

Was sind Wärmezeiger? Untersuchungen zum Wärmebedürfnis von Ruderal- und Segetalpflanzen in Mitteleuropa

– Gerold Hüglin –

Zusammenfassung

Aus der Höhenverbreitung kann auf das Wärmebedürfnis von Pflanzen geschlossen werden. Bisher wurde aber zu wenig beachtet, daß Tieflagenarten im überwiegend (sub)ozeanisch getönten Mitteleuropa nicht unbedingt Wärmezeiger sein müssen, sondern auch Trockenheitszeiger sein können. Außerdem wurden Arten, deren Höhenverbreitung nur ungenügend bekannt ist, häufig als Wärmezeiger fehlinterpretiert. Am Beispiel der Ruderal- und Segetalpflanzen wird aufgezeigt, welche Arten tatsächlich zu den Wärmezeigern gehören; deren erhöhtes Wärmebedürfnis läßt sich in vielen Fällen auch physiologisch begründen.

Abstract: Which species really demand a warm climate?

Studies concerning “warmth requirements” of ruderals and segetals in Central Europe.

Altitudinal distribution permits conclusions on the warmth requirements of ruderals and segetals in Central Europe. Up to now it has not been sufficiently taken into consideration that species limited to lower regions are not necessarily indicators for warm climate. They can be indicators for dryness as well. Moreover many plants have been misidentified as indicators for warm climate only because their altitudinal distribution was not sufficiently known.

Those ruderals and segetals which really are suitable as indicators for warm climate are identified. In many cases their ecological behavior can be confirmed physiologically.

Keywords: altitudinal distribution, climate, indicator value, ruderals, segetals.

1. Einleitung

Das Wärmebedürfnis von Pflanzen läßt sich abschätzen, indem man ihre Verbreitung entlang von Temperaturgradienten verfolgt:

- entlang des Temperaturgefälles zwischen dem Süden und dem Norden Europas bzw.
- entlang des Temperaturgefälles zwischen den Tieflagen und den Hochlagen der Gebirge.

Auf diese Weise entstanden die Temperatur-Zeigerwerte für die Gefäßpflanzen Mitteleuropas (ELLENBERG 1950, 1974, 1979, ELLENBERG et al. 1991, LANDOLT 1977). Diese Methode ist jedoch nicht uneingeschränkt anwendbar:

- Nord- und Höhengrenze müssen nicht klimatisch bedingt sein; denn das Klima ist nur einer von mehreren ausbreitungsbegrenzenden Faktoren.
- Parallel zur Temperatur ändern sich, vor allem im Gebirge, weitere klimatische Faktoren; sie täuschen eine Temperaturabhängigkeit in der Pflanzenverbreitung u.U. nur vor.
- Auf mikroklimatischen Sonderstandorten reichen manche wärmebedürftige* Pflanzen viel weiter nach Norden bzw. in die Höhe als es das Makroklima erlauben würde.
- Selbst im floristisch gut untersuchten Mitteleuropa sind die Arealgrenzen, vor allem im Gebirge, erst ungenügend bekannt.

Da diese Einschränkungen oft nicht berücksichtigt werden, wird das Wärmebedürfnis von Pflanzen häufig falsch eingeschätzt.

Der Begriff wärmeliebend wurde vermieden und durch wärmebedürftig ersetzt.

Im folgenden soll das Wärmebedürfnis von Ruderal- und Segetalpflanzen anhand ihrer Höhengrenzen bewertet werden. Dabei wird keine Verfeinerung der „Zeigerwerte“ angestrebt, sondern es soll geprüft werden, welche Arten tatsächlich wärmebedingt auf Tieflagen beschränkt bleiben.

2. Anmerkungen zur Wahl der Untersuchungsobjekte und des Untersuchungsgebietes

2.1 Warum Ruderal- und Segetalpflanzen?

Was vielfach als Grund angegeben wird, sich nicht mit dieser Pflanzengruppe zu beschäftigen: das leichte Verschlepptwerden durch den Menschen, erweist sich in diesem Fall als besonders günstig; denn damit ist am ehesten die Gewähr gegeben, daß keine (nicht klimatischen) Ausbreitungsschranken bestehen. Viele Ruderal- und Segetalpflanzen sind – zumindest theoretisch – allgegenwärtig. Nahezu optimale Ausbreitungsbedingungen (und als Folge langer menschlicher Bewirtschaftung vergleichsweise einheitliche Bodenverhältnisse) schränken die Zahl der Parameter ein, die die Höhenverbreitung beeinflussen könnten; das Klima als verbreitungsbegrenzender Faktor gewinnt damit an Bedeutung.

2.2 Anmerkungen zur Wahl des Untersuchungsgebietes

Das Klima wirkt in seiner Gesamtheit (BROCKMANN-JEROSCH 1913, GAMS 1931 u.a.); es ist schwierig, die Wirkung einzelner Klimafaktoren losgelöst von den übrigen zu betrachten. Da es aber vielfach noch an Detailkenntnissen fehlt, ist man gezwungen, sich bei der Interpretation von Arealgrenzen auf einige wenige Klimafaktoren zu beschränken; in dieser Arbeit werden lediglich die Temperatur- und Niederschlagsverhältnisse betrachtet.

Das Untersuchungsgebiet wurde so gewählt, daß die Wirkung jedes einzelnen der beiden herausgegriffenen Klimafaktoren, Temperatur und Niederschlag, für sich erkennbar wird. Die Betrachtung stützt sich auf die Tatsache, daß sich diese beiden Klimafaktoren im Gebirge unterschiedlich verhalten können. Während mit einem Höhenanstieg grundsätzlich eine Temperaturabnahme verbunden ist (abgesehen von seltenen Temperaturinversionslagen), kann der Niederschlagsgradient regional sehr verschieden sein: im Luv der Gebirge steigen mit zunehmender Höhe die Niederschlagsmengen rasch an; im Lee aber können Trockengebiete bis in die Hochlagen reichen. Dieser Lee-Effekt ist in den meisten mitteleuropäischen Gebirgen nur kleinräumig und schwach ausgeprägt; großräumig und vegetationsprägend tritt er in den Inneralpen in Erscheinung. Lediglich dort, wo der Temperatur-Höhen-Gradient von keinem steilen Niederschlagsgradienten überlagert wird, lassen sich die möglichen Ursachen von Häufigkeitsänderungen in der Höhenverbreitung auf die Temperaturabnahme einengen.

3. Untersuchungsobjekte und Untersuchungsgebiet, verwendete Daten

3.1 Untersuchungsobjekte

Als Ruderal- und Segetalpflanzen werden folgenden Hauptwuchsorten zusammengefaßt:

- Äcker, Gärten und Rebberge (*Polygono-Chenopodietalia*, *Secalietea*)
- Ruderal- und Trittstellen (*Artemisienea*, *Sisymbrietalia*, *Agropyretea*, *Plantaginetea*)
- eutrophierte Gebüsch- und Heckenränder, Mauerfugen (*Glechometalia*, *Parietarietea*)

Sonderstandorte wie Burgen, Eisenbahngelände, Friedhöfe sowie Vieh- und Wildläger wurden ebenfalls berücksichtigt.

Nicht mit aufgenommen wurden ruderale Gehölze. Auch Arten, die als stete Begleiter aus anderen Vegetationseinheiten übergreifen (*Agrostietea*, *Arrhenatheretalia*, *Bidentetea*, *Nanocyperion*, *Sedo-Scleranthetea* u.a.), blieben meist unberücksichtigt – wie auch Arten, die zu selten sind, als daß aus den wenigen Fundorten auf die Höhenverbreitung geschlossen werden dürfte.

3.2 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet umfaßt Mitteleuropa im Sinne von PARTSCH (vgl. BOESLER 1978: 332), d.h. es sind die gesamten Alpen mit einbezogen; schwerpunktmäßig wurden untersucht:

Gebirge im mittleren Teil Deutschlands
(rheinisch-hessisches Bergland)
Eifel
Rhön
Rothaargebirge (Sauerland)

Gebirge im südlichen Teil Deutschlands
(südwestdeutsches Bergland)
Schwarzwald
Schwäbische Alb

Inneralpen
Aostatal, Durancetal, Wallis, Vinschgau und andere
inneralpine Trockengebiete (vgl. dazu BRAUN-BLANQUET 1961)

Mit berücksichtigt sind ferner: Bayerischer Wald, Erzgebirge, Harz, Vogesen, Französischer und Schweizer Jura sowie südliche und nördliche Randalpen.

Tiefe, mittlere bzw. hohe Lagen werden für die einzelnen Teiluntersuchungsgebiete folgendermaßen festgelegt:

	Tieflagen	mittlere Lagen	Hochlagen
rheinisch-hessisches Bergland	bis ca. 200 m	bis ca. 700 m	700– 900 m
südwest-deutsches Bergland	bis ca. 400 m	bis ca. 900 m	900–1200 m
Inneralpen	bis ca. 1000 – 1200 m	bis ca. 1900 m	ca. 1900–2100 m

Tieflagen entsprechen der planaren und kollinen Höhenstufe, Hochlagen können der montan-hochmontanen Stufe (Mittelgebirge) bzw. der hochmontan-subalpinen Stufe (Inneralpen) gleichgesetzt werden.

Am Beispiel einiger Tieflagen- und Hochlagenstationen ist die Spanne des Klimas im Untersuchungsgebiet dargestellt (Tab.1, 2, vgl. auch Tab.3).

3.3 Verwendete Daten

Die Höhengrenzen von Ruderal- und Segetalpflanzen Mitteleuropas sind erst in den letzten Jahren ± vollständig und kritisch ermittelt worden (HÜGIN 1992, 1995, 1995a, HÜGIN & HÜGIN 1995, 1996). Soweit bereits früher Daten vorlagen (z.B. BERTSCH 1919, BRAUN-BLANQUET & RÜBEL 1932–1936, DALLA TORRE & SARNTHEIN 1906–1913, JACCARD 1895, VACCARI 1904–1911),

- waren sie auf wenige Regionen oder nur einen Teil der Flora beschränkt;
- gingen sie großenteils aus Zufallsbeobachtungen hervor;
- waren sie meist nicht kritisch ausgewertet (dauerhafte oder nur ephmerophytische Vorkommen?)

Die Höhengrenze zu ermitteln, heißt nicht nur, die Höchstvorkommen festzustellen, sondern außerdem die Häufigkeit in allen Höhenlagen aufzunehmen.

Die höhenabhängige Häufigkeitsverteilung ist keineswegs gleichbedeutend mit der Anzahl der Fundorte pro Höhenstufe, sondern ergibt sich nur, wenn man die Anzahl der Funde auf die potentiell besiedelbare Fläche bezieht. So ist die Abnahme der Fundorte im

Tab.1: Klimawerte von Tieflagen- und Hochlagenstationen
 Vergleich zwischen den Alpen und dem Mittelgebirgsraum (Süddeutschland)
 bzw. zwischen den beiden Mittelgebirgslandschaften (Süd-, Mitteldeutschland)

	Mittlere Temperaturen in °C		Zahl der Tage		Niederschlag in mm	Zahl der Tage > 0,1 mm	Beobachtungs- periode	
	Jahr	tägl.Max.	tägl.Min.	< 0°C*				> 25°C
Westalpen								
Embrunais: Embrun (870 m)	9,9	15,5	4,3	104	54	725	114	1951-1985
Queyras: St.-Véran (2010 m)	4,5	9,9	-0,8	197	2	761	93	"
Süddeutschland								
Kaiserstuhl: Oberrotweil (210 m)	9,9	14,5	5,8	72	46	624 ¹	155 ¹	1951-1980
Schwarzwald: Höchenschwand (1008 m)	6,0	9,5	2,9	124	5	1288	181	"
Süddeutschland								
Kaiserstuhl: Oberrotweil (222 m)	9,7	14,1	5,5	73	41	672	159 ²	1881/91-1930
Schwäbische Alb: Böttingen (908 m)	5,4	9,4	0,7	153	9	986	166	"
Schwarzwald: Todtnauberg (1030 m)	5,8	9,9	2,1	137	8	1821	189	"
Mitteldeutschland								
Mittelrhein: Neuwied (67 m)	9,5	13,6	5,4	67	31	580	181	"
Rhön: Frankenheim (756 m)	5,0	8,8	1,7	148	6	964	207	"
Sauerland: Altastenberg (783 m)	5,0	8,7	2,0	140	7	998	208	"

¹ Werte der nahegelegenen Station Breisach

² Wert der nahegelegenen Station Schelingen

* in Frankreich < 0°C

Quellen: CHAS (1994: 24), MÜLLER-WESTERMEIER (1990), Deutsches Meteorologisches Jahrbuch

Die drei Teiluntersuchungsgebiete (Alpen, Süddeutschland, Mitteldeutschland) mußten in zwei getrennten Teiltabellen miteinander verglichen werden, weil nur aus unterschiedlichen Beobachtungsperioden geeignete Klimadaten vorlagen.

Gebirge bei der Mehrzahl der Segetalpflanzen lediglich darin begründet, daß mit zunehmender Höhe die Ackerfläche gewöhnlich rasch kleiner wird.

Auch historische Angaben zu Höhengrenzen (sie reichen bis etwas mehr als 100 Jahre zurück; JACCARD 1895) wurden ausgewertet; denn gerade bei inzwischen selten gewordenen Segetalpflanzen spiegeln nur sie die maximal ausgeweiteten Areale wider – aus einer Zeit, als die Landwirtschaft noch bis an die Grenzen des Möglichen betrieben wurde (vgl.

Tab.2: Sommerwärme bzw. Winterkälte im Untersuchungsgebiet

	Dauer der frostfreien Zeit ¹	Dauer der Wärmeperiode ²	Zahl der frostfreien Tage im Winter (XI-III)
Oberreinebene (Freiburg; 269 m)	210	123	88
Rhön (Wasserkuppe; 921 m)	154	44	30
Schwarzwald (Feldberg; 1486 m)	113	21	26
Queyras (St.-Véran; 2010 m)			

Beobachtungsperiode: 1953-1980

Quelle: Monatlicher Witterungsbericht

* Daten sind nur aus wenigen Jahren publiziert

(BLANCHET 1977: 310, 1978: 189, 1979: 202, 1980: 201, 1981: 348, 1982: 318):

1976: 7.6. 4.9. (88 Tage)
 1978: 6.7. 30.9. (85 Tage)
 1979: 17.6. 20.8. (63 Tage)
 1980: 28.6. 9.10. (102 Tage)

- 1 Angegeben ist die Zeit zwischen dem letzten und dem ersten Hüttenfrost; entscheidend für viele Pflanzen ist aber die tatsächlich frostfreie Zeit, in der auch keine Bodenfröste auftreten. Sie ist – vor allem im Gebirge – deutlich kürzer; soweit es sich aus den wenigen veröffentlichten Daten erschließen läßt, beträgt die zusätzliche Verkürzung der frostfreien Zeit durch Bodenfrost in den Hochlagen mindestens 4 Wochen (Rhön) bzw. mindestens 7 1/2 Wochen (Schwarzwald), wahrscheinlich noch viel mehr.
- 2 Wärmeperiode: Innerhalb der frostfreien Zeit die Zahl der Tage mit Temperaturminima $\geq 10^{\circ}\text{C}$, nachdem erstmals ein Tagesmaximum von 20°C erreicht worden war. Damit sind die Temperaturansprüche von C_4 -Pflanzen berücksichtigt, die keinen Frost ertragen und erst bei hohen Temperaturen keimen (Wärmekeimer).

Der Feldberg liegt oberhalb der Siedlungsgrenze, dürfte aber ähnliche Verhältnisse aufweisen wie St.-Véran (im Winter).

z.B. die historischen Vegetationsaufnahmen in BESSE & VACCARI 1903, BRAUN-BLANQUET 1926, 1970 und BRAUN-BLANQUET & THELLUNG 1921).

Die historischen Funde sind u.U. Ausdruck von klimatischen Bedingungen, die von den heutigen (etwas) abweichen. Sie wurden dennoch mit berücksichtigt; denn klimatisch bedingte Höhengrenzen könnten sich zwar im Zuge einer gewissen Temperaturzunahme (z.B. SCHÖNWIESE 1995) innerhalb der letzten 100 Jahre verschoben haben, aber höchstens nach oben. (Als Indiz für eine „Klimaänderung“ lassen sich die Unterschiede zwischen den historischen und den aktuellen Höhengrenzen aber nicht werten, da die Höhenverbreitung bis jetzt nie vollständig und systematisch ermittelt worden war.)

Tab.3: Höhengrenzen der Trockengebiete

Die Isohyeten reichen in den einzelnen Teiluntersuchungsgebieten maximal bis in etwa folgende Höhenlage*:

	rheinisch-hessische Mittelgebirge	südwestdeutsche Mittelgebirge	Inneralpen
500 mm - Isohyete			706¹m (1.534²m)
600 mm - Isohyete	267³m	360⁴m	1.617⁵m
700 mm - Isohyete	414 ⁶ m	673⁷m	1.896⁸m
800 mm - Isohyete	670 ⁹ m	737 ¹⁰ m	2.010¹¹m (3.315¹²m)

Fettdruck: Trockengebiete**

() Beobachtungszeitraum zu kurz
[] oberhalb des Siedlungsgebietes

Ort, Quelle und Beobachtungszeitraum:

1 Schlanders, Vinschgau (Fliri 1984: 676)	1946–1979	7 Kalmit, Pfälzer Wald (Klimakunde Deutsches Reich)	1891–1930
2 Cogne, Aostatal (Monheim 1954: 10)	1921–1930	8 Vent, Ötztal (Fliri 1984: 673)	1946–1979
3 Münstermaifeld, Eifel (Meteorol.Jahrbuch)	1951–1980	9 Geba, Rhön (Klimakunde Deutsches Reich)	1891–1930
4 Hundsbach, Nahetal (Meteorol.Jahrbuch)	1951–1980	10 Harthausen, Schwäbische Alb (Meteorolog.Jahrbuch)	1951–1980
5 Grächen, Wallis (Fliri 1984: 674)	1946–1979	11 St.-Véran, Queyras (Chas 1994: 24)	1951–1985
6 Henneberg, Rhön (Klimakunde Deutsches Reich)	1891–1930	12 Corvatsch, O.-Engadin (Ann. Schweiz. Meteorol. Anstalt)	1980?–1996

Daten aus dem Zeitraum 1891–1930 wurden nur dann übernommen, wenn im Vergleichszeitraum 1951–1980 wahrscheinlich ähnlich geringe Niederschlagsmengen gefallen sind.

Angegeben sind jeweils die höchstgelegenen Stationen, wo die entsprechenden Isohyeten unterschritten werden; sicherlich entspricht dies noch nicht der Höhengrenze.

Trockengebiete lassen sich durch Flora und Vegetation überregional charakterisieren (in Karten dargestellt in BÄSSLER et al. 1996, OBERDORFER 1994: 18, BRAUN-BLANQUET 1961: 3). Eine einheitliche Charakterisierung durch die Niederschlagsmenge ist jedoch nicht möglich. Denn die Verdunstung nimmt nach Süden hin zu (mit steigenden Temperaturen) wie auch im Gebirge mit zunehmender Höhenlage (infolge verringerten Luftdrucks; SCHREIBER 1973: 49). Im Untersuchungsgebiet lassen sich Trockengebiete anhand der Niederschlagsmenge nach folgenden (grobem) Schätzwerten abgrenzen:

Mitteldeutschland < 600 mm
Süddeutschland < 700 mm
Alpen < 800 mm

4. Welche Faktoren bedingen Höhengrenzen?

Ruderal- und Segetalpflanzen sind hauptsächlich an anthropogene Wuchsorte gebunden. Potentielle Wuchsorte bleiben daher im wesentlichen beschränkt auf den Siedlungsbereich; er reicht in Mitteleuropa von der planaren bis zur subalpinen Stufe (in den Alpen bis ca. 2100 m; vgl. DEICHMANN 1936, MONHEIM 1954).

Mit den höchst gelegenen Dauersiedlungen enden die Hauptwuchsorte für die Mehrzahl der Ruderal- und Segetalpflanzen; für sie wird damit die Siedlungsgrenze zur Höhengrenze (**siedlungsbedingte Höhengrenze**). Oberhalb der Siedlungsgrenze sind potentielle Wuchsorte in der Regel zu selten, als daß sichere Aussagen zur Höhengrenze gemacht werden könnten.

Aber selbst dann, wenn Arten nicht bis zur oberen Siedlungsgrenze, sondern nur bis in mittlere Lagen reichen oder gar auf Tieflagen beschränkt bleiben, muß das noch kein Hinweis sein auf klimatisch bedingte Höhengrenzen; das Fehlen kann andere Gründe haben:

- die geologisch-pedologischen Voraussetzungen sind nicht gegeben (**geologisch-pedologisch bedingte Höhengrenze**);
- die Ausbreitung ist noch nicht abgeschlossen (**ausbreitungsbedingte Höhengrenze**);
- es erfolgt eine zu intensive Bewirtschaftung der Ruderal- und Segetalwuchsorte (**wirtschaftsbedingte Höhengrenze**).

5. Nicht klimatisch bedingte Höhengrenzen

5.1 Siedlungsbedingte Höhengrenzen

Etwa 65% aller untersuchten Arten reichen – wenigstens gebietsweise – zumindest bis zur oberen Siedlungsgrenze (vgl. Tab.4). Bei einigen Arten aber, die bis in die Hochlagen reichen, kündigt sich die klimatische Höhengrenze bereits an; gegenüber den Tieflagen sind die Vorkommen in Häufigkeit und Vitalität stark reduziert (vgl. Arten im Kleindruck wie z.B. *Chenopodium polyspermum*, *Euphorbia peplus*, *Galinsoga* spp.).

5.2 Geologisch-pedologisch bedingte Höhengrenzen

Sofern Ruderal- und Segetalpflanzen auf bestimmte Böden spezialisiert sind, fällt ihre Höhengrenze zusammen mit den höchstgelegenen Vorkommen der entsprechenden Böden.

Zu kleine Beobachtungsgebiete führen häufig zur Fehleinschätzung als Wärmezeiger. Das ist augenfällig in der Schweiz (vgl. LANDOLT 1977), wo Vorkommen „nur an den wärmsten Stellen“ nicht zwangsläufig als Hinweis auf ausgesprochene Wärmezeiger gewertet werden dürfen (vgl. z.B. die Einstufung der Acidophyten *Filago minima* und *Ornithopus perpusillus* als „Pflanzen mit Hauptverbreitung im südlichen Europa“).

5.3 Ausbreitungsbedingte Höhengrenzen

Nicht alle Ruderal- und Segetalpflanzen haben die Ausbreitungsmöglichkeit des „idealen Unkrauts“ (BAKER 1974: 4); die derzeitigen Höhengrenzen müssen nicht unbedingt die endgültigen sein. Das gilt selbst für ausbreitungsfreudige Neophyten, wenn sie erst relativ spät eingeschleppt wurden und daher die Grenzen ihres potentiellen Areals wohl noch nicht erreicht haben; denn zur Arealsättigung bedarf es erfahrungsgemäß etlicher Jahrzehnte (vgl. JÄGER 1988: 120ff.).

5.4 Wirtschaftsbedingte Höhengrenzen

Für Ruderal- und Segetalpflanzen geeignete Wuchsorte sind in den letzten Jahrzehnten vor allem in den Hochlagen selten geworden: Höhenlandwirtschaft wurde großenteils aufgegeben; die auf den Restflächen intensivierete Nutzung hat Pflanzenpopulationen, deren Vitalität im Bereich der klimatischen Höhengrenze ohnehin schon geschwächt war, besonders getroffen.

Geologisch-pedologisch und ausbreitungsbedingte Höhengrenzen sind überregional gesehen von geringer Bedeutung; wirtschaftsbedingte spielen dagegen eine zunehmend große Rolle. Die dadurch verursachte Verzerrung der tatsächlichen Höhengrenzen konnte aber wohl noch weitgehend ausgeglichen werden, indem die historischen Funde mit berücksichtigt und auch die Hausgärten erfaßt wurden, die im Gebirge zu einem Hauptwuchsort von Segetalpflanzen geworden sind, seit der Ackerbau in den Hochlagen weitgehend aufgegeben worden ist.

6. Klimatisch bedingte Höhengrenzen

Das Klima kommt nur dann als Erklärung für Höhengrenzen in Betracht, wenn nachgewiesen ist, daß oberhalb der Höhengrenze tatsächlich noch geeignete, von den Pflanzen erreichbare Wuchsorte vorhanden sind. Klimatisch bedingte Höhengrenzen lassen sich aber nicht nur indirekt durch den Nachweis erschließen, daß die übrigen potentiellen Faktoren als Erklärung ausscheiden; ein direkter Hinweis auf klimatische Höhengrenzen können Vitalität und höhenabhängige Häufigkeitsverteilung sein: klimatisch bedingte Höhengrenzen zeichnen sich meist schon in tiefer gelegenen Höhenbereichen ab durch allmählich sich verringernde Vitalität und abnehmende Häufigkeit der Pflanzenvorkommen – parallel zu den sich ebenfalls in der Regel nicht schlagartig, sondern allmählich ändernden verbreitungsbegrenzenden Klimafaktoren (Temperatur, Niederschlag).

6.1 Wärme- oder Trockenheitsgrenzen?

Mit zunehmender Höhe nimmt die Lufttemperatur ab; dies gilt – von seltenen Inversionslagen abgesehen – grundsätzlich, besonders ausgeprägt im Sommerhalbjahr, der Hauptvegetationszeit (Temperatur-Höhen-Gradient ist im Sommerhalbjahr steiler als im Winter; LAUTENSACH & BÖGEL 1956: 278). So müßte die Schlußfolgerung zulässig sein: Arten, die auf Tieflagen beschränkt bleiben, sind Wärmezeiger.

Uneingeschränkt gilt diese Regel jedoch nicht. Denn Tieflagen zeichnen sich gegenüber dem Gebirge nicht nur durch Wärme, sondern häufig auch durch Trockenheit aus; vielerorts sind lediglich die Tieflagen verhältnismäßig niederschlagsarm (vgl. Tab.2). So sind es nicht zwangsläufig die Temperaturverhältnisse, die bestimmte Arten daran hindern, ins Gebirge vorzudringen; es können ebensogut die mit zunehmender Höhe gewöhnlich rasch anwachsenden Niederschlagsmengen sein.

Die Auswirkungen der Temperaturabnahme auf die Pflanzenverbreitung läßt sich daher nur dort „ungestört“ verfolgen, wo die Niederschlagsmengen von den Tieflagen bis zu den Hochlagen relativ gering bleiben: das ist großräumig nur in den Trockengebieten der Inneralpen der Fall; nur Arten, die auch dort ausschließlich Tieflagenarten sind oder allenfalls bis in mittlere Lagen reichen, können Wärmezeiger sein.

Als Wärmezeiger werden nur Arten betrachtet, deren Höhengrenzen in Mitteleuropa nirgends über tiefe oder mittlere Lagen hinausreichen; sie sind in Tab. 5 aufgelistet.

Selbst nach diesem einfachen Gliederungsschema: bis in die Hochlagen vordringend – oder nicht, lassen sich nicht alle Ruderal- und Segetalpflanzen Mitteleuropas zweifelsfrei zuordnen. Teils sind die Grenzen fließend (betrifft vor allem die klein gedruckten Arten in Tab. 4 und 5), teils ist der Kenntnisstand nach wie vor unzureichend (manche weitere, in Tab. 4 genannte Art hat wahrscheinlich ihren Verbreitungsschwerpunkt in Tieflagen; die höhenabhängige Häufigkeitsverteilung läßt sich aber z.T. wohl gar nicht mehr ermitteln, da zahlreiche Arten, besonders unter den Segetalpflanzen, inzwischen zu selten geworden sind); zudem kann nicht ausgeschlossen werden, daß sich manche Arten überregional verschieden verhalten (u.U. unterschiedliche Ökotypen).

6.2 Einfluß von Mikroklima und Nährstoffangebot auf thermische Höhengrenzen

Viele Wuchsorte von Ruderal- und Segetalpflanzen sind klimatische Sonderstandorte. Denn der menschliche Siedlungsbereich ist in allen Höhenlagen wärmebegünstigt (lokal klimatisch meist günstig gelegen, Spalierwirkung der Mauern, verminderte nächtliche Ausstrahlung u.a.; vgl. MONHEIM 1954a: 46, KÜTTLER 1993).

Innerhalb dieser Wärmeinseln gibt es einige besonders wärmebegünstigte Standorte, die im Bereich der klimatischen Höhengrenze zu bevorzugten oder ausschließlichen Wuchsorten wärmebedürftiger Arten werden. Dazu gehören Gesteinsfugen jeglicher Art: Pflasterfugen, Mauerfugen, Wege mit Kies- oder Splittbelag (vor allem auf Friedhöfen)

Wärmebedürftige Arten profitieren an diesen Standorten wohl nicht nur direkt von der Wärme, sondern auch davon, daß mögliche Konkurrenten größtenteils geschwächt oder ferngehalten sind (durch Tritt, Trockenheit, Herbizideinsatz oder eingeschränkte Besiedlungsmöglichkeiten). Einige Wärmezeiger können auf solchen Extremstandorten weitgehend unabhängig vom Makroklima bis weit in klimatisch ungünstige Regionen vorstoßen (z.B. *Chamaesyce*-Arten auf Friedhöfen).

In den Hochlagen, wo fehlende Wärme und die Kürze der Vegetationszeit zu begrenzenden Faktoren werden können, macht sich außer örtlicher Wärme ein weiterer Faktor bemerkbar: die Nährstoffversorgung. Nicht nur warme, sondern auch ausgesprochen nährstoffreiche Böden begünstigen die Pflanzenentwicklung („Dünger ersetzt bekanntlich Wärme“, THELLUNG 1914: 327). Den Extremfall bilden reine Düngeransammlungen, wie Läger (BRAUN-BLANQUET 1972, 1983) oder Misthaufen (mit gehäuftem Vorkommen von *Chenopodium*- und *Atriplex*-Arten).

Auch auf weniger extrem nährstoffreichen Böden läßt sich zeigen, daß mit zunehmender Eutrophierung die Höhengrenzen mancher wärmebedürftiger Arten ansteigen; sie können in Hausgärten höher liegen als in Hackfruchtäckern und dort wiederum höher als in Halmfruchtäckern (Beispiel: *Calystegia sepium*, vgl. HÜGIN 1992).

7. Ist es gerechtfertigt, von Wärmezeigern zu sprechen?

Durch genauere Kenntnisse der Höhenverbreitung und die Einbeziehung montaner Trockengebiete in die Untersuchungen ließ sich nachweisen, daß die bisherige Wertung als Wärmezeiger für zahlreiche Ruderal- und Segetalpflanzen Mitteleuropas nicht zutrifft. Von den in Tab. 4 und 5 berücksichtigten Arten gehören wohl nur ca. 35% zu den Wärmezeigern statt ca. 80% nach der Einstufung durch ELLENBERG et al. (1991) [Wärmezeiger im Sinne von Arten, die überall auf tiefe und mittlere Lagen beschränkt bleiben, entsprechen in der Ellenbergschen Klassifikation den Arten mit Temperaturzahlen T6-T9.]

Aber auch wenn tatsächlich eine Bindung an Tieflagen belegt ist, kann streng genommen das ökologische Verhalten nur umschrieben werden, indem man von Tieflagenarten spricht. Tieflagenarten lassen sich erst dann mit Wärmezeigern gleichsetzen, wenn das physiologische Verhalten einen Hinweis auf hohes Wärmebedürfnis ergibt.

Über die Bedeutung der Temperatur als wachstums- und verbreitungsbegrenzenden Faktor liegen inzwischen zahlreiche Untersuchungen vor (z.B. PRECHT et al. 1973, LONG & WOODWARD 1988). Das artspezifische thermische Verhalten aber ist bei der Mehrzahl der mitteleuropäischen Ruderal- und Segetalpflanzen experimentell noch nicht untersucht worden.

Was im folgenden Kapitel verallgemeinert für die (heterogene) Gruppe der Wärmezeiger dargestellt wird, bedarf auch im Freiland noch umfassender Detailuntersuchungen, wie sie erst zu wenigen Arten (außerhalb Mitteleuropas) vorliegen (z.B. zu *Lactuca serriola*: CARTER & PRINCE 1985 bzw. PRINCE et al. 1985, PRINCE & CARTER 1985, zu *Hordeum murinum*: DAVISON 1970–1977 und zu *Verbena officinalis*: WOODWARD 1997).

Tab.4: Ruderal- und Segetalpflanzen, die in Mitteleuropa bis in die Hochlagen ansteigen¹

*	Höhengrenze liegt außerhalb der Trockengebiete tiefer ²			
Fettdruck	noch Vorkommen oberhalb der Siedlungsgrenze			
Normaldruck	bis zur Siedlungsgrenze reichend			
Kleindruck	bis zur Siedlungsgrenze reichend, aber Hauptvorkommen in Tieflagen			
●	(fast) ausschließlich sommerannuell ³			
○	pluri- oder perenner Lebenszyklus ³			
S	spätblühende Annuelle ⁴			
Neo	Neophyt ⁵			
I	(wahrscheinlich) indigen ⁵			
<i>Adonis aestivalis</i>				<i>Chelidonium majus</i> ○ I
<i>Adonis flammæa</i>				Chenopodium album ● S
<i>Aegopodium podagraria</i>	○	I		Ch. bonus-henricus ○ I
<i>Aethusa cynapium</i>				* Chenopodium foliosum ○ I
<i>Agrostemma githago</i>				<i>Chenopodium polyspermum</i> ● S I?
<i>Agrostis stolonifera</i>	○	I		* <i>Chenopodium vulvaria</i>
* <i>Ajuga chamaepitys</i>				<i>Chrysanthemum segetum</i> ●
<i>Alliaria petiolata</i>	○	I		<i>Cichorium intybus</i> ○
<i>Allium oleraceum</i>	○	I		Cirsium arvense ○ I
* <i>Allium vineale</i>	○	I		Cirsium eriophorum ○ I
<i>Alopecurus myosuroides</i>				<i>Cirsium vulgare</i> ○ I
<i>Anagallis arvensis</i>	●			* <i>Conium maculatum</i> ○
<i>Anchusa arvensis</i>				<i>Convolvulus arvensis</i> ○ I
* <i>Anchusa officinalis</i>	○			Cuscuta europæa ● I
* <i>Androsace maxima</i>				* Cynoglossum officinale ○ I?
<i>Anthemis arvensis</i>				<i>Daucus carota</i> ○ I
<i>Anthemis cotula</i>				* Descurainia sophia
<i>Apera spica-venti</i>		I?		<i>Echinops exaltatus</i> ○ Neo
<i>Aphanes arvensis</i>				* <i>Echinops sphaerocephalus</i> ○
<i>Arabidopsis thaliana</i>				<i>Echium vulgare</i> ○
<i>Arctium lappa</i>	○			* Elymus hispidus ○ I
<i>Arctium minus</i>	○	I		Elymus repens ○ I
<i>Arctium tomentosum</i>	○			Epilobium ciliatum ○ Neo
<i>Arenaria serpyllifolia</i>		I		Epilobium montanum ○ I
<i>Armoracia rusticana</i>	○	Neo		<i>Epilobium roseum</i> ○ I
* <i>Artemisia absinthium</i>	○			<i>Epilobium tetragonum</i> ○ I
<i>Artemisia vulgaris</i>	○	I		Equisetum arvense ○ I
* <i>Asperugo procumbens</i>				<i>Erodium cicutarium</i> ○ I
<i>Atriplex patula</i>	●	S		Erophila verna I
<i>Atriplex prostrata</i>	●	S	I	<i>Erysimum cheiranthoides</i> I?
<i>Avena fatua</i>				<i>Euphorbia exigua</i> ●
<i>Barbarea intermedia</i>	○	Neo?		<i>Euphorbia helioscopia</i> ●
* <i>Berteroa incana</i>	○	Neo		<i>Euphorbia peplus</i> ●
<i>Bromus grossus</i>		Neo?		<i>Euphorbia platyphyllos</i> ● I?
<i>Bromus hordeaceus</i>		I		<i>Falcaria vulgaris</i> ○ I
<i>Bromus inermis</i>	○	I		<i>Fallopia convolvulus</i> ● S
<i>Bromus secalinus</i>				* <i>Filago arvensis</i> I
* <i>Bromus squarrosus</i>		Neo		<i>Fumaria officinalis</i>
<i>Bromus tectorum</i>				<i>Fumaria rostellata</i>
<i>Bunias orientalis</i>	○	Neo?		<i>Fumaria schleicheri</i>
* <i>Bunium bulbocastanum</i>	○			<i>Fumaria vaillantii</i>
* <i>Bupleurum rotundifolium</i>				<i>Gagea villosa</i> ○
<i>Calystegia sepium</i>	○	I		<i>Galeopsis bifida</i> ● I
* <i>Camelina sativa</i> agg.				<i>Galeopsis pubescens</i> ● S? I
<i>Campanula rapunculoides</i>	○	I		<i>Galeopsis speciosa</i> ● I
<i>Capsella bursa-pastoris</i>		I?		<i>Galeopsis tetrahit</i> ● I
<i>Cardamine hirsuta</i>		I		<i>Galinsoga ciliata</i> ● Neo
<i>Carduus crispus</i>	○	I		<i>Galinsoga parviflora</i> ● Neo
<i>Carduus nutans</i>	○			<i>Galium aparine</i> I
* <i>Caucalis platycarpus</i>				<i>Galium spurium</i>
<i>Centaurea cyanus</i>				<i>Geranium columbinum</i>
<i>Cerastium glomeratum</i>				<i>Geranium dissectum</i>
<i>Chaenorhinum minus</i>	●			<i>Geranium molle</i> ○
<i>Chaerophyllum aureum</i>	○	I		<i>Geranium pusillum</i> ○

Geranium pyrenaicum	Neo	Polygonum aviculare	I
Geranium robertianum	I	Potentilla anserina	I
Geum urbanum	I	Potentilla reptans	I
Gnaphalium uliginosum	I	Puccinellia distans	I
Herniaria glabra		Ranunculus arvensis	
Holcus mollis	I	Ranunculus repens	I
* Holosteum umbellatum	I	Raphanus raphanistrum	
* Hyoscyamus niger		* Rapistrum rugosum	
Hypericum humifusum	I	Reseda lutea	
Hypericum perforatum	I	Rorippa sylvestris	I
* Isatis tinctoria		Rumex acetosella	I
Juncus bufonius	I	Rumex crispus	I
Juncus compressus	I	Rumex longifolius	Neo
Juncus tenuis	Neo	Rumex obtusifolius	I
Lamium album		* Rumex patientia	Neo
Lamium amplexicaule		Rumex pseudoalpinus	I
Lamium maculatum	I	Sagina procumbens	I
Lamium purpureum		Saxifraga tridactylites	I
* Lappula squarrosa		* Scandix pecten-veneris	
Lapsana communis	I	Scleranthus annuus	
Lathyrus aphaca		* Scorzonera laciniata	I
Lathyrus hirsutus		* Senecio squalidus	I
Lathyrus tuberosus	I?	Senecio viscosus	I
Legousia hybrida		Senecio vulgaris	I?
Lepidium campestre		Sherardia arvensis	
Linaria repens	I	Silene latifolia	I?
Linaria vulgaris	I	Silene noctiflora	
Lithospermum arvense		Sinapis arvensis	
Lolium perenne	I	* Sisymbrium austriacum	I
Malva alcea		* Sisymbrium irio	Neo
Malva moschata		Sisymbrium officinale	
Malva neglecta		Sonchus arvensis	I
Matricaria discoidea	Neo	Sonchus asper	I?
Matricaria recutita		Sonchus oleraceus	I?
Medicago lupulina	I	Spergula arvensis	
Melampyrum arvense	I	Spergularia rubra	
Melilotus albus		Stachys arvensis	S?
Melilotus altissimus	I	Stellaria media	
Melilotus officinalis		Tanacetum vulgare	
Mentha arvensis	I	Thlaspi arvense	
Myosotis arvensis		* Tragopogon dubius	I
Myrrhis odorata	I	Trifolium arvense	I
Neslia paniculata		Tripleurospermum	
* Ornithogalum		perforatum	
umbellatum agg.		Tussilago farfara	I
Ornithopus perpusillus	I	Urtica dioica	I
Oxalis stricta	Neo	Urtica urens	
Papaver argemone		* Vaccaria hispanica	
Papaver dubium		Valerianella dentata	I?
Papaver rhoeas		Valerianella locusta	
Pastinaca sativa	I?	Verbascum lychnitis	I
Persicaria amphibia	I	Verbascum nigrum	I
Persicaria hydropiper	S I	Verbascum thapsus	I
Persicaria lapathifolia	S I	Veronica agrestis	
Persicaria maculosa	S I	Veronica arvensis	
Peucedanum ostruthium	I	Veronica hederifolia	I
Picris hieracioides	I?	Veronica opaca	
Plantago major	I	Veronica peregrina	Neo
Poa annua	I	Veronica persica	Neo
* Poa bulbosa	I?	Veronica polita	
Poa compressa	I	* Veronica praecox	I
Poa supina	I	Vicia angustifolia	
Poa trivialis	I	Vicia hirsuta	I?
* Polycnemum arvense		Vicia tetrasperma	I?
(+ P. majus)	S	Viola arvensis	
Polygonum arenastrum	I		

Tab.5: Ruderal- und Segetalpflanzen,
die in Mitteleuropa auf tiefe und mittlere Lagen beschränkt bleiben¹

*	Höhengrenze liegt außerhalb der Trockengebiete tiefer ²		
Fettdruck	in der Regel auf Tieflagen beschränkt		
Normaldruck	maximal bis in mittlere Höhenlagen		
Kleindruck	hauptsächlich in tiefen (und mittleren) Lagen, nur ausnahmsweise bis in hohe Lagen		
[]	nördlich der Alpen sehr selten		
C ₄	C ₄ -Pflanze ⁶		
●	(fast) ausschließlich sommerannuell ³		
○	pluri- oder perenner Lebenszyklus ³		
S	spätblühende Annuelle ⁴		
Neo	Neophyt ⁵		
I	(wahrscheinlich) indigen ⁵		
[Abutilon theophrastii]		S	
<i>Athaea hirsuta</i>			
Amaranthus albus	C ₄ ●	S	Neo
Amaranthus blitoides	C ₄ ●	S	Neo
<i>Amaranthus blitum</i>	C ₄ ●	S	
<i>Amaranthus bouchonii</i>	(C ₄) ●	S	Neo
[Amaranthus deflexus]	C ₄ ○		Neo
Amaranthus graecizans	C ₄ ●	S	Neo?
<i>Amaranthus powellii</i>	C ₄ ●	S	Neo
<i>Amaranthus retroflexus</i>	C ₄ ●	S	Neo
Ambrosia artemisiifolia	●	S	Neo
<i>Anagallis foemina</i>	●		I?
<i>Anthriscus caucalis</i>			
Artemisia annua	●	S	Neo
Atriplex tatarica	C ₄ ●	S	Neo
[Avena sterilis]			Neo
<i>Ballota nigra</i>			
[Bromus madritensis]			Neo
* <i>Bromus sterilis</i>			
<i>Bryonia alba</i>			
<i>Bryonia dioica</i>			I?
Calendula arvensis			
[Calepina irregularis]			Neo
Catapodium rigidum			Neo
[Centaurea calcitrapa]			Neo
[Centaurea solstitialis]		S	Neo
[Ceratocephala falcata]			I?
<i>Chaerophyllum temulum</i>	○		I
<i>Chamaesyce humifusa</i>	(C ₄) ●		Neo
<i>Chamaesyce maculata</i>	C ₄ ●		Neo
<i>Chamaesyce nutans</i>	C ₄ ●	S	Neo
<i>Chamaesyce prostrata</i>	C ₄ ●		Neo
<i>Chamaesyce serpens</i>	C ₄ ●		Neo
* <i>Chenopodium ficifolium</i>	●	S	
* <i>Chenopodium glaucum</i>	●	S	
* <i>Chenopodium hybridum</i>	●		
* <i>Chenopodium murale</i>	●	S	
* <i>Chenopodium opulifolium</i>	●	S	
* <i>Chenopodium rubrum</i>	●	S	I
<i>Chondrilla juncea</i>	○		I
<i>Consolida regalis</i>			
[Conyza albida]		S	Neo
<i>Conyza canadensis</i>		S	Neo
<i>Coronopus didymus</i>			Neo
<i>Coronopus squamatus</i>			I
* <i>Crepis foetida</i>			
<i>Crepis pulchra</i>			I?
[Crepis sancta]			Neo
<i>Crepis setosa</i>			Neo
<i>Cymbalaria muralis</i>			Neo
Cynodon dactylon	C ₄ ○		Neo
Cyperus esculentus	C ₄ ○		Neo
Datura stramonium	●	S	Neo
<i>Digitaria ischaemum</i>	C ₄ ●		S
<i>Digitaria sanguinalis</i>	C ₄ ●		S
<i>Diplotaxis muralis</i>	○		Neo
* <i>Diplotaxis tenuifolia</i>	○		Neo
[Diplotaxis viminea]			Neo
<i>Echinochloa crus-galli</i>	C ₄ ●		S
Eragrostis ciliaris	C ₄ ●		S
<i>Eragrostis minor</i>	C ₄ ●		S
<i>Eragrostis multicaulis</i>	(C ₄) ●		S
<i>Eragrostis pilosa</i>	C ₄ ●		S
[Erigeron karvinkianus]	○		Neo
<i>Erucastrum gallicum</i>	○		
Euphorbia falcata	●		
<i>Fallopia dumetorum</i>	●	S	I
Filago lutescens			I
Filago pyramidata			I
<i>Filago vulgaris</i>			I
[Fumaria muralis]			Neo
Galium parisiense			
<i>Galium tricornutum</i>			
<i>Geranium rotundifolium</i>			Neo?
Heliotropium europaeum			S
Herniaria hirsuta			Neo?
[Hirschfeldia incana]			Neo
* <i>Hordeum murinum</i>			
<i>Kickxia elatine</i>			S
<i>Kickxia spuria</i>			S
<i>Lactuca saligna</i>			I
<i>Lactuca serriola</i>			I?
<i>Lactuca virosa</i>			I
<i>Legousia speculum-veneris</i>			
Lepidium graminifolium			I
<i>Lepidium ruderale</i>			
<i>Lepidium virginicum</i>			Neo
<i>Malva sylvestris</i>			
<i>Marrubium vulgare</i>			
[Medicago arabica]			Neo
Mentha suaveolens	○		
<i>Mercurialis annua</i>	●		
<i>Misopates orontium</i>	●		S
<i>Nepeta cataria</i>	○		
<i>Onopordum acanthium</i>	○		
<i>Oxalis corniculata</i>	○		Neo
<i>Oxalis dillenii</i>	○		Neo
Panicum capillare	C ₄ ●	S	Neo
Panicum dichotomiflorum	C ₄ ●	S	Neo
Panicum miliaceum	C ₄ ●	S	Neo

8. Mögliche Ursachen der Bindung an Wärmegebiete

8.1 Verkürzte Vegetationsperiode im Gebirge

Die zur Pflanzenentwicklung günstige Zeit wird im Gebirge mit abnehmenden Temperaturen kürzer. Davon betroffen sind vor allem annuelle Arten; denn anders als pluri*- und perenne Arten können sie

- nicht auf Reservestoffe der Vorjahre aufbauen, weshalb ihre Entwicklung von Anfang an \pm stark vom Klima abhängig ist;
- nicht auf generatives Wachstum „verzichten“; generatives Wachstum aber ist energieaufwendiger als vegetatives; (LARCHER 1994: 228);
- ihren Lebenszyklus nicht auf mehrere Jahre ausdehnen**.

Die im Gebirge verkürzte Vegetationszeit kann für bestimmte Pflanzengruppen nochmals erheblich eingeengt sein, vor allem für:

- Arten, die keinen Frost ertragen (fast alle sommerannuellen C₄-Pflanzen, *Galinsoga* ssp. u.a.; seltener ausdauernde Arten wie *Bryonia* ssp. und *Calystegia sepium*); im Bereich der Siedlungsgrenze besteht selbst im Hochsommer Bodenfrostgefahr (vgl. Tab. 2). [Die frostfreie Zeit kann allerdings in ozeanisch getönten Gebirgen ungleich länger sein, weshalb dort u.U. auch frostempfindliche Arten wie z.B. *Galinsoga* ssp. bis in die Hochlagen vordringen.]
- Wärmekeimer*** (vgl. LAUER 1953); optimale Keimungsbedingungen werden erst spät im Jahr erreicht.
- Spätblühende Annuelle (vgl. Tab. 4, 5 und Abb. 1); der Blühbeginn kann so spät liegen (z.B. bei Kurztagpflanzen*** wie *Ambrosia artemisiifolia*; SALISBURY 1963: 211), daß nicht einmal in Tieflagen überall eine Dauerbesiedlung möglich ist.

Auf eine lange, warme Vegetationsperiode sind vor allem Sommerannuelle angewiesen. Entsprechend groß ist unter den Sommerannuellen der Anteil an Wärmezeigern (vgl. Abb. 1).

Zeitlich ähnlich eingeengt wie bei Sommerannuellen ist die Entwicklung der Winterannuellen. Trotzdem dringen sie ähnlich gehäuft wie pluri- und perenne Arten bis in die Hochlagen vor (vgl. Abb. 1). Der Grund liegt wahrscheinlich weniger darin, daß der zur Entwicklung verfügbare Zeitraum etwas länger sein kann als bei den Sommerannuellen, indem die Keimung in den Herbst oder Winter vorverlegt ist; entscheidender dürfte die Verlagerung der Hauptentwicklung in das Winterhalbjahr sein, d.h. in einen relativ niedrigen Temperaturbereich.

8.2 Hohe Wärmeansprüche im Sommer

Temperaturabhängigkeit des Photosynthesemodus

C₄-Pflanzen (vgl. Tab.5) sind in ihrer Photosynthese an höhere Temperaturen gebunden als C₃-Pflanzen (LARCHER 1985: 109f., MENGEL 1991: 84); sie sind nur dort konkurrenzfähig, wo in der Vegetationszeit Minimaltemperaturen von ca. 10°C nicht unterschritten werden (LONG 1983). C₄-Pflanzen sind daher grundsätzlich Wärmezeiger (vgl. Abb. 1).

Auch die Bindung an warme Tieflagen über den Photosynthesemodus betrifft nahezu ausschließlich die Sommerannuellen: fast alle C₄-Pflanzen sind sommerannuell [ausdauernd sind lediglich *Amaranthus deflexus* (z.T.), *Cynodon dactylon*, *Cyperus esculentus* und *Sorg-*

incl. bienne Arten

Lediglich Annuelle, die eine Samenbank aufbauen (vgl. z.B. GRIME et al. 1988), sind nicht unbedingt darauf angewiesen, alljährlich ihren gesamten Lebenszyklus erfolgreich zu durchlaufen.

Die Kenntnisse über Keimung sowie zum Verhalten gegenüber Frost und Photoperiodik sind immer noch zu lückenhaft, als daß sie in Tab. 4 und 5 hätten berücksichtigt werden können.

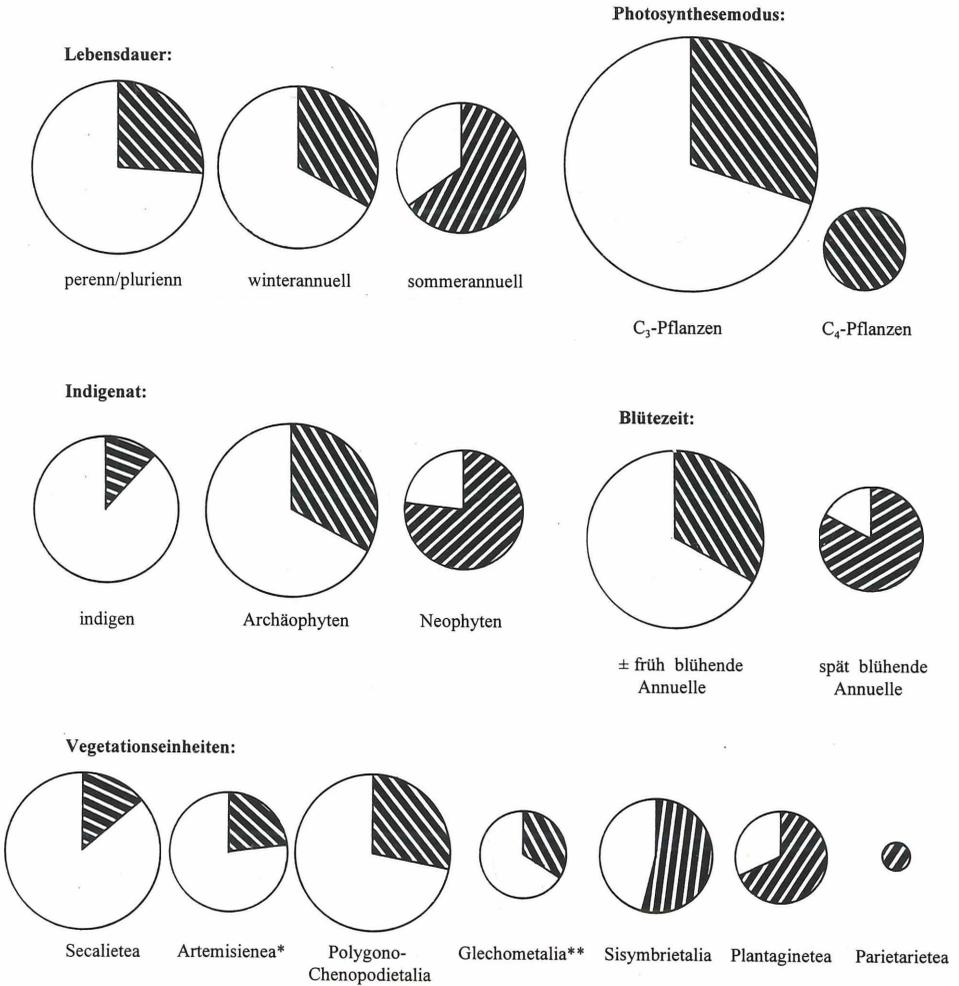


Abb. 1: Anteil der Wärmezeiger in verschiedenen Pflanzengruppen (schwarz schraffiert) – graphische Darstellung der Tabellen 4 und 5 (vgl. auch die Anmerkungen zu Tab. 4, 5).

Syntaxonomische Gliederung nach OBERDORFER (1994); es wurden nicht nur Kennarten berücksichtigt, sondern auch stete Begleiter.

* incl. *Agropyretea*, *Rumicion alpini*

** excl. *Rumicion alpini*

Fragliche Einstufungen (Indigenat, Blütezeit) sind in Abb. 1 nicht enthalten.

hum halepense (z.T.)). C₄-Pflanzen sind in der Regel zugleich auch Wärmekeimer, nicht selten Spätblüher und außerdem Arten, die keinen Frost ertragen (z.B. *Amaranthus* spp., *Chamaesyce* spp., *Digitaria* spp., *Portulaca oleracea*).

Temperaturabhängigkeit der Wasseraufnahme

Im Einfluß der Bodentemperatur auf die Wasseraufnahme – direkt wie auch indirekt über das Wurzelwachstum (vgl. z.B. STEUBING & SCHWANTES 1981: 287) – wird ein Hauptgrund vermutet, daß tropische und subtropische Arten nicht in kühlere Regionen vordringen (LARCHER 1994: 227); inwieweit dies auch bei Ruderal- und Segetalpflanzen in Mitteleuropa eine Rolle spielt, ist nicht bekannt.

Temperaturabhängigkeit der Keimung

Wärmekeimer haben nur bedingt ausgesprochen hohe Wärmeansprüche; denn oft ist lediglich das Keimungsoptimum hin zu hohen Temperaturen verschoben (vgl. z.B. LAUER 1953: 557, Tab. 3). Die Keimung kann jedoch schon bei relativ tiefen Temperaturen einsetzen und muß damit auch im Gebirge nicht außergewöhnlich spät liegen. Merklich verzögert ist der Entwicklungsbeginn im Gebirge oft nur deshalb, weil Wärmekeimer meist zugleich frostempfindlich sind und früh aufgelaufene Pflanzen daher gewöhnlich den Spätfrösten zum Opfer fallen.

8.3 Hohe Wärmeansprüche im Winter

Sommerannuelle überdauern den Winter als Same – in winterkalten Regionen vielleicht sogar besser als in wintermilden [vgl. PRIESTLEY (1986: 56ff.) zur Überdauerung von Samen bei Kälte]. Auch für die meisten Pluri- und Perennen ist der Winter eine Ruhezeit; selbst bei strenger Winterkälte (vor allem in ausgesprochenen Kaltluftlagen und bei fehlendem Schneeschutz) ist die Höhenverbreitung in der Regel nicht eingeschränkt (vgl. Tab. 4).

Daß aber auch tatsächlich die klimatischen Verhältnisse im Winterhalbjahr ausbreitungsbegrenzend wirken können, läßt sich aus Parallelen zur Gesamtverbreitung erschließen: Arten, die keine (strenge) Winterkälte ertragen, fehlen meist nicht erst in den Hochlagen, sondern im relativ winterkalten Mitteleuropa bereits in den Tieflagen; im eu-ozeanisch geprägten und daher wintermilderen Westeuropa sind sie dagegen häufiger und reichen meist weiter nach Norden. Dies betrifft nicht nur überwinternde pluri- und perenne Arten, sondern vor allem Pflanzen, die im Winterhalbjahr ihre (hauptsächliche) Entwicklung haben: die Winterannuellen. Sommerannuelle Tieflagenarten sollten dagegen im eu-ozeanischen und damit gegenüber Mitteleuropa sommerkühleren Westeuropa eher zurücktreten.

Ein Vergleich mit der Flora Großbritanniens (PERRING & WALTERS 1992) bestätigt diese Vermutung. Von den winterannuellen, pluri- und perennen Tieflagenarten Mitteleuropas (Tab. 5) kommen in Großbritannien ca. 60% vor, von den sommerannuellen Tieflagenarten dagegen nur ca. 30%.

Anhand von Einzelbeispielen läßt sich dies noch verdeutlichen. Etliche Wärmezeiger Mitteleuropas, die nördlich der Alpen nur noch selten auftreten, gehören in Großbritannien zum festen und keineswegs seltenen Bestand der Flora, z.B. *Avena sterilis*, *Catapodium rigidum*, *Fumaria muralis*, *Geranium rotundifolium*, *Medicago arabica*, *Mentha suaveolens*, *Papaver hybridum*, *Parietaria judaica*, *Polycarpon tetraphyllum*, *Rumex pulcher* und *Torilis arvensis*.

An wintermilde Regionen gebunden sind vor allem Arten, die im Mediterrangebiet beheimatet sind, wo die Vegetationszeit ins Winterhalbjahr fällt und nicht oder nur selten durch Frost unterbrochen wird.

Für die Mehrzahl der Winterannuellen wird jedoch Winterkälte auch in den Gebirgen Mitteleuropas zu keinem begrenzenden Faktor (vgl. Tab. 4 und Abb. 1) bzw. erst, wenn sie mit Nässe verbunden ist. Die Entwicklung vieler Winterannueller, z.B. zahlreicher Wintergetreidebegleiter, kann ± unbeschadet durch trockene Kälte unterbrochen werden – wie auch ein Großteil der pluriennen (und perennen) Arten unter solchen Bedingungen erfolgreich überwintert. Sie steigen in den Trockengebieten Mitteleuropas bis in die Hochlagen an, bleiben aber in niederschlagsreichen Regionen meist auf die (vergleichsweise trockenen) Tieflagen beschränkt (vgl. die mit Stern gekennzeichneten Arten in Tab. 4).

9. Warum haben die Feuchtigkeitsverhältnisse auf die Höhenverbreitung von Ruderal- und Segetalpflanzen einen so großen Einfluß?

Im überwiegend (sub)ozeanisch getönten Mitteleuropa verhalten sich Trockenheits- und Wärmezeiger vielerorts gleich: es sind ± strenge Tieflagenarten. Trockenheitszeiger geben sich nur in den montanen Trockengebieten zu „erkennen“, wo sie im Gegensatz zu den Wärmezeigern bis in höchste Lagen ansteigen; warum nur dort?

9.1 Wie wirkt Trockenheit auf Ruderal- und Segetalpflanzen?

Die physiologische Konstitution ist unter Konkurrenzbedingungen häufig eingengt; das ist besonders auffällig im Verhalten gegenüber den Feuchtigkeitsverhältnissen: die Bindung an Trockenstandorte oder Trockenklimate ergibt sich oft erst aus dem Wechselspiel mit Konkurrenten (ELLENBERG 1953, ELLENBERG & SNOY 1954). So ist wohl auch zu verstehen, daß viele annuelle und plurienne Ruderalpflanzen nur in den Trockengebieten konkurrenzfähig sind – dort, wo die Wuchskraft perenner, überwiegend frischebedürftiger Arten geschwächt ist; nur dort ist die Vegetation auch ohne häufiges Eingreifen des Menschen lückig genug für Keimung und Jugendentwicklung kurzlebiger Arten.

Doch scheinen viele Trockenheitszeiger nicht nur durch Konkurrenten auf Trockengebiete bzw. trockene Standorte abgedrängt zu werden. Nässe kann auch direkt wirken:

- viele Arten sind empfindlich gegen (stauende) Nässe im Wurzelbereich, insbesondere während ihrer Jugendentwicklung;
- Blüte und Samenreife können unter Nässe leiden;
- etliche pluri- und perenne Arten überdauern naß-kalte Winter nicht, während sie trockene Winterkälte unbeschadet überstehen.

So lautet denn auch das zusammenfassende Urteil von LARCHER: „In der Regel gehen die meisten Pflanzen schneller durch Vernässung zugrunde als durch Bodenaustrocknung.“ (LARCHER 1994: 297). Diese Befunde wurden experimentell bisher kaum untersucht, in der gärtnerischen Praxis aber immer wieder bestätigt. Bei etlichen Arten ist die Bindung an Trockengebiet (bzw. trockene Standorte) weniger durch die Fähigkeit bedingt, Trockenheit zu ertragen als vielmehr durch die Empfindlichkeit gegenüber Nässe – sie werden nicht erst durch Konkurrenten auf trockene Standorte abgedrängt, sondern sind überhaupt nur hier lebensfähig.

9.2 Sind Trockengebiete zugleich Wärmegebiete?

Edaphische und klimatische Trockenheit gehen in der Regel einher mit einer gewissen Wärmegunst; denn trockene Böden erwärmen sich stärker als feuchte, und geringe Niederschlagsmengen sind häufig die Folge geringerer Bewölkung und deshalb korreliert mit längerer Sonnenscheindauer. Dennoch ist es nicht zulässig, Trockengebiete grundsätzlich als Wärmegebiete zu bezeichnen; denn auch in Trockengebieten bleibt die höhenabhängige Temperaturabnahme erhalten.

Wenn man von Wärmegunst spricht, dann gilt dies vor allem im Vergleich zu niederschlagsreichen Regionen in gleicher Höhenlage. Auch die Bezeichnung Sommerwärmegebiete, die für montane Trockenregionen häufig verwendet wird, ist nur bedingt richtig; die für (sub)kontinentale Klimate charakteristische nächtliche hohe Ausstrahlung und damit verbundene Abkühlung ist auch im Sommer gegeben.

So verwundert es denn auch nicht, daß Wärmezeiger in hoch gelegenen Trockeninseln der Alpen vollständig fehlen, das Inventar an Trockenheitszeigern aber ähnlich ist wie in den Tieflagentrockengebieten. Im Queyras, einem Trockengebiet der Westalpen (vgl. Tab.1), sind beispielsweise noch in 2000 m Höhe (bei Jahresniederschlagsmengen von nur 700 bis 800 mm) Arten anzutreffen wie *Berteroa incana*, *Bromus squarrosus* und *Bromus tectorum*, *Chenopodium vulvaria*, *Conium maculatum*, *Fumaria schleicheri*, *Tragopogon dubius*, *Veronica polita* und *Veronica praecox*; sie alle galten bisher im überwiegend niederschlagsreichen westlichen Mitteleuropa als ± ausgeprägte Wärmezeiger.

10. Indigenat und soziologische Bindung von Wärmezeigern

Die meisten Wärmezeiger kamen wohl erst mit dem Menschen nach Mitteleuropa [bzw. sind erst in der Kulturlandschaft (unter z.T. veränderten Klimabedingungen?) entstanden]. Auch bei den vergleichsweise wenigen Arten unter den Wärmezeigern, die als indigen eingestuft werden (Tab. 5), ist ihre Ursprünglichkeit in der Naturlandschaft meist nicht nachgewiesen, sondern lediglich aus Vorkommen in der heutigen naturnahen Vegetation erschlossen. (Daß dieser Schluß nur mit Vorbehalten gezogen werden darf, zeigen die agri-

phytischen Vorkommen von Archäophyten und Neophyten in Mitteleuropa; vgl. LOHMEYER & SUKOPP 1992.)

Auffallend groß ist der Anteil der Wärmezeiger unter den Neophyten (vgl. Abb. 1). Auch wenn manche von ihnen sich vielleicht noch in Ausbreitung befinden und ihre endgültige Arealgrenze noch nicht erreicht haben dürften, ist doch gerade bei vielen Neophyten tatsächlich ein großes Wärmebedürfnis nachgewiesen (z.B. C₄-Modus der Photosynthese).

Wärmezeiger sind gehäuft in bestimmten Pflanzengesellschaften (vgl. Abb. 1):

- in Mauerfugengesellschaften;
- in (einjährigen) Trittgemeinschaften; auf den besonders hohen C₄-Pflanzenanteil weisen auch ČARNI & MUCINA (1998) hin;
- in einjährigen Ruderalgesellschaften.

Das bestätigt den Zusammenhang zwischen Lebensdauer und Wärmebedürfnis. Eine Ausnahme machen jedoch die Mauerfugengesellschaften, die größtenteils aus ausdauernden Wärmezeigern aufgebaut werden. Auch weitere, in Tab. 5 nicht berücksichtigte *Parietaria*-Arten verhalten sich ähnlich (*Antirrhinum majus*, *Centranthus ruber*, *Cheiranthus cheiri*, im äußersten Südwesten des Untersuchungsgebietes ferner *Umbilicus rupestris*). Auf Gesteinsspalten jeglicher Art als bevorzugtem Wuchsort wärmebedürftiger Ruderalpflanzen wurde bereits hingewiesen; abweichend von den übrigen „Gesteinsspaltengesellschaften“ (einjährige Trittgemeinschaften) bleiben Mauerfugengesellschaften jedoch auf wintermilde Regionen beschränkt.

11. Gibt es Kältezeiger unter den Ruderal- und Segetalpflanzen?

ELLENBERG beschreibt bewußt nur das ökologische Verhalten – nicht die „ökologischen Ansprüche“, um klarzustellen, daß sich das physiologische Verhalten nicht (unbedingt) aus Geländebeobachtungen erschließen läßt. Was das ökologische Verhalten gegenüber der Temperatur betrifft, so bleibt ELLENBERG allerdings nicht neutral beschreibend: statt wertfrei von Tieflagenarten (oder südlich verbreiteten Pflanzen) spricht er von „Wärmezeigern“. Daß dies nur bedingt richtig ist, wurde in dieser Arbeit gezeigt.

Auch sollten Hochlagenarten nicht als „Kältezeiger“ bezeichnet werden (*Peucedanum ostruthium*, *Poa supina*, (*Rumex pseudoalpinus*), *Senecio squalidus*). Für manche konnte inzwischen nachgewiesen werden, daß sie nicht streng an Hochlagen gebunden bleiben (vgl. z.B. GERSTBERGER et al. 1996 am Beispiel *Poa supina*); auch die übrigen wären in Tieflagen – zumindest an Sonderstandorten – wahrscheinlich nicht nur lebens-, sondern sogar konkurrenzfähig. Ähnlich wie bei anderen Ruderal- und Segetalpflanzen, die regional gehäuft in Hochlagen vorkommen (vgl. z.B. *Galeopsis tetrahit*, *Veronica agrestis*), werden Tieflagen anscheinend nur deshalb häufig gemieden, weil sie im allgemeinen zu (luft)trocken sind.

„Kältezeiger“ gehören wie alle übrigen in Tab. 4 genannten Arten zu den Pflanzen mit geringem Wärmebedürfnis.

ELLENBERG erweckt in seinem ersten Versuch, T-Zahlen, Höhenstufen und Lufttemperatur zu parallelisieren (ELLENBERG et al. 1991: 14), den Eindruck, daß sich auch bei solchen Arten, die von den Tieflagen bis in mittlere bzw. hohe Lagen ansteigen (T₆, T₅), ihr Verbreitungsschwerpunkt auf einen recht schmalen Temperaturbereich einengen ließe [(5.0)6.0–7.5(8.5)°C] – was bedeuten würde, daß nicht nur in höheren Lagen bei tieferen Temperaturen das Gedeihen nur noch eingeschränkt oder gar nicht mehr möglich ist, sondern auch bei höheren Temperaturen in den Tieflagen; dies ist aber für mitteleuropäische Ruderal- und Segetalpflanzen bisher nicht belegt.

Die T-Zahlenskala als Ausdruck abgestuften Wärmebedürfnisses läßt sich wohl nur insofern mit Temperaturwerten parallelisieren, als ein unterer Grenzwert angegeben werden könnte, der zu den Hochlagen hin im allgemeinen nicht unterschritten wird. Ein solches Vorgehen scheint aber beim gegenwärtigen, noch unzureichenden Kenntnisstand verfrüht zu sein.

Literatur

- AELLEN, P. (1960/61): *Chenopodium*. – In: HEGI, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. 2. Aufl. Bd. 3, 2: 569–659. Hanser, München.
- ANDRÉS, I.M. (1993): A revised list of the European C₄ plants. – *Photosynthetica* 26(3): 323–331. Praha.
- BÄSSLER, M., JÄGER, E.J., WERNER, K. (1996): Exkursionsflora von Deutschland (begr. von W. ROTHMALER). 16. Aufl. Bd. 2. – Fischer, Jena u.a.: 639 S.
- BAKER, H.G. (1974): The evolution of weeds. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 1–24. Palo Alto.
- BERTSCH, K. (1919): Wärmepflanzen im oberen Donautal. – *Bot. Jahrb. Syst.* 55(4): 313–349. Leipzig.
- BESSE, M., VACCARI, L. (1903): Excursion botanico-minéralogique faite dans les vallées de Saint-Marcel et de Cogne (Val d'Aoste). – *Bull. Murith. Soc. Valais. Sci. Nat.* 32: 87–108. Sion.
- BLANCHET, G. (1977–1982): Chronique Rhône-Alpes: Le temps dans la région Rhônes-Alpes en 1976–1981. – *Rév. Géogr. Lyon* 52(3): 299–312; 53(2): 175–189; 54(2): 187–209; 55(2): 183–203; 56(3): 329–350; 57(3): 301–321. Lyon.
- BOESLER, K.-A. (1978): Mitteleuropa. – In: SPERLING, W., KARGER, A.(Edit.): Fischer Länderkunde Bd. 8, Europa. Frankfurt a.M.: 511 S.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1926): Une reconnaissance phytosociologique dans le Briançonnais. – *Bull. Soc. Bot. France* 69, session extraordinaire: 77–103. Paris.
- (1961): Die inneralpine Trockenvegetation. – Fischer, Stuttgart: 273 S.
- (1970): Zur Kenntnis der inneralpinen Ackergesellschaften. – *Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich* 115(3): 323–341. Zürich.
- (1972): Die Gänsefußweiden der Alpen (*Chenopodium subalpinum*). – *Saussurea* 3: 141–156. Genève.
- (1983): *Fragmenta Phytosociologica Raetica VIII*. Zur Vegetation der Engadiner Wildläger (herausgegeben und ergänzt von R.SUTTER). – *Tuexenia N.S.3*: 319–323. Göttingen.
- , RÜBEL, E. (1932-1936): Flora von Graubünden. – *Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich* 7(1–4). Bern u.a.: 1695 S.
- , THELLUNG, A. (1921): Observations sur la végétation et sur la flore des environs de Zermatt. I. Notes floristiques. – *Bull. Murith. Soc. Valais. Sci. Nat.* 41(1919/20): 18–30. Sion.
- BROCKMANN-JEROSCH, H. (1913): Der Einfluss des Klimacharakters auf die Verbreitung der Pflanzen und Pflanzengesellschaften. – *Bot. Jahrb. Syst.* 49, Beibl. 109: 19–43. Leipzig.
- ČARNÍ, A., MUCINA, L. (1998): Vegetation of trampled soil dominated by C₄ plants in Europe. – *J. Veg. Sci.* 9: 45–56. Uppsala.
- CARTER, R.N., PRINCE, S.D. (1985): The geographical distribution of Prickly Lettuce (*Lactuca serriola*). – *J. Ecol.* 73: 27–64. Oxford (Teil II unter PRINCE et al., Teil III unter PRINCE & CARTER)
- CHAS, E. (1994): Atlas de la flore des Hautes-Alpes. – *Gap*: 816 S.
- COLLINS, R.P., JONES, M.B. (1985): The influence of climatic factors on the distribution of C₄ species in Europe. – *Vegetatio* 64: 121–129. Den Haag.
- DALLA TORRE, K.W.v., SARNTHEIN, L.Graf v. (1906–1913): Flora der gefürsteten Grafschaft Tirol, des Landes Vorarlberg und des Fürstenthumes Liechtenstein. Bd.6, 1–4. – Wagner, Innsbruck.
- DAVISON, A.W. (1970, 1971, 1977): The ecology of *Hordeum murinum* L. – *J. Ecol.* 58: 453–466; 59: 493–506; 65: 523–530. Oxford.
- DEICHMANN, E. (1936): Die obere Grenze der Dauersiedlungen in den Gebirgen Europas. – *Diss. Berlin*: 87 S.
- DOWNTON, W.J.S. (1975): The occurrence of C₄ photosynthesis among plants. – *Photosynthetica* 9(1): 96–105. Praha.
- ELLENBERG, H. (1950): Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden. – Ulmer, Stuttgart: 141 S.
- (1953): Physiologisches und ökologisches Verhalten der selben Pflanzenarten. – *Ber. Deutsch.Bot. Ges.* 65(10/1952): 350–361. Berlin.
- (1974, 1979): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 1., 2.Aufl. – *Scripta Geobot.* 9. Göttingen: 97 bzw. 122 S.
- , SNOY, M.-L. (1954): Physiologisches und ökologisches Verhalten von Ackerunkräutern gegenüber der Bodenfeuchtigkeit. – *Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg* 11: 47–87. Hamburg.
- , WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W., PAULISSEN, D. (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – *Scripta Geobot.* 18. Göttingen: 248 S.
- FISCHER, M.A. (Edit.; 1994): Exkursionsflora von Österreich. – Ulmer, Stuttgart u.a.: 1180 S.

- FLIRI, F. [& SCHÜEPP, M.] (1984): Synoptische Klimatographie der Alpen zwischen Mont Blanc und Hohen Tauern (Schweiz – Tirol – Oberitalien) (= Wiss.Alpenvereinshefte 29). – Innsbruck: 686 S.
- GAMS, H. (1931): Die klimatische Begrenzung von Pflanzenarealen und die Verteilung der hygrischen Kontinentalität in den Alpen. – Z.Ges.Erdk.Berlin 1931(9/10): 321–346. Berlin.
- GERSTBERGER, P., HÖRBACH, H.-D., WURZEL, W. (1996): Taxonomie, Verbreitung und Ökologie von *Poa supina* Schrader in Nordost-Bayern. – Ber. Bayer. Bot. Ges. 66/67: 47–54. München.
- GRIME, J.P., HODGSON, J.G., HUNT, R. (1988): Comparative plant ecology. A functional approach to common British species. – Hyman, London: 742 S.
- HERMANN, F. (1956): Flora von Nord- und Mitteleuropa. – Fischer, Stuttgart: 1154 S.
- HESS, H.E., LANDOLT, E., HIRZEL, R. (1976–1980): Flora der Schweiz. 2. Aufl. Bd. 1–3. – Birkhäuser, Basel u.a.
- HÜGIN, G. (1992): Höhengrenzen von Ruderal- und Segetalpflanzen im Schwarzwald. – Natur & Landschaft 67(10): 465–472. Stuttgart.
- (1995): Höhengrenzen von Ruderal- und Segetalpflanzen in den Alpen. – Flora 190(2): 169–188. Jena.
- (1995a): Höhengrenzen von Ruderal- und Segetalpflanzen in den rheinisch-hessischen Mittelgebirgen (Eifel, Rhön, Rothaargebirge, Vogelsberg, Westerwald). – Decheniana 148: 68–77 (unter Mitarbeit von W. SCHUMACHER). Bonn.
- , HÜGIN, H. (1995): Höhengrenzen von Ruderal- und Segetalpflanzen im Schwarzwald – Nachtrag mit Berücksichtigung der Nachbargebirge (Schwäbische Alb, Vogesen). – Carolinea 53: 45–53. Karlsruhe.
- , – (1996): Neue Höhenrekorde für Ruderal- und Segetalpflanzen in den Alpen. – Ber. Bayer. Bot. Ges. 66/67: 161–174. München.
- JACCARD, H. (1895): Catalogue de la flore valaisanne. – Neue Denkschr. Allg. Schweiz. Ges. Gesamten Naturwiss. 34. Zürich: 472 S.
- JÄGER, E. (1988): Möglichkeiten der Prognose synanthroper Pflanzenausbreitungen. – Flora 180: 101–131. Jena.
- JAUZEIN, P. (1995): Flore des champs cultivés. – Paris: 898 S.
- Klimakunde des Deutschen Reiches (1939) Bd. 2, Tabellen. – Berlin: 560 S.
- KUTTLER, W. (1993): Stadtklima. – In: SUKOPP, H., WITTIG, R.(Edit.): Stadtökologie: 113–153. Fischer, Stuttgart u.a.
- LANDOLT, E. (1977): Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. – Veröff. Geobot. Inst. ETH Rübel 64. Zürich: 208 S.
- LARCHER, W. (1985): Beeinträchtigung von Lebensvorgängen durch Kälte und Frost. – In: LARCHER, W. & HÄCKEL, H.: Meteorologische Pflanzenpathologie. Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Bd. 1, 5. Parey, Berlin u.a.: 326 S.
- (1994): Ökophysiologie der Pflanzen. 5.Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 394 S.
- LAUER, E. (1953): Über die Keimtemperatur von Ackerunkräutern und deren Einfluß auf die Zusammensetzung von Unkrautgesellschaften. – Flora 140: 551–595. Jena.
- LAUTENSACH, H., BÖGEL, R.(1956): Der Jahresgang des mittleren geographischen Höhengradienten der Lufttemperatur in den verschiedenen Klimagebieten der Erde. – Erdkunde 10: 270–282. Bonn.
- LOHMEYER, W., SUKOPP, H.(1992): Agriophyten in der Vegetation Mitteleuropas. – Schriftenreihe Vegetationsk. 25. Bonn-Bad Godesberg: 185 S.
- LONG, S.P. (1983): C4 photosynthesis at low temperatures. – Pl. Cell Environm.6: 345–363. Oxford.
- , WOODWARD, F.I. (Edit.; 1988): Plants and temperature. – Cambridge: 415 S.
- MENGEL, K. (1991): Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. 7. Aufl. – Fischer, Jena: 466 S.
- MONHEIM, F. (1954): St.Véran – Juf – Trepalle. Die drei höchsten Dauersiedlungen der Alpen. – Erde 6(1): 39–60. Berlin.
- (1954a): Agrargeographie der westlichen Hochalpen. – Petermanns Geogr. Mitt. Ergänzungsband 252. Gotha: 136 S.
- MÜLLER-WESTERMEIER, G.(1990): Klimadaten der Bundesrepublik Deutschland. Zeitraum 1951–1980. – Offenbach: 22 + 289 S.
- OBERDORFER, E. (1994): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 7.Aufl. - Ulmer, Stuttgart: 1050 S.
- PERRING, F.H., WALTERS, S.M. (Edit.; 1992): Atlas of the British Flora. 3.Aufl. – London: 441 S.
- PRECHT, H., CHRISTOPHERSEN, J., HENSEL, H., LARCHER, W. (1973): Temperature and life. – Springer, Berlin u.a.: 779 S.
- PRIESTLEY, D.A. (1986): Seed aging. – Comstock, Ithaca u.a.: 304 S.
- RAGHAVENDRA, A.S., DAS, V.S.R. (1978): The occurrence of C4-photosynthesis: A supplementary list of C4 plants reported during late 1974 – mid 1977. – Photosynthetica 12(2): 200–208. Praha.

- SALISBURY, F.B. (1963): The flowering process. – Pergamon, Oxford u.a.: 234 S.
- SCHNEIDER, C., SUKOPP, U., SUKOPP, H. (1994): Biologisch-ökologische Grundlagen des Schutzes gefährdeter Segetalpflanzen. – Schriftenreihe Vegetationsk. 26. Bonn-Bad Godesberg: 356 S.
- SCHÖNWIESE, C. (1995): Klimaänderungen. – Springer, Berlin u.a.: 224 S.
- SCHOLZ, H. (1995): Das Archäophytenproblem in neuerer Sicht. – Schriftenreihe Vegetationsk. 27: 431–439. Bonn-Bad Godesberg.
- SCHREIBER, D. (1973): Entwurf einer Klimaeinteilung für landwirtschaftliche Belange (Bochumer Geographische Arbeiten, Sonderreihe, Bd.3). – Schöningh, Paderborn: 103 S.
- STEUBING, L., SCHWANTES, H.O. (1981): Ökologische Botanik. – Quelle & Meyer, Heidelberg: 408 S.
- THELLUNG, A. (1914): *Amarantus*. – In: ASCHERSON, P., GRAEBNER, P.: Synopsis der Mitteleuropäischen Flora 5: 225–356. Engelmann, Leipzig.
- VACCARI, L. (1904-1911): Catalogue raisonné des plantes vasculaires de la Vallée d'Aoste Bd. 1. – Aoste: 635 S.
- WEBSTER, G.L., BROWN, W.V., SMITH, B.N. (1975): Systematics of photosynthetic carbon fixation pathways in *Euphorbia*. – *Taxon* 24(1): 27–33. Utrecht.
- WILLERDING, U. (1986): Zur Geschichte der Unkräuter Mitteleuropas. – Wachholtz, Neumünster: 382 S.
- WISSKIRCHEN, R., HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Ulmer, Stuttgart: 765 S.
- WOODWARD, F.I. (1997): Life of the edge: a 14-year study of a *Verbena officinalis* population's interactions with climate. – *J. Ecol.* 85: 899–906. Oxford.
- ZAJĄC, A. (1987, 1988): Studies on the origin of archaeophytes in Poland. Part II–IV. – *Zesz. Nauk. Uniw. Jagiellon. Prace Bot.* 14: 7–50; 15: 93–128; 17: 23–51. Kraków.

Dr. Gerold Hügin
Kandelstraße 8
D-79211 Denzlingen