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

Tuexenia 16: 433–450. Göttingen 1996.

Phänologisches Spektrum einer kretischen Phrygana

– Erwin Bergmeier, Ursula Matthäs –

Zusammenfassung

Auf der Grundlage dreijähriger qualitativer und phänometrischer Geländebeobachtungen in Südwest-Kreta (Griechenland) wird ein vollständiges, analytisches Phänospektrum des Blühens und Fruchtens in einem Phrygana-Bestand (*Coridothymus capitatus-Calicotome villosa*-Gesellschaft, *Cisto-Micromerietea*) der untersten thermomediterranen Höhenstufe vorgelegt. Auf markante Phänomene in der vegetativen Entwicklung einzelner Arten wird ebenfalls hingewiesen. Unter 7 phänologischen Merkmalen erwiesen sich der Beginn der Hauptblüte und der Zeitpunkt des Blühmaximums als am wenigsten variabel. Die Aufteilung der insgesamt 107 berücksichtigten Taxa in symphänologische Gruppen mündet in dem Vorschlag einer zeitlichen Gliederung des jährlichen pflanzlichen Entwicklungsrhythmus in 12 Phänophasen:

1. *Scilla autumnalis*-Phase,
2. *Arisarum vulgare*-Phase,
3. *Sarcopoterium spinosum*-Phase,
4. *Galium murale*-Phase,
5. *Crepis cretica*-Phase,
6. *Ononis reclinata*-Phase,
7. *Pteridocephalus plumosus*-Phase,
8. *Teucrium microphyllum*-Phase,
9. *Coridothymus capitatus*-Phase,
10. Sommerruhe,
11. *Carlina graeca*-Phase,
12. *Urginea maritima*-Phase.

Wichtige Blüh-, Frucht- und vegetative Aspekte im Takt mit dem Klimageschehen werden geschildert. Es wird auf die zeitliche Variabilität im Vergleich der Beobachtungsjahre eingegangen und die Verteilung der Lebensformen und Blütenfarben auf die symphänologischen Gruppen dargestellt. Die ökologische Bedeutung des Phänomens der Früh- und Spätblüte wird diskutiert.

Abstract: Phenological spectrum of a Cretan phrygana

A complete analytical diagram of flowering and fruiting in a stand of thermo-mediterranean phrygana (*Coridothymus capitatus-Calicotome villosa* community, phytosociological class *Cisto-Micromerietea* Oberd. 1954) is presented, based on both phenological observations and enumeration of flowering units in southwestern Crete (Greece) during 1993–95. The ecologically significant phenomena in the vegetative development of certain species are also highlighted. The following phenological characteristics turned out to be least variable and thus qualified for establishing symphenological groups – (1) beginning of the main flowering period, and (2) maximum flowering. By means of these characteristics, a total of 107 taxa is divided into symphenological groups which represent phases expressing the plant phenological rhythm of the ecosystem throughout the year. Twelve such phenological phases are proposed and the most important flowering, fruiting and vegetative aspects of each phase are described, together with significant meteorological events. The phases (2-)3–7 are dominated by annuals, 8-9 by chamaephytes, 12 and 1(-2) by geophytes, whilst the phases 10-11 in the heat of midsummer form an aestivation period for the plant life of the thermo-mediterranean phrygana. The degree of annual phenological variability and the ecological significance of early and late flowering of many species, apart from their respective main flowering periods, is discussed.

1. Einleitung

Die Phrygana, das südgriechisch-ägäische Weideland mit seiner Vegetation aus Kleinsträuchern und Kräutern, repräsentiert wie kaum eine andere großflächig anzutreffende Formation semiaride Klimaverhältnisse in Griechenland. Die meisten ihrer Pflanzengesellschaften, seit OBERDORFER (1954) in der Klasse der *Cisto-Micromerietea* vereint, sind auf den Ägäis-Saum des griechischen und anatolischen Festlandes und auf die Inseln beschränkt. Diese Ge-

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

biete werden in bioklimatischen und Vegetationskarten gewöhnlich als zur thermomediterranen Höhenstufe oder *Oleo-Ceratonion*-Stufe gehörig dargestellt.

Da der klimatische Rahmen in der Natur nirgends so deutlich und anschaulich wird wie in der Saisonalität der Pflanzen – und vielleicht auch, weil das Gefühl für einen Lebensrhythmus damals noch selbstverständlicher an den natürlichen Abläufen ausgerichtet war, wundert man sich nicht, daß der Phänologie der Flora in Griechenland schon früh Aufmerksamkeit zuteil wurde. So stützt sich das eindrucksvolle tabellarische Verzeichnis der Blütezeiten der Kultur- und Wildpflanzen der attischen Ebene, Calendarium Florae Atticae (HELDREICH 1877), auf die fast dreißigjährigen Beobachtungen zweier Klassiker der griechischen Botanik, J. SARTORI und Th. von HELDREICH. Auf diesem soliden autphänologischen Fundament wurde in der Folgezeit leider nicht aufgebaut. Blütezeithinweise in den einschlägigen Floren beruhen oft auf kursorischen Beobachtungen oder entbehren überhaupt einer Nachprüfung. Manche Angaben sind daher, worauf RAUS (1994) ausdrücklich hinweist, „effektiv falsch oder zumindest ausgesprochen verwirrend" Tatsächlich sind aus der Ägäis samt Randgebieten gerade aus den Wintermonaten erst spät wieder autphänologische Beobachtungen mitgeteilt worden (GILLI 1977, RAUS 1994), während sich andere Studien mit wenigen ausgewählten Leitarten der Phrygana und der Macchie begnügen (ARIANOUTSOU-FARAGGITAKI & DIAMANTOPOULOS 1985, ARIANOUTSOU & MARDIRIS 1987). Eine stärker morphologisch orientierte phänologische Arbeit an Arten mediterraner Klimata in verschiedenen Weltgegenden hat ORSHAN (1989) herausgegeben. Zwei Arbeiten (DIAMANTOPOULOS & MARGARIS 1981, VOLIOTIS 1984) befassen sich auf der Grundlage von Literaturangaben mit zeitlichen und räumlichen Unterschieden bei den Blütezeiten und -farben in der griechischen Flora. Dagegen stellen HAGER (1985) und BÖHLING (1994) eigene phänologische Beobachtungen an, der eine zur ökologischen Charakterisierung der Dornpolstervegetation kretischer Hochgebirge, der andere zur Abgrenzung von Wärmestufen und zur thermischen Indikation bei Geländekartierungen auf der Kykladen-Insel Naxos. Erste symphänologische Ergebnisse in verschiedenen Höhenlagen Kretas bringen BERGMEIER & MATTHÄS (1996). In der vorliegenden Arbeit wird zum ersten Mal ein vollständiges phänologisches Diagramm einer griechischen Pflanzengesellschaft präsentiert und darauf aufbauend eine Phasengliederung des phänologischen Jahresgangs der Phrygana vorgeschlagen.

Konzeptionell stützt sich dieser Beitrag in erster Linie auf die symphänologischen Arbeiten von DIERSCHKE an mitteleuropäischen Pflanzengesellschaften (1972, 1982, 1989, 1995, in einer ausführlichen methodischen Übersicht zuletzt DIERSCHKE 1994).

2. Das Untersuchungsgebiet

2.1. Lage, Geologie, Böden

Die Untersuchungsfläche für diese phänologische Studie befindet sich in Südwest-Kreta westlich der Ortschaft Chóra Sfakíon (Kommune Sfakiá, Bezirk Chaniá). Die geographischen Koordinaten sind 35°12'20"N/24°07'40"E. Es handelt sich um den steilen Südabfall der Lefka Ori (Weiße Berge); die Fläche selbst weist eine Hangneigung von 30° auf, liegt 180 m über dem Libyschen Meer bei 400 m Distanz zur Felsküste.

Das im zentralen und südlichen Teil der Lefka Ori vorherrschende Gestein, ein grauer triassisch-liassischer Marmor, reicht hier bis auf geringe Meereshöhen hinab und steht auch in der Untersuchungsfläche an. Der Boden ist dementsprechend schwach alkalisch (pH 7,7–8,0), der Calcium-Anteil hoch (1500–1800 ppm). Der Humusgehalt ist beträchtlich (13–15 %); das C/N-Verhältnis liegt um 20, unseren Messungen zufolge ein durchschnittlicher Wert in Phryganen der Sfakiá. Erhöhte Mineralstoffwerte durch verwehten Meeresgischt wurden zwar in gewisser Entfernung zur Küste nachgewiesen, nicht aber in den Proben aus der angegebenen Höhe. Standörtlich bedeutsam ist die geringe Mächtigkeit der schluffig-lehmigen Bodenauflage, die zudem einen hohen Grus- und Steinanteil hat. Das Gestein zusammen, Anstehendes

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

und Lockermaterial, deckt 55–75 % der Untersuchungsfläche. Der kristalline Kalk ist jedoch klüftig und hinreichend verwittert, um in Spalten und Gängen auch tiefwurzelnden Holzpflanzen ausreichend Wurzelraum zu bieten.

2.2. Klima

Die Küstengebiete Kretas sind frostfrei. Das Klima hat einen ausgeprägt mediterranen Jahresgang mit trocken-heißen Sommern und mild-feuchten Wintern. Die Dürreperiode dauert oft länger als 6 Monate. Nachdem schon der April überwiegend trocken und warm ist, fallen die letzten Regenschauer gewöhnlich in der ersten Maihälfte; sie können ergiebig sein, aber auch praktisch ausfallen. Eine noch immer lesenswerte und anschauliche landeskundliche Schilderung der Jahreszeiten in Nord-Kreta verdanken wir WEISS (1949/50). Eine synoptische, die gesamte Insel betreffende meteorologische Analyse liegt schon fast 20 Jahre zurück (PENNAS 1977).

Meteorologische Messungen für die Sfakiá gibt es nicht. Am besten vergleichbar dürften die Daten der 40 km westlich gelegenen Station Paleochóra sein (Klimadiagramm bei BERGMEIER 1995), deren Jahresmitteltemperatur bei knapp 20°C liegt. Die Niederschlagssumme im langjährigen Mittel übersteigt 400 mm (PENNAS 1977), doch sind die Schwankungen von Jahr zu Jahr erheblich und ebenso die Verteilung der Starkregen im Winterhalbjahr (METAXAS 1990). Unter den letzten zehn oder mehr Jahren seien einige ungewöhnlich trocken gewesen.

Abgesehen von diesen Rahmendaten ist für die Untersuchungsfläche natürlich ihre Südexposition ausschlaggebend. Die Sonneneinstrahlung ist während des Sommerhalbjahres nur höchst selten durch Wolken oder Nebel gemindert. Der Tagesgang der Sonne über der Probefläche beginnt im April/Mai um etwa 8 Uhr, wenn sie über den östlichen Bergflanken aufgegangen ist, und endet gegen 17.30 Uhr – so zeitig dank der nahen Küstenhänge im Westen.

2.3. Landnutzung

Die Phrygana der Sfakiá ist Weideland für Schafe und Ziegen, erstere in größeren Herden von 100-250 Tieren und meistens begleitet von einem Hirten, letztere ohne Hirten in kleineren lockeren Trupps von 3 bis etwa 20 Tieren, die auf sich allein gestellt sind oder eine Schafherde begleiten. Ein größerer gemauerter Nachtpferch für Schafe liegt einige Hundert Meter von der Untersuchungsfläche entfernt. Die Tiere durchstreifen im Winter nahezu täglich das gesamte Gelände, während sich die Herden von Mai bis Oktober auf die Hochlagen der Weißen Berge konzentrieren. Doch halten sich einige Ziegen auch sommers an den niedrig gelegenen Südhängen auf, so daß die Vegetation auch dann nicht ganz frei von Verbiß ist. Neben der Beweidung spielt nur noch die Bienenhaltung eine nennenswerte Rolle in der lokalen Landnutzung der Phrygana.

2.4. Vegetation

Eine eingehende Darstellung der Vegetationsverhältnisse der Sfakiá bringt BERGMEIER (1995). Auf Grundlage einer Transektstudie werden für das 2450 Höhenmeter umspannende Weideland an der Südabdachung der Lefka Ori acht Höhenstufen unterschieden. Die unterste reicht von knapp über Meereshöhe bis etwa 260 m ü.M. Die Untersuchungsfläche gehört in diese Höhenstufe. Differentialarten der wärmsten Lagen sind *Aristida caerulescens, Daucus guttatus, Picris altissima, Silene colorata*, ferner *Hyparrhenia hirta, Stipa capensis, Lotus peregrinus und Andropogon distachyos*, die alle auch in der phänologischen Untersuchungsfläche vorkommen. Als Leitartenkombination der untersten Höhenstufe unter den Kleinsträuchern sind *Coridothymus capitatus, Calicotome villosa und Sarcopoterium spinosum* zu nennen, wobei die letztgenannte Art auf Brandflächen oft dominiert, während *Calicotome* einen Schwerpunkt in reiferen Beständen hat. Bei der Untersuchungsfläche handelt es sich um eine *Coridothymus-Calicotome*-Phrygana. Ihre genaue Zusammensetzung wird anhand der folgenden Ve-

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

getationsaufnahme vom 9. 5. 1994 noch deutlicher. Annuelle, die massenhaft auftreten, sind mit * markiert.

Probefläche 64 qm, anstehender Fels 20 %, Skelettauflage 55 %, Feinboden 25 %, Bedeckung Kleinsträucher 30 %, Kräuter 10 %, Höhe der Vegetation 60 cm, Zahl der Taxa: 87.

Coridothymus capitatus 3, Calicotome villosa 1, Stipa capensis 2m*, Bromus intermedius 2m*, Trifolium campestre 2m, Galium setaceum 2m, Galium murale 2m*, Crepis cretica 2m*, Valantia hispida 2m*, Anthemis rigida 2m*, Malva cretica 2m, Picris pauciflora +, Crucianella latifolia 2m, Rostraria cristata 2m, Carlina graeca 1, Urginea maritima 1, Avena barbata 1, Hyparrhenia hirta 1, Parietaria cretica 1, Aegilops caudata 1, Gastridium phleoides 1, Lagoecia cuminoides 1, Medicago coronata 1, Geranium rotundifolium 1, Catapodium rigidum 1, Anagallis arvensis 1, Lotus edulis 1, Sedum rubens 1, Urospermum picroides 1, Hedypnois rhagadioloides ssp. monspeliensis 1, Hedypnois rhagadioloides ssp. rhagadioloides (incl. ssp. tubaeformis) +, Arisarum vulgare 1, Plantago afra 1, Plantago bellardii 1, Campanula erinus 1, Pterocephalus plumosus 1, Pimpinella cretica 1, Brachypodium distachyon 1, Sherardia arvensis 1, Sideritis curvidens 1, Salvia viridis 1, Bromus fasciculatus 1, Hypochaeris achyrophorus 1, Ballota pseudodictamnus +, Teucrium microphyllum +, Phleum subulatum +, Briza maxima +, Trifolium stellatum +, Trifolium scabrum +, Bituminaria bituminosa +, Daucus guttatus +, Daucus involucratus +, Garidella nigellastrum +, Medicago monspeliaca +, Valerianella discoidea +, Anchusa variegata +, Lotus ornithopodioides +, Lotus peregrinus +, Biscutella didyma +, Onobrychis caput-galli +, Clypeola jonthlaspi +, Cuscuta palaestina +, Hyoseris scabra +, Vulpia ciliata +, Misopates orontium +, Torilis leptophylla +, Anthemis chia +, Polycarpon tetraphyllum +, Scandix pecten-veneris +, Cheilanthes acrostica +, Muscari spreitzenhoferi +, Scorpiurus muricatus +, Hymenocarpus circinnatus +, Rhagadiolus stellatus +, Asplenium ceterach +, Allium rubrovittatum +, Picris altissima +, Plantago lagopus +, Centaurium tenuiflorum +, Bromus sterilis +, Aetheorhiza bulbosa ssp. microcephala +, Crepis commutata +, Leontodon tuberous +, Euphorbia acanthothamnos +, Phagnalon graecum r, Sarcopoterium spinosum r, Tripodion tetraphyllum r.

3. Methoden

3.1. Untersuchungsfläche und Probenahme

Die phänologischen Studien wurden während der Jahre 1993-1995 durchgeführt, genauer von März 1993 bis Juli 1994 von UM sowie von April bis Juni 1995 von EB, dem auch die Konzeption der Untersuchungen sowie die Auswertung und Darstellung der Ergebnisse oblag. Die phänologische Entwicklung während der Hauptblütezeit im Frühjahr wurde also in allen drei Jahren erfaßt. Die Erhebungen wurden in der Regel einmal pro Woche durchgeführt. Der Aufwand für die sowohl quantitativen (phänometrischen) als auch qualitativen Untersuchungen ist im Frühjahr erheblich; er erfordert einen vollen Tag.

Das Phänodiagramm in dieser Arbeit (Abb. 2) gibt die Entwicklungszeiträume wieder, wie sie im Jahr 1994 beobachtet wurden, wobei die Eindrücke und Daten aus den beiden anderen Jahren zur Bestätigung oder Korrektur ebenfalls hinzugezogen worden sind. Auf Abweichungen bei der Phänologie der Arten zwischen den Jahren wird später im Text eingegangen.

Der eigentliche Ansatz für die phänologischen Untersuchungen war die Frage, ob sich die Syndynamik der Phrygana bei Nichtbeweidung im Muster phänologischer Daten eher abzeichne und prognostizieren lasse als durch floristisch-soziologische Aufnahmen allein, so wie dies KRÜSI (1981) für schweizerische Halbtrockenrasen zeigte und positiv beantwortete. Die Fragestellung erforderte einen relativ aufwendigen Versuchsaufbau mit Einzäunung und der Zählung von „Blüheinheiten" (KRÜSI 1981) auf mehreren je 2 x 1 m großen Teilprobeflächen. Erste symphänologische Ergebnisse hierzu mit Blick auf die beiden Managementtypen und unter Berücksichtigung verschiedener Höhenstufen wurden bereits veröffentlicht (BERGMEIER & MATTHÄS 1996). In der hier vorgelegten Arbeit wird der symphänologisch-syndynamischen Frage nicht nachgegangen. Festzuhalten ist aber, daß neben den Ergebnissen der qualitativen Bewertung des phänologischen Entwicklungsstandes nahezu aller Arten auf einer Fläche von etwa 800 Quadratmetern auch und vor allem phänometrische Daten erhoben worden sind. Obwohl für das qualitative Phänodiagramm nicht direkt von Belang, dienen diese quantitativen Daten doch als wichtiges Korrektiv für die Phänostufen-Schätzungen.

Wegen des abweichenden methodischen Ansatzes, der außerordentlich hohen Artenzahl und der Natur der Studienobjekte, die ja im wesentlichen Kräuter sind und Kleinsträucher, aber keine Phanerophyten, wurde ein einfacher **phänologischer Schlüssel** mit 8 Stufen gewählt

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

(statt je 11 vegetative und generative Phänostufen bei DIERSCHKE 1989, 1995). Die Phänostufen sind wie folgt definiert:

vegetativ, vor allem bei Kleinsträuchern weiter unterteilt in
a – Rosetten/Langsprosse sichtbar
b – Kurzsproß-, Halmwachstum/Blattentfaltung
c – Blattfärbung/Laubabwurf

generativ, stets unterteilt in
d – Blütenknospen/Infloreszenz sichtbar
e – Blüte
f – Welke
g – Fruchtansatz
h – Samen- und Fruchtausbreitung

Der hier gewählte Phänostufen-Schlüssel entspricht im wesentlichen denen von KRÜSI (1981) und auch ORSHAN (1989).

An jedem Erfassungstag wurde für jede Art ermittelt, welche Phänostufen die Individuen repräsentierten. Der jeweilige **prozentuale Anteil der geöffneten Blüten** an den Infloreszenzen der Population wurde geschätzt und gemäß folgender Skala notiert:

+ ≤5 %	2 >20 ≤40 %	4 >60 ≤80 %
1 >5 ≤20 %	3 >40 ≤60 %	5 >80 %

3.2. Auswertung und Darstellung

Die phänometrischen Daten wurden in eine Datenbank überführt. Für jede Art wurde ein „Kalender" erstellt, in dem die qualitativen Daten aus den drei Beobachtungsjahren nebeneinander ablesbar sind. Die folgenden phänologischen „**Stichtage**" wurden auf Grundlage der quantitativen und qualitativen Datenmatrix für jede Art abgelesen bzw. errechnet:

1 – Beginn der Frühblüte
2 – Beginn der Hauptblüte
3 – Höhepunkt der Blüte
4 – Ende der Hauptblüte
5 – Ende der Spätblüte
6 – erste Fruchtreife
7 – Fruchtreife abgeschlossen

Die „Stichtage" sind wie folgt definiert:

1 Erstnachweis einer geöffneten Blüte;
2 erstmals 20–30 % der Maximalzahl geöffneter Blüheinheiten;
3 Maximum geöffneter Blüheinheiten; hilfsweise: Anteile noch nicht geöffneter und bereits abgeblühter/fruchtender Einheiten etwa gleich;
4 letztmals 20–30 % der Maximalzahl geöffneter Blüheinheiten;
5 letztmaliger Blühnachweis;
6 Nachweis eines Individuums mit ersten reifen Früchten, beginnende Samenausbreitung;
7 abgesehen von abortiven alle Früchte reif, Samenausbreitung.

Die phänologischen „Stichtage" begrenzen phänologische Stufen, die in Abb. 2 für jede Art in Form eines vollständigen analytischen qualitativen Phänospektrums dargestellt sind. Im Vordergrund der Betrachtung steht dabei der generative Entwicklungsgang vom Knospenstadium bis zur Reife der Früchte und Ausbreitung der Samen, während bei manchen ausdauernden Arten auch auf vegetative Phänostufen eingegangen wird. Die zeilenweise Anordnung der Taxa läßt Gruppen erkennen mit ähnlicher Phänologie. Anordnung und Gruppenzuordnung stützen sich dabei hauptsächlich auf zwei „Stichtage", die sich im Vergleich der Beobachtungsjahre als am wenigsten variabel und damit als die geeignetsten phänologischen Konstanten erwiesen haben (siehe auch Abb. 5),

1. den Beginn der Hauptblüte und
2. den Blühhöhepunkt.

Diese sogenannten **symphänologischen Gruppen** charakterisieren wiederum **Phänophasen** der Phrygana-Vegetation, von denen sich auf Grundlage der hier vorgelegten Daten einstweilen 12 unterschieden lassen. Sie werden nach Arten der jeweils kennzeichnenden symphänolo-

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

gischen Gruppe benannt. Ordnet man den Blühverlauf von Arten verschiedener symphänologischer Gruppen nebeneinander an, so ergibt sich ein wellenförmiges Bild (Abb. 1). Die Differenzierung der Phänophasen, ihre Benennung und ihre Anzahl hat vorläufigen Charakter. Sie werden durch die Berücksichtigung weiterer Arten, durch gründlichere Beobachtungen vor allem im Winter und durch vergleichende Erhebungen in anderen Gebieten modifiziert und kor-

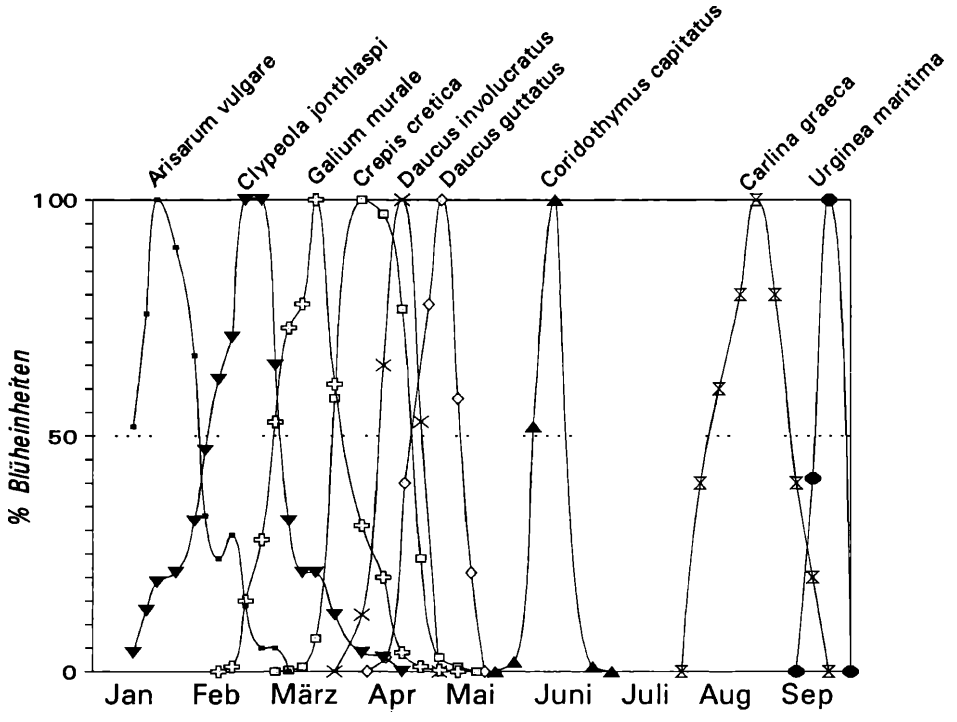


Abb. 1: Blühverlauf von ausgewählten Taxa aus verschiedenen symphänologischen Artengruppen.

rigiert werden. Es sei angemerkt, daß viele annuelle Arten gerade im mediterranen Winter lokal ungewöhnlich früh oder unter geeigneten Bedingungen auch permanent blühen können, wie dies durch eine Reihe phänologischer Winterbeobachtungen dokumentiert worden ist (HELDREICH 1863, GILLI 1977, RAUS 1994). Hierbei handelt es sich in den meisten Fällen jedoch nicht um die Vollblüte der betreffenden Arten, sondern allenfalls um deren Beginn, häufiger aber um das Phänomen der Früh- oder Spätblüte, auf das später genauer eingegangen wird. Betont sei auch, daß die angegebenen Zeiträume der Phänophasen nur für den oberen Teil der untersten Höhenstufe im Untersuchugsgebiet gelten, das sich insgesamt über 8 Höhenstufen und mehr als 2400 Höhenmeter erstreckt (BERGMEIER 1995).

3.3. Nomenklatur

Bei der Nomenklatur der Taxa wurde die Kreta-Flora von JAHN & SCHÖNFELDER (1994) zugrundegelegt, mit Ausnahme von *Aegilops caudata* L. (bei JAHN & SCHÖNFELDER unter dem Namen *Aegilops markgrafii* (Greuter) Hammer); hier liegt eine neuere Monographie vor: van SLAGEREN (1994). Belege nahezu aller Taxa aus dem Untersuchungsgebiet wurden dem Herbarium des Botanischen Museums Kopenhagen überlassen.

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

4. Phänologische Phasen der Phrygana in der untersten Höhenstufe Südwest-Kretas

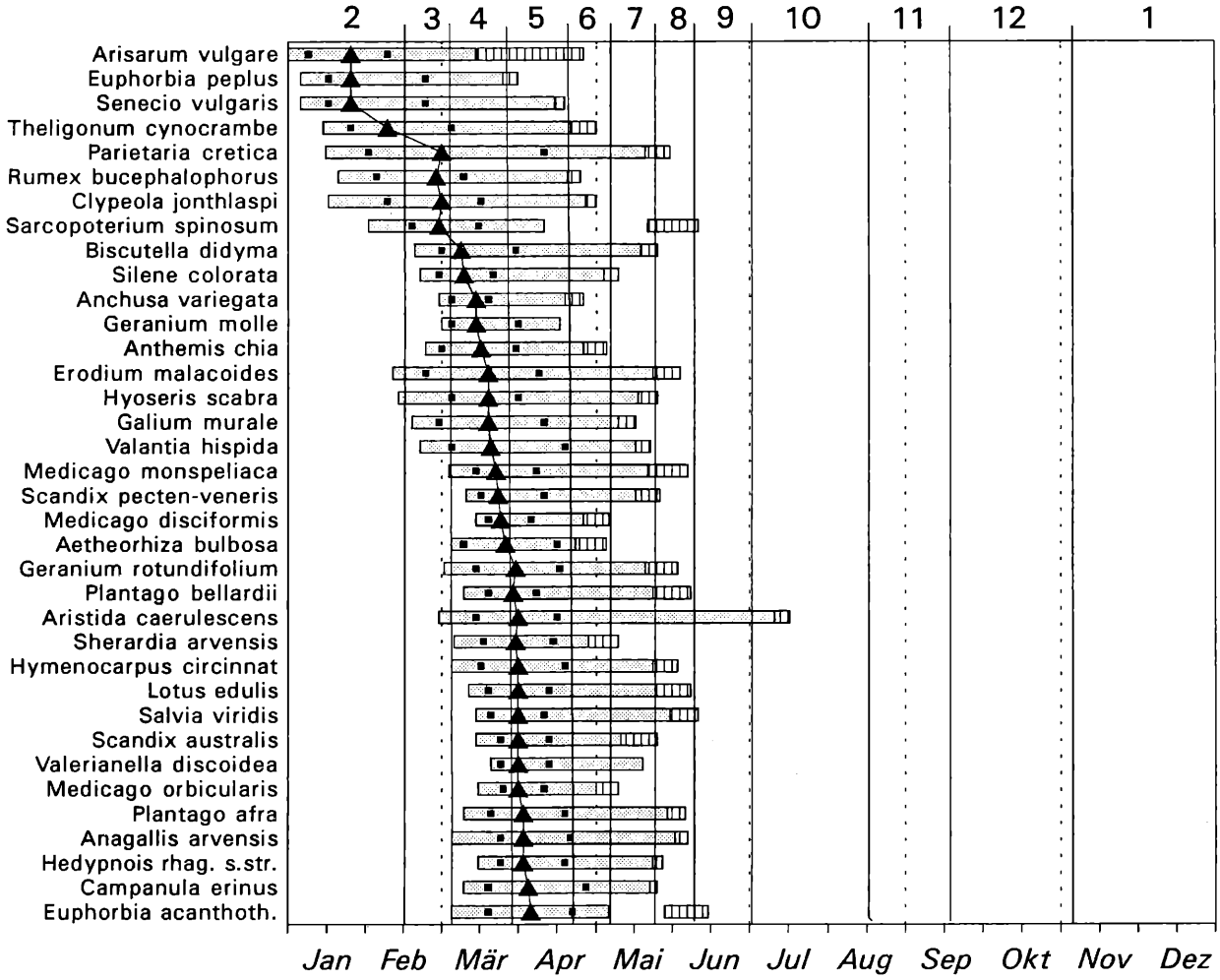
1 – Scilla autumnalis-Phase

Obwohl die *Scilla autumnalis*-Phase die Hauptblütezeit nur weniger Arten einschließt, ist dieses erste Glied der thermomediterranen Vegetationsperiode weit entfernt davon, eine Ruhephase zu sein. Sie ist vielmehr für die Photosynthese vieler Arten außerordentlich bedeutsam. Sie schließt den Dezember, den ersten Teil der eigentlichen Regenzeit, ein und beginnt um die Monatswende Oktober/November, wenn eine Reihe von Geophyten austreiben. Die Winterregen setzen in der zweiten Oktoberhälfte, oft aber erst im Laufe des Novembers ein. Die Monatsmitteltemperaturen liegen anfangs noch über 18°C, sinken jedoch im Dezember auf etwa 15°C. Der Dezember ist der regenreichste Monat. Der Lehmboden ist dann völlig durchweicht und aufgequollen. Neben der im Phänodiagramm dargestellten *Scilla autumnalis* blühen nun in den unteren Lagen der Sfakiá auch *Narcissus serotinus*, *Sternbergia sicula* und *S. greuteriana*, *Crocus laevigatus und Colchicum pusillum*, einige davon auch unweit der Untersuchungsfläche. Unmittelbar zum Ende ihrer Blütezeit werden diese Arten photosynthetisch aktiv; die Blattrosetten sind jetzt und in der folgenden Phänophase voll entwickelt, so daß die Quantität der Arten viel deutlicher zum Ausdruck kommt als während ihrer Hauptblüte, an der nur ein Bruchteil der Individuen teilnimmt. Die Unterscheidung der Rosetten mit ihren meist linealischen Blättern, manchmal geradezu teppichartig dicht und dem Boden anliegend, verlangt allerdings gewisse Erfahrung und gute Kenntnisse der regionalen floristischen Verhältnisse.

Weit häufiger als die genannten Arten sind – nicht nur in der Untersuchungsfläche – die zunächst noch vegetativen, doch vollentwickelten Teile von *Arisarum vulgare*. Dieses Aronstabgewächs ist oft dominant, die Blätter flächendeckend und aspektbildend. Sehr auffällig sind auch die stattlichen hellgrünen Blätter der Meerzwiebel *Urginea maritima*, auch sie voll entwickelt. Schließlich finden sich die Rosetten zahlreicher herbstkeimender Therophyten, so daß die Bedeckung des Bodens durch die Vegetation maximal ist. Tatsächlich kann die lange Phänophase 1, die gewöhnlich von Anfang November bis Anfang Januar reicht, noch weiter differenziert werden. So blühen etwa *Scilla autumnalis, Sternbergia sicula und Asparagus aphyllus* vorwiegend im November, dagegen *Narcissus serotinus, Colchicum pusillum, Crocus laevigatus und Ranunculus bullatus* im Dezember, doch reichen unsere Daten für eine Unterteilung dieser Phase noch nicht aus. In geeigneten Flächen müßten genauere winterphänologische Beobachtungen angestellt werden.

2 – Arisarum vulgare-Phase

Die *Arisarum*-Phase umfaßt im Untersuchungsgebiet den Januar und die erste Februarhälfte. Es ist die kühlste Zeit des Jahres in Süd-Kreta mit Monatsmitteln um 13°C oder weniger. Regenwetter kann im Januar tagelang anhalten, Stürme sind nicht selten. Doch ist es wechselhaft – „Aprilwetter". Die Phasen heiteren ruhigen Wetters werden im Februar länger. Neben Phase 1 ist die *Arisarum*-Phase die „grünste" Zeit im thermomediterranen Jahreslauf. Die Vegetationsbedeckung ist wie zuvor maximal. Die Zahl der in Vollblüte stehenden Arten ist noch gering; neben dem dank seiner vegetativen Massenentwicklung physiognomisch bestimmenden *Arisarum vulgare* sind dies in der Probefläche das in Gesteinsspalten wachsende *Theligonum cynocrambe* und die beiden weitverbreiteten Annuellen *Euphorbia peplus und Senecio vulgaris*, jeweils winzig klein mit nur 1–3 Blüten bzw. Blütenköpfchen. RAUS (1994) fand *Senecio gallicus* auf der zentralägäischen Insel Thira phänologisch ähnlich eingenischt. Die Art ist dort Mitte Januar sogar aspektbestimmend, einer Zeit, die dem phänologischen Gesamtbild zufolge, das RAUS zeichnet, der Phänophase 2 angehört. Seine Beobachtungen bestätigen eigene Befunde, wonach nicht wenige Arten, zumeist Annuelle, ihre Frühblüte während der *Arisarum*-Phase beginnen.



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

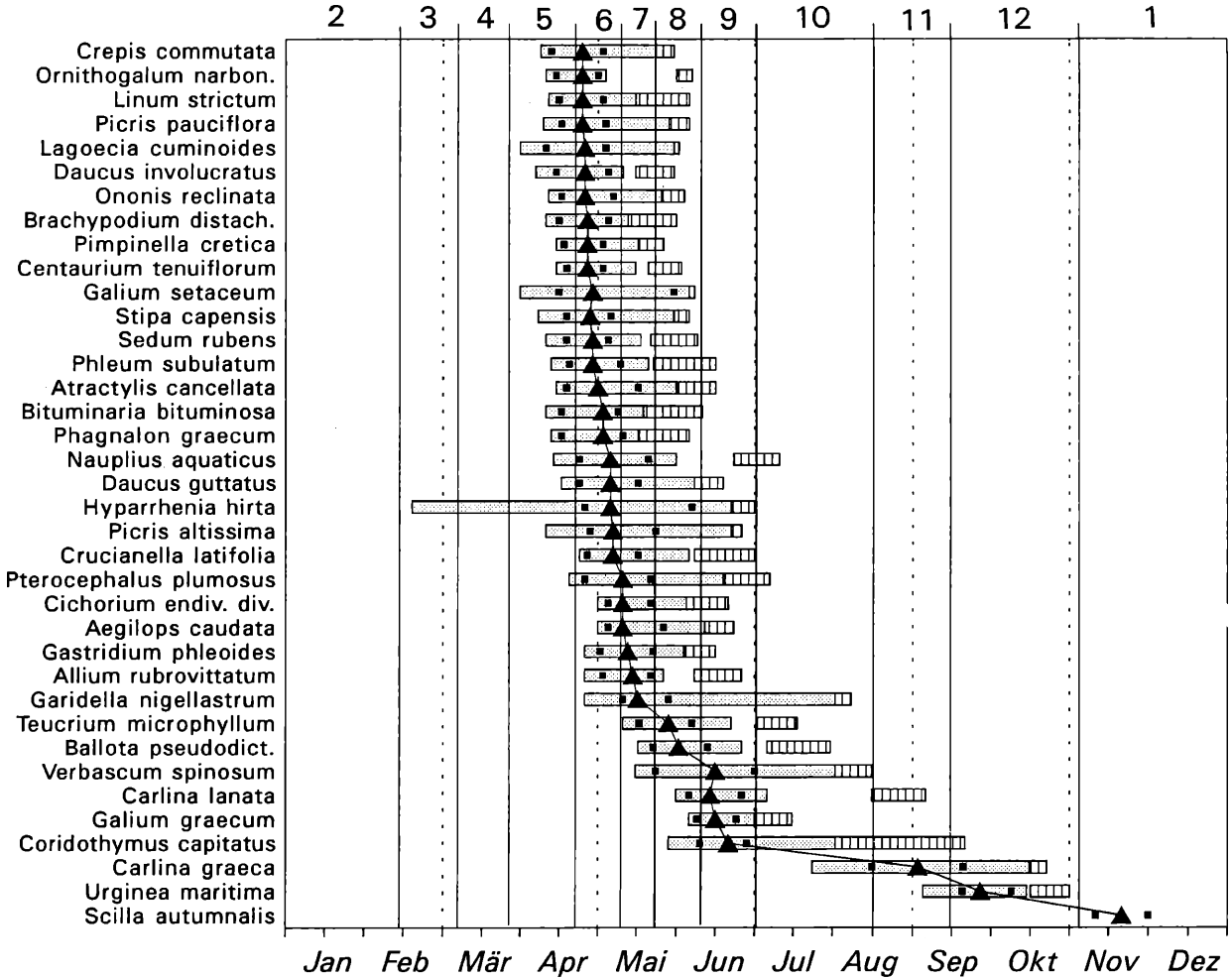


Abb. 2, Teil 2

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

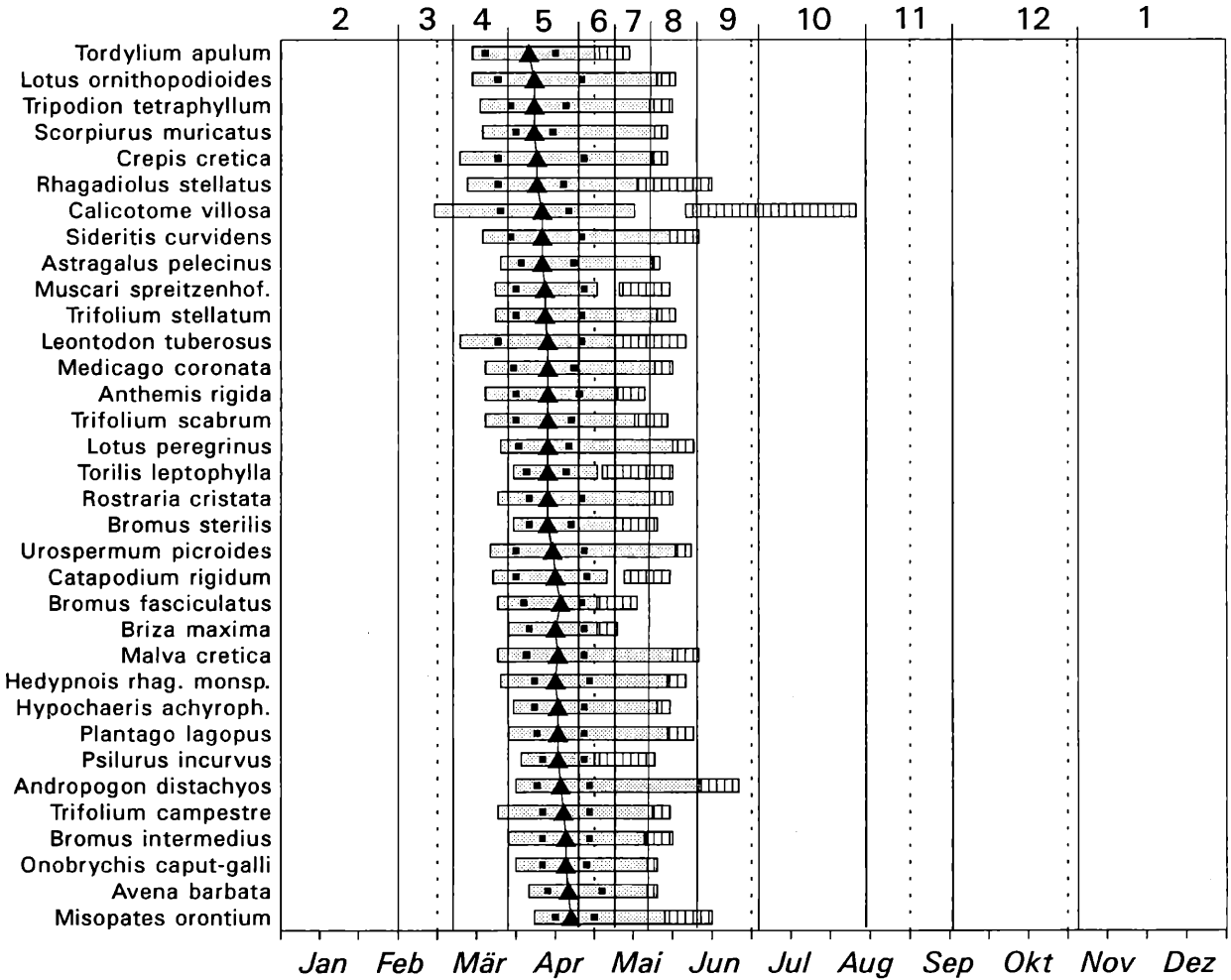


Abb. 2: Phänospektrum eines Bestandes der *Calicotome villosa-Coridothymus capitatus*-Phrygana. Dargestellt wird in jeder Zeile: Blütezeit (punktierter Streifenabschnitt); Zeitraum der Hauptblüte (Abschnitt zwischen den Markierungsquadraten); Blühmaximum (Dreieck); Zeitraum zwischen erster und abgeschlossener Fruchtreife (schraffierter Streifenabschnitt, linkes Ende nur sichtbar, wenn Spätblüte bereits abgeschlossen). Die durchgezogenen Vertikallinien grenzen die 12 Phänophasen voneinander ab.

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

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

3 – Sarcopoterium spinosum-Phase

Die *Sarcopoterium*-Phase von Mitte Februar bis Anfang März bildet den phänologischen Übergang zwischen dem mediterranen Winter und dem zeitigen Frühjahr. Es ist noch kühl, doch etwas weniger regnerisch. Der in Phrygana-Pionierstadien und auf lehmigen Böden hochstete und oft dominante Halbkugel-Zwergstrauch *Sarcopoterium spinosum*, eine windbestäubte Art, hat ihr Blühmaximum in dieser Phase. Einige frühe Annuelle, wie *Clypeola jonthlaspi und Rumex bucephalophorus* ssp. *aegaeus*, stehen in Vollblüte, ferner auch die in Gesteinsspalten und Mauern siedelnde *Parietaria cretica*, die allerdings eine ungewöhnlich lange Blütezeit hat. Es ist auffällig, daß neben den Farnen *Cheilanthes acrostica*, *Cosentinia vellea* und *Asplenium ceterach* auch die kleinstandörtlich ähnlich eingenischten *Parietaria cretica* und *Theligonum cynocrambe* ausgesprochene Frühblüher bzw. -sporulierer der Phänophasen 2-3 sind.

4 – Galium murale-Phase

Die Phase wird einstweilen nach dem örtlich überaus häufigen Therophyten *Galium murale* benannt, obwohl er, wie auch die phänologisch und hinsichtlich der Abundanz ähnliche *Valantia hispida*, ausgesprochen unscheinbare Blüten hat. Diese Phase reicht in der unteren Höhenstufe SW-Kretas etwa vom 5. bis 25. März. „Im März wechseln schöne Tage mit Kälterückfällen und Regen" (WEIß 1949/50), die Niederschlagsmenge beträgt nur noch die Hälfte der des Januars. Die Zahl der blühenden Arten nimmt sprunghaft zu. Unter den auffälligeren Annuellen, die lokal gehäuft in Erscheinung treten können, sind *Anthemis chia und Silene colorata*. Letztere wurde allerdings von RAUS (1994) auf Thira bereits im Januar in Vollblüte angetroffen, *A. chia* von HELDREICH (1863) bereits ab November blühend beobachtet. Möglicherweise handelt es sich jeweils um einen abweichenden symphänologischen Kontext oder um verschiedene Blühsippen. Beide Arten haben sehr lange Blütezeiten, was aus unseren Beobachtungen an kleinen Populationen nicht hervorgeht. Trotz der Zunahme an blühenden Arten nimmt die Gesamtbedeckung während der Phänophase 4 ab, da *Arisarum vulgare* und die Geophyten der *Scilla*-Phase jetzt einziehen.

Schon zu dieser Zeit können trocken-warme Starkwinde aus Süd (Schirokko) auftreten, wie sie in Süd-Kreta gegen Ende des Sommers häufiger sind. Durch sie wird der Bodenfeuchtehaushalt in den für die Therophytenentwicklung entscheidenden oberen Zentimetern empfindlich gestört und die Blühmenge, die kleinflächige Artendichte und der Futterwert der Phrygana bereits jetzt, vor dem symphänologischen Höhepunkt, nachhaltig gemindert.

5 – Crepis cretica-Phase

Die Phrygana erlebt ihren Blühhöhepunkt während der fünften Phänophase. Innerhalb von gerade drei Wochen überschreiten fast 50 % der in der Untersuchungsfläche vorkommenden Arten den Höhepunkt ihrer Blütezeit. Natürlich handelt es sich bei den meisten Taxa um Therophyten; darunter sind fast alle Leguminosen der artenreichen Gattungen *Lotus, Medicago und Trifolium*. Es geht um den Zeitraum zwischen Ende März und dem 20. April. Nicht selten ist jetzt, oder in ungünstigen Jahren bereits früher, eine längere trockene und schon fast sommerlich warme Wetterperiode, die die Blütenmenge und Blühintensität vieler Annueller verringern oder gar zu einem frühzeitigen Abbruch ihrer Hauptblütezeit führen kann. Physiognomisch bestimmend ist unter den Therophyten die endemische *Crepis cretica* mit ihren kleinen Blütenköpfchen, die fast überall massenhaft vorkommt. Einen besonders markanten Aspekt in der *Calicotome-Coridothymus*-Phrygana aber bietet der bis gut einen Meter hohe Strauchginster *Calicotome villosa* mit seinen großen gelben Blüten. Manche reife Bestände dieses Phrygana-Typs wirken nun leuchtend gelb, unterstützt vom ebenfalls blühenden Dornpolster-Zwergstrauch *Euphorbia acanthothamnos*, der allerdings erst ab der zweiten Höhenstufe mit hoher Stetigkeit beteiligt ist.

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

Natürlich könnte auch die *Calicotome-Crepis*-Phase phänologisch weiter gegliedert werden: so ließe sich etwa eine frühe, durch *Sherardia arvensis, Hymenocarpus circinnatus und Salvia viridis* bestimmte Periode von einer späteren abgrenzen, die durch *Anthemis rigida, Catapodium rigidum, Malva cretica und Trifolium campestre* charakterisiert ist. Doch erscheint solche Differenzierung nicht ratsam, da allzu viele Arten nicht eindeutig zuzuordnen wären.

6 – Ononis reclinata-Phase

Die Phase 6 ist kurz; sie umfaßt das letzte Aprildrittel und den Anfang des Folgemonats. Der thermomediterrane Frühling neigt sich dem Sommer zu, dem der Mai in Kreta eigentlich bereits angehört. Regentage sind eine Ausnahme. Der größte Teil der Therophyten hat den Blühhöhepunkt überschritten, viele beginnen jetzt zu verdorren. Fast alle aber sind noch blühend anzutreffen, wenn auch jenseits der Vollblüte. Aspektbestimmende Arten fehlen in dieser Zeit. Blüten mit gelben Farben, in der vorigen Phase noch die häufigsten, gibt es nun viel weniger (Abb. 4). Arten in Vollblüte sind oft rosablütig (*Ononis reclinata, Centaurium tenuiflorum, Atractylis cancellata*), tragen unscheinbare Blüten (*Lagoecia cuminoides, Crucianella latifolia,* diverse *Poaceae*) oder sind weiß (*Daucus involucratus, Pimpinella cretica, Sedum rubens*, einige Tage später *Daucus guttatus*). Örtlich bildet *Stipa capensis*, auch sie einjährig, Massenbestände. Die großen Blätter der Meerzwiebel vergilben nun.

7 – Pterocephalus plumosus-Phase

Mit der Phänophase 7 schließt die Blütezeit der Therophyten im großen und ganzen ab. Sie umfaßt die zweite und dritte Maiwoche. Zu den häufigeren spätblühenden Arten dieser Lebensform zählen *Pterocephalus plumosus*, *Garidella nigellastrum* sowie die Gräser *Gastridium phleoides und Aegilops caudata*. Eine für einen thermomediterranen Geophyten ungewöhnliche zeitliche Einnischung hat der Lauch *Allium rubrovittatum*. Die letzten Regenschauer Anfang Mai lösen oft noch eine beträchtliche Spätblüte bei den Therophyten der früheren symphänologischen Gruppen aus. Insgesamt aber herrscht schon der sommerlich dürre Aspekt, zu dem die gelben vertrockneten *Urginea*-Blätter beitragen, die um den 10. Mai vollständig vergilbt sind. Frischgrün gemieden, werden sie übrigens nunmehr von Ziegen gefressen. *Sarcopoterium* vollzieht den blattmorphologischen Wandel zu den kleinen xeromorphen Sommerblättern (siehe LITAV & ORSHAN 1971, ARIANOUTSOU-FARAGGITAKI & DIAMANTOPOULOS 1985).

8 – Teucrium microphyllum-Phase

Nur wenige Therophyten werden noch in Blüte beobachtet. Eine bemerkenswerte Ausnahme bildet *Garidella nigellastrum*, ein auf die untersten Höhenstufen beschränktes unscheinbares Hahnenfußgewächs aus der *Nigella*-Verwandtschaft, das in günstigen Jahren fast den ganzen Sommer über blühend anzutreffen ist. Die durch die Hauptblütezeit der Chamaephyten *Teucrium microphyllum und Ballota pseudodictamnus* gekennzeichnete Phänophase umfaßt das letzte Mai- und das erste Junidrittel. Als weiterer Kleinstrauch steht auch *Verbascum spinosum* in voller Blüte, ein Endemit der Weißen Berge, der aber erst in der folgenden Stufe seinen Höhepunkt erreicht. Die Früchte der wichtigen Phryganasträucher *Sarcopoterium spinosum, Calicotome villosa und Euphorbia acanthothamnos* werden nun und während der folgenden Phase reif. Das Ausstreuen der Samen bzw. Abwerfen der Früchte geschieht allerdings oft erst im Herbst; ein Teil der *Sarcopoterium*-Früchte bleibt sogar bis zum Frühling des Folgejahres am Strauch. Der Laubfall bei der sommerkahlen *Euphorbia acanthothamnos* ist um die Monatswende Mai/Juni beendet, während *Calicotome villosa* um diese Zeit zu verkahlen beginnt.

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

9 – Coridothymus capitatus-Phase

Die ganz markante Phase der Blühmaxima von *Coridothymus capitatus und Verbascum spinosum* reicht vom 10. Juni bis zum Monatsende. Je nach Häufigkeit des Strauchthymians wirken manche Bestände aus der Entfernung braunviolett oder rötlich. Sind sie mit Pick-up-Lastwagen erreichbar, so kann man in der Nähe viele Dutzende von Bienenkästen erwarten. Es ist gerechtfertigt, die *Coridothymus*-Phase neben den an oberirdischen vegetativen Strukturen reichsten Winterphasen 1 und 2 und der arten- und blütenreichsten Phase 5 als den dritten Höhepunkt im phänologischen Jahresgang der *Coridothymus*-Tieflagenphryganen zu bezeichnen.

10 – Sommerruhe

Die Zeit von Anfang Juli bis Mitte August ist phänologisch eine Ruhephase. Die Temperaturen klettern schon morgens um 8 Uhr auf 30°C. Keine Art hat jetzt ihre Hauptblütezeit. Einige Kleinsträucher haben kleine Sommerblätter (*Sarcopoterium, Phlomis*), andere sind kahl (*Euphorbia acanthothamnos, Calicotome villosa*); ihre Früchte sind reif. Lediglich an *Coridothymus und Verbascum* sind noch späte Blüten zu finden.

11 – Carlina graeca-Phase

Der Spätsommerblüher *Carlina graeca* markiert den Zeitraum von Mitte August bis Mitte September. Der Laubfall bei *Coridothymus capitatus* erfolgt nun, und die Schäfte der *Urginea maritima* treiben aus den mächtigen Zwiebeln aus. Sonst ist diese Phase eine Fortsetzung der Sommerruhe und könnte mit der vorigen zusammengefaßt werden. Am Ende des Sommers treten stürmische heiße Fallwinde aus Süd (Schirokko) am häufigsten auf. Die Temperaturen steigen dann auf über 40°C bei minimaler Luftfeuchtigkeit.

12 – Urginea-Phase

Phänologisch markiert die Vollblüte von *Urginea maritima* von Mitte September bis Anfang Oktober den beginnenden Herbst. Doch noch ist es trocken. Der Austrieb der Meerzwiebel wird nicht durch Niederschläge ausgelöst, sondern photoperiodisch. Nachdem *Urginea* abgeblüht ist, erscheint das kleine Aronstabgewächs *Biarum davisii* (in der Untersuchungsfläche nicht vertreten) und vollzieht seine generative Entwicklung bis Anfang November, oft noch vor den ersten Regen, während die Temperaturen rasch abnehmen. Die Blätter schieben *Biarum und Urginea* erst in der ersten Novemberhälfte, womit die erste Phänophase neuerlich eingeleitet wird.

5. Diskussion

5.1. Verteilung der Lebensformen und Farbaspekte

Abb. 3 zeigt die Verteilung der Lebensformen der in der Untersuchungsfläche vorkommenden Arten auf die symphänologischen Gruppen. Die häufigste Lebensform der Phrygana, die therophytische, umfaßt die Phasen 2-7, also in der untersten Höhenstufe die Periode von Ende Januar bis in die zweite Maihälfte. Doch dominieren die Einjährigen erst von Phase 4 an und erreichen mit der folgenden *Crepis cretica*-Phase ihren phänologischen Höhepunkt. Die Phasen 8 und 9 sind von Chamaephyten dominiert; der Zeitraum erstreckt sich von Ende Mai bis Anfang Juli. Schließlich läßt sich für die Phasen 12 und 1(-2), also von Mitte September bis Anfang Februar, ein Geophytenschwerpunkt konstatieren, der noch deutlicher zum Ausdruck käme, läge dem Diagramm die gesamte Regionalflora zugrunde.

In Abb. 4 wird die Verteilung der Blütenfarben im Jahresgang der *Coridothymus*-Phrygana dargestellt. Unter Mitteleuropäern ist die Vorstellung verbreitet, daß die Phrygana im Frühjahr

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

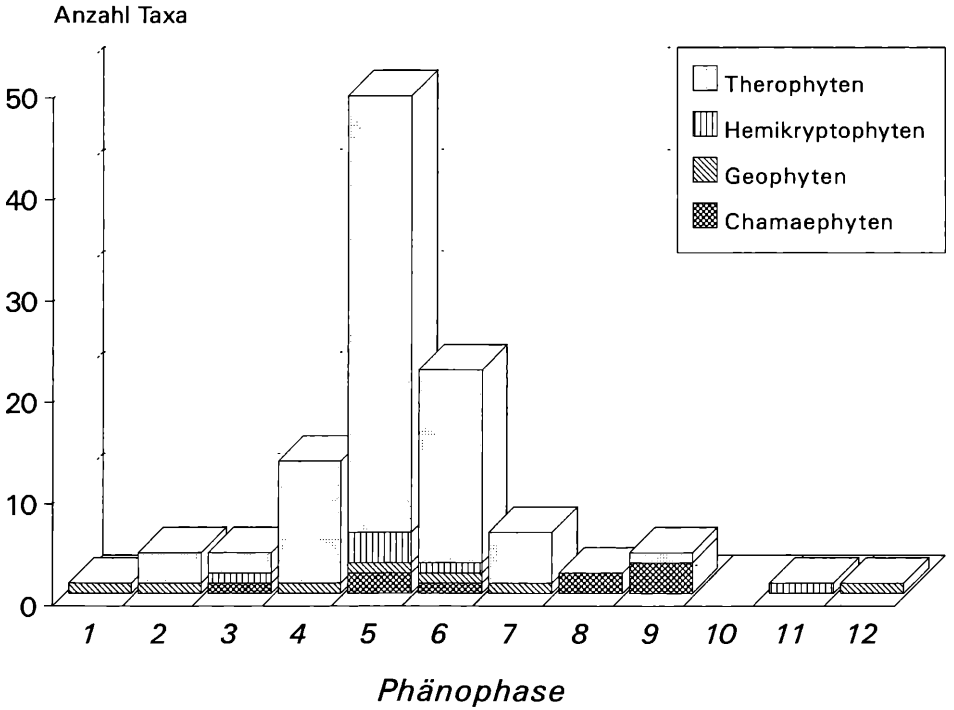


Abb. 3: Verteilung der Lebensformen auf die 12 Phänophasen.

so überaus farbenprächtig sei. Dem ist nicht so. Bei aller Zurückhaltung vor verallgemeinernden Äußerungen, die den anders zusammengesetzten *Cistus-, Phlomis- und Salvia*-Phryganen nicht gerecht werden, die *Coridothymus*-Phrygana ist blumenbunt – aber nur bei näherer Betrachtung, im Detail. Fast alle Blüten und Blütenstände sind recht klein oder winzig; ein Drittel der Arten hat zudem grünliche, bräunliche oder sonst farblich unscheinbare Blüten (rechte Säule in Abb. 4). Durch die Artenfülle schließlich fällt gerade in der Hauptblütephase mal diese, mal jene Art kleinflächig aspektbildend ins Auge. So bietet die Phrygana der unteren Höhenstufe allenfalls während der Phänophase 5 einen „bunten", nämlich vorwiegend gelben Eindruck. In der Untersuchungsfläche bewirkt dies in erster Linie *Calicotome villosa*, ferner *Euphorbia acanthothamnos* sowie zahlreiche annuelle Leguminosen und Compositen, in der Massenentwicklung allen voran *Crepis cretica*. Zuvor ist die Phrygana grün, besonders im Dezember und Januar, nachdem die vegetative Entwicklung von *Arisarum vulgare, Urginea maritima* und den kleineren Wintergeophyten ihren Höhepunkt erreicht hat. Im Rest des Jahres herrschen braune Farbtöne vor, rötlich- oder violettbraun zur *Coridothymus*-Blüte, verstärkt um die Zweigfärbung der *Euphorbia acanthothamnos* in Sommertracht, später gelb- bis graubraun.

Nächst den unscheinbar blühenden Arten (33 %) stellen Gelbblüher mit fast 30 % den zweitgrößten Anteil der gesamten Flora der Untersuchungsfläche. Es folgen rosa-rote und violette Tönungen (ca. 20 %), während weiß (11 %) und blau (6 %) nur wenig vertreten sind. Dies entspricht nicht ganz der „Norm" in der griechischen Flora, für die DIAMANTOPOULOS & MARGARIS (1981) und VOLIOTIS (1984) ein Überwiegen gelber und weißer Blütenfarben errechnet haben. Bei genauerer Betrachtung der Abb. 4 fällt auf, daß die gelbe und weiße Blütenfarbe im wesentlichen auf die Phänophasen 4, 5 und 6 beschränkt ist, während die unscheinbaren Blüten auch schon früher im Jahr, Rot- und Violetttöne dagegen später noch, wäh-

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

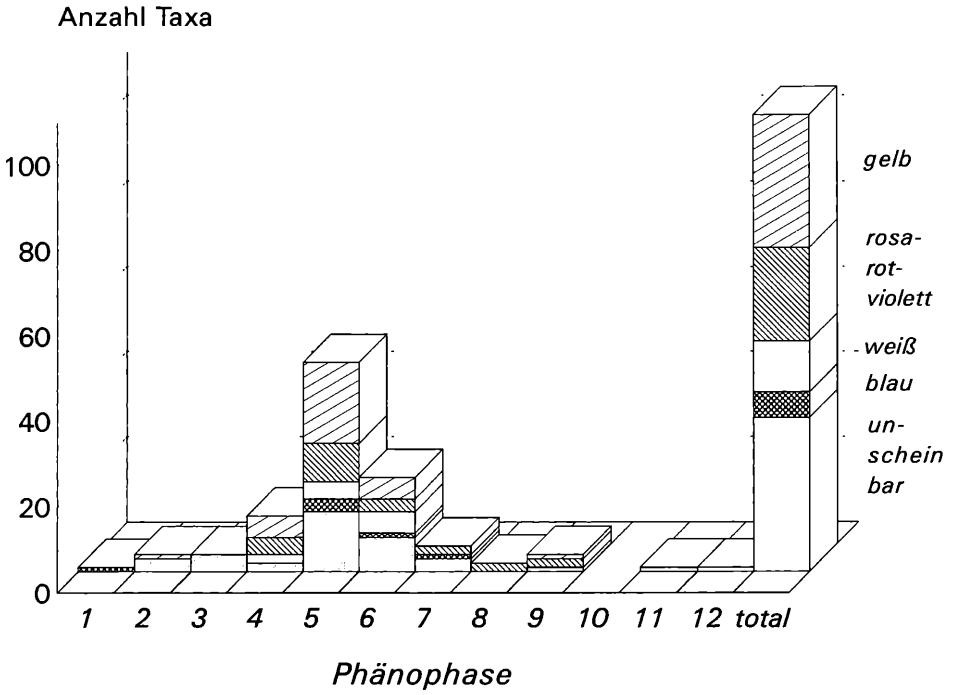


Abb. 4: Verteilung der Blütenfarben auf die 12 Phänophasen im Jahresgang und in der Gesamtschau (rechte Säule).

rend der Phasen 4–9, einigermaßen präsent sind. Ob es sich hier um Gesetzmäßigkeiten handelt, kann anhand nur einer Untersuchungsfläche einstweilen freilich nicht entschieden werden.

5.2. Variabilität der Phänophasen, Früh- und Spätblüte

Generell läßt sich aus der Gegenüberstellung des Blühverlaufs ausgewählter Taxa in Abb. 5 entnehmen, daß die Hauptblüte und das Blühmaximum im Jahre 1993 gegenüber den Folgejahren fast bei jeder Art etwas verzögert war, ganz erheblich sogar bei Frühblühern der Phasen 2 und 3. Diese Phasen sind im ersten Jahr daher nicht so deutlich voneinander und von Phase 4 abgesetzt wie sonst. Ähnliches beschreibt DIERSCHKE (1982) für die Frühphasen in der Krautschicht von Buchenwäldern. Der Grund ist zweifellos in ungünstigen Witterungseinflüssen während des Mitt- und Spätwinters zu suchen, über die wir aber nichts genaues wissen. Vermutlich handelte es sich um einen in der Jahreszeit manchmal auftretenden Schirokko, der die Vorblüte-Entwicklung der betreffenden Arten nachhaltig gehemmt hat. Unweit der Probefläche waren beinahe alle Infloreszenzen der Tieflagenpopulation von *Asphodeline lutea* im frühen Knospenstadium verdorrt.

Auch sonst ist das Jahr '93 durch Wetterereignisse ausgewiesen, die es phänologisch teilweise deutlich von den Folgejahren absetzen. So fielen in der ersten Maiwoche noch einmal ungewöhnlich ergiebige Regenfälle, die die Ursache für die ausgeprägte Spätblüte sein dürfte, die bei fast allen Arten deutlich länger anhielt als in den Folgejahren; 1994 fiel in den Tieflagen im Mai nur wenig, 1995 gar kein Regen. Ein extremes Beispiel für das Spätblütephänomen zeigt *Stipa capensis*, die optional bis weit in den Sommer hinein „nachblühen" kann (Abb. 5).

Das Phänomen der Spätblüte ist also offenbar witterungsabhängig. Eine feuchte Periode im Spätfrühjahr (Ende April/Anfang Mai) löst ein Wiederaustreiben vieler bereits fruchtender

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

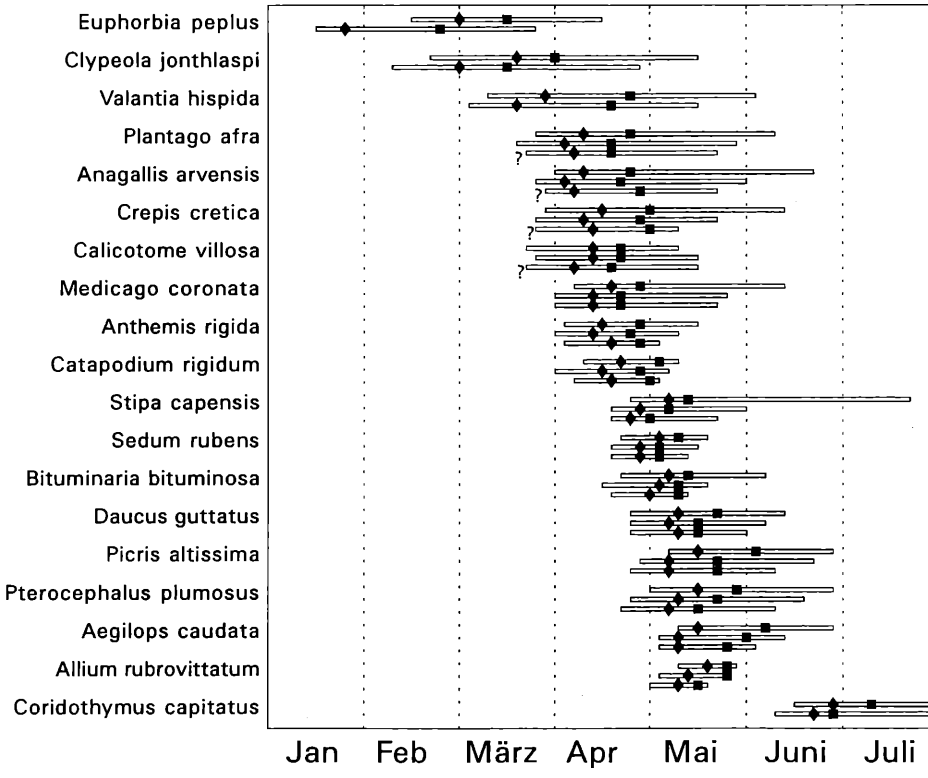


Abb. 5: Variabilität der Phänostufen ausgewählter Arten im Vergleich der Jahre 1993 (jeweils oberer Streifen), 1994 (mittlerer Streifen) und 1995 (unterer Streifen). Sind nur 2 Streifen vorhanden, so betreffen sie die Jahre 1993 (oben) und 1994 (unten). Dargestellt sind jeweils der Beginn der Hauptblüte (linkes Ende), das Blühmaximum (Raute), das Ende der Hauptblüte (Quadrat) und das Ende der Spätblüte (rechtes Streifenende). Der Beginn der Hauptblüte bei *Plantago afra* bis *Calicotome villosa* in 1995 wurde extrapoliert.

Einjähriger aus; eine wolkenreiche Periode, jedoch ohne ergiebige Niederschläge, läßt die Spätblüte der meisten Annuellen weit kümmerlicher ausfallen. Bei durchgehend sonnigem Wetter bricht die Blütezeit bald nach der Hauptblüte ab, die ihrerseits schon ein vorschnelles Ende finden kann. In Dauerprobeflächen der unteren Höhenstufe konnte phänologisch nachgewiesen werden, daß die Wasserreserven im Oberboden auf beweideten Flächen länger vorhalten. Nicht beweidete Flächen sind phänologisch vorverlagert, da der Wasserverbrauch durch die reichliche Transpiration der Biomasse vor allem der Einjährigen erhöht ist. Individuen mit früherer Blütezeit finden damit günstigere Wuchsbedingungen vor. In Kreta ist die Spätblütephase, bei einigen Arten auch die Frühblüte, oft länger als die Zeit der Hauptblüte der betreffenden Art. Dies gilt besonders für Therophyten und Hemikryptophyten, ist dagegen bei Geophyten vernachlässigbar und bei Sträuchern uneinheitlich.

In der Phrygana, die ja im typischen Fall eine Weideformation ist, bietet die Spätblüte den betreffenden Arten einen evolutiven Vorteil. Die Beweidungsintensität nimmt, wie oben beschrieben, in den Tieflagen Ende April rapide ab. Das Futter wird knapp, und der transhumante Weiderhythmus trägt dem Rechnung. Er stellt sicher, daß die Viehherden ab Mai/Juni zu den Hochweiden geführt werden. Phänologische „Ausreißer", die erst im Mai/Juni blühen, und die wenigen trockenadaptierten Arten mit von Natur aus später Hauptblütezeit haben also bessere Chancen, dem Verbiß zu entgehen und ihre generative Entwicklung abzuschließen. Besonders auffällig ist beispielsweise die lange Blütezeit der perennierenden Horstgräser

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

Hyparrhenia hirta und Aristida caerulescens, beides geschätzte Futtergräser. Ihre Blüte setzt bereits im Februar ein, und sie werden noch Ende Juni/Anfang Juli blühend angetroffen. In der normal extensiv – und das heißt nahezu täglich! – beweideten Phrygana wird man freilich austreibende und blühende Halme der beiden Arten am wahrscheinlichsten Ende Mai oder im Juni finden, zu einem Zeitpunkt, wenn nicht verbissene Exemplare ihre Vollblüte längst überschritten haben.

Abschließend sei noch auf zwei Arten hingewiesen, deren Spätblüte in jeweils einem zweiten Blühhöhepunkt gipfelt – bei *Galium setaceum und Plantago afra*. Im Falle von *Galium* sind die spätblühenden Pflanzen deutlich kräftiger und stärker verzweigt; andere morphologische Unterschiede wurden nicht gefunden. Es handelt sich möglicherweise hier um eigenständige Einheiten, Blühsippen, über deren genetische Fixierung und Grad der Differenzierung nichts bekannt ist.

Danksagung

Die Untersuchungen konnten durchgeführt werden dank der Finanzierung durch die Europäische Union (EV5V-CT91-0031; 1993/94) und die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Be 1787/1; 1995). Ute BERGMEIER wird für wertvolle Vorschläge zum Manuskript herzlich gedankt.

Literatur

ARIANOUTSOU, M., MARDIRIS, T. A. (1987): Observations on the phenology of two dominant plants of the Greek maquis. – In: TENHUNEN, J. D., CATARINO, F. M., LANGE, O. L., OECHEL, W. C. (Eds.): Plant Response to Stress. Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems: 515–519. Springer, Berlin-Heidelberg.

ARIANOUTSOU-FARAGGITAKI, M., DIAMANTOPOULOS, J. (1985): Comparative phenology of five dominant plant species in maquis and phrygana ecosystems in Greece. – Phyton (Austria) 25: 77–85. Wien.

BERGMEIER, E. (1995): Die Höhenstufung der Vegetation in Südwest-Kreta (Griechenland) entlang eines 2450 m-Transektes. – Phytocoenologia 25: 317–361. Berlin-Stuttgart.

–, MATTHÄS, U. (1996): Quantitative symphenology and early effects of non-grazing in various types of Cretan phrygana vegetation. – J. Veg. Sci. 7: 229–236. Uppsala.

BÖHLING, N. B. (1994): Studien zur landschaftsökologischen Raumgliederung auf der mediterranen Insel Naxos (Griechenland). Unter besonderer Berücksichtigung von Zeigerpflanzen. – Diss. Bot. 230. Cramer, Berlin-Stuttgart: vii + 247 S. + Anhang.

DIAMANTOPOULOS, J. G., MARGARIS, N. S. (1981): Flowering times and flower colours in the flora of Greece. – Phyton (Austria) 21: 241–244. Wien.

DIERSCHKE, H. (1972): Zur Aufnahme und Darstellung phänologischer Erscheinungen in Pflanzengesellschaften. – In: VAN DER MAAREL, E. & TÜXEN, R. (Ed.): Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie. Ber. Internat. Sympos. Internat. Verein. Vegetationsk. Rinteln 1970: 291–311. Junk, Den Haag.

– (1982): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. 1. Phänologischer Jahresrhythmus sommergrüner Laubwälder. – Tuexenia 2: 173–194. Göttingen.

– (1989): Symphänologischer Aufnahme- und Bestimmungsschlüssel für Blütenpflanzen und ihre Gesellschaften in Mitteleuropa. – Tuexenia 9: 477–484. Göttingen.

– (1994): Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden. – Ulmer, Stuttgart: 683 S.

– (1995): Phänologische und symphänologische Artengruppen von Blütenpflanzen Mitteleuropas. – Tuexenia 15: 523–560. Göttingen.

GILLI, A. (1977): Winterblüher auf Rhodos. – Phyton (Austria) 18: 95–97. Wien.

HAGER, J. (1985): Pflanzenökologische Untersuchungen in den subalpinen Dornpolsterfluren Kretas. – Diss. Bot. 89. J. Cramer, Vaduz: vii + 196 S. + Anhang.

HELDREICH, Th. von (1863): Phänologische Notizen aus Griechenland. – Oesterreich. Botan. Zeitschr. 13: 48–49, 91–93, 126–127. Wien.

– (1877): Die Pflanzen der attischen Ebene. – In: MOMMSEN, A. (Ed.): Griechische Jahreszeiten 5: 469–597. Julius Bergas, Schleswig.

JAHN, R., SCHÖNFELDER, P. (1995): Exkursionsflora für Kreta. – Ulmer, Stuttgart: 446 S.

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

KRÜSI, B. (1981): Phenological methods in permanent plot research. The indicator value of phenological phenomena. A study in limestone grassland in Northern Switzerland. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 75: 1–115. Zürich.
LITAV, M., ORSHAN, G. (1971): Biological Flora of Israel. 1. Sarcopoterium spinosum (L.) Sp. – Israel J. Bot. 20: 48–64. Jerusalem.
METAXAS, D. A. (1990): Climatic fluctuations in Crete during the twentieth century. – Petromarula 1: 21–25. Cambridge.
OBERDORFER, E. (1954): Nordägäische Kraut- und Zwergstrauchfluren im Vergleich mit den entsprechenden Vegetationseinheiten des westlichen Mittelmeergebietes. – Vegetatio 5/6: 88–96. Den Haag.
ORSHAN, G. (Ed.) (1989): Plant pheno-morphological studies in Mediterranean type ecosystems. – Kluwer, Dordrecht: 416 S.
PENNAS, P. I. (1977): Tó klíma tís Krítis. [Das Klima Kretas.] – Diss., Thessaloniki: 105 S.
RAUS, Th. (1994): Zur Winterphänologie zentralägäischer Farn- und Blütenpflanzen. – Phytocoenologia 24: 559–572. Berlin-Stuttgart.
SLAGEREN, M. W. van (1994): Wild wheats: a monograph of Aegilops L. and Amblyopyrum (Jaub. & Spach) Eig (Poaceae). – Wageningen Agric. Univ. Papers 94–7. Wageningen: xiii + 516 S.
VOLIOTIS, D. (1984): A phenological study of flowering period and flower colours of aromatic plants in Greece. – Vegetatio 56: 129–137. Dordrecht.
WEIß, G. (1949/50): Die Jahreszeiten in Kreta. – Die Erde 1: 300–308. Berlin.

Dr. Erwin Bergmeier
Botanisches Institut der Universität Kopenhagen
Gothersgade 140
DK-1123 Kopenhagen K
Dänemark

Dr. Ursula Matthäs
Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem
Königin-Luise-Straße 6–8
D-14191 Berlin

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): Bergmeier Erwin, Matthäs Ursula

Artikel/Article: Phänologisches Spektrum einer kretischen Phrygana 433-450