

Myosotis sparsiflora J. C. MIKAN ex POHL - eine Charakterpflanze des mitteleutschen Trockengebietes

Erik Welk

1 Einleitung

Im Rahmen einer am Institut für Geobotanik in Halle angefertigten Diplomarbeit beschäftigte sich der Verfasser auf Anregung von Prof. H. MEUSEL (†) und Prof. E. J. JÄGER mit der Erforschung der Biologie des Zerstreutblütigen Vergißmeinnicht *Myosotis sparsiflora*. Hierbei handelt es sich um eine relativ seltene, unauffällige und daher wenig bekannte, vorwiegend winterannuelle Laubwaldpflanze, die im mitteleutschen Raum noch recht regelmäßig anzutreffen ist.

Im Gegensatz zur Lebensweise hat die charakteristische Verbreitung der Art schon recht früh das Interesse pflanzengeographisch arbeitender Botaniker geweckt. So zählte DRUDE (1902) sie zu den “. . . die verschiedenen hercynischen Waldungen hauptsächlich kennzeichnenden blühenden Stauden und Kräutern . . .” und unter der Federführung von MEUSEL wurde ihrem regionalen Vorkommen in der Reihe der “Verbreitungskarten mitteleutscher Leitpflanzen” besondere Aufmerksamkeit gewidmet (MEUSEL 1944).

HERRMANN MEUSEL war auch derjenige, der die eigentümliche Bindung der Art an erosionsgeprägte Sonderstandorte erkannte und in den Erläuterungen zur “Chorologie der zentraleuropäischen Flora” (MEUSEL et al. 1978) andeutete.

Während frühere arealkundliche Arbeiten sich vorrangig mit der Registrierung und Systematisierung der verschiedenen Arealbilder beschäftigten, wird im vorliegenden Artikel versucht, Ergebnisse der intensiven Erforschung der Lebensweise der Art zu ihrer Verbreitung in Beziehung zu setzen. Damit soll ein kleiner Diskussionsbeitrag zu der von E. J. JÄGER in Halle begründeten modernen Forschungsrichtung der kausalen Phytochorologie der zentraleuropäischen Gefäßpflanzenflora geleistet werden.

2 Nomenklatur

Während der umfangreichen Literaturstudien zur Diplomarbeit fiel auf, daß für *M. sparsiflora* mehrere abweichende Autorenzitate verwendet werden.

So wird in einigen Floren MIKAN als Autor der Erstbeschreibung aufgeführt (z. B. GAMS in HEGI 1927, RIEDL 1967, JANCHEN 1975). Die meisten Arbeiten zitieren heute zwar korrekt MIKAN ex POHL als Autoren, führen aber mit “HOPPES botanischem Taschenbuch” nicht die Quelle der gültigen Erstbeschreibung auf.

Myosotis sparsiflora wurde zu Beginn des 19. Jh. von JOHANN CHRISTIAN MIKAN (fil.) in der Umgebung von Prag entdeckt. JOACHIM EMANUEL POHL veröffentlichte dann am 15. Februar des Jahres 1806 die Erstbeschreibung der neuen Pflanzenart in der Botanischen Zeitung der Regensburger botanischen Gesellschaft, allerdings mit dem Hinweis auf eine geplante Beschreibung durch den Entdecker (POHL 1806). Der gleiche Text erschien dann ein Jahr später in HOPPES botanischem Taschenbuch (POHL 1807a) und wurde seitdem häufig als gültige Erstbeschreibung angesehen, obwohl POHL auf Seite 123 ausdrücklich auf seine erste Beschreibung verweist (POHL 1807b).

Korrekte nomenklatorische Angaben machen z. B. POPOVA (1976, 1980), ANONYMUS (1993) und ABDULLAÉVA et al. (1996). Da aber zahlreiche neuere und vielzitierte Florenwerke wie Flora Europaea (GRAU & MERXMÜLLER 1972), Flora of Turkey (GRAU 1978), Flora na NR B'lgarija (ANDREÉV et al. 1989) oder Flóra Slovenska (KRÁLIK & SÍPOSOVÁ 1993) falsche Zitate aufführen, wird hier noch einmal das vollständige Zitat veröffentlicht:

Myosotis sparsiflora J. C. MIKAN ex POHL, Bot. Zeitg. Regensburg, **5**(3):41 (1806), cum auct. MIKAN ex POHL in HOPPE, Neues bot. Taschenb.: 74 et 123 (1807), non *M. sparsiflora* KIRSCHL.; nec *M. sparsiflora* subsp. *propinqua* TRAUTV.

Syn.: *Strophostoma sparsiflorum* (MIKAN ex POHL) TURCZ., Bull. Soc. Nat. Mosc. **13**: 251(1840), *Myosotis pseudopropinqua* M. POP., Bot. mat. (Leningrad), **14**: 305 (1951), *M. sepium* BESSER (1806), *M. laxa* STEUD. (1841).

3 Systematik

Innerhalb der Gattung *Myosotis* L. wird *M. sparsiflora* durch die Gattungsgliederung von GRAU et SCHWAB (1982) der sect. *Myosotis* zugeordnet, die hauptsächlich nordhemisphärisch verbreitete Arten umfaßt. Bei der auf Mikromerkmalen der Blüten beruhenden Gliederung wird der traditionellen sect. *Strophostoma* (TURCZ.) ENDL. keine besondere systematische Bedeutung zuerkannt, obwohl die durch elaiosomentragende Samen gekennzeichneten myrmekochoren Sippen, zu denen auch *M. sparsiflora* gehört, von POPOV (1953) sogar als eigenes Subgenus aufgefaßt wurden. Nach seiner Auffassung stellt die betrachtete obligat annuelle Art das Endglied einer phylogenetischen Reihe dar, die von perennierenden Kaukasusendemiten über kaukasisch-kleinasiatisch verbreitete, fakultativ annuelle Sippen zu unserer Art führt.

4 Chorologie

4.1 Das Gesamtareal

Die Arealkarte in MEUSEL et al. (1978) zeigt *M. sparsiflora* als eine Art, die sich wahrscheinlich "... aus einer alten euxinisch-hyrkanischen Laubwaldflora entwickelt und in der osteuropäischen Waldsteppe und Taiga weit nördlich bis in das Gebiet des Weißen Meeres ausgebreitet hat." (MEUSEL et al. 1978, S. 97).

Die besonders im subkontinentalen Bereich ausgeprägte weite Erstreckung des Areal über mehrere Florenzonen (nordmeridional bis südboreal) wird auch durch die neuformulierte Arealformel [(m/mo)-sm-b·c_{3,7} WEURAS] verdeutlicht.

Der Vergleich mit der zehnstufigen Ozeanitätskarte von JÄGER (1968) zeigt, daß die Gesamtverbreitung die Ozeanitätsstufen 3 bis 7 umfaßt. Die genauere Betrachtung der coenologischen Bindung über das gesamte Areal ergab aber, daß *M. sparsiflora* in Gebieten der Ozeanitätsstufen 3 und 7 vor allem ein Element der azonalen, relativ klimaunabhängigen Auwaldvegetation ist, bzw. inselartig auf Gebirgszügen vorkommt. Zonal, also als Element klimatisch bestimmter Vegetationsgürtel und -gebiete kommt die Art nur in temperaten und submeridionalen Gebieten der Ozeanitätsstufen 4 bis 6 vor. Hier werden von *M. sparsiflora* neben Auen- und Schluchtwäldern im Bereich der größeren Flüsse, vor allem Eichenmischwald- und Steppenwaldgesellschaften der Verbände Quercion petraeae ZOL. et JAK. 57, Carpinion betuli (ISSLER) OBERD. 53 und Aceri tatarico-Quercion ZOL. et JAK. 57 besiedelt. Sie erstrecken sich nach MICHALCO (1982) als zonales Mosaik relief- und substratbedingter Gesellschaftskomplexe der nemoralen Laubwaldzone von den mit-

teldeutschen und böhmischen Trockengebieten nach Südosteuropa und durch die südukrainischen Waldsteppengebiete bis zum Süduräl (vgl. auch NOVOPOKROVSKY 1928, HORVÁT et al. 1974, WALTER 1974).

Gemeinsam ist den genannten Waldtypen eine klimatisch bedingte, mehr oder weniger stark ausgeprägte Wechsel trockenheit, an die sich winterannuelle Pflanzen besonders gut angepaßt haben (vgl. Pkt. 5. 4.). In den Sommermonaten haben diese Gesellschaften nämlich oft den Charakter xerophiler Wälder, aber vom Vorfrühling bis zum Sommeranfang den mesophiler Wälder.

Im Bereich der südborealen Florenzzone, in der *M. sparsiflora* wohl vor allem in wärmebegünstigten Flußtälern und Hanglagen sowie verstärkt in anthropogener Vegetation auftritt, klingt das Areal in den Gebieten aus, die durch Vegetationsperioden von weniger als 150 Tagen bzw. kalte Herbstmonate (Temperaturmittel November $< 5\text{ }^{\circ}\text{C}$) geprägt sind (AGROKLIM. ATLAS MIRA 1972). Niederschlagsmengen spielen hier offensichtlich keine entscheidende Rolle. Die nach Südosten hin abfallende Arealostgrenze entspricht Klimallinien, die Winterkälte und -länge symbolisieren Klimallinien ($-18\text{ }^{\circ}\text{C}$ - Isotherme kältester Monat, $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ - Isotherme des Mittels der Minimaltemperaturwerte).

Die relativ isoliert liegenden Gebirgsvorkommen in Mittelasien entsprechen Inseln höherer Ozeanität, die mehr als 400 mm Jahresniederschlag erhalten. Eine ähnliche Trockengrenze beeinflußt offenbar auch den Verlauf der zonenparallel verlaufenden Arealsüdgrenze im kasachischen Steppengebiet, im irano-turkestanischen Gebiet und im Bereich der *Artemisia*-Steppen der südlichen Ukraine.

Auf dem Balkan deutet sich mit der Bindung an die kälteren Gebiete (Temperaturmittel für Januar $< 0\text{ }^{\circ}\text{C}$, < 180 frostfreie Tage im Jahr) das Zurücktreten in wintermilden und außerdem -feuchten Gebieten an, das besonders in Mitteleuropa, an der Arealwestgrenze, deutlich ausgeprägt ist. Hier ist *M. sparsiflora* höchstens in ausgesprochenen Lee- und Beckenlagen mit stark subkontinental geprägtem Regionalklima als Art der zonalen Vegetation (subkontinentale Eichen-Hainbuchenwälder, vgl. Pkt. 4. 2. u. 5. 1.) anzusehen, deren Verbreitung auf Gebiete mit geringem jährlichen Niederschlag (< 500 mm), warmen Sommern (Temperaturmittel für Juli $> 17,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ und kälteren Wintern (Temperaturmittel für Januar $< 0\text{ }^{\circ}\text{C}$) beschränkt ist (UNESCO 1970).

Alle weiteren Fundorte liegen in ebenfalls "kontinentaleren", thermisch begünstigten Flußtälern, in deren Verlauf die Art auch am weitesten nach Nordwesten vordringt ("Stromtal-effekt" an Elbe und Oder).

4. 2 Die regionale Verbreitung

Wie bereits erwähnt, erreicht die untersuchte Art in Deutschland die absolute Westgrenze ihres Areals. Aus den alten Bundesländern sind nur vier natürliche Vorkommen bekannt. Diese liegen jeweils nahe der Ostgrenze der Bundesländer Bayern (Neuburg a. Inn b. Passau, MTB 7446/4 - GAUCKLER 1957, BAUER et al. 1990) und Niedersachsen (Höhbeck/Wendland, Vienenburg, Marienburg, MTB 2934/2, 3824/2, 4030/2 - GARVE 1994). Für Ostdeutschland ist der Kenntnisstand der Verbreitung bei BENKERT et al. (1996) dargestellt.

Der Kartenausschnitt in Abb. 1, der den westlichen, mitteleuropäischen Arealrandbereich zeigt, ist durch seine relative Genauigkeit (gute floristische Durchforschung und Dokumentation) für eine detailliertere Arealanalyse geeignet.

Der Vergleich mit Vegetations-, Boden- und Klimakarten (SCAMONI et al. 1979, MATUSZKIEWICZ 1984, KLINK et SLOBODA 1994, LANG 1994, UNESCO 1970, HENDL 1994) zeigt,

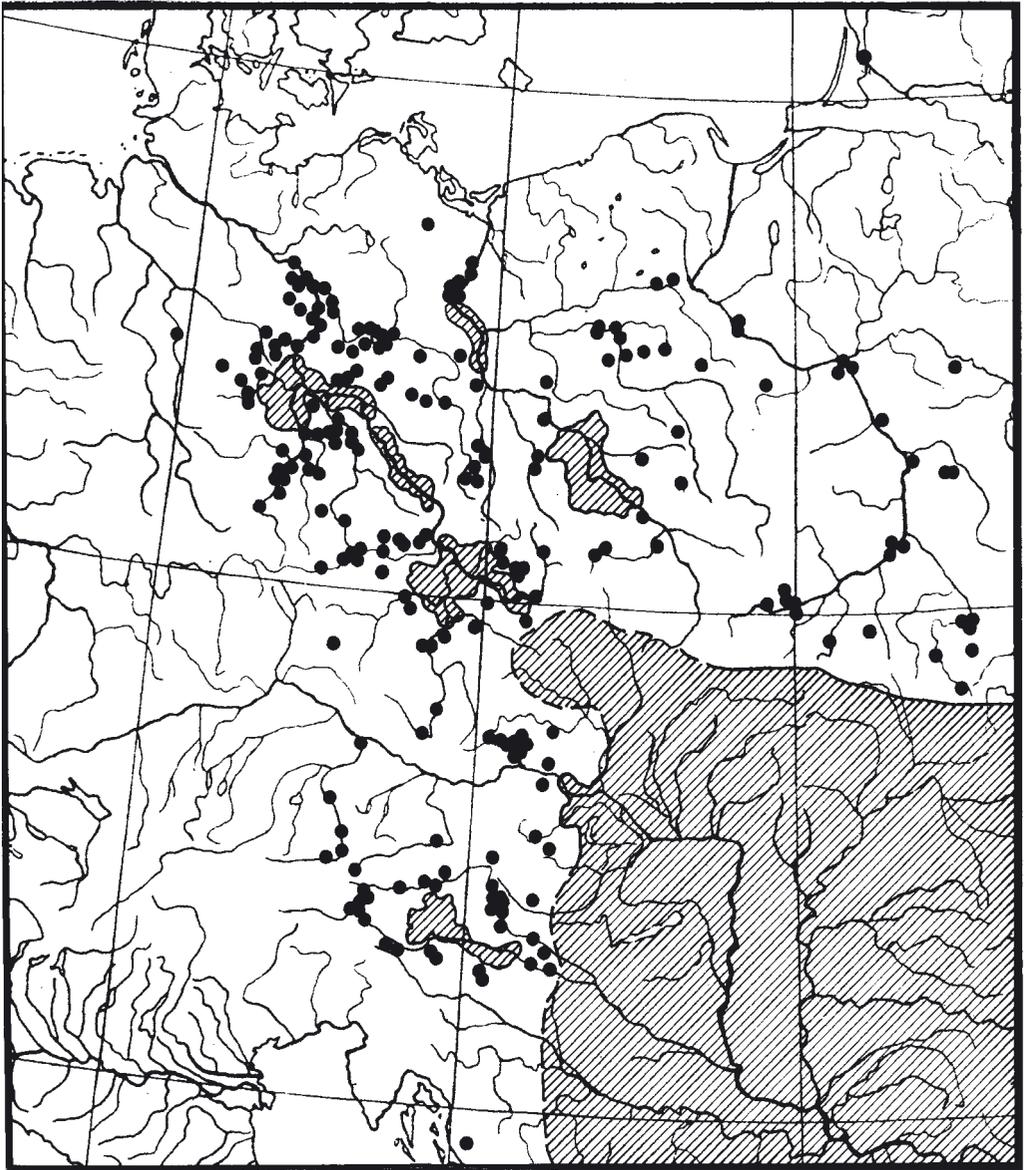


Abb. 1: Arealwestgrenze von *Myosotis sparsiflora* J. C. MIKAN ex POHL in Mitteleuropa.

daß *M. sparsiflora* innerhalb des subhumiden Klimabereiches mit ihrer regionalen Verbreitung die Wuchsgebiete subkontinental geprägter Eichen-Hainbuchenwälder über Löß (UV Galio-Carpinenion betuli OBERD. ex MÜLLER 90) und der ihnen standörtlich und floristisch nahestehenden Eichen-Eschen-Ulmen-Hartholzauenwälder über Auenlehm (UV Ulmenion minoris OBERD. 53) nachzeichnet und charakterisiert.

Durch den zweiten Vorkommensschwerpunkt in den azonal verbreiteten Auenwaldgesellschaften wird die klimatische Beeinflussung der Verbreitung etwas undeutlich, doch das gut erkennbare Fehlen in wintermilden, relativ sommerkühlen Gebieten und das gehäufte Auftreten in Trockengebieten lassen grenzparallele Klimaparameter erkennen, die sub-

kontinentale Inseln im sonst subozeanisch geprägten Westseitenklima Mitteleuropas kennzeichnen. Diese trockenwarmen Tal- und Beckenlandschaften sind Gebiete, in denen während der nacheiszeitlichen Vegetationsentwicklung die im Atlantikum (vor 8000-5000 Jahren) und Subboreal (vor 5 000-2 500 Jahren) weit verbreiteten Eichenmischwälder nicht durch die seit dem Subatlantikum stark vorrückenden Rotbuchenwälder verdrängt werden konnten.

Ob die Ursachen dafür rein klimatischer Natur sind oder ob hier die Buchenausbreitung durch aktive Einflußnahme des Menschen (Eichenförderung, Mittelwaldwirtschaft) bzw. indirekt durch die frühzeitige Entwaldung und damit "Kontinentalisierung" der lößbedeckten Altsiedellandschaften (vgl. MEUSEL 1951/52, 1954-1956) aufgehalten wurde, ist eine alte Streitfrage der Vegetationskundler, die als "Carpinion-Frage" immer noch aktuell ist.

Nach SCAMONI et al. (1979) werden für den Kern des mitteldeutschen Trockengebietes natürliche Eichen-Hainbuchenwälder als zonale Hauptform der natürlichen Laubwaldvegetation angesehen (vgl. auch MATUSZKIEWICZ et MATUSZKIEWICZ 1981, NEUHÄUSL 1981).

Weitere interessante Aspekte zu dieser Thematik enthält die Arbeit von ZACHARIAS (1996). Er weist unter anderem darauf hin, daß im nördlichen Harzvorland Niedersachsens der mittlere Trockenheitsindex (Quotient aus dem 1 000-fachem Julimittel der Lufttemperatur und dem mittleren Jahresniederschlag) nur im äußersten Südosten Werte < 30 erreicht. Die Überschreitung dieses Grenzwertes wird von ELLENBERG (1996) als Indiz für das mögliche Auftreten natürlicher Eichen-Hainbuchenwälder gewertet. Bezeichnenderweise liegt das entsprechende *M. sparsiflora*-Vorkommen im Okertal nördlich Vienenburg gerade in einem Gebiet, das durch den Regenschatten des Harzes stellenweise < 500 mm Jahresniederschlag erhält.

Insgesamt ist nach ZACHARIAS (1996) für das nördliche Harzvorland Niedersachsens eine potentielle Vorherrschaft der Rotbuche festzustellen. Die hier z. T. weit verbreiteten, floristisch leicht subkontinental geprägten Carpinion-Gesellschaften liegen also innerhalb des Fagion-Areals und sind aus Mittelwaldwirtschaft hervorgegangene Ersatzgesellschaften, die isolierte Waldinseln in den ausgedehnten Ackerlandschaften der Lößböden repräsentieren. In diesem Zusammenhang stellt sich dann auch die Frage nach den Auswirkungen der Einwanderungs- und Entstehungsgeschichte der betrachteten Art auf das heutige Arealbild. Der angenommene euxinisch-hyrkanische Ursprung macht eine Überdauerung während des Höchststandes der letzten Eiszeit in den südkaukasisch-südpontischen und balkanischen Mischwald- und Waldsteppenrefugien wahrscheinlich. Im Zuge der Klimaerwärmung vollzog sich dann vom Präboreal (vor 10 000-8 000 Jahren) an die Einwanderung nach Mitteleuropa vor allem entlang der großen Stromauen. Angesichts der Tatsache, daß während des postglazialen thermischen Klimaoptimums im Atlantikum (vor 8 000-5 000 Jahren) von *Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Fraxinus* und *Acer* beherrschte Laubwaldgesellschaften weite Teile des heute temperaten Mitteleuropas einnahmen (LANG 1994), wären eigentlich einige reliktdäre Vorkommen der Art in Auen- und Trockengebieten Westeuropas zu erwarten.

Möglicherweise ist die Art als myrmekochore, anspruchsvolle Waldpflanze also erst in Zentraleuropa eingewandert, als die west-mitteleuropäischen Gebiete schon von Rotbuchenwäldern dominiert wurden. Auf die Umwandlung der natürlichen Waldvegetation in lichtreichere Eichen-Hainbuchenwälder mit günstigen Bodeneigenschaften konnte sie dann wegen der fortgeschrittenen Fragmentierung der Waldfläche vielleicht nicht mehr reagieren.

Daß *M. sparsiflora* in den subatlantischen, *Fagus*-dominierten Gebieten Zentraleuropas nicht vorkommt, ist jedenfalls evident, hypothetische Hinweise auf ursächliche Zusammenhänge konnten durch Strukturuntersuchungen an zahlreichen Standorten der Art gewonnen werden.

5 Mögliche Ursachen des regionalen Verbreitungsbildes

5.1 Coenologische Bindung

M. sparsiflora kommt in Mitteleuropa in ulmenreichen Hartholzauenwäldern (Querco-Ulmetum minoris ISSLER 24), Winterlinden-Eichen-Hainbuchenwäldern (Galio-Carpinenion betuli OBERD. ex MÜLLER 90), Ulmenhangwäldern (Carpino-Ulmetum minoris PASS. 53 em. SCHUB. 94) und subkontinental geprägten Gebüschgesellschaften (Crataego-Prunetum spinosae HUECK 31) gemeinsam mit Arten des Geo-Alliarion OBERD. 57 vor, mit denen sie Wälder und Gebüsche an geeigneten Sonderstandorten (Hangrutschungen, Oberhangkolluvien, Wildwechsel . . .) besiedeln kann. Zusammen mit anderen meso- bis hygrophilen, konkurrenzschwachen, ein bis zweijährigen Arten kommt sie außerdem in Waldaußensäumen in Gesellschaften vor, die strukturell dem Alliario-Chaerophylletum temuli LOHM. 49 ähneln.

Die auf zahlreichen Geländeerhebungen an solchen *M. sparsiflora*-Standorten gesammelten Beobachtungen zur räumlichen und zeitlichen Einnischung der Art geben Auskunft über die Bedingungen ihres ökologischen Optimums, die das Fehlen in atlantisch beeinflussten Gebieten verständlich machen können.

5.2 Räumliche Einnischung

Zahlreiche Vegetationsprofile und -transekte, verschiedene Dauerbeobachtungsflächen und kleinflächige Vegetationsaufnahmen ergeben ein recht konkretes Bild der kleinräumigen Vergesellschaftung von *M. sparsiflora*, das in der Artenkombination großflächiger Wald-Aufnahmen nicht erkennbar wird.

Die Auswertung der Vegetationsaufnahmen, die entlang der Strukturprofile angefertigt wurden, machte es möglich, die Struktur der Vegetationslücken mit *M. sparsiflora* präzise zu charakterisieren. Die Transektabschnitte, in denen *M. sparsiflora* in dichten und vitalen Beständen wächst, weisen gewisse Gemeinsamkeiten auf:

- Frühjahrsgeophyten wie *Ranunculus ficaria*, *Anemone ranunculoides* oder *Corydalis cava* treten hier nur vereinzelt oder als kleine Flecken mit geringen bis mittlerem Deckungsgrad auf,
- die Bedeckung mit Laubstreu ist gering (max. 30 %),
- konkurrenzstärkere zweijährige und perennierende Kräuter (*Alliaria petiolata*, *Anthriscus sylvestris*, *Urtica dioica*, *Aegopodium podagraria*, *Ballota nigra*, *Dactylis glomerata*, *Parietaria officinalis*) treten nur vereinzelt und in geringen Deckungsgraden auf,
- die Deckungsgrade der Krautschicht sind nicht unbedingt niedrig, werden aber vor allem durch Therophyten, kleinwüchsige Frühjahrsgeophyten, Keimpflanzen und wenig schattende Hemikryptophyten und Geophyten (*Chaerophyllum temulum*, *Geranium robertianum*, *Chaerophyllum bulbosum*, *Allium scorodoprasum*) erreicht.

Großflächig können derart konkurrenzarme Standorte auf nährstoffreichen, frühjahrsfeuchten bis -frischen Standorten nur unter dem Einfluß von Erosion oder starker Trittbelastung entstehen. Massenvorkommen mit *M. sparsiflora* finden sich dementsprechend vor allem in den stromtalbegleitenden Steilhangwäldern (Carpino-Ulmeten). Die bezeichnen-

de hangabwärts gerichtete Erosion bildet auch eine wichtige Voraussetzung für die Entstehung von Mullhumushorizonten, die von Frühjahrsgeophyten und -annuellen der Synusie bevorzugt besiedelt werden. Denn zu starke und dichte Streuauflagen aus Fallaub bedingen oft moder- oder rothumusähnliche Ah-horizonte. Nur bei optimaler Mineralisationsleistung, die vom pH-Wert des Ausgangssubstrates, der Bodenfeuchtigkeit und der Art der Laubstreu abhängt, können sich die biologisch extrem aktiven, im Spätsommer stark austrocknenden Wurmmullböden entwickeln (KUNTZE et al. 1994, ELLENBERG 1996). Mäßig feuchte Hangstandorte auf basenreichem Ausgangssubstrat in sommerwarmer Lage (Lößbodenlandschaften unter subkontinentalem Klimaeinfluß) bieten dafür beste Ausgangsbedingungen. Verstärkt werden diese positiven Effekte offenbar noch durch die häufig an *M. sparsiflora*-Standorten nachgewiesene regelmäßige Einwehung feinen humosen Bodenmaterials von benachbarten Ackerflächen, die den Abtrag von Bodenmaterial oft ausgleichen bzw. zur Bildung von Oberhangkolluvien führen (vgl. PASSARGE 1953, Abb. 41, S. 534).

Positive Effekte haben außerdem die Hauptbaumarten der *M. sparsiflora*-Standorte *Ulmus minor*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata* und *Acer platanoides*, da ihre Laubstreu im Vergleich zu Rotbuche, Stieleiche oder Bergahorn viel schneller zersetzt wird, ein günstigeres C/N-Verhältnis aufweist und höhere pH-Werte im Oberboden erzeugt (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 1982).

5.3 Phänologie

Die Betrachtung der auf den Dauerbeobachtungsflächen gewonnenen phänologischen Struktur der Begleitvegetation und der Vergleich mit phänologischen Aufnahmen verwandter Laubwaldgesellschaften (NEUHÄUSL 1982, FALÍNSKA 1972, 1973, BOTTLIKOVÁ 1973) sowie mit zusammenfassenden Darstellungen über die phänologischen Phasen krautreicher Laubwälder (DIERSCHKE 1982, 1983, ELLENBERG 1996) zeigt, daß die Waldpopulationen von *M. sparsiflora* meist in die Übergangsphase von offen-lichtreichen zu geschlossen-schattigen Bedingungen in der Krautschicht geraten, die besonders die Entwicklungsmöglichkeiten spät gekeimter Frühjahrspflanzen stark einschränken.

Doch insgesamt gehen die besiedelten Waldgesellschaften erst relativ spät zum schattig-kühlen Gesamtbestandesklima über, da die die obere Baumschicht meist beherrschenden Eichen und Eschen als letzte der einheimischen Baumarten ihre Blätter entfalten. Diese sind anfangs noch nicht voll ausdifferenziert, sondern zart und hellgrün, so daß noch relativ viel Licht den Boden erreicht. Dagegen schließt sich das Kronendach in Buchenwäldern wegen der "Laubschüttung" von *Fagus sylvatica* schneller und frühzeitiger.

Auch die deutliche Bindung von *M. sparsiflora* an südost-südwestexponierte Waldaußensäume der genannten Waldgesellschaften wird beim Vergleich wichtiger struktureller Eigenschaften subkontinentaler und subozeanischer Saumgesellschaften verständlich. Die letztgenannten Gesellschaften werden häufig von ausdauernden Stauden und großwüchsigen zweijährigen Doldengewächsen dominiert, die oft schon Mitte Mai ihre maximale Deckung erreichen und hohe Deckungswerte bis Ende Oktober, geringere aber über den ganzen Winter beibehalten (vgl. Symphänogramme bei DIERSCHKE 1974). Solche "wintergrünen", streureichen, rasig wachsenden Staudengesellschaften, die auch hohe Anteile an Gräsern und Bodenmoosen aufweisen, sind z. B. das Urtico-Aegopodietum (TX. 63) OBERD. 64 in GÖRS 68 oder das Urtico-Cruciatetum laevipes DRSKE. 73. Hier können sich nur konkurrenzstarke, aufrecht- bzw. großwüchsige Einjährige wie *Galium aparine*, *Galeop-*

sis tetrahit und *Impatiens parviflora*, die als "competitive ruderals" (GRIME 1979) bezeichnet werden, erfolgreich entwickeln.

Im Gegensatz dazu steht die *Myosotis sparsiflora*-Saumgesellschaft als quasi subkontinentale Variante des *Alliario-Chaerophylletum temuli* LOHM. 1949, die frische bis wechsellrockene Ruderalstandorte kennzeichnet und im Hoch- bzw. Spätsommer einen deutlichen Deckungsabfall der Dominanten zeigt. Die kennzeichnende Winterannuelle *M. sparsiflora* ist gerade zur erfolgreichen Etablierung auf offene, konkurrenzarme Lehm- oder Lößböden mit fruchtbarer, sich rasch zersetzender Mullaufgabe angewiesen. Dieser lockere, humusreiche Mull, dessen Laubstreuauflage meist schon zeitig im Frühjahr zersetzt ist, verstärkt wegen seiner geringen Wasserhaltekraft die charakteristische sommerliche Austrocknung des Oberbodens.

Im Gesellschaftsphänogramm (vgl. auch DIERSCHKE 1974) wird das bezeichnende frühe Verdorren der wichtigsten Pflanzenarten deutlich, welches bewirkt, daß die Bestände bereits im August sehr lückig sind. Also sind hier wie in den beschriebenen Ulmenhangwäldern besonders gute Entwicklungsmöglichkeiten für anspruchsvolle winterannuelle Therophyten und Frühjahrsgeophyten gegeben, die sich auch in einem hohen Anteil dieser Lebensformtypen an den Gesellschaften widerspiegeln (DIERSCHKE 1974).

So wird klar, warum *M. sparsiflora* vor allem hier, bzw. in nahestehenden Gesellschaftsausprägungen vorkommt.

5. 4 Ontogenie und Populationsstruktur

Der annuelle Entwicklungsrhythmus ist eine wirksame Anpassungserscheinung krautiger Pflanzen an zeitweise ungünstige Umweltverhältnisse, die im Samenstadium im Zustand geringster Hydratur überdauert werden.

Winterannuelle wie *M. sparsiflora* sind besonders an Habitate angepaßt, die im Sommer stark austrocknen und nur von der Zeit der Keimung und Juvenilentwicklung bis zur Blütezeit ausreichend Bodenfeuchtigkeit aufweisen. Die ausgeprägte Sommerdürre bedingt meist einen nur lockeren Schluß der Bodenvegetation und schafft so konkurrenzarme Kleinstandorte, auf denen sich im Herbst die Keimpflanzen der Winterannualen erfolgreich etablieren können.

Dauerquadratuntersuchungen zur Dynamik der Populationsstruktur ergaben, daß typische *M. sparsiflora*-Populationen aus einer winterannualen Teilpopulation hoher Fekundität, die hohen Mortalitätsrisiken ausgesetzt ist und einer wenig produktiven aber relativ "sicheren" Teilpopulation frühjahrsannualer Pflanzen aufgebaut sind. Dabei ist an herbstlich lichtreichen und konkurrenzarmen Standorten der Keimungsanteil am gesamten Keimlingsaufkommen deutlich erhöht.

Daraus ergibt sich, daß *M. sparsiflora* vor allem in den unter Pkt. 4. 1 beschriebenen, wechsellrockenen Wald- und Saumgesellschaften subkontinentaler Klimagebiete produktive Populationen aufbauen kann, während sie in dichter, streuakkumulierender Saum- und Bodenvegetation gleichmäßig feuchter Laubwälder subozeanischen Charakters vor allem armbültige, frühjahrsannuelle Kümmerformen entwickelt.

In diesem Zusammenhang soll auch auf eine deutlich grenzbegleitende Klimalinie, die 50 mm Isohyete der Septemberrniederschläge (UNESCO 1970) hingewiesen werden. Die Herbstniederschläge könnten in den feuchteren westdeutschen Gebieten vielleicht durchschnittlich schärfere Konkurrenz durch die vergleichsweise früher austreibenden, hier oft wintergrünen Hemikryptophyten bedingen.

5.5 Schlußfolgerung

Als Mitglied einer Gilde mesophiler winterannueller Pflanzen ist *M. sparsiflora* also auf zur Keim- und Juvenilzeit konkurrenzarme, vegetations- und laubstreufreie, nährstoff- und basenreiche, helle und frühjahrsfeuchte Habitate angewiesen, die aber stets innerhalb relativ langfristig konstanter Lebensräume liegen müssen. Ihre durch die gezeigten Mikrohabitatansprüche eingeschränkte Standortsamplitude macht die Bindung an lichte, sonnenexponierte, aber oft unterholzreiche Bereiche der genannten subkontinentalen Waldgesellschaften verständlich.

In buchendominierten und anderen subozeanisch geprägten Waldgebieten ist die beschriebene Faktorenkombination nicht gegeben. Starke Laubstreuakkumulation und dichter Kronenschluß, oberflächliche Bodenversauerung sowie kühl-feuchtes Bestandsklima sind z. B. gerade die typischen Eigenschaften der Waldgesellschaften des Eu-Fagion OBERD. em. Tx. 57, die den ermittelten Habitatansprüchen von *M. sparsiflora* nicht entsprechen.

6 Zusammenfassung

Die in Deutschland seltene winterannuelle Laubwaldpflanze *M. sparsiflora* ist in ihrer westlichen Verbreitung wahrscheinlich durch die klimatischen und vegetationseigenen Eigenschaften des subatlantischen Buchenwaldgebietes begrenzt.

Die Kombination von ausgesprochener Frühjahrsfeuchte-, Licht- und Wärmebedürftigkeit mit dem Myrmekochoriesyndrom bewirkt, daß die Art außerhalb von Gehölzstrukturen kaum konkurrenzfähig ist und andererseits im Schatten dunklerer Wald- und Gebüschgesellschaften nur einen sehr geringen Samenansatz aufweist. Aus ihrer Beschränkung auf dementsprechend geeignete Standorte (lichte Hartholzauen, Ulmenhangwälder und lichte Eichen-Hainbuchenwälder in sommerwarmen Gebieten) wird das in den Florenatlanten und regionalen Rasterkartierungen sichtbare Verbreitungsbild weitgehend verständlich.

Da die aufgeführten Vegetationseinheiten und damit auch die Vorkommen der untersuchten Art besonders für die relikttären Primärwaldinseln des mitteldeutschen Trockengebietes bezeichnend sind, kann *M. sparsiflora* als Charakterpflanze des hercynischen Raumes angesehen werden. Damit kommt Sachsen-Anhalt eine besondere Verantwortung für den Erhalt der in allen anderen besiedelten Bundesländern viel selteneren und z. T. zurückgehenden Art zu.

7 Danksagung

Ich danke Frau H. Zech für die kurzfristige Hilfe bei der Anfertigung der Verbreitungskarte und Herrn Prof. E. J. Jäger für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

8 Literatur

- ABDULLAÉVA, M. N. (1996): *Myosotis* L. In: Opređelitel' rastenij srednej Asii 8. Taskent (Fan): 117-122.
- AGROKLIMATICESKIJ ATLAS MIRA (1972). Moskva-Leningrad (Gidrometeoizdat).
- ANDREEV, N., PEÉV, D. (1989): *Myosotis* L. In: Flora na narodna republika B'lgarija 9. Sofia: (Akadem. Naukite): 184-211.
- ANONYMUS (1993): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland (vorläufige Fassung). Flor. Rundbr., Beih. 3: 1-480.
- BAUER, A., FÜRSCH, H. & GAGGERMEIER, H. (1990): Interessante Pflanzenfunde im Inntal bei Passau. Der Bayerische Wald 24(2): 4.
- BENKERT, D., FUKAREK, F. & KORSCH, H. (1996): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Ostdeutschlands. Jena (Fischer).
- BOTTLIKOVÁ, A. (1973): Phänologische Charakteristik der Waldphytoceosen der Tiefebene von Záhorie. Biologické Práce 19(2): 1-75.

- DIERSCHKE, H. (1974): Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortsgefälle an Waldrändern. Scripta Geobot. **6**: 246 S.
- DIERSCHKE, H. (1982): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. I. Phänologischer Jahresrhythmus sommergrüner Laubwälder. Tuexenia **2**: 173-194.
- DIERSCHKE, H. (1983): Symphänologische Artengruppen sommergrüner Laubwälder und verwandter Gesellschaften Mitteleuropas. Verh. Ges. f. Ökol. **11**: 71-85.
- DRUDE, O. (1902): Der Hercynische Florenbezirk. Leipzig.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. (5. Aufl.). Stuttgart (Ulmer).
- FALÍNSKA, K. (1972): Fenologizna reakcja gatunków na zrozcnicowanie fitosocjologiczno-ekologiczne gradów (Tilio-Carpinetum) w Białowieckim Parku Narodowym. Phytocoensis **1** (1): 5-35.
- FALÍNSKA, K. (1973): Flowering rhythms in forest communities in the Białowieża national park in relation to seasonal changes. Ekol. Polska **21**: 827-867.
- GAMS, H. (1927): *Myosotis*. In: HEGI, G. (Hrsg., 1906 ff): Illustrierte Flora von Mitteleuropa **5/3** München (J. F. Lehmann's): 2159-2177.
- GARVE, E. (1994): Atlas der gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. 2. Teil: L-Z. Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen **30**(2).
- GAUCKLER, K. (1957): *Omphalodes scorpioides* (HNKE.) SCHRK. und *Myosotis sparsiflora* MIK. in Bayern. Ber. Bayr. Bot. Ges. **28**: 238-240.
- GRAU, J. (1978): *Myosotis* L. In: Davis, P. H. (Hrsg.): Flora of Turkey **6**: 264-280.
- GRAU, J. & MERXMÜLLER, H. (1972): *Myosotis* L. In: TUTIN, T. G., HEYWOOD, V. H., BURGESS, N. A., MOORE, D. M., VALENTINE, D. H., WALTERS, S. M. & WEBB, D. A. (Hrsg., 1972): Flora Europaea **3**, Diapensiaceae to Myoporaceae. Cambridge: 111-117.
- GRAU, J. & SCHWAB, A. (1982): Mikromerkmale der Blüte zur Gliederung der Gattung *Myosotis* L. Mitt. aus d. Bot. Staatsm. München **18**: 9-58.
- GRIME, J. P. (1979): Plant strategies and vegetation processes. Chichester (Wiley).
- HENDL, M. (1994): Klima. In: LIEDTKE, H. & MARCINEK, J. (Hrsg.): Physische Geographie Deutschlands. Gotha (Perthes).
- HORVÁT, I., GLAVAC, V. & ELLENBERG, H. (1974): Vegetation Südosteuropas. Jena (Fischer).
- JÄGER, E. J. (1968): Die pflanzengeographische Ozeanitätsgliederung der Holarktis und die Ozeanitätsbindung der Pflanzenareale. Feddes Rep. **79**(3-5): 157-335.
- JANCHEN, E. (1975): Flora von Wien, Niederösterreich und Nordburgenland **3**. Wien
- KLINK, H. J. & SLOBODDA, S. (1994): Vegetation. In: LIEDTKE, H. & MARCINEK, J. (Hrsg.): Physische Geographie Deutschlands. Gotha: Perthes.
- KRÁLIK, E. & SIPOSOVÁ, H. (1993): *Myosotis*. In: Flóra Slovenska **5/1**. Bratislava.
- KUNTZE, H., ROESCHMANN, G. & SCHWERDTFEGER, S. (1994): Bodenkunde. (5. Aufl.). Stuttgart (Ulmer).
- LANG, G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Jena (Fischer).
- MATUSZKIEWICZ, W. (1984): Die Karte der potentiellen natürlichen Vegetation von Polen. Braun-Blanquetia **1**: 1-99.
- MATUSZKIEWICZ, W. & Matuszkiewicz, A. (1981): Das Prinzip der mehrdimensionalen Gliederung der Vegetationseinheiten, erläutert am Beispiel der Eichen-Hainbuchenwälder in Polen. In: DIERSCHKE, H. (Red.): Syntaxonomie. Ber. Int. Symp. IVV Rinteln 1980: 123-148.
- MEUSEL, H. (1944): Verbreitungskarten mitteldeutscher Leitpflanzen, 6. Reihe. In: Hercynia **3**(7/8): 662-667.
- MEUSEL, H. (1951/52): Die Eichen-Mischwälder des Mitteldeutschen Trockengebietes. Wiss. Z. Univ. Halle, math. -nat. R. **1**(1/2): 49-72.
- MEUSEL, H. (1954-1956): Über die Wälder der mitteleuropäischen Löß-Ackerlandschaften. Wiss. Z. Univ. Halle, math. -nat. R. **4**(1): 21-35.
- MEUSEL, H., JÄGER, E. J. & WEINERT, E. (1978): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. II. Jena (Fischer).
- MICHALKO, J. (1982): Die Dynamik des Eichen-Hainbuchenwaldes mit pontisch-pannonischem Charakter. In: Dierschke, H. (Red.): Struktur und Dynamik von Wäldern. Ber. Int. Symp. IVV. Rinteln 1981: 613-619.
- NEUHÄUSL, R. (1981): Entwurf der syntaxonomischen Gliederung mitteleuropäischer Eichen-Hainbuchenwälder. In: Dierschke, H. (Red.): Syntaxonomie. Ber. Int. Symp. IVV Rinteln 1980: 533-546.
- NEUHÄUSL, R. (1982): Blüh- und Sproßaspekte in Auenwäldern und mesophytischen Laubwäldern. In: DIERSCHKE, H. (Red.): Struktur und Dynamik von Wäldern. Ber. Int. Symp. IVV Rinteln 1981: 591-599.
- NOVOPOKROVSKY, J. (1928): Beiträge zur Kenntnis der Vegetation des südlichen Voruralgebietes (Sterlitamak- und Ufa- Kantone der Baschkirischen Republik) Autorreferat. In: ENGLERS Bot. Jahrbücher **61**: 380-385.

- PASSARGE, H. (1953): Waldgesellschaften des mitteldeutschen Trockengebietes In: Archiv f. Forstw. **2**(1-6): 1-57, 182-208, 340-383, 532-551.
- POHL, J. E. (1806): *Myosotis sparsiflora*, eine neue Pflanzenart. Bot. Zeitg. Regensburg, **5**(3): 41-43.
- POHL, J. E. (1807a): Beschreibungen einiger seltenen böhmischen Pflanzen. In: HOPPE, D. H. (Hrsg.): Neues botanisches Taschenbuch: 65-84.
- POHL, J. E. (1807b): Nachträge zu Hoffmanns Flora Deutschlands aus dem Königreiche Böhmen. In: HOPPE, D. H. (Hrsg.): Neues botanisches Taschenbuch: 112-132.
- POPOV, M. G. (1953): *Boraginaceae*. In: SHISHKIN, B. K. (Hrsg.): Flora SSSR **19**. Moskva: Nauka.
- POPOVA, T. N. (1976): Kavkaskie predstaviteli roda *Myosotis* L. Nov. sist. vys. rast. **13**. Leningrad (Nauk): 219-228.
- POPOVA, T. N. (1980): *Myosotis* L. In: TACHTADZJAN, A. L. (Hrsg.): Flora Armenii **7**. Erevan: (Nauk).
- RIEDL, H. (1967): *Boraginaceae*. In: RECHINGER, K. H. (Hrsg.): Flora Iranica, Flora des iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge. Graz (Akad. Druck u. Verl. anst.).
- SCAMONI et al. (1979): Natürliche Vegetation. - Atlas DDR, 1. Lieferung, Karte 12. Leipzig (Haack).
- SCHAEFFER, F. & SCHACHTSCHABEL, P. (1982): Lehrbuch der Bodenkunde. (11. Aufl.). Stuttgart (Enke).
- UNESCO (1970): Climatic Atlas of Europe. Genf, Paris, Budapest.
- WALTER, H. (1974): Die Vegetation Osteuropas, Nord- und Zentralasiens. Stuttgart (Fischer).
- WALTHER, K. (1992): Zur Vegetation des Höhbeck, einer saaleeiszeitlichen Stauchmoräne im Kreise Lüchow-Dannenberg, Niedersachsen. Verh. Naturwiss. Verein Hamburg, N. F **33**: 335-400.
- ZACHARIAS, D. (1996): Flora und Vegetation von Wäldern der Querco-Fagetea im nördlichen Harzvorland Niedersachsens - unter besonderer Berücksichtigung der Eichen-Hainbuchen-Mittelwälder. Natursch. Landschaftspf. Niedersachsen **35**: 1-150.

Anschrift des Autors

Erik Welk
Martin-Luther-Universität
Institut für Geobotanik und Botanischer Garten
Neuwerk 21
D-06099 Halle (S.)