

Lianen in mitteleuropäischen Pflanzengesellschaften und ihre Einnischung

- Otti Wilmanns -

ZUSAMMENFASSUNG

Von den 88 in Mitteleuropa wild oder verwildert vorkommenden Lianen-Arten können *Vitis vinifera* und *Humulus lupulus* in Kulturen und die drei Wildpflanzen *Clematis vitalba*, *Hedera helix* und *Rubus fruticosus* agg. das Landschaftsbild prägen. Dies wird veranschaulicht. Die Verteilung der Kulturpflanzen auf Gesellschaftsklassen bzw. -ordnungen gibt Tabelle 1 in Übersicht wieder.

Als Lianen-reich erweisen sich: 1. die Mantel- und Heckengesellschaften der *Rhamno-Prunetea*, 2. die Saumgesellschaften der *Trifolio-Geranietea*, insbesondere des *Trifolion medii*, 3. die frischen und nährstoffreichen Saumgesellschaften der *Convolvuletalia* und *Glechometalia*, 4. die Gesellschaften der Wintergetreideäcker, der *Centauretalia cyani*, sowie 5. - in abgeschwächtem Maße - der *Molinio-Arrhenatheretea*.

In den Mänteln sind Lianen mehrfach Schlüssel-Arten und - wie in den Tropen - bezeichnend für gestörte Stellen. Die größte relative Artenzahl erreichen sie als Schleierbildner in den *Artemisietea*. All diese Gesellschaften bieten einerseits Stützenreichtum, andererseits kommt es dank guter Nährstoff- und Wasserversorgung zu intensiver Konkurrenz in Bodennähe und damit zu einem Selektionsvorteil der Kletter-Strategie.

Lianen-frei sind: 1. die Wasserpflanzen-Gesellschaften, 2. die meisten Einjährigen-Pioniergesellschaften, 3. die artenarmen Pioniergesellschaften von Extremstandorten, 4. moosreiche und niederwüchsige Gesellschaften feuchter bis nasser Standorte, 5. Hochgebirgsrasen, 6. Hochmoore und Windheiden, 7. Salzrasen und 8. Galmeirasen. Auch dies wird begründet.

Es wird die populationsbiologische Frage nach den Gründen für die Koexistenz mehrerer Lianen in gleichen Gesellschaften und in gleichen Beständen gestellt, welches dem "competitive exclusion principle" zu widersprechen scheint. Antwort: 1. Die Strategie der Lianen bewirkt vielfach eine gegenseitige Förderung, indem die Pflanzen aneinander emporklettern können. 2. Die Lianen sind bei gleicher Lebensform deutlich eingenischt, wie die Tabellen 2 und 3 für 19 in Mitteleuropa häufig zur Dominanz gelangende Arten zeigen.

SUMMARY

There are 88 species of lianes (wild or running wild) in Central Europe. Five of these play an important role in the landscape: *Vitis vinifera* and *Humulus lupulus* in cultivation and the indigenous *Clematis vitalba*, *Hedera helix* and *Rubus fruticosus* agg. A summary of the distribution of the climbers within phytosociological classes resp. orders is given in Table 1.

Lianes are most prevalent in: Mantel and hedge communities of *Rhamno-Prunetea*, saum communities of *Trifolio-Geranietea*, moist and nutrient-rich saum communities of *Convolvuletalia* and *Glechometalia*, vegetation in corn fields, i.e. *Centauretalia cyani* and, to a lesser extent, in *Molinio-Arrhenatheretea* (see groups M, L, E, B, J in Table 1). Several climbers are key species in mantel vegetation, which, as in the tropics, are typical for disturbed areas. The greatest number of species are in the "veils" in *Artemisietea* vegetation. All these communities are rich in supporting structures, and the adequate supply of nutrients and water promotes intensive competition near the soil surface. Therefore, the strategy of the climbers achieves an advantage.

Those phytocoenoses having no lianes are: water plant communities, most of the annual pioneer communities, the species-poor pioneer vegetation of extreme habitats, communities rich in bryophytes in moist or wet habitats, grassland of high mountains, bogs and wind-exposed heaths, salt marsh grassland and heavy metal grassland (see groups A, B, C, D, F, G, H, I, J, K in Table 1). An analysis is made of these communities.

To the population biology question of why several lianes occur in the same communities and even in the same stands (coexistence), although this seems to contradict the "competitive exclusion principle", one must not forget 1. the strategy of the lianes: they are able to promote themselves by climbing one on the other. 2. the species show a clear niche differentiation; Table 2 characterizes 19 species which are often dominant in Central Europe.

EINFÜHRUNG

Sollte ein Biologe oder ein weitgereister Naturfreund den Begriffen Liane und Vegetation einen dritten anfügen, so würden gewiß am häufigsten Stichwörter wie Tropen, Regenwald oder Urwald genannt werden. Sie deuten die Bilder unse-

rer Vorstellungskraft an: haushohe, gleichsam lebende Wände aus Geschling am Rande des Regenwaldes, die erst nach rigorosem Hieb mit Axt und Machete einzudringen erlauben; im dämmerigen Waldesinneren ein schier undurchdringliches Gewirr bis armdicker Stamm-Kabel, teils straff gespannt, teils aufgerollt wie Schiffstau am Pier. In der Tat ist der Reichtum der Kletterpflanzen nach Art und Menge gerade an jenen Stellen überwältigend, die den ersten Eindruck vermitteln, und eben das sind die gestörten Randzonen.

Die Zahl der tropischen Lianen-Arten ist unbekannt; SCHENK spricht in seiner klassischen Darstellung (1892/93) von hunderten allein holziger Lianen in den Tropen, denen er nur drei mitteleuropäische Arten gegenüberstellt: Efeu (*Hedera helix*), Geißblatt (*Lonicera periclymenum*) und Waldrebe (*Clematis vitalba*). So ist es verständlich, daß der Morphologe TROLL (1937-1943) dieser Lebensform mit ihren verschiedenen Möglichkeiten der Ausgestaltung eine Reihe von anregenden Kapiteln widmet, daß eine geschlossene pflanzensoziologische Darstellung der Kletterpflanzen in unserer Vegetation und Landschaft jedoch fehlt, obwohl diese auch bei uns hohen Bauwert entfalten und Schlüsselarten sein können. Dies gilt insbesondere dann, wenn man auch die krautigen Vertreter berücksichtigt. So manche Erscheinung, die von Tropenkennern erwähnt wird, findet sich bei uns in abgeschwächtem Maße und leichter studierbar wieder.

Eine solche erste Betrachtung, in der manches nur angedeutet, ja nur als Frage aufgeworfen werden kann, möchten wir hier vorlegen und Heinz ELLENBERG freundschaftlich zueignen, - hat er doch durch seine souveräne Gliederung der Lebensformen und Formationen (ELLENBERG & MÜLLER-DOBBOIS 1967) dazu beigetragen, die in Deutschland eher vernachlässigte Lebensformen-Forschung wieder zu beleben.

Lianen oder Kletterpflanzen sind Organismen mit einer bestimmten "Strategie", die es ihnen ermöglicht, sich im Konkurrenzkampf zu behaupten: Sie sind Organismen, welche andere Lebewesen oder tote Gegenstände als Stützen bei ihrem Längenwachstum benutzen und daher mit vergleichsweise geringem Stoffaufwand dem am dichtesten besiedelten bodennahen Raum entkommen und in die durchlichteten Höhen vorstoßen. Der "Verteilerschlüssel" der Stoffe und der Energie im Laufe ihrer Individualentwicklung ist u.W. noch nicht studiert worden; es wäre eine lohnende, weil Morphologie, Physiologie und Synökologie verbindende Fragestellung.

Man pflegt die Lianen seit DARWIN (1865, Übers. 1876) nach der Art und Weise ihres Klettermodus in Gruppen einzuteilen. SCHENK unterschied dann in seiner auch heute noch lesenswerten Monographie (1892/93): Rankenpflanzen als "vollkommenste Kletterer ohne Zweifel", Winder, Wurzelkletterer und Spreizklimmer; letztere gelten als "unterste Gruppe", weil sie nur "in dem Geäst der Stützpflanzen mit langgestreckten Stengeln in die Höhe gehen, indem sie mit abspreizenden Seitenzweigen oft unter Mitwirkung von Stacheln oder Dornen auf den sich darbietenden Stützen ohne aktive Befestigung ruhen".

Die Notwendigkeit des Emporkletterns besteht nur für autotrophe Pflanzen; die zwar windenden, aber parasitierenden *Cuscuta*-Arten wollen wir nicht einbeziehen, obschon sie evolutionsbiologisch interessant sind: Ihre Verwandten, die übrigen Convolvulaceen, sind Windepflanzen; so darf man auch ihren Vorfahren diese Wuchsweise zusprechen. Für einen auf engsten Kontakt angewiesenen späteren Parasiten ist das eine gute Voraussetzung, ein "präadaptives Plateau", in seiner stammesgeschichtlichen Entwicklung.

LIANEN IM LANDSCHAFTSBILD MITTELEuropas

Obwohl mehr als ein Dutzend Arten in ihren Gesellschaften zur Vorherrschaft kommen können (vgl. Tab. 1), gibt es doch nur wenige Vertreter, die bei uns gebietsweise das Landschaftsbild prägen: Weinrebe (*Vitis vinifera*) und Hopfen (*Humulus lupulus*) in Kulturen und die drei Wildpflanzen Waldrebe (*Clematis vitalba*), Efeu (*Hedera helix*) und Brombeere (*Rubus fruticosus* agg.).

Reben bestimmen im Sommer unmittelbar, im Winter aber mittelbar wie keine andere Kulturpflanze die Hügelländer weiter Teile Mitteleuropas: Die Zeilen mit den gleißenden Drähten oder hellen Plastikschnüren, mit den im Frühling silbrig-schimmernden, faserig-verwitterten Holzpfehlern oder den stumpf-weißgrauen Beton-Pfählen erinnern an südliche Gefilde. Keine andere Monokultur zeigt selbst im uniformen Großflurbereinigungs-Areal - solch Parzellen-Getäfel; denn als Kulturpflanze ist die Rebe weit unabhängiger von der augenblicklichen Bewirtschaftung als krautige Pflanzen: Im Vorfrühling zeigen manche Parzellen die Farbe des bloßen Bodens, andere sind von Stroh oder Rebholz bedeckt, andere mit Mist gedüngt; manche zeigen in jeder Gasse Gras- oder Raps-Einsaat, andere in jeder zweiten. Je nach Gare dunkel- oder hellgrüne *Stellaria media*-

Teppiche, bläulichgrüne *Allium vineale*-Herden, auf steinigten Böden dunkelrote *Sedum album*-Decken und manch andere Farbtöne lassen sich beobachten und deuten. Selbst der Duft kann verschieden sein, dort, wo neben einer blühenden, nektarreichen Sternmieren- und Taubnessel-Fazies eine soeben gespritzte Parzelle liegt. Im Sommer bewirken Sorten und Pflege ein Mosaik vom hellen Gelbgrün bis zum dunklen Blaugrün, und im Herbst schließlich wird die unterschiedliche Reifezeit der Rebsorten unverkennbar. Dagegen fesseln die Hopfen-Parzellen durch ihr Geschling und ihr kräftig dunkelgrünes Laub erst im Sommer, wenn sie die an Käfige erinnernden Drahtseile verhüllen.

Die Efeu-Landschaften beeindruckten vor allem im Winter und zeitigen Frühling. Dann hebt sich das düster-immergrüne Laub am schönsten ab: Die Efeu-übersponnenen alten Burgmauern, die Wehrtürme, aber auch die Einzelbäume im atlantischen Westen, in den niedersächsischen Eichen-Kämpen, in den Parks und in der Feldmark, in den Auwäldern des Rheintals und in solchen Waldgesellschaften, wo Überhälter eine langfristige Entwicklung des Kletterers zuließen. Gegen die Kronen des Trägerbaumes hin wird der Efeu, der jenen unten mit blattarmen, krakenartigen Sprossen umstrickt, breiter, denn er bildet im Licht fruchtende, abstehende Äste, aus denen die des Trägerbaumes bizarr herausragen. Wilde Brombeeren, die mit den Triebspitzen einwurzeln und auf diese Weise geradezu "schreiten", bilden oft "Glocken" an Waldrändern, lange Hecken an Mauern, auf Steinriegeln und auf Erdwällen im atlantischen Nordwesteuropa; im Winter beleben ihre dunkelgrünen Flecken viele Böschungen. Ihre ungemein starke Verdrängungskraft und ihre Flämmfestigkeit (RUNGE 1967) trugen dazu bei, daß *Rubus fruticosus* bei uns die eigentliche Bahndampfpflanze geworden ist.

Die Waldrebe ist unter den Wildpflanzen gewiß die eindrucksvollste und auch die konkurrenzkräftigste der Lianen. Ihre beste Entfaltung findet sie - ohne sonst zu fehlen - im Tal des Rheins zwischen Basel und Bonn und gelegentlich in Seitentälern, obwohl, nein: weil der Mensch hier intensiv gewirkt hat. Denn *Clematis* ist, obschon sie als Auen-Pflanze gilt, sekundär eine Art der Stör-Standorte geworden (dazu auch ASMUS, Symposion IVV Prag 1982). Wie alle Lianen hat sie ihren klimatischen Schwerpunkt in den warmen planaren bis submontanen Lagen. Ursprünglich eine Art des Auenwald-Mantels, ist sie doch keineswegs auf solche Standorte beschränkt. "Schandflecken" der Landschaft wie Bunker, Schutt, Steinbruchhalden, auch Hausruinen aus der Zeit des Bombenkrieges umhüllt sie, ebenso absterbende Bäume; Löbwände in und außerhalb von Hohlwegen, Böschungen, ganz besonders aber aufgelassene Rebkulturen besiedelt sie großflächig. Im Frühling leuchten die einjährigen Spitzentriebe ihrer sonst grauen Sproßtaue nach Regen hellbraun in der Sonne; im Herbst sind die Blätter nach den ersten Frösten anthocyangerötet, denn sie trägt die Blätter länger als ihre *Prunetalia*-Begleiter; im Herbst und Winter bieten die Samen in ihren flauschigen Fruchtschöpfen den Vögeln Nahrung. Das graue Gewirr der Triebe bildet Decken auf Bäumen und Sträuchern; die Taue hängen an den alten Bäumen; teils sind sie mittels verholzender Ranken an ehemals vorhandenen Stützen emporgestiegen, teils hängen sie herab, weil sie keine neuen Stützen "erangeln" konnten. In den "Vorhängen" findet man so manches mit den weichen Früchten ausgepolsterte Vogelnest (s. Abb. 43 bei MÜLLER-SCHNEIDER 1977), und hoch oben bauen Eichhörnchen gern ihre Kobel, die nirgendwo besser geschützt sein könnten (HÖRTH 1982).

Lianen sind auch in großer Zahl unter unseren Zierpflanzen vertreten. *Parthenocissus*-Arten gesellen sich vor allem in Norddeutschland zum Efeu oder ersetzen und übertreffen ihn als Hausschmuck. Kletterrosen, *Polygonum auberti*, *Clematis*-Hybriden gehören zum sommerlichen Aspekt junger Wohngebiete und von Schrebergartenkolonien; rasch umhüllen sie Veranden und Lauben und tragen dazu bei, das Bedürfnis des modernen Menschen nach einem der Natur nahen und zugleich sichtgeschützten Eigenrevier zu befriedigen.

ZUR SOZIOLOGISCHEN BINDUNG HEIMISCHER LIANEN

In Tab. 1 wird eine Übersicht der in Mitteleuropa vorkommenden Kletterpflanzen und ihrer Gesellschaftszugehörigkeit gegeben. Die Zuordnung erfolgte vor allem nach OBERDORFER (1979), doch wurden gelegentlich Änderungen für nötig gehalten. Der Begriff Liane ist recht weit gefaßt; so sind z.B. *Stellaria graminea* als Spreizklimmer und *Fumaria officinalis* als nur gelegentlich rankendes Kraut Grenzfälle; *Pteridium aquilinum* klettert in seinem Optimal-Habitat, im brachgefallenen Extensivgrünland, als Herdenbildner üblicherweise nicht, stützt sich dagegen an Waldrändern und im Inneren des lichten Waldes auf Ästen oder Sträuchern ab und überwächst Einzelsträucher und Jung-

Tab. 1
Formation:

Pflanzensoz. Zugehörigkeit:
Klasse/ Ordn.:

Art

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	
1	Asperugo procumbens														
2	Bryonia alba														
3	" dioica														
4	Clematis alpina														
5	" vitalba														
6	Convolvulus arvensis														
7	" pulchra														
8	" sylvatica														
9	" sepium														
10	Orydalis claviculata														
11	Ocubalus baccifer														
12	Echinocystis lobata														
13	Rumaria capreolata														
14	" muralis														
15	" officinalis														
16	" vallantii														
17	" virginitii														
18	Galium aparine														
19	" lucidum														
20	" mollugo agg.														
21	" palustre														
22	" parisiense														
23	" pumilum														
24	" spurium														
25	" tricornutum														
26	" uliginosum														
27	" valdepioum														
28	" verrucosum														
29	Ceranium divaricatum														
30	Hedera helix														
31	Humulus lupulus														
32	Lathyrus annuus														
33	" aphaca														
34	" cicera														
35	" heterophyllus														
36	" hirsutus														
37	" inconspicuus														
38	" latifolius														
39	" maritimus														
40	" odoratus														
41	" palustris														
42	" pratensis														
43	" sativus														
44	" sphaericus														
45	" sylvestris														
46	" tuberosus														
47	Lens culinaris														
48	Lonicera caprifolium														
49	" periclymenum														
50	Lycium barbarum														
51	Nyosoton aquaticum														
52	Parthenocissus inserta														
53	Polygonum convolvulus														
54	" dumetorum														

(s.)sele. u.(z.T.)unbest. gelg.verwilt. Reichteitahl. Reaktionsz. Sticksstoff. Raunkiaer-Modus. I M P S R CH I S

[illegible]

Formationen entsprechen WILMANS (1978):

A	Wasserpflanzengesellschaften	F	Röhrichte u. Großseggenümpfe	J	Salz- u. Kulturrasen
B	Therophytenreiche Pionierges.	G	Quellfluren, Schneeböden	K	Zwergstrauchgesellschaften
C	Gramineen-Pionierges.		u. Niedermoorges.	L	Hochstaudeengesellschaften
D	Schuttfluren u. Felspaltenges.	H	Magerrasen trockener Standorte	M	Staudeengesellschaften
E	Ausdauernde Ruderal-, Uferstaude- u. Schlagg.	I	Hochgebirgsrasen	N	Wälder

Soziol. Zuordnung, vor allem nach OBERDORFER (1979):

+++ Soziologischer Schwerpunkt + weitere Vorkommen

Ökologische Kennzahlen entspr. ELLENBERG (1975):

F	Feuchtezahl (1-12)	=	überschwemmungsfest	P	Phanerophyt	Kletter-Modus:
R	Reaktionszahl (1-9)	~	an wechselfeuchten Standorten	Ch	Chamaeophyt	R Rankenpfl.
N	Stickstoffzahl (1-9)	x	weite Amplitude	H	Hemikryptophyt	S Spreizklammer
				G	Geophyt	W Windepflanze
				T	Therophyt	Wu Wurzelkletterer

**** Art neigt zur Dominanz in ihrer Gesellschaft**

*) Sonderfall als Nutzpflanze, als potentielle Liane

(+) Vorkommen in ihrer Heimat

1) *Pteridium* im Sarothamnion; ob zu *Rhyncho-Prunetea* od. *Nardo-Rhyncho-Prunetea*? als *Liane* ++ *Querc. rob.*, *Callunetea*?

2) Nach OBERDORFER (1979) in der süd-amerikanischen Heimat in Waldsaum-Gesellschaften lebend

bäume; *Vincetoxicum hirundinaria* windet mit den Triebspitzen nur an frischen und nährstoffreichen Standorten (HEGI V/3). Einbezogen sind auch gelegentlich verwildernde Zier- und Kulturpflanzen wie Kapuzinerkresse, Bocksorn und Kultur-Rebe. Die Zahl der Arten in der Tabelle 1 steigt durch die Berücksichtigung solcher Fälle, deren es noch weitere gäbe, stark an. Andererseits sind auch die Arten begrifflich weitgefaßt. So konnte *Rubus fruticosus* nur als eine einzige Art betrachtet werden, was die Summe wiederum senkt. Die folgenden Zahlen sollten also nicht allzu streng bewertet werden.

In dieser Fassung sind es 88 Arten von Kletterpflanzen; das sind 2,65 % der 3320 von OBERDORFER (1979) aufgeführten Arten. Schließt man die 14 nur verwilderten und die 20 Arten aus, die nur selten und jedenfalls gebietsweise unbeständig sind, so bleiben 54, was der Schätzung SCHENKS gut entspricht. (Dann schrumpfen auch die überrepräsentierten Gattungen *Lathyrus* und *Vicia*.) Von den 88 Arten können immerhin etwa 16 spontan und nicht allzu selten als Lianen zur Dominanz gelangen: *Clematis vitalba*, *Convolvulus arvensis*, *C. sepium*, *Corydalis claviculata*, *Galium aparine*, *Galium mollugo* agg., *Hedera helix*, *Humulus lupulus*, *Lathyrus sylvestris*, *Lonicera periclymenum*, *Polygonum dumetorum*, *Rosa arvensis*, *Rubus caesius*, *R. fruticosus*, *Vicia dumetorum*, *V. sepium*. Gelegentlich konnte dies früher auch für *Lathyrus tuberosus* in Kalkäckern zutreffen; in brachliegenden *Nardion*-Weiden sahen wir im Schwarzwald im Herbst ein Meer kleiner Blütensterne von *Stellaria graminea*; in vernachlässigten Wiesen können auch *Galium palustre*, *Lathyrus pratensis* oder *Vicia cracca* aspektbestimmend werden.

Unsere Ausgangsfrage betrifft die Verteilung der Lianen auf die Gesellschaften. Ein Blick auf die Tabelle 1 zeigt die ungleiche Verteilung auf Klassen und Ordnungen. Es lassen sich demgemäß Gruppen von Gesellschaften mit verschiedenem Lianen-Anteil bilden. Wir wollen versuchen, die Ursachen dafür zu erkennen.

Ein Sonderfall soll vorweg erwähnt, dann aber nicht weiter behandelt werden: 17 Arten, davon 14 Papilionaceen, sämtlich Therophyten, kommen nur selten und dann an Ruderalstellen wie Schuttplätzen, Hafenanlagen u.ä. vor. Dieser Standortstyp ist im Anschluß an die Klassen eigens aufgeführt, weil sich die Arten aufgrund nur dieser Angaben nicht syntaxonomisch einreihen ließen. Es handelt sich dabei um einige verwilderte Zier- und (ver)alte(te) Kulturpflanzen und um Verschleppte; fast alle sind mediterraner Herkunft. Inwieweit ihr Lianen-Charakter an diesen Standorten wirksam wird, wäre zu prüfen; möglicherweise sind eher die Bakterien-Symbiose, die Hartschaligkeit der Samen und die Xerothermie entscheidend.

1. Gruppe: L i a n e n - r e i c h e G e s e l l s c h a f t e n

Hierher gehören die Mantel- und Heckengesellschaften der *Rhamno-Prunetea* (bei M der Tab. 1), die Saumgesellschaften der *Trifolio-Geranietea*, insbesondere des frischeren Flügels (*Trifolion medii*, bei L in Tab. 1), die Saumgesellschaften frischer und nährstoffreicher Standorte, die *Glechometalia* und *Convolvuletalia* (oder zusammengefaßt als *Galio-Convolvuletalia sepium*) (bei E); es gehören hierher weiter die stark vom Menschen geprägten Gesellschaften der Wintergetreideäcker, der *Centauretalia cyani* (oder *Aperetalia* und *Caucalidion*) (bei B); und schließlich die *Molinio-Arrhenatheretea* (bei J). Die *Chenopodieta* (bei B) mit den Hackfrucht-Wildkrautgesellschaften seien wegen des Besitzes von 10 Arten zwar genannt, aber dennoch nicht eigentlich hier eingeschlossen, weil 4 der 5 Vertreter der Gattung *Fumaria* nur in Ausnahmefällen klettern und die Zahlen daher ungerechtfertigt hochdrücken. Auch die Summe für die *Quercu-Fagetea* (bei N) ist "irreführend" hoch; außer *Hedera* hat hier keine Art ihren Schwerpunkt; vielmehr greifen sie als Saum- und Mantelarten an gestörten oder anderweitig lichten Stellen in die Waldgesellschaft hinein.

In den Mänteln sind oft gerade die beherrschenden und das Leben in der Biozönose bestimmenden, also die Schlüssel-Arten, Kletterpflanzen: *Clematis vitalba*, *Lonicera periclymenum*, *Rosa arvensis*, *Rubus fruticosus*; weniger ausgeprägt *Humulus lupulus*, der zwar einen schmalen Holzring bildet (HÖRTH 1982), dessen oberirdische Triebe aber doch nur eine Vegetationsperiode lang leben. Früher dürfte auch *Vitis sylvestris* hierzu gehört haben. An diesen Waldrand- und Verlichtungsstandorten ist der Lianen-Strategie der größte Erfolg beschieden: Es sind Stützen vorhanden, die - bis etwa 10 cm Durchmesser - auch für Windepflanzen dünn genug sind; die Lichtintensität ist ganzjährig hoch; allenfalls in Abständen mehrerer Jahre wird mit Axt oder Säge eingegriffen; es kommen also auch Gehölze zur Fortpflanzung.

Auffällig ist - und dies gilt nicht nur bei den *Rhamno-Prunetea* -, wie oft es sich um zuvor in irgend einer Form "gestörte" Stellen handelt: kümmernde oder

gar tote Bäume, abgeschlagenes Gebüsch, Waldwege oder Straßenränder, Schlagränder, Hohlwege, Böschungen, Wallhecken, Brandstellen. Sie pflegen linien- oder punktförmig entwickelt zu sein. Hier ist es so licht, daß junge und nicht kletternde Lianen leben können; während sie allmählich dem wachsenden Stützbaum folgen, gewinnt ihre Wuchsweise erst ihre volle Bedeutung als Anpassung. In solchen Standorten stehen auch genügend Stützen zur Verfügung, seien es tote Staudenstengel, abgeschlagene Äste, Rebholz u.ä., das *Rubus fruticosus* und *Rosa arvensis* besonders gut überdecken können (WILMANN 1980), während die konkurrierenden Hochstauden ferngehalten werden. Unter *Clematis*-Decken können wuchsschwache Sträucher sogar absterben. Unter ihnen und unter dichtem Brombeergestrüpp findet man kaum, zuweilen gar keinen Bewuchs. *Clematis vitalba* und *Rubus fruticosus* kommen an Wettbewerbskraft unseren Schatthäusern nahe, vollen Lichtgenuss für sie vorausgesetzt. Triebe der Waldrebe können in einer einzigen Vegetationsperiode 7 m Länge erreichen; eine sekundäre Wurzelbildung ließ sich noch an einem ca. 16 Jahre alten, am Boden liegenden Stamm (HÖRTH 1982) nachweisen. Daß schließlich eine Sukzession zum Wald stattfindet, ist kaum zweifelhaft; wir fanden jedoch keine Beispiele für die weitere spontane Entwicklung solcher einartiger Flächen.

Eben dies sind auch die Optimalbedingungen, unter denen tropische Lianen sich zu jener Üppigkeit entwickeln, welche die Naturforscher gemäßigter Zonen so beeindruckt hat, wie ihre freilich meist nur kurzen Schilderungen verraten (BÜNNING 1956, RICHARDS 1957). RICHARDS schreibt (p. 103): "In undisturbed Rain forest of normal density, lianes, though always present, are never excessively common. They only become abundant enough to impede progress in well-lit places, such as clearings and river banks... When trees are felled, the climbers always increase temporarily in abundance and luxuriance. The gaps where large trees have been removed soon become filled with an impenetrable tangle of climbers through which young trees grow with difficulty, and an abnormal abundance of climbers is one of the characteristics of young secondary forest." Ein ähnliches Bild bieten bei uns die von den Weltkriegen, vom Rhein-Ausbau betroffenen, von Straßen durchschnittenen, aber auch in unregelmäßiger bäuerlicher Waldwirtschaft genutzten Hartholz-Auenwälder auf der elsässischen und der badischen Seite des Flusses.

Beachtet man nur die Artenzahl, nicht die Dominanz der Lianen, so werden die Mäntel noch von den nitrophytischen Saumgesellschaften (die allerdings auch insgesamt mehr Arten beherbergen) übertroffen. Aus den Auen der großen norddeutschen Ströme hat TÜXEN (1950) ja seine Schleiergesellschaften zuerst beschrieben und durch den Namen die Wirkung der Lianen-Lebensform veranschaulicht. Zu den Schleierbildnern im *Convolvulion sepium* gehören - neben einigen selteneren Arten - *Convolvulus sepium*, *Galium aparine*, gelegentlich *Rubus caesius*, aber auch die meisten *Cuscuta*-Arten. (*Myosoton aquaticum* ist ein schlecht kletternder Spreizklimmer, der nicht dieser Synusie zuzurechnen ist.) Die gesamte Schleiergesellschaft baut sich außerdem aus Hochstauden auf, voran *Urtica dioica*, dazu oft nordamerikanische Neophyten wie *Solidago gigantea*, *Helianthus tuberosus*, *Aster* div. spec. Der voll durchlichtete, feuchte, durch Überflutung noch zusätzlich mit Nährstoffen beschickte Standort läßt rasche Entwicklung zu. Hier sind die Lianen ebenso wie ihre Stützpflanzen krautig und müssen alljährlich aufs neue hochklettern. Die Trägerpflanzen können dabei miteinander versponnen und herabgezogen werden. Zu Boden gedrückt werden sie besonders dann, wenn sich vom Rande her *Clematis*-Äste auf sie legen. Anders als die überwucherten Sträucher "befreien" sich die Stützpflanzen alljährlich von ihrer Last. Der Schritt federt, wenn man auf eine solche Brennessel-Winden-Decke tritt. Der Streu-Abbau ist so lebhaft, daß die Pflanzen im nächsten Frühjahr ungehindert durchstoßen können.

Die Hauptkletterpflanzen der *Glechometalia* sind *Galium aparine* und *Polygonum dumetorum*, gelegentlich treten *Bryonia dioica* und *Vicia sepium* auf. Auch hier gibt es neben Licht, guter Nährstoffversorgung und Bodenfrische Stützen in Form von Gestrüpp, Gesträuch, alten Stengeln und allmählich hochwachsenden Stauden. *Galium aparine* kann sich, obwohl einjährig, auch in ausdauernder Vegetation halten, weil es schon im Herbst zu keimen beginnt; der Prozeß setzt sich im zeitigen Frühjahr fort; so kann es sich durch altes Stengelgewirr hindurchschieben. Blattstreu oder Gräserfilz spielen auch hier wegen des raschen Stoffumsatzes keine hemmende Rolle.

Es wäre zu prüfen, ob Wärme und Feuchtigkeit für Lianen deshalb notwendig sind, weil sie erst später als ihre krautigen Träger mit dem Wachstum beginnen können und die Vegetationsperiode für sie daher - ceteris paribus - kürzer ist. Die Bindung reicher Lianen-Vorkommen an warm-feuchtes Klima gilt

weltweit (SCHIMPER 1898). Auffällig ist, daß die meisten Kletterpflanzen - auch die in anderen Gesellschaften - nicht vor Juni blühen (vgl. Tab. 2).

Von den trockenwarmen Saum-Gesellschaften der *Trifolio-Geranietae* ist bezeichnenderweise das gemäßigte *Trifolion medii* deutlich reicher an Kletterpflanzen als das *Geranion sanguinei* und besitzt in den Assoziationen *Vicietum sylvatico-dumetorum* und *Agrimonto-Vicietum cassubicae* sogar durch Lianen charakterisierte Gesellschaften. Bezeichnend ist im Vergleich mit anderen Einheiten unserer "reichen Gruppe" aber auch, daß von den 18 aufgeführten Arten 16 zu den in ihrer Gesamtkonstitution xerothermen Gattungen *Vicia* und *Lathyrus* gehören. Sie müssen, wie man den Angaben bei HEGI entnehmen kann, auch im Mediterrangebiet in den Säumen eine erhebliche Rolle spielen. Der Standort ist licht; Stützen entwickeln sich im Laufe des Jahres; die Krautschicht ist so dicht, daß dem Kletterwuchs ein Selektionsvorteil bezumessen ist. Günstig ist, daß direkte menschliche Eingriffe, hier allenfalls Mahd, selten sind.

In den Wirtschaftswiesen der *Molinio-Arrhenatheretea* sind Kletterpflanzen nicht selten, wenn auch wenig spezifisch; *Galium album* und *Lathyrus pratensis* sind die häufigsten. Sie sind ungleich verteilt: Die Fettweiden sind verständlicherweise fast frei von ihnen; dagegen sind sie im *Filipendulion*, *Molinion* und *Calthion* etwas angereichert, wie z.B. aus den Tabellen bei OBERDORFER (1957) abzuleiten ist. In den heutigen Naßwiesen-Brachen, in welchen das *Filipendulion* sich reiner entwickelt als seinerzeit an Bachrändern, ist sogar eine Zunahme von Kletterpflanzen zu erwarten. Die synökologischen Verhältnisse liegen ähnlich wie bei den Saumgesellschaften, sofern die Wiesen nur spät oder gar nicht gemäht werden.

Die höchste Zahl an Lianen in der Tabelle 1 weisen die Wintergetreide-Gesellschaften auf! Dies ist ein durchaus typischer Zug; OBERDORFER schrieb schon 1957: "...was sich aber mit dem Getreide oder mit ähnliche Lebensbedingungen vermittelnden Feldfrüchten wie dem Lein, vital und optimal durchsetzt (vor allem rankende Leguminosen u.a.), ist eine ganz eigentümliche, nur diesen Bedingungen angepaßte Artengarnitur....". Unter den 29 ebendort (p. 18) als Klassen- oder Ordnungscharakterarten angegebenen Arten sind 7 Kletterer (von den 25 Charakterarten der Klasse *Chenopodietea* dagegen keine einzige). Meist handelt es sich um Einjährige. Im Wintergetreide sind die Startchancen für diese, sofern es sich um Kältekeimer handelt, gut; mit dem Schossen der Gräser werden ihnen allüberall geeignete Stützen geboten, durch die sie der sich verschärfenden bodennahen Konkurrenz im Acker entgehen können. Die Nährstoffversorgung pflegt nicht schlecht zu sein. Wie in den im Wasserhaushalt ähnlichen Ruderalgesellschaften stellen die Gattungen *Vicia* und *Lathyrus* die meisten Arten.

Diesen an Lianen reichen Gesellschaften seien als 2. Gruppe: **L i a n e n - f r e i e G e s e l l s c h a f t e n** gegenübergestellt. Hierzu gehören: die ganze Formation der Wasserpflanzen-Gesellschaften (A in Tab. 1), die Einjährigen-Pioniergesellschaften mit Ausnahme der *Stellarietea mediae* (bei B), ausdauernde, artenarme Pioniergesellschaften von Extremstandorten (bei C, D und F), moosreiche, niederwüchsige Gesellschaften feuchter bis nasser Standorte (G), Hochgebirgsrasen (I), Hochmoore und Windheiden (bei K) und Salzrasen und Galmeirasen (bei H und J).

Da die Wasserpflanzen ohnehin auf den Auftrieb im Wasser mit einer starken Reduktion des Festigungsgewebes und damit Einsparung in den Sprossachsen reagiert haben, brächte für sie ein Klettermechanismus keinen Selektionsvorteil. Bei *Ceratophyllum demersum* und *Ranunculus divaricatus* erinnern die steifen Blättchen an Spreizklimmer; will man diese Eigenart deuten, so ist indessen wohl eher zu prüfen, ob die Pflanzen nicht hierdurch leichter von Wassertieren verschleppt werden können.

Bei den Einjährigen-Pioniergesellschaften handelt es sich um lückige, niederwüchsige Gesellschaften, wo das Klettern kaum möglich, geschweige denn notwendig ist. In den zur gleichen Formation zählenden Äckern dagegen gehören die Kulturpflanzen mit zur Gesamtbiozönose (wenn sie auch meist pflanzensoziologisch nicht mit aufgenommen werden); dort ist die Struktur ganz anders, den Lianen günstig, wie oben gezeigt wurde.

In den Formationen C und F enthalten die *Spartinetea*, *Ammophiletea* und *Bolboschoenetetea* keine Kletterpflanzen, wogegen in den *Honkenyo-Elymetea* und den *Phragmitetea* vereinzelt solche vorkommen. In den ersten drei Klassen wären sie von der Struktur her wohl ebenfalls vorstellbar, doch sind die Klassen ohnehin äußerst artenarm ¹⁾. Die Standorte der *Phragmitetea* und *Hon-*

¹⁾ Frau Dr. Angelika Schwabe verdanke ich den Hinweis, daß *Convolvulus soldanella* an *Ammophila arenaria* emporklettern kann.

kenyo-Elymetea sind ein wenig günstiger, weil nicht brackisch und eher mit organischem Material angereichert.

In den Fels- und Mauerspalten (Formation D) wachsen die Pflanzen in großen Abständen; sie können hängend ihren Lichtgenuß steigern, wo dies überhaupt notwendig erscheint; Klettern ist nicht zu erwarten.

Auch bei den als letzten genannten Gruppen (aus den Formationen G, H, I, J, K) ist nicht zu erkennen, inwiefern ein Selektionsvorteil durch Kletternde Lebensweise gegeben sein sollte, denn es handelt sich um voll belichtete Gesellschaften mit niedriger, lockerer Krautschicht. Überdies kommen in der alpinen Stufe (ob wegen zu kurzer Vegetationsperiode?) ohnehin keine Lianen vor. Am ehesten bietet sich eine Lizenz im relativ warmen, strukturell den Säumen ähnlichen *Caricion ferrugineae*; für dieses wird denn auch *Vicia sylvatica* genannt.

Die 3. Gruppe: **L i a n e n - a r m e G e s e l l s c h a f t e n** enthält neben einzelnen aus der Tabelle 1 ablesbaren Klassen vor allem die *Festuco-Brometea*, *Nardo-Callunetea* und die 4 restlichen Waldklassen. Eine Analyse bringt gegenüber den beiden besprochenen Eck-Typen nichts Neues.

FÖRDERUNG, KONKURRENZ UND NISCHENBILDUNG

Mit großer Regelmäßigkeit kommen nicht nur in gleichen (abstrakten) Gesellschaften, sondern auch in ein und demselben Bestande mehrere Lianen zugleich vor. Dies wird deutlich, wenn man die Aufnahmeflächen zunächst nach dem reichlichen Vorkommen irgend einer einzigen Lianen-Species auswählt. Die Aufnahmen 1-8 (am Ende) können es belegen. Es läßt sich aber auch aus solchen Originaltabellen ablesen, deren Aufnahmen mit dem Ziel der Typisierung gemacht worden sind; Beispiele bieten WEBER (1967, *Rubus*-reiche Knicktypen), DIERSCHKE (1974, *Trifolium medii*, *Glechometalia*), LOHMEYER (1975, *Convolvulion*), BRANDES (1981) und FISCHER (1982, *Clematis*-Gesellschaften). Dies gibt Anlaß zu der Frage nach den Gründen für diese Koexistenz von Lianen. Gibt es gegenseitige positive Abhängigkeiten? Warum führt die Konkurrenz innerhalb der gleichen Lebensform nicht gerade zum gegenseitigen Ausschuß?

Die Kletterpflanzen nehmen in der Tat eine "soziale" Sonderstellung ein, indem sie - neben unbezweifelbarer teilweiser Konkurrenz - einander intra- und interspezifisch fördern können. Oft beobachtet man "Zöpfe" oder "Tae" von einander umschlingenden Windern der gleichen oder verschiedener Arten; bei *Lonicera periclymenum* sahen wir bis zu 7, bei *Polygonum dumetorum* bis zu 13, bei *Humulus lupulus* gar bis zu 15 umeinander geschlungene Triebe; bei diesen und bei *Tamus* kann man einander umwindende Jungtriebe sich so wirksam stützen sehen, daß das Paar senkrecht in die Höhe wächst. *Humulus* kann an Efeu emporklettern, *Convolvulus sepium* umschlingt *Rubus fruticosus*, *Galium aparine* stützt sich auf *Clematis* ab und durchstößt das Gewirr der am Boden liegenden Äste; und viele weitere Möglichkeiten gibt es.

Andererseits ist ein Wettbewerb nicht nur theoretisch zu fordern, sondern auch im Gelände unübersehbar und legt die Einführung morphologischer und populationsbiologischer Gesichtspunkte nahe: die Frage nach der Nischenbildung der Arten.

Wir gebrauchen den Begriff "Nische" in seinem eigentlich evolutionsbiologischen Sinne, also definierbar als "Gesamtheit der ökischen Dimensionen eines Lebewesens", als "Gesamtheit der benötigten Standortsfaktoren und der Wirkungen des Lebewesens auf andere", als "Lebensweise und Beruf". Leider hat die Anschaulichkeit des Begriffes "Nische", wie er im täglichen Leben benutzt wird (als Hohlraum in einer Wand), dazu geführt, daß er oft in ganz anderem und zwar räumlichen Sinne benutzt und ihm die Bedeutung "kleiner Sonderlebensraum" beigelegt wird. Die mathematisch-formale Beschreibung als n-dimensionaler Raum mag dazu beigetragen haben, paradoxerweise: gibt es doch nichts unanschaulicheres als diesen "hyperspace".

In der botanischen und vor allem der deutschsprachigen vegetationskundlichen Literatur haben evolutionsbiologische Gedanken bisher nur eine sehr geringe Rolle gespielt; doch scheint sich soeben ein Wandel anzubahnen, der beide Richtungen fördern könnte (s. z.B. SCHWABE-BRAUN & TÜXEN 1981).

Einer der evolutionsbiologischen Grundsätze lautet: "Complete competitors cannot exist" oder positiv gewendet: "Ecological differentiation is the necessary condition for coexistence" (so HARDIN 1960). Ob dies in axiomatischer Form gültig ist, sei hier nicht erörtert (vgl. ebenfalls HARDIN 1960; Lehrbuch und Darstellung z.B. HUTCHINSON 1978). Unbestreitbar ist indessen, daß die Schärfe des Konkurrenzkampfes mit zunehmender ökologischer Verwandtschaft, also Nischen-Ähnlichkeit, steigt.

Tabelle 2: Mischen-Charakteristika wichtiger Lianen
(Literaturangaben ergänzt nach Daten von
WILMANN und HÖRTH)

Liane	Leb.f.	Kletter-Modus	Übliche Höhe (m)	Lebensdauer	Assim.zt.	Anatomie	Blütezt.	Bestäubungsk.	Ausbreitung	Ellenberg-Kennz.			Syntaxon. Schwerpunkt
										F	R	N	
<i>Hedera helix</i> Efeu	P	Wurzelklettfr. (auch Boden- kriecher)	> 5 (~25)	ausd., mehrere Jahrz. bis Jahrhund.	immer- grün	Holzbild. Tracheen englumig	9-11	Nektarbl. Kurzrüssel. Ins.	Endozooch.	5	x	x	Querco-Fagetea-KC
<i>Rubus fruticosus</i> agg. Brombeeren	P (Schein- strauch einwurz.)	Spreizkl. (Spitze einwurz.)	1-3	ausd., Langtriebe 2-J.	versch. nach Kleinart, so./ganzj. grün	Dilat.- wachst.	5- 8	Scheibenbl. Kurzrüssel. Ins.	Endozooch.	Kleinarten verschieden			als Agg. C. innerh. Rhamno-Prunetea
<i>Clematis vitalba</i> Waldrebe	P	Ranker (Rhachis, Stiele) (auch Boden- kriecher)	> 5 (~20)	ausd., mehrere Jahrz. (bis 30 J. beob.)	so grün	Holzbild. Tracheen weitlumig	6- 7 (~9)	Pollenbl.	Anemoch.	5	7	7	Prunetalia - OC
<i>Lonicera periclymenum</i> Windendes Geißblatt	P	Winder (auch Boden- kriecher)	3-5 (~13)	ausd., mehrere Jahrz. (bis 30 J. beob.)	so grün, einz. Bl. wi. grün, früher Austrieb	Holzbild. Jahrtrngb. schwach	6- 7 (u. später)	Nachtf. bl.	Endozooch.	x	x	x	Rubion subatl. VC
<i>Humulus lupulus</i> Hopfen	H	Winder (mit Anker- haaren)	> 5 (~10)	ausd., (tote Triebe als überständ. Stützen)	so grün, früher Austrieb	einj.Tr. mit ver- holzt.Ring	6- 8	Wind	Anemoch.	=8	6	8	C innerh. Prunetalia
<i>Tamus communis</i> Schmerwurz	G	Winder	1-3 (~ 5)	ausd., Triebe 1 Veg.p.	so grün, später Austrieb	.	5- 6	Insekten	Endozooch.	5	8	6	C innerh. Prunetalia
<i>Rosa arvensis</i> Kriech-Rose	P	Spreizkl. (Spitze einwurz.)	1	ausd., Triebe mehrj.	so grün	Dilat.- wachst.	6- 7	Pollenbl. Kurzrüssel. Ins.	Endozooch.	5	7	5	C innerh. Prunetalia , Waldverlicht.ges.
<i>Solanum dulcamara</i> Bittersüßer Nachtschatten	P Ch	Spreizkl. Winder	1-3 (~6)	ausd., Triebe mehrj.	so grün	Holzbild.	6- 8	Insekten	Endozooch.	~8	x	8	Alnetes gl.-KC, auch in Schlägges.
<i>Peridium aquilinum</i> Adlerfarn	G	potentiell Spreizkl.	1-4	ausd., Wedel 1 Veg.p.	so grün	.	.	im Mai extre- mpt. Nektarien von kurzrüss. Ins. genutzt	Anemoch.	~6	3	3	Sarothamion-VC

Galium aparine Klett-Labkraut	T	Spreizkl. (mit Borsten- haaren)	1	einj.	so. grün, auch w. grün dank Herbst- keimung	6-10	Scheibenbl. Kurzrüssel. Ins.	Epizooch.	x	6	9	C in Glechometalia u. Convolvuletalia
Convolvulus sepium Zaun-Winde	G	Winder(selt. Rank., auch bodenkrie- cher)	1-3 (-5)	ausd., Triebe 1 Veg.p.	so. grün	6-9	Trichterbl.	versch.	6	7	9	Convolvuletalia-OC
Rubus caesius Kratzbeere	P (Schein- Strauch)	Spreizkl. (Spitze einwurz.)	1	ausd., Langtriebe 2-j.	so. grün	5-8	Scheibenbl. Kurzrüssel. Ins.	Endozooch.	=7	7	9	Convolvuletalia-OC (schwach)
Polygonum dumetorum Hecken-Knöterich	T	Winder	1 (-3)	einj.	so. grün	7-9	Kurzrüssel. Ins.	Myrmekoch.	6	x	6	C in Glechometalia
Vicia sepium Zaun-Wicke	H	Ranker	< 1	ausd., Triebe 1 Veg.p.	ganj.	5-8 u. später	Insekten	Autochorie	5	7	5	Glechometalia, Arrhenatheretalia, Trifolion medii
Lathyrus sylvestris Wilde Platterbse	H	Ranker	1-2	ausd., Triebe 1 Veg.p.	so. grün	7-8	Insekten	Autochorie	.	.	.	Origanetalia-OC
Galium album Weißes Labkraut	H	Spreizkl.	< 1	ausd., Triebe einj.	so. grün z.T. ganj.	5-9	Kurzrüssel. Ins.	versch.	5	x	x	C in Arrhenatherion in Trifolion medii
Vicia dumetorum Hecken-Wicke	H	Ranker	< 1	ausd., Triebe 1 Veg.p.	so. grün	6-8	Insekten	Autochorie	5	8	4	C in Trifolion medii
Convolvulus arvensis Acker-Winde	G	Winder	< 1	ausd., Triebe 1 Veg.p.	so. grün	6-9	Trichterbl. Insekten	versch.	4	7	x	Agropyretes, Stellarietetea m.
Corydalis claviculata Rankender Lerchensporn	T	Ranker	< 1	einj.	so. grün	6-9	Insekten	Myrmekoch.	5	3	?	C in Epilobion ang., Geo-Alliarion

Tab. 3: Arten-Schlüssel ausgewählter Lianen nach Nischen

1	Ausdauernde Pflanzen (2)	
1+	Einjährige Pflanzen (16)	
2	Triebe mindestens 2-jährig, mit Holz oder Dilatationswachstum (3)	
2+	Triebe nur eine Vegetationsperiode lebend (8)	
3	Höhe der Pflanzen im ausgewachsenen Zustande 5 m überschreitend (4)	
3+	Pflanzen in der Regel unter 5 m bleibend (5)	
4	Wurzelkletterer an Stämmen; immergrün; mit Nektarblumen, Blütezeit 9-11; schattenfeste Waldpflanze	<i>Hedera helix</i>
4+	Rankenkletterer im Geäst; sommergrün; mit Pollenblumen, Blütezeit 6-9; lichtbedürftige Mantelpflanze, auch Rohbodenpionier	<i>Clematis vitalba</i>
5	Windepflanzen (6)	
5+	Spreizklimmer mit einwurzelnden Spitzen (7) (<i>Rubus fruticosus</i> als Aggregat muß hier ausgeklammert bleiben)	
6	Mantelart frischer bis feuchter, saurer Böden; einzelne Blätter wintergrün; mit Nachtfalterblumen	<i>Lonicera periclymenum</i>
6+	Nitrophytische Art nasser, neutraler Böden; auch spreiz- klimmend; rein sommergrün; von verschiedenen anderen Insekten bestäubar	<i>Solanum dulcamara</i>
7	Im ersten Jahr einwurzelnd; im Untergrund feuchte Böden, auch Rohböden besiedelnd, überschwemmungsfest; sehr lichtbedürftig; tiefwurzelnder Nitrophyt	<i>Rubus caesius</i>
7+	Wenn überhaupt, im zweiten Jahr einwurzelnd; schwach verdichtete, mäßig frische Waldböden besiedelnd; mäßig lichtbedürftige Pflanze von Wald-Störstellen	<i>Rosa arvensis</i>
8	Höhe im allg. 3 m überschreitend (wenn kletternd) (9)	
8+	Höhe kaum 3 m überschreitend (trotz Kletterwuchs) (10)	
9	Windepflanze; auf frischen bis nassen Böden; überschwemmungsfester Nitrophyt bes. von Auwald-Mänteln u. frischen Böschungen	<i>Humulus lupulus</i>
9+	Potentieller Spreizklimmer; auf oberflächlich trocknen, im Untergrund leicht stauenden, sauren Böden; herdenbildend in Extensivweiden, auf Schlägen, kletternd als Mantelart boden- saurer Wälder	<i>Pteridium aquilinum</i>
10	Höhe im allg. 1-3 m (11)	
10+	Höhe kaum 1 m überschreitend (13)	
11	Geophyten; Windepflanzen von Auwaldrändern (12)	
11+	Hemikryptophyten; Rankenpflanze trockner Säume	<i>Lathyrus sylvestris</i>
12	Halbschattenpflanze auf frischen Waldböden; wärmebedürftige <i>Prunetalia</i> -Art; Ausbreitung durch Vögel	<i>Tamus communis</i>
12+	Lichtpflanze, auch auf Roh- und Ackerböden; überflutungsfester Nitrophyt der <i>Convolvuleta</i> ; keine Vogelausbreitung	<i>Convolvulus sepium</i>
13	Rankenpflanzen oder Spreizklimmer von Säumen des mittleren Feuchtebereiches oder Fettwiesen (14)	
13+	Windepflanze auf Äckern und an Ruderalstandorten	<i>Convolvulus arvensis</i>
14	Sommergrüne Art von Waldsäumen; Wurzeltiefe?	<i>Vicia dumetorum</i>
14+	Teilweise ganzjährig grüne Arten, bevorzugt in Wiesenmästen; Tiefwurzler; euryök, weite Gesellschaftsspanne (15)	
15	Spreizklimmer, Blüten mit offenem Nektar	<i>Galium album</i>
15+	Rankenpflanze, Blüten mit verborgenem Nektar	<i>Vicia sepium</i>
16	Rankenpflanze besonders von Schlägen, auch in nitratreichen Säumen; Bestäubung durch langrüsselige Insekten	<i>Corydalis claviculata</i>
16+	Spreizklimmer und Winder nitratreicher Säume; Bestäubung durch kurzrüsselige Insekten (17)	
17	Spreizklimmer; epizoocher; Herbst- und Winterkeimer, rasche Frühjahrsentwicklung	<i>Galium aparine</i>
17+	Windepflanze; myrmekochor; Frühlingskeimer, zögernde Frühjahrsentwicklung	<i>Polygonum dumetorum</i>

Aufn. 1. - Aufgelassener Weinberg bei Brodenbach/Mosel; 10°W; Boden sehr steinig; Devonschiefer. 60 m². 1.10.81.

Aufn. 2. - Aufgelassener Weinberg bei Dossenheim/Bergstr. 20°S; Boden sehr steinig; Porphy. 50 m². 9.10.81.

Aufn. 3. - Ebendort; 8°SW; steinarmer Lehm, aus Porphy. 50 m². 9.10.81.

<u>Lianen</u>	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>
Vitis vinifera	1.1	2.3	2.2
Clematis vitalba	5.5	2.3	3.4
Rubus fruticosus	1.2	5.5	.
Rubus caesius	+1	.	.
Vicia cf. tetrasperma	+1	.	.
Rosa canina	.	.	+2
Convolvulus sepium	.	.	1.2
Polygonum dumetorum	.	.	+2
Galium aparine	.	.	+1
<u>Sonstige</u>			
Arrhenatherum elatius	2.2	1.2	2.2
Hypericum perforatum	1.2	+2	.
Hypnum cupressiforme	+2	1.2	.
Urtica dioica	+2	.	3.4
Rumex scutatus	1.2	.	.
Epilobium collinum	+1	.	.
Senecio jacobaea	+1	.	.
Artemisia absinthium	+1	.	.
Brachythecium rutabulum	5.5	.	.
Prunus avium	.	2.1	.
Origanum vulgare	.	1.2	.
Senecio erucifolius	.	+1	.
Hieracium sabaudum	.	+1	.
Poa nemoralis	.	1.2	.
Amblystegium serpens	.	+2	.
Solidago canadensis	.	.	1.2
Lamium maculatum	.	.	+2
Cuscuta europaea	.	.	+2
Heracleum sphondylium	.	.	+1
Eurhynchium swartzii	.	.	+1

Aufn. 4. - Bewachsener zerstörter Bunker am Restrhein b. Istein. Wechselnde Neigung bei ebener Lage. 25 m². 1.11.81.

B + Str : 25% D. Populus nigra 2.2, Quercus robur 2.1, daran Clematis vitalba 2.2, K : 90% D. Clematis vitalba 3.4, Rubus caesius 2.2, Galium album 1.1-2, Rosa canina +1, Brachypodium pinnatum 2.3, Poa angustifolia 1.2, Arabis hirsuta 1.1, Quercus robur +1, Solidago serotina +1, Senecio erucifolius +1, Coronilla varia +1, Calamagrostis epigeios +1, Tragopogon dubius +1, Sanguisorba minor +1, Helianthemum nummularium +1, Origanum vulgare +1, Agropyron repens +1, Scrophularia canina +1, M : 80% D. Eurhynchium swartzii 4.4, Hypnum cupressiforme var. lacunosum 2.3, Camptothecium lutescens 2.2, Entodon orthocarpus 1.3, Brachythecium rutabulum 1.2, Cyanophyceae 1.2, Scleropodium purum +2, Mnium undulatum +2.

Aufn. 5. - Lößböschung im Reb Gelände nördl. Emmendingen; 40°S; 8 m². 7.11.81.

Clematis vitalba 4.5, Brachypodium pinnatum 3.4, Arrhenatherum elatius 2.3, Convolvulus sepium 1.2, Galium aparine +2, Galium album +2, Galeopsis tetrahit +1, Evonymus europaeus +2.

Aufn. 6. - Schleiergesellschaft auf Insel Ketsch b. Mannheim; 10°E; 10 m². 29.9.81.

Clematis vitalba 5.5, Solidago serotina 4.5, Galium aparine 2.3 (abgestorben, aber schon einzelne Keimlinge), Humulus lupulus 1.2, Convolvulus sepium 1.2 (noch blüh.), Vicia cracca 1.1, Galium album +2, Eupatorium cannabinum +2, Cornus sanguinea +2 (Wurzelbrut), Rubus caesius +1, Eurhynchium swartzii +2.

Aufn. 7. - Bahndamm-Böschung bei Kenzingen; 20°W; 12 m². 7.11.81.

Rubus caesius 5.4, Arrhenatherum elatius 2.3, Mentha x nemorosa 2.3, Equisetum arvense 1.2, Linaria vulgaris 1.2, Galium album +2, Brachypodium pinnatum +2, Carex hirta +1, Verbas-cum cf. lychnitis +1, Polygonum convolvulus (+).

Aufn. 8. - Lößböschung im Kenzinger Umlegungsgebiet; 45°NW; 20 m². 15.11.81.

Rubus fruticosus 4-5.5 (hat Solidago überwältigt), Solidago serotina 2.2-5, Humulus lupulus 1.3, Equisetum arvense 1.1, Agropyron repens +2 (randlich), Brachythecium rutabulum +2, Eurhynchium swartzii +2.

Historisch bemerkenswert ist eine wenig bekannte, aber geradezu "moderne" Arbeit des deutschen Botanikers Carl NÄGELI von 1874, welcher in aller Klarheit schreibt (p. 113): "Verwandte oder analoge Lebensformen, zwischen denen die Mitbewerbung am intensivsten zu wirken pflegt, verdrängen sich in der Regel nicht etwa so, daß jede in dem Gebiete, wo sie die stärkere ist, allein übrig bleibt. Sondern sie dulden einander auf dem gleichen Standorte oder in dem nämlichen Gebiete, indem durch die Concurrenz nur das gegenseitige Zahlenverhältnis bestimmt wird". Und er räumt auch gleich mit einer gedanklichen Schwierigkeit auf, indem er schreibt (p. 122, Fußnote): "Ich will übrigens nicht etwa behaupten, dass zwei nahe verwandte Formen in der Concurrenz sich genau oder mathematisch gleich verhalten, wie eine derselben allein, was natürlich eine principielle Unmöglichkeit ist".

Wie also vermeiden unsere einheimischen Lianen-Arten Konkurrenz untereinander? In Tabelle 2 ist eine Übersicht der (mir) bisher bekannten Grunddaten gegeben, auf welche sich eine Charakteristik der Nischen von 18 verschiedenen Arten gründen kann. Es sind all jene aufgeführt, die als Schlüssel-Arten dominant werden können, wobei *Rubus fruticosus* agg. bei den weiteren Betrachtungen leider noch ausgeklammert werden muß. *Tamus* ist hinzugefügt, weil die Pflanze als Mitbewerber im Auwald-Grenzbereich und im *Rosa arvensis*-Mantel interessant ist; *Pteridium* ist ein Sonderfall, da der Farn dort, wo er klettert, meist nicht dominiert. Ein Vergleich der Arten-Charakteristiken zeigt sofort, daß keine Identität der Merkmale selbst bei einer solchen noch recht groben Skizze auftritt. Man kann im Einzelnen fragen, wie denn soziologisch affine Arten, etwa die der *Convolvulalia* oder der *Prunetalia*, gegeneinander abgesetzt sind. Dies läßt sich aus Tab. 2 leicht ablesen.

Wir haben dagegen versucht, in Tab. 3 eine dichotome schlüsselartige Aufgliederung vorzulegen, welche stärker von der Evolutionsbiologie herkommt; dieser Zweig der Biologie braucht sich ja nicht auf Sippen zu beschränken, sondern kann auch Gesellschaften ins Auge fassen (vgl. WILMANN & TÜXEN 1978). Wir gehen hier von der Lebensform und weiteren morphologischen Eigenschaften aus, die natürlich stets auch funktionelle Bedeutung haben. Diesem für eine soziologische Arbeit vielleicht ungewöhnlichen Gliederungsprinzip liegt der Gedanke zugrunde, daß die Morphologie der Arten das phylogenetisch Primäre war; sekundär konnte dann eine ökologische Differenzierung und damit Einpassung in bestimmte Gesellschaften erfolgen.

Der Einteilungsgrund "Lebensform" gibt zugleich eine Gliederung nach dem Störungsgrad der Lebensräume: Die Phanerophyten brauchen mehrere Jahre ungestörter Entwicklung, die Therophyten brauchen Lücken, also verminderte Konkurrenz (auch unterirdisch), wie sie durch häufige Störungen oder auf großen Freiflächen nach einmaliger Störung (z.B. Kahlschlag) entstehen können. Die Einnischung nach der Höhe gibt die Nutzung des Raumes wieder, wobei die unterirdische Einnischung erst selten einbezogen werden kann. Die dauerhafte Kombination von verschiedenen hochwüchsigen Arten im Gelände ist möglich, weil es sich hier um Standorte mit reichlich Seitenlicht handelt. Der Klettermodus schließlich gibt, jedenfalls zu einem guten Teil, einerseits eine räumliche Einnischung wieder, andererseits eine nach der Struktur der Stützen: Wurzelkletterer wachsen in unmittelbarer Nähe kräftiger Stämme, Winder in unmittelbarer Nähe dünner Stützen; Ranker, die an Kleinstrukturen emporklettern, sind daher oft in Randzonen von Gebüsch begünstigt, aber auch in Stauden- und Gräser-reichen Gesellschaften; Spreizklimmer schließlich schieben sich durch Lücken hinauf. Innerhalb der so definierten Gruppen bleibt - wie man sieht - eine weite Spanne ökologischer Einnischung: standortsökologisch, blütenökologisch, ausbreitungsökologisch; die letzten beiden Möglichkeiten spiegeln zugleich die verschiedene Bedeutung für das Tierleben wider.

Fesselnd ist eine Analyse der Strategien einzelner Arten; wir müssen hier sowohl aus Mangel an Platz, als auch wegen unseres erst lückenhaften Wissens darauf verzichten. Möge diese Skizze aber doch dazu beitragen, der Pflanzensoziologie auch außerhalb ihrer eigenen Reihen Mitarbeiter und Freunde zuzuführen.

Frau Dr. Angelika Schwabe, Freiburg i.Br., danke ich auch an dieser Stelle herzlich für ihre anregenden und aufbauend-kritischen Bemerkungen.

SCHRIFTEN

- BRANDES, D. u. E. (1981): Ruderal- und Saumgesellschaften des Etschtals zwischen Bozen und Rovereto. - *Tuexenia* 1: 99-134. Göttingen.
- BÜNNING, E. (1956): Der tropische Regenwald. - Springer, Berlin, Göttingen, Heidelberg. 118 S.
- DARWIN, Ch. (1865)1876: Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen. - Gesammelte Werke, aus dem Engl. übers. v. J.V. CARUS, 9(1). Schweizerbart, Stuttgart. 160 S.
- DIERSCHKE, H. (1974): Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortsgefälle an Waldrändern. - *Scripta Geobot.* 6. 246 S. Göttingen.
- ELLENBERG, H. (1975): Vegetationsstufen in perhumiden bis perariden Bereichen der tropischen Anden. - *Phytocoenologia* 2: 368-387. Stuttgart, Lehre.
- (1979): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. - *Scripta Geobot.* 9. 122 S. Göttingen.
- , MUELLER-DOMBOIS, D. (1967): A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions. - *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich* 37: 56-73.
- FISCHER, A. (1982): Mosaik und Syndynamik der Pflanzengesellschaften von Lößböschungen im Kaiserstuhl (Südbaden). - *Phytocoenologia* 10: 73-256. Stuttgart, Lehre.
- HARDIN, G. (1960): The competitive exclusion principle. - *Science* 131: 1292-1297.
- HEGI, G. (ab 1935): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. 2. bzw. 3. Aufl. - Berlin, Hamburg.
- HÖRTH, K.D. (1982): Lianen in der mitteleuropäischen Vegetation. Winterbeobachtungen an einigen einheimischen Arten und Untersuchungen ihrer Anatomie. - Staatsexamensarbeit Biol. Institut II d. Univ. Freiburg. 85 S.
- HUTCHINSON, G.E. (1978): An introduction to population ecology. - Yale University Press, Newhaven, London. 260 pp.
- LOHMEYER, W. (1975): Über flußbegleitende nitrophile Hochstaudenfluren am Mittel- und Niederrhein. - *Schriftenr. Vegetationskd.* 8: 79-98. Bonn-Bad Godesberg.
- (1981): Über die Flora und Vegetation der dem Uferschutz dienenden Bruchsteinmauern, -pflaster und Schüttungen am nördlichen Mittelrhein. - *Natur u. Landsch.* 56: 253-259. Stuttgart.
- MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1977): Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. 2. Aufl. - *Veröff. Geobot. Inst. ETH Rübel, Zürich* 61. 226 S.
- NÄGELI, C. (1874): Verdrängung der Pflanzenformen durch ihre Mitbewerber. - *Sitzber. Bayer. Akad. Wiss. München* 11: 109-164.
- OVERDORFER, E. (1957): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. 1. Aufl. - *Pflanzensoziologie* 10. Jena. 564 S.
- (1979): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 4. Aufl. - Ulmer, Stuttgart. 997 S.
- RICHARDS, P.W. (1957): The Tropical Rain Forest. - University Press. Cambridge. 450 pp.
- RUNGE, F. (1967): Die Wirkung des Abflämmens von Brombeerhecken. - *Natur u. Heimat* 27: 45-48. Münster/Westf.
- SCHENK, H. (1892/93): Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im Besonderen der in Brasilien einheimischen Arten. 2 Theile. - Jena. 253 + 271 S.
- SCHIMPER, A.F.W. (1898): Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage. - G. Fischer, Jena. 876 S.
- SCHWABE-BRAUN, A., TÜXEN, R. (1981): Prodomus der europäischen Pflanzengesellschaften, Lief. 4: *Lemanea minoris*. - Cramer, Vaduz. 141 S.
- TROLL, W. (1937-1943): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 3. Bd. - Borntraeger, Berlin. 2736 S.
- TÜXEN, R. (1950): Grundriß einer Systematik der nitrophilen Unkrautgesellschaften in der Eurosibirischen Region Europas. - *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F.* 2: 94-175. Stolzenau/W.
- (1952): Hecken und Gebüsche. - *Mitt. geogr. Ges. Hamburg* 50: 85-117.
- WEBER, H.E. (1967): Über die Vegetation des Knicks in Schleswig-Holstein. - *Mitt. Arbeitsgem. Floristik Schleswig-Holst. u. Hamburg* 15: 196 S. + Tab.bd.
- WILMANN, O. (1978): Ökologische Pflanzensoziologie 2. Aufl. - Quelle & Meyer, Heidelberg. 351 S.
- (1980): *Rosa arvensis*-Gesellschaften mit einer Bemerkung zur Kennarten-Garnitur des Carpinion. - *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F.* 22: 125-134. Göttingen.

- , TÜXEN, R. (Red.) (1979): Werden und Vergehen von Pflanzengesellschaften. - Ber. Sympos. IVV Rinteln 1978. Cramer, Vaduz. 635 S.
- WOLF, G. (1980): Zur Gehölzansiedlung und -ausbreitung auf Brachflächen. - Natur u. Landsch. 55: 375-380. Stuttgart.

Anschrift der Verfasserin:

Prof.Dr. Ottilie Wilmanns
Institut für Biologie II
Lehrstuhl Geobotanik
Schänzlestraße 1
D-7800 Freiburg i.Br.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [NS_3](#)

Autor(en)/Author(s): Wilmanns Otilie [Otti]

Artikel/Article: [Lianen in mitteleuropäischen Pflanzengesellschaften und ihre Einnischung 343-358](#)