

Verbreitung, Vergesellschaftung und Ökologie von *Lathraea squamaria* in Süddeutschland, mit einem Überblick zur Situation in Mitteleuropa

– Carsten Rüther und Jürgen Klotz –

Zusammenfassung

Auf Grundlage von 14 Vegetationsaufnahmen, der Messung bodenökologischer Parameter und der Berechnung von Zeigerwerten werden die Soziologie und die standörtlichen Eigenschaften an den Wuchsorten von *Lathraea squamaria* (Schuppenwurz) im Raum Regensburg untersucht. *Lathraea* kommt im Gebiet fast ausschließlich in anspruchsvollen *Fagetalia*-Gesellschaften vor (*Quercus-Ulmetum*, *Stellario-Alnetum*, *Alno-Ulmion*-Basalgesellschaft, *Stellario-Carpinetum*, *Tilio-Acerion*-Basalgesellschaft). Häufigste Begleiter in der Krautschicht sind *Adoxa moschatellina*, *Aegopodium podagraria*, *Anemone nemorosa*, *Lamium montanum* und *Ranunculus ficaria*. Einige Arten begleiten die Schuppenwurz nur auf Böden über kalkhaltigem Gestein, insbesondere *Anemone ranunculoides* und *Corydalis cava*. Die Art besiedelt im Raum Regensburg sehr unterschiedliche geologische Substrate in allen fünf Naturräumen. Die bodenbiologisch sehr aktiven Böden sind im Wesentlichen lang anhaltend/dauerhaft frisch bis feucht und gut bis sehr gut mit Basen versorgt, vielfach auch kalkhaltig. Die Bodenreaktion liegt mehrheitlich im mittel sauren bis schwach alkalischen Bereich. Einzelne Standorte auf kristallinem Urgestein weisen deutlich niedrigere pH-Werte und eine geringere Basenversorgung auf.

Zur Beurteilung der Vergesellschaftung und des Standortes in Süddeutschland wurden mehr als 100 Vegetationsaufnahmen mit der Schuppenwurz ausgewertet. Die überregional erhobenen Daten bestätigen die Affinität von *Lathraea* zu den anspruchsvollen Laubwäldern. Sie ist im süddeutschen Raum vor allem in *Alno-Ulmion*-, *Carpinion*- und *Tilio-Acerion*-Gesellschaften dokumentiert, selten auch in Buchen- und Buchen-Tannen-Mischwäldern (*Hordelymo-Fagetum*, *Aposerido-Fagetum*). Das pflanzensoziologische Spektrum reicht über die eigentlichen Wälder hinaus und schließt auch Gebüsche, Hecken, Feldgehölze, Waldmäntel sowie offene bzw. halboffene Vegetation ein (z. B. *Salicetum albae*, *Carpino-Prunetum*, Feuchtrachen mit Jungpflanzen potentieller Wirtsbäume). Zu den charakteristischen Begleitarten von *Lathraea* in der Krautschicht zählen Frühlings-Geophyten oder frühblühende Hemikryptophyten. Die Berechnungen der ökologischen Zeigerwerte sowohl für die Aufnahmen des Regensburger Raumes als auch für diejenigen Süddeutschlands bestätigen im Wesentlichen die bei ELLENBERG et al. (2001) vorgenommenen Einstufungen, mit Ausnahme des Faktors Licht. *Lathraea* kommt demnach auf lichtreicheren Standorten vor als es der Zeigerwert zum Ausdruck bringt. Die Verteilung der Reaktionszahlen zeigt, dass nicht ausschließlich Pflanzenarten schwach saurer bis schwach alkalischer Böden mit der Schuppenwurz vergesellschaftet sind, sondern auch einzelne Sippen mäßig bis stärker versauerter Böden. Mehrere Messdaten zur Bodenökologie an verschiedenen *Lathraea*-Vorkommen Süddeutschlands sowie Mitteleuropas und angrenzenden Regionen West- und Nordeuropas belegen auch die Besiedlung „ungünstiger“ Standorte. Die Lebensweise als Holoparasit deutet jedoch daraufhin, dass nicht unmittelbar *Lathraea*, sondern der Wirtsbaum selbst von den Bodenbedingungen abhängig ist.

Bezogen auf Mitteleuropa und angrenzenden Regionen West- und Nordeuropas zeigt sich ein Schwerpunkt der Vergesellschaftung in Auen-, Eichen-Hainbuchen- und edellaubholzreichen Wäldern.

Abstract: Distribution, phytosociology and ecology of *Lathraea squamaria* in southern Germany, with a survey of the situation in Central Europe

This study investigates the phytosociology and site conditions of *Lathraea squamaria* (Common Toothwort) in the vicinity of Ratisbon on the basis of 14 relevés, the measurement of several parameters of soil morphology and soil chemistry, and the calculation of indicator values. In the environs of Ratisbon, *Lathraea* occurs mainly in *Fagetalia* forest communities (*Quercus-Ulmetum*, *Stellario-Alnetum*, *Alno-Ulmion* community, *Stellario-Carpinetum*, *Tilio-Acerion* community). The most common companion plant species in the herb layer are *Adoxa moschatellina*, *Aegopodium podagraria*, *Anemone nemorosa*, *Lamium montanum* and *Ranunculus ficaria*. Some plant species, such as *Anemone ranunculoides* and

Corydalis cava, only accompany *Lathraea* on soils with a very high base content. *Lathraea* is found on quite different geological substrates in all landscape units in the surroundings of Ratisbon. Soil analysis reveals that the species prefers moderately acidic to weakly basic soils with a high base supply in combination with a moderate to high moisture content and high biological activity. Some stands over crystalline subsoil show clearly lower pH-values and a lower base supply.

More than 100 relevés are analysed to evaluate the phytosociology and the site conditions in southern Germany. Regional data confirm the affinity of *Lathraea squamaria* to *Fagetalia* forest communities. In southern Germany, *Lathraea* is documented particularly in *Alno-Ulmion*, *Carpinion* and *Tilio-Acerion* forest communities, but rarely occurs in beech and beech-fir mixed forests (*Hordelymo-Fagetum*, *Aposerido-Fagetum*). The phytosociological behaviour is not only limited to forest stands; it also includes bushes, hedges, coppice stands and forest edges as well as unwooded areas and low-density stands (e. g. *Salicetum albae*, *Carpino-Prunetum*, moist fallows with young plants of potential host trees). The typical companion plant species of the herbaceous layer are geophytes and hemicryptophytes flowering before leaf formation. Except for the light factor, the calculations of indicator values for the relevés of the Ratisbon region as well as for those of southern Germany essentially confirm the classifications given by ELLENBERG et al. (2001). Accordingly, *Lathraea* grows on more light-rich habitats than are suggested by this indicator value. As indicated by the distribution of the soil reaction values, not only plant species of moderately acidic to weakly alkaline soils but also those of very acidic soils occur together with *Lathraea*. Several measurements of soil parameters in various sites of *Lathraea* occurrences in southern Germany, Central Europe and adjacent areas of western and northern Europe also prove the growth on "unfavourable" sites. However, the life-form as a holoparasite indicates that it is not directly *Lathraea* but the host tree itself that depends on the soil conditions.

In Central Europe and adjacent areas of western and northern Europe *Lathraea* is documented mainly in floodplain and oak-hornbeam forests as well as in forests with high proportions of maple, ash, lime and elm.

Keywords: *Fagetalia sylvaticae*, geophyte, phytosociology, ordination, site conditions, soil ecology, indicator values, distribution, Ratisbon.

1. Einleitung

Die holoparasitische *Lathraea squamaria* L. (Schuppenwurz) gehört zu den leicht zu übersehenden Frühlingsgeophyten der mitteleuropäischen Flora. Die Pflanzen sind nur zu Beginn der Blühphase etwa Ende März bis Mitte April durch ihre Größe und Farbe zwischen der Laubstreu einigermaßen gut zu erkennen, während sie bereits ab Ende April aufgrund der verblassenden Blütenstände und durch die sich entwickelnden Blätter und Sprosse der Begleitflora zunehmend schwer auszumachen sind. In vielen Gebieten ist daher die genaue Verbreitung von *Lathraea* nur unzureichend bekannt. So wurden beispielsweise im Raum Regensburg im Zeitraum von 1998, dem Beginn der gezielten Suche an potentiellen Wuchsorten von *Lathraea* durch den Zweitautor, bis einschließlich 2007 insgesamt 33 Nachweise von Einzelbeständen in 19 Rasterfeldern (1/64-TK) dokumentiert (KLOTZ & RÜTHER 2007), während in den fast 200 Jahren zuvor lediglich etwa 15 Nachweise von Einzelbeständen in 11 Rasterfeldern gelangen (vgl. DUVAL 1804, FÜRNROHR 1839, EICHHORN 1961, MERGENTHALER 1950–1991 und 1982 sowie VOLLMANN 1914, SCHÖNFELDER & BRESINSKY 1990). Es ist zu vermuten, dass die Art nicht nur im Regensburger Raum, sondern in vielen Regionen Mitteleuropas mehr Wuchsorte aufweist, als aus den vorliegenden Kartierungsergebnissen hervorgeht (vgl. auch die Hinweise bei SEBALD et al. 1996: Baden-Württemberg; SLAVÍK 1994: Tschechien; MENNEMA et al. 1980: Holland).

Nicht nur die Verbreitung von *Lathraea* ist bislang wenig erforscht, auch zur Vergesellschaftung und zu den ökologischen Verhältnissen liegen bislang nur wenige Daten vor. Hierbei handelt es sich zumeist um sehr grobe Angaben ohne konkrete Nennung von Pflanzengesellschaften bzw. ohne konkrete ökologische Messdaten sowie um Einzeldaten aus bestimmten Gebieten (vgl. z. B. STAMM 1938, HEGI 1965, ADLER et al. 1994, SEBALD et al. 1996); dagegen fehlt eine umfassende Übersicht mit überregionalem Bezug. Die vorliegende Arbeit hat zum Ziel, die Vergesellschaftung und die Ökologie der Schuppenwurz im Raum Regensburg darzustellen. Darauf aufbauend werden das pflanzensoziologische Spektrum und die standörtlichen Verhältnisse an den Wuchsorten von *Lathraea* auf überregionaler

Ebene, genauer in Süddeutschland und angrenzenden Gebieten, zusammengestellt und diskutiert. In Kurzporträts werden abschließend die Soziologie und die Ökologie in weiteren Regionen Europas erörtert.

2. Das Untersuchungsgebiet

Das untersuchte Gebiet umfasst den Nahraum von Regensburg; es liegt im Bereich der Topographischen Karten 1 : 25 000 (TK) 6937 Laaber, 6938 Regensburg, 6939 Donaustauf, 7037 Kelheim, 7038 Bad Abbach und 7039 Mintraching (Abb. 1, vgl. auch Abb. 3), mit Höhen von 325–601 m ü. NN. Die Gesamtfläche beträgt ca. 813 km², davon entfallen 5/6 auf den Stadt- und Landkreis Regensburg (Regierungsbezirk Oberpfalz) und 1/6 auf den Landkreis Kelheim (Regierungsbezirk Niederbayern).

Die Temperatur beträgt im jährlichen Durchschnitt ca. 8,0 °C (Wetterstation Regensburg), im höher gelegenen Umland nur ca. 7,0 °C; das Klima ist subkontinental. Das Gebiet zeichnet sich durch eine große Standortvielfalt aus, die im Zusammentreffen von fünf Naturräumen begründet ist. Die Vielfalt der Naturräume mit ihrer unterschiedlichen geologischen Ausstattung und die daraus resultierenden verschiedenen Nutzungsformen werden nachfolgend nur sehr kurz zusammengefasst (unverändert entnommen aus KLOTZ & RÜTHER 2007, vgl. auch KLOTZ & TÄUBER 2005):

Die Mittlere Frankenalb (Naturraum-Nummer 081; im Nordwesten des Gebiets) und die Südliche Frankenalb (082; im Südwesten) sind geprägt durch verschiedene Kalkgesteine des Jura (v. a. Malm), in denen Donau, Naab, Schwarze Laaber und Altmühl tief eingeschnittene Täler herausgebildet haben. Die mittlere Summe der Jahresniederschläge liegt bei (600–)650 mm (bei Regensburg; im höhergelegenen Umland etwas höhere Werte).



Abb. 1: Lage des Untersuchungsgebiets in Bayern: Topographische Karten 6937–6939 und 7037–7039.

Fig. 1: Map of the study area in Bavaria.

Wegen der oft nur geringmächtigen Böden gibt es großflächig Extensivgrünland (Kalkmagerrasen), naturnahe Laubmischwälder, aber auch Fichten- und Kiefernforste, und auf den lehmbedeckten Hochflächen Äcker. Im Donau-Isar-Hügelland (062; im Süden) sind (teils von mächtigen Löss-Schichten überdeckte) Ablagerungen des Tertiärs anzutreffen: Quarzschotter, Sande, Sandsteine, Tone und Mergel. Die Summe der Jahresniederschläge beträgt im Mittel 650–750 mm, im Regensburger Stadtgebiet 600–650 mm. Neben Äckern sind naturferne Fichtenforste landschaftsbestimmend. Im Dungau (Gäuboden, 064; im Südosten) liegt als geologischer Untergrund Schotter vor, der von der Donau transportiert und abgelagert wurde und von Auenlehm und Löss überlagert ist. Hieraus haben sich sehr fruchtbare Böden entwickelt, die größtenteils intensiv ackerbaulich genutzt werden. Wälder und Forste sind vergleichsweise selten und oft bis auf kleine Feldgehölze reduziert. In der einförmigen Ackerlandschaft gibt es zahlreiche (teilweise stillgelegte) Kiesgruben. Die mittlere Summe der Jahresniederschläge liegt bei 700–750 mm. Der Falkensteiner Vorwald (406; im Nordosten) besteht vorwiegend aus präkambrischen Gneisen und variskischen Graniten mit entsprechend sauren Verwitterungsböden. Die mittleren Niederschläge betragen 700–900 mm/Jahr. Landschaftsprägend sind großflächige Fichtenforste, in Hanglagen aber auch naturnahe Laubmischwälder. An den südexponierten Steilhängen des Donaurandbruchs gibt es aufgrund der starken Temperaturschwankungen klimatische Extremstandorte.

3. Methoden

In den Monaten April und Mai 2005 und 2007 wurden an mehreren Vorkommen von *Lathraea squamaria* im Raum Regensburg Vegetationsaufnahmen nach der Braun-Blanquet Methode angefertigt (vgl. DIERSCHKE 1994). Die Flächen wurden nach subjektiver Einschätzung hinsichtlich ihrer floristisch-ökologischen Homogenität abgegrenzt und hatten je nach Vegetationstyp eine Größe von 25–300 m². Ziel war es, aus allen naturräumlichen Einheiten des Regensburger Florengbietes Vegetationsaufnahmen vorzulegen. Darüber hinaus sollte das gesamte standörtliche Spektrum sowie die gesamte Breite an Vegetationstypen belegt werden. Als Grundlage dazu diente die seit 1998 durchgeführte floristische Erfassung aller potentiell für *Lathraea* geeigneten (Wald-)Biotope. Die Nomenklatur der Gefäßpflanzen-Sippen richtet sich nach WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998), bei den Moosen nach KOPERSKI et al. (2000) und bei den syntaxonomischen Einheiten nach OBERDORFER (1992). Die tabellarische Bearbeitung erfolgte mit der Version 4.0/2002 des Programms TAB (vgl. PEPLER 1988).

Begleitend zu den Vegetationsaufnahmen wurden bodenmorphologische (Humusform) und bodenchemische (pH-Wert) Untersuchungen durchgeführt. Die Bestimmung der Humusform erfolgte in Anlehnung an die bei AG BODEN (1996) beschriebene Methode. Zur Messung des pH-Wertes wurden innerhalb der Aufnahmeflächen in unmittelbarer Nähe der Schuppenwurz-Vorkommen (maximal 2 m entfernt) 3–5 Bodenproben des obersten Mineralbodenhorizonts (A_h-Horizont, Tiefe: 5–20 cm) entnommen und zu einer Mischprobe vereinigt. Gemessen wurde sowohl der aktuelle (in deionisiertem Wasser) als auch der potentielle (in 0,01 M CaCl₂-Lösung) pH-Wert (VDLUFA-Vorschrift A5.1.1.1, vgl. BARSCH et al. 2000). Zusätzlich wurde die Bodenfeuchte in den Abstufungen trocken, frisch, feucht und nass vor Ort abgeschätzt (vgl. AG BODEN 1996).

Für die überregionale Darstellung wurde die pflanzensoziologische Literatur stichprobenartig nach Vegetationsaufnahmen mit *Lathraea squamaria* durchgesehen. Da die Sippe schwerpunktmäßig in Wäldern vorkommt (vgl. OBERDORFER 1992), wurden hauptsächlich waldvegetationskundliche Arbeiten gesichtet. Zusätzlich wurden Untersuchungen zu Gebüsch-, Hecken- und Mantelgesellschaften einbezogen, da deren standörtlichen Gegebenheiten unter gewissen Voraussetzungen mit denen der Wälder vergleichbar sind. Zur Beurteilung des Spektrums an Vegetationstypen und der standörtlichen Verhältnisse in Süddeutschland und angrenzenden Gebieten wurde die Mehrzahl der vorgefundenen Vegetationsaufnahmen in einer Vegetationstabelle (Stetigkeitstabelle) zusammengefasst (Programm TAB, s. o.); zusätzliches Aufnahmematerial mit *Lathraea* wird ergänzend im Text erwähnt. Die Darstellung von Soziologie und Ökologie in weiteren Regionen Mitteleuropas erfolgt in Form von Kurzporträts durch Nennung des Vegetationstyps, der synsystematischen Stellung, der floristischen Zusammensetzung und – soweit vorhanden – durch Beschreibung der standörtlichen Verhältnisse.

Sowohl die Vegetationsaufnahmen aus dem Raum Regensburg als auch die aus Süddeutschland wurden einer Ordination (DCA = Detrended Correspondence Analysis, vgl. HILL & GAUCH 1980) zugeführt (Programm PC-ORD, Version 4.33, 1999). Der Ordination wurden die mittleren Deckungsgrade zu Grunde gelegt, die in einem weiteren Schritt Wurzel-transformiert (x^{0.5}) wurden. Bei der Berechnung

wurden seltene Arten in ihrer Gewichtung herabgesetzt (downweight rare species). Zur Interpretation der Achsen wurde für jede Aufnahme der mittlere pH-Wert (nur Regensburg) sowie der mittlere, ungewichtete Zeigerwert für Temperatur, Kontinentalität (beide nur Süddeutschland), Licht, Feuchtigkeit, Bodenreaktion und Stickstoffversorgung nach ELLENBERG et al. (2001) berechnet und als sekundäre Matrix integriert. Nach MÖLLER (2003) ist die Berechnung des arithmetischen Mittels von pH-Werten zulässig. Die Berechnung des Mittelwertes der ordinalskalierten Zeigerwerte ist zwar mathematisch eigentlich unzulässig (korrekt wäre die Berechnung des Medians), wird aber hier aufgrund der in der vegetationskundlichen Literatur verbreiteten Anwendung und der damit verbundenen besseren Vergleichsmöglichkeiten zugrunde gelegt.

4. Areal

Lathraea squamaria zeigt eine eurasisch-subozeanisch-submediterrane Verbreitung. Die Arealdiagnose lautet folgendermaßen (MEUSEL 1978: 249, vgl. auch WELK 2002: 69 ff): (m/mo) – sm/(mo) – temp oz₁₋₍₃₎ Eur – (WAs); dies bedeutet: Vorposten in montaner Lage der meridionalen Zone, flächig (mit leichtem Schwerpunkt in montaner Lage) in der submeridionalen Zone und in der temperaten (kühlgemäßigten) Zone der Nordhemisphäre (dort ohne feste Höhenbindung), euozeanisch (bis subozeanisch), europäisch, vereinzelt westasiatisch.

Im einzelnen ergibt sich für das Gesamtareal (nach MEUSEL 1978: 41; etwa von NW nach SO): Irland (O-Hälfte ab 8° W), England, SW-Norwegen, S-Schweden (nördlich bis 61° N), Baltikum; zusammenhängendes Hauptareal: Frankreich, Belgien und ganz Mitteleuropa (Schweiz, Deutschland, Österreich, Polen, Tschechien, Slowakei), außerdem südlich bis N- und Mittel-Italien (Apenninen, südlich bis 41° N), östlich über Weißrussland und die W-Ukraine (Dnjestr- und Dnjepr-Gebiet) bis W-Russland (Mittelrussischen Platte, bis 40° O) und südöstlich über Slowenien, Ungarn, Kroatien, Serbien, Rumänien bis Bulgarien und bis zur NW-Küste des Schwarzen Meeres (Moldawien); außerdem einige kleinere, disjunkte Vorkommen an der mittleren Wolga (bis 50° O), rings um das Schwarze Meer (Krim, Türkei), zwischen Schwarzem und Kaspischem Meer (Kaukasus, Armenien, bis 48° O), sowie 2000 km weiter ost-südöstlich im Himalaja (Kaschmir, ca. 73–80° O). Die Höhenverbreitung reicht in Mitteleuropa vom Meeresspiegel bis in montane Lagen, in den Alpen bis 1600 m, im Kaschmir bis 1800 m. Innerhalb Deutschlands liegt der Verbreitungsschwerpunkt in Württemberg, Bayern, Sachsen, Thüringen, Ost-Niedersachsen, Mecklenburg und Schleswig-Holstein (BENKERT et al. 1996, GARVE (2007), HAEUPLER & SCHÖNFELDER 1989, SCHÖNFELDER & BRESINSKY 1990: 471).

5. Lebensweise

Die nachfolgenden Ausführungen zur Lebensweise von *Lathraea squamaria* erfolgen, soweit nicht anders vermerkt, in Anlehnung an die bei HEINRICHER (1931) und HEGI (1965: 456 ff.) formulierten Angaben. Untersuchungen speziell zur Anatomie und Morphologie der unterirdischen Organe, auf die hier nicht näher eingegangen wird, hat WEBER (1975, 1976) vorgelegt.

Lathraea squamaria ist ein Geophyt, dessen verzweigter Wurzelstock (Rhizom) in etwa 50–100 cm Bodentiefe wächst und bis zu 1 m im Durchmesser erreichen kann; er kann mehrere Jahrzehnte alt werden und erreicht erst nach etwa 10 Jahren Blühreife. Aus der knollenförmigen Verlängerung des Rhizoms geht die Hauptwurzel mit den Seitenwurzeln hervor. Es werden kaum Wurzeln in der humusreichen, oberen Bodenschicht (A-Horizont) ausgebildet, sondern erst in tieferliegenden Lehm- und Sandschichten. Dort umwachsen die Seitenwurzeln die Wirtswurzeln als dichtes Geflecht, an dem zahlreiche Saugwurzeln (Haustorien) sitzen. Diese entsenden Saugfortsätze, die in den Xylem-Anteil des Kambiums und ins Holzgewebe der Wirtswurzel eindringen, sowohl zwischen als auch in die Zellen, letzteres, weil die Haustorialfortsätze auch die Zellwände auflösen können. Die Schuppenwurzel hat keine Laubblätter, so dass sie keinen Transpirationssog erzeugen kann, um damit aus den Wurzeln Wasser in den Spross zu transportieren. Stattdessen ist das Rhizom dicht



Abb. 2: *Lathraea squamaria* während der Vollblüte, begleitet von *Ranunculus ficaria* (Foto: J. Klotz, 9.04.2007).

Fig. 2: Flowering *Lathraea squamaria* accompanied by *Ranunculus ficaria*.

mit schuppenartigen, fleischigen Niederblättern bedeckt, die kleine Hohlräume umschließen. Diese Hohlräume sind mit winzigen Drüsen (Hyathoden) ausgekleidet. Mittels dieser Drüsen wird aktiv Wasser ausgeschieden, wodurch reichlich Saft aus den Wurzeln der Wirtspflanze in die der Schuppenwurz einströmen kann.

Lathraea schmarotzt an vielen Laubbaumarten; Jungpflanzen kommen auch mit krautigen Wirtspflanzen aus (Tab. 1, vgl. auch die Auflistungen bei STAMM 1938, HEGI 1965, WEBER 1976). Die Pflanzen wachsen jahrelang nur unterirdisch, bevor zum ersten Mal ab März oberirdische Blütenstände erscheinen (Abb. 2), die schon im Mai zur Fruchtreife wieder verwelken und bald darauf rasch zerfallen. Die Blüten sind proterogyn und werden von Hummeln und Bienen (sowie vom Wind) bestäubt. Auch unterirdische Blüten kommen vor, die mittels Kleistogamie Samen hervorbringen können. Die endospermhaltigen Samen reifen in Kapseln und sind mehrere Jahre keimfähig. Sie werden durch Regen und von Ameisen verbreitet; die Keimung ist nur in der Nähe einer Wirtswurzel erfolgreich.

6. Vergesellschaftung und Standort im Raum Regensburg

6.1. Vergesellschaftung

Lathraea squamaria ist im Raum Regensburg schwerpunktmäßig in artenreichen, anspruchsvollen Laubwäldern zu finden, vor allem in Waldbeständen der Auen und in solchen der angrenzenden, etwas höher liegenden Bereiche (Tab. 2). Pflanzensoziologisch sind diese Bestände innerhalb des Verbandes *Alno-Ulmion* dem *Quercu-Ulmetum* (Einheit 1), dem *Stellario-Alnetum* (Einheit 2) und der *Alno-Ulmion*-Basalgesellschaft (Einheit 3) sowie innerhalb des Verbandes *Carpinion* dem *Stellario-Carpinetum* (Einheit 4) zuzuordnen. Die Anzahl der Gefäßpflanzen schwankt in den untersuchten Beständen z. T. beträchtlich (zwischen 12 und 37 Sippen); Moose sind nur wenig vertreten (im Mittel 2 Arten, maximal 5: Aufnahme 9).

Im äußeren Randbereich einer Aue, im Übergang zum offenen Wirtschaftsgrünland, konnte *Lathraea squamaria* in einem lichtreichen Gebüsch bzw. Vorwaldstadium belegt wer-

Tabelle 1: Anzahl der Einzelvorkommen (Individuen oder kleine Trupps) von *Lathraea squamaria* an potentiellen Wirtsbäumen im Raum Regensburg (aus den Beobachtungen von (1998–2005–2007 (KLOTZ & RÜTHER 2007); die Beobachtungen wurden, bezogen auf den jeweils vermuteten Wirt, nicht durch Freilegen der Wurzeln verifiziert).

Table 1: Number of occurrences (individual plants or small groups of plants) of *Lathraea squamaria* on potential host trees in the area of Ratisbon

Wirtsbaum	Anzahl	Wirtsbaum	Anzahl
<i>Acer platanoides</i>	1	<i>Populus ×canadensis</i>	2
<i>Acer pseudoplatanus</i>	3	<i>Populus nigra</i>	1
<i>Alnus glutinosa</i>	16	<i>Populus tremula</i>	2
<i>Carpinus betulus</i>	2	<i>Prunus padus</i>	3
<i>Corylus avellana</i>	4	<i>Salix caprea</i>	1
<i>Fagus sylvatica</i>	2	<i>Salix fragilis</i>	3
<i>Fraxinus excelsior</i>	1	<i>Tilia cordata</i>	1
<i>Picea abies</i>	2	<i>Tilia platyphyllos</i>	3

den (Aufnahme 7). In der Krautschicht herrschen dort Nährstoffzeiger wie *Aegopodium podagraria* und *Urtica dioica* mit hohen Deckungswerten vor, bei weitgehendem Fehlen kennzeichnender Sippen des Verbandes *Alno-Ulmion*. Bemerkenswert an dieser Aufnahme ist, dass die Schuppenwurz nicht nur in reinen Waldbeständen mit den charakteristischen mikroklimatischen Verhältnissen vorkommt. *Lathraea* kann offensichtlich bei Rodung oder Zurückdrängung von Waldflächen in Gebüsch-, Hecken- oder Vorwaldstrukturen bis zu einem gewissen Grad überdauern. Zu starke Sonneneinstrahlung, die Trennung von der regelmäßigen Wasserversorgung, starke Veränderungen im Nährstoff- und Basenhaushalt oder der Verlust der Wirtspflanze führen in der Folge offensichtlich zum Erlöschen des Vorkommens. An anderen Fundpunkten im Raum Regensburg wurde die Sippe in ähnlichen Situationen beobachtet (z. B. sehr schmale Ufergehölze: fragmentarisches *Stellario-Alnetum*, Vorwaldgehölz an einer Böschung: fragmentarisches *Stellario-Carpinetum*).

Neben den Beständen, die den Verbänden *Alno-Ulmion* und *Carpinion* anzuschließen sind, wurde die Schuppenwurz auch in einem edellaubholzreichen Waldbestand, der dem Verband *Tilio-Acerion* nahe steht, vorgefunden (Einheit 5). Dabei handelt es sich um eine mit 14 Arten vergleichsweise artenarme Fläche, die sich in einem schluchartigen Talabschnitt der Donau im Hangfußbereich befindet. In der Krautschicht treten *Anemone ranunculoides*, *Equisetum hyemale*, *Hedera helix* und *Scilla bifolia* hervor. Bodenmoose sind aufgrund der Laubstreuaufgabe nicht vorhanden.

Die DCA der Vegetationsaufnahmen mit *Lathraea* aus dem Raum Regensburg ergibt die in Abb. 3 dargestellte Auftrennung. Die Aufspaltung entlang der 1. Achse kann mit den mittleren Zeigerwerten für die Reaktion ($r = 0,81$), deutlicher noch mit dem pH-Wert ($r = 0,86$) erklärt werden. Bezogen auf das Diagramm stehen links die Vegetationseinheiten, für die die niedrigsten Werte für das Reaktionsverhalten gelten (Bestände von *Stellario-Alnetum* und der *Alno-Ulmion*-Basalgesellschaft sowie die Mehrzahl der *Stellario-Carpinetum*-Bestände); nach rechts nehmen diese Werte zu (Bestände von *Quercu-Ulmetum* und der *Tilio-Acerion*-Basalgesellschaft). Entlang der 2. Achse kann die Auftrennung – allerdings weniger deutlich – durch die Faktoren mittlere Lichtzahlen ($r = -0,62$) und mittlere Stickstoffzahlen ($r = -0,57$) erklärt werden. Die mittleren Feuchtezahlen korrelieren gleichermaßen mit beiden Achsen, jedoch ebenfalls weniger deutlich ($r = -0,61/-0,59$). Drei der sechs Bestände des *Stellario-Carpinetum* (10, 12, 13) werden bei der Ordination entfernt von den drei anderen aufgetrennt. Sie weichen in ihrer Artenzusammensetzung etwas ab; bei Fläche 13 handelt es sich zudem um einen artenarmen, fragmentarischen *Carpinion*-Bestand. An den Aufnahmeorten 10 und 12 wurden darüber hinaus die niedrigsten pH-Werte aller untersuchten *Lathraea*-Vorkommen im Raum Regensburg gemessen (vgl. Tab. 2).

Tabelle 2: Vegetationsaufnahmen mit *Lathraea squamaria* im Raum Regensburg
Quercus-Ulmetum (1), *Stellario-Alnetum* (2), *Alno-Ulmion*-Basalgesellschaft (3), *Stellario-Carpinetum* (4), *Tilio-Acerion*-Basalgesellschaft (5).

MUO (F-Mull), MOM (Mullartiger Moder), MOA (Typischer Moder, feinhumusarm).

A: Assoziation, B: Baumschicht, C: Charakterart, K: Klasse, Kr: Krautschicht, O: Ordnung, S: Strauchschicht, v: vorhanden, V: Verband.

Naturraum: 062 (Donau-Isar-Hügelland), 064 (Dungau), 081 (Mittlere Frankenalb), 082 (Südliche Frankenalb), 406 (Falkensteiner Vorwald).

Table 2: Relevés with *Lathraea squamaria* in the area of Ratisbon

	1			2			3	4						5
Laufende-Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Höhe (m ü. NN)	335	343	343	340	380	344	346	345	360	400	370	400	340	345
Exposition	NNO	.	.	S	WNW	NW	NW	N	.	W	NO	O	W	.
Inklination (°)	3	.	.	1	0,5	3	1	35	.	15	3	15	15	.
Deckung 1. Baumschicht (%)	45	70	70	60	10	15	.	30	65	95	20	95	60	85
Deckung 2. Baumschicht (%)	.	.	.	.	.	.	10	.	.	5	.	5	40	.
Deckung Strauchschicht (%)	10	2	25	30	.	5	5	20	5	1	5	1	2	2
Deckung Krautschicht (%)	30	45	50	80	60	80	75	60	70	40	65	60	35	20
Deckung Moosschicht (%)	.	5	2	2	1	10	5	2	2	.	1	1	.	.
Humusform	MUO MUO			MUO MUO MUO			MUO	MUO	MUO	MOM	MUO	MOM	MOA	MOM
pH(H ₂ O)-Wert	7,1	7,1	7,1	5,4	5,3	6,0	5,8	5,0	7,0	4,0	5,6	4,1	7,4	7,1
pH(CaCl ₂)-Wert	6,8	6,6	6,7	4,9	4,7	5,6	5,0	4,5	6,5	3,5	5,0	3,8	7,2	6,8
Fläche (m ²)	150	300	180	60	60	25	35	200	70	100	45	100	80	100
Artenzahl Gefäßpflanzen	16	36	27	35	21	21	19	27	37	23	14	18	12	14
Artenzahl Moose	.	3	3	3	1	2	2	1	5	.	1	2	.	.

Gehölze														
AC Quercus-Ulmetum														
<i>Ulmus minor</i>	B1	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	S	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Kr	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Populus nigra</i>	B1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Populus ×canadensis</i>	B1	2	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Kr	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
AC Stellario-Alnetum														
<i>Salix fragilis</i>	B1	.	.	.	3	.	1	.	.	.	.	.	.	.
	B2	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.
	S	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.
VC Alno-Ulmion														
<i>Prunus padus</i>	B1	2	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.
	B2	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	S	1	.	.	2	.	.	2	.	.	.	.	.	.
	Kr	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.
VC Carpinion														
<i>Carpinus betulus</i>	B1	.	.	.	2	.	.	.	2	4	.	4	2	.
	B2	.	.	.	1	.	.	.	.	1	.	1	2	.
	S	.	.	.	1	.	.	1	.	1	.	.	.	.
	Kr	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
<i>Tilia cordata</i>	B1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	2
	S	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+
	Kr	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
VC Tilio-Acerion														
<i>Acer pseudoplatanus</i>	B1	.	3	4	.	.	.	.	r	.	.	.	.	4
	S	+	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Kr	+	1	1	1	+	.	.	+	1	.	+	.	+
<i>Acer platanoides</i>	B1	2	1	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.
	S	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
	Kr	1	1	1	.	.	.	.	+	.	.	+	1	1
<i>Tilia platyphyllos</i>	B1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
Sonstige														
<i>Alnus glutinosa</i>	B	.	.	.	3	2	2	.	2	.	1	2	.	.
<i>Quercus robur</i>	B1	.	.	.	.	.	.	2	2	2	.	2	2	.
	Kr	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.
<i>Fraxinus excelsior</i>	B	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.
	S	.	+	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.
	Kr	.	+	+	.	.	.	.	2	.	.	.	.	1

		1			2			3	4						5
Laufende-Nr.		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Fagus sylvatica</i>	B1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1
	B2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.
	Kr	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+
<i>Populus tremula</i>	B1	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.
	Kr	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	.	.
<i>Hedera helix</i>	B1	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	S	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Kr	.	2	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
<i>Humulus lupulus</i>	B2	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.
	Kr	.	.	.	1	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sambucus nigra</i>	S	1	.	.	.	1	.	.	1	.	.	+	+	+	.
	Kr	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.
<i>Euonymus europaea</i>	S	.	+	.	.	.	.	1	.	+	.	.	.	+	.
	Kr	.	+	1	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.
<i>Corylus avellana</i>	B2	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Kr	.	.	.	2	.	.	.	1	+	.	1	.	1	.
	S	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.
<i>Crataegus laevigata</i>	S	.	+	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.
	Kr	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.
<i>Lonicera xylosteum</i>	S	1	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Crataegus monogyna</i>	S	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Kr	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Kraut- und Moosschicht

<i>Lathraea squamaria</i>	2	2	2	+	+	2	1	1	1	1	1	1	v	1
AC Stellario-Alnetum														
<i>Stellaria nemorum</i>	.	.	.	1	1	3	.	.	.	.	.	.	.	.
VC Alno-Ulmion														
<i>Carex brizoides</i>	.	.	.	1	1	.	.	1	.	3	.	1	.	.
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	.	.	.	1	2	.	.	.	.	.	.	+	.	.
<i>Festuca gigantea</i>	.	+	r	1	.	+	.	.	r	.	.	.	.	.
<i>Impatiens noli-tangere</i>	.	.	.	+	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.
<i>Gagea lutea</i>	.	.	.	.	2	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Eurhynchium striatum</i>	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.
<i>Plagiomnium undulatum</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.
VC Carpinion														
<i>Stellaria holostea</i>	.	.	.	1	1	.	1	2	2	1	1	.	.	.
VC Fagion														
<i>Galium odoratum</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.
QC Fagetalia														
<i>Lamium montanum</i>	.	3	2	2	.	.	.	1	2	.	.	2	3	1
<i>Ranunculus auricomus</i> agg.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Mercurialis perennis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	1
<i>Allium ursinum</i>	.	1	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Pulmonaria obscura</i>	.	.	.	1	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.
<i>Lathyrus vernus</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.
<i>Anemone ranunculoides</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
KC Quercu-Fagetea														
<i>Ranunculus ficaria</i>	3	2	2	2	2	2	2	1	2	.	2	1	.	.
<i>Anemone nemorosa</i>	.	.	.	2	2	+	+	3	2	2	2	3	.	.
<i>Adoxa moschatellina</i>	.	1	.	1	1	2	2	.	2	.	2	.	.	.
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	.	+	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Poa nemoralis</i>	.	.	.	.	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.
<i>Scilla bifolia</i>	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
<i>Hepatica nobilis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	+
Begleiter Gefäßpflanzen														
<i>Aegopodium podagraria</i>	.	2	3	1	1	1	2	1	2	+	2	.	.	.
<i>Galium aparine</i>	.	+	+	1	+	1	1	.	+	.	+	.	.	.
<i>Geum urbanum</i>	.	r	.	+	+	r	.	.	+	.	+	.	.	.
<i>Urtica dioica</i>	.	.	.	1	1	2	3	.	+	.	+	.	.	.
<i>Lamium maculatum</i>	.	.	.	1	1	1	.	.	.	+	.	1	.	.
<i>Silene dioica</i>	.	.	.	1	.	r	+	.	.	1	.	+	.	.
<i>Alliaria petiolata</i>	1	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Primula elatior</i>	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.
<i>Oxalis acetosella</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	1	.	.
<i>Aesculus hippocastanum</i>	+	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Rubus fruticosus</i> agg.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	.	.	.	.
<i>Taraxacum officinalis</i> agg.	.	r	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Alopecurus pratensis</i>	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Juglans regia</i>	.	+	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Veronica hederifolia</i> ssp. <i>lucorum</i>	1	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Phalaris arundinacea</i>	.	.	.	+	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Athyrium filix-femina</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	.	.

	1			2			3	4					5	
Laufende-Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Filipendula ulmaria</i>	.	.	.	+	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.
<i>Poa trivialis</i>	.	+	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Rubus caesius</i>	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Rubus idaeus</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.
Begleiter Moose														
<i>Eurhynchium hians</i>	.	1	1	1	1	1	.	.	1	.	1	.	.	.
<i>Brachythecium rutabulum</i>	.	1	+	.	.	2	1	.	.	.	.	+	.	.
<i>Fissidens taxifolius</i>	.	+	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.

Arten mit geringer Stetigkeit:

1: *Cornus sanguinea* (S) 1, *Cornus sanguinea* +, *Malus domestica* (S) 1, *Prunus cerasifera* (S) 1; 2: *Cardamine pratense* +, *Chaerophyllum bulbosum* +, *Heracleum sphondylium* +, *Prunus avium* r, *Ribes rubrum* (S) +, *Ribes rubrum* 1, *Salix alba* 1, *Sorbus aucuparia* (S) +, *Viburnum lantana* (S) +; 3: *Acer campestre* (S) 1, *Picea abies* (S) 1, *Taxus baccata* (S) 2; 4: *Aconitum variegatum* +, *Brachythecium rivulare* 1, *Circaea xintermedia* 1, *Geum rivale* +, *Matteuccia struthiopteris* 4, *Stachys sylvatica* 1; 5: *Abies alba* +, *Iris pseudacorus* +; 6: *Anthriscus sylvestris* +, *Glechoma hederacea* +, *Scrophularia nodosa* +; 7: *Salix viminalis* (B2) 2; 8: *Convallaria majalis* +, *Geranium robertianum* +, *Knautia dipsacifolia* +, *Luzula pilosa* +, *Phyteuma spicatum* +, *Symphytum tuberosum* +; 9: *Aconitum lycoctonum* 1, *Asarum europaeum* 1, *Astrantia major* +, *Carex sylvatica* +, *Chaerophyllum hirsutum* +, *Eurhynchium angustirete* 1, *Impatiens parviflora* +, *Lapsana communis* +, *Lilium martagon* 1, *Melica nutans* +, *Milium effusum* 1, *Plagiothecium nemorale* +; 10: *Dryopteris carthusiana* 1, *Festuca altissima* +, *Galeopsis bifida* 1, *Polygonatum multiflorum* +, *Senecio ovatus* +, *Sorbus aucuparia* +; 11: *Lamium galeobdolon* 1; 12: *Atrichum undulatum* 1, *Dryopteris dilatata* +, *Dryopteris filix-mas* 1, *Picea abies* (B1) 2, *Picea abies* +; 13: *Acer campestre* (B1) 2, *Acer campestre* 1; 14: *Equisetum hyemale* 2

Lage der Vegetationsaufnahmen (L1 bis L11 vereinfacht aus KLOTZ & RÜTHER 2007; 302, 304, 359 aus RÜTHER 2003)

- 1: 6938/324, 16.4.2005, S-Ufer des Donau-Nordarms am W-Ende des Oberen Wöhrds, Rand des Inselparks O Elektrizitätswerk, N Wasserwerk, N neben Weg bei Kinderspielplatz: Pappel-Ufergehölz [Naturraum-Nr. 064]. (Vegetationsaufnahme-Nr. L6).
- 2: 7037/332, 21.5.2005, Weltenburger Enge, rechtes Donau-Ufer W ehem. Zellstofffabrik, zwischen Fluss-km 2415,65 und 2415,8: Auenwäldchen mit gepflanzten Kanada-Pappeln (und Eiben) [082]. (L7).
- 3: 7037/332, 21.5.2005, Weltenburger Enge, rechtes Donau-Ufer N Wieserkreuz, genau W unterhalb Beginn von großer Felswand, bei Donau-km 2415,99, entlang Fußweg: Laubwald, an Uferböschung [082]. (L8).
- 4: 6940/323, 9.5.2000, Höllbach, linkes Ufer, ca. 2 km N Wiesent, Bachschlinge kurz vor der Straßen-Abzweigung nach Dietersweg: Erlen-Galeriewald [406]. (359).
- 5: 6939/231, 17.4.2005: O-Seite des Ellbachtals O Steinbrünnl, dort, wo der Sulzbach die Talseite wechselt: W-exp. Hangfuß nahe Uferböschung [406]. (L4).
- 6: 6938/242, 17.4.2005, Feldgehölz am Wenzenbach N Irlbach, WNW-Rand des flächigen Gehölzes, ca. 100 m ONO Bachsteg: Erlen-Auenwäldchen [406]. (L1).
- 7: 6939/131, 17.4.2005, linken Wenzenbach-Ufer N Irlbach, ca. 80 m ONO Bachsteg: Ufergehölz aus Schwarz-Erlen und Weiden-Gebüsch, neben Acker [406]. (L2).
- 8: 6939/423, 17.4.2005, Adersbach, S-Ufer W Kittenrain (bei Bergwerk), entlang Feldweg 50 m W Weggabel: Ufergehölz, geophytenreich, an hoher N-exp. Uferböschung [406]. (L5).
- 9: 7038/434, 24.5.2005, rechtes Pfatter-Ufer in der Hölle, ca. 30 m NO leichter Biegung, 390 m WSW Höhenpunkt 360,4: (Eschen-)Ufergehölz am Hangfuß [062]. (L10).
- 10: 6969/213, 25.4.2000, Ellbachtal, linke Hangseite, ca. 750 m S der Straße Ziegelhäusl-Reiting, kurz vor der Brücke, unmittelbar oberhalb des Weges: *Carpinion*-Fragment [406]. (304).
- 11: 6939/114, 17.4.2005, linkes Wenzenbach-Ufer SO Schloss Schönberg, SO neben kleiner (ehemaliger) Eisenbahnbrücke: Erlen-Auenwäldchen [406]. (L3).
- 12: 6939/213, 25.4.2000, Ellbachtal, rechte Hangseite ca. 50 m S vom Wirtshaus „Ellbogenbauer“, unmittelbar oberhalb der Straße, leichte Hangmulde: *Carpinion*-Fragment [406]. (302).
- 13: 6937/212, 25.3.2007, Naabtal, östliche Hangseite, ca. 2 km N Pielenhofen, etwa auf Höhe der auf der anderen Seite gelegenen Hofstelle (Unterfreijung): Hangfuß, Waldrand unmittelbar oberhalb des Feldweges [081]. (L11).
- 14: 7037/334, 21.5.2005, Weltenburger Enge, rechtes Donau-Ufer beim Wieserkreuz, 175 m SO Klöster: Linden-Ahorn-Wald auf Grob- und Blockschutt am WNW-exp. Hangfuß [082]. (L9).

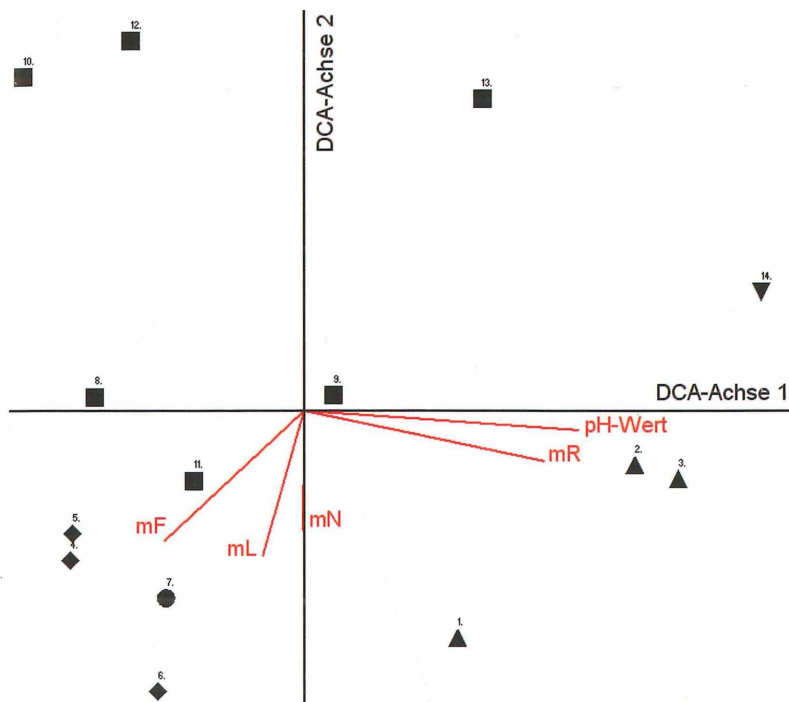


Abb. 3: DCA der Vegetationsaufnahmen mit *Lathraea squamaria* im Raum Regensburg ($n = 14$) unter Einbeziehung der mittleren pH(CaCl_2)-Werte und der mittleren, ungewichteten Zeigerwerte für Licht (mL), Feuchtigkeit (mF), Bodenreaktion (mR) und Stickstoffversorgung (mN) nach ELLENBERG et al. (2001).

Quercus-Ulmetum (▲), *Stellario-Alnetum* (◆), *Alno-Ulmion*-Basalgesellschaft (●), *Stellario-Carpinetum* (■), *Tilio-Acerion*-Basalgesellschaft (▼).

Eigenwerte erste/zweite Achse: 0,58/0,32; Gradientenlänge: 3,2/2,9.

Korrelation der Umweltvariablen mit der ersten und zweiten Achse der DCA (Pearson-Korrelationen): pH-Wert 0,86/-0,23; mL -0,37/-0,62; mF -0,61/-0,59; mR 0,81/-0,37; mN -0,05/-0,57.

Fig. 3: DCA of relevés with *Lathraea squamaria* from the area of Ratisbon ($n = 14$), including the average pH (CaCl_2) values and the average, unweighted indicator values of light (mL), moisture (mF), soil reaction (mR) and nutrient supply (mN) from ELLENBERG et al. (2001).

6.2. *Lathraea squamaria* und typische Begleiter im Raum Regensburg

Den Artenkern bilden in der Krautschicht Sippen mit mittleren bis hohen Ansprüchen an die Nährstoff- und Basenversorgung wie *Adoxa moschatellina*, *Anemone nemorosa*, *Lamium montanum* und *Ranunculus ficaria*, die mit hoher Stetigkeit vorkommen (Tab. 2). Deutlich geringere Stetigkeiten weisen *Allium ursinum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Lathyrus vernus*, *Pulmonaria obscura*, *Ranunculus auricomus* agg. und zahlreiche weitere Arten auf. Charakteristisch ist auch der hohe Anteil von Nährstoffzeigern wie *Aegopodium podagraria*, *Alliaria petiolata*, *Galium aparine*, *Geum urbanum*, *Lamium maculatum*, *Silene dioica* und *Urtica dioica*, die zudem in einigen Beständen hohe Deckungswerte erreichen. Unter den Moosen wurden nur *Brachythecium rutabulum* und *Eurhynchium hians* regelmäßig angetroffen. Andere Arten wie *Eurhynchium striatum*, *Fissidens taxifolius* und *Plagiomnium undulatum* erreichen ausschließlich geringe Stetigkeiten.

Um feststellen zu können, welche Arten in der Krautschicht regelmäßig mit *Lathraea* vergesellschaftet sind, wurden neben den Vegetationsaufnahmen auch die Daten der floristischen Kartierung herangezogen. Damit sollten auch die *Lathraea*-Vorkommen bewertet werden, für die keine Vegetationsaufnahmen vorlagen (vgl. Fundliste in KLOTZ & RÜTHER

2007). Der Vergleich mittels der Gefäßpflanzen-Datenbank des Zweitautors ergab jedoch, dass nur wenige Begleiter (wie *Corydalis intermedia*) nicht durch Aufnahmen abgedeckt waren, da die Aufnahmen über das Regensburger Areal von *Lathraea* (alle relevanten Waldtypen, alle Naturräume) ausreichend breit gestreut waren.

Bei einzelnen Arten der Krautschicht gab es eine erkennbare, wenn auch schwache Beziehung zum Arealbild von *Lathraea* (Abb. 4). Andere Arten waren im Gebiet zwar in ähnlichen Waldbiotopen zu finden, aber viel zu selten, als dass sich eine ausreichende Übereinstimmung mit dem Verbreitungsmuster von *Lathraea* ergeben hätte, z. B. die erwähnte *Corydalis intermedia* (die nur in 11 von 384 Rasterfeldern nachgewiesen ist). Oder es waren andererseits Arten, die zwar sehr oft mit *Lathraea* vergesellschaftet waren, aber wegen größerer ökologischer Amplitude viel weiter verbreitet sind. Da eine Übereinstimmung der Rasterpunkte zweier Arten im Gegensatz zu den Vegetationsaufnahmen allein noch kein Nachweis einer unmittelbaren Vergesellschaftung ist, wurde das tatsächliche gemeinsame Auftreten bei der floristischen Kartierung auch außerhalb der in Tab. 2 dargestellten Vegetationsaufnahmen dokumentiert. Dabei ergab sich, dass *Lathraea* meist (mit fast 100%-iger Übereinstimmung, wenngleich nicht in allen Vegetationsaufnahmen) gemeinsam mit *Aegopodium podagraria*, *Anemone nemorosa* und *Ranunculus ficaria* anzutreffen war; in den Rasterfeldern mit *Lathraea* kommen diese drei Arten immer vor (vgl. Abb. 4: Karte von *Ranunculus ficaria*). Diese Begleiter wachsen aber meist auch ohne *Lathraea*, deren Areal somit nur eine kleine Teilmenge darstellt. Sie können sich beispielsweise auch auf deutlich trockeneren (sommerlich austrocknenden) Waldstandorten sowie in sonnenexponierten Waldsäumen und Hecken behaupten. Insgesamt am häufigsten ist dabei *Aegopodium podagraria*, das im Gebiet in nur vier (von 384) Rasterfeldern fehlt. Die Areale anderer Arten überlappen sich mit dem von *Lathraea* mit einer Schnittmenge, d. h. es gibt auch Bereiche, in denen sie sich ausschließen. Dies gilt insbesondere für *Anemone ranunculoides* und *Corydalis cava*, welche basen- und kalkreiche Böden bevorzugen und daher im Teilareal von *Lathraea* im Nordosten des Gebiets (Naturraum Falkensteiner Vorwald), auf basenarmem Urgestein, weitgehend fehlen (vgl. Abb. 4). Dagegen begleitet *Adoxa moschatellina* die Schuppenwurz mit hoher Stetigkeit vor allem in den Bachtälern des Urgesteins, weniger in den kalkreichen Naturräumen. Bei *Asarum europaeum* ist die Übereinstimmung insgesamt hoch, ohne Unterschiede zwischen Naturräumen mit basenarmen bzw. basenreichen Substrat.

6.3. Bodenökologische Untersuchungen

Die Schuppenwurz kommt im Raum Regensburg in allen Naturräumen in einem Höhenbereich von etwa 330–400 m ü. NN vor. Die Naturräume zeichnen sich durch sehr unterschiedliche geologische Ausgangssubstrate und damit auch durch sehr verschiedene bodenökologische Eigenschaften aus (vgl. Kap. 2.). Dies zeigt sich auch an den Wuchsorten von *Lathraea* im Regensburger Umland.

Die Böden sind biologisch sehr aktiv, so dass Laub und sonstiges organisches Material rasch abgebaut und in den Mineralboden eingearbeitet werden. Als Humusform liegt daher vorwiegend F-Mull vor; selten wurde auch Mullartiger Moder mit einer geringmächtigen Laubschicht, einmal auch Typischer Moder mit einer etwas mächtigeren organischen Auflage (insbesondere Laubstreu) beobachtet (Aufnahme 13, Tab. 2). Das Vorkommen von ungünstigen Humusformen bildet insgesamt betrachtet jedoch die Ausnahme. Im Fall des Typischen Moders liegt der Fundpunkt an einem Hangfuß, unmittelbar an der Basis einer Hangrinne. Dort hat die Ausschwemmung von mineralischem und organischem Material einen leichten Schwemmfächer gebildet. Neben *Lathraea* sind an diesem Fundpunkt aufgrund der mächtigen Laubstreuauflage nur noch *Lamium montanum*, etwas abseits auch *Galium odoratum* als krautige Arten vorhanden.

Die Bodenreaktion im Oberboden (A_h -Horizont) weist bei einem mittleren $\text{pH}(\text{CaCl}_2)$ -Wert von 5,5 ($\text{pH}(\text{H}_2\text{O})$ -Wert: 6) in Abhängigkeit vom Ausgangsgestein einen weiten Schwankungsbereich auf (Tab. 3). Im Falkensteiner Vorwald, der durch basenarme, silikatische Substrate gekennzeichnet ist, wurden an den Wuchsorten $\text{pH}(\text{CaCl}_2)$ -Werte von 3,5 bis

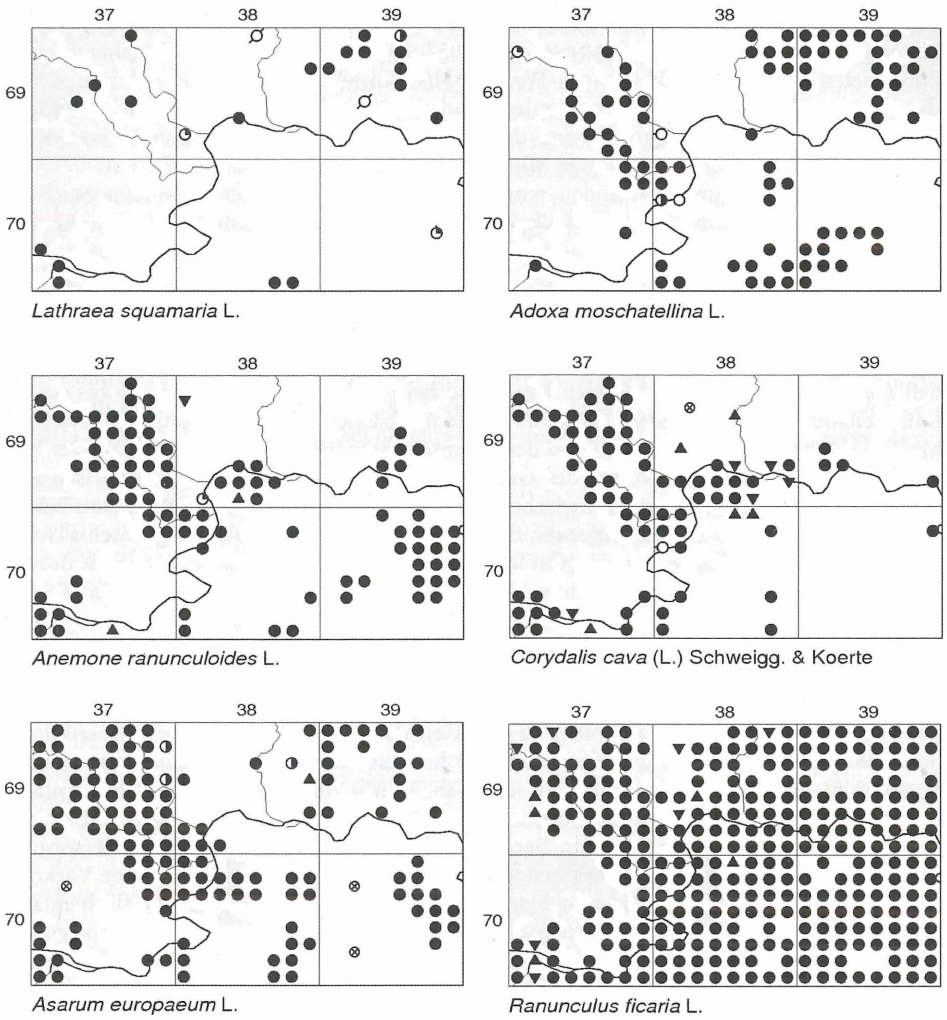


Abb. 4: Verbreitungskarten von *Lathraea squamaria* und ausgewählten typischen Begleitern im Raum Regensburg.

Normalstatus (explizit indigen oder spontan): ● Nachweis ab 1989, ◐ ausgefüllter Kreis 1951–1988, ◑ ausgefüllter Kreis 1901–1950, ○ bis 1900; ▲ synanthrop unbeständig, ab 1989; ◆ gepflanzt oder unbeständig; ▼ gepflanzt, ab 1989; ggf. mit kurzen Strichen an einigen Kreissymbolen als Zeichen für eine Unschärfe in einem einzelnen oder mehreren (zwei diagonale Striche am Symbol) direkt benachbarten Rasterfeldern, ⊗ ungenaue Quadrantenangabe aus SCHÖNFELDER & BRESINSKY (1990). Flussnetz (von SW nach NO: Donau, Altmühl, Schwarze Laaber, Naab, Regen), hellgraue Flächen: Höhen von 450–600 m ü. NN, ansonsten 325–450 m ü. NN.

Fig. 4: Distribution maps of *Lathraea squamaria* and some typical companion plant species in the area of Ratisbon.

5,6 gemessen. In den tieferen Bodenschichten ändert sich die Bodenreaktion in diesem Naturraum nur unwesentlich. BRUNNACKER (1957, 1965) und VÖLKELE (1995) geben hier für Bodentiefen von 20 bis 150 cm pH-Werte (pH(CaCl₂)-Werte) zwischen 3,5 und 4,5 an (Bodentypen: Braunerde, Gley, Pseudogley). In der Fränkischen Alb, im Donau-Isar-Hügelland und im Dugau liegen aufgrund der basen- bzw. kalkreichen Substrate wesentlich höhere pH(CaCl₂)-Werte im obersten Mineralbodenhorizont vor (6,5 bis 7,2).

Die Basenversorgung der Böden wurde im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nicht bestimmt. Hohe Basen- bzw. Kalkgehalte ergeben sich für die Böden der Fränkischen Alb, des Donau-Isar-Hügellandes und im Dugau schon allein aufgrund des Ausgangsgesteins. Für ausgewählte Waldbestände des Falkensteiner Vorwaldes (aus basenarmen, silikatischem Gestein aufgebaut) liegen bodenchemische Analysen des Erstautors aus dem Jahr 2005 vor (Tab. 4, Abb. 5; z. T. aus RÜTHER 2005, vgl. auch die sehr ähnlichen Messwerte bei VÖLKELE 1995). In Beständen von *Stellario-Alnetum* und *Galio-Carpinetum*, in denen potentiell *Lathraea squamaria* vorkommen kann, sind bei pH(CaCl₂)-Werten von 3,6 bis 4,4 die Kationenautauscher des Bodens etwa zur Hälfte mit basisch wirkenden Kationen (Na⁺, K⁺, Mg²⁺, Ca²⁺) belegt; der maximale Grad der Basensättigung liegt bei ungefähr 60 %. Der Vergleich mit entsprechenden Werten des *Galio-Fagetum* zeigt, dass der Grad der Basensättigung je nach Standort schwankt (zwischen 50 und 90 % bei pH(CaCl₂)-Werte von 3,2 bis 4,0). In Beständen des *Luzulo-Fagetum*, das im Falkensteiner Vorwald die größten Flächen bedecken würde, sind bei einem pH(CaCl₂)-Wert von 3,1 lediglich etwa 10 % der Kationenautauscher des Bodens mit basisch wirkenden Kationen besetzt. Bei Betrachtung aller Naturräume liegen an den Wuchsorten von *Lathraea* im Raum Regensburg demnach mittelbasische bis sehr basenreiche bzw. basengesättigte Böden vor (Basensättigungsgrade von ca. 50 bis 100 %, Tab. 3).

Neben der Bodenreaktion und dem Basen- bzw. Kalkgehalt der Böden ist für die Schuppenwurz nach den hier vorliegenden Ergebnissen die Bodenfeuchtigkeit ein wesentlicher bodenökologischer Faktor. Dabei scheint eine kontinuierliche und vor allem ganzjährige Versorgung mit Wasser obligatorisch zu sein (Tab. 3). Mit Ausnahme einzelner Fundpunkte liegen alle Vorkommen des Regensburger Raumes im Auenbereich von Bächen und kleinen Flüssen bzw. in direkt angrenzenden Bereichen, so dass eine dauerhafte Wasserversorgung durch mehr oder weniger hoch anstehendes Grundwasser gewährleistet ist. Einige Vorkommen sind in Hangbereichen und an Hangfüßen lokalisiert, wobei dort oberflächennahes Hangwasser für einen kontinuierlichen Wassernachschub sorgt. An den Wuchsorten des Falkensteiner Vorwaldes spielt dieser permanente Wassernachschub eine besondere Rolle, da sich mit dem Wasser gleichzeitig Basen und Nährstoffe im Boden anreichern. Damit wird der Basen- und Nährstoffgehalt der von Natur aus basenarmen Böden entscheidend erhöht. Die periodisch auftretenden Hochwasserereignisse sind für die Wuchsorte im Auenbereich eine weitere Nährstoff- bzw. Basenquelle in diesem Naturraum.

Das (weitgehende) Fehlen von *Lathraea* in den an Geophyten reichen, naturnahen Eichen-Hainbuchen- und Erlen-Eschen-Wäldern der Donauebene östlich von Regensburg

Tabelle 3: Bodenökologische Eigenschaften an den untersuchten Vorkommen von *Lathraea squamaria* im Raum Regensburg

Table 3: Soil conditions at the investigated sites of occurrence of *Lathraea squamaria* in the area of Ratisbon

Parameter	Beschreibung
Mittlerer pH(H ₂ O)-Wert	6,0 (Standardabweichung: 1,1; Minimum: 4,0; Maximum: 7,4)
Mittlerer pH(CaCl ₂)-Wert	5,5 (Standardabweichung: 1,2; Minimum: 3,5; Maximum: 7,2)
Basensättigungsgrad	Mittel basisch bis sehr basenreich bzw. basengesättigt (ca. 50 bis 100 %)
Wasserhaushalt	ganzjährig frisch bis feucht

(KLOTZ & RÜTHER 2007, vgl. WOSCHÉE 1993) ist vermutlich auf die unregelmäßige, diskontinuierliche Wasserversorgung (Wechselfeuchte) zurückzuführen. Die dort basen- bzw. kalkreichen Böden weisen zwar im Mittel hohe Grundwasserstände auf, trocknen aber während längerer, niederschlagsfreier Perioden wegen ihrer hohen Durchlässigkeit (Sand- und Kiesböden der Aue und Niederterrasse) oberflächlich stark aus. Diese Verhältnisse scheinen das Vorkommen der Schuppenwurz in diesen Wäldern auszuschließen. Aus diesem Gebiet ist dementsprechend neben einer historischen, etwas ungenauen Fundangabe (für 7039/421, EICHHORN 1961: 99) kein weiterer Nachweis bekannt. Auch die intensive Suche der Autoren blieb ohne Erfolg.

6.4. Ökologische Charakterisierung anhand von Zeigerwerten

In den 14 untersuchten Beständen mit *Lathraea squamaria* sind etwa zu gleichen Anteilen Schatten-, Halbschatten- und Halblichtpflanzen vertreten (Abb. 6, Tab. 5). Die mittlere Lichtzahl beträgt 4,9 und liegt demnach etwa 2 Einheiten über dem bei ELLENBERG et al. (2001) festgelegten Wert. Die Schuppenwurz wächst demnach im Raum Regensburg in

Tabelle 4: pH-Werte im obersten Mineralbodenhorizont (A_h-Horizont) in ausgewählten Waldbeständen des Falkensteiner Vorwaldes (Messdaten z. T. aus RÜTHER 2005)

1–2: *Galio-Carpinetum*, 3: *Stellario-Alnetum*, 4–6: *Galio-Fagetum* (6: Subassoziation mit *Festuca altissima*), 7: *Luzulo-Fagetum*.

Table 4: pH-values of the upper mineral soil level (A_h-horizon) in selected forest stands of Falkensteiner Vorwald

Waldgesellschaft	1	2	3	4	5	6	7
pH(H ₂ O)-Wert	4,2	3,9	5,0	4,2	4,4	3,8	3,6
pH(CaCl ₂)-Wert	4,0	3,6	4,4	3,8	4,0	3,2	3,1

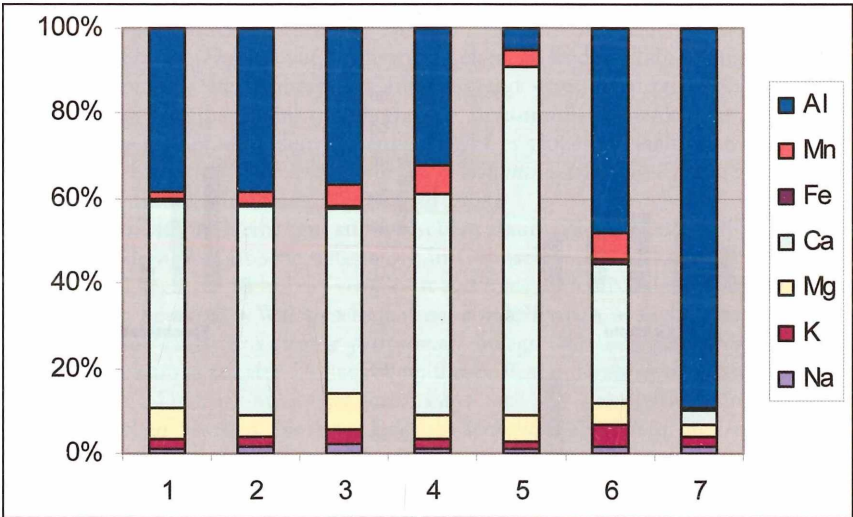


Abb. 5: Prozentuale Anteile von austauschbaren Kationen im obersten Mineralbodenhorizont (A_h-Horizont) in ausgewählten Waldbeständen des Falkensteiner Vorwaldes (Messdaten z.T. aus RÜTHER 2005).

1–2: *Galio-Carpinetum*, 3: *Stellario-Alnetum*, 4–6: *Galio-Fagetum* (6: Subassoziation mit *Festuca altissima*), 7: *Luzulo-Fagetum*.

Fig. 5: Exchangeable cations (in %) of the upper mineral soil level (A_h-horizon) in selected forest stands of Falkensteiner Vorwald.

etwas lichtreicheren Beständen als allgemein angenommen. Die mittleren Feuchtezahlen liegen bei einem Durchschnittswert von 5,8 zwischen 5,2 und 6,7. Die Bestände sind vor allem durch Frischezeiger und zu den Feuchtezeigern vermittelnde Sippen charakterisiert. Die mittleren Reaktionszahlen (5,8–7,3) weisen auf schwach saure bis schwach alkalische Böden hin; es sind daher besonders Schwachsäure- bis Schwachbasenzeiger mit *Lathraea* vergesellschaftet, mit leichter Tendenz zu den Mäßigsäurezeigern. Die tatsächlich gemessenen pH-Werte an den untersuchten *Lathraea*-Vorkommen zeigen dagegen eine wesentlich weitere Amplitude der Bodenreaktion an, die auch in den Bereich stärkerer Bodenversauerung reicht. Die Verteilung der Stickstoffzahlen lässt erkennen, dass Zeigerarten des gesamten Bereiches von stickstoffarmen bis (sehr) stickstoffreichen Standorten vorkommen. Die mittlere Stickstoffzahl (6,4) zeigt eine leichte Tendenz zur Besiedlung stickstoffreicherer Standorte an.

Tabelle 5: Mittlere, ungewichtete Zeigerwerte der Vegetationsaufnahmen mit *Lathraea squamaria* im Raum Regensburg (n = 14) sowie für *Lathraea* vergebene Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001)
L: Lichtzahl, F: Feuchtezahl, R: Reaktionszahl, N: Stickstoffzahl

Table 5: Average, unweighted indicator values of the vegetation relevés with *Lathraea squamaria* in the area of Ratisbon (n = 14) and indicator values for *Lathraea* (ELLENBERG et al. 2001)

	L	F	R	N
mittlerer Zeigerwert	4,9	5,8	6,6	6,4
(Minimum / Maximum)	(3,6 / 5,7)	(5,2 / 6,7)	(5,8 / 7,3)	(5,7 / 7,3)
Zeigerwert <i>Lathraea</i>	3	6	7	6

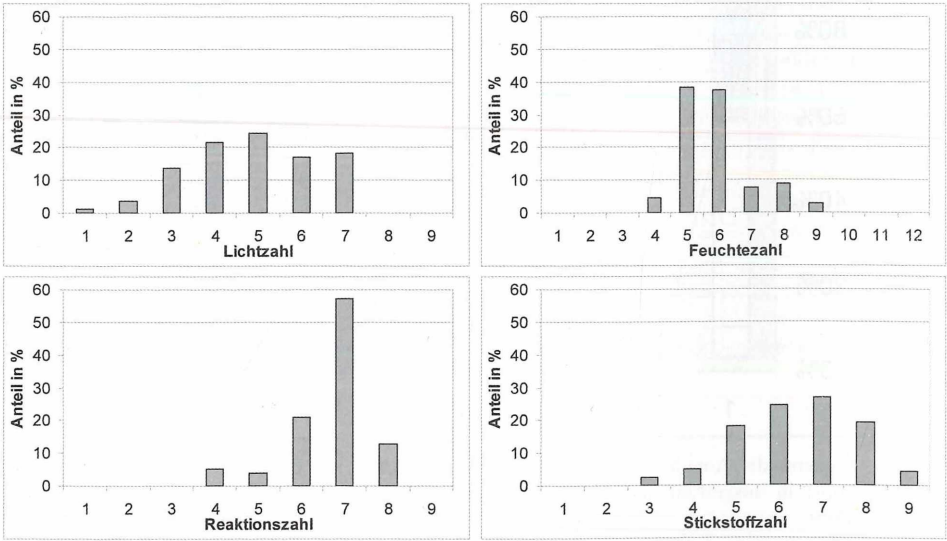


Abb. 6: Zeigerwertspektren der Vegetationsaufnahmen mit *Lathraea squamaria* im Raum Regensburg (n = 14).

Fig. 6: Ranges of indicator values of relevés with *Lathraea squamaria* in the area of Ratisbon (n = 14).

7. Vergesellschaftung und Standort in Süddeutschland und angrenzenden Gebieten

7.1. Vergesellschaftung

Die für den Raum Regensburg dokumentierte Vergesellschaftung von *Lathraea* spiegelt im Kern die Situation auf überregionaler Ebene wider. So ist die Schuppenwurz im süddeutschen Raum fast ausschließlich auf die sommergrünen Buchen- und Eichenwälder (*Quercus-Fagetum*) beschränkt, mit einen Schwerpunkt in den anspruchsvollen, artenreichen Wäldern (*Fagetalia*) (Tab. 6). Besonders zahlreich ist *Lathraea* in Wäldern der Auen (*Alno-Ulmion*) belegt, besonders in der Hartholzaue (*Quercus-Ulmetum*, Tab. 6, Spalte 6) der großen Stromtäler von Donau und Rhein (vgl. die Neu-Gliederung der Waldgesellschaften am Oberrhein bei MICHIELS et al. (2007); dort ist *Lathraea* im *Ulmo-Fraxinetum* dokumentiert). Ebenso häufig kommt *Lathraea* im Alpenvorland im *Alnetum incanae* vor (Tab. 6, Spalte 2), deren Bestände alle größeren, aus den Alpen kommenden Flüsse (z. B. Isar und Inn) sowie auch kleinere Fließgewässer am Alpenrand begleiten (vgl. auch die Stetigkeitstabellen bei MÜLLER & GÖRS 1958, RODI 1959/60, LINHARD 1968). In den von silikatischen Gesteinen geprägten Mittelgebirgsregionen tritt *Lathraea* im Uferbereich schnellfließender Bäche im *Stellario-Alnetum* auf (Tab. 6, Spalte 4), nach den hier vorliegenden Ergebnissen vor allem in Nord- und Ost-Bayern (Rhön, Oberpfälzer Wald, Bayerischer Wald). Darüber hinaus ist die Schuppenwurz in verschiedenen Regionen Süddeutschlands auch im *Pruno-Fraxinetum* und im *Carici remotae-Fraxinetum* (Tab. 6, Spalten 3 und 5) sowie im *Ribeso sylvestris-Fraxinetum* (MÜLLER 1985) dokumentiert.

Sehr häufig wurde *Lathraea squamaria* im süddeutschen Raum auch in Eichen-Hainbuchenwäldern (*Carpinion*) nachgewiesen. Dabei kommt sie sowohl im subatlantisch verbreiteten *Stellario-Carpinetum* als auch im gemäßig-kontinental verbreiteten *Galio-Carpinetum* vor (Tab. 6, Spalten 7 und 8; s. auch KREH 1938, RODI 1959/60). Ebenso zahlreich dokumentiert wurde *Lathraea* in mehreren Gebieten Süddeutschlands in edellaubholzreichen Wäldern, die dem Verband *Tilio-Acerion* anzuschließen sind, namentlich im *Fraxino-Aceretum* (Tab. 6, Spalte 9).

Während *Lathraea* also schwerpunktmäßig in süddeutschen *Alno-Ulmion*-, *Carpinion*- und *Tilio-Acerion*-Wäldern vorkommt, ist sie in Buchen- und Buchen-Tannen-Mischwäldern Süddeutschlands (*Fagion*) vergleichsweise selten zu finden (Tab. 6, Spalten 10 und 11). Hier bleibt *Lathraea* – wenn überhaupt vorkommend – auf artenreiche Kalkbuchenwälder (*Hordelymo-Fagetum*) beschränkt, während sie Braunnull-Buchenwälder vom Typ *Galio odorati-Fagetum* meidet. Aus dem Alpenraum gibt es einzelne Nachweise von *Lathraea* in Beständen des *Aposerido-Fagetum* sowie des *Cardamino trifoliae-Fagetum* (letztenannter Vegetationstyp: mündl. Mitteilung W. Diewald 2007).

Lathraea squamaria bleibt im süddeutschen Raum nicht ausschließlich auf Wälder beschränkt, sondern kommt sehr selten auch in Gebüsch- und Heckenstrukturen, im Waldmantel und in kleinen Feldgehölzen vor. So ist *Lathraea* in den Niederungen von Auen nicht nur in den oben genannten Waldgesellschaften, sondern auch in Gebüsch bzw. Wäldern der Weichholzaue (Klasse *Salicetea purpureae*) belegt. Ein einzelner Nachweis mit der Schuppenwurz stammt aus der Donauebene; dieser Bestand gehört dem *Salicetum albae* an (Tab. 6, Spalte 1). Darüber hinaus ist *Lathraea* in sich auf Lesesteinriegeln entwickelnden, edellaubholzreichen Hecken, die zum *Fraxino-Aceretum* überleiten, in Gebüschbeständen des *Corylo-Rosetum* (beide REIF 1983) sowie in synsystematisch schwer einzuordnenden, stark vom Menschen geprägten, kleinflächigen Feldgehölzen (AUGUSTIN 1991) belegt. *Lathraea* kann offensichtlich bei Veränderungen, Störungen oder Rodungen von Waldbeständen in den zurückbleibenden Flächen bis zu einem gewissen Grad überdauern, sofern die spezifischen standörtlichen Voraussetzungen sowie Wurzeln entsprechender Wirtsbäume vorhanden sind. Dies belegt auch ein Nachweis von *Lathraea* in einer von Rohrglanzgras leicht dominierten baum- und strauchfreien Fläche in der Donau-Aue (vgl. MARGRAF 2004). Potentielle Wirtsbäume sind hier lediglich als Jungpflanzen in der Krautschicht vertreten (evtl. reichen auch Wurzeln potentieller adulter Wirtsbäume aus angrenzenden Flächen in den Bestand).

Tabelle 6: Vergesellschaftung von *Lathraea squamaria* in Süddeutschland und angrenzenden Gebieten
Die Stetigkeitstabelle wurde stark gekürzt. Arten mit geringen Stetigkeiten und ohne Aussagewert werden nicht aufgeführt. Mehrere Schichten einer Vertikalstruktur derselben Art wurden zusammengefasst.

A: Assoziation, B: Baumschicht, C: Charakterart, D: Differentialart, K: Klasse, Kr: Krautschicht, O: Ordnung, S: Strauchschicht, V: Verband.

Table 6: Survey of plant communities with *Lathraea squamaria* in southern Germany

Einheit	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Anzahl der Aufnahmen	1	6	5	10	5	23	7	10	20	3	12
AC Salicetum albae											
<i>Salix alba</i>	B	I	.	.	.	I	.	.	.	.	.
	Kr	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.
AC Alnetum incanae											
<i>Alnus incana</i>	B	V	.	.	.	II	.	.	.	.	.
	S	IV	.	.	.	I	.	.	.	.	.
	Kr	I	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Thalictrum aquilegifolium</i>		IV	.	+	.	r	.	.	.	.	.
AC + DA Carici remotae-Fraxinetum											
<i>Carex remota</i>	.	.	V	I	.	r	.	.	.	.	.
<i>Lysimachia nummularia</i>	1	.	III	.	I	r	.	.	.	.	.
<i>Lysimachia nemorum</i>	.	I	I	.	.	.	.	.	.	.	IV
AC + DA Stellario-Alnetum											
<i>Salix fragilis</i>	B	.	II	II	.	.	.	+	.	.	.
	S	.	I	IV	.	.	.	.	I	.	II
<i>Stellaria nemorum</i>	.	II	.	I	.	.	.	.	.	.	.
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.
DA Pruno-Fraxinetum											
<i>Prunus padus</i>	B	I	.	II	I	IV	.	.	.	.	.
	S	III	.	III	.	III	.	.	r	.	.
	Kr	III	.	I	I	II	.	+	.	.	.
AC + DA Quercu-Ulmetum											
<i>Ulmus minor</i>	B	1	.	.	.	III	.	.	.	.	.
	S	1	.	.	.	II	.	.	.	.	.
	Kr	1	.	.	.	II	.	.	.	.	.
<i>Populus alba</i>	B	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.
<i>Quercus robur</i>	B	.	I	I	.	III	.	V	III	.	.
	S	.	I	.	+	.	.	II	.	.	.
	Kr	.	I	.	.	.	.	I	.	.	.
<i>Populus ×canescens</i>	B	1	.	.	.	r	.	.	.	.	.
	Kr	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Populus ×canadensis</i>	B	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.
	Kr	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Populus nigra</i>	B	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.
<i>Ulmus laevis</i>	B	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.
VC + DV Alno-Ulmion											
<i>Stachys sylvatica</i>	.	V	I	II	III	V	III	.	II	2	+
<i>Impatiens noli-tangere</i>	1	III	.	III	IV	I	.	II	II	.	.
<i>Filipendula ulmaria</i>	.	V	V	IV	II	II	.	+	.	.	.
<i>Plagiomnium undulatum</i>	.	III	.	I	II	II	.	+	.	.	IV
<i>Elymus caninus</i>	.	I	I	II	I	r	.	.	.	1	.
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	.	I	.	II	I	.	.	+	r	.	III
<i>Eurhynchium striatum</i>	.	II	.	+	III	II	.	+	.	.	I
<i>Chaerophyllum hirsutum</i>	.	III	.	II	.	.	II	+	.	.	V
<i>Gagea lutea</i>	.	.	.	.	.	r	II	I	+	1	.
<i>Circaea lutetiana</i>	1	.	.	.	II	II	I	.	r	.	.
<i>Crepis paludosa</i>	.	.	V	II	II	.	.	.	.	.	I
AC + DA Galio-Carpinetum											
<i>Galium sylvaticum</i>	.	.	II	.	.	.	V	.	.	.	.
<i>Carex montana</i>	.	.	III	.	.	.	III	.	.	.	.
<i>Convallaria majalis</i>	.	.	II	.	.	II	.	.	.	1	.
VC + DV Carpinion											
<i>Carpinus betulus</i>	B	.	II	III	+	I	+	V	IV	I	2
	S	.	II	.	I	.	.	II	I	.	.
	Kr	.	.	.	.	II	r	.	+	.	.
<i>Tilia cordata</i>	B	.	I	.	+	I	I	V	I	r	.
	S	.	I	.	+	.	II	III	I	r	.
	Kr	.	.	.	.	.	II	.	+	r	.
<i>Cornus sanguinea</i>	B	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
	S	1	.	II	.	.	IV	.	.	.	.
	Kr	.	II	.	.	.	II	I	.	.	.

Einheit		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Anzahl der Aufnahmen		1	6	5	10	5	23	7	10	20	3	12
<i>Prunus avium</i>	B Kr	.	.	.	.	.	I	III	+	.	.	.
<i>Stellaria holostea</i>		.	.	I	III	III	.	V	IV	.	2	.
<i>Ranunculus auricomus</i> agg.		.	.	I	II	.	+	V	I	1	.	.
<i>Dactylis polygama</i>		.	.	V	.	.	II	IV	.	r	1	.
VC + DV Tilio-Acerion												
<i>Acer pseudoplatanus</i>	B S Kr	.	III	II	.	I	III	II	+	V	2	.
		.	II	.	I	I	II	.	.	+	1	.
<i>Ulmus glabra</i>	B S Kr	1	I	.	I	I	IV	I	II	III	1	IV
		.	III	.	I	.	.	.	.	IV	1	.
		.	II	.	.	.	.	.	+	I	1	.
<i>Acer platanoides</i>	B S Kr	.	II	.	.	.	.	.	.	r	.	.
		.	I	.	.	.	I	.	+	r	1	.
		.	I	.	.	.	r	.	+	+	1	.
<i>Sambucus nigra</i>	Kr S Kr	.	.	.	.	II	II	I	r	r	1	.
		.	.	.	II	.	+	III	r	r	.	.
		.	I	.	+	II	+	.	I	.	1	.
<i>Actaea spicata</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	II	1	+
<i>Lunaria rediviva</i>		.	I	.	+	.	.	.	.	IV	.	.
AC Hordelymo-Fagetum												
<i>Hordelymus europaeus</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.
DA Aposerido-Fagetum												
<i>Aposeris foetida</i>		.	III	.	.	.	.	.	.	.	.	V
<i>Salvia glutinosa</i>		.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	V
<i>Veronica urticifolia</i>		.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Cardamine enneaphyllos</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Lonicera alpigena</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+
<i>Adenostyles glabra</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V
<i>Luzula luzulina</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV
<i>Homogyne alpina</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV
<i>Adenostyles alliariae</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV
<i>Ranunculus montanus</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV
VC + DV Fagion												
<i>Galium odoratum</i>		.	I	.	+	I	r	III	+	III	3	.
<i>Festuca altissima</i>		.	.	.	.	.	.	.	+	I	.	+
<i>Neottia nidus-avis</i>		.	.	I	.	.	.	I	.	.	.	+
OC Fagetalia												
<i>Fraxinus excelsior</i>	B S Kr S Kr	.	III	IV	II	IV	IV	II	+	III	2	.
		1	III	.	I	.	III	II	.	+	2	.
<i>Daphne mezereum</i>		1	II	III	.	I	III	.	I	I	1	.
		.	.	.	.	.	.	II	.	.	.	II
		.	III	.	.	I	II	I	.	+	.	II
<i>Viola reichenbachiana</i>		.	V	III	+	IV	IV	IV	I	II	2	V
<i>Primula elatior</i>		.	V	V	III	V	III	V	+	I	1	+
<i>Asarum europaeum</i>		.	IV	III	+	III	III	IV	+	II	2	+
<i>Carex sylvatica</i>		.	V	V	+	.	IV	II	+	II	1	V
<i>Paris quadrifolia</i>		.	V	III	+	I	V	I	.	+	2	V
<i>Lamium galeobdolon</i>		.	V	.	.	V	II	IV	I	IV	3	II
<i>Polygonatum multiflorum</i>		.	III	II	.	I	II	V	+	II	2	.
<i>Mercurialis perennis</i>		.	IV	.	+	.	II	II	I	IV	3	II
<i>Phyteuma spicatum</i>		.	II	IV	II	I	r	III	.	II	.	III
<i>Anemone ranunculoides</i>		.	.	.	+	III	III	II	+	IV	3	.
<i>Pulmonaria obscura</i>		1	II	.	+	.	III	.	I	+	1	.
<i>Lamium montanum</i>		.	I	V	II	.	+	.	III	r	.	+
<i>Dryopteris filix-mas</i>		.	II	.	+	.	.	.	II	IV	1	II
<i>Arum maculatum</i>		.	.	.	+	.	II	I	+	III	2	.
<i>Lathyrus vernus</i>		.	.	IV	+	.	.	V	+	I	1	.
<i>Lilium martagon</i>		.	.	II	.	.	+	I	+	II	2	+
<i>Aruncus dioicus</i>		.	II	.	I	I	.	I	.	+	.	+
<i>Allium ursinum</i>		.	II	.	.	III	IV	.	.	II	2	.
<i>Corydalis cava</i>		.	.	.	+	I	.	.	II	III	2	.
<i>Sanicula europaea</i>		.	IV	.	.	.	I	.	.	r	.	IV
<i>Cardamine bulbifera</i>		.	.	.	+	I	.	I	.	III	1	.
<i>Milium effusum</i>		.	.	III	.	.	.	IV	+	I	2	.
<i>Atrichum undulatum</i>		.	.	.	+	.	.	.	I	I	.	IV
<i>Leucocjum vernum</i>		.	I	.	.	.	.	II	.	II	1	.
<i>Campanula trachelium</i>		.	.	.	.	I	I	III	.	.	1	.
<i>Scrophularia nodosa</i>		.	.	.	II	II	+	.	.	.	1	.
<i>Ranunculus lanuginosus</i>		.	II	IV	.	I	.	.	.	r	.	.
<i>Bromus ramosus</i>		.	.	I	.	.	r	I	.	r	.	.
KC Querco-Fagetea												
<i>Euonymus europaea</i>	S Kr S Kr	1	I	II	+	.	III	.	II	.	.	.
		.	III	.	+	II	II	III	I	I	.	.
<i>Lonicera xylosteum</i>		.	II	II	+	II	V	I	+	.	.	+
		.	III	.	.	.	II	II	.	I	.	+

Einheit		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Anzahl der Aufnahmen		1	6	5	10	5	23	7	10	20	3	12
<i>Corylus avellana</i>	B	.	.	V	+	.	I	.	.	.	.	.
	S	.	.	.	III	.	IV	IV	II	r	.	.
	Kr	.	II	.	.	III	II	.	I	+	.	.
<i>Fagus sylvatica</i>	B	.	.	I	.	.	.	III	+	III	3	.
	S	.	I	.	.	I	.	.	.	I	.	.
	Kr	.	.	.	.	.	.	II	I	I	1	+
<i>Hedera helix</i>	B	.	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.
	S	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
	Kr	.	.	V	.	.	III	I	.	I	1	.
<i>Acer campestre</i>	B	.	.	I	.	.	I	III	I	r	.	.
	S	.	.	.	.	.	+	II	.	.	.	.
	Kr	.	.	.	.	.	I	.	+	.	.	.
<i>Crataegus laevigata</i>	S	.	.	.	+	.	r	.	+	.	.	.
	Kr	.	.	.	+	.	.	II	.	+	.	.
<i>Viburnum opulus</i>	S	.	.	.	I	.	I	I	.	.	.	.
	Kr	.	III	.	.	II	+	.	.	.	.	.
<i>Crataegus monogyna</i>	S	.	.	.	+	II	IV	.	.	.	.	.
	Kr	.	.	.	.	II	II	.	II	.	.	.
<i>Lathraea squamaria</i>		1	V	V	V	V	V	V	V	V	3	V
<i>Anemone nemorosa</i>		.	V	V	V	IV	V	V	IV	II	3	V
<i>Brachypodium sylvaticum</i>		1	V	IV	.	V	V	IV	+	+	2	II
<i>Ranunculus ficaria</i>		.	II	I	IV	V	III	III	IV	I	1	.
<i>Melica nutans</i>		.	III	II	.	.	II	.	+	.	.	+
<i>Poa nemoralis</i>		.	.	I	II	.	.	III	II	I	.	.
<i>Adoxa moschatellina</i>		.	.	.	II	I	r	.	IV	.	1	.
<i>Hepatica nobilis</i>		.	II	.	.	.	.	V	I	r	1	.
<i>Carex digitata</i>		.	I	.	.	.	.	I	.	r	.	III
Begleiter												
<i>Picea abies</i>	B	.	III	.	.	.	.	I	+	II	.	V
	S	.	III	.	+	.	r	.	.	r	.	III
	Kr	.	II	.	.	.	.	.	+	.	.	+
<i>Sorbus aucuparia</i>	B	.	.	.	I	.	.	.	.	r	.	.
	S	.	.	.	.	I	r	III	+	.	.	.
	Kr	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	III
<i>Rubus idaeus</i>	S	.	.	.	+	.	.	I	.	.	.	+
	Kr	.	II	.	+	.	.	I	I	I	.	.
<i>Alnus glutinosa</i>	B	.	.	.	V	V	r	I	I	.	.	.
	S	.	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.
<i>Frangula alnus</i>	S	1	.	.	+	.	II	.	.	.	.	.
	Kr	.	.	.	.	.	r	I	.	.	.	.
<i>Betula pendula</i>	B	.	.	.	+	.	I	II	+	.	.	.
<i>Populus tremula</i>	B	.	.	II	+	.	r	I	.	.	.	.
	Kr	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.
<i>Humulus lupulus</i>	B	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
	S	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Kr	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.
		.	I	.	+	.	I	.	+	.	.	.
<i>Deschampsia cespitosa</i>		1	III	IV	II	I	IV	I	.	r	.	II
<i>Aegopodium podagraria</i>		.	II	.	V	III	IV	III	III	I	1	.
<i>Oxalis acetosella</i>		.	III	.	II	II	+	I	II	III	.	V
<i>Senecio ovatus</i>		.	III	.	II	I	I	.	+	II	1	V
<i>Urtica dioica</i>		1	I	.	V	I	r	.	III	II	.	+
<i>Geum urbanum</i>		.	II	III	IV	III	+	I	II	+	.	.
<i>Lamium maculatum</i>		.	I	.	IV	I	I	I	I	+	1	.
<i>Athyrium filix-femina</i>		.	I	.	III	I	.	I	I	II	.	V
<i>Ajuga reptans</i>		.	I	III	.	.	I	II	.	r	1	V
<i>Geranium robertianum</i>		.	I	.	I	IV	.	.	.	.	1	II
<i>Angelica sylvestris</i>		1	II	.	I	I	II	.	.	r	.	.
<i>Cardamine pratensis</i>		.	.	V	+	I	r	I	.	+	.	.
<i>Heracleum sphondylium</i>		.	II	II	+	.	r	I	.	.	.	.
<i>Rubus caesius</i>		1	V	.	+	.	V	.	.	+	.	.
<i>Listera ovata</i>		.	IV	.	+	.	II	I	.	.	.	III
<i>Fissidens taxifolius</i>		.	II	.	.	I	III	.	+	.	.	+
<i>Silene dioica</i>		.	I	.	II	.	r	.	II	.	.	II
<i>Brachythecium rutabulum</i>		.	I	.	+	.	I	.	I	r	.	.
<i>Alliaria petiolata</i>		.	.	.	II	I	I	.	.	I	1	.
<i>Dryopteris carthusiana</i>		.	.	.	+	I	.	.	I	r	.	+
<i>Cardamine amara</i>		.	I	.	+	I	.	.	.	.	.	+
<i>Galium aparine</i>		.	.	.	IV	.	I	.	II	r	.	.
<i>Fragaria vesca</i>		.	II	.	.	I	.	II	.	.	.	IV
<i>Luzula pilosa</i>		.	.	II	+	.	.	I	.	.	.	IV
<i>Ranunculus repens</i>		.	I	.	I	I	.	.	.	.	.	IV
<i>Mycelis muralis</i>		.	.	.	.	I	.	.	+	r	.	IV
<i>Phalaris arundinacea</i>		1	.	.	III	.	+	.	.	.	.	.
<i>Poa trivialis</i>		1	.	.	+	.	r	.	.	.	.	I
<i>Equisetum arvense</i>		.	I	I	.	I	+	.	.	.	.	.
<i>Petasites albus</i>		.	II	.	+	.	.	.	.	r	.	+
<i>Taraxacum officinale</i> agg.		.	I	I	+	.	r	.	.	.	.	.
<i>Mnium hornum</i>		.	.	.	+	I	.	I	.	+	.	.
<i>Eurhynchium hians</i>		.	II	.	II	.	II	.	I	.	.	.

Herkunft der Vegetationsaufnahmen:

Spalte 1: *Salicetum albae*: MARGRAF (2004) 1 Aufn.

Spalte 2: *Alnetum incanae*: SIEDE (1960) 3 Aufn., SEIBERT (1969) 2 Aufn., BRAUNHOFER (1978) 1 Aufn.

Spalte 3: *Carici remotae-Fraxinetum*: BRACKEL & ZINTL (1983) 5 Aufn.

Spalte 4: *Stellario-Alnetum*: ULLMANN & FÖRST (1980) 1 Aufn., GÖTZ & RIEGEL (1989) 1 Aufn., AUGUSTIN (1991) 1 Aufn., TÜRK (1993) 3 Aufn., RÜTHER (2003) 1 Aufn., Rütther & Klotz 3 Aufn. aus dem Raum Regensburg

Spalte 5: *Pruno-Fraxinetum*: WELSS (1985) 4 Aufn., TÜRK (1993) 1 Aufn.

Spalte 6: *Quercu-Ulmetum*: CARBIENER (1974) 6 Aufn., LOHMEYER & TRAUTMANN (1974) 2 Aufn., SEIBERT (1975) 1 Aufn., MARGRAF (2004) 11 Aufn., Rütther & Klotz 3 Aufn. aus dem Raum Regensburg

Spalte 7: *Galio-Carpinetum*: MERKEL (1982) 5 Aufn., WELSS (1985) 2 Aufn.

Spalte 8: *Stellario-Carpinetum*: AUGUSTIN (1991) 3 Aufn., MANZ (1993) 1 Aufn., RÜTHER (2003) 2 Aufn., Rütther & Klotz 4 Aufn. aus dem Raum Regensburg

Spalte 9: *Fraxino-Aceretum*: OBERDORFER (1943/49): 2 Aufn., KÜNNE (1969) 3 Aufn., MERKEL (1982) 1 Aufn., WELSS (1985) 1 Aufn., NEITZKE (1989) 12 Aufn., Rütther & Klotz 1 Aufn. aus dem Raum Regensburg

Spalte 10: *Hordelymo-Fagetum*: KÜNNE (1969) 2 Aufn., WELSS (1985) 1 Aufn.

Spalte 11: *Aposerido-Fagetum*: STORCH (1983) 11 Aufn., EWALD & FISCHER (1993) 1 Aufn.

Die Ordination (DCA) der der Literatur entnommenen Vegetationsaufnahmen aus dem süddeutschen Raum ($n = 102$) zeigt Abb. 7. Dabei ergeben sich für die meisten Vegetationstypen gut abgrenzbare Gruppen; manche bestimmten Waldgesellschaften zugeordnete Aufnahmen bilden dagegen nur schwach abgrenzbare Gruppen bzw. liegen verstreut im Artenraum (vor allem Aufnahmen, die dem *Stellario-Carpinetum*, *Pruno-Fraxinetum* und *Alnetum incanae* zugeordnet werden). Es sei angemerkt, dass die Bezeichnungen und Zuordnungen der Syntaxa der Originalliteratur entnommen und im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht verändert wurden. Die Ordination zeigt, dass im Bereich der *Carpinion*- und *Alno-Ulmion*-Wälder synsystematisch andere Kriterien zugrunde gelegt werden müssten als ehemals in der Originalliteratur angegeben (vgl. auch die Ausführungen bei ZACHARIAS 1996, MAST 1999, RENNWALD 2000).

Die Auftrennung der Vegetationsaufnahmen entlang der 1. Achse korreliert mit den mittleren Zeigerwerten für die Temperatur ($r = -0,86$), etwas weniger deutlich mit denen für die Reaktion ($r = -0,72$). Demnach stehen im Diagramm rechts die Vegetationseinheiten, für die die niedrigsten Werte für das Temperatur- und Reaktionsverhalten gelten (besonders die Bestände von *Aposerido-Fagetum*). Die Waldtypen mit den höchsten mittleren Temperatur- und Reaktionszahlen finden sich im linken Teil der Ordination (vor allem Bestände von *Salicetum albae* und *Quercu-Ulmetum*). Entlang der 2. Achse kann die Auftrennung – allerdings weniger deutlich – durch die Faktoren mittlere Lichtzahlen ($r = 0,69$) und mittlere Feuchtezahlen ($r = 0,54$) erklärt werden.

Bedingt durch die weite pflanzensoziologische Amplitude ist die Anzahl der mit *Lathraea* vergesellschafteten Pflanzenarten sehr hoch. So sind in den mehr als einhundert, aus unterschiedlichen Regionen Süddeutschlands zusammengestellten Vegetationsaufnahmen über 450 Gefäßpflanzen-Sippen dokumentiert. Die Gradientenlänge der 1. DCA-Achse mit dem Wert 3,5 deutet allerdings an, dass innerhalb des Datensatzes kein vollständiger Artenwechsel entlang der Achse erfolgt (dieser wird etwa bei einem Wert von 4 erreicht, LEYER & WESCHE 2007). Dies gilt in gleicher Weise für die 2. Achse; hier liegt ein mindestens 0,5facher Artenwechsel vor (Gradientenlänge: 2,8). Demnach gibt es mehrere Sippen, die in Süddeutschland mehr oder weniger regelmäßig gemeinsam mit *Lathraea* vorkommen. Zu den typischen Begleitern in der Krautschicht zählen *Anemone nemorosa*, das Artenpaar *Lamium galeobdolon*/*L. montanum*, *Viola reichenbachiana* und mit Einschränkungen auch *Athyrium filix-femina*, *Brachypodium sylvaticum*, *Carex sylvatica*, *Deschampsia cespitosa*, *Mercurialis perennis*, *Oxalis acetosella*, *Paris quadrifolia*, *Phyteuma spicatum*, *Primula elatior*, *Ranunculus ficaria*, *Senecio ovatus* und weitere Arten (Tab. 6). Hervorzuheben ist die besondere Vielfalt an Geophyten. Neben den bereits zuvor genannten Vertretern dieser Lebensform kommen *Adoxa moschatellina*, *Allium ursinum*, *Anemone ranunculoides*,

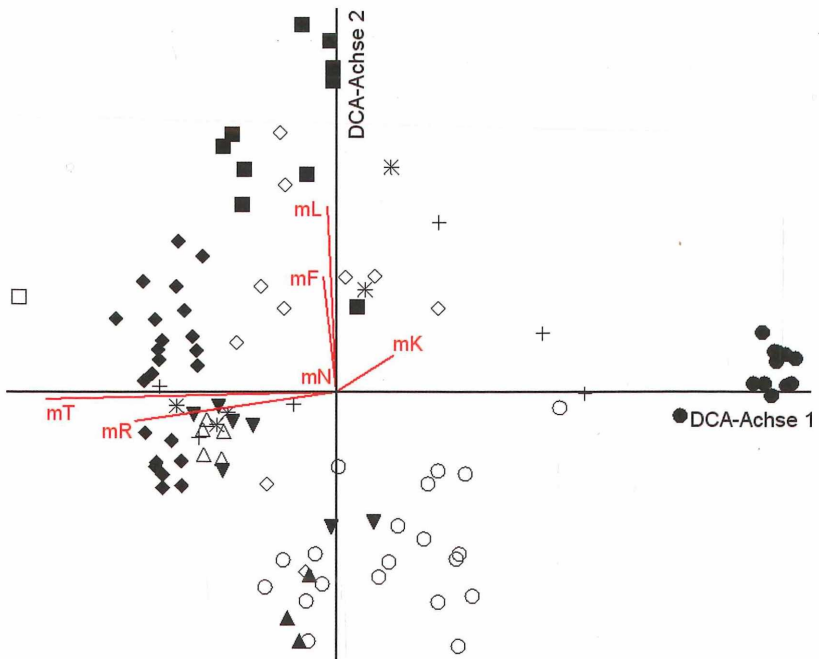


Abb. 7: DCA von Vegetationsaufnahmen mit *Lathraea squamaria* in Süddeutschland ($n = 102$) unter Einbeziehung der mittleren, ungewichteten Zeigerwerte für Licht (mL), Temperatur (mT), Kontinentalität (mK), Feuchtigkeit (mF), Bodenreaktion (mR) und Stickstoffversorgung (mN) nach ELLENBERG et al. (2001).

Salicetum albae (□), *Alnetum incanae* (+), *Carici remotae-Fraxinetum* (△), *Stellario-Alnetum* (■), *Pruno-Fraxinetum* (*), *Quercus-Ulmetum* (◆), *Galio-Carpinetum* (▼), *Stellario-Carpinetum* (◇), *Fraxino-Aceretum* (○), *Hordelymo-Fagetum* (▲), *Aposerido-Fagetum* (●).

Eigenwerte erste/zweite Achse: 0,52/0,29; Gradientenlänge: 3,5/2,8.

Korrelation der Umweltvariablen mit der ersten und zweiten Achse der DCA (Pearson-Korrelationen): mL -0,15/0,69; mT -0,86/-0,13; mK 0,38/0,31; mF -0,18/0,54; mR -0,72/-0,27; mN -0,25/-0,07.

Fig. 7: DCA of relevés from southern Germany with occurrences of *Lathraea squamaria* ($n = 102$), including the average, unweighted indicator values of light (mL), temperature (mT), Atlantic/continental behaviour (mK), moisture (mF), soil reaction (mR) and nutrient supply (mN) from ELLENBERG et al. (2001).

Arum maculatum, *Asarum europaeum*, *Corydalis cava*, *Galium odoratum*, *Lathyrus vernus*, *Polygonatum multiflorum*, *Pulmonaria obscura* und zahlreiche andere – diese allerdings mit meist geringen Stetigkeiten und häufig nur auf bestimmte Waldtypen beschränkt – als Begleiter von *Lathraea* vor. Darüber hinaus sind an den süddeutschen Wuchsorten von *Lathraea* häufig auch Nährstoffzeiger wie *Aegopodium podagraria* und *Urtica dioica*, etwas seltener auch *Geum urbanum* und *Lamium maculatum* vertreten.

7.2. Ökologische Charakterisierung anhand von Zeigerwerten

Im süddeutschen Raum ist *Lathraea squamaria* etwa zu gleichen Anteilen mit Schatten-, Halbschatten- und Halblichtpflanzen vergesellschaftet (Abb. 8, Tab. 7). Die mittleren Lichtzahlen der Einzelbestände weisen eine weite Spanne auf (2,8–6,1). Insgesamt beträgt die mittlere Lichtzahl 4,4 und liegt demnach um 1,4 Einheiten über dem bei ELLENBERG et al. (2001) festgelegten Wert. Wie für den Raum Regensburg gezeigt (Kap. 6.4.), kommt *Lathraea* auch überregional betrachtet in etwas lichtreicheren Beständen als gemeinhin formuliert vor. Die mittleren Temperaturzahlen bewegen sich zwischen 3,2 und 5,9. In den Schuppen-

Tabelle 7: Mittlere, ungewichtete Zeigerwerte von Vegetationsaufnahmen mit *Lathraea squamaria* in Süddeutschland (n = 102) sowie für *Lathraea* vergebene Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001)
L: Lichtzahl, T: Temperaturzahl, K: Kontinentalitätszahl, F: Feuchtezahl, R: Reaktionszahl, N: Stickstoffzahl

Table 7: Average, unweighted indicator values of relevés with *Lathraea squamaria* in southern Germany (n = 102) and indicator values for *Lathraea* (ELLENBERG et al. 2001)

	L	T	K	F	R	N
mittlerer Zeigerwert	4,4	5,0	3,7	5,8	6,6	6,2
(Minimum / Maximum)	(2,8 / 6,1)	(3,2 / 5,9)	(3,1 / 4,4)	(5,0 / 7,5)	(4,8 / 7,5)	(4,6 / 7,4)
Zeigerwert <i>Lathraea</i>	3	5	3	6	7	6

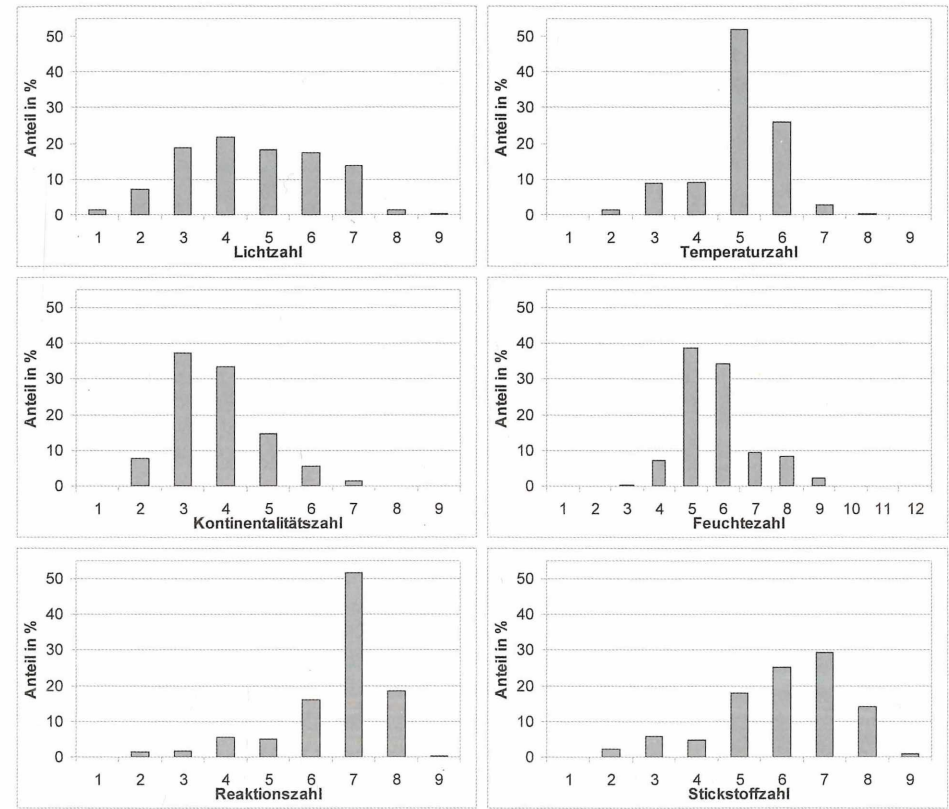


Abb. 8: Zeigerwertspektren von Vegetationsaufnahmen mit *Lathraea squamaria* in Süddeutschland (n = 102).

Fig. 8: Ranges of indicator values of relevés with *Lathraea squamaria* in southern Germany (n = 102).

wurz-Beständen Süddeutschlands herrschen damit Mäßigwärmezeiger vor. Die Verteilung der Kontinentalitätszahlen zeigt, dass insbesondere Arten mit subozeanischer bis schwach ozeanischer Verbreitungstendenz gemeinsam mit *Lathraea* vorkommen. Die mittlere Kontinentalitätszahl für Süddeutschland beträgt 3,7; sie liegt um fast eine Einheit über den bei ELLENBERG et al. (2001) angegebenen Wert. In Bezug auf den Boden-Wasserhaushalt weisen die mittleren Feuchtezahlen (5–7,5) auf frische bis feuchte Bedingungen hin. Neben vornehmlich Frische- sowie Frische- bis Feuchtezeiger finden an den süddeutschen Wuchsorten von *Lathraea* aber auch einzelne Nässezeiger vertreten. Die mittlere Reaktionszahl beträgt

6,6. Über 50 % der mit *Lathraea* vergesellschafteten Arten sind Schwachsäure- bis Schwachbasenzeiger. Der Verteilung der Reaktionszahlen ist zu entnehmen, dass auch Sippen stärker versauerter Böden (Säure- und Mäßigsäurezeiger) in den Beständen vorkommen. Die mittleren Stickstoffzahlen weisen auf eine Tendenz zur Besiedlung stickstoffreicherer Standorte hin. Es sind bevorzugt Sippen mäßig stickstoffreicher bis stickstoffreicher Böden sowie ausgesprochene Stickstoffzeiger in den Flächen vertreten.

8. Soziologischer Anschluss in Mitteleuropa und angrenzenden Gebieten

In der nachfolgenden Darstellung werden neben den pflanzensoziologischen Daten – soweit vorhanden – auch bodenökologische Messdaten aufgeführt. In Abhängigkeit von der naturräumlichen Ausstattung, der Intensität menschlicher Eingriffe (Zerstörung potentieller Habitate), dem Bearbeitungsstand (unzureichende floristische bzw. vegetationskundliche Erfassung) sowie der Verfügbarkeit vegetationskundlicher Daten mit *Lathraea squamaria* können für manche Gebiete zahlreiche, für andere dagegen nur wenige oder gar keine Daten wiedergegeben werden. Die Übersicht hat daher keinen Anspruch auf Vollständigkeit (vgl. auch Tab. 8).

8.1. Nordwestdeutschland

Im nordwestdeutschen Raum kommt *Lathraea squamaria* vor allem im Berg- und Hügelland vor, während sie auf den während der Eiszeiten abgelagerten Substraten der nordwestdeutschen Tiefebene vergleichsweise selten ist (HAEUPLER et al. 2003, GARVE 2007, vgl. auch HAEUPLER & SCHÖNFELDER 1988). Hier ist *Lathraea* gelegentlich auf den etwas besser basenversorgten Böden vertreten, so z. B. in Eichen-Hainbuchen-Wäldern (*Stellario-Carpinetum*) der Oldenburgisch-Ostfriesischen-Geest (ECKSTEIN 1998) und im Elbe-Weser-Dreieck (WULF 1990). Erst in der Jungmoränenlandschaft Schleswig-Holsteins ist *Lathraea* wieder häufiger zu finden, vor allem in *Alno-Ulmion*-Gesellschaften (*Stellario-Alnetum*, MÖLLER 1970). Bei CLAUSEN (1974) ist sie in den aus Niederwaldnutzung hervorgegangenen Erlen-Eschen- sowie Eichen-Hainbuchen-Beständen Schleswig-Holsteins dokumentiert.

Im Berg- und Hügelland Nordwest-Deutschlands zeigt *Lathraea* eine starke Bindung an artenreiche Eichen-Hainbuchenwälder (vgl. die Übersichten bei TÜXEN 1937, DIERSCHKE 1986b, PREISING et al. 2003). Pflanzensoziologisch sind die Bestände dem *Stellario-Carpinetum*, schwerpunktmäßig den Subassoziationen mit *Corydalis cava* bzw. mit *Stachys sylvatica* anzuschließen. Darüber hinaus ist *Lathraea* auch in Beständen des *Stellario-Carpinetum primuletosum veris* dokumentiert, nach DIERSCHKE (1986b) insbesondere in solchen der Variante mit *Aconitum vulparia*. Die Böden sind im Wesentlichen basenreich bis kalkhaltig und zumindest im Frühjahr gut durchfeuchtet und verfügen über eine hohe biologische Aktivität. Etwas ungünstigere Bodeneigenschaften sind bei DIERSCHKE (1986a, Leinebusch bei Göttingen: *Stellario-Carpinetum stachyetosum*) und PFLUME (1999, Harz: *Stellario-Carpinetum hordelymetosum*, nieder- und mittelwaldartig genutzt, Ersatzgesellschaft des *Hordelymo-Fagetum*) belegt. Dort liegen an Wuchsorten von *Lathraea* pH(H₂O)-Werte von 4,8 bis 5,6 im Oberboden vor.

In Buchen- und Edellaubholz-Wäldern sowie in Gebüschten des nordwestdeutschen Berg- und Hügellandes ist *Lathraea* nur sehr selten dokumentiert. Vereinzelt kommt sie in Beständen des *Stellario-Alnetum* (MAST 1999: Harz), des *Pruno-Fraxinetum* (ZACHARIAS 1996: Harzvorland), des *Melico-Fagetum* (= *Hordelymo-Fagetum*), Subassoziation von *Lathyrus vernus*, Variante mit *Ranunculus ficaria* (DIERSCHKE 1986a: Leinebusch bei Göttingen) und des *Carpino-Prunetum* (DIERSCHKE 1974) vor. PFLUME (1999) gibt für die Vorkommen im Harz pH(H₂O)-Werte von 5,1 (*Hordelymo-Fagetum corydaletosum*) und 5,3 bzw. 5,5 (*Aceri-Fraxinetum aegopodietosum*, Variante mit *Corydalis cava*) an.

8.2. Ost- und Mitteldeutschland

Im ost- und mitteldeutschen Raum hat *Lathraea squamaria* einen Verbreitungsschwerpunkt in Thüringen und Sachsen, während sie im nordostdeutschen Flachland nur noch im

westlichen Mecklenburg-Vorpommern etwas häufiger vorkommt (BENKERT et al. 1996). In den niederen Lagen zeigt *Lathraea* – wie im nordwestdeutschen Raum auch – eine starke Affinität zum *Stellario-Carpinetum* (vor allem zur Subassoziati on mit *Stachys sylvatica*; in Ost- und Mitteldeutschland mit unterschiedlichen Gesellschaftsnamen bezeichnet, vgl. Tab. 8). Daneben kommt *Lathraea* im nordostdeutschen Flachland auch in Beständen des *Stellario-Alnetum* (PASSARGE & HOFMANN 1968) und *Pado-Fraxinetum* (PASSARGE 1959) vor.

Für den südlichen Teil Ostdeutschlands gibt SCHUBERT (1972) die Schuppenwurz als kennzeichnende Sippe des *Lathraeo-Carpinetum* an, eine Gesellschaft, die durch zahlreiche Frühlingsgeophyten nährstoffreicher, frischer bis feuchter Standorte wie *Adoxa moschatellina*, *Allium ursinum*, *Arum maculatum*, *Gagea spathacea*, *Ranunculus ficaria* und *Scilla bifolia* gekennzeichnet ist. Der Waldtyp ist im Bereich der größeren Täler auf stauwasserbeeinflussten Böden verbreitet und steht den edellaubholzreichen Wäldern nahe. Weitere Nachweise von *Lathraea* gibt es für den Süden Ostdeutschlands in Beständen des *Galio-Carpinetum* (MARSTALLER 1981) sowie des *Stellario-Alnetum* und des *Pruno-Fraxinetum* (MARSTALLER 1984).

Neben Eichen-Hainbuchen- und Auenwäldern ist *Lathraea squamaria* im ost- und miteldeutschen Raum auch in anspruchsvollen Buchen- und edellaubholzreichen Wäldern vertreten, insgesamt jedoch sehr selten. So kommt *Lathraea* im Hainich sowohl in Beständen des *Stellario-Carpinetum stachyetosum* als auch in Beständen des *Adoxo-Aceretum* und des *Hordelymo-Fagetum* auf nährstoffreichen Ton- bzw. Lehmböden mit sehr schwach saurer bis neutraler Bodenreaktion (pH-Wert: 6,9) vor (AHRNS & HOFMANN 1998, MÖLDER et al. 2006). Bei GRUNDIG (1960, Ost-Erzgebirge) ist *Lathraea* in einem geophytenreichen „Rotbuchenforst“ auf tiefgründigen Gneisboden mit einem pH(KCl)-Wert von 5,6 dokumentiert. Darüber hinaus ist *Lathraea* in Thüringen mehrfach in Beständen des edellaubholzreichen Wolfseisenhut-Ahornmischwaldes (*Acero-Fraxinetum lycoctonetosum*, Verband *Tilio-Acerion*) belegt (SCHLÜTER 1967), sowie im Thüringer Wald in einem Bestand eines so bezeichneten *Acer-Ulmus-Fraxinus*-Waldes (Lerchenspornreicher Bergahorn-Ulmen-Eschenwald) u. a. mit *Corydalis cava*, *C. intermedia*, *Arum maculatum*, *Anemone ranunculoides*, *Gagea lutea*, *Allium ursinum* und *Adoxa moschatellina* (SCHLÜTER 1959).

8.3. Östliches Mitteleuropa

In Polen ist *Lathraea squamaria* in allen bei MATUSZKIEWICZ & MATUSZKIEWICZ (1985) differenzierten *Carpinion*-Gesellschaften vertreten (*Stellario-Carpinetum*, *Galio-Carpinetum*, *Tilio-Carpinetum*, vgl. auch TRACZYK 1968). Sie besiedelt dort neben nährstoffreichen, neutralen, frischen bis feuchten sowie grundwasserbeeinflussten Böden auch grundwasserferne, frische, z. T. auch oberflächlich versauerte und vergleichsweise trockene und sommerwarme Standorte. Darüber hinaus kommt *Lathraea* auch in den anspruchsvollen Buchenwäldern (*Fagion*) Polens vor, insgesamt aber deutlich seltener als in *Carpinion*-Wäldern. Nach MATUSZKIEWICZ (1958) ist die Schuppenwurz in Beständen der baltischen Rasse des *Melico-Fagetum* (= *Hordelymo-Fagetum*) vertreten, die hauptsächlich im Nordwesten Polens im Gebiet der baltischen Jungmoräne ausgebildet sind, sowie in Beständen des *Fagetum carpathicum*, ein Waldtyp mit der kennzeichnenden *Dentaria glandulosa* (= *Dentario glandulosae-Fagetum*, vgl. OBERDORFER 1992), der im südlichen Teil Polens im Berg- und Hügelland vorkommt. Sehr selten greift *Lathraea squamaria* auch auf das in den Sudeten verbreitete *Dentario enneaphylli-Fagetum* über (MATUSZKIEWICZ & MATUSZKIEWICZ 1973).

In Tschechien ist die Verbreitung von *Lathraea squamaria* nach SLAVIK (1994) nur sehr unzureichend erfasst. Dennoch belegen die nur wenigen Vegetationsaufnahmen die weite pflanzensoziologische Amplitude der Schuppenwurz in diesem Gebiet. Innerhalb des Verbandes *Carpinion* kommt *Lathraea squamaria* in Beständen des *Tilio-Carpinetum* (NEUHÄUSL & NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ 1972, MORAVEC et al. 1982), des *Melampyro-Carpinetum* (MORAVEC et al. 2000) sowie des *Galio-Carpinetum* (NEUHÄUSL & NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ 1968) vor. Insgesamt besiedeln diese Gesellschaften feuchte, sehr stark saure bis

Tabelle 8: Vergesellschaftung von *Lathraea squamaria* in Mitteleuropa und angrenzenden Gebieten West- und Nordeuropas (mit Angabe der Assoziation bzw. Gesellschaft gemäß der Original-Literatur)Table 8: Plant communities with *Lathraea squamaria* in Central Europe and adjacent areas in western and northern Europe

Land / Region	Verband / Gesellschaft	Literaturangabe
Nordwest-Deutschland	Alno-Ulmion: <i>Stellario-Alnetum</i> , <i>Pruno-Fraxinetum</i>	MÖLLER (1970), CLAUSEN (1974), ZACHARIAS (1996), MAST (1999)
	Carpinion: <i>Stellario-Carpinetum</i>	TÜXEN (1937), DIERSCHKE (1986a), DIERSCHKE (1986b), WULF (1990), ZACHARIAS (1996), ECKSTEIN (1998), PFLUME (1999), PREISING et al. (2003)
	Tilio-Acerion: <i>Aceri-Fraxinetum</i>	PFLUME (1999)
	Fagion: <i>Melico-Fagetum</i> (= <i>Hordelymo-Fagetum</i>)	DIERSCHKE (1986b), PFLUME (1999)
Ost-Deutschland	Alno-Ulmion: <i>Stellario-Alnetum</i> , <i>Pado-Fraxinetum</i> , <i>Pruno-Fraxinetum</i>	PASSARGE (1959), PASSARGE & HOFMANN (1968), MARSTALLER (1984)
	Carpinion: <i>Stellario-Carpinetum</i> , <i>Lathraeo-Carpinetum</i> , <i>Stachyo-Carpinetum</i> , <i>Acer pseudoplatanus-Carpinus-Gesellschaft</i> , <i>Ulmus-Carpinus-Gesellschaft</i> , <i>Carpino-Ulmetum</i> , <i>Galio-Carpinetum</i>	PASSARGE (1953, 1956, 1957), PASSARGE & HOFMANN (1968), SCHUBERT (1972), MARSTALLER (1981), MÖLDER et al. (2006)
	Tilio-Acerion: <i>Adoxo-Aceretum</i> , <i>Acer-Fraxinetum</i> , <i>Acer-Ulmus-Fraxinus-Wald</i> , „Rotbuchenforst“	SCHLÜTER (1959, 1967), GRUNDIG (1960), AHRNS & HOFMANN (1998)
	Fagion: <i>Hordelymo-Fagetum</i>	MÖLDER et al. (2006)
Polen	Carpinion: <i>Stellario-Carpinetum</i> , <i>Galio-Carpinetum</i> , <i>Tilio-Carpinetum</i>	TRACZYK (1968), MATUSZKIEWICZ & MATUSZKIEWICZ (1985)
	Fagion: <i>Melico-Fagetum</i> (= <i>Hordelymo-Fagetum</i>), <i>Fagetum carpathicum</i> (= <i>Dentario glandulosae-Fagetum</i>), <i>Dentario enneaphylli-Fagetum</i>	MATUSZKIEWICZ (1958), MATUSZKIEWICZ & MATUSZKIEWICZ (1973)
Tschechien	Alno-Ulmion: <i>Stellario-Alnetum</i> , <i>Arunco-Alnetum</i>	NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ (1972, 1974)
	Carpinion: <i>Tilio-Carpinetum</i> , <i>Melampyro-Carpinetum</i> , <i>Galio-Carpinetum</i>	NEUHÄUSL & NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ (1968, 1972), MORAVEC et al. (1982), MORAVEC et al. (2000)
	Tilio-Acerion: <i>Lunario-Aceretum</i>	SEDLÁCHOVÁ (1992)
	Fagion: <i>Dentario enneaphylli-Fagetum</i>	MORAVEC et al. (1982)
Österreich	Alno-Ulmion: <i>Alnetum incanae</i>	WENDELBERGER-ZELINKA (1952), HECKE (1965), JELEM (1974), PRACK (1985), RAUSCHER (1990), KREWEDL (1992), JEITLER (2000)
	Carpinion: <i>Quercu-Carpinetum</i> , <i>Carici pilosae-Carpinetum</i> , <i>Asperulo odoratae-Carpinetum</i> , <i>Primulae veris-Carpinetum</i>	HÜBL (1959), KARRER (1985), KARRER & KILIAN (1990), JEITLER (2000)
	Tilio-Acerion: <i>Aceri-Fraxinetum</i> , <i>Fraxino-Aceretum</i> , <i>Mercuriali-Tilietum</i> , <i>Hacquetio-Fraxinetum</i>	RAUSCHER (1990), KARRER & KILIAN (1990), FISCHER (1997), JEITLER (2000)

	Fagion	KNAPP (1944), HECKE (1965), HERZOG & ZUKRIGL (1999)
	Quercion pubescentis: <i>Corno-Quercetum</i>	KARRER & KILIAN (1990)
	Salicion albae: <i>Salicetum albae</i>	STARZENGRUBER (1979), LAZOWSKI & MELANSCHKE (2002)
Schweiz	Alno-Ulmion	BOLLINGER (1978)
	Carpinion: <i>Galio-Carpinetum</i> , <i>Stellario-Carpinetum</i>	KUHN (1967), KELLER (1985)
	Tilio-Acerion: <i>Corydalido-Aceretum</i> , <i>Gageo-Aceretum</i> , <i>Aro-Fagetum</i> , <i>Arunco-Aceretum</i> , <i>Aceri-Fraxinetum</i> , <i>Scillo-Fraxinetum</i> , <i>Phyllitido-Aceretum</i>	MOOR (1973, 1974, 1975), RICHARD (1975), KELLER (1981/85), CLOT (1989)
	Fagion: <i>Fagetum adenostyletosum sylvaticae</i> , <i>Abieti-Fagetum</i>	WINTLER (1927), WOHLGEMUTH (schriftliche Mitteilung, Datenbankauszug)
Frankreich	Alno-Ulmion: <i>Stellario-Alnetum</i>	ESTRADE & RAMEAU (1980)
	Carpinion: <i>Aconito vulpariae-Quercetum pedunculatae</i> , <i>Leucojo verni-Scilletum bifoliae</i> , <i>Scillo bifoliae-Carpinetum</i> , <i>Alneto-Carpinetum</i> , <i>Quercu-Carpinetum</i> , <i>Carpinetum-Fraxinetum</i>	ISSLER (1926), GÉHU (1961), DUVIGNEAUD & MULLENDERS (1961), BUGNON & RAMEAU (1973/74), RAMEAU & TIMBAL (1979), BEAUFILS (1981, zit. in RAMEAU 1985), GILLET (1986)
Belgien	Alno-Ulmion: <i>Ulmo-Fraxinetum</i> , <i>Aegopodio-Fraxinetum</i>	NOIRFALISE & SOUGNEZ (1961), NOIRFALISE (1984)
	Tilio-Acerion: <i>Acereto-Fraxinetum</i> , <i>Aceri-Fraxinetum</i>	VANDEN BERGHE (1953), GODART et al. (1984)
Niederlande	keine Vegetationsaufnahmen mit <i>Lathraea</i> recherchiert, lediglich allgemeine Hinweise zur Vergesellschaftung: Alno-Ulmion (<i>Stellario-Alnetum</i>), Carpinion (<i>Quercu-Carpinetum</i> , <i>Stachyo-Quercetum</i> , <i>Solidagino-Quercetum</i>)	DOING (1962), VAN DER WERF (1991)
Süd-Skandinavien (Dänemark, Schweden, Norwegen)	Alno-Ulmion: <i>Fraxinus excelsior-Prunus padus</i> -Gesellschaft	DIEKMANN (1994)
	Tilio-Acerion: <i>Quercus robur-Euonymus europaeus</i> -Gesellschaft, <i>Quercus robur-Tilia cordata</i> -Gesellschaft, <i>Ulmo-Tilietum</i> , <i>Anemone-hepatica</i> -Gesellschaft, <i>Ulmus glabra-Fraxinus excelsior</i> -Gesellschaft, <i>Ulmus minor-Fraxinus excelsior</i> -Gesellschaft, <i>Allium ursinum</i> -Gesellschaft	WALLIN (1973), KIELLAND-LUND (1981), DIEKMANN (1994)
	Fagion: <i>Dentario-Fagetum</i>	KIELLAND-LUND (1981)

saure, häufig schwere und tiefgründige Böden, die in der Mehrzahl durch Stauwassereinfluss gekennzeichnet sind. Darüber hinaus ist *Lathraea* auch in bachbegleitenden *Alno-Ulmion*-Wäldern dokumentiert, namentlich im *Stellario-Alnetum* und im *Arunco-Alnetum* (NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ 1972, 1974). Vergleichbar der Situation in Polen greift *Lathraea* auch in Tschechien schwach auf die Buchenwälder über; sie ist nach MORAVEC et al. (1982) jedoch lediglich im *Dentario enneaphylli-Fagetum* belegt. SEDLÁCHOVÁ (1992) gibt die Sippe zudem in einem Bestand des *Lunario-Aceretum* im nordöstlichen Mähren an.

8.4. Südliches Mitteleuropa

Nach ADLER et al. (1994) kommt *Lathraea squamaria* in Österreich von der collinen bis in die montane Stufe vor. Dabei ist sie im gesamten Gebiet bei einer insgesamt zerstreuten bis mäßig häufigen Verbreitung nachgewiesen. WENDELBERGER-ZELINKA (1952), HECKE (1965), JELEM (1974), PRACK (1985), RAUSCHER (1990), KREWEDL (1992) und JEITLER (2000) belegen die Sippe mehrfach in Auenwäldern (*Alno-Ulmion*) Österreichs (u. a. Donau, Inn), besonders häufig in geophytenreichen Beständen des *Alnetum incanae*, die in submontaner bis montaner Lage an den Mittel- und Oberläufen von Flüssen und Bächen zu finden sind. Daneben ist die Schuppenwurz in Eichen-Hainbuchenwäldern (*Carpinion*), hier im *Quercus-Carpinetum* (HÜBL 1959, KARRER 1985), *Carici pilosae-Carpinetum* (KARRER & KILIAN 1990) und *Asperulo odoratae-Carpinetum* (JEITLER 2000) dokumentiert. Die Bestände sind zumeist an Bachläufen, in wasserzügigen Mulden oder in Unterhanglage mit kolluvialen, feuchten Böden zu finden. Auch in Beständen des *Primulae veris-Carpinetum* auf flach- bis mittelgründigen, etwas wärmebegünstigten Böden, die auch oberflächlich entkalkt sein können, kommt *Lathraea* vor (KARRER & KILIAN 1990).

Weniger häufig ist die Schuppenwurz in edellaubholzreichen Wäldern (*Tilio-Acerion*), so im *Aceri-Fraxinetum* (RAUSCHER 1990), im *Fraxino-Aceretum* (FISCHER 1997), im *Mercuriali-Tilietum* (KARRER & KILIAN 1990) und im *Hacquetio-Fraxinetum* (JEITLER 2000), sowie sehr selten in anspruchsvollen Buchenwäldern (KNAPP 1944, HECKE 1965, HERZOG & ZUKRIGL 1999) belegt. Wie bereits für Süddeutschland gezeigt (Kap. 7.1.), kommt *Lathraea* auch in Österreich in der Weichholzaue (*Salicion albae*, hier: *Salicetum albae*; STARZENGRUBER 1979, LAZOWSKI & MELANSCHKE 2002) vor. Bemerkenswert ist das (einmalige) Vorkommen in den Flaumeichen-Beständen des *Corno-Quercetum* (*Quercion pubescentis*) im äußersten Osten Österreichs (Leithagebirge, KARRER & KILIAN 1990), die eher flachgründige, trocken-warme Standorte besiedeln.

Die Hauptverbreitung der Schuppenwurz erstreckt sich in der Schweiz auf die nördlichen und westlichen niederen Lagen des Alpenvorlandes. Zerstreute Vorkommen gibt es auch im südlich anschließenden Alpenraum (WELTEN & SUTTER 1982). STAMM (1938) beschreibt die Situation folgendermaßen: „Die Hauptverbreitung beschränkt sich auf die tiefsten Teile, vor allem also die Flusstäler. Doch dringt sie in diesen sehr weit in die Alpen ein. Auffallend ist auch ihre Häufigkeit am Rande des Vierwaldstätter Sees. Dabei bleibt sie in der Regel auf die unteren Lagen beschränkt.“ In der Schweiz ist *Lathraea squamaria* in zahlreichen Waldtypen dokumentiert, besonders häufig in *Tilio-Acerion*-Gesellschaften. Hier ist sie im *Corydalis-Aceretum* schwerpunktmäßig vertreten, für das sie nach MOOR (1973, 1974, 1975) sogar als lokale Charakterart gewertet werden kann. Die vor allem von Berg-Ahorn und Esche geprägten Bestände besiedeln feinerdereiche, humose, frische bis feuchte Kalkschuttböden mit hoher Nährstoffversorgung, hoher biologischer Aktivität und engem C/N-Verhältnis. Die Bestände sind zumeist in luftfeuchter, schattig-kühler Lage sowohl am Hang als auch am Hangfuß ausgebildet. Neben dem *Corydalis-Aceretum* sind zahlreiche weitere edellaubholzreiche Waldgesellschaften mit ähnlicher Artenzusammensetzung und vergleichbaren Standortsbedingungen beschrieben, die sich durch das Vorkommen der Schuppenwurz auszeichnen (Tab. 8). In anderen Waldtypen in der Schweiz ist *Lathraea* wesentlich seltener zu finden. So belegt KELLER (1985) die Sippe in Beständen des *Galio-Carpinetum primuletosum veris*, Variante von *Arum maculatum* auf etwas wärmebegünstigten Standorten sowie KUHN (1967) in Beständen des *Stellario-Carpinetum* auf sickerfeuch-

ten, basen- und nährstoffreichen, neutralen sowie schweren, tonigen, staunassen Böden. Bei BOLLINGER (1978) ist sie in einem Eschen-Linden-Bestand (*Alno-Ulmion*) dokumentiert. Ein einzelner Nachweis liegt jeweils für das *Fagetum adenostyletosum sylvaticae* aus den hochmontanen Lagen der Glarner Alpen (WINTERLER 1927) sowie für das *Abieti-Fagetum* (WOHLGEMUTH schriftliche Mitteilung, Datenbankauszug) vor.

8.5. Westliches Mitteleuropa und Westeuropa

In Frankreich ist *Lathraea squamaria* vor allem im Nordosten verbreitet, während sie in anderen Landesteilen mit Ausnahme der höheren Lagen nur zerstreut zu finden ist und dort z. T. auch größere Verbreitungslücken aufweist (DUPONT 1990). Dabei zeigt *Lathraea* eine starke Bindung an *Carpinion*-Gesellschaften. So ist sie in Lothringen und Burgund vergleichsweise häufig in Beständen des *Aconito vulpariae-Quercetum pedunculatae* zu finden, einer Waldgesellschaft mit zahlreichen Geophyten, die am Grund tiefer Taleschnitte in der submontanen Stufe auf kalkreichem Untergrund vorkommt (RAMEAU & TIMBAL 1979, BUGNON & RAMEAU 1973/74). Die Böden zeichnen sich dort durch eine hohe biologische Aktivität, ein enges C/N-Verhältnis (10–11) und einen hohen pH-Wert (7,6) aus. Eine ähnliche Gesellschaft, das *Leucojo verni-Scilletum bifoliae*, beschreibt GILLET (1986) aus dem französischen Jura, wobei *Lathraea* dort vor allem in den Untereinheiten mit *Corydalis solida* bzw. *C. cava*, *Aconitum vulparia* und *Asarum europaeum* vorkommt (vgl. BEAUFILS 1981, zit. in RAMEAU 1985: *Scillo bifoliae-Carpinetum*). In anderen Regionen Frankreichs (Ardennen, Vogesen) ist *Lathraea* in weiteren *Carpinion*-Gesellschaften belegt (vgl. Tab. 8). Ein einzelner Nachweis von *Lathraea* liegt für einen Bestand des *Stellario-Alnetum* in den Vogesen vor, dort in der montanen Ausbildung mit *Chaerophyllum hirsutum* und *Ranunculus aconitifolius* (ESTRADE & RAMEAU 1980).

Nach VAN ROMPAEY & DELVOSALLE (1972) ist *Lathraea squamaria* in Belgien auf den östlichen Landesteil – in den Mittelgebirgsregionen von Ardennen und Hohes Venn – beschränkt, während sie in den sich westlich anschließenden, niederen Lagen fehlt. In den Ardennen ist *Lathraea* mehrfach in *Tilio-Acerion*-Gesellschaften belegt, so bei VANDEN BERGHEM (1953) in Beständen des *Acereto-Fraxinetum* bei Boden-pH-Werten von 6 bis 7 und bei GODART et al. (1984) in einem Bestand des *Aceri-Fraxinetum* auf einem kolluvialen, humosen Boden mit einem engen C/N-Verhältnis (9,7) und – bei Vorhandensein von nennenswerten Anteilen von Aluminium an den Bodenaustauschern – einem pH(H₂O)-Wert von 4,8 bzw. pH(KCl)-Wert von 3,9. In der Übersicht der Wälder Belgiens wird *Lathraea* neben *Allium ursinum*, *Anemone ranunculoides*, *Corydalis solida*, *Gagea lutea* und *Mercurialis perennis* als Differentialart des *Ulmo-Fraxinetum corydaletosum* angegeben, eine Auwald-Gesellschaft, die dem *Pruno-Fraxinetum* nahe steht (NOIRFALISE 1984, vgl. *Aegopodio-Fraxinetum* bei NOIRFALISE & SOUGNEZ 1961). Der hauptsächlich in den Ardennen verbreitete Waldtyp ist durch eine neutrale bis sehr schwach alkalische Bodenreaktion (pH-Werte: 7–7,5) und einen mächtigen, humosen Oberbodenhorizont (20–30 cm) charakterisiert.

In den Niederlanden kommt *Lathraea squamaria* äußerst selten vor (MENNEMA et al. 1980). Bislang sind lediglich drei Fundangaben im Verbreitungsatlas angegeben; der letzte Nachweis datiert aus dem Jahr 1930. Die Autoren vermuten, dass *Lathraea* häufig übersehen wurde und das vorliegende Verbreitungsmuster unvollständig ist. In der vegetationskundlichen Literatur der Niederlande wurden auch lediglich zwei Hinweise zur Vergesellschaftung recherchiert. In der Übersicht der niederländischen Waldgesellschaften bildet DOING (1962) eine Artengruppe bestehend aus *Prunus avium*, *Carpinus betulus*, *Tilia cordata*, *Phyteuma nigrum*, *Dryopteris filix-mas*, *Milium effusum* und *Lathraea squamaria*, die besonders für das *Quercio-Carpinetum* (*Carpinion*), schwach auch für das *Stachyo-Quercetum roboris* (vermittelt dort zwischen *Alno-Ulmion* und *Carpinion*) und das *Solidagino-Quercetum* (Verband *Violo-Quercion*, steht dem *Quercio-Carpinetum* nahe), charakteristisch ist. Bei VAN DER WERF (1991) wird *Lathraea* in der Auflistung von Arten der Krautschicht beim *Stellario-Alnetum* genannt.

8.6. Nördliches Mitteleuropa und Nordeuropa

In Dänemark ist *Lathraea squamaria* schwerpunktmäßig im Osten – einschließlich der Inseln Fünen, Seeland und Lolland bis nach Bornholm – und sehr vereinzelt im Süden (Süd-Jütland) verbreitet, während sie in der altpleistozänen Landschaft West-Dänemarks keine Vorkommen hat (VESTERGAARD & HANSEN 1989). In Norwegen und Schweden erreicht *Lathraea* etwa auf Höhe des 61. Breitengrades die Nordgrenze ihrer Verbreitung. Während *Lathraea* in Schweden fast im gesamten Südteil (einschließlich Öland und Gotland) bis in die Region Värmland (vereinzelt noch in Gästrikland) verbreitet ist, hat sie in Norwegen nur noch einzelne Vorkommen, insbesondere an der West- und Ostküste im äußersten Süden des Landes (LID 1974, 1985, vgl. auch MALMGREN 1982 und ÅSEN & BLOMDAL 1983).

Im skandinavischen Teil Mitteleuropas ist *Lathraea* mehrfach in anspruchsvollen Laubwäldern belegt. Nach DIEKMANN (1994) kommt sie vor allem in Beständen der *Quercus robur*-*Euonymus europaeus*-Gesellschaft (in der Untereinheit mit *Tilia cordata*) vor, eine artenreiche Waldgesellschaft mit hohen Anteilen verschiedener Edellaubgehölze (*Tilio-Acerion*). Die Böden sind im Wesentlichen lehmreich, frisch bis feucht und verfügen über eine hohe biologische Aktivität (Humusform: Mull); die pH-Werte liegen oberhalb von 5,5. Darüber hinaus ist *Lathraea* auch in Beständen der *Quercus robur*-*Tilia cordata*-Gesellschaft belegt, hier mit Schwerpunkt in solchen der Untereinheit mit *Geranium sylvaticum*. Beide Gesellschaften stehen dem *Ulm*-*Tilietum* nahe, das für den Südosten von Norwegen – auch mit Vegetationsaufnahmen mit *Lathraea* – beschrieben ist (KIELLAND-LUND 1981). Gleiches gilt für die bei WALLIN (1973) für Süd-Schweden beschriebene *Anemone hepatica*-Gesellschaft. Zwei weitere Nachweise von *Lathraea* aus dem Süden Skandinaviens stammen aus Ulmen-Eschen-Wäldern (je einmal *Ulmus glabra*- sowie *Ulmus minor*-*Fraxinus excelsior*-Gesellschaft, ebenfalls dem Verband *Tilio-Acerion* zuzuordnen; DIEKMANN 1994), die auf Böden mit hohen pH-Werten stocken (zwischen 6 und 7,3). Einen ähnlichen Waldtyp mit *Lathraea* beschreibt WALLIN (1973) für Süd-Schweden (*Allium ursinum*-Gesellschaft).

Neben den *Tilio-Acerion*-Gesellschaften ist *Lathraea* in Süd-Skandinavien auch in Auenwald-Gesellschaften (*Alno-Ulmion*) nachgewiesen, namentlich in der *Fraxinus excelsior*-*Prunus padus*-Gesellschaft, hier in der Untereinheit mit *Hepatica nobilis* (DIEKMANN 1994) sowie im Südosten von Norwegen in anspruchsvollen Buchenwäldern (*Dentario-Fagetum*, KIELLAND-LUND 1981). Die Böden der Buchenwald-Bestände zeichnen sich durch einen niedrigen pH-Wert von 4,7 und einen mittleren Basensättigungsgrad von 43 % aus.

9. Diskussion

9.1. Vergesellschaftung

Lathraea squamaria weist im süddeutschen Raum und darüber hinaus im gesamten Mitteleuropa und angrenzenden Gebieten West- und Nordeuropas einen deutlichen Schwerpunkt an Vorkommen in Wäldern und Gebüsch der *Quercus-Fagetum* auf, insbesondere in anspruchsvollen Wäldern der *Fagetalia*. Am häufigsten kommt sie in Beständen verschiedener Gesellschaften der Auenwälder (*Alno-Ulmion*) und solcher der Eichen-Hainbuchen-Wälder (*Carpinion*) sowie der edellaubholzreichen Wälder (*Tilio-Acerion*) vor. In Beständen der Buchen- und Buchen-Tannen-Wälder (*Fagion*) ist *Lathraea* im Vergleich eher selten vertreten, hier vor allem in solchen, die zu den Feuchtwald- bzw. edellaubholzreichen Gesellschaften überleiten. Selbst in stark degradierten Wäldern und Gebüsch, beispielsweise in sehr schmalen Ufergehölzen in unmittelbarer Nähe zum Wirtschaftsgrünland sowie in lichten Feldgehölzen und Hecken kommt *Lathraea*, wenn auch selten, vor. An solchen Stellen ist *Lathraea* durch starke Sonneneinstrahlung (damit verbunden die oberflächliche Austrocknung der Böden), durch die Trennung von der regelmäßigen Wasserversorgung (z. B. Drainage, Begradigung von Fließ-Gewässern), durch mechanische Schäden (landwirtschaftliche Nutzungen) und im Extremfall durch den Verlust der Wirtspflanze gefährdet.

Die pflanzensoziologische Amplitude von *Lathraea* ist mit den anspruchsvollen Wäldern der *Fagetalia* weitgehend erfasst. So finden sich auch in überregionalen Verbreitungsfloren

fast ausschließlich Angaben zur Formation Wald (z. B. SEBALD et al. 1996, Baden-Württemberg: Auenwälder (*Alno-Ulmion*), Hainbuchenwälder (*Carpinion*), Schluchtwälder (*Aceri-Tiliatum*, *Fraxino-Aceretum*), STAMM 1938, Schweiz: „im Buchenwald der unteren Stufe, in feuchten Waldungen wie im Bergahorn-Eschenwald, im Kleeblwald und in ähnlichen Gesellschaften, auch im Auenwald, der aber begrifflich weit gefasst ist und das *Querceto-Carpinetum alnetosum* miteinzieht“, LID & LID 2005, Norwegen: Edellaubwälder, Erlen-Wälder und Haselgebüsche). Das Spektrum an Pflanzengesellschaften reicht jedoch über die eigentlichen Wälder hinaus und muss nach den hier vorliegenden Ergebnissen um Gebüsche, Hecken, Feldgehölze, Waldmäntel sowie auch offene bzw. halboffene Vegetation erweitert werden (z. B. *Salicetum albae*, *Carpino-Prunetum*, Feuchtrachen mit Jungpflanzen potentieller Wirtsbäume). Auch in Buchen- und Buchen-Tannenwäldern (*Fagion*) kommt *Lathraea* häufiger als bisher angenommen vor, insbesondere in entsprechenden Gesellschaften der Alpenregion (*Aposerido-Fagetum* bzw. *Cardamino trifoliae-Fagetum*). Insgesamt nehmen diese Vegetationstypen hinsichtlich der Häufigkeit des Auftretens von *Lathraea* im Vergleich zu *Alno-Ulmion*-, *Carpinion*- und *Tilio-Acerion*-Gesellschaften jedoch nur einen kleinen Teil des pflanzensoziologischen Spektrums ein. Entgegen der bisherigen Einstufung (*Querceto-Fagetea*-Klassencharakterart, vgl. OBERDORFER 1990, ELLENBERG et al. 2001) scheint es daher gerechtfertigt, *Lathraea squamaria* als *Fagetalia*-Ordnungscharakterart einzustufen, wenn sie auch bisweilen über die mesophytischen Laubmischwälder Europas hinausgreift. Dies hängt jedoch in erster Linie von der Abgrenzung der *Querceto-Fagetea* ab, u. a. von der Einbeziehung der bodensauren und wärmeliebenden Wälder.

Zu den charakteristischen Begleitarten von *Lathraea squamaria* in der Krautschicht zählen, bezogen auf die mitteleuropäische Region, neben Nährstoffzeigern wie *Aegopodium podagraria* und *Urtica dioica* zahlreiche Frühlings-Geophyten oder frühblühende Hemikryptophyten. Besonders häufig ist die Schuppenwurz mit *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Asarum europaeum*, *Galium odoratum*, *Lamium galeobdolon*/L. *montanum*, *Mercurialis perennis*, *Paris quadrifolia*, *Phyteuma spicatum*, *Polygonatum multiflorum*, *Primula elatior*, *Ranunculus ficaria*, *Viola reichenbachiana*, etwas seltener mit *Adoxa moschatellina*, *Allium ursinum*, *Arum maculatum*, *Cardamine bulbifera*, *Corydalis cava*, *Gagea lutea*, *Hepatica nobilis*, *Lathyrus vernus*, *Leucojum vernum*, *Lilium martagon*, *Pulmonaria obscura* und *Sanicula europaea* vergesellschaftet. Diese Begleiter sind mit ihrer frühen, von März bis Mai reichenden Hauptwachstums- und Blütezeit an die speziellen Standortbedingungen des Waldbodens während dieser Jahreszeit angepasst: Vor oder während des Laubaustriebs der Bäume führt die hohe, anfangs fast ungehinderte Sonneneinstrahlung auf den Waldboden und die damit verbundene starke Erwärmung in der Streuauflage und in den obersten Bodenschichten zu optimalem Licht- und Wärmegenuss für die Arten der Krautschicht. Gerade in Schwarzerlen- oder Eschen-reichen Beständen ist die Entfaltung des Kronendachs oft erst Ende Mai soweit abgeschlossen, dass der Boden dadurch voll beschattet werden kann. Zugleich wird der Wurzelraum der krautigen Arten noch nicht durch sommerliche Austrocknung belastet. Als Vollparasit ist die Schuppenwurz von diesen Faktoren dagegen nur indirekt abhängig. Sie profitiert vielmehr davon, dass die Wurzeln der Wirtsbäume besonders im Frühjahr ihren Saft („Blutungssaft“) im Xylem aufsteigen lassen, so dass sie dann am meisten organische Stoffe (d. h. über den Winter gespeicherte Reservestoffe) einschließlich anorganischer Nährsalze und Wasser von ihrem Wirt beziehen kann (vgl. HEGI 1965). Zwar haben mehrere Begleitarten der Krautschicht durchaus ähnliche Standortansprüche, aber die zusätzliche obligatorische Abhängigkeit von passenden Wirtsbäumen und die damit verbundene Zufälligkeit einer erfolgreichen Ansiedlung macht *Lathraea* zwangsläufig zu einer Seltenheit. Aus den beispielhaften Rasterkarten für den Raum Regensburg (Abb. 3) ergibt sich demgemäß bei keiner der begleitenden Arten eine so enge Arealbeziehung zu *Lathraea*, dass eine dieser Arten mit hoher Stetigkeit gemeinsam mit *Lathraea* auftritt, ohne deutlich über deren Areal hinaus zu reichen. *Lathraea* kann ihr potentielles Areal somit ganz offensichtlich nur mit großen Lücken besetzen. Ohne den Holoparasitismus wäre die Schuppenwurz dagegen so häufig und ähnlich verbreitet wie viele ihrer typischen Begleitarten (vgl. KLOTZ & RÜTHER 2007).

9.2. Ökologische Charakterisierung

Die Nährstoffversorgung der Böden ist an den Wuchsorten von *Lathraea squamaria* mäßig bis hoch, in Einzelfällen auch sehr hoch (z. B. Auwald-Standorte mit regelmäßigen Überschwemmungen). Die Oberböden verfügen daher in der Regel über ein enges C/N-Verhältnis (je nach Standort etwa 10 bis 15, vereinzelt vermutlich auch höher) und eine hohe biologische Aktivität. Als häufigste Humusform liegt F-Mull vor; sehr selten kommt an den *Lathraea*-Standorten Typischer Moder vor. *Lathraea* besiedelt im Wesentlichen lang anhaltend/dauerhaft frische bis feuchte Böden. Die Herkunft des Wassers ist dabei in Abhängigkeit vom Vegetationstyp sehr unterschiedlich. So können sowohl grund- als auch stauwasserbeeinflusste Böden besiedelt werden. In Gebieten mit höherem Relief können Hang- und Quellwasser für entsprechende Feuchtigkeitsbedingungen sorgen.

In Bezug auf den Basenhaushalt sind die Böden mittel, zumeist aber gut bis sehr gut mit Basen versorgt, vielfach auch kalkhaltig. In Abhängigkeit vom geologischem Ausgangsgestein liegen demnach zumeist hohe Basensättigungsgrade (etwa 70–100 %) vor. Selten besiedelt *Lathraea* auch Standorte mit mittleren Basensättigungsgraden (etwa 50–70 %), an denen an den Bodenaustauschern geringe bis mittlere Anteile von Aluminium (sowie auch Eisen, Mangan und Protonen) vorhanden sind. Die pH-Werte weisen – ebenfalls abhängig vom Substrat – einen weiten Schwankungsbereich auf, liegen aber in der Mehrzahl der Flächen im mittel sauren bis schwach alkalischen Bereich (pH-Werte zwischen 5 und 8). In Anlehnung an die bei AG BODEN (1996) vorgenommene Einstufung kommt *Lathraea* selten auch auf stark bis sehr stark sauren Böden (pH-Werte <5) vor. Nach ULRICH (1981) sind derartige Böden in den Austauscher- bzw. Aluminium-Pufferbereich einzustufen. Auch die für die süddeutschen Bestände ermittelten mittleren Reaktionszahlen sowie das Reaktionszahl-Spektrum deuten an, dass neben mehrheitlich Pflanzenarten schwach saurer bis schwach alkalischer Böden auch Sippen mäßig bis stärker versauerter Böden vertreten sein können. Die Vorkommen von *Lathraea* beschränken sich auf diesen „ungünstigen“ Standorten allerdings auf ein Minimum; sie markieren den äußersten, ökologischen Bereich.

Die Angaben zur Nährstoff- und Basenversorgung, zur Bodenreaktion und zur Bodenfeuchtigkeit einschließlich der weniger „günstigen“ Bedingungen haben auch für die tieferliegenden Bodenschichten Gültigkeit, in denen der Hauptteil des Rhizoms und des Wurzelsystems von *Lathraea* lokalisiert ist (vgl. Kap. 5., 6.3.). Inwieweit die aufgezeigten ökologischen Bedingungen allerdings direkt auf die Schuppenwurz zutreffen, oder aber eher für die zugehörigen Wirtsbäume gelten, kann nicht abschließend beurteilt werden. HEGI (1965) nimmt an, dass *Lathraea* neben der Notwendigkeit einer Wirtspflanze lediglich auf eine ausreichende Bodenfeuchtigkeit angewiesen ist. Als Holoparasit bezieht die Schuppenwurz nicht nur Wasser und darin gelöste anorganische Nährstoffe, sondern auch organisches Material von ihrer Wirtspflanze. Da ihre Wurzeln keine bzw. nur sehr spärlich Wurzelhaare bilden, mit denen sie Bodenwasser aufnehmen könnte (HEGI 1965), ist es *Lathraea* – wenn überhaupt – höchstens in geringem Umfang möglich, Wasser (zusammen mit Nährsalzen) direkt aus dem Substrat zu beziehen. Dies deutet darauf hin, dass der Wirtsbaum abhängig ist von den Bodenbedingungen, und nicht unmittelbar die Schuppenwurz selbst.

Die für die süddeutschen Bestände ermittelten mittleren Zeigerwerte für Temperatur, Kontinentalität, Feuchte, Reaktion und Stickstoff stimmen im Wesentlichen mit den bei ELLENBERG et al. (2001) für *Lathraea* vergebenen Werten überein. Dagegen zeigt sich in Bezug auf den Lichtfaktor einerseits eine größere Variabilität als aufgrund der Lichtzahl zu erwarten wäre (3: Schattenpflanze), andererseits eine Abweichung von mehr als einer Einheit (4 bis 5: Halbschatten). Die Vorkommen von *Lathraea* liegen nicht ausschließlich in geschlossenen Waldbeständen und hier nicht ausschließlich in Beständen mit sehr stark schattenerzeugenden Baumarten wie Rot-Buche und Hainbuche. Vielmehr sind zahlreiche Fundpunkte in Waldbeständen lokalisiert, die aus wenig (z. B. Pappel-Arten), mittel (z. B. Schwarz-Erle, Traubenkirsche, Esche) und stark (z. B. Ahorn-, Linden- und Ulmen-Arten) schattenerzeugenden Baumarten aufgebaut sind. Auch außerhalb geschlossener Waldbestände, in lichtreicheren Gebüsch, Hecken, Waldrandlagen sowie in weitgehend baumfreier Vegetation wie offenen Feuchtbrachen kommt *Lathraea* vor.

Danksagung

Wir danken Dr. Wolfgang Willner (Wien) und Dr. Thomas Wohlgemuth (Birmensdorf) für die Überlassung von Auszügen aus der österreichischen bzw. schweizerischen Vegetationsdatenbank und Prof. Dr. Martin Diekmann (Bremen) für die Hinweise zur Vergesellschaftung in der südsandinavischen Region. Dr. Christine Margraf (Freising) überlies uns dankenswerterweise Vegetationsaufnahmen aus den Donauauen; Wolfgang Diewald (Straubing) gab uns einen Hinweis zur Vergesellschaftung in den Alpen. Ein herzlicher Dank geht auch an Prof. Dr. Hartmut Dierschke (Göttingen) und zwei anonyme Gutachter für die kritischen Anmerkungen, die wesentlich zur Verbesserung des Manuskripts beigetragen haben.

Literatur

- ADLER, W., OSWALD, K. & FISCHER, R. (Hrsg.: FISCHER, M. A., 1994): Exkursionsflora von Österreich: Bestimmungsbuch für alle in Österreich wildwachsenden sowie die wichtigsten kultivierten Gefäßpflanzen (Farnpflanzen und Samenpflanzen) mit Angaben über ihre Ökologie und Verbreitung. – Stuttgart, Wien: 1180 S. + Vorsatz.
- AG BODEN (1996): Bodenkundliche Kartieranleitung. 4. Aufl. – Hannover: 392 S.
- AHRNS, C. & HOFMANN, G. (1998): Vegetationsdynamik und Florenwandel im ehemaligen mitteldeutschen Waldschutzgebiet „Hainich“ im Intervall 1963–1995. – *Hercynia* 31: 33–64.
- ÅSEN, P. A. & BLONDAL, E. (1983): Skellrot, *Lathraea squamaria*, på Agder (Toothwort, *Lathraea squamaria*, in Aust- and Vest-Agder counties, South Norway). – *Blyttia* 41: 1–4.
- AUGUSTIN, H. (1991): Die Waldgesellschaften des Oberpfälzer Waldes. – *Hoppea*, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. 51: 330 S.
- BARSCH, H., BILLWITZ, K. & BORG, H.-R. (2000): Arbeitsmethoden in Physiogeographie und Geoökologie. – Gotha, Stuttgart: 612 S.
- BENKERT, D., FUKAREK, F. & KORSCH, H. (Hrsg.; 1996): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Ostdeutschlands. – Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm: 615 S., Vorsatz, 9 Kte.
- BOLLINGER, M. (1978): Die *Pulmonaria obscura-officinalis*-Gruppe in der Schweiz. – *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 88: 30–62.
- BRACKEL, W. v. & ZINTL, R. (1983): Die Pflanzengesellschaften der Ehrenbürg bei Forchheim. – *Hoppea*, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. 41: 205–288.
- BRAUNHOFER, H. (1978): Die Vegetation westlich des Staffelsees und ihre Standortsbedingungen. – Dissertation, Technische Univ. München: 188 S.
- BRUNNACKER, K. (1957): Erläuterungen zur Bodenkarte von Bayern 1 : 25 000. Blatt Nr. 7142 Straßkirchen. – München: 107 S.
- (1965): Erläuterungen zur Bodenkarte von Bayern 1 : 25 000. Blatt Nr. 6945 Zwiesel. – München: 109 S.
- BUGNON, F. & RAMEAU, J.-C. (1973/74): *L'Aconito-vulpariae Quercetum-pedunculatae*, association sylatique des fonds de combe dans les plateaux jurassiques du Sud-Est du Bassin Parisien et de la Bourgogne. – *Bull. Sci. Bourgogne* 29: 5–16.
- CARBIENER, R. (1974): Die linksrheinischen Naturräume und Waldungen der Schutzgebiete von Rheinland und Daubensand (Frankreich): eine pflanzensoziologische und landschaftsökologische Studie. – *Nat.- u. Landschaftsschutzgeb. Baden-Württ.* 7: 438–535.
- CLAUSEN, W. (1974): Zur Geschichte und Vegetation ostholsteinischer Stockausschlagwälder. – *Mitt. Arbeitsgem. Geobot. Schleswig-Holstein Hamb.* 24: 1–125.
- CLOT, F. (1989): Les associations d'erablaies des prealpes occidentales. – *Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz* 65: 201 S.
- DIEKMANN, M. (1994): Deciduous forest vegetation in Boreo-nemoral Scandinavia. – *Acta Phytogeogr. Suec.* 80: 1–112.
- DIERSCHKE, H. (1974): Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortsgefälle an Waldrändern. – *Scr. Geobot.* 6: 1–246.
- (1986a): Die Vegetation des Großen Leinebusches bei Göttingen. – *Abh. Landesmus. Naturkd. Münster* 48 (2/3): 109–128.
- (1986b): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsen. III. Syntaxonomische Gliederung der Eichen-Hainbuchenwälder, zugleich eine Übersicht der *Carpinion*-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. – *Tuexenia* 6: 299–323.
- (1994): Pflanzensoziologie – Grundlagen und Methoden. – Stuttgart: 683 S.
- DOING, H. (1962): Systematische Ordnung und floristische Zusammensetzung niederländischer Wald- und Gebüschgesellschaften. – *Wentia* 8: 1–85.

- DUPONT, P. (1990): Atlas partiel de la Flore de France. – Paris: 442 S.
- DUVAL, C. J. (1804): VIII. Verzeichniß der seltensten um Regensburg wachsenden Pflanzen. – Bot. Taschenb. Anfänger Wiss. Apothekerkunst 1804: 151–191.
- DUVIGNEAUD, P. & MULLENDERS, W. (1961): La végétation forestière des côtes Lorraines: la Forêt du Mont-Dieu. – Bull. Soc. R. Bot. Belg. 94: 91–130.
- ECKSTEIN, W. (1998): Vegetationskundliche Untersuchungen in naturnahen Privatwäldern östlich von Westerstede. – Unveröff. Dipl.-Arbeit, Fachbereich Biologie, Universität Oldenburg: 70 S.
- EICHHORN, E. (1961): Flora von Regensburg [Innentitel: Regensburg 1958]. – Denkschr. Regensb. Bot. Ges., Sonderh. zu Bd. 24: 111 S. (vervielfältigtes Mskr.).
- ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V. & WERNER, W. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 3. Aufl. – Scr. Geobot. 18: 262 S.
- ESTRADE, J. & RAMEAU, J.-C. (1980): Premières observations sur les forêts riveraines des Vosges et du Morvan. – Coll. Phytosoc. 9: 411–428.
- EWALD, J. & FISCHER, A. (1993): Montane und hochmontane Waldgesellschaften am nördlichen Abfall der Benediktenwand (Bayerische Kalkalpen). – Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. 54: 191–300.
- FISCHER, R. (1997): Steinschutt- und Waldgesellschaften an der Steyr und ihren Zubringerflüssen und -bächen im südlichen Oberösterreich. – Verh. Zool.-Bot. Ges. Österr. 134: 177–232.
- FÜRNROHR, A. E. (1839): Flora Ratisbonensis, oder Uebersicht der um Regensburg wildwachsenden Gewächse. Naturhistorische Topographie von Regensburg. Zweiter Band, die Flora von Regensburg enthaltend. – Regensburg: XXXII + 274 S., 1 Kte., 2. Tab.
- GARVE, E. (2007): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. – Hannover: 507 S.
- GÉHU, J. M. (1961): Les groupements végétaux du Bassin de la Sambre française. – Vegetatio 10 (2–6): 69–148, 161–208, 257–372.
- GILLET, F. (1986): Les phytocoenoses forestières du Jura nord-occidental. Essai de phytosociologie intégrée. – Thèse Université des Besançon: 604 S. + Tabellenband.
- GODART, M. F., HERBAUTS, J. & TANGHE, M. (1984): Relation sols – composition floristique dans les forêts de la Semois ardennaise. – Bull. Soc. R. Bot. Belg. 117: 289–304.
- GÖTZ, S. & RIEGEL, G. (1989): Die Vegetation der Bachtäler im Einzugsbereich der Ilz im Bayerischen Wald. – Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. 47: 257–331.
- GRUNDIG, H. (1960): Beiträge zur pflanzengeographischen Charakteristik des östlichen Teiles des Osterzgebirges (Gebiet Oelsen). – Ber. AG sächs. Bot. N. F. 2: 25–62.
- HAEUPLER, H., JAGEL, A. & SCHUMACHER, W. (2003): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Nordrhein-Westfalen. – Recklinghausen: 616 S.
- & SCHÖNFELDER, P. (Hrsg.) (1988): Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. 2. Aufl. – Stuttgart: 768 S., Vorsatz, 8 Kte.
- HECKE, H. (1965): Die Vegetation des Wollaniggebietes bei Villach. – Klagenfurt: 75 S.
- HEGI, G. (Begr.; 1965, Hrsg.: HARTL, D. & WAGENITZ, G.): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. VI. Band, 1. Teil, *Dicotyledones*, 4. Teil. 2. Aufl. – München: 631 S.
- HEINRICHER, E. (1931): Monographie der Gattung *Lathraea*. – Jena: 151 S.
- HERZOG, G. & ZUKRIGL, K. (1999): Der tiefstgelegene Buchenwald Österreichs. – Wiss. Mitt. Niederösterreich. Landesmus. 12: 237–269.
- HILL, M. O. & GAUCH, H. G. (1980): Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. – Vegetatio 42: 47–58.
- HÜBL, E. (1959): Die Wälder des Leithagebirges. Eine vegetationskundliche Studie. – Verh. Zool.-Bot. Ges. Österr. 98/99: 96–167.
- ISSLER, E. (1926): Les associations végétales des Vosges méridionales et de la plaine rhenane avoisinante, 1. partie. Les Forêts. – Bull. Soc. Hist. Nat. Colmar 19: 1–109.
- JEITLER, H. W. (2000): Zur Vergesellschaftung der Schwarzerle (*Alnus glutinosa*) im oststeirischen Grabenland. – Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark 130: 203–226.
- JELEM, H. (1974): Die Auwälder der Donau in Österreich. – Mitt. Forstl. Bundesversuchsanst. Wien 109: 1–287.
- KARRER, G. (1985): Die Vegetation des Peilsteins, eines Kalkberges im Wienerwald, in räumlich-standörtlicher, soziologischer, morphologischer und chorologischer Sicht. – Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich 123: 331–403.
- & KILIAN, W. (1990): Standorte und Waldgesellschaften im Leithagebirge. – Mitt. Forstl. Bundesversuchsanst. Wien 165: 1–224.

- KELLER, W. (1981/85): Lerchenspornreiche Wälder im Kanton Schaffhausen. – Mitt. Naturforsch. Ges. Schaffhausen 32: 247–268.
- (1985): Über die soziologische Bindung von *Galanthus nivalis* L. im Aargauer Jura. – Bot. Helv. 95/2: 291–299.
- KIELLAND-LUND, J. (1981): Die Waldgesellschaften SO-Norwegens. – Phytocoenologia 9: 53–250.
- KLOTZ, J. & RÜTHER, C. (2007): *Lathraea squamaria* im Raum Regensburg: Zur Verbreitung einer kartierungskritischen Art. – Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. 68: 201–218.
- & TAUBER, T. (2005): Verbreitung und Vergesellschaftung von *Gypsophila muralis* im Raum Regensburg. – Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. 66: 255–273.
- KNAPP, R. (1944): Vegetationsaufnahmen von Wäldern der Alpenostrand-Gebiete. Teil 4. Buchenwälder der niederen Bergländer (*Fagetum silvaticae* 2), Eschen-Ahorn-Schluchtwälder (*Acereto-Fraxinetum*). – Halle a. d. Saale: 75 S.
- KOPERSKI, M., SAUER, M., BRAUN, W. & GRADSTEIN, S. R. (2000): Referenzliste der Moose Deutschlands. – Schriftenr. Vegetationskd. 34: 519 S.
- KREH, W. (1938): Verbreitung und Einwanderung des Blausterns (*Scilla bifolia*) im mittleren Neckargebiet. – Jahresh. Ver. vaterl. Naturkd. Württ. 94: 41–94.
- KREWEDL, G. (1992): Die Vegetation von Naßstandorten im Inntal zwischen Telfs und Wörgl. Grundlagen für den Schutz bedrohter Lebensräume. – Ber. Naturwiss.-Med. Ver. Innsbr. Suppl. 9: 1–464.
- KUHN, N. (1967): Waldgesellschaften und Waldstandorte der Umgebung von Zürich. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel 40: 1–84.
- LAZOWSKI, W. & MELANSCHKE, G. J. (2002): Vegetationsaufnahmen aus Auen des Südburgenlandes (Südöstliches Alpenvorland, Österreich). – BFB-Ber. 89: 57 S.
- KÜNE, H. (1969): Laubwaldgesellschaften der Frankenalb. – Diss. Bot. 2: 177 S.
- LEYER, I. & WESCHE, K. (2007): Multivariate Statistik in der Ökologie. – Berlin, Heidelberg: 221 S.
- LID, J. (1974): Norsk og svensk Flora. – Oslo: 808 S.
- (1985): Norsk, svensk, finsk Flora. 5. Aufl. –Oslo: 837 S.
- & LID, D. I. (2005): Norsk flora. 7. Aufl. –Oslo: 1230 S.
- LINHARD, H. (1968): Naturnahe Vegetation zwischen Inn und unterem Rott. – Ber. Naturwiss. Ver. Landshut 25: 29–42.
- LOHMEYER, W. & TRAUTMANN, W. (1974): Zur Kenntnis der Waldgesellschaften des Schutzgebietes „Taubergießen“ – Erläuterungen zur Vegetationskarte. – Natur- und Landschaftsschutzgeb. Baden-Württ. 7: 422–437.
- MALMGREN, U. (1982): Västmanlands flora (The flora of Västmanland). – Stockholm: 669 S.
- MANZ, E. (1993): Vegetation und standörtliche Differenzierung der Niederwälder im Nahe- und Moselraum. – Pollichia-Buch 28: 413 S.
- MARGRAF, C. (2004): Die Vegetationsentwicklung der Donauauen zwischen Ingolstadt und Neuburg. – Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. 65: 295–703.
- MARSTALLER, R. (1981): Die Waldgesellschaften des Ostthüringer Buntsandsteingebietes. Teil 3. – Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-nat. 30: 671–729.
- (1984): Die Waldgesellschaften des Ostthüringer Buntsandsteingebietes. Teil 4. – Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-nat. 33: 329–369.
- MAST, R. (1999): Vegetationsökologische Untersuchungen der Feuchtwälder im niedersächsischen Bergland - mit einem Beitrag zur Gliederung der Au-, Bruch- und Moorwälder Mitteleuropas. – Arch. Naturwiss. Diss. 8: 283 S.
- MATUSZKIEWICZ, A. (1958): Zur Systematik der *Fagion*-Gesellschaften in Polen. – Acta soc. bot. Pol. 27: 675–725.
- MATUSZKIEWICZ, W. & MATUSZKIEWICZ, A. (1973): Pflanzensoziologische Übersicht der Waldgesellschaften von Polen. Teil 1: Die Buchenwälder. – Phytocoenosis 2 (2): 143–202.
- & – (1985): Zur Syntaxonomie der Eichen-Hainbuchenwälder in Polen. – Tuexenia 5: 473–487.
- MENNEMA, J., QUENÉ-BOTERENBROOD, A. J. & PLATE, C. L. (1980): Atlas van de Nederlandse flora 1. Uitgestorven en zeer zeldzame planten (Atlas of the Netherlands flora 1. Extinct and very rare species). – The Hague, Boston, London: 226 S.
- MERGENTHALER, O. (1982): Verbreitungsatlas zur Flora von Regensburg. Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. 40: V–XII, 1–297.
- (1950–1991): o. T. [Artenlisten der Kartierungsexkursionen]. – Mskr. (10 Aktenordner), Regensburg.
- MERKEL, J. (1982): Die Vegetation der Naturwaldreservate in Oberfranken. – Ber. ANL 6: 135–230.
- MEUSEL, H. (1978; Hrsg.): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Band II, 1 (Text), Band II, 2 (Karten) – Jena, Stuttgart: XI + 418 S. (Text), (5) + 259–421 S. (Karten).

- MICHELIS, H. G., BOEUF, R. & HAUSCHILD, R. (2007): Vorschläge für die syntaxonomische Gliederung der Waldgesellschaften in der badisch-elsässischen Rheinaue. – *Tuexenia* 27: 27–57.
- MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖRMERMAN, M. & SCHMIDT, W. (2006): Forest ecosystem research in Hainich National Park (Thuringia): First results on flora and vegetation in stands with contrasting tree species diversity. – *Waldökologie online* 3: 83–99.
- MÖLLER, H. (1970): Soziologisch-ökologische Untersuchungen in Erlenwäldern Holsteins. – *Mitt. Arbeitsgem. Geobot. Schleswig-Holstein Hamb.* 19: 3–109.
- (2003): Zum Gebrauch des arithmetischen Mittels der pH-Werte von Böden. – *Tuexenia* 23: 397–399.
- MOOR, M. (1973): Das *Corydalis-Aceretum*, ein Beitrag zur Systematik der Ahornwälder. – *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 83(2): 106–132.
- (1974): Zwei artenreiche Bestände des Lerchensporn-Ahornwaldes im Berner Jura. – *Bauhinia* 5/2: 95–100.
- (1975): Ahornwälder im Jura und in den Alpen. – *Phytocoenologia* 2 (3/4): 244–260.
- MORAVEC, J., HUSOVÁ, M., CHYTRÝ, M. & NEUHÄUSLOVÁ, Z. (2000): Vegetation survey of the Czech Republic. Vol. 2: Hygrophilous, mesophilous and xerophilous deciduous forests. – Praha: 319 S. (Tschechisch mit Abstract).
- , –, NEUHÄUSL, R. & NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ, Z. (1982): Die Assoziationen mesophiler und hygrophiler Laubwälder in der Tschechischen Sozialistischen Republik. – *Vegetace CSSR A* 12: 292 S.
- MÜLLER, T. (1985): Das *Ribes-Fraxinetum* Lemée 1937 corr. Pass. 1958 in Südwestdeutschland. – *Tuexenia* 5: 395–412.
- & GÖRS, S. (1958): Zur Kenntnis einiger Auenwaldgesellschaften im württembergischen Oberland. – *Beitr. naturkd. Forsch. Südwestdschl.* 17: 88–165.
- NEITZKE, A. (1989): Die Erlen-Ahornwälder des Süderberglandes. – *Tuexenia* 9: 371–389.
- NEUHÄUSL, R. & NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ, Z. (1968): Übersicht der *Carpinion*-Gesellschaften der Tschechoslowakei. – *Feddes Repert.* 78 (1–3): 39–56.
- & – (1972): *Carpinion*-Gesellschaften in Mittel- und Nordmähren. – *Folia Geobot. Phytotaxon.* 7: 225–258.
- NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ, Z. (1972): Beitrag zur Kenntnis des *Stellario-Alnetum glutinosae* (Mikyska 1944) Lohmeyer 1957 in der Tschechischen Sozialistischen Republik (CSR). – *Folia Geobot. Phytotaxon.* 7: 269–284.
- (1974): Beitrag zur Kenntnis des *Arunco sylvestris-Alnetum glutinosae* in der Tschechischen Sozialistischen Republik (CSR). – *Folia Geobot. Phytotaxon.* 9: 217–230.
- NOIRFALISE, A. (1984): Forêts et stations forestières en Belgique. – *Gembloux*: 234 S.
- & SOUGNEZ, N. (1961): Les forêts riveraines de Belgique. – *Bull. Jard. Bot. de L'État* 30: 199–288.
- OBERDORFER, E. (1943/49): Die Pflanzengesellschaften der Wutachschlucht. – *Beitr. naturkd. Forsch. Südwestdschl.* 8: 22–60.
- (1990): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 6. Aufl. – Stuttgart: 1.050 S.
- (Hrsg.; 1992): Süddeutsche Pflanzengesellschaften Teil IV: Wälder und Gebüsch. 2. Aufl. – Jena, Stuttgart, New York: 282 S. (Textband), 580 S. (Tabellenband).
- PASSARGE, H. (1953): Waldgesellschaften des mitteldeutschen Trockengebietes. – *Arch. Forstwes.* 2: 1–58, 182–208, 340–383, 532–551.
- (1956): Die Wälder von Magdeburgerforst (NW-Fläming). Eine forstlich-vegetationskundliche Studie. – Berlin: 112 S.
- (1957): Waldgesellschaften des nördlichen Havellandes. – Berlin: 139 S.
- (1959): Vegetationskundliche Untersuchungen in den Wäldern der Jungmoränenlandschaft um Dargun/Ostmecklenburg. – *Arch. Forstwes.* 8: 1–74.
- & HOFFMANN, G. (1968): Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes II. – *Pflanzensoziol.* 16: 298 S.
- PEPPLER, C. (1988): TAB – Ein Computerprogramm für die pflanzensoziologische Tabellenarbeit. – *Tuexenia* 8: 393–406.
- PFLUME, S. (1999): Laubwaldgesellschaften im Harz. Gliederung, Ökologie, Verbreitung. *Arch. Naturwiss. Diss.* 9: 238 S.
- PRACK, P. (1985): Die Vegetation an der unteren Steyr. – *Stapfia* 14: 5–70.
- PREISING, E., WEBER, H. E. & VAHLE, H.-C. (2003): Die Pflanzengesellschaften Niedersachsens – Bestandsentwicklung, Gefährdung und Schutzprobleme – Wälder und Gebüsch. – *Naturschutz Landschaftspflege Niedersachsen* 20 (2): 1–139.

- RAMEAU, J.-C. (1985): L'intérêt chorologique de quelques groupements forestiers du Morvan, France. – *Vegetatio* 59: 47–65.
- & TIMBAL, J. (1979): Les groupements forestiers de fond de vallon des plateaux calcaires de Lorraine; études phytosociologiques. – *Doc. phytosociol. N. S.* 4: 847–870.
- RAUSCHER, I. (1990): Flußbegleitende Wälder des niederösterreichischen Alpenvorlandes. – *Verh. Zool.-Bot. Ges. Österr.* 127: 185–237.
- REIF, A. (1983): Nordbayerische Heckengesellschaften. – *Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges.* 41: 3–204.
- RENNWALD, E. (2000): Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands. – *Schriftt. Vegetationskd.* 35: 89–800.
- RICHARD, J.-L. (1975): Les groupements végétaux du Clos du Doubs (Jura suisse). – *Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz* 57: 1–71.
- RODI, D. (1959/60): Die Vegetations- und Standortsgliederung im Einzugsgebiet der Lein (Kreis Schwäbisch Gmünd). – *Veröff. Landestelle Naturschutz Baden-Württ.* 27/28: 76–167.
- RÜTHER, C. (2003): Die Waldgesellschaften des Vorderen Bayerischen Waldes, mit einem Beitrag zur jüngeren Waldgeschichte. – *Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges.* 64: 475–876.
- (2005): Bewaldete Burgruinen im Bayerischen Wald: Flora, Vegetation, Standort. – *Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges.* 66: 407–432.
- SCHLÜTER, H. (1959): Waldgesellschaften und Wuchsbezirkgliederung im Grenzbezirk der Eichen-Buchen- zur Buchenstufe am Nordwestabfall des Thüringer Waldes. – *Arch. Forstwes.* 8: 427–493.
- (1967): Buntlaubhölzer in kollinen Waldgesellschaften Mittelthüringens. – *Die Kulturpflanze* 15: 115–138.
- SCHÖNFELDER, P. & BRESINSKY, A. (Hrsg.; 1990): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Bayerns. – Stuttgart: 752 S., Vorsatz, 8 Fol.
- SCHUBERT, R. (1972): Übersicht über die Pflanzengesellschaften des südlichen Teiles der DDR. III. Wälder. Teil 1 bis 3. – *Hercynia N. F.* 9: 1–34, 106–136, 197–228.
- SEBALD, O., SEYBOLD, S., PHILIPPI, G. & WÖRZ, A. (Hrsg.) (1996): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Band. 5: Spezieller Teil (*Spermatophyta*, Unterklasse *Asteridae*) *Buddlejaceae* bis *Caprifoliaceae*. – Stuttgart: 539 S.
- SEDLÁČHOVÁ, M. (1992): *Lunaria rediviva* in Waldgesellschaften im nordöstlichen Teil Mährens. – *Preslia* 64: 241–256.
- SEIBERT, P. (1969): Über das *Aceri-Fraxinetum* als vikariierende Gesellschaft des *Galio-Carpinetum* am Rande der Bayerischen Alpen. – *Vegetatio* 17: 165–175.
- (1975): Veränderung der Auenvvegetation nach Anhebung des Grundwasserspiegels in den Donauauen bei Offingen. – *Beitr. naturkd. Forsch. Südwestdschl.* 34: 329–343.
- SIEDE, E. (1960): Untersuchungen über die Pflanzengesellschaften im Flyschgebiet Oberbayerns. – *Landschaftspflege Vegetationskd.* 2: 59 S.
- STAMM, E. (1938): Die Eichen-Hainbuchen-Wälder der Nordschweiz. *Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz* 22: 164 S.
- STARZENGRUBER, F. (1979): Die Vegetationsverhältnisse des westlichen Sauwaldes. – *Dissertation, Univ. Salzburg*: 227 S.
- STORCH, M. (1983): Zur floristischen Struktur der Pflanzengesellschaften in der Waldstufe des Nationalparks Berchtesgaden und ihrer Abhängigkeit vom Standort und der Einwirkung des Menschen. – *Dissertation, LMU München*: 407 S.
- TRACZYK, T. (1968): Grundriß der regionalen Differenzierung der Eichen-Hainbuchenwälder in Polen. – *Feddes Repert.* 79 (1–2): 99–114.
- TÜRK, W. (1993): Pflanzengesellschaften und Vegetationsmosaik im nördlichen Oberfranken. – *Diss. Bot.* 207: 290 S.
- TÜXEN, R. (1937): Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. – *Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem. Nieders.* 3: 3–170.
- SLAVIK, B. (1994): Die Frühlingsephemeren und -ephemeroïden und deren Kartierung in der Tschechischen Republik. – *Preslia* 66: 243–253.
- STAMM, E. (1938): Die Eichen-Hainbuchen-Wälder der Nordschweiz. – *Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz* 22: 164 S.
- ULLMANN, I. & FÖRST, J. O. (1980): Pflanzengesellschaften des NSG „Gangolfsberg“ (Südliche Rhön) und seiner Randgebiete. – *Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem. N. F.* 22: 87–110.
- ULRICH, B. (1981): Ökologische Gruppierung von Böden nach ihrem chemischen Bodenzustand. – *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 144: 289–305.
- VANDEN BERGHEM, C. (1953): Contribution à l'étude groupements végétaux. Notés dans la vallée de l'Ourthe en amont de Laroche-en-Ardenne. – *Bull. Soc. R. Bot. Belg.* 85: 195–276.

- VAN DER WERF, S. (1991): Bosgemeenschappen. Natuurbeheer in Nederland 5. – Wageningen: 375 S.
- VAN ROMPAEY, E. & DELVOSALLE, L. (1972): Atlas de la flore belge et luxembourgeoise, Ptéridophytes et Spermatophytes. – Meise.: o. S.
- VESTERGAARD, P. & HANSEN, K. (1989): Distribution of vascular plants in Denmark. – Opera Bot. 96: 5–163.
- VÖLKEL, J. (1995): Periglaziale Deckschichten und Böden im Bayerischen Wald und seinen Randgebieten als geogene Grundlagen landschaftsökologischer Forschung im Bereich naturnaher Waldstandorte. – Z. f. Geomorphologie / Supplementband 96: 301 S.
- VOLLMANN, F. (1914): Flora von Bayern. – Stuttgart: XXVIII + 840 S.
- WALLIN, G. (1973): Lövsöksvegetation i Sjuhäradsbygden (Deciduous woodlands in Sjuhäradsbygden, Västergötland, south-western Sweden). – Acta Phytogeogr. Suec. 58: 1–114.
- WEBER, H. C. (1975): Vergleichende Betrachtungen über die unterirdischen Organe von *Lathraea squamaria* L. und *Tozzia alpina* L. (*Scrophulariaceae*). – Beitr. Biol. Pflanz. 51: 1–15.
- (1976): Über Wirtspflanzen und Parasitismus einiger mitteleuropäischer *Rhinanthoideae* (*Scrophulariaceae*). – Plant Syst. Evol. 125: 97–107.
- WELK, E. (2002): Arealkundliche Analyse und Bewertung der Schutzrelevanz seltener und gefährdeter Gefäßpflanzen Deutschlands. – Schriftenr. Vegetationskd. 37: 337 S.
- WELSS, W. (1985): Waldgesellschaften im nördlichen Steigerwald. – Diss. Bot. 83: 174 S.
- WELTEN, M. & SUTTER, R. (1982): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen der Schweiz. – Basel, Boston, Stuttgart: 716 S. + 698 S.
- WENDELBERGER-ZELINKA, E. (1952): Die Vegetation der Donauauen bei Wallsee. Eine soziologische Studie aus dem Machland. – Schriftenr. oberöstr. Landesbaudirektion 11: 196 S.
- WINTLER, R. (1927): Studien über Soziologie und Verbreitung der Wälder, Sträucher und Zwergsträucher des Sernftales. – Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich 72: 1–185.
- WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands, mit Chromosomenatlas von Focke Albers. – Stuttgart: 765 S.
- WOSCHÉE, R. (1993): Laubwaldgesellschaften der Donau-Niederterrasse östlich von Regensburg. – Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. 54: 103–190.
- WULF, M. (1990): Vegetations- und bodenkundliche Untersuchungen in Eichen-Hainbuchenwäldern im Elbe-Weser-Dreieck. – Verh. Ges. Ökol. 19: 374–384.
- ZACHARIAS, D. (1996): Flora und Vegetation von Wäldern der *Quercus-Fagetum* im nördlichen Harzvorland Niedersachsens – unter besonderer Berücksichtigung der Eichen-Hainbuchen-Mittelwälder. – Naturschutz Landschaftspflege Nieders. 35: 1–150.

Dr. Carsten Rüther
Lorettoplatz 8
72072 Tübingen
E-Mail: c_ruether@web.de

Jürgen Klotz
Institut für Botanik
Universität Regensburg
93040 Regensburg
E-Mail: juergen.klotz@biologie.uni-regensburg.de

Manuskript eingereicht am 13.10.2008, endgültig angenommen am 06.02.2009.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft](#)

Jahr/Year: 2009

Band/Volume: [NS_29](#)

Autor(en)/Author(s): R  ther Carsten, Klotz J  rgen

Artikel/Article: [Verbreitung, Vergesellschaftung und   kologie von Lathraea squamaria in S  ddeutschland, mit einem   berblick zur Situation in Mitteleuropa 25-62](#)