

CHRISTIAN AHRNS, Halle

Laichkrautgewächse und Orchideen als Extreme naturschutzrelevanter Arealdarstellung

1 Einleitung

Die Verbreitung jeder Pflanzenart unterliegt einer gewissen Dynamik, wodurch ihr aktuell reales Areal maßgeblich mitbestimmt wird. Sieht man von natürlichen Klimaschwankungen usw. ab, so ist die Arealodynamik von Organismenarten in Zentraleuropa und anderen ökonomischen Ballungsgebieten der Welt gegenwärtig folgendermaßen zu charakterisieren:

1) Die Änderung des Siedlungsraumes einer Sippe ist in der Regel stark vom Menschen überprägt, zumindest aber anthropogen initiiert.

2) Im Vergleich zur natürlichen ist diese anthropogene Arealodynamik zumeist ungleich intensiver und effektiver, die Änderungsgeschwindigkeit demzufolge höher.

3) Generell ist Arealodynamik ein schwer fassbares Wirkungsgefüge aus anthropogenen und weiteren biotischen sowie abiotischen Faktoren; Ausdruck dessen ist ein räumlich wie zeitlich heterogener Wandlungsprozess.

Liegt aus Naturschutzsicht der Nachteil heutiger Organismen-Chorodynamik in ihrem nie gekannten Tempo, so gereicht dies der Wissenschaft auch in bescheidenem Maße zum Vorteil: Ein Menschenalter genügt heute, um die (vom Menschen mitverantwortete) Änderung eines Gefäßpflanzenareals erkennen, über eine bestimmte Zeit verfolgen und anschließend deren weiteren Verlauf prognostizieren zu können.

Sowohl progressive als auch regressive Arealveränderungen indizieren und bewirken Umorientierungen in unserer ökosystemaren Um-

welt und berühren daher Fragen des Naturschutzes.

Hier sollen an wenigen auch in Zentraleuropa siedelnden Vertretern zweier im übrigen mit Lücken - (vgl. VESTER 1940; MABBERLEY 1997) - weltweit verbreiteter Pflanzenfamilien die gegenwärtigen Möglichkeiten und Grenzen der Interpretierbarkeit aktueller Gesamtarealkarten im Hinblick auch auf Naturschutzaspekte demonstriert werden. Die beiden o. g. Familien erscheinen für diese Analyse geeignet, weil sie aus Naturschutzsicht etwa gleichermaßen prädestiniert sind, bezüglich der weltweit verfügbaren Datenbasis u. a. Faktoren aber markante Unterschiede erwarten ließen.

2 Laichkrautgewächse und Orchideen(gewächse)

Beide wurden neben der Notwendigkeit einer durchgängigen Aktualisierung ihrer Arealbilder vor allem deshalb ausgewählt, weil sie in der hiesigen Flora zu den nicht allzu artenarmen Familien mit den höchsten Prozentanteilen gefährdeter an der Gesamtzahl ihrer in Deutschland präsenten Vertreter zählen: Von den 22 bei KORNECK et al. (1996) verzeichneten Potamogetonaceae gelten 14 (64 %), von den ≥ 66 dort gelisteten Orchidaceae-Sippen aktuell ≥ 45 (ca. 68 %) als in der BRD gefährdet oder verschollen.

Gemeinsam ist ihnen der krautige Wuchs sämtlicher heimischer Arten. Alle bisher in Deutschland nachgewiesenen Sippen beider Familien sind hier, sieht man von lokalen Ansalbungen einzelner Fanatiker ab, urwüchsig (indigen) und meiden menschliche Siedlungen

(lediglich 5 Sippen gelten als nur mäßig urbanophob - vgl. FRANK & KLOTZ 1990), womit die Neophyten-Problematik hier vernachlässigbar ist. Betrachtet man Massenbestände der biomassereichen Laichkräuter nicht als wasser- oder fischwirtschaftliches Hindernis und sieht man von der im Ausland regional noch heute üblichen Salep-Drogengewinnung aus den Knollen der Knabenkräuter ab, so sind alle diese Arten wirtschaftlich bedeutungslos.

Unterschiede bestehen in den Lebensformen und der Lebensraumbindung, der Keimungs- und Bestäubungsökologie, den typischen Ausbreitungsmedien, der prozentualen Verteilung der Arealtypen (Tab. 1) und daher nicht zuletzt bei der Mehrheit ihrer familien-spezifischen Gefährdungsursachen.

3 Datenbasis und Methode

Für die exakte Arealdarstellung besteht zwi-

schen Orchideen und Laichkrautgewächsen ein deutlicher Unterschied hinsichtlich der auswertbaren Datenmenge (Tab. 2). Die Datendichte und ihre topographische Inhomogenität begrenzen die Aussagen zum Gesamtareal.

Gliedert man die Darstellung zudem in (mindestens 2) Zeitintervalle, so lassen sich auch Erkenntnisse zur (zumindest regionalen) Arealodynamik ableiten. Das Jahr 1950 hat sich als günstig für eine Zeitschranke erwiesen - so wurde auch hier verfahren (Abb. 1 - 14). Ein "†" für erloschene Vorkommen wurde nur vergeben, wenn ein vor 1950 bekanntes, publiziertes Vorkommen später nicht mehr belegt werden konnte bzw. die Funde z. B. in einem Rasterfeld größerflächig erloschen sind und dies wiederum publiziert ist. Ausnahmen sind bei Rotbüchern mit Verbreitungskarten oder Originalarbeiten möglich, in denen das Erlöschen auch nach 1950 (- 1980) noch existent gewesener Vorkommen dokumentiert ist. Weitere in

Tab. 1. Arealformenverteilung (nach JÄGER in ROTHMALER 2002, WIEGLEB & KAPLAN 1998 u. a. Quellen).

* Im pflanzengeographischen Sinn, d. h. inkl. (fast) des gesamten Kaukasus und (fast) aller küstennahen Regionen des Schwarzen und des Mittelmeeres.

Arealform (Grobklassifikation)	Potamogetonaceae (in der BRD)		Orchidaceae (in der BRD)	
	absolut	%	absolut	%
europäisch*	5	24	49	68
eurasiatisch	2	9	15	21
holarktisch	10	48	8	11
(fast) kosmopolitisch	4	19	-	-
Summe	21	100	72	100

Tab. 2. Paarweise Gegenüberstellung der familiengebunden stark differierenden Literaturverfügbarkeit für die Erstellung weitgehend äquiformer Areale ausgewählter Orchidaceae (O) und Potamogetonaceae (P).

* Die Überprüfung (und Tilgung) älterer Angaben über Vorkommen östlich von 60 °ö.L. erforderte die Durchsicht einer beträchtlich höheren Anzahl asiatischer Floren.

Art	Arealdiagnose	Zahl der für die Arealkarte ausgewerteten Quellen
<i>Coeloglossum viride</i> (O)	m-sm//mo-arct • oz ₁₋₆ CIRC POL	257
<i>Potamogeton gramineus</i> (P)	m/mo-sm-arct • oz ₁₋₆₍₋₁₀₎ CIRC POL	190
<i>Cypripedium calceolus</i> (O)	m/mo-b • oz ₂₋₇ AM + sm/mo-b • oz ₂₋₈ CIRC POL	217
<i>Potamogeton praelongus</i> (P)	(m-sm//mo-)temp-b(-arct) • oz ₍₁₋₎₂₋₇₍₋₈₎ CIRC POL	153
<i>Anacamptis pyramidalis</i> (O)	m-temp • oz ₁₋₄₍₋₆₎ EUR-WAS	112
<i>Groenlandia densa</i> (P)	m-sm//mo-temp • oz ₁₋₄₍₋₇₎ EUR(-WAS)	196*

den Arealkarten (Abb. 1-14) verwendete Signaturen sind:

schrattiertes Polygon: mit zahlreichen Fundorten belegtes, kompaktes Verbreitungsgebiet
Punkt bzw. Dreieck o. ä.: räumlich scharfes, aber zeitlich unscharfes (Einzel-)Vorkommen

hohles Polygon: räumlich und zeitlich unscharfes (Einzel-)Vorkommen

Kreuz im Kreis: Subfossilfund

Für die Erstellung von Arealkarten im Weltmaßstab ist bis heute das manuelle Zusammenfügen der in Monographien u. a. Originalarbeiten, in Florenwerken und -atlanten, Datenbanken usw. enthaltenen Verbreitungsangaben mit der anschließenden Abstraktion zu einem Arealbild unumgänglich. In den Abb. 1 - 14 wurde der letztgenannte Arbeitsschritt z. T. weggelassen, um einzelne Fakten plausibler darzustellen, d. h. hier werden lediglich Arbeitskarten unterschiedlichen Synthesegrades vorgestellt. Es wurden jeweils alle jeweils verfügbaren effektiven Quellen ausgewertet, wobei die rapide

wachsende Informationsfülle künftig wenigstens regional zur Beschränkung auf eine Quellenauswahl zwingen wird.

4 Diskussion relevanter Einzelfaktoren

Fakten, Konsequenzen und Thesen, die sich aus den stets mit (hier weggelassenen) Annotationen versehenen Arealkarten ergeben, sollen nachfolgend anhand methodisch wie biologisch geprägter Fallbeispiele vorgestellt werden.

4.1 Arealgröße und Gefährdung

Ein Zusammenhang zwischen Arealgröße und (potentieller) Gefährdung einer Sippe erscheint evident: Sowohl *Coeloglossum viride* als auch *Pseudorchis albida* sind in Zentraleuropa in primären wie anthropogenen sauren Magerasen eingemischt (OBERDORFER 1993) und in Rheinland-Pfalz, Bayern, Sachsen u. a. Regionen Deutschlands auch gleichermaßen gefährdet (KORNECK et al. 1996). *Coeloglossum* besitzt hier über die Nardetalia hinaus aber eine weite-

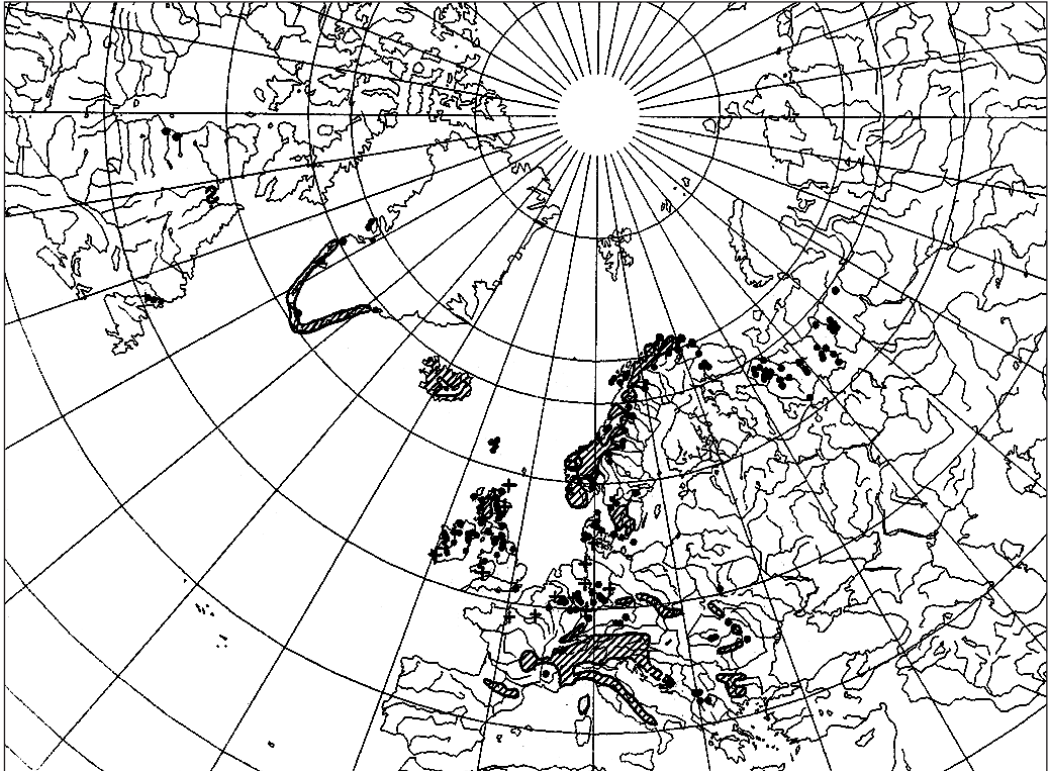


Abb. 1. Areal von *Pseudorchis albida* (L.) Á. LOVE & D. LOVE [inkl. ssp. *straminea* (FERNALD) LOVE & LOVE].

re soziologische Amplitude (OBERDORFER 2001; ROTHMALER 2002) und im Zusammenhang damit ein ungleich größeres Gesamtareal als *Pseudorchis albida* (Abb. 1 und 2).

Obwohl beide auch hinsichtlich vertikaler und Flächenverbreitung innerhalb Deutschlands einiges gemeinsam haben, ist angesichts dieser Gesamtkonstellation *Pseudorchis albida* in eine höhere Gefährdungskategorie einzustufen - so geschehen bei KORNECK et al. (1996).

Im Unterschied zu einigen der hiesigen *Potamogeton*-Arten bleiben sämtliche heimischen Orchideen auf die Holarktis beschränkt (Tab. 1): Aus 49 rein europäischen Orchidaceae-gegenüber nur 5 solchen Potamogetonaceae-Arealen resultiert rein mathematisch für unser Land eine relativ größere Verantwortung für den Orchideenschutz; entsprechende allgemeinere Quantifizierungsansätze hierzu vermittelt WELK (2001).

4.2 Datendichte und Arealbild

Nicht nur hierzulande stehen die Orchideen traditionell im Blickpunkt des Interesses von professionellen wie Laien-Botanikern, zumal unsere holarktischen Orchideen ausnahmslos am Erdboden wachsen und so im Gelände zumeist gut erreichbar sind. Demgegenüber sind die wind-, selbst- oder wasserbestäubten Potamogetonaceen als überwiegend submers in Wassertiefen bis zu mehreren Metern gedeihende (Sumpf- bis) Wasserpflanzen oft schwerer aufzufinden, zu erreichen und teilweise auch zu determinieren.

Daraus resultieren entsprechende Unterschiede in der Datenlage: Die jeweils weitgehend äquiformen Areale von *Coeloglossum viride* und *Potamogeton gramineus* (Abb. 2 und 3), *Cypripedium calceolus* und *Potamogeton praelongus* (Abb. 4 und 5) oder der monotypischen Gattungen *Anacamptis* und *Groenlandia* (Abb. 6 und 7) ähneln einander zwar mehr oder weniger stark in ihren Umrissen, aber die Karten differieren in der Zahl verarbeiteter Quellen (Tab. 2) und erst recht in der Menge dort entnommener Fundpunkte deutlich: Die Orchideen-Areale erscheinen kompakter.

Allein vom Arealbild Aussagen zur Siedlungsdichte einer Sippe im Areal oder auch nur Teilen davon ableiten zu wollen, ist stets pro-

blematisch und sollte ohne umfassende Kenntnis der Geländemerkmale und Ökologie der Art sowie vor allem der methodischen Hintergründe beim Erstellen der Arealkarte ausschließlich den Autoren derselben vorbehalten bleiben.

Aus den hier vorgestellten Orchideen-Arealen lassen sich pflanzengeographische Charakteristika bereits gut erkennen, so z. B. die Ostseitenbindung von *Cypripedium calceolus*: Von HULTÉN (1958) noch zu den amphiatlantischen Arten gestellt, hat der besonders im mandschurisch-sibirischen Raum evidente Informationszuwachs den eurasiatischen Verbreitungsschwerpunkt zwischenzeitlich ostwärts in Richtung Mittelsibirien verschoben: Das heutige Arealbild zeigt eine in Nordamerika deutlich und in Eurasien noch deutlich genug akzentuierte Ostseitenart, die aber auch im extremeren Ostseitenklima Ost- und Zentralasiens markant zurücktritt bis fehlt (Abb. 4 und Abb. 21 in JÄGER 1968); so kongruiert auch die Vorstellung von *Cypripedium calceolus* als großblättrige Waldorchidee der kühlgemäßigten Zone mit der Charakteristik temperater Ostseitenarten von JÄGER (l. c.: 280).

Bei *Potamogeton praelongus* scheint es sich indes nach Abb. 5 tatsächlich um eine tendenziell amphiatlantische Art zu handeln, auch wenn das Areal noch als zirkumpolar zu beschreiben ist und nicht exakt der Definition amphiatlantischer Arten bei HULTÉN (1958: 3) entspricht.

Für den Artenschutz in Mitteleuropa lässt sich folgern, dass *Cypripedium*-Vorkommen um so höher zu bewerten sind, je weiter (nord)westlich sie liegen. Bei *Potamogeton praelongus* gilt aber nicht zwangsläufig das Gegenteil (Abb. 5), da hier die seit den frühpostglazialen Verhältnissen regional unterschiedlich intensiv(en) sukzessiven wie anthropogen forcierten pH-Verschiebungen und Eutrophierungen der Gewässer zu berücksichtigen sind.

4.3 Klimatische Interpretation

Jedes Gesamtareal beinhaltet die Verbreitungsgrenzen einer Art als Abbild ihrer ökologischen Amplitude. Diese areallimitierenden Bereiche lassen sich in der Regel klimatisch begründen, so dass die Quintessenz einer Arealkarte in der interpretierten Verknüpfung von

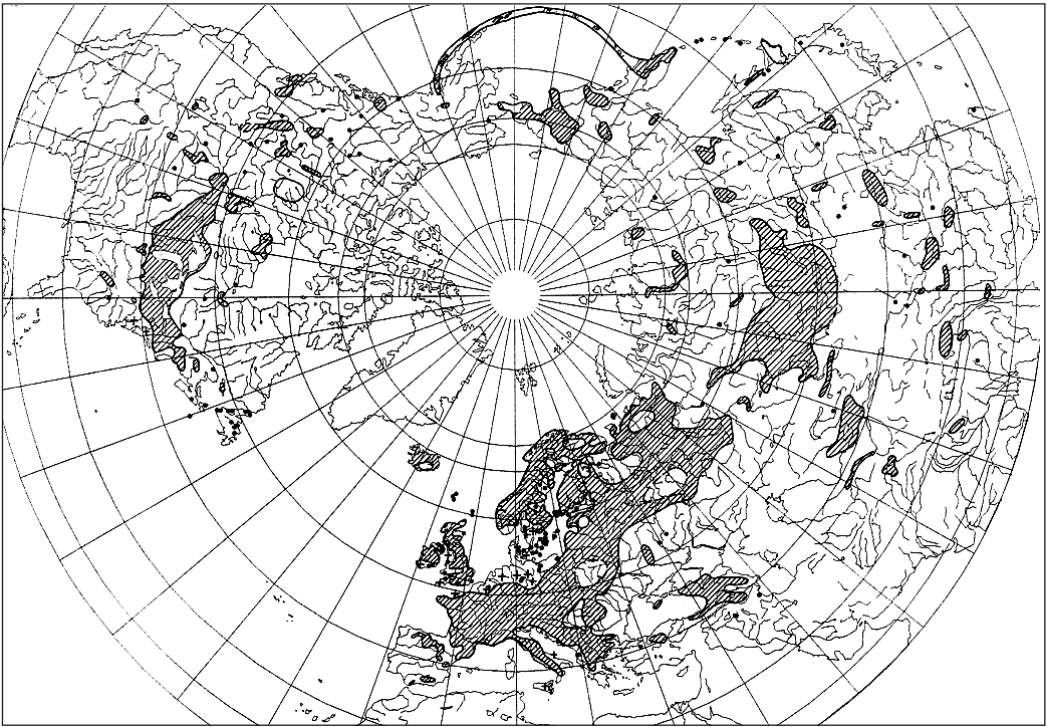


Abb. 2. Areal von *Coeloglossum viride* (L.) HARTM. s. l.

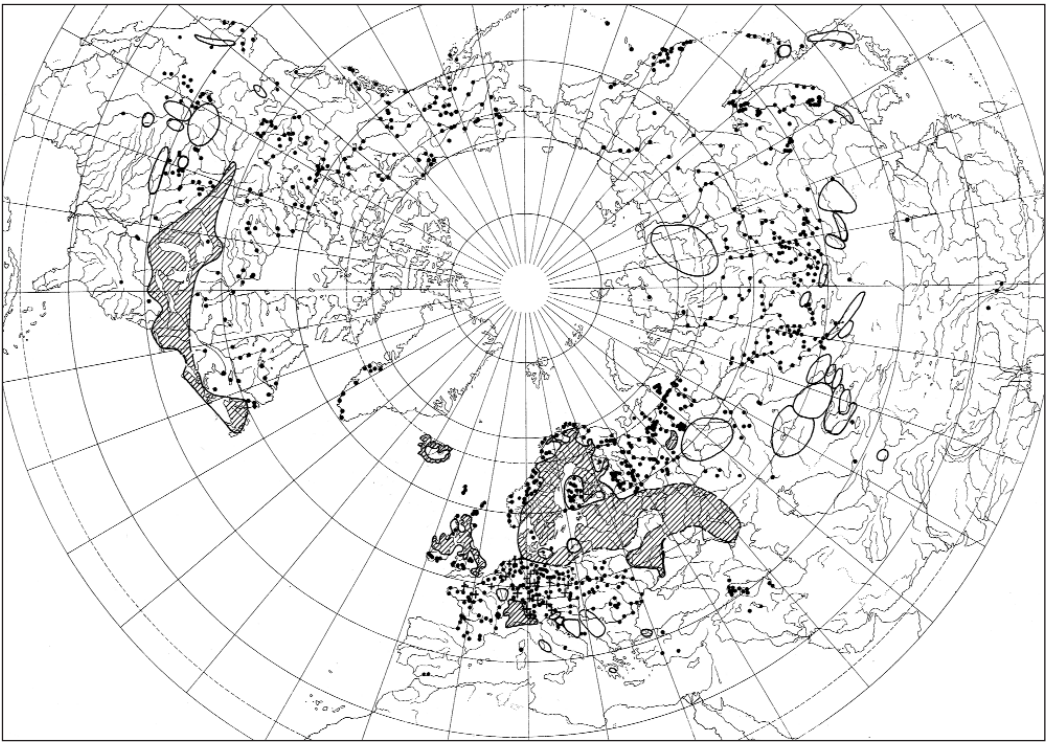


Abb. 3. Areal von *Potamogeton gramineus* L.

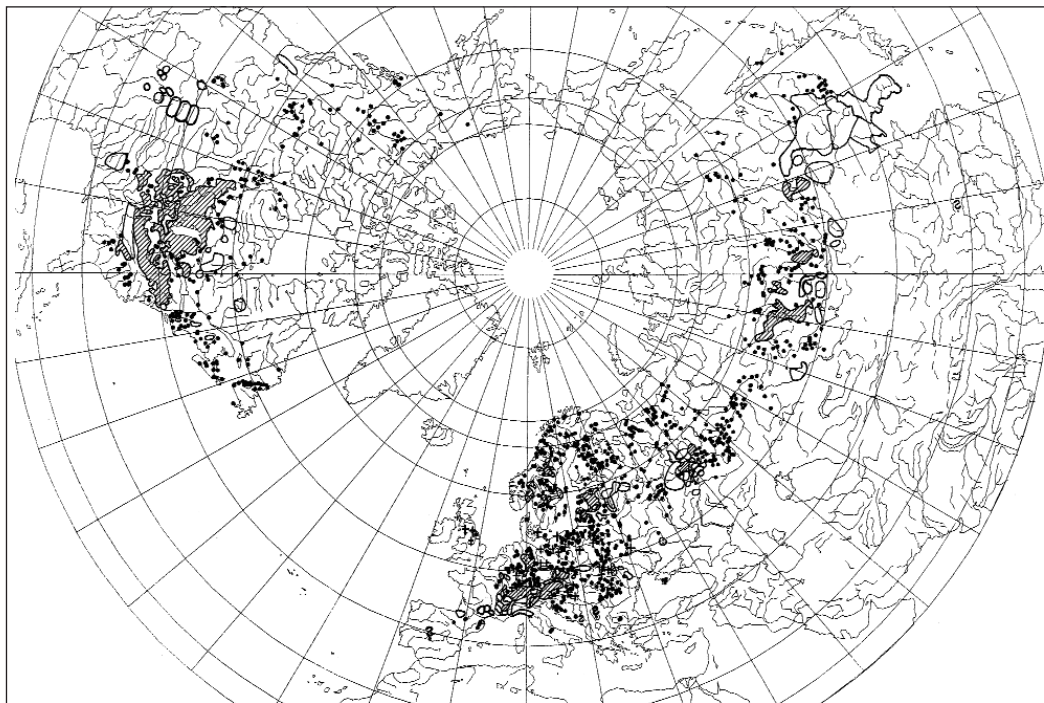


Abb. 4. Areal von *Cypripedium calceolus* L. s. l.

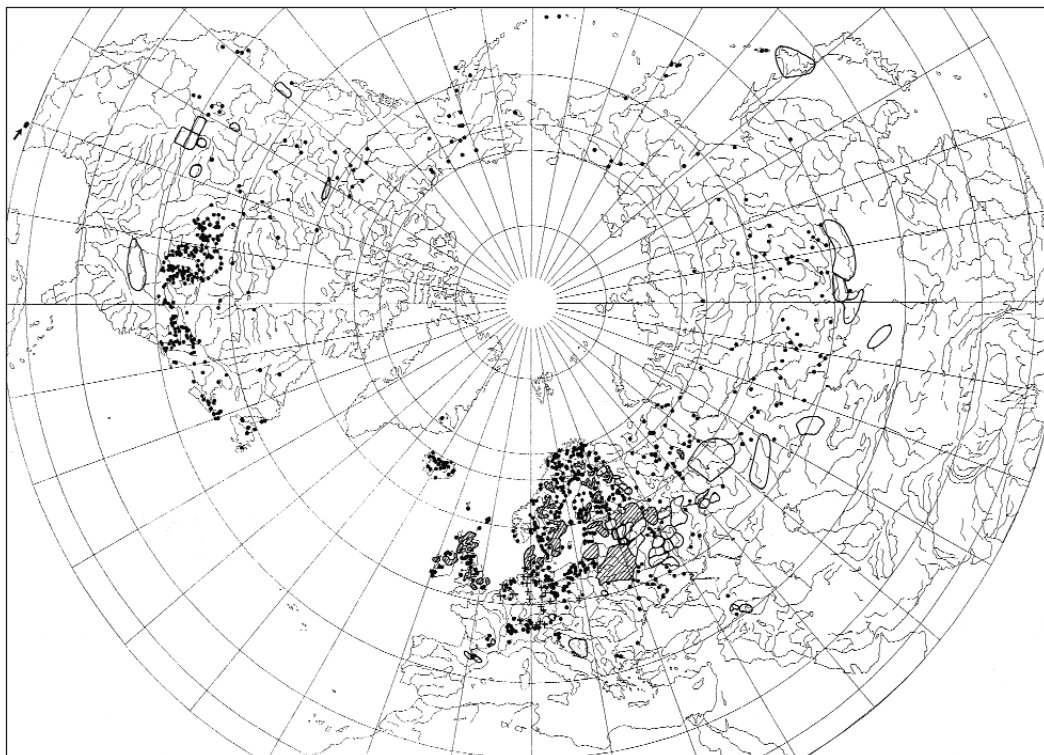


Abb. 5. Areal von *Potamogeton praelongus* WULFEN.

mit den jeweils begrenzenden Isothermen u. a. Klimalinien korrelierten Arealgrenz-Abschnitten besteht.

Somit hängt bei in genügender Dichte verfügbaren Klimadaten die Genauigkeit einer Verbreitungsanalyse von der Exaktheit der Arealgrenzen ab, die wiederum primär durch die Fundpunktdichte bestimmt wird. Diese Punktdichte ist an den Arealgrenzen der Orchideen zwar oftmals höher (vgl. Abb. 4 und 5, 6 und 7 usw.), aber auch bei den Laichkrautgewächsen zur Festschreibung klimatischer Grenzen stets

ausreichend, sofern nicht noch Einschränkungen - vor allem taxonomischer Art (vgl. 4.6) - hinzutreten. Vielfach sind für bestimmte Arealrandbereiche auch Extrapolationen möglich und legitim, zumal sich mediterran-mitteuropäische Sippen ähnlicher Verbreitung in das Arealtypen-System von MEUSEL & JÄGER (1992) einordnen und vergleichend analysieren lassen.

Auf dieser Basis wird die Computermodellierung von Arealkarten künftig vor allem in den Tropen u. a. wenig inventarisierten Regionen der Erde rasant an Bedeutung gewinnen.

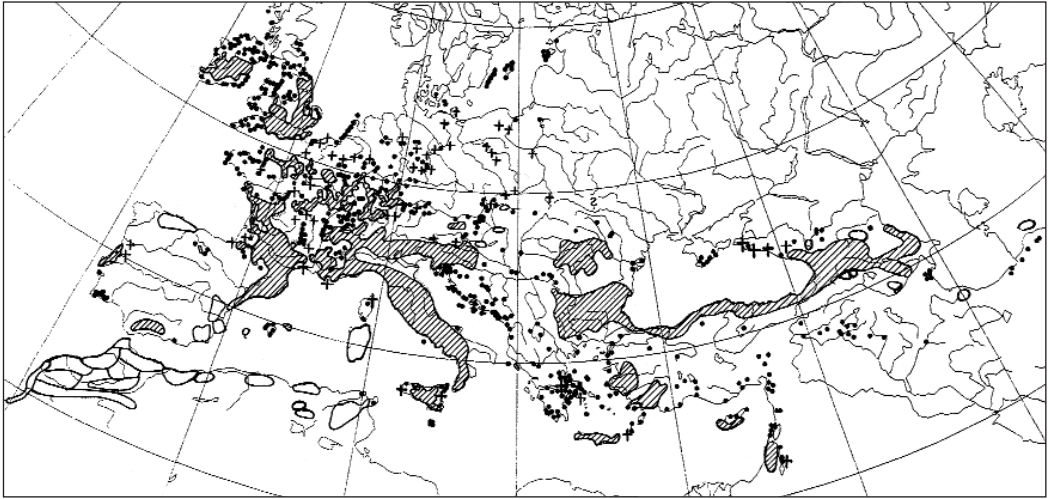


Abb. 6. Areal von *Anacamptis pyramidalis* (L.) RICH.

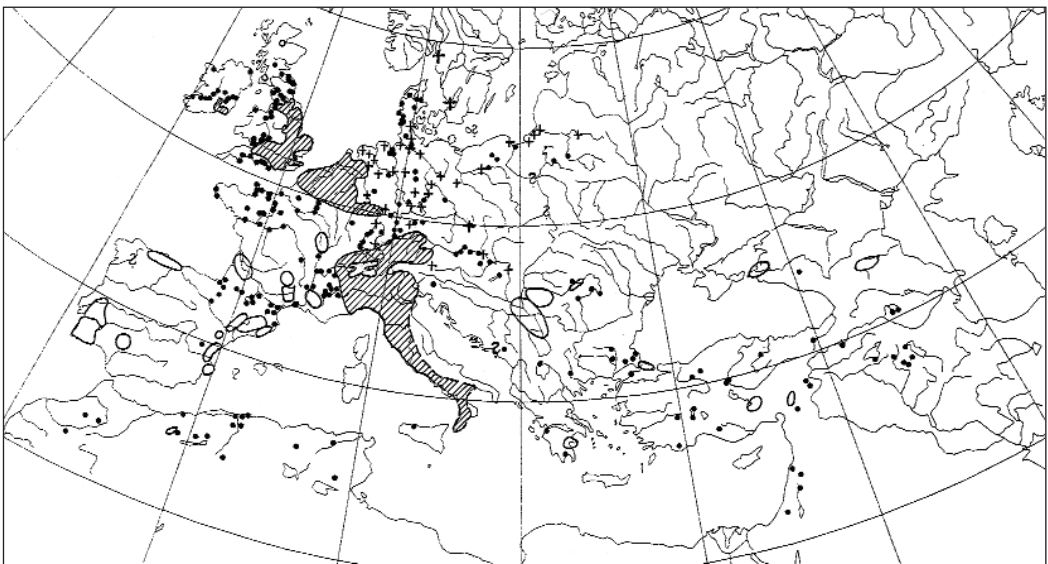


Abb. 7. Areal von *Groenlandia densa* (L.) FOURR.

4.4 Räumliche Homogenität der zeitlichen Dynamik

Aus Naturschutzsicht mindestens ebenso interessant wie die sukzessive räumliche ist die anthropogen forcierte zeitliche Dynamik innerhalb des Areals. Eine Darstellung dieses Wandels setzte aber die Verfügbarkeit zeitlich differenzierter Daten in möglichst gleicher Qualität für alle Arealbereiche voraus, was auf absehbare Zeit wohl unrealistisch und heute am ehesten bei einigen Lokalendemiten machbar erscheint.

Diesen Ansprüchen genügende Atlanten für komplette bzw. wesentlichste Teile der Floren liegen uns bisher für einige Staaten Nordwest- und Zentraleuropas vor (PERRING & WALTERS 1990; VAN ROMPAEY & DELVOSALLE 1979; MENNEMA et al. 1980, 1985; VAN DER MEIJDEN et al. 1989; HAEUPLER & SCHÖNFELDER 1989; BENKERT et al. 1996). Nachahmenswert ist das OPTIMA-Projekt zur Kartierung der Orchidaceae des Mittelmeergebietes (BAUMANN & KÜNKELE 1980), in dem ebenfalls eine zeitliche Differenzierung angestrebt wird.

Aus Japan, dem Gebiet um die Großen Seen des östlichen Nordamerika und weiteren High-Tech-Zentren sind uns „lediglich“ mehr oder weniger aktuelle Florenwerke bzw. -atlanten, aber bisher weder Gefährdungs- noch zeitlich differenzierte Rasterkartenanalysen bekannt geworden.

Für Zentralasien liegen einige gründliche Dokumentationen vor (z. B. GRUBOV & EGOROVA 1977; YU-CHUAN 1985; GUBANOV 1996), die aber auf bis über 100 Jahre alten Belegen aufbauen und mangels entsprechender Daten jeglichen dynamischen Aspekt vermissen lassen; daher finden sich u. a. in diesen Regionen Punkte in den Karten, die seit über 100 Jahren erloschen sein können, während etwa in Zentraleuropa „†“-Signaturen für Fundorte möglich sind, die 1945 oder gar 1970 noch existierten!

Als Resultat dieser Datenheterogenität erscheinen in aktuellen Holarktis-Arealkarten Nordwest- und Zentraleuropa regelmäßig als „Artensterbezentren“ - ein in dieser Fokussie-

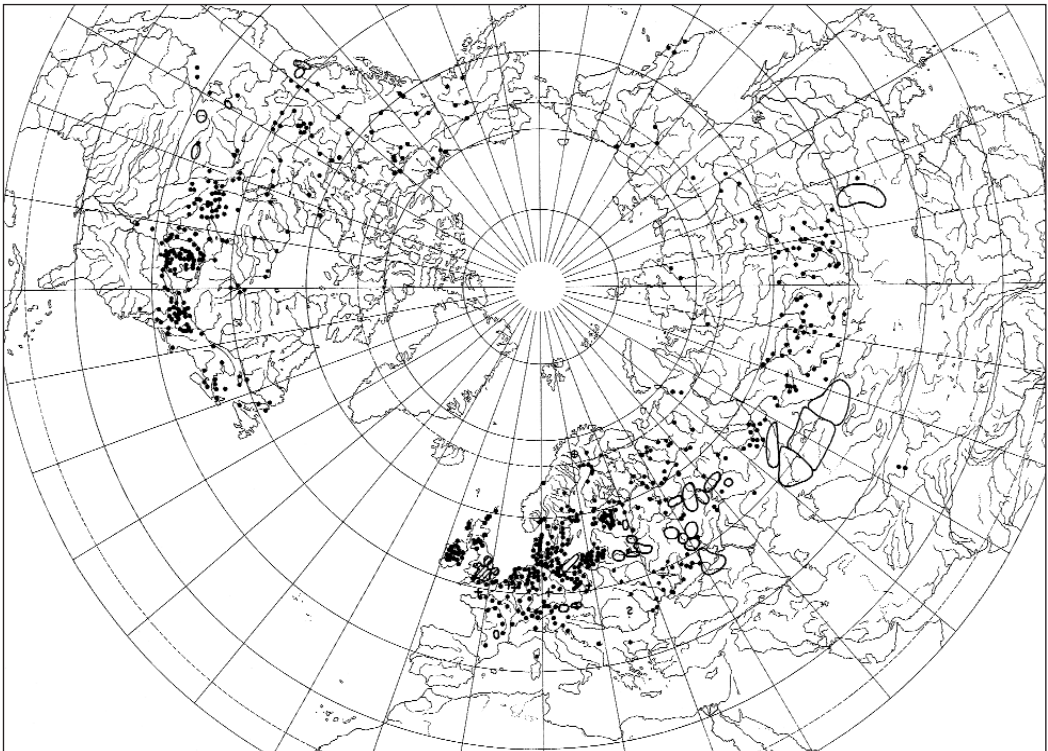


Abb. 8. Areal von *Potamogeton friesii* RUPR.

rung völlig verfehlter Eindruck, der typisch etwa in den Abb. 2 und 3 oder bei WELK (2001: Abb. 1) vermittelt wird.

Noch eklatanter werden die Erfassungsdefizite selbst in den bestkartierten Ländern der Welt bei taxonomisch problematischen und/oder habituell unauffälligen Sippen, wofür schmalblättrige *Potamogeton*-Arten als Modellbeispiel gelten müssen (z. B. Tab. 3): Während *Potamogeton gramineus* zumeist breite Schwimmblätter sowie als Besonderheit auch Landformen (CHARKEVIČ 1987; OBERDORFER 2001) ausbildet und so vergleichsweise gut kenntlich ist, lässt das Arealbild von *Potamogeton friesii* nicht einmal das „zentraleuropäische Aussterbezentrum“ erkennen, obwohl beide Arten in Deutschland als gleichermaßen stark gefährdet gelten (KORNECK et al. 1996): Der

Grund liegt beim obligat submersen und nicht leicht zu determinierenden *Potamogeton friesii* in der vor allem betreffs der historischen Funde geringeren Datendichte, was sich über das gesamte Areal verfolgen lässt (vgl. Abb. 3 und 8).

Zu resümieren ist erneut, dass die Orchideen den positiven Kontrast zu den (schmalblättrigen) *Potamogeton*-Arten und vermutlich insgesamt den positiven Extremfall unter allen holarktischen Gefäßpflanzen darstellen: Zahllose Originalarbeiten erhöhen hier nicht nur die Fundortdichte beträchtlich, sondern tragen vielfach auch zu einem topographisch breiter gestreuten Überblick zur zeitlichen Dynamik bei.

Es stellt sich die Frage, ob das Einfügen erloschener Vorkommen in die Arealkarten angesichts solcher Konfliktansatzpunkte überhaupt

Tab. 3. Mutmaßlich durch unterschiedliche Erfassungsintensität suggerierte „Pseudo-Divergenz“ der Dynamiktrends breit- und schmalblättriger *Potamogetonaceae* in den Niederlanden.
(Daten nach MENNEMA et al. 1980, 1985; VAN DER MEIJDEN et al. 1989).

	Art	Erfasste Vorkommen		Änderung	
		vor 1950	ab 1950	absolut	[%]
b r e i t b l ä t t r .	<i>Groenlandia densa</i>	120	101	-19	-15,8
	<i>Potamogeton alpinus</i>	142	126	-16	-11,3
	<i>Potamogeton coloratus</i>	4	2	-2	-50
	<i>Potamogeton crispus</i>	411	894	483	117,5
	<i>Potamogeton gramineus</i>	87	55	-32	-36,8
	<i>Potamogeton lucens</i>	438	493	55	12,6
	<i>Potamogeton natans</i>	809	1032	223	27,6
	<i>Potamogeton nodosus</i>	8	10	2	25
	<i>Potamogeton perfoliatus</i>	460	437	-23	-5
	<i>Potamogeton polygonifolius</i>	272	172	-100	-36,8
	<i>Potamogeton praelongus</i>	24	14	-10	-41,7
	Mittelwert			51	-1,3
s c h m a l b l ä t t r .	<i>Potamogeton acutifolius</i>	38	105	67	176,3
	<i>Potamogeton compressus</i>	131	271	140	106,9
	<i>Potamogeton friesii</i>	75	284	209	278,7
	<i>Potamogeton obtusifolius</i>	110	204	94	85,4
	<i>Potamogeton pectinatus</i>	565	1081	516	91,3
	<i>P. pusillus & berchtoldii</i>	274	629	355	129,6
	<i>Potamogeton trichoides</i>	16	337	321	2006,2
	Mittelwert			243	410,6

sinnvoll ist: Dies soll hier dennoch klar bejaht werden, weil

1) auf diese Weise weltweit akuter Handlungsbedarf in Sachen Inventarforschung und Naturschutzengagement aufgezeigt wird;

2) bei Kenntnis der methodischen Hintergründe und naturwissenschaftlichen Zusammenhänge sinngebende Extrapolationen zur Dynamik durchaus möglich sind;

3) das Weglassen erloschener Fundorte einer Unterschlagung vorhandener Informationen gleichkäme.

4.5 Repräsentanz in Rotbüchern bzw.

Gefährdungsanalysen

Alle 21 in ROTHMALER (2002) für Deutschland genannten Arten der Laichkrautgewächse und ebenso viele (ausgewählte) der Orchideen wurden daraufhin überprüft, wie oft sie in den 16 in Tab. 4 genannten Rotbüchern usw. vertreten sind: In der auf soliden Einstufungskriterien und einer überdurchschnittlichen Datenbasis fußenden Roten Liste für die BRD (KORNECK et al. 1996) stehen 13 *Potamogetonaceae* „nur“ 16 *Orchidaceae* gegenüber: Klammert man die (Fast-)Kosmopoliten *Potamogeton crispus*, *nodosus*, *pectinatus* und *perfoliatus* aus, so ergibt sich für beide Familien ein Anteil gefährdeter Arten von 76 bzw. 81 %. Als Kontrastbeispiel sei das Rotbuch der Ukraine (SYTNIK et al. 1988) zitiert, in dem 0 % bedrohter *Potamogetonaceae* immerhin 90 % der 20 in der Ukraine präsenten von den 21 hier überprüften Orchideen gegenüber stehen!

Allgemein wurde in keinem vor 1995 publizierten Rotbuch russischsprachiger Gebiete ein als gefährdet eingestuftes Laichkraut gefunden (z. B. Tab. 4); erst ABRAMOV (1997) führt neben 18 *Orchidaceae* auch 2 *Potamogetonaceae* und weitere Wasserpflanzenarten auf. Das Rotbuch von Bulgarien (VELČEV et al. 1984) ist die einzige in Tab. 4 erfasste Gefährdungsanalyse, die bei den *Potamogetonaceae* mehr gefährdete Arten nennt als bei den dort wie hier vorkommenden ausgewählten *Orchidaceae*.

Welche Folgen eine latente Datenheterogenität haben kann, verdeutlicht etwa die Ausweisung des nach WIEGLEB & KAPLAN (1998) über 3 Kontinente verbreiteten und selbst in Zentral-europa teilweise eher unterkartierten (vgl. Tab.

3!) *Potamogeton trichoides* Cham. et Schltdl. als „Weltweit gefährdete Sippe“ sogar bei KORNECK et al. (1996: 156).

Die „Orchideen-Lastigkeit“ vieler Rotbücher kommt wiederum den Orchideen-Arealentwürfen zugute, da den Rotbüchern besonders im (süd)osteuropäisch-sibirischen Raum zumeist Verbreitungskarten beigegeben sind.

Nicht wegzudiskutieren ist andererseits ein aus Naturschutzsicht psychologisch unglücklicher Begleiteffekt solcher oft besonders sensible Arealrandlagen darstellenden Detailverbreitungskarten an exponierter Stelle!

4.6 Taxonomisch-chorologische Probleme

Die mehr oder weniger weit gefasste Umgrenzung einer Sippe im taxonomischen Sinn ist logisch mit deren Gesamtverbreitung korreliert und hat daher direkten Bezug zur (potentiellen) Gefährdung (vgl. 4.1; JÄGER & HOFFMANN 1997). Neben dieser weiter unten abzuhandelnden hierarchischen Komponente wird hier zunächst verdeutlicht, welche Probleme schon bei taxonomisch gleichrangig geführten Sippen entstehen.

Cephalanthera longifolia reicht nach aktuellem Stand ostwärts bis Zentralchina, benötigt aber als spät austreibende thermophile Waldorchidee eine Vegetationsperiode von ≥ 170 Tagen und fehlt zumindest unter den gegenwärtigen Klimabedingungen in Sibirien. Mit *Cephalanthera longibracteata* BLUME 1858 existiert eine vikariierende oder mit *C. longifolia* identische Sippe in Ostasien (Abb. 9). Diese fernöstlichen Vorkommen weisen weder ökogeographisch noch morphologisch wesentliche Unterschiede zur europäischen *C. longifolia* auf: Nordwärts wirken weniger als ca. 170 Tage Vegetationszeit und südwärts Julimitteltemperaturen über 24 °C limitierend, nach Zentralasien hin Jahresniederschläge unter 400 mm. Das in ostasiatischen Floren strapazierte Trennmerkmal der stets fast laubblattartig vergrößerten untersten Blütentragblätter ist nichtig, da diese zuweilen auch in europäischen Populationen auftreten (z. B. BUTTLER 1996; BAUMANN & KÜNKELE 1988).

Das Problem besteht lediglich in der scharfen Disjunktion zwischen beiden (Teil-)Arealen in der nordwest- und nordostchinesischen Flo-

renprovinz (Nei Mongol Zizhiqu; Hebei) sensu MEUSEL & JÄGER (1992), die durch das streng monsungeprägte dortige Klima mit 50 bis über 70 % Jahresniederschlag im Zeitraum Juni - August bedingt ist: *C. longifolia* ist zwar auch an das asiatische Monsunklima angepasst (vgl. NASIR & ALI 1972), meidet aber dessen Kerngebiete. Die starke Arealfragmentierung im Bereich des ausgeprägten Ostseitenklimas deutet, wie auch die (heute) isolierten Vorkommen im Südsibirien und in Hyrkanien als exponierten Regionen mit „etwa gleichem Anteil von Ost- und Westseitenarten“ und „Vorposten von Ostseitenarten in Europa“ (JÄGER 1968: Abb. 21), auf einen Reliktcharakter all dieser (rand)asiatischen Populationen hin; damit wäre zugleich die erstrangige Schutzwürdigkeit der asiatischen, insbesondere der ostasiatischen Vor-

kommen dieses Formenkreises festgeschrieben - prioritär noch vor Bemühungen um den Schutz der (heute) klar westseitenorientierten *C. longifolia* in Europa!

Icon. Corm. Sinic. V (1976) nennt letztere für Südwest-, West- sowie Nordchina und erwähnt *C. longibracteata* nicht, gibt aber als nördlichste Provinzen die zentralchinesischen Regionen von Gansu, Shaanxi und Henan an. Auch RENZ (in RECHINGER 1978) nennt *C. longifolia* für Zentralasien, Korea und Japan, ohne *C. longibracteata* auch nur als Synonym zu erwähnen. - Die Indizien für eine Identität beider Sippen erscheinen ausreichend, doch werden beide bis zu einer definitiven Klärung getrennt dargestellt (Abb. 9).

Die ostwärtige Arealausweitung um etwa 40 Längengrade wäre ein beträchtlicher Zugewinn

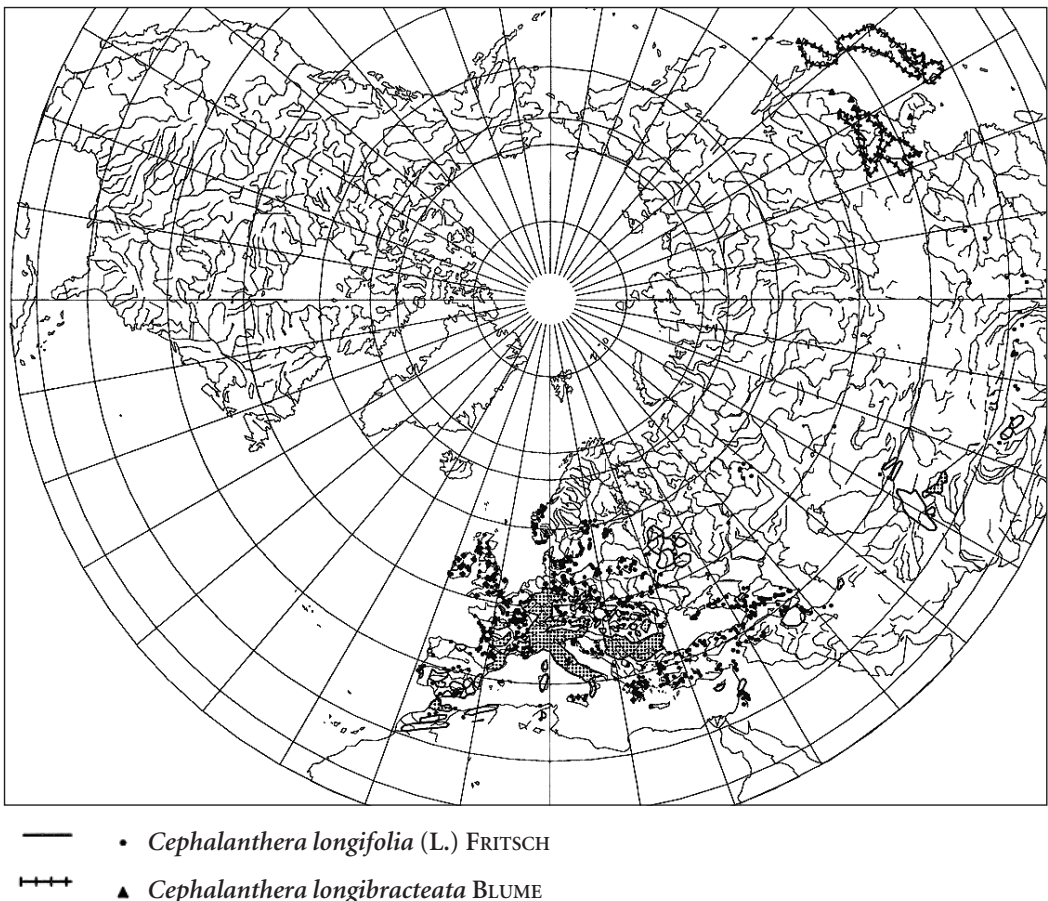


Abb. 9. Areale von *Cephalanthera longifolia* (L.) FRITSCH (eurasiatisch) und „*Cephalanthera longibracteata* BLUME“ (ostasiatisch).

von $\geq 10\%$ der bisher einhellig akzeptierten Gesamtverbreitung von *C. longifolia* (HULTÉN & FRIES 1986: Karte 540) und dürfte somit nach den bei SCHNITTLER & LUDWIG (1996: 727) fixierten Kriterien für mögliche Gefährdungseinstufungen zumindest in Asien durchaus relevant werden.

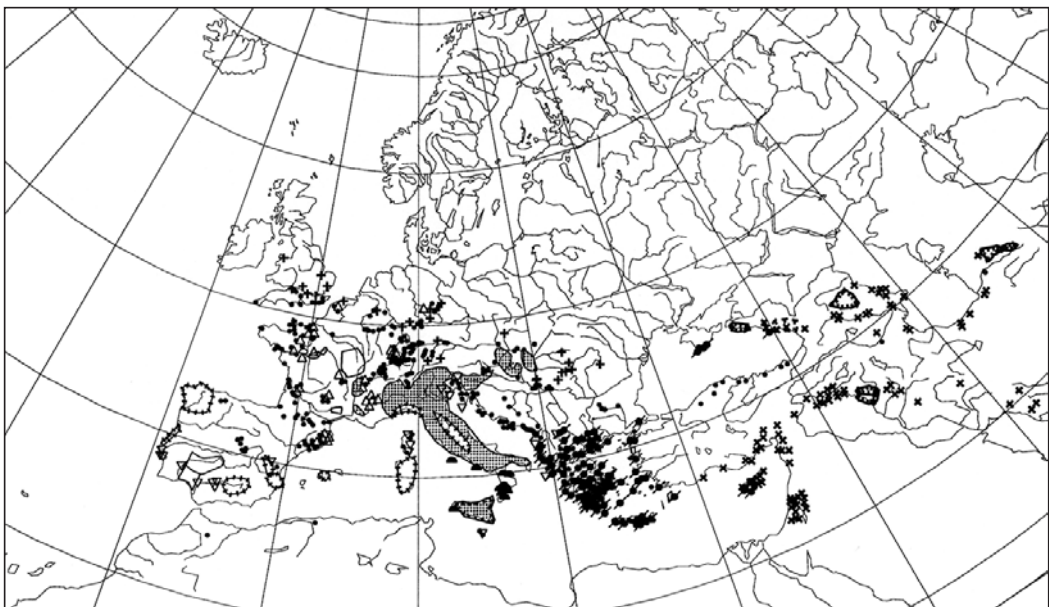
4.7 Taxonomisch-hierarchische Relevanz und Sippenabgrenzungen

Die Arealweite einer (Klein-)Art hängt nie von deren Rangeinstufung ab: *Ophrys mammosa* DESF. 1807 hat dasselbe Areal wie *Ophrys sphegodes* ssp. *mammosa* (DESF.) SOÓ 1958. Die Verantwortung der Einstufung nach makroskopisch-morphologischen, molekularen, chorologischen u. a. Kriterien obliegt allein kundigen Taxonomen - worunter es aber gerade unter

den Orchideenkundlern auch weniger kritische geben mag.

Die Chorologie ist somit gefordert, Datengrundlagen beizubringen. Pragmatisch bedeutet dies als oberstes Gebot, bei unklaren taxonomischen Rangstufen offensichtlich eng verwandter Sippen zunächst das Areal des gesamten Formenkreises sensu lato (= im weiten Sinn) darzustellen, wobei sich oft schon Hinweise auf eher höhere oder niedrigere Rangstufen ergeben.

Am Vergleich von *Ophrys sphegodes* s. l. und *Ophrys holoserica* s. l. (Abb. 10 und 11) lässt sich das beispielhaft nachvollziehen: Während die *incubacea*-, *araneola*-, *exaltata*-, *mammosa*- und *transhyrcana*-Sippen des *sphegodes*-Aggregates ökogeographisch gut und plausibel gegeneinander abgegrenzt sind, zeigt sich beim *holoserica*-



- • *Ophrys sphegodes* MILLER
- ▽ *Ophrys incubacea* BIANCA
- △ *Ophrys araneola* RCHB.
- ● *Ophrys exaltata* TEN.
- × *Ophrys mammosa* DESF.
- * *Ophrys transhyrcana* CZERNJAK.

Abb. 10. Areale von *Ophrys sphegodes* MILL. s. str. sowie einigen Nächstverwandten.

Aggregat ein Desaster: Allein für Kreta werden einschließlich der Nominatform (mindestens) 3 (Unter-)Arten angegeben, zudem bildet die Nominatform selbst in fast allen 8 Himmelsrichtungen die Arealgrenze! - Als Konsequenz wäre vom *holoserica*-Aggregat aktuell nur das Gesamtareal im weitesten Sinn darzustellen, bis der Formenkreis sinnvoll geordnet erscheint. In

die Abb. 10 und 11 sind der Übersichtlichkeit halber keineswegs alle z. B. bei BAUMANN & KÜNKELE (1988) auch nur im Artrang präsentierten *sphegodes*- und *holoserica*-Verwandten aufgenommen worden.

Im Gegensatz zu den weiter oben umrissenen Fällen sieht sich hier der Bearbeiter der *Potamogetonaceae* im Vorteil: Die immense mor-



- • *Ophrys holoserica* (BURM. fil.) GREUTER
- × subsp. *elatior* GUMPRECHT
- TTTTT ▼ subsp. *oxyrrhynchos* (TOD.) SOÓ
- subsp. *pollinensis* NELSON
- subsp. *apulica* DANESCH
- ▣ subsp. *maxima* (FLEISCHM.) GREUTER
- ⊙ subsp. *holubyana* (ANDRAS.) DOST.
- ★ subsp. *candica* NELSON
- ◆ subsp. *heterochila* RENZ & TAUBENHEIM
- ▽ subsp. *orientalis* RENZ

Abb. 11. Areale von *Ophrys holoserica* (BURM. fil.) GREUTER s. str. sowie einigen Nächstverwandten.

phologische Variabilität von Wasserpflanzen ist seit langem bekannt, so dass selbst bei sehr großen *Potamogeton*-Arealen vergleichsweise wenige infra- oder conspezifische Taxa zu berücksichtigen waren; selbstverständlich existieren auch hier Entwicklungsreihen u. a. Differenzierungen innerhalb der Gattungen und Arten: DAUMANN (1963) verweist auf blütenökologische Progressionsreihen wie die obligate Windbestäubung bei *P. natans* und *nodosus*, aber fakultative Wasserbestäubung bei *P. lucens*. WIEGLEB & KAPLAN (1998) nennen zahlreiche Kleinsippen und Ökomorphosen - wie etwa „*P. helveticus*“ - von *P. pectinatus*.

Die nach WIEGLEB & KAPLAN (1998) weltweit 69 Arten und ≥ 50 Hybriden umfassende Gattung *Potamogeton* birgt eine in Jahrmillionen gereifte genetische Vielfalt, deren permanente relative Stabilisierung durch Vogelausbreitung über Früchte als auch klonal über Turionen selbst an den Arealrändern etwa in Metapopulationen vorstellbar erscheint. - Die stenöken und daher oft stenochoren, insekten- oder selbstbestäubten, ausnahmslos konkurrenzwachen hiesigen Orchideen stehen hingegen auf durchschnittlich geringerer Fläche unter permanentem Selektionsdruck sowohl durch Bestäuber (z. B. WILLEMS & LAHTINEN 1997) als auch die Begleitflora und haben keine den Turionen vergleichbare Möglichkeit der Fernausbreitung vegetativer Diasporen.

Da Windausbreitung in der Regel weniger effektiv ist als Vogelausbreitung und die hochspezifische Insektenbestäubung selektierender wirkt als Wind- oder Wasserbestäubung bzw. klonale Vermehrung, variieren Orchideen an ihren Arealrändern u. U. stärker und degenerieren dort vermutlich schneller (vgl. z. B. ECCARIUS & HEINRICH in ECCARIUS 1997 für *Ophrys araneola*) als Laichkräuter, dürften aber auch schneller neue Sippen evolvieren.

Aus den dargelegten systematischen Problemen lässt sich für die Praxis kritisch ableiten:

1) Auf dem taxonomischen Sektor wirkt sich die überdurchschnittlich hohe Zahl der Orchideen-Bearbeiter eher nachteilig aus.

2) Obgleich das Areal einer Sippe von ihrer taxonomischen Rangzuweisung unabhängig ist, liegt eine Tragik der infraspezifischen Rangstufen in ihrer mangelnden Präsenz in checklists,

Verbreitungskartendateien usw., was wiederum auf ihre Unterrepräsentanz bei der Geländedatenerhebung zurückführbar ist.

3) Korrelationen etwa zwischen Arealkarten und Evolutionsgeschwindigkeiten bis hin zu Heterobathmien sind heute eher noch Visionen. Parallelisiert man Abundanzzentren vereinfacht mit Vitalitäts- und Genzentren, so könnte eine künftig höhere Datendichte den chorologischen Einfluss bei der Klärung von Sippenabgrenzungen stärken helfen, zumal der Anteil molekularer Expertisen in der Taxonomie aktuell rapide zunimmt.

4.8 Statusprobleme

Das Hauptziel des Naturschutzes besteht im Erhalten der bodenständigen Vielfalt natürlicher Strukturen, wobei Laichkräutern und Orchideen in Zentraleuropa dabei Schlüsselfunktionen zukommen; letzteres betrifft auch die grundsätzliche Bedeutung von Statusfestlegungen für den Naturschutz. Einzelne dieser unsrigen „Ur-Floren-Elemente“ können aber anderenorts durchaus als Plage angesehen werden, wenn sie sich als Neophyten massiv in die Floren einnischen - ähnlich wie z. B. *Impatiens parviflora* DC. oder *Fallopia japonica* (HOULT.) RONSE DECR. in Deutschland.

Potamogeton crispus ist salztolerant, euryök (ELLENBERG in ELLENBERG et al. 1992; OBERDORFER 2001), besiedelt (fast?) alle Florenreiche (Abb. 12) und ist somit ein Kosmopolit sensu SCHROEDER (1998: 101). Die Art dürfte eher überdurchschnittlich gut erfasst sein (vgl. 4.4), gilt sie doch als morphologisch bestkennntliche innerhalb der Gattung (WIEGLEB & KAPLAN 1998).

In Amerika, wo *P. crispus* im Süden seit ≥ 120 Jahren (z. B. TUR 1982), in Mexiko und im Norden noch wesentlich länger bekannt ist (GONZALEZ GUTIERREZ 1989), wird die Art spätestens seit FERNALD (1932) und DANDY (1937) als eingeschleppt angesehen (z. B. WIEGLEB & KAPLAN 1998) - nur wenige amerikanische Autoren stellen dies in Frage (z. B. VOSS 1972; TUR 1982).

Für den Neophyten-Status in Amerika spräche, daß *P. crispus* nordwärts nur bis zur temperaten Florenzone holarktisch verbreitet ist (Abb. 12) und andere altweltliche Wasserpflan-

zen mit vergleichbarer nördlicher Arealgrenze zumindest heute in Amerika fehlen.

Neutralisieren lassen sich Darstellungen etwa von FERNALD (1932: 122, Fußnote 2), wonach die Art ein lokal aggressives Unkraut sei: Massenvermehrungen des *P. crispus* sind z. B. auch aus Ägypten bekannt (TÄCKHOLM 1974; EL HADIDI & FAYED 1995); auch für die Niederlande ist ein unter den breitblättrigen *Potamogeton*-Arten überproportionaler Anstieg der Nachweise dokumentiert (Tab. 3). Die nach FRANK & KLOTZ (1990) nur mäßig urbanophobe Art vermag etwa mit steigender Besiedlungsdichte und/oder Nutzungsintensität einhergehende anthropogene Gewässerbelastungen bis zu einem bestimmten Maß für Expansionen bis Gradationen zu nutzen (vgl. z. B. KLEINSTEUBER & WOLFF in SEBALD et al. 1998).

Gegen den Neophyten-Status in Amerika finden sich mehrere Argumente:

1) *Potamogeton*-Samen können Jahrzehnte keimfähig sein (VAN DE WEYER 1997), sind aber für die Reproduktion am Standort der Mutterpflanzen zumeist bedeutungslos (BRUX et al. 1989). Entscheidend stimuliert wird ihre Keimung nach GILLHAM sowie SMITS et al. (zit. in BONN & POSCHLOD 1998) vielfach erst nach Passage von Vogeldärmen; als Maximaldistanzen endoornithochorer Fernausbreitung werden von DE VLAMING & PROCTOR (zit. l. c.: 94) immerhin Strecken von über 2500 Meilen diskutiert.

2) Diverse Wasservogelarten queren auf verschiedenen Routen die Ozeane zwischen Neuer und Alter Welt (vgl. SCHÜZ et al. 1971): Regulär transatlantisch zieht *Puffinus puffinus*, regulär transpazifisch *Puffinus tenuirostris*; für die oft variabel ziehende *Anas acuta* wurde sporadisch beides beobachtet. Transpazifische Migration ist auch bei *Sterna hirundo* nachgewiesen. *Sterna paradisaea* frequentiert auf jährlich über 30 000 km Zug regelmäßig alle 6 Florenreiche - hervorgehoben seien nur die zirkumantarktischen, die Südküsten der Südkontinente tangierenden Teilrouten. Pendelzüge oder gar interkontinentale Verdriftungen ganzer Vogelschwärme durch Witterungsextreme sind zwar nicht alltäglich, runden aber das Bild vom Spektrum der auch für Vogelausbreitung von Diasporen so wichtigen Zufallsereignisse ab.

3) Die Nordgrenze von *P. crispus* folgt heute in Asien und Amerika jeweils der 17,5 °C-Juli-Isotherme, in Europa wohl wegen des Golfstrom-Einflusses der 12,5 °C- (Britische Inseln) bzw. 15 °C- (Norwegen) und (ca.) 16,5 °C-Juli-Isotherme (Finnland). HULTÉN (1971: Karte 92) verzeichnet einen Subfossilfund der Art bei 66 °n.B. am Ylikitka-See (Finnland), der heute beinahe von der 14,5 °C-Juli-Isotherme tangiert wird (Climatic atlas 1970, 1979 & 1981). Schon geringe Änderungen von Klimaparametern bzw. Meeresströmungen genügten, um diese Arealgrenze von *P. crispus* deutlich nordwärts zu verschieben, zumal solche Schwankungen stets im ökosystemaren Kontext zu sehen sind - vgl. z. B. SCHÜZ et al. (1971: 109) zur Dynamik der Brutplatzwahl von *Puffinus puffinus* an der Ostküste Nordamerikas seit 1800. Nichts spricht dagegen, dass derartige Konstellationen seit dem Postglazial zuweilen gegeben waren.

Als Gründe für den südwardigen Rückzug von *P. crispus*, *Ceratophyllum submersum* und weiteren basiphilen Wasserpflanzen kommen neben Abkühlung und Verlandungsprozessen vor allem auch Azidifikationen, d. h. natürliche und teilweise anthropogen forcierte Versauerungen in Betracht (LANG 1994: 198 ff.).

4) Vergleiche mit Arten äquiformer Areale liefern weitere Indizien: Sowohl die nur einjährige *Najas marina* als auch der ausdauernde *P. crispus* leben obligat untergetaucht, sind salztolerant und vogelverbreitet. Obwohl *N. marina* einen geringfügig subkontinentaleren Verbreitungsschwerpunkt hat, ähneln die Areale beider Arten im globalen Maßstab einander: Im Unterschied zu *P. crispus* halten HULTÉN & FRIES (1986) *N. marina* in der gesamten Holarktis für indigen! - Es erhebt sich die Frage, inwiefern eine gewisse Salzwasserresistenz vor allem der Diasporen von eminenter Bedeutung für derartige Ausbreitungsvorgänge bzw. Statusfragen ist.

Als Kontraste dazu seien *Nymphoides peltata* und *Trapa natans* zitiert, deren postglazial synanthroper Status in (Nord-)Amerika außer Frage stehen dürfte: Beide Arten haben deutlich subkontinentale Arealkerne als die beiden vorgenannten und *Trapa* auch größere, schwerere und für Fernausbreitung ungleich weniger geeignete Früchte, die in prähistorischer Zeit

vermutlich als menschliche Nahrung dienten (LANG 1994: 209), während *Nymphoides* als Zierpflanze (MABBERLEY 1997) wohl gleichfalls anthropogen ausgebreitet wurde; beide bedürfen zudem intensiver Sommerwärme (OBERDORFER 2001) und sind vor allem reine Süßwasserarten (ELLENBERG in ELLENBERG et al. 1992).

Geht man davon aus, dass bei unseren Orchideen tatsächlich ausschließlich Windausbreitung möglich ist (ROTHMALER 2002), so erscheint in der erdgeschichtlichen Gegenwart die Distanz zwischen Eurasien und Nordamerika spontan kaum überbrückbar - am ehesten noch von selbst in der arktischen Florenzone fruchtenden Arten.

Epipactis helleborine ist die einzige in Europa urwüchsige Sippe, die synanthrop nach Nordamerika gelangt ist und sich dort auch einbürgern konnte (LUER 1975): Seit 1879 erfolgte von den ersten Nachweisen im Umfeld großer Städte des Ostteils eine westwärtige Ausbreitung bis mindestens 111 °w.L. im US-Bundesstaat Montana.

E. helleborine besiedelt in Nordamerika neben schattigen Wäldern, *Sphagnum*-Mooren, gehölzbestockten Sanddünen u. a. auch Hoch-

wasserschutzdämme und Müllkippen, vermehrt sich unter Gehölzen selbst in Gärten (LUER 1975; CASE Jr. 1987). Angesichts der früher offizinellen Verwendung (LUER 1975) sowie ihrer Attraktivität als Zierstaude verdichtet sich das nordamerikanische Siedlungsgebiet der *E. helleborine* zum Areal-Bild eines expandierenden Neophyten.

Auch hier fragt sich, wie die - vermutete oder erwiesene - Einschleppung von Arten auf andere Kontinente und ihre dortige Etablierung aus Naturschutzsicht zu bewerten ist: Zumindest vorsätzliche „Bereicherungen“ von Wildfloren sollten weltweit verboten werden, um diese zielgerichteten „Naturverschönerungen“ wenigstens bestmöglich einzudämmen. Einmal etablierte Neophyten sollten hingegen so lange nicht bekämpft werden, wie sie keine indigenen Sippen nachweislich aktiv verdrängen.

4.9 Fossile Nachweise und Arealentstehung

Für die Aufklärung von Sippendifferenzierung und präholozäner Arealodynamik birgt *Potamogeton* ein größeres Potential als die Orchideen, da von letzteren wegen der geringen Sedimentationsrate ihrer Standorte, ihrer zumeist

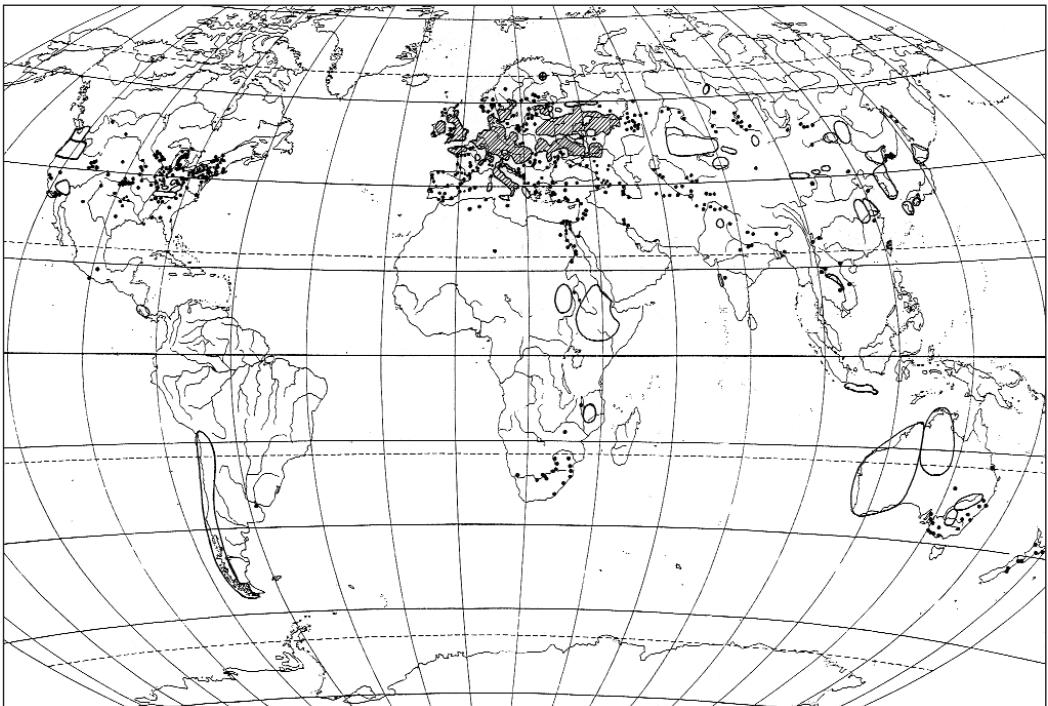


Abb. 12. Areal von *Potamogeton crispus* L.

aggregierten Pollenstruktur und aus weiteren Gründen ungleich weniger auswertbare Fossilien belegt sind (vgl. MEHL 1986).

Sowohl Potamogetonaceae als auch Orchidaceae sind für Europa stichhaltig seit dem Tertiär nachgewiesen: Im Eozän gab es allein in Europa über 80 nach Endokarpmerkmalen unterschiedene *Potamogeton*-Arten, erste rezente Vertreter seit dem Obermiozän (MAI 1995: 219). Umstritten ist die systematische Zuordnung gleichfalls eozäner Fossilien zu den Orchideen, so dass *Eoorchis miocaenica* MEHL derzeit als ältester glaubwürdiger Orchideenfund gilt.

Gelingt trotz ihrer oft weiten Verbreitung und zuweilen taxonomisch problematischen Merkmalsarmut bei rezenten *Potamogeton*-Arten die Rekonstruktion ihrer Areale vor allem für deren frühe Phasen eher als für die phylogenetisch eventuell viel jüngeren rezenten Orchideen, so kehrt die „rückwärts voranschreitende“ historische Arealaufklärung auch diese Verhältnisse um: Der Rückschluss von der heutigen Verbreitung auf die Arealgenese konkreter Sippen ist für die Potamogetonaceen aus mehreren Gründen komplizierter als für viele Orchideen:

1) Die Areale in Deutschland heimischer Potamogetonaceae sind im Mittel deutlich größer als diejenigen der entsprechenden Orchidaceae (Tab. 1). Gerade von den südlich der Holarktis gelegenen Florenreichen fehlen aber vielfach Fossilbelege sowie vor allem einigermaßen homogen kleinräumig erfasste Vorkommen aus den jüngsten Jahrzehnten.

2) Wie oben dargelegt, ist die Dichte aktuellerer Daten bei den Orchideen in der Regel höher, d. h. die bei den Potamogetonaceen weniger scharfen Arealgrenzen inkl. Vorposten sind analog evolutionstheoretisch wie ökogeographisch weniger optimal begründbar.

3) Beträchtlich erschwert wird die Arealabgrenzung durch zahlreiche Hybriden zwischen den Arten beider Familien: Sind bei den hiesigen Orchideen Hybridpflanzen zumeist makroskopisch sicher zu determinieren und am Fundort die Eltern oft in nächster Nähe, so ist dies bei den milieubedingt ohnehin polymorphen Potamogetonaceen oft nicht gegeben und eine sichere Identifikation von Hybriden vielfach nur nach anatomischen Untersuchungen

möglich: HAGSTRÖM (1916) behandelt 62 *Potamogeton*-Hybriden, WIEGLEB & KAPLAN (1998) listen immerhin noch 50!

4) Verallgemeinernde Aussagen zu besonders effektiven Ausbreitungstypen sind bislang schon deshalb kaum möglich, weil Mehrfachausbreitungen als Kombination mindestens zweier Ausbreitungstypen bisher (nach BONN & POSCHLOD) kaum untersucht sind. Evident erscheint aber, dass die Bedeutung des Zufalls für den Ausbreitungsprozess mit zunehmender Entfernung und abnehmender Vorkommenshäufigkeit anwächst (BERG u. a. m. zit. in BONN & POSCHLOD 1998: 26).

Bei *Potamogeton*-Arten oft weit außerhalb der klimatischen Grenzen des Hauptareals ermittelte Vorposten-Vorkommen deuten gegenüber den kompakteren Orchideen-Arealen an (z. B. Abb. 2 und 3 sowie 4 und 5), dass Vögel ein hinsichtlich der überbrückbaren Distanzen deutlich größeres Ausbreitungspotential haben als Wind. Zielgerichtet etwa bestimmte Binnengewässer anfliegende Wasservögel stellen geeignete Hydrophytenstandorte präferierende Vektoren dar, wodurch der so „begünstigte Zufall“ letztlich disjunkttere Areale gegenüber dem reinen Zufall bei der Windausbreitung wahrscheinlicher werden lässt.

5) Bestäubungsökologisch hängen die Potamogetonaceae lediglich von Wind bzw. Wasser und somit ausschließlich von abiotischen Faktoren ab. Bei den insektenbestäubten der heimischen Orchidaceae hat indes eine Koevolution zwischen Blüten und Bestäubern stattgefunden, so dass sich hier das Indizienspektrum der retrospektiven Arealdiagnostik um die (Areal-) Merkmale der fossilen wie rezenten Bestäuber einmal mehr zugunsten der Orchideen erweitert (vgl. MEHL 1986).

Im Ergebnis dieser Gesamtkonstellation existieren schon seit längerem Vorstellungen über die Entstehung der Artenvielfalt diverser Orchideengattungen (z. B. MEUSEL 1969 für *Orchis* und nächstverwandte Gattungen; CRIBB 1997 für *Cypripedium*), die uns bei *Potamogeton* bislang fehlen. Die von MEUSEL (1969) fixierten Grundprinzipien mutmaßlich in Trockengebieten am Südrand der Holarktis vonstattengegangener Sippendifferenzierungen lassen sich heu-

te zumindest ansatzweise selbst auf Wasserpflanzen übertragen, etwa auf solche der *Potamogeton*-Subsektion *Lucentes* Graebn. (Tab. 5): *Potamogeton lucens* hat einen eurosibirischen Arealkern und könnte die sowohl morphologisch ursprünglichste als auch ökologisch stenopotenteste der 4 in Tab. 5 verglichenen Sippen sein: Stets fehlende Landformen und Schwimmblätter sowie subsessile, oft sehr große Unterwasserblätter schränken das Anpassungsvermögen an wechselnde Wasserstände und die Strömungsresistenz ein; die relativ großen, ungeschnäbelten Früchte scheinen für ornithochore Fernausbreitung weniger geeignet als etwa die von *P. crispus* (vgl. MARKGRAF in HEGI 1981; WIEGLEB & KAPLAN 1998).

Potamogeton schweinfurthii ist die *P. lucens* nahestehendste der 3 auch südhemisphärisch verbreiteten Arten: Die signifikant schmälere Blätter dieser von den Azoren über fast ganz Afrika bis Madagaskar verbreiteten Sippe ermöglichen einen reduzierten Stoffwechsel als Anpassung an ein wärmtrockeneres Klima mit häufig knappen Ressourcen (Wasserstand, temperaturabhängig gelöste Gase etc.).

Potamogeton wrightii ist als typische Ostseitenart sensu JÄGER (1968) in das südostasiatische Monsunklima eingemischt, meidet aber extreme Monsun-Regionen mit über 70 % Jahresniederschlag im Sommerquartal.

Die Art toleriert nach WIEGLEB (1990) Strömungsgeschwindigkeiten bis zu $1 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$, ist durch gegenüber *P. lucens* deutlich schmälere und länger gestielte Tauchblätter gut an jahreszeitlich beständig wechselnde Strömungsverhältnisse angepasst und kann Landformen wie Schwimmblätter bilden; die kleinen Früchte erscheinen für die Ornithochorie gerade im Are-

alkern, den malaiisch-japanischen Archipelen, evolutionär optimiert.

Potamogeton illinoensis besiedelt außerhalb der Arktis, Feuerlands und des Amazonasgebietes fast ganz Amerika und besitzt als einzige dieser 4 Arten $2n = 104$ Chromosomen (OGDEN zit. in GONZALEZ GUTIERREZ 1989; Tab. 5). Die weite Verbreitung lässt auf eine weite ökologische Amplitude als Resultat entsprechender, möglicherweise ploidiestufenbedingter Fitness schließen.

Als phylogenetisch basale dieser 4 Sippen ist *P. lucens* oder *P. schweinfurthii* wahrscheinlich. Folgt man der „Vorstellung eines holarktischen Gürtelareals als der Ursprungszone...“ (BÄSSLER zit. in MEUSEL 1969: 556), so dürften sich mindestens 2 der 3 beidhemisphärisch verbreiteten Arten jeweils am Südrand der Holarktis durch den Erwerb von Schwimmblättern usw. von *P. lucens* abgeleitet haben: *P. wrightii* im mandschurischen oder himalajisch-jünnanischen, *P. schweinfurthii* im nordsaharisch-nubischen oder makaronesisch-westmediterranen und *P. illinoensis* durch Genommutation im kalifornisch-texanischen Raum; letzteres setzte eine ursprüngliche Präsenz von *P. lucens* in der gesamten südlichen Holarktis mit nachfolgender Verdrängung desselben aus Nordamerika voraus.

Diskussionen um Ort und Richtung von Sippendifferenzierungen sind nach wie vor schwierig: „Obviously the trend to reduce floating leaves has occurred independently at several times in different groups ...“ schreibt WIEGLEB (1988: 258), während hier der Erwerb der Fähigkeit zur fakultativen Schwimmblattbildung als ökomorphologische Progression gedeutet wird.

Tab. 5. Vergleich ausgewählter Merkmale von 4 Arten der Subsektion *Lucentes* der Gattung *Potamogeton* L. (nach diversen Literaturangaben).

	<i>Potamogeton illinoensis</i>	<i>Potamogeton lucens</i>	<i>Potamogeton schweinfurthii</i>	<i>Potamogeton wrightii</i>
Chromosomenzahl (2n)	104	52	52?	52
Sprossdurchmesser [mm]	1,0 - 3,5	2,0 - 4,0	1,0 - 3,0	0,8 - 2,0
Subepidermalbündel	vorhanden	vorhanden	?	fehlend
Schwimmblätter möglich	ja	nein	ja	ja
Blattrand	gezähnt	gezähnt	ungezähnt	wenigstens apikal gezähnt
Fruchtlänge [mm]	3,0 - 3,5	3,5 - 4,5	3,0 - 4,0	2,0 - 3,0

4.10 Landschaftswandel und Arealodynamik

Kernfrage ist hier, ob aus den uns heute verfügbaren Daten erstellte Arealkarten naturschutzrelevante Aussagen zu Arealauflockerungen, -regressionen oder -expansionen gefährdeter Sippen erlauben, die mit überregionalen signifikanten Landschaftsveränderungen korrelierbar sind:

Für taxonomisch klare (auch) zentraleuropäische Sippen lassen sich gewisse Trendprognosen zur Arealodynamik ableiten, sofern die Datenbasis als interpretierte Arealkarte vorliegt; zudem ermöglicht das Arealtypen-System von MEUSEL & JÄGER (1992) durch Vergleich jeweils einem Typ zuzuordnender Areale generalisierbare Aussagen zur Arealentwicklung unter gegebenen Voraussetzungen. Neue Wege eröffnet ferner die hier nicht abzuhandelnde, klimadatenkorrelierte Computermodellierung von Verbreitungsbildern, die besonders für die überreichen Floren der feuchten Tropen Fortschritte erwarten lässt: Neben rechentechnischen Fragen steht die Klimaforschung hinsichtlich einer historisch bis prognostisch weltweit homogenen Datenbasis jedoch vor ähnlichen Proble-

men wie die Pflanzengeographie; überdies verläuft die klimaabhängige Arealodynamik heute ungleich langsamer als die anthropogene nicht primär vom Makroklima abhängige.

Diese anthropogene Dynamik lässt sich für eine konkrete Art nach entsprechendem Rechieraufwand in einem Fixpunktraster darstellen, dessen Aussagekraft analog zur Datenbasis vor allem von den betrachteten Sippen und / oder den biogeographischen Regionen bzw. dem jeweiligen Ausmaß der objektiv gegebenen Datenheterogenität abhängt (vgl. 4.4 und 4.5).

Auch für derart zeitabhängige, mit überregionalen Landschaftsveränderungen verknüpfte Feindiagnosen liefern unsere beiden Familien Beispiele zu beiden Extremen: Bei den schmalblättrigen Potamogetonaceae ist selbst nach gründlicher Recherche aktuell kaum eine Aussage zur Arealodynamik zu vertreten, die allein aus deren Arealkarten ableitbar wäre und über allgemein bekannte Fakten (Rückgang oligotropher Arten in dicht besiedelter Landschaft usw.) hinausginge - gerade das wäre aber von exponierter Naturschutzrelevanz! Mit den Or-

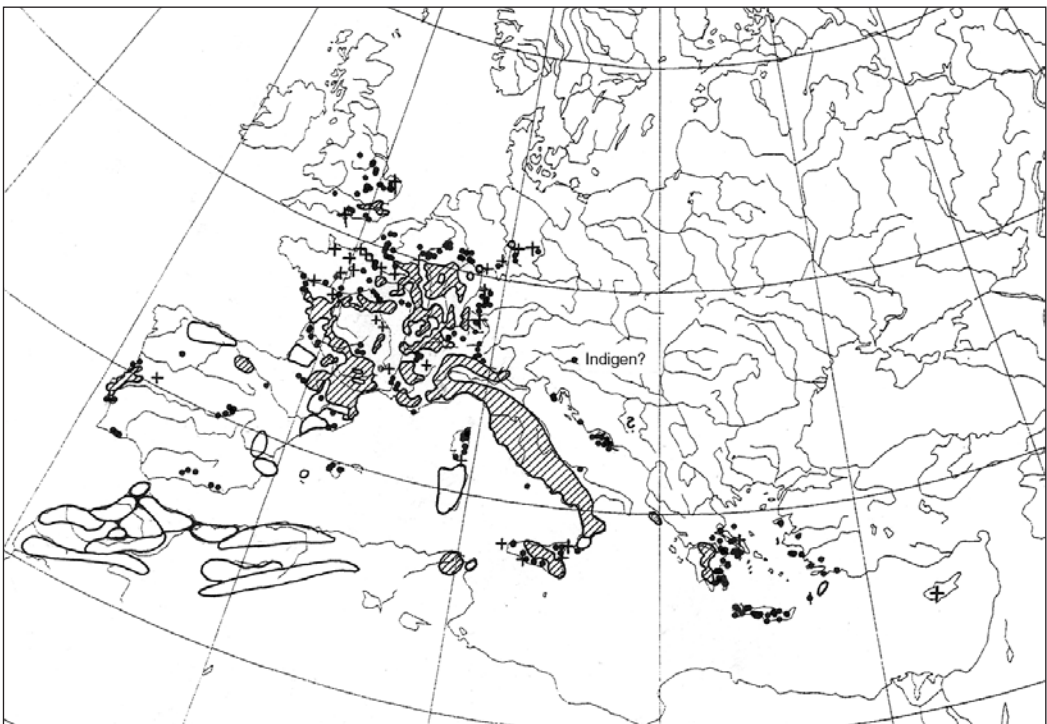


Abb. 13. Areal von *Aceras anthropophorum* (L.) W. T. AITON.

chidaceae als der Familie mit dem traditionell wie aktuell höchsten Datenniveau kommt man in der zentraleuropäischen Flora dem Ziel, statische wie dynamische Aspekte gleichermaßen aus Arealkarten ablesen und mit einem Landschaftswandel kausal in Beziehung bringen zu können, vergleichsweise nahe.

Mit der anthropozoogenen Ausdehnung der Mesobromion- und lichten Wald-Zönosen etwa in Mittel- und Süddeutschland konnten einige Orchideenarten von ihren (sub)mediterranen Arealkernen ausgehend ihre Areale „auffüllen“ oder nord- bzw. nordostwärts bis hierher ausweiten. Die blütenreichen Mesobrometa bestanden hier teilweise nur weniger als 200 Jahre (WITSCHERL zit. in WILMANN 1993), denn spätestens seit der Mitte des 20. Jahrhunderts setzte mit deren rasantem Nutzungswandel (Auflassung, Aufforstung, Intensivierung etc.) ein rapider Schwund diverser Orchideen ein: Ansätze zu süd(west)wärts gerichteten Arealregressionen lassen z. B. die Arealbilder von *Aceras anthropophorum* (Abb. 13), *Ophrys holoserica* (Abb. 11) und *Ophrys sphegodes* (Abb. 10) erkennen. Trotz des gerade in Abb. 10 evidenten, von England bis Rumänien reichenden „Extinktions-Streifens“ sei vor überschnellen Verallgemeinerungen gewarnt: Von für die Beurteilung der Gesamtareal-Dynamik so wichtigen Ländern wie Spanien, Algerien, Serbien, Israel oder Iran fehlen uns zumeist jegliche zeitlich differenzierten Daten! Zudem sei nur exemplarisch auf Neufunde oder landschaftspflegebedingt lokale Ausbreitungen indigener Populationen (KÜMPEL in ECCARIUS 1997) von *Aceras anthropophorum* an ihrer nordöstlichen Arealgrenze verwiesen.

Cephalanthera longifolia ist die lichtbedürftigste der 3 zentraleuropäischen Arten dieser Gattung und zeichnet daher in hiesigen Orchideen-Buchen-Wäldern im 20. Jahrhundert großflächig abgelaufene Strukturumbildungen am besten nach (Abb. 9): Nach HOUGHTON et al. (zit. in SCHÖNWIESE 1994) hat Kohlendioxid (CO_2) 22 % Anteil am natürlichen, aber 61 % „Verursacherrolle“ beim anthropogenen Treibhauseffekt: Die atmosphärische CO_2 -Konzentration ist von 280 ppm (um 1800) auf 355 ppm (1991) gestiegen und wird laut hypothetischer Trendfortschreibung weiter anthropogen stei-

gen. Aus der daran gekoppelten Temperaturerhöhung ergibt sich ein weiterer der Photosynthese förderlicher Trend: Von 1891 - 1990 nahm z. B. über den Britischen Inseln und dem deutsch-polnischen Grenzgebiet das Frühlingswie das Gesamtjahres-Lufttemperaturmittel um $0,5^\circ\text{C}$ zu (SCHÖNWIESE et al. 1993). Solche anthropogen beeinflussten, zumindest anfangs allgemein pflanzenwachstumsfördernden Umweltfaktoren dürften etwa von 1870 - 1970 zu einer Anhebung der Bestandesmittelhöhe von Buchenwäldern um 2 - 4 m geführt haben; dies wurde u. a. von einer anfangs rein natürlichen, seit ca. 20 Jahren aber ebenfalls zunehmend anthropogenen Tendenz zur Bodenversauerung bzw. dem Verlust basischer Kationen begleitet (HOFMANN et al. 1992).

Neben dem forstwirtschaftlichen Nutzungswandel des Übergangs vom Mittelwaldbetrieb u. a. Nutzungstypen zum flächendeckenden Hochwaldbetrieb dürfte es nicht zuletzt dieser vitalitätskonform stetig gewachsene Kronenschluss der Waldbäume gewesen sein, der zum Schwinden von *Cephalanthera longifolia* aus ganzen Regionen führte (Abb. 9; KORNECK et al.). Trotz „neuartiger Waldschäden“ setzt sich dieser Trend des Rückganges lichtbedürftiger Waldbodenstauden zumindest in den Buchenwald-Optimumsgebieten bis heute fort (z. B. AHRNS & HOFMANN 1998).

4.11 Arealtypen und Schutzstrategien

Generell liefern aktuelle Arealkarten bereits Richtungweisende Ansatzpunkte für Bemühungen zur Erhaltung gefährdeter Sippen, doch wird die Kenntnis der für jede Sippe spezifischen biologischen Gegebenheiten stets ausschlaggebend für Einzelfall-Entscheidungen bleiben müssen.

Hauptgefährdungsfaktor für zentraleuropäische Potamogetonaceae ist die natürliche, anthropogen nur flächendeckend forcierte und zumeist auch langfristig kaum reversible Veränderung der chemischen Parameter der Gewässer. Die per Übergang zur industriemäßigen Landnutzung lawinenartig ausgelöste Eutrophierung lässt sich zuweilen durch andere anthropogene Immissionen noch in eine Oligotrophierung umkehren, doch stellt selbst diese auch nur einen Randeffect der wiederum an-

thropogen beschleunigten, seit dem Spätglazial ohnehin gleichfalls natürlichen Azidifikation dar (s. LANG 1994). Letzteres Phänomen ist zumindest im größeren Maßstab bis heute nicht beherrschbar: So kann der „Extinktions-Streifen“ an der Südwestgrenze des Areal von *Potamogeton rutilus* (Abb. 14) vorsichtig nur so gedeutet werden, dass hier offenbar die Verfügbarkeit zeitlich differenzierter Daten mit der deutschlandweit ausgeprägten Gewässerbelastung am Arealrand räumlich zusammen fällt, obschon etwa in Skandinavien die Situation der basensteten Wasserpflanzen nicht minder ernst ist (z. B. LANG 1994).

Für alle noch von stenöken Makrophyten besiedelten basenreichen Klarwasserseen ist deshalb die bestmögliche Konservierung des Status quo anzustreben. Die Arealkerne dieser Arten sind in den glazial überformten Gebieten der heutigen nördlich-submeridionalen, temperaten und borealen Florenzone zu suchen (vgl. z. B. Abb. 4.2-1 in LANG 1994 mit den Abb. 5 und 14).

Demgegenüber werden die pseudohemero-phoben, hierzulande vorzugsweise Halbkultur-Biotope wie Halbtrockenrasen oder Streuwie-

sen besiedelnden Orchideen-Arten wie auch die heliophilen Waldorchideen in Mitteleuropa am ehesten durch gestaltenden Naturschutz zu fördern sein (vgl. Abb. 10, 11, 13 und 9), da sie ihre regional früher gleichmäßigere Verbreitung oder gar Vorposten ihrer nordöstlichen Arealgrenze dem wirtschaftenden Menschen vorangegangener Generationen verdanken. Die Arealkerne dieser Sippen liegen in der (sub)meridionalen bis südlich-temperaten Florenzone.

4.12 Arealtypen im europäischen Maßstab

Pflanzengeographisch hat Europa Anteil an 5 Florenzonen, die alle zum holarktischen Florenreich gehören. Selbst in der arktischen Florenzone ist noch ein florendifferenzierendes Kontinentalitätsgefälle in west-östlicher Richtung nachweisbar (MEUSEL & JÄGER 1992). In boreal-arktischen Breiten haben eurasische und zirkumpolare Gürtelareale dennoch einen weit größeren Anteil im Arealtypenspektrum als in den südlichen Florenzonen der Holarktis, wo nach JÄGER (1968) die kontinentalitätsindifferenten unter den Arten mit großen Gürtelarealen etwa in der submeridionalen Florenzone

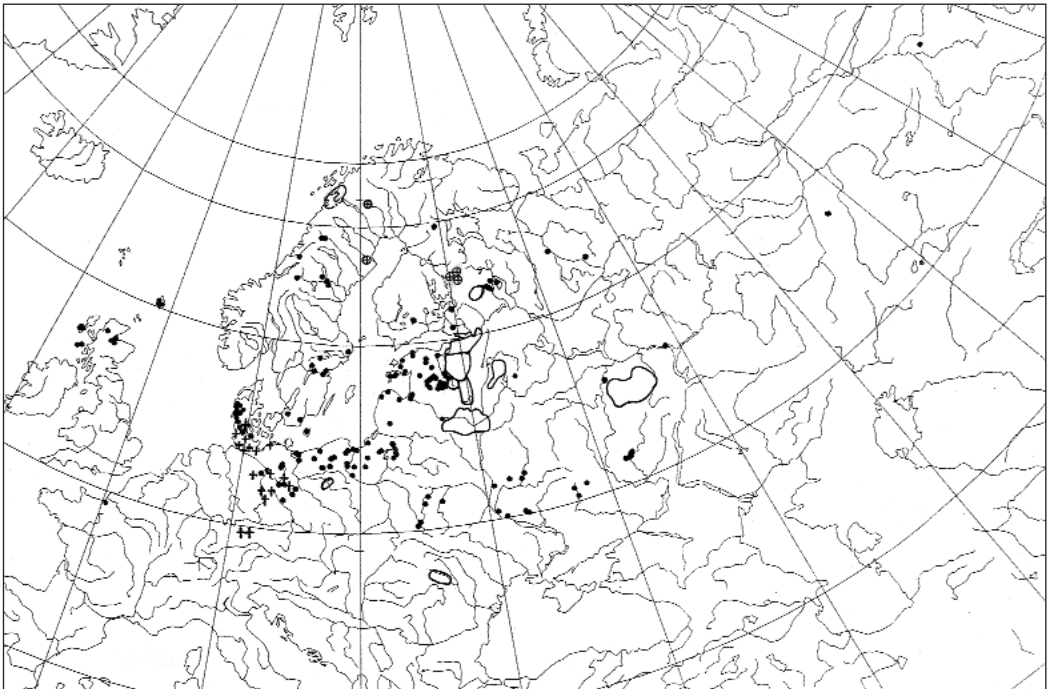


Abb. 14. Areal von *Potamogeton rutilus* WOLFG.

fast immer (Hygro-,) Helo- und Hydrophyten sind. Da in Europa nach Süden hin die Humidität zunehmend limitierend und damit differenzierend auf die Flora wirkt, finden sich die Arten mit holarktischen Breitgürtelarealen in der (sub)meridionalen Florenzone weit überwiegend in (Hoch-)Gebirgen. Das betrifft die arktisch-alpinen, also noch in der temperaten Florenzone vorherrschend alpin verbreiteten Arten (in Deutschland z. B. *Oxyria digyna* oder *Bistorta vivipara*) ebenso wie diejenigen, welche hier bereits die planare Stufe besiedeln. Zur letzteren Gruppe gehören *Coeloglossum viride* als die heimische Orchidee mit dem wohl weitesten Areal und auch *Potamogeton gramineus* als fakultativ amphibische Wasserpflanze (Abb. 2 und 3).

Aus Naturschutzsicht vorrangiger gegenüber diesen große Areale besiedelnden Arten sind aber die, welche im Mittelmeergebiet entlang eines West-Ost-Gradienten in „subhumide bis semiaride Varianten des Etesienklimas“ (MEUSEL & JÄGER 1992: 12) eingemischt sind und daher entsprechend kleine Areale haben. Solch typisch west-, zentral- und ostmediterrane Areale weisen viele Orchideen auf: *Ophrys incubacea*, *exaltata* und *mammosa* wurden bereits als Muster genannt (Abb. 10); hier fand die Sippendifferenzierung mit der schwerpunktmäßig orientalischen *Ophrys transhyrcana* sogar noch eine ostwärtige Fortsetzung. Alle 4 Sippen sind typisch mediterrane Florenelemente und haben in der submeridionalen Florenzone Anschluss an das Areal von *Ophrys sphegodes* s. str., deren Areal somit den Formenkreis verbindet. Analog sind die westsubmediterrane *Dactylorhiza caramulensis* und die zentral- bis ost(sub)mediterrane *Dactylorhiza saccifera* wiederum in der submeridionalen Zone mit dem schwerpunktmäßig kühlgemäßigt - bis Zentralsibirien und Jakutien - verbreiteten *Dactylorhiza fuchsii-maculata*-Komplex verbunden usw.

Für die azonale Vegetation aufbauenden *Potamogeton*-Arten Europas lassen sich keine so plausiblen phytogeographischen Korrelationen herstellen, was neben dem Lebensraum Wasser in der Bestäubungs- wie in der Ausbreitungsökologie begründet sein mag, aber für den Artenschutz eher als Vorteil anzusehen ist.

Diese Zusammenhänge und Fakten nähren

den Verdacht, dass die genannten Orchideensippen phylogenetisch wesentlich jünger sein dürften als z. B. diverse *Potamogeton*-Arten (vgl. 4.7).

Verallgemeinernd lässt sich folgern, dass in Europa das Augenmerk von Biodiversitäts- und Naturschutz nicht nur wegen der im Süd(ost)en ungleich größeren Artenzahlen (BARTHOLOTT et al. 1996) zunehmend mehr auf diesen Teil des Kontinents gerichtet werden sollte, sondern vor allem auch deshalb, weil ungezählte der dort lebenden Arten nur wesentlich kleinere Areale besitzen als das Gros der Arten etwa der Flora von Deutschland.

5 Zusammenfassung

Aus den Eigenheiten zur Biologie, Ökologie, mittleren Arealgröße und Taxonomie ergeben sich für die Gesamtareale der heimischen Arten beider Pflanzenfamilien unterschiedliche mittlere Funddatendichten, woraus eine räumlich-zeitlich fluktuierende Datenheterogenität resultiert. Insbesondere die schmalblättrigen *Potamogeton*-Arten und die attraktivsten hiesigen Orchideen können als Extreme der heute möglichen Bearbeitungsqualität von Arealkarten gelten. Die Spitzenposition der terrestrischen Orchidaceae bei der Datenverfügbarkeit schlägt sich international auch in einer gleichfalls stark divergierenden Repräsentanz beider Familien in Rotbüchern oder anderen Gefährdungsanalysen nieder.

Weniger gravierend sind die Unterschiede bei den Interpretationsmöglichkeiten aus arealkundlicher wie naturschutzfachlicher Sicht: Die Standardliteratur und die Vielzahl von Arealkarten eröffnen über die Arealtypisierung Wege sowohl zur vergleichenden Arealanalyse als auch zur Extrapolation von Details bei der Arealkarten-Erstellung bis hin zur Prognose der Arealodynamik jeweils vor dem Hintergrund der Biologie, Ökologie und Taxonomie einer konkreten Sippe.

Gefährdete Arten beider Familien werden vorrangig durch konservierenden Schutz zu erhalten sein, sofern ihre Arealkerne in glazigenen Gebieten liegen. Gestaltende Maßnahmen werden vor allem für Sippen (sub)meridionaler Herkunft angezeigt sein, deren Ausbreitung

nach bzw. in Zentraleuropa erst vom Menschen befördert wurde.

Generell ist eine stärkere Orientierung der Naturschutzbemühungen auf die südosteuropäisch-kaukasisch-orientalischen und mediterranen bis alpinen Regionen als den Phanerogamen-Diversitätszentren Europas und Vorderasiens zu fordern, zumal dort prozentual auch ungleich mehr Arten mit nur sehr kleinen Gesamtarealen vorkommen - wofür die Orchideen erneut als privilegiertes Beispiel stehen.

6 Summary

Orchidaceae and Potamogetonaceae as extreme examples of the presentation of distribution maps from the nature protection approach.

Caused by the family-characterizing features of the Central European Potamogetonaceae and Orchidaceae regarding their biology, ecology, average sizes of total ranges and taxonomy there are varying average field-data densities. Therefrom results a both spatially and temporally fluctuating heterogeneity of data in the cosmopolitan scale. Especially the obligatorily submerged narrow-leaved pondweeds and the most attractive varicoloured-flowering as well as taxonomically unproblematic terrestrial orchids are allowed to be considered to be extremes of the actually possible compilation quality of our distribution maps at least in the European scale.

The top position of the terrestrial orchids concerning the availability of data is internationally reflected also in the strongly differing representation of both families in numerous Red Data Books.

Nevertheless, the possibilities of interpretation from both chorological and nature protection points of view are less differing: The chorologic standard literature including thousands of maps and a classification of distribution types provides in connection with knowledge of the biology, ecology and taxonomy of the taxa opportunities to carry out comparing analyses of total ranges, extrapolations of details concerning the drafts, or to derive prognoses of the distribution dynamics from the annotated maps.

Endangered species of both families will be able to survive primarily by preserving measures if their areas are mainly situated in landscapes reshaped by glaciers; landscape-managing measures will be indispensable to keep the orchids alive being pseudohemierophobous in Central Europe and other species of (sub)meridional origin.

In principle, it is necessary to concentrate nature protection activities more and more upon the Southeast European, Caucasian, Middle East, Mediterranean and Alps regions: There are not only the phytodiversity centres of Europe and the Middle East, but there are also proportionally more species with only small total ranges - e. g. many orchids.

Key words: distribution maps of monocotyledons, information content, Red Data Books, biogeographical aspects, landscape change, nature protection strategies.

7 Dank

Wertvolle Diskussionen und Hinweise verdanke ich den Herren Professoren E. J. Jäger (Halle/Bennstedt) und G. Wiegand (Cottbus), Frau H. Zech (Halle) und Herrn T. Engler (Merseburg) das Umzeichnen bzw. Digitalisieren der Arealkartenvorlagen.

Die Arbeit wurde gefördert vom Bundesamt für Naturschutz (Bonn-Bad Godesberg) unter Fkz. 808 05 060.

8 Literatur

- ABRAMOV, N. V. (1997): Krasnaja Kniga respubliki Marij El. - Joškar-Ola.
- AHRNS, C. & HOFMANN, G. (1998): Vegetationsdynamik und Florenwandel im ehemaligen mitteldeutschen Waldschutzgebiet „Hainich“ im Intervall 1963-1995. - *Hercynia* N. F. 31: 33-64.
- BARTHOLOTT, W., LAUER, W. & PLÄCKE, A. (1996): Global distribution of species diversity in vascular plants: towards a world map of phytodiversity. - *Erdkunde* 50: 317-327.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. (1980): Das OPTIMA-Projekt zur Kartierung der mediterranen Orchideen. - *Jahresber. Naturwiss. Verein Wuppertal* 33: 146-163.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. (1988): Die Orchideen Europas. - Stuttgart: Franckh-Kosmos; 191 S.
- BENKERT, D., FUKAREK, F. & KORSCH, H. (Hrsg.-1996): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Ostdeutschlands. - Jena etc.: Fischer; 615 S.

- BONN, S. & POSCHLOD, P. (1998): Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas. - Wiesbaden: Quelle & Meyer; 404 S.
- BRUX, H., HEIM, R. & WIEGLEB, G. (1989): Untersuchungen zu Lebenszyklus und Phänologie von *Potamogeton alpinus* BALBIS und *P. natans* L. - Verh. GfÖ (Essen 1988) 18: 665-670.
- BUTTLER, K. P. (1996): Orchideen. - Neue, bearb. Sonderausg.; München: Mosaik; 287 S.
- CASE JR., F. W. (1987): Orchids of the Western Great Lakes region. - Rev. ed.; Cranbrook: Inst. of Sci.; 251 S.
- CHARKEVIĆ, S. S. (1987): Sosudistye rastenija Sovetskogo Dal'nego Vostoka. T. 8. - Sankt-Peterburg: Nauka; 382 S.
- Climatic atlas of Europe (1970), ... of North America (1979) & ... of Asia (1981). - Budapest (1970-79); Leningrad (1981).
- CRIBB, P. (1997): The genus *Cypripedium*. - Portland: Timber.
- DANDY, J. E. (1937): The genus *Potamogeton* L. in Tropical Africa. - J. Linn. Soc. London 50: 507-540.
- DAUMANN, E. (1963): Zur Frage nach dem Ursprung der Hydrogamie. Zugleich ein Beitrag zur Blütenökologie von *Potamogeton*. - Preslia 35: 23-30.
- ECCARIUS, W. & HEINRICH, W. (1997): *Ophrys araneola* RCHB. - In: ECCARIUS, W. (Hrsg.): Orchideen in Thüringen. - Eisenach: Frisch; 256 S.
- EL HADIDI, M. N. & FAYED, A.-A. (1995): Materials for Excursion Flora of Egypt. - Taekholmia 15: 1-233.
- ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULIBEN, D. (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. - 2., verbess. u. erweit. Aufl.; Scripta Geobotanica 18: 5-258.
- FERNALD, M. L. (1932): The linear-leaved North American species of *Potamogeton*, section *Axillares*. - Mem. Am. Acad. Arts & Sciences 17(1): 1-183.
- FRANK, D. & KLOTZ, S. (1990): Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. - 2., völlig neu bearb. Aufl.; Wiss. Beitr. Univ. Halle-Wittenberg 1990/32 (P 41). Halle / Oberlungwitz; 167 S.
- GONZALEZ GUTIERREZ, M. (1989): El género *Potamogeton* (Potamogetonaceae) en México. - Acta Bot. Mexic. 6: 1-43.
- GRUBOV, V. I. & EGOROVA, T. V. (1977): Rastenija Central'noj Azii. Vyp. 7. - Leningrad: Nauka; 137 S.
- GUBANOV, I. A. (1996): Konspekt flory Vnešnej Mongolii (sosudistye rastenija). - Moskva: Valang; 136 S.
- HAEUPLER, H. & SCHÖNFELDER, P. (Hrsg.-1989): Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. - 2., durchges. Aufl.; Stuttgart: Ulmer; 768 S.
- HAGSTRÖM, J. O. (1916): Critical researches on the *Potamogetons*. - Kungl. Svensk. Vet. Handl. 55(5): 1-281.
- HOFMANN, G., ANDERS, S., BECK, W., CHRZON, S. & MATTHES, B. (1992): Buchenwälder in der ehemaligen DDR und ihr Vitalitätszustand. - NZ-NRW-Seminarber. 12: 23-34.
- HULTÉN, E. (1958): The amphi-atlantic plants and their phytogeographical connections. - Stockholm: Almqvist & Wiksell; 340 S.
- HULTÉN, E. (1971): Atlas of the distribution of vascular plants in Northwestern Europe. - Stockholm: Kartogr. Inst.; 531 S.
- HULTÉN, E. & FRIES, M. (1986): Atlas of North European vascular plants. Vol. I. - Königstein: Koeltz; 498 S.
- Iconographia Cormophytorum Sinicorum V (1976). - Peiking; 1146 S.
- JÄGER, E. (1968): Die pflanzengeographische Ozeanitätsgliederung der Holarktis und die Ozeanitätsbindung der Pflanzenareale. - Feddes Rept. 79: 157-335.
- JÄGER, E. J. & HOFFMANN, M. H. (1997): Schutzwürdigkeit von Gefäßpflanzen aus der Sicht der Gesamtareale. - Zeitschr. Ökologie u. Naturschutz 6: 225-232.
- KLEINSTEUBER, A. & WOLFF, P. (1998): Potamogetonaceae. - In: SEBALD, O., SEYBOLD, S., PHILIPPI, G. & WÖRZ, A. (Hrsg.): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Bd. 7. - Stuttgart: Ulmer; 595 S.
- KORNECK, D., SCHNITTLER, M. & VOLLMER, I. (1996): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta et Spermatophyta) Deutschlands. - Schriftenr. f. Vegetationskunde 28: 21-187.
- KÜMPEL, H. (1997): *Aceras anthrophorum* (L.) W. T. AITON. - In: ECCARIUS, W. (Hrsg.): Orchideen in Thüringen. - Eisenach: Frisch; 256 S.
- LANG, G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. - Jena etc.: Fischer; 462 S.
- LUER, C. A. (1975): The native orchids of the United States and Canada excluding Florida. - Ipswich: W. S. Cowell Ltd.; 361 S.
- MABBERLEY, D. J. (1997): The plant-book. - 2nd, rev. ed.; Cambridge: Univ. Press; 858 S.
- MAI, D. H. (1995): Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. - Jena etc.: Fischer; 691 S.
- MARKGRAF, F. (1981): Potamogetonaceae. - In: HEGI, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. I.2. - 3., völlig neu bearb. Aufl.; Berlin / Hamburg: Parey; 269 S.
- MEHL, J. (1986): Die fossile Dokumentation der Orchideen. - Jahresber. Naturwiss. Verein Wuppertal 39: 121-133.
- MEIJDEN, R. VAN DER, PLATE, C. L. & WEEDA, E. J. (1989): Atlas van de Nederlandse Flora. Vol. 3. - Voerendaal: Schryen-Lippertz; 264 S.
- MENNEMA, J., QUENÉ-BOTERENBROOD, A. J. & PLATE, C. L. (1980): Atlas of the Netherlands Flora. Vol. 1. - The Hague etc.: W. Junk bv Publishers; 226 S.
- MENNEMA, J., QUENÉ-BOTERENBROOD, A. J. & PLATE, C. L. (1985): Atlas van de Nederlandse Flora. Vol. 2. - Utrecht: Bohn, Scheltema & Holkema; 349 S.
- MEUSEL, H. (1969): Beziehungen in der Florendifferenzierung von Eurasien und Nordamerika. - Flora 158: 537-564.
- MEUSEL, H. & JÄGER, E. J. (1992): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Bd. 3 (2 Bde.). - Jena etc.: Fischer; 333 + 270 S.
- MEUSEL, H., JÄGER, E., RAUSCHERT, S. & WEINERT, E. (1978): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Bd. 2 (2 Bde.). - Jena: Fischer; 418 + 163 S.
- MEUSEL, H., JÄGER, E. & WEINERT, E. (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Bd. 1 (2 Bde.). - Jena: Fischer; 583 + 258 S.
- NASIR, E. & ALI, S. I. (1972): Flora of West Pakistan. - Karachi: Fakhri Printing Press; 1028 S.
- OBERDORFER, E. (Hrsg.-1993): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil 2. - 3. Aufl.; Jena etc.: Fischer; 355 S.
- OBERDORFER, E. (2001): Pflanzensoziologische Exkursions-

- flora. - 8., stark überarb. u. erg. Aufl.; Stuttgart: Ulmer; 1051 S.
- PERRING, F. H. & WALTERS, S. M. (Eds.-1990): Atlas of the British Flora. - 3rd ed.; Melksham: Redwood Press Ltd.; 444 S.
- RENZ, J. (1978): Orchidaceae. - In: RECHINGER, K.-H.: Flora Iranica. Bd. 30 (Lfg. 126). - Graz: Akad. Druck- u. Verlagsanst.; 148 S.
- ROMPAEY, E. VAN & DELVOSALLE, L. (1979): Atlas de la Flore Belge et Luxembourgeoise. - 2ème ed.; Grimbergen: POOT.
- ROTHMALER, W. (Hrsg. JÄGER, E. J. & WERNER, K.-2002): Exkursionsflora von Deutschland. Bd. 4. - 9., völlig neu bearb. Aufl.; Heidelberg / Berlin: Spektrum; 948 S.
- SCHNITTLER, M. & LUDWIG, G. (1996): Zur Methodik der Erstellung Roter Listen. - Schriftenr. f. Vegetationskunde 28: 709-739.
- SCHÖNWIESE, C.-D. (1994): Klima. - Mannheim etc.: B.I.-Taschenbuch; 128 S.
- SCHÖNWIESE, C.-D., RAPP, J., FUCHS, T. & DENHARD, M. (1993): Klimatrend-Atlas Europa 1891 - 1990. - Ber. Zentrum f. Umweltforschung 20: 3-218.
- SCHÜZ, E., BERTHOLD, P., GWINNER, E. & OELKE, H. (1971): Grundriss der Vogelzugskunde. - 2., völlig neubearb. Aufl. - Berlin / Hamburg.
- SCHROEDER, F.-G. (1998): Lehrbuch der Pflanzengeographie. - Wiesbaden: Quelle & Meyer; 459 S.
- SYTNIK, K. M. (Hrsg.-1988): Redkie i isčezajuščie rastenija i životnye ukrainy. - Kiev: Naukova Dumka; 253 S.
- TÄCKHOLM, V. (1974): Student's flora of Egypt. - 2nd ed.; Beirut: Cooperative Printing Comp.; 888 S.
- TUR, N. M. (1982): Revisión del género *Potamogeton* L. en la Argentina. - Darwiniana 24: 217-265.
- VELČEV, V. (Hrsg.-1984): Červena kniga na NR Bulgarija. T. 1 (Rastenija). - Sofija; 447 S.
- VESTER, H. (1940): Die Areale und Arealtypen der Angiospermen-Familien. I. Teil. - Bot. Archiv 41: 203-356.
- VOSS, E. G. (1972): Michigan flora. Part 1. - Kingsport Press; 488 S.
- WELK, E. (2001): Verantwortung Deutschlands für die weltweite Erhaltung von Gefäßpflanzen aus pflanzengeographischer Sicht. - Pulsatilla 4: 7-27.
- WEYER, K. VAN DE (1997): Untersuchungen zur Biologie und Ökologie von *Potamogeton polygonifolius* POURR. im Niederrheinischen Tiefland. - Dissert. Bot. 278: 178 S.
- WIEGLEB, G. (1988): Notes on pondweeds - outlines for a monographical treatment of the genus *Potamogeton* L. - Feddes Repert. 99 (7/ 8): 249-266.
- WIEGLEB, G. (1990): A redescription of *Potamogeton wrightii* (Potamogetonaceae). - Pl. Syst. Evol. 170: 53-70.
- WIEGLEB, G. & KAPLAN, Z. (1998): An account of the species of *Potamogeton* L. (Potamogetonaceae). - Folia Geobotanica et Phytotaxonomica 33: 241-316.
- WILLEMS, J. H. & LAHTINEN, M.-L. (1997): Impact of pollination and resource limitation on seed production in a border population of *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae). - Acta Bot. Neerl. 46(4): 365-375.
- WILMANN, O. (1993): Ökologische Pflanzensoziologie. - 5., neu bearb. Aufl.; Heidelberg / Wiesbaden: Quelle & Meyer.
- YU-CHUAN, M. (Hrsg. - 1985): Flora Intramongolica. Tomus 8. - Huhhot: Typis Intramongolicae Popularis; 372 S.

Anschrift des Verfassers:

CHRISTIAN AHRNS, Zerbster Straße 43/209, D-06124 Halle/Saale

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Pulsatilla - Zeitschrift für Botanik und Naturschutz](#)

Jahr/Year: 2002

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Ahrns Christian

Artikel/Article: [Laichkrautgewächse und Orchideen als Extreme naturschutzrelevanter Arealdarstellung 11-36](#)