften.

BS 23

Kl.	**Epilobietea angustifolii** Schlagfluren
KC	*Calamagrostis epigeios*, *Centaurium umbellatum*, *Fragaria vesca*, *Gnaphalium sylvaticum*, *Myosotis arvensis* var. *sylvestris*, *Rubus idaeus*

O.	**Epilobietalia angustifolii** Schlagfluren
OC = KC	ob Sambucetalia hierher?

1. V.	**Epilobion angustifolii** Weidenröschenfluren
VC	*Epilobium angustifolium*, *Senecio sylvaticus* + VD
Beisp. 1 + 2	

2. V.	**Atropion belladonnae** Tollkirschenschläge
VC	*Arctium nemorosum*, *Atropa belladonna*, *Bromus ramosus* ssp. *ramosus*, *Cirsium lanceolatum* var. *hypoleucum*, *Hypericum hirsutum* + VD
Beisp. 3 + 4	

Zu **Verb. 3, Lonicero (periclymeni)-Rubion sylvatici:**

5. **Frangulo-Rubetum plicati,** Faulbaum-Faltenbrombeergestrüpp; eine Sammelassoziation von Schlägen und Wallhecken im (sub)atlantischen Gebiet.
6. **Sarothamnetum scoparii,** Besenginster-Gestrüpp; AC *Sarothamnus scoparius, Orobanche rapum-genistae,* AD aus den Nardo-Callunetea. Sukzessionsglied in verbuschenden Borstgrasrasen und Heiden, auch Vormäntel bildend. Die bis 2 m hohen, düstergrünen „Besen", die im Mai/Juni goldgelb leuchtend blühen, gehören zum Charakterbild der wintermilden rheinischen Gebirge. Reichliches Vorkommen von Adlerfarn in den Beständen bezeugt ehemaliges Abbrennen (Reuten, Schwenden), wogegen dessen tiefliegende Rhizome resistent sind; die Keimung von *Sarothamnus* wird durch Feuer gefördert. Die historische Entwicklung dieses Elementes von Reutberg-Landschaften (s. S. 242; Wilmanns, Schwabe-Braun & Emter 1979) konnte Pott (u. a. 1988) für die Siegerländer Hauberge pollenanalytisch-aktualistisch nachzeichnen.

Zu **Verb. 4, Sambuco (racemosae)-Salicion capreae:**

7. **Senecioni (fuchsii)-Sambucetum racemosae,** Traubenholundergebüsch; AC *Sambucus racemosa* (opt.). Sukzessionsglied zu montanen Fagion-Gesellschaften.

40. Klasse: Trifolio-Geranietea sanguinei, Saumgesellschaften und Staudenhalden trockener Standorte

mit Hinweis auf eigene azidophytische Saumgesellschaften

Den Saumgesellschaften der frisch-feuchten, nährstoffreichen Standorte (s. S. 267 und 269) entspricht diese Klasse als Saum mäßig bis sehr trockener Waldgesellschaften; sie ist den frischen Säumen gleichsam strukturhomolog, denn auch hier findet man die für natürliche und naturnah belassene Waldränder typische Gliederung in Stammwald, Buschmantel und Saum (Abb. 55 und 57).

Die Trifolio-Geranietea sind Hochstaudengesellschaften von einer für mitteleuropäische Verhältnisse ungewöhnlichen Farbenpracht; rote Klee-Arten und Blut-Storchschnabel, violette Kalk-Aster und Hain-Wachtelweizen, gelbes Rindsauge, Deutscher Ginster und viele andere Fabaceen werden überragt von bizarren Apiaceen; in manchen Gesellschaften bestimmen floristische Kostbarkeiten, geschützte Arten wie Diptam oder Wild-Anemone, das Bild. Die Fabaceen als Stickstoffsammler mögen auch an der verhältnismäßig großen Produktionskraft der Gesellschaften ursächlich beteiligt sein.

Waldränder gab es in der Urlandschaft Mitteleuropas mit Sicherheit in geringerer Ausdehnung als heuzutage. Die Trifolio-Geranietea sind also, obwohl sie dem direkten Einfluß des Menschen nicht unterworfen sind, im Gegenteil indirekt gefördert worden. Die reichsten Bestände allerdings bieten immer noch naturnahe Waldränder an Felsabstürzen oder offene Lößwände. Es liegt nahe, ein spezielles „Spalier"- oder hier eben „Saumklima" mit erhöhter Strahlungsreflexion, Windstille und Laubanhäufung, wie es z. B. Dierschke (1974) herausarbeitete, als entscheidend anzusehen. Die Bindung des Geranion sanguinei an überdurchschnittlich warme, dabei nicht allzu flachgründig-trockene Standorte, der hohe Anteil des submediterranen und des subkontinentalen Elementes (Marstaller für Thüringen 1970, Dierschke 1974) und

die Verarmung gegen Norden zeigen das Wärmebedürfnis dieses Verbandes an; das Trifolion medii ist eher mesophytisch und gewiß auch mesophiler. Beobachtungen in jüngster Zeit widerlegen jedoch die Notwendigkeit eines „Spalierklimas". So kann man heute vielerorts in nicht mehr bewirtschafteten Mesobrometen innerhalb einiger Jahre eine großflächige „Invasion" von Hochstauden der Trifolio-Geranietea erleben, die teils auf vegetativem Wege vom bisherigen Saum aus in geschlossener Front, teils aus Diasporen und dann zerstreut vordringen. Kaum eine dieser Saumarten beginnt vor Mitte Juni zu blühen; durch Mahd vor August wurde ihre Entwicklung abgeschnitten und die generative Verjüngung hintangehalten. Die großenteils früher blühenden Mesobromion-Rasenarten in den Kontaktgesellschaften der alten Säume konnten dagegen ihren vollen Entwicklungszyklus durchlaufen, wie wir bei der Besprechung der Sukzession von Halbtrockenrasen (S. 198) dargestellt haben. Entscheidend ist, daß die Saumarten regelmäßige Mahd vor dem Spätsommer oder Beweidung ebenso schlecht ertragen wie dauerhafte Beschattung.

Auf kalkreichen, mäßig trockenen bis trockenen Böden sind die Trifolio-Geranietea am besten entwickelt; unter klimatischen und nutzungsbedingten „Saumbedingungen" auf nährstoffreichen, frischen Böden wachsen die Glechometalia, auf entsprechenden feuchten die Calystegietalia; so wird man auch für bodensaure Standorte mit einer eigenständigen Gruppe von Saumgesellschaften rechnen.

Physiognomisch als Säume abgesetzte Strukturen gibt es in der Tat; sie sind ziemlich artenarm, wie dies ja allgemein für die Vegetation nährstoffarmer im Vergleich zu -reichen Standorten gilt. So erkennt man z. B. leicht *Teucrium scorodonia*-Säume, im Spätsommer auffallende, gelb leuchtende Bänder hochwüchsiger *Hieracium*-Arten und Waldwege begleitende *Holcus mollis*-Streifen. Bisher werden diese Gesellschaften meist an die Trifolio-Geranietea „angehängt", wiewohl sie mit diesen im Kern nichts gemeinsam haben. Ein Teil dieser strukturell auffälligen Gesellschaften ist zwanglos an die Nardo-Callunetea anschließbar; bei den übrigen läßt sich entweder ein Anschluß an die homologen (s. S. 271) Waldgesellschaften, in deren lichten Beständen sie ebenfalls, wenn auch mit geringer Vitalität leben können, erwägen oder die Aufstellung einer eigenen Klasse. Als solche wurden die **Melampyro-Holcetea mollis** von Passarge schon 1979 vorgeschlagen und dann mit viel Material ausgearbeitet (1994). Eine Gliederung nach den strikten Kriterien des Charakterartenprinzips unter Berücksichtigung der (sub)atlantischen Situation muß in Zukunft in dieser Frage zu einer Klärung führen.

Das Studium all dieser Säume, auch wenn sie keine botanischen Besonderheiten bergen, ist dringend, weil sie biozönologisch wichtige **Ausweichbiotope** für Tiere bilden, die sogar vielfach als wandergünstige Biotopnetze entwickelt sind; sie begnügen sich mit schmalen Streifen, so daß selbst in der modernen Kulturlandschaft Raum für sie bleibt, etwa als Wald-Binnensäume oder sogar an Autobahnen. Naturnahe Waldränder zu gestalten, ist eine wichtige Aufgabe; dazu gibt Coch (1995) Anregungen.

Theoretische Bedeutung der Trifolio-Geranietea

Die Entdeckung einer eigenständigen Klasse thermophiler Saumgesellschaften erwies sich als theoretisch außerordentlich bedeutsam: 1. Sie löste lebhafte Diskussionen über die Struktur der subkontinentalen (pannonischen) Trockenwälder und der Waldsteppe aus; 2. Th. Müller (1962) konnte zeigen, daß der Kern der berühmten Gradmannschen Steppenheide identisch ist mit dem Geranion sanguinei. Als Erläuterung zu Punkt 1 können Abb. 56 und 57 dienen. Sie zeigt die Vegetationsstruktur, wie

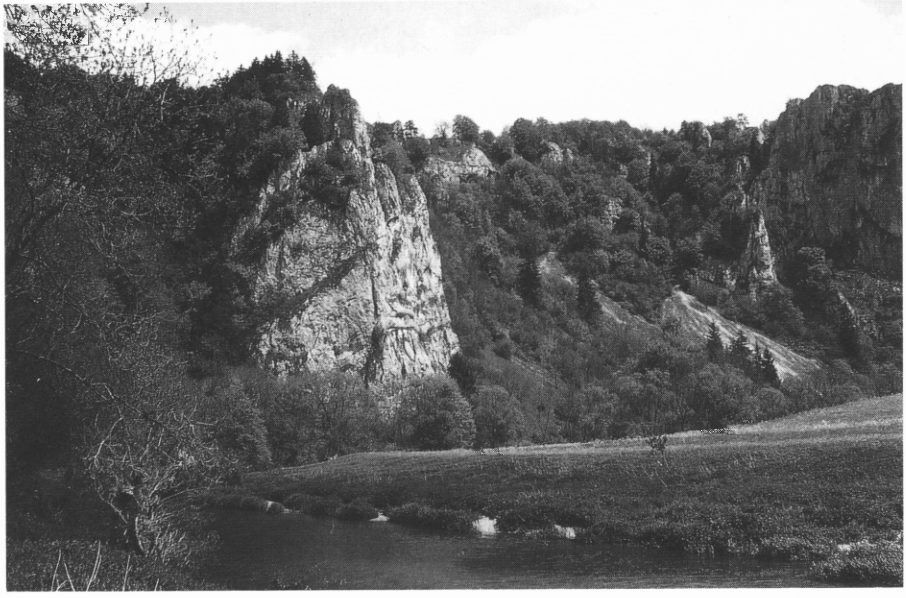


Abb. 56: Malmkalk-Felsstotzen im Durchbruchstal der Oberen Donau mit Steppenheide-Bändern, Felsspaltengesellschaften, Felsgebüschen, offenen und gehölzbewachsenen Schutthalden; auf den Felsklötzen kleinflächig Reliktföhrenwald (vgl. Abb. 74, S. 333). Vorne die flache Donau mit letzten Auwaldstreifen; auf der Höhe Buchenwald und Fichtenforsten. – Zwischen Burgstall und Stiegelefels bei Fridingen, Mai 1995.

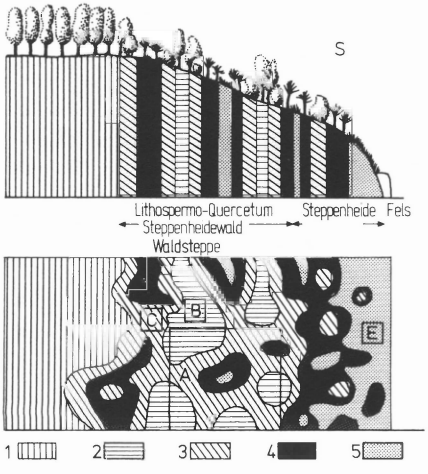


Abb. 57: Schema des Vegetationsmosaiks an einem Südhang der Schwäbischen Alb.
1 = Buchenwald, **2** = Steppenheidewald, **3** = Strauchgesellschaft als Mantel, **4** = Saumgesellschaft, **5** = ursprünglicher Trockenrasen. Eine Aufnahmefläche A würde einen Gesellschaftskomplex umfassen, B–E wären homogen. (Nach MÜLLER 1962.)

man sie etwa an Felsnasen der Schwäbischen Alb findet: Charakteristisch ist die kleinräumige Verzahnung verschieden strukturierter Gesellschaften; Felsfluren und Trockenrasen einerseits, Wald-, Busch- und eben Saumgesellschaften andererseits. Es handelt sich hier nicht um ein durch Sukzessionsschritte verbundenes Gefüge, sondern um ein Mosaik von hoher zeitlicher Konstanz, es variiert nur räumlich, nicht aber zeitlich. Ursache ist die abgestufte Gründigkeit des Bodens, Differenziator also der Wasserhaushalt. Werden derartige Trockenwälder stark aufgelichtet oder sind sie (wie in kontinentalen Gebieten) infolge klimatischer Trockenheit von Natur aus lockerer, so dringen Saumarten auch ins Innere vor; viele Geranion-Arten galten früher als Kennarten der Flaumeichenwälder! Die Gliederung verwischt sich dann, und es bedarf des geschulten Blickes, um den strukturellen Typus durchschimmern zu sehen.

Zum 2. Punkt: 1898 hat R. Gradmann in seinem „Pflanzenleben der Schwäbischen Alb" die „Steppenheide" der Albfelsen als komplexe „Genossenschaft" beschrieben. Wie treffend dieser Name gewählt war, zeigt die spätere Strukturanalyse der pannonischen Waldsteppe durch Wendelberger (1954); auch hier ein kulissenartiger Aufbau aus Trockenbusch mit Saum und Trockenrasen. Während sich Felsspalten-, Trockenrasen- und Buschgesellschaften frühzeitig sondern ließen, gelang die synsystematische Erkenntnis des xerophytischen Kerns, der „echten Steppenheide", erst 1961. Einen Eindruck von der Mannigfaltigkeit des Steppenheide-Mosaiks im Jura-Zug zwischen Besançon und Regensburg vermitteln Köppler & Schwabe (1996). Gradmanns überragende Leistung war die Entdeckung der Koinzidenz derjenigen Landschaften, in welchen Steppenheide vorkommt, mit denen, die schon in der Jungsteinzeit oder Bronzezeit besiedelt waren. Seine erste Interpretation war: gleichzeitige Einwanderung von Steppenheide und Mensch vor der postglazialen Wiederbewaldung. Diese Deutung, die **Steppenheidetheorie**, war damals, vor „Erfindung" der Pollenanalyse und damit der genauen Rekonstruktionsmöglichkeit der Waldgeschichte, genial, wenn sie sich auch in dieser Form als unzutreffend erweisen sollte. Sie regte durch ihre Kombination von vegetationskundlichen und vorgeschichtlich-siedlungsgeographischen Perspektiven zu jahrzehntelanger Forschung und Diskussion an. Die heutige Fassung der Steppenheidetheorie (Ellenberg 1954) ist nicht stark von der letzten Auffassung Gradmanns (1950) verschieden und besticht vor allem dadurch, daß die Erklärung nicht nur für das süddeutsche Schichtstufenland zutrifft, sondern auch für andere Altsiedelgebiete, so Nordwestdeutschland. Sie besagt: Am frühesten besiedelt wurden solche Gebiete, deren ursprüngliche regionale Waldgesellschaften relativ licht und dadurch günstig für das nach Kräutern, Knospen und Eicheln suchende Weidevieh waren; wichtig war ferner Anfälligkeit gegen Viehverbiß. Auf diese Weise wurden Unterholz und Jungwuchs vernichtet; der Wald lichtete sich „von selbst"; und es bedurfte geringen Aufwands, ihn vollends zu roden. In der Tat zeichnen sich unter den mitteleuropäischen Waldgesellschaften gerade jene der Altsiedelgebiete durch Anfälligkeit gegenüber Waldweide aus (Ellenberg 1954): die Birken-Eichenwälder der nordwestdeutschen Geest einerseits, flachgründige (heutige) Buchen- und Laubmischwälder auf Kalk in Trockengebieten andererseits.

Systematischer Überblick

Zu **Verb. 1, Geranion sanguinei:**

1. **Geranio-Anemonetum sylvestris**, Wildanemonen-Saum; AC *Anemone sylvestris*, AD *Scabiosa canescens*. Charakteristische Saumgesellschaft der Lößböschungen des südlichen Oberrheintals; an Stellen, die durch seltenen Brand oder Schlag

gehölzfrei gehalten werden. Die Gesellschaft gehört zum bezeichnenden Mosaik der tief eingeschnittenen Lößhohlwege, wo schon allein durch das Nachstürzen der Steilwände immer wieder offene Stellen entstehen.

2. **Geranio-Dictamnetum**, Diptam-Saum; AC *Dictamnus albus, Clematis recta, Peucedanum alsaticum, Orobanche alsatica*. Diese Gesellschaft kommt am häufigsten und reichsten im submediterranen und subkontinentalen Gebiet vor und strahlt, in meist verarmter Form, bis ins Oberrheintal aus. Sie bildet nicht nur den Saum des *Quercetum pubescenti- petraeae*, sondern auch seine Schlaggesellschaft. Daß sie auch im zweiten Falle keine Epilobietea-Nitrophyten besitzt, dürfte an der ausgeprägten Bodentrockenheit liegen.

BS 24

Kl. **Trifolio-Geranietea sanguinei**
Saumgesellschaften und Staudenhalden trockener Standorte

KC *Astragalus cicer, Astragalus glycyphyllos, Calamintha clinopodium, Calamintha officinalis, Coronilla varia, Inula conyza, Lathyrus heterophyllus, Lathyrus silvester, Medicago falcata, Origanum vulgare, Silene nutans, Valeriana collina, Verbascum lychnitis, Vicia tenuifolia* u. a.

O. **Origanetalia vulgaris**
Saumgesellschaften und Staudenhalden trockener Standorte

OC = KC

1. V. **Geranion sanguinei**
Blutstorchschnabel-Saum gesellschaften, Trockenwald-Saumgesellschaften

VC *Anthericum ramosum, Bupleurum falcatum, Campanula rapunculoides, Campanula rapunculus, Coronilla coronata, Fragaria viridis, Geranium sanguineum, Inula hirta, Melampyrum cristatum, Peucedanum officinale, Thalictrum minus, Trifolium rubens* u. a.

Beisp. 1 - 5

2. V. **Trifolion medii**
Mesophytische Zickzackklee-Säume

VC *Agrimonia eupatoria, Agrimonia odorata, Galium mollugo* var. *dumetorum, Trifolium medium, Trifolium ochroleucum* und als

VD Molinio-Arrhenatheretea-Arten wie *Dactylis glomerata, Lathyrus pratensis* u. a.

Beisp. 6 - 8

3. **Geranio-Peucedanetum cervariae**, Hirschwurz-Saum; AC *Peucedanum cervaria, Seseli libanotis*. Die am weitesten verbreitete und damit vikariantenreichste Assoziation. Sie kommt in den süddeutschen Kalkgebieten, im Saarland, im Weser-Leine-Bergland, in den Thüringer Muschelkalkgebieten und in verarmter Form bis an die Ostsee vor. Sie säumt Flaumeichenwälder, warme Buchen- und Eichen-Hainbuchenwälder.
4. **Adonido-Peucedanetum cervariae**, Adonisröschen-Saum; AC *Adonis vernalis* (opt.) mit kontinentalen Arten als AD, z. B. *Campanula bononiensis, Oxytropis pilosa, Veronica spicata*. Im Kontakt zu Cirsio-Brachypodion-Rasen und aus solchen entstehend; hält sich lange in lichten Trockenwäldern und ihren Forsten, z. B. der Oderhänge.
5. **Geranio-Trifolietum alpestris**, Hügelklee-Saum; AC *Anthericum liliago, Trifolium alpestre*, als AD zahlreiche Säurezeiger. Diese weisen – z. B. auf Tephrit des Kaiserstuhls – auf den Kontakt zu bodensauren Eichenwäldern hin.

Zu **Verb. 2, Trifolion medii:**
Die Zickzackklee-Säume sind weniger „prächtig" und auch physiognomisch weniger auffällig, zumal eine Reihe von Fettwiesenarten eingestreut sind, von denen manche hier ihre ursprüngliche Heimat gehabt haben mögen.

6. **Trifolio (medii)-Agrimonietum**, Zickzackklee-Odermennig-Saum; AC = VC, *Agrimonia eupatoria* (opt.). Auf kalkreichen Böden weit verbreitet von der planaren bis in die montane Stufe und reich gegliedert (bei Müller 1962 in 24 Untereinheiten); es säumt mannigfache Carpinion- und Fagionwälder.
7. **Vicietum sylvatico-dumetorum**, Waldwicken-Saum; AC *Vicia dumetorum, Vicia sylvatica*. Eine Saum- und Schlaggesellschaft mineralkräftiger und frischer Standorte.
8. **Teucrio (scorodoniae)-Centaureetum nemoralis**, Salbeigamander-Flockenblumen-Saum; AC *Centaurea nemoralis*. Auf Silikatböden, z. B. im Schwarzwald. Die darin dominierenden Säurezeiger wie *Teucrium scorodonia, Deschampsia flexuosa* und *Holcus mollis* lassen die Grenzlage zu den Melampyro-Holcetea mollis erkennen.

41. Klasse: Betulo-Adenostyletea, Subalpine Hochstaudenfluren und -gebüsche

Sie bilden die produktionskräftigsten Gesellschaften der europäischen Hochgebirge im Bereich der Waldgrenze in der hochmontan-subalpinen Stufe; es sind Grünerlen- und Weidengebüsche mit hoher Krautschicht sowie strauchfreie Hochstaudenfluren. Der gleichen Klasse gehören auch die auf entsprechenden Standorten in der skandinavischen Subarktis nördlich der Fichtenwaldzone lebenden Hochstauden-Birkenwälder an (mit *Betula tortuosa*, nach welcher die Klasse heißt). Man könnte vermuten, es handle sich um eine anthropo-zoogene Durchdringung zweier Klassen mit verschiedenen Wuchsformen, eine Klasse der Hochstaudenfluren einerseits, eine der Strauch- und Waldgesellschaften andrerseits, zumal unter Grün-Erle die Hochstauden wenig vital sind. In den Tieflagen wäre dies wohl der Fall; daß es an der alpinen Waldgrenze anders ist, lehren die Verhältnisse in unbeeinflußten Gegenden; so entsprechen unseren Betulo-Adenostyletea in den japanischen Hochgebirgen, die nie der Weidewirt-

schaft ausgesetzt waren, lichte, säbelwüchsige *Betula ermanii*-Haine mit blühendem Hochstauden-Unterwuchs.

Die Üppigkeit der Mannshöhe erreichenden Feldschicht ist vom **Standort** her leicht verständlich: Die Gesellschaften kommen auf mineralkräftigen und dabei mittel- bis tiefgründigen oder anderweitig reichlich mit Wasser versorgten Böden vor; sie fehlen im allgemeinen auf reinen Kalkverwitterungsböden. Günstiger Wasserhaushalt ist Voraussetzung für solche Pflanzen mit großen, weichen Laubblättern, für welche starke Transpiration anzunehmen ist. Sehr charakteristisch ist z. B. im Allgäu der Wechsel von Latschen-Krummholz (Erico-Rhododendretum s. S. 334) auf langsam verwitterndem Dolomit und Kalk mit dem Grünerlenbusch (Alnetum viridis) auf rasch verwitterndem Fleckenmergel, Kössener Schichten (Schiefer mit einzelnen Kalkbänken) und ähnlichen Gesteinen. Die potentiellen subalpinen Grünerlenbänder sind freilich stärker zerstückelt als die entsprechenden Latschenstreifen; denn diese günstigen Standorte wurden von den Sennen bevorzugt gerodet, vor allem in nicht steilem Gelände; die leichter verwitternden Gesteine bilden zudem sanftere Formen als die widerstandsfähigen Karbonatgesteine. Als Ersatzgesellschaften entstanden Rostseggen- und Borstgrasrasen, deren frischgrüne Flecken vom Dunkelgrün der Latschen-bestandenen Flächen und deren Ersatzgesellschaft, dem graugrünen Seslerion, abstechen. Die Grünerle selbst lebt in Symbiose mit Stickstoff-assimilierenden Actinomyceten; die Mineralstickstoff-Anlieferung erreicht hier (zusammen mit dem von Vieh gedüngten Rumicetum alpini) die höchsten Werte unter den (sub)alpinen Gesellschaften (vgl. S. 267; Rehder 1970).

Zur Systematischer Überblick

Zu **Verb. 1, Adenostylion:**

1. **Alnetum viridis**, Grünerlenbusch; AC *Alnus viridis, Hieracium juranum, Poa hybrida*. Die Grünerle ist ein lichtbedürftiger Rohbodenkeimer und kommt auch unabhängig von Hochstauden als Pionierstrauch bei Bodenverwundungen auf; sie kann Weide-Unkraut, aber auch spontaner Böschungsbesiedler und Vorwald-Art sein, so außerhalb der Alpen. Von wenigen kühl-luftfeuchten Reliktstandorten an Felswänden und Flüssen ausgehend, hat der Strauch sich im Schwarzwald als progressives Glazialrelikt in eben jenem Teil ausgebreitet, in dem über Jahrhunderte hin Reutbergwirtschaft herrschte (s. S. 242); hier entstanden immer wieder offene Bodenoberflächen – günstige Bedingungen für einen Pionier. Zunächst mit stark schattendem Laubdach, wird sie im Alter licht und läßt dann Hochstauden bzw. Kräuter der Extensivweide und Bäume des Endwaldes aufkommen.
2. **Adenostylo-Cicerbitetum**, Alpine Hochstaudenflur. Ohne eigene Charakterarten, mit besonders reicher Entwicklung der Hochstauden. Diese Gesellschaft entsteht nach Schlag des Alnetum, wenn nicht beweidet wird. Natürlich ist sie oberhalb des Alnetum in der alpinen Stufe.
3. **Salicetum appendiculatae**. Schluchtweiden-Gesellschaft; AC (lok.) *Crepis blattarioides, Prunus padus* ssp. *borealis, Salix appendiculata*. Eine charakteristische Stauden- und Strauchgesellschaft der Lawinenbahnen im Hochschwarzwald (ob identisch in den Zentralalpen?). An der Oberkante steiler Runsen sammeln sich in Nord- bis Ostexposition als „Lee-Effekt" Schneewächten an. Sicher donnerten sie schon seit dem Spätglazial in den anschließenden Runsen zu Tal. So hat sich dort eine Reliktgesellschaft, die auch einige Waldpflanzen enthält, entwickelt. Neben *Salix appendiculata* kommen andere Gehölze, so *Sorbus aucuparia,*

BS 25

Kl.	**Betulo-Adenostyletea** Subalpine und subarktische Hochstaudenfluren und -gebüsche
KC	*Athyrium distentifolium*, *Cicerbita alpina*, *Geranium sylvaticum*, *Milium effusum* var. *violaceum*, *Ranunculus platanifolius*, *Ribes petraeum*, *Viola biflora*

O.	**Adenostyletalia** Hochstaudenfluren und -gebüsche der alpiden und der Mittelgebirge
OC	*Crepis blattarioides*, *Epilobium alpestre*, *Rosa pendulina*, *Salix waldsteiniana*, *Senecio nemorensis*, *Streptopus amplexifolius* u. a.

1. V.	**Adenostylion** Hochstaudenfluren und Grünerlengebüsch der Alpen
VC	*Achillea macrophylla*, *Adenostyles alliariae*, *Chaerophyllum hirsutum* ssp. *villarsii*, *Peucedanum ostruthium*, *Saxifraga rotundifolia* u. a.
Beisp.	1 - 3

2. V.	**Calamagrostion arundinaceae** Hochgrasfluren der herzynischen Mittelgebirge
VC	*Calamagrostis arundinacea*, *Hieracium prenanthoides*, *Knautia sylvatica* var. *sendtneri* + VD
Beisp.	4

Sorbus aria und *Prunus padus* ssp. *borealis,* als Krummholz vor, deren niederliegend-aufsteigender Wuchs als Anpassung an die Scherkräfte der sich setzenden und dabei etwas „kriechenden" Schneemassen zu werten ist; sie werden elastisch beim ersten Schneefall zu Boden gedrückt, so daß die späteren Schneebretter über sie hinwegsausen. Wo sich in nicht regelmäßig befahrenen Lawinenbahnen nach einigen Jahren Fichtenjungwuchs hatte einstellen können, werden diese Bäumchen dagegen abgeknickt oder entwurzelt.

Zu **Verb. 2, Calamagrostion arundinaceae:**

4. **Sorbo-Calamagrostietum arundinaceae**, Mitteleuropäisch-subalpine Hochgrasflur; AC *Allium victoriale, Bupleurum longifolium* (im Osten), *Calamagrostis arundinacea* (opt.), *Centaurea montana, Digitalis grandiflora* (innerhalb der Höhenstufe*), Hieracium prenanthoides* agg., *Sorbus ambigua.* (Der Begriff Hochgras wird hier als Parallele zu den dikotyl-breitblättrigen Hochstauden verstanden; streng genommen sind ja beide Typen Hochstauden.)

Carbiener (1969) verdanken wir genauere, regionale Untersuchungen über den Verband Calamagrostion und besonders über diese Assoziation, die aus den Vogesen,

Sudeten und, weniger gut entwickelt, dem Schwarzwald bekannt geworden ist. Der Verband ist perialpisch, alpennah, in den waldgrenznahen Lagen der genannten Silikatgebirge, im französischen Zentralmassiv, in Pyrenäen und Karpaten verbreitet. Unsere Assoziation besiedelt lee-seitige, über 25° steile Hänge mit hoher Einstrahlung, also Ost- und Südhänge. Die Wasserversorgung ist weniger reichlich als im oft benachbarten Adenostylion. Eine Analyse der Waldfreiheit der Standorte steht noch aus. Auffallend ist das von Carbiener herausgestellte gemeinsame Vorkommen ökologisch stark differenter Artengruppen wie wärmeliebenden Saumarten, Waldarten, Mähwiesen- und subalpinen Weidearten.

Zur Geschichte der Betulo-Adenostyletea im außeralpischen Bereich

Unsere diesbezüglichen Kenntnisse gründen sich auf ökologische, zoologische, taxonomische, floristische und historische Befunde; sie sollen kurz besprochen werden, um die Fruchtbarkeit solch verknüpfender Betrachtungen darzulegen.

1. Das heutige nordisch-alpische Areal vieler Betulo-Adenostyletea-Arten beweist, daß diese eiszeitlich in den Tieflagen vorgekommen sein müssen; nach dem Rückgang der Gletscher aus den Gipfellagen der Mittelgebirge, also vor etwa 10 000 Jahren, müssen sie in höhere Lagen aufgestiegen sein. Für ihr Vorkommen im Feldbergraum im Spätglazial fand Oberdorfer (1931) einen eleganten Beweis, nämlich Flügeldecken von Käfern der Gattung *Chrysochloa* in Ablagerungen des Schluchsees. Diese Blattkäfer ernähren sich ausschließlich von den weichen Blättern von Compositen wie *Adenostyles, Petasites* und *Cicerbita*. Man findet sie auch heute noch massenhaft darauf. Ihre Nahrungspflanzen müssen also bereits spätglazial im Gebiet vorgekommen sein.
2. Beim Sorbo-Calamagrostietum der Vogesen sind 2 floristische Befunde wichtig und mit Carbiener (1969) zu interpretieren.
   a) Es gibt eine Reihe von Arten, die im Elsaß einerseits in den warmen Tieflagen, andererseits in den Hochgrasfluren vorkommen, dazwischen, in der Stufe der Buchen-Tannenwälder, aber fehlen; sie haben also lokale Disjunktionen. Beispiele sind *Laserpitium latifolium, Thalictrum minus* und *Convallaria majalis*. Die Erklärung: Diese Arten sind in der postglazialen Wärmezeit mit den Eichenmischwäldern eingewandert und bis in die Hochlagen gelangt (in den Vogesen erreichte diese Formation etwa 1200 m NN). Als später Buche und Tanne nachrückten und sich unter kühlerem Klima ein montaner Schattholzgürtel einschob, wurden die ursprünglichen Populationen aufgespalten. In den Hochlagen konnten sich die Thermophyten nur unter den lokalklimatischen „Vorzugsbedingungen" des Sorbo-Calamagrostietum halten. Eine solche lokale Separation kann Voraussetzung sein für die Bildung von Ökotypen, Subspecies und schließlich Species. Im Falle der Calamagrostion-Arten gibt es einige Beispiele für eine derartige Differenzierung, ohne daß man freilich bisher Angaben über den genauen Zeitpunkt ihrer Abspaltung und über die ursprünglichere der beiden Sippen machen könnte.
   b) Wir hatten auf S. 225 die Herkunft der Arten der Mähwiesen diskutiert. Eine der Spuren läßt sich wiederum in den Vogesen (Carbiener 1969) verfolgen; Hier kommen eine Reihe von Arten des Sorbo-Calamagrostietum in Mähweiden vor, aber nur in solchen Talzügen, wo sie in unmittelbarer Verbindung mit den

Hochgrasfluren stehen, Beispiele sind *Centaurea montana* und *Geranium sylvaticum*. Der „Wanderweg" ist hier also noch „markiert".

Unter beiden Aspekten, a wie b, interessante Beispiele bieten unsere Kulturgräser Glatthafer und Flaumhafer: Wildformen, über deren Ahnenstatus wir jedoch noch keine Aussagen machen können, kommen als territoriale Assoziationskennarten in den französischen Gebirgen vor.

Diese unter Punkt 2 aufgeführten Schlüsse lassen sich als Modelle im Prinzip gewiß auch auf analoge Fälle und Gebiete, z. B. die weniger klaren Verhältnisse im Schwarzwald, übertragen.

12. Formation: Strauchgesellschaften

Strukturbildner und Elemente der Landschaft

Sträucher sind Holzgewächse, deren Überdauerungsknospen oberhalb von 0,5 m Höhe liegen und die sich von der Basis her verzweigen, also keinen eigentlichen Stamm bilden. Auch diese Lebensform ist der des Baumes unter den üblichen Klimabedingungen unterlegen. In der mitteleuropäischen Naturlandschaft müssen wir uns von Sträuchern beherrschte Gesellschaften an natürlichen Waldrändern als Mantel vorstellen, damit zwischen Wald und Saum vermittelnd und das Waldinnere abschirmend. Im Inneren lockerer Wälder können Sträucher zwar reichlich vorkommen, aber ihr Optimum haben sie, von spärlichen Ausnahmen abgesehen, hier nicht; blütenüberzogene Weißdorn- und Schneeballbüsche oder fruchtende Schlehen oder Pfaffenhütchen stehen nur im Mantel der Waldränder oder in freien Hecken und Gebüschen mit hoher Lichtintensität.

Standortsökologisch lassen sich zwei Grundtypen von Mänteln unterscheiden. In der Naturlandschaft nehmen Strauchgesellschaften eine bestimmte Stufe im Standortsgefälle zwischen den (heute oft nur potentiellen) Waldstandorten und den für Gehölze unzugänglichen Saumstandorten ein. Letztere können zu trocken sein, so im Steppenheide-Komplex, oder zu naß, so in Ufer-Komplexen. Man kann hier von **Gefällemänteln** sprechen. Wo auch heute noch ein Waldrand gegen Wiese oder Acker hin sich selbst überlassen bleibt, umgibt ihn ebenfalls ein Strauchstreifen, falls die betreffenden Bäume nicht sehr tief beastet sind und sich dadurch „selbst ummanteln". Hier stocken Wald, Mantel, Saum und bewirtschaftete Gesellschaften unter den gleichen abiotischen Standortsbedingungen; sie sind einander also homolog (s. S. 271); es haben sich **Ersatzmäntel** gebildet (s. Abb. 54 und 57). Häufiger noch sind in der gewachsenen Kulturlandschaft gleichsam verselbständigte Mantelgesellschaften in Form von Hekken und Gebüschen, meist in steinig-trockenen Standorten an Ackerrändern, aber auch in vernäßten Mulden, an Bächen und Gräben.

Die Struktur von natürlichen und indirekt anthropogenen Strauchgesellschaften kann noch weiter differenziert sein, indem sich den höheren Hauptmänteln, etwa aus Hasel, niedrigere Vor- oder Kniemäntel (Weidemann 1944) vorlagern. Reich vertreten kann auch die Lebensform der Lianen sein: holzige wie *Clematis vitalba* bilden an gestörten Stellen mächtige „Vorhänge", *Rubus fruticosus*-Halbsträucher neigen zum Wuchs als „Glocke" oder „Klammer", und in den Säumen bilden *Convolvulus sepium, Vicia*-Arten und viele andere Kräuter „Schleier" (Schwabe-Braun & Wilmanns 1984, Wilmanns 1983). Und endlich wirkt sich auch das Alter von Hecken aus: Wenn diese lange nicht auf den Stock gesetzt worden sind, werden sie nicht nur höher, sondern es setzen sich auch Vorwald- und Waldgehölze durch, die bei gleicher photosynthetischer Aktivität einen anderen „Verteilerschlüssel" der Assimilate (s. S. 299) haben; ihre Stammbildung, gepaart mit gewisser Schattenfestigkeit der Jugendstadien, bewirkt, daß sie auf lange Sicht die Sträucher überwachsen und herausdunkeln (dazu Küppers 1987).

Hecken und Gebüsche – so der Titel der klassischen Arbeit Tüxens (1952) – können Kulturlandschaften prägen. Buschwerk auf Steinriegeln an den Grenzen von flachgründigen Äckern gehört zum Charakter von Muschelkalk- und Weißjuralandschaften (z. B. des „Heckengäu" bei Horb und der Schwäbischen Alb), wo über Jahrhunderte hin Erosion die Feinerde verwehte und verschwemmte und die Bauern die „nachwachsenden" Steine absammeln mußten. Haselhecken zeichnen die Granit-

und Gneis-Lesesteinriegel im Schwarzwald nach. Knicks bestimmten in der schleswigholsteinischen Moränenlandschaft das Bild; es sind dem Typ nach uralte, in Schleswig-Holstein aber erst seit dem 17. Jahrhundert angepflanzte Hecken auf Wällen, die dem Aus- bzw. Einsperren des Viehs und nebenbei der Brennholzversorgung dienten. Solche Viehschutzhecken sind typisch für das atlantische Weidegebiet von Südschweden und Dänemark bis hinüber zur Bretagne und Vendée (s. TÜXEN 1952, WEBER 1967). Schließlich ist dorniges Gesträuch als Mantel, Hecke oder Gebüsch bezeichnend für (ehemalige) Hudelandschaften, in denen die extensive Beweidung (Hude) zur Selektion eines an Mannigfaltigkeit kaum zu übertreffenden Gesellschaftsmosaiks geführt hat, wie es POTT & HÜPPE (1991) beleuchten.

Der Reichtum an Tierarten im anthropogenen und damit jungen Landschaftselement „Hecke" (s. u.) ist nur zu verstehen aus den Jahrmillionen, in denen sich gegenseitige Beziehungen zwischen Tieren und eben diesen Pflanzenverbindungen entwickeln konnten: mit ihrer charakteristischen Struktur, ihrem spezifischen Nahrungsangebot, ihrem eigenen Mikroklima und ihrer vermittelnden Lage zwischen Wald und Offenland. Dabei ist zu bedenken, daß auch die Säume zum Lebensraum gehören und Ressourcen beisteuern – ein wesentlicher Grund für den Reichtum alter, gewachsener Hecken im Gegensatz zu jungen Pflanzungen (s. REIF & AULIG 1993).

Im Grundsatz lassen sich diese Gesetzmäßigkeiten, die unter den klimatischen und wirtschaftlichen Bedingungen der Holarktis erkannt worden sind, auch in den Tropen beobachten, wenn sie dort auch noch nicht studiert sind; nicht vikariierende Arten der gleichen Gattung, wie es bei der holarktischen Klassengruppe der **Rubo-Rosea** der Fall ist, sondern Strukturhomologien, also gleiche Formationen, sind dort zu erwarten.

Syntaxonomie

Die Strauchgesellschaften gehören zu zwei Klassen:

42. Kl.: Rhamno-Prunetea Rivas Goday et Carbonell 1961, Eurosibirische Heckengesellschaften
43. Kl.: Salicetea purpureae Moor 1958, Ufer-Weidengebüsche und -wälder

Eine dritte, die Franguletea Doing 1962 em. Westhoff, in der Weidenbruchgebüsche und Adlerfarn-Brombeergestrüppe zusammengefaßt werden, ist zu schwach charakterisiert, wie umfangreiches vergleichendes Tabellenmaterial beweist.

Schon die Namen geben einen Hinweis auf die beiden Taxa, welche in der Holarktis die Hauptstrauchbildner sind (vgl. Rubo-Rosea S. 49): die Familie *Rosaceae* mit den großen Gattungen *Rosa* und *Rubus* einerseits, die Gattung *Salix* andrerseits. Im ersten Falle dürfte eine Erklärung in der wohl koevolutiv erworbenen Endozoochorie durch Kleinvögel mit dem Lebensraum „Gesträuch" liegen (vgl. S. 199); im zweiten Falle in der Anatomie und Physiologie der Weiden: Elastizität, Restitutionsfähigkeit, rasches Höhenwachstum und Toleranz gegenüber Bodenvernässung (vgl. S. 293).

Das soll nicht heißen, es gäbe keine anderen durch Sträucher geprägten Gesellschaften, wie man ja an den Beispielen der Weidenbruchgebüsche, des Lawinenbahngesträuchs und der Schlagflurbildner sieht. In sehr lichten Wäldern an Grenzstandorten des Waldes gesellen sich die Straucharten natürlicherweise zu den Baumarten; im standörtlichen Mittelbereich, wo stark schattende Laubmischwälder entwikkelt sind, sind die Prunetalia-Sträucher meist nur durch alte Wirtschaftsweisen be-

günstigte „Lückenbüßer", die zuvor steril waren, mit Ausnahme der trockensten Flaumeichenwälder, also ebenfalls an einer Waldgrenze. So ist es zu rechtfertigen, daß die Prunetalia von manchen Autoren aufgrund floristischer Ähnlichkeit zu den Querco-Fagetea gestellt werden.

42. Klasse: Rhamno-Prunetea, Eurosibirische Schlehengebüsche

Diese Klasse umfaßt in zahlreichen Assoziationen den Bereich mittlerer bis trockener Standorte. Außer den aus Mitteleuropa bekannten Verbänden sind weitere für Spanien, das Mittelmeergebiet und den kontinentalen Raum beschrieben worden.

Systematischer Überblick

Zu **Verb. 1, Berberidion:**

1. **Cotoneastro-Amelanchieretum**, Felsenbirnengebüsch; AC *Amelanchier ovalis, Cotoneaster integerrimus, Rosa rubrifolia, Rosa pomifera*. In warmtrockenen Spal-

BS 26

Kl.	**Rhamno-Prunetea** Eurosibirische Schlehengebüsche
KC	*Clematis vitalba*, *Cornus sanguinea*, *Corylus avellana*, *Crataegus laevigata* (= *C. oxyacantha*), *Crataegus monogyna*, *Euonymus europaeus*, *Prunus spinosa*, *Rhamnus cathartica*, *Rosa canina* u. a.

O.	**Prunetalia spinosae** Eurosibirische Schlehengebüsche
OC = KC	

1. V.	**Berberidion** Berberitzen-Gebüsche
VC	*Berberis vulgaris*, *Ligustrum vulgare*, *Rosa eglanteria*, *Viburnum lantana* u. a.
Beisp. 1 - 6	

2. V.	**Pruno-Rubion radulae** Brombeer-Schlehen-Hecken
VC	*Rubus corylifolius* agg., *Rubus macrophyllus* u. a.
Beisp. 7 - 9	

ten neutral bis basisch verwitternder Gesteine. Eines der Elemente der Steppenheide des Schweizer Jura, der Schwäbischen und Fränkischen Alb. Entsprechende Bestände mit azidophytischer Krautschicht sind als eigene Assoziationen benannt worden.

2. **Hippophao-Berberidetum**, Sanddornbusch; AD *Hippophae rhamnoides* ssp. *fluviatilis, Pinus sylvestris, Populus nigra*. Im Gegensatz zur sanddorn- und weidenreichen Tamariskenflur ist dies eine Gesellschaft der grundwasserfreien Kiesterrassen von Flußmittelläufen, die oft mit Trespenrasen in Kontakt steht. Schön entwickelt ist sie in der südlichen Oberrheinebene; hier ist sie infolge der Grundwassersenkung durch die Rheinkorrektion vor rund 100 Jahren und das folgende Absterben der Auenwälder auf den Kiesen der alten Aue entstanden. Der Sanddorn, der nur bei reichlicher Wasserversorgung optimal gedeiht, bildet in dieser Gesellschaft nur bis zu 35 Jahre alte Stämmchen (Moor 1958), wächst aber durch Wurzelbrut zu undurchdringlichen, dornigen Dickichten heran. Als Relikte früherer Auenwälder sind noch Grau-Weide und Silber-Pappel darin; die Sukzession wird am Oberrhein zum Flaumeichenwald und ähnlichen Gesellschaften führen, im Alpenvorland zu Schneeheide-Kiefernwäldern.
3. **Pruno-Ligustretum**, Schlehen-Ligusterbusch; AC *Ligustrum vulgare* (opt.), *Viburnum lantana* (opt.). Es ist die häufigste Berberidion-Assoziation. Sie besiedelt Feldraine und Kalksteinriegel in den Kalkgebirgen und entsprechenden Hügelländern Süd- und Mitteldeutschlands. Mantelgesellschaft wärmeliebender Buchen- und Flaumeichenwälder. Wenn die Gesellschaft mit der Meereshöhe charakterartenlos ausklingt, wird auch von **Rhamno-Cornetum sanguineae** gesprochen. An Grundwasser-Standorten kann mit der Traubenkirsche und anderen frischebedürftigen und überflutungsfesten Arten die Subass. prunetosum padi stocken, Moors **Pado-Coryletum** (1958). Dieser Traubenkirschen-Haselbusch als Mantelgesellschaft von Hartholzauenwäldern (s. S. 346) fällt durch seinen Lianenreichtum auf; Waldrebe und Hopfen bewirken einen geradezu dschungelartigen Habitus der natürlich oder vom Menschen aufgelichteten Alno-Ulmion-Gesellschaften. Hier kam auch die bei uns nahezu ausgestorbene Wilde Weinrebe (*Vitis vinifera* ssp. *sylvestris*) vor.
4. **Corylo-Rosetum vosagiacae**, Vogesenrosenbusch; AC *Rosa vosagiaca*. Eine Gesellschaft kühl-humider Standorte auf Boden mit gutem Nährstoffangebot. Die Hasel als hochwüchsiger Strauch erträgt häufiges Abschlagen weniger gut als etwa Schlehe und Liguster; sie setzt sich daher erst in späten Entwicklungsstadien durch, die zu den regionalen montanen Waldgesellschaften überleiten.
5. **Hedero-Rosetum arvensis**, Ackerrosen-Vormantel; AC *Rosa arvensis*. Eine subatlantische „Heilgesellschaft" an gestörten Waldrändern und an Verlichtungsstellen. Im geschlossenen Wald kümmernd, entfaltet *Rosa arvensis* als Spreizklimmer und durch ihre vegetative Fortpflanzung hier ihre volle Vitalität.
6. **Hippophao-Salicetum arenariae** s. l., Sanddorn-Dünenweidenbusch; AC *Hippophae rhamnoides* ssp. *rhamnoides*, viele Dünenpflanzen als AD und syngenetische Zeugen. Diese weitgefaßte Gesellschaft (wohl eigener Verband) baut die großflächigen, oft kaum durchquerbaren, silbrigen Gebüsche der Friesischen Inseln auf, soweit der Sand noch nicht entkalkt ist (Abb. 23, S. 129). In späten Phasen kümmert der kalkbedürftige Sanddorn; Nematoden, die bevorzugt seine durch die Actinomyceten-Symbiose erzeugten Knöllchen, aber auch Feinwurzeln verzehren, können ihn schon vorher sehr schwächen (Westhoff 1991). Bezeichnend sind weiter große Polykormone von *Rosa rugosa*: sie ist aus ostasiatischen Dünengesellschaften der gleichen Klassengruppe, den Rubo-Rosea, gebietswei-

se eingeführt worden und ist an diesem edaphisch wie klimatisch sehr ähnlichen Standort eingebürgert. Im Laufe der „Reife" der Gesellschaft kommen etliche Prunetalia-Sträucher hinzu: *Sambucus nigra* ist windfest genug, um an nitratreichen Stellen mit entsprechenden Begleitern einzudringen; den charakteristischen Duft vieler Dünentäler bewirkt *Rosa rubiginosa*. Bei Entkalkung und ausreichender Feuchte treten *Polypodium vulgare, P. interjectum, Pyrola rotundifolia* und azidophytische Moose auf (**Polypodio-Salicetum arenariae**).

Zu **Verb. 2, Pruno-Rubion radulae:**

7. **Pruno-Rubetum sprengelii**, Sprengel-Brombeer-Hecke. Auf sauren Lehmböden im atlantisch-subatlantischen Bereich, im Süden verarmt.
8. **Pruno-Rubetum radulae**, Raspel-Brombeer-Hecke, Subatlantisch, auf basenreichen Böden.
9. **Pruno-Rubetum bifrontis**, Zweifarb-Brombeer-Hecke. In Süddeutschland verbreitete, Sommerwärme benötigende Gesellschaft auf Lehm.
10. **Rubo-Coryletum**, Brombeer-Haselbusch; AC *Corylus avellana* (opt. innerhalb des Verb.), AD *Abies alba, Ilex aquifolium*, Mantel- und Ersatzgesellschaft des Buchen-Tannenwaldes im Gneis-Schwarzwald.

Die Bedeutung der Hecken für die Landespflege

Dies Problem wurde lange Zeit viel diskutiert; wir wollen versuchen, das Für und Wider, Nutzen, aber auch Grenzen aufzuzeigen.

Das Arbeitsgebiet Landespflege hat eine derart große Bedeutung erlangt, daß wir es näher umreißen müssen. Dazu sei die gute Charakterisierung durch Buchwald (1968, s. ferner Buchwald & Engelhardt 1978/79) wörtlich wiedergegeben:

„Die Landespflege mit ihren Teilgebieten Landschaftspflege und Naturschutz sowie der Grünordnung hat die Aufgabe des Schutzes, der Pflege und der Entwicklung aller natürlichen Grundlagen der menschlichen Existenz. Sie erstrebt hierzu den Ausgleich zwischen dem natürlichen Potential des Landes als natürliche Lebensgrundlage und Lebensumwelt und den Erfordernissen der Gesellschaft.

Die drei Teilgebiete der Landespflege haben unterschiedliche Aufgabenstellungen und räumliche Geltungsbereiche:

Die Landschaftspflege mit dem Schwerpunkt auf Pflege, Neugestaltung und Neuaufbau in der freien Landschaft;

der Naturschutz mit dem Schwerpunkt auf Schutz und Bewahren in der freien Landschaft wie im Siedlungsbereich;

die Grünordnung mit dem Schwerpunkt auf Neugestaltung und Sicherung im Siedlungsbereich."

Der Ausdruck Naturschutz wird aber auch im umfassenden Sinne, also gleichbedeutend mit Landespflege, benutzt. Die begriffliche Trennung von Naturschutz und Landschaftspflege ist heute im Grunde überholt, wie man neueren Definitionsversuchen ebenso wie den konkreten Tätigkeiten entnehmen kann. Früher bedeutete „Schutz", also „Bewahren des Bestehenden", entweder: keine menschliche Einwirkung auf das Schutzobjekt (z. B. ein Hochmoor), oder es war die zur Erhaltung notwendige Bewirtschaftung ohnehin selbstverständlich (z. B. Schafbeweidung). Heutzutage ist die Bewahrung des Vorhandenen oft ohne gezielte Einwirkung (z. B. Entfernen von Gehölzen = Enthurstung = Entkusselung etwa von Magerrasen), somit ohne Pflege, nicht

möglich. Landschaftspflege dient also sowohl dem Neuaufbau (z. B. von Hecken an Straßen) als auch dem Bewahren im klassischen Sinne.

Für alle drei Bereiche ist die Kenntnis unserer Strauchformation wichtig. Den Prunetalia in NO-Bayern wurde von Bayreuth aus in den achtziger Jahren eine auf Heckenbewertung abzielende, botanische und zoologische Aspekte betreffende Untersuchung gewidmet; über die Fülle aufschlußreicher Daten möge man sich orientieren bei Schulze et al. (1984) und Zwölfer et al. (1984).

1. Hecken und Buschwerk in der freien Landschaft erhöhen die Mannigfaltigkeit an Lebensräumen und damit an Organismen, die **Diversität;** sie steigern damit das „biologische Potential". Schon allein dieser Gesichtspunkt ist in unserer zunehmend nivellierten Zivilisationslandschaft von Bedeutung, ganz abgesehen von Nützlichkeitserwägungen. Dabei ist zu berücksichtigen, daß Hecken zwar Rhamno-Prunetea-Gesellschaften als „Rückgrat" haben, daß sie aber von Säumen flankiert werden. Untersucht man ihre Tierwelt, so erfaßt man Arten aus verschiedenen pflanzensoziologischen Elementen und findet demgemäß Wald-, Feld- und Wiesentiere. Den großen Artenreichtum belegen die klassischen Untersuchungen von Tischler (zusammenfassende Darstellung 1984); er fand in Knicks insgesamt rund 1200 Tierarten; viele von ihnen strahlen mehr oder weniger weit aus ins freie Gelände, andere haben im Knick ihr Zufluchts- oder Überwinterungshabitat. Einen vielseitigen Überblick verdanken wir Rotter & Kneitz (1977). Die oben genannten Bayreuther Untersuchungen belegten auch sehr klar die Abhängigkeit des Tierlebens von der floristischen und strukturellen Mannigfaltigkeit, also Gesellschaft und Alter der Hecke. Der Reichtum der Rhamno-Prunetea an Pflanzen mit offenem bis wenig verborgenem Nektar und Pollen, die zeitliche Abfolge der Blütezeiten – von der Schlehe im März bis zur Waldrebe noch im September –, der Reichtum der Säume an Apiaceen und Asteraceen, deren Blüten gerade für zahlreiche kurzrüsselige Insekten Nahrung bieten – dies alles legt den Gedanken nahe, daß diesem Komplex eine hohe biologische Bedeutung zukommt und der Naturschutz ihm zu Recht besonders zugewandt ist. Aus dem allen wird deutlich und ist bei etwaigen Eingriffen wie Flurbereinigungen zu bedenken, daß eine gewachsene, alte Hecke als Lebensraum einer frisch gepflanzten „Strauchreihe" weit überlegen ist.
2. Die funktionelle Verknüpfung von Hecke und Wirtschaftsfläche legt die auch von Rotter & Kneitz erörterte Frage nahe, ob die Heckenbiozönose wirtschaftliche Auswirkungen hat. Sieht man einmal von dem recht seltenen Fall ab, daß Schadpilze bestimmte Straucharten als Zwischenwirte nutzen können, so spitzt sich die Frage auf Wirbeltiere und Insekten zu. Bewertet man aber „Schädlinge" und „Nützlinge" in ein und demselben Areal, so müßte man die erst unvollständig bekannten biozönotischen Beziehungen berücksichtigen können: Eine insektenfressende Vogelart verzehrt eben nicht nur Schad-, sondern auch Nutzinsekten; das Verhältnis beider hängt vom Angebot ab und ändert sich mit der Dichte der Beutearten. Klarer ist die Sachlage für Insekten, wenn man die auf S. 306 dargestellten grundsätzlichen Zusammenhänge berücksichtigt und wenn man um die großen Zahlen von Räubern und Parasitoiden weiß. Analysiert man z. B. den Parasitoidenkomplex des Apfelwicklers, so zeigt sich, daß dessen Zusatzwirte (zum Überleben des Nützlings notwendig) überwiegend auf Rhamno-Prunetea-Arten vorkommen (Wilmanns & Graffa 1980). Mag unser biozönologisches Detailwissen noch fragmentarisch sein, so wird es doch immer deutlicher, daß eine mannigfaltige Flora und Vegetation selbst inmitten einer Agrarlandschaft auch unter Gesichtspunkten der Praxis günstig zu bewerten ist.

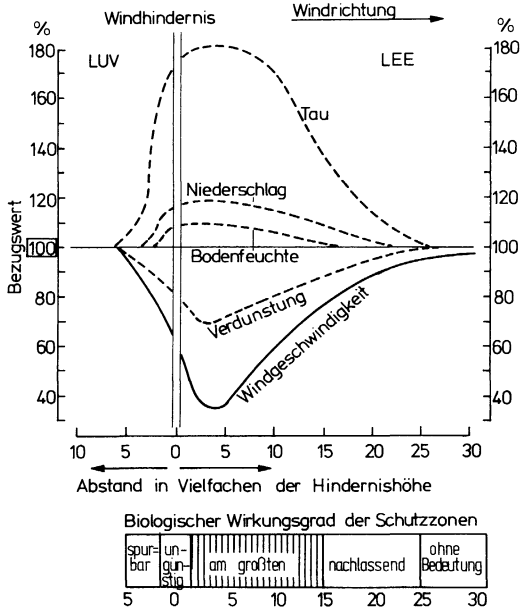


Abb. 58: Einfluß einer Windschutzanlage auf das Mikroklima. (Aus KREUTZ in BUCHWALD & ENGELHARDT 1968/69.)

3. Hecken dienen oft als **Windschutzpflanzung**. Dies setzt voraus, daß standörtlich geeignetes Pflanzmaterial ausgewählt wird. Je nach Pflanzziel kommen spezielle Ansprüche hinzu.

   Die mikroklimatischen Auswirkungen von Hecken in der freien Agrarlandschaft faßt Abb. 58 zusammen. Im Einzelfall muß abgewogen werden, ob diese Wirkungen als positiv zu bewerten sind, wobei auch Arbeitserschwernis, Raumeinbuße und Wurzelkonkurrenz durch die Hecke zu bedenken sind. Aber auch verhaltensphysiologische Fragen spielen hinein; z. B. ist es für das Rind als ursprünglichen Bewohner lockerer Auenwälder günstig, wenn es sich bei praller Sonne oder Sturm in den Schatten von Hecken oder von Einzelbäumen zurückziehen kann.
4. **Lebendbau.** Auf diese Arbeitsrichtung sind wir bereits auf S. 134 eingegangen. Sträucher stellen besonders wichtiges Pflanzmaterial bei der Befestigung instabiler Böschungen; ihre Gesellschaften sind daher geeignete Modelle für den Landschaftspfleger (Anweisungen s. z. B. ZUNDEL 1967, SCHIECHTL 1973).
5. In der Industrielandschaft und im Siedlungsbereich kommt Grüngürteln und damit Hecken abgesehen von ihrem ästhetischen Wert eine Funktion als Staubfänger, also im Immissionsschutz zu. Da der Wind von dem durchblasbaren Hindernis gebremst wird, sinkt seine Transportkraft, Staub setzt sich ab. Durch Regen wird dieser später abgewaschen, das „Filter" also „regeneriert". Erst wenige Zahlen liegen über die Filterkapazität vor; KELLER (1971) schätzt eine Kapazität von mehr als 70 mg/g Blattgewicht für Buche, mehr als 200 mg/g für Berg-Kiefer; dies

entspräche für Wälder (nicht Gebüsche) einer Kapazität von mehr als 280 bzw. 1000 kg/ha.

8. Die genannte Fähigkeit von Gehölzen, Luftbewegungen zu bremsen, führt zwar zu einer Schalldämpfung; technisch aufwendige Pionieruntersuchungen zeigten aber, daß im günstigsten Falle Gehölzstreifen den Schallpegel im Vergleich zu freien Flächen um rund 10 Dezibel (dB) senken können. (Der genaue Wert ist abhängig von der Frequenz und Schallrichtung, den geometrischen Ausmaßen der Schutzpflanzung, der Blattgröße und -stellung.) Heckenpflanzungen reichen daher zu befriedigendem Lärmschutz nicht aus; dazu sind Waldstreifen von mindestens 250 m Breite notwendig.
7. Nicht zu leugnen ist freilich die psychologische Wirkung auch eines schmalen Grünzuges. „Behaglich" ist eben der „umhegte" Raum, dessen „Einfriedung" die naturnahe und damit schöne Hecke ist (vgl. dazu Tüxen 1965). Hat man ihre Harmonie erkannt, so bemerkt der geschärfte Blick vielerorts zusammengestoppelte, einander standörtlich und chorologisch fremde Modegehölze; die biozönotische Bedeutung solcher Anlagen sollte geprüft werden. Hier liegt gewiß noch manche Möglichkeit, unsere Umwelt auch in der Industrielandschaft menschlicher zu gestalten (vgl. Miyawaki 1975).

43. Klasse: Salicetea purpureae, Ufer-Weidengebüsche und -wälder

Dies sind die charakteristischen Gehölz-Gesellschaften oft überschwemmter Flußauen, der nach ihnen benannten Weichholzauen. Die Eigenart des Lebensraumes Flußaue, der sich so deutlich von seiner Umgebung absetzt, in Luftbildern aller Erdteile als schmales, mäandrierendes, oft auch in ein Netz von einzelnen Wasserläufen aufgelöstes Band erscheint, schilderte Moor (1958) für die Schweiz besonders gründlich. Eine reich bebilderte Einführung mit Betonung der Tierwelt gibt Gerken (1988). Veränderungen des Wasserabflusses, heutzutage in der Regel anthropogen ausgelöst, können dramatische Folgen haben (s. u.). Die Wirkung des Menschen auf die ursprüngliche Auenvegetation faßten Hügin (1962, 1981) für das Oberrheintal, Seibert (1962) für die Isar, Müller (1991b) für den Lech und Conrad-Brauner (1994) für den Inn ins Auge und dokumentierten ihren Wandel und die Ersatzgesellschaften.

Standort

Als Aue wird jener Bereich eines Tales bezeichnet, der periodisch oder episodisch vom Fluß überschwemmt wird, wenn dieser mehr Wasser führt, als sein Bett, d. i. die beim mittleren Sommerwasserstand wassererfüllte Rinne, fassen kann. Wann die Überflutung erfolgt, hängt vom sog. Wasserregime des Einzugsgebietes ab: Von Gletschern und spät tauendem Hochgebirgsschnee gespeiste, also Alpenflüsse führen im Sommer (Juni bis August) Hochwasser und überfluten die Aue über wechselnde Zeit während der Vegetationsperiode. Bei Tieflandflüssen geschieht dies dagegen im Winter oder im Frühling. Doch bringen mögliche starke Regenfälle zu allen Jahreszeiten ein unberechenbares Element in den Rhythmus; die natürlichen Biozönosen der Aue sind dem gewachsen (s. u.). In Flußnähe stocken dabei, sofern überhaupt Gehölzwuchs möglich ist, Weiden und Schwarz-Pappel, den Weichholzauenwald bildend;

etwas erhöht, flußferner, können sich Stiel-Eiche, Flatter- und Feld-Ulme, Esche ansiedeln, sie sind die Hauptbaumarten des Hartholzauenwaldes (s. S. 346). Natürliche und naturnahe Auen sind diejenigen Bereiche, die den lebhaftesten Veränderungen, kurzfristig und dramatisch, unterworfen sind; ein einziges reißendes Hochwasser kann Bett und Ufer mit Kiesinseln, Steilabbrüchen am Prallhang, Tonschleier am Gleithang umgestalten; entsprechend reichhaltig war (und ist) die Pioniervegetation. Diese Morphodynamik kommt durch Erosion und Sedimentation zustande. Von der Masse und Geschwindigkeit des Wassers hängt seine Transportkraft ab. Die Größe der mitgeführten groben und feinen Partikel, Steine, Sand, Schwebstoffe, ist daher eine Funktion des Gefälles. Wird die Geschwindigkeit verringert, wie es schon beim Ausufern infolge der schlagartig höheren Reibung am Boden und an der Vegetation der Fall ist, so setzen sich zunächst Steine und Kies, dann Sand und schließlich Schluff und Ton ab; grobes Sediment, Geröll, herrscht daher im gefällstarken Oberlauf vor, im Mittel- und Unterlauf aber feinkörniges. Diese Regel gilt freilich nur angenähert; denn auch im Oberlauf gibt es ruhige Stellen im Strömungsschatten, z. B. hinter Inseln, in Buchten und Altwasserarmen; so kann das Sediment und damit die Wasserspeicherkraft der Auenböden kleinräumig wechseln, weil etwa Sandlinsen in Tone oder Tonbänder in Kies eingeschaltet sind. Aus diesen Gründen ist die Auenvegetation sowohl längs des Flußlaufs als auch im Querprofil reich mosaikartig gegliedert; vgl. etwa die Karten von Hügin (1962).

Zwar findet man außerhalb der Alpen allgemein (jedenfalls potentiell) eine uferparallele Zonation von Röhricht – Weichholzaue – Hartholzaue, eine sog. Catena, doch gibt es wenige Beispiele für eine Zuordnung dieser Zonen zu hydrologischen Daten des betreffenden Flusses. Eine solche Statistik legte Krause (1982) für den

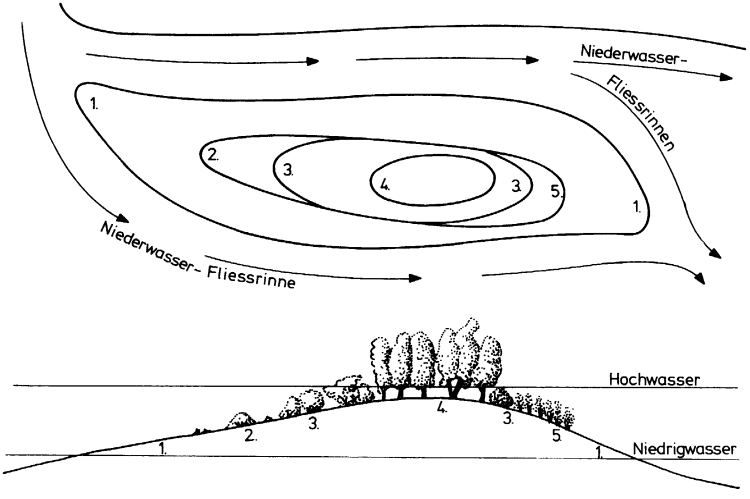


Abb. 59: Boden- und Vegetationszonierung um eine Insel im Rhônebett im Wallis (Aufsicht und überhöhter schematischer Schnitt). **1** = vegetationslose Kiesfläche, **2** = Schwemmboden-Weidenröschenflur auf Kies und Sand, **3** = Lavendelweiden-Gesellschaft auf Sand, **4** = Grauerlenwald auf Sand, **5** = Weiden-Tamariskenflur auf Schluff. (Nach Moor 1958.)

Rhein bei Bonn vor (Tab. 19). Der Fluß führt hier im Gegensatz zu den Verhältnissen am Oberlauf regelmäßig im Winter Hochwasser.

Hieraus wird eines der großen gegenwärtigen Probleme in Stromtälern einsichtig: mit dem sog. Ausbau, d. h. der Kanalisierung unserer Flüsse hatten Überschwemmungen und Uferanrisse verhindert, die Schiffbarkeit und die Nutzung des Wassers zur Elektrizitätsgewinnung verstärkt, die Entwässerung angrenzenden Geländes bewirkt werden sollen. Dies gelang, freilich auf Kosten der Lebensgemeinschaften. Mißachtet wurden die daraus zwangsläufig resultierenden, nunmehr bedrohlichen Hochwasserspitzen an den Mittel- und noch verstärkt den Unterläufen: Durch die gesteigerte Fließgeschwindigkeit trifft oft die Flutwelle des Hauptstromes mit jenen der Nebenflüsse zeitlich und räumlich zusammen; dazu sind alle steiler als früher, weil die rückhaltenden Flächen der einst überschwemmten, jetzt eingedeichten Auen fehlen. Die einzige vernünftige Lösung, die Wassermassen (am Rhein z. B. ca. 190 Mill. cbm!) zurückzuhalten und zugleich durch Einspeisung ins Grundwasser zu verringern, ist es, großflächige Überflutungen in sog. (Taschen-)Poldern zu ermöglichen, also die „fossilisierte" Aue zu „reaktivieren" (Dister 1985). Bisherige Versuche, mit kleineren Umstellungen naturnähere Zustände zu erzeugen, ohne auf die wirtschaftlich-technischen Vorteile zu verzichten, sind mißlungen; die Schwierigkeiten, die Prozesse des Systems erst einmal zu erkennen und sie dann auch noch lenkend zu beeinflussen, sind enorm. Dafür bieten die Arbeiten von Hügin (1981), Kuhn (1993) und Conrad-Brauner (1994) lehrreiche Beispiele.

Die Überschwemmungen haben für die Vegetation folgende Bedeutung:
- vor allem in unmittelbarer Nähe des Flußbetts eine starke mechanische Beanspruchung (Zug, Verletzung durch Gerölle, auch Treibeis);
- bei anhaltendem und nahezu stehendem Hochwasser eine verringerte Sauerstoffversorgung der ober- und unterirdischen Organe;
- Düngung durch Feinstmaterial;
- Auffüllung des Bodens auf volle Wasserkapazität und zwar von oben her. Viele, aber nicht alle Auengesellschaften haben darüber hinaus Anschluß an das Grundwasser.

Die systematische Übersicht wie auch der Augenschein zeigen die Vorherrschaft der schmalblättrigen Arten der Gattung *Salix* in der Weichholzaue (Abb. 60). Welche Eigenschaften bewirken ihre Eignung für diese Standorte?

1. Die Samen nutzen die günstigen Bedingungen nach Rückgang der Fluten und keimen schon nach wenigen Stunden und verankern sich dabei; es sind Lichtkeimer auf Rohboden.
2. Die Pflanzen sind durch tiefgehende, verzweigte Pfahlwurzeln befestigt.
3. Zugfestigkeit und Elastizität der Äste, bei der Korbflechterei genutzt, verhindern, daß die Ruten durch den Strömungsdruck brechen; sie passen sich den Stromlinien des Wassers an, so daß nur noch dessen Zug- und geringe Scherkräfte wirken. Für die Stämme gilt dies natürlich nicht, baumförmig gewachsene Weiden findet man daher an reißenden Gebirgsflüssen niemals in unmittelbarer Nähe des Flußbetts.
4. Bekannt ist das hohe Restitutionsvermögen der Weiden: nach Verletzung treiben Achselknospen und Nebenwurzelhöcker leicht aus; selbst wenn ganze Stämme eingeschottert werden, halten sie sich. Hierauf beruht die große Bedeutung ihrer Steckreiser für den Lebendbau (s. S. 134).

Tab. 19: Vegetationszonierung am unteren Mittelrhein und ihre gewässerkundliche Charakteristik (verändert nach KRAUSE 1962).
M(H)W/10 J. = Mittlerer (höchster) Wasserstand innerh. der 10-Jahresreihen zw. 1931 u. 1970;
So = Mai – Okt., Wi = Nov. – April

	Zonengrenzen	Überflutungscharakteristika (durchschn. Verhalten, Näherungswerte)	Bezeichnungen der Zonen nach Hydrologie	Bezeichnungen der Zonen nach vorherrsch. natürl. Vegetation
900	Hochw. 28.11.1882			
800		Überflutungen sind seltene Winter-Ereignisse		Zone des potentiellen **Fagion** (Buchenzone)
700	höchst. MHW/10J.			
600		im Wi kurzfristig und einmalig, im So ausnahmsweise	Winterhochwasser-Bereich	Zone des oberen **Querco-Ulmetum** (ob Hartholzzone)
500	höchst. SoMHW/10J.			
400	tieftst.SoMHW/10J.	im Wi 2x kurzfristig, selten langfristig, im So allenfalls kurzfristig	oberer Sommerhochwasserbereich	Zone des unteren **Querco-Ulmetum** (unt. Hartholzzone)
300	höchst.WiMW/10J.	im Wi 3x kurzfristig, 1x langfristig, im So alljährliche seltener	unterer Sommerhochwasserbereich	Zone des **Salicetum albae**
	tiefst.WiMW/10J.	im Wi kurzfr. + langfr. im So alljährlich	oberer Mittelw.bereich	Zone des **Salicetum triandrae**
200	tiefst. SoMW/10J.	im So alljährlich u. langfristig	unterer Mittelwasserbereich	Röhrichtzone
100			Niedrigwasserbereich	
0				

PN = Nullwert des Rheinpegels Bonn

5. Es bilden sich rasch und zahlreich Nebenwurzeln an überfluteten Sproßachsen; ganze Wurzelbärte können den Stammfuß sockenartig umgeben, ja bis in die Kronen hinaufreichen. Sie bewirken eine zusätzliche Nährstoff- und vor allem wohl Sauerstoffversorgung.

Dister (1983) fand beeindruckende Zahlen für die abgestufte Überflutungstoleranz der verschiedenen Baumarten (Tab. 20). „Spitzenkandidat" ist erwartungsgemäß die Silber-Weide; schon bei den Baumarten der Hartholzaue steigt die Empfindlichkeit in unterschiedlichem Maße; Esche, Berg-Ahorn und andere reagieren auf anhaltende Überflutung mit fleckhaftem Absterben des Kambiums am Unterstamm.

Tab. 20: Überflutungstoleranz von Auen- bzw. Nicht-Auengehölzen (aus Dister 1983).

Baumart und Situation	Überflutungsertragend	Zeitraum
Salix alba		
Untergrenze (U) des		
Salicetum albae (S. a.)	190 Tage	Mittel 1961–70
Obergrenze (O) d. S. a.	100 Tage	„
U/O,	210/140 Tage	hochwasserreiches J. 78
davon in Veget.-periode	140/105 Tage	
Maximalwert U	300 Tage	1966
Minimalwert U	20 Tage	extrem trockenes J. 76
Quercus robur, Ulmus minor, U.effusa	4–5 Monate	in Vegetationsperiode
Fraxinus excelsior	1 Monat	„
Acer pseudoplatanus	11 Tage	„
Fagus sylvatica, Acer platanoides	einige Tage	„

Systematischer Überblick

Zu **Verb. 1, Salicion elaeagni:**
Das Salicion elaeagni (= S. incanae; eindeutiger als Grauweiden- ist der Name Lavendelweidengebüsche) findet sich vor allem am Oberlauf der Alpenflüsse bis ins Vorland hinein auf Kies-, Sand- oder schluffigen Rohauenböden. Die boden- und damit indirekt strömungsbedingte Zonation der Weidenassoziationen zeigt Abb. 59.

1. **Salici-Myricarietum**, Weiden-Tamariskenflur; AC *Myricaria germanica*. Die Gesellschaft entwickelt sich spontan nicht weiter, es sei denn, eine Standortsüberlagerung tritt ein, d. h. eine nicht durch die Vegetation selbst bewirkte Änderung des Biotops; sie kann z. B. in der Aufschüttung von Kies bestehen oder durch Tiefenerosion des Flusses zustandekommen, wobei der Grundwasseranschluß

mancher Arten verloren gehen kann. Ihre Folge ist eine allogene (nicht durch die Vegetation selbst bedingte, also autogene) Sukzession.

2. **Salicetum elaeagni,** Lavendelweiden-Gesellschaft; AC *Salix daphnoides, Salix elaeagnos,* in warmen Gebieten *Hippophae rhamnoides* ssp. *fluviatile.* Der Sanddorn kann dabei reliktisch über viele Jahrzehnte als Polykormon in Gebüschen erhalten bleiben, wenn der Grundwasserspiegel gesenkt worden ist. Unter die Differentialarten fallen Alpenschwemmlinge wie *Linaria alpina* und *Campanula cochleariifolia,* deren Samen aus höheren Lagen herabgespült worden sind; diese finden auf den kiesig-sandigen Böden kurzfristig ähnliche Bedingungen wie auf den hochgelegenen Schuttfluren, gehen aber durch die sommerlichen Überflutungen bald ein. Auch Baumarten wie Grau-Erle und Kiefer halten sich allenfalls über einige Jahre.

Zu **Verb. 2, Salicion albae:**
Das Salicion albae findet sich vor allem am Mittel- und Unterlauf der Flüsse und verarmt mit steigender Meereshöhe. Es stockt auf Sand-, Schluff- oder Tonböden im Bereich von Mittelwasserhöhe bis 1–2 m darüber. Der Nährstoffreichtum der Böden wird durch die Differentialarten angezeigt.

BS 27

Kl.	**Salicetea purpureae** Ufer-Weidengebüsche und -wälder
KC	*Salix purpurea*

O.	**Salicetalia purpurae** Ufer-Weidengebüsche und -wälder
OC = KC	

1. V.	**Salicion elaeagni** Lavendelweidengebüsche
VC	*Salix daphnoides*, *Salix elaeagnos* (= *S. incana*), *Salix purpurea* var. *gracilis*
VD	*Calamagrostis epigeios*
Beisp. 1 + 2	

2. V.	**Salicion albae** Mitteleuropäische Weiden- und Pappelgesellschaften
VC = übergreifende AC	
VD	*Poa trivialis*, *Solanum dulc amara*, *Urtica dioica*
Beisp. 3 - 5	

3. **Salicetum triandrae**, Mandelweiden-Busch; AC *Salix triandra, Salix viminalis.* Diese Assoziation bildet den natürlichen Mantel des Silberweidenwaldes gegen den Fluß hin („Gefällemantel", s. S. 284) und wird überall regelmäßig hoch überschwemmt. Von den reißenden Fluten „plattgewalzt", erholen sich diese Pioniere rasch wieder. Bei Niederwaldnutzung der folgenden Assoziation geht sie in diese ein.

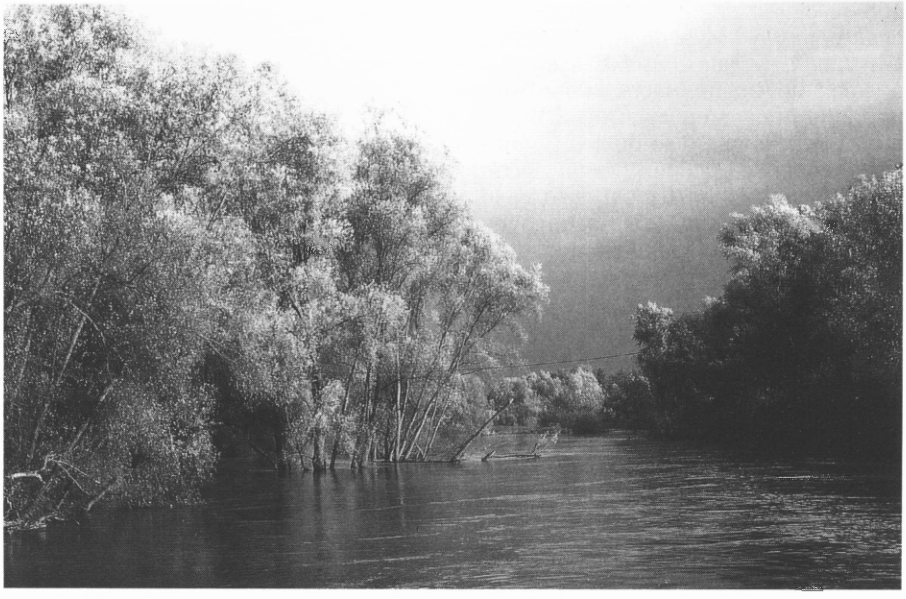


Abb. 60: Silberweiden-Weichholzaue bei Hochwasser; ein Altarm schlingt sich um das Naturschutzgebiet Ketscher Rheininsel (links) im nördlichen Oberrhein. – Nov. 1981.

4. **Salicetum albae**, Silberweiden-Aue(nwald); AC *Salix alba, Salix* x *rubens;* im höher gelegenen Teil tritt gebietsweise *Populus nigra* auf. (Die Bezeichnung Aue wird in der Pflanzensoziologie oft auch für bestimmte Gesellschaften benutzt, die innerhalb der oben definierten hydrographischen Aue wachsen.) Auf kalkreichen Böden; periodische Überschwemmungen und Zufuhr von Schwebstoffen sorgen für hohen Nährstoffreichtum. So sind diese Standorte z. B. in der Oberrheinebene begehrt für den Anbau von Hybrid-Pappeln; gute Bestände dieser schönen Silberweiden-Gesellschaft sind wegen der früheren niederwaldartigen Nutzung und eben der Umwandlung in Pappelforsten nur noch schmalflächig an den Gießen (von Grundwasser gespeisten Bächen) zwischen den Altrheinarmen und an diesen selbst erhalten und bedürfen dringend des Schutzes.
5. **Salicetum fragilis**, Bruchweiden-Aue(nwald); AC die namengebende Art. Auf kalkarmen Böden, ebenfalls periodisch überschwemmt, aber etwas nährstoffärmer.

13. Formation: Wälder

Wälder bilden die real und erst recht potentiell am großflächigsten verbreitete Formation des Festlandes. Von der Gesamtoberfläche der Erde sind rund 30 % Festland. Davon ist etwas weniger als ein Drittel von Wald bedeckt (Zahlen u. a. definitionsabhängig); auf einem knappen Fünftel sind Kulturen angelegt. Da die kultivierten Flächen dem Wald abgewonnen worden sind, war also rund die Hälfte der Kontinente Waldland bzw. würde es wieder werden, wobei nicht berücksichtigt ist, daß manche ehemals bewaldete Fläche in den Tropen und Subtropen heute irreversibel erodiert ist. In der Bundesrepublik Deutschland sind 27,5 % der Fläche mit **Wäldern und Forsten** bewachsen. Diese beiden Begriffe werden nicht einheitlich gebraucht und sind nicht verbindlich definiert, wenn auch deutlich inhaltlich verschieden. Zielt man auf den wirtschaftlichen Aspekt, also Wald als Objekt der Ökonomie, so wird der Ausdruck Forst bevorzugt. Wald ist dagegen eine Lebensgemeinschaft, in der eine Baumschicht standortsprägend ist, meist gemeint als Ökosystem, also zusammen mit ihrem Standort; im Blickpunkt steht das Beziehungsgefüge. Die gegenwärtige starke Betonung der Wohlfahrtswirkungen (s. S. 316) und damit der Dienstleistungs- oder Sozialfunktion wirkt sich auch in der Gesetzesterminologie aus: So löste z. B. das Baden-Württembergische Waldgesetz 1976 das alte Badische bzw. Württembergische Forstgesetz ab. In der Pflanzensoziologie verwendet man den Ausdruck Forst für solche Bestände, deren Baumschicht von einer eingebrachten und dem dortigen Naturwald fremden Art beherrscht wird (s. Tüxen in Meisel-Jahn 1955). Angesichts ihrer wirtschaftlichen Bedeutung werden wir auf S. 323 näher darauf eingehen.

Aus der Fülle der vegetationskundlichen und sie berührenden waldbaulichen Literatur können wir in diesem Rahmen nur weniges und in subjektiver Auswahl zitieren. An für den Pflanzensoziologen wichtigen, umfassenden Werken von Lehrbuch-Charakter seien genannt; die Einführung in den Waldbau von Bonnemann & Röhrig (1980/82), die Waldbau-Lehrbücher von Burschel & Huss (1997), Leibundgut (1984), Mayer (1992) und Mayer & Ott (1991), die Waldökologie von Mitscherlich (1970/71/75) die „Physiological Ecology" von Kozlowski et al. (1991), die Darstellung des Waldschutzes von Reisch (1976) und der europaweite Überblick von Rubner & Reinhold (1953). An neueren, die Wälder betonenden Regionalmonographien zitieren wir nur Bohn (1996), Heinken (1995), Kisteneich (1993), Murmann-Kristen (1987) und Welss (1985), denn als synsystematische Übersichten mit reichlich Zitaten sind die süddeutschen Waldgesellschaften als Bd. 4 von Oberdorfers „Pflanzengesellschaften Süddeutschlands" (1992) und einige Teile der nordwestdeutschen Wälder bei Dierschke (1986, 1989) greifbar.

Die Lebensform Baum und Grenzen des Baumwuchses

Ein Blick auf eine Vegetationskarte der Erde, aus welcher die natürliche Vegetation zu ersehen ist, überzeugt bei allem Vorbehalt von der riesigen ursprünglichen und potentiellen Ausdehnung von Wäldern in den gemäßigten und in den feuchten tropischen Zonen. Dies beweist den Erfolg der Lebensform Baum, also der stammbildenden Phanerophyten, in der Evolution. Es stellt sich damit freilich auch die Frage, *weshalb*

in den übrigen Gebieten kein nennenswerter Baumwuchs möglich ist und durch welche Faktoren **Waldgrenzen** bewirkt werden (Abb. 62a, b).

Die Bildung von tragenden Achsen, also von Stamm, Astwerk und Derbwurzeln, ermöglicht es der Pflanze, sich über die bodennahe Zone schärfster Konkurrenz zu erheben und in den voll strahlungsexponierten Raum vorzustoßen. Dies bringt allerdings mit sich, daß ein großer Teil der Assimilate zum Aufbau und zur Atmung der Sproßachsen und des Wurzelsystems eingesetzt wird; die „Investition als totes Kapital", in Festigungs- und Leitgewebe, ist also hoch. Wenn auch ein großer Teil der Gewebe tot ist, so bleiben doch lebende Kambium-, Holz- und Bastzellen als heterotrophe Elemente. Ein „aufwendiges" Wurzelsystem ist aus Gründen der Statik wie der Wasserversorgung notwendig. Für das Verständnis entscheidend ist also der **„Verteilerschlüssel" der Assimilate** (vgl. S. 98). Einige Zahlen für verschiedene Lebensformen mögen das verdeutlichen (Tab. 21).

Tab. 21: Standing crop (Biomasse zu bestimmtem Zeitpunkt) einiger Pflanzengruppen im ausgewachsenen Zustand und ohne Früchte, angegeben als Trockensubstanz in % (aus LARCHER, Ökologie der Pflanzen, 3. Aufl. 1980).

Organe und Gewebe / Lebensformen	photosynthetisch aktive Organe	oberirdische verholzte Achsen	Wurzeln und unterird. Sproßteile
	Grünmasse	ausschließlich atmende Organe mit hohem Anteil toter Zellen	
winterkahle Laubbäume der gemäßigten Zonen	1–2	~ 80	~ 20
immergrüne Nadelbäume der Taiga und der Bergwälder	4-5	~ 75	~ 20
Jungpflanzen von Nadelbäumen	50–60	40–50	~ 10
Ericaceen-Zwergsträucher in Heiden und Tundra	10–20	~ 20	60–70
hemikryptophytische Wiesenpflanzen	~ 50		~ 50
hemikryptophytische Steppenpflanzen			
in feuchten Jahren	~ 30		~ 70
in trockenen Jahren	~ 10		~ 90

(Die höheren Grünmasse-Werte der Nadelhölzer kommen durch den größeren Anteil an chloroplastenfreiem Gewebe in den Nadeln zustande.)

Im Laufe des Lebens der Pflanze ändern sich die Gewichtsverhältnisse zu ungunsten der Blätter (Abb. 61). Die relative Abnahme des Wurzelwerks hat höhere Windwurfgefahr im Alter zur Folge. Forstwirtschaftlich günstig ist die stete Zunahme des Stammanteils. Wenn die untersuchten Eichen der Abb. 61 auch mit 50 Jahren noch in vollem Wachstum begriffen sind, so ist doch klar, daß der Kurvenverlauf schließlich horizontal werden muß. Ein dichteres Laubdach wäre biologisch sinnlos, weil zusätzliche Blätter bei gleichem Kronenvolumen auch keinen höheren Strahlungsanteil nutzen könnten; eine Vergrößerung der Krone aber ist stets mit einer Zunahme von heterotrophem Astwerk verknüpft und daher nur begrenzt möglich. Weiteres Höhenwachstum wäre nur dann sinnvoll, wenn dadurch schattenwerfende Konkurrenten überdeckt würden. Das Verhältnis von autotrophem zu heterotrophem Gewebe ist (neben der Schwierigkeit der Wasser-Nachleitung) ein Grund dafür, daß „die Bäume nicht in den Himmel wachsen". Der **Ökonomische Koeffizient der Primärproduktion $ÖK_{PP}$**, definiert als das Verhältnis von Bruttophotosynthese zu Atmung, wird für krautige Pflanzen mit 2–5 angegeben, für Bäume in den gemäßigten Zonen mit 1,5–2,5 (d. h. 65–40 % werden veratmet), für Bäume in den feuchten Tropen aber mit 1,3 (LARCHER 1984).

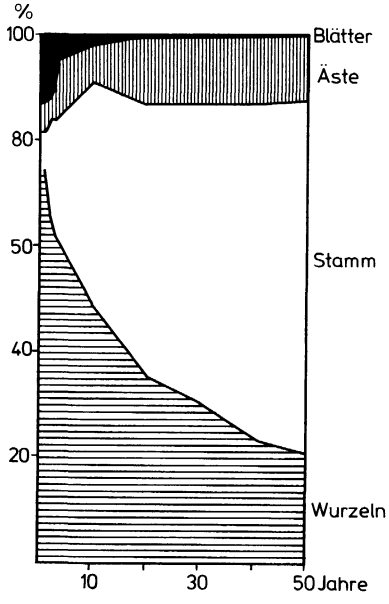


Abb. 61: Der prozentuale Anteil von Blättern, Ästen, Stamm und Wurzeln an der Biomasse verschieden alter Eichen aus der südrussischen Waldsteppe. (Aus MITSCHERLICH 1975.)

Eine zusätzliche Beanspruchung bringen das Blühen und vor allem das Fruchten mit sich. Eine ausgewachsene Eiche soll jährlich im Durchschnitt etwa 15 000 Nüsse, eine Föhre 100 000 geflügelte Samen, eine Birke 30 Millionen Nüßchen erzeugen! Reicher **Blütenansatz** ist nur möglich, wenn im Spätsommer nach der Bildung von Kambium, Holz, Bast, Periderm und vegetativen Knospen sowie der Auffüllung der

Stärkedepots in Stamm und Wurzeln noch ein Assimilatüberschuß verfügbar ist. Bei den meisten Baumarten ist daher nur in Abständen von einigen Jahren reichlicher Samenansatz (Vollmast) möglich; die Häufigkeit ist auch standortsabhängig. Bei uns rechnet man bei Eiche in kühleren Lagen mit Vollmasten in Abständen von 6–12 Jahren; für Fichte, Tanne und Buche 5–6 Jahre, Ulme Ahorn, Esche, Linde 3–4 Jahre, wogegen die Pionierhölzer Weide, Pappel, Birke, Erle alljährlich gut anzusetzen pflegen. Der Zuwachs in Jahren mit Vollmast bleibt gering. Der Wechsel von Jahren mit hoher und geringer Samenerzeugung bringt einen populationsdynamischen Vorteil mit sich: In Mastjahren ist die Wahrscheinlichkeit, daß Samen dem Verzehr durch Tiere (der *seed predation*) entgehen, groß, denn deren Populationsstärken sind dann noch von den vorhergehenden „mageren" Jahren bestimmt (Silvertown 1987).

Konstruktion und Organisation der Lebensform Baum bedingen auch die **Grenzen** von Baumwuchs und Wald: **Regional** limitiert die Kürze der Vegetationszeit im Hochgebirge und in der Subarktis, gegen die natürlichen Steppengebiete hin ist es die Trockenheit. Tranquillini (1979) stellte die auch experimentell untersuchten Ursachen im Hochgebirge zusammenfassend dar; danach nimmt die photosynthetisch nutzbare Zeit mit steigender Höhe jahreszeitlich und tageszeitlich immer mehr ab; die Stoffproduktion sinkt, in den sommerwärmeren Zentralalpen liegt demgemäß die Baumgrenze, von Arve und Lärche gebildet, mit rd. 2 400 m NN um etwa 600 m höher als in den randlichen Nordalpen, wo es sich allerdings um die Fichte handelt. Außerdem treten im Vorfrühling verstärkt Frosttrocknis-Schäden auf, besonders an jungen Nadeln, bei der winters unbenadelten Lärche an den jungen Sproßachsen (Tranquillini & Platter 1983): Die Pflanzen erleiden bei hoher Saugspannung der Luft Wasserverluste, die sie aus dem kalten, oft sogar noch gefrorenen Boden nicht ersetzen können. Beide Vorgänge wirken ursächlich zusammen, denn bei kurzer Vegetationsperiode können Nadeln und Achsen nicht „ausreifen", und wenn die epidermale Cutinschicht zu dünn bleibt, steigt die Frosttrocknis-Anfälligkeit. Weltweit zeugen an den Kältegrenzen gleichartige Kampfgestalten von einem gleichartigen Zusammenspiel der ökologischen Faktoren, wobei in den küstennahen Gebirgsketten in Nordamerika und Ostasien Stürme mit Windgeschwindigkeiten bis zu 340 km/h über Schneeverlagerung und Eisgebläse eine weitaus stärkere Rolle spielen als in den Alpen (zusammenfassende Darstellungen Holtmeier 1974, 1989).

Die **lokalen natürlichen Grenzen** des Waldes sind oft ebenfalls durch Trockenheit bestimmt. – Auch die durch mechanische Einwirkungen bedingten hängen mit dem Gestalttypus zusammen: mangelnde Elastizität bei Schneedruck in Lawinenrunsen, bei starker Strömung (s. S. 293) und an Sturmstandorten, ± geringe Regenerationskraft bei Verschüttung durch anhaltende Rutschungen und Steinschlag. – Bei ozeanisch getöntem Klima und lokal an schneereichen Standorten mit lang andauernder Schneeschmelze und damit Temperaturen um 0 °C in Bodennähe werden die unteren Äste von Nadelbäumen häufig von parasitischen Pilzen befallen, welche bei solchen Temperaturen zwar nicht optimal, aber doch merklich wachsen können. Beispiele sind der Weiße Schneeschimmel oder Schneeschüttepilz *(Phacidium infestans)* an Arve und der Schwarze Schneeschimmel *(Herpotrichia juniperi)* an Fichte, Bergkiefer u. a. Dies schwächt die Jungpflanzen, kann sie sogar töten und so die natürliche wie die künstliche Verjüngung von Nadelbäumen verhindern und damit Laubbäume – sofern im Gebiet vorkommend – begünstigen (s. z. B. *Forstl. Bundesversuchsanstalt Wien* 1967, Butin 1996). – Ausgesprochen nasse Standorte sind wohl deshalb waldfrei, weil sich weder eine große Menge an an Aerenchym mit den Anforderungen an die Festigkeit vertrüge, noch die Diffusionsgeschwindigkeit des Sauerstoffs ausreichen würde. Schließlich haben sich heutzutage indirekt anthropogene „Vergiftungsgrenzen"

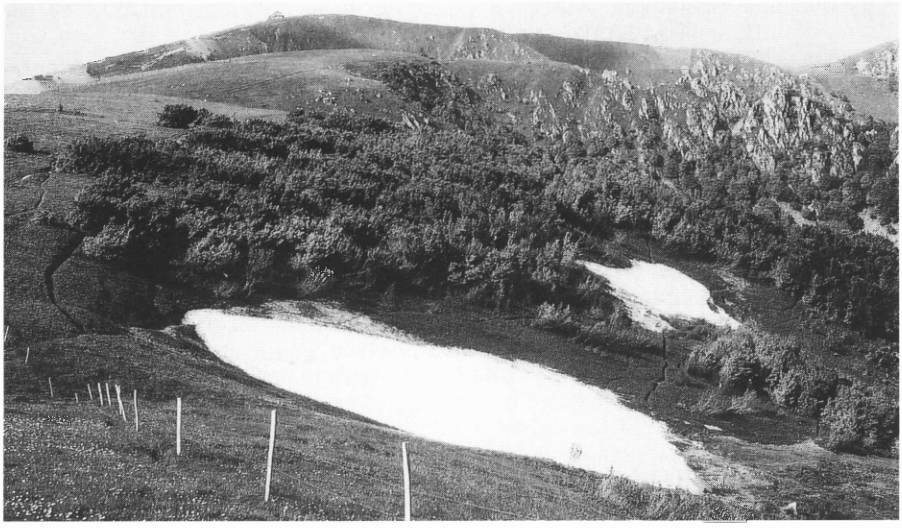


Abb. 62: Verschiedene Typen von Waldgrenzen
a: Links ist der natürliche Ausklang am Rande des windgefegten Vogesenkammes bei etwa 1250 m ü.M. zu sehen. Im Bereich der mächtigen Schneewächten an der ostexponierten Karwand, dem Ammelthalkar östlich des Kastelberges, ist der Buchenwald-Gürtel lokal unterbrochen; Heidelbeer-Decken besiedeln die erst kürzlich abgetauten Flächen. Natürlich waldfreie Lebensräume bilden auch die Granitfelsen und ihre Schutt- und Blockhalden. – Hochvogesen nahe dem Hohneck (1383 m ü.M., im Hintergrund); 18.6.1988.

in der Umgebung starker SO_2-, HF- und HCl-Emittenten herausgebildet. Hier wirkt die Lebensform zumindest insofern mit, als hohe Bäume stark filtrieren und der $ÖK_{PP}$ ohnehin gering ist.

Wenn es über große Areale hin, aber doch jeweils lokal-kleinflächig, besonders in Lagen mit häufigem ziehenden Nebel, in den letzten 3 Jahrzehnten zu einem „Baumsterben" und damit indirekt zu einem „Waldsterben" gekommen ist, so läßt sich das ebenfalls aus der Lebensform des Baumes verstehen. Trotz intensiver Forschungsbemühungen kennen wir nur Bruchstücke der biologisch-relevanten Kausalketten; so wurde der Kenntnisstand vom „Forschungsbeirat Waldschäden/Luftverunreinigungen der Bundesregierung und der Länder" 1989 (und noch heute zutreffend) mit folgenden Worten zusammengefaßt: „**Neuartige Waldschäden** gehen auf einen Ursachenkomplex aus abiotischen und biotischen Faktoren zurück. Anthropogene Luftverunreinigungen aus Industrieanlagen, Kraftwerken, Verkehr, Haushalt und Landwirtschaft spielen dabei eine Schlüsselrolle". In neuester Zeit wird zunehmend deutlicher, worauf dieser unbefriedigende Wissensstand zurückzuführen ist: Einerseits liegt es an der Natur des Gegenstandes, andererseits sind wissenschaftsmethodische Mängel unübersehbar. Zum ersten Punkt: Es handelt sich beim Wald als Ökosystem um ein hohes Integrationsniveau und um ein System, das zusätzlich eine kaum überschaubare Menge von sog. Kompartimenten (d. h. von Organismentypen und internen Beziehungen) besitzt. Ferner sind die konkreten Bestände in ihrer Geobotanik, also nach



b: Natürliche Lichtung von einigen Ar Größe mit einem Braunseggen-Niedermoor von einem mäandrierenden Bach durchsickert und inmitten eines Fichtenwaldes (Bazzanio-Piceetum) gelegen; vereinzelt eingesprengte Fichten bleiben krüppelhaft. – Althüttenmoos bei Ibach/Südschwarzwald, Juni 1983.

Geomorphologie, Klima, Boden, Vorgeschichte und damit Artenzusammensetzung äußerst verschieden; Befunde etwa aus einem Fichtenbestand des Buntsandstein-Schwarzwaldes, der nach forstökonomischen Regeln bewirtschaftet wurde, können nicht sinnvoll auf einen bäuerlich genutzten Eichenwald der submontanen Stufe auf Löß übertragen werden. Überdies sind die entscheidenden Immissionen qualitativ und quantitativ äußerst variabel und komplex. Und alles spielt sich schließlich unter alljährlich wechselnden Witterungsbedingungen ab, auch unabhängig von einer allmählichen Erwärmung. Zum zweiten Punkt: Methodische Mängel sollen nicht verschwiegen werden (dazu s. vor allem KANDLER 1994, ELLENBERG 1996). Man kann sie allgemein zusammenfassen als: zu geringe Beachtung älteren gesicherten Wissens, zu geringe Beobachtung im Gelände, vorschnelle Interpretation und Extrapolation von an sich korrekten Meßwerten, etwa übermäßige Bewertung einer nur gebietsweise bewiesenen Bodenversauerung durch Immissionen, bei der offenkundig weniger *„acid rain"* als *„acid fog"* und Aerosole eine Rolle spielen. Es besteht also noch immer Forschungsbedarf, gerade deshalb, weil unzulässige Generalisierungen bei der Umsetzung in die Praxis üble Folgen haben können (z. B. AHRENS 1995). Man kann aus zwei Richtungen eine Aufklärung des Problems angehen! Durch großräumige Kartierungen, gepaart mit vielfachen genauen Beobachtungen und Analysen, lassen sich Koinzidenzen mit Faktoren des reliefbestimmten Standortsklimas, des Bodens, der Gesellschaft, der Bewirtschaftung, des Alters finden; eine derart große Vielfalt an

Faktorenkombinationen, wie sie die Natur selbst anbietet, läßt sich im Experiment nicht verwirklichen (vgl. das frühe Kartierungsbeispiel von REICHELT 1983). Der zweite Weg läuft über langfristige ökophysiologische Messungen in Modell-Beständen verschiedener Gegenden, ergänzt durch Modell-Experimente, wobei die Interpretation sich auf die bisherigen stoffwechselphysiologischen Kenntnisse gründet; als Beispiel für eine Aufklärung der physiologischen Wirkungsketten sei auf SCHULZE & LANGE (1990) verwiesen.

Biozönologie des Waldes: Beziehungen zwischen Pflanzen und Tieren

Infolge der reichen strukturellen Gliederung der meisten Wälder, eben der soziologisch höchststehenden Formation, bieten diese einer Fülle von Tieren Lebensraum, der 1. THIENEMANNschen Regel entsprechend (s. S. 21). Wir wollen versuchen, den Gedankengang von S. 58 aufgreifend, die Grundzüge in den Pflanze-Tier-Beziehungen am Beispiel des Waldes unter 5 Aspekten herauszuarbeiten:

1. Bestäubung durch Tiere,
2. Ausbreitung durch Tiere,
3. Zerstörung durch spezifischen Fraß, im Wirtschaftswald also die Frage der Schadwirkung durch Primärkonsumenten,
4. Tiere als Antagonisten der Schädlinge, als natürliche Feinde,
5. Tiere und ihr Beitrag zum Abbau organischer Substanz und damit zum Stoffkreislauf (was auf S. 313 behandelt wird).

Wir wollen diese Beziehungen nicht quantitativ und abstrahiert betrachten, denn derartige Kreislauf- und Nahrungsketten-Darstellungen gibt es zur Genüge; zum Verständnis und auch zum praktischen Einsatz der Erkenntnisse ist es notwendig, konkrete Fälle qualitativ und quantitativ zu studieren.

1. Zur Bestäubungsökologie im Walde

Prüft man verschiedene Pflanzengesellschaften auf ihre jahreszeitliche Blühfolge hin, so ergeben sich deutliche Unterschiede zwischen den Waldtypen. Am auffälligsten ist der das Ende des Winters verheißende Aspekt der **Frühlingsgeophyten** *Anemone nemorosa* und *Ficaria verna*, auf locker-humosen Böden mit *Leucojum vernum*, den *Corydalis*-Arten, *Arum maculatum* u. a. Berücksichtigt man die Entwicklungsstadien in allen Waldgesellschaften eines nicht zu eintönigen Gebietes, so zeigt ein solcher **phänologischer Kalender** jedoch, daß die gesamten Blütezeiten sich über einen langen Zeitraum erstrecken, erst recht natürlich, wenn man Schlagfluren und Säume einbezieht (SCHALL 1988, SSYMANK 1991). Für blütenbesuchende Insekten, aber auch für Phytophage ist ein solcher Rhythmus nachweislich wichtig (s. S. 201).

Viele Beispiele, auch auf Freilandvegetation und auf vegetative Entwicklungsschritte bezogen, hat DIERSCHKE in methodisch einheitlicher Diagrammform dargestellt (so 1994). Er hat auch nach den Blühzeiten von 1577 Arten der tieferen Lagen Mitteleuropas die in Tab. 22 aufgeführten Phänophasen (genauer: Blühphänophasen) abgegrenzt; sie sind jeweils nach einer Gehölz- und einer Krautart der Wälder, Mäntel oder Säume benannt. Die sich (blüh)phänologisch gleich verhaltenden Arten werden zu (blüh)-phänologischen Gruppen zusammengefaßt, in welche natürlich auch die entsprechen-

den Arten anderer Formationen einbezogen sind. Arten eines bestimmten Syntaxons oder einer gröber gefaßten Vegetationseinheit mit gleichem Rhythmus hinsichtlich bestimmter Lebenserscheinungen, den man nicht – wie bisher üblich – auf das Blühstadium der Pflanzen zu beschränken braucht, werden als **symphänologische Gruppen** bezeichnet.

Tab. 22: Übersicht der (blüh)phänologischen Phasen in Mitteleuropa (aus DIERSCHKE 1995; Erläuterung s. Text)

1	*Corylus-Leucojum* – Phase (Vorfrühling)
2	*Acer platanoides-Anemone nemorosa*-Phase (Beginn Erstfrühling)
3	*Prunus avium-Ranunculus auricomus*-Phase (Ende Erstfrühling)
4	*Fagus-Lamiastrum*-Phase (Beginn Vollfrühling)
5	*Sorbus aucuparia-Galium odoratum*-Phase (Ende Vollfrühling)
6	*Cornus sanguinea-Melica uniflora*-Phase (Beginn Frühsommer)
7	*Ligustrum-Stachys sylvatica*-Phase (Ende Frühsommer)
8	*Clematis vitalba-Galium sylvaticum*-Phase (Hochsommer)
9	*Hedera-Solidago*-Phase (Frühherbst)
10	Herbstphase (Herbst)
11	Ruhephase (Winter)

Eine genauere statistische Analyse der Blühphänologie unserer Waldgesellschaften auf der Basis der OBERDORFER-Flora (z. B. 1994) erlaubt einige Gesetzmäßigkeiten festzustellen und als biologisch sinnvoll zu erkennen.

a) Unter den mitteleuropäischen Baumarten überwiegen – das ist nicht neu – die **Windblütler**. Die **Frühblütigkeit** dieser Anemophilen ist teleonomisch verständlich aus der Notwendigkeit, daß der Pollen ungehindert von Blättern auf die Narben verweht werden kann. Entomophil sind aus den berücksichtigten Klassen lediglich die Gattungen *Acer, Prunus, Sorbus* und *Tilia*, also keine Bestandsbildner. Dies ist kein Zufall: In der gemäßigten Zone mit ihrer erzwungenen Winterruhe müssen sich die Blühzeiten als ein Teil der gesamten Fortpflanzungszeit innerhalb weniger Monate ziemlich früh in der Vegetationsperiode zusammendrängen, von Spezialfällen (wie *Hedera helix)* abgesehen. Eine unter natürlichen Bedingungen großräumige Dominanz entomophiler Arten würde kurzfristig eine riesige Zahl von Bestäubern erfordern, die in der restlichen Zeit allenfalls als Metamorphose-Stadien mit völlig anderem Nahrungserwerb leben könnten. Ein solches schmales „Fenster" mit schärfster Konkurrenz widerspräche dem ökologischen Prinzip der Einnischung. Bestätigt, wird diese Deutung durch die Tatsache, daß auch in den anderen zonalen, natürlichen Formationen mit Dominanz eines einzigen Taxons, den Steppen und Savannen mit vorherrschenden Gramineen, dieses anemophil ist. Anemophilie umgekehrt begünstigt Dominanz, weil dabei die Bestäubungswahrscheinlichkeit steigt.

b) Unerwartet mag ein ausgeglichenes Verhältnis von tierblütigen Früh- und Spätblühern in Laubwäldern sein. Man bedenke aber, daß Mitteleuropa ursprünglich fast reines Waldland war; Nektarsauger, Pollenfresser und Pollensammler, aber dann auch Samenverzehrer konnten hier in größerer Zahl nur dann leben, wenn über eine lange Zeit hin Nahrung angeboten wurde. Eine ausschließlich aus früh-

oder ausschließlich aus spätblühenden Arten bestehende Angiospermen-Flora würde kaum existiert haben können. Die Argumentation entspricht Punkt a).

c) Im Unterwuchs der Nadelwälder sind kalendarisch spätblühende Arten sehr viel zahlreicher als frühblühende. Hierfür bieten sich mehrere Erklärungen an: im Gegensatz zu den Fallaubwäldern fehlt hier eine lichtökologisch und damit photosynthetisch günstige Frühjahrsperiode. Außerdem wachsen die Vaccinio-Piceetea überwiegend in höheren Lagen oder in der borealen Zone mit langen Wintern; auch das Bestandesklima ist kühl und für die poikilothermen Insekten in den Frühlingsmonaten noch wenig attraktiv.

2. Zur Ausbreitungsökologie von Waldpflanzen

In Tab. 23 fallen zwei Ausbreitungsstrategien als besonders häufig auf: **Endozoochorie** der Laubgehölze, insbesondere der Sträucher, und **Myrmekochorie** der Kräuter in Laubwäldern. Der erste Zug würde noch deutlicher hervortreten, wenn die Waldmäntel (mit *Cornus, Crataegus, Ligustrum, Viburnum*) einbezogen worden wären. Trotz des hohen „Aufwandes" den die Pflanze in der Ausstattung der Beeren und Steinfrüchte mit energiereichen organischen Substanzen für die Tiere betreibt, hat sich dieser Modus offenbar bewährt. Dies dürfte mindestens teilweise daran liegen, daß die Diasporen von den Tieren, meist Vögeln, der Wälder und Gebüsche an deren bevorzugten Aufenthaltsorten und damit eben geeigneten Standorten abgesetzt werden, die Verluste infolge zufälliger Verteilung durch Wind aber entfallen (vgl. S. 199). Auch bei der Synzoochorie von Eicheln und Bucheckern bleiben die Tiere meist in der Nähe und an Standorten, die für Wald geeignet sind. Eicheln werden allerdings von Säugetieren stark weggefressen (vgl. S. 301). – Der Erfolg der Anpassung an Ameisen als Ausbreiter geht nicht nur aus der großen Zahl myrmekochorer Waldpflanzen hervor, sondern auch aus der Tatsache, daß solche sich in vielen verschiedenen Verwandtschaftskreisen unabhängig voneinander, konvergent, entwickelt haben. Aus ganz verschiedenen Teilen des Samens oder der Frucht entstanden in der Evolution die Elaiosomen, welche durch ihren Gehalt an Ricinolsäure Ameisen anlocken und dazu Fett und Zukker anbieten. Zu den Myrmekochoren gehören z. B. *Allium ursinum, Anemone nemorosa* und *ranunculoides, Asarum europaeum, Carex digitata* und *umbrosa,* die *Corydalis*-Arten, *Melampyrum pratense* und *sylvaticum, Potentilla sterilis* und die *Viola*-Arten. Zwar sind die Ausbreitungsschritte mit höchstens einigen Zehnern von Metern nur klein, aber in einem geschlossenen Waldland brauchten ja nur selten große Strecken überbrückt zu werden. Anders in Landschaften mit isolierten Waldhabitaten: Hier hat dies zur Folge, daß solche Arten sich sehr schwer und nur im Laufe von Jahrhunderten in neu begründete Waldbestände, die von alten, bereits besiedelten getrennt liegen, ausbreiten können. Deshalb gibt es gerade unter den Myrmekochoren etliche Arten, die auf sog. historisch alte Wälder *(ancient woods)* beschränkt sind; dazu gehören *Anemone ranunculoides, Asarum europaeum, Hepatica nobilis, Viola mirabilis*, aber auch das epizoochore *Galium odoratum* (Zacharias 1996; dazu S. 320). Aufschlußreich wäre ein Vergleich mit Nicht-Waldgesellschaften (s. hierzu allgemein Müller-Schneider 1977).

3. Phytophage als spezifische Schädlinge und ihre Antagonisten

Wir müssen hier, um die Brücke zwischen Vegetation, Tierwelt und menschlicher Tätigkeit zu schlagen, etwas ausholen. Das große und – unter Einbeziehung von Streu und

Tab. 23: Ausbreitungsagentien in Wäldern. (Ausgezählt wurden die in der ersten Auflage dieses Buches für die Wälder genannten Kennarten (n = 122, ohne Erico-Pinetea). Die Zoochoren (durch Tiere ausgebreitete Arten) sind aufgeschlüsselt in Synzoochore im weiteren Sinne (deren Diasporen von Tieren gesammelt und in Depots versteckt werden), in Endozoochore (deren Diasporen gefressen werden, wobei ein Steinkern unbeschädigt den Magen-Darm-Trakt verläßt), in Epizoochore (deren Diasporen äußerlich an Fell, Gefieder, Klauen transportiert werden) und in Anemochore (Windwanderer). In die Spalten der Anemochoren sind die wenigen Autochoren und Arten ohne Anpassungen einbezogen. Bei den Synzoochoren s. l. gibt es die Synzoochoren im engeren Sinne, bei denen die Samen unversehrt bleiben (so bei der Ausbreitung durch Ameisen, der Myrmekochorie), und die Dyszoochoren, bei denen nur die „vergessenen" Diasporen zur Keimung gelangen können.

Ausbreit.-typ / Formation	Bäume				Sträucher				Zwergsträucher und Kräuter			
	Zoochorie			Anemochorie	Zoochorie			Anemochorie	Zoochorie			Anemochorie
	Synzooch. durch Ameisen	Synzooch. und Endoz. durch Vögel u. a.	Epizooch. durch zahlr. Tierarten		Synzooch. durch Ameisen u. a.	Endoz. durch Vögel	Epizooch. durch zahlr. Tierarten		Synzooch. durch Ameisen	Synzooch. und Endoz. durch Vögel u. a.	Epizooch. durch zahlr. Tierarten	
Nadelwälder: (n=27)	0	1	0	4	0	0	0	0	4 18%	3 14%	1 4,5%	14 64%
Laub- und Mischwälder: (n =96)	0	**8** 38%	0	13 62%	0	**5** 100%	0	0	**21** 30%	3 4%	6 9%	**40** 57%

Totholz – auch mannigfaltige „Angebot" an organischer Substanz der Waldbäume macht es verständlich, daß die Zahl der von ihnen lebenden Primärkonsumenten, also an heterotrophen Mikroorganismen und Tieren, hoch ist; entsprechend zahlreiche Sekundärkonsumenten sind zu erwarten. Von den rund 48 000 deutschen Tierarten sollen allein 6 800 im Buchenwald vorkommen, davon rund 1 800 in enger Anpassung an diesen Lebensraum. An und von Eichen leben bei uns mehr als 1 000 Insektenarten; an einer einzigen starken Eiche können in einer Vegetationsperiode rund 250 Insektenarten mit Tausenden von Individuen leben, ohne daß der Baum sichtbar geschädigt würde (LEIBUNDGUT 1985). Diese Arten sind wiederum vielfältig eingenischt. Man kann sie (mit FRANKLIN in REICHLE 1970) in die in Tab. 24 aufgeführten Gruppen gliedern, für die jeweils wirtschaftlich wichtige Beispiele erwähnt seien.

Tab. 24: Lebensweise von Phytophagen im Forst.

Lebensweise	Beispiele
Blattkauer	Schwammspinner, Nonne, Kiefernspinner, Kiefernspanner, Kiefern-Buschhornblattwespe, Kleine Fichtenblattwespe, Maikäfer
Skelettonierer	Roter Pappelblattkäfer
Blattminierer	Lärchenminiermotte
Rindenbohrer	Großer Brauner Rüsselkäfer, Krummzähniger
	Tannenborkenkäfer, Buchdrucker, Großer und Kleiner Waldgärtner, Ulmensplintkäfer (als Überträger der Ulmenwelke)
Holzbohrer	verschiedene Borkenkäfer, meist technische Schädlinge in Lagerholz
Saftsauger	Sitkafichtenlaus; Bösartige Tannentrieblaus
Knospen- und Zweigfresser	Waldgärtner, Posthornwickler, Eichenwickler
Wurzelfresser	Elateriden-Larven, Engerling
Sämlingsfresser	Elateriden-Larven, Kiefernsaateule, Wild

Es erhebt sich die Frage, weshalb es unter natürlichen Verhältnissen (so gut wie) nie zu Massenvermehrungen kommt, die zum zeitweiligen Zusammenbruch der Biozönose führen würden. Wie also wird die **Stabilität des natürlichen biologischen Gleichgewichts** bewirkt? Eine Gruppe von Faktoren liegt in den **Baumarten selbst** begründet (ökotypische Variabilität, natürlicher Produktionsüberschuß an Laub und Samen, Abwehrreaktionen wie Harzfluß), eine andere Gruppe ist im biozönotischen Beziehungsgefüge zu suchen, in **natürlichen Gegenspielern**. Als solche kommen eine ganze Reihe von Tiergruppen mit Hunderten von Arten in Betracht, welche die Phytophagen jagen oder an ihnen parasitieren. Die Parasitoide (= Raubparasiten) sind dabei als spezifische Konsumenten von besonderer Bedeutung, wogegen die Jäger auch „Nützlinge" erhaschen, ihr Wirkungsgrad also von den Dichteverhältnissen der Beute-Arten abhängig ist. Als wichtigste Gruppen natürlicher Antagonisten seien genannt: Schlupf-, Brack- und Erzwespen, Schweb- und Raupenfliegen, Lauf- und Marienkäfer, Kurzflügler, Florfliegen, Ameisen, Igel, Spitzmäuse, Vögel. Dies läßt ah-

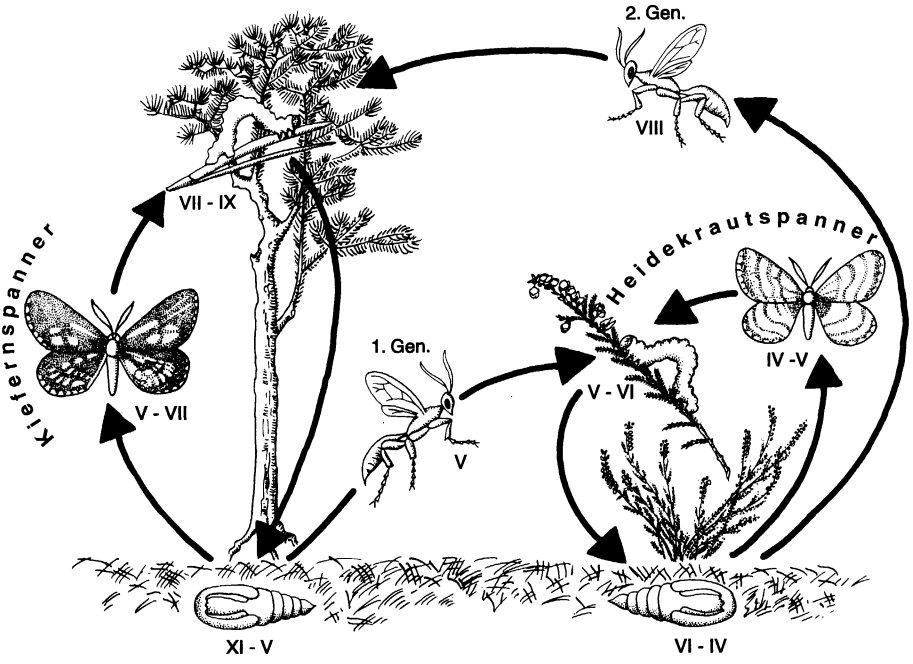


Abb. 63: Die Bedeutung von Artenreichtum für die Aufrechterhaltung eines biologischen Gleichgewichts am Beispiel der Schlupfwespe *Ichneumon nigritarius* und ihrer Wirte Kiefern- und Heidekrautspanner. Römische Zahlen geben die Monate an, in denen das betreffende Stadium des Tieres entwickelt ist. Weitere Erläuterungen im Text. (Entwurf Zwölfer.)

nen, wie kompliziert sich eine Kausalanalyse gestaltet (vgl. z. B. die Untersuchungen von Lüdge (1971) in den berüchtigten Schwetzinger Kiefernforsten, wo es zwischen 1819 und 1969 27 Massenvermehrungen von Schädlingen gab; Laubholzunterbau wirkte deutlich dämpfend auf die Schädlingspopulation). In welchem Ausmaß Antagonisten Phytophage kurz zu halten vermögen, beleuchten Zählungen im Rahmen des IBP-Programms im Solling (Funke 1973): Der Hauptschädling in den dortigen Fichtenforsten ist der Fichtennestwickler *(Epiblema tedella);* in einem Bestand schlüpften aus Schmetterlingspuppen im Boden innerhalb von 6 Sommerwochen 373 Schmetterlings-Imagines/m², davon waren 371 *Epiblema tedella;* ferner 199 Schlupfwespen-Imagines/m² (von *Lissonota dubia*) und 179 Braconiden-Imagines/m² (von *Apanteles tedellae*). Der Parasitierungsgrad des Schädlings durch nur zwei natürliche Gegenspieler lag also bei 50 %! Es ist offensichtlich notwendig, für einen **„eisernen Bestand"** an Parasitoiden zu sorgen, der Massenvermehrungen rechtzeitig abpuffern kann.

Dies geschieht durch Sicherung eines reichen Nahrungsangebots (Nektar, Pollen, Honigtau) und von Fortpflanzungsmöglichkeiten über die ganze Vegetationsperiode hin. Die Pflanzen nicht nur des Waldinneren, sondern auch von Waldrändern, Bachufern u. ä., also der Kontaktgesellschaften, gehören dabei mit zum **Ökosystem.** Dieser hier bestehende **Zusammenhang von Stabilität und Diversität** und die Schlußfolgerungen daraus für die Praxis, auf die wir auf S. 23 gestoßen waren, sollen hier

wegen ihrer Bedeutung für die Erhaltung unseres Lebensraums noch einmal an einem besonders durchsichtigen und das Grundsätzliche verdeutlichenden Beispiel gezeigt werden (Abb. 63). Der Kiefernspanner *(Bupalus piniarius)* schlüpft von Mai bis Juli; er legt im Juni/Juli seine Eier ab; von Juli bis November fressen die Larven an Nadeln und verpuppen sich dann im Boden. Einer der wichtigsten Feinde ist die Schlupfwespe *Ichneumon nigritarius.* Sie legt (in ihrer 2. Generation des betreffenden Jahrs) im August je ein Ei an Raupen, z. B. des Kiefernspanners; die Larve, die sich daraus entwickelt, tötet den Wirt erst kurz vor ihrem Schlupf im Mai des folgenden Jahres. Die erste Generation jeden Jahres kann sich nur dann fortpflanzen, wenn ein Wechselwirt der Schlupfwespe vorhanden ist; dies kann beispielsweise der „harmlose" polyphage Heidekrautspanner *(Ematurga atomaria)* sein. Nur das Zusammenspiel vieler Organismen kann also dieses biologische Gleichgewicht bewahren.

4. Die Wirkung des Wildes auf die Vegetation

Zu den selektiv an Pflanzen fressenden Tieren gehört auch das Reh- und Rotwild, dessen Wirksamkeit die Tatsache bezeugt, daß es heute ein brennendes **Wildproblem** gibt. Der Wildstand wird auf das 5–15fache der Dichte im Urwald geschätzt. Da überdies große Flächen unterwuchsarmer Nadelforsten den Tieren nicht die nötige abwechslungsreiche Nahrung bieten, äsen sie um so stärker in den verbliebenen naturnahen Beständen. Sie verursachen außerdem durch Fegen (Abreiben des Basts vom Geweih) und Schlagen (Reviermarkierung unter Verletzung von Bäumen), Rotwild auch durch Schälen der Rinde wirtschaftliche Schäden. Aus der so fesselnden Wildbiologie können wir nur einige pflanzensoziologische Aspekte herausgreifen (vgl. besonders Klötzli 1965). – Manche Gehölze und Kräuter sind in allen Gegenden beliebte Äsungspflanzen, wie Fraßspuren und ihr Verhalten nach Gatterung zeigen; andere werden überall gemieden; für eine weitere Gruppe lauten die Angaben gebietsweise verschieden, wahrscheinlich deshalb, weil das Wild seltene Arten bevorzugt, übrigens auch beim Fegen und Schlagen. Stark verbissen werden Jungbäume von Tanne, Esche, Eiche, Eibe, Hainbuche, Robinie, Linde, Berg-Ahorn und Vogelbeere; nur gebietsweise werden Buche, aber auch Fichte, Kiefer und Douglasie angenommen, ganz selten Birke und Pappel. Die Tanne kann sich vielfach nicht mehr ohne Zäunung verjüngen. Eiche und Edellaubhölzer können verschwinden und – dann keineswegs als natürlich zu betrachtenden – Buchenreinbeständen Platz machen (Förster 1977). Unter den Sträuchern werden *Cornus sanguinea, Sambucus nigra* und *racemosa, Viburnum opulus, Rubus idaeus* und *fruticosus* gern gefressen, aus der Krautschicht gehören dazu *Vaccinium myrtillus* und *vitis-idaea, Lilium martagon* und Wald-Orchideen, *Epilobium angustifolium, Prenanthes purpurea* und die Farne *Athyrium filix-femina* und Dryopteris *filix-mas.* Unbeliebt sind dagegen einige stark riechende oder kieselsäurereiche Pflanzen wie *Allium ursinum, Sambucus ebulus, Helleborus foetidus, Calamagrostis epigejos, Deschampsia cespitosa, Carex brizoides*, aber auch *Euphorbia amygdaloides, Urtica dioica* und *Pteridium aquilinum.* Daher hält sich das Wild in Gesellschaften mit hohem Angebot an beliebten Arten als „Äsungszentren", definiert durch hohe Nutzung eines Angebots, recht lange auf. Solche sind vor allem *Vaccinium*-reiche Luzulo-Fageten u. ä., an Esche und Ahorn reiche Auen- und Schluchtwälder, ferner Melico-Fageten, krautreiche Querco-Carpineten und Carici-Fageten. Die Waldgesellschaften eines Gebietes lassen sich also nach Höhe und Vielseitigkeit ihres Äsungsangebotes bewerten.

Waldinnenklima

Seine bekannten Eigenheiten rühren daher, daß die effektive Oberfläche vom Boden abgehoben ist und an der Kronenoberfläche liegt; die bodennahe Luftschicht ist folglich nicht nur etwa 2 m mächtig wie im Freiland, sondern je nach Bestandeshöhe einige Zehner von Metern. Die Strahlungsminderung im Inneren, einer der wichtigsten Faktoren für die Auslese der Sträucher, Kräuter und Kryptogamen, hängt von den Arten der Baumschicht und ihrer natürlichen oder forstlich beeinflußten Dichte ab. Eine artenreiche Krautschicht kann sich im Bestandesinneren auf die Dauer nur unter Lichtbaum- und Halbschattbaumarten halten. Lichtbaumarten sind solche, deren Schattenblätter noch einen relativ hohen Lichtkompensationspunkt besitzen, so daß ihre Krone niemals besonders dicht und damit stark schattend werden kann; das umgekehrte gilt für Schattbaumarten. Ausgeprägte Lichthölzer sind die Birken-, Pappel- und Weidenarten, Lärche, Wald- und Berg-Kiefer; ausgeprägte Schatthölzer sind Buche und Weißtanne; Eichen und Erlen neigen zur ersten Gruppe, Hainbuche, Berg-Ahorn, Linden und Fichte zur zweiten. Die abweichende spektrale Zusammensetzung des Waldlichtes (mit hohem Grün- und verringertem Hellrot-Anteil) ist über die Beeinflussung der Keimung durch das Phytochromsystem autökologisch wirksam (s. LARCHER 1994b); inwieweit dies synökologisch eine Rolle spielt, ist unzulänglich erforscht.

Die Verlagerung der effektiven Oberfläche hat ferner einen ausgeglichenen Temperaturverlauf zur Folge. Dies zusammen mit der Bremsung des Windes führt zu höherer relativer Luftfeuchte im Bestand. So dürfte der Wasserhaushalt der Flora günstiger sein als unter sonst gleichen Bedingungen im Freiland. Selbstverständlich ist dies keineswegs, denn die Wasserzufuhr durch Niederschläge ist im Walde geringer, weil ein Teil (u. U. bis zu 50 %) im Kronenraum im Vorgang der **Interzeption** abgefangen wird und direkt von dort verdunstet.

Aussagekräftige Messungen sind wegen des klein- und großflächigen räumlichen Wechsels und der kurz- und langfristigen zeitlichen Änderungen recht aufwendig (s. z. B. EBER 1972). Bezeichnend sind die Ergebnisse von 20jährigen Vergleichs-

Tab. 25: Mikroklimatische Vergleichsmessungen in Wald und Freiland im Emmental/Schweiz, Mittel von 20 Jahren (aus BURGER 1951).

	Freiland	Plenterwald
Niederschlag 1174 mm =	100 %	53 %
Interzeption		47 %
Schneehöhe (Relativwerte)	1	1/3
Lufttemperatur (Mittelwert aus zweistündigen Messungen)	7 °C	6,3 °C
Unterschied Wald – Freiland im Winter		+ 0,1 °C
Unterschied Wald – Freiland im Sommer		– 1,1 °C
Max. Schwankung der Lufttemperatur	55,3 °C	47,9 °C
mittlere Tagestemperatur	8,3 °C	7,1 °C
mittlere Nachttemperatur	5,6 °C	5,4 °C
Relative Luftfeuchtigkeit	77 %	84 %
Evaporation Mai – Juni	276 mm = 100 %	111 mm = 40 %
Windgeschwindigkeit (Relativwerte)	100 %	32 %

messungen zwischen Freiland und einem Tannen-Fichten-Plenterwald in der Schweiz (Burger 1951), deren Durchschnittswerte in Tab. 25 wiedergegeben sind.

Stoffumsatz und Bodenverhältnisse

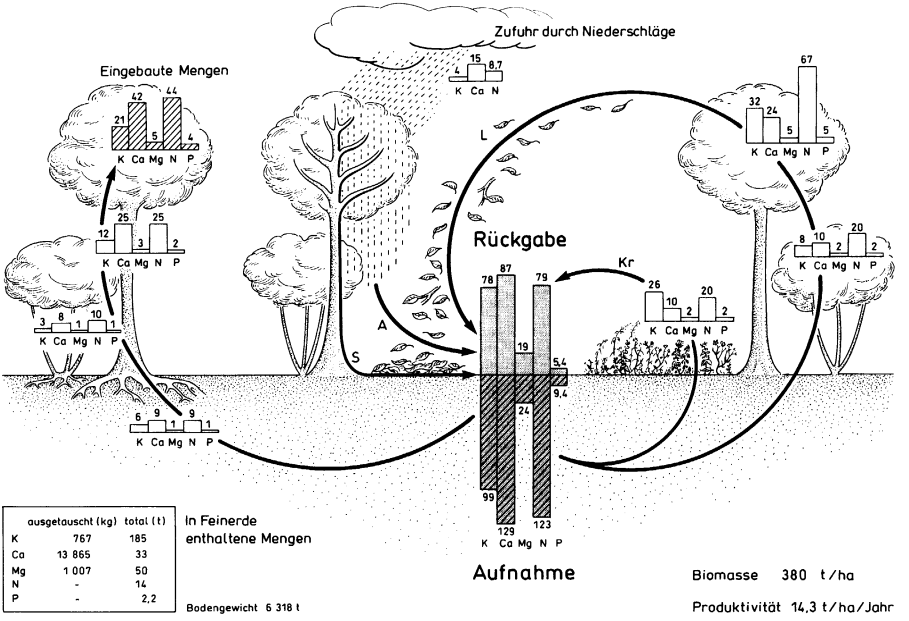
Natürlich zusammengesetzte Wälder sind Ökosysteme, die in der Regel über Jahrtausende hin in gleicher Form erhalten bleiben, wenn der Mensch nicht eingreift oder Klimaänderungen eintreten. Auf- und Abbau halten sich im Gesamtsystem die Waage, es ist CO_2-neutral. Bei seiner Zerstörung wird jedoch ein gewaltiger CO_2-Schub erzeugt. Freilich gibt es trotzdem innerhalb natürlicher Bestände, wie es Stocker (1969) für den tropischen Regenwald erläutert, mosaikartigen Wechsel von verschiedenen Altersstadien; denn die durch Sturm, Brand, Alter gerissenen Lücken mit temporären Schlagfluren sind „Verjüngungszellen" (s. S. 320).

Dies träfe sicher auch auf unsere Wälder zu, wenn sie aus der Nutzung entlassen und nicht nach dem Höhepunkt ihrer Produktion abgetrieben würden. So aber kommt es zu einem Produktionsüberschuß, einer Nettoprimärproduktion, trotz der Verluste durch Atmung der grünen Pflanzen selbst und des Abbaus durch Heterotrophe.

Betrachtet man die in den Holzpflanzen gebundene Energie am Ende einer Vegetationsperiode, so zeigt sich, daß sie im Jahreslauf anteilig in folgender Weise investiert oder verbraucht worden ist: Zur Bildung von Zuwachs an ober- und unterirdischem Holz; von Blättern, die abgeworfen wurden; von Samen mit oder ohne umgebende Gewebe; von Organen oder Organteilen, die von Phytophagen oder Mikroorganismen verzehrt worden sind, seien es Blätter, seien es Feinwurzeln, seien es Achsen; schließlich sind Mykorrhiza-Pilze nicht zu vernachlässigen. Man schätzt, daß im Normalfall etwa 10 Gew.% im lebenden Zustand verzehrt werden, etwa 90 % als Streu. Entsprechendes gilt mutatis mutandis für die Krautschicht.

Von der **Stoffproduktion** in Wäldern kennen wir die Größe des forstlich genutzten Anteils recht gut; dieses **Derbholz** umfaßt Stämme und Äste von über 7 ∅ cm . Die gesamte Stofferzeugung unter Einschluß von Blättern, Wurzeln, Zweigen und Samen sowie Atmungsverlusten muß natürlich weit höher als der genutzte Anteil sein; für einen dänischen Buchenwald mit einem mittleren Holzertrag von 6 t/ha/a wird etwa das Vierfache genannt. Einige Zahlen über Menge, Elementgehalt und Umsatz der Biomasse für einen Laubmischwald sind aus Abb. 64 zu ersehen.

Selbst bei Nutzung von Wäldern bleibt also die Frage nach dem Abbau der Streu und damit nach der **Freisetzung von Ionen** und der Humusbildung (vgl. S. 27). Die dabei in Betracht kommenden Mengen sind erheblich; sie liegen im allgemeinen bei 3 – 6 t Streu/ha. Kommt es bei gehemmter Zersetzung zur Anreicherung von organischer Substanz, so können Rohhumusdecken von mehr als 300 t/ha entstehen. In dieser Größenordnung liegen auch die Humusmengen im Boden. Schwer zersetzliche, weil Wachs- und Lignin-reiche Streu haben die Nadelhölzer und die Ericaceen; sie neigen daher zur Rohhumusbildung. Rasch, bis zum nächsten Frühling, abbaufähig sind dagegen die Blätter von Ulme, Erle, Esche und Robinie; sie sind reich an N und P, was eben eine Voraussetzung für Proteinsynthese und damit für starke Vermehrung von Mikroorganismen ist. Durch Walddüngung kann man fallweise die Größe des umlaufenden Ionenkapitals und damit die Bodenstruktur und den Zuwachs günstig beeinflussen. Bis ins 20. Jahrhundert hinein ist dagegen Raubbau am Wald betrieben worden, indem die Streu wiederholt mit Rechen entfernt und als Stalleinstreu verwendet wurde und schließlich als Dünger der Ackerflur zugute kam. Dies machte sich auch nach dem Ende der **Streunutzung** unter Umständen noch über 2 bis 3



	ausgetauscht (kg)	total (t)
K	767	185
Ca	13 865	33
Mg	1 007	50
N	-	14
P	-	2,2

Abb. 64: Jährlicher Kreislauf von K, Ca, Mg, N und P (in kg/ha) in einem Carpinion-Bestand in Belgien. (In der Baumschicht *Quercus robur* und *Fraxinus excelsior* vorherrschend, im Unterwuchs *Corylus avellana* und *Carpinus betulus*). Als "zurückgehalten" sind diejenigen Mengen bezeichnet, die im jährlichen Holz- und Borkenzuwachs von Wurzeln und Sproßsystemen sowie in einjährigen Ästen stecken; Rückgaben erfolgen durch Streu (L), Sprosse der Krautschicht (Kr), Auswaschung aus den Kronen (A) und Stammabfluß (S). (Nach DUVIGNEAUD & DENAEYER-DE SMET in REICHLE 1970.)

Jahrzehnte hin in geringerem Holzzuwachs und noch länger in der Zusammensetzung der Kraut- und Moosschicht bemerkbar.

Die **Zersetzung** wird von **Wirbellosen Tieren** in Gang gesetzt; hält man diese durch feinmaschige Netze fern, so macht sie nur unbedeutende Fortschritte. Die wichtigsten, selektiv fressenden Tiergruppen sind dabei Anneliden (Regenwürmer und Echytraeiden), Diplopoden, Isopoden (Asseln), Dipterenlarven, Collembolen (Springschwänze) und Oribatiden (Milben). Sie vergrößern die Oberfläche der Reststreu, welche nun, zusammen mit dem Kot, von **Mikroorganismen** chemisch aufbereitet wird. Die Durchwurzelung und die Aggregatbildung durch Tiere sind Ursache des üblicherweise hohen Grobporenvolumens von Waldböden.

An Holz, Stümpfen und Stämmen lassen sich spezifische Sukzessionen der abbauenden Organismen feststellen. Diese **Verbrauchssukzessionen** bewirken heterotrophe Organismen im Gegensatz zu den **Gestaltungssukzessionen** der Autotrophen, z. B. der Entwicklung von Schlagfluren zu Wäldern. Saprophytische Pilze sind zum Teil chemisch so stark spezialisiert, daß sie nur an bestimmten Baumarten gedeihen; *Xylaria hypoxylon*, die häufige Kernkeule, z. B. nur an Buche. Moose und Flechten sprechen mehr auf die physikalischen Substratfaktoren, vor allem Feuchte, an. Auch

Tiere können auf bestimmte Stadien dieser Verbrauchssukzessionen beschränkt sein. Ein pilzsoziologisches Beispiel bringt Tab. 26.

Tab. 26: Pilzsukzession am Stubben einer 60–70jährigen Eiche. (Auszug aus einer größeren Zahl von Beobachtungen; aus A. RUNGE 1969; angegeben ist die Zahl der Fruchtkörper am Aufnahmetermin.) Man erkennt die Abfolge einer Initial-, Optimal- und Finalphase. Der Baum war zu Beginn des Jahres 1964 gefällt worden.

	16.12.64	30.8.65	10.8.66	24.10.67	30.11.68
Stereum hirsutum	23	–	–	–	–
Trametes betulina	1	58	17	1	–
Bjerkandera adusta	6	6	1	–	–
Trametes versicolor	1	13	2	–	–
Panellus stypticus	–	–	–	15	–
Gymnopilus hybridus	–	–	–	2	5
Merulius tremellosus	–	–	–	–	5

Nach Art und Geschwindigkeit der Humusbildung in Landböden lassen sich die 3 Haupttypen **Mull, Moder** und **Rohhumus** erkennen. Welche Humusform entsteht, hängt von der chemischen Zusammensetzung der Streu, den anorganischen Bodenteilen und dem Bodenklima ab. Diese Faktoren bestimmen die Zusammensetzung des abbauenden Edaphons; nichtbiologische chemische Prozesse kommen hinzu. Rohhumus ist so schwach zersetzt, daß die Herkunft noch erkennbar ist; die Humusstoffe sind keine Bindung an Mineralpartikel eingegangen. Beim Moder ist der strukturelle Abbau stärker, so daß die Herkunft nicht mehr ersichtlich ist; dazwischen liegen lose Mineralpartikel. Im Mull dagegen sind strukturlose Humusstoffe und Tonminerale (s. S. 27) chemisch gebunden; er entsteht bevorzugt bei hoher biologischer Aktivität im Darm von Bodentieren und ist als Ionen- und Wasserspeicher und Bindemittel die günstigste Form. Abb. 65 zeigt die Verschiedenheit in der Zusammensetzung der **Mikroorganismenflora** in Korrelation zur Humusform.

Untersuchungen der letzten Jahrzehnte haben die Bedeutung des Angebots an mineralisiertem Stickstoff (NH_4^+, NO_3^- für die Differenzierung der Wälder gezeigt. (Zusammenfassung unter Einschluß von Nicht-Waldgesellschaften von ELLENBERG 1977). Abb. 66 belegt eine recht gute Korrelation zwischen den (im Brutversuch erhaltenen!) Mineralisationswerten und den Assoziationen, falls man sowohl Quantität als auch Qualität berücksichtigt. Ammonifikation tritt verstärkt in sauren Böden mit Rohhumus- und Moderbildung auf, Nitrifikation in neutral-basischen Mullböden; eine Korrelation zum Säuregrad des Bodens ist deutlich, aber locker. Kulturversuche (SCHLENKER 1968, GIGON & RORISON 1972) zeigten, daß manche Azidophyten, „gute Säurezeiger", gar nicht azidophil sind; sie leben vielmehr deshalb auf sauren Böden, weil sie Ammoniumionen oder ein gemischtes Angebot als Stickstoffquelle bevorzugen oder gar verlangen (z. B. *Calluna vulgaris, Vaccinium myrtillus*). Umgekehrt gedeihen „Kalkzeiger" wie *Helleborus foetidus* und *Mercurialis perennis* nur dann, wenn ihnen Nitrat oder ein gemischtes Ionenangebot zur Verfügung steht; dies aber ist in der Natur bei pH-Werten unter 5 nicht in ausreichendem Maße der Fall (s. S. 206).

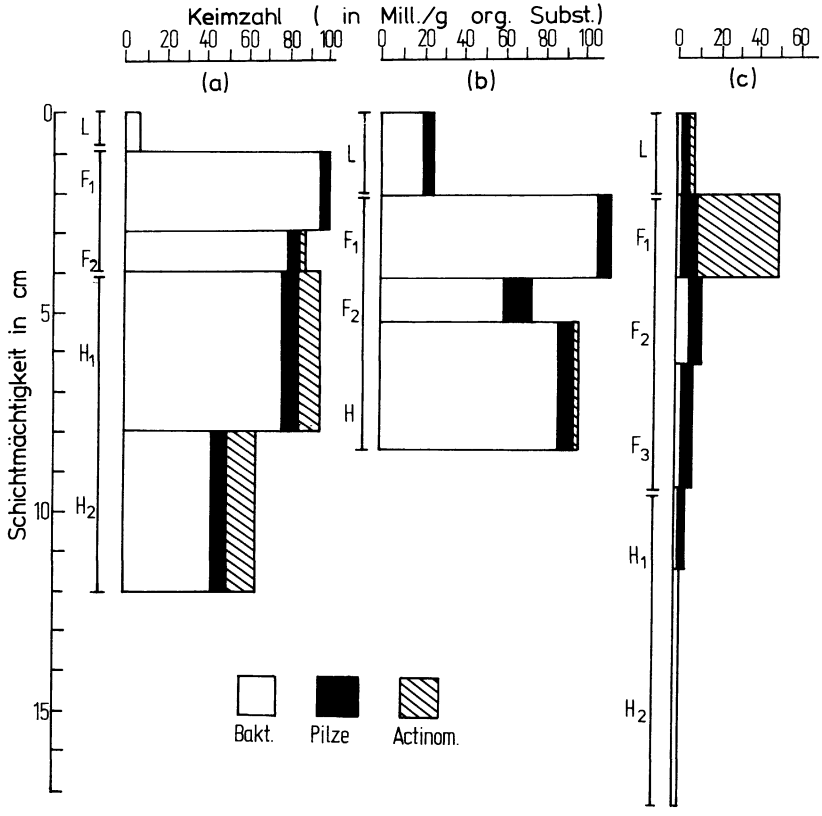


Abb. 65: Gehalt an Pilzen, Actinomyceten und sonstigen Bakterien in Streu- und humosen Schichten von 3 Waldböden; a) Eutrophe Braunerde mit Mull, b) Podsolige Braunerde mit Moder, c) Podsol mit Rohhumus. L = Streuschicht, $F_{1,2,3}$ = Vermoderungsschicht(en), organisches Material in Zersetzung begriffen, $H_{1,2}$ = Humusstoffschicht(en), amorphes organisches Material mit Mineralboden mehr oder weniger vermengt. (Nach MEYER 1959.)

Dies sind erste Ergebnisse und wohl Extremfälle. Prüft man auch verschiedene Konzentrationen und Mischungen (BÜCKING 1981), so ergeben sich für die einzelnen Arten autökologische Verhaltensmuster, die so manchen, aber nicht jeden synökologischen Zug verständlich werden lassen; dazu bedarf es zusätzlich modellartiger Konkurrenzversuche. Dies zeigt Abb. 67 für zwei Azidophyten: *Luzula luzuloides* als Zeiger für Moderhumus, mäßig saure, nicht allzu nährstoffarme Böden und *Nardus stricta* als trittfestes, ungern verzehrtes Horstgras saurer Magerrasen, beide syntaxonomisch als wichtig erkannt. Das Maximum des Sproßwachstums von *Luzula* bei hohen Nitratkonzentrationen (in früheren Versuchen auch bei hohen pH-Werten) scheint dem Verhalten im Gelände unangemessen; andererseits ist die Förderung des Wurzelwachstums durch hohe Ammoniumkonzentrationen wichtig; denn wenn

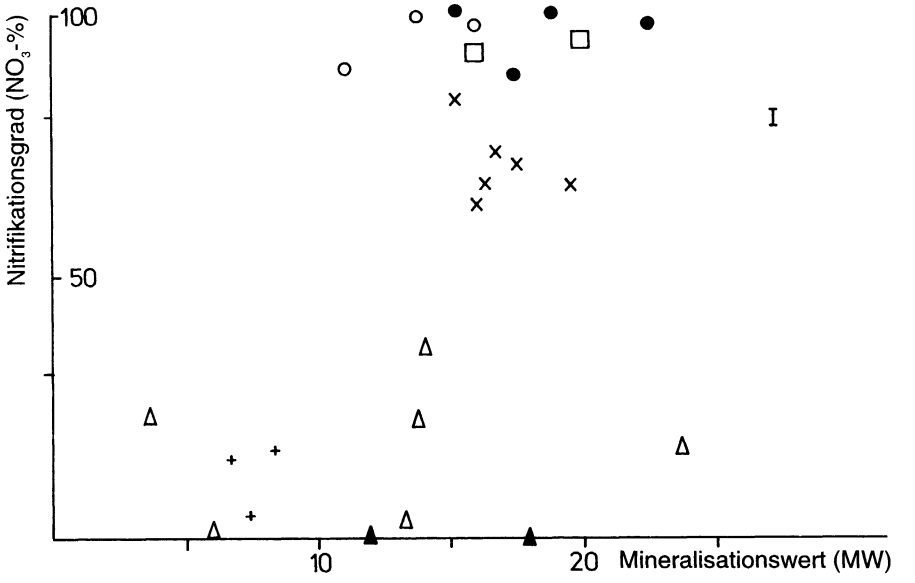


Abb. 66: Kennzahlen des Stickstoffhaushalts verschiedener Waldgesellschaften. Bodenproben aus verschiedenen Tiefen wurden bei konstanter Feuchte und Temperatur bebrütet. Der Nitrifikationsgrad (NO_3-%) nennt den Anteil von Nitrat-N am gesamten, inzwischen mineralisierten Stickstoff; der Mineralisationswert MW ist die berechnete Menge an mineralisiertem Stickstoff, die unter gleichen Versuchsbedingungen unter einer Bodenoberfläche von 25 cm^2 entstehen müßte. I = Erlenbruchwald, ● = Eichen-Hainbuchenwälder und Traubenkirschen-Eschen-Auwald, □ = Steppenheidewälder, O = Strauch-Buchenwälder, x = Perlgras-Buchenwälder, Buchen-Tannenwälder und Hochstauden-Bergmischwald, ▲ Peitschenmoos-Fichtenwald und Bergkiefern-Moorwald, Δ = Hainsimsen-Buchenwälder und Artenarmer Tannen-Buchenwald, + = Hainsimsen-Traubeneichenwälder. (Nach Bücking 1972, etwas verändert.)

der Wasserhaushalt auch im Experiment dauernd günstig war, so mag in der Natur ein enges Sproß/Wurzel-Verhältnis existenzentscheidend sein. Auch blieb der Zuwachs von *Luzula* in Mischkultur mit *Poa nemoralis*, einem an lichten Aushagerungsstandorten oft mit *Luzula* konkurrierenden, eher „kümmerlichen" Gras, dieser gegenüber zurück. Dies weist darauf hin, daß *Luzula* von besseren Standorten durch Mitbewerber ferngehalten wird. Deutlich hebt sich das autökologische Verhalten von *Nardus* ab: das Borstgras vermag hohe N-Angebote nicht einmal im Experiment zu nutzen, seine Wuchsleistung ist stets gering, bei niedrigen Konzentrationen daher noch relativ hoch; sein synökologisches Verhalten läßt sich danach leicht verstehen (s. S. 31).

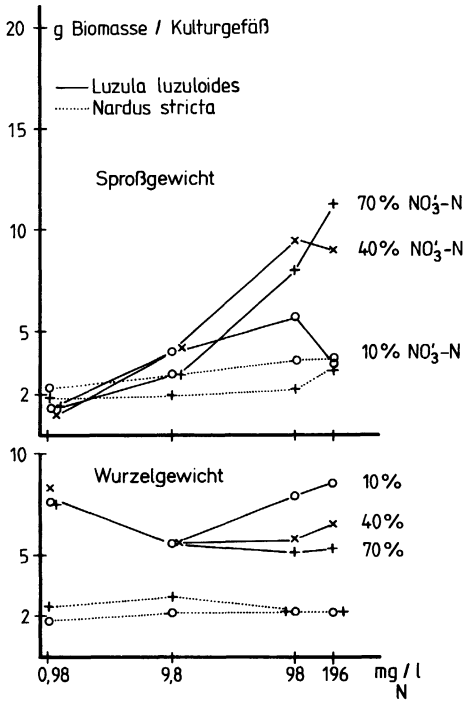


Abb. 67: Kulturversuche mit *Luzula luzuloides* (16. 3.–20. 7. 1972) und *Nardus stricta* (17. 5.–10. 10.1973) in Sand bei pH 6 und abgestuften Stickstoff-Konzentrationen, wobei 3 verschiedene Verhältnisse von NO_3^- – zu NH_4^+ – N gewählt wurden. (Nach Bücking 1981.)

Wohlfahrtswirkungen des Waldes

Man versteht darunter günstige Wirkungen des Waldes, die unabhängig von seiner Funktion als Rohstofflieferant, als Vermögensobjekt und als Arbeitsplatz bestehen. Neben der noch kaum erforschten Bedeutung für die Erholung sind es eine Reihe landschaftsökologisch positiver Effekte (hierzu Keller 1971, Mitscherlich 1970/71/75, Leibundgut 1985). Bei der folgenden kurzen Darstellung ist zu bedenken, daß man bei der Beurteilung des Einzelfalls die Verschiedenartigkeit der Waldgesellschaften berücksichtigen muß.

1. **Der Einfluß von Wald auf den Wasserhaushalt** ist weithin das Kernproblem. Es muß in präzisen Teilfragen behandelt werden.

a) Erhöht Wald die Niederschläge in leeseitigen Gebieten? Die Antwort ist noch nicht mit Sicherheit zu geben, da waldlose und bewaldete Areale von genügender Größe unter gleichen Randbedingungen kaum zu finden sind. Da die Evapotranspiration von Wald jedoch höher ist als die der meisten anderen Vegetationstypen, ist ein solcher Lee-Effekt immerhin denkbar, wenn sich auch die Niederschlagsbildung im ganzen in der höheren Atmosphäre abspielt.

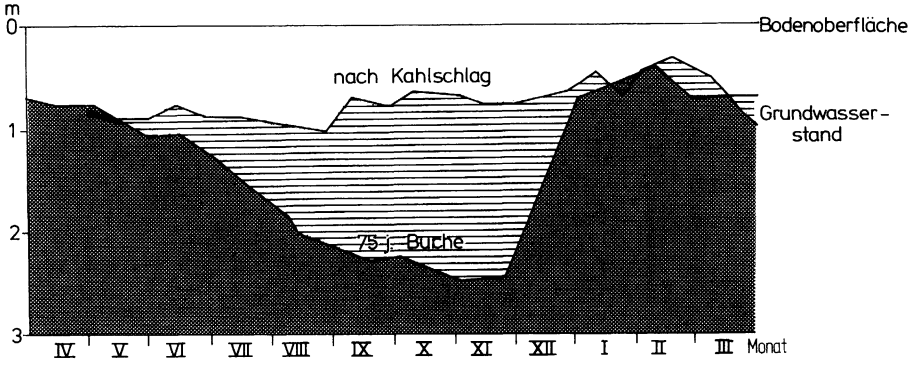


Abb. 68: Gang des Grundwasserspiegels unter einer Versuchsfläche in Dänemark, die zunächst mit Buche bestockt war (Meßjahr 1956/57) und anschließend kahlgeschlagen wurde (Meßjahr 1957/58). Obergrenze der schwarzen Fläche: Grundwasserganglinie unter Buchenbestockung; Obergrenze der Schraffur: Grundwasserganglinie nach Kahlschlag. Bei der Wertung ist zu berücksichtigen, daß die auf den Kahlschlag folgende Vegetationsperiode sogar trockener war als die des Vorjahrs. (Aus MITSCHERLICH 1971 nach HOLSTENER-JØRGENSEN.)

b) Erhöht Wald die **Quantität** des Abflusses aus seinem Gebiet? Zahlreiche vergleichende Messungen in vorwiegend bewaldeten bzw. waldfreien Arealen sichern die Antwort: Nein. 15jährige Beobachtungen an 6 geeigneten Ruhrtalsperren z. B. ergaben für niederschlagsreiche Jahre einen um rund 10 % geringeren Abfluß aus den Waldgebieten, in trockenen – und das ist entscheidend – waren die Werte jedoch praktisch gleich (Wald noch + 1 %) (Auswertungen von KIRWALD, zit. nach MITSCHERLICH 1971). Eine Erhöhung des Grundwasserspiegels in Waldgebieten nach Schlag (Abb. 68) sagt dasselbe aus.

c) Beeinflußt der Wald die **Qualität** des Abflusses? Daten der seit 1900 laufenden Meßstationen im schweizerischen Emmental und andere Versuche ermöglichen ein klares Ja. Da die Interzeption im Wald hoch ist, da weiter der Boden infolge tiefgehender Wurzeln ein größeres Porenvolumen hat als im Grünland, fließt wenig Wasser oberirdisch und damit rasch und erodierend ab. Der Hauptabfluß vollzieht sich unterirdisch als Grund- oder Sickerwasser (an der Gesteinsoberfläche als sog. Interflow). Der Boden „puffert" daher Niederschlagsspitzen „ab", indem er einen Teil des Wassers speichert und den Rest mit Verzögerung und dazu filtriert und gereinigt abgibt. Abb. 69 zeigt, wie die Abflußkurven aus dem bewaldeten Sperbelgraben „gekappt" sind gegenüber denen des zu 70 % beweideten Rappengrabens.

2. Die Wirkung des Waldes als **Erosionsschutz** beruht auf dem gleichen Zusammenhang. Zwar verhindert auch eine geschlossene Grasnarbe Bodenerosion in ausreichendem Maße; doch ist es kaum vermeidbar, daß sie an beweideten Steilhängen und neuerdings auch auf stark frequentierten Skipisten verletzt wird. Unter den daraufhin eintretenden verheerenden Folgen haben Menschen aller Kontinente gegenwärtig zu leiden; Island, der Mittelmeerraum, die afrikanischen Gebirge sind Beispiele. Der Vorgang der Bodenzerstörung muß als irreversibel betrachtet werden, denn eine Bodenneubildung verlangt Jahrtausende unter den heutigen Bedingungen von Relief und Klima.

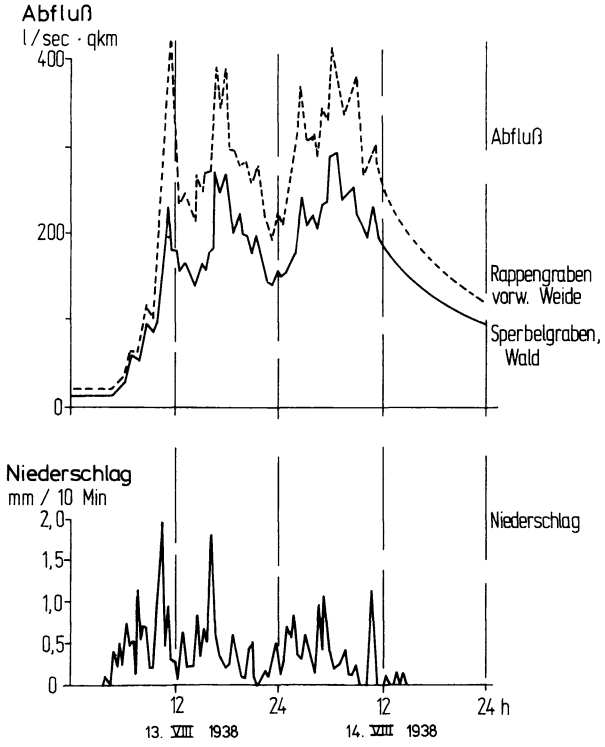


Abb. 69: Abflußmengen bei einem Landregen aus dem bewaldeten Sperbelgraben und dem vorwiegend beweideten Rappengraben (Schweiz). (Aus MITSCHERLICH 1971 nach BURGER.)

3. **Windschutz** und
4. **Immissionsschutz** (gegen Lärm, Staub, Aerosole und Gase) haben wir auf S. 290 anläßlich der Heckenwirkung besprochen.
5. Wald wird als Sperriegel gegen **Lawinen** im Hochgebirge eingesetzt. Unter diesen Bedingungen ein einmal entwaldetes Gebirge aufzuforsten, setzt genaue ökologische Kenntnis von Standort und Pflanzgut voraus; die Untersuchungen der FORSTL. BUNDESVERSUCHSANSTALT WIEN (1967) sind hier besonders instruktiv.

Einflüsse der Bewirtschaftung

Das Bild unserer heutigen Wälder (einschließlich Forsten gemeint) ist ein Spiegel unserer Nutzungsziele (einschließlich der Wohlfahrtswirkungen) in Gegenwart und – seltener – Vergangenheit. **Urwälder** lassen sich in Deutschland nicht, im übrigen Mitteleuropas an wenigen Beispielen, dagegen in den balkanischen Gebirgen *noch* großflächig und in ihren verschiedenen Entwicklungsphasen studieren. Auf das fes-

selnde, bezeichnenderweise „für Forstleute, Naturwissenschafter und Freunde des Waldes" verfaßte Buch über Tannen-Buchen-Urwälder von LEIBUNDGUT (1982) sei aufmerksam gemacht. Das Wissen um die ursprüngliche Dynamik im Walde kann wesentlich zu einer naturgemäßen Lenkung des Wirtschaftswaldes beitragen. Um spontan ablaufende Prozesse unter vielen Rahmenbedingungen und nach Möglichkeit interdisziplinär studieren, aber auch erleben zu können, sind seit 1911, verstärkt seit dem Europäischen Naturschutzjahr 1970 **Naturwaldreservate** ausgewiesen worden; im Bundesgebiet sind es 637 (Stand 1994, mit gewisser Unsicherheit in den Neuen Ländern) (Übersichtsdarstellung BÜCKING 1995). Diese meist nur 10–50 ha großen Flächen werden nicht mehr bewirtschaftet, auch Totholz bleibt als wichtiger, Nischenbildung ermöglichender Kleinlebensraum im Bestand, stehend oder liegend; Jagd muß selbstverständlich stattfinden. Als Beispiel für eine gründliche pflanzensoziologisch-historische Studie eines solchen sog. Bannwaldes diene LUDEMANN (1992).

Zum Verständnis **historisch bedingter Waldbilder** muß man sich vergegenwärtigen, in welch vielfältiger Weise – im Gegensatz zur heute angestrebten Produktion starken Stammholzes – Wald und Holz früher genutzt wurden, weil diese ebenso Nahrungs- wie Rohstoff- wie lebensnotwendige Energiequelle bis ins 19. Jahrhundert hinein waren. Einige Stichworte mögen zeigen, in welch verschiedenartiger Weise man – neben Waldweide und Streunutzung – das „Sortiment" der Wälder nutzte und eben auch steuerte, denn die einzelnen Gehölzarten waren unterschiedlich geeignet: Stammholz als Bauholz (der Bau eines großen Schwarzwaldhauses erforderte 1000 Festmeter Rundholz!); Werkholz für Hof und Handwerk: für Wagen, Fässer, Kübel, Zäune, Schlitten, Schindeln, Geräte, Fackeln u. a.; Brennholz für Stadt und Land; Holz zu Handelszwecken und für gewerbliche Nutzung: Flößerei, Erzaufbereitung mit Holzkohle, Salinenbetrieb, Glashüttenbetrieb, Herstellung von Pottasche und Gerberlohe u. a. (vgl. auch RACKHAM 1980).

Zum Verständnis der heutigen Waldbilder ist daher ein Abriß der sog. Betriebsarten, der Nieder-, Mittel- und Hochwaldwirtschaft, notwendig.

Bei der heute kaum mehr üblichen **Niederwaldwirtschaft** werden in kurzfristigem Turnus, alle 5–20 Jahre, die gesamten Gehölze abgeschlagen und zu Brennholz, Faschinen oder Eichen-Lohrinde verarbeitet; der Wald verjüngt sich durch Austrieb der Stümpfe. Nur solche Holzarten, die leicht und häufig Stockausschläge bilden, halten sich: Weide, Hasel, Linde, Erle, auch Eiche und Hainbuche, wenig die Buche, nicht die gängigen Nadelbäume. Diese Betriebsart ist heute in Mitteleuropa so gut wie historisch geworden; man läßt die Bestände durchwachsen oder forstet nach Schlag mit Nadelbaumarten auf. Die eigenartige Struktur und Dynamik letzter Niederwälder und ihre ehemalige Bedeutung hielten WILMANNS, SCHWABE-BRAUN & EMTER (1979) und POTT (1981) fest.

Die typische Betriebsart von Bauernwäldern war die **Mittelwaldwirtschaft**, wie sie gegenwärtig noch in der elsässischen Oberrheinebene und in Burgund zu sehen ist Abb. 70a, b). Dabei bleiben einige Bäume als Überhälter über mehrere Umtriebsperioden hin als Samenbäume, zur Eichelmast oder als Bauholz stehen; das meiste aber wird niederwaldartig abgeschlagen. Lichte Wälder mit reicher Feldschicht waren begehrt und günstig für die Waldweide; sie bildeten sich auf Mittelwaldbasis sehr leicht, denn das Vieh – vor allem Rinder – hielt den Strauchunterwuchs zurück, die Überhälter aber schatteten ohnehin nicht so stark, als daß nicht auch Rasenarten in diesen lokkeren Beständen hätten reichlich fortkommen können. Die Hudewälder Nordwestdeutschlands und die mit ihnen in gesetzmäßigem Kontakt stehenden Gesellschaften haben POTT & HÜPPE (1991) mit Bildern, Tabellen und Karten unter Berücksichtigung



Abb. 70: Mittelwaldwirtschaft.

a: Schlag des Unterholzes in einem Eichen-Hainbuchen-Mittelwald im Oberelsaß. – Gemeindewald Wolfgantzen, Febr. 1982.

b: Hier ist vor 3 Jahren geschlagen worden; Stockausschläge beginnen die lichtbedürftige Krautschicht einzuengen. – Gemeindewald Wolfgantzen, April 1983.



der Historie dargestellt. Die Erhaltung eben dieser natur- und kulturgeschichtlichen Dokumente gehört zu den Aufgaben modernen Naturschutzes.

Im heute üblichen **Hochwald** sind alle Bäume sog. Kernwüchse, d. h. aus Sämlingen hervorgegangen. Die Umtriebsperiode pflegt 80–120 Jahre zu betragen. Durch entsprechende Hiebsweise kann für Naturverjüngung aus Samen gesorgt werden, oder es wird nach Kahlschlag aufgeforstet. Auch hier sind also verschiedene Bestandesstrukturen möglich: Gleichaltrige Fichtenforste durch Aufforstung nach Kahlschlag; hallenartige Buchenwälder bei Verjüngung durch Großschirmschlag auf ganzer Fläche; treppenartiger Waldaufbau durch Verjüngung in Streifen; ungleichaltrige und ungleichwüchsige Wälder durch Verjüngung in unregelmäßig verteilten Schirm- oder Löcherhieben (Femelwälder); und schließlich Plenterwälder (meist aus der schattenfesten Weißtanne mit Buche und Fichte), bei denen Bäume verschiedenen Alters und verschiedener Höhe auf engem Raum miteinander im gleichen, dadurch stufig aufgebauten Bestand wachsen, weil jeweils nur einzelne alte Stämme herausgeschlagen werden und in diesen Lücken junge Kernwüchse nachrücken (Abb. 71). Plenterwälder haben viele Vorteile: sie haben sich als Folge ihrer weniger einseitigen Struktur als katastrophenresistenter erwiesen, wobei wohl die gleichmäßige Durchwurzelung und das besser Angebot an Kleinstandorten eine Rolle spielen; sie lassen größere Flexibilität in der Holzentnahme zu; es findet eine spontane Selektion angepaßter Genotypen statt, selbst bei kleinräumigen Standortsunterschieden, wie sie im Gebirge üblich sind (Leibundgut 1984).



Abb. 71: Plenterwald. Die Entnahme starker Einzelstämme schafft kleine Verlichtungen, an denen sich Jungpflanzen von Buche, Tanne und Fichte ansiedeln können. Schlechtwüchsige Jungbäume werden zeitig geschlagen, vielversprechende dadurch gefördert. Alle Altersklassen sind im gestuften Bestand mit seinen starken Helligkeitsunterschieden gemischt. Luzulo-Abietetum im Kirchspielwald Ibach/Südschwarzwald, Juni 1983.

Tab. 27: Bezeichnungen der Waldentwicklungsstufen.

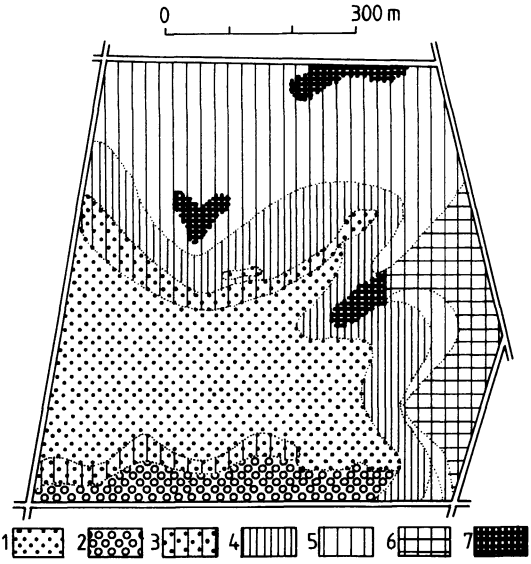
Bezeichnung		Höhe	BHD = Stammdurchm. in 1,3 m (Brusthöhe)
Ansamung (Anflug, Aufschlag, Pflanzung)		in der Krautschicht	
Jungwuchs (locker) bzw.		in der Strauchschicht,	
Dickung (geschlossen)		bis Mannshöhe	
Stangenholz,	schwach	in der Baumschicht	< 10 cm
	stark		10–20 cm
Baumholz,			> 20 cm
	gering		20–35 cm
	mittel		35–50 cm
	stark		> 50 cm

Nach dem Alter und Durchmesser lassen sich als **Waldentwicklungsstufen** oder Lebensphasen unterscheiden (LEIBUNDGUT 1984; s. Tab. 23).

Die genannten Phasen bilden in zeitlicher Abfolge jeweils verschiedenen Begleitpflanzen und Tieren zusagende Standorte.

Forstgesellschaften

Wenn Fichte und Kiefer heute in der Bundesrepublik Deutschland (alt) mit zusammen fast 70 % Baumartenanteil an der Spitze liegen, obwohl sie von Natur aus außerhalb der Gebirgshochlagen auf Sonderstandorte beschränkt wären, so zeigt dies die Intensität der modernen Fortwirtschaft. Forsten, bei Pflanzensoziologen also solche Bestände, die vorwiegend aus standortsfremden Holzarten künstlich erzeugt worden sind (s. S. 298), verjüngen sich nicht spontan; ihre unbeeinflußte Sukzession würde zu der ihrem Standort entsprechenden natürlichen Waldgesellschaft führen. Dabei kann der Boden aber unter Nadelholz bereits verändert sein, so daß die frühere und die potentielle Vegetation nicht identisch zu sein brauchen. Forsten sind in all jenen Fällen klar als solche anzusprechen, wo eine einzige oder doch absolut dominierende Baumart aus einem anderen Florengebiet stammt und nicht eingebürgert ist (bei uns z. B. Douglasie, Strobe, Rot-Eiche). Doch gibt es Grenzfälle: Zuweilen ist eine Baumart, die im Gebiet indigen ist, auf Standorten, die sie von Natur aus nicht oder nur spärlich besiedeln würde, bis zur Alleinherrschaft vom Menschen gefördert worden, sei es unbewußt, sei es gezielt (z. B. die Fichte in Teilen des Schwarzwaldes). Auch gibt es Beispiele dafür, daß eine Baumart zwar standortsfremd, aber lokal (nicht großflächig) dennoch standortsgemäß und anbauwürdig sein kann, daß sie also den Boden nicht schädigt und gut gedeiht bis zur Hiebsreife, nicht durch Schädlingskalamitäten oder ungewöhnliche Witterung getötet wird (z. B. Robinie stellenweise in der Oberrheinebene, Lärche in Teilen des Schweizer Mittellandes). So kann man den Anteil von



1 = Reiner *Cladonien*-Kiefernforst
2 = Reiner *Dicranum*-Kiefernforst
3 = *Cladonien*- und *Empetrum*-Kiefernforst in gegenseitiger Durchdringung
4 = *Empetrum*-Kiefernforst
5 = *Molinia-Empetrum*-Kiefernforst
6 = *Molinia-Dryopteris*-Kiefernforst
7 = *Sphagnum*-Kiefernforst

Abb. 72: Die Verteilung der Kiefernforstgesellschaften um ein Dünen-Ausblasungsfeld auf der Harpstedter Geest. (Aus MEISEL-JAHN 1955.)

Forstgesellschaften an der Formation Wald bei uns nur grob schätzen; er dürfte bei gut der Hälfte liegen, in Norddeutschland sicher darüber.

Forstgesellschaften haben keine eigenen Charakterarten; gelegentlich eingewanderte (oder eingeschleppte) Kennarten von Nadelwaldgesellschaften reichen nicht aus, sie in deren Naturwaldgesellschaften einzubeziehen. Dagegen sind sie sehr wohl durch lokal gültige Differentialartengruppen zu beschreiben und voneinander abzugrenzen. Auf diesem Wege läßt sich auch jede verfrühte spekulative Aussage über ihre Herkunft und Zukunft im Einzelfall vermeiden. Archivstudien, Bodenuntersuchungen, Geländebeobachtungen und Kontaktgesellschaften lassen für die definierten Typen dann weitere Schlüsse zu: Wie fein auch diese oft äußerst artenarmen Ersatzgesellschaften auf Standort und Geschichte ansprechen, verdeutlicht die klassische Bearbeitung nordwestdeutscher Kiefernforsten von MEISEL-JAHN (1955). Der Unterwuchs zeigte die Abhängigkeit von 3 wichtigen Ursachenkomponenten: von Boden und Klima, von der Pflanzengesellschaft bei der Erstaufforstung und von der Zahl der seither verstrichenen Generationen. Abb. 72 veranschaulicht die kleinräumliche Differenzierung dieser Ersatzgesellschaften.

Systematischer Überblick; Artencharakteristikum

Trotz mancher anthropogener Eingriffe ist die Gehölzarten-Zusammensetzung der Wälder immer auch ganz wesentlich das Ergebnis der gegenseitigen Einwirkung der

Baumarten an den verschiedenen Standorten. Deren floristisch-ökologische Feingliederung macht das Signaturenmosaik der Waldvegetationskarten deutlich (vgl. Abb. 77).

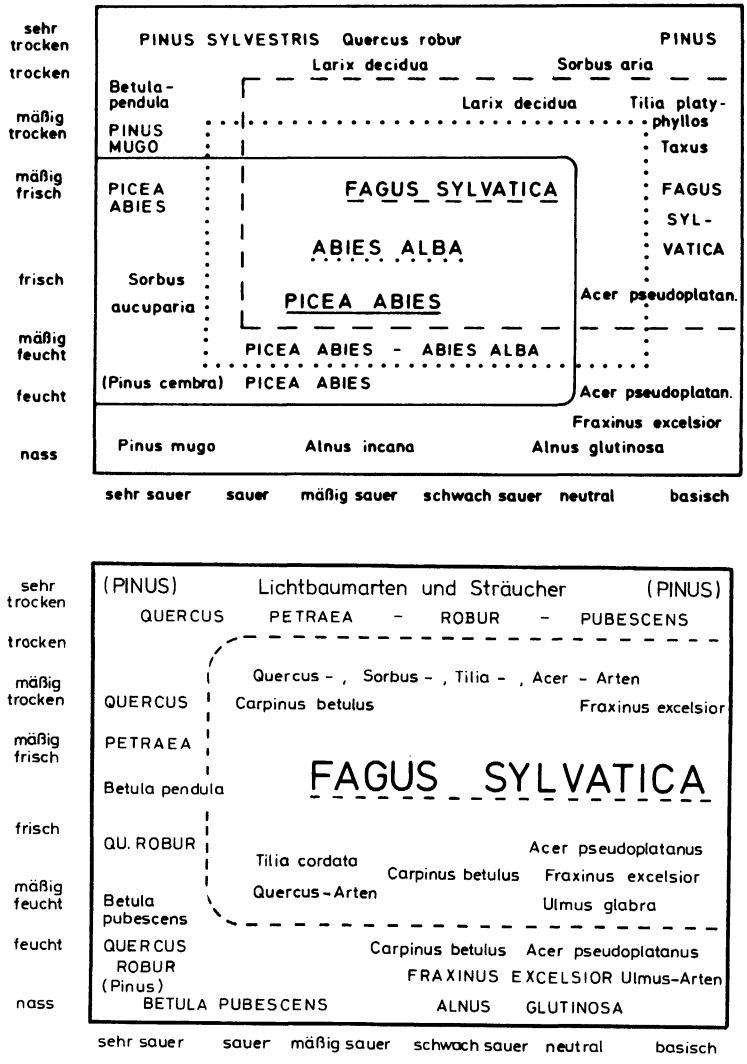


Abb. 73: Wahrscheinliche natürliche Baumartenzusammensetzung der Wälder in der montanen Stufe der nordöstlichen Kalkalpen (oben) und in der submontanen Stufe des westlichen Mitteleuropa (unten) in Abhängigkeit von Wasser- und Nährstoffhaushalt.Die Größe der Schrift versinnbildicht den Anteil an der Baumschicht. (Aus MAYER 1992.)

Tab. 28: Daten zur Biologie einiger Baumarten.

Baumart	a	b	c	d	e	f
Fagus sylvatica, *Fs* Rotbuche	45 ——— 300	Wind ——— Vö, Na, Dysz.	40–50 ——— 60–80	intensiv, tiefgeh. Herzwurzelsystem ——— Sto ±	Sch Vorsicht bei Freistellung	zs ——— Mu Mo
Quercus robur, *Qr* Stiel-Eiche	50 ——— 500–1200	Wind ——— Vö, Na, Sy., Dysz.	30–60 ——— >80	tiefgeh. Pfahlw., später Herzw. ——— in Jugend raschwüchs. Sto. +	L (HL)	zs ——— Mo
Quercus petraea, *Qp* Trauben-Eiche	40 ——— 500–1000	Wind ——— Vö, Na, Sy., Dysz.	30–60 ——— 60–80 Sto +	tiefgeh. Pfahlw.; später Herzw. ——— in Jugend raschwüchs.	HL (H Sch)	m ——— Mu Mo
Abies alba, *Aa* Weiß-Tanne	40–60 ——— 600	Wind ——— Wind	30 ——— 60–70	intensiv, tiefgeh. Pfahlw. ——— in Jugend langs.wüchs. Sto –	Sch Freistell. in Jugend schädlich	m ——— Mu Mo
Picea abies, *Pab* Fichte	34–45 (60) ——— 400–600 (im natürl. Areal)	Wind ——— Wind	30–40 ——— 60–70	zuerst Tellerw., später u. U. Senkerw. ——— u. U. Legtriebbewurzelg.	HSch	ss ——— Mo Rh
Pinus sylvestris, *Ps* Wald-Kiefer	40 ——— 200–500	Wind ——— Wind	10–20 ——— 30–40	plastisch, bei guter Durchlüftg., Pfahlw. Sto –	L	ss ——— Mo Rh
Carpinus betulus, *Cb* Hainbuche	25 ——— 150 (selten 250)	Wind ——— Wind, Dysz.	20 ——— 30	tiefgeh. Herzw. ——— Sto +	HSch	zl ——— Mu
Tilia platyphyllos, *Tp* Sommer-Linde	40 ——— 1000	Ins. ——— Wind	10–30 ——— ?	Herzw., Tiefw. ——— Sto +	Sch	zl ——— Mu
Ulmus minor, *Um* Feld-Ulme	30 ——— ?	Wind ——— Wind	30–40 ——— ?	Herzw., Tiefw., W.brut ——— Sto +	L	sl ——— Mu
Prunus avium, *Pav* Vogel-Kirsche	25 ——— 90	Ins. ——— Vö. Endoz.	? ——— sicher früh	extensives Herzw. ——— in Jugend raschwüchs.	HSch	sl ——— Mu
Betula pendula, *Bp* Hänge-, Sand-Birke,	28 ——— 120	Wind ——— Wind	10–12 ——— 20–30	flach, aber intensiv wurz. ——— Sto ±	L	sl ——— Mu
Populus tremula, *Pt* Zitter-Pappel, Espe	10–20 ——— 80 (boreal: 150)	Wind ——— Wind	20–25 ——— ?	in Jugend raschwüchs., Sto + Wurzelbr. +	L (HL)	m ——— Mu Mo

Art	g		h	i
Fs	weite Amplitude (Ökotypenbildung beobachtet) Wasserstau – Überflutung – Bodenrutsch. –	600 mm/a und 5 Mon. Veg. per. (>10 °C), Spätfrost gefährd. ±	im subatl.-temper. Europa (planar-) montan (-oreal), medit.-montan	VC Fagion
Qr	weite Amplitude auch Grundwasser u. mehrwöchige Überflutg. ertrag., Verdicht.horiz. durchstoßend	weite Amplitude, in mont. Stufe auskling.; bei raschem Temp.-wechsel Frostrisse, Spätfrost gefährd. ±	Europa u. Kleinasien, planar-(sub)montan; in Schweden *limes norrlandicus* bildend	KC Querco-Fagetea bes. Alno-Ulmion, Querc. roboris, Carpinion, Querc., pub.
Qp	auf frischen u. trockenen Böden ohne Grundwassereinfluß u. Staunässe	in mont. Stufe u. im Norden; eher ausklingend als Q. rob., also wärmebedürftiger	Europa, planar(sub)-montan	KC Querco-Fagetea bes. Quercion rob., Luz.-Fag., Carpinion, Querc. pub.
Aa	frische Stando., auch luftarme Horizonte durchstoßend	montanes Klima, Dürregefährdg. ± Spätfrostgefährdung +, Immiss. anfäll. +	In Gebirgen von Süd- u. Mitteleuropa; Nordgrz. d. natürl. Areals im Thüringer Wald	VC Fagion
Pab	deutl. Unterschiede nach Provenienz; frische u. saure Standorte bevorzugend, b. Forstkultur zieml. weite Amplitude	Sommerdürregefährd. + Immissionsanfälligk. + Frosthärte +, falls Dormanz erreicht	in borealer Zone planar, in temp. Z. in Mittelg. u. Alpen montan-subalpin; subkontinental	VC Vaccinio-Piceion
Ps	weite Amplitude, bestes Gedeihen im Mittelbereich, aber durch Konkurrenten abgedrängt auf sehr flachgründige oder vernäßt-moorige, nährstoffarme Standorte. Ökotypenbildung!!		Europa außerhalb d. atlant. u. medit. Gebiete Schwerpunkt subkont., bis Asien ausgreifend; planar-montan	in vielen Nadelwaldges., so im Dicrano-Pinion, Erico-Pinion, Piceion
Cb	auf Sand- u. Lehmböden, bes. auf tiefgründigem mit Grundwassereinfluß	benötigt Sommerwärme; frosthart	gemäßigt kontinental, östlicher als Buche, auch in Beckenlagen	VC Carpinion
Tp	frische, nährstoffreiche, oft bewegte u. steinige Böden	niederschlagsreiches Gebirgsklima u. wintermilde Lagen bevorzugend	vorw. montane Stufe des temperaten u. submeridion. Europa	VC Tilio-Acerion
Um	nährstoffreiche B., hins. Wasserhaush. euryök	Sommerwärme benötigend	südl. u. mittl. Europa Kleinasien; gem.-kont. Tieflagen	AC Q-Ulmetum m., aber recht weitgreifend
Pav	frische, nährstoffreiche Böden	wärmeliebend	temperates Europa; kollin-submontan	VC Carpinion
Bp	sehr weite Amplitude; konkurrenzbedingt als Pionier besonders auf sauren Sandböden; sehr frosthart (vikariierend Moor-B.)		Europa, Westasien; planar-subalpin	gesellschaftsvag, oft im Sambuco-Salicion
Pt	weite Amplitude, konkurrenzbedingt; als Pionier Grundwasserböden meidend; klimatisch unempfindlich		Schwerpunkt in borealer Zone; planar-hochmontan	in Pionierges., auf Schlägen, in durchwachsd. Hecken, oft im Sambuco-Salicion

Art	j
Fs	auffällig, aber ungefährlich: Buchen-Springrüßler *(Rhynchaenus fagi)*; „Schleimfluß" nach anormaler Witterung: bei Rindenverletzung Eindringen parasitischer Pilze → Weißfäule → Bruch
Qr *Qp*	an und von Eichen leben in Mitteleuropa >1000 Insektenarten; keine ruft ernsthafte Schäden hervor, allenf. gewisse Zuwachseinbußen. Eichenwickler *(Tortrix viridana)*; Eichenprozessionsspinner *(Thaumetopoea processionea)*; Schwammspinner *(Lymantria dispar)* (auch auf Obstbäumen)
Aa	Krummzähn. Tannen-Borkenkäfer *(Pityoctenes curvidens)* bei Schwächg. durch Trockenh.; Tannen-Trieblaus *(Dreyfusia nüßlinii)* bei Erziehung ohne Schirm auf warmtrockenem Standort; Wildverbiß +
Pab	Wurzelschwamm *(Heterobasidion annosum)* erregt „Rotfäule" bes. auf Kalkböden, ehem. Ackerl. u. bei Vernässung; Buchdrucker *(Ips typographicus)*, wenn kränkelnd; Kl. Fichtenblattwespe *(Pristiphora abietina)* sowie Nonne *(Lymantria monacha)* bes. außerh. natürl. Areal
Ps	Kiefernbuschhorn-Blattwespe *(Diprion pini)* in schlechtwüchs. Bestd.; Kiefernspanner *(Dendrolimus pini)* auf warmtrocken. Stando.; Waldgärtner *(Tomicus piniperda)* als Sekundärschädl.; Kiefernspanner *(Bupalus piniarius)* auf mageren Böden
Cb	nichts von Bedeutung
Tp	nichts von Bedeutung
Um	bes. stark v. Ulmenwelke betroffen
Pav	im Alter leicht kernfaul werdend
Bp	nichts von Bedeutung, aber oft Hexenbesen (durch den Ascomyceten *Taphrina*)
Pt	Kernfäule; Wildverbiß +

Erläuterungen:

Daten aus zahlr. Quellen zusammengetragen.
Generell gilt: + = hoch, groß; ± = mäßig; – gering fehlend

a: Maximalhöhe in m; Maximalalter in Jahren

b: Bestäubungsagens; Transportagens, auf das die Diasporen zugeschnitten sind; Ins(ekten), Na(ger), Vö(gel), Dysz(oochorie), Sy(nzoochorie) i. e. S.

c: Mannbarkeitsalter: Alter (in Jahren) beim ersten Fruchten, oben bei Einzelstand, unten im geschlossenen Bestand

d: Wurzelsystem; soziologisch wichtige Eigenschaften in der Entwicklung wie z. B. Stockausschlagfähigkeit Sto, die allg, in der Jugend höher ist als später, u. a.

e: Lichtansprüche: L = Lichtbaumart; Sch = Schattbaumart, H = Halb…

f: Streuzersetzung: sl = sehr leicht = ½ Jahr, zl = ziemlich leicht = 1–2 Jahre, m = mittelmäßig = 2–3 Jahre, zs = ziemlich schwer = 3–4 Jahre, ss = sehr schwer = >4 Jahre; Humusformen: Mu = Mull, Mo = Moder, Rh = Rohhumus

g: Darstellung der synökologischen Amplitude (Valenz); links: Bodenfaktoren, rechts: Klimafaktoren

h: Arealcharakter (Schwerpunkt); sehr knappe Fassung, s. auch Meusel & Jäger

I: Syntaxonomische Stellung; KC = Klassencharakterart; VC = Verbandscharakterart

j: Schädlinge, Krankheiten

Während im standörtlichen Mittelbereich (bezogen auf mitteleuropäische Verhältnisse) ohne Wettbewerb alle Baumarten gut gedeihen könnten, setzt sich unter synökologischen Bedingungen die Rotbuche durch (s. ELLENBERG 1996). Sie verdankt ihre Konkurrenzkraft raschem Jugendwachstum, großer möglicher Höhe, hohem möglichem Alter und ihrem Charakter als Schattbaumart. So werden die übrigen Baumarten von ihr nur „geduldet", die konkurrenzschwächsten, die ausgesprochen lichtbedürftig sind – wie Wald-Kiefer und Birken –, am stärksten abgedrängt. Wo die Buche aus klimatischen oder edaphischen Gründen versagt, kommen artenreiche Laubmischwälder oder artenarme Spezialistengesellschaften auf. Die standörtlichen Schwerpunkte wichtiger Baumarten geben die Ökogramme von ELLENBERG (1996) und MAYER (1992) wieder (Abb. 73).

Das synökologische Verhalten der Baumarten wird oft verständlich aus deren Biologie s. l.; als Anregung zu eigener weiterer Ausarbeitung sind in Tab. 28 für einige Baumarten vielseitige Daten vergleichend zusammengestellt (s. auch LEUSCHNER 1994). Man kann danach die Nischen von Gesellschaftspartnern, von Arten und von Vorwald- bzw. Endwald-Arten vergleichen.

Die Spanne der Waldgesellschaften ist so groß, daß sich die folgenden 5 Klassen ergeben (ohne Vorwälder und Weiden-Auen):

44. Kl.: Alnetea glutinosae, Erlenbruchwälder und Grauweiden-Gebüsche
45. Kl.: Erico-Pinetea, Schneeheide-Kiefernwälder
46. Kl.: Pulsatillo (patentis)-Pinetea (sylvestris), Kiefern-Steppenwälder
47. Kl.: Vaccinio-Piceetea, Boreale Nadelwälder
48. Kl.: Querco-Fagetea, Europäische Sommerwälder

44. Klasse: Alnetea glutinosae, Erlenbruchwälder und Grauweiden-Gebüsche

Obwohl die Erlenbrücher sommergrüne Laubwälder sind, weichen sie stark von deren Kern, den Querco-Fagetea, ab: nicht Wald-, sondern Sumpfarten stellen die Mehrzahl der Begleiter. Das ist nur bei lockerer Baumschicht möglich. Diese ist fast rein aus Schwarz-Erle aufgebaut. In ärmeren Ausbildungen sind Moor-Birke oder Wald-Kiefer eingesprengt. Wenn sie auch dominiert, so hat *Alnus glutinosa* doch nicht ihr Optimum in den Bruchwäldern, sondern kommt reichlich und wüchsiger in mehreren Auenwaldgesellschaften vor und ist demgemäß nur eine schwache Kennart. Sie ist indessen neben der Moor-Birke der einzige Laubbaum, der auf Dauer unter diesen speziellen Bruch-Standortsbedingungen gedeiht. (*Betula pubescens* geht weit in den nährstoffarmen Bereich der Vaccinio-Piceetea hinein; eine bloße Bezeichnung als „Birken-Bruchwald" oder ein nach der Dominanz dieses Baums benanntes „Betuletum pubescentis" besagen also wenig, wenn nicht die sie begleitenden Arten bekannt sind).

Die Erlenbrücher leben in Geländesenken, die von mäandrierenden Rinnsalen durchzogen werden, deren Böden daher langsam durchsickert werden und eine unterschiedlich mächtige Torfschicht (bis 20 cm: Bodentyp Anmoor, darüber bis zu mehreren Metern Dicke: Bruchwaldfen) besitzen. Dieser Torf stammt jedoch nicht vom Erlenwald selbst, sondern von früherer Niedermoorvegetation; das Alnetum stockt zwar auf Torf, bildet ihn aber nicht (GROSSE-BRAUCKMANN 1979), es sei denn, es handelt sich

um langsam absinkendes Gelände wie im Falle des berühmten Spreewaldes. Der Grundwasserspiegel schwankt recht wenig, bei den von KLÖTZLI (1969) untersuchten Schweizer Standorten sank er kaum unter 10 cm unter Flur. Nach Regen oder Schneeschmelze, also meist im Frühjahr vor Beginn der Vegetationsperiode, können die Bestände überschwemmt werden. Obwohl das Wasser eine wichtige Funktion als Nährstofflieferant hat, ist oberflächliche Abtrocknung des Bodens für die Sauerstoffversorgung der Bruchwälder entscheidend; nur dann kann auch Stickstoffmineralisierung stattfinden, die im Erlenbruch (im Gegensatz zu sauren Kiefern- und Birkenmoorwäldern) bis zum Nitrat führt (KLÖTZLI 1969, BÜCKING 1972). Die Nährstoffversorgung im Erlenbruch ist daher je nach Wasserstand gut bis mäßig. – Diese speziellen Standortsbedingungen waren von jeher meist nur kleinflächig verwirklicht. Die ausschlagfähigen Erlen wurden im Niederwaldbetrieb genutzt. Daher rühren die oft knorrigen Stammansätze, die mit Waldbodenmoosen umkleidet sind, während in den nassen Senken dazwischen Röhrichtarten wachsen und sogar zur Blüte kommen können; der Wald ist also deutlich synusial gegliedert (s. S. 17). Unübertrefflich hat TÜXEN (1974b) diesen eigenartigen Lebensraum am Beispiel des Lahrer Moors geschildert.

Die klimatische Spanne des Alnion glutinosae ist groß; es reicht in 2 Assoziationen von Westfrankreich bis nach Rußland hinein. Es ist der Typ einer azonalen Gesellschaft, d. h. sie ist in keiner Klimazone auf „mittleren" Standorten und damit großflächig (zonal) verbreitet; sie bildet folglich auch nirgendwo von einem Hauptareal abgesprengte Inseln (ist nirgends extrazonal). Da forstwirtschaftlich heutzutage nutzlos, sind die Erlenbruchwald-Fliesen (s. S. 24) meist entwässert; dabei sind nährstoffreiche, humose, land- wie forstwirtschaftlich günstige Böden entstanden; Arten wie Königsfarn und Kammfarn sind dadurch allerdings zu den heute schutzbedürftigen floristischen Kostbarkeiten geworden.

Das **Salicion cinereae** bildet die **Mantelgesellschaften** der Erlenbruchwälder.

Systematischer Überblick

Einige Assoziationen:

1. **Myricetum gale**, Gagel-Gestrüpp; AC die namengebende Art. Diese lebt wie die Erlen in Symbiose mit der Actinomyceten-Gattung *Frankia.* Typische atlantische Gesellschaft.
2. **Betulo humilis-Salicetum repentis**, Strauchbirken-Kriechweiden-Gestrüpp; AC *Betula humilis, Salix myrtilloides, S. repens, S. rosmarinifolia.* Boreal-subkontinentale Gesellschaft mit seltenen Reliktvorkommen in Kaltluftsenken des Alpenvorlands. Die nährstoffökologische Spanne reicht – wie es oft bei Gesellschaften torfiger und grundwasserführender Böden der Fall ist – von einer „reichen Subassoziation" mit *Filipendula ulmaria* u. ä. bis zu einer „armen" mit *Oxycoccus palustris, Sphagnum medium* u. ä., die zu den eigentlichen Kiefern-Moorwäldern vermittelt. Für eine Erhaltungspflege der Gesellschaft ist es wichtig zu wissen, daß diese und im Wuchs ähnliche Vertreter der Zwergstrauch-Weiden ohne Spalierwuchs sich bei Mahd vegetativ deutlich ausbreiten, dann aber nicht blühen.
3. **Salicetum cinereae**, Grauweiden-Gebüsch; Zentralassoziation. Die Grau- (oder Asch-)weide ist die nährstoffökologisch anspruchsvollste der Alnetalia-Weiden-

BS 28

Kl. **Alnetea glutinosae**
Erlenbruchwälder und Grauweiden-Gebüsche

KC *Calamagrostis canescens*, *Dryopteris cristata*, *Sphagnum squarrosum*, *Thelypteris palustris*, D aus Röhricht- und Großseggenges.

O. **Alnetalia glutinosae**
Erlenbruchwälder und Grauweiden-Gebüsche

OC = KC

1. V. **Salicion cinereae**
Grauweiden-Gebüsche

VC *Frangula alnus* (schwach), *Salix aurita*, *Salix cinerea*,

D gg. 2.V. Wiesenarten

Beisp. 1 - 5

2. V. **Alnion glutinosae**
Erlenbruchwälder

VC *Carex elongata*, *Ribes nigrum*

D gg.1.V. *Fraxinus excelsior*, *Athyrium filix-femina* u.a. Waldarten

Beisp. 6

Gruppe; sie bildet jene charakteristischen Halbkugelgebüsche der planar-submontanen Täler bis in den kontinentalen Raum hinein.

4. **Salicetum auritae**, Ohrweiden-Gebüsch (+ O. - Birkenbruch); AC *Salix aurita*, *S.* x *multinervis*. Submontan-montane Mantelgesellschaft und freies Gebüsch.
5. **Salicetum pentandro-cinereae**, Lorbeerweiden-Gebüsch (unter Einschluß von Lorbeerweiden-Birkenbruch); AC *Salix pentandra*. Ebenfalls boreal-(sub)kontinental. In 2 physiognomisch verschiedenen Ausbildungen: initiales Gebüsch mit baumförmiger Moor-Birke entwickelt sich allmählich zu einem Birkenbruchwald. Im Schwarzwald markiert *Salix pentandra* als Art und als Ufergehölz die winterkalten, breiten (danubischen) Täler des Ostens (s. Abb. 6; Schwabe 1988).
6. **Carici elongatae-Alnetum glutinosae**, Walzenseggen-Erlenbruchwald; Zentralassoziation. Eine Tieflagengesellschaft mit großem Areal mit entsprechender geographischer Differenzierung und nährstoffökologischer Gliederung.
7. **Sphagno-Alnetum** (= Blechno-A., wohl mit Carici laevigatae-A. zusammenzuziehen), Königsfarn-Erlenwald; AC *Osmunda regalis*, *Trichocolea tomentella*, AD *Blechnum spicant*, *Thelypteris limbosperma*. Eine (sub)atlantische Gesellschaft, die sich in Mitteleuropa an ärmeren Standorten mit dem häufigeren Walzenseggen-Erlenwald verzahnt.

45. Klasse: Erico-Pinetea, Schneeheide-Kiefernwälder

Der heutige Schwerpunkt und sicher auch das Entstehungszentrum dieser Klasse liegen auf trockenen Karbonatböden in den Alpen; die Gesellschaften können als alpisch und alpigen bezeichnet werden. Die Gattung *Pinus* ist, je nach Gebiet und Standort, durch die Arten *Pinus sylvestris, P. mugo* s. str., *P. uncinata* oder auch (in den Südostalpen) *P. nigra* vertreten. An Spezialstandorten der Fränkischen und Schwäbischen Alb und des Schweizer Jura sind die Erico-Pinetea weniger typisch ausgebildet und nehmen vermehrt submediterrane und subkontinentale Arten auf. Die Arealtypenspektren der Bestände von den Bayerischen Alpen durch das Vorland hin zur Fränkischen Alb zeigen ein klares Gefälle der Alpenpflanzen, verbunden mit absoluter Zunahme des kontinentalen Geoelementes (Seibert 1958). In Franken vollzieht sich dann der Übergang zu den Kiefern-Steppenwaldgesellschaften (Pulsatillo-Pinetea). Andererseits gibt es in der Nähe der Waldgrenze Gesellschaften, in denen Arten der Fichtenwälder die ökologische Verwandtschaft zu den Vaccinio-Piceetea anzeigen.

Systematischer Überblick

Kl. Erico-Pinetea, O. Erico-Pinetalia, V. Erico-Pinion, Schneeheide-Kiefernwälder. C *Aquilegia atrata, Coronilla vaginalis, Erica herbacea (= E. carnea), Festuca amethystina, Polygala chamaebuxus, Rhamnus saxatilis, Thesium rostratum* u. a.

Einige Assoziationen:

1. **Erico-Pinetum sylvestris**, Schneeheide-Kiefernwald; Zentralassoziation. Weit verbreitet in den Alpen und Oberbayern auf trockenen, warmen Kalkböden (Hölzel 1996), auch auf Serpentinit, in der montanen Stufe; auf Kiesterrassen in den Nordalpen und ins Vorland ausgreifend. Vikariante in den Schweizer Alpen ist das **Erico-Pinetum uncinatae**.
2. **Molinio-Pinetum sylvestris** und **Calamagrostio (variae)-Pinetum sylvestris** ähneln sich floristisch und standörtlich so sehr, daß sie hier gemeinsam betrachtet werden sollen. Wie die Stetigkeitstabelle bei Seibert (in Oberdorfers Pflanzengesellschaften Teil IV, 1992) ausweist, sind ihnen weithin, wenn auch nicht überall die Wechseltrockenheitszeiger *Molinia arundinacea* und *Calamagrostis varia* (beide als Differentialarten gegen die übrigen Kiefernwälder) gemeinsam. Ihr struktureller Charakter ist oft eher der von Wildgrasfluren mit lockerem Kiefernschirm als der eines richtigen Waldes. Die Wechseltrockenheit des Molinio-Pinetum in eigenständiger Ausbildung beruht auf stauenden Feinsandeinlagerungen in Kiese des Alpenvorlandes. Das Calamagrostio-Pinetum stockt auf tonreich verwitternden Mergeln der Schwäbischen Alb und des Randen; bei sonnseitiger Lage führt dies bald zu scharfer Austrocknung, bald zu quelliger Nässe mit entsprechender Rutschneigung der Böden, zuweilen sogar der Pflanzendecke selbst; um so wichtiger ist die Schutzfunktion dieser Waldgesellschaft.
3. **Coronillo-Pinetum sylvestris**, Scheidenkronwicken-Kiefernwald; AC *Coronilla vaginalis, Crepis alpestris,* AD u. a. Rasenarten aus den Seslerietea. Auf Felsnasen und -rippen und an felsigen, trockenen Steilhängen (Abb. 74). Eine spät-

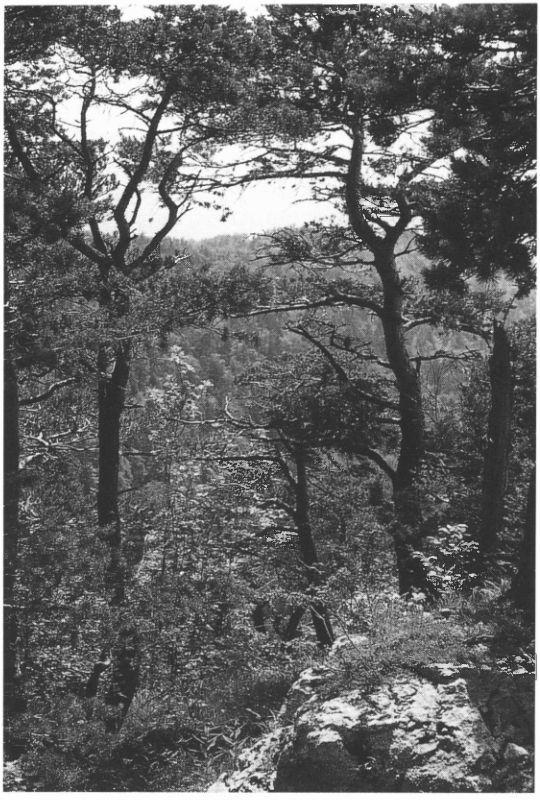


Abb. 74: In einem Reliktföhrenwald (Coronillo-Pinetum) auf einem Felskamm (crête) des Schweizer Juras; bezeichnend sind die knorrigen Wald-Kiefern mit reichem, lichtbedürftigem Unterwuchs. – Raimeux bei Moutier, Juli 1977.

glazial-wärmezeitliche Reliktgesellschaft des Schweizer Jura und der Schwäbischen Alb (Richard 1972, Th. Müller 1980).

4. **Buphthalmo-Pinetum sylvestris**, Dolomitkiefernwald der Frankenalb; Lokalassoziation des ausklingenden Erico-Pinion mit starkem Anteil an Trockenrasenarten. Hemp (1995) legte eine gedankenreiche Monographie darüber vor. Es spricht vieles dafür, daß einige wenige der dortigen Kiefernbestände eben nicht Forsten darstellen, sondern aus dem Spätglazial stammen und ab dem Neolithikum durch die im Walde weidenden Haustiere vor der Konkurrenz durch Laubholz geschützt und so – sicher nicht ohne floristischen Wandel – erhalten geblieben sind. Heutzutage entspricht das Buphthalmo-Pinetum nur an felsig-dolomitsandigen Sonderstandorten der natürlichen Vegetation. Der Gedanke einer durch Mensch und Haustier erhaltenen Reliktgesellschaft berührt sich mit den vor einem Jahrhundert entwickelten Vorstellungen Gradmanns (s. S. 277).

5. **Erico-Rhododendretum hirsuti** (= **Rhododendro-Mugetum**), Schneeheide-Krummholz; AC *Daphne striata, Rhododendron hirsutum, Sorbus chamaemespilus.* Latschenkrumm- oder -knieholz bildet oberhalb der Grenze des Stammwaldes in den nördlichen Kalkalpen einen ca. 300 m mächtigen, düstergrünen Gürtel; vielfach ist dieser durch Schlag und Brand zur Weidegewinnung aufgerissen worden, doch lassen sich an unzugänglichen Steilhängen und Felsterrassen noch die ursprünglichen Grenzen erkennen. Auch in den meisten Kalk-Steinrasen dieses Streifens findet man noch Erico-Pinion-Arten als Zeiger der Syngenese eingesprengt. Trotz ihres niederliegend-aufsteigenden Wuchses und der strauchähnlichen, basitonen Verzweigung bildet die Latsche, ökologisch gesehen, noch Wald, wenn man darunter eine Gehölzformation von mindestens der Höhe der mittleren Schneedecke des Gebiets, bei uns also ca. 2 m, versteht. Höhenmäßig korrespondieren der Latschengürtel und seine *Rhododendron hirsutum*-Restgesellschaft sehr klar den Lärchen-Arven-Beständen der Zentralalpen und deren Rodungsgesellschaft, dem Vaccinio-Rhododendretum (s. S. 338). – Unter Latsche häufen sich infolge der schwer zersetzlichen Streu und der schon niedrigen Temperaturen leicht mächtige Humusschichten an, die an der Grenze zum Kalkuntergrund Mull-, oben aber Rohhumus-Charakter aufweisen; sie werden als Tangelhumus bezeichnet (Kubiëna 1953). Hierdurch können die Wurzelsysteme des Erico-Rhododendretum schließlich so vom Muttergestein isoliert werden, daß bodensaure Vaccinio-Piceion-Gesellschaften entstehen. – Auf Schuttkegeln und -terrassen in tieferer Lage tritt das Schneeheide-Krummholz als Glied in der Sukzessionsreihe auf. Es löst hier die Pionierrasen ab. Erst auf dem von ihm erzeugten Tangelhumus siedeln sich dann Arten des Homogyno-Piceetum als Glieder der regionalen potentiellen natürlichen Vegetation an.

46. Klasse: Pulsatillo (patentis)-Pinetea (sylvestris), Kiefern-Steppenwälder

Es handelt sich um (schlecht untersuchte) Trockenwälder auf kalkreichen, meist sandigen Böden, die sich im kontinentalen Raum von Moldawien bis zum Ural (Korotkov et al. 1991) zwischen die Zone der Laubmischwälder im Norden und die natürlichen Steppen im Süden schieben bzw. an Stelle des Kulturlandes schieben würden. Vereinzelt kommen sie noch als **Pyrolo-Pinetum** (Verb. **Cytision ruthenici**) in Franken, Brandenburg, sogar im südöstlichen Norwegen vor und klingen dann in der nördlichen Oberrheinebene aus. Die Standorte in den trocken-sommerwarmen Gebieten begünstigen die Bildung von Trockenmoder, der wiederum Pyrolaceen zusagt; Charakterarten des Pyrolo-Pinetum sind *Chimaphila umbellata, Pyrola chlorantha* und *Viola rupestris.* Der starke Rückgang der ersten beiden geht möglicherweise auf Immissionen zurück; zur Aufklärung solcher Zusammenhänge sind ältere Monographien (wie hier die von Philippi 1970) wertvolle Hilfen.

Die Kiefernwälder in den Tallagen des inneralpischen Trockengebietes, den Verb. **Ononidion striatae** bildend, dürften noch zu dieser Klasse gehören; verwandt sind auch die *Pinus-Juniperus sabina*-Trockenwälder der Iberischen Halbinsel (Oberdorfer in Oberdorfer (Herausg.) 1992), sodaß sich ein ganz Europa durchquerender, wenn auch lückenhafter Gürtel derartiger Kiefernwälder abzeichnet.

47. Klasse: Vaccinio-Piceetea, Boreale Nadelwälder

Der Name der Klasse bringt nur einen Teil ihres begrifflichen Inhalts unmittelbar zum Ausdruck; denn auch chionophytische Zwergstrauchgesellschaften und nordische Birkenwälder gehören hierher. Ihr Kern sind die zonalen Nadelwälder des 1500 km Breite erreichenden borealen Gürtels von Europa, Sibirien, Japan und Nordamerika; ihnen stehen die Fichtenwälder der Alpen nahe. Die bisher mit ihnen vereinten *Vaccinium*-reichen Zwergstrauchgesellschaften gehören nur zum Teil hierher; die Windheiden sind als eigene Klasse Cetrario-Loiseleurietea bereits besprochen worden.

Die Fichtenwälder sind einander physiognomisch recht ähnlich: mit einstufiger Baumschicht, sehr straucharm, mit geschlossener Bodenbedeckung durch Ericaceen-Zwergsträucher oder Moose und mit ungewöhnlich wenigen Kräutern, unter denen wieder ungewöhnlich viele Mykorrhiza-Bildner sind. Dies ist verständlich, denn meist wachsen die Gesellschaften über nährstoffarmen Gesteinen. Überdies liefern sie schwer zersetzliche Streu, die sich infolgedessen als Moder oder Rohhumus anzuhäufen pflegt und zur Verarmung der oberen Mineralbodenhorizonte führt, zuweilen bis zur Podsolierung.

Systematischer Überblick

Die floristische Ähnlichkeit der Nadelwaldordnungen mit einer großen Anzahl gleicher Arten unter den Kryptogamen (s. BS 29) und etlichen vikariierenden Arten in den Gattungen *Pinus, Picea, Abies* und *Larix* ist aus gemeinsamer Herkunft aus der Arktotertiären Flora (s. S. 49) zu verstehen.

In Nordamerika kommt die vikariierende Ordnung Gaultherio-Piceetalia vor, in Japan entsprechen ihr die Abieti-Piceetalia jezoensis. Innerhalb des insgesamt nährstoffarm-bodensauren Standortsbereichs der Piceetalia abietis gibt es vier oder fünf Verbände, von denen hier nur die beiden ersten näher besprochen werden: Dicrano-Pinion, Vaccinio-Piceion abietis, dazu die borealen Fichtenwälder des Linnaeo-Piceion (eher dem Vaccinio-Piceion abietis zuzuschlagen), das boreale chionophytische Phyllodoco-Vaccinion myrtilli und die inneralpischen Zwergwacholder-Gesellschaften des Juniperion nanae.

1. Verb. Dicrano-Pinion, Kiefernwälder bodensaurer Sand- und Moorböden:
Dieser Verband ist subkontinental verbreitet. An Rasenarten dringen einige subatlantische Säurezeiger ein, nicht aber, wie bei den Pulsatillo-Pinetea, kontinentale Steppenarten.

1. **Leucobryo-Pinetum**, Sand-Kiefernwald; Zentralassoziation. In Ostdeutschland und bis nach Westpolen weit verbreitet, Exklaven in süddeutschen Sandgebieten. In den einzelnen Gebieten kann man jeweils sehr trockene flechtenreiche Untereinheiten („cladonietosum") von „Typischen" und wechselfeuchten („molinietosum") unterscheiden.

2.-4. Moorwälder. Für oberflächlich trockene Moore ist eine Gruppe von *Vaccinium uliginosum*-reichen Assoziationen typisch; vorherrschende und namengebende Baumarten können *Betula pubescens, Pinus sylvestris* oder *Pinus rotundata* sein. Das 2. **Vaccinio (uliginosi)-Betuletum pubescentis** vermittelt zum ärmsten Flügel der Erlenbruchwälder (s. S. 329). Das 3. **Vaccinio (uliginosi)-Pinetum rotundatae** (früher: **Vaccinio-Mugetum**), der Bergkiefern-Moorwald

mit *Pinus* (*mugo* ssp.) *rotundata* in aufrechter oder niederliegender Form (als Spirke bzw. als Kuschel) vermittelt im Alpenvorland, im Schwarzwald und anderen Mittelgebirgen zu den Hochmoorgesellschaften der Oxycocco-Sphagnetea (s. S. 253); das 4. **Vaccinio (uliginosi)-Pinetum sylvestris** korrespondiert diesem in Nord- und Ostdeutschland und in Südskandinavien.

2. Verb. Vaccinio-Piceion abietis, Mitteleuropäische Fichten- und Lärchenwälder: Der Verband besiedelt im wesentlichen Gebiete mit kühlen Sommern und kalten, schneereichen Wintern. Noch am Kältepol der Nordhalbkugel, bei Oimekon in Sibirien, wachsen Fichtenwälder. Neben der Fichte spielen Arve (= Zirbe, *Pinus cembra*) und Lärche *(Larix europaea)* in den Zentralalpen eine Rolle. Die zahlreichen Assoziationen lassen sich zwanglos und übersichtlich in 3 Unterverbände gliedern:

a) die eigentlichen Fichtenwälder, Vaccinio-Piceenion; hierzu die Ass. 5–7 (s. u.);
b) die alpenrosenreichen subalpinen Wälder und Hochlagen-Zwergstrauchgestrüppe, Rhododendro-Vaccinienion; hierzu die Ass. 8+9 (s. u.);
c) zwergstrauchreiche Tannen-Fichtenwälder, die zu den Buchenwäldern vermitteln, Vaccinio-Abietenion; hierzu Ass. 10 (s. u.).

Zu a) **Eigentliche Fichtenwälder**
Diese sind in den Zentralalpen großflächig an frischen Standorten in der montanen und hochmontanen (meist als subalpin bezeichneten) Stufe verbreitet. Auch in den subkontinental getönten Mittelgebirgen Harz, Sudeten und Bayerischer Wald bilden sie ausgedehnte Hochlagenbestände. In den tieferen Lagen und im Schwarzwald, hier an der westlichen Arealgrenze, sind sie auf nebelreiche Kältelöcher beschränkt. Trautmann (1952) arbeitete für den Bayerischen Wald heraus, daß die dortigen Fichtenwälder gemäß der häufigen Temperaturinversionen gerade im Talgrund, den Kaltluftfluß markierend, die Buchen-Bergahornwälder gleichsam unterschneiden; der Temperaturumkehr entspricht hier also eine Vegetationsumkehr, wie man sie besonders eindrucksvoll in Karstdolinen der dinarischen Gebirge findet. – Ähnlich wie die Moorwälder sind die Piceeten zwar lokal gut von anderen Waldgesellschaften geschieden, haben aber selten eigene Assoziationscharakterarten.

Angesichts der großen wirtschaftlichen Bedeutung der Fichte und der Fichtenwälder ist es verständlich, daß eine Fülle an Aufnahme-Material vorliegt, welches aber in unzählige lokale Ausbildungen mit einem „Wildwuchs" an Nomenklatur aufgesplittert ist. G. Jahn (1977) hat sich bemüht, Klarheit über die von Fichte beherrschten Waldgesellschaften Europas zu schaffen (vgl. ihre gesamteuropäische Stetigkeitstabelle). Die Fichtenwälder der einzelnen Gebiete sind ökologisch und nach ihrer geschichtlichen Entwicklung verschieden, aber größtenteils nur durch Trennarten, die ihren Schwerpunkt außerhalb der Klasse haben, floristisch zu kennzeichnen. Die größte standörtliche Verschiedenheit und damit die größte floristische Mannigfaltigkeit erreichen sie in den reliefreichen Alpen.

Innerhalb der **Gebietsassoziationen** wiederholen sich jeweils **parallele standörtliche Ausbildungen** als Subassoziationen oder Varianten, die von großer praktischer Wichtigkeit sind und daher genannt seien.

α) Ausbildung mit *Pinus sylvestris, Vaccinium vitis-idaea,* oft flechtenreich; auf trokkenen, podsolierten Böden über armen Gesteinen;
β) Ausbildung mit *Vaccinium myrtillus* und reichen Moosvorkommen; an frischen bis feuchten Standorten, auf podsoligen bis podsolierten Böden, meist über armen Gesteinen; reichere durch Rohhumusdecken maskiert;

BS 29

Kl.	**Vaccinio-Piceetea** Fichtenwälder und Subkontinentale Moos-Kiefernwälder
KC	*Diphasium complanatum, Goodyera repens, Huperzia selago, Lycopodium annotinum, Ptilium crista-castrensis, Pyrola secunda, Pyrola uniflora, Vaccinium vitis-idaea* u. a.

O.	**Vaccinio-Piceetalia abietis** Fichtenwälder und Subkontinentale Moos-Kiefernwälder
OC	*Larix europaea, Limnea borealis, Trientalis europaea, Vaccinium myrtillus* u.a.

1. V.	**Dicrano-Pinion sylvestris** Subkontinentale Moos-Kiefernwälder
VC	*Dicranum rugosum* (= *D. undulatum*), *Dicranum spurium*
dazu VD gegen 2. V., so *Betula pubescens*	
Beisp. 1 - 4	

2. V.	**Vaccinio-Piceion abietis** Mitteleuropäische Fichten- und Lärchenwälder
VC	*Bazzania trilobata, Barbilophozia lycopodioides, Huperzia selago, Listera cordata, Luzula luzulina, Plagiothecium undulatum, Sphagnum girgensohnii* u. a.
Beisp. 5 - 10	

γ) Ausbildung mit *Sphagnum* div. spec.; auf durchsickerten oder staunassen, podsolierten Böden mit Rohhumus; über armen Gesteinen;
δ) Ausbildung mit niederwüchsigen Kräutern aus den Laubwäldern, z. B. *Melica nutans, Hieracium sylvaticum, Carex digitata;* moderbildend auf Braunerden und sogar Rendzinen über reichen Gesteinen, auch Kalk;
ε) Ausbildung mit Hochstauden, z. B. *Adenostyles alliariae* und *Cicerbita alpina;* bei hoher Luftfeuchtigkeit auf frischen, gut durchlüfteten Böden; moder- oder mullbildend auf Braunerde oder Rendzina über reichen Gesteinen.

Schließlich seien noch einige durch geographische Differentialarten unterschiedene Assoziationen genannt:

5. **Bazzanio-Piceetum**, Peitschenmoos-Fichtenwald; in den Nordalpen, im Alpenvorland und im Schwarzwald.
6. **Calamagrostio (villosae)-Piceetum** (= Piceetum hercynicum), Wollreitgras-Fichtenwald; in Harz, Sudeten, Fichtelgebirge, Bayerischem Wald.

7. **Homogyno-Piceetum**, Brandlattich-Fichtenwald. Unter diesem Namen kann man den größten Teil der Fichtenwälder in den Zentral- und Ostalpen zusammenfassen. Die weite Spanne der Typen stellte Mayer (1974) dar. Sowohl in der montanen als auch in der subalpinen Stufe treten Buche und Tanne dort aus klimatischen Gründen zurück bis zu völliger Absenz: In der montanen Stufe der Zentralalpen beruht dies auf der dortigen Niederschlagsarmut, verbunden mit kontinentalem Temperaturgang; in der subalpinen Stufe der Zentral- und Ostalpen sind Wärmemangel, Kürze der Vegetationsperiode und Schneedruck die Gründe.

Zu b) **Subalpine Lärchen-Arvenwälder und Rostalpenrosen-Gesellschaften:**

8. **Vaccinio-Pinetum cembrae** (= Larici-Cembretum), Lärchen-Arven (= Zirben)-wälder; AC *Larix europaea, Linnaea borealis, Pinus cembra.* In den Zentralalpen können dichte Alpenrosen- und Beerstrauchgestrüppe die Feldschicht unter lockerem Lärchen-Arvenschirm bilden (Deckung der Bäume 20–60 %). Dies ist die natürliche, oft nur potentielle Vegetation an der Waldgrenze in den Zentralalpen; sie reicht bis 2400 m Meereshöhe hinauf. Die prächtige Baumrecken bildende Arve ist in den Alpen vielerorts sehr stark zurückgedrängt worden: Sie ist um ihres wertvollen Holzes willen vom Menschen bevorzugt geschlagen worden; für die Waldweide war die Lichtbaumart Lärche günstiger; und schließlich wird die Arve erst spät, mit etwa 60 Jahren, fortpflanzungsreif („mannbar"). Sie wird vom Tannenhäher ausgesät, der ihre Nüsse erntet, versteckt, aber „nur" eine Wiederfundquote von 80 % (bei rund 15 000 Verstecken pro Paar und Jahr) hat. Wer Genaueres über die faszinierende Koevolution von Vogel und Baum und über deren Folgen für die Vegetation erfahren möchte, sei auf Mattes (1982) verwiesen (s. ferner Mattes 1988).
9. **Vaccinio-Rhododendretum ferruginei**, Gesellschaft der Rostroten Alpenrose; AC *Rhododendron ferrugineum, Lonicera coerulea* (terr.). In schneegeschützter Lage, meist auf Silikatgestein und hier Rohhumusdecken bildend; vor allem daher in den Zentralalpen. „Maskierten" Kalkuntergrund zeigt die Subassoziation von *Pinus mugo* an (vgl. S. 334).

Zu c) **Zwergstrauchreiche Tannen-Fichtenwälder:**

10. **Vaccinio (vitis-idaeae)-Abietetum,** Beerstrauch-Kiefern-Tannenmischwald; auf primär nährstoffarmen Granit- und Buntsandsteinböden im kontinental getönten Ostschwarzwald, in Frankenwald und Bayerischem Wald.

48. Klasse: Querco-Fagetea sylvaticae, Europäische Sommerwälder (außerhalb der Naßstandorte)

Die Querco-Fagetea bilden die regionale – überwiegend potentielle – natürliche Vegetation Mitteleuropas; sie reichen jedoch weit darüber hinaus: Im Süden stoßen sie an die schmale küstennahe Hartlaubzone der mediterranen Tieflagen und kehren in den mediterranen Gebirgen wieder; im Südosten in Rußland schließen Steppenwälder an; im Norden grenzen sie an die boreale Nadelwaldzone. Auch die iberische Halbinsel außerhalb der extremen Trockengebiete sowie die Britischen Inseln sind Querco-Fagetea-Areal. (Kartographische Darstellungen z. B. bei HORVAT et al. 1974, OBERDORFER 1994, RODWELL 1991, WALTER & STRAKA 1970).

Theoretisch wie praktisch-wirtschaftlich von hohem Interesse, liegen Zigtausende von Aufnahmen, also Dokumenten, vor. Ihre kritische Bearbeitung auf der Basis des Charakterarten-Prinzips im letzten Jahrzehnt hat zu einem nunmehr recht klaren Bild geführt, wenn auch Auffassungsunterschiede über den Rang und die Zuordnung gewisser Blöcke von Assoziationen bestehen. Vergleicht man aber z. B. die Gliederung, welche MOOR (1978), die „Monsterklasse" der Querco-Fagetea auflösend, für seine Fraxino-Fagetea des standörtlichen Mittelbereichs vorlegt, so wird die Parallelität der Vegetationstypen, allerdings von verschiedener Rangstufe, unschwer deutlich.

Die 1. Ordnung, **Quercetalia robori-petraeae**, Birken-Eichenwälder, besiedelt nährstoffarme Böden mit Schwerpunkt im (sub)atlantisch-temperaten Küstenbereich. Die 2. Ordnung, **Quercetalia pubescenti-petraeae**, Xerotherme Eichenmischwälder, umfaßt, wie es Th. MÜLLER (in OBERDORFER 1992) in einem großräumigen Überblick darstellt, zum einen die Flaumeichen-reichen Wälder, die einen schmalen submediterranen Gürtel bilden und damit zu den mediterranen Steineichenwäldern, den **Quercetea ilicis**, vermitteln; auch in den Gebirgen schieben sie sich zwischen diese und die auf stärkere Niederschläge angewiesenen Buchenwälder. Im subkontinentalen Osten mit deutlich kälteren Wintern tritt *Quercus pubescens* zurück, andre Arten fallen sogar völlig aus; dagegen treten dort mehrere Eichen-Arten, so *Quercus frainetto* und *Qu. cerris*, in den Vordergrund. So steht einer submediterranen Gruppe von Assoziationen, den eigentlichen Flaumeichenwäldern, eine subkontinentale, die Th. MÜLLER als Eichen-Steppenwälder bezeichnet, gegenüber, beide reich gegliedert und unvollständig bekannt. Die 3. Ordnung, **Fagetalia sylvaticae**, Mesophytische Laubmischwälder, bildet den Kern der Klasse, wogegen die beiden Eichenwald-Ordnungen auch als eigene Klassen geführt werden könnten. Sie stellt die zonalen Wälder der temperaten Zone bis nach Mittelrußland, soweit nicht auf nährstoffarmen Sanden an ihrer statt Birken-Eichen- oder Kiefernwälder stocken. Die 4. Ordnung, **Populetalia albae**, kommt in Mitteleuropa nicht vor: Ihre Standorte liegen vielmehr in den submediterran-mediterranen Flußtälern, dort, wo selbst in den niederschlagsarmen Sommermonaten der Boden frisch bleibt; dem entspricht ihr „mitteleuropäischer" Habitus; zu den Baumarten *Populus alba, Fraxinus oxycarpa (F. excelsior* nahestehend), *Ulmus minor* tritt allerdings eine uns teilweise fremde Krautschicht, und auch ihre Kontaktgesellschaften, vorweg die oft abgebildeten Oleandergalerien der kiesigen Flußtäler, sind andere. Ihre Zugehörigkeit zu den Querco-Fagetea bleibt an Hand von neuem Aufnahmematerial zu prüfen.

Zur **1. O. Quercetalia robori-petraeae, Birken-Eichenwälder:**
Ihre Domäne sind die sehr nährstoffarmen Böden auf pleistozänen Sanden, auf exponierten Felsnasen aus Sandstein oder auch aus sauer verwitternden Magmatiten im

Kl. **Querco-Fagetea**
Eurosibirische Sommerwälder

KC *Anemone nemorosa*, *Brachypodium sylvaticum*, *Carex digitata*, *Convallaria majalis*, *Hedera helix*, *Melica nutans*, *Poa nemoralis* u. a.

1. O. **Quercetalia robori-petraeae** Birken-Eichenwälder	2. O. **Quercetalia pubescenti-petraeae** Xerotherme Eichenmischwälder	3. O. **Fagetalia sylvaticae** Mesophytische Buchen- und Laubmischwälder
OD zahlreiche azidophytische Arten aus den Saumgesellschaften, z. B. *Hieracium* div. spp., *Pteridium aquilinum*, u. a.	OC *Acer monspessulanum*, *Limodorum abortivum*, *Orchis purpurea*, *Quercus pubescens*, *Sorbus domestica*, *Sorbus torminalis* u. a.	OC *Acer platanoides*, *Acer pseudo-platanus*, *Asarum europaeum*, *Carex sylvatica*, *Daphne meze-reum*, *Dryopteris filix-mas*, *Fraxinus excelsior*, *Lamium gale-obdolon*, *Milium effusum*, *Paris quadrifolia*, *Phyteuma spicatum*, *Scrophularia nodosa*, *Tilia platy-phyllos*, *Ulmus glabra* u. a.
mit 1 V. in Mitteleuropa	mit 2 ausklingenden V. in Mitteleuropa	mit 4 (5) V. in Mitteleuropa
Beisp. 1 - 5	Beisp. 6	

3. O. **Fagetalia sylvaticae**

1. V. **Alno-Ulmion** Hartholz-Auenwälder	2. V. **Carpinion betuli** Eichen-Hainbuchen-wälder	3. V. **Tilio-Acerion pseudoplatani** Linden-Ahorn-Schluchtwälder	4. V. **Fagion sylvaticae** Rotbuchenwälder
VC *Prunus padus*, *Ulmus laevis*	VC *Carpinus betulus*, *Crataegus calycina*, *Dactylis polygama*, *Prunus avium*, *Stellaria holostea*, *Tilia cordata* u. a.	VC *Aconitum vulparia*, *Cardamine pentaphyllos*, *Lunaria rediviva*, *Polystichum lobatum*, *Ribes alpinum*	VC *Dentaria bulbifera*, *Festuca altissima*, *Galium odoratum*, *Galium rotundifolium*, *Hordelymus europaeus*, *Prenanthes purpurea* u. a.
VD *Alnus glutinosa*, zahlreiche Arten frischer Saumgesellschaften, z. B. *Festuca gigantea*, *Impatiens noli-tangere*, *Stachys sylvatica* u. a.			
Beisp. 7 - 11	Beisp. 12 - 14	Beisp. 15 - 19	Beisp. 20 - 29

atlantisch-subatlantischen Teil des temperaten Gürtels. Hier können die beiden Eichenarten die Baumschicht beherrschen; sogar Birken, meist Hänge-Birken, an feuchten Stellen auch Moor-Birke, halten sich auf Dauer. In der niederländisch-nordwestdeutsch-jütländischen Geest sind diese Birken-Eichenwälder des Verbandes Quercion robori-petraeae potentielle natürliche Vegetation. Die Ordnung als ganzes ist **zonale Vegetation** von der portugiesischen über die französische bis hinauf zur dänischen Küste. Im ostdeutschen Sandgebiet dringt die Kiefer ein, vermitteln die Bestände zum Leucobryo-Pinetum. Wo anspruchsvollere und zugleich stärker schattende Holzarten wie Buche, Hainbuche und Linde und mit ihnen eine Schar von Begleitarten auftreten, werden die Bestände dem ärmsten Flügel des Fagion ähnlich, so in extrazonalen „Inseln" im Mittelgebirge.

Die Krautschicht bauen anspruchslos-azidophytische und lichtbedürftige Arten ohne strengen Gesellschaftsanschluß auf, so *Avenella flexuosa, Holcus mollis, Melampyrum pratense, Pteridium aquilinum.* Der Forderung nach Besitz eigener Kennarten genügt die Ordnung nicht, falls man nicht auf einige Pilzarten hoffen will. Die in der Literatur genannten, vor allem einige Hieracien und *Teucrium scorodonia*, sind zumeist Saumarten, deren Gesellschaften noch nicht ausreichend studiert sind. Der Irrtum ist verständlich: Früher wurden die Aufnahmeflächen vielfach nicht so sorgfältig begrenzt, der Blick für Säume war noch nicht geschärft; außerdem sind manche Bestände devastiert und daher lichter gewesen als heute, wo ihre Nutzung nicht mehr lukrativ ist. Entsprechendes läßt sich heute vielerorts auch an anderen Waldgesellschaften nachweisen (z. B. Burnand 1976, Wilmanns & Bogenrieder 1988). Es wird daher diskutiert, von Charakterarten lediglich zu verlangen, daß sie innerhalb der Formation (hier also der Wälder) einen klaren Schwerpunkt in „ihrem Syntaxon" besitzen müßten.

Der jahrtausendalte **Wirtschaftseinfluß** erschwert es in vielen Fällen, die genaue ursprüngliche Baumartenzusammensetzung zu rekonstruieren und die potentielle natürliche zu konstruieren: Zunächst waren den Wäldern durch Waldweide und Streunutzung Nährstoffe entzogen worden, die auf silikatarmen Sanden, wo die Nachlieferung gering ist, nicht ersetzt werden konnten. Wo es großflächig zur Heidebildung kam, wurde der Boden podsoliert (s. S. 246). Bei Niederwaldbetrieb wurden die ausschlagfähigen Baumarten gefördert; falls die Buche vorhanden war, gedieh sie ohnehin nicht optimal und wurde durch die kurzfristige Umtriebsperiode vollends zurückgedrängt. Seibert (1966) bewies, daß bei Niederwaldwirtschaft selbst aus echten Fagion-Gesellschaften Bestände von Quercion roboris-Charakter werden können; gefördert wird dieser Prozeß, wenn die Schlagfläche zusätzlich noch bewaldet wird (Hauberg-, Schiffel-, Reutbergwirtschaft). Demgemäß kann man stellenweise beobachten, daß in ehemaligen Eichenniederwäldern heutzutage Buchenverjüngung einsetzt, deren weitere Entwicklung natürlich von größtem wissenschaftlichen Interesse ist.

Die einzelnen Assoziationen des Quercion robori-petraeae (oft kurz Quercion roboris genannt) sind floristisch und ökologisch sehr nahe miteinander verwandt, damit syntaxonomisch schlecht geschieden, nur gebietsweise floristisch zu charakterisieren und entsprechend kontrovers in Diskussion; deutlich floristisch gekennzeichnet sind jedenfalls ein (sub)atlantischer und ein subkontinentaler Flügel.

1. **Betulo-Quercetum roboris**, Birken-Stieleichenwald. Ohne eigene Charakterarten. Bezeichnende Gesellschaft der nordwestdeutschen altpleistozänen Sande, fast buchenfrei (vgl. die Aufnahmen in Tüxen 1937). Leicht zu Genisto-Calluneten degradierbar, besonders in der trockneren Typischen Subassoziation, während die feuchte (das molinietosum) sich zäher hält.

2. **Holco (mollis)-Quercetum roboris (= Fago-Quercetum petraeae** zum Teil), Buchen-Traubeneichenwald; AC *Holcus mollis* (opt.), territoriale AD *Convallaria majalis, Festuca heterophylla, Oxalis acetosella, Viola riviniana* u. a. Auf kolloid- und damit etwas nährstoffreicheren Sandböden, daher mit merklichem Buchenanteil; über das natürliche Mengenverhältnis der Baumarten ist das letzte Wort noch nicht gesprochen. In Nordwestdeutschland; auch auf Sandterrassen in der Oberrheinebene.
3. **Betulo-Quercetum petraeae** (auch Luzulo-Quercetum petraeae genannt; dies ist jedoch ein nomen ambiguum, d. h. ein mehrdeutiger Name, der für verschiedene Inhalte benutzt wurde und wird), Birken-Traubeneichenwald; AC (?) *Hieracium praecox* ssp., (?) *Hieracium umbellatum* ssp., regionale AD *Castanea vesca, Prenanthes purpurea*. Wenn nicht durch Niederwaldbetrieb verändert, mit merklichem Buchenanteil. In der kollin-submontanen Stufe der Mittelgebirge. Die Standorte wurden im mittleren Schwarzwald zum Anbau von **Eichenschälwäldern** geschätzt, weil die Borke hier ungewöhnlich gerbstoffreich wurde.
4. **Vaccinio vitis-idaeae-Quercetum roboris** (vielfach als **Pino-Quercetum** bezeichnet, ebenfalls ein nomen aubiguum). Beerstrauch- oder Kiefern-Eichenwald; keine AC, durch Differentialarten aus den Nadelwaldgesellschaften diagnostizierbar: *Pinus sylvestris* (natürliche Vorkommen), *Vaccinium vitis-idaea* u. a. Weitverbreitete Assoziation im subkontinentalen Raum zwischen Bayerischem Wald, Oberpfalz und Sachsen.
   Aus dem nordostdeutschen Tiefland sind eine große Zahl von Gesellschaften, die dem Quercion roboris zuzuordnen sind, beschrieben und sehr fein nach dem Nährstoffhaushalt unterschieden worden; sie werden weithin als Kiefernwälder bewirtschaftet.

Zur **2. O. Quercetalia pubescenti-petraeae**, Xerotherme Eichenmischwälder.
Diese submeridional-zonalen Wälder (vgl. S. 46) bilden bei uns an trocken-heißen, felsigen Standorten, an der Trockengrenze des Waldes überhaupt, extrazonale Inseln, so im südlichen Oberrheintal (Hochrhein, Kaiserstuhl), im Moseltal, im Neckargebiet, auf der Schwäbischen Alb, ohne *Quercus pubescens* selbst auch im Main- und Taubergebiet und in der Frankenalb. Das **Wärmebedürfnis** der Flaumeichenwälder geht aus dem Befund Burnands (1976) im Wallis hervor, daß die Flaumeiche mit steigender Meereshöhe sich immer mehr auf die Standorte mit hohe Einstrahlung zurückzieht. In den tieferen Lagen wird ihre Wuchsmöglichkeit dort durch den Bodenwasserhaushalt begrenzt. Die Bestände sind, falls sie licht sind, von Trockenrasen- und Saumarten durchsetzt (vgl. Abb. 57) und besitzen in Mitteleuropa nur spärlich eigene echte Charakterarten.

Es ist kaum denkbar, daß unter rezenten Klima- und Vegetationsverhältnissen solche Wälder durch Einwanderung entstehen könnten, liegen die potentiellen Standorte doch Dutzende von Kilometern voneinander entfernt, zuweilen durch Waldriegel wie den Schwarzwald getrennt. Es muß sich vielmehr um Relikte der postglazialen Wärmezeit handeln, wie wir am Beispiel der Trockenrasen ausgeführt haben (s. S. 193).

Regional sind die Xerothermen Eichenmischwälder auch außerhalb ihres zonalen Vorkommens in eigene Assoziationen differenziert. So ist am nördlichen Arealrand im Mittelrheingebiet das **5. Aceri monspessulani-Quercetum petraeae**, im kontinentaleren Franken das schon zu den Eichen-Steppenwäldern gehörende **6. Potentillo albae-Quercetum petraeae** entwickelt; die Namen weisen schon darauf hin, daß hier

trotz der Zugehörigkeit zum Typus der Quercetalia pubescenti-petraeae die Trauben-Eiche vorherrscht.
Eine markante Gesellschaft ist das

7. **Quercetum pubescenti-petraeae**, der Eichen-Elsbeerenwald oder auch Steppenheidewald der Schwäbischen Alb. (Der lateinische Name steht für die vertraute, aber begründet aufgegebene Bezeichnung **Lithospermo-Quercetum pubescentis** Br.-Bl. 32.) Der Charakterbaum, die Flaumeiche, bildet meist nur 5–6 m hohe, krüppelig wirkende Gestalten: dabei vermag die Art durchaus 15 bis 20 m hohe, geradschäftige Bäume hervorzubringen; Ursache ist auch nicht immer der waldgrenznahe Standort; es sind vielmehr oft alte Niederwälder, die jetzt allmählich durchwachsen. Regelmäßig sind *Sorbus*-Arten und *Quercus*

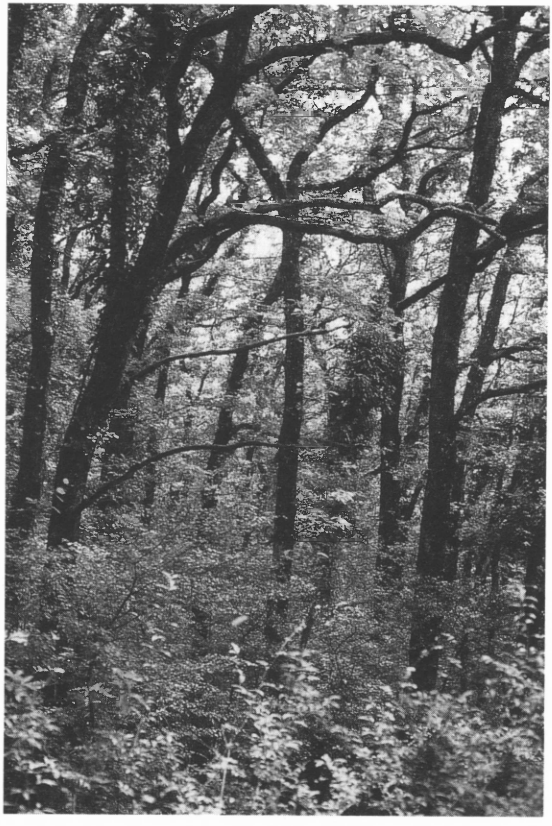


Abb. 75: Flaumeichenwälder (Quercetum pubescenti-petraeae) pflegen licht und entsprechend reich an Unterwuchs zu sein; an sehr trockenen Standorten geschieht dies spontan, an etwas frischeren – so hier, mit Traubeneichen-Baumschicht – durch bäuerliche Brennholz-Nutzung. Am Fuß des Schweizer Jura bei Onnens, Juli 1995.

petraeae eingestreut. Nur wenige geschlossene Bestände gibt es in Deutschland; die wohl schönsten wachsen auf flachgründigem Löß über vulkanischem Tephrit im Kaiserstuhl (s. WILMANNS et al. 1969). Auch auf südexponierten Felsnasen der Schwäbischen Alb kommen noch „Lithospermo-Querceten" vor, hier reich an montanen Arten; die Flaumeiche selbst dürfte einer eigenen Lokalrasse angehören. Angesichts der Isolation der Bestände ist es recht wahrscheinlich, daß die Art verschiedene Ökotypen gebildet hat, die noch zu studieren sind, auch unter dem Gesichtspunkt der Eignung zur Aufforstung an trockenen Kalkstandorten. Durch seine ökologische Grenzstellung, seinen arealgeographischen Inselcharakter, durch Vegetationsgeschichte, Struktur und Entwicklungspotenz gehört der Eichen-Elsbeerenwald zu unseren wissenschaftlich und landschaftlich wertvollsten Pflanzengesellschaften.

Zur. **3. O. Fagetalia sylvaticae**, Mesophytische Laubmischwälder

1. Verb.: Alno-Ulmion (= **Alno-Padion**), Auenwälder im strengen Sinne, Erlen-Eschen-Auenwälder
Ihnen ist mit den Ufer-Weidenwäldern (s. S. 291) gemeinsam, daß ihr Standort vom Fluß geprägt wird; meist haben sie Grundwasseranschluß und stocken daher oft auf vergleyten Böden; aber auch durchsickerte, quellige Hangstandorte kommen für sie in Frage. Sofern der Grundwasserspiegel tiefer als etwa 4 m liegt und daher auch von der Baumschicht nicht mehr genutzt werden kann, gedeihen sie nur dann, wenn sie in unregelmäßigen Abständen überflutet werden. Obwohl meist nur (noch) kleinflächig und eben an Sonderstandorten entwickelt, zeigen die Gesellschaften eine große Mannigfaltigkeit, denn innerhalb ihres vom Bodenwasserhaushalt begrenzten ökologischen Bereichs sind die Standorte differenziert nach Meereshöhe, geologischem Untergrund im Einzugsgebiet des Flusses, Wasserregime (Überflutungshäufigkeit und -zeit), Körnung des Sediments in Abhängigkeit vom Gefälle, Grundwassergang und -tiefe und nicht zuletzt Bewirtschaftung. Hohe Diversität an Auenwäldern findet man noch in der Oberrheinebene, denn dort wurden die Auen früher wegen der sommerlichen Hochwässer als Folge der Schnee- und Gletscherschmelze in den Alpen während der Vegetationsperiode weithin überschwemmt und waren daher nicht intensiv landwirtschaftlich nutzbar. Daß es Auenwälder auch an den Unterläufen der norddeutschen Flüsse gegeben haben muß, wo man sie heute vergebens sucht, läßt sich Untersuchungen BEHRES (1979) entnehmen: Dieser konnte bei Grabungen aus eisenzeitlichen Siedlungen auf Uferwällen der unteren Ems Stümpfe und Bauhölzer gewinnen, bestimmen und daraus den vorhergehenden Wald, eben ein Fraxino-Ulmetum, nachweisen.

Einige Assoziationen:

8. **Stellario-Alnetum glutinosae**, Schwarzerlen-Galeriewald; nur lokal mit Charakterarten; charakteristische Artenkombination aus eutraphenten und frischebedürftigen, hochwüchsigen Pflanzen der Wiesen und Hochstaudenfluren, darunter reichlich *Stellaria nemorum*. Es handelt sich um schmale Restbestände längs der Bäche in Silikatgebirgen mit *Alnus glutinosa, Fraxinus excelsior* und *Salix fragilis* in der Baumschicht. Die eigenwilligen Baumgestalten erhöhen wesentlich den Reiz des Landschaftsbildes und müssen schon deshalb geschützt werden; Pappelkulissen sind kein landschaftlich gleichwertiger Ersatz (vgl. S. 297). Die Bestände werden ein- oder mehrmals jährlich überflutet, aber nur auf einige Stunden bis Tage; dabei ist der Boden grobporenreich und entspre-

chend gut durchlüftet; so die Befunde von KISTENEICH (1993) für das Bergische Land; sie dürften für die Gesellschaft auch andernorts bezeichnend sein.

9. **Alnetum incanae**, Grauerlen-Aue; AC *Aconitum napellus* (lokal), *Alnus incana, Thalictrum aquilegii folium*. Auf Auerohböden auf Sand oder Schotter in der montanen Stufe der Alpen und des Alpenvorlandes; ihr Verbreitungsschwerpunkt liegt in der borealen Zone Osteuropas (Gesamtmonographie von SCHWABE 1985). Den Schwarzwald besiedelt sie gerade noch in gefälleschwachen und daher kaltluftreichen Tälern im danubisch-subkontinental geprägten Ostteil. Trotz der Rohböden sind die Standorte durch Anschwemmsel und durch die Beteiligung der Erle mit ihrer Actinomyceten-Symbiose sehr nährstoff- und entsprechend auch hochstaudenreich.
10. **Carici (remotae)-Fraxinetum**, Bach-Eschenwald; *AC Carex pendula, Carex remota, Carex strigosa, Circaea intermedia, Veronica montana*, AD aus den Quellfluren. Wüchsige Bestände mit Esche, Erle und Berg-Ahorn auf rasch durchsickerten, ganzjährig nassen, quelligen Gleyböden auf den schmalen Sohlen steilwandiger Gebirgstälchen.
11. **Pruno-Fraxinetum**, Traubenkirschen-Eschen-Auwald; AC *Prunus padus* (lok.), *Ulmus laevis*. Auf langsam durchsickerten oder gar länger überfluteten Böden von flachen Schuttkegeln und Terrassen der Tieflagen; standörtlich zu den Bruchwäldern vermittelnd.
12. **Querco-Ulmetum minoris** (= **Fraxino-Ulmetum**), Eichen-Ulmen-Auwald, Hartholzaue; AC *Lithospermum officinale, Populus alba, Ulmus minor*; in dieser Gesellschaft liegt auch das letzte deutsche Vorkommen der Wilden Rebe, *Vitis sylvestris*, in der nördlichen Oberrheinebene bei Ketsch. Die Hartholzaue bietet hervorragende Standorte für Esche und (eingebrachten) Berg-Ahorn. Die Wälder schließen auf höherem Niveau in den großen Flußauen an das Salicetum albae an. Sie werden noch episodisch überflutet. Für die Erhaltung ist es unabdingbar, daß solche Überschwemmungen mindestens alle 2 bis 3 Jahre, besser aber alljährlich erfolgen; denn es wird dadurch nicht nur das Kapillarsystem und Wasserreservoir des Bodens aufgefüllt; ebenso wesentlich ist die Nährstoffzufuhr durch Flußtrübe. Grundwasser und Überflutungswasser sind insofern nicht gleichwertig. Diesen früheren Wasserhaushalt zu erhalten bzw. wiederherzustellen, wenn auch mit verschmutztem Wasser, gleichzeitig aber durch die Eröffnung großflächiger, überflutbarer sog. Retentionsräume die Hochwassergefahr talab zu bannen, ist eine der schwierigen wasserbaulichen Aufgaben, welche sich z. B. infolge des Ausbaus des Oberrheins im Bereich zwischen Breisach und Mannheim ergeben haben (HÜGIN 1981, DISTER 1985; s. S. 293).

2. Verb.: Carpinion betuli, Eichen-Hainbuchenwälder

Solche kommen vom temperat-atlantischen bis in den illyrischen und osteuropäischen Bereich vor, wo sie überall über das Fagion weit hinausgreifen. Der klimatischen Spanne entsprechen 4 Unterverbände. Der Schwerpunkt des Carpinion liegt östlich des Fagion-Gebietes; seine reiche horizontale, vertikale und standörtliche Differenzierung, zugleich ein Musterbeispiel klarer syntaxonomischer Gliederung, entnehme man W. & A. MATUSKIEWICZ (1985).

Wie ist es zu verstehen, daß innerhalb des klimatischen Optimalbereichs der so konkurrenzkräftigen Rotbuche dennoch in planarer bis submontaner Lage Laubmischwälder existieren, in denen die Eichen und die Hainbuche dominieren, in denen dazu Winter-Linde, Vogelkirsche, Esche und Ahornarten das oft mehrschichtige Kronendach aufbauen, die Rotbuche aber stark zurücktritt oder ganz fehlt? Grundsätzlich

sind zwei Ursachenkomplexe für die Entstehung eben dieses Carpinions denkbar: a) Die Geländequalität ist lokal für die Rotbuche ungünstig; b) frühere Wirtschaftsmethoden haben diese Baumart zurückgedrängt. Beide Möglichkeiten sind in der Tat verwirklicht, wie ökologische Schlüsse einerseits, kritische pollenanalytische Untersuchungen andererseits ergeben haben.

Vergleichende Beobachtungen lehren, daß die Rotbuche überschwemmten Standorten fehlt. Einfluß von Grundwasser erträgt sie nur dann, wenn dieses nicht den Oberboden erreicht und dann mindestens die oberen 30 cm dauernd durchlüftet sind; andernfalls wurzelt sie so flach, daß in Trockenperioden schon junge Bäume aus Wassermangel absterben.

Überhaupt sind die Sämlinge sowohl gegen Trockenheit als auch gegen Spätfröste besonders empfindlich. Sie tritt ferner zurück auf Tonböden, die zeitweise vernässen und dann schlecht durchlüftet sind, anschließend aber wieder scharf austrocknen. An allen derartigen „buchenfeindlichen" Standorten sind Carpineten natürliche Vegetation. Auf bewegtem Schutt fehlt die Buche ebenfalls; hier kommen Edellaubmischwälder des Tilio-Acerion auf. (Zu diesem ganzen Problemkreis vgl. Th. Müller in Oberdorfer, Herausg., 1992).

In anderen Fällen aber zeigt eine historische Analyse, daß Eichen-Hainbuchenwälder auch klare Ersatzgesellschaften ersten Grades sein können. Im Prinzip geht es darum, das Spektrum des Pollenniederschlags aus einer Zeit, in der bereits das heutige Klima herrschte (Buchenzeit), der menschliche Einfluß aber noch gering war, zu vergleichen mit dem Pollenspektrum nach intensiver Besiedlung des betreffenden Raumes: diese verrät sich ja durch Getreidepollenkörner und andere „Siedlungszeiger". Denn wenn man auch aus den Pollenprozenten in einer Torfschicht nur mit gewissen Kautelen auf die ursprüngliche Vegetation des Gebiets schließen kann, so erlaubt ein eventueller Kontrast zu siedlungsintensiven Zeiten, vor allem aus dem Mittelalter, doch klare Schlüsse. Mit dieser Methode hat Trautmann (1969) gezeigt, daß die Rotbuche im Münsterland in der Nachwärmezeit (ab Hallstattzeit, etwa 800 v. Chr.) zunächst reichlich vorhanden war, dann aber mit der steigenden Siedlungsdichte im Mittelalter zurückgedrängt wurde zugunsten der Eiche. Diese Baumart ist ausschlagfähiger; außerdem war die Rotbuche als Schattbaumart in Wäldern, die der Waldweide dienen sollten, unerwünscht (trotz der Buchelmast). – Daß viele unserer Laubmischwälder also bei ungestörter Sukzession einen merklichen Buchen-Anteil hätten, ist gewiß; wie hoch er sein würde, ist schwer zu prognostizieren, zumal überhöhter Wildbesatz die Buche relativ fördert (s. S. 310) und wohl fallweise verschieden.

Einige Assoziationen:

13. **Stellario (holosteae)-Carpinetum**, Sternmieren-Eichen-Hainbuchenwald; reich gegliederte Zentralassoziation (s. S. 41). Es hat einen subatlantischen Verbreitungsschwerpunkt und bevorzugt Böden, die durch Grund- oder Stauwasser zeitweilig im Untergrund vernäßt sind, ohne trockenen, sandigen Böden zu fehlen. Es ist das klassische **Querco-Carpinetum** Tx. 37.
14. **Galio (sylvatici)-Carpinetum**, Elsbeeren-Eichen-Hainbuchenwald; AC *Galium sylvaticum, Sorbus torminalis* (schwach), AD gegen das Stellario-Carpinetum sind Arten warmer, wechseltrockener Böden wie *Carex montana* und *Festuca heterophylla*.
15. **Carici (albae)-Tilietum (cordatae),** Seggen-Lindenwald; seltene Gesellschaft mit *Staphylaea pinnata* und anderen kälteempfindlichen Arten in der kollin-submontanen Stufe in föhnbeeinflußten Lagen, z. B. am Isteiner Klotz und im Schussental; ohne Charakterarten und als Assoziation umstritten.

Gegen den sommerwarmen Osten nimmt *Tilia cordata* deutlich zu, wie man schon in Ostdeutschland bemerken kann; im westlichen Bereich ist sie als stockausschlagfähige Baumart mit begehrtem Schnitzholz wohl vom Menschen begünstigt worden.

3. Verb.: Tilio (platyphylli)-Acerion pseudoplatani, Linden-Bergahornwälder, Steinschutthalden-Wälder; auch aufteilbar in zwei Verbände: Tilion (platyphylli) und Lunario-Acerion pseudoplatani.

Eine gründliche Bearbeitung der kühl-luftfeuchten Bergahorn-Schluchtwälder verdanken wir Clôt (1990); er trennt denn auch die wärmegebundenen Lindenwälder als Tilion auf Verbandsebene vom Lunario-Acerion ab und schreibt mit Recht (S. 512): „La situation des tillaies n'est donc pas simple et un gros travail sera encore nécessaire pour la clarifier." Beiden Gruppen von Assoziationen ist die Bodenbewegung gemeinsam; entsprechend fehlt die Buche völlig oder fast; auch an Steilhängen pflegt es ja immer wieder anstehenden Fels und damit ruhenden Boden zu geben, wo dann einzelne Buchen aufkommen und auch altern können.

Diese und andere luftfeuchte Wälder feinschutt- und blockreicher Substrate bieten ein grundsätzliches theoretisches und methodisches Problem: Sie sind reich an Kryptogamen, die an verschiedenen Kleinstandorten, z. B. unterschiedlich geneigten Felsoberflächen, haften und eigene Synusien (Vereine, s. S. 17) bilden. Inwieweit sollte man sie – wie übrigens auch Epiphytensynusien – in die Aufnahmen einbeziehen? Sie werden auch als abhängige oder Mikro-Gesellschaften bezeichnet und spiegeln die mikroklimatische Situation, die Humusqualitäten, das Angebot an Totholz u. a. Üblicherweise gehen sie nicht in die Aufnahmen der Waldgesellschaften ein, schon aus Gründen der Vergleichbarkeit nicht; auch würde dies einen hohen Zeitaufwand bedeuten, von einer dazu notwendigen exzellenten Kryptogamenkenntnis ganz abgesehen. Schuhwerk (1986) hat einen alten Vorschlag des Vegetationsgeographen J. Schmithüsen aufgegriffen und exemplarisch für Blockfichtenwälder des Schwarzwaldes (Bazzanio-Piceetum) geprüft. Das Vorgehen ist folgendes: Es werden in traditioneller Weise die im Boden wurzelnden Pflanzen und die ihm aufliegenden Kryptogamen notiert; die jeweils als eigene Bestände dokumentierten Synusien von Sonderstandorten werden mit dem Namen ihrer Einheit, also als „Baustein" wie der Name einer Art, hinzugefügt. In diesen Blockfichtenwäldern waren es nicht weniger als 32 solcher Mikrogesellschaften, die eben mit zur Differenzierung geeignet sind. Man könnte das Verfahren als bestandsinterne Sigmasoziologie bezeichnen; zum Verständnis der Struktur von Wäldern könnte es Bedeutung gewinnen.

16. **Aceri (platanoidis)-Tilietum (platyphylli),** Spitzahorn-Lindenwald. Ein lichter, sehr baumartenreicher Laubmischwald mit *Tilia platyphyllos* und *T. cordata*, mit *Acer platanoides* und *A. pseudoplatanus*, mit *Sorbus aria,* wenig *Fagus sylvatica*, reichlich von Mantel- und Saumarten durchsetzt, bezeichnend sind z. B. *Centaurea montana, Chrysanthemum corymbosum, Viola mirabilis*. An schuttreichen, warmen, aber noch relativ luftfeuchten Standorten der montanen Stufe, sehr schön z. B. in der Wutachschlucht (s. in Sauer & Schnetter 1971) entwickelt. Interessant ist diese Assoziation auch unter historischem Aspekt: Die Baumarten-Zusammensetzung dürfte Ähnlichkeit mit Eichenmischwäldern der postglazialen Wärmezeit aufweisen und uns eine Modell-Vorstellung eines Teils der damaligen Wälder geben können.

Das Lunario-Acerion im Sinne von Clôt u. a. mit den VC *Aconitum vulparia, Cardamine pentaphyllos, Lunaria rediviva* und *Polystichum lobatum* bilden die eindrucksvoll-urigen und in der Tat wegen ihrer bewegten Steilhanglagen kaum genutzten Wälder, die

von sog. Edellaubbaumarten kühl-frischer, montaner Lagen geprägt werden. (Als solche werden im wesentlichen die Vertreter der Gattungen *Acer, Fraxinus, Tilia* und *Ulmus* bezeichnet.) Wo diese Schluchtwälder im soziologischen Sinne an ihre standörtlich bedingten Grenzen gelangen, verarmen sie an Charakterarten; solche Bestände sind häufig. Man vereinigt diese Artenverbindungen vielfach mit den 3 folgenden Assoziationen zu einer Sammelassoziation **Aceri-Fraxinetum.**

17. **Corydalido-Aceretum**, Lerchensporn-Ahornwald; AC *Anemone ranunculoides, Corydalis cava, C. solida, Gagea sylvatica, Leucojum vernum*, also anspruchsvolle Frühlingsgeophyten. Dies ist der Kleebwald Gradmanns (1898, 1950) auf den Schwäbischen Alb. Er wächst auf frischen, frühlingswarmen, bewegten Mullböden mit raschem Streuumsatz; v. Gadow (1975) fand hier bis zu 380 kg N/ha/a an mineralisiertem Stickstoff; mit gleicher Methodik waren es in Galio-Fageten 100–200, in Carici-Fageten etwa 30!
18. **Phyllitido-Aceretum**, Hirschzungen-Ahornwald; durch die Spaltenbewohner *Asplenium viride* und *Phyllitis scolopendrium* zusammen mit Block-bewohnenden Moosen luftfeuchter Lagen differenziert. Wo die großen Kalkfelsblöcke nicht durch die Schwerkraft aus ihrer Position gebracht werden, kann sich allmählich auf ihnen Moder bilden; dann gedeiht schließlich *Vaccinium myrtillus* an diesem Sonderstandort im Kalkgebiet, ein gutes Beispiel für die synusiale Feingliederung und Mannigfaltigkeit innerhalb einer Biozönose (s. S. 17).
19. **Arunco-Aceretum**, Geißbart-Ahornwald; differenziert durch *Aruncus dioicus*. Auf tonreichen, leicht staufeuchten Böden, meist also bei Mergel als Ausgangsgestein.
20. **Ulmo-Aceretum**, Bergulmen-Ahornwald. In waldgrenznahen Hochlagen fallen Esche und Sommer-Linde aus; die Bestände sind dennoch floristisch und standortsökologisch gut als Schluchtwälder ansprechbar.

4. Verb. Fagion sylvaticae, Rotbuchenwälder.

Hiermit haben wir denjenigen Verband erreicht, welcher großräumig die natürliche Vegetation der submontanen und montanen Stufe Zentraleuropas bildet; ihm korrespondieren ähnliche *Fagus*-Gesellschaften in der mediterranen Wolkenstufe. Sie werden von der herrschenden Rotbuche mit ihrer starken Schattwirkung und ihrer ziemlich schwer zersetzbaren Streu bestimmt. In den letzten Jahren gelang es, die Fülle des Materials, der beschriebenen Typen und der Namen zumindest für Deutschland zu bewältigen und damit eine Klärung herbeizuführen auf der Basis der Prinzipien: standörtliche, horizontal-geographische und Höhengliederung.

Das Schema der Abb. 76 zeigt die heute gängige Auffassung der Gliederung der Fagetalia in Verbände und des Fagion in Unterverbände; für diese sind die floristisch-standörtlichen Verwandtschaften zu anderen höheren Einheiten angegeben, also die Gradienten vom mitteleuropäischen Zentral-Unterverband, dem Galio(odorati)-Fagenion, über die 4, durch Differentialarten von diesem getrennten anderen Unterverbände zu jenen Gesellschaften (Ordnungen), mit denen sie durch eben diese Differentialarten verbunden sind. Auch hier handelt es sich noch um klare Fagion-Gesellschaften mit Ausnahme der marginalen Luzulo-Fagenion-Ausbildungen, die den Birken-Eichenwäldern schon sehr nahe stehen, aber eben noch von der Buche bestimmt werden. Das Lonicero alpigenae-Fagenion mit den Trennarten *Lonicera alpigena, Veronica urticifolia* u. a. ist ein UV, der aus den Alpen ins Vorland ausgreift und hier dem Galio-Fagenion standortsökologisch entspricht (Oberdorfer 1984). Ob dies durch unvollständige Einwanderung, also geschichtlich, oder aktuell-klimatisch bedingt ist, ist noch offen. Die Unterverbände enthalten in Mitteleuropa jeweils nur

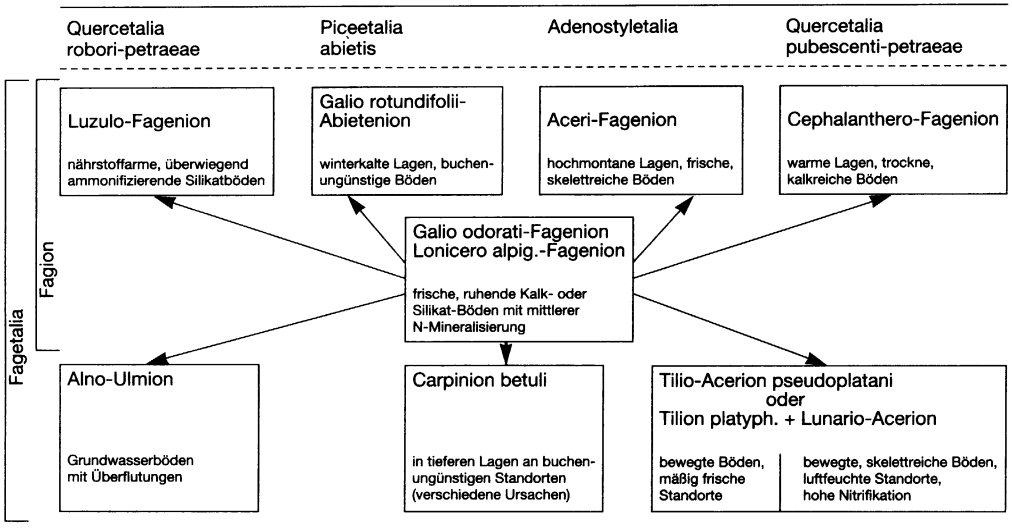


Abb. 76: Soziologische Beziehungen der Fagetalia-Einheiten zu verwandten Syntaxa.

wenige Assoziationen, z. T. nur eine einzige; doch kann sich das ändern, wenn weitere Gebiete Europas einbezogen werden.

Galio (odorati)-Fagenion:

21. **Galio (odorati)-Fagetum** (= **Asperulo odorati-Fagetum**), Waldmeister-Buchenwald; Zentralassoziation des Verbandes. In Nord- und Süddeutschland auf eutrophen Silikat- oder oberflächlich entkalkten Kalkverwitterungsböden. Die montane Form mit Tanne entspricht dem vertrauten bisherigen **Abieti-Fagetum**, dem es indessen an Assoziationskennarten mangelt; die Tanne selbst greift ja erheblich weiter aus (s. u.), wenn sie auch ökologisch die den Laubbäumen ähnlichste Nadelbaumart ist (Ellenberg 1996).
22. **Hordelymo-Fagetum**, Waldgersten-Buchenwald; AC *Hordelymus europaeus*, dazu treten viele D gegen Ass. 21, z. B. *Daphne mezereum, Lathyrus vernus, Mercurialis perennis*. In Nord- und Süddeutschland auf kalk- und nährstoffreichen Böden; diese ohne ausgeprägte Trockenperiode im Gegensatz zu Ass. 27.

Lonicero alpigenae-Fagenion:

23. **Dentario heptaphylli-Fagetum**, Fiederzahnwurz-Buchenwald; AC *Dentaria heptaphyllos*. Auf Rendzinen; als subatlantisch-submediterrane Gesellschaft mit Optimum im Schweizer Jura soeben noch Südbaden erreichend.

24./25. **Lonicero alpigenae-Fagetum** und **Cardamino trifoliae-Fagetum** sind entsprechend montane Assoziationen des westlichen bzw. östlichen Alpenvorlandes.

Luzulo (luzuloidis)-Fagenion:

26. **Luzulo (luzuloidis)-Fagetum**, Hainsimsen-Buchenwald; AC *Luzula luzuloides*, zahlreiche azidophytische D. Es ist großräumig in Deutschland die potentielle

natürliche Vegetation; auf mäßig armen Silikatböden mit einem Schwerpunkt in den Gebirgslagen; die sog. Sauerhumus-Buchenwälder (Ellenberg 1996) bildend. Die Assoziation ist von den Ardennen bis zu den Rhodopen (Balkan) bekannt. Außerhalb des Areals von *Luzula luzuloides* gibt es ökologisch entsprechende Wälder mit vikariierenden *Luzula*-Arten, die auf eine junge Radiation der Gattung deuten.

Wo mit *Luzula luzuloides* auch andere Fagion-Arten fehlen, so in Nordostdeutschland und im atlantischen Küstengebiet, stockt die *Deschampsia flexuosa-Fagus sylvatica*-Gesellschaft („Deschampsio-Fagetum"), die schon zum Quercion roboris gehört.

Cephalanthero-Fagenion, Orchideen-Buchenwälder:

27. **Carici-Fagetum**, Seggen- oder Strauchbuchenwald als einzige Assoziation; AC *Cephalanthera damasonium, C. rubra*; reich an Seggen, von denen *Carex alba, C. digitata* u. *C. ornithopoda* neben Prunetalia-Sträuchern Differentialarten sind. Ein submontaner, artenreicher Laubwald, in dem der nicht mehr voll kampfkräftigen Buche bereits Trauben-Eiche, Mehlbeere und Feld-Ahorn beigemischt sind. Oft sind es ehemalige übernutzte Bauernwälder; wenn diese Bestände noch licht sind, wird der Name Strauch-Buchenwald verständlich; später führen die Prunetalia-Arten wie Liguster, Hartriegel, Schlehe u. a. nur noch ein kümmerliches Schattendasein. Moor (1972) zeigte an Hand von über 600 Aufnahmen allein aus dem Schweizer Jura eine standörtliche Variabilität von 15 Subassoziationen auf!

Aceri-Fagenion:

28. **Aceri-Fagetum**, Bergahorn-Buchenmischwald als einzige Assoziation; AD *Adenostyles alliariae, Cicerbita alpina, Senecio nemorensis* u. a. in hochmontaner Lage ab etwa 1000 m in den Mittelgebirgen und Nordalpen. Die Bäume leben hier schon nahe ihrer Existenzgrenze und bilden von Sturm und Schneedruck gezeichnete Formen: die hohe Luftfeuchte und die oft krummen Stämme ermöglichen an der gut wasserspeichernden Ahorn-Borke einen dicken Epiphytenpelz von Moosen und Flechten (das **Lobarion pulmonariae**, z. B. Barkman 1958); andere Kleinstandorte treten hinzu und bewirken eine große Vielfalt an Kryptogamen-Synusien.

Galio-Abietenion:

In den südlich-mitteleuropäischen Gebirgslagen weit verbreitete, von Natur aus an Nadelbäumen reiche Gesellschaften mit Tanne, Fichte und geringem Buchenanteil, wie dies pollenanalytische Untersuchungen in Ostschwarzwald und Baar ergeben haben. Diese Assoziationen nähern sich daher dem Vaccinio-Piceion, am ausgeprägtesten bei forstlicher Förderung des Nadelholzes.

29. **Pyrolo-Abietetum**, Wintergrün-Tannenmischwald; bezeichnend sind *Abies alba, Galium scabrum, Lonicera nigra*, auch ein bemerkenswerter Anteil an Mykorrhiza-Bildnern (Orchideen- und *Pyrola*-Arten). Auf basenreichen Böden.
30. **Galio rotundifolii-Abietetum**, Labkraut-Tannenwald; der vorigen Assoziation sehr nahestehend, aber ohne die Orchideen- und *Pyrola*-Arten. Auf Silikatböden im mittleren und feuchten Bereich.

Ein Beispiel für ein Gesellschaftsmosaik und seine Feingliederung

Ein Irrtum wäre es, aus der klaren begrifflichen Trennung der Assoziationen auf ebensolche räumliche Trennung und damit auf einen sprunghaften Wechsel des „Kerns" der Assoziationen, d. h. der jeweiligen Typischen Subassoziation zu schließen. Vielmehr gibt es auch im Wald über die synusiale Feinstruktur hinaus ein Mosaik verschiedenartiger Ausbildungen, auch solcher, die zwischen Assoziationen vermitteln. Ein Beispiel bietet die Abb. 77.

Es handelt sich um einen Ausschnitt aus der bezeichnenden Vegetation der montanen Stufe des westlichen Schwarzwaldes. In Tab. 29 sind erste Ergebnisse eines inzwischen weitergeführten Bannwald-Forschungsprogramms aufgeführt. Man erkennt den Gradienten im Wasser- und Nährstoffhaushalt vom Luzulo-Fagetum über die Typische zur *Impatiens*-Subassoziation des Galio-Fagetum. Die Varianten- und Faciesbildende *Festuca altissima* lebt grundsätzlich, auch auf Kalkböden, dort, wo Schwerkraft oder Wind das Fallaub von ihren niederliegenden, glatten, wintergrünen Blättern entfernen; unter Nadelbäumen kann sie daher weiter ausgreifen. Die einem Nadelkissen ähnelnden Jungtriebe halten etwaiges Laub fest, was eine gewisse zusätzliche Nährstoffzufuhr und winterlichen Schutz bedeutet. Bei allzu starker Laubbewegung kann sich der Wald-Schwingel nicht halten; dann verhagert der Boden, d. h. er wird an Nährstoffen ärmer, versauert, ist weniger belebt und wird verdichtet (s. Tüxen 1986, Messungen von Gonschorrek 1977, vor allem Wilke et al. 1993). Solche Stellen, meist dem Luzulo-Fagetum zugehörig, geben sich dann oft durch ganze Teppiche von azidophytischen, ausdauernden Bodenmoosen zu erkennen (*Polytrichum formosum, Dicranum scoparium, Plagiothecium* spp. u. a.). Solche bilden auch die „Ringe" und „Schürzen" um Stämme, Pfosten, Steine, um die der Wind regelmäßig kreist und daher das Laub über Jahre hin entfernt. Auf nährstoffreichen Böden bildet sich unter entsprechenden aerodynamischen Bedingungen eine synusiale Gliederung zwischen verhagerten „Ringen" und nicht vom Laub entblößter „Normalfläche" aus. Dies ist ein augenfälliges Beispiel für die bestandsinterne ober- und gewiß auch unterirdische Mannigfaltigkeit der Gesellschaften, wobei die letztere im einzelnen noch kaum erforscht ist.

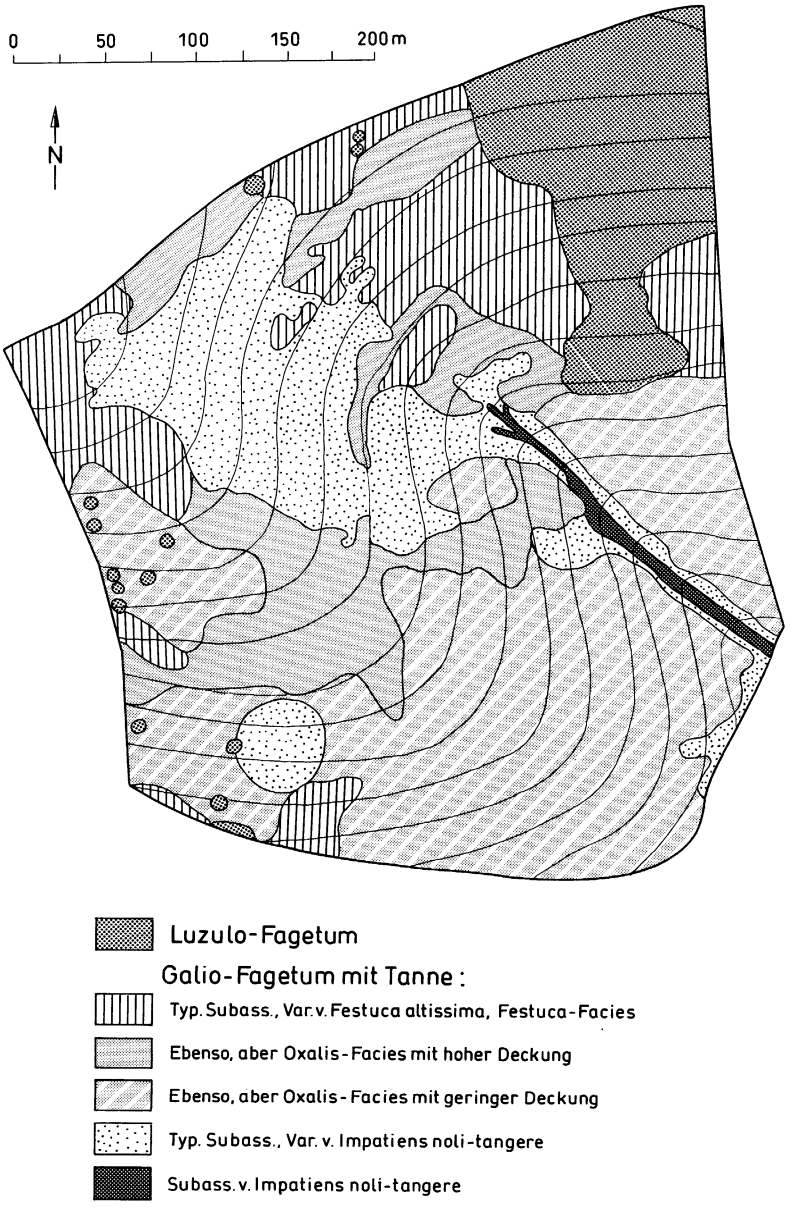
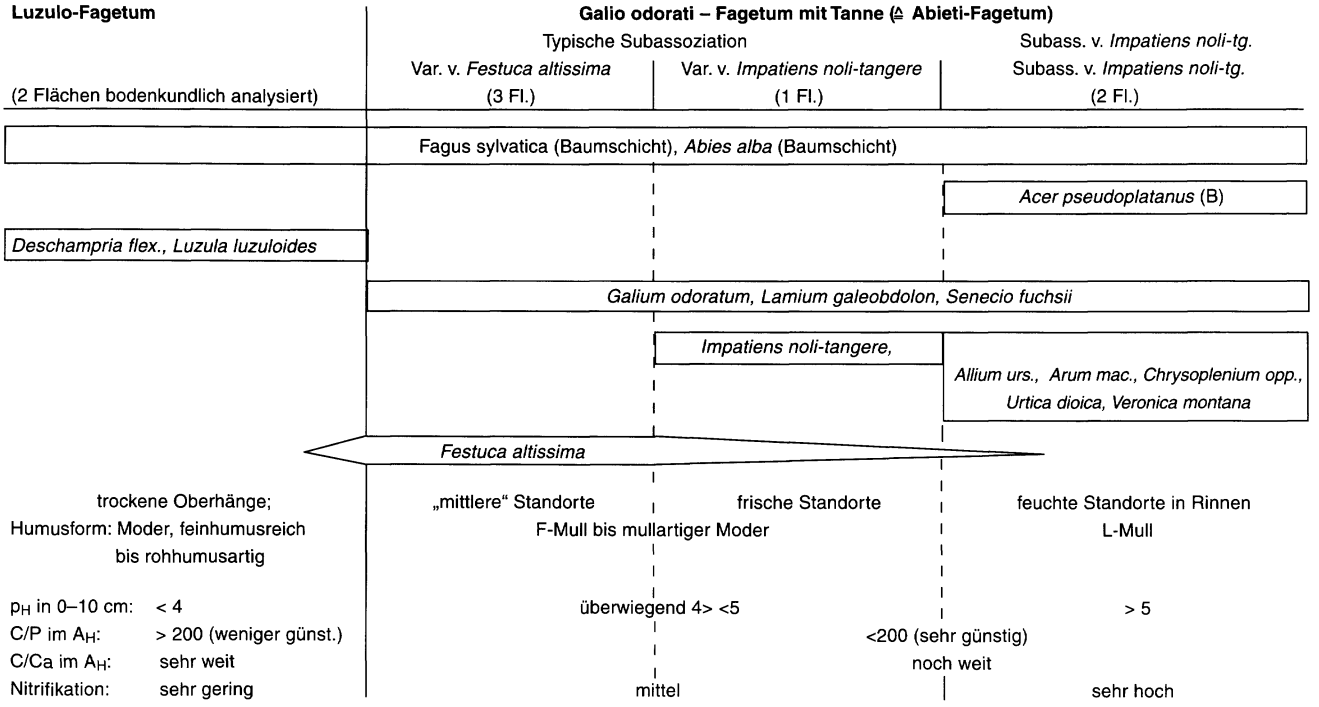


Abb. 77: Vegetationskarte des Bannwalds „Conventwald" (17 ha) im Mittleren Schwarzwald bei St. Peter; ca. 750 m NN; Original-Maßstab 1:2500. (Leicht verändert aus BÜCKING (1985). Dazu auch Tab. 25.)

Tab. 29: Kartierschlüssel und einige bodenchemische Daten des Bannwaldes „Conventwald“ bei St. Peter. (Zusammengestellt nach Bücking 1985.)



Schlüssel für die höheren Syntaxa der Pflanzengesellschaften Mitteleuropas

Vorbemerkung: Es sind für diesen (lediglich Kormophyten-Gesellschaften berücksichtigenden) Schlüssel nur leicht erkennbare landschaftliche (physiographische), physiognomische und ökologische Kriterien verwendet worden. Völlige Sicherheit bei der Bestimmung ist auf diesem Wege freilich nicht zu erreichen – von einigen Spezialistengesellschaften abgesehen –, da das soziologische System auf floristischen Kriterien beruht. Zwar ist damit logischerweise auch die Ökologie der Gesellschaften verschieden, doch läßt sich diese nicht immer mit genügender Genauigkeit durch bloße und kurzfristige Beobachtungen erkennen. Auch kann natürlich nicht jeder Einzelfall in einem solchen Schlüssel berücksichtigt werden, ohne daß dieser allzu schwerfällig würde.

1	Gesellschaften im Wasser oder mindestens der Wurzelraum dauernd wasserdurchtränkt		2
1*	Land-, einschließlich Moorbewohner		15
2	im Meer- oder Brackwasser		3
2*	im Süßwasser		7
3	Pflanzen untergetaucht flutend		4
3*	Pflanzen aufrecht wachsend, bei zeitweiser Überschwemmung im Wasser stehend		5
4	im Wattenmeer:	Zosteretea, Seegraswiesen	
4*	in Brackwasser oder in versalzten Binnengewässern:	Ruppietea, Salden-Ges.	
5	Pflanzen einjährig, sukkulent:	Thero-Salicornietea, Queller-Ges.	
5*	Pflanzen ausdauernd, grasartig		6
6	an strömungsruhigen Stellen im Watt:	Spartinetea, Schlickgras-Ges.	
6*	im Brackwasser der Nordseeflüsse und der Ostsee:	Bolboschoenion maritimi, Brackwasserröhrichte (zu Phragmitetea)	
7	in stehenden oder sehr langsam fließenden Gewässern		8
7*	in rasch fließenden Gewässern		12
8	auf der Wasseroberfläche frei schwimmend oder untergetaucht frei schwebend		9
8*	wurzelnd (teilweise im Alter losgelöst)		10
9	auf dem Wasser schwimmend:	Lemnetea, Wasserlinsendecken	
9*	in nährstoffarmen Gewässern schwebend; dominierende Arten mit Fangblasen:	Utricularietea, Wasserschlauch-Ges.	
10	Pflanzen untergetaucht lebend oder mit Schwimmblättern:	Potamogetonetea, Laichkraut-Ges. z. T.	
10*	Pflanzen nicht so		11
11	hohe Bestände, die das Gewässer schilfartig säumen: (zu Phragmitetea)	Phragmition, echte Röhrichte	
11*	niedrige, meist amphibische Bestände im Litoral nährstoffarmer Seen:	Littorelletea, Strandlings-Ges.	
12	im Quellbereich, Quell- und Tuff-Fluren bildend		13
12*	nicht im unmittelbaren Quellbereich		14
13	über Silikatgestein:	Cardamino-Montion, kalkarme Quellfluren (zu Montio-Cardaminetea)	

13*	über Kalkgestein, z. T. Tuff-bildend, meist moosreich:	Cratoneurion, Kalk-Quellfluren (zu Montio-Cardaminetea)	
14	Pflanzen untergetaucht lebend oder mit Schwimmblättern:	Ranunculion fluitantis, Fluthahnenfuß-Ges. (zu Potamogetonetea)	
14*	Röhrichtbildner:	Glycerio-Sparganion, Fließwasser-Röhrichte (zu Phragmitetea)	
15	Pflanzenbestände ohne (mehr als 50 cm hohe) Gehölze		16
15*	ausgeprägte Gehölzformationen von mehr als 50 cm Höhe		50
16	Gesellschaften am Strand und auf Küstendünen		17
16*	an andersartigen Standorten		18
17	auf Spülsäumen von übersandetem Tang u. ä.:	Cakiletea, Meersenf-Spülsäume	
17*	Bewohner stark bewegten Sandes:	Ammophiletea, Strandhafer-Dünenges.	
18	Gesteinsspalten oder Felsschutt besiedelnd		19
18*	andersartige Standorte besiedelnd		22
19	in Fels- oder Mauerspalten		20
19*	auf Gesteinsschutt-Halden		21
20	in Felsspalten:	Asplenietea trichomanis, Felsspaltenges.	
20*	in Mauerfugen mit zusätzlicher Nährstoffzufuhr:	Parietarietea, Mauerfugenges.	
21	auf schwermetallreichem Gestein:	Violetea calaminariae, Schwermetallrasen	
21*	auf Normalgestein:	Thlaspietea rotundifolii, Gesteinsschuttfluren	
22	auf zeitweilig überschwemmten Schlammstandorten		23
22*	Standorte anders		24
23	im Überschwemmungsbereich von Flüssen, Gräben, Klärbecken u. ä.: üppige Bestände	Bidentetea, Zweizahn-Ges.	
23*	auf wechselnassem Schlamm eingetrockneter Tümpel, Teiche, Talsperrenufer; sehr kleinwüchsige Bestände:	Isoeto-Nanojuncetea, Zwergbinsen-Ges.	
24	auf Äckern, an Wegen, an Straßenrändern, auf Schuttplätzen und an ähnlichen Standorten		25
24*	andersartige Standorte besiedelnd		28
25	Unkrautgesellschaften in Ackerland, Weinbergen, Gärten	Violenea, Ackerunkrautgesellschaften (zu Stellarietea)	
25*	auf betretenen Wegen und an Straßen, auf Ruderalplätzen, an Dämmen u. ä.		26
26	an Ruderalstandorten u. ä.	mannigfache Gesellschaften verschiedener Klassen, vor allem der Stellarietea und der Artemisietea	
26*	Trittgesellschaften		27
27	Trittgesellschaften auf zeitweise stark vernäßten Waldwegen:	Isoeto-Nanojuncetea, Zwergbinsen-Ges.	
27*	lückige, von Einjährigen aufgebaute Pioniergesellschaften trockener, betretener Standorte:	Polygono-Poetea annuae, Einjährigen-Trittges. (wenn rasig, s. Agrostietea stoloniferae)	
28	von echten Gräsern (Süßgräsern) oder Grasähnlichen (Sauergräsern) beherrschte Formationen (s. aber auch 31)		29

28*	stauden- oder zwergstrauchreiche Formationen, auch von Moosen beherrschte Gesellschaften		41
29	lückig-offene Bestände auf Sand oder flachgründigen Felsböden; oft mit reichlich Einjährigen, mit Sukkulenten oder eingesprengten Zwergsträuchern:	mannigfache Gesellschaften der Klasse Sedo-Scleranthetea und des Xerobromion, Volltrockenrasen (zu Festuco-Brometea)	
29*	geschlossene Bestände		30
30*	auf salzreichen Böden:	Asteretea tripolii, Salzrasen	
30	auf salzfreien Böden		31
31	auf durchnäßten Torf- oder Sumpfböden		32
31*	auf trockenen Moorböden oder auf Mineralböden		35
32	über 50 cm hohe Seggenrasen oder -bulte:	Magnocaricion, Großseggensümpfe (zu Phragmitetea)	
32*	niedere Rasen, reich an Sauergräsern		33
33	sehr artenarme Bestände in Moorschlenken und auf nacktem Torf:	Scheuchzerietalia, Schlenkenges. (zu Scheuchzerio-Caricetea nigrae)	
33*	meist krautreiche, geschlossene Bestände auf basischen oder sauren Torfen		34
34	in Kalk-beeinflußten Niedermooren:	Tofieldietalia, Kalksümpfe und -flachmoorgesellschaften (zu Scheuchzerio-Caricetea)	
34*	in sauren Niedermooren:	Caricetalia nigrae, Braunseggensümpfe und -flachmoorgesellschaften (zu Scheuchzerio-Caricetea)	
35	Nutzung intensiv (regelmäßige Mahd oder Beweidung mit Düngung):	Molinio-Arrhenatheretea, Wirtschaftsgrünland z. T. (ohne Streuw. und Bachhochstaudenfluren)	
35*	ohne Nutzung oder extensiv genutzt		36
36	mit herbstlicher Mahd zur Streugewinnung:	Molinion, Pfeifengraswiesen (zu Molinio-Arrhenatheretea)	
36*	mit extensiver Beweidung, einmaligem Futterschnitt oder ohne Nutzung		37
37	in Tieflagen		38
37*	in der alpinen Stufe oberhalb der Waldgrenze oder in waldgrenznaher Lage		39
38	Muttergestein Kalke oder Mergel:	Mesobromion, Halbtrockenrasen (zu Festuco-Brometea)	
38*	Muttergestein silikatisch:	Violion can., Borstgrasrasen tieferer Lagen (zu Nardo-Callunetea)	
39	an stark windexponierten, schneearmen Gratstandorten:	Carici-Kobresietea, Nacktriedrasen	
39*	an anderen Standorten		40
40	auf Kalk- oder Mergelgestein:	Seslerietea albicantis, Blaugras-Kalk-Steinrasen	
40*	auf Silikatgestein:	Nardion, subalpin-alpine Borstgrasrasen (zu Nardo-Callunetea) und Caricetea curvulae, Krummseggenrasen	
41	Hochstaudenfluren		42

41*	Zwergstrauchformationen und Torfmoos-reiche Gesellschaften		46
42	in Waldgrenznähe		43
42*	in tieferen Lagen		44
43	Lägerfluren um Almhütten und an Vieh-Lagerplätzen:	Rumicion alpini, Lägergesellschaften (zu Artemisietea)	
43*	in Lawinenrunsen, feuchten Senken, an ähnlichen Standorten:	Adenostylion, subalpine Hochstaudenfluren z. T. (zu Betulo-Adenostyletea)	
44	auf Kahlschlägen:	Epilobietea angustifolii, Schlagfluren	
44*	Staudensäume an Waldrändern und Bächen		45
45	Saumgesellschaften im Kontakt zu Wäldern:	Trifolio-Geranietea, Saumgesellschaften trockener Standorte und Artemisietea z. T., Saum- und Schleiergesellschaften frischer Standorte	
45*	unmittelbar an Bächen:	Filipendulion, Bachhochstaudenfluren (zu Molinio-Arrhenatheretea)	
46	auf Torfböden:	Oxycocco-Sphagnetea, Hochmoor-	
	bultges. und Heidemoore		
46*	nicht auf Torfböden		47
47	in tieferen Lagen:	Calluno-Ulicetalia, atlantische Zwergstrauchheiden (zu Nardo-Callunetea)	
47*	in subalpin-alpinen Lagen		48
48	an äußerst lange schneebedeckten Standorten:	Salicetea herbaceae, Schneebodenges.	
48*	andersartige, stets bodensaure Standorte besiedelnd		49
49	an stark windexponierten, schneearmen Gratstandorten:	Cetrario-Loiseleurietea, Windheiden	
49*	an sonstigen Standorten:	Rhododendro-Vaccinietum, Alpenrosen-Heide (zu Vacc.-Piceetea)	
50	Strauch- und Pionierwald-Gesellschaften		51
50*	ausgeprägte Wälder		55
51	Krummholz in der subalpinen Stufe		52
51*	Gehölze in tieferen Lagen		53
52	auf trockenem Kalkuntergrund:	Erico-Rhododendretum, Schneeheide-Krummholz (zu Erico-Pinetea)	
52*	nicht so; meist auf Mergel- oder Silikatgestein:	Alnetum viridis, Grünerlenbusch (zu Betulo-Adenostyletea)	
53	Bänder von Sträuchern und Baumweiden im Überflutungsbereich von Flüssen:	Salicetea purpureae, Flußufer Weiden-Ges.	
53*	sonstige Strauch-Bestände		54
54	Moor-begleitende Gebüsche:	Salicion cinereae, Bruchgebüsche (zu Alnetea glutinosae)	
54*	Hecken, Gebüsche und Pionierwälder anderer Standorte:	Rhamno-Prunetea, Schlehengebüsche und Vorwälder der Epilobietea	
55	Wälder auf Torfböden		56
55*	auf Mineralböden (u. U. mit Rohhumusdecke)		57

56	mit Torfmoosen und Beersträuchern (Vaccinien) im Unterwuchs:	Vaccinio-Piceion, Fichten-Lärchenwälder (zu Vaccinio-Piceetea)	
56*	ohne diese, Unterwuchs krautig, stellenweise fast röhrichtartig:	Alnion glutinosae, Erlenbruchwälder (zu Alnetea glutinosae)	
57	(fast) reine Nadelwälder		58
57*	Misch- oder reine Laubwälder		60
58	Fichten- oder Lärchenwälder, straucharm, Unterwuchs vorwiegend Zwergsträucher und Moose:	Piceion abietis, Fichten-Lärchenwälder (zu Vaccinio-Piceetea)	
58*	Kiefernwälder		59
59	auf Sandböden unter (sub)kontinentalen Klimabedingungen:	Pulsatillo-Pinetea, Kiefern-Steppenwälder und Dicrano-Pinion, Sand-Kiefernwälder (zu Vaccinio-Piceetea)	
59*	auf basenreichen Böden in den Alpen und deren Umkreis:	Erico-Pinetea, Schneeheide-Kiefernwälder	
60	auf Sand- und trockenen Silikatgesteinsböden; artenarme, Eichenreiche Bestände, fast ohne typische Waldbodenpflanzen, teilweise mit etwas Kiefer oder mit langsam-wüchsiger Buche:	Quercetalia robori-petraeae, Birken-Eichenwälder (zu Querco-Fagetea)	
60*	andersartige, arten- und nährstoffreiche Wälder		61
61	an heißen, trockenen Kalkstandorten:	Quercetalia pubescentis, Flaumeichenwälder (zu Querco-Fagetea)	
61*	andersartige Standorte besiedelnd		62
62	Auenwälder im Bereich des Grund- und Überflutungswassers:	Alno-Ulmion, Hartholz-Auenwälder (zu Querco-Fagetea)	
62*	andersartige Wälder		63
63	Buchen-freie Wälder bewegter Steilhänge:	Tilio-Acerion, Linden-Bergahornwälder (zu Querco-Fagetea)	
63*	sonstige Wälder, meist mit Buchenanteil:	Fagion, Rotbuchenwälder und Carpinion, Eichen-Hainbuchenwälder (zu Querco-Fagetea)	

Literaturverzeichnis

Vegetationskundliche Monographien größerer Gebiete sind durch +, Lehrbücher und ähnliche zusammenfassende Darstellungen durch * gekennzeichnet.

ABRAHAMSE, J., JOENJE, W. & VAN LEUWEN-SEELT, N. (Red.) – 1976 – Wattenmeer. Ein Naturraum der Niederlande, Deutschlands und Dänemarks. – 371 S., Neumünster (Wachholtz).

AHRENS, M. – 1995 – Einfluß der Waldkalkung auf die Moosflora und die Moosvegetation des Nordschwarzwalds. – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. *70*, 455–496.

+AICHINGER, E. – 1933 – Vegetationskunde der Karawanken. – Reihe Pflanzensoziologie *2*, 329 S., Jena (Fischer).

AMMANN, K. – 1979 – Gletschernahe Vegetation in der Oberaar einst und jetzt. – In: WILMANNS, O. & Tüxen, R. (Red.): Werden und Vergehen von Pflanzengesellschaften (Ber. Symp. Intern. Vereinig. Veget.kd. 1978, Rinteln), 227–251. Vaduz.

ANDEL, J. VAN, ERNST, W. & NELISSEN, H. – 1979 – Mineralstoffkreislauf in Populationen von Kahlschlagarten in Beziehung zur Sukzession. – Verhdl. Ges. Ökologie *7*, 361–368. Göttingen.

ANDEL, J. VAN & VERA, F. – 1977 – Reproductive allocation in Senecio sylvaticus und Chamaenerion angustifolium in relation to mineral nutrition. – J. Ecol. *65*, 747–758.

ARBEITSKREIS F. BODENSYSTEMATIK BEI DER DEUTSCHEN BODENKUNDLICHEN GESELLSCHAFT (Herausg.) – 1985/1988 – Systematik der Böden der Bundesrepublik Deutschland – Kurzfassung. – Mitt. Dt. Bodenkdl. Ges. *44*, 1–91.

*ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG – 1996 – Forstliche Standortsaufnahme. – 5. Aufl., 352 S., Eching (LHW-Verlag).

*ARNDT, U., NOBEL, W. & SCHWEIZER, B. – 1987 – Bioindikatoren. – 388 S., Stuttgart (Ulmer).

BALÁTOVÁ-TULÁCKOVÁ, E. & KRAUSE, W. – 1977 – Der Beitrag der Vegetationskunde zur Regulierung des Wasserhaushaltes im Grünland. – In: *KRAUSE, W. (ed.): Application of vegetation science to grassland husbandry. Handb. Vegetation Science *13*, 359–403. The Hague (Junk).

BALCERKIEWICZ, S. & WOJTERSKA, M. – 1978 – Sigmassoziationen in der Hohen Tatra. – in: TÜXEN, R. (Herausg.): Assoziationskomplexe (Sigmeten) und ihre praktische Bedeutung (Ber. Symp. Intern. Vereinig. Veget.kd. 1977, Rinteln), 161–177. Vaduz (Cramer).

*BARKMAN, J. J. – 1958 – Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes. – 628 pp., Assen/Netherl. (van Gorcum). Nachdruck!

*BARKMAN, J. J. – 1979 – The investigation of vegetation texture and structure. – In: WERGER, M. J. A. (ed.): The study of vegetation, 123–160. The Hague (Junk).

BARKMAN, J. J. – 1989 – Fidelity and character-species, a critical evalution. – Vegetatio *85*, 106–116.

BARKMAN, J. J. – 1990 – Controversies and perspectives in plant ecology and vegetation science. – Phytocenologia *18*, 565–590.

BARKMAN, J. J., MORAVEC, J. & RAUSCHERT, S. – 1986 – Code of phytosociological nomenclaure. – 2nd ed. Vegetatio *67*, 145–195.

BARRETT, S. C. H. – 1983 – Crop Mimikry in Weeds. – Economic Botany *37*, 255–282.

Bates, R. P. & Hentgers, J. F. – 1976 – Aquatic Weeds – Eradicate or Cultivate? – Econ, Bot. *30,* 39–50.

Béguin, C., Matthey, W. & Vaucher, C. – 1977 – Faune et sigmassociation. – In: Tüxen, R. (Herausg.): Vegetation und Fauna (Ber. Symp. Intern. Vereinig. Veget.kd. 1976, Rinteln), 9–24. Vaduz (Cramer).

Behre, K.-E. – 1979 – Zur Rekonstruktion ehemaliger Pflanzengesellschaften an der Deutschen Nordseeküste. – In: Wilmanns, O. & Tüxen R. (Red.): Werden und Vergehen von Pflanzengesellschaften (Ber. Symp. Intern. Vereinig. Veget.kd. 1978, Rinteln), 181–214. Vaduz (Cramer).

Behre, K. E. – 1983 – Ernährung und Umwelt der wikingerzeitlichen Siedlung Haithabu. – Die Ausgrabungen in Haithabu *8,* 219 S., Neumünster (Wachholtz).

Beinlich, B. & Plachter, H. (Herausg.) – 1995 – Ein Naturschutzkonzept für die Kalkmagerrasen der Mittleren Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg): Schutz, Nutzung und Entwicklung. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. *83,* 520 S.

*Benkert, D., Fukarek, F. & Korsch, H. (Herausg.) – 1996 – Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Ostdeutschlands. – 615 S., Jena u. a. (Fischer).

Bernard, A. & Carbiener, R. – 1979/1980 – Etude des écotypes d' espèces praticoles inféodées aux prairies subalpines primaires (Calamagrostion arundinaceae) des Haut-Vosges... – Docum. phytosociol. N. S. *IV,* 1065–1079, N. S. *V,* 375–408.

Birks, H. H., Bikrs, H. J. B., Kaland, P. E. & Moe, D. (eds.) – 1988 – The Cultural Landscape – Past, Present and Future. – 521 pp., Cambridge a. o. (University Press).

Bischof, N. – 1992 – Ausmagerung ehemals gedüngter Wiesen in den ersten 15 Jahren nach Aufgabe der Düngung. – Bauhinia *10,* 191–208.

Bittmann, E. – 1965 – Grundlagen und Methoden des biologischen Wasserbaus. – In: Bundesanstalt für Gewässerkunde Koblenz (Herausg.): Der biologische Wasserbau an den Bundeswasserstraßen, 17–78.

Blab, J. – 1993 – Grundlagen des Biotopschutzes für Tiere. – 4. Aufl. Schriftenr. Landschaftspflege Naturschutz *24,* 479 S., Bonn.

Böcker, R. et. al. – 1995 – Gebietsfremde Pflanzenarten... – 215 S. Landsberg (Ecomed).

Bogenrieder, A: – 1972 – Vergleichende physiologisch-ökologische Untersuchungen an Populationen subalpiner Pflanzen aus Schwarzwald und Alpen. – Diss. Freiburg i. Br., 162 S. Auch – 1974 – Oecol. Plant. *9,* 131–156.

+Bogenrieder, A. et. al. – 1982 – Der Feldberg im Schwarzwald. – Natur- und Landschaftsschutzgebiete *12,* 526 S., Karlsruhe (Landesanstalt f. Umweltschutz Baden-Württ.).

Bogenrieder, A. & Klein, R. – 1982 – Does Solar UV Influence the Competitive Relationship in Higher Plants? – In: Calkins, J. (ed.): The Role of Solar Ultraviolet Radiation in Marine Ecosystems, 641–649. New York (Plenum Press).

Bogenrieder A. & Werner, H. – 1979 – Experimentelle Untersuchungen an zwei Charakterarten der Eisseggenflur des Feldberges (Carex frigida All. und Soldanella alpina L.). – Beitr. Naturk. Forsch. SWDeutschl. *38,* 61–69.

Bogenrieder, A. & Wilmanns, O. – 1991 – Der Einfluß von Schaf- und Rinderbeweidung auf die Weidfeldvegetation der Feldbergkuppe. Eine Auswertung langjähriger Beobachtungsreihen. – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. *66,* 7–30.

+Bohn, U. – 1996 – Vegetationskarte der Bundesrepublik Deutschland 1:200 000 – Potentielle natürliche Vegetation – Blatt CC 5518 Fulda. – 2. Aufl., Schriftenr. Veget.kd. *15,* 364 S.

*Bonnemann, A. & Röhrig, E. – 1980/82 – Waldbau auf ökologischer Grundlage. – 2 Bd. [5. Aufl. von Dengler: Waldbau.], Hamburg, Berlin (Parey).

Booth, K. D. & Hutchings, M. J. – 1990 – A study of the feasibility of re-establishment of chalk grassland vegetation following arable cultivation. – Abstract. In: Hiller, S. H. et al. (eds.), Calcareous Grasslands – Ecology and Management, p. 173. Bluntisham.

Bornkamm, R. – 1958 – Standortsbedingungen und Wasserhaushalt von Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion) im oberen Leinegebiet. – Flora *146,* 23–67.

Bornkamm, R. – 1963 – Erscheinungen der Konkurrenz zwischen höheren Pflanzen und ihre begriffliche Fassung. – Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftg. Rübel *34,* 83–107.

Bossema, I. – 1979 – Jays and Oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. – Behaviour *70,* 1–117.

Boston, H. L. – 1986 – A discussion of the adaptations for carbon acquisition in relation to the growth strategy of aquatic isoetids. – Aq. Botany *26,* 259–270.

Bradshaw, A. D., McNeilly, T. S. & Gregory, R. P. G. – 1965 – Industrialisation, evolution and the development of heavy metal tolerance in plants. – Symp. Brit. Ecol. Soc. *5,* 327–343. Oxford/Engl. (Blackwell).

Brandes, D. – 1983 – Flora und Vegetation der Bahnhöfe Mitteleuropas. – Phytocoenologia *11,* 31–115.

Brandes, D. (Herausg.) – 1988 – Ruderalvegetation – Kenntnisstand, Gefährdung und Erhaltungsmöglichkeiten –. – Ber. Kolloquium „...Ruderalvegetation". Norddt. Naturschutzakademie Hof Möhr, 61 S., Braunschweig.

+Braun-Blanquet, J. – 1948 – La végétation alpine des Pyrénées orientales. – 306 S., Barcelona; auch Comm. S.I.G.M.A. *98.*

+Braun-Blanquet, J. – 1948–50 – Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätiens. – Vegetatio *1,* 29–42, 129–146, 285–316; *2,* 20–37, 214–237, 341–360.

+Braun-Blanquet, J. – 1961 – Die inneralpine Trockenvegetation – 273 S., Stuttgart (Fischer).

*Braun-Blanquet, J. – 1964 – Pflanzensoziologie. – 3. Auflage, 865 S., Wien, New York (Springer).

+Braun-Blanquet, J. & Jenny, H. – 1926 – Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen (Klimaxgebiet des Caricion curvulae). – Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Ges. *63,* 183–349.

Bristow, J. M. & Whitcombe, M. – 1971 – The role of roots in the nutrition of aquatic vascular plants. – Am. J. Bot. *58,* 8–13.

Buchwald, K. – 1968 – Landschaftsökologische Forschung als Grundlage und Voraussetzung der Landschaftsplanung. – Tüxen, R. (Herausg.): Pflanzensoziologie und Landschaftsökologie (Ber. Symp. Intern. Vereinig. Veget.kd. 1963, Stolzenau/W.), 359–380. Den Haag (Junk).

Buchwald, K. – 1984 – Zum Schutze des Gesellschaftsinventars vorindustriell geprägter Kulturlandschaften in Industriestaaten – Fallstudie Naturschutzgebiet Lüneburger Heide –. – Phytocoenologia *12,* 395–432.

*Buchwald, K. – 1990 – Nordsee – Ein Lebensraum ohne Zukunft? – 552 S., Göttingen (Die Werkstatt).

*Buchwald, K. & Engelhardt, W. (Herausg.) – 1978–80 – Handbuch für Planung, Gestaltung und Schutz der Umwelt. – 4 Bd., zus. 1707 S., München, Wien, Zürich (BLV). (Vorläufer: – 1968/69 – Handbuch für Landschaftspflege und Naturschutz).

Buchwald, R. – 1989 – Die Bedeutung der Vegetation für die Habitatbindung einiger Libellenarten der Quellmoore und Fließgewässer. – Phytocoenologia *17,* 307–448.

Buchwald, R. – 1991 – Libellenfauna und Vegetation – eine Zwischenbilanz biozönologischer Forschung. – Beih. Verhdl. Ges. Ökol. *2,* 45–62.

Buchwald, R. – 1994 – Zur Bedeutung der Artenzusammensetzung und Struktur von Fließgewässer-Vegetation für die Libellenart Coenagrion mercuriale mit Bemerkungen zur Untersuchungsmethodik. – Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. *6,* 61–81.

Bücking, W. – 1972 – Zur Stickstoffversorgung von süddeutschen Waldgesellschaften. – Flora *161,* 383–400.

Bücking, W. – 1981 – Kulturversuche an azidophytischen Waldbodenpflanzen mit variierter Stickstoff-Menge und Stickstoff-Form. I. – Mitt. Ver. Standortskd. u. Forstpfl.zücht. *29,* 42–74.

Bücking, W. – 1985 – Studien zur Vegetation und Ökologie des Bannwaldes „Conventwald" im mittleren Schwarzwald. – Tuexenia *5,* 461–471.

Bücking, W. – 1995 – Naturwaldreservate in Deutschland. – Jh. Ges. Naturkd. Württemberg *151,* 41–72.

Bundesamt für Naturschutz (Herausg.) – 1996 – Rote Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands. – Schriftenr. Vegetationskd. *28,* 739 S.

Burger, H. – 1951 – Waldklimafragen. IV. – Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswes. *27,* 19–75.

Burnand, J. – 1976 – Quercus pubescens-Wälder und ihre ökologischen Grenzen im Wallis. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel Zürich *59,* 138 S.

*Burschel, P. & Huss, J. – 1997 – Grundriß des Waldbaus. – 2. Aufl. Pareys Studientexte *49,* 487 S., Hamburg, Berlin (Parey).

*Butin, H. – 1996 – Krankheiten der Wald- und Parkbäume. – 3. Aufl. 261 S. Stuttgart, New York (Thieme).

Carbiener, R. – 1969 – Subalpine Hochgrasprärien im herzynischen Gebirgsraum Europas, mit besonderer Berücksichtigung der Vogesen und des Massif Central. – Mitt. Flor.-soz. Arb.gem. N. F. *14,* 322–345.

Casparie, W. A. – 1969 – Bult- und Schlenkenbildung in Hochmoortorf (Zur Frage des Moorwachstums-Mechanismus). – Vegetatio *19,* 146–180.

Clôt, F. – 1990 – Les érablaies européennes: essai de synthèse. – Phytocoenologia *18,* 409–564.

*Coch, T. – 1995 – Waldrandpflege. Grundlagen und Konzepte. – 240 S. Reihe: Praktischer Naturschutz. Radebeul (Neumann).

*Conrad-Brauner, M. – 1994 – Naturnahe Vegetation im Naturschutzgebiet „Unterer Inn" und seiner Umgebung. – Ber. Akad. f. Naturschutz u. Landschaftspflege Laufen/Salzach, Beih. *11,* 175 S. + Anh.

*Cook, C. D. K. – 1990 – Aquatic Plant Book. – 5. ed. 228 pp., The Hague (Junk).

Crawford, R. M. M. – 1972 – Physiologische Ökologie: Ein Vergleich der Anpassung von Pflanzen und Tieren an sauerstoffarme Umgebung. – Flora *151,* 209–223.

+Dahl, E. – 1956 – Rondane: mountain vegetation in South Norway and its relation to the environment. – 374 S., Oslo (Aschehoug).

Daniels, F. J. A., Biermann, R. & Breder, C. – 1993 – Über Kryptogamen-Synusien in Vegetationskomplexen binnenländischer Heidelandschaften. – Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. *5,* 199–219.

Davison, A. W. – 1971 – The Ecology of Hordeum murinum L. – J. Ecol. *59,* 493–506.

Deil, U. – 1994 – Klassifizierung mit supraspezifischen Taxa und symphylogenetische Ansätze in der Vegetationskunde. – Phytocoenologia *24,* 667–694.

Deil, U. – 1996 – Zur Kenntnis der Adiantetea-Gesellschaften des Mittelmeerraumes – mit allgemeinen Überlegungen zur ökologischen Skalierung ihrer Standorte und zur Sättigung von Pflanzengesellschaften. – Phytocoenologia *26,* 481–536.

Dierschke, H. – 1974 – Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortsgefälle an Waldrändern. – Scripta Geobot. *6,* 246 S.

Dierschke, H. – 1986 – Pflanzensoziologische Untersuchungen in den Wäldern Süd-Niedersachsens. III ... Eichen-Hainbuchenwälder ... – Tuexenia *6,* 299–323.
Dierschke, H. – 1989 – Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. – Ber. Reinh. Tüxen-Ges. *1,* 107–148.
*Dierschke, H. – 1994 – Grundlagen und Methoden der Pflanzensoziologie. – UTB Große Reihe, 683 S., Stuttgart (Ulmer).
Dierschke, H. – 1995 – Phänologische und symphänologische Artengruppen von Blütenpflanzen Mitteleuropas. – Tuexenia *15,* 523–560.
Dierschke, H. & Wittig, B. – 1991 – Die Vegetation des Holttumer Moores (Nordwest-Deutschland). Veränderungen in 25 Jahren (1963–1988). – Tuexenia *11,* 171–190.
Dierssen, B. & Dierssen, K. – 1984 – Vegetation und Flora der Schwarzwaldmoore. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. *39,* 512 S.
Dierssen, K. – 1975 – Littorelletea uniflorae Br.-Bl. et Tx. – In: Tüxen, R. (Herausg.): Prodromus der europäischen Pflanzengesellschaften, 149 S., Vaduz (Cramer).
Dierssen, K. – 1982 – Die wichtigsten Pflanzengesellschaften der Moore NW-Europas. – Editions Conservat. Jardin bot. Genève, Publ. hors-série *6,* 382 S. + Tab.
Dierssen, K. – 1983/88 – Rote Liste der Pflanzengesellschaften Schleswig-Holsteins. – Schriftenr. Landesamt f. Naturschutz u. Landschaftpflege Schl.-Holstein *6,* 159 S. + Anh.; 2. Aufl. dito.
Dierssen, K. – 1984 – Vergleichende vegetationskundliche Untersuchungen an Schneeböden. – Ber. Dt. Bot. Ges. *97,* 359–382.
*Dierssen, K. – 1990 – Einführung in die Pflanzensoziologie (Vegetationskunde). – 241 S., Darmstadt (Wiss. Buchgesellschaft).
+Dierssen, K. – 1996 – Vegetation Nordeuropas. – 838 S., Stuttgart (Ulmer).
Dierssen, K. et. al. – 1991 – Geobotanische Untersuchungen an den Küsten Schleswig-Holsteins. – Ber. Reinh. Tüxen-Ges. *3,* 129–155.
Dierssen, K. & B. – 1985 – Suggestions for a common approch in phytosociology for Scandinavian and Central European mire ecologists. – Aquilo, Ser. Bot. *21,* 33–44.
Dister, E. – 1983 – Zur Hochwassertoleranz von Auenwaldbäumen an lehmigen Standorten. – Verhdl. Ges. Ökol. *X,* 325–336.
Dister, E. – 1985 – Taschenpolder als Hochwasserschutzmaßnahme am Oberrhein. – Geogr. Rundschau *37,* 241–247.
Du Rietz, G. H. – 1954 – Die Mineralbodenwasserzeigergrenze als Grundlage einer natürlichen Zweigliederung der nord- und mitteleuropäischen Moore. – Vegetatio *5/6,* 571–585.
Duthweiler, H. – 1967 – Lebendbau an instabilen Böschungen. – Forsch.arb. a. d. Straßenbauwesen N. F. *70,* 104 S.
Eber, W. – 1972 – Über das Lichtklima von Wäldern bei Göttingen und seinen Einfluß auf die Bodenvegetation. – Scripta Geobot. *3,* 150 S.
Egloff, Th. B. – 1986 – Auswirkungen und Beseitigung von Düngungseinflüssen auf Streuwiesen. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich *89,* 183 S.
Eigner, J. & Schmatzler, E. – 1980 – Bedeutung, Schutz und Regeneration von Hochmooren. – Naturschutz aktuell *4,* 78 S., Greven (Kilda).
Ellenberg, H. – 1952 – Auswirkungen der Grundwassersenkung auf die Wiesengesellschaften am Seitenkanal westlich Braunschweig. – Angew. Pfl.soz. *6,* 46 S., Stolzenau/W.
Ellenberg, H. – 1953 – Physiologisches und ökologisches Verhalten der selben Pflanzenarten. – Ber. Dt. Bot. Ges. *65,* 350–361.
Ellenberg, H. – 1954 – Steppenheide und Waldweide. – Erdkunde *8.* 188–194.

ELLENBERG, H. – 1975 – Vegetationsstufen in perhumiden bis perariden Bereichen der tropischen Anden. – Phytocoenologia *2*, 368–387.
ELLENBERG, H. – 1977 – Stickstoff als Standortsfaktor, insbesondere für mitteleuropäische Pflanzengesellschaften. – Oecol. Plant. *12*, 1–22.
ELLENBERG, H. – 1987 – Ökosystemforschung im Solling. – Verhdl. Ges. Ökol. *XVI*, 11–26.
*ELLENBERG, H. – 1996 – Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. – 5. Aufl. 1096 S., Stuttgart (Ulmer). (1. Aufl. 1963.)
ELLENBERG, H. et al. – 1991 – Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – Scripta Geobot. *XVIII*, 248 S., Göttingen.
*ELLENBERG, H., MAYER, R. & SCHAUERMANN, J. (Herausg.) – 1986 – Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojekts 1966–1986. – 507 S., Stuttgart (Ulmer).
ERNST, W. – 1969 – Beitrag zur Kenntnis der Ökologie europäischer Spülsaumgesellschaften. I. – Mitt. Flor.-soz. Arb.gem. N.F. *14*, 86–94.
ERNST, W. – 1974 – Schwermetallvegetation der Erde. – 194 S., Stuttgart (Fischer).
ERNST, W. H. O. – 1985 – Schwermetallimmissionen – ökophysiologische und populationsgenetische Aspekte. – Düsseldorfer Gebot. Kolloq. *2*, 43–57.
ERNST, W. H. O. – 1996 – Schwermetalle.-In: BRUNOLD, Chr. RUEGSEGGER, A. & BRÄNDLE, R.: Stress bei Pflanzen, 191–219. Bern u. a. (Haupt).
ERNST, W. H. O. & VAN DER HAM, N. F. – 1988 – Population structure and rejuvenation potential of Schoenus nigricans in coastal wet dune slacks. – Acta Bot. Neerl. *37*, 451–465.
ERSCHBAMER, B. – 1992 – Zwei neue Gesellschaften mit Krummseggen (Carex curvula ssp. rosae, Carex curvula ssp. curvula) aus den Alpen – ein Beitrag zur Lösung eines alten ökologischen Rätsels. – Phytocoenologia *21*, 91–116.
ERSCHBAMER, B., GRABHERR, G. & REISIGL, H. – 1983 – Spatial pattern in dry grassland communities of the Central Alps and its ecophysiological significance. – Vegetatio *54*, 143–151.
FALIŃSKA, K. – 1995 – Genet disintegration in Filipendula ulmaria: consequences for population dynamics and vegetation succession. – J. Ecol. *83*, 9–22.
FARMER, A. M. – 1985 – The occurence of vesicular-arbuscular mykorrhiza in Isoetid-type submerged aquatic macrophytes... – Aq. Bot. *21*, 245–249.
*FINKH, A. – 1991 – Pflanzenernährung in Stichworten. – 5. Aufl., 200 S., Kiel (Hirt).
FIRBAS, F. – 1931 – Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen. – Jb. wiss. Bot. *74*, 457–696.
*FIRBAS, F. – 1949/52 – Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. – 2 Bd., 480 + 256 S., Jena (Fischer).
FISCHER, A. – 1982 – Mosaik und Syndynamik der Pflanzengesellschaften der Lößböschungen im Kaiserstuhl (Südbaden). – Phytocoenologia *10*, 73–256.
*FISCHER, A. – 1995 – Forstliche Vegetationskunde. – Pareys Studientexte *82*, 315 S., Berlin, Wien (Blackwell).
FISCHER, S., POSCHLOD, P. & BEINLICH, B. – 1996 – Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. – J. Appl. Ecology *33*, 1206–1222.
FÖRSTER, M. – 1977 – Die Beeinflussung von Vegetationsstrukturen durch Wildbestände, dargestellt an Beispielen aus dem Staatl. Forstamt Saupark (Niedersachsen). – In: TÜXEN, R. (Herausg.): Vegetation und Fauna (Ber. Symp. Intern. Vereinig. Veget.kd. 1976, Rinteln), 541–551, Vaduz (Cramer).
FORSBERG, C. – 1965a – Environmental conditions of Swedish Charophytes. – Symb. Bot. Upsal. *18*, 1–67.

FORSBERG, C. – 1965b – Nutritional Studies of Chara in Axenic Cultures. – Physiol. Plant. *18*, 275–290.

FORSTL. BUNDESVERSUCHSANSTALT WIEN (Herausg.) – 1967 – Ökologie der alpinen Waldgrenze. – Mitt. Forst. Bundesvers.anst. Wien *75*, 492 S.

FRITZ, W. – 1977 – Subfossile pflanzliche Großreste aus dem hallstattzeitlichen Fürstengrabhügel „Magdalenenberg" bei Villingen – ein Beitrag zur Vegetations- und Siedlungsgeschichte. – Diss. Univ. Freiburg i. Br., 120 S. + Anh. Auch in: SPINDLER, K. (Herausg.) – 1980 – Magdalenenberg *VI*, 27–114. Villingen-Schwenningen (Neckar-Verlag).

FUNKE, W. – 1973 – Die Rolle der Tiere in Wald-Ökosystemen des Solling. – In: ELLENBERG, H. (Herausg.): Ökosystemforschung, 143–164. Berlin (Springer).

VON GADOW, A. – 1975 – Ökologische Untersuchungen in Ahorn-Eschenwäldern. – Diss. Univ. Göttingen, 76 S.

GÉHU, J. M. – 1991 – Végétations et paysages littoraux de type cantabro-atlantique. – Ber. Reinh. Tüxen-Ges. *3*, 59–128.

*GEIGER, R. – 1961 – Das Klima der bodennahen Luftschicht. – 4. Aufl., 646 S., Braunschweig (Vieweg).

GERKEN, B. – 1983 – Moore und Sümpfe, bedrohte Reste der Urlandschaft. – 107 S., Freiburg i. Br. (Rombach).

GERKEN, B. – 1988 – Auen – verborgene Lebensadern der Natur. – 131 S., Freiburg i. Br. (Rombach).

GERLACH, A. – 1993 – Biochemistry of nitrogen in a coastal dune succession on Spiekeroog (Germany) and the impact of climate. – Phytocoenologia *23*, 115–127.

GIGON, A. – 1983 – Über das biologische Gleichgewicht und seine Beziehungen zur ökologischen Stabilität. – Ber. Gebot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich *50*, 149–177.

GIGON, A. – 1997 – Fluktuationen des Deckungsgrades und Koexistenz von Pflanzenarten in Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion). – Phytocoenologia *27*, 275–287.

GIGON, A., LANGENAUER, R., MEIER, C. & NIEVERGELT, B. – 1996 – „Blaue Listen" der erfolgreich erhaltenen oder geförderten Tier- und Pflanzenarten der Roten Listen. – Technology Assessment *18*, 189 S. Bern (Schweizerischer Wissenschaftsrat).

GIGON, A. & LEUTERT, A. – 1996 – The dynamic keyhole-key model of coexistence to explain diversity of plants in limestone and other grasslands. – J. Veg. Sci. *7*, 29–40.

GIGON, A. & RORISON, I. H. – 1972 – The response of some ecologically distinct plant species to nitrate- and to ammonium-nitrogen. – J. Ecol. *60*, 93–102.

GIGON, A. & RYSER, P. – 1986 – Positive Interaktionen zwischen Pflanzenarten. Teil 1. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich *87*, 372–387.

GILLNER, V. – 1960 – Vegetations- und Standortsuntersuchungen in den Strandwiesen der schwedischen Westküste. – Acta phytogeogr. suec. *43*, 198 S.

GIMINGHAM, C. H. – 1972 – Ecology of Heathlands. – 266 pp., London (Chapman & Hall).

*GLAVAC, V. – 1996 – Vegetationsökologie. – 358 S., Jena u. a. (Fischer).

GÖRS, S. – 1975 – Das Cladietum marisci All. 1922 in Süddeutschland. – Beitr. naturk. Forsch. SWDeutschl. *34*, 103–123.

GONSCHORREK, J. – 1977 – Aushagerungs-Erscheinungen im Luzulo-Fagetum des Wesergebirges. – In: TÜXEN, R. (Herausg.): Vegetation und Klima (Ber. Symp. Intern. Vereinig. Veget.kd. 1975, Rinteln). 117–126, Vaduz (Cramer).

*GÖTTLICH, K. H. (Herausg.) – 1990 – Moor- und Torfkunde. – 3. Aufl., 529 S., Stuttgart (Schweizerbart).

GOTTFRIED, M., PAULI, H. & GRABHERR, G. – 1994 – Die Alpen im „Treibhaus": Nachweise für das erwärmungsbedingte Höhersteigen der alpinen und nivalen Vegetation. – Jahrb. d. Vereins z. Schutz d. Bergwelt *59*, 13–27.

GRABHERR, G. – 1987 – Tourismusinduzierte Störungen, Belastbarkeit und Regenerationsfähigkeit der Vegetation in der alpinen Stufe. – Veröff. österr. MaB-Programms *10*, 243–256. Innsbruck.

GRABHERR, G., MÄHR, E. & REISIGL, H. – 1978 – Nettoprimärproduktion und Reproduktion in einem Krummseggenrasen (Caricetum curvulae) der Ötztaler Alpen, Tirol. – Oecol. Plant. *13*, 227–251.

+GRADMANN, R. – 1898/1950 – Das Pflanzenleben der Schwäbischen Alb. – 1./4. Aufl., 1. Bd., 470 S., Stuttgart (Schwäb. Albverein).

GRAF, U. H. – 1996 – Zur Indikation von Bodennährstoffen in Streuwiesen. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich *127*, 148 S.

GRAY, A. J. & BENHAM, P. E. M. – 1990 – Spartina anglica – a research review. – ITE res. publ. *2*, 79 pp., London (HMO).

*GRIME, J. P. – 1979 – Plant Strategies and Vegetation Processes. – 222 pp., Chichester a.o. (Wiley).

GROSSE-BRAUCKMANN, G. – 1953 – Untersuchungen über die Ökologie, besonders den Wasserhaushalt von Ruderalgesellschaften. – Vegetatio *4*, 245–283.

GROSSE-BRAUCKMANN, G. – 1968 – Einige Ergebnisse einer vegetationskundlichen Auswertung botanischer Torfuntersuchungen, besonders im Hinblick auf Sukzessionsfragen. – Acta Bot. Neerl. *17*, 59–69.

GROSSE-BRAUCKMANN, G. – 1979 – Zur Deutung einiger Makrofossil-Vergesellschaftungen unter dem Gesichtspunkt der Torfbildung. – In: WILMANNS, O. & TÜXEN, R. (Red.): Werden und Vergehen von Pflanzengesellschaften (Ber. Symp. Intern. Vereinig. Veget.kd. 1978, Rinteln), 111–132, Vaduz (Cramer).

GROSSE-BRAUCKMANN, G. & DIERSSEN, K. – 1973 – Zur historischen und aktuellen Vegetation im Poggenpohlsmoor bei Dötlingen (Oldenburg). – Mittl. Flor.-soz. Arb. gem. N.F. *15/16*, 109–145.

GRUBB, P. J. – 1977 – The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. – Biol. Rev. *52*, 107–145.

GRUBB, P. J., GREEN, H. E. & MERRIFIELD, R. C. J. – 1969 – the ecology of chalk heath: its relevance to the calcicole-calcifuge and soil acidification problems. – J. Ecol. *57*, 175–212.

GRÜTTNER, A. – 1990 – Die Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexe der Moore des westlichen Bodenseegebietes. – Diss. Bot. *157*, 323 S. + Anh.

HAEUPLER, H. – 1970 – Vorschläge zur Abgrenzung der Vegetation im Rahmen der Mitteleuropakartierung. – Gött. Flor. Rundbr. *4*, 3–15.

HAEUPLER, H. – 1982 – Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation – Untersuchungen zum Diversitäts-Begriff. – Diss. Bot., 268 S.

*HAEUPLER, H. & SCHÖNFELDER, P. (Herausg.) unter Mitarbeit von SCHUHWERK, F. – 1988 – Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. – 768 S., Stuttgart (Ulmer).

HAHN, J., AEHNELT, E. et al. – 1971 – Uterus- und Ovarbefunde bei Kaninchen nach Fütterung mit Heu von ungedüngtem und intensiv gedüngtem Grünland. – Dt. Tierärztl. Wochenschr. *78*, 114–118.

HARD, G. – 1972 – Wald gegen Driesch. Das Vorrücken des Waldes auf Flächen junger „Sozialbrache". – Ber. Dt. Landeskd. *46*, 49–80.

*HARPER, J. L. – 1977 – Population Biology of Plants. – 892 pp., London a. o. (Academic Press).

HARTMANN, Karl M. & NEZADAL, W. – 1990 – Photocontrol of Weeds without Herbicides. – Naturwissenschaften *77*, 158–163.

DEN HARTOG, C. & SEGAL, S. – 1964 – A new classification of the water-plant communities. – Acta Bot. Neerl. *13*, 367–393.

HAWTHORN, W. R. & CAVERS, P. B. – 1976 – Population dynamics of the perennial herbs Plantago major L. and P. rugelii Decne. – J. Ecol. *64*, 511–527.

HEINKEN, T. – 1995 – Naturnahe Laub- und Nadelwälder grundwasserferner Standorte im niedersächsischen Tiefland: Gliederung, Standortsbedingungen, Dynamik. – Diss. Bot. *239*, 311 S. + Anh.

*HEITEFUSS, R. – 1987 – Pflanzenschutz. – 2. Aufl., 270 S., Stuttgart (Thieme).

HEJNÝ, S. – 1960 – Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in den slowakischen Tiefebenen (Donau- und Theißgebiet). – 490 S., Bratislava (Slowak. Akad. Wissensch.).

HELLMUTH, U. & SCHMIDT, W. – 1991 – Lead tolerance of annuals at roadsides. – In: ESSER, G. & OVERDIECK, D., LIETH-Festschrift: 459–471. Amsterdam (Elsevier).

HEMP, A. – 1995 – Die Dolomitkiefernwälder der Nördlichen Frankenalb. Entstehung, synsystematische Stellung und Bedeutung für den Naturschutz. – Bayreuther Forum Ökologie *22,* 150 S. + Anh.

HERBST, M. & Kappen, L. – 1993 – Die Rolle des Schilfes im standörtlichen Wasserhaushalt eines nordeutschen Sees. – Phytocoenologia *23,* 51–64.

HEUBLEIN, D. – 1983 – Räumliche Verteilung, Biotoppräferenzen und kleinräumige Wanderungen der epigäischen Spinnenfauna eines Wald-Wiesen-Ökotons, ein Beitrag zum Thema „Randeffekte". – Zool. Jb. *110,* 473–519.

HÖLZEL, N. – 1996 – Schneeheide-Kiefernwälder in den mittleren Nördlichen Kalkalpen. – Laufener Forsch.berichte *3*, 192 S. Laufen, Salzach.

HÖLZER, A. – 1977 – Vegetationskundliche und ökologische Untersuchungen im Blindensee-Moor bei Schonach (Mittlerer Schwarzwald) unter besonderer Berücksichtigung des Kationengehaltes. – Diss. Bot. *36*, 195 S.

HOLTMEIER, F. K. – 1974 – Geoökologische Beobachtungen und Studien an der subarktischen und alpinen Waldgrenze in vergleichender Sicht. – Erdwissensch. Forschung *VIII*, 130 S., Wiesbaden.

HOLTMEIER, F. K. – 1989 – Ökologie und Geographie der oberen Waldgrenze. – Ber. Reinh. Tüxen-Ges. *1,* 15–45.

HOLZNER, W. & NUMATA, M. – 1982 – Biology and ecology of weeds. – Reihe Geobotany *2*, 461 pp. The Hague a.o. (Junk).

+HORVAT, I., GLAVAC, V. & ELLENBERG, H. – 1974 – Vegetation Südosteuropas. – 768 S., Stuttgart (Fischer).

+HÜGIN, G. – 1962 – Wesen und Wandlung der Landschaft am Oberrhein. – Beitr. z. Landespflege *1*, 186–250.

HÜGIN, G. – 1981 – Die Auenwälder des südlichen Oberrheintals – ihre Veränderung und Gefährdung durch den Rheinausbau. – Landschaft u. Stadt *13*, 78–91.

HÜGIN, G. jr. – 1986 – Die Verbreitung von Amaranthus-Arten in der südlichen und mittleren Oberrheinebene sowie einigen angrenzenden Gebieten. – Phytocoenologia *14*, 289–379.

HÜPPE, J. & HOFMEISTER, H. – 1990 – Syntaxonomische Fassung und Übersicht über die Ackerunkrautgesellschaften der Bundesrepublik Deutschland. – Ber. Reinh. Tüxen-Ges. *2*, 61–82.

HUNDT, R. – 1996 – Zur Veränderung der Wiesenvegetation Mitteldeutschlands unter dem Einfluß einer starken Bewirtschaftungsintensität. – Ber. Reinh. Tüxen-Ges. *8,* 127–143.

HUTCHINSON, T. C. – 1967 – Lime-chlorosis at a factor in seedling establishment on calcareous soils. A comparative study of species from acidic and calcareous soils in their susceptibility to lime chlorosis. – New Phytol. *66*, 697–706.
JAHN, G. – 1977 – Die Fichtenwaldgesellschaften in Europa. – In: SCHMIDT-VOGT, H.: Die Fichte I, 468–560. Hamburg, Berlin (Parey).
JANIESCH, P. – 1981 – Ökophysiologische Untersuchungen an Carex-Arten aus Erlenbruchwäldern. – Habilitationsschr. Münster i. W., 123 S.
JANSSEN, C. – 1986 – Ökologische Untersuchungen an Binnensalzstellen in Südostniedersachsen. – Phytocoenologia *14*, 109–142.
JECKEL, G. – 1984 – Syntaxonomische Gliederung, Verbreitung und Lebensbedingungen nordwestdeutscher Sandtrockenrasen (Sedo-Scleranthetea). – Phytocoenologia *12*, 9–153.
JENSEN, U. – 1961 – Die Vegetation des Sonnenberger Moores im Oberharz und ihre ökologischen Bedingungen. – Naturschutz u. Landschaftpflege Niedersachsen *1*, 73. S.
JENSEN, U. – 1987/90 – Die Moore des Hochharzes. – Allg. Teil: Naturschutz u. Landschaftspflege Niedersachsen *15*, 93 S. Spez. Teil: Ibid *23*, 116 S.
KANDLER, O. – 1994 – Vierzehn Jahre Waldschadensdiskussion. Szenarien und Fakten. – Naturwiss. Rundschau *47*, 419–430.
KAPFER, A. – 1988 – Versuche zur Renaturierung gedüngten Feuchtgrünlandes – Aushagerung und Vegetationsentwicklung. – Diss. Bot. *120*, 153 S. + Anh.
KAPPEN, L. & LANGE, O. L. – 1972 – Die Kälteresistenz einiger Makrolichenen. – Flora *161*, 1–29.
KELLER, T. – 1971 – Die Bedeutung des Waldes für den Umweltschutz. – Schweiz. Z. Forstwes. *122*, 600–615.
KIENAST, D. – 1978 – Die spontane Vegetation der Stadt Kassel in Abhängigkeit von bau- und stadtstrukturellen Quartierstypen. – Urbs et Regio *10*, 411 S., Kassel.
KISTENEICH, S. – 1993 – Die auenbegleitenden Schwarzerlen- und Stieleichen-Hainbuchenwälder des Bergischen Landes. – Diss. Bot. *209*, 293 S. + Anh.
*KLAPP, E. – 1965 – Grünlandvegetation und Standort nach Beispielen aus West-, Mittel- und Süddeutschland. – 384 S., Berlin, Hamburg (Parey).
*KLAPP, E. – 1971 – Wiesen und Weiden. Eine Grünlandlehre. – 670 S., Berlin, Hamburg (Parey).
KLÖTZLI, F. – 1965 – Qualität und Quantität der Rehäsung in Wald- und Grünlandgesellschaften des nördlichen Schweizer Mittellandes. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich *38*, 1–186.
KLÖTZLI, F. – 1969 – Zur Ökologie nordschweizerischer Bruchwälder. – Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich *39*, 56–123.
*KLÖTZLI, F. – 1989 – Ökosysteme – Aufbau, Funktionen, Störungen. – 2. Aufl., 464 S., Stuttgart (Fischer).
KLÖTZLI, F. & GRÜNIG, A. – 1976 – Seeufervegetation als Bioindikator. – Daten u. Dokumente z. Umweltschutz *19*, 109–131.
KNAPP, H.-D. – 1990 – Die Seelnsdorfer Heide bei Brandenburg – eine landschaftsgeschichtlich-geobotanische Studie, mit Karte. – Gleditschia *18*, 37–63, 285-307.
+KOCH, W. & HURLE, K. – 1978 – Grundlagen der Unkrautbekämpfung. – 207 S., Stuttgart (Ulmer).
KÖNIG, D. – 1948 – Spartina townsendii an der Westküste von Schleswig-Holstein. – Planta *36*, 37–70.
KÖNIG, D. – 1960 – Beiträge zur Kenntnis der deutschen Salicornien. – Mitt. Flor.-soz. Arb.gem. N. F. *8*, 5–58.

Köppler, D. & Schwabe, A. – 1996 – Typisierung und landschaftsökologische Gliederung Süd- und West-exponierter Jura-„Steppenheiden" mit Hilfe von Vegetationskomplexen. – Ber. Reinh. Tüxen-Ges. *8*, 159–192.

Körber-Grohne, U. – 1967 – Geobotanische Untersuchungen auf der Feddersen Wierde. – 2. Bd., 357 S. + Tafelbd., Wiesbaden (Steiner).

Körber-Grohne, U. et al. – 1983 – Flora und Fauna im Ostkastell von Welzheim. – 149 S., Stuttgart (Theiss).

Körber-Grohne, U. – 1990 – Gramineen und Gründlandvegetationen vom Neolithikum bis zum Mittelalter in Mitteleuropa. – Bibl. Bot. *139*, 1–105.

Körber-Grohne, U. – 1992 – Studies in salt marsh vegetation and their relevance to the reconstruction of prehistoric plant communities. – Rev. Palaeobot. a. Palynology *73*, 167–180.

Körner, C. – 1980 – Zur anthropogenen Belastbarkeit der alpinen Vegetation. – Verhdl. Ges. Ökol. *VIII*, 451–461.

Körner, C., Neumayer, M., Pelaez Menendez-Riedl, S. & Smeets-Scheel, A. – 1989 – Functional Morphology of Mountain Plants. – Flora *182*, 353–383.

Kohler, A. – 1976 – Makrophytische Wasserpflanzen als Bioindikatoren für Belastungen von Fließgewässer-Ökosystemen. – Verhdl. Ges. Ökol. Wien 1975, 255–276.

Kohler, A. & Schiele, S. – 1985 – Veränderungen von Flora und Vegetation in den kalkreichen Fließgewässern der Friedberger Au (bei Augsburg) von 1972 bis 1982 unter veränderten Belastungsbedingungen. – Arch. Hydrobiol. *103*, 137–199.

Kollmann, J. – 1994 – Ausbreitungsökologie endozoochorer Gehölzarten. – Veröff. PAÖ *9*, 212 S., Karlsruhe (LfU).

Kollmann, J. & Schill, H.-P. – 1996 – Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by Quercus petraea and Corylus avellana. – Vegetatio *125*, 193–205.

Kollmann, J. & Staub, F. – 1995 – Entwicklung von Magerrasen im Kaiserstuhl nach Entbuschung. – Z. Ökologie u. Naturschutz *4*, 87–103.

Kornaś, J. – 1988 – Speirochore Ackerwildkräuter: von ökologischer Spezialisierung zum Aussterben. – Flora 180, 83–91.

Korneck, D. – 1974 – Xerothermvegetation in Rheinland-Pfalz und Nachbargebieten. – Schriftenr. Veget.kd. 7, 196 S. + Anh.

Korneck, D. & Sukopp, H. – 1988 – Rote Liste der in der Bundesrepublik Deutschland ausgestorbenen, verschollenen und gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen und ihre Auswertung für den Arten- und Biotopschutz. – Schriftenr. Veget.kd. 19, 210 S.

Korotkov, K. O., Morozova, O. V. & Belonovskaja, E. A. – 1991 – The USSR Vegetation Syntaxa Prodomus. – 346 pp., Moscow (Vilchek).

Kowarik, I. – 1988 – Zum menschlichen Einfluß auf Flora und Vegetation. Theoretische Konzepte und ein Quantifizierungsansatz am Beispiel von Berlin (West). – Landsch.entwickl. u. Umweltforsch. 56, 280 S. (TU Berlin).

Kozlowski, Th. T., Kramer, P. J. & Pallardy, S. G. – 1990 – The Physiological Ecology of Woody Plants. – 697 pp. San Diego a. o. (Academic Press).

Kratochwil, A. – 1984 – Pflanzengesellschaften und Blütenbesucher-Gemeinschaften – biozönologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (Mesobrometum) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland). – Phytocoenologia 11, 455–669.

Kratochwil, A. – 1989 – Biozönotische Umschichtungen im Grünland durch Düngung. – Norddt. Naturschutzakad., NNA-Berichte 2/1, 1989, 46–58.

Kratochwil, A. – 1991 – Die Stellung der Biozönologie in der Biologie, ihre Teildisziplinen und ihre methodischen Ansätze. – Beih. 2, Ges. f. Ökologie, 9–44.

KRATOCHWIL, A. & ASSMANN, T. – 1996 – Biozönotische Konnexe im Vegetationsmosaik nordwestdeutscher Hudelandschaften. – Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. 8, 237–282.
KRAUSCH, H.-D. – 1961 – Die kontinentalen Steppenrasen (Festucetalia valesiacae) in Brandenburg. – Feddes Repert. Beih. 139, 167–227.
KRAUSCH, H.-D. – 1968 – Die Sandtrockenrasen (Sedo-Scleranthetea) in Brandenburg. – Mitt. Flor.-soz. Arb.gem. N. F. *13*, 71–100.
KRAUSCH, H.-D. – 1969 – Über die Bezeichnung „Heide" und ihre Verwendung in der Vegetationskunde. – Mitt. Flor.-soz. Arb.gem. N. F. *14*, 435–457.
KRAUSE, A. – 1982 – Flußufer-Vegetationszonierung und gewässerkundliche Statistik. – Natur u. Landschaft *57*, 341–344.
KRAUSE, W. – 1958 – Andere Bodenspezialisten. – In: Hb. Pfl.phys. *4*, 755–806, Berlin, Göttingen, Heidelberg (Springer).
KRAUSE, W. – 1969 – Zur Characeenvegetation der Oberrheinebene. – Arch. Hydrobiol. Suppl. *35*, 202–253.
KRAUSE, W. – 1979 – Das Wiederauftauchen aussterbender Pflanzen und Pflanzengesellschaften auf anthropogenen Standorten. – In: WILMANNS, O. & TÜXEN, R. (Red.): Werden und Vergehen von Pflanzengesellschaften (Ber. Symp. Intern. Vereinig. Veget.kd. 1978, Rinteln), 315–326, Vaduz (Cramer).
KRAUSS, M. – 1992 – Röhrichtrückgang an der Berliner Havel – Ursachen, Gegenmaßnahmen und Sanierungserfolg. – Natur u. Landschaft *67*, 287–291. (Praxisorientierter: LÖLF-Mitt. 1993, H. *2*, 38–46.)
KRETZSCHMAR, F. – 1992 – Die Wiesengesellschaften des Mittleren Schwarzwaldes: Standort – Nutzung – Naturschutz. – Diss. Bot. *189*, 146 S. + Anh.
*KRIEG, A. & FRANZ, J. M. – 1989 – Lehrbuch der Schädlingsbekämpfung. – 302 S., Berlin, Hamburg (Parey).
*KUBIENA, W. L. – 1953 – Bestimmungsbuch und Systematik der Böden Europas. – 338 S., Stuttgart (Enke).
KÜPPERS, M. – 1987 – Hecken – ein Modellfall für die Partnerschaft von Physiologie und Morphologie bei der pflanzlichen Produktion in Konkurrenzsituationen. – Naturwissenschaften *74*, 536–547.
+KUHN, J. – 1988 – Die Vegetation des Schmiechener Sees und deren Nutzung durch Rohrammer (Emberiza schoeniclus) und Teichrohrsänger (Acrocephalus scirpaceus) im Bruthabitat. – Diplomarb. Fak. Biologie Univ. Freiburg i. Br.; vegetationskdl. Teil publ. in Jh. Ges. Naturkd. Württemberg *144*, 69–118, 1989.
KUHN, J. – 1993 – Naturschutzprobleme einer Wildflußlandschaft: Anmerkungen zur „Teilrückleitung der oberen Isar" (Oberbayern). – Natur u. Landschaft *68*, 449–454.
KUHN, U. – 1984 – Die Bedeutung des Pflanzenwasserhaushaltes für Koexistenz und Artenreichtum von Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion). – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich *83*, 118 S.
KUTSCHERA, L. – 1960 – Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen. – 574 S., Frankfurt/M. (DLG-Verlag).
LACHE, D. W. – 1974 – Umweltbedingungen von Binnendünen- und Heidegesellschaften im Nordwesten Mitteleuropas. – Scripta Geobot. *11*, 96 S.
LANG, G. – 1967 – Die Ufervegetation des westlichen Bodensees. – Arch. Hydrobiol. Suppl. *32*, 437–574.
LANG, G. – 1968 – Vegetationsveränderungen am Bodenseeufer in den letzten hundert Jahren. – Schrift. Ver. Geschichte d. Bodensees u. s. Umgeb. *86*, 295–319.
+LANG, G. – 1973/90 – Die Vegetation des westlichen Bodenseegebietes. – Reihe Pflanzensoziologie *17*, 1. Aufl., 451 S.; 2. Aufl. als Nachdruck mit Anh., 462 S., Jena (Fischer).

*Lang, G. – 1994 – Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. – 462 S. Jena u. a. (Fischer).
Lange, O. L. – 1953 – Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. – Flora *140*, 39–97.
Larcher, W. – 1977 – Produktivität und Überlebensstrategien von Pflanzen und Pflanzenbeständen im Hochgebirge. – Sitz.ber. Österr. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl. Abt. I, *186*, 373–386.
Larcher, W. – 1980 – Klimastreß im Gebirge – Adaptationstraining und Selektionsfilter für Pflanzen. – Rhein.-Westf. Akad. Wiss., Vorträge N *291*, 49–88.
*Larcher, W. – 1984 – Ökologie der Pflanzen. – 4. Aufl., 399 S., Stuttgart (Ulmer).
Larcher, W. – 1994a – Hochgebirge: An den Grenzen des Wachstums. – In: Morawetz, W. (Herausg.): Ökologische Grundwerte in Österreich, 304–343. Wien.
*Larcher, W. – 1994b – Ökophysiologie der Pflanzen. – 394 S., Stuttgart (Ulmer). (Wird als 5. Aufl. der bisherigen „Ökologie der Pflanzen" geführt.)
van Leeuwen, C. G. – 1966 – A Relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. – Wentia *15*, 25–46.
Leibundgut, H. – 1982 – Europäische Urwälder der Bergstufe. – 306 S., Bern, Stuttgart (Haupt).
*Leibundgut, H. – 1984 – Waldpflege. – 3. Aufl., 314 S., Bern, Stuttgart (Haupt).
*Leibundgut, H. – 1985 – Der Wald in der Kulturlandschaft. – 205 S., Bern, Stuttgart (Haupt).
*Lerch, G. – 1991 – Pflanzenökologie. – 535 S., Berlin (Akademie Verlag).
Leuschner, C. – 1994 – Walddynamik auf Sandböden in der Lüneburger Heide (NW-Deutschland). – Phytocoenologia *22*, 289–324.
Linsenmair, K. E. – 1994 – Biologische Vielfalt und ökologische Stabilität. – In: Markl, H. et al. (Herausg.): Wissenschaft in der globalen Herausforderung (Verhdl. Ges. Deutscher Naturf. u. Ärzte; 118. Versamml.), 267–295. Stuttgart (Wiss. Verlagsges.)
Little, L. R. & Maun, M. A. – 1996 – The „Ammophila problem" revisited: a role for mycorrhizal fungi. – J. Ecol. *84*, 1–7.
*Lötschert, W. – 1969 – Pflanzen an Grenzstandorten. – 167 S., Stuttgart (Fischer).
Lohmeyer, W. – 1975 – Über flußbegleitende nitrophile Hochstaudenfluren am Mittel- und Niederrhein. – Schriftenr. Veget.kd. *8*, 79–98.
Lohmeyer, W. & Krause, A. – 1975 – Über die Auswirkungen des Gehölzbewuchses an kleinen Wasserläufen des Münsterlandes auf die Vegetation im Wasser und an den Böschungen im Hinblick auf die Unterhaltung der Gewässer. – Schriftenr. Veget.kd. *9*, 105 S.
Lohmeyer, W. & Sukopp, H. – 1992 – Agriophyten in der Vegetation Mitteleuropas. – Schriftenr. Veget.kd. *25*, 185 S.
Ludemann, Th. – 1992 – Im Zweribach – Vom nacheiszeitlichen Urwald zum „Urwald von morgen". – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. *63*, 268 S.
Lüdge, W. – 1971 – Der Einfluß von Laubholzunterbau auf die Schädlingsdichte in den Kiefernbeständen der Schwetzinger Hardt. – Allg. Forst- u. Jagdztg. *142*, 173–178.
Lunau, K. & Rupp, L. – 1988 – Auswirkungen des Abflämmens von Weinbergböschungen im Kaiserstuhl auf die Fauna. – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. *63*, 69–116.
Lux, H. – 1964 – Die biologischen Grundlagen der Strandhaferpflanzung und Silbergrasansaat im Dünenbau. – Angew. Pfl.soz. *20*, 5–53. Stolzenau/W.
*Mägdefrau, K. – 1968 – Paläobiologie der Pflanzen. – 4. Aufl., 549 S., Jena (Fischer).

MAHN, E.-G. – 1965 – Vegetationsaufbau und Standortsverhältnisse der kontinental beeinflußten Xerothermrasengesellschaften Mitteldeutschlands. – Abh. sächs. Akad. Wiss., math.-nat. Kl. *49*, 138 S.

MAHN, E.-G. – 1973 – Zum Einfluß von Herbiziden auf Agro-Ökosysteme. – In: SCHUBERT, R., HILBIG, W. & MAHN, E.-G. (Herausg.): Probleme der Agrogeobotanik, 131–138. Jena.

*MAI, D. H. – 1993 – Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. – 691 S., Jena u. a. (Fischer).

MARSTALLER, R. – 1970 – Die natürlichen Saumgesellschaften des Verbandes Geranion sanguinei der Muschelkalkgebiete Mittelthüringens. – Feddes Repert. *81*, 437–455.

MATTES, H. – 1982 – Die Lebensgemeinschaft von Tannenhäher und Arve. – Ber. Eidgen. Anstalt forstl. Versuchswes. *241*, 3–74.

MATTES, H. – 1988 – Untersuchungen zur Ökologie und Biographie der Vogelgemeinschaften des Lärchen-Arvenwaldes im Engadin. – Münstersche Geograph. Arb. *30*, 138 S.

MATUSZKIEWICZ, W. & A. – 1985 – Zur Syntaxonomie der Eichen-Hainbuchenwälder in Polen. – Tuexenia *5*, 473–489.

MAYER, H. – 1974 – Wälder des Ostalpenraumes. – 344 S., Stuttgart (Fischer).

*MAYER, H. – 1992 – Waldbau auf soziologisch-ökologischer Grundlage. – 4. Aufl., 522 S., Stuttgart (Fischer).

*MAYER, H. & OTT, E. – 1991 – Gebirgswaldbau – Schutzwaldpflege. – 2. Aufl., 587 S., Stuttgart, New York (Fischer).

MCINTOSH, R. P. (ed.) – 1978 – Phytosociology. – Benchmark Papers in Ecology, Vol. *6*, 388 pp., Stroudsburg/Pennsylv.

MCROY, C. P. & HELFFERICH, (eds.) – 1977 – Seagrass Ecosystems. – Reihe Marine Science *4*, 314 pp., New York, Basel (Dekker).

MEISEL, K. – 1970 – Über die Artenverbindungen der Weiden im nordwestdeutschen Flachland. – Schriftenr. Veget.kd. *5*, 45–56.

MEISEL, K. & VON HÜBSCHMANN, A. – 1976 – Veränderungen der Acker- und Grünlandvegetation im nordwestdeutschen Flachland in jüngerer Zeit. – Schriftenr. Veget.kd. *10*, 109–124.

MEISEL-JAHN, S. – 1955 – Die Kiefern-Forstgesellschaften des nordwestdeutschen Flachlandes. – Angew. Pfl.soziol. *11*, 126 S., Stolzenau/W.

MELZER, A. – 1976 – Makrophytische Wasserpflanzen als Indikatoren des Gewässerzustandes oberbayerischer Seen. – Diss. Bot. *34*, 195 S.

MELZER, A., HARLACHER, R. & VOGT, E. – 1987 – Verbreitung und Ökologie makrophytischer Wasserpflanzen in 50 bayerischen Seen. – Beih. *6*, Ber. Akad. Naturschutz Landschaftspflege Laufen, 4–144.

*MENGEL, K. – 1991 – Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. – 7. Aufl., 466 S., Stuttgart (Fischer).

*MEUSEL, H. & JÄGER, E. (Herausg.) – 1965/78/92 – Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. – 6 Bd., Jena (Fischer).

MEYER, F. H. – 1959 – Untersuchungen über die Aktivität der Mikroorganismen in Mull, Moder und Rohhumus. – Arch. Mikrob. *33*, 149–169.

MICHAELIS, H. – 1987 – Strukturveränderungen der Wattenfauna am Beispiel des Jadebusens. – In: Niedersächs. Umweltministerium (Herausg.): Umweltvorsorge Nordsee. Belastungen, Gütesituation, Maßnahmen, S. 151–161, Hannover.

*MITSCHERLICH, G. – 1970/71/75 – Wald, Wachstum und Umwelt. – 3 Bd., Frankfurt/M. (Sauerländer).

Miyawaki, A. – 1975 – Entwicklung der Umweltschutz-Pflanzungen und -Ansaaten in Japan. – In: Schmidt, W. (Red.): Sukzessionsforschung (Ber. Symp. Intern. Vereinig. Veget.kd. 1973, Rinteln), 237–254, Vaduz (Cramer).
Miyawaki, A. & Fujiwara, K. – 1975 – Ein Versuch zur Kartierung des Natürlichkeitsgrades der Vegetation und Anwendungsmöglichkeit dieser Karte für den Umwelt- und Naturschutz am Beispiel der Stadt Fujisawa. – Phytocoenologia *2*, 430–437.
Moor, M. – 1936 – Zur Soziologie der Isoetetalia. – Beitr. geobot. Landesaufn. d. Schweiz *20*, 148 S.
+Moor, M. – 1958 – Pflanzengesellschaften schweizerischer Flußauen. – Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswes. *34*, 221–360.
Moor, M. – 1972 – Versuch einer soziologisch-systematischen Gliederung des Carici-Fagetum. – Vegetatio *24*, 31–70.
Moor, M. – 1978 – Die Klasse der Eschen-Buchenwälder (Fraxino-Fagetea). – Phytocoenologia *4*, 433–445.
Moser, W., Brozska, W., Zachhuber, K. & Larcher, W. – 1977 – Ergebnisse des IBP-Projekts „Hoher Nebelkogel 3184 m". – Sitzungsber. Österr. Akad. Wissensch. Math.-nat. Kl. Abt. I, *186*, 386–419.
Mucina, L., Grabherr, G. et al. – 1993 – Die Pflanzengesellschaften Österreichs. – 3 Bd., zus. 1454 S., Jena u. a. (Fischer).
von Müller, A. – 1956 – Über die Bodenwasser-Bewegung unter einigen Grünland-Gesellschaften des mittleren Wesertales und seiner Randgebiete. – Angew. Pfl.soziol. *12*, 85 S., Stolzenau/W.
Müller, H.J. (Herausg.) – 1991 – Ökologie. – 2. Aufl. UTB 1318. 415 S., Jena (Fischer).
Müller, N. – 1991a – Veränderungen alpiner Wildflußlandschaften in Mitteleuropa unter dem Einfluß des Menschen. – Augsburger Ökolog. Schriften *2*, 9–30.
Müller, N. – 1991b – Auenvegetation des Lech bei Augsburg und ihre Veränderungen infolge von Flußbaumaßnahmen. – Ibid., 79–108.
Müller, Th. – 1962 – Die Saumgesellschaften der Klasse Trifolio-Geranietea sanguinei. – Mitt. Flor.soz. Arb.gem. N. F. *9*, 65–140.
Müller, Th. – 1980 – Der Scheidenkronwicken-Föhrenwald (Coronillo-Pinetum) und der Geißklee-Föhrenwald (Cytiso-Pinetum) auf der Schwäbischen Alb. – Phytocoenologia *7*, 392–412.
Müller, Th. & Görs, S. – 1969 – Halbruderale Trocken- und Halbtrockenrasen. – Vegetatio *18*, 203–221.
*Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. – 1974 – Aims and Methods of Vegetation Ecology. – 547 pp., New York (Wiley).
*Müller-Schneider, P. – 1977 – Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich *61*, 226 S., 2. Aufl.
Müller-Stoll, W. – 1947 – Der Einfluß der Ernährung auf die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen. – Planta *35*, 225–251.
Murmann-Kristen, L. – 1987 – Das Vegetationsmosaik im Nordschwarzwald. – Diss. Bot. *104*, 209 S.
Neuhäuslová, Z. & Neuhäusl, R. – 1986 – RNDr. Emilie Balátová, Csc.-60 let. – Preslia *58*, 279–284.
Neuhaus, D. et al. – 1993 – Investigation on the genetic diversity of Phragmites stands using genomic fingerprinting. – Aq. Bot. *45*, 357–364.
*Nitsche, S. & Nitsche, L. – 1994 – Extensive Grünlandnutzung. – 247 S. Reihe: Praktischer Naturschutz. Radebeul (Neumann).
Oberdorfer, E. – 1931 – Die postglaziale Klima- und Vegetationsgeschichte des Schluchsees (Schwarzwald). – Ver. Naturforsch. Ges. Freiburg/Br. *31*, 1–85.

+Oberdorfer, E. – 1950 – Beitrag zur Vegetationskunde des Allgäu. – Beitr. naturkdl. Forsch. SWDeutschl. *9*, 29–98.
+Oberdorfer, E. – 1957 – Süddeutsche Pflanzengesellschaften. – Reihe Pflanzensoziologie *10*, 564 S., Jena (Fischer).
Oberdorfer, E. – 1975 – Die Mauerfugen-Vegetation Siziliens. – Phytocoenologia *2*, 146–153.
+Oberdorfer, E. (Herausg.) – 1977/78/83/92 – Süddeutsche Pflanzengesellschaften – 2. Aufl. Teil I, 331 S., Teil II, 311 S., Teil III, 455 S., Teil IV, 282 + 580 S., Jena (Fischer).
Oberdorfer, E. – 1983 – Einige Bemerkungen zu Vegetationsstrukturen im östlichen Nordamerika, in Oahu (Hawaii) und Mitteljapan.-Andrias *2*, 53–63.
Oberdorfer, E. – 1984 – Zur Synsystematik artenreicher Buchenwälder, insbesondere im praealpinen Nordsaum der Alpen. – Phytocoenologia *12*, 539–562.
*Oberdorfer, E. – 1994 – Pflanzensoziologische Exkursionsflora. – 7. Aufl., 1050 S., Stuttgart (Ulmer).
Ohba, T. – 1974 – Vergleichende Studien über die alpine Vegetation Japans 1. Carici rupestris-Kobresietea bellardii. – Phytocoenologia *1*, 339–401.
Ohba, T., Miyawaki, A. & Tüxen, R. – 1973 – Pflanzengesellschaften der japanischen Dünen-Küsten. – Vegetatio *26*, 3–143.
*Opitz v. Boberfeld, W. – 1994 – Grünlandlehre. – 336 S., Stuttgart (Ulmer).
*Osche, G. – 1981 – Ökologie. – 9. Aufl., 142 S., Freiburg u. a. (Herder).
Ostendorp, W. – 1987 – Die Auswirkungen von Mahd und Brand auf die Ufer-Schilfbestände des Bodensee-Untersees. – Natur u. Landschaft *62*, 99–102.
Ostendorp, W. – 1990 – Die Ursachen des Röhrichtrückgangs am Bodensee-Untersee. – Carolinea *45*, 85–102.
Ostendorp, W. – 1993 – Schilf als Lebensraum. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. *68*, 173–280.
Otte, A. – 1990 – Die Entwicklung von Ackerwildkraut-Gesellschaften auf Böden mit guter Ertragsfähigkeit nach dem Aussetzen von Unkrautregulierungsmaßnahmen. – Phytocoenologia *19*, 43–92.
*Overbeck, F. – 1975 – Botanisch-geologische Moorkunde unter besonderer Berücksichtigung der Moore Nordwestdeutschlands als Quellen zur Vegetations-, Klima- und Siedlungsgeschichte. – 719 S., Neumünster (Wachholtz).
Passarge, H. – 1984 – Montane Frischwiesensäume. – Tuexenia *4*, 181–194.
Passarge, H. – 1994 – Azidophile Waldsaum-Gesellschaften (Melampyro-Holcetea mollis) im europäischen Raum. – Tuexenia *14*, 83–111.
Pedersen, O. & Sand-Jensen, K. – 1993 – Water transport in submerged macrophytes. – Aq. Bot. *44*, 385–406.
Pfadenhauer, J. – 1989 – Gedanken zur Pflege und Bewirtschaftung voralpiner Streuwiesen aus vegetationskundlicher Sicht. – Schriftenr. Bayer. Landesamt f. Umweltschutz *95*, 25–42.
*Pfadenhauer, J. – 1993 – Vegetationsökologie – ein Skriptum –. – 301 S. Eching (IHW-Verlag).
Pfadenhauer, J. & Maas, D. – 1987 – Samenpotential in Niedermoorböden des Alpenvorlandes bei Grünlandnutzung unterschiedlicher Intensität. – Flora *179*, 85–97.
Philippi, G. – 1970 – Die Kiefernwälder der Schwetzinger Hardt (nordbadische Oberrheinebene). – Veröff. Landesst. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. *38*, 46–92.

Philippi, G. – 1971 – Sandfluren, Steppenrasen und Saumgesellschaften der Schwetzinger Hardt. – Veröff. Landesst. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. *39*, 67–128.

Pieterse, A. H. & Murphy, K. J. – 1990 – Aquatic Weeds. The Ecology and Management of Nuisance Aquatic Vegetation. – 593 pp., Oxford (University Press).

Pietsch, R. – 1968 – Der künstliche Standort und der Pflanzenbestand der Fußballplätze. – In: Tüxen, R. (Herausg.): Pflanzensoziologie und Landschaftsökologie (Ber. Symp. Intern. Vereinig. Veget.kd. 1963, Stolzenau/W.), 336–347. Den Haag (Junk).

Pietsch, W. – 1973 – Beitrag zur Gliederung der europäischen Zwergbinsengesellschaften (Isoeto-Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx. 1943). – Vegetatio *28*, 401–438.

Pietsch, W. – 1977 – Beitrag zur Soziologie und Ökologie der europäischen Littorelletea- und Utricularietea-Gesellschaften. – Feddes Repert. *88*, 141–245.

Pietsch, W. – 1987 – Zur Vegetation der Charetea-Gesellschaften der Mitteleuropäischen Tiefebene. – Studia phytologica Pécs (Horvát-Festschrift), 69–86.

Plachter, H. & Reich, M. – 1989 – Mauern und Zäune als Lebensräume für Tiere. – Laufener Seminarbeitr. *2/88*, Dorfökologie, 77–102.

Popay, A. I. & Roberts, E. H. – 1970 – Ecology of Capsella bursa-pastoris (L.) Med. and Senecio vulgaris L. in relation to germination behaviour. – J. Ecol. *58*, 123–140.

Poschlod, P. – 1993 – „Underground floristics" – keimfähige Diasporen im Boden als Beitrag zum floristischen Inventar einer Landschaft am Beispiel der Teichbodenflora. – Natur u. Landschaft *68*, 155–159.

Pott, R. – 1980 – Die Wasser- und Sumpfvegetation eutropher Gewässer in der Westfälischen Bucht. – Pflanzensoziologische und hydrochemische Untersuchungen. – Abh. Landesmus. Naturk. Münster i. Westf. *42*, 156 S.

Pott, R. – 1981 – Der Einfluß der Niederholzwirtschaft auf die Physiognomie und die floristisch-soziologische Struktur von Kalkbuchenwäldern. – Tuexenia *1*, 233–242.

Pott, R. – 1983 – Die Vegetationsabfolgen unterschiedlicher Gewässertypen Nordwestdeutschlands und ihre Abhängigkeit vom Nährstoffgehalt des Wassers. – Phytocoenologia *11*, 407–430.

Pott, R. – 1985 – Vegetationsgeschichtliche und pflanzensoziologische Untersuchungen zur Niederwaldwirtschaft in Westfalen. – Abh. Westfäl. Mus. Naturkunde *47*, 75 S. + Anh.

Pott, R. – 1988 – Extensive anthropogene Vegetationsveränderungen und deren pollenanalytischer Nachweis. – Flora *160*, 153–160.

*Pott, R. – 1995a – Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. – UTB Große Reihe. 2. Aufl., 622 S., Stuttgart (Ulmer).

Pott, R. – 1995b – Farbatlas Nordseeküste und Nordseeinseln. – 288 S., Stuttgart (Ulmer).

Pott, R. – 1996 – Biotoptypen. – 448 S., Stuttgart (Ulmer).

+Pott, R. & Hüppe, J. – 1991 – Die Hudelandschaften Nordwestdeutschlands. – 313 S., Münster (Westfäl. Museum f. Naturkd.).

Preising, E. – 1956 – Erläuterungen zur Karte der natürlichen Vegetation der Umgebung von Göttingen. Mit Karte 1:25 000. – Angew. Pfl.soz. *13*, 43–55. Stolzenau/W.

Quinger, B., Bräu, M. & Kornprobst, M. – 1994 – Lebensraumtyp Kalkmagerrasen. – 2 Teilbände der Reihe: Landschaftspflegekonzept Bayern, 581 S., München (StMLU & ANL, Herausg.).

Raabe, E.-W. – 1965 – Sukzessionsstudien an Salzrasen. – Die Heimat *72*, 3–7.

Rabeler, W. – 1965 – Die Tiergesellschaften. (Mit Lohmeyer, W.: Aufbau und Gliederung der mesophilen Laubmischwälder im mittleren und oberen Wesergebiet und

ihre Tiergesellschaften.) – In: TÜXEN, R. (Herausg.): Biosoziologie (Ber. Symp. Intern. Vereinig. Veget.kd. 1960, Stolzenau/W.), 238–257. Den Haag (Junk).
*RABOTNOV, T. A. – 1995 – Phytozönologie. – Aus dem Russischen übers. v. Netschajev, A., 243 S., Stuttgart (Ulmer).
RACKHAM, O. – 1980 – Ancient woodlands, its history, vegetation and uses in England. – 402 pp., London (Arnold).
DER RAT VON SACHVERSTÄNDIGEN FÜR UMWELTFRAGEN – 1980 – Umweltprobleme der Nordsee, Sondergutachten. – 503 S., Stuttgart, Mainz (Kohlhammer).
*DER RAT VON SACHVERSTÄNDIGEN FÜR UMWELTFRAGEN – 1985 – Umweltprobleme der Landwirtschaft. Sondergutachten. – 423 S., Stuttgart, Mainz (Kohlhammer).
REHDER, H. – 1970 – Zur Ökologie, insbesondere Stickstoffversorgung subalpiner und alpiner Pflanzengesellschaften im Naturschutzgebiet Schachen (Wettersteingebirge). – Diss. Bot. *6*, 70 S.
REICHELT, G. – 1983 – Untersuchungen zum Nadelbaumsterben in der Region Schwarzwald – Baar – Heuberg. – Allg. Forst- u. Jagdztg. *154*, 66–75.
REICHLE, D. (ed.) – 1970 – Analysis of Temperate Deciduous Forest Ecosystems. – Ecol. Studies *1*, 304 pp., Berlin, Heidelberg, New York (Springer).
REIF, A. & AULIG, G. – 1993 – Künstliche Neupflanzung naturnaher Hecken. – Naturschutz u. Landsch.planung *25*, 85–93.
*REISCH, J. – 1974 – Waldschutz und Umwelt. – 568 S., Berlin, Heidelberg, New York (Springer).
REISE, K. – 1990 – Historische Veränderungen in der Ökologie des Wattenmeeres. – Vorträge Rhein.-Westfäl. Akad. d. Wissensch. *382*, 35–55. Opladen (Westdt. Verlag).
*REISIGL, H. & KELLER, R. – 1994 – Alpenpflanzen im Lebensraum. – 2. Aufl. 149 S., Stuttgart (Fischer).
*REMMERT, H. – 1992 – Ökologie. Ein Lehrbuch. – 5. Aufl., 363 S., Berlin, Heidelberg, New York (Springer).
REMMERT, H. (ed.) – 1991 – The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems. – Ecol. Studies *85*, 168 pp., Berlin, Heidelberg, New York (Springer).
REMY, D. – 1994 – Standorte und Standortfaktoren einiger Gesellschaften des Ranunculion fluitantis. – Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. *6*. 41–59.
RICHARD, J.-L. – 1972 – La Végétation des Crêtes rocheuses du Jura. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. *82*, 68–112.
RICHARD, J.-L. – 1973 – Dynamique de la végétation au bord du grand glacier d'Aletsch (Alpes suisses). – Ber. Schweiz. Bot. Ges. *83*, 159–174.
RIECKEN, U., RIES, U. & SSYMANK, A. – 1994 – Rote Liste der gefährdeten Biotoptypen der Bundesrepublik Deutschland. – Schriftenr. Landschaftspfl. u. Naturschutz *41*, 184 S. Greven (Kilda).
*VON ROCHOW, M. – 1951 – Die Pflanzengesellschaften des Kaiserstuhls. – Reihe Pflanzensoziol. *8*, 140 S., Jena (Fischer).
RODWELL, J. S. (ed.) – 1991–95 – British Plant Communities. Vol. I–IV. – Cambridge a.o. (University Press).
ROOM, P. M., HARLEY, K. L. S., FORNO, I. W. & SANDS, D. P. A. – 1981 – Successful biological control of the floating weed Salvinia. – Nature *294*, 78–80.
ROSENTHAL, G. & MÜLLER, J. – 1988 – Wandel der Grünlandvegetation im mittleren Ostetal – Ein Vergleich 1952–1987. – Tuexenia *8*, 79–99.
ROTTER, M. & KNEITZ, G. – 1977 – Die Fauna der Hecken und Feldgehölze und ihre Beziehung zur umgebenden Agrarlandschaft. – Waldhygiene *12*, 1–82.

*Rubner, K. & Reinhold, F. – 1953 – Das natürliche Waldbild Europas als Grundlage für einen europäischen Waldbau. – 288 S., Hamburg (Parey).
Runge, A. – 1969 – Pilzsukzession auf Eichenstümpfen. – Abh. Landesmus. Naturkd. Münster/Westf. *31*, 3–10.
Sand-Jensen, K. – 1978 – Metabolic adaptation and vertical zonation of Littorella uniflora (L.) Aschers. and Isoetes lacustris L. – Aq. Botany *4*, 1–10.
+Sauer, K. & Schnetter, M. (Herausg.) – 1971 – Die Wutach. Naturkundliche Monographie einer Flußlandschaft. – 575 S., Freiburg i. Br. (Bad. Landesver. Naturkd. Naturschutz). Nachdruck 1988, Karlsruhe (LfU).
*Schaefer, M. – 1992 – Ökologie. – Reihe Wörterbücher der Biologie. 4. Aufl., 433 S., Jena u. a. (Fischer).
Schall, B. – 1988 – Die Vegetation der Waldwege und ihre Korrelation zu den Waldgesellschaften in verschiedenen Landschaften Süddeutschlands mit einigen Vorschlägen zur Anlage und Pflege von Waldwegen. – Ber. Akad. Naturschutz Landschaftspflege Laufen *12*, 105–140.
Schaminée, J. H. J. et al. – 1995/6 – De vegetatie van Nederland. – 3 von 5 Bänden erschienen. – Uppsala, Leiden (Opulus Press).
Schaminée, J. H. J. & den Hartog, C. – 1989 – Plantengemeenschappen van Nederland, 5. Ruppietea. – Int. rapp. (concept) Rijksinstituut voor Natuurbeheer, 13 pp., Arnhem, Leersum, Texel.
*Scheffer, F. & Schachtschabel, P. – 1989 – Lehrbuch der Bodenkunde. – 12. Aufl., 491 S., Stuttgart (Enke).
Scherfose, V. – 1987 – Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Spiekeroog. II. Bodenchemische Untersuchungen, Stickstoff-Netto-Mineralisation und Salzbelastung. – Tuexenia *7*, 173–198.
*Schiechtl, H. M. – 1958 – Grundlagen der Grünverbauung. – Mitt. Forstl. Vers.anstalt Mariabrunn *55*, 273 S.
*Schiechtl, H. M. – 1973 – Sicherungsarbeiten im Landschaftsbau. – 244 S., München (BLV).
Schiefer, J. – 1981 – Bracheversuche in Baden-Württemberg. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. *22*, 325 S.
Schlenker, G. – 1968 – Kulturversuche mit Waldbodenpflanzen bei abgestufter Aziditaet und variierter Stickstoff-Form. – Oecol. Plant *3*, 7–27.
*Schlichting, E. – 1986 – Einführung in die Bodenkunde. – Pareys Studientexte. *2*. Aufl., 131 S., Hamburg, Berlin.
Schmid, B. & Stöcklin, J. (Herausg.) – 1991 – Populationsbiologie der Pflanzen. – 315 S., Basel u. a. (Birkhäuser).
Schmidt, B. – 1994 – Vegetation, Struktur und Mikroklima von Larval- und Imaginal-Habitaten der Zwerglibelle (Nehalennia speciosa) sowie Untersuchungen zu Habitatwahl und ökologischen Ansprüchen im Alpenvorland – ein biozönologische Fallstudie.-Diplomarb. Univ. Freiburg i. Br. 137 S. + Anh. (sowie im Druck).
*Schmithüsen, J. – 1968 – Allgemeine Vegetationsgeographie. – 3. Aufl., 463 S., Berlin (De Gruyter).
Schneider, C., Sukopp, U. & Sukopp, H. – 1994 – Biologisch-ökologische Grundlagen des Schutzes gefährdeter Segetalpflanzen. – Schriftenr. Veget.kd. *26*, 356 S.
Schneller, J. J. – 1991 – Besiedelungsstrategie und Populationsentwicklung am Beispiel des Farns Asplenium ruta-muraria. – In: Schmid, B. & Stöcklin, J.: Populationsbiologie der Pflanzen, 53-61, Basel u. a. (Birkhäuser).
*Schroeder, D. – 1984 – Bodenkunde in Stichworten. – 4. Aufl., 160 S., Kiel (Hirt).

Schröder, P., Grosse, W. & Woermann, D. – 1986 – Localization of thermoosmotically active partitions in young leaves of Nuphar lutea. – J. Exp. Bot. *37*, 1450–1461.

*Schröter, C. – 1926 – Das Pflanzenleben der Alpen. – 2. Aufl., 1288 S., Zürich (Raustein).

Schubert, R. – 1954 – Die Schwermetallgesellschaften des östlichen Harzvorlandes. – Wiss. Z. Univ. Halle, math.-nat. R. *3*, 52–70.

Schuhwerk, F. – 1986 – Kryptogamengemeinschaften in Waldassoziationen – ein methodischer Vorschlag zur Synthese. – Phytocoenologia *14*, 79–108.

Schuhwerk, F. – 1990 – Relikte und Endemiten in Pflanzengesellschaften Bayerns – eine vorläufige Übersicht. – Ber. Bayer. Bot. Ges. *61*, 303–323.

Schulze, E.-D. & Lange, O. L. – 1990 – Die Wirkungen von Luftverunreinigungen auf Waldökosysteme. – Chemie in uns. Zeit *24*, 117–130.

Schulze, E.-D., Reif, A. & Küppers, M. – 1984 – Die pflanzenökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken. – Ber. Akademie Naturschutz Landschaftspflege Laufen/Salzach, Beih *3*(1), 159 S.

Schumacher, W. – 1980 – Schutz und Erhaltung gefährdeter Ackerwildkräuter durch Integration von landwirtschaftlicher Nutzung und Naturschutz. – Natur u. Landschaft *55*, 447–453.

Schwabe-Braun, A. – 1979 – Sigma-Soziologie von Weidfeldern im Schwarzwald: Methodik, Interpretation und Bedeutung für den Naturschutz. – Phytocoenologia *6*, 21–31.

Schwabe-Braun, A. – 1980 – Eine pflanzensoziologische Modelluntersuchung als Grundlage für Naturschutz und Planung: Weidfeldvegetation im Schwarzwald. – Urbs et Regio *18*, 212 S., Kassel.

Schwabe, A. – 1985 – Monographie Alnus incana-reicher Waldgesellschaften in Europa – Variabilität und Ähnlichkeiten einer azonal verbreiteten Gesellschaftsgruppe. – Phytocoenologia *13*, 197–302.

+Schwabe, A. – 1987 – Fluß- und bachbegleitende Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexe im Schwarzwald. – Diss. Bot. *102*, 368 S. + Anh.

Schwabe, A. & Kratochwil, A. – 1984 – Vegetationskundliche und blütenökologische Beobachtungen in Salzrasen der Nordseeinsel Borkum. – Tuexenia *4*, 125–152.

Schwabe, A. & Kratochwil, A. – 1991 – Gewässer-begleitende Neophyten und ihre Beurteilung aus Naturschutz-Sicht unter besonderer Berücksichtigung Südwestdeutschlands. – Norddt. Naturschutzakad. NNA-Berichte *4*, 14–27.

Schwabe, A., Kratochwil, A., & Bammert, J. – 1989 – Sukzessionsprozesse im aufgelassenen Weidfeld-Gebiet des „Bannwald Flüh" (Südschwarzwald) (1976–1988)... – Tuexenia *9*, 351–370.

Schwabe, A. & Mann, P. – 1990 – Eine Methode zur Beschreibung und Typisierung von Vogelhabitaten, gezeigt am Beispiel der Zippammer (Emberiza cia). – Öko. Vögel (Ecol. Birds) *12*, 127–157.

Schwabe-Braun, A. & Tüxen, R. – 1981 – Lemnetea minoris – In: Tüxen, R. (Herausg.): Prodromus der europäischen Pflanzengesellschaften. 141 S., Vaduz (Cramer).

Schwabe-Braun, A. & Wilmanns, O. – 1984 – Waldrandstrukturen. – Vorbilder für die Gestaltung von Hecken und Kleinstgehölzen. – Laufener Seminararbeiten 5/82 (Hecken und Flurgehölze), 50–60.

Schweingruber, F. H. – 1983 – Der Jahrring. Standort, Methodik, Zeit und Klima in der Dendrochronologie. – 234 S. Bern, Stuttgart (Haupt).

*Schwerdtfeger, F. – 1975 – Ökologie der Tiere, Bd. 3, Synökologie. – 451 S., Hamburg, Berlin (Parey).

*Schwerdtfeger, F. – 1978 – Lehrbuch der Tierökologie. – 384 S., Hamburg, Berlin (Parey).
*Schwoerbel, J. – 1993 – Einführung in die Limnologie. – 7. Aufl., 387 S., Stuttgart (Fischer).
*Sculthorpe, C. D. – 1967 – The Biology of Aquatic Vascular Plants. – 610 S., London (Arnold). Reprint 1985.
+Seibert, P. – 1958 – Die Pflanzengesellschaften im Naturschutzgebiet „Pupplinger Au". – Landschaftspflege Veget.kd. *1*, 78 S., München.
Seibert, P. – 1962 – Die Auenvegetation an der Isar und ihre Beeinflussung durch den Menschen. – Landschaftspflege Veget.kd. *3*, 124 S., München.
Seibert, P. – 1966 – Der Einfluß der Niederwaldwirtschaft auf die Vegetation. – In: Tüxen, R. (Herausg.): Anthropogene Vegetation (Ber. Intern. Symp. Vereinig. Veget.kd. 1961, Stolzenau/W.), 336–346. Den Haag (Junk).
Seitz, B.-J. – 1982 – Untersuchungen zur Koinzidenz von Vogelgemeinschaften und Vegetationskomplexen im Kaiserstühler Rebgelände. – Tuexenia *2*, 233–255.
Seitz, B.-J. – 1988 – Zur Koinzidenz von Vegetationskomplexen und Vogelgemeinschaften im Kulturland – Untersuchungen im südwestdeutschen Hügelland. – Phytocoenologia *16*, 315–390.
*Silvertown, J. W. – 1987 – Introduction to plant population ecology. – 2. ed. 229 pp., London (Longman).
Sissingh, G. – 1969 – Über die systematische Gliederung von Trittpflanzen-Gesellschaften. – Mitt. Flor.-soz. Arb.gem. N. F. *14*, 179–192.
De Smidt, J. T. – 1977 – Interaction of Calluna vulgaris and the heather beetle (Lochmaea suturalis). – In: Tüxen, R. (Herausg.): Vegetation und Fauna (Ber. Symp. Intern. Vereinig. Veget.kd. 1976, Rinteln), 179-186. Vaduz (Cramer).
Sparling, J.-H. – 1967 – The occurrence of Schoenus nigricans L. in blanket bogs; I, II. – J. Ecol. *55*, 1–14, 15–32.
*Spatz, G. – 1994 – Freiflächenpflege. – 296 S., Stuttgart (Ulmer).
Ssymank, Axel – 1991 – Die funktionale Bedeutung des Vegetationsmosaiks eines Waldgebietes der Schwarzwaldvorbergzone für blütenbesuchende Insekten – untersucht am Beispiel der Schwebfliegen (Diptera, Syrphidae). – Phytocoenologia *19*, 307–390.
Stalder, L., Potter, C. A. & Barben, E. – 1977 – Neue Erfahrungen mit integrierten Maßnahmen zur Bekämpfung der Acker- und Zaunwinde (Convolvulus arvensis, C. sepium) im Weinbau. – EWRS Symp. Methods Weed Control and their Integr. 221–228. Uppsala.
*Steubing, L. & Fangmeier, A. – 1992 – Pflanzenökologisches Praktikum. – 205 S., UTB Große Reihe, Stuttgart (Ulmer).
Steubing, L., Kunze, C. & Jäger, J. (Herausg.) – 1972 – Belastung und Belastbarkeit von Ökosystemen. – Tagungsber. Ges. f. Ökologie, 246 S., Gießen.
Stocker, O. – 1923 – Die Transpiration und Wasserökologie nordwestdeutscher Heide- und Moorpflanzen am Standort. – Z. Bot. *15*, 1–41.
Stocker, O. – 1956 – Grundprobleme des Wasserhaushaltes. – In: Handb. Pflanzenphysiol. *3*, 1–4., Berlin, Göttingen, Heidelberg (Springer).
Stocker, O. – 1963 – Das dreidimensionale Schema der Vegetationsverteilung auf der Erde. – Ber. Dt. Bot. Ges. *75*, 168–178.
Stocker, O. – 1969 – Die „Stoffproduktion" in Urwäldern und anderen Pflanzengesellschaften im Gleichgewicht. – Mitt. Flor.-soz. Arb.gem. N. F. *14*, 422–434.

Stöcklin, J. & Zoller, H. – 1991 – Vergleich von Lebenszyklus und Populationsstruktur bei Höhenvikarianten der Gattung Epilobium.- In: Schmid, B. & Stöcklin, J.: Populationsbiologie der Pflanzen, 147–164. Basel u. a. (Birkhäuser).

Storm, C. – 1996 – Analyse der Beziehungen zwischen Standort und Vegetation mit der logistischen Regression – eine Studie in Nadelwäldern des Schwarzwaldes. – Phytocoenologia *26*, 273–412.

Stortelder, A. H. F. – 1992 – Vegetatiesstrategieën? – Stratiotes *5*, 22–27.

*Stoutjesdijk, Ph. & Barkman, J. J. – 1992 – Microclimate, vegetation and fauna. – 216 pp., Uppsala (Opulus Press).

*Strasburger, E. et al. – 1991 – Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. – 33. Aufl. Neubearb. von Sitte, P. et al., 1030 S., Stuttgart (Fischer).

Sukopp, H. – 1972 – Wandel von Flora und Vegetation in Mitteleuropa unter dem Einfluß des Menschen. – Ber. Landwirtschaft. *50*, 112–139.

Sukopp, H., Markstein, B. & Trepl, L. – 1975 – Röhrichte unter intensivem Großstadteinfluß. – Beitr. naturkdl. Forsch. SWDeutschl. *34*, 371–385.

Sýkora, K. V. – 1982 – Syntaxonomy and synecology of the Lolio-Potentillion anserinae Tüxen 1947 in the Netherlands. – Acta Bot. Neerl. *31*, 65–95.

Thannheiser, D. – 1991 – Die Küstenvegetation der arktischen und borealen Zone. – Ber. Reinh. Tüxen-Ges. *3*, 21–42.

Theurillat, J.-P. – 1992 – Abgrenzungen von Vegetationskomplexen bei komplizierten Reliefverhältnissen, gezeigt an Beispielen aus dem Aletschgebiet (Wallis, Schweiz). – Ber. Reinh. Tüxen-Ges. *4*, 147–166.

Thienemann, A. – 1956 – Leben und Umwelt. – 153 S., Hamburg (Rowohlt).

Thomas, P. – 1990 – Grünlandgesellschaften und Grünlandbrachen in der nordbadischen Rheinaue. – Diss. Bot. *162*, 257 S. + Anh.

*Tischler, W. – 1993 – Einführung in die Ökologie. – 4. Aufl., 528 S., Stuttgart, New York (Fischer).

Tranquillini, W. – 1979 – Physiological Ecology of the Alpine Timberline. – Ecol. Studies *31*, 137 pp., Berlin, Heidelberg, New York (Springer).

Tranquillini, W. & Platter, W. – 1983 – Der winterliche Wasserhaushalt der Lärche (Larix decidua Mill.) an der alpinen Waldgrenze. – Verhdl. Ges. Ökol. *XI*, 433–443.

Trautmann, W. – 1952 – Pflanzensoziologische Untersuchungen der Fichtenwälder des Bayerischen Waldes. – Forstwiss. Cbl. 71, 289–313.

Trautmann, W. – 1966 – Erläuterungen zur Karte der potentiellen natürlichen Vegetation der Bundesrepublik Deutschland 1:200 000, Blatt 85 (Minden). – Schriftenr. Veget.kd. *1*, 237 S., mit Karte.

Trautmann, W. – 1969 – Geschichte des Eichen-Hainbuchenwaldes im Münsterland auf Grund pollenanalytischer Untersuchungen. – Schriftenr. Veget.kd. *4*, 109–129.

Tüxen, J. – 1958 – Stufen, Standorte und Entwicklung von Hackfrucht- und Garten-Unkrautgesellschaften und deren Bedeutung für Ur- und Siedlungsgeschichte. – Angew. Pfl.-soz. *16*, 164 S., Stolzenau/W.

+Tüxen, R. – 1937/70 – Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. – 1. Aufl. Mitt. Flor.-soz. Arb.gem. Niedersachsen *3*, 170 S., Reprint in Reihe Historia naturalis classica *85*, Lehre (Cramer).

Tüxen, R. – 1952 – Hecken und Gebüsche. – Mitt. geogr. Ges. Hamburg *50*, 85–117.

Tüxen, R. – 1954 – Pflanzengesellschaften und Grundwasserganglinien. – Angew. Pfl.soz. *8*, 64–98. Stolzenau/W.

Tüxen, R. – 1956 – Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. – Angew. Pfl.soz. *13*, 5–42. Stolzenau/W.

Tüxen, R. – 1957 – Die Schrift des Bodens. – Angew. Pfl.soz. *14*, 41 S., Stolzenau/W.

Tüxen, R. – 1965 – Wesenszüge der Biozönose. Gesetze des Zusammenlebens von Pflanzen und Tieren. – In: Tüxen, R. (Herausg.): Biosoziologie (Ber. Symp. Intern. Vereinig. Veget.kd. 1960, Stolzenau/W.), 10–13. Den Haag (Junk).

Tüxen, R. – 1967 – Die westeuropäische Küste als Kampf- und Lebensraum. – Geogr. Rev. Japan *40*, 167–182.

Tüxen, R. – 1968 – Die Lüneburger Heide – In: Kelle, A. (Herausg.): Neuzeitl. Biologie *9*, 9–56. Hannover (Schroedel).

Tüxen, R. – 1974a/78 – Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. – 2. Aufl., 2 Lief.ersch., Lehre (Cramer).

+Tüxen, R. – 1974b – Das Lahrer Moor. – Mitt. Flor.-soz. Arb.gem. N. F. *17*, 39–68.

Tüxen, R. – 1979 – Sigmeten und Geosigmeten, ihre Ordnung und ihre Bedeutung für Wissenschaft, Naturschutz und Planung. – Biogeographica *16*, 79–92.

Tüxen, R. – 1986 – Unser Buchenwald im Jahreslauf. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. *47*, 125 S.

Tüxen, R. & Brun-Hool, J. – 1975 – Impatiens noli-tangere-Verlichtungsgesellschaften. – Mitt. Flor.-soz. Arb.gem. N. F. *18*, 133–155.

Tüxen, R. & Kawamura, Y. – 1975 – Gesichtspunkte zur syntaxonomischen Fassung und Gliederung von Pflanzengesellschaften, entwickelt am Beispiel des nordwestdeutschen Genisto-Callunetum. – Phytocoenologia *2*, 87–99.

Tüxen, R., Miyawaki, A. & Fujiwara, K. – 1972 – Eine erweiterte Gliederung der Oxycocco-Sphagnetea. – In: Tüxen, R. (Herausg.): Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie (Ber. Symp. Intern. Vereinig. Veget.kd. 1970, Rinteln), 500–520. Den Haag (Junk).

Tüxen, R. & Neumann, A. – 1956 – Vegetationskarte der Ostfriesischen Inseln: Baltrum. – Stolzenau/W.

Tüxen, R. & Westhoff, V. – 1963 – Saginetea maritimae, eine Gesellschaftsgruppe im wechselhalinen Grenzbereich der europäischen Meeresküsten. – Mitt. Flor.-soz. Arb.gem. N. F. *10*, 116–129.

Urbanska, K. M. – 1992 – Populationsbiologie der Pflanzen. – 374 S., Jena (Fischer).

Verhoeven, J. T. A. – 1980 – The ecology of Ruppia-dominated communities in Western Europe. II. Synecological classification. Structure and dynamics of the macroflora and macrofauna communities. – Aq. Bot. *8*, 1–85.

Vierssen, W. van – 1982 – The ecology of communities dominated by Zannichellia taxa in Western Europe. – I: Aq. Bot. *12*, 103–155. II: Aq. Bot. *13*, 385–483.

Vogel, M. – 1984 – Ökologische Untersuchungen in einem Phragmites-Bestand. – Ber. Akad. Naturschutz Landschaftspflege Laufen *8*, 130–166.

Walter, H. – 1963 – Über die Stickstoffansprüche (die Nitrophilie) der Ruderalpflanzen. – Mitt. Flor.soz. Arb.gem. N. F. *10*, 56–69.

*Walter, H. & Breckle, S. – 1984–1991 – Ökologie der Erde. – 4. Bd., zus. 1872 S., Stuttgart (Fischer).

*Walter, H. & Straka, H. – 1970 – Arealkunde – 2. Aufl., 478 S., Stuttgart (Ulmer).

Warnke-Grüttner, R. – 1990 – Ökologische Untersuchungen zum Nährstoff- und Wasserhaushalt in Niedermooren des westlichen Bodenseegebietes. – Diss. Bot. *148*, 214 S. + Anh.

Weber, H. E. – 1967 – Über die Vegetation der Knicks in Schleswig-Holstein. – Mitt. d. Arb.gem. Floristik Schleswig-Holstein u. Hamburg *15*, 196 S. + Tab.band.

Weber-Oldecop, D. W. – 1970/71 – Wasserpflanzengesellschaften im östlichen Niedersachsen. – Internat. Rev. Hydrobiol. *55*, 913–967; *56*, 79–122.

Weidemann, H.J. – 1995 – Tagfalter: beobachten, bestimmen. – 2. Aufl., 659 S., Augsburg (Naturbuch-Verlag).

Welss, W. – 1985 – Waldgesellschaften im nördlichen Steigerwald. – Diss. Bot. *83*, 174 S.

Wendelberger, G. – 1950 – Zur Soziologie der kontinentalen Halophytenvegetation Mitteleuropas unter besonderer Berücksichtigung der Salzpflanzengesellschaften am Neusiedler See. – Österr. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl., Denkschr. *108*, 108 S.

+Wendelberger, G. – 1954 – Steppen, Trockenrasen und Wälder des pannonischen Raumes. – In: Aichinger-Festschr. (Reihe Angew. Pfl.soz., Wien) 573–634.

Werger, M. J. A. et al. (eds.) – 1988 – Plant Form and Vegetation Structure. – 356 pp., The Hague (S. P. B.).

Westhoff, V. – 1990 – Neuentwicklung von Vegetationstypen (Assoziationen in statu nascendi) an naturnahen neuen Standorten, erläutert am Beispiel der westfriesischen Inseln. – Ber. Reinh. Tüxen-Ges. *2*, 11–23.

Westhoff, V. – 1991 – Die Küstenvegetation der westfriesischen Inseln. – Ber. Reinh. Tüxen-Ges. *3*, 269–290.

*White, J. (ed.) – 1985 – The Population Structure of Vegetation. – Handb. Vegetation Science *3*, 669 pp., Dordrecht (Junk).

*Whittaker, R. H. (ed.) – 1973 – Ordination and classification of communities. – Handb. Vegetation Science *5*, 737 pp., The Hague (Junk).

*Whittaker, R. H. – 1975 – Communities and ecosystems. – 2. ed., 385 p., New York, London (Macmillan).

Wiegleb, G. – 1981 – Probleme der syntaxonomischen Gliederung der Potametea. – In: Dierschke, H. (Red.): Syntaxonomie (Ber. Symp. Intern. Vereinig. Veget.kd. 1980, Rinteln), 207–249. Vaduz (Cramer).

Willerding, U. – 1986 – Zur Geschichte der Unkräuter Mitteleuropas. – 382 S., Neumünster (Wachholtz).

Wilmanns, O. – 1965/66 – Anthropogener Wandel der Kryptogamenvegetation in Südwestdeutschland. – Ber.Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich *37*, 74–87.

Wilmanns, O. 1981 – Geschichtlich bedingte Züge in der heutigen Vegetation des Schwarzwaldes. – In: Liehl, E. & Sick, W. D. (Herausg.): Der Schwarzwald. Beiträge z. Landeskd., 129–154. Bühl/Bad. (Konkordia).

Wilmanns, O. – 1983 – Lianen in mitteleuropäischen Pflanzengesellschaften und ihre Einnischung. – Tuexenia *3*, 343–358.

Wilmanns, O. – 1987 – Zur Verbindung von Pflanzensoziologie und Zoologie in der Biozönologie. – Tuexenia *7*, 3–12.

Wilmanns, O. – 1988a – Zur Nutzung pflanzensoziologischer Daten bei zoozönologischen Untersuchungen. – Mitt. Bad. Landesver. Naturkd. Naturschutz N. F. *14*, 547–556.

Wilmanns, O. – 1988b – Säume und Saumpflanzen – ein Beitrag zu den Beziehungen zwischen Pflanzensoziologie und Paläoethnobotanik. – Forsch. u. Ber. Vor- u. Frühgeschichte Bad.-Württ. *31*, 21–30. Stuttgart (Theiss).

Wilmanns, O. – 1988c – Können Trockenrasen derzeit trotz Immissionen überleben? Eine kritische Analyse des Xerobrometum im Kaiserstuhl. – Carolinea *46*, 5–16.

Wilmanns, O. – 1989a – Vergesellschaftung und Strategie-Typen von Pflanzen mitteleuropäischer Rebkulturen. – Phytocoenologia *18*, 83–128.

Wilmanns, O. – 1989b – Die Buchen und ihre Lebensräume. – Ber. Reinh. Tüxen-Ges. *1*, 49–72.

Wilmanns, O. – 1989c – Zur Entwicklung von Trespenrasen im letzten halben Jahrhundert: Einblick – Ausblick – Rückblick; das Beispiel des Kaiserstuhls. – Düsseldorfer Geobot. Kolloq. *6*, 3–17.

WILMANNS, O. – 1993 – Ericaceen-Zwergsträucher als Schlüsselarten. – Ber. Reinh. Tüxen-Ges. *5*, 91–112.

WILMANNS, O. – 1995 – Die Eigenart der Vegetation im Mittleren Schwarzwald als Ausdruck der Bewirtschaftungsgeschichte. – Mitt. bad. Landesver. Naturkd. Naturschutz N. F. *16*, 227–249.

WILMANNS, O. – 1997 – Zur Geschichte der mitteleuropäischen Trockenrasen seit dem Spätglazial – Methoden, Tatsachen, Hypothesen. – Phytocoenologia *27*, 213–233.

WILMANNS, O. & BOGENRIEDER, A. – 1986 – Veränderungen der Buchenwälder des Kaiserstuhls im Laufe von vier Jahrzehnten und ihre Interpretation – pflanzensoziologische Tabellen als Dokumente. – Abh. Landesmus. Naturk. Münster *48*, 55–79.

WILMANNS, O., GOETZE, D. & WOTKE, S. A. – 1996 – Zu Sinn und Methodik populationsbiologischer Untersuchungen nach Schlag und Sturmwurf. – Veröff. PAÖ *12*, 103–115, Karlsruhe (LfU).

WILMANNS, O. & GRAFFA, B. – 1980 – Zur Bedeutung von Saum- und Mantelgesellschaften für Schlupfwespen. – In: WILMANNS, O. & TÜXEN, R. (Red.): Epharmonie (Ber. Symp. Intern. Vereinig. Veget.kd. 1979, Rinteln), 329–351. Vaduz (Cramer).

WILMANNS, O. & RUPP, S. – 1966 – Welche Faktoren bestimmen die Verbreitung alpiner Felsspaltenpflanzen auf der Schwäbischen Alb? – Veröff. Landesst. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. *34*, 62–86.

WILMANNS, O., SCHWABE-BRAUN, A. & EMTER, M. – 1979 – Struktur und Dynamik der Pflanzengesellschaften im Reutwaldgebiet des Mittleren Schwarzwaldes. – Doc. phytosoc. N. S. *IV*, 983–1024.

WILMANNS, O. & TÜXEN, R. – 1978 – Sigmaassoziationen des Kaiserstühler Rebgeländes vor und nach Großflurbereinigungen. – In: TÜXEN, R. (Herausg.): Assoziationskomplexe (Sigmeten) und ihre praktische Anwendung (Ber. Symp. Intern. Vereinig. Veget.kd. 1977, Rinteln), 287–302. Vaduz (Cramer).

*WILMANNS, O., WIMMENAUER, W., FUCHS, G., RASBACH, H. & K. – 1989 – Der Kaiserstuhl – Gesteine und Pflanzenwelt. – 3. Aufl., 244 S., Stuttgart (Ulmer).

WITSCHEL, M. – 1980 – Xerothermvegetation und dealpine Vegetationskomplexe in Südbaden. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. *17*, 212 S.

WITTIG, R. – 1980 – Die geschützten Moore und oligotrophen Gewässer der Westfälischen Bucht: Vegetation, Flora, botanische Schutzeffizienz und Pflegevorschläge. – Schriftenr. Landesanstalt Ökologie, Landschaftsentwicklung, Forstplanung Nordrhein-Westf. *5*, 288 S., Recklinghausen.

+WITTIG, R. – 1991 – Ökologie der Großstadtflora. – 261 S., Stuttgart (Fischer).

WOLF, G. – 1979 – Veränderungen der Vegetation und Abbau der organischen Substanz in aufgegebenen Wiesen des Westerwaldes. – Schriftenr. Vegetationskd. *13*, 117 S.

WU, LIN, BRADSHAW, A. D. & THURMAN, D. A. – 1975 – The potential for evolution of heavy metal tolerance in plants. III. The rapid evolution of copper tolerance in Agrostis stolonifera. – Heredity *34*, 165–187.

ZACHARIAS, D. – 1996 – Flora und Vegetation von Wäldern der Querco-Fagetea im nördlichen Harzvorland Niedersachsens unter besonderer Berücksichtigung der Eichen-Hainbuchen-Mittelwälder. – Naturschutz u. Landschaftspflege in Niedersachsen *35*, 150 S. + Anh.

ZIMMERMANN, R. – 1979 – Der Einfluß des Flämmens auf Halbtrockenrasen und Saumgesellschaften im Kaiserstuhl. – Phytocoenologia *5*, 447–524.

ZÖTTL, H. – 1960 – Die Mineralstickstoffanlieferung in Fichten- und Kiefernbeständen Bayerns. – Forstwiss. Cbl. *79*, 221–236.

Zoller, H. – 1954 – Die Arten der Bromus erectus-Wiesen des Schweizer Juras. – Veröff. Geobot. Inst. Rübel *28*, 284 S.

Zoller, H. & Haas, J. N. – 1995 – War Mitteleuropa ursprünglich eine halboffene Weidelandschaft oder von geschlossenen Wäldern bedeckt? – Schweiz. Z. Forstwes. *146*, S. 321–354.

Zollitsch, B. – 1966 – Soziologische und ökologische Untersuchungen auf Kalkschiefern in hochalpinen Gebieten. – Teil 1: Die Steinschuttgesellschaften der Alpen unter besonderer Berücksichtigung der Gesellschaften auf Kalkschiefern in den mittleren und östlichen Zentralalpen. – Ber. Bayer. Bot. Ges. *40*, 38 S., Teil 2: Die Ökologie der alpinen Kalkschieferschuttgesellschaften, Beilage zu Teil 1, 59 S.

van Zon, J. C. J. – 1977 – Introduction to biological control of aquatic weeds. – Aq. Bot. *3*, 105–109.

Zundel, R. – 1967 – Schutzpflanzungen. – Mitt. Bad.-Württ. Forstl. Vers.- u. Forsch.-anstalt *22*, 54 S.

Zwölfer, H., Bauer, G., Heusinger, G. & Stechmann, D. – 1984 – Die tierökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken. – Ber. Akademie Naturschutz Landschaftspflege Laufen/Salzach, Beih. *3* (2), 155 S.

Stichwortverzeichnis

In Kursivdruck aufgeführt sind die Namen jener Pflanzen- und Tiersippen, für welche ökologisch relevante Daten mitgeteilt werden, die deutlich über das hinausgehen, was ohnehin aus den Gesellschaftsbeschreibungen und der synstematischen Zuordnung folgt.

Abies alba 326
Abieti-Fagetum 350
Abieti-Piceetalia jezoensis 335
Abyssal 76
Aceri-Fagenion 350, 351
Aceri-Fagetum 351
Aceri-Fraxinetum 349
Aceri monspessulani-Quercetum petraeae 343
Aceri (platanoidis)- Tilietum (platyphylli) 348
Azidophyt s. Säurezeiger
Ackerrandstreifen-Programm 117
Ackerunkrautfluren 108
Ackerwildkrautgesellschaften 108
Adaption, -stypen 141, 152
Adenostyletalia, -ion 280, 281
Adenostylo-Cicerbitetum 280
Adiantetea 169
Adonido-Brachypodietum pinnati 193, 203
Adonido-Peucedanetum cervariae 279
Adventivpflanze 43, 116
Aegopodion 268
Aerenchym 64, 152
Agriophyt 44
Agroform 41
Agro-Ökosystem 113
Agropyretea intermedio-repentis 125, 134
Agropyron junceum 132
Agropyron repens 134
Agropyro-Rumicion crispi 220
Agrostietea stoloniferae 180, 219
Agrostio-Poetum humilis 191
Agrostio-Trifolietum fragiferi 222
Airetum praecocis 191
Airo caryophylleae-Festucetum ovinae 191
Aktualitätsprinzip 49, 88, 194, 216, 225
Alchemillo-Arrhenatheretum 236
Allerödschwankung, -zeit 53
Alliario-Chaerophylletum temuli 269
Allio-Stipetum capillatae 203
Allmende 202, 239
allogene Sukzession 296
Alnetea, -etalia, -ion glutinosae 329, 331
Alnetum incanae 346
Alnetum viridis 280
Alno-Padion, Alno-Ulmion 340, 345
Alnus viridis 280
Alopecurion pratensis 237
Alpenampfer-Läger 267
Alpenblattkäfer 282
Alpenschwemmling 296
Alpenvegetation (Übersichtsliteratur) 205
alpid 45
alpigen 332
alpin 45
alpisch 45
Alysso-Sedetum albi 192
Ammonifikation 314
Ammophila arenaria 132
Ammophiletea, -etalia, -ion 125, 128, 131
Amphiphyt 62, 83
Andelrasen 217
Androsacetalia alpinae 140, 142, 144
Androsacetalia, -ion vandellii 149
Androsacetum helveticae 148, 209
Anemochorie 198, 307, 328
Anemophilie 305, 328
Angelico-Cirsietum oleracei 236
Angewandte Pflanzensoziologie (siehe auch Naturschutz, Landschaftspflege, Vegetationskartierung) 15, 59
Angleichungstyp 109
Anmoor 329
Anombrophyt 146
Annuelle 17, 98
Ansamung 323
Antagonisten 306
anthropozoogen 197
Aperion spicae-venti 119
Aperzeit, aper 177, 252
Aphano (= Alchemillo-)Matricarietum chamomillae 120
Apophyt 44, 225, 270
aquatic weeds 96
Arabidetalia, -ion coeruleae 178
Archäophyt 44, 116
Archanara geminipunctata 160
Arctietum nemorosi 273
Arctio-Artemisietum 265
Areal, -typ 43, 44, 148, 190, 328
Arealdisjunktion 44, 50, 146, 168, 173, 177, 193, 282
Arealkunde 43
arktisch 45
Arktisch-alpine Windheiden 250
Arktisch-alpisch 53

Arktotertiäre Flora 49, 104
Armeria maritima 87, 183
Armerietum halleri 185
Armerion elongatae 191
Armerion maritimae 217, 218
Armleuchteralgen-Gesellschaften 65, 79
Arrhenatheretalia 234
Arrhenatheretum elatioris 236
Arrhenatherion elatioris 235, 236
Artemisienea 266
Artemisietalia 265, 266
Artemisietea vulgaris 264, 265
Artemisietum maritimae 218
Artemisio-Tanacetetum 265
Artenreichtum (s. auch Biodiversität) 21, 289, 308
Artmächtigkeit 33
Arunco-Aceretum 349
Arunco-Petasitetum albae 269
Asperulo odorati-Fagetum 350
Asplenietea trichomanis 137, 145, 149
Asplenietum, -ion serpentini 149, 150
Asplenio-Cystopteridetum 149
Asplenium ruta-muraria 148
Asplenium septentrionale-Asplenium adiantum-nigrum-Ass. 150
Asplenium trichomanes-Asplenium ruta-muraria-Ass. 148
Assoziation (Begriff) 36
Asteretea tripolii 180, 213, 217
Astrantio-Trisetetum 236
Äsungspflanze, -zentrum 310
Atlantikum 53
Atriplicetum littoralis 104
Atriplicetum nitentis 121
Atropetum, -ion belladonnae 273
Aue 291, 345
Auenwälder s. str. 345
Aufnahmetechnik 33
Aufwuchs 77
Ausbreitung, -sökologie 43, 123, 148, 194, 306, 328, 338
Ausgestorbene Arten 87
Aushagerung 352
Ausmagerung 230
Ausstrahlung 25
Ausweichbiotop 275
Autochorie 307
autogene Sukzession 296
avoidance 186, 244
Azidophyt 206, 314
azonal 330

Bachkratzdistelwiese 236
Bach-Eschenwald 346
Bach-Hochstaudenfluren 237
Bannwald 320, 353
Bartsio-Caricetum fuscae 174
Basiphyt 206, 314
Baum als Lebensform 298
Baumartencharakteristik 326
Baumgrenzen 298
Baumholz 323
Bazzanio-Piceetum 337, 348
Beerstrauch-Kiefern-Tannen-Mischwald 338
Begleiter 40
Begrünung, natürliche 113
Beifuß-Gesellschaften 264
Beifußgestrüpp 265
Belastbarkeit, Belastung 21, 23
Benthal, -on 77
Berberidion 286
Bergahorn-Buchenmischwald 351
Bergulmen-Ahornwald 349
Bergkiefern-Moorwald 336
Besenginster-Borstgrasrasen 242
Besenginstergestrüpp 274
Bestäubungsökologie 304, 328
Beta vulgaris 104
Betriebsart 320
Betula verrucosa 326
Betulo-Adenostyletea 279, 281
Betulo humilis-Salicetum repentis 330
Betulo-Quercetum petraeae 316, 343
Betulo-Quercetum roboris 342
Beweidung 171, 226
Bidentetea, -etalia tripartitae 105
Bidention tripartitae 105, 106
Binnensaumgesellschaft 269
Biodiversität 22, 59, 289
Bioindikation, -tor 30, 93, 111
biologische Schädlingsbekämpfung, -regulation 96, 113, 115, 308
biologische Selbstreinigung 156, 308
biologisches Gleichgewicht 21
Bioretention 28
biostratigraphische Zone, Biozone 51, 52
Biotop 13, 24, 59
Biotoptyp 60
Biotopkomplex 58, 271
Biozönologie 14, 58 (Begriff), 72, 73, 93, 113, 157, 159, 171, 176, 198, 247, 271, 287, 289, 304
Biozönose (Begriff) 13
biozönotische Grundprinzipien 21, 32
biozönotischer Konnex 58
Birken-Bruchwald 329
Birken-Eichenwälder 339
Birken-Kiefernzeit 53
Birken-Stieleichenwald 342

Blaike 207
blanket bog 176
Blasenfarn-Gesellschaft 149
Blaualgen-Tuff-Flur 169
„Blaue Liste" 60
Blaugras-Horstseggenhalde 207
Blaugras-Kalk-Steinrasen 207, 208
Blaugrasrasen 207, 208
Blechno-Alnetum 331
Bleichmoose 256
Blührhythmus 201, 305
Blütenansatz 300
Blysmetum rufi 219
Boden (Begriff) 26
Bodenart 29
Bodendurchlüftung 28, 219
Bodenentwicklung 27, 30, 130
Bodenerosion, -sschutz 112, 136, 163, 211, 318
Bodenfeuchte 29, 111, 228
Bodenhorizont 30, 137
Bodenkunde 26
Bodenreaktion 32, 130, 170, 175, 205, 246, 314, 352, 354
Bodenstruktur 28
Bodentyp 30
Bodenverdichtung 29, 219, 220
Bodenwasser 28, 171, 228
bog 253
Bolboschoenetea 153
Bolboschoenetum, -ion maritimi 155, 156, 216
Boreal (Zeitabschnitt) 53
Boreale Nadelwälder 335
boreale Zone 45
Borkenkäfer 258
Borstgrasrasen, -matte, -weide 238
Bottenbinsenrasen 218
Brache 197, 226
Brachsenkraut-Gesellschaft 86
Brackwasser 74, 156
Brackwasserröhricht 153, 156
Brand s. Feuer
Brandwechselwirtschaft 243
Braun-Blanquet, Josias 23, 32
Braundüne 130
Braune Hochmoorbult-Gesellschaft 262
Braunerde 30, 315
Braunseggensümpfe, -moore 174, 175
Brennessel-Giersch-Saum 268
Brombeer-Gesellschaften 272
Brombeer-Haselbusch 288
Brombeer-Hecke 288
Brometalia erecti 192, 195, 196, 204
Bromion racemosi 236
Bromo-Erigerontetum 121
Bromo-Hordeetum 121
Bruch, -wald 329
Bruchwaldfen 329
Bruchweiden-Aue(nwald) 297
Bryo (schleicheri)-Philonotidetum seriatae 167
buchenfeindliche Standorte 347
Buchen-Traubeneichenwald 342
Buchenwälder 349
Buchenzeit 53
bud-bank s. Knospenbank
Bult 254
Bult-Schlenken-System 258
Bunte Erdflechtengesellschaft 204
Bupalus piniarius 309
Buphthalmo-Pinetum 333

Cakiletea, -etum maritimae 103, 104
Calamagrostion arundinaceae 281
Calamagrostio (variae)-Pinetum sylvestris 332
Calamagrostio (villosae)-Piceetum 337
Callitrichetum hamulatae 93
Callitricho hamulatae – Myriophylletum alterniflori 93
Calluna-Heiden 243
Calluna vulgaris 245
Calluno-Genistion pilosae 241, 244
Calluno-Sphagnion fusci 261, 262
Calluno-Sphagnion papillosi 261, 262
Calluno-Ulicetalia 240, 243
Calthion 235, 236
Calystegietalia sepium 266, 269
CAM-Syndrom 65, 85, 187
Capsella bursa-pastoris 109
Cardamine pratensis 225
Cardaminetum amarae 168
Cardamino-Montion 167
Cardamino trifoliae-Fagetum 350
Carduus crispus-Chaerophyllum bulbosum-Assoziation 270
Carex curvula 211
Carex elata 158
Carex frigida 166
Carex rostrata – Dominanzgesellschaft 174
Caricetalia davallianae 170, 174, 175
Caricetalia nigrae 170, 174, 175
Caricetea curvulae 180, 210
Caricetum curvulae 211
Caricetum davallianae 174
Caricetum elatae 38, 159
Caricetum ferrugineae 207
Caricetum firmae 207
Caricetum frigidae 174

Caricetum gracilis 158
Caricetum lasiocarpae 158, 173
Caricetum limosae 174
Caricetum nigrae 174
Caricetum paniculatae 159
Caricetum rostratae 158, 174
Carici (albae)-Tilietum (cordatae) 347
Carici (arenariae)-Empetretum nigri 244
Carici elongatae-Alnetum glutinosae 331
Carici-Fagetum 351
Carici laevigatae-Alnetum 331
Carici (remotae)-Fraxinetum 346
Carici rupestris-Kobresietea bellardii 180, 209
Caricion bicolori-atrofuscae 176
Caricion canescenti-nigrae 175
Caricion curvulae 210
Caricion davallianae 175
Caricion ferrugineae 207, 208
Caricion lasiocarpae 174, 175
Caricion maritimae 176
Carlino-Caricetum sempervirentis 204
Carnivorie 83, 258
Carpinion betuli 341, 346
Carpinus betulus 326
carrying capacity 19
Catena 55, 292
catenal 55
Caucalidion platycarpu 119
Caucalido-Adonidetum flammeae 121
Centaurea cyanus 116
Centunculo-Anthocerotetum punctati 124
Cephalanthero-Fagenion 350, 351
Cerastietum pumili 192
Cetrario-Loiseleurietea 238, 250
Cetrario-Loiseleurietum 252
Chaerophylletum aurei 269
Chaerophyllo (hirsuti)-Ranunculetum aconitifolii 237
chalk grassland 246
Chalkophyt 181
Chamaephyt 17, 238
Characeae 79
Chara-Gesellschaften 79
Charakterart (Begriff) 36, 40
character displacement 82
Charakteristische Artenkombination 36
Charaktertaxon 125
Charetea, -etalia, -ion 65, 79, 82
Chasmophyt 146
Chenopodiaceen 104
Chenopodietum boni-henrici 265
Chenopodio-Oxalidetum fontanae 121
Chenopodion rubri 105, 106
Chenopodion subalpinum 267
Chenopodium album 20, 109
chionophob, (a)chionophytisch 252
Chlorinität 74
Chondrilletum chondrilloidis 145
Chorologie 43
Chronozone 51
Chrysanthemum leucanthemum agg. 225
Chrysochloa 282
Cirsietum rivularis 236
Cirsio-Brachypodion 204
Cladietum marisci 157
Cladium mariscus 157
Cnidion dubii 237
Coenagrion mercuriale 161
Coeno-Syntaxon 81
Convolvuletalia sepium 269
Convolvulo-Agropyretum repentis 135
Coronillo-Pinetum sylvestris 332
Corydalido-Aceretum 349
Corylo-Rosetum vogesiacae 287
Corynephorus canescens 188, 191
Corynophoretalia, -ion 189
Cotoneastro-Amelanchieretum 286
Crambeetum maritimae 131
Cratoneuretum, -ion commutati 79, 167, 168
Cratoneuretum falcati 169
Cratoneuro-Arabidetum jacquinii 169
Crepido (aureae)-Festucetum rubrae 233
crop mimetic 109
C-R-S-Strategien-System 21
Cryptogrammetum crispae 145
Curvuletum 211
Cuscuto (europaeae)-Convolvuletum (= Calystegietum) 270
Cymbalaria muralis-Gesellschaft 151
Cymodoceetum nodosae 74
Cynosurion 232, 235
Cyperetalia fusci 123
Cystopteridion fragilis 149
Cytision ruthenici 334
Cytotyp 225

Dactylo-Festucetum arundinaceae 222
Dauco-Arrhenatheretum 236
Dauco-Piciretum 265
Dauerbeobachtungsfläche 140, 201
Dauer-Initialgesellschaft s. Dauer-Pioniergesellschaft
Dauergesellschaft 137, 148, 197
Dauer-Pioniergesellschaft 66, 74, 137
Dauerunkraut 109
Davallseggensumpf 174
dealpin 193
Deckenmoor 175

Deckung, -sgrad 33
decline 162
Dekomposition 27
Dendrochronologie 51
Dentario heptaphylli-Fagetum 350
Derbholz 312
Deschampsia rhenana 87
Deschampsietum rhenanae 86
Deschampsio-Fagetum 351
Descurainietum sophiae 121
Destruent, Destruktion 27
Diantho deltoidis-Armerietum elongatae 191
Diantho-Festucetum pallentis 192
Diaspore, -nniederschlag 43, 199
Dickung 323
Dicrano-Pinion 335, 337
die-back 162
Differentialart (Begriff) 37, 39
Digitali-Epilobietum 273
Digitario-Setarion 119
Diplotaxio-Agropyretum 135
Diptam-Saum 278
discessive Sukzession 46
disjunkt s. Arealdisjunktion
dispersal 43
distribution 43
disturbance s. Störung
Diversität 21, 22 (s. auch Biodiversität)
Dolomitkiefernwald 333
Dominanzgesellschaft, -bestand 41
Dormanz 110
Draba aizoides 148
Drabetalia hoppeanae 143
Drabo aizoidis-Hieracietum humilis 148
Dryas octopetala 52, 210
Dryasflora 52
Düne, -nküste, -nlandschaft 128
Dünenbefestigung 132
Dünenweidengebüsch 129
Düngung 171, 228
Dy 92
dystroph 92
Dyszoochorie 307, 328

Echinochloa crus-galli 109
Echio-Melilotetum 265
Edaphon 27, 313
Edellaubbaumarten 349
edge effect 201
Eichelhäher 201
Eichen-Elsbeerenwald 344
Eichen-Hainbuchenwälder 316, 321, 346
Eichenmischwaldzeit 53
Eichenschälwald 343
Eichen-Steppenwälder 339
Eichen-Ulmen-Auwald 346
Eichhornia crassipes 96
Eichung 41, 112
Einjährige 17, 188
Einjährige Quellerwatten 100
Einjährigen-Trittgesellschaften 106
Einnischung s. ökolog. Nische
Einstrahlung 25
Eisen im Boden 72, 130, 153, 206
eiserner Bestand 300
Eisseggenflur 174
Eiszeitrelikt s. Glazialrelikt
Elastizität (von Systemen) 22
Eleocharitetum acicularis 86
Elodeiden 62
Elymo-Ammophiletum 130, 131, 132
Elymus arenarius 132
Elynetea, -etum 209
Embryonaldüne 129
Empetrion nigri 244
Endemismus, -it 43, 86, 146, 192
Endozoochorie 198, 306, 307
Energieumsatz 25
Enthurstung, Entkusselung 288
Entomophilie 201, 305, 326
Entwicklungshöhe, soziol. 23, 60
Entwicklungszyklus (v. Calluna-Heide) 247
Enzian-Halbtrockenrasen 204
Ephemere 98
Epilobietalia, -ion fleischeri 138, 144, 145
Epilobietea, -etalia angustifolii 270
Epilobietum fleischeri 145
Epilobio (montani)-Geranietum robertiani 269
Epilobio-Scrophularietum caninae 145
Epilobion (angustifolii) 273
Epilobium angustifolium 99
Epilobium dodonaei 139, 145
Epilobium fleischeri 145
Epizoochorie 194, 307
Epökophyt 44
Erholungslandschaft 163, 202, 238
Ericaceen 243, 250
Ericetum, -ion tetralicis 261, 262
Erico-Pinetea, -etalia, -ion 332
Erico-Pinetum sylvestris 332
Erico-Pinetum uncinatae 332
Erico-Rhododendretum hirsuti 280, 334
ericoid 244
Eriocaulon septangulare 85
Eriophoretum scheuchzeri 174
Eriophoro-Trichophoretum cespitosi 262
Eriophoro vaginati-Sphagnetalia papillosi 261
Erlebniswert, -potential 202, 291
Erlen-Eschen-Auenwälder 315, 345

Erlenbruchwälder 218, 316, 329
Erosionsschlenke 259
Ersatzgesellschaft 47, 197, 218, 250, 271, 273, 347
Ersatzmantel 284
Erzprospektion 181
Eselsdistel-Gesellschaften 265
Eucladietum verticillati 169
Eulitoral 77
Eu-Mesobromion 197
Europäische Sommerwälder 339
Eurosibirische Schlehengebüsche 286
eury-, euryök 32
eutraphent 78
eutroph 77, 92
Eutrophierung 78, 86, 163
Eu-Xerobromion 197
Evapotranspiration 25, 317
Evolutionsbiologie 81, 183
evenness 22
Extensivnutzung, -weide 59, 242
extrazonal 330, 343

facilitation 30, 176
Fadenseggen-Gesellschaften 174
Fagea 50
Fagetalia sylvaticae 339, 340, 345
Fagetea crenatae 50
Fagion sylvaticae 341, 349
Fago-Quercetum petraeae 342
Fagus sylvatica 326
Farbstreifen-Sandwatt 102
Faulschlamm s. Sapropel
Fazies 41
Feinerde 29
Feldkapazität 185
Felsenbirnengebüsch 286
Felsgrusgesellschaften 187
Felsspaltengesellschaften 137, 143
Femelwald 322
fen 253
Festuca altissima 352
Festucetalia valesiacae 192, 195, 196, 203
Festuco-Brometea 180, 192, 196
Festuco-Genistetum 242
Festuco (nigrescentis)-Cynosuretum 232
Festuco (rubrae)-Crepidetum capillaris 233
Festuco-Sedetalia acris 189, 191
Fettweiden 232, 235
Fettwiesen 235, 236
Feuer, Flämmen 135, 203, 245, 248
Fichten- und Lärchenwälder 337
Fiederzahnwurz-Buchenwald 350
Filagini-Vulpietum 191
Filipendulion ulmariae 222, 227, 237
Filipendulo-Geranietum palustris 237
Filipendulo-Petasition 237
Firmetum 207
fischereibiologische Region 93
Flachmoor 169
Flaschenbaum 17
Flaumeichenwälder 339
Fliese 24, 48, 271
Fließwasserröhricht 154
Florenelement 44
Florenreich 45
Flügelginsterweide 242
Flugsand-Quellerwatt 101
Fluktuation 47
Flur 179
Flußaue 291, 345
Fluthahnenfuß-Gesellschaften 93
Flutmarkengesellschaften 102
Flutmulde 158, 222
Flutrasen 219, 220
Folgegesellschaft (s. auch Sukzession) 47, 137
Formation, -slehre, -ssystem 18, 60
Forst (Begriff) 298
Forstgesellschaft 323
Fragarion vescae 273
Fragmentgesellschaft 41
Franguletea 285
Frangulo-Rubetum plicati 274
„Frankfurter Klärbeckenflora" 49
Fraxino-Fagetea 339
Fraxino-Ulmetum 346
Freßkette 77
Frosthärte, -resistenz 252
Frosttrocknis 301
Fruchtwechsel 120
Frühlingsgeophyt 304
Frühlingstherophyt 188
Fumario-Euphorbion 119
Fundort 24
Fußballplatz-Bewuchs 220
Futterwert, -zahl 223

Galeopsietalia, -etum segetum 144, 145
Galio-Abietenion 349, 351
Galio-Koelerion „albescentis" 191
Galio (odorati)-Fagenion 349, 350
Galio (odorati)-Fagetum 350, 354
Galio rotundifolii-Abietetum 351
Galio (sylvatici)-Carpinetum 347
Galio-Urticenea 266
Galmeigesellschaften 181, 185
Galmei(pflanze) 181
Galmeirasen 185

Galmei-Veilchen 181
Gamsheideteppich 252
Gare 112
Gaultherio-Piceetalia 335
Gebietsassoziation 40, 336
Gefällemantel 284, 297
Geißbart-Ahornwald 349
genet 20
Gen-Resevoir 113
Genisto anglicae-Callunetum 244
Genisto pilosae-Callunetum 244
Gentiano (asclepiadeae)-Molinietum 237
Gentiano (germanicae)-Koelerietum 204
Geobotanik 14
Geoelement 44, 193
Geophyt 17, 98, 186
Geranio-Allietum vinealis 121
Geranio-Anemonetum sylvestris 277
Geranio-Dictamnetum 278
Geranion sanguinei 277, 278
Geranio-Peucedanetum cervariae 279
Geranio-Trifolietum alpestris 279
Geranio-Trisetetum 236
Geselligkeit 34
Gesellschaftskomplex s. Vegetationskomplex
Gesellschaftskreis 42
Gestalttypus 16
Gestaltungssukzession 313
Gesteinsbildung durch Pflanzen 166
Gesteinsschuttfluren 137
Gesteinsunterschiede 138, 205
Getreide-Unkrautgesellschaften 120
Gewässergliederung 76
Gilde 59
Ginsterheiden 238, 244
Glaskraut-Mauerfugengesellschaften 137, 150
Glatthaferwiese 236
Glauco-Puccinellietalia 217
Glazial 50
Glazialrelikt 52, 168, 173, 280
Glechometalia 266, 267
Gleichgewicht, biolog., ökolog. 21, 308
Gley-Boden, -Horizont 30, 217, 346
Glockenheide-Anmoor 262
Glyceria maxima 157
Glycerietum fluitantis 154
Glycerietum maximae 157
Glycerietum plicatae 154
Glycerio-Sparganion 154, 155
Glykophyt 213
Goldhaferwiese 236
Gradation 23, 308
Gradient 215
Grasflur, -land 179
Grasnelkenflur 191
grassland 179
Graudüne 130
Grauerlen-Aue 346
Grauweidengebüsch(e) 329, 330
Großdisjunktion 50, 74
Großseggenrieder, -sümpfe 152
Großrestanalyse 50
Grünerlenbusch 280
Grünland, -pflanze 179, 224
Grünlandkartierung 230
Grünordnung 288
Grünverbauung s. Lebendbau
Grundfolge d. Waldentwicklung 52
Grundrasen 79
Grundwasser 31, 318
Grus 188
Gülle-Problem 228
Gürtel der Vegetation 45, 91, 126, 129
Gyttja, Gyttia 78, 92

Habitat 24, 58, 173
Habitatselektion 58, 161, 173
Hackfrucht-Unkrautgesellschaften 120
Haftwasser 28
Hainsimsen-Buchenwald 350
Hainsimsen-Traubeneichenwald 343
Halbkulturlandschaft 250
Halbruderale Halbtrockenrasen 134
Halbtrockenrasen 197
Halimionetum portulacoidis 218
Halophilie 100, 213
Halophyt, -isch 74, 100, 213
Halostachyetalia 213
Halotoleranz 214
Hardt 243
Harmonie der Pflanzengesellschaften 291
Hartholzaue(nwald) 292
Haselzeit 53
Haubergwirtschaft 342
Häufungsweise 33
Hauptmantel 284
Hauswurz-Gesellschaft 192
Hecke 284, 289
Hedero-Rosetum arvensis 287
Heide 243, 252
Heidekäfer 247
Heidemoor,- gesellschaften 253, 261
„Heilgesellschaft" 134, 220
Helm-Azurjungfer 161
Helophyt 17, 64, 152
Hemerobie, -grad 250
Hemikrytophyt 17
Herbizideinsatz 113
Hieracio-Empetretum 244

Hippophao-Berberidetum 287
Hippophae rhamnoides 287
Hippophao-Salicetum arenariae 287
Hirschwurz-Saum 279
Hirschzungen-Ahornwald 349
historisch alter Wald 306
historische Waldnutzung 320
Hochgebirgsklima 140
Hochgebirgsrasen 205
Hochgrasflur 281
Hochheide 244
Hochmoor 253
Hochmoorbultgesellschaften 253, 261
Hochstaudenflur, -gesellschaften 237, 264
Hochstaudengebüsche 279, 281
Hochwald, -wirtschaft 320
Hochwasser(gefahr) 292, 346
Höhenform 41
Höhengrenzenanstieg 212
„Höhenkomplex" 230
Höhenlandwirtschaft 224
Höhenstufe 45
Hohenheimer Grundwasserversuch 31
Höhenvikariante 41, 174
Holarktis 45, 209
Holco-Quercetum roboris 343
Holozän 50
Holznutzung, historische 320
Homogyno-Piceetum 338
homoiohalin, -ob 74
homoiohyder 186
Homoiostase 63
homologe Gesellschaften 271, 284
Honkenyo-Agropyretum, -ion juncei 130, 131, 132
Honkenyo-Elymetea 125, 128
Honkenyo-Elymetum arenariae 131
Hordelymo-Fagetum 350
Hordeum murinum 110
Horstrotschwingelweide 232
Hottonietum palustris 90
Hude 284
Huflattichflur 136
Humus, -bildung 27, 312, 354
„Hungerzeiger" 230
Huteweide 239
Hydrocharition morsus-ranae 90
hydrologische Charakteristik 294
Hydrophyt 17, 61
Hydropote 63
hydrostatischer Druck 62, 80
Hygroserie 176
Hypericum maculatum-Polygala vulgaris-Ass. 242
hypertroph, Hypertrophierung 78, 92

Ichneumon nigritarius 309
Immission, -sschutz 248, 290, 318
indigen 43, 116
Indikator, -wert s. Bioindikation
Ingenieurbiologie 134
inhibition 30
Initialgesellschaft s. Pionierges.
Insektenblütigkeit 201, 305, 328
Insektivorie s. Carnivorie
Inselcharakter 147
integrierte Schädlingsbekämpfung 114
Interaktion 13, 30
interflow 318
Interglazial 50
Interstitialwasser 84
Interzeption 185, 311
Iridetum sibiricae 237
Isoetes lacustris 85, 86
Isoetetalia 123
Isoetetum echinosporae, tenellae 86
Isoetiden 62, 84
Isoeto-Lobelietum 86
Isoeto-Nanojuncetea 122, 123

Japan-Knöterich 269
Juncetea, -ion trifidi 211
Juncetum, -ion acutiflori 237
Juncetum alpini 176
Juncetum gerardii 214, 215, 218
Juncetum subnodulosi 237
Junco baltici-Schoenetum nigricantis 176
Junco-Molinietum 237
Jungwuchs 323
Juniperion nanae 335
Jurinaeo-Koelerietum glaucae 191

Kahlschlag, -flächen 270, 320
Kalamität 23
Kalkfällung 166, 169
Kalk-Flachmoor, -Niedermoor 174
Kalkpflanze, -zeiger 112, 175, 206
Kalkquellfluren 167, 168
Kalkschiefer-Gesellschaften 138, 144
Kalkschneeböden 178
Kalksumpf 174
Kalk-Steinrasen 207
Kaltluft 26
Kaltstenothermie 93, 165
Kaltzeiten 50
Kanalisierung von Gewässern 293
Kationenaustauscher 27, 257
Kennart (Begriff) 36
Kernwuchs 320
Kernera saxatilis 148
keyhole – key model 198

Kiefernforstgesellschaften 324
Kiefernspanner 309
Kiefern-Steppenwälder 334
Kiefernwälder bodensaurer Standorte 335
Kiefernzeit 53
Klasse (als syntaxonomischer Begriff) 37
Klassengruppe 41, 50, 67, 104, 187, 285
Kleebwald 349
Kleingrasdüne, -nrasen 129, 191
Kleinschmielenrasen 188
Kleinseggenmoor 169
Kleinwasserschlauch-Gesellschaften 65, 83
Kletten-Gesellschaften 265
Kletterpflanze s. Liane
Klimax 48
Knick 285
Knickfuchsschwanzrasen 222
Knieholz s. Krummholz
Kniemantel 284
Knospenbank 109, 135
Knotenbinsenwiese 237
Kobresietum bellardii 209
Koelerio-Corynephoretea 187
Koelerion glaucae 191
Koevolution 338
Kohldistelwiese 236
Koinzidenz 112
kollin 45
Kompensation, ökologische 31
Konkurrenz 30, 81, 112, 201, 223, 324
Konkurrenz-Ausschluß-Prinzip 81
konservatives Glazialrelikt 173
Konstanz 22
Konstitution, ökolog., physiolog. 31, 141
konstitutionelle Resistenz 186
Konsument, Konsumption 27, 308
Kontaktgesellschaft 102
kontinental 46, 190, 192
Kontinentalverschiebung, -drift 50, 193
Kontrastbetonung 82
Konvergenz, -merkmal 62, 83, 185
Kooperation 30
Kopfwollgrassumpf 174
Körnung, -sklasse 29
Kosmopolit 43, 74, 187
Krähenbeer – Sandheide(n) 129, 244
Krautweiden-Schneetälchen 178
Kriechrasen 213, 221
Krümelgefüge, -struktur 28, 112
Krummholz 17, 281, 334
Krummseggenrasen 205, 210
Kryptophyt 17
K-Strategie 20
kulturbetont 248, 251
Kulturlandschaft 250
Kulturfolger 147
kulturgeschichtliche Epochen 51
Kulturrasen 213, 222
Kürze der Vegetationszeit 177
Kuschel 336
Küsten-Mastkraut-Gesellschaften 102
kybernetische Begriffe 221

Labkraut-Tannenwald 351
Läger, -flur 267
Lagg 254
Laichkraut- und Schwimmblattgesellschaften 65, 89
Laichkrautwiesen 89
Lamio albi-Ballotetum albae 265
Landespflege (Begriff) 288
Landgewinnung 100, 126
Landschaftsökologie 126, 152, 202, 231, 239, 270, 284, 291
Landschaftspflege 154, 202, 231, 248, 275, 288 (Begriff), 345 (s. auch Lebendbau)
Landsorte 117
Lapsano-Geranion robertiani 268
Lärchen-Arvenwälder 334, 338
Larici-Cembretum 338
Laserpitio-Calamagrostietum variae 208
Latsche 280, 334
Laubmischwälder, Mesophytische 345
Lavendelweiden-Gesellschaft 296
Lavendelweidengebüsche 296
Lawinen 318
Lawinenbahnen 280
Lebendbau 132 (Begriff), 136, 138, 163, 211, 265, 290, 293
Lebensform Baum 17, 298
Lebensform, -spektrum 16, 17, 61
Lehm (als Bodenart) 30
Lemnaceae 66
Lemnetea, -etalia 65, 66, 68
Lemnetum, -ion gibbae 67, 68
Lemnetum trisulcae 68
lenitisch 77
Leontodonto-Nardetum 242
Leonuro-Ballotetum nigrae 265
Lerchensporn-Ahornwald 349
Leucobryo-Pinetum 335
level science 14
Liane 227, 269, 284
Lichtanspruch 311, 328
Lichtbaumart, Lichtholzart 311
limes convergens, divergens 107, 221
Limnologie 76
Linden-Bergahornwälder 348
Lindernio-Eleocharitetum ovatae 123
Linnaeo-Piceion 335

Lithospermo-Quercetum pubescentis 344
Litoral 77
Littorella uniflora 85
Littorelletea, -etalia 65, 83
Lizenz-Biotop 55
Lobarion pulmonariae 351
Lobeliengesellschaft 86
Lochmaea suturalis 247
Loiseleuria procumbens 252
Loiseleurietum 252
Loiseleurio-Vaccinietea 250
Lokalassoziation 40, 242
Lolio-Cynosuretum 226, 232
Lolio-Plantaginetum, -ion 35, 219, 222
Lolio-Potentillion anserinae 220
long distance disperal 67
Lonicero (periclymeni)-Rubion sylvatici 271, 274
Lonicero alpigenae-Fagenion 349, 350
Lonicero alpigenae-Fagetum 350
Lorbeerweidengebüsch 330
lotisch 77, 93
Lunario-Acerion pseudoplatani 348
Luzula luzuloides 315
Luzulo (luzuloidis)-Fagenion 349, 350
Luzulo (luzuloidis)-Fagetum 350, 354
Luzulo-Quercetum petraeae 343
Lycopodio-Nardetum 342

Mädesüß-Gesellschaft 237
Magerkeitszeiger 201, 230
Magerrasen 179, 181
Magnocaricion elatae 153, 158, 237
Mahd 203, 226
Mähder 204
Makrophyt 77
Mandelweiden-Busch 297
Mannbarkeitsalter 328
Mantel, -gesellschaft 267, 268, 274, 284, 330
Massenvermehrung s. Gradation
Mastjahr 301
Matricaria discoidea 107
Mauer-Habitat 147, 150
Mauerpfeffer-Gesellschaften 189
Mauerrauten-Gesellschaft 148
mediterran 46
Meersenf-Spülsäume 103, 129
Meersimsenröhricht 216
Mehlprimel-Kopfrietmoor 174
Mehrfaktorenkarte 112
Melampyro-Holcetea mollis 275
Mercurialetum annuae 121
meridional 46
Mesobrometum erecti 204
Mesobromion 193, 196, 197, 204, 275
Mesobromion-Landschaft 202
Mesophytische Laubmischwälder 339
mesotroph 92
Metallophyt 181
Metapopulation 19
microsite 198
Mikrohabitat 18, 198, 245
Mikroklima 26, 140, 171, 185, 245, 256, 271, 290, 311
Mikroorganismenflora 314
Mineralbodenwasserzeiger 255
Mineralisationswert 315
Mineralisierung 28, 78
minerotraphent, Minerotrophie 253
Minimumfaktor 27
Mitteleurophäische Grundfolge der Waldentwicklung 52
Mittelwald, -wirtschaft 320, 321
mixohalin 76
Mniobryo-Epilobion hornemannii 167
Moder 314
Modulus 135
Molinietalia 234
Molinietum medioeuropaeum 237
Molinio-Arrhenatheretea 180, 222
Molinio-Pinetum sylvestris 332
Molinion coeruleae 228, 235, 237
Monardsches Prinzip 81
Monitor, -ing, aktiv, passiv 95
Monokultur 23, 117
Monotop 59, 271
montan 45
Montio-Bryetum schleicheri 167
Montio-Cardaminetalia 167
Montio-Cardaminetea 165
Moor (Begriff) 253
Moorbildung, -zerstörung 260
Moorkiefernwälder 254, 255
Moorwälder 336
Moorweite 254
Moos-Kiefernwälder 337
Moosring, -schürze 352
Morphodynamik 292
Mosaik s. Vegetationsmosaik
Mosaik-Zyklus-Konzept 47
Mudde 78, 253
Mull 27, 314
Muster s. pattern
Mykorrhiza 84, 257, 335, 351
Myricetum gale 330
Myriophylliden 62
Myriophyllo-Nupharetum 90
Myrmekochorie 151, 306, 307

Nachwärmezeit 53
Nacktriedrasen 209
Nahrungskette -netz 77
Nanocyperetalia, -ion 123
Nardetalia 180, 239, 240
Nardetum alpigenum 242
Nardion 242
Nardo-Callunetea 238, 240
Nardo-Galion saxatilis 242
Nardo-Gentianetum pneumonanthes 242
Nardo-Gnaphalietum supini 177
Nardus stricta 239, 314
Nasturtietum officinalis 154
Naßwiesen 234
Nationalpark 70
Natterkopf-Gesellschaft 265
naturbetont 250
Naturheiden 252
Naturlandschaft 250
natürliche Vegetation, Gesellschaft 47, 207, 323
naturnah, -fern, -fremd 251
Naturschutz 59, 81, 86, 117, 127, 154, 171, 188, 202, 204, 211, 231, 237, 248, 285, 288 (Begriff), 320, 330, 345
Naturwaldreservat 319
Nehalennia speciosa 171
Nekton 77
Neoendemismus, -it 43, 183
Neophyt 44, 69, 107, 269
Neozoon 73
Neuansiedlung 148
„Neuartige Waldschäden" 302
Niedermoor, -gesellschaften 165, 169, 253
Niederwald, -wirtschaft 320, 342
Nischenbildung s. ökologische Nische
Nitelletalia 99
Nitrifikationsgrad 315
Nitrophilie 264
Nitrophytismus 264, 268
nival 45
Nomenklatur 40
numerische Verfahren 36
Nupharetum pumilae 90
Nuphar spec. 64
nutzbare Regenkapazität 29
Nutzungsform 41
Nymphaeiden 62
Nymphaeion (albae) 89, 90

Oberfläche, effektive (tätige) 25, 311
Obionetum portulacoidis 218
Ödland 179
Ohrweidengebüsch 330
Ökogramm der Waldbaumarten 325, 329
ökologische Kennzahl 111
ökologische Nische 22, 61, 79, 82, 329
ökologische Kompensation 31
ökologisches Gleichgewicht 22
Ökonomischer Koeffizient der Primärproduktion $ÖK_{PP}$ 300
Ökophysiologie 84
Ökosystem 13, 70, 113, 162, 248, 309
Ökoton 201
Ökotyp 136, 183, 106, 225, 282
oligotraphent 78, 87, 253
oligotroph 77, 92
ombrotraphent, Ombrotrophie 253
Ononidetalia striatae 193
Ononidion striatae 334
Onopordetalia acanthii 265, 266
Onopordetum acanthii 265
Optimum, autökolog, synökolog. 31
Orchideen-Buchenwälder 351
Orchideen-Kopfrietmoor 175
Ordnung (als syntaxonom. Begriff) 37
oreal 45
Origanetalia vulgaris 278
ornithokoprophytisch 209
Orterde, -stein 246
Oxycocco-Sphagnetea 50, 170, 253, 261
Oxyrietum digynae 142
ozeanisch 46

Pado-Coryletum 287
Paläoökologie 49 (Begriff), 54, 78, 87, 116, 157, 166, 171, 177, 192, 193, 215, 225, 257, 274, 277, 280, 282, 333, 335, 342, 345, 347
Paläobiozönose 52, 194
Paläoendemismus, -it 43, 146
Papaveretalia rhoeadis 118
Papaveretum argemones 120
Papaveri-Melandrietum noctiflori 121
Parasitoide 113, 289, 308
Parietarietea judaicae 137, 150
Parietarietum judaicae 151
Parktundrenzeit 53
Parnassio-Caricetum nigrae 174
partitioning 98
pattern 16, 177, 184, 185, 247
Peitschenmoos-Fichtenwald 316, 338
Pelagial 77
Pendelgesellschaft 103
Periphyton 77
Petasitetum, -ion paradoxi 142
Petasition albae 269
pF-Wert 28
Pfeifengraswiesen 227, 235, 237
Pfingstnelkenflur 192

Pflanzengemeinschaft 33
Pflanzengesellschaft (Begriff) 14
Pflanzensoziologie (Begriff) 14
pflanzenverfügbares Wasser 28
pH-Wert s. Bodenreaktion
Phalaridetum arundinaceae 154
Phanerophyt 17
Phänologie, Phänophase 304
Phase (als syntaxonom. Begriff) 41, 248
– phil 32
Philonotido-Montietum 168
– phob 32
Phragmites australis 20, 156
Phragmites-Gesellschaft 157
Phragmitetea, -etalia australis 153, 155, 159
Phragmition 155, 156
Phyllitido-Aceretum 349
Phyllodoco-Vaccinion 335
– phytisch 32
Phytophage 306
Phytozönologie 14
Phytozönon, -a 14, 33
Phytozönose (Begriff) 33
Picea abies 326
Piceetalia abietis 335, 337
Piceetum hercynicum 338
Pilzbefall 301
Pilzsukzession 314
Pino-Quercetum 343
Pinus sylvestris 326
Pioniergesellschaft 47, 80, 98, 137, 265
Pityogenes bistridentatus 258
Plaggen, -hieb 245
planar 45
Plankton 77
Plantaginetea 219
Plantaginetum indicae 121
Plantagini maritimae-Limonietum vulgaris 218
Plantago major 107
plant community 33
plasmatische Resistenz 182, 186
Pleistozän 50
Plenterwald 322
Pleuston 61, 77
Podsol, -ierung 30, 246, 315, 335
podsolige Braunerde 246
poikilohalin, -ob 74
poikilohalophytisch 76
poikilohyder 186
Poion alpinae 233
Polder 72
Pollenanalyse 50, 194, 257, 347
Polsterrendzina 207
Polsterseggenrasen 207
Polygalacto-Nardetum 242
Polygonetum +brittingeri 106
Polygonion avicularis 107
Polygono (aequalis)-Matricarietum discoideae 107
Polygono-Chenopodion polyspermi 106, 119
Polygono hydropiperis-Bidentetum tripartitae 106
Polygono-Poetea annuae 106, 220
Polygono-Trisetion 235, 236
Polygonum cuspidatum 269
Polykorm(on) 20, 152
Polykultur 223
Polyploidie 126, 225
Polypodio-Salicetum arenariae 288
Polytrichetum sexangularis 177
Poo-Prunelletum 233
Poo-Trisetetum 236
Poo-Tussilaginetum 136
Population, -sbiologie 14, 17, 18 (Begriff), 75, 98, 109, 123, 126, 135, 143, 176, 188, 198, 227, 247, 264, 270, 301
Populetalia albae 339
Populus tremula 326
Porenvolumen 28, 318
Posidonia oceanica 74
Posidonietea 74
Postglazial 53
postglaziale Wärmezeit 53, 90, 193, 343, 348
Potamal 94
Potametalia, -ion pectinati 89, 90
Potametea 88
Potametum graminei 93
Potametum lucentis 90
Potamogetonetea 65, 88
Potamogeton pectinatus 75
potentielle naturliche Vegetation 47, 158, 339, 342
Potentilletalia, -ion caulescentis 149
Potentillo albae-Quercetum petraeae 343
Potentillo arenariae-Stipetum capillatae 203
Potentillo caulescentis-Hieracietum humilis 148
Präadaptation, Prädisposition 109, 135
Prärie 179
Präsenz, presence degree 33
Priel 72
primäre Sukzession 46
Primärstandort 191
Primulo-Schoenetum ferruginei 174
Problemunkraut 114

Produktion, Produzent 27
Produktionsintensität 77
Profundal 77
Progression, soziologische 23, 60, 99
progressives Glazialrelikt 173, 242
progressive Sukzession 46, 130
Prospektion 181
Protopedon 92
Prunetalia spinosae 199, 286
Pruno-Fraxinetum 346
Pruno-Ligustretum 287
Pruno-Rubetum bifrontis 288
Pruno-Rubetum radulae 288
Pruno-Rubetum sprengelii 288
Pruno-Rubion radulae 286, 288
Prunus avium 326
Pteridium aquilinum 21
Puccinellietum distantis 218
Puccinellietum, -ion maritimae 217
Puccinellio distantis-Spergularion salinae 218
Pulsatillo (patentis)-Pinetea) (sylvestris) 332, 334
Pulsatillo-Caricetum humilis 204
Pulsatillo albae-Nardetum 242
Pyrolo-Abietetum 351
Pyrolo-Pinetum 334

Quartiär 51
Quecken-Ödland 134
Quellerwatt, -flur 100, 126, 215
Quellflur, -gesellschaften 165
Quellkörperorganisation 185
Quellstaudenflur 237
Quelltuff 166
Quercetalia pubescenti-petraeae 339, 340, 343
Quercetalia robori-petraeae 339, 340
Quercetea ilicis 339
Quercetum medioeuropaeum 343
Quercetum, -ion pubescenti-petraeae 344
Quercion robori-petraeae, roboris 342
Querco-Carpinetum 347
Querco-Fagetea grandifoliae 50
Querco-Fagetea sylvaticae 50, 339, 340
Querco-Ulmetum minoris 346
Quercus petraea 326
Quercus robur 326

Råmark 138
ramet 20
Randgehänge 254
Ranunculetum baudotii 90
Ranunculetum, -ion fluitantis 89, 93
Ranunculetum scelerati 106
Ranunculion aquatilis 90
Ranunculo (repentis)-Agropyretum repentis 222
Ranunculo (repentis)-Alopecuretum geniculati 222
Ranunculo-Sietum erecti f. submersi 93
Ranunculus glacialis 140, 141
Rasenbinsen-Anmoor 263
Rasenbinsen-Hochmoor 262
Rasenhorizont, -niveau 254
Rasse (als syntaxonom. Begriff) 40, 248
Raubparasiten 113, 289, 308
Raunkiaer-System 16
Rauschbeeren-Krähenbeerheide 252
reale Vegetation (Begriff) 47
Redoxpotential 153
reed, Reeth 152
Refugium 50, 52
Regeneration von Hochmooren 260
Regenerationsfenster 198
Regenerationskomplex 258
Regenerationsnische 198
Regenwassermoor 253
regionale natürliche Vegetation 48
regressives Glazialrelikt 173
regressive Sukzession 46, 130
Regulation, -lierung 112, 113, 289, 308
Relikt (s. a. Glazialrelikt) 147
Reliktendemismus, -it 43, 87, 146
Reliktgesellschaft 87, 90, 157, 333, 343
Renaturierung 260
Rendzina 30
Requisit 30, 58, 171
Resistenz 22, 182, 186
resting frond 67
Retentionsraum 346
Retranslozierung 227
Reutbergwirtschaft 242, 243, 274
Rhamno-Cornetum sanguineae 287
Rhamno-Prunetea 285, 286
rheobiont, -xen 79
Rhitral 94
Rhododendro-Mugetum 334
Rhododendro-Vaccinienion 336
Rhynchosporetum, -ion albae 174
Riccietum fluitantis 68
Riccietum rhenanae 68
Ricciocarpetum natantis 68
Riccio-Lemnion trisuleae 68
Ried 152
Rispenseggenried 159
r-K-Strategien-System 20
Röhricht, -gürtel 38, 152, 162
Rohhumus 27, 312
Rohrammer 39, 160

Rostalpenrosen-Gesellschaften 338
Rostseggenrasen, -halde 207
Rotbuchenwälder 349
Rote Hochmoorbult-Gesellschaft 262
Rote Liste 44, 60, 117
Rotschwingelweide 232
r-Strategie 20, 188
Rubo-Coryletum 288
Rubo-Rosea 285
Ruderalgesellschaften 264
Ruderalpflanze 108, 264
Ruderalvegetation 265
Rülle 256
Rumicetum alpini 267, 280
Rumicetum scutati 142
Rumici-Arabidetum coeruleae 178
Ruppia 75
Ruppietea maritimae 65, 74
Ruppietum cirrhosae 75
Ruppietum, -ion maritimae 75

Saatgutreinigung 113
Saginetea maritimae 102
Sagino-Bryetum argentei 107
Sagino-Cochlearietum danicae 103
Salden-Gesellschaften 65, 74
Salicetea, -etalia herbaceae 176, 178
Salicetea, -etalia purpureae 269, 285, 291
Salicetum albae 296, 297
Salicetum appendiculatae 280
Salicetum auritae 331
Salicetum cinereae 330
Salicetum elaeagni 296
Salicetum fragilis 297
Salicetum herbaceae 178
Salicetum incanae s. S. elaeagni
Salicetum pentandro-cinereae 331
Salicetum triandrae 297
Salici-Myricarietum 295
Salicion albae 296
Salicion cinereae 330, 331
Salicion elaeagni 295
Salicion herbaceae 177
Salicion incanae 295
Salicornia 100
Salicornietea 100, 214
Salicornietum +decumbentis 101
Salicornietum ramosissimae 102
Salicornietum strictae 100, 214
Salinität 74
Salix 293
Salsoletea komarovii 103
Salsolion ruthenicae 118
Salvinia 68, 96
Salzbinsenrasen 218
Salzmeldenrasen 218
Salzrasen 71, 101, 126, 213
Salzsteppe 213
Sambucetalia racemosae 271
Sambuco (racemosae)-Salicion caprea 272, 274
Samenansatz 301
Samenbank 80, 109, 123, 170, 188, 270
Samenruhe 110
Samenunkraut 109
Sand (als Bodenart) 30
Sandbewegung 130
Sanddornbusch 287
Sandheiden 244
Sand-Kiefernwald 335
Sandküste 128
Sandrasen 187
Sanguisorbo-Silaetum 236
Saponario-Petasitetum spuriae 136
Saprobie, -bität 78
Sapropel 63, 78, 92
saprotroph 78
Sarothamnetum scoparii 274
Sarothamno-Nardetum 242
Sarothamnus scoparius 274
Sauerhumus-Buchenwälder 351
Sauerstoffarmut, -mangel 152, 257
Saugkraft 28, 185
Saum 267, 274, 284
Saumgesellschaften 264, 274
Saumklima 274
Säurezeiger 112, 206, 316
Savanne 179
Saxifraga oppositifolia 87, 141
Saxifraga paniculata 148
Saxifrago tridactylitis-Poetum compressae 192
Schädling 113, 289, 308, 328
Schädlingsregulation 112, 113, 289, 308
Schafweide 194, 203, 204
Schalldämpfung 291
Schattbaumart, Schattholzart 311, 325
Scherrasen 233
Scheuchzerietalia palustris 170, 174
Scheuchzerio-Caricetea nigrae 169, 175
Schichtung 16
„Schiechtln" 211
Schiffelwirtschaft 342
Schilfeule 160
Schilfrohr, -röhricht 156, 162
Schilfrückgang 162
Schlagfluren 270
Schlaggesellschaften 264, 270, 273
Schlagweisen 320
Schlammküste 125

Schlammseggenschlenke 174
Schlankseggenried 158
Schlehen-Ligusterbusch 287
Schleier 269, 284
Schleiergesellschaften 269
Schlenke 171, 174, 254
Schlenkengesellschaften 165, 169
Schlickgras-Gesellschaften 125
Schluchtwälder 348
Schluchtweiden-Gesellschaft 280
Schlüsselart 73, 75, 245
Schlußgesellschaft 47, 137
Schnabelbinsenmoor 174
Schneebodengesellschaften 165, 176
Schneedecke 141, 177
Schneegrenze, klimatische 45
Schneeheide-Kiefernwälder 332
Schneeheide-Krummholz 334
Schneeschimmel 301
Schneetälchengesellschaften 176
Schneidbinse, Schneide 157
Schoenetum nigricantis 175
Schoenoplectus lacustris 156
Schoenus nigricans 175
Schopfbaum 17
Schutthalde, -flur 137
Schwarzerlen-Galeriewald 345
Schwebfliegen 271
Schwermetallrasen 181
Schwermetallresistenz, -toleranz 106, 182
Schwimmblatt 63
Schwimmblatt- u. Laichkraut-Gesellschaften 88
Schwingel-Steppenrasen 192, 203
Schwingdecken, -rasen 172, 174
Scirpetum lacustris 156
Scirpetum sylvatici 207
Scirpetum tabernaemontani 156
Scirpo-Phragmitetum 38, 156
Scleranthо (bienni)-Sempervivetum arachnoidei 192
Scorpidio-Utricularienion, -etum 83, 173
Scorzonero-Chrysopogonetalia 193
Scytonematetum myochrous 169
Sedimentbildung 79, 292
Sedo-Scleranthetalia 188, 189
Sedo-Scleranthetea 180, 187, 189
seedbank s. Samenbank
seed predation 199, 301
Seegraswiesen, sea grass beds 65, 69
Seerosendecken 90
Segetalvegetation 108
Seggen-Buchenwald 351
Seggen-Lindenwald 347
Sekundäre Sukzession 46
Sekundärstandort 191
Selbstreinigung, biologische 156, 308
Selektivität (des Viehs) 239
Semperviretum 207
Senecioni (fuchsii)-Sambucetum racemosae 274
Senecioni (sylvatici)-Epilobietum 273
Senecio sylvaticus 99
Senecio vulgaris 109, 116
serial 55
Serie 46
Sesleria-Gruppe 193
Seslerietea, -etalia albicantis 180, 207
Seslerio-Caricetum sempervirentis 207
Seslerio-Mesobromion 197
Seslerion albicantis 207
Seslerio-Xerobromion 197
Setario-Galinsogetum parviflorae 120
Sickerwasser 28, 318
Siedlungszeiger 53
Sigmagesellschaft, Sigmasyntaxon 54
Sigmasoziologie 15, 54
Sigmassoziation 54
Sigmetum, -ion 54
Signalgeber (Vegetation) 157, 161, 171
Silbergrasflur 191
Silberweiden-Aue(nwald) 296, 297
Silgenwiese 236
Silikat-Binsenwiese 237
Silikatpflanze 206 (s. auch Säurezeiger)
Silikatquellfluren 167
Silikatschneeböden 177
Sisymbrienea, -etalia, -ion 118, 265
Skelett (des Bockes) 29
Solarkonstante 25, 141
Sommerwälder, Sommergrüne Laubwälder 50, 339
Sonchus paluster-Archangelica littoralis-Assoziation 270
Sorbo-Calamagrostietum arundinaceae 281
Soziabilität 34
Sozialbrache 202
soziologische Aufnahme 34
soziologische Entwicklungshöhe 23, 99
Spalierklima 274
Spaltöffnungsorganisation 186
Spartina 125
Spartinetea, -etalia, -ion 125
Spartinetum anglicae 125
Spätblüher 202, 275
Spätglazial 52
Sperguletalia arvensis 118
Spergulo-Corynephoretum 191
Spergulo-Echinochloetum cruris-galli 120
Sphagnetalia compacti 261

Sphagnetalia fusci 261
Sphagnetum fusci 262
Sphagnetum magellanici (= medii) 262
Sphagnetum papillosi 262
Sphagno(compacti)-Scripetum germanici 263
Sphagno-Alnetum 331
Sphagno-Utricularienion, -etum 83
Sphagnum 256
Spirke 336
Spirodeletum polyrhizae 68
Spitzahorn-Lindenwald 348
Spreewald 329
Spülsaumgesellschaften 103
Stabilität 21
standing crop 299
Standort (Begriff), Standortslehre 24
Standortskonstanz, Relative 31
Standortsüberlagerung 295
Standortsweiser s. Zeigerwert
Stangenholz 323
Staudenhalden trockener Standorte 274
Steifseggenried 38, 159
Steineichenwälder 339
Steinschutthalden-Wälder 348
Stellarietea mediae 108
Stellario-Alnetum glutinosae 345
Stellario (holosteae)-Carpinetum 347
Stellario-Isolepidetum setaceae 124
Stellenäquivalenz 69, 103, 223, 243
steno-, stenök 32
Steppe 179
Steppenheide 275
Steppenheidetheorie 277
Steppenheidewald 276, 316
stepping stones 168
Sternmieren-Eichen-Hainbuchenwald 347
Stetigkeit, -sgrad, -klasse 33
Stickstoffhaushalt 153, 206, 214, 248, 258, 280, 314, 329, 354
Stillgewässertypen 77, 91
Stillwasserröhrichte 156
Stipetalia, -etum calamagrostis 142, 143
Stipetum capillatae 203
Stockausschlag 320
Stoffkreislauf, -umsatz 28, 312, 313
Störstelle 194, 198, 242
Störung 122, 135, 171, 219 (Begriff), 269
Strahlungshaushalt 25, 140, 256, 311
Strand 128
Strandhafer-Gesellschaften 128
Strandroggen-Gesellschaften 128
Strandlings-Gesellschaften 65, 83
Strandschmielen-Gesellschaft 86
Strandwermutgestrüpp 218
Strategie, -typ 17, 18 (Begriff), 109, 157, 186, 220, 224
Stratiotetum aloidis 90
Strauch (als Lebensform) 284
Strauchbirken-Kriechweidengestrüpp 330
Strauchbuchenwald 315, 351
Strauchgesellschaften 284
Streu 227, 248, 312
Streunutzung 227, 312
Streuwiese 234, 237
Streuzersetzung 312, 328
Stromtal-Pfeifengraswiese 237
Struktur d. Vegetation (Begriff) 16
Strukturhomologie 274, 285
Stufe (als syntaxonomischer Begriff) 41
Stufe s. Höhenstufe
sub- 45
subalpin 45
Subalpine Hochstaudenfluren und -gebüsche 279
Subassoziation 39, 40, 42, 247, 336
Subatlantikum 53
subatlantisch 190
Subboreal 53
Subfossil 54, 194
Sublitoral 77
submeridional, submediterran 46, 190
submontan 45
Subvariante 39, 42, 247
Sukkulente, Sukkulenz 17, 187, 188
Sukzession 46, 130, 140, 198, 218, 239, 270
Sukzessionslehre 15, 46
Sumpfhumus 169
Süßwasservegetation 76
Symmorphologie 14, 16
Symphänologie 15
symphänologische Gruppe 305
Symphylogenie 15, 49, 107, 169, 193
Symphysiologie 15
Symphytosoziologie 54
synanthrop 147
Synchorologie 15, 43
Synchronologie 15, 49
Syndrom 20
Syndynamik 15, 46, 198, 210
Synepiontologie 15, 49
Synevolution(slehre) 15, 49, 182, 193
Synökologie 15, 24
Synsoziologie 15, 54
Synsystematik 15, 32
Syntaxon 33
Syntaxonomie 15, 32
Synusie 17, 204, 209, 330, 348
Synzoochorie 307, 328

Syrphidae 271
Syrosem 138

Tabellenarbeit, -ordnung 33
Taphozönose 52
Tangelhumus 334
Tangwall 103
Tannenhäher 338
Tannen-Fichtenwälder 336, 338
Tannenmischwald 338, 351
Täschelkrauthalde 142
Teesdalio-Arnoseridetum minimae 120
Teichbewirtschaftung 123
Teichrohrsänger 39, 160
temperat 46
Temperaturinversion 336
Teppichhorizont, -niveau 254
Territorialassoziation 40
Tertiär 49
Tertiärdüne 129
Testorganismus 95
Teucrio (scorodoniae)-Centaureetum nemoralis 279
Teucrio-Seslerietum 204
Thanatozönose 52
Thermo-Osmose 64
Thero-Airetalia, -ion 188, 189
Therophyt 17, 98, 100, 186
Thero-Salicornetea 100
Thero-Salsolo-Atriplicea 103
Thienemannsche Regeln 21, 32
Thlaspietalia, -ion rotundifolii 142, 143
Thlaspietea rotundifolii 137, 143
Thlaspietum rotundifolii 142
Thlaspio-Fumarietum officinalis 121
Tide, -nhub 69, 214
Tideröhricht 153
Tilia platyphyllos 326
Tilio (platyphylli)-Acerion pseudoplatani 341, 348
Tilion (platyphylli) 348
Tofieldietalia calyculatae 174
tolerance, Toleranz 182, 186
tolerant 32
Tollkirschen-Schlagflur 273
Ton (als Bodenart) 30
Tonhumuskomplexe 28
Tonminerale 27
Topinamburknollen 270
Torf 169, 253, 256
Torfmoose 256
Tortulo-Phleetum arenarii 191
Transformation 28
Trapetum natantis 90
Traubenholundergebüsch 274
Traubenkirschen-Eschen-Auwald 346
Transekt 58, 216
transitorisch 21
Transpiration 26, 186, 244
Travertin 166
Trennart (Begriff) 37, 38
Trespenrasen 192
Treue, -grad, -prinzip 33, 40
Trifolio-Geranietea sanguinei 268, 274, 278
Trifolio (medii)-Agrimonietum 279
Trifolion medii 278, 279
Trifolio (thalii)-Festucetum violaceae 233
Triftweide 197, 239
Triglochino-Agrostietum stoloniferae 222
Trisetetum, -ion flavescentis s. Polygono-Tris.
Tritt 106, 220
Trittgesellschaften 35, 219
Trittrasen 219
Trockengrenze d. Waldes 301
Trockenresistenz 186
Trophie 77
trophogen, -lytisch 77
Tuffgesellschaften 79, 166
Tundrenzeit 52
Turione 67
typicum, Typisch 41

Überflutung, -stoleranz 293, 295
Übergangsmoor 255
Überlagerung 66, 103
Ufer-Weidengebüsche und -wälder 291
Uferschutz 162, 270
Uferstaudengesellschaften 269
Ulmo-Aceretum 349
Ulmus minor 326
Umtriebsperiode 320
Umtriebsweide 239
Unkraut 108
Unkraut-Kompensation 115
Unkrautbekämpfung, -regulierung 112
Unterwasserblatt 63
Urlandschaft 274
ursprüngliche Vegetation 48
Urtico-Aegopodietum 268
Urtico-Malvetum 121, 265
Urwald 319
Urweide, -wiese 205
Utricularia 83, 171
Utricularietea intermedio-minoris 65, 83
Utricularietum intermediae 83
UV-B-Strahlung 141

Vaccinio-Abietenion 336
Vaccinio-Callunetu 244
Vaccinio-Genistetalia 243

Vaccinio-Mugetum 336
Vaccinio-Piceenion 336
Vaccinio-Piceetea, -etalia 50, 335, 337
Vaccinio-Piceion abietis 336, 337
Vaccinio-Pinetum cembrae 338
Vaccinio-Rhododendretum ferruginei 334, 338
Vaccinio (uliginosi)-Betuletum pubescentis 336
Vaccinio (uliginosi)-Empetretum hermaphroditi 252
Vaccinio (uliginosi)-Pinetum sylvestris 336
Vaccinio (uliginosi)-Pinetum rotundatae 254, 255, 336
Vaccinio (vitis-idaeae)-Abietetum 338
Vaccinio (vitis-idaeae)-Quercetum roboris 343
Variante (als syntaxonom. Begriff) 39, 42, 247, 336
Vegetation (Begriff) 14
vegetation ecology 14
vegetation science 14
Vegetationsgeschichte 49, 193, 257, 347
Vegetationskartierung 59, 230, 353, 354
Vegetationskomplex 54 (Begriff), 91, 158, 185, 209, 214, 215, 254, 261, 274, 276, 292, 312, 352
Vegetationskreis 42
Vegetationskunde 14
Vegetationsmosaik 158, 177, 185, 214, 254, 261, 274, 276, 312, 352
Vegetationsökologie 14
Vegetationsperiode 45, 140, 177, 301
Vegetationsregion 42
Vegetationsumkehr 336
Verband (als syntaxonomischer Begriff) 37
Verbrachung 227
Verbrauchssukzession 313
Verbreitung 43 s. auch Areal, -typ
Verbuschung 198, 227
Verein s. Synusie
Vergiftungsgrenze 301
Verhagerung 352
„Verhochstaudung" 198
Verjüngung 271, 322
Verkarstung 146
Verlandungsgürtel, -vegetation 38
Verlichtungsgesellschaft 268
Versaumung 198, 227, 242
Verteilerschlüssel 98, 284, 299
Verwitterung 27, 206
Vicietum sylvatico-dumetori 279
Vikariante 40, 90
vikariierende Arten, Gesellschaften 41, 85, 103, 211, 265, 335
Viola calaminaria 181
Violenea arvensis 118
Violetea calaminariae 180, 181
Violetum calaminariae 184
Violo-Nardetum 242
Violion caninae 242
Volltrockenrasen 195
Vormantel 284
Vorwaldgesellschaften 271, 284
Vorwärmezeit 53

Wachstumsformel 19
Wärmehaushalt 25, 140
Wald (Begriff) 298
Walddüngung 312
Waldentwicklungsstufe 41, 322
Waldgersten-Buchenwald 350
Waldgrenzen 299
Waldinnenklima 311
Waldmeister-Buchenwald 350
Waldrand 275
Waldsimsenwiese 236
Waldsteppe 275
Waldsterben s. „Neuartige Waldschäden"
Waldweide 245, 320
Walzenseggen-Erlenbruchwald 331
Wanderrelikt 168
Wanderweg 107, 177, 212, 283
Wärmezeit, Frühe, Mittl., Späte, postglaziale 53
Warmzeiten 50
Wasser (Lebensraum) 61, 62
Wasserführung (d. Rheins) 294
Wasserhaushalt d. Bodens 28, 185, 227, 317
Wasserhaushalt d. Pflanze 185
Wasserlinsendecken 66
Wasserpflanzengesellschaften 61
Wasserpotential, -spannung 29
Wasserschlauch-Gesellschaften 65
Wasserschwadenröhricht 157
Wasserspeicherkraft 28, 185
Watt, Wattenmeer 69, 214
Wattwiesen 71
Wechselfeuchtigkeit, -trockenheit 228
wechselhalin 74, 102
Weichholzaue(nwald) 291
Weidelgrasweide 232
Weiden-Tamariskenflur 295
Weidfeld 242
Weißdüne 130
Wettbewerb s. Konkurrenz
Widerstandstyp 109
Wiese 179
Wildanemonen-Saum 277

Wildheuplanken 207
Wildwirkung 310
Windblütler 305, 328
Windecke 209, 252
Windflechte 209, 250
Windheiden 250
Windschutz, -wirkung 290, 301, 318, 352
Wintergrün-Tannenmischwald 351
Winterknospe 67
Wintertourismus 211, 252
Wirtschaftsforst 53
Wirtschaftsgrünland 222
Wirtschaftssystem 223, 239, 245
Wohlfahrtswirkungen des Waldes 316
Wolffio-Lemnea 67
Wollreitgras-Fichtenwald 338
Woodsio-Asplenietum septentrionalis 150
Wuchsform 16, 62
Wurzelkonkurrenz 139, 185, 225
Wurzelsystem 132, 138, 187, 226, 228, 295, 328

Xanthio albini-Chenopodietum rubri 106
Xerobrometum erecti 204
Xerobromion 197, 204
Xeromorphie 186, 258
Xerophyt 185, 258
Xeroserie 132, 245
Xerotherme Eichenmischwälder 343
Xerothermvegetation 185, 195

Zahnwurz-Buchenwald 350
Zannichellia pedunculata 75
Zannichellietum palustris 93
Zannichellion 90
Zaunwinden-Gesellschaften 269
Zeigerpflanze, -wert 30, 94, 111, 328
Zentral-Unterverband 349
Zentralassoziation 41, 135, 174, 273, 335
Zersetzung 28, 312
Zickzackklee-Säume 278
Zimbelkraut-Gesellschaft 151
Zirbenwälder 338
zonale Vegetation 330, 342
Zone (als arealkundlicher Begriff) 45
Zonierung der Vegetation 91, 268, 291, 294
Zoochorie 199, 306, 307
Zostera 73
Zosteretalia, -ion 74
Zostereteа 65, 69
Zosteretum marinae 74
Zosteretum noltii (= nanae) 74
Zufällige 40
Zweizahn-Gesellschaften 105
Zwergbinsen-Gesellschaften 122
Zwerg-Libelle 171
Zwergpflanzenfluren 122
Zwergstrauchgesellschaften 238, 243
Zwiebelgeophyt 121
Zwischenmoor, -gesellsch. 174, 255
Zwischenrangstufe 41

QUELLE & MEYER VERLAG

Im September 1998 erscheint:

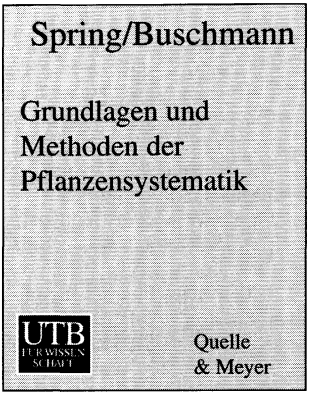
OTMAR SPRING, HOLGER BUSCHMANN:

Grundlagen und Methoden der Pflanzensystematik

Große Reihe UTB, 152 S., 54 Abb., 26 Tab., ca. 36,80 DM, ISBN: 3-494-02244-5.

Die biologische Systematik ist heute wieder zu einem aktuellen und dynamischen Wissenschaftszweig geworden, die eine unentbehrliche Wissensgrundlage für alle übrigen biologisch geprägten Disziplinen darstellt. In diesem Buch wird ein historischer Rückblick dieses Wissenschaftszweiges gegeben, von den Anfängen bis hin zu molekulabiologischen Verfahren der Gegenwart.

Aus dem Inhalt: Einführung, Unterschiedliche Konzepte zum Artbegriff; Nomenklatur und ihre Regeln; Methoden: Morphologische, anatomische und cytologische Merkmale – die traditionellen Werkzeuge der Systematik; Nutzung struktureller Merkmale der Chromosomen und Kreuzungsstudien; Die chemosystematische Periode; Die makromolekulare Periode; Verwendungsmöglichkeiten taxonomischer Merkmale und phylogenetische Interpretation.



Soeben erschienen:

ULRICH KUTSCHERA

Grundpraktikum zur Pflanzenphysiologie

Mittlere Reihe UTB, 168 S., 125 Abb., 7 Tab., 36.80 DM, ISBN: 3-494-02245-3.

Dieses Buch leistet bei der Vorbereitung, Durchführung und Auswertung des pflanzenphysiologischen Praktikums im Grundstudium wertvolle Dienste. Sämtliche Themenbereiche, von Keimung, Wasserhaushalt, Stofftransport, Zellatmung, Photosynthese, Wachstum bishin zu Phytohormonen, Pflanzenernährung, Bewegungsvorgängen etc., werden anhand bewährter und neuer, erprobter Versuche behandelt. Kurze theoretische Einführungen in das jeweilige Stoffgebiet verbunden mit zahlreichen Abbildungen und Übersichten tragen zur leichten Verständlichkeit des Textes bei.

Quelle & Meyer Verlag • Postfach 4747 • D-65037 Wiesbaden
Tel. 0611/37 30 71• Fax 0611/37 30 60

UTB
FÜR WISSEN SCHAFT

Auswahl Fachbereich
Botanik

521 Leser, Landschaftsökologie
(Ulmer). 4. Aufl. 1997.
DM 39,80, öS 291,—, sfr 37,00

888 Steubing/Schwantes,
Ökologische Botanik
(Quelle & Meyer). 3. Aufl. 1992.
DM 34,80, öS 254,—, sfr 32,50

1062 Wirth, Flechtenflora
(Ulmer). 2. Aufl. 1995.
DM 39,80, öS 291,—, sfr 37,00

1250 Frahm/Frey,
Moosflora
(Ulmer). 3. Aufl. 1992.
DM 39,80, öS 291,—, sfr 37,00

1418 Probst,
Biologie der Moos- und
Farnpflanzen
(Quelle & Meyer). 2. Aufl. 1987.
DM 34,80, öS 254,—, sfr 32,50

1431 Jacob/Jäger/Ohmann,
Botanik
(G. Fischer). 4. Aufl. 1994.
DM 39,80, öS 291,—, sfr 37,00

1476 Schubert/Wagner,
Botanisches Wörterbuch
(Ulmer). 11. Aufl. 1993.
DM 39,80, öS 291,—, sfr 37,00

1479 Klötzli,
Ökosysteme
(G. Fischer). 3. Aufl. 1993.
DM 44,80, öS 327,—, sfr 41,50

1522 Natho/Müller/Schmidt,
Wörterbücher der Biologie:
Systematik und Morphologie
der Pflanzen
(G. Fischer). 1990. 2 Bd. zus.
DM 44,80, öS 327,—, sfr 41,50

1533 Hemleben,
Molekularbiologie der Pflanzen
(G. Fischer). 1990.
DM 32,80, öS 239,—, sfr 30,50

1546 Masuch,
Biologie der Flechten
(Quelle & Meyer). 1993.
DM 48,—, öS 350,—, sfr 44,50

1587 Wittig,
Ökologie der Großstadtflora
(G. Fischer). 1991.
DM 29,80, öS 218,—, sfr 27,50

1631 Urbanska,
Populationsbiologie der Pflanzen
(G. Fischer). 1992.
DM 39,80, öS 291,—, sfr 37,00

1720 Bartels,
Gehölzkunde
(Ulmer). 1993.
DM 36,80, öS 269,—, sfr 34,00

1741 Throm,
Grundlagen der Botanik
(Quelle & Meyer). 2. Aufl. 1996.
DM 36,80, öS 269,—, sfr 34,00

1787 Böhlmann,
Botanisches Grundpraktikum zur
Phylogenie und Anatomie
(Quelle & Meyer). 1994.
DM 29,80, öS 218,—, sfr 27,50

1828 Oberdorfer, Pflanzen-
soziologische Exkursionsflora
(Ulmer). 7. Aufl. 1994.
DM 39,80, öS 291,—, sfr 37,00

1861 Kutschera, Kurzes Lehrbuch
der Pflanzenphysiologie
(Quelle & Meyer). 1995.
DM 49,80, öS 364,—, sfr 46,00

Diese Einführung in die Vegetation Mitteleuropas wird nun in 6. Auflage vorgelegt; diese ist wiederum aktualisiert, textlich erweitert und reicher mit Abbildungen ausgestattet. Das Buch ist aus Vorlesungen und Exkursionen für Studierende der Biologie hervorgegangen. Es soll nicht nur diesen, sondern allen an der Freilandbiologie Interessierten eine Grundlage für das Verständnis der Vegetation bieten.

Nach einer knappen Einführung in die Grundbegriffe und verschiedenen Aspekten der Pflanzensoziologie werden im speziellen Teil die Pflanzengesellschaften nach ihrer Standortsökologie, Dynamik und Verbreitung und ihrer landespflegerischen Bedeutung besprochen. Die Reihenfolge wird von ihrer Komplexität bestimmt; sie beginnt mit den Wasserpflanzengesellschaften und führt über Grünland-, Moos- und viele andere Vegetationstypen zu den Gehölzgesellschaften. Erkenntnisse aus verwandten Forschungsgebieten, z.B. Populationsbiologie und Limnologie, werden einbezogen, wobei auf Beziehungen zwischen Pflanzen und Tieren in der Biozönose besonderes Gewicht gelegt wird.

ISBN 3-8252-0269-0

9 873825 202697

UTB
FÜR WISSEN SCHAFT

Botanik / Ökologie