

Teubner Studienbücher der Geographie

Eine Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie unter besonderer Berücksichtigung geökologischer Aspekte für Geographen, Biologen, Landschaftsökologen, Forst- und Agrarwissenschaftler

Pflanzengeographie – Hintergründe für die Wiederbelebung eines traditionellen Begriffs

Botanische Grundlagen

Standortfaktoren

Klassifikationssysteme und -verfahren

Statistische Analysen und Auswertungsverfahren

Räumliche Muster

Dynamik der Vegetation

Angewandte Pflanzengeographie

Appendix: Klassifikationssysteme

ISBN 3-519-03436-0



9 783519 034360



B. G. Teubner Stuttgart

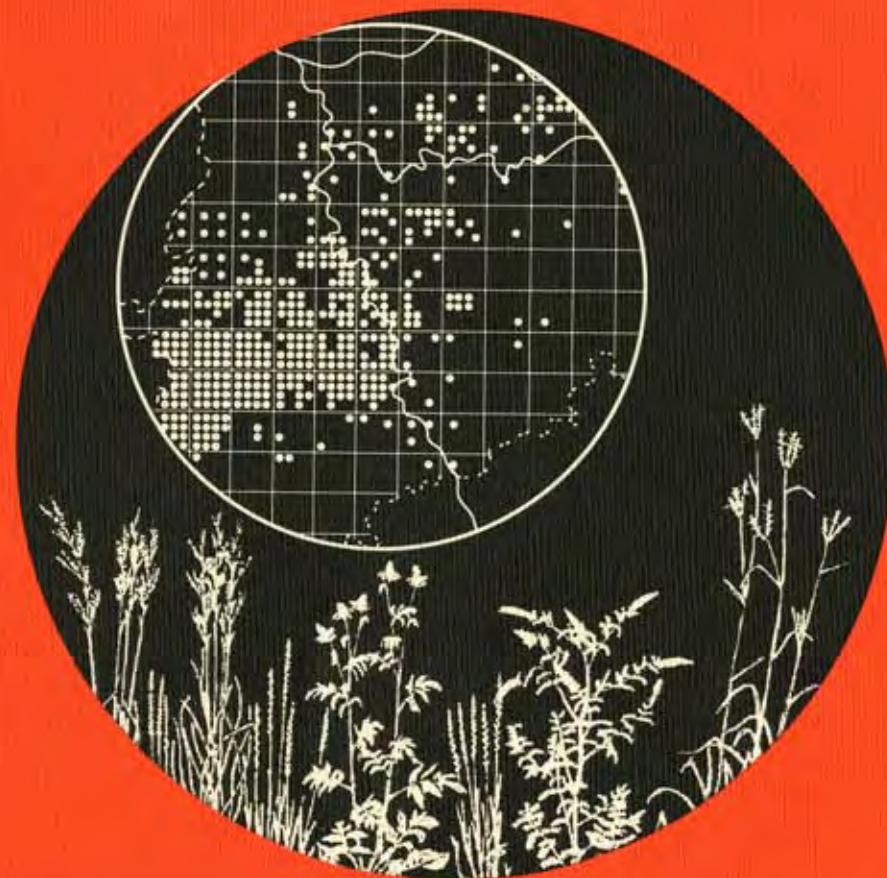


Richter Allgemeine Pflanzengeographie

Geographie

M. Richter

Allgemeine Pflanzengeographie



Teubner Studienbücher
Geographie



Teubner Studienbücher der Geographie

Bahrenberg/Giese/Nipper: **Statistische Methoden in der Geographie**

Band 1: Univariate und bivariate Statistik
3. Auflage. 233 Seiten. DM 36,-/öS 263,-/sFr. 32,-

Band 2: Multivariate Statistik
2. Auflage. 415 Seiten. DM 49,-/öS 358,-/sFr. 44,-

Boesler: **Politische Geographie**
250 Seiten. DM 36,-/öS 263,-/sFr. 32,-

Borcherdt: **Agrargeographie**
215 Seiten. DM 36,-/öS 263,-/sFr. 32,-

Born: **Geographie der ländlichen Siedlungen**
Band 1: Die Genese der Siedlungsformen in Mitteleuropa
228 Seiten. DM 34,-/öS 248,-/sFr. 31,-

Brücher: **Zentrismus und Raum**
Das Beispiel Frankreich
220 Seiten. DM 34,-/öS 248,-/sFr. 31,-

Dongus: **Die geomorphologischen Grundstrukturen der Erde**
200 Seiten. DM 32,-/öS 234,-/sFr. 29,-

Gaebel: **Verdichtungsräume**
Strukturen und Prozesse in weltweiten Vergleichen
239 Seiten. DM 36,-/öS 263,-/sFr. 32,-

Heinritz: **Zentralität und zentrale Orte**
Eine Einführung
179 Seiten. DM 29,80/öS 218,-/sFr. 27,-

Henkel: **Der Ländliche Raum**
Gegenwart und Wandlungsprozesse seit dem 19. Jahrhundert in Deutschland
2. Auflage. 310 Seiten. DM 39,-/öS 285,-/sFr. 35,-

Herrmann: **Einführung in die Hydrologie**
151 Seiten. DM 28,80/öS 210,-/sFr. 26,-

Kelletat: **Physische Geographie der Meere und Küsten**
Eine Einführung
212 Seiten. DM 36,-/öS 263,-/sFr. 32,-

Kuls: **Bevölkerungsgeographie**
Eine Einführung
2. Auflage. 247 Seiten. DM 39,-/öS 285,-/sFr. 35,-

Lichtenberger: **Stadtgeographie**
Band 1: Begriffe, Konzepte, Modelle, Prozesse
2. Auflage. 303 Seiten. DM 44,-/öS 321,-/sFr. 40,-

Löffler: **Geographie und Fernerkundung**
Eine Einführung in die geographische Interpretation von Luftbildern
und modernen Fernerkundungsdaten
2. Auflage. 251 Seiten. DM 49,-/öS 358,-/sFr. 44,-

Maier/Atzkern: **Verkehrsgeographie**
Verkehrsstrukturen, Verkehrspolitik, Verkehrsplanung
255 Seiten. DM 39,-/öS 285,-/sFr. 35,-

Fortsetzung auf der 3. Umschlagseite

Teubner Studienbücher der Geographie

M. Richter

Allgemeine Pflanzengeographie

Teubner Studienbücher der Geographie

Herausgegeben von

Prof. Dr. W. D. Blümel, Stuttgart

Prof. Dr. Ch. Borchardt, Stuttgart

Prof. Dr. E. Löffler, Saarbrücken

Prof. Dr. Dr. h.c. E. Wirth, Erlangen

Die Studienbücher der Geographie wollen wichtige Teilgebiete, Probleme und Methoden des Faches, insbesondere der Allgemeinen Geographie, zur Darstellung bringen. Dabei wird die herkömmliche Systematik der Geographischen Wissenschaft allenfalls als ordnendes Prinzip verstanden. Über Teildisziplinen hinweggreifende Fragestellungen sollen die vielseitigen Verknüpfungen der Problemkreise wenigstens andeutungsweise sichtbar machen. Je nach der Thematik oder dem Forschungsstand werden einige Sachgebiete in theoretischer Analyse oder in weltweiten Übersichten, andere hingegen in räumlicher Einschränkung behandelt. Der Umfang der Studienbücher schließt ein Streben nach Vollständigkeit bei der Behandlung der einzelnen Themen aus. Den Herausgebern liegt besonders daran, Problemstellungen und Denkansätze deutlich werden zu lassen. Großer Wert wird deshalb auf didaktische Verarbeitung sowie klare und verständliche Darstellung gelegt. Die Reihe dient den Studierenden zum ergänzenden Eigenstudium, den Lehrern des Faches zur Fortbildung und den an Einzelthemen interessierten Angehörigen anderer Fächer zur Einführung in Teilgebiete der Geographie.

Allgemeine Pflanzengeographie

Von Dr. rer. nat. Michael Richter

Professor an der Universität Erlangen – Nürnberg

Mit 87 Bildern



B. G. Teubner Stuttgart 1997

Prof. Dr. rer. nat. Michael Richter

Geboren 1946 in Bonn, 1969–1974 Studium der Geographie, Biologie und Bodenkunde in Bonn, dort Promotion 1978. Wiss. Assistent 1976–1987 in Aachen, dort Habilitation 1987. Seit 1987 Professor für Physische Geographie in Erlangen

*Für Irma,
Merle, Jule, Till und Fabian*

Die Deutsche Bibliothek – CIP-Einheitsaufnahme

Richter, Michael:
Allgemeine Pflanzengeographie / von Michael Richter.
Stuttgart : Teubner, 1997
(Teubner Studienbücher : Geographie)
ISBN 3-519-03436-0

Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlages unzulässig und strafbar. Das gilt besonders für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

© B. G. Teubner Stuttgart 1997

Printed in Germany

Gesamtherstellung: W. Röck GmbH, Weinsberg
Einbandgestaltung: Peter Pfitz, Stuttgart

Vorwort

Die Vorgaben für wissenschaftliches Arbeiten an Universitäten verändern sich kontinuierlich: Jüngere Trends laufen auf eine zunehmende Zerstückelung der Forschungszeit hinaus. So begleiten die Fertigstellung dieses Buches Engpässe in der Lehre und im Verwaltungsbereich sowie Auflagen zum Effizienznachweis eines Hochschulbetriebes (Einwerbung von Drittmitteln, Evaluationen zu Lehrkapazitäten, Aktivitäten im Öffentlichkeitsbereich). Diese neue Qualität der Belastung verringert und verkürzt stabile „Auszeiten“, verhindert also kontinuierliches Schreiben. Die Gefahr, „Stückwerk“ zu produzieren, wächst damit an und schimmert möglicherweise im Buch durch.

„Stückwerkproduktion“ kann aber auch aus einer Verzettelung durch vergleichsweise positive Einflüsse resultieren. Hierzu trägt die anwachsende Flut an Fachliteratur bei. Daß die im gleichen Sinne zunehmenden Erkenntnisse häufig der Lehre entspringen, wird dabei weitgehend verkannt. Gerade die Arbeit mit Studenten fördert den Wechsel „alter Hüte“ maßgeblich: Oft genug kommen Kursleiter von Freiland-Veranstaltungen in die Verlegenheit, festgeschriebene Theorien aufgrund skeptischer Studenten-Kommentare überdenken und revidieren zu müssen. Dies wiederum schafft beste Voraussetzungen, um angesichts der vorliegenden Monographien zur Vegetationsgeographie, Geobotanik oder Vegetationskunde die Gefahr einer „Wiederholung in Variationen“ zu bannen.

Als wesentlich für die Vermeidung dieser Gefahr erweist sich auch das wissenschaftliche Umfeld in Erlangen. So dient die Erwähnung der folgenden Personen gleichzeitig als Dank für zahlreiche kritische Fachgespräche während der letzten Jahre, die das Studienbuch mitgestalteten und zwangsläufig anwachsen ließen:

- Dipl.-Biol. Florian Bemmerlein-Lux, Dr. Hagen Fischer und Dr. Roland Lindacher (IFANOS-Nürnberg) sowie Dr. Barbara Michler (Röttenbach), die nicht nur mit ihren außergewöhnlichen Kenntnissen über numerische Verfahren in der Ökologie neue Anregungen liefern;
- Prof. Dr. Uwe Treter und seine Mitarbeiter Dipl.-Geogr. Hans-Jürgen Böhmer und Dipl.-Biol. Martin Sommer (Inst. f. Geographie FAU), deren Betrachtungen zu dynamischen Veränderungen die Pflanzengeographie beleben;
- Dipl.-Biol. Hartmut Pfeifer, mit dem mich neben fachlichen Vorlieben gemeinsame Reiseerfahrungen verbinden;
- schließlich und vor allen Dingen Dr. Walter Welss (Geobotaniker und Kustos des Botanischen Gartens der FAU), der nicht nur über eine außergewöhnliche Bibliothek verfügt, sondern sich in dieser auch bestens auskennt und der zu (fast) jeder noch so abwegigen Fachfrage einen Lösungsansatz zu bieten vermag.

Die vier letztgenannten, Dr. Roland Lindacher und Dipl.-Biol. Wolfgang von Brakel (IVL-Hemhofen) haben zudem Abschnitte des Buches Korrektur gelesen, ebenso Frau Christl Hauck und Dr. Thomas Sokoliuk (beide Inst. f. Geographie FAU), ohne dessen Geduld die EDV-Kenntnisse des Verfassers rudimentär bleiben wür-

den. Ein ganz besonderes Lob gebührt jedoch Herrn Rüdiger Rössler (Inst. f. Geographie FAU): Man kann sich keinen besseren Kartographen wünschen, um auch weitreichenden Wünschen zu Darstellungsverfahren gerecht zu werden, die hier den Leser erfreuen mögen.

Das Buch gliedert sich in drei Teile: Der erste umfaßt mit den Kap. 1 bis 3 das „nützliche Basiswissen“. Der zweite beinhaltet in den Kap. 4 bis 6 die methodischen Grundlagen, die mit beispielhaften Ergebnissen verknüpft sind (zumeist im Kleindruck). Der dritte Abschnitt vermittelt in den Kap. 7 und 8 Erkenntnisse zu dynamischen Vorgängen und ihren Stellenwert im ökologischen Kontext. Insider werden feststellen, daß ein Großteil der Darstellungen und zugehörigen Ausführungen (aber nicht zwangsläufig der Methoden) auf eigenen Anschauungen und Untersuchungen beruht. Dies darf nicht als Anmaßung gegenüber der breiten Literaturvorgabe aufgefaßt werden. Vielmehr resultiert es aus den heutigen Reisevorteilen. Der Autor empfindet diese Möglichkeit, gepaart mit seinen akademischen Freiheiten, als großes Glück (und keineswegs als sein Recht, d.h. als einen Anspruch, der die Schaffensfreude verdrängt), das bei der Lektüre hoffentlich deutlich wird.

Das Studienbuch beinhaltet also den Versuch der Erweiterung des traditionellen vegetationsgeographischen Fachbereichs durch eigene Erfahrungen auf Grundlage neuer Impulse in der Geographie und aus Nachbardisziplinen. In diesem Zusammenhang sei den Herausgebern und dem Verlag für das Verständnis gedankt, den Umfang dieses Buches an umfassendere Werke der Teubner-Reihe anlehnen zu dürfen. Mit der Bearbeitung eines Folgebandes „Zonale Pflanzengeographie“ bemüht sich der Verfasser, das vorliegende Konzept abzurunden.

Röttenbach im Januar 1997

Michael Richter

Inhalt

1 Pflanzengeographie – Hintergründe für die Wiederbelebung eines traditionellen Begriffs	13
2 Botanische Grundlagen	16
2.1 Evolution und pflanzensystematische Übersicht	16
2.2 Innere Struktur und äußere Organisation der Pflanzen	19
2.3 Ökophysiologie der Pflanzen	
2.3.1 Wasserhaushalt	23
2.3.2 Mineralstoffaufnahme und -transport	26
2.3.3 Stickstoffumsatz	27
2.3.4 Wege der Photosynthese	28
3 Standortfaktoren	31
3.1 Klima	31
3.1.1 Wettergeschehen und Phänologie	31
3.1.2 Geländeklima	33
3.1.3 Mikro- und Bestandsklima	37
3.2 Relief und Gewässer	41
3.2.1 Geomorphologische Formen und Prozesse	41
3.2.2 Hydrologische Prozesse	43
3.3 Boden	46
3.3.1 Verwitterung und bodenstrukturelle Einflüsse	46
3.3.2 Humusform und Mineralboden	47
3.3.3 Schadstoff- und Salzwirkung	50
3.3.4 Bodenwasserhaushalt	52
3.4 Zoogene Einflüsse: Schädlinge, Nützlinge, Symbiosen	53
3.5 Wirkungsgefüge	56
4 Klassifikationssysteme und -verfahren	59
4.1 Ausbreitungstypen	59
4.2 Formensysteme	61
4.2.1 Lebensformen	61
4.2.2 Blattform und Blattkonsistenz	66

4.3 Systeme der Pflanzengemeinschaften	68
4.3.1 Pflanzenformationen	68
4.3.2 Pflanzengesellschaften	69
4.3.2.1 Pflanzensoziologische Systeme	69
4.3.2.2 Aufnahmeverfahren	71
4.3.2.3 Tabellenarbeit und Interpretation	75
4.3.2.4 Benennungs- und Zuordnungsverfahren	82
4.4 Pflanzensoziologie versus „Community Ecology“	85
5 Statistische Analysen und Auswertungsverfahren	87
5.1 Diversität und Gleichverteilung	87
5.2 Zweidimensionale Gradienten (einfache Korrelationen)	90
5.3 Numerische Klassifikationsverfahren	93
5.4 Ordination	98
6 Räumliche Muster	105
6.1 Historische Pflanzengeographie und Migration	105
6.2 Arealkunde	108
6.2.1 Arealmuster	109
6.2.2 Floristische Raumgliederung (Florengebiete)	112
6.2.3 Arealtypenspektren	115
6.2.4 Floristische Kartierung	119
6.3 Vegetationsprofile	121
6.3.1 Schichtungsprofile	121
6.3.2 Verbreitungsprofile	124
6.4 Vegetationskarten	127
6.5 Vegetationserhebung durch Fernerkundung	133
7 Dynamik der Vegetation	139
7.1 Holozäne Migration und Pollenanalyse	140
7.2 Gerichtete Sukzession und zyklische Regeneration	142
7.2.1 Natürliche Sukzession	142
7.2.2 Regenerationszyklen – Klimax mit Störungen?	147
7.3 Sekundärsukzession	154
7.3.1 Brachevegetation	154
7.3.2 Forste und Schlaggemeinschaften	158
7.3.3 Brandsequenzen	160
7.4 Entwicklung der anthropogenen Vegetation	163
7.4.1 Arten-Neubildung	163

7.4.2 Ausbreitung der Adventivflora	164
7.4.3 Segetalflora	169
7.4.4 Ruderalflora (und Mauervegetation)	173
7.4.5 Stadtgrün und Stadtvegetation	178
7.5 Prognostische Modelle	183
8 Angewandte Pflanzengeographie	186
8.1 Beurteilung der Belastung und Belastbarkeit von Ökosystemen ..	186
8.2 Beurteilung von Umwelteinflüssen anhand von Pflanzen	191
8.2.1 Zeigerwerte	191
8.2.2 Phytoindikation	194
8.2.3 Phytomonitoring	200
8.3 Beurteilung der Regelfunktion	202
8.3.1 Interzeption und hydrologische Kontrolle	202
8.3.2 Erosionskontrolle	205
8.4 Beurteilung des ökonomischen Wertes der Vegetation	208
8.5 Naturschutz	211
8.5.1 Aufgaben und Ziele des Naturschutzes	211
8.5.2 Artenschutz und Erhaltung der Phytodiversität	212
8.5.3 Invasionsgefahr, Biotopschutz und Biotopvernerzung	217
8.5.4 Argumente zur Neukonzeption des Naturschutzes	221
8.6 Aufgaben und Betätigungsfelder der Pflanzengeographie bei umweltbewertenden Auftragsarbeiten	224
9 Appendix (Klassifikationssysteme)	226
9.1 Pflanzensystematische Gliederung	226
9.2 Ausbreitungstypen	230
9.3 Lebensformen	230
9.4 Klassifikation der Pflanzenformationen	233
9.5 Pflanzensoziologische Differenzierung Europas	236
9.6 Florenreiche und Florenregionen	240
Literatur	242
Sachverzeichnis	253

77 Veränderungen von mittleren Zeigerwerten in der Nordschweiz und Zunahme der Artenzahl auf Alpengipfeln	S. 201
78 Jahresgang der Bodenfeuchte in sechs verschiedenen Beständen in Corniglia/Ligurien	S. 203
79 Jahresgang der Gebietsniederschläge und des Abflusses am Rio Cuilco/Chiapas	S. 204
80 Oberflächen-Abfluß und Bodenabtrag in Abhängigkeit von der Pflanzenbedeckung	S. 206
81 Rebbrachen an der Mosel mit Diversitätsangaben	S. 213
82 Weltweite Verteilung der Gefäßpflanzenfamilien	S. 215
83 Waldvernichtung in West-Ecuador	S. 216
84 Idealschnitt durch eine Böschungshecke	S. 220
85 Vegetationskomplexe in jeweils drei Dörfern Thüringens und Bayerns	S. 223

1 Pflanzengeographie – Hintergründe für die Wiederbelebung eines traditionellen Begriffs

Daß im Titel dieses Buches von der seit SCHMITHÜSEN (1957, 1968) geläufigen Bezeichnung „Vegetationsgeographie“ zugunsten der älteren „Pflanzengeographie“ abgesehen wird, bedarf einer Erläuterung. Die Rückbesinnung beruht auf einem Wandel in der Analyse von Pflanzenvorkommen und ihren Ursachen während der letzten beiden Jahrzehnte. Nicht ganz unwichtig ist hierbei, daß es in der mitteleuropäischen Pflanzengeographie schon öfter Verlagerungen in den Betrachtungsweisen gab, die schließlich zur Lossagung der Geographen von einer offensichtlich überstarken botanischen Lobby führten.

Im folgenden seien diese Strömungen kurz charakterisiert:

- Phase der *Entdeckung* und *Beschreibung* (bis ca. 1750): Abgesehen von entsprechenden Anmerkungen in Traktaten zur Landesnatur im Altertum lebt das Interesse an biogeographischen Erkenntnissen gegen Ende der großen Entdeckerreisen bzw. zu Beginn der Neuzeit auf. In diesen Abschnitt anfänglicher Beschreibungen und Benennungen münden zunehmend regionale Artenzuweisungen ein. Die Ära endet weitgehend mit der Erstellung des taxonomischen Ordnungssystems von LINN (1707–1778), der gleichsam Mitte des 18. Jahrhunderts mit phänologischen und standortkundlichen Betrachtungen die nächste Phase einleitet.
- Phase der bewußten *ökologischen Einbindung* durch Kausalanalysen (ab ca. 1750 bis etwa 1900): Spätestens seit HUMBOLDT (1769–1859) gewinnt die von ihm als solche bezeichnete „Pflanzengeographie“ an wissenschaftlicher Popularität; die wachsende Bedeutung synthetischer Betrachtungen deutet sich in der Kreation neuer Begriffe an. Hierzu tragen jene zu Pflanzengemeinschaften bei, so derjenige der „Association“ durch HUMBOLDT bzw. jener der „pflanzengeographischen Formation“ durch GRISEBACH (1814–1879): Auch die erste bewußte Formulierung der Disziplinen „Geobotanik“ durch den französischen Botaniker DE CANDOLLE (1806–1893) und „Ökologie“ durch den Zoologen HAECKEL (1834–1919) erfolgt in dieser Phase. Als weiteres wichtiges Merkmal dieser Periode führen große Forschungsreisen zu einer ersten globalen Klärung pflanzengeographischer Verbreitungsmuster. SCHIMPERS (1856–1901) „Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage“ gibt einen klassischen Einblick in den Kenntnisstand des 19. Jahrhunderts.
- Phase der *geordneten Systemanalyse* mit Klassifikationsverfahren (ab ca. 1900 bis etwa 1980): In der ökologischen Systemanalyse setzen sich regionale Betrachtungen pflanzengeographischer Strukturen fort, die auf globaler Ebene in einschlägige ökophysiologische Werke des Botanikers H. WALTER (1898–1989) und landschaftsökologische des Geographen C. TROLL (1899–1975) einmünden. Kennzeichnend für die Pflanzengeographie bzw. Geobotanik ist jedoch die zunehmende Hinwendung zur „Pflanzensoziologie“ der Zürich-Montpellier-Schule von J. BRAUN-BLANQUET (1884–1980). Diesem Trend zur stark formalisierten Erfas-

sung von Pflanzengemeinschaften, der sich oftmals von den ökologischen Hintergründen entfernt und zum Selbstzweck entwickelt, folgen keineswegs alle Pflanzengeographen. Vermutlich führt die prosperierende pflanzensoziologische Übermacht sogar zur aktiven Loslösung einer eigenen „Vegetationsgeographie“ seitens der Geographen. Belege hierfür finden sich in einer polemischen Kritik durch PAF-FEN (1951), der bald die „Anfänge und Ziele der Vegetationsgeographie“ SCHMITHÜSENS (1957) folgen.

– Phase der detaillierten *Struktur- und Prozessanalyse* (seit etwa 1980): die pflanzensoziologischen Betrachtungen seitens der Geobotanik (DIERSCHKE, 1994) sowie die ökozonalen seitens der Geoökologie (SCHULTZ, 1995) bleiben erhalten. Im Rahmen des internationalen Austauschs gewinnen aber vegetationskundliche bzw. vegetationsökologische Methoden angelsächsischer Prägung an Bedeutung. Sie erlauben Untersuchungsverfahren an neutraler gefaßten „Pflanzengemeinschaften“, ohne den strengen Formkriterien seitens einer festgelegten Schule genügen zu müssen. Hierdurch wird die Einbeziehung dynamischer Prozesse in Stoffkreisläufen oder bei Strukturveränderungen maßgeblich erleichtert, wie sie in den USA bereits seit CLEMENTS in den 20er und in England seit TANSLEY in den 30er Jahren geläufig sind. Im Vergleich zu den synthetischen Betrachtungen seit dem 19. Jahrhundert sind heutige Untersuchungen stärker auf kleine Räume und gezielte Detailanalysen begrenzt. In verfahrenstechnischer Hinsicht treten neben exakteren Meß- und Laboranalysen nun fortgeschrittene numerische Verfahren der Klassifikation und Ordination in den Vordergrund. Als wegweisendes „Mischprodukt“ mitteleuropäischer und angelsächsischer Sichtweisen gelten die „Ziele und Methoden der Vegetationsökologie“ von MUELLER-DOMBOIS und ELLENBERG (1974). Gleichzeitig kommt es zu einer verstärkten Anwendungsorientierung (MÜLLER-HOHENSTEIN, 1992; MEURER, 1996).

Seit Ende der 50er Jahre besteht also eine Geobotanik als Domäne vieler Botaniker und eine nicht immer ganz klar davon abgesetzte Vegetationsgeographie als Spielwiese relativ weniger Geographen. Hier stellt sich zunächst die Frage nach den Trennungskriterien der beiden Disziplinen, die SCHMITHÜSEN (1957) wie folgt sieht: „Die *Geobotanik* untersucht die Pflanzensippen und -gesellschaften nach ihrer gegenwärtigen Verbreitung und ihrer Abhängigkeit von den äußeren Lebensbedingungen ... Die *Vegetationsgeographie* erforscht und beschreibt das Pflanzenkleid der Erde in seiner Bedeutung für den unterschiedlichen Charakter der Erdgegenen. Im Gegensatz zur Geobotanik sind nicht die Pflanzen oder deren Lebensgemeinschaften das eigentliche Forschungsobjekt, sondern die Länder und Landschaften bzw. deren Ausstattung mit der Vegetation.“

Aus der künstlichen Trennung der beiden Teildisziplinen resultiert, daß in den folgenden 30 Jahren der botanische Zweig weiterhin die Flora (als Summe der Pflanzenarten eines Gebietes) betrachtet, sich der geographische aber vermehrt um die Vegetation (als Summe der Pflanzenformationen oder -gemeinschaften) bemühen soll. Die Vegetationsgeographie bildet dabei eine eher deduktiv, die Geobotanik eine induktiv arbeitende Disziplin. Dies sollte eigentlich dazu führen, daß sich beide Fächer in der Mitte treffen (auch nach SCHMITHÜSEN „überschneiden sie sich stofflich in weitestem Maße“). Es bleibt aber unverkennbar, daß auch weiterhin Geogra-

phen in pflanzenkundliche Belange eingreifen und im Gegenzug Geobotaniker großräumige Vegetationsmuster in ihre Betrachtung einbeziehen.

Die angelsächsische „vegetation science“ oder „plant ecology“ kennt dagegen solche Probleme nicht und integriert beide Verfahren von jeher, indem sie dynamische Aspekte als Erklärungsansatz für die Existenz räumlicher Muster (patterns) in den Vordergrund rückt. Unabhängig von der Maßstabsfrage schließt das Methodenpaket hierfür floristische Aufnahmeverfahren sowie ökologische Standortanalysen ein (s. z. B. WHITTAKER, 1975). Jahreszeitliche Entwicklungen, Ausbreitungsstrategien, ökologische Toleranzen und Konkurrenzen von Arten, Nachbarschaftseffekte und populationsökologische Vorgänge sowie Biomassenveränderungen spielen dort gegenüber dem hierzulande stärker beschreibenden Ansatz beider Disziplinen eine gleichrangige Rolle.

Auch in Mitteleuropa folgen moderne pflanzengeographische Arbeiten mittlerweile vermehrt angelsächsischen Prinzipien, indem sie die Vorgehensweise weniger an vorgegebene Paradigmen sondern an Problemstellungen orientieren. Sie beziehen in ihr Repertoire die Geobotanik ein, also im Sinne von ELLENBERG (1968) die Methoden der folgenden Teildisziplinen:

- floristische Geobotanik oder Arealkunde,
- pflanzensoziologische Geobotanik oder Vegetationskunde,
- ökologische Geobotanik oder Ökosystemforschung,
- genetisch-historische Geobotanik oder Vegetationsgeschichte.

Neuerdings werden auch pflanzenmorphologische Ansätze verfolgt.

Ebenso zählen geographische Methoden dazu:

- geoökologische Standortanalyse und
- geoökologische Raumdifferenzierung,
- Fernerkundung und Kartierung von Raummustern.

Die „Wiederbelebung“ der *Pflanzengeographie* beinhaltet also eine Wiedervereinigung der Vegetationsgeographie und Geobotanik ohne separatistische geographische Ansprüche. Vielmehr wird die Pflanzengeographie im Sinne von LAUER & KLINK (1978) als ein interdisziplinäres Fachgebiet aufgefaßt, in dem sich Überlegungen zu einer „sauberen Trennung“ geographischer und botanischer Sichtweisen verbieten: Geographen sollten wissen, daß Grenzziehungen überwiegend subjektiv bzw. künstlich sind und zu leidigen Diskussionen führen ...

Auch andere Aspekte der Trennung von Pflanzengeographie in Geobotanik und Vegetationsgeographie verlieren sich, indem sich die folgende Auffassung von PAF-FEN (1951) erübrigt: „Wenn die Pflanzengeographie selbst geographischerseits nicht alleseitig im vollen Umfang gewürdigt wurde, so liegt dies ganz einfach an dem bedauerlichen Mangel biologisch hinreichend geschulter Geographen sowie an der von den meisten Geographen vielleicht etwas resigniert hingenommenen Tatsache, daß der Einzelgegenstand der Pflanzengeographie, nämlich die Pflanze, das wissenschaftliche Objekt der Botanik ist.“

Der zweite Gedanke wird angesichts der Überlegung hinfällig, daß auch die Klimatologie, Bodengeographie oder Sozialgeographie ihre Untersuchungsobjekte und -methoden oftmals von Nachbardisziplinen beziehen. Nach wie vor birgt die Geographie also nur den Vorteil der räumlichen Einbindung des fachfremden Objekts in ein Umfeld, das sich wiederum aus dem Wissen anderer Fachdisziplinen erklärt – aber immerhin: welche Disziplin kann und macht das sonst noch?

Der erste Gedanke, der sich auch aus der Angst vor botanischen Pflanzennamen ableitet, läßt sich mittlerweile beheben: in Mitteleuropa häufen sich Universitäten, an denen man sowohl eine botanische als auch geographische Pflanzengeographie erlernen kann. Studenten als späteren Anwendern der Disziplin kommt die Verbindung beider Richtungen zugute – sie liegt den Ideen zu diesem Buch zugrunde. Daß die Geographie dabei nicht unbedingt den Ton angibt, ist unwesentlich, solange die Vorgehensweise der Sache dient.

In Anlehnung an AHNERTS (1996, S. 17) methodische Unterteilung der Geomorphologie behandelt hier die *Allgemeine Pflanzengeographie* die „... gesetzmäßigen oder zumindest regelhaften Beziehungen ...“ zwischen dem Objekt, der Gestalt und den formenden Prozessen. Bei einer regionalen Betrachtung rücken dagegen „... die von Ort zu Ort existierenden Unterschiede in der Kombination der wirksamen Faktoren bzw. Faktorengruppen ...“ in den Vordergrund, wie dies in der *Zonalen Pflanzengeographie* folgt (hier stets als Teil II bezeichnet).

2 Botanische Grundlagen

Die folgenden Unterkapitel zählen als botanisches Grundwissen nicht zur Pflanzengeographie im engen Sinne. Jedoch erweisen sich in diesem Kontext Kenntnisse zur Systematik, Pflanzenmorphologie und Physiologie, ähnlich wie solche zur Geologie für geomorphologische Studien, als nützlich. So erspart die nachstehende Kurzversion dem Leser möglicherweise häufiges Nachschlagen in einschlägigen Handbüchern.

2.1 Evolution und pflanzensystematische Übersicht

Die Klärung der Verwandtschaftsgrade zwischen tierischen oder pflanzlichen Sippen (Taxa, Einzahl: Taxon) bildet die Aufgabe der *Systematik* und *Taxonomie* (= Beschreibung bzw. Abgrenzung und Benennung). Wegen der engen Kopplung an die Stammesgeschichte (= Phylogenese) als historische Entwicklung einer kontinuierlichen Generationsfolge spricht man auch von phylogenetischer Systematik.

Die Aufspaltung bzw. *Neubildung* von Arten (= Speziation) erfolgt oft am Rand des Verbreitungsgebiets einer Mutterart, wobei ein Standortwandel zur synchronen Entstehung von Artenschwärmen führen kann. So entstammen Tochtergruppen einem gemeinsamen Genpool und bilden mit der Mutterart eine „Sektion“. Von den „Phänotypen“ engsten Verwandtschaftsgrades überleben zumeist nur jene, die an einen Standort optimal angepaßt sind (natürliche Selektion; bei Züchtung; künstliche Selektion). Das Prinzip der phylogenetischen Systematik wird durch fossile Belege von Übergangsstadien belegt und durch Beobachtung der Evolution junger Sippen ergänzt (etwa mit der Gattung *Rubus* = Brombeere). Gerade bei jungen Sektionen ist Bastardierung mit Artbildung charakteristisch.

Die *Evolution* setzt mit der Entstehung organischer Moleküle in einem fortgeschrittenen Stadium der chemischen Entwicklung der Atmosphäre ein. Die Kennt-

nis über die Gashülle anderer Planeten führt zu dem Schluß, daß auf der Erde mittlerweile ein weit fortgeschrittener Atmosphärentyp vorliegt. Er unterscheidet sich von den vorangegangenen Typen durch Sauerstoffanreicherung und eine UV-absorbierende Ozonschicht in der Stratosphäre.

Die Entstehung komplizierter organischer Verbindungen in der „Ursuppe“ der Urozeane vor 4 Milliarden Jahren bildete den Grundstock für die Ausbildung lebender Organismen. Lebewesen, die zur Zweiteilung und Weitergabe von Erbinformation befähigt waren, traten bereits vor 3,5 Milliarden Jahren in Form von Bakterien und Blaualgen auf. Unter dem Einfluß der einsetzenden Photosynthese zog der langsam steigende O₂-Gehalt die Ausbildung der Ozonschicht nach sich, die seit 450 Millionen Jahren terrestrisches Pflanzenwachstum erlaubte. Mit anwachsender Phytomasse nahm der Sauerstoff-Gehalt rasch bis zum heutigen Wert zu.

Als Voraussetzung für die Evolution müssen Organismen genetisch offen sein, d.h. die Abschirmung gegen einen Genfluß von außen ist unvollständig. Arten (Spezies) gelten als unterste Einheit, in der eine genetische Isolierung den Zufluß aus anderen Genpools verhindert. Sie umfassen die kleinste eigenständige Zwischenstufe in der evolutionären Selektion. Die Art bildet demnach den grundlegenden Baustein für das Ordnungssystem der Abstammung und Fortpflanzung, während in Unterarten, Rassen oder Varietäten die sexuelle Isolation weniger ausgeprägt ist.

Bilden bei tierischen Lebewesen allgemeine morphologische Baupläne eine Grundlage für eine systematische Differenzierung, so sind für die pflanzensystematische Gliederung die *Reproduktionsorgane* entscheidend (Blüten, Früchte). Arten geringer Verwandtschaft können im Aufbau des Gesamtkörpers zwar durchaus einander ähneln, zeigen jedoch im Blütenaufbau entscheidende trennende Merkmale. So ist beispielsweise die genetische Beziehung zwischen Feigenbaum und Brennessel weitaus enger als zwischen Brennessel und Taubnessel. Bei unklaren Verwandtschaftsverhältnissen und Entwicklungslinien werden auch Informationen wie etwa die Ausbildung von Wachsüberzügen (BARTHLOTT, 1993) oder molekulare Strukturen von Erbsubstanzen herangezogen.

Die genetische Mannigfaltigkeit der Organismen wird in einer *systematischen Hierarchie* benannt und geordnet (Taxonomie); die Abstammungsbeziehungen beschreibt ein Stammbaum (Abb. 1). Die Benennung der abgestuften Gruppen erfolgt bei den Arten als elementarem Taxon seit C. v. LINNÉ (1707–1778) binär, d.h. aus Gattungsnamen und Speziesbezeichnung (Art-Epitheton). Die übergeordneten Kategorien weisen folgende Endungen auf:

Familien	=	..aceae
Ordnungen	=	..ales
Klassen	=	..opsida oder ..atae (bei Gefäßpflanzen)
Abteilungen	=	..phyta

Eine aktuelle taxonomische Gliederung in Abteilungen, Klassen und (bei den Samenpflanzen) Ordnungen liegt im Appendix (9.1) vor.

Die erste bis siebte Abteilung umfaßt die Gruppe der niederen Pflanzen oder Thallophyten, die neunte und zehnte die der höheren Pflanzen oder Kormophyten; Moose (Bryophyten) können sowohl Thallusform als auch eine Körpergliederung besitzen. Ein Modell von vielen zeigt in Abb. 1 neben verwandtschaftlichen Bezie-

hungen zwischen den Abteilungen in jener der Spermatoxyten auch solche zwischen den Ordnungen, handelt es sich dabei doch um die wichtigste Gruppe bei pflanzengeographischen Betrachtungen.

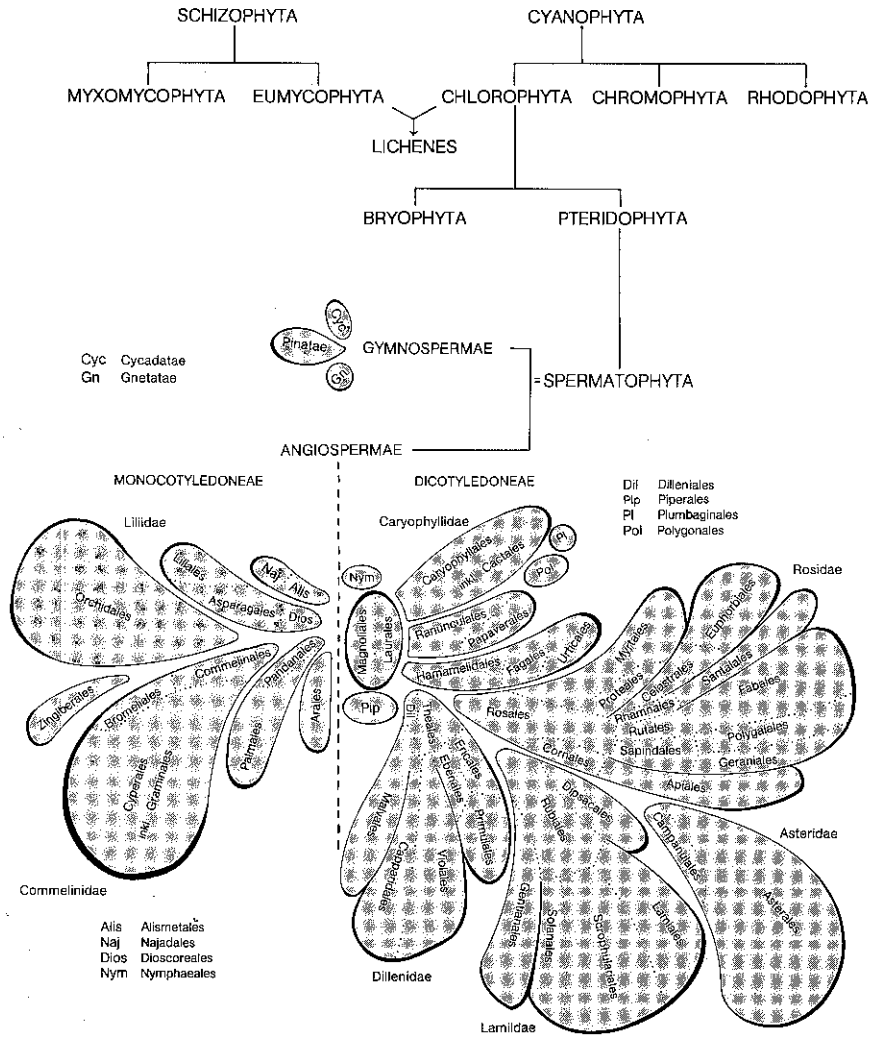


Abb. 1: Schema der verwandtschaftlichen Zusammenhänge zwischen den Abteilungen des Pflanzenreiches und den wichtigsten Ordnungen der Gymnospermen und Angiospermen (zusammengestellt im oberen Teil aus Angaben bei WEBERLING & SCHWANTES, 1992, und im unteren nach BARTHOLOTT, 1994, vereinfacht).

Im Schema stehen Familien geringer Verwandtschaft weit voneinander entfernt. Dies betrifft z.B. Magnolien und Asteraceen (Compositen), die als Eckgruppen innerhalb der Zweikeimblättrigen auch einen verschiedenen stammesgeschichtlichen Entwicklungsstatus belegen: der erste Fall steht für einen primitiven Aufbau mit unbestimmter Zahl an Blütengliedern, der letzte für einen fortschrittlichen Komplex aus zusammengesetzten Blüten (= Compositum!).

Ebenso wie die Orchideen bei den Monokotyledonen, weist diese mit rund 25000 Arten und 920 Gattungen größte Dicotyledonen-Ordnung innerhalb mancher Gruppen noch eine rege Formungsaktivität auf. Genetisch besonders aktiv ist die relativ junge Sippe in offenen, vielfach trockenen Formationen der Tropen und Subtropen und in Hochgebirgen. Dies belegen zahlreiche Taxa, die nur auf wenigen bis einzelnen Inseln oder Bergen auftreten (= Endemiten). Für Europa sind hier die Habichtskräuter (Hieracium) und Löwenzahn (Taraxacum) als Gattungen reger Arten-Neubildung zu nennen.

2.2 Innere Struktur und äußere Organisation der Pflanzen

Die kleinste eigenständig lebensfähige Grundeinheit eines Organismus bildet die Zelle. Da sie aufgrund ihrer Dimension keineswegs in den Betrachtungsbereich der Geographie gehört, werden im folgenden zumindest die einfachen und kleinen Zellen der Bakterien und Blaualgen übergangen. Bei den Eukaryonten weisen die Zellen mittlere Durchmesser von 10–100 µm mit maximalen Längen bis zu mehreren Metern: Sie besitzen einen echten Zellkern, der einen Großteil des genetischen Materials in Form der chromosomalen DNS enthält und im Protoplasma eingebettet ist. Letzteres besteht überwiegend aus Wasser, Eiweißstoffen und Strukturelementen, die einen Großteil der Enzymsysteme der Atmungskette umfassen. Den pflanzlichen Zellen sind die Plastiden eigen, unter denen Chloroplasten das photosynthetisch aktive Chlorophyll tragen, während Leukoplasten die Umwandlung von Zucker in Stärke bewirken.

Vom Protoplasma umschlossene Vakuolen beinhalten den durch häutige Tonoplasten abgegrenzten Zellsaft mit Reserve- und Farbstoffen. Nach außen erfolgt die Abgrenzung des Protoplasmas durch das Plasmalemma, das bei regulärem osmotischen Binnendruck der Zellwand anliegt. Unter diesen Vorgaben bietet die Zellwand ein starres Stabilisierungselement, das nur über enge Tüpfelkanäle einen externen Stoffaustausch zulässt. Zusammen mit dem Kern, den Mitochondrien und Plastiden vermehren sich Zellen durch Teilung, wodurch das Wachstum des Gewebes (Zellverband) gewährleistet ist. Je nach ihren Spezialfunktionen lassen sich verschiedene Gewebetypen unterteilen (Abb. 2).

Dauergewebe weisen durchweg weder Zellteilung noch -wachstum auf; oft handelt es sich sogar um abgestorbene Komplexe, die dem Durchfluß von Substanzen dienen. So ist der Anteil lebender Zellen im Stammholz minimal, da Holz und Borke ganz überwiegend aus toten Zellen bestehen. Ebenso unterscheiden sich Dauergewebe von Meristemen dadurch, daß die Zellwände weniger aneinander haften und Interzellularräume entstehen, die über Spaltöffnungen mit der Außenwelt in Verbindung treten und damit dem Gasaustausch dienen.

Das Parenchym zeichnet sich als wenig spezialisiertes Grundgewebe mit einer breiten Funktion aus. So sorgen große Vakuolen des Speicherparenchyms für die Stapelung von Reservestoffen und der hohe Anteil an Interzellularen im Aerenchym für die Durchlüftung oder den

Auftrieb von Schwimmpflanzen. Die Palisadenzellen im Chlorenchym bauen mit ihren Plastiden das Assimilationsgewebe auf (Mesophyll), wozu auch das Schwammparenchym gehört, das außerdem die Vorgänge der Transpiration steuert.

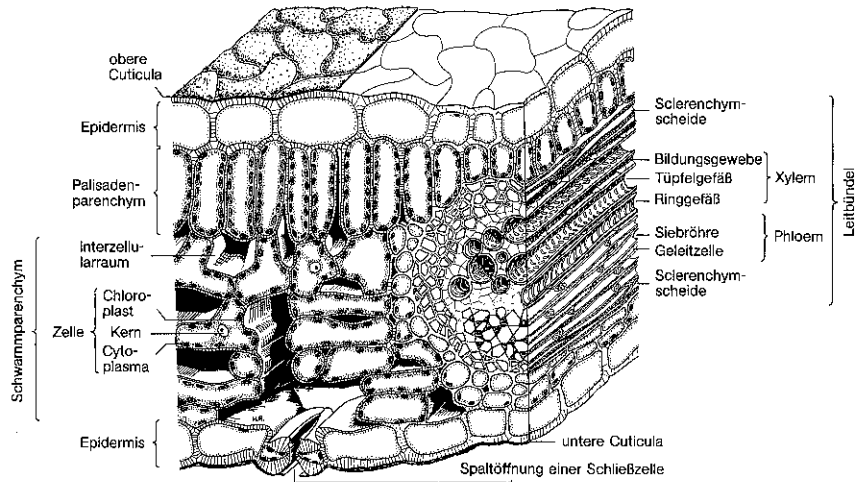


Abb. 2: Dreidimensionale Darstellung eines Gewebekomplexes im Blatt (zusammengestellt aus Zeichnungen in NULTSCH, 1989).

Abschlussgewebe bilden eine Schutzhülle und die Kontaktfläche zur Umwelt. Krautige Pflanzen verfügen über eine einzellige, weitgehend chloroplastenlose Epidermis, in die vor allem auf der Blattunterseite Spaltöffnungen (Stomata) für die Atmung eingelassen sind. Die Epidermis wird außenseitig von einer mehr oder weniger stark ausgeprägten Wachsschicht überzogen, der Cuticula, die gegen übermäßige Transpiration von innen und mechanische Schäden von außen schützt. Pflanzen mit sekundärem Dickenwachstum zeichnen sich durch mehrschichtige Korkgewebe aus, die bei mehrfacher Neubildung Borken aus abgestorbenen Zellmassen aufbauen. Im Inneren von Pflanzenkörpern bilden einschichtige Endodermisgewebe Hülscheiden zur Abgrenzung physiologischer Einheiten, etwa der Leitbündel.

Letztere umfassen das langgestreckte **Leitgewebe**, das dem Transport von gelösten Nährsalzen und Stoffwechselprodukten dient (2.3.1, 2.3.2 und 2.3.4). Den Transpirationsstrom mit Mineralstoffen leiten Gefäße aus abgestorbenen, verholzten und endseitig durchbrochenen Röhrenzellen (Xylem), die vom Wurzelpol bis in die Blätter reichen. Z. T. gegenläufig erfolgt von dort aus der organische Stofftransport durch Siebröhren (Phloem) aus lebenden, elastischen und endseitig durchsiebten Langzellen in die Verbrauchs- oder Speicherorgane.

Ebenfalls langgestreckt sind die **Festigungsgewebe** mehrjähriger, größerer Pflanzen. Zu nennen ist hier das Collenchym, an dessen lebenden Zellen sich Wandverfestigungen auf Kanten und Ecken beschränken. Im Sklerenchym sterben hingegen die dickwandigen, englumigen Zellen bald ab, so daß verholzte Steinzellen oder gebündelte Sklerenchymfasern ein Stützgewebe bilden (Sklerede).

Drüsengewebe setzen sich aus Zellen übermäßiger Stoffproduktion zusammen; zu unterscheiden sind Sekrete als Bildungsprodukte mit nützlicher und Exkrete mit schädlicher Wirkung. Zu ersteren gehören ätherische Öle als Duftstoffe, schützende Gift- oder Bitterstoffe und Gummen, Milchsäfte oder Harze für den Verschluss von Wunden. Sekrete werden außerhalb der Drüsenzellen in Interzellularen für den Bedarf abgesondert (z. B. Ölbehälter) oder direkt aus Zellen auf Drüsenhaaren ausgeschieden. Zu den Exkreten zählen Stoffwechselschlacken sowie Salzüberschüsse.

Die beschriebenen Strukturen beziehen sich nur auf **Kormophyten**, zu denen die Farne und Samenpflanzen zählen. Hingegen weisen mehrzellige niedere Pflanzen, die **Thallophyten** mit den Pilzen, Algen, Flechten und Moosen, durchweg strukturarme Zellkomplexe mit schwacher arbeitsteiliger Differenzierung auf. Die Ausweitung einfacher Gewebeschichten erfolgt über verteilte Scheitelzellen, die allein zur Zellteilung befähigt sind und für ein flächiges Wachstum sorgen. Wegen des überwiegend aquatischen Vorkommens dieser „Thalli“ ist ein echtes Stützgewebe unnötig. Dagegen verlangt das meist terrestrische Vorkommen der Kormophyten Stützstrukturen, die einen aufrechten Wuchs des in Wurzel, Sproß und Blätter gegliederten Pflanzenkörpers (= Kormus) bedingen.

Beim **Verzweigungstyp** der Sproßachse bleiben dem Betrachter die Organisationsunterschiede zunächst verborgen. Meist treiben Blütenpflanzen seitlich aus Blattachseln über „Achsel sprossen“ aus (Abb. 3 a, b, c). Hier wird von Monopodium gesprochen, wenn die Seitenzweige in ihrem Wachstum der Hauptachse untergeordnet sind (Fichte, Eiche). Bleibt die Hauptachse nach Ausbildung der Seitentriebe zurück oder stellt ihr Wachstum ein, so handelt es sich um ein Sympodium. Hierzu zählt das Monochasium mit der Entwicklung jeweils eines Seitentriebes (Weinrebe) und das Dichasium mit zwei Seitentrieben (Mispel). Manchmal sind höhere Pflanzen auch befähigt, aus älteren Geweben erneut auszutreiben. Viele Holzarten können Stockausschläge bilden oder sich aus Bruchstücken regenerieren (z. B. Weiden).

Hiervon unabhängig können **Sprosse** verschiedene Metamorphosen durchlaufen. Dazu zählen Reduktionen wie Sproßranken und -dornen (Passionsblume bzw. Schlehe) oder als Weiterentwicklung hieraus blattförmige Sproßausweitungen, die „Phyllokladien“ (Mäusedorn). Dagegen führen Gewebeausweitungen zur Sproßsukkulenz; dies kann oberirdisch (Abb. 3 d, e, f) erfolgen, aber auch am Wurzelhals in Form von Rhizomen (Iris, Abb. 3 c) und Sproßknollen (Kartoffeln).

Auch die **Blattstellung** folgt zumindest bei aufrechten Pflanzen festgelegten Symmetrieregeln. So ist der Winkel, den die Blätter eines Wirtels miteinander bilden, stets gleich (Äquidistanz). Bei aufeinanderfolgenden Blattwirbeln stehen die Blätter über den Blattlücken des vorhergehenden Wirtels (Alternanz). Der Verschiebungswinkel kann dabei unterschiedlich sein, so daß es bei einer 180°-Verdrehung zur gekreuzt gegenüberliegenden Stellung und bei kleineren Winkeln zu schraubigem Wuchs kommt (z. B. Rosetten).

Bei Blattmetamorphosen reichen die Massenverhältnisse von totaler Aphyllie (einige Ginster) über Reduktionen mit Blattranken und -dornen (viele Wicken bzw. Opuntien) bis zur Sukkulenz (Agave). Blätter an derselben Pflanze können auch verschiedene Formen ausbilden, wobei junge und ältere Triebe einiger Eukalypten von „Heterophyllie“ zeugen. „Anisophyllie“ kennzeichnet verschiedene Blattgrößen, die ebenso wie Unterschiede in den Blatthärten (Skleromorphiegrad) auf Strahlungsdifferenzen zurückgehen können.

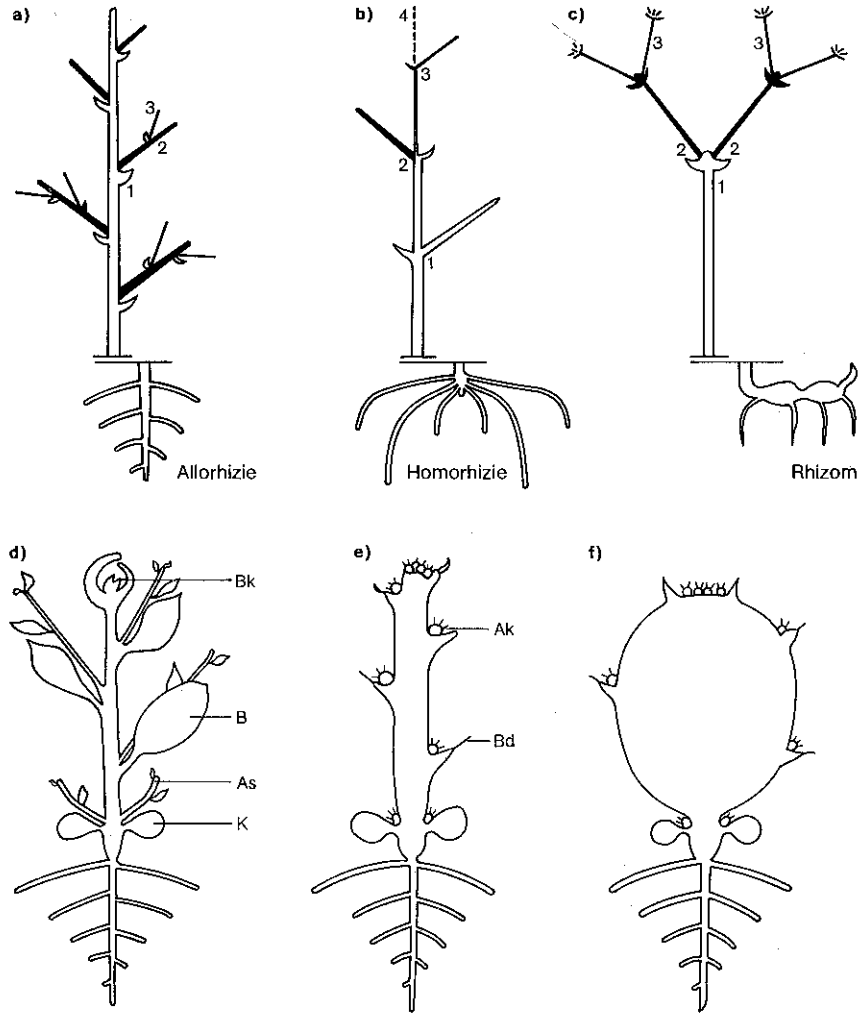


Abb. 3: Oben: Verzweigungstypen der Sprossachse. a) Monopodium, b) monochasiales Symptodium, c) dichasiales Symptodium (nach NULTSCH, 1989; um diverse Wurzeltypen erweitert). Die Zahlen entsprechen Ordnungsfolgen. Unten: Metamorphose von Normalform (d) zum Zylinderkaktus (e) und Kugelkaktus (f). As = Achsel sproß, Ak = reduzierte Achselknospe (Areole), B = Blatt, Bd = Blattdorn, Bk = Blattknospe, K = Keimblatt.

Auch *Wurzeln* weisen Organisationsunterschiede auf. Typisch für Dikotyledonen und Gymnospermen sind pfahlförmige Hauptwurzeln mit zahlreichen Seitenwurzeln (Abb. 3 a, Allorhizie). Bei Monokotylen und Farnen überwiegen Büschelwurzeln (Abb. 3 b, Homorhizie), an denen der Wurzelpol recht bald sein Wachstum einstellt und durch zahlreiche sproßbürtige Wurzeln ersetzt wird. Neben Sukkulenz umfassen Wurzelmetamorphosen bei Kletterern Haft- und bei Aufsitzern Assimilationswurzeln (Efeu bzw. epiphytische Orchideen). Stelz- und Luftwurzeln entsprechen z.B. den speziellen Lebensverhältnissen der Mangroven im Tidebereich.

Kombinationen aus verschiedenen Organisationsformen schaffen die „Lebensformen“ (4.2.1), die im Verbund wiederum die Ausbildung von „Pflanzenformationen“ (4.3.1) bestimmen. Beiden kommt in der Pflanzengeographie ein Hauptaugenmerk zu.

2.3 Ökophysiologie der Pflanzen

2.3.1 Der Wasserhaushalt

Der Wassergehalt nimmt den weitaus größten Anteil am Frischgewicht pflanzlicher Gewebe ein. Das Protoplasma der Zellen enthält im Durchschnitt 85–90% Wasser, für Wurzeln liegt der Wert bei 70–95%, für saftfrisches Holz bei etwa 50%, und nur Samen sind mit einem Anteil von 5–15% aus Überdauerungsgründen deutlich trockener.

Als wechselfeuchte Arten werden *Poikilohydren* in ihrer Lebensaktivität nur vom Dampfdruck ihrer Umgebung gesteuert. Ihr Plasma ist ein Quellkörper, der Wasser bis zur Sättigung aufnehmen und bei Wassermangel schrumpfen kann. Mit Verringerung des Wasserangebots reduziert sich die Lebensaktivität, bis die Pflanze einen vorübergehend quasiletalen Zustand erreicht; der Stoffwechsel setzt nach Befeuchtung jedoch rasch wieder ein. Zu diesem Grundtyp des Wasserhaushalts gehören zahlreiche Thalphyten, einige Farne und wenige Angiospermen.

Der andere Grundtyp, die *Homoiohydren*, vermögen hingegen extreme Dürrephasen nicht zu überleben. Diese Gruppe, zu denen die meisten Kormophyten zählen, ist auf das Dampfdruckgefälle zwischen Wurzelbereich und Atmosphäre angewiesen. Dabei bedingt die Erwärmung der Blattoberflächen tagsüber ein erhöhtes Wasserdampf-Sättigungsdefizit. Das resultierende Gefälle der Saugspannung verursacht über die Leitbündel einen Wasserzug von den Wurzeln bis zu den Spaltöffnungen (Abb. 4). Dieser Kapillarfluß dient der Nachlieferung von Nährstoffen und der Wasserbereitstellung für die Zucker-Produktion bei der Assimilation. Überschüssiges Wasser, das als Transportmedium dient, wird über die Stomata ausgeschieden. Im begrenzten Umfang findet diese Transpiration auch bei Regen statt, da bereits bei 99,9% relativer Luftfeuchtigkeit ein schwaches Wasserpotentialgefälle besteht (–1,3 bar bei 20° C; 60% r.F. = –687 bar); andernfalls geriete die Pflanze in einen Hungerzustand.

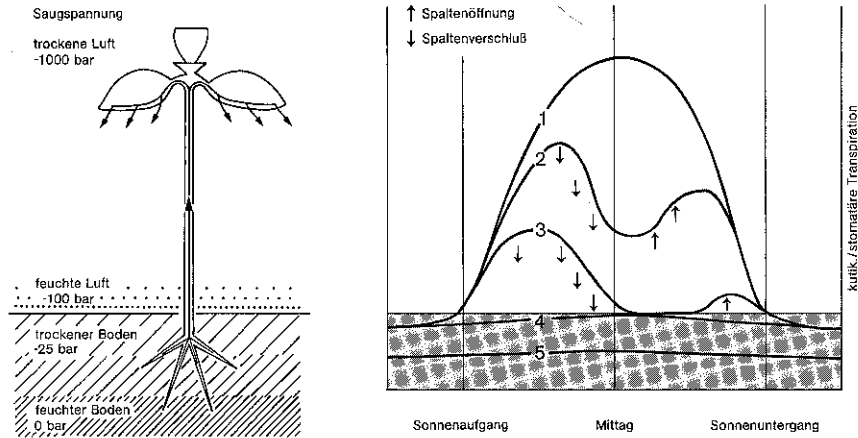


Abb. 4: Schema des Saugspannungsgefälles zwischen Boden, Pflanze und Atmosphäre (links) und des Tagesverlaufs der Transpiration bei zunehmend erschwerter Wasserversorgung (rechts). Die Pfeile deuten auf Spaltenverschluss (abwärts) oder -öffnung (aufwärts) hin. 1 = uneingeschränkte Transpiration, 2 = Einschränkung durch teilweisen Stomataverschluss, 3 = Unterbrechung durch vollständigen Stomataverschluss, 4 = andauernder Verschluss (nur kutikuläre Transpiration; anteilmäßiger Bereich grau unterlegt), 5 = herabgesetzte kutikuläre Transpiration durch Membranentquellung (n. LARCHER, 1994).

Bildet die Verdunstung den entscheidenden Transportauslöser für das Wasser in der Pflanze, so bildet die Bodenwassermenge die entscheidende Versorgungsgröße. Nur bei Thallophyten und einigen homoiohyden Epiphyten erfolgt die Wasseraufnahme direkt über abgewandelte Blätter. Bei den übrigen Pflanzen ist sie weitgehend an den Leistungsumfang des Wurzelsystems gebunden. Die Wurzeln entwickeln über ihre Zellsaftkonzentration Saugspannungen von nur wenigen Bar, die aber ausreichen, um dem Boden einen Teil des Haftwassers zu entnehmen.

Eine weitere Möglichkeit der Wasserausschöpfung bietet das *Wachstum der Wurzeln*, das bei der Suche nach Bodenwasser ständig fortschreitet. So kann das Wurzelwerk einer frei stehenden Roggenpflanze bei Einbeziehung aller winzigen Saugwurzeln eine Gesamtlänge von 80 km umfassen! Rasches Wurzelwachstum ist aber an günstige Bodentemperaturen gebunden, die auch die Absorptionskraft der Wurzel bestimmen. Indem Wassermangel durchweg an Phasen gleichzeitiger Bodenaufheizung gekoppelt ist, besteht gerade in solchen Trockenzeiten eine wachstumsfördernde Situation.

Von der Epidermis der Wurzeln (Rhizodermis) dringt das Wasser durch Wasserverschiebung von Zelle zu Zelle bis zu den Leitbündeln für den Ferntransport vor, dem *Xylem*. In diesem Gefäßnetz erfolgt die Wasserleitung als Massenströmung über den Transpirationssog. Hierfür muß eine Bindung der Wassermoleküle durch Kohäsion untereinander und Adhäsion mit der Wand gewährleistet sein. Das Xylemsystem verästelt sich mit dem Astwerk bis in die Blätter hinein, wo sich das Wasser über Parenchymbündel ein weiteres Mal über Verschiebung in den Zellen verteilt.

Wasserübertritt im Zellgewebe erfolgt durch *Osmose*. Hierunter versteht man eine einseitig verlaufende Diffusion zwischen zwei Lösungen unterschiedlicher Molekularkonzentration über eine halbdurchlässige Membran. Zwischen einer stärker und schwächer konzentrierten Lösung besteht ein Druckgefälle, das eine Verdünnung des mit Zucker, Mineralsalzen und organischen Säuren angereicherten Zellsafts anstrebt. Da auch die Zellmembranen semipermeabel sind, entsteht ein osmotischer Druck in den Zellen, der innerhalb der Gewebe den Stofftransport bewirkt und den Wasserhaushalt reguliert.

Neben der mengenmäßig unbedeutenden Wasserabgabe in flüssiger Form (Guttation) bewirkt die *Transpiration* den Wasserdurchzug durch die Pflanze. Sie erfolgt im geringen Maße unreguliert über die Epidermisaußenwände (kutikuläre Transpiration, anteilmäßig selten über 10%), vorwiegend aber durch regulierbare Spaltöffnungen (stomatäre Transpiration, Abb. 4). Beide Formen der Transpiration schränken übermäßige Erhitzung ein. Allerdings besteht bei starker Einstrahlung und Windaustrocknung die Gefahr hoher Wasserverluste. Neben dem aktiven Verschluss der Stomata gilt als passive Schutzrichtung ihre konzentrierte Anlage in Vertiefungen, zwischen Haaren oder auf Blattunterseiten.

Ungehinderte Transpiration beschränkt sich weitgehend auf Sumpf- oder Schwimmpflanzen, bei denen als Konstitutionstyp die kutikuläre Verdunstung überwiegt. Ihre maximale Gesamttranspiration beläuft sich auf 1,8–4 g H₂O/dm²/h, während der Analogwert für Zwergsträucher in Tundren bei 0,05–0,15 g und in subtropischen Wüsten bei 0,9–3,4 g liegt. Höchstwerte erlauben aber keine Differenzierung hygrischer Anpassungstypen; so muß sich eine entsprechende Einteilung an der Trockenresistenz von Pflanzen orientieren (u.a. n. LARCHER, 1994):

1. *Hydrophyten* = im Wasser lebender Typus mit Durchlüftungsgeweben (Aerenchyme; z.T. ohne Wurzeln und Stomata); Wasserpflanzen.
2. *Helophyten* = Typus mit Überdauerungsknospen im wassergetränkten Boden (mit Aerenchym und Stomata); Moor-, Sumpf- und Riedpflanzen.
3. *Hygrophyten* = Typus dauernd feuchter Standorte (z.T. mit Guttation; mittlere Saugspannung bis -15 bar); Nebel- und Regenwaldarten.
4. *Mesophyten* = Typus wechselfeuchter Standorte (mittlere Saugspannung bis -25 bar); z.B. Arten der humiden Ektropen.
5. *Xerophyten* = Typen wechsellückiger bis extrem trockener Standorte mit Schutzeinrichtungen gegen hohe Verdunstungsverluste; z.B. mediterrane und Wüstenarten. Verschiedene Anpassungsmerkmale an Dürreperioden führen hier zu einer weiteren Unterteilung:
 - 5.1 passive Xerophyten = ephemere Arten mit Überdauerung der Trockenzeit als Samen (Therophyten) oder Zwiebeln bzw. Knollen (Geophyten).
 - 5.2 aktive Xerophyten = oberirdisch überdauernde Arten mit speziellen Mechanismen der Trockentoleranz:
 - 5.2 a) sklerophylle Xerophyten = immergrüne Pflanzen mit verhärtenden Sklerenchym-Elementen, dicker Kutikula (mittlere Saugspannung bis -40 bar, geringe Amplitude); Hartlaubebäume und -sträucher sowie Gräser wechsellückiger Gebiete.
 - 5.2 b) malakophylle Xerophyten: teilweise sommerkahle, weichblättrige Pflanzen (mittlere Saugspannungen bis -60 bar, große Amplitude); überwiegend Kräuter und Sträucher wechsellückiger Gebiete.
 - 5.2 c) metaphylle Xerophyten: stenoohydre Pflanzen, die ihre Stomata verschließen und Laub

verlieren, in Dürren Rückgriff auf Reserven (mittlere Saugspannung bis -30 bar, geringe Amplitude); milchführende Sträucher mit Pfahlwurzeln in Wüsten.

5.2 d) Sukkulente: optimale Form der Wasserspeicherung, um Reserven in Gunstphasen aufzubauen und in Dürren aufzubrechen, (mittlere Saugspannung bis -15 bar); Stamm-, Blatt- oder Wurzelsukkulente in Trockengebieten.

2.3.2 Mineralstoffaufnahme und -transport

Bei den Nährstoffen, die Pflanzen für den Aufwuchs, die Ausbildung der Reproduktionsorgane und die Speicherung dienen, ist zwischen den dringend benötigten Makro- und den ebenfalls unentbehrlichen, aber in geringen Mengen erforderlichen Mikroelementen zu unterscheiden. Als Makro- bzw. *Hauptelemente* gelten C, H, O, N, S, Mg, P, K, Ca, Fe. Bis auf Kohlenstoff, Sauerstoff und oftmals auch Stickstoff (s. 2.3.3) werden die übrigen Nährelemente vorwiegend als Ionen in gelöster Form aufgenommen. Dies betrifft auch die Mikro- bzw. *Spurenelemente*: Mn, B, Zn, Cu, Mo, Cl u. a. Bei Wurzelpflanzen erfolgt die Aufnahme großenteils aus dem Boden (= Mineralstoffe), im geringen Ausmaß aber auch über Blattoberflächen, vor allem bei Epiphyten. Wurzellose Thallophyten absorbieren durchweg direkt über die gesamte Oberfläche.

Zu unterscheiden ist die *passive* und *aktive Aufnahme* von Nährelementen. Im ersten Fall gelangen die Ionen durch Diffusion oder mit dem strömenden Wasser in die Zellwände der Wurzelhaare bzw. der Wurzelrinde. Der Wasserstrom folgt dem Transpirationssog (2.3.1) und die Diffusion der Ionen dem elektrochemischen Potentialgradienten. Bei der passiven Aufnahme ist die Nährstoffzusammensetzung weitgehend zufällig und unkontrolliert. Im Gegensatz dazu vollzieht sich die aktive Ionenaufnahme über eine Ankopplung an „Träger- oder Carriersubstanzen“ unter Energieverbrauch. Dabei übernehmen vor allem hochmolekulare, membrangebundene Proteine (Transport-ATPasen) die Aufgabe der Zufuhr erforderlicher Substanzen für den aktuellen Stoffwechselbedarf der Pflanze (Ionenpumpe).

Als Mechanismus des Mittel- und Kurzstreckentransportes gilt die *Diffusion*, wobei als Antrieb über Konzentrationsunterschiede ein (elektro-) chemisches Gefälle von den Nährsalzen selbst ausgeht. Gleichfalls in diese Distanzgruppe gehört der Übertritt vom Cytoplasma in nicht-plasmatische Gewebe durch „Carrier“. Ein solcher Vorgang wird z. B. bei dem Austritt aus den plasmatischen Wurzelgeweben in die nicht-plasmatischen Leitbündel (Xylem) erforderlich, die dem Ferntransport in Kormophyten dienen. Entgegen dem Turgorstrom kann ein Teil der Ionen in den Wandungen des Xylem durch geladene Gruppen festgehalten werden, bis sie sich bei nachlassender Konzentration wieder lösen und endgültig in die Blattgewebe gelangen. Hier wird ein Großteil der Mineralstoffe über photosynthetische Prozesse in Assimilate eingebaut, die als Träger des Umsatzes körperfremder Nährstoffe in körpereigene Substanzen gelten. C, H und O dienen also nicht nur dem Aufbau von Kohlenstoffassimilaten (Zucker, Stärke; 2.3.3), sondern bilden im Verbund mit den freien Ionen der Bodennährstoffe Assimilate auf Mineralstoffbasis.

Vor der endgültigen Inkorporation der Nährelemente erfolgt während des Aufwuchses zuerst eine *Mineralstoffspeicherung* in den Blättern (Frühjahr, Beginn der Regenzeit oder Jugendstadium). Dort verändert sich mit der späteren Abfuhr der Assimilate für den Aufbau der Pflanze der Nährstoffgehalt: stellt sich also bei Entwicklungsbeginn eine vorübergehende Konzentra-

tion mobilerer Elemente ein (N, P und K), so gehen diese im Reifestadium zugunsten trägerer Spurenelemente (Ca und S) anteilmäßig zurück.

Von den Blättern verteilen sich die Mineralstoff-Assimilate zusammen mit Kohlenstoff-Assimilaten (v. a. Zucker) und wenigen überschüssigen Ionen für den Aufbau der Pflanze (Speicherorgane, Sproßgewebe, Blütenbildung und Blattzuwachs). Der Kurz- und Mittelstreckentransport erfolgt ähnlich dem Fluß der Mineralsalze. Weite Wege werden bei Kormophyten über einen „Druckstrom-Mechanismus“ in einem speziellen Leitsystem zurückgelegt, dem *Phloem*. Dabei kann innerhalb der Pflanze die Zuordnung von Spender- und Empfängerorganen geregelt sein: untere Blätter versorgen etwa den Wurzelbereich, obere die Fortpflanzungsorgane.

Tab. 1 stellt die Herkunft, Wirkung und Verteilung der Mineralstoffe in der Pflanze zusammen (n. LARCHER, 1994):

	im Boden gebunden	Funktion in Pflanze	Anreicherungsorte
N	organisch, Salpetersalze; (Luft)	Protoplasma, Enzyme	Blätter, Knospen, Samen, Speicher
S	organisch, Ca-, Mg-, Na-Sulfate	Erbsubstanz, Enzyme, Protoplasma, Carrier	Blätter, Samen
Mg	Carbonate, Silikate, Sulfate	Photosynthese, Quellungsregulation	Blätter
K	Feldspat, Glimmer, Tonminerale	Enzymaktivierung, Quellungsregulation	junge Gewebe, Teilungszonen
P	organisch; Ca-, Fe-, Al-Phosphate	Erbsubstanz, Carrier, Betriebsstoffwechsel	Reproduktionsorgane
Ca	Carbonate, Gips, Phosphate	Enzymaktivierung, Quellungsregulation	Blätter, Rinden
Fe	Phosphate, Oxide, Silikate, Sulfide	Betriebs- und Stickstoffwechsel	Blätter

Symptome für *Nährstoffmangel* reichen von Wachstumsstörungen und Deformationen, Laubverfärbungen und Fleckenbildung, Wurzelfäule, Laubfall bis hin zum Absterben von Teilen bzw. der gesamten Pflanze. Ein deutliches Überangebot bestimmter Nährelemente führt zu einer Belastung des Stoffwechselhaushalts (3.3.3), leichte Variationen beeinflussen dagegen nur die Artenzusammensetzung. Pflanzengemeinschaften mit weiter verbreiteten Arten treten z. B. auf Kalk- bzw. Silikatböden auf. Dagegen sind Kräuterfluren über Serpentin-Gestein hochspezialisiert und weisen weltweit einen hohen Anteil an Endemiten auf, vor allem bei den Asteroceen.

2.3.3 Stickstoffumsatz

Wenn hier der Stickstoffumsatz getrennt vom Mineralstoffhaushalt behandelt wird, so erfolgt dies aufgrund von Besonderheiten bei der *N-Versorgung*. Denn obwohl Luftstickstoff mit 78 Vol.% den höchsten Anteil an atmosphärischen Gasen einnimmt, so läßt er sich als überaus reaktionsträges Element von höheren und den

meisten niederen Pflanzen nicht nutzen. Hinzu kommt, daß Stickstoff im Boden überwiegend in hochmolekularer Form organisch gebunden und damit ebenfalls für die meisten Pflanzen nicht direkt verfügbar ist. Vielmehr muß er als anorganisches Nitrat oder Ammonium vorliegen, bevor er wie ein Mineralstoff aufgenommen werden kann.

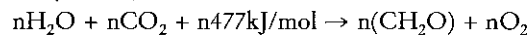
Die *Umwandlung* von hochmolekular-organischen in niedermolekular-anorganischen Stickstoff erfolgt über Bakterien und Pilze. Diese Destruenten spalten zunächst die Proteine durch abgeschiedene Enzyme in Aminosäuren auf (s.u.) und binden diese in den Zelleib ein, um sie dort als Verwerter des Kohlenstoffskeletts endgültig für die Neusynthese aufzubereiten. Die Mineralisierungsrate, d.h. die Nachlieferung von NH_4 und NO_3 , ist unter feucht-gemäßigten Voraussetzungen in milder Laubstreu optimal, etwa in Auenböden, unter Fettwiesen oder Lägerfluren.

Überdies sind zahlreiche Cyanophyceen und Bakterien in der Lage, Luftstickstoff zu verwerten. Diese autotrophen *N₂-Fixierer* treten in freilebenden und auch in intrazellulären Artengruppen auf. Zwar können erstere über Ammonifikations- und Nitrifikationsprozesse im begrenzten Umfang Stickstoff für andere Pflanzen bereitstellen, wichtiger sind jedoch die letztgenannten Symbionten in Trägerpflanzen. Diese versorgen ihre Stickstofflieferanten mit Kohlehydraten und profitieren von den in den Wurzeln bzw. Wurzelknöllchen gebildeten N-Produkten. Am bekanntesten ist die Symbiose zwischen Fabaceen (= Leguminosen) und Bakterien der Gattung Rhizobium sowie die Mykorrhiza zwischen vielen Baumarten (in Mitteleuropa v.a. Alnus, Myrica, Hippophae) und Actinomyceten (= bakterielle Strahlenpilze).

In der Pflanze selbst wird N in Carbonsäuren als tragender Baustein zum Aufbau von *Aminosäuren* benötigt, die wiederum der Proteinsynthese und damit den für jegliche Stoffwechsellvorgänge erforderlichen Enzymen dienen. Dabei bilden die Wurzeln nicht nur ein Aufnahme- und Speicherorgan für anorganische N-Ionen; in Bäumen und einigen Kräutern (Leguminosen) können hier auch schon erste Schritte zur Erzeugung von Aminosäuren erfolgen. Der verbleibende Stickstoff wird mit dem Transpirationsstrom in die Assimilationsorgane überführt, wo weitere Proteinsynthesen ablaufen. Die Aminosäuren werden wieder über das Phloem in die Verbrauchergorgane geleitet, und zwar nicht nur aus den Produktionszentren sondern auch aus vergilbenden Pflanzenteilen (N-Recycling). In ungünstigen Jahreszeiten dienen vor allem überdauernde Sproßteile bzw. Rindengewebe den Aminosäuren als Speicher, so daß sie beim neuerlichen Austrieb rasch verfügbar sind. Diese komplizierten Stickstoff-Verbindungen bleiben selbst nach Absterben von Pflanzenteilen langfristig erhalten und lassen sich erst wieder durch Abbau als anorganische Ausgangsform zurückgewinnen.

2.3.4 Wege der Photosynthese

In Relation zu den Mineralstoffassimilaten nehmen die aus dem Gaswechsel hervorgehenden Kohlenstoffassimilate am Stoffumsatz einen Anteil von über 90% ein. *Kohlenhydrate* bilden also die wichtigsten Träger der Pflanzensubstanz. An ihrer Erzeugung sind maßgeblich Licht als Energieträger sowie Kohlendioxid und Wasser beteiligt (Photosynthese):



Der *Photosyntheseprozess* muß in zwei Phasen unterteilt werden: eine Licht- und eine Dunkelreaktion. Zunächst werden 8–12 Lichtphotonen durch Pigmentsysteme

im Chloroplasten als chemische Energie in Form von Enzymen absorbiert. Diese bilden dann die Energiequellen für die Dunkelreaktion, in der Kohlendioxid in Zucker und Stärke umgewandelt wird (Assimilation). Die Verteilung der Kohlehydrate in die Empfängerorgane der Pflanzen erfolgt durch das Phloem gemeinsam mit den Mineralstoff-Assimilaten (2.3.2).

Früher ging man bei der CO_2 -Fixierung in Pflanzen allein von dem als C_3 -Photosynthese-Weg bezeichneten „Calvin-Zyklus“ aus, in dem das erste Zwischenprodukt drei Kohlenstoffatome aufweist. Da der photosynthetische Prozeß in den Chloroplasten des Mesophylls in den Palisaden- und Schwammschichten stattfindet, gelten diese anatomischen Merkmale für *C₃-Pflanzen* als spezifisch. Die ökophysiologischen Merkmale dieses Photosynthese-Typs liegen in einer Optimaltemperatur bei 20–30°C und einer relativ hohen Lichtausbeute bei gleichsam hohem Wasserbedarf. Nachteilig auf den Zuwachs wirkt sich die O_2 -Aufnahme und CO_2 -Abgabe aus, die sich als „Photorespiration“ an diesen Photosyntheseweg koppelt.

Sie entfällt bei den zwei verbleibenden Wegen einer primären CO_2 -Fixierung. Die Mesenchymzellen der *C₄-Pflanzen* produzieren zunächst Moleküle mit vier Kohlenstoff-Atomen, die über Konzentrationsgefälle in die umgebenden Zellen der Gefäßbündel der Blätter überführt werden. Nachdem dort ein CO_2 -Molekül abgegeben wird, kehrt das reduzierte Molekül zu den Mesenchymzellen zurück, um als Carrier weiteres CO_2 zu binden und abzuführen. Die solcherart beständige CO_2 -Versorgung in den Gefäßbündelzellen führt wiederum zur Entstehung herkömmlicher Kohlenstoffhydrate im erwähnten Calvin-Zyklus. Dies erfolgt in den chloroplastenreichen „Kranz-Zellen“ der Bündelscheiden, während die für C_3 -Pflanzen typische Mesenchym-Differenzierung fehlt. C_4 -Pflanzen weisen bei hohen Optimaltemperaturen zwischen 30 und 45°C einen gleichfalls hohen Licht- und mäßigen Wasserbedarf auf. Die Wachstumsrate ist überdurchschnittlich, was auf das Fehlen des 30–50%igen CO_2 -Verlusts durch Photorespiration zurückgeht. Die Kohlenhydrat-Erzeugung läßt sich also gegenüber den ursprünglicheren C_3 -Pflanzen deutlich steigern; so erbringen tropische C_4 -Gräser bis zu 50–60 g Trockensubstanz/m²/d, während sich bei herkömmlichen C_3 -Gräsern der Betrag auf 15–30 g TS/m²/d beläuft (LARCHER, 1994).

Als weitere Form der CO_2 -Fixierung unterliegen viele sukkulente Pflanzen dem *CAM-Prinzip* (crassulacean acid metabolism). CAM-Pflanzen weisen photosynthetisch aktive sukkulente Gewebe auf. Im Gegensatz zu den anderen beiden Typen öffnen sich die Stomata nachts für die Kohlenstoffaufnahme, wobei es in großen Vakuolen zu einer Akkumulation von Säuren mit ebenfalls vier Kohlenstoff-Atomen kommt. Von dort wird tagsüber CO_2 an das Mesenchym abgegeben, das wiederum in den Calvin-Zyklus eingeht. Bei mäßigem Licht- und Temperaturbedarf sowie geringen Atmungsverlusten schränkt das CAM-Prinzip die stomatare Transpiration ein, so daß auch bei Hitze die Wasserabgabe reduziert ist. Allerdings weist dieser sparsamste Verbrauchertyp geringe Wachstumsraten auf, wobei Ananas mit 10–15 g TS/m²/d als hochproduktive CAM-Pflanze gilt.

Die drei verschiedenen Typen der CO_2 -Fixierung bilden also letztlich eine Antwort der Photosyntheseprozesse auf die Umwelteinflüsse Licht, Wasser und Temperatur. Allgemein verringert sich bei Stress durch übermäßigen Licht-, Hitze-, oder Kälteeinfluß und Wassermangel die CO_2 -Aufnahme (Abb. 5). An diese Faktoren ist über die Kohlenhydrat-Erzeugung auch die Vegetationszeit gebunden. So läuft in gemäßigten Tieflagen die wichtigste Produktionszeit tagsüber mehrstündig von Frühjahr bis Herbst ab (Jahreszeitenklima). Im Gegensatz hierzu kann die CO_2 -Aufnahme in tropischen Hochlagen zwar ganzjährig erfolgen, jedoch nur während jeweils einer kurzen Zeitspanne zwischen Frost und Überhitzung am Vor- und

Nachmittag (Tageszeitenklima). In den übrigen Klimazonen gibt es zahlreiche Kombinationen von Zwischentypen.

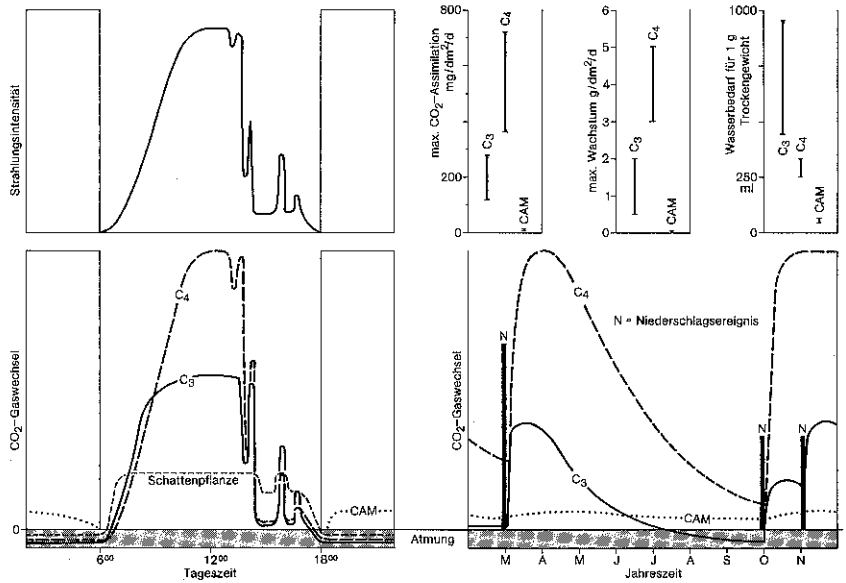


Abb. 5: Schematischer Verlauf des CO_2 -Gaswechsels für verschiedene Typen der Photosynthese in Abhängigkeit vom Strahlungsangebot und vom Wasserangebot. Links handelt es sich bei dem Tagesverlauf um Pflanzenbeispiele aus den gemäßigten Breiten, rechts bei dem mehrmonatigen Verlauf um subtropische Wüstenpflanzen (n. LARCHER, 1994).

Bei den Vegetationszonen bilden tropische Savannen das Zentrum für C_4 -Pflanzen; zumindest in Tropengebirgen erfolgt ein Trend von C_3 - zu C_4 -Vertretern von den Hochlagen zu den Tieflagen. Bei Berücksichtigung der hohen Temperaturen in Savannen trotz ausreichender Wasserversorgung und der Kälte im Hochgebirge trotz höchster Lichtintensitäten bildet ausreichende Wärme wohl die wichtigste Größe für einen erhöhten Anteil an C_4 -Pflanzen.

3 Standortfaktoren

Die Standortfaktoren, die eine Pflanzengemeinschaft prägen, werden in den nachstehenden Kapiteln ebenfalls nur kurz behandelt. Gerade die abiotischen Komponenten Klima, Relief und Hydrologie erfahren aber seitens der botanischen Ökosystemanalyse eine eher stiefmütterliche Behandlung. So vermögen geoökologische Sichtweisen in dieser Hinsicht wichtige Hinweise zu liefern, die für das Grundverständnis ökosystemarer Merkmale, Unterschiede und Zuordnungen unabdingbar sind. Dennoch bleiben Erläuterungen zu Wirkungen in einem Ökosystem stets unvollständig, da es sich um Prozeßgefüge fortwährender Dynamik und unendlicher Komplexität handelt. Viele Einflußgrößen und Rückkopplungseffekte sind noch nicht bekannt bzw. bleiben unerkannt, so daß entsprechende Modellvorstellungen nur vollständiger, aber nie lückenlos werden. Demnach gilt dies auch für zugehörige Ausführungen.

3.1 Klima

3.1.1 Wettergeschehen und Phänologie

In der Vegetationsgeographie wird der Einfluß des Klimas auf die Pflanzen vorrangig unter dem Aspekt der zonalen Differenzierung gesehen. Da dies in Teil II geschieht, beschränkt sich hier die großräumige Betrachtung auf die jahreszeitliche Komponente des Klimageschehens. Die Pflanzenreaktionen auf die überwiegend periodischen Schwankungen der Witterung erfolgen über verschiedene Entwicklungszustände, die durch die Phänologie beleuchtet werden.

Jahreszeitliche Entwicklungsstufen von Pflanzen lassen sich an mehreren Organen ablesen. Vegetative Phänozustände verursachen etwa bei laubwerfenden Bäumen die Bildung der Blattknospen sowie Blattentfaltung, -verfärbung und -abwurf im fließenden Wandel. Zu generativen Phänostufen zählen Ansätze der Blütenknospen, Blühbeginn, Vollblüte, Fruchtbildung oder Aussamung. Die Beobachtungen lassen sich durch phänometrische Größenmessungen und Zählungen ergänzen (SCHNELLE, 1955).

Der phänologische Zustand einer Pflanze hängt von der *Wasserversorgung* und den *Temperaturverhältnissen* ab, wird also durchweg jahreszeitlich gesteuert; bodenphysikalische und -chemische Faktoren führen nur zu Modifikationen. Der hygrometrische Jahresgang unterliegt strahlungsklimatischen Unterschieden. Während in den Tropen unter nahezu isothermen Verhältnissen die Niederschlagsverteilung den Phänozustand einer Pflanze bestimmt, spielt in den gemäßigten und hohen Breiten der Temperaturgang eine vorrangige Rolle (Teil II, 9.1). Im Übergang der Subtropen sorgen beide Faktoren für einen komplizierteren phänologischen Ablauf. So verhindert die Beeinträchtigung des Pflanzenwachstums etwa durch die Wechselwirkung kühler Winter und trockener Sommer im Mittelmeergebiet Normbeobachtungen in den bestehenden Internationalen Phänologischen Gärten (IPG; Abb. 6).

Im Unterhaltsaufwand für entsprechende Beobachtungsstellen mit zusätzlichem „Muttergarten“ für die Vermehrung und Anzucht des benötigten Pflanzenmaterials drückt sich die Bedeutung der Phänologie für die Beurteilung des jährlichen Witterungsverlaufs aus. Die Gärten

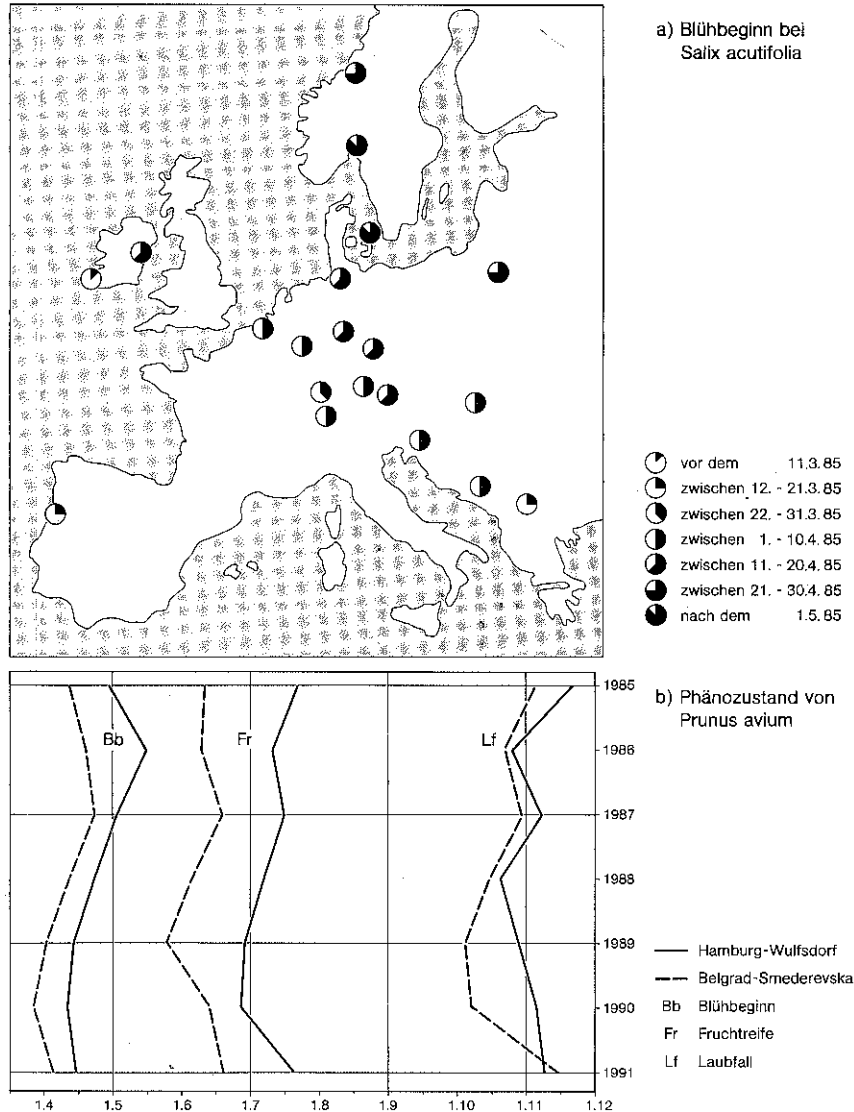


Abb. 6: Raumzeitliche Klimaanalysen auf phänologischer Grundlage. Links: Blühbeginn bei der spitzblättrigen Weide im Jahr 1985; rechts: Blattentfaltung, Blühbeginn, Fruchtreife, Laubverfärbung und Blattfall bei der Vogelkirsche in Hamburg-Wulfsdorf und in Belgrad für 1985–91, zusammengestellt nach den jährlichen Mitteilungen der AG Internationaler Phänologischer Gärten.

mit genormtem Bestand an langlebigen und möglichst klimatoleranten Holzpflanzen werden durchweg von den nationalen Wetterdiensten betreut. Diese Form der angewandten Phyto- phänologie kommt vor allem agrarmeteorologischen Fragestellungen zugute.

Ein *Ortsvergleich* der Beobachtungen erlaubt Aussagen über langjährige Veränderungs- tendenzen, so daß die Phänologie im Zusammenhang mit der prognostizierten Klima- veränderung an Bedeutung gewinnen könnte. Bislang steht aber die Bioindi- kation des jahreszeitlichen Witterungsfortschritts im Vordergrund, der an Wärme- und/oder Niederschlagsmengen gebunden ist. So belegt die Raumanalyse in Abb. 6 für das Frühjahr 1985 mit gleichen Entwicklungszuständen im kontinentalen Sara- jevo und präalpinen München, aber beträchtlichen Unterschieden zu den irischen Stationen Kerry und Dublin, eine klimaregional bedingte Normalsituation. Die erhebliche Verzögerung in Kopenhagen gegenüber Hamburg dürfte dagegen witterungs- bedingt sein.

Im Diagramm daneben verdeutlicht der *zeitliche Vergleich* von drei Phänostufen einen Wechsel von inter- und intraannuären Vor- und Nachschüben. So setzt im Jahre 1986 in Hamburg der Blühbeginn der Vogelkirsche gegenüber Normaljahren deut- lich verzögert ein, jedoch ist zur Fruchtreife dieses Defizit – möglicherweise durch eine Schönwetterperiode – schon wettgemacht. Die gegenüber Hamburg deutlich früheren Aufblüh- und Fruchtzeiten in Belgrad zeigen einen Wärmesummen-Vor- sprung in der ersten Jahreshälfte; der etwas frühere Laubfall belegt dagegen eine zeit- ghere Frühfrosttendenz.

Daß der thermische Einfluß auf den Entwicklungszustand der Pflanzen von der hygrischen Situation überlagert wird, läßt sich recht gut in subtropischen Trockengebieten ablesen. In der ariden Fußstufe des Berglandes von Gafsa in Südtunesien ließen sich im März 1987 nach meh- reren ergiebigen Winterniederschlägen dichte, buntblühende Krautfluren bis 60 cm Höhe mit *Diplo- taxis harra* und *Moricandia arvensis* ausmachen. Die gleichen Annuellen herrschten auch im März 1990 vor, diesmal aber nach lediglich einem größeren Niederschlagsereignis in zer- streuten Vorkommen mit blühenden Exemplaren von nur 20 cm Höhe. Hier durchläuft also dieselbe Art analoge Entwicklungsstadien, kompensiert aber unterschiedliche Bodenfeuchte- gehalte durch ihre Phytomassenproduktion.

Feuchtegehalte steuern auch die spätsommerliche Laubverfärbung in Espen-Beständen (*Popu- lus tremuloides*) der Gebirge in den südwestlichen USA. So präsentieren sich im Spätsommer sowohl im feuchten Talgrund des Bishop Creek in der östlichen Sierra Nevada bei 2600 m als auch im Bereich der oberen Waldgrenze bei 3400 m die Bäume im satten Grün. Gelbverfä- rbung an den zwischenliegenden Südhängen belegen dagegen Wassermangel an trockeneren Standorten.

Neben der klassischen Phänologie als klimatologische Disziplin besteht in der Ve- getationskunde ein neuerer Trend, im Rahmen der Symphänologie den Entwick- lungsrhythmus von Pflanzengemeinschaften zu betrachten (DIERSCHKE, 1989 u. 1994).

3.1.2 Geländeklima

Die Maßstabebene der Geländeklimatologie wird von expositions- und neigungs- bedingten *Strahlungsunterschieden* im Relief bestimmt.

Sie steuern die lokale Thermik und das kleinräumige Strömungsfeld im bewegten Gelände, indem strahlungsbedingte Differenzen in der Temperaturverteilung verschiedene Luftdruckfelder schaffen, die lokale bzw. regionale Luftmassentransporte auslösen. Hierzu zählen „orographische Zirkulationssysteme“ im Topo- bzw. Mesoklima, also lokale Hangwindzirkulationen, Berg-Talwind-Systeme oder Düseneffekte sowie Kaltluftflüsse und -staus. Die Anbindung dieser Phänomene an Reliefunterschiede bedingt konsequenterweise ein Fehlen geländeklimatischer Effekte im Flachland. Außerdem macht die Ableitung des Geländeklimas aus Strahlungsdifferenzen deutlich, daß sich die entsprechenden Unterschiede mit zunehmender Bewölkung verringern bzw. aufheben.

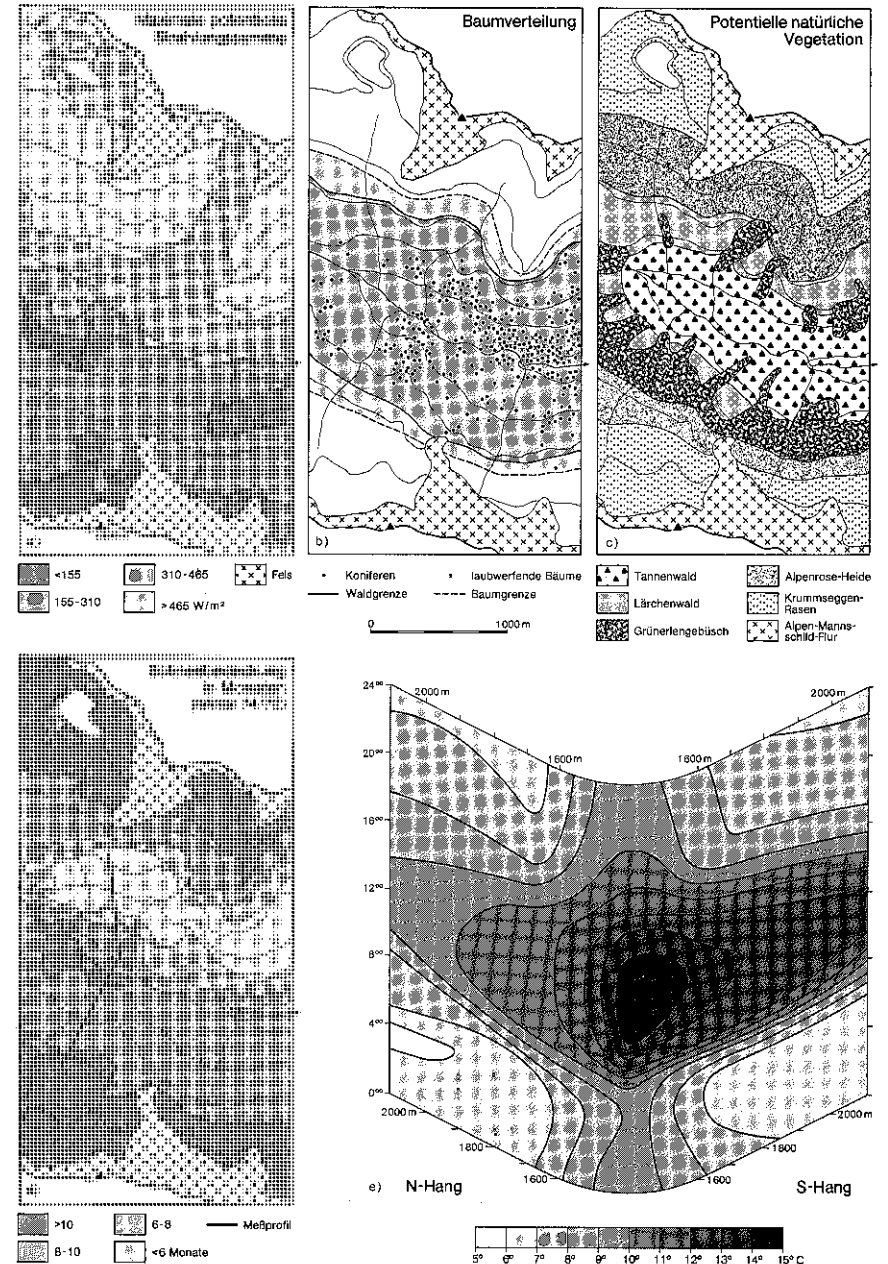
Den Strahlungshaushalt eines Gebietes steuern sechs Faktoren: als übergeordnete Größen überlagern Wettergeschehen und geographische Breite die Reliefmerkmale Exposition, Neigung, Höhenlage und Horizontüberschirmung. Konventionelle Rechenverfahren geben unter Einbeziehung der fünf letztgenannten Größen Auskunft über die maximal mögliche Bestrahlung eines beliebigen Terrinausschnitts (Abb. 7a). Das theoretische Resultat läßt sich bei Verwendung von Strahlungsmessungen über Ableitungen zu realistischen Angaben im Geländemodell erweitern (FISCHER, 1994; LINDACHER, 1996).

Das Raummuster der maximal möglichen Bestrahlung in Abb. 7a belegt für die Hochlagen des Südhanges Werte, die jene des Nordhanges um das Dreifache übersteigen. Die Auswirkungen lassen sich vor allem an der Schneedeckendauer ablesen (Abb. 7d). Von Ablagerungen in Mulden oder Lawinengängen abgesehen, spiegeln die Aperfikuren deutliche Expositionsunterschiede wider. Das „talförmige“ Thermoisoplethendiagramm für sieben sommerliche Schönwettertage (Abb. 7e) unterstreicht die thermische Asymmetrie, die sich in 2 m ü.Gr. auf bis zu 3 K beläuft; im Winter liegen die Differenzen bei Überschattung des Nordhanges höher. Nochmals verstärkt werden die Kontraste an Boden- und Pflanzenoberflächen. Für Pflanzen sonnensteiger Hanglagen verbindet sich der Strahlungsvorteil mit erhöhtem Temperaturstreß (lebhaftere Schwankungen im CO₂-Gaswechsel, höherer Wasserbedarf). Als Antwort auf die Strahlungsunterschiede reagiert die Vegetation mit ihrer Höhenverbreitung, indem etwa am Südhang die Untergrenzen der Alpenrosen-Heiden oder Krummseggen-Rasen um 200 m gegenüber dem Nordhang angehoben sind (Abb. 7c). Taxonomische Abweichungen werden durch ausgedehnte Grünerlen-Gehölze als charakteristische Formation langer Schneeaufgaben in Nordexposition belegt.

Bei der realen Vegetation sind dagegen markante Unterschiede zwischen der Baumdichte auf dem Nord- oder Südhang weniger offensichtlich (Abb. 7b). Die Gründe liegen in der menschlichen Einflußnahme, da in Gebirgen oder Hügelländern der mittleren Breiten Südlagen als klimatische Gunststandorte bevorzugt werden. Gerade hier ist der Wald zurückgedrängt, so daß die Situation oftmals im Kontrast zu den natürlichen Voraussetzungen steht.

In den Subtropen verursachen sonnige Lagen eher Nachteile, da hieran übermäßige Aufheizung, Verdunstung und Bodenaustrocknung gekoppelt sind. So können Ve-

Abb. 7: Maximal mögliche Gesamtstrahlung (a), Verteilung wichtiger Baumarten (b), potentielle natürliche Vegetation (c), Muster der Schneebedeckung im Winter 74/75 (d) und thermische Asymmetrie an Schönwettertagen im Juli 1974 (e) im oberen Val Verogness/Tessin.



getationsstufen in Schattlagen höher als auf der Gegenseite hinaufreichen. Dagegen sind die hygrothermischen Expositionsunterschiede in den Tropen gering, so daß der hohe Sonnenstand homogenere Vegetationsverhältnisse verursacht.

Die Ausrichtung von *Ausgleichsströmungen* zwischen unterschiedlich temperierten Teilgebieten am Strahlungsmuster im Gelände bedingt regelhafte Windsysteme. Der lokale Luftmassentransfer von Hoch- zu Tiefdruckfeldern folgt nach Sonnenaufgang und vor -untergang richtungs- und intensitätsvariabel der Verschiebung der Insolationsflächen. In diesen Phasen überwiegen Querwinde von Schatt- zu Sonnhängen. Tagsüber bewirkt der Strahlungsvorsprung in den Hochlagen einen fort-dauernden Sog mit hangaufwärtigen, divergierenden Strömungen. Umgekehrt bündelt sich nachts eine hangabwärtige, konvergierende Strömung, deren Impulse von den wärmeren Tieflagen ausgehen. Für die Vegetation ist diese geländenahe Sphäre von Belang, da die Berg-Talwind-Zirkulation z. B. den Pollenflug und Samentransfer steuert.

Daneben kommt es zu Abwandlungen der beschriebenen Phänomene. Hierzu zählen Düsen-effekte, die etwa bei föhnartigen Fallwinden im Bereich von Wetterscheiden zu Deformationen an Bäumen führen (Teil II, 9.2, und HOLTMEIER, 1971). Aus physiologischer Sicht knüpfen sich Trockenschäden an; bei Überwiegen katabatischer Windsysteme kann eine Abwandlung der üblichen Vegetationsstruktur erfolgen. Entsprechend wirken sich starke Sogströmungen in Tälern aus, die im Oberteil auf sonnenreiche, relativ erhitze Hochebenen auslaufen (z. B. Kali Gandaki in Nepal, La Paz-Tal in Bolivien). Günstigere Effekte zeigen dagegen überlap-pende Wolkenstreifen aus Staulagen an Hängen, so etwa die „Malojaschlange“ im Oberengadin (HOLTMEIER, 1966).

Kaltluftbildung als weiterer Ökofaktor ist an die langwellige Ausstrahlung gebun-den, die in klaren Nächten am größten ist. Dabei begünstigt die Temperaturleitfä-higkeit der Luft den Transfer der nächtlichen Abwärme in höhere Luftschichten. Dichteunterschiede bedingen, daß die schwere Kaltluft unter die leichtere Warmluft sinkt. So kommt eine stabile Schichtung mit Temperaturinversion zustande; in ge-schlossenen Mulden führt dies zur Entstehung eines Kaltluftsees, in offenen Rinnen zum Kaltluftabfluß. Hohlformen sind demnach stärker frostgefährdet als Oberhänge und Wölbungen. Örtlich bewirken verschärfte Früh- und Spätfröste gar eine Umkehr der Vegetationsstufen und Nutzung. Dies betrifft etwa Leetäler oder Pol-jen im Apennin, wo Kuppen von eumediterranen Steineichen bzw. Ölbaumhainen, Hänge von submediterranen Flaumeichen bzw. Rebkulturen und Talsohlen von frosttoleranteren submontanen Stieleichen bzw. Getreidefeldern geprägt sein kön-nen.

Die Kaltluftbildung verringert sich mit zunehmendem Einfluß von übergeordneten Gradientwinden, die in den mittleren Breiten eng an das frontale Wettergeschehen gebunden sind. Somit wächst das Ausmaß des Kaltluftphänomens und der Vegeta-tionsgegensätze mit dem Anteil an austauscharmen Hochdrucklagen, d. h. im peri-pher-kontinentalen Richtungssinn.

3.1.3 Mikro- und Bestandsklima

Zum Verständnis der Merkmale des Strahlungsumsatzes im Freiland und im Be-stand müssen einige Regeln vorangestellt werden. So ergibt sich die *Energiebilanz* eines beliebigen Ortes aus dem Strahlungsumsatz und der Ab- bzw. Zufuhr advек-tiver Wärme. Zonen mit Strahlungsüberschuß geben über die atmosphärische und ozeanische Zirkulation Energie an solche mit Strahlungsdefizit ab. Weiterhin erfolgt der Umsatz von kurzwelliger solarer in langwellige terrestrische Strahlung (Wärme-emission) durch Absorption an Partikeln und Wasserdampf in der Atmosphäre so-wie an der Erdoberfläche. Entscheidend für das Maß der Energieaufnahme sind ne-ben der farbgebundenen Reflexion (Albedo) die Stoffkonstanten Wärmekapazität und Wärmetransfer.

Wasser weist bezüglich der *Wärmekapazität*, die die Energieeinnahme eines Stoffes pro Zeiteinheit bezeichnet, eine hohe spezifische Wärme auf, während in Reihenfolge Stein, organische Substanz und Luft weniger Energie zur Erwärmung benötigen. Die Wärmeübertragung erfolgt in Abhängigkeit von der Stoffdichte, d. h. am lang-samsten in der Luft, gefolgt von organischer Substanz, Wasser und Stein. Der Ener-gietransfer erfolgt auf vier Wegen (Kürzel in Abb. 8):

- die Strahlung von Wärme (G+A) durch elektromagnetische Energie,
- die Strömung von fühlbarer Wärme im Wasser und in der Luft (H) durch Verlagerung (Konvektion),

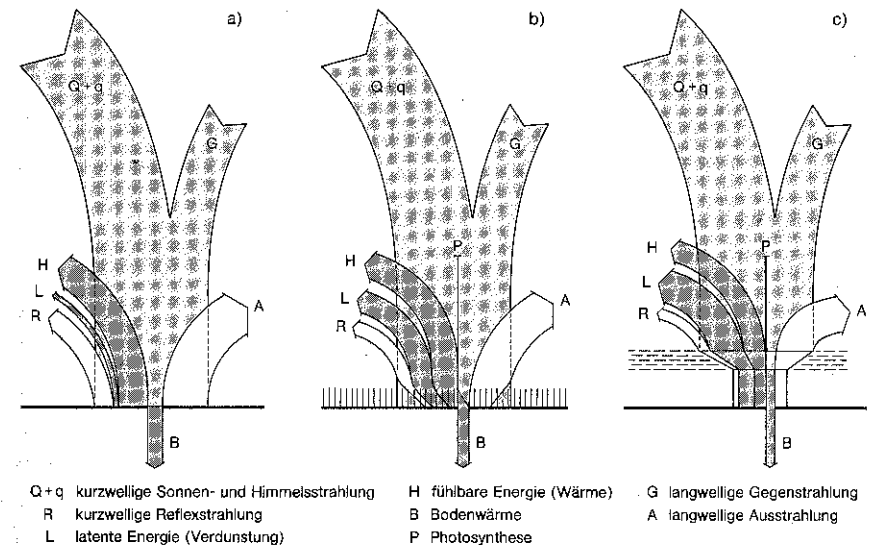


Abb. 8: Schema der Strahlungsumsätze auf hellem, trockenem und unbewachsenem Boden (a), über Trockenrasen (b) und einem Gebüsch oder Wald eines feuchten Standortes (c) an einem Schönwettertag (in Anlehnung an STOUTJESDIJK & BARKMAN, 1992).

- die Leitung von ebenfalls fühlbarer Wärme im Boden (B) durch innige Berührung (Konduktion)
- und die Umwandlung in latente Energie durch Verdunstung (L).

Aus diesen Regeln des Wärmetransfers ergibt sich, daß trockene, dunkle Humusböden weniger Energie zur Erwärmung benötigen als feuchte, helle Mineralböden. Dagegen dauert die Wärmeübertragung im trockenen Humusboden viel länger. Dies hat zur Folge, daß bei ausgetrocknetem Torf oder Rohhumus die Oberfläche im Gegensatz zu tieferen Schichten rasch und deutlich auf Strahlungsveränderungen reagiert. So lassen sich auf Ameisenhaufen in Holland sommerliche Temperaturmaxima von über 90° messen, während in 30 cm Tiefe fast Isothermie herrscht (STOUTJESDIJK & BARKMAN, 1992). Demgegenüber reagieren feuchte Mineralböden ausgeglichener. Zwischen diesen beiden Polen stehen alle übrigen Kombinationen, etwa trockene Mineralböden, feuchte Humusböden und auch Pflanzenbestände.

Bei Berücksichtigung der *Albedo* für die Wärmeaufnahme zeigen reife Getreidefelder, Stoppelbrachen und helle Sandböden höhere Reflexionen (25–35% der Globalstrahlung) als Weideland (18–26%), Heiden, Laubwälder und trockene, dunkle Böden (10–15%) sowie Nadelwälder und feuchte, dunkle Böden (7–13%). Wasser unterliegt je nach Sonnenstand verschiedenen Reflexionswerten.

Aus all diesen physikalisch-prozessualen Merkmalen leiten sich bestandsklimatische Regeln ab. Sie orientieren sich bei schönem Wetter maßgeblich an dem Verhältnis von fühlbarer zu latenter Wärme. Diese *Bowen-Ratio* bildet ein Maß der aktuellen Feuchte von Standorten, die die reale Verdunstungsmenge steuert. Die Schemata in Abb. 8 belegen beispielhafte Verschiebungen in den Energieumsätzen der Strahlung über trockenem Sandboden, in einem mäßig frischen Rasen und einem frischen Gebüsch- oder Waldstandort bei Strahlungswetter. Die Verhältnisse zwischen Bodenfeuchte, Albedo und den festen Stoffkonstanten Wärmetransfer und -kapazität bedingen vom Sandboden bis zum Gebüsch eine Abnahme der fühlbaren zugunsten der latenten Wärme. Im gleichen Sinne läuft eine Zunahme der pflanzlichen Energieeinbindung durch Photosynthese, die jedoch nur maximal 1–2% des Strahlungseingangs ausmacht. Im kurzwelligen Bereich nehmen zum dichteren Bestand hin die Bodenwärme und die Ausstrahlung wegen der geringeren Oberflächenaufheizung ab.

Mikroklimatische Folgen der standort- bzw. bestandspezifischen Strahlungsmerkmale zeigt ein Vergleich der Temperaturschichten sowie des Luftfeuchtegangs über unbewachsenem Boden und in drei Pflanzenbeständen (Abb. 9). Deutlich kommt die enge Schärung der Isothermen im Bereich der trockenen Bodenoberfläche zum Ausdruck, während im Transpirationsbereich der Pflanzen die Erwärmung schwächer und einheitlicher ist. Zu beachten sind in diesem Zusammenhang strukturelle Bestandsunterschiede zwischen vertikal ausgerichteten Rasenhalmern mit tiefgreifender Sonnenbestrahlung und stärker horizontal ausgerichteten Laubdächern mit Abschirmwirkung.

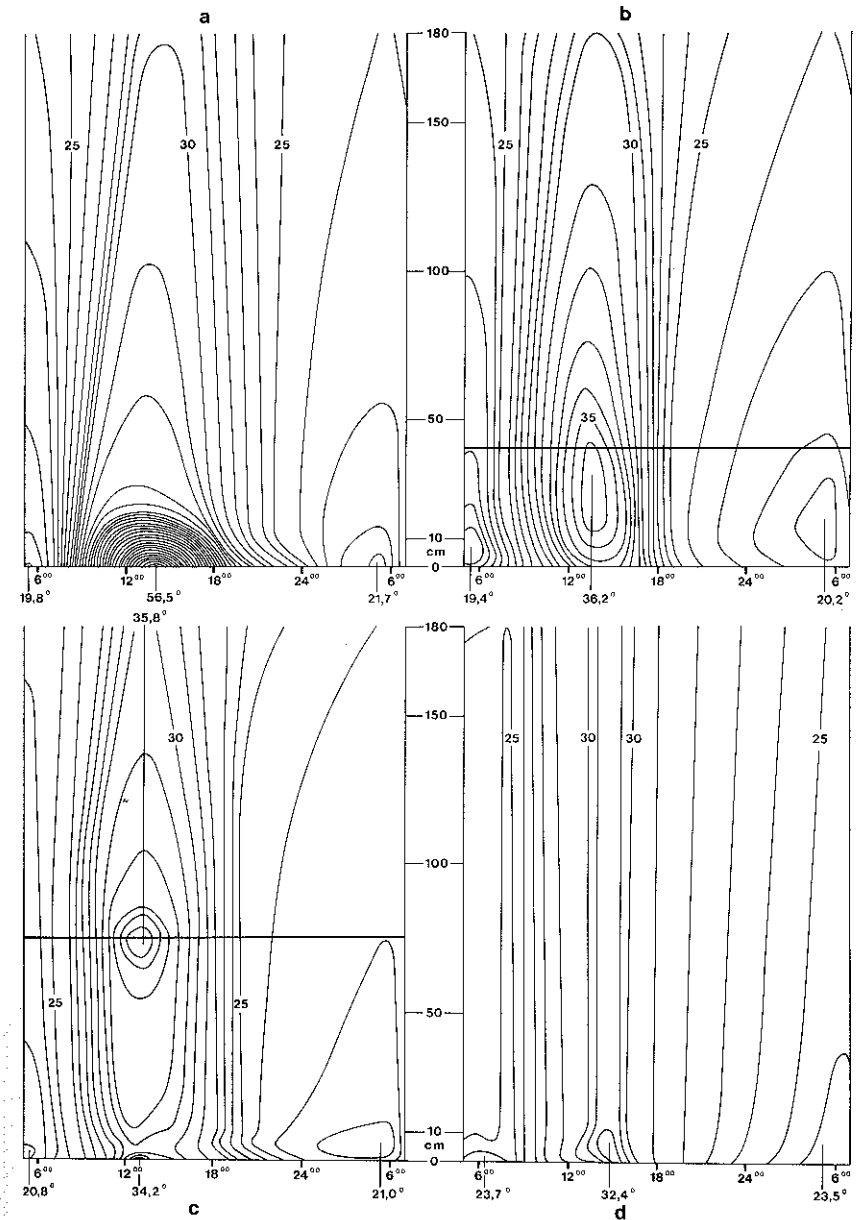


Abb. 9: Temperaturschichtung über Grund in verschiedenen Pflanzenbeständen in den Cinque Terre/Riviera di Levante. Freiland (a), Brachypodium-Grasflur (b), Calicotome-Niedermaçchie (c), Quercus ilex-Hartlaubwald (d).

Hinsichtlich der *regional-zonalen Unterschiede* lassen sich nun mikroklimatische Gesetzmäßigkeiten aus der Gegenüberstellung „Freiland/Bestand“ und „trockener/feuchter Standort“ ableiten. So entspricht der Strahlungsumsatz in Abb. 9a einem Wüstenstandort, jener in Abb. 9d einem dichten Wald. Auch die mikroklimatischen Folgen des jahreszeitlichen Wechsels leiten sich aus dem Vergleich von Freiland- und Bestandsverhältnissen ab. Vor allem in trockenkahlen Tropenwäldern bedingt Laubwurf einen höheren Umsatz in fühlbare zu Latente Wärme. Allgemein verlagert sich bei fehlender Überschirmung die Strahlungsfläche vom Kronenbereich zum Bestandsgrund hin, wobei hier in dieser Phase eine höhere Energieaufnahme als bei Belaubung herrscht (Abb. 10). Daraus folgt in kühl-gemäßigten Breiten zu Beginn der Vegetationsperiode ein Entwicklungsimpuls für Knollen- und Zwiebelpflanzen, die im Frühjahr von Wärme- und Lichtvorteil profitieren.

Erhöhte Beachtung gebührt den Zusammenhängen zwischen mikroklimatischer und floristischer Vielfalt. Vor allem im Verlauf einer Sukzession stellen sich hochvariable Strahlungsmuster mit Komplexen aus Überschattungs- und Lichtflecken ein. Im Hochgebirge unterliegt der kleinräumige Wandel des Mikroklimas und des daran gekoppelten Vegetationsmosaiks weitgehend dem Kleinstrelief (z. B. Windkanten, Schneemulden; Teil II, 9.2).

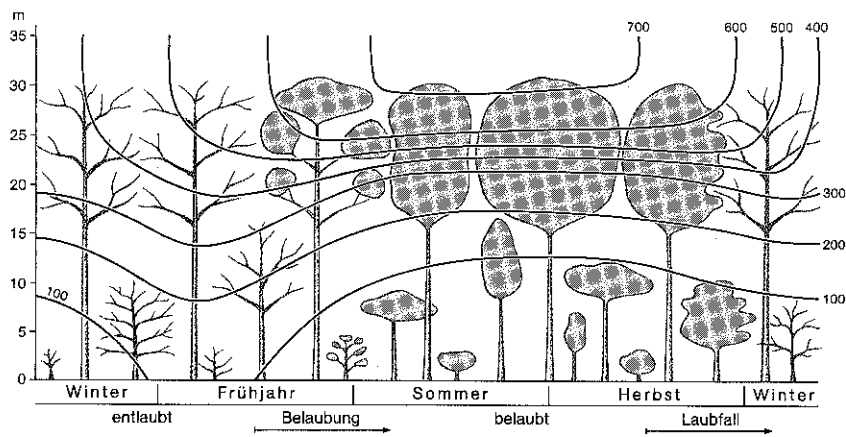


Abb. 10: Raumzeitliche Verteilung der Sonnenstrahlung in einem laubwerfenden Tulpenbaum-Wald in NE-USA unter Berücksichtigung des phänologischen Zustands (n. HUTCHISON & MATT, 1977).

3.2 Relief und Gewässer

3.2.1 Geomorphologische Formen und Prozesse

Im folgenden geht es allein um die Auswirkungen der Geländeformen und geomorphologischen Prozesse auf die Vegetation. Eine umgekehrte Betrachtung der Auswirkung von Pflanzendecken auf die Erodibilität und Erosionskontrolle erfolgt in Kap. 8.3.2.

Die Auswirkungen der Reliefformen auf die Vegetation sind über die Brücke mehrerer Faktoren abzuleiten. So wird die *Hangexposition* als prägende Reliefvorgabe für die Vegetation in den Außertropen über die hydrothermischen Unterschiede maßgebend. Variationen in den *Neigungsgraden* wirken sich auf den Pflanzenwuchs über verschiedene Abtragsraten oder Bodenentwicklungsstadien bzw. -mächtigkeiten aus. Entsprechendes gilt für den Substratwandel als Träger von Formentypen; Talauen oder Hangpartien bestimmen weniger als Geländemerkmale, sondern über ihre petro- und hydrologischen Eigenschaften das Vegetationsbild. Reliefformen kommt also eine übergeordnete Rolle auf die Artenzusammensetzung und Musterbildung der Vegetation zu. Die unmittelbaren Verknüpfungen laufen jedoch über Faktoren wie Geländeklima, Bodenbildung, zoogene Beeinflussung oder Nutzung ab.

Als wesentlicher Wirkungsträger, der eng an die Geländeform geknüpft ist, bedarf allerdings das geomorphologische Prozeßgefüge einer besonderen Würdigung. Die teilhabenden Vorgänge *Verwitterung*, *Abtrag* und *Akkumulation* hängen in den letzten beiden Fällen entscheidend von der Topographie und dem Klima eines Standortes ab. Verbindet sich die Verwitterung mit dem Themenkomplex der Bodenbildung (3.3.1-2), so bleiben hier die Vorgänge der Materialverlagerung zu behandeln. Dabei sind als Auswirkungen des Abtrags und der Aufschüttung direkte mechanische Schäden an Pflanzen von indirekten Veränderungen an der Bodenoberfläche als Wachstumsgrundlage zu trennen.

Hinsichtlich der verschiedenen Transporttypen tragen *Unterspülvorgänge* bei Flußerosion und fluvio-denudativer Hangerosion mit Rillenspülung und Grabenreißen zur Entwurzelung bei. In mechanischer Hinsicht reicht in Flußauen das Schadensspektrum bei Hochfluten vom Abriß von Pflanzenteilen bis zum Fortriß ganzer Bestände. Danach sorgen bei sinkendem Wasserstand Ablagerungen für die Überdeckung niederwüchsiger Pflanzen. Allerdings ist die Sedimentierung mit humosen Einlagen und frischen Mineralien auch mit den Vorteilen der Nährstoffzugabe verbunden.

Schichtflutenspülung führt zu ähnlichen Folgen wie die fluviale Erosion. Keineswegs beschränkt sich dabei die Flächenspülung auf vegetationsarme Flächen in Trockengebieten. Zwar reduzieren sich in Wäldern die Bestandsniederschläge, jedoch weisen die von den Blättern abfallenden, größeren Tropfen eine erhöhte kinetische Energie auf (VAN ASH, 1983; BRANDT, 1988). So kommt es gerade hier in krautarmen Beständen an den Bodenoberflächen zu verstärkter Prall- oder Plantschwirkung. Im ersten Fall des „splash“ werden vor allem bei Einzelkorngefüge beträchtliche Substratmengen hochgeschleudert und im Kreisbogen umgelagert. Im zweiten

neigen Aggregatgefüge bevorzugt zur Verdichtung („sealing, crusting“), die wiederum den Oberflächenabfluß fördert. LOFFLER (1977) weist für immergrüne tropische Regenwälder sogar Flächenspülung mit Röhrenbildung („piping“) und Grabenreißen nach.

Bei *gravitativen Verlagerungen* hängen Schadensart und -ausmaß bei Pflanzen von der Masse und Geschwindigkeit des Materialabgangs ab. Rasch verlaufende Sturzercheinungen wie Berg- und Felsstürze können den Abriss und das Zermahlen ganzer Bestände beinhalten, während einzelne Steinschläge nur Individuen treffen. Ähnliches gilt für Lawinen als rasche Massenbewegung mit Transportagenz, in deren Umgebung außerdem Druckwellen Bäume und Gebüsche schlagartig umlegen können. Mäßig rasch verlaufende Rutsche bzw. Erdschlipfe führen zur Entwurzelung und destruktiven Überdeckung von Pflanzen. Langsame Verlagerungen erfolgen oftmals in einer Form, an die sich einzelne Arten anpassen; dies betrifft vor allem das „Gekriech“ von Hangschuttauflagen, das die Ausbildung von Stammknies bei Bäumen fördert. Im Fall beweglicher Schutthänge liegen angepaßte Wuchsformen von Schuttstauern, -überkriechern und -wanderern vor (ELLENBERG, 1996).

Solifluidale Verlagerungen wirken als heterogene Prozeßbündel sehr vielgestaltig. Denn indem Solifluktionvorgänge stets auch an eine Durchtränkung des Bodens geknüpft sind, laufen spüldenudative Ereignisse häufig parallel ab, etwa als Schmelzwassererosion bei Ausaperung. Analog kommt es bei der Bildung von Erdströmen zur Verbindung von Gelifluktion mit Schlipf- oder bei Blockwanderungen mit Gleitbewegungen und bei Rasengirlanden mit Materialsetzungen. Alle Formen weisen Erosions- und Akkumulationsbereiche auf, die die betroffene Vegetation vernichten bzw. überdecken. Dagegen bleibt bei Gelideflation, bei der das aufgefrorene Lockermaterial nach Abtrocknen durch Wind verlagert wird, in den Plaiken eine schädliche Akkumulationswirkung aus. Periglaziale Vorgänge des Rasenschälens können durch Tritteinwirkung bei unpfleglicher Beweidung noch verschärft werden (s.u.) und unterstützen auch die Treitenbildung („Viehangeln“).

Äolische Erosion auf den Pflanzenwuchs läßt sich indirekt anhand freigelegter Wurzelhalse ablesen, die bei basisverzweigten Sträuchern wie aufragende Stämmchen wirken (z.B. bei *Artemisia* in Südtunesien). Die Länge des aufragenden Wurzelstocks erlaubt Berechnungen zur Verblasungsmenge. Pflanzen in der Umgebung können als Ansatzpunkte wiederum das äolische Material auffangen (Lee-Effekte). Derartige Primärdünen dienen anderen Arten als Wuchsort (in Südtunesien z.B. *Ziziphus lotus*), wobei ihre Wurzel- und Sproßsysteme einem fortschreitenden Aufbau von „Nebkas“ dienen. Solche phytogenen Dünen mit Durchmesser bis 50 m gelten in Trockengebieten als Desertifikationsformen durch unangepaßte bzw. übermäßige Nutzung (dry farming-Systeme, Überweidung).

In diesen Vorgängen zeichnen sich bereits Erosionswirkungen von Tieren ab, die aber auch unter natürlichen Vorgaben auftreten. Zoogene Erosion ist als Rückkopplungseffekt an die Vegetation gebunden, indem in ansonsten pflanzenarmen labilen Regionen dichte Kräuter- und Rasenfluren zu erhöhtem Konsum einladen. So tragen Murmeltiere in alpinen Regionen gerade an Standorten erhöhter Wachstumsleistung zur Auflockerung der Rasennarbe und Wurzelhorizonte bei und schaffen Ansätze für den Abtrag (BÖHMER, 1994). Ähnliche Vorgänge weist

RÖGNER (1984) aus Trockengebieten in Israel für günstige Wuchsstandorte an Gerinnehängen mit Grabtätigkeiten von Stachelschweinen, Kleinnagern und sogar Insekten nach.

Die nach Ursachen unterteilten Erosionsvorgänge erreichen in menschlichen Nutzungssystemen eine erhöhte Komplexität. Hierbei laufen die Prozesse zwar nicht prinzipiell andersartig ab, jedoch werden sie bei *Öffnung* oder *Zerstörung* der Pflanzendecke verstärkt und durch Typen ergänzt, die ansonsten fehlen (etwa Deflation auf Brachfeldern in tropischen Feuchtwaldgebieten). Verbleibende oder benachbarte naturnahe bis -ferne Formationen geraten hierdurch in Mitleidenschaft, wodurch die betroffenen Bereiche zwangsläufig an Fläche gewinnen. Je nach Prozeßgruppen und zentraler Zugehörigkeit lassen sich die anthropogen verursachten Erosionskomplexe unter verschiedenen Sammelbegriffen subsumieren. Hierzu zählen die „desertification“ für Trockengebiete (MENSCHING, 1979), die „turf exfoliation“ in subpolaren und alpinen Zonen (TROLL, 1973) sowie die „historical fills“ im Mittelmeerraum (HEMPEL, 1984), wobei sich dieser Begriff an die Akkumulation als Resultat einer Jahrtausende währenden Erosion knüpft. Für unsere Breiten ist die Phase der „Auelehmbildung“ bezeichnend, die sich mit erhöhten Erosionsraten in den historischen Rodungsphasen verbindet.

3.2.2 Hydrologische Prozesse

Nachstehend werden einzig die Auswirkungen hydrologischer Prozesse auf die Vegetation behandelt. Die Einflüsse der Pflanzendecke als Steuergröße auf den Wasserhaushalt bleiben noch unberücksichtigt (8.3.1). Ferner werden die verschiedenen chemischen Eigenschaften von Gewässern wie trophische Effekte oder Salzeinwirkung bis zur Behandlung der Vegetation von Meeresküsten, Flüssen, Seen oder Mooren als azonale Standorte zurückgestellt (Teil II, 10).

So bleiben nun Fragen nach den Konsequenzen von *Oberflächenwässern* und *Grundwasserständen* auf Phytozönosen zu klären. Zunächst lassen sich Standorte mit konstantem und wechselndem Grundwasserspiegel trennen; hiermit verknüpfen sich auch die Systeme im Umfeld der Fließ- bzw. Stillgewässer. Auf Sedimentkörpern zeichnet sich der Bereich an Flüssen oder Seen durch ein Gefüge kleinräumiger Ökotope im zentral-peripheren Wandel oder bei Verlandungen durch charakteristische Sukzessionen im Laufe der Zeit aus. Dagegen fehlt an Flußengen oder Seemulden im anstehenden Gestein ein allmähliches Standortgefälle. Der Übergang von einer aquatischen zur terrestrischen Vegetation erfolgt hier eher abrupt.

Bei *Flüssen* und *Seen* mit sedimentärem Umfeld unterliegen die Standortveränderungen dem Wandel von Tief- zu Flachwasser und weiter vom hohen zum tiefen Grundwasserspiegel. Einen wichtigen Überlebensfaktor für das Pflanzenwachstum in Fließgewässern bildet die Stromgeschwindigkeit; hier eignen sich nur Wuchsformen mit flexiblen Geweben gegen mechanische Beanspruchungen. Herrscht in Ufernähe ruhige Strömung, können auch Wasserpflanzen mit starrem Stützgewebe überdauern, die an Seen ebenfalls auftreten. Jedoch zeichnen sich Flüsse im Vergleich zu Stillgewässern durch größere Differenzen im Wasserstand aus (Abb. 11, oben), die mit Veränderungen in der Fließgeschwindigkeit einhergehen. Dennoch vermögen in periodisch überfluteten Auen an Hochwasser angepaßte Holzarten und Kräuter zu überleben. Hier fördern Stoffeinträge durch Sedimentablagerungen das Wachstum bei Bäumen, was wiederum die Dominanz von Weichhölzern erklärt. Ebenso wird der beständig hochreichende Grundwasserfluß als Nährstoffträger genutzt.

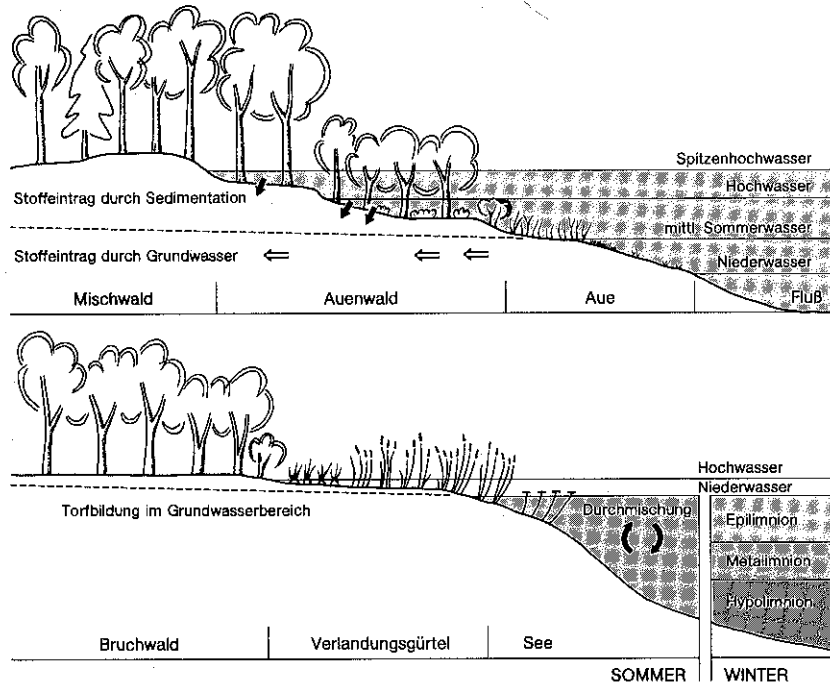


Abb. 11: Schema der Beziehung zwischen Wasserspiegelschwankungen und Auenvegetation (oben) bzw. Bruchwäldern sowie thermochemische Schichtung in Seen (unten).

Wird ein Fluß durch natürliche oder künstliche Laufveränderung abgeschnitten, so schwächt sich in den verbleibenden Altwässern der Nährstoffeintrag über das Grundwasser ab (Abb. 11, oben). In diesem Fall spricht man schon von *Bruch*. Bruchvegetation charakterisiert allgemein die Umgebung stehender Gewässer, also Seen und auch Moore. Hierbei steuert die Petrographie des lokalen Untergrundes die Nährstoffversorgung der Vegetation, so daß im Bruch in Relation zu Auen stabilere Verhältnisse herrschen. Sie werden von autogenen Torfbildungen im Oberboden unterstützt, der sich durch langzeitige Vernässungen vor allem im Spätwinter und Frühjahr entwickelt. Die Schwankungen des Wasserspiegels sind gering, so daß in Relation zu Auen bei vorwiegend mächtigen Torfen saure und nährstoffarme Verhältnisse vorliegen (ELLENBERG, 1996).

Bruchwälder entwickeln sich oft aus Mooren oder Verlandungsgürteln von Seen, so daß unter den Bruchtorfen weitere Torflagen aus Röhrichtern, Riedgräsern oder Torfmoosen vorkommen. Noch stärker als bei Brüchen werden die *Trophiegrade*, also die stofflichen Ernährungsgrundlagen in Mooren und Seen vom Geochemismus des umgebenden Substrates geprägt. Er entscheidet, ob ein relativ O_2 -armes,

nährstoffreiches bzw. „eutrophes“ oder ein relativ O_2 -reiches, nährstoffarmes bzw. „oligotrophes“ bis „dystrophes“ Gewässer vorliegt; als „mesotroph“ werden die intermediären Verhältnisse bezeichnet (Maß: O_2 -Gehalt, organische Belastung). Sekundär kommt es zu Überprägungen durch Einleitung anthropogener Abflüsse oder durch Düngeeintrag (8.5). Derartige Eutrophierungen bedingen allmähliche Veränderungen in der Pflanzensammensetzung.

Von der Form und Entstehung her sind *Nieder- und Hochmoore* zu trennen (Teil II, 10.4). Zwischen- bzw. Übergangsmoore nehmen eine räumlich bzw. zeitlich intermediäre Stellung ein. Nieder- oder auch Flachmoore werden von hochreichendem Grundwasser gespeist, so daß je nach Kalkgehalt des Basissubstrats kalkreich-mesotrophe bis kalkarm-oligotrophe Flachmoore getrennt werden. Eutrophe Verhältnisse rühren durchweg von humosen oder düngenden Einflüssen von der Seite her. Die „topogenen“ Flachmoore mit hohem Riedanteil sind in Mitteleuropa weiter verbreitet als Hochmoore mit hohem Moosanteil und treten bei allochtoner Wasserspeisung auch in trockeneren Regionen auf. Hingegen leben Hochmoore allein von Niederschlägen, bilden sich also autochton bzw. „ombrogen“ und wölben sich allmählich über ihre Umgebung empor. Die aufwachsenden Torfmoose stocken hier auf einem mitsteigenden Wasserspiegel.

Die substratgebundenen Trophiegrade verursachen unterschiedliche Wasserfärbungen. Eutrophe Seen sind bei grauen bis blaugrünen Farben trüb, oligotrophe gräulich und klar. Saure Humusstoffe aus Rohhumusdecken umliegender Wälder sorgen in dystrophen Gewässern für bräunliche Farben mit geringer Sichttiefe. Die verschiedenen Typen unterscheiden sich nicht nur in ihrer Zusammensetzung an Gefäßpflanzen, sondern auch im Plankton- und Bodenlagenbesatz.

Seen oder Teiche zeichnen sich durch das Fehlen einer tiefen turbulenten Durchmischung deutlicher als Fließgewässer durch eine *Schichtung* aus (Abb. 11, unten). Bei sommerlicher Erwärmung sorgen photosynthetische Aktivitäten im gut durchleuchteten Epilimnion für CO_2 -Verarmung und O_2 -Übersättigung. Das Metalimnion trennt diesen Körper vom kalten, dunklen Hypolimnion, in dem heterotrophe Lebewesen organische Reste verzehren, also CO_2 -Überschuß und O_2 -Mangel verursachen. Im Herbst führt das Absinken des auskühlenden Oberflächenwassers zur Durchmischung des Wasserkörpers. Gerade dann schlägt der Eutrophierungsprozess durch Einträge organischer N- und P-Verbindungen aus Landwirtschaft oder Abwässern bis oben durch und fördert über Faulschlammabildung das „Umkippen“ des Stillgewässers (8.1).

Die beschriebenen Verhältnisse beziehen sich auf hydrologische Systeme in der gemäßigten Zone. In anderen Klimaten kommt es zu Abweichungen im Chenismus (Salzgehalte, Schwefel- und Stickstoffmengen) oder in der Frequenz und im Ausmaß von Flutschwankungen mit Wirkungen auf die Grundwasserganglinien. Hervorgehoben seien die hygrischen Jahreszeiten der Tropen und mit Ausbildung von Galeriewäldern auf natürlichen Dammufern (Teil II, 8). Ebenso fallen Wadis aus dem Rahmen, in denen Grundwasserkörper in trockener Umgebung vorliegen und episodische Fluten zu speziellen Vegetationstypen führen.

3.3 Boden

3.3.1 Verwitterung und bodenstrukturelle Einflüsse

Als wesentliche Vorgabe für die Ausbildung einer Pflanzendecke muß Wurzelraum verfügbar sein. Das hierfür nötige Lockermaterial wird durch Verwitterung in situ oder durch Sedimentation geschaffen. Verwitterungsgrad als abhängige Größe von Gesteinszusammensetzung und Klimaprozessen bzw. Herkunft des Ablagerungsmaterials entscheiden über die Körnungsverhältnisse des Mineralbodens. Durch mechanische Sprengung und chemische Lösung sorgt die Verwitterung für eine Zerkleinerung der Festsubstanz und damit für eine Zunahme der spezifischen Oberfläche.

Die solcherart aufbereiteten Minerale bilden zusammen mit dem Humus ein Bodengefüge mit Hohlraumssystem, das mit Wasser, Luft, Bodenorganismen und Wurzeln gefüllt ist. Je nach Bodentiefe und Zerkleinerungsgrad der Bodenpartikel umfaßt die innere Oberfläche einige Millionen m²/ha, der eine Wurzeloberfläche von einigen 10000 m²/ha gegenübersteht. Dies bedeutet, daß selbst bei Nährstoffarmut die bodenstrukturelle Grundlage normalerweise das Versorgungspotential für Pflanzenwuchs zu erfüllen vermag.

Substanz- und Porenvolumen gliedern sich in Körner und Poren unterschiedlicher Größe. Schwere Böden mit Überwiegen der kleinen Kornfraktionen Schluff und Ton bilden einen feinporigen Boden mit guter Wasserhaltekapazität. Das Bodenwasser steht unter diesen Voraussetzungen unter erhöhten Adhäsionskräften, die einer austrocknenden Versickerung entgegenwirken. Allerdings wird der kapillare Aufstieg durch engmaschige Porenverbindungen gefördert. Die stärkere Saugspannung in feinkörnigen Böden kann zudem in Trockenphasen selbst bei relativ hohen Feuchtwerten eine physiologische Austrocknung bewirken. Schließlich verursachen tonreiche Böden Schrumpfungs- und Quellungsprozesse, die die Wurzeln mechanisch beanspruchen.

Demgegenüber besteht bei grobkörnigen, leichten Böden in Trockenphasen zwar die Gefahr einer tatsächlichen Austrocknung, da rasch dränende Poren überwiegen. Jedoch kann die schnelle Versickerung des Niederschlagswassers durch hydrophil wirksame Humusbestandteile im Oberboden aufgefangen werden. Vorteilig wirken sich grobporige Böden durch verminderte bis fehlende kapillare Wasserverluste, durch geringe Adhäsionskräfte und demzufolge geringe Totwasseranteile sowie durch gute Durchlüftung aus. Die grobe Struktur bedingt im Falle reicher Niederschläge eine leichtere Nährstoffverlagerung, die sich in Auswaschungs- oder Anreicherungs-horizonten abzeichnet (s. Podsolierung in Abb. 12 und 13).

Abb. 12 soll zunächst den *gesteinsabhängigen Einfluß* auf die Bodenstruktur verdeutlichen. Die Mullrendzina über Kalkstein beinhaltet bei intensiver Lösungsverwitterung mit einem Tonanteil zwischen 40 und 65% einen feinporigen, schweren Boden dichter Lagerung und hoher Feldkapazität. Der Podsol über Gneis steht dagegen mit einem Sandanteil zwischen 60 und 98% für einen grobporigen, leichten Boden mit niedriger Lagerungsdichte und erhöhter Austrocknungsgefährdung des Mineralbodens. In physikalischer Hinsicht machen sich Aus- und Einwaschungsprozesse aus dem A_c- in den B_h-, B_{hs}- und B_s-Horizont kaum bemerkbar.

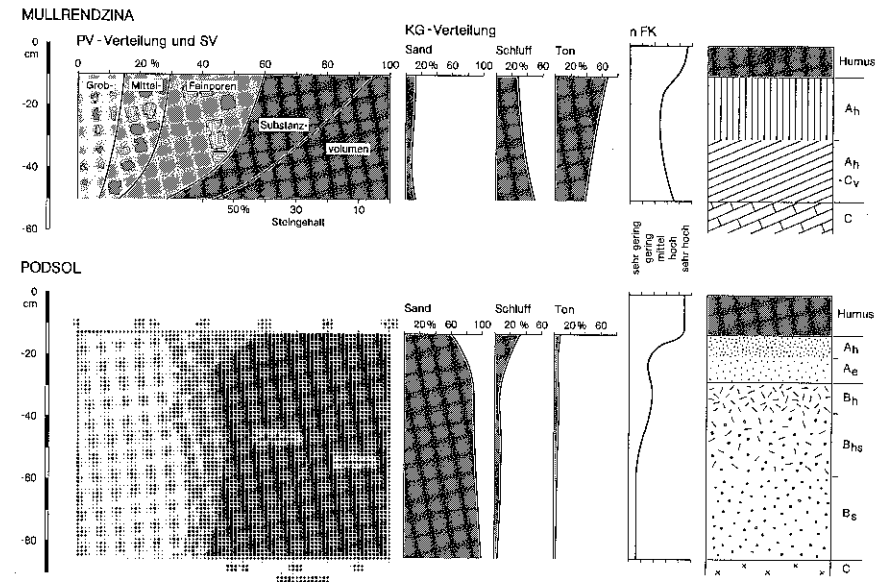


Abb. 12: Vergleichendes Schema bodenphysikalischer Kennwerte für eine Mullrendzina über Kalkstein im fränkischen Jura und einen Podsol über Gneis in der subalpinen Stufe der Tessiner Alpen.

Humuseinlagerungen wirken sich in sandig-grobporigen Böden durch erhöhte Feuchtespeicherung und in tonig-feinporigen durch eine bessere Auflockerung bzw. Durchlüftung positiv aus. Als recht pauschale Faustregel läßt sich festhalten, daß leichte Böden bodenstrukturell günstiger zu beurteilen sind als schwere. In bodenchemischer Hinsicht liegen eher umgekehrte Verhältnisse vor (Abb. 13).

Im Verbund aus Mineralen und Humus lassen sich (primäre) Einzelkorngefüge mit lockerer und Kohärentgefüge mit verklebter Lagerung der Einzelteilchen von (sekundären) Aufbau-, Ballungs- und Absonderungsgefügen mit fest haftender Kornvermischung trennen. Bodengefüge bilden mit ihren vielfältigen Partikel-Kombinationen ein vielgestaltiges Porensystem, das innerhalb eines Bodenprofils recht heterogen ausgebildet ist. Mit wechselnden jahreszeitlichen Humiditäts- und Zersetzungseinflüssen unterliegt das Bodengefüge sowohl durch die Humusform als auch – zumindest bei tonhaltigen Böden – durch die Korngrößenvorgaben zeitlichen Variationen.

3.3.2 Humusform und Mineralboden

Üblicherweise werden die Nährstoffvoraussetzungen für die Vegetation mit den Mineralböden in bezug gesetzt. Jedoch gewinnt die Analyse der Humusaufgabe im synökologischen Kontext zunehmend an Bedeutung. VOS & STORTELDER (1992) unterstreichen die Rolle der Humusform als dynamische Nährstoffquelle von Nitrat, Ammonium und Ortho-Phosphat. Neben der Belieferung des Mineralbodens gilt dies auch für die direkte Versorgung von Pflanzen, die nur in der Humusaufgabe wurzeln und vorwiegend von toter organischer Substanz le-

ben (Saprophyten). Hierzu zählen etwa die Orchidee *Neottia nidus-avis* oder das Wintergrün-
gewächs *Pyrola rotundifolia*. Gut nachvollziehbar wird die Bedeutung des Humuskomplexes
im tropischen Regenwald mit seinem autochtonen Nährstoffkreislauf.

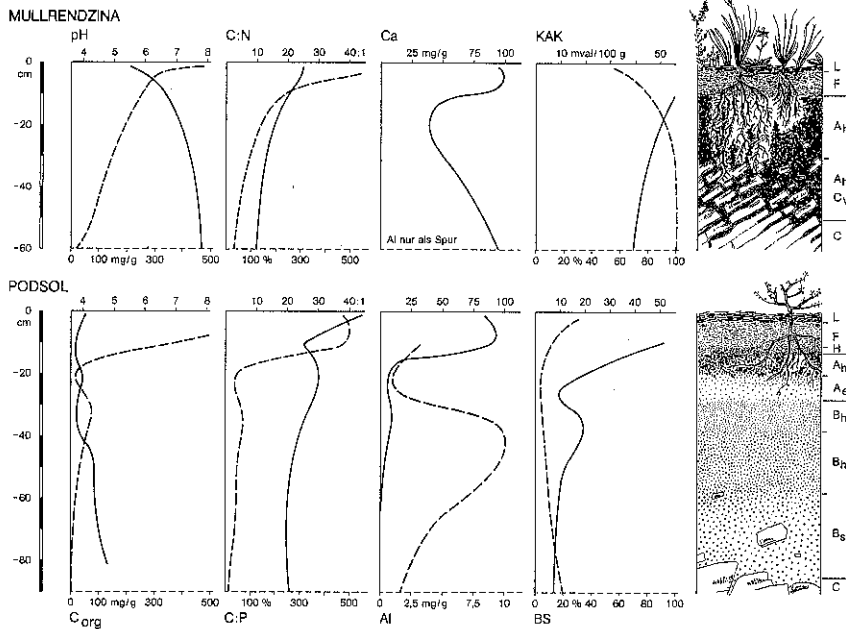


Abb. 13: Vergleichendes Schema bodenchemischer Kennwerte für eine Mullrendzina und einen Podsol (vgl. Abb. 12). Die Kennzeichnung der Parameter mit durchgehenden Linien liegt oben vor, die mit gestrichelten Linien unten.

Der *Humusanteil* eines Bodens verteilt sich auf ektorganische Lagen mehr oder weniger stark zersetzten Laubes ohne und endorganische humose Horizonte mit Verwitterungsmaterial. Je nach Zerfallsgrad gliedert sich die aufliegende Streu in eine L-, F- und H-Lage. Humifizierung und Vermischung der organischen Substanz hängen von der Laubqualität der Produzenten sowie von der Zusammensetzung der beteiligten Bodenorganismen ab. Da die Lebensbedingungen der Tiere und Pflanzen wiederum von den Wärme- und Wasserverhältnissen gesteuert werden, können die Zersetzungsraten jahreszeitlichen Wechseln unterliegen. Kalte oder trockene Phasen behindern die Mineralisierung durch Mikroorganismen, so daß Tierleichen und Streu in ariden oder arktisch-alpinen Regionen lange überdauern. Ebenso verursachen ungünstige Standortverhältnisse Verzögerungen, etwa schlechte Luftversorgung oder saures Ausgangsgestein.

So akkumuliert sich unter kühl-feuchten Voraussetzungen auf saurem Substrat *Rohhumus* mit schwach zersetztem Laub und mächtigem F-Horizont, dessen

Pflanzenreste stark mit Pilzhypen verweben sind. Der folgende H-Horizont kaum noch erkennbarer organischer Partikel liegt dem Mineralboden mit scharfer Grenze als Filz auf, so daß bei weitgehender Abwesenheit wühlender Kleintiere ein innig durchmischter A_h -Horizont nahezu fehlt. Statt dessen werden Huminstoffe eingewaschen, wobei das Vorwiegen von Fulvosäuren durchweg für eine starke Versauerung des Mineralbodens sorgt. Hier bleiben Nährstoffverteilung und -verfügbarkeit unausgewogen. In solchen Fällen geringer Bodenfruchtbarkeit oder „Trophie“, die in hohen C:N-Verhältnissen zum Ausdruck kommt (Abb. 13), setzt mit der Erhöhung des Anteils an Pflanzen mit hartem Laub infolge Stickstoffmangels eine negative Rückkopplung ein. Hieraus folgen Heiden (*Calluna*, *Erica* und *Vaccinium*) oder Koniferenbestände (*Pinus* und *Picea*) mit schwer abbaubarer, nährstoffarmer Streu, die wiederum die Rohhumusbildung begünstigt.

Vorteilhaft wirkt sich dagegen die Mineralisierung bei *Mull* aus, der fein zersetzte Humusbestandteile für eine leichte und gleichmäßige Verlagerung in den gesamten Mineralboden bereitstellt. In der L-Lage akkumuliert sich das überwiegend milde Laub nur in der ungünstigen Jahreszeit und wird danach rasch zersetzt. So bildet nur die F-Schicht eine nennenswerte Auflage mit kontinuierlichem Umsatz an pilzarmem Humus, wobei eine intensive Tätigkeit von Mikroorganismen die Vermengung mit dem unterlagernden A_h -Horizont bedingt. Die ausgewogene, günstige Nährstoffversorgung spiegelt sich in niedrigen C:N-Werten wider (Abb. 13).

Eine Übergangsstellung in den Humusform-Klassen nimmt der *Moder* ein, in dem der F-Horizont sowohl Merkmale der ungünstigen Zersetzung durch Pilzhypen als auch solche der Bioturbation durch Mikroorganismen aufweist. Als mesotrophe Übergänge ergänzen mit steigender C:N-Ratio mullartige oder rohhumusartige Moder das Spektrum von eutrophen zu oligotrophen Böden.

Der Humifizierung kommt neben der Aufbereitung wasserlöslicher Kohlenstoff-, Stickstoff-, Phosphor- und Schwefelverbindungen auch die Rückführung mineralischer Salze und Metalle in die Pflanzen zu. Selbst in nährstoffarmen Böden ist aufgrund dieses Kreislaufes noch eine Versorgung der Pflanzen möglich. Ansonsten bildet der Mineralboden die initiale Quelle und eine Reserve an anorganischen Spurenelementen. Die Verfügbarkeit des Ausgangsgesteins hängt von der Zusammensetzung und dem Verwitterungsgrad ab. Unter den Elementen des Mineralbestandes der Erdkruste nimmt Silicium mit Abstand den höchsten Anteil ein, gefolgt von Aluminium, Eisen, Calcium, Magnesium, Natrium und Kalium. Der Kieselsäuregehalt im Ausgangssubstrat steuert die Bodenazidität und den Gehalt an Restmineralen, so daß Silikatböden als unfruchtbar gelten.

Die Verfügbarkeit von Nährstoffen für Pflanzen wird außerdem von Qualität und Umfang anorganischer oder organischer Adsorbentien bestimmt. Hierzu zählen Tonminerale und Huminstoffe, die das Maß des Kationenaustauschs und der Basensättigung beeinflussen; hieran gleichsinnig angebunden ist zumeist auch der pH-Wert. Die Sorptionsleistung von Böden steigt mit dem Anteil an Austauschern großer spezifischer Oberflächen, wobei aufweitbare Dreischicht-Tonminerale (Vermiculite, Smectite) und Humusstoffe Höchstwerte erreichen (KAK: 0,7–2 bzw. 1,8–3 mval/g). Schwache Adsorption weisen dagegen Böden mit Dominanz des Zweischicht-Tonminerals Kaolinit (KAK: 0,03–0,15 mval/g), niedrigem Restmineralgehalt und ohne organische Substanz auf. Eine hohe Pflanzenproduktivität ist bei diesen Merkmalen warmtropischer Bodengenese nur über eine Nährstoffrückführung aus dem Humus gewährleistet.

Auch im Chemismus zeigen die in Kap. 3.3.1 gegenübergestellten Böden recht konträre Merkmale (Abb. 13). Die Farbgebung, die die Horizonte eines Bodenprofils deutlich erkennbar macht und von den Humusstoffen getragen wird, verdeutlicht für die Mullrendzina einen allmählichen und für den Podsol abrupten Wechsel im Nährstoffgradienten. Ebenso kommen Unterschiede in der Pflanzendecke zum Ausdruck, die im ersten Fall von Säurezeigern wie Heidearten oder Koniferen, im zweiten von artenreichen xerothermen Gesellschaften mit Kalkzeigern gekennzeichnet wird.

3.3.3 Schadstoff- und Salzwirkung

Schadstoffabsatz erfolgt diffus über *Emissionen* aus Industrie, Verkehr, Landwirtschaft und Haushalten oder konzentriert durch Abfallentsorgung (Müll, Klärschlamm). Durch atmosphärische Depositionen kann die Vegetation weiträumig beeinflusst werden, wobei Protonen, Schwefel, Stickstoff und Calcium, Magnesium sowie Schwermetalle eine vorrangige Rolle spielen. Diese Stoffeinträge erfolgen als nasse Depositionen bei Regen, Schnee oder Nebel sowie als trockene durch Abfangen und Sedimentation von Stäuben, Adsorption von Aerosolen bzw. Absorption von Gasen an Pflanzen- und Bodenoberflächen (REHFUESS, 1990). Hohe Protonen-, S- und N-Einträge mit kritischen Auswirkungen setzen sich in niederschlags-, nebel- und windexponierten Gebirgslagen und im Lee städtisch-industrieller Ballungsgebiete bzw. landwirtschaftlicher Intensivflächen ab.

Stellt man den Fall basischer Ca- oder Mg-Stäube zurück, so liegen die Schlüsselprozesse für die Auswirkungen *saurer Depositionen* in:

- der Verarmung an den Basen-Kationen Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ und K^+ bei Überschuss der Säure-Anionen SO_4^{2-} , NO_3^- und Cl^- ,
- der Freisetzung von Al^{3+} (Mn^{2+} , Fe^{2+}) durch Reaktion von H^+ mit entsprechenden Oxidhydroxiden,
- den Veränderungen im S- und N-Haushalt durch nasse Depositionen von Schwefelsäure (H_2SO_4) und Salpetersäure (HNO_3) und durch trockene von SO_2 , NO_x und NH_3 .

Hieraus folgt zunächst ein *Rückgang der pH-Werte* und durch die Auswaschung von austauschbarem Ca und Mg auch der Basensättigung; entsprechende Veränderungen betreffen vor allem die Stammbereiche von Bäumen. Ein Anstieg an Säurezeigern läßt sich jedoch nur in besonders stark belasteten Regionen nachweisen (WITTING et al., 1985a). Mit zunehmender Bodenazidität werden aber auch Aluminiumsilikate aus Tonmineralen herausgelöst und verursachen einen Anstieg der Aluminiumionen. Mit sinkendem Ca:Al-Verhältnis gehen die Wurzelbiomasse, vor allem Feinwurzeln und Wurzelspitzen, und die Zahl mit Mykorrhiza besetzter Wurzeln zurück. Schon unter natürlichen Voraussetzungen, etwa in Koniferenwäldern, zeichnet sich Artenarmut als Folge der Al-Toxizität ab.

Letal kann sich aber auch eine *Überdüngung* durch Salpetersäure, Nitrate oder Ammonium auswirken, indem engere C:N-Verhältnisse etwa zum Schwund mitteleuropäischer Hochmoore beitragen. In einzelnen Fällen vermögen meso- oder oligotrophe Humuskörper sogar von diesem Veränderungstrend zu profitieren (v. ZEJSCHWITZ, 1985).

Hinsichtlich der Umsetzung und Anreicherung eingetragener *Schwermetalle* geht der Abbau des Fallaubs bei blei-, zink-, cadmium- oder kupferbelasteten Standorten aufgrund einer Blockade der Mikroorganismen und Bodenfauna zurück. Auch dieser Effekt kann zur Bodenversauerung führen; wesentlicher sind aber adsorptive Bindungen an Bodenpartikeln oder Einbindungen in Kristallgittern, die entsprechende Akkumulate bewirken können. Ablauf und Ausmaß dieser Vorgänge sind überaus komplex, da z.B. Bodenart, -reaktion und -feuchte den Mobilitätsgrad in unterschiedlicher Weise und schwermetallspezifisch bestimmen.

Pflanzen weisen spezifische *Toleranzschwellen* für die einzelnen Schwermetalle auf. Zu trennen sind die essentiellen Makro- und Spurenstoffe und die nicht-essentiellen Schadstoffe. Im ersten Fall führen Mangel und Übermaß, im zweiten nur Übermaß zum Tod (Abb. 14). Untersuchungen im stark belasteten Raum Bitterfeld belegen, daß Zellsaftkonzentrationen nicht nur auf Böden verschiedener Sorptionsleistungen variabel reagieren sondern auch auf die Witterung (NEUMEISTER et al., 1991). Vegetationsperioden mit geringer Phytomassenproduktion belegen in der Regel erhöhte Elementgehalte.

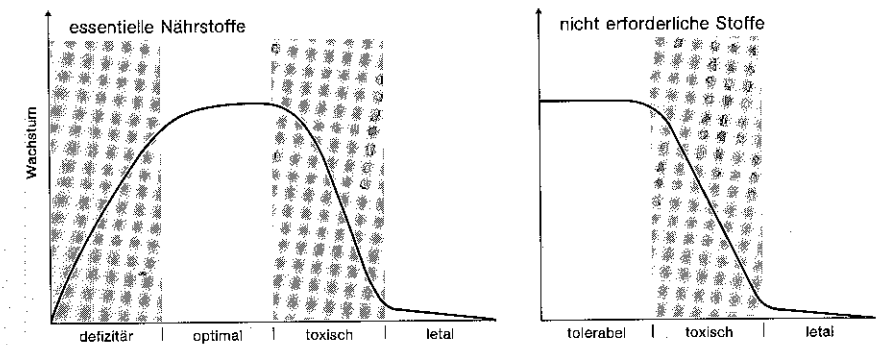


Abb. 14: Reaktionen des Pflanzenwachstums auf unterschiedliche Gehalte erforderlicher und abkömmlicher Schwermetalle.

Werden Böden als Puffer überlastet, erfolgt die Abgabe des Überangebots nach unten mit einer Kontamination des Grundwassers und nach oben mit einer Anreicherung bis zum Tod der Pflanzen. Pflanzenökologisch wirkt sich die Akkumulation in einer geringeren Wuchskraft aus, der Tod zunächst im Artenschwund und schließlich in einer Individuenabnahme. Jedoch können spezielle Pflanzen an Schadstoffe gebunden sein. Als bekanntestes Beispiel für Schwermetall-Steinfluren gelten die Galmei-Veilchen-Gesellschaften auf blei-, zink- oder kupferbelasteten Abraumhalden in La Calamine und Stolberg bei Aachen sowie in der Sangerhäuser und Mansfelder Mulde in Thüringen. Jedoch tritt bei Schwermetall-Einträgen die taxonomische Veränderung mit wenigen Metallophyten deutlich hinter dem Artenverlust und der Dezimierung der Individuen zurück.

Dagegen wirken sich Streusalze als weitere Form anthropogener Depositionen zunächst nur artenverändernd aus. In diesem Fall ist die Eingabe also nicht zwangsläufig phytotoxisch,

kann bei halophoben Arten aber Verätzungen am Gewebe und Zellentwässerung verursachen. Toleranter erweisen sich fakultative Halophyten, die zwar auf salzfreien Standorten gedeihen, höhere Konzentrationen aber erdulden, während obligate Halophyten Salz benötigen und auch ein Überangebot ohne nennenswerte Schäden ertragen.

Erhöhter Salzgehalt verursacht aber neben direkten physiologischen Störungen auch indirekte Veränderungen, da sich der NaCl-Eintrag nachteilig auf die Gefügemerkmale und Kationenaustauscher der Böden auswirkt. Vor allem Natrium verdrängt ausgetauschte Ca- und Mg-Ionen, die mit dem Chlorid über das Sickerwasser verloren gehen. In Mitteleuropa treten entsprechende Mangelsymptome vor allem an empfindlichen Waldbäumen wie Fichte, Buche, Ahorn oder Linde auf, wobei Auftausalze als wichtigste Ursache gelten. Die Einwirkung durch Gischtricht reicht bis 20 m vom Straßenrand, diejenige durch Abfluß im Graben mehrere 100 m weit. Handelt es sich in diesem Fall um eine bewußte Deposition, so bilden Akkumulate von Bewässerungsevaporiten in Trockengebieten eine eher unbedachte Folge mangelnder Drainage (Phytoindikation von Schadstoffen s. 8.2.2, Pflanzenmigration durch Auftausalze s. 7.4.2).

3.3.4 Bodenwasserhaushalt

In Kap. 3.3.1 wird die Bedeutung des Porenraums als Speicher des im unterschiedlichen Maße pflanzenverfügbaren Wassers angedeutet. Nur kurzzeitig können Pflanzen das rasch dränende Sickerwasser der Grobporen nutzen, und einzig Spezialisten mit erhöhter Saugkraft nehmen einen Teil des stark gebundenen Totwassers der Feinstporen auf. Bleibt der Bereich der *nutzbaren Feldkapazität* zwischen 60 und 15.000 mbar, der für langsam dränendes Sickerwasser und Haftwasser an Mittel- und Feinstporen gebunden ist. So sorgt die Porenraumstruktur für eine Steuerung der Saugspannungsverhältnisse und bildet zumindest in tonärmeren Böden einen relativ konstanten Faktor im Wasserhaushalt.

Nun wird das Bodengefüge neben Poren- und Korngrößenverhältnissen auch von der Humusform und dem Humusgehalt geprägt, die nicht nur innerhalb eines Bodenprofils variieren, sondern zumindest im Oberboden auch jahreszeitlichen Schwankungen unterliegen. Im Humus liegt zugleich eine viel bedeutendere zonale Komponente als in der Kornstruktur, da sowohl der Umfang der Laubzufuhr als auch die Zersetzungsintensität von den hygrothermischen Voraussetzungen abhängen. *Humuskomplexe* bestimmen nicht nur direkt mit ihren hygrophilen Eigenschaften im nutzbaren Bereich Ausmaß und Dauer des Wasserangebotes, sondern auch indirekt mit ihren strukturellen Merkmalen, die der Ausbildung dichter Bodengefüge entgegenwirken. So bedingen massive Eingriffe in der Vegetation auch über die Humuskomponente eine deutliche Veränderung im Wasserhaushalt.

Eine zeitlich noch variabelere Größe bilden Niederschlag und *Verdunstung*, zusammengenommen also die jahreszeitliche Humidität. Ihr Gang ist weitgehend an die jeweilige Klimazone gebunden, weist aber durch Witterungsanomalien auch episodische Schwankungen auf. Bezieht man die Wirkung der *Interzeption* ein (8.3.1), so werden die Unterschiede im Wassergehalt des Bodens in Abb. 15 in erster Linie von den beiden aufstockenden Pflanzenformationen gesteuert. Im Fall des dichteren Gebüschs liegen in 10 cm Tiefe aufgrund des höheren Wasseraufbrauchs nur noch

insgesamt ca. 16 Wochen mit einer Feuchtigkeit von mehr als 15% vor, während es unter dem offenen Staudenrasen fast 30 Wochen sind. Hier kommt es im Sommer kurzzeitig zu einer oberflächlichen Austrocknung von weniger als 5%; in der Stechginster-Macchie greift diese Trockenheit hingegen in die Tiefe. Dort läßt sich bezüglich der Wasserverfügbarkeit feststellen, daß mit der längeren Phase erhöhter Saugspannung eine größere Trockenresistenz der Sträucher gegenüber den im Sommer oberirdisch verdorrten Gräsern und Kräutern verbunden sein muß. Bezüglich des Regelkreises bekräftigen diese Verhältnisse, daß die größere Phytomasse des Gebüsches edaphisch aridere Verhältnisse schafft, die als Rückkopplung eine xerotherme Artenzusammensetzung bedingen.

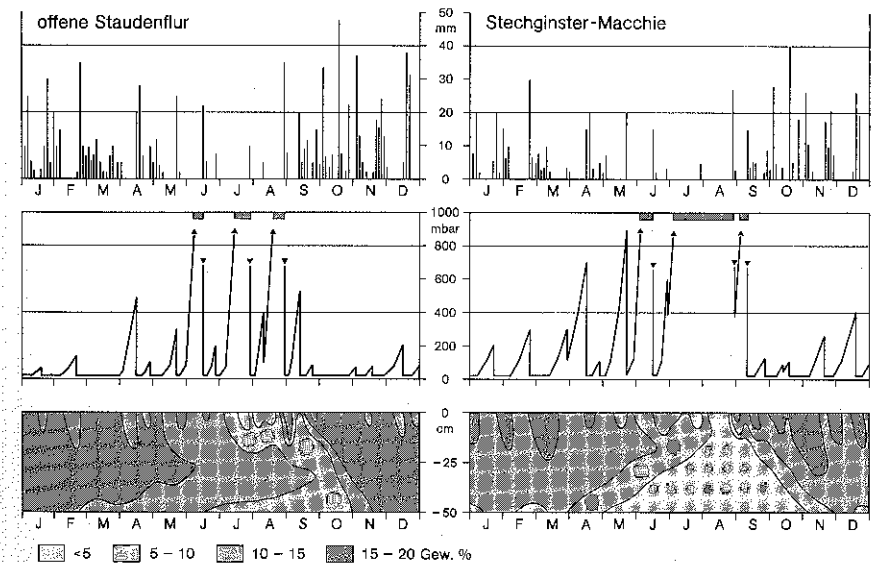


Abb. 15: Idealisierter Jahresverlauf des Niederschlags unter Abzug der Interzeptionsverluste (a) mit Gang der Saugspannung bis pF 3 (b) und der Bodenfeuchte (c), abgeleitet aus Messungen auf Rebbrachen in den Cinque Terre/Riviera di Levante.

3.4 Zoogene Einflüsse: Schädlinge, Nützlinge, Symbiosen

Auf den ersten Blick haftet dem Verhältnis „Pflanze-Tier“ in der *Nahrungskette* eine nachteilige Rolle seitens der Produzenten gegenüber den Konsumenten an. Aber schon in der „Freßbeziehung“ ist zu beachten, daß Tiere das Pflanzenwachstum nicht nur beeinträchtigen, da sie durch Ausscheidung und Mortalität auch zur Rückführung von Nährstoffen im Bodensubstrat beitragen. Im folgenden werden

unter den unendlich vielen Beziehungsmustern in Biozönosen vermeintlich „schädliche“ zoogene Auswirkungen in einem weitläufigen Ansatz der Populationsökologie aufgezeigt. Dagegen erfolgen Ausführungen zu nützlichen bzw. symbiontischen Effekten auf der viel kleineren Ebene von Lebensgemeinschaften mit tropischen Ameisen. Diese Vorgehensweise gestattet einen Einblick in generelle wie auch individuelle Verflechtungssysteme zwischen Pflanzen- und Tiergruppen, also Erläuterungen am systemtheoretischen Modell sowie am konkreten Fall.

Unausgewogenheiten in tierischen *Populationsdichten*, von denen Überpopulationen die Phytomasse deutlich zu reduzieren vermögen, zählen in den wenigsten Fällen zu irreversiblen Schäden. Vielmehr setzen in den betroffenen Biozönosen durchweg Mechanismen einer Regulation ein (SCHUBERT, 1991). Die häufigsten Vorgänge laufen dabei als jährliche Oszillationen ab, indem z.B. Veränderungen in Insektenpopulationen von klimatischen Jahresrhythmen gesteuert werden. Neben diesem Typus gibt es längerfristige Zyklen in der „Abundanzdynamik“, etwa Fluktuationen im Mengenwechsel von einer Generation zur nächsten. Aber auch instabile, chaotisch ablaufende Massenvermehrungen, in denen sog. „Gradationen“ Kalamitäten wie Kahlfraß zur Folge haben, bilden Pendelbewegungen innerhalb der Abundanzdynamik, allerdings solche mit extremem Ausschlag.

In diesen Fällen zeichnet sich die Phase der Progradation durch schwächeren Umweltwiderstand, verringerte Mortalität und erhöhte Fertilität bei den *Schädlingen* aus, die zum Kulminationspunkt führt. Er wird aber von einer Retrogradation mit vergrößertem Umweltwiderstand abgelöst, der sich z.B. in einem verringerten Nahrungsangebot ausdrückt und somit eine erhöhte Mortalität bzw. verringerte Fertilität zur Folge hat. Unter den äußeren Zeitgebern unterstützen jahresperiodische Variablen wie Lichtintensität und Temperatur- bzw. Niederschlagsgang die Ausgleichsbewegungen (Hemmung des individuellen Entwicklungszyklus, Winterschlaf, Migration etc.). Auch Selbstregulationen infolge von Streß (Suizid, Kannibalismus, Sterilität etc.) können Überpopulationen auf mittlere Dichteniveaus zurückführen. In den meisten Fällen haben tierische Massenvermehrungen aber eine Überbeanspruchung der pflanzlichen Nahrungsressourcen zur Folge; entsprechende Rückwirkungen auf die Konsumenten führen durchweg zur Erholung der Nahrungsquelle.

Unter den natürlichen Ökosystemen neigen jene zu einer erhöhten Schädigung, in denen eine geringe Pflanzenvielfalt die Gefahr des Massenkonsums durch phytophage Spezialisten erhöht. Vor diesem Hintergrund wird deutlich, daß das Ausmaß der Wirkung natürlicher *Ausgleichsmechanismen* in der Abundanzdynamik (Jahresperiodik, Selbstregulation und Rückkopplungseffekte) einem planetarischen Wandel unterliegt. So zeichnet sich ein Gradient abnehmender Störungen durch Schädlinge von artenarmen borealen Nadelwäldern bis zu artenreichen tropischen Regenwäldern ab. – Weiterhin wird klar, daß die Gesetzmäßigkeiten der Abundanzdynamik an Wirkung verlieren, sobald der Mensch natürliche Systeme durch Monokulturen ersetzt. In solchen Fällen erhöhter Schädlingsgefahr werden künstliche Regulationsvorgänge erforderlich, die von Maßnahmen der biologischen Kontrolle bis zum Pestizideinsatz reichen.

Schädigende Wirkungen durch tierische Organismen unterliegen also im „Normalfall“ Regulationsmechanismen, die zu einer Rückführung in das vorhergehende Wirkungssystem führen. Trifft dies nicht zu, so kommt es zum *Artenverlust*, der jedoch als Prinzip der Evolution ebenfalls zum natürlichen Phänomen zählt. Über die wichtige Rolle von „Schädlingen“ bei Regenerationsprozessen informiert Kap. 7.2.2. Es deutet sich bereits an, daß der Begriff „Schädling“ subjektiv vom Betroffenen aus definiert wird, sich im anthropozentrischen Weltbild also auf jene Lebewesen konzentriert, die den Menschen selbst und die Arten schädigen, die er ausbeutet. Oder anders: für Bakterienkolonien im Abflußsiphon eines Spülbeckens dürfte die Hausfrau, die regelmäßig heißes Laugenwasser abläßt, vermutlich den größten Schädling darstellen ...

Unter den vielen Einwirkungen durch tierische Nützlinge sind jene am bedeutendsten, die die Fortpflanzung und das Überleben vieler Pflanzenarten überhaupt erst gewährleisten. Hervorzuheben sind hier Vorgänge der Befruchtung durch Pollinatoren und der Verbreitung von Früchten durch Zoochore. Im ersten Fall spielen Insekten und Fledermäuse eine große Rolle, im zweiten Vögel und Säuger. In Jahrmillionen haben sich in Prozessen der gegenseitigen Anpassung (Koevolution) zwischen Tier und Pflanze sogar Beziehungen herausgebildet, in denen die Partner nur noch gemeinsam überleben können. Die Präferenzen von „direkten Nützlingen“ deuten bereits Merkmale *symbiontischer Systeme* an, indem dem Blütenbau oder der Fruchtbildung ein Konzept des Verbreitungsvorteils zugrunde liegt. Für „indirekte Nützlinge“ gilt dies weniger, handelt es sich hierbei doch vor allem um Zersetzer, die eine hochwertige Bodendurchmischung schaffen.

Von den überaus vielgestaltigen nützlichen und symbiontischen Partnerschaften wird hier nur beispielhaft das Wechselfeld zwischen Pflanzen und Ameisen in tropischen Regenwäldern beleuchtet, wo diese Tiergruppe ökologisch höchst bedeutend ist (MORAWETZ, 1993; ZISKA, 1990). Als auffällige Symbiose gilt im Ameisen-Pflanzensystem die Besiedlung der neotropischen Baumgattung *Cecropia* (ca. 100 Arten), deren Hohlstämmen zwischen den Knoten als Wohnraum dienen. Der Population stehen außer Gewebewucherungen am Eingangsloch Nährstoffextrakte auf haarigen Polstern unter den Blattansätzen zur Verfügung (Müllersche Körperchen). Zudem züchten die Ameisen im Inneren des Stammes Schildläuse, die als Saftsauger Zucker produzieren. Im Gegenzug genießt *Cecropia* den Schutz des Volkes, das jegliche tierische Eindringlinge durch Bisse abwehrt sowie Schlingpflanzen bereits im Jugendstadium abzwickt.

Andere Pflanzen bieten Ameisen fertigen Wohnraum an, indem Höhlungen oder Taschen (Domatien) bei der Blattenentwicklung oder in knollenförmigen Rhizomabschnitten angelegt werden. So dienen in der Melastomataceen-Gattung *Tococa* zwei sackförmige Taschen auf den Blattoberseiten paarweise getrennt als Wohnung und Abfalldot. In andinen Bergwäldern wird *Tococa occidentalis* sogar bewußt von Ameisen gefördert, indem sie pflanzliche Konkurrenten durch toxische Einspritzungen in deren Blattadern abtöten, den Umkreis der Wirtspflanzen freihalten und hierdurch wiederum reine *Tococa*-Populationen schaffen. Die Ameisen schätzen die Sträucher als Herberge und zugleich als Futterlieferanten, da ihre mit Nahrungskörpern besetzten Blätter regelmäßig abgegrast werden.

Spielen Ameisen als Pollinatoren für die Blütenökologie keine große Rolle, so kommt ihnen diese als Fruchtverbreiter durchaus zu. Die Nutzfunktion kann sogar über eine gezielte Anlage und Kultivierung regelrechter Gärten ablaufen. Dies betrifft ausgewählte Epiphyten in

Ameisennestern, die als Samen gezielter Arten eingeholt und als Pflanzen regelmäßig beschnitten werden. Bevorzugt sind Arten, die Nahrung in Form von Zuckersaft oder nährstoffreichen Anhängseln und mit dichten Wurzelballen idealen Unterschlupf bieten. Viele epiphytische Kakteen, Gesnerien, Peperomien und Aronstabgewächse unterliegen dabei dem Schutz und der gezielten Samenverbeitung durch Ameisen.

Gelegentlich werden symbiotische und nützliche Funktionen von Ameisen von schädigenden Wirkungen begleitet. Als Beispiel dienen Blattschneiderameisen, von denen die Gattung *Atta* in der Neotropis bis zu 17% der Blattproduktion eines Bereiches zu ernten vermag. Einzelne Bäume werden dabei unter Umständen über Nacht von einem einzigen Großvolk abgeräumt, die Laubfragmente auf 10–20 cm breiten Bahnen bis zu 100 m weit in unterirdische Nester gebracht und in eigens angelegten Pilzkulturen aufbereitet. Das Hyphengeflecht baut einen Großteil der schwerverdaulichen Pflanzeninhalte ab und macht sie über rundliche Futerkörper als leicht aufnehmbare Nährstoffe verfügbar. Die ökologische Bedeutung wirkt sich aber auch positiv aus, da die tiefgreifenden Nester zur Nährstoffanreicherung und Auflockerung in ansonsten verdichteten und unfruchtbaren Tropenböden beitragen.

Ist also die Existenz von „Schädlingen“ in natürlichen Systemen eine Frage der Sichtweise, so bestehen nützliche Beziehungen durchaus. Dies trifft vor allem dann zu, wenn in symbiotischen Vorgängen die Partner lebensfördernd aneinander gebunden sind.

3.5 Wirkungsgefüge

Rückgreifend auf die einleitenden Bemerkungen zu den Standortfaktoren ist nochmals hervorzuheben, daß *Systemanalysen* stets unvollständig bleiben. Diese Erkenntnis bildet nach wie vor ein Dilemma der Naturwissenschaften, solange sich nur zögernd und unter philosophischer Hilfestellung die Anschauung durchsetzt, daß der Energiefluß in natürlichen Systemen nie lückenlos aufzuhellen ist. Ein Hemmfaktor für diese Einsicht liegt in der Praxis, Korrelationen zu viel und nicht-linearen chaotischen Abläufen zu wenig Gewicht beizumessen (KEMPEL-EGGENBERGER, 1993).

Eine „Öko- oder Geosystemlehre“, die in der *Vernetzung* von Öko- bzw. Geofaktoren ihre Aufgabe sieht, wird damit aber nicht hinfällig. Sie ist vielmehr als unterschiedlich weit in die Tiefe greifende Abstraktion zur Vermittlung von Systemzusammenhängen zu verstehen. Als gängige Darstellung gelten hier Vernetzungspläne, wie sie auf Basis systemanalytischer Modelle von CHORLEY & KENNEDY (1971) durch FRÄNZLE (1976), MOSIMANN (1978) und schließlich in einer überblickenden Arbeit von KLUG & LANG (1983) erweitert sind. Neben diesem geökologischen Ansatz des „Standortregelkreises“ zeigt eine Ökosystem-Darstellung von ELLENBERG (1973b) ein Modell, das sich auf Biozönosen konzentriert. In diesem Fall stehen Lebensgemeinschaften mit ihren Effekten der Rückkopplung im Zentrum eines von außen steuernden abiotischen Komplexes; dieser Ansatz entspricht einer induktiv-biologischen Betrachtung. Dem ersten Fall liegt dagegen eine deduktiv-geographische Betrachtung zugrunde, in der abiotische und biotische Parameter ohne Vorgewichtung berücksichtigt und miteinander verknüpft werden.

Das einfache System in Abb. 16 nimmt insofern eine Mittelstellung zwischen beiden Ansätzen ein, als im pflanzengeographischen Kontext die Vegetation als Resultat abiotischer Eingangsgrößen und biotischer Rückkopplungen hervorgehoben ist. Jedoch wird hier und in den

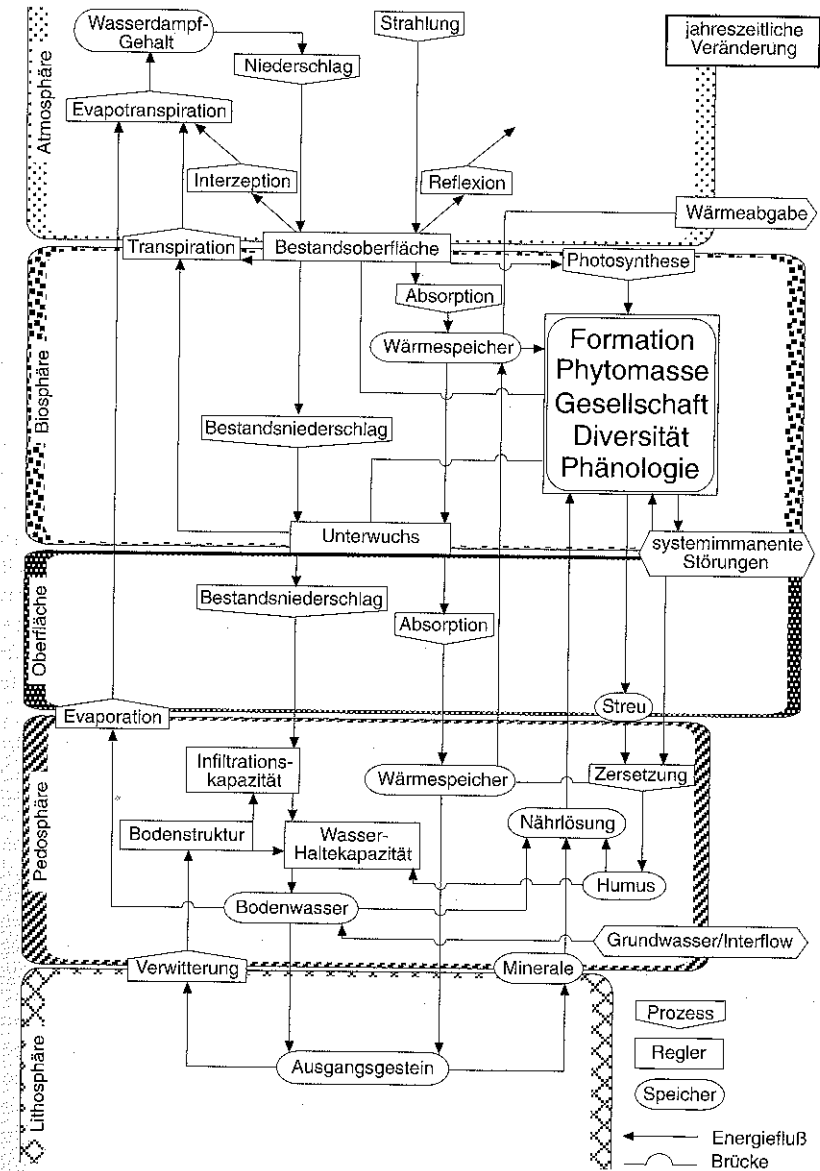


Abb. 16: Einfaches Wirkungsgefüge in Ökosystemen. Das Prinzip der Darstellung wird im zonalen Kontext aufgegriffen (Teil II, 2–8).

Schaubildern zu Ökosystemflüssen in den verschiedenen Zonen (jeweils eine Abbildung in Teil II, Kap. 2 bis 8) den abiotischen Steuergrößen mehr Gewicht beigemessen als in biologischen Schemata.

In Anlehnung an die weitaus komplexeren Geosysteme der angeführten Autoren liegt dem Schema in Abb. 16 eine Grobeinteilung in *fünf Subsysteme* bzw. Sphären zugrunde. Die Subsysteme beinhalten Speicher (z.B. die Nährstoffvorräte), deren Elemente über Regler verteilt werden (z.B. Humusmenge). Der Stoff- und Energiefluß zwischen den Sphären erfolgt über Transportprozesse, die die steuernden Regler mit den Speichern verbinden. Die Prozesse ändern sich kurz- bis langfristig (z.B. tages- und jahreszeitlich). Die Speicher reagieren durchweg träge, womit sie das Überleben und die Regeneration der Systeme gewährleisten.

Unter den abiotischen *Steuergrößen* geht die Strahlung als einziger extraterrestrischer Parameter in das System ein. Der Niederschlag gilt infolge des Luftmassenaustauschs und latenten Energieumsatzes zwar als rückgekoppeltes Ergebnis des Strahlungshaushaltes, jedoch wirkt er auf die Vegetation ebenfalls als externe Eingangsgröße. Dies gilt auch für den advektiven Wärmetransfer, der in der Thermik eines Ökosystems den strahlungsbedingten Energieumsatz in fühlbare Wärme in den hohen Breiten unterstützt, in den niederen Breiten hingegen abschwächt.

Dem atmosphärischen Komplex der abiotischen Komponente steht die lithosphärische gegenüber, die von der Basis aus Nährstoffe bereitstellt. Aber auch in diesem Fall profitiert die Vegetation von Rückkopplungseffekten, indem in der Pedosphäre durch die Zersetzung der Streu vormals inkorporierte Nährelemente wieder für Pflanzen verfügbar werden. Und ebenso kommt es zu advektiven Effekten eines Nährstofftransfers, der beispielsweise über Aerosole oder über Grundwasserströme z.B. arme Systeme anreichert.

Für quantitative Angaben sind komplizierte Systemdarstellungen wenig praktikabel. So beschränken sich das in Abb. 16 vorliegende und die in den zonalen Kapiteln (Teil II) folgenden Modelle bewußt auf einen Überblick weniger Ökofaktoren mit entscheidendem Charakter. Dabei wurde aus Gründen der Anschaulichkeit auf viele Bezüge verzichtet, die eindeutig bestehen, etwa auf Verbindungen zwischen Bodenwärme und -wasser sowie deren Auswirkungen auf die Zersetzung oder Photosynthese. Ebenso erweisen sich einzelne Beziehungen als derart variabel, daß sie in zonalen Wirkungsgefügen nur als grobe Pauschalwerte zu erachten sind (vgl. Abbildungen in Teil II). So wird das Bodenwasser in immerfeuchten Regenwäldern nur dann vom Grundwasser beeinflusst, wenn der Spiegel im Bereich des kapillaren Aufstiegs liegt, was selten der Fall ist. Immerhin erlauben einfache Netzpläne solcher Wirkungsgefüge, die Energieflüsse wenigen Bilanzkategorien grob zuzuordnen.

4 Klassifikationssysteme und -verfahren

Zur systematischen Naturalanalyse zählt die Vorgehensweise, Objekte und Zustände ähnlicher Wesensmerkmale in Kategorien bzw. Klassen einzuteilen (z.B. Gesteine, Tiere, Pflanzen). Diese Betrachtung liegt keineswegs allen Weltanschauungen zugrunde, denn die Formel „A ≠ B“ trifft nicht alle Unterschiede im Kern.

Entsprechendes gilt für Klassifikationssysteme in der Pflanzengeographie: Klare Grenzen, die eine ebensolche Trennung von Merkmalen erlauben könnten, liegen fast nirgendwo vor. Zudem dient die Festlegung von Trennlinien nicht jeder Fragestellung, z.B. weder der Beschreibung fließender Übergänge noch jener veränderlicher Prozesse. Selbst bei einer angestrebten Differenzierung zwischen Feld und Wald stellt sich die Frage, wo die jeweilige „Klasse“ anfängt bzw. endet: vor dem Kräutersaum des Feldes oder hinter dem Gebüschmantel des Waldes oder irgendwo dazwischen? Das heißt: selbst an diesen vermeintlichen Grenzen bildet die Vegetation ein Kontinuum, das sich auf kürzester Distanz als Übergang äußert, der bei der Bildung von Klassen Probleme aufwirft. Ebenso deutet das Beispiel an, daß bei Untersuchungen über die Hintergründe eines solchen Wandels der Versuch einer Klassifikation eher von der Tatsache ablenkt, daß tatsächlich ein Kontinuum vorliegt.

Wenn hier der Klassifikation trotzdem viel Platz eingeräumt wird, so entspringt dies der Vorgabe, Strukturen, Formen und Vorgänge zu benennen, um über sie reden zu können. Klassifikationssystemen, also dem Überblick von Gruppen verschiedener Merkmale, haftet aber auch der Ruh der Langeweile an. Er rührt vom abschreckenden sowie zunächst prozeßfernen Lernstoff und der nüchtern-formalen Gestaltung der Systeme her. Ohne konsequent aufgebaute Typisierungen läßt sich aber kaum arbeiten: wesentliche Grundlagen für Kartierungen (Legenden) oder ökologische Bewertungen (Prozeß- und Systemvergleiche) würden fehlen. Demnach bilden Kenntnisse über Klassifikationssysteme eine Voraussetzung für wissenschaftliches Forschen und Verstehen – also auch, um die Inhalte dieses Buches nachvollziehen zu können.

4.1 Ausbreitungstypen

Wenig gebräuchlich sind Klassifikationen nach Ausbreitungstypen, obwohl sie bei Studien zur Besiedlung unbewachsener Standorte und bei zonalen Betrachtungen wichtige ökologische Hinweise erbringen können. Zunächst stellt sich die Frage nach dem Anteil zwischen Arten, die sich vornehmlich über Wurzel- oder Zweigsprosse *vegetativ*, und solchen, die sich über Samen *generativ* verbreiten. Die erstgenannte Gruppe zeigt in Frühstadien der Pflanzeninvasion einen Wettbewerbsvorteil, da ihre fortschreitende Ausbreitung unabhängig von der phänologisch vorgegebenen Blütezeit abläuft. Beispiele vegetativ vorgegreifender Strauchformen bilden die Brombeere oder Waldrebe und bei Gräsern die Quecke oder Fiederzwenke auf Brachflächen (7.3.1), auf neu besiedelten Dünen die Strandsegge oder der Strandroggen.

Bezüglich der Samenbeförderung sind mehrere Großgruppen zu trennen, die im Appendix nach MÜLLER-SCHNEIDER (1986) weiter aufgeteilt sind (9.2). In Mitteleuropa überwiegen wind- vor tier- und menschenverbreiteten Arten, während wasser- und selbstverbreitete zurücktreten. Jedoch zeichnen sich zahlreiche Pflanzen durch Diplo- und Polychorie aus, also durch zwei- oder mehrfache Ausbreitungsstrategien.

Die geringste Behinderung in ihrer Ausbreitung erfahren *Windsamer*. Bei hochreichenden Bäumen kann sich ein Vorteil durch die mit der Höhe über dem Erdboden deutlich zunehmende Windstärke ergeben. Dies erklärt, wieso sich etwa Samen der Fichte 1,5 km entfernt auf 800 m höheren Gipfeln, geflügelte Teilfrüchte vom Bergahorn sogar 5 km entfernt und 1000 m höher finden. Vorkommen von Pflanzengesellschaften mit deutlicher Dominanz windverbreiteter Arten erklären sich meist aus ihrer exponierten Standortlage. Dies gilt für das küstennahe West- oder Nordeuropa und für gipfelnahe Lagen in den Alpen. In den Bündner Alpen beinhalten Windkanten-Gesellschaften zwischen 2695 und 3000 m ü.M. einen über 95%igen Anemochoren-Anteil. In Wäldern können dagegen Zoochore überwiegen.

In Abb. 17 zeichnen sich bei der Pflanzenbesiedlung im Vorfeld eines Engadiner Gletschers Verschiebungen in der Abfolge verschiedener Ausbreitungstypen ab (vgl. Tab. 6 sowie Abb. 30 und 31). Am raschesten reagieren Windsamer mit Kleearten (*Trifolium* div. spec., *Anthyllis*) und Gräsern als initiale Sippen (inkl. die vegetative *Agrostis schraderiana*, die aber zunächst per Wind an den Standort gelangt). Weidearten als weitere anemochore Großgruppe kommen in der mittleren Besiedlungsphase zum Tragen (s. *Salix*). Windverbreitete Arten überwiegen im vorliegenden Fall eines hochgelegenen Standortes daher, als sie aus allen Richtungen einflie-

gen, sich im Gegensatz zu den übrigen Ausbreitungstypen also auch problemlos hangauf verbreiten. – Hingegen stammen die ebenfalls in der ersten Besiedlungsphase bevorteilten *Hydrochoren* und *Chamaechoren* aus höheren Standorten, da Wasser und Schnee als Transportagenzien der Schwerkraft folgen (z. B. Steinbrechgewächse: *Saxifraga* spp.).

In späteren Sukzessionsstadien gewinnen allmählich Arten tiefer gelegener Standorte an Bedeutung, indem sie vor allem von Tieren eingetragen werden. Dies gilt für *Epichore*, die frühzeitig vom durchstreifenden Gams- oder Rotwild über Klett- oder Haftfrüchte verbreitet werden. *Endochore* und vor allem *Dysochore* spielen dagegen erst in der letzten aufgetragenen Phase eine große Rolle. Im ersten Fall erfolgt dann eine Verbreitung durch Säuger und Vögel, die das Gebiet neben der Quelle zu nutzen beginnen, sich also länger darin aufhalten und mit dem Kot Kerne von Früchten freisetzen (z. B. Schlehen und Geißblatt). Im zweiten Fall werden von Nagern oder Hähern Depots angelegt und später vergessen (z. B. Samen von Arve und Lärche, HOLTMEIER, 1993).

In der Ausbreitungsökologie ist ferner auf zwei gegensätzliche Strategien bei der Samenausbreitung zu verweisen (MACARTHUR & WILSON, 1967), die interessante ökologische Bezüge erkennen lassen. Zum einen handelt es sich bei *K-Strategen* um Pflanzen, die wenige Früchte mit gut entwickeltem Nährstoffreservoir bilden, so daß die Entfaltungsaussichten günstig sind (z. B. Nüsse, Steinobst). Hier handelt es sich verstärkt um Baumarten, bei denen sich die Keimbedingungen etwa durch Laubstreuaufgaben oder Lichtmangel verzögern. Zu den Ausnahmen zählen Weiden oder Birken, die durch Massenverbreitung rasch an Pionierstandorten aufkommen. Zum anderen gibt es *r-Strategen*, deren Überproduktion kleiner Samen bei geringem Überlebenspotential dem Ziel folgt, offene Stellen leicht zu erreichen und schnell zu besiedeln (z. B. Bromelien, Compositen). Für diese überwiegend krautigen Typen ist ein rascher Aufwuchs in frühen Sukzessionsstadien bezeichnend, so daß beide Strategien mit standortspezifischen Wettbewerbsvorteilen verknüpft sein dürften.

Schließlich steht allen Formen der generativen Verbreitung bei vielen Hemikryptophyten und Phanerophyten zusätzlich jene der vegetativen gegenüber. Sie erfolgt über *Wurzelausläufer* oder *Sproßabsenkung*. Im ersten Fall senden Arten wie die Quecke, Brennessel oder auch Schlehe eine seitwärts auswachsende Achse vom Wurzelwerk aus, von der neue Schößlinge emporwachsen. Im zweiten Fall wachsen bei den meisten Brombeer-Arten oder dem Roten Hartriegel Zweige so weit aus, daß sie mit zunehmender Länge den Boden berühren und sich an den Knoten neu bewurzeln, von wo aus neue Individuen emporkommen. So bilden bei Rasen „Herden“ und bei Sträuchern „Polykormone“ (oder „Kolonien“) monospezifische Komplexe, denen in Sukzessionen phasenweise ein erheblicher Wettbewerbsvorteil innewohnt (7.3.1).

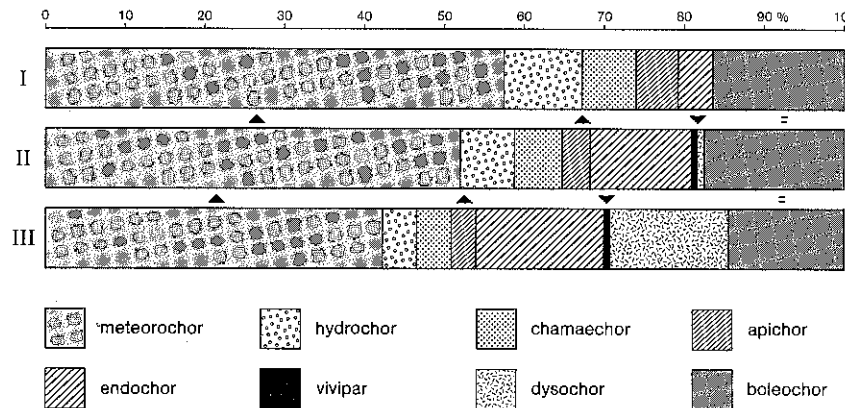


Abb. 17: Prozentuale Verteilung der Arten nach Ausbreitungstypen im Vorfeld des Tschiervagletschers/Engadin, nach Deckungsgrad gewichtet. I = bis 12 Jahre, II = 13 bis 90 Jahre, III = mehr als 90 Jahre eisfrei. Pfeile: Richtung der Zunahme; Begriffe in Kap. 9.2.

4.2 Formensysteme

4.2.1 Lebensformen

Das taxonomische System der Arten bildet nur eine Kategorie, den Pflanzenbestand zu charakterisieren. Andere Kategorien werden durch die Gestalt bestimmt, etwa

den Verzweigungstyp, die Kronenform oder den Aufbau des Blütenstandes. In diesen Fällen handelt es sich um *morphologische Merkmale*, die die *Wuchsform* prägen und die genetisch vorgegeben sind. Das von BARKMAN (1988) erläuterte Wuchsformensystem setzt analoge Organe gleich, wobei die Architektur der oberirdischen Pflanzenteile zugrunde liegt.

Da diese morphogenetische Klassifikation einen geringeren ökologischen Bezug aufweist als das geographisch relevantere System der Lebensformen, wird sie hier nicht weiter verfolgt.

Unterschiedliche ökologische Ausrichtungen lassen eine Trennung in diverse Lebensformen-Kategorien zu, wobei Differenzierungen in *Anpassungstypen* an den Wasserfaktor und an die wachstumshemmende Jahreszeit gebräuchlich sind. In Bezug auf den Wasserfaktor werden in Abfolge von trocken- zu feuchteliebenden die Xerophyten, Mesophyten und Hygrophyten als Landpflanzen den Hydrophyten als Wasserpflanzen gegenübergestellt (2.3.1). Für die Zuordnung lassen sich alle morphologischen Merkmale heranziehen, die den Grad der Wasserversorgung anzeigen.

Besonders variabel sind die Kennzeichen der xeromorphen Pflanzen; als Merkmale gelten Blätter mit harter Konsistenz, Behaarung und Reduktion bis zur Blattlosigkeit, Wurzeln mit verstärktem Wachstum oder Rübenbildung und fleischige Speichergewebe bei Sprossen. Auch Blattabwurf bei „trockenkahlen“ Arten mit Verbreitungsschwerpunkt in den wechselfeuchten Tropen bezeugt xeromorphes Verhalten (Tropophyten). So erlauben die verschiedenen Anpassungsmerkmale an die Aridität eine weitere Typisierung der *Xerophyten*:

- sukkulente, mit wasserspeicherndem Laub, Stamm oder Wurzel;
- malakophylle, mit variierender Blattgröße und Blattbehaarung;
- sklerophylle, mit epidermal und kutikulär versteiften Blättern;
- aphyll, mit kurzlebigen Blättchen und assimilierender Rinde;
- ephemere, mit Überdauerung in Form von Samen, Zwiebeln u. ähnl.;
- stenohydre, mit einer stets sehr schwach ausgeprägten Hydratur;
- poikilohydre, mit einem vorübergehend trockenen Zustand.

Eine Übergangsstellung zu den *Hygrophyten* nimmt die große Gruppe der *Mesophyten* ein. Als „Normaltypus“ können sie die Wasserabgabe vorübergehend durch Transpirationswiderstände einschränken. Dagegen verfügen Hygrophyten nicht über diese Möglichkeit. Ihre großen, dünnen und saftreichen Blätter belegen eine konstante Wasserversorgung; Wasserknappheit führt zu raschem Welken. Untergeachtete Wasserpflanzen zeichnen sich schließlich durch das Fehlen von Stützgewebe aus; der Auftrieb wird bei den Hydrophyten durch ein ausgeprägtes Durchlüftungsgewebe gewährleistet.

Bei geographischen Fragestellungen am gebräuchlichsten sind jedoch die Lebensformen des *RAUNKIAER-Systems*, bei denen die ungünstige Jahreszeit (Winter, Aridität) die ökologischen Anpassungsmerkmale vorgibt. Prägend ist hierbei vor allem das Faktorenbündel Licht, Temperatur und Feuchtigkeit; aber auch Nährstoffmangel kann die Lebensform prägen (Zwergwuchs). Der Klassifikation nach RAUNKIAER (1934) liegt in fünf Hauptgruppen die Lage der Erneuerungsknospen zugrunde:

1. *Phanerophyten*: meist verholzte Pflanzen, deren Knospen sich in beträchtlicher Höhe über dem Grund befinden.
2. *Chamaephyten*: überwiegend verholzte Pflanzen, deren Knospen bis 50 cm über dem Grund liegen.
3. *Hemikryptophyten*: krautige Pflanzen mit eng am Erdboden anliegenden Überdauerungsknospen.
4. *Geophyten* (auch Kryptophyten genannt): krautige Pflanzen mit absterbenden oberirdischen Trieben und unterirdischen Speicherorganen mit Knospen (Zwiebeln, Rhizome).
5. *Therophyten*: einjährige Pflanzen, die die ungünstige Jahreszeit als Samen überdauern.

Dieses System wurde erheblich ausgeweitet, indem neben weiteren Hauptgruppen wie Lianen oder Epiphyten morpho-ökologische Merkmale einbezogen sind, etwa Verholzungsgrad, Sukkulenz, Verzweigungstyp oder die Blattkonsistenz. Eine umfassende Typisierung liegt von MÜLLER-DOMBOIS & ELLENBERG (1974) vor, die in abgewandelter und verkürzter Form im Appendix zu finden ist (9.3). Auf diese Klassifikation wird in späteren Kapiteln häufig zurückgegriffen; ein im angelsächsischen Sprachgebiet gebräuchliches System liegt von BOX vor (1981, vgl. a. SCHWARZ, 1995). Zunächst sei der Anwendungsbereich der Lebensformenanalyse am Beispiel von Spektren typischer Standorte in Oberfranken sowie an der zeitlichen Veränderung in einer Sukzession erläutert.

Als wenig spektakulär erweist sich die Aufschlüsselung für ein Großseggenried (Abb. 18a), in dem graminoiden Hemikryptophyten wegen der Dominanz von *Carex elata* deutlich überwie-

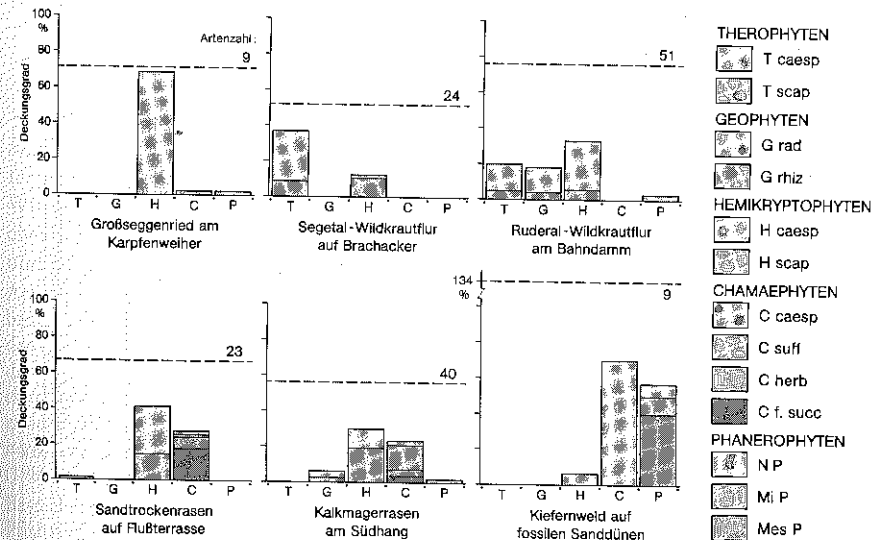


Abb. 18: Lebensformenspektren von sechs charakteristischen Standorten aus dem oberfränkischen Raum.

gen. Einen typischen Aspekt bildet der hohe Therophyten-Anteil in der Segetalflora eines brachliegenden Getreideackers. Hier bilden neben dem Gras *Apera spica-venti* annuelle Compositen einen Hauptaspekt; außerdem leiten Hemikryptophyten wie *Plantago major* bereits zur mehrjährigen Kräuterflur über. Noch höher liegt der Hemikryptophyten-Besatz auf einer ungestörten Ruderalstelle am Bahndamm mit *Artemisia vulgaris* als tragendem Element, wobei dem Ausläufer bildenden Geophyten *Agropyron repens* ein langfristiger Konkurrenzvorteil zukommt. Die Beispiele des Sandtrockenrasens mit drei stark vertretenen *Sedum*-Arten sowie des Kalkmagerrasens mit *Helianthemum ovatum* weisen einen erhöhten Chamaephyten-Anteil auf, so daß sich hier Ansätze eines Übergangs zur Verstrauchung abzeichnen. Deutlich verarmt ist der Kiefernwald auf saurem Untergrund, wobei die Nadelstreu den Anteil chamaephytischer Heidearten zusätzlich fördert.

Diese Fallbeispiele deuten verschiedene *Lebensformenspektren* für unterschiedlich intensiv genutzte oder frequentierte Standorte an, sind aber noch nicht als eine zeitliche Veränderungsfolge zu interpretieren. Dennoch zeigt der Fall einer Sukzession auf mediterranen Rebbrachen auf der Vulkaninsel Salina in etwa eine Abfolge (Abb. 19), die das angedeutete Schema von einem initialen Therophyten-Boom über eine mehrjährige Kräuterflur hin zur Verbuschung und Bewaldung belegt. Gezielte Lebensformenanalysen können in einem solchen Rahmen dynamische Prozesse klären helfen, z. B. inwieweit übliche Abläufe durch Anomalien (Versiegelung durch Rasenherden) oder Eingriffe (Beweidung, Flämmen) andere Richtungen einnehmen.

Eine Differenzierung mit Hilfe des erweiterten Lebensformenspektrums im Sinne von MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG (1974) zeigt Abb. 20. Zwar sind nicht alle Lebensformen im RAUNKIAER'schen Sinne vertreten, jedoch sorgen die einzelnen Untergruppen z. B. mit den verschiedenen sukkulenten Typen für vielfältige *Strukturver-*

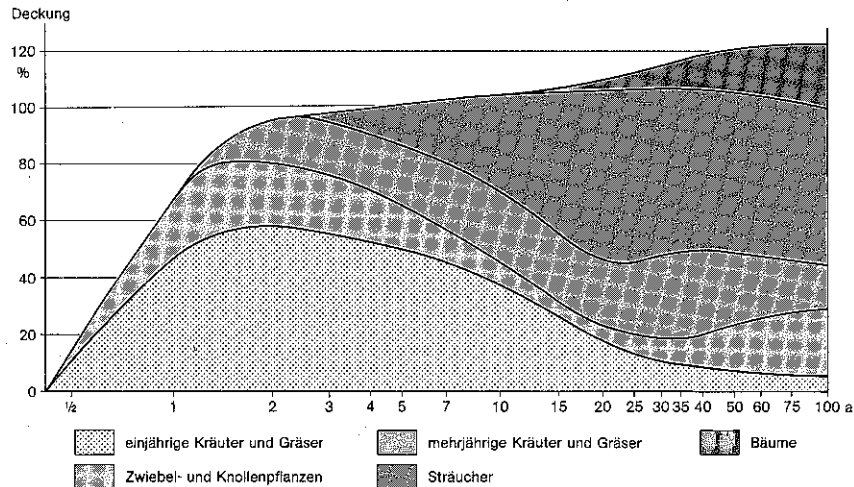


Abb. 19: Lebensformenveränderung in aufgegebenen Rebgärten auf Salina bei Sizilien in Abhängigkeit vom Brachealter.

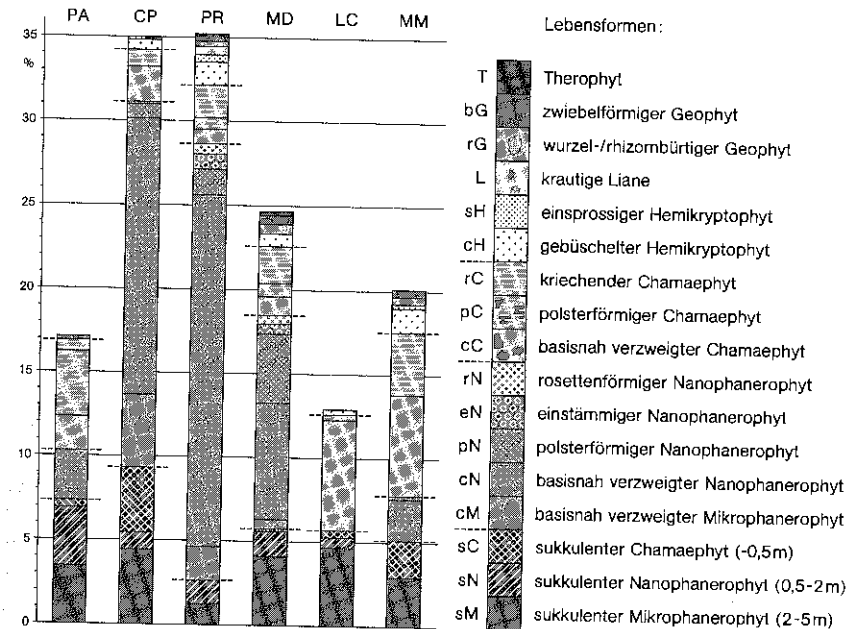


Abb. 20: Mittelwerte der (erweiterten) Lebensformenspektren von Standorten in etwa 800 m ü.M. an sechs Lokalitäten (PA - MM) entlang der nordchilenischen Nebelküste zwischen Chañaral und Antofagasta auf Grundlage von Deckungsgraden.

hältnisse. Das Diagramm macht ferner deutlich, daß an sechs weit voneinander entfernten Lokalitäten mit isolierten Pflanzenvorkommen inmitten einer extremen Wüste die Formationsaspekte recht unterschiedlich sind. Zusammen mit abweichenden Artenbesätzen deutet dies auf eine lange Isolation dieser „Feuchteinseln“ und zugleich auf das hohe Alter der umgebenden Atacama hin (RICHTER, 1995).

Anzumerken bleibt, daß Individuen derselben Art – abgesehen von Unterschieden der Lebensstadien – verschiedene Formen annehmen können: so wächst in nordwestdeutschen Heiden der Wacholder als Baum, auf Trockenrasen als Strauch und in alpinen Matten eng dem Boden anliegend als Zwergstrauch. Noch breiter ist die Ausbildungsform bei der Verbenacee *Stachytarpheta jamaicensis* auf Hawaii, die in den leeseitigen Trockengebieten als Therophyt, mit zunehmender Humidität als Chamaephyt und schließlich auf den Passatseiten sogar als Phanerophyt auftreten kann. – Für die Feuchttropen ohne klare Jahreszeit empfiehlt VARESCHI (1980) eine von der RAUNKIAER'schen Klassifikation stark abweichende Variante.

Bestehende Beispiele für die ökologische Prägung von Lebensformen liefern konvergente Pflanzenformen mit speziellen Merkmalen. Unter *Konvergenz* wird hier die analoge Gestalt nicht-verwandter Taxa verstanden. Dazu zählen etwa große Schopfrosettenpflanzen in den Páramo-Grasfluren oberhalb der Waldgrenze in den Nordanden (Gattung *Espeletia*), die ihrsgleichen in entsprechenden Höhenstufen der ostafrikanischen Hochberge finden (Gattung

Senecio; vgl. Teil II, 9.4). Entsprechendes gilt für stammsukkulente Kandelaber in den Trockengebieten Lateinamerikas und Afrikas, die als Kakteen bzw. Euphorbien trotz konvergenter Form systematisch weit auseinander stehen.

4.2.2 Blattform und Blattkonsistenz

Aus dem morphologischen Kontext läßt sich bereits die Bedeutung des Blattaufbaus hinsichtlich der klimatischen Merkmale ableiten. So trägt die Reduktion der Blattflächen ähnlich wie die Dicke des Wachsschutzes zur Verminderung der stomatären bzw. der kutikulären Transpiration bei. Demnach können Blattgrößen und -konsistenzen Informationen über die *hygrothermische Situation* eines Standorts liefern. Zu beachten bleibt aber, daß eine Mischinformation zu den Parametern Feuchtigkeit, Strahlung und Temperatur vorliegt, die eine graduelle Differenzierung erschwert. Hinzu kommt, daß auch Nährstoffdefizite die Blattgestalt beeinflussen können, so etwa Stickstoffmangel, der in Mooren trotz hohen Wasserangebots einen Trend zum Hartlaub verursacht (z. B. Preiselbeere).

Eine *Blattgrößentypisierung* liegt von RAUNKIAER (1934) vor, deren erweiterte Form sich nach BARKMAN (1988) wie folgt untergliedert:

aphyll	= blattlos
bryophyll	= <0,02 cm ²
leptophyll	= 0,02–0,2 cm ²
nanophyll	= 0,2–2 cm ²
mikrophyll	= 2–20 cm ²
mesophyll	= 20–180 cm ²
makrophyll	= 180–1500 cm ²
megaphyll	= >1500 cm ²

Die Einteilung in Blattkonsistenzgruppen erfolgt nach der durch Stützgewebe oder Wachsschichten vorgegebenen Blatthärte und nach dem Sukkulenzgrad:

hygromorph	= Weichblatt
mesomorph	= Krautblatt
semiskleromorph	= Lorbeerblatt
skleromorph	= Hartblatt
semisukkulent	= schwach fleischig
sukkulent	= stark fleischig

Der *Skleromorphiegrad* beinhaltet insofern Interpretationsprobleme, als sich mehrere Reaktionen nicht nur bündeln sondern auch in ihrem kausalen Informationswert widersprechen können. Als Beispiel seien großblättrige Wüstenpflanzen aufgeführt, deren Habitus einer reduzierten Transpiration widerspricht. So sind weitere Merkmale einzubeziehen, etwa die Existenz eines Haarfilzes oder Laubfall bei Aridität. Bei Lebensformen-Analysen sind Einjährige in Trockengebieten als wichtige Träger auf jeden Fall zu erfassen, nicht aber bei Blattanalysen, da sie ja nur eine saisonale Gunstphase belegen. Inwiefern Bestimmungen zur Blattgröße und -konsistenz in Regionen mit ungenügendem Informationsstand dennoch zur Klima-Interpretation beitragen, wird in Kap. 8.2.2 aufgezeigt.

Für die Beurteilung der Mannigfaltigkeit an *Ausbildungsformen* in einem Vegetationstyp beschreibt VARESCI (1980) ein Verfahren der Einteilung in Blattformen. Ausgehend von der Annahme, daß die Menge an Einzelformen die Qualität der Lebensbedingungen widerspiegelt, werden sieben Größenkategorien mit 12 definierten Formenkategorien (normale, gezähnte, zerteilte Spreiten etc.) und Sonderformen (Drüsenblatt, Kannenblatt etc.) in Bezug gesetzt. Die Multiplikation von Blattkategorien und Artenzahl ergibt eine Diversitätskennzahl, mit der sich die Mannigfaltigkeit eines Vegetationstypes beschreiben läßt. Die Werte reichen dabei im theoretischen Fall eines monospezifischen Bestandes von 1 bis rund 20000 für Regenwaldtypen. VARESCI führt z. B. Werte von 24 für eine norddeutsche Heide, 348 für eine schweizerische Wiese, 516 für eine venezolanische Baumsavanne, 1470 für einen hochwüchsigen Tieflandsregenwald auf Borneo und 20769 für einen Bergregenwald bei Caracas an. Es sei betont, daß die Blattformenanalyse nur eine von vielen Möglichkeiten zur Diversitätsbestimmung bildet; zudem bleibt fraglich, ob Diversität tatsächlich mit einer „ökologischen Standortqualität“ korreliert (8.5.2).

Veränderungen in der *Blatttypen-Zusammensetzung* treten vor allem ein, wenn ein deutlicher Wandel der Bestandsstruktur gegeben ist. Dies zeigen in Abb. 21 Spektren von drei Standorten

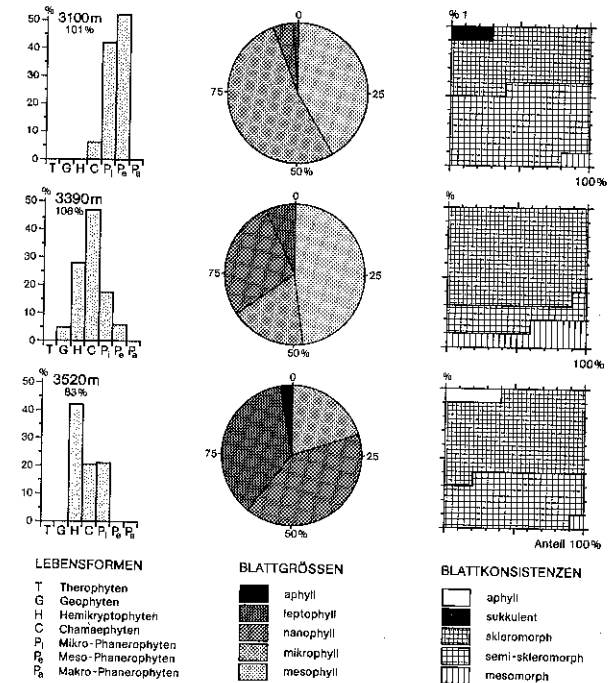


Abb. 21: Spektren der Lebensformen, Blattgrößen und Blattkonsistenzen im Berg- und Nebelwald an der Baumgrenze sowie in den Bambusfluren der Hochlagen am Chirripó/Costa Rica.

im tropischen Waldgrenzbereich am Chirripó in Costa Rica. Bei Bestandsöffnung im Waldgrenzbereich verschärfen sich vor allem die mikroklimatischen Bedingungen. Zurückgehende Übersattung durch das Kronendach sowie hygrothermischer Streß sorgen selbst in nebelfeuchten Páramolagen für eine Reduktion der Blattflächen (RICHTER, 1992). Damit geht auch eine zunehmende Blattverhärtung einher, weil nun eine Verdickung der Cuticula vor passiven Transpirationsverlusten schützt. Somit birgt der Blattpfand-Wandel nur eine Teilinformation zur hygrothermischen Beurteilung einer Region, da oftmals bestandsklimatische Effekte überlagernd wirken.

4.3 Systeme der Pflanzengemeinschaften

4.3.1 Pflanzenformationen

Während bei der Systematisierung von Lebens- oder Blattformen die Analyse auf Basis einzelner Arten erfolgt, liegt bei der Beurteilung der Pflanzengemeinschaften das Schwergewicht auf dem synoptischen Aspekt. Als maßgebliche Typisierungsverfahren bietet sich für Geographen ohne weitreichende Artenkenntnisse eines nach *physiognomischen Prinzipien* an, bei dem die Gesamtheit der Lebensformen eines Bestands zum Bild einer Pflanzenformation führt. Diesem Vorgehen steht in der Pflanzensoziologie die Betrachtung der floristischen Zusammensetzung eines Areals gegenüber, die zur Differenzierung von Pflanzengesellschaften führt (4.3.2).

Der Klassifikation von Pflanzenformationen liegt im Vergleich zu derjenigen von Pflanzengesellschaften kein streng festgelegtes System der Aufnahme, Interpretation und Benennung (s.u.) zugrunde. Stattdessen läßt sich die Beschreibung eines Bestandes nach verschiedenen Gesichtspunkten durchführen, die der jeweiligen Fragestellung zugrundeliegen. Dabei mag die Dichte oder Höhe der Formation ebenso relevant sein wie die Belaubungsart oder der phänologische Ablauf. Ebenso gestatten die Verfahren eine Kennzeichnung fließender Übergänge (Ökotope), die naturgemäß dem Wandel von vielschichtigen, dichten und hochwüchsigen Wäldern bis hin zu pflanzenarmen Vollwüsten innewohnen.

Dennoch bietet sich die Verwendung des mittlerweile gängigen Schemas von SCHMITHÜSEN (1968) und MÜLLER-DOMBOIS & ELLENBERG (1974) für eine *Formations-Systematik* an, das einen Großteil der oben genannten Wesensmerkmale umfaßt. Als oberste Gruppe liegen der Hierarchie der Pflanzenformationen sieben Klassen zugrunde:

1. Wälder
2. Offene Baumgehölze
3. Gebüsche
4. Zwergstrauchformationen
5. Gras- und kräuterreiche Fluren
6. Wüsten und edaphische Trockenstandorte
7. Aquatische Formationen

Eine feinere Einteilung in drei weitere Untergruppen bedingt, daß sich die in 9.4 aufgeführte Liste vereinzelt durch umständliche Begriffsstrukturen auszeichnet. Es bleibt dabei aber zu beachten, daß diese Differenzierung für eine weltweite Betrachtung

gedacht ist. Hingegen lassen sich bei einer regionalen Analyse, in der sich die Untersuchung auf einen kleinen Ausschnitt dieser breiten Palette an Möglichkeiten beschränkt, die Bezeichnungen durchaus verkürzen. Ebenso ist freigestellt, ob in einem solchen Fall der Formationsname durch die Benennung einer eindeutig beherrschenden Art ergänzt wird (4.4). So ließe sich etwa ein „laubwerfender Buchenwald mit spärlichem Unterwuchs“ von einem „immergrünen Kiefernwald mit dichtem Zwergstrauch-Unterwuchs“ trennen. Beispiele mit konkreten Benennungen finden sich in den zonalen Kapiteln (Teil II) wieder.

Die Vorteile der Vegetationsbeschreibung mit Hilfe von Formationen liegen zunächst in der auch für Nicht-Botaniker nachvollziehbaren Terminologie. Weiterhin erlauben einzelne Typen oftmals eine erste ökologische Beurteilung, sei es zonal, wenn etwa sommergrüne Laubwälder in Mitteleuropa, Ostasien und den östlichen USA ähnlichen klimatischen Grundlagen unterliegen, oder lokal, wenn artenarme Kiefernwälder gegenüber artenreichen Lauhwäldern ärmere Böden anzeigen. Schließlich sind für geographische Zwecke die Möglichkeiten hervorzuheben, anthropogene und naturnahe Bestände leicht zu trennen, was bei pflanzensoziologischen Verfahren gute Detailkenntnisse voraussetzen würde. Letztere bilden eine exaktere Methode, wobei aber der erhöhte Bearbeitungs- und Interpretationsaufwand nicht unbedingt das Ergebnis rechtfertigt.

4.3.2 Pflanzengesellschaften

4.3.2.1 Pflanzensoziologische Systeme

Die Pflanzensoziologie untersucht die Pflanzenbestände auf Grundlage ihrer *floristischen Struktur*, die durch das Inventar der verschiedenen Arten gegeben ist. Dabei ist vorauszuschicken, daß das Artengefüge eines Standortes normalerweise keine zufällig zusammengewürfelte Ansammlung bildet, sondern bestimmte Artengruppen an gleichartigen Standorten wiederzufinden sind. Die Ähnlichkeiten von floristischen Strukturen erlauben also eine Zuordnung in Typen, die als Pflanzengesellschaften bezeichnet werden. Als wesentliches Merkmal für die Konstanz dieser „Assoziationen“ i. w. S. muß ihre Reproduzierbarkeit gewährleistet sein. Eine Verdrängung bestimmter Arten durch andere hingegen verursacht eine Veränderung der floristischen Struktur und damit des Typus, so daß dann im Zuge einer Sukzession eine andere Gesellschaft vorliegt (s.u.).

Das *Muster* verschiedener Pflanzengesellschaften orientiert sich also vornehmlich am Wandel der Standorteigenschaften, so daß (gelände-)klimatische, edaphische, hydrologische und anthropogene Faktoren steuernd wirken. Diese exogenen Kräfte gelten als primäre Verteilungsursachen und sorgen für eine potentielle Artenauswahl. Die tatsächliche Artenzusammensetzung wird aber auch durch endogene Faktoren geprägt, zu denen „historische Vorgaben“ in Samenbanken, Konkurrenz, Koexistenz, Abhängigkeit von der wechselseitigen Übersattung oder jahreszeitliche Anpassung an Feuchte- und Lichtverhältnisse zählen (PORT, 1995).

Welche der beiden Kräftegruppen wirksamer an der Ausbildung des Arteninventars beteiligt ist, hängt von der Wirkungskomplexität der exogenen Faktoren ab. Sind sie einseitig, d. h. überwiegt ein Extremfaktor, dann bestimmen sie maßgeblich die Aus-

lese der Arten (z.B. Halophyten auf Salzstandorten, Annuelle auf Äckern oder Flechtengemeinschaften in subpolaren Kältewüsten). Sind sie dagegen vielfältig, kommt den internen Steuerungsfaktoren eine größere Bedeutung bei der Artenauslese zu.

Nachdem der Begriff *Assoziation* als eine Gesellschaft definierter floristischer Zusammensetzung unter gleichartigen Standortbedingungen allgemeine Akzeptanz fand, wurden seit den 20er Jahren die Grundzüge dieser „Pflanzensoziologie“ durch BRAUN-BLANQUET (1964) festgelegt. Seither sind in Mittel- und Südeuropa die Verfahren der sog. „Zürich-Montpellier-Schule“ gebräuchlich. Aber auch das in den USA gebräuchliche System der „plant communities“ spricht von „associations“ (zu Systemen der „Pflanzengemeinschaften“ s. Kap. 4.4).

Als wichtiger Schritt bei pflanzensoziologischen Verfahren gilt die Ermittlung der Bindung einzelner Arten an eine Gesellschaft (Gesellschaftstreu). Arten mit hohem *Treuegrad* bezeichnet man als Charakter- oder Kennarten. Hingegen helfen Differential- oder Trennarten, nahe verwandte Gesellschaften voneinander zu unterscheiden. Die Beschreibung und Trennung der Artenkomplexe (Syntaxa) wird als „Syntaxonomie“ bezeichnet.

Aufgrund der mehr oder weniger starken Bindung von Arten lassen sich nun *Charakterarten* für eng umgrenzte Assoziationen wie auch für größere Gesellschaftskomplexe finden. So liegt ein weiterer Aufgabenbereich der Pflanzensoziologie in der hierarchischen Gliederung eines Systems aus Artengemeinschaften engeren und geringeren Verwandtschaftsgrades. Dies erfolgt über die Bestimmung der floristischen Ähnlichkeit zwischen verschiedenen Gesellschaften. Solche mit einer Reihe gemeinsamer Arten, die anderen Assoziationen fehlen, lassen sich zu einer Gruppe höheren Ranges zusammenfassen. Die Rangstufung abnehmender Ähnlichkeit verläuft von den „Assoziationen“ als Kerngruppe über „Verbände“ (auch „Allianzen“) und „Ordnungen“ zu den „Klassen“. Der verwandtschaftliche Zusammenhang zwischen den Syntaxa wird im Rahmen der *Synsystematik* untersucht.

Die Ausführungen zu Beginn des Kapitels deuten an, daß die Pflanzensoziologie von ihrer ursprünglichen Intention her tatsächlich als eine Hilfsdisziplin für die synökologische Interpretation eines Standortes zu verstehen ist. Wird sie ursprünglich auch als solche definiert, so weitet sich die Blickrichtung in zunehmendem Maße auf das abstrakte Schema der Synsystematik aus. Dominanz- oder Bestandsstrukturen treten in den Hintergrund, und die zunehmende Bedeutung floristischer Abgrenzungskriterien vermittelt den Eindruck, daß Assoziationen zu abstrakten Gebilden in einem typologischen Ansatz werden (s.a. Kritik in 4.4).

Während sich die pflanzensoziologische Erfassung und Zuordnung von Artengruppen in subpolaren, borealen, gemäßigten und subtropischen Zonen als praktikabel erweisen, schafft zumindest in den feuchten Warmtropen die Artenfülle Typisierungsprobleme. Nach dem synökologischen Verständnis der Pflanzensoziologie besteht hier aber ohnehin kein echter Bedarf, da bei unerheblichen geländeklimatologischen Unterschieden und vergleichbar ablaufenden Nährstoffzyklen die Aussagekraft zur Standortqualität geringer ist als in höheren Breiten.

Als bedeutsameres Problem erweist sich die syntaxonomische Zuordnung von Sukzessionsstadien, wobei schon vorweggenommen sei, daß in Mitteleuropa ein ganz erheblicher Flächenanteil irgendeinem, häufig sogar fortlaufendem Wechsel unterliegt. In solchen Fällen verbietet sich die Methode einer klaren Assoziations-Zuordnung eigentlich von selbst, da zeitliche

Übergänge zumeist fließend erfolgen. Hieraus folgt zwangsläufig die Forderung nach offeneren Systemen, die Veränderungen im Arteninventar gerecht werden (4.3.2.4).

Innerhalb der Geographie kommt der Pflanzensoziologie ein bedeutender Stellenwert bei geökologischen Untersuchungen zu. Dabei ist die klassifizierende Zuweisung der Gesellschaften (also Synsystematik) weniger wichtig als die Aufnahme von Arten und ihren Deckungswerten an Standorten. So finden im folgenden die *Auswertungsmöglichkeiten von Pflanzenlisten* eine verstärkte Beachtung, also etwa Verfahren zur Erstellung von Listen und ihre Interpretation in bezug auf die Standortbeurteilung (Zeigerwerte bzw. Bioindikation, Ähnlichkeitsanalysen für Raumgrenzen etc.). Zur Grundvoraussetzung für derartige Arbeitsweisen gehören gute Artenkenntnisse bzw. Erfahrung in der Artbestimmung. Umfassend über die Arbeitsweisen der Pflanzensoziologie informieren DIERSSEN (1990) und DIERSCHKE (1994); Übersichtswerke über mitteleuropäische Gesellschaften liegen von OBERDORFER (1977, 1978, 1983), MUCINA et al. (1995) und POTT (1995) vor.

4.3.2.2 Aufnahmeverfahren

Wenn im folgenden vegetationskundliche Aufnahmemethoden im Gelände, die Interpretation von Artenlisten (4.3.2.3) und die synsystematische Zuordnung von Gesellschaften besprochen werden (4.3.2.4), so erfolgt dies einheitlich mit Hilfe von Erhebungen aus dem Val Roseg/Oberengadin. Auf diesen Datensatz greifen weitere statistische und anwendungsbezogene Teilkapitel zurück. Zugrunde liegen 125 Aufnahmen eines Arteninventars, von denen 77 aus dem Vorfeld des Tschiervagletschers stammen und vor allem Sukzessionsfragen dienen. Die übrigen belegen Standorte der west- und ostexponierten Hänge sowie der Gipfel- und Talagen, um das Artenpotential des Umfeldes zu beleuchten.

Nach DIERSSEN (1990) sind für pflanzensoziologische Untersuchungen zwei Prämissen bei der Auswahl von Probeflächen entscheidend: *Aufnahmeflächen* sollten in ihrer Struktur, Artenzusammensetzung und den sie prägenden Standortfaktoren weitgehend gleichartig sein, und die in einem uniformen Bestand vertretenen Arten sollten möglichst vollständig vertreten sein. Für geographische Fragestellungen und Betrachtungsmaßstäbe gelten aber diese Voraussetzungen einer bewußten Auswahl weniger. So rückt die Forderung nach der Gleichartigkeit von Aufnahmeflächen in den Hintergrund, wenn Fragen nach der Artenvielfalt in Standorten oder nach dem Artenwandel entlang von Transekten oder Höhengradienten beantwortet werden sollen. Ebenso wird die Erfassung des vollständigen Artenspektrums zur bloßen Pflichterfüllung, solange für eine geökologische Interpretation die Bestimmung etwa von Moos- und Flechtenarten den Mehraufwand nicht rechtfertigt.

Je nach Fragestellung orientiert sich die *Auswahl der Lage* von Pflanzenaufnahmen an Standortmerkmalen wie der ökologischen Komplexität oder den Ökotopgrenzen sowie nach Merkmalen der Gesellschaft wie Artenzahl, -dichte und -verteilung. Ebenso sind vor dem Aufnahmeverfahren die Variablentypen festzulegen, die bei der Artenerfassung berücksichtigt werden sollen: Deckungsgrad, Dichte, Frequenz, phänologischer Zustand, Schichtung, Biomasse und/oder Vitalitätsgrad. Unabhängig von der Fragestellung bietet die Pflanzensoziologie hinsichtlich der Aufnahmemethodik Verfahren, die auch bei geographischen Betrachtungsweisen als Standard für die Erstellung einer Datenbasis akzeptabel sind. Hierzu zählen Regeln zur Fest-

legung der Platzierung und Größe der Aufnahmefläche, zu Schätz- und Meßverfahren sowie zur Protokollierung (BEMMERLEIN-LUX et al., 1993).

Recht unterschiedliche Ergebnisse liefern die Methoden, nach welchen die Lage der Aufnahmeflächen bestimmt werden. In der traditionellen Pflanzensoziologie wird der präferentiellen *Platzierung* der Vorzug gegeben. Die Areale werden gezielt ausgewählt, indem aufgrund von Erfahrungen ein Pflanzenbestand als repräsentative, homogene Einheit erachtet wird. Vereinzelt stößt dieses Verfahren auf Kritik, wird ihm doch nachgesagt, daß die zur Platzierung getroffenen Vorüberlegungen bestehende syntaxonomische Schemata weitgehend reproduzieren helfen.

Dieses Problem der subjektiven Betrachtung traditioneller Pflanzensoziologen tritt bei Geographen weniger auf, da sie selten über jene syntaxonomische Vorbildung verfügen, die für eine intuitive Vorauswahl erforderlich wäre. So wirkt sich dieses Manko eher vorteilig aus, da die Auswahl der Aufnahmeflächen quasi-zufällig erfolgt. Eine zweifelsfrei korrekte, aber nicht immer sinnvolle Platzierung läßt sich aus Tafeln mit Zufallszahlen ableiten (BAHRENBURG et al., 1990) oder wird durch Transekte und Raster gewährleistet. Während Transekt-Aufnahmen systematisches Platzieren durch festgelegte Abstände auf Horizontal- oder Vertikalgradienten oder durch lückenlose Abfolgen sichern, bieten bei Flächenuntersuchungen Raster gleicher Distanzen eine objektive Beprobung. Jedoch zeichnen sich solche Platzierungssysteme durch Mehraufwand aus, da ein Teil der Ökotope „durch die Maschen fällt“ oder ein Areal auf Gesellschaftsgrenzen liegen kann (Abb. 22).

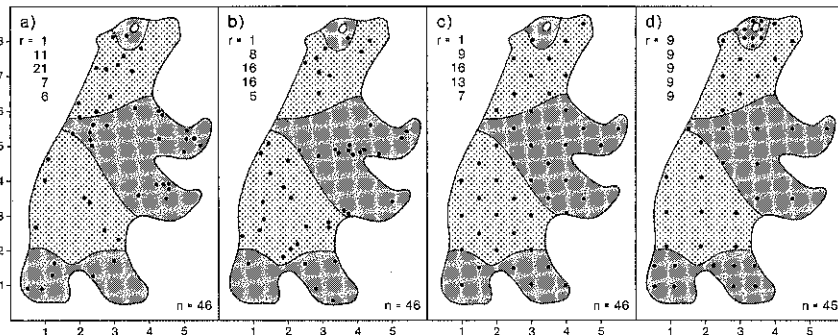


Abb. 22: Zufallsstichproben (a, b) und systematische Platzierung (c, d) in drei Standortkomplexen (Strata) auf der „kleinen Bäreninsel“. a) nicht stratifizierte Zufallsplatzierung, b) proportional zur Standortfläche stratifizierte Zufallsplatzierung, jeweils aus Zufallszahlentabellen ermittelt und an Koordinaten gekoppelt; c) nicht stratifizierte und d) stratifizierte Rasterplatzierung mit gleichen Mengen (in Anlehnung an WILDI, 1986). r = Verhältniswerte.

Ebenso zählen zur Planung der Geländearbeit Vorüberlegungen zur *Größenwahl* der Aufnahmeflächen. Sie hängt von der Bestandsstruktur ab, da ein vollständiger Artenbesatz in Wüsten- und Waldstandorten weitaus größere Areale erfordert als etwa in Wiesen- oder gar Kryptogamen-Gesellschaften. So liegen für verschiedene

Vegetationstypen Richtwerte der Minimalgrößen vor (Liste unter Abb. 23). Anspruchsvollen Projekten sollten eigene Vorarbeiten über Artenzahl-Arealkurven vorangehen, in denen die Artenzahl kumulativ gegen die Flächengröße abgetragen wird (Abb. 23). Die Größe des Minimumareals wird als 90–95%iger Anteil der „Gesamtartenzahl“ eines Standortes definiert; im Gelände finden mehrere Verfahren zur Festlegung der Flächenausmaße Verwendung (genestete Aufnahmeflächen, Abb. 22b). Für analoge Vegetationstypen ist die Beibehaltung festgelegter Arealgrößen anzustreben, um die Vergleichbarkeit bei der statistischen Analyse zu gewährleisten.

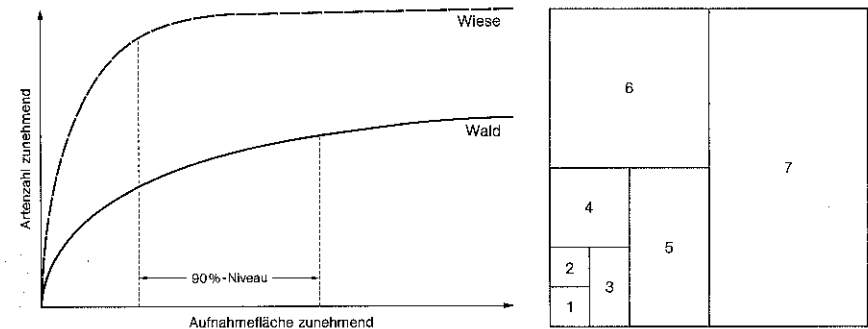


Abb. 23: a) Schema von zwei Artenzahl-Arealkurven eines Wiesen- und Waldstandorts. b) Genestete Erweiterung einer Aufnahmefläche. Minimumareale für verschiedene Vegetationstypen (n. KNAPP, 1984): trop. Regenwald = 800–40000 m; subtrop. Mischwald = 200–1000 m; temperater Laubwald, borealer Nadelwald = 100–500 m; Gebüsche = 50–250 m; nitrophile Weiden = 10–50 m; xerophyt. Grasland, Heuwiesen und Acker-Wildkrautges. = 25–100 m.

Die Artenaufnahme selbst kann im aufwendigsten Fall über genaue Prozentberechnungen erfolgen, wie sie etwa in den USA gebräuchlich sind; in diesem Fall müssen die Muster genau bemessen werden, was in dichten und vielschichtigen Beständen viel Zeit erfordert. Die Abschätzung solcher *Deckungswerte* weist dagegen erhebliche Fehler auf, die erfahrungsgemäß auf zu hohe Werte hinausläuft. So hat sich bei Pflanzensoziologen die einfachere Skalierung nach BRAUN-BLANQUET durchgesetzt (Tab. 2 und Abb. 24), die selbst unerfahrenen Bearbeitern eine Einstufung ermöglicht. Für geübtere Betrachter bieten sich feinere Einteilungen nach LONDO (1975) oder VANDER MAAREL (1979) an, die sich für statistische Betrachtungen besser eignen und bei Sukzessionsstudien Verwendung finden.

Tab. 2: Gängige Mengenskalen bei der Arealaufnahme von Arten.

nach BRAUN-BLANQUET	nach LONDO	
r = rar	.1 = <1%	5 = 45–55%
+ = <1%	.2 = 1–3%	6 = 55–65%
1 = 1–5%	.3 = 3–5%	7 = 65–75%
2 = 5–25%	1 = 5–15%	8 = 75–85%
3 = 25–50%	2 = 15–25%	9 = 85–95%
4 = 50–75%	3 = 25–35%	10 = >95%
5 = >75%	4 = 35–45%	

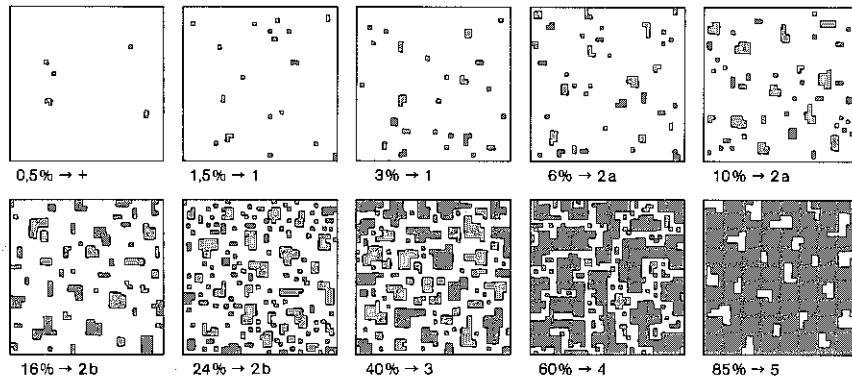


Abb. 24: Schätzskala mit Prozentangaben und mit BRAUN-BLANQUET-Zahlen zur Bestimmung von Deckungsgraden.

Die LONDO-Skala findet nur bei der Abschätzung von Deckungswerten (= Dichte, Dominanz) Verwendung, die für geoökologische Fragen zur Standortbeurteilung letztlich den wichtigeren Aspekt bieten. Die BRAUN-BLANQUET-Skala läßt sich außerdem für die Bestimmung von Mengenanteilen (= Artmächtigkeit, Abundanz) oder der Geselligkeit (= Musterbildung, Soziabilität) einsetzen. Bei Bedarf werden die Artenangaben durch Hinweise zur Schichtung (Struktur) und Vitalität ergänzt. Weiterhin erfolgen zu jeder Aufnahme Standortangaben in den *Kopfzeilen*, wobei Hinweise zu Flächengröße, Höhenlage, Exposition, Neigung und dem Ausgangsgestein üblich sind (Tab. 3).

Schließlich muß vor der Erhebung der optimale *Aufnahmezeitpunkt* bedacht werden, da die Hauptblütephase die Pflanzenbestimmung wesentlich erleichtert und therophytenreiche Gesellschaften nur zu bestimmten Jahreszeiten vollständig auftreten. Auf Standorten mit Acker-Wildkräutern bieten sich mehrere Durchgänge an; in den mediterranen Subtropen oder wechselfeuchten Tropen können Ackerstandorte sogar von zwei jahreszeitlich alternierenden Assoziationen geprägt sein (MAUGERI, 1979).

Im Vergleich zu den europäischen Aufnahmeverfahren auf festgelegten Flächen sind in den USA andere Techniken gebräuchlich. Hier sind „random quadrats“ üblicher, indem innerhalb eines subjektiv gewählten Standorts Kleinflächen nach objektiven Zufallsprozeduren genestet und die Erhebungen zu synthetischen Listen zusammengestellt werden (BARBOUR et al., 1987). Anwendung finden auch numerisch exakte „plotless sampling techniques“ entlang von Linien (KREBB, 1983).

Tab. 3: Zwei Protokollbeispiele pflanzensoziologischer Aufnahmen aus dem Val Roseg/CH (Deckungswerte n. BRAUN-BLANQUET-Skala).

		Standortangaben:	
Aufnahmenummer	112	14	
Flächengröße	20x20 m	10x10 m	
Höhenlage	2070 m	2165 m	
Exposition	nw	w	
Neigung	15°	2°	
Gestein	Gneis	Gneis	
Boden	Ranker	Rohboden	
Topographie	Hangfuß	Gletschervorfeld	
besond. Angabe	feuchter Aspekt	6 Jahre eisfrei	
<i>Strauchschicht bis 4 m:</i>			
Alnus viridis	4		
Lonicera nigra	1		
Lonicera caerulea	1		
Ribes petraeum	+		
Rubus idaeus	1		
<i>Zwergstrauchschicht bis 50 cm:</i>			
Rhododendron ferrugineum	+		
Pinus cembra (Jgw.)	r		
<i>Krautschicht:</i>			
Oxalis acetosella	2	Achillea moschata	1
Viola biflora	1	Cerastium uniflorum	+
Adenostyles tomentosa	2	Homogyne alpina	+
Cardamine resedifolia	+	Trifolium badium	+
Poa nemoralis	2	Minuartia recurva	+
Solidago alpestre	1	Saxifraga bryoides	+
Thelypteris limbosperma	+	Sempervivum arachnoideum	+
Athyrium alpestre	+		

4.3.2.3 Tabellenarbeit und Interpretation

Nach abgeschlossener Geländeerhebung lassen sich alle Aufnahmen der Gesamtstudie eines Gebietes nach strukturellen, ökologischen oder floristischen *Ähnlichkeiten* vorsortieren, um die Übersicht bei der anschließenden Tabellenarbeit zu erleichtern. So liegen dem folgenden Fallbeispiel aus dem Val Roseg glazialmorphologisch-ökologische Gesichtspunkte zugrunde, wobei nur Daten aus dem Gletschervorfeld Berücksichtigung finden.

Aus insgesamt 76 Aufnahmen wird hier eine Teiltabelle aus acht Aufnahmen herausgenommen, in der die vorläufige Spaltenfolge nach der Artenmenge in den einzelnen Aufnahmen geordnet ist (Tab. 4). Ebenso ließe sich der Deckungsgrad einer dominanten Art oder das Sukzessionsalter für die Vorabgliederung heranziehen. Die Ordnung der Arten erfolgt zunächst kumulativ nach den Feldlisten.

Tab. 4: Nach Artenzahlen vorgeordnete Rohtabelle von 8 Aufnahmen aus dem Vorfeld des Tschierva-Gletschers/Oberengadin. Aufgeführt sind Deckungsgrade in Form von BRAUN-BLANQUET-Zahlen.

Original-Aufnahmenummer	11	12	14	16	83	08	74	82
Höhenlage in dam	217	216	216	213	216	212	212	212
Exposition	w	nw	w	s	n	s	-	-
Neigung in °	14	2	6	0	0	28	3	0
eisfrei in Jahren	4	5	6	22	8	25	23	24
Artenzahl	6	6	7	11	14	18	21	23
<i>Achillea moschata</i>	+	+	1	+	+	1	1	1
<i>Achillea nana</i>	r			r	+		+	+
<i>Cerastium uniflorum</i>	+		+		+			
<i>Saxifraga bryoides</i>	r	+	+	r	+	r		
<i>Saxifraga aizoides</i>	r	+			+	r		
<i>Trifolium badium</i>	+		+	+	+	+	1	+
<i>Anthyllis alpestris</i>		r			1	r	4	1
<i>Salix serpyllifolia</i>		r				r		r
<i>Salix purpurea</i>		r				1	+	1
<i>Cardamine resedifolia</i>			+			+		
<i>Minuartia recurva</i>			+	r			+	+
<i>Sempervivum arachnoideum</i>			+		+	+	1	1
<i>Adenostyles tomentosa</i>				+			+	
<i>Agrostis rupestris</i>				+		+		
<i>Poa alpina</i>				+	1	+	1	1
<i>Poa glauca</i>				+	1	+	1	1
<i>Poa nemoralis</i>				+		1		
<i>Rumex scutatus</i>				r	+			r
<i>Agrostis schraderiana</i>					1		1	
<i>Cerastium strictum</i>					+	+	+	+
<i>Trifolium thalii</i>					+		1	1
<i>Thelypteris phegopteris</i>						r		r
<i>Erigeron alpina</i>						+		+
<i>Larix decidua</i> Jg.w.						+		r
<i>Salix helvetica</i>						+	+	1
<i>Euphrasia minima</i> agg.							1	+
<i>Festuca violacea</i>							1	+
<i>Festuca halleri</i> agg.							1	1
<i>Galium anisophyllum</i>							+	+
<i>Leontodon hispidus</i>							1	+
<i>Parnassia palustris</i>							+	+

Diese *Rohtabelle* verschafft einen ersten Überblick für die Bearbeitung einer *differenzierten Tabelle* mit visuell abgegrenzten Gruppen ähnlicher Zusammensetzung (dem qualitativen Vorgehen wird ein numerisches in 5.3 gegenübergestellt). Als Möglichkeit der Sortierung „per Hand“ gilt eine polare Gruppierung, in der zwei unähnliche Teilgruppen mit jeweils eigenem Inventar getrennt werden. Diese Abschnitte lassen sich in der Tabelle diametral entgegengesetzt anordnen, während die gemeinsamen Arten in der Mitte aufgeführt werden. Von dort aus erfolgt eine stufenförmige Angliederung an die exponierten Gruppen (Abb. 25). Bei deutlich trennbaren Teilgruppen ist aber auch eine Konzentration häufiger Arten im Kopfteil der Tabelle denkbar, von wo aus fließende Abstufungen von oben links nach unten rechts erfolgen.

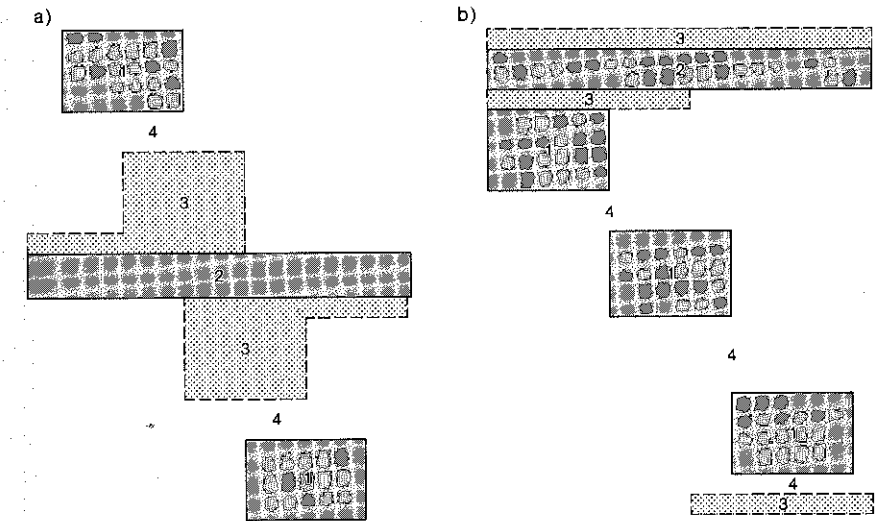


Abb. 25: Zwei Möglichkeiten mit fortlaufenden Arbeitsschritten (= Zahlen) für die Anordnung von Teilgruppen in Tabellen (visuelle Klassifikation). Durchgezogene Linien für klare, gerissene für angedeutete Teilgruppen; offene Bereiche = diffus verteilte Arten.

Tab. 5: Geordnete Folge (manuelle Transformation nach Spalten und Zeilen) der acht Aufnahmen aus Tab. 4, polare Gruppierung.

Original-Aufnahmenummer	11	12	14	83	16	74	82	83
neue lfd. Nummer	01	02	03	11	12	21	22	23
Höhenlage in dam	217	216	216	216	213	212	212	212
eisfrei in Jahren	4	5	6	8	22	23	24	25
Artenzahl	6	6	7	14	11	21	23	18
Cerastium uniflorum	+		+	+				
Saxifraga aizoides	r	+		+			r	r
Saxifraga bryoides	r	+	+	+	r			r
Cardamine resedifolia			+					+
Agrostis schraderiana				1		1		
Adenostyles tomentosa					+	+		
Agrostis rupestris					+			+
Poa nemoralis					+			1
Rumex scutatus				+	r	r	r	
Achillea nana	r			+	r	+	+	
Minuartia recurva			+	+	r	+	+	
Anthyllis alpestris		r		1		4	1	r
Trifolium badium	+		+	+	+	1	+	+
Achillea moschata	+	+	1	1	+	1	1	1
Sempervivum arachnoideum			+	+		+	1	+
Poa alpina				1	+	1	1	+
Poa glauca				1	+	1	1	+
Cerastium strictum				+		+	+	+
Salix purpurea	r					+	1	1
Salix helvetica						+	1	+
Galium anisophyllum						+	+	
Leontodon hispidus						1	+	
Festuca violacea						1	+	
Euphrasia minima agg.						1	+	
Festuca halleri agg.						1	1	
Trifolium thalii						1	1	
Parnassia palustris						+	1	
Salix serpyllifolia		r					r	r
Erigeron alpina							+	+
Thelypteris phegopteris							r	r
Larix decidua Jgw.							r	+

Anstelle der früheren mehrmaligen Tabellenumstellung nach Spalten und Zeilen per Hand läßt sich dies heute mit Textverarbeitungs- oder Tabellenkalkulationsprogrammen mit angekopelten Datenbanken bewerkstelligen.

Die *neue Gruppierung* der Artenliste in Tab. 5 führt zu einer Anordnung weg von der Artenzahl hin zur Sukzession. Jedoch ergibt sich in diesem Fall das Muster nicht zwangsläufig, son-

dern kann von den Präferenzen des Bearbeiters gesteuert werden. Dies trifft im vorliegenden Fall zu, indem die wenigen typischen Arten des Initialstadiums oben links herausgestellt sind. Ob allerdings Saxifraga bryoides dazu zählt, bleibt fraglich, solange keine weiteren Geländeaufnahmen oder Listenvergleiche zur Klärung beitragen; eine synthetische Tabelle wird diesen ersten Ansatz widerlegen (Tab. 6).

So reicht die geringe Aufnahmezahl in der differenzierenden Tab. 5 für eine klare Gruppierung keineswegs aus. Erst eine zusammenfassende Übersicht mit den Endergebnissen zahlreicher Teiltabellen schafft ein besseres Bild. Hierbei gibt es nun zwei Darstellungsmöglichkeiten, nämlich vollständige Tabellen im Großformat (durchweg nur als Beilage lieferbar) oder synthetische Tabellen. Während im ersten Fall syntaxonomische Ableitungen weitgehend dem pflanzensoziologischen Selbstverständnis dienen, mag selbst die wesentlich straffere Übersicht des zweiten Falls (Tab. 6) bei Geographen bereits an Zumutung grenzen ...

Als Arbeitsschritt für die Zusammenlegung von Teiltabellen in eine synthetische Form gilt im vorliegenden Fall die Berechnung der *Stetigkeit*. Dabei wird der Artenbesatz nach der prozentualen Häufigkeit der Anwesenheit bewertet. Wenn also eine Art in 12 von 25 Aufnahmen vorkommt, ist sie zu 48% vertreten und erhält nach dem folgenden Schlüssel in römischen Zahlen den Stetigkeitswert „III“:

Stetigkeit in %	Klasse	Stetigkeit in %	Klasse
1–20%	I		
21–40%	II	61–80%	IV
41–60%	III	81–100%	V

In der *synthetischen Endtabelle* werden die Stetigkeitswerte der aus je 12 bis 32 Listen zusammengestellten vier Sukzessionsstadien getrennt aufgeführt (Tab. 6). Entsprechendes gilt für die mittleren Deckungsgrade der Arten und für die *Aggregationswerte*. Letztere leiten sich aus der Kombination von Stetigkeit und Deckungsgraden ab (Abb. 26). Dieses Verfahren, das HARD (1982) für die Beurteilung der Konstanz und Dichte in städtischen Ruderalflächen vorlegt, erleichtert auch hier die Ermittlung des geökologischen Stellenwertes der einzelnen Arten. Die Tabelle wird durch Artenmerkmale ergänzt, die weitere statistische Angaben zur Erklärung dynamischer Prozesse erlauben. So wird auf die hier beigefügten Parameter Lebensform, Ausbreitungstyp und Herkunft in anderen Kapiteln zurückgegriffen (4.1, 5.4 und 7.2.1).

nächste Doppelseite

Tab. 6: Synthetische Tabelle aus 76 Aufnahmen im Vorfeld des Tschierva-Gletschers im Rostetal. Stetigkeit (Stet), mittlerer Deckungsgrad (Deck), Aggregationswert (Agg), Lebensform (Leh), Ausbreitungstyp (Aus) und Herkunft (Her) für vier verschiedene Sukzessionsstadien. Die Tabelle liegt den Abb. 17, 31, 33, 34 und auch 55 zugrunde.

Phase: A = 1–10 (n = 12), B = 11–40 (n = 14), C = 41–90 (n = 32), D = >90 Jahre eisfrei (n = 18).

Stetigkeit: I = in <20%, II = in 21–40%, III = in 41–60%, IV = 61–80%, V = in >80% der Fälle vertreten.

Mittlerer Deckungsgrad in % (umgerechnet aus LONDO-Werten), für alle Flächen der jeweiligen Phase zusammengenommen.

Aggregationswert: 1 bis 4, siehe Abb. 26.

Lebensform: T = Therophyt, G = Geophyt, H = Hemikryptophyt, C = Chamaephyt, NaP = Nanophanerophyt, MiP = Mikrophanerophyt, MeP = Mesophanerophyt.

Herkunft: sn = subnival, a = alpin, sa = suhalpin, m = montan, sm = submontan

Ausbreitungstyp: ane = anemochor, bal = ballochor, bol = boleochor, cha = chamaechor, dys = dysochor, end = endochor, epi = epichor, hyd = hydrochor, viv = vivipar

Art	Stetigkeit				Deckungsgrad				Aggregat				Leb	Her	Aus
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D			
Saxifraga aizoides	IV	II	I	-	.3	.1	.1	-	2	2	1	-	Ch	a	hyd
Achillea nana	III	III	I	-	.1	.1	.1	-	2	2	1	-	H	sn	hyd
Alchemilla xanthochlora	II	I	I	-	.1	.1	.1	-	2	1	1	-	H	m	ane
Rumex scutatus	II	I	I	I	.2	.1	.1	.1	2	1	1	1	H	m	ane
Geum reptans	I	I	I	-	.1	.1	.1	-	1	1	1	-	H	snh	hyd
Euphrasia rostkoviana	I	I	I	-	.1	.1	.1	-	1	1	1	-	T	m	bol
Adenostyles tomentosa	I	III	I	-	.1	.1	.1	-	1	2	1	-	H	a	ane
Epilobium angustifolium	-	II	I	-	-	.1	.1	-	-	2	1	-	H	m	ane
Chrysanthemum alpinum	-	II	I	I	-	.1	.1	.1	-	2	1	1	H	a	ane
Doronicum clusii	-	II	II	I	-	.1	.1	.1	-	2	2	1	H	a	ane
Salix serpyllifolia	I	II	II	II	.1	.1	.1	.1	1	2	2	2	Ch	sn	ane
Poa nemoralis	II	III	III	III	.5	.4	.3	.3	2	2	2	2	H	m	ane
Sempervivum arachnoideum	IV	IV	IV	IV	.2	.3	.3	.3	2	2	2	2	Ch	a	cha
Trifolium thalii	II	III	II	II	.1	.3	.3	.5	2	2	2	2	H	a	ane
Anthyllis alpestris	III	IV	IV	III	.3	3.0	.4	.1	2	3	2	2	H	a	end
Saxifraga bryoides	V	V	V	IV	.2	.4	.5	.4	3	3	3	2	Ch	sn	cha
Achillea moschata	V	V	V	V	.6	.8	.7	.7	3	3	3	3	H	a	bol
Trifolium badium	V	V	V	V	.3	.5	.9	.2	3	3	3	3	H	a	ane
Erigeron alpinus	-	III	III	III	-	.2	.2	.2	-	2	2	2	H	a	ane
Festuca varia	-	II	II	II	-	.1	.1	.1	-	2	2	2	H	a	ane
Luzula spicata	-	I	I	I	-	.1	.1	.1	-	1	1	1	H	a	bol
Deschampsia caespitosa	-	I	I	I	-	.1	.1	.1	-	1	1	1	H	m	ane
Salix herbacea	-	I	I	I	-	.1	.1	.1	-	1	1	1	Ch	a	ane
Salix hastata	-	I	I	I	-	.1	.1	.1	-	1	1	1	NaP	sa	ane
Salix glaucosericea	-	I	II	I	-	.1	.1	.1	-	1	2	1	NaP	sa	ane
Deschampsia flexuosa	-	-	II	I	-	-	.1	.5	-	2	1	H	m	ane	
Festuca violacea	-	II	III	II	-	.2	.2	.2	-	2	2	2	H	a	ane
Dryopteris filix-mas	-	II	IV	II	-	.1	.1	.1	-	2	2	2	H	m	hyd
Salix helvetica	-	III	V	III	-	.3	2.5	.3	-	2	4	2	NaP	sa	ane
Salix foetida	-	II	IV	II	-	.1	1.0	.2	-	2	3	2	NaP	sa	ane
Trifolium pallescens	II	III	V	IV	2.0	.4	.4	.2	2	2	3	2	H	a	ane
Euphrasia minima	II	III	V	IV	.1	.2	.5	.3	2	2	3	2	T	a	bol
Poa glauca	II	IV	V	IV	.3	.5	.6	.3	2	2	3	2	H	a	epi
Agrostis schraderiana	II	III	V	II	.2	.4	.5	.6	2	2	3	2	H	sa	ane
Campanula cochlearifolia	I	IV	V	IV	.1	.3	.8	.2	1	2	3	2	H	sa	bol
Sempervivum montanum	I	III	V	IV	.1	.2	.4	.3	1	2	3	2	Ch	sa	bol
Leontodon hispidus	I	III	IV	II	.1	.3	.3	.1	1	2	2	2	H	m	ane
Salix appendiculata	I	III	IV	II	.1	.4	.5	.1	1	2	2	2	NaP	sa	ane
Agrostis rupestris	I	III	III	IV	.1	.2	.3	.4	1	2	2	2	H	a	ane
Cerastium strictum	I	III	III	IV	.1	.1	.1	.2	1	2	2	2	Ch	sa	bol

Fortsetzung Tabelle 6

Art	Stetigkeit				Deckungsgrad				Aggregat				Leb	Her	Aus
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D			
Phleum alpinum	I	I	II	III	.1	.1	.2	.2	1	1	2	2	H	a	ane
Cardamine resedifolia	I	I	III	III	.1	.1	.1	.2	1	1	2	2	H	a	bal
Galium anisophyllum	I	II	II	IV	.1	.2	.2	.3	1	2	2	2	Ch	a	epi
Saxifraga paniculata	I	II	IV	V	.1	.1	.2	.3	1	2	3	3	Ch	sa	cha
Epilobium fleischeri	III	III	V	V	.1	.2	.7	.4	1	2	3	3	Ch	sa	hyd
Poa alpina	II	IV	V	V	.2	.3	.7	.7	2	2	3	3	H	a	ane
Myosotis alpestris	I	I	I	III	.1	.1	.1	.2	1	1	1	2	H	a	bol
Campanula scheuchzeri	I	I	I	II	.1	.3	.1	.1	1	1	1	2	H	a	bol
Juncus trifidus	-	II	III	III	-	.2	.3	.3	-	2	2	2	H	a	ane
Veronica fruticans	-	II	III	IV	-	.3	.3	.2	-	2	2	2	Ch	a	bol
Hieracium pilosella	-	I	II	II	-	.1	.2	.2	-	1	2	2	H	m	ane
Cirsium spinosissimum	-	I	II	II	-	.1	.2	.4	-	1	2	2	H	sa	ane
Solidago alpestris	-	I	III	III	-	.1	.1	.2	-	1	2	2	H	sa	ane
Senecio doronicum	-	I	II	III	-	.1	.1	.2	-	1	2	2	H	a	ane
Salix purpurea	-	I	II	II	-	.1	.1	.3	-	1	2	2	MiP	m	ane
Thelypteris phegopteris	-	I	II	IV	-	.1	.1	.1	-	1	2	2	G	sa	hyd
Senecio carniolicus	-	I	I	II	-	.1	.1	.1	-	1	1	2	H	a	ane
Luzula alpino-pilosa	-	I	I	II	-	.1	.1	.1	-	1	1	2	H	a	end
Salix retusa	-	I	I	II	-	.1	.1	.1	-	1	1	2	Ch	a	ane
Festuca halleri	-	I	I	II	-	.1	.1	.2	-	1	1	2	H	sa	hyd
Alnus viridis	-	I	I	II	-	.1	.1	.2	-	1	1	2	MiP	sa	ane
Trifolium nivale	-	I	I	III	-	.1	.1	.3	-	1	1	2	H	sa	ane
Thymus polytrichus	-	I	I	IV	-	.1	.1	.5	-	1	1	2	Ch	m	ane
Helianthemum grandiflorum	-	I	II	IV	-	.1	.1	.4	-	1	2	2	Ch	a	end
Rhododendron ferrugineum	-	I	III	IV	-	.1	.1	.5	-	1	2	2	NaP	sa	bol
Juniperus nana	-	I	IV	V	-	.1	.2	2.9	-	1	2	4	NaP	a	end
Parnassia palustris	-	-	I	I	-	-	.1	.1	-	-	1	1	H	sa	ane
Carex sempervirens	-	-	I	I	-	-	.1	.1	-	-	1	1	H	a	epi
Antennaria dioica	-	-	II	II	-	-	.1	.2	-	-	2	2	H	m	ane
Lonicera coerulea	-	-	II	III	-	-	.1	.2	-	-	2	2	NaP	sa	end
Leontodon helveticus	-	-	II	IV	-	-	.2	.3	-	-	2	2	H	a	ane
Botrychium lunaria	-	-	I	II	-	-	.1	.1	-	-	1	2	G	m	hyd
Taraxacum officinale	-	-	I	II	-	-	.1	.1	-	-	1	2	H	m	ane
Biscutella laevigata	-	-	I	II	-	-	.1	.1	-	-	1	2	H	a	hyd
Hieracium villosa	-	-	I	II	-	-	.1	.1	-	-	1	2	H	a	ane
Aster alpinus	-	-	I	II	-	-	.1	.1	-	-	1	2	H	a	ane
Thesium alpinum	-	-	I	II	-	-	.1	.1	-	-	1	2	H	sa	end
Erigeron uniflorus	-	-	I	II	-	-	.1	.1	-	-	1	2	H	a	ane
Anthoxanthum odoratum	-	-	I	II	-	-	.1	.1	-	-	1	2	H	m	ane
Polygonum viviparum	-	-	I	II	-	-	.1	.1	-	-	1	2	H	a	viv
Alchemilla vulgaris	-	-	I	III	-	-	.1	.2	-	-	1	2	H	m	ane
Cerastium uniflorum	-	-	I	III	-	-	.1	.2	-	-	1	2	Ch	a	bol
Potentilla aurea	-	-	I	III	-	-	.1	.4	-	-	1	2	H	a	bol
Gentiana nivalis	-	-	I	IV	-	-	.1	.2	-	-	1	2	T	a	bol
Larix decidua	-	-	I	III	-	-	.1	2.5	-	-	1	2	MeP	sa	dys
Pinus cembra	-	-	I	IV	-	-	.1	1.0	-	-	1	3	MeP	sa	dys

Die synthetische Tab. 6 umreißt nun die Endauswertung der vegetationskundlichen Sukzessionsanalyse für das Vorfeld des Tschiervagletschers, so daß noch ein Wort zur Dynamik des Arteninventars angebracht ist. Es wird deutlich, daß in dem umfangreichen Datensatz nur wenige Arten eine Dominanz in der Initialphase der Pflanzenbesiedlung zeigen. Sie werden später von anderen verdrängt (z. B. *Saxifraga aizoides* und *Achillea nana*), während der größere Teil überdauert (z. B. *Trifolium badium* und *Achillea moschata*). Sträucher oder Bäume treten erst nach mehr als 90 Jahren stärker auf (*Wacholder*, *Arve*, *Lärche*) und lösen eine zwischenzeitlich erkennbare Phase mit Strauchweiden ab (v. a. *Salix helvetica* und *S. foetida*).

Alle genannten Arten zeichnen sich dennoch durch geringe mittlere Deckungsgrade aus, die kaum Einblick in die Bestandsstruktur gewähren. Vielmehr verschleiern die niedrigen Mittelwerte die Tatsache, daß hohe Dichtewerte neben ganz geringen auftreten, was durch numerische Klassifikationsanalysen noch aufgeheilt wird (5.3) und auf ganz unterschiedliche Sukzessionsgänge hindeutet (7.2.1). Möglichkeiten einer weiteren Analyse ergeben sich auch aus den Lebensformenindizes; sie erlauben die Erstellung von Formenspektren auf pflanzensoziologischer Grundlage (Symmorphologie).

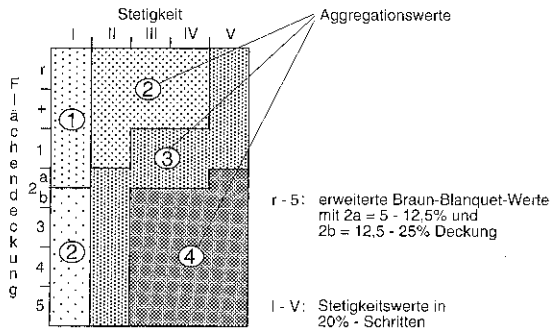


Abb. 26: Graphik zur Bestimmung der Aggregationswerte aus Stetigkeiten und Deckungsgraden (n. HARD, 1982).

4.3.2.4 Benennungs- und Zuordnungsverfahren

Zeitgleich zur „Zürich-Montpellier-Schule“ entwickelte die „Uppsala-Schule“ unter DU RIETZ (1921) Verfahren, in denen in der Beschreibung von „Soziationen“ der Dominanz konstanter Arten und der Physiognomie der Wuchsformen ein größerer Stellenwert zukam. Trotz dieser für geoökologische Zwecke letztlich angebrachteren Betrachtungsweise wurde der rein floristisch arbeitenden Pflanzensoziologie der Vorzug gegeben. Letztere hat sich selbst in Skandinavien längst durchgesetzt und gewinnt auch in England allmählich an Bedeutung (4.4). So müssen nicht-botanische Disziplinen notgedrungen ebenfalls mit der synsystematischen Nomenklatur vertraut sein, um Begriffe und das hierarchische System der Syntaxa überhaupt nachvollziehen zu können. Nachdem die Regeln jahrzehntelang nicht eindeutig festgelegt waren, gaben BARKMAN et al. (z. B. 1986) einen international anerkannten „Code der pflanzensoziologischen Nomenklatur“ heraus.

Hieraus leiten sich u. a. die hierarchisch gegliederten Stufen des Systems mit der As-

soziation als Grundrangstufe und den übergeordneten des *Verbandes*, der *Ordnung* und der *Klasse* ab, die durch verschiedene Endsilben gekennzeichnet werden:

Klasse:	-etea
Ordnung:	-etalia
Verband:	-ion
Assoziation:	-etum
Subassoziation:	-etosum

Subassoziationen gelten als Nebenrangstufe (ferner Unterverbände, -ordnungen und -klassen). Noch feinere Untergliederungen in geographische Rassen oder Höhenformen, Varianten und Fazies tragen keine gesonderten Endungen. Bei den Hauptrangstufen ist in pflanzensoziologischen Arbeiten die Beifügung von Namenskürzeln mit Jahresangabe der Erstbeschreibung üblich (z. B. *Androsacion alpinae Br.-Bl. 1926*).

Die Zuweisung der Arten in Syntaxa ist für Mitteleuropa recht einfach, lassen sich doch die Kennarten aus Basiswerken ableiten (OBERDORFER, 1994; weiterführend bzw. zur Kontrolle POTT, 1992, und RUNGE, 1990). Die synsystematische Zuordnung in anderen Regionen wird dagegen durch das breite Angebot spezieller Aufsätze in z. T. wenig bekannten Fachzeitschriften erschwert. Erst ein in Arbeit befindlicher „Prodomus Europaeus ...“ könnte hier für Abhilfe sorgen.

Die synsystematische Zuordnung in die verschiedenen Rangstufen erfolgt über *Charakter- und Differentialarten*, so daß die in Tab. 5 angeführten Arteninventare des Rosegtals folgenden Syntaxa angehören:

1. Beispiel (Nummer 03 in Tab. 5): Initialstadium einer natürlichen Sukzession im Vorfeld des Tschiervagletschers, fragmentarische Gesellschaft. Artenuzuweisung n. OBERDORFER (1994):

<i>Cerastium uniflorum</i>	KC <i>Thlaspietea rotundifolii</i>
<i>Cardamine resedifolia</i>	VC <i>Androsacion alpinae</i>
<i>Achillea moschata</i>	VC <i>Androsacion alpinae</i>
<i>Saxifraga bryoides</i>	VC <i>Androsacion alpinae</i>
<i>Trifolium badium</i>	VC <i>Poion alpinae</i>
<i>Minuartia recurva</i>	VC <i>Caricion curvulae</i>
<i>Sempervivum arachnoideum</i>	AC <i>Sclerantho-Sempervivum arachnoidea</i>

Synsystematische Zuordnung dieser Gesellschaft (n. POTT, 1995):

Klasse	<i>Thlaspietea rotundifolii</i>	Kl. Charakterarten: 1
Ordnung	<i>Androsacetalia alpinae</i>	Ord. Charakterarten: -
Verband	<i>Androsacion alpinae</i>	Verb. Charakterarten: 3
Assoziation	-	Ass. Charakterarten: -

außerdem: Charakter- und Differentialarten aus 3 anderen Syntaxa, keine Begleitarten.

2. Beispiel (Nummer 112 in Tab. 3): Feuchte- und schneeliebender Grünerlenbestand am westexponierten Hangfuß im Val Roseg, typische Gesellschaft. Artenuzuweisung:

<i>Athyrium alpestre</i>	KC <i>Betulo-Adenostyletea</i>
<i>Ribes petraeum</i>	KC <i>Betulo-Adenostyletea</i>
<i>Viola biflora</i>	KC <i>Betulo-Adenostyletea</i>
<i>Adenostyles tomentosa</i>	OC <i>Adenostyletalia</i>
<i>Homogyne alpina</i>	VC <i>Homogyne-Piceetum</i>
<i>Lonicera caerulea</i>	VC <i>Rhododendro ferruginei-Vaccinietum</i>
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	VC <i>Rhododendro ferruginei-Vaccinietum</i>

Pinus cembra (Jgw)	AC Vaccinio-Pinetum cembrae
Alnus viridis	AC Alnetum viridis
Lonicera nigra	B
Oxalis acetosella	B
Poa nemoralis	B (KC Quercu-Fagetea)
Rubus idaeus	B
Solidago alpestris	B (VC Nardion strictae)
Thelypteris limbosperma	B

Synsystematische Zuordnung dieser Gesellschaft:

Klasse	Betulo-Adenostyletea	Kl. Charakterarten: 3
Ordnung	Adenostyletalia	Ord. Charakterarten: 1
Verband	Adenostyliion alliariae	Verb. Charakterarten: –
Assoziation	Alnetum viridis	Ass. Charakterarten: 1

außerdem: Charakter- und Differentialarten aus 4 anderen Syntaxa, 6 Begleitarten (= B).

Die beiden Beispiele einer unklaren und klaren Gesellschaft werden bewußt vorgestellt. So läßt sich das Grünerlengbüsch (Alnetum viridis) gut zuordnen, da immerhin fünf Charakterarten vertreten sind. Die junge Pioniergesellschaft im Gletschervorfeld hingegen läßt sich nur vage einem Syntaxon eingliedern. Zwar zeigen drei Arten eine Verwandtschaft mit dem Verband der Alpenmannsschild-Polsterfluren auf Silikatschutt (Androsacion alpinae), andere deuten jedoch schon den Übergang aus diesem Pionierstadium zu folgenden Sukzessionsstufen an. In diesem Fall liegt also noch eine Zusammensetzung vor, die von den zunächst eher zufälligen Verbreitungskräften Wasser, Schnee und Wind gesteuert werden: der Impuls erfolgt zunächst von höher gelegenen Standorten aus, bevor Arten aus tiefer gelegenen hinaufgreifen (4.1).

Diese fragmentarische, untypische Gesellschaft zeigt aber auch die Probleme im etablierten pflanzensoziologischen System auf, sobald man es mit hochdynamischen Gemeinschaften zu tun hat, etwa Sukzessionen oder anthropogen überformten Phytozönosen. Wenn also Kennarten auf der unteren Rangstufe der Assoziation fehlen, ist eine synsystematische Zuordnung kaum noch induktiv abzuleiten. In solchen Fällen schlagen KOPECKY & HEJNY (z. B. 1990) eine deduktive Vorgehensweise vor, indem eine Gemeinschaft ohne Assoziationsrang direkt der Klasse, Ordnung oder dem Verband angeschlossen wird, im vorliegenden Fall also dem Androsacion alpinae. In diesem Beispiel der Dominanz von drei Verbands-Kennarten spricht man von *Basalgesellschaften*. Tritt eine andere gesellschaftsfremde Art bestandsprägend hinzu, etwa ein Begleiter oder eine Kennart aus einem nächsten Sukzessionsstadium (z. B. die Schweizer Strauchweide *Salix helvetica*), so spricht man von einer *Derivatgesellschaft*. Konkret geht dann aus der Basalgesellschaft des Androsacion alpinae nach der vorgegebenen Schreibweise die „*Salix helvetica*-[Androsacion alpinae]-Derivatgesellschaft“ hervor.

Die induktive Methode bei klarer (typischer) und die deduktive bei unklarer (untypischer) Assoziationszugehörigkeit erklärt sich in den beiden Beispielen durch Unterschiede in der Trennschärfe bei der hierarchischen Zuweisung. Dennoch wird in Deutschland das Verfahren zur Ermittlung von Basal- und Derivatgesellschaft nur zögernd akzeptiert; jedoch gebietet sie einer uferlosen Ausweitung des Klassifikationssystems Einhalt und trägt dazu bei, die synsystematische Gliederung übersichtlich zu halten.

4.4 Pflanzensoziologie versus „Community Ecology“

Die Pflanzensoziologie nach BRAUN-BLANQUET bildet in Festland-Europa zwar eine stark verankerte Disziplin der Vegetationskunde, jedoch keineswegs die einzige Verfahrensweise zur Ermittlung von Pflanzengesellschaften. So findet in den USA und Commonwealth-Ländern die gängige „community ecology“ größere Akzeptanz.

In diesem System klassifizierte F. E. CLEMENTS in den 20er Jahren erstmals die nordamerikanische Vegetation auf Grundlage von ein oder zwei dominanten Arten jeder Einheit. Da dies zu einer Überbewertung von Kronenarten führte, modifizierte DAUBENMIRE (1952) das Prinzip, indem er zwei Arten pro Gemeinschaft anführt: die jeweils prägende Kronen- und Unterwuchsart. Den durch einen Bindestrich getrennten Arten folgt die Bezeichnung der Formation, wie aus der Nomenklatur in Abb. 43 hervorgeht. Zur Ermittlung der Dominanzstruktur auf einer Probestfläche lassen sich Maße der relativen Kronenbedeckung, Dichte, Grundbedeckung, Biomassen oder Summen dieser Werte heranziehen. Mittlerweile liegt ein Klassenschema des USDA Forest Service auf Dominanz-Basis vor, das ebenfalls eine standardisierte Benennung zur Identifizierung der Bestände vorgibt (z. B. PAYSEN et al., 1982).

Eine hierarchisch gegliederte Variante des Gemeinschaftssystems für die „natürlichen Ökosysteme der Welt“ liegt von BROWN et al. (1979) vor. Hier reicht die Gliederung der *biotic communities* von Florenreichen als oberste über Formationen als mittlere bis hinunter zur unteren Einheit der Assoziationen, die sich wiederum an das USDA-Konzept angliedern. – Beide Systeme sind einfacher aufgebaut als die Pflanzensoziologie der Zürich-Montpellier-Schule und damit leichter nachvollziehbar. Auch lassen sich Gemeinschaften tropischer Regionen ohne extremen Aufwandaufwand in dieses System einfügen, das einen größeren Wert auf physiognomische Aspekte legt als die syntaxonomisch orientierte Pflanzensoziologie.

Diese findet in der anglophonen Welt wenig Akzeptanz, wobei ein Argument aus englischer Sicht ausgewählt ist: In einer Buchbesprechung zum ersten Band von RODWELL's „British plant communities“ (1991) meldet der Rezensor HODGSON (1992) schon mit der Überschrift „canned communities – a new era in ...“ der positiven Kritik zur Materialbearbeitung zum Trotz Zweifel an der Verfahrensweise an. So vermerkt er zunächst: „Pflanzensoziologie kann wertvolle Einblicke bieten, wie Vegetation funktioniert, und tut es auch in vielen Fällen. Jedoch ist ihr Prinzip im wesentlichen taxonomischer Art ... Dies ist wahrscheinlich der Grund, daß ihr Einfluß in der britischen Ökologie, die sich mehr mit Mechanismen beschäftigt, relativ unbedeutend ist.“ Und später kommt er auch auf ein Grundübel der Pflanzensoziologie zu sprechen, indem er die Vorgehensweise moniert, daß „... auf eher ursprüngliche und lang-etablierte Vegetationstypen acht gegeben wird“, kurzfristige Entwicklungsphasen aber vorsätzlich ausgeklammert bleiben. Als weiteren Kritikpunkt vermerkt HODGSON in seiner Rezension, daß „... es gut zu wissen wäre, warum seltene Arten als Charakteristika für einzelne Gesellschaften erachtet werden, wenn sie oftmals gar nicht in den Listen erscheinen“. Natürlich liegt auch zu dieser in Mitteleuropa verbreiteten Handhabung erklärendes Schrifttum vor – dennoch zeugt die Vorgehensweise von Realitätsverlust.

Einige der Nachteile, die PAFFEN (1951) aus geographischer Sicht herausgestellt hat, versuchen Pflanzensoziologen selbst zu beheben. So setzt der Code von BARKMAN et al. (1986) z. B. den inflationären Tendenzen bei der Kreation neuer Gesellschaften strengere Maßgaben entgegen.

Jedoch erfolgen weiterhin Manipulationen, in denen sukzessive Übergänge mit zahlreichen „Mischbeständen“ als dynamische Komplexe in pseudostatistische „Einheiten“ eingezwängt werden. Und nur zögernd erfolgt die Benennung entsprechender Gemeinschaften auf anderen als den gebräuchlichen Wegen (4.3.2.4) bzw. wird akzeptiert, daß es in solchen Fällen gar keine klar definierbare Gesellschaften gibt. Und auch bei naturnahen Beständen wird zumeist verkannt, daß Assoziationen lediglich als Fixpunkte in den fließenden Übergängen räumzeitlicher Veränderungen von Vegetationskomplexen zu verstehen sind (7.2.2). Einzelne Kritikpunkte beziehen sich also auf Regeln, die sich aus organisationstechnischen Gründen von den natürlichen Vorgaben entfernen, indem nach KREB (1983, S. 15) „formale Gesichtspunkte zu Ungunsten ökologischer Zusammenhänge“ an Bedeutung gewinnen.

Namen für Gesellschaften hätten auch Klassifikationssysteme nach dem Muster der „community ecology“ geliefert, die sich aber trotz der ähnlichen Methode der „Uppsala-Schule“ hierzulande nicht etablieren konnte (4.3.2.4; das Verfahren erfreut sich in Skandinavien immer noch einer gewissen Beliebtheit). Auch die in den GUS-Ländern übliche kombinierte Benennung nach Dominanten und Formationen in einem von Groß- zu Kleinräumen gegliederten System hätte eine praktikable Alternative geboten. Für Geographen wären diese Methoden bei der Kartierung großer Räume sicher hilfreich gewesen. Auch fachfremde Anwender hätten floristisch-ökologischen oder floristisch-physiognomischen Benennungen gegenüber den abstrakteren Ableitungen aus syntaxonomischen Bezeichnungen aus Verständlichkeitsgründen sicherlich den Vorzug gegeben. Längst ist aber in Mittel- und Südeuropa die Chance der Förderung eines weniger autoritären „community system“ vertan, hat sich doch seit R. TÜXEN in den 50er Jahren der enge (und strenge) Blick der Pflanzensoziologen durchgesetzt.

5 Statistische Analysen und Auswertungsverfahren

Längst bietet die moderne Statistik die Basis für die Bestätigung oder Widerlegung wissenschaftlicher Hypothesen. Allerdings dürfen entsprechende Analysen nicht unvoreingenommen verwendet werden. So zeigt eine „Scheinkorrelation“ in einer Glosse bei HARD (1990a) einen empirischen Zusammenhang zwischen Storchendichte und Geburtenrate auf. Tatsächlich steckt hinter beiden Merkmalen aber eine gleichsinnige Steuerung etwa durch den „Urbanisierungsgrad“ oder den „kulturellen Entwicklungsstand“ einer Region: die Korrelation paßt, der Bezug nicht. Im Gegensinne lassen sich einer statistisch unhaltbaren Korrelation bei einer heterogenen Flächenstichprobe dennoch empirische Verbindungen abgewinnen (s. Kommentar zu Abb. 28b). Demnach entbinden die rechnerischen Ergebnisse nicht von kritischen Interpretationen, da statistische Verfahren nur Hinweise erbringen, aber noch keine Beweise.

Heute liegt einer der Schwerpunkte der biologischen Statistik auf *Stichprobenerhebungen*, die für umfassende und präzise Schätzungen effizienter sind als aufwendige Totalerfassungen. So gilt es, schon im Vorfeld von Untersuchungen die Schritte der analytischen Vorgehensweise optimal vorzubereiten. Vorgehen liefert hierzu ein Zehn-Punkte-Programm bei GREEN (1979), aus dem sich drei wichtige Maßgaben für die Planung von Felderhebungen ableiten:

- *Reproduzierbarkeit*: Verwendung von Erfassungsmethoden, die eine Übertragbarkeit der Ergebnisse sichern (Beurteilung der Signifikanz der Anzahl und Verteilung der Daten zur Gewährleistung eines Vergleichs).
- Daraus folgt *Formalisierung*: Festlegung bestimmter Variablen (Ortswahl, Arealgröße, Zeitabstände etc.)
- und *konsequente Ausführung*: Zwang zur Einhaltung einer sorgfältigen Recherche („unerwünschte“ Abweichungen von einer Hypothese dürfen nicht zur Abwandlung der Erfassungsmethode führen, damit die Homogenität des Datenmaterials erhalten bleibt).

Aus der Fülle an statistischen Methoden werden hier nur wenige vorgestellt, die gebräuchliche Anwendungsverfahren in der Pflanzengeographie demonstrieren. Die univariaten Berechnungen konzentrieren sich auf die Ermittlung der Diversität und Verteilung in der Vegetation (5.1), die bivariaten stellen Methoden zu Gradientenanalysen vor (5.2). Als Beispiele für multivariate Verfahren dienen die numerische Klassifikation mittels Ähnlichkeitsanalysen (5.3) sowie eine kanonische Methode zur Ermittlung entscheidender Umweltfaktoren (5.4). Die Demonstration von Formeln beschränkt sich auf Algorithmen, die innerhalb der Geographie unüblich sind; ansonsten wird auf BAHRENBERG et al. (1990, 1992) verwiesen.

5.1 Diversität und Gleichverteilung

Energie tendiert zur gleichmäßigen Verteilung (Dissipation); Moleküle streben daher bei freien Entfaltungsmöglichkeiten eine völlige „Unordnung“ bzw. maximale Vermischung an (Entropie). Die Übertragung dieses Gesetzes aus der Wärmelehre auf dynamische Aspekte der Vegetationsentwicklung bedeutet eine Tendenz zur gleichmäßigen Artenvermischung bzw. -verteilung. Faktisch stehen diesem Bestreben zwar Standortunterschiede als ordnende Hin-

dernisse entgegen; jedoch sollte eine ungestörte Vegetation nach den Modellvorstellungen einen „homogenen Bestand“ bilden, was einer gleichmäßigen Verteilung entspricht.

Trifft dieser Zustand nicht zu, so muß die Ursache für die Abweichung von der Norm bei den ökologischen Parametern gesucht werden – physiologische, verbreitungs- und konkurrenzbedingte Faktoren begriffen. Dabei bestehen grundsätzlich zwei Wege der statistischen Analyse, nämlich der Vergleich mehrerer Stichproben sowie die Untersuchung von Verteilungsformen innerhalb einer Stichprobe. Für ersteren liegen zahlreiche Verfahren vor, etwa die Berechnung von Mittel- und Variationswerten oder Häufigkeitsverteilungen.

Werden solche herkömmlichen Verfahren in diesem Buch ohne weitere Erläuterung verwendet, so ist die Ermittlung von Werten zur *Diversität* (oder Heterogenität) und zum *Gleichverteilungsgrad* weniger geläufig. Der Sinn derartiger Berechnungen liegt in der numerischen Beschreibung der Populationsstruktur und der Vielfalt in Beständen. Im Rahmen der Vielfältigkeitsproblematik scheint aber die Vorstellung gebräuchlicher Synonyme angebracht, die häufiger Verwendung finden (n. HAEUPLER, 1982):

		Pole der	
diskreten Elemente		Differenzierungsgrade	
wenige	vielen	schwach	stark
Seltenheit	Überfluß	Uniformität	Komplexität
Dürftigkeit	Üppigkeit	Gleichförmigkeit	Vielfältigkeit
Mangel	Fülle	Monotonie	Variabilität
Knappheit	Häufigkeit	Homogenität	Heterogenität
	<i>und statistisch:</i>	Unordnung	Ordnung
		Entropie	Ordinaranz

Im landläufigen Sinne wird mit (Bio-)Diversität die Mannigfaltigkeit eines Gebietes bezeichnet. Dabei spricht man von der *α-Diversität* („within-habitat diversity“ n. WHITTAKER, 1970), die z.B. die Artenzahl oder Anzahl an Lebensformen pro Standort berücksichtigt. Ebenfalls hierher gehört der für die Tropen entwickelte Diversitätskoeffizient (Dk) nach VARESCI (1980), der von ihm als einfaches Produkt aus Artenzahl „s“ und der Zahl an Blattkategorien „f“ definiert wird:

$$Dk = s \times f$$

Die Kombination der beiden Maße Blattform und Arten hat zur Folge, daß sich die besonders vielfältigen Verhältnisse in den Tropen durch recht hohe Werte stärker von einfach strukturierten Formationen in höheren Breiten abhebt (4.2.2). Mit diesem Verfahren wird aber letztlich nur die Spannweite der ohnehin vorhandenen Mengenunterschiede gestreckt.

Eine Pflanzengemeinschaft mit vielen Arten erfüllt aber nicht alle Kriterien der Mannigfaltigkeit, solange sie z.B. von einer Art deutlich beherrscht wird. Zwar liegen mittlerweile zahlreiche Methoden der Diversitäts-Bestimmung vor (TOTHMERESZ, 1995). Jedoch bieten sich schon seit den 40er Jahren Berechnungen mit der SIMPSON-Formel zur Erfassung der *Dominanz-Konzentration* an:

$$C = 1 - \sum_{i=1}^S \left[\frac{n_i(n_i-1)}{N(N-1)} \right] \text{ mit } N \text{ als Deckungsgrad (oder Bedeutungswert), } n_i \text{ als Bedeutungswert der Einzelarten s.}$$

Vergleichbare Verfahren ziehen auf andere Weise die beiden Parameter Artenzahl und Individuenverteilung zusammen. Die „Heterogenität“ wird mit der SHANNON-Formel bzw. dem sog. „Informations-Index“ erfaßt (ident. mit „SHANNON-WEAVER-Formel“ oder richtiger: „SHANNON-WIENER-Formel“):

$$H = - \sum_{i=1}^S (n_i/N \times \ln n_i/N)$$

mit N = Menge aller Arten (z. B. Deckungswerte), n_i = Menge der i-ten Art, S = Gesamtartenzahl.

Für die „Evenness“ oder den „Gleichverteilungsgrad“ gilt:

$$E = H/\ln S$$

Mit E-Werten zwischen 0 und 1 charakterisiert die Evenness die relative Durchmischung eines Bestandes (0 beschreibt einen Bestand mit einer einzigen Art, 1 einen mit verschiedenen Arten stets gleichen Deckungsgrades). So ergibt in Abb. 27 die Berechnung der Diversität bzw. der daraus abgeleiteten E-Werte für zwei mediterrane Formationstypen an neun naturnahen Standorten der Cinque Terre im Mittel (Strahlenzentrum) niedrige Werte der Artenzahl und Gleichverteilung. Eine Analyse der Einzelaufnahmen zeigt aber für beide Parameter deutliche Unterschiede. Unten links im Koordinatensystem stehen artenarme Nadelwälder mit Kiefern-Dominanz; oben rechts deuten artenreichere Baumwollsmilch-Macchien in Meeresnähe auf eine gleichmäßigere Artendurchmischung hin.

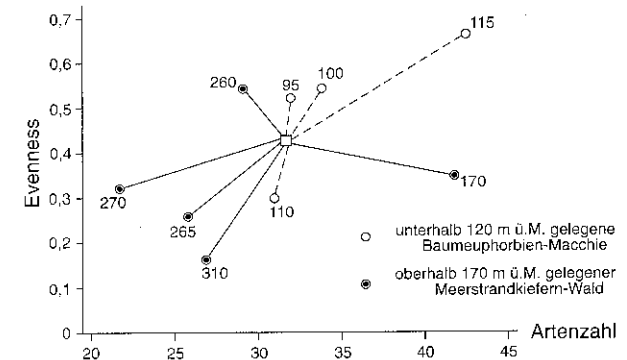


Abb. 27: Relation zwischen Artenzahl und dem Verteilungsgrad (Evenness). Die Standorte unterhalb 120 m ü.M. umfassen Baumwollsmilch-Macchien, diejenigen oberhalb 160 m ü.M. Meerstrandkiefern-Wälder in den Cinque Terre.

In diesem Beispiel spiegelt sich die Ansicht von FISCHER (1982) wider, wonach in einem artenreichen Bestand mit gleichmäßiger Mengenverteilung die Zahl der ökologischen Nischen und der daran gebundenen Organismenreihen hoch sein dürfte. Daran läßt sich die Hypothese koppeln, daß ein hoher Vernetzungsgrad der Organismen auch die Stabilität des betrachteten Ökosystems steigert. Demnach dürfte der erwähnte Kiefernwald als Bestand geringer Diversität

tät schädlingsanfälliger sein und sich schlechter regenerieren als die Macchie. Artenreiche Bestände mit günstiger Gleichverteilung werden dagegen als ökologisch wertvoll angesehen – was aber keineswegs immer zutrifft (z.B. 7.2.1 und 8.5.2).

Daneben bezeichnet die β -Diversität nach WHITTAKER die Habitatvielfalt, d.h. die Ähnlichkeit bzw. Unähnlichkeit der Artenzusammensetzungen zwischen zwei Standorten („between habitat diversity“). Sie läßt sich nach der in Kap. 5.3 aufgeführten einfachen Formel von SØRENSEN berechnen, die auch für Gruppenbildungen von Pflanzengemeinschaften bei modernen Klassifikationsverfahren herangezogen werden. Darüber hinaus ist für eindimensionale Gradienten, also etwa für die Bestimmung der Diversität entlang eines Höhenprofils, die WILSON-SHMIDA-Formel gebräuchlich (β -turnover):

$$(g + l) / (a + b)$$

mit g = Zahl der gewonnenen und l = der verlorenen Arten von Standort A nach B sowie $a + b$ die Artenzahlen der beiden Standorte.

Üblicherweise ist bei Diversitätsberechnungen die *Einhaltung fester Flächeneinheiten* als Standardgrößen den Minimalarealen einer jeweiligen Gesellschaft vorzuziehen, um eine bessere Vergleichbarkeit zu gewährleisten. Bei Betrachtungen des Wandels verschiedener Standorte entlang von Transekten bieten sich Arealgrößen von 100 m² an.

5.2 Zweidimensionale Gradienten (einfache Korrelationen)

Die Betrachtungsweise der Geographie bringt es mit sich, daß der *Gradientenanalyse* für eine quantitative Beschreibung jeglichen räumlichen Wandels ein besonderer Stellenwert zukommt. Gradienten werden hier zunächst im Sinne als Gefälle eines Faktors auf einer horizontalen und/oder vertikalen Distanz definiert. Wenn also entlang einer Strecke ein Standortwandel beurteilt werden soll, lassen sich Zusammenhänge über bivariate Verfahren verdeutlichen.

Zunächst seien mit Hilfe von Artenzahlen an 110 Aufnahmestandorten vom Tschierva-Hang im Rosegtal Möglichkeiten der Bestimmung der Variabilität eines Artenspektrums aufgezeigt. Grundlage bildet dabei die Punkteverteilung in Abb. 28a. Die Artenzahlen weisen unterhalb 2200 m ü.M. sowie oberhalb 2400 m ü.M. eine recht breite Amplitude und dazwischen eine engere auf. In diesem Fall wäre die Berechnung der mittleren Streubreite in Form der Standardabweichung wenig aussagekräftig, da die geringen Artenzahlen der Hochlagen sowie die hohen Werte im 2400 m-Niveau eine heterogene Datenbasis bilden; die Resultate wären daher kaum vergleichbar. So bietet sich eine Relativierung mit dem Variabilitätskoeffizienten an, der die Grundgesamtheit einbezieht.

Es zeichnen sich je zwei Stufen hoher und niedriger Spannweiten ab. Für den Bereich der Waldgrenze ist ein Gemisch aus baumfreien artenreichen und überschrnten artenarmen Standorten typisch, das den „Grenz-Charakter“ widerlegt und vielmehr den Gürtel von 2100 bis 2200 m ü.M. als Übergang ausweist; in den USA bezeichnet man diesen Bereich als „timberline-ecotone“. Homogener ist dagegen die alpine Zwergstrauchstufe, die mit 31 bis 49 Spezies stets hohe Artenzahlen beinhaltet. Oberhalb nimmt die Spannweite wieder zu, da hier

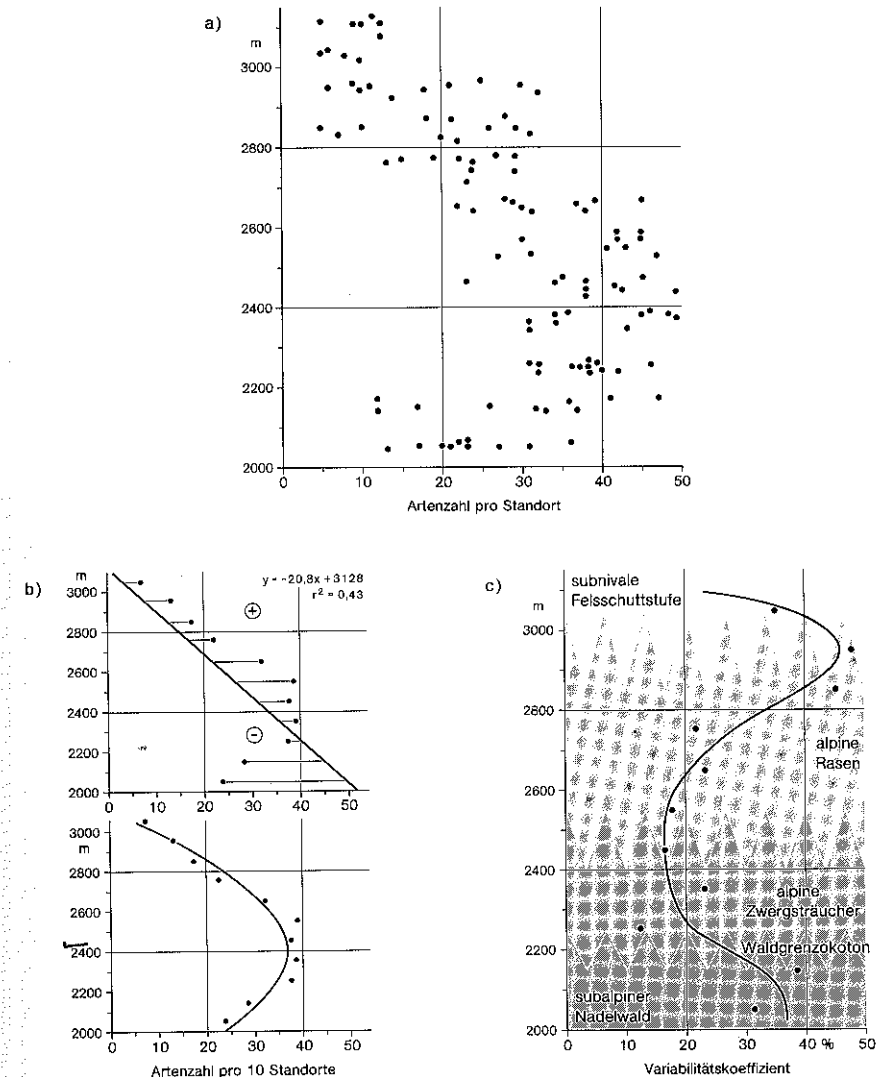


Abb. 28: Beziehungen zwischen Meereshöhe und Artenzahl zwischen 2000 und 3100 m auf dem südwestexponierten Hang des Piz Tschierva, Bernina-Massiv/CH. Höhenverteilung und Artenzahl der zugrundeliegenden 110 Standorte (a), lineare Korrelation mit Residuen (b, oben) sowie exponentielle Beziehung (b, unten), Variabilitätskoeffizienten der 100 m-Höhenintervalle (c).

artenreiche alpine Rasen von artenarmen subnivalen Schuttfluren unterbrochen sind. Zum Gipfel hin sinkt der Variabilitätskoeffizient zusammen mit der Artenzahl rasch gegen Null. Die Beziehung zwischen Artenzahl (in Abb. 28b zu Zehner-Gruppen gebündelt) und Höhe ü.M. läßt sich in *linearer* oder *exponentieller Form* beurteilen. Die Berechnung des Korrelationskoeffizienten überprüft zunächst, ob überhaupt eine Beziehung vorliegt. Bei der vorliegenden Grundgesamtheit von 110 Aufnahmen trifft dies mit $r = 0,65$ bzw. $r^2 = 0,43$ durchaus zu. Zusätzlich erleichtert die Bestimmung der Regressionsgeraden einen Überblick der relativen Position der Werte. So weichen die drei unteren Standortgruppen mit relativ zu wenigen Arten negativ und die acht oberen Standorte mit relativ zu vielen Arten positiv ab. Karten mit Isolinien von Wertgruppen positiver und negativer *Residuen* könnten nun eine gute Zusammenschau der Raummuster relativer Artenvielfalt liefern. – Da im vorliegenden Fall der Trend bis zum und vom Wendepunkt aus gleichsinnig erfolgt, ist eine Beziehung in Form einer e-Funktion zu vermuten. Diese zeigt in der unteren Zeichnung die Höhenbeziehung der Artenzahl besser auf.

Vor einer Interpretation ist zunächst auf die thermisch begründete Artenabnahme mit zunehmender Höhe hinzuweisen. Der Gradient in der vorliegenden Korrelation wird von dieser Gesetzmäßigkeit aber nur teilweise berührt, denn die mittlere Artenzahl pro Standort geht erst oberhalb 2600 m ü.M. zurück. Ein Maximalbereich oberhalb des Waldgrenz-Ökotons scheint also dem generellen Artenrückgang zu widersprechen, ist aber als *Verteilungs-Phänomen* zu erachten: hier liegt ein kleinräumiges Muster aus Zwergstrauchbeständen, Rasen, Blockhalden, Lawinargebüschen oder Koniferengruppen vor, also ein Mosaik aus verschiedensten Nischen. Hingegen verringert sich in den unterhalb folgenden Wäldern die Standortkomplexität mit zunehmendem Baumanteil, da die Übershirnung durch Arven und Lärchen sowie Rohhumusauflagen für eine Nischenangleichung sorgen.

Die Korrelation zwischen Artenzahl und Meereshöhe beschreibt zwar eine Beziehung, erklärt sie aber noch nicht endgültig. Denn hinter dem Faktor „Höhenlage“ verbirgt sich ein Faktorenbündel, das sich aus Parametern wie Wärmemangel, Schneedecke, Bodenmächtigkeit etc. zusammensetzt. Natürlich lassen sich Gradienten auch für „echte“ ökologische Einzelfaktoren aufzeigen, wie Beziehungen zwischen Vegetation und Salzgehalt am Beispiel der Palmenoase Tozeur (Abb. 29).

Die in den Ordinatensystemen aufgeführten Koeffizienten deuten an, daß die Beziehung zwischen Salzgehalt und Artenzahl besonders eng ist, was sich aus der begrenzten Salztoleranz der meisten begleitenden Wildkräuter in bewässerten Unterkulturen erklärt. Paradoxe Weise zeigt aber die Gesamtbedeckung nur eine schwache Beziehung zum Salzgehalt, obwohl Bodenversalzung als Folge ungenügender Bewässerung einer Pflanzenbesiedlung entgegenstehen sollte. Dieses Beispiel verdeutlicht, daß eine schwache Korrelation noch nicht zwangsläufig mit einer geringen Beziehung gleichzusetzen ist. Vielmehr fehlt noch eine *Überprüfung* des Zustandekommens des *Koeffizienten*, die in diesem Fall zeigt, daß gerade die geringen Deckungsgrade an den drei salzärmsten Stellen die Korrelation abschwächen. So bleibt anzumerken, daß an diesen Gunststellen regelmäßiges Umgraben zur Reduktion der Wildkräuter führt. In Oasengärten wird also der Einfluß des Salzgehaltes auf die Pflanzendecke von der Intensität der Bodenbearbeitung als andersartige Grundgesamtheit überlagert.

Nach der Artenzahl korreliert der Anteil an saharo-sindischen und kosmopolitischen Vertretern am besten mit dem Salzgehalt, und auch zwischen Versalzung und Deckungsgrad der Thero-/Geophyten bzw. Artengehalt der Hemikrypto-/Chamaephyten bestehen Beziehungen. Dagegen ist die Bindung zwischen Salzgehalt und mediterranem Artenanteil gering. So

ermöglicht nun die *Rangfolge der Koeffizienten* in den einzeln aufgezeigten linearen Korrelationen eine Bewertung der verschiedenen Variablen. Daraus folgt, daß sich in solchen Fällen multivariate Faktorenanalysen als effizienter und eleganter erweisen (5.4). Gleichermäßen deuten sich mit dem vorliegenden Beispiel Möglichkeiten für eine Phytoindikation des Salzgehaltes und somit der Beurteilung der Wasserversorgung eines Oasengartens an, wie in Kap. 5.3 und 8.2.2 erläutert wird.

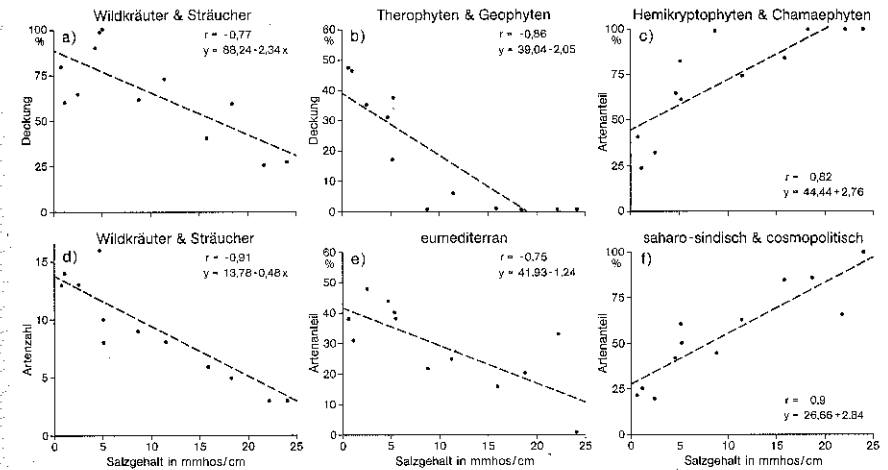
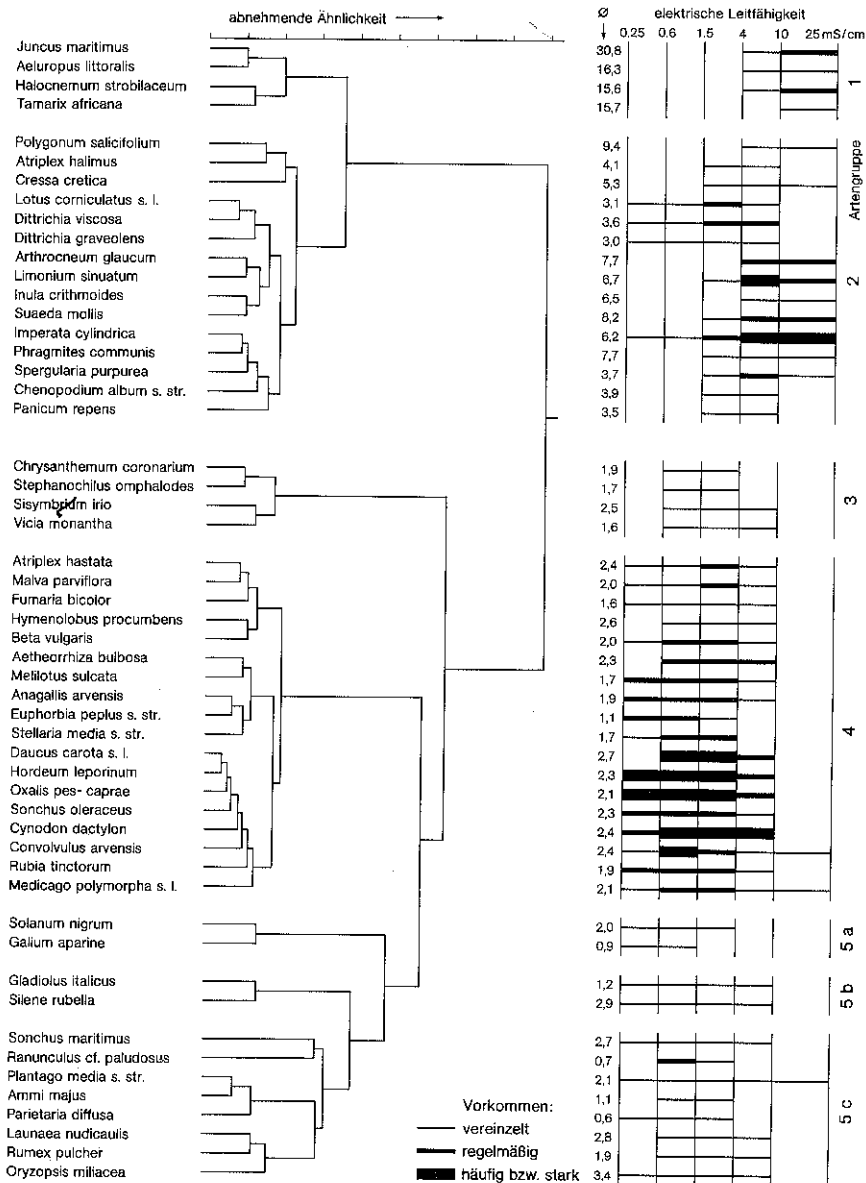


Abb. 29: Korrelationen zwischen dem Salzgehalt des Oberbodens und verschiedenen Vegetationsmerkmalen in Nutzgärten der Palmenoase Tozeur/Südtunesien.

5.3 Numerische Klassifikationsverfahren

Die beiden Gradientenbeispiele in Kap. 5.2 verdeutlichen, daß sich die Vegetationsstruktur als Antwort auf einen ökologischen Wandel verändert. Deutliche Übergänge zwischen Pflanzengemeinschaften ermöglichen Einteilungen in Gruppen, wie die Gradientenveränderung im Rosegtal andeutet (Abb. 28). Wurde zuvor die Gruppenbildung oder Klassifikation „per Hand“ an der traditionellen Tabellenarbeit erläutert (4.3.2.3), so führen *statistische Ähnlichkeitsanalysen* zu objektiveren Resultaten. Dies erfolgt über den Vergleich aller Stichproben, indem sich jede Art bzw. jede Aufnahme in Matrixtabellen (Abb. 64) bzw. in einem Dendrogramm (Abb. 30 und 31) miteinander in Bezug setzen lassen.

Entlang eines sich kontinuierlich verändernden Gradienten ändert sich die Vegetation ebenfalls kontinuierlich. Häufig umfaßt aber diese Veränderung der Pflanzensammensetzung im Wandel der ökologischen Parameter unterschiedliche „Geschwindigkeiten“ (FISCHER, 1986) und sorgt dann für einen diskontinuierlichen Vegetationswandel. Es kann also Bereiche der Standortgradienten geben, in denen sich



die Artenzusammensetzung kaum ändert (= *Typus* der Vegetationseinheit) und Bereiche mit größeren Änderungen (= *Übergang* zwischen Vegetationseinheiten). Scharfe Wechsel treten dort auf, wo sich ein Faktor sprunghaft ändert (petrologische Grenzen, Nutzungsgrenzen etc.).

Eine pflanzensoziologische Tabelle beschreibt einen vieldimensionalen Raum, dessen Achsen von den darin vorkommenden Arten (oder Lebensformen, Blattyphen etc.) aufgespannt sind. In diesem *floristischen Raum* lässt sich jede Aufnahme nach der Zusammensetzung und den Deckungswerten ihrer Arten einem Punkt zuordnen. Je näher zwei Punkte in diesem Raum beieinander liegen, desto ähnlicher sind sie sich. Die numerische Klassifikation vermag die Struktur in diesem Raum zu verdeutlichen und Beziehungen zwischen den Punkten aufzuzeigen, indem die Abstände zwischen ihnen bemessen werden. Auf diese Weise lassen sich sprunghafte oder allmähliche Übergänge bzw. scharfe oder unscharfe Grenzen numerisch voneinander trennen. Als Distanzmaße für die Berechnung des Abstandes zwischen zwei Punkten empfiehlt sich die Verwendung der Euklidischen Distanz bei quantitativen Datensätzen mit ähnlicher Artenstruktur, bei heterogener die City-Block-Distanz oder die Chord-Distanz (FISCHER & BEMMERLEIN-LUX, 1993).

Die Grenzschärfe lässt sich aber nicht nur durch numerische Abstände sondern auch durch den Grad der Ähnlichkeit oder Unähnlichkeit des Datenmaterials verschiedener Aufnahmen beschreiben. Die verschiedenen Formeln der *Ähnlichkeitsbeziehungen* orientieren sich an der Fragestellung. Bei syntaxonomischen Betrachtungen bietet sich der SÖRENSEN-Index für den Vergleich von qualitativen Daten an:

$$IS (\%) = (2a / b + c) 100$$

mit IS = index of similarity, a = Anzahl der gemeinsamen Arten, b und c = Anzahl der auf Aufnahme 1 und der auf Aufnahme 2 beschränkten Arten.

Einen vergleichenden Überblick über Ähnlichkeitsmaße gibt DALE (1989). Rechenbeispiele zu weiteren Formeln liefern DIJERSEN (1990) und MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG (1974, S. 212 ff.). Im letzten Fall lässt sich auch die Erstellung multidimensionaler Ähnlichkeitsmatrizen für größere Datensätze nachvollziehen (S. 277 ff.), die wiederum eine Grundlage für die Ordnung in einem Dendrogramm bilden.

Der numerischen Klassifikation liegen im vorliegenden Fall quantitative Ähnlichkeitsbeziehungen oder Distanzmaße auf Arten- bzw. Aufnahmebasis zugrunde. Das Zustandekommen der Klassen (Gruppen, cluster) kann verschiedenen Zuordnungsregeln unterliegen. So stehen mehrere Klassifikationsverfahren zur Verfügung, z.B. Association Analysis, Single Linkage, Complete Linkage und Minimum Variance (s. FISCHER & BEMMERLEIN-LUX, 1993). Sie unterscheiden sich in der Gewichtung der Kriterien der inneren Struktur und äußeren Beziehungen der Klassen. Hierbei erweisen sich für die Wahl des Algorithmus die *Cluster-Zentren*, die Dichte und die Varianz der Klasse, die Anzahl ihrer Mitglieder und die Schärfe ihrer Abgrenzung als bedeutungsvoll.

Abb. 30: Arten-Dendrogramm von 49 Standorten in Palmgärten der Djerid-Oasen Tozeur, Degueche und Kriz, in dem die Arten nach der Häufigkeit ihres gemeinsamen Auftretens klassifiziert sind. Rechts die jeweiligen Toleranzen gegenüber der Versalzung des Oberbodens, mit Häufigkeitskalierung.

Zwei wiederum aus Südtunesien und aus dem Tschierva-Vorfeld stammende, mit Hilfe des MULVA-Programmpakets (WILDI & ORLOCI, 1990) bearbeiteter Datensätze sollen das Prinzip erläutern. Hier erfolgen die Darstellungen in Form von *Dendrogrammen*, in denen die einzelnen Gruppen durch die Distanz der Brücken definiert werden. In Abb. 30 werden solche offensichtlichen „cluster“ durch vergrößerte Abstände hervorgehoben, wobei das Distanzmaß für die Trennung selbst festgelegt werden kann. Bei einer groben Untergliederung ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß untereinander abweichende ökologische Einflußgrößen für das Zustandekommen der Gruppen verantwortlich sind. Ebenso ist eine Darstellung im Achsenkreuz möglich (scatter plot), wobei die Gruppen durchweg in Hufeisenform als mehr oder weniger deutlich voneinander getrennte Punktwolken um den Schnittpunkt streuen (Abb. 33 a).

Der Datenanalyse aus 49 Aufnahmen und 81 Arten von Nutzparzellen in Palmgärten der Djerid-Oasen in Südtunesien (Abb. 30) liegt ein agglomeratives SL-Klassifikationsverfahren der Arten zugrunde. Bei sehr variablen Datensätzen bietet sich diese Methode an, da sie deutliche Disjunktionen aufspürt und gut erkennbare Strukturen produziert, die einen ersten Überblick schaffen. Zuvor sollte eine *Maskierung* der Gesamtliste erfolgen, d. h. die am wenigsten steten Arten werden eliminiert (Maskierungsgrad „störender“ Informanten frei wählbar, im vorliegenden Fall lassen sich 28 Arten ausscheiden). Die verbliebenen Arten repräsentieren zu Beginn je eine Klasse. Die beiden am häufigsten gemeinsam auftretenden Arten (bzw. ähnlichsten Aufnahmen) werden dann im SL-Verfahren zu einer ersten Gruppe zusammengefaßt. Es folgt eine schrittweise Bündelung derjenigen Gruppen, deren Abstände minimal sind. Dies wird solange fortgesetzt, bis eine alle Arten enthaltende Klasse übrig bleibt, d. h. ein Dendrogramm wird von „unten nach oben“ konstruiert.

In Abb. 30 informiert neben dem Arten-Dendrogramm ein Balkendiagramm über die Verbreitungsschwerpunkte bzw. die Spannweiten der vor Ort ermittelten Salzverträglichkeit der Arten. Diese Zugabe hilft, einen ersten Bezug zu den Artengruppen aufzuzeigen (dieser Vorgriff auf die Ordination darf aber keinesfalls so interpretiert werden, daß die Klassifikation schon eine Gradientenanalyse beinhaltet!). Auch Arten mit ganz uneinheitlicher Verbreitung können eine Gruppe bilden, wenn sie sich in eben dieser Eigenschaft ähnlich sind oder sich deswegen keiner anderen Gruppe zuordnen lassen (vage Begleiter); als solche birgt sie kaum eine ökologische Aussage.

Deutlich zeichnet sich eine Artengruppe mit *Juncus maritimus*, *Aeluropus litoralis*, *Halocnemum strobilaceum* und *Tamarix africana* ab, die ausschließlich in stark versalzenen Standorten auftreten. Weitere Gruppen, die hier manuell durch größere Abstände herausgehoben sind, zeigen schwächere Bezüge zu den Salzgehalten. Zwar ist auch der zweite Komplex (*Polygonum salicifolium* bis *Panicum repens*) eher an erhöhte Versalzung geknüpft, jedoch treten auch einzelne Arten auf, die salzarme Böden spärlich besiedeln. Ein breites Toleranzspektrum zeichnet die kleine dritte und die große vierte Gruppe aus, die aber stark versalzene Böden fehlen. Die fünfte und sechste Gruppe mit nur je zwei Arten stehen bei niedrigen Ähnlichkeitsniveaus isoliert, zeigen also wie die etwas größere letzte Klasse keine eindeutige Bindung zu anderen Arten bzw. Gruppen; in bezug auf die Salzverträglichkeit reagieren die letzten drei Gruppen ziemlich indifferent (Begleiter, s.o.). In den ersten Klassen ließen sich hingegen bei Einbezug der Stetigkeitswerte recht leicht Kenn- und Trennarten aufspüren. Ebenso bietet

sich hierfür und auch für eine vergleichende Überprüfung der Gruppen eine mehrfache *Bearbeitung des Datensatzes* an: als deckungsgewichteter Artenbesatz und in transformierter Form. Im ökologischen Kontext erfreut sich die „sog.“ Wurzeltransformation besonderer Beliebtheit, wertet sie doch deckungsstarke Vertreter wie etwa weitflächig verbreitete Spaliersträucher relativ ab und kleine, aber stetig vertretene Arten relativ auf. Für pflanzensoziologische Klassifizierungen bietet sich die presence/absence-Transformation an.

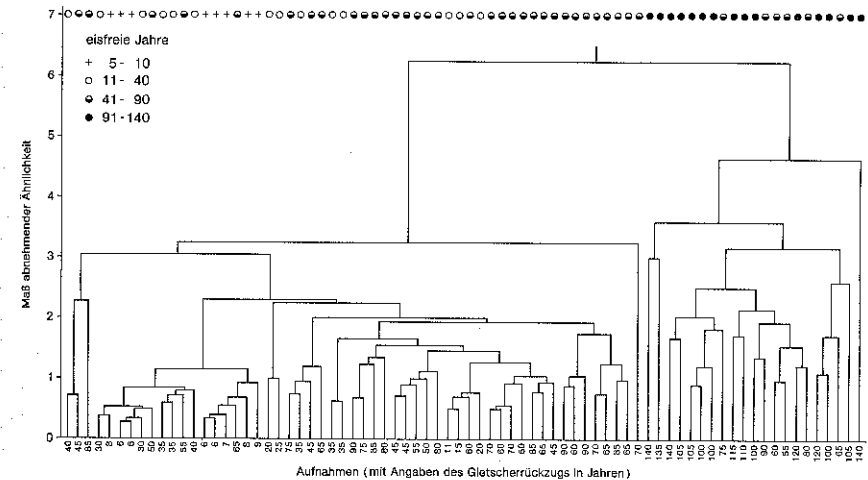


Abb. 31: Dendrogramm der Ähnlichkeiten von 76 Sukzessionsflächen im Rosegtal (s. Tab. 6). Recht ähnliche Gruppen lassen sich bei den Anfangsstadien links (= Kreuzchen) und den späten Stadien rechts (= Vollkreise) ausmachen. In den Zwischenstadien sind die Alterstufen (untere Zahlenwerte) stark vermischt.

Das in Abb. 31 vorgestellte Beispiel aus dem Rosegtal stellt dagegen Arealgruppierungen auf Grundlage von 76 Aufnahmen aus dem Vorfeld des Tschiervagletschers mit unterschiedlichem Standortalter seit Rückzug der Vereisung vom Gletscherhöchststand um 1850 vor. Zu den Aufnahmeflächen liegen Angaben zum Zeitpunkt der „Enteisung“ vor, die in Symbolen über dem Cluster vier Sukzessionsphasen andeuten. Hier liegt das MV-Verfahren einer Klassifikation zugrunde, das als Standardmethode unabhängig vom Grad der Kontinuität der Daten optisch gut abgrenzbare Gruppen im Dendrogramm entstehen läßt. Die Gruppendifferenzierung ist bei diesem Algorithmus feiner, wie in Abb. 31 die im Vergleich zu Abb. 30 engeren Bündelungen der an Mitgliedern ärmeren Klassen andeuten.

Die „per Hand“ hinzugefügten Zeitangaben helfen zu klären, ob die Pflanzeninvasion im Vorfeld kontinuierlich erfolgt oder Störfälle zu Rückschlägen in der natürlichen Sukzession führen. Abb. 31 belegt, daß von einem allmählichen Wandel in der floristischen Entwicklung keine Rede sein kann. Vielmehr macht sich eine starke Durchmischung der Aufnahmen in Arealen unterschiedlichsten Alters bemerkbar: so folgt einer isolierten Dreier-Gruppe mittleren Alters ein Komplex aus 16 Aufnahmen (Ähnlichkeitsindizes bis etwa 1), die verschiedenen Altersgruppen angehören. Zwar faßt diese Gruppe die jüngsten Sukzessionsstadien mit Altern

bis 10 Jahren zusammen, es bestehen aber auch Ähnlichkeiten zwischen der Flora dieser Initialphase und acht z. T. deutlich älteren Standorten (maximal 65 Jahre eisfrei). Indem jene älteren Stadien ebenfalls von einer Pioniervegetation geprägt werden, handelt es sich entweder um Standorte mit verzögerter Sukzession, wie sie bei überlangen Schneebedeckungen auftreten kann, oder um Rückschläge. Letztere können etwa durch Überflutungen nach Unwettern, Lawinen-Überschüttungen oder Murabgängen verursacht sein.

Etwas enger stehen die anschließenden Gruppen miteinander in Bezug, die sich beim Ähnlichkeitslevel um den Wert 2 bündeln und sich von der letzten Großgruppe mit Aufnahmen aus zumeist älteren Stadien scharf abgrenzen (Wert >61). Dort zeichnet sich aber keineswegs eine etablierte Gesellschaft ab, sondern vielmehr handelt es sich um einen Komplex aus syntaxonomisch verschiedenen Kleingruppen. So mündet die über 100 Jahre währende Vorfeld-Sukzession nicht in eine halbwegs homogene Terminalgesellschaft (oder gar Klimax) ein, sondern vielmehr kommt hier, im Niveau der Waldgrenze, ein Mosaik aus recht unterschiedlich strukturierten Gemeinschaften zustande. Inwiefern verschiedene Umweltfaktoren dazu beitragen, verdeutlicht die Ordination im folgenden Kapitel.

5.4 Ordination

Klassifikationsverfahren mit dem Ziel, Stichproben nach Ähnlichkeiten zu gruppieren, gestatten nur auf Umwegen eine Gradientenanalyse. Zu erörtern bleiben Methoden, die die Arten- oder Aufnahmen-Anordnung mit Aspekten des ökologischen Wandels verhindern. Denn weil die Vegetation vom Standort abhängig ist, läßt sich aus der Artenstruktur auf die Qualität und Quantität der herrschenden Ökofaktoren schließen, sobald die Form der Abhängigkeiten bekannt ist. So wird bereits mit der in Kap. 5.2 aufgezeigten Korrelation zwischen Salzgehalt und Deckungsgrad deutlich, daß in dem Faktorenbündel mehrere Komponenten am Aufbau der Beikrautgemeinschaften in den Palmgärten beteiligt sind (Abb. 29). In einem Folgeschritt tragen Ordinationen dazu bei, die *Struktur eines Vegetationsgradienten* und seiner ursächlichen ökologischen Merkmale zu erhellen.

Ordinationsverfahren kommen diesem Vorhaben insofern entgegen, als sich gleitende Übergänge in der Artenkombination (s. Kontinuität) gut herausstellen lassen. Multivariate Analysen helfen also, vieldimensionale Ähnlichkeitsstrukturen eines Aufnahmekollektivs in möglichst wenigen Dimensionen übersichtlich abzubilden. Während in Klassifikationsverfahren die diskrete Gruppierung von Arten oder Aufnahmen zum Informationsverlust über die Beziehungen zwischen den Objekten führt, stellen Ordinationsmethoden die Abstände zwischen den Objekten möglichst naturgetreu in wenigen Dimensionen dar (FISCHER & BEMMERLEIN-LUX, 1993).

Noch anspruchsvoller und rechenaufwendiger ist das Ziel, die der Artenverteilung im Raum zugrundeliegenden Ökofaktoren deutlich zu machen. Für ein solches „response model“ stehen mehrere Ordinationsverfahren zur Verfügung. Grundsätzlich wird zwischen zwei Ansätzen unterschieden, nämlich der *direkten* und *indirekten Gradientenanalyse*.

Die erste Analysemethode geht vor allem auf WHITTAKER (1975) zurück. Bei dieser relativ einfachen Darstellung erfolgt die Anordnung von Vegetationsaufnahmen in

einem *zweidimensionalen Koordinatensystem*, in dem sie auf der Basis ihrer Ähnlichkeiten mit zwei bis drei Ökofaktoren in Bezug gestellt werden (Abb. 32). Solche auch qualitativ ableitbaren Diagramme zeigen über die eingetragenen ökologischen Spannweiten die Standortpräferenzen oder -grenzen von Arten oder Gemeinschaften innerhalb des gegebenen Ausschnitts (Abb. 32 a, b, c). Liegen keine direkten Meßwerte zugrunde, können aushilfswise auch mittlere (gewichtete) Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (1991) oder LANDOLT (1977) für die Ordination benutzt werden (8.1.2). Der Nachteil der direkten Gradientenanalyse liegt darin, daß nur zwei bis drei erklärende Umweltvariablen sinnvoll darstellbar sind. Überleitend zur indirekten Gradientenanalyse weist das Plexus-Diagramm (MCINTOSH, 1978) in Abb. 32d neben zwei bekannten Größen eine unbestimmte ökologische Dimension auf.

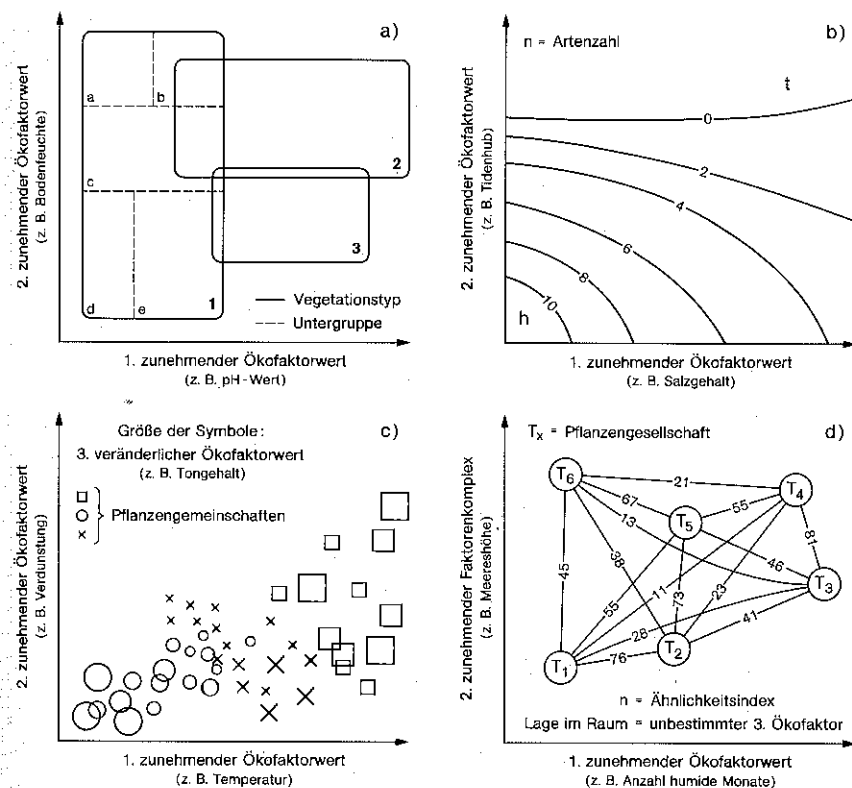


Abb. 32: Schematische Darstellungsmöglichkeiten der direkten Gradientenanalyse. 2D-Darstellungen: Ökogram (a), Ökoklinen mit h für Höchst- und t für Tiefstwert (b); 3D-Darstellungen: Korrelation (c), Plexus-Ordination (d).

Bei der indirekten Gradientenanalyse werden im Gegensatz zur direkten keine Informationen zur Darstellung eines ökologischen Gradienten im Datensatz verarbeitet. Hier läßt sich anstelle der Darstellung im ökologischen Raum der floristische Raum zur Interpretation heranziehen. Der Bezug zu den entscheidenden Umweltparametern erfolgt nach einer Mustererkennung entweder indirekt, oder man schließt in einem weiteren Schritt kanonische Ordinationstechniken an (s.u.).

Zunächst folgt das Verfahren wieder dem Grundsatz, daß die Artenverteilung eine Antwort auf die beeinflussende Umwelt bildet (response model). Einzelne Strukturtypen lassen sich durch *Hauptkomponenten- (PCA) und Korrespondenzanalysen (CA)* ausfindig machen. Der PCA liegt ein lineares Antwortmodell zugrunde, in dem sich mit dem Wert einer verborgenen Umweltvariablen die Häufigkeit einer Art verändert. Die CA beruht auf einem unimodalen Modell, in dem jede Art nur in einem beschränkten Wertebereich der latenten Variablen vorkommt (JONGMAN et al., 1987).

In beiden Fällen spannen die Arten entlang von Achsen einen vieldimensionalen Raum auf, indem jede Aufnahme als Punkt abgebildet ist (oder umgekehrt: Aufnahmen \Rightarrow Arten; gilt auch im folgenden). Diese Ordination führt zu einer Ordnung der Aufnahmen, indem solche mit ähnlicher Artenkomposition einander angenähert sind und unähnliche entfernt stehen. Ziel des *Ordinationsdiagramms* ist es, die mehrdimensionale Punktwolke der Aufnahmen in zwei bis drei Dimensionen so darzustellen, daß möglichst viel Information im Diagramm erhalten bleibt. Den höchsten Informationsgehalt weist die der größten Ausdehnung der Punktwolke auf.

Die 130 Aufnahmen im Ordinationsdiagramm in Abb. 33 verdeutlichen die fließenden Übergänge zwischen den „Objekten“ von verstreuten Standorten im Rosegtal. Es werden also die über eine PCA in Bezug gesetzten Ähnlichkeiten der Artenstruktur nicht wie im Dendrogramm für die Aufnahmen getrennt aufgezeigt, sondern die Beziehung aller Objekte untereinander wird für die zwei aufgezeigten Ebenen erkennbar (Abb. 33a). Hier heben sich mit Zeitangaben des Eisrückzuges in Jahren die Sukzessionsaufnahmen aus dem Vorfeld des Tschieravagletschers von der seit Jahrhunderten unvergletscherten Umgebung ab (meist links der y-Achse). Ihnen stehen mit Symbolen versehene Gruppen weit entfernter Standorte gegenüber, die als Herkunftsorte der Vorfeldvegetation in Frage kommen.

Zur besseren Übersicht lassen sich die Einzelaufnahmen visuell zu Schwerpunktzeichen oder Feldern bündeln; ebenso ist der Einsatz eines automatischen Trennprogramms möglich (TWINSPAN, s.z.B. Abb. 157 bei DIERSCHKE, 1994). In Abb. 33b heben sich vier Phasen der Sukzession ab, die vom 1. bis 4. Stadium einen Bogen vom 1. über den 3. in den 4. Quadranten beschreiben. Die älteste Phase steht dem Schwerpunktzeichen der etablierten Lärchen-Arvenwäldern und Grünerlengebüsch des Osthangs am nächsten, ist aber dennoch zu weit entfernt, als daß man von einer Schlußgesellschaft sprechen könnte. Am anderen Pol der Sukzessionsreihe stehen ganz in der Nähe des Initialstadiums zwei Standortgruppen, nämlich vom Flußbett und aus den Hochlagen (alpin). Im ersten Fall bedingt die geringe Distanz zum Gletschervorfeld die Ähnlichkeit, im zweiten die erhöhte Position mit dem schwerkraftbedingten Eintrag der Pionierpflanzen. Weiter vom Initialstadium entfernt liegen Aufnahmen vom entfernten Talgrund bei Pontresina und solche vom Westhang. Die Analyse legt nahe, daß Suk-

zessionen zu Beginn einer Eigendynamik unterliegen, benachbarte etablierte Gemeinschaften also noch keinen direkten Einfluß ausüben (7.1 und 7.4).

Da die Ordination im Gegensatz zur Klassifikation keine Gruppen bildet sondern Arten bzw. Aufnahmen als *Kontinuum* auffaßt, sollten eigentlich die Beziehungen zwischen allen Objekten dargestellt sein, wie es in der Berechnung ja auch durchaus erfolgt. Die Ermittlung der Gewichte aus allen Arten für die Aufnahmen (und umgekehrt) wiederholt sich in der Faktorenanalyse iterativ so lange (reciprocal averaging), bis Arten und Aufnahmen stabile Werte erhalten. Beide werden dann nach steigenden Werten geordnet. Die ersten beiden Achsen erhalten als diejenigen mit der engsten Korrelation in Abb. 33 und 34 aus Übersichtsgründen Priorität.

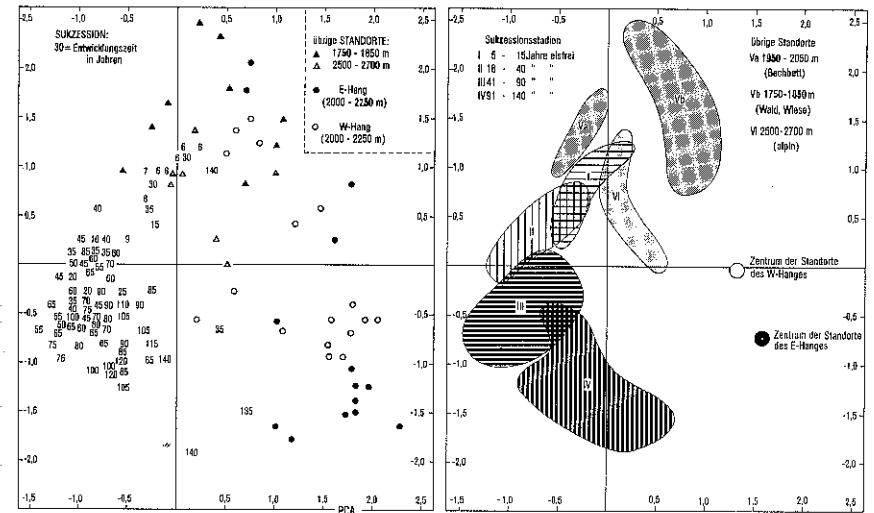


Abb. 33: Hauptkomponentenanalyse (a) aller Aufnahmen aus dem Rosegtal (78 Sukzessionsstandorte aus dem Tschieravagletscher sowie 31 Areale vom West- und Osthang bis 2250 m, 10 im entfernten Talgrund bei 1800 m und 5 im nahen bei 2000 m, 6 alpine um 2600 m). Der gleiche Datensatz ist zu Standortgruppen (b) zusammengefaßt und läßt nun die Ähnlichkeitsgrade erkennen: je entfernter Gruppen voneinander stehen, desto unähnlicher ist die Artenkombination.

Der Vorteil der indirekten Gradientenanalyse liegt im leicht erfaßbaren Pflanzeninventar einer Probestfläche, das über Zeigerwerte in Relation zu punktuellen und zeitlich aufwendigen ökologischen Meßprogrammen leicht interpretierbar wird. Bei der Messung von Ökofaktoren ist zudem nie sicher gestellt, ob aus der Vielzahl möglicher Variablen die erklärenden ausgewählt und ob sie für die Vegetation relevant sind. In diesem Fall kann eine Ordination der floristischen Daten auch über-

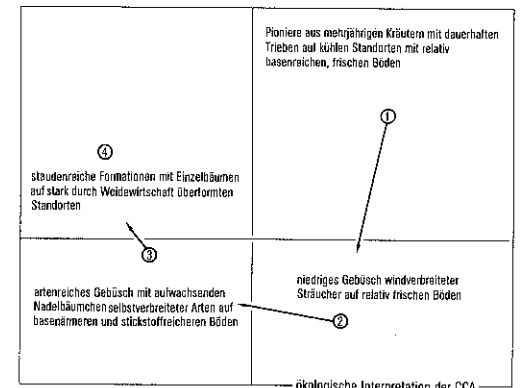
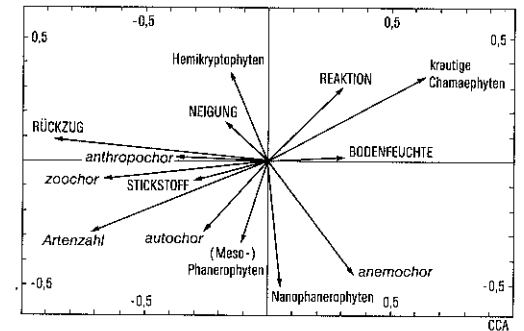
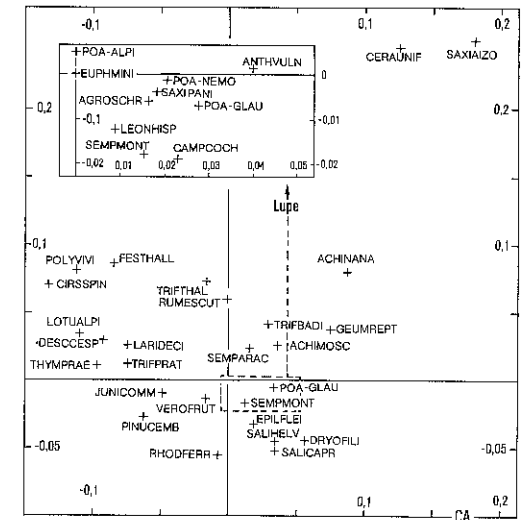
prüfen, ob die Umwelt sinnvoll erfasst wurde. Schließlich liegt ein Vorteil in der Flächenerfassung einmal ermittelter Indikatorpflanzen oder -gemeinschaften, die unter Umständen die räumliche Ausdehnung einzelner ökologischer Parameter erlauben.

Im Anschluß an eine PCA oder CA läßt sich mit aufgenommenen oder über Zeigerwerte abgeleiteten Umweltfaktoren und Formenmerkmalen eine *multiple Regression* durchführen (Abb. 34). Hierbei erfolgt eine Verknüpfung der bislang ermittelten realen und theoretischen Variablen (Muster auf Ordinationsachsen). Dies erfolgt über eine kanonische Korrespondenzanalyse (CCA), ein Modus der multiplen direkten Gradientenanalyse (TER BRAAK, 1988, Programmpaket CANOCO). Jedoch ist an die Ordinationsachsen aus der CCA gegenüber der PCA/CA die Bedingung geknüpft, daß sie Linearkombinationen der gemessenen Umweltvariablen bilden müssen. Die Ordinationsachsen der CCA sind also die Achsen, entlang derer die Punktwolke optimal verteilt ist, und die gleichzeitig optimal mit der Gesamtheit der aufgenommenen Umweltvariablen korrelieren. In einem Vergleich der Ergebnisse sinken die Eigenwerte der CCA-Achsen gegenüber denen der PCA/CA allerdings leicht ab, da die gewählten Achsen nicht ganz exakt entlang der maximalen Dispersion im Datensatz verlaufen. Starkes Absinken der Eigenwerte geht darauf zurück, daß einer oder mehrere der für die Artenmuster wichtigen Umweltfaktoren unberücksichtigt blieb

Nach diesen theoretischen Ausführungen liefert in Abb. 34 die erneute Behandlung der Sukzessionsdaten vom Rosegtal (Tab. 6) in einer CA der Arten zunächst *Ähnlichkeitsmuster* im floristischen Raum. Die Kürzel aus je vier Buchstaben für Gattung und Art lassen innerhalb der Punktwolke kaum eine klare Gruppierung gemeinsamer Elemente erkennen. Dies gilt bei Einbezug aller berechneten Arten um so mehr, von denen hier viele aus Übersichtsgründen fehlen. Wichtige Bereiche lassen sich aber bei Bedarf als „Lupe“ im Detail betrachten. Solch ein Ausschnitt im 4. Quadranten der Abb. 34a deutet übrigens an, daß nahe am Achsenkreuz stehende Arten in allen Aufnahmen auftreten können: mit zunehmender Distanz vom Ordinationszentrum steigt die Isolierung des Objekts.

Nur die Pionierpflanzen *Cerastium uniflorum* und *Saxifraga aizoides* heben sich als isolierter Komplex oben rechts klar ab. *Achillea nana* bis *A. moschata* als nächststehende Arten belegen eine Sukzessionsfortsetzung zum 4. Quadranten hin, wo *Salix helvetica* und *S. caprea* die Verbuschungsphase ankündigen. Von dort verläuft der Trend in Richtung auf *Rhododendron ferrugineum* und *Juniperus communis*, die dem Baumaufwuchs etwas vorauslaufen. *Pinus cembra* ist bereits vertreten, *Larix decidua* folgt im 1. Quadranten. *Cirsium spinosissimum*, *Lotus alpinus* und *Trifolium pratense* verkünden Weideeinflüsse, die als Indiz für eine fortentwickelte (= beweidbare) Vegetation herhalten können. Somit zeigt die Arten-CA einen Entwicklungsablauf in einer Schleife von oben rechts über die untere Mitte zum linken Rand (was sich aus der nicht gezeigten Aufnahmen-CA übrigens noch klarer ergibt).

Abb. 34: Indirekte Gradientenanalyse anhand des Datensatzes aus Tab. 6 vom Tschieravorfeld: Korrespondenzanalyse (CA) der Arten (oben), zugehörige kanonische Korrespondenzanalyse (CCA) einiger Umweltvariablen und Merkmale (Mitte), schematische Interpretation der ökologischen Standortänderung im Laufe der vier Sukzessionsphasen (unten).



Für eine Weiterbearbeitung des Datensatzes mit der CCA unter Hinzunahme von *Umweltvariablen* (Meßdaten/Zeigerwerte) und *Formenmerkmalen* als erklärbare Umweltresultierende bietet sich die Anknüpfung an eine Datenbank mit Merkmalseingaben zu den Arten an (Wurzeltiefe, Lebensformen, Ausbreitungstypen etc.). Im Beispiel (Abb. 34, Mitte) finden sechs numerische und zwei nominale Variablen Berücksichtigung: Artenzahl, Rückzugsalter und Hangneigung als Ortseingaben, Zeigerwerte für Stickstoffgehalt, Bodenfeuchte und -reaktion, sowie Ausbreitungstypen und Lebensformen. Diese als Vektoren aufgetragenen Variablen lassen sich über die CA-Artenordination in Abb. 34 (oben) projizieren. Die Länge der Pfeile beschreibt die Bedeutung des Einflusses, wobei am Ursprung des Vektors (Nullpunkt) ein durchschnittlicher Wert vorliegt. Die Richtung wird durch die Übertragung der Objekte als Lot auf die Pfeile interpretierbar. So spiegelt die Reihenfolge der Projektionspunkte die Rangfolge der zugehörigen Arten in bezug auf diese Variable wider. Bei Nominalvariablen wie Lebensform, Bodenart oder geologischer Formation besagt ein langer Pfeil, daß einzelne nahe der Spitze liegende Arten an den jeweiligen Faktor gebunden sein können (nicht unbedingt alle, da Pfeil und Arten dreidimensional angeordnet sind!). Weisen zwei Vektoren in die gleiche Richtung, so muß dies nicht bedeuten, daß sie eng miteinander korrelieren.

Aus der vergleichenden Betrachtung der Art-Umwelt-Beziehungen in Abb. 34 kristallisieren sich einige *ökologische Merkmale* der Sukzessionstypen im Tschierwa-Vorfeld heraus. Natürlich bildet das Rückzugsalter einen maßgeblichen Einfluß, wobei die Achse zu jener Artengruppe hin ausstrahlt, die sich zuletzt etabliert. Keineswegs im gleichen Sinn verläuft der Trend einer zunehmenden Artenzahl, da ein maximaler Artenbesatz nicht in der späten Entwicklungsphase, sondern im Übergangsstadium zwischen offenen Gebüsch und lichten Wäldern vorliegt. Recht gut lassen sich einige der Lebensformen einordnen: krautige Chamaephyten finden ihren Schwerpunkt im Pionierstadium, in der 2.-3. Phase folgen Nanophanerophyten, während Hemikryptophyten und Mesophanerophyten schwächere und Thero-/Geophyten keine Beziehungsschwerpunkte zu bilden scheinen. Bei den Ausbreitungstypen zeigen die anemo- und zoochoren Typen einen relevanten Einfluß, wobei der Eintrag windverteilter Samen den tierverbreiteten vorseilt (4.1). Unter den aufgeführten Umweltfaktoren spielen Neigung und Zeigerwerte keine große Rolle. Immerhin liefert die leicht vorragende Achse der chemischen Reaktion unvermutete Hinweise darauf, daß sich die pH-Verhältnisse gerade im Anfangsstadium abweichend verhalten. Folgemessungen bestätigen, daß nach neutralen Werten zu Sukzessionsbeginn die zunehmende Humusanreicherung zu erhöhter Azidität führt.

Das Schema in Abb. 34 (unten), die dem Ordinationsdiagramm nachempfunden ist, veranschaulicht abschließend die *ökologische Sukzession*, wie sie sich aus der Interpretation der CA und CCA ergibt. Diese Ergebnisse an sich sind keineswegs neu und lassen sich bei dem Wissensstand in Mitteleuropa auch mit herkömmlichen Methoden ableiten. Jedoch machen sie zunächst deutlich, daß eindeutige synsystematische Zuweisungen nicht immer möglich sind. Darüber hinaus erweisen sich multivariate numerische Verfahren als sehr nützlich zur pflanzensoziologischen und ökologischen Vorabklärung in Regionen, aus denen keine syntaxonomischen Kenntnisse vorliegen (z. B. WOLF, 1993; RICHTER, 1995)

6 Räumliche Muster

Die Erfassung räumlicher Muster bildet einen Kern geographischer Arbeiten. Im Vordergrund stehen dabei Verfahren zur Kennzeichnung und Abgrenzung verschiedener Vegetationstypen in Karten, zur Symbolwahl bei der Anfertigung von Profilen, zur Erstellung von Blockbildern und zur Bildverarbeitung in der Fernerkundung. Die folgenden Kapitel beinhalten daher neben methodisch-analytischen Aspekten zur Ermittlung und Begründung pflanzengeographischer Raummuster Hinweise zu Prinzipien geeigneter Darstellungsweisen.

6.1 Historische Pflanzengeographie und Migration

Die heutige Flora und Vegetation bilden nur eine Momentaufnahme in einer Evolution, die schon mit marinen Prokaryonten im Präkambrium einsetzt. Seither entstehen im Verlaufe der Stammesgeschichte neue Arten mit progressiver Entwicklung und verbesserter Anpassung durch fortlaufende *Mutation* und *Selektion*. Im Sinne von STOTT (1981) untersucht die historisch-genetische Pflanzengeographie die Pflanzenverbreitung, um den Ursprung und gegenwärtigen Status von Arealen zu erfassen. Als Hilfsmittel zur Rekonstruktion der Evolutionsprozesse bietet die Raumverteilung der Taxa Hinweise auf ihre Ausbreitungszentren und Wanderrouen. Diese „Arealkunde“ trägt neben dem Verständnis zur Entwicklungsgeschichte von Lebewesen auch zur Klärung erd- und klimageschichtlicher Zusammenhänge bei. Sie wird unterstützt von paläontologischen Befunden fossiler Pflanzenreste aus Sedimentablagerungen, Torfen oder Holzkohlen, durch Pollenanalysen für die pleistozäne und durch dendrochronologische Untersuchungen an Jahresringen für die holozäne Vegetationsgeschichte. Die folgende Skizzierung der evolutiven Hauptschritte geht auf Darstellungen in EHRENDORFER (1991) zurück; zu verweisen ist außerdem auf Lehrbücher zur tertiären und quartären Vegetationsgeschichte Europas von MAI (1995) und LANG (1994).

Zur Zeit der Entstehung der *ersten Landpflanzen* im Silur/Devon lag der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre mit 2% noch niedrig. Aber schon im Karbon entsprach die luftchemische Zusammensetzung etwa der heutigen, da es zu dieser Zeit bereits umfangreiche Wälder mit bis zu 30 m hohen Urfarnen, Bärlappen, Schachtelhalmen und echten Farnen gab, die zur O₂-Anreicherung beitragen konnten. Unter feucht-tropischen Klimabedingungen beherrschte die recht ähnliche Flora dieser Sumpfwälder den Nordsektor des Großkontinents Pangäa. Als deutlich artenärmer erwies sich die „Gondwana-Flora“ des kühl-gemäßigten Südeils im südafrikanisch-indisch-australisch-antarktischen Komplex.

Von den heute bestehenden Klassen der Gymnospermen entwickelten sich frühe Koniferen und Ginkgo-Gewächse bereits im Perm. Im Wechsel vom Paläo- zum Mesozoikum stellten sich im Nordabschnitt der Pangäa aride Verhältnisse ein, die einen Großteil der Farnbäume mit ihrem primitiven Leitbündelsystem und der dadurch gehemmten Wasserversorgung dezimierten. Erst in der oberen Trias folgte wieder ein gleichmäßigeres feucht-warmes Klima, das die *Ausbildung von Angio-*

spermen von der unteren Kreide an förderte; ihr Entwicklungszentrum lag in den damaligen Tropen. Während der einsetzenden Kontinentaldrift war ihre Genese noch nicht weit fortgeschritten, so daß ältere Gruppen noch ein weltweites Areal besetzen konnten. Am größten sind die Abweichungen dort, wo die Abtrennung zuerst erfolgte, also zwischen Südamerika und Afrika sowie Afrika und Australien. Südamerika, die Antarktis und Australien standen noch bis zur Kreide-Tertiär-Wende miteinander in Verbindung, was die dortigen Gemeinsamkeiten erklärt (6.2.2). Auf dieser Grundlage sorgte die Kontinentaldrift für einen ersten Impuls, der die Trennung der Florenreiche mit der heutigen Arten-Differenzierung erklärt. Zwar näherten sich Südostasien und Australien, Süd- und Nordamerika sowie Indien und Südasiens im Tertiär einander an, trotzdem bleibt auf den nunmehr bestehenden Landbrücken bzw. Inselketten ein klarer Wandel erkennbar.

Während bis zum Miozän noch warm-tropisches Klima vorherrschte, kühlte es in der Folgezeit ab. Die Flora veränderte sich im unterschiedlichen regionalen Ausmaß, stellenweise jedoch beträchtlich. Dies betraf Mitteleuropa im besonderen Umfang, denn die alttertiäre Tropenflora wurde hier im Mitteltertiär durch subtropische Elemente ersetzt, wie sie noch jetzt den feuchten Südosten der nordhemisphärischen Kontinente bestimmen (*Sequoia*, *Taxodium*, *Nyssa* und *Magnolia*). Sie bildeten Moorwälder um ausgedehnte Sumpflandschaften mit vielen der heutigen Schilf- und Wasserpflanzen und schufen die Grundlage für die mitteleuropäischen Braunkohlevorkommen. Es stellten sich aber auch schon jene Gattungen ein, die die *rezenten Wälder* der nemoralen Zone kennzeichnen, jedoch in viel artenreicheren Ausbildungen (*Pinus*, *Picea*, *Platanus*, *Fagus*, *Quercus*, *Betula*, *Alnus*, *Ulmus*, *Acer*, *Tilia*, *Populus*, *Salix*, *Fraxinus*).

Die im Jungtertiär fortschreitende Abkühlung in den mittleren bis hohen Breiten bildet einen weiteren Impuls, der die heutige Floren-Differenzierung prägt. Sie gipfelt in den quartären Vereisungsphasen, wobei erhebliche Wirkungsunterschiede zwischen Europa einerseits und Nordamerika sowie Ostasien andererseits auszumachen sind. Denn während im ersten Fall mit den Pyrenäen, den Alpen oder der Tatra querverlaufende Gebirge einem südwardigen Ausweichen der Vegetation vor den Inlandmassen entgegenstehen, erfolgt dies in den zweitgenannten Großregionen problemlos. Als Folge ergibt sich in Europa nicht nur eine *Florendezimierung*, indem bei jeder eiszeitlichen Vereisungsprogression vom Verlust vieler Arten auszugehen ist. Ebenso entsteht eine schärfere Trennung zwischen der mediterranen und mitteleuropäischen Provinz; einen Beleg hierfür erbringt ein Vergleich mit den westlichen Provinzen in Nordamerika, wo eine höhere Artenkonzentration einheimischer Arten herrscht als in Mitteleuropa und z.B. *Pinus*-Arten ein deutliches Mannigfaltigkeitszentrum finden. Dies besagt auch, daß in Nordamerika die Wiederbesiedlung der ehemaligen Auswanderungsgebiete während des Holozäns viel rascher als in Europa erfolgt. Jedoch soll der Florengang während der holozänen Erwärmung aufgrund der weitaus besseren Rekonstruktionsmöglichkeit der dynamischen Prozesse erst in Kap. 7.1 behandelt werden.

Abb. 35 verdeutlicht einige dieser pflanzengeographischen Impulse während der Florenwanderung. Die Genese des Verbreitungsmusters der überwiegend epiphytischen Kakteengattung

Rhaphis mit über 30 Arten in Lateinamerika und etwa 12 in Afrika erklärt BARTHOLOTT (1984). Nachdem erwiesen ist, daß die am weitesten verbreitete Art *Rhaphis baccifera* schon vor dem letzten Jahrhundert in beiden Kontinenten gesammelt wurde, ist menschliche Verschleppung auszuschließen. Vorkommen in Afrika und Südamerika legen vielmehr den Schluß nahe, daß ein altes Gondwanarelikt vorliegt. Hiergegen spricht jedoch die hohe angiosperme Entwicklungsstufe der Gattung. Bleibt als Ansatz für die Erklärung einer Haftverbreitung durch Vögel (Epi-Ornithochorie), zumal diese Sippe mit hoher Produktion an Diasporen und extrem klebrigem Fruchtfleisch dazu prädestiniert ist. Der Transfer dürfte in diesem Fall von Südostbrasilien als primärem Genpool bis nach Madagaskar erfolgt sein, wo ein jüngeres, sekundäres Entwicklungszentrum der Gattung vorliegt.

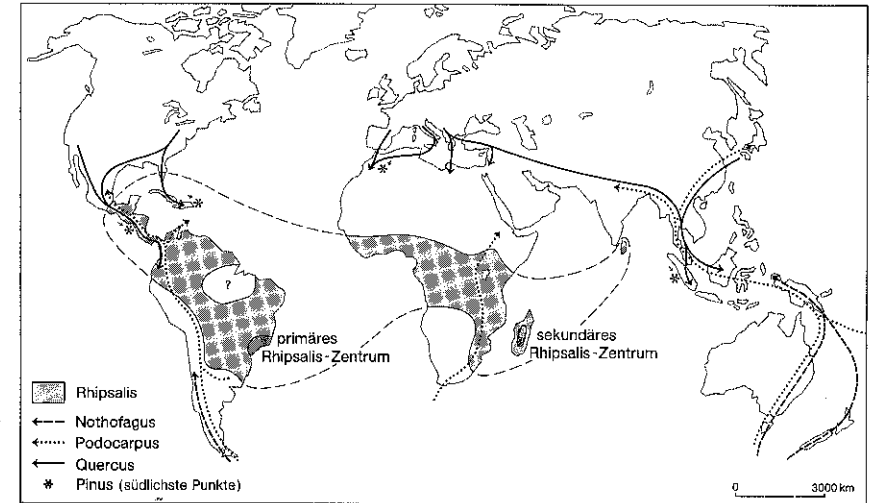


Abb. 35: Kontinentdrift und Migration. Verbreitungsmuster von *Rhipsalis* (n. BARTHOLOTT, 1984) sowie Wanderungen von *Quercus*, *Nothofagus*, *Pinus* und *Podocarpus* in Südostasien (n. WHITMORE, 1981) und in Lateinamerika (n. GRAF, 1992).

Generell dient die südostasiatische Inselbrücke als wichtiger *rezenter Transferweg*, der vielen Gattungen zur Belegung eines weiten Areals vom Südpazifik bis Vorderindien als Ausbreitungsraum dient (Beispiel auf Artebene: *Podocarpus neriifolius*, von Fiji bis Nepal). Von Norden her greifen *Quercus* und Kiefern weit nach Süden vor, wobei *Pinus merkusii* in Sumatra am Gunung Kerinci als einziger Gattungsvertreter bereits jenseits des Äquators vorkommt (WERNER, 1990). Beide Gattungen weisen in diesem tropischen Randbereich ebenso wie in Zentralamerika einen besonderen Artenreichtum auf (z.B. über 20 Eichenarten in Thailand, 300 in Mexiko). Im Gegenzug streben neben *Podocarpus* einige australisch-pazifische Elemente nach Norden: unter den Kasuarinen reicht *Casuarina junghuhniana* bis nach Ostjava und die Proteaceengattung *Helicia* bis nach Südindien (WHITMORE, 1981). Einige Systematiker leiten aus der taxonomischen Zusammensetzung der Bergwälder zwischen dem heutigen Assam und Fiji für die entsprechende Paläoregion sogar das Entstehungszentrum der Angiospermen ab.

Abschließend angedeutet sei ein dritter Impuls für eine weltweite Florenveränderung, der seit dem historischen Altertum durch den Menschen und noch rasanter seit Beginn der Neuzeit mit der Entdeckung und Erschließung neuer Kontinente abläuft. Dieser *anthropogene Wandel* geht jedoch nur zum kleineren Teil mit einer Artenneubildung einher (7.4.1), sondern wird eher von einer ganz neuen Dimension der Florendurchmischung geprägt (7.4.2 – 7.4.5). Da es sich um Veränderungsprozesse handelt, die kaum von den beteiligten Arten selbst ausgehen, werden diese Trends bis zu den Ausführungen über die dynamische Prozesse zurückgestellt.

6.2 Arealkunde

Die Arealkunde beschreibt die Gesamt- oder Teilverbreitung von Sippen; dabei werden Fundorte zu Wohngebieten zusammengestellt, die Aussagen über das *Verbreitungsareal* eines Taxon erlauben. Die *Verteilungsmuster* werden in Arealkarten zusammengestellt, wie es in Abb. 35 für *Rhipsalis* auf Gattungsniveau erfolgt. Üblicherweise fällt die Untersuchung der floristischen Ausstattung von Regionen in die Pflanzengeographie, während Pflanzensystematiker eher Fragen nach der Verbreitung von Einzelsippen nachgehen.

In methodischer Hinsicht ist der letztgenannte Zweig kaum noch ausbaufähig; jedoch bestehen vor allem in den Tropen noch große Wissensdefizite zur Sippenverbreitung. Die Arealanalyse verfolgt neben der pflanzenhistorischen Rekonstruktion zwei Ansätze:

- einen typologischen, der auf ein Klassifikationssystem der verschiedenen *Verbreitungsmuster* abzielt (MEUSEL et al., 1965) und
- einen kausalen, der die *Faktoren* untersucht, die die Größe und Form der Muster beschreiben (WALTER & STRAKA, 1970).

NIMIS & BOLOGNINI (1990) heben den verbindenden Charakter der beiden Ansätze hervor, indem sie in der Arealtypisierung eine wichtige Informationsquelle für eine Generalisierung ökologischer Parameter sehen. Während sich also aus Arealmustern einzelner Taxa Modelle für evolutive Veränderungsprozesse ableiten lassen (6.2.1), nähert sich die „vergleichende Arealkunde“ (Chorologie) geoökologischen Interessen. Sie zielt zunächst auf die Bündelung von Sippenverbreitungen ähnlicher Form und Größe zu *Arealtypen* ab. Deren Begründung kommt bei der Bewertung klimaökologischer und edaphischer Vorgaben ein hoher Stellenwert zu (FRANKENBERG, 1978a).

Arealtypen ergeben sich aus der Überlagerung konkreter Verbreitungsmuster. Sie bilden abstrakte elementare Einheiten, die sich zu einem globalen Ordnungssystem zusammenstellen lassen. Daraus resultieren florenräumliche Einteilungen mit hierarchischem Prinzip, von denen seit Anfang des vorigen Jahrhunderts zahlreiche Versionen vorliegen. Die in Mitteleuropa gebräuchliche Gliederung von MATTECK (1964) wird hier durch jene von TAKHTAJAN (1986) ergänzt (6.2.3).

Als Grundinventar der Sippenverbreitung dienen floristische Kartierungen (6.2.4), die im Laufe der letzten zwei Jahrzehnte in weitgehend koordinierter Form durch-

geführt werden. Hoch aufgelöste Verteilungskarten für jede Pflanzenart liefern nun einen engeren geoökologischen Interpretationswert und erhalten zusätzlich einen Anwendungsbezug für den Naturschutz oder die Landschaftspflege.

6.2.1 Arealmuster

Evolutive und ökologische Aussagen der Arealformen von Sippen ergeben sich schon aus einer groben Zuordnung in fünf Typen an Verbreitungsmustern: kosmopolitisch, geschlossen, vikariant, disjunkt, endemisch. Viele Beispiele für Artareale jeglichen Typs liegen in dem grundlegenden Werk von MEUSEL et al. (1965) vor.

Unter *Kosmopoliten* versteht man Sippen, die über die ganze Erde verteilt sind. Jedoch weisen selbst jene wenigen Arten große Lücken auf, deren Areal auf mehr als die Hälfte der Landflächen verteilt ist; hierzu zählen das einjährige Rispengras *Poa annua* oder der Adlerfarn *Pteridium aquilinum*, die z. B. in Wüsten fehlen. Daß gerade Farne zur Belegung großer Areale neigen, ist auf ihre Sporen zurückzuführen, die sich gegenüber Samen von Blütenpflanzen leichter verbreiten (SMITH, 1993). Förderlich für große Verbreitungsgebiete wirkt sich eine weite ökologische Toleranz auf verschiedenen Wuchsstandorten aus. In solchen Fällen spricht man von *Ubiquisten*; allerdings sind solche „Allerweltpflanzen“ nicht grundsätzlich mit Kosmopoliten gleichzusetzen, folgt der Begriff doch ökologischen und nicht arealtypischen Aspekten.

Im Unterschied zu den Ubiquisten beschränken sich die meisten Kosmopoliten auf Standorte, die eng begrenzt über weite Strecken in Verbindung stehen bzw. standen. Hierzu zählen Strände und Salzufer mit halophytischen (*Salsola*, *Atriplex*) oder Seen und Moore (Phragmites, *Drosera*) mit hydrophytischen Sippen. Daneben gibt es geschlossene Areale, in denen sich kosmopolitische Sippen auf bestimmte Klimazonen konzentrieren; so belegen „pantropische“ Vorkommen (*Ceiba*) eine relative Klimapersistenz des Tropengürtels über viele Millionen Jahre. Für beide Kosmopoliten-Typen gelten Vorkommen in mehreren Kontinenten als Grundbedingung.

Ebenfalls umfassend können *geschlossene Areale* sein, von denen in Abb. 36 das Beispiel des Wiesenschaumkrauts *Cardamine pratense* ebenfalls auf einen anderen Kontinent übergreift. Man bezeichnet ein Areal als „geschlossen“, wenn vorhandene standortbedingte Lücken mit den natürlichen Verbreitungsmitteln einer betreffenden Art überbrückt werden können (SCHMITHÜSEN, 1968). Damit ist schon angedeutet, daß es sich in solchen Fällen durchweg um ein stabiles oder expansives Verbreitungsmuster einer Sippe handelt. „Exklaven“ deuten oftmals eine potentielle Ausweitung des Areals an, wie es bei *Cardamine* entsprechende Außenposten in Grönland belegen.

Liegt hingegen eine teilweise oder vollkommene Zersplitterung der heutigen Fundorte vor, bei denen ein natürlicher Austausch der Fortpflanzungsträger ausgeschlossen erscheint, handelt es sich um eine *Disjunktion*. Im Beispiel der Zirbelkiefer *Pinus cembra* (Abb. 36) gilt ein ehemals geschlossenes Areal von den Alpen bis Sibirien als gesichert. In diesem Fall lag möglicherweise der Ausgangspunkt der Arten-

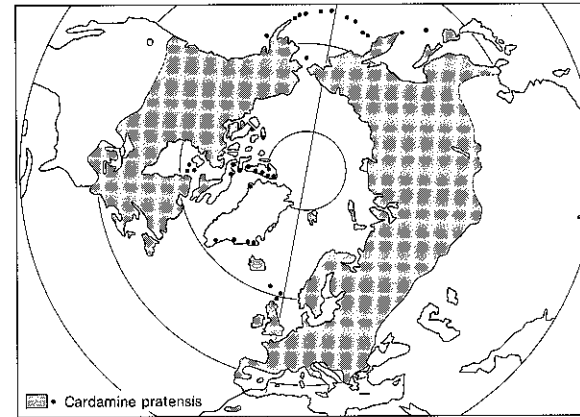
entwicklung sogar in jenem Zwischenbereich, in dem *Pinus cembra* heute fehlt. Die isolierten Vorkommen in den Alpen, in der Tatra und den Karpaten bilden somit Reliktstandorte. Häufig gibt es regionale Restposten ohne großflächiges Areal, so etwa bei Arten, die nur in der alpinen Stufe europäischer Gebirge auftreten (Eiszeitrelikte). Neben solchen punktuellen Fällen einer regressiven Verbreitung können Arten mit getrennten Großarealen trotz einer ehemaligen Verbindung auch expansiven Charakter zeigen. Dies betrifft vor allem bipolare Verteilungen, etwa der Gattungen *Empetrum* oder *Viola*, deren Areale im Tropenbereich möglicherweise im Rahmen der Kontinentaldrift unterbrochen wurde.

Unter *Vikarianz* versteht man getrennte Verteilungsmuster verwandter Taxa, die ähnliche Habitate belegen. Auch hierbei kann die räumliche Isolation eine progressive oder regressive Verbreitung beinhalten. So gehen die Buchen (*Fagus*) der Nord- und Südbuchen (*Nothofagus*) der Südhemisphäre aus einem gemeinsamen Genpool hervor, der allerdings schon in der Oberkreide voneinander getrennt war (WILMANN, 1989). Aus den beiden rezenten Komplexen des „long-distance dispersal“ ergeben sich aber dennoch expansive Züge, wie Abb. 36 für *Nothofagus* belegt und es für *Fagus* ebenfalls zutrifft.

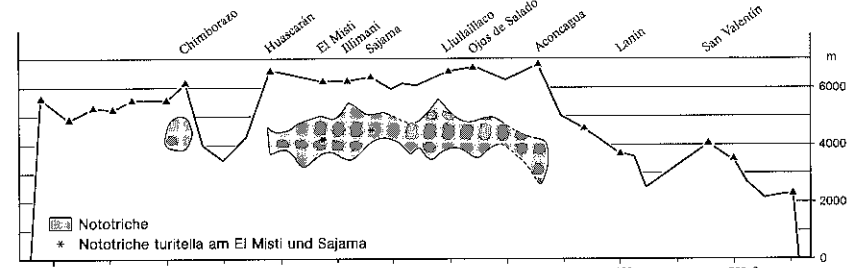
Auch an Standorten mit ökologischen Gemeinsamkeiten können über große Distanzen taxonomische Verbindungen auftreten, d. h. die Gesamtheit der Taxa verfügt über Ähnlichkeiten. So zeichnen DEIL & MÜLLER-HOHENSTEIN (1984) mit einem Vergleich zwischen Strauchwolfsmilch-Gesellschaften im Jemen und auf den Kanaren symphylogenetische Verbindungen nach, die die heutige Lücke der Sahara als ehemals geschlossenes Verbreitungsgebiet ausweisen. Vikariierende Taxa der Klassen Kleinio-Euphorbietea eritreo-arabica auf der einen und Kleinio-Euphorbietea canariensis auf der anderen Seite belegen die Disjunktion. Neben der gemeinsamen Art *Euphorbia balsamifera* und den Gattungen *Aeonium* und *Kleinia* (Abb. 36) sind *Ceropegia* und *Caralluma* gemeinsam. Sogar sukkulente Wuchsmerkmale sorgen für eine symmorphologische Übereinstimmung der beiden Gesellschaften. Bei fehlender Sippen-Verwandtschaft wäre für ökologische Stellenäquivalenz mit ähnlichen Wuchsformen allerdings der Begriff „Konvergenz“ vorzuziehen.

Die Reduktion eines ehemals weitverbreiteten Taxons auf ein kleines Areal nennt man *Reliktendemismus*. Endemisch kann aber auch eine nur lokal verbreitete Art sein, die sich gerade in Neubildung befindet. Solche *Neoendemiten* können auf Sonderstandorten mit Schwermetallvorkommen vorkommen (3.3.3), gelegentlich auch auf städtischen Ruderalstellen (7.4.2) sowie auf speziellen Gesteinsmineralien (Serpentin), Inseln oder isolierten Bergkegeln. Als Beispiel aus Hochgebirgen dient das Verbreitungsmuster der Gattung *Nototriche*, das sich auf die Hochanden zwischen dem Äquator und Zentralchile beschränkt (Abb. 36b, c). In diesem Areal kommen rund 100 Arten mit Häufung im südperuanischen Altiplano vor, die im einzelnen sehr lokale Vorkommen aufweisen. Die enge ökologische Beschränkung auf die hochandine Region oberhalb der geschlossenen Vegetation mit höchsten Vorkommen bis 5600 m ü.M. fördert die Genese zahlreicher Lokalendemiten an isolierten Bergkomplexen (BAUMANN, 1988). Hierzu zählt *N. turitella*, von der neue Funde am Sajama nicht mehr wie vorher für einen extremen Lokalendemiten am El Misti, sondern nun für eine disjunkte Art mit wenig bekannter Verteilung sprechen.

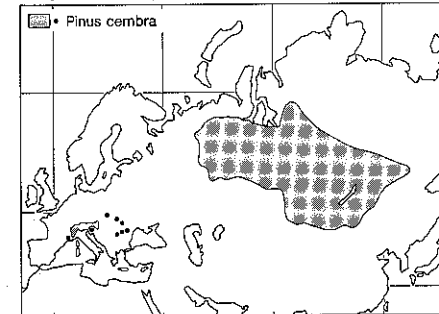
Geschlossenes Areal



mit Endemiten



Disjunktion



Vikarianz

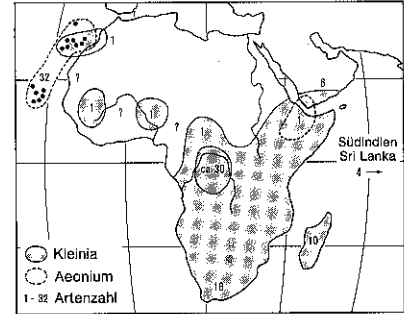


Abb. 36: Beispiele für Verbreitungsmuster. Geschlossenes Areal: *Cardamine pratensis*. Endemismus: Verbreitung und Höhenverteilung der Gattung *Nototriche* (n. BAUMANN, 1988) und der Art *N. turitella*. Disjunktion: *Pinus cembra* (n. MEUSEL et al., 1965). Vikarianz: *Aeonium* und *Kleinia* (n. DEIL & MÜLLER-HOHENSTEIN, 1984).

Inseln belegen normalerweise einen zunehmenden Endemismus mit wachsender *Isolation*. Daneben steuert die Standortdiversität nicht nur die Gesamtartenzahl sondern ebenso den Endemitenreichtum. Hierfür kann die Größe der Landfläche entscheidend sein. Eine Analyse der beiden folgenden Tabellen belegt, daß auf den Kanaren verschiedene Faktoren das Maß des Endemismus vorgeben. Bei Berücksichtigung der vielen Unterarten zeigt sich, daß auf den festlandnahen ariden Inseln der Endemismus geringer ist als auf den ferneren humiden, wo die relative Isolation die Artneubildung fördert. Bei alleiniger Betrachtung der Arten schlägt jedoch die Standortvielfalt der größten Insel Tenerife noch stärker durch, wo mit dem 3718 m hohen Pico del Teide eine zusätzliche Vorgabe für die Ausbildung einer eigenständigen Flora vorliegt.

Tab. 7: Sippenzahl der Gefäßpflanzen und Endemismus der einzelnen Kanaren-Inseln (n. WELLS & LINDACHER, 1994). Die Prozentangaben zum Endemismus beziehen sich auf Arten mit Unterarten sowie auf Arten allein (letzte Spalte, n. LEMS, 1960).

Insel	Größe	max. Höhe	Sippenzahl	Endemiten	End.	in %
Lanzarote	862 km ²	671 m	619	106	17,1	3,8
Fuerteventura	1662 km ²	807 m	655	130	19,8	4,9
Gran Canaria	1532 km ²	1950 m	1316	321	24,2	6,7
Tenerife	2036 km ²	3718 m	1452	429	29,5	8,4
La Gomera	373 km ²	1484 m	865	258	29,8	7,4
La Palma	706 km ²	2423 m	870	255	29,3	4,7
Hierro	278 km ²	1501 m	608	177	29,1	2,8

Die anfangs erwähnte engere Arealbildung von Blütenpflanzen in Relation zu Farnen zeigt sich beim Endemismus ebenfalls. Aus Tab. 7 und 8 geht zunächst hervor, daß neben Größe und Reliefenergie (also: Standortvielfalt) die Entfernung der Insel vom nächsten Kontinent den Endemitenreichtum beeinflusst. Ebenso zeigt sich, daß Farne wegen ihrer Sporenverbreitung die Eigenständigkeit einer isolierten Vegetation weniger kennzeichnen als Blütenpflanzen. Derartige Daten erlauben Rückschlüsse auf die Migrationsgeschichte in Abhängigkeit von den Verbreitungsmitteln.

Tab. 8: Vergleichende Prozentsätze endemischer Arten einheimischer Farne und Blütenpflanzen für ausgewählte Inseln (SMITH, 1993) mit Distanz zum nächsten Kontinent.

	Farne	Blütenpflanzen	Distanz in km
Hawaii	71	89	4140
St. Helena	50	97	1800
Neuseeland	46	75	1680
Neu Kaledonien	44	92 (Serpentine!)	1230
Juan Fernandez	35	69	720
Jamaica	11	27	640

6.2.2 Floristische Raumgliederung (Florengebiete)

Die Bündelung von Sippen ähnlicher Verbreitung zu Arealtypen liefert die Grundlage für ein florengeographisches Ordnungssystem. Arealgrenzen bestimmter Arten, Gattungen oder Familien lassen sich für floristische Gliederungen heranziehen,

die auf empirischen Werten zur Ähnlichkeit bzw. zu Abwandlungen, letztlich also zum Florenwandel beruhen. Die folgenden Ausführungen zielen weniger auf quantitative als auf qualitative Unterschiede einzelner Raumeinheiten ab. Diese wiederum lassen sich hierarchisch ordnen, wobei sich hier das Augenmerk auf *Florenprovinzen* (die weitgehend dem Arealtypus entsprechen), *Florenregionen* und *Florenreiche* richtet. Während die letzte Einheit als größte Klasse allgemein akzeptiert ist, finden sich auf der Ebene der Florenregionen unter den Autoren schon Abgrenzungs- und Bedeutungsunterschiede. So folgt die Regionaldifferenzierung in Abb. 37 nur teilweise der Einteilung nach MATTICK (1964) in 43 Regionen und lehnt sich auch an TAKHTAJAN (1986) an, der vor allem im arktischen Bereich großzügiger verfährt und nur noch 35 Regionen trennt.

Abb. 37 weist das holarktische Gebiet als größtes der insgesamt sechs festländischen Florenreiche aus. Die Südgrenze entspricht der floristischen Tropengrenze und scheidet außertropische von tropischen Familien. Für die *Holarktis* sind rund 60 Familien endemisch, von denen die meisten aufgrund der wenigen zugehörigen Arten unbedeutend bleiben, abgesehen von den Liliaceen s.str.. Ihren Schwerpunkt finden hier zudem Magnoliaceen, Lauraceen, Ranunculaceen, Caryophyllaceen, Fagaceen (aber auch Antarktis, s.u.), Betulaceen, Juglandaceen, Salicaceen, Brassicaceen, Primulaceen, Rosaceen, Saxifragaceen, Apiaceen, Gentianaceen, Campanulaceen, Alliaceen, Iridaceen sowie Pinaceen und Cupressaceen. Auffallend ist die von TAKHTAJAN sehr weit gefaßte circumboreale Region (1), die sich mehrfach unterteilen ließe. Am ehesten böte sich die Ausgrenzung eines subpolaren „circumarktischen“ Bereiches an (Teil II, 2); eine Unterteilung erscheint aber deswegen unangebracht, als fast alle Gattungen der subpolaren Zone auch weiter südlich vertreten sind. Die Formationsunterschiede zwischen Tundra und Taiga zeichnen sich auf floristischer Ebene also keineswegs ab.

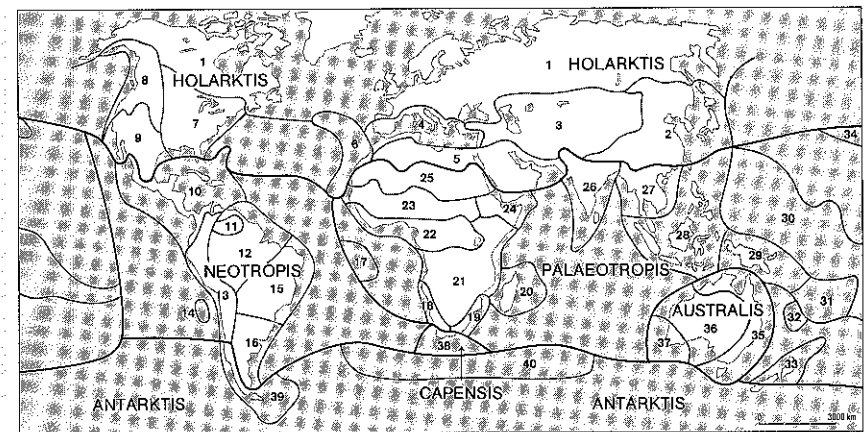


Abb. 37: Florenreiche und Florenregionen (n. MATTICK, 1964, und TAKHTAJAN, 1986; s. 9.6).

Daß in der Holarktis der *nearktische* Teil in Nordamerika und der *paläoarktische* in Eurasien zusammengefaßt sind, hängt mit der engen floristischen Struktur zusammen. Zu nennen wären etwa die gemeinsamen Gattungen der Kiefern, Fichten, Ahorne, Eichen oder Buchen, die die späte Trennung der beiden Kontinente im Alttertiär belegen. Hier entsprechen nicht nur in morphologischen Merkmalen jeweils die Ostseiten und die Westseiten einander, auch auf Gattungsebene zeigen sich Gemeinsamkeiten (Liriodendron, Platanus etc. als Relikte einer ehemals zusammenhängenden arktotertiären Flora). In der mediterranen und madrischen Region (3 und 8) weisen Papaveraceen, Brassicaceen, Fabaceen, sowie Boraginaceen eine starke Verbreitung auf; der ostasiatischen und nordamerikanisch-atlantischen Region (2 und 3) sind Taxaceen, Taxodiaceen sowie Magnoliaceen gemeinsam.

Zwischen der Paläo- und Neotropis, die mit Afrika einerseits und mit Südamerika andererseits bereits seit der frühen Oberkreide voneinander getrennt sind, liegen weitaus schwächere floristische Bezüge als zwischen den beiden holarktischen Kontinenten vor. Nur wenige frühentwickelte Gattungen greifen über (s. *Rhipsalis* in Abb. 35); nur 13% der tropischen Gattungen sind beiden tropischen Florenreichen gemeinsam. Pantropische Familien sind etwa mit den Cycadaceen, Annonaceen, Ebenaceen, Zingiberaceen und Gesneriaceen schon reichlicher vertreten. Die große Sippenzahl der beiden Florenreiche wird aus den Vielfaltszentren im zentral-amerikanisch-nordamazonischen und südostasiatischen Raum ersichtlich (Abb. 82).

Die *Paläotropis* als zweitgrößtes und artenreichstes Florenreich beinhaltet mit Afrika (außer dem Kapgebiet) und Indien auch den besonders artenreichen südostasiatischen und pazifischen Inselkomplex, der naturgemäß einen hohen Endemitenanteil umfaßt. Als verbindende Elemente gelten die Dipteridaceen, Melianthaceen und Pandanaceen. Eine Untergliederung in einen afrikanischen, indomalayischen und polynesischen Komplex ist jedoch angebracht (Africotropis, Indomalayis, Ozeanien). Der mittlere Teil nimmt für manche Gattungen eine verbindende Stellung ein, wie es etwa die Verbreitung der Kannenpflanze *Nepenthes* von Neuguinea über Sri Lanka bis Madagaskar belegt.

Die *Neotropis* erstreckt sich von Südmexiko bis in den Süden Südamerikas unter Aussparung von Westpatagonien und Feuerland. An die Nearktis ist die Neotropis über Zentralamerika und die karibischen Inseln (10) angeschlossen, die beide erst im Jungtertiär entstanden sind. Daß aber gerade dieser Raum durch eine besondere Sippenvielfalt heraussticht, erklärt sich wie im indonesischen Inselkomplex (28) aus der Brückenfunktion zwischen zwei Florenzentren und weist beide Übergänge als Wege eines lebhaften Florenaustauschs aus (6.1).

Unter den in der Neotropis allein heimischen Gattungen zählen die Bromeliaceen und Cactaceen zu den bekanntesten. Ihren Schwerpunkt finden hier weiterhin Malpighiaceen, Melastomataceen und mehrere Palmengattungen (*Chamaedorea*, *Jubaea*, *Sabal*). Mit 40% an eigenen tropischen Gattungen ist die Neotropis trotz ihres geringeren Umfangs und der kompakteren Form unwesentlich ärmer als die Paläotropis mit 47%.

In Abb. 37 zählen nur der südwestlichste Teil von Südamerika, die subantarktischen Inseln (Malvinen, Kerguelen und Macquarie) sowie der Südzipfel von Neuseeland zum *antarktischen Florenreich*. Diese enge Fassung von MATTICK steht im Kontrast zur weiten von TAKHTAJAN, der die Steppen Patagoniens, Juan Fernandez und Neuseeland einbezieht. Während die Antarktis selbst über ganz wenige höhere Pflanzen

verfügt, ist der subantarktische Bereich Südchiles und Feuerlands (39) aufgrund des deutlichen Klimagradients zwischen Küste, Anden und dem östlichen Gebirgsfuß recht artenreich. Mehrere Gattungen greifen vom subantarktischen Teil Südamerikas nach Norden in die kalttropischen Stufen der Anden vor, z. B. *Azorella*, *Pernettya* sowie *Acaena*, und *Gunnera* sowie *Fuchsia* erreichen auf diesem Wege sogar Zentralamerika.

Das antarktische Florenreich schließt die südlichen Teile der Neotropis über die jenen der Paläotropis und der Australis mit der eigenständigen *Capensis* an. Kennzeichnend sind dabei vor allem die Proteaceen, Cunoniaceen und Restionaceen, ferner die Podocarpaceen und Araucariaceen. Auch die Gattungen *Nothofagus*, *Escallonia* und *Aristotelia* belegen austral-antarktische Verbindungen, die eine tertiäre Brücke über einen noch unvereisten antarktischen Sektor bezeugen (fossile Funde). Ansonsten belegt die hohe Eigenständigkeit der australischen Flora eine Isolation, da sich die *Australis* schon in der Unterkreide von der übrigen Paläotropis löste. Als nahezu endemische Familie sind die Casuarinaceen zu nennen, und auch die Myrtaceen-Gattung *Eukalyptus* und *Melaleuca* weisen den Kontinent als abgetrenntes Florenreich aus.

Als spektakulärer Sonderfall ist das winzige Florenreich der *Capensis* zu betrachten, das sich mit über 8500 Blütenpflanzen als außergewöhnlich artenreich und mit rund 6250 Endemiten als eigener Komplex zeigt. Unter den vielen endemischen Gattungen stechen solche aus der Familie der Aizoaceen, Ericaceen, Asteraceen und der nur hier vorkommenden Bruniaceen heraus. Allein von der Gattung *Erica* konzentrieren sich 520 eigene Arten auf die nicht einmal 10.000 km² umfassende Kapregion, so daß hier das Zentrum der weit nach Europa ausstrahlenden Gattung vermutet wird. – Ein abschließender Blick auf Abb. 82 verdeutlicht die Sonderstellung der Kapregion in der Sippen-Vielfalt, werden hier doch Werte erreicht, die ansonsten nur für die Tropen typisch sind.

6.2.3 Arealtypenspektren

Die Verbreitungslücke zwischen den disjunkten Arealen der in Kap. 6.2.1 behandelten gemeinsamen kanarischen und jemenitischen Gattungen zeigt bereits einen ökologischen Bezug, indem sie sich aus der holozänen Austrocknung der Sahara erklärt. Für die heutige klimaökologische Differenzierung der Sahara legt FRANKENBERG (1978b) eine Typisierung auf Grundlage *statistischer Florenanalysen* vor. Dabei erfolgt im Rasterverfahren eine Zuordnung jeder vertretenen Art zu einem von fünf Arealtypen oder einem von drei Endemitentypen. Die prozentuale Verteilung außertropischer (vor allem mediterraner), außertropisch-saharischer, saharo-sindischer, tropisch-saharischer und tropischer Arten für jedes Raster führt zu Grenzlinien zwischen Dominanzgruppen, die mit Klimaparametern korrelieren. Hierzu zählen enge Bindungen von Sippen an Mindestniederschläge oder Ariditätsindizes, an die Frostempfindlichkeit oder an die Hitzeresistenz. Entlang des Nils kommt es allerdings zu einem südwardigen Vorstoß des mediterranen und einen weiten nordwardigen des tropischen Elements zulasten des saharischen, da hier neben lokalklimatischen auch migrationsbedingte Effekte auftreten.

Im beschriebenen Fall baut die Arealtypisierung wegen der weniger bekannten Verbreitungsgebiete der Taxa und der klimaökologischen Fragestellung auf einer weiten Begriffsfassung auf („tropisch – außertropisch“). Für Europa liegen hingegen exakte Kenntnisse zur Form, Größe und geographischen Lage der Sippen vor. Wenn sich aus einer größeren Zahl von Sippenarealen eine ähnliche Grundform und Position abzeichnet, spricht man von einem „Arealtypus“. Die zugehörigen Sippen wiederum werden als *Geoelemente* bezeichnet (syn. „Florenelement“). Danach führt etwa die Zusammenfassung von Rotbuche und Bergahorn zusammen mit weiteren Arten wegen des nahezu identischen Verbreitungsgebietes zur Abgrenzung des mitteleuropäischen Arealtyps bzw. Geoelements.

In Abb. 38 reicht der mitteleuropäische Arealtypus recht weit nach Osteuropa, und nach Südosten greift das zugehörige Geoelement um die Alpen herum bis nach Rumänien vor. Hieraus werden wiederum, florengeographische und klimatische Ursachen für die Ausbildung des Typs ersichtlich. Diese wiederum unterliegen orographischen Strukturen, indem Gebirgszüge oder Senken *Barrieren* oder *Leitlinien* bilden können. So hemmen im vorliegenden Falle die Alpen die nordwärtige Wanderung supramediterraner Arten, während der Apennin ihre südwärtige Ausstrahlung fördert. Das Ausstreichen der Alpen im Osten ermöglicht aber auch das erwähnte Vorgehen des mitteleuropäischen Arealtyps nach Südosten. Die übrigen Grenzen werden hingegen von diffuseren und auch zeitvariablen klimatischen Übergängen gekennzeichnet. Die zonale Linienführung folgt in den hohen und mittleren Breiten durchweg dem thermischen Wandel, während der meridionale Wandel stärker den hygrischen Kontinentalitätswandel widerspiegelt (JÄGER, 1968).

Die bislang beschriebene Geoelement-Zuordnung der Taxa läßt sich aus chorologischen Verbreitungskarten, aus regionalen Artenlisten und auch aus Bestimmungsliteraturen ableiten. Für eine phytogeographische Charakterisierung von Großräumen in Hinblick auf evolutive Prozesse oder auf makroklimatische Muster ergibt nur eine Zuweisung des Arealtypus auf Basis der einheimischen Vegetation ohne vom Menschen eingebrachte Fremdarten Sinn.

Etwas stärker auf regional-klimatische Unterschiede zielt ein *Florenvergleich* am Beispiel von Rebbrachen des supra- und mesomediterranen Typs in Südligurien sowie des thermomediterranen Übergangs auf der äolischen Insel Salina ab (Abb. 39). Im Fall von Pignone handelt es sich um ein Gebiet mit zahlreichen Frösten und etwa 1700 mm N/a. Supramediterrane Arten, die zu jeweils 15% von eurasiatischen und mitteleuropäischen ergänzt werden, beherrschen hier die Talauen; dagegen beschränken sich mesomediterrane Vertreter auf die umgebenden Hügel (3.1.2). Schon in den Cinque Terre, aber auch auf dem süditalienischen Salina bildet das letztgenannte Geoelement die stärkste Fraktion. Bei in beiden Fällen frostarmen Wintern sind die Unterschiede in den Arealtypenspektren bei rund 1100 mm im zweiten und knapp 600 mm N/a im dritten Beispiel niederschlagsbedingt. So bewirkt die größere Aridität auf Salina einen geringeren Anteil an supra- und einen höheren an thermomediterranen Arten. Mitteleuropäische oder eurasiatische Vertreter spielen in beiden Fällen keine große Rolle mehr. Gegenüber

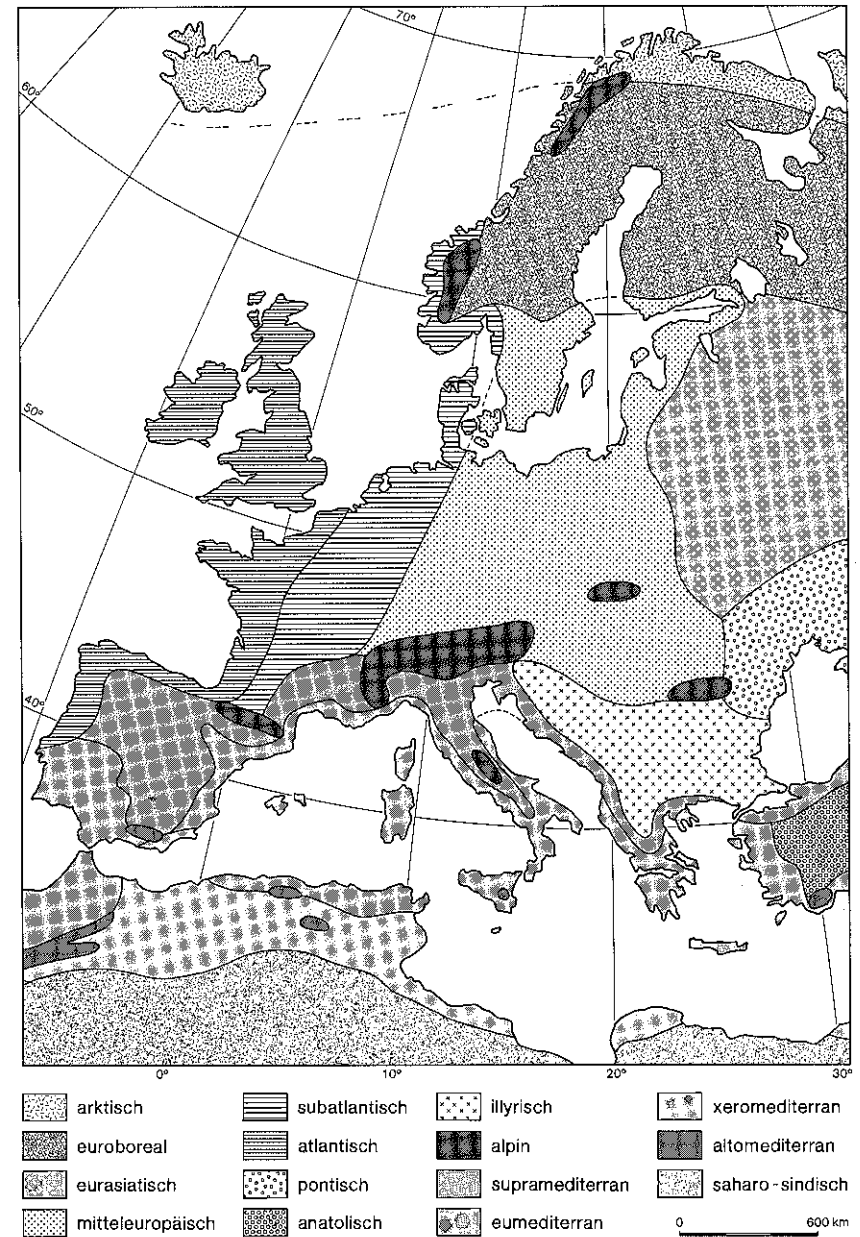


Abb. 38: Raumgliederung der Arealtypen (Geoelemente) in Europa, in Anlehnung an MEUSEL et al. (1965), OBERDORFER (1992) und TAKHTAJAN (1986).

der alleinigen Betrachtung des Artenbesatzes kommen die Dominanzstrukturen bei Einbeziehung des Deckungsgrades noch deutlicher heraus, wie aus den ersten beiden Beispielen ersichtlich wird (Abb. 39 unten).

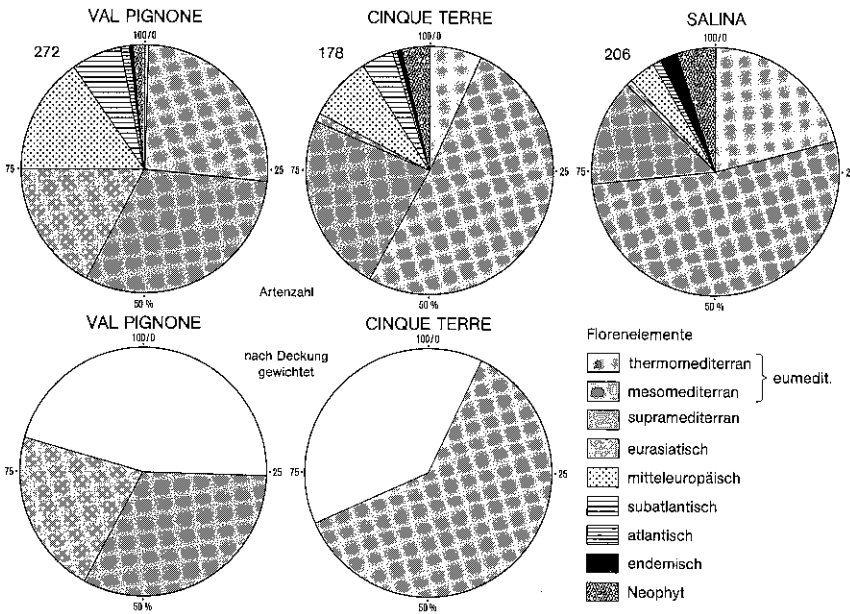


Abb. 39: Goelement-Zuordnung für Rebbrachen im Val Pignone (supramediterran), in den Cinque Terre (mesomediterran) und auf der Insel Salina (meso- bis thermomediterran). Oben: auf Artenbasis, unten in zwei Fällen für die wichtigen Goelemente nach Deckung gewichtet; Indexzahl: erfasste Arten.

Bei standortspezifischer Ermittlung der Goelemente ergeben sich in solchen Regionalbeispielen nochmals verfeinerte Bilder, die von mikroklimatischen, edaphischen oder nutzungs-spezifischen Merkmalen zeugen. Für diesen eher geökologischen Aussagewert einer Arealtypisierung läßt sich wiederum das *Floreninventar* der bereits angesprochenen sechs oberfränkischen Fallbeispiele heranziehen (Tab. 9).

Tab. 9: Arealtypenverteilung in den in Abb. 18 und 72 aufgeführten sechs charakteristischen Standorten im oberfränkischen Raum, nach Deckungswerten gewichtet.

	subatlant	mitteleur	eurasiat	submed
Seggenried	–	1,1	98,9	–
Segetalflur	–	43,1	50,6	6,3
Ruderalflur	1,1	49,8	36,7	12,4
Sandrasen	–	29,2	8,3	62,5
Kalkmagerrasen	–	29,6	2,4	68,0
Kiefernwald	4,2	–	95,8	–

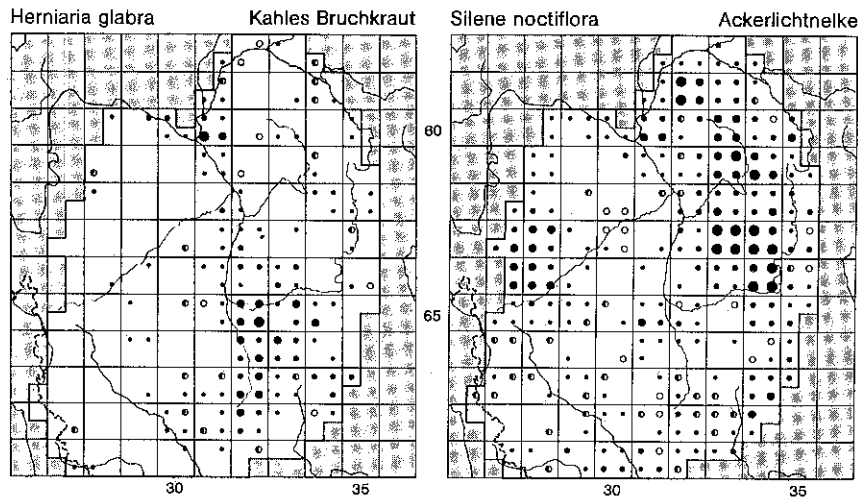
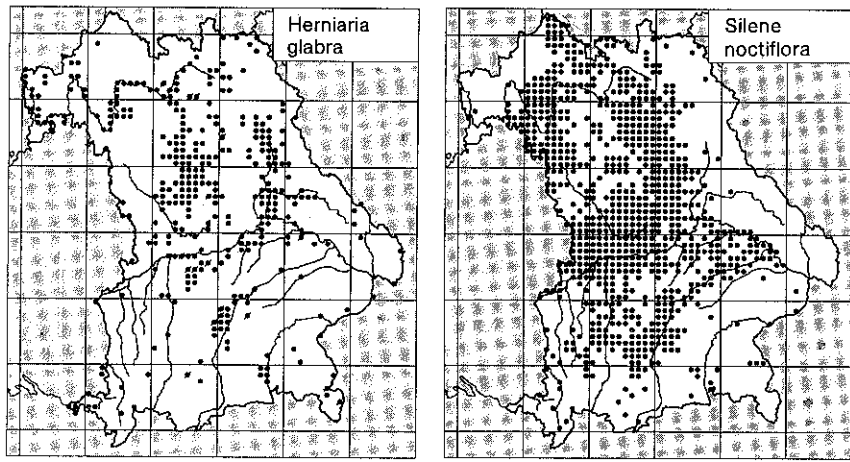
Eine Tabelleninterpretation belegt den kontinentalen Charakter des Großseggenrieds und Kiefernwaldes sowie die intermediäre Stellung der Segetal- und Ruderalfluren mit bereits erkennbarem Anteil an submediterranen Elementen. Letztere werden für die beiden thermophilen Rasen typisch. In diesen Fällen bleibt jedoch der unterschiedliche Anteil eingeschleppter Arten zu beachten, die zwar standortgerecht reagieren, sich aber für eine überregionale Typisierung weniger eignen.

6.2.4 Floristische Kartierung

Die Ermittlung von Artenarealen erfolgt auf Grundlage von Fundorten, die auf Literatur- und Herbarauswertung sowie gezielter Korrespondenz von Regionalbearbeitern beruhen. Neben dieser „passiven“ Erhebung kommt es in Mitteleuropa zu einer exakteren aber auch ungleich arbeitsaufwendigeren Methode der „aktiven“ Suche nach dem Verbreitungsgebiet von Sippen. Den Kern bei diesen Projekten bilden Geländebegehungen ehrenamtlicher Mitarbeiter. Als Grundlage für die *Feldkartierung* aller Gefäßpflanzen dienen TK-25-Quadranten, wobei in der BRD rund 2000 Mitarbeiter für die Erstellung des Gemeinschaftswerkes betraut sind bzw. waren.

Für die Benelux-Staaten, Dänemark und Westdeutschland gelten die entsprechenden Florenkartierungen auf nationaler Ebene als abgeschlossen. Die erfolgte Erfassung der Gefäßpflanzenflora (HAEUPLER & SCHÖNFELDER, 1989) wird nun durch entsprechende Projekte mit Erhebungen zur Verbreitung von Moosen, Flechten und Großspilzen ergänzt. Parallel laufen Rasterkartierungen mit detaillierteren Erhebungsmethoden im engeren Gitternetz unter stärkerer Ausrichtung auf „kritische“ Sippen. Bei ausgewählten Arten werden populations- und fundortspezifische Daten für Naturschutzzwecke einbezogen. Die kleinräumige Erfassung der Verbreitungsmuster eröffnet nun die Chance, bei wiederholten Kartierungen einen Florenschwund bzw. -wandel kurzfristig und klar zu erfassen (vgl. Phytomonitoring in 8.2.3). Schon seit geraumer Zeit liegen entsprechende Kartenwerke für Schleswig-Holstein (RAABE, 1987) und Bayern (SCHÖNFELDER & BRESINSKY, 1990) vor. Über weitere Grundlagen und Methoden der floristischen Kartierung unterrichtet BERGMEIER (1992), der Hinweise über die Bearbeitung des Atlas Florae Europaeae in 50 × 50 km-Quadranten beifügt.

Die Publikationen zeichnen sich durch bestechende Genauigkeit in den einzelnen *Punktrasterkarten* aus. Beispielhaft verdeutlichen in Abb. 40 die Verteilungsmuster der Acker-Lichtnelke *Silene noctiflora* in zwei verschiedenen großen Projektbereichen einen an den Grad der Differenzierung gebundenen Gewinn für die ökologische Interpretation. Die hier nicht gezeigte westdeutsche Verbreitung belegt mit einer Konzentration im Süden und punktuellen



Daten

- vor 1945
- ◐ zwischen 1945 und 1983
- nach 1983

Nachweis mit ... deutlich getrennten Wuchsorten pro Quadrant

- | | | |
|----------|------------|------------|
| • 1 – 3 | ● 11 – 25 | ● über 100 |
| • 4 – 10 | ● 26 – 100 | |

Abb. 40: Beispiele unterschiedlich detaillierter Flächenerhebungen der Verbreitungsmuster des kahlen Bruchkrautes (*Herniaria glabra*) und der Acker-Lichtnelke (*Silene noctiflora*) aus der floristischen Kartierung von Bayern (SCHÖNFELDER & BRESINSKY, 1990) und des Regnitztales (unveröffentl. Kartierungsprojekt, freundliche Übermittlung der Daten durch Herrn Dipl.-Biol. Subal, Nürnberg).

Vorkommen im Norden thermische Gunstfaktoren sowie eine bevorzugte Besiedlung von Böden auf Festgesteinen. In Bayern fehlt die Art in höheren Lagen, wobei sommerwarme, trockene Regionen als Gunsträume zu erachten sind: die thematischen overlays „Jahresniederschlag <800 mm“ und „Julimittel >16°C“ zeigen nahezu Deckungsäquivalenz mit dem Verbreitungsgebiet. Die Detailkartierung im Regnitzgebiet deutet schließlich auch auf edaphische Einflüsse hin, indem *Silene noctiflora* offensichtlich die Kalkgebiete der Fränkischen Alb gegenüber dem Sandstein-Komplex im Steigerwald und quartären Alluvionen bevorzugt. Das Bruchkraut *Herniaria glabra* bevorzugt hingegen jene Bereiche, in denen die Lichtnelke schwächer bis gar nicht vertreten ist.

6.3 Vegetationsprofile

Zur Kennzeichnung der räumlichen Verteilung der Vegetation bzw. der Pflanzen bieten sich Kartierungen an (Kap. 6.4), die Aufschluß über Anteile und Vielfalt der erfaßten Komponenten geben. Für die Charakterisierung des räumlichen Wandels in Abhängigkeit von Standortfaktoren wie Klima, Boden oder Meereshöhe erleichtern jedoch Profilskizzen die Interpretation gesetzmäßiger Bezüge. Dies betrifft in erster Linie Querschnitte, in denen ein markanter ökologischer Wandel wirksam wird. In diesem Fall der *horizontalen Kennzeichnung* im mittleren bis kleinen Maßstab wird hier von Verbreitungsprofilen oder Transekten gesprochen. Demgegenüber erfolgt die *vertikale Kennzeichnung* der inneren Struktur von Beständen im großen Maßstab in Schichtungsprofilen. Eine Zwischenstellung nehmen Querschnitte durch gürtel- bzw. linienförmige Strukturen ein, wie sie auf kurzer Distanz an Waldrändern, Fluß- oder Seeufnern auftreten. Da derartige Fälle eines kleinräumigen ökologischen Wandels oftmals mit einer vertikalen Bestandsdifferenzierung einhergehen, fallen sie in den folgenden Betrachtungen unter die Schichtungsprofile.

6.3.1 Schichtungsprofile

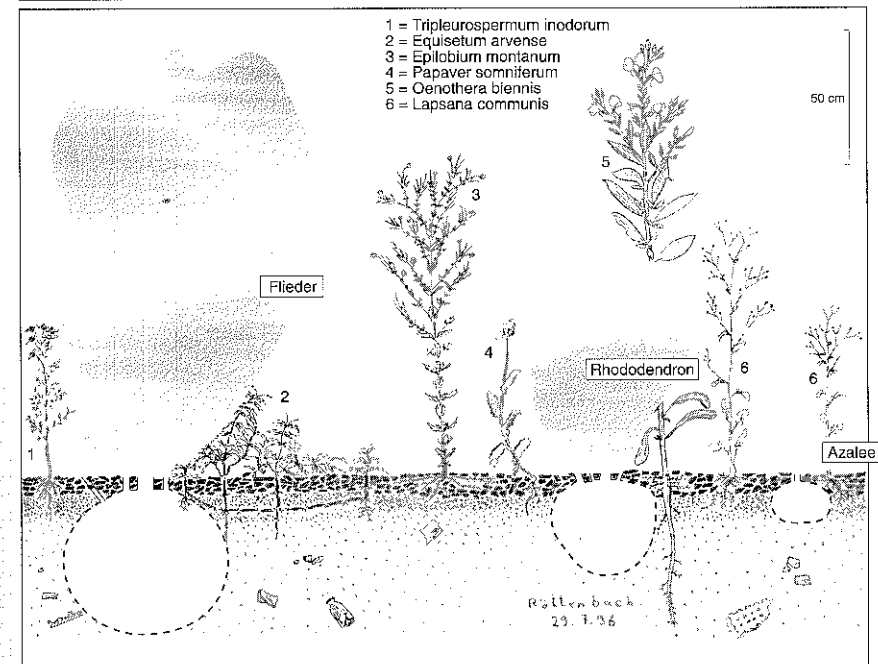
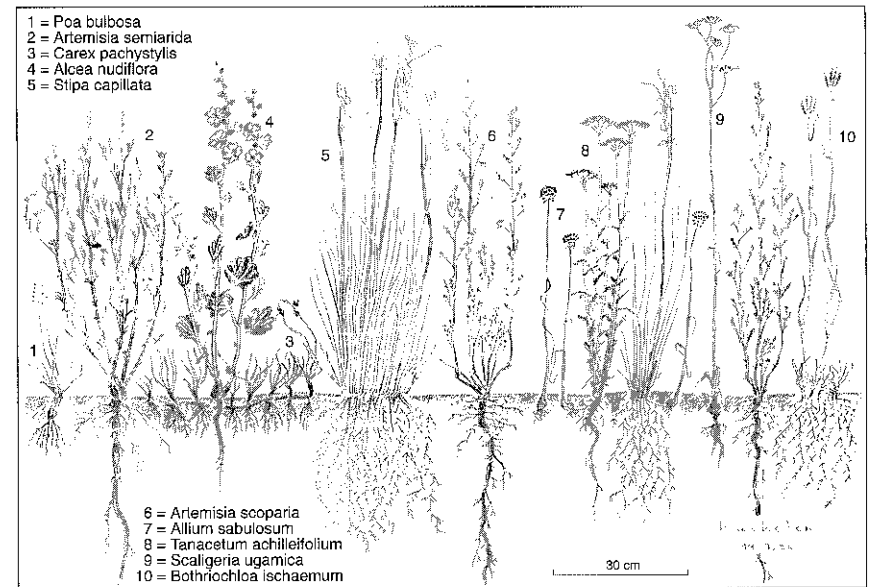
Für die Erstellung von Schichtungsprofilen bieten sich naturgetreue bis halbschematische Projektionen mit annähernd maßstabsgerechter Betonung der Vertikalstruktur des Bestandes an. Im ersten Fall handelt es sich um eine *wirklichkeitsgetreue Skizze* mit einer formengerechten Wiedergabe. Dennoch führt in solchen Bildern die Reproduktion von drei in zwei Dimensionen bereits zur Abstraktion; die Verflechtung von Pflanzen dichter Bestände muß außerdem notgedrungen in eine relativ „ausgelichtete“ Abbildung überführt werden. Dies gilt insbesondere für Busch- oder Baumbestände, in denen entlang einer Linie nur relativ wenige Pflanzen erfaßt werden und damit stets schon ein vereinfachtes Bild entsteht. Ebenso präsentiert jede denkbare Linie einen neuen Ausschnitt, so daß bei naturgetreuen Skizzen zur Festlegung des Typus dennoch eine Idealisierung statthaft ist. Gegenüber Bestandsfotos liegen die Vorteile von Skizzen wie jene in Abb. 41 (oben) in der Vereinfachung stark verflochtener Strukturverhältnisse und vor allem in der Trennschärfe zwischen den Pflanzen, die auf Ablichtungen aufgrund von Tiefenschärfen- und Kontrastproblemen durchweg fehlt.

In Abb. 41 (unten) kommt sowohl eine naturgetreue als auch eine schematische Darstellung zum Tragen. Im unteren Beispiel liegt eine Verarbeitung mit einem Zeichenprogramm vor, in dem gesetzte Zierpflanzen als weitgehend standortunabhängige Elemente mit vereinfachten Umrissen und als Raster in den Hintergrund rücken. Dagegen tritt die spontane Begleitflora als naturnahe Zeichnung in den Vordergrund, da sich mit ihr im vegetationskundlich-ökologischen Kontext eine höhere Aussagekraft verbindet. Das Weidenröschen *Epilobium montanum*, der Rainkohl *Lapsana communis*, die geruchlose Kamille *Tripleurospermum inodorum* und der Schlafmohn *Papaver somniferum* (Gartenflüchtling) vertreten hierbei die große Gruppe einjähriger Adventivpflanzen. Die aus Nordamerika stammende zweijährige Nachtkerze *Oenothera biennis* sowie der über Wurzeln Ausläufer bildende Ackerschachtelhalm *Equisetum arvense* stellen weitere wichtige Pioniere der Formation. In der Skizze kommt auch die dichte Rindenmulchauflage zur Geltung, die als modisches Gartenaccessoir nach GROTHAUS & HARD (1990) dem „übertriebenen ... Ordnungs- und Sauberkeitsfimmel“ als eigentlichem Ansinnen der Verbraucher eher zuwiderläuft anstatt zur Verdämmung des „wildem Grüns der Pflanzenbeete“ beizutragen. Gerade Wurzelkriecher wie die Zaun-Winde *Calystegia sepium*, der Huflattich *Tussilago farfara* oder die Ackerkratzdistel *Cirsium arvense* breiten sich hier zu kaum ausrottbaren Herden aus.

Schematische Profilskizzen erweisen sich als vorteilhaft, wenn nicht floristische, sondern formenspezifische Strukturen in bezug zum ökologischen Standortgefälle aufzuzeigen sind. Denn in derartigen Fällen gilt nicht die Artenkomposition als unmittelbar steuernder Faktor, sondern das Ausmaß der Bodenüberschirmung, das wiederum an den Typus der Bestandsschichtung, der Blattstellung und -dichte gebunden ist. Da also Formationsaspekte in den Vordergrund rücken, würden genauere Artenhinweise zu sehr vom morphologischen Aspekt als wichtigerem Regler im Standortgefälle ablenken.

In Abb. 84 wird am Beispiel einer Hecke die *strukturelle Funktion* dieses Biotops in einem halbschematischen Querschnitt demonstriert. Der SE-NW-Verlauf erweist sich hier als kontrastreicher Standort mit fünf linienförmig verlaufenden Teilbereichen. Die interne Struktur gewährleistet eine recht hohe Artenvielfalt auf kleinem Raum. Dies bedingt einen mehrfachen Wandel auf der Sonnenseite der Hecke, die von einem schmalen krautreichen Saum mit trockentoleranten Pflanzen über ein lichtliebendes Mantelgebüsch zu einem zentralen Gehölzstreifen überleitet. Dem steht ein ombrophiles Mantelgebüsch mit einem relativ artenarmen, feuchteliehenden Staudensaum gegenüber. Unterschiedliche Windeinwirkungen auf der Luv- und Leeseite führen aufgrund der Heckenorientierung noch zu einer Verschärfung des gegebenen hygrothermischen Kontrasts auf kleinem Raum (zu den Fernwirkungen von Hecken s. Kap. 8.5.3).

Abb. 41: Maßstabs- und naturgetreues Profil eines Ausschnitts der Steppenflora bei Almaty/Kazachstan (oben) und Kombination eines naturgetreuen Profils einer Wildkrautflora mit schematischem Eintrag von Zierpflanzen am Beispiel eines Gartens mit Rindenmulch über Trümmer-Hortisol in Röttenbach/Mittelfranken (unten).



6.3.2 Verbreitungsprofile

Verbreitungsprofile zeigen bevorzugt die vertikale Verteilung der Vegetation, also den Höhenwandel im Hügelland oder Gebirge. Auch hierbei ermöglichen erst Vereinfachungen einen Überblick komplexer Inhalte; anders als bei Schichtungsprofilen stehen hier *Symbole* für ganze Pflanzengruppen und -gemeinschaften. Dies gilt sowohl für Aufsicht- als auch für Schnittprofile. Im ersten Fall einer traditionellen Präsentation liegen die geordneten Einzelsignaturen zerstreut auf einer dem Be-

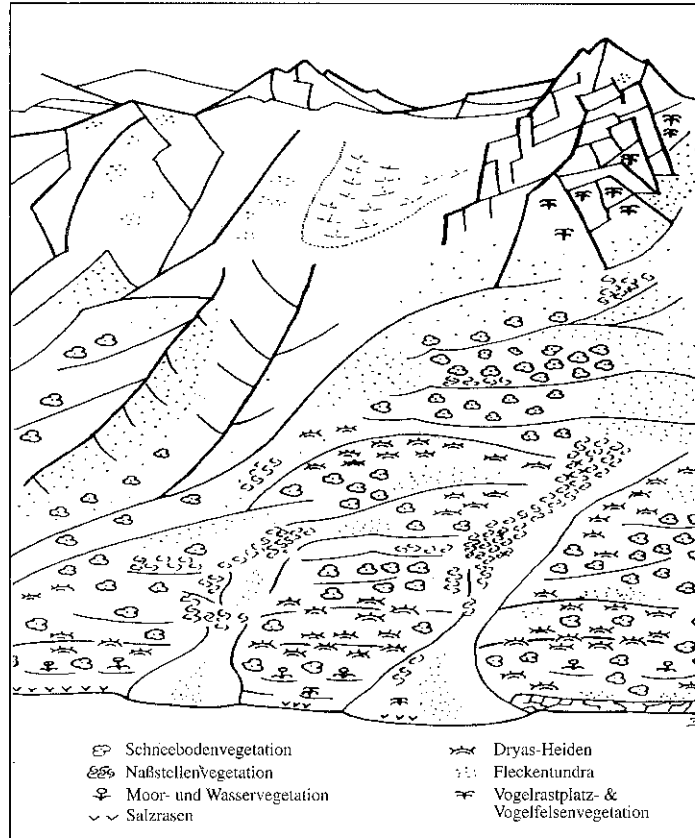
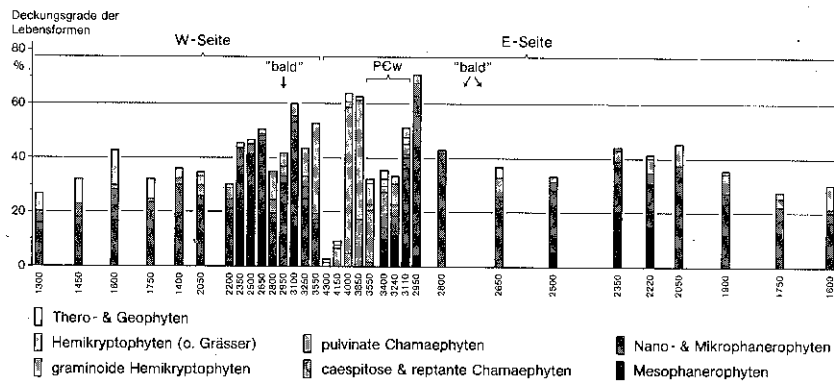
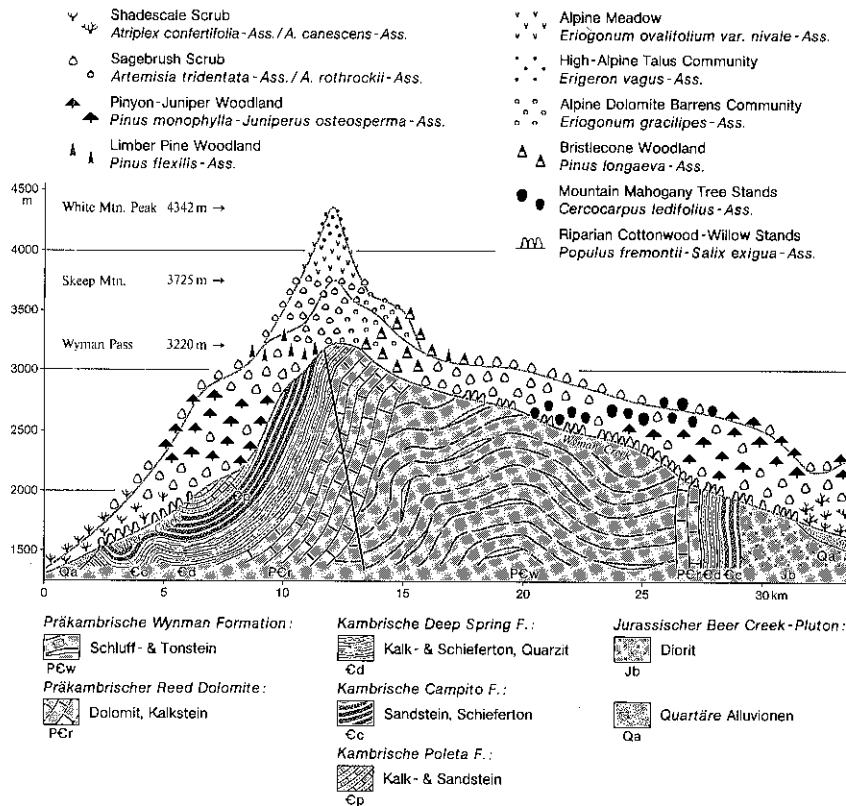


Abb. 42: Bildhafte Ansicht der Vegetationsanordnung auf der Germania-Halbinsel in Spitzbergen (aus THANNHEISSER, 1992, leicht verändert). Diese Art der Zeichnung ist aufgrund der symbolhaften Vegetationsskizzierung immer noch abstrakt; eine maßstabgetreue und realitätsnähere Darstellung liegt in Abb. 74 vor, die sich aber zur Kennzeichnung floristischer Unterschiede weniger eignet.

trachter zugewandten Ahdachung. Als bekannteste Beispiele gelten die Höhenstufenskizzen von HUMBOLDT (vgl. TROLL, 1966). Bildhafte *Aufsichten* machen dreidimensionale Strukturen noch besser als *Schnittprofile* deutlich (Abb. 42); in GIS-Verfahren ermöglichen entsprechende 3D-Darstellungen Einblicke aus allen Winkeln. Aber selbst bei naturnaher Abbildung handelt es sich um halbschematische Wiedergaben, da eine Maßstabsüberhöhung und Vereinfachung der relativ vergrößerten Charakterpflanzen vorliegt. Die Abstraktion nimmt mit abnehmendem Maßstab zu, wie es für stark vereinfachte zonale oder globale Übersichten gilt.

In Schnittzeichnungen konzentrieren sich die Vegetationssymbole auf die Profillinie. Dieses Verfahren erlaubt eine Kombination mit anderen Faktoren. In solchen Fällen bietet der Raum unter den Profillinien Platz für klimatische oder petrographische Merkmale, wie entsprechende Darstellungen von AL-HUBAISHI & MÜLLER-HOHENSTEIN (1984) für mehrere Teilprofile der jemenitischen Gebirgsabdachung zwischen der Tihama-Wüste und Rub-al-Chali demonstrieren. Beispielhafte Verbreitungsprofile mit geomorphologischer Anbindung liefert GARLEFF (1977) für die Anden Argentinien und Chiles. Querschnitte mit klimaökologischem Bezug stellt LAUER in mehreren Arbeiten vor (z.B. 1972 und 1975).

Das Schnittprofil zwischen West- und Ostabdachung durch die White Mountains in Ostkalifornien beinhaltet neben den Pflanzengürteln eine petrographische Kennzeichnung (Abb. 43). Hier werden die Formationen bzw. Gemeinschaften (nach US-amerikanischer Lesart) an Symbole für die Charakterarten geknüpft und in Stabdiagrammen mit Informationen zur Lebensformen-Verteilung gekoppelt. Der Bezug zur Gesteinsfazies belegt eine Überlagerung des klimatischen Höhenwandels durch edaphische Einflüsse. So treten die *Pinus longaeva*- und *Eriogonum gracilipes*-Assoziation im vorliegenden Beispiel nur auf basischen Dolomit-Formationen auf. Ostseitig treten *Cercocarpus ledifolius*-Assoziationen als besondere Komplexe heraus; sie dürften zusammen mit den beiden *Atriplex*-Assoziationen des Owens und Deep Spring Valley auf Ariditätsunterschiede zurückgehen. Recht gut zum Ausdruck kommen auf beiden Seiten die „balds“, die sich als baumfreie natürliche Höhenstufe zwischen zwei Waldgürtel schieben (Teil II, 9.3).



6.4 Vegetationskarten

Im Vergleich zu Profilerhebungen, bei denen sich die Geländearbeit auf die Erfassung der Vegetation entlang eines linien- oder streifenförmigen Transekts konzentriert, erweisen sich Kartierungen als wesentlich zeitaufwendiger. So sind für die Bearbeitung floristischer Mikrostrukturen großen Maßstabs Vermessungen der Umfänge, Formen und Positionen von Einzelpflanzen erforderlich. Für Aufnahmen der Strukturen ganzer Bestände empfiehlt sich nach Begehungen bzw. Befahrungen entlang mehrerer Profillinien die Begrenzung der ausgeschiedenen Einheiten mit Hilfe von Luftbildern und nochmaliger Kontrolle im Gelände. Für die Festlegung überregionaler oder zonaler Makrostrukturen weiträumiger Vegetationstypen ist die Auswertung von Literatur- und Kartengrundlagen mit Einarbeitung eigener Aufzeichnungen angebracht. Eine detaillierte Übersicht der Verfahrensweisen hietet das Lehrbuch von KÜCHLER & ZONNEFELD (1988).

Analog zu den Abbildungsmöglichkeiten bei Vegetationsprofilen ordnen sich bei Kartierungen verschiedenen Maßstabs die Darstellungsprinzipien den Dimensionsunterschieden unter: kleine Ausschnitte im Dekameterbereich lassen sich maßstabsgetreu und naturnah an die Artenstruktur anbinden, während die Wiedergabe von größeren Flächen einer zunehmenden Abstrahierung unterliegt. Bei Aufsichtsskizzen bietet die Vegetation leichter als andere physisch-geographische Faktoren eine Orientierung der Zeichnung an den strukturellen Merkmalen, handelt es sich doch um klar umrissene Einzelobjekte. Dagegen können bei der Raumverteilung komplexer Pflanzengemeinschaften wesentlich diffusere Grenzen als bei morphologischen, petrographischen oder bodenkundlichen Einheiten auftreten, so daß linienförmige Abgrenzungen schwerer fallen. So erweist sich auch in diesen Fällen die Verwendung von Einzelsignaturen als vorteilhaft, da hierdurch fließende Übergänge leichter darstellbar werden.

Zwei Beispiele unterschiedlichen Maßstabs mögen diese Ausführungen verdeutlichen. In Abb. 45 läuft die Erhebung auf eine möglichst präzise Reproduktion der Arten- und Formenstruktur hinaus, indem sich mit der naturnahen Darstellung weitere ökologische Details verknüpfen lassen, etwa Fragen nach der kleinräumigen edaphischen, mikroklimatischen oder floristischen Diversität. Liegen weitere Strauch- oder Baumüberschirmungen vor, so können mehrere Karten gleichen Ausschnitts schichtenspezifisch nebeneinander stehen, oder höhere Lagen wie etwa der Kronenbereich überlagern mit einem Grauraster die Einzelsignaturen (RICHTER, 1994). In solchen Fällen läßt sich auf einer Testfläche, im Sinne von VENZKE (1990) auch „Tessera“ genannt, der Kronenteller mit einfachen Umrissen halbschematisch darstellen. Für quantitative Auswertungen auf Tesserae bieten sich Rasterverfahren an, aus denen sich Angaben zu Artenzahl, Bedeckung oder Formenverteilung ableiten lassen. Beispiele für Rasterkarten kleinen Maßstabs liefert FRANKENBERG (1978b).

Abb. 43: Vegetationsprofil durch die White Mountains zwischen Bishop (Owens Valley) und Deep Springs (Deep Spring Valley) in Ostkalifornien, Überhöhung 1:5. Oben: Verbreitung der Pflanzen-Gemeinschaften nach amerikanischen Bezeichnungen; Unten: Lebensformenverteilung an 33 pflanzensoziologisch ermittelten Stellen auf Grundlage von Deckungswerten.

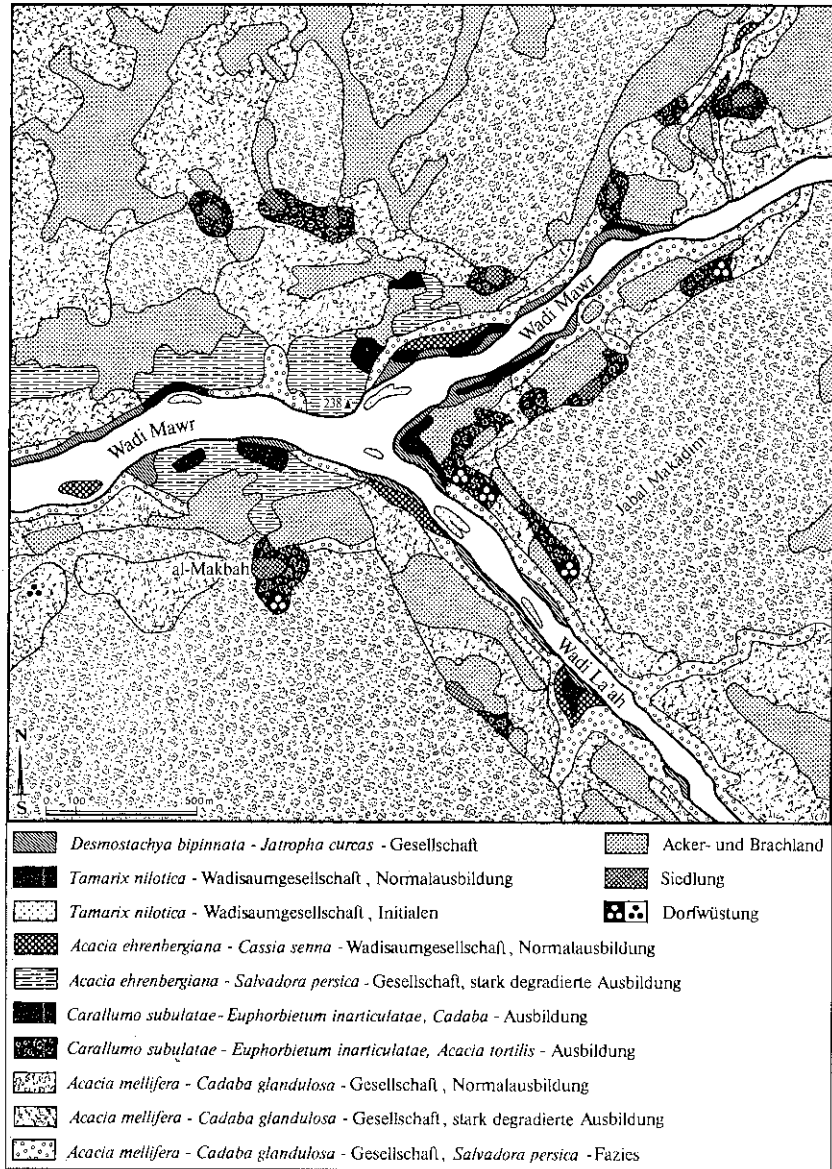
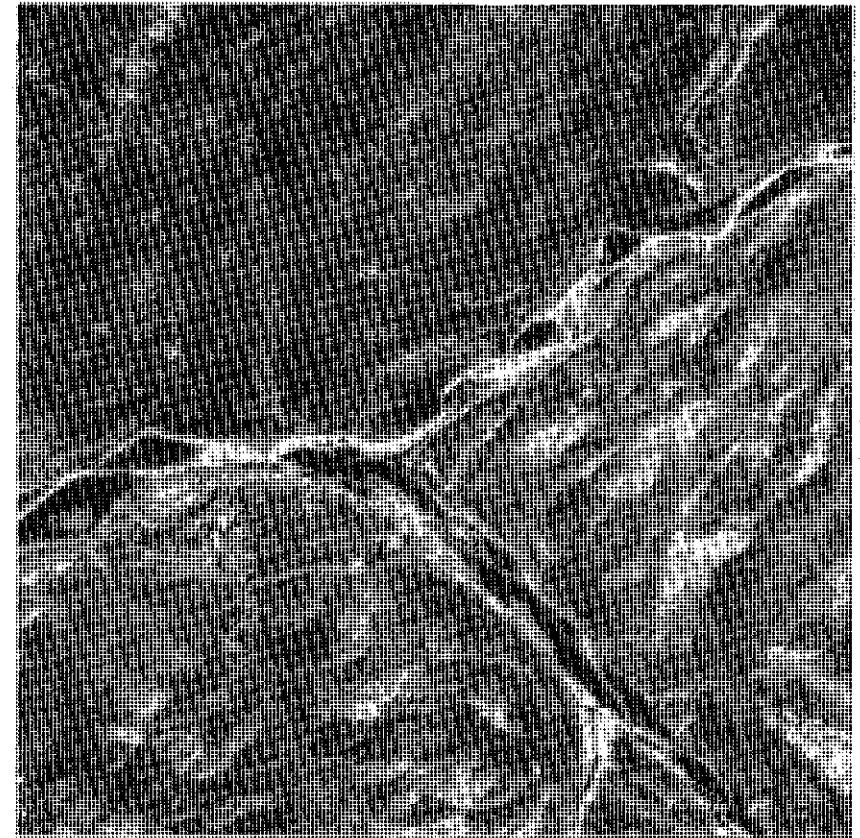


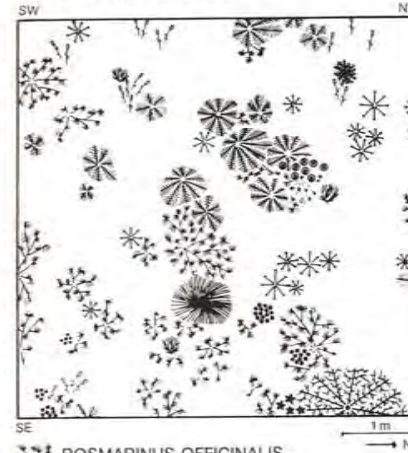
Abb. 44: Großmaßstäbige Karte der Pflanzengesellschaften im Gebiet At Tur, Nordjemen (aus DEIL & MÜLLER-HOHNSTEIN, 1985). Der Kartenausschnitt entspricht dem Luftbild auf der Gegenseite.



Luftbildfoto (oben) mit zugehöriger Karte links: Raummuster nordjemenitischer Pflanzengesellschaften am Wadi Mawr bei At Tur (v. U. Deil z. Verfügung gestellt)

Umseitig: LANDSAT-TM der Pazifikküste von San Salvador; Bänder 4-5-7, kontrast- und randverstärkt (copyright GAF, EOSAT)

HAMMAM SOUSSE, 63 m



ROSMARINUS OFFICINALIS

THYMUS CILIATUS

HALIMIUM HALIMIFOLIUM

CALICOTOME SPINOSA

GLOBULARIA ALYPUM

BUPLEURUM SPEC.

FUMANA ERICOIDES

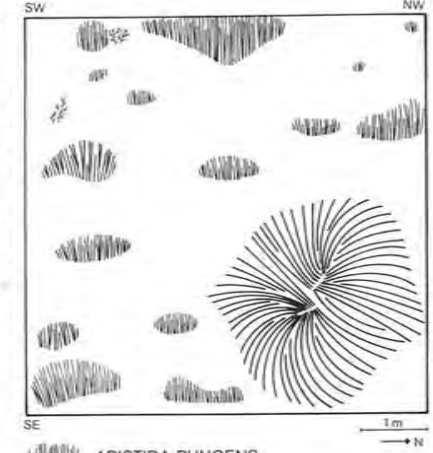
THYMELEA HIRSUTA

THYMUS HIRSUTUS

LAVANDULA MULTIFIDA

CORIDOTHYMUS CAPITATUS

TOZEUR, 68 m



ARISTIDA PUNGENS

RETAMA RETAM

ASTRAGALUS ARMATUS

Abb. 45: Pflanzenmuster auf zwei 25 m² großen Testflächen (Tesserae) auf einer Strandterrasse aus quartären Kalken nördlich von Sousse und im Erg am Chott Djerid in Tunesien.

Eine Wiedergabe der Vegetation mit Hilfe von Einzelsignaturen für ein Beispiel mittleren Maßstabs zeigt Abb. 46. Für Stromboli bietet sich das Verfahren wegen der Durchmischung unscharf abgegrenzter *Vegetationstypen* und verschiedener *Dominanzstrukturen* an. Da auf der Insel wegen des rezenten Vulkanismus sowie der Steilhänge mit beweglichen Lockermassen häufig Massenumlagerungen stattfinden, unterliegen die Pflanzengemeinschaften einem stetigen raumzeitlichen Artenwandel. Bracheprozesse im ehemals viel weiter verbreiteten Kulturland treten hinzu. Von den bei RICHTER (1984) ausführlich behandelten Prozessen sei nur das Mosaik zwischen Rohrgras- und Zistrosenbeständen am NE-exponierten Hang erläutert. Hier sorgt das ansonsten in Italien seltene Rohrgras *Saccharum spontaneum* var. *aegyptiacum* seit dem letzten großen Aschenausbruch vom September 1932 als vegetativ über Rhizome verbreitete Art schlagartig für eine Bedeckung der juvenilen Aschen. Erst allmählich setzen sich Zistrosen durch, indem sie sich von den nur kurzzeitig von Pyroklastika bedeckten und nun wieder freigespülten Schluchtwänden aus ausbreiten.

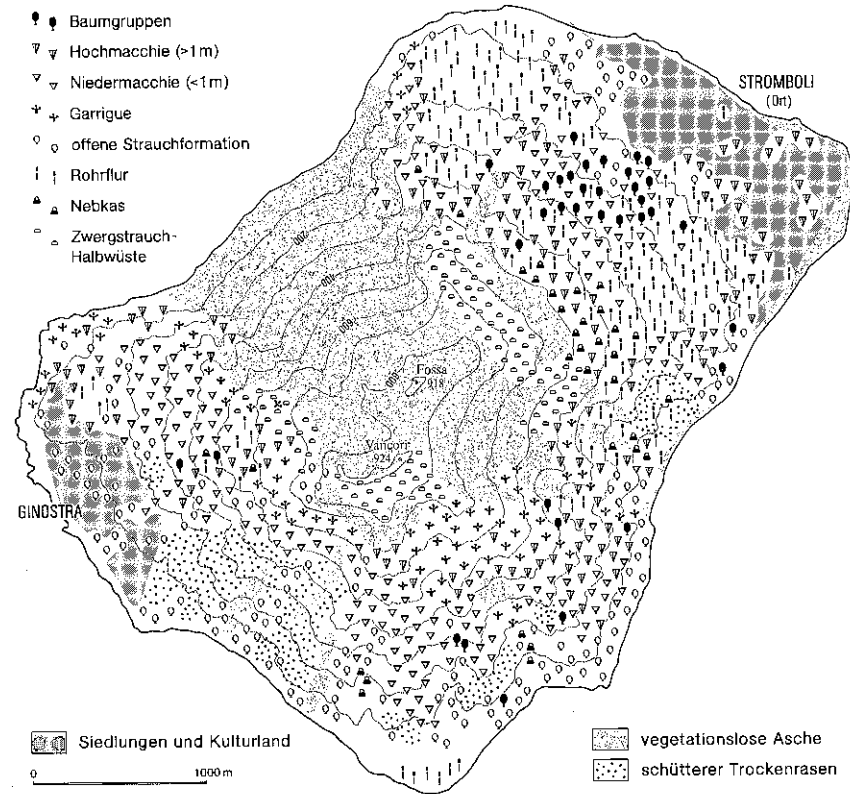


Abb. 46: Vegetationstypen auf Stromboli/Äolische Inseln.

Erlauben die Einzelsignaturen im diesem Falle, das sehr enge und kaum abgrenzbare Formationsmosaik durch fließende Übergänge zu kennzeichnen, so setzen sich die Umrisse des Siedlungs- und Kulturlandes scharf von den naturnahen Beständen ab. Grundlage bilden hierfür die festgelegten Felder und Siedlungsflächen; den künstlich geschaffenen Raumeinheiten entspricht in Abb. 46 nun eine naturferne Flächensignatur.

Für natürliche und naturnahe Pflanzengemeinschaften bieten sich Karten mit Flächenumrissen erst bei kleinen Maßstäben und Formaten an, in denen Einzelsignaturen deutlich unterscheidbare Raummuster aufgrund der Symbolgröße kaum noch zu trennen vermögen. *Naturferne Rastersignaturen*, die die abgetrennten Typen zwischen den Grenzen kennzeichnen, sollten dabei dennoch vorgegebenen Regeln folgen. So bietet sich eine Sequenz von dunklen zu hellen Feldern an, wenn eine Höhenstufenabfolge vorliegt oder die Bestände immer offener werden. Markante Grenzlinien zwischen deutlich unterschiedlichen Vegetationseinheiten, so zwischen Wäldern und offenen Fluren oder zwischen Gras- und Strauchkomplexen lassen

sich jeweils einer Signaturgruppe unterordnen. Hierbei bieten sich als Übergruppen z. B. Punkt- und Strichraster an, die dem jeweiligen Dichtegrad angemessen erscheinen. Azonale Einheiten wie Uferrandgehölze und Riedgürtel oder extrazonale Lawinare lassen sich durch dichte Kreuzsignaturen oder -schraffuren besonders herausheben, deuten aber dennoch die Formationsverwandtschaft mit den Punkt- und Linien-signaturen an.

In Abb. 47 verbietet die edaphische und hydrologische Komplexität der Vegetationseinheiten eine Verwendung von Einzelsymbolen. Bei der vorgegebenen engen Kammerung erfolgt selbst innerhalb der Umrißflächen eine Informationsbündelung, da z. B. die verschiedenen Mangrove-Gemeinschaften zusammengefaßt sind. In der Karte liegt das Schwergewicht auf einer Differenzierung der amphibischen bis trockenen Vegetation. So bilden Sandfluren innerhalb der Mangroven im Brackwasserbereich trockene Inseln. Gleichermaßen ragen kleine Hügel aus Korallenkalken mit tropischen Waldarten als „bammocks“ sowie größere Sandflächen mit Kiefernwäldern aus der umgebenden Sumpfsavanne der „glades“ im Süßwasserbereich heraus. Letztere wiederum vermitteln zwischen Sumpfyzypressenwäldern im stehenden Wasser und dem seichten Abfluß der „sloughs“. Im Kontrast zu all diesen Einheiten der natürlichen Vegetation heben sich die Nutzflächen klar ab, wie es hier mit einer uniformen Graufäche geschieht.

Karten der *potentiellen natürlichen Vegetation* sind als Ergebnis einer Rekonstruktion aus der geographischen Lage im Verbund der petrographischen, orographischen und klimatischen Gegebenheiten eines Gebiets zu sehen. Für den Fall der Everglades müßten also die ausgeschiedenen Einheiten in das heutige Kulturland fortgesetzt werden, wobei für ihre Abgrenzungen die Relief- und Bodenunterschiede heranzuziehen wären. Es handelt sich nicht zwangsläufig um das Vegetationsbild, wie es vor Eingriff des Menschen geherrscht haben muß, da z. B. die vorzeitigen Klimavoraussetzungen nicht in die Interpretation eingehen. Ebenso wenig ergibt sich aus Karten der potentiellen natürlichen Vegetation, wohin sie sich nach Aufgabe einer anthropogenen Einwirkung entwickeln könnte. Vielmehr handelt es sich um Überlegungen, wie die heutige Vegetation ohne Einfluß des Menschen aussähe (weitere Rahmenbedingungen der PNV bei TÜXEN, 1978, und LINDACHER, 1996). Die Rekonstruktion leitet sich dabei aus der Verbindung und ökologischen Zuordnung der verbliebenen Flecken naturnaher Vegetationsreste ab. Trotz (oder wegen) der hohen Komplexität erleichtern gerade für Gebirge der Vertikal- und Expositionswandel sowie das edaphische und hydrologische Regime solche Extrapolationen.

Die Vegetationskarte des Wadi Mawr im Nordjemen (Abb. 44 zum nebenstehenden Luftbild) baut im Gegensatz zur groben Charakterisierung der Everglades auf dem Repertoire und den Exaktheitsansprüchen pflanzensoziologischer Karten auf. Wesentlicher als die (vorläufige) Benennung der Gesellschaften erscheint hier als zusätzlicher Aspekt mit Praxisbezug die Berücksichtigung des Zustands der verbreiteten *Acacia mellifera* – *Cadaba glandulosa* – Gesellschaft. Sie tritt in Ausbildungen verschiedener Degradierung auf, wobei die wadinahen Bereiche besonders stark in Mitleidenschaft gezogen sind. Hier sind die Hangfußzonen im Anschluß an die Feldkulturen auf den Flußterrassen entlang der Bachbetten von Holzeinschlag und Weidedruck besonders stark betroffen, wobei die degradierten Bereiche an Fläche gewinnen. Dieser Trend belegt die Bedeutung für Kartierungen der realen Vegetation, der vor allem in der Überwachung zeitlicher Veränderungen liegt.

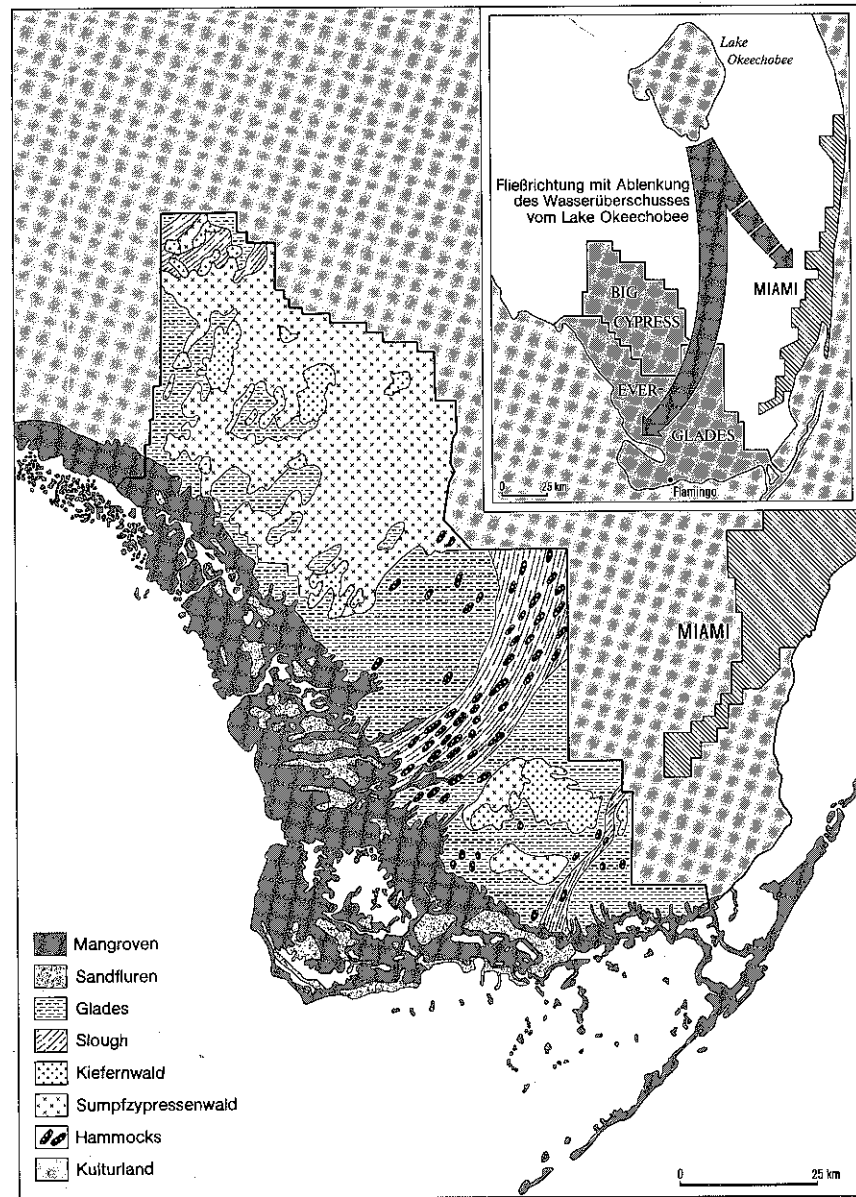


Abb. 47: Kleinmaßstäbige Vegetationskarte der Everglades mit dem Big Cypress National Reserve und den vorgelagerten Keys im Süden Floridas (n. Info-Material des Everglades NP-Visitor Center).

Eine Gegenüberstellung von Vegetationskarten verschiedener Inhalte im nahegelegenen Wadi Kassas durch MÜLLER-HOHENSTEIN & RAPPENHÖNER (1991) belegt genauer die räumlichen Übereinstimmungen und Unterschiede einzelner Vegetationsparameter. Dabei sind die Assoziations- und Formationsstrukturen nur stellenweise deckungsgleich. Die Autoren heben hervor, daß Pflanzengesellschaften durchweg bessere Informationen über die vorliegenden Standortvoraussetzungen liefern als symmorphologische Einheiten. Dagegen erweisen sich Analysen der Formationsmuster für Beurteilungsverfahren des Nutzungszustandes als vorteilig. Hieraus folgt, daß erst die Überlagerung mehrerer vegetationskundlicher Informationen, also der Gesellschaften und der Formationen, womöglich ergänzt durch Karten der Bestandshöhe, Phytomasse, Vitalität oder des Deckungsgrades, für Fragen zur potentiellen oder aktuellen Raumqualität Gewinne erbringen. Seltener vermitteln auch schon die Verteilungsfelder einer einzelnen Art sowie ihrer Lebensformerscheinungen Auskunft über ökologische Zustände.

Spätestens bei der Reinzeichnung der Geländeaufnahmen stellt sich heraus, daß Feldkartierungen zumeist zu detailliert erfolgen, um die gesamte Komplexität vollständig wiederzugeben. So gehört es bei der *Organisation* der Legende zum ersten Schritt, die Inhalte zu reduzieren oder zu generalisieren, indem man die Symbolwahl einschränkt oder kleinste Umrißfelder zu größeren bündelt. Schwierigkeiten bereiten ferner die allmählichen Übergänge und kontinuierlichen Veränderungen; bieten schwarz-weiß Signaturen noch Möglichkeiten, Schraffierungen grenzenlos ineinander übergehen zu lassen, so besteht für Farbkarten ein solcher Weg nur über abstrakte und verwirrende Zahnräder. Für die Wahl der Signatur bzw. Farbgebung gibt es zwar keine Standardisierung, jedoch sollte eine Abfolge logisch im Sinne einer Reihung ähnlicher Typen verlaufen (hell bis dunkel; blau, grün, gelb bis rot, ggf. violett; Sondersignaturen und -farben für azonale Komplexe; Verbindung von Farben und Signaturen).

Auf nationaler Ebene liegen mittlerweile zahlreiche abgeschlossene Kartenwerke vor. Für Deutschland zeichnet das Bundesamt für Ökologie und Umweltschutz in Bonn-Bad Godesberg verantwortlich (ehemals Bundesamt für Vegetationskunde; z. B. TRAUTMANN, 1973). In Europa galt die Schule von GAUSSEN (z. B. 1961) in Toulouse als federführend, die auch maßgeblich an der Konzeption von UNESCO-Kartenwerken beteiligt war (z. B. UNESCO, 1973). In zahlreichen tropischen und subtropischen Ländern laufen nationale oder internationale Programme einer integrierten Kartierung der natürlichen Vegetation und Landnutzung. Jüngere Erhebungen greifen dabei teilweise auf automatische Verfahren mit multispektraler Bildverarbeitung zurück (z. B. in Mexico), wobei unzureichende Typenansprachen im Gelände gelegentlich zu fragwürdigen Ergebnissen führen können.

6.5 Vegetationserhebung durch Fernerkundung

Da sich die folgenden Ausführungen auf vegetationsanalytische Möglichkeiten der Fernerkundung beschränken, wird für weiterführende Interpretationsverfahren und Techniken auf LÖFFLER (1994) verwiesen. Bei Arbeitsanleitungen für praxisbezogene, räumliche Erfassungen von Vegetations- und Landnutzungstypen gilt die ITC in Enschede/Holland als führend (In-

ternational Trainings Center mit Inst. for Aerospace Survey and Earth Sciences; vgl. a. KUCHLER & ZONNEVELD, 1988).

Zu trennen sind Photographien und Verfahren der Teledetektion. Im ersten Fall handelt es sich überwiegend um Luftaufnahmen vom Flugzeug aus, deren Vorteile in der hohen Auflösung und im großen Maßstab liegen (1:5000 bis 1:80000 bei Flughöhen zwischen 3000 und 12000 m). Der zweite Fall umfaßt abtastende elektronische Aufnahmesysteme („scanner“) von Satelliten oder hochfliegenden Flugzeugen aus, in denen die Reflexionswerte verschiedener Spektralbereiche aufgenommen und übermittelt werden. Hier liegen die Vorteile in einer leichteren großräumigen Überwachung, die vor allem für die Erfassung kurzfristiger Veränderungen auf großem Raum sinnvoll sind (phänologische Zustände, Vitalität, Überwachung von Zerstörungen und Eingriffen).

Die Aussagemöglichkeit durch Luftbilder und digitale Fernerkundung beruht zunächst auf strukturellen Merkmalen der Vegetation, die über *Texturwerte* Anhaltspunkte zum Formationscharakter liefern. Floristische und syntaxonomische Interpretationen leiten sich dagegen eher indirekt aus Farb- oder Grautonunterschieden ab. Oft lassen sich die Streuungsbereiche der Reflexionsstrahlung einzelner Pflanzengesellschaften aber schlecht voneinander trennen. Aus diesem Grunde müssen jegliche Fernerkundungsanalysen von initialen Geländebegehungen zur Codifizierung der Struktur- und Farbwiedergabe sowie von abschließenden „ground checks“ zur Verifizierung der erstellten Klassen begleitet werden.

Luftbild-Auswertungen ermöglichen aufgrund der hohen Auflösung strukturelle Differenzierungen, die sich aus den Kronenumrissen und -formen sowie aus Belaubungsdichten bzw. Blattflächenindizes und morphologisch bedingten Textur-Merkmalen ergeben. Ebenso lassen sich *Grautönungen* bei den konventionellen panchromatischen Bildern der nationalen Lufterkundungsdienste zur Interpretation der Vegetation heranziehen. Bei Echt- oder Falschfarb-Bildern fällt die Ansprache zwar leichter, jedoch sind sie zumeist an kostspielige Auftragsflüge gebunden. Grundlage für jegliche Auswertung auf panchromatischer oder infraroter Basis bilden pflanzliche Eigenschaften in bezug auf den Strahlungsumsatz. Das Ausmaß der Intensität des reflektierten *sichtbaren* und *infraroten Lichtes* vom Bestand aus wird durch folgende Faktoren gesteuert:

1. Reflexion, Absorption, Transmission in den Pflanzengeweben,
2. Reflexion, Absorption und Transmission durch Zellwände,
3. Reflexion, Absorption und Transmission durch Pigmente (Chlorophyll etc.).
4. gesamte Struktur eines Bestandes zum Aufnahmezeitpunkt (Formationstyp, Bestandsdichte, Blattflächenindizes),

Die in Abb. 48 aufgezeigten reflektierten Spektralbereiche der grünen Vegetation beziehen sich auf vitale Vegetationskomplexe. Im welken oder toten Zustand bzw. bei fehlender Vegetation verringern sich die *Reflexionswerte* im Bereich oberhalb 0,7 μm , so daß sich der Zustand den Spektralkurven der Bodenfarben bzw. Gesteine annähert. Bei Betrachtung des neben Abb. 44 stehenden Luftbildes vom Wadi Mawr im Nordjemen ergeben sich helle Grauwerte und damit ein hohes Reflexionsvermögen für die offenen Bestände der degradierten Ausbildung der Acacia-Cadaba-Gesellschaft. Dunkler und damit stärker absorbierend tritt die Wadisaumgesellschaft mit *Tamarix nilotica* hervor. Jedoch liegen auch helle oder dunkle Flächen vor, die nicht durch Pflanzen, sondern durch die Farbe der nackten Substratoberfläche gesteuert werden. In diesem Fall lassen feinere Texturen der Körnung oder Strukturlinien der festen Oberflächen eine Trennung vom Vegetationskomplex zu.

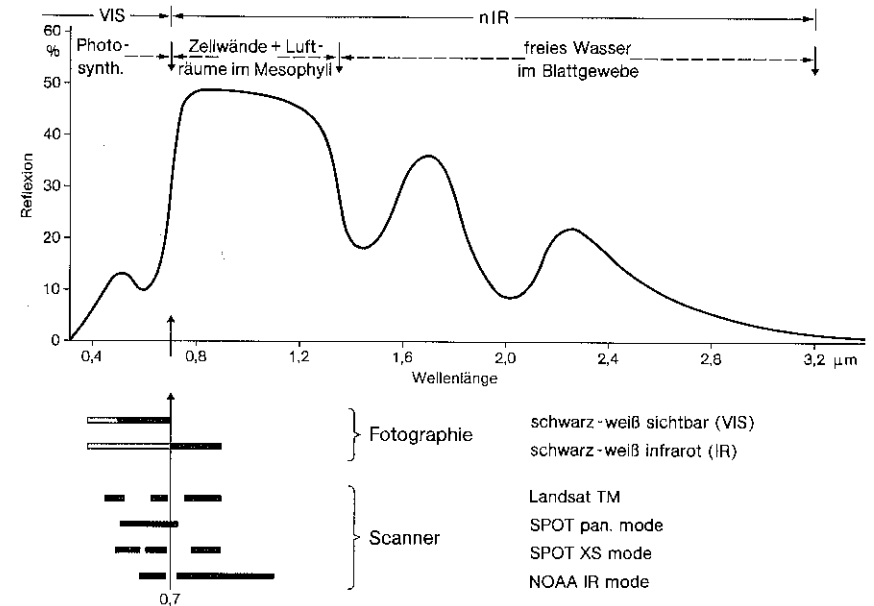


Abb. 48: Reflektierte Spektralbereiche der grünen Vegetation (oben) sowie Bänder von ausgewählten photographischen und Scanner-Systemen. Schwarzer Balken: nützlicher Bereich für Vegetations-Überwachung; weißer Balken: übriger sensitiver Bereich. VIS = sichtbar, nIR = nahes Infrarot.

Die Interpretation von Strukturen oder Texturen beschränkt sich weitgehend auf eine qualitative Analyse. Für die Grauton-Differenzierung gibt es neben visuellen (ggf. mit Grauwertkeilen) auch quantitative Verfahren zur Trennung verschiedener Stufen. Dies erfolgt über die Transformation in *Aquidensiten*, mit denen auf photographischem oder digitalem Wege beliebig definierbare Grauwertskalen kontrastiert oder in Farben umgesetzt werden können. Voraussetzung für die Methode der Kontrastverschärfung verschiedener Graubereiche sind wenig getriebene atmosphärische Bedingungen, damit sich Flächen deutlich trennen lassen. Die Festlegung der Grauwertskala sollte natürlich solange in einem Geländeausschnitt überprüft werden, bis die künstlich erzeugten Kontrastgrenzen mit Vegetationsgrenzen übereinstimmen.

Unter den Satellitensystemen bilden LANDSAT-Aufnahmen, SPOT- und NOAA-Bilder die wichtigsten Träger für großräumige visuelle Betrachtungen und numerische Detail-Analysen. Grundlage für die Interpretation bilden Bildpunkte („Pixel“), deren Größe von der technischen Konstellation des Scanners bestimmt wird. Hieraus sowie aus der Überfliegungsfrequenz ergeben sich die Vor- und Nachteile der verschiedenen Systeme. Jede dieser „Plattformen“ sendet Informationen aus verschiedenen Spektralbereichen („Kanäle“ bzw. „Bänder“) auf Pixelebene zur Erde. Die besondere Eignung von LANDSAT-Daten liegt in den vielen *Spektralbereichen*, von SPOT-Bildern in der hohen *Auflösung* und von NOAA-Aufnahmen in der häufigen *Überfliegung*.

Bei der digitalen Bildverarbeitung läßt sich jeder Bildpunkt aus einem einzelnen Kanal oder über arithmetische Kombinationen der Daten verschiedener Spektralbereiche überprüfen. Neben Summen- und Multiplikationsverfahren ist vor allem die Quotientenbildung aus mehreren Kanälen üblich („Ratio“). Solch ein errechnetes Bild gibt nicht mehr die reflektierte Strahlung einer bestimmten Frequenz wieder, sondern das Verhältnis der Strahlungsintensität zweier oder mehrerer Spektralbereiche. Ebenso lassen sich Grautonwerte eines besonders zu betrachtenden Vegetationskomplexes verstärken.

Als Beispiel der visuellen Interpretation liegt im Farbfoto die Ansicht eines Küstenabschnitts in El Salvador vor; rote Flächen für Vegetation und türkisfarbene bis bläuliche für pflanzenarme Brachflächen entsprechen der IR-Farbgebung (nahes und mittleres Infrarot). Zwischen dem Rio Lempa am rechten Bildrand und dem von Osten ins Bild hineinragenden Bergland von Jucuaran prägt das rund 50 km breite Gezeiten-Ästuar des Estero de Jiquilisco die Küste. Im zentralen Hinterland stehen die vier Vulkane Usulután, El Tigre, Tecapa und im Osten der 2132 m hohe San Miguel hervor. Hier und in den eng zertalten Bergländern belegt Rotfärbung eine meist geschlossene Vegetationsdecke. Dabei herrschen Dauerkulturen mit Kaffeepflanzen und Fruchtgärten im ersten bzw. Sekundärgebüsch im zweiten Falle vor, die zu den bläulichen Feldflächen im Kontrast stehen. Am Unterlauf des Rio Lempa hebt sich ein Sumpf mit Spuren von Altwasserarmen ab, den ein dichter, immergrüner Niederungswald kennzeichnet. Klar sticht ein dunkelroter Bereich mit Mangroven heraus; eine Betrachtung mit der Lupe verdeutlicht den schwarz durchschimmernden Wasserspiegel mit verästelten Kanälchen.

Die scharf wirkende Aufnahme setzt sich im vorliegenden LANDSAT-Bild aus Bildpunkten mit einer Bodenauflösung von 30 × 30 m Seitenlänge zusammen, die im Vergleich zu Luftbildern gering ist. Den Pixeln liegen verschiedene Helligkeiten mit Werten von 0 bis 255 zugrunde (z. B. von schwarz bis weiß). Jeder Bildpunkt läßt sich einem der 254 Grautonwerte dazwischen zuordnen; dies gilt für jeden der Spektralkanäle sowie für jede Kanal Kombination. Da aber im seltensten Fall alle Grautöne im Satellitenbild vertreten sind, bietet sich auf Basis der Grauwertverteilung eine Spreizung der Skala an, um den Kontrast zu verbessern (s. „stretching-Verfahren“ bei LOFFLER, 1994). Eine Detailansicht der bereits transformierten Daten auf Pixelebene bietet der Ausschnitt links in Abb. 49.

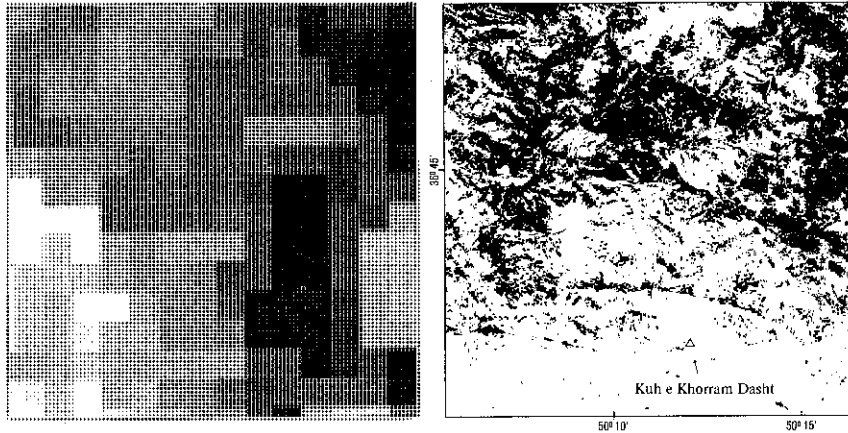


Abb. 49: Pixel-Ansprache (links) der Kanäle 4-3-2 und Maskierung der Klasse „dichte Vegetation“ (rechts) aus einer LANDSAT TM-Szene vom Elburs-Gebirge im Iran (bearbeitet von Dr. Cyrus Samimi, Inst. f. Geographie Erlangen).

Ein weiterer Arbeitsschritt liefert auf Grundlage von Bezugsdaten aus den Felderhebungen eine Differenzierung der Oberflächen im Arbeitsgebiet nach Struktur, Dichte und Laubfarbe mit Hilfe ihrer spektralen Eigenschaften. Bei solchen Klassifikationen verursachen aber hohe Datenkorrelationen zwischen einzelnen Spektralbereichen Probleme, so daß redundante Informationsanteile herauszufiltern sind (Einsatz von Filtern zur Unterdrückung des Rauschens). Als weitere Standardmethode dient eine Hauptachsen-Transformation der Datenkompression und der Unterdrückung redundanter Informationen. Mit dem Einsatz dieser Hauptkomponentenanalyse werden Klassen im Clusterverfahren festgelegt. Hierbei werden die Bilddaten nach ihren spektralen Eigenschaften gruppiert, indem stellvertretend die Merkmalswerte einer Zufallsstichprobe zu untersuchen sind. Die Datenaufbereitung über mehrere Zwischenschritte erfolgt solange, bis die Clusteranalyse einen möglichst engen Zusammenhang mit den Vegetationstypen im Untersuchungsgebiet herstellt.

Einer der Vorteile der numerischen Bild-Auswertung multispektraler Daten liegt also darin, aus kleinen Testflächen Informationen herauszuarbeiten, die sich dann automatisch auf große Flächen übertragen lassen. Maskierungsverfahren ermöglichen die gesonderte Herausstellung eines ausgeschiedenen Vegetationstyps, wie es im rechten Teil der Abb. 49 ein Ausschnitt des Elburs-Gebirges zeigt. Hier sticht der schwarze Bereich nördlich des Kuh e Khorram Dasht heraus, der in diesem Falle mit einer einfachen Ratio der roten und infraroten Bänder (4:3) zustandekommt. Dabei entsprechen nach MATHER (1987) Verhältniswerte > 1,5 einer dichten Vegetation, die hier Gebüsche und Laubwälder umfassen könnte. Nach einer geometrischen Entzerrung ließe sich für den Bildausschnitt sogar der genaue Flächenanteil einer jeden Klasse berechnen. Jedoch erweist sich eine numerische Klassifikation aufgrund der zahlreichen Arbeitsschritte als aufwendig, zumal, wenn es sich um Gebiete mit hoher Reliefenergie handelt. Gerade hier können gleiche Informationen zu verschiedenen Inhalten führen, die höhenstufenspezifisch getrennt behandelt werden müssen.

Weitere Vorteile von Satellitenaufnahmen liegen in der guten Verfügbarkeit hochwertiger Datenmaterials aus peripheren Räumen. Gegenüber Luftbildern ergibt sich zudem eine bessere geometrische Qualität. Weiterhin vereinfacht das Verfahren die Verknüpfung mit weiteren Datensätzen und eignet sich für den GIS-Einsatz. Außerdem verringern sich im Vergleich zum Luftbild die Probleme infolge verschiedener Aufnahmebedingungen oder Bildbelichtungen. Für die synoptische Bearbeitung großer Flächen gelten Auswertungen von Satellitenbildern schließlich als kostengünstigeres Verfahren. Detaillierte Vegetationsanalysen auf Basis von Satellitenaufnahmen liegen von BRAUN (1995) aus einem hochkomplexen Arbeitsgebiet im Karakorum und von WILL (1996) aus den Savannen des Benins vor.

Zur Beurteilung jahreszeitlicher Trends von Blattflächenindizes (LAI = Leave Area Index) und daraus ableitbaren Ertragsleistungen gibt es mittlerweile vielversprechende Verfahren auf Grundlage von Satelliten-Überwachungen. Derartige Techniken bauen auf einfachen Ratios der Reflexion des roten Spektralbereichs und des nahen Infrarots auf, die nahezu lineare Beziehungen zur photosynthetisch aktiven Strahlung zeigen (= PAR; RUNNING & NEMANI, 1988). Hervorzuheben ist hier der sog. NDVI (Normalized Difference Vegetation Index), der die Absorption des roten Lichtes durch Chlorophyll und die starke Reflexion des nahen IR durch grüne Blätter ausnutzt. Bei gegebenem Strahlungsempfang (L) eines Sensors in diesen beiden Spektralbereichen ist:

$$\text{NDVI} = \frac{L_{\text{nabes IR}} - L_{\text{rot}}}{L_{\text{nabes IR}} + L_{\text{rot}}} \quad \text{entspricht} = \frac{\text{Kanal 4} - 3}{\text{Kanal 4} + 3}$$

Bei der Ergebnisanalyse sind grundsätzliche Merkmalsunterschiede zu berücksichtigen, da etwa auf Acker- und Weideland der NDVI mit der Blattfläche und Biomasse ansteigt, während der Trend beim borealen Nadelwald gegenläufig ist (RANSON & WILLIAMS, 1992). Unbestritten sind jedoch die Vorteile von NDVI-Zeitreihenanalysen bei der Überwachung phänologischer Zustände auf Wirtschaftsflächen und in Grasländern der mittleren Breiten sowie der Weidegebiete sub- und randtropischer Trockengebiete (z. B. REED et al., 1994). Jährliche Vergleiche des saisonalen Ablaufs ermöglichen Kontrollen des aktuellen Entwicklungszustands; an die resultierenden Bewertungen lassen sich wiederum kurzzeitige Qualitäts- und Ernteprognosen mit angemessenen Vorsorgemaßnahmen anbinden (Stichwort „Phyto-monitoring“, 8.2.3).

7 Dynamik der Vegetation

Dynamische Vorgänge in der Vegetation werden in Kap. 1 als modernes Untersuchungsfeld in der Pflanzengeographie hervorgehoben. Der Trend zu Prozessanalysen von Phasenwechseln und kontinuierlichen Veränderungen hängt mit der wachsenden Orientierung an praktische Fragestellungen zusammen. So bildet dieses und das nächste Oberkapitel nach der bisherigen Darlegung der typologischen und raumprägenden Grundlagen ein Kernstück des Buches. Tiefgreifende Auswirkungen durch die menschliche Tätigkeit spielen dabei eine besondere Rolle. Voranzustellen sind jedoch Ausführungen über natürliche Regulatoren dynamischer Prozesse, die die prinzipiellen Entwicklungsmöglichkeiten deutlich machen.

Unter Vegetationsdynamik verstehen GLENN-LEWIN & VAN DER MAAREL (1992) den *raumzeitlichen Wandel in Pflanzenpopulationen*. Im Vordergrund stehen dabei störende Merkmale verschiedener Phasenlängen. Einzelne Vorgänge mit variablen Zeiträumen lassen sich aus den kleinen Diagrammen der oberen Leiste in Abb. 51 und Abb. 57 ableiten. Dabei sind alle Kombinationen zwischen kurzen und langen Zeitabläufen im Verbund mit lokalen bis überregionalen Ereignissen denkbar. So umfassen Fluktuationen kürzere Zeitskalen, in denen kleine Verschiebungen in den Populationen als Antworten auf lokale und schwache Umweltveränderungen stattfinden. Hier liegt nach PICKETT et al. (1987) ein „stochastischer“ Umweltstreß vor, gekennzeichnet durch Zufallsergebnisse innerhalb eines bestimmten Wahrscheinlichkeitsrahmens. Dieser Typus einer ziemlich raschen Reaktion steht im Kontrast zur säkularen Sukzession. Sie beschreibt eine langsame aber unwiederbringliche Umgestaltung des Vegetationsbildes bei weiträumigen Veränderungsimpulsen, z. B. während der postglazialen Klimaveränderung. Zyklische Prozesse der Regeneration (7.2.2.) liegen bezüglich ihrer Phasenlängen zwischen Fluktuationen und säkularen Sukzessionen.

Anzumerken bleibt, daß sich bei der Beschreibung der Vorgänge zur *Regeneration* von Populationen der Begriff *Zyklen* durchgesetzt hat. Eigentlich liegen aber azyklische Schwankungen vor: es handelt sich um die Wiederholung gleichartiger oder wechselhafter Abfolgen, jedoch sind die Amplituden und Intervalle keineswegs identisch. Nahezu zyklisch sind allein genetisch und phänologisch verankerte Prozesse, die Jahreszeiten unterliegen. „Zyklisch“ werden Regenerationsprozesse wohl nur genannt, um sie von der gerichteten Veränderung initialer Sukzessionen zu trennen.

Letztere lassen sich in Abhängigkeit von der Zeitdimension als *Primär-, Sekundär- und Säkularsukzession* unterteilen. Eine Trennung ist aber auch nach den Ursachen möglich, indem relativ schnell ablaufende *Sekundärsukzessionen* aus Pflanzenstandorten hervorgehen. Die rasche Entwicklung über wenige Jahrzehnte wird durch eine bestehende, umfangreiche Samenbank im Boden gefördert (Äcker, Weiden, Industrieflächen etc.). Bei primären Sukzessionen auf juvenilen Substraten dauert dagegen die Entwicklung bis zum Regenerationsstadium mindestens ein Jahrhundert. Säkulare Sukzessionen schließlich beinhalten schon Regenerations-

zyklen, indem langzeitige Umweltveränderungen nachgezeichnet werden. Ein solches Beispiel einer allmählichen, gelegentlich auch schubweisen Sukzession wird mit der folgenden holozänen Pflanzenmigration angesprochen.

7.1 Holozäne Migration und Pollenanalyse

Der Stellenwert von *säkularen Sukzessionen* wird deutlich, wenn man sich das zeitliche und räumliche Ausmaß der postglazialen Vegetationsgeschichte vor Augen hält. Kaum vorstellbar erscheint es vor allem, daß die holozäne Migration mit Ausnahme eines Teils der Tropen nahezu alle Vegetationszonen betroffen hat. So ist in Anbetracht der riesigen Räume, die sich innerhalb von rund 10000 Jahren wieder besiedelten oder umstrukturierten, nicht allein von einer geschlossenen *Migrationsfront* auszugehen. Vielmehr sind etwa bei der holozänen Waldentwicklung auch weite Pollenflüge in Gunstgebiete in Betracht zu ziehen, so daß zusätzlich eine *punktueller Ausbreitung* von innen heraus anzunehmen ist.

Als wichtigste Methode zur Ermittlung der Pflanzenwanderung während der jüngeren Erdgeschichte lassen sich die Pollengehalte aus Sedimenten oder Torfschichten heranziehen (Palynologie; FAEGRI & IVERSEN, 1989). Besonders eignen sich Pollen von Windsamern, wobei zumindest in den gemäßigten Breiten die wichtigsten Bäume diese Voraussetzung erfüllen. Probleme bestehen darin, daß Pollen in unterschiedlichen Mengen aus größeren Entfernungen einkommen und sie damit nicht unbedingt die klimaökologischen Verhältnisse der Umgebung des Fundorts widerspiegeln (s.u.).

Pollendiagramme erlauben im Vergleich mit Ergebnissen von anderen Standorten eine Rekonstruktion der Pflanzenbesiedlung bzw. der Wiederbewaldung (Abb. 50).

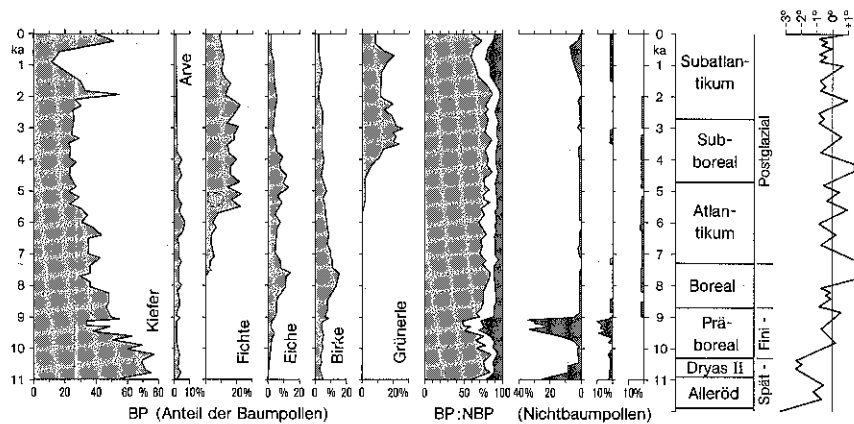


Abb. 50: Pollendiagramm von Maloja-Riegel/Graubünden, 1870 m (n. ZOLLER & KLEIBER, 1971, veränd.) und holozäner Temperaturgang (versch. Quellen).

So zeigt sich für Maloja eine spätglaziale Besiedlung durch die Kiefer, die ca. 7500 vor heute zunächst von der Birke und der Eiche etwas zurückgedrängt wird. Kiefer und Birke können als Anemochore mit Fruchtfähigkeit in jungen Jahren besonders rasch eindringen, wodurch ein Übergreifen auf ganz Mitteleuropa innerhalb eines Jahrtausends vorstellbar wird. Etwa um 5500 v.h. sorgt am Maloja die Fichte für eine weitere Bestandsveränderung. Für den Oberharz geht aus Pollendiagrammen hervor, daß die Fichte dort erst 1000 Jahre später an Bedeutung gewinnt (STRAKA, 1970). Die Methode der Verkettung verschiedener Diagramme ermöglicht dann den Nachweis, daß Fichten im Verlauf des Postglazials nach Mitteleuropa aus östlicher und gegen die Alpen auch aus südöstlicher Richtung vorgedrungen sind. Im Oberengadin sorgt ab 4000 v.h. schließlich die Grünerle für einen weiteren Neuerungsimpuls.

Aufgrund der relativ langsamen Reaktion bei der Etablierung und Verdrängung eignen sich Baumarten in ihren Pollenspektren für eine Beschreibung von Klimaveränderungen weniger, vor allem nicht zur Ermittlung kleinerer Temperaturschwankungen. Dagegen belegen einige Merkmale in den Profildiagrammen der Nichtbaumpollen (NBP) durchaus kurzfristige klimatische Wechsel. Sträucher und Kräuter, also Pflanzen mit kürzerem Reproduktionszyklus, reagieren auf Klimaschwankungen schneller, so daß sie relativ rasch einwandern können. So lassen in Abb. 50 Artemisia und Chenopodiaceen eine Phase erhöhter Trockenheit erkennen. Ebenso zeichnet sich im Rückgang der Baumpollen (BP) zugunsten von Sträuchern und Kräutern der Besiedlungseinfluß während der letzten zwei Jahrtausende ab, wobei hier die Ericaceen für die anthropogene Verheidung stehen.

Die mehrfachen kaltzeitlichen Meridionalwanderungen mitteleuropäischer Baumarten stießen an den Alpen auf ein breitenkreisparalleles Hindernis, das östlich oder westlich umgangen werden mußte. Aufgrund der relativ langen Reproduktionszyklen der langsamer wachsenden Bäume führten diese Umwege im Verlaufe des Pleistozäns zu einer entsprechenden *Artenverarmung*. Sie war weitaus stärker als im Falle der ungehinderten Meridionalwanderungen in Nordamerika. Dies betrifft die kurzlebigeren und reaktionsfreudigeren Kräuter weniger, die im Pleistozän keine wesentlichen Wanderungsverluste erlitten. Im Gegenteil: indirekt belegt das Pollendiagramm in Abb. 50 einen enormen Kräuterschub durch menschliche Beeinflussung. Er sorgt nahezu weltweit für einen qualitativen Einschnitt in der holozänen (und möglicherweise quartären) Pflanzenentwicklung (Kap. 7.4).

Pollenanalysen beschränken sich nicht mehr allein auf die Dateninformationen in mittel- und nordeuropäischen *Mooren*. Auch aus *Salzpfanmensedimenten* in ariden Gebieten werden mittlerweile Proben herangezogen. So lassen sich im südlichen Südamerika Pollenuntersuchungen aus magellanischen *Mooren* und patagonischen Beckenablagerungen miteinander kombinieren (MARKGRAF, 1991; SCHÄBITZ, 1991). D'ANTONI (1991) zeigt für diese Region neue quantitative Verfahren auf, indem er kritische Analysen über die Aussagekraft rezenter Pollenniederläge mit multivariaten Methoden bei der holozänen Umweltrekonstruktion verknüpft. Hierbei werden mit Clusteranalysen Gruppen der heutigen Einträge an den Bodenoberflächen gebildet, die zur Rekonstruktion der diversen Herkunftsgebiete der fossilen Pollen herangezogen werden.

7.2 Gerichtete Sukzession und zyklische Regeneration

7.2.1 Natürliche Sukzession

Artengemeinschaften zeigen die Tendenz, sich gleichmäßig zu verteilen. Sie durchlaufen bis zum Erreichen des Stadiums einer vollkommenen Unordnung zufällige oder gerichtete Schritte (5.1, Entropie). Zufälligen Charakter hat z.B. ein witterungsbedingter Samenniedergang auf frischen Akkumulationen, so daß zunächst die Frage nach dem Artenpotential offen bleibt. Dieser Fall gilt etwa für die Rohrgrasfluren mit *Saccharum spontaneum* auf Stromboli (6.4). Der Aufwuchs der Pflanzen wird dagegen durch spezifische Standortfaktoren gesteuert, die durch das Nährstoffangebot oder die Bodenerhitzung bei direkter Sonneneinstrahlung vorgegeben sind. Die Artenzahl bleibt vorerst eingeschränkt, wobei sich aber durchaus geordnete Muster ergeben können. Die Gleichverteilung ist gering, und bis zum Stadium höchster Entropie müssen mehrere Phasen einer Standortangleichung durchlaufen werden, etwa über die Anreicherung der Samenbank oder über die Humusbildung.

Der Weg von frühen Phasen bis zu einem potentiellen Endstadium der Entwicklung einer Pflanzengemeinschaft wird *Sukzession* genannt. Nach WESTHOFF (1990) umfaßt sie die Änderungen im Artenspektrum eines Standortes, die sich vollziehen, wenn eine Biozönose entsteht oder in eine andere übergeht. Zu unterscheiden sind natürliche Sukzessionen auf juvenilen Standorten von anthropogenen Sukzessionen

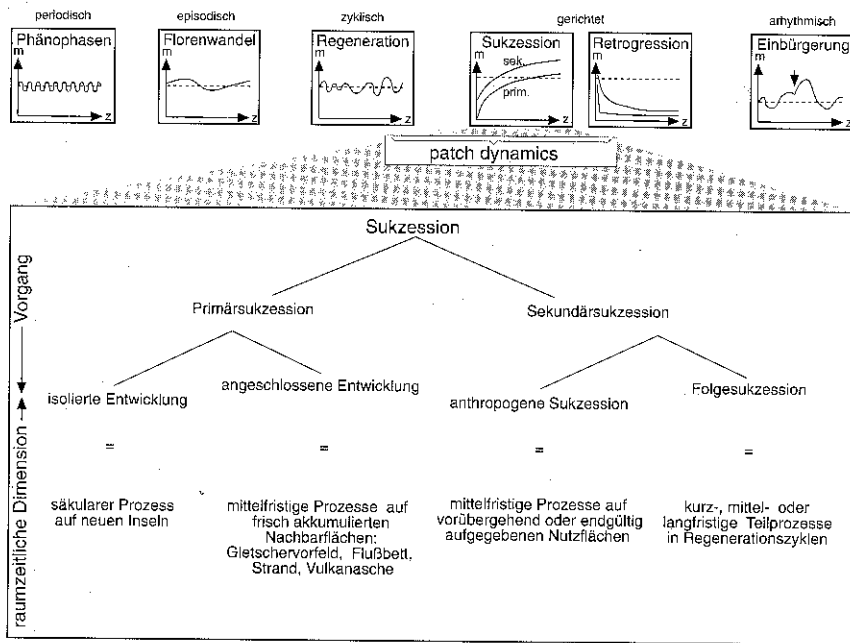


Abb. 51: Typen und Stellung der natürlichen Sukzession innerhalb der dynamischen Prozesse der Vegetation (vgl. Abb. 57 in 7.2.2)

auf ehemaligen Nutzflächen. Diese beiden Typen lassen sich entgegen früheren Ansichten nicht mit primären und sekundären Sukzessionen gleichsetzen. Denn während Primärentwicklungen nur unbewachsene Standorte betreffen, umfassen Sekundärentwicklungen sowohl unbeeinflusste oder gesteuerte Prozesse auf ehemaligen Kulturstandorten als auch die Rückeroberung eines Standortes nach natürlichen Zerfallsphasen (FANTA, 1986). Indem natürliche Sukzessionen mit Standortänderungen einhergehen (z.B. veränderte Zersetzungsbedingungen durch Lichteinfall in Waldlücken), treten sie in Abb. 51 als „Folgesukzession“ auch in Regenerationszyklen auf („microsuccession“ n. FORCIER, 1975).

Die Richtung von Sukzessionen wird nach VAN DER VALK (1992) durch die *Etablierung, Ausbreitung* und *Überdauerung* der beteiligten Arten geprägt. Zunächst spielen die Samenverbreitung und -ruhe sowie die Keimung und der Anteil an vegetativer Ausbreitung eine entscheidende Rolle. Ansammlungen und Etablierung setzen langsam ein, solange sterile Substrate vorliegen. Auch wenn artenreiche oder differenzierte Nachbarstandorte fehlen (Isolation), besteht ein schwaches Samenpotential. Den Vorzug haben zunächst Anemochore und bei Fließwassereinfluß Hydrochore (Abb. 52) bzw. r-Strategen, die ihrer Konstitution entsprechend bei rascher Entwicklung nur über einen kurzen Lebenszyklus verfügen.

Ein Großteil der eingetragenen Samen fällt in *Samenruhe* und kommt erst bei günstigen Keimvoraussetzungen zum Tragen. Hierzu zählen spezifische Bodenfeuchte-Vorgaben, Licht- und Temperaturangebote, Sauerstoff-Konzentrationen oder auch chemische Freisetzungen durch andere Pflanzen bzw. deren Laubstreu. Für die Ansiedlung der meisten Arten müssen mehrere dieser Faktoren zusammenfallen oder aufeinanderfolgen. Außer bei der physiologischen Samenruhe, die sich bevorzugt an periodische Ereignisse koppelt (Jahreszeiten), kann Saat bei der physikalischen

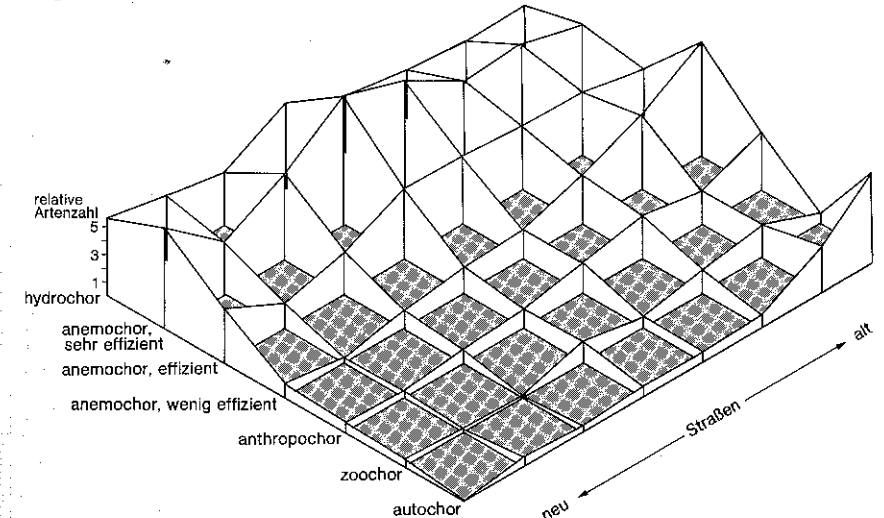


Abb. 52: Relativer Anteil an Ausbreitungs-Strategen entlang von Straßen verschiedenen Alters in holländischen Poldern (n. NIP-VAN DER VOORT et al., 1979).

Samenruhe auch auf mechanische Einflüsse reagieren. Dies betrifft etwa hartschalige Früchte, die durch den Verdauungstrakt von Tieren laufen müssen oder bei Feuer aufspringen. Vor allem in den langen Trockenphasen der Wüsten überdauern Samen bestimmter Arten viele Jahrzehnte; hier kann trotz der begrenzten Individuenzahl das Samenangebot besonders reichhaltig sein (bis über 100 000/m² an der Oberfläche).

Sekundärsukzessionen zielen nach Störungen bzw. störungsähnlichen Vorfällen auf die Wiederherstellung des ursprünglichen Zustandes ab (s.u.). Die meist rasche Vegetationsentwicklung rekrutiert sich aus überdauernden Samenbanken im Boden. Primären Sukzessionen auf frischen Aufschüttungen, Vulkanaschen oder Grundmoränen fehlt hingegen dieses Samenpotential, so daß sich die Entwicklung bis zum Endstadium verzögert. Zudem weisen junge Substrate in Relation zu vorgegebenen Humus- oder Wirtschaftsböden oft einen Mangel an Kohlen- und Stickstoff aus. Eine rasche und üppige Verbreitung von Pflanzen wird dadurch erschwert, sieht man von jenen mit vegetativer Ausrichtung ab. In diesen Fällen ist zwischen *Phalanx- und Guerilla-Strategie* zu unterscheiden. Beim Phalanx-Typ entwickeln sich die Triebe direkt an der Mutterpflanze und bleiben mit ihr verflochten, wie es für viele horstbildende Gräser gilt. Der Guerilla-Typ sendet dagegen Ausläufer aus, die neue Sprosse in einiger Entfernung der Mutterpflanze bilden; dies trifft für Erdbeeren oder Sandseggen zu (Abb. 53).

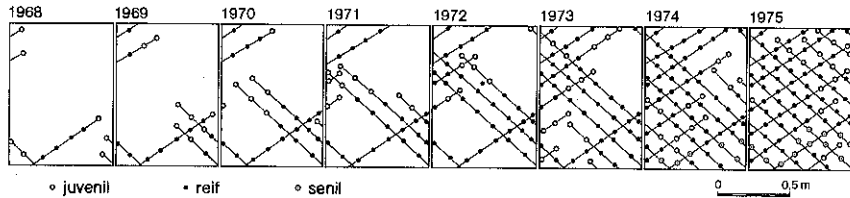


Abb. 53: Vegetative Ausbreitung der Sandsegge (*Carex arenaria*) im Verlauf von acht Jahren in einem Dauerquadrat auf einer polnischen Binnendüne (n. SYMONIDES, 1985).

Die Überdauerung von Arten hängt von der *Regenerationsfähigkeit* im bereits vorliegenden Bestand ab. Lichtliebende Pflanzen schießen meist rasch auf, werden aber im Schatten der Nachfolger verdrängt. So kommt es zur allmählichen Verschiebung zugunsten der langsamer wachsenden und jeweils größeren Lebensformen, etwa von Therophyten über Hemikryptophyten bis hin zu Phanerophyten. Dies betrifft auch die Feuchttropen, wo jedoch Gehölze die krautigen Pioniere bereits nach einigen Monaten beeinträchtigen. In den mittleren Breiten treten bei Ausbildung von Rasenherden oder Gebüschkolonien aber auch pseudostabile Zwischenstadien auf, die durch Versiegelung des Bodens oder Übershattung für eine vorübergehende Abblockung der Sukzession sorgen (7.3.1).

So erweisen sich Sukzessionen als vielgestaltig (Abb. 54). Bei gleichen Substrat-, Klima- und Nachbarschaftsbedingungen können zwar ähnliche Folgen ablaufen, nur sind solche Übereinstimmungen selten. Zudem tritt im Verlauf der Sukzession

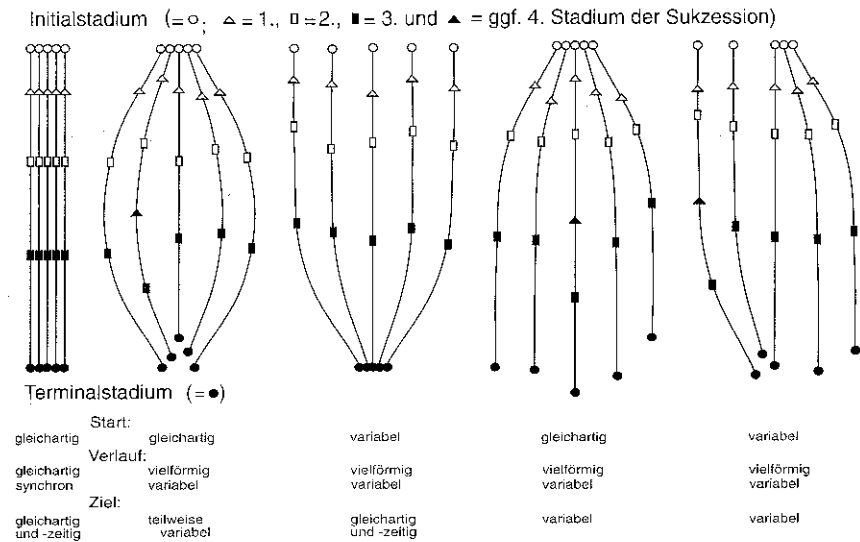


Abb. 54: Schema verschiedener Möglichkeiten des Sukzessionsgangs zwischen Anfangs- und Endstadium: je weiter die Linien auseinanderlaufen, desto unähnlicher sind die an der Sukzession beteiligten Pflanzengemeinschaften.

mit Sicherheit an mindestens einer Stelle ein *Störfaktor* auf, der einen neuen Entwicklungsimpuls setzt und woanders fehlt. Dennoch gibt es einige gesetzmäßige Merkmale, die für viele Sukzessionen gelten. Hierzu gehört der hohe Besatz an krautigen Leguminosen während der ersten Entwicklungsstadien als Reaktion auf den Stickstoffmangel im Boden; ihre Existenz trägt zur autogenen N-Anreicherung bei.

Natürliche Primärsukzessionen laufen auf frischem Vulkansubstrat, Gletschervorfeldern, Küsten- und Flußakkumulationen oder neu entstehenden Inseln ab. Oft ist bei der Entwicklung der Biozönosen mit Rückschlägen zu rechnen (Lawinen oder Hochwasser, Vulkanismus, Sturmfluten). So geht aus dem Dendrogramm vom Tschierva-Vorfeld in Abb. 31 aus der ungeordneten Jahreszahlenabfolge in der unteren Leiste hervor, daß Störfälle ein- bis mehrmalige Unterbrechungen der Sukzession verursachen. Während ihres Ablaufs wirken *interne* und *externe Kräfte* auf den Standort ein. Zu den erstgenannten autogenen Kriterien zählen Konkurrenzfaktoren, Schattentoleranz und Bodenmodifikation durch die Pflanzen. Zu den allogenen Kräften gehören Reaktionen der Vegetation auf Klimaänderungen oder auf Sedimentationsprozesse. Ob es sich um allo- oder autogene Sukzessionsschritte handelt, hängt oft vom Vegetationstyp ab: Salzmarschen entwickeln sich überwiegend allogene (CLARK et al., 1985), Wälder häufig autogen (FINEGAN, 1984). Meist kommt es aber zur Überlappung beider Kriterien, indem Brände oder Orkane zwar allogene Impulse bilden, spätere Sukzessionsschritte aber zunehmend autogen ablaufen (vgl. „inhärente Störung“ in 7.2.2).

Periodische mechanische Streßeinwirkungen wie Gezeiten oder auch Stürme fördern bestimmte Ausbreitungsstrategien. Hierzu zählen Ausläufer bildende Gräser

im Strandbereich oder Embryobildung an der Mutterpflanze bei einzelnen Mangrovehäuten (Teil II, 10.1). Ungünstige Standortvorgaben wie fehlende Bodenentwicklung und Strahlungsklima erschweren eine rasche Sukzession. So tritt als weiteres Merkmal der Primärbesiedlung eine maximale Artenvielfalt erst in späten Stadien ein. Dieser Artenboom bei fortgeschrittener Standortreife steht im Kontrast zu frühen Diversitätsmaxima in sekundären Sukzessionen (Abb. 59 in 7.3.1).

Prinzipiell bieten sich zwei Verfahren für Analysen fließender Sequenzen bis zur Etablierung von Dauergesellschaften an: die in den Geowissenschaften übliche *location-for-time-substitution* (PAINE, 1985) und die von Botanikern bevorzugte *Dauerquadrat-Methode*. Im ersten Fall erlaubt der Raumvergleich verschiedener Stadien bei bekannten Entstehungszeiten der Standorte eine Rekonstruktion der Abfolge von Pflanzengemeinschaften. Im zweiten werden nach Veränderung der Ausgangsbedingungen auf einer Fläche (Störung, Stilllegung oder Behandlung) Testquadrate über Jahre abgegrenzt, um die Pflanzenetablierung regelmäßig im Detail zu überwachen. Hierbei bergen die langwierige Beobachtungszeit und bei unvorhersehbaren Ereignissen die begrenzte Zahl an Testflächen Probleme. Bei der raumzeitlichen Ableitung erweisen sich dagegen unbekannte Störfälle als nachteilig für die Rekonstruktion des Sukzessionsganges. Die erwähnten vielfältigen Sukzessionswege verdeutlichen aber, daß sich Beobachtungen auf Dauerquadraten zur Abschätzung von Sukzessionsschemata nur für spezielle Fragen zu Rückkopplungen zwischen Umwelt und Pflanze eignen.

Der widersprüchliche Begriff der „regressiven Sukzession“ beschreibt einen Wandel von vielfältigen, hoch entwickelten zu einfacher strukturierten Formationen. Der Terminus sollte – anders als bei ELLENBERG (1979) – natürlichen Entwicklungen vorbehalten bleiben, damit er nicht mit einer anthropogenen „Degradierung“ verwechselt wird. Logischer erscheint der Begriff *Retgression* (GLENN-LEWIN & VAN DER MAAREL, 1992), die sich in allmähliche, rhythmische und außergewöhnliche Folgeserien einteilen läßt. Dies geht mit einem natürlichen Einbruch im Regenerationszyklus einher, der sowohl durch plötzliche Ereignisse (Feuer, Überschwemmungen, etc.) als auch durch allmähliche Veränderungen stattfinden kann (z. B. Bodenauslaugung). In gewisser Hinsicht können Störungen als schlagartige Retrogressionen aufgefaßt werden (7.2.2).

Da Retrogressionen ebenso wie Mikrosukzessionen die Regeneration von Beständen in (Klimax- bzw.) Terminalgesellschaften einbeziehen, lassen sich Sukzessionsprozesse nicht deutlich von den Vorgängen in Reproduktionszyklen trennen. In beiden Fällen, der initialen Sukzession wie der fortgeschrittenen Regeneration, laufen Rückschläge und Fortschritte in der Artenzusammensetzung mit dem Verfall und der Erneuerung von Populationen einher. Die dabei entstehenden Veränderungen werden als „patch dynamics“ bezeichnet, die GLENN-LEWIN & VAN DER MAAREL (1992) als Verlust oder Ersatz einer oder mehrerer Arten auf einer begrenzten Stelle in einem Standort definieren. Die *Flecken-Dynamik* läßt sich also den Sukzessions- und Regenerationsprozessen überordnen (Abb. 51 und 57).

Der Begriff „Sukzession“ impliziert eigentlich nur eine progressiv gerichtete Veränderung mit verschiedenen Entwicklungsstadien zwischen einer Initial- und einer Terminalphase. Erst all-

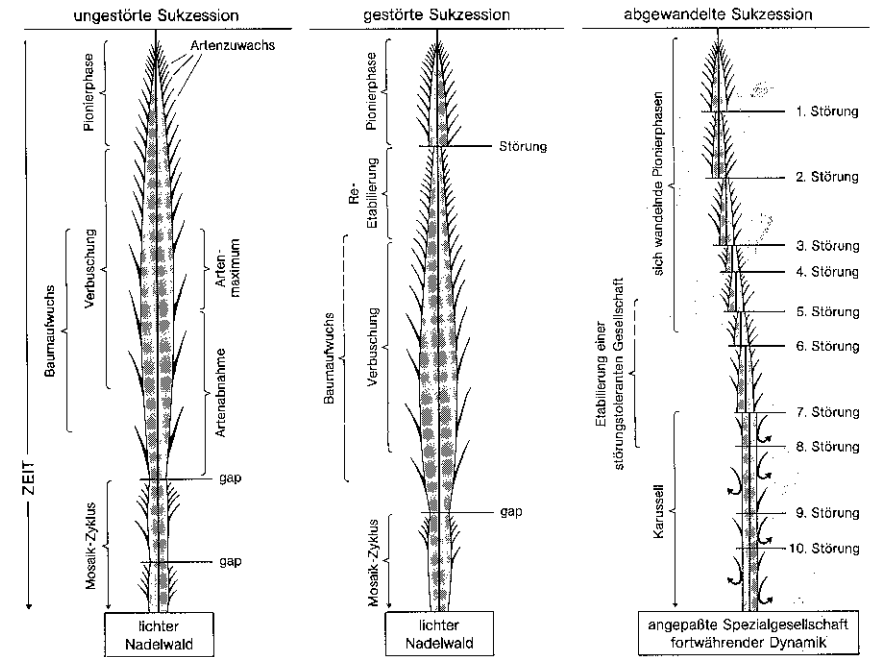


Abb. 55: Wege einer ungestörten (links) und zwei unterbrochener Sukzessionen im Gletschervorfeld: in der Mitte mit einmaligem Rückschlag und folgender Weiterleitung in ein Regenerations- bzw. „Terminalstadium“ mit Mosaik-Zyklen; rechts ein häufig gestörter Standort mit Einmündung in einen Karussell-Ablauf (s. 7.2.2). Die Breite der Zeitachse deutet die Artenzahl an.

mählich wird deutlich, daß diese Vorstellung eher als theoretisches Modell zu verstehen ist, um dem Bedürfnis nach Orientierungsmustern gerecht zu werden. Sukzessionen auf gleichen Standorten können auf so verschiedenen Wegen ab- und auf so unterschiedliche Endziele hinauslaufen, daß *Prognosen* kaum die Realität treffen. Einen Eindruck der Variabilität vermittelt Abb. 55, die drei Typen einer primären Pflanzenbesiedlung sowie der folgenden Regeneration im Vorfeld des Tschierva-Gletschers aufzeigt. Es fällt auf, daß sich im Fall häufiger Störungen eine andere Formation als auf ungestörten bzw. wenig gestörten Standorten ausbildet. Denn während hier die Sukzession in einen Lärchen-Arvenwald ausläuft, kommt es dort zur Entwicklung einer an das Störsystem angepassten Spezialgesellschaft mit einjährigen Kräutern, strapazierfähigen Wurzelkriechern und elastischen Gehölzen.

7.2.2 Regenerationszyklen – Klimax mit Störungen?

Nicht zwangsläufig läuft eine ungestörte Pflanzensukzession auf ein Endstadium hinaus, das sich zyklisch regeneriert: Eine sogenannte *Klimax* ist also fraglich. Dieser Begriff, von CLEMENTS (1936) als eine Art ruhiger Gegenpol der veränderlichen

Sukzession gegenübergestellt, bezeichnet eine ziemlich konstant bleibende floristische Zusammensetzung. Dabei beschränken sich Regenerationsvorgänge auf eine fortlaufende Artenreproduktion im Rahmen eines dynamischen Gleichgewichts. Sie weichen also von den Sukzessionsstadien mit unterschiedlichen Artenzusammensetzungen und wechselnden Standortbedingungen deutlich ab.

Eine Klimax soll sich definitionsgemäß in den jeweiligen Ökozonen oder Höhenstufen nur bei mittleren Klima- und Bodenbedingungen einstellen. Diese Maßgabe mittlerer Standortwerte, d.h. neutrale Böden durchschnittlicher Feuchtigkeit an schwach geneigten oder ebenen Stellen ohne starken Wind (BERTOVIC & LOVRIC,

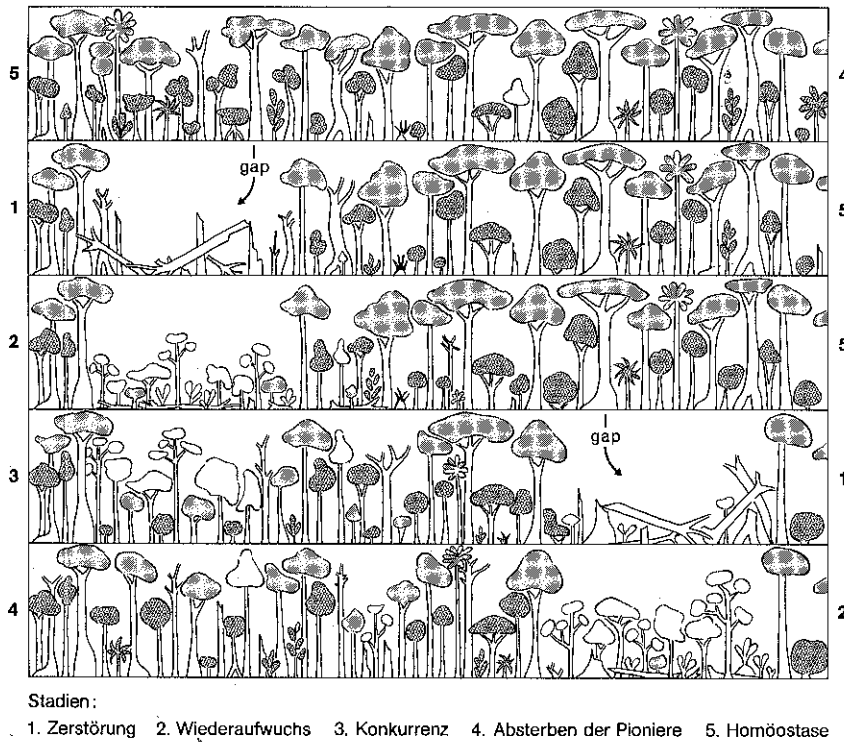


Abb. 56: Mosaik-Zyklus im tropischen Regenwald. Lücken bilden für die Regeneration des heliophilen Anteils der Bäume im grau unterlegten oberen Kronendach ein Erfordernis. Im Gegensatz zu den ombrophilen Arten des Zwischen- und Unterwuchses (dunkelgrau), setzen sich die kurzlebigen Pioniere aus schnell wachsenden, ausgesprochen lichtliebenden Phanerophyten zusammen (weiß); in der Neotropis zählen hierzu *Cecropia*-Arten und *Melastomataceae*. Die linksseitigen Stadien 1-5 beziehen sich auf die Mikrosukzession in der linken, die rechtseitigen auf jene in der rechten Lücke. Beachte aber auch die Einzelfälle des „stehenden“ Absterbens.

1992), ist aufgrund der vagen Grenzkriterien umstritten. Dies gilt auch für die „Paraklimax“, in die man extra- oder azonale Standorte als Abweichungen von der zonalen Klimax einzubeziehen sucht (z.B. mineralische Überangebote oder Mängel). Ähnlich konstruiert erscheint der Begriff „Protoklimax“ für üppige Biozönosen auf Optimalstandorten, etwa in wind- und trockenheitsgeschützten Talauen auf tiefgründigen, fruchtbaren Böden.

Diese Vorstellungen zu Schlußgesellschaften mit vermeintlich konstanten Bedingungen lenken den Blick von der *tatsächlichen Dynamik* ab. Denn nach einer initialen Sukzession greifen jene zyklischen Prozesse der Regeneration von Pflanzenbeständen ein, die ebenfalls zu alternierenden Teilsystemen führen. Kernstücke des Komplexes zeigt das Schaubild in Abb. 57, in dem verschiedene Vorgänge und Dimensionen zusammengeführt sind. Auch diese Systeme lassen sich zum Großteil den „patch-dynamics“ unterordnen (PICKETT & WHITE, 1985), die das wechselhafte Geschehen in und zwischen den „Flecken“ zum Gegenstand haben.

Denn tatsächlich unterliegt auch in natürlichen Urwäldern die Artenzusammensetzung raumzeitlichen Veränderungen, die sich nach Remmert in *Mosaik-Zyklus-Mustern* vollziehen (1988, 1991). Eine frühe Anwendung findet das Modell in der „gap-theory“ von WATT (s. SHUGART, 1984), nach der in naturbelassenen Wäldern umstür-

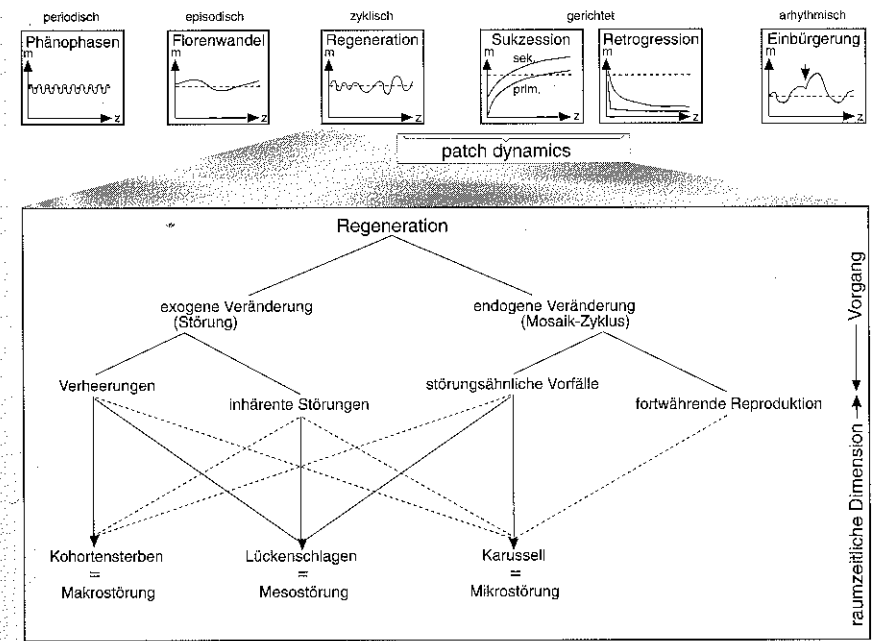


Abb. 57: Typen und Stellung der natürlichen Regeneration innerhalb der dynamischen Prozesse der Vegetation (vgl. Abb. 51 in 7.2.1).

zende Bäume Lücken in den Bestand reißen. In solchen Nischen liegen Ansatzpunkte für neue Strukturprozesse, da zunächst abweichende Standortbedingungen herrschen (z.B. Auflichtung, mikroklimatische Verschärfung, veränderte Zersetzungsbedingungen). Biozönosen reagieren also nicht statisch, sondern bilden ein sich ständig veränderndes Mosaik von Populationen. Dabei läßt sich das Konzept des Mosaik-Zyklus recht weit fassen, um die Zyklen mit mehr oder weniger großen Störereignissen verbinden zu können. Indem der permanente Wandel von Regenerationsprozessen auch von der Todesart und Sterberate vorausgebender Pflanzengenerationen gesteuert wird, stellt sich zunächst die banale Frage, wie Pflanzen sterben.

Dies erfolgt ebenso wie bei Tieren durch *Altersschwäche, Krankheit* und *Verwundung*. Im Gegensatz dazu können sich aber einmal etablierte Pflanzen Ungunstkoren oder Unfällen nicht durch Flucht entziehen. Dieser Umstand hat besondere Konsequenzen für einen Aspekt, der als Ökofaktor bislang kaum Beachtung findet: die Todesursache von Pflanzen als Teil ihrer Regeneration, d.h. die Ökodynamik von Lebenszyklen ganzer Populationen. Drei Beispiele sollen die Komplexität dieser Vorgänge veranschaulichen.

In Waldbeständen führt Überbeanspruchung der Böden oftmals zur Auslaugung, die *Massensterben* verursachen kann. Solche Vorgänge ermöglichen andersartigen Gemeinschaften den Aufwuchs. Beispiele hierfür finden sich etwa im fränkischen Steigerwald, wo Buchenwälder auf schluffigen, zur Verdichtung neigenden Böden stocken. Hier konzentrieren sich die Saugwurzeln auf den A-Horizont. Die resultierende oberflächliche Austrocknung schränkt die Versorgung des Nachwuchses ein, so daß Buchen ohne äußere Einflüsse nicht über mehrere Generationen als Hauptbaumart aufkommen. Vielmehr werden sie allmählich von trockenresistenteren Eichengesellschaften ersetzt (WELSS, 1985). Erst wenn die Eichen absterben und die Wurzelkanäle der toten Bäume ein günstiges Bodenklima erzeugen, faßt auch die Buche wieder Fuß. Die beiden Schlüsselorganismen lösen sich also in langfristigen Zyklen ab.

Es gibt aber auch Organismen, die eine Umwelt schaffen, in der sie sich nur selbst ersetzen können. GRABHERR (1987) zählt in alpinen Rasen bis zu 3000 Triebe der Krummsegge *Carex curvula* pro Quadratmeter. Die Rhizome dieser Art sind mit ca. 20 Jahren Lebensdauer recht langlebig und bauen im Laufe der Zeit vor allem in der obersten Bodenschicht (0–5cm) das bis zu 18-fache der oberirdischen Biomasse auf. Es entsteht ein dichter Wurzelfilz, der anderen Gefäßpflanzen kaum Möglichkeiten zur Ansiedlung läßt. In diesem Milieu kann sich die *konkurrenzstarke Population* über Jahrtausende ohne größeren Blühaufwand regenerieren, indem langsam wachsende Ausläufer den Bestand durchwandern (0,9 mm/Jahr!). Nur sie schaffen es, abgestorbene Individuen der eigenen Spezies am Wuchsort zu ersetzen. Jedoch wird in vielen Fällen diese Dynamik durch die Grabtätigkeit von Murmeltieren unterbrochen, die kleine Erdhügel aufwerfen, Nährstoffe einbringen und so ein Vegetationsmosaik in Gang bringen (BÖHMER, 1994).

Auch bei einem weitreichenden Ereignis, etwa ein durch Blitzschlag verursachtes Feuer, müssen sich das Ökosystem und dessen *Schlüsselarten* regenerieren können. Nach Bränden im Flechten-Fichten-Wald in Zentral- Labrador (Kanada) sterben die betroffenen Individuen der bestandsbildenden Fichten (*Picea glauca* und *P. mariana*) ab. *Picea mariana* hat stark verharzte Zapfen, die am lebenden Baum viele Jahre geschlossen bleiben und sich erst bei Temperaturen von 60–70°C öffnen. Bei der an Brände weniger angepaßten *Picea glauca* fallen die Samen dagegen jährlich aus. Sie tragen aber nur in dem vom Feuer konkurrenzfrei gestalteten Keimbett

zur Regeneration bei, da dann der ansonsten dichte Flechtenteppich für den generativen Aufwuchs der Bäume offen liegt (TRETER, 1993). Nachdem dieser Teppich wieder geschlossen ist, enden auch die generativen Ansiedlungsmöglichkeiten. Während sich *Picea mariana* im Alter trotz Flechtendecke durch Ausläuferbildung reproduzieren kann, stirbt *Picea glauca* lokal aus, solange kein Brandereignis dem alternden Bestand zu Hilfe kommt.

Die bisherigen Beispiele verdeutlichen, daß sich Regeneration aus einem Gefüge verschiedener Kompartimente zusammensetzt. Dies kann sogar auf monotypische und gleichaltrige Baumbestände zutreffen: Vorgänge natürlichen Waldsterbens gibt es am Mauna Kea auf Hawaii, wo *Metrosideros polymorpha* im montanen Regenwald dominiert. Es handelt sich dabei um *Kohorten*, d.h. Verbände von Individuen derselben Generation, die sich gleichmäßig und gleichzeitig entwickeln und sich im Altersstadium gegenüber Infektionen oder plötzlichen Klimaereignissen als labil erweisen („cohort senescence theory“, MÜLLER-DOMBOIS, 1987). Ähnliche, oftmals wellenförmig verlaufende Sterbezyklen beschreiben REBERTUS et al. (1993) von gleichaltrigen Südbuchenbeständen auf Feuerland. Hier können die Wälder durch offene Formationen abgelöst werden, z.B. durch Moore, auf denen sich erst wieder im Laufe von Jahrzehnten monotypische Baumgruppen gleichen Alters ansiedeln.

In den meisten naturnahen Vegetationseinheiten herrschen jedoch gemischte Altersstrukturen. Über tropische Regenwälder mit ihren vielfältigen Artenmustern liegen bereits viele Untersuchungen zu populationsökologischen Zyklen vor. Im üblichen Modell schlagen Stürze von Urwaldriesen *Bestandslücken*, so daß Schattenpflanzen bei plötzlicher Einstrahlung absterben, lichtbedürftige Gehölze keimen und als Jungpflanzen rasch aufschließen. Diese Nachfolger haben Pioniercharakter, denn sie überdauern selten mehrere Jahrzehnte. Sie weichen einer Folge schattenbedürftiger Bäume, die allmählich zu lichtliebenden Urwaldriesen aufwachsen (Abb. 56).

Dagegen führen in artenreichen, nährstoffarmen und trockenen Grasland-Gemeinschaften („alvar“) auf Öland die Ergebnisse von Dauerquadrat-Tests zu Vorstellungen eines *Karussell-Modells* (VAN DER MAAREL & SYKES, 1993). Das komplexe raumzeitliche Muster des Artenwechsels der Kräuter und Gräser geht hier darauf zurück, daß zwar alle Arten der Gemeinschaft gleiche Habitatansprüche haben, aber über unterschiedliche Regenerationsfähigkeiten bzw. -zyklen verfügen. Diese dürften vor allem von wechselnden Witterungs- oder Bodenfeuchtebedingungen gesteuert werden. Der Artenwechsel geht also nicht auf Nischenunterschiede zurück, sondern wird in diesem Fall überwiegend kurzlebiger Arten von ebenfalls kurzzeitigen dynamischen Prozessen gesteuert. Hierbei kommen Schwankungen in der Zusammensetzung vor allem durch unstete Trabanten zustande, die gegenüber steten Kernarten labiler auf Umweltanomalien reagieren („satellite and core species“).

Demnach unterliegen viele „Klimaxgesellschaften“ auch nach ihrer sukzessiven Festigung raumzeitlichen Schwankungen; so spricht FORCIER (1975) in Analogie zu den geschilderten Prozessen von „cyclic microsuccessions“. FANTA (1986) ordnet all diese Regenerationsprozesse der sekundären Sukzession unter, indem er folgende Entwicklungsstrategien unterscheidet:

– die *iterative* Strategie mit einer sich wiederholenden Entwicklung (Selbstreproduktion in Abb. 58);

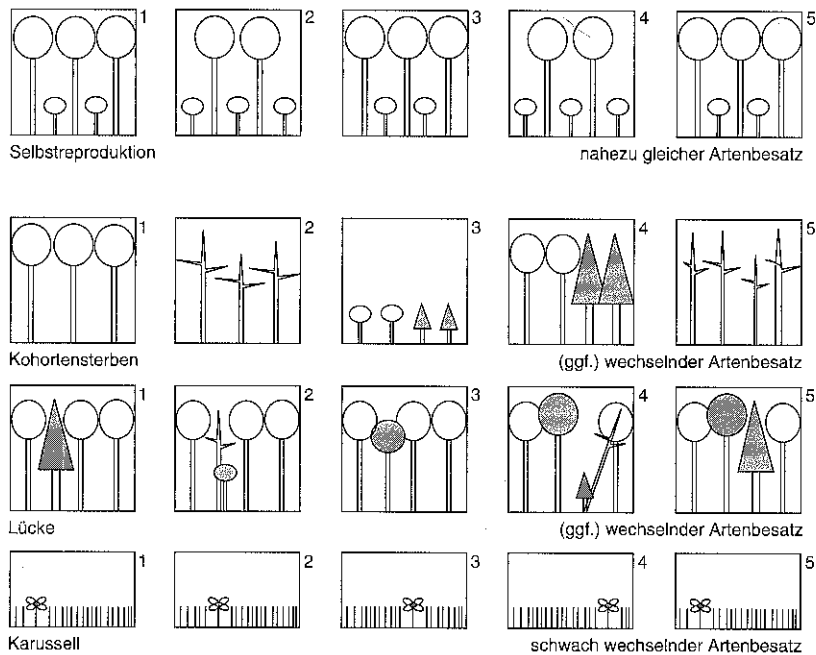


Abb. 58: Schritte der verschiedenen Regenerationstypen im Verlauf von fünf Entwicklungsstadien.

- die *alternative* Strategie mit wechselnden Assoziationen gleicher Formation (gaps, Karussell, oft auch Kohorten);
- die *deflektive* Strategie mit wechselnden Assoziations- und Formationsabfolgen (nur bei Kohorten).

Befürworter der Klimaxtheorie sehen in den dynamischen Wechseln eine Grundbedingung des Überlebens einer Schlußgesellschaft; Kritiker hinterfragen den Klimax-Begriff, da ihn das Mosaik-Zyklus-Modell letztlich widerlegt. Auch der Terminus *Dauergesellschaft* wird nun fraglich, da empirisch ermittelte Gesellschaften nur als Fixpunkte in mehr oder weniger fließenden Übergängen zu verstehen sind. Der strittige Begriff „Klimax“ muß aber nicht verworfen werden, wenn man ihn als flexibles System einer zyklischen Regeneration erachtet, die auf eine (gerichtete) Sukzession folgt.

Dennoch bleibt zu betonen, daß Mosaik-Zyklen nicht zwangsläufig auftreten, was FANTA (1986) mit der iterativen Strategie zum Ausdruck bringt. Denn oftmals unterliegen nur kleine Teile von Populationen Veränderungen auf individueller Basis, indem einzelne Bäume oftmals „stehend“ absterben und als Ruinen überdauern. Dies läßt sich beispielsweise für die feuchten Tropen, die pazifischen Regenwälder der

gemäßigten Breiten (Westpatagonien, British Columbia) oder die Bergwälder Zentralasiens belegen. Hier liegen *fortlaufende Reproduktionen* ohne deutliche Artenwechsel vor, so daß der Klimaxbegriff in solchen Fällen besser greift. Vermutlich treten derartige Populationsstabilitäten in solchen Bereichen auf, die von katastrophalen Veränderungen seltener betroffen sind, also etwa in sturm- oder feuerarmen Zonen.

Dies deutet an, daß die Dynamik von Pflanzengemeinschaften in den meisten Ökosystemen nicht nur durch interne Prozesse, sondern auch durch exogene Störungen gesteuert wird. Aus der Definitionsfülle zum Begriff *Störung* erscheint jene von PIKETT & WHITE (1985) für den weiter gesteckten Rahmen am zweckmäßigsten: „Eine Störung ist jedes relativ diskrete Ereignis in der Zeit, welches die momentane Struktur von Ökosystemen, Organismengemeinschaften oder Populationen zerreißt und Ressourcen, Substratverfügbarkeit oder die physikalische Umgebung verändert“ (JAX, 1994). Dabei finden in das vorliegende Konzept nur „natürliche Störungen“ Eingang, d.h. Ereignisse oder Umweltveränderungen, die eindeutig nicht auf oft unkalkulierbare menschliche Einflüsse zurückzuführen sind.

Eine Möglichkeit, die begrifflich scharfe, inhaltlich jedoch schwer faßbare Grenze zwischen „endogenen, störungsähnlichen Effekten“ und „exogenen Störungen“ plausibler zu machen, bieten BÖHMER & RICHTER (1996) mit der zusätzlichen Unterscheidung von *inhärenten Störungen* an. Eine Störung gilt dann als inhärent (im Sinne von „anhaftend“), wenn die Schlüsselorganismen des Systems an die Wirkung der Störung angepaßt sind. Hier bietet sich ein Ausweg aus dem Dilemma, z.B. Feuer in der nördlichen Waldtundra als exogenes Ereignis betrachten zu müssen, obwohl die dortigen *Picea glauca*-Wälder ohne diesen Störeinfluß zu existieren aufhören. Diese Störung ist also nicht endogen im Sinne von „aus der Lebensgemeinschaft hervorgehend“, aber unzweifelhaft zum System gehörig und somit inhärent („Zerstörungssystem“ im Sinn von KIMMINS, 1987). Ähnliches gilt für Auwälder, die nicht trotz, sondern wegen des fluvialen Störungsregimes existieren, und selbst für anthropogen dauergestörte Formationen wie Wirtschaftsgrünland oder Halbtrockenrasen trifft dieses Prinzip zu.

Führt man alle Überlegungen zusammen, ergibt sich eine *Fülle an Regenerationstypen*. Modelle wie die beschriebenen dienen deshalb nur als Orientierungshilfe in den fließenden Übergängen der „patch dynamics“. Zudem treten keineswegs alle Formen des Mosaik-Zyklus überall auf. Vielmehr sind die verschiedenen Vorgänge auf bestimmte Pflanzenformationen zugeschnitten oder gar auf einzelne Vegetationszonen beschränkt. Karussells beispielsweise sind in Wäldern kaum vorstellbar (sieht man von Strukturverschiebungen in Epiphytengemeinschaften einmal ab), wohl aber in Steppen. Hieraus leitet sich wiederum als Umkehrschluß ab, daß für Steppenzonen karussellartige Zyklen mehrjähriger Kräuter und Gräser als charakteristische Prozesse der Regeneration anzusehen sind. Hinzu kommen Brände, die eine noch wichtigere Rolle in Savannen spielen. – Viele Störgrößen lassen also eine zonale Häufung erkennen. In der „Zonalen Pflanzengeographie“ (Teil II) wird deshalb eine Abschätzung der Bedeutung des jeweiligen Störungstyps gewagt, der für Regenerationsprozesse in einer Ökozone relevant sein dürfte.

7.3 Sekundärsukzession

7.3.1 Brachevegetation

Anders als bei der natürlichen Entwicklung in Primärsukzessionen liegt bei der Bewirtschaftungsaufgabe von Nutzflächen bereits ein *reiches Arten- und Samenangebot* als Grundlage für die aufbauende Vegetationsdynamik vor. Wurde in 7.2.1 eine langsame Etablierung der Arten mit spät eintretendem Artenmaximum als Merkmal der natürlichen Sukzession festgehalten, so gilt dies für anthropogene Sekundärsukzessionen nicht. Aber nicht nur die hieran geknüpfte erhöhte Dynamik macht Studien zur Brachevegetation interessant. Vielmehr ist ihr auch deswegen Aufmerksamkeit zu zollen, als solche Prozesse auf anthropogen überformten Standorten für die meisten Weltregionen längst viel typischer sind als Mosaik-Zyklen in den kaum noch vorhandenen natürlichen Ökosystemen.

In Mitteleuropa ist ein Großteil der naturnahen Standorte als ein Resultat der *Bracheentwicklung* zu sehen. Dieses rezente Bild widerspricht keineswegs der Tatsache, daß Phasen mit Brach- und Wüstfallen großer Flurteile bereits mehrmals in der hiesigen Agrargeschichte auftraten, so z. B. in der Wüstungsperiode des 14./15. Jahrhunderts. Langzeitbrachen bildeten sogar den Normalfall im Rahmen einer düngerlosen, wandernden Feld-Gras- oder Feld-Heide-Wechselwirtschaft. Galt dabei die „Driesch“ noch der Bodenpflege, so lagen die Ursachen der heutigen „Sozialbrache“ im Wandel der sozio-ökonomischen Strukturen einer aufstrebenden Industriegesellschaft. In der Folge wurde die Sozialbrache zumeist in naturferne Wirtschaftswälder überführt. Erst in jüngerer Zeit blieb das aufgegebenes Kulturland sich selbst überlassen, so daß im Laufe der letzten Jahrzehnte unregelmäßige Brachesukzessionen zunahm. Im Vergleich zur früheren langzeitigen Driesch oder zur kurzzeitigen Schwarzbrache schließt sie nun auch nährstoffreiche, vormals gedüngte Böden ein.

Brachevegetation liegt demnach in West- und Südeuropa allerorts und in allen möglichen Altersstufen vor. Sie resultiert seit der Jahrhundertwende aus einschneidenden demographischen Prozessen, die sich etwa in der Aus- oder Abwanderung aus strukturschwachen Räumen oder in der beruflichen Umorientierung vor Ort bzw. im Pendlerwesen abzeichnen. Als jüngster Trend begleitet sie nun als *Industriebrache* auch den Niedergang der Schwerindustrie, seitdem diese von „sauberen“ Gewerben und vom tertiären Sektor abgelöst wird.

Obwohl Acker-, Wiesen- und Industriebraichen einen wesentlichen Bestandteil des aktuellen Pflanzenbildes in Mitteleuropa ausmachen, finden sie erst seit Mitte der 70er Jahre vegetationskundlich Beachtung (HARD, 1976). In anderen Klimazonen setzen entsprechende Untersuchungen erst jetzt an. Die späte vegetationskundliche Hinwendung zu Brachen steht also im Kontrast zur Häufigkeit ihres Vorkommens und zu ihrem ökologischen Wert, der durch artenreiche Phasen und im Nebeneinander verschiedener Altersstufen durch eine große Ökotoptvielfalt gegeben ist.

Durchweg folgt der Verbrauchsprozeß innerhalb einer Gemarkung umgekehrt zum zentral-peripheren Wandel einer abnehmenden Nutzungsintensität, führt also zum gegenläufigen Trend innerhalb der Thünen'schen Ringe. Andeutungsweise läßt sich dies an einem Beispiel von Rebbrachen an den Südhängen der Moselgemeinde Valwig in Abb. 81 nachvollziehen.

Hier schließt sich unterhalb eines Waldgürtels eine Zone mit zahlreichen Brachflächen an, so daß nur noch im flacheren, gut erreichbaren Fußbereich Weinbau intensiv betrieben wird. Gerade die mittleren Hanglagen zeigen ein enges Mosaik verschieden alter Brachen, die hier eine große Vielfalt unterschiedlich weit entwickelter Sukzessionsstadien und damit verschiedener Ökotope vorgeben (SCHMITT, 1989; näheres s. 8.5.2).

Führt die Vergesellschaftung verschiedener Brachestadien zu einer *hohen Ökotoptvielfalt*, so erweisen sich diese Stadien als intern unterschiedlich artenreich. Üblicherweise zeichnet sich ein Trend von vielen Arten in der Initialphase der Verbrauchung zu wenigen Arten in den Spätphasen ab (Abb. 59a). Im Stadium unmittelbar nach Nutzungsaufgabe treffen Kulturbegleiter mit ersten Invasoren ein- und mehrjähriger Kräuter und Gräser zusammen, die zu diesem Abschnitt einem Reservoir aus Samen teils langer Ruhezeiten stammen (dormancy effect). Die reichhaltige Gemeinschaft kann aber aufgrund der bestandsklimatischen Angleichung schon bald verarmen; erst recht tritt dies mit zunehmendem Gehölzanteil ein.

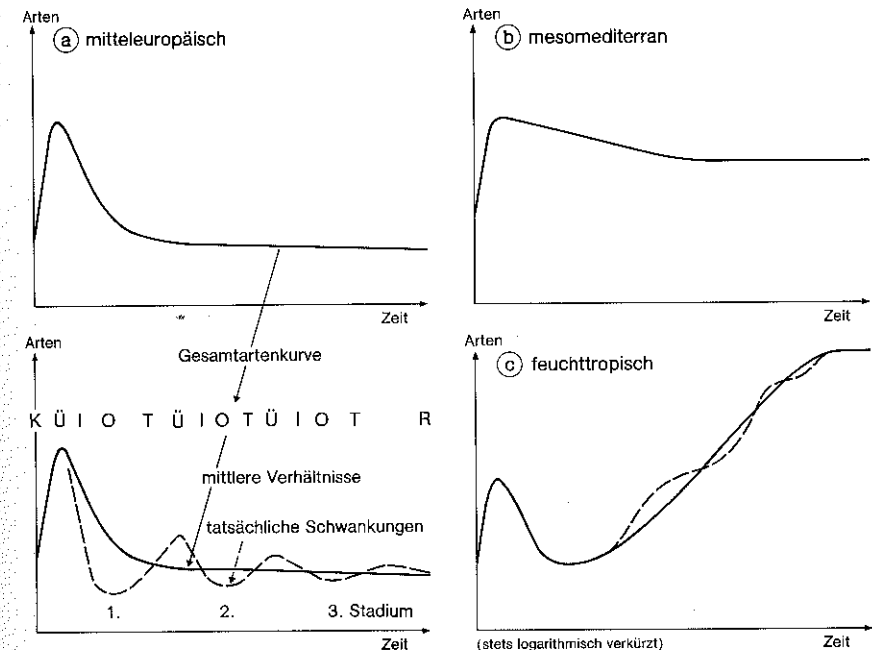


Abb. 59: Formenwechsel in mitteleuropäischen und mesomediterranen Reb- sowie auf feuchttropischen Feldbrachen. Das detaillierte Schema unten links beschreibt die Schwankungen der Artenzahlen während der Bracheentwicklung: K = in Kultur, Ü = Übergang, I = Initial-, O = Optimal- und T = Terminalphase einer jeweiligen Brachegemeinschaft, R = Regenerationsphase.

Im Beispiel der Rebbrachen an der Mosel wirken vor allem Invasoren mit vegetativer Verbreitung (Waldrebe, Brombeere und Schlehe) verdrängend und dominieren bereits zehn Jahre nach Bewirtschaftungsaufgabe (Abb. 81). In einem solchen Fall spricht man von einer Festlegung durch *Polykormone*, die aufgrund ihrer raschen Ausbreitungsstrategie mit Hilfe von Ast- und Wurzelsprossen innerhalb weniger Jahre zu einer dichten Überschilderung der Fläche führen. Lichtliebender Unterwuchs wird dadurch verdrängt und kann nur wieder aufkommen, wenn die oftmals gleichaltrigen Sprosskolonien verfallen. Unter Umständen entsteht aber auch eine Polykormon-Sukzession, d. h. innerhalb eines Pioniergebüschs bildet sich eine weitere Strauchkolonie, etwa ein Hartriegelgebüsch im Brombeergestrüpp (Abb. 60).

Auch der weitere Verlauf ist nicht festgelegt; entweder es kommen in den Polykormonen Baumarten auf, die eine *Wiederbewaldung* einleiten oder aber das Gebüsch zerfällt und wird von Rasenherden abgelöst. In solchen Fällen entstehen stellenweise attraktive *Parklandschaften*, in der Grasarten mit ihrer Rasenstreu und ihrem Wurzelfilz den Anflug von Baumpollen wirkungslos machen und für quasi-stabile Gesellschaften sorgen, die Jahrzehnte überdauern können. Insbesondere Rasenherden aus Quecken oder Fiederzwenken schaffen mit ihrer vegetativen Rhizomausbreitung eine Verdämmung, ohne dabei zur Artenarmut zu neigen.

Zeichnen sich Sukzessionen auf Acker- und Rebbrachen durch hohe Anfangsgeschwindigkeiten in der Entwicklung mit vielfältigen Initialstadien und raschem Artenwechsel aus, so bestehen bei der Verbrachung von Wiesen oder Almweiden andere Vorgaben (ZIELONKOWSKI, 1975; RICHTER, 1979). Denn dort weicht die Endbewirtschaftung durch die Dichte ausdauernder Staudenrasen von Hack- und Halmfruchtukturen mit ihren hohen Anteilen an einjährigen Ruderalpflanzen ab. Selbst bei günstigen Nachbarschaftseffekten spielt die Ansammlung von Strauch- und Baumarten jene geringe Rolle, wie sie für Rasenherden beschrieben wurde. Auch vegetativ verbreitete Holzpflanzen aus Mantelgebüschern vermögen sich kaum durchzusetzen, da ihr Wurzelsystem im Jugendstadium dem Wurzelfilz von Fettwiesen oder Magerrasen unterlegen ist. Demnach bleibt die Entwicklung schon zu Anfang der Bewirtschaftungsaufgabe hängen, zumal das Wild oftmals für eine zoogene Fortführung der ehemaligen Weidenutzung sorgt.

Eine Zwischenstellung nehmen *Trocken- und Halbtrockenrasen* auf Kalk ein; sie erweisen sich gegen Holzarteninvasionen etwa durch Waldkiefern als weniger resistent, handelt es sich doch zumeist um niederwüchsige und lückige Fluren. Diese reizvollen und im Naturschutz aufgrund ihres Artenreichtums als besonders wertvoll eingestuft Flächen stellen im Übergang zwischen extensiver Beweidung und allmählicher Baumansiedlung langfristig überdauernde Brachen dar. Ihre Vielfalt konzentriert sich auf kleine Raumausschnitte, da bereits auf Flächen von einem Quadratmeter Größe eine überraschende Artenfülle vorliegt. Sie steigt hier aber mit zunehmender Flächengröße relativ langsamer an als auf jungen Acker- oder Rebbrachen. Dort mögen Herden einzelner unduldsamer Vertreter zwar kleinräumig Monotonie vortäuschen, großflächig herrscht jedoch eine hohe Diversität (HARD, 1976).

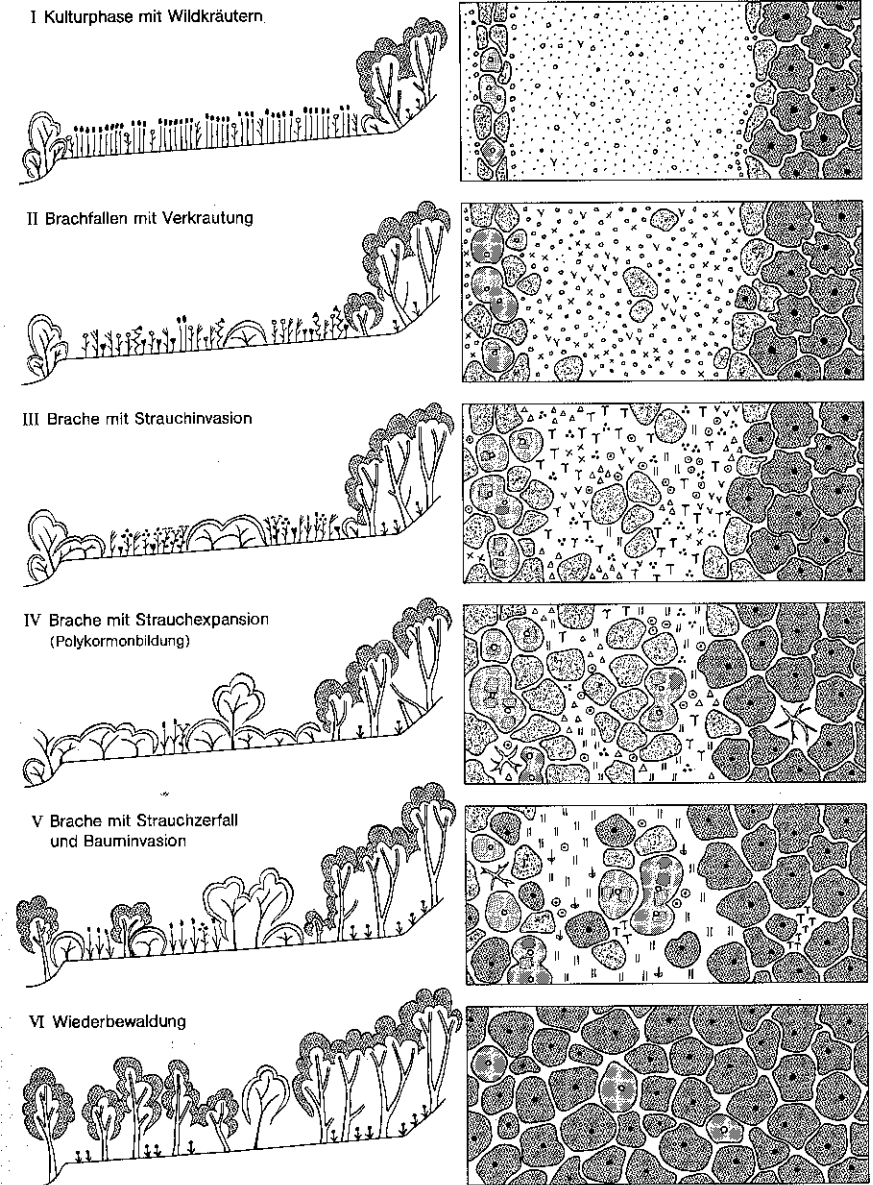


Abb. 60: Croquis der Bestandsveränderung auf Polykormonbasis; links Profil, rechts Aufsicht.

Die für Mitteleuropa vorgestellten Typen der Brachesukzessionen treffen nicht unbedingt auf andere Ökozonen zu. So kommt es beispielsweise auf Rebbrachen im eumediterranen Klimagebiet zu klareren Abfolgen ohne Polykormon-Sukzessionen und ohne lange Verharrungszustände in Rasenherden. Vielmehr behindern offenere Anfangs- und Zwischenstadien den Aufwuchs von Holzarten nur unwesentlich, wobei schon während der Gebüschphasen Bäume aufkommen. Oftmals haben sich bereits nach wenigen Jahrzehnten Kiefernwälder oder unter trockeneren Bedingungen zumindest Hochmacchien ausgebildet. Dies führt im Gegensatz zu Mitteleuropa zu einem eher monotonen Vegetationsbild, wenn auch – ebenfalls anders als hier – keine wesentliche Artenverarmung im Verlaufe der Brachesukzession erfolgt (GUILLERM, 1980; RICHTER, 1989a; vgl. Abb. 59b).

In feuchttropischen Brachen läuft die Entwicklung wieder anders ab. Hier bildet sich üblicherweise nach Bewirtschaftungsaufgabe auf den Feldflächen zunächst ein undurchdringliches, relativ artenreiches Sekundärgebüsch mit Klimmern aus, das sich nach wenigen Jahren zu einfrörmigen Baumbeständen ausgewachsen hat. Wenige lichtliebende Arten dominieren hier, in deren Schatten wiederum ombrophile Baumarten aufkommen. Nach rund vier bis sechs Jahrzehnten hat sich bereits ein Typus herausgeschält, der den tropischen Wäldern nahekommt und der durch Phanerophyten-, etwas verspätet auch durch Epiphytenreichtum gekennzeichnet wird. In diesem Fall folgt also die Sukzession der zonalen Regel, sich auf einen terminalen Artenreichtum einzupendeln, der naturgemäß außerhalb der Tropen fehlt (Abb. 59c).

In den ek- und subtropischen Breiten kommt der Brachesukzession hinsichtlich der *Artenvielfalt* ein hoher Wert zu. Zudem gelten gegenüber offenen Nutzflächen die ökologischen Vorteile der Verbuschung und Wiederbewaldung. Hierzu zählt die Abmilderung der mikroklimatisch bzw. ökophysiologisch wirksamen Stressoren Kälte, Hitze und Wasserdampf-Sättigungsdefizit der Luft. Weiterhin verursacht der steigende Transpirationsverlust bei erhöhtem Wasserbedarf der anwachsenden Biomasse im Verlaufe der Brachesukzession eine Abnahme der mittleren Bodenfeuchte. Hieraus folgt eine hydrologische Ausgleichswirkung (8.3.1, Abb. 78). Und schließlich ist die Verringerung des Abtrags anzuführen, wobei im Falle der Feuchttropen die Erosionsleistung bei Verbrachung um bis zu vier Zehnerpotenzen absinken kann (8.3.2). Aus diesen positiven Veränderungsmerkmalen durch unregelmäßiges Brachfallen ergeben sich aus ökologischer Sicht keine zwingenden Gründe für Aufforstungen oder sonstige steuernde Eingriffe bei Flächenstilllegungsmaßnahmen.

7.3.2 Forste und Schlaggemeinschaften

Hochwälder, wie sie die heutigen Forstlandschaften in Mitteleuropa prägen, bilden ein relativ junges Erscheinungsbild der hiesigen Nutzsysteme. Sie lösen verstärkt seit der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts eine waldarme Kulturlandschaft ab, die bis dahin durch den hohen Bedarf an Nutzholz und durch Waldweide vom Mittelalter bis zur frühen Neuzeit stark aufgelichtet wurde. Die damaligen Hudewälder zeichneten sich durch eine sehr begrenzte Verjüngung aus, da kleine Bäumchen zunächst einen dichten Filz aus kurzgefressenem Gras durchdringen mußten und anschließend unter fortwährendem Verbiß litten. So entstanden *Offenwälder* mit wenigen ausladenden Solitärbäumen, aber viel Wacholder-, Schlehen- und Hekkenrosengebüsch bis hin zu baumlosen Heiden oder Magerrasen. Tatsächlich bein-

haltete dieses ehemals charakteristische und heute romantisierte Bild einer Parklandschaft, den Erfahrungen in der differenzierten Detailnutzung zum Trotz, eine weiträumig wenig organisierte Ausbeutung und Zerstörung der Ressourcen.

Erst mit höheren Flächenerträgen durch Nutzungsintensivierung, Pflanzenzüchtung und zunehmendem Einsatz fossiler Brennstoffe wurden große Räume für gezielte Forstmaßnahmen frei. Sie entstanden aus Verfahren der Nieder- und Mittelwaldwirtschaft. Vor diesem kulturtechnischen Fortschritt zeitigte die unregelmäßige Beweidung Verknappungen beim steigenden Bau- und Brennholzbedarf. Dies erforderte Maßnahmen festgelegter Umtriebszeiten beim Einschlag und zur Ausgrenzung des Viehs. Im Falle des *Niederwaldes* setzte sich ein 10–20jähriger Turnus durch, bei dem man die Stöcke zumeist direkt über dem Wurzelhals abtrieb. Der Erntetrieb zielte zudem auf Ast- und Kopfholz ab (PORT, 1993). Es kam zur Förderung ausschlagfreudiger Arten wie Hasel, Hainbuche, Linde, und Esche; am Südrand der Alpen boten die eingeführten Maronen oder Robinien schnellwüchsiges Stangenholz. Gegenüber Ur- und Hochwäldern waren im Unterwuchs krautige Halbschatten- und Freilandpflanzen häufiger als die üblichen Waldpflanzen vertreten (ELLENBERG, 1986). Heute beschränken sich Niederwälder weitgehend auf Steilhänge im Rheinischen Schiefergebirge (Mittelrhein, Mosel, Siegerland).

Vergleichbares gilt auch für die verbliebene *Mittelwaldwirtschaft* der Körperschaftswaldungen im süddeutschen Raum. Hier ist in den Laubwäldern eine untere Schicht mit jungen Ausschlägen von einer oberen mit aufgewachsenen Stöcken und fruchtbaren Oberstämmen durchsetzt. Der Hieb erfolgt auf wechselnden Parzellen in ca. 30-jährigen Umtriebszeiten. Die Sukzession, die vor allem von Saum- und Mantelarten getragen wird, startet nach dem Hieb des Schlages mit nitrophilen Annuellenfluren, geht in Grasstadien über, die in lichtliebende Strauchstadien einschwenken. Gleichzeitig wächst der Stockausschlag zu Stangenholz auf, das später die Sträucher überschattet und verdrängt. Mittelwälder gelten infolge der kleinflächig wechselnden Biotopstrukturen als artenreich und zählen damit zu den erhaltungswerten Flächen.

In Relation zu Nieder- und Mittelwäldern sind forstlich genutzte *Hochwälder* lichtarm, weisen am Bestandsgrund ein einheitlicheres Mikroklima und damit eine homogenere Artenstruktur auf (DENGLER et al., 1990). Forste, in denen das „Umstellen“ der Bäume durch selektiven Hieb offenere Verhältnisse bewirkt, betrifft dies aber weniger (Plenterbetrieb mit unterbrechungsfreiem Waldzustand). So zeigen Kiefernforste im Steigerwald aufgrund dieser Praxis einen dichten Unterwuchs aus Heidegewächsen und Gräsern. Er unterliegt bei partiellen, kleinräumigen Eingriffen im Gegensatz zur üblichen Hochwaldwirtschaft nur leichten Populationschwankungen. Auch das „Femelschlagen“ kleiner Baumgruppen kommt den Verhältnissen in Naturwäldern näher (Mosaik-Zyklus-Simulation).

Die *Forstwirtschaft* heutigen Stils findet ihren Ursprung in einer preußischen Verordnung aus dem Jahre 1770, als eine Energiekrise durch Brennstoffverknappung drohte. Bevorzugt kamen anspruchslose Baumarten wie „Preußenfichten“ und Kiefern zum Tragen, nachdem die Böden durch Plaggenhieb und Streunutzung verarmt waren. Laubbäume konnten sich auch in der Folgezeit wegen des überhohen Besatzes an Rotwild kaum durchsetzen (KÜSTER, 1995). Vor

allem im vorigen Jahrhundert erfolgte eine planmäßige Aufforstung auf blockförmigen „Schlägen“, wobei die klare Trennung von Wald und Weide lange Zeit einzigartig blieb. Der Wandel von der Allmendwirtschaft in eine reine Forstnutzung, zunächst als Form nachhaltigen Wirtschaftens gedacht, führte zugleich zu erheblichen Gewinnen. Zwar sank der Energiebedarf, da Kohle zum vorrangigen Brennstoff wurde, jedoch stieg die Nachfrage nach Wertholz infolge des Bergbaus und der Industrialisierung mehr denn je. Erst seit Beginn der 1990er Jahre arbeitet die Forstwirtschaft in Mitteleuropa defizitär (8.5.4).

Die heutige Form der *Kahlschlagbetriebe* bedingt, daß sich auch der Bodenvegetationstyp des Waldes schlagartig ändert. Am deutlichsten wird dies bei Fichtenforsten, deren extreme Übershattung viele montane, boreale und boreo-subalpine Moosarten fördert. Sie treten nach dem Hieb gleich zurück und machen Weidenröschen und Fingerhut Platz. Dazwischen drängen sich Ausläufer bildende Arten wie Reitgras, Himbeere, Brombeere und Walderdbeere. In dem das erstgenannte *Epilobium angustifolium* auch in subalpinen Gebüschern auftritt, zeichnet es den relativen Standortwandel auf Schlägen gut nach: Hier kommt es zu Kaltluftansammlungen und auch zur Bodenvernässung, sobald die Bäume als „Pumpen“ fehlen. Dies erklärt, daß kurzzeitig sogar feuchteliebende Binsen auftreten können. Holzwege mit verdichteten Böden und Staunässe fördern den Aufwuchs des Pfeifengrases *Molinia arundinacea*.

Die Besiedlung der Schläge macht deutlich, daß in der Humusdecke eine große Zahl „versteckter“ Samen von Arten ruht, die Wäldern eigentlich fremd sind. Ihr *explosiver Aufwuchs* erklärt sich auch aus einer beschleunigten Stickstoff-Mineralisation im Oberboden. Sie erklärt sich aus dem Umschwung vom Schatt- zum Sonnenstandort. Der *Epilobion angustifolium* entspringen raschwüchsige Pionierhölzer, die auf Mull mit Holunder und Weiden im *Sambucus capreae*, auf Rohhumus mit Birken und Erlen im *Lonicero-Rubion sylvatici* den Prozeß der Wiederbewaldung und Waldheilung einleiten (POTT, 1992). Vergleichbare Sukzessionen treten in den Nadelwäldern nach großflächigen Bränden oder Sturmschlägen auf.

Die planmäßige Aufforstung von Kahlschlägen in Mitteleuropa ist in den Borealregionen nur in Skandinavien üblich. In den westlichen GUS-Ländern findet man geregelte Aufforstung bereits seltener, und in Kanada bzw. Sibirien bleiben die Prinzipien der nachhaltigen Forstnutzung weitgehend unbeachtet (TRETER, 1990). Besonders dramatische Formen zeitigt der Kahlschlag in den *Nothofagus*-Wäldern im Süden Chiles, deren Regeneration die Überführung von Schlägen in extensives Weideland oder endogene Vernässungen mit Moorbildung entgegensteht.

7.3.3 Brandsequenzen

Daß im folgenden Brandsequenzen als „Sekundärsukzession“ erachtet werden, hängt mit dem heutzutage hohen Zerstörungsanteil der durch Menschen gelegten Brände zusammen (GOLDAMMER, 1993). Tatsächlich spielt Feuer in der Vegetationsdynamik auch eine natürliche Rolle, so daß dieser Aspekt voranzustellen ist.

Brände, die durch Blitzschlag, Funkenschlag bei Steinstrümen, vulkanische Aktivitäten und Selbstzündung von Streu durch mikrobiologische Zersetzung entstehen, sind für viele Ökosysteme von evolutionärer Tragweite. Bei subjektiver Betrachtung läßt sich die punktuelle Bedeutung von *Blitzen als Initialzündern* kaum erahnen. Das Phänomen erklärt sich aber bei globaler Sicht, wenn man bedenkt, daß

rund 100 Blitze pro Sekunde bzw. 3 Milliarden pro Jahr auf die Erde niedergehen und Energieleistungen von zumeist vielen 100.000 Volt freisetzen (BARBOUR et al., 1987). Unter diesem Gesichtspunkt wird deutlich, daß gewitterreiche Zonen besonders brandgefährdet sind. Zieht man andere klimatische Aspekte in Betracht, so engen sich die zonalen Wirkungsbereiche aber ein, da feuchte und kalte Regionen weniger betroffen sind. Schließlich hängt die Prägung der Ökosysteme durch Feuer vom Vegetationstyp ab, wobei regennasse Bestände ebenso wie offene Wüsten weitgehend ausgeschlossen bleiben.

Die *reinigende Wirkung* des Feuers ist dort um so wichtiger, wo Destruenten innerhalb der Nahrungskette Schwierigkeiten bei der Zersetzung des anfallenden Streus haben. Denn während Konsumenten in Ökosystemen eine eher verzichtbare Rolle spielen, tragen Destruenten maßgeblich zur Rückführung der Nährminerale bei. Vor allem in Phytozönosen mit Neigung zur Rohhumusakkumulation ergänzen Brände den bescheideneren Mineralisationsbeitrag von Mikroorganismen. Dies betrifft etwa bestimmte Typen des borealen Nadelwaldes, mediterraner Gebüsch oder der Savannen.

Als Umkehrschluß ergibt sich für einzelne Vegetationszonen eine hohe natürliche Feuereingwirkung (GOLDAMMER, 1993). Hervorzuheben sind vor allem drei Bereiche, deren feuerökologische Dynamik in den jeweiligen zonalen Kapiteln aufgegriffen wird (Teil II, 2–8):

- weite Teile der borealen Nadelwälder,
- die subtropischen Winterregengebiete mit ihren mediterranen Strauchformationen (*chaparral*, *fijnbos*, *macchia*) und Nadelwäldern,
- die Savannen der wechselfeuchten Tropen.

Einzelbeobachtungen zu Feuereffekten auf Pflanzen, Mikroorganismen und Böden sowie von über- und unterirdischen Brandtemperaturen stellt RUNDEL (1981) für alle Teile der Erde zusammen. Hier sei der Blick auf einen Höhenwandel gerichtet, den HOLLERMANN (1995) von den westlichen Kanaren beschreibt. Unter den Vegetationsstufen wird jene der Kiefernwälder bei 1000–1200 m Höhe trotz ihrer Lage in den feuchteren Inselbereichen am stärksten von Bränden herührt. Der Grund liegt im hohen Anteil an trockener Nadelstreu und Totholz. Dagegen bietet in den Strauchformationen der semiariden Fußstufen sowie in den offenen Beständen oberhalb der Wälder der geringe Anteil brennbarer Biomasse wenig Brandnahrung. Gerade in der feuergefährdeten Höhenstufe weist aber die Kanarenkiefer als *Pyrophyt* die besten Anpassungsmerkmale auf. Ihre dicke Borke schafft eine effektive Hitze-Isolation; Stamm- und Stockausschläge kommen nach Bränden ebenso wie ein verstärktes Keimen der Kiefern Samen auf den aschegedüngten Böden zum Tragen. Die Regenerationskraft der durch Bodenfeuer unterwuchsarm gehaltenen einheimischen Kiefernwälder belegt HOLLERMANN in eindrucksvollen Photoserien. Sobald jedoch in standortfremden Kiefernforsten tiefreichende Bestäubung Kronenfeuern eine Brücke bietet, kann es zur totalen Vernichtung kommen.

Damit sind zwei Begriffe gefallen, die einer Brandtypisierung entsprechen. Nach BARBOUR et al. (1987) lassen sich Brandtypen in drei Klassen einteilen. Sie beziehen sich auf die Intensität und betroffene Schicht und werden von meteorologischen Größen wie Wind und Temperatur, vom Brennwert und der Material- sowie Bodenfeuchte gesteuert:

- *Bodenfeuer*, die normalerweise „kalt“ (bis 200 °C) und schnell beweglich sind. Ihre geringe Hitzeentwicklung rührt von der raschen Veraschung leichter Substanzen her. Basale Pflanzenteile wie Wurzelstock und Erdknospen werden in Gras-

ländern oder Gesträuch kaum betroffen. In Nadelwäldern fördern Bodenfeuer das Aufspringen von Zapfen und das Abtöten konkurrierender Keime bzw. Schößlinge. Ausgewachsene Bäume werden dagegen kaum geschädigt, da Rinde und Nadeln nur ansengen. Gerade Bodenfeuern kommt ein ökologischer Wert beim Stoffumsatz, bei der Vorbereitung des mineralischen Saatbetts und der Reduktion von Pilzkrankheiten oder von Schädlingen zu (Borkenkäfer). Gerichtete und kontrollierte Bodenfeuer können demnach in Kiefernwäldern als forstliche Maßnahme dienen. Dies gilt auch für Grasländer, wo z. B. in Natal's Drakensbergen die Bergsavannen einem geregelten Feuermanagement unterliegen. So haben in Savannen und Steppen Bodenfeuer ebenfalls eine „reinigende“ Wirkung, ohne tiefere Bodenbereiche und ihre Lebewesen anzugreifen. Der Begriff „Oberflächenfeuer“ erscheint daher in Analogie zu den „surface fires“ eigentlich angemessener.

- *Grundfeuer*, im deutschsprachigen Bereich von Bodenfeuern selten abgetrennt, bilden dagegen aus ökologischer Sicht destruktive Agenzien ohne Nutzen. Sie treten vor allem auf Torfen auf, können als langsame Schwelbrände hohe Temperaturen von mehr als 500 °C erreichen, und vernichten damit die gesamte lebende und tote organische Substanz bis hinunter zum Mineralsubstrat. Grundfeuer treten als Moorbrände nach langen Trockenphasen auch in der Tundra auf, wo sie als seltene Erscheinungen aufgrund ihrer tiefen Durchschlagskraft und geringen Nettoprimärproduktion eine säkulare Regenerationszeit zur Folge haben.
- *Kronenfeuer*, die ebenfalls zu den „heißen“ Feuern gehören und sich bei Windeinwirkung sprunghaft ausbreiten, erfassen höhere Baum- oder Buschschichten. Sie treten oft infolge von Bodenfeuern auf, werden aber auch direkt durch Blitzschlag ausgelöst. Ihre Zerstörungskraft ist insofern gravierend, als sie einen Teil des betroffenen Gehölzes abtöten, und die starke Hitzeentwicklung über Äste und leicht endzündbare Stämme bis zum Boden durchschlägt. In solchen Fällen kann es zu letalen Wirkungen durch kritische Bodentemperaturen sowie zu massivem Nährstoffverzehr kommen, der sich in weißen Aschen dokumentiert.

Mit der schichtspezifischen Differenzierung läuft also das Ausmaß der *Feuerintensität* einher, die sich aus Hitze \times Branddauer pro Flächeneinheit ergibt und als Energieleistung in kW errechnet. So ergeben sich nach HÖLLERMANN (1995) für die Kanaren Spannen von 60 kW/m² bei schwachen Bränden dünner Streuauflagen bis 6500 kW/m² bei Kronenfeuern in Kiefernwäldern mit dichtem Unterwuchs. Als Steuerfaktoren der Feuerintensität kommen die Feuchtegehalte der betroffenen Vegetation und Streu, die aus der Brandfrequenz resultierende Struktur beider Elemente sowie die herrschende Witterung in Frage, vor allem der Wind.

Ebenso wie die wichtigen positiven Feuerfunktionen durch Reduktion der trockenen Biomasse und beschleunigte Stoff- und Energieumsätze sind die *nachteiligen Effekte* zu beachten. Hierzu zählt neben der Vernichtung von zersetzenden Bodenorganismen die Verringerung der Wasserhaltekapazität aufgrund der hydrophilen Eigenschaften des Humus, gegebenenfalls Nährstoffverluste und erhöhte Erosionsraten infolge der Bestandsöffnung (BÖHLING & GEROLD, 1995; HÖLLERMANN, 1993; MAY, 1995).

Angesichts dieser negativen Feuereffekte muß in Relation zum Stellenwert von natürlichen Bränden in Feuerökosystemen betont werden, daß heute in allen besiedelten Gebieten vom Menschen ausgelöste Brände vorherrschen. In manchen Fällen läßt sich fast von „Pyromanen-Regionen“ sprechen, in denen die Anzahl der unbewußt oder bewußt verschuldeten jene der natürlichen Feuer um das hundertfache übertrifft. Solche Vorgänge können die systemimmanente Wohlfahrts- in eine Zerstörungswirkung umlenken, die sich in der Artenvielfalt bemerkbar macht. Denn während eine niedrige Brandsequenz über begleitende Geo- und Therophyten eher zur Artensteigerung beiträgt (TRABAUD, 1973 u. 1987), führt eine hohe zum Artenschwund.

Die Feuerproblematik kann in einzelnen Mediterranregionen und auch in Teilen der USA emotional derart negativ belegt sein, daß sie progressive Konzepte zur Feuerökologie verhindert. Bei objektiver Behandlung des Themas bildet für Entscheidungsfragen zum Komplex „Brandschutz versus Feuermanagement“ die Brandfrequenz für ein optimales Überleben des Bestandes unter Berücksichtigung der jeweiligen Struktur- und Altersverhältnisse eine Planungsgröße. Statt dessen wird etwa in Südfrankreich oder an der italienischen Riviera, wo Großfeuer meist mit der touristischen Hochsaison und der sommerlichen Trockenheit zusammenfallen, der erste Faktor oftmals überbetont. Denn hier tragen übertriebene Maßnahmen zur Brandbekämpfung in wenig feuerresistenten (und geringwertigen) Kiefernbeständen zum Problem unkontrollierbarer Verwüstungsfeuer bei.

Künstliche Feuerverhütung ist bei überzogener Betrachtung als unnatürlicher Eingriff zu erachten. Als Paradebeispiel dient die heftige Diskussion, die während der ausufernden Großfeuer im Yellowstone NP im Sommer 1988 für Polemik sorgten. Allerorts aufflackernde neue Brandherde begünstigten hier rasch umgreifende und hochreichende Kronenbrände, die in den Folgejahren zweifellos zu einem eher unattraktiven Landschaftsbild beitrugen. Diesem Aspekt stehen als Negativbeispiele Resultate einer feuerunterdrückenden Politik gegenüber. Ihr fielen in der Sierra Nevada weite Bestände des Mammutbaumes *Sequoiadendron gigantea* zum Opfer: Solange die systemimmanente Gunstwirkung von fünf- bis achtjährigen Brandperioden unbekannt war, förderte seit der Jahrhundertwende die Feuerbekämpfung ungewollt den Zwischenwuchs der Weißtanne *Abies concolor* und der Weihrauchzeder *Calocedrus decurrens* (BARBOUR & BILLINGS, 1988). Nicht nur, daß ohne Brandhitze die kompakten Sequoiadendron-Zapfen geschlossen und Prozesse der Regeneration eingeschränkt blieben, auch der zugleich erleichterte Aufwuchs der beiden Konkurrenten bis in den Kronenbereich der Mammutbäume barg Gefahren. Denn in diesem Fall schlug das Feuer bis zu den Kronen durch, die sich im Gegensatz zur 20 cm dicken Schutzborke der Mammutbäume keineswegs als feuerresistent erwiesen.

7.4 Entwicklung der anthropogenen Vegetation

7.4.1 Arten-Neubildung

Bei der Entstehung neuer Arten sind die verschiedenen *Typen des Entwicklungsablaufs* zwischen juvenilen und adulten Altersstadien zu berücksichtigen. Während z. B. die Rotbuche mehrere Jahrzehnte bis zur ersten Fruchtbildung benötigt, erreicht das einjährige Hellerkraut schon nach wenigen Wochen das Stadium der Fer-

tilität. Der Stammbaum einer Rotbuche benötigt demnach für 30 Generationen eine Entwicklungszeit von mindestens 1000 Jahren, während das Hellekraut im gleichen Zeitraum rund 1000 Generationen produziert hat. Diese ganz verschiedenen langen Phasen bis zur ersten artspezifischen Fertilität sind es also, die die Geschwindigkeit der Evolution neuer Taxa bestimmen: sie verläuft bei Annuellen wesentlich rascher als bei langsam wachsenden Holzpflanzen und hängt letztlich mit der Reduktion der Körpermasse zusammen.

Diese Gesetzmäßigkeit bildet einen wesentlichen Grund für den *Artenreichtum in alten Kulturräumen*. So weisen PIGNATTI & PIGNATTI (1984) nach, daß im Mittelmeergebiet die frühe Inkulturnahme durch den Menschen zur heutigen Artenvielfalt beigetragen hat. Denn während die ursprünglichen Steineichen- und Kiefernwälder im eumediterranen Bereich artenarme und homogene Bestände bilden, zeichnet sich die Sekundärvegetation der Neuzeit durch zahlreiche Arten und durch eine Vielfalt verschiedener Nutzflächen aus. Für solche anthropogenen Standorte sind mehrere Gesellschaften mit hohem Therophyten-Anteil typisch (z. B. Assoziationen der Chenopodietae, Thero-Brachypodietae, Tuberarietae guttatae). Hieraus ergibt sich wiederum, daß das Mittelmeergebiet als alter Kulturraum gerade bezüglich kleinwüchsiger Annueller einen jungen Genpool bildet. Er hat zur Folge, daß hier mit 18 000 bis 20 000 Arten die Flora fast doppelt so mannigfaltig wie die des gesamten übrigen europäischen Kontinents ist (ca. 11 000 Arten).

Dabei ist zu bedenken, daß auch der größere Teil der Flora Mitteleuropas aus *Kulturbegleitern* besteht, die seit frühgeschichtlicher Zeit und insbesondere während der römischen Landnahme hierher gelangt sind („Archaeophyt“ = vor der Neuzeit eingewandert). Diese kulturbedingten Adventivpflanzen werden als längst heimische Arten betrachtet. Hinzu kommt, daß sie gerade auf Standorten in neuer Umgebung mit der Ausbildung von Ökotypen reagieren, die schließlich zur Neubildung einer Art führen können. Bei zahlreichen Annuellen des Kulturlandes erfolgt dies aus den geschilderten Gründen innerhalb weniger Jahrhunderte, möglicherweise sogar nach mehreren Jahrzehnten.

Hiervon zeugt als junges Beispiel eine *Mutante*, die auf die gegen 1800 aus Nordamerika nach Mitteleuropa eingeschleppten *Senecio canadensis* und *S. gigantea* zurückgeht („Neophyt“ = in der Neuzeit aus anderen Kontinenten eingetragen). Für den Berliner Raum stellt SCHOLZ (1993) bei der eingebürgerten *S. canadensis* fest, daß sie sich in einigen morphologischen Details deutlich von den nordamerikanischen Pflanzen unterscheidet. Er hält sie für ein neues „kultigenes Unkraut-Taxon wahrscheinlich europäischen Ursprungs“. Angesichts dieser Sippe mit dem vorläufigen Namen *S. anthropogena* liegt die Hypothese nahe, daß es sich bei der Hybridisierung und Mutation um eine Evolution durch Inkulturnahme handelt. Solche Fälle weisen nach erfolgreicher Pflanzen-Invasion durch menschliche Verbreitung (Synanthropie) und anschließende Naturalisation auf rasche genetische Differenzierungsprozesse bei kurzlebigen Einwanderern hin („rapid genetic change“).

7.4.2 Ausbreitung der Adventivflora

Eingriffe des Menschen in die Vegetation erleichtern oft die Ansiedlung neuer, ursprünglich gebietsfremder Pflanzenarten. Als bekannte Beispiele eingeführter Nutz- oder Zierpflanzen mit Tendenz zur *Verwildern* in ihrer neuen Umgebung gelten z. B. die aus Mexiko eingeführten Agaven oder Opuntien im Mittelmeerge-

biet. Ähnlich wie zufällig eingeschleppte Arten dringen sie bevorzugt in Standorte vor, deren natürliche Stabilität der Mensch gestört hat oder die vom Menschen geschaffen wurden. Ein Teil dieser Adventiven erreicht die neue Umgebung ohne direkte Mitwirkung des Menschen, sondern geht auf Verunreinigungen von Waren (Saatgut, Wolle, Felle, Baumaterialien etc.) und Verpackungsmaterial zurück. Diese synanthropen Pflanzen bevorzugen zur weiteren Ausbreitung vom Menschen eröffnete Leitpunkte oder -linien, z. B. Äcker, Schutzplätze, Kanal- und Straßenränder sowie Bahndämme. Viele der Invasoren bilden sogar neue Assoziationen. Andere verschwinden nach kurzem Stelldichein wieder („Ephemerophyten“), da sie den andersartigen Bedingungen langfristig nicht gewachsen sind. Naturnahe, bodenständige Gesellschaften verschließen sich zumeist der Ansiedlung neuer Arten.

Insbesondere Äcker (*Segetalfluren*) sowie Wegraine, Trümmer- und Schutzplätze (*Ruderalfluren*) Mitteleuropas beherbergen zahlreiche Einwanderer. Als Beispiel für die rasche Ausbreitung eines Neophyten läßt sich der vor rund einem Jahrhundert eingeschleppte gelbblühende Sauerklee *Oxalis pes-caprae* anführen. Er nimmt mittlerweile große Flächen in feuchtmediterranen Weingärten, Ölbaum- und bewässerten Agrumpflanzungen ein. Da es sich um einen Rhizom-Geophyten handelt, der zusätzlich Brutzwiebeln ausbildet (RICHTER, 1989a), wird er durch regelmäßiges Umgraben des Bodens besonders gefördert (Hackfrucht-Wildkraut).

Natürlich verläuft der *Einwanderungsweg* von Fremdarten in viele Richtungen, also auch aus Europa heraus. In den nordöstlichen USA und den angrenzenden Teilen Canadas bilden 18% aller vorkommenden Pflanzenarten unter Mitwirkung des Menschen ausgebreitete Sippen fremden Ursprungs. Im Vergleich zu anderen Erdteilen scheinen europäische Pflanzengesellschaften gegen fremde Einwanderer recht resistent zu sein (SCHMITHÜSEN, 1968). Dieser Charakterzug der mitteleuropäischen Vegetation erweist sich jedoch nur als relative Stärke. Die Gründe liegen vielmehr in dem ehemals wesentlich intensiveren Emigrationsfluß in die neue Welt mit entsprechendem Kultur- und damit auch umfangreichem Saatguttransfer.

Viele Adventivpflanzen bzw. Neophyten erweisen sich also für Standorte mit häufigen Störungen als besonders anpassungsfähig. Die Ursachen liegen in der Öffnung der natürlichen Standorte (Rodung, Schaffung von Acker- und Siedlungsland), in denen das Mikroklima im Vergleich zum ursprünglichen Zustand zuungunsten der einheimischen Arten verschoben ist. Diese können oft mit den thermophilen und/oder trockenoleranten Einwanderern nicht mehr konkurrieren, jedenfalls so lange nicht, wie das Land offen bleibt. So können sich Frühjahrstherophyten aus Mittelrangeländern in den gemäßigten Breiten zu Sommertherophyten entwickeln.

Die relative Bedeutung von Adventivpflanzen geht aus einer statistischen Auflistung der Gefäßpflanzenflora in Mecklenburg hervor (Abb. 61). FUKAREK (1992) scheidet dabei neben einer kleinen Gruppe fragwürdiger Herkunft (Anteil = 4,5%) zunächst die einheimischen *Idiochorophyten* aus, die seit dem letzten Glazial selbstständig vordringen und heute 42% der vorhandenen Sippen ausmachen. Die kulturunabhängigen *Agriophyten*, die seit ihrer anthropogenen Einschleppung nun einen festen Platz in der natürlichen Vegetation einnehmen, bilden nur eine kleine Gruppe von knapp 3%. Dagegen würden die kulturabhängigen *Epökophyten* nach Fortfall

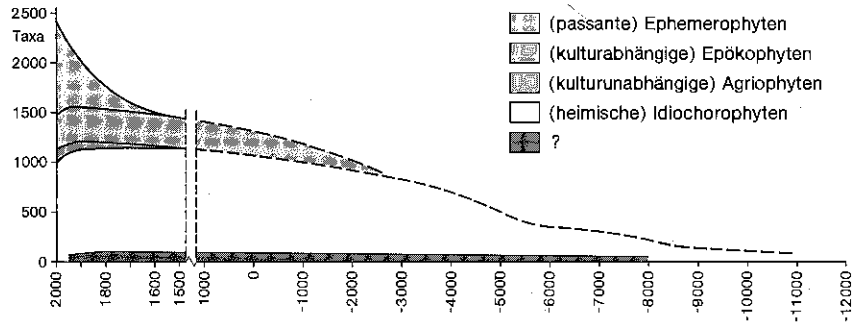


Abb. 61: Zeitliche Veränderung der Gefäßpflanzenflora Mecklenburgs mit Berücksichtigung des Naturalisationsstatus (n. FUKAREK, 1992).

jeglicher menschlicher Bewirtschaftung wieder verschwinden. Dieser Teil der heimisch gewordenen Adventivpflanzen macht immerhin 19% aus und nimmt unter wärmeren Bedingungen in Mitteleuropa einen noch höheren Prozentsatz ein. Bleibt noch der mit 31,5% erstaunlich hohe Anteil der ebenfalls adventiven passanten *Ephemerophyten*, die unter den bestehenden Klimabedingungen nur vorübergehend gedeihen und demnach nicht heimisch werden können. Diese beiden Adventivgruppen nehmen trotz ihrer jungen Invasion seit der Bronzezeit und den neuzeitlichen Entdeckerreisen bereits über die Hälfte des Floreninventars ein.

Einen spannenden Abschnitt der Untersuchung von Adventivpflanzen bietet die Interpretation des Wandels unter andersartigen ökologischen Rahmenbedingungen, da sich hieraus das Überleben von Fremdarten in neuer Umgebung erklärt. Unter diesem Gesichtspunkt wird auch verständlich, daß in Europa durch hohen chemotechnischen Input reduzierte Wildkräuter in fremden Kontinenten bei hohem manuellem Arbeitseinsatz eine Renaissance erleben.

Als „Lieblingskind“ jüngster *Neophyten-Forschung* erfährt in Deutschland seit Ende der 70er Jahre *Senecio inaequidens* besondere Aufmerksamkeit. Seither widmen sich der rasanten Ausbreitung dieser aus Südafrika eingeschleppten Woll-Adventivpflanze mehrere Dutzend Arbeiten. Es stehen fünf primäre Expansionszentren in Europa fest, wo stets von wollverarbeitenden Industriestandorten aus unabhängige Impulse für die Neubesiedlung erfolgten: Mazamet in Südfrankreich, Calais, Verona, Lüttich und Bremen. Für den Lütticher Ast sind die Ausbreitungswege nach Osten besonders gut dokumentiert; die von hier aus seit 1955 erfolgende Verteilung führte bis 1970 zur Querung der Grenze bei Aachen. Seit etwa 1980 ist die Art im Kölner Raum nachgewiesen und um 1990 war sie bereits im östlichen Ruhrgebiet um Dortmund etabliert (Abb. 62). Spätestens zur Jahrtausendwende dürfte die Verbindung zwischen den Impulsträgern um Bremen und Lüttich geschlossen sein. Über weitere Funde, die als sekundäre Ausbreitungszentren dienen können, liegen seit Ende der 80er Jahre u.a. aus Schleswig-Holstein, Mecklenburg, Baden-Württemberg und Bayern Berichte vor.

Als bevorzugte Standorte dieser auch innerhalb Südafrikas aus dem Ursprungsgebiet in den Drakensbergen spontan evadierenden sowie in Argentinien und Australien ebenfalls neu angekommenen Compositae gelten Ruderalstellen. Hierbei kommen Abraumhalden, Kiesgruben oder frische Trassenaufschüttungen dem ursprünglichen Standort auf sandig-kiesigen Bach-

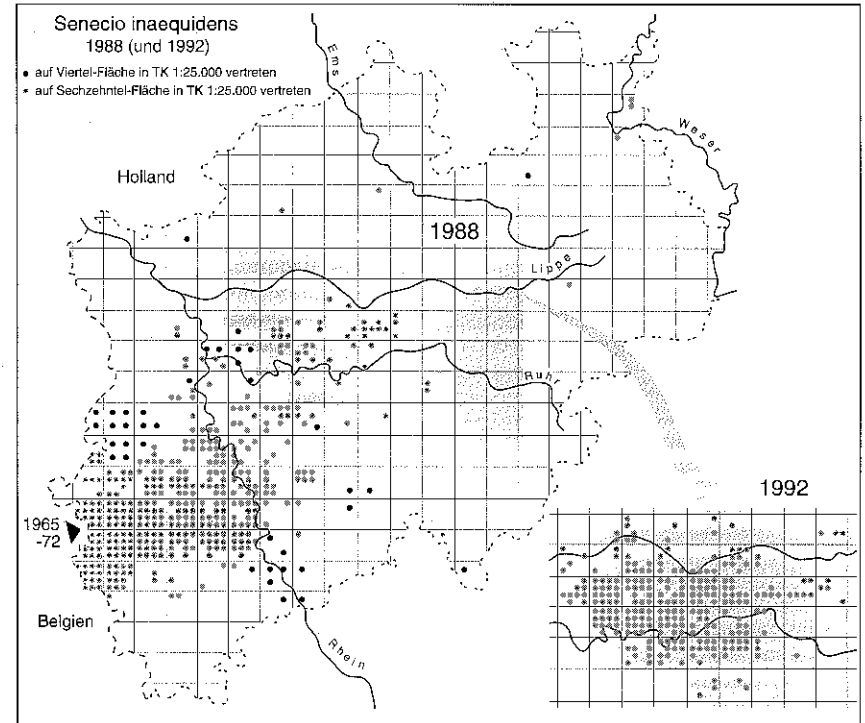


Abb. 62: Rasterkarte mit dem Verbreitungsstand von *Senecio inaequidens* für das nördliche Rheinland mit dem Ruhrgebiet Ende 1988 (n. MOLL, 1989, und BÜSCHER, 1989) sowie weitere Ausbreitung in das Ruhrgebiet hinein bis Ende 1992 (n. BÜSCHER & LOOS, 1993).

schottern am nächsten. In allen Fällen ist als gemeinsames Merkmal mit einem raschen Wechsel zwischen klimatisch bzw. hydrologisch bedingter Feuchtigkeit und edaphischer Trockenheit zu rechnen. In Mitteleuropa treten Verkehrswege und Stadtbrachen hinzu, also Flächen mit häufigen Eingriffen und hoher Dynamik, an denen eine Neubesiedlung gewährleistet ist. Das schnalblättrige Kreuzkraut nimmt also aufgrund seiner leichten Windverbreitung (s. Westwind-Einfluß in Abb. 62) eine Pionierrolle mit länger überdauerndem Charakter ein; hierin liegt seine vage Vergesellschaftung begründet (WERNER et al., 1991).

Zu den bevorzugten *Leitlinien* oder *Ausgangspunkten* der Ausbreitung von *Senecio inaequidens* gehören neben Autobahnen und Binnenhäfen auch Bahnanlagen. Vor allem die Migration nach Südwestdeutschland dehnt sich entlang der Eisenbahn aus. Solche Transferlinien bilden seit vielen Jahrzehnten ein beliebtes Terrain zum Aufspüren von „Exoten“. Früher kam dabei der Eisenbahn ein größeres Gewicht zu (über 200 Publikationen), während heute die Straßenrandvegetation ins Zentrum des Interesses rückt. BRANDES (1993) zeigt in seiner Übersicht über die Bedeutung von Eisenbahnanlagen zwei Ausbreitungsstrategien auf (Abb. 63): Wanderungen entlang der Strecken und Transportsprünge von Verladebahnhöfen aus (Bahn-

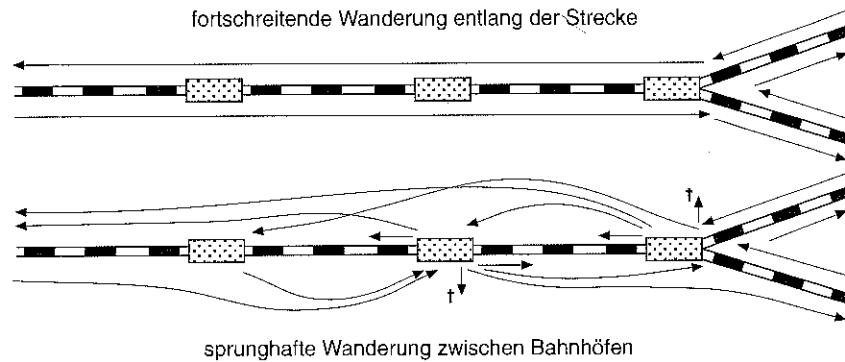


Abb. 63: Wanderwege exotischer Arten entlang von Eisenbahntrassen. Kreuz = rasch absterbende Population.

höfe und Häfen gelten als „botanische Gärten für Adventive“. Als gut drainierte und leicht erwärmbare („genormte“) Standorte eignen sich Bahnanlagen insbesondere zur Ausbreitung trockenheitsduldender Thermophyten, so daß Adventive aus Mittelrangeländern hervorgeht sind. Herbizideinsätze im Frühjahr verursachen zwar seit zwei Jahrzehnten einen Artenschwund entlang der Trasse, begünstigen aber indirekt wärmekeimende Exoten aufgrund der Vernichtung konkurrenzschwächerer Einheimischer. Die Verteilungsmuster von Fremdartarten können je nach Herkunft und Verpackung der umgeschlagenen Ware sowie nach Klimagang jährlich variieren. Häufig treten die Schotterbesiedler *Arenaria serpyllifolia*, *Hypericum perforatum* und *Poa compressa* auf. Neuere mediterrane Trends belegen *Atriplex rosea*, *Salsola ruthenica* und *Kochia scoparia*.

Diese drei Arten aus der Familie der Chenopodiaceen gelten als salztolerant. Entsprechendes trifft für den an den Küsten der gemäßigten Zone Eurasiens beheimateten Salzschwaden *Puccinellia distans* zu. Das Gras, dessen Wert in seinen ursprünglichen Küstenstandorten und an binnenländischen Salzstellen in der Wiederbesiedlung aufgerissener Blaiken liegt, gilt seit zwei Jahrzehnten als vorgeifender *Straßenbegleiter*. Studien zur Ausbreitung der Art durch verstärkte Salzeingaben bei der Winterstreuung vor allem an Autobahnen werden von DETTMAR (1993) durch Ergebnisse zur Dynamik auf Industrieflächen ergänzt. Demnach tritt *Puccinellia distans* nun auch auf stark belasteten Standorten auf und gilt als besonders immisionshart (7.4.4). Daneben fällt bei der synanthropen Besiedlung die Bevorzugung stark gestörter Standorte wie Wegränder, Dorfplätze, Teichränder, Müllhalden und Abraumkippen auf. Als sinnvolle Erklärung dieser Ortswahl läßt sich festhalten, daß der Salzschwaden offene, gestörte Böden hesiedelt, deren chemische Anomalien Konkurrenten fernhalten.

Andere Beispiele straßenrandbegleitender Adventivgemeinschaften zeigen ebenfalls extrazonale Komponenten, die sich hier unter dem Stichwort *Standortäquivalenz* gut einflechten lassen. Besonders deutlich wird dieses Phänomen in Wüsten, indem etwa in der Sahara in nahezu vegetationslosen Gebieten ein erstaunlich vitaler Pflanzenstreifen entlang von Asphaltstraßen

entwickelt sein kann. Ähnlich zeichnet sich inmitten einförmiger, graugrüner *Artemisia*-Steppen im Südwesten der USA (Nevada, Utah, Ost-Kalifornien) ein leuchtend gelbgrünes Band hochwüchsiger *Chrysothamnus*-Compositen an Straßenrändern ab. In beiden Fällen profitieren diese Säume aus Adventiven vom Wasser, das sich durch schichtflutenartiges Zusammenfließen bei ergiebigen Niederschlägen sammelt.

In syntaxonomischer Hinsicht unterliegen gerade Ränder von Verkehrsadern durch anthropogene Eingriffe sowie in ihrer engen *Verzahnung* mit benachbarten Habitaten raschen Wechsels in der Zusammensetzung. So zeigt sich für den nicht einmal 30 m langen Streckenabschnitt in Abb. 64 mit seinem Mosaik aus Wildkraut-, Stauden- und Rasengemeinschaften, Gebüschern und vereinzelt Bäumchen, daß die Pflanzengruppen kaum mit bestimmten Standorten harmonisieren. Aus der zuunterst aufgeführten Matrix ergibt sich vielmehr, daß nur vier von 220 Verbindungen zwischen den 22 Arealaufnahmen in dem kleinen Testgebiet eine Ähnlichkeit von mehr als 80%, 18 hingegen überhaupt keine Gemeinsamkeiten aufweisen. Es kommt also nicht von ungefähr, daß Aufnahmen von Straßenrändern KOPECKY (1978) zur Idee führten, die Pflanzensoziologie um das System der Basal- und Derivatgesellschaften zu erweitern. Ähnlich wie bei Sukzessionen zeigt sich erneut, daß Adventivgemeinschaften wegen ihrer hohen Dynamik kaum festgelegten Assoziationen angehören: Fast alle Kombinationen sind möglich und keine davon läßt sich fixieren!

7.4.3 Segetalflora

Angesichts der Tatsache, daß die Adventivflora in Mitteleuropa heute die Hälfte des Artenbestandes und in Übersee sogar einen höheren Anteil umfassen kann, erscheint zunächst eine Typisierung angemessen. Innerhalb der *feldbegleitenden* Segetalpflanzen lassen sich die Beikräuter zunächst zwei Gesellschaftsklassen zuordnen, die der Form der Bodenbearbeitung entsprechen. So kann eine traditionelle Trennung in die Chenopodietea, benannt nach der Melde *Chenopodium album*, und in die Secalietea, benannt nach der mittlerweile seltenen Roggen-Trespe *Bromus secalinus* erfolgen. Auch wenn heute eine Bündelung dieser Hack- bzw. Halmfrucht-Wildkräuter in der Stellarietea mediae in der Vegetationskunde üblich ist, erweist sich die obige Differenzierung für mediterrane Unkrautgesellschaften weiterhin als zweckmäßig. Denn hinter den beiden Klassen verbirgt sich im ersten Fall das oberflächliche Hacken als Impulsfaktor (Rebland, Ölbaumhaine, Agrumen und Gärten), im zweiten hingegen das tiefgreifende Pflügen (Getreide). Erst Herbizideinsatz und maschineller Pflugbau führen zu einer floristischen Angleichung, die in Mitteleuropa eine Trennung kaum noch rechtfertigt. So hat sich hier nach mehrfachem Wechsel in der zur synsystematischen Zuordnung die Auffassung durchgesetzt, Ackerwildkraut- und ruderalen Annuellenfluren in der Klasse der Stellarietea mediae zu bündeln (NEZADAL, 1989).

Daß sich konkrete Wildkrautgesellschaften überhaupt abzeichnen, mag angesichts des überaus *breiten Artenreservoirs* erstaunen. In Mitteleuropa stammt es aus offenen Naturstandorten oder leitet sich aus historischen Artneubildungen ab und setzt sich aus pontischen, mediterranen oder exotischen Fremdartarten zusammen. Bei die-

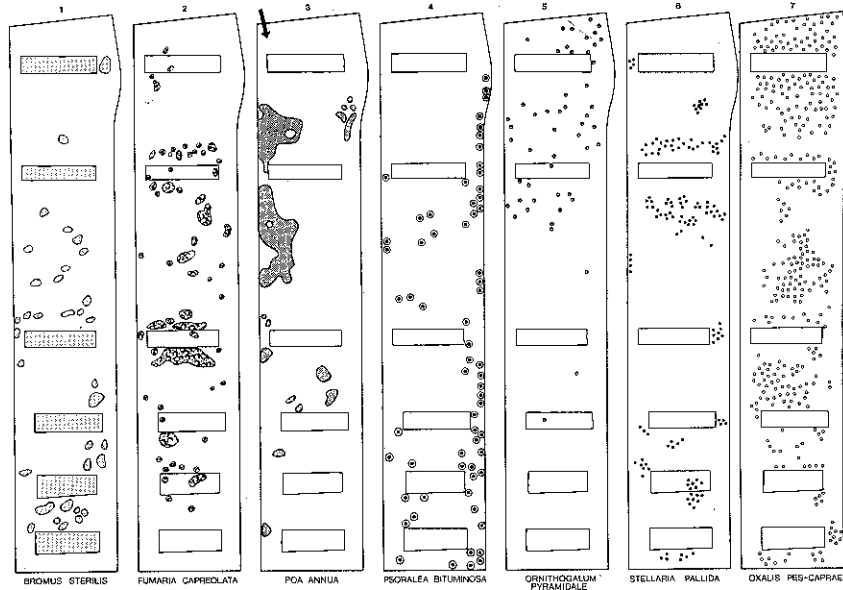


Abb. 65: Verteilungsmuster von Hackfruchtwildkräutern auf einer Rebterrasse in den Cinque Terre. Die Rechtecke der jeweils selben Parzelle geben die Lage von Kompostgräben an, die mit einer dünnen bzw. gar keiner Bodenschicht überdeckt sind. Pfeil: Eingang in den Rebgarten. Die Terrasse wird an der linken Seite von einer aufsteigenden, an der rechten von einer abfallenden Mauer begrenzt.

jahrsannuelle mediterranen Ursprungs in gemäßigten Breiten im Sommer und in saharischen Oasen im Winter gedeihen. Und dies wiederum erklärt auch die Möglichkeit des beschriebenen Turnus zwischen zwei Jahreszeiten-Gesellschaften bewässerter Baumkulturen in wintermilden, sommerheißen Regionen (4.3.2.2).

Der Bereicherung durch den neolithischen bis neuzeitlichen Artenzuwachs von Wildkräutern aus Südeuropa und Übersee in verschiedenen Phasen steht ein rezenter Artenwechsel gegenüber (HÜPPE, 1987). Er setzt seit etwa 1850 mit der Mineraldüngung bei Fortfall der Brache ein. Weiterhin läßt sich in der Segetalflora eine deutliche Veränderung in jüngster Zeit ausmachen, wie eine Zusammenschau nutzungsbedingter Trends in Deutschland für den Zeitraum von 1950 bis 1990 belegt (HILBIG & BACHTHALER, 1992). Hierzu zählt zunächst ein Artenschwund durch:

- Verschwinden von Saatunkräutern aufgrund der *Saatgutreinigung* (z.B. *Lolium remotum*, *Camelina alyssum*, *Spergula maxima*);
- Artenrückgang auf flachgründigen Kalkäckern durch *Gülldüngung* (z.B. *Adonis aestivalis*, *Scandix pecten-veneris*, *Calendula arvensis*);
- Verlust von Säureanzeigern durch *Kalkungen* (z.B. *Hypochoeris glabra*, *Ornithopus perpusillus*, *Teesdalia nudicaulis*);
- Verdrängung von Krumenfeuchtezeigern durch *hydromeliorative Maßnahmen* (z.B. *Stachys palustris*, *Polygonum hydropiper*);

- Rückgang von Stoppelunkräutern sowie Geophyten durch zeitigeren und tieferen *Umbruch* (z.B. *Euphorbia exigua*, *Sherardia arvensis* bzw. *Lathyrus tuberosus*, *Campanula rapunculoides*);
- Artenschwund durch *Herbizid-Einsatz* (z.B. *Centaurea cyanus*, *Papaver rhoeas*, *Sinapis arvensis*).

Immerhin zeigt gerade die letztgenannte Gruppe bei gehäuftem biologischen Anbau bzw. bei Extensivierungsmaßnahmen wiederum einen rezenten Zuwachs seit Ende der 80er Jahre. Neben diesem vorerst noch lokalen Trend lassen sich aber folgende allgemeine Zunahmeeffekte aufzeigen:

- Selektion *herbizidtoleranter Arten* (z.B. *Atriplex patula*, *Chenopodium div. spec.*, *Senecio vulgaris*, *Stellaria media*);
- Förderung *nitrophiler Arten* durch Stickstoffdüngung (z.B. *Galinsoga parviflora*, *Galium aparin*, *Polygonum lapathifolium*, *Tripleurospermum inodorum*);
- Zunahme der *Beigräser* auf Getreideäckern, auf denen nur Selektivherbizide gegen Dikotyledonen zum Einsatz kommen (z.B. *Agropyron repens*, *Avena fatua*, *Echinochloa crus-galli*);
- Vermehrung von *Rhizom- und Wurzelunkräutern* durch mechanische Zerteilung der unterirdischen Organe (z.B. *Cirsium arvense*, *Convolvulus arvensis*, *Equisetum arvense*);
- Wechsel durch Eintrag konkurrenzstarker *Neophyten* (z.B. *Bromus sterilis*, *Malva neglecta*, *Veronica persica*).

Die Ergebnisse deuten darauf hin, daß mit Maßnahmen gegen eine starke Verunkrautung nicht zwangsläufig ein Rückgang der Wildkrautbedeckung einhergeht. Statt dessen wird oftmals nur eine wenig wünschenswerte Verminderung der Artenvielfalt erreicht. Somit ergeben sich Schlußfolgerungen aus der Betrachtung der zeitlichen Veränderung der Wildkrautflora, indem sich aus wirtschafts- oder kulturspezifischen Vegetationsstrukturen ressourcenschonende Verhaltensmaßnahmen ermitteln lassen.

Im räumlichen Vergleich erlaubt die *Ethnobotanik*, entsprechende Antworten zu liefern. So vermag eine geobotanische Differenzierung etwa beiderseits der Straße von Gibraltar in einem aktualistischen Ansatz Aufschluß über Unterschiede in den Pflanzenmustern auf den Äckern zu geben (DEIL, 1993). In diesem Falle steht die kleinbäuerliche Subsistenzwirtschaft in Nordmarokko für mittelalterliche und die agroindustrielle Landnutzung in Andalusien für heutige Bewirtschaftungsmethoden. Die Unterschiede in der Ackerwildkrautflora zeigen sich vor allem in der Artenzahl: hier belaufen sich Mittelwerte auf 22 pro Acker in Spanien gegenüber 48 in Marokko. Im letzten Fall treten zu den „reinen“ Unkräutern mehrjährige Vertreter von Brachestadien und Macchien. Ebenso bietet die marokkanische Seite mit dem System der Dreifelderwirtschaft einen breiteren Komplex an Gesellschaften. Der räumliche Kontrast spiegelt in diesem Fall also die jüngeren Intensivierungseffekte auf Mitteleuropa im Sinne von HILBIG & BACHTHALER (1992) wider: eine Zunahme der standortindifferenten Wildkräuter sowie der herbizidresistenten Beigräser zu Lasten der Artenvielfalt.

7.4.4 Ruderalflora (und Mauervegetation)

Die meisten einjährigen Ruderalfluren gehören dem nitrophilen Ast therophytenreicher Pionierstadien an. Anders als die Segetalflora setzt sich die Ruderalflora aber nicht allein aus annualen Gemeinschaften zusammen. Diese bauen nur lückige Initialgesellschaften auf *Trümmern*, *Bauschutt*, *Müll*, *Plätzen*, *Industriebrachen* oder

an *Wegrainen*, *Straßen* und *Eisenbahntrassen* auf. Nach ein bis zwei Jahren kommt es aber zur Verdrängung der kurzlebigen Pioniere durch ausdauernde Lebensformen, so daß der Ruderalkomplex Sukzessionen über mehrjährige Staudenfluren bis zu neophytischen anthropogenen Gehölzen umfaßt. Im Vergleich zu Segetalfluren, die sich nach Bewirtschaftungsaufgabe rasch auflösen und von der Umgebung aus zunehmend durch naturnahe Florenelemente in Beschlag genommen werden, können Ruderalflächen selbst nach vielen Jahrzehnten eigenständige Gemeinschaften aufweisen. Dies resultiert aus den überdauernden Standorteigenschaften nach den anthropogenen Umwandlungen, die oft extremer Natur sind (s.u.).

Bei einer üblichen Verzahnung von mikroklimatischen und edaphischen Merkmalsunterschieden fällt es durchweg schwer, ruderale Gesellschaften *fortgeschrittenen Alters* systematisch klar einzuordnen. Zwar bestehen seitens der Pflanzensoziologie mit den eher trockenheitsduldenden Beifuß-Staudengesellschaften (*Artemisietea vulgaris*) und den nitrophilen, eher frischezeigenden Staudensäumen (*Galio-Urticetea*) Maßgaben für eine Klassifizierung mehrjähriger Ruderalgemeinschaften (9.5). Selbst anthropogene Gebüsche mit neophytischen Fremdgehölzen wie Götterbaum (*Ailanthus altissima*), Schmetterlingsflieder (*Buddleja davidii*) oder Eschen-Ahorn (*Acer negundo*) kann man neuerdings einer eigenen Klasse der Robinietea zuordnen, also den Robinien-Gehölzen. Jedoch stellt POTT (1992) heraus, daß sich diese Trennung nur auf standörtlichen Extremen gut nachvollziehen läßt. Ansonsten bestehen aber zahllose Übergänge zwischen den Klassen. Ebenso tritt häufig eine Vermengung von Arten eines eindeutigen Gesellschaftsgrundstocks mit gesellschaftsvagen Ruderalpflanzen wie Rainfarn (*Tanacetum vulgare*), Zaunwicke (*Convolvulus arvensis*) oder Quecke (*Agropyron repens*) auf.

Derartige *Durchmischungen* bzw. *Verstaudungen* sind etwa bei „ruderalen Wiesen“ an Straßenböschungen und auf Verkehrsinseln oder auch nach Aufgabe der Mahd ehemaliger (Streuobst-) Wiesen bezeichnend (FISCHER, 1985). Herkömmliche Verfahren der Pflanzensoziologie stoßen aber an ihre Grenzen, wenn Mischungen aus Fragmenten eines verbliebenen Grundstocks mit ausbreitungsstarken Ruderalpflanzen sowie fortlaufende Artenveränderungen Zuordnungen verbieten. Es verwundert daher kaum, daß man sich bei der Systematik von Ruderalgesellschaften von den Klassifikationsvorgaben und üblichen Aufnahmekriterien zu lösen beginnt. Initiativen zur Entwicklung abweichender Benennungs- und Erhebungsverfahren gehen vor allem von tschechischen Geobotanikern aus. So beruht das in Kap. 4.3.2.4 gezeigte Konzept von KOPECKÝ (z. B. 1978) zur Erfassung der Basal- und Derivatgesellschaften auf Beispielen von Ruderalflächen an Straßenrändern. Es zielt generell auf inhomogene Gemeinschaften oder Sukzessionen der anthropogenen Vegetation ab (ausführliche Stellungnahme bei KOPECKÝ, 1992). Weiterhin schlagen PYSSEK & PYSSEK (1992) vor, bei Untersuchungen kleinräumig gemischter Ruderalkomplexe Einheitsflächen gleichen Ausmaßes zu wählen (etwa 10 m²). Die Hintergründe für diese Formalisierung liegen in der gesicherten Vergleichbarkeit der empirischen Ergebnisse. Nur genormte Methoden erlauben Aussagen zu Diversitäts- bzw. Ähnlichkeitsstrukturen.

Dieser relativ breite theoretische Vorspann zeigt auf, daß *extreme Inhomogenitäten* in der Artenstruktur und in den Standortvorgaben als besonderes Kennzeichen der Ruderalvegetation vorliegen. Ihr ist lediglich die anthropogene Überprägung gemeinsam, die in der Segetalvegetation durch Pflügen oder Hacken oder auf Grünland durch Beweidung und Mahd zum eigenen Ökofaktor wird. In kurzlebigen und ausdauernden Ruderalfluren reicht das Spektrum von sehr trockenen bis nassen oder von hypertrophen bis oligotrophen Böden und von einer naturnahen dörflichen bis zur naturfernen urbanen Vegetation.

Da Ruderalstandorte im Rahmen von Baumaßnahmen oder der Anlage von Deponien durch ein- oder mehrmalige umwälzende Eingriffe zustande kommen, danach aber oft sich selbst überlassen bleiben, verschwindet der anfängliche Annuellenbesatz schon bald nach der einschneidenden Veränderung. Sowohl im ersten als auch in den folgenden Stauden- und gehölzreichen Entwicklungsstadien weichen ländliche und städtische Ruderalstellen deutlich voneinander ab. PYSSEK & PYSSEK (1991) stellen für Westböhmen im Vergleich zwischen 19 Dörfern und der Stadt Pilsen wesentliche Unterschiede heraus:

- Die Ruderalvegetation in Dörfern erweist sich insofern als naturnah, als hauptsächlich indigene Arten feuchter, bewaldeter und steppischer Standorte stärker vertreten sind. Städte bieten dagegen bessere Immigrationsvoraussetzungen für fremde Anthropophyten. In Westeuropa zeichnet sich ein zunehmender Trend des Neophytenanteils durch Gartenflüchtlinge ab.
- Hinsichtlich der taxonomischen Unterschiede sind Asteraceen und Poaceen als tragende Familien der Ruderalflora (mit im Mittel 28 bzw. 16 %) stärker in Städten als in Dörfern vertreten. Im Unterschied zu diesen Anemochoren finden auf dem Land zoochore Gruppen günstigere Verbreitungsbedingungen (Rosaceen, Apiaceen, Lamiaceen, Fabaceen).
- Bei den Lebensformen kommt Therophyten und Hemikryptophyten in Städten ein relativ größeres Gewicht zu als in Dörfern, wo Geophyten, Chamaephyten und Phanerophyten stärker vertreten sind. Dies deutet bei urbanen Standorten auf häufigere Störeinflüsse und extremere Umweltvorgaben (s.u.) im Vergleich zu stabileren Lebensbedingungen in den Dörfern hin.
- Jedoch sind die Lebensformenspektren in der Stadt homogener als in Dörfern, wo die Ruderalstandorte variabelere Formationen aufweisen (vom Misthaufen bis zur Baumallee).

Die naturferneren Bedingungen in Innenstädten hängen überwiegend mit verschärften mikroklimatischen und edaphischen Verhältnissen zusammen (7.4.5). Therophyten erweisen sich dabei als optimal angepasste Formen an die *wüstenähnlichen Bedingungen*, die sich aus überproportionalen Licht- (inkl. Albedo-) und Temperaturwerten sowie Trockenheit ergeben. Dies trifft ebenso auf viele Neophyten aus wärmeren Regionen zu, die aber auch als Spezialisten edaphischer Extrem- bzw. Sonderstandorte auftreten können. Hierzu zählen vor allem technogene Substrate mit Bauschutt, Hochofenschlacken, Industrieschlamm und -stäuben, wie sie DETTMAR (1992) für Industriestandorte aus dem Ruhrgebiet beschreibt. Häufig zeichnen sich hier Ruderalstandorte bei starker Belastung mit Brandkalken und Salzen durch sehr hohe pH-Werte aus, die den meisten Arten massive Probleme bereiten. So reagiert *Puccinellia distans* nicht nur allein auf überhöhte Salzgehalte (7.4.2), sondern auch auf ein Überangebot an Kalk.

Analoge Beispiele einer relativen Standortanpassung lassen sich auch für herbizid-belastete Flächen wie z. B. Bahnliesen anführen, wo wärmekeimende Adventive wie *Eragrostis minor* oder *Amaranthus retroflexus* gefördert werden (BRANDES, 1993). Hierbei handelt es sich um Arten, die wärmeliebende Sommergesellschaften mediterraner Hackkrautgesellschaften prägen (*Eragrostis*). Entsprechende Beispiele führen bei DETTMAR (1993) zu der Überlegung, daß heimische Arten oftmals den Anforderungen zur „Revitalisierung“ ruderaler Extremstandorte nicht gewachsen sind. Die fehlende Konkurrenz bedingt in solchen Fällen, daß fremde Arten ferner Standorte (z. B. Küsten) bzw. Neophyten gegenüber einheimischen dominant werden. Dies erklärt, daß eingebürgerte Ruderalpflanzen sich durch eine recht hohe Beständigkeit auszeichnen können. Im städtischen Bereich belegen HETZEL et al. (1992) ein großes Verharrungsvermögen einzelner Arten, für die sich eine Ortskonstanz über mehrere Sukzessionsstadien nachweisen läßt.

Indem deutliche Bezüge zwischen Vegetations- und stadtfunktionalen Typen bestehen, kann vom inner- bis zum randstädtischen Bereich ein zentral-peripherer Wandel bei Phytozönosen vorliegen. Sie sind in diesem Spektrum vom Trittstein bis zum Stadtwald im unterschiedlichen Maße von Ruderal- und Fremdpflanzen durchsetzt. In bezug auf die Anteile von Idiochorophyten, Archaeo- und Neophyten leitet sich dies aus Untersuchungen in West-Berlin ab (Tab. 11).

Tab. 11: Einheimische und fremde Arten (in Archaeo- und Neophyten unterteilt) in der Berliner Vegetation (mittlere prozentuale Anteile in Pflanzenaufnahmen verschiedener Verbandszugehörigkeit; Auswahl n. KOWARIK, 1990).

Vegetationstyp (auf Verbandsebene)	mittlere Artenzahl	Idioch. (%)	Arch. (%)	Neo. (%)
<i>Segetale und ruderale Vegetation:</i>				
Setarion (Borstenhirse-Unkrautfluren)	10,9	40,8	42,6	16,6
Sisymbrium (Rauken-Unkrautfluren)	13,5	41,1	27,2	31,8
Dauco-Melilotion (Honigkleebluren)	18,3	55,6	19,6	24,8
Convolvulo-Agrophyron (Queckenrasen)	11,0	67,7	14,5	17,7
<i>Trockene Rasen und feuchte Wiesen:</i>				
Arrhenatherion (Glatthaferwiesen)	19,6	74,8	15,0	10,2
Corynophorion (Silbergrasfluren)	7,5	84,9	1,6	13,4
Calthion (Sumpfdotterblumen-Naßwiesen)	22,4	96,5	2,0	1,6
<i>Gebüsche und Wälder:</i>				
Robinia pseudoacacia-Ges.	15,1	67,4	4,8	27,8
Rubus-Salicion (Brombeer-Weidenbüsch)	10,4	73,4	6,2	20,4
Fagion (Buchenwald)	12,0	81,9	0,4	17,7
Vaccinio-Piceion (Kiefernwald)	10,2	89,1	0,3	10,7
<i>Feuchtgebiete und Gewässer:</i>				
Bidentation (Zweizahn-Uferges.)	13,1	78,5	12,3	9,1
Phragmition (Schilf-Röhricht)	9,8	94,5	1,0	4,6
Nymphaeion (wurz. Schwimmblatt-Ges.)	4,4	98,6	0	1,4

Nur bedingt kann die Vegetation von Mauerfugen dem ruderalen Komplex zugewiesen werden. Dies gilt dort, wo die Fugen genügend Raum für umfangreichere Detritusanreicherungen lassen, also in brüchigen Wänden oder auf Ruinen. Da die Duldung entsprechender Standorte aber dem Ordnungssinn mitteleuropäischen Denkens widerspricht, eignen sich z. B. nordafrikanische Siedlungen für entsprechende Betrachtungen weitaus besser. Hier zeichnen sich vor allem Segetalpflanzen als wuchsstarke Besiedler aus, etwa *Sonchus tenerrimus*, *Sisymbrium irio* und *Hordeum leporinum*. Bei Toleranz solcher Pioniergemeinschaften gesellen sich selbst hier Gehölze wie der Kapernstrauch *Capparis spinosa*, der Rhizinus *Ricinus communis* oder die Feige *Ficus carica* dazu, deren Wurzeln unter Umständen das Mörtelwerk weiter aufbrechen.

Bei der echten d. h. hochspezialisierten Mauerfugen-Vegetation ist jene der Trockenmauern von jener in Mauern mit Mörtel als Bindewerk in den Fugen zu unterscheiden. Im ersten Fall handelt es sich überwiegend um eine xerotherme Gesellschaft mit kleinen Farnen und Moosen, deren Arten im Dunkeln keimen. Sukkulente Mauerpfeffer- (Abb. 66) oder rosettenbildende Hauswurz-Arten erweisen sich nicht nur als trockenheitsduldig, sondern müssen aufgrund ihrer ungeschützten Exposition auch frost- und windhart sein. Wegen der ökologisch ähnlichen Voraussetzungen sind diese Gattungen auch für Felsspalten der subalpinen und alpinen Stufe bezeichnend. Dies verdeutlicht, daß zumindest dieser Typus der Mauerfugen-Vegetation weniger mit Ruderalstellen als mit solchen standortäquivalenter Ökosysteme im Fels zu tun hat (gemeinsame Klasse der Felsspalten- und Mauerfugen-Gesellschaften, *Asplenietea trichomanis*).

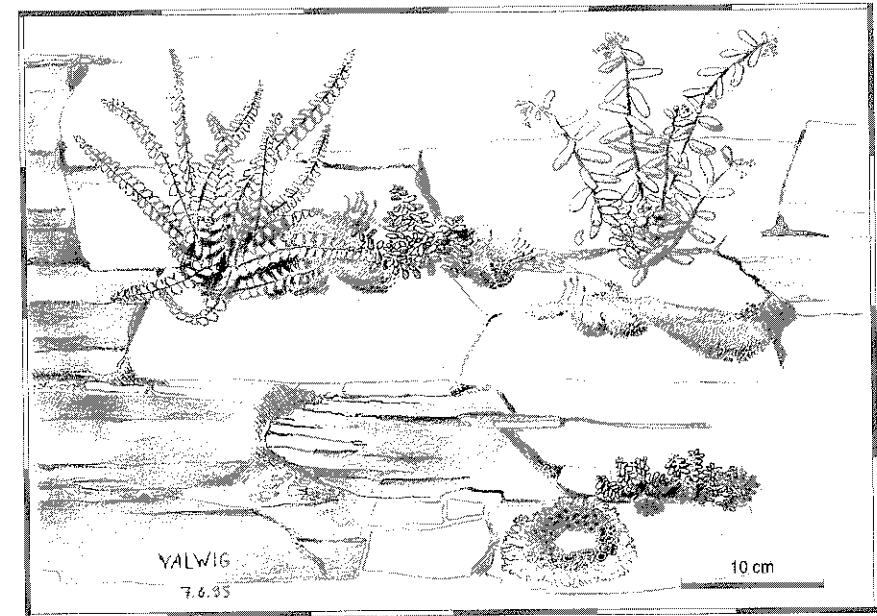


Abb. 66: Mauerfugen-Gemeinschaft mit zwei Mauerpfeffer-Arten, Strichfarn und Krustenflechte an einer Weinbergmauer aus Schiefer an der Mosel.

Demgegenüber bevorzugt die Glaskraut-Gesellschaft *Parietarietea judaicae* mit wärmeliebenden und vielfach etwas hydrophileren Arten vergleichsweise eutrophe Mauerstandorte. Im Mittelmeergebiet, wo Trockenmauern ziemlich verbreitet sind, bevorzugen nach OBERDORFER (1975) die *Asplenietea*-Arten eher die oberen trockenen, oligotrophen Kronen und die *Parietarietea*-Arten den unteren frischen, eutrophen Fuß. Hier kommt es auch zu einer deutlichen Überlagerung mit der Segetalflora, so daß dieser Komplex stärker synanthrope Merkmale aufweist als die Kronenbereiche. Dies gilt ebenfalls für süd- und mitteleuropäische Stadtmauern, die nach BRANDES (1992) wichtige Refugien für gefährdete Arten bilden.

7.4.5 Stadtgrün und Stadtvegetation

Der Titel stellt bereits die zwei tragenden Komponenten der Vegetation im Stadtbereich einander gegenüber: Eine *geordnete Gartenkultur*, die dem Erholungsanspruch vieler Bewohner entspricht und von öffentlicher wie privater Seite den Bedarf an Grünflächen steuert, sowie eine *spontane Adventivflora*, die dazu im Kontrast steht und oftmals als Konkurrenz erachtet wird. Beide Komplexe tragen dazu bei, daß Städte Einführungs- und Ausbreitungszentren fremder Arten bilden (KOWARIK, 1992).

Im ersten Fall bietet sich eine Trennung in Parkgrün und Gartengrün an. Beide durchlaufen, von verschiedenen Bedürfnissen ausgehend, abweichende Trends. *Parks* mit mehrheitlich öffentlicher Erholungsfunktion lassen sich in naturferne Anlagen mit symmetrischem Grundriß nach romanisch-herrschaftlichem Stil und in naturnähere „Park-Landschaften“ englischer Prägung einteilen. Eine intensive Bodenbearbeitung führt in den Zierparks zu einer ständigen Bekämpfung potentieller Adventivpflanzen, während in den Park-Landschaften die vorwiegend einheimischen Invasoren eher auf Toleranz stoßen. Die Pflegemaßnahmen unterliegen in beiden Fällen auch heute traditionellen ästhetischen Zielen. Dagegen vollzieht sich beim *privaten Gartengrün* in der Nachkriegszeit ein Wechsel von dörflich vorgegebenen Nutzgärten mit hohem manuellen Arbeitseinsatz hin zum Ziergarten mit Erholungsfunktion. Dies bedingt in den Städten eine Abkehr von Kulturbeeten mit bescheidenem Obstbaumbestand zugunsten arbeitsextensiver Scherrasen mit exotischen Gehölzen, unter denen sich pflegeleichte und robuste Koniferen großer Beliebtheit erfreuen. Beide Vorlieben stehen der spontanen Artenvielfalt entgegen. Neuerdings ergibt sich wieder ein rückwärtiger Trend.

Aus pflanzenökologischer Sicht erweist sich die Flora typischer Stadtstandorte wie ehemalige Trümmerstellen bzw. heutige Stadtbrachen, Bau- und Umschlagplätze, Industriebbrachen, Müll- und Schuttdeponien, Verkehrs- und Hafenanlagen als interessanter. Überlagert werden solche „azonalen“ Flecken oder Linien von stadtökologischen Vorgaben. So wirken vom *Stadtklima* her die Erwärmung, Trockenheit und lufthygienische Aspekte auf Wachstum und Artenspektren selektiv. Die Aufheizung erklärt sich aus der Strahlungsabsorption an Stäuben, aus der Energieabgabe durch KFZ-Motoren, Industrie und Hausbrand sowie aus der verschobenen Bowen-Ratio bei stärkerem Umsatz in fühlbare zulasten von latenter Energie durch Bodenversiegelung. Aus der besonderen Thermik resultiert für Pflanzen in Stadtzentren gegenüber dem Umland ein phänologischer Vorsprung bei der Blüten- und

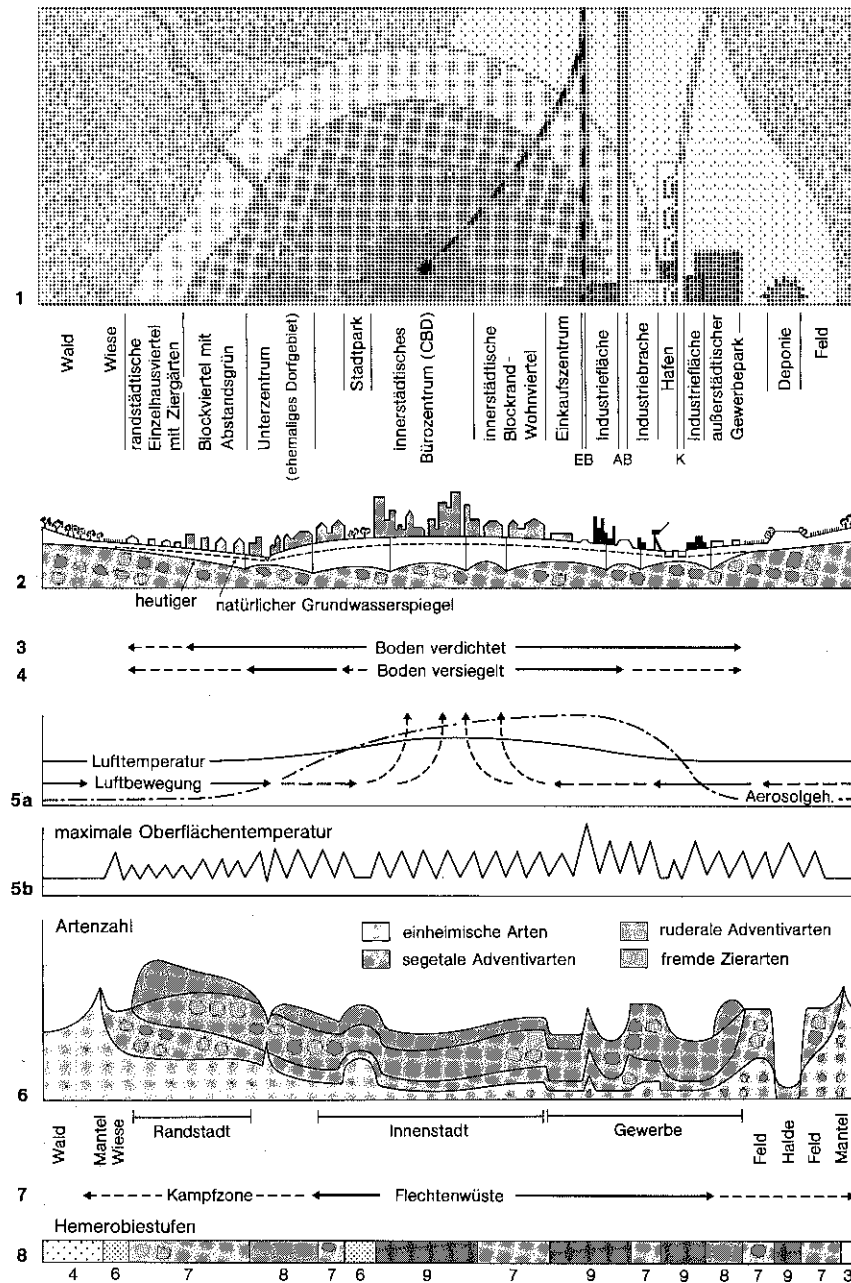
Fruchtbildung. Beim Mikroklima bedingt die unmittelbare Nähe von Baustoffen mit niedriger Albedo oder geringer Wärmeleitfähigkeit die Überhitzung kleinster Wuchsnischen (Asphalt, Metall, Holz). An die Erwärmung ist zudem eine Erhöhung des Wasserdampf-Sättigungsdefizits gekoppelt, so daß Xerophyten stärker zum Zuge kommen. Die in Städten vermehrte Immission von SO_2 , HF und HCl beeinträchtigt empfindlichere Arten (Linde, Tanne, Fichte), während NO_x über die Ansäuerung von Kondensaten wirkt. Sehr sensibel reagieren viele Flechten- und Moosarten, die sich als Bioindikatoren zur Umweltüberwachung durch Kartierung eignen (passives Biomonitoring; vgl. auch DOMRÖS, 1966; MEURER, 1996).

In *edaphischer Hinsicht* zeichnen sich Städte durch ein enges Geflecht aus versiegelten Flächen und anthropogenen Böden aus. Letztere beinhalten natürliche und künstliche Substrate wie Bauschutt, Schlacke, Industrieschlamm oder Müll. Die Systematik der Böden gliedert sich nach menschlichen Eingriffsformen wie mechanische Störung, Auftrag, Abtrag und Eintrag. Getrennt werden Kultisole (Kulturböden mit Hortisolen, Rigosolen und Nekrosolen), Deposole (Auftragsböden), Denusole (Abtragsböden) und Intrusole (Eindringböden). Gedüngte Kultisole erweisen sich als eutroph, und auch Deposole zeichnen sich bei Auftrag künstlicher Substrate oft durch hohe Anteile einzelner Nährstoffe aus. Denusole unterliegen dem mineralischen Nährstoffangebot des Ausgangssubstrats, Intrusole gehen gelegentlich mit einer Kontamination einher.

Das enge Mosaik von Schlagschatten- und Lichtstandorten, von versiegelten und offenen Flächen mit erheblichen Substrat- und Trophieunterschieden bedingt eine extreme Vielfalt an *ökologischen Nischen*, somit also auch eine hohe Biodiversität. Sie ist dort am größten, wo es zur Überschneidung der außerstädtischen naturnahen und der innerstädtischen naturfernen Ökotope kommt. Damit ist ein wesentliches Prinzip eines „Ökoton“ erfüllt (Abb. 67). Dieses Schema eines konzentrischen Diversitätswandels wird in der Realität noch weiter unterteilt, differenziert sich doch nahezu jede Stadt durch eine sektorielle Funktionalgliederung oder auch durch Nebenkerne.

Die ökologische Festlegung der *häufigsten Stadtarten* ergibt nach Tabellen von WITTIG (1991) als Prototyp einen Thero- oder Hemikryptophyten mit kleinen und zahlreichen Blüten, Wind- und Klett- bzw. Klebverbreitung sowie Selbstbestäubung, hoher Resistenz gegenüber mechanischen Störungen und tiefreichenden Wurzeln. Es überwiegen einheimische Arten wie der gewöhnliche Beifuß *Artemisia vulgaris*, das Wiesen-Knäuelgras *Dactylis glomerata*, das einjährige Rispengras *Poa annua* und die Brennessel *Urtica dioica*. Im Gegensatz zu diesen Ubiquisten dominieren bei den typischen Stadtarten, die sich auf Siedlungsbereiche konzentrieren, Archaeo- und Neophyten wie die Mäuse-Gerste *Hordeum murinum*, die gewöhnliche Nachtkerze *Oenothera biennis*, das flachgedrückte Rispengras *Poa compressa* oder die ungarische Rauke *Sisymbrium altissimum*. Generell deutet die Analyse auf licht- und wärmeliebende, trockentolerante und basophile Vertreter hin. Die Ubiquisten der überwiegend eutrophen Kultisole erweisen sich als nitrophil, während unter den typischen Fremdarten viele Vertreter auf nährstoffarmen Deposolen ihre Konkurrenzkraft entfalten.

Die Heterogenität städtischer Lebensräume und Standortfaktoren mit naturnahen bis naturfernen Nutzungsformen legt eine Beurteilung der *Hemerobie* nahe. Sie erklärt die Gesamtheit aller beabsichtigten und unbeabsichtigten Wirkungen des



Menschen im urban-industriellen Lebensraum. Indem anthropogene Störungen Veränderungen in der Artenkombination erzeugen, lassen sich in einer Hemerobieskala arealtypische Parameter für die Standortbeurteilung zugrundelegen. Eine maßgebliche Rolle spielen hierbei die Anteile an Therophyten und an Neophyten sowie der Artenverlust der natürlichen Flora. Von der zehnteiligen Hemerobieskala sind hier die sieben wichtigsten Stufen mit Beispielen zusammengestellt (KOWARIK, 1988):

- H 0 ahemerob = Vegetation peripherer Reinluftgebiete
- H 1 oligohemerob = unbeeinflusste Vegetation
- H 3 mesohemerob = genutzte Wälder, traditionell genutzte Wiesen
- H 5 β -euhemerob = junge Forste, Intensivweiden
- H 7 σ -euhemerob = intensiv bewirtschaftete Äcker und Gärten
- H 9 polyhemerob = Pioniere an Verkehrswegen, auf Deponien
- H 10 metahemerob = ohne Gefäßpflanzen-Vegetation

Hemerobiewerte erlauben als Maß der Summe aller Störungen mit wiederholten Bestandsaufnahmen Aussagen über Veränderungen im Störungszustand des Ökosystems ohne Langzeit-Messungen. In erster Linie wird der Hemerobiegrad durch die *stadtfunktionale Differenzierung* gesteuert, die sich in Baustruktur- und Nutzungstypen gliedert und eine Basis für pflanzensoziologische Komplexe bildet. Den Haupttypen in Abb. 67 lassen sich wichtige Gesellschaften zuweisen (WITTIG, 1991; POTT, 1992):

1. innerstädtisches Bürozentrum: einjährige Trittrasen der Polygono-Poetea annuae und ruderales Chenopodietea-Fragmente (Poa annua, Sagina procumbens, Bryum argenteum).
2. Blockrandbebauung mit Innenhöfen, Baumscheiben und Banketten: neben der Polygono-Poetea annuae treten einjährige ruderales Pionierfluren der Sisymbrietales und mehrjährige nitrophile Ruderalfluren mit Artemisietea-Fragmenten auf (Sisymbrium officinale, Hordeum murinum, Artemisia vulgaris).
3. Zeilenbebauung mit Anschlußgrün: Scherrasen mit Übergang zu ausdauernden Trittrasen der Plantaginetales majoris (Leontodon autumnalis, Plantago major, Lolium perenne).
4. Einzelhausbebauung mit Ziergärten: nitrophile Säume anthropogener Gehölze der Galio-Urticetea und segetale Chenopodietea-Fragmente (Urtica dioica, Galium aparine, Conyza canadensis).

Diese Baustrukturtypisierung belegt gleichfalls eine interessante Koinzidenz zwischen der Qualität der Stadtvegetation und der sozialräumlichen Differenzierung einer Stadt. HARD (1986) belegt derartige Beziehungen mit Hilfe von Faktorenanalysen am Beispiel von Quartiergruppen in Osnabrück. Danach weisen relativ gepflegte Innenstadtbereiche, einige gründerzeitliche Bezirke sowie periphere Villen-

Abb. 67: Stadtoökologische Gradienten im schematischen Querschnitt in einem Zonen-Sektorenmodell mit Nebenkerne (a); A = innere Zone der geschlossenen Bebauung, B = Übergangszone der Blockrand-Bebauung mit Innenhöfen, C = innere Randzone der Zeilenbebauung mit Abstandsgrün, D = äußere Randzone mit offener Einzelhausbebauung; EB = Eisenbahn, AB = Autobahn, K = Kanal (zusammengestellt aus versch. Quellen in SUKOPP & WITTIG, 1993).

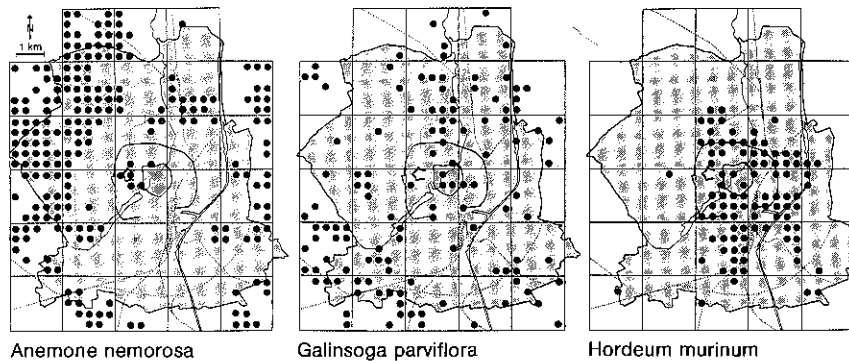


Abb. 68: Verteilung urbanophober, -neutraler und -philer Arten in Münster (von links; n. WITTMIG et al., 1985b).

viertel aufgrund zeit- und kostenaufwendiger Pflegeeingriffe geringere Entwicklungsmöglichkeiten für eine spontane Vegetation auf. Im Kontrast hierzu stehen gewerbliche Arbeiterwohnquartiere mit geringeren anthropogenen Eingriffen in die spontane Vegetation.

Eine vegetationskundliche Übergangsstellung zwischen gewerblichen Vierteln und Wohnquartieren bilden städtische Brachflächen, die als Baulücken vom Stadtzentrum zum -rand hin nach Anzahl und Größe im Sinne des Preisgefälles der Grundstücke zunehmen:

5. *Baulücken* und Stadtbrachen: veränderliche Zusammensetzung mit fortschreitender Sukzession von mehrjährigen Ruderalfluren der Artemisietea bis hin zu Birken-, Robinien- und Weidengehölzen (*Solidago canadensis*, *Tanacetum vulgare*, *Betula pendula*).
6. *Industriestandorte*: wenig eindeutige Gesellschaftsfragmente der Artemisietea und des Wirtschaftsgrünlandes der Molinio-Arrhenatheretea (*Bromus tectorum*, *Oenothera biennis*, *Melilotus* div. spec.).
7. *Industriebrachen*: veränderliche Zusammensetzung mehrjähriger Ruderalfluren der Artemisietea mit hohem Neophyten-Anteil bis hin zu Birken-, Reynoutria- und Weidengehölzen (*Verbascum* div. spec., *Epilobium angustifolium*, *Salix capraea*).
8. *Straßenränder*: Gesellschaftsfragmente der Molinio-Arrhenatheretea, der Chenopodieta und Artemisietea, der Kalk- und Sand-Trockenrasen der Festuco-Brometea und Koelerio-Corynophoretea sowie von ruderalen Gebüschgesellschaften (*Arrhenatherum elatior*, *Cirsium arvense*, *Erigeron annuus*, *Rubus* div. spec.).
9. *Bahnanlagen*: neophytenreiche Gesellschaftsfragmente der Chenopodieta und Artemisietea, der Koelerio-Corynophoretea und ruderaler Gebüschgesellschaften (*Convolvulus arvensis*, *Poa compressa*, *Buddleja davidii*, *Ailanthus altissima*).
10. *Häfen*: neben Fragmenten der Polygono-Poetea annuae, Chenopodieta und Artemisietea kümmernde Formen aus Röhricht-, Zwergbinsen- und ufernahen Pionierfluren (*Rorippa amphibia*, *Juncus bufonius*, *Bidens* div. spec.).
11. *Mülldeponien*: erst nach Stilllegung folgt eine Ausbildung verschiedener Fragmente, die vom Abdeckmaterial abhängen; ansonsten weitgehend Chenopodieta-Arten (*Chenopodium album*).

Stärker als die Wohnquartiere werden die Gewerbe- und Verkehrsflächen von *Sukzessionen* gekennzeichnet, deren Spanne von einjährigen Ruderalgesellschaften bis zu (gelegentlich exotischen) Vorwaldgemeinschaften reichen kann. Da auf Trassen und Stadt- bzw. Industriebrachen Nachbarschaftseffekte sowie die pflegerische oder vorwirtschaftliche Beeinflussung unterschiedlich ausgeprägt sind, weisen diese Sonderstandorte eine eigene Dynamik auf, die wenige Analogien zu natürlichen Gemeinschaften zeigen. Gerade in solchen Fällen ist nur eine Zuweisung in Basal- oder Derivatgesellschaften möglich (7.4.4).

Industriebrachen können regional unterschiedlich stark vertreten sein. In Deutschland etwa bedingt ein räumlich differenzierter Strukturwandel während der letzten zwei Jahrzehnte eine starke Aufgabe von Industrieflächen im Ruhrgebiet oder in küstennahen Hafen- und Werftstandorten; entsprechendes deutet sich in den Industrieregionen der neuen Bundesländer an. Dagegen zeitigt das Fehlen einer nennenswerten industriellen Entwicklung in Süddeutschland sowie ein junger Trend zur Etablierung „sauberer“ Technologiezentren einen geringeren Anteil an Industriebrachen.

7.5 Prognostische Modelle

Als Überleitung zur anwendungsbezogenen Pflanzengeographie bietet sich an dieser Stelle die Behandlung prognostischer Modelle an, da Abwandlungen im Vegetationsbild stets durch dynamische Prozesse zustande kommen. Die Ausführungen sollen aber in Relation zum rasch anwachsenden Schrifttum mit Prognosen zu *Verschiebungen von Vegetationszonen und -stufen* oder zu Veränderungen der Diversität eher knapp bleiben, da Vorhersagen stets als hochgradig spekulativ zu erachten sind. Stärker noch als für empirische Modelle, die sich aus ablaufenden Trendveränderungen ableiten, gilt dies für physikalische Modelle. Gemeint sind hier vor allem die „global circulation models“ der Klimaforschung (GCMs), die ihren Ursprung in Systemspielen finden. Sobald sie Prognosen zum globalen Klimawandel dienen sollen, werden sie aufgrund der unendlichen Komplexität des atmosphärischen Systems fragwürdig (RICHTER, 1993). Zwangsläufig noch fragwürdiger erscheinen hierauf aufbauende Modelle zur Vegetationsentwicklung.

Prognostische Modelle globalen Maßstabs zur Ermittlung zukünftiger Vegetationsmuster bei veränderten Erwärmungs- und Feuchtevorgaben können auf *Ableitungen von der momentanen Zonierung* physiologisch wirksamer Ökofaktoren, insbesondere Klimafaktoren beruhen. So verwenden TCHERBAKOVA et al. (1993) Ansätze zur Berechnung der Wärmebilanz und von Humiditäts-Indizes für Angleichungen an bestehende Vegetationskarten. In anderen Fällen kommen Kopplungen zwischen Lebensform-Verteilungen und Boden- bzw. Klimavariablen zum Tragen (PRENTICE et al., 1992; SCHWARZ, 1995). Sobald eine gute Übereinstimmung zwischen den Modellergebnissen und realen Verbreitungsmustern bestehen, liefern die Modell-Prototypen eine Basis, um hieran Szenarien mit fiktiven Klimawerten zu knüpfen. Dieser Weg mit ökophysiologisch wirksamen Kennwerten erlaubt eine beliebige Simulation unter Abänderung aller möglichen Variablen.

Lassen diese Berechnungsmethoden immerhin Freiheiten bei der späteren Auswahl jedweder Szenarien zu, so werden letztere in anderen Verfahren auf Grundlage des globalen Kohlenstoffkreislaufs gleich zu Beginn festgelegt. Hierbei wird zunächst an eine aktuelle Klima-Datenbasis (z. B. im $0,5^\circ \times 0,5^\circ$ -Raster der IIASA-database von LEEMANS & CRAMER, 1991) die *simulierte Veränderung der energetischen Voraussetzungen* geknüpft. Die Anpassung an die resultierende fiktive Klimazonierung erfolgt dann über empirische Verschiebungen der Grenzlinien aktueller pflanzengeographischer Merkmale. Diesem Prinzip liegen z. B. Vorhersagen zur globalen Verteilung der Phytodiversität auf Ebene der Familientaxonomie (WOODWARD & ROCHEFORT, 1991) oder im nationalen Maßstab zur Verschiebung der potentiellen

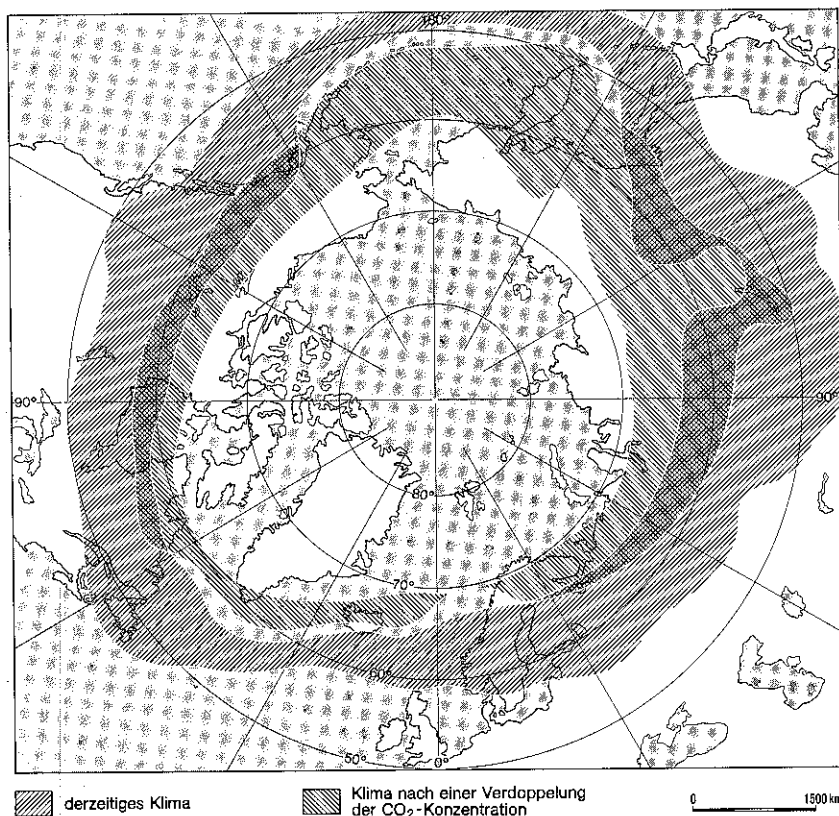


Abb. 69: Heutige Zone und prognostiziertes Verbreitungsgebiet der borealen Nadelwälder auf Grundlage des IIASA-Modells einer Klimaerwärmung um etwa 3 K bei Verdoppelung der atmosphärischen CO_2 -Konzentration (ENQUETE-KOMMISSION, 1990).

natürlichen Waldvegetation in der Schweiz zugrunde (BRZEZIECKI et al., 1995). Ebenso sind Kombinationen zwischen der ersten und zweiten Vorgehensweise möglich (CRAMER & LEEMANS, 1992).

Die *Auslegung* der Effekte der Klimaveränderungen fällt recht unterschiedlich aus, wie sich anhand einer IIASA-Modellberechnung zur Verschiebung der borealen Nadelwälder bei verdoppelter CO_2 -Konzentration in der Atmosphäre demonstrieren läßt. Die hierbei zugrunde gelegte Erwärmung um $3 \text{ K} \pm 1,5 \text{ K}$ prognostiziert eine Verlagerung des borealen Waldgürtels zulasten der Tundra und zugunsten der Steppenzone (Abb. 69). Bei negativer Sichtweise rücken der Verlust subpolarer Ökosysteme und die Befürchtung in den Vordergrund, daß den beteiligten Baumarten zu wenig Zeit für ihre Nordwanderung zur Verfügung steht. Argumente der Ökonomie verbinden dagegen die gleiche Verlagerung mit einem Gewinn an potentiellm Agrarland und den zunehmenden CO_2 -Gehalt mit einer erhöhten Wuchsleistung bei Kulturpflanzen (PARRY, zit. in CHMIELEWSKI & HUPFER, 1991).

Abschließend muß betont werden, daß *radikale Einwirkungen* durch Kahlschlag, Umsetzung der Natur- in Agrarsysteme und Devastierung in raumzeitlicher Hinsicht eine weitaus größere Veränderung der Vegetation verursachen als ein schleichender Klimawechsel. Diese direkten Einwirkungen des „global change“ werden von indirekten anthropogenen Einflüssen begleitet, die sich aus Pflanzenschäden durch Eutrophierungs-, Kontaminations- oder Emissionsprozesse ergeben. Prognostische Modelle, die die genannten Größen berücksichtigen, mögen ein hilfreiches Mittel sein, um Menschen zum vorsichtigeren Umgang mit der Natur anzuhelfen. Sie dürfen aber keinesfalls als wissenschaftlich abgesicherte Diagnosen mit hohem Wahrheitsgehalt interpretiert werden.

8 Angewandte Pflanzengeographie

Indem die praxisorientierte Pflanzengeographie verstärkt Fragen zu Umweltveränderungen aufgreift, gewinnen Verfahren zur Beurteilung der Belastung und Belastbarkeit von Phytozönosen an Bedeutung. Hieran bindet sich die Entwicklung von Methoden zur Indikation und zum Monitoring durch Einzelpflanzen und Assoziationen an. Studien zur stabilisierenden Regelfunktion der Vegetation und ihrer Bedeutung für Systeme der nachhaltigen Nutzung naturnaher bis -ferner Standorte zählen ebenfalls hierzu. Aus solchermaßen kritischen Betrachtungen leiten sich Konsequenzen für die Landschaftspflege und den Naturschutz ab, die abschließend behandelt werden.

Indem die Bioindikation ein wichtiges Instrument für Standortbeurteilungen bietet, schafft sie eine Grundlage für die Landschaftsplanung. Hierzu zählen auch Analysen zum ökologischen Zeigerwert der an einem Standort vorkommenden Vegetation. Artengemeinschaften liefern dabei auf indirektem, Ausbildungsformen der Vegetation auf direktem Wege Interpretationsmöglichkeiten.

8.1 Beurteilung der Belastung und Belastbarkeit von Ökosystemen

In einer Kritik an die damalige geoökologische Forschungspraxis ruft HARD (1973) als Alternative zu einer „Ökologie der Nutzung und des Nutzungswechsels, der Rekultivierung und Verödung, der Nutzbarkeit, Belastung, Belastbarkeit und Regenerationsfähigkeit von Landschaftsteilen“ auf. Er rückt dabei die *menschlichen Eingriffe* in den Vordergrund. Dies erfolgt auch bei ELLENBERG, der im gleichen Jahr Definitionen zur Belastung von Ökosystemen vorlegt (1973a). Unter Belastung versteht er die „nicht zum normalen Haushalt gehörige ... Einwirkung eines Faktors oder eines Komplexes von Faktoren“. Damit verknüpfen sich die von ihm erläuterten Begriffe:

- *Disposition* für Belastungen als die Anfälligkeit eines bestimmten Ökosystems, durch Belastung mehr oder minder stark betroffen zu werden.
- *Labilität* als die Störanfälligkeit gegen Änderungen im ökologischen Gleichgewicht.
- *Empfindlichkeit* gegen zeitweilige Belastung als Produkt aus Disposition und Labilität.
- *Regenerationsfähigkeit* nach zeitweiliger Belastung als das Ausmaß und die Geschwindigkeit der Regeneration eines gestörten Ökosystems.
- *Belastbarkeit* als Produkt aus der Empfindlichkeit und Regenerationsfähigkeit eines Ökosystems.

Belastungen führen selten zur Zerstörung von Biozönosen, wohl aber zu Veränderungen in der Zusammensetzung der Arten. Denn indem einzelne Organismen gestärkt werden und andere mit Kollaps reagieren, kommt es zu Verschiebungen in der Komposition mit Vermehrung resistenter zu Lasten labiler Teilhaber einer Gemeinschaft. Es geht also nicht darum, wieviel eine Gemeinschaft erträgt, sondern wie stark sie vom vorherigen Zustand abweicht und ob die Reaktion kurzfristig oder dauerhaft ist. Letzteres hängt entscheidend davon ab, wie lange und intensiv

die Störgröße anhält. Ist sie endgültig, so ist von einer irreversiblen Änderung der Biozönose auszugehen; endgültige Nutzungsänderungen stellen somit Ökosysteme nicht unter Belastung sondern führen zu ihrer Ersetzung. Nach diesen Überlegungen kommen der Pflanzengeographie drei Aufgaben zu:

- den *Typus* und das *Ausmaß* der Belastung auf Pflanzengemeinschaften zu erkennen,
- die *Reaktionen* von Pflanzengemeinschaften auf die Belastung zu erfassen und zu beschreiben,
- die Kenntnisse über diese Reaktionen in Verfahren der Indikation und des Monitoring zur *Beurteilung* von Umweltveränderungen zu nutzen.

Indem für die *Stabilität* von Ökosystemen nur schwache Populationschwankungen um einen mittleren Gleichgewichtszustand bezeichnend sind, bindet sich das Ausmaß der Belastbarkeit an die rasche Regenerationsfähigkeit der teilhabenden Arten an. Nicht gemeint ist damit die Reproduktion ganzer Biozönosen, denn ein langsamer Wiederaufwuchs eines gefälltten Waldes steht keineswegs für eine geringe Belastbarkeit des Systems. Indem natürliche Faktoren wie Wind oder Feuer Ökosysteme zwar stören, sich langfristig jedoch positiv auf die Regeneration auswirken können (7.2.2), gehören sie ebensowenig wie gezielte mechanische Änderungen durch menschliche Tätigkeiten zum Themenkomplex der Belastung. Wohl aber zählen Einflüsse durch Tritt oder Fraß bei unregelmäßiger Beweidung hierher, solange sie ungewußt einen Systemwechsel mit Veränderung der Artengemeinschaft umfassen. – Aus diesen Überlegungen leitet sich ab, daß unter „Belastbarkeit“ eher eine normative als eine naturwissenschaftliche Größe zu verstehen ist (WILMANN, 1993).

Ökosysteme werden in *mechanischer* und *chemischer* Hinsicht belastet. Im ersten Fall handelt sich vornehmlich um die Einwirkung von Tritt und Fraß infolge der Viehwirtschaft auf Grasfluren naturnahen Rasen. Auch Waldweide und zu hohe Wildbestände führen zu Verbißschäden und fehlender Verjüngung. Im zweiten Fall rücken Einwirkungen durch Umweltchemikalien sowie Folgen der Eutrophierung in den Vordergrund. Randlich kann auch die Allelopathie dazu gehören, d. h. die Fähigkeit von Pflanzen, durch die Ausscheidung wuchshemmender, toxischer Stoffe die Konkurrenz anderer Arten zu vermindern. Allelopathika, zu denen sekundäre Pflanzenstoffe wie Alkaloide oder Terpenoide zählen, werden über Wurzeln ausgeschieden oder von Blättern abgespült und gelangen so in den Boden. Vom Menschen verursacht treten solche Effekte z. B. in Koniferenforsten auf, also in Ersatzgesellschaften, die selten Bezug zu naturnahen Gemeinschaften haben. Ironische Kommentare zu Aufforstungen etwa mit der kalifornischen *Pinus radiata* in mediterranen Regionen sprechen vom „wirkungsvollsten aller möglichen Herbizide“.

Bezüglich der *Tritt- und Fraßeinwirkungen* durch Weidevieh machen sich Belastungseffekte vor allem auf Naturweiden bemerkbar, also auf Gebirgswiesen oder in den semiariden Steppen und Savannen. Tritt kann zur Ausbildung kompakter Rasen führen, zu denen in den Alpen Borstgras-, in den Anden *Aciachne*- und in zentralasiatischen Gebirgen *Kobresia*-Rasen zählen. Zugleich handelt es sich um Weideunkräuter, die indirekt zur Artenverarmung beitragen, da sie vom Vieh gemieden werden und somit an Konkurrenz gewinnen. Als Endstadium können sich Trittgemeinschaften entwickeln, die als Ersatz für eine empfindliche Assoziation nicht mehr unter Belastung leiden. Eine entsprechende Umgestaltung kann aus übermäßiger Fraßeinwirkung erfolgen, wobei nicht zwangsläufig eine Artenverarmung stattfinden muß. Hingegen gehen in semiariden Gebieten Überweidungserscheinungen stets mit Diversitätsverlusten einher. Selbst beim Kleinvieh wenig beliebte *Artemisia*-Zwergstrauchbestände können

unter starkem Verbiß leiden. Gleichfalls zur Verdrängung von Naturweiden trägt auf Lagerplätzen die Fäkalisierung durch Vieh und Wild bei. Die resultierenden nitrophytischen Lagerfluren muten zwar üppig an, erweisen sich jedoch als artenarme Ansammlung von Spezialisten.

Handelt es sich dabei um einen Ersatz durch direkte Eutrophierung der Vegetation, so erfolgen bodenchemische Veränderungen häufig auf indirektem Weg über die Luft oder über das Wasser. Nach PLACHTER (1991, ergänzt) lassen sich belastende *Umweltchemikalien* in folgende Gruppen einteilen:

- radioaktive Stoffe,
- künstliche organische Verbindungen (vorrangig Pestizide),
- Schwermetalle,
- Salze,
- sonstige anorganische Verbindungen (vorrangig Immissionen).

Die *ökotoxikologischen Reaktionen* erfolgen artspezifisch variabel (3.3.3) und oftmals mit zeitlichem Verzög. Sie sind von der aktuellen Konstitution der Pflanzen abhängig und reichen von Mißbildungen oder Kümmerwuchs bis hin zum Tod. Die Unterschiede in der Reaktionszeit und Duldung hängen von der Konzentration und vom Antransport der Umweltchemikalien ab, je nachdem ob ein Standort voll, randlich oder über Grundwasser durch Eingaben betroffen wird. Da die Wirkung selektiv ist, reagieren selten ganze Gemeinschaften auf Chemikalien. Dies trifft unter Umständen jedoch auf komplette Familien oder gar Klassen zu, wie z. B. der gezielte Einsatz auf Dikotyledonen ausgerichteter Herbizide in Getreidefeldern belegt. Viele epiphytische Flechten gelten als hochempfindliche Vertreter gegen Schadstoffimmissionen, was in Städten zu Flechtenwüsten führen kann (8.2.2).

Mit am besten zeichnet sich das Spannungsfeld um Umweltbelastungen im Komplex *saurer Regen - Waldsterben* ab. Diese Wirkungskette setzt in Emissionen von Schwefeldioxid aufgrund der Verbrennung fossiler Brennstoffe (Industrie, Hausbrand, Kraftwerke) und von Stickoxiden (KFZ) ein. Eine Erniedrigung des natürlichen pH-Wertes im Regenwasser von 5,6 auf bis zu pH 3,5 kann die Folge sein. Schwefeldioxid als leicht verteilter und weit verfrachteter Schadstoff erreicht auch entfernte Gebiete. Als Beispiel von ohne eigenes Zutun betroffenen Erholungsregionen gilt das Fichtelgebirge, der Bayerische Wald oder das südliche Skandinavien. Auch Photooxidantien und Schwermetalle tragen zur Schädigung der Wälder bei.

Großflächige, zu *Baumkränkungen* führende Rauchgasschäden werden seit Beginn der 80er Jahre zur Kenntnis genommen, wobei nach Tannen und Fichten nun auch Laubbaumarten zunehmend betroffen sind. Heute wird das Waldsterben als Komplex verstanden, in dem die kausalen Zusammenhänge standortabhängig variieren. Regelmäßige Waldschadenserhebungen bzw. -berichte informieren über das Ausmaß der Verluste und machen ökonomische Interessen an der Schadenseindämmung deutlich. Die Belastung durch Säuredepositionen reicht von der Kationen-Mobilisierung über Veränderungen der Zersetzungsaktivität der Bodenfauna, Kontakte mit den Wurzeln bis hin zu Stoffentzügen aus Nadeln und Blättern. Trockenperioden oder Schadorganismen vermögen als sekundäre Ursachen diese Vorgänge partiell zu fördern. Die Krankheitsbilder umfassen Blattverfärbungen und -verluste, Kronenauslichtungen und -dürre, Rinden- und Feinwurzelschäden sowie verringerte Samenproduktion und Keimung. Untersuchungen zum Baumsterben und vor allem zur Entwicklung von Gegenmaßnahmen obliegen überwiegend der Ökophysiologie und den Forstwissenschaften.

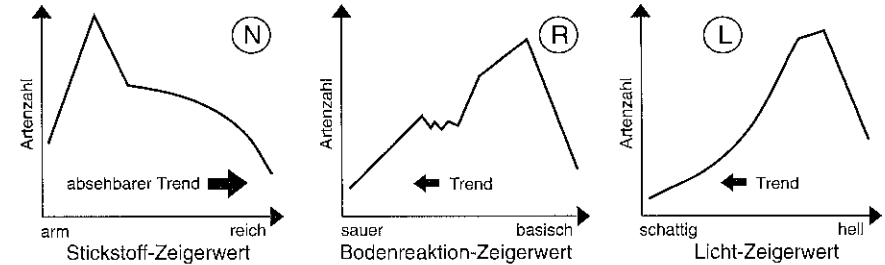


Abb. 70: Zeigerwert-Verteilung der Anzahl von Gefäßpflanzenarten Deutschlands sowie Veränderungstrends, die durch Eutrophierung (N, L) oder Versauerung (R) zur Artenverarmung führen (ELLENBERG jun., 1985).

Eutrophierung schreitet in terrestrischen Systemen sowohl über den Grundwasserspiegel als auch direkt über die Luft vor und wird primär durch Nitrat- oder Ammonium-, ferner auch durch Phosphat-Eingaben gesteuert. Indem die Emissionsquellen zumeist im bodennahen Bereich liegen (Düngung, KFZ), greifen Stickoxide nicht so weit in entfernte Gebiete über wie Schwefeldioxid. Betroffen sind insbesondere Agrarregionen mit hohem chemo-technischen Input, in Europa im besonderen Maße Nordbelgien und die Niederlande. Außerhalb von Nutzflächen gelten Jahreseinträge von 15 Kg/ha als kritische Schwellenwerte, bei denen selbst in ansonsten stabilen Assoziationen Veränderungen einsetzen. Diese „critical loads“ werden im Tiefland Mitteleuropas um das Doppelte überschritten und liegen auf Nutzflächen bei 120–200 kg/ha. Eutrophierung läuft dabei als schleicher Prozess ab, der zwar Wachstum fördert, die Artenzahl aber in der Regel vermindert. Abb. 70 verdeutlicht den Trend einer wachsenden Homogenisierung des Artenspektrums. Denn bei den Stickstoff-, Bodenreaktions- und Lichtwerten liegen deutliche Asymmetrien in den Diversitäts-Spitzenwerten vor, die alle durch Eutrophierung gekappt werden. Sie führt unter diesen Vorgaben zu einer Artenverarmung:

- bei *Stickstoff-Akkumulation* zum Verlust mäßig stickstoffarmer Standorte,
- bei *C-Anreicherung* infolge erhöhter Wachstumsraten zur Abnahme schwach basischer Substrate und
- bei *Lichtmangel* infolge dichter Pflanzenwuchses zum Rückgang zahlreicher heliophiler Arten.

Betroffen sind in erster Linie oligotrophe Hochmoore und Heiden, wobei letztere in Holland bei Stickstoff-Einträgen um 40–50 kg/ha/a zur starken Vergrasung neigen. Aber auch seltenere Wildkräuter in Segetal- und Ruderalstandorten leiden aufgrund der geförderten Konkurrenz vor allem unter Licht- und Raumangel (KOWARIK & SUKOPF, 1984). Langfristig läßt sich an dieser Entwicklung kaum etwas ändern, da es sich um einen akkumulativen Prozess handelt, der vorläufig über die hohe Primärproduktion einen Selbsterhaltungseffekt beinhalten dürfte. Die absehbare Zunahme des atmosphärischen Kohlendioxid-Gehaltes könnte diesen Trend noch unterstützen.

Bei *aquatischen Ökosystemen* beschränkt sich der Themenkomplex zur Belastbarkeit weitgehend auf chemische Einflußgrößen. Fließ- und ferner Stillgewässer reagieren dabei durchweg empfindlicher als terrestrische Systeme. Dies hängt nicht nur mit ihrem hohen Nutzwert als Wasserwege und -versorger sowie als Entsorgungsdéposits zusammen. Vielmehr laufen in Fließgewässern die Nachbarschaftswirkungen wegen der geringen Transportwiderstände besonders weitreichend und rasch ab. Am stärksten reagieren die ufernächsten Biozönosen auf langsame Veränderungen und plötzliche Störungen. Auch über das Grundwasser setzt sich der Stofftransport fort, von wo aus er gegebenenfalls über den kapillaren Aufstieg in die Wurzelhorizonte und bis in Pflanzen gelangen kann.

Dies betrifft neben dem Transfer der Schadstoffe erneut Veränderungen in der Nährstoffzufuhr, die sich mit der zunehmenden Eutrophierung in Flüssen und Stillgewässern zeigt. Oftmals kommt es zur Angleichung der Trophiegrade, die in Mitteleuropa in erster Linie auf die überhöhten Nitrateingaben zurückgehen. Ebenso führt die zunehmende Phosphatbelastung aufgrund der Einleitung von Abwässern mit Waschmittelbeigaben zu einheitlicheren Pflanzengemeinschaften, wie es ELLENBERG (1996) für den Bodensee mit einer eindrucksvollen Skizze belegt. Im Gegensinne zeigen geogen pufferungsschwache Oberläufe von Fließgewässern wegen der Depositionsbelastungen an Sulfat und Protonen um 10- bis 15fach erhöhte Versauerungsbeträge (LEHMANN & HAMM, 1989). Vor allem in Luvlagen der Gebirge bedroht die Gewässerazidität aquatische Ökosysteme und trägt zum Artenverlust bei (8.2.2).

Zur Belastung eines Ökosystems kommt es auch bei Ausbleiben eines vormals wirksamen Faktors, der die Biozönose maßgeblich steuert. Als Beispiel dienen wasserbauliche Maßnahmen, die sich etwa durch gleichmäßigeren Abfluß ausdrücken,

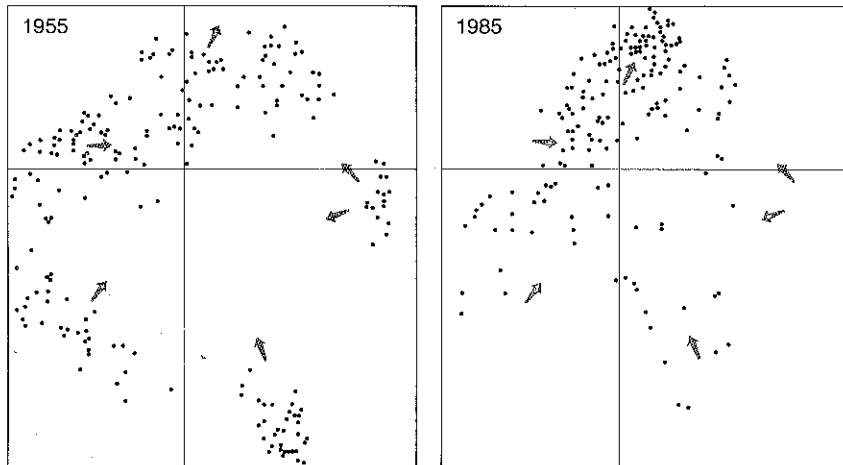


Abb. 71: PCA-Ordinationen von 374 Aufnahmen aus den 50er (links) und 80er Jahren (rechts) im Vergleich aus Auengehölzen in der gesamten Schweiz (WILDI, 1989). Die Pfeile deuten die Veränderungstrends an; in fünf von sechs Fällen rücken die Punktwolken nach innen.

wie er durch Laufbegradigungen, Stauwehre oder Rückhaltebecken zustandekommt. Die ökologischen Veränderungen reichen hierbei vom sinkenden Grundwasserspiegel bis zum Ausbleiben der periodischen Sediment- und Nährstoffeinträge bei Frühlingshochwässern. So erklären die Ordinationen in Abb. 71 auf Grundlage des Vergleichs der Artenstrukturen in schweizerischen Auengehölzen eine wachsende Vereinheitlichung der Gemeinschaften im Laufe der Zeit durch ein „Zusammendrängen“ der Artenstruktur.

8.2 Beurteilung von Umwelteinflüssen anhand von Pflanzen

Nach HARD (1990b) bietet die Vegetationsgeographie als Gegenstand der „menschlichen Umweltwahrnehmungen, Umweltbewertungen und Umweltnutzungen“ Erkenntnisse über Ressourcen und zeigt *Spuren menschlicher Aktivitäten* auf. Recht plastisch verdeutlicht er dies mit einer Arbeit von PIETSCH (1968) über Pflanzenbestände auf Fußballplätzen im Bundesgebiet. Die *Spurensuche* (also die methodische Erarbeitung) erfolgt hier über pflanzensoziologische Aufnahmen; für das Spurenlesen (oder eben die Beurteilung der Umweltfaktoren) müssen aber die Spielregeln – oder besser: charakteristische Handlungsfolgen der Fußballspieler herangezogen werden. „Nur wer weiß, was ein Fußballspiel ist, hat die Chance, irgendwo (z. B. in der Vegetation) die Spuren von Fußballspielern zu erkennen (HARD, S. 23).“

Schwierigkeiten des Spurenlesens bleiben also bestehen, solange nicht die Hintergründe der *Spurenbildung* einbezogen werden: „... physisch Gleiches kann Vieles bis ganz Unterschiedliches bedeuten, und physisch Ungleiches kann doch das Gleiche bedeuten“ (HARD, S. 27). Eine Spur hilft somit nur, auf einen von vielen Pfaden zu gelangen, führt aber nicht zwangsläufig zum Ziel. Zeigerwert-Analysen bilden eine Art Spur, um zumindest in natürlichen oder naturnahen Ökotopten zur Annäherung an das Ziel der Beurteilung von Umweltfaktoren bei. Ergänzend treten Methoden der Phytoindikation für genutzte oder belastete Standorte hinzu. Weniger bekannte, aber ausbaufähige Möglichkeiten bieten Vegetationsanalysen zur Gewässerbeurteilung, zur Bodenkontamination oder zur Bodenversalzung. Die Phytoindikation führt schließlich zu Methoden des Phytomonitorings, in denen Organismen gezielt beobachtet oder auch eingesetzt werden, um Umweltveränderungen aufzuspüren.

8.2.1 Zeigerwerte

„Zeigerwert-Analysen“ bilden spätestens seit einem 1974 von ELLENBERG vorgelegten Katalog ein gängiges Verfahren, einen Standort auf Grundlage der *ökologischen Aussagekraft* seiner Arten zu beurteilen (mittlerweile unter Einbeziehung kritischer Sippen wie *Rubus* sowie von Moosen und Flechten; ELLENBERG et al., 1991). Vergleichbare Konzepte werden seither auch in anderen Ländern entwickelt, etwa für die Schweiz von LANDOLT (1977); ebenso wird für entfernte Teilräume die Idee der ökologischen Indikation auf Grundlage von Zeigerwert-Listen aufgegriffen (s. z. B. BÖHLING, 1994). Auch in den USA bestehen für einzelne Gebiete Möglichkeiten einer ökologischen Zuweisung von Standorten durch Phytoindikation, wie es MOREFIELD et al. (1988) mit zahlreichen Standortangaben für jede Art in einer „checklist“ der Flora der White Mountains demonstrieren. Schließlich lassen sich die umfassenden Hinweise in OBERDORFERS „Exkursionsflora“ (1994) und WIRTHS „Flechtenflora“ (1980) als verbale Form von Zeigerwert-Vermerken für Analysen verwenden.

Die ELLENBERG-Zahlen bieten sich für direkte Gradientanalysen an, indem entlang von Standortgefällen die Arten nach ihrem ökologischen Optimum bewertet werden. Das *Bewertungsverfahren* beruht auf einem synökologischen Erfahrungsschatz, nicht auf physiologischen Tests. Jeder Art ist in der Zeigerwert-Liste eine Relativzahl zwischen niedrigen und hohen Werten von 1-9 für die Faktoren Licht, Temperatur, Kontinentalität, Bodenreaktion und Stickstoff bzw. von 1-12 bei der Bodenfeuchte zugewiesen (jeweilige Kürzel: L, T, K, F, R, N). Ferner liegen Angaben zur Salz- und Schwermetallverträglichkeit sowie zur Lebensform vor. In Diagrammen oder Karten umgesetzte Beispiele für Auswertungen befinden sich bei ELLENBERG et al. (1991) selbst und bei DIERSCHKE (1994). Im vorliegenden Fall erfolgen Beurteilungen am Beispiel eines einfach strukturierten Standortes:

Tab. 12, oben: Zeigerwerte der Arten einer Aufnahmefläche in einem Kiefernwald im oberfränkischen Steigerwald und Deckungswert der Art am Standort. Darunter: dito unter Gewichtung nach Deckungswerten.

Art	Zeigerwerte						Deckungswert n. BRAUN-BLANQUET
	L	T	K	F	R	N	
Gefäßpflanzen:							
Pinus sylvestris	(5)	2	7	5	4	3	3
Quercus petraea	(6)	6	2	5	x	x	1
Sorbus aucuparia	6	x	x	x	4	x	r
Vaccinium myrtillus	5	x	5	x	2	3	4
Vaccinium vitis-idaea	5	x	5	4	2	1	+
Deschampsia flexuosa	6	x	2	x	2	3	2
Moose:							
Pleurozium schreberi	6	3	6	4	2		2
Hypnum cupressiforme	5	x	5	4	4		2

Art	Zeigerwerte x Deckungsgrad					
	L	T	K	F	R	N
Pinus sylvestris	15	6	21	15	12	9
Quercus petraea	6	6	2	5		
Sorbus aucuparia	6				4	
Vaccinium myrtillus	20		20	4	8	12
Vaccinium vitis-idaea	5		5		2	1
Deschampsia flexuosa	12		4	8	4	6
Pleurozium schreberi	12	6	12	8	4	
Hypnum cupressiforme	10		10		8	
total	86	18	74	40	42	28
Gewichtungsfaktor für arith. Mittel	16	6	15	9	14	10
mittlerer Zeigerwert	5,4	3,0	4,9	4,4	3,0	2,8

Das arithmetische Mittel ergibt sich hierbei aus dem Quotienten der Summe und der durch Multiplikation mit dem Deckungswert gewichteten Artenzahl (r und + = einfache Gewichtung). Das Verfahren zieht die ökologische Indikation der Arten im unterschiedlichen Maße

ein, um stark vertretenen Arten eine größere Aussagekraft einzuräumen als schwach vertretenen. Ebenso wie eine Gewichtung nach Deckungsgraden bietet sich eine solche nach Häufigkeit an.

Der fränkische Kiefernwald belegt nach der *Zeigerwert-Interpretation* von seiner Klimaaussage her einen Komplex aus Halbschattenpflanzen und Kühlezeigern in subozeanischer bis subkontinentaler Umgebung. Da man eine solche Klimainterpretation auch ohne Zeigerwertanalyse leicht in Erfahrung bringen kann, zeigt sich, daß Geographen noch andere Mittel zur Verfügung stehen, um ähnlich schnell zu exakteren Aussagen zu kommen. Unter Vorbehalten können Datenvergleiche aber aufschlußreich sein, wenn es um die Erfassung eines räumlichen oder zeitlichen Wandels geht, wie es etwa im Rahmen von Phytomonitoring-Verfahren geschieht (Abb. 77). Mehr Bedeutung kommt Zeigerwertanalysen bei der Beurteilung der weniger offensichtlichen Bodenparameter zu. Im vorliegenden Beispiel belegt die Berechnung eine Dominanz von Frische- und Säurezeigern auf stickstoffarmem Boden, also eine oligotraphente Vegetation. In Relation zu fünf weiteren Analysen verschiedener Pflanzenbestände in Oberfranken (Abb. 72) verdeutlicht das Beispiel, daß das Substrat über dem Buntsandstein des Steigerwalds als wenig fruchtbar einzustufen ist.

Bei derartigen Vergleichen der Mittelwerte ist allerdings die *Datenstruktur* zu berücksichtigen. So bieten sich Streuungsmaße für eine ergänzende Informationsbeurteilung an, sobald gleiche arithmetische Mittel trotz ganz verschiedener Verteilungen zustande kommen, wie JOCHIMSEN (1982) beispielhaft am Florenbestand von Bergwerkshalden im Ruhrgebiet aufzeigt. Hohe Standardabweichungen der internen Datenstruktur treten bei wenig aussagekräftigen Mischinformationen auf, wie sie sich bei unbedachter Zusammenfassung von Lichtbaumarten eines Waldes mit

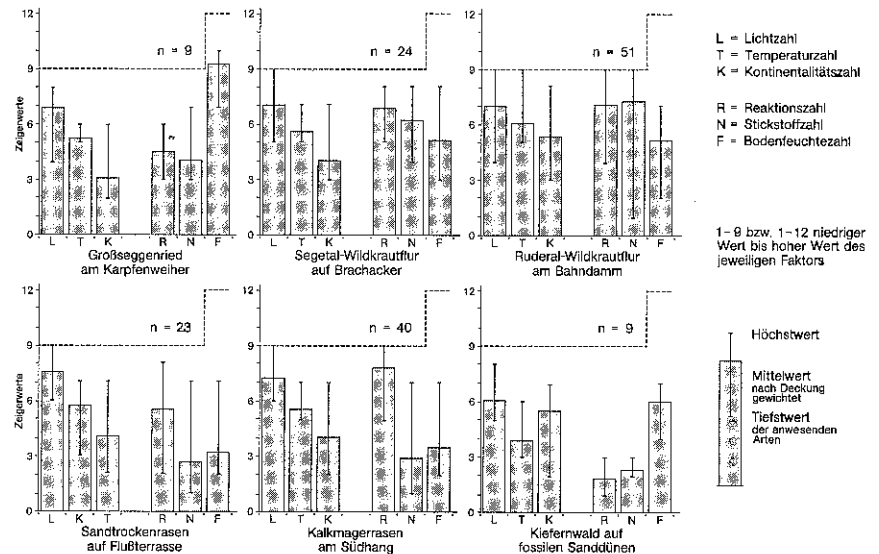


Abb. 72: Zeigerwertanalyse für sechs charakteristische Standorte (identisch mit Abb. 18 und Tab. 9) im oberfränkischen Raum.

dem schattenliebendem Unterwuchs ergeben. Gleichmaßen kann sich aber eine hohe Standardabweichung bei den Werten als nützliche Information erweisen, sobald inhomogene Spektren auf inhomogene Standortverhältnisse hindeuten und Anlaß für weiterführende Untersuchungen geben. Dies betrifft z. B. den Bahndamm in Abb. 72, wo breit gestreute N-Werte komplexe Substratverhältnisse vermuten lassen; bei solchen Pionierflächen kann der Grund aber auch im Fehlen der Konkurrenz liegen, die hier noch nicht Fuß gefaßt hat. Beim Wald erscheint also die Trennung der Informationen sinnvoll, während beim Bahndamm möglicherweise die weiterführende Hinterfragung der Zeigerwert-Heterogenität neue Anhaltspunkte liefert.

Fragwürdig werden Zeigerwertanalysen aber spätestens bei der Interpretation stark gestörter Standorte auf städtischen Flächen (KOWARIK & SEIDLING, 1989). Einer der Gründe dafür liegt in der häufigen Dominanz von Apophyten (vom Menschen geförderte heimische Arten, z. B. nitrophile Brennesselherden) bzw. konkurrenzstarker Neophyten (z. B. helio- und thermophile Goldrutenfluren). Hier verhindern nach Deckungsgraden gewichtete Berechnungen brauchbare Interpretationen; selbst bei reinen Artenaufnahmen müssen Streuungsmaße zur weiteren Analyse beachtet werden. Daneben kommt auf städtischen Ruderalflächen das Gesetz der relativen Standortkonstanz zum Tragen (WALTER, 1960), nachdem z. B. das klimatisch begründete Areal einer Pflanze durch einen edaphischen Faktor ausgeweitet werden kann. Dies betrifft vor allem xerophile Arten, die auf extrem durchlässigen sand- und kiesreichen Aufschüttungsböden oder Trümmerschutt-Pararendzinen trotz hoher Niederschläge an Bedeutung gewinnen.

Probleme bei Zeigerwertanalysen durch die relative Standortkonstanz werden von ELLENBERG (1996) selbst angeführt, indem er z. B. *Bromus erectus* für Mitteleuropa als Trockenheits- und für Zentralasien als Feuchtezeiger herausstellt. Kritik an dem Verfahren ist also berechtigt, wenn die Methode in Hinblick auf EDV-gestützte Routine-Berechnungen oftmals durch undifferenzierte Mittelwertanalysen ohne Detailbetrachtung verfremdet wird (ohnehin verbietet sich eigentlich die Mitteilung von Relativwerten). Für eine erste Übersicht von Standortmerkmalen sowie deren zeitliche Veränderungen bleiben aber Zeigerwertberechnungen zumindest bei der Bodenbeurteilung ein nützliches Instrument.

Auf diesem mittlerweile ausgereiften Verfahren aufbauend bieten Beurteilungsanalysen ein methodologisches Konzept zur Entwicklung anderer Indikationsverfahren, etwa weidekologischer Art mit Futterwert-Indizes in den Subtropen oder Tropen. Auch das in Kap 5.2 und 5.3 angeführte Beispiel der Abschätzung der Bodenversalzung auf Basis von Gesamtanalysen gehört hierher. In allen Fällen bilden Zeigerwertinterpretation eine indirekte Variante der Phytoindikation, da die Aussagekraft der Flora über den Standort aus Kenntnissen über die ökologischen Ansprüche von Pflanzengemeinschaften abgeleitet wird. Gute Artenkenntnisse sind hierbei unabdingbar.

8.2.2 Phytoindikation

Ebenfalls auf indirekten Methoden beruht die Bewertung der Luft- oder Gewässerqualität mit Hilfe ausgewählter Indikatorarten. Jedoch treten hier die für Nicht-Botaniker beschwerlichen Pflanzenbestimmungen ganzer Gemeinschaften in den Hintergrund, da sich die Beurteilung auf die gezielte Untersuchung von wenigen Arten

beschränkt. Als Beispiel dienen zwei *Indikationsverfahren* mit Hilfe von Flechten zur Bewertung des Eintrags saurer Depositionen in Ballungsgebieten und durch eine Gefäßpflanzenart in versauerten Bachläufen im Frankenwald.

Schon seit den 20er Jahren gelten *Flechtenwüsten* in städtischen Agglomerationen als Zeichen für die Empfindlichkeit vieler Arten der Abteilung gegen Luftverschmutzung. Seitdem DOMRÖS (1966) diesen Umstand für die Bewertung der Luftverunreinigung des Ruhrgebietes nutzte, dient die abgestufte Immissionsempfindlichkeit von Flechten als Indikator für die Verteilung saurer Depositionen. Jedoch sind die Informationen insofern kritisch zu bewerten, als neben SO_2 alle anderen sauren Gase und Niederschläge die Vitalität von Flechten steuern. Außerdem erfordert diese Relativmethode gleiche Rahmenbedingungen: Makro-, Meso- und Mikroklima, Wasserversorgung, Nährstoffverhältnisse und bei aufsitzenden Flechten die Borkenqualität der Trägerpflanzen (KREEB, 1990). Aussagekräftig können verschiedene Verfahren im unterschiedlichen Maße sein, etwa die Deckung bestimmter Arten oder Wuchstypen (etwa Krustenflechten), Frequenzanalysen in Kleinstnetzen oder auch einfach die Abschätzung der Gesamtbedeckung aller Arten. Zeitliche Vergleiche auf Grundlage von Verteilungskartierungen eignen sich zum Phytomonitoring (8.2.3).

Dies gilt auch für indirekte Beurteilungsverfahren von „Säureinputs“ in Gewässern. So weist BEIERKUHNLEIN (1991) mit hydrochemischen Untersuchungen atmosphärische *Säurebelastungen* in Waldquellen des Frankenwaldes nach. Unter ähnlichen

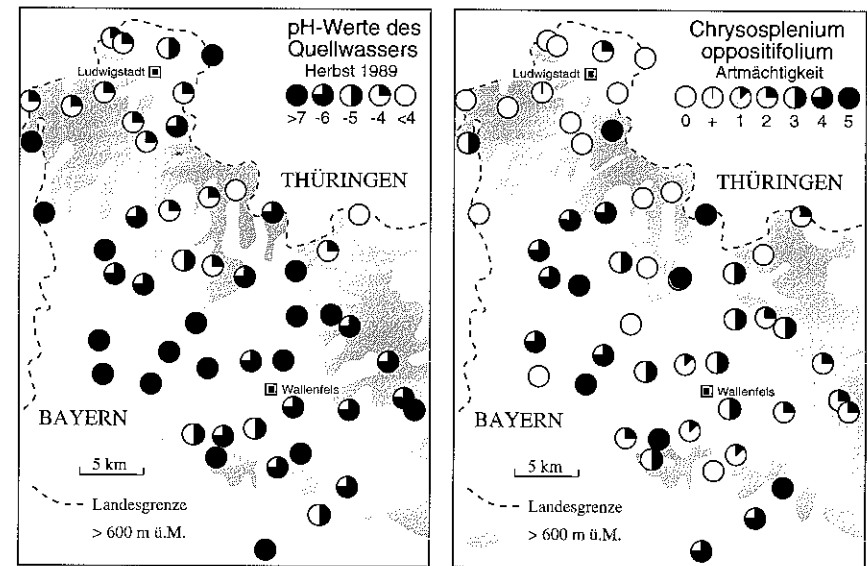


Abb. 73: Zusammenhänge zwischen den pH-Werten und dem Vorkommen von *Chrysosplenium oppositifolium* im Frankenwald (n. BEIERKUHNLEIN, 1991).

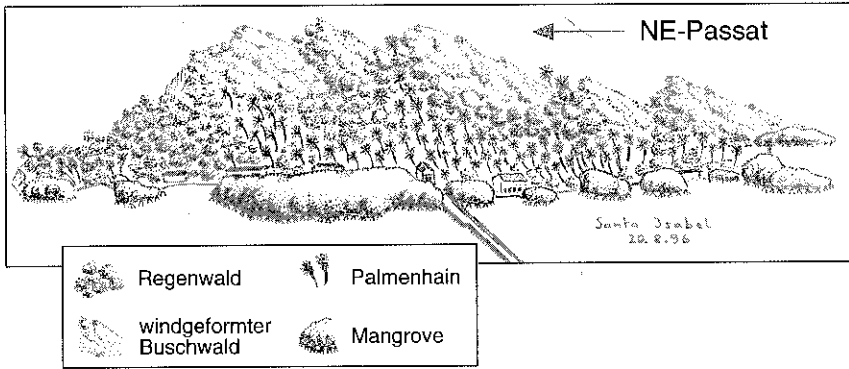


Abb. 74: Windverformung eines Gehölzes mit *Chrysobalamus icaco* und *Citharexylum caudatum* an den NE-Hängen der Insel Santa Catalina neben Providencia in der karibischen Passatzzone östlich von Nicaragua.

klimatischen und petrographischen Bedingungen übersteigen die Werte in den Hochlagen des Nordwestens jene des Südostens und tieferer Lagen (Abb. 73). Vegetationsaufnahmen aus den Quellfluren korrespondieren mit diesen Aziditätsunterschieden insofern, als bezeichnende Arten wie das Milzkraut *Chrysosplenium oppositifolium* einen Schwerpunkt im neutralen, das Torfmoos *Sphagnum fallax* hingegen im stark sauren Bereich finden. Die Quellvegetation liefert somit als „Output von Waldökosystemen“ Informationen zur räumlichen Differenzierung saurer Depositionen und bei Verschiebungen im Arteninventar auch zu mittelfristigen Veränderungstrends.

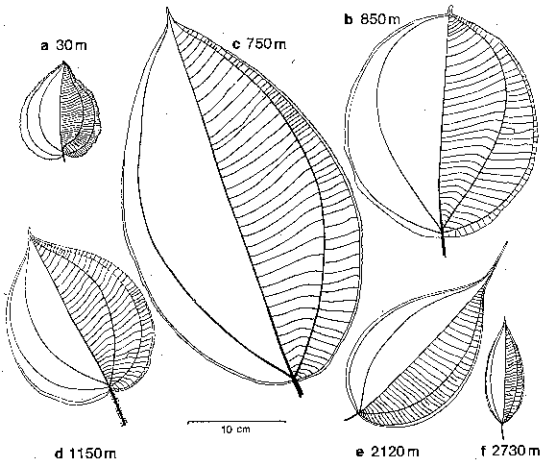


Abb. 75a: Blätter ausgewählter Melastomataceen-Arten mit Höhenangaben aus der Sierra Madre de Chiapas in Süd Mexiko.

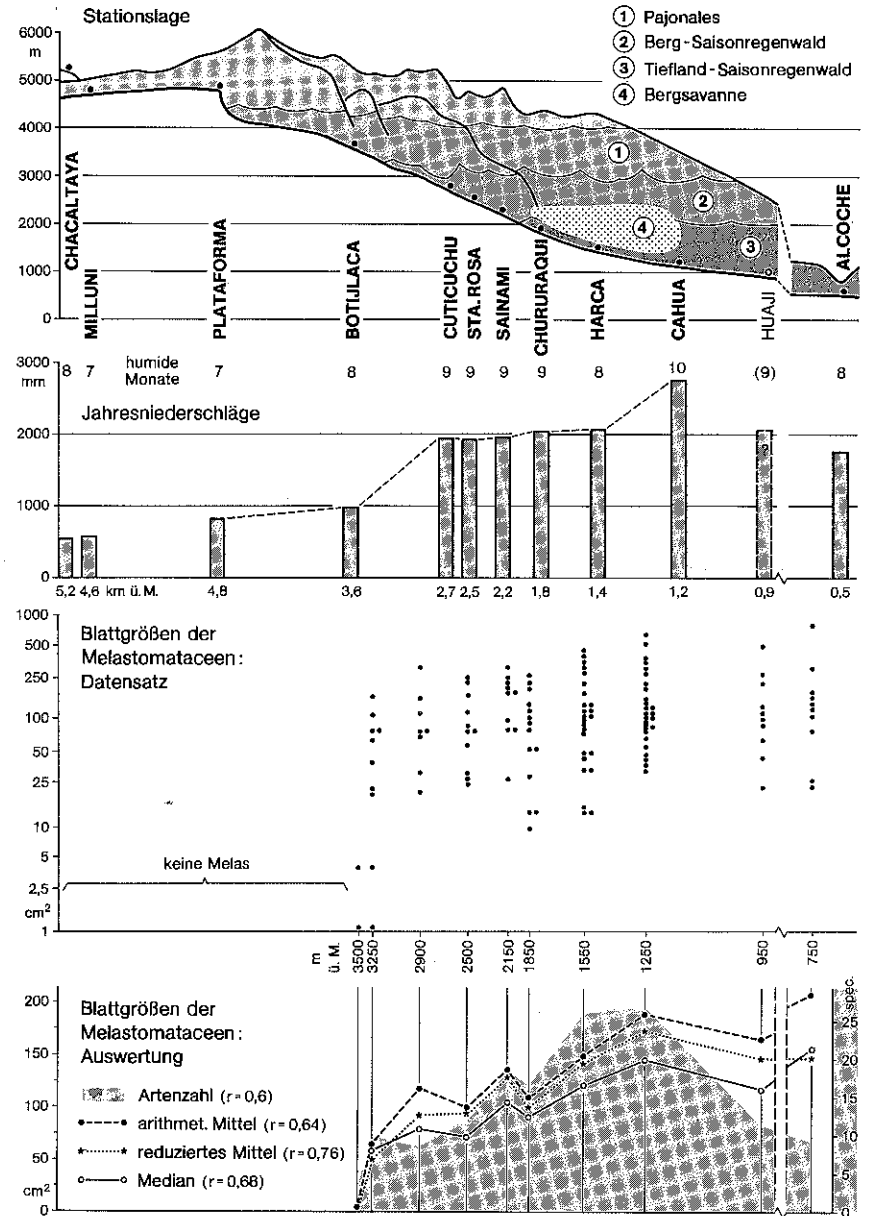


Abb. 75b: Blattgrößen von Melastomataceen im Längsprofil des Zongotals in Bolivien in Bezug zur Höhenlage und zu den Jahresniederschlägen.

Direkte Methoden einer Phytoindikation beruhen auf Beurteilungen *pflanzenmorphologischer Parameter*, die als unmittelbare, genetisch festgelegte Anpassungsmerkmale der Arten oder als variable Formenveränderungen auf einen oder mehrere Wirkungsfaktoren zurückgehen. Hier werden ein visuelles und zwei quantitative Verfahren vorgestellt, die Klimainterpretationen mit Hilfe von Blattgrößen bzw. Artenzahlen und Deckungsgraden erlauben (RICHTER, 1992 u. 1996).

Im ersten Fall einer *physiognomischen Ansprache* gilt die Verformung von Bäumen als einfache Variante der Winddiagnose. Besonders deutlich treten Fahnenwuchs bei Einzelbäumen und teppichförmiger Kronenschluß in (Krüppel)Wäldern an offen exponierten Küsten in der Westwindzone auf. Aber auch in den Tropen lassen sich auf Inseln wie Maui (Hawaii) oder Providencia (Karibik) entsprechende Formen an den NE-exponierten Passatküsten ausmachen (Abb. 74). Auf die in Hochgebirgen üblichen Beanspruchungen durch Wind und Eisgläse mit entsprechenden Aussagen zum Windklima wird in Teil II, 9.2 genauer eingegangen.

Für Humiditätsbestimmung in den Kordillern der Neotropis eignet sich die Größenbestimmung der Blätter von Melastomataceen. In Lateinamerika eignet sich diese pantropische Familie aus mehreren Gründen für eine Interpretation des hygrothermischen Höhenwandels:

- leichte Identifikation anhand der Blätter mit einem Zentralnerv, ein bis zwei lateralen Bogenerven und querlaufender Segmentierung (Abb. 75a),
- weite Verbreitung der Familie in semi- bis perhumiden Bereichen mit zahlreichen Arten zwischen Fußstufe und Waldgrenzbereich,
- häufige Präsenz im Waldmantel an Wegrändern und Schlägen, wo sich der hygrothermische Wandel abzeichnet (Expositions- und Höheneffekte; Vertreter in Waldbeständen und an Ufern bleiben ausgeschlossen),
- Nano- bis mikrophylle Dominanz an strahlungsreichen, trockenen sowie meso- bis makrophylle an strahlungsarmen, feuchten Standorten.

Für die Blattgrößen-Informationen von der Fußstufe bis in Hochlagen bietet sich bei der Erstellung einer „Eichkurve“ z.B. das Zongotal in Bolivien mit zahlreichen Regenmessern im Tallängsprofil an (Abb. 75b). Hier trennt sich das relativ trockene und strahlungsreiche Talende oberhalb einer Engstelle bei Cuticuchu vom feuchteren mittleren Tal und Vorland um Alcoche. Über 3500 m ü.M. treten nur noch wenige Melastomataceen auf, deren Arten als Einzelpunkte gegen die logarithmisch verkürzte y-Achse im oberen Koordinatensystem abgetragen sind. Oberhalb Botijlaca deutet das Fehlen der Familie auf aridere Verhältnisse hin, da sie in humideren Andenregionen bis in Höhen um 4000 m ü.M. hinaufzureichen vermag. Maximale Blattgrößen und hohe Artenzahlen treten im feuchtesten Talabschnitt bei Cahua hervor. Zum Talaustritt hin steigt die mittlere Blattgröße zwar weiter an, was aber allein auf eine einzige megaphylle Art zurückgeht. Bei Reduktion des Datensatzes um den Maximal- und Minimalwert zeigt sich der trockenheitsbedingte Rückgang am besten, da auf diese Weise extreme Ausreißer fortfallen. Im Bereich zwischen Chururaqui und Harca entspricht die Absenkung der Werte aller Berechnungen den dortigen Niederschlägen weniger. Dennoch sprechen sie unter Einbezug der Temperatur als Verdunstungsfaktor für eine geringere Humidität.

In Trockengebieten lassen sich Bereiche erhöhter Humidität an verschiedenen Merkmalen ablesen. Hierzu zählen Abschätzungen der Phytomasse, wobei sich z.B. die Deckungsanteile von Chamaephyten und Phanerophyten verschiedener Wuchshöhe anbieten. Untersuchungen in den Westanden an der chilenischen Atacama belegen das Konvektionsmodell des Merriam-Effektes (Teil II, 9.3) in seinen Auswirkungen auf die Vegetation für Gebirge in arider Umge-

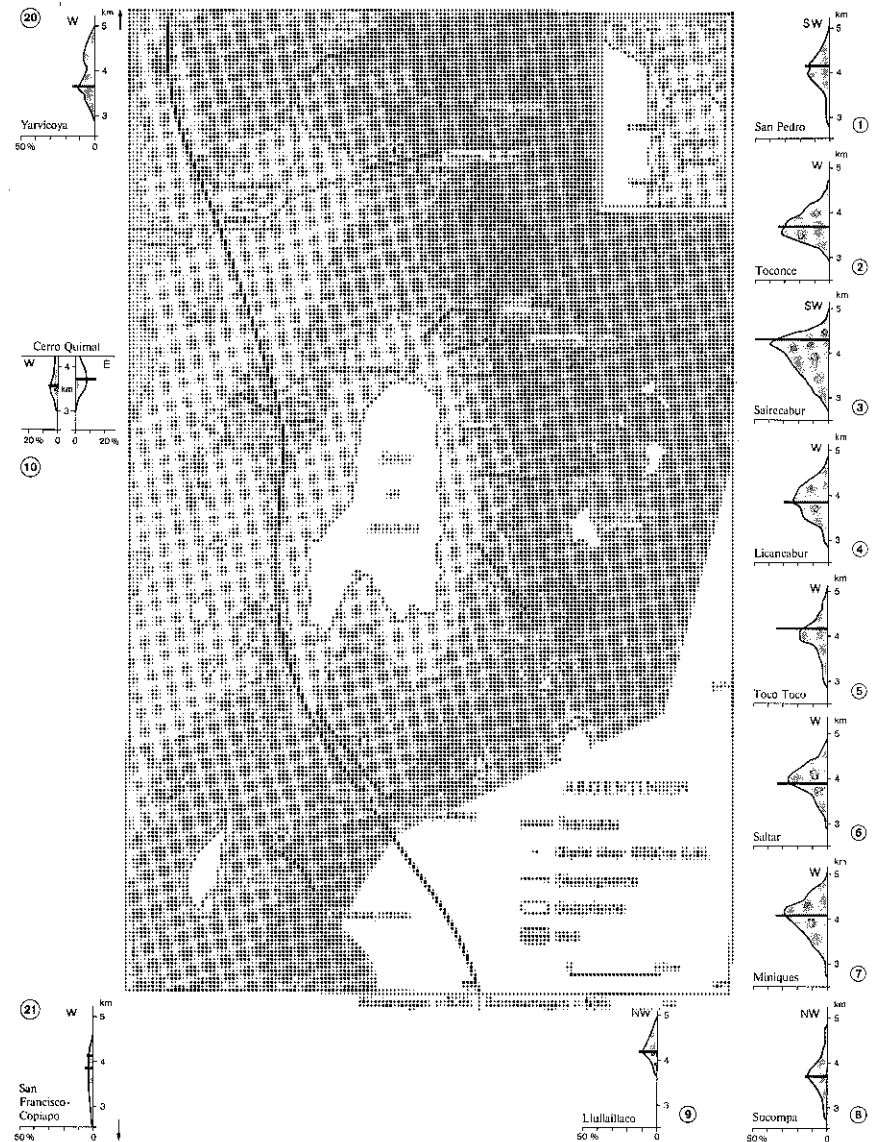


Abb. 76: Die Wirkung des Merriam-Effektes auf Artenzahl und Dichte der Vegetation am Westabhang der Kordillere in Nordchile.

bung: In Abb. 76 zeichnet sich ein Bezug zwischen der Massenerhebung und der Vegetationsdichte bzw. Artenzahl ab, sobald man sich auf ähnliche Ausgangsbedingungen beschränkt. Im vorliegenden Fall konzentriert sich das Verfahren auf Profile am Westabfall mit ähnlichen Substraten und Neigungen. Weniger von Bedeutung für den Merriam-Effekt ist die absolute Höhe, belegt doch gerade der Kulminationspunkt des Llullaillaco eine schwache Wirkung. Die Korrelation wird aber bei Berücksichtigung des Umfangs des Gebirgskomplexes enger, im vorliegenden Falle also etwa der Raum oberhalb der 5000 m-Isohypse, z. B. am Gebirgszug des Linzor/Sairecábur-Massivs. Aus klimatologischer Sicht erweisen sich Vegetationsdichte und auch Artenreichtum als praktische Schätzmaße zur relativen Beurteilung des sommerlichen Niederschlagsangebots in ariden Gebirgen. Aus praktischer Sicht kommt der Phytoindikation hier ein Bedeutungswert für Aussagen über die rezente Wassernachlieferung aus lebenswichtigen Aquiferen für das Vorland zu (RICHTER, 1996).

8.2.3 Phytomonitoring

Die Indikation durch Pflanzen oder ganze Bestände läßt sich bisweilen gezielt zur Beurteilung der Veränderung ihrer Lebensbedingungen heranziehen. Diese Form des Nachweises für Umweltveränderungen und Störungen beruht auf *wiederholten Vergleichen* der Artenstruktur und -vitalität auf Dauerquadraten oder an Fixpunkten. Ebenso bieten sich gezielte Beobachtungen an ausgebrachten Einzelpflanzen als reagierende und/oder speichernde Informanten an (z. B. als Schadstoffakkumulatoren). Im ersten Fall einer pflanzengeographischen Kontrolle spricht man vom passiven, im letzteren einer eher ökophysiologischen Betrachtung vom aktiven (Umwelt-, Bio- bzw. Phyto-) Monitoring. Ebenso lassen sich Methoden der Phänologie oder Dendrochronologie hier einbeziehen, handelt es sich doch um Verfahren, in denen Pflanzen thermische, hydrologische und bedingt auch trophische Zustandsänderungen anzeigen. Oftmals orientiert sich das passive Monitoring an festgelegten Transekten und Dauerquadraten, womit es in die Nähe der Sukzessionsforschung rückt.

Dauerflächenuntersuchungen greifen in diesem Fall Fragen zur Reaktion und Belastbarkeit von Pflanzengemeinschaften aufgrund anthropogener Ursachen einer zumeist langsam ablaufenden Umweltveränderung auf. Die Vorteile des Monitorings liegen dabei in der *Erfassung schleichender Vorgänge*, wie sie etwa durch Verlagerungen des Grundwasserspiegels, Einflüsse von Deponien oder Schadstoffen auftreten und nur über Langzeitmessungen erkennbar sind. Die Nachteile des Verfahrens liegen aber darin, daß in den wenigsten Fällen Dauerflächen vor Eintritt der Vorgänge eingerichtet sind, da mit deren Auswirkungen nicht unbedingt zu rechnen ist. So beruht ein anderes Verfahren auf dem Vergleich mit früheren Erhebungen, wie etwa Kartierungen oder pflanzensoziologische Aufnahmen. Aber auch diese Informationen sind äußerst lückenhaft. Um solche Mängel zu beheben, wird die Einrichtung eines Netzes repräsentativer Dauerflächen breiter Streuung in verschiedenen Biozöosen angeregt (STÖHR, 1989). Ein solches System einer pflanzensoziologischen „Alarmanlage“ könnte dem Umweltschutz Hinweise von lokaler bis

globaler Tragweite liefern (8.4). Ebenso bieten sich als Monitoring-Konzept gezielte Wiederholungen der in Kap. 6.2.4 beschriebenen floristischen Kartierungen an.

Untersuchungen auf Dauerflächen und festgelegten Transekten erlauben exakte Mengenbeurteilungen bei *Veränderungen der Artenkomposition, -dichte und -vielfalt*. Mit Zeigerwertanalysen läßt sich oft schon eine Anbindung an wenige Steuergrößen erkennen. Meist ist als Reaktion auf Nähr- und Schadstoffeingaben von verringerten Artenzahlen auszugehen. Dies betrifft Versauerung durch industrielles Schwefeldioxid, oftmals in Verbindung mit Ammoniak, ebenso wie die Eutrophierung von Standorten durch Stickstoffemissionen seitens der Landwirtschaft, der Industrie und dem Verkehr. Auf sauren Böden fördern unkontrollierte Nährstoffeinträge zwar den Pflanzenwuchs, jedoch führt dies häufig nur zur Verdrängung von Säureanzeigern durch nitrophilere Konkurrenten. Solche Reaktionen erfolgen vorwiegend mit deutlicher Verzögerung auf den Anlaß, so daß Dauerbeobachtungen in Hinblick auf Umweltchemikalien eher als träge Meßverfahren gelten. Aufgrund des unmittelbaren Stofftransportes im Wasser laufen pflanzliche Reaktionen auf die Gewässergüte schneller ab. Relativ rasch reagieren Pflanzengemeinschaften auch auf Änderungen im Grundwasserstand.

Passives Phytomonitoring auf Grundlage von quasi-zufälligen, gut dokumentierten Vegetationsaufnahmen wird neben der Beurteilung der räumlichen und mengenmäßigen Wirkung von Umweltchemikalien auch zur Abschätzung großräumiger Trends eingesetzt. Aus Abb. 77 (links) geht hervor, daß nach fast fünfzig Jahren die

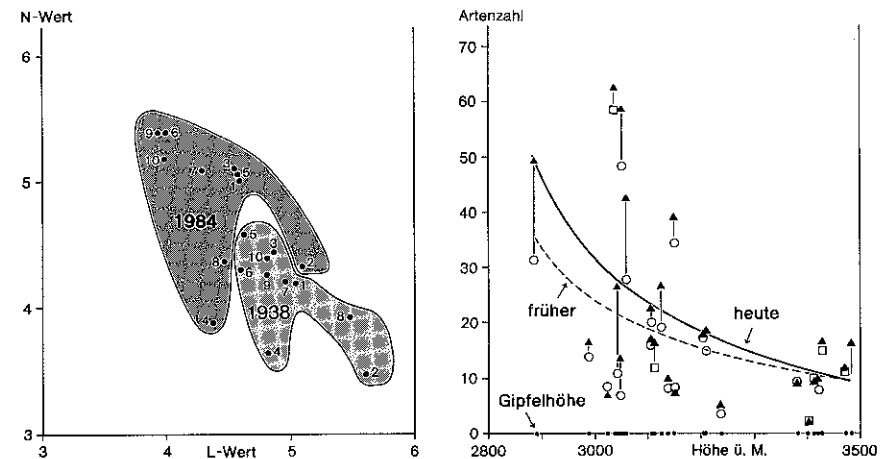


Abb. 77, links: Veränderungen der mittleren Stickstoff- und Licht-Zeigerwerte in einem Ökogramm auf Grundlage von 10 Eichen-Birkenwaldstandorten in der Nordschweiz (n. KUHN et al., zit. bei DIERSCHKE, 1994). Rechts: Zunahme der Artenzahl im Sommer 1992 auf ca. 45 (Quadrate) und ca. 90 Jahre (Kreise) alten Aufnahmeflächen auf hochalpinen bis nivalen Gipfeln kristallinen Ausgangsmaterials in den Alpen (GRABHERR et al., 1994).

Pflanzenzusammensetzung derselben Wälder mit dem Anstieg von N-Zeigerwerten für Eutrophierung spricht. Hieran koppelt sich über einen dichteren Kronenschluß der Bäume auch eine Abnahme der Lichtwerte. In Abb. 77 (rechts) belegen Langzeit-Wiederholungen von Aufnahmen alpiner bis nivaler Gipfelstandorte in den kristallinen Alpen einen Artenzuwachs. Bei einem mittleren Aufstieg von 8–10 m pro Dekade von wärmebedürftigeren Arten aus tieferen Lagen denken GRABHERR et al. (1994) an die globale Erwärmung als Migrationsstimulus. Vorstellbar ist in diesem Fall aber auch durchaus eine langzeitige Mosaik-Zyklus-Wirkung (7.2.2).

Beruhend beim passiven Monitoring die Beobachtungen auf vorgegebenen Arten oder Mustern, so erfolgt beim *aktiven Monitoring* der gezielte Einsatz von „Exponaten“. Es handelt sich hierbei um Organismen, deren Eignung als Zeiger von Einflußgrößen bekannt ist. Begasungsversuche an Schadstoffindikatoren im Labor können vor- oder parallellaufend die Außenkontrollen ergänzen. Zu den sensitiven Indikatoren zählen neben Flechten auch Moosarten für SO₂- und HF-Nachweise, Kleearten für SO₂ bzw. Tulpen und Gladiolen für HF allein sowie Tabaksorten für O₃. Exponate in Kulturen gewährleisten bei gleichem Pflanzenmaterial, einheitlichen Ernährungsbedingungen und analogen Expositionszeiten eine bessere Vergleichbarkeit (KREBB, 1990).

8.3 Beurteilung der Regelfunktion

8.3.1 Interzeption und hydrologische Kontrolle

Die Regelfunktion der Vegetation auf die Wasserhaushaltsfaktoren schlägt sich in mindernden und verzögernden *Abflußreaktionen* nieder. Bezüglich des Wasseraufbrauchs gelten Verluste durch Interzeption von Niederschlägen als indirekter sowie die Transpiration von Pflanzen für die Photosynthese als direkter Effekt. Hinsichtlich des Wasserrückhaltevermögens ist die von der Vegetation vorgegebene Humusmenge und -struktur als steuernder Faktor zu nennen. Mindernde und verzögernde Wirkungen im Wasserhaushalt bilden zugleich entscheidende Reduktionsgrößen für die Fließwassererosion (8.3.2).

Die Dimensionen der *Interzeptionsverluste* können beträchtlich variieren. Dabei hängt die Abschirmung der Niederschläge durch die Pflanzensubstanz vom Blattflächenindex und seiner jahreszeitlichen Veränderung, vom Astwerk und von der Stammsubstanz sowie von den Wuchs- bzw. Lebensformstrukturen ab. Der erste Fall bezieht sich auf jene Niederschläge, die das Laub initial benetzen und nach Ausbildung eines Wasserfilms abrinnen. Demnach vergehen einige Minuten, bevor die ersten Tropfen abfallen; bei kurzen, schwachen Regen bleibt also eine Befeuchtung der Bodenoberfläche aus. Diese Verzögerung des Niederschlag-Eintrags in den Wald ist jedoch weniger entscheidend als die Effekte nach Ende des Ereignisses. Denn erst jetzt kommt es zur entscheidenden Verdunstung des Wasserfilms. In diesem Anteil liegt der Fehlbetrag, der in Pflanzenformationen den Boden nicht erreicht. Erhöhte Blattdichten verursachen somit eine bestandsinterne Zunahme der Trockenheit, worauf sich die Phytomasse wiederum einspielt.

Blattgröße und -menge bestimmen das Evaporationsmaß vom Kronendach aus; die entsprechenden *Blattflächenindizes* werden in m² Blattfläche/m² Bodenoberfläche festgelegt. Sie reichen von 8–13 m²/m² in dichten Regenwäldern bis gegen 0 in vegetationsfreien Beständen. Im ersten Fall kann man von einem Minderbetrag bis 10 mm pro Niederschlagsereignis (=NE) ausgehen; bei Fichtenwäldern in Mitteleuropa liegt er bei 3 mm/NE und bei Laubwäldern wechselt er je nach Belaubungszustand von 2 mm/NE bis 0,2 mm/NE. In Rasen ist er wegen der Abrieselung an Halmen mit 0,2 mm/NE ebenfalls gering.

Mit diesem Hinweis sind zwei weitere Träger der Interzeption gegeben, nämlich die *Laubstruktur* sowie der *Ast- und Stammabfluß*. Alle Größen steuern den Abfluß der Niederschlagseingaben, indem etwa Fichtennadeln mit ihrer dichten und hängenden Struktur den Stammraum weitgehend abschirmen. Der Stammabfluß ist hier demnach sehr gering. Er kann hingegen an blattlosen, winterkahlen Laubbäumen erheblich sein, und beinhaltet bei kühler Witterung nahezu ungehinderte Eingaben bis zum Boden. Ist also der saisonale Wechsel in diesem Falle erheblich, so bleibt er in Wiesen sehr gering, da dort die Halmstruktur von Grä-

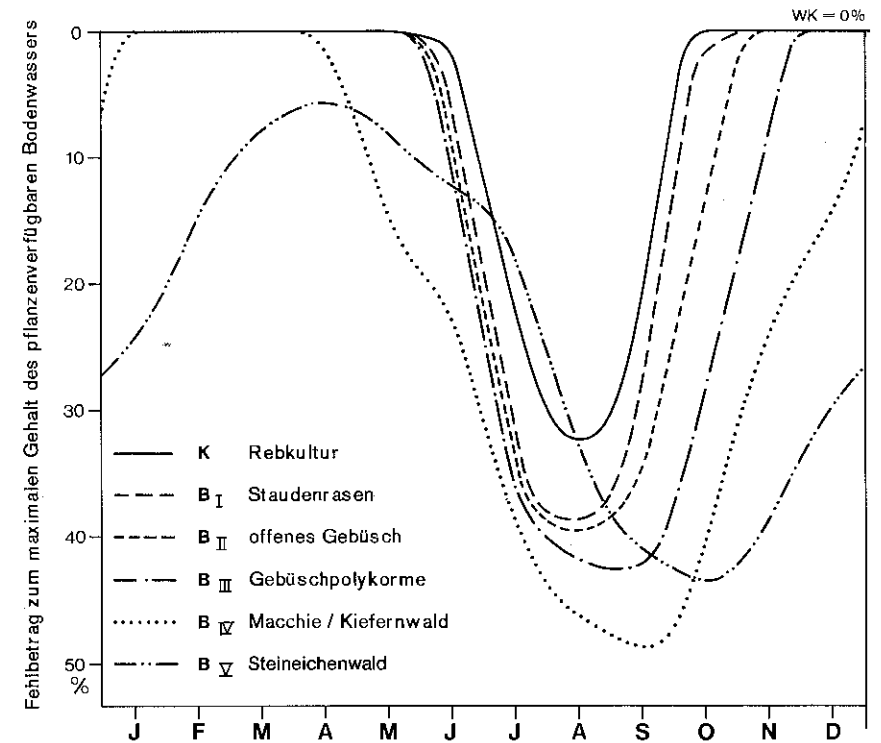


Abb. 78: Jahresgang der Bodenfeuchte in sechs verschiedenen Beständen einer Rebrache-Sukzession in Corniglia/Ligurien (bezogen auf sandigen Lehm); K = Kultur, B_I – B_V = Brachestadien.

sern den Blattabfluß ganzjährig fördert. Messungen zur Interzeption erweisen sich als recht aufwendig (SCHMIEDECKEN & STIEHL, 1985); im Falle von Abb. 78, in der die realen Niederschlagsseingänge mit der Bodenfeuchte in Bezug stehen, beruht die Erfassung auf Eingaben in mehreren Meßbehältern am Bestandsgrund. Dieses Verfahren bildet auch eine Vorgabe für die Ergebnisse in Abb. 79. Bei breiter Streuung der Werte in Abhängigkeit von punktuellen Abschirmungsunterschieden bietet sich aber ebenso der Auffang in Sammelrinnen an, die in ein Meßgefäß münden; hierbei ergibt sich eine Art „Mittelwert“.

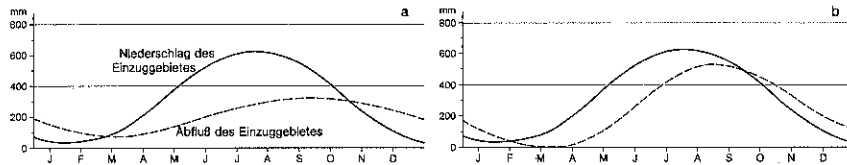


Abb. 79: Jahresgang des Verhältnisses und der Intervallverschiebung zwischen Gebietsniederschlägen und Abfluß im Einzugsgebiet des Rio Cuilco/Chiapas; a) unter natürlichen Bedingungen mit tropischem Regenwald, b) bei Kaffeeanbau in offenen Reihenkulturen.

Interzeption als reduzierender sowie Übersattung als kühlender, evaporationshemmender und damit als begünstigender Effekt der Wasserversorgung stehen recht ausgewogen einander gegenüber. Als wesentlicher Faktor des Bodenwasserhaushalts tritt aber der Pflanzenaufbrauch über die *Transpiration* hinzu. Hierbei bestimmt vor allem der Umfang der Phytomasse das Ausmaß des Feuchteentzugs aus dem Boden. Dabei spielt die Wurzelraumkapazität als der Bereich, in dem Wurzeln das Bodenwasser entnehmen, eine entscheidende Rolle. Sie kann im Falle von Grasfluren einen geringmächtigen Bereich mit starker Durchwurzelung umfassen, im Falle von Bäumen aber auch einen tiefreichenden Komplex mit relativ schwacher Durchwurzelung.

Interzeptionsverluste, Wasserbedarf von Pflanzenformationen und Wurzelraumkapazität bilden die Größen, die sich für Berechnungen von *Wasserhaushaltsbilanzierungen* heranziehen lassen (SCHMIEDECKEN, 1978). Bei Einbeziehung dieser Faktoren ergeben sich aus Abb. 78 bei gleichen klimatischen Vorgaben für verschiedene Pflanzenbestände in Ligurien erhebliche Unterschiede im Wassergehalt des Bodens. Es wird deutlich, daß in der Rebkultur im Jahresgang nur vier Monate lang ein Feuchtedefizit, im Hartlaubwald jedoch ganzjährig ein Fehlbetrag bis zur Sättigung des Bodenwassers besteht. Diese „autochthone Aridisierung“ wiederum erklärt, warum in dieser Mittelmeerregion die unterschiedlichen Wasserhaushalte in offenen Formationen einen geringeren Anteil an mediterranen Arten als in dichten bedingen (RICHTER, 1989a). Indem Phytomasse und Formationstyp das Ausmaß und die Verteilung der Bodenfeuchte steuern sowie letztere wiederum eine Rückkopplung verursacht, zeigt sich in diesem Regelkreis die Bedeutung der Vegetation für das hydrologische Gleichgewicht.

Nicht unbedingt mindernd, jedoch verzögernd wirkt Humus als gleichfalls von der Vegetation gesteuerte Komponente auf die Auffüllung der Wasservorräte im Boden. Im Gegensatz zum eben gezeigten Beispiel haben Aufflichtungen von Pflanzenbeständen eine Anhebung des Wasserspiegels im Hangzug- bzw. Grundwasserstrom und damit eine Zunahme im Gesamtabfluß zur Folge. Abb. 79 belegt mit entspre-

chenden Modellberechnungen die Folgen der Umwandlung eines immergrünen tropischen Regenwaldes in offene Kaffeeplantagen in Süd-mexico (RICHTER, 1992). Mit Aufhebung des ehemals dichten Laubschirms, mit Veränderung der Evapotranspirationsraten und mit weitgehendem Verlust der Humusdecke kommt es nun zu stark erhöhten Abflußkoeffizienten und verkürzten Abflußreaktionen gegenüber dem Niederschlagsgang. Versiegende Quellen in der Trockenzeit und Überschwemmungen in der Regenzeit sind in diesem Fall als Folge des fehlenden „Schwammeffektes“ der ehemaligen Wälder zu erachten.

8.3.2 Erosionskontrolle

Vor der Behandlung der Wirkung der Pflanzendecke auf die Morphodynamik sei daran erinnert, daß anthropogene Bodenumlagerung im Rahmen der Desertifikation, Rasenabschälung oder Auelehmbildung stets auf eine *Aufflichtung* oder *Zerstörung* der Vegetation zurückgeht (3.2.1). So gilt unumstritten die Tatsache, daß die Vegetation über die Brücke Abschirmung, Niederschlagsminderung und Streuproduktion erosionsmindernd wirkt. Hieraus sind zunächst zwei Systemregeln zu entwickeln, bevor aus der Schutzfunktion der Pflanzendecke entsprechende landschaftspflegerische Maßnahmen abgeleitet werden.

Zunächst bleibt die *zonale Komponente* herauszustellen, da erhöhte Erosionsgefahr vor allem in jenen Ökozonen herrscht, wo deutliche saisonale Unterschiede im Pflanzenwachstum vorliegen. Dies betrifft insbesondere Regionen mit langer Trockenzeit, also die semiariden Subtropen und Randtropen sowie Zonen bzw. Höhenstufen mit starker solifluidaler Überformung. Überlagert wird die zonale Vorgabe vom Zerstörungsausmaß der Pflanzendecke und von der Nutzungsform durch den Menschen. Dabei sind im zweiten Teil jene Standorteigenschaften zu betrachten, die in bodenstruktureller oder klimatologischer Hinsicht die Erodibilität fördern.

Unter dem Gesichtspunkt der *anthropogenen Degradierung* erweisen sich solche Zonen als besonders erosionsanfällig, in denen die jahreszeitliche und langfristige Regeneration einer zerstörten Pflanzendecke langwierig ist. So weisen sich die immerfeuchten *Warmtropen* aufgrund der üblichen Starkregentätigkeit und verbreiteten Lehmböden durch eine hohe Erodibilität aus. Andererseits herrscht gerade hier eine besonders rasche Verunkrautung auf Feldern und Schlägen, so daß schnelles Wachstum die Erosion abzuschwächen vermag.

Dagegen beruht in *Trockengebieten* die folgenreichere Lichtung der Vegetation auf der erschwerten Regenerationfähigkeit, da hier geringe Produktionsleistungen herrschen. Sie liegen in den ariden Randtropen nur bei einem Zehntel der Raten in den Feuchttropen, in den ariden Subtropen bei einem Fünftel (GIESSNER, 1988). Hinzu tritt bei Verlust der ohnehin schwachen Humifizierung eine Minderung der Wasserhaltekapazität. Des Weiteren verhindern in beschatteten Standorten infolge der Bodenerhitzung elektrostatische Widerstände die rasche Infiltration torrentieller Niederschläge, was wiederum zu exzessiven Spitzenabflüssen führt. Schließlich kommt es zumindest in Afrika durch agrartechnische, demographische und ethnozoologische Vorgaben zur Übernutzung, so daß die phasenweise Überlagerung von Trockenperioden irreversible Schäden durch unwiederbringliche Bodenverluste zeitigt. Gerade der Sahel als exemplarische Region der Desertifikation hält uns die dramatischen Auswirkungen der erosionsmindernden Bedeutung der Vegetation vor Augen.

Ähnlich offensichtlich wie in Trockenräumen steigt die Erodibilität bei degradierter Pflanzendecke in *Hochgebirgsregionen* rasch an, wo kurze Vegetationsperioden die Regenerationsfähigkeit hemmen. Dies trifft unabhängig von der klimazonalen Position für alle Gebirge mit Überbeweidung zu. Die breite Literatur belegt in reich bebilderten Arbeiten, daß entsprechende Beispiele von den Alpen (ZIELONKOWSKI, 1975) über die bolivianischen Anden (RAFIQ-POOR, 1994) bis hin zum osttibetischen Yanbaoyeze Shan (DAMM, 1993) reichen.

Zeichnet sich in beiden Komplexen die Bedeutung der Pflanzendecke als stabilisierender Erosionsfaktor ab, so gilt das Prinzip auch für andere Regionen, wie *direkte Abtragsmessungen* im Mittelmeerraum beweisen. Untersuchungen in Südost-Sardinien zeigen, daß sich in Relation zu dichten Niedermacchien auf freien Bahnen die Abspülung auf mehr als das 100-fache steigert (DIECKMANN et al., 1985). Abb. 80 belegt exponentielle Erosionszunahmen bei Starkregen, während die Erosionsfracht bei Landregen linear ansteigt; letzteres gilt für den Oberflächenabfluß grundsätzlich. In Ligurien stellen CARL & RICHTER (1989) anhand von Mauerbrüchen an Rebterrassen erhöhte Erosionsraten auf Kulturlflächen stabilen Situationen in Macchien auf Brachterrassen gegenüber. Dichte Gebüschke hemmen die Erosion wahrscheinlich besser als Wälder, wie HEMPEL (1984) am Vergleich von Macchien und Hartlaubwäldern herausstellt. Dies rührt von der unterschiedlichen kinetischen Energie der vom Laubdach abfallenden Regentropfen her, die in niedrigen Beständen eine geringere Aufprallgeschwindigkeit und „splash“-Wirkung beinhalten als in hohen (3.2.1).

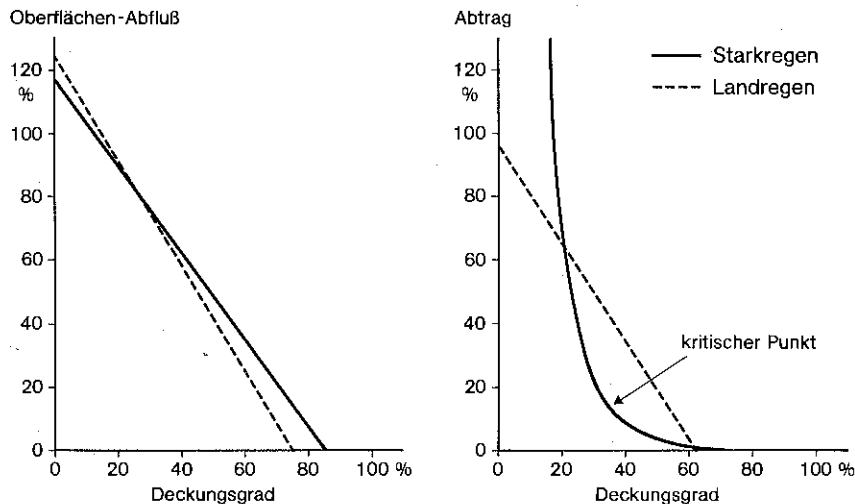


Abb. 80: Oberflächen-Abfluß und Bodenabtrag auf Meßparzellen in Pichumannu/Sardinien in Abhängigkeit von der Pflanzenbedeckung (n. DIECKMANN et al., 1985).

Aus diesen Beobachtungen und weiterführenden Überlegungen leiten sich Regeln über die Wirksamkeit der Vegetation gegen Bodenerosion durch Prallwirkung und Fließwasser ab:

- In dichten Beständen besteht keine lineare oder exponentielle Beziehung zwischen dem *Umfang der Phytomasse* und der Erosionsrate. Hohe Wälder ohne Unterwuchs fördern die Prall- und Planschwirkung, wie sie z. B. in krautarmen Regenwäldern auftritt. Demgegenüber fangen Rasen Starkregen gut ab und leiten Rieselwasser über versiegelnde Strohhilze ab.
- In Beständen mit Laub- und Kronenstruktur spielt die Größe des *Blattflächenindex* eine wichtige Rolle bei der Abschirmung von oben.
- Hieraus leitet sich die Bedeutung einer mehrfachen Überschildung ab, indem sich eine vielfältige *Bestandsdifferenzierung* mit Moos-, Kraut- und Gebüschschichten als hocheffizient erweist.
- Ebenso kommt der *Streuauflage* eine wichtige Schutzfunktion gegen Materialverlagerung zu.
- Die Existenz von *Humushorizonten* erleichtert über die bessere Bodenauflockerung die Infiltration, wodurch der schädigende Oberflächenabfluß eingeschränkt wird.

Aus den genannten Punkten leitet sich ab, daß die Förderung erosionshemmender Bestände wohlüberlegt sein muß. Die Erfahrung lehrt, daß Anpflanzungen mit Exoten kaum die erwarteten Erfolge zeitigen, stehen doch z. B. standortfremde Eukalyptus- oder Kiefernbestände der Ausbildung eines dichten Unterwuchses oft entgegen. Muren und rückwärtsschreitende Runsen oder Gräben als externe Eingriffe lassen sich dann kaum aufhalten. Zusätzlich vermag die Einrichtung von Gebüschmänteln eine Barriere zu bilden. Außerdem sollte sich der biologische Erosionsschutz grundsätzlich auf den Einsatz indigener Arten konzentrieren (MEURER, 1996).

Anderen Bestandsvorgaben unterliegen die *solifluidale*, *äolische* und *zoogene Erosion*, die in Wäldern und Gebüschern weitgehend fehlen. Letztere konzentriert sich auf Hänge mit Staudenrasen, die grabenden Nagern oder äsendem Wild genügend Nahrung zur Verfügung stellen. Die Vegetation schützt in diesem Falle kaum vor Abtrag. Im Gegenteil: aufgrund ihrer Attraktion für Primärkonsumenten leistet sie letztlich der Erosion Vorschub, die an Lücken in der durch Fraß und Tritt beeinträchtigten Pflanzendecke ansetzt. Somit kann selbst bei natürlicher Überstockung ein Labilitätsfaktor vorliegen, wie Desertifikations-Erscheinungen durch übermäßigen Wildtierbesatz in Nationalparks afrikanischer Savannengebiete belegen.

Ebenso setzen Prozesse der *gebundenen Solifluktion* durchweg an Lücken niederwüchsiger Staudenrasen-Fluren an, die sich naturgemäß in den Ökotonen im Grenzbereich zu Kältewüsten finden oder wiederum zoogen initiiert werden. In den waldreichen kühl- bis kaltgemäßigten Breiten beschränken sich diese Vorgänge auf künstliche Auflichtungen, wie etwa Kammeisbildungen an Maulwurfshügeln auf Wiesen belegen.

Auch für *äolische Verlagerungen* bildet die Vorgabe der Lückenbildung eine Grundvoraussetzung, da nur hier der Wind für die Auswehung von Material ansetzen kann. So sind naturgemäß Offenbestände in Steppen und Wüstenrandgebieten besonders betroffen. Entsprechend kommt gerade hier der Vegetation eine besonders wichtige Regelfunktion zu. In allen Zonen sind Gebiete mit hohem Anteil an Feinsand gefährdet, da sich diese Kornfraktion als besonders erosionslabil erweist. Vorrangig erfolgen Auswehungen in Trockenphasen, sobald auf Brachfeldern oder Dünen die schützende Vegetationsdecke fehlt. Hecken als Träger einer lateralen Abschirmung und Ausläufer bildende Pflanzen gelten hier als Schutzmaßnahmen. – Grundsätzlich führt die erosionshemmende Regelfunktion der Vegetation zu dem Schluß, daß sich Brachfallen und Flächenstilllegungen bei günstigen Sukzessionsvoraussetzungen und behutsamen Aufforstungen in degradierten Gebieten als förderlich erweisen (7.3.1).

8.4 Beurteilung des ökonomischen Wertes der Vegetation

Die Beurteilung des ökonomischen Wertes natürlicher bis naturferner Pflanzengemeinschaften bildet bislang nur einen randlichen Aufgabenbereich der Pflanzengeographie. Sie übernimmt bei der Profitorientierung auf Wachstum ausgerichteter Wirtschaftssysteme allenfalls eine „beratende“ Funktion. Statt dessen stehen seit dem Verfall traditioneller Agrarsysteme Fragen zur Sortenzüchtung, Pflanzdichte, zu Kulturtechniken, Wirkstoffen und Nährgehalten im Rahmen einer optimalen Flächennutzung durch eine überstarke Agrar, Forst- und Pharmaindustrie im Blickpunkt. Indem aber multifunktionale Kulturlandschaften in monofunktionale umgewandelt werden, entfernt sich der Mensch vom Prinzip, durch Pflegemaßnahmen die ökologische Stabilität in „seinen“ Systemen zu überwachen. Als Ergebnis nehmen kontraproduktive Folgeprozesse im Natur- und Landschaftshaushalt zu, die sich in Wirtschaftseinbußen, in kostenträchtigen bis irreparablen Umweltstörungen und in Versorgungsengpässen niederschlagen.

Erst allmählich gewinnen ökologische Zweifel an vielen Innovationen an Bedeutung, wobei sich als Teilaspekt auch pflanzengeographische Kenntnisse mit dieser kritischen Sicht verbinden. Sie knüpfen an die jeweilige Nutzungsform an, die oftmals an die gesellschaftlichen Bedürfnisse und den wirtschaftlichen Entwicklungsstand gekoppelt sind. Zu beachten ist demnach bei der ökonomischen Bewertung der Vegetation, ob es um eine *optimale Ausschöpfung* noch bestehender Natursysteme oder um die *Rückführung* riskanter Nutzungssysteme in verlässlichere Formen zur Sicherung der Lebensgrundlagen geht.

Bei dieser Betrachtungsweise steht die Erhaltung der Biodiversität, der Bodenfruchtbarkeit und des Regionalklimas im Vordergrund. Damit kommt der Pflanzengeographie ein Stellenwert im Fragenkomplex der nachhaltigen Nutzung zu. Für dessen Behandlung ist die integrative geographische Sichtweise der Mensch-Umwelt-Beziehung in ihren räumlichen Interaktionen eindeutig prädestiniert (BÄTZING, 1994). So werden im folgenden Möglichkeiten der Pflanzengeographie in *Nachhaltigkeitskonzepten* aufgezeigt.

Hierzu zählen als eine der Varianten Formen der selektiven Nutzung natürlicher Ökosysteme. Aber als Prinzip der Entwicklungsstufe der Jäger und Sammler bietet sie selbst bei ausgefeilten Techniken auch in peripheren Räumen der Dritten Welt keine Perspektive für die Sicherung des Lebensunterhalts von Gesellschaftsgruppen (s. die Marginalisierung der Kulturen der Buschmänner SW-Afrikas oder Indianer Amazoniens). Auf der Suche nach medizinalen oder schädlingsabwehrenden Arten, nach indigenen Futterpflanzen zum verstärkten Einsatz in Weideökosystemen (MEURER, 1993 und 1996) sowie nach resistenten Wildformen für die Pflanzenzucht gewinnen Verfahren der gezielten Selektion an Attraktivität. Nachhaltigkeit ist in diesem Zusammenhang nur dann gewährleistet, wenn das *Genpotential* erhalten bleibt und sich die Auswahl auf einzelne Versuchspflanzen bzw. Klone beschränkt. Das Aufspüren dieses vornehmlich tropischen und subtropischen Potentials obliegt vor allem der Ethnobotanik.

Das Prinzip der Aufrechterhaltung einer hohen *Phyto Diversität* gilt auch für agrar-ökologische Verfahren im integrierten Landbau. So läßt sich mit Hilfe der beratenden Pflanzengeographie die Plagengefahr in vielen Kulturen vermindern. Hierbei greifen vor allem Gesetze der Diversität in bezug auf eine ausgewogene Verteilung an Nutzflächen mit begleitenden naturnahen Formationen. So tragen Hecken oder Ackerrandstreifen als Linien- und Inselbiotope zur Vervielfältigung von Nützlingen bei. Als Beispiel dienen Vogelkolonien in Hecken, die in Mitteleuropa bei Feldfrüchten eine bis zu 40%-ige Dezimierung von Schadinsekten und Kleinnagern bedingen können. Entsprechendes gilt für tropische Plantagen, wenn Früchte eingestreuter Baumarten in schädlingsarmen Phasen Ausweichtfutter zum Überleben der Nutztiere liefern.

Für die Entwicklung nachhaltiger Methoden aus weideökologischer Sicht lassen sich Beurteilungsmethoden zur *Futterressource* als wichtiges Aufgabenfeld der angewandten Pflanzengeographie in semiarid-semihumiden Gebieten herausstellen. In diesen klimavariablen und erosionslabilen Räumen erhöht sich die Gefahr, die Grenzen der Belastbarkeit und Tragfähigkeit des Weidelandes zu überschreiten. Als Beispiel dient die Schätzung des Weidepotentials durch RAPPENHÖFER (1993) auf Grundlage der Futterqualität und der weidebaren Phytomasse in der Gebirgstihama am Fuß des nordjemenitischen Randgebirges. Bei der Beurteilung der saisonalen Veränderungen der Futtererträge muß sich die maximale Tragfähigkeit an den minimalen Ressourcen orientieren. Für die Planung von Umtriebsverfahren bilden kleinräumige Vegetationsdifferenzierungen und die Dichte weidebarer Gehölze entscheidende Größen, umfassen die Futterressourcen im Fall der Tihama doch eine Spanne von 11 bis 933 kg TS/ha/a, also Unterschiede von zwei Zehnerpotenzen (TS = Trockensubstanz). Bei entsprechenden Untersuchungen bilden Luftbildauswertungen eine sinnvolle Grundlage für die Erstellung von Vegetationskarten (Luftbild und Abb. 49).

Auf die Pflanzenüberdeckung zielen *Schutzmaßnahmen* gegen Erosions-, Lawinen- und Hochwasserschäden ab. Zu unterscheiden sind vorbeugende und sanierende Maßnahmen. Stets sollten Überlegungen zur klimatisch und edaphisch sinnvollen Artenwahl sowie zur optimalen Gestaltung dichter Formationen auf pflanzensozio-

logischen Überlegungen aufbauen. So hat in unseren Breiten die Zusammensetzung von Ansaat-Mischungen für Schutzrasen Tradition. Sie baut auf ausbalancierten Saatgut-Kompositionen auf, die unter Berücksichtigung der Keimfähigkeit und vegetativen Ausbreitung die spätere Bestandsstruktur voraussieht. Die experimentelle Pflanzensoziologie bietet für die Begrünung erosionslabiler Hänge Orientierungshilfen am Grundbestand analoger Standorte der Umgebung. Dies gilt auch für die Holzarten-Komposition bei Vorhaben der Wiederbewaldung auf degradierten Einzugsflächen. In den Tropen oder Subtropen rücken Fragen nach Chancen und Gefahren durch vegetative Besiedler ins Blickfeld, wo z. B. wuchsstarke Gräser spontane Sukzessionen als „Platzhalter“ abblocken können.

Listen zur Artenauswahl bei der Hangbegrünung mit Rasen und Gehölzen bietet KNAPP (1971). Auf entblößten Flächen erweist sich grundsätzlich ein hoher initialer Anteil an Leguminosen für die Bodenverbesserung und an Gräsern für die Hangstabilisierung als sinnvoll (z. B. Raygras- und Schwingel- zusammen mit Klee-Arten; jedoch tragen Leguminosen-Einsaaten zur Entwertung von ohnehin seltenen Magerstandorten bei). Bei Aufforstungen rücken Gesichtspunkte der Standortanpassung, Entwicklungsdynamik, späterer Nutzungsmöglichkeiten und eventueller Beeinträchtigungen auf benachbarte Flächen in den Vordergrund. Bei schweren Devastierungen, wie sie in Erosionsrinnen, an Wildbächen oder Steilhängen auftreten, läßt sich Grünverbauung durch längslaufende Terrassen bzw. Faschinen, Flechtzäune oder Astwerk austreibender Holzarten unterstützen. In Gebieten mit niedrigem Lohnniveau und hohem Arbeitskräftebesatz sind ingenieurbioologische Verfahren technischen Verbauungen mit Höckerschwellen, Drahtschottern, Stein- oder Betonmauern allemal vorzuziehen. BUCHWALD & ENGELHARDT (1969) und BARNER (1978, 1983) zeigen zahlreiche Methoden zur ökologischen Rekultivierung auf.

Die angesprochenen Verfahren zur Entschärfung bestehender Störungen müssen durch Bemerkungen zur vorbeugenden Beurteilung ergänzt werden. Zum eher passiven Komplex der Prävention gehört bereits das tradierte Wissen um Schutzfunktionen von Pflanzenbeständen bei denudativer oder äolischer Erosion und der Abflußregulierung (Hecken, Beikrautduldung usw.). Durch die Loslösung von vorindustriellen Landnutzungsformen ist der stabilisierende Wert der Vegetation in Vergessenheit geraten, wie er etwa im alpinen Gelände mit Bannwäldern gegeben ist. In Industrie- und Dienstleistungsgesellschaften wohlhabender Länder gewinnt dieses Wissen zur ökologischen Regulierung wieder an Bedeutung. In vielen Regionen mit hohem Bevölkerungsdruck oder autoritären Interessen besteht jedoch erheblicher Aufklärungsbedarf, indem entsprechende Kenntnisse im Hinblick auf die langzeitigen ökonomischen Perspektiven angebracht erscheinen.

Mit dem Wandel von strukturschwachen in prosperierende Wirtschaftssysteme geht eine Zunahme des Freizeitbedarfs einher. Der Bedeutungsgewinn des Fremdenverkehrs verlangt die Einbindung *landschaftspflegerischer Gesichtspunkte* in das Konzept der nachhaltigen Nutzung ebenfalls, kann doch auch diese Branche zu einer kontraproduktiven Umweltschädigung führen. Pflanzengeographische Tätigkeitsfelder bei Gestaltungs-konzepten von Erholungsräumen durch Consultings liegen in entsprechenden Expertisen über die Ausstattung, den Schutzbedarf und gegebenenfalls über die erforderlichen Renaturierungsmaßnahmen von Lebensräumen.

8.5 Naturschutz

8.5.1 Aufgaben und Ziele des Naturschutzes

Die Aufgabenpalette des Naturschutzes reicht von der Entwicklung lokaler bis globaler Konzepte zur Naturerhaltung bis hin zum ökologischen Umweltschutz. Mit den unterschiedlichen Maßstabebenen verbinden sich Fragen verschiedener Dimensionen: Beim globalen Ansatz richten sie sich stärker auf den *Schutz von Arten und Artengemeinschaften* vor ihrer Ausrottung aus. Auf dieser Makroebene wendet sich der Naturschutz vorrangig gegen die großflächige Vernichtung natürlicher Ökosysteme, wie sie im Kahlschlag tropischer Regen- oder borealer Nadelwälder zum Ausdruck kommt. Demgegenüber rückt bei der Begründung lokaler Ziele die Erhaltung oder *Rückführung naturnaher Lebensgemeinschaften* dort in den Vordergrund, wo ohnehin kaum noch natürliche Ökosysteme vorkommen. Oft spielen hierbei Fragen nach einer lebensfreundlichen Umwelt eine erhebliche Rolle, in denen ökologischen Maßnahmen zum Wohl des Menschen ein höherer Stellenwert zugestanden wird als dem Lebensrecht der beteiligten Organismen. Die angedeutete Gegenüberstellung einer anthropozentrischen bzw. biozentrischen Ethik deutet einen Interessenkonflikt innerhalb von Naturschutzbewegungen an.

Zu den herkömmlichen Zielen des Naturschutzes zählen:

- Vermittlung von *Naturverständnis*; Aufklärung über naturbewußtes Handeln sowie Argumentationshilfen gegen zerstörerische Eingriffe durch Landnutzer und -verbraucher.
- *Artenschutz*; in der 1. Welt mit Präferenz gefährdeter Arten (Rote Liste-Arten), in der 3. Welt mit wachsender Ausrichtung auf helielte „Exoten“ (z. B. tropische Orchideen).
- *Ökosystemschutz*; in Kulturlandschaften mit Einrichtung von Natur- und Landschaftsschutzgebieten (Biotopschutz), in Naturlandschaften mit Sperrung ganzer Landschaftsteile (Kernzonen in Nationalparks).
- Schaffung von *Verbundsystemen*; Sicherung des innerartlichen Fortbestands sowie der zwischenartlichen Wechselwirkungen durch Vernetzung von Ökotopten und durch Renaturierung naturferner Systeme.

Die Akzeptanz der erwähnten Ziele hängt von der behördlichen Kooperations- und Konfliktbereitschaft, dem gesellschaftlichen Selbstverständnis und den sozioökonomischen Interessen der Regionalbevölkerung ab. So blickt die Naturvermittlung in Mitteleuropa auf eine jahrzehntelange Tradition zurück, und auch der Arten- bzw. Biotopschutz hat sich längst etabliert. Letzteres ist aber infolge des Anwachsens eines „ökologischen Wählerpotentials“ als Resultat eines bereitwilligen Entgegenkommens auf kleiner Ebene seitens der politischen Entscheidungsträger zu sehen. So übernimmt der Naturschutz notgedrungen die Rolle, mit der Protektion von Arten oder Flächen allen Bemühungen zum Trotz nur „Flickwerk“ zu leisten. Auf der großen Ebene bleiben die Ansprüche des Naturschutzes mit der Forderung nach einem „sozio-ökologischen“ Gesamtkonzept zum Erhalt der biologischen Grundfunktionen noch weiter vom Bedarf entfernt. Denn diese lassen sich keineswegs auf Artenhilfsprogramme oder auf die Vernetzung kleiner Reservate begrenzen (ELLENBERG jun., 1992).

Statt dessen muß der Naturschutz sein Image als „Lobby von Artenkennern“ auf eine Mitverantwortung für die abiotischen Faktoren Boden, Wasser und Luft ausweiten, die er jahrelang dem technischen Umweltschutz überlassen hat. PLACHTER (1992) geht hierbei so weit, daß er einen interdisziplinären Forschungsansatz for-

dert, der die Verknüpfung zwischen Natur-, Sozial- und Wirtschaftswissenschaften beinhaltet. Indem Eutrophierung, Freizeitnutzung, Bedarf an Wirtschafts- und Siedlungsflächen als „neue“ Probleme des Naturschutzes sehr komplexe Systeme umfassen, erweitern sich die Aufgabenbereiche um komplexe Fragestellungen:

- *Erhalt* biologischer Grundfunktionen; Qualitätskontrolle der abiotischen Grundlagen, Beurteilung der Reproduktionsmöglichkeiten von Arten.
- *Kontrolle* der Nutzflächenexpansion; Überwachung und Mitwirkung bei der Planung der Land- und Gewässernutzung, Prävention gegen Flächenverbrauch und schädliche Einwirkungen auf die Ökosysteme.
- *Analyse und Bewertung* von Naturzuständen; Umsetzung ökologischer Kenntnisse, Entwicklung von Indikationsverfahren und Wirkungskontrollen sowie Konzepte handlungsorientierter Empfehlungen.

8.5.2 Artenschutz und Erhaltung der Phytodiversität

In zentraler Sicht unterscheiden sich die Überlebenschancen von Arten beträchtlich. Hierbei spielt der Anteil an natürlichen bzw. künstlichen Ökosystemen eine entscheidende Rolle. Für den ersten Fall stehen exemplarisch die tropischen Regenwälder, die eine rasante Dezimierung durch die Binnenkolonisation in Entwicklungsländern erfahren. Der zweite Fall betrifft Länder mit intensiver Flächennutzung, hoher Besiedlungsdichte und fortgeschrittener Industrialisierung, wo seit Jahrhunderten eine sich ständig wandelnde Kulturlandschaft vorherrscht. Zwischen diesen beiden Eckpunkten bzw. zwischen natürlichen Wald-Ökosystemen und Stadtsystemen besteht eine weite Spanne von arten- und strukturarmen bis zu entsprechend reichen Kulturlandschaften. Für die Differenzierung der Natürlichkeit lassen sich auf kleinem Maßstab grobe Bewertungen heranziehen, die etwa der vierstufigen Skalierung von DIERSCHKE (1984) entsprechen. Für große Maßstäbe eignet sich die Gliederung nach Hemerobiestufen (7.4.5).

Greift man nun auf die anfängliche Betrachtung der überregionalen Kontraste zurück, so entspringt die Phytodiversität in Mitteleuropa ganz anderen Strukturtypen als jene der Tropen. Denn während sich hier die Vielfalt aus einer breiten Palette verschiedenster Nutzungstypen und -intensitäten ergibt, resultiert sie dort aus dem Artenreichtum der natürlichen Ökosysteme (Teil II, 10). Daraus folgt, daß in Mitteleuropa der Verlust an Phytodiversität einer Angleichung der Nutzsyste-me folgt, die z. B. im großflächigen chemotechnischen Input der Agrar- bzw. Forstwirtschaft und in der Urbanisierung begründet liegt. In den Tropen hingegen geht der Artenverlust mit der Zerstörung der artenreichen Natur einher. Als Konsequenz verfolgt der Naturschutz *verschiedene Konzepte* des Arten- und Biotopschutzes: in Mitteleuropa wird Vielfalt durch eine differenzierte Kulturlandschaft gewährleistet, in den Tropen durch den Erhalt der Naturlandschaft.

Die Polarisierung Mitteleuropas und der Tropen mit verschiedenen Vorgaben in der Arten- und Biotopvielfalt verdeutlicht, daß sich der Begriff *Biodiversität* kaum klar definieren läßt. Dies gibt zur ironischen Feststellung Anlaß, daß „Biodiversität eine Antwort ohne Frage“ ist, zumal mittlerweile die früher gültige Regel relativiert wird, daß sich bei artenreicher Vernetzung der Organismen die Stabilität der Öko-

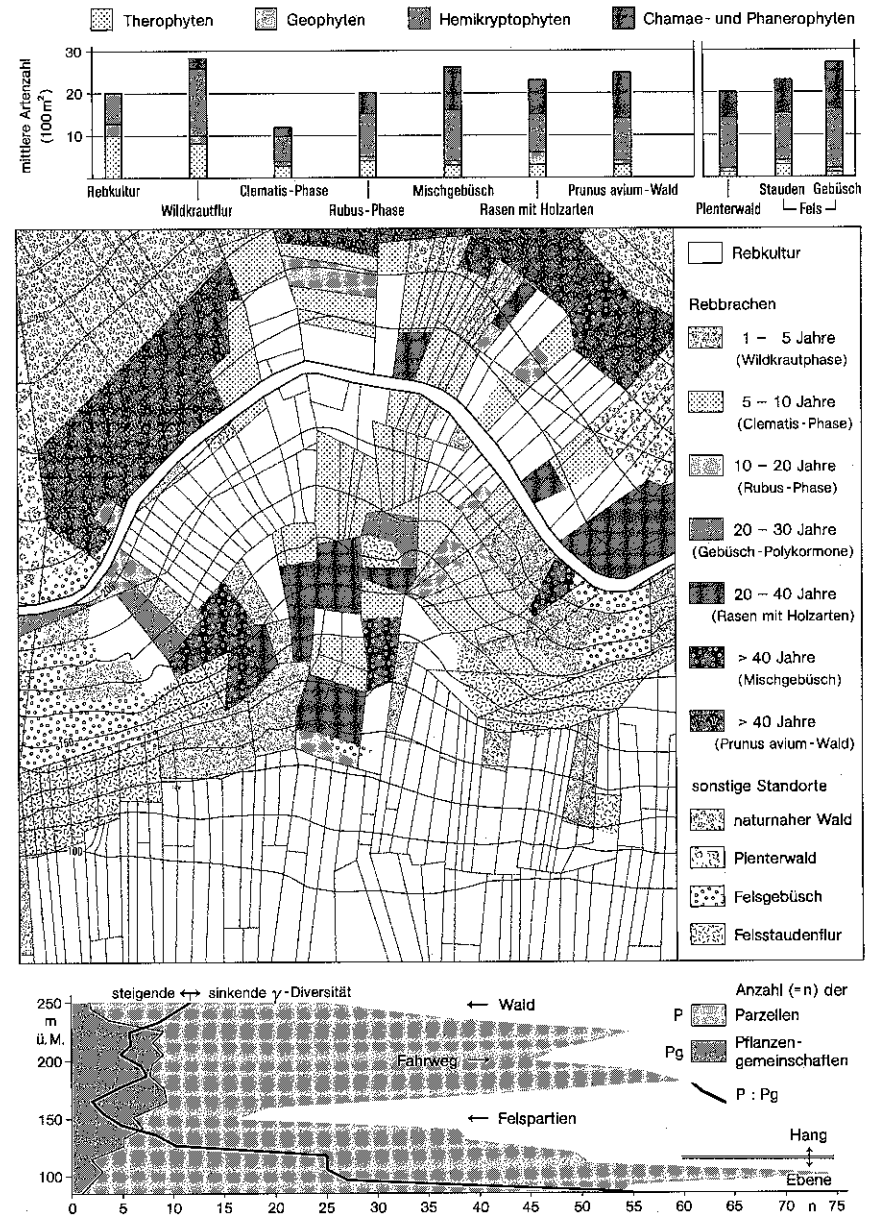


Abb. 81: Rebbrochen an der Mosel mit Angaben zur α- und β-Diversität.

systeme vergrößert (FISCHER, 1982). Nachdem nun auch dieses Argument wegfällt, bleibt vorerst nur jene biozentrische Auffassung, die in Frage stellt, wirtschaftlichen Interessen gegenüber dem Lebensrecht von Organismen einen Vorrang einzuräumen.

In Abb. 81 zeichnen sich deutlich Bereiche verschiedener Vielfalt ab. Legt man die Artenzahl zugrunde, so weist im Falle des Rebhanges die Initialphase der Brachesukzession eine *hohe* α -Diversität auf (5.1), hingegen folgende Polykornmonphasen eine geringe mit nur unbedeutender Veränderung bis zum Terminalstadium. Jedoch steigen bei den Lebensformen die Werte an. Zunächst dominieren Therophyten, die allmählich von Hemikryptophyten und Nano- bzw. Mikrophanerophyten zurückgedrängt werden ohne zu verschwinden. Die sinkenden Artenzahlen werden also im Laufe der Brachezeit von einer zunehmenden Formenvielfalt begleitet. An dem Weinberg weisen somit die beiden Maße Artenzahl und Lebensform keine Parallelen in den Trends auf. Daraus folgt, daß bei der Prüfung der α -Diversität je nach Verfahren und Fragestellung verschiedene Ergebnisse zu erwarten sind.

Die β -Diversität zeigt in diesem Beispiel am Unterhang Höchstwerte. Sie leiten sich dort aus der Anzahl verschiedener Ökotope ab, die sich z. B. auf einer festgelegten Distanz auszählen lassen (hier: Horizontalgradient). Eigentlich handelt es sich dabei schon um die sog. γ -Diversität, d. h. die aus $\alpha + \beta$ resultierende Gesamtvieffalt einer Landschaft oder eines Vegetationskomplexes. In der Umgebung des Fahrweges ist die β - und γ -Diversität niedriger, da hier die Verbrachung noch nicht fortgeschritten ist und Felsstandorte fehlen. Am geringsten ist die Ökotypen-Vieffalt am flachen, gut zugänglichen Hangfuß, wo der Weinbau flächendeckend betrieben wird.

Die Analyse belegt, daß in *Mitteleuropa* nicht nur durch diverse Nutzformen sondern bei einem sozioökonomischen Strukturwandel auch durch unterschiedlich alte Brachestadien hohe Diversitätswerte in den Artenzahlen eines Teilgebiets und in der Ökotopvielfalt zustande kommen. Relativ gering ist dagegen die Phytodiversität bei homogener Kultivierung und in Waldgemeinschaften der Terminal- bzw. Regenerationsphase. Letzteres führt hierzulande im Naturschutz zu zwei konträren Interessen: Bei diversitätsorientierten Gruppen steht der Erhalt verschiedener Sukzessionsphasen im Vordergrund, so daß nach weiterer Definition auch Halbtrockenrasen oder Heiden Eingriffe gegen fortschreitende Verbuschung und Wiederbewaldung erfordern. Bei der naturbezogenen Gruppe rückt das Prinzip nach erhöhter Vielfalt in den Hintergrund; ihr geht es darum, den Anteil an naturnahen Flächen langfristig aufzustocken.

Das Beispiel der differenzierten Kulturlandschaft im Kontrast zur relativ struktur- und artenärmeren Naturlandschaft Mitteleuropas trifft aber keineswegs für alle Ökozonen zu. Selbst in Waldregionen der Mittelbreiten kommen artenreiche Gemeinschaften vor, so z. B. in Koniferenwäldern im pazifischen Nordamerika. Aus globaler Sicht heben sich beim Familien-Reichtum die Brückenräume Zentralamerika und Südostasien als Mannigfaltigkeitszentren ab (Abb. 82). Allein Mexiko, Kolumbien und Indonesien weisen jeweils über 30.000 verschiedene Gefäßpflanzenarten auf.

Ebenso wie in solchen tropischen *hot spots* orientiert sich der maximale Artenreichtum innerhalb Europas an reliefierte Gebiete mit kleinräumigen Humiditätswechseln, wobei GASTON & DAVID (1994) Zentren in der gemäßigt-mediterranen Übergangszone nachweisen. So bilden neben der illyrischen Florenprovinz im Balkan die Alpen mit ihrem südlichen Vorland einen Schwerpunkt. Dies besagt nicht, daß dort gleichfalls die artenreichsten Ökotope bzw. Forma-

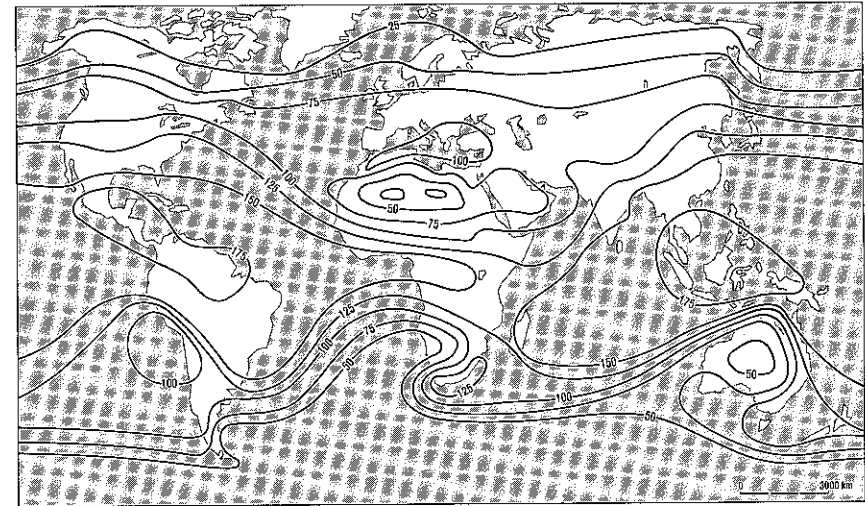


Abb. 82: Weltweite Verteilung der Gefäßpflanzenfamilien (n. WOODWARD & ROCHEFORD, 1991).

tionen auftreten. Diese verknüpfen sich vielmehr mit bestimmten Wirtschaftsformen, wobei in Europa extensiv genutzte Weiden und Mähwiesen als besonders artenreich hervorstechen. Maximalwerte weisen aber therophytenreiche Garrigues der südlichen Mittelmeerräume auf, obwohl sie eher zu Unrecht als Negativbeispiele einer fortgeschrittenen Degradierung aufgeführt werden (Teil II, 5.1). Jedoch zeigt BERGMEIER (1995) für Phryganas im Südwesten Kretas Artendichten mit über 120 Taxa auf 64 m² großen Probeflächen auf.

So gilt wohl erst für die *immerfeuchten Subtropen*, sicher aber für die *feuchten Tropen*, daß sich der Artenschutz und Erhalt der Phytodiversität auf die verbliebenen Natursysteme konzentrieren muß. Wie dramatisch die Situation des Landverbrauchs in den Tropen ist, verdeutlicht das Beispiel aus Westecuador in Abb. 83, wo der Waldverlust innerhalb von 50 Jahren das gleiche Ausmaß zeigt wie in Mitteleuropa innerhalb von 5000 Jahren. Die Dezimierung natürlicher Lebensräume ist in den Tropen um so beunruhigender, als dort im Gegensatz zur hiesigen Florendynamik die Entwaldung zum unwiederbringlichen Artenschwund führt. Dies erklärt sich aus dem Endemitenreichtum sowie auch aus den Strukturverhältnissen, da Bäume und Epiphyten als maßgebliche Leidtragende der Entwaldung den höchsten Anteil im Artenspektrum der natürlichen Systeme einnehmen.

Der Artenschutz hätte in Beispielen wie Westecuador nur dann kleine Chancen, wenn er mit dem bedingungslosen Schutz der verbliebenen Restgebiete einherginge. Dies erscheint insofern wenig schlüssig, als die extreme Fragmentierung der Naturwaldreste aufgrund der *Mindestflächen-Ansprüche* vieler Arten keinen Austausch mehr garantieren. Jedoch verdeutlichen DODSON & GENTRY (1991), daß die „explosive Artenbildung“ in den Nordanden auf die Anpassung an enge ökologische Muster zurückgeht, die kleine Populationen bei zugleich raschen natürlichen

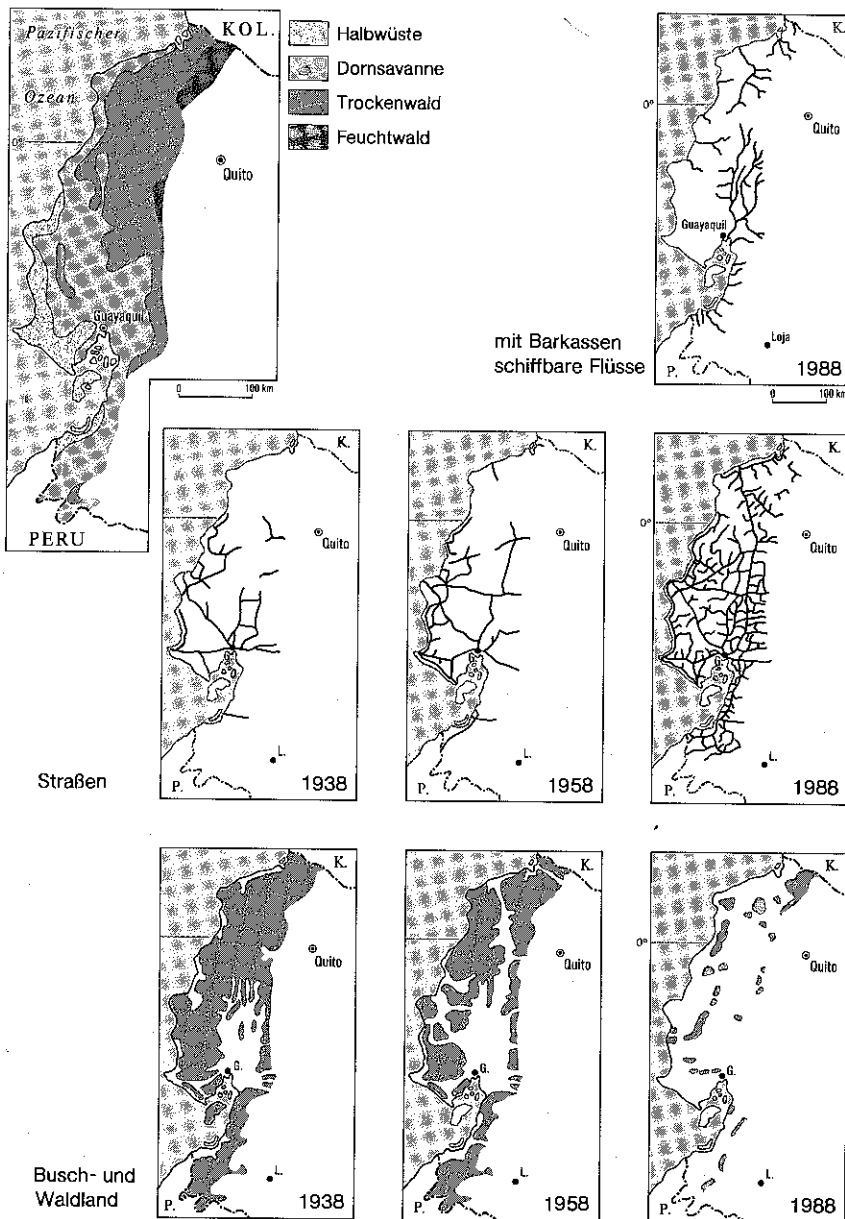


Abb. 83: Waldvernichtung in West-Ecuador (n. DODSON & GENTRY, 1991)

Aussterberaten fördern. Naturschutz macht unter solchen Vorgaben also selbst bei Zerstückelung der Großflächen noch Sinn, da sich in diesen Fällen der Genpool aus der vorhandenen Nischenvielfalt erklärt, die seine Reproduktionskraft gewährleistet.

Es wird aber klar, daß gerade stark strukturierte Bereiche eines besonderen Schutzes bedürfen, zumal es sich ja um jene „hot spots“ handelt, an denen auch das Interesse der Pharmaindustrie und Gentechnik wächst. Der Natur- bzw. Artenschutz in den Tropen muß demnach sein Konzept an die ökologischen Vorgaben der Raummerkmale knüpfen. Denn während es im tropischen Flachland vornehmlich das Artenzahl-Niveau zu erhalten gilt, kommen im Hügel- und Bergland die große β - und γ -Diversität hinzu. Für Westecuador, wo von rund 6300 Arten 20% endemisch sind, lassen sich die verbliebenen 4,4% an Naturbeständen (Abb. 83) nur durch einen Totalschutz der Gebiete retten. Die Akzeptanz der Schutzbedürftigkeit von Regionen steht und fällt aber mit der Qualität des Schutzkonzeptes, das ohne gleichzeitige Entwicklung und Verbreitung von Alternativen agrarökologisch vertretbarer und produktiverer Nutzverfahren weltfremd erscheinen muß (8.5.4). Denn solange der demographische Druck in entsprechenden Regionen bestehen bleibt, läßt sich die Bevölkerung kaum davon überzeugen, daß der Erhalt von Pflanzen- oder Tierarten wichtiger als ihr eigenes Überleben sei ...

8.5.3 Invasionsgefahr, Biotopschutz und Biotopvernetzung

Die Präferenz des Schutzes von Arten und Biotopen führt momentan noch zur Vernachlässigung der Probleme, die sich aus der Einwanderung fremder Arten ergeben. Gefahr kann z.B. durch *aggressive Ausbreitung* von Neophyten ausgehen (KAULE, 1991). Ihre Expansionskraft erfolgt dabei durch große Phytomassenproduktion (*Heracleum mantegazzianum*, *Reynoutria japonica*), starkes Rhizomwachstum (*Oxalis pes-caprae*) oder massenhafte Aussamung (*Senecio inaequidens*). Oft führen Verdrängungen durch Neophyten zur vollständigen Abwandlung ursprünglicher Biozöosen. Dies erfolgt nicht immer kontinuierlich, wie es momentan bei *Senecio inaequidens* den Anschein hat. Eine andere Strategie verfolgt *Heracleum mantegazzianum*, das unter Metternich zur raschen Begrünung eines Teils des Schloßparks in Bad Königswart eingebracht wurde. Aber erst seit wenigen Jahrzehnten entwickelt es sich in Westböhmen zur Plage. Im Volksmund „Bolschewik“ genannt (aggressiv, groß und schmerzhaft), wird die Art gelegentlich im großen Stil von der Armee bekämpft. Wanderern und Sportlern gelten Pressekampagnen, die vor Verätzungsgefahr bei Kontakt mit der Pflanze warnen.

In Übersee machen Verdrängungsprozesse durch Neophyteninvasionen die Bedrohung einheimischer Ökosysteme noch deutlicher als in Mitteleuropa, wobei die betroffenen Nationen ganz unterschiedlich reagieren. So wird in den patagonischen Steppen die Existenz von Fremdpflanzen selbst bei einem Flächenbesatz von über 90% und einem Artenanteil von rund 70% kaum registriert. Dagegen hat in Südafrika seit den 30er Jahren die Invasion durch *Opuntia*-Kakteen in der Karoo beim wissenschaftlich begleiteten Naturschutz eine hohe Sensibilisierung zur Folge. Die Umsetzung von Beobachtungs- und Defensivprogrammen erfolgt hier über breit angelegte Kampagnen zur Bekämpfung von Neophyten. Die Maßnahmen konzentrieren sich auf besonders gefährdete Ökosysteme. Im Vordergrund steht der Schutz des Fynbos mit seinen bedrohten Kap-Endemiten vor mediterranen Adventivpflanzen und der Auenvegetation vor eingeschleppten Gehölzen aus der Neotropis (*Prosopis* spp. und *Nicotiana glauca*).

Als weitere Gefahrenquelle von erheblicher Tragweite erweist sich der *Import von Pflanzenkrankheiten* durch eingeschleppte Exoten. Dramatische Formen nahm um die Jahrhundertwende die Zerstörung der einheimischen Kastanienwälder (*Castanea dentata*) in den östlichen USA an, die durch einen Pilz infiziert wurden. Die Epidemie ging wahrscheinlich auf die Einfuhr von Sämlingen der japanischen Kastanie *Castanea crenata* zurück und veranlaßte den US-Kongress 1912 zur Verabschiedung eines Quarantäne-Gesetzes für Fremdpflanzen.

Aus diesen Problemen den Schluß zu ziehen, die Vegetation in Mitteleuropa wäre gegenüber Neophytenbooms stabiler, trifft aber nicht den Kern. Vielmehr ist zu bedenken, daß vergleichbare Prozesse hierzulande schon seit dem Neolithikum ablaufen und im Rahmen des Verkehrsausbaus zur Jahrhundertwende ihren Höhepunkt finden. So betrifft die rezente Verdrängung von Arten durch Schadstoffe oder Herbizide zum größeren Teil eingebürgerte Fremdarten. Dies führt zu dem Kuriosum, daß Artenschutzprogramme des Naturschutzes vor allem ehemalige Neophyten bzw. heutige Archaeophyten berühren. Und da sich der Artenschutz eng an den Biotopschutz knüpft, zielt letzterer meist auf die mehr oder weniger kulturnahen Ökosysteme ab.

Grundsätzlich ist unter *Biotop* die Summe der auf eine Biozönose einwirkenden Umweltbedingungen eines Standorts zu verstehen; der Begriff entspricht dem der „Lebensstätte“ oder des „Habitat“ und weitgehend auch dem des „Ökotoptop“ der geoökologischen Nomenklatur (KLINK, 1996). Wenn hierzulande Biotope trotz ihrer starken anthropogenen Prägung so viel Beachtung beim Naturschutz finden, so geht dies auf den Mangel kulturferner Standorte zurück. Denn im dicht besiedelten, agrarisch intensiv genutzten Mitteleuropa bietet ein Drittel der Fläche nur noch wenigen Tier- und Pflanzenarten Lebensraum. In den alten Bundesländern schlüsseln sich nach KAULE (1991) diese Verdrängungsbereiche zu 11% in Verdichtungs- und zu 20% in agrarische Intensivgebiete auf. Nur knapp die Hälfte der Landesfläche bietet naturnahen Ökosystemen überhaupt noch eine Überlebenschance, wovon kaum 5% dieser Gebiete für artenreiche Biozönosen wie Feuchtwiesen oder Trockenrasen verfügbar sind.

Die Flächendezimierung und Verdrängung der naturnahen Standorte schränkt auch den Austausch zwischen den Restflächen ein. Beides bedingt, daß zahlreiche vor wenigen Jahrzehnten noch zum gewohnten Landschaftsbild zählende Mitglieder vielfältiger Gemeinschaften mittlerweile auf der *Roten Liste* stehen. So beruht die Strategie des Naturschutzes gegen diesen Artenschwund auf dem Erhalt extensiv genutzter und natürlicher Lebensräume. Neben diesen Vorrangflächen setzt er sich für die Schaffung von Ausgleichsflächen ein. Der erste Aspekt verfolgt vorrangig die Ziele des Biotopschutzes, im zweiten rücken jene der Biotopvernetzung in den Vordergrund. Hieran lassen sich Integrationskonzepte einer erhöhten Nutzungsdiversität und gezielter Flächenstilllegungen knüpfen.

Für den Biotopschutz stellt sich zunächst die Aufgabe der Analyse und Bewertung der *Schutzbedürftigkeit* eines Standortes. Wichtige Entscheidungskriterien bilden dabei die Seltenheit, Repräsentanz und Regenerationsfähigkeit des Ökosystemtyps im Bezugsgebiet. HEYDEMANN & NOWAK (1980) stellen für Mitteleuropa etwa 80 terrestrische und 50 aquatische Ökosystemtypen heraus. Hierunter nehmen nur 6–8

des Agrar- und Gartenbereiches alleine 55% an Fläche ein; weitere 12–14 Forstökosysteme beanspruchen nochmals 30%. Zählt man die versiegelten Flächen hinzu, so bleiben für die restlichen ca. 110 Ökosystemtypen nur 3–4% der Gesamtfläche. Dabei besteht nach KAULE (1991) erhöhter Schutzbedarf für extra- und azonale Lebensräume, die nicht zu den Wäldern als eigentliche Hauptrepräsentanten der gemäßigten Klimazone gehören: Moore, waldfreie Trockenstandorte, Still- und Fließgewässer mit Brüchen und Auen, Binnendünen, Küsten und Hochgebirgsökosysteme.

Extensiv genutzte *Vorrangflächen* schließen Zwergstrauchheiden, Moor-, Feucht- und trockene Magerwiesen, Obststreuwiesen, Grünland und Äcker mit begrenzter Düngung und ohne Pestizideinsatz sowie Nieder- und Mittelwälder ein. In diesen Fällen verknüpft sich die Biotoppflege mit Formen der Bewirtschaftung. Hierzu zählen Vorgänge wie Mahen mit Entfernung des Mahguts oder Mulchen bei Wiesen, kontrollierte Schafbeweidung auf Halbtrockenrasen bzw. Umtriebsverfahren bei der Nieder- und Mittelwaldnutzung. Im Gegensatz zu diesen traditionellen Pflegemaßnahmen bleiben Schutzpraktiken zur *Bracheerhaltung* strittig.

Vielmehr laufen die wechselnden Sukzessionsphasen auf Brachen der längerfristigen Sicherung attraktiver Stadien zuwider. Für ihren Erhalt wären stets zusätzliche Arbeitsschritte erforderlich. Nicht nur der Kostenaufwand spricht gegen Umbrüche zur Vermeidung des Gehölzaufwuchses. Umstritten ist auch der Einschlag von Gehölzen, da er raschwüchsige Polykormone fördert, die bald den vorangehenden Aspekt zurückbringen. Regelmäßiges Abflämmen würde schließlich die Entwicklung in eine andere, d. h. ungewünschte Richtung lenken. So ist bei der Brachlandentwicklung der Übergang in Sekundärwälder in Kauf zu nehmen, was aber bei Sukzessionsstadien verschiedenen Alters der Förderung eines vielfältigen Landschaftsbildes und damit auch einem sinnvollen Biotopverbund dienlich sein kann. Denn in solchen Ökotoptopgefügen ist ein wesentliches Prinzip des Austauschs der Flora und Fauna erreicht, indem die Nachbarschaft verschiedener Formationen eine hohe Biotopdichte gewährleisten (Abb. 60).

Von *Vernetzung* spricht man, wenn eine Verbindung zwischen naturnahen Ökosystemen den Austausch von Pflanzen- und Tierpopulationen gewährleistet. Im Naturschutz laufen also die Bemühungen der Biotopvernetzung darauf hinaus, Barrieren zwischen den Ausbreitungs- und Rückzugsgebieten zu überbrücken. Dabei kann es sich gleichermaßen um *Ausgleichsflächen* zwischen reinen Nutzökosystemen handeln. Hierzu zählen Böschungen, Hecken, Feldraine, Trockenmauern oder Gräben im Agrarraum und Parks, Friedhöfe, manchmal auch Trümmergrundstücke oder Industriebrachen als Stadtbiotope im Siedlungsraum (JEDICKE, 1990). Form, Ausmaß und Typus dieser Strukturen entscheiden über die Artenausstattung und -vielfalt, wobei der Fortbestand einander ähnelnder Biotope von den Zwischendistanzen und artspezifischen Mindestarealanforderungen abhängen. Indem die oben genannten Beispiele durchweg isoliert auftreten, spricht man von *Inselbiotopen*, die wiederum dem Artenaustausch als „Trittsteine“ dienen können. Bei Hecken, Gräben oder Straßen- und Bahntrassen kann es sich aber auch um *Linienbiotope* handeln (RICHTER, 1989b), deren Vorteile für die Artenausbreitung in der Längserstreckung dieser Ökotoptop liegen.

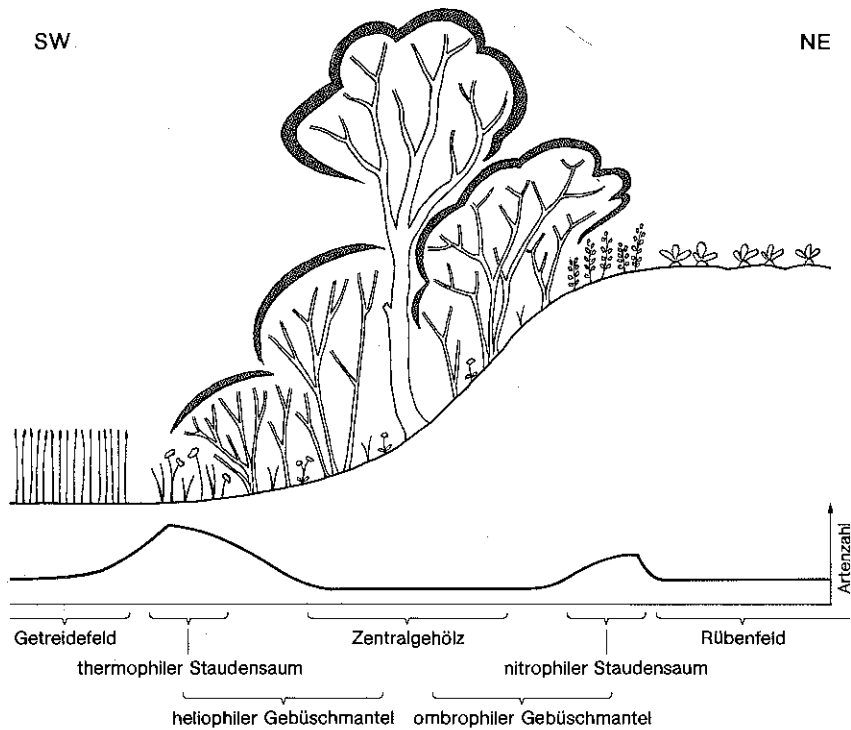


Abb. 84: Idealschnitt durch eine Böschunghecke mit sonnen- und schattseitigen Mantelgebüschern und Säumen.

Hier gelten *Hecken* seit langem als Musterbeispiel wertvoller Ausgleichsflächen in Agrarlandschaften (BORCHERT, 1988). Neben ihrer in Kap. 8.3.2 aufgeführten erosionshemmenden Funktion werden sie als Wohn- und Nahrungshabitat zahlreicher Nützlinge im Agrarraum und als ideales Bindeglied im Biotopnetz geschätzt. Dies rührt von der internen Differenzierung in Hecken her (Abb. 84), die im Profil je zwei Staudenrasensäume und Gebüschmäntel sowie einen zentralen Gehölzstreifen aufweisen können. Bei W-E-Verlauf unterscheiden sich die fünf Habitate wegen der Expositionsmerkmale erheblich. Selbst bei N-S-Verlauf führen Luv-Lee-Differenzen im Klimaregime der Westwinde zu Abweichungen zwischen den Säumen bzw. Mänteln. So gliedert sich die Ahfolge im Idealfall in artenreiche, xerophile Gemeinschaften auf der Sonnenseite, einen zentralen Baumstreifen sowie in artenarme, nitrophilere Schattenseiten. Das enge Nebeneinander deutlich abweichender Pflanzengemeinschaften mit vielfältigem Futterangebot ist über die Nahrungskette für eine gleichermaßen artenreiche Fauna verantwortlich.

Nur zögernd finden *Straßen- und Wegränder* als modernere Variante von Leitlinien für den Austausch beim Naturschutz Resonanz. Immerhin stellt PLACHTER (1991) ihre positive Funktion indirekt heraus, wenn er nachteilige Wirkungen auf die Bestandssicherung durch technische und gartenästhetische Gestaltungsprinzipien kritisiert. Übermäßiger Herbizideinsatz und zu häufiger Schnitt führen zur Angleichung der Straßenrandbiotope, die als Bankette, Gräben

und Böschungen ebenfalls mehrere Linienhabitats umfassen. Nicht selten regeln Wegränder den Austausch zwischen Feldrainen und Waldsäumen bzw. Gebüschmänteln. Zwar führen inselartige Fragmente solcher Gemeinschaften entlang von Straßen nicht zur lückenlosen Vernetzung, Abb. 64 belegt aber eindrucksvoll, daß schon kurze Wegabschnitte eine hohe β -Diversität beinhalten können (7.3.2). Denn im Gegensatz zum Faunenaustausch stellen Straßen für die Flora kaum Barrieren dar.

Die Bewertungsebene zur Schutzwürdigkeit von Biotopen beruht für Teile Mitteleuropas auf umfassenden Kartierungsarbeiten. Als übergeordnetes Auswahlkriterium der selektiven Aufnahme, die sich auf großmaßstäbige topographische Karten stützen, gilt im ländlichen Raum die Naturnähe des Habitats. Auftragsarbeiten zur Kartierung von Stadtbiotopen berücksichtigen zudem Parkanlagen oder Ruderalflächen. Zur Inventarisierung der Biotope gehören neben Artenlisten Vermerke über Strukturmerkmale und vereinzelt über räumliche Bezüge. Hieraus erschließen sich neben Entscheidungen zur Schutzpräferenz auch Planungshinweise für Maßnahmen des Ersatzes bzw. der Neuentwicklung von Biotopen. Weiterhin können sorgfältige *Biotopkartierungen* in Zukunft als wirksames Instrument des Biomonitoring dienen (8.5.4).

8.5.4 Argumente zur Neukonzeption des Naturschutzes

Naturschutz nur am Arten- und Biotopschutz festzumachen führt zum Paradoxon, in einer umgewandelten, verbrauchten und ausgebeuteten Landschaft ein romantisierendes Naturbild nach menschlichem Gusto zu kreieren. Es grenzt an Ironie, daß zumeist Extremstandorte als schützenswert gelten, die durch naturzerstörerische Eingriffe zur Schaffung von Agrar-, Siedlungs- und Industrieflächen erzeugt worden sind. Die jetzige Extensivierung solcher Standorte durch Brachfallen wird für den Naturschutz aber uninteressant, sobald die relativ langen Vor- und Schlußstadien der Sukzessionen zur natürlichen Verarmung der Arten führt. Ausgeklügelte „Pflegemaßnahmen“ mit ständigen Unterbrechungen zur Fixierung von Brachestadien haben aber weniger mit „Natur“ als vielmehr mit „Kultur“ zu tun: Es wird nicht geschützt, sondern fortwährend geändert (HARD, 1992).

Anders als in den Tropen bleibt in Mitteleuropa „die Erhaltung der Phytodiversität“ eher ein fragwürdiges Leitziel des Naturschutzes. Denn indem hierzulande kaum „echte Natur“ überlebt hat, die es zu schützen gälte, besteht eher ein Mangel an „Naturförderung“ als an Naturschutz. So müßten sich Maßnahmen zu Entwicklungsabläufen eigentlich auf simples Nichteingreifen beschränken. Ein solcherart *naturgerechter Schutz* ließe sich problemlos in das jüngere Themenfeld der „ökonomischen Ökologie“ eingereiht. Dabei steht die Frage im Vordergrund, mit Hilfe welcher ökonomischer Regulatoren zur Einflußnahme auf Wirtschaftler der Schutz der Natur erreicht werden sollte. Annäherung zwischen ökonomischen und ökologischen Ansätzen entsteht vor allem bei Anerkennung der Natur als „wertvolles Gut“ (Erholungsfunktion, Nutzpflanzenpotential) in Zeiten sinkender Profite (verändertes Konsumverhalten, Überproduktion). Da sich in Mitteleuropa seit den 80er Jahren derartige Trends abzeichnen, formiert sich allmählich eine Allianz aus Naturschützern und Wirtschaftswissenschaftlern. So belegt HAMPICKE (1992) die Finanzdefizite der Forstwirtschaft bzw. Ineffizienz agrarischer Überproduktion und folgert daraus drei kostensparende, naturfördernde Wege der Extensivierung:

- *Extensivierung* land- und forstwirtschaftlicher Nutzflächen unter Gewährleistung erster Sukzessionsschritte (Güllereduktion auf Weiden, Fruchtwechsel mit Schwarzbrache, standortgemäße Nieder- und Mittelwaldwirtschaft). Diese Maßnahmen fördern vornehmlich seltenere Wild- bzw. Waldkräuter.
- Kleinräumig und gleichmäßig verteilte, *vernetzende Strukturelemente* (Ackerlandstreifen, Hecken, Gräben, Saum- und Mantelgemeinschaften an Waldrändern). Entsprechende Förderungen dienen vor allem dem Biotopschutz.
- Großflächige, zusammenhängende *Nutzungsaufgabe* zur Rückführung naturnaher Landschaftsteile, auch in Regionen intensiver Nutzung unter Einbeziehung von Böden hoher Güteklasse.

Während die ersten beiden Punkte schon politische Akzeptanz finden, besteht im letzten in Mitteleuropa noch erheblicher Bedarf. Er zielt darauf ab, einem Großraum langfristig Ökosysteme zurückzugeben, die er bereits vor Jahrhunderten verlor, nach denen Nachfrage besteht, und deren Einrichtung nun infolge kleinflächiger Intensivproduktion wieder möglich wird. Für dieses Ziel sind selbst auf Qualitätsböden Flächenstilllegungen in Betracht zu ziehen, da unbewirtschaftete Bannwälder gerade aus Hochertragsregionen längst verschwunden sind.

Bei der zunehmenden Wirtschaftsverflechtung führt Waldextensivierung in Mitteleuropa ohnehin weniger zur Verringerung der Gewinne als der Verluste. Unter diesem Aspekt bietet sich gerade in Staatswäldern die Ausweisung großer Bereiche ohne Wirtschaftseingriffe an. Neue Konzepte des Naturschutzes sollten sich vornehmlich an diesem gravierenden Mangel hiesiger Landschaften orientieren – dem Fehlen urwaldartiger Ökosysteme in „Normalregionen“. Aufgegebene Truppenübungsplätze böten hierfür ideale Gebiete, werden jedoch eher dem Freizeitbedarf des Menschen zugeführt. Angesichts dieser Überlegungen mutet die übliche Renaturierungs-Praxis wie Naturkosmetik an.

In Anbetracht der Ansprüche an Bauland und der Eutrophierungs- und Emissionsprozesse erscheinen Forderungen nach einer sinnvollen Einbindung weitflächiger Naturlandschaften zunächst utopisch. Jedoch müssen die Wirkungsfelder des Naturschutzes ökonomische Entwicklungstrends und soziale Bedürfnisse in ein langzeitiges Management überregionaler ökologischer Verbundsysteme einbeziehen. Erste Ansätze zu übergreifenden Maßnahmenprogrammen liefert der holländische „Natuurbeleidsplan“ (NATUURBESCHERMINGSRAAD, 1989). Neben der Festlegung und Erhaltung des nationalen Verbundsystems mit Kern- und Verbundzonen liegt dem Plan die Entwicklung „neuer“ Naturgebiete zugrunde. Begleitet wird das Vorhaben vom Ansinnen, die gesellschaftliche Akzeptanz der holländischen Naturpolitik zu vergrößern. Der amtlichen Informationspolitik kommt dabei eine lange Tradition in der Raumplanung zugute, die auf eine effiziente Öffentlichkeitsarbeit zurückzugreifen weiß (Ausstellungen mit erläuterten Fotosequenzen, Detailplänen und Übersichtskarten).

In Deutschland erschließen sich neue Rahmenbedingungen für den Naturschutz aus der Wiedervereinigung. Die Möglichkeit, den ehemaligen „Todesstreifen“ als Verbundsystem bundesweiten Ausmaßes für die Natur wahrzunehmen, läßt sich dabei als Beispiel rascher Reaktion anführen. Schwieriger wird es bei der Vermittlung von Auswirkungen üblicher Pflegemaßnahmen im kommunalen bis privaten Bereich. Als Kennzeichen im Siedlungsbild des Westens darf die unnatürliche Behandlung von Nutzflächen mit Herbiziden, Einsaaten wurzelstarker

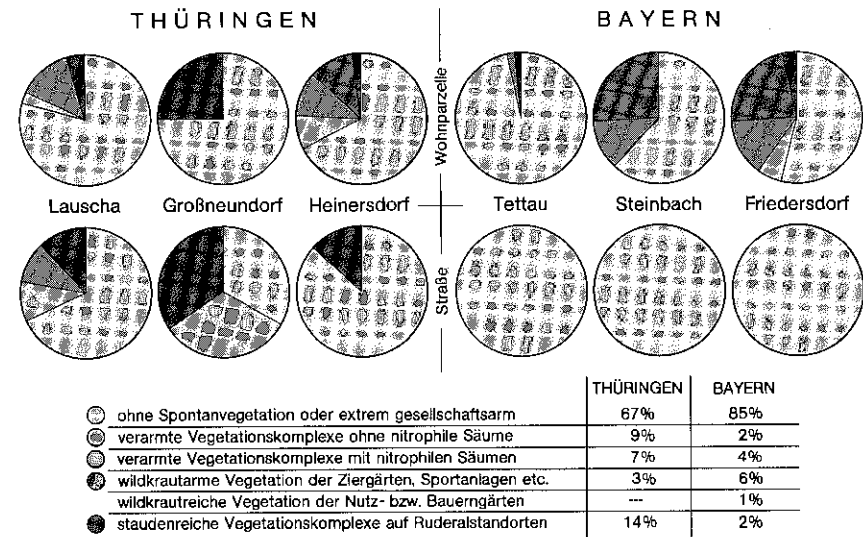


Abb. 85: Vegetationskomplexe auf Wohnparzellen und an Straßen in jeweils drei Dörfern Thüringens und Bayerns (n. WITTKAMP et al., 1995).

Sport- und Zierrasen oder die Teilversiegelung durch Kunststeine gelten. Die resultierende Verdrängung reicher Komplexe an Spontanvegetation infolge einer fragwürdigen Regulierungs- und Ordnungswut einer prosperierenden Gesellschaft kommt klar durch Vergleiche der Dorfvegetation beidseits der ehemaligen Zonengrenze zum Ausdruck. Abb. 85 belegt für Straßenränder und Privatgrundstücke eine nutzungsbedingte Differenzierung der Spontanvegetation zwischen „Ost-“ und „West“-Dörfern. Indem WITTKAMP et al. (1995) belegen, daß die Flora bayerischer Dörfer gegenüber thüringischen verarmt, bietet sich der Naturschutz zur Aufklärung über die Folgen an. Tatsächlich führt aber die Übernahme der „Sterilisierungspraxis“ im Stadt- und Dorfgrün in den neuen Bundesländern schon jetzt zum Verlust der Phyto-diversität.

Bei den Erfordernissen, unkonventionelle bis unpopuläre Maßnahmen in den hollistischen Ansatz zur nachhaltigen Raum- und Bodennutzung zu integrieren, kann der Naturschutz nur allmählich Erfolge verbuchen. Gerade die fortwährenden Veränderungen in den sozioökonomischen und umweltbelastenden Rahmenbedingungen rufen aber nach neuen Konzepten. Für rechtzeitige Reaktionen kommt dem Biomonitoring wachsende Bedeutung zu und läßt sich als Informationsträger an den wissenschaftlichen Naturschutz binden. Den Anfang dieser jüngeren Problemorientierung bilden die Einrichtung und regelmäßige Überwachung von *Indikatormessnetzen* und *Dauerflächen* mit Blick auf den Einfluß von Umweltchemikalien (PLACHTER, 1991). Denn indem Verschiebungen in der Artenkombination Aussagen über dynamische Zustandsänderungen zulassen, bietet sich dem Naturschutz die Möglichkeit, seine Ziele integrativ zu verfolgen. Auch hier müssen sich die Stoßrichtungen auf umfassendere Maßstabebenen und Fragestellungen ausdehnen (Eutrophierungsprobleme, Immissionen), müssen also den nationalen bis internationalen Rahmen einbeziehen.

8.6 Aufgaben und Betätigungsfelder der Pflanzengeographie bei umweltbewertenden Auftragsarbeiten

Die Aufgaben und Betätigungsfelder der Pflanzengeographie bei umweltbewertenden Aufträgen ergeben sich letztlich aus den vorangehenden Kapiteln. Unter den Auftraggebern sind öffentliche Träger aufgrund der rechtlichen Vorgaben stärker vertreten als private Nutzer. Unter den Auftragnehmern zur Erstellung umweltbewertender Arbeiten gewinnen seit den 80er Jahren private „consultings“ an Auftragsvolumen, das von den öffentlichen Trägern schon längst nicht mehr allein erfüllt werden kann.

Indem ökologische Bewertungen im Rahmen der *UVP-Gesetzgebung* einen starken Bedeutungsschub erlangen, betrifft dies bei Fragen zur Landschaftspflege und des Naturschutzes auch pflanzengeographische Techniken. Zusammen mit geologisch-bodenkundlichen, hydrologischen und klimatologischen Fragestellungen steht die Bewertung der Fauna und Flora, des Landschafts- und Erholungswertes im Vordergrund jeder Bauleit- und der Landschaftsplanung. Die Bauleitplanung beinhaltet den verbindlichen Entwurf eines Bebauungsplans und den unverbindlichen eines Flächennutzungsplans. Im ersten Fall sind die Gemeinden in den deutschen Bundesländern zur Erstellung einer Plan-UVP verpflichtet, wobei in Prüfverfahren zur Ausweitung von Baugebieten Untersuchungen zur Schutzwürdigkeit von Arten und Biotopen zwingend erforderlich sind. Dies betrifft auch die bei Großanlagen wie Gewerbekomplexen, Deponien oder Fernverkehrslinien erforderliche Projekt-UVP. Zu den öffentlichen Trägern zählen Umweltämter auf verschiedenen Ebenen bis hin zum Umweltministerium oder zum Bundesamt für Naturschutz. Bei Umweltbehörden sind die Betätigungsfelder für Pflanzengeographen aber insofern begrenzter als in privaten „consultings“, da sie als organisatorische Schaltstellen eher Auftragsarbeiten vergeben und konkrete Feldarbeiten mit unmittelbaren Auswertungen kaum noch selbst durchführen. So obliegt es weitgehend selbständigen Instituten, Beurteilungen zur Landschaftsplanung und für den Naturschutz zu liefern; dabei kommen Verfahren der angewandten Pflanzengeographie wie folgt zum Zuge:

Landschaftsplanung:

- Umweltverträglichkeitsstudien,
- landschaftspflegerische Begleitplanung,
- Landschaftsrahmenpläne und Grünordnungspläne,
- Dorferneuerung,
- Konzepte zu Ausgleichsmaßnahmen.

Naturschutz:

- Datenerhebung und Kartierung zur Flora, zu Pflanzenformationen und -gesellschaften (z.B. von Biotopen und Kleinstrukturen),
- Entwicklung von Biotopverbundkonzepten,
- Entwicklung von Renaturierungskonzepten,
- Beweissicherungsverfahren durch Phytoindikation,
- Effizienzkontrollen und Dauerbeobachtungen,
- Gutachten zur Schutzwürdigkeit eines Geländeteils.

In beiden Fällen gewinnt die Nachfrage nach modernen Verfahren der Datenverarbeitung in bezug auf Auswertung, Darstellung in Karten und Diagrammen sowie auf Einrichtung von Datenbanken an Bedeutung (GIS). Angesichts des fortgeschrittenen konzeptionellen und legislativen Stands in der ökologischen Umweltpolitik in Mitteleuropa streben mittlerweile auch Schwellenländer entsprechende Zielsetzungen an. Dies erscheint um so angebrachter, als Raumplanungskonzepte in den meisten Ländern unbekannt sind, und statt dessen eine sektorielle Planung durch Interessenverbände erfolgt. In diesen Fällen werden Belange des Naturschutzes ebenso wenig wie die Einschätzung des Landschafts- und Erholungswertes ernsthaft berücksichtigt, da bei der territorialen Erschließung die Inwertsetzung durchweg ohne Bewertung der natürlichen Rahmenbedingungen erfolgt. Alarmierende Botschaften über Umweltkatastrophen in Osteuropa machen die negativen Auswirkungen der ökonomischen Spekulation bei der sektoriellen Planung ganz deutlich. In diesem Sektor gewinnen Schulungsprogramme durch private Institute unter Vermittlung staatlicher und halbstaatlicher Träger (z. B. GTZ) ebenfalls an Bedeutung.

Auch in Mitteleuropa selbst wächst auf lokaler bis nationaler Ebene das Interesse an Schulungs- und Bildungsprogrammen im Umweltbereich. Die Angebote reichen von der Methoden- und Konzeptvermittlung weiterhin zur Datenerhebung und -analyse über Öffentlichkeitsarbeit auf Grundlage von Kursen und Exkursionen bis hin zur Einrichtung von ökologischen Lehrpfaden. Für Deutschland sind hierbei staatlich getragene Bildungsstätten im Natur- und Umweltschutz (BANU) mit Akademien in jedem Bundesland ebenso zu erwähnen wie gemeinnützige Vereine (z. B. BUND) und wiederum private Gutachterinstitute. Gleichermaßen auf Verfahren der angewandten Pflanzengeographie greifen weltweit agierende ökologische Interessenverbände wie der WWF zurück. Dies betrifft auch UN-Gremien (FAO, UNESCO), die auf globaler Ebene einheitliche Nomenklaturen und Kartierungen entwickeln (u. a. Vegetationskarten) sowie im nationalen bis regionalen Bereich Konzepte zur Landschaftspflege und nachhaltigen Nutzung erarbeiten.

Ebenfalls im weltweiten Interesse liegt die Vervollständigung der Erfassung und Beschreibung von Pflanzenarten in Peripherräumen mit steigender Bevölkerungsdichte und Nutzungsdynamik. Sinnvollerweise läßt sich dieser Aufgabenbereich der Taxonomen von Pflanzengeographen durch Studien zu den ökologischen Ansprüchen der Arten ergänzen. Demnach steigt die Nachfrage nach Zeigerwertkatalogen, wobei die auf Erfahrungsgrundlagen beruhende Methode von ELLENBERG et al. (1991) weniger praktikabel und statt dessen durch gezielte Analysen in bezug auf repräsentative Arten zu ersetzen ist. Die Indikation muß sich in diesem Falle an den Bedarf richten, insbesondere an die Beurteilung der Fruchtbarkeit und Erosionsanfälligkeit von Böden und der hygrothermischen Differenzierung des Klimas (8.2.2).

9 Appendix (Klassifikationssysteme)

9.1 Pflanzensystematische Gliederung

Ordnungen (nur Spermatophyta; solche mit weniger als 10 Arten bleiben unberücksichtigt), Klassen und Abteilungen des Pflanzenreichs (nach WEBERLING & SCHWANTES, 1992, TAKHTAJAN, 1986, und BRESINSKY in STRASBURGER, 1991):

	ungefähre Artenzahl
Prokaryonta (ohne echten Zellkern):	
1. Abteilung: Schizophyta (Bakterien)	[1.600]
2. Abteilung: Cyanophyta (Blaualgae)	[2.000]
Eukaryonta (mit Zellkern):	
3. Abteilung: Myxomycophyta (Schleimpilze)	[600]
4. Abteilung: Eumycophyta	
1. Klasse: Phycomycetes (Algenpilze)	[1.500]
2. Klasse: Ascomycetes (Schlauchpilze)	[20.000]
3. Klasse: Basidiomycetes (Ständerpilze)	[15.000]
Anhang: Lichenes (Flechten)	[20.000]
5. Abteilung: Chlorophyta	
1. Klasse: Chlorophyceae (Grünalgen)	[10.000]
2. Klasse: Conjugatophyceae (Jochalgen)	[4.500]
3. Klasse: Charophyceae (Armlauchalgen)	[300]
4. Klasse: Euglenophyceae (Flagellaten)	[800]
6. Abteilung: Chromophyta	
1. Klasse: Chrysophyceae (Goldalgen)	[10.000]
2. Klasse: Xanthophyceae (Gelbgrünalgen)	[500]
3. Klasse: Bacillariophyceae (Diatomeen)	[10.000]
4. Klasse: Phaeophyceae (Braunalgen)	[1.500]
5. Klasse: Pyrrophyceae (Feueralgen)	[1.000]
7. Abteilung: Rhodophyta (Rotalgen)	[4.000]
8. Abteilung: Bryophyta	
1. Klasse: Hepaticae (Lebermoose)	[10.000]
2. Klasse: Musci (Laubmoose)	[15.000]
9. Abteilung: Pteridophyta	
1. Klasse: Psilophytatae (Nacktfarne)	(ausgestorben)
2. Klasse: Lycopodiatae (Bärlappgewächse)	[1.000]
3. Klasse: Equisetatae (Schachtelhalmgewächse)	[30]
4. Klasse: Filicatae (Farne)	[10.000]
10. Abteilung: Spermatophyta	
1. Unterabt.: Gymnospermae (Nacktsamer)	
1. Klasse: Pteridospermae (Samenfarn)	(ausgestorben)
2. Klasse: Cycadatae (Palmafarn)	[100]
3. Klasse: Bennettitatae	(ausgestorben)
4. Klasse: Ginkgoatae (Ginkgogewächse)	[1]
5. Klasse: Cordaitatae	(ausgestorben)

6. Klasse: Coniferae (Nadelhölzer)	[700]
Voltziales	(ausgestorben)
Podocarpales	[140]
Araucariales	[33]
Cupressales (Zypressenartige)	[150]
Pinales (Kiefernartige)	[250]
Taxales (Eibenartige)	[20]
7. Klasse: Gnetatae	
Gnetales	[30]
Ephedrales	[40]
2. Unterabt.: Angiospermae (Bedecktsamer)	
1. Klasse: Monocotyledoneae (Einkeimblättrige)	(ca. 65.000)
Alismatidae	
Alismatales (Froschlöffelartige)	[100]
Najadales (Nixenkrautartige)	[50]
Triuridales	[80]
Potamogetonales (Laichkrautartige)	[100]
Zosteriales (Seegrasartige)	[20]
Liliidae	
Dioscoreales	[800]
Asparagales (Spargelartige)	[850]
Liliales (Lilien)	[2.900]
Orchidales (Orchideen)	[25.000]
Amaryllidales (Narzissenartige)	[2.900]
Asphodelales (Affodillartige)	[1.650]
Alstromeriales	[200]
Smilacales	[400]
Haemodorales (Stechwindenartige)	[240]
Commelinidae	
Commelinales	[2.300]
Restionales	[400]
Typhales (Rohrkolbenartige)	[30]
Bromeliales (Bromelien)	[2.400]
Velloziales	[260]
Pontederiales	[40]
Poales (Süßgräser, Gramineen)	[10.000]
Cyperales (Riedgräser)	[5.600]
Juncals (Binsenartige)	[400]
Zingiberidae	
Zingiberales (Ingwerartige)	[2.150]
Aridae	
Arales (Aronstabartige)	[2.500]
Spadiciflorae	
Palmales (Palmen)	[3.200]
Cyclanthales	[180]
Pandanales (Schraubenbaumartige)	[800]
2. Klasse: Dicotyledoneae (Zweikeimblättrige)	(ca. 200.000)
Magnoliidae	
Nymphaeales (Teichrosenartige)	[15]

Piperales (Pfefferartige)	[3.100]	Apiales (Umbelliferae, Doldenblütler)	[3.900]
Magnoliales (Magnolienartige)	[230]	Dipsacales	[1.250]
Annonales (Annonenartige)	[2.300]	Caryophyllidae	
Lurales (Lorbeerartige)	[3.500]	Caryophyllales (Nelkenartige)	[5.500]
Paeoniales (Pfingstrosenartige)	[35]	Cactales (Kakteen)	[2.200]
Rafflesiales	[65]	Plumbaginales (Strandnelkenartige)	[775]
Aristolochiales (Osterluzeiartige)	[625]	Polygonales (Knöterichartige)	[1.100]
Nepenthales (Kannenpflanzenartige)	[75]	Dilleniidae	
Ranunculidae		Dilleniales	[350]
Papaverales (Mohnartige)	[750]	Actinidiales	[300]
Ranunculales (Hahnenfußartige)	[3.100]	Malvales (Malvenartige)	[4.500]
Hamamelididae		Bixales	[250]
Illiciales	[40]	Theales	[1.900]
Hamamelidales	[110]	Capparales (Kapernartige)	[3.900]
Buxales (Buchsbäumartige)	[100]	Violales (Veilchenartige)	[2.500]
Fagales (Buchenartige)	[1.150]	Batales	[20]
Myricales (Gagelartige)	[50]	Ochnales	[500]
Casuarinales (Kasuarinenartige)	[65]	Sarraceniales	[15]
Juglandales (Walnußartige)	[60]	Caricales	[50]
Rosidae		Cucurbitales (Kürbisartige)	[700]
Cunoniales	[400]	Begoniales (Begonienartige)	[1.000]
Bruniales	[75]	Salicales (Weidenartige)	[400]
Saxifragales (Steinbrechartige)	[2.300]	Tamaricales (Tamariskenartige)	[180]
Droserales (Sonnentauartige)	[85]	Ericales (Heideartige)	[4.000]
Rosales (Rosenartige)	[3.850]	Thymelaeales (Spatzenzungenartige)	[500]
Trapales (Wassernußartige)	[30]	Diapensiales	[20]
Haloragales	[100]	Ebenales	[650]
Podostemales	[200]	Primulales (Primelartige)	[1.900]
Rhizophorales	[170]	Sapotales	[800]
Myrtales (Myrtenartige)	[4.800]	Urticales (Nesselartige)	[2.500]
Proteales (Proteengewächse)	[1.050]	Euphorbiales (Wolfsmilchartige)	[7.700]
Celastrales	[1.750]	Lamiidae	
Rhamnales (Kreuzdornartige)	[900]	Oleales (Ölbaumartige)	[600]
Eleagnales	[50]	Gentianales (Enzianartige)	[12.700]
Vitales (Weinartige)	[700]	Solanales (Nachtschattenartige)	[3.000]
Hydrangeales	[500]	Polemoniales (Himmelsleiterartige)	[300]
Cornales (Hartriegelartige)	[100]	Boraginales (Rauhblattartige)	[2.650]
Pittosporales	[200]	Scrophulariales (Rachenblütler)	[10.200]
Gunnerales	[50]	Hydrostachyales	[25]
Santales (Sandelartige)	[2.100]	Lamiales (Lippenblütler)	[6.500]
Fabales (Hülsenfrüchtler)	[18.000]	Asteridae	
Rutales (Rautenartige)	[3.800]	Calyceales	[60]
Tropaeolales	[100]	Goodeniales	[300]
Polygalales (Kreuzblümchenartige)	[2.500]	Campanulales (Glockenblumenartige)	[2.400]
Sapindales	[2.400]	Asterales (Compositen, Korbbblütler)	[21.000]
Coriariales	[20]		
Linales (Leinartige)	[600]		
Geraniales (Geranienartige)	[1.700]		
Balsaminales	[600]		

9.2 Ausbreitungstypen

(nach MÜLLER-SCHNEIDER, 1986)

1. Anemochore (Windtransport der Samen):
 - Boleochore (Windstreuer, Samenkapseln werden durch Windstöße entleert)
 - Meteorochochore (Samen mit Lufträumen, Flügeln oder Haaren für erleichterten Flugtransport)
 2. Autochore (selbsttätige Ausbreitung der Samen):
 - Blastochore (Schleudermechanismus durch Überdruck)
 - Ballochore (Schleudermechanismus durch Austrocknung)
 3. Chamaechore (Verbreitung durch Schneeverlagerung, Lawinen)
 4. Hydrochore (Wassertransport der Samen):
 - Nautochore (Verbreitung durch Schwimmen im Meer oder See)
 - Ombrochore (Ausschleudern bei aufschlagenden Regentropfen)
 - Bythisochore (Verbreitung über Fließgewässer)
 5. Zoochore (Verbreitung durch Tiere):
 - Dysochore (bei Transport oder in Depots verlorengegangene Nahrungsfrüchte)
 - Endochore (geschluckte und wieder ausgeschiedene Samen)
 - Epichore (äußerer Transport von Klettfrüchten oder klebrigen Samen)
- Auch eine Einteilung nach der Systematik des verbreitenden Tieres ist möglich:
- Mammaliochore (durch Säuger)
 - Ornithochore (durch Vögel)
 - Saurochore (durch Reptilien)
 - Myrmekochore (durch Ameisen)
6. Hemerochore (Transport durch Menschen):
 - Agochore (unabsichtlich durch Menschen verbreitet)
 - Ethelochore (absichtlich als Saatgut verteilt)
 - Spirochore (unabsichtlich als Saatbegleiter verbreitet)
 7. Viviparie (Aushildung entwicklungsfähiger Organe an Mutterpflanzen: Laubspresse, Bullbillen oder Knöllchen)
 8. Vegetative Aushildung über Wurzelsprosse und Absenker (zusätzliche Form neben der generativen Ausbreitung)

9.3 Lebensformen

(verkürzt und vereinfacht nach MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG, 1974)

1 Kormophyten

11 selbststehende Pflanzen

11.1 Phanerophyten (verholzte oder immergrüne Perenne, >50 cm, P)

- .11 Megaphanerophyten (*MegP*: >50 m)
- .12 Makrophanerophyten (*MakP*: 20–50 m)
- .13 Mesophanerophyten (*MesP*: 5–20 m)
- .14 Mikrophanerophyten (*MiP*: 2–5 m)
- .15 Nanophanerophyten (*NP*: <2 m)
 - .1 Holzstamm mit Ästen
 - .11 einstämmig (*P scap*)

- .12 basisnahe Verzweigung (*P caesp*)
- .13 niedergebogener Astwuchs (*P rept*)
- .2 Holzstamm mit Blattschopf (*P ros*)
- .3 flaschenförmiger Stamm (*P dol*)
- .4 hohe Sukkulente (*P succ*)
- .5 krautiger Stamm
 - .51 grasförmig (*P gram*)
 - .52 weichblättrig (*P herb*)

Beispiele: Legföhre = NP rept, aber: Arven-Krummholz = NP habit rept; Kokospalme = MesP ros; Affenbrotbaum = MesP dol; Agave = NP succ; Bambus = NP, MiP oder MesP gram; Banane = MiP herb.

11.2 Chamaephyten (perennes Ast- oder Sproßsystem; < 50 cm, bei günstigen Voraussetzungen auch – 100 cm, Ch)

- .21 astverholzter Zwergstrauch (*Ch frut*)
 - .1 verzweigt (*Ch frut caesp*)
 - .2 kriechend (*Ch frut rept*)
 - .3 kugelpolsterförmig (*Ch frut pulv*)
- .22 basisnah verholzter Zwergstrauch (*Ch suff*)
 - .1 verzweigt (*Ch suff caesp*)
 - .2 kriechend (*Ch suff rept*)
 - .3 kissenförmig (*Ch suff pulv*)
 - .4 einstämmig (*Ch suff scap*)
- .23 schwachverholzter, krautiger Zwergstrauch (*Ch herb*)
 - .1 verzweigt (*Ch herb caesp*)
 - .2 kriechend (*Ch herb rept*)
 - .3 kissenförmig (*Ch herb pulv*)
 - .4 einstämmig (*Ch herb scap*)
 - .5 an Spreiten verholzte Gräser (*Ch gram*)
- .24 niedrige Sukkulente
 - .1 Stammsukkulente (*Ch c-succ*)
 - .2 Blattsukkulente (*Ch f-succ*)

Beispiele: Heidekraut = Ch frut caesp; Sonnenröschen = Ch suff caesp; Hirschzungenfarn = Ch herb caesp; Fiederzwenke = Ch gram; stengelloses Leimkraut = Ch herb pulv; Mauerpfeffer = Ch f-succ.

11.3 Hemikryptophyten (mehrfähriges Sproßsystem, in ungünstiger Jahreszeit flach am Boden liegend, H)

- .31 gebüschelte Kräuter oder Gräser (*H caesp*)
- .32 kriechende Kräuter oder Gräser (*H rept*)
- .33 einsprossige Kräuter oder Gräser
 - .1 ohne Rosette (*H scap*)
 - .2 mit Rosette (*H ros*)

Beispiele: Knäuelgras = H caesp gram; Borstgras = H rept gram; Gänseblümchen = H ros herb.

11.4 Geophyten (Überlebensorgane in ungünstiger Zeit im Boden, G)

- .41 wurzelbürtige Erdpflanzen (*G rad*)
- .42 zwiebelbürtige Erdpflanzen (*G bulb*)
- .43 rhizobürtige Erdpflanzen (*G rhiz*)

Beispiele: Blaugrüne Segge = G rad; Tulpe = G bulb; Knabenkraut = G rhiz.

11.5 Therophyten (Einjährige; Samenüberdauerung, selten \rightarrow 3m, T)

- .51 gebüschelte Annuelle (*T caesp*)
- .52 kriechende Annuelle (*T rept*)
- .53 einsprossige Annuelle
 - .1 ohne Rosette (*T scap*)
 - .2 mit Rosette (*T ros*)
- .54 sukkulente Therophyten (*T succ*)

Beispiele: Windhalm = T caesp gram; Vogelmiere = T rept herb; Portulak = T succ herb.

12 Lianen (L)

- 12.1 verholzte Lianen (*PL*)
 - .11 haftende Klimmer (*er PL*)
 - .12 windende Klimmer (*di PL*)
 - .13 ausgebreitete Klimmer (*st PL*)
- 12.2 krautige Lianen (*HL, GL* oder *TL*)
 - .21 haftende Klimmer (*er HL*)
 - .22 windende Klimmer (*di HL*)
 - .23 ausgebreitete Klimmer (*st HL*)

Beispiele: Efeu = er MiPL frut; Hopfen = di MiPL suff; Brombeere = st NPL suff; Ackerwinde = st GL rad; Klebkraut = di TL caesp.

13 Epiphyten (E)

- 13.1 Aufsitzer mit normalem Wurzelwerk in Humustaschen (*E rad*)
 - .11 phanerophytische (*PE rad*)
 - .12 chamaephytische (*CE rad*)
 - .13 krautige (*HE, GE* oder *TE rad*)
- 13.2 mit stark modifizierten Haftwurzeln (*HE rad mod*)

Beispiele: Peperomia ssp. = HE rad f-succ; Tillandsia ssp. = HE rad mod.

14 Hydrophyten (*Hyd*)

- 14.1 treibende Schwimmpflanzen ohne Wurzeln (*nat Hyd*)
- 14.2 schwebende Wasserpflanzen mit Wurzeln (*rad Hyd*)

2 Thallophyten

21 Thallo-Chamaephyten

- 21.1 Moos (*bry Ch*)
- 21.2 Flechten (*lic Ch*)

22 Thallo-Hemikryptophyten

- 22.1 Moos (*bry H*)
- 22.2 Flechten (*lic H*)

23 Thallo-Therophyten

Als Suffix nach Lebensformkürzel:

basisnah verzweigt = caespitosus (*caesp*)

flaschenförmig = dolarius (*dol*)

astverholzt = fruticosus (*frut*)

grasförmig = graminoidus (*gram*)

weichblättrig oder krautig = herbaceus (*herb*)

kugelpolsterförmig = pulvinatus (*pulv*)

niedergebogener Astwuchs oder kriechend = reptans (*rept*), als modifizierte Variante: Krummholz = habitus reptantis (*hab rept*)

Blattschopf oder Blattrosette = rosulatae (*ros*)

einstämmig, einzelsprossend = scaposus (*scap*)

stammsukkulente = succulentus (*c-succ*)

hlattsukkulente = succulentus (*f-succ*)

basisnah verholzt = suffruticosus (*suff*)

wurzelbürtig = radicans (*rad*)

zwiebelbürtig = bulbosae (*bulb*)

rhizombürtig = rhizoidae (*rhiz*)

modifizierte Haftwurzeln = (*rad mod*)

Als Suffix vor Lebensformkürzel:

selbststehend = erectus (*er*)

windend = diateidus (*di*)

ausgebreitet = strepanoidus (*st*)

treibend-schwimmend = natans (*nat*)

schwebend-schwimmend = radicans (*rad*)

Moos = bryum (*bry*)

Flechten = lichen (*lic*)

Zusatz: die meisten Typen lassen sich nochmals als immergrüne oder (periodisch) laubwerfende Formen unterteilen.

nur Geophyten

nur Lianen

nur Hydrophyten

nur Thallophyten

9.4 Klassifikation der Pflanzenformationen

Angelehnt an ELLENBERG & MUELLER-DOMBOIS (1967) und SCHMITHÜSEN (1968).

n = Formationsklasse

nn = Formationsunterklasse

nn.n = Formationsgruppe

nn.nn = Formation

1 Geschlossene Wälder

11 Immergrüne Wälder

11.1 Tropische immergrüne Wälder

11.11 Warmtropische Tieflandsregenwälder (Feuchttropen)

11.12 Warmtropische Bergregenwälder (Feuchttropen)

11.13 Kalttropische Nebelwälder (Feuchttropen)

11.14 Tropische Nadelwälder (überwiegend Kaltropen)

11.15 Warmtropische Galeriewälder (Trockentropen)

11.16 Warmtropische Überschwemmungs-Sumpfwälder (Varzea)

11.17 Warmtropische immergrüne Trockenwälder

11.18 Warmtropische Bambuswälder

11.2 Tropische halbbimmergrüne Feuchtwälder

11.21 Warmtropische halbbimmergrüne Tieflandfeuchtwälder

11.22 Warmtropische halbbimmergrüne Bergfeuchtwälder

11.3 Warmtropische und subtropische Mangrovenwälder

11.4 Subtropische immergrüne Regenwälder

11.5 Subtropische immergrüne Hartlaubwälder

11.6 Temperierte immergrüne Regenwälder

11.7 Immergrüne Nadelwälder

11.71 Temperierte Nadelwälder

11.72 Boreale und subalpine Nadelwälder

- 11.8 Temperierte halbhimmergrüne Lorbeerwälder
- 12 Laubwerfende Wälder
- 12.1 Warmtropische regengrüne Trockenwälder
- 12.2 Teilweise winterkahle Laubwälder
- 12.21 Temperierte winterkahle Laubwälder mit immergrünem Unterwuchs
- 12.22 Temperierte winterkahle Laubwälder mit Nadelbäumen
- 12.3 Winterkahle Laubwälder
- 12.31 Temperierte winterkahle Laubwälder
- 12.32 Boreale und subalpine winterkahle Laubwälder
- 12.33 Temperierte Auenwälder
- 12.34 Temperierte Bruch- und Sumpfwälder
- 12.4 Winterkahle Nadelwälder
- 2 Offenwälder
 - 21 Immergrüne Offenwälder
 - 21.1 Tropische trockenkahle sukkulentenreiche Baumgehölze (Caatinga)
 - 21.2 Tropische immergrüne Baumsavannen
 - 21.21 Tropische immergrüne Fiederlaub-Baumsavannen
 - 21.22 Tropische immergrüne Überschwemmungssavannen mit Palmen
 - 21.3 Subtropische Nadelwälder
 - 21.3 Subtropische immergrüne offene Hartlaubwälder (Mulga)
 - 21.4 Subpolare immergrüne offene Nadelwälder (Baumtundra)
 - 22 Laubwerfende Offenwälder
 - 22.1 Tropische trockenkahle Dornbaumsavannen (Campo cerrado)
 - 22.2 Winterkahle offene Laubwälder
- 3 Gebüsch-Formationen
 - 31 Immergrüne Gebüsche
 - 31.1 Immergrüne mesomorphe Gebüsche
 - 31.11 Kalttropisches und temperiertes niedriges immergrünes Bambus-Dickicht
 - 31.12 Kalttropische und subtropische immergrüne Schopfbblatt-Gebüsche (Paramos, Baumfarn-Dickichte)
 - 31.13 Subtropisches immergrünes Hartlaubdickicht (Macchie)
 - 31.11 Kalttropisches und subtropisches immergrünes ericoides Gebüsch (Subparamo, mediterranes Erica-Dickicht)
 - 31.14 Subalpine immergrüne lauriphylle Gebüsche (Rhododendron-Gebüsche)
 - 31.2 Subalpine immergrüne Koniferengebüsche (Krummholz)
 - 31.3 Halbhimmergrüne Dorngebüsche
 - 31.31 Tropische halbhimmergrüne sukkulentenreiche Dorngebüsche
 - 31.32 Tropisch-subtropische halbhimmergrüne Fiederlaub-Dorngebüsche
 - 32 Laubwerfende Gebüsche
 - 32.1 Trockenkahle xeromorphe Gebüsche
 - 32.11 Tropische trockenkahle sukkulentenreiche Gebüsche
 - 33.12 Tropisch-subtropische trockenkahle Fiederlaub-Dorngebüsche
 - 32.2 Winterkahle Gebüsche
 - 32.21 Temperierte winterkahle Gebüsche (Waldmäntel, Hecken, vieljährige Brachen)
 - 32.22 Subalpine winterkahle Gebüsche
 - 32.23 Alluviale winterkahle Gebüsche
 - 32.24 Temperierte bis subpolare winterkahle Sumpfbgebüsche

4 Zwergstrauch-Formationen

- 41 Immergrüne Zwergstrauch-Formationen
- 41.1 Immergrüne Polsterstrauch-Formationen
- 41.11 Kalttropische und subpolare Hartpolster-Formationen
- 41.12 Altmediterrane Dornpolster-Formationen
- 41.13 Alpine und subnivale Kissenpolster-Formationen
- 41.2 Subtropische immergrüne Zwergstrauch-Halbwüsten und -Steppen (sagebrush)
- 41.3 Immergrüne halophytische Zwergstrauch-Marschen und Halbwüsten
- 41.4 Teilweise immergrüne xeromorphe Zwergstrauch-Formationen
- 41.41 Teilweise immergrüne kalttropische Zwergstrauch-Formationen (Tola)
- 41.42 Teilweise immergrüne mediterrane Zwergstrauch-Formationen (Garrigue, Phrygana)
- 41.5 Temperierte teilweise immergrüne Heiden
- 41.6 Alpiner teilweise immergrüner Zwergstrauchteppich
- 42 Laubwerfende Zwergstrauch-Formationen
- 42.1 Trockenkahle xeromorphe Zwergstrauchformationen
- 42.11 Tropische und subtropische sukkulentenreiche Zwergstrauch-Formationen der Küstenwüsten
- 42.12 Subtropische trockenkahle Zwergstrauch-Halbwüsten und -Steppen
- 42.2 Temperierte winterkahle Zwergstrauch-Formationen
- 42.3 Alpiner und subpolarer winterkahler Zwergstrauchteppich
- 42.4 Subpolare moos- und flechtenreiche Zwergstrauch-Tundra
- 42.5 Zwergstrauch-Formationen in Hoch- und Strangmooren (Aapa)

5 Kräuter- und grasreiche Fluren

- 51 Grasreiche Formationen
- 51.1 Tropische Grassavannen
- 51.11 Tropische Hochgras-Savannen
- 51.12 Tropische Niedergras-Savannen
- 51.2 Grassteppen
- 51.21 Subtropische Büschelgras-Steppen
- 51.22 Temperierte Langgras-Steppen
- 51.23 Temperierte Kurzgras-Steppen
- 51.24 Kalttropische Ichu- und temperierte Tussocksteppen
- 51.3 Wiesen und Weiden
- 51.31 Magerwiesen und Triftweiden
- 51.32 Fettwiesen und -weiden
- 51.33 Alpine Matten
- 51.34 Trittrassen
- 51.4 Seggenriede
- 51.41 Temperierte und subpolare Großseggenriede
- 51.42 Temperierte und subpolare Kleinseggenriede
- 51.43 Kalttropische Polsterseggenriede
- 51.5 Marine, lagunäre und limnische Salzwiesen
- 51.6 Kräuter- und moosreiche Quellfluren
- 51.8 Kräuterreiche Trocken- und Halbtrockenrasen
- 52.9 Kräuterrasen der alpinen Schneetälchen
- 52 Kräuterreiche Formationen
- 52.1 Mehrjährige Kräuterfluren
- 52.11 Kräuterreiche Säume an Waldrändern
- 52.12 Hochstaudenfluren

- 52.13 Farn-Dickichte
- 52.14 Mehrjährige Ruderal- und Kahlschlag-Kräuterfluren
- 52.15 Mehrjährige Acker- und Brache-Kräuterfluren
- 52.2 Einjährige Kräuterfluren
- 52.21 Tropisch-subtropische Kräuterfluren der Nebelwüsten (Loma)
- 52.22 Einjährige Ruderal- und Kahlschlag-Wildkrautfluren
- 52.23 Einjährige Acker-Wildkrautfluren
- 52.3 Episodische Kräuterfluren
- 52.31 Tropisch-subtropische Kräuterfluren der Wüsten
- 52.32 Sandbank-Kräuterfluren
- 6 Wüsten und edaphische Trockenstandorte
 - 61 Vegetationsarme echte Wüsten
 - 62 Edaphisch geprägte Formationen (meist flechtenreich)
 - 62.1 Chamaephytische Formationen der Felspalten und Mauern
 - 62.2 Krautreiche Formationen aktiver Schutthalden
 - 62.3 Haftende Epiphyten-Formationen an Felswänden
 - 62.4 Formationen der aktiven Sanddünen
 - 62.41 Langgras-Sanddünen
 - 63.42 Kurzgras-Sanddünen
- 7 Aquatische Formationen
 - 71 Flutrasen an Fließgewässern (periodisch überflutet)
 - 72 Röhrichte
 - 72.1 Flußufer-Röhrichte
 - 72.2 Teich-Röhrichte
 - 72.3 Brackwasser-Röhrichte
 - 73 Wurzelnde Schwimmblatt-Formationen
 - 73.1 Wurzelnde Schwimmblatt-Formationen in Fließgewässern
 - 73.2 Wurzelnde Schwimmblatt-Formationen in Seen
 - 74 Treibende Schwimmblatt-Formationen
 - 74.1 Auf dem Wasser treibende Großblatt-Formationen
 - 74.2 Auf dem Wasser treibende Kleinblatt-Formationen
 - 74.3 Im Wasser treibende Großalgen-Formationen
 - 75 Wurzelnde Unterwasser-Formationen (beständig überflutet)
 - 75.1 Wurzelnde Unterwasser-Formationen in Fließgewässern
 - 75.2 Wurzelnde Unterwasser-Formationen in Seen
 - 75.3 Wurzelnde Großalgen-Formationen

9.5 Pflanzensoziologische Differenzierung Europas

Auf Klassenebene zusammengestellt nach DIERSCHKE (1994), de BOLOS et VIGO (1984), MUCINA et al. (1993), DIERSSEN (1996), KOROTKOV et al. (1991) und ergänzt um wenige weitere Klassen.

Salzwasser- und Spülsaum-Pflanzengesellschaften
 ZOSTERETEA MARINAE *Pign. 1953*
 Seegrass-Gesellschaften (quasicosmopol)

THERO-SALICORNIETEA *Pign. 1953 em. R.Tx. 1974*
 Queller-Gesellschaften (atlant, medit)
 SPARTINETEA MARITIMAE *Tx. in Lohm. et al. 1962*
 Schlickgras-Gesellschaften (atlant)
 SAGINETEA MARITIMAE *Westhoff et al. 1962*
 Strandmastkraut-Gesellschaften (atlant)
 CAKILETEA MARITIMAE *R.Tx. et Prsg. 1950*
 Meersenf-Spülsaume und Tangwall-Gesellschaften (atlant)
 CRITHMO-LIMONIETEA *Br.-Bl. 1947*
 Meerfenchel-Strandflieder-Küstenfelsen-Gesellschaften (medit)
Meeresstrand-, Watten- und Küstendünen-Pflanzengesellschaften
 ASTERETEA TRIPOLII *Westhoff et Beeftink ap. Beeftink 1965*
 Salzmarsch-Gesellschaften (atlant in w-europ)
 HONCKENYO-ELYMETEA ARENARII *Tx. 1966*
 Salzmieren-Strandroggen-Gesellschaften (atlant)
 JUNCETEA MARITIMI *Br.-Bl. 1952 em Beeftink 1965*
 Salzbinsen-Gesellschaften (medit, atlant in s-europ, saharo)
 RUPPIETEA MARITIMAE *J.Tx. 1960*
 Meeressalden-Brackwasser-Gesellschaften (atlant, medit)
 SARCOCORNIETEA FRUTICOSAE *R.Tx. et Oberd. 1958*
 Strauchqueller-Gesellschaften (medit, saharo)
 PEGANO-SALSOLETEA *Br.-Bl. et O. de Bolos 1957*
 Steppenraute-Salzkraut-Gesellschaften (medit, saharo)
 AMMOPHILETEA ARENARIAE *Br.-Bl. et R.Tx. 1943*
 Strandhafer-Dünen-Gesellschaften (atlant)
Binnenländische Salzpflanzen- und Trockenbett-Gesellschaften
 PUCCINELLIO-SALICORNIETEA *Topa 1939*
 Binnenländische Salzpflanzen-Gesellschaften (se-europ)
 FESTUCO-LIMONIETEA *Karpov et Mirkin 1985*
 Salzgrassteppen-Gesellschaften (z-uriasiat)
 GLYCYRRHIZETEA GLABRAE *Golub 1986*
 Leguminosenreiche Grassteppen-Gesellschaften (z-uriasiat)
 NERIO-TAMARICETEA *Br.-Bl. et O. de Bolos 1957*
 Oleander-Tamarisken-Trockenhett-Gesellschaften (xeromedit, sahara)
Süßwasser-Gesellschaften stehend und fließender Gewässer
 CHARETEA FRAGILIS *Fukarek et Krausch 1964*
 Armleuchteralgen-Gesellschaften (w-, z-, e-, n-europ)
 LEMNETEA MINORIS *R.Tx. 1955*
 Wasserlinsen-Gesellschaften (quasicosmopol)
 ISOETO-NANOJUNCETEA *Br.-Bl. et R.Tx. 1943*
 Zwergbinsen-Gesellschaften (holarkt)
 POTAMOGETONETEA PECTINATI *R.Tx. et Prsg. 1942 corr. Oberd. 1979*
 Süßwasser-Gesellschaften (quasicosmopol)
 LITTORALLETEA UNIFLORAE *Br.-Bl. et R.Tx. 1943*
 Strandlings-Flachwasser-Gesellschaften (boreal, atlant, alpin)
 UTRICULARIETEA INTERMEDIO-MINORIS *Den Hartog et Segal 1964*
 Zwergwasserschlauch-Gesellschaften (boreal, z-, e-europ)
 PHRAGMITETEA *R.Tx. et Prsg. 1942*
 Röhrichte und Großseggenriede (quasicosmopol)

Quellflur und Niedermoor-, Hochmoor- und Bulten-GesellschaftenMONTIO-CARDAMINETEA *Br.-Bl. et R.Tx. 1943*

Quellfluren und Quellsümpfe (eurasiat)

SCHEUCHZERIO-CARICETEA NIGRAE *R.Tx. 1937*

Moorschlenken-, Schwingrasen- und Kleinseggensumpf-Gesellschaften (eurasiat)

OXYCOCCO-SPHAGNETEA *Br.-Bl. et R.Tx. 1943*

Hochmoorbulten- und Moorheide-Gesellschaften (eurasiat)

Ufer-, Auen- und Bruch-GesellschaftenAGROSTIETEA STOLONIFERA *Oberd. et Th. Müller ex Görs 1968*

Flutrasen-Gesellschaften (w-, z-, e-europ)

BIDENTETEA TRIPARTITI *Tx. et al. in R.Tx. 1950*

Zweizahn-Ufergesellschaften (europ)

SALICETEA PURPUREAE *Moor 1950*

Weiden-Ufergebüsch und -wald-Gesellschaften (w-, z-, e-, n-europ)

ALNETEA GLUTINOSAE *Br.-Bl. et R.Tx. 1943*

Erlenbruchwald und Moorgebüsch-Gesellschaften (s-, w-, z-, e-europ, boreal)

Grünland- und Rasen-Gesellschaften

KOELERIO-CORYNEPHORETEA *Klika et Nowak 1941*

Sandtrockenrasen-Gesellschaften (medit, z-, e-europ)

SEDO-SCLERANTHETEA *Br.-Bl. 1955 em. Th. Müller 1961*

Silkattrockenrasen und Felsband-Gesellschaften (medit, w-, z-, e-europ)

FESTUCO-BROMETEA *Br.-Bl. et R.Tx. 1943*

Steppen- und Kalkmagerrasen-Gesellschaften (eurasiat)

SESLERIETEA ALBICANTIS *Br.-Bl. em Oberd. 1978 corr. Oberd. 1990*

Alpine Kalkmagerrasen-Gesellschaften (oromedit-alpin)

CARICI RUPESTRIS-KOBRESIA BELLARDII *Obba 1974*

Alpine Nackried-Gesellschaften (arktisch-alpin)

CARICETEA CURVULAE *Br.-Bl. 1948*

Alpine Krummseggenrasen-Gesellschaften (alpin)

MOLINIO-ARRHENATHERETEA *Tx. 1937*

Wirtschaftswiesen und -weiden-Gesellschaften (eurasiat)

AGROPYRETEA INTERMEDI-REPENTIS *Oberd. et al. 1967*

Halbruderales Queckentrockenrasen-Gesellschaften (w-, z-, z-europa, boreal)

THERO-BRACHYPODIETEA *Br.-Bl. 1947*

Annuelle Zwenkenrasen-Gesellschaften (eumedit)

LYGEO-STIPETEA *Riv.-Mart. 1978 corr. Riv.-Mart. et al. 1992*

Steppen- und Fels-Gesellschaften (xeromedit)

Fels- und GeröllgesellschaftenTHLASPIETEA ROTUNDIFOLII *Br.-Bl. 1947*

Steinschutt- und Geröll-Gesellschaften (europ)

ASPLENIETEA TRICHOMANIS *Meier et Br.-Bl. 1934 corr. Oberd. 1977*

Felspalten- und Mauerfugen-Gesellschaften (holarkt)

ADIANTETEA CAPILLI-VENERIS *Br.-Bl. 1947*

Moorsreiche Gesellschaften der Sickerwasserhalbhöhlen und überrieselten Felsen (quasicosmopol)

Einjährige Acker- und RuderalgesellschaftenSTELLARIETEA MEDIAE *(Br.-Bl. 1931) Tx. et al. in R.Tx. 1950*

Kurzlebige Acker- und Ruderalgesellschaften (eurasiat)

evtl. auch zwei Klassen:

CHENOPODIETEA *Br.-Bl. 1951* und SISYMBRIETEA *Gutte et Hilbig 1975*POLYGONO-POETEA ANNUAE *Riv.Mart. 1975*

Einjährige Trittfluren (eurasiat)

PARIETARIETEA JUDAICAE *Riv.Mart. in Riv.God. 1975 em. Oberd. 1968*

Glaskraut-Mauer-Gesellschaften (medit, w-europ)

Mehrfährige Gesellschaften ruderaler StaudenflurenGALIO-URTICETEA *Passarge et Kopecky 1969*

Nitrophile Säume (europ)

ARTEMISIETEA VULGARIS *Lohmeyer, Prsg. et R.Tx. 1950*

Halbruderales Staudengesellschaften (europ)

PLANTAGINETEA MAJORIS *Tx. et Prsg. in R.Tx. 1950*

Trittpflanzen-Gesellschaften (eurasiat)

POLYGONO-ARTEMISIETEA AUSTRIACAE *Mirkin et al. 1986*

Steppen-Gesellschaften unter Weide- und Tritteinfluß (z-curasiat)

Schlag- und SaumgesellschaftenEPILOBIETEA ANGUSTIFOLII *Tx. et Prsg. in R.Tx. 1950*

Schlagfluren-Gesellschaften ((w-, z-, e-europ, boreal)

MELAMPYRO-HOLCETEA MOLLIS *Pass. 1979*

Bodensaure Saumgesellschaften (w-, z-, e-europ, boreal)

TRIFOLIO-GERANIETEA SANGUINEI *Th. Müller 1961*

Thermophile Saumgesellschaften (supramedit, w-, z-, e-europ)

Zwergstrauch-Gesellschaften und BorstgrastriftenCALLUNO-ULICETEA *Br.-Bl. et R.Tx. ex Klika et Hadac 1944*

Zwergstrauchheiden und Magertriften (alpin, w-, z-, e-europ, boreal)

SALICETEA HERBACEAE *Br.-Bl. 1947*

Schneetälchen-Gesellschaften (arktisch-alpin)

CETRARIO-LOISELEURIETEA *Suzuki-Tok. et Umezumi ap. Suzuki-Tok. 1964*

Windheiden (arktisch-alpin)

LOISELEURIO-VACCINIETEA *Eggler 1952 em. Schubert 1960*

Zwergstrauchheiden (subarktisch-alpin)

TUBERARIETEA GUTTATI *Br.-Br. 1952*

Sonnenröschen-Trockenfluren (eumedit)

CISTO-MICROMERIETEA *Oberd. 1948*

Zistrosen-Phrygana (se-medit)

Mantel- und GebüschgesellschaftenRHAMNO-PRUNETEA *Riv. God. et Borja Carb. 1961*

Kreuzdorn-Schlehen-Gebüschgesellschaften (supramedit, w-, z-, e-europ)

ONONIDO-ROSMARINETEA *Br.-Bl. 1947*

Silikatholde Hauhechel-Rosmarin-Macchien (xero-, eumedit)

CISTO-LAVANDULETEA *Br.-Bl. (1931) 1940*

Kalkholde Zistrosen-Lavendel-Macchien (eumedit)

BETULO-ADENOSTYLETEA *Br.-Bl. et R.Tx. 1943*

Subalpine Hochstauden- und Grünerlen-Gesellschaften (alpin);

evtl. auch zwei Klassen:

BETULO CARPATICAE-ALNETEA VIRIDIS *Rejmánek 1977* undMULGEDIO-ACONITETEA *Klinka et Hadac 1944*ROBINIETEA *Jurko em. Hadac et Sofran 1980*

Anthropogene Robinien-Gehölze (z-, e-europ)

WaldgesellschaftenERICO-PINETEA SYLVESTRIS *Horvat 1959*

Kalkholde Schneeheide-Föhrenwälder (subalpin)

PULSATILLO-PINETEA SYLVESTRIS *Oberd. in Oberd. et al. 67 em. 1992*

Kontinentale Sand- und Steppenheide-Föhrenwälder (z-, e-europ)

VACCINIETEA ULIGINOSI *Lohm. et Tx. in R.Tx. 1955*

Bodensaure Moorwälder (w-, z-, e-, n-europ)

VACCINIO-PICEETEA *Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939*

Sauerhumus-Nadelwälder (w-, z-, e-europ, boreal, subalpin)

QUERCO-FAGETEA *Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937*

Sommergrüne Fallaubwälder (oromedit, w-, z-, e-europ)

QUERCETEA PUBESCENTI-PETRAEAE *Jakucs 1960*

Flaumeichenwald-Gesellschaften (supramedit, se-europ)

QUERCETEA ILICIS *Br.-Bl. 1947*

Steineichenwald-Gesellschaften (eumedit)

PINO-JUNIPERETEA *Rivas Mart. 1964 em. O.de Bolos et Vigo in Folch 1981*

Wacholder-Kiefernwald-Gesellschaften (oromedit)

Kürzel:

sahara = sahara-arabisch, s = süd-, w = west-, z = zentral-, e = ost-, n = nord-, medit = mediterranean (mit Unterteilung in xero-, thermo-, eu-, supra-, oro- und altomediterran von Süden nach Norden und von Tief- bis Hochlagen), atlant = atlantisch, europ = europäisch, eurasiat = europäisch und asiatisch, holarkt = holarktisch, quasicosmopol = fast weltweit an Gewässern.

9.6 Florenreiche und Florenregionen

(nach MATTICK, 1964, und TAKHTAJAN, 1985)

Die Zuordnung der Florenregionen erfolgt nach der Nummerierung in Abb. 39.

Florenreich: Holarktis (in Palarktis und Nearktis unterteilbar)

Florenregionen:

- | | |
|-------------------------------|--------------------------|
| 1 Circumboreal | 2 Ostasiatisch |
| 3 Irano-turanisch | 4 Mediterran |
| 5 Nordsaharo-arabisch | 6 Makaronesisch |
| 7 Nordamerikanisch-atlantisch | 8 Rocky-Mountains-Region |
| 9 Madrisch | |

Florenreich: Neotropis

Florenregionen:

- | | |
|--------------------------------|------------------|
| 10 Karibisch | 11 Guyanisch |
| 12 Amazonisch | 13 Anden-Region |
| 14 Juan Fernandez Inseln | 15 Brasilianisch |
| 16 Argentinisch-Ostpatagonisch | |

Florenreich: Paläotropis (in afrikanisches, indomalaisches und polynesisches Unterreich unterteilbar)

Florenregionen:

- | | |
|-----------------------------------|------------------------|
| 17 Inseln Ascension et St. Helena | 18 Karoo-Namibisch |
| 19 Zulu-Region | 20 Madagassisch |
| 21 Angolo-zambesisch | 22 Guineo-Kongolesisch |
| 23 Sudano-sahelisch | 24 Eritreo-jemenitisch |
| 25 Südsaharisch | 26 Indisch |
| 27 Indochinesisch | 28 Malesisch |
| 29 Papua-neuguineisch | 30 Polynesisch |
| 31 Fijisch | 32 Neukaledonisch |
| 33 Neuseeländisch | 34 Hawaïisch |

Florenreich: Australis

Florenregionen:

- | | |
|------------------------|------------------------|
| 35 Nordost-Australisch | 36 Zentral-Australisch |
| 37 West-Australisch | |

Florenreich: Capensis

Florenregion:

- | |
|-------------|
| 38 Kapensis |
|-------------|

Florenreich: Antarktis

Florenregionen:

- | |
|-------------------------------|
| 39 Südchilenisch-magellanisch |
| 40 Subantarktisch |

Literatur

- AL-HUBAISHI, A.; K. MÜLLER-HOHENSTEIN (1984): An introduction to the vegetation of Yemen. GTZ-Schriften, Eschborn
- AHNERT, F. (1996): Einführung in die Geomorphologie. Stuttgart
- ASCH, Th.W.J. VAN (1983): Water erosion on slopes in some land units in a Mediterranean area. *Catena Suppl.* 4: 129–140
- BÄTZING, W. (1994): Nachhaltige Nutzung im Alpenraum. – In: FRANZ, H. (Hrsg.): Die Gefährdung und der Schutz der Alpen. Österreichische Akad. d. Wissensch.: S. 15–51
- BAHRENBURG, G.; E. GIESE; J. NIPPES (1990): Statistische Methoden in der Geographie I. Univariate und bivariate Statistik. Teubner Studienbücher Geographie. Stuttgart
- BAHRENBURG, G.; E. GIESE; J. NIPPES (1992): Statistische Methoden in der Geographie II. Multivariate Statistik. Teubner Studienbücher Geographie. Stuttgart
- BARBOUR, M.G.; J.H. BURK; W.D. PITTS (1987): *Terrestrial Plant Ecology*. Menlo Park/CA.
- BARBOUR, M.G.; W.D. BILLINGS (1988): *North American terrestrial vegetation*. Cambridge etc.
- BARKMAN, J.J.; J. MORAVEC; S. RAUSCHERT (1986): Code of phytosociological nomenclature. *Vegetatio* 67: 145–195
- BARKMAN, J.J. (1988): New systems of plant growth forms and phenological plant types. – In: WERGER, M.J.A. et al. (eds.): *Plant form and vegetation structure: adaptation, plasticity and relation to herbivory*: 9–44
- BARNER, J. (1978): *Rekultivierung zerstörter Landschaften*. Stuttgart
- BARNER, J. (1983): *Experimentelle Landschaftsökologie*. Stuttgart
- BARRY, R. (1992): *Mountain weather and climate*. London etc.
- BARTHLOTT, W. (1984): Zur Biogeographie und Evolution der Neo- und Paläotropischen Rhipsalinae (Cactaceae). *Kakteen und andere Sukkulente* 35: 169–174
- BARTHLOTT, W. (1994): Epicuticular Wax Ultrastructure and Systematics. – In: BEHNKE, H.-D.; T.J. MABRY (eds.): *Caryophyllales – Evolution and Systematics*: 75–86
- BAUMANN, F. (1988): Geographische Verbreitung und Ökologie südamerikanischer Hochgebirgspflanzen. *Phys. Geographie* 28. Zürich
- BEIERKUHNEIN, C. (1991): Räumliche Analyse der Stoffausträge aus Waldgebieten durch Untersuchung von Waldquellfluren. *Die Erde* 122: 291–315
- BEMMERLEIN-LUX, F.; H. FISCHER; R. LINDACHER (1993): Multivariate Methoden in der Ökologie II. (vervielf. Manusk. IFANOS-Nürnberg)
- BERGMEIER, E. (1992) (Hrsg.): *Grundlagen und Methoden floristischer Kartierungen in Deutschland*. *Florist. Rundbr. Beih.* 2, Göttingen
- BERGMEIER, E. (1995): Die Höhenstufung der Vegetation in Südwest-Kreta (Griechenland) entlang eines 2450 m-Transsektes. *Phytocoenologia* 25: 317–361
- BERTOVIĆ, St.; A.-Z. LQVRIC (1992): Übersicht der Vegetation Kroatiens nach neueren Untersuchungen. *Tuexenia* 12: 29–48
- BÖHLING, N. (1994): Studien zur landschaftsökologischen Raumgliederung auf der mediterranen Insel Naxos (Griechenland). *Dissertationes Botanicae* 239. Berlin etc.
- BÖHLING, N.; G. GEROLD (1995): Post-fire regeneration patterns and variations of soil properties in Mediterranean Phryganea-areas of Naxos/Greece. *Geoökodynamik* 16: 333–345
- BÖHMER, H.-J. (1994): Struktur und Dynamik des alpinen Krummseggenrasens im Spiegel der Mosaik-Zyklus-Theorie. *Geoökodynamik* 15: 89–103
- BÖHMER, H.-J.; M. RICHTER (1996): Regeneration – Versuch einer Typisierung und zonalen Zuordnung. *GR* 48: 626–632
- BOLOS, O. de; J. VIGO (1984): *Flora dels Països Catalans*. Barcelona
- BORCHERT, J. (1988): Hecken und Feldgehölze. *Dokumentation für Umweltschutz und Landschaftspflege* 28/9, Nr. 53. Köln
- BOX, E.O. (1981): *Macroclimate and plant forms: An introduction to predictive modeling in phytogeography*. Den Haag etc.
- BRAAK, C.J.F. TER (1988): CANOCO – a FORTRAN programm for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis. Wageningen
- BRANDES, D. (1992): Flora und Vegetation von Stadtmauern. *Tuexenia* 12: 315–339
- BRANDES, D. (1993): Eisenbahnanlagen als Untersuchungsgegenstand der Geobotanik. *Tuexenia* 13: 415–444
- BRANDT, J. (1988): The transformation of rainfall energy by a tropical rain forest canopy in relation to soil erosion. *Journ. of Biogeography* 15: 41–48
- BRAUN-BLANQUET, J. (1921): Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. *Jahrb. d. St. Gallen Naturwissenschaftl. Ges.* 57: 305–351
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): *Pflanzensoziologie*. Wien
- BROWN, D.E.; C.H. LOWE; C.P. PASE (1979): A digitized classification system for the biotic communities of North America, with community (series) and association examples for the Southwest. *Journ. of the Arizona-Nevada Academy of Science* 14: 1–16
- BRZEZIECKI, B.; F. KIENAST; O. WILDI (1995): Modelling potential impacts of climate change on the spatial distribution of zonal forest communities in Switzerland. *Journ. of Veg. Sc.* 6: 257–268
- BUCHWALD, K.; W. ENGELHARDT (Hrsg.) (1969): *Handbuch für Landschaftspflege und Naturschutz* 4: Planung und Ausführung. München etc.
- BÜSCHENFELD, H. (1987): Naturnahe Save-Auenwälder in Gefahr. *GR* 39: 351–356
- BÜSCHER, D. (1989): Zur weiteren Ausbreitung von *Senecio inaequidens* DC. in Westfalen. *Florist. Rundbr.* 22: 95–100
- BÜSCHER, D.; G.H. LOOS (1993): Neue Beobachtungen zur Ausbreitung von *Senecio inaequidens* DC. in Westfalen. *Florist. Rundbr.* 27: 41–49
- CARL, T.; M. RICHTER (1989): Geocological and morphological processes on abandoned vine-terraces in the Cinque Terre (Liguria). *Geoökodynamik* 10: 125–158
- CHMIELEWSKI, F.-M.; P. HUPFER (1991): Zur Auswirkung von Klimaschwankungen. – In: HUPFER, P. (Hrsg.): *Das Klimasystem der Erde. Diagnose und Modellierung, Schwankungen und Wirkungen*: 405–417
- CHORLEY, R.; B.A. KENNEDY (1971): *Physical geography – a systems approach*. London
- CLARK, J.S.; W.A. PATTERSON (1985): The development of a tidal marsh: Upland and oceanic influences. *Ecol. Monogr.* 55: 189–217
- CLEMENTS, F.E. (1916): *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Inst. of Wash. Publ. 242.
- CLEMENTS, F.E. (1936): Nature and structure of the climax. *Journ. of Ecology* 24: 252–284
- CRAMER, W.; R. LEEMANS (1992): Assessing impacts of climate change on vegetation using climate classification systems. – In: SOLOMON, A.M.; H.H. SHUGART (eds.): *Vegetation dynamics and global change*. New York etc.
- D'ANTONI, H. (1991): Modern pollen dispersal in southern Argentina. *Bamberger Geograph. Schr.* 11: 209–228
- DAMM, B. (1993): Weidewirtschaft, Faktoren und Ausmaß von Degradationserscheinungen in Hochweidegebieten Osttibets (Sichuan/Qinghai), China. *Geoökodynamik* 14: 117–139
- DAUBENMIRE, (1952): Forest vegetation of northern Idaho and adjacent Washington and its bearing on concepts of vegetation classification. *Ecol. Monogr.* 22: 301–330

- DEIL, U. (1993): Geobotanische Beiträge zur Ethnogeographie und zur Kulturlandschaftsgeschichte. *Die Erde* 124: 271–290
- DEIL, U.; K. MÜLLER-HOHENSTEIN (1984): Eine *Euphorbia balsamifera*-Gesellschaft aus dem jemenitischen Hochland und ihre Beziehungen zu makaronesischen Pflanzengesellschaften. *Flora* 175: 307–326
- DEIL, U.; K. MÜLLER-HOHENSTEIN (1985): Beiträge zur Vegetationsgeographie des Yemen I. Pflanzengesellschaften und Ökotopeggefüge der Gebirgstihama am Beispiel des Beckens von At Tur (J.A.R.). *Phytocoenologia* 13: 1–102
- DENGLER, A.; E. RÖHRIG; H.A. GUSSONE (1990): Waldbau auf ökologischer Grundlage II: Baumartenwahl, Bestandesbegründung und Bestandespflege. Hamburg etc.
- DETTMAR, J. (1992): Industrietyppische Flora und Vegetation im Ruhrgebiet. *Dissertationes Botanicae* 191. Stuttgart
- DETTMAR, J. (1993): *Puccinellia distans*-Gesellschaften auf Industrieanlagen im Ruhrgebiet. *Tuexenia* 13: 445–465
- DIECKMANN, H.; H.-P. HARRES; H. MOTZER; O. SEUFFERT (1985): Die Vegetation als Steuerfaktor der Erosion. *Geoökodynamik* 6: 121–148
- DIERSCHKE, H. (1984): Natürlichkeitsgrade von Pflanzengemeinschaften unter besonderer Berücksichtigung der Vegetation Mitteleuropas. *Phytocoenologia* 12: 173–184
- DIERSCHKE, H. (1989): Symphänologische Aufnahme- und Bestimmungsschlüssel für Blütenpflanzen und ihre Gesellschaften in Mitteleuropa. *Tuexenia* 9: 477–484
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. Stuttgart
- DIERSSEN, K. (1990): Einführung in die Pflanzensoziologie. Darmstadt
- DIERSSEN, K. (1996): Die Vegetation Nordeuropas. Stuttgart
- DODSON, C.H.; A.H. GENTRY (1991): Biological extinction in Western Ecuador. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 273–295
- DOMRÖS, M. (1966): Luftverunreinigungen und Stadtklima im Rheinisch-Westfälischen Industriegebiet und ihre Auswirkungen auf den Flechtenbewuchs. *Arb. z. Rhein. Landesk.* 23. Bonn
- DU RIETZ, (1921): Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. *Akad. Abh. Uppsala*
- EHRENDORFER, F. (1991): Geobotanik. In: STRASBURGER, E. (Begr.): *Lehrbuch der Botanik*: 831–932
- ELLENBERG, H. (1968): Wege der Geobotanik zum Verständnis der Pflanzendecke. *Naturwissenschaften* 55: 462–470
- ELLENBERG, H. (1973a): Belastung und Belastbarkeit von Ökosystemen. *Tagungsgber. d. Ges. f. Ökologie in Gießen*: 19–26
- ELLENBERG, H. (1973b): Ziele und Stand der Ökosystemforschung. In: ELLENBERG, H. (Hrsg.): *Ökosystemforschung*: 1–31
- ELLENBERG, H. (1996): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Stuttgart
- ELLENBERG, H.; H.E. WEBER; R. DÜLL; V. WIRTH; W. WERNER; D. PAULISSEN (1991): Zeigerwerte von Pflanzen Mitteleuropas. *Scripta Geobotanica* 18: 1–248
- ELLENBERG, H.; D. MUELLER-DOMBOIS (1967): A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions. *Ber. Geobotan. Inst. ETH Rübel* 37: 56–73
- ELLENBERG, H. (jun.) (1985): Veränderungen der Flora Mitteleuropas unter dem Einfluß von Düngung und Immissionen. *Schweizerische Zeitschr. f. Forstwesen* 136: 19–39
- ELLENBERG, H. (jun.) (1992): Naturschutz als konstruktiver Beitrag zur zukünftigen Landnutzung in Mitteleuropa. *NNA-Berichte (Norddeutsche Naturschutzakad.)* 5: 4–8
- ENQUETE-KOMMISSION (1990): Schutz der tropischen Wälder. In: DEUTSCHER BUNDESTAG (Hrsg., Referat Öffentlichkeitsarbeit): *Zur Sache 10/90*. Bonn
- FAEGRI, K.; J. IVERSEN (1989): *Textbook of pollen analysis*. Chichester

- FANTA, J. (1986): Forest site as a framework for forest succession. In: FANTA, J. (ed.): *Forest dynamics research in Western and Central Europe. Proc. IUFRO workshop Wageningen 1985*: 58–65
- FINEGAN, B. (1984): Forest succession. *Nature* 312: 109–114
- FISCHER, A. (1982): Zur Diversität von Pflanzengesellschaften – Ein Vergleich von Gesellschaftskomplexen der Böschungen im Rebgele. *Tuexenia* 2: 219–231
- FISCHER, A. (1985): „Ruderales Wiesen“ – Ein Beitrag zur Kenntnis des Arrhenatherion-Verbandes. *Tuexenia* 5: 237–248
- FISCHER, H. (1986): Zur Vorhersage ökologischer Parameter aufgrund der floristischen Struktur der Vegetation. *Tuexenia* 6: 405–414
- FISCHER, H. (1994): Simulation der räumlichen Verteilung von Pflanzengesellschaften auf der Basis von Standortkarten. Dargestellt am Beispiel des MaB-Testgebiets Davos. *Veröffentl. Geobotan. Inst. ETH Rübel* 122. Zürich
- FISCHER, H.; F. BEMMERLEIN-LUX (1990): *Multivariate Methoden in der Ökologie I.* (vervielf. Manusk. IFANOS-Nürnberg)
- FORCIER, L. (1975): Reproductive strategies and the co-occurrence of climax tree species. *Science* 189: 808–810
- FRANZLE, O. (1976): Ein morphodynamisches Grundmodell der Savannen- und Regenwaldgebiete. *Zeitschr. f. Geomorphologie N.F.* 24: 177–184
- FRANKENBERG, P. (1978a): Methodische Überlegungen zur Pflanzengeographie. *Erdkunde* 32: 251–258
- FRANKENBERG, P. (1978b): Florengographische Untersuchungen im Raume der Sahara. *Bonner Geograph. Abh.* 58
- FRANKENBERG, P. (1982): *Vegetation und Raum. Paderborn etc.*
- FUKAREK, F. (1992): Langfristige Trends der Veränderung der Gefäßpflanzenflora in Mecklenburg. *NNA-Berichte (Norddeutsche Naturschutzakad.)* 5: 18–19
- GARLEFF, K. (1977): Höhenstufen der argentinischen Anden in Cuyo, Patagonien und Feuerland. *Göttinger Geograph. Abh.* 68
- GASTON, K.J.; R. DAVID (1994): Hotspots across Europe. *Biodiversity Letters* 2, 108–116
- GAUSSEN, H. (ed.) (1961): *Méthodes de la cartographie de la végétation*. CNRS, 97th International Colloquium. Toulouse
- GIESSNER, K. (1988): Die subtropisch-randtropische Trockenzone. Globale Verbreitung, innere Differenzierung, geökologische Typisierung und Bewertung. *Geoökodynamik* 9: 135–183
- GLENN-LEWIN, D.C.; E. MAAREL, VAN DER (1992): Patterns and processes of vegetation dynamics. In: GLENN-LEWIN, D.C.; R.K. PEET; T.T. VEBLEN (eds.): *Plant succession – theory and prediction. Population and community biology series* 11: 11–59
- GOLDAMMER, J.G. (1993): *Feuer in Waldökosystemen der Tropen und Subtropen*. Berlin etc.
- GRABHERR, G. (1987): Produktion und Produktionsstrategien im Krummseggenrasen (*Caricetum curvulae*) der Silikatalpen und ihre Bedeutung für die Bestandsstruktur. *Veröffentl. d. Österr. MaB-Hochgebirgsprogr.* 10: 234–241
- GRABHERR, G.; M. GOTTFRIED; H. PAULI (1994): Climate effects on mountain plants. *Nature* 369: 448
- GREEN, R. H. (1979): *Sampling design and statistical methods for environmental Biologists*. New York
- GROTHAUS, R.; G. HARD (1990): Wildes Grün in Osnabrück. In: HARD (Hrsg.): *Hard-Ware. Notizbuch 18 der Kasseler Schule*: 6–53
- GUILLERM, J.L. (1980): Stratégies dans les phytocénoses post-culturales, émergences et liaisons entre stades évolutifs. In: BARBAULT, R.; P. BLANDIN; J.A. MEYER (eds.): *Recherches d'Ecologie Théorique*: 237–250

- HAEUPLER, H. (1982): Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation. Dissertationes Ijtanicæ 65. Vaduz
- HAEUPLER, H.; P. SCHÖNFELDER, P. (1989): Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. Stuttgart
- HAMPICKE, U. (1992): Ist Naturschutz möglich? – Ziele, Konzepte, Kosten. NNA-Berichte (Norddeutsche Naturschutzakad.) 5: 9–17
- HARD, G. (1973): Die Geographie. Eine wissenschaftstheoretische Einführung. Berlin
- HARD, G. (1976): Vegetationsentwicklung auf Brachflächen. Brachflächen in der Landschaft. KTBL-Schrift 165. Darmstadt
- HARD, G. (1986): Vegetationskomplexe und Quartierstypen in einigen nordwestdeutschen Städten. Landschaft und Stadt 18: 11–25
- HARD, G. (1990a): Die Störche und die Kinder, die Orchideen und die Sonne. In: HARD (Hrsg.): Hard-Ware. Notizbuch 18 der Kasseler Schule: 54–72
- HARD, G. (1990b): Disziplinbegegnung an einer Spur. In: HARD (Hrsg.): Hard-Ware. Notizbuch 18 der Kasseler Schule: 6–53
- HARD, G. (1992): Konfusionen und Paradoxien. Garten und Landschaft 1/92: 13–18
- HEMPEL, L. (1984): Geoökodynamik im Mittelmeerraum während des Jungquartärs – Beobachtungen zur Frage „Mensch und/oder Klima?“ in Südgriechenland und auf Kreta. Geoökodynamik 5: 99–140
- HEITZEL, G.; I. MEIEROTT; I. ULLMANN (1992): Beobachtungen zu Konstanz und Dynamik in der Anthropochoren-Flora des Stadtgebietes von Würzburg. Tuexenia 12: 341–360
- HEYDEMANN, B.; E. NOWAK (1980): Katalog der zoologisch bedeutsamen Biotope (Ökosysteme) Mitteleuropas. Natur und Landschaft 55: 7–9
- HILBIG, W.; G. BACHTHALER (1992): Wirtschaftsbedingte Veränderungen der Segetalvegetation in Deutschland im Zeitraum 1950–1992. Angew. Botanik 66: 192–209
- HODGSON, J. (1992): Canned communities – a new era in British phytosociology (Rezension zu RODWELL, J.S.: British plant communities I, Cambridge). Journ. of Biogeography 19: 110–111
- HOFMEISTER, H.; E. GRAVE (1986): Lebensraum Acker. Pflanzen der Äcker und ihre Ökologie. Hamburg etc.
- HÖLLERMANN, P. (1993): Fire ecology in the Canary Islands and Central California – a comparative outline. Erdkunde 47: 177–184
- HÖLLERMANN, P. (1995): Wald- und Buschbrände auf den westlichen Kanarischen Inseln. Abh. d. Akad. d. Wissensch. in Göttingen. Math.-Physikal. Kl. III/46
- HOLTMEIER, F.K. (1966): Die „Malojaschlange“ und die Verbreitung der Fichte. Wetter und Leben 18: 105–108
- HOLTMEIER, F.K. (1971): Der Einfluß der orographischen Situation auf die Windverhältnisse im Spiegel der Vegetation. Erdkunde 25: 178–195
- HOLTMEIER, F.K. (1993): Der Einfluß der generativen und vegetativen Verjüngung auf das Verteilungsmuster der Bäume und die ökologische Dynamik im Waldgrenzbereich. Geoökodynamik 14: 153–182
- HÜPPE, J. (1987): Zur Entwicklung der Ackerunkrautvegetation seit dem Neolithikum. Natur- und Landschaftskunde 23: 25–33
- HUTCHISON, B.A.; D.R. MATT (1977): The distribution of solar radiation within a deciduous forest. Ecol. Monogr. 47: 1–19
- JÄGER, E. (1968): Die pflanzengeographische Ozeanitätsgliederung der Holarktis und die Ozeanitätsbindung der Pflanzenareale. Feddes Repertorium 79: 157–335
- JAX, K. (1994): Renaturierung kleiner Fließgewässer. Möglichkeiten und Probleme einer Einbeziehung des Konzepts der natürlichen Störungen. Umweltwissenschaften 2: 118–126
- JEDICKE, E. (1990): Biotopverbund. Stuttgart

- JOCHIMSEN, M. (1982): Der Informationsgehalt pflanzensoziologischer und ökologischer Zeigerwerte in bezug auf die natürliche Besiedlung von Bergematerial. Arbeitshefte Ruhrgebiet: 9–51
- JONGMAN, R.H.G.; C.J.F. BRAAK, TER; O.F.R. TONGEREN, VAN (1987): Data analysis in community and landscape ecology. Wageningen
- KAULE, G. (1991): Arten- und Biotopschutz. Stuttgart
- KIMMINS, J.P. (1987): Forest ecology. New York
- KLINK, H.-J. (1996): Vegetationsgeographie. Braunschweig
- KLUG, H.; R. LANG (1983): Einführung in die Geosystemlehre. Darmstadt
- KNAPP, R. (1971): Einführung in die Pflanzensoziologie. Stuttgart
- KNAPP, R. (1984): Sample (relevé) areas (distribution, homogeneity, size, shape) and plotless sampling. In: KNAPP, R. (ed.): Sampling methods and taxon analysis in vegetation science: 101–119
- KOPECKY, K. (1978): Die straßenbegleitenden Rasengesellschaften im Gebirge Orlické hory und seinem Vorlande. Vegetace CSSR A 10. Praha
- KOPECKY, K. (1992): Syntaxonomische Klassifizierung von Pflanzengesellschaften unter Anwendung der deduktiven Methode. Tuexenia 12: 13–24
- KOPECKY, K.; S. HEJNY (1990): Die stauden- und grasreichen Ruderalgesellschaften Böhmens unter Anwendung der deduktiven Methode der syntaxonomischen Klassifizierung. Folia Geobotanica et Phytotaxonomica 25: 357–380
- KOROTKOV, K.O.; O.V. MOROZOVA; E.A. BELONOVSKAJA (1991): The USSR vegetation prodromus. Moskau
- KOWARIK, I. (1988): Zum menschlichen Einfluß auf Flora und Vegetation. Theoretische Konzepte und ein Quantifizierungsansatz am Beispiel von Berlin (West). Landschaftsentw. u. Umweltforsch. 56: 1–280
- KOWARIK, I. (1990): Some responses of flora and vegetation to urbanization in Central Europe. In: H. SUKOPP et al. (eds.), Urban ecology: 45–74
- KOWARIK, I. (1992): Das Besondere der städtischen Flora und Vegetation. Deutscher Rat f. Landespflege 61: 33–47
- KOWARIK, I.; W. SEIDLING, W. (1989): Zeigerwertberechnungen nach ELLENBERG. – Zu Problemen und Einschränkungen einer sinnvollen Methode. Landschaft u. Stadt 21: 132–143
- KOWARIK, I.; H. SUKOPP (1984): Auswirkungen von Luftverunreinigungen auf die spontane Vegetation. Angew. Botanik 58: 157–170
- KREBB, K.H. (1983): Vegetationskunde. Stuttgart
- KREBB, K.H. (1990): Methoden zur Pflanzenökologie und Bioindikation. Stuttgart etc.
- KÜCHLER, A.W.; I.S. ZONNEVELD, I.S. (1988): Vegetation mapping. Dordrecht etc.
- KÜSTER, H. (1995): Geschichte der Landschaft Mitteleuropas. München
- LANDOLI, E. (1977): Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff. Geobot. Inst. ETH Rübel 64. Zürich
- LANG, G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Jena
- LARCHER, W. (1980): Ökologie der Pflanzen. Stuttgart
- LAUER, W. (1973): Zusammenhänge zwischen Klima und Vegetation am Ostabfall der mexikanischen Meseta. Erdkunde 27: 192–213
- LAUER, W. (1975): Vom Wesen der Tropen. Abh. d. Math.-Naturwiss. Klasse 3. Mainz
- LAUER, W.; H.-J. KLINK (1978): Gegenstand und Fragestellungen der Pflanzengeographie. In: LAUER, W.; H.-J. KLINK (Hrsg.): Pflanzengeographie: 1–21
- LEEMANS, R.; W. CRAMER (1991): The IIASA climate database for mean monthly values of temperature, precipitation and cloudiness on a terrestrial grid. RR-91–18, Internat. Inst. of Applied Systems Analysis. Laxenburg

- LEHMANN, R.; A. HAMM (1989): Räumliche und zeitliche Dynamik der Fließgewässerdynamik. GR 41: 340–350
- LEMS, K. (1960): Floristic Botany of the Canary Islands. *Sarracenia* 5: 1–94
- LINDACHER, R. (1996): Verifikation der potentiellen natürlichen Vegetation mittels Vegetationssimulation. *Hoppea* 57: 5–143
- LÖFFLER, E. (1977): Tropical rainforest and morphogenic stability. *Zeitschr. f. Geomorph. N.F.* 21: 251–261
- LÖFFLER, E. (1994): *Geographie und Fernerkundung*. Teubner Studienbücher Geographie. Stuttgart
- LONDO, G. (1975): De decimale schaal voor vegetatiekundige opnamen van permanente Kwadraten. *Gorteria* 7: 101–106
- MAAREL, E. VAN DER, 1979: Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* 39: 97–114
- MAAREL, E. VAN DER; M.T. SYKES (1993): Small scale species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *Journ. of Veg. Sc.* 4: 179–188
- MACARTHUR, R.H.; E.O. WILSON (1967): *The theory of island biogeography*. Princeton
- MAI, D.H. (1995): Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. Jena
- MARKGRAF, V. (1991): Late pleistocene environmental and climatic evolution in southern South America. *Bamberger Geograph. Schr.* 11: 271–281
- MATHER, P.M. (1987): *Computer Processing of Remotely-Sensed Images*. Chichester etc.
- MATTICK, F. (1964): Übersicht über die Florenreiche und Florengemeinde der Erde. In: MELCHER, H. (ed.): *A. ENGLERS Syllabus der Pflanzenfamilien II*: 626–630
- MAUGERI, G. (1979): La vegetazione infestante gli argumeti dell'Etna. *Notiziario Soc. Ital. Fitosoc.* 15: 45–54
- MAY, Th. (1995): Wald- und Buschbrände in Spanien. GR 47: 298–303
- MC INTOSH, R.P. (1978): Matrix and plexus techniques. In: R.H. WHITTAKER (ed.): *Ordination of plant communities*: 153–184
- MENSCHING, H. (1979): Desertification. Ein aktuelles geographisches Forschungsproblem. GR 31: 350–356
- MEURER, M. (1993): Geo- und weideökologische Untersuchungen im Mogod-Bergland Nordwest-Tunesiens. *Erdwissensch. Forsch.* 29. Stuttgart
- MEURER, M. (1995): Geoökologisch-vegetationsgeographische Umweltforschung: Die Pflanzendecke als ökologische Raumfunktionsgröße. *Die Erde* 126: 303–322
- MEURER, M. (1996): Vegetationsgeographie – eine antiquierte physisch-geographische Fachdisziplin? GR 48: 618–625
- MEUSEL, J./JÄGER, E./WEINERT, E. (1965): *Vergleichende Chorologie der zentral-europäischen Flora*, 4 Bände. Jena
- MOLL, W. (1989): Zur gegenwärtigen Verbreitung von *Senecio inaequidens* im nördlichen Rheinland. *Florist. Rundbr.* 22: 101–103
- MOREFIELD, J.D.; D.W. TAYLOR; M. DEDCKER (1989): Vascular Flora of the White Mountains of California and Nevada. In: HALL, C.A. et al. (eds.): *Plant Biology of Eastern California*: 310–364
- MOSIMANN, T. (1978): Der Standort in landschaftlichen Ökosystemen. *Catena* 5: 351–364
- MUCINA, L.; G. GRABHERR; T. ELLMAUER; S. WALLNÖFER (1993): *Die Pflanzengesellschaften Österreichs*, 3 Bände. Jena
- MUELLER-DOMBOIS, D. (1987): Waldsterben auf Hawaii. GR 39: 39–43
- MUELLER-DOMBOIS, D.; H. ELLENBERG (1974): *Aims and methods of vegetation ecology*. New York etc.
- MÜLLER-HOHENSTEIN, K. (1981): *Die Landschaftsgürtel der Erde*. Teubner Studienbücher Geographie. Stuttgart
- MÜLLER-HOHENSTEIN, K. (1992): *Plant Geography*. In: EHLERS, E. (ed.), 40 Years after: German Geography. Development, trends and prospects 1952–1992. A report to the International Geographical Union. DFG u. IWZ: 71–97
- MÜLLER-HOHENSTEIN, K.; D. RAPPENHÖNER (1991): Vegetation mapping under different aspects of basic and applied vegetation science. – Large scale examples from the Yemen Arab Republic. *Flora et Vegetatio Mundi* 9: 199–213
- MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1986): *Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens*. Veröff. Geobotan. Inst. ETH Rübel 85. Zürich
- NATUURBESCHERMINGSRAAD (1989): *Natuurbeleidsplan. Advies over het beleidsvoornemen*. Utrecht
- NEUMEISTER, H.; C. FRANKE; C. NAGEL; G. & P. PEKLO; R. ZIERATH (1991): Immissionsbedingte Stoffeinträge aus der Luft als geomorphologischer Faktor. 100 Jahre atmosphärische Deposition im Raum Bitterfeld. *Geoökodynamik* 12: 1–40
- NEZADAL, W. (1989): Unkrautgesellschaften der Getreide- und Frühjahrshackfruchtkulturen (*Stellarietea mediae*) im mediterranen Iberien. *Dissertationes Botanicae* 143. Berlin etc.
- NIMIS, P.L.; G. BOLOGNINI (1990): The use of chorograms in quantitative phytogeography and in phytosociological syntaxonomy. *Fitosociologia* 25: 69–87
- NIP-VAN DER VOORT, J.; R. HENGVELD; K. HAECK (1979): Immigration rates of plant species in three Dutch polders. *Journ. of Biogeography* 6: 301–308
- NULTSCH, W. (1986): *Allgemeine Botanik*. Stuttgart etc.
- ONDERDORFER, E. (1975): Die Mauerfugen-Vegetation Siziliens. *Phytocoenologia* 2: 146–153
- ONDERDORFER, E. (ed) (1977, 1978, 1983): *Süddeutsche Pflanzengesellschaften, Teil I–III*. Stuttgart
- ONDERDORFER, E. (1994): *Pflanzensoziologische Exkursionsflora*. Stuttgart
- PÄFFEN, K.H. (1951): *Geographische Vegetationskunde und Pflanzensoziologie*. *Erdkunde* 5: 196–203
- PAINE, A.D.M. (1985): „Ergodic“ reasoning in geomorphology: time for a review of the term? *Progress in Physical Geography* 9: 1–15
- PAYSEN, T.E.; J.A. DERBY; C.E. CONRAD (1982): A vegetation classification system for use in California. USDA Forest Service, General Technical Report PSW-63. Berkeley
- PICKETT, S.T.A.; P.S. WHITE (eds.) (1985): *The ecology of natural disturbances and patch dynamics*. Orlando
- PICKETT, S.T.A.; S.L. COLLINS; J.J. ARMESTO (1987): Models, mechanisms and pathways of succession. *Botanical Revue* 53: 335–371
- PIETSCH, R. (1968): Der künstliche Standort und der Pflanzenbestand der Fußballplätze im Bundesgebiet. In: TÜXEN, R. (Hrsg.): *Pflanzensoziologie und Landschaftsökologie*: 336–347
- PIGNATTI, E. & S. (1984): Sekundäre Vegetation und floristische Vielfalt im Mittelmeerraum. *Phytocoenologia* 12: 351–358
- PLACHTER, H. (1991): *Naturschutz*. Stuttgart
- PLACHTER, H. (1992): *Naturschutz in der Bundesrepublik Deutschland. Versuch einer Bilanz*. NNA-Berichte (Norddeutsche Naturschutzakad.) 5: 67–75
- POTT, R. (1992): *Die Pflanzengesellschaften Deutschlands*. Stuttgart
- POTT, R. (1993): *Farbatlas Waldlandschaften*. Stuttgart
- PRENTICE, C.I.; W. CRAMER; S.P. HARRISON; R. LEEMANS; R.A. MONSERUD; A.M. SOLOMON (1992): A global biome model on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journ. of Biogeography* 19: 117–134
- PYSEK, A. & P. (1987): Die Methode der Einheitsflächen beim Studium der Ruderalvegetation. *Tuexenia* 7: 479–485

- PYSEK, P. & A. (1991): Vergleich der dörflchen und städtischen Ruderalflora, dargestellt am Beispiel Westböhmens. *Tuexenia* 11: 121–134
- RAABE, E.-W. (1987): Atlas der Flora Schleswig-Holsteins und Hamburgs. Neumünster
- RAFIQPOOR, D. (1994): Studien zur Morphodynamik in den Höhenstufen der Apolobamba-Kordillere (Bolivien). *Erdwissensch. Forsch.* 31. Stuttgart
- RANSON, K.J.; D.L. WILLIAMS (1992): Remote sensing technology for forest ecosystem analysis. In: SHUGART, H.H.; R. LEEMANS; G.B. BONAN (eds.): A systems analysis of the global boreal forest: 267–290
- RAPPENHÖNER, D. (1993): Vegetation als Futterressource in Trockengebieten. Das aktuelle Weidopotential im Tiefland des Jemen. In: BARSCH, D.; H. KARRASCH (Hrsg.): *Geographie und Umwelt* 48. Verh. d. Deutschen Geographentages 1991: 219–228
- RAUNKIAER, C. (1934): *The life-forms of plants and statistical plant geography*. Oxford
- REED, B.C.; J.F. BROWN; D. VANDERZEE; T.R. LOVELAND; J.W. MERCHANT; D.O. OLDEN (1994): Measuring phenological variability from satellite imagery. *Journ. of Veg. Sc.* 5: 703–714
- REHFUESS, K. (1991): Waldböden – Entwicklung, Eigenschaften und Nutzung. *Pareys Studien-texte* 29. Hamburg etc.
- REMMERT, H. (1988): Gleichgewicht durch Katastrophen. *Aus Forsch. u. Med.* 3: 7–17
- REMMERT, H. (1990): *Naturschutz*. Berlin
- REMMERT, H. (1991): Das Mosaik-Zyklus-Konzept und seine Bedeutung für den Naturschutz. *Laufener Seminarbeiträge* 5: 5–15
- REBERTUS, A.J.; T.T. VELEEN; T. KITZBERGER (1993): Gap formation and dieback in Fuego-Patagonian Nothofagus forests. *Phytocoenologia* 23: 581–599
- RICHTER, M. (1978): Geoökologische Untersuchungen in einem Tessiner Hochgebirgstal. *Bonner Geograph. Abh.* 63. Bonn
- RICHTER, M. (1984): Vegetationsdynamik auf Stromboli. *Aachener Geograph. Arb.* 16: 41–110
- RICHTER, M. (1989a): Untersuchungen zur Vegetationsentwicklung und zum Standortwandel auf mediterranen Rebbrachen. *Braun-Blanquetia* 4. Camerino etc.
- RICHTER, M. (1989b): Hecken und Böschungsgehölze. *Wilhelm-Münker-Stiftung* 21: 6–40
- RICHTER, M. (1991): Methoden der Klimaindikation durch pflanzenmorphologische Merkmale in den Kordilleren der Neotropis. *Die Erde* 122: 267–289
- RICHTER, M. (1992): Landwirtschaftliche Schäden in verschiedenen Höhenstufen in der Sierra Madre de Chiapas/Südmexiko. *Petermanns Geograph. Mitt.* 136: 295–308
- RICHTER, M. (1993): „Gaia“ und „surprise“ – Dimensionen zwischen globalem Klimawandel und klimabedingten Katastrophen. *Petermanns Geograph. Mitt.* 137: 325–338
- RICHTER, M. (1994): Die Pflanzensukzession im Vorfeld des Tschierwa-Gletschers/Oberengadin. *Geoökodynamik* 15: 55–88
- RICHTER, M. (1995): Klimaökologische Merkmale der Küstenkordillere in der Region Antofagasta (Nordchile). *Geoökodynamik* 16: 283–332
- RICHTER, M. (1996): Klimatologische und pflanzenmorphologische Vertikalgradienten in Hochgebirgen. *Erdkunde* 50: 205–237
- RÖGNER, K. (1984): Über die Beteiligung von Tieren und Pflanzen an Prozessen der rezenten Morphodynamik bei Zuq Tamrur (Israel). *Geoökodynamik* 5: 227–242
- RUNGE, F. (1986): Die Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. *Aschendorff*
- RUNNING, S.W.; R.R. NEMANI (1988): Relating seasonal patterns of the AHVRR vegetation index to simulated photosynthesis and transpiration of forests in different climates. *Remote Sensing of Environment* 24: 125–154
- SCHÄBITZ, F. (1989): Untersuchungen zum aktuellen Pollenniederschlag und zur holozänen Klima- und Vegetationsentwicklung in den Anden Nord-Neuquéns, Argentinien. *Bamberger Geograph. Schr.* 8, Bamberg

- SCHMIEDECKEN, W. (1978): Die Bestimmung der Humidität und ihrer Abstufungen mit Hilfe von Wasserhaushaltsberechnungen. *Colloquium Geographicum* 13: 135–159
- SCHMIEDECKEN, W.; E. STIEHL (1985): Wald und Wasserhaushalt. Klimatologische und hydrologische Untersuchungen in der Rureifel. *Colloquium Geographicum* 16: 165–195
- SCHMITHÜSEN, J. (1957): Anfänge und Ziele der Vegetationsgeographie. *Petermanns Mitt.* 101: 81–92
- SCHMITHÜSEN, J. (1968): *Allgemeine Vegetationsgeographie*. Berlin
- SCHMITT, E. (1991): Biotopverbundmodell Oberer Mittelrhein. *Giessener Geograph. Schr.* 69
- SCHMITT, T. (1989): Xerothermvegetation an der Mosel. *Giessener Geograph. Schr.* 66
- SCHNELLE, F. (1955): *Pflanzen-Phänologie*. Leipzig
- SCHOLZ, H. (1993): Eine unbeschriebene anthropogene Goldrute (Solidago) aus Mitteleuropa. *Florist. Rundbr.* 27: 7–12
- SCHÖNFELDER, P.; A. BRESINSKY (Hrsg.) (1990): *Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Bayerns*. Stuttgart
- SCHUBERT, R. (1991): *Lehrbuch der Ökologie*. Jena
- SCHULTZ, J. (1995): *Die Ökozonen der Erde*. Stuttgart
- SCHWARZ, R. (1995): Modellierung der Klimavegetation der Erde auf der Grundlage des Wettbewerbs der Lebensformen. *Hamburger Geograph. Stud.* 47: 1–25
- SHUGART, H.H. (1984): *A Theory of Forest Dynamics*. New York
- SMITH, A.R. (1993): Phytogeographic principles and their use in understanding fern relationships. *Journ. of Biogeogr.* 20: 255–264
- STOHR, M. (1989): Biomonitoring. *Landsch. u. Stadt* 21: 121–132
- STOTT, Ph. (1981): *Historical Plant Geography*. London
- STOUTJESDIJK, Ph.; J.J. BARKMAN (1992): *Microclimate, vegetation and fauna*. Knivsta (Schweden)
- STRAKA, H. (1970): *Pollenanalyse und Vegetationsgeschichte*. Wittenberg
- SUKOPP, H.; R. WITTIG (ed.) (1993): *Stadtökologie*. Stuttgart etc.
- SYMONIDES, E. (1985): Population structure of psammophyte vegetation. In: WHITE, J. (ed.): *The population structure of vegetation*: 265–291
- TAKHTAJAN, A. (1986): *Floristic regions of the world*. Berkeley etc.
- TCHEBAKOVA, N.M.; R.A. MONSERUD; R. LEEMANS; S. GOLOVANOV (1993): A global vegetation model based on the climatological approach of Budyko. *Journ. of Biogeogr.* 20: 129–144
- TOTHMERESZ, B. (1995): Comparison of different methods for diversity ordering. *Journ. of Veg. Sc.* 6: 283–290
- TRABAUD, L. (1973): Experimental study on the effects of prescribed burning on a *Quercus coccifera* L. Garrigue: Early results. *Proc. Ann. Tall Timbers Fire Ecol. Conf.*: 97–129
- TRAUTMANN, W. (1973): *Vegetationskarte der BRD 1:200.000. Potentielle natürliche Vegetation – Blatt CC 5502 Köln*. Schriftenr. Vegetationskunde 6
- TRETER, U. (1993): *Die borealen Waldländer*. Braunschweig
- TROLL, C. (1966): *Ökologische Landschaftsforschung und vergleichende Hochgebirgsforschung (Sammelwerk)*. *Erdkundliches Wissen* 11
- TROLL, C. (1973): *Rasenabschälung (turf exfoliation) als periglaziales Phänomen der subpolaren Zonen und der Hochgebirge*. *Zeitschr. f. Geomorph., Suppl. Bd.* 17: 1–32
- TÜXEN, R. (1978): Die heutige potentiell natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. LAUER, W.; H.-J. KLINK (Hrsgb.): *Pflanzengeographie. Wege der Forschung* 130: 323–354
- VALK, A. VAN DER (1992): Establishment, colonization and persistence. In: GLENN-LEWIN, D.C.; R.K. PEET; T.T. VELEEN (eds.): *Plant succession – theory and prediction*. *Population and community biology series* 11: 60–102
- VARESCHI, V. (1980): *Vegetationsökologie der Tropen*. Stuttgart

- VOS, W.; A. STORTELDER (1992): Vanishing Tuscan landscapes. Landscape ecology of a Submediterranean-Montane area (Solano Basin, Tuscany/Italy). Wageningen
- WALTER, H. (1960): Grundlagen der Pflanzenverbreitung, I. Standortslehre. Stuttgart
- WALTER, H.; S.-W. BRECKLE (1986–1991): Ökologie der Erde, 4 Bde. Stuttgart
- WALTER, H.; H. STRAKA (1970): Arealkunde. Floristisch-historische Geobotanik. Stuttgart
- WEBERLING, F.; H.O. SCHWANTES (1992): Pflanzensystematik. Stuttgart
- WELLS, W. (1985): Waldgesellschaften im nördlichen Steigerwald. Dissertationes Botanicae 83. Vaduz
- WELLS, W./LINDACHER, R. (1994): Beiträge zur Chorologie und Florenstatistik der Kanarischen Inseln. *Hoppea* 55: 845–857
- WERNER, D.J.; T. ROCKENBACH; M.-L. HÖLSCHER (1991): Herkunft, Ausbreitung, Vergesellschaftung und Ökologie von *Senecio inaequidens* DC. unter besonderer Berücksichtigung des Köln-Aachener Raumes. *Tuexenia* 11: 73–107
- WERNER, W. (1990): Verbreitung und Ökologie der Kiefern *Pinus Kesiya* und *Pinus Merkusii* in Thailand. In: A. SEMMEL (ed.): 47. Deutscher Geographentag Saarbrücken 1989: 152–157
- WESTHOFF, V.; E. MAAREL, VAN DER (1978): The Braun-Blanquet Approach. In: R.H. WHITTAKER (ed.): Classification of plant communities: 287–399
- WESTHOFF, V. (1990): Neuentwicklung von Vegetationstypen (Assoziationstypen in statu nascenti) an neuen naturnahen Standorten, erläutert am Beispiel der Westfriesischen Inseln. *Ber. d. R.-Tüxen-Ges.* 2: 11–23
- WHITMORE, T.C. (ed.) (1981): Wallace's Line and plate tectonics. Oxford Monographs on Biogeography
- WHITTAKER, R.H. (1975): Communities and ecosystems. New York
- WIENS, D. (1978): Mimicry in plants. *Evolutionary Biol.* 11: 365–403
- WILDI, O. (1989): Analysis of the disintegrating group and gradient structure in Swiss riparian forests. *Vegetatio* 83: 179–186
- WILDI, O.; L. ORLOCI (1990): Numerical exploration of community patterns. Den Haag
- WILMANN, O. (1993): Ökologische Pflanzensoziologie. Heidelberg
- WIRTH, V. (1980): Flechtenflora. Ökologische Kennzeichnung und Bestimmung der Flechten Südwestdeutschlands und angrenzender Gebiete. Stuttgart
- WITTIG, R. (1991): Ökologie der Großstadtfloren. Stuttgart
- WITTIG, R.; H.J. BALLACH; C.J. BRANDT (1985a): Increase of number of acid indicators in the herb layer of the Millet grass-beech forest of the Westphalian Bight. *Angew. Botanik* 59: 219–232
- WITTIG, R.; D. DIESING; M. GÖDDE (1985b): Urbanophob – urbanoneutral – urbanophil. Das Verhalten der Arten gegenüber dem Lebensraum Stadt. *Flora* 177: 265–282
- WITTKAMP, J.; U. DEIL; C. BEIERKUHNEIN (1995): Sozialstruktur und Dorfvegetation – ein Vergleich von Dörfern beiderseits der ehemaligen innerdeutschen Grenze. *Die Erde* 126: 107–126
- WOLF, J.H.D. (1983): Epiphyte communities of tropical montane forest in the northern Andes, I & II. *Phytocoenologia* 22: 1–103
- WOODWARD, F.I.; L. ROCHEFORT (1991): Sensitivity analysis of vegetation diversity to environmental change. *Global Ecol. and Biogeogr. Letters* 1: 7–23
- ZEZSCHWITZ, E. VON (1985): Qualitätsänderungen des Waldhumus. *Forstwissensch. Centralbl.* 104: 05–220
- ZIELONKOWSKI, W. (1975): Vegetationskundliche Untersuchungen im Rotwandgebiet zum Problemkreis Erhaltung der Almen. *Schriftenr. f. Natursch. u. Landschaftspfl.* 5. München
- ZOLLER, H.; H. HEIBER (1971): Überblick der spät- und postglazialen Vegetationsgeschichte in der Schweiz. *Boissiera* 19: 113–128

Sachregister

Fettdruck = Seitenzahl der Erläuterung bzw. Definition

- Abundanz (Artmächtigkeit) 74
- Abundanzdynamik 54
- achsenkreuz 96, 101, 102
- Adventivpflanze 122, 155, 164, 165, 166, 168, 169, 176, 178, 217
- Aggregationswert 79, 82
- Agriophyten 165, 166
- Ähnlichkeitsanalyse 71, 75, 90, 98, 100, 102, 169, 170, 174
- Allelopathie 187
- Anemochore 60, 104, 141, 143, 171, 175
- Angiospermen (Bedecktsamer) 18, 105, 107
- Annuelle 159, 164, 169, 171, 175
- Antarktis 114
- Anthropophyten s. Synanthropie
- Anthroposole 179
- Aphyllie 62
- Archaeophyt 164, 176, 179, 218
- Arealform 109
- Arealgrenze 112
- Arealkarte 108
- Arealkunde 15, 105, 108
- Arealtypisierung bzw. -typen 108, 112, 115, 116, 118, 181
- Artenareal 119
- Artenneubildung s. Speziation
- Artenschutz 211, 212, 215, 217
- Artenverlust (-schwund) 55, 172, 173, 181, 187, 189, 190, 201, 215
- Artenvielfalt s. Phytodiversität
- Assoziation 69, 70ff., 74, 83, 85, 125, 164, 169, 186, 187
- Auenvegetation 43, 44
- Aufnahmezeitpunkt 74
- Ausbreitung (generativ/vegetativ) 59, 144, 156, 210
- Ausbreitungsökologie 59, 79, 80, 104
- Ausgleichsflächen 219, 224
- Australis 115
- Bannwald** 222
- Basalgesellschaft 84, 174, 183
- Bestandsklima 37, 68
- Bioindikation s. Phytoindikation
- Biotop 122, 209, 218, 219, 224
- kartierung 221
- schutz 211, 212, 217, 218
- vernetzung 217, 218, 219, 220, 221, 222, 224
- Blattform 67
- Blattgröße 67, 197, 198, 203
- Blattkonsistenz (Blatthärte) 63, 67
- Blattflächenindex (syn. LAI) 134, 137, 202, 203, 207
- Brache (-vegetation) 43, 53, 64, 129, 154, 176, 203, 219, 221
- Industrie- 154, 173, 178, 183, 219
- Schwarz- 154, 172, 208, 222
- Sozial- 154, 213
- Brandtypen 162
- Bruch (-wald) 44
- Bryophyten (Moose) 17
- C3-Pflanzen 29, 30
- C4-Pflanzen 29, 30
- CA oder CCA 100, 102
- CAM-Pflanzen 29, 30
- Capensis 115
- Chamaechore 61
- Chamaephyten 63, 64, 65, 92, 104, 126, 175, 198, 213
- Charakterarten 70, 83, 96, 125
- Chorologie s. Arealkunde
- Cluster s. Dendrogramm
- crop-mimicry 171
- Dauerquadrat 144, 146, 151, 200
- Deckungswert (-grad) 71, 73, 74, 79, 82, 83, 85, 118, 119, 127, 133, 192, 198
- Degradierung (inkl. Desertifikation) 205, 207, 208, 215
- Dendrochronologie 200
- Dendrogramm 95, 96, 97, 100
- Derivatgesellschaft 84, 174, 183
- Differentialart 83
- Dikotyledonen (Zweikeimblättrige) 18, 19, 23, 173, 188
- Diversität s. Phytodiversität
- Diversitäts-Formeln 88, 89, 90

Dominanz s. Deckungswert
 Differentialart 96
 Disjunktion 109, 111, 115

Endemismus (bzw. Endemit) 19, 111, 112, 115, 215
 Insel- 112, 114
 Neo- 110
 Lokal- 110
 Relikt- 110
 Endochore 61
 Entropie 87, 142
 Ephemerophyten 165, 166
 Epichore 61
 Epiphyten 55, 63, 106, 153, 157, 188, 215
 Epökophyten 165, 166
 Ethnobotanik 173, 209
 Evenness s. Gleichverteilung
 Exklave 109
 Exot (Fremdart) 167, 168, 169, 178, 179, 183, 211, 217, 218
 Exponat 202

Feuerökologie 161, 163
 Flachmoor s. Niedermoore
 Flora 14 ff.
 Florendezimierung 106
 Florenanalyse (statistische) 115
 Florenelement s. Geoelement
 Floreninventar 118
 Florenkartierung 119, 120
 Florenregion 113
 Florenreich 85, 106, 113, 114, 115
 Florenwanderung 105, 106, 107, 112, 114, 115, 140, 165, 166, 185, 202

gap s. Lücke
 Gartenflüchtlinge 175
 Gartengrün 178
 Genpotential (Genpool) 164, 209, 217
 Geobotanik 14, 15
 Geoelement 116, 118, 174
 Geophyten 25, 63, 64, 65, 92, 104, 126, 163, 165, 171, 175, 213
 Gleichverteilung 90
 Gradientenanalyse 87, 90, 93, 96, (181)
 -, direkte u. indirekte 98, 101, 102
 Grünverbauung 210
 Gruppierung s. Tabellengruppierung
 Gymnospermen (Nacktsamer) 18, 23, 105

Habitat 218, 220, 221
 Halophyten 70, 109
 Hauptkomponentenanalyse s. PCA
 Hecken 122, 209, 210, 219, 220, 222
 Helophyten 25
 Hemerobie (-grad) 179, 180, 181, 212
 Hemikryptophyten 61, 63, 64, 65, 92, 104, 126, 144, 175, 179, 213, 214
 Heterochorie 171
 Heterogenität s. Phytodiversität
 Heterophyllie 21
 Hochmoor 45, 50
 Höhengradient 71
 Höhenstufen 130
 Holarktis 113
 Homoiohydre 23
 hot spot 214, 217
 Hydrochore 61, 143
 Hydrophyten 25, 62, 109
 Hygrophyten 25, 62

Idiophyten 165, 166, 176
 Initialphase 82, 83, 84, 98, 145, 146, 155, 156, 214
 Interzeption 202
 Invasion 98, 155, 156, 164, 178, 217

Karussell 148, 149, 151, 152, 153
 Kennart s. Charakterart
 Klassifikation 13, 14, 59, 82, 90, 93, 96, 97, 108, 174
 Klimax 98, 146, 147, 148, 149, 152, 153
 Kohorte 149, 151, 152
 Konvergenz 65, 110
 Kormophyten (höhere Pflanzen) 17, 21
 Korrespondenzanalyse s. CA und CCA
 Kosmopolit 109
 Kulturbegleiter s. Adventivpflanzen

LAI s. Blattflächenindex
 Lägerfluren 188
 Landschaftspflege 109, 186, 210, 224
 Lebensformen 23, 62ff. (v.a. 80, 104)
 Lebensformenspektrum 64, 66, 67, 127, 175
 Lianen 63
 Lücken, Lückenschlagen 148, 149, 150, 151
 Luftbild 131, 134, 137

Macchie 53, 130
 Malakophylle 25, 62

Mannigfaltigkeit 67, 106, 214
 Maskierung 96
 Mauerfugen-Vegetation 177
 Mesophyten 25, 62
 Migration s. Florenwanderung
 Minimumareal 73
 Monitoring s. Phytomonitoring
 Monokotyledonen (Einkeimblättrige) 18, 19, 23
 Mosaik-Zyklus 147, 148, 149, 150, 152, 153, 154, 159, 202
 Mykorrhiza 28
 Myrmecochore 171

Nachbarschaftseffekt 183
 Nährelemente, -stoffe 26, 58
 Nährstoffmangel 27
 Naturschutz 109, 156, 186, 211, 212, 217, 218, 220, 221, 222, 223
 NDVI (Vegetationsindex) 137, 138
 Nebka 42, 130
 Neophyt 164, 165, 166, 173, 174, 175, 176, 179, 181, 182, 183, 217, 218
 Neotropis 114, 148, 198, 217
 Niedermoore 45

Ökogramm 201
 Ökotope 179, 212, 214, 218, 219
 Ökoton 179, 207
 Ordination 14, 96, 98, 99, 100, 101, 102, 104, 190

Paläotropis 114
 PAR (photosynthetisch aktive Strahlung) 137
 patch dynamics 146, 149, 153
 PCA (Hauptkomponentenanalyse) 100, 101, 102, 190
 Pflanzenformation 23, 68ff.
 Pflanzengemeinschaft 13, 14, 68ff. (v.a. 85)
 Pflanzengesellschaft 14, 68ff.
 Pflanzenliste 71
 Pflanzensoziologie 13, 14, 68, 69ff.
 Phanerophyten 61, 63, 64, 65, 104, 126, 144, 148, 157, 175, 198, 213, 214
 Phänologie 31, 33, 178, 200
 Phänozustand, -stufen 31, 32, 33, 40, 71, 134, 138
 Phänotyp 16
 Phylogenese (Stammesgeschichte) 16, 105, 110

Phytodiversität 67, 71, 88, 127, 146, 174, 184, 208, 209, 212, 215, 221, 223
 -, Diversität (Artenvielfalt) 88, 92, 154, 155, 156, 157, 163, 164, 173, 178, 198, 199, 200, 201, 213, 214, 217,
 -, Diversität (Standortvielfalt) 90, 154, 155, 213, 214, 217, 221
 -, β -turnover 90
 -, Variabilitätskoeffizient 90, 91, 93
 Phytoindikation 71, 93, 186, 187, 191, 195, 198, 202, 212, 223, 224
 Phytomasse 54, 133, 138, 157, 198, 202, 204, 207, 209
 Phytomonitoring 119, 138, 186, 187, 191, 195, 200, 201, 221, 223
 Phytoproduktion 33, 51, 214
 Phytozönose s. Pflanzengemeinschaft
 Pionierstadium 84, 104
 Pionierstandort 61, 173
 Pioniervegetation 98, 100, 122, 167, 174, 177, 181, 182
 Platzierung 72
 Plexus-Diagramm 99
 Poikilohydre 23
 Pollenanalyse 105, 140, 141
 Pollendiagramm 140, 141
 Polykormon (Kolonie) 61, 156, 157, 170, 214, 219
 Populationsökologie 54
 potentielle natürliche Vegetation 35, 131
 Primärproduktion 162, 189
 Pyrophyt 161

Rasterkarten 115, 119, 120, 127, 167
 Regeneration 55, 139, 143, 144, 146, 147 ff.
 Reliktstandort 110
 Reproduktionszyklus 141, 151, 153
 Refugium 178
 Renaturierung 210, 211, 224
 Retrogression 146
 Rohtabelle 76
 Rote Liste 211
 Ruderalflora 64, 79, 165, 173, 174, 175, 176, 177, 180, 181, 182, 183, 189, 221

Samenbank 139, 144, 171
 Samenruhe 143, 171
 Saprophyten 48
 Satellitensysteme 134
 scatter plot s. Achsenkreuz

Schichtungsprofil 121, 122, 124
 Schlüsselart (Kernart) 150, 151, 153
 Segetalflora 64, 165, 169, 172, 173, 175, 176,
 177, 178, 180, 189
 Selektion 16, 105, 173
 Sektion 16
 Sekundärvegetation 164
 Sippe 16, 17ff.
 Sklerophylle 25, 62
 Skleromorphiegrad 66
 Soziabilität (Geselligkeit) 74
 Spermatophyten (Samenpflanzen) 18
 Speziation (Artenneubildung) 16, 19, 108,
 110, 169
 Spontanvegetation 223
 Stabilität 187, 208, 214
 Stammabfluß 203
 Standortäquivalenz 168, 177
 stehendes Sterben 148, 152
 Stetigkeit 79, 82, 96
 Störung 145, 146, 147, 149, 150, 153, 175, 181,
 190, 200
 Stoffkreislauf 14
 Strategien, Strategen K- und r- 61, 143
 Guerilla-/Phalänx 144
 Sukkulenz 21, 63, 66, 98
 Sukkulenten 26, 61, 64, 65, 177
 Sukzession 40, 61, 63, 64, 69, 73, 74, 76, 78,
 79, 82, 84, 97, 98, 100, 102, 104, 142 ff.
 Mikro- 143, 146, 148, 151
 Primär- 139, 143, 144, 145, 154
 -, säkulare S. 139, 140
 Sekundär- 139, 143, 144, 146, 152, 154
 Symbiose 55, 56
 Symbole 124, 125, 130, 131
 Symmorphologie 82, 133
 Symphanologie 33
 Synanthropie 164, 165, 168, 175, 178
 Synsystematik 70, 83, 104
 Syntaxonomie 70, 72, 79, 98, 104, 168
 Systematik (Sippenbeschreibung) 16 ff.
 Tabellengruppierung 77, 78, 82
 Tabellenkopf 74,
 Tabelle, synthetische 79
 Taxa, Taxon s. Sippe
 Taxonomie (Sippenabgrenzung) 16, 17
 Terminalstadium (Schlußgesellschaft) 98,
 145, 146, 149, 152, 155, 187, 214, 221

Tessera (Aufsichtsskizze) 127, 129
 Thalophyten (niedere Pflanzen) 17, 21
 Thermophyt 168
 Therophyten 25, 63, 64, 65, 74, 92, 104, 126,
 144, 163, 164, 165, 171, 175, 181, 213, 214,
 215
 Trabant 151
 Trägerpflanze (Porophyt) 195
 Transekt 71, 72, 121, 124, 127, 200
 transferweg 107
 Transpiration 23, 24, 25, 66, 202, 204
 Trennart s. Differentialart
 Trittgemeinschaften 188
 Trophiegrade 179, 190, 200
 -, Eutrophie 171, 175, 178, 179
 -, Eutrophierung 185, 189, 190, 201, 202, 212,
 222, 223
 -, Oligotrophie 175, 178, 189
 Tropophyten 62
 Ubiquist 109
 UVP 224
 Vegetation 14 ff.
 Vegetationsgeographie 14
 Vegetationskunde 15, 133, 169
 Vegetationstyp 127, 129, 130, 133, 137, 145,
 161, 176
 Verbreitungsprofil s. Transekt
 Verbundsystem s. Biotopvernetzung
 Versauerung 189, 201
 Vikarianz 110, 111
 Vorrangfläche 219
 Waldbewirtschaftung und -typen 159
 Waldsterben 188
 Wildkraut (Bei-, Unkraut) 169, 172, 173, 210,
 222
 Windsamer (s. Anemochore)
 Windverformung 196
 Wuchsform 62
 Wurzelraumkapazität 204
 Xerophyten 25, 62, 179
 Zeigerwert 71, 101, 186, 189, 191, 192, 201,
 225
 Zoochore 60, 104, 171, 175

Teubner Studienbücher der Geographie

Fortsetzung

Müller: Tiergeographie

Struktur, Funktion, Geschichte und Indikatorbedeutung von Arealen
 268 Seiten. DM 38,-/öS 277,-/sFr. 34,-

Müller-Hohenstein: Die Landschaftsgürtel der Erde

2. Auflage. 204 Seiten. DM 32,-/öS 234,-/sFr. 29,-

Rathjens: Die Formung der Erdoberfläche unter dem Einfluß des Menschen

Grundzüge der Anthropogenetischen Geomorphologie
 160 Seiten. DM 28,80/öS 210,-/sFr. 26,-

Rathjens: Geographie des Hochgebirges

Band 1: Der Naturraum
 210 Seiten. DM 29,80/öS 218,-/sFr. 27,-

Richter: Allgemeine Pflanzengeographie

256 Seiten. DM 42,-/öS 307,-/sFr. 38,-

Rother: Der Mittelmeerraum

Ein geographischer Überblick
 212 Seiten. DM 36,-/öS 263,-/sFr. 32,-

Schäfer: Biogeographie der Binnengewässer

258 Seiten. DM 38,-/öS 277,-/sFr. 34,-

Semmel: Grundzüge der Bodengeographie

3. Auflage. 127 Seiten. DM 36,-/öS 263,-/sFr. 32,-

Voppel: Die Industrialisierung der Erde

280 Seiten. DM 39,-/öS 285,-/sFr. 35,-

Weischet: Einführung in die Allgemeine Klimatologie

Physikalische und meteorologische Grundlagen
 6. Auflage. 276 Seiten. DM 46,-/öS 336,-/sFr. 41,-

Weischet: Regionale Klimatologie

Teil 1. Die Neue Welt

Amerika, Neuseeland, Australien
 468 Seiten. DM 78,-/öS 569,-/sFr. 70,-

Weischet/Endlicher: Regionale Klimatologie

Teil 2. Die Alte Welt

Eurasien, Afrika
 ca. 400 Seiten. ca. DM 76,-/öS 555,-/sFr. 68,-

Wiese: Afrika

Ressourcen, Wirtschaft, Entwicklung
 269 Seiten. DM 42,-/öS 307,-/sFr. 38,-
 (Teubner Studienbücher der Geographie - Regional, Band 1)

Windhorst: Geographie der Wald- und Forstwirtschaft

204 Seiten. DM 29,80/öS 218,-/sFr. 27,-

Wirth: Theoretische Geographie

Grundzüge einer Theoretischen Kulturgeographie
 336 Seiten. DM 42,-/öS 307,-/sFr. 38,-

Preisänderungen vorbehalten



B. G. Teubner Stuttgart · Leipzig