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

Tuexenia 16: 337–369. Göttingen 1996.

Die Entwicklungsgeschichte und Verbreitung xerothermer Vegetationseinheiten in Mitteleuropa unter dem Einfluß des Menschen

– Richard Pott, Hannover[1] –

Zusammenfassung

Die xerothermen Vegetationseinheiten Mitteleuropas bilden in der Regel ein Mosaik aus Felstriften, Trockenrasen, thermophilen Saum- und Mantelgesellschaften und Eichenbuschwaldbereichen. Sie sind im temperaten Klima Mitteleuropas auf trockenwarme Sonderstandorte beschränkt, und ihre Pflanzengesellschaften setzen sich aus adaptierten, meist xerophytischen Pflanzenarten submediterran – mediterraner oder pontisch-sarmatischer Herkunft zusammen. Dem entspricht die pflanzensoziologische Unterscheidung der kontinentalen *Festucetalia valesiacae*- und der submediterranen *Brometalia erecti*-Trockenrasen und ihrer typischen Vegetationskomplexe. Es sind allesamt Relikte aus der postglazialen Vegetations- und Landschaftsentwicklung in Mitteleuropa. Ihre geographische Verbreitung und die besondere Stellung für den Arten- und Biotopschutz werden vergleichend erläutert.

Abstract: The history of development and distribution of xerothermic vegetation in Central Europe under the influence of man

The xerothermic plant communities of Central Europe show as a rule a mosaic of rocks, dry grassland, thermophilic edge- and mantle – communities and areas of oak shrub forests. They are limited in the temperate climate of Central Europe to dry warm special habitats and their plant communities are composed of adapted mostly xerophytical plant species of submediterranean, mediterranean or pontic-sarmatical origin. This corresponds with the plantsociological distinction of the continental *Festucetalia valesiacae* and the submediterranean *Brometalia erecti* dry grassland and its typical vegetation-groups. They are all relicts of the postglacial vegetation- and landscape development in Central Europe. Their geographical distribution and the special situation for the species and biotope protection are comparatively explained.

1. Einleitung

Mitteleuropa liegt ganz im Gebiet eines kühl-gemäßigten Klimas und gehört damit zur sommergrünen nemoralen Laubwaldzone. Der vorherrschende Waldbildner ist die Buche, ein ozeanisch- subozeanisch-montan verbreiteter Baum. In trockenwarmen Gebieten gedeihen jedoch auf Löß- und Sandböden, flachgründigen Jurakalkhängen und ähnlichen Sonderstandorten Pflanzengesellschaften, die sich einerseits aus trockenharten und kälteresistenten, zum anderen aus stark wärmebedürftigen Pflanzen zusammensetzen und damit aus dem Rahmen der zonalen Vegetation deutlich herausfallen. Es handelt sich dabei um Arten submediterran-mediterraner oder pontisch-sarmatischer Herkunft. Ihr Hauptverbreitungsgebiet ist das Mittelmeergebiet im weiteren Sinne oder das Gebiet der osteuropäischen Wald- und Grasssteppen. Beide Gegenden unterscheiden sich klimatisch erheblich von der Klimasituation Mitteleuropas.

Das Mittelmeergebiet hat milde, z. T. frostfreie Winter und einen erheblich höheren Wärmegenuß auch während der übrigen Zeit des Jahres, mit einer ausgesprochenen Dürrezeit im

Meinem verehrten akademischen Lehrer und Freund, Herrn Universitätsprofessor Dr. Ernst Burrichter (Münster) zum 75. Geburtstag am 7. Juni 1996 in Dankbarkeit gewidmet.

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

Sommer. Typische pflanzliche Anpassungen stellen hier wintergrüne Rosettenpflanzen dar (z. B. Orchideen) oder Sträucher mit schuppenlosen Knospen (*Viburnum lantana*).

Das Steppenklima dagegen ist ausgesprochen kontinental, d.h. mit einer hohen jährlichen Temperaturschwankung (bis 70 °C) ausgestattet. Die geringen Jahresniederschläge genügen zur Entwicklung einer kurzlebigen Gras- und Kräuterflur, reichen aber zum Baum- oder Waldwuchs und zur Bildung einer dauerhaften zusammenhängenden winterlichen Schneedecke nicht aus. Die Menge des Schmelzwassers ist daher im Frühjahr viel zu gering, um die rasch einsetzende Sommerdürre ausgleichen zu können. Als Folge der Hemmung der allgemeinen Lebenstätigkeit in der zweiten Hälfte der Vegetationsperiode vermögen die mikrobakteriellen Destruenten die angehäufte organische Substanz nicht vollständig zu zersetzen. Der Bodentyp der Steppenzone ist daher eine wegen mangelnder Auswaschung i.a. kalk- und basenreiche Schwarzerde. Entsprechend der zweimaligen Unterbrechung ihrer Entwicklung durch sommerliche Dürre und durch die Winterkälte ist für die Steppenpflanzen die Verlegung ihrer ausdauernden Organe unter die Erdoberfläche charakteristisch (z. B. Rhizome bei *Artemisia*, *Pulsatilla*, *Adonis*, *Peucedanum*, etc.).

Tatsächlich entspricht das Mikroklima an den mitteleuropäischen Wuchsorten pontischer oder submediterraner Pflanzen den Verhältnissen ihrer Herkunftsgebiete. Die meist flachgründigen und mit geringer Wasserhaltekraft versehenen Standorte sind in der Regel warm und sonnenexponiert oder strahlungsreich mit zum Teil erheblichen Temperaturschwankungen in der bodennahen Luftschicht. So ist ihr inselartiges Vorkommen im Wuchsgebiet zonaler Buchenwälder ökologisch durchaus erklärlich. Die Pflanzen zeigen vielfältige xeromorphe Merkmale, um vor allem übermäßige Verdunstung einzuschränken. Manche sind stark behaart (*Pulsatilla*, *Verbascum*), einige haben auf ihren Blättern Wachsüberzüge (*Anthericum*, *Falcaria*) oder sind sukkulent (*Sedum*). Rosetten- und Polsterwuchs sind verbreitet anzutreffen, und wegen des vorwiegend unterirdischen Wettbewerbs der einzelnen ausgedehnten Wurzelsysteme erscheinen die Bestände offen und lassen viel Licht und Wärme auf den Boden dringen. Physiognomisch handelt es sich bei den Vorkommen xerothermer Vegetationseinheiten in Mitteleuropa zumeist um ein Mosaik aus Felstriften, Trockenrasen, thermophilen Saum- und Mantelgesellschaften und Eichenbuschwaldbereichen (vgl. Abb. 1). Besonders reich an wärmebedürftigen und trockenharten Biotopen und Biotoptypenkomplexen sind folgende Gebiete Mitteleuropas (vgl. auch Abb. 1-10 sowie die Abbildungen bei POTT 1996):

- Zentralalpine Längstäler (Abb. 2, Wallis, Engadin, Inntal, s. BRAUN-BLANQUET 1961),
- Oberrheintalgraben (Colmarer Trockenbecken, Isteiner Klotz) (Abb. 1), Kaiserstuhl (Abb. 3 u. 4, s. v. ROCHOW 1951, WINTERHOFF 1965, PHILIPPI 1971, WITSCHEL 1980, WILMANNS 1989), Schwetzinger Dünen, Taubergießengebiet, Mainzer Sand,
- Donautal und Schwäbische Alb (Hohentwiel, Hegau),vor allem Holzwiesen der Schwäbischen Alb (s. HUTTER, KNAPP & WOLF, 1994 sowie Abb. 6.),
- Bodenseegebiet-Schaffhauser Becken-Alpenrhein,
- Neckar- und mittleres Maintal ,
- Mosel-, Nahe- und Mittelrheintal (HAFFNER 1969, OBERDORFER 1978, 1990), Eifel, Rheinhessische Schweiz,
- Thüringer Becken (Kyffhäuser, Abb. 5, Unstruttal, Thüringer Rhön, s. MEUSEL 1939, MAHN 1965 und SUCCOW 1992 sowie Abb. 7-10),
- Weserbergland und Teutoburger Wald (Abb. 9 u. 10),
- Oderterrassen in Schlesien, Neumark und Pommern, Elbsandsteingebirge (vgl. SUCCOW 1992)
- Weichsel- und Netzeterrassen (Tucheler Heide),
- Böhmisch-mährische Trockengebiete,
- Niederösterreich (Burgenland, s. Abb. 8).

Eines der nordwestlichsten gehäuften Vorkommen xerothermer Florenelemente in Deutschland sind die Muschelkalkklippen des oberen Wesertals bei Höxter (Abb. 9) und die

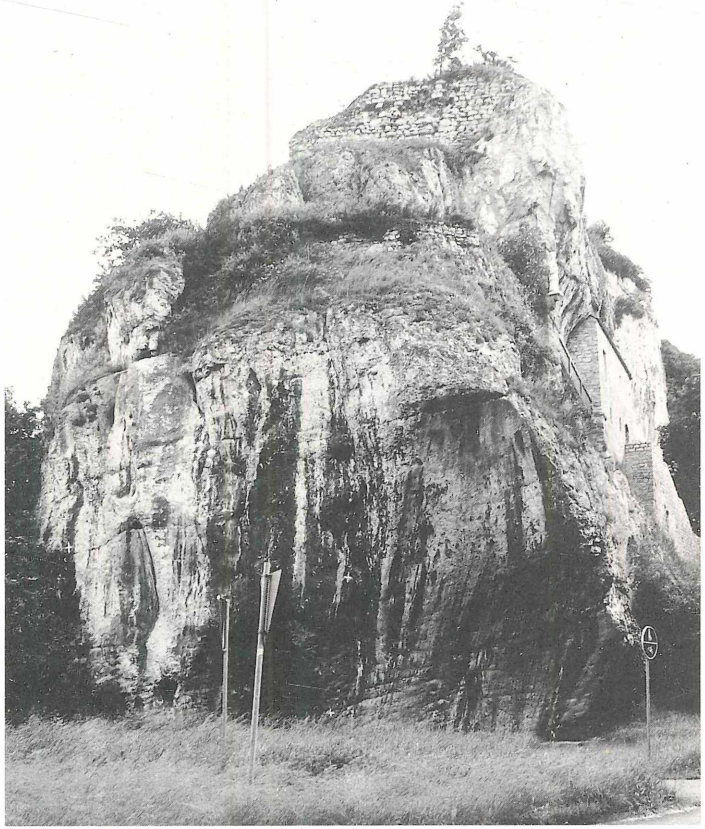

Abb. 1: Trockenrasen vom Typ des Xerobrometum im Komplex mit Felsvegetation und einzelnem Gehölzaufwuchs am Isteiner Klotz (1995).

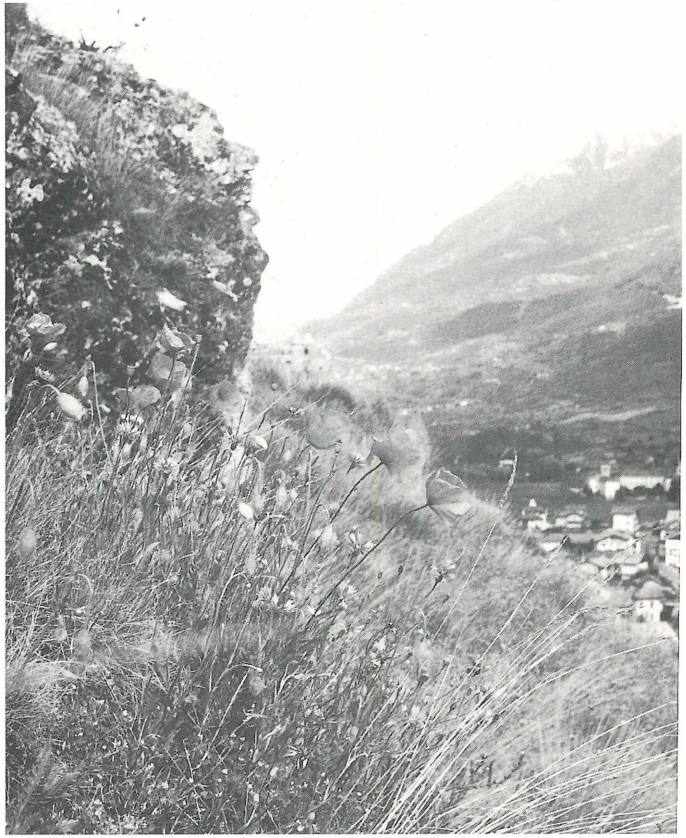

Abb. 2: Felsvegetation bei St. Pierre vom Aostatal (1990). Hier wachsen inmitten der Stipa-Felsrasen Klatschmohn (*Papaver rhoeas*) und Kornblumen (*Centaurea cyanus*). Diese beiden eurasisch-mediterran verbreiteten heutigen Ackerunkräuter haben hier auf den sommerwarmen, trockenen und nährstoff- bzw. basenhaltigen Felssimsen offenbar ihre Primärstandorte in der Urlandschaft. Die Kornblume ist auch zumindest seit dem Spätglazial im nördlichen Europa archäobotanisch nachgewiesen (s. BURRICHTER & POTT 1987).

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

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

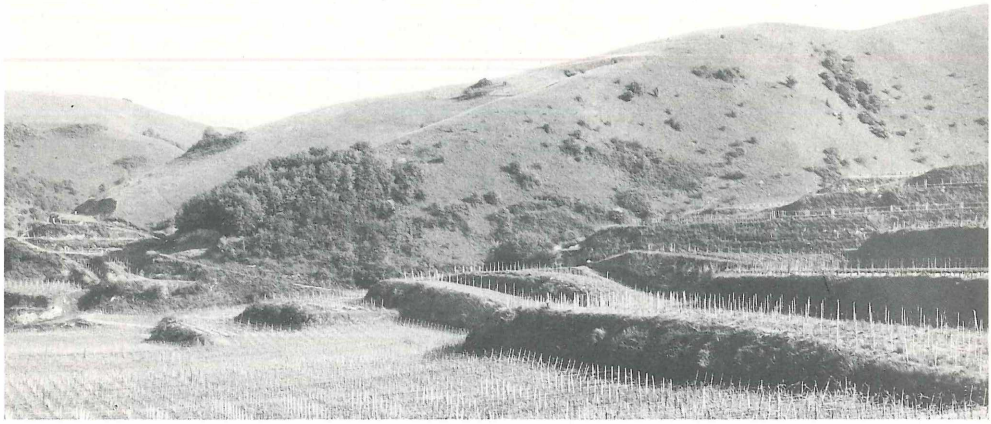

Abb. 3: Trockenrasen-Hänge des Badbergs im Kaiserstuhl (1992). Auch hier wachsen natürliche, klimatisch- oder substratbedingte Volltrockenrasen als wärmezeitliche Reliktvegetation. Bis hierher konnten massiv viele mediterrane Geoelemente weit nach Norden vordringen. Auch hat eine anthropo-zoogene Ausweitung der Trockenrasen stattgefunden.

Abb. 4: Vegetationskomplex aus Trockenrasen, Gebüschmänteln und Trockenwäldern an der Rheinhalde bei Burkheim am Kaiserstuhl (1988).

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

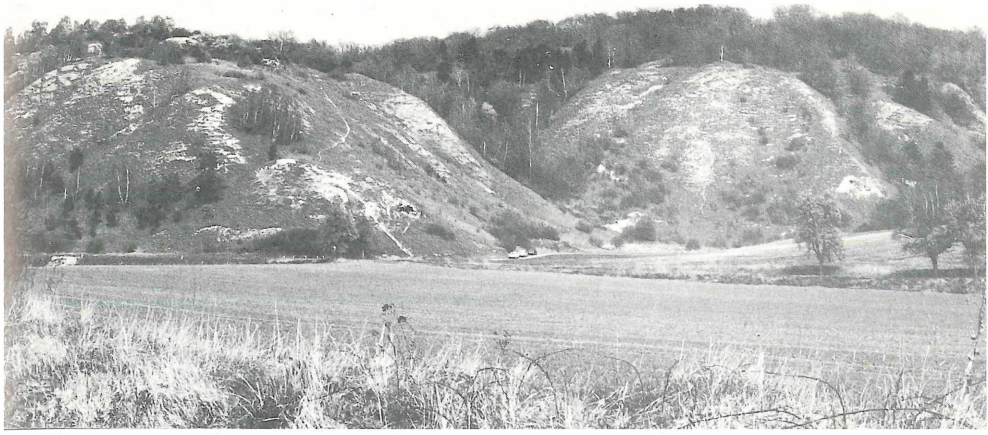

Abb. 5: Trockenrasenhänge des Kyffhäusers (1991) im Regenschatten des Harzes. Bis hierher konnten auf den extrem trocken-warmen, von Haus aus waldfreien Standorten im Boreal viele kontinentale Steppenpflanzen weit nach Westen vordringen. Die lichten Trockenwälder zeigen zudem nahezu modellhaft alle anthropogenen Überformungen in Form von Holz- und Weidenutzung mit sekundärer Ausbreitung der Volltrockenrasen.

Abb. 6: Die ein- bis mehrschürigen Wiesen sind besonders typisch für die colline bis montane Stufe. Sie sind besonders reich gegliedert in Süddeutschland (Hülenbuschwiesen bei Tieringen, Schwäb. Alb, 1994). Diese Hochwiesen auf dem sogenannten Hörnle in der Schwäbischen Alb sind malerische Holzwiesen. Sie sind Relikte einer ehemals extensiven Landwirtschaft. Die Wiesen wurden früher jährlich einmal zur Heugewinnung gemäht und anschließend kurz beweidet; die Hecken und Einzelbäume dienten der Deckung des Holzbedarfs. Die extensive Bewirtschaftung hat ganz eigenwillige, reiche Artenspektren in den Wiesen zur Folge: Wiesengräser mischen sich mit *Mesobromion*-Elementen (z.B. *Avena pratensis*, *Muscari botryoides*, *Campanula glomerata*, *Dianthus carthusianorum*, *Crepis praemorsa* und *Filipendula hexapetala*).

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

Abb. 7: Kontinentaler Trockenrasen mit Traubinger Graslilie (*Anthericum liliago*) und Nickender Distel (*Carduus nutans*) an den Hängen der Oder (1991).

Abb. 8: *Stipa pennata*-Rasen als Federgras-Steppe im Marchfeld bei Oberweiden in Niederösterreich (1983).

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

Kalkfelsen im sauerländischen Hönnetal (Abb. 10). Betrachtet man die genannten Gebiete im Zusammenhang, so spiegeln sich Linien eines markanten geographischen Gefälles wider. Der Abnahme von West nach Ost der submediterranen Arten entspricht eine auffällige, gestaffelte Zunahme pontisch-sarmatischer Arten. Dem entspricht die pflanzensoziologische Unterscheidung der kontinentalen Trockenrasen (*Festucetalia valesiacae*) von den subatlantisch-submediterranen Trocken- und Halbtrockenrasen (*Brometalia erecti*). In SW-Deutschland und am Alpenrand siedeln noch gut charakterisierte Flaumeichen-Buschwälder mit Wolligem Schneeball (*Viburnum lantana*), Französischem Maßholder (*Acer monspessulanum*), Elsbeere (*Sorbus torminalis*), Immenblatt (*Melittis melissophyllum*) und Purpurrotem Steinsamen (*Lithospermum purpureo-coeruleum*).

Abb. 9: Inselhafter Trockenrasen inmitten von Kalkbuchenwäldern auf extrem steilen Rutschhängen an den sogenannten "Prinzessinnenklippen" bei Höxter an der Weser (1987).

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

Abb. 10: Felsklippen im Hönnetal mit natürlich waldfreien Standorten (Fotoarchiv Westf. Museum f. Naturkunde, Münster).

Im Mainzer Sandgebiet, am Harzrand und allgemein im östlichen Mitteleuropa überwiegen dagegen die Elemente der kontinentalen Eichenmischwälder mit regional verschiedenen Mengenanteilen von Frühlings-Adonisröschen (*Adonis vernalis*), Großem Windröschen (*Anemone sylvestris*), Zwergkirsche (*Prunus fruticosa*) oder auch Tataren-Ahorn (*Acer tataricum*) sowie der häufig am Bestandsaufbau beteiligten Waldkiefer (*Pinus sylvestris*). In dem dazwischenliegenden breiten Übergangsgebiet herrscht je nach der kleinklimatischen Situation die eine oder die andere pflanzengeographische Komponente. Im alpennahen Gebiet ist eine zusätzliche Überlagerung durch alpigene Arten kalkreicher Mattenstandorte zu beobachten, deren Gefälle von Süd nach Nord gerichtet ist (z. B. *Sesleria albicans*, *Dianthus gratianopolitanus* und *Buphthalmum salicifolium*).

Die auffallend disjunkte Verbreitung und die ökologischen Bedingungen der xerothermen Vegetationskomplexe in Mitteleuropa machen ihre Deutung als Relikte der postglazialen Vegetationsgeschichte sehr wahrscheinlich. Allein die räumliche Entfernung zum südosteuropäischen bzw. mediterranen Hauptareal ihrer floristischen Komponenten zeigt zur Genüge, daß sie in geschichtlicher Zeit keinen Einzug in das klimatische abweichende Mitteleuropa gehalten haben können. Denn ein direkter Zustrom und Austausch von den zonalen Hauptarealen zu den extrazonalen Verbreitungsinseln ist heute wegen der Verbreitungsschranken (Wälder, Kulturen) undenkbar. Wir wissen zwar, daß viele kontinentale Arten ihr Vorkommen in unserem Gebiet der Verschleppung durch den Menschen verdanken (z. B. *Bunias* und *Sisymbrium*-Arten); solche Pflanzen finden sich hauptsächlich auf Äckern, an Ruderalstellen und an Wegrändern. Da aber für die meisten xerothermen Arten natürlicher Standorte eine Einwanderung unter den heutigen Bedingungen nicht in Frage kommt und auch nicht das lückenhafte Vorkommen erklären würde, so bleibt uns nichts anderes übrig, als die Einwanderung in eine andere Zeit zu verlegen, in der die Verhältnisse für das Fortkommen der xero- bzw. thermophilen Arten günstiger waren.

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

2. Nacheiszeitliche Einwanderung von Trockenrasenelementen

Die Vorkommen im heute kühl-gemäßigten Mitteleuropa sind auch nicht als Vorposten oder letzte Ausläufer eines sich ausweitenden Hauptareals aufzufassen. Es müssen vielmehr Reste eines früher größeren, mit dem süd- oder osteuropäischen Hauptareal in Verbindung gewesenen Verbreitungsgebietes sein. Es ist zu fragen, welche Abschnitte der nacheiszeitlichen Vegetationsgeschichte für eine Einwanderung xerothermer Pflanzen und Pflanzengesellschaften aus Süd- und Osteuropa günstig waren.

In der Tundren- oder Dryaszeit (**Subarktikum**) wird die Sommertemperatur zumindest in der bodennahen Schicht die für Pflanzen günstige Assimilationstemperatur von 20 °C sicherlich erreicht und überschritten haben, lange bevor die Kiefer Fuß faßte. Die vorherrschenden Vegetationstypen waren gras- und cyperaceenreiche Matten, Strauchweiden-, Zwergbirken- und Sanddorngebüsche sowie *Artemisia*-reiche Pflanzengesellschaften vom Typ subarktischer Steppen. Unter anderem der Nachweis von *Ephedra*-Pollen spricht für einen kontinentalen Klimacharakter dieser Zeit. Schon hier wird man eine Einwanderungsmöglichkeit von kontinentalen Steppenelementen nach Mitteleuropa ansetzen müssen. Dafür spricht die Beobachtung, daß auch heute im südlichen Randstreifen der arktischen Tundra inselartig *Stipa*- und *Festuca*-Steppen eingestreut sind und existieren können.

Die Birken-Kiefern-Zeit (**Alleröd**) sowie das spätere **Präboreal** etwa 9000–8000 v. Chr. brachten eine weitgehende Bedeckung des eisfreien Mitteleuropas mit Birkenwäldern im Nordwesten und Kiefernwäldern im Osten und Südosten. Die Vegetation hat offensichtlich den Charakter subarktischer Waldsteppen getragen, doch ist in den (vermutlich schon damals) niederschlagsärmsten Gebieten wie dem Thüringer und Mainzer Becken mit dem Vorhandensein ausgedehnter offener Steppen zu rechnen. Auch die Block-, Schotter- und Flugsandflächen, die das periglaziale Klima geschaffen hatte, werden im einzelnen viele Standorte geboten haben, auf denen Steppenpflanzen dem Waldwuchs überlegen waren. Zudem darf der Lichtholzcharakter der Kiefer nicht unterschätzt werden. Es besteht kein Grund, in der Kiefernbewaldung der Tiefländer eine Vernichtung subarktischer Steppenelemente oder eine Behinderung der Durchwanderung pontisch-sarmatischer Pflanzen allerödzeitlich oder präboreal anzunehmen. Gerade der Zusammenschluß von echten Steppenpflanzen mit lichtem Kiefernwald zur Formation der Waldsteppe ist ja auch heute noch eine ebenso bezeichnende Vegetationsform der kontinental-winterkalten Gebiete wie die waldfreie Steppe selbst. Sehr viele Steppenpflanzen südosteuropäischer Herkunft – kälteresistent und ausgerüstet mit Einrichtungen zum Ertragen großer Trockenheit und jäher Temperatursprünge – dürften bereits zur Kiefern-Birken-Zeit in weite Gebiete Mitteleuropas eingewandert sein.

Ein weiterer Zusammenschluß der Wälder ist in der Haselzeit (frühe Wärmezeit, **Boreal** um 7000–6000 v. Chr.) anzunehmen, wobei mit der starken Ausbreitung der Hasel (*Corylus avellana*)die Zunahme der Kiefer in den zuvor birkenreichen Landschaften einher ging, andererseits aber auch schon die Verdrängung der Kiefer auf reichen Böden durch Eichenmischwälder (mit Ulme) begann.

Vor allem in den westlichen Mittelgebirgen mit ihrem ozeanisch getönten, feuchten Klima wurden Kiefer und Birke von Haselbüschen verdrängt, die sich nördlich der Alpen von Westen her ausbreiteten. Ganze Haselwälder müssen nach KÜSTER (1995) zeitweise vor allem im Harz, im Weserbergland, in der Eifel, im Rheinischen Schiefergebirge in Oberhessen und im Schwarzwald bestanden haben. In den Niederungen gab es auch Haselbüsche, aber wohl nicht ganz so viele, ebenso wie weiter im Osten, wo die Hasel sich erst dann gut ausbreiten konnte, als das Klima nach dem Durchbruch des englischen Kanals auch dort atlantischer geworden war (vgl. die Abbildungen der Haselbüsche und deren Entwicklung bei POTT 1993). Im Südosten Mitteleuropas kam die Hasel im Verlauf ihrer borealen Ausbreitung aber auch deswegen nicht so stark zum Zug, weil einige ihrer möglichen Wuchsorte schon von der Fichte (*Picea abies*) besetzt waren. Die Fichte hatte sich, ausgehend von ihren Refugien in den nördlichen Dinariden (vor allem Slovenien und Kroatien) und südöstlich der Alpen, im Osten um das Hochgebirge herum ausgebreitet und war von dort aus auch in den westlich liegenden Gebieten wieder heimisch geworden. Die Fichten durchsetzten die damaligen Kiefernwälder und

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

dunkelten die Waldkiefer (*Pinus sylvestris*) unter sich aus. So drang die Fichte von Südosten kommend über die Ostalpen bis nach Oberbayern, zum Böhmerwald, zum Erzgebirge, zum Thüringer Wald bis in einige hochgelegene Gebiete der Rhön, des Sauerlandes und bis in den Harz vor. Mit der von Westen fortschreitenden Ausbreitung der Haselbüsche und dem Vordringen der Fichte von Südosten war die Grundlage für eine unterschiedliche Vegetations- und Landschaftsentwicklung im Westen und Osten Deutschlands und Mitteleuropas gelegt, die noch heute charakteristisch ist.

Doch ist in den Trockengebieten nach wie vor mit beschränkten Steppenarealen (hier z.B. Bildung der mitteleuropäischen Schwarzerden) und der Zuwanderung weiterer xerothermer Steppenpflanzen zu rechnen. Gesichert ist ein Temperaturanstieg zu Werten, die diejenigen der Gegenwart um 2-3 °C überschritten haben. Die Waldgrenze lag in den Gebirgen z.T. einige 100 m höher als heute (meist um 230–250 m), und viele wärmeliebende Pflanzen lassen sich in wärmezeitlichen Ablagerungen weit jenseits ihrer gegenwärtigen Nordgrenze nachweisen (*Trapa, Najas;* s. POTT 1995a). Wahrscheinlich fand im Boreal die Hauptausbreitung der thermophilen Arten aus dem mediterranen Florengebiet ins Oberrheintal statt, weil jetzt die bisher noch trennende Schranke der bis ins Rhonetal vorgeschobenen Alpenvereisung aufgehoben war.

Die Eichenmischwald-Zeit (mittlere Wärmezeit, **Atlantikum,** etwa 6000–3200 v. Chr.) brachte als wesentliche klimatische Veränderung gegenüber der Vor- und frühen Wärmezeit eine Feuchtigkeitszunahme, die in der späten Wärmezeit (**Subboreal**) ihre Fortsetzung fand. Die tiefgreifende Folge war die Verdrängung der Kiefer aus dem westlichen Teil Mitteleuropas durch artenreiche Laubwälder mit Eichen, Ulmen, Linden, später auch zunehmend Buchen. Schon im Höhepunkt der Eichenmischwald-Zeit müssen die Flächen xerothermer Vegetation weitgehend eingeengt und die Durchwanderung großer Strecken durch die dichte Bewaldung unmöglich gemacht worden sein. Die Ausbreitung der subozeanischen Schattholzarten, allen voran der Buche, und die fortschreitende Hochmoorbildung deuten auf ein feuchtkühles Klima mit wachsendem Schneeanteil und verkürzter Vegetationsperiode hin. Mindestens seit dem Subboreal ist auch in den Trockengebieten mit einer Verdrängung der Steppenpflanzengesellschaften aus der Ebene auf kleine, inselartig zerstreute, exponierte Sonderstandorte zu rechnen, die im Laufe der Buchen- und Hainbuchen-Zeit (**Subatlantikum,** heutige Nachwärmezeit) für die endgültige Verschüttung der Verbindungswege zu den Herkunftsgebieten sorgte.

Eine genaue Rekonstruktion der Einwanderungswege xerothermer Florenelemente nach Mitteleuropa ist nicht möglich. Doch kann man durch geographische Auswertung der rezenten mitteleuropäischen Vorkommen die Wanderstraßen mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit verfolgen. Besonders schwer zu überwinden sind für die xerothermen Pflanzen bewaldete Gebirgslandschaften und weite Moorgebiete. Dagegen sind die offenen Standorte, z. B. an abrutschenden oder felsigen Hängen in Flußtälern, wo die Arten vor der Konkurrenz der einheimischen Flora weitgehend geschützt sind und wo vielfach ein xerothermes Lokalklima herrscht, für das Eindringen in ein fremdes Gebiet besonders geeignet. Die Pflanzenarten wandern aber nicht alle gleich rasch und überwinden auch nicht alle die verschiedenen Hindernisse, die sich ihnen in den Weg stellen, mit derselben Leichtigkeit. Deshalb muß mit zunehmender Entfernung vom Ausgangspunkt der Wanderung die Zahl der weiter vordringenden Arten immer geringer werden, weil immer mehr Pflanzen zurückbleiben. Das Florengefälle gibt uns also einen gewissen Aufschluß über die Wanderungsrichtung.

Als Ausgangsgebiet vieler nach Mitteleuropa einwandernder pontischer Elemente muß Pannonien gelten, das sich während der gesamten Dauer der letzten Eiszeit in Verbindung mit dem südosteuropäischen Hauptareal befand. Der wichtigste Einwanderungsweg über Niederösterreich nach Süddeutschland war das Donautal (Abb. 11); dies ist sehr gut durch ein deutliches Florengefälle belegt. Die Donaustraße „versorgte" die Schwäbische Alb, das Neckarland und – über den Bodensee und das Schaffhauser Becken unter Umgehung der Urgesteinsschranke des Schwarzwaldes – auch das Oberrheintal (z. B. die Fingerkraut-Arten *Potentilla alba, P. arenaria*).

Ein anderer Weg führte ins Böhmische Trockengebiet und von dort durch das Elbtal nach Mitteldeutschland (z. B. *Iris aphylla*, *Astragalus exscapus*). Das Mainzer Sandgebiet konnte einmal vom Saale-Unstrut-Gebiet in Thüringen, zum anderen direkt aus Böhmen durch das Eger-

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

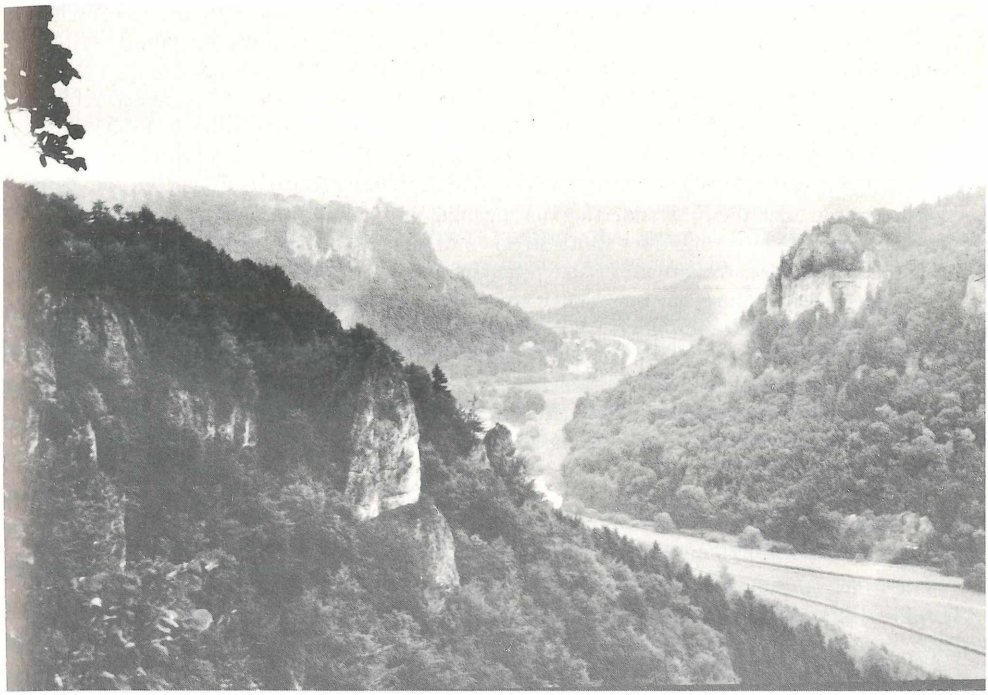

Abb. 11: Das Durchbruchstal der Oberen Donau bei Beuron mit zahlreichen Felsklippen, die als "stepping stones" bei den Wanderbewegungen der Xerothermpflanzen eine wichtige Rolle spielen.

und Maintal erreicht werden (z. B. *Jurinea cyanoides*, *Kochia laniflora*). Von Niederösterreich und Mähren wurde durch die Mährische Pforte das Odertal besiedelt (z. B. *Verbascum phoeniceum*, *Ranunculus illyricus*). Zahlreiche Querverbindungen waren möglich und haben tatsächlich auch stattgefunden. Gewiß waren viele Arten auch nicht streng an eine Wanderstraße gebunden; vom Ausbreitungszentrum wanderten sie vielmehr fächerförmig in die Nachbargebiete aus, wie *Dictamnus albus*, *Anemone sylvestris* und *Adonis vernalis*.

Ein wichtiger Einwanderungsweg pontisch-sarmatischer Florenelemente führte direkt vom Schwarzmeergebiet um den Karpatenbogen herum durch Galizien nach Polen und Schlesien. Nur fand die Ausbreitung hier wegen des Einflusses der vereisten Karpaten sicher mit großer Verspätung statt, zumal Südpolen nicht wie Pannonien und Böhmen durch querverlaufende Gebirgsriegel gegen die von Norden einfließende Kaltluft geschützt war. Die großen Urstromtäler waren die Einfallstore der so von Ost nach West vordringenden Arten (Weichsel- und Odergebiet).

Die Einwanderung von Pflanzen aus dem mediterranen Florengebiet erfolgte das Rhonetal aufwärts. Ein Ast führte über das Bodenseegebiet zur Donau weiter, ein anderer durch die Burgundische Pforte ins Oberrheintal, ein dritter über das Moseltal zur Maas und Nahe und zum Mittelrhein. Diesen Weg beschritten viele Orchideen (*Himantoglossum*, *Aceras*, *Limodorum*, *Anacamptis*, *Ophrys* u. a.). Wohl auf Grund ihres Wärmebedürfnisses und ihrer Frostempfindlichkeit blieben sie auf die südwestdeutschen Flußtäler beschränkt. Sie haben Mitteleuropa möglicherweise erst im feuchtwarmen Atlantikum erreicht, als der Eichenmischwald im Anstieg begriffen war.

Die Neubesiedlung eines Wuchsraums durch eine Pflanzengesellschaft über größere Entfernungen hinweg erfolgt in erster Linie durch Pflanzen, die Diasporen mit Vorrichtungen zur Windverbreitung haben. Aber auch Klettfrüchte, die im Haar- oder Federkleid von Tieren haften bleiben, können von ihren Trägern schnell über weite Strecken transportiert werden. Aufgrund physikalischer Messungen über die Fluggeschwindigkeit von Samen und Beobachtungen der Neubesiedlung auf künstlich geschaffenem Neuland kann man – rein hypothetisch –

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

eine durchschnittliche jährliche Wandergeschwindigkeit einer Steppenpflanzengesellschaft von 500 m annehmen. Danach ergibt sich für die Wanderstrecke von Böhmen ins Thüringer Trockengebiet (350 km) eine hypothetische Wanderzeit von 700 Jahren, für den Weg von Niederösterreich ins Oberrheintal (1200 km) von 2400 Jahren, vom Schwarzen Meer nach Schlesien (1150 km) von 2300 Jahren und von der Rhone zum Kaiserstuhl (650 km) von 1300 Jahren.

Vom Subarktikum an stehen bis zum Höhepunkt der Haselausbreitung rund 5000 Jahre zur Verfügung, so daß sich die angenommenen Wanderzeiten bequem einfügen. Es soll damit nicht gesagt sein, daß die Einwanderung durchgängig und ununterbrochen gewesen sei. Aber eine sprunghafte Wanderung über weite Strecken braucht nicht zur Erklärung der Raumbewältigung durch die xerothermen Pflanzen herangezogen zu werden. Die Möglichkeit einer „sekundären" Ausbreitung hat sicher auch eine nicht zu unterschätzende Rolle gespielt (Beispiel: Thüringer Becken). Besonders rasch wandernde Pflanzen können während eines spätglazialen Wärmevorstoßes ein klimatisch bevorzugtes Gebiet erreicht – und sich dort angesiedelt haben, während nachher durch Klimaverschlechterung oder Waldentwicklung der Zugangsweg vorübergehend abgesperrt wurde. Diese Ansiedlung wurde dann in einer späteren Wärmezeit wieder „sekundäres" Ausbreitungszentrum, unabhängig vom Artenzustrom aus Süd- und Südosteuropa.

3. Anthropozoogene Einflußnahmen auf die Trockenrasen

Die Einwanderung xerothermer Pflanzen und Pflanzengesellschaften ist jedoch nicht nur als ein rein klimatisch und edaphisch bedingter Vorgang in einer unbeeinflußten Naturlandschaft zu sehen. Mit dem Übergang des Menschen zur Seßhaftigkeit mit Viehzucht und extensivem Ackerbau begann in vielen mitteleuropäischen Landschaften der Prozeß der Waldentblößung. Der prähistorische Mensch ließ sich aber nicht willkürlich an irgendeiner Stelle nieder, sondern besiedelte bevorzugte Gebiete. GRADMANN (u. a. 1898, 1901, 1906) stellte fest, daß in Süddeutschland die Landschaften, in denen heute xerotherme, vor allem kontinentale Florenelemente – von ihm als **„Steppenheide"** bezeichnet – verbreitet sind, sich durch besonders viele Funde aus dem Neolithikum auszeichnen.

Diese Übereinstimmung zwischen prähistorischen Siedlungsflächen und den Verbreitungsgebieten xerothermer Pflanzengesellschaften deutete GRADMANN in seiner **„Steppenheidetheorie"** folgendermaßen: Die Steppenheide findet man heute in den wärmsten und trockensten Gebieten. Während einer postglazialen xerothermen Periode muß das Klima in diesen Landschaften noch trockener gewesen sein, so daß Waldwuchs unmöglich war. Es mußten sich also offene Landschaften, Steppen oder Waldsteppengebiete in der sonst geschlossenen Waldzone gebildet haben. GRADMANN (1906) nahm weiter an, daß der geschlossene ursprüngliche Wald dem primitiven ackerbautreibenden Menschen feindlich war, da dieser noch nicht die Fähigkeit besaß, den Wald zu roden. Deshalb wurden von ihm offene Landschaften besiedelt, ehe noch der durch Feuchterwerden des Klimas begünstigte Wald die Lücken schließen konnte.

Die Steppenheidetheorie hat sich jedoch in dieser Form (um 1900) nicht bestätigen lassen (s. z. B. ELLENBERG 1937, TÜXEN 1939, FIRBAS 1949). Erstens wissen wir aus zahlreichen pollenanalytischen Untersuchungen, daß zumindest im temperaten Mitteleuropa die Vegetation und Landschaft im Mesolithikum und auch im Neolithikum aus natürlichen Laubmischwäldern bestanden war. Das gilt auch für die sogenannten regionalen „Trockeninseln" der Schwäbischen Alb und Mitteldeutschlands, wo aufgrund der jährlichen Niederschlagsmengen durchaus noch waldfähige Standorte angenommen werden müssen. Nur die lokalen Felspartien und substratbedingten Trockenflächen waren immer waldfrei. Eventuell haben herbivore Wildtiere in der damaligen Zeit kurzfristig waldfreie Flächen geschaffen; ihr Anteil dürfte aber nur sehr gering sein und einer neolithischen Jäger- und Sammler-Population in ihrer Auswirkung hinsichtlich der Waldöffnung gleichzusetzen sein. Zahlreiche damals einheimische Weidetiere wie Auerochse, Wisent und Wildpferd konnten langfristig die Landschaften verändern. Aus zahlreichen paläoökologischen Studien verdichten sich aber die Hinweise, daß die frühe Ausrottung dieser großen Pflanzenfresser bereits durch die altpaläolithischen und mesolithi-

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

schen Jäger- und Sammlerkulturen dazu geführt hat, daß sich nach der letzten Eiszeit weite grasreiche Landschaften nur schwer neben dem vorrückenden Wald behaupten konnten. Die spätglazialen baumlosen Tundren mit Gräsern und Zwergsträuchern boten reiche Nahrung für Mammut, Wollnashorn, Wisent, Rentier, Elch, Tarpan, Auerochse, Wildschwein und Rotwild. Im Verlauf der nacheiszeitlichen Klimaveränderung und Vegetationsentwicklung setzte aber der Siegeszug der Gehölze ein, wie es oben beschrieben ist. Die Ausrottung der sogenannten Megaherbivoren förderte sicherlich die Walddickichte, und die Trockenrasenelemente wurden in dieser Zeit auf Extremstandorte zurückgedrängt und voneinander isoliert.

Auf diese Fragen der anthropo-zoogenen Offenlandsituationen in der Nacheiszeit hat auch Ernst BURRICHTER auf seinen zahlreichen Geländeexkursionen und in vielen Arbeiten immer wieder hingewiesen (s. u.a. BURRICHTER 1952, 1953, 1954, 1973, 1976, BURRICHTER et al. 1980, POTT 1986). Dabei ist ihm auch die Wertschätzung der Ideen GRADMANNs und besonders deren stimulierende Wirkung auf die Erforschung der Kulturlandschaft immer wichtig gewesen. Die größeren areal- und vegetationsgeographischen Zusammenhänge in ihrer genetisch-historischen Entwicklung zu betrachten, ist deshalb im Sinne von Ernst BURRICHTER eine notwendige Grundlage zum Verständnis der heutigen Vegetationsdecke. Dabei sind vegetationsgeschichtlich-pollenanalytische Untersuchungen sehr hilfreich; darauf baut heute seine Schule.

Die Pollenanalyse, die durch die Berechnung von Pollenprozenten der Baumpollen und Nicht-Baumpollen (= Sträucher, Kräuter, etc.) die Verhältnisse und Relationen von Offenlandschaften zu Waldlandschaften über weite Räume und über lange Perioden darstellen kann, zeigt überall ganz deutlich, daß der neolithische Mensch in mehr oder weniger geschlossene Waldlandschaften zur Zeit der atlantischen Wärmezeit eingegriffen hat. Er hatte sich mit verschiedenen damaligen Waldtypen auseinanderzusetzen (s. Diskussion bei POTT 1993, 1996). Häufig wichen diese prähistorischen Siedler vielleicht deshalb sogar auch auf die zahlreichen nachgewiesenen Seeufer- und Moorsiedlungen aus. Das sind endneolithische episodische Siedlungen, die beispielsweise zum Teil als Pfahlbauten an den Ufern der Alpenvorlandseen (z. B. Bodensee, Starnberger See) errichtet wurden, als die Wasserspiegel vieler dieser Seen zeitweilig um mehrere Meter unter dem heutigen Niveau lagen. Solche Siedlungsplätze an den Seeufern und an Mooren waren natürlich baumfrei. Zweitens gilt die Kongruenz zwischen xerothermer Vegetation und neolithischer Fundhäufung nur lokal in Süddeutschland. Ferner gab es während des Neolithikum keine Trockenperiode in dem von GRADMANN vorausgesetzten Umfang. Drittens erwies sich die Vorstellung von der Siedlungssfeindlichkeit des Waldes in seiner Gesamtheit als falsch. Vieles spricht dafür, daß der Neolithiker den Wald wohl zu roden oder zumindest zu lichten vermochte und das weidende Vieh eine solche Lichtung fördern mußte. Insbesondere der Eichenmischwald stellte eine vielseitige und ergiebige Nahrungsquelle dar. Als Mast- und Weidewald genutzt, löst sich der Baumbestand durch übermäßige Inanspruchnahme immer stärker auf, bis ein Mosaik aus Busch-, Mantel-, Saum- und Rasengesellschaften entsteht, so wie es POTT & HÜPPE (1991, 1994) an mehreren Beispielen schildern. Die einzelnen Waldgesellschaften besitzen gegenüber diesen Einflüssen eine sehr unterschiedliche, durch die Produktionskraft ihrer Standorte eine jeweils bestimmte Widerstandsfähigkeit. In Abhängigkeit von der Eigenart der Landschaft und der Kulturstufe der Siedler haben also erhebliche Unterschiede in der Landnahme bestanden. Immer aber sind die der jeweiligen Wirtschaftsweise am besten entsprechenden Vegetationslandschaften aufgesucht worden. Eine in diesem Sinne sehr geringe Widerstandskraft gegen Viehweide und extensive Holznutzung haben gerade wärmeliebende Eichen- und Kiefernwälder auf Löß-, Sand- und flachgründigen Kalkböden; sie müssen bei übermäßiger Nutzung bald trockenrasenartigen Ersatzgesellschaften weichen. Durch menschliche Eingriffe in den Landschaftshaushalt der Trockengebiete, vor allem durch Verwüstung thermophiler Waldgesellschaften auf erosions- oder verwehungsgefährdeten Standorten, ist das Areal der xerothermen Trockenrasen also schon seit frühester Zeit oft erheblich sekundär vergrößert worden. Ein Beispiel anthropogener Vegetationsbereicherung!

Seit der Jungsteinzeit vergrößerte sich also der Lebensraum lichtliebender Steppenpflanzen, die vor dem Eingreifen des Menschen auf engbegrenzten waldfeindlichen Sonderstandor-

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

ten ihre letzten Refugien besaßen, wieder beträchtlich. Ausgedehnte Felsheiden und Magerrasen sind größenteils durch Weide, Holzschlag und Brand geschaffen oder offengehalten worden. Die anthropo-zoogenen Magerrasen (ungedüngt !) griffen auch auf tiefgründigere Böden mit ausgeglichenerem Wasserhaushalt über. Hier entstanden die Halbtrockenrasen (*Mesobrometum*-Gesellschaften), die gegenüber den Trockenrasen im engeren Sinne (*Xerobrometum*-Gesellschaften) ärmer an thermophilen Arten mediterraner Herkunft und reicher an mesophilen Wiesenpflanzen sind (wie z. B. *Dactylis glomerata*, *Lotus corniculatus, Plantago media, Daucus carota*). Das Gleiche gilt für die subkontinentalen Steppenrasen der *Festucetalia valesiacae* und die inneralpine Trockenvegetation. Archäobotanisch nachgewiesene in situ-Funde von Trockenrasen mit eindeutigen Nachweisen eines vorzeitlichen *Festuco-Brometea*-Rasens beschreibt beispielsweise FRITZ (1979) mit sorgfältigen Analysen von Rasensoden aus hallstattzeitlichen Grabhügeln von der Baar bei Villingen am östlichen Schwarzwaldrand. Anhand von Großresten ließen sich dort zahlreiche Arten der Trockenrasen nachweisen, u. a. *Carex caryophyllea*, *Prunella grandiflora*, *Gentiana germanica* und *Scabiosa columbaria*, also heutige Kennarten der Trockenrasen. Es sind bislang nur wenige prähistorische in situ-Funde von Trockenrasen für Mitteleuropa bekannt; erst in der Römerzeit häufen sich die Angaben (s. Tab. 1 sowie KNÖRZER 1975).

Manche Trockenrasenarten können sich erstaunlich rasch in offenem Neuland, z. B. auf Brachen und Brandflächen, ausbreiten. Meistens wirkt weidendes Vieh bei solchen sekundären Sukzessionen mit. Ohne dessen Verbiß würden sich gerade auf ehemals gepflegtem, d.h. tiefgründigem Land, sehr bald wieder Gehölze einstellen und mehr oder minder dicht zusammenschließen, bevor es überhaupt zur Bildung richtiger Rasengesellschaften gekommen wäre. Durch starken Feinerdeabtrag nach der Entwaldung kann aber der Boden in hängigen Lagen derart flachgründig werden, daß es den Bäumen auch nach Aufhören jedes menschlichen Einflusses schwerfällt, sich wieder einzufinden. Einzelne Bäume, die man noch heute in Gebieten mit ausgedehnter Felssteppe findet (z. B. im Wallis) deuten aber darauf hin, daß die natürliche Vegetation vieler derartiger Standorte eine Gehölzformation ist, etwa ein lichter Eichen- oder Kiefernwald.

Ähnliche Prozesse haben sich auch in einigen planar-collinen Regionen nördlich der Alpen vollzogen: in den warmen südwestdeutschen Flußtälern haben die thermophilen Eichenwälder weithin der Rebkultur weichen müssen (Abb. 12). Im späten Mittelalter reichte der Weinbau aber auch weit in den Bereich der mittel- und ostdeutschen Trockengebiete hinein (bis nach Mecklenburg, Pommern und Schlesien). Hier herrschten jedoch schwierige Bedingungen: jeder Weinstock mußte einzeln gegen den Winterfrost geschützt werden. Hauptsächlich wegen der Konkurrenz ausländischer Trauben und Weine mußten alle diese Grenzstandorte aus Rentabilitätsgründen wieder aufgegeben werden. Die aufgelassenen Weinberge bedeckten sich mit sekundären Trockenrasen, die in der Regel als Schafhutungen genutzt wurden. Im östlichen Mitteleuropa tragen diese Hänge heute Wiesensteppen (mit *Anthericum*, *Adonis*, *Salvia* etc.) oder auch fast reine Bestände von Federgräsern (*Stipa capillata*, *S. pennata*) oder Schafschwingeln (*Festuca valesiaca*), soweit sie durch Brand oder Beweidung offengehalten werden.

Vor etwa 100 Jahren begann man zudem in vielen Trockengebieten Mitteleuropas mit der Stallfütterung des Rindviehs, und seit etwa 50 Jahren verliert auch die Schafhaltung immer mehr an Bedeutung. Infolge dieses landwirtschaftlichen Strukturwandels schloß man das zur Heuwirtschaft, d.h. zum Mähen geeignete Grünland und damit auch viele Halbtrockenrasen von der Beweidung aus. Der ein- bis zweimalige jährliche Schnitt fördert die relativ hochwüchsigen Arten, die genügend regenerationsfähig sind. Hier herrschen *Bromus erectus*, (die namengebende Art der *Brometalia erecti;* Abb. 13) und auch viele trittempfindliche Arten wie hochwüchsige Orchideen vor. Im Gegensatz zu den als Wiesen genutzten Magerrasen machen sich auf den kurzgefressenen Schafweiden niederliegende Rosettenpflanzen sowie giftige, schlecht schmeckende oder stachelige Weideunkräuter breit. Außer dem Wacholder (*Juniperus communis*), der kaum einer Extensivweide fehlt, gehören Disteln (*Carlina vulgaris*, *Cirsium acaule*), Enziane (*Gentiana ciliata*, *G. germanica*) und die Zypressen-Wolfsmilch (*Euphorbia cyparissias*) zu den charakteristischen Arten in beweideten *Mesobrometum*-Triftrasen.

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

Tab. 1: Entwicklung der Grünlandvegetation im Rheinland vom Neolithikum bis zum Mittelalter nach KNÖRZER (1975) und POTT (1988)

Kennarten der *Molinio-Arrhenateretea*	**Bandkeramik 4400-3900 v.C.**	**Rössener 3800-3400 v.C.**	**Eisenzeit 800-0**	**Römerzeit 1.-3. Jh.**	**Mittelalter 8.-15. Jh.**
Festuca rubra	**	*	*	***	-
Plantago lanceolata	-	-	*	***	*
Chrysanthemum leucanthemum	-	-	-	***	*
Cerastium holosteoides	-	-	-	**	**
Lychnis flos-cuculi	-	-	-	***	*
Ranunculus acris	-	-	-	**	*
Taraxacum officinale	-	-	-	**	*
Carum carvi	-	-	-	*	*
Achillea millefolium	-	-	-	*	*
Rhinanthus minor	-	-	-	**	-
Trifolium pratense	-	-	-	**	-
Centaurea jacea	-	-	-	*	-
Kennarten der *Festuco-Brometea*					
Carex caryophylla	-	-	-	**	*
Pimpinella saxifraga	-	-	-	*	-
Euphorbia cyparissias	-	-	-	*	-
Sanguisorba minor	-	-	-	*	-
Salvia pratensis	-	-	-	*	-
Centaurea scabiosa	-	-	-	*	-
***Arrhenatherion*-Arten**					
Trifolium dubium	*	-	-	**	-
Galium mollugo	-	-	-	**	*
Knautia arvensis	-	-	-	-	**
***Calthion*-Arten**					
Bromus racemosus	-	-	*	**	-
Caltha palustris	-	-	-	*	**
Scirpus sylvaticus	-	-	-	*	**
Senecio aquatilis	-	-	-	-	*
***Cynosurion*-Arten**					
Trifolium repens	*	*	*	*	-
Phleum pratense	***	-	**	**	-
Leontodon autumnalis	*	-	-	**	*
Cynosurus cristatus	-	-	-	***	-
Lolium perenne	-	-	-	**	-
Bellis perennis	-	-	-	-	*

* 1-2 Funde; ** 3-4 Funde; *** 5 und mehr Funde

Als Weideunkraut ist hier die Fiederzwenke (*Brachypodium pinnatum*) gewissermaßen der Gegenspieler von *Bromus erectus*, zumal sie sich mit ihren weitstreichenden Rhizomen vegetativ auszubreiten vermag und nicht wie die Aufrechte Trespe darauf angewiesen ist, sich bis zur Fruchtreife zu entwickeln und generativ zu vermehren. Hauptursache für das Fehlen von *Bromus erectus* ist die Selektion durch das Weidevieh. Dieses gern angenommene Futtergras wird immer wieder scharf verbissen, bis es an für die Art nicht ganz optimalen Standorten schließlich ganz ausgerottet wird. Mit dem Nachlassen der Beweidung beginnt es an vielen Stellen, wieder in die Magerrasen einzuwandern, und es dauert mancherorts nur wenige Jahre, bis es wieder zur Herrschaft gelangt (s. Abb. 14).

Die meisten Trocken- oder Magerrasen verdanken der Mahd und der Beweidung also nicht nur schlechthin ihre Existenz, sondern erfahren gerade durch die Art der Bewirtschaftung das

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

ihnen eigene Artengefüge. Sie erhalten ihren Charakter jedoch nur im ungedüngten Zustand. In jüngster Zeit werden aber gerade viele Magerrasen gedüngt, um bessere Erträge zu erzielen. Dadurch wandern nitrophile Arten in diese Flächen ein, welche allmählich die typische Trockenrasen-Artenkominationen zurückdrängen. Außerdem wird das Areal der Magerrasen deshalb laufend weiter rapide eingeschränkt, weil sie im Laufe des modernen agrarstrukturellen Wandels zu Grenzertragsstandorten geworden sind und so meist der Aufforstung mit Nadelhölzern (meist *Pinus sylvestris* und *P. nigra*) zugeführt werden. Auch bloßes Auflassen der Flächen führt nach dem Vorrücken thermophiler Saum- und Mantelpflanzen zur allmählichen Wiederbewaldung. Die Aufgabe eines Naturschutzes, der die Erhaltung der Trocken- und Magerrasengesellschaften zum Ziel hat, ist hier also nicht nur die Erhaltung natürlicher Standortbedingungen, sondern auch die Bewahrung und Anwendung heute unmodern gewordener und aussterbender Wirtschaftsweisen.

4. Magerrasen kalkreicher Standorte

Bei den artenreichen, basiphytischen Biotoptypenkomplexen der Magerrasen auf Kalk, Kalkflugsand, Löß oder basisch verwitternden Vulkangesteinen gibt es zwei, im typischen Fall klar gesonderte vikarierende, verschiedene Arealtypen: die **subkontinentalen Federgras-Steppen** (Abb. 5, 8 u. 15) und die **submediterranen Trespen-Trocken-** und **Halbtrockenrasen** (Abb. 3 u. 4). Erstere sind in Deutschland vor allem an Gebiete mit knapp 500 mm Jahresniederschlag gebunden; die Trespen-Trockenrasen kommen zumeist an lokalklimatisch begünstigten, meist südlich exponierten Hanglagen vor. Ein besonderes Merkmal der an die trockenen Lebensräume angepaßten, zumeist seltenen Pflanzen- und Tierarten ist ihr heutiges reliktisches und lückiges Vorkommen in der Kulturlandschaft. Verständlich wird dieses Phänomen aus den geschilderten floren- und vegetationsgeschichtlichen Zusammenhängen. Die Wiederbesiedlung Mitteleuropas nach der letzten Eiszeit durch Pflanzen und Tiere aus heute östlichen und südlichen Refugialräumen ist hier von größter Bedeutung. So gibt es innerhalb dieser basiphysischen Mager- und Trockenrasen deutlich großräumige geographische Gradienten: die Arten der Trespen-Trockenrasen (*Brometalia erecti*) dünnen nach Osten und Norden hin aus, die Steppen mit den *Festucetalia valesiacae*-Arten nach Westen und Norden; sie erreichen ihre absolute Westgrenze beispielsweise im Oberrheingebiet.

Die östlichen Steppen sind in Deutschland vor allem an eine Xerotherm- (Relikt-)zone gebunden, die, der Elbe-, Saale- und Mainlinie folgend, von Mainfranken zum nördlichen Oberrhein bis in das innere Rheinhessen und das untere Nahetal zieht. Über das Elbetal bis in das südliche Braunschweigische Hügelland ausstreichend, findet man sie noch am Heeseberg bei Helmstedt. Bis hierher dringen auch die kontinentalen Arten der Federgräser (z. B. *Stipa capillata*), des Dänischen Tragant (*Astragalus danicus*) und Frühlings-Adonisröschen (*Adonis vernalis*) vor. Auch das nordwestlich gerichtete Florengefälle der xero- und thermophilen Arten mit submediterraner oder gemäßigter kontinentaler Hauptverbreitung bzw. mit Vorkommen in beiden Arealtypen (kont.-submed.) vollzieht sich diskontinuierlich mit mehr oder weniger ausgeprägter Staffelung. Diese Staffelung, die durch Häufung von Florengrenzen in bestimmten Gebieten zustande kommt, zeigt sich bereits in Süd- und Mitteldeutschland und setzt sich mit abgeschwächter Deutlichkeit nach Nordwesten hin fort.

Eine wichtige Grenze mit starkem Artengefälle stellt die Werra-Harzvorland-Linie dar; eine absolute Nordwestgrenze bilden die nördlichen Mittelgebirge (z. B. Teutoburger Wald, Wiehengebirge), die Jungmoränen in Schleswig-Holstein und die Kreidekalkvorkommen im Ostseeraum. Beide Gruppen, die kontinentalen und die submediterranen Arten, zeigen in Ostdeutschland und in Süddeutschland ein ausgesprochen starkes, oft diametral entgegengesetztes Florengefälle, das sich modifizierend auf alle Pflanzengesellschaften der Trockenrasen auswirkt, deren charakteristische Artengarnituren entweder überwiegend oder teilweise von einer dieser beiden Gruppen gestellt werden. Hinzu kommen oft noch die dealpinen Florenlemente aus den alpinen Rasengesellschaften (s. Abb. 16 u. 17), die oft als Glazialrelikte in den Trockenrasen gedeihen (z. B. die Küchenschellen der Gattung *Pulsatilla).* In der klimatischen Über-

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

gangssituation verwischen aber die Unterschiede; hier fallen an den absoluten Florengrenzen die Elemente aller Herkünfte zusammen.

Letzlich darf im Zusammenhang mit den Verbreitungs- und Begrenzungsursachen auch der anthropo-zoogene Einfluß nicht unterschätzt werden. Er kann zur Ausweitung und auch zur Einengung eines Pflanzenareals führen, und gerade in den labilen und schwach bestückten Randzonen der Areale, – um die es sich in der Regel handelt -, wirkt sich der negative Einfluß des Menschen meist besonders offensichtlich und nachhaltig aus. Vielfach sind die heutigen Florengrenzen auch anthropo-zoogen (z. B. durch Niederwaldwirtschaft, Extensivbeweidung, etc.; s. u. a. BURRICHTER 1973, POTT 1993, 1995 b), und die Florenkontraste sind durch die Menschen künstlich intensiviert worden. So zeigen auch Vergleiche mit Florenwerken der vergangenen Jahrhunderte, daß einzelne xerotherme Arten des submediterranen und subkontinentalen Florenelements damals zumindest sporadisch über ihre heutigen Arealgrenzen hinausreichten.

Es ist bereits klar geworden, daß in vielen Landschaften die Trocken-Lebensräume erst unter der wirtschaftenden Hand des Menschen, durch ihn selbst und durch seine Weidetiere entstanden sind. Erst jetzt, im Zeitalter der land- und forstwirtschaftlichen Intensivierung, heute aber auch im Zuge der zunehmenden Aufgabe der Bewirtschaftung und der Verbrachung, ist die Existenz der Trockenrasen hochgradig gefährdet. Viele Vorkommen sind bereits unwiderbringlich verloren, ihr Artenbestand ist meist ausgelöscht. Dabei führt der moderne sozioökonomische Wandel zu charakteristischen, immer wiederkehrenden Sukzessionslinien: Intensivierung der Nutzung mit Düngungsmaßnahmen und Aufforstungen bringen die Trockenrasen zum plötzlichen Erlöschen; Brachfallen bewirkt einen allmählichen strukturellen und floristischen Wandel. Dessen Grundprozesse sind **Versaumung** und **Verbuschung,** dabei spielen mehrjährige krautige Pflanzenarten und Hochstauden wie z. B. Blut-Storchschnabel (*Geranium sanguineum*), Gewöhnlicher Dost (*Origanum vulgare*) und Gewöhnlicher Odermennig (*Agrimonia eupatoria*) eine wichtige Rolle. Auch das Verhalten von Gehölzen, durch Neuansiedlung endozoochor oder anemochor, durch vegetative Ausbreitungsstrategien (z. B. Wurzelbrut bei Schlehe, *Prunus spinosa*) und durch unterschiedliche Verbuschungsgeschwindigkeiten in Abhängigkeit von Substrat sowie von Lokalklima und von Alter der Bestände, ist hier zu nennen.

Es ist also festzustellen, daß die meisten Trockenrasen-Biotope nur in kleinflächiger Ausprägung natürlich sind (= **primäre Trockenrasen;** Abb. 1, 2, 5, 10, 15, 16 u. 17). Als Ergebnis historischer Bewirtschaftungsweisen sind ihre Vorkommen aber meist anthropo-zoogen ausgedehnt (= **sekundäre Trockenrasen**). Diese waren früher oftmals landschaftsprägend und sind heute Gegenstand des Naturschutzes mit allen Problemen der Erhaltbarkeit und Wiederherstellbarkeit (vgl. auch Abb. 3, 6, 8, 13 u. 14).

Die Standortfaktoren der Trockenrasen in West- und Mitteleuropa prägen vor allem der geologische Untergrund und die Böden. Sie sind für das Vorkommen von Trockengebieten ausschlaggebend, wobei deren Einflüsse zusätzlich durch das Lokalklima (Meso- und Mikroklima) beeinflußt und durch die geomorphologische Situation, einerseits durch die südliche Himmelsrichtung (Exposition), andererseits durch eine zum Sonnenstrahlungswinkel günstige Hangneigung (Inklination) verstärkt werden. In West- und Mitteleuropa existieren aus all den genannten Gründen die Trockenrasenbiotope oft nur sehr kleinräumig, aber in großer landschaftlicher Verschiedenheit.

An diesen Sonderstandorten können auch nur besonders angepaßte Arten gedeihen, da die prägenden ökologischen Faktoren (u. a. Wasserhaushalt, Bodengründigkeit, Durchwurzelbarkeit, ober- und unterirdische Konkurrenz, Nährstoffhaushalt mit unterschiedlichen Stickstoff- und Phosphatangeboten, jahreszeitliche Rhythmen von Niederschlägen und Strahlungsangeboten) bestimmte Strategien und Anpassungen der typischen Trockenrasenpflanzen zur Folge haben. Um beispielsweise Wasserstreß zu bewältigen, gibt es vielfache Formen der Sukkulenz, des Zwergwuchses, der Ausbildung von Rollblättern und Strohtuniken, der Intensivierung von Wurzelsystemen, der Reduktion von Blattoberflächen sowie der phänologisch angepaßten Entwicklung. Physiologische Adaptationen mit CAM- und C4-Metabolismus und Thermotropismen sind weiterhin in diesem Zusammenhang zu nennen. C4- Pflanzen besitzen im

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

Vergleich zu den C3-Pflanzen ein höheres Temperaturoptimum; sie sind außerdem an höhere Nährstoffkonzentrationen im Boden, an versalzte Böden bzw. an Standortbedingungen mit nur teilweise ungünstiger Wasserversorgung besser angepaßt (s. z. B. COLEMAN & BAZZAZ 1992). Die derzeit lokal oder regional beobachtbare Ausbreitung von C4-Pflanzen (z. B. *Amaranthus blitoides*, *A. blitum*, *A. powelii*, *Euphorbia maculata*, *E. peplus*, *Setaria viridis*, *S. italica*, *Panicum capillare*, *Cynodon dactylon*, *Salsola kali*, *Eragrostis pilosa*, *E. minor* sowie *Botriochloa ischaemum*) an Ruderalplätzen in Städten oder auch in den Flußtälern des Rheines, der Saale und der Elbe sprechen dafür. Noch gibt es aber mit Ausnahme von *Kochia laniflora* bislang keine ausgesprochenen C4-Pflanzen in natürlichen Trockenrasen Mitteleuropas (s. auch HOFFMAN 1994). Therophyten überdauern die ungünstige Jahreszeit des trockenen Sommers als Samen; Kryptogamen (Moose und Flechten) mit poikilohydrer Quellkörper-Organisation sind außerdem den homoiohdydren Höheren Pflanzen mit Spaltöffnungs-Organisation bei andauernder Wasseranspannung überlegen.

Schon aus der Entfernung kann man Trockenrasen vom übrigen Grünland am Farbton unterscheiden: im Gegensatz zu dem das ganze Jahr über gleich bleibenden saftigen Grün der gedüngten Wiesen und Weiden erscheinen die Trockenrasen nur im Frühling und im Frühsommer in einem zarten Gelbgrün, den Rest des Jahres bieten sie einen bräunlich-vertrockneten Anblick. Es sind also einzigartige Lebensräume für zahlreiche selten gewordene, an trockene, stark besonnte Standorte angepaßte Pflanzen- und Tierarten (vgl. u. a. POKORNY & STRUDL 1986, GEPP 1986, KRATOCHWIL 1984, KRATOCHWIL & SCHWABE 1984).

Die einzelnen Biotoptypen der Trockenrasen sind derzeit folgendermaßen zu gliedern:

- **subkontinental getönte Trockenrasen**, das sind die **Steppen** der *Festucetalia valesiacae* vor allem in östlichen Regionen (Abb. 5, 7 u. 8),
- **submediterran getönte Trockenrasen**, das sind die **Trespenrasen** der *Brometalia erecti* vor allem in westlichen Regionen (Abb. 3, 4 u. 13),
- **inneralpine** und **präalpine Trockenrasen** (Abb. 2, 9, 16 u. 17).

Primäre Trockenrasen der oben genannten Typen beschränken sich heute auf kleinflächige Sonderstandorte mit besonders trocken-warmem Kleinklima und flachgründigen Böden. Da diese Trockenrasen meist von den lokalen Bodenbedingungen abhängig sind, werden sie auch als **edaphische Substratssteppen** oder **Steppenrasen** bezeichnet (s. WENDELBERGER 1954, 1959, 1969).Man kann sie auch **Volltrockenrasen** nennen, um sie von den sekundären Trockenrasen abzugrenzen. Ursprüngliche Vorkommen gibt es in der Regel in den Xerotherm-Vegetationskomplexen mit einer Trockengrenze des Waldes (s. Abb. 1, 2 u. 4). Weitaus häufiger und großflächiger sind die **sekundären Trockenrasen**, die als beweidete, gemähte oder in Mischbehandlung befindliche anthropo-zoogene Biotoptypen ihren jeweils eigenen floristisch nutzungsabhängigen Charakter besitzen. Solche **Halbtrockenrasen** bilden wiesenähnliche dichte Bestände auf tiefgründigen Böden mit besserer Wasserversorgung (s. u. a. Abb. 18). Sie enthalten auch breitblättrige, weniger an Trockenheit angepaßte Arten, wie Aufrechte Trespe (*Bromus erectus*) und Fiederzwenke (*Brachypodium pinnatum*). Diese sekundären Halbtrockenrasen entwickeln sich nach Nutzungsaufgabe über Saum- und Gebüschstadien in der Regel zum Wald zurück (Abb. 19 u. 20).

Die Trockenrasen inneralpiner Täler gibt es vorzugsweise auf steilen Südhängen der kontinental getönten Innenalpen, wo in den inneren Tälern, vor allem in den Flußtälern, die Niederschläge geringer (stellenweise unter 500 mm pro Jahr), die Sonneneinstrahlung stärker und die Temperaturgegensätze größer sind als in den Randalpen. Hier ist die **inneralpine Trockenvegetation** optimal ausgebildet. Es sind vor allem steppenartige Trockenrasen, die neben ihren lokalen Primärvorkommen fast durchweg durch Abholzung des trockenen Rotföhrenwaldes (u. a. *Erico-Pinetum sylvestris)* oder auch lokaler Flaumeichenwälder des *Quercion pubescentis*, entstanden sind und ihre heutige Ausdehnung insbesondere der Beweidung verdanken. Wo sie nicht mehr beweidet werden, entwickeln sich auch hier die sekundären Trockenrasen über Gebüsche zum Föhrenwald oder zum Eichenwald zurück. Diese Biotoptypen werden hier nur der Vollständigkeit halber erwähnt; sie können aus Platzgründen nicht umfassend und ihrer Stellung gebührend dargestellt werden. Umfangreiche und zusammenfassende Darstellungen

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

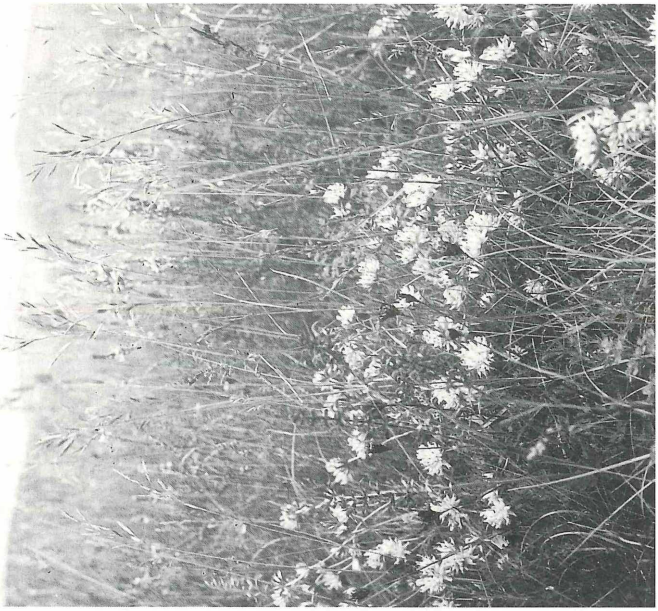

Abb. 13: *Onobrychido-Brometum*-Vegetationsaspekt im gemähten Halbtrockenrasen des Kaiserstuhls (Badberg 1987).

Abb. 12: Weinbergslandschaft im Kaiserstuhl bei Schelingen. Im Vordergrund alte traditionelle schmale Rebflächen mit ausgedehnten Böschungen. Im Hintergrund die großflächigen neuen Rebterrassen nach Rebumlegungen in der Gemarkung Oberbergen.

über die Biotoptypen der Trockenrasen finden sich bei BROCKMANN-JEROSCH (1907), BRAUN-BLANQUET (1917, 1931, 1961), GAMS (1927), v. ROCHOW (1951), ZOLLER (1954), KNÖRZER (1960), CARBIENER (1969), SCHÖNFELDER (1978), WITSCHEL (1980, 1991, 1993, 1994), FISCHER (1982), ELLENBERG (1986), SCHWABE et. al., (1992), THEURILLAT, (1992), SPRANGER & TÜRK (1993), VERBÜCHELN (1993), VERBÜCHELN et al. (1995), KÖPPLER (1995) sowie POTT (1995a, 1995b, 1996). Dort kann man alle pflanzengeographischen und soziologischen Details nachlesen.

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

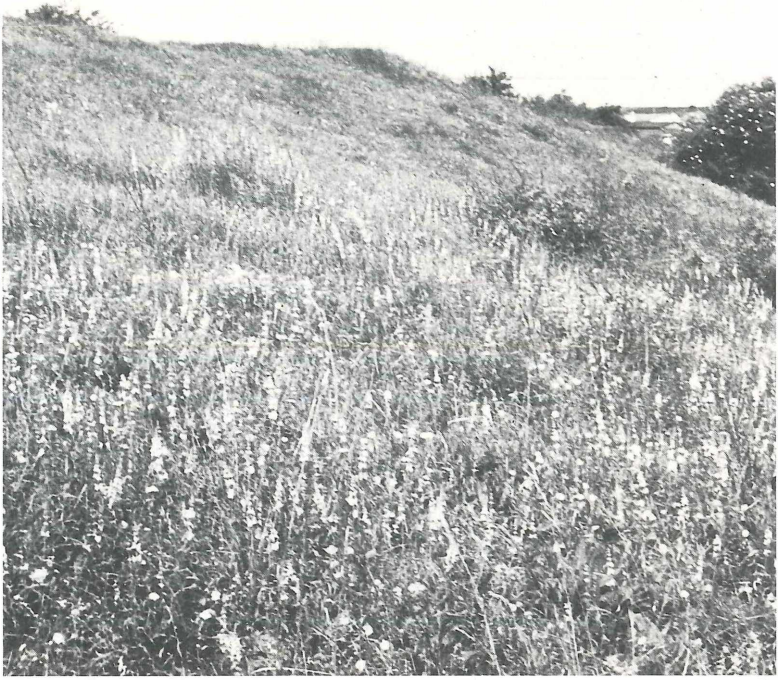

Abb. 14: Mesophile Halbtrockenrasen des *Cirsio-Brachypodion*-Verbandes sind wiesensteppenartige Magerrasen in kontinentalen Regionen (Windsheimer Bucht, Mainfranken, 1994).

Abb. 15: Trockenrasen mit *Artemisio albae-Koelerietum allesianae*-Vegetationsaspekt aus reichlich *Trinia glauca* bei Westhalten im Elsaß (1995).

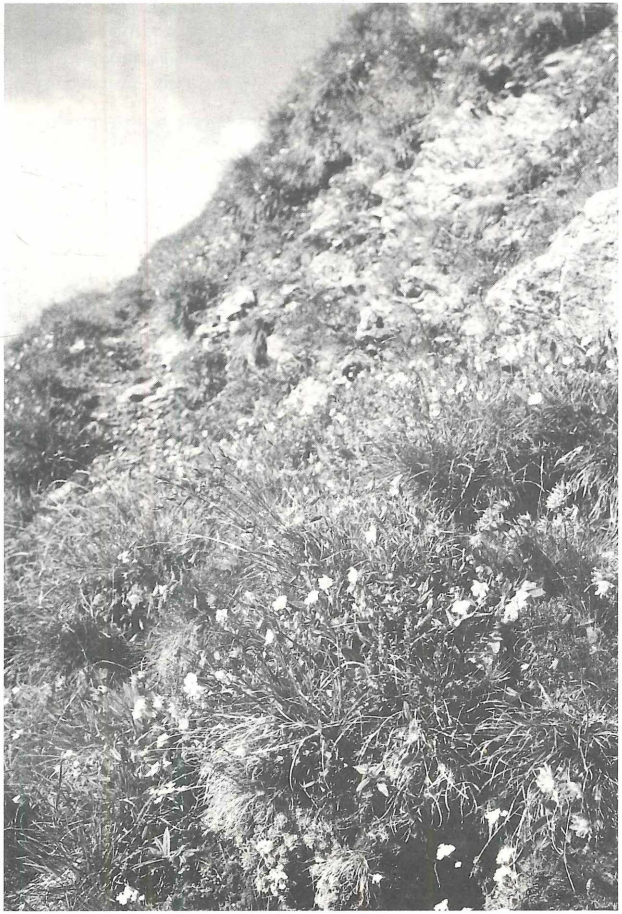

Abb. 16: *Seslerio-Caricetum sempervirentis* als buntblumige, artenreiche Blaugrashalde (aus POTT 1995).

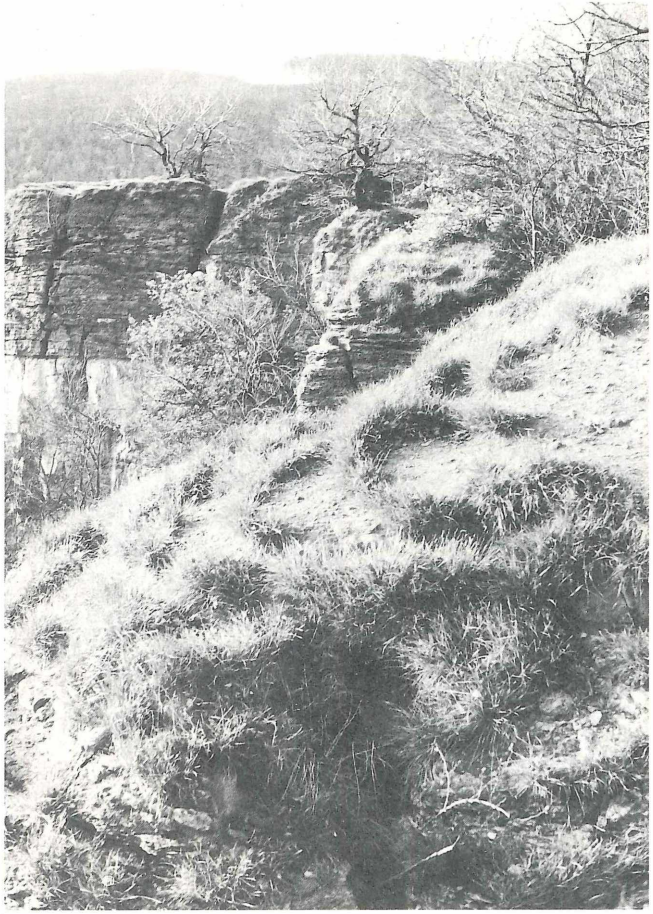

Abb. 17: *Polygalo-Seslerietum*-Trockenrasen am Hohenstein/Süntel (1990). Hier wächst als Besonderheit die endemische *Biscutella laevigata* ssp. *guestfalica* (aus POTT 1995).

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

Abb. 18: Die Buntreitgrashalde (*Laserpitio-Calamagrostidetum*) ist eine natürliche haldenfestigende Trockenrasen-Gesellschaft. Sie ist vor allem gekennzeichnet durch *Calamagrostis varia*, *Brachypodium pinnatum*, *Carex flacca* und *Sesleria albicans*. Diese Arten besitzen u.a. hier ihre Primärstandorte (unterhalb des Bannwald Hörnle auf der Schwäbischen Alb 1994).

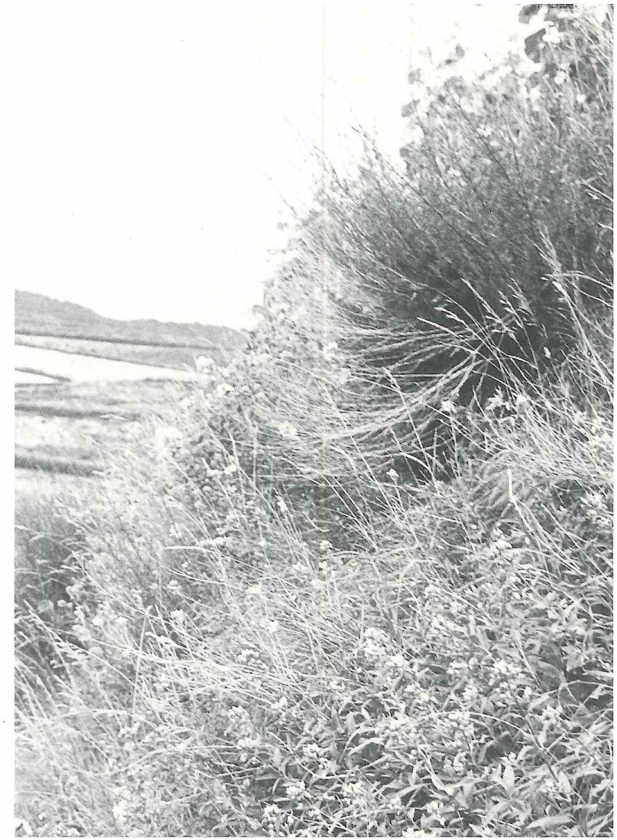

Abb. 19: Die Stinkrauken-Queckengesellschaft (*Diplotaxio tenuifoliae- Agropyretum repentis*) ist als halbruderale Gesellschaft aus Rhizom-Hemikryptophyten mit Möglichkeiten zur vegetativen Vermehrung aufgebaut. In den oberrheinischen Lößlandschaften, besonders im Kaiserstuhl an Löß- und Rebböschungen verbreitet (Kaiserstuhl 1994).

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

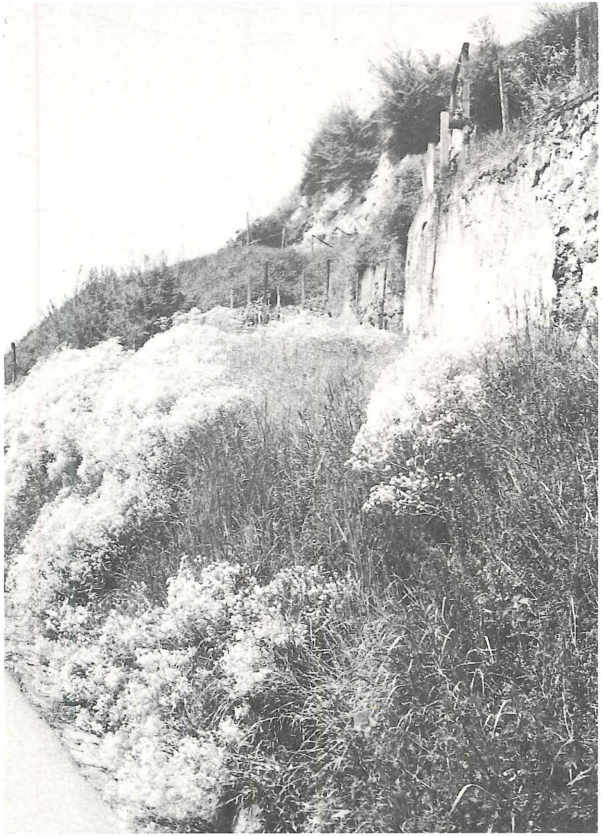

Abb. 20: *Diplotaxio-Agropyretum* mit *Isatis tinctoria*-Färberwaid-Massenaspekt. Die aufbauenden Arten sind Lückenbüßer und Opportunisten, welche Südstandorte schnell besiedeln und sich über regenerationskräftige Rhizome und hohe Samenproduktion lange am Standort behaupten können (Kaiserstuhl 1994).

Abb. 21: Felsbandvegetaion mit *Saxifraga paniculata*, *Erysimum crepidifolium* und *Alyssum alyssoides* auf der Schwäbischen Alb (1994).

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

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

Abb. 22: *Diptam*-Saum im Komplex mit einem Flaumeichenwald auf flachgründigen, lößdurchsetzten Geröllen des oligozänen Küstenkonglomerates in südexponierter Lage in der Vorhügelzone der Vogesen bei Westhalten/Elsaß (1995).

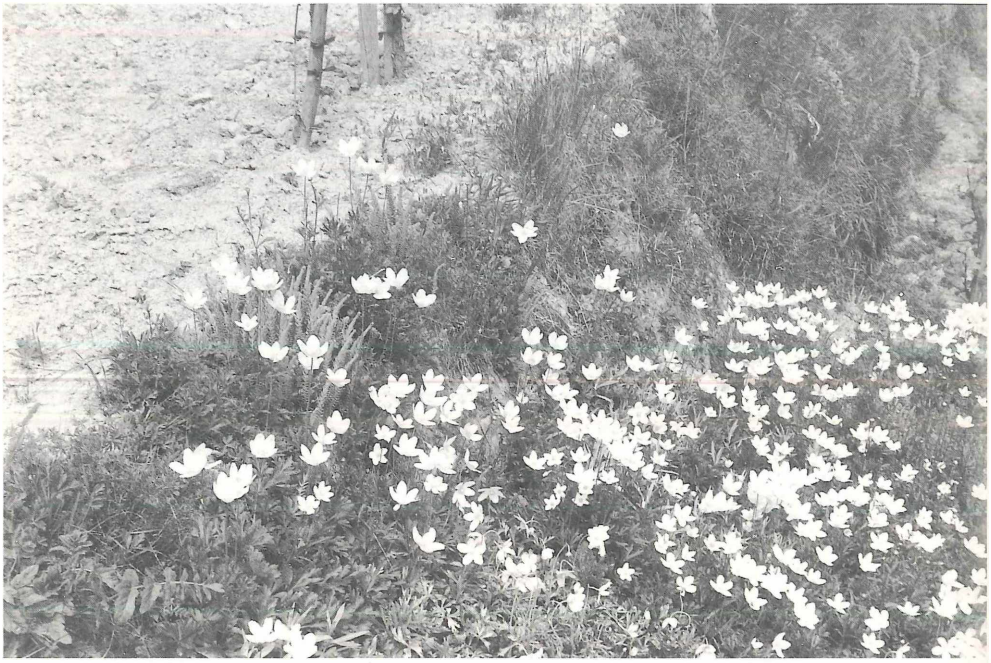

Abb. 23: Saum mit *Anemone sylvestris* an einer Rebböschung bei Oberrotweil im Kaiserstuhl (1993).

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

Abb. 24: Vegetationskomplex aus Halbtrockenrasen, Gebüschen und Waldinseln im Hudegebiet des Diemeltales bei Beverungen (1992).

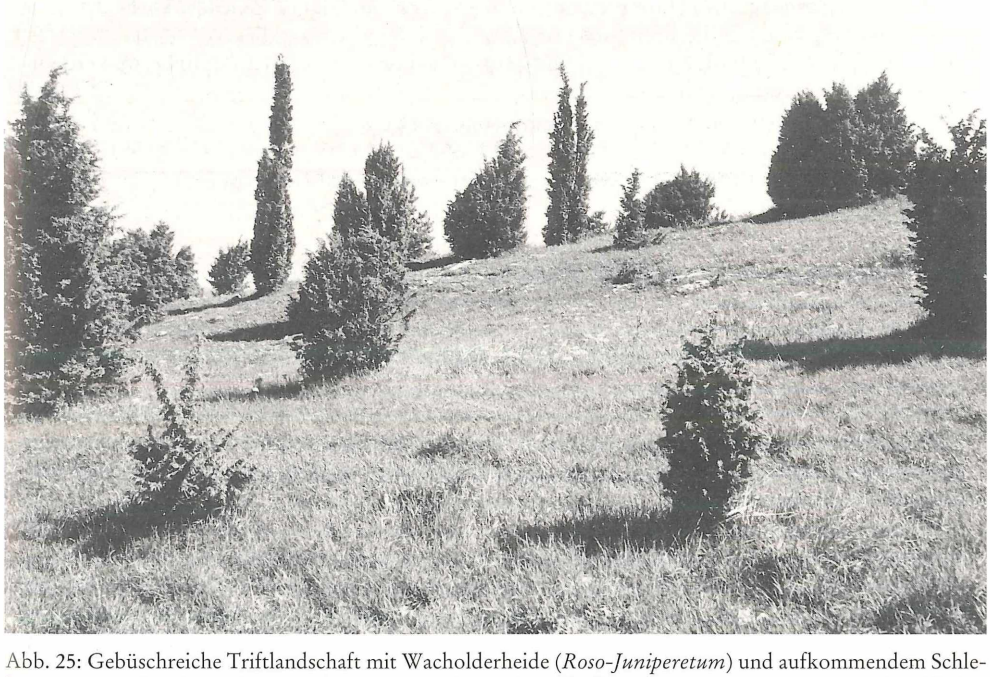

Abb. 25: Gebüschreiche Triftlandschaft mit Wacholderheide (*Roso-Juniperetum*) und aufkommendem Schlehen-Ligustergebüsch sowie mit orchideenreichen beweideten Halbtrockenrasen (Schwäbische Alb bei Bubsheim, 1994).

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

5. Die Xerothermvegetationskomplexe

Bei der Besprechung der Kalkmagerrasen ist bereits deutlich geworden, daß sich die Lebensgemeinschaften trocken-warmer Standorte in Mitteleuropa in Abhängigkeit vom anthropo-zoogenen Einfluß in zwei große Gruppen einteilen lassen: die **natürlichen** bzw. **naturnahen, primären Trockenstandorte** und die durch den Einfluß des Menschen und seiner Haustiere entstandenen **sekundären, halbnatürlichen Trockenstandorte** (s. auch KRATOCHWIL & SCHWABE 1984). Die **Xerothermvegetationskomplexe** gehören beiden Typen an; hinsichtlich ihrer Schutzwürdigkeit macht dieses aber keinen Unterschied, denn alle diese Trockenbiotope verdienen strengsten Schutz!

An Felskörpern und steilen Felsabstürzen findet sich ein sehr bezeichnender Komplex dieser Lebensgemeinschaften, die es auch schon in der vom Menschen nicht beeinflußten Urlandschaft gegeben haben muß und die durch Zuwanderung von kontinentalen, submediterranen und dealpinen Geoelementen ein eigenes angepaßtes Artengefüge aufweisen. Dieser Komplex aus Felsgrusfluren, aus kontinentalen Trockenrasen, aus Staudenfluren, Gebüschen und Trockenwald (vgl. u.a. 4, 5, 11) wurde von GRADMANN (1898ff.) als **Steppenheide** bezeichnet; der Begriff wurde auch auf weitere, ähnlich trocken-warme Standorte ausgedehnt und sogar für waldfreie oder waldarme Siedlungslandschaften (**Steppenheidetheorie**) benutzt. Die Steppenheidetheorie hat man später modifiziert und widerlegt. Der Begriff **Steppe** steht für natürliches, klimatisch oder edaphisch bedingtes Grasland in der temperaten und kontinentalen Zone Eurasiens; der Begriff **Heide** ist eine mittelalterliche Rechtsbezeichnung für Allmenden (d. h. gemeinschaftlich genutztes, unkultiviertes Land), der heute aber im geobotanischen Sinn allgemein für Zwergstrauchformationen mit ericoiden Arten Verwendung findet (s. Erläuterungen des Bedeutungswandels dieses Wortes bei KRAUSCH 1969, GRABHERR 1993, HÜPPE 1993, PFADENHAUER 1993). Für das Vegetationsmosaik der sogenannten Steppenheide, das ja in Wirklichkeit nach der abgestuften Gründigkeit des Bodens ein kleinräumig verzahntes Trockenstandorts-Mosaik aus den oben genannten Pflanzenformationen darstellt und das im natürlichen Aspekt von hoher räumlicher und zeitlicher Konstanz ist, wird der Begriff **Xerothermvegetationskomplex** besser angebracht sein. Die vergleichsweise kleinflächigen Vorkommen sowie die punktuelle und inselhafte Verbreitung dieses Biotopkomplexes, wie sie auch in den Abbildungen 5 u. 11 zum Ausdruck kommen, werden damit besser verdeutlicht.

Das charakteristische Vegetations- und Habitatmosaik solcher Xerothermvegetationskomplexe beschreiben KRATOCHWIL & SCHWABE (1984) sowie POTT (1995a, 1995b); ihren Ausführungen folgen im wesentlichen die nachstehenden Erläuterungen:

5.1. Felsgrusfluren und Trockenrasen

Die flachgründigsten Standorte, wo der Fels nur etwas grusig zerfallen ist und sich kaum Feinerde gebildet hat, werden von Felsgrus-Gesellschaften überzogen. Zu ihren Bewohnern gehören z. B. verschiedene Mauerpfeffer-Arten (*Sedum album*, *S. sexangulare*, *S. acre*), die allesamt zur Familie der *Crassulaceae* gehören und mit ihrem speziellen Metabolismus (CAM, = diurnaler Säurerhythmus der Crassulaceen, = Crassulaceae Acid Metabolism) an die trockenheißen Bedingungen speziell angepaßt sind. Die mehrjährigen *Sedum*-Arten können flachgründige Felssimse und Felsköpfe durch vegetative Bildung von Polstern und Teppichen überdecken (s. auch Abb. 21).

Felsgrusfluren sind reich an Therophyten und trockenheits-angepaßten Moosen und Flechten. Die einjährigen Höheren Pflanzen haben im späten Frühjahr ihre Vegetationszeit schon beendet und überdauern als Samen. Wenn sich ein wenig mehr Feinerde angesammelt hat, der Standort aber immer noch vergleichsweise als feinerde-arm anzusehen ist, können Volltrockenrasen die Felsgrusfluren ablösen. Vielfach etablieren sich hier silikatische, säureliebende Trockenrasengesellschaften (*Koelerio-Phleion phleoides*-Ges.) und Mauerpfeffer-Gesellschaften der *Sedo-Scleranthetalia*, die alle bei POTT (1995) beschrieben sind und hier aus Platzgründen nicht weiter behandelt werden.

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

5.2 Staudenfluren, Gebüsche und Trockenwälder

In den Xerothermvegetationskomplexen Mitteleuropas ist an vorwiegend südexponierten felsigen Hängen eine edaphisch und mikroklimatisch bedingte Waldgrenze zu finden (vgl. u. a. Abb. 3). Darunter versteht man keine scharfe Grenze, sondern ein allmähliches, mosaikartiges Auflösen des Waldes in einzelne Gehölzgruppen und krüppelige Einzelbäume. Um die Gebüschgruppen sammeln sich Hochstauden. Sie gehören zu einer eigenständigen Klasse der meso- und thermophilen Saumgesellschaften. Im Traufbereich von Gebüschen etablieren sich die speziellen, meist vergleichsweise großblättrigen Saumpflanzen (vielfach Arten der *Apiaceae* und *Asteraceae*), die im Halbschatten der angrenzenden Gehölze an das spezielle Standortgefüge im Gradienten zwischen Wald und Offenland besonders angepaßt sind (spezieller Wasserhaushalt; höhere Stickstoff- und Phosphatgehalte; nur mäßiger Lichtgenuß), der die Gräser limitiert, u.s.w. (vgl. auch DIERSCHKE 1974, VAN GILS & KEYSERS 1977). Saumbiotope sind außerdem in solchen Landschaften optimal vertreten, wo die Mahd der Wiesen eine vorherrschende Landnutzung bildet. Diese verschärft offenbar die standörtlichen Gegensätze zwischen offenem Grünland und den gehölzbestandenen Flächen. Primärstandorte der Säume und der Saumpflanzen in der Naturlandschaft Mitteleuropas sind diese von Haus aus waldfreien, steilen, vorwiegend südgeneigten Felshänge mit langer Sonneneinstrahlung und geringer Bodenauflage (vgl. u. a. die Abb. 22, sowie ELLENBERG 1963, 1966; POTT 1988, 1993, 1996; PASSARGE 1994). Von hier aus haben die Saumarten seit prähistorischer und historischer Zeit, infolge von Entwaldungen, Holznutzungen, Beweidung und Mahd anthropogene Ausbreitungen erfahren.

Solche primären Staudensäume trocken-warmer Standorte können sich auch sekundär an Waldrändern, Hecken und Gebüschen, auf teilweise mineralkräftigen, aber auch auf stickstoffarmen Böden in Mittelgebirgslandschaften ausbreiten. Als Saumbiotope stehen sie oft mit den Kalk- und Silikattrockenrasen im Kontakt und etablieren sich im anthropo-zoogenen Vegetationsmosaik der Triftgebiete innerhalb des Trockenrasen-Saum-Mantel-Wald-Mosaiks zwischen den Waldmänteln und Gebüschen einerseits und offenen Rasen mit ihren saumartig wachsenden Hochstauden-Beständen.

Am artenreichsten sind diese Säume im potentiellen Wuchsgebiet von Flaumeichenwäldern der *Quercetalia pubescentis*, im Gebiet anspruchsvoller *Fagetalia*-Gesellschaften (z. B. *Hordelymo-Fagetum*, *Carici-Fagetum*, *Galio-* und *Tilio-Carpinetum*) sowie thermophiler Eichenwälder vom Typ des *Luzulo-Quercetum petraeae* und des *Hieracio-Quercetum petraeae*. Hier bilden sie zusammen mit Gebüschmänteln und Trockenrasen überaus schutzwürdige, meist nur kleinflächige Vegetationskomplexe.

Dabei sind die Blut-Storchschnabel-Säume mit *Geranium sanguineum* an Primärstandorten floristisch am reichsten ausgebildet. Sie kennzeichnen Mosaikbausteine der thermophilen Trockenwaldgebüsch-Saumbiotopkomplexe mit artenreichster Entfaltung in Süddeutschland (besonders auf der Schwäbischen und Fränkischen Alb und im Kaiserstuhl). Diese xerothermen Säume vermitteln standörtlich zwischen den Trockengebüschen und trockenen Wäldern und Halbtrockenrasenformationen. *Geranium sanguineum* besitzt als Anpassung an die Trockenheit ein besonderes Wasserspeichergewebe in der Wurzel (Wurzelsukkulenz). Weitere charakteristische Saumbiotope kennzeichnen das Große Windröschen und Salomonsiegel (*Anemone sylvestris*, *Polygonatum odoratum*, Abb. 23), der Diptam (*Dictamnus albus*, s. Abb. 22), sowie die mehr mesophilen Elemente Gewöhnlicher Odermennig (*Agrimonia eupatoria*),und Breitblättriges Laserkraut (*Laserpitium latifolium*). Acidophile Säume im Bereich nährstoffarmer Waldtypen auf Protorankern und Ranker-Böden werden gebildet vom Hainwachtelweizen (*Melampyrum nemorosum),* von der Heide-Wicke (*Vicia orobus*) sowie von Habichtskraut-Arten, wie z. B. *Hieracium laevigatum),*(s. die Abbildungen bei POTT 1996).

In tiefreichenden Spalten oder an feinerdereicheren Standorten als denen der Staudensäume können bereits Sträucher leben, so die Gewöhnliche Zwergmispel (*Cotoneaster integerrimus*) und die Gewöhnliche Felsenbirne (*Amelanchier ovalis*). Die verwandte Filzige Zwergmispel (*Contoneaster tomentosus*), die gelegentlich auch vorkommen kann, hat weißfilzige reflektierende Blätter. Das gilt auch für andere angepaßte submediterrane Sträucher, wie Wolliger

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

Schneeball (*Viburnum lantana*) oder den Mehlbeerbaum (*Sorbus aria*). Andere Gehölzarten zeigen wiederum spezielle Trockenanpassungen, wie Reduktion der transpirierenden Oberflächen durch kleine wachsüberzogene Blätter (z. B. Blasenstrauch, *Colutea arborescens*), durch Sproßdornen bei der zusätzlich stickstoff-autotrophen Berberitze (*Berberis vulgaris*) sowie durch intensive vegetative Ausläufervermehrung beim Liguster (*Ligustrum vulgare*), der Sauerkirsche (*Prunus cerasus* ssp. *acida*) und der Zwergkirsche (*Prunus fruticosa*).

Wenn schließlich eine gewisse Gründigkeit des Bodens erreicht ist, kann sich ein wärmeliebender Trockenwald einstellen, der entweder von der vorwiegend submediterran verbreiteten Flaumeiche (*Quercus pubescens*), dem Französischen Maßholder (*Acer monspessulanum*) bzw. der Traubeneiche (*Quercus petraea)* bestimmt wird. An dieser Trockengrenze des Waldes wachsen im vorderen Bereich jedoch nur noch krummschäftige, niedrigwüchsige Kampfformen der Gehölze. Dieser Trockenwald ist so licht, daß Gebüsche und auch Staudenfluren ihn zumeist durchsetzen (s. auch Abb.24). Anthropo-zoogene Formationen, wie Wacholdertriften (Abb. 25) und andere Kalkmagerrasen ähneln diesen oft primären Trockenstandorten in der Struktur und im Aufbau, besitzen jedoch manchmal andere, nicht so vielfältige Diversität.

5.3. Spezielle Felsformationen mit Trockenrasen

Hier sind vor allem die Felsbandfluren an schwer zugänglichen Felsnasen und an Felsbändern gemeint, die pflanzensoziologisch zum Verband *Seslerio-Festucion pallentis* (Bleichschwingel-Felsgesellschaft) gestellt werden. Es sind in der Regel schwer zugängliche Felsnasen und Felsbänder in oder an Flußtälern die Wuchsplätze dieser natürlichen, primären Dauergesellschaften. Sie haben ihr Entfaltungszentrum im kontinental-pannonischen Raum (südosteuropäisch-präalpin).

Es sind seltene Steppenrasen, durch den bläulich bereiften Blauschwingel (*Festuca pallens*) leicht kenntlich, ebenso durch die Nelken (*Dianthus gratianopolitanus* und *D. sylvestris*) und das Wimper-Perlgras (*Melica ciliata*). Letztere Art kennzeichnet die Traubengamander-Wimperperlgrasflur des *Teucrio botryos-Melicetum ciliatae*, die auf Muschelkalk-Felssimsen vom Südharz über Thüringen, Nordbayern bis zur Schwäbischen Alb und in dem Alpenraum als Pioniergesellschaft feinerdereicher, trocken-warmer Feinfelsschutthalden verbreitet ist.

Es sind seltene, lockere Trockenrasen auf steilen, besonnten Felsen. Verschiedene Lokalassoziationen dieses vorwiegend mediterranen Biotoptyps sind vom Kyffhäuser, aus dem Saalegebiet, vom Mittelrhein, dem Mosel- und Ahrgebiet, sowie aus Süddeutschland (Donautal, Jagsttal, Taubertal etc.) beschrieben worden (s. POTT 1995a, 1996). Es sind einzigartige Biotoptypen an extremen Sonderstandorten!

6. Kiefern-Trockenwälder

Die Waldkiefer (*Pinus sylvestris*) besitzt eine weite physiologische und ökologische Amplitude; sie ist heute in der Regel ein konkurrenzbedingter Besiedler von Extremstandorten. Außerdem stellt *Pinus sylvestris* im mitteleuropäischen Laubwaldgebiet westlich der Elbe eine Reliktart dar, die, aus dem Süden und Osten kommend, im Jüngeren Subarktikum und in den Perioden des Präboreals und Boreals während der klima- und sukzessionsbedingten Wiederbewaldung zunächst ganz Europa überdeckte und in der Folgezeit von den klimatisch begünstigten Laubholzarten auf die heutigen Moor- und Trockenwälder verdrängt wurde, wohin die Laubhölzer nicht folgen konnten (Abb. 26).

Die Zurückdrängung der Kiefer, die bereits im Boreal einsetzte, vollzog sich in zweifacher Ausrichtung: Zum einen auf breiter Front von Westen nach Osten und zum anderen inselartig auf konkurrenzschwache Extremstandorte im Westen Deutschlands. So bildete sich allmählich das heutige ostelbische Kiefernareal mit seinen westlich vorgelagerten Reliktvorkommen aus. Solche Reliktvorkommen der Kiefer an Naß- und Trockenstandorten haben in neuerer Zeit u. a. BURRICHTER (1982), POTT (1982, 1984) sowie HÜPPE et al. (1989) aufgrund pollen-, torf- und vegetationsanalytischer Befunde aufgeklärt.

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

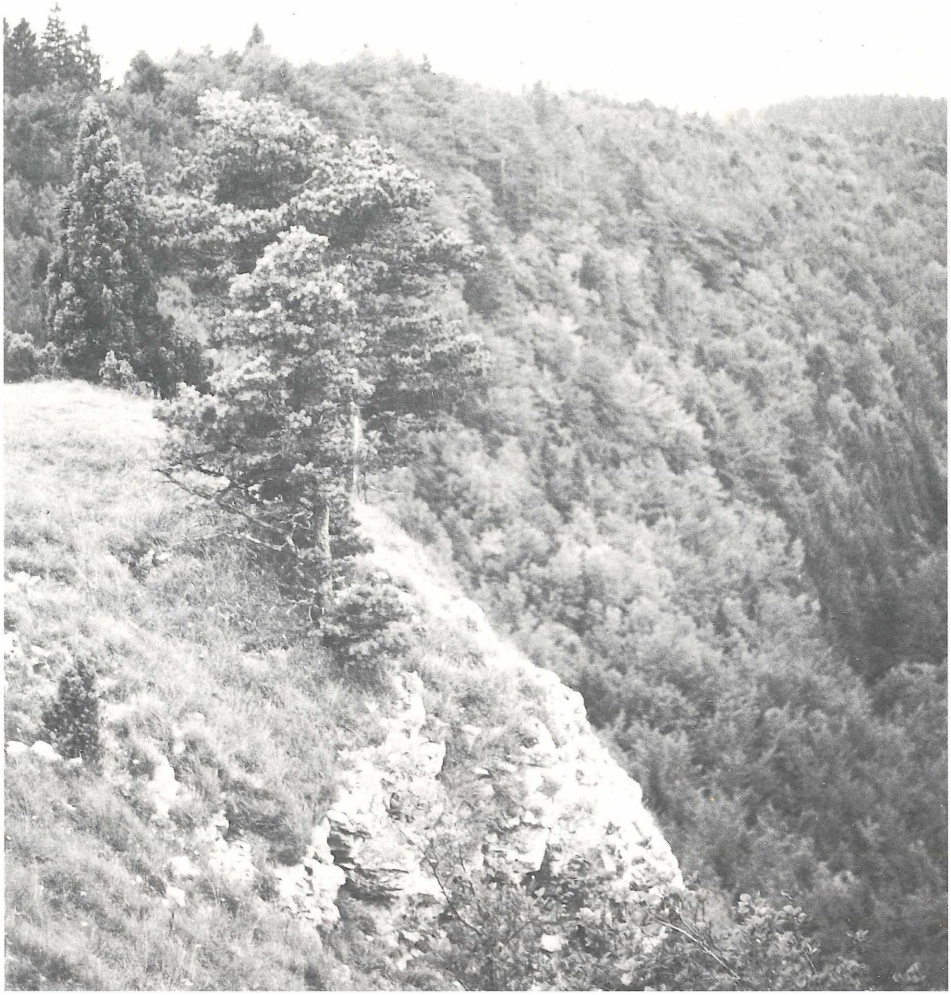

Abb. 26: *Coronillo-Pinetum* als Element der Felsvegetation auf der Schwäbischen Alb (1984).

So gibt es noch heute Kiefernwaldtypen, die an *Pinus sylvestris* gebundene Kennarten aufweisen, z. B. *Dicranum spurium*, *D. rugosum* in boreo-kontinentalen Kiefernwäldern, *Erica herbacea* in ost- und präalpinen Kiefernwäldern, *Chimaphila umbellata* und *Pyrola chlorantha* in subkontinentalen Steppen-Kiefernwäldern.

Der Lichtholzcharakter von *Pinus sylvestris* bedingt in der Regel im Unterwuchs der Kiefernwälder einen vergleichsweise großen Arten- und Individuenreichtum; hier können durchaus die Elemente von angrenzenden Heiden, von Rasen-, Saum- oder Gebüschgesellschaften ausreichende Lebens- und Wuchsbedingungen finden.

Auch die inneralpinen *Ononis rotundifolia-* und *Astragalus*-reichen Kiefernwälder zeigen mit *Pinus sylvestris* überraschende Ähnlichkeit mit den osteuropäischen Kiefernwäldern; Übergänge und Durchmischungen all dieser Waldtypen sind in Süddeutschland und im nördlichen Alpenvorland nicht selten. Die alpischen oder alpigenen Schneeheide-Kiefernwälder der Vegetationskomplexe *Erico-Pinetea* mit Schwerpunkt auf trockenen Karbonatböden in den Alpen gehören ebenfalls zu diesem Biotoptypenkomplex. Es sind artenreiche, lichte Kiefern-

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

wälder auf kalkreichen Felsen, an Mergelhalden und auf Flußschottern. Diese Kiefernwälder gehören verschiedenen lokalen und regionalen Pflanzengesellschaften an; sie alle sind mit submediterranen und subkontinentalen Arten ausgezeichnet; die Arealtypenspektren der Bestände von den Bayerischen Alpen bis hin zur Fränkischen und Schwäbischen Alb zeigen am Alpenvorderrand ein Gefälle der Alpenpflanzen und eine Zunahme des kontinentalen Geoelements. Schneeheide-Kieferwälder (*Erico-Pinetum*) und Hauhechel-Kieferwälder (*Ononido-Pinetum*) besiedeln als Dauergesellschaften jene Standorte, an denen das Angebot an Wasser und Nährstoffen so gering ist, daß keine anspruchsvollen Laub- und Nadelwälder aufkommen können. Ihre größte Verbreitung erlangen sie in den trockenen Alpentälern bei weniger als 600 mm Niederschlag und dort, wo die Eichen (*Quercus petraea*, *Q. pubescens*) wegen zu häufiger Spätfröste nicht mehr mit der Kiefer konkurrieren können. Diese Trocken-Kiefernwälder heben sich deshalb floristisch und faunistisch stark von den anderen Trockenwäldern ab und enthalten viele reliktische Arten.

Der Schneeheide-Kiefernwald *Erico-Pinetum sylvestris* besiedelt trockene Sonnenhänge von den Schwäbisch-Oberbayerischen Voralpen und den Kalkalpen (Berchtesgaden) bis hin in die Mittelgebirge. Er bildet – wie auch die anderen – wärmezeitlich-reliktische Kiefernwälder spezieller Trockenwaldbiotope mit lockeren, niedrigen und krüppeligen Kiefern. Je nach geographischer Lage und je nach Substrat treten spezifische Geoelemente in diese Kieferwälder ein, wie z. B. der Backenklee (*Dorycnium germanicum*), die Kalk-Aster (*Aster amellus*), das Wintergrün (*Pyrola chlorantha*), die Große Lilie (*Paradisia liliastrum*), das Glänzende Fingerkraut (*Potentilla nitida*), der Tragant (*Astragalus alopecuroides*) und das Frühlings-Adonisröschen (*Adonis vernalis*). Typisch für die lichten Kiefernwälder sind weiterhin licht stehende Wacholder (*Juniperus communis*), die zusammen mit eigenen Unterarten des Sanddorn (*Hippophae rhamnoides* ssp. *fluvitalis*) die kiesigen Flußufer und die Kalkstandorte der kollin-montanen bis subalpinen Stufe in den trockenen inneren Alpentälern und am Alpennordrand besiedeln. Schneeheide (*Erica herbacea* = *E. carnea*) und Zwerg-Mehlbeere (*Sorbus chamaemespilus*) sind Leitpflanzen dieser präalpinen Trockenwaldbiotope (vgl. auch GRABHERR & POLATSCHEK 1986, ZUKRIGL 1991).

Insgesamt, werden diese natürlichen bzw. naturnahen Trockenwaldbiotope mit den verschiedenen einheimischen Kiefernarten als sehr schutzbedürftig angesehen. Vielfach werden solche Trockenstandorte auch mit der ostalpinen Schwarzkiefer (*Pinus nigra*) aufgeforstet, die außerhalb ihrer natürlichen Wuchsplätze aber als nicht-autochtones Geoelement anzusehen ist.

In den benachbarten Alpenländern (Österreich, Schweiz) gehören diese Trocken-Kiefernwälder zu den schützenswerten Biotoptypen (s. HOLZNER et al. 1989, HEGG, BEGUIN & ZOLLER 1992 und STEIGER 1994).

Literatur:

BRAUN-BLANQUET, J. (1917): Die Föhrenregion der Zentralalpentäler insbesondere Graubünden, in ihrer Bedeutung für die Florengeschichte. – Verh. der Schweiz. Nat. Ges. 98 (2). Zürich.

– (1931): Zur Vegetation der oberrheinischen Kalkhügel; Pflanzensoziologisch-pflanzengeographische Studien in Südwestdeutschland. – Beiträge zur Naturdenkmalpflege 14 (3): 281–292. Neudamm u. Berlin.

– (1961): Die inneralpine Trockenvegetation. – Geobotanica selecta 1. Fischer-Verlag, Stuttgart: 273 S.

BROCKMANN-JEROSCH, J. (1907): Die Pflanzengesellschaften der Schweizer Alpen. 1. Die Flora des Puschlav und seine Pflanzengesellschaften. – Leipzig.

BURRICHTER, E. (1952): Wald- und Forstgeschichtliches aus dem Raum Iburg – dargestellt auf Grund pollenanalytischer und archivalischer Untersuchungen. Mit einem Beitrag zur Dünen- und Heidefrage und zur Siedlungsgeschichte des Menschen.– Natur u. Heimat 12 (2): 1–13. Münster.

– (1953): Die Wälder des Meßtischblattes Iburg, Teutoburger Wald.– Eine pflanzensoziologische, ökologische und forstkundliche Studie.– Abhandl. Landesmuseum f. Naturkde. 15 (3). Münster: 91 S.

– (1973): Die potentielle natürliche Vegetation in der Westfälischen Bucht.– Siedlung und Landschaft in Westfalen **8.** Münster: 42 S.

– (1976): Vegetationsräumliche und siedlungsgeschichtliche Beziehungen in der Westfälischen Bucht. – Abh. Landesmus. f. Naturk. 38 (1): 3–14. Münster.

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

– (1982): Torf-, pollen- und vegetationsgeschichtliche Befunde zum Reliktvorkommen der Waldkiefer (*Pinus sylvestris*) in der Westfälischen Bucht. –Ber. Deutsch. Bot. Ges. 95: 361–373. Stuttgart.
–, POTT R., RAUS, TH., WITTIG, R. (1980): Die Hudelandschaft "Borkener Paradies" im Emstal bei Meppen.– Abhandl. Landesmuseum f. Naturkde. 42 (4). Münster. 69 S.
– , – (1987): Zur spät- und nacheiszeitlichen Entwicklungsgeschichte von Auenablagerungen im Ahse-Tal bei Soest (Hellwegbörde). – In: KÖHLER, E., WEIN R., (Hrsg.): Natur und Kulturräume. – Münstersche Geogr. Arb. 27: 129–135. Paderborn.
CARBIENER, R. (1969): Subalpine primäre Hochgrasprärien im hercynischen Gebirgsraum Europas, mit besonderer Berücksichtigung der Vogesen und des Massif Central.– Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. 14: 322–345. Todenmann.
COLEMAN, J. S., BAZZAZ, F.A. (1992): Effects of CO_2 and temperature on growth and resource use of co-occuring C3 and C4 annuals.– Ecology 73: 1244–1259.
DIERSCHKE, H. (1974): Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortsgefälle an Waldrändern.– Scripta Geobot. 6. Göttingen: 246 S.
ELLENBERG, H. (1937): Über die bäuerliche Wohn- und Siedlungsweise in Nordwestdeutschland und in ihrer Beziehung zur Landschaft insbesondere zur Pflanzendecke. – Mitt. Flor.- soz. Arbeitsgem. Nieders: 3, 204–235. Hannover.
– (1963): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. – 3. Aufl., Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart: 943 S.
– (1966): Leben und Kampf an den Baumgrenzen der Erde.– Naturwiss. Rundschau 4: 166–239 Heidelberg.
– (1986): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht.– 4. Aufl., Ulmer Verlag, Stuttgart: 989 S.
FIRBAS, F. (1949): Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. Bd. 1.– Fischer Verlag, Stuttgart.
FISCHER, A. (1982): Mosaik und Syndynamik der Pflanzengesellschaften von Lößböschungen im Kaiserstuhl (Südbaden).– Phytocoenologia 10 (1/2): 73–256. Stuttgart, Braunschweig.
FRITZ, W. (1979): Ein Hallstattzeitlicher Festuco-Brometea-Rasen. – Ber. Int. Symposium JVV: Werden u. Vergehen v. Pflanzenges: 165–180. Vaduz.
GAMS, H. (1927): Von den Follatères zur Dent de Morcles. Vegetationsmonographie aus dem Wallis. – Beitr. zur geobot. Landesaufn. der Schweiz 15: 760 S.
GEPP, J. (1986): Trockenrasen in Österreich als schutzwürdige Refugien wärmeliebender Tierarten. – In: Österreichischer Trockenrasen-Katalog – Grüne Reihe des Bundesministeriums für Gesundheit und Umweltschutz, Bd. 6, 15–27. Wien.
GILS, H. A. M. J. van, KEYSERS, E. (1977): Staudengesellschaften mit *Geranium sanguineum* und *Trifolium medium* in der submontanen Stufe des Walliser Rhonetals (Schweiz). – Folia Geobot. Phytotax. 13: 351–369. Prag.
GRABHERR, G. (1993): Heiden in den Alpen. – Ber. d. Reinh. Tüxen-Ges. 5: 167–172. Hannover.
–, POLATSCHEK, A. (1986): Lebensräume und Lebensgemeinschaften in Vorarlberg. Ökosysteme, Vegetation, Flora mit Roten Listen.– Vorarlberger Verlagsanstalt, Dornbirn: 263 S.
GRADMANN, R. (1898): Das Pflanzenleben der Schwäbischen Alb. 1. Band.–Stuttgart: 470 S.
GRADMANN, R. (1901): Das mitteleuropäische Landschaftsbild nach seiner geschichtlichen Entwicklung. – Geogr. Zeitschr. **7**: 361–377 & 435–447. Berlin.
– (1906): Beziehungen zwischen Pflanzengeographie und Siedlungsgeschichte. – Geogr. Zeitschr. 12: 305–325. Berlin.
HAFFNER, W. (1969): Das Pflanzenkleid des Naheberglandes und des südlichen Hunsrück in ökologisch-geographischer Sicht. – Decheniana Beih. **15**. Bonn: 145 S.
HEGG, O., BEGUIN, C., ZOLLER,H. (1993): Atlas schutzwürdiger Vegetationstypen der Schweiz. – Hrsg.: Bundesamt f. Umwelt, Wald u. Landschaft, 1. Aufl., Bern: 160 S.
HOFFMANN, J. (1994): Spontan wachsende C4-Pflanzen in Deutschland und Schweden – eine Übersicht unter Berücksichtigung möglicher Klimaänderungen. – Angewandte Botanik 68: 65–70. Göttingen.
HÜPPE, J. (1993): Entwicklung der Tieflands-Heidegesellschaften Mitteleuropas in geobotanisch-vegetationsgeschichtlicher Sicht. – Ber. d. Reinh. Tüxen-Ges. 5: 49–76. Hannover.
–, POTT, R., STÖRMER, D. (1989): Landschaftsökologisch- vegetationsgeschichtliche Studien im Kiefernwuchsgebiet der Senne. – Abh. Westf. Mus. Naturkde. 51 (3), 1–77. Münster.
HUTTER; C. P., KNAPP, H.D., WOLF, R. (1994): Dünen, Heiden Felsen und andere Trockenbiotope. – Biotop-Bestimmungs-Bücher. Weitbrecht-Verlag, Stuttgart-Wien: 141 S.
KNÖRZER, K.-H. (1960): Die Salbeiwiesen am Niederrhein. – Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. 8: 169–179. Todenmann.

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

– (1975): Entstehung und Entwicklung der Grünlandvegetation im Rheinland.– Decheniana 127: 195–214. Bonn.
KÖPPLER, D. (1995): Vegetationskomplexe von Steppenheide-Physiotopen im Juragebirge. – Diss. Bot. 249. Berlin-Stuttgart: 228 S.
KRATOCHWIL, A. (1984): Pflanzengesellschaften und Blütenbesuchergemeinschaften: biozönologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (*Mesobrometum*) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland). – Phytocoenologia 11 (4): 455–669. Stuttgart.
– SCHWABE, A. (1984): Trockenstandorte und ihre Lebensgemeinschaften in Mitteleuropa: ausgewählte Beispiele.– In: Ökologie und ihre biologische Grundlagen, Fernlehrgang der Univ. Tübingen: 1–84. Tübingen.
KÜSTER, H. (1995): Geschichte der Landschaft in Mitteleuropa von der Eiszeit bis zur Gegenwart. – Verlag C. H. Beck, München: 424 S.
MEUSEL, H. (1939): Die Vegetationsverhältnisse der Gipsberge am Kyffhäuser und im südlichen Harzvorland. – Hercynia 2. Dresden: 372 S.
OBERDORFER, E. (1978): Süddeutsche Pflanzengesellschaften, Teil II. – Fischer Verlag, Stuttgart: 355 S.
– (1990): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. – 6. Aufl., Ulmer Verlag, Stuttgart: 1050 S.
PASSARGE, H. (1994): Bemerkenswerte Saumgesellschaften in Nordfranken.– Ber. Bayer. Bot. Ges. 64, 165–188. München.
PFADENHAUER, J. (1993): Ökologische Grundlagen für Nutzung, Pflege und Entwicklung von Heidevegetation.– Ber. d. Reinh. Tüxen-Ges. 5: 221–236. Hannover.
PHILIPPI, G. (1971): Sandfluren, Steppenrasen und Saumgesellschaften der Schwetzinger Hardt (nordbadische Rheinebene). – Veröff. Landesstelle Natursch. u. Landschaftspflege Bad.-Württemb. 39: 67–110. Karlsruhe.
PORKORNY, M., STRUDL, M. (1986): Trockenrasen als Lebensraum. – In: Österreichischer Trockenrasen-Katalog – Grüne Reihe des Bundesministeriums für Gesundheit und Unweltschutz, Bd. 6: 12–14. Wien.
POTT, R. (1982): Das Naturschutzgebiet „Hiddeser Bent – Donoper Teich" in vegetationsgeschichtlicher und pflanzensoziologischer Sicht. – Abh. Westf. Mus. Naturkde. 44 (3). Münster: 108 S.
– (1984): Pollenanalytische Untersuchungen zur Vegetations- und Siedlungsgeschichte im Gebiet der Borkenberge bei Haltern in Westfalen. – Abh. Westf. Mus. Naturk. 46 (2). Münster: 28 S.
– (1986): Geobotanische Forschung von ERNST BURRICHTER und seinen Schülern als Grundlage für vegetationsgeschichtliche, pflanzensoziologisch – systematische und umweltbezogene Arbeiten.– Abhandl. aus dem Westf. Museum f. Naturkde (Festschrift BURRICHTER) 48 (2/3): 7–14. Münster.
– (1988): Entstehung von Vegetationstypen und Pflanzengesellschaften unter Einfluß des Menschen. – Düsseld. Geobot. Kolloq. 5: 27–54. Düsseldorf.
– (1993): Farbatlas Waldlandschaften. Ausgewählte Waldtypen und Waldgesellschaften unter dem Einfluß des Menschen. – 1. Aufl., Ulmer-Verlag. Stuttgart: 224 S.
– (1995a): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. – 2. Aufl., Ulmer Verlag. Stuttgart: 615 S.
– (1995b): The origin of grassland plant species and grassland communities in Central Europe.– Fitosociologia 29: 7–32. Padua.
– (1996): Seltene und schützenswerte Biotoptypen Deutschlands und angrenzender Regionen. – Ulmer Verlag, Stuttgart: 450 S.
–, HÜPPE, J. (1991): Die Hudelandschaften Nordwestdeutschlands. – Abh. Westf. Mus. f. Naturk. 53 (1/2). Münster: 314 S.
–, (1994): Weidetiere im Naturschutz.– LÖLF-Mitteilungen 3: 10–16. Recklinghausen.
ROCHOW, M. v. (1951): Die Pflanzengesellschaften des Kaiserstuhls. – Pflanzensoziologie 8. Jena: 140 S.
SCHÖNFELDER, P. (1978): Vegetationsverhältnisse auf Gips im südwestlichen Harzvorland. – Naturschutz u. Landschaftspfl. Nieders. 8. Hannover: 110 S.
SCHWABE, A., KÖPPLER, D., KRATOCHWIL, A. (1992): Vegetationskomplexe als Elemente einer landschaftökologisch-biozönologischen Gliederung am Beispiel von Fels- und Moränenökosystemen. – Ber. der Reinh. Tüxen-Ges. 4: 135–146. Hannover.
SPRANGER, E., TÜRK, W. (1993): Die Halbtrockenrasen (Mesobromion erecti Br.-Bl. et Moor 1938) der Muschelkalkstandorte NW-Oberfrankens im Rahmen ihrer Kontakt- und Folgegesellschaften.– Tuexenia 13: 204–245. Göttingen.
STEIGER, P. (1994): Wälder der Schweiz. – Von Lindengrün zu Lärchengold, Vielfalt der Waldbilder und Waldgesellschaften in der Schweiz. – 1. Aufl., OH-Verlag, Thun: 359 S.
SUCCOW, M. (1992): Unbekanntes Deutschland.– Tomus Verlag: 272 S.

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

THEURILLAT, J. P. (1992): Abgrenzungen von Vegetationskomplexen bei komplizierten Reliefverhältnissen, gezeigt an Beispielen aus dem Aletschgebiet (Wallis, Schweiz). – Ber. der Reinh. Tüxen-Ges. 4: 147–166. Hannover.
TÜXEN, R. (1939): Die Pflanzendecke Nordwestdeutschlands in ihren Beziehungen zu Klima, Gesteinen, Boden und Mensch.– Deutsche Geogr. Blätter 42: 1–8. Berlin.
VERBÜCHELN, G. (1993): Zur Bedeutung der Rheindämme als Refugialstandorten für gefährdete Pflanzenarten trockener Alluvial-Standorte. – In: KALIS, A. J., MEURERS-BALKE, J. (Hrsg.): 7000 Jahre bäuerliche Landschaft: Entstehung, Erforschung, Erhaltung. – Archaeo-Physica 13: 221–225. Bonn.
–, HINTERLANG D., PARDEY A., POTT, R., VAN DE WEYER,K. (1995): Rote Liste der Pflanzengesellschaften Nordrhein-Westfalens.– LÖBF Schriftenreihe 5. Recklinghausen: 318 S.
WENDELBERGER, G. (1954): Steppen, Trockenrasen und Wälder des pannonischen Raumes.– Angew. Pflanzensoziologie (Festschrift E. Aichinger) 1: 573–634. Wien.
– (1959): Die Waldsteppen des pannonischen Raumes. – Veröff. Geobot. Inst. Rübel 35: 76–113. Zürich.
– (1969): Steppen und Trockenrasen des pannonischen Raumes.– Acta Botanica Croatica 28: 387–390. Zagreb.
WILMANNS, O. (1989): Der Kaiserstuhl. Gesteine und Pflanzenwelt. – 3. Aufl., Ulmer Verlag, Stuttgart: 244 S.
WINTERHOFF, W. (1965): Die Vegetation der Muschelkalkfelsen im hessischen Werrabergland. – Veröff. Württemb. Landesstelle Naturschutz u. Landschaftspflege 33: 146–197. Karlsruhe, Ludwigsburg.
WITSCHEL, M. (1980): Xerothermvegetation und dealpine Vegetationskomplexe in Südbaden. – Beiheft Veröff. Natursch. u. Landschaftspflege Bad.-Württemberg 17. Karlsruhe: 212 S.
– (1991): Die *Trinia glauca*-reichen Trockenrasen in Deutschland und ihre Entwicklung seit 1800. – Ber. Bayer.Bot. Ges. 62: 189–219. München.
– (1993): Zur Synsystematik der *Trinia glauca*-reichen Trockenrasen im südlichen Oberrheinraum. – Carolinea 51: 27–40. Karlsruhe.
– (1994): Die Arealgrenzen des *Xerobrometum* Br.-Bl. 1915 em. 1931 im Südwesten des Verbreitungsgebietes.– Ber. der Reinh. Tüxen-Ges. 6: 1–147.
ZOLLER, H. (1954): Die Arten der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras. – Veröff. Geobot. Inst. Rübel, 28. Zürich: 284 S.
ZUKRIGL, K. (1991): Ergebnisse der Naturwaldforschung für den Waldbau (Österreich). – Schriftenr. Vegetationskde. 21: 233–247. Bonn-Bad Godesberg.

Univ. Prof. Dr. R. Pott
Universität Hannover
Institut für Geobotanik
Nienburger Straße 17
D- 30167 Hannover

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: NS_16

Autor(en)/Author(s): Pott Richard

Artikel/Article: Die Entwicklungsgeschichte und Verbreitung xerothermer Vegetationseinheiten in Mitteleuropa unter dem Einfluß des Menschen 337-369