

The electronic publication

**Zyto- und ökotaxonomische Untersuchungen über *Bromus ramosus* Huds. und *Bromus benekenii* (Lange) Trimen**

(Hoffmann 1989)

has been archived at <http://publikationen.ub.uni-frankfurt.de/> (repository of University Library Frankfurt, Germany).

Please include its persistent identifier <urn:nbn:de:hebis:30:3-382007> whenever you cite this electronic publication.

## Zyto- und ökotaxonomische Untersuchungen über *Bromus ramosus* Huds. und *Bromus benekenii* (Lange) Trimen

– Andreas Hoffmann –

### Zusammenfassung

Morphologische und zytologische Untersuchungen haben eine Korrelation der Chromosomenzahlen von *Bromus benekenii* ( $2n = 28$ ) und *B. ramosus* ( $2n = 42$ ) mit ihren morphologischen Merkmalen ergeben. Die eindeutige Unterscheidung ist Voraussetzung für einen vegetationskundlichen, bodenkundlichen und mikroklimatischen Vergleich an Standorten in Hessen. Danach ist *B. benekenii* häufiger in Wäldern (*Fagetalia sylvaticae*), *B. ramosus* dagegen in Schlagfluren (*Atropetalia*) und mesophilen Saum-Gesellschaften (*Trifolion medii*) vertreten.

Beide Arten stellen während ihrer Wachstumsphasen ähnliche, relativ hohe „Ansprüche“ an den Standort (z.B. Lichtverhältnisse, Wasserhaushalt, Stickstoffgehalte und pH-Werte der Böden). Die günstigen Bedingungen sind jedoch an *B. benekenii*-Standorten aufgrund früh einsetzender Trockenheit oder Beschattung von kürzerer Dauer als an den Standorten von *B. ramosus*. *B. benekenii* ist hieran durch eine früher abgeschlossene Entwicklung angepaßt.

Die Möglichkeit einer Bastardierung ist infolge der abweichenden Blütezeiten gering.

Ergebnisse physiologischer und anatomischer Untersuchungen von Reaktionen der Arten auf Wasserstress und abgestufte Lichtintensitäten deuten darauf hin, daß *B. ramosus* etwas besser an höhere Lichtintensitäten und Wasserstress angepaßt ist als *B. benekenii*. *B. ramosus* besitzt dadurch einen Konkurrenzvorteil.

Die durchgeführten Untersuchungen erweisen *B. benekenii* und *B. ramosus* als zwei gut geschiedene Arten. Auf Standorten mit optimalen Wuchsbedingungen ist *B. ramosus* in der Wettbewerbssituation überlegen und verdrängt *B. benekenii* auf Standorte mit verkürzter, relevanter Wachstumszeit.

### Abstract

The somatic chromosome numbers of *Bromus benekenii* and *B. ramosus* were identified to be  $2n = 28$  and  $2n = 42$ , respectively. This correlates with their morphological characteristics.

The habitats of both species in Hessen were compared by phytosociological, pedological and microclimatic investigations. Whereas *B. benekenii* frequently can be found in *Fagetalia sylvaticae* communities, *B. ramosus* grows in *Atropetalia* and *Trifolion medii* communities.

During growth of the two species, however, the habitats of *B. benekenii* are in some ways similar to those of *B. ramosus* (e.g. irradiance, water and nitrogen contents and pH-values of the soils). Both species are relatively "preventious". In *B. benekenii* habitats, however, these propitious conditions usually end sooner than in *B. ramosus* habitats, because of the early beginning of aridity or shade. *B. benekenii* is adapted to this situation by means of a shorter development cycle, which ends earlier.

There appears to be little possibility for hybridization between the two species because of different blooming times.

Anatomical and physiological studies of the reactions of *B. ramosus* and *B. benekenii* to water stress and high light intensities suggest that *B. ramosus* is better adapted to high light intensities and water stress than *B. benekenii*. For that reason *B. ramosus* has an advantage in competition.

Our studies show *B. benekenii* and *B. ramosus* to be well separated species. Under optimum growth conditions *B. ramosus* has an advantage and displaces *B. benekenii* to habitats with a shorter potential vegetative period.

### Einleitung

*Bromus benekenii* und *B. ramosus* (*Poaceae*) stellen zwei lange bekannte und unterschiedene Sippen dar, deren Bewertung bis heute Schwierigkeiten bereitet. Als zwei getrennte Arten werden sie unter anderen von WEIN (1933), HESS et al. (1967), HOLUB et al. (1972), TUTIN et al. (1980) und ROTHMALER (1982) beschrieben. ASCHERSON & GRAEBNER

(1898–1902), SUESSENGUTH (1936), HERMANN (1956) und OBERDORFER (1983b) behandeln sie dagegen als Unterarten einer Art.

Es liegen nur wenige und z.T. widersprüchliche Chromosomenzählungen vor (z.B. STÄHLIN 1929; LÖVE & LÖVE 1961; HOLUB et al. 1972; MAJOVSKY et al. 1976; KOZAKAROV et al. 1981; STRID & FRANZEN 1981; ARMSTRONG 1983), so daß es kaum Hinweise auf Korrelationen von Morphologie und Chromosomenzahlen gibt. Angaben von ILSE (1866) und HOLMBERG (1926) über abweichende Formen lassen zudem die Existenz von Zwischenformen vermuten.

Unter diesen Voraussetzungen erscheint es schwer möglich, *Bromus benekenii* und *Bromus ramosus* ökologisch eindeutig zu differenzieren. Die Ansätze von SUESSENGUTH (1936), ELLENBERG (1979) und OBERDORFER (1983b) in diese Richtung bleiben infolgedessen nur vage. Daher sollen erst nach einer Überprüfung der morphologischen Merkmale und Chromosomenzahlen der beiden Sippen ihre „Standortsansprüche“ untersucht und eventuelle Unterschiede aufgezeigt werden. Nach ELLENBERG (1967) ist ein „vegetationskundliches-bodenkundliches-klimatologisches Verfahren“ für eine Standortsbeurteilung am aussagefähigsten. Die „Ansprüche“ der jeweiligen Sippe können jedoch erst durch ökophysiologische Untersuchungen geklärt werden. Daneben sollen phänologische und befruchtungsbiologische Beobachtungen das Bild vervollständigen und unter Umständen weitere Argumente für eine Trennung der beiden Sippen liefern.

### Material und Methoden

Alle Untersuchungen wurden 1985 durchgeführt. Die Standorte und die Herkünfte des Pflanzenmaterials sind der Karte (Abb. 1) und der Tabelle 1 zu entnehmen.

#### Chromosomen-Zählungen

Die Wurzelspitzen von Keimlingen (Herkünfte der Samen s. Tab. 1) wurden direkt nach dem Abschneiden in 2 mM 8-Hydroxychinolin-Lösung überführt und 12 bis 16 Stunden bei 6° C und Dunkelheit vorbehandelt (in Anlehnung an SCHULZ-SCHAEFFER & MARKARIAN 1957). Danach wurden sie in einem Alkohol-Eisessig-Gemisch (3:1) fixiert (GERLACH 1977, SHARMA & SHARMA 1965) und bei 6° C aufbewahrt. Die Färbung erfolgte mit Karmin-Essigsäure für ca. 20 Minuten in einem kochenden Wasserbad. Um das Präparat aufzuhellen und den Kontrast zu steigern, wurde es in „Neutralem Chloralhydrat“ gequetscht (s. v. STOSCH 1952).

#### Vegetations-Aufnahme

Die Vegetationsaufnahmen (55 Aufnahmen, s. Tab. 1) erfolgten nach der Braun-Blanquet-Methode (ELLENBERG 1956; BRAUN-BLANQUET 1964; KNAPP 1971). Die Nomenklatur und Klassifikation der Pflanzengesellschaften richtet sich nach OBERDORFER (1957, 1978 u. 1983a).

Zur Ermittlung der „ökologischen Struktur“ (ZOLYOMI & PRECSENYI 1964) der Standorte wurde um ein oder mehrere Individuen von *B. benekenii* bzw. *B. ramosus* mit Zollstöcken eine Fläche von jeweils 1 m<sup>2</sup> eingegrenzt und die Feldsicht aufgenommen (96 Aufnahmen, s. Tab. 1). Die Quadrate wurden zufallsmäßig verteilt; durch die Kleinflächigkeit dieser Mikrobiotope konnte die Forderung nach Homogenität besser eingehalten werden (zu den Forderungen an eine statistisch auswertbare Vegetationsaufnahme s. auch POORE 1955; KERSHAW 1960, 1973). Für jede Aufnahme wurden die Mittelwerte der jeweiligen Zeigerwerte (nach ELLENBERG 1979) der Pflanzenarten berechnet und in Häufigkeitsverteilungskurven dargestellt.

#### Boden-Analyse

Von der 1 m<sup>2</sup> großen Fläche wurden jeweils 5 Bodenproben nach Entfernen der Streuschicht mit Stechzylindern (ca. 100 cm<sup>3</sup>) entnommen (s. HARTGE 1971; FIEDLER 1973; BENZLER et al. 1982) und folgende Eigenschaften ermittelt:

- Wassergehalt: „gravimetrisch“ (120 Proben) nach HARTGE (1971),
- Korngrößenzusammensetzung: kombiniertes Sieb- und Sedimentationsverfahren in Anlehnung an STEUBING (1965) und SCHLICHTING & BLUME (1966),

- pH-Wert: elektrometrisch nach STEUBING (1965),
- Carbonat-Gehalt: Passon-Methode (s. STEUBING 1965),
- $\text{NO}_3^-$ - und  $\text{NH}_4^+$ -Ionengehalt: visuelle Schnellbestimmungsmethode nach JUNGK (1961).

### Mikroklima-Messungen

Gemessen wurde jeweils an Tagen mit Wetter des „Strahlungstyps“ (n. GEIGER 1961):

- relativer Lichtgenuß (%): mit einem Luxmeter an festgelegten Meßpunkten in regelmäßigen Zeitabständen (s. JANETSCHKE 1982; BARKMAN 1977),
- Tag-Nacht-Extremtemperaturen: mit strahlungsgeschützt aufgestellten Maximum-Minimum-Thermometern,
- Zahl der Stunden mit minimalem Sättigungsdefizit ( $\leq 1$  mbar) und das maximale Sättigungsdefizit der Luft an einem Meßtag (vgl. FLEMMING 1964; SLAVIK 1974; WEISCHET 1979): mit Thermohygrographen (Lambrecht, Typ 252 Ua).

### Keimung

Die Karyopsen von *B. benekenii* und *B. ramosus* wurden nach Sterilisation mit Ca-Hypochlorit (1%  $\text{Cl}_2$ ) (SCHLEGEL 1981) und Quellen in autoklaviertem Wasser auf feuchtem Filtrierpapier folgenden Bedingungen ausgesetzt:

Licht und Dunkel bei jeweils 21° C bzw. 6° C bzw. 0° C.

### Physiologische Untersuchungen

In der Klimakammer wurden die Reaktionen von *B. benekenii* und *B. ramosus* auf verschiedene Licht- bzw. Wasserangebote untersucht. Die übrigen Bedingungen (s. Tab. 2, bei günstigem pH-Wert und ausreichendem Nährstoffgehalt der Topferde) wurden konstant gehalten.

Die verwendeten Pflanzen befanden sich bei Versuchsbeginn im 3- bis 5-Blatt-Stadium. Sie waren unter gleichen Bedingungen in Töpfen angezogen worden und stammten von jeweils einer Mutterpflanze.

Tab. 2: Klimakammerbedingungen (Lichtquelle: Leuchtstoffröhren von Lifeline, cool white, 96°VHO, Sylvania Canada)

| Dauer<br>(h) | Temperatur<br>(°C) | rel. Luftfeuchtigkeit<br>(%) | Sättigungsdefizit<br>(mbar) | Lichtintensität<br>( $\text{W} \times \text{m}^{-2}$ ) |
|--------------|--------------------|------------------------------|-----------------------------|--|
| 16           | 29                 | 40                           | 23                          | 20   |
| 8            | 10                 | 70                           | 9                           | 0  |

Nach zwei Monaten bei vier unterschiedlichen Bodensaugspannungen (s. Abb. 10; durch Gießen mit definierten Wassermengen und Kontrolle mit Tensiometer) wurden die prozentualen Blattwachstumsraten und die Verwelkungsgrade an 70 Pflanzen verglichen.

Weitere 51 eingetopfte Versuchspflanzen wurden zwei Monate mit verschiedenen Lichtintensitäten bestrahlt (je 17 Pflanzen mit 0,5 bzw. 6,5 bzw. 20  $\text{W}/\text{m}^2$ ). Die unterschiedliche Wirkung wurde anschließend untersucht. Dazu wurden ihr Gesamt-Chlorophyllgehalt pro Fläche und Frischgewicht, ihr Chlorophyll a/Chlorophyll b-Verhältnis, die Anzahl der Stomata pro Fläche, die Stomatagröße und das Trockengewicht (nach Trocknung bei 105° C bis zur Gewichtskonstanz) ermittelt.

Für die Chlorophyllbestimmung wurden Blattspitzen gleichen Alters und Stellung in siedendem Methanol extrahiert. Die anschließende Messung erfolgte mit einem Zweistrahspektral-Photometer. Die Konzentrationen wurden mit den von HOLDON (1965) aufgestellten Formeln, denen die spezifischen Absorptionskoeffizienten der Komponenten (MAC KINNEY 1941) zugrunde liegen, berechnet.

$$\text{Chl}_{\text{total}} (\text{mg/l}) = 25,5 \times E_{650} + 4 \times E_{650}$$

$$\text{Chl a} (\text{mg/l}) = 16,5 \times E_{650} - 8,3 \times E_{650}$$

$$\text{Chl b} (\text{mg/l}) = 33,8 \times E_{650} - 12,5 \times E_{650}$$

### Kompatibilitäts-Untersuchung

Die Rispen einiger Versuchspflanzen wurden vor der Blüte durch Kunststoffbeutel isoliert; anschließend wurde der Samenansatz gezählt.

## UNTERSUCHUNGSGEBIETE

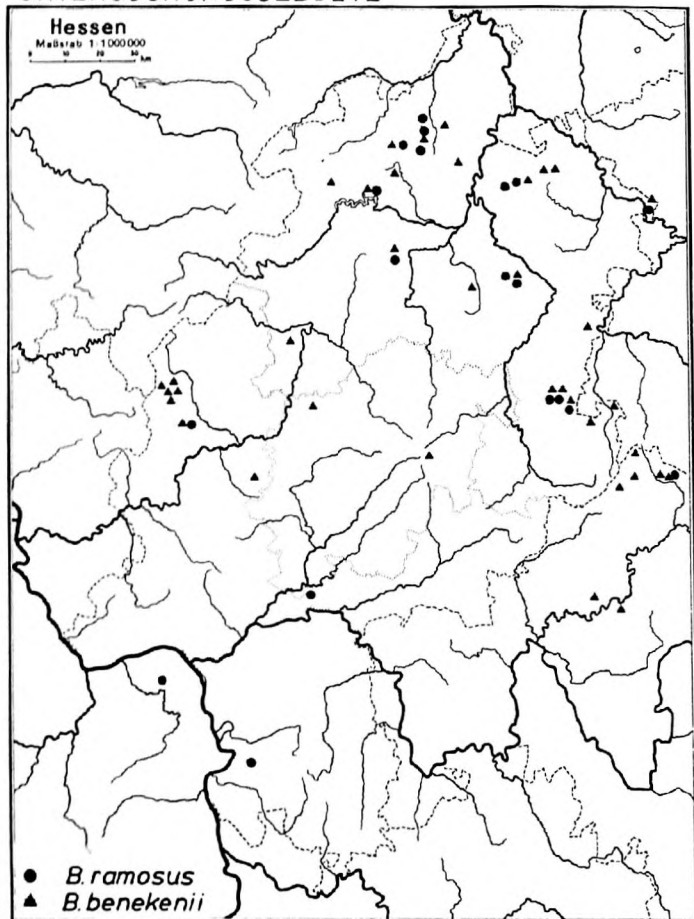


Abb. 1: Untersuchte Standorte und Herkünfte von *Bromus ramosus* und *B. benekeii* in Hessen.

- |  |   |
|--|---|
| Abk.: U-Nr. = Nummer des Untersuchungsgebietes             | A. Westhessisches Hügel- und Beckenland |
| B.r. = <i>Bromus ramosus</i>                               | B. Osthessisches Bergland               |
| B.b. = <i>Bromus benekeii</i>                              | C. Südrhön                              |
| Veg. = Nummer der Vegetationsaufnahme                      | D. Rhein-Main-Tiefland                  |
| Ges. = Pflanzengesellschaft (s. Tab. 4)                    | E. Nördliches Oberrhein-Tiefland        |
| F = <i>Fagetalia sylvaticae</i>                            | F. Taunus                               |
| A = <i>Atropetalia</i>                                     | G. Westerwald                           |
| G = <i>Glechometalia hederaceae</i>                        | (n. MEYNER u. SCHMITHÜSEN, 1953-62)     |
| T = <i>Trifolion medii</i>                                 |   |
| V-A = Anzahl der kleinquadratischen (1 qm) Aufnahmeflächen |   |
| B-P = Anzahl der Bodenproben für die chemischen Analysen   |   |
| Chr. = ermittelte Chromosomenzahl                          |   |

Tab. 1: Untersuchte Standorte und Herkünfte in Hessen

| U-Nr.     | Ortsbez.        | topog. Karte<br>1 : 25 000 | Gauß-Krüger<br>Koordinaten<br>Rechts/Hoch | Höhe<br>ü. NN<br>(m) | Veg.            | Ges. V-A B-P | Art  | Chr. |
|-----------|-----------------|----------------------------|---|----------------------|-----------------|--------------|------|------|
| <b>A.</b> |                 |                            |   |                      |                 |              |      |      |
| 1         | Forst Laar      | 4521 Liebenau              | 193/976                                   | 240                  | / /             | 1 1          | B.r. | /    |
| 2         | Gr. Gudenberg   | 4621 Wolfhagen             | 193/928                                   | 440                  | / /             | 1 1          | B.b. | /    |
|           |                 |                            | 195/925                                   |                      | / /             | 2 1          | B.r. | /    |
| 3         | Bärenberg       | 4621 Wolfhagen             | 195/904                                   | 420                  | 9;10 F,T        | 1 1          | B.r. | /    |
| 4         | Isthoberg       | 4621 Wolfhagen             | 155/869                                   | 480                  | 11 F            | 2 2          | B.b. | 28   |
|           |                 |                            |   |                      | 12 A            | 2 2          | B.r. | 42   |
| 5         | Schartenberg    | 4621 Wolfhagen             | 212/955                                   | 340                  | / /             | 1 1          | B.b. | /    |
| 6         | Essigberg       | 4622 Kassel-W.             | 242/866                                   | 580                  | 13 F            | 1 2          | B.b. | 28   |
| 7         | Dalwiger Holz   | 4719 Korbach               | 943/785                                   | 400                  | 3;4 F,A         | 2 2          | B.b. | 28   |
| 8         | Katzenstein     | 4720 Waldeck               | 034/746                                   | 350                  | 5;6 F           | 1 4          | B.b. | /    |
|           |                 |                            |   |                      | 7 F             | 2 3          | B.r. | /    |
| 9         | Weidelsberg     | 4720 Waldeck               | 104/819                                   | 460                  | 8 F             | 1 1          | B.b. | 28   |
| 10        | Urftal          | 4920 Armsfeld              | 087/565                                   | 320                  | 14;15 F         | 3 /          | B.b. | 28   |
|           |                 |                            | 085/568                                   |                      | 16;17 F,G       | 3 /          | B.r. | 42   |
| 11        | Hungert         | 5118 Marburg               | 775/341                                   | 250                  | 1;2 F,G         | 2 2          | B.b. | 28   |
| 12        | Kalkberg        | 5318 Allendorf/Ld          | 857/167                                   | 280                  | 56 F            | 3 4          | B.b. | 28   |
| <b>B.</b> |                 |                            |   |                      |                 |              |      |      |
| 13        | Schwalbenthal   | 4725 Bad Sooden-           | 623/755                                   | 370                  | 18 /            | 1 1          | B.b. | /    |
|           |                 | Allendorf                  | 606/744                                   | 620                  | 19-21 F,G       | 1 1          | B.b. | /    |
| 15        | R. Reichenbach  | 4824 Hess.-                | 533/704                                   | 470                  | 22 T            | 1 1          | B.r. | 42   |
|           |                 | Lichtenau                  |   |                      | 23 A            | 1 1          | B.b. | /    |
| 16        | Forst H.-Licht. | 4824 H.-Licht.             | 517/698                                   | 420                  | / /             | 1 /          | B.r. | /    |
| 17        | Leisterberg     | 4827 Treffurt              | 83 /72                                    | 370                  | 25;26 F         | 2 2          | B.r. | /    |
|           |                 |                            |   |                      | 27 F            | 1 1          | B.b. | /    |
| 18        | Katzenhauk      | 5022 Schwarzenb.           | 316/487                                   | 440                  | 24 F            | 1 /          | B.b. | /    |
| 19        | Schloßberg      | 5023 Ludwigseck            | 445/504                                   | 490                  | / /             | 1 1          | B.b. | /    |
|           |                 |                            |   |                      | / /             | 2 1          | B.r. | /    |
| 20        | Heimberg        | 5023 Ludwigseck            | 408/483                                   | 400                  | / /             | 1 1          | B.r. | 42   |
| 21        | Dreienberg      | 5125 Friedewald            | 617/373                                   | 460                  | 28 F            | 1 /          | B.b. | /    |
| 22        | Apelsberg       | 5224 Eiterfeld             | 586/212                                   | 420                  | 1 A             | 4 4          | B.r. | 42   |
|           |                 |                            | 585/216                                   |                      | 32;33 F,T       | 2 4          | B.b. | 28   |
| 23        | Stallberg       | 5225 Geisa                 | 601/204                                   | 420                  | 30 F            | 2 1          | B.b. | /    |
|           |                 |                            |   |                      | 29;34 A,G       | 3 1          | B.r. | 42   |
| 24        | Buchwald        | 5325 Spahl                 | 613/172                                   | 510                  | 35 F            | 6 3          | B.r. | 42   |
|           |                 |                            |   |                      | 36;37 F,G       | 3 3          | B.b. | /    |
| 25        | Boxberg         | 5325 Spahl                 | 682/108                                   | 640                  | 38 G            | 1 1          | B.b. | 28   |
| 26        | Steinhauk       | 5326 Tann                  | 731/149                                   | 580                  | 39 G            | 1 1          | B.b. | /    |
| 27        | Totenwald       | 5426 Hilders               | 77 /01                                    | 650                  | / /             | 1 1          | B.b. | /    |
| 28        | Greibenhain     | 5521 Gedern                | 200/958                                   | 630                  | / /             | 2 1          | B.b. | /    |
| 29        | Hopfenberg      | 5526 Bischofsh.            | 751/871                                   | 480                  | 42 T            | 1 1          | B.b. | /    |
| 30        | Hillenberg      | 5526 Bischofsh.            | 788/954                                   | 520                  | / /             | 1 1          | B.b. | /    |
| 31        | Schloßberg      | 5527 Mellrichst.           | 880/937                                   | 460                  | 40;41 F         | 2 3          | B.b. | /    |
|           |                 |                            |   |                      | / /             | 1 1          | B.r. | /    |
| 32        | Höhnberg        | 5527 Mellrichst.           | 871/944                                   | 430                  | / /             | 1 1          | B.b. | /    |
| <b>C.</b> |                 |                            |   |                      |                 |              |      |      |
| 33        | Elfershausen    | 5825 Hammelburg            | 67 /56                                    |                      | 44 F            | / 1          | B.b. | /    |
| 34        | Haarberg        | 5826 B.Kissing./S          | 745/573                                   | 300                  | 43 T            | / /          | B.b. | /    |
| <b>D.</b> |                 |                            |   |                      |                 |              |      |      |
| 35        | Kleiner Bruch   | 5818 Frankf.-Ost           | 823/597                                   | 140                  | 45 F            | 3 1          | B.r. | /    |
| <b>E.</b> |                 |                            |   |                      |                 |              |      |      |
| 36        | Oberolmer Wald  | 6015 Mainz                 | 407/364                                   | 230                  | / /             | 1 1          | B.r. | /    |
| 37        | Alsbacher Schl. | 6217 Zwingenberg           | 733/106                                   | 240                  | / /             | 1 /          | B.r. | /    |
| <b>F.</b> |                 |                            |   |                      |                 |              |      |      |
| 38        | Kümmelberg      | 5517 Cleeburg              | 704/905                                   | 380                  | 46; 47;48 F,G,T | 5 1          | B.b. | /    |
| <b>G.</b> |                 |                            |   |                      |                 |              |      |      |
| 39        | Langenaub. W.   | 5215 Dillenburg            | 413/197                                   | 460                  | / /             | 1 /          | B.b. | /    |
| 40        | Wildweiberhäus. | 5215 Dillenburg            | 423/193                                   | 450                  | 55 F            | 1 /          | B.b. | /    |
| 41        | Hs. Marianne    | 5314 Rennerod              | 411/184                                   | 470                  | 54 F            | 2 1          | B.b. | /    |
| 42        | Beilstein       | 5315 Herboren              | 473/092                                   | 390                  | 49 A            | 1 2          | B.b. | 28   |
|           |                 |                            |   |                      | 50 F            | 2 1          | B.r. | 42   |
| 43        | Hirschb.-Koppe  | 5315 Herboren              | 482/116                                   | 480                  | 51 F            | 2 1          | B.b. | /    |
| 44        | Gewanneholz     | 5315 Herboren              | 418/183                                   | 510                  | 52;53 F,G       | 4 2          | B.b. | /    |

## Ergebnisse und Diskussion

### 1. Morphologie und Chromosomenzahlen

Die beiden Sippen können anhand von Merkmalskombinationen, die in Tabelle 3 zusammengestellt sind, unterschieden werden. Sie korrelieren mit den Chromosomenzahlen. Bei der Auswahl der Merkmale (nach ASCHERSON & GRAEBNER 1898–1902; SAMUELSSON 1922; WEIN 1933; SUESSENGUTH 1936; HERMANN 1956; HESS et al. 1967; HOLUB et al. 1972; HUBBARD 1973; TUTIN et al. 1980; ROTHMALER 1982 und OBERDORFER 1983b) wurden ausschließlich eindeutige, auch im Freiland erkennbare Unterschiede berücksichtigt.

Tab. 3: Morphologische Merkmale von *B. ramosus* und *B. benekeii*  
(zusammengestellt nach: ASCHERSON u. GRAEBNER, 1898–1902; SAMUELSSON, 1922; WEIN, 1933; SUESSENGUTH, 1936; HERMANN, 1956; HESS et al., 1967; HOLUB et al., 1972; HUBBARD, 1973; TUTIN et al., 1980; ROTHMALER, 1982 und OBERDORFER, 1983 b)

| Merkmal                               | <i>B. ramosus</i>   | <i>B. benekeii</i>  |
|---------------------------------------|---|---|
| Halmhöhe                              | 40–190 cm   | 45–120 cm   |
| Behaarung der oberen Blattscheide     | lang rauhaarig<br>3–4 mm  | kahl o. kurzflaumig<br>0,1–0,3 mm   |
| Rispe                                 | locker, allseitig ausgebreitet u. überhängend                               | zusammengezogen, dicht, einseitig überhängend   |
| unterster Rispenast                   | lang (bis 20 cm), ein grundständiger Zweig mit 3–4 Ährchen                  | kürzer (3–8 cm), 2–4 grundständige Zweige mit 1–2 Ährchen                                 |
| Tragschuppe des untersten Rispenastes | lang bewimpert  | kahl o. kurz bewimpert  |
| äußere Deckspelze                     | am breitesten oberhalb der Mitte, am Ende rasch in eine Spitze verschmälert | am breitesten in oder unterhalb der Mitte, am Ende allmählich in eine Spitze verschmälert |
| Antheren                              | purpurn   | gelb  |

Nach eigenen Messungen können die Halmhöhen die angegebenen Werte (Tab. 3) beträchtlich überschreiten (*B. benekeii* bis 170 cm und *B. ramosus* bis 260 cm). Unterschiede in der Hüllspelzenfärbung, wie sie WEIN (1933) und HOLUB et al. (1972) zur Unterscheidung verwenden, hängen nach eigenen Beobachtungen von der Besonnung ab; denn auf Lichtungen findet man bei beiden Arten violett gefärbte Hüllspelzen (Anthocyanbildung). Auch Ährchen- und Antherenlängen eignen sich nicht für die Unterscheidung.

In der Vergangenheit sind immer wieder Formen mit abweichenden Merkmalen beschrieben und benannt worden. ILSE (1866) beschreibt *B. intermedius* Ilse folgendermaßen: „Obere Blattscheiden kahl, Äste der unteren Halbquirle zu 2, weit auseinander fahrend, ...“. Wahrscheinlich entspricht die Form, ebenso wie *B. ramosus* f. *glabrior* (HOLMBERG 1926), aufgrund der sonstigen Übereinstimmung mit *B. serotinus* Beneken (= *B. ramosus*) nach der Merkmalskombination (Tab. 3) *B. ramosus*. ILSE vermutet jedoch anscheinend eine Zwischenform (*intermedius*, lat. = in der Mitte liegend). Er spricht daher auch nicht von Arten sondern von einer „Hauptart“ und „Formen“.

Auch einige der untersuchten Pflanzen weisen abweichende Merkmalsausprägungen auf. Zum Beispiel kommen in drei Untersuchungsgebieten (Nr.: 20, 22, 24, s. Tab. 1) *B. ramosus*-

Exemplare mit kahler, oberster Blattscheide vor. Durch Chromosomenzählungen konnten die Formen jedoch eindeutig zugeordnet werden. Dabei hat sich bestätigt, daß bei konsequenter Beachtung der Merkmalskombinationen (Tab. 3) eine Ansprache möglich ist.

Eine diskontinuierliche Variabilität (keine echten Zwischenformen) zwischen *B. benekenii* und *B. ramosus* und somit die Trennung in zwei „natürliche Sippen“ ist anscheinend gewahrt. Ganz läßt sich dennoch nicht ausschließen, daß „Zwischenformen“ existieren. Dies sollen spätere Untersuchungen an weiterem Material klären.

Die ermittelten Chromosomenzahlen stimmen mit den Ergebnissen von LÖVE & LÖVE (1961), HOLUB et al. (1972), MAJOWSKY et al. (1976), STRID & FRANZEN (1981) und ARMSTRONG (1983) überein:

– *B. benekenii*:  $2n = 28$

– *B. ramosus*:  $2n = 42$

Abweichende Angaben für *B. ramosus* (STÄHLIN 1929:  $2n = 14$ ; KOZAKAROV et al. 1981:  $2n = 28$ ) lassen es möglich erscheinen, daß diese Art neben den hexaploiden auch diploide und tetraploide Sippen besitzt (HOLUB et al. 1972).

## 2. Untersuchungsgebiete

Um einen einigermaßen repräsentativen Ausschnitt der *B. benekenii*- und *B. ramosus*-Standorte in Hessen zu erfassen, sind 44 Fundorte (s. Abb. 1 u. Tab. 1) mit einer möglichst zufälligen und hohen räumlichen Streuung ausgewählt worden. Die Pflanzen besiedeln im Gebiet hauptsächlich submontane Lagen zwischen 300 und 500 mNN (s. Tab. 1). Sie wachsen daher vorwiegend in den „ziemlich rauhen“ bis „kühlen Stufen“ (ELLENBERG & ELLENBERG 1974), im Bereich der „Unteren-“ und „Oberen Buchen-Mischwald-Zone“ (KNAPP 1967). Nur die Vorkommen von *B. ramosus* im „Nördlichen Oberrhein-Tiefland“ und „Rhein-Main-Tiefland“ (Benennung nach MEYENEN & SCHMITHÜSEN 1953–1962) weichen hiervon ab. In der „Zentralen Eichen-Mischwald-Zone“ (KNAPP 1967) ist es wärmer und trockener, weiterhin ist eine längere Vegetationsperiode charakteristisch. Als Ausgangsgesteine für die Bodenbildung finden sich meist Basalte und Kalkgesteine, so daß Braunerden und Rendzinen vorherrschen (SCHÖNHALS 1954).

## 3. Pflanzengesellschaften

*B. ramosus* und *B. benekenii* kommen häufig in Rand- und Übergangsbereichen verschiedener Pflanzengesellschaften vor. Es war deshalb nicht immer möglich, homogene Bestände aufzunehmen (für Waldränder vgl. DIERSCHKE 1974). Für den relativ großräumigen Vergleich von Standorten soll eine Ansprache der Gesellschaften bis zum Verband oder bis zur Ordnung genügen.

### 3.1 Fagetalia sylvaticae

Beide Arten finden sich größtenteils in den mittleren Höhenlagen Hessens, die nach KNAPP (1967) häufig von Buchen-Eichen-Hainbuchen-Mischwäldern eingenommen werden. Diese stehen zwischen *Carpinion*- und *Fagion*-Gesellschaften. Ein großer Teil der Waldaufnahmen kann diesem Mischtyp zugeordnet werden.

Buchenwälder sind jedoch im Gebiet die verbreitetsten natürlichen Waldgesellschaften (s. auch BOHN 1981). Die floristische Zusammensetzung der aufgenommenen Gesellschaften mit hoher Steigigkeit von *Galium odoratum* und den Vorkommen von *Mercurialis perennis*, *Melica uniflora*, *Dentaria bulbifera* und *Luzula luzuloides* macht den *Fagion*-Charakter deutlich. Die Standorte mit *B. ramosus* fallen durch die geringe Beteiligung von Schattenpflanzen (*Galium odoratum*, *Mercurialis perennis*; nach OBERDORFER 1983b) und die hohen Deckungsgrade von „Stickstoffzeigern“ (*Urtica dioica*, *Impatiens parviflora*; nach OBERDORFER 1983b) auf.

In den untersuchten trockenen Buchen-Mischwäldern kommt *B. benekenii*, ebenso wie in den frischen Ausprägungen (s.o.), häufiger vor als *B. ramosus* (s. Abb. 2). Die Bedingungen der



Standorte werden hier durch die Vorkommen von *Convallaria majalis*, *Melica nutans*, *Brachypodium pinnatum*, *Vincetoxicum hirundinaria* und *Astragalus glycyphyllos* verdeutlicht, die nach ELLENBERG (1982) zeitweilig austrocknende Böden anzeigen. Die Bestände (Aufn.-Nr.: 5, 6, 28, s. Tab. 1) mit *Cephalanthera rubra*, *C. damasonium*, *Carex digitata* und *Neottia nidus-avis* können dem *Carici-Fagetum* zugeordnet werden (s. LOHMEYER 1955).

Da in einigen Aufnahmen kleinflächig auftretende Vorwaldstadien mit erfaßt wurden, sind in Tabelle 4 auch die *Prunetalia*-Charakterarten herausgestellt. Das Vorherrschen von *Corylus avellana* in der *Berberidion*-Gesellschaft in Aufn.-Nr. 44 (s. Tab. 1) zeigt deutlich den Übergangscharakter zu den *Fagetalia*-Gesellschaften, so daß sie ebenfalls hier angefügt ist.

Entscheidender Minimumfaktor der Standorte in frischen Wäldern ist das Licht. Für die flachgründigen, meist nach Süden exponierten Standorte der trockenen Buchen-Mischwälder stellt die pflanzenverfügbare Wassermenge des Bodens den wachstumsbegrenzenden Faktor dar. Die sommerliche Trockenheit der Standorte, an denen *B. ramosus* vorkommt, wird durch eine vorherrschende Nordwestexposition wahrscheinlich gemildert oder zumindest verzögert.

In Quell- u. Schluchtwäldern sowie auenwaldartigen Beständen kommt *B. ramosus* etwas häufiger vor als *B. benekenii* (s. Abb. 2). Diesen Standorten ist ein hoher Wassergehalt des Bodens gemeinsam, der durch die zahlreichen „Nässezeiger“ (z.B. *Valeriana officinalis*, *Galium palustre*, *Cardamine pratensis*, *Scutellaria galericulata*; nach ELLENBERG 1982) und die *Alno-Ulmion*-Charakterarten (s. Tab. 4) hervorgehoben wird. Einige Gesellschaften lassen sich deshalb diesem Verband zuordnen. Weiterhin können eine *Tilio-Acerion*- (mit *Campanula latifolia*: Aufn. 54, s. Tab. 1) und eine *Carpinion*-Gesellschaft, die dem *Stellario-Carpinetum* nahe steht, abgetrennt werden. Die *B. ramosus*-Standorte zeichnen sich durch ebene Lagen und besser entwickelte Strauchschichten aus, die auf höheren Lichtgenuß schließen lassen. Auch die

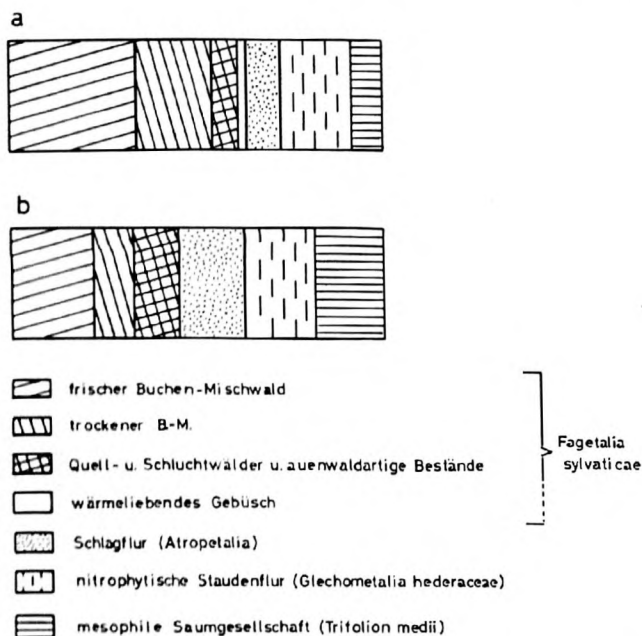


Abb. 2: Prozentuale Anteile der Pflanzengesellschaften am Gesamtgesellschaftsinventar mit *Bromus benekenii* (a) bzw. *Bromus ramosus* (b) in den untersuchten Gebieten in Hessen.

Vorkommen von *Rumex sanguineus*, *Polygonatum multiflorum* und *Galeobdolon luteum* kennzeichnen sie als etwas wärmer und krautreich.

### 3.2 Atropetalia

Auf frischen, basenreichen Waldböden kommt es nach Abholzungsmaßnahmen infolge des plötzlich hohen Lichtgenusses zu einer kräftigen Mobilisierung von Nährstoffen und hohen Nitrifikationsrate. Es entstehen kurzlebige Gesellschaften, Stadien einer Rückentwicklung

Tab. 4: Synthetische Teiltabelle  
Stetigkeiten der Kennarten der niederen und höheren Vegetationseinheiten, denen die Bestände mit *B. benekenii* und *B. ramosus* zugeordnet worden sind.  
(Aufnahmenummern und Lage der Aufnahmeflächen s. Tab. 1)

| Spalte                          | Fagetalia |      | Atropetalia |      | Glechometalia |      | Trifolion medii |      |
|---------------------------------|-----------|------|-------------|------|---------------|------|-----------------|------|
|                                 | F         |      | A           |      | G             |      | T               |      |
|                                 | B.b.      | B.r. | B.b.        | B.r. | B.b.          | B.r. | B.b.            | B.r. |
| Anzahl der Aufnahmen            | 26        | 8    | 8           | 3    | 4             | 3    | 4               | 4    |
| <u>Baumschicht:</u>             |           |      |             |      |               |      |                 |      |
| - Fagetalia sylvaticae (V,O,K)  |           |      |             |      |               |      |                 |      |
| Fagus sylvatica                 | V         | IV   | .           | .    | .             | .    | .               | .    |
| Carpinus betulus                | II        | II   | .           | .    | .             | .    | .               | .    |
| Acer pseudoplatanus             | I         | I    | .           | .    | .             | .    | .               | .    |
| Fraxinus excelsior              | I         | I    | .           | .    | .             | .    | .               | .    |
| Tilia cordata                   | .         | I    | .           | .    | .             | .    | .               | .    |
| <u>Strauchschicht:</u>          |           |      |             |      |               |      |                 |      |
| - Fagetalia sylvaticae (V,O,K): |           |      |             |      |               |      |                 |      |
| Fagus sylvatica                 | III       | IV   | III         | II   | I             | II   | II              | III  |
| Corylus avellana                | II        | .    | III         | II   | II            | II   | III             | II   |
| Carpinus betulus                | II        | I    | III         | .    | I             | II   | .               | .    |
| Acer campestre                  | I         | I    | .           | .    | .             | .    | V               | V    |
| Lonicera xylosteum              | I         | I    | .           | .    | .             | .    | III             | III  |
| Acer pseudoplatanus             | II        | III  | .           | .    | .             | .    | .               | II   |
| Fraxinus excelsior              | II        | IV   | .           | .    | .             | .    | .               | .    |
| Rosa arvensis                   | I         | I    | .           | .    | .             | .    | .               | .    |
| Tilia cordata                   | I         | I    | .           | .    | .             | .    | .               | .    |
| Padus avium                     | I         | .    | .           | .    | .             | .    | .               | .    |
| - Prunetalia (V,O,K):           |           |      |             |      |               |      |                 |      |
| Crataegus oxyacantha agg.       | III       | III  | IV          | II   | I             | .    | IV              | V    |
| Cornus sanguinea                | II        | II   | III         | III  | .             | .    | IV              | IV   |
| Prunus spinosa                  | I         | I    | II          | II   | .             | .    | II              | II   |
| Rosa canina                     | I         | .    | .           | .    | .             | .    | II              | II   |
| Clematis vitalba                | I         | I    | .           | .    | .             | .    | II              | .    |
| Viburnum opulus                 | .         | .    | .           | .    | .             | .    | II              | .    |
| Rhamnus catharticus             | I         | .    | .           | .    | .             | .    | .               | .    |
| Crataegus monogyna              | .         | I    | .           | .    | .             | .    | .               | .    |
| Ribes alpinum                   | I         | .    | .           | .    | .             | .    | .               | .    |
| Acer platanoides                | I         | .    | .           | .    | .             | .    | .               | .    |
| Viburnum lantana                | I         | .    | .           | .    | .             | .    | .               | .    |
| Lonicera caprifolium            | I         | .    | .           | .    | .             | .    | .               | .    |
| - Atropetalia (V,O,K):          |           |      |             |      |               |      |                 |      |
| Rubus idaeus                    | II        | III  | IV          | V    | IV            | V    | III             | IV   |
| Rubus fruticosus agg.           | I         | I    | III         | IV   | II            | II   | II              | IV   |
| Sambucus racemosa               | II        | II   | III         | IV   | I             | II   | II              | II   |
| Salix caprea                    | I         | II   | IV          | IV   | I             | II   | III             | .    |
| Sambucus nigra                  | I         | I    | .           | II   | .             | .    | II              | .    |

Tab. 4 (Fortsetzung)

| Spalte  | F    |      | A    |      | G    |      | T    |      |
|---|------|------|------|------|------|------|------|------|
|   | B.b. | B.r. | B.b. | B.r. | B.b. | B.r. | B.b. | B.r. |
| <u>Krautschicht:</u>  |      |      |      |      |      |      |      |      |
| - <i>Fagetalia sylvaticae</i><br>(V,O,K):                   |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Galium odoratum</i>                                      | IV   | IV   | IV   | IV   | V    | V    | IV   | V    |
| <i>Poa nemoralis</i>  | IV   | IV   | IV   | II   | V    | II   | V    | IV   |
| <i>Viola reichenbachiana</i> x<br><i>rivini</i>             | V    | V    | III  | IV   | IV   | V    | III  | IV   |
| <i>Anemone nemorosa</i>                                     | V    | III  | III  | II   | IV   | V    | III  | IV   |
| <i>Fagus sylvatica</i>                                      | IV   | IV   | V    | II   | II   | IV   | IV   | III  |
| <i>Galium sylvaticum</i>                                    | II   | III  | III  | IV   | II   | IV   | III  | IV   |
| <i>Acer pseudoplatanus</i>                                  | III  | II   | II   | II   | II   | IV   | II   | III  |
| <i>Campanula trachelium</i>                                 | I    | III  | III  | IV   | IV   | IV   | II   | II   |
| <i>Lathyrus vernus</i>                                      | II   | III  | II   | II   | II   | IV   | II   | IV   |
| <i>Potentilla sterilis</i>                                  | I    | I    | III  | IV   | II   | IV   | III  | II   |
| <i>Ranunculus auricomus</i> agg.                            | II   | II   | IV   | II   | IV   | IV   | III  | IV   |
| <i>Luzula luzuloides</i>                                    | III  | I    | II   | II   | II   | II   | II   | III  |
| <i>Stachys sylvatica</i>                                    | III  | IV   | IV   | .    | V    | V    | II   | II   |
| <i>Fragaria vesca</i>                                       | IV   | V    | III  | .    | III  | IV   | II   | V    |
| <i>Mycelis muralis</i>                                      | IV   | IV   | .    | V    | III  | IV   | III  | II   |
| <i>Mercurialis perennis</i>                                 | IV   | III  | II   | .    | III  | IV   | III  | III  |
| <i>Carex sylvatica</i>                                      | III  | IV   | III  | .    | IV   | IV   | III  | II   |
| <i>Melica uniflora</i>                                      | III  | I    | II   | .    | II   | II   | IV   | II   |
| <i>Festuca gigantea</i>                                     | II   | II   | V    | II   | IV   | IV   | .    | III  |
| <i>Carpinus betulus</i>                                     | I    | II   | II   | .    | III  | IV   | II   | III  |
| <i>Brachypodium sylvaticum</i>                              | III  | III  | II   | V    | II   | II   | III  | .    |
| <i>Daphne mezereum</i>                                      | II   | IV   | .    | II   | II   | II   | II   | III  |
| <i>Hardylymus europaeus</i>                                 | II   | II   | II   | .    | II   | IV   | II   | III  |
| <i>Mæhringia trinervia</i>                                  | III  | I    | II   | II   | II   | II   | II   | .    |
| <i>Galeobdolon luteum</i>                                   | II   | II   | II   | II   | II   | II   | II   | .    |
| <i>Epilobium montanum</i>                                   | III  | III  | V    | V    | V    | IV   | .    | .    |
| <i>Stellaria holostea</i>                                   | II   | II   | .    | .    | IV   | IV   | II   | III  |
| <i>Hedera helix</i>   | II   | III  | III  | .    | II   | II   | .    | II   |
| <i>Asarum europaeum</i>                                     | II   | I    | II   | .    | II   | II   | .    | II   |
| <i>Circaea lutetiana</i>                                    | I    | V    | IV   | .    | III  | IV   | .    | .    |
| <i>Scrophularia nodosa</i>                                  | I    | I    | II   | .    | III  | IV   | .    | .    |
| <i>Rumex sanguineus</i>                                     | .    | II   | .    | .    | III  | II   | III  | IV   |
| <i>Melica nutans</i>  | II   | II   | .    | .    | I    | .    | II   | III  |
| <i>Convallaria majalis</i>                                  | II   | I    | II   | .    | .    | .    | II   | II   |
| <i>Milium effusum</i>                                       | III  | I    | .    | .    | III  | II   | .    | II   |
| <i>Dentaria bulbifera</i>                                   | II   | II   | .    | .    | III  | IV   | .    | .    |
| <i>Ranunculus ficaria</i>                                   | I    | I    | .    | .    | II   | IV   | .    | .    |
| <i>Primula elatior</i>                                      | I    | II   | .    | .    | III  | V    | .    | .    |
| <i>Acer platanoides</i>                                     | I    | I    | .    | .    | II   | II   | .    | .    |
| <i>Carex remota</i>   | I    | I    | .    | .    | I    | II   | .    | .    |
| <i>Dryopteris filix-mas</i>                                 | I    | I    | II   | .    | .    | II   | .    | .    |
| <i>Polygonatum multiflorum</i>                              | I    | III  | II   | .    | .    | .    | II   | .    |
| <i>Phyteuma spicatum</i>                                    | I    | I    | .    | .    | I    | .    | II   | .    |
| <i>Ranunculus lanuginosus</i>                               | I    | II   | .    | .    | .    | II   | .    | .    |
| <i>Stellaria nemorum</i>                                    | I    | II   | .    | .    | .    | II   | .    | .    |
| <i>Arum maculatum</i>                                       | I    | II   | .    | .    | .    | .    | .    | .    |
| <i>Cephalanthera rubra</i><br>- <i>Atropetalia</i> (V,O,K): | I    | .    | .    | .    | .    | .    | .    | .    |
| <i>Senecio fuchsii</i>                                      | III  | II   | V    | V    | IV   | V    | .    | II   |
| <i>Hypericum hirsutum</i>                                   | I    | I    | III  | II   | II   | IV   | II   | III  |
| <i>Atropa bella-donna</i>                                   | I    | .    | III  | II   | II   | II   | II   | II   |
| <i>Cirsium vulgare</i>                                      | I    | I    | III  | II   | I    | II   | .    | II   |
| <i>Fragaria vesca</i>                                       | I    | II   | IV   | II   | .    | .    | IV   | III  |
| <i>Calamagrostis epigejos</i>                               | .    | I    | IV   | II   | .    | II   | II   | III  |
| <i>Myosotis sylvatica</i> agg.                              | I    | I    | II   | .    | III  | II   | .    | .    |
| <i>Epilobium angustifolium</i>                              | .    | .    | II   | .    | II   | II   | II   | II   |
| <i>Arctium nemorosum</i>                                    | I    | II   | .    | II   | .    | .    | .    | .    |
| <i>Senecio sylvaticus</i>                                   | I    | .    | II   | II   | .    | .    | .    | .    |

Tab. 4 (Fortsetzung)

| Spalte                            | F    |      | A    |      | G    |      | T    |      |
|-----------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|
|                                   | B.b. | B.r. | B.b. | B.r. | B.b. | B.r. | B.b. | B.r. |
| - Glechometalia                   |      |      |      |      |      |      |      |      |
| hederaceae (V,0,K):               |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Urtica dioica</i>              | IV   | 111  | V    | V    | V    | V    | 11   | 111  |
| <i>Galium aparine</i>             | 111  | IV   | IV   | 11   | IV   | V    | 11   | .    |
| <i>Jorilis japonica</i>           | 1    | 1    | 111  | 11   | 11   | 11   | 111  | 111  |
| <i>Alliaria petiolata</i>         | 1    | 11   | 11   | .    | 111  | 11   | 11   | .    |
| <i>Geum urbanum</i>               | 11   | 11   | 111  | 11   | IV   | V    | .    | .    |
| <i>Lapsana communis</i>           | 1    | .    | 11   | .    | 11   | IV   | 111  | 111  |
| <i>Aegopodium podagraria</i>      | 1    | .    | .    | .    | IV   | IV   | 11   | 11   |
| <i>Impatiens noli-tangere</i>     | 1    | 11   | 111  | .    | 1    | 11   | .    | .    |
| <i>Impatiens parviflora</i>       | 1    | 11   | 11   | .    | 1    | .    | 11   | .    |
| <i>Agropyron caninum</i>          | 11   | 11   | .    | .    | 11   | .    | 11   | .    |
| <i>Anthriscus sylvestris</i>      | .    | 1    | .    | .    | 1    | 11   | .    | .    |
| <i>Glechoma hederacea</i>         | 1    | .    | .    | .    | 1    | .    | 11   | .    |
| <i>Lamium maculatum</i>           | .    | .    | .    | .    | 11   | .    | .    | .    |
| - <i>Trifolium medii</i> (V,0,K): |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Veronica chamaedrys</i>        | 1    | .    | 11   | 11   | 11   | 11   | 111  | 111  |
| <i>Lathyrus pratensis</i>         | .    | .    | 111  | IV   | 111  | IV   | 111  | IV   |
| <i>Hypericum perforatum</i>       | 1    | .    | 11   | 11   | .    | .    | 11   | .    |
| <i>Trifolium medium</i>           | 1    | .    | .    | 11   | .    | .    | 11   | .    |
| <i>Verbascum lychnitis</i>        | .    | .    | .    | .    | .    | .    | 111  | 11   |
| <i>Inula conyza</i>               | .    | .    | .    | .    | .    | .    | 111  | 11   |
| <i>Astragalus glycyphyllos</i>    | .    | .    | .    | .    | .    | .    | .    | 11   |
| - häufige Begleiter:              |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Vicia sepium</i>               | V    | 111  | 111  | IV   | V    | IV   | V    | IV   |
| <i>Dactylis glomerata</i> agg.    | 111  | IV   | IV   | V    | V    | IV   | V    | 111  |
| <i>Carex muricata</i> agg.        | 11   | 1    | IV   | V    | 111  | 11   | IV   | 111  |
| <i>Cirsium arvense</i>            | 1    | 1    | IV   | V    | 111  | IV   | 11   | 111  |
| <i>Galeopsis tetrahit</i>         | 11   | 11   | 11   | IV   | IV   | IV   | 11   | 11   |
| <i>Heracleum sphondylium</i>      | 1    | 1    | IV   | 11   | 111  | 11   | 11   | 11   |
| <i>Ranunculus repens</i>          | 1    | 11   | 11   | 11   | V    | IV   | 11   | 11   |
| <i>Achemilla vulgaris</i> agg.    | 1    | .    | 11   | IV   | IV   | IV   | 11   | IV   |
| <i>Geranium robertianum</i>       | 111  | IV   | .    | .    | IV   | V    | 111  | 11   |
| <i>Taraxacum officinale</i> agg.  | 1    | .    | 111  | IV   | V    | V    | .    | .    |
| <i>Oxalis acetosella</i>          | 11   | .    | IV   | 11   | 11   | 11   | .    | .    |

## Abkürzungen:

B.b. = Aufnahmen mit *Bromus benekei*B.r. = Aufnahmen mit *Bromus ramosus*

V = Verbandskennarten

0 = Ordnungskennarten

K = Klassenkennarten

zum Wald, die, miteinander verzahnt, nur schwer systematisch getrennt werden können (vgl. OBERDORFER 1978).

Die aufgefundenen Gesellschaften sind aufgrund der vorgefundenen Vegetationsphysiognomie und Mengenverhältnisse der Pflanzenarten in die Verbände *Atropion* und *Epilobion angustifolii* geordnet worden. Sie befinden sich in unterschiedlich fortgeschrittener Entwicklung zu den Vorwald-Gesellschaften des *Sambuco-Salicion*. In allen Aufnahmen ist *Senecio fuchsii*, die vor allem in alten Schlagfluren vorkommt (OBERDORFER 1983b), als Differentialart vertreten. Weiterhin finden sich *Rubus fruticosus* agg., *Salix caprea* und *Sambucus racemosa* (s. Tab. 4).

Die wenigen *Atropetalia*-Bestände mit *B. benekei* fallen durch einen ausgeprägten *Glechometalia*-Charakter auf. Bei feinerer Abgrenzung der Aufnahmeflächen können sie unter Umständen als nitrophytische Staudenfluren abgetrennt werden.

### 3.3 Glechometalia hederaceae

Die Standorte der aufgenommenen Staudenfluren sind entsprechend ihrer Artengarnituren als frisch, stickstoff- und nährstoffreich zu bezeichnen. Durch die Kennarten der Ordnung (s. Tab. 4) und die Trennarten *Vicia sepium* und *Campanula trachelium* sind die Gesellschaften gegen die Ordnung *Convoleuletalia sepium* abgegrenzt (OBERDORFER 1983a). Es sind hauptsächlich Waldränder erfaßt worden, in die auch viele Waldarten vordringen. *B. benekenii* und *B. ramosus* sind hier gleichermaßen vertreten (s. Abb. 2). Das ökologische Standortgefälle zwischen Wald und Freiland (DIERSCHKE 1974) ermöglicht einer Vielzahl unterschiedlich angepaßter Arten das Dasein.

### 3.4 Trifolion medii

Die *Origanetalia*-Saumgesellschaften sind durch das Vorkommen von wärmeliebenden und Halbschatten ertragenden bis lichtliebenden Stauden gekennzeichnet (OBERDORFER 1978). Im Vergleich zu den nitrophilen Saumgesellschaften der *Glechometalia* werden die *Trifolion medii*-Standorte stärker besonnt, was zu einem angespannteren Wasserhaushalt führt. Innerhalb des *Trifolion medii* zählen die aufgenommenen Gesellschaften zur basiklinen Gruppe. *B. ramosus* ist an diesen Standorten häufiger vertreten als *B. benekenii* (s. Abb. 2). Beide Arten dringen aber auch in die angrenzenden Gesellschaften ein, was zum Beispiel durch die hohen Stetigkeiten von Straucharten der *Fagetalia*-, *Prunetalia*- und *Atropetalia*-Gesellschaften belegt werden kann (s. Tab. 4).

Vergleicht man in allen vorgefundenen Pflanzengesellschaften die Stetigkeiten von *B. ramosus* und *B. benekenii* (s. Tab. 4), so werden einige Unterschiede deutlich. Während *B. benekenii* häufiger in Wäldern vorkommt, bevorzugt *B. ramosus* Freiflächen, besonders Schlag- und mesophile Saum-Gesellschaften (Abb. 2). Die Tatsache, daß beide Arten in den nitrophytischen Staudenfluren gleichermaßen vertreten sind, entspricht der „Vermittlerrolle“ der Saumgesellschaften zwischen Wald und Freiland.

*B. benekenii* und *B. ramosus* kommen häufig zusammen mit *Urtica dioica* und *Vicia sepium* vor. Diese Arten charakterisieren die Standorte als durchweg frisch, stickstoff- und nährstoffreich (s. OBERDORFER 1983b). *Galium odoratum* und *Fagus sylvatica*-Jungpflanzen kennzeichnen die Bedingungen zusätzlich als relativ schattig.

„Lichtungen“ (hier: alle relativ strahlungsungeschützten Standorte) mit *B. benekenii* sind häufiger südexponiert als die mit *B. ramosus* (75% zu 16,7%). Ihre Böden sind flachgründiger. An diesen Standorten finden sich wärmeliebende und trockenheitsangepaßte Arten. Die Begleitpflanzen blühen hier früher als an den *B. ramosus*-Standorten. Die Wachstumszeit wird durch sommerliche Trockenheit anscheinend verkürzt.

Auch im Wald ist die effektive Vegetationsperiode durch Lichtmangel, Trockenheit und Wurzelkonkurrenz (s. SLAVIKOVA 1965) zeitlich eingeschränkt. An *B. benekenii*-Standorten spielen also Anpassungen an relativ kurze, zur Verfügung stehende Wachstumszeiten oder an die folgenden Extrembedingungen die entscheidende Rolle für die Konkurrenzkraft der Art.

## 4. „Ökologische Struktur“

Die Pflanzenartenkombination eines Bestandes kann nach der Indikatorarten-Konzeption auch zur Kennzeichnung einiger ökologischer Faktoren benutzt werden (TÜXEN & ELLENBERG 1937 u.a.). Durch die Gegenüberstellung von Häufigkeitsverteilungskurven der Zeigerwerte nach ELLENBERG (1979) aller bestandsbildenden Arten (s. Tab. 5) sind die Standorte von *B. benekenii* und *B. ramosus* gut zu charakterisieren und zu vergleichen (ZOLYOMI & PRECSENYI 1964). Als Standorte werden dabei die vegetations- und bodenkundlich bearbeiteten Flächen von ein Quadratmeter Größe verstanden. Die kleinflächige Aufnahmetechnik ermöglicht, in kurzer Zeit eine ausreichende Anzahl von Beständen mit homogener Struktur und gleichem Entwicklungsstand zu erfassen.

Die sich ergebenden Kennkurven von *B. ramosus* und *B. benekenii* (Abb. 3) stimmen im allgemeinen überein. Beide Arten weisen für die untersuchten Standortfaktoren weite Amplitu-

Tab. 5: Artenliste der Standortquadrattests mit Zeigerwerten (nach ELLENBERG, 1979). Die Arten sind nach der Häufigkeit ihres Auftretens in den Aufnahmen mit *B. benekenii* (54) und *B. ramosus* (41) geordnet (Stetigkeitsangabe als absolute Zahl).

| lfd.Nr. | Name                            | Ökologisches Verhalten |   |   |   |   |   | Stetigkeiten |           |
|---------|---------------------------------|------------------------|---|---|---|---|---|--------------|-----------|
|         |                                 | L                      | T | K | F | R | N | Br.b.-       | Br.r.-St. |
| 1       | <i>Viola reich.x riv.</i>       | 4                      | 5 | 4 | 5 | 7 | 6 | 32           | 13        |
| 2       | <i>Galium odoratum</i>          | 2                      | 5 | 2 | 5 | x | 5 | 25           | 16        |
| 3       | <i>Fragaria excelsior</i>       | 4                      | 5 | 3 | x | 7 | 7 | 18           | 15        |
| 4       | <i>Vicia sepium</i>             | x                      | x | 5 | 5 | 7 | 5 | 19           | 12        |
| 5       | <i>Dactylis glomerata</i>       | 7                      | x | 3 | 5 | x | 6 | 13           | 16        |
| 6       | <i>Poa nemoralis</i>            | 5                      | x | 5 | 5 | 5 | 3 | 17           | 10        |
| 7       | <i>Fragaria vesca</i>           | 7                      | x | 5 | 5 | x | 6 | 13           | 13        |
| 8       | <i>Acer pseudoplatanus</i>      | 4                      | x | 4 | 6 | x | 7 | 15           | 9         |
| 9       | <i>Epilobium montanum</i>       | 4                      | x | 3 | 5 | 6 | 6 | 11           | 11        |
| 10      | <i>Rubus idaeus</i>             | 7                      | x | x | 5 | x | 8 | 9            | 10        |
| 11      | <i>Brachypodium sylvaticum</i>  | 4                      | 5 | 3 | 5 | 6 | 6 | 11           | 7         |
| 12      | <i>Melica uniflora</i>          | 3                      | 5 | 2 | 5 | 6 | x | 15           | 3         |
| 13      | <i>Mercurialis perennis</i>     | 2                      | 5 | 3 | x | 7 | 7 | 14           | 2         |
| 14      | <i>Geranium robertianum</i>     | 4                      | x | 3 | x | x | 7 | 6            | 10        |
| 15      | <i>Stachys sylvatica</i>        | 4                      | x | 3 | 7 | 7 | 7 | 10           | 5         |
| 16      | <i>Ranunculus repens</i>        | 6                      | x | x | 7 | x | x | 8            | 8         |
| 17      | <i>Urtica dioica</i>            | x                      | x | x | 6 | 6 | 8 | 6            | 9         |
| 18      | <i>Senecio fuchsii</i>          | 7                      | x | 7 | 5 | x | 8 | 10           | 4         |
| 19      | <i>Circaea lutetiana</i>        | 4                      | 5 | 3 | 6 | 7 | 7 | 8            | 6         |
| 20      | <i>Oxalis acetosella</i>        | 1                      | x | 3 | 6 | 4 | 7 | 8            | 5         |
| 21      | <i>Galeobdolon luteum</i>       | 3                      | 5 | 4 | 5 | 7 | 5 | 8            | 4         |
| 22      | <i>Ranunculus auricomus agg</i> | 5                      | 5 | 3 | 6 | 8 | 7 | 3            | 9         |
| 23      | <i>Carex sylvatica</i>          | 2                      | 5 | 3 | 5 | 7 | 5 | 8            | 3         |
| 24      | <i>Galium sylvaticum</i>        | 5                      | 5 | 4 | 4 | 7 | 5 | 6            | 6         |
| 25      | <i>Mycelis muralis</i>          | 4                      | 5 | 2 | 5 | x | 6 | 7            | 4         |
| 26      | <i>Milium effusum</i>           | 4                      | x | 3 | 5 | 5 | 5 | 9            | 1         |
| 27      | <i>Galium aparine</i>           | 7                      | 5 | 3 | x | 6 | 8 | 6            | 4         |
| 28      | <i>Stellaria holostea</i>       | 5                      | 6 | 3 | 5 | 6 | 5 | 5            | 5         |
| 29      | <i>Geum urbanum</i>             | 4                      | 5 | 5 | 5 | x | 7 | 6            | 4         |
| 30      | <i>Impatiens noli-tangere</i>   | 4                      | 5 | 5 | 7 | 7 | 6 | 5            | 4         |
| 31      | <i>Veronica chamaedrys</i>      | 6                      | x | 3 | 4 | x | x | 5            | 4         |
| 32      | <i>Festuca gigantea</i>         | 4                      | 5 | 3 | 7 | 6 | 6 | 5            | 4         |
| 33      | <i>Lothyrus vernus</i>          | 4                      | x | 4 | 4 | 7 | x | 5            | 4         |
| 34      | <i>Moehringia trinervia</i>     | 4                      | 5 | 3 | 5 | 6 | 7 | 9            | 0         |
| 35      | <i>Torilis japonica</i>         | 6                      | 6 | 3 | 5 | 8 | 8 | 2            | 6         |
| 36      | <i>Cirsium arvense</i>          | 8                      | x | x | x | x | 7 | 2            | 6         |
| 37      | <i>Fagus sylvatica</i>          | 3                      | 5 | 2 | 5 | x | x | 6            | 1         |
| 38      | <i>Hedera helix</i>             | 4                      | 5 | 2 | 5 | x | x | 5            | 3         |
| 39      | <i>Agrostis tenuis</i>          | 7                      | x | 3 | x | 3 | 3 | 3            | 4         |
| 40      | <i>Acer campestre</i>           | 5                      | 7 | 4 | 5 | 7 | 6 | 5            | 2         |
| 41      | <i>Cornus sanguinea</i>         | 7                      | 5 | 4 | x | 8 | x | 1            | 5         |
| 42      | <i>Impatiens parviflora</i>     | 4                      | 6 | 5 | 5 | x | 6 | 5            | 1         |
| 43      | <i>Hardelymus europaeus</i>     | 3                      | 5 | 4 | 5 | 7 | 6 | 5            | 1         |
| 44      | <i>Hypericum hirsutum</i>       | 7                      | 5 | 4 | 5 | 8 | 7 | 2            | 4         |
| 45      | <i>Carpinus betulus</i>         | 4                      | 6 | 4 | x | x | x | 2            | 4         |
| 46      | <i>Crotaegus oxyacantha agg</i> | 6                      | 5 | 4 | 5 | 7 | x | 4            | 2         |
| 47      | <i>Carex muricata agg</i>       | 7                      | 5 | 3 | 5 | x | 6 | 4            | 2         |
| 48      | <i>Anemone nemorosa</i>         | x                      | x | 3 | x | x | x | 4            | 1         |
| 49      | <i>Agropyron caninum</i>        | 5                      | x | 3 | 6 | 7 | 8 | 5            | 0         |
| 50      | <i>Rumex sanguineus</i>         | 4                      | 5 | 2 | 8 | 7 | 7 | 3            | 2         |
| 51      | <i>Aegopodium podagraria</i>    | 5                      | x | 3 | 6 | 7 | 8 | 3            | 2         |
| 52      | <i>Alchemilla vulgaris agg</i>  | 6                      | 4 | 3 | 6 | x | 6 | 2            | 3         |
| 53      | <i>Potentilla sterilis</i>      | 5                      | 5 | 2 | 5 | 6 | 6 | 2            | 3         |
| 54      | <i>Dentaria bulbifera</i>       | 3                      | 5 | 4 | 5 | 7 | 6 | 4            | 0         |
| 55      | <i>Colamagrostis epigejos</i>   | 7                      | 5 | 7 | x | x | 6 | 0            | 4         |
| 56      | <i>Galeopsis tetrahit</i>       | 7                      | x | 3 | 5 | x | 7 | 3            | 1         |
| 57      | <i>Prunus spinosa</i>           | 7                      | 5 | 5 | x | x | x | 3            | 1         |
| 58      | <i>Melica nutans</i>            | 4                      | x | 3 | 4 | 7 | 3 | 3            | 1         |
| 59      | <i>Lothyrus pratensis</i>       | 7                      | 5 | x | 6 | 7 | 6 | 1            | 3         |
| 60      | <i>Glechoma hederacea</i>       | 6                      | 5 | 3 | 6 | x | 7 | 3            | 0         |
| 61      | <i>Galium mollugo</i>           | 7                      | x | 3 | 5 | x | x | 3            | 0         |
| 62      | <i>Stellaria nemorum</i>        | 4                      | 4 | 4 | 7 | 5 | 7 | 3            | 0         |

Tab. 5 (Fortsetzung)

| lfd.Nr. | Name                      | Ökologisches Verhalten |   |   |   |   |   | Stetigkeiten |           |
|---------|---------------------------|------------------------|---|---|---|---|---|--------------|-----------|
|         |                           | L                      | T | K | F | R | N | Br.b.-       | Br.r.-St. |
| 63      | Lapsana communis          | 5                      | x | 3 | 5 | x | 7 | 3            | 0         |
| 64      | Pulmonaria obscura        | 4                      | 5 | 3 | 6 | 8 | 7 | 3            | 0         |
| 65      | Convallaria majalis       | 5                      | x | 3 | 4 | x | 4 | 3            | 0         |
| 66      | Brachypodium pinnatum     | 6                      | 5 | 5 | 4 | 7 | 4 | 0            | 3         |
| 67      | Medicago lupulina         | 7                      | 5 | x | 4 | 8 | x | 0            | 3         |
| 68      | Heracleum sphondylium     | 7                      | 5 | 2 | 5 | x | 8 | 0            | 3         |
| 69      | Deschampsia cespitosa     | 6                      | x | x | 7 | x | 3 | 0            | 3         |
| 70      | Athyrium filix-femina     | 4                      | x | 3 | 7 | x | 6 | 2            | 2         |
| 71      | Luzula luzuloides         | 4                      | x | 4 | x | 3 | 4 | 2            | 1         |
| 72      | Cardamine amara           | 7                      | x | 4 | 9 | x | 4 | 2            | 1         |
| 73      | Poa trivialis             | 6                      | x | 3 | 7 | x | 7 | 2            | 1         |
| 74      | Hypericum perforatum      | 7                      | x | 5 | 4 | x | x | 2            | 1         |
| 75      | Scrophularia nodosa       | 4                      | 5 | 3 | 6 | 6 | 7 | 2            | 1         |
| 76      | Carex remota              | 3                      | 5 | 3 | 8 | x | x | 2            | 1         |
| 77      | Cirsium vulgare           | 8                      | 5 | 3 | 5 | x | 8 | 1            | 2         |
| 78      | Sambucus racemosa         | 6                      | 4 | 4 | 5 | 5 | 8 | 1            | 2         |
| 79      | Vicia sylvatica           | 7                      | x | 4 | x | 8 | x | 1            | 2         |
| 80      | Astragalus glycyphyllos   | 6                      | 6 | 4 | 4 | 7 | 4 | 1            | 2         |
| 81      | Tussilago farfara         | 8                      | x | 3 | 6 | 8 | 6 | 1            | 2         |
| 82      | Geranium robertianum      | 4                      | x | 3 | x | x | 7 | 2            | 0         |
| 83      | Dryopteris filix mas      | 3                      | x | 3 | 5 | 5 | 6 | 2            | 0         |
| 84      | Veronica officinalis      | 5                      | x | 3 | 4 | 2 | 4 | 2            | 0         |
| 85      | Sanicula europaea         | 4                      | 5 | 3 | 5 | 8 | 7 | 2            | 0         |
| 86      | Rubus caesius             | 7                      | 5 | 3 | 7 | 7 | 9 | 0            | 2         |
| 87      | Quercus robur             | 7                      | 6 | x | x | x | x | 0            | 2         |
| 88      | Ranunculus ficaria        | 4                      | 5 | 3 | 7 | 7 | 7 | 1            | 1         |
| 89      | Campanula trachelium      | 4                      | 5 | 3 | 5 | 8 | 8 | 1            | 1         |
| 90      | Quercus petraea           | 6                      | 6 | 2 | 5 | x | x | 1            | 1         |
| 91      | Phyteuma spicatum         | x                      | x | 4 | 5 | x | 5 | 1            | 1         |
| 92      | Vincetoxicum hirundinaria | 6                      | 5 | 5 | 3 | 7 | 3 | 1            | 1         |
| 93      | Taraxacum officinale agg  | 7                      | x | x | 5 | x | 7 | 1            | 1         |
| 94      | Agrimonia eupatoria       | 7                      | 6 | 4 | 4 | 8 | 4 | 1            | 1         |
| 95      | Prunella vulgaris         | 7                      | x | 3 | x | 4 | x | 1            | 1         |
| 96      | Carex flacca              | 7                      | 5 | 3 | 6 | 8 | x | 1            | 1         |
| 97      | Scirpus sylvaticus        | 6                      | 5 | 4 | 9 | 4 | 3 | 1            | 0         |
| 98      | Poa palustris             | 7                      | x | 5 | 9 | 8 | 7 | 1            | 0         |
| 99      | Corydalis cava            | 3                      | 6 | 4 | 6 | 8 | 8 | 1            | 0         |
| 100     | Lysimachia nummularia     | 4                      | 6 | 4 | 6 | x | x | 1            | 0         |
| 101     | Daphne mezereum           | 4                      | x | 4 | 5 | 7 | 5 | 1            | 0         |
| 102     | Epilobium angustifolium   | 8                      | x | 5 | 5 | 3 | 8 | 1            | 0         |
| 103     | Lathyrus niger            | 5                      | 6 | 4 | 3 | x | 3 | 1            | 0         |
| 104     | Cephalanthera rubra       | 3                      | 5 | 4 | 4 | 8 | 3 | 1            | 0         |
| 105     | Lamium maculatum          | 4                      | x | 4 | 6 | 7 | 8 | 1            | 0         |
| 106     | Crepis biennis            | 6                      | 5 | 3 | 5 | 6 | 5 | 1            | 0         |
| 107     | Hieracium murorum         | 4                      | x | 3 | 5 | 5 | 4 | 1            | 0         |
| 108     | Sambucus ebulus           | 8                      | 6 | 3 | 5 | 8 | 7 | 1            | 0         |
| 109     | Epipactis atrorubens      | 6                      | x | 3 | 3 | 8 | 2 | 1            | 0         |
| 110     | Sorbus aria               | 6                      | 5 | 2 | 4 | 7 | 3 | 1            | 0         |
| 111     | Plantago media            | 7                      | x | 7 | 4 | 8 | 3 | 1            | 0         |
| 112     | Primula veris             | 7                      | x | 3 | 4 | 8 | 3 | 1            | 0         |
| 113     | Knautia arvensis          | 7                      | 5 | 3 | 4 | x | 3 | 1            | 0         |
| 114     | Cerastium pumilum         | 8                      | 7 | 4 | 2 | 8 | 9 | 1            | 0         |
| 115     | Trifolium medium          | 7                      | 5 | 4 | 4 | x | 3 | 1            | 0         |
| 116     | Salix caprea              | 7                      | x | 3 | 6 | 7 | 7 | 1            | 0         |
| 117     | Linum catharticum         | 7                      | x | 3 | x | x | 1 | 1            | 0         |
| 118     | Poa chaixii               | 6                      | 5 | 4 | 5 | 3 | 4 | 1            | 0         |
| 119     | Corylus avellana          | 6                      | 5 | 3 | x | x | x | 1            | 0         |
| 120     | Trifolium pratense        | 7                      | x | 3 | x | x | x | 1            | 0         |
| 121     | Polygonatum verticillatum | 4                      | 4 | 2 | 5 | 4 | 5 | 1            | 0         |
| 122     | Ranunculus lanuginosus    | 3                      | x | 3 | 6 | 7 | 8 | 1            | 0         |
| 123     | Lonicera xylosteum        | 5                      | 5 | 4 | 5 | 7 | x | 1            | 0         |
| 124     | Cirsium palustre          | 7                      | 5 | 3 | 8 | 4 | 3 | 0            | 1         |
| 125     | Salanum dulcamara         | 7                      | 5 | x | 8 | x | 8 | 0            | 1         |
| 126     | Picea abies               | 5                      | 3 | 6 | x | x | x | 0            | 1         |
| 127     | Polygonatum multiflorum   | 2                      | 5 | 5 | 5 | 6 | 4 | 0            | 1         |

Tab. 5 (Fortsetzung)

| lfd.Nr. | Name                  | Ökologisches Verhalten |   |   |   |   |   | Stetigkeiten |           |
|---------|-----------------------|------------------------|---|---|---|---|---|--------------|-----------|
|         |                       | L                      | T | K | F | R | N | Br.b.-       | Br.r.-St. |
| 128     | Hieracium sabaudum    | 5                      | 6 | 3 | 4 | 4 | ? | 0            | 1         |
| 129     | Cirsium oleraceum     | 6                      | 5 | 3 | 7 | 8 | 5 | 0            | 1         |
| 130     | Agrostis stolonifera  | 8                      | x | x | 6 | x | 5 | 0            | 1         |
| 131     | Vaccinium myrtillus   | 5                      | x | 5 | x | 2 | 3 | 0            | 1         |
| 132     | Crataegus monogyna    | 7                      | 5 | 3 | 4 | 8 | 3 | 0            | 1         |
| 133     | Arum maculatum        | 3                      | 6 | 2 | 7 | 7 | 8 | 0            | 1         |
| 134     | Vinca minor           | 4                      | 6 | 2 | 5 | x | 6 | 0            | 1         |
| 135     | Clematis vitalba      | 7                      | 7 | 3 | 5 | 7 | 7 | 0            | 1         |
| 136     | Atropa bella-donna    | 6                      | 6 | 2 | 5 | 8 | 8 | 0            | 1         |
| 137     | Listera ovata         | x                      | x | 3 | 6 | 7 | 7 | 0            | 1         |
| 138     | Origanum vulgare      | 7                      | x | 3 | 3 | x | 3 | 0            | 1         |
| 139     | Potentilla reptans    | 6                      | 6 | 3 | 6 | 7 | 5 | 0            | 1         |
| 140     | Sanguisorba minor     | 7                      | 6 | 5 | 3 | 8 | 2 | 0            | 1         |
| 141     | Euphorbia cyparissias | 8                      | x | 4 | 3 | x | 3 | 0            | 1         |
| 142     | Orchis mascula        | 7                      | x | 3 | 4 | 8 | 3 | 0            | 1         |
| 143     | Tilia cordata         | 5                      | 5 | 4 | x | x | 5 | 0            | 1         |
| 144     | Viburnum opulus       | 6                      | 5 | 3 | x | 7 | 6 | 0            | 1         |
| 145     | Ajuga reptans         | 6                      | x | 2 | 6 | x | 6 | 0            | 1         |

(ohne Zeigerwertangaben)

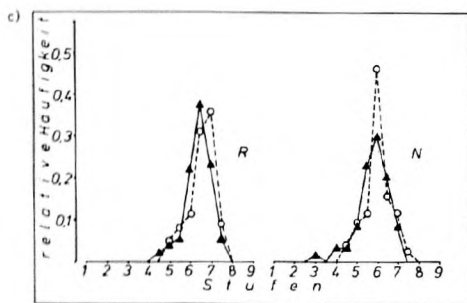
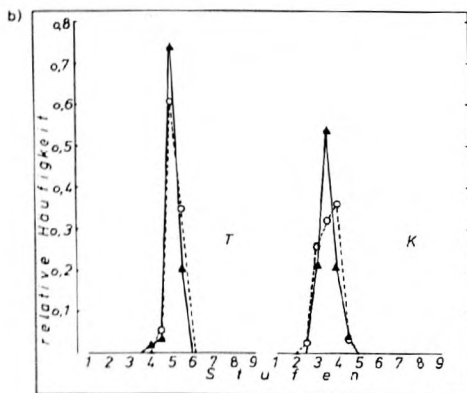
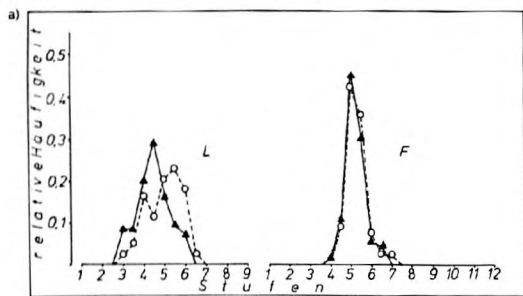
|     |                           |  |  |  |  |  |  |   |   |
|-----|---------------------------|--|--|--|--|--|--|---|---|
| 146 | Rubus fruticosus agg      |  |  |  |  |  |  | 5 | 9 |
| 147 | Hieracium maculatum       |  |  |  |  |  |  | 2 | 1 |
| 148 | Cardamine pratensis agg   |  |  |  |  |  |  | 1 | 1 |
| 149 | Valeriana officinalis agg |  |  |  |  |  |  | 1 | 1 |
| 150 | Leucanthemum vulgare agg  |  |  |  |  |  |  | 1 | 0 |
| 151 | Cynoglossum germanicum    |  |  |  |  |  |  | 1 | 0 |
| 152 | Laser trilobium           |  |  |  |  |  |  | 1 | 0 |
| 153 | Achillea millefolium agg  |  |  |  |  |  |  | 0 | 1 |

den auf. Sie sind Halbschattenpflanzen und können als Frischezeiger eingestuft werden. Ihre Hauptverbreitung liegt in Hessen in submontan-temperaten Bereichen mit subozeanischer Klimaprägung. Sie finden sich sowohl auf sauren als auch auf basischen Böden mit mäßigen bis hohen Stickstoffgehalten. Da *B. ramosus* häufiger in Schlagfluren und mesophilen Saumgesellschaften vertreten ist als *B. benekenii* (s. Abb. 2), ergeben sich in den Kurvenverläufen (Abb. 3) einige Abweichungen. Die Standortunterschiede sind jedoch für eine Begünstigung einer der beiden Arten nicht bedeutsam genug. *B. ramosus* kommt danach etwas häufiger an gut durchfeuchteten, stickstoffreichen Standorten mit höheren relativen Beleuchtungsstärken vor.

Mittelwerte und Standardabweichungen (Tab. 6) zeigen im Gegensatz zu den Kennkurven die Differenzen und Vorkommensamplituden nicht deutlich genug. Merkbare, qualitative Unterschiede der Standortbedingungen werden schon durch sehr geringe Änderungen der Mittelwerte ausgedrückt. Die von ELLENBERG (1979) angegebenen Zeigerwerte für *B. ramosus* und *B. benekenii* vermitteln daher ein ungenaues Bild der „Ansprüche“ an die Licht-, Feuchte- und Stickstoffverhältnisse der Standorte. Außerdem sind die Reaktionszahlen zu hoch angesetzt. Die Kontinentalitätszahlen stimmen mit den Gesamtverbreitungen, wie sie MEUSEL, JÄGER & WEINERT (1965) angeben, überein und deuten wiederum auf den möglicherweise kausalen Zusammenhang zwischen einer kürzeren Vegetationsperiode und dem Vorkommen von *B. benekenii* hin.

Da Standortfaktoren als Komplex wirken, sind die Stickstoff-, Feuchte- und Reaktionszahlen gekoppelt in einem Netzdiagramm (Abb. 4) dargestellt. Die Übereinstimmungen werden nochmals deutlich. Beide Arten zeigen das Schwergewicht ihres Vorkommens an frischen, mäßig sauren und mäßig stickstoffreichen Standorten. Doch findet man *B. benekenii* auch auf trockenen und damit relativ stickstoffarmen Böden, die gleichzeitig stark basisch sind. Außerdem kommt die Art auch auf sauren Böden vor.





▲ — Bromus benekeii - Standorte  
 ○ - - - Bromus ramosus - Standorte

Abb. 3: Häufigkeitsverteilungen der Mittelwerte aus den Licht- und Feuchtezahlen (a), den Temperatur- und Kontinentalitätszahlen (b) und den Reaktions- und Stickstoffzahlen (N) (c) (nach ELLENBERG 1979) der Pflanzenarten an den untersuchten *Bromus benekeii*- und *B. ramosus*-Standorten in Hessen.

Tab 6: Mittelwerte aus den Durchschnittswerten der Zeigerwerte der Begleitpflanzen an *B. benekenii*- und *B. ramosus*-Standorten. Zum Vergleich sind die Zeigerwerte der beiden Arten nach ELLENBERG (1979) dargestellt.

|                          |            | L       | T       | K       | F       | R       | N       |
|--------------------------|------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| ermittelte Zeigerwerte   | B. ben.-St | 4,5±0,8 | 5,0±0,4 | 3,6±0,4 | 5,2±0,5 | 6,4±0,6 | 5,8±0,8 |
| mit Stichp.-Standardabw. | B. ram.-St | 5,0±0,8 | 5,2±0,2 | 3,6±0,4 | 5,3±0,5 | 6,6±0,6 | 6,0±0,6 |
| Zeigerwerte nach         | B. ben.    | 5       | 5       | 4       | 5       | 8       | 5       |
| ELLENBERG                | B. ram.    | 6       | 5       | 2       | 6       | 8       | 6       |

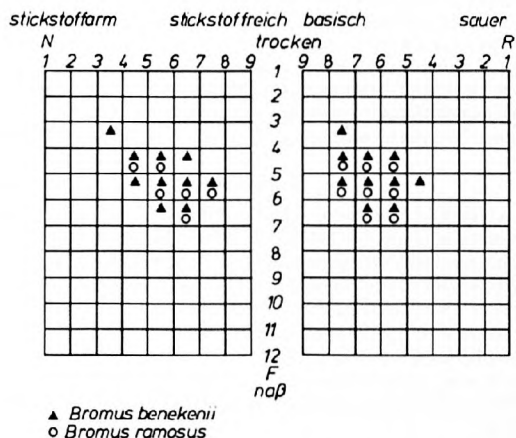


Abb. 4: Vergleich der Vorkommen von *Bromus benekenii* und *B. ramosus* in Abhängigkeit von Reaktions-, Stickstoff- (N) und Feuchtezahl der untersuchten Standorte in Hessen (ermittelt anhand der Zeigerwerte der Begleitpflanzen nach ELLENBERG 1979; Netzdiagramm in Anlehnung an ZOLYOMI & PRECSENYI, 1964).

## 5. Böden

Über den Nutzen herkömmlicher bodenkundlicher Untersuchungen bestehen unterschiedliche Anschauungen (ELLENBERG 1951; POORE 1955). In der vorliegenden Arbeit sollten sie dazu beitragen, die Standorte näher zu charakterisieren. Die Ergebnisse bestätigen die Erkenntnisse, die aus den vegetationskundlichen Untersuchungen gewonnen worden sind. Geringe Differenzen zwischen den Standorten beider Arten deuten nicht auf unterschiedliche „Ansprüche“ von *B. ramosus* und *B. benekenii* hin. Sie geben die Bedingungen in den unterschiedlichen Pflanzengesellschaften wieder. Erwähnenswert ist dabei ein Vergleich der mittleren Wassergehalte der „Lichtungen“ im Hochsommer (Tab. 7). Die Böden der *B. benekenii*-Standorte trocknen stärker aus als die der *B. ramosus*-Standorte. Im Frühsommer genügen die Wassergehalte aber selbst „anspruchsvollere“ Arten.

## 6. Mikroklima

Die Ergebnisse entsprechen den Erkenntnissen, die aus den Vorkommen der beiden Arten in verschiedenen Gesellschaften (s. Abb. 2) abgeleitet werden können. Nach FLEMMING (1964) sind Klimaunterschiede zwischen Freifläche und Wald vor allem strahlungs- und windgeprägt, wobei dem Wind nicht so große Bedeutung beigemessen werden sollte (vgl. STOK-

Tab. 7: Mittlere Wassergehalte der Böden an den untersuchten *B. benekenii*- und *B. ramosus*-Standorten im Mai/Juni bzw. im August und ein Vergleich der "Lichtungen" beider Arten im August.

|                                 |                     | Standorte |        | "Lichtungen" |
|---------------------------------|---------------------|-----------|--------|--------------|
|                                 |                     | Mai/Juni  | August | August       |
| mittlerer Wassergehalt (Vol. %) | <i>B. benekenii</i> | 35        | 25     | 23           |
|                                 | <i>B. ramosus</i>   | 38        | 27     | 32           |

KER 1956). An *B. ramosus*-Standorten ergeben sich aus diesem Grund im allgemeinen ein höherer relativer Lichtgenuß sowie extremere Minimum- und Maximumtemperaturen. Weiterhin sind die maximalen Sättigungsdefizite höher und die Anzahl der Stunden mit minimalen Sättigungsdefiziten ( $\leq 1$  mbar) geringer.

### 7. Phänologie

Die Entwicklungsphasen genetisch gleicher Pflanzen einer Art variieren in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen (SCHNELLE 1955). Die Anpassungsfähigkeit kann für das Vorkommen von entscheidender Bedeutung sein. Keimungsversuche zeigten, daß weder die Karyopsen von *B. benekenii* noch die von *B. ramosus* eine Stratifikation benötigen. Anzucht im Dauerdunkel bei 21° C verkürzte die Zeit bis zur Keimung gegenüber anderen geprüften Bedingungen um mindestens 30 Tage. Mit ihrem Phytochrom-System und der Temperaturabhängigkeit der Keimung besitzen die Pflanzen folglich ein wirkungsvolles Kontrollsystem, um optimale Wachstumsbedingungen abzupassen (s.a. FRANKLAND & TAYLORSON 1983). Unter günstigen Bedingungen benötigt *B. benekenii* eine kürzere Keimdauer als *B. ramosus* (7 Tage gegenüber 16 Tage).

Ein Synonym für *B. ramosus* ist *Bromus serotinus* Beneken. Dieser Name basiert auf der Beobachtung, daß *B. ramosus* später blüht als *B. benekenii* (*serotinus*, lat. = spät kommend). Eigene Beobachtungen bestätigen dies und zeigen, daß bei *B. benekenii* alle Entwicklungsphasen früher einsetzen (Abb. 5). Die Blütezeiten der beiden Arten überschneiden sich folglich auch nicht, obwohl der Beginn der Blüte von vielen Standortfaktoren abhängig ist und besonders bei einer großräumigen Betrachtung stark schwankt.

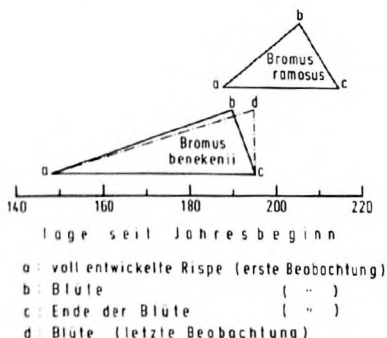


Abb. 5: Zeitlicher Verlauf der Blütenentwicklung von *Bromus benekenii* und *B. ramosus* an den untersuchten Standorten in Hessen.

Die früh abgeschlossene Entwicklung ermöglicht *B. benekenii*, Standorte zu besiedeln, die z.B. durch sommerliche Trockenheit oder intensive Beschattung relativ früh zu Extremstandorten werden. Da sowohl *B. ramosus* als auch *B. benekenii* in lokalen Fortpflanzungspopulationen auftreten, deren Blütezeiten sich nicht überschneiden, besteht ein weiteres Argument, von zwei Arten zu sprechen.

## 8. Physiologie und Anatomie

An *B. benekenii*- und *B. ramosus*-Standorten differieren in erster Linie die Licht- und Wasserverhältnisse. Aus diesem Grund sind die Auswirkungen dieser Faktoren unter sonst konstanten Bedingungen in der Klimakammer untersucht worden. Unter Kulturbedingungen werden aber die inter- und intraspezifischen Konkurrenzen ausgeschaltet, so daß bei der anschließenden Interpretation alle im Freiland gewonnenen Erkenntnisse mit herangezogen werden müssen.

Um eine Vergleichbarkeit der Daten zu gewährleisten, wurde mit Pflanzen gleicher Abstammung und übereinstimmender Entwicklungsphase gearbeitet. Für die Messungen wurde das annähernd lineare Wachstum in der ersten Entwicklungsphase ausgenutzt.

### 8.1 Wachstum in Abhängigkeit von der Bodensaugspannung

Die beiden untersuchten Arten werden zu den Mesophyten gezählt (ELLENBERG 1979). Diese zeigen eine hohe Anpassungsfähigkeit an den Wasserhaushalt des Standortes (LARCHER 1980). Die Stomataregulierung und das Ausmaß der kutikulären Transpiration sind dabei artspezifisch (PISEK 1956). Über die Diffusion von Wasserdampf und CO<sub>2</sub> durch die Spaltöffnungen sind Transpiration und Kohlenstoffwerb eng verknüpft. Ein Vergleich von Wachstumsraten unter verschiedenen Bodensaugspannungen erlaubt daher Aussagen über eine eventuelle unterschiedliche Adaption.

Das Blattflächenwachstum ist ein vielfach benutzter Parameter zur Beschreibung von Wachstumsvorgängen (EVANS 1972). Da Blattfläche und Blattlänge von Gräsern annähernd proportional wachsen, stellt das Blattlängenwachstum eine brauchbare Größe dar. In der Abbildung 6 sind den vier Wasserspannungsstufen, die durch Gießen mit definierten Wassermengen erzeugt wurden, die Wachstumsraten der beiden Arten gegenübergestellt. Bei beiden Arten nimmt mit abnehmender Bodensaugspannung das Wachstum zu.

Zwischen den beiden Stufen mit den geringsten Saugspannungen zeigt *B. benekenii* anders als *B. ramosus* weiterhin eine deutliche Zuwachssteigerung. Möglicherweise ist hierfür eine empfindlichere und bessere angepaßte Stomataregulierung und ein wirkungsvollerer Transpirationsschutz (z.B. stärkere Behaarung und Wachsaufgabe) von *B. ramosus* der Grund. Während *B. benekenii* ungehemmt transpiriert, und zumindest kurzfristig höhere Wachstumsraten zu verzeichnen hat, reguliert *B. ramosus* frühzeitiger die Transpiration. Unterstützt wird diese Interpretation durch die Tatsache, daß *B. benekenii* unter hohen Lichtintensitäten einem gespannteren Wasserhaushalt ausgesetzt ist (s. Abb. 10) und schon bei kurzzeitigen Wasserstreßsituationen hohe Verwelkungsgrade aufweist.

### 8.2 Reaktionen auf verschiedene Lichtintensitäten

Entwicklung und Wachstum der photoautotrophen Pflanzen werden wesentlich durch die Lichtbedingungen beeinflusst. Bei der Anpassung an die Lichtintensität treten morphologisch und physiologisch Veränderungen auf, die die photosynthetische Produktivität und damit das Überleben im Pflanzenbestand mitbestimmen. Im Starklicht gewachsene Blätter (Sonnenblätter) sind wesentlich dicker, haben ein höheres Trockengewicht je Frischgewicht und besitzen ein deutlich ausgeprägtes, zum Teil mehrschichtiges Palisadenparenchym (LICHTENTHALER 1985). Darüber hinaus reagieren Sonnenblätter auf einen hohen Lichtintensitäten begleitenden Wasserstreß in vielen Fällen mit der Ausbildung xeromorpher Strukturen, z.B. einer stärkeren Behaarung.

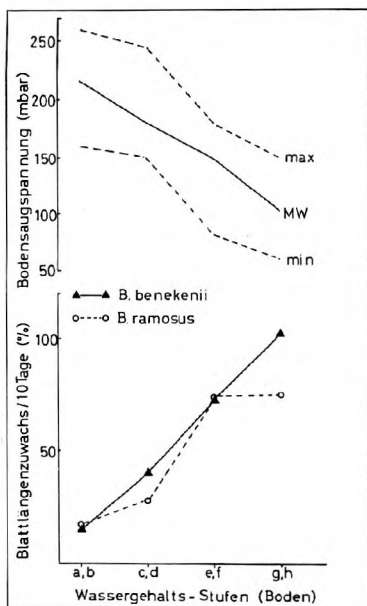


Abb. 6: Relativer Blattlängenzuwachs bei *Bromus benekenii* und *B. ramosus* in Abhängigkeit von der Bodensaugspannung (= Wasserspannung), unter kontrollierten Umweltbedingungen in der Klimakammer. (Die vier Wassergehaltsstufen sind durch Gießen mit definierten Wassermengen entstanden und erzeugen im Boden die angegebenen Saugspannungen.)

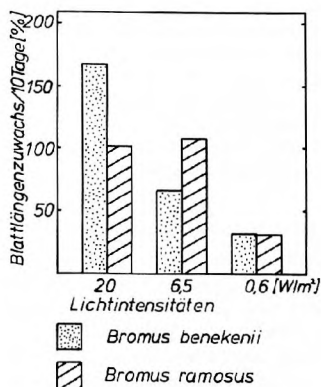


Abb. 7: Relativer Blattlängenzuwachs bei *Bromus benekenii* und *B. ramosus* in Abhängigkeit von der Lichtintensität unter Klimakammerbedingungen.

Der Chlorophyllgehalt je Frischgewicht und Trockengewicht ist im Schwachlicht höher als im Starklicht. Bezogen auf die Blattfläche ist es umgekehrt, da die Schwachlichtblätter dünner als Starklichtblätter sind. Das Verhältnis von Chl a/Chl b ist unter Schwachlichtbedingungen in charakteristischer Weise niedriger als im Starklicht (WILD 1979).

Die Anpassungen von *B. ramosus* und *B. benekenii* an Lichtintensitäten von 0,6 W/m<sup>2</sup>, 6,5 W/m<sup>2</sup> und 20 W/m<sup>2</sup> sind in der Klimakammer charakterisiert worden.

a) Wachstumsraten:

Höhere Lichtintensitäten lassen eine gesteigerte Substanzproduktion erwarten, die in ihrem Ausmaß artspezifisch ist. *B. benekenii* reagiert auf die Erhöhung der Lichtintensität von 6,5 W/m<sup>2</sup> auf 20 W/m<sup>2</sup> mit einer enormen Wachstumssteigerung (Abb. 7), während *B. ramosus* schon bei geringerer Intensität ( $\leq 6,5$  W/m<sup>2</sup>) ein Maximum erreicht. Dieser Unterschied kann auch als Resultat einer empfindlicheren Transpirationsregulierung von *B. ramosus* gedeutet werden.

b) Chlorophyllgehalte und -verhältnisse:

Auf gleiche Weise wie bei den Klimakammerpflanzen sind die Chlorophyllgehalte einiger Freilandpflanzen bestimmt worden. Die Ergebnisse (Abb. 8) zeigen keine auffallenden Unterschiede zwischen den beiden Arten. Aber es werden in Abhängigkeit von der Lichtintensität typische Reaktionen deutlich (s.a. WILD 1979). So nimmt das Chl a/Chl b-Verhältnis mit steigender Lichtintensität zu. Diese physiologische Anpassung zeigt sich auch unter Freilandbedingungen.

Zur Optimierung der Lichtsammlung findet im Schwachlicht eine verstärkte Chlorophyllbiosynthese statt. Dies führt zu einem höheren Chlorophyllgehalt pro Frischgewicht (s. Abb. 9). Bezogen auf die Blattfläche liegt der Chlorophyllgehalt im Schwachlicht in der Regel niedriger. Bei 6,5 W/m<sup>2</sup> zeigt sich jedoch ein höherer Gehalt als bei 20 W/m<sup>2</sup> (Abb. 8). Dies ist vermut-

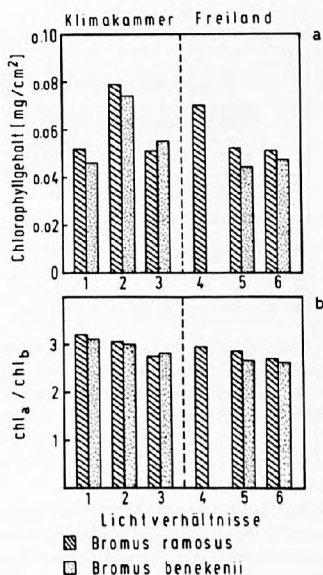


Abb. 8: Chlorophyllgehalt pro Blattfläche (a) und Chl a/Chl b-Verhältnis (b) von *Bromus benekenii* und *B. ramosus* unter verschiedenen Lichtverhältnissen in der Klimakammer und unter Freilandbedingungen (1 = 20 W/m<sup>2</sup>, 2 = 6,5 W/m<sup>2</sup>, 3 = 0,6 W/m<sup>2</sup>, 4 = Freifläche, 5 = „lichter“ Wald, 6 = „dunkler“ Wald).

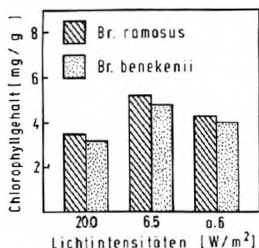


Abb. 9: Chlorophyllgehalt pro Frischgewicht in Abhängigkeit von der Lichtintensität unter Klimakammerbedingungen; Vergleich zwischen *Bromus benekenii* und *B. ramosus*.

lich auf gleiche Blattdicke unter den beiden Lichtintensitäten zurückzuführen. Bei 0,6 W/m<sup>2</sup> scheint jedoch, aufgrund des niedrigen Chlorophyllgehaltes pro Fläche gegenüber einem hohen Gehalt pro Frischgewicht, eine morphologische Anpassung stattgefunden zu haben.

c) Trockengewicht:

Schon 1936 hat FILZER auf die Abhängigkeit der Trockensubstanzproduktion von der Lichtintensität innerhalb von Pflanzengesellschaften aufmerksam gemacht. *B. benekenii* und *B. ramosus* unterscheiden sich insbesondere unter den höheren Lichtintensitäten in ihren Trockengewichtsanteilen (s. Abb. 10). Das höhere Trockensubstanz/Wassergehalt-Verhältnis von *B. benekenii* läßt sich mit einem angespannteren Wasserhaushalt bei hemmungsloserer Transpiration erklären.

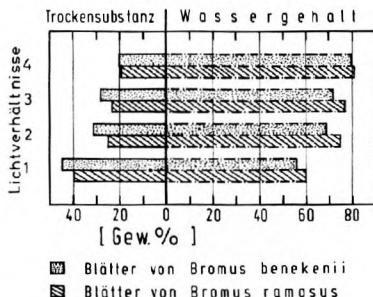


Abb. 10: Relatives Trockengewicht (bezogen auf Frischgewicht) und relativer Wassergehalt von *Bromus benekenii* und *B. ramosus* in Abhängigkeit von verschiedenen Lichtverhältnissen unter Freiland- und Klimakammerbedingungen (1 = strahlungsungeschützte Schlagflur bei hoher Wasser- und Nährstoffversorgung, 2 = 20 W/m<sup>2</sup>, 3 = 6,5 W/m<sup>2</sup>, 4 = 0,6 W/m<sup>2</sup>).

d) Anzahl und Größe der Stomata:

Die Anzahl der Stomata und ihre Größe ist vom Pflanzentyp, den wirkenden Umweltfaktoren und der Lage des Blattes an der Pflanze abhängig (EVANS 1972). An trockenen und sonnene曝ierten Standorten entwickelt die Pflanze mehr und kleinere Spaltöffnungen als unter feuchten Schattenbedingungen. Während des Wachstums erzeugen hohe Lichtintensitäten nach WILD & WOLF (1980) eine höhere Anzahl von Stomata pro Fläche.

Auch bei *B. ramosus* und *B. benekenii* sind diese lichtinduzierten Anpassungen zu beobachten (s. Tab. 8). *B. ramosus* weist unter beiden Lichtintensitäten eine höhere Anzahl von Spaltöff-

Tab. 8: Vergleich der Anzahl der Stomata pro Fläche und der Länge der Stomata bei *B. benekenii* und *B. ramosus* in Abhängigkeit von hoher und niedriger Lichtintensität, unter Klimakammerbedingung.

|                      |                     | Anzahl/mm <sup>2</sup> | Länge (mm)    |
|----------------------|---------------------|------------------------|---------------|
| 20 W/m <sup>2</sup>  | <i>B. benekenii</i> | 54,8 ± 2,4             | 0,042 ± 0,003 |
|                      | <i>B. ramosus</i>   | 62,0 ± 10,0            | 0,050 ± 0,002 |
| 0,6 W/m <sup>2</sup> | <i>B. benekenii</i> | 28,0 ± 3,5             | 0,065 ± 0,002 |
|                      | <i>B. ramosus</i>   | 39,4 ± 4,7             | 0,065 ± 0,001 |

nungen pro Fläche auf als *B. benekenii*. Die größere Stomatalänge von *B. ramosus* bei 20 W/m<sup>2</sup> läßt sich möglicherweise mit dem höheren Ploidiegrad erklären, die Angleichung der Längen bei 0,6 W/m<sup>2</sup> ist demzufolge umso bemerkenswerter. *B. ramosus* reagiert scheinbar effektiver auf höhere und *B. benekenii* auf niedrigere Lichtintensitäten.

Alle untersuchten Parameter zeigen eine Korrelation mit der Lichtintensität. Die untersuchten Arten weisen jedoch Unterschiede in ihrer Anpassungsfähigkeit auf. Danach ist *B. ramosus* besser an höhere und *B. benekenii* etwas besser an niedrigere Lichtintensitäten angepaßt. Unter Konkurrenzbedingungen kann dies für das Vorkommen entscheidend sein. Das Ergebnis stimmt daher mit den Beobachtungen im Freiland überein (s. auch Abb. 2).

### 9. Fortpflanzungssystem

Der Vergleich der prozentualen Anteile der Ährchen mit Samenansatz an isolierten (*B. ram.*: 40 ± 9%, *B. ben.*: 35 ± 7%) und nicht isolierten (*B. ram.*: 77 ± 11%, *B. ben.*: 58 ± 18%) Rispen belegt, daß beide Arten selbstkompatibel sind. Diese fakultative Idiogamie ermöglicht ökogenetische Differenzierungen, die nicht zuletzt für die große Anzahl der phänotypischen Abwandlungen verantwortlich sein wird (s. auch SMITH 1981). Jedes Individuum der beiden Arten ist dadurch zudem in der Lage, bei der Besiedlung neuer Gebiete, Stammvater einer neuen Linie zu werden (s. auch ARMSTRONG 1981, 1983).

### Schlußfolgerungen

*Bromus ramosus* und *Bromus benekenii* stellen ähnliche, relativ hohe „Ansprüche“ an den Standort. Es ist daher anzunehmen, daß sie untereinander in Konkurrenz stehen. Im direkten Wettbewerb, unter für beide Arten optimalen Bedingungen, wird *B. ramosus* infolge seiner überlegenen Wuchsleistung und besseren Anpassungsfähigkeit an hohe Lichtintensitäten bei wirksamerer Transpirationsregulierung *B. benekenii* verdrängen (s. KNAPP & KNAPP 1954). Beide Arten belegen danach unterschiedliche ökologische Nischen, was sich durch das schwerpunktmäßige Vorkommen in verschiedenen Pflanzengesellschaften ausdrückt.

Während der Zeiten, die *B. benekenii* und *B. ramosus* für ihr Wachstum benötigen, unterscheiden sich die untersuchten Standortfaktoren nur geringfügig. Die Differenzen machen nicht deutlich, warum *B. benekenii* bzw. *B. ramosus* nun an zahlreichen Standorten „begünstigt“ ist.

Ein bedeutsamer Unterschied zwischen den Standorten ist dagegen das zeitliche Anhalten der für *B. benekenii* und *B. ramosus* relevanten Bedingungen. So kommt *B. benekenii* meist auf Standorten mit einer kürzeren, zur Verfügung stehenden Wachstumszeit vor. Da *B. benekenii* seinen Entwicklungszyklus früher abschließt als *B. ramosus*, hat die Art dort einen entscheidenden Konkurrenzvorteil. Denn für die Wettbewerbsfähigkeit einer Art, die das Überleben in einer Pflanzengesellschaft sichert, ist es von grundlegender Bedeutung, daß die Samenproduktion mit Ende der Vegetationsperiode abgeschlossen ist.



Die jährliche Periodizität der Standortfaktoren selektiert somit das Vorkommen der Arten entsprechend ihrer Phänologie. Bei der Kennzeichnung der Ökologie einer Art wird diese Möglichkeit bisher offensichtlich zu wenig berücksichtigt. So ergeben die Unterschiede zwischen den Zeigerwerten (ELLENBERG 1979) von *B. ramosus* und *B. benekeii* ein ungenaues Bild über die „Ansprüche“ der beiden Arten.

Hessen liegt im Überschneidungsbereich der Areale von *B. ramosus* und *B. benekeii*. Hier zeigen sich kleinräumig die Standortbedingungen, die auch für die unterschiedliche Gesamtverbreitung verantwortlich zu machen sind. Nach MEUSEL et al. (1965) ist *B. benekeii* von kontinentalerem Charakter als *B. ramosus*. Die östliche und nördliche Verbreitungsgrenze von *B. benekeii* deckt sich mit der Januar-Isotherme von  $-12,5^{\circ}\text{C}$ , die von *B. ramosus* mit der von  $-2,5^{\circ}\text{C}$ . *B. benekeii* kann wahrscheinlich nur aufgrund seiner früh abgeschlossenen Entwicklung in die Gebiete zunehmender Kontinentalität vordringen, für die verkürzte Vegetationsperioden charakteristisch sind. Während die Art dort in den Tieflagen vorkommt, wächst sie in Nordafrika nur zwischen 600 und 2400 m ü. NN.

Die unterschiedlichen Chromosomenzahlen (vgl. HOLUB et al. 1972) und ökologischen Untersuchungsergebnisse unterstützen die Auffassung, daß es sich bei *B. benekeii* und *B. ramosus* um zwei gut geschiedene Arten handelt.

#### Danksagung

Frau Prof. Dr. I. LENSKI danke ich für die Unterstützung meiner Arbeit durch wertvolle Ratschläge und kritische Stellungnahmen. Frau B. HOFFMANN danke ich für die Ermöglichung der physiologischen Experimente und den Herren A. FREDE und R. KUBOSCH für anregende Diskussionen.

#### Literatur

- ARMSTRONG, K.C. (1981): The evolution of *Bromus inermis* and related species of *Bromus* sect. *Prigma*. — Bot. Jahrb. Syst. 102: 427–443.  
— (1983): The relationship between some Eurasian and American species of *Bromus* section *Prigma* as determined by the karyotypes of some  $F_1$  hybrids. — Canad. J. Bot. 61: 700–707.  
ASCHERSON, P., GRAEBNER, P. (1898–1902): Synopsis der mitteleuropäischen Flora. 2. Bd., 1. Abt. — Leipzig.  
BARKMAN, H. (1977): Die Erforschung des Mikroklimas in der Vegetation. — In: DIERSCHKE, H. (Red.): Vegetation und Klima. — Ber. Internat. Symposien JVV Rinteln 1975: 5–20. Vaduz.  
BENZLER, H., FINNERN, H., MÜLLER, W., ROESCHMANN, G., WILL, K.H., WITTMANN, O. (1982): Bodenkundliche Kartieranleitung. — (Hrsg.: Bundesanst. für Geowissenschaft. und Rohstoffe und den Geolog. Landesämtern in der Bundesrepublik Deutschland). — Hannover.  
BOHN, U. (1981): Vegetationskarte der Bundesrepublik Deutschland, 1 : 200.000. Potentielle natürliche Vegetation, Blatt CC 5518 Fulda. — Schr.Reihe Vegetationskde. 15. — Bonn-Bad Godesberg.  
BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. 3. Aufl. — Wien, New York.  
DIERSCHKE, H. (1974): Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortgefälle an Waldrändern. — Scripta Geobotanica, Bd. 6. Göttingen.  
ELLENBERG, C. & ELLENBERG, H. (1974): Wuchsklima-Gliederung von Hessen 1 : 200.000 auf pflanzenphänologischer Grundlage. — (Hrsg.: Hess. Minister für Landwirtschaft und Umwelt, Abt. Landentwicklung) — Wiesbaden.  
ELLENBERG, H. (1951): Landwirtschaftliche Standortskartierung auf pflanzengemäßer Grundlage. — Z. Pflanzenenernähr. Düngung Bodenkd. 53, Heft 3: 204–224.  
— (1956): Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. — Stuttgart.  
— (1967): Entscheidende Standortfaktoren und ihre pflanzengemäße Beurteilung. — XIV IUFRO-Kongreß München II: 72–74.  
— (1979): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. — Scripta Geobotanica, Bd. 9. Göttingen.  
— (1982): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 3. verb. Auflage. — Stuttgart.  
EVANS, C. (1972): The quantitative analysis of plant growth. — Studies in Ecology, Vol. 1. Oxford, London, Edinburgh, Melbourne.

- FIEDLER, H.J. (1973): Methoden der Bodenanalyse, Bd. 1: Feldmethoden. – Dresden.
- FILZER, P. (1936): Untersuchungen über das Mikroklima in niederwüchsigen Pflanzengesellschaften. – Beih. Bot. Cbl. 55 (1/2): 301–347.
- FLEMMING, G. (1964): Das Klima an Waldbestandsrändern. – Abh. Meteor. u. Hydrol. Dienst DDR 71: 76 S.
- FRANKLAND, B., TAYLORSON, R. (1983): Light control of seed germination. – In: Encyclopedia of Plant Physiology, N.S. 16 A: 428–448. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- GEIGER, R. (1961): Das Klima der bodennahen Luftschicht. 2. Auflage. – Braunschweig.
- GERLACH, D. (1977): Botanische Mikrotechnik. 2. Auflage. – Stuttgart.
- HARTGE, K.H. (1971): Die physikalische Untersuchung von Böden. – Stuttgart.
- HERMANN, F. (1956): Flora von Nord- und Mitteleuropa. – Stuttgart.
- HESS, H.E., LANDOLT, E., HIRZEL, R. (1967): Flora der Schweiz und angrenzende Gebiete. Bd. I. – Basel, Stuttgart.
- HOLDON, M. (1965): Chlorophylls. – In: Goodwin, T.W. (Ed.): Chemistry and bio-chemistry of plant pigments: 461–488. London.
- HOLMBERG, O.R. (1926): Nagra nya former av skandinaviska gräs. – Bot. Notiser 1926: 184. Lund.
- HOLUB, J., MESICEK, JAVURKOVA, V. (1972): Annotated chromosome counts of czechoslovak plants (31–60). – Folia Geobot. Phytotax. 7: 167–202. Praha.
- HUBBARD, C.E. (1973): Gräser. – Stuttgart.
- ILSE (1866): Flora von Mittelthüringen. – Jahrb. Königl. Akad. Gemeinn. Wissensch. Erfurt N.F. IV: 346.
- JANETSCHKE, H. (Hrsg.) (1982): Ökologische Feldmethoden. – Stuttgart.
- JUNGK, A. (1961): Über eine Schnellmethode zur Bestimmung des Nährstoffgehaltes gärtnerischer Erden. – Z. Pflanzenernähr., Düngung, Bodenk. 95: 10–23.
- KERSHAW, K.A. (1960): The detection of pattern and association. – J. Ecol. 48: 233–244.
- (1973): Quantitative and dynamic plant ecology. – London.
- KNAPP, G., KNAPP, R. (1954): Über die Möglichkeiten der Durchsetzung und Ausbreitung von Pflanzenindividuen aufgrund verschiedener Wuchsformen. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 67: 410–419.
- KNAPP, R. (1967): Die Vegetation des Landes Hessen. – Ber. Oberhess. Ges. Natur-Heilk. Gießen, Naturwiss. Abt. 35: 93–148.
- (1971): Einführung in die Pflanzensoziologie. 3. Auflage. – Stuttgart.
- KOZAKAROV, S., PETROVA, A., EHRENDORFER, F. (1981): Evolutionary patterns in some brome grass species (Bromus, Gramineae) of the Balkan Peninsula. – Bot. Jahrb. Syst. 102: 381–391.
- LARCHER, W. (1980): Ökologie der Pflanzen auf physiologischer Grundlage. 3. Auflage. – Stuttgart.
- LICHTENTHALER, H.K. (1985): Differences in morphology and chemical composition of leaves grown at different light intensities and qualities. – In: BAKER, N.R., DAVIES, W.J., ONG, C.K. (Eds.): Control of leaf growth. SEB Seminar 27.
- LOHMEYER, W. (1955): Über das Cariceto-Fagetum im westlichen Deutschland. – Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. NF 3: 138–144. Stolzenau/Weser.
- LÖVE, A., LÖVE, D. (1961): Chromosome numbers of Central and Northwest European plant species. – Opera Bot 5. Lund.
- MAC KINNEY, G. (1941): Absorption of light by chlorophyll solutions. – J. Biol. Chem. 140: 315–322.
- MAJOVSKY, J. et al. (1976): Index of chromosome numbers of Slovakian Flora. – Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae, Bot. 25: 1–18. Bratislava.
- MEUSEL, H., JÄGER, E., WEINERT, E. (1965): Vergleichende Chorologie der zentral-europäischen Flora. – Jena.
- MEYNEN, E., SCHMITHÜSEN, J. (1953–1962): Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands. – Remagen, Bad Godesberg.
- OBENDORFER, E. (1957): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. – Jena.
- (1978): Süddeutsche Pflanzengesellschaften, II. 2. Auflage. – Stuttgart, New York.
- (1983a): Süddeutsche Pflanzengesellschaften, III. 2. Auflage. – Stuttgart, New York.
- (1983b): Pflanzensoziologische Exkursions Flora. 5. Auflage. – Stuttgart.
- PISEK, A. (1956): Der Wasserhaushalt der Meso- und Hygrophyten. – In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. III: 825–850.
- POORE, M.E.D. (1955): The use of phytosociological methods in ecological investigations. I. The BRAUN-BLANQUET system. – J. Ecol. 43: 226–244.
- ROTHMALER, W. (Hrsg.) (1982): Exkursionsflora. Kritischer Band. 4. Auflage (bearb. v. SCHUBERT, R. und VENT, W.). – Berlin.

- SAMUELSSON, G. (1922): Floristika Fragment III. 2. *Bromus Benekenii* (L.ge) Syme och *B. ramosus* Huds. – Svensk. Bot. Tidsskr. XVI: 43–55.
- SCHLEGEL, H.G. (1981): Allgemeine Mikrobiologie. 5. Auflage. – Stuttgart.
- SCHLICHTING, E., BLUME, H.P. (1966): Bodenkundliches Praktikum. – Hamburg.
- SCHNELLE, F. (1955): Pflanzenphänologie. – Leipzig.
- SCHÖNHALS, E. (1954): Die Böden Hessens und ihre Nutzung. – Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch. 2. Wiesbaden.
- SCHULTZ-SCHAEFFER, J., MARKARIAN, D. (1957): Cytologische Untersuchungen in der Gattung *Bromus* L. II. Untersuchungen an Wurzelspitzen zur Klärung der Chromosomenmorphologie bei den Untergattungen *Ceratochloa* und *Bromus*. – Z. Pflanzenzücht. 37: 299–316.
- SHARMA, A.K., SHARMA, A. (1965): Chromosome techniques. Theory and practice. – London.
- SLAVIK, B. (1974): Methods of studying plant water relations. – Ecol. Studies 9. Berlin, Heidelberg, New York.
- SLAVIKOVA, J. (1965): Die maximale Wurzelsaugkraft als ökologischer Faktor. – Preslia 37: 419–428. Praha.
- SMITH, P.M. (1981): Ecotypes and subspecies in annual brome-grasses (*Bromus*, Gramineae). – Bot. Jahrb. Syst. 102: 497–509.
- STÄHLIN, A. (1929): Morphologische und zytologische Untersuchungen an Gramineen. – Wiss. Arch. Landw., Abt. A. 1: 330–398.
- STEBING, L. (1965): Pflanzenökologisches Praktikum. – Berlin, Hamburg.
- STOCKER, O. (1956): Die Abhängigkeit der Transpiration von den Umweltfaktoren. – In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. III: 436–484.
- STOSCH, H.A. v. (1952): Die Verwendung von Chloralhydrat oder Phenol zur Aufhellung und von Phenol-Balsam als Einschlußmittel für Essigkarmenpräparate. – Züchter 22: 269–272.
- STRID, A., FRANZEN, R. (1981): In: A. LÖVE (Ed.): Chromosome number reports LXXIII. – Taxon 30: 829–842.
- SUESSGENGUTH, K. (Hrsg.) (1936): HEGI, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. I, 2. Aufl. – München.
- TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGESS, N.A., MOORE, D.M., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M., WEBB, D.A. (Eds.) (1980): Flora Europaea. Bd. 5. – Cambridge, etc.
- TÜXEN, R., ELLENBERG, H. (1937): Der systematische und der ökologische Gruppenwert. – Mitt. Flor. – Soz. Arbeitsgem. Nieders. 5: 171–182. Hannover.
- WEIN, K. (1933): Beiträge zur Flora von Thüringen. I. *Bromus ramosus* und *B. Benekenii*. – Mitt. Thüring. Bot. Ver. 41: 62–68. Weimar.
- WEISCHET, W. (1979): Einführung in die Allgemeine Klimatologie. – Stuttgart.
- WILD, A. (1979): Physiologie der Photosynthese Höherer Pflanzen. Anpassung an die Lichtbedingungen. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 92: 341–364.
- WILD, A., WOLF, G. (1980): The Effect of Different Light Intensities on the Frequency and Size of Stomata, the Size of Cells, the Number, Size and Chlorophyll Content of Chloroplasts in the Mesophyll and the Guard Cells during the Ontogeny of Primary Leaves of *Sinapis alba*. – Z. Pflanzenphysiol. 97: 325–342.
- ZOLYOMI, B., PRECSENYI, I. (1964): Methode zur ökologischen Charakterisierung der Vegetationseinheiten und zum Vergleich der Standorte. – Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 10: 377–416.

Anschrift des Verfassers:  
 Dipl. Biol. Andreas Hoffmann  
 Fachbereich Biologie  
 der Philipps-Universität Marburg  
 – Botanik –  
 Karl-von-Frisch-Straße  
 D-3550 Marburg