

Teucrio botryos-Melicetum ciliatae (Traubengamander-Wimperperlgasflur) – Lebensstrategien in einer xerothermen Fels-Pioniergesellschaft

– Isabell Hensen, Myriam Kentrup –

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der Analyse des Lebensstrategien-Gefüges im *Teucrio botryos-Melicetum ciliatae*, einer langlebigen Kalkfels-Pioniergesellschaft. Grundlage sind pflanzensoziologische Aufnahmen aus dem Unteren Unstruttal (Mitteldeutsches Trockengebiet); für die Gewichtung der Lebensstrategien wurde der Mittlere Gruppenmengenanteil herangezogen.

Ein hoher Anteil von Arten im *Teucrio botryos-Melicetum ciliatae* besitzt Diasporen, die sowohl zur Fern- als auch zur Nahausbreitung befähigt sind. In dieser Gruppe dominieren Besiedler mit generativer und klonaler Reproduktion ($BFN_{g,kl}$) deutlich. Das effektive Fortpflanzungs- und Ausbreitungsverhalten der vorkommenden Arten veranschaulicht *Melica ciliata*, die entfernt liegende Standorte durch Fernausbreitung ihrer in großer Anzahl gebildeten, weit fliegenden und keimfähigen Karyopsen erreicht. Am Standort behauptet sie sich dann durch klonale Ausbreitung und Reproduktion.

Weitere biologisch signifikante Lebensstrategien-Untergruppen sind Ausdauernde mit Nahausbreitung, mit generativem und klonalem Reproduktionsverhalten ($AN_{g,kl}$) bzw. generativem Reproduktionsverhalten (AN_g) und Einjährige Pendler (EPe). Diese vermögen ihre generativen und vegetativen Diasporen ausschließlich in der näheren Umgebung der Mutterpflanze auszubreiten. Die starke Gewichtung der Nahausbreitung unterstreicht die Langlebigkeit dieser trockenen Pionier-Standorte, die zudem, wenn sie auf natürliche Weise durch Felsabbruch oder Steinrutsch vernichtet werden, in nächster Umgebung immer wieder neu entstehen. Die Lebensstrategien-Analyse zeigt, daß die Ursachen für die Gefährdung dieser Pioniergesellschaft weniger die in der Gesellschaft vorherrschenden Ausbreitungs- und Reproduktionsmechanismen als vielmehr die fortschreitende Beeinträchtigung oder Zerstörung natürlicher Standorte sind.

Abstract: *Teucrio botryos-Melicetum ciliatae* – Life strategies in a pioneer community on xerothermic rocky outcrops and limestone gravel

The purpose of this study is to analyze the life strategy spectrum of *Teucrio botryos-Melicetum ciliatae*, a permanent pioneer community that lives on limestone. The study is based on sociological relevés, carried out in the lower Unstrut valley (Mitteldeutsches Trockengebiet). The biological significance of the life strategies determined is based on the mean group quantity fraction (GM).

On the one hand, the community is characterized by species with diaspores that are dispersed over long and short distances. Within this group, colonists that exhibit sexual and clonal reproduction ($CTE_{s,cl}$) clearly dominate. Effective reproduction and dispersal behavior of the species occurring is best represented by *Melica ciliata*. This species colonizes remote habitats by use of its aerodynamic caryopses, which are capable of long-range dispersal. These fruits are not only produced in large numbers, but are also characterized by a high germination capacity. Site maintainance by *Melica ciliata* takes place through clonal growth and reproduction.

Other biologically significant life strategy subdivisions, like Perennials with short-range dispersal, with sexual and clonal reproduction ($PE_{s,cl}$) or with sexual reproduction respectively (PE_s) and Annual Shuttle Species (AN_s), are only able to disperse their diaspores near the motherplant. The high significance of short-range dispersal emphasizes the longevity of the xerothermic pioneer stands. Additionally, these are always recreated within the close vicinity when they are destroyed in a natural manner (such as by breaking off or rock landslide). The life strategy analysis reveals that the pioneer community is not so endangered by its dispersal and reproduction mechanisms but rather because of the progressive restriction or destruction of its natural habitats.

Keywords: Central Germany dry region, dispersal, life strategies, *Melica ciliata*, reproduction, xerothermic pioneer community.

Einleitung

Das *Teucrio botryos-Melicetum ciliatae* Volk 1937 (Traubengamander-Wimperperlgrasflur) ist eine artenarme Pioniergesellschaft, die im Unteren Unstruttal (Mitteldeutsches Trockengebiet) schmale Felsbänder, Abbruchkanten, Schotterhänge und Steinbruchhalden des Muschelkalkes besiedelt. Ihr Entfaltungszentrum besitzt die Gesellschaft im östlichen Mitteleuropa und im pannonischen Raum. In Deutschland findet man Bestände am Kyffhäuser, im Saale-Unstrut-Gebiet, am Mittelrhein, im Mosel- und Ahrgebiet, im Südharz, im mittleren Werratal, in Franken, in der Schwäbischen Alb und in den süddeutschen Tälern der Donau, Jagst und Tauber (vgl. u.a. VOLK 1937, KORNECK 1974, REICHHOFF 1975, ZÜNDORF 1980, PHILIPPI 1983, OBERDORFER 1993 und SCHMIDT 1994).

Die mitteldeutschen Vorkommen des *Teucrio botryos-Melicetum ciliatae* wurden erstmals von KAISER (1926), dann auch von KRAUSE (1940), SCHUBERT & MAHN (1959), MAHN (1965), STOLZ (1967), SCHUBERT (1974) und REICHHOFF (1975) tabellarisch belegt. Neben Wimperperlgras (*Melica ciliata*) und Traubengamander (*Teucrium botrys*) sind viele Arten der Trocken- und Halbtrockenrasen vertreten. Die lückigen Bestände bieten außerdem annuellen Frühjahrsblühern wie z.B. der seltenen Zwerg-Steppenkresse (*Hornungia petraea*) und dem Frühlings-Hungerblümchen (*Erophila verna*) sowie zahlreichen Moosen und Flechten einen Lebensraum.

In der vorliegenden Arbeit wird das Lebensstrategien-Gefüge des *Teucrio botryos-Melicetum ciliatae* im Sinne des Klassifizierungsvorschlags von FREY & HENSEN (1995a) analysiert. Die synthetische Untersuchung von Lebensstrategien als ein „Komplex gemeinsam erworbener Anpassungsmerkmale“ (STEARNS 1976, DURING 1979) umfaßt neben der Lebensdauer und Lebensform vor allem das Reproduktions- und Ausbreitungsverhalten der am Gesellschafts-Aufbau beteiligten Arten. Die Grundlage bilden pflanzensoziologische Aufnahmen, die durch populationsbiologische und synstrategische Daten erweitert werden. Damit wird es möglich, den Gefährdungsgrad einer Pflanzengesellschaft bzw. die Chancen für ihren Fortbestand oder für eine Wiederbesiedlung potentieller Wuchsorte abzuschätzen und eventuelle Schutzmaßnahmen zu entwickeln. Weitere Untersuchungen zu den Lebensstrategien-Gefügen von Gesellschaften des mitteldeutschen Trockengebietes erfolgten durch FREY & HAUSER (1996, *Onopordetum acanthii*), HENSEN (1997, *Stipetum capillatae* s.l., *Adonido-Brachypodietum pinnati*), BÖTTNER et al. (1997, *Carex humilis*-Gesellschaft) und HEINZ & PFEIFFER (1998, *Teucrio-Seslerietum*, *Geranio-Dictamnietum*).

Das Untersuchungsgebiet

Im subkontinental getönten Gebiet der Unteren Unstrut bei Freyburg (Sachsen-Anhalt) dominieren die Trias-Gesteine Muschelkalk und Buntsandstein. Charakteristische Wuchsorte des *Teucrio botryos-Melicetum ciliatae* sind Felskanten des anstehenden Kalkes, Abbruch- und Schuttfelchen verlassener Steinbrüche und bewegter Kalkschotter. Die Aufnahmeflächen für die vorliegende Untersuchung liegen am Schafberg bei Zscheiplitz, am Nüssenberg und am Langen Berg bei Weischütz am Südrand der Querfurt-Gleinaer Platte (Abb. 1), TK 25-Raster 4736. Durch die Lage im Lee der Mittelgebirge ist das Klima dieser Region mit jährlichen Niederschlagsmengen um etwa 500 mm vergleichsweise trocken und mit durchschnittlichen Jahrestemperaturen von 8,5°C bis 9°C als sommerwarm und wintermild anzusprechen (MAHN 1965, FREY & HAUSER 1996).

Material und Methoden

1. Vegetations- und Standortsanalyse

Die Basis der biologischen Gewichtung des Strategiengefüges einer Pflanzengesellschaft bildet die Erfassung von Artmächtigkeit und Stetigkeit. Die vegetationskundliche Analyse des *Teucrio botryos-Melicetum ciliatae* wurde von April bis August 1995 durchgeführt und umfaßt 25 z.T. sehr kleinflächig ausgebildete Bestände. Die Schätzung der Artmächtigkeit der Phanerogamen erfolgte nach der neuntei-

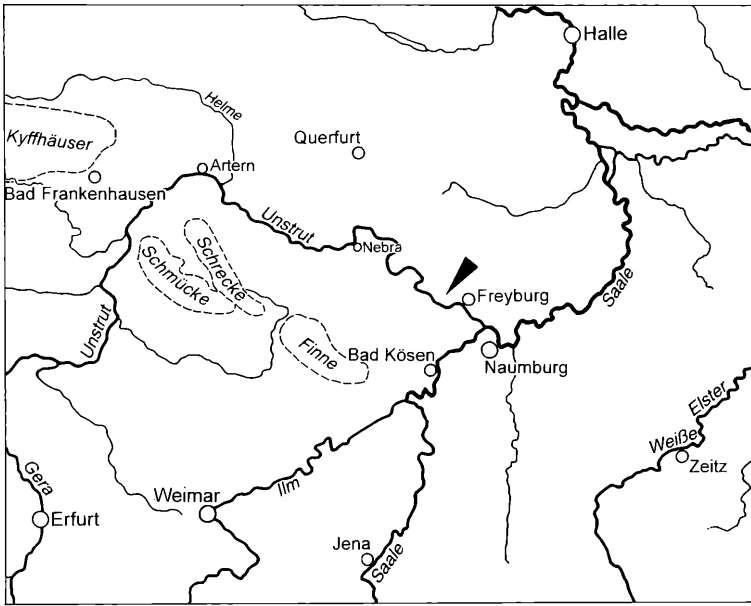


Abb. 1: Lage des Untersuchungsgebietes (Pfeil).

ligen Skala von BARKMAN et al. (1964) bzw. WILMANN'S (1993) in Anlehnung an BRAUN-BLANQUET (1964). Die Nomenklatur und Synsystematik der Arten richtet sich nach OBERDORFER (1994), die soziologische Zuordnung der Gesellschaft nach SCHUBERT et al. (1995). Die Nomenklatur der Moose folgt FREY et al. (1995a).

Zur Charakterisierung der Böden wurden Messungen der pH-Werte durchgeführt; Untersuchungen der Gründigkeit als Maß für die durchwurzelbare Bodentiefe dienten der Beurteilung des Wasserhaushalts.

2. Untersuchungen zur Ausbreitungs- und Reproduktionsbiologie

Von allen vorkommenden Arten wurden, sofern vorhanden, generative Diasporen gesammelt und zur Bestimmung ihres Gewichtes jeweils 500 Stück ausgewogen. Zusätzlich erfolgte ein Test auf Myxospermie (Schleimbildung). Zur Bestimmung der Keimfähigkeit wurden im Herbst 1996 jeweils fünfzig 1995 gesammelte Diasporen von *Melica ciliata* und *Teucrium botrys* auf frische Erde vom natürlichen Standort bzw. Watte ausgesät und über eine Zeitspanne von 2 Monaten beobachtet. Die Lichtintensität entsprach den natürlichen Bedingungen, die Temperatur betrug durchschnittlich 18 °C.

Bei allen Arten fand im Freiland eine Überprüfung auf klonales Wachstum und klonale Reproduktion statt. Bei seltenen und geschützten Arten wurde auf Literatur zurückgegriffen (z.B. HEGI 1912–1996, KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1982, 1992). Je nach Effizienz ihres lateralen Ausbreitungsvermögens fand eine Einordnung der Arten in eine der folgenden Gruppen statt:

- Phalanx-Arten: Arten mit kompakter Wuchsform (z.B. Horstgräser), die sich nicht lateral ausbreiten.
- Intermediäre: Arten, deren laterale Ausbreitungsfähigkeit auf die nähere Umgebung der Mutterpflanze begrenzt ist.
- Guerilla-Arten: Arten mit dicht bis lose aggregierten Ramets (Tochterpflanzen) und hoher lateraler Ausbreitungsfähigkeit.
- Aklonale Arten: ohne klonales Wachstum.

Ein entscheidendes Charakteristikum zur weiteren Untergliederung der Lebensstrategien ist die klonale Reproduktion, definiert als „Bildung von Ramets, die sich durch Selbstklonierung oder erzwungene Klonierung verselbständigen und es dem Individuum ermöglichen, sich lateral auszubreiten“ (URBANSKA 1992, HENSEN 1997). Klonal reproduzierende Arten finden sich sowohl unter den Intermediären als auch unter den Guerilla-Typen.

Die Beurteilung des Ausbreitungsverhaltens (Nicht-, Fern-, Nahausbreitung, Pendeln im Sinne von FREY & HENSEN 1995a) erfolgte auf Basis der jeweiligen Ausbreitungseigenschaften der Diasporen und von Gelände-Beobachtungen. An einem Windgebläse wurde die Flugfähigkeit der Diasporen von *Teucrium chamaedrys* untersucht (Kelch mit Klausen; zur Methodik siehe HENSEN & MÜLLER 1997). Zusätzlich wurde folgende Literatur herangezogen: HEGI (1912–1996), MÜLLER-SCHNEIDER (1977, 1986), LUFTENSTEINER (1982), KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1982, 1992) GRIME et al. (1988), LINDACHER (1995), MÜLLER (1996), HENSEN & MÜLLER (1997).

3. Bestimmung und Gewichtung der Lebensstrategien

Die Zuordnung einer Art zu einer bestimmten Lebensstrategie wurde aufgrund des Kriterienkatalogs (Tab. 1) ermittelt. Mit dem Mittleren Gruppenmengenanteil (GM), definiert nach DIERSCHKE (1994, S. 290) bzw. FREY & HENSEN (1995a), läßt sich die biologische Relevanz der in den Pflanzengesellschaften auftretenden Lebensstrategien berechnen und werten und somit innerhalb der Gesellschaften eine Gewichtung vornehmen. Dabei sind die mittleren Deckungsprozente für r-, + 0,1%. 1 2,5%, 2a 10,0%, 2b 20,0%, 2m 2,5%, 3 37,5%, 4 62,5%, 5 87,5%. Nicht analysiert und gewertet wurden die in den Aufnahmeflächen auftretenden Moose, da dies derzeit aufgrund fehlender Kenntnisse über ihre Reproduktionsbiologie noch nicht möglich ist.

Ergebnisse

1. Standortökologie und Synsystematik

Das *Teucrio botryos-Melicetum ciliatae* ist im Gebiet der Unteren Unstrut eine Fels-Pioniergesellschaft, deren Artenzusammensetzung durch das Vorkommen vieler submediterraner Elemente wie z.B. *Melica ciliata*, *Teucrium botrys*, *T. chamaedrys* und *Festuca cinerea* gekennzeichnet ist (Tab. 2, Abb. 2). Neben diesen erscheinen auch kontinental verbreitete Arten wie *Potentilla arenaria* und *Bupleurum falcatum*. In Bestandeslücken siedeln zahlreiche Bryophyten und Frühlingsephemere wie z.B. *Hypnum lacunosum*, *Tortula ruralis*, *Erophila verna* und *Thlaspi perfoliatum*. Nur vereinzelt wurden kümmernde Gehölze verzeichnet (*Rosa rubiginosa*, *R. canina*, *Cornus sanguinea* u. a.).

Die im Untersuchungsgebiet vorgefundenen *Melica ciliata*-Bestände besiedeln primär windexponierte Felspodeste und schmale Felssimse auf Muschelkalk, häufig auch sekundär entstandene, feinschuttreiche bis mergelige Halden wie z.B. Steinhäufen oder Schuttansammlungen an Hangfüßen von Bergstürzen und Steinbrüchen. Nach Tab. 2 liegen die Bestände oftmals auf stark geneigten Hängen in südost- bis südwestlicher Exposition und zeichnen sich während der sommerlichen Vegetationsperiode durch extrem trocken-warme Mikroklimabedingungen aus. Die steinig, mit alkalischem pH reagierenden Rohböden sind in der Regel Kalk-Syroseme und mit 1 bis 10 cm tiefen Oberböden sehr flachgründig. Die Bestandesdichte zeigt eine deutliche Korrelation zur Gründigkeit und läßt mit Deckungsgraden zwischen 20 und 85% große Lücken zwischen den Horsten bestehen. Wegen des starken Windes, der starken Einstrahlung und den vor allem auf Sekundärstandorten häufig auftretenden mechanischen Störungen wie Geröll- und Steinrutsch ist die Weiterentwicklung der Böden und Pflanzendecke stark gehemmt.

Die syntaxonomische Stellung der Assoziation ist noch nicht zufriedenstellend gelöst. OBERDORFER (1994) und POTT (1995) folgen der Zuordnung von KORNECK (1974), der die Assoziation in den Verband *Seslerio-Festucion pallentis* Klika 1931 stellt. Da jedoch dessen Differentialarten im hercynischen Teilareal der Gesellschaft fast vollständig fehlen, sprechen sich HILBIG & REICHHOFF (1977) bzw. SCHUBERT et al. (1995) für eine Zuordnung zum Verband *Alyso-Sedion* Oberd. et Th. Müller in Th. Müller 1961 aus, der auch die vorliegende Arbeit folgt. Das *Alyso-Sedion* ist durch zahlreiche Frühlingsephemere wie z.B. *Hornungia petraea*, *Cerastium pumilum*, *Veronica praecox*, *Saxifraga tridactylites* und *Thlaspi perfoliatum* charakterisiert. Beide Verbände gehören der Ordnung *Sedo-Scleranthetalia* Br.-Bl. 1955 und der Klasse *Sedo-Scleranthetia* Br.-Bl. 1955 em. Th. Müller 1961 an.

Tab. 1. Lebensstrategien-System.

1. Einjährige Pendler Kurze Lebensdauer (annuell), ausgeprägte generative Reproduktion, vegetative Reproduktion fehlend, geringes Ausbreitungspotential der generativen Diasporen (Pendeln).	EPe
2. Kurzlebige Kurze Lebensdauer (annuell, bienn), ausgeprägte generative Reproduktion, vegetative Reproduktion fehlend oder selten, hohes Ausbreitungspotential der generativen Diasporen.	Ku
3. Kryptophyten (= Geo-, Helo-, Hydrophyten) Ausdauernd (perennierend), generative und vegetative Reproduktion häufig, Ausbreitungspotential der generativen Diasporen sippenspezifisch verschieden (Pendeln, Nah- und Fernausbreitung).	K
4. Wenigjährige Pendler Bienn oder wenigjährig (paucienn), generative Reproduktion häufig, vegetative Reproduktion selten, geringes Ausbreitungspotential der generativen Diasporen (Pendeln).	WPe
5. Besiedler Wenigjährig (paucienn) oder ausdauernd (perennierend), ausgeprägte generative Reproduktion, vegetative Reproduktion häufig, hohes Ausbreitungspotential der generativen Diasporen. Raumbesetzung des Habitats meist über vegetative Reproduktion.	B
6. Ausdauernde Besiedler Ausdauernd (perennierend), hohe Absterberaten, ausgeprägte generative Reproduktion, vegetative Reproduktion selten, hohes Ausbreitungspotential der generativen Diasporen.	AB
7. Ausdauernde Pendler Ausdauernd (perennierend), ausgeprägte generative Reproduktion, vegetative Reproduktion häufig, geringes Ausbreitungspotential der generativen Diasporen (Pendeln).	APe
8. Ausdauernde s. str. Ausdauernd (perennierend), generative und vegetative Reproduktion häufig, Ausbreitungspotential der generativen Diasporen sippenspezifisch verschieden (Nah- und Fernausbreitung, Nichtausbreitung).	A
9. Ausdauernde mit Diasporenjahren Baumarten, die nur zu bestimmten Zeiten fruchten (Mastjahre) und einen Stock von Jungpflanzen aufbauen. Generative Reproduktion häufig, Ausbreitungspotential der generativen Diasporen sippenspezifisch verschieden (Nah-, Fernausbreitung).	ADi

Weitere Unterteilung

nach dem Ausbreitungsverhalten von generativen und vegetativen Diasporen

mit Fernausbreitung	F	z.B.	AF
mit Nahausbreitung	N		AN
mit Fern- und Nahausbreitung	FN		AFN

nach dem Reproduktionsverhalten

mit generativem Reproduktionsverhalten	g	z.B.	AF _g
mit vegetativem (s. str.) Reproduktionsverhalten	v		
mit klonalem Reproduktionsverhalten	kl		
mit passivem Reproduktionsverhalten	p		
mit generativem und klonalem Reproduktionsverhalten bzw. andere Kombination	g, kl		

Tab. 2 : *Teucrio botryos* - *Melicetum ciliatae* an der Unteren Unstrut

I Primärstandorte

II Sekundärstandorte

Fortlaufende Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Fundort	Sb	LB	N	N	LB	W	LB	W	W	W	N	Sb	Sb	Sb	Sb	Sb	Sb	Sb	W	W	W	W	Sb	Sb	Sb
Flächengröße [m ²]	2	2	6	4	4	4	3	6	4	2	6	4	6	6	2	4	2	6	4	6	2	6	3	3	6
Höhe über NN [m]	200	230	235	230	185	230	195	190	190	190	235	200	190	190	180	200	180	190	200	200	200	200	180	200	200
Exposition	SSW	W	NW	NW	S	SO	O	W	O	W	W	SSW	SSW	SO	W	SSW	W	S	SO	SO	SO	SO	W	S	
Inklination [°]	35°	<5°	30°	25°	40°	30°	38°	20°	30°	30°	20°	<5°	30°	30°	40°	40°	40°	42°	<5°	<5°	<5°	15°	40°	<5°	
Bodengründigkeit [cm]	5	9	2	2	6	1	6	2	1	1	2	4	2	7	2	5	3	8	10	7	7	8	9	10	
pH (H ₂ O)	8,3	7,9					8				7,9			8,3	8,1			7,8	7,9					7,9	
Vegetationsdeckung [%]	70	70	30	50	70	40	70	50	20	20	30	40	65	35	50	80	85	50	80	60	65	80	80	70	
absolute Artenzahl	16	16	19	21	20	19	16	9	13	9	8	8	14	16	11	16	15	13	21	19	19	25	13	21	
AC <i>Melica ciliata</i>	3	1	2b	3	2b	3	2a	2b	2m	2a	2b	2b	2b	2a	3	3	3	2b	2a	2a	2a	3	2b	2m	3
AC <i>Teucrium botrys</i>	3	1	+	2a	+	2m	+	2a	+	1	1	+	1	2m	1	2a	2m	2a	+	1	2m	2m	2a	2m	2m
VC <i>Hornungia petraea</i>	2m	+	2m	2m										+	1	1			2m	2m	2m	1	1	+	+
KC <i>Arenaria serpyllifolia</i>	1	+	+	+	1						+								+	+	1	+	1	+	+
KC <i>Taraxacum laevigatum</i>	1																								
VC <i>Cerastium pumilium</i>	2m	1		1	1							2m								2m	2m	+		2m	2m
KC <i>Erophila verna</i> ssp. ver.									1										1						1
KC <i>Acinos arvensis</i>																									1
KC <i>Veronica arvensis</i>	+																								1
KC <i>Echium vulgare</i>	+																								2a
d II																									
VC <i>Thlaspi perfoliatum</i>													+	1	1	1	+	+						1	+
Hypnum lacunosum	1																1	1	1	+	1	+		3	+
Tortula ruralis												+					2	1	1	+	+	1	2	+	+
Akietinella abietina	+																	+	2m	1	1	+	1	+	+
Tortula muralis																		+	1	1	1	1	2m	1	+
F-B <i>Centaurea stoebe</i>															1	1	2a	+							
F-B <i>Koeleria macrantha</i>																			1	+	1	1	+	+	
F-B <i>Festuca rupicola</i>																				1	1	+	+	+	+
VC <i>Veronica praecox</i>																									
Lappula squarrosa						1										2m				1	1	2a			
F-B <i>Seseli hippomarathrum</i>							1													2a	1	1	+	+	+
<i>Festuca pallens</i>																									
<i>Lactuca scariola</i>																									



Abb. 2: *Teucrio botryos-Melicetum ciliatae*.

Im Gebiet der Unteren Unstrut wurden sowohl Primärstandorte auf Felsbändern als auch Sekundärstandorte auf ebenen Steinbruchböden oder stark geneigten Halden untersucht (Tab. 2). Primäre und sekundäre Bestände liegen häufig in enger räumlicher Nachbarschaft. Für die vorgefundenen Artenkombinationen ist ein unterschiedlich extremer Wasserhaushalt von Bedeutung. Die Böden, auf denen die Sekundärbestände siedeln, sind im Durchschnitt etwas tiefgründiger; berücksichtigt werden muß allerdings, daß die durchschnittliche Analyse der Gründigkeit die kleinräumig sehr heterogenen Wuchsbedingungen nicht widerspiegelt. Die Vegetation auf Sekundärstandorten ist durchschnittlich artenreicher, ihr Deckungsgrad etwas höher als auf Felsbändern. In beiden Varianten kommen neben den Charakterarten einige *Festuca-Brometea*-Arten wie z.B. *Sanguisorba minor*, *Euphorbia cyparissias* oder *Teucrium chamaedrys* mit hoher Stetigkeit vor; als Differentialarten sekundärer Standorte wurden vor allem Moose wie *Hypnum lacunosum*, *Tortula ruralis* und *Abietinella abietina* ermittelt.

2. Lebensstrategien

Die Lebensstrategien-Analyse des *Teucrio botryos-Melicetum ciliatae* (Tab. 3, Abb. 3) zeigt eine deutliche Dominanz der Besiedler. Neben diesen sind auch die Lebensstrategien Ausdauernde, Kurzlebige, Einjährige Pendler und Wenigjährige Pendler vertreten. Folgende Untergruppen sind im Gesellschaftsgefüge von biologischer Signifikanz:

- Besiedler mit Fern- und Nahausbreitung, mit generativem und klonalem Reproduktionsverhalten (BFN_{g, kl}; GM = 44,1 %),
- Ausdauernde mit Nahausbreitung, mit generativem und klonalem Reproduktionsverhalten (AN_{g, kl}; GM = 18,3 %),
- Kurzlebige mit Fern- und Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten (KuFN_g; GM = 10,8 %),
- Ausdauernde mit Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten (AN_g; GM = 10,5 %) und
- Einjährige Pendler (EPe; GM = 6,1 %).

Weitere Untergruppen bleiben mit mittleren Gruppenmengenanteilen zwischen 0,3 und 3,7 % von untergeordneter Bedeutung.

2.1. Besiedler mit Fern- und Nahausbreitung, mit generativem und klonalem Reproduktionsverhalten (BFN_{g,kl}; GM = 44,1 %)

Die Kalkfelshabitate, die vom *Teucrio-Melicetum ciliatae* besiedelt werden, entwickeln sich wegen häufiger Bodenbewegungen und Windabtrag nur sehr langsam oder gar nicht weiter. Dementsprechend dominiert in der Pionier-Gesellschaft die Lebensstrategie der Besiedler mit Fern- und Nahausbreitung, mit generativem und klonalem Reproduktionsverhalten. Die submediterrane *Melica ciliata* hat daran mit einem mittleren Gruppenmengenanteil von 39 % großen Anteil. Ihre Verbreitung erstreckt sich über fast ganz Europa, über Nordafrika, Kleinasien, die Kaukasusländer und Nordpersien, wo sie vor allem auf trockenen, basenreichen, kalkhaltigen und humusarmen Böden zu finden ist. Nach einer Blütezeit im Juni werden die in hoher Anzahl produzierten Karyopsen, die in der Regel ein gesamtes Ährchen aus einer fertilen und mehreren sterilen Blüten sowie dem Ährchenstiel umfassen, ab Ende Juli bis zum Wintereinbruch verweht (OBERDORFER 1994, HENSEN & MÜLLER 1997). Zwischen den Spelzen bestehen mehrere Hohlräume, die dem Wind als Angriffsraum dienen. Im Reifezustand stehen die Hüllspelzen teilweise bis zu 45° von der restlichen Diaspore ab. Die derbhäutige Deckspelze der fertilen Blüte ist bis zu 6,5 mm lang und am Rande bis zur Spitze dicht mit xerochastischen Wimpern besetzt. Die Diasporen dieser anemochoren Pionierpflanze fliegen bei einer Windgeschwindigkeit von 4 m/s (entspricht nach der Beaufort-Skala einer schwachen Brise) etwa 5 m weit und damit ausgesprochen gut (Abb. 4; HENSEN & MÜLLER 1997). Keimversuche zeigten, daß nach einem Jahr Lagerung noch 50 % der Diasporen keimfähig waren.

Zusätzlich zur Fernausbreitung ihrer generativen Diasporen ist das Wimperperlgras befähigt, sich vegetativ im Nahbereich auszubreiten. Es bildet dichte bis lockere, an kriechenden Grundachsen allseitig wachsende Horste aus. Ein Horst besteht aus einer Vielzahl einzelner, perlschnurartig aneinandergereichter Ramets (Abb. 5). Die Mehrzahl der laubtrieblosen Abschnitte sind nur wenige mm lang, können aber nach KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1992) in Einzelfällen 10 cm erreichen. Diese Wuchsform entspricht dem Intermediär-Typ. Viele Ramets lösen sich durch Selbstklonierung von der Mutterpflanze. Besonders an bewegten Schotterhängen kommt es aber auch zu einer erzwungenen Fragmentierung durch Stein- und Erdrutsch oder durch Viehtritt.

Ein weiterer steter Besiedler des *Teucrio-Melicetum ciliatae* ist der Hemikryptophyt *Hieracium pilosella* (GM 3,6 %). Auch diese Art entwickelt über einen längeren Zeitraum (Mai bis August) eine Vielzahl weit fliegender Diasporen. Wie in Abb. 4 dargestellt, können die mit einem Pappus versehenen Achänen bei einer Windgeschwindigkeit von 4 m/s bereits horizontale Flugweiten von >3 m überwinden. FISCHER et al. (1996) erwähnen auch eine epizoochore Ausbreitung durch Weidetiere. Bei geeigneten Standortbedingungen kommt es zu einer lebhaften vegetativen Vermehrung durch die Bildung von bewurzelten Kriechtrieben. Die beblätterten Stolone – oftmals mehrere pro Rosette – erreichen eine Länge von bis zu 30 cm (Guerilla-Typ). Dies ermöglicht eine Verteilung der Ramets auch über steinig und loses Substrat hinweg. Vegetative Reproduktion erfolgt sowohl durch Selbstklonierung, da die Verbindungsstrukturen bereits nach wenigen Monaten absterben (T. HEINKEN, pers. Mitt.), als auch erzwungen durch Bewegungen des Substrats.

Auch die Diasporen einer weiteren Pionierpflanze, *Vincetoxicum hirundinaria* (GM 1,5 %), werden anemeteorochor ausgebreitet. Die 5–7 mm langen Samen mit einem bis 18 mm langen Haarschopf fliegen ab September. MÜLLER-SCHNEIDER (1986) gibt für diese eine vergleichsweise niedrige Fallgeschwindigkeit von 60 cm/s an. Dies deutet nach HENSEN & MÜLLER (1997) auf eine gute Flugfähigkeit hin. *Vincetoxicum hirundinaria* besitzt ein vielfach verzweigtes Wurzelsystem und bildet längere Ausläufer, die sehr leicht brechen.

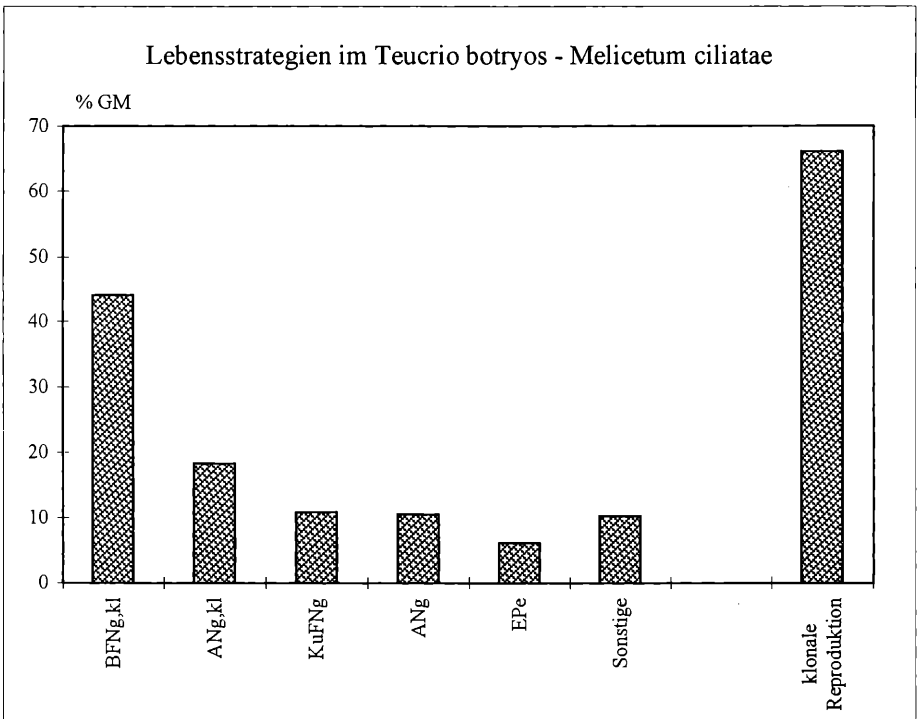


Abb. 3: Lebensstrategien-Spektrum des *Teucro botryos*-*Melicetum ciliatae* (Mittlere Gruppenmengenanteile der Lebensstrategien und der klonalen Reproduktion). Abkürzungen siehe Text. Die „Sonstigen“ umfassen folgende Untergruppen: AFN_{g,kl} (GM = 3,7 %), AFN_g (GM = 2,1 %), KuF_g (GM = 1,7 %), WPe (GM = 1,5 %), AF_g (GM = 0,9 %), BF_g (GM 0,3 %).

2.2. Ausdauernde mit Nahausbreitung, mit generativem und klonalem Reproduktionsverhalten (AN_{g,kl}; GM = 18,3 %)

Der wichtigste Vertreter unter den Ausdauernden mit Nahausbreitung, mit generativem und klonalem Reproduktionsverhalten ist der Chamaephyt *Teucrium chamaedrys* (GM 9,7 %). Die Lamiacee entwickelt eiförmige Klausenfrüchte, die durch einen Haarkranz im Inneren des Kelches an der Ausbreitung gehindert werden. Dadurch werden diese zu Ballonfliegern, die allerdings bei einer Windgeschwindigkeit von 6 m/s nur etwa 1 m weit verfrachtet werden können (Abb. 4). ULBRICH (1928) beschreibt für die Gattung *Teucrium* einen weiteren bemerkenswerten Ausbreitungsmechanismus: Durch Tiere, Regentropfen oder starken Wind wird Druck auf den starren Kelch ausgeübt. Der bogenförmige Fruchtstiel wird hierbei wie eine Feder gespannt und schnellt bei Nachlassen des Drucks nach oben. Die sehr locker sitzenden Klausen rollen in die Aussackung des Kelches und werden dadurch in weitem Bogen fortgeschleudert. Allerdings ist auch die Effizienz dieses Ausschleudermechanismus gering.

Unterirdisch bildet der Halbstrauch ein ausgedehntes Wurzelsystem aus. Von einer kurzlebigen Hauptwurzel gehen aufsteigende Laub- und Kriechtriebe aus (HEGI 1927, KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1982). Die Laubtriebe und die mit Niederblättern besetzten unterirdischen Ausläufer bewurzeln sich und richten sich auf, um oberirdische Laub- und Blüentriebe zu bilden. An der Basis der meist einjährigen, oberirdischen Triebe entstehen weitere Kriechtriebe, die eine kolonieartige Ausbreitung der Pflanze ermöglichen

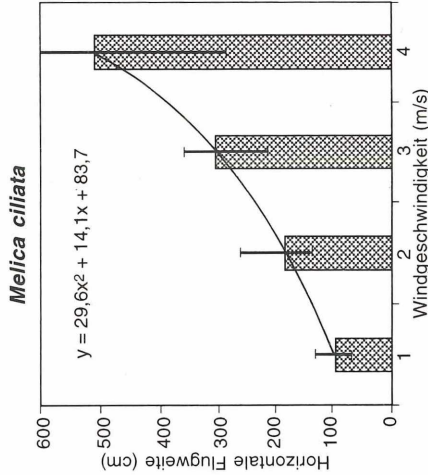
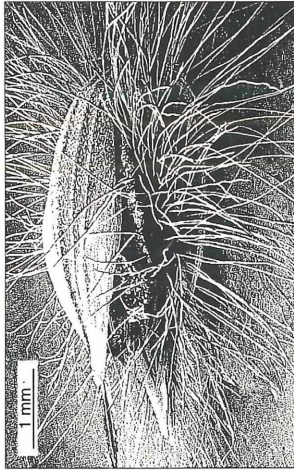
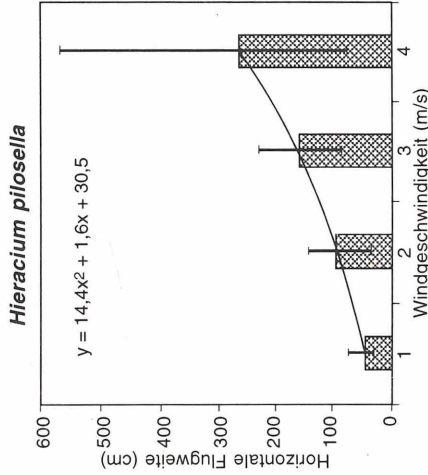
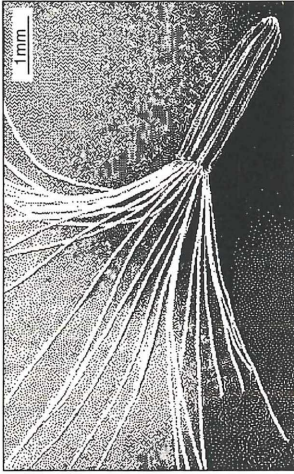
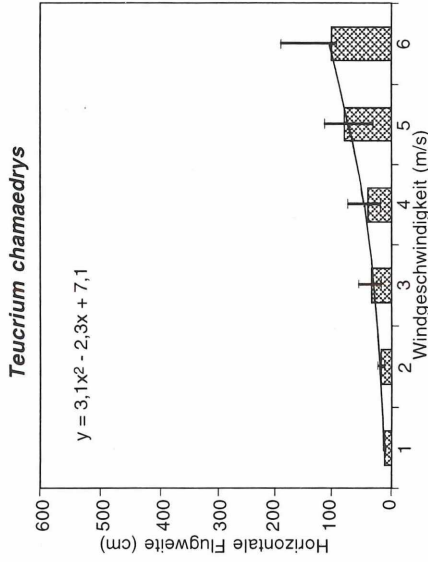
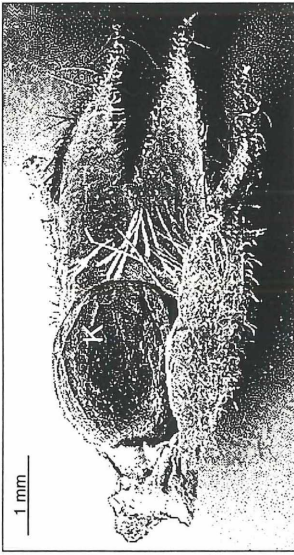


Abb. 4: Horizontale Flugstranzen (Mittelwerte und Spannen) von *Melica ciliata* (Expositionshöhe 50 cm), *Hieracium pilosella* (20 cm) und *Teucrium chamaedrys* (20 cm) bei verschiedenen Windgeschwindigkeiten. Messwerte für *M. ciliata* und *H. pilosella* aus MÜLLER (1996), umgerechnet. Die mathematische Formel beschreibt das Flugverhalten der betreffenden Art.



Abb. 5: Klonales Wachstum von *Melica ciliata*.

(PENZES 1960 in KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1982). Die klonale Wuchsform entspricht dem „Guerilla“-Typ. Obgleich die verholzenden Ausläufer äußerst stabil erscheinen, muß auf bewegtem Substrat von einer erzwungenen klonalen Reproduktion ausgegangen werden.

Die ausdauernden Hemikryptophyten *Potentilla tabernaemontani* und *P. arenaria* bilden verholzte Flachpolster. Neben einer frühen Blütezeit von März bis Mai kommt es im Spätsommer oder Herbst unter bestimmten Bedingungen zu einer zweiten Blütezeit (SEBALD et al. 1992). Hinsichtlich ihrer Ausbreitungsbiologie sind sich die beiden Fingerkrautarten ähnlich. Ihre einsamigen Nußfrüchte sitzen in einer aus dem Fruchtboden und dem Innen- und Außenkelch gebildeten „biologischen Kapsel“. Zur Reifezeit sind die Fruchtsiele zur Bodenoberfläche herabgebogen, so daß die rauen Nüßchen blastochor in unmittelbarer Nähe der Mutterpflanze abgelegt werden (MÜLLER-SCHNEIDER 1986). Die charakteristischen, mehr oder weniger dichten Rasenflecken von *Potentilla tabernaemontani* und *P. arenaria* werden durch die Bildung von Kriechtrieben verursacht (KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1982). Sowohl durch erzwungene Klonierung als auch durch Selbstklonierung entstehen regelmäßig eigenständige Tochterrosetten.

Euphorbia cyparissias verfügt über mehrere Mechanismen zur Nahausbreitung. Die einsamigen Teilfrüchte bleiben zunächst mit dem Mittelsäulchen verhaftet. Bei ungleichem Austrocknen kommt es zu Spannungsunterschieden im Gewebe, so daß sich die Teilfrucht an ihrer zentralen Naht öffnet. Durch ein Einrollen der Fruchtklappen wird der Samen ausgeschleudert. An diesem befindet sich ein Elaiosom, so daß es häufig zu einem Weitertransport durch Ameisen kommt. Vegetative Nahausbreitung erfolgt über klonal gebildete Ramets, die durch Selbstklonierung bald fragmentieren. Die kräftigen, horizontal wachsenden Seitenwurzeln erreichen eine Länge von über 1 m (KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1982).

2.3. Kurzlebige mit Fern- und Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten (KuFN_g; GM = 10,8 %)

Die zweite Assoziationskennart der Gesellschaft, *Teucrium botrys*, ist eine Art des südwestmediterranen-subatlantischen Florenelements und mit einem mittleren Gruppenmengeanteil von 8,9 % der wichtigste Vertreter der Kurzlebigen mit Fern- und Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten. Die Ausbreitung der Klausen über den bereits bei *Teucrium chamaedrys* beschriebenen ballistischen Schleuder-Mechanismus erfolgt im Nahbereich der Mutterpflanze. Im Herbst findet man allerdings auch viele der drüsenhaarigen Kelche mitsamt den Klausen, die der innere Haarkranz an der Ausstreuung gehindert hat, abgebrochen um die Pflanzen herumliegen. Diese stark klebenden Diasporen können epizoochor über weite Distanzen verschleppt werden (vgl. FISCHER et al. 1996); es bleibt allerdings zu untersuchen, welche Bedeutung der Epizoochorie auf diesen Extremstandorten, die selten bis nie beweidet werden, überhaupt zukommt.

2.4. Ausdauernde mit Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten (AN_g; GM = 10,5 %)

Zu den Ausdauernden mit Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten, gehört *Sanguisorba minor* (GM 3,6 %), deren Diasporen aus zwei vom Fruchtkelch eingeschlossenen Achänen bestehen (MÜLLER-SCHNEIDER 1986). Diese bleiben bis zur Keimung miteinander verbunden (Synaptospermie nach ZOHARY 1937). Zwischen den ungeflügelten Kanten des Fruchtkelchs befinden sich mit Luft gefüllte Hohlräume, die die Flugfähigkeit erhöhen. Aufgrund des hohen Gewichts der Diasporen von 4,8 mg wird allerdings von einem geringen Ausbreitungspotential ausgegangen. Der Hemikryptophyt bildet eine tiefreichende Polwurzels aus, die sich in kräftige Seitenwurzeln verzweigt und die Pflanze befähigt, auch in felsigem und zerklüftetem Untergrund zu siedeln (KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1982). Der nach GRIME et al. (1988) konkurrenzschwachen Art fehlt die Möglichkeit einer vegetativen lateralen Ausbreitung.

Im Gegensatz dazu breitet sich *Thymus praecox*, ein immergrüner, ausdauernder Chamaephyt (GM = 3,2 %), sowohl generativ als auch vegetativ durch kriechende, verholzende Äste mit Adventivwurzeln aus. Die unterirdisch kriechende Grundachse ist allerdings äußerst stabil, so daß eine Fragmentation unwahrscheinlich ist. Die Ausbreitung der schleimenden Klausen erfolgt von August bis zum Wintereinbruch sowie im Frühjahr. Ihre Ausstreuung wird durch einen dichten, haarigen Schlundkranz im Inneren des Kelches stark beeinträchtigt. Obgleich von MÜLLER-SCHNEIDER (1986) als „Ballonflieger“ bezeichnet, findet die cystometeorochore Ausbreitung der im leichten Kelch verbleibenden Klausen wegen des spezifisch hohen Samengewichtes und der geringen Wuchshöhe nur im Nahbereich statt.

Die beiden aklonalen Apiaceen *Bupleurum falcatum* (GM 1,5 %) und *Seseli hippomarathrum* (GM 1,3 %) fruchten ab September. Die trockenen, fünfrippigen Spaltfrüchte ohne spezifische Ausbreitungsmechanismen werden durch den Wind ausgestreut (Boleochorie) und verbleiben in der Regel innerhalb des Bestandes (LUFTENSTEINER 1982).

Tab. 3. Merkmals- und Lebensstrategien-Analyse des *Teucrio botryos-Melicetum ciliatae*, Arten alphabetisch geordnet.

Art	<i>Acinos arvensis</i> (KC)	<i>Ajuga reptans</i>	<i>Arenaria serpyll. ssp. serph.</i> (KC)	<i>Avenula pratensis</i> (F-B)	<i>Bupleurum falcatum</i>
Mittlere Gruppenmenge %	0,4	0,2	0,6	0,8	1,5
Lebensdauer (Lebensform)	ann/pau (Th, Ch)	per (H)	ann/bi (Th, H)	per (H)	per (H)
Generative Reproduktion	häufig	häufig	häufig	häufig	häufig
Klonale Wuchsform	-	Guerilla	-	Phalanx	Phalanx
Fragment. /lat. Ausbreitung	-	+ / +	-	+ / -	- / -
Masse gen. Diasporen (mg)	0,3	0,2	0,06	2,6	1,7
Diasporen-Eigenschaften	myx	elai	keine	pter	keine
Ausbreitungstyp/ Ausbreitungspotential	ane-ball (E)	aut-blast ¹ zoo-stom (N)	ane-ball zoo-endo ¹ (F, N)	ane-meteo zoo-epi ² (F, N)	ane-ball (N)
Lebensstrategie	WPe	ANg, kl	KuFNg	AFNg	ANg

Art	<i>Carlina vulgaris</i> ssp. <i>vulg.</i> (F-B)	<i>Centaurea stoebe</i> (F-B)	<i>Cerastium pumilum</i> (VC)	<i>Cirsium acaule</i> (F-B)	<i>Daucus carota</i>
Mittlere Gruppenmenge %	0,2	1,1	1,3	0,7	0,4
Lebensdauer (Lebensform)	pau (H)	pau (H)	ann (Th)	per (H)	pau (H)
Generative Reproduktion	häufig	häufig	häufig	häufig	häufig
Klonale Wuchsform	-	-	-	Intermediär	-
Fragment. /lat. Ausbreitung	-	-	-	+ / +	-
Masse gen. Diasporen (mg)	1,5	1,2	0,06	-	0,9
Diasporen-Eigenschaften	pogon	pogon, elai	keine	pogon, elai	acanth
Ausbreitungstyp/ Ausbreitungspotential	ane-meteo zoo-epi (F, N*)	ane-meteo zoo-stom (N)	ane-ball (N)	ane-meteo zoo-epi zoo-stom (F, N)	zoo-epi (F)
Lebensstrategie	KuFNg	WPe	EPe	AFNg, kl	KuFg

Art	<i>Echium vulgare</i> (KC)	<i>Erophila verna</i> ssp. <i>verna</i> (KC)	<i>Eryngium campestre</i> (F-B)	<i>Euphorbia cyparissias</i> (F-B)	<i>Festuca rupicola</i> (F-B)
Mittlere Gruppenmenge %	0,9	1,3	0,2	2,8	0,2
Lebensdauer (Lebensform)	bi (H)	ann (Th)	per (H)	per (H)	per (H)
Generative Reproduktion	häufig	häufig	häufig	häufig	häufig
Klonale Wuchsform	-	-	-	Guerilla	Phalanx
Fragment. /lat. Ausbreitung	-	-	-	+ / +	+ / -
Masse gen. Diasporen (mg)	3,4	0,02	1,8	2,8	0,4
Diasporen-Eigenschaften	pter	myx	acanth	elai	pter
Ausbreitungstyp/ Ausbreitungspotential	ane-ball ¹ zoo-epi ¹ (F, N)	ane-ball ombr-hyd ¹ (N)	ane-cham ane-ball (F)	aut-ball zoo-stom (N)	ane-meteo (N)
Lebensstrategie	KuFNg	EPe	AFg	ANg, kl	ANg

Art	<i>Helianthem. canum</i> (F-B)	<i>Hieracium pilosella</i>	<i>Hornungia petraea</i> (VC)	<i>Koeleria macrantha</i> (F-B)	<i>Koeleria pyramidata</i> (F-B)
Mittlere Gruppenmenge %	0,7	3,6	1,7	0,6	0,7
Lebensdauer (Lebensform)	per (Ch)	per (H)	ann (Th)	per (H)	per (H)
Generative Reproduktion	häufig	häufig	häufig	häufig	häufig
Klonale Wuchsform	Intermediär	Guerilla	-	Phalanx	Phalanx
Fragment. /lat. Ausbreitung	- / +	+ / +	-	+ / -	+ / -
Masse gen. Diasporen (mg)	1,4	0,1	0,07	0,2	2,3
Diasporen-Eigenschaften	myx	pogon	myx	pter	pter
Ausbreitungstyp/ Ausbreitungspotential	ane-ball (E)	ane-meteo zoo-epi ¹ (F)	ane-ball (N)	ane-meteo zoo-epi ² (F, N)	ane-meteo zoo-epi ² (N)
Lebensstrategie	ANg	BFNg, kl	EPe	AFNg	AFNg

Abkürzungen: Art: AC Assoziations-Charakterart, F-B Festuco-Brometea-Art, KC Klassen-Charakterart, VC Verbandscharakterart. Merkmalskomplex: Lebensdauer (Lebensform): ann annuell; bi bienn; Ch Chamaephyt; H Hemikryptophyt; pau paucienn; per perennierend; Ph Phanerophyt; T Therophyt. Fragmentation/laterale Ausbreitung: + häufig; - selten oder nie. Diasporen-Eigenschaften: keine = ohne ausbreitungsfördernde bzw. -hindernde Eigenschaften; acanth acanthophor (mit Klettanhang);

Art	<i>Lappula squarrosa</i>	<i>Melica ciliata</i> (AC)	<i>Potentilla arenaria</i> (F-B)	<i>Potentilla tabernaem.</i> (F-B)	<i>Rosa rubiginosa</i>
Mittlere Gruppenmenge %	1,3	39	3,0	2,4	1,5
Lebensdauer (Lebensform)	ann (Th)	per (H)	per (H)	per (H)	per (P)
Generative Reproduktion	häufig	häufig	häufig	häufig	häufig
Klonale Wuchsform	-	Intermediär	Intermediär	Intermediär	Guerilla
Fragment. /lat. Ausbreitung	-	+ / +	+ / +	+ / +	+ / +
Masse gen. Diasporen (mg)	1,3	1,2	0,4	0,4	
Diasporen-Eigenschaften	acanth	pogon	keine	keine	sarco
Ausbreitungstyp/ Ausbreitungspotential	zoo-epi (F)	ane-meteo (F)	aut-blast (N)	aut-blast (N)	zoo-endo zoo-dys ¹ (F)
Lebensstrategie	KuFg	BFNg, kl	ANg, kl	ANg, kl	AFNg, kl

Art	<i>Sanguisor. minor</i> (F-B)	<i>Saxifraga tridactylitis</i> (VC)	<i>Sedum acre</i> (KC)	<i>Seseli hippomar.</i> (F-B)	<i>Sesleria albicans</i>
Mittlere Gruppenmenge %	3,6	0,2	0,2	1,3	1,5
Lebensdauer (Lebensform)	per (H)	ann (Th)	per (Ch)	per (H)	per (H)
Generative Reproduktion	häufig	häufig	häufig	häufig	häufig
Klonale Wuchsform	Phalanx	-	Guerilla	-	Intermediär
Fragment. /lat. Ausbreitung	- / -	-	+ / +	-	+ / +
Masse gen. Diasporen (mg)	4,8	0,005	0,03	1,4	2,3
Diasporen-Eigenschaften	sacco	acanth	elai	myx	pter
Ausbreitungstyp/ Ausbreitungspotential	ane-meteo ombr-hyd (N)	zoo-epi ¹ ombr-hyd ¹ (F, N)	ombr-ball ¹ ombr-hyd ¹ zoo-stom ¹ (N)	ane-ball (N)	ane-meteo zoo-dys ¹ zoo-epi ¹ (F, N)
Lebensstrategie	ANg	KuFNg	ANg, kl	ANg	AFNg, kl

Art	<i>Taraxacum laevigatum</i> (KC)	<i>Taraxacum officinale</i>	<i>Teucrium botrys</i> (AC)	<i>Teucrium chamaedr.</i> (F-B)	<i>Thlaspi perfoliatum</i> (VC)
Mittlere Gruppenmenge %	0,7	0,3	8,9	9,7	0,8
Lebensdauer (Lebensform)	per (H)	per (H)	ann/bi (Th,H)	per (Ch)	ann (Th)
Generative Reproduktion	häufig	häufig	häufig	häufig	häufig
Klonale Wuchsform	-	-	-	Guerilla	-
Fragment. /lat. Ausbreitung	-	-	-	+ / +	-
Masse gen. Diasporen (mg)	0,3	0,6	0,8	0,7	0,3
Diasporen-Eigenschaften	pogon, acanth	pogon	acanth	keine	myx
Ausbreitungstyp/ Ausbreitungspotential	zoo-epi ane-meteo (F)	ane-meteo zoo-epi ¹ (F)	ane-ball zoo-epi ¹ (F, N)	ane-ball (N)	ombr-ball (N)
Lebensstrategie	AFg	BFg	KuFNg	ANg, kl	EPe

Art	<i>Thymus praecox</i> (F-B)	<i>Veronica arvensis</i> (KC)	<i>Veronica praecox</i> (VC)	<i>Vincetox. hircundinaria</i>
Mittlere Gruppenmenge %	3,2	0,4	0,6	1,5
Lebensdauer (Lebensform)	per (Ch)	ann (Th)	ann (Th)	per (H)
Generative Reproduktion	häufig	häufig	häufig	häufig
Klonale Wuchsform	Intermediär	-	-	Intermediär
Fragment. /lat. Ausbreitung	- / +	-	-	+ / +
Masse gen. Diasporen (mg)	0,4	0,1	0,06	4,8
Diasporen-Eigenschaften	myx, sacco	myx	myx	pogon
Ausbreitungstyp/ Ausbreitungspotential	ane-ball (N)	ombr-ball ¹ ombr-hyd ¹ (N)	ane-ball (N)	ane-meteo (F)
Lebensstrategie	ANg	EPe	EPE	BFNg, kl

elai elaiosomophor (mit Elaiosom); myx myxophor (bei Benetzung schleimbildend); pogon pogonophor (mit Haarschirm oder behaarter Granne); pter pterophor (geflügelt); sacco saccophor (mit Luftraum); sarco sarcophor (mit fleischiger Hülle). Ausbreitungstyp/Ausbreitungspotential: ane-ball (ballanemochor, Windstreuer), ane-cham (chamanemochor, Bodenläufer) ane-meteo (meteoranemochor, Flieger), aut-ball (ballautochor, Selbstausstreuer), aut-blast (blastautochor, Selbstbleger), ombr-ball (ballombrochor, Regenballist), ombr-hyd (ombrohydrochor, Regenschwemmling), zoo-dys (dyszoochor, Zufallsausbreitung durch Tiere), zoo-endo (endozoochor, Darmwanderer), zoo-epi (epizoochor, Anhänger), zoo-stoma (stomatochor, Mundwanderer), N Nahausbreitung, F Fernausbreitung; ¹ nach LIN-DACHER (1995), ² nach FISCHER et al. (1996), N* Wintersteher. Lebensstrategie: siehe Tab. 1.

2.5. Einjährige Pendlers (EPe; GM = 6,1 %)

Zu den Einjährigen Pendlern gehören sieben der vorkommenden Therophyten. Höhere mittlere Gruppenmengenanteile erreichen die nur zwischen März und Mai auftretenden *Hornungia petraea* (1,7 %), *Cerastium pumilum* (1,3 %) und *Erophila verna* (1,3 %). Die Schleim bildenden Samen der Brassicaceen *Hornungia petraea* und *Erophila verna* reifen in elliptischen Schötchen heran, die auf abstehenden Fruchtsielen sitzen und ihre kahnförmigen Klappen entlang eines Mittelnervs öffnen. Nach dem Ausstreuen der Diasporen sterben die Mutterpflanzen ab. Die Samen von *Cerastium pumilum* werden ebenfalls durch Wind oder vorbeistreifende Tiere boleochor ausgestreut.

Diskussion

Die typischen Wuchsorte des *Teucrio botryos-Melicetum ciliatae* wie z.B. Felspodeste, Füße von Bergstürzen oder aufgeschüttete Halden sind, bedingt durch Abbruch, Windabtrag und -anwehung, Substratbewegungen etc., stetig kleinräumigen Veränderungen unterworfen. Die häufig unzugänglichen, meist kleinflächigen Bestände auf schmalen Felskanten und an sehr flachgründigen Berghängen gehören sehr wahrscheinlich zu den primär waldfreien Dauergesellschaften. Doch auch auf sekundär geschaffenen Standorten vermag sich die artenarme Gesellschaft vermutlich über einen längeren Zeitraum hinweg nicht über ein Dauer-Pionierstadium hinaus zu entwickeln.

Die an der Unstrut untersuchten Bestände des *Teucrio-Melicetum ciliatae* befinden sich alle in der näheren Umgebung Freyburgs. In den Teiluntersuchungsgebieten liegen Primär- und Sekundärstandorte räumlich eng beieinander. Im Unterschied zu den Darstellungen von REICHHOFF (1975) oder SCHMIDT (1994) spiegeln sich deshalb standörtliche Unterschiede in der floristischen Untergliederung nur bedingt wider; die sekundär entstandenen Bestände unterscheiden sich von den primären vor allem durch das Vorkommen einiger Bryophyten.

In Anpassung an die Standort-Dynamik bildeten sich im Evolutionsverlauf verschiedene Adaptationen heraus. Charakteristisch für die Gesellschaft ist zum einen eine hohe biologische Signifikanz von Arten, die sowohl zur Fern- als auch zur Nahausbreitung befähigt sind (GM = 60,7 %). Besiedler mit generativer und klonaler Reproduktion (BFN_{g,kl}) dominieren dabei deutlich. Diese erreichen entfernt liegende Standorte durch Fernausbreitung ihrer generativen Ausbreitungseinheiten, die in großer Anzahl gebildet werden. Am Standort behaupten sie sich dann durch klonale Ausbreitung und Reproduktion. Der Klonierung kommt im *Teucrio-Melicetum ciliatae* mit einer Mittleren Gruppenmenge von 66,1 % eine erstaunlich große Bedeutung zu, wenn man bedenkt, daß die Wasserhaushalts-Bedingungen dieser exponierten Standorte extrem angespannt sind. Auch wenn bislang nur wenige Untersuchungen zur Bedeutung klonaler Reproduktion in verschiedenen Vegetationstypen vorliegen, so kann man doch davon ausgehen, daß klonale Reproduktion auf bodenfeuchteren Standorten eine wesentlich größere Bedeutung hat als auf trockenen (vgl. z.B. HENSEN 1997: im sommerdürren *Stipetum capillatae* GM 22 %, im gemäßigeren *Adonido-Brachypodietum pinnati* GM 65 %). Man sollte jedoch bedenken, daß die erzwungene Fragmentation klonal wachsender Arten auf bewegtem Substrat sehr stark begünstigt ist (klonale Reproduktion nach eigenen Untersuchungen im *Teucrio-Seslerietum albicantis* GM 66,2 %; vgl. auch HEINZ & PFEIFFER 1998).

Das effektive Fortpflanzungs- und Ausbreitungsverhalten der Arten des *Teucrio-Melicetum ciliatae*, auf das schon KRAUSE (1940) hinweist, verdeutlicht ihr biologisch signifikantester Vertreter, *Melica ciliata*. Der Besiedler mit Fern- und Nahausbreitung und generativem sowie klonalem Reproduktionsverhalten produziert lang bewimperte, ausgezeichnet fliegende Karyopsen in großer Anzahl und über einen längeren Zeitraum hinweg. Die generativen Diasporen sind keimfähig; zu untersuchen bleibt, wieviele Jungpflanzen sich tatsächlich am natürlichen Standort etablieren können, denn *Melica ciliata* pflanzt sich auch vegetativ durch Klonierung erfolgreich fort. Für viele klonal reproduzierende Arten ist be-

reits nachgewiesen, daß die generative Reproduktion eingeschränkt ist oder Keimung und/oder Etablierung sehr erschwert sind (vgl. HUISKES 1977, *Ammophila arenaria*; GRIME et al. 1988, *Brachypodium pinnatum*, *Elymus repens*, *Glyceria maxima*; ERIKSSON 1989, 1992; LEHMANN & REBELE 1994, *Calamagrostis epigejos*; ERSCHBAMER 1994, ERSCHBAMER & WINKLER 1995, *Carex curvula*). Die kompakte Wuchsform von *Melica ciliata* bewirkt kleinräumig eine Akkumulation von Humus; gleichzeitig kann der bewegte Kalkschotter durch die Produktion kürzerer als auch längerer Ausläufer befestigt werden. Weiteren Arten kann dadurch die Ansiedlung erleichtert werden. Diese Strategien zur Fortpflanzung und Raumbesetzung wirken zusätzlich zur ökophysiologischen Konstitution der Pflanze und bieten ihr die Möglichkeit, den Standort nach Erreichen in relativ kurzer Zeit in Besitz zu nehmen und sich langfristig zu etablieren.

Eine Besonderheit, die das *Teucrio-Melicetum ciliatae* deutlich von weiteren Xerotherm-Gesellschaften abgrenzt (vgl. HENSEN 1997) und den Pioniercharakter unterstreicht, ist das Vorkommen von Kurzlebigen mit Fern- und Nahausbreitung, mit generativer Reproduktion (KuFN_g). *Teucrium botrys* bedingt als zweite – nach OBERDORFER (1994) allerdings schwache – Charakterart der Gesellschaft die hohe Gewichtung dieser Strategie. Da sie als ein- bis zweijährige Art nicht zu einer vegetativen Fortpflanzung befähigt ist, erreicht sie nur geringe mittlere Gruppenmengenanteile. Sie breitet sich vorwiegend im Nahbereich aus, weshalb sie in der Regel truppweise angetroffen wird. Die Möglichkeit zur Fernausbreitung ist potentiell gegeben (vgl. FISCHER et al. 1996), doch muß deren Effektivität angezweifelt werden. Die hier untersuchten Bestände werden in der Regel nicht vom Weidevieh berührt; und die Rolle von Kleinnagern und weiterem Wild als Ausbreitungsagensatz ist noch sehr unzureichend untersucht. Über eine Diasporenbank liegen bislang keine Angaben vor. So ist die Seltenheit, mit der *Teucrium botrys* in unserer Flora vertreten ist – in einigen Bundesländern nach den Angaben des Bundesamtes für Naturschutz (1996) Rote Liste Gefährdungskategorie 2 bzw. 3 –, neben ihrem engen ökologischen Existenzbereich bzw. ihrer Konkurrenzschwäche evtl. auch eine Folge ihrer eingeschränkten Ausbreitungsmöglichkeiten (vgl. JACKEL & POSCHLOD 1996, zur Verbreitung von *Teucrium botrys* HAEUPLER & SCHÖNFELDER 1988; BENKERT et al. 1996).

Neben *Teucrium botrys* kommen im *Melicetum ciliatae* viele Arten vor, die ihre generativen und vegetativen Diasporen offenbar ausschließlich in der näheren Umgebung der Mutterpflanze auszubreiten vermögen. Zu den Ausdauernden s. str. mit Nahausbreitung und den Ein- und Wenigjährigen Pendlern gehören 51 % der vorkommenden Arten, die einen GM von 36,4 % erreichen. Die starke Gewichtung der Nahausbreitung unterstreicht die Langlebig- und Dauerhaftigkeit dieser trockenen Pionier-Standorte, die erst nach langen Zeiträumen enden, da es nur kleinflächig zu einer Humusansammlung und damit zu keiner Weiterentwicklung zu Folgegesellschaften kommt. Wie Tab. 3 zeigt, gehört der größte Teil der Ausdauernden zu den *Festuco-Brometea*-Arten, die aus angrenzenden Rasengesellschaften „step by step“ einzuwandern vermögen und sich im sehr heterogenen Substrat an tiefgründigeren Stellen etablieren können.

Neben den Ausdauernden s.str. sind unter den Nahausbreitern die Einjährigen Pender von biologischer Relevanz für die Gesellschaft. Auch diese Arten sind nicht in der Lage, „Wanderungen“ über größere Entfernungen durchzuführen, doch legen viele dieser Strategien im Boden eine dauerhafte Diasporenbank an (GRIME et al. 1988, JACKEL & POSCHLOD 1996). Diese eröffnet ihnen die Möglichkeit, ihr Auftreten von den Witterungsbedingungen abhängig zu machen – in manchen Trockenjahren können sie ganz ausfallen. Neben einer hohen Diasporenproduktion und dem erwähnten Samenspeicher ist für viele von ihnen ein Auftreten myxospermer Effekte charakteristisch, die die Ausbreitung zusätzlich hemmen.

Das *Teucrio-Melicetum ciliatae* scheint eine Mittelstellung zwischen zwei Extremen einzunehmen. Im *Spergulo morisonii-Corynephorum canescentis*, einer Pioniergesellschaft auf lockeren Sanden, findet man ein Lebensstrategien-Gefüge, in dem ebenfalls Besiedler mit Fern- und Nahausbreitung vorherrschen (FREY & HENSEN 1995b). Wegen des sehr instabilen Substrats spielen allerdings Ausdauernde mit Nahausbreitung keine Rolle. Xero-

thermrassen-Gesellschaften und Felsfluren auf gefestigtem Boden hingegen sind häufig dadurch gekennzeichnet, daß Nahausbreitung vorherrscht (vgl. *Drabo-Hieracietum humilis*, FREY et al. 1995b; *Carex humilis*-Gesellschaft, BÖTTNER et al. 1997). In diesen langlebigen, stabilen Dauergesellschaften tritt die Inbesitznahme neuer Lebensräume gegenüber der dauerhaften Besiedlung und Sicherung schon bestehender Wuchsorte stark zurück.

Gefährdung und Schutz

Die Gesellschaft der Traubengamander-Wimperperlgras-Flur (SCHUBERT et al. 1995) wie auch viele der am Gesellschaftsaufbau beteiligten Arten (z.B. *Helianthemum canum*, *Medicago minima*, *Teucrium botrys*, *Hornungia petraea* und *Seseli hippomarathrum*; FRANK et al. 1992) gelten als gefährdet. Die Lebensstrategien-Analyse zeigt, daß als Ursache des Rückgangs weniger die in der Gesellschaft vorherrschenden Ausbreitungs- und Reproduktionsmechanismen als vielmehr die Zerstörung und Beeinträchtigung natürlicher Standorte verantwortlich ist. Der Biotoptyp der „natürlichen Karbonatfelsen“ gilt nach RIECKEN et al. (1994) als „schwer regenerierbar“, da eine Erneuerung nur in längeren Zeiträumen wahrscheinlich ist; natürliche Kalk-Schutthalden werden sogar als „kaum regenerierbar“ bewertet. Die Gefährdung eines Biotoptyps steht in engem Zusammenhang mit seiner „Belastbarkeit“ bzw. „Regenerationsfähigkeit“. Diese ist im *Teucrio botryos-Melice-tum ciliatae* allerdings dadurch gegeben, daß viele Arten sich durch ein hohes Ausbreitungspotential auszeichnen und weitere ohne Probleme aus umliegenden tiefgründigeren Rasen einwandern bzw. sich über die Samenbank regenerieren können. Deshalb erscheint die Gesellschaft häufig auf sekundären Standorten. Trotzdem sollten die seltenen Vorkommen von Primärstandorten dringend unter Schutz gestellt werden, damit ausreichend potentielle Ansiedlungsräume zur Verfügung stehen. Aber auch der Erhalt von Felswänden in ehemaligen Steinbruchbereichen, die sich nach RIECKEN et al. (1994) von naturnahen Felsbereichen nur wenig unterscheiden, kann das Überleben der Gesellschaft und ihrer biologisch relevanten Arten ermöglichen bzw. als „Trittsteinbiotop“ im Sinne von JEDICKE (1994) fungieren.

Danksagung

Unser Dank gilt Prof. Dr. W. FREY für die Unterstützung der vorliegenden Arbeit und die vielen konstruktiven Diskussionen. Dr. T. HEINKEN danken wir für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und H. LÜNSER für die Anfertigung der Abb. 1 und 4.

Literatur

- BARKMAN, J.J., DOING, H., SEGAL, S. (1964): Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. – Acta Bot. Neerl. 13: 394–419.
- BENKERT, D., FUKAREK, F., KORSCH, H. (1996): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Ostdeutschlands. – Jena: 615 S.
- BÖTTNER, I., FREY, W., HENSEN, I. (1997): *Carex humilis*-Gesellschaft im unteren Unstruttal (mitteldeutsches Trockengebiet) – Lebensstrategien in einer xerothermen Vegetationseinheit. – Feddes Repert. 108: 583–602.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3. Aufl. – Wien, New-York: 865 S.
- Bundesamt für Naturschutz (1996): Rote Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands. – Schriftenr. Vegetationskd. 28, Bonn-Bad Godesberg: 746 S.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden. – Stuttgart: 683 S.
- DURING, H. J. (1979): Life strategies of bryophytes: a preliminary review. – Lindbergia 5: 2–18.
- ERIKSSON, O. (1989): Seedling dynamics and life histories in clonal plants. – Oikos 55: 231–238.
- (1992): Evolution of seed dispersal and recruitment in clonal plants. Oikos 63: 439–448.
- ERSCHBAMER, B. (1994): Populationsdynamik der Krummseggen (*Carex curvula* ssp. *rosae*, *Carex curvula* ssp. *curvula*). – Phytocoenologia 24: 579–596.

- Winkler, J. (1995): Shoot and leaf demography of *Carex curvula* ssp. *curvula* and *Carex curvula* ssp. *rosae* in the Central Alps. – J. Veg. Science 6: 593–598.
- FISCHER, S., POSCHLOD, P., BEINLICH, B. (1996): Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. – J. Applied Ecology 33: 1206–1222.
- FRANK, D., HERDAM, H., JAGE, H., KLOTZ, S., RATTEY, F., WEGENER, U., WEINERT, E., WESTHUS, W. (1992): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen des Landes Sachsen-Anhalt. – Ber. Landesamt für Umweltschutz Sachsen-Anhalt: Rote Listen Sachsen-Anhalt. – 46–65. Halle.
- FREY, W., FRAHM, J.-P., FISCHER, E., LOBIN, W. (1995a): Kleine Kryptogamenflora. Band IV: Die Moos- und Farnpflanzen Europas. 6. Aufl. – Stuttgart, Jena, New York, 426 S.
- FREY, W., HAUSER, A. (1996): *Onopordetum acanthii* (Eselsdistel-Gesellschaft) im mittleren und unteren Unstruttal – Lebensstrategien in einer wärmeliebenden Ruderalgesellschaft. – Haussknechtia Beih. 6: 1–84.
- FREY, W., HENSEN, I. (1995a): Lebensstrategien bei Pflanzen: ein Klassifizierungsvorschlag. – Bot. Jahrb. Syst. 117 (1/2): 187–209.
- (1995b): *Spergulo morisonii-Corynephorretum canescentis* (Frühlingsspark-Silbergrasflur) – Lebensstrategien von Binnendünen- und Lockersandbesiedlern. – Feddes Repert. 106 (5–8): 533–553.
- , –, Kürschner, H. (1995b): *Drabo-Hieracietum humilis* (Habichtskraut-Felsspaltengesellschaft) – Lebensstrategien von Felsspaltenbesiedlern. – Bot. Jahrb. Syst. 117: 249–272.
- GRIME, J. P., HODGSON, J. G., HUNT, R. (1988): Comparative plant ecology. – London: 742 S.
- HAEUPLER, H., SCHÖNFELDER, P. (1988): Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. – Stuttgart: 768 S.
- HEGI, G. (1912-1996): Illustrierte Flora von Mittel-Europa. 1.–3. Auflage. – München, Berlin, Hamburg.
- HEINZ, S., PFEIFFER, T. (1998): Lebensstrategiengefüge in zwei xerothermen Pflanzengesellschaften in Mitteldeutschland (unteres Unstruttal): *Teucrio-Seslerietum* und *Geranio-Dictamnietum*. – Verh. Ges. Ökol. 28 (im Druck).
- HENSEN, I. (1997): Life strategy systems of xerothermic grasslands - mechanisms of reproduction and colonization within *Stipetum capillatae* s.l. and *Adonido-Brachypodietum pinnati*. – Feddes Repert. 108: 425–452.
- , MÜLLER, C. (1997): Experimental and structural investigations of anemochorous dispersal. – Plant Ecology 133: 169–180.
- HILBIG, W., REICHHOFF, L. (1977): Übersicht über die Pflanzengesellschaften des südlichen Teils der DDR. XIII. Die Vegetation der Fels- und Mauerspalten, des Steinschuttes und der Kalkgestein-Pionierstandorte. – *Hercynia* N:F: 14 (1): 21–46.
- HUISKES, A. H. L. (1977): The natural establishment of *Ammophila arenaria* from seed. – *Oikos* 29: 133–136.
- JACKEL, A.-K., POSCHLOD, P. (1996): Plant strategies on continental dry grassland sites. – Verh. Ges. Ökol. 26: 511–517
- JEDICKE, E. (1994): Biotopverbund. Grundlagen und Maßnahmen einer neuen Naturschutzstrategie. 2. Auflage. – Stuttgart: 287 S.
- KAISER, E. (1926): Die Pflanzenwelt des Hennebergisch-Fränkischen Muschelkalkgebietes. – Rep. spec. nov. reg. veg. Beih. 44: 1–280.
- KORNECK, D. (1974): Xerothermvegetation in Rheinland-Pfalz und in Nachbargebieten. – Schriftrenr. Vegetationskd., Bonn-Bad Godesberg: 196 S.
- KRAUSE, W. (1940): Untersuchungen über die Ausbreitungsfähigkeit der Niedrigen Segge (*Carex humilis* Leyss.) in Mitteldeutschland. – *Planta* 31: 91–168.
- KUTSCHERA, L., LICHTENEGGER, E. (1982): Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. Bd. 1: Monokotyledoneae. – Stuttgart, New York: 516 S.
- , –, (1992): Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. Bd. 2: Pteridophyta und Dicotyledoneae (Magnoliopsida), Teil 1. – Stuttgart, Jena, New York: 852 S.
- LEHMANN, C., REBELE, F. (1994): Zum Potential sexueller Fortpflanzung bei *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth. – Verh. Ges. Ökol. 23: 445–450.
- LINDACHER, R. (1995): PHANART. Datenbank der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Veröff. Geobot. Inst. Stift. Rübél, Zürich 125: 436 S.
- LUFTENSTEINER, H. W. (1982): Untersuchungen zur Verbreitungsbiologie von Pflanzengesellschaften an vier Standorten in Niederösterreich. – *Biblioth. Bot.* 135: 1–68.
- MAHN, E.-G. (1965): Vegetationsaufbau und Standortverhältnisse der kontinental beeinflussten Xerothermasengesellschaften Mitteldeutschlands. – Abh. Sächs. Akad. Wiss. zu Leipzig, Math.-Nat. Kl. 49 (1): 1–138. – Berlin.

- MÜLLER, C. (1996): Experimentelle und strukturelle Untersuchungen zum Ausbreitungsverhalten anemochorer Samenpflanzen. – Freie Univ. Berlin, Diplomarb.: 90 S.
- MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1977): Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 61: 1–226.
- (1986): Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 85: 1–263.
- OBERDORFER, E. (Hrsg.) (1993): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil. II. 3. Aufl. – Jena – Stuttgart – New York: 355 S.
- (1994): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 7. Aufl. – Stuttgart: 1050 S.
- PHILIPPI, G. (1983): Trockenrasen, Sandfluren und thermophile Saumgesellschaften des Tauber-Main-Gebietes. – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ., Karlsruhe 57/58: 533–618.
- POTT, R. (1995): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. – 2. Aufl. Stuttgart: 622 S.
- REICHHOFF, L. (1975): Zur Vergesellschaftung von *Melica ciliata* L. im hercynischen Raum. – *Hercynia* N.F. 12: 92–114.
- RIECKEN, U., RIES, U., SSYMANK, A. (1994): Rote Liste der gefährdeten Biotoptypen der Bundesrepublik Deutschland. – Schriftenr. Landschaftspf. Naturschutz 41: 184 S.
- SCHMIDT, M. (1994): Kalkmagerrasen- und Felsband-Gesellschaften im mittleren Werratal. – *Tuexenia* 14: 113–137.
- SCHUBERT, R. (1974): Übersicht über die Pflanzengesellschaften des südlichen Teiles der DDR, VIII. Basiphile Trocken- und Halbtrockenrasen. – *Hercynia* N. F. (Leipzig) 11 (1): 22–46.
- SCHUBERT, R., HILBIG, W., KLOTZ, S. (1995): Bestimmungsbuch der Pflanzengesellschaften Mittel- und Nordostdeutschlands. – Jena, Stuttgart: 403 S.
- SCHUBERT, R., MAHN, E.-G. (1959): Vegetationskundliche Untersuchungen in der mitteleuropäischen Ackerlandschaft, I. Die Pflanzengesellschaften der Gemarkung Friedeburg (Saale). – *Wiss. Z. Univ. Halle*, M. N. VIII: 965–1012.
- SEBALD, O., SEYBOLD, S., PHILIPPI, G., WÖRZ, A. (1992): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Bd. 3. – Stuttgart.
- STEARNS, S. C. (1976): Life history tactics: a review of the ideas. – *Quart. Rev. Biol.* 51: 3–47.
- STOLZ, R. (1967): Vegetations- und Standortverhältnisse im Gebiet von Köllme bei Halle (Saale). – *Staatsex. Arb.*, Halle.
- ULBRICH, E. (1928): Biologie der Früchte und Samen (Karpobiologie). – Berlin: 230 S.
- URBANSKA, K. M. (1992): Populationsbiologie der Pflanzen. – Stuttgart, Jena: 374 S.
- VOLK, O. H. (1937): Über einige Trockenrasengesellschaften des Würzburger Wellenkalkgebietes. – *Bot. Centralbl.*, Beiheft 57: 577–598.
- WILMANN, O. (1993): Ökologische Pflanzensoziologie. 5. Aufl. – Heidelberg, Wiesbaden: 479 S.
- ZOHARY, M. (1937): Die verbreitungsökologischen Verhältnisse der Pflanzen Palästinas. – I. Die antitelechorischen Erscheinungen. – *Beih. Bot. Centralbl.* 56: 1–155.
- ZÜNDORF, H. J. (1980): Vegetationskundliche Untersuchungen im oberen Werratal bei Themar. Teil 1: Wärmegetönte Gebüsche und Säume, Trocken- und Halbtrockenrasen und Pioniergesellschaften auf Schotter- und Felsstandorten. – *Hercynia* N.F. 17: 4–42.

Dr. Isabell Hensen
Dipl.-Biol. Myriam Kentrup
Freie Universität Berlin
Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie
Altensteinstraße 6
14195 Berlin