Institut für Biologie, Institutsbereich Geobotanik und Botanischer Garten der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenbe

Kommentare zur Neubearbeitung der Exkursionsflora von Deutschland, Band 4 (Kritischer Band)

1. Zur Verbreitung und Biologie der Arten

ECKEHART J. JÄGER

Zusammenfassung: JÄGER, E.J. 2001: Kommentare zur Neubearbeitung der Exkursionsflora von Deutschland, Band 4 (Kritischer Band). 1. Zur Verbreitung und Biologie der Arten. Schlechtendalia 7: 17-28.
Seit der 4. Auflage (1976) bis zur 8. (1990, 1994) waren im 4. Band der „Exkursionsflora von Deutschland" nur einzelne Korrekturen und Ergänzungen vorgenommen worden. Die gründliche Neubearbeitung der 9. Auflage (JÄGER & WERNER 2001) enthält viele Neuerungen (Artenbestand, Schlüssel, Abbildungen, Zeigerwerte, Standortsangaben usw.). Die Gesamtareal-Beschreibung in den Arealdiagnosen berücksichtigt jetzt auch die Amplitude im Kontinentalitätsgefälle und die synanthrope Ausbreitung in andere Kontinente, die zugleich ein Hinweis auf die Hemerophilie ist. Die biologischen Angaben bei den Arten betreffen den Laubrhythmus, den Beblätterungstyp (Rosettenbildung), den Lebensformtyp, die Lebensdauer, die Überdauerungsorgane, die vegetative Reproduktion, die Bestäubung und andere blütenbiologische Besonderheiten, den Ausbreitungsmodus, die Lebensdauer der Samen (Samenbank) und die Keimungsbedingungen. Sachliche und terminologische Probleme bei der Charakterisierung dieser Eigenschaften werden hier diskutiert.

Abstract: JÄGER, E.J. 2001: Kommentare zur Neubearbeitung der Exkursionsflora von Deutschland, Band 4 (Kritischer Band). 1. Zur Verbreitung und Biologie der Arten. Schlechtendalia 7: 17-28.
Since the 4th edition of the "Exkursionsflora von Deutschland", vol. 4, up to the 8th one (1990, 1994), only some additions and minor corrections had been made. In the 9th edition (JÄGER & WERNER 2001) very great advances had to be considered that have been brought about by investigations on the taxonomy of the vascular plants that grow in Germany (including the aliens), of their changing distribution, their ecology and life history. All this new work has resulted in the complete rewriting of the book. The distribution in Germany is now described in 5 roughly defined degrees of abundance in the "Bundesländer" resp. their parts on the basis of many floristic atlasses. The data on the status (indigenous plants, established archeophytes resp. neophytes, casuals) were corrected and in some cases regionally differentiated. The general distribution is characterized in the form of "range diagnoses" that give now also the amplitude with regard to the gradient of continentality as well as the anthropogenous range expansion into other continents. This also enables one to judge to a certain degree on the hemerophily. Besides, more information to those interested in the ecology and population biology of the plants is included now, namely the indicator values and data on growth form, flower ecology, dispersal and germination. Growth form data include leaf rhythm, position and character of innovation organs, life span, clonal growth and vegetative reproduction respectively. Problems in providing such information are discussed.

1. Einführung

Nachdem von der 4. (1976) bis zur 8. (1990, 1994) Auflage des „Kritischen Rothmaler" nur kleinere Ergänzungen und Korrekturen möglich waren, bedurfte die 9. Auflage des 4. Bandes der „Exkursionsflora von Deutschland" (JÄGER & WERNER 2001) einer gründlichen Neubearbeitung aller Teile. Für die formenreichen kritischen Gattungen *Alchemilla, Rosa, Rubus, Oenothera, Taraxacum, Hieracium*, aber auch für zahlreiche schwierige kleinere Gattungen konnten führende Spezialisten gewonnen werden. Etwa 150 neu eingeschleppte Arten mussten aufgenommen werden, soweit sie in Einbürgerung begriffen sind oder (wie die Vogelfutter-Adventiven) ständig neu eingeschleppt werden. Die Be-

stitut für Biologie, Institutsbereich Geobotanik und Botanischer Garten der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenb

grenzung auf Deutschland wurde beibehalten, ebenso die Anordnung der Taxa nach dem System von TACHTADSHJAN und CRONQUIST, da die zahlreichen neuen Erkenntnisse zur Großsystematik der Gefäßpflanzen noch nicht hinreichend abgeklärt erscheinen, um in einem Florenwerk eine für einige Jahre konstante Neuordnung zu ermöglichen. Bei der Artenauswahl und der wissenschaftlichen Terminologie war die Standardliste von WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998) eine gute Grundlage. Die Abkürzung der Autoren der Taxa folgt jetzt den internationalen Gepflogenheiten. Bei den wissenschaftlichen Namen wurden überall Betonungszeichen gesetzt, dabei blieben nur in wenigen Fällen Zweifel bestehen. Die Schlüssel der kritischen Sippen wurden neu bearbeitet, die inzwischen überarbeiteten Familien-, Gattungs- und Artschlüssel aus Band 2 übernommen und weiter verbessert. Die Einleitungskapitel wurden neu verfasst, z.B. erschließt jetzt ein Verzeichnis der Abkürzungen die pflanzensoziologische Übersicht. Bei den einzelnen Arten und Unterarten wurden die Angaben zu den Standorten, zur Verbreitung im Gebiet, zur Gesamtverbreitung, zur Wuchsform, Blüten- und Ausbreitungsbiologie, zur Soziologie, zu Besonderheiten wie Gift- und Heilpflanzen und zum Naturschutz neu verfasst. Als Heilpflanzen wurden die im neuesten DAB aufgenommenen Arten bezeichnet, andere als Volksheilpflanzen, obsolete mit der Angabe „früher Heilpflanze". Aufgenommen wurden die Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (1992) für Licht, Temperatur, Feuchte, Reak-tion und Bodennährstoffe; die entsprechenden Daten zur Kontinentalität gehen aus den Arealdiagnosen, die zum Laubrhythmus aus den Wuchsformangaben, die zur Salztoleranz aus den Standortsangaben hervor. Viele neue Abbildungen wurden entworfen, ein großer Teil der älteren überarbeitet, die Gesamtzahl übersteigt jetzt 1200. Auch für ein klares, konzentriertes Druckbild wurde Sorge getragen, so dass trotz des wesentlich erweiterten Inhalts der Umfang nur um 136 Seiten angewachsen ist. Die Abkürzungen wurden so verändert, dass sie leichter verständlich sind, z.B. Str für Strauch (statt bisher F), ZwStr und HStr für Zwerg- und Halbstrauch (beides bisher S).

Diejenigen Arten, die in Deutschland ausgestorben oder nicht sicher nachgewiesen sind und solche, die ausschließlich in Kultur vorkommen, wurden besonders gekennzeichnet. Als nicht praktikabel erwies es sich leider, bei den einzelnen Gattungen neue Literatur anzugeben – die Angaben wären zu umfangreich geworden.

Trotz umfangreicher konzeptioneller Vorarbeiten traten während der Arbeit immer wieder Probleme der Vereinheitlichung und Terminologie auf, auch viele taxonomische Fragen mussten geklärt werden. Auf die letzteren soll in einem zweiten Teil dieser „Kommentare" eingegangen werden, während im vorliegenden Aufsatz die Behandlung der Verbreitung, Wuchsform, Blütenbiologie, Ausbreitungs- und Keimungsbiologie besprochen werden soll.

2. Verbreitung

2.1 Verbreitung im Gebiet

Bei den Verbreitungsangaben für Deutschland wurde das System des Bandes 2 übernommen: Nach 5 Häufigkeitsstufen geordnet, werden die Vorkommen in den einzelnen Bundesländern oder ihren Teilen von Süden nach Norden aufgezählt. Dabei können die verschiedenen Teile eines Bundeslandes in verschiedenen Häufigkeitsstufen genannt werden. Auf die indigenen (einheimischen) Vorkommen folgen die archäophytischen, die

neophytischen und die unbeständigen Vorkommen. Schließlich werden die Länder aufgezählt, in denen die Art oder Unterart erloschen ist.

Die Häufigkeitsstufen sind wie folgt definiert: sehr selten (s mit Aufzählung von 1-5 Fundorten, < 5 % der Kartierungsquadrate), selten (s, < 5 % der Kartierflächen), zerstreut (z, bis 40 %), verbreitet [v (=häufig), 40–80(-90) %] und gemein (g, > 90 %, bei feinem Raster > 80 % der Kartierflächen). Diese Definitionen sind nur als Richtwerte zu verstehen, weil sich erstens die Zahl der Fundorte in wenigen Jahren ändern kann, weil zweitens die verschiedenen Florenatlanten unterschiedliche Zeitscheiben berücksichtigen und weil drittens die Größe der Kartierflächen (Messtischblatt, Messtischblattquadrant, Viertelquadrant oder noch kleinere Fläche) die Prozentzahlen entscheidend beeinflusst. So nimmt *Crepis mollis* nach BENKERT et al. (1996) in Sachsen 18 % der Messtischblätter ein, aber nur 7 % der 2460 Viertelquadranten im Atlas von HARDTKE & IHL (2000). *Crepis paludosa* fehlt nach BENKERT et al. (1996) in Sachsen nur in 20 der 154 Messtischblätter, wäre also gemein, während sie von den 2460 Viertelquadranten im Atlas von HARDTKE & IHL (2000) einen viel geringeren Prozentsatz besiedelt und im Flach- und Hügelland nur als zerstreut bezeichnet werden kann. Bei solcher ungleichen Verteilung wurden die Angaben innerhalb der Bundesländer nach Himmelsrichtungen differenziert.

Bei den Statusangaben musste oft regional differenziert werden. Beispielsweise ist *Galanthus nivalis* in Südost-Bayern und in Süd-Baden-Württemberg heimisch, im übrigen südlichen Gebiet Archäophyt, in Mecklenburg Neophyt. Eine eindeutige Zuordnung zu einer Statusklasse ist bei denjenigen Arten erschwert, die als Archäophyten ausgestorben sind und jetzt nur unbeständig eingeschleppt werden (z.B. *Agrostemma githago*: „A, jetzt nur U") und bei solchen heimischen Arten, die heute gebietsweise nur aus Anpflanzungen verwildert sind [z.B. *Hydrocharis morsus-ranae*: in Niedersachsen gebietsweise nur (N)]. Hier wird in Zukunft noch manches zu präzisieren sein, anderes im Dunkeln bleiben.

Die durch Schrägpfeil angegebene Rückgangs- oder Ausbreitungstendenz könnte auch in jeweils 2 Stufen angegeben werden, wie es in der Bestandsanalyse von Sachsen-Anhalt (FRANK & NEUMANN 1999) und im Florenatlas Sachsens (HARDTKE & IHL 2000) bereits geschieht. Auch hier gibt es aber regionale und zeitliche Unterschiede, z.B. bei *Saxifraga tridactylites*: Rückgang an naturnahen Standorten, aber Ausbreitung auf Bahnschotter; bei manchen Orchideen individuenreiche Ansiedlungen in der Bergbaufolgelandschaft, während sie sonst stark zurückgehen.

2.2 Gesamtverbreitung

Wie bisher wird das Gesamtareal in Form der Arealdiagnosen nach MEUSEL et al. (1965-1992) charakterisiert. Das hat den Vorteil der Kürze und der ökogeographischen Vergleichbarkeit, z.B. in Arealtypenspektren. Alle Arealdiagnosen wurden unter Verwendung neuer Gesamtverbreitungskarten neu formuliert. Entsprechend der Erstreckung über die Florenzonen wird jetzt auch die Amplitude im Kontinentalitätsgefälle nach einer 10stufigen Karte der pflanzengeographischen Kontinentalität (JÄGER 1968) angegeben. Die Arealdiagnosen werden dadurch genauer, bleiben aber genauso kurz. Bisher war aus zentraleuropäischer Sicht der Arealschwerpunkt kombiniert mit der Arealweite angegeben worden. Dabei war jedoch die Abgrenzung der subozeanischen von den subkontinentalen Arten weitgehend willkürlich. Manche als subozeanisch charakterisierte Art zieht sich

Institut für Biologie, Institutsbereich Geobotanik und Botanischer Garten der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenb

bereits in Westdeutschland auf die kontinentaleren Gebiete zurück (z.B. *Geranium sanguineum*), manche als weit kontinental bezeichnete Art reicht zwar weit nach Zentralasien, aber auch weiter nach Westen als diese subozeanischen Arten (z.B. *Stipa capillata*). Für die Bewertung des ökogeographischen Charakters der Vegetation im abgestuften Kontinentalitätsgefälle unseres Gebietes sind aber die dem Gebiet nächsten Grenzen des jeweiligen Areals am wichtigsten. Die Weite des Areals, also z.B. das Vordringen in die zentralasiatischen Steppen und Halbwüsten oder die Ausdehnung auf mehrere Kontinente, gibt zusätzliche Information über die Breite der ökologischen Valenz der Arten. Die Lage des Areals im Kontinentalitätsgefälle wird jetzt ohne Unterscheidung von kontinentalen oder ozeanischen Arealgruppen beschrieben. Für diese Unterscheidung gibt es keine objektive Grenze. „Östliche Einstrahlungen" sind in Nordwestdeutschland schon solche Arten, die in der Kontinentalitätsstufe 1 fehlen, während sich dieselben Arten in Ostdeutschland bereits indifferent verhalten. Die Entsprechungen zu den bisherigen Bezeichnungen sind etwa:

euoz	c1, c1-2	euk	c7-8(-10), c6-7(-10)
oz	c1-3, c1-4	k	c5-7(-10), c4-7(-10)
(oz)	c1-5, c1-6	(k)	c3-7(-9)
suboz	c2-3, c2-4, c3, c3-4	subk	c3-5, c3-6
(suboz)	c2-5, c2-6	(subk)	c2-7(-9)

Die Verbreitung in den pflanzengeographischen Höhenstufen wird den jeweiligen Zonenbezeichnungen mit Schrägstrich angeschlossen. Die Verbreitung im Tief- und Hügelland (planare und kolline Stufe) bleibt unbezeichnet. So bedeutet die Diagnose sm/mo-temp.c2-4 EUR, dass sich die Verbreitung von den Gebirgen der submeridionalen Zone über das Tief- und Hügelland der temperaten Zone erstreckt, und zwar von den Pyrenäen über den Apennin bis zum Balkan oder zu den westlichen Kaukasusländern und von der Subatlantischen bis in die Westsarmatische Florenprovinz. Mir doppeltem Schrägstrich angeschlossene Höhenstufenbezeichnungen gelten für alle vorher genannten Zonen. Nur in einzelnen Fällen wird dabei bisher die ganze Amplitude der Höhenstufen angegeben, da sie sich nicht nur von Zone zu Zone, sondern auch in den Kontinentalitätsstufen ändern kann. Leichter ist das bei der Verbreitung im Gebiet. Hier wird die ganze Ausdehnung der Verbreitung in den Höhenstufen bei den Standortsangaben erwähnt.

Anstelle der Aufzählung der Kontinente wird „ALP" (Alpen) nur in den Fällen verwendet, in denen die Verbreitung tatsächlich auf die Alpen beschränkt ist.

Viele in Europa heimische Arten sind in anderen Kontinenten eingebürgert, manche sind dort zu wirtschaftlich wichtigen Unkräutern geworden (z.B. *Hypericum perforatum* als Weide-Unkraut in Nordamerika, *Chondrilla juncea* als Getreide-Unkraut in Australien). Solche neophytischen Arealausweitungen werden jetzt kurz angegeben, z.B. „(N) temp OAM" (neophytisch im gemäßigten Ostamerika). Diese Arealausdehnungen geben auch einen Hinweis auf das hemerophile (anthropogene Standorte einnehmende) Verhalten der Arten. Bei manchen weit verschleppten Pflanzen kann man über das Heimatareal heute

Institut für Biologie, Institutsbereich Geobotanik und Botanischer Garten der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenb

nur Vermutungen anstellen (z.B. *Portulaca oleracea* ostmediterran? *Oxalis corniculata* Westasien?). Die Sippenbildung bei anderen ist wahrscheinlich erst unter Einwirkung des Menschen erfolgt („Pflanzen ohne Heimat", Anökophyten), dazu zählen auch mehrere in Zentraleuropa archäo- oder neophytische Arten (*Raphanus raphanistrum*, *Oenothera*-Arten, *Xanthium albinum*). Bei diesen Gruppen wird mit der Arealdiagnose das heutige Verbreitungsbild beschrieben.

3. Angaben zur Biologie

Ob ein Merkmal der Lebensgeschichte für Artenschutz, Populationsentwicklung und Gefährdung wichtig ist, darüber wird gegenwärtig viel diskutiert (POSCHLOD et al. 2000). Wir haben solche Merkmale aufgenommen, die für das Überleben im Bestand, für die vegetative Ausbreitung und für die Reproduktion interessant erscheinen und möglichst auch von vielen Arten bekannt sind, nämlich Wuchsform [Laubrhythmus, Laubverteilung (Rosettenbildung), Lebensform, Lebensdauer, Überdauerungsorgane bzw. Organe der vegetativen Reproduktion und Ausbreitung (klonales Wachstum)], weiterhin Bestäubung und Besonderheiten der generativen Reproduktion wie Selbststerilität oder Apomixis, schließlich die Ausbreitungsweise und die Keimbedingungen. Solche Daten sind bereits in einigen „Biologischen Floren" (Biological flora of the British Isles 1941 ff., Biologičeskaja flora Moskovskoj oblasti 1974 ff., KIRCHNER et al. 1906-1942, vgl. auch KLIMEŠ & KLIMEŠOVÁ 2000) und ökologischen Datenbanken (z.B. GRIME et al. 1989) zusammengestellt, leider jeweils nur für einige hundert Arten. Für die übrigen Arten wurden sie aus der Literatur zusammengesucht, aus eigenen Beobachtungen ergänzt, bei widersprüchlichen Angaben mit Fragezeichen versehen und z.T. weggelassen, wenn keine Informationen vorlagen. Für die Wuchsformcharakteristik wurde die annotierte Bibliographie von JÄGER & MÜLLER-URI (1981-82) genutzt. Viele Daten zur Ausbreitungsweise findet man bei MÜLLER-SCHNEIDER (1986) und BONN & POSCHLOD (1998).

3.1 Wuchsform

Im Unterschied zu den Plänen der Flora von Österreich (KÄSTNER & KARRER 1995) werden die Wuchsformeigenschaften einzeln charakterisiert und nicht zu Wuchsformtypen zusammengefasst. Welche Eigenschaft als vorrangig wichtig angesehen wird, hängt von der Fragestellung ab.

3.1.1 Laubrhythmus

Der Laubrhythmus ist u.a. für die zeitliche Einnischung der Pflanzen in der Vegetation (Symphänologie), für den Artenschutz (Zeitpunkt der Mahd oder Beweidung), aber auch für die biologische Unkrautbekämpfung und die gärtnerische Praxis wichtig. Er zeigt interessante Bezüge zur geographischen Verbreitung, in vielen Fällen (z.B. Farne, *Carices*) ist er auch Bestimmungsmerkmal. Trotzdem sind die Daten in der Literatur dazu mangelhaft. Schon für die „Zeigerwerte" von ELLENBERG et al. (1992), die einzige nahezu vollständige Übersicht zum Laubrhythmus, hatte der Verfasser viele Korrekturen vorgenommen, aber auch in dieser 2. Auflage sind vermutlich noch 10-20 % der Angaben falsch. Eine gewisse geographische Variabilität dieses Merkmals muss sicher einkalkuliert werden. So ist *Brachypodium pinnatum* nach unseren Beobachtungen in Mitteldeutschland streng sommergrün, sogar mit auffällig orangebrauner Herbstfärbung. GRIME et al. (1989)

Institut für Biologie, Institutsbereich Geobotanik und Botanischer Garten der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenb

nennen es dagegen für England evergreen, und auch aus Holland sind immergrüne Pflanzen dieses Grases bekannt. In den meisten Fällen ist jedoch das Verhalten eindeutig. *Paeonia officinalis* und *Convallaria majalis* sind unter allen Umständen sommergrün, *Bellis perennis* und *Digitalis purpurea* dagegen sterben ab, wenn sie nicht grün überwintern.

Falsche Angaben von 55 Arten wurden schon von JÄGER (2000) korrigiert, hier sollen einige weitere (nur aus dem Bereich der Helobiae, Orchidaceae und Poaceae; Abkürzungen s. unten) richtiggestellt werden:

Potamogeton: nach ELLENBERG et al. (1992) alle Arten in Deutschland immergrün („wintergrün"), nach GRAEBNER in KIRCHNER et al. (1908-42), WIEGLEB & KAPLAN (1998) und eigenen Beobachtungen jedoch die folgenden sommergrün: *P. pectinatus* (var. *helveticus* auch igr?), *P. compressus*, *P. alpinus*, *P. acutifolius*, *P. friesii*, *P. rutilus*, *P. trichoides*, *P. obtusifolius*, *P. gramineus*, *P. nodosus*.
Bei ELLENBERG et al. sind folgende Arten irrtümlich als sommergrün bezeichnet: *Groenlandia densa* (igr, teiligr), *Spiranthes spiralis* (hfrgr), *Goodyera repens* (igr), *Anacamptis pyramidalis* (hfrgr), *Bromus tectorum* (hfrgr), *B. sterilis* (hfrgr), *B. erectus* (igr, teiligr), *B. ramosus* (igr), *B. squarrosus* (igr, hfrgr), *B. hordeaceus* (hfrgr), *Festuca pratensis* (igr), *F. heterophylla* (igr), *F. ovina* (igr), *Vulpia myuros* (hfrgr), *Poa badensis* (igr), *P. chaixii* (teiligr), *P. compressa* (igr), *P. nemoralis* (teiligr), *Dactylis glomerata* (igr), *Cynosurus cristatus* (igr), *Briza media* (teiligr), *Melica ciliata* (teiligr), *Roegneria canina* (teiligr), *Elytrigia repens* (teiligr), *E. intermedia* (teiligr), *Agrostis canina* (igr), *A. vinealis* (igr), *A. capillaris* (igr), *A. gigantea* (igr), *Apera interrupta* (hfrgr), *Helictotrichon pubescens* (igr), *Trisetum flavescens* (igr), *Arrhenatherum elatius* (teiligr), *Koeleria macrantha* (igr), *Danthonia decumbens* (igr), *Phleum phleoides* (igr), *Alopecurus pratensis* (igr), *Anthoxanthum odoratum* (igr).
Irrtümlich als immergrün („wintergrün") bezeichnet wurden dagegen: *Scheuchzeria palustris* (sogr), *Triglochin maritimum* (sogr), *T. palustre* (sogr), *Spiranthes aestivalis* (sogr), *Ophrys insectifera*, *O. sphegodes*, *O. araneola*, *O. holoserica*, *O. apifera* (alle hfrgr), *Glyceria maxima* (sogr, auch teiligr?), *Leersia oryzoides* (sogr), *Phragmites australis* (sogr).

Mehrjährige eigene Beobachtungen und eine vom Verfasser angeleitete Diplomarbeit (SCHARF 1994) ergaben die Zweckmäßigkeit einer etwas stärkeren Differenzierung des Merkmals als in den „Zeigerwerten". Wir unterscheiden:

Hauptgruppe	Laub-Lebensdauer	Bezeichnung	Abkürzung	Beispiel
immergrün (evergreen)	> 2 Jahre	dauergrün	(dauergr)	*Picea abies*
	1-1,5(-2) Jahre	überwinternd grün	(üwigr)	*Anemone hepatica*
	< 1 Jahr	ganzjahresgrün	(ganzjgr*)	*Bellis perennis*
	überwinternde Blätter klein, in kalten Wintern absterbend	teilimmergrün	(teiligr)	*Urtica dioica*
saisongrün	III-X	sommergrün	(sogr)	*Convallaria majalis*
	(II-) III-V(-VI)	frühjahrsgrün	(frgr)	*Crocus vernus*
	IX-V(-VI)	herbst-frühjahrsgrün	(hfrgr)	*Ranunculus bulbosus*

* In der Exkursionsflora mit dem Oberbegriff „immergrün" (igr) bezeichnet.

Institut für Biologie, Institutsbereich Geobotanik und Botanischer Garten der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenb

Die meisten dieser Begriffe sind eindeutig. Natürlich gibt es – wie überall in der Natur – Übergänge. Immergrün wird hier als Oberbegriff für alle ständig grünen Pflanzen verwendet [im Gegensatz zu ELLENBERG et al. 1992, wo dieser Begriff für langlebiges Laub (= dauergrün) steht]. Im immergrünen tropischen Regenwald gibt es aber ständig-grüne Pflanzen sowohl mit langlebigem als auch mit kurzlebigem Laub (z.B. *Begonia*-Arten). Außerdem entspricht immergrün in unserem Sinne dem englischen „evergreen" (GRIME et al. 1989). Im deutschen Sprachgebrauch ist der Begriff nicht scharf auf langlebiges Laub beschränkt: Das Immergrün (*Vinca*) hat eine ähnlichen Laubrhythmus wie das Wintergrün (*Pyrola*, beide überwinternd grün). Im weltweiten Maßstab wird der Begriff wintergrün für sommerkahle Pflanzen des mediterranoiden Klimas mit kurzer winterlicher Regenzeit gebraucht (z.B. *Scilla serotina*). Ihnen entsprechen in unserem Klima mit seinem längeren Winter die herbst-frühjahrsgrünen Pflanzen (bei ELLENBERG et al. 1992 fehlt diese Gruppe), zu denen außer *Ranunculus bulbosus* z.B. noch *Allium vineale, Muscari neglectum, M. armeniacum, Ophrys-Arten* und *Himantoglossum*, außerdem die Winterannuellen, z.B. *Bromus sterilis* und *B. tectorum* gehören. Die Unterscheidung einer Gruppe mit erst im Mai-Juni austreibendem Laub, die BARKMAN (1988) vorschlägt, ist für unsere Flora nicht verwendbar, ein solches Verhalten zeigen hier höchstens extreme Wärmekeimer unter den Sommerannuellen (*Amaranthus*-Arten). Die Gruppe der Teilimmergrünen dagegen ist in der deutschen Flora zahlreich vertreten.

Abgesehen vom zeitlichen Vorhandensein des assimilierenden Laubes könnte noch eine Unterscheidung zwischen simultanem und sukzedanem Laub-Austrieb getroffen werden. Bisher ist dieses Merkmal nur mit dem „Trieblaubfall" der Überwinternd-Grünen erfasst. Für die Regeneration und die Bildung von Falllaub kann es jedoch wesentlich sein, ob z.B. eine sommergrüne Pflanze wie *Convallaria majalis* simultan oder wie *Armoracia rusticana* sukzedan Laub ausbildet.

Alle Winterannuellen sind herbst-frühjahrsgrün (oder herbst-sommergrün), bei ihnen erübrigt sich daher die Angabe des Laubrhythmus, ebenso bei den Sommerannuellen. Die Zweijährigen dagegen können immergrün oder sommergrün sein, bei ihnen wird der Laubrhythmus daher angegeben.

3.1.2 Rosettenbildung

Eindeutig erscheint zunächst die Unterscheidung von Ganzrosettenpflanzen (alle Laubblätter am gestauchten Sprossabschnitt in Bodennähe), Halbrosettenpflanzen (neben der grundständigen Rosette auch Laubblätter an der gestreckten Sprossachse) und erosulaten (rosettenlosen) Pflanzen. Letztere werden manchmal als Protohemikryptophyten (RAUNKIAER 1934) oder als Schaftpflanzen bezeichnet. Schaft (Scapus) ist aber ein unbeblätterter Achsenabschnitt, der Blüten oder Blütenstände trägt, und das Präfix „Proto" suggeriert einen primitiven Zustand in der Merkmalsphylogenie, der durchaus nicht bei allen Erosulaten sicher ist.

Eine Häufung von Blättern über einem gestreckten Sprossabschnitt (*Anemone nemorosa, Euphorbia amygdaloides, Hieracium racemosum*, afrikanische Schopfrosettenpflanzen) bedeutet ökologisch etwas ganz anderes als die Grundrosette, die als Anpassung an das günstigere Mikroklima der bodennahen Luftschicht im Hochgebirge und im mediterranen Winter oder an Trittfestigkeit verstanden werden kann. Wir bezeichnen diese Arten nicht als Rosettenpflanzen, verwenden den Begriff aber auch für die aufrechten Rosetten,

Institut für Biologie, Institutsbereich Geobotanik und Botanischer Garten der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenb

etwa die von *Rheum rhabarbarum* und *Petasites*-Arten, obwohl auch sie einen anderen ökologischen Wert haben.
Auch wenn man die Rosette mit einer Mindestzahl von 3 Laubblättern definiert (LAMPE 2000), gibt es immer noch Schwierigkeiten bei der Anwendung des Begriffes. Von der an die Rosenblüte angelehnten und auch in mittelalterlichen Rosettenfenstern wiederkehrenden Vorstellung einer ausgebreiteten Blättergruppe weicht die „Rosette" von *Festuca ovina* so stark ab, dass wir bei den Gräsern die unterschiedliche Rosettenbildung nur in der Familiencharakteristik erwähnt haben, obwohl es auch in dieser Familie bei weiter Anwendung der Begriffe rosulate, semirosulate und erosulate Arten gibt. Schwierigkeiten bestehen auch dann, wenn bei adulten Stauden eine (wenigblättrige) Rosette nur im Herbst ausgebildet wird, während der Blütenspross im nächsten Jahr keine basalen Laubblätter mehr aufweist (z.B. *Rudbeckia laciniata, Cirsium arvense*). Diese Arten haben wir zu den Erosulaten gestellt.

3.1.3 Lebensdauer

Bei diesem Merkmal werden die Ausprägungen sommerannuell, winterannuell, zweijährig (bienn, im ersten Jahr nur vegetativ wachsend, in der Natur meistens 2-5 Jahre bis zur Blühreife benötigend, danach absterbend, also hapaxanth = monokarpisch), mehrjährig hapaxanth (plurienn, > 5 Jahre), wenigjährig ausdauernd (paucienn, etwa 6-30 Jahre) und ausdauernd (perenn) unterschieden. Möglich wäre noch eine Gliederung der Perennen in vieljährig aber begrenzt ausdauernde (z.B. *Quercus*) und in potentiell unsterbliche Pflanzen (z.B. Ausläuferpflanzen wie *Aegopodium podagraria*), diese geht aber schon aus der Lebensform und der Art der vegetativen Reproduktion hervor. Keinen Begriff gibt es bisher für solche Pflanzen, die schon im ersten Jahr blühen können, aber noch ein zweites Jahr leben und blühen, z.B. *Capsella bursa-pastoris, Calendula officinalis* oder *Stellaria media.* Wir möchten sie biannuell nennen, haben den Begriff aber in der Flora nicht verwendet. Bei den Winterannuellen wäre eine Unterscheidung von Herbst-Frühjahrs-Ephemeren (*Erophila verna*) und ganzjährig wachsenden (*Tripleurospermum perforatum*) möglich, wird aber in der Flora nicht angegeben, da dieser Unterschied aus der Blütezeit hervorgeht.
Unklare Fälle gibt es auch hier genug, z.B. ist es unsicher, ob *Stellaria media* trotz der Möglichkeit sprossbürtiger Bewurzelung wirklich mehr als 2 Jahre ausdauern kann, wie manchmal angegeben wird.

3.1.4 Lebensform nach RAUNKIAER

Bei den Lebenformbezeichnungen weichen die verschiedenen Florenwerke und Dateien ziemlich stark voneinander ab. Wichtig ist die Feststellung, dass die Zuordnung zu den Lebensformen nach RAUNKIAER (1934) sich primär nur nach der Lage der Überdauerungsknospen (oder Samen) während der ungünstigen Jahreszeit im Bezug zur Boden-(oder Wasser-)Oberfläche und zur Laub- oder Schneedecke richtet, also nicht etwa nach Laubrhythmus oder Verholzung. Es gibt in unserer Flora auch einen krautigen Phanerophyten (*Euphorbia lathyrus*), in den Tropen gehören viele Arten (*Begonia, Dieffenbachia*) zu dieser Lebensformgruppe. Geophyten sind auch die herbst-frühjahrsgrünen *Ophrys*- oder *Muscari*-Arten. Probleme gibt es bei der Abgrenzung der Hemikryptophyten (Knospen in Höhe der Erdoberfläche) von den Geophyten und

Institut für Biologie, Institutsbereich Geobotanik und Botanischer Garten der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenb

Chamaephyten. Wir haben die Abgrenzung bei einer Knospenlage von 2 cm über oder unter der Erdoberfläche vorgenommen, daher z.B. (wie die meisten Autoren) *Lysimachia nummularia* zu den Hemikryptophyten gestellt, während RAUNKIAER sie zu den aktiven Chamaephyten zählte. Wurzelspross- und Ausläuferpflanzen wie *Euphorbia cyparissias, Convallaria majalis* und *Tussilago farfara* gehören dann sowohl zu den Geophyten als auch zu den Hemikryptophyten. Das entspricht auch dem Verfahren bei RAUNKIAER. Da die Winterannuellen wohl alle auch sommerannuell wachsen können, gehören sie sowohl zu den Therophyten als auch zu den Hemikryptophyten (so auch bei ELLENBERG et al. 1992, allerdings nicht konsequent), das brauchte deshalb als selbstverständlich nicht angegeben zu werden. Unter den Biennen und plurienn Hapaxanthen dagegen gibt es außer Hemikryptophyten auch Chamaephyten (*Lunaria annua, Alliaria petiolata*) und Geophyten (*Chaerophyllum bulbosum, Smyrnium perfoliatum, Arctium lappa* u.a.). Bei Bäumen und Sträuchern wird nicht (wie in der letzten Auflage) Makro- und Mesophanerophyt noch zusätzlich angegeben.

3.1.5 Überdauerungsorgane, vegetative Reproduktion

Der Charakter der bodennahen Überdauerungsorgane ist zugleich für das klonale Wachstum (vegetative Reproduktion), für die vegetative Ausbreitungsdistanz und die Soziabilität (Einzelpflanze, Horst, Herdenbildung) entscheidend. Die Begriffe Rübe, Rhizom (Internodien dick und gestaucht), unterirdischer/oberirdischer Ausläufer (Internodien gestreckt, > 2mal so lang wie breit), Kriechtrieb (ganze Pflanze mit gestreckten Internodien und prostrat), Bogentrieb, Pleiokorm (untereinander und mit der Primärwurzel in Verbindung bleibendes System kurzer Grundachsen), Wurzelspross, Sprossknolle, Zwiebel, Brutzwiebel, Turio (Hibernakel, isolierte Winterknospe) und Fragmentierung wurden definiert (LAMPE 1999, JÄGER 2000). Die seltene monopodiale Sprossfortsetzung wird als Sonderfall zusätzlich angegeben, ebenso die unterirdischen Rhizome, die ziemlich selten sind (uRhiz, z.B. *Pteridium, Anemone nemorosa, Dentaria*).

Da Wurzelknollen allein nicht als Innovationsorgane fungieren können, sonder nur im Zusammenhang mit Sprossknospen, an denen sie gebildet werden, werden die Überdauerungsorgane von *Ophrys, Orchis* und anderen Orchideen, *Oenanthe lachenalii, Aconitum napellus* usw. als Innovationswurzelknollen (InWuKnolle) bzw. (wenn sie noch Wurzelfunktion haben, *Dactylorrhiza*) Innovationsknollenwurzeln oder, wenn die sprossbürtigen Wurzeln rübenförmig sind, als Innovationsrübe (*Anthriscus sylvestris*) bezeichnet (vgl. aber LAMPE 1999). Bei Wurzelsprossen wird zwischen konstitutioneller, seltener (akzessorischer) und regenerativer Wurzelsprossbildung unterschieden. Für eine Angabe der Dauer der Integration der Rametensysteme (Zusammenhang zwischen Ausläufern, Rhizomen, Wurzelsprossen oder Kriechtrieben sind die Daten noch zu spärlich. Bei sehr kurzzeitiger Integration (*Adoxa, Circaea, Stachys palustris*) wird auch von „Pseudoannuellen" gesprochen (KRUMBIEGEL in Vorber.).

3.2 Blütenbiologie

Die einzige umfassende Zusammenstellung hierzu ist die von KNUTH (1898), neuere Daten finden sich bei HEGI und in vielen Einzelpublikationen. Kritisch zu werten sind die Angaben über Selbstbestäubung nach Ausbleiben der Fremdbestäubung bei KNUTH, weil häufig keine Beobachtungen dazu vorliegen, ob die Bestäubung auch zur Befruchtung

stitut für Biologie, Institutsbereich Geobotanik und Botanischer Garten der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenb

führt. Nach FÜRNKRANZ (pers. Mitt.) ist beispielsweise die Lebensdauer des Pollens von *Phyteuma spicatum* zu kurz, als dass nach Zurückbiegen der Narbenäste noch Selbstbefruchtung möglich wäre. WISSKIRCHEN (pers. Mitt.) wies effektive Selbstbestäubung durch Isolation der Blüten bei *Atriplex prostrata, Chenopodium rubrum, Ch. glaucum, Ch. polyspermum, Ch. album, Ch. ficifolium, Lithospermum arvense, Agrostemma githago* und vielen anderen Arten nach, fand aber keine Selbstbefruchtung bei *Sinapis arvensis, Ranunculus repens und R. acris*, bei denen KNUTH (1898) ebenfalls Selbstbestäubung angibt. Neu ist z.B. die Bestäubung von *Silene otites* durch Zuckmücken (Dipl.-Arb. H. LORENZ, Halle Mskr.1998). Bei den Arten der Fabaceen wurden die interessanten Mechanismen der Klapp-, Pump- und Explosionsblüten angegeben. Wenn mehrere Bestäuber an einer Art beobachtet wurden, wird – wie auch bei den Ausbreitungsmechanismen – die wichtigste Gruppe zuerst genannt. Auch Besonderheiten wie Heterostylie, Selbststerilität, Kleistogamie, Gyno- bzw. Androdiözie oder das Ausbleiben der Samenbildung werden unter „Blütenbiologie" genannt.

3.3 Ausbreitungsbiologie, Keimungsbedingungen

Im Unterschied zur Verbreitung (Areal) wird jetzt von Wind-, Wasser-, Verdauungs- und Kleb-/Klett-Ausbreitung gesprochen. Dem entsprechen die Abkürzungen WiA, WaA, VdA, KlA usw., die hoffentlich einprägsamer sind als (bisher) z.B. Ev statt KlA. Neu aufgenommen wurde die Semachorie (Stoß- oder Schüttelausbreitung durch Wind oder vorbeistreifende Tiere, StA, z.B. *Aquilegia, Papaver*), die sich von der wesentlich effektiveren Windausbreitung der Schirm- und Haarflieger deutlich unterscheidet, auch in der steifelastischen Struktur der postfloral noch stark gestreckten Fruchtstiele. Neu ist auch die Angabe der Dyszoochorie (fälschlich manchmal als Dysochorie bezeichnet, Versteck- oder Verlustausbreitung durch Wintervorräte anlegende Vögel und Nagetiere). Die Anthropochorie (Menschenausbreitung, MeA) fasst sehr Verschiedenes zusammen, nämlich die Saat-Ausbreitung (Speirochorie, z.B. Lein-Unkräuter), Agochorie (Ausbreitung mit Geräten und Maschinen), Transportbegleiter (Wolladventive, Südfruchtbegleiter), aber auch Kleb/Klettausbreitung (eigentlich Epizoochorie) und wurde deshalb in vielen Fällen durch Zusätze präzisiert. Barochorie wurde als besondere Ausbreitungsweise nicht anerkannt.

Bei der Bearbeitung wurde deutlich, wie groß die Bedeutung unspezifischer Ausbreitungsvorgänge ist. Trichometeorochore Diasporen (Haar- und Schirmflieger) können auch leicht epizoochor ausgebreitet werden (BONN & POSCHLOD 1998), manche auch endozoochor oder durch fließendes Wasser. Manchmal finden sich in der Literatur nur interessante Beobachtungen seltenerer, aber für die Art durchaus nicht typischer Ausbreitungsweisen, so dass man sich bei der Übernahme nicht wohl fühlt. Solche Daten wurden z.T. besser weggelassen.

In diesem Abschnitt wird auch die Lebensdauer der Diasporen im Boden (Samenbank) erwähnt, die sich von der bei trockener, kühler Aufbewahrung oft deutlich unterscheidet. Da die entsprechenden Daten in der Zusammenstellung von THOMPSON et al. (1997) nicht kritisch gewertet und z. T. widersprüchlich oder zweifelhaft sind (z. B. *Taraxacum officinale* > 500 Jahre), wurden nur solche Angaben übernommen, die eindeutig auf besonders lange (> 10 Jahre) oder besonders kurze (< 3 Jahre) Samen-Lebensdauer hinweisen. Schließlich halten wir Informationen über die Keimungsbedingungen für nützlich und haben

solche der Literatur (besonders RUGE 1966, NIKOLAEVA et al. 1985 und BASKIN & BASKIN 1998) entnommen [Licht- oder Dunkelkeimer, Wärmekeimer, Kältekeimer (manchmal als Frostkeimer bezeichnet, aber die Stratifikation erfolgt meistens schon bei niedrigen positiven Temperaturen) oder Hartschaligkeit (Notwendigkeit der Skarifikation)]. Viele dieser Angaben sind zu relativieren, wegen unterschiedlichen Verhaltens verschiedener Herkünfte einer Art (z.B. *Rhamnus cathartica* nach KINZEL in HEGI 1925 Dunkelkeimer oder Lichtkeimer), wegen unterschiedlicher Typen der Dormanz, aber auch wegen widersprüchlicher Angaben (*Gratiola* wird z.B. als Lichtkeimer, aber auch als Dunkelkeimer bezeichnet).

Auch in dieser Auflage bleiben noch Wünsche offen. Beispielsweise kann wohl das Autorenverzeichnis wegbleiben, das in dieser Auflage noch einmal überarbeitet wurde, aber in einer Exkursionsflora kaum gebraucht wird. Stattdessen wäre ein alphabetisches Verzeichnis der Fachausdrücke nützlich. Auch eine Vereinheitlichung der Abkürzungen und Ihre Zusammenfassung in einem Verzeichnis ist wünschenswert. Immer wieder sind neu eingebürgerte Arten aufzunehmen, auf der „Warteliste" stehen jetzt schon wieder *Allium roseum* (Halle), *Vincetoxicum rossicum* (Neu Ragoczy) und *Sagittaria subulata* (Berlin).

Schließlich wird es – schon wegen der Dynamik der Florenentwicklung – immer Einzelheiten zu verbessern geben. Dabei bitten wir alle Benutzer der Flora um ihre Mithilfe.

Dank:

Für hilfreiche Diskussionen dankt der Autor den Herren Prof. Dr. M.A. Fischer, Dr. A. Krumbiegel und Dr. K. Werner.

Literatur:

BARKMAN, J.J. 1988: New systems of plant growth forms and phenological plant types. In: WERGER, M.J.A., AART, P.J.M. VAN DER, DURING, H.J. & VERHOEVEN, J.T.A. (Hrsg.): Plant form and vegetation structure.The Hague. S. 9-44.

BASKIN, C.C. & BASKIN, J.M. 1998: Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. San Diego.

BENKERT, D., FUKAREK, F. & KORSCH, H. 1996: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Ostdeutschlands. Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm.

Biologičeskaja flora Moskovskoj oblasti 1974-1997, Band 1-13. Moskva.

Biological flora of the British Isles. 1941 ff. Etwa 225 Beiträge in: Journal of Ecology.

BONN, S. & POSCHLOD, P. 1998: Ausbreitungsbiologie der Pflanzen. Wiesbaden.

DAB (Deutsches Arzneibuch), Amtliche Ausgabe. 1998. Stuttgart.

ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULISSEN, D. 1992: Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2. Aufl. Scripta Geobotanica (Göttingen)**18**: 1-248.

FRANK, D. & NEUMANN, V. 1999: Bestandssituation der Pflanzen und Tiere Sachsen-Anhalts. Stuttgart.

GRIME, J.P., HODGSON, J.G. & HUNT, R. 1989: Comparative plant ecology. A functional approach to common British species. London.

HARDTKE, H.-J. & IHL, A. 2000: Atlas der Farn- und Samenpflanzen Sachsens. Dresden.

HEGI, G. 1925: Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Band V, 1. München.

JÄGER, E.J. 1968: Die pflanzengeographische Ozeanitätsgliederung der Holarktis und die Ozeanitätsbindung der Pflanzenareale. Feddes Repertorium **79**: 157-335.

JÄGER, E.J. 2000: A database on biological traits of the German flora – state of the art and need of investigation of the vegetative structure. Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz **9**: 53-59.

stitut Biologie, Institutsbereich Geobotanik und Botanischer Garten der Martin-Luth tenb

JÄGER, E.J. & MÜLLER-URI, CH. 1981-1982: Wuchsform und Lebensgeschichte der Gefäßpflanzen Zentraleuropas. Bibliographie. Teil 1-5. Halle.

JÄGER, E.J. & WERNER, K. (Hrsg.) 2001: Rothmaler, Exkursionsflora von Deutschland. Band 4, 9. Aufl. Heidelberg.

KÄSTNER, A. & KARRER, G. 1995: Übersicht über die Wuchsformtypen als Grundlage für deren Erfassung in der „Flora von Österreich". Flora Austriacae Novitatis 3: 1-51.

KIRCHNER, O., LOEW, E. & SCHRÖTER, C. 1906-1942: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Band 1-4. Stuttgart.

KLIMEŠ, L. & KLIMEŠOVÁ, J. 2000: Plant rarity and the type of clonal growth. Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz 9: 43-52.

KNUTH, P. 1898, 1899: Handbuch der Blütenbiologie, Band 2(1) u. 2(2) Leipzig.

KUTSCHERA, L. & LICHTENEGGER E. 1982, 1992: Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. Band 1 u. 2. Stuttgart.

LAMPE, M. VON 1999: Vorschlag zur Bezeichnung der Innovations- und Überdauerungsorgane bei den terrestrischen Stauden Zentraleuropas. Beiträge zur Biologie der Pflanzen 71: 335-367.

MEUSEL, H., JÄGER, E.J. & WEINERT, E. 1965, 1978, 1992: Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena.

MÜLLER-SCHNEIDER, P. 1986: Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel, Zürich 85: 1-263.

NIKOLAEVA, M.G., RAZUMOVA, M.V. & GLADKOVA, V.N. 1985: Spravočnik po proraščivaniju pokojaščich semjan. (Reference book on dormant seed germination). Leningrad.

POSCHLOD, P., KLEYER, M. & TACKENBERG, O. 2000: Databases on life history traits as a tool for risk assessment in plant species. Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz 9: 3-18.

RAUNKIAER, C. 1934: The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford.

SCHARF, U. 1994: Der Laubrhythmus zentraleuropäischer Stauden. Dipl.-Arb. Halle Mskr.

THOMPSON, K., BAKKER, J.P. & BEKKER, R.M. 1997: The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. Cambridge.

WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. 1998: Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. Stuttgart.

WIEGLEB, G. & KAPLAN, Z. 1998: An account of the species of *Potamogeton* L. (Potamogetonaceae). Folia Geobotanica et Phytotaxonomica 33: 241-316.

Anschrift des Verfassers:
Prof. Dr. Eckehart J. Jäger, Martin-Luther-Universität, FB Biologie, Institut für Geobotanik und Botanischer Garten, Neuwerk 21, D-06108 Halle/Saale, BR Deutschland.
(e-mail: jaeger@botanik.uni-halle.de)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Schlechtendalia

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: 7

Autor(en)/Author(s): Jäger Eckehart Johannes

Artikel/Article: Kommentare zur Neubearbeitung der Exkursionsflora von Deutschland, Band 4 (Kritischer Band) 1. Zur Verbreitung und Biologie der Arten 17-28