Abh. Naturw. Verein Bremen	43/2	471-484	Festschrift Cordes	Bremen 1996

Ökologische Untersuchungen zur Verbreitung von *Mercurialis perennis* L., *Phyteuma nigrum* F. W. SCHM., *Phyteuma spicatum* L. und *Primula elatior* (L.) HILL im Elbe-Weser-Dreieck (Nord-Niedersachsen)

Ecological investigations on the distribution of *Mercurialis perennis* L., *Phyteuma nigrum* F. W. SCHM., *Phyteuma spicatum* L. and *Primula elatior* (L.) HILL in the Elbe-Weser-triangle (northern part of Lower Saxony)

MONIKA WULF

Zusammenfassung: Vier typische Waldpflanzen, *Mercurialis perennis, Phyteuma nigrum, Phyteuma spicatum* und *Primula elatior* wurden im Elbe-Weser-Dreieck (Nord-Niedersachsen) punktgenau floristisch kartiert. Die Verbreitungsmuster von *Mercurialis perennis/ Phyteuma spicatum* und *Primula elatior/Phyteuma nigrum* schließen sich nahezu aus. Mit Hilfe von Ergebnissen eigener vegetationsökologischer Untersuchungen und Befunden aus der Literatur werden Erklärungsansätze diskutiert. *Primula elatior* ist physiologisch/morphologisch an Staunässe angepaßt und vermag auf tonreichen Böden gut zu wachsen. *Mercurialis perennis* ist hingegen auf gut durchlüfteten, kalkreichen Böden verbreitet, da die Art toxische Eisenkonzentrationen nicht ausfällen kann und einen hohen Calciumbedarf hat. Wegen mangelnder Informationen zur Ökologie aus der Literatur kann für *Phyteuma nigrum* und *Phyteuma spicatum* nur unterstellt werden, daß ähnliche Ursachen für die sich ausschließenden Verbreitungsmuster verantwortlich sind.

Summary: Four typical woodland plant species, *Mercurialis perennis, Phyteuma nigrum, Phyteuma spicatum* and *Primula elatior*, have been floristically investigated in detail in the Elbe-Weser-triangle (northern part of Lower Saxony). The distribution patterns of *Mercurialis perennis/Phyteuma spicatum* and *Primula elatior/Phyteuma nigrum* are nearly mutually excluded. Own results from ecological researches and from literature were used to give an explanation to this fact. *Primula elatior* is physiologically/morphologically adapted to waterlogging and is well-grown on soils with high content of clay. *Mercurialis perennis* is mainly confined to well-ariated and calcareous sites, because the species is not able to precipitate toxic iron concentrations and requires high amounts of calcium. Because of small informations from literature about the ecology it could only be assumed, that similar reasons are responsible for the distribution patterns of *Phyteuma nigrum* and *Phyteuma spicatum.*

Key words: Calcium, distribution pattern, Fagetalia, floristically inventory, magnesium, physiological adaptation, pH, potassium, soil types

1. Einleitung

Aufgrund detaillierter floristischer Kartierungen im Elbe-Weser-Dreieck wurde festgestellt, daß sich *Mercurialis perennis* und *Primula elatior* in ihrer Verbreitung nahezu ausschließen. Die Schlüsselblume ist im Elbe-Weser-Dreieck auf den südlichen Teil beschränkt, in dem relativ hoch anstehender Lauenburger Ton flächig vorkommt (MARCZINSKY 1968). Dagegen kommt das Bingelkraut fast nur im nördlichen Bereich vor, in dem Mergel in baumwurzelerreichbarer Tiefe relativ häufig ansteht. Der Ausschluß beider Arten geht soweit, daß nur in zwei von insgesamt 415 Vegetationsaufnahmen in verschiedenen Waldgesellschaften reicherer Laubwälder (Fagetalia) beide Arten gemeinsam vorkommen. Gleiches wurde auch für die Arten *Phyteuma nigrum* und *Phyteuma spicatum* beobachtet, wobei die erste Art nur im Südteil und die zweite nur im Nordteil des Elbe-Weser-Dreiecks verbreitet ist (vgl. auch GARVE 1994). In der Regel findet man deshalb Phyteuma nigrum nicht in Wäldern, in denen *Phyteuma spicatum* vorkommt und umgekehrt.

Die oben dargestellten Sachverhalte überraschen zum Teil deshalb, weil aus Literaturangaben für alle vier Arten annähernd vergleichbare ökologische Ansprüche und Habitate beschrieben werden und in anderen Teilen Niedersachsens alle Arten, bis auf *Phyteuma nigrum*, durchaus gemeinsam in verschiedenen Waldgesellschaften der Fagetalia vorkommen (DIERSCHKE 1985, 1986, 1989). Auch die Verbreitungsmuster der beiden *Phyteuma*-Arten und von *Primula elatior* schließen sich in anderen Regionen Niedersachsens nicht aus (GARVE 1994). Aus diesem Grunde liegt es nahe, die Befunde aus dem Elbe-Weser-Dreieck im Vergleich mit Angaben aus der Literatur intensiver zu bearbeiten.

Dazu werden im ersten Schritt die Ergebnisse ökologischer Untersuchungen zu den einzelnen Arten vorgestellt. Im zweiten Schritt sollen in der Diskussion Ansätze zur Erklärung geliefert werden, warum sich die Artenpaare *Phyteuma nigrum/Primula elatior* und *Phyteuma spicatum/Mercurialis perennis* in ihren Verbreitungen weitestgehend ausschließen. Da für die *Phyteuma*-Arten nur wenige ökologische Untersuchungen vorliegen, wird aufgrund des auffallend ähnlichen ökologischen Verhaltens der jeweiligen Artenpaare versucht, von den reichhaltigen Befunden über *Mercurialis perennis* und *Primula elatior* entsprechend auf die *Phyteuma*-Arten zu schließen. Nicht zuletzt gibt die Arbeit damit konkrete Hinweise zu weiterführenden Untersuchungen und stellt den Wert floristischer Kartierungen dar.

2. Untersuchungsgebiet

Das Elbe-Weser-Dreieck liegt im Nordwesten von Niedersachsen und umfaßt eine Größe von rund 7.500 km^2 (Abb. 1). Die Fläche ist lediglich zu knapp 10 % bewaldet, was rund 67.500 ha entspricht. Nicht ganz ein Viertel der Waldfläche ist Landeswald, von dem wiederum nur etwa 18 % als (bedingt) naturnah anzusprechen sind. Das sind gerade mal rund 2.900 Hektar.

3. Material und Methoden

Im Rahmen vegetationsökologischer Untersuchungen von Waldgesellschaften der Ordnung Fagetalia wurden in den Jahren 1986 bis 1990 insgesamt 465 verschiedene (bedingt) naturnahe Waldflächen floristisch kartiert und es wurden 415 Flächen vegetationskundlich aufgenommen (WULF 1992). Für 410 Aufnahmeflächen wurden Bodenprofile bis 1,5 m Tiefe mittels Pürckhauer-Bohrer angefertigt. Für 127 Vegetationsaufnahmen wurden bodenchemische Analysen

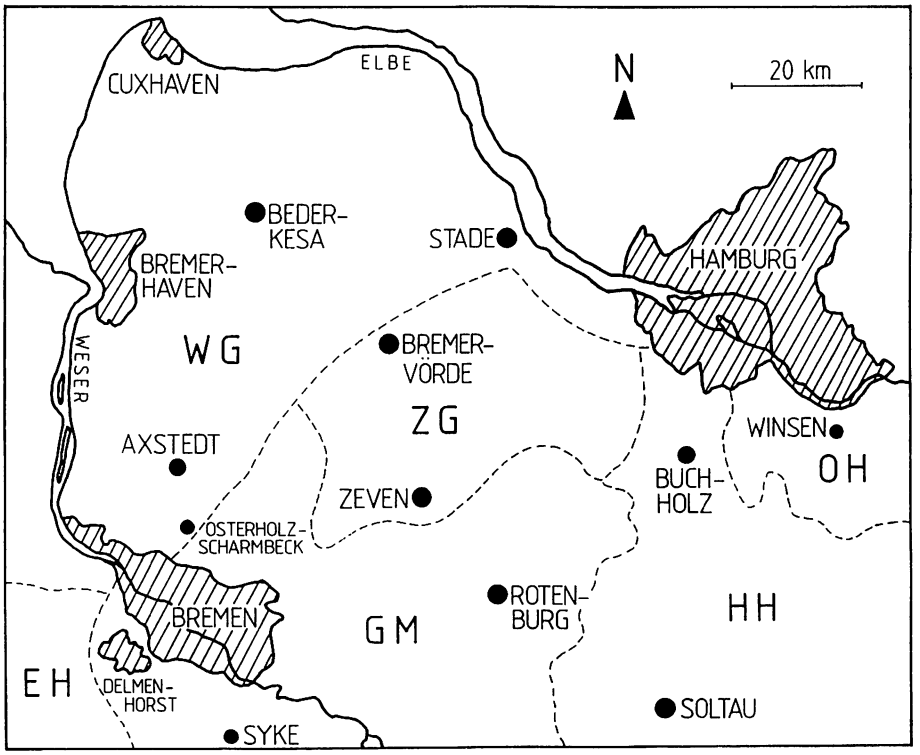


Abb. 1: Das Untersuchungsgebiet mit den forstlichen Wuchsbezirken nach GÖRGES (1969) - EH = Ems-Haase-Hunte-Geest, GM = Geest-Mitte, HH = Hohe Heide, OH = Ost-Heide, WG = Wesermünder Geest und ZG = Zevener Geest

durchgeführt. Dazu wurden in drei verschiedenen Tiefen, nämlich 0 bis 5 cm, 5 bis 10 cm und 10 bis 20 cm, Bodenproben entnommen und auf ihre pflanzenverfügbaren Gehalte an Calcium (Ca), Kalium (K) und Magnesium (Mg) untersucht. Weitere Einzelheiten zum methodischen Vorgehen sind bei WULF (1992) ausführlich dargestellt.

Für die vorliegende Arbeit wurden alle Vegetationsaufnahmen in denen die vier betrachteten Arten mit einem Mindestdeckungswert von + (Skala von BRAUN-BLANQUET 1964) vorkommen für die Berechnungen zu den Parametern mittlerer Grundwasserstand, prozentuale Häufigkeit von Lehm, Ton und Mergel im Profil, mittlere pH-Werte und mittlere Gehalte der Nährstoffe Ca, K und Mg herangezogen. Unterschiede in den Mittelwerten der pH-Werte und der Makronährstoffe wurden mit Hilfe des t-Testes nach Student auf ihre Signifikanz überprüft (ZÖFEL 1985). Ferner wurden die mittleren Abstände zwischen Geländeoberkante und erstem Auftreten von Lehm in den Bodenprofilen mit derselben Methode statistisch geprüft sowie die Häufigkeiten des Auftretens der Bodentypen und von Lehm, Ton und Mergel.

Da für alle vier Pflanzenarten detaillierte Verbreitungskarten in WULF & KELM (1994) publiziert sind, wird an dieser Stelle auf eine Darstellung verzichtet. Die Karten in WULF & KELM (1994) sind durch Fundangaben des Niedersächsischen Landesamtes für Ökologie ergänzt und daher vollständiger als bei WULF (1992).

Die Nomenklatur der Pflanzenarten richtet sich nach SCHMEIL & FITSCHEN (1993).

4. Ökologie der Pflanzenarten nach Literaturangaben

Nach Angaben in gängigen Florenwerken, z. B. OBERDORFER (1983), bestehen hinsichtlich der ökologischen Ansprüche nur geringere nennenswerte Unterschiede zwischen den vier Arten (Tab. 1). Allerdings gibt es in einzelnen Fällen größere Differenzen bei den Zeigerwerten nach ELLENBERG et al. (1991) (Tab. 1), doch sind diese offenbar nicht so gravierend, da für alle vier Arten krautreiche Laubwälder, also Buchen(misch-)wälder, Eichen-Hainbuchenwälder und (Eschen-)Auenwälder als häufigste Habitate angegeben werden (GARVE 1994, OBERDORFER 1983).

Tab. 1: Übersicht zu den ökologischen Ansprüchen, zur Blattanatomie, Blattausdauer, Lebensform und der soziologischen Stellung der Pflanzenarten nach Literaturangaben

	PHYTEUMA NIGRUM	PRIMULA ELATIOR	PHYTEUMA SPICATUM	MERCURIALIS PERENNIS
ELLENBERG (1979)				
- Blattanatomie	mesophyll	hygrophyll	mesophyll	hygrophyll
ELLENBERG et al. (1991)				
- Lichtzahl	7	6	x	2
- Feuchtezahl	5	6	5	x (Vorschlag WULF 1992: 6)
- Reaktionszahl	5	7	6	8
- Stickstoffzahl	4	7	5	7
- Lebensform	Hemikryptophyt	Hemikryptophyt	Hemikryptophyt	Geophyt
- Blattausdauer	sommergrün	sommergrün	sommergrün	sommergrün
- Soziologische Stellung	Polygono-Trisetion	keine Kennart	Fagetalia	Fagetalia
AMANN (1984)				
- Nährstoffhaushalt	nährstoffreiche aber kalkfreie Böden	keine Angabe	nährstoffreiche Böden	keine Angabe
- Wasserhaushalt	keine Angabe	frische bis feuchte Böden	keine Angabe	frische bis feuchte Böden
- Sonstiges	keine Angabe	keine Angabe	lockere Böden	vorwiegend steinige Böden
GARVE (1994)				
- Nährstoffhaushalt	mäßig nährstoffreiche u. basenreiche Böden	nährstoff- und basenreiche Böden	mäßig nährstoff- u. meist basenreiche Böden	keine Rote-Liste-Art,
- Wasserhaushalt	frische Böden	frische bis feuchte Böden	frische bis wechselfeuchte Böden	deshalb
- Sonstiges	meist oberflächlich entkalkte Lehmböden	Lehmböden	keine Angabe	keine Angaben
OBERDORFER (1983)				
- Humuszustand	Mull-Moderböden	Mullböden	Mullböden	Mullböden
- Nährstoffhaushalt	mäßig nährstoffreiche, basenreiche aber kalkarme Böden	nährstoff- und basenreiche Böden	nährstoff- u. basenreiche Böden	nährstoff- u. basenreiche Böden
- Wasserhaushalt	frische Böden	grund- u. sickerfrische bis feuchte Böden	frische Böden	lockere, gut durchlüftete Lehmböden
- Sonstiges	bis 50 cm tief wurzelnder Lehmzeiger	lockere Lehmböden	lockere, mittel- bis tiefgründige Lehmböden	Basen- oder Sickerwasserzeiger
RAABE (1987)	Die Art			
- Nährstoffhaushalt	kommt in	nährstoffrei Böden	keine Angabe	nährstoffreiche Böden
- Wasserhaushalt	Schleswig-Holstein	frische bis feuchte Böden	keine Angabe	frische bis feuchte Böden
- Sonstiges	nicht vor	keine Angabe	durchlässige, lehmige Böden	keine Angabe
ROTHMALER (1984)	anspruchsvoll	anspruchsvoll	keine besonderen Angaben	kalkhold

Prinzipiell werden alle Arten als anspruchsvoll bewertet, das heißt, sie wachsen auf frischen bis feuchten, (mäßig) nährstoffreichen und lehmigen Mullböden. Phyteuma nigrum hebt sich aus der Gruppe dadurch ab, daß drei Autoren angeben, daß die Böden kalkfrei (AMANN 1984), oberflächlich entkalkt (GARVE 1994) bzw. kalkarm (OBERDORFER 1983) sind. In diesem Zusammenhang ist erwähnenswert, daß Phyteuma nigrum von allen vier Arten die niedrigste Reaktions- und Stickstoffzahl hat. Mercurialis perennis hingegen fällt als kalkholde Art (BOATMAN 1956, ROTHMALER 1984) durch eine besonders hohe Reaktionszahl auf (Tab. 1). Außer für Phyteuma nigrum wird für die übrigen drei Pflanzenarten von OBERDORFER (1983) angegeben, daß sie auf lockeren Böden vorkommen. Innerhalb dieser Gruppe wiederum wird für Mercurialis perennis vom selben Autor erwähnt, daß die Böden gut durchlüftet sind.

Alle Arten sind in der Lage mehrere Dezimeter tief zu wurzeln, wobei Phyteuma spicatum nach ELLENBERG (1982) die Wurzellage je nach Oberbodenzustand bzw. pH-Jahresmittelwert variieren kann. Mercurialis perennis vermag nach BURSCHEL (1958) 30 bis 60 cm tief zu wurzeln. Phyteuma nigrum erreicht Durchwurzelungstiefen von bis zu 50 cm (Tab. 1). Für Primula elatior liegen keine Literaturangaben vor, nach eigenen Beobachtungen werden aber Wurzeltiefen bis mindestens 30 cm erreicht.

5. Ergebnisse vegetationskundlicher und ökologischer Untersuchungen

5.1. Waldgesellschaften

Phyteuma nigrum hat ihren Schwerpunkt mit fast dreiviertel aller Vorkommen in den Vegetationsaufnahmen des Crepido-Fraxinetum geetosum rivalis (Bach-Nelkenwurz-Sumpfpippau-Eschenwald), einer Waldgesellschaft also, deren Median der mittleren Feuchtezahlen mit 6,3 relativ hoch liegt. *Primula elatior* hat ebenfalls ihren Schwerpunkt in den feuchteren Waldgesellschaften, wobei die Art zu über 90% in den Aufnahmen der zwei feuchtesten Ausbildungen des Crepido-Fraxinetum (Sumpfpippau-Eschenwald) vorkommt (Tab. 2). *Mercurialis perennis* hingegen kommt zu fast zweidrittel in der trockensten Ausbildung des Crepido-Fraxinetum und im Stellario-Carpinetum (Stieleichen-Hainbuchenwald) vor. Bei beiden Waldgesellschaften liegen die Mediane der mittleren Feuchtezahlen unter 6,0 (Tab. 2). *Phyteuma spicatum* nimmt zwischen *Mercurialis perennis* und den anderen zwei Arten quasi eine Mittelstellung ein. Die Ährige Teufelskralle weist die weiteste Amplitude bezüglich des Vorkommens in den untersuchten Waldgesellschaften auf, meidet aber die feuchtesten und trockensten Gesellschaften. Die „Mittelstellung" von *Phyteuma spicatum* zeigt sich ferner darin, daß die Art sowohl mit *Primula elatior* als auch mit *Mercurialis perennis* in fast gleicher Zahl in denselben Vegetationsaufnahmen notiert wurde (Tab. 2).

5.2. Profilmerkmale

Bezüglich der Bodentypen zeigen *Phyteuma nigrum* und *Primula elatior* für Pseudogleye und deren Vergesellschaftungen mit Gleyen eine eindeutige Präferenz. Dagegen wurden *Mercurialis perennis* und *Phyteuma spicatum* mit jeweils über der Hälfte ihrer Vorkommen auf Gleyböden gefunden. Allerdings ist auch der prozentuale Anteil der Fundorte auf Pseudogleyen und deren Mischtypen mit Gleyen recht hoch (Tab. 3).

Die Unterschiede in den Häufigkeiten der einzelnen Bodentypen sind zwischen den Arten wie folgt statistisch abgesichert;

a) Auf Pseudogleyen:

Primula elatior - Phyteuma spicatum 5,0%-Niveau

Tab. 2: Gemeinsame Vorkommen der Pflanzenarten in den Vegetationsaufnahmen und prozentuale Verteilung der Vorkommen auf die Waldgesellschaften nach WULF (1992)

	Mediane der mittleren Feuchte-/Reaktionszahlen (aus: WULF 1992)	PHYTEUMA NIGRUM (Art 1)	PRIMULA ELATIOR (Art 2)	PHYTEUMA SPICATUM (Art 3)	MERCURIALIS PERENNIS (Art 4)
Vorkommen in ... Aufnahmen		25	75	70	144
Davon gemeinsam					
mit Art 1		---	23	0	1
mit Art 2		23	---	25	2
mit Art 3		0	25	---	20
mit Art 4		1	2	20	---
Davon im:					
Bingelkraut-Eschenwald	6,7 / 6,4	0%	0%	0%	2,1%
Erlenwald mit Mentha aquatica	6,7 / 6,3	0%	1,3%	1,4%	7,6%
Crepido-Fraxinetum geetosum rivalis	6,3 / 6,5	72,0%	45,3%	14,3%	20,1%
Crepido-Fraxinetum filipenduletosum	6,1 / 6,5	4,0%	46,7%	41,4%	7,6%
Crepido-Fraxinetum typicum	5,9 / 6,4	0%	0%	20,0%	30,6%
Stellario-Carpinetum stachyetosum	5,7 / 6,4	24,0%	6,7%	20,0%	29,9%
Melico-Fagetum allietosum	5,7 / 6,3	0%	0%	0%	2,1%
Melico-Fagetum typicum	5,3 / 5,3	0%	0%	2,9%	0%

b) Auf Pseudogley-Gleyen bzw. Gley-Pseudogleyen

Phyteuma nigrum - Phyteuma spicatum	0,1%-Niveau
Phyteuma nigrum - Mercurialis perennis	0,1%-Niveau

c) Auf Gleyen:

Phyteuma spicatum - Phyteuma nigrum	1,0%-Niveau
Phyteuma spicatum - Mercurialis perennis	1,0%-Niveau
Mercurialis perennis - Phyteuma nigrum	5,0%-Niveau
Mercurialis perennis - Primula elatior	5,0%-Niveau

Den Flächen von *Phyteuma nigrum* und *Primula elatior* ist gemeinsam, daß die mittleren Grundwasserflurabstände etwas tiefer liegen als die der Arten *Phyteuma spicatum* und *Mercurialis perennis* (Tab. 3), die Unterschiede sind aber nicht signifikant. Dagegen ist bei den Fundorten von *Phyteuma nigrum* und *Primula elatior* der Abstand des ersten Auftretens von Lehm zur Geländeoberkante hoch signifikant gegenüber dem der Flächen von *Phyteuma spicatum* und *Mercurialis perennis*. Die Unterschiede der Ergebnisse sind zwischen *Phyteuma nigrum* und *Phyteuma spicatum, Primula elatior* und *Phyteuma spicatum* sowie *Primula elatior* und *Mercurialis perennis* auf dem 0,1%-Niveau gesichert, während der Unterschied der Ergebnisse zwischen *Phyteuma nigrum* und *Mercurialis perennis* auf dem 1,0%-Niveau signifikant ist.

Besonders auffällig ist die prozentuale Häufigkeit von Ton im Profil bei *Phyteuma nigrum* und *Primula elatior*. Das Verhältnis kehrt sich mit nicht so krasser Differenz bei den prozentualen Mergelvorkommen um. *Phyteuma nigrum* wurde nie auf Mergelstandorten gefunden und *Primula elatior* nur zu knapp 14 Prozent (Tab. 3).

Die Häufigkeiten von Ton sind zwischen den Flächen mit *Phyteuma nigrum* und *Mercurialis perennis/Phyteuma spicatum* auf dem 0,1%-Niveau signifikant verschieden. Das gilt auch für die Unterschiede in den Häufigkeiten zwischen Standorten mit *Primula elatior* und *Mercurialis perennis/Phyteuma spicatum*. Bei den Häufigkeiten des Mergels sind die Unterschiede zwischen den Flächen mit *Primula elatior* und *Mercurialis perennis/Phyteuma spicatum* auf dem 0,1%-Niveau gesichert.

Tab. 3: Mittlere Zeigerwerte, pH-Werte und Makronährstoffgehalte der Standorte der Pflanzenarten

	PHYTEUMA NIGRUM (n = 24)	PRIMULA ELATIOR (n = 22)	PHYTEUMA SPICATUM (n = 64)	MERCURIALIS PERENNIS (n = 58)
Pseudogley	25,0%	**54,6%**	26,6%	37,9%
Pseudogley-Gley bzw. Gley-Pseudogley	**50,0%**	22,7%	12,5%	8,6%
Gley	25,0%	22,7%	**60,9%**	**53,5%**
Mittlerer Grundwasserstand	(n= 16)	(n= 7)	(n = 42)	(n= 31)
cm unter Flur: x =	103,6	103,9	96,2	98,4
s =	*16,84*	*13,53*	*22,62*	*28,12*
Lehm im Profil	(n= 21)	(n= 20)	(n = 50)	(n = 54)
Prozentuale Häufigkeit	87,5%	90,9%	71,1%	93,1%
Lehm ab ... cm: x =	**24,3**	**12,6**	55,8	37,4
s =	*16,96*	*16,28*	*28,53*	*19,82*
Ton im Profil	(n = 22)	(n = 20)	(n = 10)	(n = 11)
Prozentuale Häufigkeit	**91,7%**	**90,9%**	15,6%	19,0%
Ton ab ... cm: x =	70,0	74,2	78,9	60,1
s =	*30,81*	*31,72*	*40,12*	*28,53*
Mergel im Profil	(n = 0)	(n= 3)	(n =41)	(n = 45)
Prozentuale Häufigkeit	0%	13,6%	**64,1%**	**77,6%**
Mergel ab ... cm: x =	---	118,3	113,0	110,1
s =	---	*14,88*	*16,42*	*19,38*

x= Mittelwert, s= Standardabweichung

5.3. Bodenchemische Analysen der Standorte

Weder die pH-Werte noch die Makronährstoffe zeigen, mit Ausnahme von Magnesium, deutliche Unterschiede zwischen den einzelnen Arten bzw. zwischen den Artenpaaren *Phyteuma nigrum/Primula elatior* und *Phyteuma spicatum/Mercurialis perennis* (Tab. 4).

Die Differenzen in den Magnesiumgehalten sind für alle drei Bodentiefen jeweils zwischen *Phyteuma nigrum/Primula elatior* und *Phyteuma spicatum/Mercurialis perennis* signifikant. Dabei sind die Mg-Gehalte zwischen Flächen mit *Phyteuma nigrum* und *Phyteuma spicatum* sowie *Phyteuma nigrum* und *Mercurialis perennis* auf dem 5%-Niveau verschieden, während die Unterschiede zwischen den Fundorten mit *Primula elatior* und *Phyteuma spicatum* sowie *Primula elatior* und *Mercurialis perennis* auf dem 0,1%-Niveau gesichert sind.

6. Diskussion

6.1. *Phyteuma nigrum* L. = Schwarze Teufelskralle

Trotz intensiver Literaturrecherche konnte keine Publikation gefunden werden, die sich auf ökologische Untersuchungen zur Schwarzen Teufelskralle bezieht.

Tab. 4: Verteilung der Vorkommen auf Bodentypen und wichtige profilmorphologische Merkmale der Standorte der Pflanzenarten
Lehm und Ton ab ... cm; Angabe erfolgte wenn überwiegende Bodenart nach Fingerprobe entsprechend AG Bodenkunde, 1982: Bodenkundliche Kartieranleitung.- 3. Aufl., Hannover: 331 S.

	PHYTEUMA NIGRUM	PRIMULA ELATIOR	PHYTEUMA SPICATUM	MERCURIALIS PERENNIS
Zeigerwerte	(n= 25)	(n= 75)	(n= 70)	(n= 144)
mittlere Feuchtezahl	6,2	6,1	5,8	6,0
mittlere Reaktionszahl	6,3	6,4	6,5	6,5
mittlere Stickstoffzahl	5,8	5,9	5,9	6,1
pH-Werte und Nährstoffe	(n= 7)	(n= 21)	(n =11)	(n =64)
pH 0- 5cm - x =	4,7	4,8	4,7	5,0
pH 0- 5cm - s =	*0,66*	*0,58*	*0,56*	*0,57*
pH 5-10cm - x =	4,9	5,0	5,1	5,3
pH 5-10cm - s =	*0,63*	*0,52*	*0,67*	*0,60*
pH 10-20cm - x =	5,3	5,3	5,6	5,6
pH 10-20cm - s =	*0,55*	*0,45*	*0,57*	*0,51*
Ca 0- 5cm - x =	204	230	166	211
Ca 0- 5cm - s =	*156,8*	*115,2*	*64,5*	*99,9*
Ca 5-10cm - x =	207	228	181	221
Ca 5-10cm - s =	*154,6*	*110,9*	*76,6*	*101,0*
Ca 10-20cm - x =	198	226	193	223
Ca 10-20cm - s =	*136,7*	*122,4*	*67,1*	*94,1*
K 0- 5cm - x =	9,2	10,3	7,7	8,6
K 0- 5cm - s =	*2,62*	*5,95*	*2,83*	*4,02*
K 5-10cm - x =	6,2	6,7	4,6	5,0
K 5-10cm - s =	*1,34*	*5,21*	*1,46*	*2,58*
K 10-20cm - x =	4,2	4,6	3,1	3,5
K 10-20cm - s =	*0,85*	*4,31*	*0,83*	*2,29*
Mg 0- 5cm - x =	**18,0**	**19,7**	10,6	12,0
Mg 0- 5cm - s =	*7,59*	*6,60*	*1,86*	*3,67*
Mg 5-10cm - x =	**17,9**	**18,3**	9,2	10,6
Mg 5-10cm - s =	*7,85*	*5,66*	*1,69*	*3,30*
Mg 10-20cm - x =	**17,6**	**17,4**	8,4	9,6
Mg 10-20cm - s =	*8,50*	*5,42*	*1,75*	*2,90*

Es kann hier also nur der Hinweis gegeben werden, daß auch von KRAUSE (1972) und LOHMEYER (1970) beobachtet wurde, daß sich die *Phyteuma*-Arten in Ihrer Verbreitung durch entsprechende Schwerpunkte im Hügel- oder Flachland mehr oder weniger ausschließen. So gibt KRAUSE (1972) für den vorderen Hunsrück an, daß *Phyteuma nigrum* in einer Bergland-Form des Eichen-Hainbuchenwaldes (Stellario-Carpinetum) vorkommt und wertet u. a. die Schwarze Teufelskralle als colline Trennart. LOHMEYER (1970) gibt dagegen an, daß im Bergischen Land *Phyteuma spicatum* im Stellario-Carpinetum häufig vorkommt und vermutet, daß *Phyteuma spicatum* im Bergland verstärkt auftritt. Beide Autoren diskutieren ihre jeweiligen Befunden nicht weiter, so daß für die widersprüchlichen Beobachtungen eine Erklärung aussteht.

6.2. *Primula elatior* (L.) HILL = Hohe Schlüsselblume

Bereits von MARTIN (1968) wurde beobachtet, daß sich die Vorkommen von *Primula elatior* und *Mercurialis perennis* in England in der Regel ausschließen. Während die Schlüsselblume auf staunassen, schlecht durchlüfteten Standorten vorkommt, tritt das Bingelkraut nur auf gut durchlüfteten Böden auf. Das veranlaßte MARTIN (1968) in Topfexperimenten zu überprüfen, ob die Konzentration an Eisenionen eine wesentliche Ursache sein könnte, welche auf Stauwasserstandorten hohe Konzentrationen erreichen können. In der Tat wuchs *Primula elatior* noch bei Fe-Konzentrationen von 20 ppm, während *Mercurialis perennis* nur bei einem Zehntel dieser Konzentration zu überleben vermochte. Dabei kommt der Schlüsselblume die Ausbildung sauerstoffleitenden Gewebes zu Gute, mit dessen Hilfe sie toxisch wirkende Fe-Konzentrationen als Fe-Oxide ausfällen kann. Die im Elbe-Weser-Dreieck weitestgehende Übereinstimmung zwischen dem Verbreitungsmuster der Art und den Vorkommen von oberflächennahem Lauenburger Ton nach MARCZINSKY (1968) läßt sich mit Hilfe dieser physiologischen Befunde schlüssig erklären.

Die hohe Toleranz von *Primula elatior* gegenüber Staunässe wird ferner durch Untersuchungen von WHALE (1983) gestützt, der einen Vergleich von Biomasse und Wurzellänge auf Böden mit verschiedenen Wasserhaushalten an Arten der Gattung *Primula* durchführte. Dabei erwies sich *Primula elatior* als am stärksten wassertolerant, während *Primula veris* am wenigsten langanhaltende Nässe vertrug und *Primula vulgaris* eine Mittelstellung einnimmt. Die „Wassertoleranz" ist der Grund, warum die Schlüsselblume als gute Trennart für eine tonreiche und zur Vernässung neigende Variante des Stellario-Carpinetum stachyo-typicum (DIERSCHKE 1986) geeignet ist.

Trotz hoher Reaktionszahl nach ELLENBERG et al. (1991) ist die Schlüsselblume auf hohe Calcium-Konzentrationen offenbar nicht zwingend angewiesen, da die Art ohne Oxalat-Produktion ihren inneren Ca-Spiegel konstant halten kann (KINZEL 1982). Möglicherweise spielt für die Basenversorgung das Magnesium eine wichtigere Rolle, da die Mg-Werte der Oberböden außerordentlich hoch sind (Tab. 4).

6.3. *Phyteuma spicatum* L. = Ährige Teufelskralle

Das überwiegende Auftreten der Art in den feuchteren Waldgesellschaften des Elbe-Weser-Dreiecks spricht für einen relativ höheren Wasserbedarf, welcher ansatzweise in den Untersuchungsergebnissen von KYRIAKOPOULOS & RICHTER (1981) bestätigt wird. Das Wasserpotential der Blätter von *Phyteuma spicatum* fällt nämlich bei vermindertem Wasserdargebot nur zögerlich ab bis die ersten sichtbaren Trockenschäden auftreten. Allerdings bricht ab einem klar definierten Grenzpotential sehr schnell ein großer Teil der Zellen zusammen, wobei die aus den abgestorbenen Zellen freigesetzte Flüssigkeitsmenge den Trockenstreß rasch mindert. Auf diese Weise kann das totale Wasserpotential bei niedrigen relativen Wassergehalten innerhalb einer schmalen Spannbreite annähernd konstant gehalten werden. Aus diesen Befunden läßt sich ableiten, daß die Art physiologisch nicht an Standorte angepaßt ist, bei denen eine anhaltende schlechte Wasserversorgung auftreten kann.

Der Bedarf an eine gute Basenversorgung wird durch ELLENBERG (1982) belegt, der feststellte, daß die Art ihre Wurzeln um so flacher streichen läßt, je saurer der Oberboden ist, da in den obersten Zentimetern durch die Streuzersetzung vermehrt basische Nährstoffe anfallen. Auf zu sauren Standorten gedeiht die Teufelskralle trotz dieser Fähigkeit nicht. Das zeigen die pH-Werte der vorliegenden Arbeit (Tab. 4), welche durch den Wert von WOLTER & DIERSCHKE (1975) gestützt werden. Die beiden letztgenannten Autoren fanden für Standorte mit *Phyteuma spicatum* im nördlichen Teil der Wesermünder Geest einen pH-Mittelwert von 5,3 in 0 bis 10 cm Tiefe.

6.4. *Mercurialis perennis* L. = Wald-Bingelkraut

Das Bingelkraut gehört wohl mit zu den am besten untersuchten Waldkräutern. Bereits 1936 hat sich MUKERJI ausführlich der Autökologie gewidmet und stellte unter anderem fest, daß die Art bestes Wurzelwachstum auf kalkhaltigen, lockeren Lehmböden zeigt, während dieses auf Tonböden auffällig vermindert war. In Freilandexperimenten konnte MARTIN (1968) feststellen, daß die Wurzeln von Sodenstücken des Bingelkrautes, die in Schlüsselblumen-Standorte verpflanzt wurden, im 2. Jahr nach der Umsetzung abstarben, was auf eine mangelnde Ausbildung sauerstoffleitenden Gewebes zurückzuführen ist (siehe Abschnitt 6.2.).

Untersuchungen zum Kalkbedarf fanden ebenfalls schon in den 30er Jahren statt. SILVA (1934) wies mit Hilfe von Topfexperimenten nach, daß die Art unabhängig vom pH-Wert eine Mindestmenge an Calcium benötigt. Die Mindestmenge sichert sich das Bingelkraut unter anderem physiologisch dadurch, daß sie das von ihr selbst gebildete Oxalat nicht nutzt, um größere Ca-Mengen auszufällen (KINZEL 1982).

Am deutlichsten aber zeigt sich der hohe Basen- bzw. Calciumbedarf des Bingelkrautes in sehr hohen Gehalten von Ca, K und Mg in den Blättern, die für Ca 32.800 mg/kg Trockenmasse, für K 28.200 mg/kg Trockenmasse und für Mg 9.460 mg/kg Trockenmasse betragen (LUWE 1995). Mit diesen Befunden stehen die Ergebnisse von FALKENGREN-GRERUP (1995) im Einklang. Die Autorin führte Untersuchungen zur Wirkung der Düngung von Ca, K und Mg auf verschiedene Waldbodenpflanzen durch. *Mercurialis perennis* reagierte auf die Düngung positiv, das heißt, die Zahl der Pflanzen pro Versuchsfläche stieg an.

PETROV (1954) konnte zeigen, daß *Mercurialis perennis* maximale Abundanzen bei pH-Werten zwischen 5,5 und 6,5 und bei einer potentiellen Kationenaustauschkapazität von 200 bis 300 mval/kg Boden erreicht. In Schonen (Südschweden) ist der *Mercurialis perennis*-Typ der Buchenwälder auf kalkreiche Lehmböden mit sehr guter Wasserversorgung beschränkt. Die pH-Werte (KCl) liegen in 0 bis 10 cm Tiefe gegenüber anderen Buchenwaldtypen mit Werten zwischen 4,2 und 5,8 deutlich höher als in allen anderen Buchenwaldtypen (LINDGREN 1970). Diese pH-Angaben liegen in vergleichbarer Größenordnung der eigenen Befunde und auch der pH-Mittelwert von 5,5 in 0 bis 10 cm Tiefe für die nördliche Wesermünder Geest (WOLTER & DIERSCHKE 1975) weicht von dem Wert für 5 bis 10 cm Tiefe in Tabelle 4 kaum ab.

Sofern der pH-Wert unter etwa 4,0 fällt, geht *Mercurialis perennis* in der Dominanz zurück oder fällt sogar völlig aus wie FALKENGREN-GRERUP (1989) zeigen konnte. Nach 35 Jahren Einfluß von saurem Regen waren die Oberböden schwedischer Wälder zum Teil so stark versauert, daß *Mercurialis perennis* im Deckungsgrad deutlich abgenommen hat. Bei der Verpflanzung in ein Luzulo-Fagetum auf saurer Braunerde mit Rohhumus stirbt das Bingelkraut sogar nach kurzer Zeit ab (ZARZYCKI 1968).

Auch der Befund von ANDERSSON (1991) unterstreicht den hohen Basendarf des Bingelkrautes. Der Autor stellte fest, daß auf Eichen-Standorten mit geringerer Basenversorgung im Oberboden, das Bingelkraut nur dann zu wachsen vermag, wenn die Baumwurzeln in basenreichere Horizonte reichen und über die Laubstreu eine Aufbasung des Oberbodens gewährleistet ist. Zuweilen kann die Art auch im Stammabflußbereich alter Eichen auf relativ basenarmen Standorten überdauern, da das Niederschlagswasser durch den Stammablauf aufgebast wird (ANDERSSON 1991).

Da *Mercurialis perennis* ein Geophyt ist, sind die von ALLAN (1974) angegebenen hohen Blatt-N-Gehalte von 3% erklärlich; *Urtica dioica* hat zum Vergleich 3,9%. EGGERT (1985) ermittelte besonders während der Hauptvegetationszeit (April bis Juli) Gesamt-N-Vorräte in der unterirdischen und oberirdischen Biomasse von etwa 0,25 g/qm bis 0,36 g/qm, die damit immerhin 10% der sehr hohen N-Vorräte von *Allium ursinum* erreichen. Das Bild wird von physiologischer Seite durch Ergebnisse von HOGBOM (1994) abgerundet, der feststellte, daß die

Differenz zwischen aktueller Nitratreduktase-Aktivität und maximaler induzierter Nitratreduktase-Aktivität relativ groß ist. Das heißt, das Bingelkraut nutzt nur eine vergleichsweise geringe Menge der verfügbaren Ressourcen zur Reduktion von Stickstoff. Anders ausgedrückt ist die Art physiologisch auf eine Nitrat-Reduzierung in größerem Umfang nicht eingestellt. Daraus ist wiederum ableitbar, daß die Aufnahme von Stickstoff vor allem als Nitrat erfolgt, was bereits von BOGNER (1968) nachgewiesen wurde.

Wenn auch *Mercurialis perennis* die staunassen Standorte im Elbe-Weser-Dreieck meidet, so sind doch immerhin 20% aller Vorkommen innerhalb der Vegetationsaufnahmen in der feuchtesten Eschenwald-Ausbildung vertreten. Wahrscheinlich ist dieses dann möglich, wenn zumindestens die obersten 10 cm des Bodens über genügend lange Zeit gut durchlüftet sind wie es SCHLOTTMANN (1966) beobachtete. Durch erhöhte Transpiration kann das Bingelkraut zusätzlich überschüssige Wassermengen verbrauchen, denn die von ROBERTS & ROISIER (1994) ermittelten Anteile an der Gesamttranspiration eines Eschenbestandes von etwa 25 bis 30 Prozent während der Hauptvegetationszeit liegen sehr hoch, was vornehmlich auf den hohen Blattflächenindex (LAI) des Bingelkrautes zurückzuführen ist (KRIEBITZSCH 1993).

6.5. Zusammenfassende Betrachtung

Die geringen Unterschiede zwischen den einzelnen Arten bezüglich der Nährstoffgehalte und pH-Werte sowie der Zeigerwerte unterstreichen teilweise die eingangs getroffene Feststellung, daß die vier Arten nach Literaturangaben ähnliche ökologische Ansprüche haben. Dennoch zeigen die obigen Ausführungen, daß auf physiologischer Ebene Differenzen bestehen, die besonders im Falle von *Primula elatior* (Kap. 6.2.) und *Mercurialis perennis* (Kap. 6.4.) eine schlüssige Erklärung für den gegenseitigen Ausschluß in der Verbreitung liefern. Die Schlüsselblume ist an staunasse Standorte physiologisch/morphologisch angepaßt und vermag deshalb auf den tonreichen Böden zu gedeihen, die mehr im südlichen Teil des Elbe-Weser-Dreiecks vorherrschen (MARCZINSKY 1968). Ihren hohen Basenbedarf deckt die Art offenbar über die sehr gute Mg-Versorgung der Standorte. Das Bingelkraut hingegen bevorzugt die gut durchlüfteten Waldstandorte mit hoher N-Nachlieferung in Nitrat-Form. Ihre Ansprüche an eine gute Kalkversorgung werden dadurch gesichert, daß Mergel in baumwurzelerreichbarer Tiefe ansteht. Diese Befunde führen zwangsläufig zu der Frage, warum sich die beiden Arten in anderen Teilen Niedersachsens bzw. Deutschlands in ihrer Verbreitung nicht ausschließen. Für das Elbe-Weser-Dreieck müßte überprüft werden, ob allein ökologische Gründe vorliegen oder ob auch populationsbiologische Ursachen für die Verbreitungsmuster eine Rolle spielen.

Aufgrund der recht spärlichen Literaturangaben kann für *Phyteuma nigrum* und *Phyteuma spicatum* keine befriedigende Antwort für die sich ausschließenden Verbreitungsbilder gegeben werden. Wegen der gemeinsamen Bevorzugung sehr feuchter Waldgesellschaften, Vorkommen auf tonreichen Böden mit hochanstehendem Lehm und sehr hohen Mg-Gehalten der Arten *Phyteuma nigrum* und *Primula elatior*, ist die Frage erlaubt, ob entsprechende Parallelen in der Physiologie/Morphologie der beiden Arten bestehen. Verfügt also die Schwarze Teufelskralle ebenfalls über ein gut sauerstoffleitendes Gewebe in den Wurzeln, mit dessen Hilfe sie toxisch wirkende Fe-Ionen ausfällen kann? Und spielt für *Phyteuma nigrum* der hohe Mg-Gehalt der Standorte eine wesentliche Rolle in der Basenversorgung?

In gleicher Weise lassen sich Fragen für *Phyteuma spicatum* formulieren, die mit *Mercurialis perennis*, außer dem Verbreitungsmuster, einige weitere Gemeinsamkeiten hat, z. B. die Meidung tonreicher Böden und die Präferenz von Mergelstandorten. Zeigen also die Wurzeln der Ährigen Teufelskralle wie die des Bingelkrautes auf staunassen Böden ein vermindertes Wachstum oder sterben sogar ab? Braucht *Phyteuma spicatum* ein Minimum an Ca-Konzentrationen, die vergleichbar mit denen von *Mercurialis perennis* sind? Lassen sich in Blättern von

Phyteuma spicatum gleichermaßen hohe Ca-Gehalte finden? Bevorzugt die Ährige Teufelskralle aus diesem Grunde Mergelstandorte?

Besonderes Interesse aber dürfte die Beobachtung wecken, daß sich östlich des Elbe-Weser-Dreiecks *Phyteuma nigrum* und *Phyteuma spicatum* nicht ausschließen (CORDES 1981, GARVE 1994, MÜLLER & CORDES 1980). Dieser Sachverhalt scheint umso klärungsbedürftiger, da *Phyteuma nigrum* im Oldenburger Raum vorkommt (GARVE 1994, TAUX 1981), während die Art in Schleswig-Holstein ausbleibt (RAABE 1987, RÜHL 1957). *Phyteuma spicatum* hingegen kommt im Oldenburger Raum nicht vor (GARVE 1994), ist aber in Schleswig-Holstein sehr wohl vertreten (RAABE 1987). Aus welchen Gründen schließen sich die beiden Teufelskrallen-Arten im nordöstlichen Teil von Niedersachsen in ihrer Verbreitung nicht aus? Außerdem sei hier noch einmal auf die Beobachtungen von KRAUSE (1972) und LOHMEYER (1970) hingewiesen (Kap. 6.1.), deren ökologische Erklärung noch aussteht.

Die gezeigten Beispiele verdeutlichen, daß vor allem punktgenaue floristische Kartierungen in Verbindung mit vegetationsökologischen Untersuchungen wertvolle Datengrundlagen liefern, aus denen sich eine Reihe von Fragen zu den Verbreitungsmustern im Detail ergeben können. Darüberhinaus wird deutlich, daß sich auftretende Fragen durch Vergleich mit Befunden aus anderen Regionen präzisieren lassen oder sogar beantwortet werden können.

Weiterführende Untersuchungen werden gewiß nicht alle Fragen lösen, bedenkt man, daß unter Umständen Unterarten und ökologische Rassen eine wichtige Rolle spielen können. Diesen Weg dennoch nicht zu versuchen würde bedeuten, daß die lokalen/regionalen Spezifika einzelner Populationen nicht eingeschätzt werden können und die Basis für Vorschläge zum Schutz von Arten bzw. zum Erhalt der Biodiversität auf dem Habitat- und Landschafts-Level entzogen wird.

7. Danksagung

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit habe ich zu meiner Zeit als Wissenschaftliche Mitarbeiterin in der Arbeitsgruppe von Herrn Prof. Dr. Hermann Cordes (Universität Bremen) erarbeitet. Ihm möchte ich daher für die Möglichkeit der Durchführung der Untersuchungen herzlich danken. Für die Hilfe bei den zahlreichen bodenchemischen Analysen gilt Marlies Rückmann mein besonderer Dank. Herrn Prof. Dr. R. F. Hüttl (Brandenburgische Technische Universität Cottbus) möchte ich dafür danken, daß er mir stets großzügig Zeit einräumte, um Publikationen über meine Bremer Forschungstätigkeiten anzufertigen.

Literatur

ALLAN, S. E. (ed.) (1974): Chemical analysis of ecological materials.- Blackwell Scientific Publications, Oxford: 565 pp.

AMANN, G. (1984): Bodenpflanzen des Waldes.- 3. Aufl., Neumann, Melsungen: 415 S.

ANDERSSON, T. (1991): Influence of stemflow and throughfall common oak (Quercus robur) on soil chemistry and vegetation patterns.- Can. J. of Forest Res. **21**,6: 917-924.

BOATMAN, D. J. (1956): Mercurialis perennis in Ireland.- J. Ecol. **44**: 587-596.

BOGNER, W. (1968): Experimentelle Prüfung von Waldbodenpflanzen auf ihre Ansprüche an die Form der Stickstoff-Ernährung.- Mitt. Ver. Forstl. Standortskde u. Forstpfl.-züchtg. **18**: 131 S.

BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde.- 3. Aufl., Springer, Wien, New York: 865 S.

BURSCHEL, P. (1958): Die Bewurzelung einiger forstlicher Bodenpflanzen.- Allg. Forst- u. Jagdztg., 129. Jg., Heft **4/5**: 89-94.

CORDES, H. (1981): Verlauf und bisherige Ergebnisse der floristischen Kartierung im Gebiet der Regionalstelle Bremen.- Jb. Wittheit zu Bremen **XXV**: 7-30.

DIERSCHKE, H. (1985): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. II. Syntaxonomische Übersicht der Laubwald-Gesellschaften und Gliederung der Buchenwälder.- Tuexenia **5**: 491-521.

DIERSCHKE, H. (1986): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. III. Syntaxonomische Gliederung der Eichen-Hainbuchenwälder, zugleich eine Übersicht der Carpinion-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands.- Tuexenia **6**: 299-323.

DIERSCHKE, H. (1989): Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands.- Ber. Reinh. Tüxen-Ges. **1**: 107-146.

EGGERT, A. (1985): Zur Ökologie der Krautschichtvegetation in einem Bärlauch-Kalkbuchenwald.- Diss. Univ. Göttingen 1985: 222 S.

ELLENBERG, H. (1979): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas.- 2. Aufl., Scripta Geobotanica **IX**: 122 S.

ELLENBERG, H. (1982): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen.- 3.Aufl., Ulmer, Stuttgart: 989 S.

ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULIßEN, D. (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa.- Scripta Geobotanica **XVIII**: 248 S.

FALKENGREN-GRERUP, U. (1989): Soil acidification and its impact on ground vegetation.- Ambio **18**,3: 179-183.

FALKENGREN-GRERUP, U. (1995): Replacement of nutrient losses caused by acidification of a beech forest soil and its effects on transplanted field-layer species.- Plant and Soil **168/169**: 187-193.

GARVE, E. (1994): Atlas der gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. Kartierung 1982-1992.- Naturschutz Landschaftspfl. Nieders. **30**,1-2: 1-895.

GÖRGES, H. (1969): Forstliche Wuchsbezirke in Niedersachsen.- Neues Arch. Nieders. **18**,1: 27-45.

HOGBOM, L. (1994): Shoot nitrate reductase activities of field-layer species in different forest types. III. A preliminary survey in beech forests in southern Sweden.- Scandin. J. of Forest Res. **9**,2: 124-128.

KINZEL, H. (1982): Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel.- Ulmer, Stuttgart: 534 S.

KRAUSE, A. (1972): Laubwaldgesellschaften im östlichen Hunsrück.- Diss. Botan. **15**: 107 S.

KRIEBITZSCH, U. (1993): Der Wasserumsatz von Pflanzen in der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes.- Phytocoenologia **23**: 35-50.

KYRIAKOPOULOS, E. & RICHTER, H. (1981): Pressure-volume curves and drought injury-Physiol. Plant. **52**: 124-128.

LINDGREN, L. (1970): Beech forest vegetation in Sweden - a survey.- Bot. Notiser **123**: 401-424.

LOHMEYER, W. (1970): Über einige Vorkommen naturnaher Restbestände des Stellario-Carpinetum und des Stellario-Alnetum glutinosae im westlichen Randgebiet des Bergischen Landes.- Schriftenr. Vegetationskunde **5**: 67-74.

LUWE, M. W. E. (1995): Distribution of nutrients and phytotoxic metal ions in the soil and in two forest floor plant species of a beech (Fagus sylvatica L.) stand.- Plant and Soil **168/169**: 195-202.

MARCZINSKY, R. (1968): Zur Geschiebekunde und Stratigraphie des Saaleglazials (Pleistozän) im nördlichen Niedersachsen zwischen Unterweser und Unterelbe.- Rotenburger Schr., Sonderheft **11**: 132 S.

MARTIN, M. H. (1968): Conditions affecting the distribution of Mercurialis perennis L. in certain Cambridgeshire woodlands.- J. Ecol. **56**: 777-793.

MÜLLER, R. & CORDES, H. (1980): Neu- und Wiederfunde von Gefäßpflanzen im Landkreis Harburg/Niedersachsen.- Gött. Flor. Rundbr. **13**,4: 94-101.
MUKERJI, S. K. (1936): Contribution to the autecology of Mercurialis perennis L.- J. Ecol. **24**: 38-81.
OBERDORFER, E. (1983): Pflanzensoziologische Exkursionsflora.- 5.Aufl., Ulmer, Stuttgart: 1051 S.
PETROV, A. P. (1954): Otnosenie rastenii travjanogo pokrova dubrav k nekotorym faktoram plodorodija pocvy (Relation of plants of the herb layer in mixed Oak woods to certain soil fertility factors, russian).- Dokl. Akad. Nauk SSSR **97**,2: 333-335.
RAABE, E. W. (1987): Atlas der Flora Schleswig-Holsteins und Hamburgs.- Wachholtz, Neumünster: 654 S.
ROBERTS, J. & ROISIER, P. T. W. (1994): Comparative estimates of transpiration of ash and beech forest at a chalk site in southern Britain.- J. Hydrol. **162**, 3/4: 229-245.
ROTHMALER, W. (1984): Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Bd. 2. Gefäßpflanzen.- 12. Aufl., Volk und Wissen, Berlin: 640 S.
RÜHL, A. (1957): Über die Waldgesellschaften Schleswig-Holsteins.- Allg. Forst- u. Jagdzeitg. **128**: 110-117.
SCHLOTTMANN, P. (1966): Die Pflanzengesellschaften des Gaarder Bauernwaldes.- Mitt. AG Floristik Schlesw.-Holst. u. Hamburg **14**: 5-129.
SCHMEIL, O. & FITSCHEN, J. (1993): Flora von Deutschland und angrenzender Länder.- 89. Aufl., Quelle & Meyer, Heidelberg, Wiesbaden: 802 S.
SILVA, B. T. L. de (1934): The distribution of „calcicole" and „calcifuge" species in relation to the content of the soil in calcium carbonate, and to soil reaction.- J. Ecol. **22**: 532-553.
TAUX, K. (1981): Wald- und Forstgesellschaften des Rasteder Geestrandes.- Oldenburger Jb. **81**: 325-380.
WHALE, D. M. (1983): The response of Primula species to soil waterlogging and soil drought.- Oecologia (Berlin) **58**: 272-277.
WOLTER, M. & DIERSCHKE, H. (1975): Die Laubwaldgesellschaften der nördlichen Wesermünder Geest.- Mitt. flor.-soz. AG N. F. **18**: 203-217.
WULF, M. (1992): Vegetationskundliche und ökologische Untersuchungen zum Vorkommen gefährdeter Pflanzenarten in Feuchtwäldern Nordwestdeutschlands.- Diss. Bot. **185**: 246 S.
WULF, M. & KELM, H.-J. (1994): Zur Bedeutung historisch alter Wälder für den Naturschutz - Untersuchungen naturnaher Wälder im Elbe-Weser-Dreieck.- NNA-Berichte 7.Jg., H. **3**: 15-50.
ZARZYCKI, K. (1968): Experimental investigation of competition between species of the forest ground flora (polish).- Acta Soc. Bot. Polon. **37**,3: 393-411.
ZÖFEL, P. (1985): Statistik in der Praxis.- UTB Gustav Fischer, Stuttgart: 427 S.

Anschrift der Verfasserin:

Dr. Monika Wulf
ZALF e.V. Müncheberg
Institut für Landnutzungssysteme und Landschaftsökologie
Eberswalder Straße 84
15374 Müncheberg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: 43

Autor(en)/Author(s): Wulf Monika

Artikel/Article: Ökologische Untersuchungen zur Verbreitung von Mercurialis perennis L., Phyteuma nigrum F. W SCHM., Phyteuma spicatum L. und Primula elatior (L.) HILL im Elbe-Weser- Dreieck (Nord-Niedersachsen) 471-484