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

Tuexenia 9: 3–28. Göttingen 1989.

Zyto- und ökotaxonomische Untersuchungen über Bromus ramosus Huds. und Bromus benekenii (Lange) Trimen

– Andreas Hoffmann –

Zusammenfassung

Morphologische und zytologische Untersuchungen haben eine Korrelation der Chromosomenzahlen von *Bromus benekenii* (2n = 28) und *B. ramosus* (2n = 42) mit ihren morphologischen Merkmalen ergeben. Die eindeutige Unterscheidung ist Voraussetzung für einen vegetationskundlichen, bodenkundlichen und mikroklimatischen Vergleich an Standorten in Hessen. Danach ist *B. benekenii* häufiger in Wäldern *(Fagetalia sylvaticae), B. ramosus* dagegen in Schlagfluren *(Atropetalia)* und mesophilen Saum-Gesellschaften *(Trifolion medii)* vertreten.

Beide Arten stellen während ihrer Wachstumsphasen ähnliche, relativ hohe „Ansprüche" an den Standort (z.B. Lichtverhältnisse, Wasserhaushalt, Stickstoffgehalte und pH-Werte der Böden). Die günstigen Bedingungen sind jedoch an *B. benekenii*-Standorten aufgrund früh einsetzender Trockenheit oder Beschattung von kürzerer Dauer als an den Standorten von *B. ramosus. B. benekenii* ist hieran durch eine früher abgeschlossene Entwicklung angepaßt.

Die Möglichkeit einer Bastardierung ist infolge der abweichenden Blütezeiten gering.

Ergebnisse physiologischer und anatomischer Untersuchungen von Reaktionen der Arten auf Wasserstreß und abgestufte Lichtintensitäten deuten darauf hin, daß *B. ramosus* etwas besser an höhere Lichtintensitäten und Wasserstreß angepaßt ist als *B. benekenii. B. ramosus* besitzt dadurch einen Konkurrenzvorteil.

Die durchgeführten Untersuchungen erweisen *B. benekenii* und *B. ramosus* als zwei gut geschiedene Arten. Auf Standorten mit optimalen Wuchsbedingungen ist *B. ramosus* in der Wettbewerbssituation überlegen und verdrängt *B. benekenii* auf Standorte mit verkürzter, relevanter Wachstumszeit.

Abstract

The somatic chromosome numbers of *Bromus benekenii* and *B. ramosus* were identified to be 2n = 28 and 2n = 42, respectively. This correlates with their morphological characteristics.

The habitats of both species in Hessen were compared by phytosociological, pedological and microclimatic investigations. Whereas *B. benekenii* frequently can be found in *Fagetalia sylvaticae* communities, *B. ramosus* grows in *Atropetalia* and *Trifolion medii* communities.

During growth of the two species, however, the habitats of *B. benekenii* are in some ways similar to those of *B. ramosus* (e.g. irradiance, water and nitrogen contents and pH-values of the soils). Both species are relatively "preventious". In *B. benekenii* habitats, however, these propitious conditions usually end sooner than in *B. ramosus* habitats, because of the early beginning of aridity or shade. *B. benekenii* is adapted to this situation by means of a shorter development cycle, which ends earlier.

There appears to be little possibility for hybridization between the two species because of different blooming times.

Anatomical and physiological studies of the reactions of *B. ramosus* and *B. benekenii* to water stress and high light intensities suggest that *B. ramosus* is better adapted to high light intensities and water stress than *B. benekenii*. For that reason *B. ramosus* has an advantage in competition.

Our studies show *B. benekenii* and *B. ramosus* to be well separated species. Under optimum growth conditions *B. ramosus* has an advantage and displaces *B. benekenii* to habitats with a shorter potential vegetative period.

Einleitung

Bromus benekenii and *B. ramosus (Poaceae)* stellen zwei lange bekannte und unterschiedene Sippen dar, deren Bewertung bis heute Schwierigkeiten bereitet. Als zwei getrennte Arten werden sie unter anderen von WEIN (1933), HESS et al. (1967), HOLUB et al. (1972), TUTIN et al. (1980) und ROTHMALER (1982) beschrieben. ASCHERSON & GRAEBNER

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

(1898–1902), SUESSENGUTH (1936), HERMANN (1956) und OBERDORFER (1983b) behandeln sie dagegen als Unterarten einer Art.

Es liegen nur wenige und z.T. widersprüchliche Chromosomenzählungen vor (z.B. STÄHLIN 1929; LÖVE & LÖVE 1961; HOLUB et al. 1972, MAJOVSKY et al. 1976; KOZAKAROV et al. 1981; STRID & FRANZEN 1981; ARMSTRONG 1983), so daß es kaum Hinweise auf Korrelationen von Morphologie und Chromosomenzahlen gibt. Angaben von ILSE (1866) und HOLMBERG (1926) über abweichende Formen lassen zudem die Existenz von Zwischenformen vermuten.

Unter diesen Voraussetzungen erscheint es schwer möglich, *Bromus benekenii* und *Bromus ramosus* ökologisch eindeutig zu differenzieren. Die Ansätze von SUESSENGUTH (1936), ELLENBERG (1979) und OBERDORFER (1983b) in diese Richtung bleiben infolgedessen nur vage. Daher sollen erst nach einer Überprüfung der morphologischen Merkmale und Chromosomenzahlen der beiden Sippen ihre „Standortsansprüche" untersucht und eventuelle Unterschiede aufgezeigt werden. Nach ELLENBERG (1967) ist ein „vegetationskundliches-bodenkundliches-klimatologisches Verfahren" für eine Standortsbeurteilung am aussagefähigsten. Die „Ansprüche" der jeweiligen Sippe können jedoch erst durch ökophysiologische Untersuchungen geklärt werden. Daneben sollen phänologische und befruchtungsbiologische Beobachtungen das Bild vervollständigen und unter Umständen weitere Argumente für eine Trennung der beiden Sippen liefern.

Material und Methoden

Alle Untersuchungen wurden 1985 durchgeführt. Die Standorte und die Herkünfte des Pflanzenmaterials sind der Karte (Abb. 1) und der Tabelle 1 zu entnehmen.

Chromosomen-Zählungen

Die Wurzelspitzen von Keimlingen (Herkünfte der Samen s. Tab. 1) wurden direkt nach dem Abschneiden in 2 mM 8-Hydroxychinolin-Lösung überführt und 12 bis 16 Stunden bei 6° C und Dunkelheit vorbehandelt (in Anlehnung an SCHULZ-SCHAEFFER & MARKARIAN 1957). Danach wurden sie in einem Alkohol-Eisessig-Gemisch (3:1) fixiert (GERLACH 1977, SHARMA & SHARMA 1965) und bei 6° C aufbewahrt. Die Färbung erfolgte mit Karmin-Essigsäure für ca. 20 Minuten in einem kochenden Wasserbad. Um das Präparat aufzuhellen und den Kontrast zu steigern, wurde es in „Neutralem Chloralhydrat" gequetscht (s. v. STOSCH 1952).

Vegetations-Aufnahme

Die Vegetationsaufnahmen (55 Aufnahmen, s. Tab. 1) erfolgten nach der Braun-Blanquet-Methode (ELLENBERG 1956; BRAUN-BLANQUET 1964; KNAPP 1971). Die Nomenklatur und Klassifikation der Pflanzengesellschaften richtet sich nach OBERDORFER (1957, 1978 u. 1983a).

Zur Ermittlung der „ökologischen Struktur" (ZOLYOMI & PRECSENYI 1964) der Standorte wurde um ein oder mehrere Individuen von *B. benekenii* bzw. *B. ramosus* mit Zollstöcken eine Fläche von jeweils 1 m^2 eingegrenzt und die Feldschicht aufgenommen (96 Aufnahmen, s. Tab. 1). Die Quadrate wurden zufallsmäßig verteilt; durch die Kleinflächigkeit dieser Mikrobiotope konnte die Forderung nach Homogenität besser eingehalten werden (zu den Forderungen an eine statistisch auswertbare Vegetationsaufnahme s. auch POORE 1955; KERSHAW 1960, 1973). Für jede Aufnahme wurden die Mittelwerte der jeweiligen Zeigerwerte (nach ELLENBERG 1979) der Pflanzenarten berechnet und in Häufigkeitsverteilungskurven dargestellt.

Boden-Analyse

Von der 1 m^2 großen Fläche wurden jeweils 5 Bodenproben nach Entfernen der Streuschicht mit Stechzylindern (ca. 100 cm^3) entnommen (s. HARTGE 1971; FIEDLER 1973; BENZLER et al. 1982) und folgende Eigenschaften ermittelt:

- Wassergehalt: „gravimetrisch" (120 Proben) nach HARTGE (1971),
- Korngrößenzusammensetzung: kombiniertes Sieb- und Sedimentationsverfahren in Anlehnung an STEUBING (1965) und SCHLICHTING & BLUME (1966),

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

– pH-Wert: elektrometrisch nach STEUBING (1965),
– Carbonat-Gehalt: Passon-Methode (s. STEUBING 1965),
– NO_3-- und NH_4--Ionengehalt: visuelle Schnellbestimmungsmethode nach JUNGK (1961).

Mikroklima-Messungen

Gemessen wurde jeweils an Tagen mit Wetter des „Strahlungstyps" (n. GEIGER 1961):
– relativer Lichtgenuß (%): mit einem Luxmeter an festgelegten Meßpunkten in regelmäßigen Zeitabständen (s. JANETSCHEK 1982; BARKMAN 1977),
– Tag-Nacht-Extremtemperaturen: mit strahlungsgeschützt aufgestellten Maximum-Minimum-Thermometern,
– Zahl der Stunden mit minimalem Sättigungsdefizit (≤ 1 mbar) und das maximale Sättigungsdefizit der Luft an einem Meßtag (vgl. FLEMMING 1964; SLAVIK 1974; WEISCHET 1979): mit Thermohygrographen (Lambrecht, Typ 252 Ua).

Keimung

Die Karyopsen von *B. benekenii* und *B. ramosus* wurden nach Sterilisation mit Ca-Hypochlorit (1% Cl_2) (SCHLEGEL 1981) und Quellen in autoklaviertem Wasser auf feuchtem Filtrierpapier folgenden Bedingungen ausgesetzt:
Licht und Dunkel bei jeweils 21° C bzw. 6° C bzw. 0° C.

Physiologische Untersuchungen

In der Klimakammer wurden die Reaktionen von *B. benekenii* und *B. ramosus* auf verschiedene Licht- bzw. Wasserangebote untersucht. Die übrigen Bedingungen (s. Tab. 2, bei günstigem pH-Wert und ausreichendem Nährstoffgehalt der Topferde) wurden konstant gehalten.

Die verwendeten Pflanzen befanden sich bei Versuchsbeginn im 3- bis 5-Blatt-Stadium. Sie waren unter gleichen Bedingungen in Töpfen angezogen worden und stammten von jeweils einer Mutterpflanze.

Tab. 2: Klimakammerbedingungen (Lichtquelle: Leuchtstoffröhren von Lifeline, cool white, 96"VHO, Sylvania Canada)

Dauer (h)	Temperatur (°C)	rel. Luftfeuchtigkeit (%)	Sättigungsdefizit (mbar)	Lichtintensität ($W \times m^{-2}$)
16	29	40	23	20
8	10	70	9	0

Nach zwei Monaten bei vier unterschiedlichen Bodensaugspannungen (s. Abb. 10; durch Gießen mit definierten Wassermengen und Kontrolle mit Tensiometer) wurden die prozentualen Blattwachstumsraten und die Verwelkungsgrade an 70 Pflanzen verglichen.

Weitere 51 eingetopfte Versuchspflanzen wurden zwei Monate mit verschiedenen Lichtintensitäten bestrahlt (je 17 Pflanzen mit 0,5 bzw. 6,5 bzw. 20 W/m^2). Die unterschiedliche Wirkung wurde anschließend untersucht. Dazu wurden ihr Gesamt-Chlorophyllgehalt pro Fläche und Frischgewicht, ihr Chlorophyll a/Chlorophyll b-Verhältnis, die Anzahl der Stomata pro Fläche, die Stomatagröße und das Trockengewicht (nach Trocknung bei 105° C bis zur Gewichtskonstanz) ermittelt.

Für die Chlorophyllbestimmung wurden Blattspitzen gleichen Alters und Stellung in siedendem Methanol extrahiert. Die anschließende Messung erfolgte mit einem Zweistrahlspektral-Photometer. Die Konzentrationen wurden mit den von HOLDON (1965) aufgestellten Formeln, denen die spezifischen Absorptionskoeffizienten der Komponenten (MAC KINNEY 1941) zugrunde liegen, berechnet.

Chl_{total} (mg/l) = 25,5 × E_{650} + 4 × E_{650}
Chl a (mg/l) = 16,5 × E_{650} − 8,3 × E_{650}
Chl b (mg/l) = 33,8 × E_{650} − 12,5 × E_{650}

Kompatibilitäts-Untersuchung

Die Rispen einiger Versuchspflanzen wurden vor der Blüte durch Kunststoffbeutel isoliert; anschließend wurde der Samenansatz ausgezählt.

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

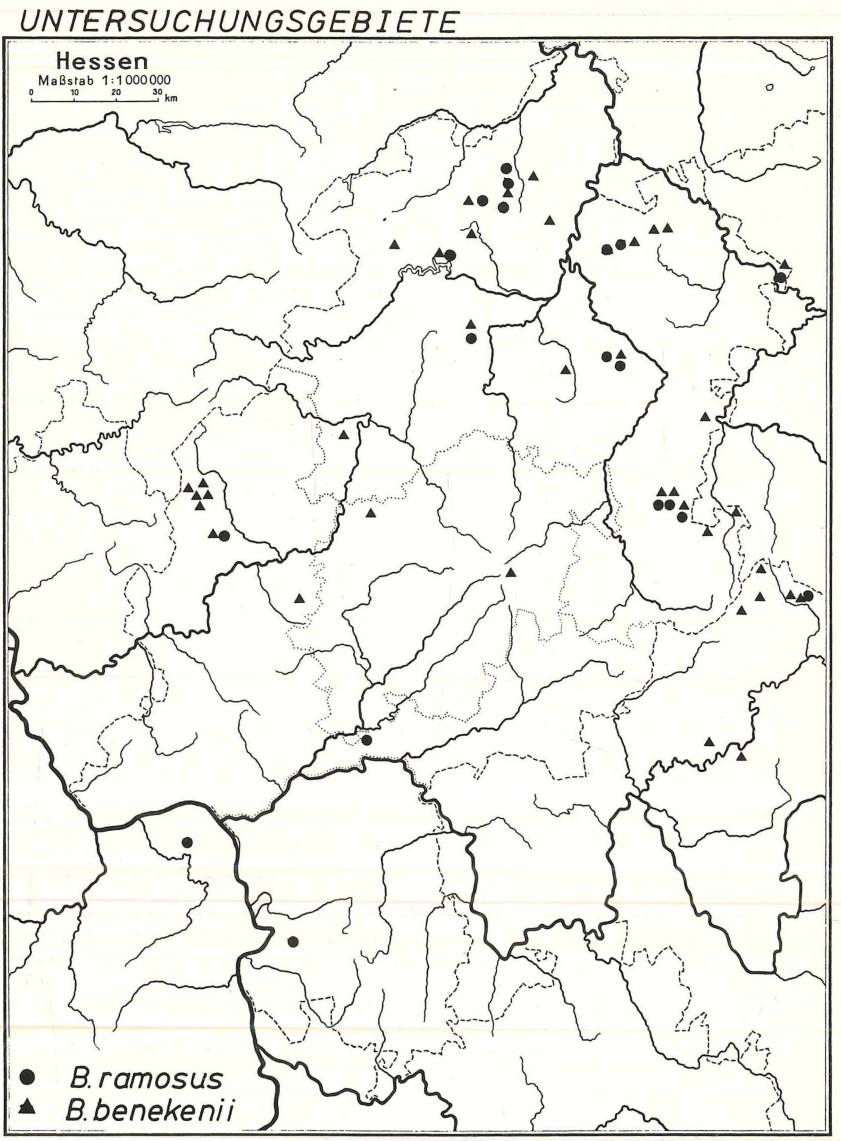


Abb. 1: Untersuchte Standorte und Herkünfte von *Bromus ramosus* und *B. benekenii* in Hessen.

Abk.: U-Nr. = Nummer des Untersuchungsgebietes
B.r. = Bromus ramosus
B.b. = Bromus benekenii
Veg. = Nummer der Vegetationsaufnahme
Ges. = Pflanzengesellschaft (s. Tab. 4)
F = Fagetalia sylvaticae
A = Atropetalia
G = Glechometalia hederaceae
T = Trifolion medii
V-A = Anzahl der kleinquadratischen (1 qm) Aufnahmeflächen
B-P = Anzahl der Bodenproben für die chemischen Analysen
Chr. = ermittelte Chromosomenzahl

A. Westhessisches Hügel- und Beckenland
B. Osthessisches Bergland
C. Südrhön
D. Rhein-Main-Tiefland
E. Nördliches Oberrhein-Tiefland
F. Taunus
G. Westerwald
(n. MEYNEN u. SCHMITHÜSEN, 1953-62)

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

Tab. 1: Untersuchte Standorte und Herkünfte in Hessen

U-Nr.	Ortsbez.	topog. Karte 1 : 25 000	Gauß-Krüger Koordinaten Rechts/Hoch	Höhe ü.NN (m)	Veg.	Ges.	V-A	B-P	Art	Chr.
A.										
1	Forst Laar	4521 Liebenau	193/976	240	/	/	1	1	B.r.	/
2	Gr. Gudenberg	4621 Wolfhagen	193/928	440			1	1	B.b.	/
			195/925		/	/	2	1	B.r.	/
3	Bärenberg	4621 Wolfhagen	195/904	420	9;10	F,T	1	1	B.r.	/
4	Isthaberg	4621 Wolfhagen	155/869	480	11	F	2	2	B.b.	28
					12	A	2	2	B.r.	42
5	Schartenberg	4621 Wolfhagen	212/955	340	/	/	1	1	B.b.	/
6	Essigberg	4622 Kassel-W.	242/866	580	13	F	1	2	B.b.	28
7	Dalwigker Holz	4719 Korbach	943/785	400	3;4	F,A	2	2	B.b.	28
8	Katzenstein	4720 Waldeck	034/746	350	5;6	F	1	4	B.b.	/
					7	F	2	3	B.r.	/
9	Weidelsberg	4720 Waldeck	104/819	460	8	F	1	1	B.b.	28
10	Urftal	4920 Armsfeld	087/565	320	14;15	F	3	/	B.b.	28
			085/568		16;17	F,G	3	/	B.r.	42
11	Hungert	5118 Marburg	775/341	250	1;2	F,G	2	2	B.b.	28
12	Kalkberg	5318 Allendorf/Ld	857/167	280	56	F	3	4	B.b.	28
B.										
13	Schwalbenthal	4725 Bad Sooden-	623/755	370	18	/	1	1	B.b.	/
14	Petersruh	Allendorf	606/744	620	19-21	F,G	1	1	B.b.	/
15	R. Reichenbach	4824 Hess.-	533/704	470	22	T	1	1	B.r.	42
		Lichtenau			23	A	1	1	B.b.	/
16	Forst H.-Licht.	4824 H.-Licht.	517/698	420	/	/	1	/	B.r.	/
17	Leisterberg	4827 Treffurt	83 /72	370	25;26	F	2	2	B.r.	/
					27	F	1	1	B.b.	/
18	Katzenhauk	5022 Schwarzenb.	316/487	440	24	F	1	/	B.b.	/
19	Schloßberg	5023 Ludwigseck	445/504	490	/	/	1	1	B.b.	/
					/	/	2	1	B.r.	/
20	Heimberg	5023 Ludwigseck	408/483	400	/	/	1	1	B.r.	42
21	Dreienberg	5125 Friedewald	617/373	460	28	F	1	/	B.b.	/
22	Appelsberg	5224 Eiterfeld	586/212	420	1	A	4	4	B.r.	42
			585/216		32;33	F,T	2	4	B.b.	28
23	Stallberg	5225 Geisa	601/204	420	30	F	2	1	B.b.	/
					29;34	A,G	3	1	B.r.	42
24	Buchwald	5325 Spahl	613/172	510	35	F	6	3	B.r.	42
					36;37	F,G	3	3	B.b.	/
25	Boxberg	5325 Spahl	682/108	640	38	G	1	1	B.b.	28
26	Steinhauck	5326 Tann	731/149	580	39	G	1	1	B.b.	/
27	Totenwald	5426 Hilders	77 /01	650	/	/	1	1	B.b.	/
28	Grebenhain	5521 Gedern	200/958	630	/	/	2	1	B.b.	/
29	Hopfenberg	5526 Bischofsh.	751/871	480	42	T	1	1	B.b.	/
30	Hillenberg	5526 Bischofsh.	788/954	520	/	/	1	1	B.b.	/
31	Schloßberg	5527 Mellrichst.	880/937	460	40;41	F	2	3	B.b.	/
					/	/	1	1	B.r.	/
32	Höhnberg	5527 Mellrichst.	871/944	430	/	/	1	1	B.b.	/
C.										
33	Elfershausen	5825 Hammelburg	67 /56		44	F	/	1	B.b.	/
34	Haarberg	5826 B.Kissing./S	745/573	300	43	T	/	/	B.b.	/
D.										
35	Kleiner Bruch	5818 Frankf.-Ost	823/597	140	45	F	3	1	B.r.	/
E.										
36	Oberolmer Wald	6015 Mainz	407/364	230	/	/	1	1	B.r.	/
37	Alsbacher Schl.	6217 Zwingenberg	733/106	240	/	/	1	/	B.r.	/
F.										
38	Kümmelberg	5517 Cleeberg	704/905	380	46;	F	5	1	B.b.	/
					47;48	G,T				
G.										
39	Langenaub. W.	5215 Dillenburg	413/197	460	/	/	1	/	B.b.	/
40	Wildweiberhäus.	5215 Dillenburg	423/193	450	55	F	1	/	B.b.	/
41	Hs. Marianne	5314 Rennerod	411/184	470	54	F	2	1	B.b.	/
42	Beilstein	5315 Herborn	473/092	390	49	A	1	2	B.b.	28
					50	F	2	1	B.r.	42
43	Hirschb.-Koppe	5315 Herborn	482/116	480	51	F	2	1	B.b.	/
44	Gewanneholz	5315 Herborn	418/183	510	52;53	F,G	4	2	B.b.	/

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

Ergebnisse und Diskussion

1. Morphologie und Chromosomenzahlen

Die beiden Sippen können anhand von Merkmalskombinationen, die in Tabelle 3 zusammengestellt sind, unterschieden werden. Sie korrelieren mit den Chromosomenzahlen. Bei der Auswahl der Merkmale (nach ASCHERSON & GRAEBNER 1898–1902; SAMUELSSON 1922; WEIN 1933; SUESSENGUTH 1936; HERMANN 1956; HESS et al. 1967; HOLUB et al. 1972; HUBBARD 1973; TUTIN et al. 1980; ROTHMALER 1982 und OBERDORFER 1983b) wurden ausschließlich eindeutige, auch im Freiland erkennbare Unterschiede berücksichtigt.

Tab. 3: Morphologische Merkmale von B. ramosus und B. benekenii

(zusammengestellt nach: ASCHERSON u. GRAEBNER, 1898-1902; SAMUELSSON, 1922; WEIN, 1933; SUESSENGUTH, 1935; HERMANN, 1956; HESS et al., 1967; HOLUB et al., 1972; HUBBARD, 1973; TUTIN et al., 1980; ROTHMALER, 1982 und OBERDORFER, 1983 b)

Merkmal	B. ramosus	B. benekenii
Halmlänge	40-190 cm	45-120 cm
Behaarung der oberen Blattscheide	lang rauhhaarig 3-4 mm	kahl o. kurzflaumig 0,1-0,3 mm
Rispe	locker, allseitig ausgebreitet u. überhängend	zusammengezogen, dicht, einseitig überhängend
unterster Rispenast	lang (bis 20 cm), ein grundständiger Zweig mit 3-4 Ährchen	kürzer (3-8 cm), 2-4 grundständige Zweige mit 1-2 Ährchen
Tragschuppe des untersten Rispenastes	lang bewimpert	kahl o. kurz bewimpert
äußere Deckspelze	am breitesten oberhalb der Mitte, am Ende rasch in eine Spitze verschmälert	am breitesten in oder unterhalb der Mitte, am Ende allmählich in eine Spitze verschmälert
Antheren	purpurn	gelb

Nach eigenen Messungen können die Halmlängen die angegebenen Werte (Tab. 3) beträchtlich überschreiten (*B. benekenii* bis 170 cm und *B. ramosus* bis 260 cm). Unterschiede in der Hüllspelzenfärbung, wie sie WEIN (1933) und HOLUB et al. (1972) zur Unterscheidung verwenden, hängen nach eigenen Beobachtungen von der Besonnung ab; denn auf Lichtungen findet man bei beiden Arten violett gefärbte Hüllspelzen (Anthocyanbildung). Auch Ährchen- und Antherenlängen eignen sich nicht für die Unterscheidung.

In der Vergangenheit sind immer wieder Formen mit abweichenden Merkmalen beschrieben und benannt worden. ILSE (1866) beschreibt *B. intermedius* Ilse folgendermaßen: „Obere Blattscheiden kahl, Aeste der unteren Halbquirle zu 2, weit auseinander fahrend, ...". Wahrscheinlich entspricht die Form, ebenso wie *B. ramosus* f. *glabrior* (HOLMBERG 1926), aufgrund der sonstigen Übereinstimmung mit *B. serotinus* Beneken (= *B. ramosus*) nach der Merkmalskombination (Tab. 3) *B. ramosus*. ILSE vermutet jedoch anscheinend eine Zwischenform (intermedius, lat. = in der Mitte liegend). Er spricht daher auch nicht von Arten sondern von einer „Hauptart" und „Formen".

Auch einige der untersuchten Pflanzen weisen abweichende Merkmalsausprägungen auf. Zum Beispiel kommen in drei Untersuchungsgebieten (Nr.: 20, 22, 24, s. Tab. 1) *B. ramosus*-

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

Exemplare mit kahler, oberster Blattscheide vor. Durch Chromosomenzählungen konnten die Formen jedoch eindeutig zugeordnet werden. Dabei hat sich bestätigt, daß bei konsequenter Beachtung der Merkmalskombinationen (Tab. 3) eine Ansprache möglich ist.
Eine diskontinuierliche Variabilität (keine echten Zwischenformen) zwischen *B. benekenii* und *B. ramosus* und somit die Trennung in zwei „natürliche Sippen" ist anscheinend gewahrt. Ganz läßt sich dennoch nicht ausschließen, daß „Zwischenformen" existieren. Dies sollen spätere Untersuchungen an weiterem Material klären.

Die ermittelten Chromosomenzahlen stimmen mit den Ergebnissen von LÖVE & LÖVE (1961), HOLUB et al. (1972), MAJOWSKY et al. (1976), STRID & FRANZEN (1981) und ARMSTRONG (1983) überein:
– *B. benekenii:* 2n = 28
– *B. ramosus:* 2n = 42

Abweichende Angaben für *B. ramosus* (STÄHLIN 1929: 2n = 14; KOZAKAROV et al. 1981: 2n = 28) lassen es möglich erscheinen, daß diese Art neben den hexaploiden auch diploide und tetraploide Sippen besitzt (HOLUB et al. 1972).

2. Untersuchungsgebiete

Um einen einigermaßen repräsentativen Ausschnitt der *B. benekenii*- und *B. ramosus*-Standorte in Hessen zu erfassen, sind 44 Fundorte (s. Abb. 1 u. Tab. 1) mit einer möglichst zufälligen und hohen räumlichen Streuung ausgewählt worden. Die Pflanzen besiedeln im Gebiet hauptsächlich submontane Lagen zwischen 300 und 500 mNN (s. Tab. 1). Sie wachsen daher vorwiegend in den „ziemlich rauhen" bis „kühlen Stufen" (ELLENBERG & ELLENBERG 1974), im Bereich der „Unteren-" und „Oberen Buchen-Mischwald-Zone" (KNAPP 1967). Nur die Vorkommen von *B. ramosus* im „Nördlichen Oberrhein-Tiefland" und „Rhein-Main-Tiefland" (Benennung nach MEYNEN & SCHMITHÜSEN 1953–1962) weichen hiervon ab. In der „Zentralen Eichen-Mischwald-Zone" (KNAPP 1967) ist es wärmer und trockener, weiterhin ist eine längere Vegetationsperiode charakteristisch.
Als Ausgangsgesteine für die Bodenbildung finden sich meist Basalte und Kalkgesteine, so daß Braunerden und Rendzinen vorherrschen (SCHÖNHALS 1954).

3. Pflanzengesellschaften

B. ramosus und *B. benekenii* kommen häufig in Rand- und Übergangsbereichen verschiedener Pflanzengesellschaften vor. Es war deshalb nicht immer möglich, homogene Bestände aufzunehmen (für Waldränder vgl. DIERSCHKE 1974). Für den relativ großräumigen Vergleich von Standorten soll eine Ansprache der Gesellschaften bis zum Verband oder bis zur Ordnung genügen.

3.1 Fagetalia sylvaticae

Beide Arten finden sich größtenteils in den mittleren Höhenlagen Hessens, die nach KNAPP (1967) häufig von Buchen-Eichen-Hainbuchen-Mischwäldern eingenommen werden. Diese stehen zwischen *Carpinion*- und *Fagion*-Gesellschaften. Ein großer Teil der Waldaufnahmen kann diesem Mischtyp zugeordnet werden.
Buchenwälder sind jedoch im Gebiet die verbreitetsten natürlichen Waldgesellschaften (s. auch BOHN 1981). Die floristische Zusammensetzung der aufgenommenen Gesellschaften mit hoher Stetigkeit von *Galium odoratum* und den Vorkommen von *Mercurialis perennis, Melica uniflora, Dentaria bulbifera* und *Luzula luzuloides* macht den *Fagion*-Charakter deutlich. Die Standorte mit *B. ramosus* fallen durch die geringe Beteiligung von Schattenpflanzen (*Galium odoratum, Mercurialis perennis;* nach OBERDORFER 1983b) und die hohen Deckungsgrade von „Stickstoffzeigern" (*Urtica dioica, Impatiens parviflora;* nach OBERDORFER 1983b) auf.

In den untersuchten trockenen Buchen-Mischwäldern kommt *B. benekenii*, ebenso wie in den frischen Ausprägungen (s.o.), häufiger vor als *B. ramosus* (s. Abb. 2). Die Bedingungen der

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

Standorte werden hier durch die Vorkommen von *Convallaria majalis, Melica nutans, Brachypodium pinnatum, Vincetoxicum hirundinaria* und *Astragalus glycyphyllos* verdeutlicht, die nach ELLENBERG (1982) zeitweilig austrocknende Böden anzeigen. Die Bestände (Aufn.-Nr.: 5, 6, 28, s. Tab. 1) mit *Cephalanthera rubra, C. damasonium, Carex digitata* und *Neottia nidus-avis* können dem *Carici-Fagetum* zugeordnet werden (s. LOHMEYER 1955).
Da in einigen Aufnahmen kleinflächig auftretende Vorwaldstadien mit erfaßt wurden, sind in Tabelle 4 auch die *Prunetalia*-Charakterarten herausgestellt. Das Vorherrschen von *Corylus avellana* in der *Berberidion*-Gesellschaft in Aufn.-Nr. 44 (s. Tab. 1) zeigt deutlich den Übergangscharakter zu den *Fagetalia*-Gesellschaften, so daß sie ebenfalls hier angefügt ist.

Entscheidender Minimumfaktor der Standorte in frischen Wäldern ist das Licht. Für die flachgründigen, meist nach Süden exponierten Standorte der trockenen Buchen-Mischwälder stellt die pflanzenverfügbare Wassermenge des Bodens den wachstumsbegrenzenden Faktor dar. Die sommerliche Trockenheit der Standorte, an denen *B. ramosus* vorkommt, wird durch eine vorherrschende Nordwestexposition wahrscheinlich gemildert oder zumindest verzögert.

In Quell- u. Schluchtwäldern sowie auenwaldartigen Beständen kommt *B. ramosus* etwas häufiger vor als *B. benekenii* (s. Abb. 2). Diesen Standorten ist ein hoher Wassergehalt des Bodens gemeinsam, der durch die zahlreichen „Nässezeiger" (z.B. *Valeriana officinalis, Galium palustre, Cardamine pratensis, Scutellaria galericulata;* nach ELLENBERG 1982) und die *Alno-Ulmion*-Charakterarten (s. Tab. 4) hervorgehoben wird. Einige Gesellschaften lassen sich deshalb diesem Verband zuordnen. Weiterhin können eine *Tilio-Acerion*- (mit *Campanula latifolia:* Aufn. 54, s. Tab. 1) und eine *Carpinion*-Gesellschaft, die dem *Stellario-Carpinetum* nahe steht, abgetrennt werden. Die *B. ramosus*-Standorte zeichnen sich durch ebene Lagen und besser entwickelte Strauchschichten aus, die auf höheren Lichtgenuß schließen lassen. Auch die

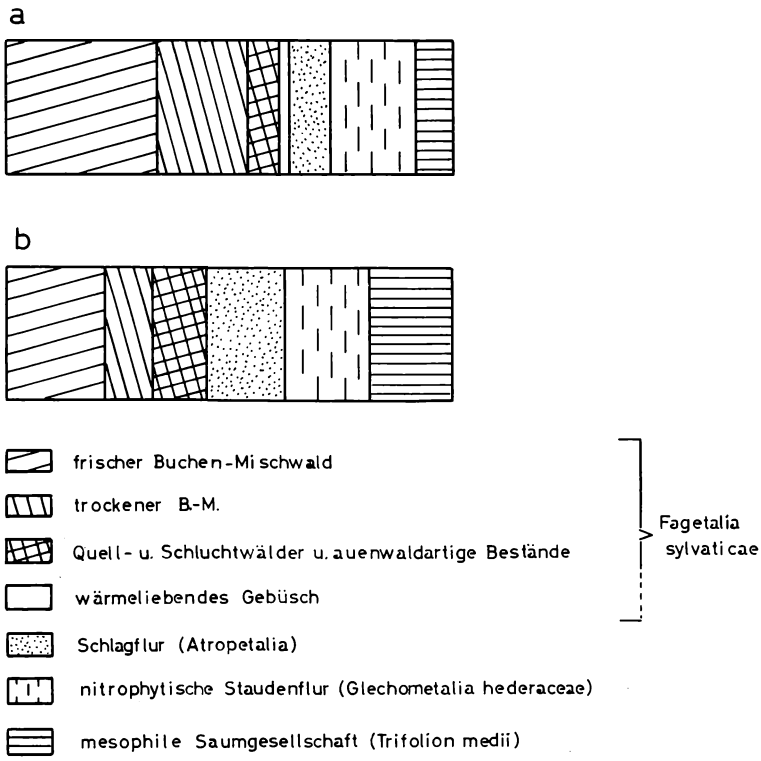


Abb. 2: Prozentuale Anteile der Pflanzengesellschaften am Gesamtgesellschaftsinventar mit *Bromus benekenii* (a) bzw. *Bromus ramosus* (b) in den untersuchten Gebieten in Hessen.

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

Vorkommen von *Rumex sanguineus, Polygonatum multiflorum* und *Galeobdolon luteum* kennzeichnen sie als etwas wärmer und krautreich.

3.2 Atropetalia

Auf frischen, basenreichen Waldböden kommt es nach Abholzungsmaßnahmen infolge des plötzlich hohen Lichtgenusses zu einer kräftigen Mobilisierung von Nährstoffen und hohen Nitrifikationsrate. Es entstehen kurzlebige Gesellschaften, Stadien einer Rückentwicklung

Tab. 4: Synthetische Teiltabelle
Stetigkeiten der Kennarten der niederen und höheren Vegetationseinheiten, denen die Bestände mit B. benekenii und B. ramosus zugeordnet worden sind.
(Aufnahmenummern und Lage der Aufnahmeflächen s. Tab. 1)

Spalte	Fagetalia F		Atropetalia A		Glechometalia G		Trifolion medii T	
	B.b.	B.r.	B.b.	B.r.	B.b.	B.r.	B.b.	B.r.
Anzahl der Aufnahmen	26	8	8	3	4	3	4	4
Baumschicht:								
- Fagetalia sylvaticae (V,O,K)								
Fagus sylvatica	V	IV	.	.	.	.	.	.
Carpinus betulus	II	II	.	.	.	.	.	.
Acer pseudoplatanus	I	I	.	.	.	.	.	.
Fraxinus excelsior	I	I	.	.	.	.	.	.
Tilia cordata	.	I	.	.	.	.	.	.
Strauchschicht:								
- Fagetalia sylvaticae (V,O,K):								
Fagus sylvatica	III	IV	III	II	I	II	II	III
Corylus avellana	II	.	III	II	II	II	III	II
Carpinus betulus	II	I	III	.	I	II	.	.
Acer campestre	I	I	.	.	.	.	V	V
Lonicera xylosteum	I	I	.	.	.	.	III	III
Acer pseudoplatanus	II	III	.	.	.	.	.	II
Fraxinus excelsior	II	IV	.	.	.	.	.	.
Rosa arvensis	I	I	.	.	.	.	.	.
Tilia cordata	I	I	.	.	.	.	.	.
Padus avium	I	.	.	.	.	.	.	.
- Prunetalia (V,O,K):								
Crataegus oxyacantha agg	III	III	IV	II	I	.	IV	V
Cornus sanguinea	II	II	III	III	.	.	IV	IV
Prunus spinosa	I	I	II	II	.	.	II	II
Rosa canina	I	.	.	.	.	.	II	II
Clematis vitalba	I	I	.	.	.	.	II	.
Viburnum opulus	.	.	.	.	.	.	II	.
Rhamnus catharticus	I	.	.	.	.	.	.	.
Crataegus monogyna	.	I	.	.	.	.	.	.
Ribes alpinum	I	.	.	.	.	.	.	.
Acer platanoides	I	.	.	.	.	.	.	.
Viburnum lantana	I	.	.	.	.	.	.	.
Lonicera caprifolium	I	.	.	.	.	.	.	.
- Atropetalia (V,O,K):								
Rubus idaeus	II	III	IV	V	IV	V	III	IV
Rubus fruticosus agg.	I	I	III	IV	II	II	II	IV
Sambucus racemosa	II	II	III	IV	I	II	II	II
Salix caprea	I	II	IV	IV	I	II	III	.
Sambucus nigra	I	I	.	II	.	.	II	.

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

Tab. 4 (Fortsetzung)

Spalte	F		A		G		T	
	B.b.	B.r.	B.b.	B.r.	B.b.	B.r.	B.b.	B.r.
Krautschicht:								
- Fagetalia sylvaticae (V,O,K,):								
Galium odoratum	IV	IV	IV	IV	V	V	IV	V
Poa nemoralis	IV	IV	IV	II	V	II	V	IV
Viola reichenbachiana x riviniana	V	V	III	IV	IV	V	III	IV
Anemone nemorosa	V	III	III	II	IV	V	III	IV
Fagus sylvatica	IV	IV	V	II	II	IV	IV	III
Galium sylvaticum	II	III	III	IV	II	IV	III	IV
Acer pseudoplatanus	III	II	II	II	II	IV	II	III
Campanula trachelium	I	III	III	IV	IV	IV	II	II
Lathyrus vernus	II	III	II	II	II	IV	II	IV
Potentilla sterilis	I	I	III	IV	II	IV	III	II
Ranunculus auricomus agg.	II	II	IV	II	IV	IV	III	IV
Luzula luzuloides	III	I	II	II	II	II	II	III
Stachys sylvatica	III	IV	IV	.	V	V	II	II
Fraxinus excelsior	IV	V	III	.	III	IV	II	V
Mycelis muralis	IV	IV	.	V	III	IV	III	II
Mercurialis perennis	IV	III	II	.	III	IV	III	III
Carex sylvatica	III	IV	III	.	IV	IV	III	II
Melica uniflora	III	I	II	.	II	II	IV	II
Festuca gigantea	II	II	V	II	IV	IV	.	III
Carpinus betulus	I	II	II	.	III	IV	II	III
Brachypodium sylvaticum	III	III	II	V	II	II	III	.
Daphne mezereum	II	IV	.	II	II	II	II	III
Hordelymus europaeus	II	II	II	.	II	IV	II	III
Moehringia trinervia	III	I	II	II	II	II	II	.
Galeobdolon luteum	II	II	II	II	II	II	II	.
Epilobium montanum	III	III	V	V	V	IV	.	.
Stellaria holostea	II	II	.	.	IV	IV	II	III
Hedera helix	II	III	III	.	II	II	.	II
Asarum europaeum	II	I	II	.	II	II	.	II
Circaea lutetiana	I	V	IV	.	III	IV	.	.
Scrophularia nodosa	I	I	II	.	III	IV	.	.
Rumex sanguineus	.	II	.	.	III	II	III	IV
Melica nutans	II	II	.	.	I	.	II	III
Convallaria majalis	II	I	II	.	.	.	II	II
Milium effusum	III	I	.	.	III	II	.	II
Dentaria bulbifera	II	II	.	.	III	IV	.	.
Ranunculus ficaria	I	I	.	.	II	IV	.	.
Primula elatior	I	II	.	.	III	V	.	.
Acer platanoides	I	I	.	.	II	II	.	.
Carex remota	I	I	.	.	I	II	.	.
Dryopteris filix-mas	I	I	II	.	.	II	.	.
Polygonatum multiflorum	I	III	II	.	.	.	II	.
Phyteuma spicatum	I	I	.	.	I	.	II	.
Ranunculus lanuginosus	I	II	.	.	.	II	.	.
Stellaria nemorum	I	II	.	.	.	II	.	.
Arum maculatum	I	II	.	.	.	.	.	.
Cephalanthera rubra	I	.	.	.	.	.	.	.
- Atropetalia (V,O,K):								
Senecio fuchsii	III	II	V	V	IV	V	.	II
Hypericum hirsutum	I	I	III	II	II	IV	II	III
Atropa bella-donna	I	.	III	II	II	II	II	II
Cirsium vulgare	I	I	III	II	I	II	.	II
Fragaria vesca	I	II	IV	II	.	.	IV	III
Calamagrostis epigejos	.	I	IV	II	.	II	II	III
Myosotis sylvatica agg.	I	I	II	.	III	II	.	.
Epilobium angustifolium	.	.	II	.	II	II	II	II
Arctium nemorosum	I	II	.	II	.	.	.	.
Senecio sylvaticus	I	.	II	II	.	.	.	.

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

Tab. 4 (Fortsetzung)

Spalte	F		A		G		T	
	B.b.	B.r.	B.b.	B.r.	B.b.	B.r.	B.b.	B.r.
- Glechometalia hederaceae (V,O,K):								
Urtica dioica	IV	III	V	V	V	V	II	III
Galium aparine	III	IV	IV	II	IV	V	II	.
Torilis japonica	I	I	III	II	II	II	III	III
Alliaria petiolata	I	II	II	.	III	II	II	.
Geum urbanum	II	II	III	II	IV	V	.	.
Lapsana communis	I	.	II	.	II	IV	III	III
Aegopodium podagraria	I	.	.	.	IV	IV	II	II
Impatiens noli-tangere	I	II	III	.	I	II	.	.
Impatiens parviflora	I	II	II	.	I	.	II	.
Agropyron caninum	II	II	.	.	II	.	II	.
Anthriscus sylvestris	.	I	.	.	I	II	.	.
Glechoma hederacea	I	.	.	.	I	.	II	.
Lamium maculatum	.	.	.	.	II	.	.	.
- Trifolion medii (V,O,K):								
Veronica chamaedrys	I	.	II	II	II	II	III	III
Lathyrus pratensis	.	.	III	IV	III	IV	III	IV
Hypericum perforatum	I	.	II	II	.	.	II	.
Trifolium medium	I	.	.	II	.	.	II	.
Verbascum lychnitis	.	.	.	.	.	.	III	II
Inula conyza	.	.	.	.	.	.	III	II
Astragalus glycyphyllos	.	.	.	.	.	.	.	II
- häufige Begleiter:								
Vicia sepium	V	III	III	IV	V	IV	V	IV
Dactylis glomerata agg.	III	IV	IV	V	V	IV	V	III
Carex muricata agg.	II	I	IV	V	III	II	IV	III
Cirsium arvense	I	I	IV	V	III	IV	II	III
Galeopsis tetrahit	II	II	II	IV	IV	IV	II	II
Heracleum sphondylium	I	I	IV	II	III	II	II	II
Ranunculus repens	I	II	II	II	V	IV	II	II
Alchemilla vulgaris agg.	I	.	II	IV	IV	IV	II	IV
Geranium robertianum	III	IV	.	.	IV	V	III	II
Taraxacum officinale agg.	I	.	III	IV	V	V	.	.
Oxalis acetosella	II	.	IV	II	II	II	.	.

Abkürzungen:
B.b. = Aufnahmen mit Bromus benekenii
B.r. = Aufnahmen mit Bromus ramosus
V = Verbandskennarten
O = Ordnungskennarten
K = Klassenkennarten

zum Wald, die, miteinander verzahnt, nur schwer systematisch getrennt werden können (vgl. OBERDORFER 1978).

Die aufgenommenen Gesellschaften sind aufgrund der vorgefundenen Vegetationsphysiognomie und Mengenverhältnisse der Pflanzenarten in die Verbände *Atropion* und *Epilobion angustifolii* geordnet worden. Sie befinden sich in unterschiedlich fortgeschrittener Entwicklung zu den Vorwald-Gesellschaften des *Sambuco-Salicion*. In allen Aufnahmen ist *Senecio fuchsii*, die vor allem in alten Schlagfluren vorkommt (OBERDORFER 1983b), als Differentialart vertreten. Weiterhin finden sich *Rubus fruticosus* agg., *Salix caprea* und *Sambucus racemosa* (s. Tab. 4).

Die wenigen *Atropetalia*-Bestände mit *B. benekenii* fallen durch einen ausgeprägten *Glechometalia*-Charakter auf. Bei feinerer Abgrenzung der Aufnahmeflächen können sie unter Umständen als nitrophytische Staudenfluren abgetrennt werden.

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

3.3 Glechometalia hederaceae

Die Standorte der aufgenommenen Staudenfluren sind entsprechend ihrer Artengarnituren als frisch, stickstoff- und nährstoffreich zu bezeichnen. Durch die Kennarten der Ordnung (s. Tab. 4) und die Trennarten *Vicia sepium* und *Campanula trachelium* sind die Gesellschaften gegen die Ordnung *Convolvuletalia sepium* abgegrenzt (OBERDORFER 1983a).
Es sind hauptsächlich Waldränder erfaßt worden, in die auch viele Waldarten vordringen. *B. benekenii* und *B. ramosus* sind hier gleichermaßen vertreten (s. Abb. 2). Das ökologische Standortgefälle zwischen Wald und Freiland (DIERSCHKE 1974) ermöglicht einer Vielzahl unterschiedlich angepaßter Arten das Dasein.

3.4 Trifolion medii

Die *Origanetalia*-Saumgesellschaften sind durch das Vorkommen von wärmeliebenden und Halbschatten ertragenden bis lichtliebenden Stauden gekennzeichnet (OBERDORFER 1978). Im Vergleich zu den nitrophilen Saumgesellschaften der *Glechometalia* werden die *Trifolion medii*-Standorte stärker besonnt, was zu einem angespannteren Wasserhaushalt führt. Innerhalb des *Trifolion medii* zählen die aufgenommenen Gesellschaften zur basiklinen Gruppe. *B. ramosus* ist an diesen Standorten häufiger vertreten als *B. benekenii* (s. Abb. 2). Beide Arten dringen aber auch in die angrenzenden Gesellschaften ein, was zum Beispiel durch die hohen Stetigkeiten von Straucharten der *Fagetalia-*, *Prunetalia-* und *Atropetalia*-Gesellschaften belegt werden kann (s. Tab. 4).

Vergleicht man in allen vorgefundenen Pflanzengesellschaften die Stetigkeiten von *B. ramosus* und *B. benekenii* (s. Tab. 4), so werden einige Unterschiede deutlich. Während *B. benekenii* häufiger in Wäldern vorkommt, bevorzugt *B. ramosus* Freiflächen, besonders Schlag- und mesophile Saum-Gesellschaften (Abb. 2). Die Tatsache, daß beide Arten in den nitrophytischen Staudenfluren gleichermaßen vertreten sind, entspricht der „Vermittlerrolle" der Saumgesellschaften zwischen Wald und Freiland.

B. benekenii und *B. ramosus* kommen häufig zusammen mit *Urtica dioica* und *Vicia sepium* vor. Diese Arten charakterisieren die Standorte als durchweg frisch, stickstoff- und nährstoffreich (s. OBERDORFER 1983b). *Galium odoratum* und *Fagus sylvatica*-Jungpflanzen kennzeichnen die Bedingungen zusätzlich als relativ schattig.

„Lichtungen" (hier: alle relativ strahlungsungeschützten Standorte) mit *B. benekenii* sind häufiger südexponiert als die mit *B. ramosus* (75% zu 16,7%). Ihre Böden sind flachgründiger. An diesen Standorten finden sich wärmeliebende und trockenheitsangepaßte Arten. Die Begleitpflanzen blühen hier früher als an den *B. ramosus*-Standorten. Die Wachstumszeit wird durch sommerliche Trockenheit anscheinend verkürzt.

Auch im Wald ist die effektive Vegetationsperiode durch Lichtmangel, Trockenheit und Wurzelkonkurrenz (s. SLAVIKOVA 1965) zeitlich eingeschränkt. An *B. benekenii*-Standorten spielen also Anpassungen an relativ kurze, zur Verfügung stehende Wachstumszeiten oder an die folgenden Extrembedingungen die entscheidende Rolle für die Konkurrenzkraft der Art.

4. „Ökologische Struktur"

Die Pflanzenartenkombination eines Bestandes kann nach der Indikatorarten-Konzeption auch zur Kennzeichnung einiger ökologischer Faktoren benutzt werden (TÜXEN & ELLENBERG 1937 u.a.). Durch die Gegenüberstellung von Häufigkeitsverteilungskurven der Zeigerwerte nach ELLENBERG (1979) aller bestandsbildenden Arten (s. Tab. 5) sind die Standorte von *B. benekenii* und *B. ramosus* gut zu charakterisieren und zu vergleichen (ZOLYOMI & PRECSENYI 1964). Als Standorte werden dabei die vegetations- und bodenkundlich bearbeiteten Flächen von ein Quadratmeter Größe verstanden. Die kleinflächige Aufnahmetechnik ermöglicht, in kurzer Zeit eine ausreichende Anzahl von Beständen mit homogener Struktur und gleichem Entwicklungsstand zu erfassen.

Die sich ergebenden Kennkurven von *B. ramosus* und *B. benekenii* (Abb. 3) stimmen im allgemeinen überein. Beide Arten weisen für die untersuchten Standortfaktoren weite Amplitu-

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

Tab. 5: Artenliste der Standortquadrattests mit Zeigerwerten (nach ELLENBERG, 1979). Die Arten sind nach der Häufigkeit ihres Auftretens in den Aufnahmen mit B. benekenii (54) und B. ramosus (41) geordnet (Stetigkeitsangabe als absolute Zahl).

lfd.Nr.	Name	Ökologisches Verhalten						Stetigkeiten	
		L	T	K	F	R	N	Br.b.-	Br.r.-St.
1	Viola reich.x riv.	4	5	4	5	7	6	32	13
2	Galium odoratum	2	5	2	5	x	5	25	16
3	Fraxinus excelsior	4	5	3	x	7	7	18	15
4	Vicia sepium	x	x	5	5	7	5	19	12
5	Dactylis glomerata	7	x	3	5	x	6	13	16
6	Poa nemoralis	5	x	5	5	5	3	17	10
7	Fragaria vesca	7	x	5	5	x	6	13	13
8	Acer pseudoplatanus	4	x	4	6	x	7	15	9
9	Epilobium montanum	4	x	3	5	6	6	11	11
10	Rubus idaeus	7	x	x	5	x	8	9	10
11	Brachypodium sylvaticum	4	5	3	5	6	6	11	7
12	Melica uniflora	3	5	2	5	6	x	15	3
13	Mercurialis perennis	2	5	3	x	7	7	14	2
14	Geranium robertianum	4	x	3	x	x	7	6	10
15	Stachys sylvatica	4	x	3	7	7	7	10	5
16	Ranunculus repens	6	x	x	7	x	x	8	8
17	Urtica dioica	x	x	x	6	6	8	6	9
18	Senecio fuchsii	7	x	7	5	x	8	10	4
19	Circaea lutetiana	4	5	3	6	7	7	8	6
20	Oxalis acetosella	1	x	3	6	4	7	8	5
21	Galeobdolon luteum	3	5	4	5	7	5	8	4
22	Ranunculus auricomus agg	5	5	3	6	8	7	3	9
23	Carex sylvatica	2	5	3	5	7	5	8	3
24	Galium sylvaticum	5	5	4	4	7	5	6	6
25	Mycelis muralis	4	5	2	5	x	6	7	4
26	Milium effusum	4	x	3	5	5	5	9	1
27	Galium aparine	7	5	3	x	6	8	6	4
28	Stellaria holostea	5	6	3	5	6	5	5	5
29	Geum urbanum	4	5	5	5	x	7	6	4
30	Impatiens noli-tangere	4	5	5	7	7	6	5	4
31	Veronica chamaedrys	6	x	3	4	x	x	5	4
32	Festuca gigantea	4	5	3	7	6	6	5	4
33	Lathyrus vernus	4	x	4	4	7	x	5	4
34	Moehringia trinervia	4	5	3	5	6	7	9	0
35	Torilis japonica	6	6	3	5	8	8	2	6
36	Cirsium arvense	8	x	x	x	x	7	2	6
37	Fagus sylvatica	3	5	2	5	x	x	6	1
38	Hedera helix	4	5	2	5	x	x	5	3
39	Agrostis tenuis	7	x	3	x	3	3	3	4
40	Acer campestre	5	7	4	5	7	6	5	2
41	Cornus sanguinea	7	5	4	x	8	x	1	5
42	Impatiens parviflora	4	6	5	5	x	6	5	1
43	Hordelymus europaeus	3	5	4	5	7	6	5	1
44	Hypericum hirsutum	7	5	4	5	8	7	2	4
45	Carpinus betulus	4	6	4	x	x	x	2	4
46	Crataegus oxyacantha agg	6	5	4	5	7	x	4	2
47	Carex muricata agg	7	5	3	5	x	6	4	2
48	Anemone nemorosa	x	x	3	x	x	x	4	1
49	Agropyron caninum	5	x	3	6	7	8	5	0
50	Rumex sanguineus	4	5	2	8	7	7	3	2
51	Aegopodium podagraria	5	x	3	6	7	8	3	2
52	Alchemilla vulgaris agg	6	4	3	6	x	6	2	3
53	Potentilla sterilis	5	5	2	5	6	6	2	3
54	Dentaria bulbifera	3	5	4	5	7	6	4	0
55	Calamagrostis epigejos	7	5	7	x	x	6	0	4
56	Galeopsis tetrahit	7	x	3	5	x	7	3	1
57	Prunus spinosa	7	5	5	x	x	x	3	1
58	Melica nutans	4	x	3	4	7	3	3	1
59	Lathyrus pratensis	7	5	x	6	7	6	1	3
60	Glechoma hederacea	6	5	3	6	x	7	3	0
61	Galium mollugo	7	x	3	5	x	x	3	0
62	Stellaria nemorum	4	4	4	7	5	7	3	0

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

Tab. 5 (Fortsetzung)

lfd.Nr.	Name	Ökologisches Verhalten						Stetigkeiten	
		L	T	K	F	R	N	Br.b.-	Br.r.-St.
63	Lapsana communis	5	x	3	5	x	7	3	0
64	Pulmonaria obscura	4	5	3	6	8	7	3	0
65	Convallaria majalis	5	x	3	4	x	4	3	0
66	Brachypodium pinnatum	6	5	5	4	7	4	0	3
67	Medicago lupulina	7	5	x	4	8	x	0	3
68	Heracleum sphondylium	7	5	2	5	x	8	0	3
69	Deschampsia cespitosa	6	x	x	7	x	3	0	3
70	Athyrium filix-femina	4	x	3	7	x	6	2	2
71	Luzula luzuloides	4	x	4	x	3	4	2	1
72	Cardamine amara	7	x	4	9	x	4	2	1
73	Poa trivialis	6	x	3	7	x	7	2	1
74	Hypericum perforatum	7	x	5	4	x	x	2	1
75	Scrophularia nodosa	4	5	3	6	6	7	2	1
76	Carex remota	3	5	3	8	x	x	2	1
77	Cirsium vulgare	8	5	3	5	x	8	1	2
78	Sambucus racemosa	6	4	4	5	5	8	1	2
79	Vicia sylvatica	7	x	4	x	8	x	1	2
80	Astragalus glycyphyllos	6	6	4	4	7	4	1	2
81	Tussilago farfara	8	x	3	6	8	6	1	2
82	Geranium robertianum	4	x	3	x	x	7	2	0
83	Dryopteris filix mas	3	x	3	5	5	6	2	0
84	Veronica officinalis	5	x	3	4	2	4	2	0
85	Sanicula europaea	4	5	3	5	8	7	2	0
86	Rubus caesius	7	5	3	7	7	9	0	2
87	Quercus robur	7	6	x	x	x	x	0	2
88	Ranunculus ficaria	4	5	3	7	7	7	1	1
89	Campanula trachelium	4	5	3	5	8	8	1	1
90	Quercus petraea	6	6	2	5	x	x	1	1
91	Phyteuma spicatum	x	x	4	5	x	5	1	1
92	Vincetoxicum hirundinaria	6	5	5	3	7	3	1	1
93	Taraxacum officinale agg	7	x	x	5	x	7	1	1
94	Agrimonia eupatoria	7	6	4	4	8	4	1	1
95	Prunella vulgaris	7	x	3	x	4	x	1	1
96	Carex flacca	7	5	3	6	8	x	1	1
97	Scirpus sylvaticus	6	5	4	9	4	3	1	0
98	Poa palustris	7	x	5	9	8	7	1	0
99	Corydalis cava	3	6	4	6	8	8	1	0
100	Lysimachia nummularia	4	6	4	6	x	x	1	0
101	Daphne mezereum	4	x	4	5	7	5	1	0
102	Epilobium angustifolium	8	x	5	5	3	8	1	0
103	Lathyrus niger	5	6	4	3	x	3	1	0
104	Cephalanthera rubra	3	5	4	4	8	3	1	0
105	Lamium maculatum	4	x	4	6	7	8	1	0
106	Crepis biennis	6	5	3	5	6	5	1	0
107	Hieracium murorum	4	x	3	5	5	4	1	0
108	Sambucus ebulus	8	6	3	5	8	7	1	0
109	Epipactis atrorubens	6	x	3	3	8	2	1	0
110	Sorbus aria	6	5	2	4	7	3	1	0
111	Plantago media	7	x	7	4	8	3	1	0
112	Primula veris	7	x	3	4	8	3	1	0
113	Knautia arvensis	7	5	3	4	x	3	1	0
114	Cerastium pumilum	8	7	4	2	8	?	1	0
115	Trifolium medium	7	5	4	4	x	3	1	0
116	Salix caprea	7	x	3	6	7	7	1	0
117	Linum carthaticum	7	x	3	x	x	1	1	0
118	Poa chaixii	6	5	4	5	3	4	1	0
119	Corylus avellana	6	5	3	x	x	x	1	0
120	Trifolium pratense	7	x	3	x	x	x	1	0
121	Polygonatum verticillatum	4	4	2	5	4	5	1	0
122	Ranunculus lanuginosus	3	x	3	6	7	8	1	0
123	Lonicera xylosteum	5	5	4	5	7	x	1	0
124	Cirsium palustre	7	5	3	8	4	3	0	1
125	Solanum dulcamara	7	5	x	8	x	8	0	1
126	Picea abies	5	3	6	x	x	x	0	1
127	Polygonatum multiflorum	2	5	5	5	6	4	0	1

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

Tab. 5 (Fortsetzung)

lfd.Nr.	Name	Ökologisches Verhalten L	T	K	F	R	N	Stetigkeiten Br.b.-	Br.r.-St.
128	Hieracium sabaudum	5	6	3	4	4	?	0	1
129	Cirsium oleraceum	6	5	3	7	8	5	0	1
130	Agrostis stolonifera	8	x	x	6	x	5	0	1
131	Vaccinium myrtillus	5	x	5	x	2	3	0	1
132	Crataegus monogyna	7	5	3	4	8	3	0	1
133	Arum maculatum	3	6	2	7	7	8	0	1
134	Vinca minor	4	6	2	5	x	6	0	1
135	Clematis vitalba	7	7	3	5	7	7	0	1
136	Atropa bella-donna	6	6	2	5	8	8	0	1
137	Listera ovata	x	x	3	6	7	7	0	1
138	Origanum vulgare	7	x	3	3	x	3	0	1
139	Potentilla reptans	6	6	3	6	7	5	0	1
140	Sanguisorba minor	7	6	5	3	8	2	0	1
141	Euphorbia cyparissias	8	x	4	3	x	3	0	1
142	Orchis mascula	7	x	3	4	8	3	0	1
143	Tilia cordata	5	5	4	x	x	5	0	1
144	Viburnum opulus	6	5	3	x	7	6	0	1
145	Ajuga reptans	6	x	2	6	x	6	0	1
(ohne Zeigerwertangaben)									
146	Rubus fruticosus agg							5	9
147	Hieracium maculatum							2	1
148	Cardamine pratensis agg							1	1
149	Valeriana officinalis agg							1	1
150	Leucanthemum vulgare agg							1	0
151	Cynoglossum germanicum							1	0
152	Laser trilobium							1	0
153	Achillea millefolium agg							0	1

den auf. Sie sind Halbschattenpflanzen und können als Frischezeiger eingestuft werden. Ihre Hauptverbreitung liegt in Hessen in submontan-temperaten Bereichen mit subozeanischer Klimaprägung. Sie finden sich sowohl auf sauren als auch auf basischen Böden mit mäßigen bis hohen Stickstoffgehalten. Da *B. ramosus* häufiger in Schlagfluren und mesophilen Saumgesellschaften vertreten ist als *B. benekenii* (s. Abb. 2), ergeben sich in den Kurvenverläufen (Abb. 3) einige Abweichungen. Die Standortunterschiede sind jedoch für eine Begünstigung einer der beiden Arten nicht bedeutsam genug. *B. ramosus* kommt danach etwas häufiger an gut durchfeuchteten, stickstoffreichen Standorten mit höheren relativen Beleuchtungsstärken vor.

Mittelwerte und Standardabweichungen (Tab. 6) zeigen im Gegensatz zu den Kennkurven die Differenzen und Vorkommensamplituden nicht deutlich genug. Merkbare, qualitative Unterschiede der Standortbedingungen werden schon durch sehr geringe Änderungen der Mittelwerte ausgedrückt. Die von ELLENBERG (1979) angegebenen Zeigerwerte für *B. ramosus* und *B. benekenii* vermitteln daher ein ungenaues Bild der „Ansprüche" an die Licht-, Feuchte- und Stickstoffverhältnisse der Standorte. Außerdem sind die Reaktionszahlen zu hoch angesetzt. Die Kontinentalitätszahlen stimmen mit den Gesamtverbreitungen, wie sie MEUSEL, JÄGER & WEINERT (1965) angeben, überein und deuten wiederum auf den möglicherweise kausalen Zusammenhang zwischen einer kürzeren Vegetationsperiode und dem Vorkommen von *B. benekenii* hin.

Da Standortfaktoren als Komplex wirken, sind die Stickstoff-, Feuchte- und Reaktionszahlen gekoppelt in einem Netzdiagramm (Abb. 4) dargestellt. Die Übereinstimmungen werden nochmals deutlich. Beide Arten zeigen das Schwergewicht ihres Vorkommens an frischen, mäßig sauren und mäßig stickstoffreichen Standorten. Doch findet man *B. benekenii* auch auf trockenen und damit relativ stickstoffarmen Böden, die gleichzeitig stark basisch sind. Außerdem kommt die Art auch auf sauren Böden vor.

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

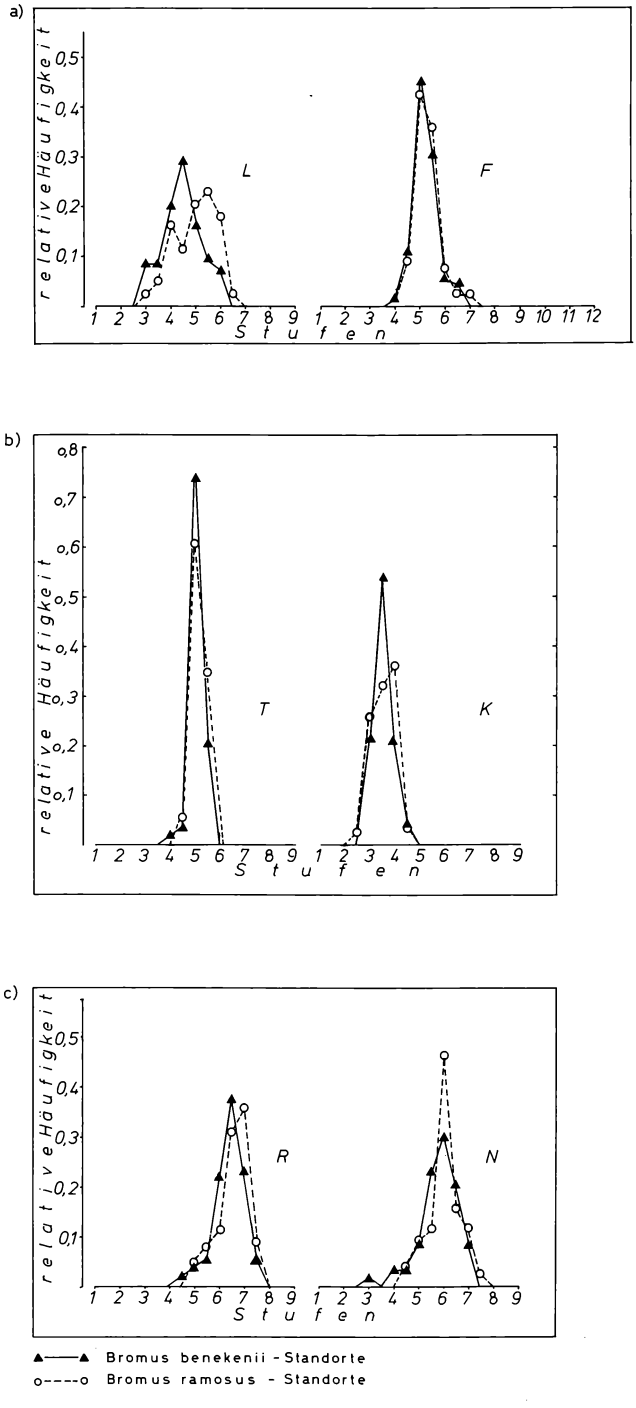


Abb. 3: Häufigkeitsverteilungen der Mittelwerte aus den Licht- und Feuchtezahlen (a), den Temperatur- und Kontinentalitätszahlen (b) und den Reaktions- und Stickstoffzahlen (N) (c) (nach ELLENBERG 1979) der Pflanzenarten an den untersuchten *Bromus benekenii*- und *B. ramosus*-Standorten in Hessen.

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

Tab 6: Mittelwerte aus den Durchschnittswerten der Zeigerwerte der Begleitpflanzen an B. benekenii- und B. ramosus-Standorten. Zum Vergleich sind die Zeigerwerte der beiden Arten nach ELLENBERG (1979) dargestellt.

		L	T	K	F	R	N
ermittelte Zeigerwerte	B. ben-St	4,5±0,8	5,0±0,4	3,6±0,4	5,2±0,5	6,4±0,6	5,8±0,8
mit Stichp.-Standardabw.	B. ram-St	5,0±0,8	5,2±0,2	3,6±0,4	5,3±0,5	6,6±0,6	6,0±0,6
Zeigerwerte nach	B. ben.	5	5	4	5	8	5
ELLENBERG	B. ram.	6	5	2	6	8	6

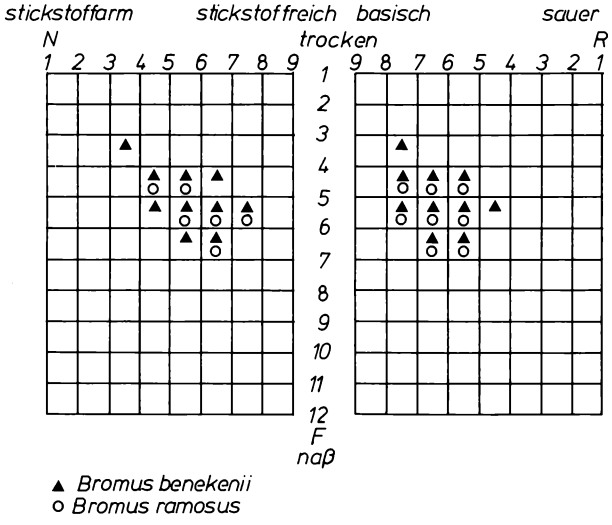


Abb. 4: Vergleich der Vorkommen von *Bromus benekenii* und *B. ramosus* in Abhängigkeit von Reaktions-, Stickstoff- (N) und Feuchtezahl der untersuchten Standorte in Hessen (ermittelt anhand der Zeigerwerte der Begleitpflanzen nach ELLENBERG 1979; Netzdiagramm in Anlehnung an ZOLYOMI & PRECSENYI, 1964).

5. Böden

Über den Nutzen herkömmlicher bodenkundlicher Untersuchungen bestehen unterschiedliche Anschauungen (ELLENBERG 1951; POORE 1955). In der vorliegenden Arbeit sollten sie dazu beitragen, die Standorte näher zu charakterisieren. Die Ergebnisse bestätigen die Erkenntnisse, die aus den vegetationskundlichen Untersuchungen gewonnen worden sind. Geringe Differenzen zwischen den Standorten beider Arten deuten nicht auf unterschiedliche „Ansprüche" von *B. ramosus* und *B. benekenii* hin. Sie geben die Bedingungen in den unterschiedlichen Pflanzengesellschaften wieder. Erwähnenswert ist dabei ein Vergleich der mittleren Wassergehalte der „Lichtungen" im Hochsommer (Tab. 7). Die Böden der *B. benekenii*-Standorte trocknen stärker aus als die der *B. ramosus*-Standorte. Im Frühsommer genügen die Wassergehalte aber selbst „anspruchsvolleren" Arten.

6. Mikroklima

Die Ergebnisse entsprechen den Erkenntnissen, die aus den Vorkommen der beiden Arten in verschiedenen Gesellschaften (s. Abb. 2) abgeleitet werden können. Nach FLEMMING (1964) sind Klimaunterschiede zwischen Freifläche und Wald vor allem strahlungs- und windgeprägt, wobei dem Wind nicht so große Bedeutung beigemessen werden sollte (vgl. STOK-

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

Tab. 7: Mittlere Wassergehalte der Böden an den untersuchten B. benekenii- und B. ramosus-Standorten im Mai/Juni bzw. im August und ein Vergleich der "Lichtungen" beider Arten im August.

		Standorte		"Lichtungen"
		Mai/Juni	August	August
mittlerer Wassergehalt (Vol. %)	B. benekinii	35	25	23
	B. ramosus	38	27	32

KER 1956). An *B. ramosus*-Standorten ergeben sich aus diesem Grund im allgemeinen ein höherer relativer Lichtgenuß sowie extremere Minimum- und Maximumtemperaturen. Weiterhin sind die maximalen Sättigungsdefizite höher und die Anzahl der Stunden mit minimalen Sättigungsdefiziten (≤ 1 mbar) geringer.

7. Phänologie

Die Entwicklungsphasen genetisch gleicher Pflanzen einer Art variieren in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen (SCHNELLE 1955). Die Anpassungsfähigkeit kann für das Vorkommen von entscheidender Bedeutung sein. Keimungsversuche zeigten, daß weder die Karyopsen von *B. benekenii* noch die von *B. ramosus* eine Stratifikation benötigen. Anzucht im Dauerdunkel bei 21° C verkürzte die Zeit bis zur Keimung gegenüber anderen geprüften Bedingungen um mindestens 30 Tage. Mit ihrem Phytochrom-System und der Temperaturabhängigkeit der Keimung besitzen die Pflanzen folglich ein wirkungsvolles Kontrollsystem, um optimale Wachstumsbedingungen abzupassen (s.a. FRANKLAND & TAYLORSON 1983). Unter günstigen Bedingungen benötigt *B. benekenii* eine kürzere Keimdauer als *B. ramosus* (7 Tage gegenüber 16 Tage).

Ein Synonym für *B. ramosus* ist *Bromus serotinus* Beneken. Dieser Name basiert auf der Beobachtung, daß *B. ramosus* später blüht als *B. benekenii* (*serotinus*, lat. = spät kommend). Eigene Beobachtungen bestätigen dies und zeigen, daß bei *B. benekenii* alle Entwicklungsphasen früher einsetzen (Abb. 5). Die Blütezeiten der beiden Arten überschneiden sich folglich auch nicht, obwohl der Beginn der Blüte von vielen Standortfaktoren abhängig ist und besonders bei einer großräumigen Betrachtung stark schwankt.

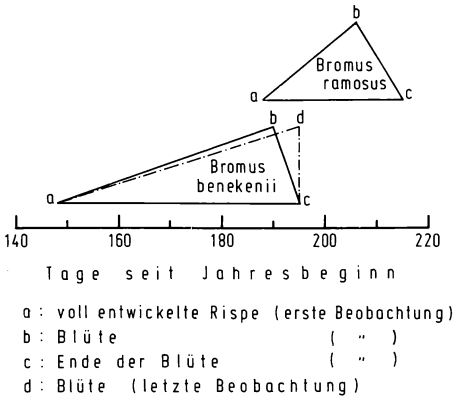


Abb. 5: Zeitlicher Verlauf der Blütenentwicklung von *Bromus benekenii* und *B. ramosus* an den untersuchten Standorten in Hessen.

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

Die früh abgeschlossene Entwicklung ermöglicht *B. benekenii,* Standorte zu besiedeln, die z.B. durch sommerliche Trockenheit oder intensive Beschattung relativ früh zu Extremstandorten werden. Da sowohl *B. ramosus* als auch *B. benekenii* in lokalen Fortpflanzungspopulationen auftreten, deren Blütezeiten sich nicht überschneiden, besteht ein weiteres Argument, von zwei Arten zu sprechen.

8. Physiologie und Anatomie

An *B. benekenii*- und *B. ramosus*-Standorten differieren in erster Linie die Licht- und Wasserverhältnisse. Aus diesem Grund sind die Auswirkungen dieser Faktoren unter sonst konstanten Bedingungen in der Klimakammer untersucht worden. Unter Kulturbedingungen werden aber die inter- und intraspezifischen Konkurrenzen ausgeschaltet, so daß bei der anschließenden Interpretation alle im Freiland gewonnenen Erkenntnisse mit herangezogen werden müssen.

Um eine Vergleichbarkeit der Daten zu gewährleisten, wurde mit Pflanzen gleicher Abstammung und übereinstimmender Entwicklungsphase gearbeitet. Für die Messungen wurde das annähernd lineare Wachstum in der ersten Entwicklungsphase ausgenutzt.

8.1 Wachstum in Abhängigkeit von der Bodensaugspannung

Die beiden untersuchten Arten werden zu den Mesophyten gezählt (ELLENBERG 1979). Diese zeigen eine hohe Anpassungsfähigkeit an den Wasserhaushalt des Standortes (LARCHER 1980). Die Stomataregulierung und das Ausmaß der kutikulären Transpiration sind dabei artspezifisch (PISEK 1956). Über die Diffusion von Wasserdampf und CO_2 durch die Spaltöffnungen sind Transpiration und Kohlenstofferwerb eng verknüpft. Ein Vergleich von Wachstumsraten unter verschiedenen Bodensaugspannungen erlaubt daher Aussagen über eine eventuelle unterschiedliche Adaption.

Das Blattflächenwachstum ist ein vielfach benutzter Parameter zur Beschreibung von Wachstumsvorgängen (EVANS 1972). Da Blattfläche und Blattlänge von Gräsern annähernd proportional wachsen, stellt das Blattlängenwachstum eine brauchbare Größe dar. In der Abbildung 6 sind den vier Wasserspannungsstufen, die durch Gießen mit definierten Wassermengen erzeugt wurden, die Wachstumsraten der beiden Arten gegenübergestellt. Bei beiden Arten nimmt mit abnehmender Bodensaugspannung das Wachstum zu.

Zwischen den beiden Stufen mit den geringsten Saugspannungen zeigt *B. benekenii* anders als *B. ramosus* weiterhin eine deutliche Zuwachssteigerung. Möglicherweise ist hierfür eine empfindlichere und bessere angepaßte Stomataregulierung und ein wirkungsvollerer Transpirationsschutz (z.B. stärkere Behaarung und Wachsauflage) von *B. ramosus* der Grund. Während *B. benekenii* ungehemmter transpiriert, und zumindest kurzfristig höhere Wachstumsraten zu verzeichnen hat, reguliert *B. ramosus* frühzeitiger die Transpiration. Unterstützt wird diese Interpretation durch die Tatsache, daß *B. benekenii* unter hohen Lichtintensitäten einem gespannteren Wasserhaushalt ausgesetzt ist (s. Abb. 10) und schon bei kurzzeitigen Wasserstreßsituationen hohe Verwelkungsgrade aufweist.

8.2 Reaktionen auf verschiedene Lichtintensitäten

Entwicklung und Wachstum der photoautotrophen Pflanzen werden wesentlich durch die Lichtbedingungen beeinflußt. Bei der Anpassung an die Lichtintensität treten morphologisch und physiologisch Veränderungen auf, die die photosynthetische Produktivität und damit das Überleben im Pflanzenbestand mitbestimmen. Im Starklicht gewachsene Blätter (Sonnenblätter) sind wesentlich dicker, haben ein höheres Trockengewicht je Frischgewicht und besitzen ein deutlich ausgeprägtes, zum Teil mehrschichtiges Palisadenparenchym (LICHTENTHALER 1985). Darüber hinaus reagieren Sonnenblätter auf einen hohe Lichtintensitäten begleitenden Wasserstreß in vielen Fällen mit der Ausbildung xeromorpher Strukturen, z.B. einer stärkeren Behaarung.

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

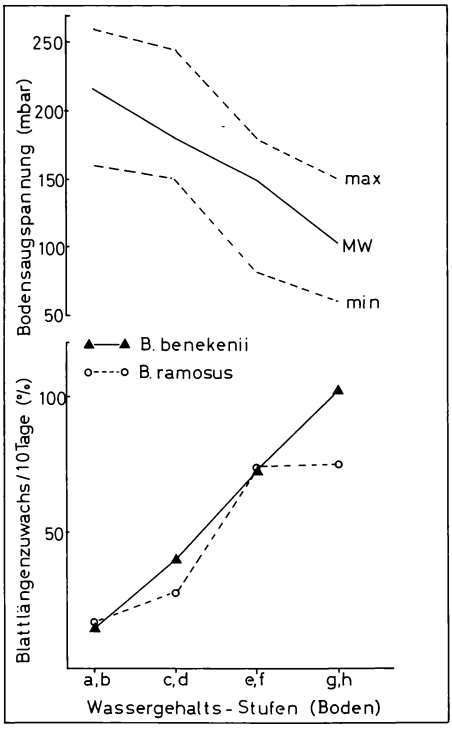


Abb. 6: Relativer Blattlängenzuwachs bei *Bromus benekenii* und *B. ramosus* in Abhängigkeit von der Bodensaugspannung (= Wasserspannung), unter kontrollierten Umweltbedingungen in der Klimakammer. (Die vier Wassergehaltsstufen sind durch Gießen mit definierten Wassermengen entstanden und erzeugen im Boden die angegebenen Saugspannungen.)

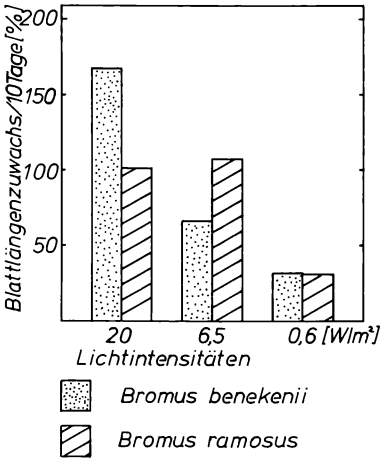


Abb. 7: Relativer Blattlängenzuwachs bei *Bromus benekenii* und *B. ramosus* in Abhängigkeit von der Lichtintensität unter Klimakammerbedingungen.

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

Der Chlorophyllgehalt je Frischgewicht und Trockengewicht ist im Schwachlicht höher als im Starklicht. Bezogen auf die Blattfläche ist es umgekehrt, da die Schwachlichtblätter dünner als Starklichtblätter sind. Das Verhältnis von Chl a/Chl b ist unter Schwachlichtbedingungen in charakteristischer Weise niedriger als im Starklicht (WILD 1979).

Die Anpassungen von *B. ramosus* und *B. benekenii* an Lichtintensitäten von 0,6 W/m^2, 6,5 W/m^2 und 20 W/m^2 sind in der Klimakammer charakterisiert worden.

a) Wachstumsraten:
Höhere Lichtintensitäten lassen eine gesteigerte Substanzproduktion erwarten, die in ihrem Ausmaß artspezifisch ist. *B. benekenii* reagiert auf die Erhöhung der Lichtintensität von 6,5 W/m^2 auf 20 W/m^2 mit einer enormen Wachstumssteigerung (Abb. 7), während *B. ramosus* schon bei geringerer Intensität ($\leq$ 6,5 W/m^2) ein Maximum erreicht. Dieser Unterschied kann auch als Resultat einer empfindlicheren Transpirationsregulierung von *B. ramosus* gedeutet werden.

b) Chlorophyllgehalte und -verhältnisse:
Auf gleiche Weise wie bei den Klimakammerpflanzen sind die Chlorophyllgehalte einiger Freilandpflanzen bestimmt worden. Die Ergebnisse (Abb. 8) zeigen keine auffallenden Unterschiede zwischen den beiden Arten. Aber es werden in Abhängigkeit von der Lichtintensität typische Reaktionen deutlich (s.a. WILD 1979). So nimmt das Chl a/Chl b-Verhältnis mit steigender Lichtintensität zu. Diese physiologische Anpassung zeigt sich auch unter Freilandbedingungen.

Zur Optimierung der Lichtsammlung findet im Schwachlicht eine verstärkte Chlorophyllbiosynthese statt. Dies führt zu einem höheren Chlorophyllgehalt pro Frischgewicht (s. Abb. 9). Bezogen auf die Blattfläche liegt der Chlorophyllgehalt im Schwachlicht in der Regel niedriger. Bei 6,5 W/m^2 zeigt sich jedoch ein höherer Gehalt als bei 20 W/m^2 (Abb. 8). Dies ist vermut-

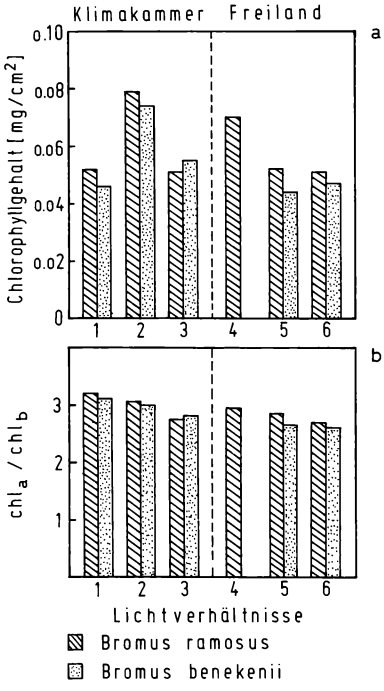


Abb. 8: Chlorophyllgehalt pro Blattfläche (a) und Chl a/Chl b-Verhältnis (b) von *Bromus benekenii* und *B. ramosus* unter verschiedenen Lichtverhältnissen in der Klimakammer und unter Freilandbedingungen (1 = 20 W/m^2, 2 = 6,5 W/m^2, 3 = 0,6 W/m^2, 4 = Freifläche, 5 = „lichter" Wald, 6 = „dunkler" Wald).

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

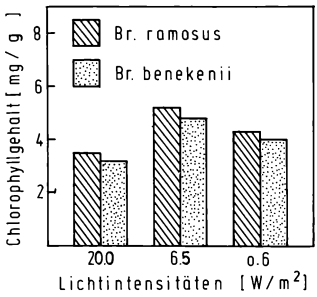


Abb. 9: Chlorophyllgehalt pro Frischgewicht in Abhängigkeit von der Lichtintensität unter Klimakammerbedingungen; Vergleich zwischen *Bromus benekenii* und *B. ramosus*.

lich auf gleiche Blattdicke unter den beiden Lichtintensitäten zurückzuführen. Bei 0,6 W/m² scheint jedoch, aufgrund des niedrigen Chlorophyllgehaltes pro Fläche gegenüber einem hohen Gehalt pro Frischgewicht, eine morphologische Anpassung stattgefunden zu haben.

c) Trockengewicht:
Schon 1936 hat FILZER auf die Abhängigkeit der Trockensubstanzproduktion von der Lichtintensität innerhalb von Pflanzengesellschaften aufmerksam gemacht. *B. benekenii* und *B. ramosus* unterscheiden sich insbesondere unter den höheren Lichtintensitäten in ihren Trockengewichtsanteilen (s. Abb. 10). Das höhere Trockensubstanz/Wassergehalt-Verhältnis von *B. benekenii* läßt sich mit einem angespannteren Wasserhaushalt bei hemmungsloserer Transpiration erklären.

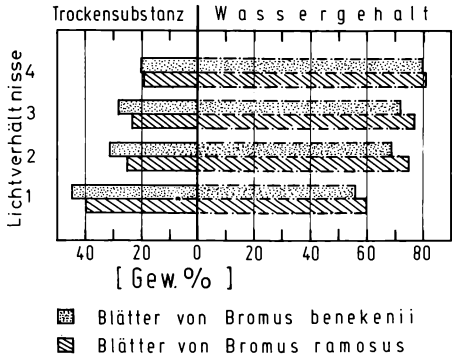


Abb. 10: Relatives Trockengewicht (bezogen auf Frischgewicht) und relativer Wassergehalt von *Bromus benekenii* und *B. ramosus* in Abhängigkeit von verschiedenen Lichtverhältnissen unter Freiland- und Klimakammerbedingungen (1 = strahlungsungeschützte Schlagflur bei hoher Wasser- und Nährstoffversorgung, 2 = 20 W/m², 3 = 6,5 W/m², 4 = 0,6 W/m²).

d) Anzahl und Größe der Stomata:
Die Anzahl der Stomata und ihre Größe ist vom Pflanzentyp, den wirkenden Umweltfaktoren und der Lage des Blattes an der Pflanze abhängig (EVANS 1972). An trockenen und sonnenexponierten Standorten entwickelt die Pflanze mehr und kleinere Spaltöffnungen als unter feuchten Schattenbedingungen. Während des Wachstums erzeugen hohe Lichtintensitäten nach WILD & WOLF (1980) eine höhere Anzahl von Stomata pro Fläche.

Auch bei *B. ramosus* und *B. benekenii* sind diese lichtinduzierten Anpassungen zu beobachten (s. Tab. 8). *B. ramosus* weist unter beiden Lichtintensitäten eine höhere Anzahl von Spaltöff-

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

Tab. 8: Vergleich der Anzahl der Stomata pro Fläche und der Länge der Stomata bei B. benekenii und B. ramosus in Abhängigkeit von hoher und niedriger Lichtintensität, unter Klimakammerbedingung.

		Anzahl / mm²	Länge (mm)
20 W/m²	B. benekenii	54,8± 2,4	0,042±0,003
	B. ramosus	62,0±10,0	0,050±0,002
0,6 W/m²	B. benekenii	28,0± 3,5	0,065±0,002
	B. ramosus	39,4± 4,7	0,065±0,001

nungen pro Fläche auf als *B. benekenii.* Die größere Stomatalänge von *B. ramosus* bei 20 W/m² läßt sich möglicherweise mit dem höheren Ploidiegrad erklären, die Angleichung der Längen bei 0,6 W/m² ist demzufolge umso bemerkenswerter. *B. ramosus* reagiert scheinbar effektiver auf höhere und *B. benekenii* auf niedrigere Lichtintensitäten.

Alle untersuchten Parameter zeigen eine Korrelation mit der Lichtintensität. Die untersuchten Arten weisen jedoch Unterschiede in ihrer Anpassungsfähigkeit auf. Danach ist *B. ramosus* besser an höhere und *B. benekenii* etwas besser an niedrigere Lichtintensitäten angepaßt. Unter Konkurrenzbedingungen kann dies für das Vorkommen entscheidend sein. Das Ergebnis stimmt daher mit den Beobachtungen im Freiland überein (s. auch Abb. 2).

9. Fortpflanzungssystem

Der Vergleich der prozentualen Anteile der Ährchen mit Samenansatz an isolierten (*B. ram.:* 40 ± 9%, *B. ben:* 35 ± 7%) und nicht isolierten (*B. ram:* 77 ± 11%, *B. ben.:* 58 ± 18%) Rispen belegt, daß beide Arten selbstkompatibel sind. Diese fakultative Idiogamie ermöglicht ökogenetische Differenzierungen, die nicht zuletzt für die große Anzahl der phänotypischen Abwandlungen verantwortlich sein wird (s. auch SMITH 1981). Jedes Individuum der beiden Arten ist dadurch zudem in der Lage, bei der Besiedlung neuer Gebiete, Stammvater einer neuen Linie zu werden (s. auch ARMSTRONG 1981, 1983).

Schlußfolgerungen

Bromus ramosus und *Bromus benekenii* stellen ähnliche, relativ hohe „Ansprüche" an den Standort. Es ist daher anzunehmen, daß sie untereinander in Konkurrenz stehen. Im direkten Wettbewerb, unter für beide Arten optimalen Bedingungen, wird *B. ramosus* infolge seiner überlegenen Wuchsleistung und besseren Anpassungsfähigkeit an hohe Lichtintensitäten bei wirksamerer Transpirationsregulierung *B. benekenii* verdrängen (s. KNAPP & KNAPP 1954). Beide Arten belegen danach unterschiedliche ökologische Nischen, was sich durch das schwerpunktmäßige Vorkommen in verschiedenen Pflanzengesellschaften ausdrückt.

Während der Zeiten, die *B. benekenii* und *B. ramosus* für ihr Wachstum benötigen, unterscheiden sich die untersuchten Standortfaktoren nur geringfügig. Die Differenzen machen nicht deutlich, warum *B. benekenii* bzw. *B. ramosus* nun an zahlreichen Standorten „begünstigt" ist.

Ein bedeutsamer Unterschied zwischen den Standorten ist dagegen das zeitliche Anhalten der für *B. benekenii* und *B. ramosus* relevanten Bedingungen. So kommt *B. benekenii* meist auf Standorten mit einer kürzeren, zur Verfügung stehenden Wachstumszeit vor. Da *B. benekenii* seinen Entwicklungszyklus früher abschließt als *B. ramosus,* hat die Art dort einen entscheidenden Konkurrenzvorteil. Denn für die Wettbewerbsfähigkeit einer Art, die das Überleben in einer Pflanzengesellschaft sichert, ist es von grundlegender Bedeutung, daß die Samenproduktion mit Ende der Vegetationsperiode abgeschlossen ist.

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

Die jährliche Periodizität der Standortfaktoren selektiert somit das Vorkommen der Arten entsprechend ihrer Phänologie. Bei der Kennzeichnung der Ökologie einer Art wird diese Möglichkeit bisher offensichtlich zu wenig berücksichtigt. So ergeben die Unterschiede zwischen den Zeigerwerten (ELLENBERG 1979) von *B. ramosus* und *B. benekenii* ein ungenaues Bild über die „Ansprüche" der beiden Arten.

Hessen liegt im Überschneidungsbereich der Areale von *B. ramosus* und *B. benekenii*. Hier zeigen sich kleinräumig die Standortbedingungen, die auch für die unterschiedliche Gesamtverbreitung verantwortlich zu machen sind. Nach MEUSEL et al. (1965) ist *B. benekenii* von kontinentalerem Charakter als *B. ramosus*. Die östliche und nördliche Verbreitungsgrenze von *B. benekenii* deckt sich mit der Januar-Isotherme von −12,5° C, die von *B. ramosus* mit der von −2,5° C. *B. benekenii* kann wahrscheinlich nur aufgrund seiner früh abgeschlossenen Entwicklung in die Gebiete zunehmender Kontinentalität vordringen, für die verkürzte Vegetationsperioden charakteristisch sind. Während die Art dort in den Tieflagen vorkommt, wächst sie in Nordafrika nur zwischen 600 und 2400 m ü. NN.

Die unterschiedlichen Chromosomenzahlen (vgl. HOLUB et al. 1972) und ökologischen Untersuchungsergebnisse unterstützen die Auffassung, daß es sich bei *B. benekenii* und *B. ramosus* um zwei gut geschiedene Arten handelt.

Danksagung

Frau Prof. Dr. I. LENSKI danke ich für die Unterstützung meiner Arbeit durch wertvolle Ratschläge und kritische Stellungnahmen. Frau B. HOFFMANN danke ich für die Ermöglichung der physiologischen Experimente und den Herren A. FREDE und R. KUBOSCH für anregende Diskussionen.

Literatur

ARMSTRONG, K.C. (1981): The evolution of Bromus inermis and related species of Bromus sect. Pnigma. – Bot. Jahrb. Syst. 102: 427–443.

– (1983): The relationship between some Eurasien and American species of Bromus section Pnigma as determined by the karyotypes of some F_1 hybrids. – Canad. J. Bot. 61: 700–707.

ASCHERSON, P., GRAEBNER, P. (1898–1902): Synopsis der mitteleuropäischen Flora. 2. Bd., 1. Abt. – Leipzig.

BARKMAN, H. (1977): Die Erforschung des Mikroklimas in der Vegetation. – In: DIERSCHKE, H. (Red.): Vegetation und Klima. – Ber. Internat. Symposien JVV Rinteln 1975: 5–20. Vaduz.

BENZLER, H., FINNERN, H., MÜLLER, W., ROESCHMANN, G., WILL, K.H., WITTMANN, O. (1982): Bodenkundliche Kartieranleitung. – (Hrsg.: Bundesanst. für Geowissensch. und Rohstoffe und den Geolog. Landesämtern in der Bundesrepublik Deutschland). – Hannover.

BOHN, U. (1981): Vegetationskarte der Bundesrepublik Deutschland, 1 : 200.000. Potentielle natürliche Vegetation, Blatt CC 5518 Fulda. – Schr.Reihe Vegetationskde. 15. – Bonn-Bad Godesberg.

BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. 3. Aufl. – Wien, New York.

DIERSCHKE, H. (1974): Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortsgefälle an Waldrändern. – Scripta Geobotanica, Bd. 6. Göttingen.

ELLENBERG, C. & ELLENBERG, H. (1974): Wuchsklima-Gliederung von Hessen 1 : 200.000 auf pflanzenphänologischer Grundlage. – (Hrsg.: Hess. Minister für Landwirtschaft und Umwelt, Abt. Landentwicklung) – Wiesbaden.

ELLENBERG, H. (1951): Landwirtschaftliche Standortskartierung auf pflanzengemäßer Grundlage. – Z. Pflanzenernähr. Düngung Bodenk. 53, Heft 3: 204–224.

– (1956): Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. – Stuttgart.

– (1967): Entscheidende Standortsfaktoren und ihre pflanzengemäße Beurteilung. – XIV IUFRO-Kongreß München II: 72–74.

– (1979): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. – Scripta Geobotanica, Bd. 9. Göttingen.

– (1982): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 3. verb. Auflage. – Stuttgart.

EVANS, C. (1972): The quantitative analysis of plant growth. – Studies in Ecology, Vol. 1. Oxford, London, Edinburgh, Melbourne.

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

FIEDLER, H.J. (1973): Methoden der Bodenanalyse, Bd. 1: Feldmethoden. – Dresden.
FILZER, P. (1936): Untersuchungen über das Mikroklima in niederwüchsigen Pflanzengesellschaften. – Beih. Bot. Cbl. 55 (1/2): 301–347.
FLEMMING, G. (1964): Das Klima an Waldbestandsrändern. – Abh. Meterol. u. Hydrol. Dienst DDR 71: 76 S.
FRANKLAND, B., TAYLORSON, R. (1983): Light control of seed germination. – In: Encyclopedia of Plant Physiology, N.S. 16 A: 428–448. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
GEIGER, R. (1961): Das Klima der bodennahen Luftschicht. 2. Auflage. – Braunschweig.
GERLACH, D. (1977): Botanische Mikrotechnik. 2. Auflage. – Stuttgart.
HARTGE, K.H. (1971): Die physikalische Untersuchung von Böden. – Stuttgart.
HERMANN, F. (1956): Flora von Nord- und Mitteleuropa. – Stuttgart.
HESS, H.E., LANDOLT, E., HIRZEL, R. (1967): Flora der Schweiz und angrenzende Gebiete. Bd. I. – Basel, Stuttgart.
HOLDON, M. (1965): Chlorophylls. – In: Goodwin, T.W. (Ed.): Chemistry and bio-chemistry of plant pigments: 461–488. London.
HOLMBERG, O.R. (1926): Nagra nya former av skandinaviska gräs. – Bot. Notiser 1926: 184. Lund.
HOLUB, J., MESICEK, JAVURKOVA, V. (1972): Annotated chromosome counts of czechoslovak plants (31–60). – Folia Geobot. Phytotax. 7: 167–202. Praha.
HUBBARD, C.E. (1973): Gräser. – Stuttgart.
ILSE (1866): Flora von Mittelthüringen. – Jahrb. Königl. Akad. Gemeinn. Wissensch. Erfurt N.F. IV: 346.
JANETSCHEK, H. (Hrsg.) (1982): Ökologische Feldmethoden. – Stuttgart.
JUNGK, A. (1961): Über eine Schnellmethode zur Bestimmung des Nährstoffgehaltes gärtnerischer Erden. – Z. Pflanzenernähr., Düngung, Bodenk. 95: 10–23.
KERSHAW, K.A. (1960): The detection of pattern and association. – J. Ecol. 48: 233–244.
– (1973): Quantitative and dynamic plant ecology. – London.
KNAPP, G., KNAPP, R. (1954): Über die Möglichkeiten der Durchsetzung und Ausbreitung von Pflanzenindividuen aufgrund verschiedener Wuchsformen. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 67: 410–419.
KNAPP, R. (1967): Die Vegetation des Landes Hessen. – Ber. Oberhess. Ges. Natur-Heilk. Gießen, Naturwiss. Abt. 35: 93–148.
– (1971): Einführung in die Pflanzensoziologie. 3. Auflage. – Stuttgart.
KOZAKAROV, S., PETROVA, A., EHRENDORFER, F. (1981): Evolutionary patterns in some brome grass species (Bromus, Gramineae) of the Balkan Peninsula. – Bot. Jahrb. Syst. 102: 381–391.
LARCHER, W. (1980): Ökologie der Pflanzen auf physiologischer Grundlage. 3. Auflage. – Stuttgart.
LICHTENTHALER, H.K. (1985): Differences in morphology and chemical composition of leaves grown at different light intensities and qualities. – In: BAKER, N.R., DAVIES, W.J., ONG, C.K. (Eds.): Control of leave growth. SEB Seminar 27.
LOHMEYER, W.: (1955): Über das Cariceto-Fagetum im westlichen Deutschland. – Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. NF 3: 138–144. Stolzenau/Weser.
LÖVE, A., LÖVE, D. (1961): Chromosome numbers of Central and Northwest European plant species. – Opera Bot 5. Lund.
MAC KINNEY, G. (1941): Absorption of light by chlorophyll solutions. – J. Biol. Chem. 140: 315–322.
MAJOVSKY, J. et al. (1976): Index of chromosome numbers of Slovakian Flora. – Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae, Bot. 25: 1–18. Bratislava.
MEUSEL, H., JÄGER, E., WEINERT, E. (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. – Jena.
MEYNEN, E., SCHMITHÜSEN, J. (1953–1962): Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands. – Remagen, Bad Godesberg.
OBERDORFER, E. (1957): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. – Jena.
– (1978): Süddeutsche Pflanzengesellschaften, II. 2. Auflage. – Stuttgart, New York.
– (1983a): Süddeutsche Pflanzengesellschaften, III. 2. Auflage. – Stuttgart, New York.
– (1983b): Pflanzensoziologische Exkursions Flora. 5. Auflage. – Stuttgart.
PISEK, A. (1956): Der Wasserhaushalt der Meso- und Hygrophyten. – In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. III: 825–850.
POORE, M.E.D. (1955): The use of phytosociological methods in ecological investigations. I. The BRAUN-BLANQUET system. – J. Ecol. 43: 226–244.
ROTHMALER, W. (Hrsg.) (1982): Excursionsflora. Kritischer Band. 4. Auflage (bearb. v. SCHUBERT, R. und VENT, W.). – Berlin.

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

SAMUELSSON, G. (1922): Floristika Fragment III. 2. Bromus Benekenii (Lge) Syme och B. ramosus Huds. – Svensk. Bot. Tidsskr. XVI: 43–55.
SCHLEGEL, H.G. (1981): Allgemeine Mikrobiologie. 5. Auflage. – Stuttgart.
SCHLICHTING, E., BLUME, H.P. (1966): Bodenkundliches Praktikum. – Hamburg.
SCHNELLE, F. (1955): Pflanzenphänologie. – Leipzig.
SCHÖNHALS, E. (1954): Die Böden Hessens und ihre Nutzung. – Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch. 2. Wiesbaden.
SCHULTZ-SCHAEFFER, J., MARKARIAN, D. (1957): Cytologische Untersuchungen in der Gattung Bromus L. II. Untersuchungen an Wurzelspitzen zur Klärung der Chromosomenmorphologie bei den Untergattungen Ceratochloa und Bromus. – Z. Pflanzenzücht. 37: 299–316.
SHARMA, A.K., SHARMA, A. (1965): Chromosome techniques. Theory and practice. – London.
SLAVIK, B. (1974): Methods of studying plant water relations. – Ecol. Studies 9. Berlin, Heidelberg, New York.
SLAVIKOVA, J. (1965): Die maximale Wurzelsaugkraft als ökologischer Faktor. – Preslia 37: 419–428. Praha.
SMITH, P.M. (1981): Ecotypes and subspecies in annual brome-grasses (Bromus, Gramineae). – Bot. Jahrb. Syst. 102: 497–509.
STÄHLIN, A. (1929): Morphologische und zytologische Untersuchungen an Gramineen. – Wiss. Arch. Landw., Abt. A. 1: 330–398.
STEUBING, L. (1965): Pflanzenökologisches Praktikum. – Berlin, Hamburg.
STOCKER, O. (1956): Die Abhängigkeit der Transpiration von den Umweltfaktoren. – In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. III: 436–484.
STOSCH, H.A. v. (1952): Die Verwendung von Chloralhydrat oder Phenol zur Aufhellung und von Phenol-Balsam als Einschlußmittel für Essigkarminpräparate. – Züchter 22: 269–272.
STRID, A., FRANZEN, R. (1981): In: A. LÖVE (Ed.): Chromosome number reports LXXIII. – Taxon 30: 829–842.
SUESSGENGUTH, K. (Hrsg.) (1936): HEGI, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. I, 2. Aufl. – München.
TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGES, N.A., MOORE, D.M., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M., WEBB, D.A. (Eds.) (1980): Flora Europaea. Bd. 5. – Cambridge, etc.
TÜXEN, R., ELLENBERG, H. (1937): Der systematische und der ökologische Gruppenwert. – Mitt. Flor. – Soz. Arbeitsgem. Nieders. 5: 171–182. Hannover.
WEIN, K. (1933): Beiträge zur Flora von Thüringen. I. Bromus ramosus und B. Benekenii. – Mitt. Thüring. Bot. Ver. 41: 62–68. Weimar.
WEISCHET, W. (1979): Einführung in die Allgemeine Klimatologie. – Stuttgart.
WILD, A. (1979): Physiologie der Photosynthese Höherer Pflanzen. Anpassung an die Lichtbedingungen. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 92: 341–364.
WILD, A., WOLF, G. (1980): The Effect of Different Light Intensities on the Frequency and Size of Stomata, the Size of Cells, the Number, Size and Chlorophyll Content of Chloroplasts in the Mesophyll and the Guard Cells during the Ontogeny of Primary Leaves of Sinapis alba. – Z. Pflanzenphysiol. 97: 325–342.
ZOLYOMI, B., PRECSENYI, I. (1964): Methode zur ökologischen Charakterisierung der Vegetationseinheiten und zum Vergleich der Standorte. – Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 10: 377–416.

Anschrift des Verfassers:
Dipl. Biol. Andreas Hoffmann
Fachbereich Biologie
der Philipps-Universität Marburg
– Botanik –
Karl-von-Frisch-Straße
D-3550 Marburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1989

Band/Volume: NS_9

Autor(en)/Author(s): Hoffmann Andreas

Artikel/Article: Zyto- und ökotaxonomische Untersuchungen über Bromus ramosus Huds. und Bromus benekenii (Lange) Trimen 3-28