©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tuexenia 21: 227–248. Göttingen 2001.

Die Vergesellschaftung von Annuellen in der mitteleuropäischen Vegetation unter Berücksichtigung ihrer Wuchsformen

– Anselm Krumbiegel –

Zusammenfassung

Auf der Ebene von Formationen und Vegetationsklassen wird eine Übersicht über die pflanzensoziologische Verbreitung der rund 565 einheimischen und eingebürgerten Annuellen basierend auf ROTHMALER et al. (1996) gegeben. Annuelle kommen in 12 der 13 Formationen (sensu WILMANNS 1998) vor. Die Untersuchung gibt ferner einen Überblick, welche der insgesamt zwanzig Wuchsformen Annueller in den einzelnen Gesellschaftsklassen in welchem Umfang vertreten sind. Es werden Bezüge zwischen der Vergesellschaftung der einzelnen Art und ihrer Wuchsform in Hinblick auf den Anpassungswert morphologischer Merkmale herausgestellt. Während phänotypisch plastische (aktive) Anpassungserscheinungen sehr selten sind, kommen familientypische, d.h. systematische, genotypische Merkmale, die als (passive) Vorteile für die Art betrachtet werden können, weit häufiger vor.

Die Hypothese, daß morphologisch bzw. physiologisch spezialisierte Arten (Klettern, Sukkulenz, Parasitismus) eine geringe soziologische Amplitude besitzen, d.h. in nur wenigen Verbänden/Klassen vergesellschaftet sind, bzw. daß morphologisch unspezifischere Arten eine weite Amplitude besitzen, konnte nur zum Teil bestätigt werden. Mit einigen Ausnahmen sind die Arten der unterschiedlichen Wuchsformgruppen in durchschnittlich 1,5–1,8 Vegetationsklassen vergesellschaftet.

Etwa 43% der Annuellen sind indigen, 31% gehören zu den Archäophyten und 26% zu den Neophyten. Als agriophytisch sind 57 Arten einzustufen, was ca. der Hälfte aller Agriophyten in Mitteleuropa entspricht.

Abstract: Occurrence of annuals in the central European vegetation and their growth forms

The phytosociological distribution of the ca. 565 indigenous and naturalized central European annuals is summarized at the level of formations and vegetation classes based on ROTHMALER et al. (1996). Annuals are present in 12 of 13 formations (sensu WILMANNS 1998). The analysis also gives an overview of which of the altogether 20 growth forms of annuals occur and to what extent in the different vegetation classes. Connections between phytosociology and growth form of species are also shown, apparently involving special morphological characters for adaptation in their habitats. Only few species and few characters can be considered as true phenotypic (variable), "active" adaptations. Systematic and genotypic characters typical for plant families, for instance, which can be regarded as (passive) advantages, are in many cases more common.

The hypothesis that morphologically or physiologically specialized species (e.g. scrambling, succulent, parasitic) have a narrower phytosociological amplitude, that they occur in only a few alliances/classes, and that morphologically less specialized species occur in more alliances/classes, respectively could only partly be verified. Species of the different growth forms occur in 1.5 – 1.8 classes on average, with a few exceptions

About 43% of the annuals are indigenous in central Europe, 31% are archaeophytes and 26% neophytes. 57 species can be considered agriophytic, which is about half of all central European agriophytes.

Keywords: annuals, agriophyte, formation, morphological specialization, phytosociological amplitude, site adaptation

1. Einleitung

In Bezug auf die Vegetation verbindet sich mit den Annuellen vor allem die Vorstellung von Äckern, Ruderalstellen, Brachen und, bezogen auf Großlebensräume, Wüsten. In letzteren wird ihre Dominanz in der Vegetation nach regelmäßigen oder sporadischen Regenfällen besonders auffällig, da sie als Therophyten dort neben Geophyten die dominierende Lebensform sind.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Die Mehrzahl der Annuellen Mitteleuropas konzentriert sich in der Tat an den o.g. Standorten, was Ausdruck ihres Bedürfnisses an regelmäßig gestörte Standorte ist. Ein Großteil der Arten ist erst seit Beginn des Ackerbaues als Verunreinigung des Saatgutes vorwiegend aus dem Mittelmeerraum eingebracht worden. Neben diesen Archäophyten, wie z.B. *Papaver rhoeas* und *Silene noctiflora* haben sich auch zahlreiche neophytische Annuelle (z.B. *Galinsoga ciliata, Amaranthus albus*) als fester Bestandteil der heimischen Vegetation etabliert (vgl. LOHMEYER & SUKOPP 1992). Insgesamt beträgt die Zahl der Annuellen in der deutschen Flora ca. 630 Arten in 260 Gattungen und 72 Familien (ROTHMALER et al. 1996).

Untersuchungen zu den Annuellen konzentrieren sich traditionell auf die Ackerunkräuter als größte Gruppe, vor allem in Hinblick auf ihre wirtschaftliche Bedeutung. Sowohl zu einzelnen Arten als auch zu den Ackerunkräutern insgesamt liegen teilweise umfassende Untersuchungen und Übersichten insbesondere zur Biologie und zu Standortansprüchen vor (vgl. KORSMO 1930, CREMER et al. 1991, KRUMBIEGEL & KÄSTNER 1994, HANF 1999, u.a.). Zahlreiche Arbeiten beschäftigen sich mit der phänotypischen und genotypischen Plastizität einzelner Unkrautarten (u.a. KADEREIT & BRIDGES 1985, STEINMEYER et al. 1985, HURKA & NEUFFER 1991) Vereinzelt gibt es Untersuchungen zum Wuchsformenspektrum in einzelnen Syntaxa wie z.B. den *Nanocyperion*-Gesellschaften (LAMPE 1996). Untersuchungen, die die Annuellen als Wuchs- bzw. Lebensformgruppe insgesamt umfassen, sowie Arbeiten über annuelle Nicht-Ackerunkräuter sind hingegen selten. Letztere konzentrieren sich auf ausgewählte Fragestellungen zu einzelnen Arten, z.B. hinsichtlich der phänotypischen Plastizität und Entwicklung von Ökotypen (z.B. ZOPFI 1991, 1993, AKHALKATSI & WAGNER 1996, WAGNER & MITTERHOFER 1998) oder taxonomischen Gruppen (ERNET 1977a, b, 1978), und haben keinen systematischen Charakter in Hinblick auf die Annuellen insgesamt. Lediglich die Wuchsformen wurden bisher für die gesamte Gruppe analysiert (KRUMBIEGEL 1998), wobei eine weitaus vielfältigere Differenziertheit innerhalb der Annuellen zum Vorschein kam, als bis dahin beschrieben war. Unter ähnlichem Aspekt soll daher ein Überblick über die Vergesellschaftung der Annuellen gegeben werden. Die gemeinsame Vergleichsbasis der berücksichtigten Arten ist in diesem Fall die Lebensdauer. Im Mittelpunkt der Untersuchung steht die Frage, in wieweit morphologische, d.h. Wuchsformmerkmale eine Anpassung bzw. allgemeiner formuliert eine Angepaßtheit an den jeweiligen Standort der Einjährigen widerspiegeln. Da die Umweltfaktoren auf regelmäßig miteinander vergesellschaftete Arten und damit auf die einzelnen Arten an unterschiedlichen Lokalitäten in vergleichbarem Umfang wirken, müßten Faktoren wie Standort (vor allem Wasserregime), Bewirtschaftung/Störung oder Phänologie in der Wuchsform wiederzufinden sein. Andererseits ist je nach Intensität einzelner Faktoren an unterschiedlichen Standorten bei Arten mit breitem soziologischem Spektrum eine gewisse Plastizität zu erwarten. Schließlich ist zu klären, ob ein hoher morphologischer (und damit z.T. physiologischer) Spezialisationsgrad auch mit einer engen phytosoziologischen Nische gekoppelt ist.

Ähnliche Studien über das Spektrum der phytosoziologischen Einnischung einer Lebensformgruppe wurden von WILMANNS (1983, 1989) für Lianen bzw. für Pflanzen mitteleuropäischer Rebkulturen vorgestellt. STYNER & HEGG (1984) untersuchten Wuchsformen und andere morphologische Parameter in Rasengesellschaften des Schweizer Juras. Veränderungen der Anteile einzelner Lebens- und Wuchsformen im Zusammenhang mit unterschiedlichem Pflegemanagement im Grünland wurden z.B. von SCHIEFER (1981) und BRIEMLE & SCHREIBER (1994) dokumentiert.

2. Material und Methoden

In der Untersuchung wurden ca. 565 einheimische und eingebürgerte annuelle Arten berücksichtigt (ROTHMALER et al. 1996). Davon gehören 210 Gattungen mit 503 Arten zu den Dicotylen, 32 Gattungen mit 73 Arten zu den Monocotylen und 2 Gattungen mit 2 Arten zu den Pteridophyten. Ausgeschlossen wurden die ca. 70 bei ROTHMALER et al. (1996) aufgenommenen Kultursippen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Annuelle sind in der vorliegenden Untersuchung alle Arten, die ihre Individualentwicklung innerhalb der Zeitspanne von 12 Monaten abschließen. Diese Festlegung vermeidet die problematische Diskussion, ob und in wieweit Annuelle (nur) mit dem Begriff „Therophyt" gleichgesetzt werden können, die durch die Vermischung unterschiedlicher Betrachtungsebenen (Lebensdauer, Lebensform, Wuchsform) entsteht (vgl. KRUMBIEGEL 1998).

Die soziologische Zuordnung entspricht den Angaben nach ROTHMALER et al. (1996), da hier z.B. im Unterschied zu ELLENBERG et al. (1992) stärker die soziologische Amplitude einer Art berücksichtigt wurde und nicht allein die für die Art typischste soziologische Bindung genannt ist. Berücksichtigt wurden die bei ROTHMALER et al. (1996) angegeben Klassen, Ordnungen und Verbände. Sind für Arten aufgrund ihres breiten soziologischen Spektrums lediglich Klassen und/oder Ordnungen genannt, wurden sie für die Auswertung gleichzeitig allen dazugehörigen Ordnungen und Verbänden bzw. bei Nennung der Ordnungen allen eingeschlossenen Verbänden zugeordnet. Die Zusammenfassung der Klassen zu Formationen erfolgte aufgrund der konsequenteren Anwendung des Formationsbegriffes (physiognomische Ähnlichkeit) in Anlehnung an WILMANNS (1998). Bei ROTHMALER et al. (1996) dienen für die Gruppierung von Klassen zu Formationen hingegen teilweise ökologische Kriterien (Salzstandorte), oder es sind physiognomisch sehr heterogene Klassen vereinigt (Wasserpflanzen- und Röhrichtgesellschaften) bzw. physiognomisch einheitliche Bestände getrennt (Wasserpflanzengesellschaften). Aus diesem Grund wurden einige Klassen sensu ROTHMALER et al. (1996) entsprechend der gängigen pflanzensoziologischen Literatur verändert: *Artemisietea* getrennt in *Artemisietea* Lohm., Prsg. et R. Tx. 1950 in R. Tx. 1950 und *Agropyretea intermedio-repentis* Müller et Görs 1969, *Plantaginetea* in *Agrostietea stoloniferae* Oberd. in Oberd. et al. 1967 emend. Klotz 1995 und *Polygono-Poetea annuae* Rivas-Mart. 1975, *Querco-Fagetea* in *Rhamno-Prunetea* Riv.-God. & Carbonell 1961 und *Querco-Fagetea* Br.-Bl. & Vlieg. in Vlieg 1937.

Die Autoren der Gesellschaften sind lediglich bei der ersten Nennung angefügt.

Die Taxonomie entspricht ROTHMALER et al. (1996).

3. Wuchsformen der Annuellen und Bewertung der morphologischen Merkmale

Die Eingruppierung der Annuellen in insgesamt 20 Wuchsformen basiert auf KRUMBIEGEL (1998; vgl. Abb. 1). Das primäre Unterscheidungskriterium hierbei ist das Fehlen bzw. Vorhandensein einer Rosette (Erosulate bzw. Ganz- und Halbrosettenpflanzen), da dies einerseits ein sehr eindeutiges morphologisches und andererseits ein ökologisch wichtiges Merkmal ist. So sind Rosetten eine effektive, teilweise die einzige Möglichkeit für eine Art, Nährstoffe zu speichern und damit zu überwintern. Damit besitzen diese einen Entwicklungsvorlauf oder können zumindest mit vergesellschafteten Arten in der Entwicklung Schritt halten. Besonders augenfällig ist dies im Wintergetreide. Rosetten können Raum- und damit Licht-, Nährstoff- und Wasserkonkurrenz mindern, indem die flach dem Boden aufliegenden Blätter die Keimung und Entwicklung von Pflanzen anderer oder auch derselben Art verhindern oder einschränken und so gewissermaßen ein „Lichtschacht" freigehalten wird.

Das Vorhandensein bzw. Fehlen von Stützgewebe spielt für die Bindung an einen bestimmten Lebensraum (Land/Wasser) die entscheidende Rolle. Die Pflanzen können entweder freitragend wachsen (überwiegende Zahl der Landpflanzen), oder sie sind nur im oder auf dem Wasser in der Lage, den Vegetationskörper auszubreiten. Auch Landpflanzen sind teilweise nur beschränkt oder nicht in der Lage, ohne Stützen in die Höhe zu wachsen (Lianen s.l.). Auch bei verschiedenen Annuellen unterstützen unterschiedliche morphologische Strukturen das Klettern (Ranken, windende Sproßachsen, Klimmhaare). Hinsichtlich der Wuchsrichtung kann zwischen orthotrop und plagiotrop unterschieden werden. Orthotroper Wuchs ist immer dann von Vorteil, wenn die Art bzw. das Individuum in dichtem Bestand wächst und es notwendig ist, mit der umgebenden Vegetation im Höhenwachstum Schritt zu halten. In niedriger und/oder lockerer Vegetation ist aufrechter Wuchs unter dem Aspekt maximalen Lichtgenusses nicht unbedingt nötig und somit auch kein dafür erforderliches ausgeprägtes Stützgewebe. Niederliegende Sproßachsen können sich artspezifisch bewurzeln und so zusätzlich einen größeren Bodenraum für die Wasser- und Nährstoffaufnahme nutzen. Gleichzeitig reduzieren ausgebreitete Sproßachsen die Evaporation und tra-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

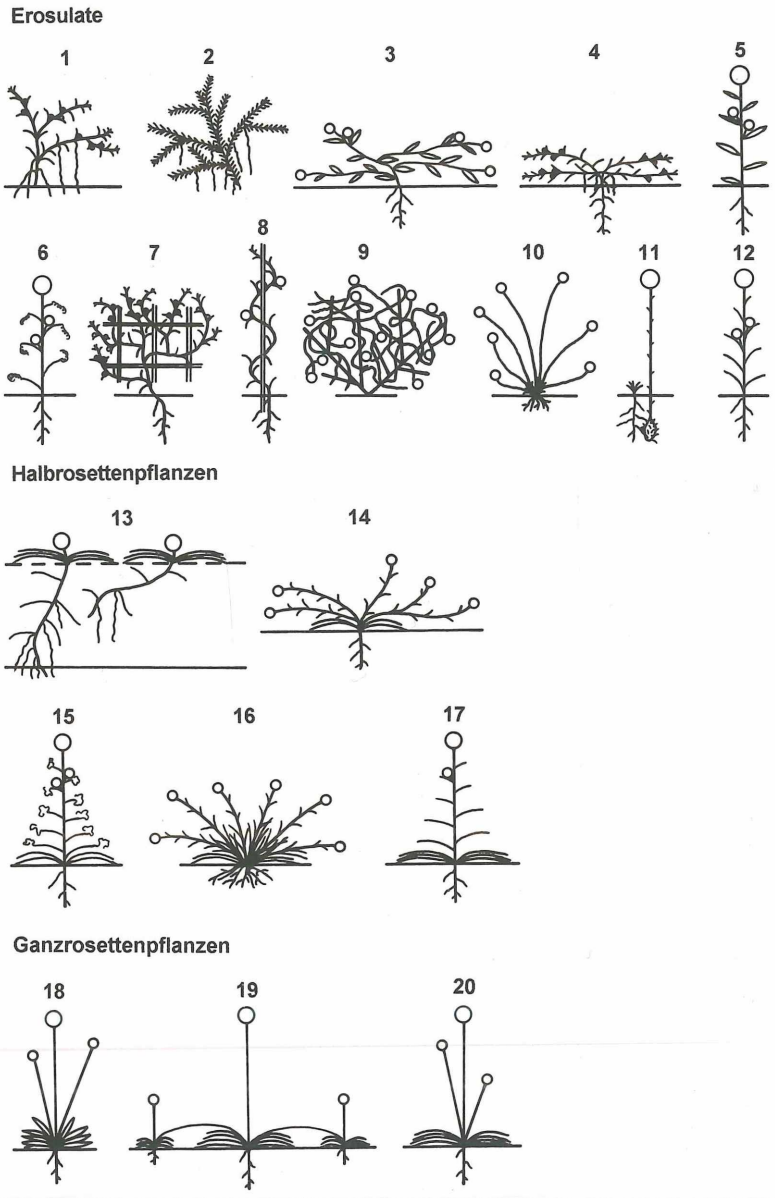


Abb. 1: Wuchsformen der mitteleuropäischen Annuellen (nach KRUMBIEGEL 1998) mit Beispielen („einfach" bedeutet, daß keine sonstigen auffallenden Wuchsformmerkmale wie z.B. Sukkulenz vorhanden sind). Erosulate: 1. untergetaucht (*Najas minor*), 2. frei schwimmend (*Salvinia natans*), 3. sukkulent plagiotrop (*Sedum annuum*), 4. (einfach) plagiotrop (*Veronica hederifolia*), 5. sukkulent orthotrop (*Bassia hirsuta*), 6. rankend (*Echinocystis lobata*), 7. spreizklimmend (*Galium tricornutum*), 8. windend (*Fallopia dumetorum*), 9. rankend holoparasitisch (*Cuscuta epithymum*), 10. horstig (*Eleocharis ovata*), 11. holoparasitisch orthotrop (*Orobanche ramosa*), 12. (einfach) orthotrop (*Solanum nigrum*). Halbrosettenpflanzen: 13. frei schwimmend (*Trapa natans*), 14. (einfach) plagiotrop (*Malva neglecta*), 15. rankend (*Corydalis claviculata*), 16. horstig (*Anthoxanthum aristatum*), 17. (einfach) orthotrop (*Nigella arvensis*). Ganzrosettenpflanzen: 18. sukkulent (*Claytonia perfoliata*), 19. ausläuferbildend (*Limosella aquatica*), 20. (einfach) orthotrop (*Arnoseris minima*).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

gen zur besseren eigenen Wasserversorgung bei. Sukkulenz ermöglicht die Besiedlung trockener bzw. physiologisch trockener (Salz-) Standorte. Auch die Möglichkeit zu vegetativer Vermehrung und Ausbreitung, die für Annuelle grundsätzlich oft gar nicht in Erwägung gezogen wird, bedeutet einen Vorteil, nämlich zusätzliche und u.U. rasche Ausbreitung. Dies trifft besonders für die Fragmentation bei Wasserpflanzen zu. Die Stolonen bei der einzigen mitteleuropäischen therophytischen Ausläuferpflanze sind nur vergleichsweise kurz, so daß sie für die Fernausbreitung bedeutungslos sind. Die strukturellen Besonderheiten der holoparasitische Arten sind Ausdruck ihrer physiologischen Anpassung bzw. Abhängigkeit von ihren Wirten. Auf Sproßachsen parasitierende Arten sind als Windepflanzen bestens angepaßt, möglichst intensiven Kontakt zwischen den eigenen, haustorienbildenden Sprossen und denen ihrer Wirte herzustellen, während bei den Wurzelparasiten die Sproßachse im wesentlichen nur die Funktion besitzt, die Blüten emporzuheben, um sie für Bestäuber zugänglich zu machen.

Bei der Interpretation des „Anpassungswertes" der morphologischen Strukturen ist zu berücksichtigen, daß es sich bis auf wenige Ausnahmen um systematische Merkmale, d.h. solche, die unabhängig von den äußeren Bedingungen auftreten, handelt. Die Frage nach deren „Nutzen" für die jeweilige Art zielt somit nicht darauf ab, warum eine Art in einer bestimmten Vegetation dieses oder jenes Merkmal besitzt, sondern ob und wenn ja welche Vorteile sich für die Art aus dem Besitz des Merkmales ableiten lassen, in wieweit sie an die dort herrschenden Bedingungen (passiv) angepaßt ist. Lediglich bei der Frage nach der phänotypischen Plastizität bestimmter Merkmale kann die Frage nach der (aktiven) Anpassung an konkrete Standortbedingungen gestellt werden.

4. Ergebnisse

4.1. Soziologische Zuordnung und Wuchsformen

Die Flora Deutschlands umfaßt in Anlehnung an ROTHMALER et al. (1996) und WILMANNS (1998) insgesamt 49 Vegetationsklassen, 74 Ordnungen und 143 Verbänden. Annuelle kommen in 12 der 13 Formationen (nach WILMANNS 1998), in 37 Klassen, 54 Ordnungen und 97 Verbänden vor (vgl. Tab. 1). Zahlreiche Arten sind in mehr als einem Verband verbreitet. Das größte soziologische Spektrum besitzt *Galeopsis tetrahit* mit 23 Verbänden in fünf Klassen und zusätzlich einer Ordnung. Die durchschnittliche Zahl aller Arten liegt bei 3,5 Verbänden. 211 Arten kommen hierbei in mehr als 3 Verbänden, 356 in 3 oder weniger Verbänden vor.

Im Folgenden werden die Annuellen in Hinblick auf ihr Vorkommen in den einzelnen Formationen behandelt. Dabei wird auch auf die Wuchsformen eingegangen (Tab. 2, 3), um mögliche Zusammenhänge zwischen standörtlichen Bedingungen und morphologischer Angepaßtheit darzustellen.

4.1.1. Wasserpflanzen-Gesellschaften

Die Zahl annueller Wasserpflanzen ist relativ gering, obgleich vier der sechs Klassen repräsentiert sind. *Salvinia natans* und *Azolla filiculoides* sind die beiden einzigen in die *Lemnetea* W. Koch & R. Tx. 1954 gehörenden Arten und bilden die Gruppe der freischwimmenden Erosulaten. Zu den *Potametea* R. Tx. & Prsg. 1942 gehören die drei heimischen *Najas*-Arten sowie *Ranunculus ololeucos* und *R. aquatilis*, ebenfalls einzige Vertreter einer eigenen Wuchsformgruppe, den untergetauchten, im Substrat wurzelnden Erosulaten. Als schwimmende Halbrosettenpflanze gehört *Trapa natans* ebenfalls zu den *Lemnetea* und ist die einzige Art mit dieser Wuchsform in Mitteleuropa. *Ranunculus ololeucos* gehört auch zu den *Littorelletea* Br.-Bl. & R. Tx. 1943, in denen außerdem *Elatine hexandra* und *E. hydropiper* (einfache plagiotrope Erosulate) und *Subularia aquatica* als eine der wenigen einfachen Ganzrosettenpflanzen vergesellschaftet sind.

Die einzige annuelle (z.T. auch ausdauernde) Brackwasserart ist *Ranunculus baudotii*, der syntaxonomisch zu den *Ruppietea* J. Tx. 1960 und hinsichtlich der Wuchsform zu den untergetauchten bzw. teilweise flutenden Erosulaten gehört.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab. 1: Übersicht über die Verteilung und Anzahl der Annuellen in den einzelnen Vegetationseinheiten nach ROTHMALER et al. (1996) und WILMANNS (1998). Da zahlreiche Arten in mehr als einer Klasse auftreten, ist die Gesamtzahl der Arten in der Tabelle weitaus größer als die tatsächliche Anzahl Annueller. Entsprechend verhält es sich mit den Agriophyten.

Formation / Klasse	Anzahl Ordnungen/Verbänd gesamt	mit Annuellen	Anzahl annueller Arten	Agriophyten
1. Wasserpflanzen-Gesellschaften				
1. *Lemnetea*	1/3	1/2	2	0
2. *Zosteretea marinae*	1/1	0	0	0
3. *Ruppietea*	1/1	1/1	1	0
4. *Littorelletea*	1/4	1/2	7	0
5. *Potametea*	1/3	1/3	6	0
6. *Utricularietea intermedio-minoris*	1/1	0	0	0
2. Therophytenreiche Pionier-Gesellschaften				
7. *Secalietea*	2/4	2/4	213	23
8. *Chenopodietea*	3/5	3/5	264	44
9. *Bidentetea tripartitae*	1/2	1/2	48	11
10. *Isoeto-Nanojuncetea*	1/1	1/1	56	2
11. *Polygono-Poetea annuae*	1/2	1/2	31	7
12. *Thero-Salicornietea*	1/2	1/2	5	0
13. *Cakiletea maritimae*	1/2	1/2	13	0
14. *Saginetea maritimae*	1/1	1/1	5	0
3. Gramineen-Pioniergesellschaften				
15. *Spartinetea*	1/1	0	0	0
16. *Honckenyo-Elymetea*	1/2	0	0	0
17. *Ammophiletea*	1/2	1/1	1	0
18. *Agropyretea intermedio-repentis*	1/2	1/2	7	1
4. Schuttfluren und Felsspalten-Gesellschaften				
19. *Violetea calaminariae*	1/2	0	0	0
20. *Thlaspietea rotundifolii*	6/7	4/5	8	0
21. *Asplenietea trichomanes*	2/4	0	0	0
22. *Parietarietea judaicae*	1/1	0	0	0
5. Röhrichte und Großseggensümpfe				
23. *Phragmitetea*	2/3	0	0	0
24. *Bolboschoenetea*	1/1	0	0	0
6. Quellfluren, Schneeboden-, Niedermoor- und Schlenken-Gesellschaften				
25. *Montio-Cardaminetea*	1/2	1/1	4	0
26. *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*	3/5	2/2	3	0
27. *Salicetea herbaceae*	2/2	1/1	1	0
7. Magerrasen trockener Standorte				
28. *Koelerio-Corynephoretea*	1/3	1/3	13	0
29. *Sedo-Scleranthetea*	3/6	3/6	91	1
30. *Festuco-Brometea*	2/5	2/5	36	0
8. Hochgebirgsrasen				
31. *Elyno-Seslerietea*	2/3	2/3	9	0
32. *Juncetea trifidi*	1/1	0	0	0
9. Salzrasen, Kriechrasen und Kulturgrasland				
33. *Asteretea tripolii*	1/3	1/2	12	0
34. *Agrostietea stoloniferae*	2/2	2/2	23	2
35. *Molinio-Arrhenatheretea*	2/9	2/9	29	0
10. Zwergstrauch-Gesellschaften				
36. *Nardo-Callunetea*	2/6	2/3	5	0
37. *Oxycocco-Sphagnetea*	2/2	0	0	0
11. Hochstauden-Gesellschaften				

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

11. Hochstauden-Gesellschaften				
38. *Artemisietea*	3/6	3/5	73	12
39. *Trifolio-Geranietea*	1/2	1/2	13	0
40. *Epilobietea angustifolii*	1/3	1/2	11	1
41. *Betulo-Adenostyletea*	1/1	1/2	1	0
12. Strauch-Gesellschaften				
42. *Salicetea purpureae*	1/2	1/1	5	1
43. *Rhamno-Prunetea*	1/4	1/2	6	0
13. Wälder				
44. *Erico-Pinetea*	1/1	0	0	0
45. *Vaccinio-Piceetea*	1/5	1/1	2	0
46. *Pulsatillo-Pinetea*	1/1	1/1	2	0
47. *Alnetea glutinosae*	2/2	1/1	1	0
48. *Quercetea robori-petraeae*	1/1	1/1	2	0
49. *Querco-Fagetea*	2/9	2/7	14	1

4.1.2. Therophytenreiche Pioniergesellschaften

Die Therophytenreichen Pioniergesellschaften werden fast vollständig aus Annuellen aufgebaut, die sich in dieser Formation konzentrieren und insgesamt ca. 630 Mal vorkommen. Am deutlichsten ist die Dominanz der Annuellen sowohl hinsichtlich der Individuen- als auch der Artenzahl in den *Secalietea* Br.-Bl. 1951, *Chenopodietea* Br.-Bl. 1951, *Bidentetea* R. Tx. et al. in R. Tx. 1950, *Isoeto-Nanojuncetea* Br.-Bl. & R. Tx. 1943 und *Polygono-Poetea annuae* Rivas-Mart. 1975. Vor allem zwischen den eben genannten Klassen, aber auch mit denen der *Artemisietea* Lohm., Prsg. et R. Tx. 1950 in R. Tx. 1950, gibt es zahlreiche Überschneidungen in der soziologischen Bindung. Insgesamt artenärmer sind die Therophyten-Gesellschaften auf Salzstandorten: *Thero-Salicornietea* Pign. 1953 emend. R. Tx. 1955, *Cakiletea maritimae* R. Tx. & Prsg. 1950 und *Saginetea maritimae* Westh. et al. 1962.

Etwa 210 Arten sind in mindestens einem Verband der *Secalietea* vergesellschaftet. Zahlreiche Arten kommen in allen vier Verbänden dieser Klasse vor, wie z.B. *Lapsana communis* und *Veronica hederifolia*. Andererseits gibt es auch Arten, deren gesamtes soziologisches Spektrum lediglich einen Verband umfaßt. Dabei handelt es sich vor allem um *Caucalidion*-Arten (z.B. *Caucalis platycarpos*, *Adonis aestivalis*).

In den *Secalietea* sind insgesamt 11 Wuchsformen vertreten, davon 3 mit jeweils nur einer Art: *Cuscuta epilinum* ist ein erosulater, windender Vollschmarotzer, dessen Vorkommen auf Leinäcker beschränkt ist; der orthotrope Vollschmarotzer *Orobanche ramosa* kommt hingegen auch in anderen Klassen vor, wie auch die windende erosulate *Fallopia convolvulus*. Ebenfalls seltenere Wuchsformen sind die spreizklimmenden Erosulaten (5 *Galium*-Arten, z.B. *G. aparine*, *G. spurium*), plagiotrope Halbrosettenpflanzen (4 Arten, z.B. *Coronopus squamatus*, *Echinochloa crus-galli* – letztgenannte Art kann je nach Wuchstyp auch als horstbildende Halbrosettenpflanze eingestuft werden) und einfache Ganzrosettenpflanzen (7 Arten, z.B. *Arnoseris minima*, *Plantago intermedia*). Häufiger kommen hingegen plagiotrope erosulate Arten vor (16 Vertreter, z.B. *Stellaria media*, *Kickxia elatine*), rankende Erosulate (15 *Vicia*- und *Lathyrus*-Arten, z.B. *Vicia angustifolia*, *Lathyrus nissolia*) und kleine horstbildende Halbrosettenpflanzen, zu denen 19 Gräser zählen (z.B. *Avena fatua*, *Setaria pumila*) und wozu auch *Myosotis arvensis* gerechnet werden kann. Die überwiegende Zahl der Arten gehört zu den einfachen Erosulaten (56 Arten, z.B. *Legousia hybrida*, *Stachys annua*) und zu den einfachen Halbrosettenpflanzen (98 Arten, z.B. *Viola arvensis*, *Capsella bursa-pastoris*). Die Dominanz der Halb- und Ganzrosettenarten mit ca. 130 Vertretern gegenüber ca. 95 Erosulaten ist zwar deutlich, jedoch ist hierbei gleichzeitig gut zu erkennen, daß innerhalb der vorwiegend winterannuellen Halmfruchtäcker ein wesentlich schwächerer Zusammenhang zwischen winterlicher Überdauerung als Keim- oder Jungpflanze und der Ausbildung einer Rosette als Überdauerungsstadium besteht, als gemeinhin

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab. 2: Übersicht über die Verteilung der einzelnen Wuchsformen der Annuellen (Zahlen entsprechend Abb. 1) in den Vegetationsklassen. Da zahlreiche Annuelle aufgrund phänotypischer Plastizität zwei Wuchsformen zugeordnet werden können, liegt die Gesamtsumme aller Vorkommen deutlich über der tatsächlichen Zahl annueller Arten.

Vegetationsklasse / Wuchsform	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1. *Lemnetea*	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2. *Zosteretea marinae*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3. *Ruppietea*	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4. *Littorelletea*	1	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
5. *Potametea*	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
6. *Utricularietea intermedio-minoris*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7. *Secalietea*	-	-	-	16	-	14	5	1	1	-	1	57	-	4	-	19	100	-	-	6
8. *Chenopodietea*	-	-	2	16	-	6	1	1	1	-	3	100	-	3	2	29	107	-	-	3
9. *Bidentetea tripartitae*	-	-	-	7	-	-	-	-	-	-	-	28	-	1	-	3	10	-	-	1
10. *Isoeto-Nanojuncetea*	1	-	-	14	-	-	-	-	-	1	-	13	-	-	-	11	10	-	1	3
11. *Polygono-Poetea annuae*	-	1	-	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	8	8	-	-	2
12. *Thero-Salicornietea*	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-
13. *Cakiletea maritimae*	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	9	-	-	-	-	1	-	-	-
14. *Saginetea maritimae*	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	1
15. *Spartinetea*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16. *Honckenyo-Elymetea*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17. *Ammophiletea*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
18. *Agropyretea intermedio-repentis*	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	5	-	-	-
19. *Violetea calaminariae*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20. *Thlaspietea rotundifolii*	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	5	1	-	-	-	2	-	-	-
21. *Asplenietea trichomanes*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22. *Parietarietea judaicae*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
23. *Phragmitetea*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
24. *Bolboschoenetea*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25. *Montio-Cardaminetea*	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	2	-	-	-
26. *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2	-	-	-	-
27. *Salicetea herbaceae*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
28. *Koelerio-Corynephoretea*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	3	8	-	-	1
29. *Sedo-Scleranthetea*	-	-	2	7	-	5	1	-	-	-	-	25	-	1	-	8	48	-	-	5
30. *Festuco-Brometea*	-	-	-	2		-	-	-	1	-	-	15	-	-	-	-	17	-	-	1
31. *Elyno-Seslerietea*	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	4	-	-	-	-	3	-	-	-
32. *Juncetea trifidi*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
33. *Asteretea tripolii*	-	-	-	2	1	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	1	4	-	-	1
34. *Agrostietea stoloniferae*	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	7	-	-	-	3	10	-	-	1
35. *Molinio-Arrhenatheretea*	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	13	-	-	-	6	14	-	-	-
36. *Nardo-Callunetea*	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	4	-	-	-	-	1	-	-	-
37. *Oxycocco-Sphagnetea*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
38. *Artemisietea*	-	-	1	2	-	1	1	1	2	-	-	13	-	2	1	2	47	1	-	-
39. *Trifolio-Geranietea*	-	-	-	1	-	2	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-	5	-	-	-
40. *Epilobietea angustifolii*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	1	1	6	-	-	-
41. *Betulo-Adenostyletea*	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
42. *Salicetea purpureae*	-	-	-	-	-	1	1	-	1	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-
43. *Rhamno-Prunetea*	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2	-	-	-	-	3	-	-	-
44. *Erico-Pinetea*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
45. *Vaccinio-Piceetea*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-
46. *Pulsatillo-Pinetea*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-
47. *Alnetea glutinosae*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
48. *Quercetea robori-petraeae*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-
49. *Querco-Fagetea*	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	7	-	1	-	-	4	-	-	-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

angenommen wird. Gleichzeitig gibt es verschiedene Arten, die winterannuell (und sommerannuell) sind, jedoch ohne Rosette überwintern (z.B. *Lamium purpureum*, *Euphorbia helioscopia*). In den *Secalietea* kommen mit 21 Arten die meisten kletternden Vertreter vor, was eine augenfällige Anpassung an das Höhenwachstum des Getreides durch die weitgehend nicht selbsttragenden Achsen dieser Arten darstellt.

In den *Chenopodietea* kommen ca. 265 Annuelle in den 5 Verbänden der drei Ordnungen insgesamt etwa 620 Mal vor. Auch hier sind sowohl zahlreiche Arten in allen Verbänden der Klasse vertreten, wie z.B. *Galeopsis bifida* und *Phleum paniculatum*, als auch in ihrer Gesamtverbreitung auf einen Verband beschränkt (z.B. *Ambrosia artemisiifolia*, *Sisymbrium loeselii*). Innerhalb der *Chenopodietea* besteht mit 13 unterschiedlichen Wuchsformen die größte morphologische Vielfalt. Einige davon sind allerdings nur ein oder wenige Male vertreten: Die beiden auch in den *Secalietea* weitverbreiteten Arten *Galium aparine* (erosulater Spreizklimmer) und *Fallopia convolvulus* (erosulate Windepflanze) kommen in den *Chenopodietea* ebenfalls in allen Verbänden vor. *Sedum rubens* und *Portulaca oleracea* sind die beiden einzigen plagiotropen sukkulenten erosulaten Vertreter in der Klasse, die 3 *Cuscuta*-Arten (*C. campestris*, *C. australis*, *C. epithymum*) gehören zu den holoparasitischen erosulaten Windepflanzen, *Orobanche reticulata* und *O. ramosa* kommen als orthotrope Holoparasiten u.a. auch in den *Chenopodietea* vor. 6 *Vicia*-Arten (erosulate Rankenpflanzen, z.B. *V. tetrasperma*, *V. hirsuta*) haben neben den *Secalietea* auch in den Hackfruchtgesellschaften einen Verbreitungsschwerpunkt. Lediglich 4 plagiotrope Halbrosettenpflanzen sind in dieser Klasse vertreten (z.B. *Asperugo procumbens*, *Malva neglecta*). *Fumaria capreolata* ist die einzige rankende Halbrosettenpflanze unter den Annuellen und hat ihren Verbreitungschwerpunkt in dieser Klasse. *Diplotaxis viminea* ist die einzige einfache Ganzrosetten-Art in dieser Klasse und auf den Verband des *Fumario-Euphorbion* Th. Müller ex Görs 1966 beschränkt.

Zahlreich (19 Arten) sind plagiotrope Erosulate, (z.B. *Oxalis corniculata, Veronica polita*) sowie horstbildende Halbrosettenpflanzen (*Myosotis arvensis* und 29 Grasarten, z.B. *Eragrostis minor*, *Poa annua*). Bei verschiedenen Gräsern können bei ausreichendem Raum- und Lichtangebot die einzelnen Sproßachsen der Horste völlig dem Erdboden anliegen (z.B. *Echinochloa crus-galli*, *Digitaria sanguinalis*).

Jeweils ca. 100 Arten sind einfache Erosulate und einfache Halbrosettenpflanzen. Viele Arten, die mit einer Rosette überwintern, gehören zum *Sisymbrion* R. Tx. et al. in R. Tx. 1950 (z.B. *Senecio viscosus*, *Neslia paniculata*). Auch in den Hackfruchtbeständen kommen (meist relativ weitverbreitete) Arten vor, die sowohl sommer- als auch winterannuell sind und eine Rosette ausbilden (z.B. *Aethusa cynapium*, *Thlaspi arvense*). In Hackkulturen überwiegen jedoch erosulate sommerannuelle Arten, deren Sproßachsen nach der Keimung sofort gestreckt wachsen. Dies trifft bei allen annuellen *Chenopodium*- und *Amaranthus*-Arten (z.B. *Ch. hybridum*, *A. retroflexus*) zu.

Bei den *Bidentetea*-Arten handelt es sich im Unterschied zu den ähnliche Standorte besiedelnden Vertretern der *Isoeto-Nanojuncetea* um durchschnittlich höherwüchsige Sippen, die deshalb weniger empfindlich gegenüber zeitweiser Überstauung ihrer Standorte sind. *Isoeto-Nanojuncetea*-Arten kommen allerdings teilweise auch in den *Bidentetea* vor (z.B. *Corrigiola litoralis, Potentilla supina*). In den *Bidentetea* zeigt sich die Dominanz sommerannueller Vertreter an der überwiegenden Zahl erosulater Arten (35) gegenüber 11 rosettenbildenden Sippen. *Artemisia biennis* kann hingegen sowohl als einfache erosulate als auch als einfache Halbrosettenpflanze auftreten. Neben den 27 einfachen orthotropen, wie z.B. *Bidens cernua* und *Xanthium albinum* kommen auch 8 plagiotrope Erosulate, wie z.B. *Atriplex prostrata* und *Ludvigia palustris* vor.

Drei Gräser zeigen horstigen Wuchs (*Phalaris canariensis, Alopecurus aequalis, Echinochloa crus-galli*). *Echinochloa* kann außerdem ähnlich wie halbrosettige plagiotrope Arten dem Erdboden angedrückt wachsen. Einfache Halbrosettenpflanzen sind mit 11 Arten repräsentiert (z.B. *Rumex maritimus, Brassica nigra*). Die einzige einfache Ganzrosettenpflanze ist *Plantago intermedia*.

In den *Isoeto-Nanojuncetea* besitzen die Annuellen mit 56 Arten im *Nanocyperion* W. Koch 1926 einen Schwerpunkt. Weit verbreitet ist ein auf dem Boden ausgebreitetes Sproß-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

system, das sich entweder bewurzelt (z.B. *Peplis portula, Ludvigia palustris*), häufiger jedoch keine Adventivwurzeln ausbildet (z.B. *Corrigiola litoralis, Spergularia rubra*). Drei Arten wachsen mehr oder weniger plagiotrop und sind sukkulent (*Montia fontana, Crassula tillaea, C. aquatica*). Die Sukkulenz ist bei diesen Arten nicht als Angepaßtheit an den Standort zu verstehen, zumal dieser ohnehin feucht oder wechselfeucht ist, sondern es handelt sich hierbei um ein familienspezifisches Merkmal. Alle Arten sind sommerannuell und niedrigwüchsig. Rosetten werden nur bei einzelnen Vertretern (z.B. *Centaurium pulchellum, Blackstonia perfoliata*) regelmäßig gebildet. Im *Nanocyperion* siedelt auch *Limosella aquatica* als einzige annuelle ausläuferbildende Ganzrosettenpflanze. Obwohl die hier relativ zahlreichen grasartigen Vertreter (z.B. *Cyperus flavescens, Juncus bufonius*) kleine Horste bilden und damit auch zu den (Halb-) Rosettenpflanzen zählen, handelt es sich nicht um typische, dem Erdboden flach angedrückte Rosetten mit breiter Blattspreite. Das Fehlen einer Rosette steht in engem Zusammenhang mit den Standortbedingungen. Die Arten siedeln an Stellen, die teilweise einem starken und abrupten Wechsel der Standortbedingungen unterliegen und dadurch zeitweise konkurrenzfrei sind wie z.B. Flußufer, feuchte Äcker, Fischteiche und Sandgruben. Aufgrund ihres kurzen Reproduktionszeitraumes können sie jedoch auf entsprechende Standortveränderungen schnell reagieren. Rosetten sind hier weniger unter dem Aspekt der Reservestoffspeicherung zum Überwintern zu sehen, sondern wiederum eher als familientypisches Merkmal.

In den *Polygono-Poetea annuae* kommen 31, den Standortbedingungen entsprechend fast ausschließlich niedrige orthotrope bzw. prostrate Arten mit insgesamt 6 Wuchsformen vor. Die sukkulenten plagiotropen Erosulaten sind nur durch *Portulaca oleracea* und die einfachen Ganzrosettenpflanzen durch *Plantago intermedia* sowie *Myosurus minimus* vertreten. Am häufigsten sind mit 9 bzw. je 8 Arten plagiotrope Erosulate (z.B. *Polygonum aviculare, Sagina*-Arten) sowie kleine, wie bei *Eragrostis*-Arten teilweise zu beobachten, auf der Erdoberfläche ausgebreitete Horste und einfache Halbrosettenpflanzen (z.B. *Capsella bursa-pastoris, Chamomilla suaveolens*). Ebenfalls dem Boden angedrückt wachsen die plagiotropen Halbrosettenpflanzen *Malva neglecta, Coronopus didymus* und *C. squamatus*. Enge standörtliche Bezüge bestehen zu den ausdauernden Tritt- und Flutrasen (*Agrostietea stoloniferae* Oberd. in Oberd. et al. 1967 emend. Klotz 1995) in denen ein Teil der Arten ebenfalls vergesellschaftet ist und wo sich nach Bodenverwundung schnell weitere Vertreter der *Polygono-Poetea annuae* etablieren können.

Aufgrund der extremen Standortverhältnisse kommen in den *Thero-Salicornietea* nur fünf ausschließlich sommerannuelle Arten vor, darunter ein kleine Horste bildendes Gras (*Hordeum marinum*). Die übrigen Arten sind mit Ausnahme von *Hymenolobus procumbens* (einfache Halbrosettenpflanze) sukkulente Nichtrosettenpflanzen (*Salicornia europaea, Suaeda maritima, Bassia hirsuta*), die schlickige und zeitweise überstaute Salzstandorte besiedeln. Bei *Hymenolobus procumbens* ist die Rosettenbildung als familientypisches Merkmal zu betrachten.

Bei den Arten der *Cakiletea maritimae* handelt es sich mit Ausnahme überwinternder Exemplare von *Tripleurospermum maritimum* und *Polygonum oxyspermum* um ausschließlich sommerannuelle Arten ohne Rosettenbildung, die teilweise zu sukkulentem Bau tendieren (z.B. *Atriplex littoralis, Cakile maritima*). Außer *Cakile maritima* und *Matricaria maritima* gehören alle übrigen Arten zu den *Chenopodiaceae*, die vielfach als obligate oder fakultative Halophyten salzbeeinflußte Standorte besiedeln. *Salsola kali* und *S. ruthenica* sind dank ihrer Verbreitungsstrategie als „Steppenroller" an die im Küstenbereich häufig herrschenden Winde besonders angepaßt. Als Angepaßtheit an den Wind kann auch der niedrige, teilweise prostrate Wuchs mancher Arten (z.B. *Atriplex sabulosa, Polygonum oxyspermum*) interpretiert werden. Sukkulenz ist bei Arten der beiden letztgenannten Klassen eines der typischen Beispiele physiologisch-morphologischer Angepaßtheit an die Salzstandorte, die in teilweise weniger auffälliger Form auch bei Vertretern der folgenden Klasse ausgebildet ist (z.B. *Spergularia maritima*).

Gesellschaften der *Saginetea maritimae* kommen innerhalb der Salzwiesen an gestörten Standorten vor, wo die annuellen Arten günstigere Etablierungsmöglichkeiten als in den

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

häufig angrenzenden dichteren geschlossenen ausdauernden Vegetationsbeständen (*Asteretea tripolii*) haben. Hier kommen ebenfalls *Plantago coronopus* und *Spergularia maritima* vor, daneben obligat Sommerannuelle wie *Bupleurum tenuissimum* (einfache Halbrosettenpflanze) und *Parapholis strigosa* (Halbrosetten-Horstpflanze). *Cochlearia danica* ist hingegen eine winterannuelle bis zweijährige Halbrosettenpflanze.

4.1.3. Gramineen-Pioniergesellschaften

In den Gramineen-Pioniergesellschaften kommen nur 7 Annuelle vor, davon ist *Viola tricolor* die einzige Art der *Ammophiletea* Br.-Bl. & R. Tx. 1943. Es ist eine einfache Halbrosettenpflanze, die teilweise auch perenniert. Ihre Verbreitung in insgesamt 4 Klassen (8 Verbände) zeigt die relativ breite soziologische Amplitude.

Die *Agropyretea intermedio-repentis* Müller et Görs 1969 besitzen mit *Galium aparine* (Spreizklimmer) und *Galeopsis tetrahit* (einfache orthotrope Erosulate) zwei außerordentlich weit verbreitete Arten, die jeweils der einzige Vertreter der beiden Wuchsformen sind. Darüber hinaus kommen 5 einfache Halbrosetten-Arten (z.B. *Lactuca saligna*, *Berteroa incana*) vor. Die Armut an Annuellen leitet sich aus der Konkurrenzkraft der sich zum großen Teil rasch und umfangreich vegetativ vermehrenden, die Gesellschaften dominierenden Perennen ab. Diese unterdrücken vor allem in späteren Sukzessionsstadien, ausgehend von anfangs offeneren anthropogen gestörten und später sich selbst überlassenen Standorten (Äcker, Weinberge, frisch geschüttete Böschungen), die Entwicklung der Annuellen.

4.1.4. Schuttfluren und Felsspalten-Gesellschaften

Lediglich in einer der vier Klassen der Schuttfluren und Felsspalten-Gesellschaften, den *Thlaspietea rotundifolii* Br.-Bl. et al. 1947, kommen Annuelle, insgesamt acht Arten, vor.

Die vier *Galeopsis*-Arten (*G. angustifolia*, *G. ladanum*, *G. segetum*, *G. tetrahit*) sind (einfache) erosulate Sommerannuelle. Letztere besitzt dank ihrer Verbreitung in 23 Verbänden (zu fünf Klassen gehörend) das breiteste soziologische Spektrum unter den Annuellen. *Senecio viscosus* und *Lactuca virosa* gehören zu den Halbrosettenpflanzen, wobei letztere auch zweijährig sein kann. Beide Vertreter kommen wie die *Galeopsis*-Arten in 3–7 Verbänden und auch außerhalb der *Thlaspietea rotundifolii* vor. Nur in dieser Klasse tritt hingegen *Iberis intermedia* (sommerannuelle, einfache Nichtrosettenpflanze) auf, *Sedum atratum* (sukkulente winterannuelle Nichtrosettenpflanze) außerdem im *Seslerion variae* Br.-Bl. 1926.

4.1.5. Röhrichte und Großseggensümpfe

Röhrichte und Großseggensümpfe sind die einzige annuellen-freie Formation.

4.1.6. Quellfluren, Schneeboden-, Niedermoor- und Schlenken-Gesellschaften

In dieser Formation, in der niedrigwüchsige, moosreiche Gesellschaften vereinigt sind, kommen nur wenige Annuelle vor, die die stellenweise offenen, meist nassen Standorte zu besiedeln vermögen. Die *Montio-Cardaminetea* Br.-Bl. & R. Tx. 1943 sind mit vier Arten vertreten: *Montia fontana* und *Sedum villosum* gehören zur kleinen Gruppe der sukkulenten, plagiotropen Nichtrosettenpflanzen, während *Cardamine flexuosa* und *Trifolium spadiceum* (einfache) Halbrosettenpflanzen sind. Sommerannuelle Individuen von *Trifolium spadiceum* bilden allerdings meist keine Rosette aus (einfache Nichtrosettenpflanze). Die Art ist teilweise auch ausdauernd und kommt neben *Gentiana utriculosa* und *Sedum villosum* ebenfalls in den *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* (Nordh. 1936) R. Tx. 1937 vor. Während *Gentianella utriculosa* regelmäßig eine Rosette ausbildet, fehlt eine solche bei dem sukkulenten *Sedum villosum*. Erkennbare Anpassungen an die i.d.R. ständig feuchten, z.T. nur oberflächlich abtrocknenden Standorte finden sich hier nicht. Vielmehr steht vor allem die Sukkulenz in krassem Widerspruch zum Wasserfaktor und ist lediglich als Familienmerkmal der *Crassulaceae* zu sehen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Lomatogonium carinthiacum ist die einzige Einjährige in den *Salicetea herbaceae* Br.-Bl. 1947 (*Salicion herbaceae* Br.-Bl. 1926) und gehört zu den am höchsten im Gebirge aufsteigenden Sommerannuellen (einfache Nichtrosettenpflanze).

4.1.7. Magerrasen trockener Standorte

Mit 140 Arten bilden die Magerrasen einen weiteren Vorkommensschwerpunkt der Annuellen. Vor allem die *Koelerio-Corynephoretea* Klika & Nowak 1941 und die *Sedo-Scleranthetea* Br.-Bl. 1955 bieten aufgrund der lückigen Vegetation den Annuellen gute Etablierungsmöglichkeiten. Zahlreiche Arten sind als Ephemere in die im Sommer stark austrocknenden Standorte mit ihrem in die feuchtere Periode zwischen Herbst und Frühsommer eingepaßten Individualzyklus gut eingenischt.

In den *Koelerio-Corynephoretea* kommen in allen drei Verbänden insgesamt 13 Annuelle vor. Es handelt sich sowohl um Sommerannuelle (z.B. *Plantago arenaria* – einfache Erosulate), meistens jedoch Winterannuelle (z.B. *Filago minima* – einfache Halbrosettenpflanze), teilweise auch um Arten, die außerdem zweijährig (z.B. *Jasione montana*) oder sogar ausdauernd sein können (z.B. *Viola tricolor* – einfache Halbrosettenpflanze). *Spergula morisonii* (einfache Nichtrosettenpflanze) und *Teesdalia nudicaulis* (einfache Ganzrosettenpflanze) sind typische Frühjahrsephemere. In den *Koelerio-Corynephoretea* kommen auch einige sommer- oder winterannuelle Gräser wie *Bromus hordeaceus* und *Ventenata dubia* vor. *Phleum arenarium* ist hingegen rein sommerannuell. Ein Zusammenhang zwischen Wuchsform und Standortbedingungen ist hier insgesamt nicht erkennbar. Die meisten Arten kommen auch in den *Sedo-Scleranthetea* vor.

In den *Sedo-Scleranthetea* sind mehr als 90 Annuelle vertreten, von denen zahlreiche gleichzeitig auch als Ackerunkräuter vorwiegend sandiger Standorte auftreten (z.B. *Arabidopsis thaliana, Erodium cicutarium*). Gerade solche Arten zeigen teilweise darüber hinaus ein sehr breites soziologisches Spektrum. So kommt z.B. *Arenaria serpyllifolia* in insgesamt 18 Verbänden (4 Klassen, 2 Formationen) vor.

Hinsichtlich der Wuchsformen dominieren einfache Halbrosettenpflanzen (47 Arten; z.B. *Holosteum umbellatum, Ajuga chamaepitys*) sowie einfache Nichtrosettenpflanzen (28 Arten; z.B. *Alyssum alyssoides, Veronica triphyllos*). Hierzu gehört auch die in den Magerrasen- und Wiesengesellschaften vorkommende hemiparasitische *Euphrasia officinalis*. Die 8 Grasarten (z.B. *Catapodium rigidum, Bromus tectorum*) sind Horstpflanzen. Von den übrigen Wuchsformen kommen die folgenden nur in geringer oder sogar Einzahl vor: plagiotrope sukkulente Erosulate (2 Arten – *Sedum annuum, S. rubens*), plagiotrope (einfache) Erosulate (7 Arten, z.B. *Herniaria glabra, Sagina micropetala*), rankende Erosulate (4 *Vicia*-Arten, z.B. *V. tetrasperma, V. lathyroides*), Spreizklimmer (1 Art – *Galium parisiense*), plagiotrope Halbrosettenpflanze (1 Art – entsprechender Wuchstyp bei *Alchemilla microcarpa*; die Art ist ansonsten auch eine einfache Erosulate) und einfache Ganzrosettenpflanzen (5 Arten, z.B. *Androsace maxima, Erophila verna*). Einige Arten sind auf diese Klasse beschränkt (z.B. *Aira praecox, Filago lutescens*).

Alle 2 Ordnungen mit 5 Verbänden der *Festuco-Brometea* Br.-Bl. & R. Tx. 1943 sind durch Annuelle repräsentiert. Es kommen mit Ausnahme von *Rhinanthus rumelicus* (erosulater einfacher Hemiparasit) keine Arten vor, die sich ausschließlich auf diese Klasse beschränken. Vielmehr reicht das soziologische Spektrum bei ca. 20 der insgesamt 36 Arten in die *Sedo-Scleranthetea* sowie bei manchen in die *Molinio-Arrhenatheretea* und *Secalietea*. Bei der Vegetation handelt es sich im Vergleich zu den *Sedo-Scleranthetea* um dichtere und höherwüchsige Bestände, die kaum plagiotropen Wuchs zulassen. Dementsprechend besitzen mit Ausnahme von *Arenaria serpyllifolia* und *A. leptoclados* (plagiotrope einfache Erosulate) alle Arten ein mehr oder weniger orthotropes Sproßsystem und können so dem Längenwachstum der sie umgebenden ausdauernden Gräser und Kräuter bis in mehr oder minder große Höhe gut folgen. *Cuscuta epithymum* (erosulater windender Holoparasit) parasitiert hingegen oberirdisch auf der sie umgebenden Vegetation, während *Orobanche*

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

reticulata und *O. minor* (orthotrope Holoparasiten) den Wurzeln ihrer Wirte aufsitzen. In den *Festuco-Brometea* kommen außerdem 6 Hemiparasiten wie z.B. *Euphrasia salisburgensis* und *Orthanthella lutea* (alles einfache Erosulate) vor. Die überwiegende Zahl der Arten (13) gehört ebenfalls zur letztgenannten Wuchsform (z.B. *Alyssum alyssoides, Linum catharticum*) bzw. zu den einfachen Halbrosettenpflanzen (17 Arten, z.B. *Petrorhagia prolifera, Centaurium erythraea*).

4.1.8. Hochgebirgsrasen

In den Hochgebirgsrasen sind Einjährige auf die *Elyno-Seslerietea* Br.-Bl. 1948 beschränkt, kommen jedoch mit insgesamt 9 Arten in allen drei Verbänden vor. Mit *Euphrasia salisburgensis* und *Rhinanthus glacialis* sind zwei hemiparasitische einfache Erosulate vertreten. *Orobanche reticulata* kommt als orthotroper Holoparasit in diesen teilweise lockeren Rasengesellschaften vor. Die Enziane *Gentiana utriculosa, G. nivalis* und *Gentianella tenella* gehören als Winterannuelle zu den einfachen Halbrosettenpflanzen. *Lomatogonium carinthiacum* kommt zusammen mit den letztgenannten beiden Arten sowohl im *Elynion* Gams 1936 als auch in den Schneebodengesellschaften (*Salicion herbaceae*) vor (sommerannuelle einfache Nichtrosettenpflanze).

4.1.9. Salzrasen, Kriechrasen und Kulturgrasland

Die 12 Arten der *Asteretea tripolii* Westh. & Beeft. ap. Beeft. 1965 weisen ein sehr breites Wuchsformspektrum auf. Als eine Art mit insgesamt sehr breitem soziologischem Spektrum kommt auch hier *Matricaria maritima* als (einfache) Halbrosettenpflanze vor. Zu diesem Wuchsformtyp zählen gleichfalls die drei z.T. winterannuellen *Centaurium*-Arten (*C. pulchellum, C. littorale, C. capitatum*). Niederliegenden bis aufsteigenden Wuchs hat die erosulate sommer- oder winterannuelle *Spergularia maritima. Suaeda maritima, Halimione pedunculata* und *Atriplex prostrata* sind als Vertreter der *Chenopodiaceae* teilweise sukkulente, erosulate, ausschließlich sommerannuelle Arten. *Hordeum marinum* kommt als kleines sommerannuelles, horstbildendes Gras außer in den *Thero-Salicornietea* auch auf den Salzwiesen der *Armerion maritimae* Br.-Bl. & De Leeuw 1936 vor. Dort treten außerdem *Plantago coronopus* als (teilweise zwei- und mehrjährige) Ganzrosettenpflanze sowie die beiden erosulaten Halbschmarotzer *Odontites vernus* und *Rhinanthus serotinus* auf. Die Vorkommen der letztgenannten drei Arten spiegeln die insgesamt geringere Störung dieser Salzstandorte gegenüber denen der offeneren und stärker von Annuellen dominierten *Thero-Salicornietea* wider: Einerseits können sich je nach Standortverhältnissen und Konstitution des einzelnen Individuums nicht nur einjährige, sondern auch zwei und mehrjährige Pflanzen mit einer i.d.R. gut ausgebildeten Speicherwurzel etablieren (*Plantago coronopus*), und andererseits siedeln dort Halbschmarotzer, die als Spezialisten auf ausdauernde Arten angewiesen sind. Der niedrige Wuchs verschiedener Sippen kann auf diesen Standorten als Vorteil gegenüber Mahd und Verbiß interpretiert werden.

In den *Agrostietea stoloniferae* Oberd. in Oberd. et al. 1967 emend. Klotz 1995 sind 23 Annuelle vergesellschaftet. Es handelt sich zum Teil um niedrige Sippen mit ausgebreiteten Sproßsystemen, deren Aufkommen vor allem dann gefördert wird, wenn Störstellen zwischen den i.d.R. dominierenden ausdauernden Arten auftreten. Im Unterschied zu den teilweise hier angeschlossenen *Polygono-Poetea annuae* Rivas-Mart. 1975 kommen deutlich mehr orthotrope (u.a. auch Erosulate) und höherwüchsige Arten aufgrund der fehlenden bzw. geringeren Trittbelastung vor, so daß auch unter diesem Aspekt die Aufgliederung in zwei Klassen gerechtfertigt erscheint. Insgesamt sind 5 Wuchsformen repräsentiert, wobei plagiotrope Erosulate nur zweimal (*Polygonum aviculare, Potentilla supina*), horstige Halbrosettenpflanzen dreimal (*Poa annua, Juncus ranarius, Alopecurus geniculatus*) und einfache Ganzrosettenpflanzen (*Plantago intermedia*) einmal vorkommen. Mit 7 bzw. 10 Arten sind die einfachen Erosulaten (z.B. *Odontites vernus, Melilotus indica*) und die einfachen Halbrosettenpflanzen (z.B. *Pulicaria vulgaris, Cotula coronopifolia*) am zahlreichsten.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Die *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937 sind in Deutschland mit 2 Ordnungen und 9 Verbänden vertreten, wobei in allen auch Annuelle (insgesamt 29 Arten) vorkommen. Das Wuchsformenspektrum ist relativ gering und umfaßt nur 5 Formen, von denen die rankenden Erosulaten (*Vicia cracca*) und die orthotropen Holoparasiten (*Orobanche minor*) jeweils nur mit der angegebenen Art vertreten sind. Weiterhin gehören 6 kleine horstbildende Gräser wie *Gaudinia fragilis* und *Bromus hordeaceus* hierzu. *Lolium multiflorum* und *Poa annua* sind Arten, die je nach Standortbedingungen auch länger als eine Vegetationsperiode überdauern können. Die Mehrzahl der Arten gehört wie bei den anderen hochwüchsigen Grasgesellschaften der *Festuco-Brometea* zu den einfachen Erosulaten (13 Arten, z.B. *Linum catharticum, Medicago arabica*) oder zu den einfachen Halbrosettenpflanzen (14 Arten, z.B. *Gentianella campestris, Crepis capillaris*). Auch in dieser Klasse sind aufgrund des wahrscheinlich teilweise breiten Wirtsspektrums die auf Krautigen parasitierenden annuellen Scrophulariaceae mit 6 Arten (z.B. *Rhinanthus alectorolophus, Euphrasia officinalis*) präsent.

4.1.10. Zwergstrauch-Gesellschaften

Annuelle sind in den Zwergstrauch-Gesellschaften selten und beschränken sich mit 5 Arten auf die *Nardo-Callunetea* Prsg. 1949. Hier kommen sie zwar in beiden Ordnungen, jedoch nur in 3 der insgesamt 6 Verbände vor. Es sind die drei orthotropen erosulaten Hemiparasiten *Euphrasia officinalis, Rhinanthus minor* und *Rh. glacialis*. *Cuscuta epithymum* ist ein windender erosulater Holoparasit. *Trifolium aureum* kann je nach individueller Ausbildung als einfache Erosulate oder einfache Halbrosettenpflanze auftreten. Standörtliche Bezüge bestehen zwischen dem Vorkommen von Hemiparasiten und den von Ausdauernden, vor allem Gräsern dominierten Gesellschaften.

4.1.11. Hochstauden-Gesellschaften

Außer in den Therophytenreichen Pionierfluren konzentrieren sich Annuelle u.a. in den Ruderalen Hoch- und Uferstauden-Gesellschaften. 72 Annuelle sind in den *Artemisietea* Lohm. et al. 1950 in R. Tx. 1950 vergesellschaftet, insgesamt 101 Mal in den 7 Verbänden. Die meisten Arten (35) kommen in den *Alliarion* Oberd. (1957) 1962 vor, von denen 6 ausschließlich auf diesen Verband beschränkt sind (z.B. *Geranium robertianum, Alliaria petiolata*). Insgesamt sind 11 Wuchsformen (davon 9 allerdings nur mit einer oder zwei Arten) innerhalb der *Artemisietea* vertreten: sukkulente, plagiotrope Erosulate (*Sedum cepaea*), einfache plagiotrope Erosulate (*Stellaria neglecta, Veronica hederifolia*), rankende Erosulate (*Echinocystis lobata*), spreizklimmende Erosulate (*Galium aparine*), holoparasitische, windende Erosulate (*Cuscuta europaea, C. gronovii*), plagiotrope Halbrosettenpflanzen (*Asperugo procumbens, Malva neglecta*), rankende Halbrosettenpflanze (*Fumaria capreolata*), horstbildende Halbrosettenpflanzen (*Bromus squarrosus, Mibora minima*). Zahlreich sind lediglich die einfachen orthotropen Erosulaten (14 Arten, z.B. *Hyoscyamus niger, Impatiens nolitangere*) und die einfachen Halbrosettenpflanzen (47 Arten, z.B. *Lactuca serriola, Crepis foetida*) vertreten. Das Übergewicht der Halbrosettenpflanzen (47 Arten) erklärt sich aus der Dominanz ausschließlich oder fakultativ winterannueller Arten.

Die Annuellen profitieren in den Gesellschaften der Gehölzssäume vor allem von der im Traufbereich der Gehölze lückigeren Vegetation aus perennierenden Arten. In den Schlagfluren kommen hingegen i.d.R. Bodenverletzungen vor, die eine kurzzeitige Etablierung annueller Arten ermöglichen, ehe diese in der Sukzession von zwei- und mehrjährigen Krautigen und später von Gehölzen wieder verdrängt werden.

In den *Trifolio-Geranietea* Th. Müller 1961 sind 13 Annuelle vertreten. *Hypericum humifusum* ist hier die einzige plagiotrope erosulate Art, die z.T. perenniert. Als rankende Erosulate kommen *Lathyrus aphaca* und *Vicia hirsuta* vor. Mit jeweils 5 Arten sind einfache Erosulate vertreten (z.B. *Galeopsis segetum, Orthanthella lutea*). Neben der letztgenannten Art gehören auch die drei *Melampyrum*-Arten (*M. cristatum, M. nemorosum, M. arvense*) zu den Hemiparasiten, die aufgrund der Vergesellschaftung mit Gehölzen ein geeignetes Wirts-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

spektrum finden. Zu den ebenfalls 5 einfachen Halbrosettenpflanzen gehören z.B. *Bupleurum gerardii* und *Silene armeria*.

11 Annuelle sind in den *Epilobietea angustifolii* R. Tx. in R. Tx. & Prsg. 1950 vergesellschaftet. Die vier *Galeopsis*-Arten *G. tetrahit, G. bifida, G. speciosa* und *G. pubescens* sind einfache Erosulate. Hierzu gehören auch die beiden *Impatiens*-Arten *I. noli-tangere* und *I. parviflora*, die zwar bei ROTHMALER et al. (1996) nicht für diese Gesellschaften angegeben sind, dort vor allem an etwas schattigeren Stellen sehr oft anzutreffen sind. Bei den übrigen Arten handelt es sich um Halbrosettenpflanzen. Davon ist *Corydalis claviculata* eine rankende Art, *Myosotis arvensis* bildet kleine Horste, die übrigen 5 Arten sind einfache orthotrope Halbrosettenpflanzen (z.B. *Senecio sylvaticus, Centaurium erythraea*).

Die einzige Annuelle der *Betulo-Adenostyletea* Br.-Bl. & R. Tx. 1943 ist *Lathyrus sativus*, die als rankende Erosulate außerdem in den in den *Salicetea purpureae* vorkommt.

4.1.12. Strauch-Gesellschaften

In den *Salicetea purpureae* Moor 1958 kommen insgesamt nur 5 Einjährige vor. *Lathyrus sativus* (erosulate rankende Art), *Galium aparine* (erosulater Spreizklimmer), *Cuscuta lupuliformis* (erosulater, windender Holoparasit) sowie *Impatiens glandulifera* und *Galeopsis speciosa* (einfache orthotrope erosulate Arten) sind an die überflutungsbeeinflußten Standorte dank ihres sommerannuellen Lebenszyklus angepaßt. *Galium aparine* ist allerdings auch winterannuell.

In den *Rhamno-Prunetea* Riv.-God. & Carbonell 1961 sind 6 Annuelle vergesellschaftet. Hierzu zählen die hemiparasitischen Erosulaten *Melampyrum nemorosum* und *M. cristatum*. *Arabis glabra* und *Myosotis sparsiflora* sind einfache orthotrope Halbrosettenpflanzen, zu denen auch die teilweise perennierende *Lapsana communis* zählt. *Fallopia dumetorum* ist dem Standort als Windepflanze besonders gut angepaßt.

4.1.13. Wälder

Annuelle sind in den flächenmäßig weitverbreiteten Waldgesellschaften mit insgesamt 19 Arten nur spärlich vorhanden, wobei sie sich mit 14 Arten in den *Querco-Fagetea* Br.-Bl. & Vlieg. in Vlieg. 1937 konzentrieren, von denen einige teilweise ausschließlich hier vorkommen.

Lediglich in zwei der drei Nadelwald-Klassen sind Annuelle vertreten: *Melampyrum pratense* und *M. sylvaticum* (einfache erosulate Halbschmarotzer) siedeln in den *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939, wo *Vaccinium*-Arten als wichtige Wirte zur Verfügung stehen. *Tuberaria guttata* (einfache Halbrosettenpflanze) und *Spergula morisonii* (einfache Erosulate) kommen in den lückigeren Gesellschaften der *Pulsatillo-Pinetea* (E. Schmidt 1936) Oberd. in Oberd. et al. 1967 auf Standorten vor, die im Sommer stark austrocknen können.

Die einzige Art der *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. & R. Tx. 1943 ist *Impatiens noli-tangere* (einfache erosulate Art).

Melampyrum pratense (einfacher erosulater Hemiparasit) und *Corydalis claviculata* (rankende Halbrosettenpflanze) sind in den *Quercetea robori-petraeae* Br.-Bl. & R. Tx. 1943 vergesellschaftet.

Galium aparine (erosulater Spreizklimmer) und *Veronica hederifolia* (einfache plagiotrope Erosulate) zeigen als Arten der *Querco-Fagetea* auch außerhalb der Laubwälder ein breites syntaxonomisches Spektrum. *Omphalodes scorpioides* (plagiotrope Halbrosettenpflanze) ist hingegen auf den Verband der *Tilio-Acerion* Klika 1955 beschränkt. An einfachen Erosulaten treten z.B. *Euphorbia serrulata*, *Impatiens noli-tangere* und *I. parviflora* auf. Auch die 4 hemiparasitschen *Melampyrum*-Arten *M. nemorosum, M. sylvaticum, M. cristatum* und *M. pratense* gehören in diese Gruppe, bei der es sich um obligate Sommerannuelle handelt. Mit 4 Arten sind die einfachen orthotropen Halbrosettenpflanzen, wie z.B. *Cardamine impatiens* und *Chaerophyllum temulum* vertreten. Die Arten dieser Wuchsformgruppe sind teilweise auch zweijährig (z.B. *Geranium lucidum*) oder ausdauernd (z.B. *Lapsana communis*).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

4.2. Indigenat

Hinsichtlich des Indigenats wird zwischen indigenen, archäophytischen und neophytischen Arten unterschieden. Die Angaben beruhen auf ROTHMALER et al. (1996). Mehrere Arten sind in manchen Teilen Deutschland archäophytisch, in anderen neophytisch (z.B. *Iberis amara*) bzw. indigen und archäophytisch (z.B. *Tripleurospermum maritimum*). In solchen Fällen wurde jeweils die Angabe zum älteren Vorkommen übernommen. Der geringe Anteil natürlicher Offenstandorte, die vor Beginn der großen Rodungen existiert haben, läßt bei den meisten fraglichen Arten (A? – archäophytisch oder indigen) eher die Annahme zu, daß sie in Folge von Ackerbau und Weidewirtschaft als Archäophyten nach Mitteleuropa kamen und nicht bereits im Gebiet natürlich vorhanden waren. Dies trifft vor allem für Segel- und Ruderalarten zu. Arten mit Vorkommensschwerpunkt auf natürlichen oder naturnahen Standorten mögen hingegen vielleicht doch eher indigen sein. Der Einheitlichkeit halber wurden jedoch alle diese unsicheren Angaben als archäopytisch gezählt.

Von den insgesamt 567 Annuellen sind 242 Arten indigen (43%), 177 Archäophyten (31%) und 148 Neophyten (26%). Das Begriffspaar Archäophyt-Neophyt bezieht sich dabei allein auf den Zeitpunkt der Einwanderung der Arten im Sinne von SCHROEDER (1974). Mehr als die Hälfte der Annuellen der deutschen Flora (excl. Kultursippen) sind Nichteinheimische (Adventive), die als Anthropophyten vor unterschiedlich langer Zeit eingewandert sind und sich durch die Tätigkeit des Menschen im Gebiet halten können. Nur ein vergleichsweise geringer Anteil dieser Arten, die Agriophyten im Sinne von SCHROEDER (1974), ist hingegen in der Lage, auch ohne weitere anthropogene Eingriffe an den derzeitigen Standorten im Gebiet weiter zu existieren. Die Übersicht der annuellen Agriophyten basiert auf der Zusammenstellung von LOHMEYER & SUKOPP (1992). Berücksichtigt wurden hierbei nur Angaben aus Deutschland. Die Liste annueller Agriophyten umfaßt 57 Arten, was etwa der Hälfte aller Agriophyten in der mitteleuropäischen Vegetation entspricht. Davon sind 27 Arten Archäophyten und 30 Neophyten.

Agriophytische Annuelle kommen in folgenden Vegetationsklassen vor (Anzahl der Vertreter in Klammern, vgl. Tab. 1): *Chenopodietea* (44), *Secalietea* (23), *Bidentetea tripartitae* (11), *Polygono-Poetea annuae* (7), *Isoeto-Nanojuncetea* (2); *Artemisietea* (12), *Epilobietea angustifoliae* (1); *Agropyretea intermedio-repentis* (1); *Sedo-Scleranthetea* (1); *Agrostietea stoloniferae* (2); *Salicetea purpureae* (1); *Querco-Fagetea* (1). Insgesamt sind neun der insgesamt zwanzig Annuellen-Wuchsformen durch Agriophyten vertreten. Die Proportionen sind mit denen der gesamten Gruppe der Annuellen vergleichbar (Anzahl der Vertreter in Klammern): einfache orthotrope Erosulate (24), einfache orthotrope Halbrosettenpflanzen (17), horstige Halbrosettenpflanzen (9), plagiotrope Erosulate, rankende Erosulate, holoparasitische windende Erosulate (je 2), plagiotrope sukkulente Erosulate, plagiotrope Halbrosettenpflanzen, sukkulente Ganzrosettenpflanzen (je 1).

4.3. Zusammenhänge zwischen morphologisch-physiologischer Spezialisierung und Breite des phytosoziologischen Spektrums

Die drei Wuchsformen der zehn aquatischen (zumindest potentiell) annuellen Wasserpflanzen-Arten kommen alle lediglich in einem Verband vor, mit Ausnahme von *Ranunculus aquatilis* (3 Verbände einer Klasse). *Ranunculus tripartitus* tritt außerdem als Landform gelegentlich auch in den *Isoeto-Nanojuncetea* auf (vgl. Tab. 2, 3). Trotz einer morphologischen Spezialisierung, die vor allem den Gewässercharakter (stehend, fließend) widerspiegelt, ist die geringe soziologische Breite nicht auf die morphologische Spezialisierung (wurzelnd, untergetaucht, erosulat; flutend, erosulat; wurzelnd/flutend, mit Schwimmrosetten), sondern auf die Bindung an aquatische Standorte zurückzuführen.

Sukkulenz tritt bei insgesamt 13 Arten in drei Wuchsformen auf: prostrate Erosulate, orthotrope Erosulate und (einfache) Ganzrosettenpflanzen. Fünf Arten kommen in einer, sechs Arten in zwei Vegetationsklassen vor. Es handelt sich überwiegend um offene Standorte mit meist niedriger bis mittelhoher Vegetation. Bei den drei Chenopodiaceen-Arten *Salicornia europaea, Suaeda maritima* und *Bassia hirsuta* ist die enge soziologische Amplitude

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab. 3: Übersicht über die Beziehung zwischen morphologisch-physiologischen Spezialisierungen und Anzahl von Vegetationsklassen und -verbänden, in denen Annuelle mit der jeweiligen Wuchsform vorkommen. Die Spanne gibt die minimale und maximale Anzahl von Klassen/Verbänden an, in denen die Arten der einzelnen Gruppe vergesellschaftet sind. (Zahlen in Klammern entsprechend Abb. 1)

Wuchsformen	Anzahl der Klassen		Anzahl der Verbände	
	Spanne	Durchschnitt	Spanne	Durchschnitt
aquatisch (1,2,13)	1-2	**1,1**	1-3	**1,3**
sukkulent (3,5,18)	1-2	1,5	1-6	2,1
holoparasitisch (9,11)	1-3	1,6	1-8	4,2
hemiparasitisch (in 12)	1-4	**2,4**	1-19	**5,5**
kletternd (6,7,8,15)	1-5	1,7	1-16	4,9
(einfach) orthotrop erosulat (12 außer hemiparasitisch)	1-5	1,8	1-23	3,7
(einfach) orthotrop halbrosettig (17)	1-5	1,8	1-13	3,3
(einfach) orthotrop ganzrosettig (20)	1-3	1,8	1-10	3,3
(einfach) plagiotrop erosulat, halbrosettig (4,14)	1-4	1,7	1-18	4,0
horstig halbrosettig (16)	1-4	1,6	1-11	3,1

auf die physiologische Spezialisierung zurückzuführen, die an die Sukkulenz gebunden ist. Überraschenderweise tritt Sukkulenz bei mehreren Arten feuchter Standorte auf: *Montia fontana* und *Sedum villosum* im *Cardamino-Montion*; *Crassula aquatica*, *C. tillaea*, *Montia fontana* im *Nanocyperion*; *Sedum villosum* in den *Scheuchzerio-Caricetea*. Hier stehen physiologische und damit morphologische Spezialisierung offensichtlich im Widerspruch zur Wasserversorgung der Standorte. Standörtlich bessere Übereinstimmung herrscht bei den übrigen Arten, die vorzugsweise an sonnigen und trockenen Standorten siedeln, an denen Sukkulenz der Vermeidung bzw. Minderung von Wasserstreß dient (*Sedo-Scleranthetea*; Segetal- und Ruderalgesellschaften).

Die sieben holoparasitischen *Cuscuta*-Arten kommen lediglich in einer Gesellschaftsklasse vor (mit Ausnahme von *C. epithymum* in drei Klassen). Die beiden annuellen *Orobanche*-Arten sind in je zwei Klassen vertreten. Die 12 Hemiparasiten, die alle zu den *Scrophulariaceae* und zu den einfachen Erosulaten gehören, sind in einer bis vier Klassen vergesellschaftet. Die durchschnittliche Zahl der Klassen ist bei den Hemiparasiten mit 2,4 signifikant höher als bei den Holoparasiten (1,6). In wieweit hierfür eine mehr oder minder starke Wirtsspezifik die Ursache ist, läßt sich aufgrund der allgemein lückenhaften Angaben zum Wirtsspektrum nicht sagen.

Kletternde Arten (erosulate und Halbrosetten-Rankenpflanzen, Windepflanzen und Spreizklimmer) kommen in ein bis fünf (durchschnittlich 1,7) Klassen mit überwiegend dichter und hoher Vegetation vor. Sie konzentrieren sich vor allem in den *Secalietea* und *Chenopodietea* sowie den *Artemisietea*. Besonders bei den *Secalietea* wird deutlich, wie rankende, windende und spreizklimmende Sproßachsen die Möglichkeit verbessern, daß die Arten mit dem teilweise beträchtlichen Höhenwachstum der Kulturpflanzen Schritt halten oder diese sogar überwuchern können.

Die ca. 380 Vertreter ohne spezielle morphologische bzw. morphologisch-physiologische Sonderbildungen machen den Hauptteil der Arten aus. Es sind dies die einfachen Erosulaten, Halb- und Ganzrosettenpflanzen. Sie kommen in der ganzen Breite des soziologischen Spektrums mit Ausnahme der aquatischen Gesellschaften vor. Durchschnittlich sind die einfachen Nicht-, Halb- und Ganzrosettenpflanzen in 1,8 Klassen vertreten und unterscheiden sich mit Ausnahme der aquatischen und hemiparasitischen Arten nicht von den übrigen, spezialisierteren Vertretern. Ähnlich verhält es sich mit den insgesamt ca. 45 plagiotropen Erosulaten und Halbrosettenpflanzen, die durchschnittlich in 1,7 Klassen vorkommen. Sie haben ihren Schwerpunkt in den *Secalietea*, *Chenopodietea*, *Polygono-Poetea annuae* und *Isoeto-Nanojuncetea*. Hinsichtlich der Wuchsform läßt sich aufgrund der durchschnittlichen Wuchshöhe der Vegetation der beiden letztgenannten Klassen hier am ehesten ein Bezug herstellen. In höherwüchsigen Beständen der Getreide- und Hackfruchtkulturen können die

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

mehr oder weniger flach auf dem Erdboden ausgebreiteten Arten eine „untere" Krautschicht bilden. Gerade in Hackfrucht- (besonders Mais) und Rebkulturen wird die Bedeutung solcher teppichartigen, oft von *Stellaria media*, *Polygonum aviculare*, *Veronica hederifolia* und/oder *V. persica* dominierten Bestände hinsichtlich Erosionshemmung und Verdunstungsschutz zu Gunsten eines „ordentlichen" Erscheinungsbildes unterschätzt.

Die ca. 45 horstbildenden, fast ausschließlich Grasartigen sind ebenfalls vor allem in den *Secalietea* und *Chenopodietea* vergesellschaftet, kommen etwas gehäuft auch in den *Plantaginetea*, *Isoeto-Nanojuncetea* und *Sedo-Scleranthetea* vor. Besonders in den letztgenannten drei Klassen kommen vor allem niedrigwüchsige Arten vor. Modifikativer Spielraum ist bei der Wuchsform verschiedener Arten dahingehend verbreitet, daß in dichtem Bestand die Horste aus vergleichsweise wenigen, aufrechten und gestreckten Sproßachsen bestehen im Gegensatz zu reichverzweigten, teils fast völlig plagiotropen gedrungenen Sproßsystemen in freiem Stand. Bei Hungerformen kann der Horstwuchs auch völlig „ausfallen", wobei solche Individuen hinsichtlich der Wuchsform dann zu den einfachen Halbrosettenpflanzen gehören.

5. Diskussion

Annuelle kommen außer in den Röhrichten und Großseggensümpfen in allen Formationen der mitteleuropäischen Vegetation, darin in 37 der insgesamt 49 unterschiedenen Gesellschaftsklassen vor. Obwohl sich die Zuordnung der einzelnen Arten nach den Angaben in ROTHMALER et al. (1996) richtet und viele Arten dementsprechend auch mehreren, sogar zahlreichen Gesellschaften zugeordnet werden, ist zu berücksichtigen, daß viele Arten darüber hinaus in weiteren Gesellschaften vorkommen können. Die getroffene Zuordnung einer Art gibt daher nur deren typische Vergesellschaftung wieder.

Die überwiegende Anzahl der Arten siedelt an Standorten, die entweder aufgrund periodischer Störung natürlichen oder anthropogenen Ursprungs gute Etablierungschancen bieten (Flußufer, Küstenspülsäume – Hochwasser; Fels- und Gesteinsschutt – instabile Substrate; Äcker, Ruderalstellen, Teichböden, Schlagfluren – menschliche Eingriffe) oder/und die aufgrund vergleichsweise extremer Standortbedingungen von anderen Arten nur bedingt besiedelbar sind (Dünen, Trockenrasen). Andererseits sind zahlreiche Annuelle dank ihres kurzen Entwicklungszyklus in der Lage, nach Störungen von Standorten, an denen sie normalerweise nicht vorkommen, zu keimen und bis zur Diasporenreife zu gelangen (vgl. SYMONIDES 1988). Häufige Beispiele bieten Ruderal- und Segetalarten in gestörtem Grünland. Andererseits haben jedoch zahlreiche Vertreter ihren Verbreitungsschwerpunkt in Gesellschaften, in denen sie im Unterschied zu den vorab genannten aufgrund der hohen Deckung perennierender Arten auf den ersten Blick einer starken Konkurrenz ausgesetzt zu sein scheinen. Dies betrifft vor allem Magerrasen- und Wiesen-Gesellschaften. Eine ganze Reihe annueller Vertreter dieser Gesellschaften sind als obligat sommerannuelle Halbschmarotzer auf die entsprechenden Wirtspflanzen angewiesen (u.a. *Rhinanthus, Melampyrum, Euphrasia*). Da die Hemiparasiten keine Rosetten ausbilden, benötigen sie in den vergleichsweise dichten bzw. von perennierenden Arten dominierten Beständen somit nur wenig Platz. Allgemein handelt es sich bei Annuellen der Magerrasen- und Wiesen-Gesellschaften um lediglich kleine bis mittelgroße Arten, die nicht die Höhe der Obergräser erreichen bzw. nicht zu diesen zählen. Eine Ausnahme hiervon bildet allerdings *Lolium multiflorum*, das wiederum auch zwei- und mehrjährig sein kann. Als Vorteil hierbei kann die geringere Investition in den vegetativen Unterbau der Pflanzen angesehen werden, so daß die Diasporenreife mit vergleichsweise geringem Energie-, Stoff- und Zeitaufwand erreicht wird. Dies gilt um so mehr in kalten Klimaten (vgl. BILLINGS 1974). Außerdem sind die Arten auf diese Weise u.U. nicht auf eine volle Vegetationsperiode bzw. Saison angewiesen, sondern die Individualentwicklung kann während optimaler Witterungsbedingungen stattfinden. Das trifft insbesondere für Arten zu, die (auch) im Hochgebirge vorkommen. Dort sind Therophyten jedoch ohnehin eine seltene Lebensform (vgl. BILLINGS 1974, JACKSON & BLISS 1982). Als Ausdruck einer guten Anpassungsfähigkeit an solche Bedingungen sowie

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

an unterschiedliches Nutzungsmanagement ihrer Standorte sind die Ausbildung von Ökotypen bzw. die phänologische Adaptation zu betrachten (vgl. KADEREIT & BRIGGS 1985, HURKA & NEUFFER 1991, ZOPFI 1991, 1993, AKHALKATSI & WAGNER 1996, WAGNER & MITTERHOFER 1997, u.a.), die sich dank der raschen Generationsfolge bei Annuellen schnell manifestieren können. Solche phänotypische Plastizität tritt jedoch auch an Standorten auf, die für Annuelle charakteristisch sind. Während beispielsweise *Stellaria media* in Halmfruchtäckern vor allem in Folge von Lichmangel langgestreckte Internodien bildet, sich wenig verzweigt, nur basal geringe sproßbürtige Bewurzelung entwickelt und die Sproßspitzen sich zur Blütezeit aufrichten, erinnern Exemplare in Hackfruchtäckern aufgrund kurzer Internodien, reicher Verzweigung, vollständig prostraten Wuchses und sproßbürtiger Bewurzelung an Flachpolster (vgl. KRUMBIEGEL 1998). Auch horstiger Wuchs (z.B. *Bromus hordeaceus*) kann unter Konkurrenzbedingungen in dichter Vegetation auf einen einzelnen Halm reduziert sein. Gerade die hohe Plastizität der Annuellen hat die Besiedelung von Standorten mit teilweise nicht vorhersagbaren Umweltvariablen (vor allem mechanische Störung, Wasser- und Nährstoffversorgung, Temperatur) ermöglicht (vgl. BAZZAZ & MORSE 1991).

Bei der Suche nach Zusammenhängen zwischen Vergesellschaftung einer Art und morphologischen, speziell Wuchsformmerkmalen, darf nicht außer Acht gelassen werden, daß so manche morphologische Struktur nicht als Ausdruck einer Anpassung an bestimmte Standortbedingungen zu interpretieren ist, sondern es sich lediglich um ein charakteristisches Gattungs- oder Familienmerkmal handelt, das sich auch unter solchen ökologischen Bedingungen erhalten hat, wo es physiologisch nicht mehr von Bedeutung ist. Besonders deutlich wird dies an der Sukkulenz von *Nanocyperion*-Arten (z.B. *Crassula tillaea*) oder der Rosettenbildung bei sommerannuellen Brassicaceen (z.B. *Hymenolobus procumbens*). Ähnliches gilt auch für die Hemiparasiten der Magerrasen und Wiesengesellschaften. Ihr geringer Raumbedarf einerseits und ihre physiologische Spezialisierung andererseits könnten als Wechselbeziehung interpretiert werden. Hingegen fehlt eine Blattrosette auch anderen, nichtparasitischen annuellen Scrophulariaceen (insbesondere *Veronica*), die teilweise in lückiger Vegetation vorkommen und außerdem winterannuell sind. Während der Parasitismus eine (aktive) Spezialisierung darstellt, die mit dem Vorkommen in bestimmten Pflanzengesellschaften in direkte Beziehung gebracht werden kann, läßt sich der geringere Raumbedarf aufgrund des Fehlens einer Rosette lediglich als (passive) Angepaßtheit betrachten.

Die Anpassungsfähigkeit von Annuellen an ihre (neue) Umwelt bzw. innerhalb (neuer) Pflanzengesellschaften zeigt sich sehr deutlich daran, daß die meisten Agriophyten (entsprechend LOHMEYER & SUKOPP 1992) in den therophytenreichen Pionier- und den ruderalen Hochstauden-Gesellschaften auftreten. Einerseits sind sie hier zwar teilweise Kulturfolger und an die durch anthropogene Tätigkeit verursachten Störungen angepaßt bzw. auf die dadurch geschaffenen Freiflächen angewiesen, andererseits sind die Arten jedoch so anpassungsfähig, daß ihre Existenz auch bei Wegfall des menschlichen Einflusses gesichert wäre. Nur wenige Arten hingegen vermögen Standorte zu besiedeln, an denen sich einheimische Arten nicht etablieren können. So ist *Impatiens parviflora* inzwischen fester Bestandteil bzw. stellenweise die einzige Art in der Krautschicht von Buchen- und Eichen-Hainbuchenwäldern auf flachgründigen Standorten mit im Sommer auftretenden Wasserdefiziten (LOHMEYER & SUKOPP 1992). Das insgesamt recht breite Spektrum von Pflanzengesellschaften, in dem die Art vorkommt, ist Ausdruck der breiten ökologischen Amplitude gegenüber der Wasserversorgung: Diese reicht standörtlich von den o.g. Wald-Gesellschaften auf flachgründigen, im Sommer austrocknenden Substraten bis in die staunassen Erlenbrüche.

Zu den agriophytischen Annuellen zählen verschiedene C4-Pflanzen, die überwiegend in den Klassen der *Bidentetea* und *Chenopodietea* vorkommen. Neben den 12 Arten, die LOHMEYER & SUKOPP (1992) angeben, gehört als weitere agriophytische C4-Art auch *Portulaca oleracea* (*Chenopodietea*, *Polygonion avicularis*) hierzu. Die Aussichten für die Arten hinsichtlich einer agriophytischen Etablierung ergeben sich u.a. aus ihrem gegenüber C3-Pflanzen bestehenden Vorteil bei der Besiedlung stark besonnter, offener und zumindest

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

zeitweilig austrocknender Standorte. Vor allem entlang von Flüssen ist die Wahrscheinlichkeit dauerhafter Etablierung annueller (neophytischer C4-) Arten besonders groß, da mehr oder weniger regelmäßig offene Standorte gewährleistet sind. So gibt BRANDES (1995) für die obere und mittlere Elbe im Beobachtungszeitraum 1983–1994 17 C4-Arten (annuelle und perennierende) an. In einer Liste über C4-Pflanzen in Mitteleuropa in derselben Arbeit fehlt hingegen z.B. *Echinochloa muricata*, die sich erst in den letzten Jahren an der Mittelelbe stark ausgebreitet hat. Da *Echinochloa crus-galli* eine C4-Art ist, liegt die Vermutung nahe, daß dies ebenso für *E. muricata* zutrifft, wie auch für *Eragrostis albensis*, da gleichfalls *E. cilianensis*, *E. minor* und *E. pilosa* als solche bekannt sind (vgl. BRANDES 1995). *Echinochloa muricata* kommt an der Mittelelbe ähnlich wie *E. crus-galli* in *Bidentetalia*-Gesellschaften vor, bildet jedoch stellenweise fast einartige Bestände. Ähnlich in Ausbreitung begriffen ist im selben Gebiet auch *Eragrostis albensis*. Diese neoendemische Art (SCHOLZ 1995) kommt vor allem in lückigen Beständen des *Chenopodion glauci* Hejný 1974 vor und bildet auf zumindest oberflächlich zeitweise stark austrocknendem Substrat teilweise ebenfalls Dominanzbestände (vgl. *Eragrostis* cf. *pilosa*-Bestände bei BRANDES & SANDER 1995; KRUMBIEGEL unveröff.). Ihre Einstufung als Agriophyt dürfte lediglich eine Zeitfrage sein. Freistehende Exemplare von *Eragrostis albensis* zeigen außerdem ein interessantes Wuchsverhalten, das am besten als plagiotroper Horst zu charakterisieren ist: mehr oder weniger regelmäßig kreisförmige, dem Erdboden angedrückte, basal reich verzweigte Sproßsysteme. Als Vorteile solchen Wuchsverhaltens, das z.B. auch bei freistehenden Exemplaren von *Echinochloa crus-galli*, *Setaria viridis* und anderen *Eragrostis*-Arten zu beobachten ist, können maximale Besonnung bei gleichzeitiger Beschattung einer großen Bodenoberfläche mit dem Effekt geringerer Evaporation und besserer oberflächennaher Wasserverfügbarkeit am Standort angesehen werden.

Die Annahme, daß sich die Breite des phytosoziologischen Spektrums von morphologisch und/oder physiologisch stärker spezialisierten Arten gegenüber dem von morphologisch unspezifischen Arten deutlich unterscheidet, konnte nicht im erwarteten Maße bestätigt werden (vgl. Tab. 3). Während lediglich die aquatischen Arten mit Ausnahme des amphibischen *Ranunculus tripartitus* nur in einer Vegetationsklasse und die Hemiparasiten (alles Scrophulariaceen) in durchschnittlich 2,4 Vegetationsklassen vorkommen, sind sowohl die übrigen mehr oder weniger spezialisierten Arten (Kletterpflanzen, Holoparasiten, Sukkulente) und die übrigen Vertreter (einfache orthotrope Nicht-, Halb- und Ganzrosettenpflanzen, einfache plagiotrope Nicht- und Halbrosettenpflanzen, horstbildende Vertreter) durchschnittlich in 1,5–1,8 Vegetationsklassen vergesellschaftet und unterscheiden sich nicht voneinander. Ein stärkerer strukturell-funktionaler Spezialisationsgrad drückt sich somit nicht in der soziologischen Amplitude einer Art auf der Ebene der Vegetationsklassen aus. Trotz zahlenmäßig deutlicherer Unterschiede bei den Verbänden sind die Unterschiede dort in Folge der teils beträchtlichen Streuung der Werte nicht signifikant.

Während in Arbeiten, die sich mit dem Vorkommen und der Verteilung von Lebens- und Wuchsformen in bestimmten Habitaten beschäftigen (WILMANNS 1989 – Begleiter der Rebkulturen; STYNER & HEGG 1984, BRIEMLE & SCHREIBER 1994 – Grünlandarten), die gemeinsame Vergleichsebene die jeweilige Vegetationseinheit ist, gibt es bisher nur vereinzelt Untersuchungen, die die Breite der phytosoziologischen Einnischung der Arten einer einzelnen Lebens- bzw. Wuchsform berücksichtigen (WILMANNS 1983 – Lianen). Wie die vorliegende Untersuchung zu den Annuellen als Teilgruppe der Hapaxanthen zeigt, bietet auch die Betrachtungsebene „Lebensdauer" eine wichtige und interessante Vergleichsgrundlage.

Danksagung

Für die Durchsicht des Manuskriptes sowie freundliche Hinweise und Anregungen dazu danke ich vielmals Frau Prof. O. Wilmanns (Freiburg/Br.) und Frau Dr. M. Partzsch (Halle).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Literatur

AKHALKATSI, M., WAGNER, J. (1996): Reproductive phenology and seed development of *Gentianella caucasica* in different habitats in the central Caucasus. – Flora 191: 161–168. Jena.
BAZZAZ, F. A., MORSE, S. R. (1991): Annual plants: Potential response to multiple stresses. – In: MOONEY, H. A., WINNER, W. E., PELL, E. J., CHU, E. (Edits.): Response of plants to multiple stresses: 283–305. Acad. Press, San Diego.
BILLINGS, W. D. (1974): Adaptations and origin of alpine plants. – Arct. Alp. Res. 6: 129–142. Boulder/Color.
BRANDES, D. (1995): Breiten sich C4-Pflanzen in Mitteleuropa aus? – Schr.Reihe Vegetationskde. 27: 365–372. Bonn-Bad Godesberg.
–, SANDER, C. (1995): Neophytenflora der Elbufer. – Tuexenia 15: 447–472. Göttingen.
BRIEMLE, G., SCHREIBER, K.-F. (1994): Zur Frage der Beeinflussung pflanzlicher Lebens- und Wuchsformen durch unterschiedliche Landschaftspflegemaßnahmen. – Tuexenia 14: 229-244. Göttingen.
CREMER, J., PARTZSCH, M., ZIMMERMANN, G., SCHWÄR, C., GOLTZ, H. (1991): Acker- und Gartenwildkräuter: ein Bestimmungsbuch. – Deutscher Landwirtsch. Verl., Berlin: 288 S.
ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W., PAULISSEN, D. (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – Scripta Geobot. 18: 1–248. Göttingen.
ERNET, D. (1977a): Sproßaufbau und Lebensform von *Valerianella* und *Fedia* (Valerianaceae). – Plant Syst. Evol. 127: 243–276. Wien u.a.
– (1977b): Blütenbau und Fortpflanzungsbiologie von *Valerianella* und *Fedia* (Valerianaceae). – Plant Syst. Evol. 128: 1–22. Wien u.a.
– (1978): Fruchtbau und Verbreitungsbiologie von *Valerianella* und *Fedia* (Valerianaceae). – Plant Syst. Evol. 130: 85–126. Wien u.a.
HANF, M. (1999): Ackerunkräuter Europas mit ihren Keimlingen und Samen. – 4. Aufl., Bayer. Landwirtsch. Verl., München: 496 S.
HURKA, H., NEUFFER, B. (1991): Colonizing success in plants: Genetic variation and phenotypic plasticity in life history traits in *Capsella burs-pastoris*. – In: ESSER, G., OVERDIECK, D. (Edits.): Modern Ecology: 77–96. Elsevier, Amsterdam, London, New York, Tokyo: 844 S.
JACKSON, L. E., BLISS, L. C. (1982): Distribution of ephemeral herbaceous plants near treeline in the Sierra Nevada, California, U.S.A. – Arct. Alp. Res. 14: 33–42. Boulder/Color.
KADEREIT, J. W., BRIGGS, D. (1985): Speed of development of radiate and non-radiate plants of *Senecio vulgaris* L. from habitats subject to different degrees of weeding pressure. – New Phytol. 99: 155–169. Cambridge.
KORSMO, E. (1930): Unkräuter im Ackerbau der Neuzeit. Biologische und praktische Untersuchungen. – Springer Berlin: 508 S.
KRUMBIEGEL, A. (1998): Growth forms of annual vascular plants in central Europe. – Nord. J. Bot. 18: 563–575. Copenhagen.
–, KÄSTNER, A. (1994): Sekundäres Dickenwachstum von Sproß und Wurzel bei annuellen Dicotylen. – Biosystematics and Ecology 4: 1–49. Wien.
LAMPE, M. von (1996): Wuchsform, Wuchsrhythmus und Verbreitung der Arten der Zwergbinsengesellschaften. – Diss. Bot. 266: 1–358. Berlin, Stuttgart.
LOHMEYER, W., SUKOPP, H. (1992): Agriophyten in der Vegetation Mitteleuropas. – Schr.Reihe Vegetationskd. 25: 1–185. Bonn-Bad Godesberg.
ROTHMALER, W., BÄSSLER, M., JÄGER, E. J., WERNER, K. (1996): Exkursionsflora von Deutschland. Bd. 2 Gefäßpflanzen. – 16. Aufl. Fischer, Jena: 639 S.
SCHIEFER, J. (1981): Vegetationsentwicklung auf 16 verschiedenen Versuchsflächen mit unterschiedlichen Behandlungen (Beweidung, Mulchen, kontrolliertes Brennen, ungestörte Sukzession). – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 22: 1–325. Karlsruhe.
SCHOLZ, H. (1995): *Eragrostis albensis* (Gramineae), das Elb-Liebesgras – ein neuer Neo-Endemit Mitteleuropas. – Verh. Bot. Verein Berlin Brandenbg. 126: 73–82. Berlin.
SCHROEDER, F.-G. (1974): Zu den Statusangaben bei der floristischen Kartierung Mitteleuropas. – Gött. Flor. Rundbr. 8: 71–79. Göttingen.
SEINMEYER, B., WÖHRMANN, K., HURKA, H. (1985): Phänotypenvariabilität und Umwelt bei *Capsella bursa-pastoris* (Cruciferae). – Flora 177: 323–334. Jena.
STYNER, E., HEGG, O. (1984): Wuchsformen in Rasengesellschafen am Südfuß des Schweizer Juras. – Tuexenia 4: 195–215. Göttingen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

SYMONIDES, E. (1988): On the ecologicy and evolution of annual plants in disturbed environments. – Vegetatio 77: 21–31. Dordrecht.
WAGNER, J., MITTERHOFER, E. (1998): Phenology, seed development, and reproductive success of an alpine population of *Gentianella germanica* in climatically varying years. – Bot. Acta 111: 159–166. Stuttgart, New York.
WILMANNS, O. (1983): Lianen in mitteleuropäischen Pflanzengesellschaften und ihre Einnischung. – Tuexenia 3: 343–358. Göttingen.
– (1989): Vergesellschaftung und Strategie-Typen von Pflanzen mitteleuropäischer Rebkulturen. – Phytocoenologia 18: 83–128. Berlin, Stuttgart.
– (1998): Ökologische Pflanzensoziologie. – 6. Aufl. Quelle & Meyer, Heidelberg: 405 S.
ZOPFI, H. J. (1991): Aestival and autumnal vicariads of *Gentianella* (Gentianaceae): a myth? – Plant Syst. Evol. 174: 139–158. Wien u.a.
– (1993): Ecotypic variation in *Rhinanthus alectorolophus* (Scopoli) Pollich (Scrophulariaceae) in relation to grassland management. – Flora 188: 15–39. Jena.

Dr. Anselm Krumbiegel
Clara-Zetkin-Str. 16
D-06114 Halle
krumbiegel@germanynet.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: NS_21

Autor(en)/Author(s): Krumbiegel Anselm

Artikel/Article: Die Vergesellschaftung von Annuellen in der mitteleuropäischen Vegetation unter Berücksichtigung ihrer Wuchsformen 227-248