

Akademie für Naturschutz
und Landschaftspflege

Laufen / Salzach



Beiheft 3, Teil 1
zu den
Berichten

Die pflanzenökologische
Bedeutung und Bewertung
von Hecken



Die pflanzenökologische Bedeutung
und Bewertung von Hecken

von
Ernst-Detlef Schulze
Lehrstuhl Pflanzenökologie der Universität Bayreuth
Leiter: Prof. Dr. Ernst-Detlef Schulze

Albert Reif

Manfred Küppers

Mit Beiträgen von Christoph Knop und Katharina Zahner

Herausgeber:
Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege
Postfach 1261 8229 Laufen/Salzach Telefon 086 82/7097-7098

1984

ISSN 0720-9436
ISBN 3-924374-09-0

Inhalt

1.	Gegenstand und Umfang des Forschungsauftrags	5
1.1	Hecken aus pflanzenökologischer Sicht .	5
1.2	Umfang des Forschungsauftrags und erbrachte Leistungen	6
1.3	Wissenschaftliche Schwerpunkte des Forschungsprojektes	6
1.4	Arbeitsablauf und Mitarbeiter	7
1.5	Arbeitsmethoden	7
1.6	Kontakte zu anderen Institutionen	7
2.	Sträucher in der natürlichen und anthropogen beeinflussten Vegetation Mitteleuropas	8
3.	Kohlenstoffhaushalt, Wasserhaushalt, Wachstum und Wuchsform von Holzgewächsen im Konkurrenzgefüge eines Heckenstandortes (Manfred Küppers)	
3.1	Einleitung	10
3.2	Methodik	10
3.3	Ergebnisse	16
3.3.1	Struktur, Phänologie und Zonierung der abiotischen Faktoren eines Heckenstandortes	16
3.3.1.1	Die räumliche Struktur einer Hecke	16
3.3.1.2	Floristische Differenzierung innerhalb einer Hecke	19
3.3.1.3	Klimatische Differenzierung einer Hecke	25
3.3.1.3.1	Das Klima im Tagesgang .	26
3.3.1.3.2	Das Klima im Jahresgang	29
3.3.1.4	Phänologische Differenzierung einer Hecke	32
3.3.1.5	Klimatischer und phänologischer Vergleich zweier Heckenstandorte	36
3.3.2	Kohlenstoffhaushalt, Wasserhaushalt, Wachstum und Konkurrenz der Holzgewächse eines Heckenstandortes	40
3.3.2.1	Der CO ₂ - und H ₂ O-Gasaustausch ausgewählter Holzgewächse eines Heckenstandortes .	40
3.3.2.1.1	Die Photosynthese-Kapazität der Blätter und der Einfluß der Spaltöffnungen	40
3.3.2.1.2	Die Lichtabhängigkeit der CO ₂ -Assimilation und der Leitfähigkeit der Blätter für die Diffusion von CO ₂ und H ₂ O	42
3.3.2.1.3	Die Temperaturabhängigkeit von Nettophotosynthese und Dunkelatmung zu verschiedenen Jahreszeiten	45
3.3.2.1.4	Die Luftfeuchte-Abhängigkeit der Stomata	47
3.3.2.1.5	Tagesgänge des CO ₂ - und H ₂ O-Gasaustauschs	50
3.3.2.1.6	Der Einfluß des Mineralstoffgehaltes auf die CO ₂ -Assimilation und die Länge der Vegetationsperiode	53
3.3.2.1.7	Beziehung zwischen Wasserzustand und Transpiration .	53
3.3.2.1.8	Der CO ₂ -Gasaustausch von Blüten, Früchten und Zweigen	57
3.3.2.2	CO ₂ -Bilanz, jährliche Transpirationsrate und Biomasse-Zuwachs	57
3.3.2.2.1	Die Beeinflussung der Stoffproduktion durch die Klimafaktoren	57
3.3.2.2.2	Die CO ₂ -Bilanz durchschnittlicher Blätter an einzelnen Tagen im Jahresverlauf	61
3.3.2.2.3	Die jährliche Transpiration von Sonnenblättern und ihre Nutzung zur Produktion	62
3.3.2.2.4	Der Zuwachs an oberirdischer Biomasse	64
3.3.2.2.4.1	Die Verteilung der oberirdischen Biomasse	64
3.3.2.2.4.2	Der Zuwachs während einer Vegetationsperiode	76
3.3.2.2.5	Die Kohlenhydratverteilung verschiedener Arten	78
3.3.2.2.6	Der artspezifische Blattflächenindex und sein Einfluß auf das Lichtklima	79
3.3.2.3	Der Wuchs von Holzgewächsen in Hecken	80
3.3.2.3.1	Prinzipien der Verzweigung und Wuchstypus der Versuchspflanzen	80
3.3.2.3.2	Der habituelle Wuchs einzelner Arten auf der Grundlage zuvor genannter Verzweigungsprinzipien	82
3.3.2.3.3	Ausfüllung des Wuchsraumes durch artspezifisches Wachstum	88
3.4	Diskussion	89
3.4.1	Die Bedeutung von Kohlenstoff- und Wasserhaushalt für die Konkurrenzfähigkeit der Arten	89
3.4.2	Die Bedeutung der Wuchs- und Lebensform für die Konkurrenzfähigkeit der Arten und für ihr Vorkommen im Vegetationsgefüge	90

3.5	Zusammenfassung	92
	Summary	93
	Abkürzungen und Symbole	94
3.6	Anhang I	95
3.7	Literaturverzeichnis	100
4.	Die Ökologie wichtiger Holzarten der Hecken	103
5.	Die Beziehungen von Hecken und Ackerrainen zu ihrem Umland (Albert Reif, Christoph Knop, Katharina Zahner, Ernst-Detlef Schulze)	125
5.1	Die historische Bewirtschaftung der Hecke	125
5.2.	Einflüsse der Landwirtschaft auf die Ausbildung der Heckengesellschaften	125
5.2.1	Die Eutrophierung der Hecken durch angrenzende Äcker	125
5.2.2	Zusammenfassung	126
5.2.3	Düngeexperimente in Hecken	127
5.3	Der Einfluß der Landwirtschaft auf die Ausbildung der Heckensäume .	127
5.3.1	Die Abhängigkeit der Saumgesellschaften von der Nutzungsweise des angrenzenden Kulturlandes	127
5.3.2	Zusammenfassung	131
5.4	Die Einflüsse der Landwirtschaft auf die Ausbildung der Ackerraine	131
5.5	Auswirkungen der Hecken auf die landwirtschaftlichen Nutzflächen	132
5.5.1	Der Einfluß auf das Mikroklima	132
5.5.1.1	Die Hecke als Windschutz	132
5.5.1.2	Der Wasserfaktor	133
5.5.1.3	Der Schattenwurf	134
5.5.1.4	Temperatur	134
5.5.2	Der Einfluß auf den Boden	134
5.5.2.1	Nahwirkung der Hecke: Wurzelkonkurrenz	134
5.5.2.2	Erosion	134
5.5.3	Filterwirkung der Hecke .	135
5.5.4	Biologische Wirkungen	135
5.5.4.1	Hecke und Unkraut	135
5.5.4.2	Beeinflussung des Ertrags der angrenzenden Nutzflächen	135
5.5.5	Einfluß auf die Landwirtschaft .	136
5.5.5.1	Hecke als Grenze	136
5.5.5.2	Heckenfläche und landwirtschaftliche Nutzfläche	136
5.5.6	Nutzpflanzen in der Hecke	136
5.5.6.1	Die Hecke als Holzlieferant .	136
5.5.6.2	Gewinnung von Blättern und Früchten	137
5.6	Die Vegetation gepflanzter Hecken in Oberfranken (Katharina Zahner, Albert Reif, Ernst-Detlef Schulze)	137
5.6.1	Die Fichtenhecken der Waldhufendörfer des Frankenwaldes .	137
5.6.2	Neupflanzungen von Hecken im Rahmen der Flurbereinigung	138
5.6.3	Empfehlung für die künstliche Pflanzung von Hecken im nördlichen Nordbayern	140
6.	Die Bewertung der nordbayerischen Hecken aus botanischer Sicht (Ernst-Detlef Schulze und Albert Reif)	141
6.1	Einleitung	141
6.2	Die Einzelbewertungen	141
6.2.1	Die Häufigkeit von Hecken (Heckendichte)	141
6.2.2	Die Häufigkeit des Heckentyps	141
6.2.3	Artenvielfalt	143
6.2.4	Besonderheiten	143
6.3	Die Auswirkungen des botanischen Beitrages zur Heckenbewertung	143
6.4	Zusammenfassung	144
	Summary	144
	Literatur	144

1. Gegenstand und Umfang des Forschungsauftrags

In dem folgenden Abschnitt werden die Zielsetzungen der Arbeit und die Schwerpunkte der Forschungstätigkeit behandelt. Weiterhin wird ein Überblick über den Ablauf der Arbeiten einschließlich der verwendeten Methoden gegeben.

1.1 Hecken aus pflanzenökologischer Sicht

Vermutlich seit den Anfängen einer ackerbaulichen Nutzung treten im Bereich der Mittelgebirge Deutschlands auf Ackerterrassen, Feldrainen und Besitzgrenzen Holzgewächse als naturnahe Bestandteile der Feldflur auf. Im Verlauf einer über viele Jahrhunderte gehenden Entwicklung bildeten sich eigene, oftmals das Landschaftsbild prägende Pflanzengesellschaften heraus. Ein typisches Beispiel für diese Entwicklung ist die Ausbildung von Hecken in Nordbayern. Durch große Unterschiede im geologischen Substrat, der Meereshöhe, der Kontinentalität bzw. Ozeanität des Klimas und nicht zuletzt aufgrund verschiedener Formen der Bewirtschaftung konnte in diesem Raum eine besonders große vegetationskundliche Vielfalt der Hecken entstehen.

Die Bewirtschaftung ist für die Vegetation der Hecken bedeutsam in zweierlei Hinsicht. Durch die langgestreckte, aber schmale Anordnung des Wuchsortes ergibt sich ein großer Randeffect mit Wechselwirkungen zwischen Hecken und Umland. Darüber hinaus wurden Hecken über viele Jahrhunderte hin regelmäßig genutzt, wodurch der Lebenszyklus einzelner Arten und die Entwicklung der Gesellschaften in verhältnismäßig kurzen Abständen immer wieder unterbrochen wurden. Es handelt sich bei Feldhecken um Vegetationsstadien, die zwar floristisch verhältnismäßig stabil sind, dennoch aber ständig dem Einfluß des Menschen unterliegen.

Aus Bewirtschaftung und Vegetationsgeschichte ergibt sich zwangsläufig, daß Hecken komplizierte, heterogen aufgebaute Vegetationseinheiten darstellen, deren vegetationskundliche und standörtliche Beschreibung schwierig und bis heute nicht abgeschlossen ist. Neben der strukturellen Heterogenität tritt bei der vegetationskundlichen Bearbeitung der Hecken eine Schwierigkeit in der Bestimmung der Arten und deren Artvielfalt auf. Die Taxonomie der Holzgewächse (insbesondere Rosa, Rubus und Crataegus), die unter den anthropogen veränderten Umweltbedingungen eine reiche Artenfaltung gefunden haben, ist bis heute nicht vollständig geklärt. Somit gehören die Hecken mit zu den letzten Vegetationseinheiten in Deutschland, die vegetationskundlich und experimentell ökologisch bislang nicht umfassend bearbeitet sind.

Die Erforschung der Hecken als naturnahe Vegetationseinheiten geht zurück auf die vor etwa 30 Jahren begonnene umfassende Strukturwandlung der Landwirtschaft, die zu einem stetigen Rückgang von Flurgehölzen und Flurhecken geführt hat. TÜXEN (1952) hat

in seiner grundlegenden Arbeit »Hecken und Gebüsche« die Stellung der Prunetalia gegenüber den eigentlichen Wäldern herausgearbeitet. Seitdem sind für einzelne Landschaftsräume eingehende Untersuchungen über die Vegetation von Hecken durchgeführt worden (z. B. die Knickhecken in Schleswig-Holstein; WEBER 1967). Für den nordbayerischen Raum gibt es bislang aber keine derartige zusammenfassende und vergleichende Darstellung der Heckenvegetation. Es erscheint daher sinnvoll, die noch vorhandenen nordbayerischen Hecken floristisch und vegetationskundlich zu erfassen. In enger Zusammenarbeit damit steht die taxonomische Erhebung des Arteninventars auf geographisch breiter Basis.

Wissenschaftlich schwerwiegender ist der Umstand, daß trotz eingehender älterer Untersuchungen über die Wechselwirkung von Hecken und Umland bislang keine experimentell analytischen oder beobachtenden Informationen über das Wachstum und die Konkurrenz von Pflanzen in einer Hecke vorliegen. So gibt es keine Daten über die Standortansprüche der einzelnen Gesellschaftstypen. Noch größer ist unser Unwissen über die Konkurrenzbeziehung der Pflanzen selbst in einer Hecke. Weder die mikroklimatischen Gegebenheiten im Wuchsraum einzelner Arten noch die grundlegenden Reaktionen, wie z. B. Wuchs- und Verzweigungsart, Wuchsraten, Photosynthese und Wasserverbrauch im Jahresgang sind selbst für kommune Arten einer Hecke bekannt. Da aber die Kenntnis solcher Größen für das Verständnis der Struktur und Funktion des ökologischen Systems »Hecke« und eine Beurteilung der Ansprüche einzelner Arten in einem Konkurrenzgefüge unerlässlich ist, besteht ein dringender Bedarf an derartigem autökologischen Datenmaterial. Es ist Grundlage für die fundierte Beurteilung bei Problemen der Planung, des Schutzes und der Behandlung von Hecken.

Über die Verbreitung von Hecken in Nordbayern auf geographisch breiter Grundlage ist ebenfalls wenig bekannt. Für das mengenmäßige Vorkommen von Hecken (Heckendichte) spielen eine Vielzahl von Faktoren eine Rolle: das geologische Substrat, die Hangneigung, die Feldgröße und insbesondere die Maßnahmen der Flurbereinigung. Da die Vegetation der Hecken eine sehr langfristige Entwicklung widerspiegelt, ist es bislang unbekannt, wie groß die Heckendichte sein muß, um diesen Vegetationstyp in seinem Charakter und seiner Regenerationsfähigkeit zu erhalten. Fragen der Populationsökologie von Holzgewächsen sind allein wegen der Langlebigkeit der Objekte vorerst nicht zu beantworten, und auch in der vorliegenden Literatur bleibt diese Frage unbeantwortet. Untersuchungen der ursprünglichen Heckendichten, die zu der Zeit vermutlich vorlagen, als die Vegetationseinheiten sich bildeten und stabile Gesellschaften formten, können aber einen ersten Hinweis auf die Erfordernisse geben, die für die Erhaltung dieser Vegetationseinheiten in der Landschaft nötig sind. Die Verbreitung der Hecken ist damit nicht nur das Ergebnis einer Heckenbewertung und ein Freiraum für eine planerische Entscheidung, sondern die Heckendichte ist gleichzeitig »input« einer Bewertung als Maß für die Populationsgrößen, in denen sich natürliche Pflanzengesellschaften historisch entwickeln konnten und über lange Zeiträume erhalten haben. Die vorliegenden Informationen gehen in ein Bewertungssystem ein, in dem ausgehend von regionalen

* Folgende bereits publizierte Arbeiten aus dem Schlußbericht sind in dieser Veröffentlichung nicht abgedruckt:

Zahner, K., Reif, A., Schulze, E.-D.: Die Verbreitung von Hecken in Oberfranken.

Knop, Ch., Reif, A.: Die Vegetation der Ackerterrassen.

Erschienen in Berichte, Heft 6 1982, der Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege.

Reif, A.: Nordbayerische Heckengesellschaften.

Erschienen in Hoppea, Bd. 41, 1983.

Größen der Heckenverbreitung und der Vegetationstypen in Nordbayern die örtlichen Gegebenheiten einzelner Standorte berücksichtigt werden. Ein solches Bewertungssystem, das naturgemäß einfach in der Handhabung sein muß, dessen Kriterien und Schwellenwerte aber auf den wissenschaftlichen Ergebnissen dieser Arbeit beruhen, ist gedacht als Entscheidungshilfe bei zukünftigen Eingriffen in die Landschaft und soll darüber hinaus die Neuanlage ökologisch ausgewogener Hecken ermöglichen.

1.2 Umfang des Forschungsauftrags und erbrachte Leistungen

Der mit dem Landesamt für Umweltschutz in München geschlossene Vertrag vom 4. 9. 1978 unter Berücksichtigung der Änderungen vom 31. 3. 1980 sah folgendes Rahmenprogramm vor: »In enger Kooperation mit den tierökologischen Untersuchungen ... sind durch vegetationskundliche Erhebungen und experimentell-ökologische Messungen die Zonierung der abiotischen Faktoren in Flurgehölzen festzustellen und die Verbreitung annueller und perennierender Pflanzen in Hecken und ähnlich strukturierten Flurgehölzen sind ökologisch zu erfassen und entlang abiotischer Gradienten zu gliedern. Basierend darauf sind die spezifischen Adaptationen und Überlebensstrategien von typischen Heckenpflanzen im Hinblick auf ihre Konkurrenzfähigkeit in diesen Lebensräumen zu untersuchen. Das wesentliche Ziel der Untersuchungen ist die Aufklärung der Wechselbeziehungen zwischen Lebensgemeinschaften in Hecken und denen im umliegenden Kulturland«. Darüber hinaus sollen im Rahmen der Untersuchungen praktikable Methoden zur »Schnellbewertung« von Hecken entwickelt und Schwellenwerte ökologischer Funktionen unterschiedlicher Hecken in verschiedenen Naturräumen wie z. B. kritische Flächengrößen, Struktureigenschaften, Grenzen der Isolierbarkeit bzw. erforderliche Dichte bestimmter Heckentypen, soweit möglich in Form sogenannter »harter Zahlen« ermittelt werden.

1.3 Wissenschaftliche Schwerpunkte des Forschungsprojektes

Die wissenschaftlichen Untersuchungen beschäftigen sich mit 4 Forschungsschwerpunkten:

a) Es wurde für den oberfränkischen Raum eine Luftbildauswertung über die Verbreitung von Hecken durchgeführt. In dieser Auswertung wurde besonderer Wert darauf gelegt, die »natürliche«, historisch belegbare Heckenverbreitung in Abhängigkeit von Standortfaktoren darzustellen. Die Verbreitung von Hecken zeigt große, landschaftlich deutlich sichtbare Unterschiede auf, und es galt zu klären, wo und aus welchen Gründen es heckenreiche und heckenarme Gebiete gibt. Weiterhin war es Ziel dieser Arbeiten, quantitative Belege für die Änderung der Heckenverbreitung als Folge der Flurbereinigungsverfahren zu ermitteln.

b) Auf geographisch und standörtlich breiter Basis wurden im Raum zwischen dem Spessart und dem Vorde-
ren Bayerischen Wald 1150 Probeflächen pflanzenso-
ziologisch untersucht und die Gesellschaften in ihrer ty-
pischen Ausprägung und den verschiedenen standörtli-
chen Varianten beschrieben. Weiterhin wurden die Dy-
namik und Sukzession dieser Heckentypen dargestellt.
Neben der Gliederung der Heckengesellschaften auf
floristischer Grundlage wurden deren Standortansprü-
che bezüglich Stickstoffversorgung, Bodenreaktion,
Bodenfeuchte und Klima untersucht. Es wurden die ve-
getationskundlichen Wechselwirkungen von landwirt-
schaftlichem Umland und Hecke, insbesondere die der
Eutrophierung der Hecken bei angrenzender Acker-
nutzung, dargestellt.

c) Zur Klärung der Vegetationsdynamik wurden in Ergänzung zu den Untersuchungen an Hecken über den ursprünglichen Forschungsauftrag hinausgehend die Ackerraine der oberfränkischen Hecken untersucht und die abiotischen Standortansprüche der einzelnen Gesellschaften und die Einflüsse der Bewirtschaftung herausgestellt.

d) Autökologische Untersuchungen erfolgten über 2 volle Vegetationsperioden an einer Modellhecke in

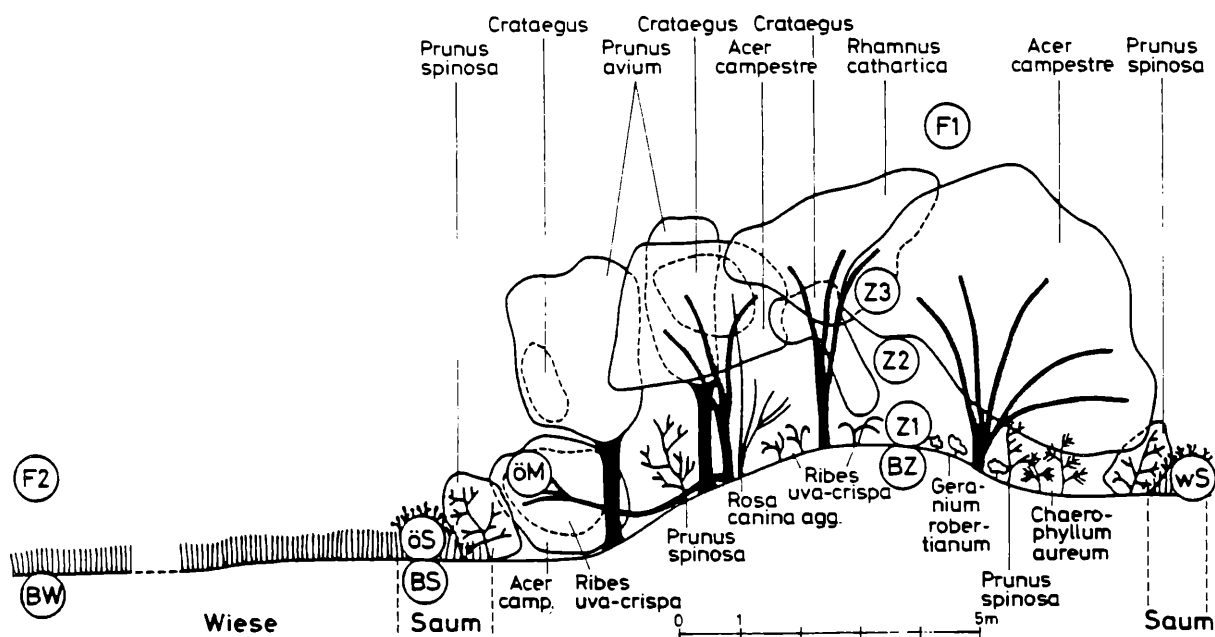


Abbildung 1.1

Modellhecke in Stadtsteinach

Fig. 1:
Sample hedge for measurements in Stadtsteinach

Stadtsteinach (Abb. 1.1). Dort wurden eingehende Messungen des Mikroklimas an den Wuchsorten verschiedener Arten sowie Bodenuntersuchungen über Humusaufbau und Nährstoffversorgung durchgeführt. Weiterhin wurde die Anpassung einzelner Arten an die Standortfaktoren auf der Ebene des $\text{CO}_2 - \text{H}_2\text{O}$ -Austausches untersucht. Durch Messungen der Biomasse und des Zuwachses wurde es möglich, Kohlenstoffbilanzen zu errechnen und in Verbindung mit den Verzweigungstypen Aussagen über kurz- und langfristige Konkurrenzbeziehungen zwischen einzelnen Arten zu machen.

Es muß betont werden, daß für alle 4 Forschungsschwerpunkte wissenschaftliches Neuland betreten wurde. Auch in anderen Gebieten der Bundesrepublik gibt es kaum flächendeckende wissenschaftliche Untersuchungen über die Heckendichte und deren Änderung im Rahmen von Flurbereinigungen (Vergleichszahlen existieren vom Vogelsberg und den norddeutschen Knicklandschaften). Es gab bislang keine geographisch breit vergleichende standortkundlich differenzierende Untersuchung der nordbayerischen Hecken und Ackerraine. Ebenso wurde auch bei den Wachstumsuntersuchungen und Konkurrenzbeziehungen wissenschaftlich ein völliges Neuland betreten, denn es gab selbst für die dominierenden Arten bislang keine Vorstellung über deren Wuchsraten, deren Kohlenstoff- und Wasserhaushalt.

1.4 Arbeitsablauf und Mitarbeiter

Da der Vertragsabschluß erst im Herbst (September 1978) zustande kam, konnte mit einer effektiven Freilandarbeit erst im Frühjahr 1979 begonnen werden. Folgende Personen waren mit der Durchführung der Arbeiten betraut:

1. Dr. A. Reif (Wissenschaftlicher Assistent der UBT¹⁾;

Vegetationskundliche Untersuchungen an Hecken.

2. Dr. M. Küppers (bezahlt aus Mitteln des LfU²⁾;

Autökologische Untersuchungen an Hecken.

Weiterhin waren zeitweilig folgende Personen für das Heckenprojekt eingesetzt:

3. Ch. Knop (bezahlt aus Mitteln der UBT);

Vegetation der Ackerraine.

4. K. Zahner (bezahlt aus Mitteln der UBT);

Untersuchungen zur Heckenverbreitung.

Darüber hinaus wurde bedarfsweise eine große Zahl studentischer Hilfskräfte aus Mitteln der UBT zur Unterstützung der Auswertungsarbeiten eingesetzt, die namentlich mit ihrem Arbeitsumfang in den einzelnen Zwischenberichten genannt worden sind. Aus Mitteln des LfU wurde für 1 1/2 Jahre die Anstellung einer technischen Assistentin finanziert.

Die ersten 5 Halbjahresabschnitte des Forschungsprojektes wurden jeweils mit einem Zwischenbericht abgeschlossen, der eine Übersicht über die durchgeführten Arbeiten, über das Programm der nächsten Arbeitsschritte sowie spezielle Forschungsergebnisse enthielt. Außerdem bestand mehrfach die Möglichkeit, bei Begehungen des Projektes durch Vertreter des Landesamtes für Umweltschutz über den Fortschritt der Arbeiten zu berichten. Anlässlich einer solchen Begehung im Frühjahr 1980 wurde auch dem Antrag vom 10. 3. 1980 auf Änderung des Untersuchungsprogramms zugestimmt.

Besonderen Dank sind wir schuldig dem technischen

Personal des Lehrstuhls Pflanzenökologie für unermüdlich geleistete Hilfe bei den Freilandmessungen (Herrn E. Wagenseil, Herrn J. Zeitler), bei der Anfertigung von Zeichnungen Herrn W. Söllner und insbesondere für die Durchführung der häufig umfangreichen Schreibarbeiten der 1/2-jährlichen Berichte Frau L. Reim.

1.5 Arbeitsmethoden

Die wichtigsten im Rahmen dieser Arbeit angewandten Methoden sind in REIF (1983) beschrieben.

1.6 Kontakte zu anderen Institutionen

Es wurde eingangs darauf hingewiesen, daß die vegetationskundliche Bearbeitung von Hecken schwierig ist wegen der bislang nicht abgeschlossenen taxonomischen Beschreibung der Kleinarten von *Crataegus* und *Rubus*. Die pflanzensoziologischen Arbeiten wären in der vorliegenden Genauigkeit und dem geographischen Umfang nicht möglich gewesen ohne die große Unterstützung von Dr. Lippert, Botanische Staatssammlung München, für die Bestimmung der *Crataegi*, und von Prof. Dr. Dr. Weber, Gesamthochschule Osnabrück, für die Bestimmung der *Rubi*. Wir sind beiden Kollegen für die vielfachen Auskünfte und die Neu- und Nachbestimmungen von Arten zu großem Dank verpflichtet.

Die pflanzensoziologische Tabellenarbeit wäre bei 1150 Probeflächen nach manueller herkömmlicher Art sicherlich ein unmögliches Unterfangen gewesen. Die Arbeiten wurden effektiv erst durchführbar durch die Bereitstellung eines pflanzensoziologischen Sortierprogramms durch Dr. Schönfelder, Universität Regensburg. Wir danken ihm herzlich für diese großzügige Unterstützung. Das Rechenprogramm wurde implementiert und erweitert am Bayreuther Rechenzentrum unter Mitwirkung von Dr. Wunderatsch. Ohne seine Hilfe wäre die Berechnung der Zeigerwerte bei der großen Zahl von Probeflächen nicht möglich gewesen. Wir danken für seine hilfreiche Unterstützung auch bei den verschiedenen Programmläufen.

Die pflanzensoziologischen Tabellen und die Ausscheidung von Gesellschaften und Varianten wurde mit Prof. Dr. Oberdorfer, Freiburg, diskutiert. Mit ihm wurde insbesondere die synsystematische Stellung der Heckenengesellschaften besprochen. Wir danken für seine Unterstützung und hilfreichen Diskussionen.

Die Untersuchungen der Heckenverbreitung gründen sich auf Luftbilder der Flurbereinigungsdirektion in Bamberg und der Luftbildstelle in München. Wir danken dafür, daß wir Einsicht in die Luftbildarchive bekommen konnten, um eine möglichst flächendeckende Erhebung durchführen zu können.

Die autökologischen Arbeiten wurden unterstützt durch die UBT und durch die DFG durch Bereitstellung von Gaswechselmeßanlagen. Erst dadurch wurde die vergleichende Untersuchung mehrerer Holzgewächse möglich. Die einzelne Meßapparatur des Landesamtes für Umweltschutz hätte nur zu sehr begrenzten Ergebnissen geführt.

Fa. Walz, Effeltrich, stellte für die Dauer von 2 Jahren eine Datenerfassungsanlage kostenlos zur Verfügung. Ohne die automatische Datenerfassung wäre die Auswertung von ca. 12 Millionen Meßdaten niemals in einem Jahr zu schaffen gewesen. Wir sind Herrn H. Walz für diese Unterstützung unserer Arbeiten zu ganz besonderem Dank verpflichtet.

Dem Bayerischen Landesamt für Umweltschutz in München danken wir für die Ermöglichung dieser Forschungsarbeit und für die entgegenkommende und ver-

¹⁾Universität Bayreuth

²⁾Landesamt für Umweltschutz

ständnisvolle Unterstützung unserer Arbeit sowohl im praxisnahen Bereich der Untersuchungen als auch auf dem angrenzenden Gebiete der pflanzenökologischen Grundlagenforschung.

2. Sträucher in der natürlichen und anthropogen beeinflussten Vegetation Mitteleuropas

Sträucher sind Holzgewächse, bei denen das plagiotrope Wachstum auf Kosten des orthotropen Wuchses gefördert wird. Sie sind meist stark verzweigt. In der potentiell natürlichen Vegetation gedeihen Sträucher in Europa von der Meeresküste (Sanddorngebüsche) bis in die alpine Region (Grünerlen-, Latschengebüsch), vorwiegend an Standorten, an denen die Kampfkraft des Waldes gemindert ist. Beispiele hierfür sind die Weidengebüsche sumpfiger Gebiete oder die Pioniergebüsche auf steilen, feinerdearmen Felsen. In den von Bäumen geprägten Waldformationen bilden Sträucher den Unterwuchs, nur bei anthropogenem Einfluß werden sie in ihrer Ausbildung begünstigt. In den durch Waldweide verwüsteten Wäldern früherer Jahrhunderte leiteten die bewehrten Sträucher die Regeneration des Waldes ein, indem in ihrem Schutz neue Waldarten hochzukommen vermochten (vgl. TÜXEN 52). Bei Zurückdrängung des konkurrierenden Baumwuchses entstehen anthropogene Strauchformationen, die bei flächiger Anordnung als *Gebüsch*, bei linearer Anordnung am Waldrand als Mantel, in der freien Flur als *Hecke* bezeichnet werden. Den Übergang zum Wald bilden einerseits die flächigen Feldgehölze, andererseits die linearen Baumhecken mit ausgeprägter Baum- und Strauchschicht. Einzelsträucher sind Pioniere, oft-

mals finden sie sich in Extensivweiden (Rose, Wacholder, Weißdorn u. a.) oder auf Brachflächen. Diese indirekte Förderung der Sträucher durch die menschliche Bewirtschaftung führte in historischer Zeit zu einer Ausweitung der Standorte und begünstigte die Kleinartenbildung und Hybridisierung in erheblichem Ausmaße. Auffallend ist das starke Zurücktreten von Sträuchern auf sauren Substraten, vor allem die Holzgewächse der Rosaceen bevorzugen basische und nährstoffreiche Böden. Die entsprechenden »ökologischen Nischen« bleiben daher auf sauren Standorten weitgehend von Sträuchern unbesetzt, sie werden von ausschlagfähigen Bäumen (Eiche, Birke, Eberesche, Zitterpappel) eingenommen, die dort weit herab beastet sind und den Waldmantel bilden. Nur Faulbaum (*Frangula alnus*), Brombeerarten und Zwergsträucher haben auf sauren Standorten ihren Schwerpunkt. Hecken entstanden entweder subspontan im Gefolge des Menschen oder sie wurden – so vor allem im maritimen Bereich – angepflanzt. Im atlantischen Klima kann infolge der milden Winter sowie der relativ feuchten Sommer fast ganzjährig Intensivweide betrieben werden. Die Hecken dienten dort zunächst dem Ausschuß, später dem Einschluß von Weidevieh (LAUTENSACH 1950, MARQUARDT 1950). Von entscheidender Bedeutung für die Entstehung von Hecken war der Übergang zur Feldgraswirtschaft oder zur reinen Weidewirtschaft. Klimatologische Gründe (etwa Windschutz) spielten bei der Förderung und Anpflanzung der Hecken früher keine Rolle. Erst in jüngerer Zeit werden in manchen Gebieten (z. B. Dänemark; vgl. TERRASSON und TENDRON 1975, S. 6) Windschutzhecken gepflanzt.

Tabelle 1
Die Verbreitung der Holzgewächse der Hecken

Acer campestre	Windverbreitung (OBERDORFER 1979)
Acer pseudoplatanus	Windverbreitung (OBERDORFER 1979)
Berberis vulgaris	Krähenvogel (im Montanbereich) (HEGI 1923 S. 982)
Cornus sanguinea	Vogelverbreitung (OBERDORFER 1979)
Corylus avellana	Kleiber, außerhalb der Wälder auch Häher (HEGI 1957), Verbreitung durch Nagetiere (EGGLER 1952)
Crataegus spec.	Vogelverbreitung (OBERDORFER 1979)
Euonymus europaeus	Vögel, vor allem Rotkehlchen, jedoch auch Drosseln, Elstern u. a. (HEGI 1965)
Frangula alnus	Vogelverbreitung (OBERDORFER 1979)
Fraxinus excelsior	Windverbreitung (OBERDORFER 1979)
Ligustrum vulgare	Vogelverbreitung (OBERDORFER 1979)
Lonicera xylosteum	Vogelverbreitung (OBERDORFER 1979)
Prunus avium	Vogelverbreitung: Krähenvogel, Drosseln, Grasmücken, auch größere Singvögel (v. a. Stare) (HEGI 1923)
Prunus spinosa	Vogelverbreitung (OBERDORFER 1979)
Quercus robur	Säugetiere, v. a. Hamster, Mäuse, Eichhörnchen, auch Ringeltauben, Spechte, Häher, u. a. (HEGI 1921)
Tilia spec.	Windverbreitung (HEGI 1965)
Ulmus glabra	Windverbreitung (HEGI 1921)
Rhamnus cathartica	Vogelverbreitung (OBERDORFER 1979)
Ribes spec.	Krähenvogel im montanen Bereich (HEGI 1923, S. 982)
Rosa spec.	Vogel-, v. a. Amselverbr. (DINGLER 1907, 1912) Amsel, Drossel, Elster; im Montanbereich Krähenvogel. Weniger oft durch Meisen, Finken, Birkhühner, Stare, Krähen, Häher, Seidenschwänze u. a. (HEGI 1923, S. 982)
Rubus spec.	Tierverbreitung (OBERDORFER 1979) Krähenvogel im Montanbereich (HEGI 1923)
Sambucus nigra	Vogelverbreitung (OBERDORFER 1979)
Viburnum lantana	Vogelverbreitung (OBERDORFER 1979)
Viburnum opulus	Vogelverbreitung (OBERDORFER 1979)

Die montanen Grünlandhecken (z. B. in den Alpen) wurden oftmals ebenfalls gepflanzt, sie sind jedoch als weitgehend naturnah anzusprechen, da sie durch die jahrhundertelange mittelwaldartige Bewirtschaftung geprägt sind. Sie befinden sich in der Regel an den Besitzgrenzen, an denen – so im Bayerischen Wald – die Granitblöcke zusammengetragen wurden. Die Funktion des Einschlusses von Weidevieh konnten diese Hecken wohl nie befriedigend erfüllen, da sie vom Vieh zu sehr verbissen werden (vgl. TROLL 1951, SCHNEIDER 1981).

Für die nordbayerischen Hecken kann im allgemeinen eine Anpflanzung ausgeschlossen werden, sie sind »aufgewachsen aus den Viehzäunen, in denen die Sense den jungen Gehölzanflug nicht erreicht; sie stehen auf den unbeackerten Feldrainen ...« (SEIFERT 1944).

In den kontinentaleren Ackerbaugebieten entfällt die klimatische Begünstigung der Weidewirtschaft, die Winter sind zu lang und schneereich, die Sommer oftmals zu trocken, so daß die Weideperiode stark verkürzt ist, Weidewirtschaft unrentabel wird. Der Gehölzbestand ist also weitgehend naturnah (vgl. TH. MÜLLER 1966a, S. 428).

Die Hecken entstanden im Gefolge des Menschen bereits nach der Rodung, ihr Artbestand wanderte aus der Vegetation der nächsten Umgebung ein und breitete sich, begünstigt durch die extensive Landbestellung früherer Jahrhunderte, auf Feldrainen, Wegrändern und Weideflächen aus. Das Alter der süddeutschen Hecken ist also wesentlich höher als das der norddeutschen. KUHN (1953, S. 17 ff) nimmt dies auch für die Hecken des Vogelsberges an:

»Zunächst sind es nur einige wenige Lesesteine, die zusammengetragen und auf die Grenze zur Nachbarparzelle gelegt werden. Im Laufe der Zeit häufen sich die ausgeackerten, immer wieder daraufgeworfenen Lesesteine an. Je älter er wird, umso mehr wächst der Steinrain in die Höhe und Breite. Der Wind weht aus dem benachbarten Wald Samen an, und trotz aller Bemühungen der Bauern, sich ihrer zu erwehren, kommt eine neue Hecke auf.«

Die Sträucher der Hecken besitzen eine große Regenerationsfähigkeit, in der Regel werden sie von Tieren (meist Vögeln), seltener durch den Wind verbreitet (Tab. 1.).

3. Kohlenstoffhaushalt, Wasserhaushalt, Wachstum und Wuchsform von Holzgewächsen im Konkurrenzgefüge eines Heckenstandortes

Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der Fakultät für Biologie, Chemie und Geowissenschaften der Universität Bayreuth

vorgelegt von Manfred Küppers

3.1. Einleitung

Stoffproduktion und Nutzung des verfügbaren Raumes für das Wachstum sind Voraussetzungen pflanzlicher Existenz und müssen bei Holzgewächsen für alle Lebensphasen nach der Keimung erfüllt sein. Die genetisch bedingte Verzweigungs- und Lebensform begrenzt dabei die räumliche Entfaltung der einzelnen Pflanze. Dies wird vor allem in artreichen Beständen deutlich, in denen vielfältige Beziehungen zwischen Individuen unterschiedlicher Arten und Altersstufen bestehen. In der mitteleuropäischen Vegetation sind es Hecken und Flurgehölze, die, extensiv bewirtschaftet, ein ungewöhnlich artenreiches Gefüge an Holzgewächsen darstellen (REIF, 1982). Sobald sich das Kronendach einer Hecke schließt, kommt es zwischen den Individuen zu vielfältigen Formen der Konkurrenz, die sich in spezifischen Wuchsformen äußern. Konkurrenzdruck wird einerseits durch mechanische Störungen (Fraß und Abrieb), andererseits aber durch die Notwendigkeit der Nutzung limitierender Standortfaktoren, insbesondere Wasser, Nährstoffe und Licht betreffend, hervorgerufen. Unterschiede in der Wettbewerbsfähigkeit verschiedener Arten sind dabei die treibenden Kräfte von Sukzessionen, so daß unter den jeweiligen Umweltbedingungen bestimmte Pflanzengruppen zur Dominanz gelangen. BAZZAZ (1979) und BAZZAZ und PICKETT (1980) weisen in ihren Reviews darauf hin, daß eine zusammenhängende Untersuchung über die Verknüpfung von Primärproduktion, Biomasse- Zuwachs und Besetzung von Wuchsraum für Holzgewächse völlig fehlt. Analysen der Stoffproduktion wurden im Rahmen des IBP in vielen Vegetationszonen der Erde mit hoher Intensität durchgeführt. Dennoch blieb hierbei vollkommen offen, wie ein Zuwachs an Biomasse (meist explizit dargestellt als Trockenmasse pro Bodenfläche) architektonisch in der Pflanze angelegt wird und in Konkurrenzbeziehungen wirkt. Unabhängig von den modernen Produktionsuntersuchungen gibt es aber eine reiche ältere Literatur über die Morphologie der Pflanzen (TROLL, 1937; RAUH, 1950; MEUSEL, 1952). Dennoch fehlt bislang auch eine Verknüpfung der morphologischen Gesichtspunkte mit den obengenannten Faktoren im Hinblick auf eine Standortausnutzung durch die Pflanzen. Am Beispiel einer Hecke wird untersucht, unter welchen Bedingungen bestimmte Produktionsebenen (CO_2 -Assimilation, Stoffproduktion, Architektur der Verzweigung) die Konkurrenz zwischen Arten im adulten Stadium bestimmen. Hierfür wurden Arten ausgewählt, die zwar verschiedene Bereiche der Hecke besiedeln, deren Areale sich aber überschneiden. Die Problemstellung macht sowohl experimentelle Untersuchungen über den Gaswechsel als auch deskriptives Erfassen der klimatischen Standortbedingungen und des Wuchsverhaltens der Arten erforderlich. Nur so ist es möglich, über autökologische Ergebnisse auf synökolo-

gische Abläufe zu schließen und wesentliche Prinzipien der Heckendynamik im Laufe sukzessionaler Veränderungen aufzuzeigen. Die Untersuchungen sind Teil fachübergreifender Projekte über die »Ökologische Funktionsanalyse von Hecken und Flurgehölzen« (ZWÖLFER et al., 1981; SCHULZE et al., 1982)¹ und über die »Steuerungsmechanismen des Stoffumsatzes in Pflanzen« (SFB 137).

3.2. Methodik

Die Untersuchungen wurden bei Stadtsteinach (Oberfranken, MTB 5838/3, südlich des Gumpersdorfer Weges) auf einem Muschelkalkkrücken (oberer Muschelkalk) des obermainischen Bruchschollenlandes ausgeführt. Die Probestfläche liegt etwa 435 m ü. NN mit einer mittleren östlichen Neigung von 5 Grad. Der Boden, überwiegend Rendzina, die im Bereich der Heckensäume in Terra fusca übergeht, ist mäßig trocken bis mäßig frisch. Für die Untersuchungen wurde ein 10 bis 15 Jahre altes Kreuzdorn-Hartriegel-Gebüsch (*Rhamno-Cornetum PASSARGE* (1957), 1962), ein in Mitteleuropa weit verbreiteter Heckentyp (REIF, 1982), ausgewählt. Die Hecke stockt auf einem stellenweise 2 m mächtigen, in N-S-Richtung verlaufenden Lesesteinriegel. Im Osten ist ihr ein 2 m breiter Saum vorgelagert, der vereinzelt auf Grünland-Brache übergreift. Es schließt sich eine 2-schürige Wiese an, die durch einen Weizenacker begrenzt wird. Der westliche Saum ist nur schwach ausgeprägt und bricht an der Ackerkante scharf ab.

Gaswechsellmessungen erfolgten in der Sonnenkrone, im Unterwuchs, im Mantelbereich der Hecke und an freistehenden Büschen auf der angrenzenden Brache an den Arten *Acer campestre* ssp. *leiocarpum* (OPIZ) TAUSCH, *Crataegus x macrocarpa* HEGETSCHW., *Ribes uva-crispa*, *Prunus spinosa* ssp. *spinosa* und *Rubus fruticosus* aus dem Formenkreis *corylifolius* (FOLKE) FRID. u. GEL. Es stand ein fahrbares Feldlaboratorium zur Verfügung (Abb. 1, vergl. KOCH et al., 1971), das mit 2 Ultrarotabsorptionsschreibern (URAS 2T, Fa. Hartmann & Braun) für die Messung der CO_2 -Assimilation und des absoluten CO_2 -Gehaltes ausgerüstet war. Ein elektronischer Zeitgeber steuerte drei Gaswechsellmeßanlagen (Fa. Walz) an, die im 6-Minuten-Rhythmus über Gasumschalter an die Ultrarotschreiber angeschlossen wurden. Die Daten wurden auf Lochstreifen ausgestanzt und im Rechenzentrum der Universität Bayreuth ausgewertet.

Je nach artspezifischer Blattgröße wurden einzelne Blätter (*Rubus*) oder 10 bis 20 cm lange Zweigstücke in temperatur- und luftfeuchtere regulierte Plexiglasküvetten in ihrer natürlichen Lage eingebaut. Die Blätter wurden horizontal ausgerichtet. Quergebläse ventilierten die Küvetten, so daß Windgeschwindigkeiten von 0.9 bis 1.3 m s^{-1} in der Umgebung der Blätter gemessen

¹ veröffentlicht in Beiheft 3 der ANL, Teil 1 und 2

wurden. Die Grenzschichtleitfähigkeit für Wasserdampf betrug bei *Ribes* 3.14 mol m⁻² s⁻¹ (*Crataegus* 2.64, *Prunus* 3.29, *Rubus* 2.65) und bei *Acer* 2.60 mol m⁻² s⁻¹. Bei allen Arten ist sie wesentlich höher als die Blattleitfähigkeit; Transpirationsänderungen (für konstante Luftfeuchte) können somit als Stomatabewegungen angesprochen werden.

Die Nettophotosynthese A der eingeschlossenen Blätter wurde in einem offenen System als Differenz $\Delta(\text{CO}_2)$ zwischen dem CO₂-Partialdruck der ungestörten Außenluft und dem CO₂-Partialdruck der im Luftstrom F (CO₂), gemessen am Küvetteneingang, über die Blätter geleiteten Luft mit einem Gasanalysator URAS 2T bestimmt. Sie berechnet sich zu

$$A = \frac{\Delta(\text{CO}_2)}{P} \cdot \frac{F(\text{CO}_2)}{\text{OF} \cdot \text{MV}(\text{CO}_2)} \cdot \frac{P - e_{\text{EF}}}{P - e_{\text{G}}}$$

wobei MV (CO₂) das Molvolumen von Kohlendioxid, OF die projizierte Blattfläche, eEF der Wasserdampfdruck der Luft am Eingang der Küvette, eG der Wasserdampfdruck der Luft am Eingang zum Gasanalysator und P der Luftdruck ist. Die Dimension von A ist $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (vergl. COWAN, 1977). Der Luftdurchsatz durch die Kammer war so bemessen, daß die Absenkung der CO₂-Konzentration in der Küvette nicht mehr als 20ppm betrug. Der Meßfehler betrug bei

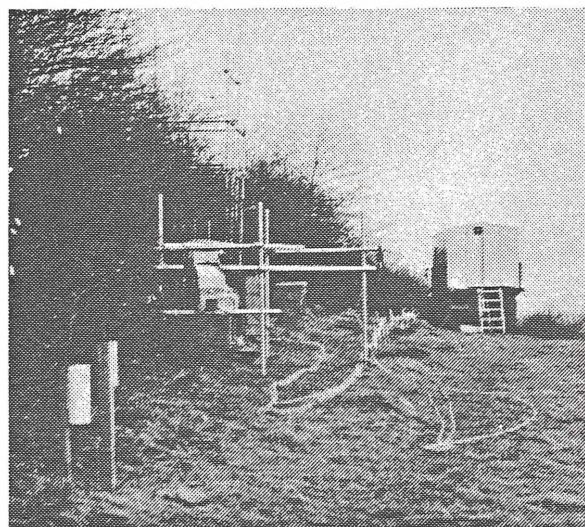


Abbildung 1:

Meßplatz im Frühjahr 1980. Im Hintergrund ist rechts das fahrbare Feldlabor zu erkennen; Strom-Versorgungskabel führen von dort zu den Gaswechsellkuvetten (vergl. Abb. 2). Eine Küvette befindet sich im Mantelbereich der Hecke im Versuchsaufbau für Untersuchungen unter kontrolliertem Klima an *Ribes uva-crispa*. Die hellen Schilder im Heckenmantel links markieren Einzelzweige für Zuwachsmessungen an *Acer campestre*. Im Vordergrund ist eine Klimastation für Niederschlag und Extremtemperaturen zu erkennen. Der Meßturm für Untersuchungen im Heckendach ragt im Hintergrund über die Hecke.

Fig. 1:

Experimental site in spring before bud break. Gas exchange cuvettes (Fig. 2) are provided with electricity from a mobile laboratory (in the background). A gas exchange chamber attached to a twig of *Ribes uva-crispa* can be seen on the side of the hedge. In order to exclude uncontrolled daylight for climate controlled conditions a lamp box was built around the cuvette. The white plates mark single twigs of *Acer campestre* in the half-shade used for measurement of growth. At the edge of the hedge a climate station for measurements of air temperature and precipitation can be seen. In the background a tower for measurements in the canopy crown of the hedge.

wöchentlicher Eichung ± 0.5 ppm. Da der Fehler der Durchsatzmessung gegenüber der Berechnung von SCHULZE et al. (1972) und KÜPPERS (1978) wesentlich geringer war, ließ sich die Nettophotosynthese unter Berücksichtigung aller Meßfehler mit einem maximalen Fehler von 4.2 % bestimmen.

Die Transpiration kann nicht im selben Luftstrom gemessen werden wie die Nettophotosynthese, denn der Austausch an Wasserdampf ist etwa 100- bis 1000 mal größer als der des Kohlendioxids. Ohne eine zusätzliche Feuchteregelung würde die Luftfeuchtigkeit in der Meßkammer auf unnatürlich hohe Werte ansteigen. Messungen der Transpiration und Feuchteregelung erfolgten nach dem Kompensationsprinzip in einem zirkulierenden Luftstrom, indem in einem Wasserdampfabscheider soviel Wasserdampf kondensierte, wie die Blätter in der Küvette abgaben (KOCH et al., 1971). Zur Messung der Luftfeuchte befand sich jeweils ein Taupunktspiegel (Fa. Walz, Meßgenauigkeit 0.06° C) am Ein- und am Ausgang der Kammer. Sobald die Luftfeuchte am Kammerausgang (gemessen als Dampfdruck eAF) gegenüber der natürlichen Außenluft (eEF) anstieg, wurde der Luftstrom F (H₂O) durch den Wasserdampfabscheider, gemessen am Austritt aus dem Nebenschluß und Wiedereintritt in die Kammer, erhöht und damit etwas mehr Wasserdampf aus dem System entfernt. Die verschiedenen Luftströme F (H₂O) und F (CO₂) wurden mit Massendurchflußmessern erfaßt. Die Trocknung der Luft im zirkulierenden Luftstrom konnte durch einen weiteren Taupunktspiegel (Dampfdruck eNF) verfolgt werden. Berechnung der Transpiration E erfolgte über den Ausdruck

$$E = \frac{(e_{\text{AF}} - e_{\text{NF}}) \cdot F(\text{H}_2\text{O}) + (e_{\text{AF}} - e_{\text{EF}}) \cdot F(\text{CO}_2)}{\text{OF} \cdot (P - e_{\text{AF}})}$$

mit der Dimension mmol H₂O m⁻² s⁻¹ (COWAN, 1977). Unter Berücksichtigung aller Meßfehler (einschließlich der Bestimmung der Blattoberfläche) blieb der Gesamtfehler für die Transpiration unter 5.5 % (vergl. SCHULZE und KÜPPERS, 1979). Aus Transpiration E und relativer Dampfdruckdifferenz Δw zwischen Blatt und Luft wird die Blattleitfähigkeit bestimmt:

$g = (E/\Delta w) \cdot (1 - (e_{\text{BT}} + e_{\text{AF}})/2P)$ mit $\Delta w = (e_{\text{BT}} - e_{\text{AF}})/P$ und BT = Blattemperatur. Die Dimension von Δw ist mbar/bar, die von g mmol m⁻² s⁻¹.

Als Meßküvetten zur Aufnahme der Meßblätter dienen Plexiglasskammern (KOCH et al., 1971), die an ihrer Rückseite mit einem peltiergeköhlten Wärmetauscher ausgerüstet sind (Abb. 2). Über ihn kann das Temperaturklima in der Kammer entweder den ungestörten Außenbedingungen automatisch folgen (maximale Temperaturabweichung 1° C) oder durch Vorgabe eines bestimmten Wertes konstant gehalten werden. Damit sind zwei grundsätzlich unterschiedliche Versuche über pflanzliche Anpassungen an das Temperaturklima möglich. Einerseits kann das Verhalten unter den natürlichen Bedingungen gemessen werden, andererseits unter Temperaturen, die normalerweise nicht am Standort vorkommen. Damit sind Extrapolationen möglich, die über das zufällig gegebene Standortklima hinausgehen; sie helfen, mikroklimatische Verbreitungsphänomene zu klären. Die gleichen Versuchsprinzipien gelten für Luftfeuchtigkeit und Licht. Auch bei diesen Faktoren wird einerseits das Verhalten der Art unter natürlichen Standortbedingungen, andererseits deren Reaktion in einem breiten Licht- und Feuchtebereich bestimmt.

Als Lichtquelle wurde eine Halogen-Quecksilberdampflampe Osram Powerstar HQI-TS 250W verwendet. Ihre spektrale Strahlungsverteilung ähnelt der des Sonnenlichtes mit einem breiten Strahlungsplateau zwischen 350 und 700 nm und schwach ausgeprägten Maxima bei 370 und 410 nm. Ein von den natürlichen Verhältnissen etwas abweichendes, besonders schmales Maximum tritt bei 540 nm auf. Sein Einfluß ist aber wegen der geringeren Quantenausbeute der Photosynthese von intakten Blättern für diese Wellenlänge (INADA, 1976) gering. Die Lichtintensität konnte durch Graufilter variiert werden. Die Versuche mit konstanten Bedingungen erfolgten bei Kunstlicht, wobei aber auf möglichst natürliche Lichtverteilung in der Blattumgebung geachtet wurde.

Feuchteversuche erfolgten bei lichtgesättigter Photosynthese und optimalen Blattemperaturen (25° C). Hierzu wurde feuchtegesättigte Luft in einem Wasserdampfabscheider getrocknet, bevor sie in die Kammer strömte. Der Taupunkt der Luft ließ sich stufenweise verändern.

Zur Messung der CO₂-Abhängigkeit der Nettophotosynthese wurde eine CO₂-Mischanlage für Feldmessungen verwendet (Abb. 3). Luft wird über einen Befeuchter in eine KOH-Lösung abgesaugt und dort wird das Kohlendioxid fast vollständig ausgefällt. Nach Reinigung von KOH-Tröpfchen und Trocknung wird die CO₂-freie Luft in ein Mischgefäß geleitet und mit regelbaren Mengen von CO₂-Gas vermischt. Ein Teil des Gasgemisches strömt in einen URAS 2T zur Messung des CO₂-Gehaltes und wird anschließend abgeblasen, der Rest gelangt in die Gaswechsellkammer. Ablesung und Eichfehler ergeben einen absoluten Gesamtfehler von 3 ppm.

Die Meßwerte für die CO₂-Assimilation und Transpiration wurden in den Versuchsreihen abgelesen, nachdem sich ein Gleichgewicht der Diffusion durch die Stomata eingestellt hatte.

Messung der Lufttemperatur in der Gaswechsellkammer erfolgte mit strahlungsgeschützten Platin-Widerstandsthermometern (Pt 100) mit einer Meßgenauigkeit von 0.06° C. Blattemperaturen wurden innerhalb und außerhalb der Küvette mit Kupfer-Konstantan-Thermoelementen in vergleichbarer Lichtexposition erfaßt. Somit war eine Kontrolle möglich, wieweit die Blattemperatur in der Kammer den natürlichen Außenbedingungen entsprach. Die Thermoelemente wurden aus Drähten von 0.05 mm Dicke angefertigt, an einem Ende punktförmig mit Silber verlötet und an dem anderen Ende nach 10 cm mit Kupfer-Konstantan-Meßkabeln fortgeführt. Die Meßfühler wurden auf der Blattunterseite mit einem 1 bis 2 mm breiten wasserdampfdurchlässigen Klebestreifen (»Leucopor«) so befestigt, daß die äußersten 5 mm der ableitenden Drähte bis zur Spitze des Elementes der Blattunterseite fest, aber frei, anlagen, ohne die Epidermis zu verletzen. Hierdurch war ein guter Wärmeübergang zwischen Blatt und der sensiblen Spitze gewährleistet. Der Fehler durch Wärmeleitung der feinen Drähte blieb verschwindend gering (vergl. EGGERT, 1946). Strahlungsfehler waren ebenfalls unerheblich, da auf der Blattunterseite mit einer winzigen 0.2–0.3 mm dicken Meßspitze gemessen wurde (RASCHKE, 1954). Als Vergleichsstelle diente eine peltiergeköhlte Thermomullstelle (Siemens), die konstant bei Null ° C gehalten wurde. Die Meßgenauigkeit betrug 0.1 ° C. Im allgemeinen lagen die Blattemperaturen bei oder wenig über Lufttemperatur und nur selten darunter. Zur Messung der Temperatur von Knospen, Blüten und Früch-

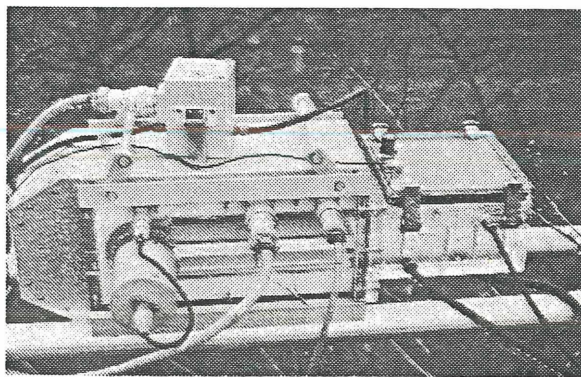


Abbildung 2:

Küvette für die Messungen von CO₂- und H₂O-Gasaustausch der Blätter. An den peltiergesteuerten Klimaaggregaten ist die Plexiglas-kammer zur Aufnahme der Blätter angeflanscht. Auf dem Plexiglasgehäuse befindet sich eine Lichtzelle und auf dem Klimaaggregat der Feuchtefühler für die Kammerluft. Ventiliert wird die Küvette mit einem Quergebläse im hinteren Teil des Klimablocks. Die Aufnahme entstand nach einem Regenschauer.

Fig. 2:

Climate controlled cuvette for the measurement of CO₂ and H₂O exchange. The light sensor can be seen on the plexiglass cover and the outlet dew point mirror on the Peltier block. The picture was taken after a shower of rain; during measurements twigs or single leaves were protected from liquid water.

ten wurden die Thermoelemente 3 mm tief in die Knospen eingeschoben bzw. in den Blütenboden oder das Fruchtfleisch eingestochen.

Messung der Lichtintensität erfolgte mit einem Quantumsensor (Fa. Lambda, ausführliche Beschreibung bei BIGGS et al., 1971) außerhalb der Gaswechsellkuvette in einer den eingeschlossenen Blättern vergleichbaren Exposition im Bereich von 400 bis 700 nm. Die von der Lichtzelle über einem definierten Widerstand erzeugte Spannung wurde über einen Zeitraum von 2 Minuten elektrisch integriert. In dieser Zeit durchmischte sich die Luft in der Plexiglas-küvette vollständig. Bei Verwendung der künstlichen Lichtquelle wurde die in der Kammer gemessene Lichtintensität auf die Außenbedingungen korrigiert.

Während der Meßperiode von Juni 1979 bis Anfang November 1980 wurden ca. 10 Millionen Einzelwerte registriert. Für jede Pflanze wurden Versuchstage mit kontrolliertem Klima und Tage unter natürlichen Bedingungen so gewählt, daß für fehlende Tage die CO₂-Tagesbilanzen und Transpirationssummen über multiple Regression ergänzt werden konnten. Trotz der hohen Meßgenauigkeit einzelner Meßfühler traten Fehler bei schnellen Änderungen der Lichtverhältnisse im natürlichen Tagesgang auf, da unter solchen Bedingungen ein vollständiges Gleichgewicht des CO₂- und H₂O-Gasaustauschs der Blätter mit der Luft in der Meßküvette sich nicht einstellen konnte. Mit FORTRAN-Rechnerprogrammen wurden deshalb die Daten über ein gleitendes Mittel (Abb. 4) berechnet und reduziert. Auf diese Weise ließen sich die technisch bedingten Streuungen der Meßwerte vermindern.

Kontrollmessungen der Transpiration erfolgten im Unterwuchs und in der Sonnenkrone mit dem Porometer LI 1600 (Fa. Lambda), dessen Meßfehler im gemessenen Feuchtebereich (30 bis 70 % rH) unter 10 % lag (vergl. SCHULZE et al., 1982). Verschiedene Blätter derselben Art wiesen unter vergleichbaren Lichtverhältnissen gute Übereinstimmung in ihrer Blattleitfä-

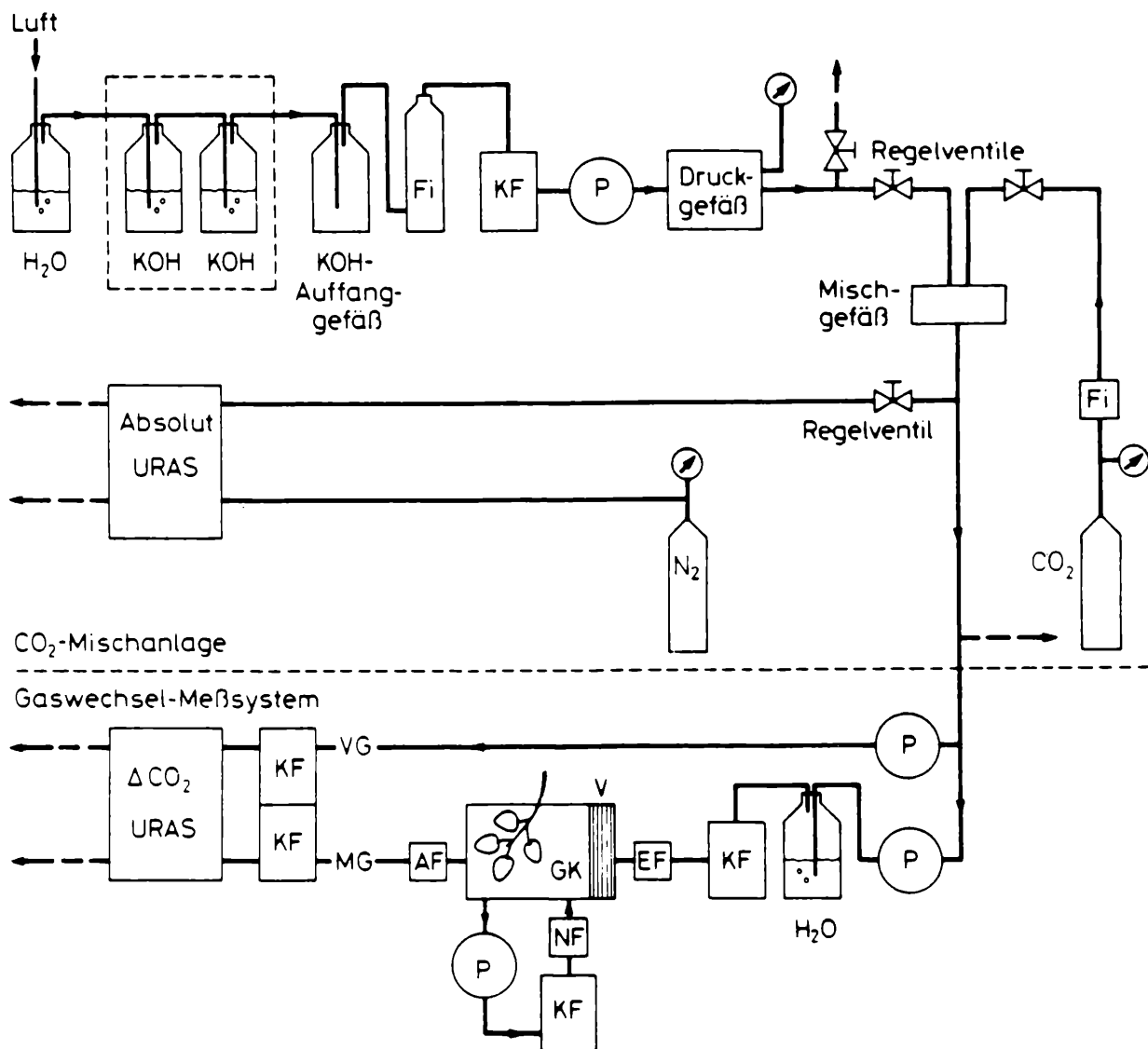


Abbildung 3:

CO₂-Mischanlage mit angeschlossenem Gaswechselmeßsystem. Luft wird in einer Waschflasche mit Wasser feuchtegesättigt und in einem KOH-Bad vom Kohlendioxid befreit. Nach Filterung und Trocknung wird ein ausreichender Vordruck für das Regelventil erzeugt und die Luft mit regelbaren Anteilen CO₂ vermischt. Zur Messung wird sie in einen Absolut-URAS und in die Gaswechselkuvette geleitet. AF = Ausgangsfeuchte, CO₂ = Kohlendioxid, ΔCO₂ = Kohlendioxid-Differenz, EF = Eingangsfeuchte, Fi = Filter, GK = Gaswechselkuvette, H₂O = destilliertes Wasser, KF = Kältefalle, KOH = Kaliumhydroxid, MG = Meßgas, NF = Nebenfeuchte, N₂ = Stickstoff-Gas, P = Pumpe, V = Ventilator, VG = Vergleichsgas, ⊗ = Manometer.

Fig. 3:

CO₂-mixing apparatus («CO₂-Mischanlage») with attached gas exchange measuring system («Gaswechselmeßsystem»). Air («Luft») passes a water bath for humidity saturation, afterwards CO₂ is absorbed in a KOH bath. The air is filtered, and dried, and pressurized in a cylinder («Druckgefäß»). Using mass flow controllers («Regelventile»), CO₂-gas and CO₂-free air are mixed, the resulting CO₂ concentration being measured in an absolut infrared-gasanalyzer (URAS), before the air passes through the gas exchange measuring system.

AF = air humidity in the cuvette, CO₂ = carbon dioxide, ΔCO₂ = difference in carbon dioxide vapour pressure, EF = air humidity going into the cuvette, Fi = filter, GK = gas exchange-cuvette, H₂O = water, KF = water vapour trap, KOH = potassium hydroxide, MG = sample gas, NF = air humidity in the bypass of the cuvette, N₂ = nitrogen gas, P = pump, V = radial fan, VG = reference gas, ⊗ = pressure-gauge.

higkeit für Wasserdampf auf. Die maximale Abweichung blieb im Bereich des Meßfehlers. Damit sind die mit der Gaswechselkuvette für wenige Blätter gewonnenen Ergebnisse auch auf andere Blätter gleicher Exposition übertragbar.

Der Wasserzustand der Versuchspflanzen wurde als Wasserpotential der Blätter mit einer Druckbombe

nach SCHOLANDER (1965) bestimmt. Vor dem Abtrennen des Blattes (*Rubus*, *Acer*) oder kurzer Zweigstücke (*Prunus*, *Ribes*, *Crataegus*) wurde über die Probe ein Polyäthylen-Beutel gestülpt, um eine weitere Transpiration bis zum Einbau in den Deckel zu verhindern. Druckänderungen erfolgten in der Druckkammer mit 0.3 bar s.⁻¹ Da die Druckverhältnisse im Blatt nicht

vollständig im Gleichgewicht mit dem Kammerluftdruck stehen, wenn die Saugspannung kompensiert wird, wird bei Druckerhöhung ein zu großer und bei Druckerniedrigung ein zu kleiner Kompensationswert gemessen. Beide Werte liegen etwa 2 bar auseinander; demnach entspricht das Mittel dem Meßwert mit einer Streuung von ± 1 bar. Auf dem Manometer konnte mit einer Genauigkeit von 0.25 bar abgelesen werden.

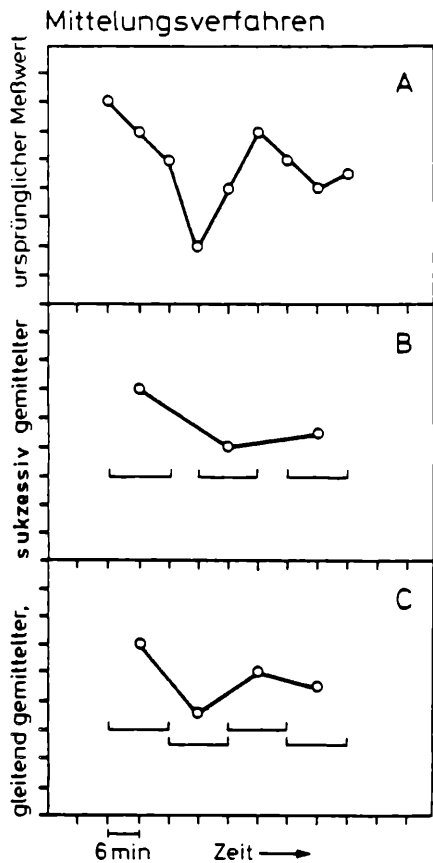


Abbildung 4:
Gleitende Mittelung der Meßwerte. Im Diagramm A ist die gemessene Kurve abgebildet. Die eckigen Klammern aus B und C geben an, welche Meßpunkte aus A zur Bestimmung eines Mittelwertes verwendet werden. Durch herkömmliche Mittelung (B) gingen wesentliche Informationen über den ursprünglichen Kurvenverlauf verloren, die im Verfahren C noch vorhanden sind. Über gleitende Mittelung konnte der Datensatz auf die Hälfte reduziert werden.

Fig. 4:
Gliding mean (C) calculated from original data points. Diagram A shows the measured points. Brackets in B and C indicate, which points were used for calculating the different means. Important curve characteristics would have been lost using the procedure in B, therefore the procedure in C was maintained in the representation of daily courses of gas exchange.

Entlang eines Transektes durch die Hecke wurden Tagesgänge für Licht, Luft- und Bodentemperatur, Evaporation und CO₂-Klima erfaßt. Meßstellen wurden in folgenden Expositionen eingerichtet (Abb. 5): Neben den Tagesgängen im Mikroklima wurden ganzjährig Niederschlag, Extremtemperaturen der Luft für die Meßstellen F2, öS, Z2, wS und Bodentemperaturen in 20 cm Tiefe für BW, BS und BZ aufgezeichnet. Die Meßstelle F2 für den Niederschlag befand sich in der

Mitte zwischen zwei benachbarten, in 60 m Abstand zueinander parallel von N nach S verlaufenden Heckenriegeln; ihr waren sowohl nach Westen (Hauptwindrichtung) als auch nach Osten mehrere parallele Heckenzüge vorgelagert. Sie ist repräsentativ für den Standort.

Extremtemperaturen der Luft wurden im wöchentlichen Rhythmus (ab April 1981 14-täglich, vergl. Abb. 67F) mit Maximum-Minimum-Thermometern erfaßt. Der Quecksilberbulbus befand sich jeweils 100 cm über der Bodenoberfläche. Niederschlagsmessungen erfolgten mit Regenmessern (nach HELLMANN, Auffangfläche 100 cm², Fa. Thies) im selben Zeitabstand. Für die standortrepräsentative Meßstelle (F2) auf freiem Felde wurde ein Regenmesser mit einer Auffangfläche von 200 cm² (Fa. Thies) verwendet. Niederschlag in Form von Schnee wurde eingesammelt und aufgetaut, wenn die Auffanggefäße etwa zur Hälfte gefüllt waren. Tagestemperaturen für Luft wurden mit strahlungsgeschützten Thermoelementen und für den Boden mit elektrisch isolierten Elementen (Lötstellendurchmesser jeweils 1 mm) gemessen; als Anzeigegerät diente ein Voltmeter (Fa. Wescor) mit eingebauter Temperaturreferenzstelle. Die Verdunstungskraft der Luft wurde mittels PICHE-Evaporimetern (Ablesegenauigkeit 0.05 ml) verfolgt. Hierzu fanden grüne Filterpapierscheibchen (Durchmesser 30 mm, Fa. Schleicher & Schüll, No. 2653b »Selecta«) Verwendung. Die gesamte frei evaporierende Oberfläche betrug 12.58 cm². Strahlung und Wind konnten sich ungehindert auf die Evaporimeterscheibchen auswirken, diese waren somit vergleichbaren Blattbedingungen ausgesetzt. Strahlungsmessungen erfolgten mit Quantumsensoren (Fa. Lambda) im photosynthetisch wirksamen Spektralbereich (400 bis 700 nm). An jeder Meßstelle befand sich ein Meßkopf; eine kontinuierliche Messung konnte leider nicht erfolgen, es war jedoch möglich, alle Meßwerte gleichzeitig zu erfassen. An Strahlungstagen waren nur relativ geringe Abweichungen vom kontinuierlichen Lichtklima zu erwarten. Schwierigkeiten bereitete die Erfassung des Lichtklimas im Heckenzentrum durch das Auftreten von Lichtflecken im Unterwuchs. Wechselhafter Strahlungsverlauf wurde nur repräsentativ erfaßt. Zur Messung langfristiger Bodentemperaturen wurden 10 cm lange Meßfühler oberflächenparallel in 20 cm Bodentiefe vergraben. In dieser Tiefe war der Tagesgang der Temperatur bereits weitgehend ausgeglichen (Tagesamplitude selten größer als 1° C). Die Registrierung erfolgte auf einer aufziehbaren Thermographentrommel¹⁾. Zur Messung der Kohlendioxidkonzentration der Luft wurde Luft über einen Metallfilter mit einer Rate von 5 l/min angesaugt und in einem Absolut-URAS (Hartmann & Braun) gemessen. Die mit Hilfe dieser einfachen Technik gewonnenen Ergebnisse reichen aus, um die Klimaverhältnisse in den einzelnen Heckenabschnitten zu beschreiben. Die phänologischen Parameter wurden halbquantitativ erfaßt. Zur Schätzung des Entwicklungsgrades der Blattbiomasse (rB) und des verfärbten Blattmaterials (rV) wurde eine Skala in Prozent der vollen Entwicklung im August verwendet. Während des Austriebs ließ sich der Entwicklungsgrad über eine Schätzung der mittleren Blattlänge und -breite und der Blattzahl bestimmen. Die Anzahl der verfärbten Blätter und die verfärbte Blattfläche ergaben den Verfärbungsparameter

1) Herrn Prof. Rehfuess (München) bin ich zu Dank verpflichtet für die Unterstützung der Untersuchungen mit 3 Bodenthermographen.

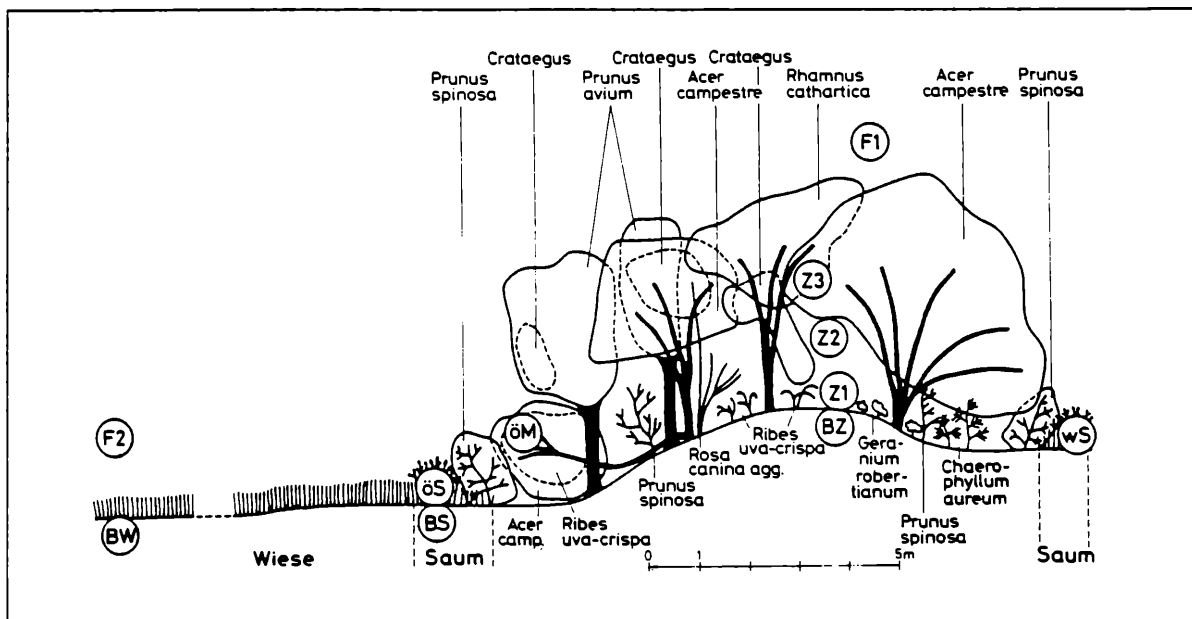


Abbildung 5:

Transekt durch die Hecke für die Lage der Klima-Meßstellen. Der dargestellte Abschnitt befindet sich im Planviereck 4 der Kronenkarte Abb. 8. Erklärung der Abkürzungen im Text.

- | | | | |
|----|--|----|--|
| F1 | Meßstelle 100 cm über der Hecke für Licht (L) und CO ₂ -Konzentration der Luft (CO ₂) | Z1 | Meßstelle (L, T, E) im Zentrum 5 cm über dem Boden |
| F2 | Meßstelle, repräsentativ für den Standort, über einer Wiese (in 2 m Umkreis zum Meßpunkt ungemäht und 20 m vom Hecken-
trauf entfernt) in 150 cm Höhe über dem Boden, für Luft-
temperatur (T) und Evaporation (E) | Z2 | Meßstelle (L, T, E, CO ₂) im Zentrum 150 cm über dem Boden |
| ös | Meßstelle (L, T, E, CO ₂) im östlichen Saum 5 cm (für CO ₂
15 cm) über dem Bestand bzw. Boden | Z3 | Meßstelle (L, T, E) 200 cm über dem Boden |
| öM | Meßstelle (L, T, E) im östlichen Mantel 150 cm über dem Boden | wS | Meßstelle (L) im westlichen Saum 5 cm über dem Bestand |
| | | BW | Meßpunkt für Bodentemperatur in 5 cm Tiefe auf der Wiese
(ungemäht) |
| | | BS | wie BW, jedoch im Saum |
| | | BZ | wie BW, jedoch im Zentrum in mullgefüllten Spalten zwischen
den Lesesteinen |

Fig. 5:

Position of the sites at which micrometeorological data were obtained in the hedgerow.

- F1 Climate station 100 cm above the canopy crown for light (L)- an CO₂-concentration of the air (CO₂)
- F2 climate station for air temperature (T) and evaporation (E) above a meadow (representative for the site), 20 m away from the hedge and 150 cm above ground
- ös climate station in the fringe exposed to the east 5 cm (L, T, E) or 15 cm (CO₂) above the ground
- öM climate station (L, T, E) in the eastern exposed canopy side, 150 cm above ground
- Z1 climate station (L, T, E) in the centre 5 cm above ground
- Z2 climate station (L, T, E, CO₂) in the centre 150 cm above ground
- Z3 climate station (L, T, E) 200 cm above ground, in the centre
- wS climate station (L) in the fringe exposed to the west, 5 cm above ground
- BW thermocouple in 5 cm soil depth for temperature measurement in a meadow (not mowed)
- BS analog BW but for the fringe
- BZ analog but for the centre

ter. Fraßverluste ließen sich durch Abschätzung von Fraßlöchern ermitteln. Die Beurteilung relativer Häufigkeiten (rH) erfolgte analog der Bestimmung von Bedeckungsgraden pflanzensoziologischer Aufnahmen über eine 5-teilige Skala. Die folgenden Stufen bedeuten:

- unter 1 nur spärlich vorkommend
- 1 geringe Häufigkeit (z. B. Blüten und Früchte von *Acer*-Arten im dichten Bestand)
- 2 mäßig häufig
- 3 häufig bis reichlich vorkommend (z. B. gutfrüchtige *Rosa canina* agg.)
- 4 reichlich vorhanden (z. B. reichfrüchtiger *Crataegus*)
- 5 sehr reichlich vorhanden (z. B. *Sambucus nigra*, völlig mit Früchten behangen).

In dieser Abstufung sind nicht die Größe oder der Dekungsgrad von Blütenknospen, Blüten oder Früchten berücksichtigt, da dieser sich mit der Entwicklung und Reifung ändert, auch nicht das absolute Blühvermögen

einer Art, sondern ausschließlich die Anzahl. Es wird nur das phänologische Bild beurteilt; z. B. sind in den meisten Fällen die Blütenknospen bereits im vorjährigen Herbst differenziert, treten jedoch optisch kaum hervor. Erst während der Schwellung werden sie deutlich phänologisch erkennbar.

Für die Bestimmung des Blattflächenindex der Arten wurden dichte, homogene und von Insektenfraß unberührte Bestandsabschnitte ausgewählt. An einem Gerüst konnte ein 1 m² umspannender Metallrahmen von der äußersten Sonnenkrone bis zum Boden stufenweise abgesenkt werden. Nach Ausmessung des Abstandes L von der Spreitenbasis zur Blattspitze bei sämtlichen Blättern kann eine Summierung der projizierten Oberflächen OF über den Ausdruck

$$\sum_{i=1}^n OF_{(i)} = a \left[\sum_{i=1}^n (L_{(i)})^2 \right] + n \cdot b$$

erfolgen, da L^2 linear mit der Blattfläche variiert (vergl. Abb. 59A). n gibt die Blattzahl an, a und b das Steigungsmaß und den Achsenabschnitt der linearen Beziehung. Direkte Oberflächenmessungen erfolgten mit einem Areameter Modell 3100 (Fa. Lambda) mit einem Meßfehler kleiner 3 %.

Blätter und Zweige wurden bei 90° C getrocknet, Blätter 24 h lang, Zweige je nach Volumen 1/2 bis 2 Wochen. Bei *Rubus* und *Ribes* verblieben die Stacheln (ca. 5 % des Trockengewichtes) an den Trieben. Frische Zweige wurden in 5 bis 10 cm lange Stücke zerschnitten, und ihr Rauminhalt (nach Entfernung der Seitentriebe) wurde über einen Kegelstumpf berechnet, wofür die mittleren Durchmesser der Schnittflächen bekannt sein mußten. Auch für intakte Zweige kann der Rauminhalt über einen Kegelstumpf berechnet werden, indem unter Vernachlässigung der äußersten Zweigspitze (max. 5 mm³) ein apikaler Durchmesser bestimmt wird. Aus Zweiglänge und Dickenänderung entlang der Zweigachse folgt der basale Durchmesser (vergl. Abb. 62).

Der Mineralstoffgehalt wurde an Blättern unterschiedlicher Expositionen bestimmt. Die Analyse des organisch gebundenen Stickstoffs erfolgte nach KJELDAHL. 0.5 g der getrockneten und gemahlenden Blattproben werden mit 10 ml konzentrierter Schwefelsäure und einer Spatelspitze Selenreaktionsgemisch nach WIENINGER (enthält Kupfer und Selen als Katalysatoren) versetzt und bei 380° C aufgeschlossen. Nach dem Abkühlen tropft man vorsichtig 50 ml Aqua dest. zu, anschließend 50 ml einer 35%igen Natronlauge und destilliert das Gemisch. Das im Destillat befindliche Ammoniak wird in einer Vorlage von 20 ml 2%iger Borsäure aufgefangen. Es entsteht Diammoniumhydroborat, welches mit 0.1n Salzsäure bis zu einem pH-Titrationspunkt von 5.24 titriert wird. 1 ml einer 0.1n HCl entspricht 1.4008 mg Stickstoff. N-N und N-O-Bindungen werden nicht erfaßt.

Für die Ermittlung des Gesamtphosphatgehaltes wird die gleiche Menge getrockneter und gemahlener Blattproben mit 10 ml eines Säuregemisches (konzentrierte H₂SO₄, 60%ige HClO₄ und konzentrierte HNO₃ im Verhältnis 1:1:7.5) versetzt und erhitzt, bis die Rückstände hell sind. Nach Abdampfen der Säuren wird der Rückstand mit Aqua dest. gelöst, auf 250 ml aufgefüllt und filtriert. 5 ml der Lösung füllt man auf 40 ml auf, setzt 5 ml einer Farbreagenzmischung zu und ergänzt auf 50 ml. Nach 30 Minuten erfolgt die Messung bei einer Wellenlänge von 882 nm gegen Blindwert zusammen mit einer Eichreihe. Zur Herstellung des Farbreagens werden 20 g Ammoniummolybdat in 300 ml H₂O gelöst, 450 ml einer 10n H₂SO₄ und 100 ml einer 0.5%igen Lösung von Kalium-Antimon (III) – oxidtartrat zugegeben und auf 1000ml aufgefüllt. Die Lösung ist im Dunkeln aufzubewahren. Kurz vor der Analyse wiegt man 1.5 g Ascorbat zu 100 ml dieser Lösung ein. Für die Eichkurve wird, von einer Phosphat-Stammlösung (100 ppm entsprechen 445.506 mg NaH₂PO₄·1H₂O/l) ausgehend, eine Eichreihe zu 5, 10, 20 und 30 µg P erstellt.

Die Bestimmung der Magnesium-, Kalium-, Natrium-, Calcium- und Eisengehalte der Blätter erfolgte flammenphotometrisch (Flammenphotometer Modell 420 der Fa. Perkin-Elmer) in einer Luft/Azetylen-Flamme (bei Mg und Ca wurde Lachgas/Azetylen verwendet) bei den Wellenlängen 285 nm für Mg, 767 nm für K, 589 nm für Na, 423 nm für Ca und 248 nm für Fe.

Zur Beurteilung von Konkurrenzsituationen wurden

Wuchsformen der Arten am Standort graphisch erfaßt und die Kronenverteilungen der Holzgewächse für das Rhamno-Cornetum aufgenommen.

3.3 Ergebnisse

3.3.1 Struktur, Phänologie und Zonierung der abiotischen Faktoren eines Heckenstandortes

Hecken besitzen ein spezifisches räumliches Gefüge, das durch die am Heckenaufbau beteiligten Arten selbst hervorgerufen wird und eine strukturspezifische Zonierung des Mikroklimas erzeugt. Damit entstehen »Nischen«, in denen Pflanzen mit speziellen Standortansprüchen existieren können oder aus denen Pflanzen bei mangelnder Anpassung verdrängt werden. Die ersten Hinweise auf die Wirkung solcher abiotischer Gradienten gibt das Auftreten oder das Ausfallen bestimmter Arten- und Wuchsformgruppen in den verschiedenen räumlichen Bestandesabschnitten.

3.3.1.1 Die räumliche Struktur einer Hecke

Hecken zeigen durch die Anordnung der Stämme, Zweige und Blattorgane einen typischen strukturellen Aufbau, der unabhängig ist von der pflanzensoziologischen Zusammensetzung der Arten in der Vegetation. Folgende Abschnitte werden unterschieden (Abb. 6, zusammengestellt nach DIERSCHKE, 1974; WEBER, 1967; TÜXEN, 1952):

1) *Dach*: Bereich der Hecke, welcher am weitesten vom Untergrund entfernt ist und sich mehr oder weniger horizontal bis gewölbeartig ausbreitet und unabhängig von der Ausdehnungsrichtung der Hecke während des gesamten Tages ungestört Licht ausgesetzt ist.

2) *Mantel*: Bereich der überwiegend vertikal verlaufenden bis schwach geneigten Heckenseiten, die bei idealer O-W-Ausdehnung der Hecke während des ganzen Tages entweder besonnt (Südseite) oder im Schatten (Nordseite) liegen, oder bei N-S-orientierten Hecken nur am Morgen (Ostseite) oder am Abend (Westseite) voller Sonneneinstrahlung ausgesetzt sind. Je nach Bestandesalter kann der Mantelbereich unterschiedlich stark stockwerkartig aufgebaut sein. Lianen (Hopfen, Waldrebe, Brombeere) können zur Ausbildung sogenannter »Schleiergesellschaften« (WEBER, 1974) beitragen.

3) *Zentrum*: blattarmer bis blattloser Bereich zwischen Dach, Mantel und Unterlage. Bei älteren Hecken sind die Lichtverhältnisse im gesamten Innenraum ähnlich, gekennzeichnet durch niedrige Lichtintensität und mehr oder weniger häufiges Auftreten kleinerer Lichtflecken. Mit dichterem Kronenschluß nimmt die Lichtfleckengröße ab, während ihre Verteilung gleichmäßiger wird.

4) *Saum*: Bodennaher Randbereich der Hecke, welcher als Übergangszone zwischen Mantel, Zentrum und angrenzender Nutzfläche betrachtet werden kann. Er unterliegt keiner Bewirtschaftung (z. B. durch Mahd oder Bodenbruch). Im Schutz der aus dem Mantel und Dach überhängenden Zweige entsteht ein halbschattiger Standort mit Saumgesellschaften, die von krautigen Gewächsen dominiert werden.

5) *Trauf*: Die äußere projizierte Linie des Daches (Bereich der überhängenden Zweige, an denen das Regenwasser abtropft).

Art	W ←————→ O									Zeiger werte						
	Acker	Saum	Mantel	Zentral bereich		Mantel	Saum	Wiese	Acker							
				Dach	Zentrum					L	T	K	F	R	N	
<i>Fumaria officinalis</i>											6	x	3	5	6	7
<i>Papaver rhoeas</i>											6	6	3	5	7	x
<i>Verbascum thapsus</i>											8	x	3	4	7	7
<i>Myosotis arvensis</i>											6	5	5	5	x	6
<i>Veronica persica</i>											6	x	3	5	7	7
<i>Convolvulus arvensis</i>											7	6	x	4	7	x
<i>Ranunculus arvensis</i>											6	6	3	4	8	x
<i>Euphorbia exigua</i>											6	6	2	4	8	4
<i>Consolida regalis</i>											6	7	6	4	8	5
<i>Adonis aestivalis</i>											6	6	7	3	8	3
<i>Galium aparine</i>											7	5	3	x	6	9
<i>Valerianella locusta</i>											7	5	3	5	7	x
<i>Viola tricolor arvensis</i>											5	5	3	x	x	x
<i>Anagallis arvensis</i>											6	6	3	5	x	6
<i>Sedum acre</i>											8	5	3	1	x	1
<i>Achillea millefolium</i>											8	x	x	4	x	5
<i>Knautia arvensis</i>											7	5	3	4	x	3
<i>Centaurea scabiosa</i>											7	x	3	3	8	3
<i>Lotus corniculatus</i>											7	x	3	4	7	2
<i>Trifolium pratense</i>											7	x	3	x	x	x
<i>Trifolium repens</i>											8	x	x	x	x	7
<i>Arrhenatherum elatius</i>											8	5	3	5	7	7
<i>Plantago lanceolata</i>											6	x	3	x	x	x
<i>Euphorbia cyparissias</i>											8	x	4	3	x	3
<i>Ranunculus bulbosus</i>											8	6	3	3	7	3
<i>Avena pubescens</i>											5	x	3	x	x	4
<i>Medicago lupulina</i>											7	5	x	4	8	x
<i>Tragopogon pratense</i>											7	5	3	4	7	5
<i>Plantago major</i>											8	x	x	5	x	x
<i>Vicia sepium</i>											x	x	5	5	7	5
<i>Lathyrus pratensis</i>											7	5	x	6	7	6
<i>Daucus carota</i>											8	6	5	4	x	4
<i>Ranunculus acris</i>											7	x	3	x	x	x
<i>Bellis perennis</i>											8	5	2	x	x	5
<i>Prunella vulgaris</i>											7	x	3	x	4	x
<i>Anthyllis vulneraria</i>											8	5	3	3	8	3
<i>Ajuga genevensis</i>											8	x	x	4	7	2
<i>Ajuga reptans</i>											6	x	2	6	x	6
<i>Polygala comosa</i>											8	6	6	3	8	2
<i>Hypericum perforatum</i>											7	x	5	4	x	x
<i>Senecio jacobaea</i>											8	5	3	4	7	5
<i>Rumex acetosa</i>											8	x	x	x	x	5
<i>Taraxacum officinale</i>											7	x	x	5	x	7
<i>Trifolium medium</i>											7	5	4	4	x	3
<i>Sanguisorba minor</i>											7	6	5	3	8	2
<i>Leucanthemum vulgare</i>											7	x	3	4	x	3
<i>Briza media</i>											8	x	3	x	x	2
<i>Dactylis glomerata</i>											7	x	3	5	x	6
<i>Campanula patula</i>											8	5	4	5	7	4
<i>Ononis repens</i>											8	5	2	4	7	2
<i>Vicia cracca</i>											7	x	x	5	x	x
<i>Veronica chamaedrys</i>											6	x	3	4	x	x
<i>Fragaria vesca</i>											7	x	5	5	x	6

Deckungsgrad:bis 1% 1 bis 5% — 5 bis 10%
 — 10 bis 25% — 25 bis 50%

Tabelle 1

Auf dem Heckenstandort im Zeitraum 1979 – 81 vorgefundene Arten, ihre Häufigkeit und Verteilung in den verschiedenen Bereichen. Länge der Aufnahmeffläche 80 m (Rasterflächen 1 bis 8 der Abb. 8), Transektbreite 60 m. Zeigerwerte nach ELLENBERG (1974) und für *Rubus corylifolius* agg. nach eigenen Beobachtungen ergänzt.

Art	W ← → O									Zeigerwerte					
	Acker	Saum	Mantel	Zentralbereich		Mantel	Saum	Wiese	Acker	L	T	K	F	R	N
				Dach	Zentrum										
Phleum pratense											7	x	5	5	x 6
Bromus hordeaceus											7	6	3	x	x x
Centaurea jacea											7	x	5	x	x x
Stellaria graminea											6	x	x	4	4 x
Sedum t. telephium											7	x	x	4	7 x
Brachypodium pinnatum											6	5	5	4	7 4
Primula veris											7	x	3	4	8 3
Veronica austriaca teucrium											7	6	5	3	8 2
Bupleurum falcatum											6	6	6	3	9 3
Agrimonia eupatoria											7	6	4	4	8 4
Galium mollugo album											7	x	3	5	x x
Valeriana officinalis collina											7	x	5	8	7 5
Galeopsis tetrahit											7	x	3	5	x 7
Astragalus glycyphyllos											7	6	4	4	7 4
Chelidonium majus											6	6	x	5	x 8
Urtica dioica											x	x	x	6	x 8
Agropyron repens											7	x	7	5	x 8
Calamintha clinopodium											7	5	3	4	7 3
Gentiana ciliata											7	x	4	3	8 2
Gentiana cruciata											7	5	4	3	8 3
Cynoglossum officinale											8	x	5	3	7 8
Lamium maculatum											4	x	4	6	7 8
Thymus pulegioides											8	x	4	4	x 1
Stellaria holostea											5	6	3	5	6 5
Allium oleraceum											7	x	4	3	7 4
Silene vulgaris											8	x	x	4	7 2
Dryopteris filix-mas											3	x	3	5	5 6
Linaria vulgaris											8	5	5	3	7 3
Campanula trachelium											4	5	3	5	8 8
Bromus inermis											8	x	7	4	8 5
Cornus sanguinea											7	5	4	x	8 x
Rubus corylifolius agg.											7	5	x	5	6 5
Rosa canina agg.											8	5	3	4	x x
Prunus spinosa											7	5	5	x	x x
Crataegus monogyna											7	5	3	4	8 3
Rubus idaeus											7	x	x	5	x 8
Ribes uva-crispa											4	5	2	x	x 6
Euonymus europaeus											6	5	3	5	8 5
Frangula alnus											6	x	5	x	2 3
Prunus avium											4	5	4	5	7 5
Crataegus x macrocarpa											7	5	3	4	8 3
Acer campestre											5	7	4	5	7 6
Rhamnus cathartica											7	5	5	4	8 x
Viburnum opulus											6	5	3	7	7 6
Crataegus laevigata s.l.											6	5	4	5	7 x
Lonicera xylosteum											5	5	4	5	7 x
Corylus avellana juv.											6	5	3	x	x x
Asarum europaeum											3	5	5	6	8 6
Geranium robertianum											4	x	3	x	x 7
Sambucus nigra juv.											7	5	3	5	x 9
Mnium punctatum											-	-	-	-	-
Moose											-	-	-	-	-

Zeigerwerte L – Licht, T – Temperatur, K – Kontinentalität, F – Feuchte, R – Reaktion, N – Stickstoff

Zahl der Arten Zentrum 14, Mantel 14, Saum 51, Wiese 52, Acker 19, Dach 9

Tab. 1:

Species found along a cross section through the hedgerow and neighbouring land, their frequency and index numbers («Zeigerwerte») for light regime (L), temperature regime (T), continentality of climate (K), soil moisture (F), soil reactivity (R), and nitrification (N) (after ELLENBERG, 1974).

Art: species, Acker: arable land, Saum: fringe, Mantel: canopy side of the hedge, Dach: canopy crown, Zentrum: centre, Wiese: meadow. Deckungsgrad: degree of ground cover (estimated). Zahl der Arten: number of species.

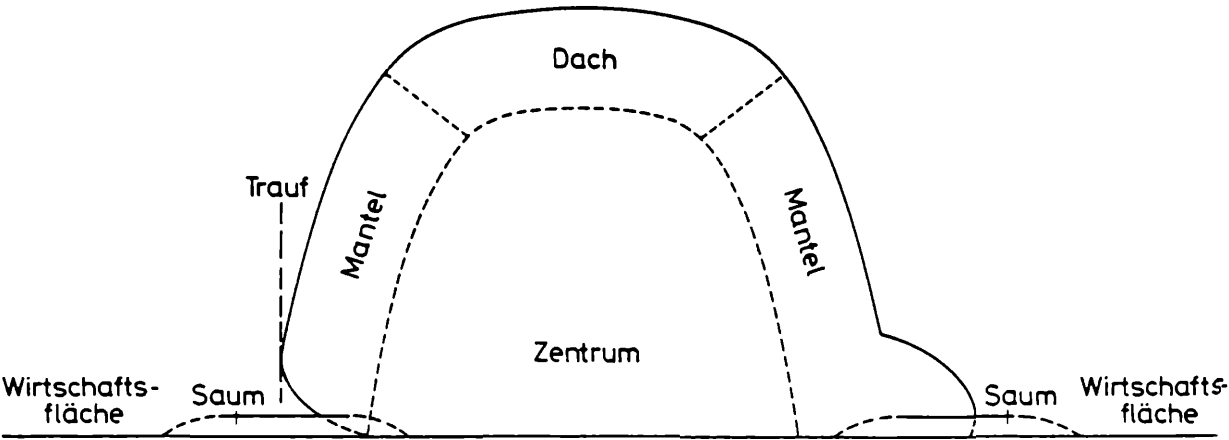


Abbildung 6: Benennung der strukturellen Abschnitte eines Flurgehölzes (nähere Erläuterung im Text).

Fig. 6: Schematic representation of a hedgerow transect and definition of the »structural units« of a hedgerow. Dach: canopy crown, Mantel: canopy side, Zentrum: centre, Saum: fringe, Trauf: water dripping line, Wirtschaftsfläche: cultivated land.

3.3.1.2 Floristische Differenzierung innerhalb einer Hecke

Die Verteilung der Arten in der Hecke, insbesondere das Auftreten von Jugend- und Altersstadien, und die Verdrängung von Arten deuten Standortansprüche und Konkurrenzkraft einzelner Arten an. Die Artzahl ist in der Wiese und im Saum mit 52 bzw. 51 Pflanzenarten am höchsten (Tab. 1). Dagegen sind nur 9 Holzarten am Aufbau des eigentlichen Hecken-daches beteiligt. Im Mantel ist die Artzahl etwas höher, aber ebenfalls auf verholzende Arten beschränkt. Im Bereich des Saumes finden unterschiedliche Lebensformtypen ausreichende Existenzbedingungen, so daß neben spezifischen krautigen Saumarten wie *Bupleurum falcatum*, *Valeriana officinalis* ssp. *collina*, *Trifolium medium* und *Agrimonia eupatoria* Vertreter der Hecke (juvenile Holzgewächse, Schößlinge ausläufer-treibender Arten) und Wiesenarten aufkommen. Grenzt Ackerland unmittelbar an eine Hecke, entwickeln sich nur lückige und gestörte Säume, während der Mantel bis an die Feldgrenze vordringt. Zwischen Wiese und Saum kann trotz gleicher Zahl an Arten nur eine relativ geringe floristische Ähnlichkeit festgestellt werden (Abb. 7). Man findet 26 % Übereinstimmung in der Häufigkeit der gemeinsamen Arten. Die floristische Ähnlichkeit zwischen Saum und Hecke bzw. Acker und Hecke ist noch geringer (10 % bzw. 3.6 % gemeinsame Arten). Vergleichsweise homogen verhält sich der zentrale Bereich der Hecke.

	Prozentuale Ähnlichkeit						Eigenständigkeit
	Zentrum	Dach	Mantel	Saum	Wiese	Acker	
Zentrum		20.5	30.1	10.0	2.4	—	37.0
Dach	20.5		50.9	4.8	0.5	—	23.3
Mantel	30.1	50.9		12.0	0.5	—	6.5
Saum	10.0	4.8	12.0		26.1	3.6	43.5
Wiese	2.4	0.5	0.5	26.1		8.2	62.3
Acker	—	—	—	3.6	8.2		88.2

Unter Verwendung der empirischen Zeigerwerte nach ELLENBERG (1974) kann der Standort als lichtreich bis halbschattig bezeichnet werden ($L = 6.7 \pm 1.2$; Mittelwert ohne Berücksichtigung des Deckungs-grades). Die Temperaturzahl deutet auf mäßig warme Bedingungen ($T = 5.4 \pm 0.6$) mit subozeanischem Schwergewicht der Arten ($K = 3.8 \pm 1.2$) bei trockenen bis frischen Böden ($F = 4.3 \pm 1.0$) und neutral bis schwach basischer Reaktion ($R = 7.1 \pm 1.3$). Der Standort ist mäßig stickstoffreich ($N = 4.1 \pm 2.1$).

In Abb. 8 ist die Kronenkarte eines Rhamno-Cornetum typicum wiedergegeben. Wenn Bäume und Sträucher konkurrieren, sind drei deutlich abgesetzte Kronenschichten ausgebildet (Planviereck 4). Die Hecke hat dann bereits mittelwaldartigen Charakter (z. B. durch *Prunus avium*, Felder 1, 9 und 11). Bei hoher Bestandesdichte der baumförmigen Arten werden die Übergänge von Sonnen- und Schattenkronen fließend (Felder 1 bis 5, 8 bis 9 und 12 bis 14). Nur bei Auflockerung des Kronendaches kann sich ein lückiger Unterwuchs ausbilden; dies ist besonders unter den Rändern dichter Kronenabschnitte zu beobachten (Rechtecke 4, 5, 9, 13 und 14). Schattenliebende Arten bevorzugen solche Grenzstandorte und dringen bis in den unteren Mantelbereich vor. Sobald Hecken 2.5 bis 3 m Wuchshöhe erreicht haben, werden die strauchförmigen Arten in zunehmendem Maße durch Bäume mit apikaler Dominanz ersetzt. Der Mantel – besonders von älteren Hecken – wird deshalb von kleinwüchsigen, basal verzweigten Sträuchern oder Jungpflanzen besiedelt.

Abbildung 7: Legende: RAABE, 1952.

Fig. 7: Floristic similarity (in percent = »Prozentuale Ähnlichkeit«) between structural units of a hedgerow transect (Eigenständigkeit: floristic independence).

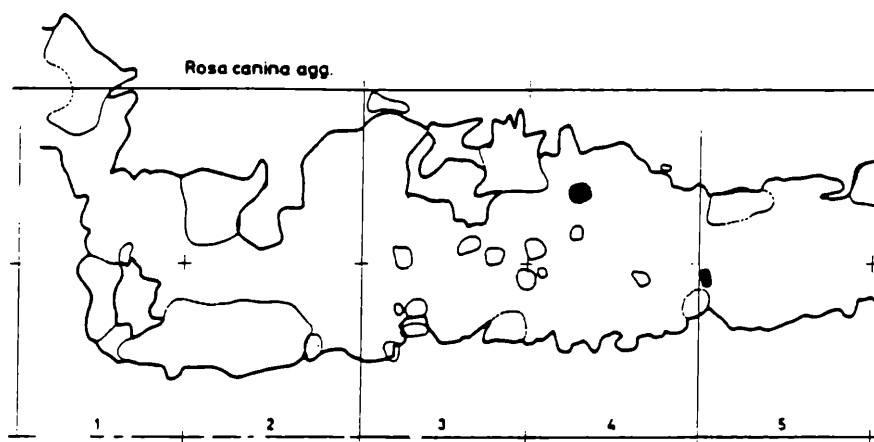
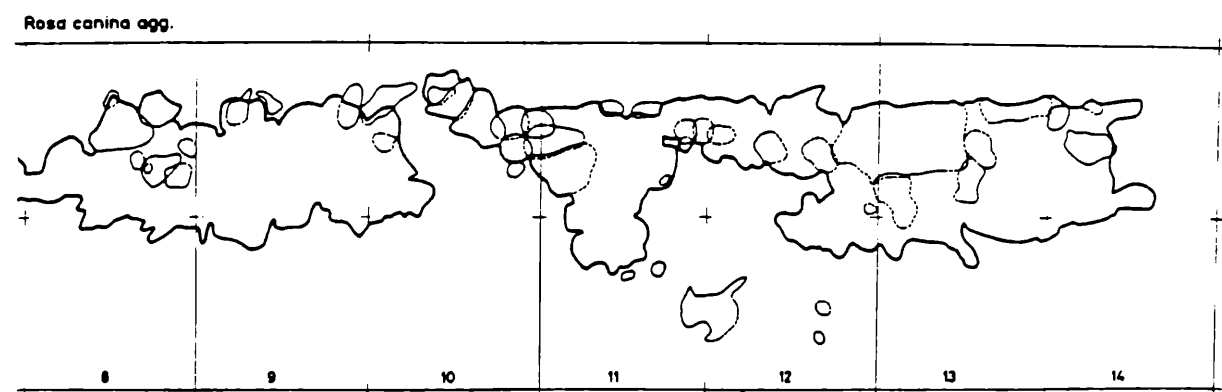
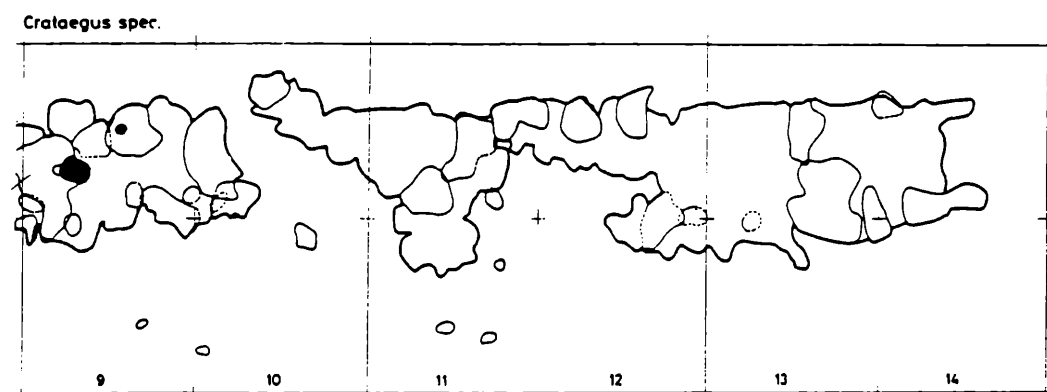
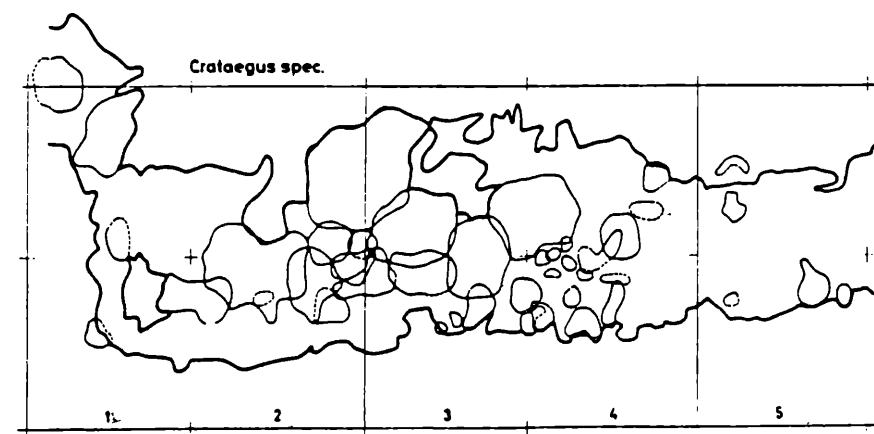


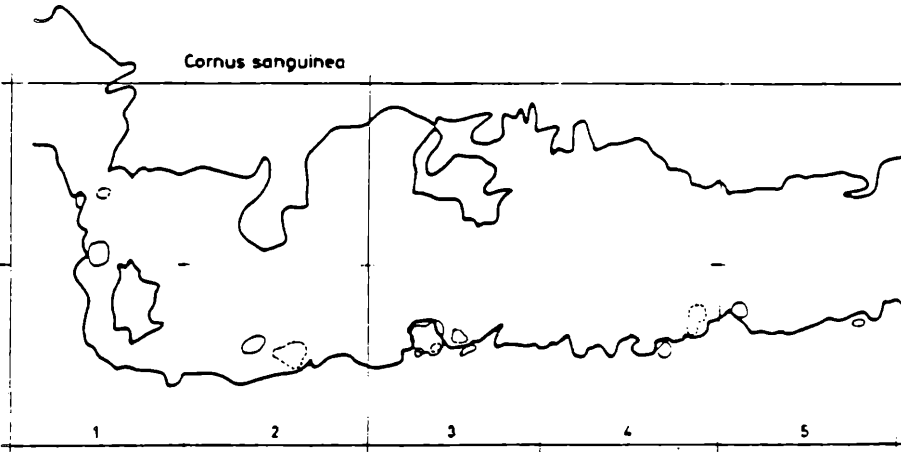
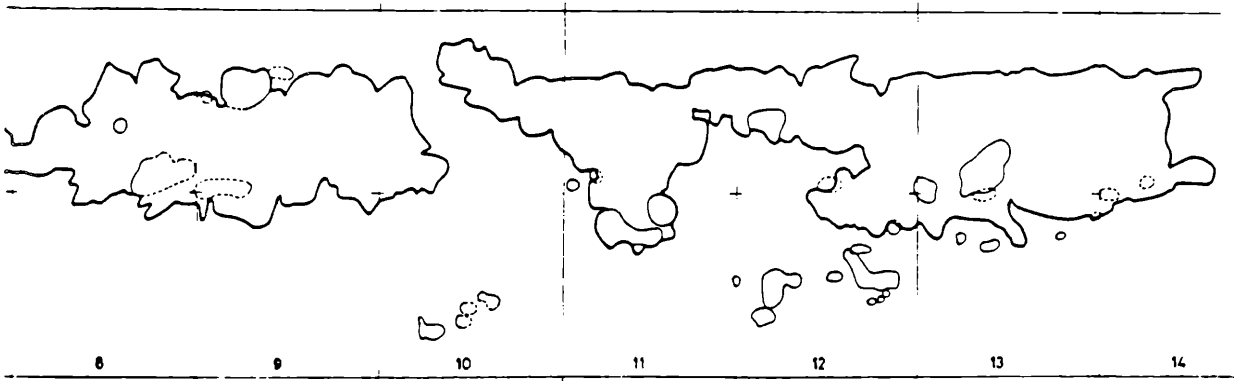
Abbildung 10:

Das Vorkommen von *Crataegus spec.* (oben, überwiegend *Cr. x macrocarpa*) und *Rosa canina agg.* im Heckenverband. Weißdorn und Rose treten als Pioniere außerhalb der Hecke auf, bilden aber z. T. dichte Bestandsabschnitte.

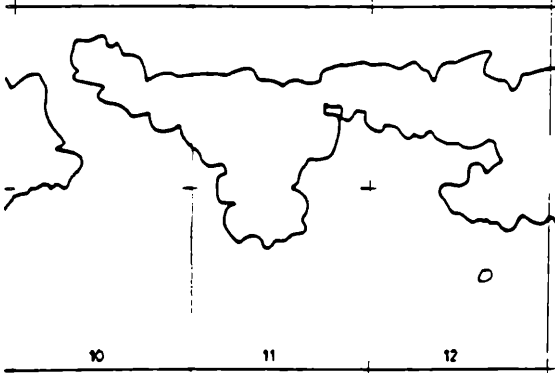
Fig. 10:

Occurrence of *Crataegus spec.* (mainly *Cr. x macrocarpa*) and of *Rosa canina*.

Cornus sanguinea



Sambucus nigra



Sambucus nigra

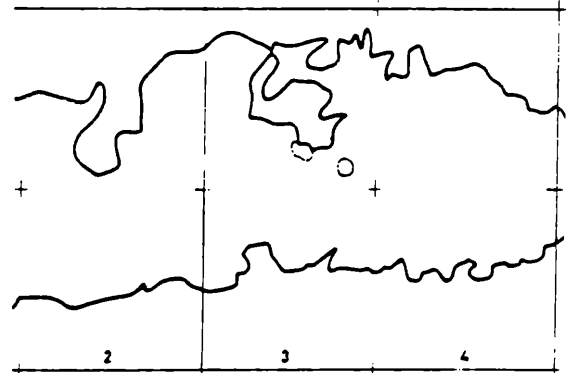


Abbildung 11:

Das Vorkommen von *Cornus sanguinea* (oben) und *Sambucus nigra* (unten). *Cornus* wurde überwiegend außerhalb der Hecke im Schutz wehrhafter Arten (Abb. 9) und im Mantelbereich angetroffen. *Sambucus* ist für den untersuchten Bestand unbedeutend, kam aber als Jungpflanze im Heckeninneren auf.

Fig. 11:
Occurrence of *Cornus sanguinea* and *Sambucus nigra*.

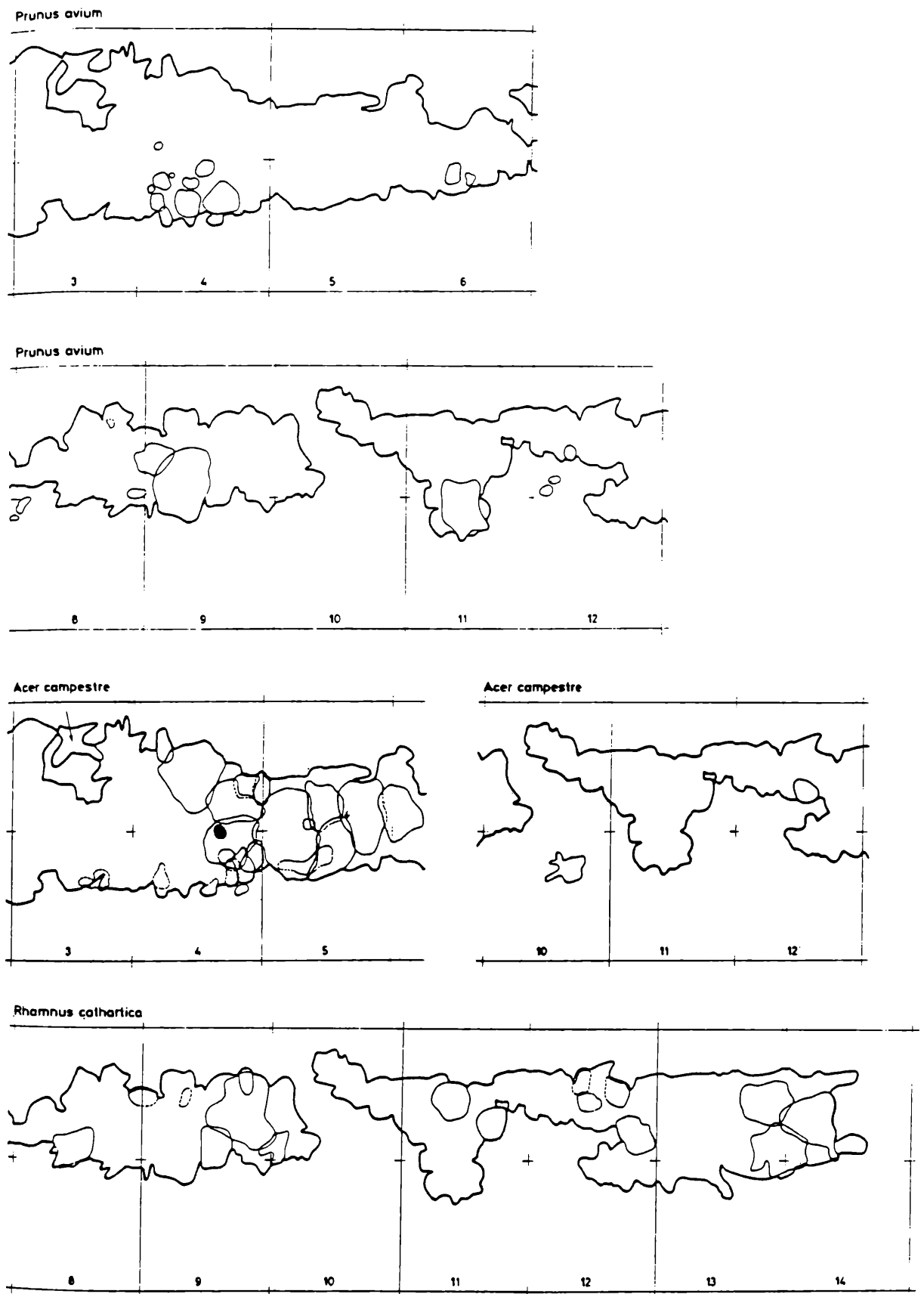


Abbildung 12:

Prunus avium (oben) und *Acer campestre* (Mitte) treten vorwiegend im Heckendach auf und bilden mittelwaldartige Bestandsabschnitte. Außerhalb der Hecke werden sie nur im Schutz wehrhafter Pflanzen angetroffen (vergl. Abb. 9). *Rhamnus cathartica* (unten) wurde nur im Bestand vorgefunden.

Fig. 12:

Occurence of *Prunus avium*, *Acer campestre* and *Rhamnus cathartica*.

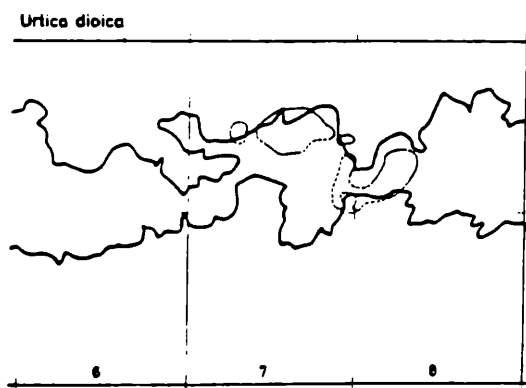
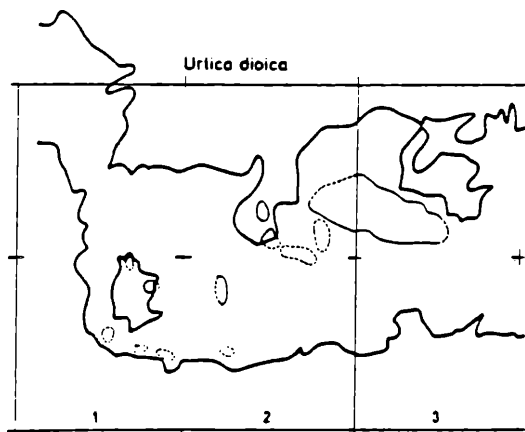
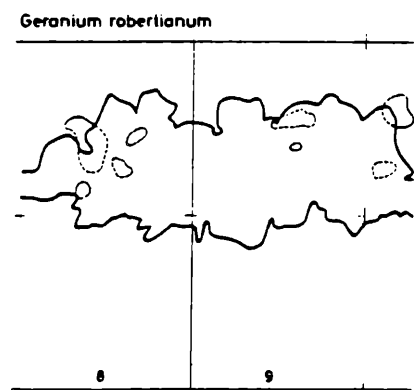
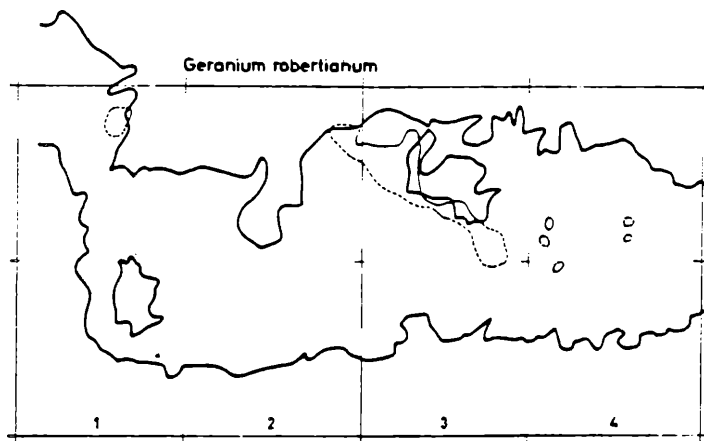
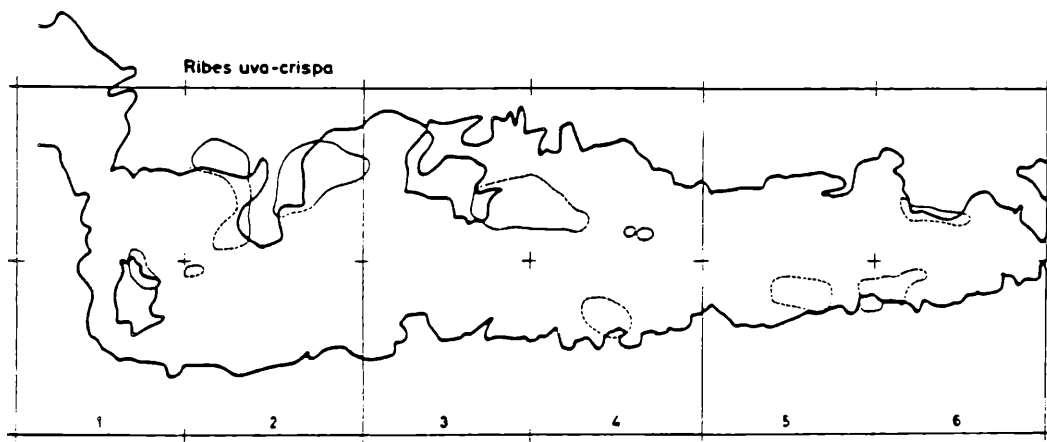


Abbildung 13:

Das Vorkommen von *Ribes uva-crispa* (oben), *Geranium robertianum* (Mitte) und *Urtica dioica* (unten) im Heckenverband. Stachelbeeren bevorzugen den mantelnahen (vergleichsweise lichtreinen) Unterwuchs; auf ähnlich halbschattigen Standorten ist der Ruprechts-Storchnabel anzutreffen, während die Brennnessel sonnige bis schattige Standorte besiedelt.

Fig. 13:

Occurrence of *Ribes uva-crispa*, *Geranium robertianum* and *Urtica dioica*.

Abbildung 8:

(Faltnäse, einseitig): Kronenkarte des untersuchten Rhamno-Cornetum. Die Kronen häufiger Arten sind als Horizontalprojektionen wiedergegeben. Abkürzungen und Zeichenerklärung siehe Abbildung.

Fig. 8:
Crown-map of a Rhamno-Cornetum hedgerow near Stadtsteinach (Bavaria, West-Germany).

Die Kronenentwicklung gibt erste Anhaltspunkte über die räumliche Konkurrenzsituation. Unter seitlicher Bedrängung nimmt eine Krone in der Horizontalprojektion länglich ovalen Charakter an mit einem zur Trauflinie hin orientierten maximalen Durchmesser. Diese Situation ist auf den Feldern 5, 6 und 9 der Abb. 8 besonders deutlich zu erkennen. Nach SELTZER (1975) ist die Häufung senkrecht zur Längserstreckung der Hecke stehender maximaler Kronenradien hochsignifikant. In sehr dichtem Gedränge kann die einzelne Krone auch zylindrische Form annehmen (Abb. 73C), oder aber ihre Horizontalprojektion liegt weit außerhalb des Stammfußes (alle Felder der Abb. 8, auf denen einzelne Zweige eingetragen wurden, z. B. unter *Prunus avium*, Felder 9 und 11). Trotz dieser offensichtlich starken Konkurrenz ist es auffällig, daß ausdifferenzierte, alte »verkrüppelte« Individuen nur allmählich einen sich öffnenden Wuchsraum zu erobern vermögen (vergl. die mächtige *Crataegus*-Krone, welche die Felder 2 und 3 im oberen Teil des Feldes 3 überstreicht). Selbst 20 Jahre nach einer Holznutzung sind solche Kronenlücken noch erkennbar (SELTZER, 1975). Nach SELTZER führen die günstigeren Lichtbedingungen in den älteren Büschen nur zu einer Verstärkung der Jahresringe, aber nicht mehr zu einer Vergrößerung der Krone selbst. Damit wäre auch physiologisch die Möglichkeit einer Verjüngung der Hecke unter dem Schirm älterer Individuen gegeben.

Die Verbreitungskarten kennzeichnen deutlich die individuellen Standortansprüche einzelner Arten. *Prunus spinosa* und *Rubus corylifolius* agg. werden außerhalb des Heckentraufes angetroffen (Abb. 9). In älteren Heckenabschnitten wird *Prunus spinosa* in den Mantelbereich abgedrängt. Im Unterwuchs stirbt er ab. *Rubus corylifolius* wächst aus dem lichtarmen Zentralbereich durch lange, meist unverzweigte Triebe in den Mantelbereich hinaus und siedelt sich im Saum neu an. *Rosa canina* agg. und *Crataegus spec.* treten ebenfalls außerhalb der Trauflinie auf, jedoch mit wenigen Individuen (Abb. 10). Die *Crataegi* werden ausschließlich zoochor durch Früchte verbreitet und ihre Sämlinge treffen auf die Konkurrenz von Wiesen- oder Saumarten, wodurch vermutlich eine große Mortalität im Jugendstadium bedingt ist (vergl. LLOYD, 1975). *Rosa*-Arten werden auch zoochor verbreitet, vermögen jedoch über Erdsprosse Polycormone zu bilden. Diese Erdsprosse scheinen aber weniger geeignet, größere Entfernungen zu überwinden, als die Wurzeläusläufer von Schlehen oder die Wandersprosse der Brombeeren. Die Verteilung der *Crataegi* und *Rosa*-Arten zeigt daher, daß beide Artengruppen nur begrenzt in der Lage sind, auf der Fläche gegenüber den Rasengesellschaften zu expandieren. *Prunus*, *Rubus*, *Crataegus* und *Rosa* bilden Stacheln oder Sproßdornen aus. Sie besitzen einen Selektionsvorteil gegenüber unbewehrten Konkurrenten, wie z. B. *Cornus sanguinea*, welcher außerhalb des Traufes nur im Schutz der vorigen Arten aufkommt (vergl. Abb. 11) oder starke Verbißschäden davonträgt. Der Hartriegel ist als Wurzelpionier am Vorrücken der Hecke beteiligt und in älteren Beständen besonders im Randbereich zu finden. Seine Ver-

breitung geschieht wie bei *Sambucus nigra* durch Vögel. Der Schwarze Holunder ist für das hier dargestellte Heckengefüge unbedeutend. Er wurde als Pionier und als Jungpflanze im Unterwuchs gefunden (Abb. 11).

Zeichenerklärung für die Kronenkarten

Abbildung 9 bis Abbildung 13

Signs and symbols (Figs. 9 to 13)

	Trauflinie der Hecke dripping line
	Horizontalprojektion der Krone einer Pflanze horizontal crown projection
	absterbende Pflanze im Unterwuchs (deutlich sichtbare Zeichen der Konkurrenz: viele tote Zweige, dünne Blätter und Internodienstreckung) dying plant in the understory
	tote Pflanze dead plant

Der unbewehrte *Acer campestre* tritt nur vereinzelt außerhalb der Hecke auf, dann aber stets mit starken Verbißschäden (Abb. 12). In älteren Vegetationsabschnitten bildet er dichte, niederwaldartige Bestände, unter denen nur ein spärlicher Unterwuchs möglich ist. *Prunus avium* verhält sich ähnlich und leitet zu mittelwaldartigen Gebüsch über. Die Kirsche wird zoochor verbreitet, ist aber geringfügig zu Wurzelsprossen befähigt, besonders nach leichten Verletzungen. Im Schutz wehrhafter Arten setzt sie sich schnell durch und bildet die äußere Kronenschicht. *Rhamnus cathartica* (Abb. 12) ist an der Ausbildung dichter Bestandessektoren im Heckenverband beteiligt. Trotz seiner Fähigkeit zur Ausbildung von Wurzelsprossen scheint er sich hauptsächlich über Früchte zu verbreiten und wurde trotz seiner Bedornung nicht außerhalb des Mantels gefunden. *Ribes uva-crispa* wird zoochor eingeschleppt und besiedelt den mantelnahen Unterwuchs (Abb. 13). An exponierten Stellen stirbt sie kurz nach Austrieb unter trockenen Witterungsbedingungen ab oder verliert bereits Anfang Juli ihre Blätter, um blattlos bis zum nächsten Frühjahr zu verharren. *Geranium robertianum* (Abb. 13) bevorzugt ebenfalls halbschattige bis schattige Standorte, während *Urtica dioica* gegenüber Licht indifferent bleibt.

3.3.1.3 Klimatische Differenzierung einer Hecke

Das Jahreszeitenklima eines Standortes bestimmt die Vegetationsperiode und die phänologischen Abläufe in der Vegetation. Seine Kenntnis ist damit Voraussetzung für das Verständnis jahreszeitlicher Entwicklungen und für den Vergleich mit anderen Standorten. Im Tagesgang beeinflusst das Klima den pflanzlichen Kohlenstoff- und Wasserhaushalt; es entscheidet letztlich

über die CO₂-Jahresbilanzen und die jährlichen Transpirationssummen. Am selben Standort zeigen die verschiedenen Arten oder auch Individuen unterschiedliche Reaktionen auf schnell wechselnde Klimasituationen, so daß Unterschiede in den jährlichen Wasserverlusten und Assimilatgewinnen auf der Grundlage der kurzfristigen Witterungseinflüsse und dem jahreszeitlichen Standortklima verstanden werden können.

3.3.1.3.1 Das Klima im Tagesgang

An wolkenlosen Tagen treten Einstrahlungsunterschiede für verschiedene Expositionen im Heckenbereich am deutlichsten hervor. Im Mai (Abb. 14) steigt die meteorologische Einstrahlung von 5 bis 12 h auf 1680 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und fällt am Nachmittag kontinuierlich bis um 20 h ab (Meßstelle F1). Bei noch lückiger Heckenkrone werden hohe Lichtintensitäten im östlichen Saum am Vormittag und im westlichen Saum am Nachmittag gemessen. Die randliche Abschirmung des diffusen Lichtes durch den Heckenmantel führt zu maximalen Werten, die 5 bis 10 % unter den Freilandwerten (1550 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) liegen. Im östlichen Mantel wird nur am Vormittag mit dem Freiland vergleichbare Einstrahlung gemessen. Aus dem Heckendach überhängende Zweige können diesen Standort schon bei tiefem Sonnenstand beschatten. Im Zentrum liegt bis auf wenige Lichtflecken die Lichtintensität stets unter 50 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$. An einem Strahlungstag im September (Abb. 15) sind Dauer und Höchstwert der meteorologischen Einstrahlung bereits jahreszeitlich verkürzt. Die geschlossene Heckenkrone schirmt Saum, Mantel und Zentrum wirksamer ab als im Frühjahr. An wechselnd bewölkten Tagen (Abb. 16) sind insbesondere während der Pha-

sen stärkerer Bewölkung die Einstrahlungsunterschiede zwischen den Standorten nicht so deutlich ausgeprägt. Auch bei hohem Sonnenstand lag die höchste Einstrahlung eines Strahlungstages deutlich unter der Strahlungsintensität für klare Atmosphären in Bodenhöhe (2000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Es ist zu bemerken, daß an einem Sonnentag 25 % des Lichtes anscheinend durch Wasserdampf und Luftverschmutzungen verloren gehen. Über die Strahlungsbilanz, die latenten und sensiblen Wärme-flüsse bestimmt die Einstrahlung die übrigen Klimafaktoren. Insbesondere resultieren hieraus die Temperatur- und Evaporationsbedingungen in den verschiedenen Expositionen. An windstillen Strahlungstagen sind die Temperaturschwankungen im Freiland am größten (Abb. 14 und 15: 17 bis 20° C), bedingt durch hohe Ausstrahlung in der Nacht und hohe Einstrahlung am Tage. (Bei wechselnder Bewölkung betragen sie z. B. nur 8° C, Abb. 16). Höchste Temperaturen werden 2 bis 3 Stunden nach höchstem Sonnenstand gemessen, wenn Wärmeverluste und Einstrahlung ausgeglichen sind. Tiefste Temperaturen treten kurz vor Sonnenaufgang auf. Im östlichen Saum ist der Temperaturverlauf ähnlich dem der Einstrahlung. Der Standort erwärmt sich im Frühjahr um 9° C stärker (Anfang Juli sogar 18.5° C) gegenüber dem Freiland und sinkt nachmittags auf kühlere Temperaturen ab (4° C Untertemperatur). Damit zeigt der Temperaturgang den hohen Ein- und Ausstrahlungscharakter des Standortes. Bei wechselnder Witterung sind die Temperaturschwankungen nur schwach ausgeprägt. Die übrigen Standorte werden am Tage zumindest zeitweise vor direkter Einstrahlung abgeschirmt, weshalb die Wärme-flüsse für die Energiebilanz stärker an Bedeutung ge-

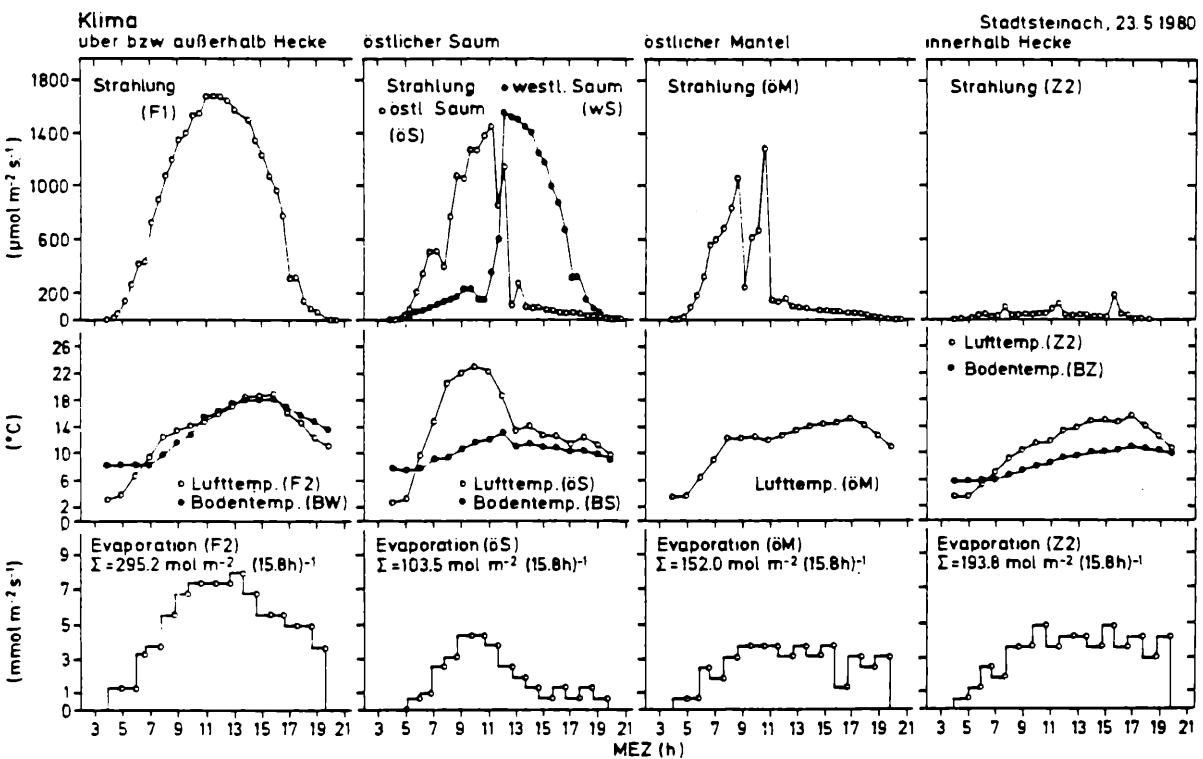


Abbildung 14: Der Tagesverlauf von Einstrahlung, Luft- und Bodentemperatur (5 cm Tiefe) und Evaporation an einem Strahlungstag im Frühjahr vor Kronenschluß der Hecke. Lage der Meßstellen und Abkürzungen sind in Abb. 5 (Abschnitt 3.2) angegeben.

Fig. 14: Diurnal variation in light intensity, air and soil temperature, and evaporation for a clear day in spring before canopy closure. For symbols see Fig. 5.

winnen und erhebliche Abweichungen zwischen Strahlungs- und Temperaturverlauf auftreten können. Im östlichen Heckenmantel und im Heckenzentrum ist der Tagesgang der Temperatur im Vergleich zum Freiland und Saum ausgeglichen. Stärkste Erwärmung wird nachmittags bei geringer Lichtintensität kurz nach den

höchsten Freiland-Werten festgestellt. Der östliche Heckenmantel ist morgens direkter Einstrahlung ausgesetzt und erwärmt sich daher etwas schneller als das Zentrum. An wechselhaften Tagen ist ein Temperaturgang fast nicht mehr erkennbar (Abb. 16).

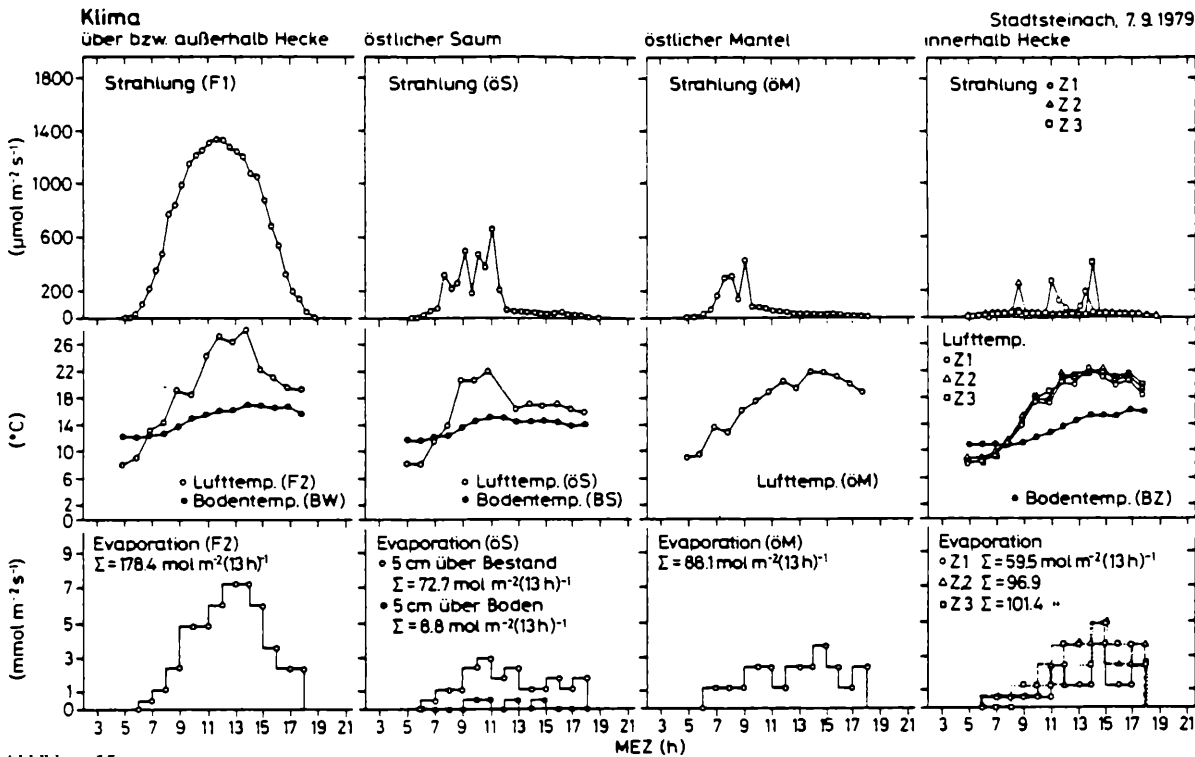


Abbildung 15:

wie Abb. 14, jedoch an einem Strahlungstag im Sommer nach Kronenschluß der Hecke

Fig. 15:
Diurnal variation in climate (analog Fig. 14) for a clear day in summer after canopy closure.

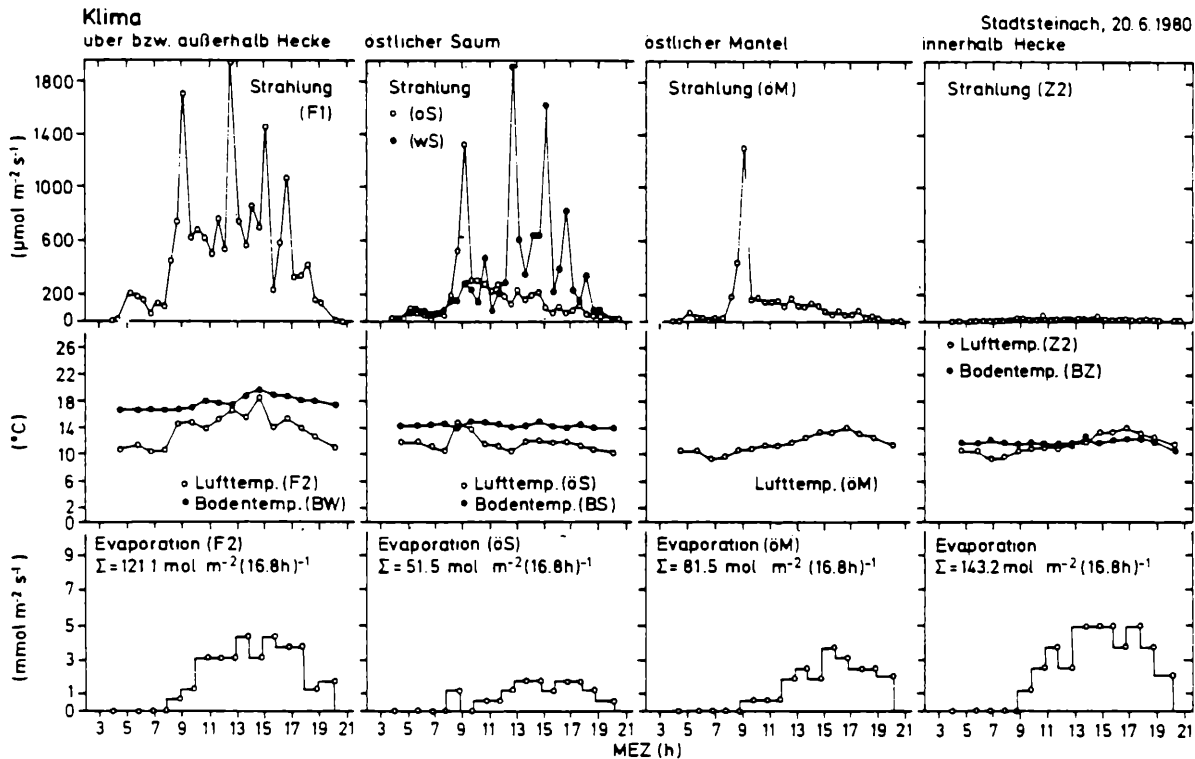


Abbildung 16:

Der Tagesverlauf des Klimas an einem wechselhaften Tag (weitere Angaben siehe Abb. 14).

Fig. 16:
Diurnal variation in climate (analog Fig. 14) for a day with changing cloud cover.

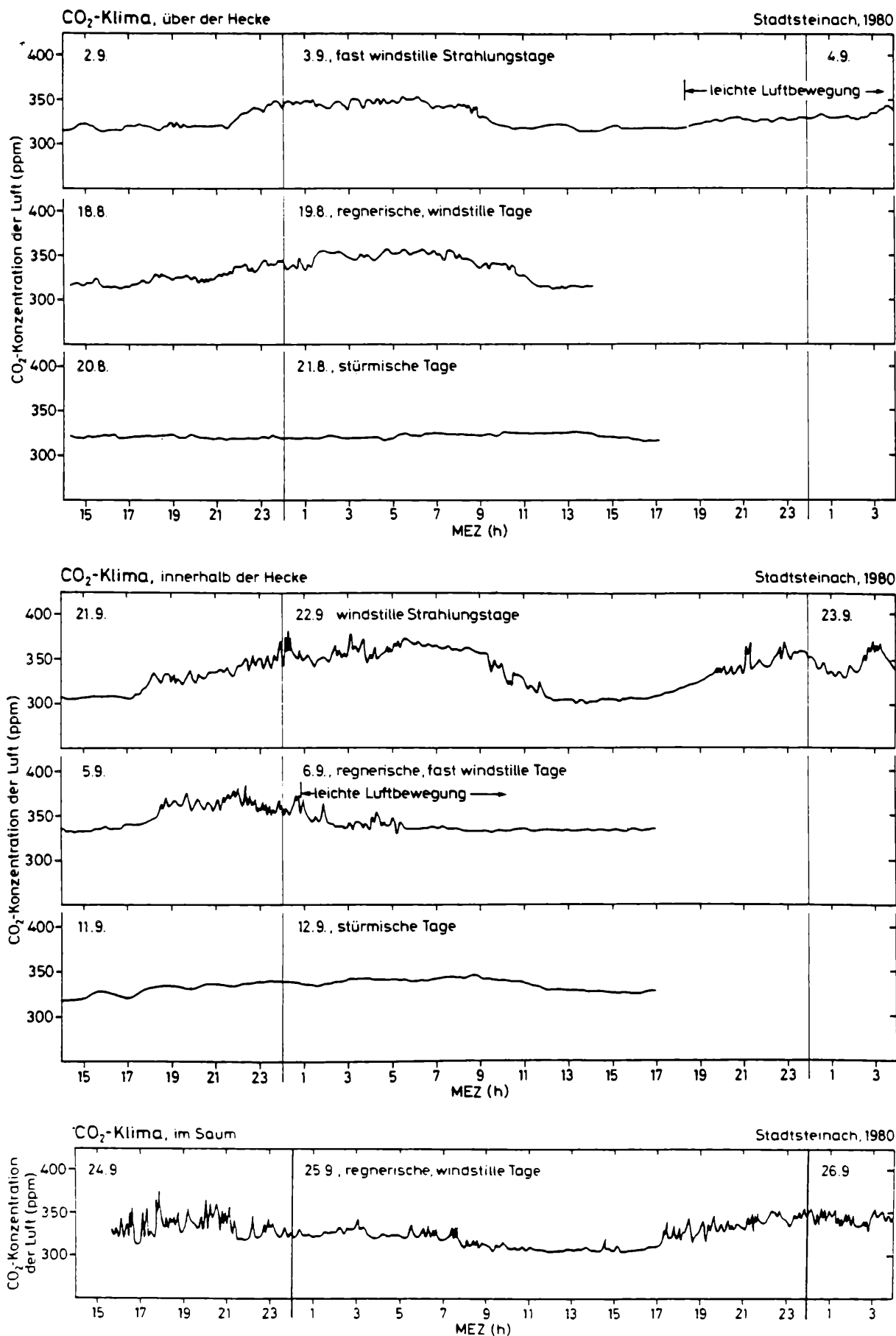


Abbildung 17:

Tagesschwankungen der CO₂-Konzentration der Luft in verschiedenen Expositionen der Hecke und bei unterschiedlicher Witterung.

Fig. 17:

The CO₂-climate above and within a hedge, and within the fringe. Windstille Strahlungstage: calm clear days, regnerische Tage: rainy days, stürmische Tage: stormy days.

Im oberen Bodenhorizont (5 cm Tiefe) werden die Temperaturen durch die Ein- und Ausstrahlung und die Wärmeleitung bestimmt. Bei noch wenig entwickelter Grasnarbe im Frühjahr verläuft tagsüber die Erwärmung in der Wiese ähnlich wie in der Luft (Abb. 14, BW und F2), die Auskühlung erfolgt aber bereits deutlich langsamer, so daß morgens vor Sonnenaufgang höhere Boden- als Lufttemperaturen gemessen werden. Das Maximum im (östlichen) Saum wird stets am Vormittag erreicht, in der Wiese mittags oder am frühen Nachmittag und im Lesesteinriegel unter einer geschlossenen Krone am späten Nachmittag. Im Frühjahr während des Austriebs treten die größten Differenzen in der Bodentemperatur zwischen den Heckeninneren und dem ungemähten Wiesenabschnitt auf. Beschattung durch Zweige und Laub der Hecke reicht bereits aus, um eine starke Erwärmung der Lesesteine zu verhindern, andererseits ist die Grasnarbe noch zu schwach entwickelt, um den Wiesengrund wirksam abzuschirmen. Ähnliches gilt für den Saum. Bei vollentwickelter Vegetation in der Wiese und jahreszeitlich niedrigerem Sonnenstand verringern sich diese Unterschiede. Auch an wechselhaften Tagen bleiben die typischen Temperaturgänge im Boden erkennbar, solange die Lufttemperaturen nicht ausgeglichen sind. Bei nur mäßigen Schwankungen der Lufttemperatur können sich stabile Differenzen ausbilden, insbesondere wenn nach Regenfällen am Vortage (19. 6. 1980) der Boden sehr feucht ist. Unter solchen Bedingungen wirkt sich die Strahlungsbilanz des Standortes deutlich auf das Temperaturniveau aus; das Bodenwasser fungiert jedoch als Wärmespeicher und puffert größere Temperaturänderungen ab.

Die Evaporation charakterisiert den Standort für den pflanzlichen Wasserhaushalt. Sie ist vor allem abhängig vom Sättigungsdefizit der Luft, der Einstrahlung und den Windbewegungen. An windstillen Strahlungstagen treten die höchsten Verdunstungsraten im Freiland kurz nach dem Einstrahlungsgipfel und vor den höchsten Tagestemperaturen auf. Im östlichen Saum werden sie vormittags zur Zeit maximaler Einstrahlung und Temperatur gemessen. Abweichend davon verhalten sie sich im östlichen Mantel und im Heckenzentrum. Hohe Evaporation wird an beiden Standorten während hoher Temperaturen beobachtet, unabhängig von der Strahlungsintensität. Für verschiedene Bereiche des Heckenzentrums kann ein Gradient der Verdunstungsraten festgestellt werden, obwohl Lufttemperaturen und Lichtverhältnisse sich nicht unterscheiden (Abb. 15, Z1 bis Z3): Mit zunehmender Entfernung von der Oberfläche des Lesesteinriegels steigt die Evaporation an. Ursache hierfür könnte ein Luftfeuchtgradient sein oder ein Anstieg der Konvektion. Bei wechselhafter Witterung entspricht der Evaporationsverlauf im wesentlichen dem Temperaturgang (Abb. 16, F2). Zunehmende Lufttrockenheit im Tagesverlauf, insbesondere nach Niederschlägen am Vortage, führt aber zu einem gegenüber der Temperatur überproportionalen Anstieg der Verdunstungsraten. Unter diesen Bedingungen wird sogar im Heckenzentrum mehr verdunstet als im Freiland. Die Evaporation ist im Mantel und Zentrum durchschnittlich 40 bis 50 % und im Saum 60 bis 70 % niedriger als im Freiland. Durch die Assimilation der Pflanzen am Tage und ihre Atmung in der Nacht treten meßbare Schwankungen der CO₂-Konzentration der Luft auf (BAUMGARTNER, 1969). In Bestandsnähe sind sie relativ groß, nehmen mit zunehmender Entfernung von der Vegeta-

tion ab (MILLER und RÜSCH, 1960), und werden deutlich von Diffusions- und Turbulenzverhältnissen der Luft bestimmt. Abb. 17 zeigt die Höhe der CO₂-Schwankungen bei vollentwickelter Vegetation für einzelne Heckenbereiche. Einen Meter über dem Bestand sinkt der CO₂-Gehalt am Tage auf 315 ppm ab und steigt während der Nacht wieder auf 353 ppm an. Bei Windstille (Nacht vom 2./3. 9. 1980) werden kurzzeitige Schwankungen beobachtet, die auf lokal begrenzte mikroklimatische Wärmeturbulenzen im Bestand zurückgehen. Schon durch leichte Luftbewegung (Nacht vom 3./4. 9. 80) verschwinden die nächtlichen CO₂-Schwankungen, und bei stürmischer Wetterlage auch die diurnalen (20./21. 8. 80). Während an windstillen Tagen die CO₂-Amplituden über der Hecke 38 ppm betragen, erreichen sie im abgeschirmten Heckenzentrum bis zu 82 ppm. Durch Regen wird das Auftreten kurzfristiger CO₂-Schwankungen in der Nacht nicht beeinflusst. An stürmischen Tagen 11./12. 9. 80) ist die Tagesamplitude vermindert (25 ppm). Im Saumbereich zeigen sich im Wesentlichen dieselben Züge wie im Heckenzentrum; hier treten aber die stärksten CO₂-Schwankungen auf (24. 9. 80).

3.3.1.3.2 Das Klima im Jahresgang

Im Frühjahr 1980 (April bis Mitte Juni) wurden drei Phasen hoher Einstrahlung beobachtet, die jedoch längstens 1 Woche andauerten (Abb. 18). Lang anhaltende schlechte Witterung setzte Mitte Juni ein und reichte bis in die letzte Juli-Woche; von August bis Oktober wechselten dann wieder Perioden klarer Witterung mit bewölkten Tagen ab. Die Strahlungssumme im Jahr 1980 verteilt sich folgendermaßen auf die einzelnen Monate:

April	683.57 mol photon m ⁻²
Mai	961.32 mol photon m ⁻²
Juni	866.41 mol photon m ⁻²
Juli	515.78 mol photon m ⁻²
August	667.49 mol photon m ⁻²
September	532.07 mol photon m ⁻²
Oktober	241.91 mol photon m ⁻²

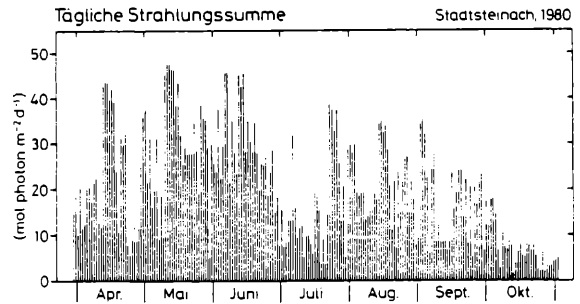


Abbildung 18:
Jahresgang der täglichen Einstrahlung (400 bis 700 nm) über freiem Felde (Meßstelle F1, Abb. 5).

Fig. 18:
Annual course of total daily radiation (400 to 700 nm) in the field.

Mai und Juni sind die strahlungsreichsten Monate. Das Strahlungsminimum ist korreliert mit hohen Sommer-niederschlägen, ein weiteres Strahlungsmaximum wird erst im August beobachtet. Obwohl die Tageslänge im September im Vergleich zu den Sommermonaten ver-

kürzt ist, wird in diesem Monat eine höhere Einstrahlung als im Juli gemessen. Extremtemperaturen der Luft treten meist nur kurzfristig auf. Dennoch sind sie ökologisch bedeutsam, denn sie bestimmen den Rahmen, innerhalb dessen die Pflanzenwelt existieren muß. Die Maxima und Minima dürfen auch nicht kurzfristig die Resistenzgrenzen der Pflanzen überschreiten. Dies ist insbesondere bei empfindlichen Stadien des Austriebs und der Blüte von Bedeutung. Die niedrigsten Temperaturen werden im Januar, etwa 1 Monat nach tiefstem Sonnenstand, gemessen (Abb. 19). Danach steigen sie bis in den Sommer an, erreichen je nach Witterungsbedingungen im Juni bis August ihre Höchstwerte und sinken bis zum folgenden Winter wieder ab. In mehreren aufeinanderfolgenden Jahren konnte nach sehr warmen Tagen im April ein für das mitteleuropäische Klima typischer Kälteeinbruch festgestellt werden. Spätfröste wurden bis Anfang Mai beobachtet. Die frostfreie Periode dauerte bis Ende September. In der ersten Novemberwoche 1980 traten starke Ostwinde auf, deren kalte Luftmassen einen Temperatursturz mit ganztägigem Frost verursachten, der mehrere Tage anhielt und auch im Unterwuchs zu einem vollständigen Laubfall führte. Im Inneren der Hecke (Z2) zeigte sich der Temperaturgang nach Kronenschluß etwas ausgeglichener (bis zu 10° C kleinere Amplituden); hingegen reichte im Winter die Wirkung der Äste und Zweige nicht aus, um die Temperaturschwankungen gegenüber dem Freiland wesentlich abzuschwächen. Der westliche Saum war geringfügig wärmer als der östliche.

1980 war ein Jahr hoher Niederschläge (Jahressumme 894 mm) mit besonders regenreichem Juni und Juli und Niederschlagsspitzen während einzelner Wochen im Februar, April und Juli (Abb. 20). In der zweiten Jahreshälfte blieben die Niederschläge niedrig und gleichmäßig verteilt bis auf einzelne kurze Trockenperioden.

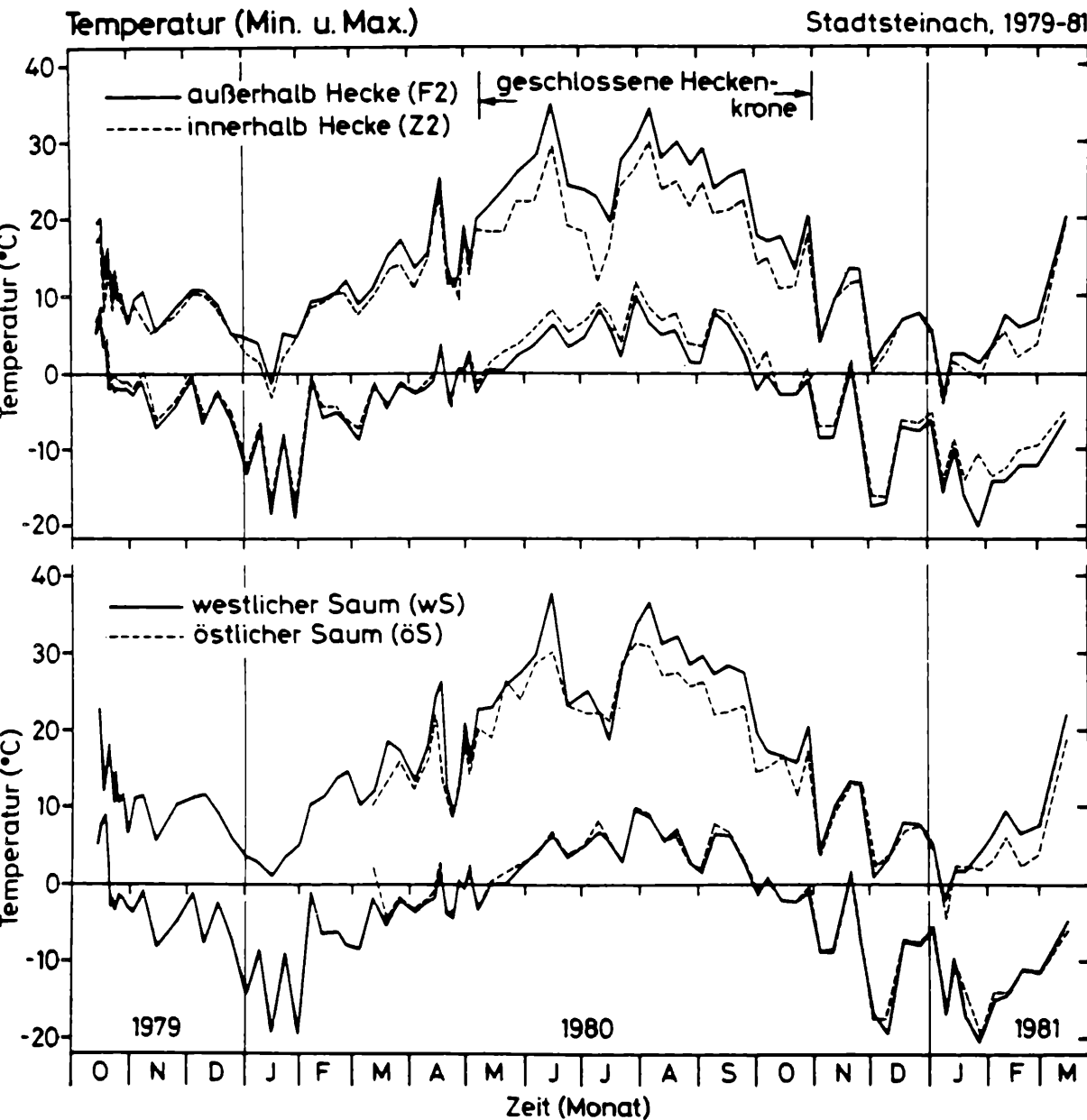


Abbildung 19: Jahresgang der Extremtemperaturen in verschiedenen Bereichen eines Heckenstandortes (vergl. Abb. 5 für die Lage der Meßstellen).

Fig. 19: Annual course of temperature extremes at different sites of the hedge. For symbols see Fig. 5.

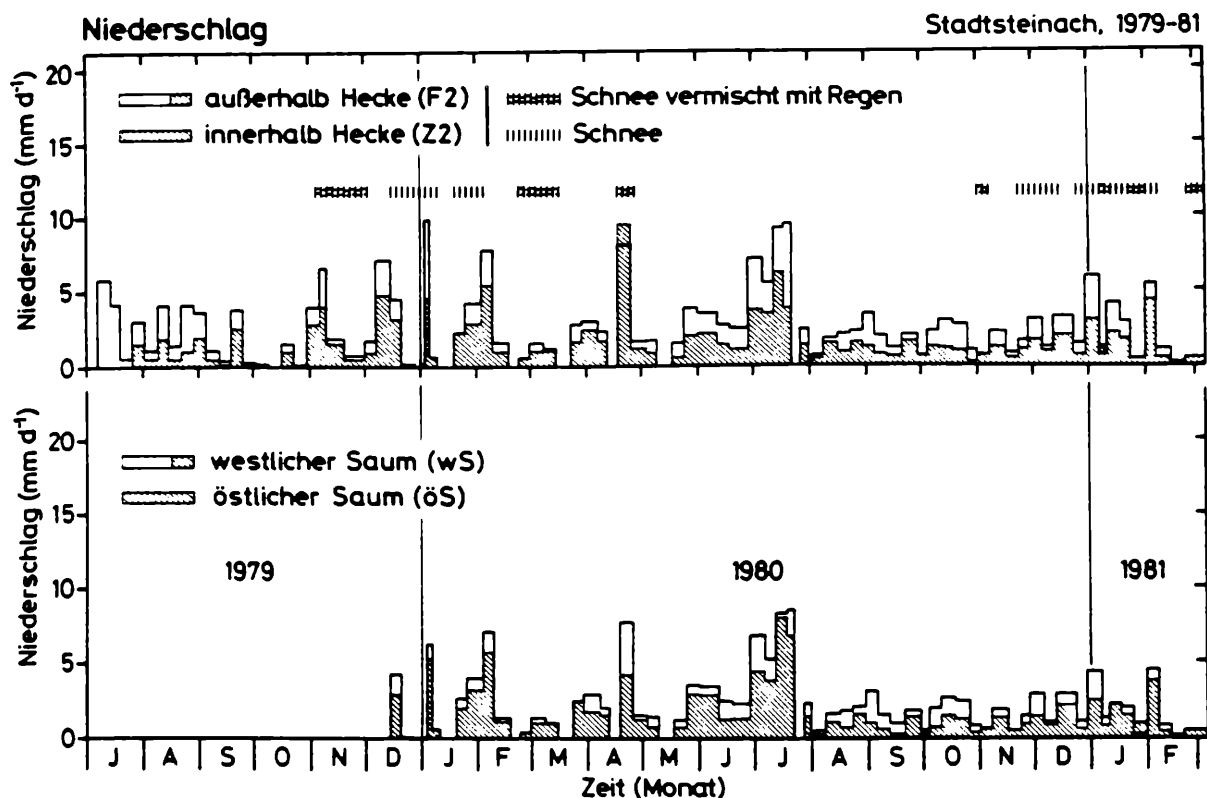


Abbildung 20:

Jahresgang der Niederschläge in den verschiedenen Heckenabschnitten (vergl. Abb 5 für die Lage der Meßstellen).

Fig. 20:

Annual distribution of precipitation at different sites of the hedge. For symbols see Fig. 5. Schnee: snow, vermisch mit Regen: mixed with rain.

Im Frühjahr traten längere Trockenperioden auf (Mitte März, Mitte April und Mitte Mai), von denen insbesondere die letzte in den Anfang der Vegetationsperiode fällt.

Den vorwiegend westlichen Winden zufolge kann an N-S-orientierten Hecken Luv und Lee deutlich unterschieden werden. KRAUTER (1975) zeigt für eine isoliert stehende 3 m hohe Windschutzhecke einen durch Luftstau vor und Wirbelbildung hinter dem Hindernis verursachten erhöhten Niederschlag (15 m hinter der Hecke bis zu 20 %). Bereits 10 m vor und bis zu 60 m hinter der Hecke ist dieser Einfluß nachweisbar. NÄGELI (1943) gibt sogar eine Seitenwirkung bis 100 m hinter dem Hindernis an. Für die Meßstellen F2 und wS muß daher mit erhöhten Werten gerechnet werden, obgleich vermutlich der Effekt durch die vorgelagerten Hecken verringert ist.

Der westliche Saum weist einen nur wenig geringeren Regeneintrag als das Freiland auf. Demgegenüber liegt der östliche Saum im Wind- und Niederschlagsschatten und erhält während der laubfreien Jahreszeit 88 %, nach Kronenschluß nur noch 62 % der Niederschläge. Der Einfluß der Heckenkrone auf die Niederschlagsverhältnisse innerhalb des Bestandes und in Bodennähe zeigt sich während des gesamten Jahres, auch in der laubfreien Zeit, in einer deutlichen interzeptiven Wirkung und Abschirmung des Zentrums. Im Winter kann Schnee in beträchtlichen Mengen durch Zweige aufgefangen oder durch Wind verweht werden. Vor Kronen-

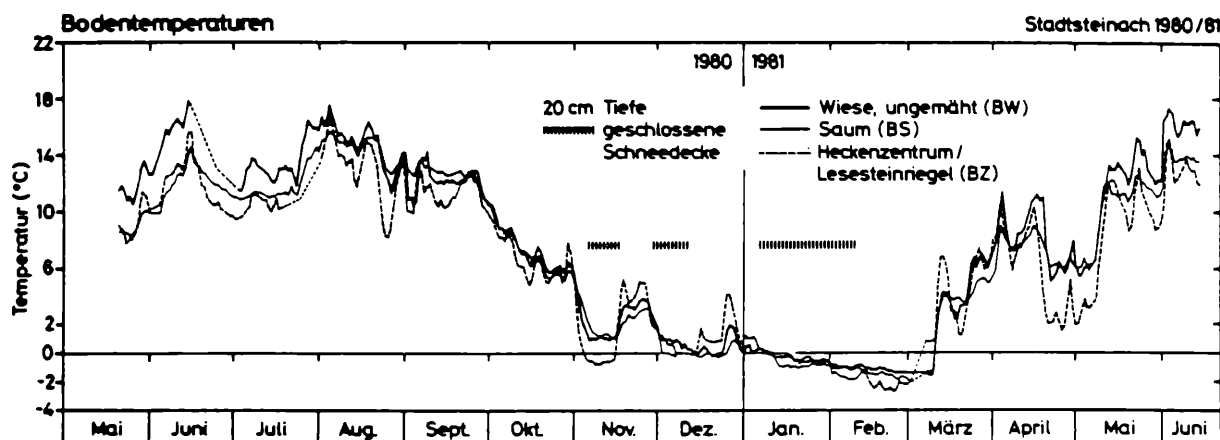


Abbildung 21:

Jahresgang der Bodentemperaturen (20 cm Tiefe) in der Wiese, im Saum und im Lesesteinriegel (vergl. Abb. 5).

Fig. 21:

Annual course of soil temperatures (in 20cm depth) in a meadow (not mown). For symbols see Fig. 5 Geschlossene Schneedecke: snow cover.

schluß gelangten 68 % und nach Kronenschluß nur 53 % der Niederschläge direkt in das Heckeninnere. Beide Werte erscheinen bei einem Vergleich mit Wäldern (ELLENBERG, 1978, Tab. 23) niedrig. Aus den Niederschlagsverteilungen läßt sich allerdings nicht auf die Wasserversorgung der einzelnen Holzgewächse schließen, da ihre Wurzeln teilweise Hangwasser aufnehmen können.

Die Bodentemperatur ist von Bedeutung für die Atmungsaktivität der Wurzel, die Permeabilität für Wasser und Mineralstoffe, eventuelle Wurzelschädigungen durch Bodenfröste, indirekt für den CO₂- und H₂O-Austausch der Blätter (HAVRANEK 1972, KÜPERS et al. 1982) und damit für die Produktion. In Abb. 21 sind die jeweiligen Tagesmittel in 20 cm Tiefe aufgetragen, die maximale Tagesamplitude betrug 3° C, meist jedoch nur 1° C. Der Jahresgang ist mit dem der Lufttemperatur korreliert und weicht nur bei geschlossener Schneedecke von diesem ab.

Ende März konnte das Austreiben der Holzgewächse zu einem Zeitpunkt beobachtet werden, als die Bodentemperatur etwa 8° C erreicht hatte. Während des Kälteeinbruchs im April sank sie deutlich unter diesen Wert ab und es wurde eine Hemmung der Vegetationsentwicklung festgestellt. Volle Belaubung setzte danach erst im Mai ein. Die höchsten Bodentemperaturen erreichten im Sommer Werte zwischen 15.7° C (Saum) und 18° C (Wiese).

3.3.1.4 Phänologische Differenzierung einer Hecke

Als erste insektenbestäubte Art blüht *Ribes uva-crispa*. Die bienenbestäubten Rosaceen blühen später und zeigen eine artspezifische Differenzierung des Blühtermins (Abb. 22). Es überschneiden sich lediglich solche Arten, die unterschiedlichen Wuchstypen angehören. Anfang Mai blühen *Prunus spinosa* und *P. avium*, Anfang Juni *Crataegus*-Arten und *Sorbus aucuparia*, Mitte

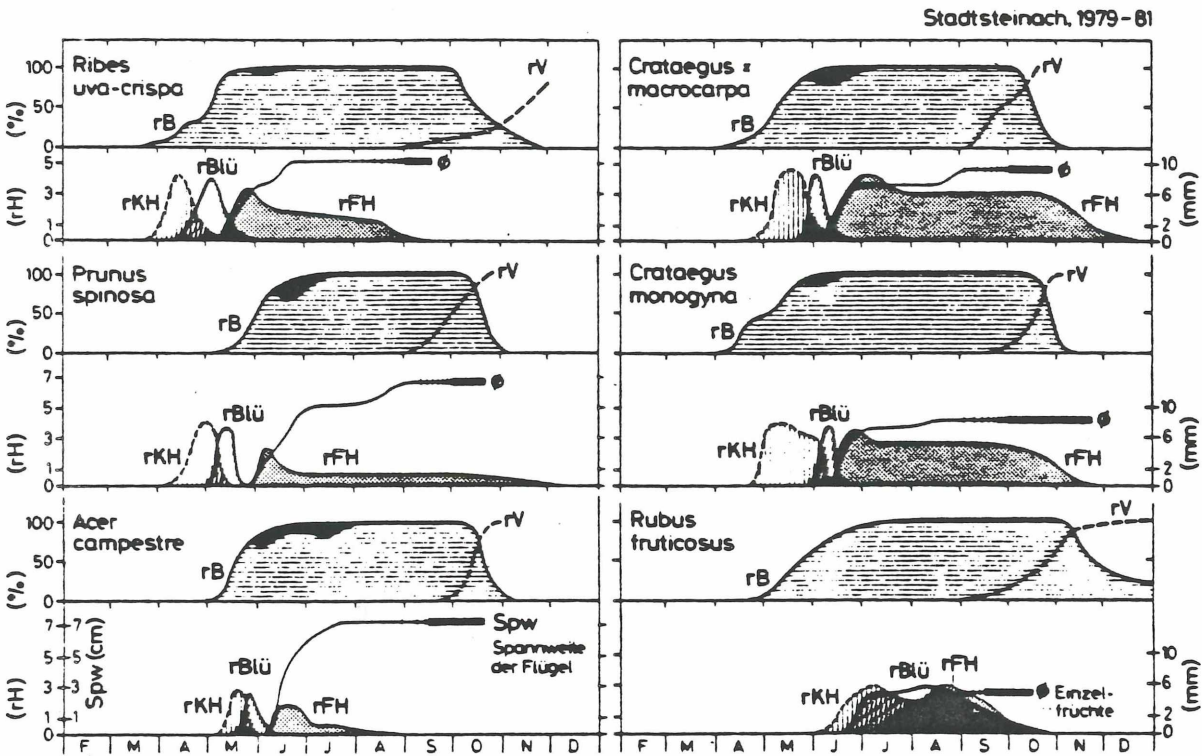


Abbildung 22A:

Phänologie der wichtigsten Holzgewächse des Stadtsteinacher Heckengebietes (diese Arten werden im Abschnitt 3.3.2 näher untersucht). Die Arten sind nach dem Beginn der Blüte geordnet, Buchstaben geben Monate an. Dargestellt sind die über drei Beobachtungsjahre und an 7 Heckenzügen aufgenommenen Mittelwerte der folgenden Parameter:

- | | | | |
|------|---|-----|--|
| rB | relative Blattbiomasse (schwarze Fläche: relativer Anteil an Fraßverlusten) | Ø | Durchmesser der Früchte senkrecht zur Längsachse. Entwicklung des Fruchtdurchmessers (mm), Frucht- reife: schwarzes Band, Grad der Verfärbung und Reife: |
| rV | relativer Anteil der Verfärbung | SpW | Flügelspannweite von Ahorn-Früchten (cm) |
| rKH | relative Häufigkeit der Blütenknospen | rH | relative Häufigkeit (allgemein) |
| rBlü | relative Häufigkeit der geöffneten Blüten | | |
| rFH | relative Häufigkeit der Früchte | | |

Fig. 22A:
Flowering period of the investigated woody species in the hedgerow landscape near Stadtsteinach.

- rB relative leaf biomass
(black: insect damage on foliage)
rV relative colouring during leaf senescence
rKH relative frequency of flower buds
rBlü relative frequency of open flowers
rFH relative frequency of fruits
Ø fruit diameter (mm) vertical to the bottom-top axis;
degree of fruit colouring and ripeness is indicated
by hatches
SpW wing span (cm) of *Acer* fruits
rH relative frequency (in general)

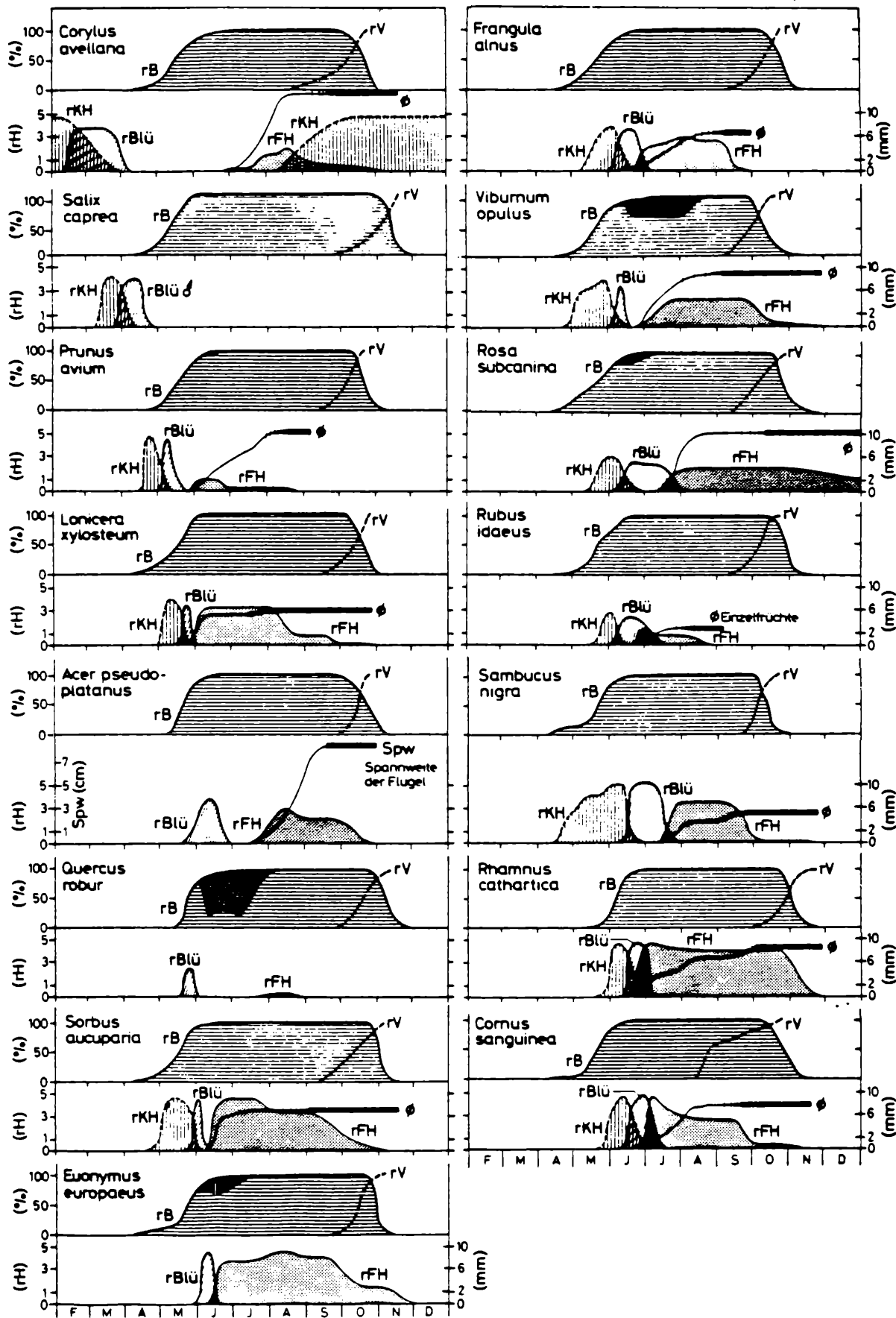


Abbildung 22B:

Phänologie der wichtigsten Holzgewächse des Stadtsteinacher Heckengebietes (die Arten werden nicht näher untersucht).

Fig. 22B:
Flowering period of other woody species in the hedgerow landscape near Stadtsteinach.

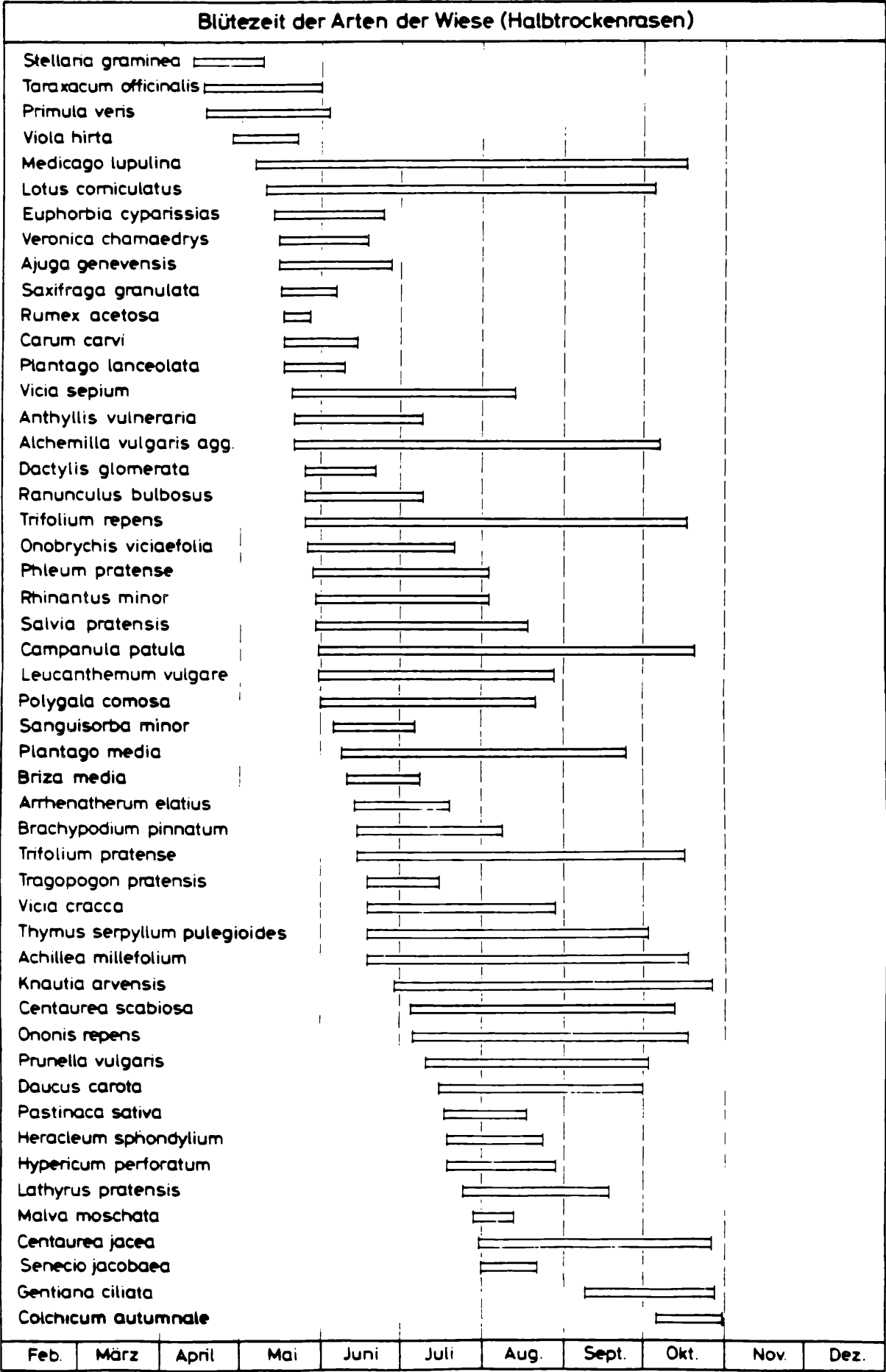


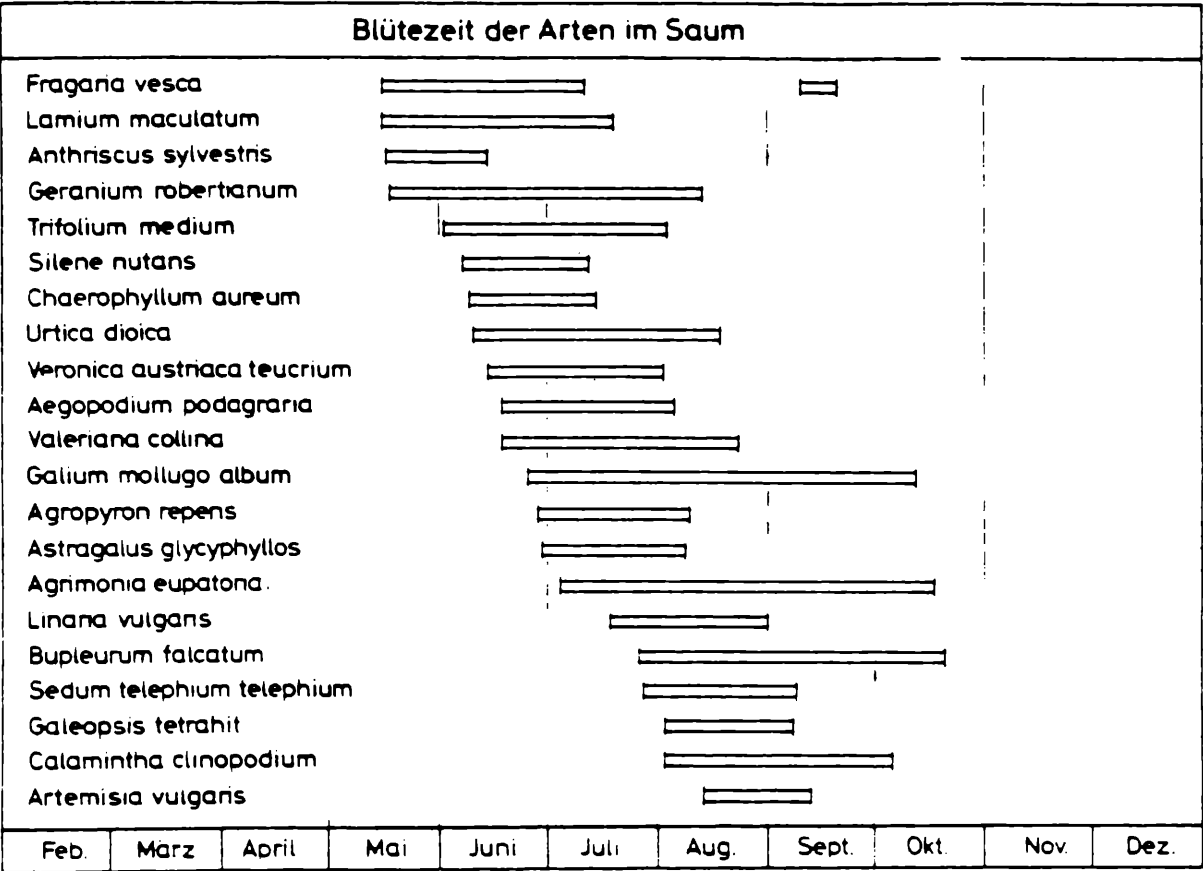
Abbildung 23:
Blütezeit krautiger Arten im Untersuchungsgebiet (Stadtsteinach).

Fig. 23:
Flowering period of herbaceous species.

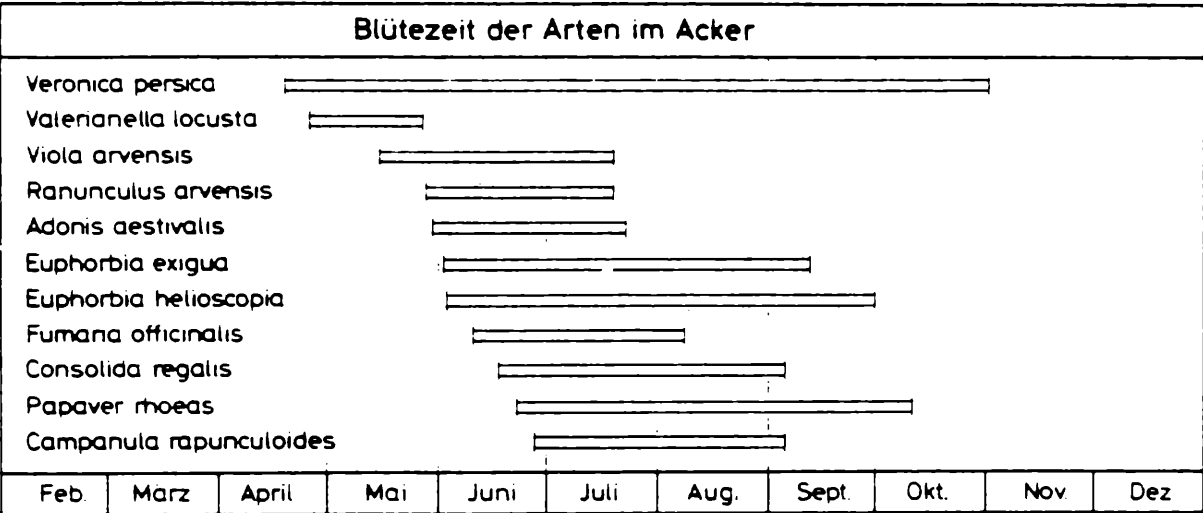
Abbildung 23:
(Fortsetzung): Blütezeit krautiger Arten im Untersuchungsgebiet (Stadtsteinach).

Fig. 23:
Flowering period of herbaceous species.

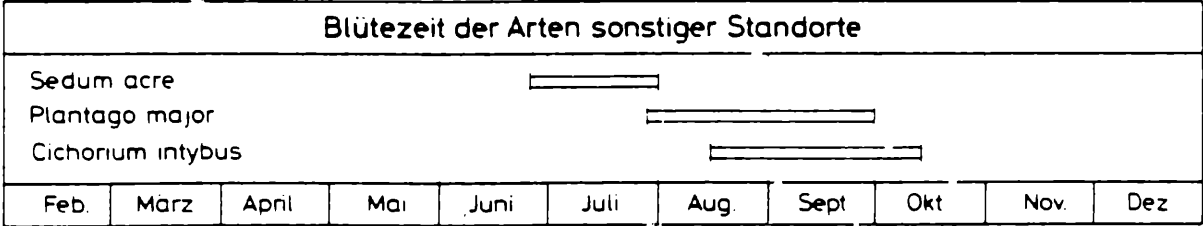
Stadtsteinach 1979-81



Stadtsteinach 1979-81



Stadtsteinach 1979-81



Juni Rosen der Canina-Gruppe zusammen mit *Rubus idaeus* und ab Ende Juni *Rubus corylifolius* agg. Auch die beiden *Rubi* überschneiden sich kaum in ihrem Blühtermin. Anscheinend bietet es einen Selektionsvorteil, wenn Arten gleicher Wuchs- und Lebensform nicht um ihre Bestäuber konkurrieren, zumal bei vielen die Blütenfarbe sehr ähnlich ist; oder es werden Kreuzungen vermieden.

Der Blattaustrieb beginnt bei *Ribes uva-crispa*, gefolgt von der Heckenkirsche und den *Crataegi*. Die Mehrzahl der anderen Arten, besonders *Sambucus nigra*, *Cornus sanguinea*, *Euonymus europaeus* wurden im Jahr 1980 durch das kalte Stadtsteinacher Frühjahrsklima an einem frühen Austrieb gehindert. Laubverfärbung beginnt bei *Cornus sanguinea*. Relativ früh verliert *Viburnum opulus* sein Laub, während *Ribes uva-crispa* in Abhängigkeit von der Exposition der Individuen noch fast den gesamten November hindurch im Laub stehen kann. *Rubus corylifolius* agg. überwintert fakultativ mit seinen Blättern.

Die Fruchtreife ist für *Prunus avium* und *Lonicera xylosteum* schon Anfang bis Mitte August abgeschlossen. Der Frucht-»verlust« hängt von verschiedenen Faktoren ab, z. B. von der Fruchtreifezeit, der Häufigkeit des Vorkommens eventueller Konsumenten, indirekt auch von der Härte des Winters, welcher die Konsumenten über Nahrungsknappheit beeinflusst, und von den Windverhältnissen. Am Standort trugen nur Rosen den ganzen Winter hindurch Früchte.

Besonders *Quercus robur* war starken Fraßschädigungen durch den Eichenwickler ausgesetzt. Deutliche Verluste an Blattbiomasse (bis zu 30 %) wurden regelmäßig an *Acer campestre*, *Crataegus spec.*, *Prunus spinosa*, *Euonymus europaeus*, *Rosa canina* agg. und *Viburnum opulus* festgestellt.

Für krautige Arten ist die Abfolge der Blütezeit in Abb. 23 dargestellt. *Fragaria vesca* wies zwei deutliche Blühphasen auf, gelangte aber nur nach der ersten zur Fruchtreife. Für manche anderen Arten wie *Lotus corniculatus*, *Medicago lupulina*, *Trifolium repens* und *T. pratense* ist aufgrund der 2-Schürigkeit der meisten Wiesen unklar, ob sie eventuell kontinuierlich blühen.

3.3.1.5 Klimatischer und phänologischer Vergleich zweier Heckenstandorte

Eine von dem Stadtsteinacher Rhamno-Cornetum unterschiedliche Heckengesellschaft (*Rosa vosagiaca-Prunetalia*-Gesellschaft, vergl. REIF, 1982) tritt besonders häufig auf der Höhe des Fichtelgebirges auf. Es soll im folgenden geprüft werden, wie stark sich Phänologie und Klima in diesen beiden Wuchsräumen unterscheiden.

Das Föllmarer Heckengebiet (635 m ü. NN) liegt in nur 20 km Entfernung 200 m höher als das Heckengebiet von Stadtsteinach. In Föllmar verlaufen die Hecken parallel in N-S-Richtung, die Hangneigung beträgt etwa 10 Grad nach Westen zum Weißmaintal. Repräsentativ für Niederschlag und Extremtemperaturen befand sich eine Meßstelle 100 cm über dem Boden auf freiem Felde. Das nächste Hindernis für Wind lag 300 m in der vornehmlich westlichen Windrichtung vorgelagert. Im Norden und Süden betrug der Abstand zur nächsten Hecke jeweils 30 m, im Osten 40 m. Eine Beeinflussung der Niederschlagsmenge durch Hecken kann daher ausgeschlossen werden.

Beide Standorte weisen einen sehr ähnlichen Jahresverlauf ihrer Extremtemperaturen über freiem Feld auf (Abb. 24). Das absolute Minimum liegt in Stadtsteinach 3.2° C unter dem Föllmarer. Auch die Niederschlagsverteilungen unterscheiden sich nur geringfügig. Unterschiede treten im Sommer durch lokale Gewitterregen auf. In Föllmar weht das ganze Jahr über ein Talwind, der aus dem Weißmaintal in das Föllmarer Gebiet wie auf einen Prallhang aufsteigt und in der kalten Jahreszeit zu starken bis stürmischen Winden anwachsen kann. Er führt im Winter zu starkem Schneetreiben, ohne daß es auf freiem Felde zu größeren Schneeablagerungen kommt. Im Jahresvergleich fallen in Föllmar über freiem Felde trotz montaner Lage nahezu 10 % weniger Niederschlag als in Stadtsteinach. Trotz verschiedener Höhenstufen sind die klimatischen Abweichungen zwischen den beiden Heckenstandorten gering. Eine einzelne Hecke weist größere klimatische Extreme auf als diese beiden Standorte (Tab. 2). Von Anfang November 1980 bis Ende März 1981 lag der Föllmarer Standort unter einer geschlossenen Schneedecke (im Frühjahr 1980 sogar bis Mitte April). Die Bodentemperaturen schritten demnach auf dem

Tabelle 2
Vergleich der klimatischen Unterschiede zwischen zwei Heckenstandorten (Föllmar und Stadtsteinach, siehe Text) und zwischen verschiedenen Expositionen eines Heckenstandortes (Stadtsteinach).

Klimatische Abweichungen in (°C) oder (mm)	im Jahresgang		während der Vegetationsperiode (April bis Oktober)			
	zwischen zwei Standorten	zwischen Freiland und Heckenzentrum desselben Standortes	zwischen westlichem Saum und Heckenzentrum	zwischen zwei Heckenstandorten	zwischen Freiland und Heckenzentrum desselben Standortes	zwischen westlichem Saum und Heckenzentrum
absolutes Temperaturminimum	3.2	1.5	2.0	—	—	—
mittleres Temperaturminimum	0.6	1.9	2.1	0.7	1.6	1.7
absolutes Temperaturmaximum	0	5.4	7.9	—	—	—
mittleres Temperaturmaximum	1.8	2.5	3.3	0.8	3.7	4.8
absolute Amplitude	3.2	6.5	9.9	—	—	—
mittlere Amplitude	2.4	4.4	5.4	1.5	5.3	6.5
Summe der Niederschläge	75	339	281	10	228	212
Niederschlagssumme während der laubfreien Periode (1.1.80 bis 31.3.80)	51	60	47	—	—	—

Tab. 2:
Comparison of climate between two hedgerow landscapes (Stadtsteinach, 435 m a.s.l. and Föllmar, 635 m above sea level) and between the expositions of a single hedgerow.

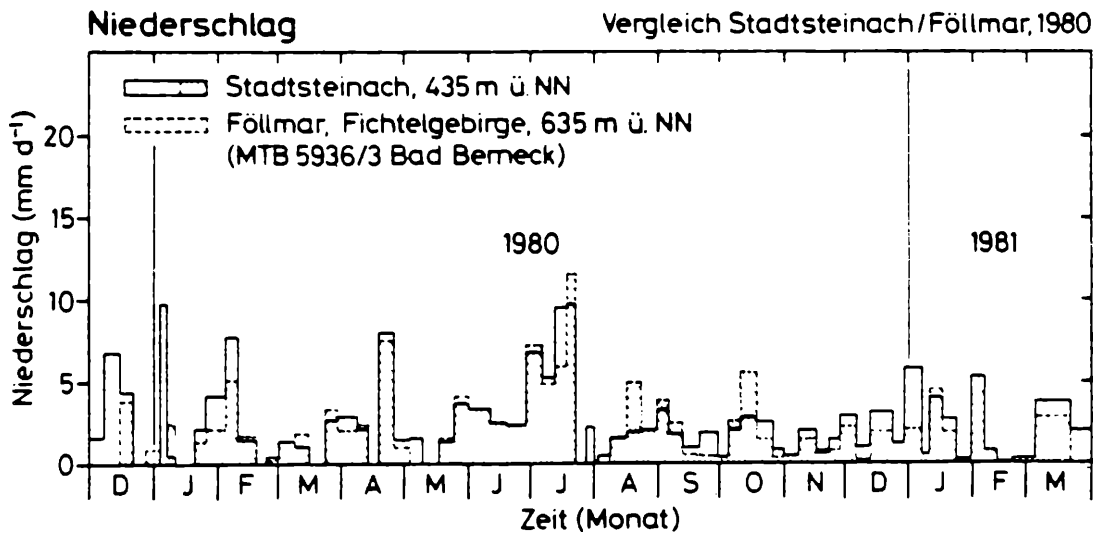
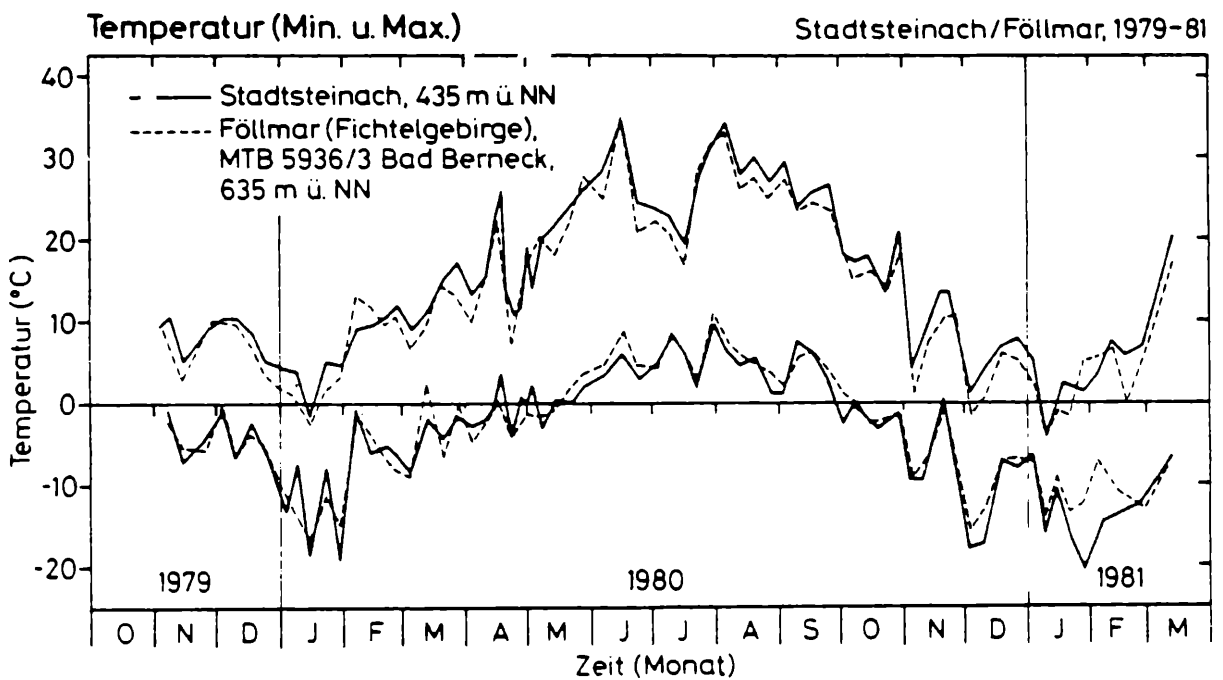


Abbildung 24:

Klimatischer Vergleich der Temperaturen und der Niederschläge zweier Heckenstandorte (collin und montan) im Jahresverlauf. Die repräsentative Meßstelle für Stadtsteinach befindet sich über freiem Felde (F2 in Abb. 5), für Föllmar wird ihre Lage im Text beschrieben.

Fig. 24:

Annual course of temperature and precipitation near Stadtsteinach (435m a.s.l.) and Föllmar (635 m a.s.l.).

montanen Standort erst einen Monat später als in Stadtsteinach deutlich über den Gefrierpunkt und erreichten entsprechend später die Schwelle der Wurzelaktivität.

Wesentlicher Unterschied zwischen den Heckenstandorten ist somit allein die Schneebedeckung und die Bodentemperatur. Diese beiden Faktoren bewirken jedoch Unterschiede in der Vegetationsperiode, die größer sind als innerhalb einer Hecke. Daher setzt die phänologische Entwicklung auf dem montanen Standort später ein als auf dem hochcollinen (Abb. 25). Die Knospenruhe von *Crataegus x macrocarpa*, *Corylus avellana*, *Salix caprea* und *Sorbus aucuparia* wird in Stadtsteinach ein bis zwei Wochen früher gebrochen.

Rosa subcanina ist in ihrer Entwicklung auf dem Föllmarer Standort anfänglich gehemmt, obwohl ihr Austrieb in beiden Regionen gleichzeitig erfolgt. Noch deutlicher wird diese Verschiebung für ihre Blüte. Die Hasel bildet ihre Kätzchen in höherer Lage später und in geringerer Zahl aus; die Blütezeit im folgenden Frühjahr ist verkürzt und beginnt später. Auch für *Prunus spinosa*, *P. avium*, *Rosa subcanina*, *Salix caprea* und *Sambucus nigra* wird dieser Einfluß sichtbar. Nur *Crataegus x macrocarpa* und *Sorbus aucuparia* verhalten sich auf beiden Höhenstufen relativ einheitlich. In der Mehrzahl aller Fälle wird auf beiden Standorten die Blüte einer Art gleichzeitig beendet, und es erfolgt simultan der Fruchtausatz. Der Zeitraum zwischen Blü-

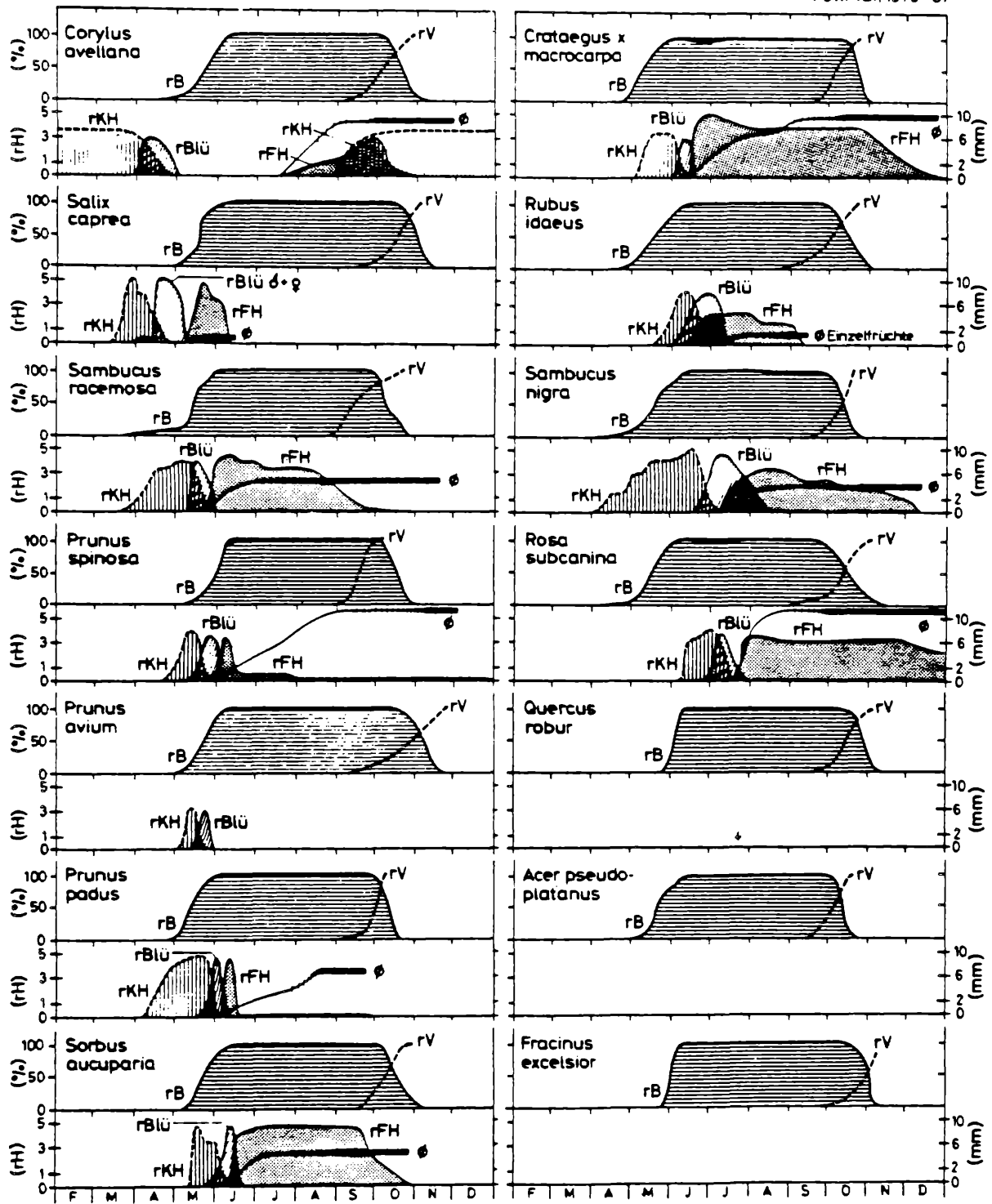


Abbildung 25:
Phänologie der wichtigsten Holzgewächse des Föllmarer Heckenstandortes. Erklärung der Symbole in Abb. 22A.

Fig. 25:
Flowering period of woody species in Föllmar. For symbols see Fig. 22A.

hen und Früchten verringert sich somit in höherer Lage, und es überschneiden sich die Blütezeiten. Ebenso reifen die Früchte später, von Schwarzdorn und Schwarzem Holunder beispielsweise erst im November. Mangelnde Zeit zur Fruchtreife mit zunehmender Höhenlage kann ein Grund für das Ausfallen von Arten sein (*Prunus spinosa* und *Sambucus nigra* treten auf montanen Standorten deutlich zurück; REIF, 1982, Abb. 133). Für krautige Arten beider Standorte werden keine eindeutigen Unterschiede festgestellt (Abb. 26).

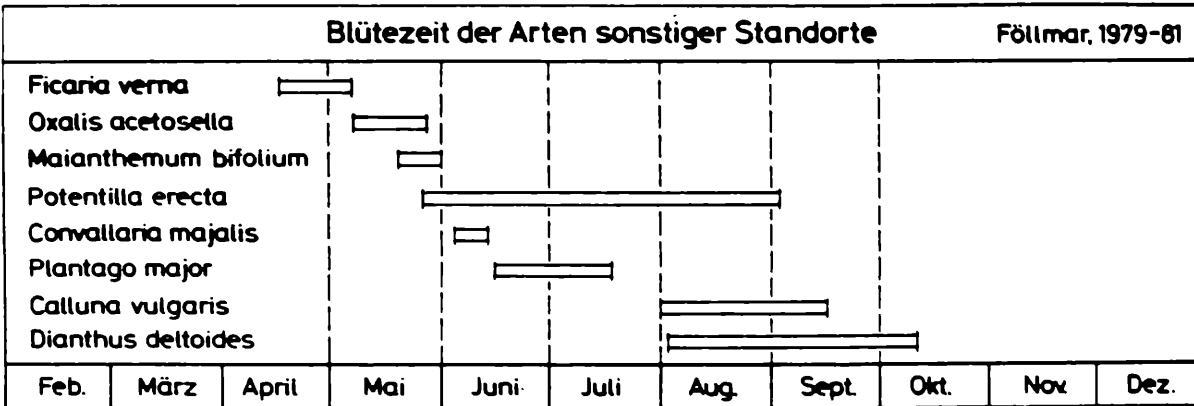
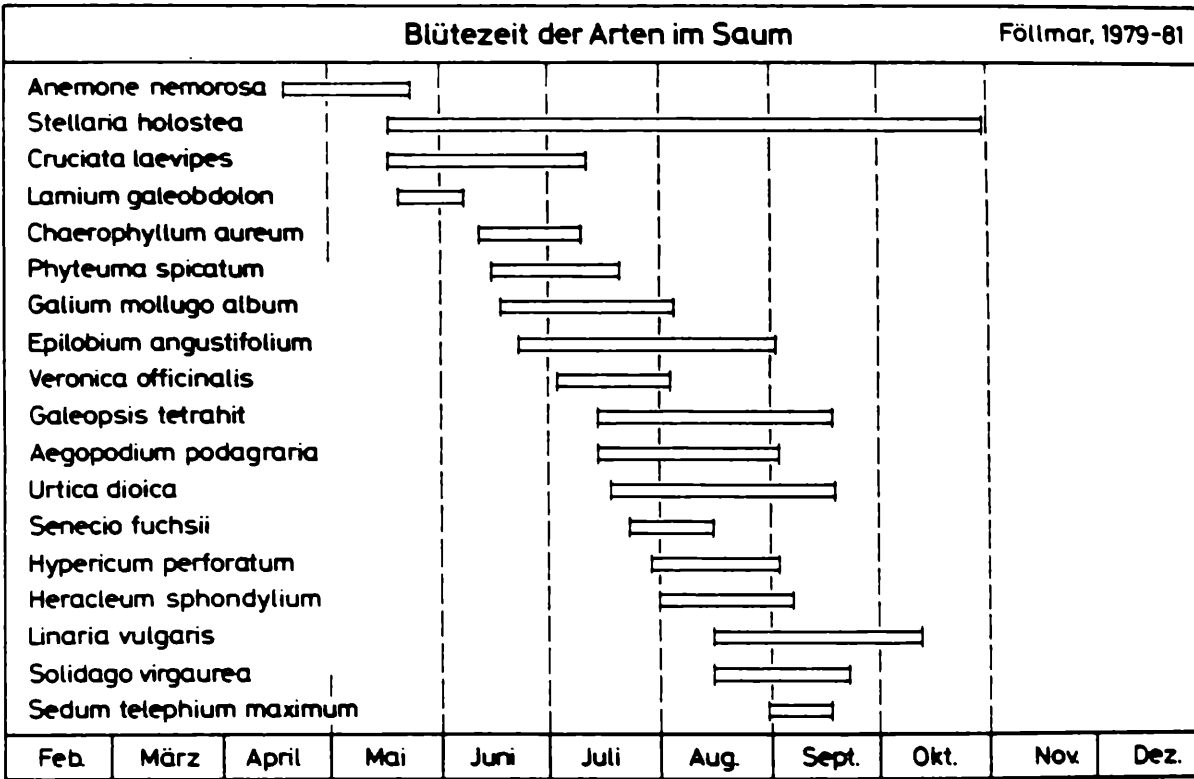
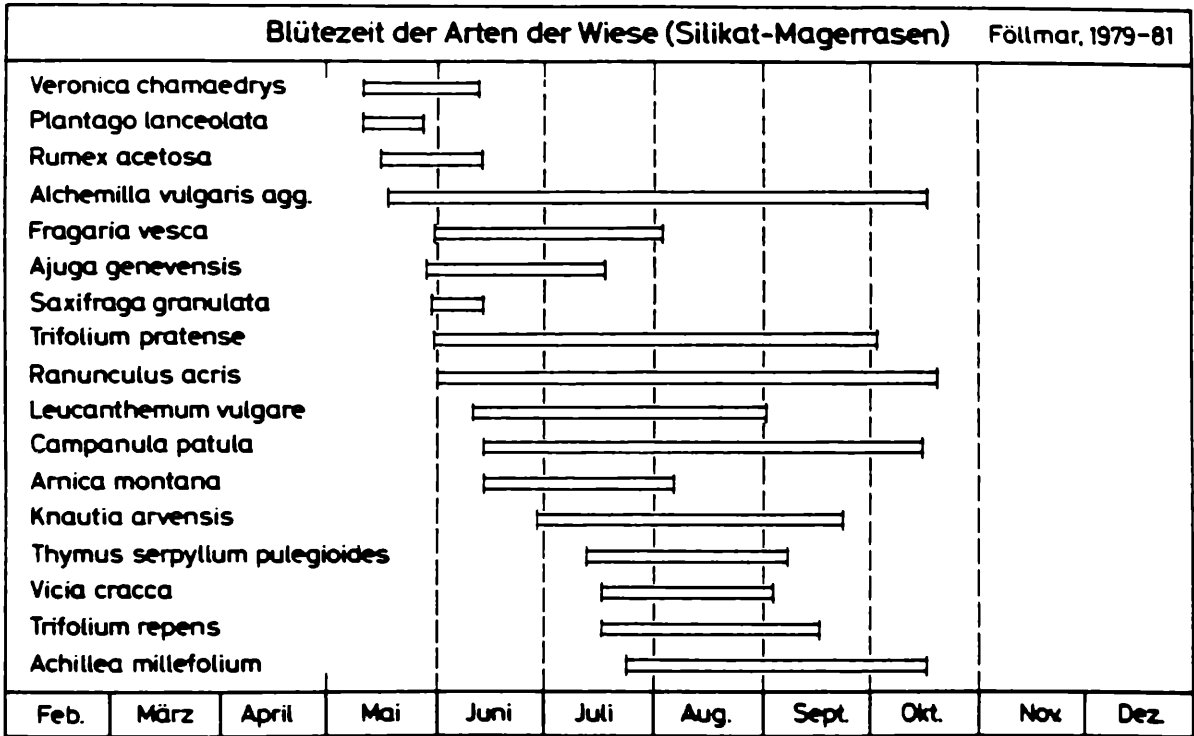


Abbildung 26:

Blütezeit krautiger Arten in Föllmar.

Fig. 26:

Flowering period of herbaceous species in Föllmar.

3.3.2 Kohlenstoffhaushalt, Wasserhaushalt, Wachstum und Konkurrenz der Holzgewächse eines Heckenstandortes

Im Kapitel 3.3.1 wurden die Zonierung der abiotischen Faktoren in einem Heckengefüge und die hieraus resultierenden artspezifischen Verteilungsmuster aufgezeigt. Die kausalen Zusammenhänge und pflanzlichen Reaktionen, die zur Besiedlung unterschiedlicher Kleinstandorte führen, bleiben aber weitgehend unbekannt. Es läßt sich aus den Arealkarten zwar eine Korrelation zu bestimmten Standortfaktoren herstellen, z. B. zum Lichtfaktor, es kann aber nicht beurteilt werden, welche Faktoren und Reaktionen die Wettbewerbsfähigkeit einer Art im Konkurrenzgefüge einer Hecke entscheiden. In diesem Abschnitt wird zunächst untersucht, ob zwischen den in Konkurrenz stehenden Arten wesentliche Unterschiede in der Abhängigkeit des CO₂- und H₂O-Gaswechsels von klimatischen Faktoren und der Nährstoffnutzung bestehen. Hieraus lassen sich Abweichungen in den CO₂-Jahresbilanzen und Transpirationsraten erklären. Darüber hinaus ist die Assimilatnutzung eine wichtige Größe, denn sie gibt Aufschluß über die »Überschüsse« für oberirdisches Wachstum unter Berücksichtigung der »Kosten« zum Erwerb von Wasser und Nährstoffen in der Wurzel. Aber auch die Kohlenstoffverteilung stellt nur einen Aspekt des artspezifischen Wachstums dar, das an bestimmte weitgehend genetisch vorgegebene Wuchsformen gebunden ist. Somit könnten für die Konkurrenz CO₂-Bilanz, Assimilatverteilung und Wuchsform ausschlaggebend sein. Erst die Untersuchung aller wesentlichen Verhaltenskomponenten ermöglicht die Beurteilung des Konkurrenzvermögens einer Art und ist damit Voraussetzung für die Deutung von Bestandessukzessionen.

3.3.2.1 Der CO₂- und H₂O-Gasaustausch ausgewählter Holzgewächse eines Heckenstandortes

Es wird das Reaktionsmuster des CO₂- und H₂O-Gasaustauschs gegenüber den im Kapitel 3.3.1 vorgestellten Faktoren untersucht. Licht, Temperatur und Luftfeuchte beeinflussen über langfristige Anpassungen und Alterungsvorgänge pflanzeninterner Parameter das Reaktionsniveau, auf dem kurzfristige Witterungseinflüsse zu bestimmten CO₂-Assimilations- und Transpirationsraten führen. Nur langfristige Auswirkungen hingegen zeigt die Mineralstoffversorgung der Pflanzen.

3.3.2.1.1 Die Photosynthese-Kapazität der Blätter und der Einfluß der Spaltöffnungen

Die CO₂-Konzentration C_i (Partialdruck) im Mesophyll eines Blattes ist ein wesentlicher blattinterner Parameter des Gaswechselgeschehens. Sie resultiert aus der externen Versorgung der Blätter mit CO₂, das die Barriere der Stomata passieren muß, und aus dem internen Verbrauch von CO₂ in der Photosynthese und der CO₂-Freisetzung in Atmungsprozessen. Sie kann aus der Nettoassimilation (A), der Transpiration (E), dem Luftdruck (P) und der Blattleitfähigkeit g(CO₂) für Kohlendioxid berechnet werden,

$$C_i = \frac{(g(CO_2) - \frac{E}{2}) \cdot \frac{C_a}{P} - A}{g(CO_2) \times \frac{E}{2}}$$

wobei C_a die CO₂-Konzentration (Partialdruck) in der Atmosphäre angibt. Das Ausmaß, mit dem der blattinterne CO₂-Gehalt für die CO₂-Assimilation genutzt werden kann, wird durch die Netto-Photosynthese-Kapazität bestimmt. Sie wird erreicht, wenn bei einer günstigsten Kombination aus Temperatur und Lichtintensität die CO₂-Assimilation auch bei einer weiteren Erhöhung der CO₂-Konzentration im Blatt nur noch geringfügig ansteigt. Ihr Verhalten läßt Rückschlüsse auf physiologische Veränderungen der Blätter zu; dabei ist sie hauptsächlich langfristigen Veränderungen unterworfen.

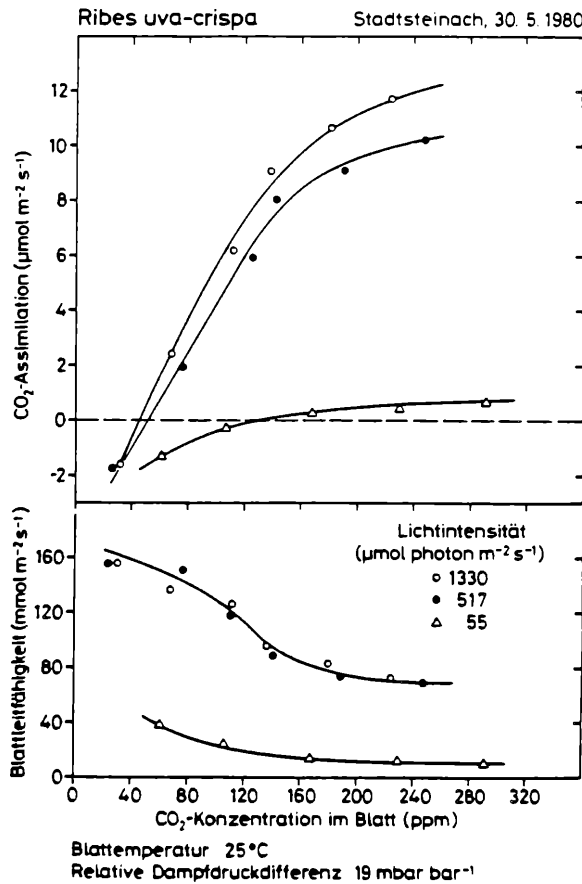


Abbildung 27: Die Abhängigkeit der Nettophotosynthese und der Blattleitfähigkeit für Wasserdampf vom CO₂-Gehalt im Mesophyll bei *Ribes uva-crispa*. Die Messungen erfolgten bei unterschiedlichen Lichtintensitäten und unter optimalen Temperaturbedingungen für die CO₂-Aufnahme.

Fig. 27: The relationship between CO₂-assimilation, leaf conductance and CO₂-concentration in the leaf for *Ribes uva-crispa*. Leaf temperature 25° C, leaf/air vapour pressure difference 19 mbar bar⁻¹

In Abb. 27 ist das Verhalten der Nettophotosynthese und Blattleitfähigkeit für Wasserdampf bei Veränderungen von C_i (»Molfraction«) dargestellt. Für die Ermittlung dieser Kurve wurde der externe CO₂-Gehalt (C_a) stufenweise variiert. Die CO₂-Fixierung steigt bei zunehmendem CO₂-Gehalt zunächst linear an und erreicht eine hohe, bei weiterer Zunahme der Kohlendioxid-Konzentration noch geringfügig wachsende Rate (vergl. FARQUHAR and SHARKEY, 1982), die unter Lichtsättigung der Photosynthese-Kapazität entspricht. Dieser Verlauf ist unabhängig vom Öffnungszustand der Stomata. Unterschiedliche Spaltöffnungen beeinflussen lediglich die CO₂-Versorgung des Meso-

phylls bei einer vorgegebenen CO₂-Konzentration der Außenluft, wodurch sie aber den aktuellen blattinternen CO₂-Gehalt bestimmen und so die Nettophotosynthese einschränken. Unter schwachen Lichtintensitäten sinkt die Photosynthese bei gleicher Dunkelatmung, damit wird der CO₂-Kompensationspunkt bei höheren Konzentrationen überschritten. Auch die Stomata werden durch den blattinternen CO₂-Gehalt beeinflusst, allerdings gegenläufig zur Assimilation: Sie öffnen mit absinkender Konzentration, wobei ihr Öffnungsniveau lichtabhängig ist. Unter natürlichen Bedingungen werden für C₃-Pflanzen nur selten CO₂-Konzentrationen unter 150 ppm im Mesophyll erreicht, so daß der Einfluß auf die Stomata von untergeordneter Bedeutung ist (vergl. HALL et al., 1976, WONG et al., 1978). Eine vollständige Ausschöpfung der Photosynthese-Kapazität ist nicht möglich, da Sättigung der CO₂-Aufnahme von C₃-Pflanzen erst bei Konzentrationen weit über dem CO₂-Gehalt der Außenluft erreicht wird (RASCHKE, 1979).

Das Verhalten der Nettophotosynthese-Kapazität zu verschiedenen Jahreszeiten zeigt Abb. 28. In dieser Darstellung ist die CO₂-Diffusion in das Blatt graphisch aufgetragen: Die Steigung der Geraden entspricht der Blattleitfähigkeit und ist ein Maß für die CO₂-Versorgung des Mesophylls. Der Schnittpunkt der Geraden mit der Kurve der CO₂-abhängigen Assimilation entspricht der jeweiligen mesophyllinternen CO₂-Konzentration.

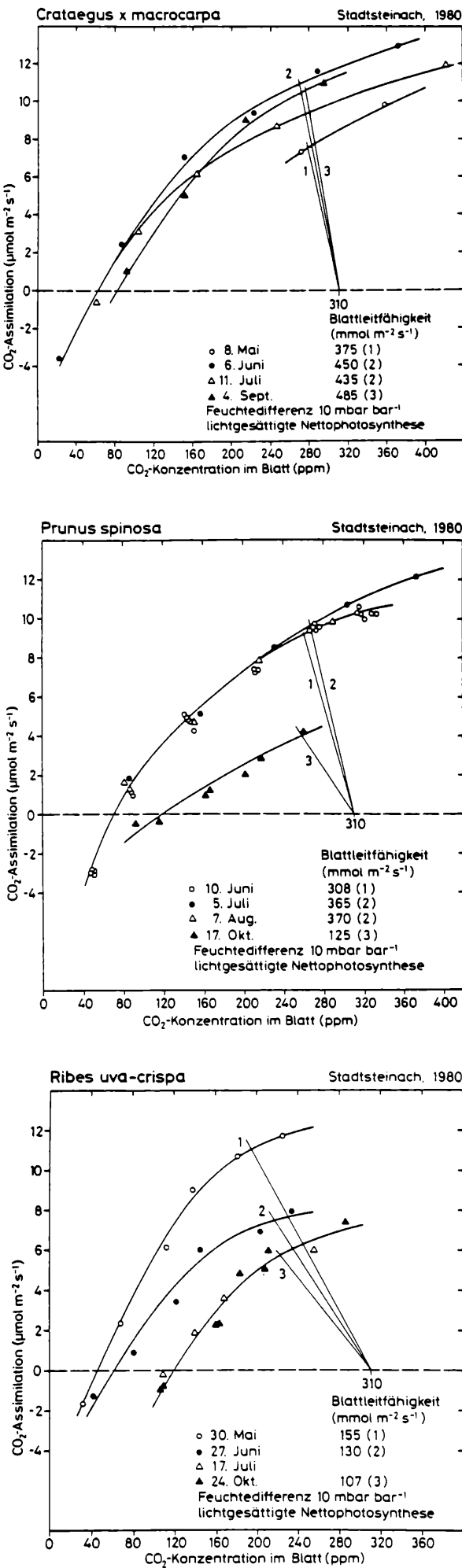
Im Mai erreichen die Blätter von *Crataegus x macrocarpa* noch nicht ihre volle Aufnahme-Kapazität, sondern erst im Juni. Bis September bleibt ihre Kapazität auf einem hohen Niveau, unterliegt aber geringen Schwankungen. In diesem Zeitraum ändert sich auch der CO₂-Kompensationspunkt und die Steigung der CO₂-Kurve im linearen Bereich, ein Maß für die Aktivität bzw. Menge an Ribulose-Bisphosphat-Carboxylase-Oxygenase im Blatt (FARQUHAR and SHARKEY, 1982), nur wenig. Im Mai ist auch die Blattleitfähigkeit bei hoher Luftfeuchte, maximaler Nettophotosynthese und natürlicher CO₂-Konzentration der Umgebungsluft etwas niedriger als im Sommer. Auch bei *Prunus spinosa* bleibt die Nettophotosynthese-Kapazität im Sommer konstant. Erst im Herbst sinkt sie mit beginnender Blattverfärbung deutlich ab. Entsprechend verhalten sich die Steigung der CO₂-Kurve im linearen Bereich und die Blattleitfähigkeit. Der CO₂-Kompensationspunkt ist im Sommer konstant und steigt im Herbst an. Ein deutlich hiervon abweichendes Verhalten kann für *Ribes uva-crispa* beobachtet werden. Sie erreicht im Frühjahr die höchste CO₂-Aufnahme-Kapazität bei

Abbildung 28:

Die Veränderung der CO₂-Abhängigkeit der Nettoassimilation und der Blattleitfähigkeit für Kohlendioxid mit der Jahreszeit bei *Crataegus x macrocarpa*, *Prunus spinosa* und *Ribes uva-crispa*. Die Leitfähigkeiten wurden unter Licht- und Temperaturbedingungen für maximale CO₂-Aufnahme bei natürlichem CO₂-Gehalt der Luft (310 ppm in der Meßkuvette) bestimmt; sie werden durch die Steigungen der Geraden proportional wiedergegeben. Weitere Erläuterungen im Text.

Fig. 28:

Seasonal course of the CO₂-response of light saturated net photosynthesis and of the leaf conductance to CO₂ at 310 ppm CO₂ (indicated by the slopes of the lines) in *Crataegus*, *Prunus* and *Ribes*. Leaf temperature 25° C, leaf/air vapour pressure difference 10 mbar bar⁻¹. Numbers indicated the corresponding leaf conductance to H₂O.



hoher Blattleitfähigkeit. Von Juni bis Oktober sinkt das Assimilationsvermögen allmählich ab, wobei aber die Aktivität der Ribulose-Bisphosphat-Carboxylase-Oxygenase im Blatt sich nicht verändert. Auch bei dieser Art variiert die Blattleitfähigkeit gleichsinnig mit der Nettophotosynthese-Kapazität. Aufgrund der unterschiedlich ausgeprägten langfristigen Veränderungen in der Photosynthese-Kapazität sind für die verschiedenen Arten jahreszeitlich unterschiedliche Licht- und Temperaturabhängigkeiten der CO₂-Assimilation zu erwarten. Aus dem Wechselspiel von CO₂-Versorgung bei kurzfristigen Witterungseinflüssen lassen sich schließlich Licht-, Temperatur- und Feuchteabhängigkeit des CO₂-Gaswechsels bei gegebener Photosynthese-Kapazität erklären. Dagegen wird die Transpiration nur durch Feuchtegradienten zwischen Blatt und Luft und dem Verhalten der Stomata bestimmt.

3.3.2.1.2 Die Lichtabhängigkeit der CO₂-Assimilation und der Leitfähigkeit der Blätter für die Diffusion von CO₂ und H₂O

Das Licht ist der primäre Standortfaktor, der die Stoffproduktion der Pflanzen bestimmt. Licht wirkt auf die Rate der CO₂-Aufnahme und die Bewegung der Stomata. Im folgenden wird die Anpassung der Versuchspflanzen untersucht. Die CO₂-Aufnahme der Blätter steigt bei allen Versuchspflanzen mit der Lichtintensität linear an, erreicht bei 50 bis 100 $\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ den Kompensationspunkt und bei 600 bis 800 $\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ Lichtsättigung (Abb. 29). Im Bereich optimaler (günstiger) Temperaturbedingungen sind die Raten der Photosynthese bei Lichtsättigung für Sonnenblätter von *Crataegus macrocarpa*, *Acer campestre*, *Ribes uva-crispa* und *Prunus spinosa* zumindest im Sommer sehr ähnlich. Allein *Rubus corylifolius* zeigt über den ganzen Lichtbereich eine deutlich höhere CO₂-Aufnahme, die auf eine höhere Photosynthese-

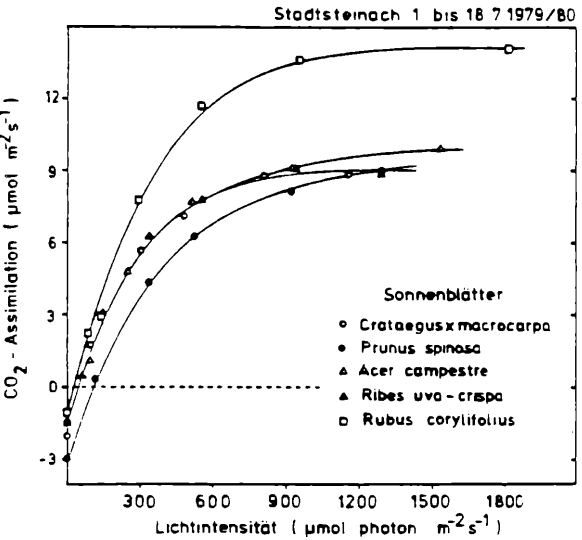


Abbildung 29:
Die Lichtabhängigkeit der Assimilation von Sonnenblättern verschiedener Arten im Sommer bei hoher Luftfeuchte (größer 90%) und günstigen Blattemperaturen (25 °C).

Fig. 29:
Relationship between CO₂-assimilation of sun leaves and photon flux density for different woody species at high air humidity (greater than 90 %) and 25° C leaf temperature, as measured in the summer.

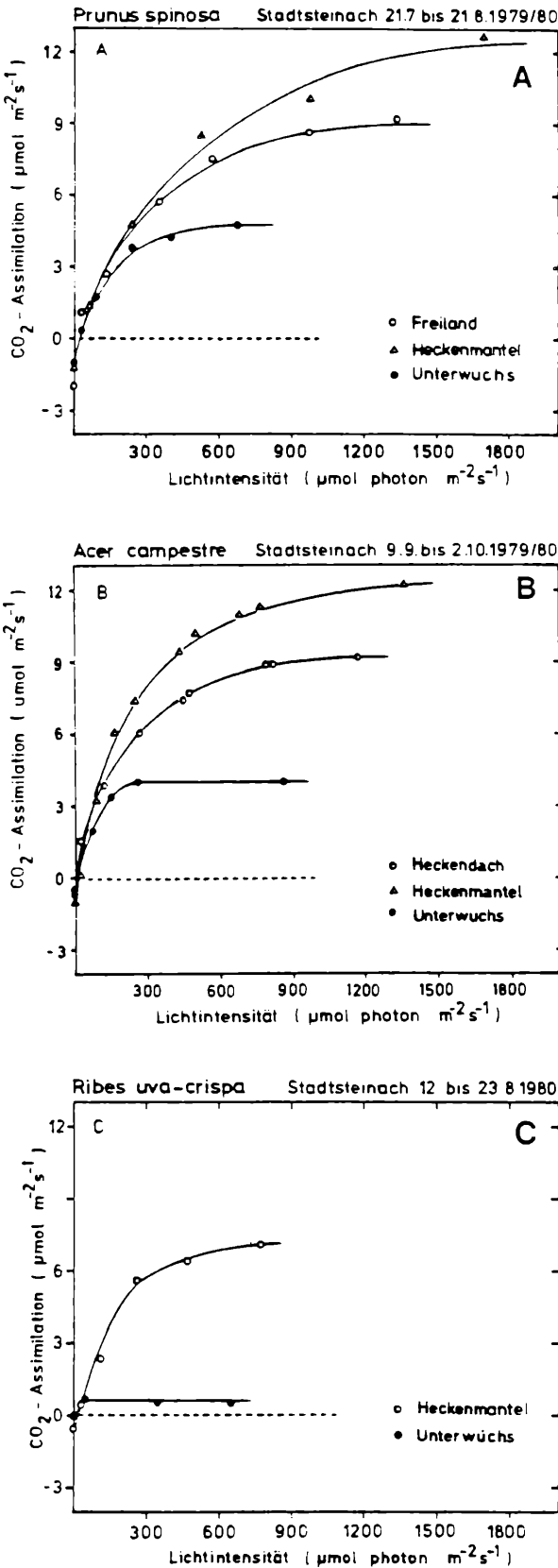


Abbildung 30:
Die Lichtabhängigkeit der Nettophotosynthese verschiedener Arten in unterschiedlichen Positionen zur Hecke (Luftfeuchte größer 90%, Blattemperaturen 25 °C).

Fig. 30:
Relationship between CO₂-assimilation and photon flux density of different woody species as measured in different expositions within the vegetation. »Freiland« and »Heckendach«: sunexposed, Heckenmantel: canopy side, Unterwuchs: understory.

Kapazität zurückzuführen ist. Unterschiede zwischen den Arten bestehen für kleinere Lichtintensitäten. Dies ist besonders deutlich für die jungen Blätter von *Prunus spinosa*.

Pflanzen haben die Fähigkeit, die CO₂-Aufnahme ihrer Blätter in gewissem Rahmen an die Lichtbedingungen des Wuchsortes anzupassen (Abb. 30). Ihre Schattenblätter besitzen im allgemeinen einen niedrigeren Lichtkompensationspunkt durch verringerte Dunkelatmung (siehe *Ribes*). Der Anstieg der CO₂-Aufnahme mit dem Licht ist im vorliegenden Fall bei Sonnen- und Schattenblättern gleich, Lichtsättigung wird aber bei niedrigerer Lichtintensität und geringerer maximaler Photosyntheseleistung erreicht. *Acer* zeigt im unteren Lichtbereich höhere Raten als *Prunus*.

Die Blätter im Heckenmantel weisen eine deutlich höhere CO₂-Aufnahme bei Lichtsättigung auf als Sonnen- und Schattenblatt im Heckendach und Unterwuchs. Für sie wurde ein höherer Stickstoff- und Phosphatgehalt gemessen (vergl. Tab. 3).

Im Jahresverlauf unterscheiden sich *Prunus*, *Crataegus* und *Ribes* durch die jahreszeitliche Veränderung der Maximalraten der CO₂-Aufnahme bei natürlicher CO₂-Konzentration der Außenluft. Bei *Prunus* und *Crataegus* bleibt die lichtgesättigte Photosyntheserate nach dem Austrieb auf einem mehr oder weniger hohen Niveau und sinkt erst mit dem Blattalter ab (Abb. 31 A und B). Die geringen Schwankungen werden dabei durch physiologische Veränderungen im Blatt verur-

sacht, wie sich aus den Veränderungen der Nettophotosynthese-Kapazität (Abb. 28) erkennen läßt. Unabhängig davon können sie von Veränderungen des Öffnungsniveaus der Stomata beeinflusst werden. *Acer* verhält sich ähnlich wie *Prunus*. Im Gegensatz dazu sinkt die maximale Photosynthese von *Ribes uva-crispa* bereits im Frühjahr nach Kronenschluß deutlich ab (Abb. 31 C). *Rubus* zeigt ähnliches Verhalten wie *Ribes*. Für alle Arten sinkt der Lichtkompensationspunkt des CO₂-Austauschs in Abhängigkeit von der Dunkelatmung mit zunehmendem Blattalter ab. Erst im Herbst steigt er wieder geringfügig. Deutliche Unterschiede zwischen den Arten bestehen in der Dauer der Vegetationsperiode. Photosynthese ist möglich für *Ribes* an 240 Tagen (*Crataegus*: 215 Tage, *Acer*: 185 Tage, *Rubus*: 182 Tage). Sie ist am kürzesten für *Prunus* mit 175 Tagen. Da die Raten der Photosynthese bei allen Arten außer *Rubus* im Sommer sehr ähnlich sind, scheint der Länge der Vegetationsperiode im Hinblick auf die Bilanz besondere Bedeutung zuzukommen.

Der Einstrom von Kohlendioxid und der gleichzeitige Verlust an Wasserdampf wird durch die Spaltöffnungsweite begrenzt. Sie ist verantwortlich dafür, daß bei ausgewogenem Gasaustausch der Wasserverlust in Relation zur Kapazität der Photosynthese steht. Im folgenden wird geprüft, auf welche Art und Weise die Stomata den gegenläufigen Anforderungen von Assimilation und Transpiration entsprechen. Abb. 32 zeigt für *Crataegus* die Lichtabhängigkeit der Spaltöffnungsweite im Vergleich zur Assimilation. Mit zunehmender Lichtintensität steigt die Leitfähigkeit des Blattes für die Diffusion von CO₂ und H₂O mit der Photosynthese. Aus der Öffnungsbewegung der Stomata und dem Anstieg des CO₂-Verbrauches im Mesophyll resultiert ein blattinterner CO₂-Gehalt, der von 370 ppm bei Dunkelheit auf 270 ppm bei 500 $\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ absinkt; größere Lichtintensität verändert ihn nur noch unwesentlich (für 1600 $\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ werden 265 ppm ermittelt). Aus der CO₂-Kurve der lichtgesättigten Nettophotosynthese (*Crataegus*, Abb. 28, 6. Juni) wird deutlich, daß bei einem CO₂-Gehalt von 265 ppm die Nettophotosynthese um 14.3 % (gegenüber einer CO₂-Assimilation bei angenommenem, hohem natürlichen CO₂-Gehalt von 350 ppm) vermindert ist. Für niedrige Lichtintensitäten (50 $\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ und kleiner) und höhere C_i sinkt dieser Betrag auf Werte unter 4.8 %. Demnach ist nur teilweise zu niedrige CO₂-Konzentration im Blatt, in der Hauptsache aber Lichtmangel ein limitierender Faktor. Stomata begrenzen folglich die CO₂-Aufnahme kaum oder nur bei hohen Einstrahlungen stärker (vergl. RASCHKE, 1981).

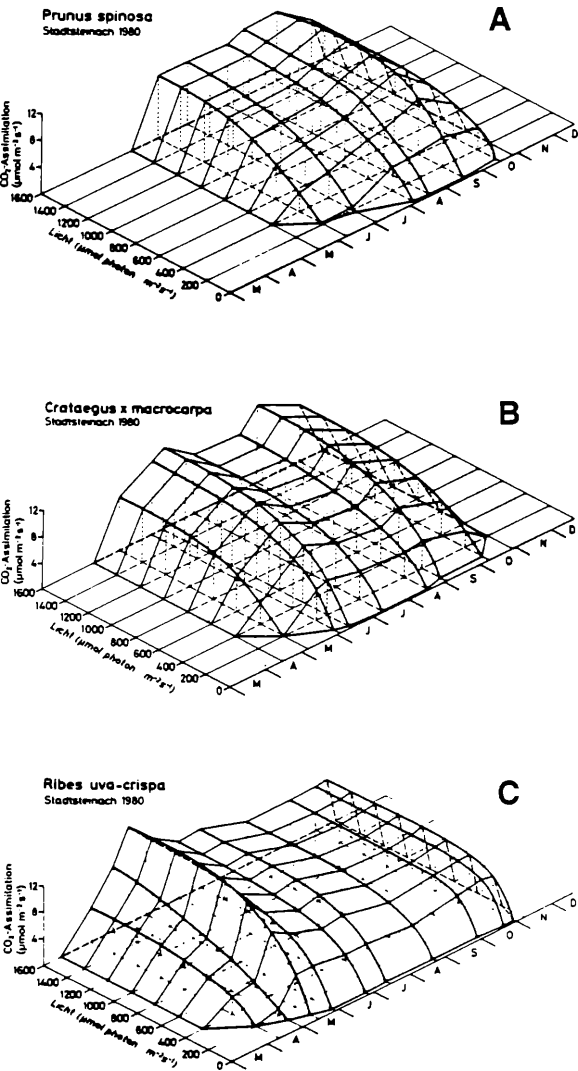


Abbildung 31:
 Jahresgang der lichtabhängigen Nettophotosynthese bei einer Blattoberfläche von 25 °C und nahezu wasserdampfgesättigter Luft von
 A: *Prunus spinosa*
 B: *Crataegus x macrocarpa*
 C: *Ribes uva-crispa*.
 Buchstaben geben Monate an. Für die dargestellten Regressionen sind die Meßwerte im Anhang (Abb. A1) wiedergegeben.

Fig. 31:
 Annual course of the relationship between net photosynthesis and light intensity for *Prunus*, *Crataegus* and *Ribes*. Letters symbolize months. Leaf temperature 25° C, air humidity greater 90 %. For original data see the appendix.

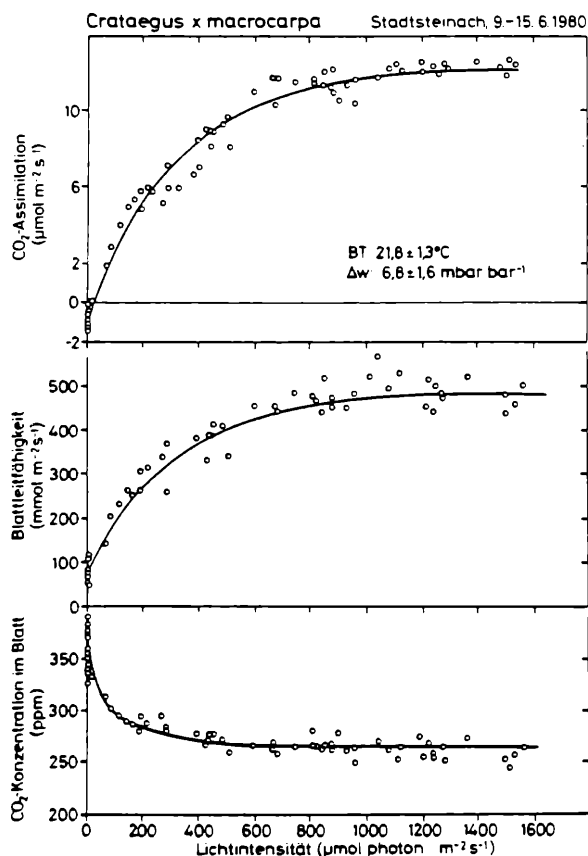


Abbildung 32:

Lichtabhängigkeit der CO_2 -Assimilation, Blattleitfähigkeit für Wasserdampf und der resultierenden CO_2 -Konzentration im Blatt bei *Crataegus*. Die Werte entstammen Tagesgängen unter natürlichem Klima.

Fig. 32:

The light response of CO_2 -assimilation, leaf conductance and leaf CO_2 concentration in *Crataegus*. Data are from natural daily courses of gas exchange.

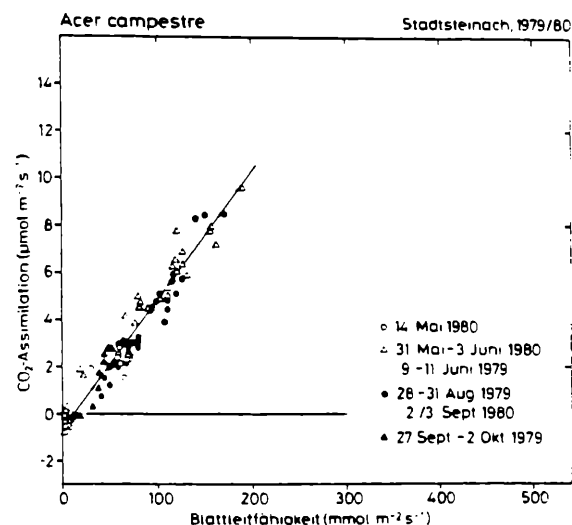
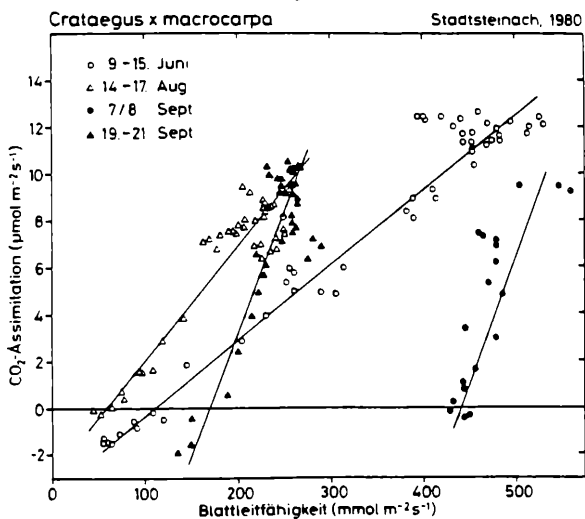
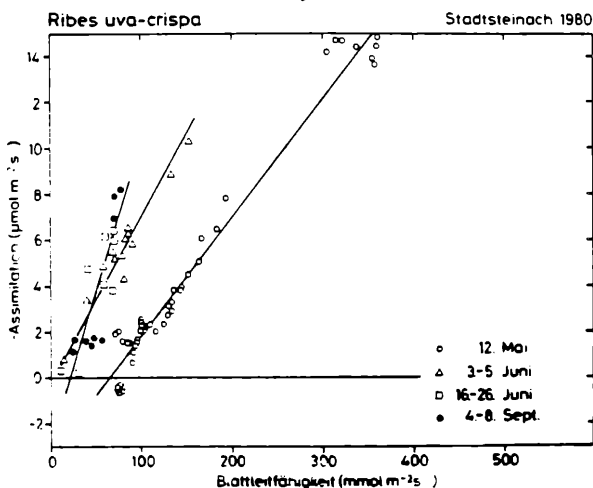
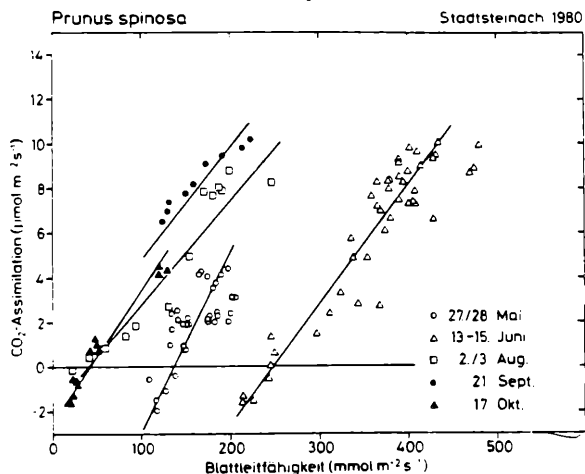
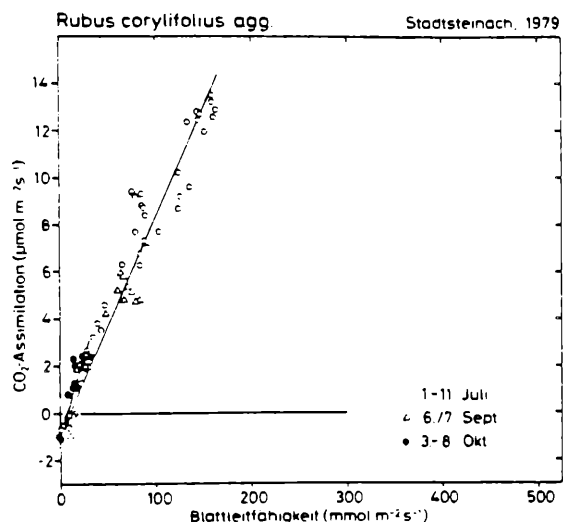


Abbildung 33:

Beziehung zwischen Nettophotosynthese und Blattleitfähigkeit für Wasserdampf bei kurzfristigen Lichtänderungen (Minuten) bei *Acer*, *Rubus*, *Prunus*, *Ribes* und *Crataegus*. Die Meßwerte entstammen Tagesgängen unter natürlichem Klima ($\text{BT} = 19-25^\circ\text{C}$, $\Delta W = 5-10 \text{ mbar/bar}$).

Fig. 33:

Relationship between CO_2 -assimilation and leaf conductance for different days of the year with short-term changes (minutes) of light intensity for *Acer*, *Rubus*, *Prunus*, *Ribes* and *Crataegus*. Data are from natural daily courses of gas exchange.



Trägt man CO_2 -Aufnahme und Blattleitfähigkeit für gleiche Lichtintensität gegeneinander auf, stellt man fest, daß beide Größen bei allen Arten unter kurzfristigen Lichtänderungen während der gesamten Vegetationsperiode miteinander korreliert sind (Abb. 33). Da die Geraden im allgemeinen nicht durch den Koordinatenursprung laufen, folgt hieraus eine Veränderung des CO_2 -Gehaltes mit steigender Lichtintensität ähnlich der bereits beschriebenen (Abb. 32).

Artspezifische Unterschiede bestehen bezüglich der langfristigen Lichtempfindlichkeit beider Größen. Die Lichtabhängigkeit der CO_2 -Assimilation und Blattleitfähigkeit bleibt bei *Acer* auch in zwei aufeinanderfolgenden Vegetationsperioden einheitlich und verändert sich bei *Rubus* während einer Vegetationsperiode kaum. Bei den übrigen Arten treten starke Abweichungen auf, wobei für *Prunus* und *Ribes* (im Frühjahr) die Lichtempfindlichkeit beider Größen weitgehend konstant ist (konstante Steigung), sich aber das Niveau der Stomata-Öffnungsweite verschiebt. Bei *Crataegus* variiert hingegen auch die Lichtempfindlichkeit.

Wenn bei langfristigen Veränderungen der Photosynthese-Kapazität die Spaltöffnungsweite für maximale Photosynthese so mit der CO_2 -Aufnahme korreliert, daß eine lineare Beziehung durch den Koordinatenursprung verläuft, bleibt stets die CO_2 -Konzentration im Mesophyll konstant. Dies bedeutet auch einen konstanten Transpirationskoeffizienten T/P (für gleiche Feuchtegradienten zwischen Blatt und Luft) und könnte ein Maß der Blätter für die langfristige Koordination des Gasaustauschs sein (vergl. SCHULZE and HALL, 1982). Wie bereits gezeigt, ist dies bei kurzfristigen Lichteinflüssen nicht der Fall. Andererseits zeigen aber die maximalen Werte der CO_2 -Assimilation und Blattleitfähigkeit zu verschiedenen Jahreszeiten insbesondere bei *Rubus* und *Acer* dieses Verhalten. Bei *Prunus* ist diese Beziehung im Frühjahr ausgeprägt. *Ribes* und ganz besonders *Crataegus* zeigen dieses Verhalten nicht. Beim Weißdorn wird während einer regenfreien Periode im Sommer das Spaltöffnungsniveau stärker erniedrigt als die Photosynthese. Im Herbst ist die Lichtempfindlichkeit der Stomata vermindert, so daß sie bei geringem Licht weiter geöffnet sind als es für die CO_2 -Aufnahme nötig wäre. Ein derartiges Verhalten wurde auch für *Larix decidua* beschrieben (BENECKE et al., 1981). Offensichtlich liegt für diese Arten eine langfristige Kopplung von CO_2 -Aufnahme und Stomata bezüglich Licht nicht vor.

3.3.2.1.3 Die Temperaturabhängigkeit von Netto-photosynthese und Dunkelatmung zu verschiedenen Jahreszeiten

Im Kapitel 3.3.1 wurde gezeigt, daß innerhalb einer Hecke bereits erhebliche Temperaturgradienten auftreten. Es wird daher die Temperaturabhängigkeit der CO_2 -Assimilation ermittelt, und es wird untersucht, ob das Temperaturverhalten von Photosynthese und Dunkelatmung bei den verschiedenen Arten für ihre Verteilung im Heckengefüge eine Rolle spielt.

Mit steigender Blattertemperatur erhöht sich der CO_2 -Kompensationspunkt, da die Atmungsraten im Verhältnis zur Assimilation stärker anwachsen (Abb. 34). Unabhängig hiervon steigt aber auch die CO_2 -gesättigte Photosyntheserate, wenn die Blattertemperaturen einen günstigsten Wert nicht überschreiten. Diese Vorgänge werden vom Verhalten der Spaltöffnungen nicht beeinflusst. Die Stomata reagieren im allgemeinen bei steigender Temperatur mit einer Öffnungsbewegung

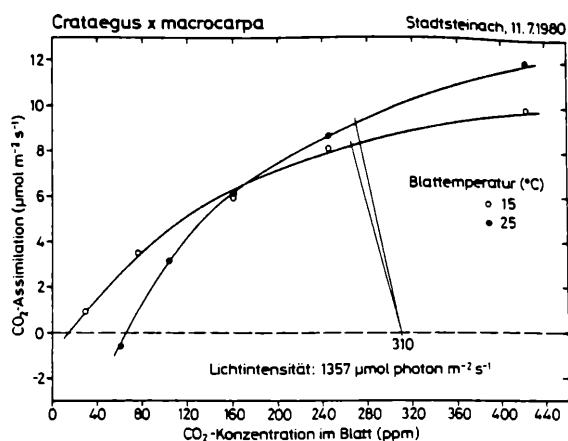


Abbildung 34:

Veränderung der CO_2 -Abhängigkeit der Nettoassimilation und der Blattleitfähigkeit für CO_2 (unter natürlicher Außenluft) mit der Blattertemperatur bei *Crataegus*. (CO_2 -Aufnahme lichtgesättigt, $\Delta W = 13.5 \pm 2.5$ mbar/bar; weitere Angaben in Abb. 28 und im Text).

Fig. 34:

Temperature effect on the CO_2 response of light saturated net photosynthesis, and on leaf conductance to CO_2 at 310 ppm (represented by the slope of the lines; leaf/air vapour pressure difference 13.5 mbar bar⁻¹).

(HALL et al., 1976, LÖSCH, 1977). Das Ergebnis kann (wie im Beispiel für *Crataegus*) zu einer konstanten CO_2 -Konzentration im Mesophyll führen. Auch bei einer für die Nettophotosynthese optimalen Blattertemperatur (25° C) wird bei weit geöffneten Stomata und natürlichen CO_2 -Konzentrationen der Außenluft (310 – 340 ppm) die Photosynthese-Kapazität nur zu 70 – 80 % ausgeschöpft.

Die Wirkung der Temperatur verändert die Lichtabhängigkeit der Nettophotosynthese. Bei niedrigen Temperaturen wird der Lichtkompensationspunkt früher überschritten als bei hohen, da die Dunkelatmung gering ist. So erreicht beispielsweise *Crataegus* im Mai bei einer Blattertemperatur von 5° C die Kompensation für $30 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ m bei 22° C erst bei einer Lichtintensität von $205 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$, und bei 40° C genügt die Leistung der Photosynthese nicht, um eine Netto- CO_2 -Aufnahme zu ermöglichen. Die lichtgesättigte Photosynthese zeigt ein ausgeprägtes Optimum. Sie beträgt in diesem Beispiel bei 5° C $4.2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$, bei 22° C $8.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und bei 40° C $-0.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Dieses Verhalten zeigt, daß die Klimafaktoren nicht unabhängig wirken, sondern daß Kopplungen bestehen, die bei der Darstellung der Wirkung bestimmter Faktoren berücksichtigt werden müssen. Für die Beschreibung des Rahmens aber, innerhalb dessen der Gaswechsel erfolgt, können die Klimakomponenten einzeln auf ihren Einfluß untersucht werden. In den folgenden Betrachtungen geschieht dies für die lichtgesättigte Photosynthese und die Dunkelatmung in Abhängigkeit von der Temperatur.

Die Temperaturabhängigkeit der Nettophotosynthese zeigt ein breites Optimum (maximale Raten $\pm 10\%$) im mittleren Temperaturbereich mit sinkenden Raten bei hohen und niedrigen Temperaturen. Sämtliche im Jahresverlauf auftretenden Nettophotosyntheseraten einer Art liegen innerhalb des von den Ausgleichsflächen in Abb. 35 umschlossenen Volumens.

Für alle untersuchten Arten (einschließlich *Rubus* und *Acer*) liegen die für eine hohe CO_2 -Aufnahme günstigen Blattertemperaturen der vollentwickelten Blätter zwi-

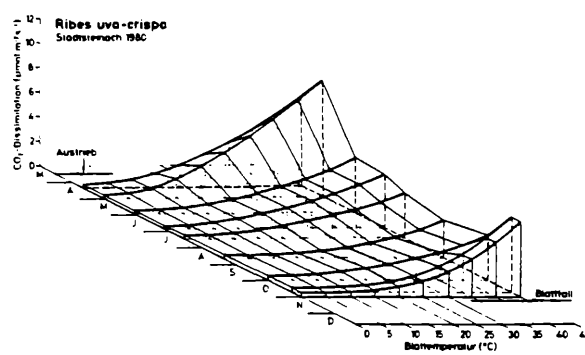
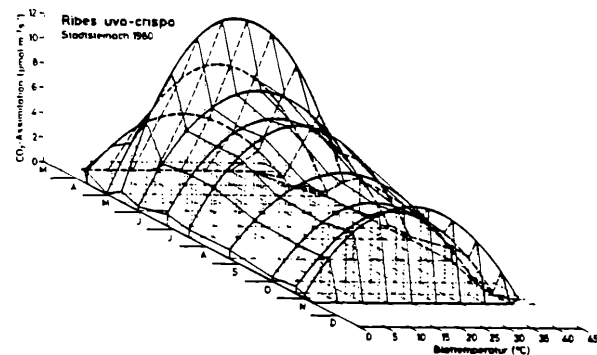
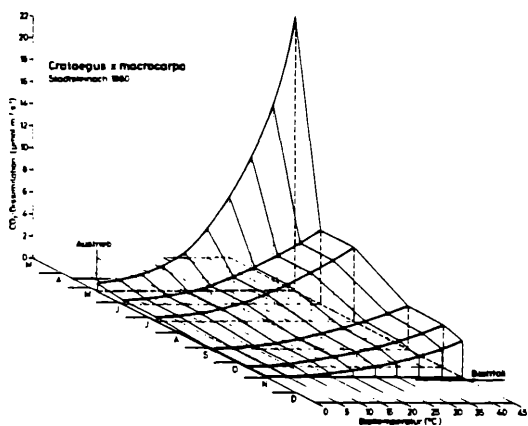
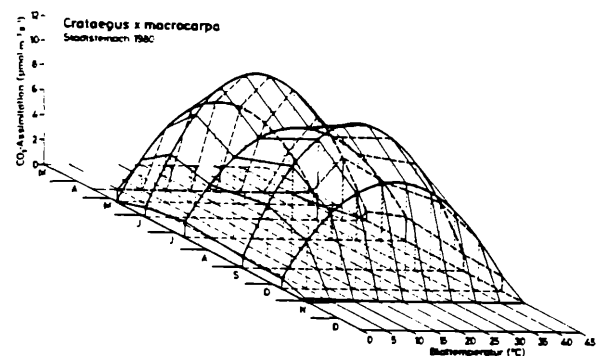
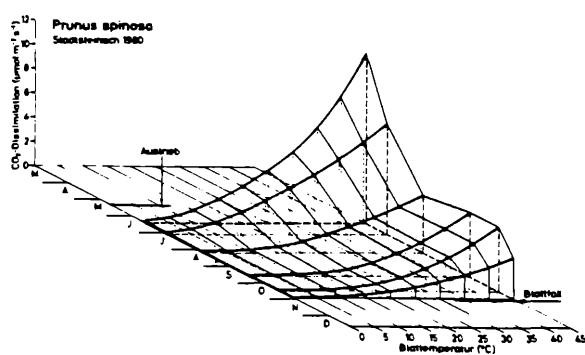
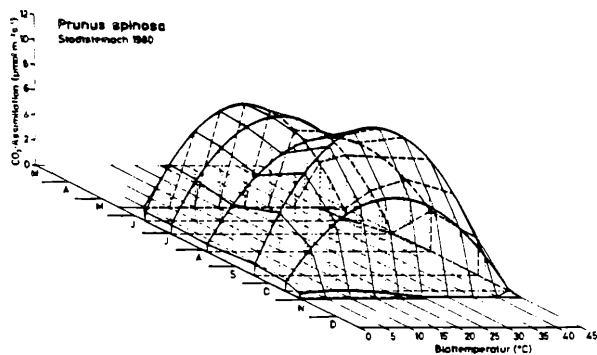


Abbildung 35:

Die Temperaturabhängigkeit der lichtgesättigten CO_2 -Aufnahme von *Prunus*, *Crataegus* und *Ribes* im Jahresgang bei nahezu wasserdampfgesättigter Luft. Die den Regressionen zugrunde liegenden Meßwerte sind in Abb. A2 im Anhang dargestellt. Sämtliche im Jahresverlauf unter natürlichen Bedingungen auftretenden Nettophotosyntheseraten liegen auf oder unter den umhüllenden Flächen (vergl. auch Abb. 36). Buchstaben geben Monate an.

Fig. 35:

Annual course of the relationship between light saturated net photosynthesis and leaf temperature for *Prunus*, *Crataegus* and *Ribes*. For original data see the appendix.

Abbildung 36:

Die Temperaturabhängigkeit der Dunkelatmung von *Prunus*, *Crataegus* und *Ribes* im Jahresgang bei nahezu wasserdampfgesättigter Luft. Die Meßwerte für die Regressionen sind im Anhang Abb. A3 angegeben. Sämtliche im Jahresverlauf auftretenden Raten einer CO_2 -Abgabe befinden sich auf den Ausgleichsflächen oder werden von diesen umhüllt. Abb. 35 und Abb. 36 kennzeichnen somit die unteren und oberen Grenzwerte des CO_2 -Gasaustauschs der Blätter. Buchstaben bedeuten Monate.

Fig. 36:

Annual course of the relationship between dark respiration and leaf temperature for *Prunus*, *Crataegus* and *Ribes*. For original data see the appendix.

schen 15 und 30° C. Nur junge und alte Blätter erreichen hohe Photosyntheseraten bei niedrigeren Temperaturen. Dies ist bedingt durch die erhöhte Atmung der Blätter im Frühjahr und absinkende Photosynthesekapazität im Herbst. *Ribes* erreicht auch im Herbst höchste Photosynthese-Raten nur bei hohen Temperaturen. Die Abbildung zeigt, daß die Arten in einem weiten Bereich an die Standorttemperaturen gut angepaßt sind und das Temperaturverhalten der Photosynthese die Konkurrenzbeziehungen der Arten nicht klärt.

Die Temperatur wirkt auf die Dunkelatmung. Diese steigt mit der Blattemperatur exponentiell an (Abb. 36). Junge Blätter zeigen bei allen Arten besonders hohe Atmungsraten. Im Sommer sinkt die Atmung ab und bleibt bis zum Herbst auf einem konstanten, nur bei *Ribes* leicht ansteigenden Niveau.

Die Arten zeigen Unterschiede in der Entwicklung, wobei Sonnenblätter stets eine höhere Atmung als Schattenblätter haben. Einen Monat nach Austrieb atmet *Crataegus* stärker als *Prunus spinosa* und *Ribes*. Bei der Stachelbeere wurde noch 7 Wochen nach dem Knospenaufbruch ein Atmungsmaximum gemessen. Im Frühsommer (Ende Juni) weist *Prunus spinosa* die höchsten Raten auf, bedingt durch den späten Austrieb und das geringe Blattalter. Die Untersuchungen über die Dunkelatmung zeigen, daß die CO₂-Abgabe nur bei bestimmten Entwicklungsstadien und bei hohen Temperaturen für die Bilanz Bedeutung erlangt. Die nächtliche Atmung der Blätter ist für alle Arten bei den niedrigen Standorttemperaturen sehr gering.

3.3.2.1.4 Die Luftfeuchte-Abhängigkeit der Stomata

Die Kapazität zur Aufnahme von CO₂ wird im natürlichen Tagesverlauf begrenzt durch eine Luftfeuchteempfindlichkeit der Stomata, die einen übermäßigen Transpirationsverlust verhindern soll. Abb. 37 stellt den Einfluß einer luftfeuchtegesteuerten Stomatabewegung in Beziehung zur mesophyllinternen CO₂-Konzentration dar (RASCHKE, 1979): Bei hoher Luftfeuchte sind die Stomata weit geöffnet (die Steigung der Geraden ist hoch), und die CO₂-Diffusion in das Blatt wird nur gering begrenzt; bei abnehmender Luftfeuchte verringern die Schließzellen die stomatäre Apertur (Schließbewegung in Richtung des Pfeiles), wodurch die Photosynthese eingeschränkt wird, obgleich sich die Kapazität zur CO₂-Fixierung nicht verändert hat. Dabei nimmt die CO₂-Konzentration im Blatt ab. Aus dieser Darstellung läßt sich aber keine Aussage über die Feuchteempfindlichkeit der Stomata und ihre Wirksamkeit bei der Verminderung der Transpiration machen. In Versuchen mit veränderlicher Luftfeuchte unter günstigsten Licht- und Temperaturbedingungen für die CO₂-Aufnahme wurden diese Gesichtspunkte untersucht.

Crataegus x macrocarpa und *Rubus corylifolius* zeigen mit zunehmender Feuchtedifferenz zwischen Blatt und Luft eine Abnahme der Blattleitfähigkeit (g) für Wasserdampf (Abb. 38A, B). Die Transpiration (E) nimmt mit steigender Lufttrockenheit zunächst zu, bleibt dann bei *Rubus* aber konstant und verringert sich bei *Crataegus* sogar. Der Vergleich zwischen den beiden Arten zeigt, daß *Rubus* trotz stärkeren Spaltöffnungsschlusses eine höhere Rate der CO₂-Aufnahme hat als *Crataegus* und dementsprechend bei einem niedrigeren blattinternen CO₂-Gehalt assimiliert. Dies ist durch Unterschiede in der Photosynthesekapazität bedingt (Abb. 29).

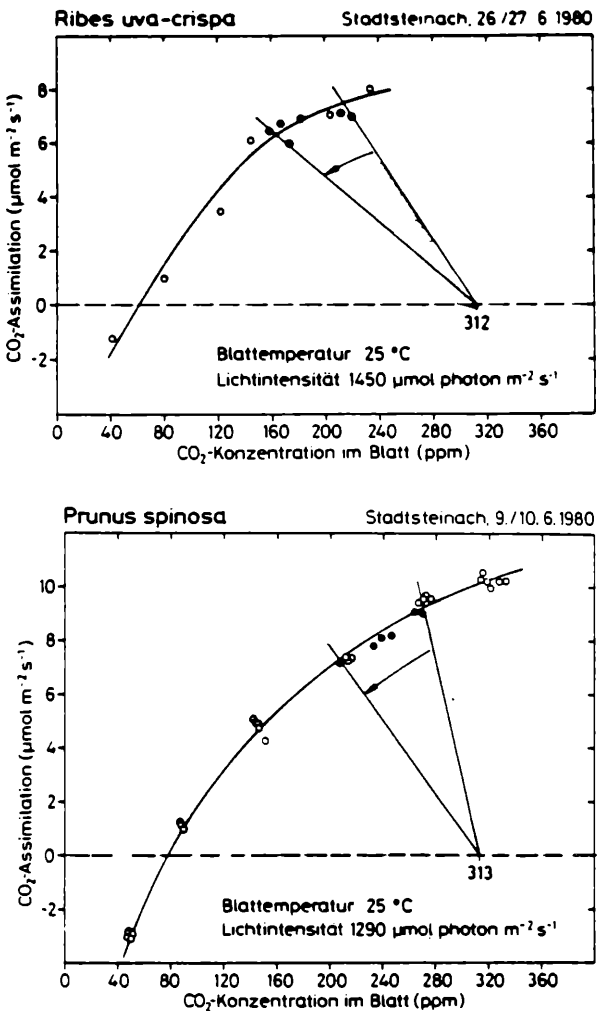


Abbildung 37:
Die Feuchteempfindlichkeit der Spaltöffnungen führt zu einer Schließbewegung bei absinkender Luftfeuchte (Pfeil). Die CO₂-Aufnahme wird hierdurch bei unveränderter Nettophotosynthesekapazität und CO₂-Abhängigkeit der Assimilation eingeschränkt, wodurch der CO₂-Gehalt im Blatt absinkt (Schnittpunkt der Geraden mit der CO₂-Kurve). Näheres im Text.

Fig. 37:
CO₂ response of light saturated net photosynthesis, and the effect of stomata on CO₂ uptake and leaf internal CO₂ concentration during a humidity response to decreasing air humidity (arrow and slope of the lines). Decreasing stomatal conductance lowers mesophyll internal CO₂ concentration during photosynthesis (indicated at the points where the lines cut the response curve of net photosynthesis to CO₂) and by this lowers the net CO₂ fixation rate.

Die Fähigkeit, die Stomata weit zu öffnen, ist bedeutsam sowohl für die Ausschöpfung der Photosynthesekapazität wie auch für den Blattwasserhaushalt. Sonnenblätter von *Crataegus* und *Prunus* zeigen die höchste Blattleitfähigkeit im Vergleich zu *Rubus*, *Acer* und *Ribes* (Abb. 38 bis 41). Die lichtliebenden Arten transpirieren demnach bei gleicher Luftfeuchte stärker als halblicht- bzw. schattenliebende. Dieses Verhalten ist anders bei licht- und schattenadaptierten Blättern derselben Art (Abb. 39 und 40). Die Leitfähigkeit bei maximaler CO₂-Assimilation, g A_(max), ändert sich artspezifisch im Jahresverlauf (Abb. 42). Bei *Crataegus macrocarpa* und *Prunus spinosa* (ebenso *Acer*) steigt g A_(max) der jung austreibenden

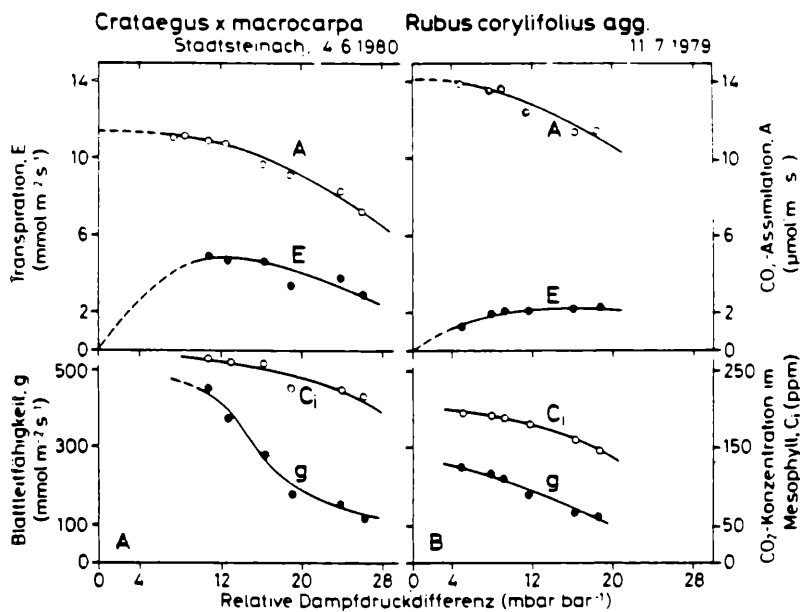


Abbildung 38:

Feuchteabhängigkeit von Blattleitfähigkeit für Wasserdampf (g), Transpiration (E), CO₂-Aufnahme (A) und blattinternem CO₂-Gehalt (C_i) bei *Crataegus* (Bild A) und *Rubus* (Bild B). Die Luftfeuchte wurde schrittweise erniedrigt. Messung erfolgte im Zustand des Gleichgewichts der CO₂- und H₂O-Diffusion. Bild C zeigt die Abhängigkeit der Assimilation von der Spaltöffnungsweite.

Fig. 38:

Humidity response at 25° C leaf temperature of leaf conductance to water vapour (g), transpiration (E), light saturated CO₂ uptake (A), and mesophyll-internal CO₂ concentration (C_i) in *Crataegus* (graph A) and *Rubus* (graph B). Air humidity was lowered step-wise, measurements were taken in the steady-state of gas exchange. Graph C shows the relationship between A and g.

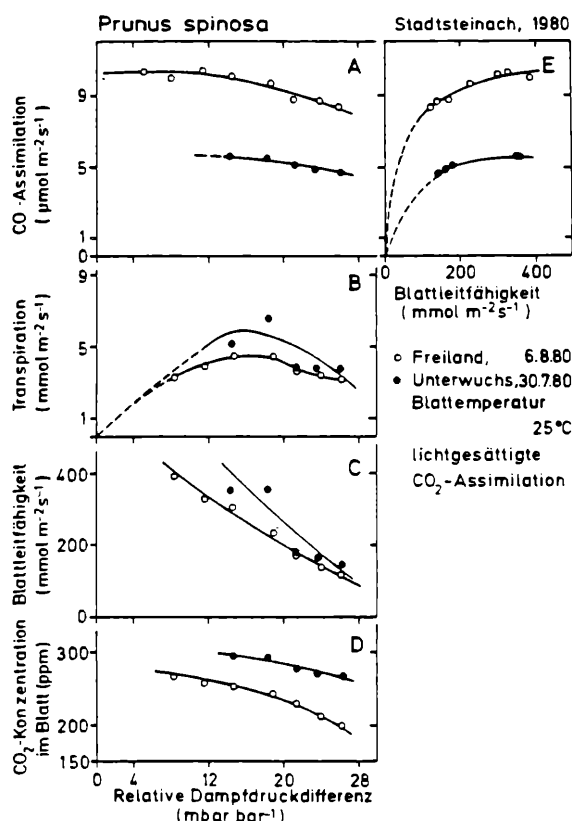
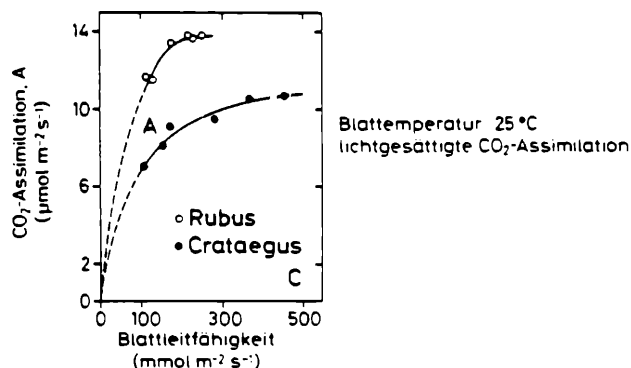


Abbildung 39:

wie Abb. 38, jedoch für *Prunus spinosa* in verschiedenen Expositionen zur Hecke.

Fig. 39:

Analog Fig. 38 but for different expositions of *Prunus spinosa*.

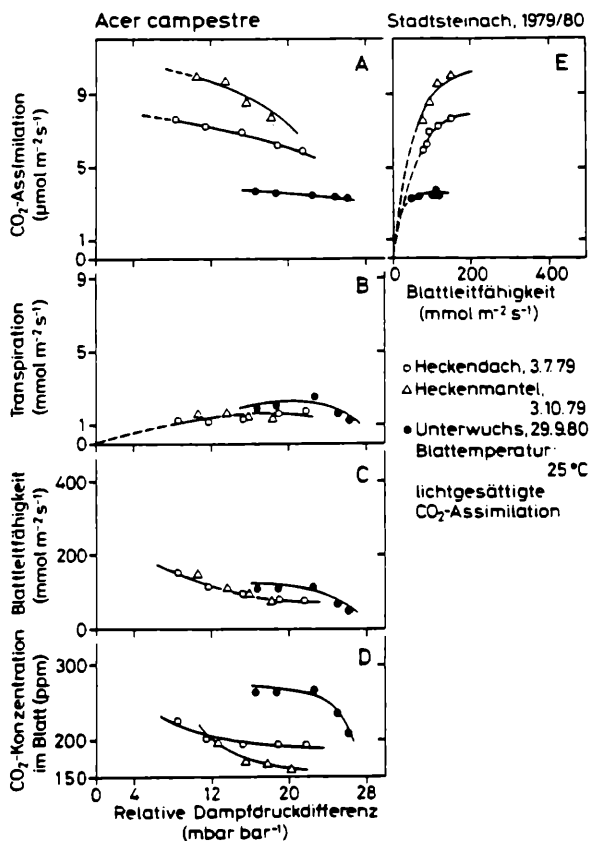


Abbildung 40:

wie Abb. 38, jedoch für *Acer campestre* in verschiedenen Expositionen zur Hecke.

Fig. 40:

Analog Fig. 38 but for different expositions of *Acer campestre*.

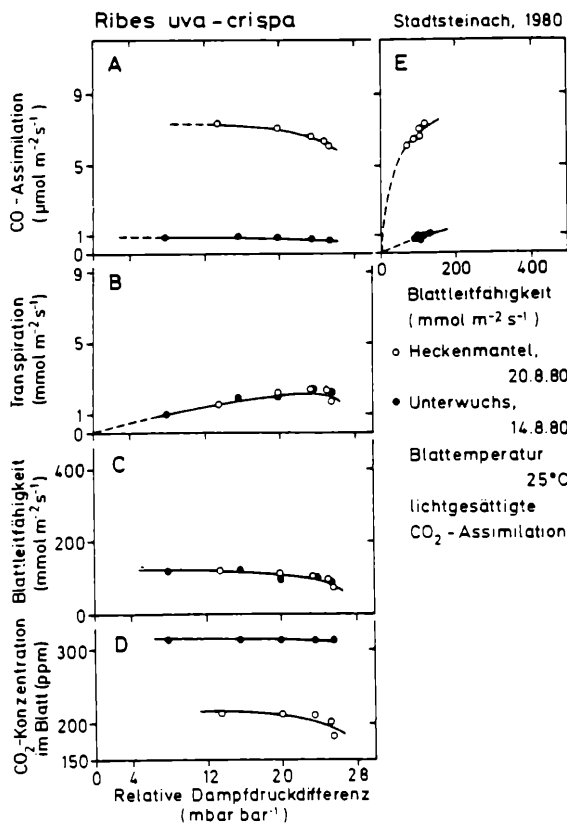


Abbildung 41:
wie Abb. 38, jedoch für *Ribes uva-crispa* in verschiedenen Expositionen zur Hecke.

Fig. 41:
Analog Fig. 38 but for different expositions of *Ribes uva-crispa*.

den Blätter stark an. Höchste Leitfähigkeit wird aber erst im August und September zur Zeit maximaler CO_2 -Assimilation $A_{(\text{max})}$ erreicht, während *Ribes uva-crispa* schon Anfang Mai die höchsten Werte überschreitet.

Im Jahresverlauf ändert sich neben der höchsten Öffnungsweite der Stomata auch ihre Feuchteempfindlichkeit. Bei *Prunus* ist die Feuchteabhängigkeit über das ganze Jahr stark ausgeprägt (Abb. 42A), während die jungen Blätter von *Crataegus* (Abb. 42B) 4 Wochen nach Austrieb auch auf hohe Feuchtedifferenzen noch nicht reagieren. Bei *Ribes* (Abb. 42C) werden die jungen Blätter stärker durch Luftfeuchte beeinflusst als die alten.

Die Untersuchungen über die Wirkung der Luftfeuchte zeigen, daß insbesondere die Pionierart *Prunus* und die typischen Arten des Heckendaches sehr effektiv in der Lage sind, bei steigender Lufttrockenheit die Transpiration einzuschränken und ihren Wasserzustand zu stabilisieren. Die Schattenart *Ribes* ist dazu nicht fähig, ihre Blattleitfähigkeit liegt aber stets bei kleinen Werten. Im Jahresgang verändert sich die Photosynthesekapazität und mit ihr die CO_2 -Abhängigkeit der Nettophotosynthese. Stets bewegte sich dabei die Blattleitfähigkeit im »Knick«-Bereich (RASCHKE, 1979) der CO_2 -Kurve (vergl. Abb. 28, 34 und 37). Dennoch sind auch bei hoher Luftfeuchte die Stomata nicht ausreichend geöffnet, um die volle Ausschöpfung der Photosynthesekapazität zu ermöglichen. Zur Beurteilung dieses Sachverhaltes ist zu klären, ob es ein für Stoffproduktion und Wasserhaushalt günstigeres Spaltöffnungsver-

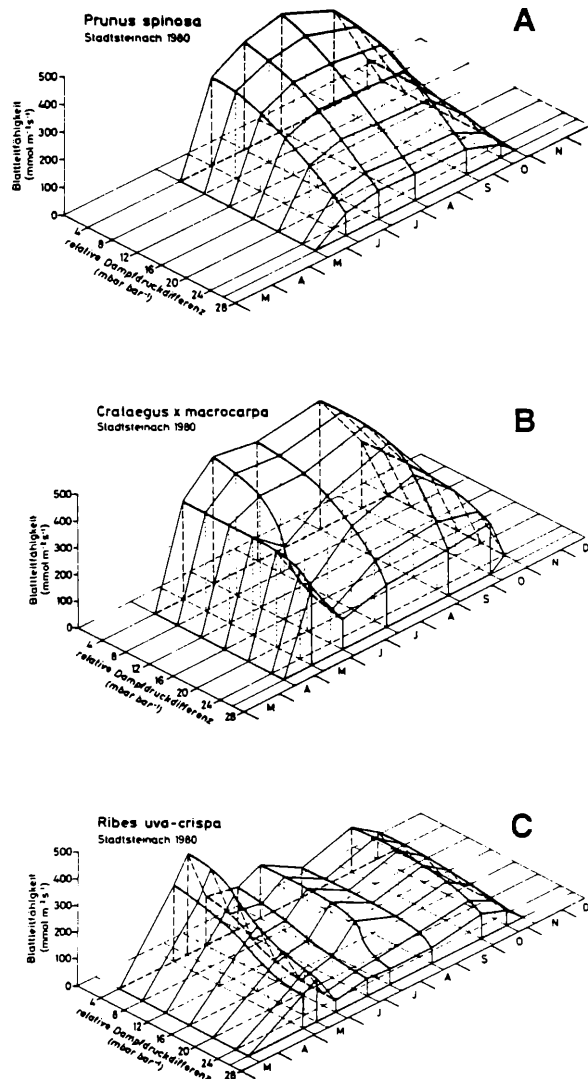


Abbildung 42:
Die Feuchteabhängigkeit der Blattleitfähigkeit zu verschiedenen Jahreszeiten bei *Prunus spinosa* (A), *Crataegus x macrocarpa* (B) und *Ribes uva-crispa* (C). Messungen wurden bei lichtgesättigter Nettophotosynthese und bei einer Blattemperatur von 25 °C durchgeführt. Die Meßwerte für die Ausgleichskurven sind im Anhang Abb. A4 wiedergegeben.

Fig. 42:
The relationship between stomatal conductance and air humidity for *Prunus*, *Crataegus* and *Ribes* throughout the year, as measured in response curves at light saturated CO_2 uptake and 25° C leaf temperature. For original data see the appendix.

halten gibt. Für derartige Betrachtungen wurde von COWAN und FARQUHAR (1977) die Testgröße $(\Delta A/\Delta E)$ entwickelt, die bei optimalem Verhalten auch bei veränderter Luftfeuchte konstant sein muß. Abb. 43 zeigt die Testgröße $\Delta A/\Delta E$ von *Crataegus*, *Prunus* und *Ribes* bei unterschiedlicher Luftfeuchte im Jahresgang. Bei der Stachelbeere ändert sich $\Delta A/\Delta E$ in jedem Fall mit der Luftfeuchtigkeit; diese Art optimiert offensichtlich ihren Gaswechsel nicht. Als Unterwuchsart ist sie aber nur relativ selten und dann nur mit einem Teil ihrer Triebe hoher Einstrahlung und damit hohen Feuchtedifferenzen ausgesetzt. Ähnlich verhält sich *Rubus*. *Prunus spinosa* hingegen optimiert ihr Gaswechselverhalten während des Sommers, im Herbst je-

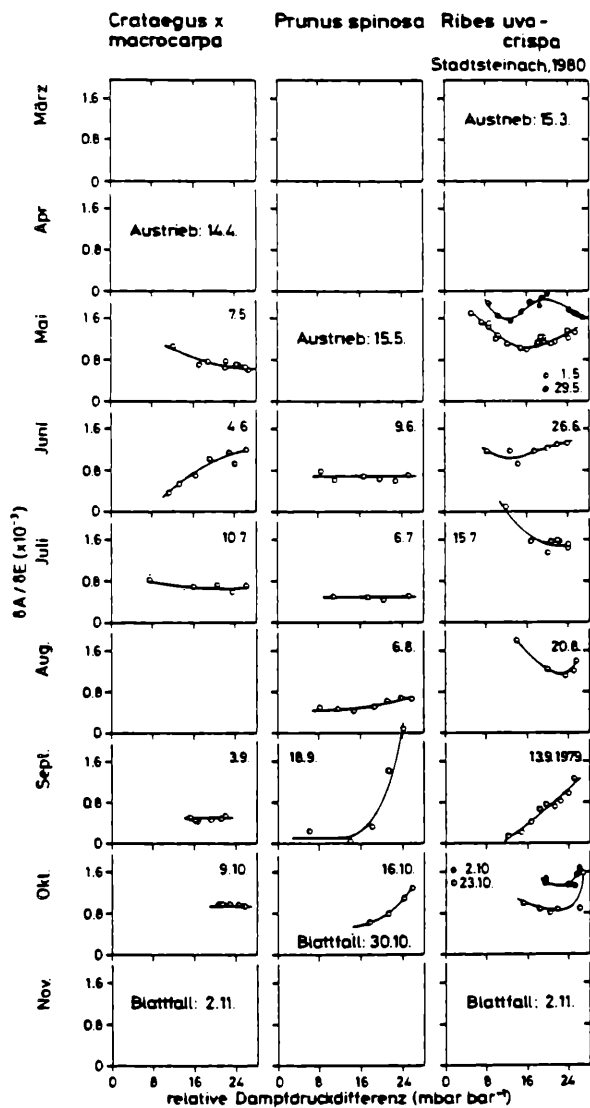


Abbildung 43:

Das Verhalten der Testgröße $\delta A / \delta E$ (nach COWAN, 1977) für die Ausgewogenheit von Assimilation und Transpiration bei veränderter Luftfeuchte zu verschiedenen Jahreszeiten. Die Einzelwerte entstammen aus den zuvor besprochenen Feuchtekurven unter lichtgesättigter CO_2 -Aufnahme und für die Netto-Photosynthese optimaler Blatttemperatur (25°C) und wurden über ein für solche Klimabedingungen vereinfachtes Verfahren nach FARQUHAR et al. (1980) ermittelt.

Fig. 43:

The response of $\delta A / \delta E$, a measure for the optimization of CO_2 uptake during water loss (COWAN, 1977), to variations in air humidity at various times of the season. Data were calculated from humidity response curves, as shown in Figs. 38 to 41, using the method of FARQUHAR et al. (1980). CO_2 uptake was light saturated at 25°C leaf temperature.

doch nicht mehr (ähnlich verhält sich *Acer*). Allein bei *Crataegus* wurde erst im Sommer und Herbst eine konstante Feuchteabhängigkeit von $\delta A / \delta E$ festgestellt. Bei diesen Überlegungen zur Optimierung des CO_2 - und H_2O -Austauschs muß berücksichtigt werden, daß die Pionierarten und die Arten des Heckendaches auf einem weit höheren Niveau transpirieren als die Unterwuchsart *Ribes*.

3.3.2.1.5 Tagesgänge des CO_2 - und H_2O -Gasaustauschs

Die vorhergehenden Kapitel zeigen die grundsätzlichen Möglichkeiten, mit denen die einzelnen Arten auf

die klimatischen Standortfaktoren reagieren. Daraus ist noch nicht abzulesen, wie hoch der Stoffgewinn unter den natürlich veränderlichen Bedingungen der Witterung im Tagesgang ist. Hierbei spielen nicht nur die pflanzliche Kapazität, sondern auch die Dauer und Häufigkeit eine Rolle, mit denen bestimmte Witterungskonstellationen auftreten. Im folgenden wird beispielhaft das Verhalten der einzelnen Arten im Tagesverlauf an Strahlungstagen vorgestellt und im Kapitel 3.3.2.2.1 auf die Bedeutung für die CO_2 -Bilanzen eingegangen.

Die CO_2 -Aufnahme steigt mit der Einstrahlung schnell an und erreicht bereits zwischen 9h und 11h Lichtsättigung (Abb. 44). Bis zum späten Nachmittag fällt sie bei *Prunus* und *Rubus* aufgrund einer Schließbewegung der Stomata bei sinkender Luftfeuchte und bei *Ribes* durch Beschattung durch die Hecke ab. Im Gegensatz dazu zeigen *Crataegus* und *Acer* konstant hohe Raten bis zum Nachmittag. In der Nacht tritt bei allen Arten eine deutliche Dunkelatmung auf. Die Blattleitfähigkeit steigt am Morgen an und fällt nachmittags bei *Prunus* und *Acer* auf ein konstantes Niveau ab. Bei *Prunus*

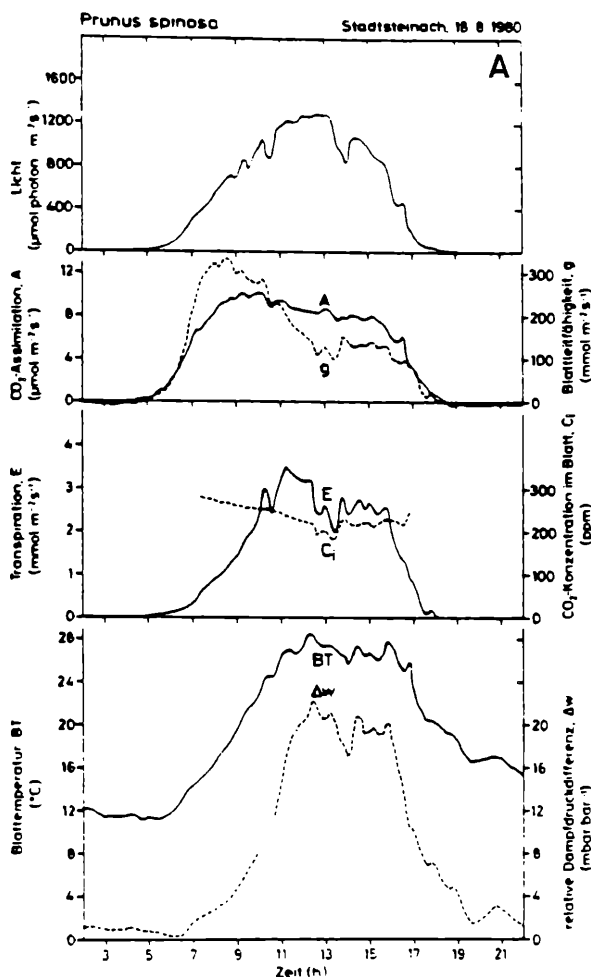


Abbildung 44:

Tagesgänge des CO_2 - und H_2O -Gasaustauschs von Sonnenblättern an klaren Tagen. Meßwerte wurden im Tagesverlauf alle 6 Minuten erfaßt. Weitere Erklärung im Text. Siehe folgende Seiten.

- A: *Prunus spinosa*
- B: *Crataegus x macrocarpa*
- C: *Acer campestre*
- D: *Rubus corylifolius*
- E: *Ribes uva-crispa* (Halbschatten).

Fig. 44:

Diurnal course of the CO_2 and H_2O exchange of sun leaves at clear days.

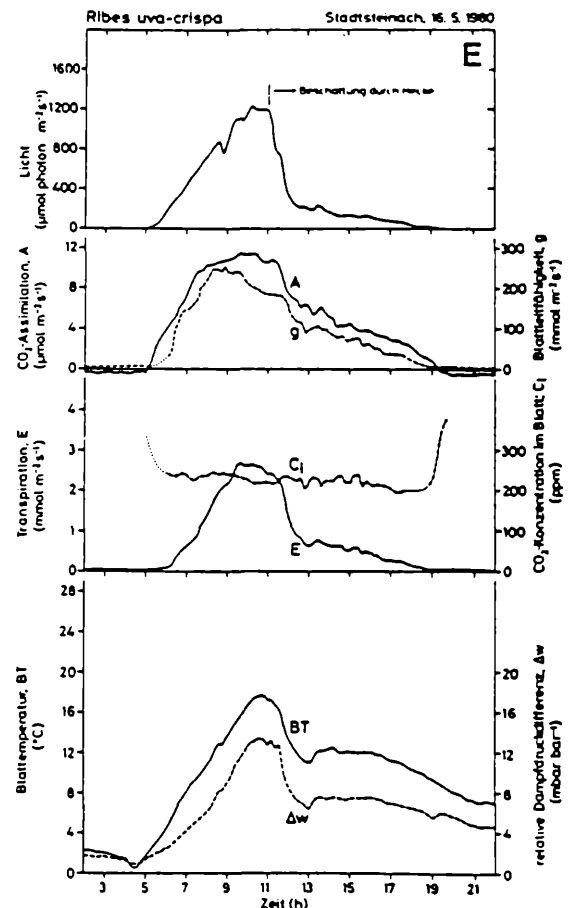
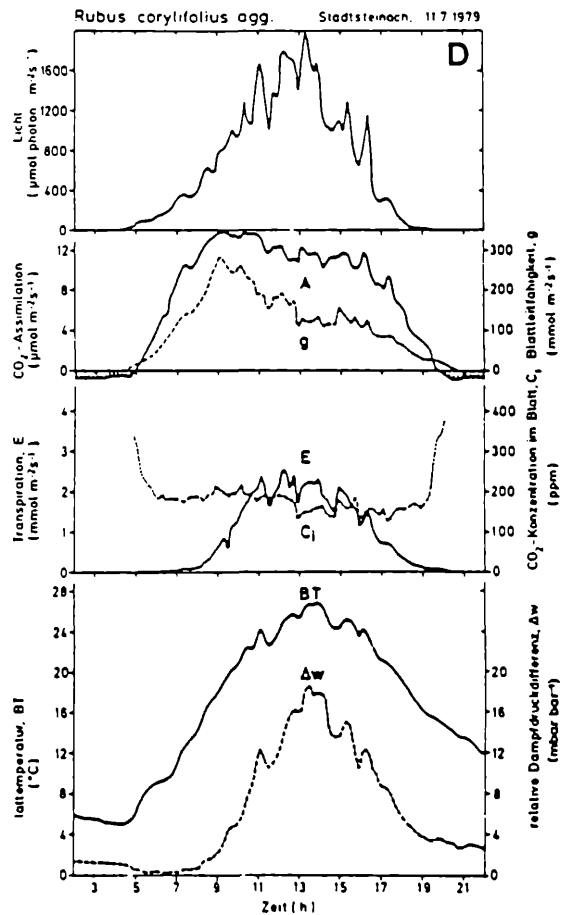
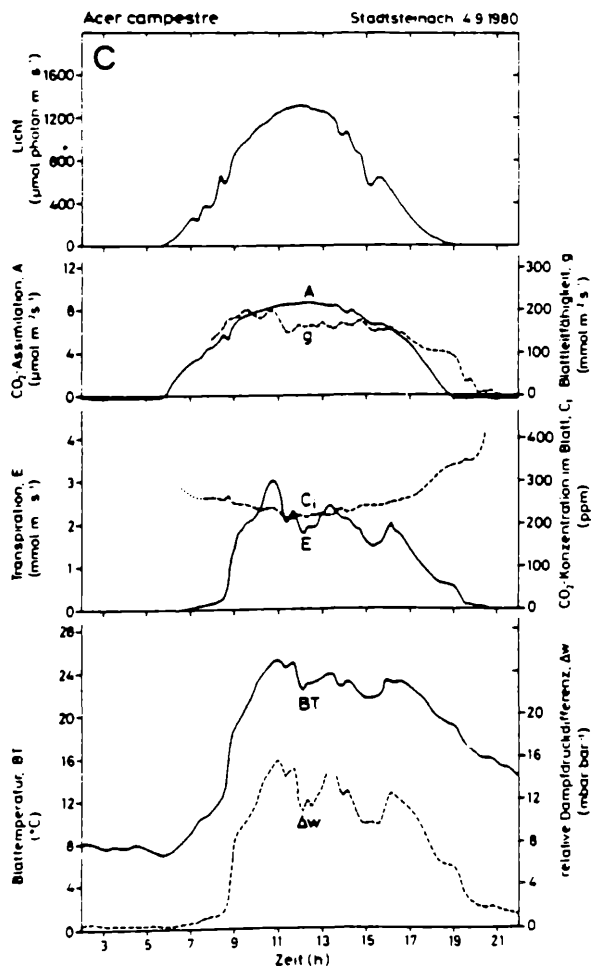
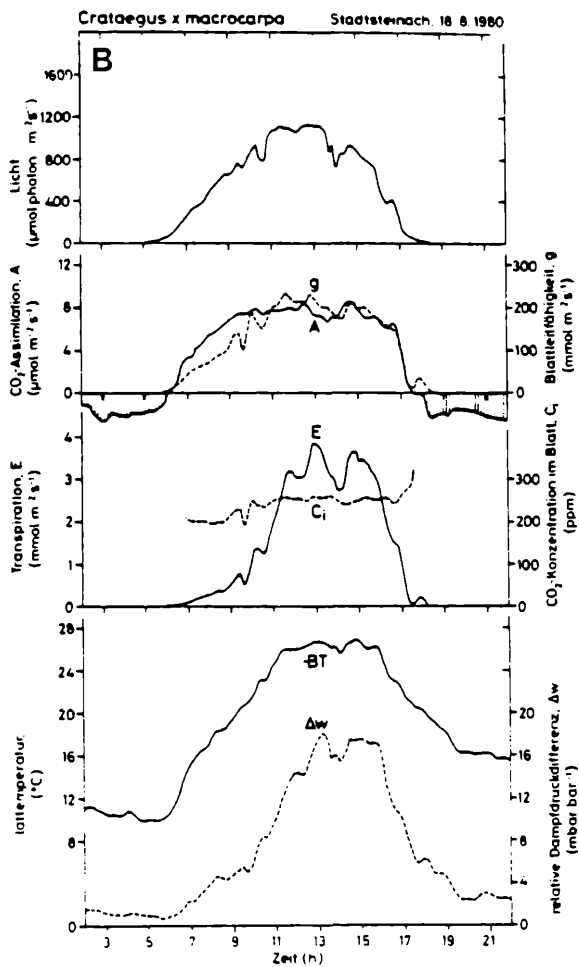


Abbildung 44 (Fortsetzung):

Tagesgänge des CO_2 - und H_2O -Gasaustauschs von Sonnenblättern an klaren Tagen. Meßwerte wurden im Tagesverlauf alle 6 Minuten erfaßt. Weitere Erklärung im Text.

D: *Rubus corylifolius*

E: *Ribes uva-crispa* (Halbschatten)

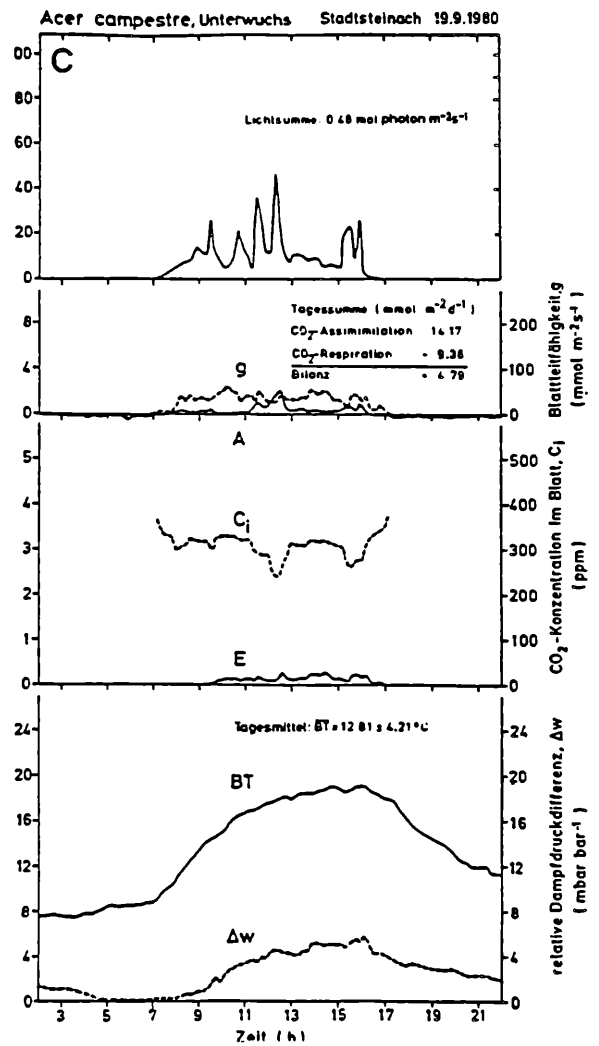
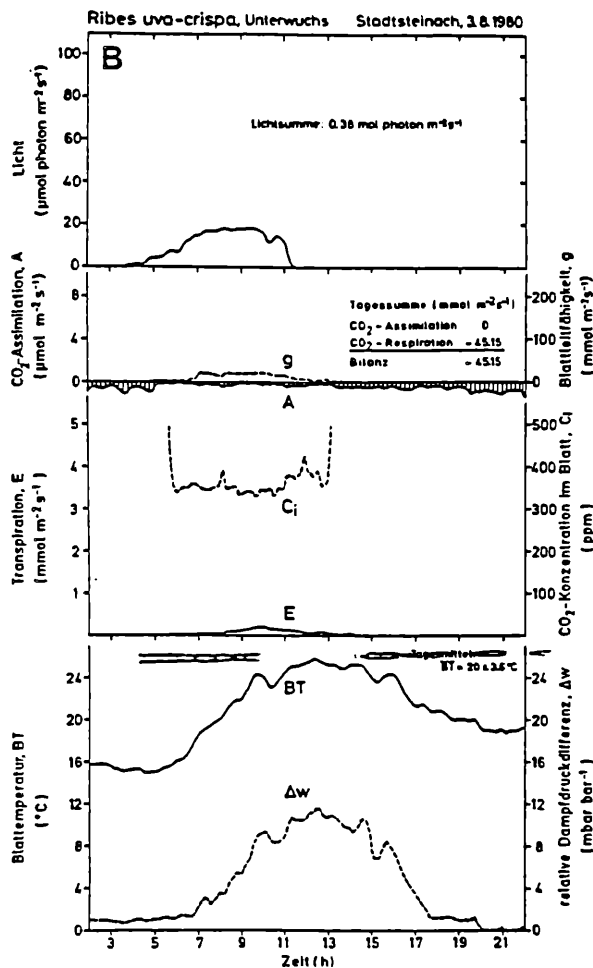
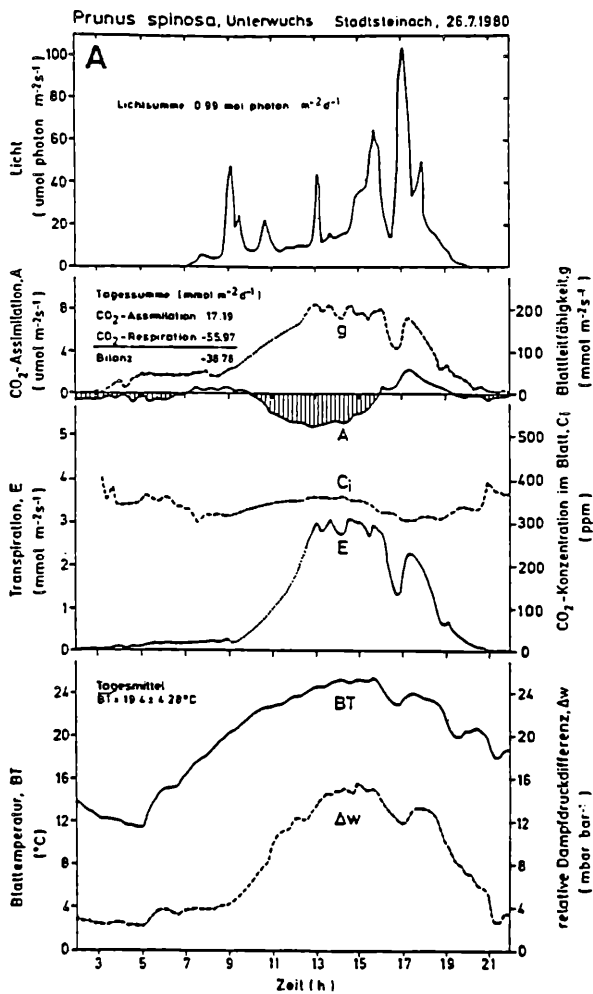


Abbildung 45:

Tagesgänge des CO_2 - und H_2O -Gasaustauschs von Schattenblättern im Unterwuchs der Hecke für *Prunus* (A), *Ribes* (B) und *Acer* (C). Nur der Ahorn erzielt positive CO_2 -Tagesbilanzen, *Prunus* und *Ribes* hingegen auch bei mit dem Feldahorn vergleichbaren Tagesmitteln der Blattemperaturen nicht. Erklärung im Text.

Fig. 45:

Diurnal course of CO_2 and H_2O exchange of shade leaves in the understory. Only *Acer* had a positive daily carbon gain.

(11 bis 12h) und *Rubus* (12.30 bis 14h) bewirkt der Stomataschluß trotz steigender Lufttrockenheit eine sinkende Transpiration.

Im Heckeninneren herrschen extrem niedrige Lichtintensitäten, die selbst an Strahlungstagen nicht über $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ansteigen. Es wird untersucht, ob die einzelnen Arten und Blattparten auch unter diesen extremen Bedingungen in der Lage sind, eine positive Tagesbilanz aufrechtzuerhalten (Abb. 45). Nur *Acer* ist hier erfolgreich. *Prunus* und *Ribes* zeigen in der Bilanz Stoffverluste, ein kleiner CO_2 -Gewinn ist allein bei niedrigen Temperaturen möglich. Trotz der geringen Lichtintensität sind die Stomata nicht entsprechend geschlossen, was von den Befunden für Sonnenblätter (Abb. 33) abweicht; wegen der hohen Luftfeuchte im Bestandesinneren ist aber die Transpiration sehr gering. Veränderte CO_2 -Bedingungen im Inneren der Hecke (Abb. 17) haben bei der niedrigen Lichtintensität keinen Einfluß auf die CO_2 -Bilanz. Die Abbildung macht deutlich, daß im Gefüge einer Hecke das Über-

wachsen oder die Fähigkeit des Ausweichens wichtige Merkmale der Existenzfähigkeit sind. *Acer* scheint sowohl im Unterwuchs als auch im Heckendach eine besonders erfolgreiche Art zu sein.

3.3.2.1.6 Der Einfluß des Mineralstoffgehaltes auf die CO₂-Assimilation und die Länge der Vegetationsperiode

Die Photosynthesekapazität von Pflanzen wird nicht allein durch klimatische, sondern auch durch edaphische Faktoren bestimmt. Hierbei ist die Mineralstoffernährung der Blätter von besonderer Bedeutung. Tab. 3 zeigt für alle Arten übereinstimmend sowohl einen höheren organischen Stickstoffgehalt als auch (Gesamt-) Phosphatgehalt der Blätter im Mantel gegenüber dem Dach. Für die bessere Nährstoffversorgung im Bereich des östlichen Heckenmantels, welcher nicht an einen Acker grenzt (vergl. Kapitel 3.3.1.2), ist möglicherweise die Versorgung mit Mineraldünger über Hangwasser bedeutsam. Vermutlich spielten aber auch die Humusbildung und Mineralisation von Laubstreu, die sich im unteren Mantel und Saum verfangen hat, eine Rolle. Die Länge der Vegetationsperiode von *Prunus spinosa* wird möglicherweise vom Ernährungszustand beeinflusst. Mit Stickstoff und Phosphor schlechter versorgte Individuen hatten bei weitgehend mit anderen Schlehen vergleichbarer Wasserversorgung und für die Stoffproduktion günstigen Lichtbedingungen eine um 9.1 % verkürzte Vegetationsperiode (159 Tage). Für eine große Anzahl von Pflanzenarten wurde eine enge Korrelation zwischen Stickstoffgehalt und Photosynthese-Kapazität nachgewiesen (MOONEY et al., 1978, BOLTON and BROWN, 1980). Auch bei den hier besprochenen Holzgewächsen ist die Assimilationsfähigkeit der Blätter im Mantel mit der besseren Ernährungssituation korreliert. Der Quotient A_(max)/Stickstoffäquivalent wird als Maß für die Nutzung des Stickstoffs im Blatt zur Erzielung einer hohen Photo-

synthesekapazität verwendet. Er ist bei *Rubus* etwa doppelt so hoch wie bei den anderen Arten und bei *Crataegus* am kleinsten. Innerhalb einer Art ist er bei Blättern im Heckenmantel größer als im Heckendach. Eine höhere assimilatorische Stickstoffnutzung ist anscheinend an höhere Stickstoffgehalte (pro TG) gekoppelt. Auch die phosphatbezogene CO₂-Aufnahme ist bei *Rubus* am größten und bei *Crataegus* am niedrigsten. Da sich die Arten bezüglich der Nährstoffversorgung der Blätter in vergleichbaren Expositionen ähnlich verhalten, ist *Rubus* besser als die anderen Arten in der Lage, Stickstoff und Phosphat zum Aufbau von assimilierendem Gewebe zu nutzen. Die Blätter von *Crataegus* sind diesbezüglich besonders ineffektiv. Die Konkurrenzfähigkeit der Pflanzen wird aber von den artspezifischen Unterschieden der Nährstoffnutzung nicht berührt; denn die konkurrenzkräftigen Holzgewächse (*Acer*, *Crataegus*) nutzen die Nährstoffe besonders schlecht.

3.3.2.1.7 Beziehung zwischen Wasserzustand und Transpiration

Zuvor wurde gezeigt, daß die Stomata sowohl die CO₂-Aufnahme als auch die Transpiration regeln. Der Wasserverlust ist Teil des pflanzlichen Wasserhaushaltes, der in vielfältiger Weise rückkoppelnd die Produktion beeinflussen kann. Pflanzen müssen diesen Wasserverlust ersetzen oder Wasserabgabe und damit ihre Produktion einschränken. Es wird im folgenden untersucht, wie gut die Wasserversorgung der Blätter bei den verschiedenen Arten ist; denn sie kann ausschlaggebend für den Zeitpunkt der Begrenzung der Transpiration und Assimilation sein. Wenn Wasser durch das Xylem fließt, erzeugt dieser Strom eine Wasserpotentialdifferenz über den Xylemwiderständen (»Soil-Plant-Atmosphäre-Continuum«-Modell, RICHTER, 1973; HINCKLEY et al., 1978; PASSIOURA, 1982). Sind Wasserfluß durch die

Tabelle 3:
Nährstoffgehalt der Blätter von Holzgewächsen eines Heckenstandortes (Angaben in g/kg(TG)), ermittelt aus Blattmischproben mit je 50 (*Acer*, *Rubus*) bzw. 200 Einzelblättern (*Prunus*, *Ribes*, *Crataegus*), und photosynthetische Wirksamkeit von Stickstoff und Phosphat (in µmol s⁻¹ g⁻¹). Die Werte für A_(max) wurden im Sommer, die Nährstoffgehalte im Spätsommer gemessen.

	N	P	Mg	K	Na	Ca	Fe	A _{max} /N	A _{max} /P
Prunus spinosa									
- Licht, Westseite	21.24	1.8	1.75	12.1	0.77	8.0	0.11	6.0	70.8
- Licht, Ostseite	17.38	1.72	2.75	18.0	0.74	11.0	0.10	6.6	66.7
- Halbschatten (Mantel)	23.60	2.12	2.45	21.4	?	12.9	?	7.5	83.5
- Licht, ungedüngt*)	17.93	1.57	0.90	17.0	0.53	10.5	0.10	?	?
- Licht, gedüngt*)	25.21	1.55	2.25	14.4	0.49	11.5	0.06		
Acer campestre									
- Licht	19.42	1.20	2.28	7.50		13.50		5.8	93.9
- Halbschatten (Mantel)	21.74	1.93	2.53	9.78		14.25		7.3	82.2
Ribes uva-crispa									
- Halbschatten (Mantel)	20.59	1.48	3.15	27.15		23.70		7.2	100.2
Crataegus x macrocarpa									
- Licht	20.37	2.38	3.08	7.98		18.60		4.6	39.4
- Halbschatten (Mantel)	21.12	2.44	2.83	13.23		19.50		?	?
Rubus corylifolius									
- Licht	18.44	1.9	4.18	8.55		12.45		11.8	114.5
- Halbschatten (Mantel)	25.97	2.5	5.08	11.33		12.00		?	?

*) 30 m langes homogenes Schlehengebüsch außerhalb Meßhecke, eine Hälfte am 19. 3. 80 und 5. 8. 80 mit je 5dt/ha gedüngt. Zusammensetzung des Düngers (Gewichtsangaben) N:P:K = 13:13:21

Tab. 3:
Nutrient content of leaves of woody species (in g/kg (DW)) and photosynthetic efficiency with respect to nitrogen and phosphate (in µmol s⁻¹ g⁻¹) during summer. A_{max}: maximum CO₂ uptake at ambient CO₂ concentration of the air and optimal climatic conditions. Licht: sun exposed, Halbschatten: half shade, gedüngt: fertilized, ungedüngt: unfertilized.

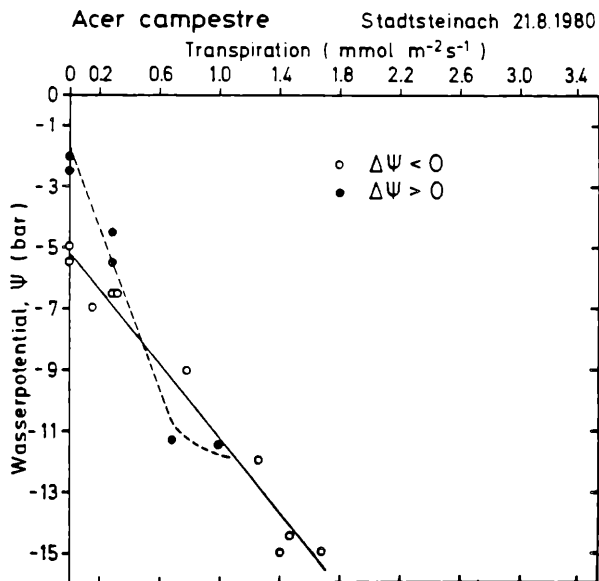
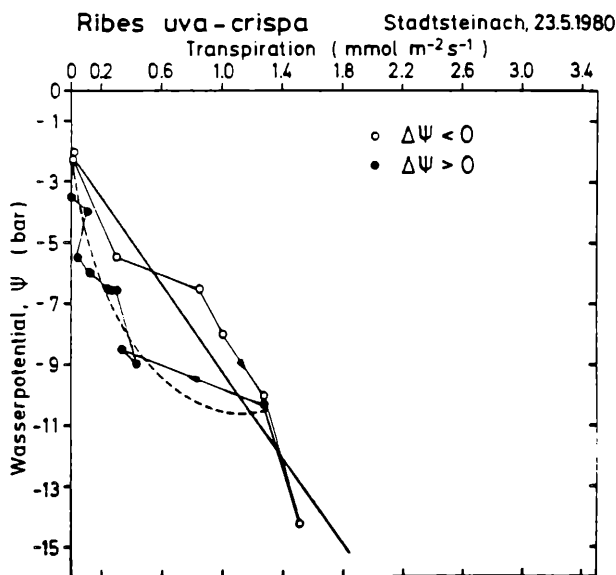
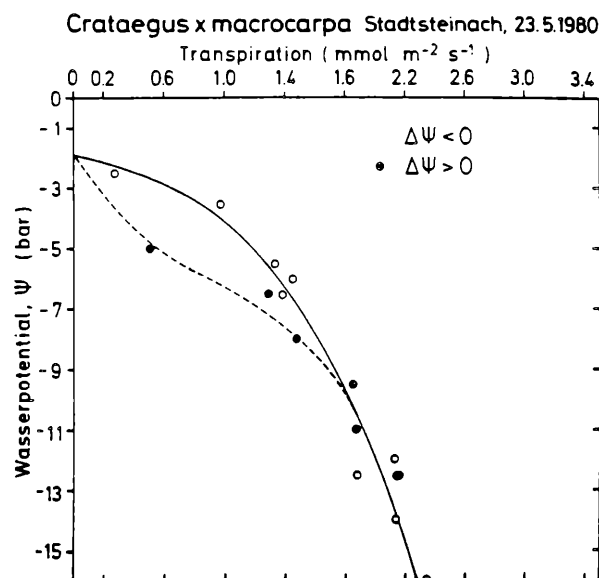
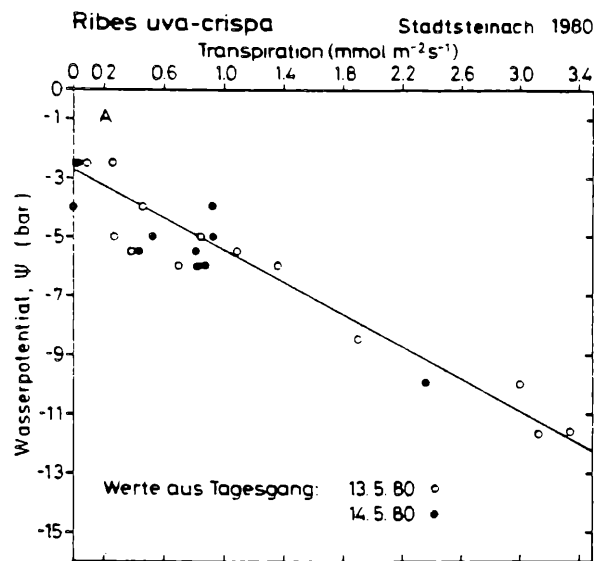


Abbildung 46:

Die Beziehung zwischen Transpiration und Blattwasserpotential. Der Wasserzustand wurde mit der Druckbombe nach SCHOLANDER (1965) und die Wasserdampfzabgabe mit einer Gaswechsellkuvette bestimmt.

- Linearer Zusammenhang während des gesamten Tages bei *Ribes uva-crispa* im Frühjahr.
- Linearer Zusammenhang bei *Ribes* während der Verschlechterung des Wasserpotentials bei steigender Transpiration (dicke Linie) und Hysteresis bei absinkender Transpiration (gestrichelt) an luftgetrockneten Tagen. Die dünnen Linien stellen den zeitlichen Ablauf dar.
- Überproportionales Absinken des Blattwasserzustandes von *Crataegus x macrocarpa* bei steigender Wasserdampfzabgabe im Frühjahr. Eine verzögerte Verbesserung des Wasserzustandes (Hysteresis) bei nachlassender Transpiration ist erkennbar.
- Lineares Absinken des Blattwasserpotentials von *Acer campestre* bei steigender Transpiration im Sommer. Mit einsetzendem Regen (gestrichelte Linie) wird eine schnelle Verbesserung des Wasserzustandes beobachtet.

Fig. 46:

The relationship between transpiration and leaf water potential.

- Linear relationship for *Ribes* throughout two days early in the season.
- Linear relationship for *Ribes* at increasing transpiration and decrease in leaf water potential (thick solid line), and hysteresis during decreasing transpiration (broken line), observed on days of dry air. Thin solid lines indicate the sequence of observation.
- Curvilinear relationship between transpiration and water potential at increasing water loss, observed for *Crataegus*. Note the hysteresis during decrease in transpiration.
- Linear decrease of leaf water potential during increase in water loss, as observed in *Acer*. During rain (broken line) a quick increase in leaf water potential was observed.

Pflanze und Potentialdifferenz zwischen Boden und Blatt bekannt, läßt sich hieraus der pflanzeninterne Widerstand für die Wasserversorgung der Blätter bestimmen. Zwischen Transpiration (E) als Maß für den Wasserfluß und dem Wasserpotential der Blätter als Maß für den Wasserzustand besteht bei allen Arten im Ta-

gesverlauf ein nahezu linearer Zusammenhang (Abb. 46); die Steigung dieser Geraden gibt den Widerstand (R) direkt an unter der Annahme, daß die Veränderung des Bodenwasserpotentials verglichen mit dem Blattwasserpotential im Tagesgang gering ist.

Sie ist im allgemeinen im Tagesverlauf konstant. Nur an

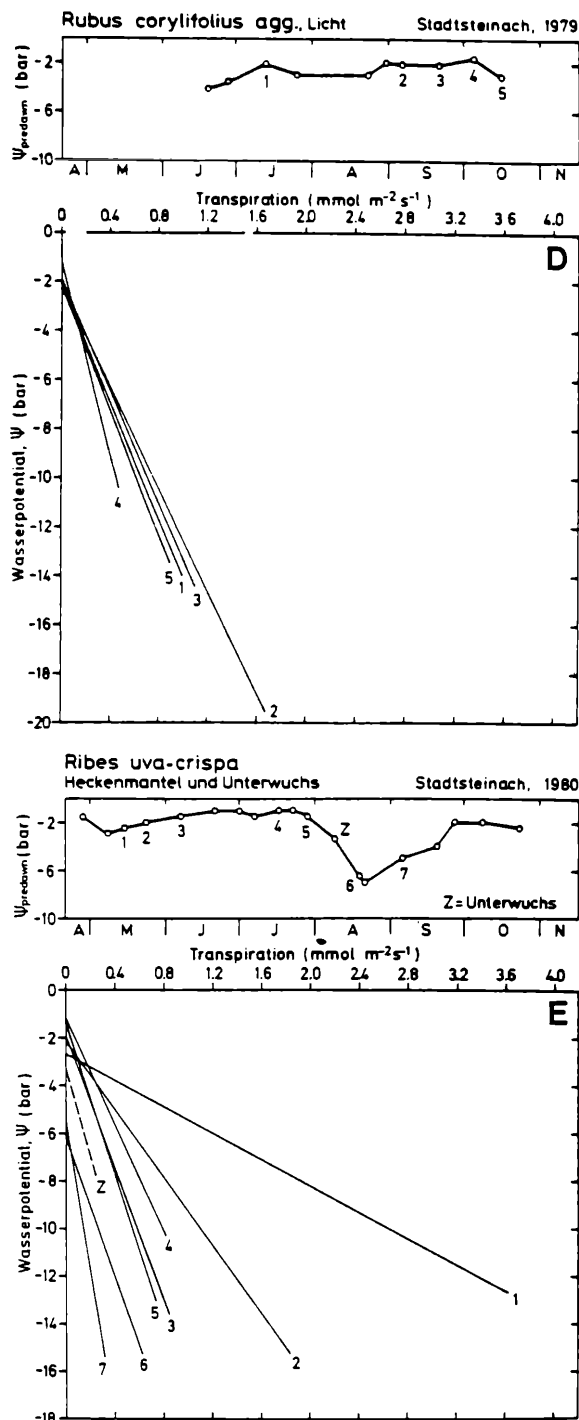
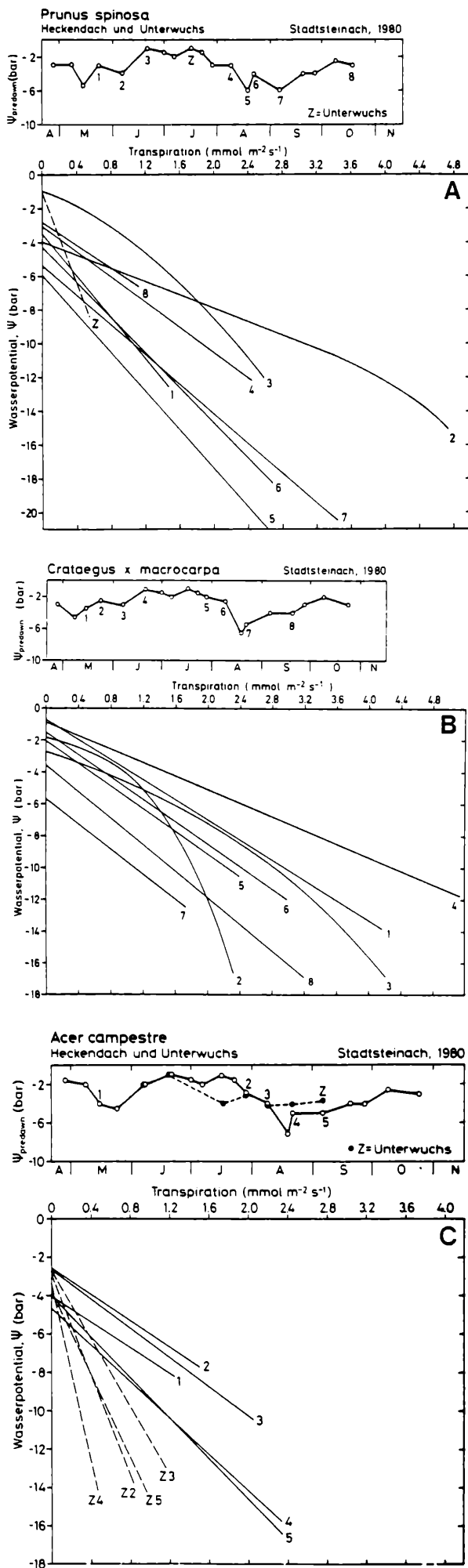


Abbildung 47:

Die Beziehung zwischen Transpiration und Wasserpotential der Blätter zu verschiedenen Jahreszeiten und in verschiedenen Expositionen zur Hecke (Z = Unterwuchs)

- A) für *Prunus spinosa* D) für *Rubus corylifolius* agg.
B) für *Crataegus x macrocarpa* E) für *Ribes uva-crispa*.
C) für *Acer campestre*

Im oberen Diagramm sind die frühmorgendlichen Wasserpotentiale (Ψ_{predawn}) im Jahresverlauf aufgetragen. Ziffern geben die Zeitpunkte für die Kurven im unteren Diagramm an. Die Regressionen gelten nur für absinkenden Wasserzustand, ihre zugehörigen Meßwerte sind im Anhang auf Abb. A5 wiedergegeben. Buchstaben bedeuten Monate.

Fig. 47:

The relationship between transpiration and leaf water potential at various times of the season and different expositions of the leaves in the vegetation (lower figure), and the annual course of predawn water potential (upper figure). Numbers indicate date of measurement. Regressions were determined for increasing transpiration (for original data see the appendix).

trockenen Tagen (Abb. 46B) tritt am Nachmittag eine Verzögerung der Wasseraufsättigung bei nachlassender Transpiration ein. Dieses Verhalten kann entweder durch veränderte Wasserzufuhr aus dem Boden gedeutet werden oder wahrscheinlicher durch Wasserspeicher in Zweigen und Stämmen, die sich tagsüber entleeren und gegen Abend nur langsam wieder auffüllen. Bei sehr guter Wasserversorgung und kleinem Wassernachleitwiderstand im Frühjahr ist die Hysteresis nur schwach ausgeprägt, da die Speicher nicht genutzt werden. Bei sehr schlechtem Wasserzustand fehlt sie ebenfalls, da in diesem Fall die Speicher weitgehend geleert sind. Bei *Prunus* und *Crataegus* sinkt am Anfang der Vegetationsperiode (vor vollem Austrieb) das Wasserpotential bei steigender Transpiration überproportional ab (Abb. 46C). Im Tagesverlauf verschlechtert sich demnach die Wasserversorgung der Blätter. Regnet es im Laufe des Tages (Abb. 46D), sinkt die Transpiration während der Niederschläge ab und der Wasserzustand in der Pflanze verbessert sich kurzfristig. Möglicherweise wird flüssiges Wasser über die Kutikula in die Blätter aufgenommen (R. H. WARING, mündlich). Abb. 47 gibt den Verlauf des pflanzeninternen Widerstandes für die Wasserversorgung der Blätter im Jahresgang wieder: Im Frühjahr ist er meist klein trotz niedriger Bodentemperaturen und steigt auf einen relativ konstanten Sommerwert, kann aber bis zum Herbst allmählich zunehmen. Er wird meist etwas größer, wenn das frühmorgendliche Wasserpotential sinkt (d. h. mit Austrocknung steigen interne Widerstände), bleibt aber auch bei langfristig guter Wasserversorgung (Sommer 1980) hoch. Dieser grundsätzliche Zusammenhang ist besonders deutlich bei *Ribes* zu sehen. Bei den verschiedenen Arten zeigen Zweigsysteme im Schatten eine ungünstigere Wassernachleitung als Zweigsysteme in der Sonne (Abb. 47A, C). Dieser Befund vermag zu erklären, warum bei Trockenheit häufig zuerst die Schattenblätter geschädigt werden und die Krone länger gesund erhalten bleibt.

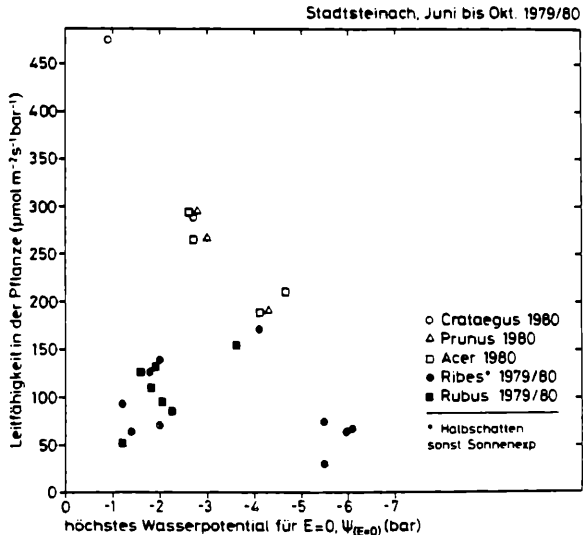


Abbildung 48:
Die Wasserversorgung der Blätter in Beziehung zum günstigsten Wasserzustand (weitere Erläuterung im Text).

Fig. 48:
The conductivity to water in the root/leaf pathway in relation to the plant water status, as indicated from the predawn water potential (when leaves were not transpiring).

Aus Abb. 48 wird deutlich, daß die ausläuferbildenden Arten *Ribes* und *Rubus* im Sommer eine ungünstigere Wasserversorgung ihrer Blätter (1/R) besitzen als die baumförmigen Arten einschließlich *Prunus*. Insbesondere *Rubus* besitzt eine staudenähnliche Wuchsform, verholzt aber. Er ist demnach nicht mit krautigen Arten vergleichbar, für die COMACHO-B et al. (1974) eine effektivere Wassernachleitung als für Holzarten nachweisen konnten. Versuche unter konstanten klimatischen Bedingungen zeigen, daß selbst Schwankungen des Wasserpotentials von 16 bar keinen Einfluß auf die Spaltöffnungen der Blätter von *Ribes*, *Crataegus* und *Prunus* haben, sofern sie kurzfristig auftreten (Stunden). Die für die Heckenart *Corylus avellana* in Laborversuchen gewonnenen Aussagen (SCHULZE und KÜPPERS, 1979) gelten demnach auch für andere Holzarten eines vergleichbaren Standortes.

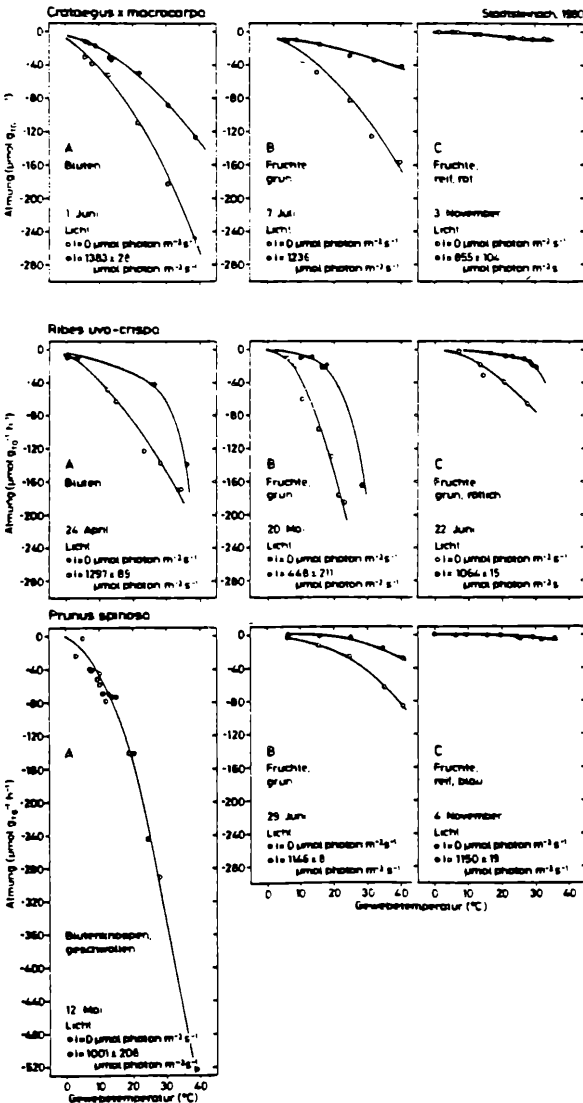


Abbildung 49:
Die Temperaturabhängigkeit der Netto-CO₂-Abgabe von Blüten und Früchten von *Crataegus*, *Ribes* und *Prunus* bei Dunkelheit und lichtgesättigter Photosynthese zu verschiedenen Zeitpunkten der Entwicklung.

Fig. 49:
The relationship between respiration of flowers and fruits and temperature at various stages of development, as measured in darkness and at light saturation of photosynthesis for *Crataegus*, *Ribes* and *Prunus*.

3.3.2.1.8 Der CO₂-Gasaustausch von Blüten, Früchten und Zweigen

Der Stoffgewinn der Blätter wird einerseits für Wachstumsprozesse, andererseits für die Atmung benötigt. Es war im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich, die Atmung von Stämmen und Wurzeln zu erfassen. Wegen ihrer besonderen Atmungsaktivität wurden aber Blüten, Früchte und Knospen untersucht.

Abb. 49 zeigt den CO₂-Austausch von Blüten und Früchten in Abhängigkeit von der Temperatur. Die Atmungsverluste der Blüten (bezogen auf das Trockengewicht) werden bei *Crataegus* und *Ribes* deutlich durch grüne Blütenorgane (Kelch) vermindert (Bild A). Eine hohe Atmungsrate wurde bei *Prunus* für Blütenknospen einen Tag vor Öffnung festgestellt. Ihre weißen Blüten, welche auf nur sehr kurzen Blütenstielen sitzen, werden jedoch nicht durch eigene Photosynthese in ihrer Entwicklung unterstützt. Die jungen Früchte (Bild B) sind bei allen Arten vollkommen grün und können einen Teil ihrer Wachstumsatmung durch CO₂-Assimilation kompensieren. Durch ständige Zunahme des Trockengewichts im Jahr nimmt die hierauf bezogene Atmungsrate ab (C). Die reifen Früchte von *Ribes* sind noch zur Assimilation fähig. Auch bei *Prunus spinosa* ist noch im November nach einer Periode mit Nachtfrost eine deutliche Photosyntheseaktivität nachweisbar (Abb. 50A; die Abbildung unterscheidet sich von Abb. 49C nur durch die Skalierung der Ordinate). Nur die roten *Crataegus*-Früchte (Abb. 50B) haben ihre Assimilationsfähigkeit vollständig verloren.

Für Blüten und Früchte aller untersuchten Arten reicht die photosynthetische Leistungsfähigkeit in keinem Fall aus, um die Atmung zu kompensieren. Die Pflanze muß demnach Blüten- und Fruchtbiomasse vollständig aus Reservestoffen aufbauen und wird lediglich in der Unterhalts- und Aufbauatmung der Früchte teilweise entlastet.

Zweige mit geschwollenen, aber noch geschlossenen Sproßknospen besitzen die Fähigkeit zur CO₂-Assimilation, können aber ihre Atmung nicht kompensieren (Abb. 51A). Allgemein ist die Atmungsaktivität des Zweiges kurz vor Austrieb höher als im Herbst (Abb. 51B).

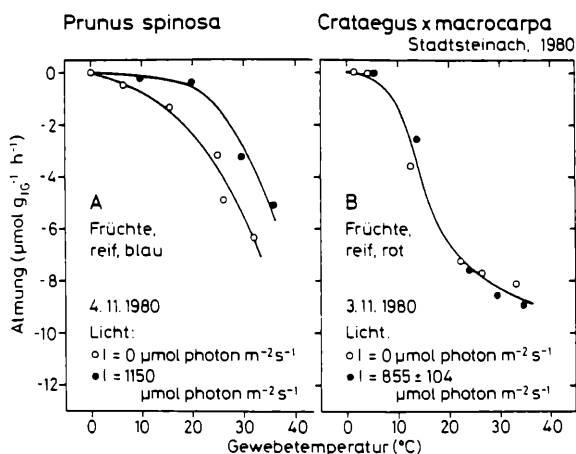


Abbildung 50:

Die Temperaturabhängigkeit der Netto-CO₂-Abgabe der reifen Früchte von *Prunus* und *Crataegus* bei Dunkelheit und vollem Licht. Wie Abb. 49 C, jedoch mit veränderter Ordinate. Die Früchte waren bereits mehrere Tage ganztägigem Frost ausgesetzt.

Fig. 50:

The relationship between respiration of the ripe fruits of *Prunus* and *Crataegus* and temperature at light saturated photosynthesis and in darkness. Same data as in Fig. 49C but different scale.

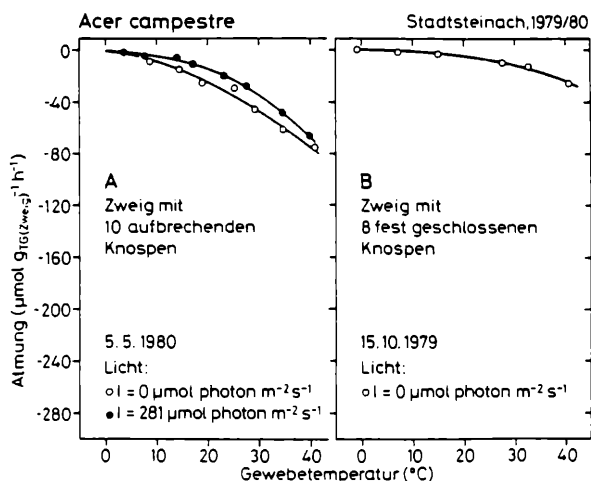


Abbildung 51:

Temperaturabhängigkeit der Netto-CO₂-Abgabe blattloser Zweige von *Acer* bei Dunkelheit und vollem Licht, A) im Frühjahr während des Knospenaufbruchs, B) im Herbst nach Blattabwurf.

Fig. 51:

The relationship between respiration of branches of *Acer* and temperature, as measured in the dark and at light saturated photosynthesis. A) in spring during bud break, B) in autumn after leaf shed.

3.3.2.2 CO₂-Bilanz, jährliche Transpirationsrate und Biomasse-Zuwachs

Die zuvor dargestellten Beziehungen zwischen CO₂-Aufnahme und Standortfaktoren resultieren in Verbindung mit den Tagesgängen unter natürlichem Klima in der CO₂-Jahresbilanz und der jährlichen Transpirationsrate der Blätter. Der CO₂-Gewinn wird in der Pflanze genutzt zum Erhalt bestehender Strukturen (Atmung), für das Wachstum neuer Blätter und aus dauernder Sproß- und Wurzelsysteme, erfolgt aber auf Kosten der Wasserabgabe. Im folgenden werden die klimatischen Einflüsse auf die erzielbaren CO₂-Bilanzen der Blätter untersucht und die CO₂-Gewinne in Relation zu den Wasserverlusten diskutiert. Bilanz und Assimilatverteilung auf verschiedene Organsysteme bestimmen wesentliche Wuchskriterien, in denen grundsätzliche Möglichkeiten der Arten gesehen werden, sich im Konkurrenzgefüge einer Hecke zu behaupten.

3.3.2.2.1 Die Beeinflussung der Stoffproduktion durch die Klimafaktoren

Licht-, Temperatur- und Feuchteabhängigkeit lassen erkennen, welches Photosynthese-Vermögen die Blätter der einzelnen Arten in den verschiedenen Jahreszeiten besitzen; sie zeigen aber nicht, bis zu welchem Betrag die Assimilationsfähigkeit unter den natürlich wechselnden klimatischen Bedingungen von den Pflanzen ausgeschöpft werden kann. Erst durch die Verknüpfung der Häufigkeit bestimmter klimatischer Konstellationen mit den physiologischen Eigenschaften der Pflanzen wird erkennbar, wie stark die einzelnen Faktoren für die Größe der CO₂-Bilanz bestimmend sind und wie oft optimale Bedingungen vorliegen. Die hieraus folgenden Ergebnisse zeigen, welche Größenordnungen für die Bilanzen gegenüber den physiologischen Möglichkeiten zu erwarten sind.

TRANQUILLINI und TURNER (1961) verglichen die Häufigkeit der einzelnen Klimafaktoren für sich mit den Bedingungen für die höchste Nettoassimilationsrate. Im Kapitel 3.3.2.1.3 wurde aber gezeigt, daß durch das Zusammenspiel von Temperatur und Licht die Wirkung auf die apparente Photosynthese je nach Konstellation der Bedingungen wechselt. Es ist daher günstiger, von einer Betrachtung der gekoppelten Wirksamkeit auszugehen, zumal sich die Faktoren im Tagesgang nicht unabhängig voneinander verändern. Der relative Feuchteffekt ist bei allen Kombinationen aus Temperatur und Licht einheitlich. In Abb. 52 sind die prozentualen Häufigkeiten des Auftretens bestimmter Kombinationen von Licht, Temperatur und Luftfeuchte für Juni 1980 von Sonnenaufgang bis -untergang dargestellt. Eine ähnliche Darstellung findet sich bei SCHULZE (1970), im vorliegenden Beispiel werden jedoch die auf das Blatt direkt wirksamen klimatischen Komponenten berücksichtigt.

Es ist zu erkennen, daß mit zunehmender Lichtintensität sowohl die Blattertemperatur als auch die Feuchtedifferenz zwischen Blatt und Luft ansteigen. Im Juni 1980 traten besonders häufig Strahlungswerte von 200 bis 1600 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei Blattertemperaturen zwischen 9 und 21° C auf. Die Feuchtegradienten überschritten nur selten 15 mbar/bar. Zur Beurteilung des Einflusses der Klimafaktoren wird für verschiedene Expositionen im Heckengefüge von der zeitlichen Verteilung der Klimakonstellationen und den resultierenden Assimilationsraten ausgegangen und diese mit einer maximal möglichen Netto-Assimilation verglichen.

Für Heckendach und -mantel liegt eine lückenlose Erfassung des Klimas während der Vegetationsperiode 1980 vor.

Einem Ansatz von SCHULZE (1970) folgend wird angenommen, daß unter günstigsten Bedingungen sofort nach Sonnenaufgang das Licht im Sättigungsbereich der CO_2 -Aufnahme liegt und genau mit dem Sonnenuntergang ohne Dämmerung erlischt. Die Wirkung des Lichtes ergibt sich aus der Differenz von maximaler Stoffproduktion (100%) entsprechend den Jahresverläufen der Photosynthese-Kapazität (unter optimalen Licht-, Feuchte- und Temperaturbedingungen) und der CO_2 -Aufnahme bei gegebenen Lichtbedingungen, optimaler Temperatur und Luftfeuchte. Unter dem Temperatureinfluß wird die Minderung der Nettophotosynthese bei gegebenem Licht, optimaler Blattertemperatur und optimaler Feuchte gegenüber einer Assimilationsleistung unter gleichem Licht, aber gemessener Blattertemperatur und optimaler Feuchte verstanden. Schließlich soll die Wirkung eines Sättigungsdefizits der Luft die Differenz aus Photosyntheseleistung unter gemessenem Licht und gemessener Temperatur, aber optimaler Feuchte, mit der Assimilation bei vorhandenen Licht-, Temperatur- und Feuchtebedingungen sein. Ermittelt wurden die Einflüsse anhand der Versuchsergebnisse in den Kapiteln 3.3.2.1.2 bis 3.3.2.1.4. Die Betrachtung der relativ ausgedrückten Wirkung der Faktoren ist in bezug auf das jeweilige Optimum für Licht, Temperatur und Luftfeuchte möglich, wobei Licht Vorrangstellung vor der Temperatur und diese Vorrangstellung vor der Luftfeuchte hat. Multiplikation der so gewonnenen prozentualen Produktionsminderungen mit den jeweiligen Häufigkeiten des klimatischen Vorkommens ergibt in der Summe aller Produkte die Wirksamkeit der gekoppelten Faktoren für den betrachteten Zeitabschnitt. In dieser Sichtweise ist die Summierung der prozentualen Einschränkung durch die einzelnen Klimafaktoren zu einem Gesamtwert erlaubt. Die mit Hilfe dieses Modells ermittelten relativen Werte erlauben eine vergleichende Beurteilung von Klimawirkungen bei den verschiedenen Arten und innerhalb einer Art für verschiedene Standorte.

Wie aus den Tagesgängen (Abb. 44) erkennbar, hat die Dämmerung eine wesentliche Einschränkung der CO_2 -Aufnahme auch an Strahlungstagen zur Folge. Im Jah-

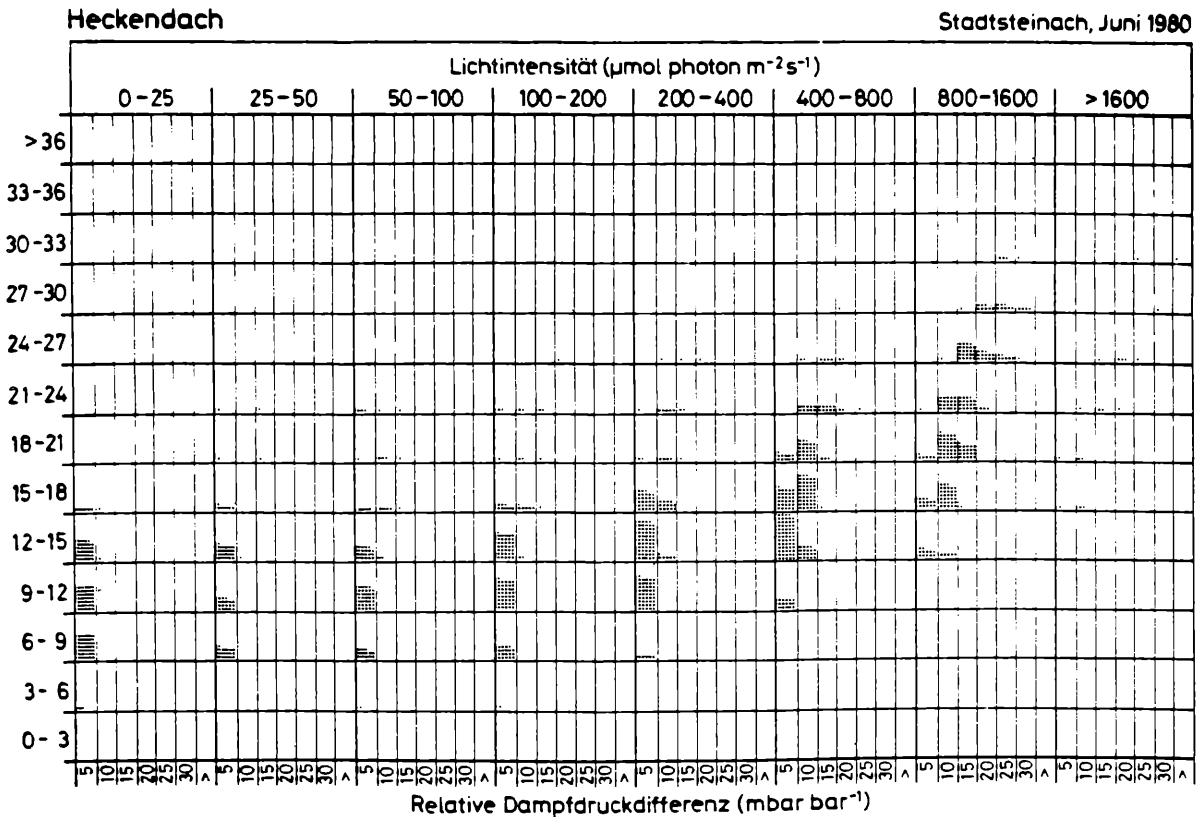


Abbildung 52: Relative Häufigkeit des Auftretens bestimmter Licht-, Temperatur- und Feuchtebedingungen der Blätter im Heckendach von Sonnenauf- bis -untergang für Juni 1980. Ein Punkt entspricht 0.1%. Für die Dampfdruckdifferenz sind nur die oberen Intervallgrenzen angegeben.

Fig. 52: Relative frequency (1 point represents 0.1%) of certain combinations of irradiance, leaf temperature, and leaf/air vapour pressure difference, as measured for sun leaves from dawn to dusk in June 1980.

resdurchschnitt beträgt sie in der Sonnenkrone bei allen Arten 20.5 bis 22.1%; im Mai und Juni ist ihr Einfluß am geringsten (13.5 bis 17.2%), im Oktober am größten (27.9 bis 29.1%). Im Heckenmantel ist ihre Wirkung besonders nach Kronenschluß und bei tiefem Sonnenstand hoch (Minimum: 21.3% im Mai, Maximum: 61.0% im Oktober) und beträgt durchschnittlich $34\% \pm 13.2$. Obwohl *Prunus* während warmer, lichtreicher Perioden im Mai austreibt, ist trotz hoher Dunkelatemungs-raten die Verminderung der Nettophotosynthese im Vergleich zum folgenden Monat gering (Abb. 53). Dies ist bedingt durch eine zunächst noch niedrige Photosynthese bei Lichtsättigung. Lichtmangel schränkt im Juni und Juli die Raten um 60 bis 70% ein. Im August und September wirkt sich die Bewölkung am geringsten aus; erst im Oktober steigt der Lichtmangel bei verkürzter Tageslänge wieder an, absinkende Photosynthese-Kapazität wirkt diesem Einfluß aber entgegen. Während sämtlicher Monate verhindern geringfügig zu tiefe Temperaturen die Nutzung der vollen Leistungsfähigkeit unter den gegebenen Lichtverhältnissen; die Anpassung der Nettophotosynthese an ein breites

Temperaturintervall (vergl. Kapitel 3.3.2.1.3) be-schränkt aber den maximalen Einfluß (Oktober) auf 10.4%. Nur vorübergehend ist es im Juni, Juli und be-sonders im August auch etwas zu warm. Der Feuchte-influß wirkt sich im August am stärksten aus, über-schreitet aber 1.6% nicht. Hohe Luftfeuchte im Juli und niedrige Blattemperaturen im September und Ok-tober vermindern die Feuchtwirkung. Im Jahres-durchschnitt (Tab. 4) wird die Produktion der Schlehe überwiegend durch Lichtmangel und nur geringfügig durch ungünstige Temperaturen eingeschränkt; der Feuchteeinfluß ist vernachlässigbar klein. Abweichend von *Prunus* sind während des Austriebs von *Crataegus* und *Ribes* sowohl der Dämmerungsein-fluß als auch die Auswirkung der Bewölkung sehr hoch. Beide Arten erreichen früh eine hohe Photosynthese-Kapazität, obwohl sie diese nur zu einem sehr geringen Teil ausschöpfen können. Der Weißdorn kann bei ho-hem Sonnenstand im Mai und Juni seine Leistungsfä-higkeit am besten nutzen. Im Unterschied zur Schlehe wirkt sich die starke Bewölkung im Juni und Juli deut-lich geringer aus, da *Crataegus* in dieser Jahreszeit schon bei schwachem Licht höhere Photosyntheseraten

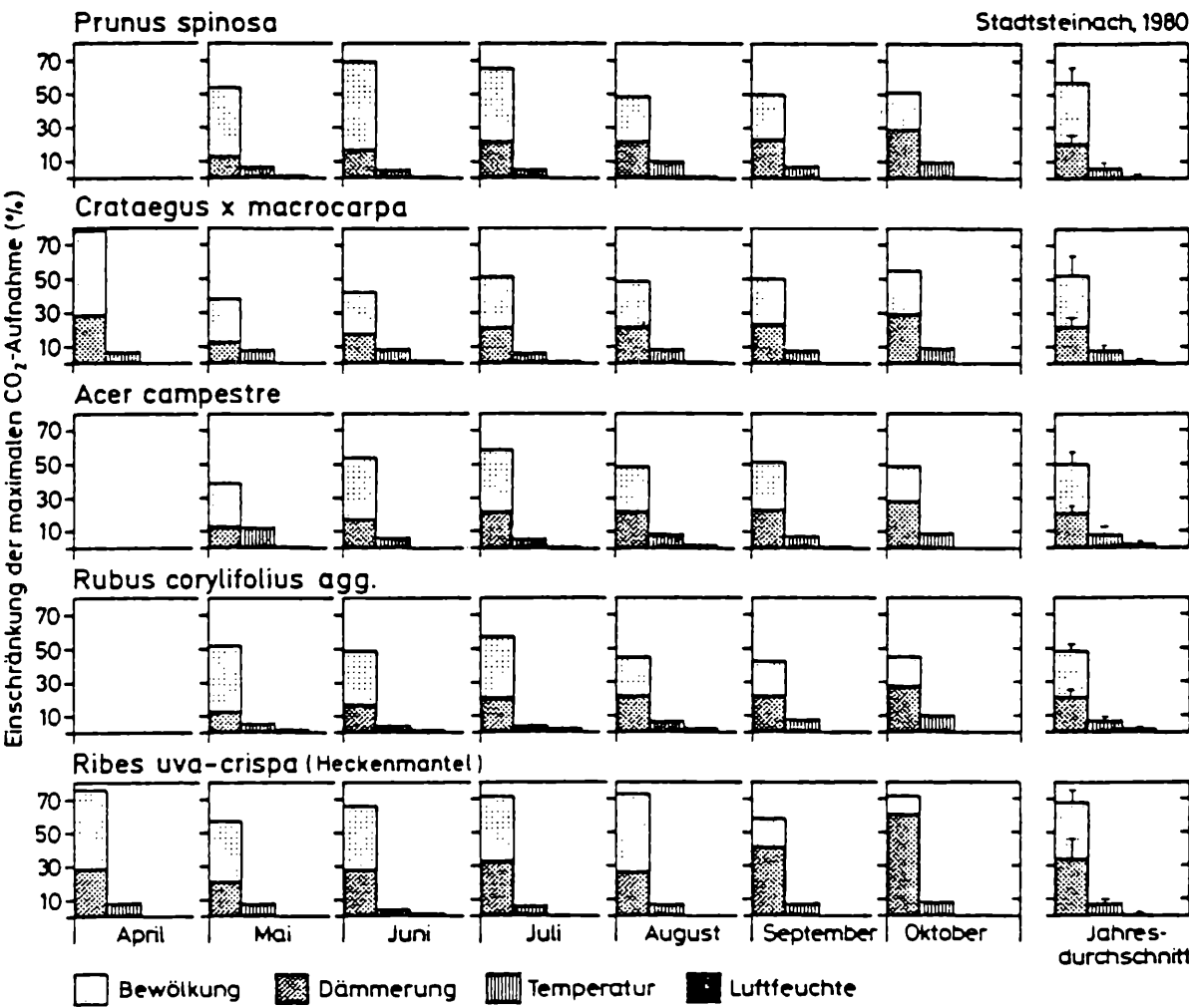


Abbildung 53:
Die Minderung (in %) des maximalen Photosynthese-Vermögens in der Sonnenkrone (*Ribes*: im Heckenmantel) durch Bewölkung, Dämmerung, Blattemperatur und Luftfeuchte bei verschiedenen Arten. Für den Artvergleich wurden die Meßwerte von *Rubus* (1979) auf das Klima im Jahr 1980 bezogen. Der Jahresdurchschnitt enthält die Streuung für die einzelnen Monate. Weitere Erläuterungen im Text.

Fig. 53:
Reduction (in %) of maximal CO₂ uptake in the suncrown of the hedge (*Ribes*: canopy side), caused by cloudiness (»Bewölkung«), dawn and dusk (»Dämmerung«), leaf temperature, and low air humidity (»Luftfeuchte«). In the annual mean the standard deviation for the season is indicated.

erreicht. Im April ist der Einfluß niedriger Temperaturen besonders wirksam. Durchschnittlich ist der Weißdorn besser als die Schlehe an die Lichtverhältnisse, aber etwas schlechter an die Temperaturverhältnisse am Standort angepaßt. Ein Feuchteeinfluß ist auch bei ihm unbedeutend.

Ähnlich wie auf die Schlehe wirkt sich das Klima auf Ahorn und Brombeere aus, bedingt durch den späten Austrieb. Die jährliche Assimilationsminderung durch Licht ist bei *Acer* etwas geringer als bei Schlehe und Weißdorn, während sich die Temperatur etwas stärker bemerkbar macht. Bei *Rubus* haben Lichtmangel und ungünstige Temperaturen den geringsten Einfluß im Artvergleich. Eine Minderung der CO₂-Aufnahme durch Lufttrockenheit gewinnt nur während kurzer Perioden an Bedeutung und ist bei allen Arten für die Jahresbilanz unerheblich.

Das Lichtklima für *Ribes* wird wesentlich durch den Standort im unteren Heckenmantel bestimmt; der Dämmerungseinfluß ist grundsätzlich verstärkt. Nach einem bewölkungsreichen Monat wird im Mai die günstigste Wetterlage für den Frühling und Sommer festgestellt. Nur im September ist sie trotz stärkeren Dämmerungseinflusses noch etwas verbessert. In beiden Monaten ist die Heckenkrone lückig und läßt verhältnismäßig viel Licht in den Mantelbereich durchdringen. Von Juni bis August wirkt sich die Beschattung durch die Hecke stark aus, obwohl die Photosynthese-Kapazität gegenüber dem Mai wesentlich verringert ist. Diese bleibt aber bis unmittelbar vor Blattabwurf (November) vergleichsweise hoch, weshalb die herbstliche Witterung bei kurzer Tageslänge die Nutzung des Photosynthese-Vermögens deutlicher als bei den anderen Arten einschränkt. Während des gesamten Jahres, auch im Sommer, sind die Temperaturen etwas zu niedrig, bedingt durch niedrige Strahlungsbilanzen des Standortes. Lichtmangel verhindert in hohem Maße eine Ausschöpfung des Photosynthese-Vermögens; der Feuchteeinfluß ist noch geringer als bei den andern Arten und nur im Juni erkennbar. In diesem Monat sind die Stomata bei hoher Feuchteempfindlichkeit stärker geöffnet als in der restlichen Vegetationsperiode, so daß sich kurzfristig auftretende Lufttrockenheit auswirken kann. Im Mai ist der Standort luftfeucht, und im Sommer sind die Stomata feuchteunempfindlich, weshalb hohe Lufttrockenheit keine Schließbewegung verursacht.

Im Unterwuchs wirkt sich bei *Ribes* und *Prunus* Lichtmangel ähnlich stark aus (für Juli bis September 1980 um 95.4% ± 2.6 bzw. 95.5% ± 2.4), bei *Acer* im selben

Zeitraum nur um 91.9% ± 3.2 und im Juli nur um 88.3%. Die durchschnittlich um 3.5% bessere Lichtnutzung genügt, um positive CO₂-Bilanzen auch im Unterwuchs zu erzielen. Für *Ribes* sind die Temperaturen nur unwesentlich zu tief (Temperatureinfluß 3.7% ± 1.9), für *Prunus* bei gegebenen Lichtverhältnissen etwas zu hoch (1.8% ± 1.3). Für *Acer* ist es im Juli (1980) und September geringfügig zu kalt, im August etwas zu warm. Die mittlere Temperaturwirkung beträgt 3.0% ± 1.4 und ist etwas ungünstiger als bei der Schlehe. Ein Feuchteeffekt (0 bis 0.1%) ist allgemein nicht erkennbar.

Im Vergleich der Arten mit mitteleuropäischen Klimaxarten (Tab. 4) kann eine Abnahme des Lichteinflusses in einer Reihe von den Pionieren *Prunus* und *Crataegus* über den Vertreter vorwaldartiger Hecken, *Acer campestre*, zu den Waldarten *Fagus silvatica* und *Picea abies* festgestellt werden. Offensichtlich sind Vertreter früher Sukzessionsstadien weniger gut an die Lichtverhältnisse eines Standortes angepaßt. Der Dämmerungseinfluß wirkt sich bei *Fagus* in der Sonnenkrone mit 22 % (SCHULZE, 1970) genauso stark wie bei den Heckenpflanzen aus. Die Verminderung der CO₂-Aufnahme durch Bewölkung beträgt aber etwa die Hälfte, bedingt durch eine Photosynthese der Buche, die bei geringeren Lichtintensitäten gesättigt ist und deren Kapazität um mehr als 50 % tiefer liegt. Auch bezüglich der Temperatur ist sie besser an ihren Standort adaptiert. Die immergrüne Fichte macht bezüglich der Temperatur eine Ausnahme. Ihre CO₂-Aufnahme wird im Frühjahr und Herbst durch zu niedrige Temperaturen besonders stark beeinflußt, so daß eine hohe Einschränkung der Assimilation durch diesen klimatischen Faktor beobachtet wird (FUCHS et al., 1977). Lufttrockenheit ist auch bei den Klimaxarten für die Bilanz unbedeutend, obwohl sich ihr Einfluß etwas stärker bemerkbar macht. In der Summe der klimatischen Wirkungen nimmt die Minderung des CO₂-Gewinns für wechselgrüne Holzarten ebenfalls in der Reihenfolge *Prunus*, *Crataegus*, *Acer* und *Fagus* ab. Von allen Pionierarten ist der lianenartige *Rubus* am besten an den Standort angepaßt, während die Waldart *Picea* und die Unterwuchsart *Ribes* am stärksten von ungünstigen Witterungsbedingungen betroffen werden, bedingt entweder durch die immergrüne Lebensform oder den ständig halbschattigen Standort. Die Gegenüberstellung verdeutlicht, daß die meisten Heckenarten aufgrund ihrer höheren Lichtansprüche nicht im Waldklima existieren können. Trotzdem ist auch der im Vergleich zum Wald lichtreiche Heckenstandort für ei-

Tabelle 4
Einschränkung (in %) der maximalen CO₂-Aufnahme durch die einzelnen Klimafaktoren im Jahresdurchschnitt bei verschiedenen Holzgewächsen.

	Licht	Temperatur	Feuchte	Summe
<i>Prunus spinosa</i>	56.5	7.7	0.6	64.8
<i>Crataegus x macrocarpa</i>	52.1	8.3	0.6	61.0
<i>Acer campestre</i>	50.2	8.6	0.7	59.5
<i>Rubus corylifolius</i> agg.	48.2	6.6	0.6	55.4
<i>Ribes uva-crispa</i>	67.7	7.4	0.2	75.3
<i>Fagus silvatica</i> ¹⁾	38.0	2.7	1.8	42.5
<i>Picea abies</i> ²⁾	42.0	28.0	2.0	72.0

¹⁾ nach SCHULZE (1970) ²⁾ nach FUCHS et al. (1977)

Tab. 4:
Annual reduction (in %) (during the growth season) of maximum CO₂ uptake due to specific climatic combinations.

ne optimale Nutzung der Photosynthese-Kapazität zu lichtarm. Der Verbreitungsschwerpunkt der untersuchten Arten sollte demnach in feuchten, geringfügig wärmeren, besonders aber lichtreichen Gebieten Mitteleuropas liegen; nach OBERDORFER (1979) sind die Arten überwiegend eurasiatisch-submediterran verbreitet.

Aus den Betrachtungen wird zwar die Bedeutung des Klimas für die Nutzung der Leistungsfähigkeit der Blätter erkennbar, aber eine Beurteilung der tatsächlich erzielten Gewinne ist damit noch nicht möglich. Außerdem können aus dem Feuchteinfluß auf die Produktion noch keinerlei Rückschlüsse auf die Wasserverluste der Pflanze gezogen werden. Im folgenden werden die absoluten Größen von CO₂-Jahresbilanz und Jahrestranspiration untersucht, wobei insbesondere die Assimilatgewinne direkte Bedeutung für den pflanzlichen Zuwachs besitzen, und die Wassernutzung zur Produktion für die Verbreitung von Arten wichtig sein kann.

3.3.2.2.2 Die CO₂-Bilanz durchschnittlicher Blätter an einzelnen Tagen im Jahresverlauf

Im vorangegangenen Kapitel wurden die Witterungseinflüsse auf die photosynthetische Leistungsfähigkeit besprochen. Im folgenden wird die resultierende Größe des CO₂-Gewinns für die einzelnen Arten untersucht. Die Darstellung der CO₂-Bilanz hängt wesentlich von der Wahl des Bezugssystems ab, da die Blätter im Jahresverlauf bezüglich der Trockengewichts- und Oberflächenveränderung eine eigene Entwicklung zeigen

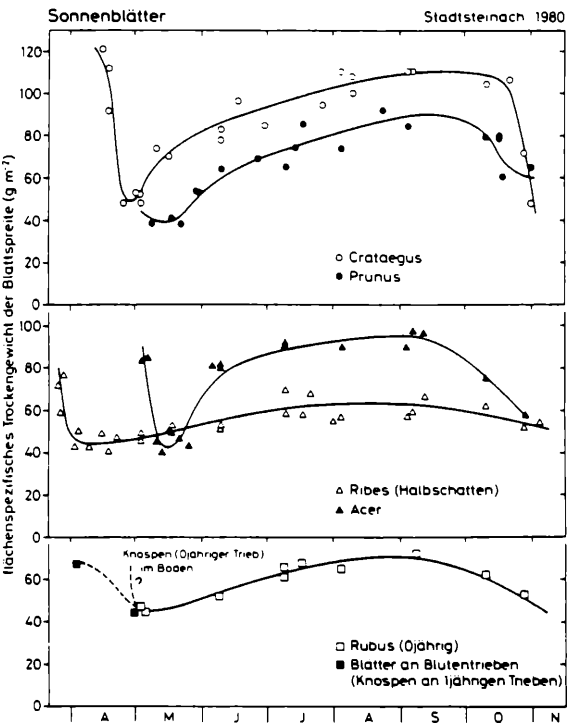


Abbildung 54:
Der Jahresgang des flächenspezifischen Trockengewichts der Blattspreite in der Sonnenkrone bei *Crataegus*, *Prunus*, *Ribes* (im Halbschatten), *Acer* und *Rubus*. Einzelne Punkte beziehen sich auf Mischproben unterschiedlicher Blattgrößen. Buchstaben geben Monate an. Nähere Erläuterungen im Text.

Fig. 54:
The annual course of the dryweight/surface area relation (specific leaf weight) of sun leaves. Letters indicate months.

(Abb. 54). In den sich öffnenden Knospen haben die jungen Blättchen vor dem eigentlichen Streckungswachstum ein hohes flächenspezifisches Trockengewicht. Während des Streckungswachstums erfolgt bei kaum veränderter Trockenmasse eine Oberflächenvergrößerung durch Wasseraufnahme, wobei das Verhältnis TG/OF zunächst rasch absinkt. Aufgrund des Festigungswachstums mit der Ausdifferenzierung der Kutikula, des Leitgewebes und des Mesophylls steigt das Trockengewicht pro Fläche bis in den Spätsommer wieder an. Der überwiegende Teil der Assimilate fließt zu diesem Zeitpunkt in die Speicher der Achsenorgane und Wurzeln. Im Herbst wird vor Abwurf der Blätter ein Teil der Trockensubstanzen in den Blättern remobilisiert.

Das flächenspezifische Trockengewicht sinkt bei *Crataegus*, *Ribes* und *Acer* nach Knospenaufbruch schneller ab als bei *Rubus*. Bei *Rubus* und *Ribes* verläuft hingegen der anschließende Anstieg langsamer. *Crataegus* erreicht die höchsten TG/OF (für Sonnenblätter), gefolgt von *Acer* und *Prunus*. Die Abnahme im Herbst setzt Mitte September ein, nur bei *Crataegus* erst einen Monat später, erfolgt aber dann besonders schnell.

Im folgenden wird die Relation zum Trockengewicht gewählt, da die Jahresbilanzen in einem späteren Kapitel mit dem Zuwachs an Trockenbiomasse verglichen werden sollen und aus ihnen der CO₂-Gewinn im Verhältnis zum Aufwand an Blattbiomasse hervorgeht.

Während des Knospenaufbruchs und des Aufbaues der jungen Blätter wird bei allen Arten eine hohe nächtliche CO₂-Abgabe durch Atmung beobachtet (Abb. 55A bis E). *Ribes* zeigt die höchste nächtliche CO₂-Abgabe während der Austriebsphase trotz relativ tiefer Außentemperaturen. Aufgrund des Austriebs nach den letzten Nachtfrosten bei bereits hohen Tagestemperaturmitteln zeigt auch *Prunus* eine hohe Atmung, die aber für beide Arten schnell auf ein niedriges Niveau sinkt, während bei *Crataegus* bis in den Juli hinein hohe CO₂-Atmungsraten nachweisbar sind. Im Herbst steigt aufgrund der sich rasch verkürzenden Tageslänge die Tagessumme der CO₂-Abgabe der alternierenden Blätter wieder leicht an.

Bereits wenige Tage nach dem Öffnen der Knospen wird bei allen Arten der höchste Wert der trockenheitsbezogenen CO₂-Aufnahme erreicht. Sie sinkt im allgemeinen vor allem wegen der Trockengewichtszunahme der Blätter während des gesamten Sommers allmählich ab. Nur *Prunus* zeigt fast konstante Nettphotosynthese-Tagesbilanzen bis zum Herbst. Die Witterungseinflüsse werden durch die Schwankungen der dargestellten Kurven deutlich. Perioden geringer CO₂-Aufnahme treten bei schlechter Witterung auf. Die Abnahme der CO₂-Assimilation im Herbst ist nicht allein auf Alterung, sondern auch auf verkürzte Tageslängen und herbstliches Klima zurückzuführen.

Aus der Differenz von Photosynthesegewinn am Tage und der nächtlichen Atmung ergibt sich die CO₂-Bilanz der Blätter. Sie folgt im wesentlichen dem Verlauf der täglichen Photosynthese und wird nur im Frühjahr durch die hohe Atmung der Knospen bestimmt.

Die Dauer der Vegetationsperiode der Blätter beeinflusst entscheidend den Gesamt-CO₂-Gewinn (Tab. 5). Bezogen auf das Blatttrockengewicht weist *Rubus* trotz kürzerer Belaubungszeit bei hoher Photosynthesekapazität die höchste Jahresbilanz auf, gefolgt von *Ribes* und *Crataegus*. Obwohl *Ribes* im Frühjahr nur einen geringen Anteil ihrer Photosynthesekapazität zu nutzen vermag, trägt dieser Zeitraum erheblich zur Erhöhung

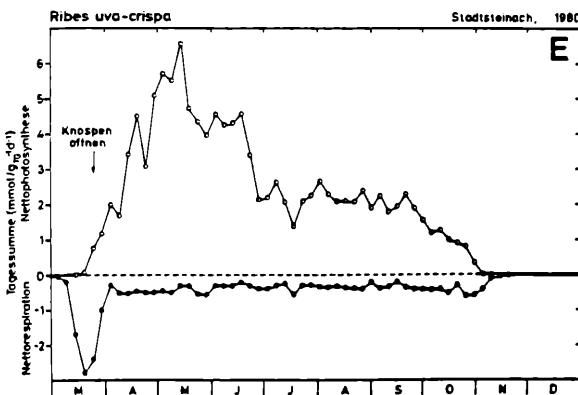
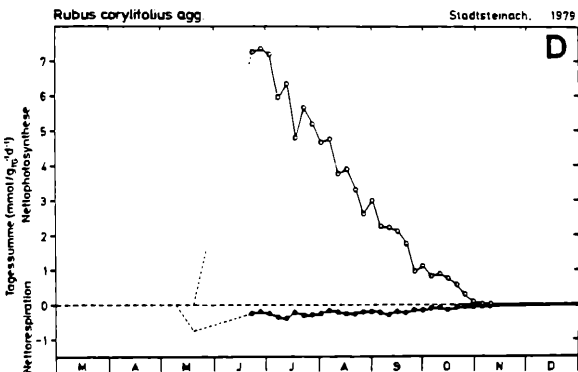
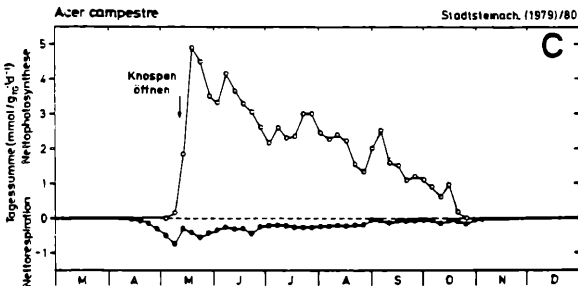
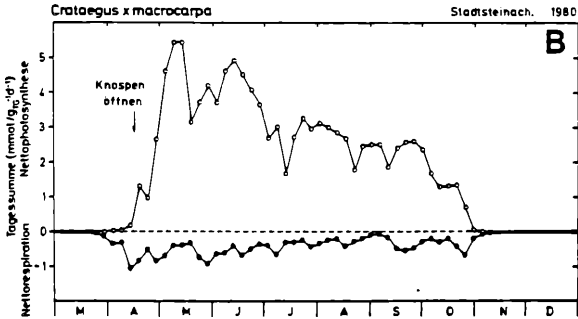
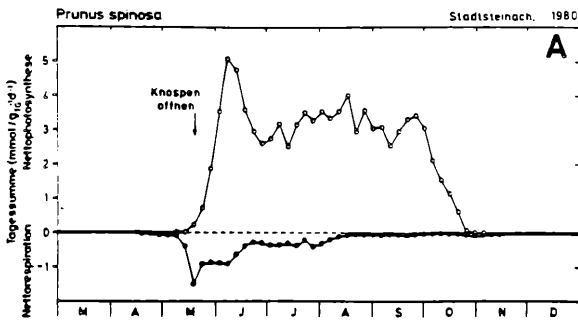


Abbildung 55:

Mittelwerte (über 5 Tage) der Tagessummen von Netto-Photosynthese und Respiration für Sonnenblätter (bzw. Knospen) bei

- A) *Prunus spinosa*
- B) *Crataegus x macrocarpa*
- C) *Acer campestre*
- D) *Rubus corylifolius* agg.
- E) *Ribes uva-crispa* (Halbschatten).

Buchstaben bezeichnen Monate. Bei *Acer* wurde das Gaswechselerhalten vom Herbst 1979 auf die klimatischen Verhältnisse im Herbst 1980 übertragen und durch Stichproben kontrolliert. Die Jahresverläufe werden wesentlich durch die Witterung, durch Blattalterung und durch die Entwicklung der Trockengewicht/Oberflächen-Verhältnisse bestimmt. Näheres im Text.

Fig. 55:

The annual course of 5-day-means of daily net respiration and daily net photosynthesis in sunleaves. Letters indicate months. Knospen öffnen: bud break.

der CO₂-Bilanz bei. Die niedrigste Jahresbilanz pro TG zeigt der Ahorn. Bezogen auf Blattfläche verschiebt sich die Jahresbilanz der einzelnen Arten. *Crataegus* erreicht die höchste flächenbezogene Bilanz, gefolgt von *Rubus*, *Prunus* und *Ribes*. Der Ahorn erzielt auch in Relation zur Fläche den kleinsten Wert.

3.3.2.2.3 Die jährliche Transpiration von Sonnenblättern und ihre Nutzung zur Produktion

Obwohl die Betrachtung einer Feuchte Wirkung auf die Einschränkung der photosynthetischen Leistungsfähigkeit zu einem vernachlässigbar kleinen Wert führte (Kapitel 3.3.2.2.1), ist die Luftfeuchte von ausschlaggebender Bedeutung für die Transpiration. Würden Spaltöffnungen nicht auf Luftfeuchte reagieren, könnte eine CO₂-Aufnahme uneingeschränkt erfolgen, ebenso auch die Wasserdampf abgabe. Sobald Pflanzen aber nicht mehr in der Lage sind, den Wasserverlust über die Wurzeln auszugleichen, erleiden sie Austrocknungsschäden. Die Fähigkeit zur Regulation der Transpiration über eine feuchteabhängige Stomatabewegung ist demnach für die Stabilisierung des pflanzlichen Wasserhaushaltes eine wesentliche Voraussetzung; sie muß jedoch so erfolgen, daß eine ausreichende CO₂-Assimilation für den Stoffwechsel, für Wachstumsvorgänge und Konkurrenz möglich ist. Für die Beurteilung der Effektivität der Wassernutzung zur langfristigen CO₂-Aufnahme ist das Verhältnis von Transpiration zu Assimilation (T/P) von besonderer Bedeutung (BIERHUIZEN, 1976; PASSIOURA, 1982). Es werden daher im folgenden der Transpirationsverlauf im Jahr und der Transpirationskoeffizient T/P untersucht.

Der Jahresgang der Wasserdampf abgabe hängt wesentlich vom Zeitpunkt des Austreibens, dem Spaltöffnungsverhalten und dem Jahresgang der Luftfeuchte ab. Bei allen Arten steigt die flächenbezogene Rate nach dem Austrieb an (Abb. 56). Maxima werden bei *Prunus*, *Crataegus* und *Ribes* im Frühjahr erreicht, bei *Acer* und *Rubus* im Sommer. Das Niveau ist während der gesamten Vegetationsperiode bei *Crataegus* und *Prunus* besonders hoch. Die höchsten jährlichen Wasserverluste, mehr als doppelt soviel wie die Schlehe, weist *Crataegus* auf. *Acer* verliert weniger Wasser als *Prunus*. *Ribes* (im Heckenmantel) und *Rubus* transpirieren vergleichbar geringe Mengen. Bei allen Arten sind die Maxima und Minima deutlich mit Schönwetterperioden bzw. trübem Wetter korreliert (vergl. Abb. 18). Das hohe Spaltöffnungs-niveau vom Weißdorn und die nur geringe Feuchteempfindlichkeit der Stomata

Tabelle 5:

Jahresbilanz des CO₂-Gasaustausches von Sonnenblättern bei *Crataegus*, *Prunus*, *Ribes* (Halbschatten), *Acer* und *Rubus*.

Tab. 5:
Annual carbon balance of sun leaves of the investigated species. Zweig- und Knospenatmung: twig and bud respiration. Atmung der Blätter bei Nacht: respiration of leaves at night. Jahresbilanz: annual carbon balance. Bilanz pro Blattfläche: carbon balance per leaf area.

Bilanz Crataegus		
Zweig- und Knospenatmung (1. 1. 80 bis 1. 4. 80)	–	1.62 mmol gTG ⁻¹
Zweig- und Knospenatmung (Austrieb 2. 4. bis 11. 4. 80)	–	3.38 mmol gTG ⁻¹
Nettophotosynthese (2. 4. 80 bis 2. 11. 80)		560.62 mmol gTG ⁻¹
Atmung der Blätter bei Nacht (12. 4. 80 bis 2. 11. 80)	–	92.35 mmol gTG ⁻¹
Zweig- und Knospenatmung (3. 11. 80 bis 31. 12. 80)	–	0.94 mmol gTG ⁻¹
Jahresbilanz		462.33 mmol gTG ⁻¹ = 20346.68 mg gTG ⁻¹
Bilanz pro Blattfläche (12. 4. 80 bis 2. 11. 80)		42.58 mol m ⁻²
Bilanz Ribes		
Zweig- und Knospenatmung (1. 1. 80 bis 12. 3. 80)	–	1.67 mmol gTG ⁻¹
Zweig- und Knospenatmung (Austrieb 13. 3. bis 22. 3. 80)	–	22.55 mmol gTG ⁻¹
Nettophotosynthese (18. 3. 80 bis 7. 11. 80)		606.10 mmol gTG ⁻¹
Atmung der Blätter bei Nacht (23. 3. 80 bis 7. 11. 80)	–	101.95 mmol gTG ⁻¹
Zweig- und Knospenatmung (8. 11. 80 bis 31. 12. 80)		1.24 mmol gTG ⁻¹
Jahresbilanz		478.69 mmol gTG ⁻¹ = 21066.67 mg gTG ⁻¹
Bilanz pro Blattfläche (23. 3. 80 bis 7. 11. 80)		27.17 mol m ⁻²
Bilanz Rubus (Trieb im ersten Jahr)		
Atmung während des Austriebs (10. 5. bis 19. 5. 79, geschätzt)		3.75 mmol gTG ⁻¹
Nettophotosynthese (20. 5. bis 20. 6. 79, unter Schätzlinie)		116.26 mmol gTG ⁻¹
Nettophotosynthese (21. 6. 79 bis 7. 11. 79)		418.95 mmol gTG ⁻¹
Atmung der Blätter bei Nacht (20. 5. bis 20. 6. 79, geschätzt)		16.00 mmol gTG ⁻¹
Atmung der Blätter bei Nacht (21. 6. 79 bis 7. 11. 79)		28.45 mmol gTG ⁻¹
Zweig- und Knospenatmung (8. 11. 79 bis 31. 12. 79)		0.54 mmol gTG ⁻¹
Jahresbilanz		486.47 mmol gTG ⁻¹ = 21405.12 mg gTG ⁻¹
Bilanz pro Blattfläche (20. 5. 79 bis 7. 11. 79)		33.20 mol m ⁻²
Bilanz Prunus		
Zweig- und Knospenatmung (1. 1. 80 bis 11. 5. 80)		3.57 mmol gTG ⁻¹
Zweig- und Knospenatmung (Austrieb 12. 5. bis 16. 5. 80)		2.00 mmol gTG ⁻¹
Nettophotosynthese (17. 5. 80 bis 2. 11. 80)		457.61 mmol gTG ⁻¹
Atmung der Blätter bei Nacht (17. 5. 80 bis 2. 11. 80)	–	50.96 mmol gTG ⁻¹
Zweig- und Knospenatmung (3. 11. 80 bis 31. 12. 80)		1.64 mmol gTG ⁻¹
Jahresbilanz		399.44 mmol gTG ⁻¹ = 17578.95 mg gTG ⁻¹
Bilanz pro Blattfläche (17. 5. bis 2. 11. 80)		31.38 mol m ⁻²

Bilanz Acer		
Zweig- und Knospenatmung (1. 1. 80 bis 26. 4. 80)	–	2.32 mmol gTG ⁻¹
Zweig- und Knospenatmung (Austrieb 27. 4. bis 6. 5. 80)	–	4.17 mmol gTG ⁻¹
Nettophotosynthese (7. 5. 80 bis 28. 10. 80)		381.41 mmol gTG ⁻¹
Atmung der Blätter bei Nacht (7. 5. 80 bis 28. 10. 80)	–	41.97 mmol gTG ⁻¹
Zweig- und Knospenatmung (29. 10. 80 bis 31. 12. 80)	–	0.99 mmol gTG ⁻¹
Jahresbilanz		331.96 mmol gTG ⁻¹ = 14609.23 mg gTG ⁻¹
Bilanz pro Blattfläche (7. 5. 80 bis 28. 10. 80)		27.14 mol m ⁻²

bei Feuchtedifferenzen unter 15 mbar/bar (vergl. Abb. 42) führen zu den höchsten überhaupt gemessenen Tagesverlusten von 166 mol H₂O m⁻² d⁻¹. Obwohl für *Crataegus* die höchste Leitfähigkeit im September beobachtet worden ist, wirkt sich die Feuchteunempfindlichkeit der Stomata im Mai und Juni während trockener Perioden und langer Sonnenscheindauer wesentlich stärker aus. Der Einfluß trockener Tage im Frühjahr wird auch bei *Prunus* deutlich, da die Feuchteempfindlichkeit ihrer Spaltöffnungen im gesamten Jahresverlauf ausgeglichen ist. *Ribes* weist zum Zeitpunkt höchster Transpirationsverluste vor Kronenschluß im Hekendach (Mai) die größte Blattleitfähigkeit auf. In Verbindung mit den CO₂-Bilanzen resultieren bei verschiedenen Arten unterschiedliche Jahresverläufe und Gesamtwerte für die Nutzungseffizienz des Wassers. Bei *Acer* und ganz besonders bei *Prunus* wird während des Austriebs ein hoher Wasserverbrauch bezüglich der Produktion festgestellt (höchstes T/P-Verhältnis bei der Schlehe 0.76 mol H₂O/mmol CO₂). Witterungsbedingt wird allgemein Ende Juni und im Juli kaum transpiert (T/P nahe Null trotz verringerter CO₂-Aufnahme). Erst Ende Juli steigt dieser Wert wieder an und sinkt im Herbst auf ein niedriges Niveau ab. Trockene Tage im Oktober führen bei absinkenden CO₂-Tagesbilanzen wieder zu einer allgemein schlechteren Wassernutzung. Die höchsten Werte für T/P treten bei *Crataegus* 10 Tage nach dem Austrieb auf (0.74 mol H₂O/mmol CO₂), bei *Acer* Mitte und Ende August (0.39 mol H₂O/mmol CO₂) und bei *Rubus* (für das Jahr 1979) erst im Oktober (0.26 mol H₂O/mmol CO₂). Nur für *Ribes* wurden etwa gleich hohe Maxima Mitte April, Mitte Mai, Anfang Juni und Ende Juli festgestellt (0.21 bis 0.24). Während im Sommer bei allen Arten die Witterung über die Größe der Transpirationskoeffizienten entscheidet, ist im Frühjahr auch ein deutlicher Einfluß der Blattentwicklung erkennbar: Obwohl der Weißdorn Ende April vergleichsweise wenig transpiert, vermag er in diesem Zeitabschnitt die Wasserdampfabgabe (bezüglich der Produktion) am schlechtesten einzuschränken. Trotz maximaler Transpiration im Mai erreicht der Wasserverbrauch bei hoher CO₂-Bilanz seinen kleinsten produktionsbezogenen Frühjahrswert. Das zweite Transpirationsmaximum im Juni wirkt sich im Verhältnis zur CO₂-Aufnahme nur ebenso stark wie die höchsten Werte im Sommer aus (T/P = 0.42). In der Jahressumme »nutzen« *Rubus*, *Ribes* und *Acer* die Transpiration am besten zum CO₂-Gewinn (Abb. 57; dargestellt ist die »water use efficiency«, P/T), *Prunus* und *Crataegus* am schlechtesten. Auffällig ist, daß typische Lichtarten am stärksten Wasser verschwen-

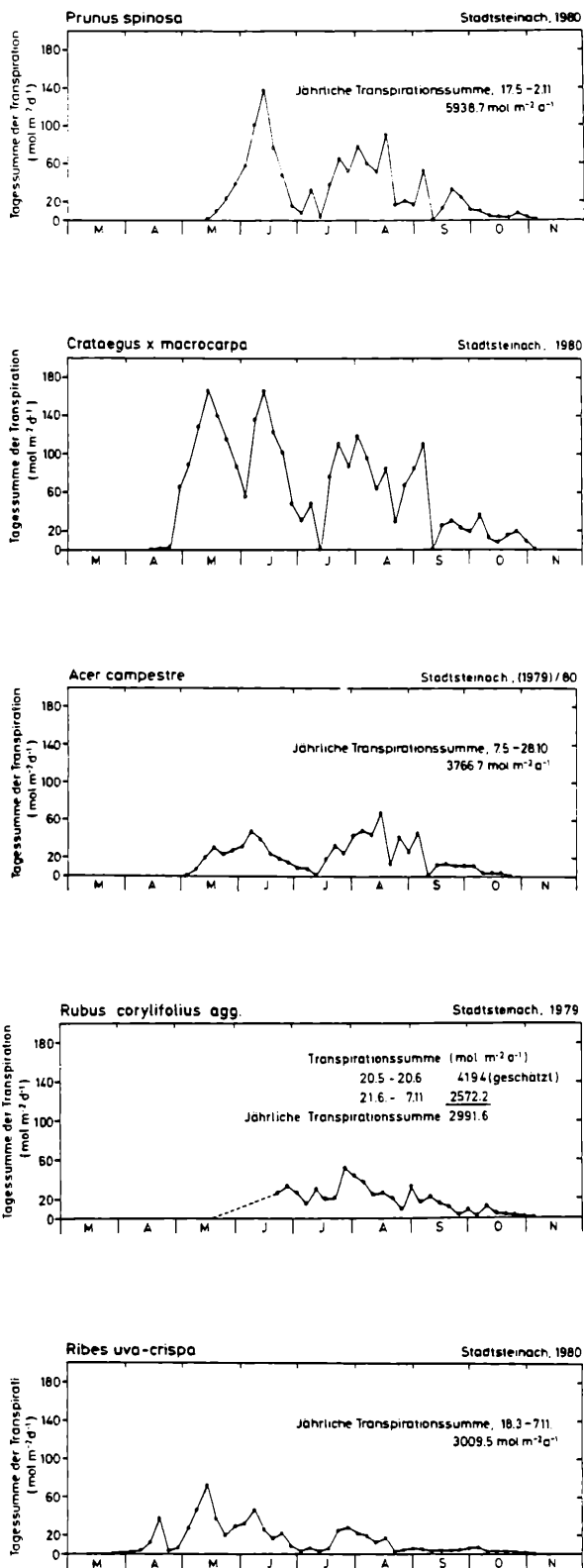


Abbildung 56:

Mittelwerte (über 5 Tage) von Tagessummen der Transpiration für Sonnenblätter von *Prunus*, *Crataegus*, *Acer*, *Rubus* und *Ribes uva-crispa* (Halbschatten). Buchstaben geben Monate an. Bei *Acer* wurde das klimatische Verhalten der Transpiration vom Herbst 1979 auf die Witterung im Herbst 1980 übertragen und durch Kontrollmessungen überprüft.

Fig. 56:
 The annual course of 5-daymeans of daily water loss in sun leaves. Letters indicate months. Jährliche Transpirationssumme: annual water loss.

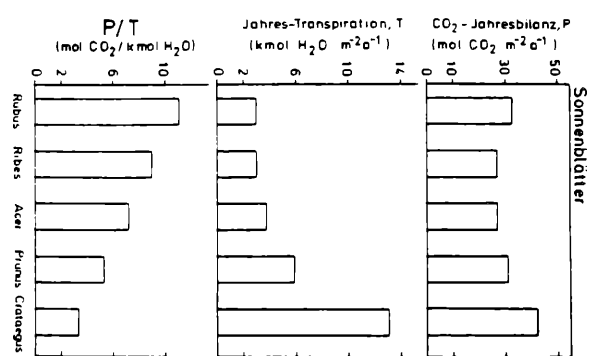


Abbildung 57:

CO₂-Jahresbilanz, jährliche Transpirationssumme und »Nutzung« der Wasserverluste zur Produktion (»water use efficiency«, P/T) von Sonnenblättern der Arten *Rubus*, *Ribes*, *Acer*, *Prunus* und *Crataegus*.

Fig. 57:
 Annual carbon balance (P), annual water loss (T), and water-use-efficiency (P/T) of sun leaves in *Rubus*, *Ribes*, *Acer*, *Prunus* and *Crataegus*.

den. Besonders Weißdorn muß über spezifische Anpassungen verfügen, um den Wasserverlust kompensieren zu können, z. B. geringe Widerstände für die Wasserversorgung seiner Blätter (Kapitel 3.3.2.1.7).

3.3.2.2.4 Der Zuwachs an oberirdischer Biomasse

Sind Pflanzen ausreichend mit Wasser versorgt, entscheidet der Assimilatgewinn während der Vegetationsperiode über ihr Wachstum. Tab. 5 zeigt, daß die Blätter dem Sproßsystem einen erheblichen Kohlenhydratgewinn zuführen, der aber nur teilweise als Sproßzuwachs genutzt werden kann, da auch andere Funktionen, z. B. Wurzelwachstum, Transportvorgänge und verschiedene Atmungsprozesse, abgedeckt werden müssen. Oberirdisches Wachstum ist besonders wichtig für die Lichtausnutzung zur Photosynthese; durch gegenseitige Beschattung der Arten erzeugt er besondere Konkurrenzsituationen, in denen Lichtmangel sogar zum limitierenden Faktor werden kann. Es ermöglicht der Pflanze aber auch, dem Konkurrenzdruck von Nachbarn auszuweichen. Im folgenden wird daher die oberirdische Biomasse ausgewählter Holzgewächse und ihr Zuwachs in einer Vegetationsperiode ermittelt. Zusammen mit den Bilanzen sind diese Angaben Voraussetzung für die Bestimmung der Assimilatversorgung einzelner Organsysteme.

3.3.2.2.4.1 Die Verteilung der oberirdischen Biomasse

Eine Erfassung der Biomasse ist nötig, um die CO₂-Jahresbilanzen mit dem Zuwachs korrelieren zu können. Über die Anteile photosynthetisch und respiratorisch aktiver Kompartimente ist es möglich, Kosten der einzelnen Arten abzuschätzen, welche zur Erzeugung gleicher Blattflächen nötig sind. Einbau von Trockensubstanz in die Zweigachsen und die Muster der Verzweigungen geben Anhaltspunkte über den Aufwand zur Bildung bleibender Biomasse und die Nutzung des Wuchsraumes für die Entwicklung der Blätter im Licht.

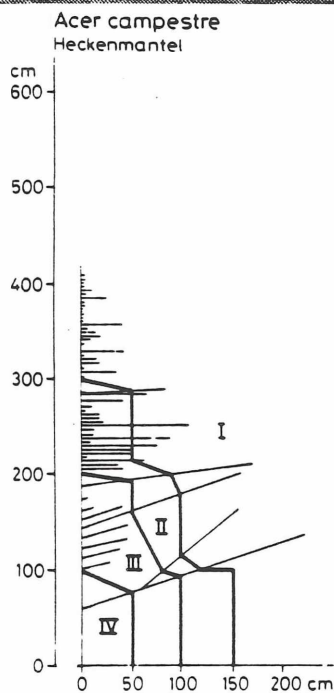
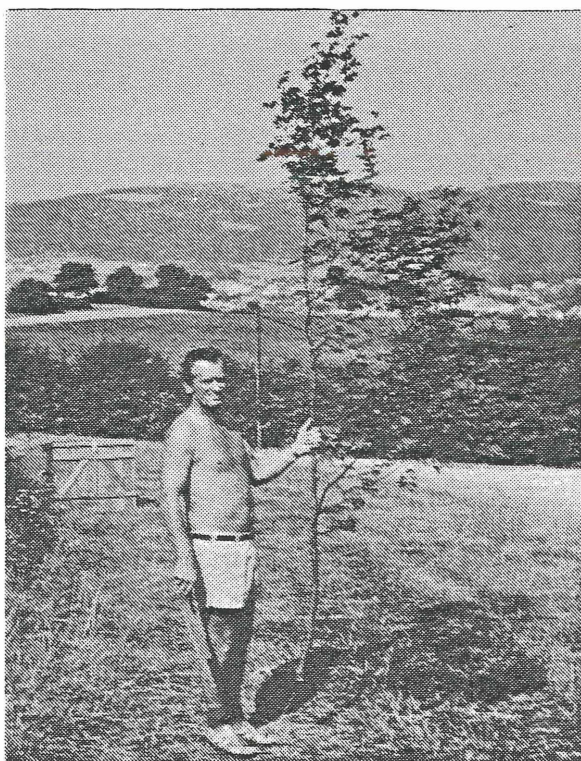


Abbildung 58A:

Acer-Versuchspflanze aus dem Heckenmantel für die Ermittlung der Biomasse- und Verzweigungsparameter. OBEN: Natürlicher Wuchs nach Herausnahme aus dem Heckengefüge. UNTEN: Schematisierter Wuchs derselben Pflanze und Einordnung in die Lichtverhältnisse am natürlichen Standort.

Fig. 58A:

Individual *Acer* plant from the canopy side of the hedge, used for determination of biomass and branching parameters. UPPER GRAPH: natural growth form, LOWER GRAPH: Schematic representation of the growth form for the same individual, together with a classification of the light regime at the site of its growth.

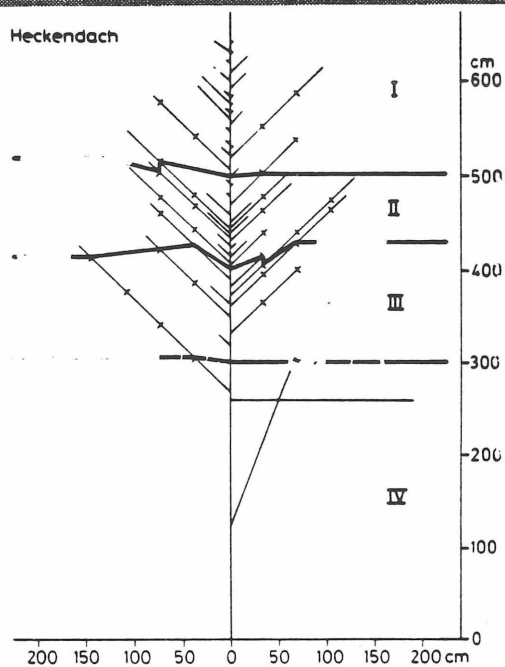
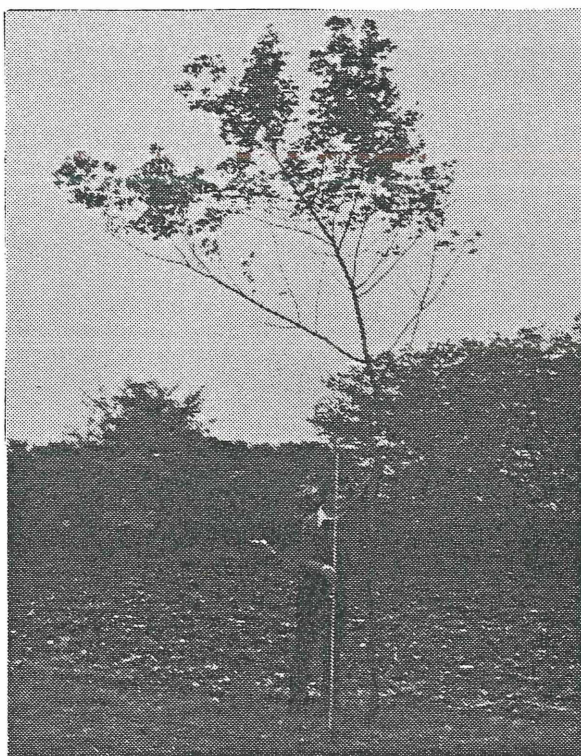


Abbildung 58B:

Baumförmiger *Acer campestre* zum Test des Biomasse-Schätzverfahrens. Die Pflanze entstammt dem zentralen Bereich der Hecke. OBEN: Natürlicher Wuchs nach Herausnahme aus dem Heckengefüge. UNTEN: Schematisierter Wuchs derselben Pflanze unter den Lichtverhältnissen am Standort. Biomasse-Angaben, Zuwachsberechnung und Assimilatverteilung beziehen sich auf diesen Feldahorn. Die Wuchsformen von Testpflanzen der anderen Arten sind im Anhang Abb. A6 bis A8 dargestellt. Weitere Erklärung im Text.

Fig. 58B:

Acer campestre tree for testing the biomass calculation, taken from the central part of the hedge. UPPER GRAPH: natural growth form. LOWER GRAPH: Schematic representation of the growth form for the same individual, together with a classification of the light regime at the site of growth. Biomass increase and assimilate distribution in *Acer* are calculated in the following using this individual. For growth forms of the other species see the appendix.

Erst aus diesen Größen kann die Effektivität der Arten im Umgang mit dem fixierten CO₂ verstanden werden.

Zur Bestimmung des Zuwachses und der Verteilung der Biomasse in den Vegetationsschichten wird für die einzelnen Arten nach einem Stichprobenverfahren die bestehende oberirdische Trockensubstanz erfaßt. Unter dem Druck, jeden erreichbaren Lichtfleck auszunutzen, bilden Heckenholzarten stark unsymmetrische Wuchsformen, so daß einfache geometrische Parameter, z. B. Kronenfläche und Wuchshöhe, nicht verwendet werden können. Ausgehend von der Wuchsform und Morphologie der einzelnen Art und unter Berücksichtigung des Lichtklimas in der Vegetation erfolgt die Berechnung der vorhandenen Biomasse. Sie wird am Beispiel von *Acer campestre* vorgestellt:
Der Stamm oder Haupttrieb wird in 1m-Abschnitte eingeteilt und jedem Abschnitt von der Spitze ausgehend eine Lichtzone zugewiesen. Entlang den mehr oder weniger horizontal bis 45° geneigten Seitenästen erfolgt die Zoneneinteilung für Pflanzen aus dem Heckenmantel in

0.5m-Schritten (Abb. 58A). Im Heckendach werden Stufeneinteilungen nur in der Vertikalen durchgeführt (Abb. 58B). Folgende Lichtstufen treten auf:

- Zone I

Zone II

Zone III

Zone IV
- sonnig

— halbschattig

— schattig

— dunkel

Eine stärkere Zonenaufgliederung ist wegen der Streuung der Meßwerte nicht mehr sinnvoll, demnach vergrößert sich mit zunehmender Bestandeshöhe nur die Lichtzone IV. Freistehende Pflanzen, die eine Wuchshöhe von 2m nicht erreichen, weisen höchstens 2 Lichtklassen auf (*Prunus*, Anhang, Abb. A6). Für *Ribes* im Unterwuchs werden wegen des hohen Streulichtanteils und nur schwach ausgeprägter Lichtgradienten im mantelnahen Unterwuchs auch in der Horizontalen 1m oder 1.5m lange Abschnitte gewählt. Die in der Folge für den Feldahorn gezeigten Korrelationen zwischen einfachen Meßgrößen und Biomasse-Parametern wurden in ähnlicher Güte für alle Arten gefunden.

Zwischen der Länge der Blattmittellrippe L und der Blattfläche OF besteht ein quadratischer Zusammenhang mit einem hohen Korrelationskoeffizienten (Abb. 59A). Diese funktionale Beziehung ist zonenunabhängig und deutet auf ein gekoppeltes Wachstum zwischen Blattbreite und Mittelrippe hin. Folglich läßt sich die potentielle Oberfläche durch eine einfache Längenmessung von L bestimmen. Fraßlöcher bleiben hierbei jedoch unberücksichtigt. Erwartungsgemäß verändert der Lichtgenuß der Blätter das pro Spreitenfläche gebildete Trockengewicht (Abb. 59B). Für sonnenexponierte Blätter (Zone I) wird ein höheres Trockengewicht gemessen als für halbschattig bis zentral gelegene. Die geringfügig überproportionale Zunahme der Trockensubstanz bei Vergrößerung der Spreite läßt sich als Polynom rechnerisch erfassen. Eine stärkere Zonenauffächerung ist auch hier wegen der Streuung der Meßwerte nicht sinnvoll.

Um über die Blattzahl auf die gesamte Blattoberfläche und das vorhandene Blatttrockengewicht einer Pflanze schließen zu können, wird die Häufigkeit der Oberflächen für verschiedene Lichtklassen benötigt (Abb. 60). In den einzelnen Lichtzonen verändert sich diese Verteilung

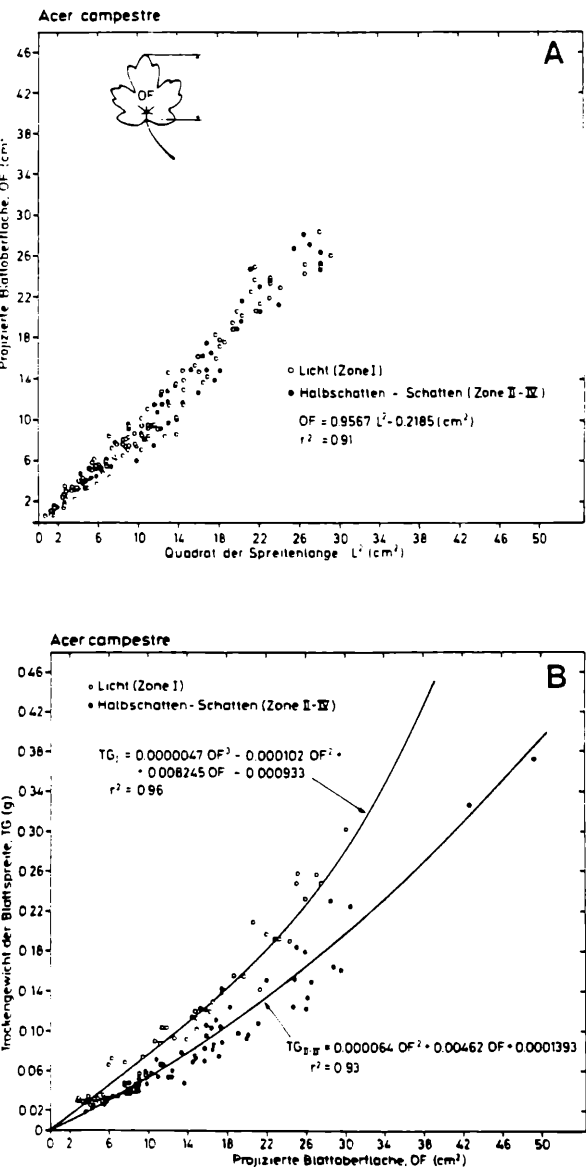


Abbildung 59:

- A) Die Beziehung zwischen Blattfläche (ohne Fraßlöcher) und dem Quadrat der Spreitenlänge bei *Acer campestre*.
- B) Die Abhängigkeit des Blatttrockengewichtes (ohne Stiel) von der Spreite und dem Lichtgenuß.

Fig. 59:

- A) The relationship between leaf area and the square of leaf length for *Acer*.
- B) The relationship between laminal dryweight and leaf area for different light regimes.

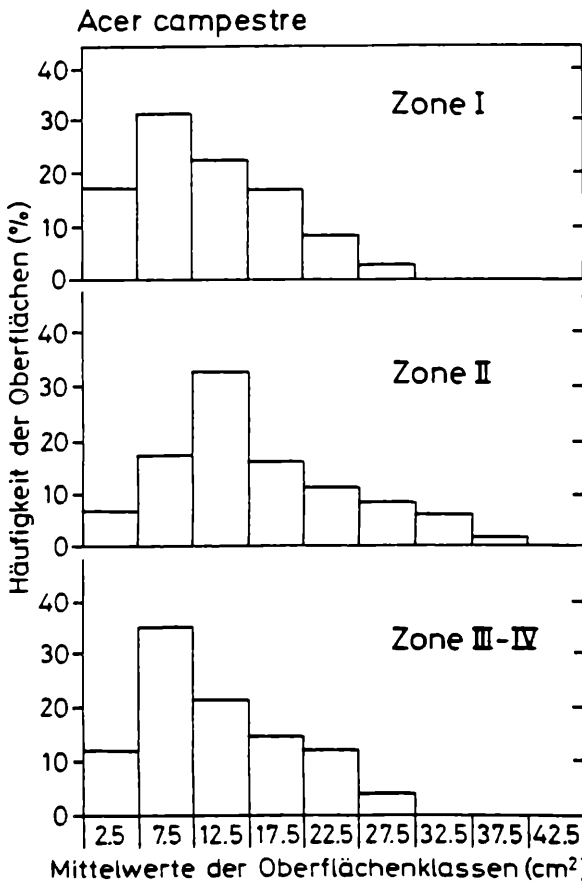


Abbildung 60:

Die Verteilung der Blattoberflächen bei *Acer* in Abhängigkeit von den Lichtverhältnissen. Die Lichtstufen folgen der Einteilung in Abb. 58.

Fig. 60:

The frequency (in %) of leaf sizes (means of leaf area) in *Acer* for different light regimes as obtained from Fig. 58.

nur unwesentlich; bei *Acer campestre* treten Blattgrößen von 7.5 bis 12.5 cm² besonders häufig auf. Fraßraten können mit Bezug auf Abb. 59A als Differenz zwischen der aus der Länge L errechneten und der tatsächlichen Oberfläche ermittelt werden. Für die Bestimmung der Gesamtblattmasse wird angenommen, daß der prozentuale Fraßverlust in allen Oberflächenklassen konstant ist. Er beträgt in Lichtstufe I 31.6%, in der Stufe II 16.7% und in allen folgenden Stufen 21.7%. Sicherlich ist nicht jedes Loch oder jede Lücke in einem Blatt gänzlich ausgefressen worden, sonder hat sich aus einer kleinen Verletzung während der Blattentwicklung zu einer größeren Fehlstelle verbreitert (LANGE, N., 1982), dennoch würde eine Verfolgung solchen »Lochwachstums« den Rahmen dieser Biomasseerhebung sprengen. Infolgedessen wird die Fraßrate leicht überschätzt. Der Fehler bewegt sich aber im Rahmen des allgemeinen Hochrechnungsfehlers. Das Trockengewicht der Blattstiele beträgt bei Sonnenblättern 0.0191 ± 0.0059g, bei Schattenblättern (Zone II bis IV) 0.0119 ± 0.0018g.

Für die Berechnung der Gesamtblattzahl einer Pflanze wird die Länge der Zweige II. oder höherer Ordnung benötigt. Die Blattzahl, summiert über alle Seitenzweige, steigt überproportional zur Länge des Haupttriebes (Abb. 61) und ist abhängig von der Lichtzone. Zur Berechnung von Blattrockengewicht, Blattoberfläche und Blattzahl einer Pflanze muß demnach die Anzahl und Länge der Zweige II. Ordnung in den verschiedenen Lichtstufen bekannt sein.

betrachteten Volumenelemente zu. Da der überwiegende Anteil organischer Natur ist (LARCHER, 1980, S. 243), stellt sie ein Maß für den Aufwand an Kohlenhydraten zur Bildung eines bestimmten Volumens dar. Hierfür wird bei *Prunus* und *Ribes* viel Trockenmasse benötigt (wobei *Ribes* 5 bis 10% der Trockensubstanz in die Ausbildung von Stacheln einsetzt), etwas weniger investieren *Crataegus* und *Acer*. Bei *Rubus* erfolgt der Aufbau des Zweigkörpers unter sehr geringem Aufwand. Trotzdem beträgt die in einem 100 cm langen, unverzweigten Trieb festgelegte Menge an Trockensubstanz bei *Ribes* nur 5.3g, bei *Prunus* 5.8g, bei *Crataegus* 5.6g und bei *Acer* sogar 6.3g. Besonders wenig wird wieder bei *Rubus* festgelegt (1.1g). Aus diesen Werten läßt sich erkennen, daß *Acer* nur unter hohem Assimilataufwand oberirdisch wächst, *Prunus*, *Crataegus* und *Ribes* unter einem etwas geringeren, und *Rubus* unter besonders kleinem. Unterschiedlicher Trockensubstanzgehalt der Achsen wirkt sich aber auf die

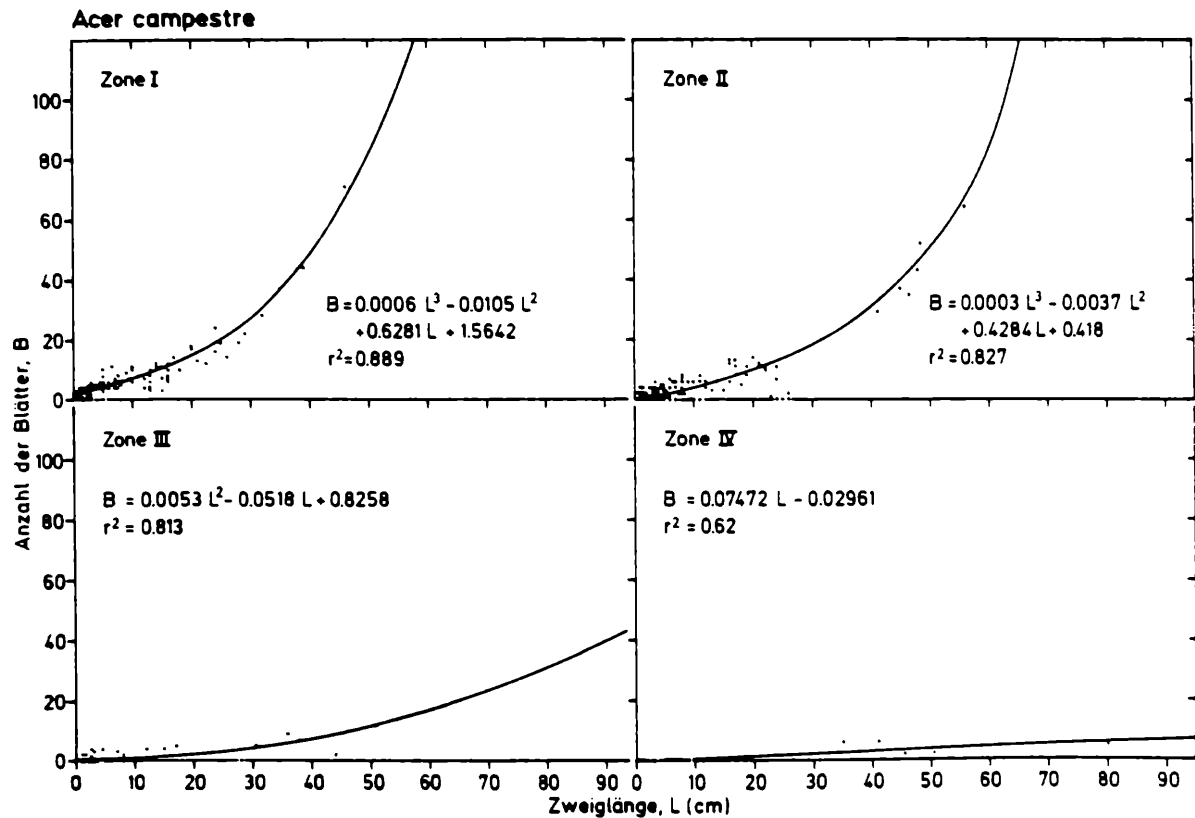


Abbildung 61:
Die Abhängigkeit der Blattzahl eines Zweigsystems von der Länge des Haupttriebes zweiter oder höherer Verzweigungsordnung und ihre Beziehung zum Lichtgenuß am Standort. Die Lichtstufen folgen der Einteilung in Abb. 58.

Fig. 61:
The relationship between numbers of leaves (B) attached to a twig system and the length of the main branch of the system (L) of second or higher branching order. The different light regimes were obtained from Fig. 58.

Der Durchmesser eines Zweiges wächst mit dem Abstand von der Zweigspitze (Abb. 62). Er gibt Auskunft über die Veränderung des Volumens entlang der Achse und damit über die »Schlankheit« der Triebe. Besonders bei *Acer* sind die Zweige stumpf und dick, schlanker dagegen sind sie bei *Prunus*, *Crataegus* und *Ribes*; *Rubus* entwickelt besonders dünne Triebe. Um einen bestimmten Längenzuwachs zu erreichen, muß *Acer* ein großes Volumen aufbauen, *Crataegus*, *Prunus* und *Ribes*, insbesondere aber *Rubus* nur ein kleines. Abb. 63 zeigt die Menge an Trockensubstanz, die zum Aufbau eines bestimmten Zweigkörpers nötig ist. Sie nimmt bei allen Arten streng linear für die

biomechanische Festigkeit aus und läßt daher nicht auf die Effektivität der Kohlenhydratnutzung für den Höhengewinn schließen. Die Blüentriebe von *Rubus* (Abb. 62) stehen vertikal auf den Ausläufersprossen bei größerem Volumen/Längen-Verhältnis. Sie benötigen möglicherweise einen höheren Anteil an Stützgewebe für ihre Längenentwicklung. Neben dem Aufwand zur Achsenausbildung ist für die Ausfüllung des Wuchsraumes die Entwicklung von Seitentrieben und deren Länge von Bedeutung. Anhand der Verzweigung junger Triebe läßt sich die Art der Ausnutzung erkennen. Abb. 64 zeigt (für Triebe junger Pflanzen oder für Zweige II. und höherer Ver-

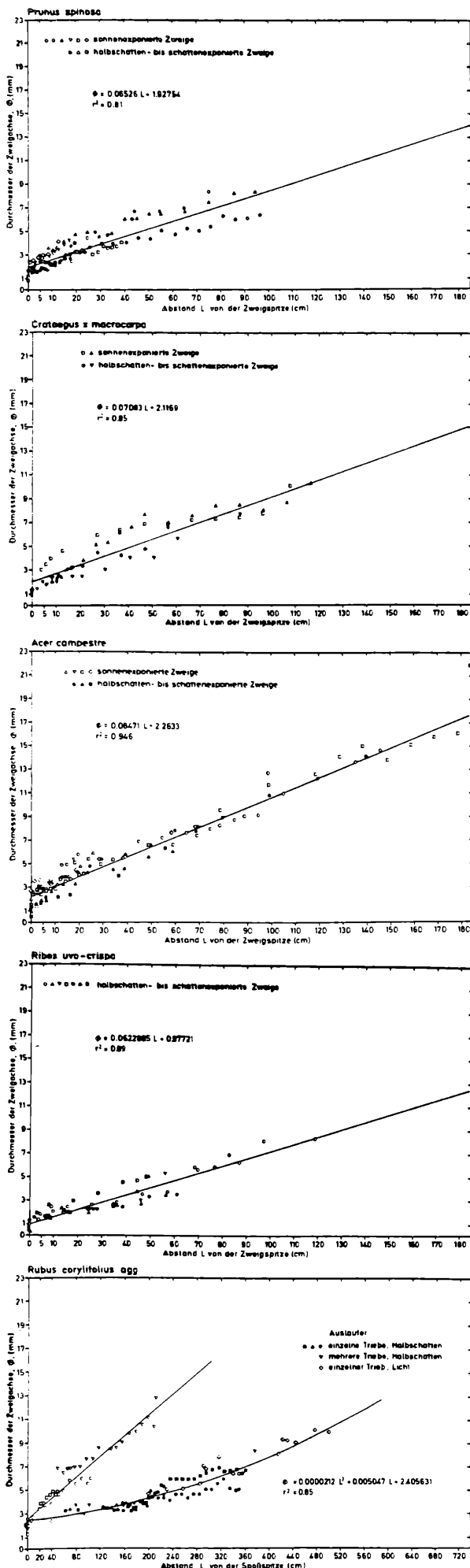


Abbildung 62:

Die Zunahme des Zweigdurchmessers mit dem Abstand von der Zweigspitze bei *Prunus*, *Crataegus*, *Acer*, *Ribes* und *Rubus*. Einzelzweige sind durch einheitliche Symbole gekennzeichnet (Ausnahme: *Rubus*). Eine eindeutige Abhängigkeit der Beziehung vom Lichtgenuß der Zweige konnte nicht festgestellt werden. Weitere Erläuterungen im Text (vergl. auch Kapitel 3.2).

Fig. 62:

The increase of branch diameter (ϕ) with increasing distance (L) from the top. Open symbol: sunexposed twigs, closed symbols: shade to halfshade grown twigs. *Rubus*: Blütentriebe: inflorescences, Ausläufer: runners.

zweigungsordnungen älterer Pflanzen) einen linearen Zusammenhang zwischen der Länge der Hauptzweigachse und der Zahl der Seitentriebe. Besonders hoch ist die Verzweigungszahl bei *Prunus* und *Ribes*. Sie ist deutlich geringer bei *Crataegus* und am kleinsten bei *Acer*. (Normalerweise bilden *Rubus*-Ausläufer nur für Infloreszenzen Seitentriebe aus und stellen nach der Blüte ihr Wachstum ein.) Schlehen und Stachelbeeren besitzen demnach die Möglichkeit, viele Blätter (aber wenig Blattfläche) an den Seitenzweigen eines Haupttriebes zu tragen, während Weißdorn und Ahorn hierzu nur in geringerem Umfang in der Lage sind. Die Zahl der Seitentriebe allein gibt aber nur einen unvollständigen Aufschluß über die Nutzung des Raumes. Hierzu ist eine Betrachtung der Häufigkeit notwendig, mit der bestimmte Seitenzweiglängen vorkommen. Abb. 65 zeigt die prozentuale Verteilung des Auftretens bestimmter Seitenzweiglängen in ihrer Abhängigkeit von der Länge der Hauptachsen. Grundsätzlich findet man an längeren Trieben eine höhere Anzahl langer Seitenzweige. Bei *Ribes* und *Prunus* ist die Zahl sehr kleiner Seitentriebe besonders hoch. Sie ist es auch bei kurzen Haupttrieben von *Crataegus*, nimmt aber für längere Sprosse stärker ab als bei den vorigen Arten. *Acer* bildet besonders lange Seitenachsen aus. Sein im Vergleich zu *Crataegus* und *Ribes* größerer Assimilationsaufwand wird demnach bei wesentlich kleinerer Zahl an Seitenzweigen zu einer weiträumigeren Blattverteilung genutzt. Trotz des hohen Einbaues von Trockensubstanz in Sproßachsen vermag *Prunus* seine Blätter nur in einem engen Raum entlang der Hauptachse zu entfalten. Nicht die Zahl der Seitenzweige, sondern deren Ausdehnung entscheidet demnach über die Wirksamkeit der Ausfüllung des Wuchsraumes.

Für einzelne Zweige ändert sich der Durchmesser sigmoidal entlang ihrer Achse. Diese Funktion läßt sich aber statistisch als lineare Regression beschreiben (Abb. 62). Ein Zweig kann demnach als langgestreckter Kegeltstumpf aufgefaßt und sein Rauminhalt aus der bekannten Zweiglänge berechnet werden. Nur bei *Rubus*-Ausläufern erfolgt die Volumenbestimmung über Berechnung von Rotationskörpern durch Integration von Volumenelementen. Aus dem Rauminhalt folgt mit der Beziehung in Abb. 63 das Trockengewicht. Für die Erfassung der gesamten Zweigbiomasse einer Pflanze ist die Zahl der Seitentriebe und deren Länge notwendig. Stamm und Zweige I. Ordnung müssen ausgemessen werden, da ihr Wuchs sich nach den Lichtverhältnissen des Standortes richtet und nicht aus Korrelationen abgeleitet werden kann. Gegebenenfalls sind Formfaktoren für den Stamm zu berücksichtigen, oder man bestimmt sein Volumen über einzelne Elemente. Durch Stichproben wird bestätigt, daß die Zahl der Seitenzweige und deren Längenverteilung in Abhängigkeit von der Länge eines Haupttriebes sich für die Verzweigungsstufen II. und höherer Ordnung nicht verändert und unabhängig von der Lichtzone ist. Somit kann aus der Länge eines Zweiges II. Ordnung die Zahl und Längenverteilung der an ihm befindlichen Zweige III. Ordnung ermittelt werden. Über geschachtelte Integration folgen die Gesamtzahl und die Einzellängen aller von einem Zweig III. Ordnung getragenen Seitentriebe auf allen höheren Verzweigungsebenen. Ein Beispiel hierfür ist im Anhang darge-

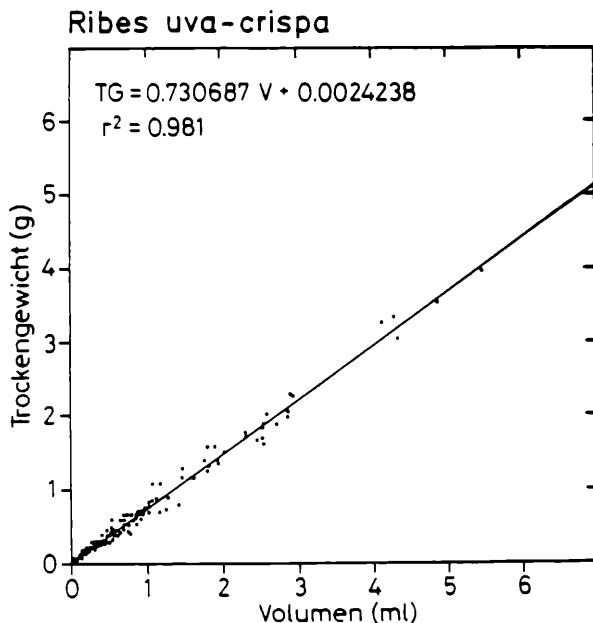
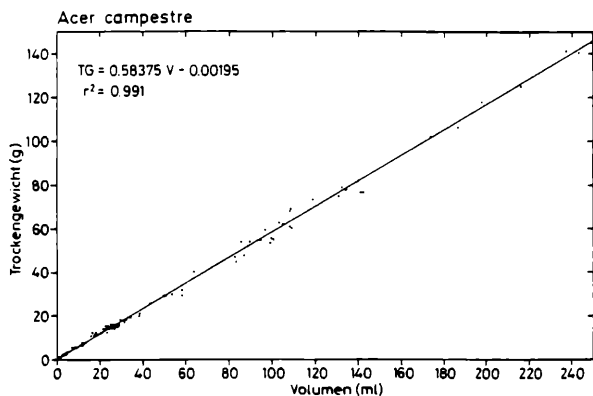
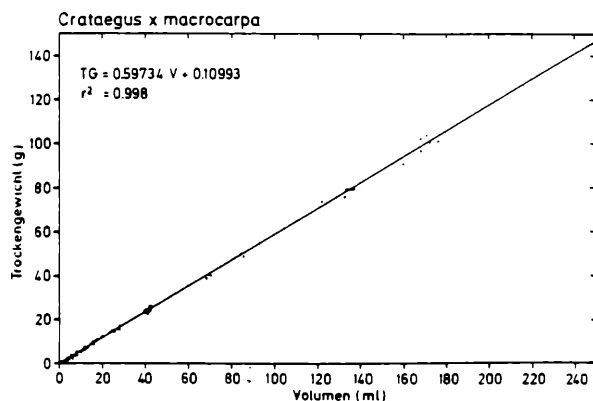
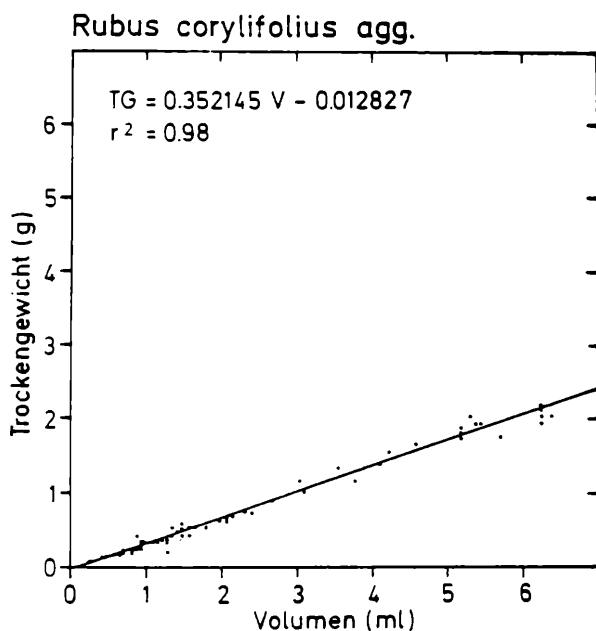
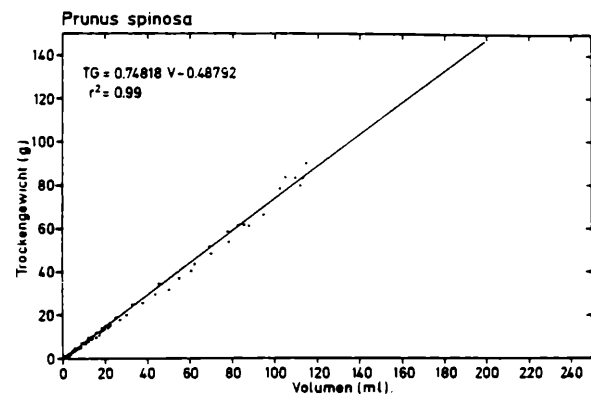


Abbildung 63:

Die Beziehung zwischen dem Zweigvolumen und seinem Trockengewicht bei *Prunus*, *Crataegus*, *Acer*, *Ribes* und *Rubus*. Für Stachelbeere und Brombeere wurde das Trockengewicht einschließlich der Stacheln bestimmt (5–10% der Gesamt-Trockensubstanz). Eine Abhängigkeit vom Lichtgenuß ist nicht erkennbar.

Fig. 63:
The relationship between twig volume and its dry-weight. For *Ribes* and *Rubus* spines were included in the dryweight.

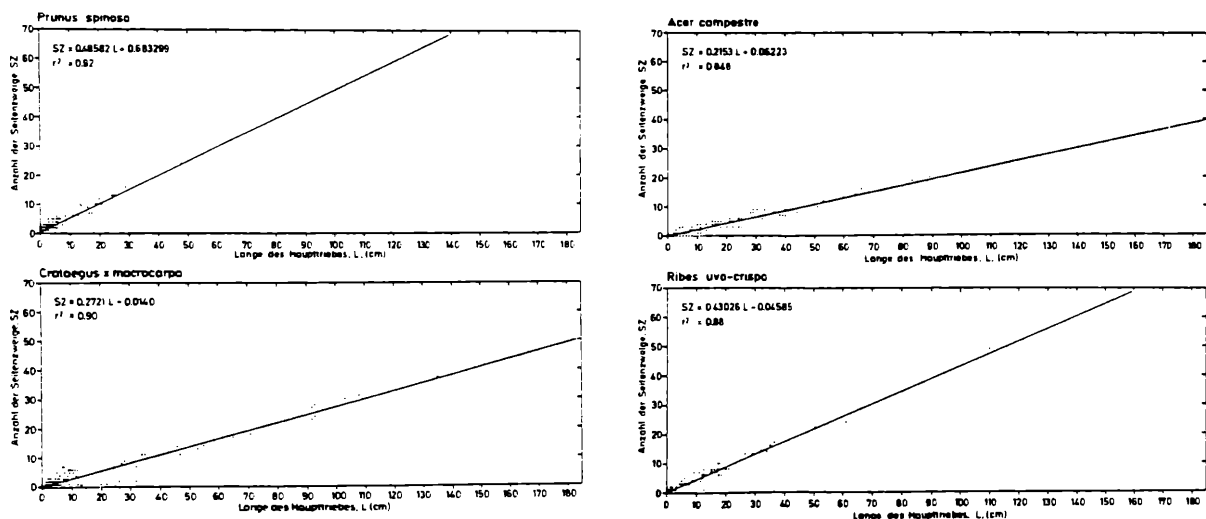


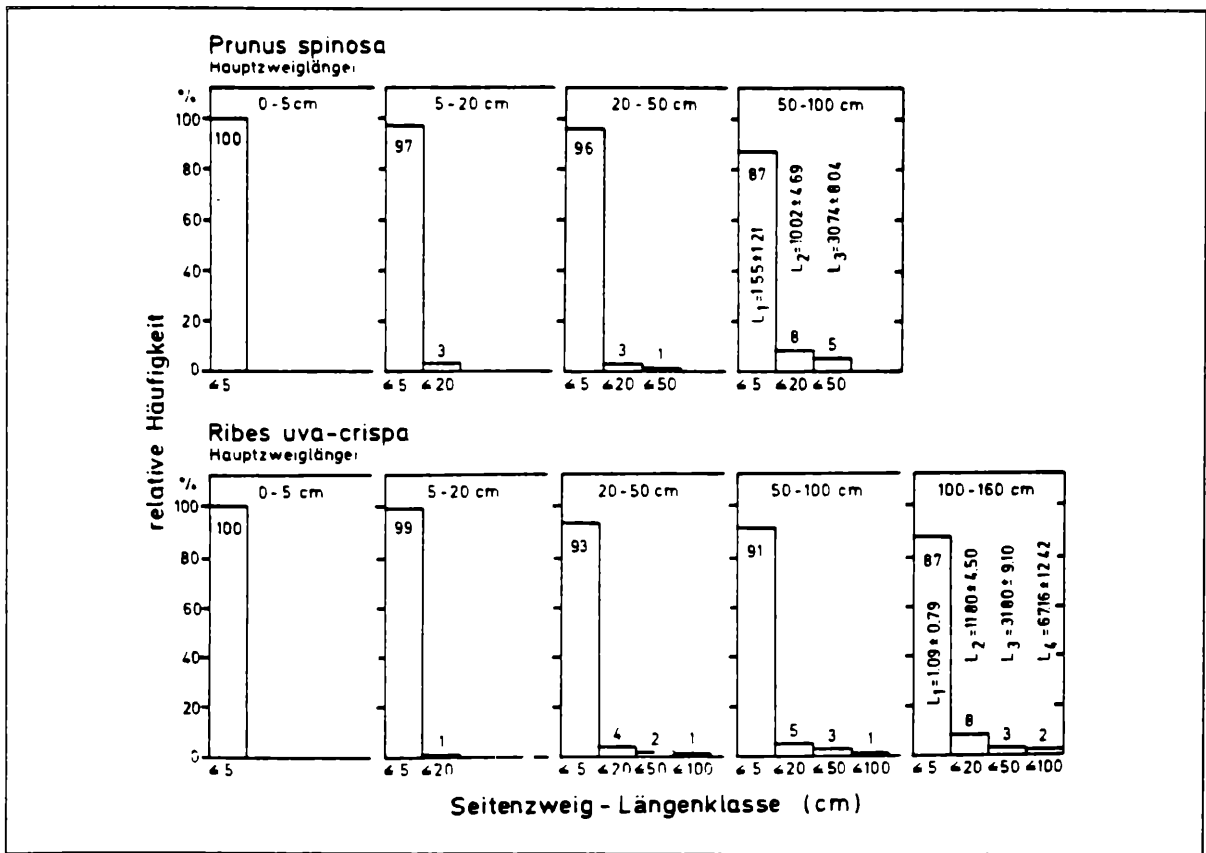
Abbildung 64:

Zahl der Seitentriebe in Abhängigkeit von der Länge der Hauptachse zweiter und höherer Verzweigungsordnung bei *Prunus*, *Crataegus*, *Acer* und *Ribes*. Einjährige Triebe sind im allgemeinen unverzweigt und bleiben unberücksichtigt. Eine Beziehung zum Lichtgenuß konnte nicht festgestellt werden. *Rubus*-Ausläufer verzweigen sich normalerweise nur mit Blütenständen und sterben danach ab.

Fig. 64:

Number of lateral branches (SZ) in relation to the length of the main branch (L) of second or higher branching order, to which they were attached, as found in *Prunus*, *Crataegus*, *Acer* and *Ribes*. *Rubus* grows runners which branch in the second year forming inflorescences; they die after flowering.

Abbildung 65: Legende siehe Fortsetzung der Abb. 65



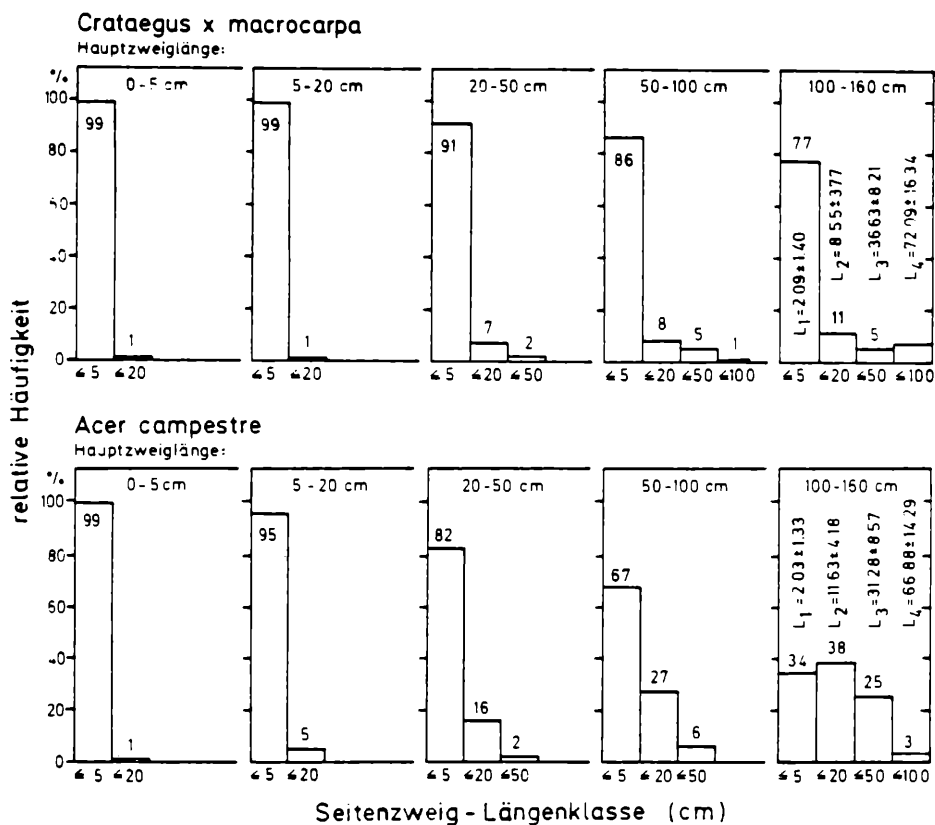


Abbildung 65:

Verteilung der Häufigkeit der Seitenzweig-Längen dritter (und höherer) Verzweigungs-Ordnung in Abhängigkeit von der Länge eines Haupttriebes zweiter (und höherer) Ordnung bei *Prunus*, *Ribes*, *Crataegus* und *Acer*. Sämtliche Zweiglängen sind bestimmten Längenklassen zugeordnet und ihre Mittelwerte (für Seitenachsen) im äußeren rechten Diagramm angegeben.

Fig. 65:

Distribution of the length of lateral branches of third (or higher) branching order («Seitenzweig-Längenklasse») in relation to the length of the main branch («Hauptzweiglänge») of second (or higher) branching order in *Prunus*, *Ribes*, *Crataegus* and *Acer*. Relative Häufigkeit: frequency in %; L_1 , L_2 , L_3 , L_4 : mean branch length of a certain length class.

stellt. Hieraus ergibt sich das gesamte Trockengewicht eines Zweigsystems. Sind die Längen aller Zweige II. Ordnung an einem Strauch bekannt, läßt sich seine gesamte oberirdische Biomasse berechnen. Zum Test des Verfahrens wurden weitere Pflanzen zerlegt (Abb. 58B) und getrocknet.

Der Haupttrieb der Testpflanzen wurde unmittelbar über dem Boden abgetrennt. Nur bei *Acer campestre* handelt es sich um einen Stockauschlag. Die alte Stockscheibe trug flächendeckend neue Sproßsysteme. Aus dem Polycormon wurde ein Sproß ausgewählt und unmittelbar über der alten Stockscheibe abgesägt. Der Kronenbereich befand sich im zentralen Heckendach, so daß die Biomasse der einzelnen Kormi vergleichbar verteilt war. Bei *Rubus* und *Ribes* wird die Schätzung der Sproßbiomasse durch nicht erfaßte hypogäische Sproßanteile erschwert. Andererseits bleibt auch bei *Acer* ein basaler, aktiver Sproßteil der alten Stockscheibe unberücksichtigt. Es wurde jedoch in allen Fällen sichergestellt, daß dieser nur gering ist. Sämtliche berechneten Biomasseverteilungen beziehen sich auf die oberhalb der Schnittstellen vorhandenen Trockenmassen. Bei der Bestimmung der Assimilatverteilung auf die Organsysteme werden die unberücksichtigten Abschnitte rechnerisch den unterirdischen Organen zugeschlagen, da sie für den Vergleich der oberirdischen Konkurrenzkraft bedeutungslos sind. Schlehen bilden über Wurzelausläufer Wurzelsprosse, so daß ein Wurzelabschnitt über mehrere Triebe mit Assimilaten versorgt wird. Die Bilanz der im oberirdischen Zuwachs aufgebrauchten Assimilatmenge gibt deshalb nur Auskunft über den Abfluß aus einem Sproßsystem und nicht über die Versorgung einer bestimmten Wurzel. Kompliziert wird ein Vergleich der Arten durch unterschiedliches Alter.

Die Pflanzen wuchsen im dichten (nur die Schlehe im lückigen) Hekkenverband. *Prunus*, *Acer* und *Crataegus* entstammen Bestandesabschnitten von 1.5, 6.5 und 3.5m durchschnittlicher Höhe, *Ribes* aus einem mantelnahen 1.5m hohen Gebüsch im Unterwuchs, und *Rubus* aus einem sonnenexponierten Mantelabschnitt von 3m Höhe. Die Biomasse-

bestimmungen erfolgten nach Abschluß des Wachstums bei voller Belaubung. Der schematische Ablauf der Biomasseberechnung an Einzelpflanzen repräsentativer Größe ist in Abb. 66 dargestellt. Ein Test des Verfahrens (Tab. 6) zeigt eine Genauigkeit mit maximalen Schätzfehlern kleiner 15 %. Für die untersuchten Individuen ist die berechnete Biomasse-Verteilung in Tab. 7 zusammengestellt.

Bei allen Arten wird der größte Anteil an Blattoberfläche in den äußeren Lichtzonen entfaltet (Tab. 7). Um 1 m² Blattfläche zu entwickeln, benötigt *Rubus* (unter Berücksichtigung der Fraßverluste) 188 Blätter (940 Fiederblätter), *Acer* 920, *Crataegus* 4574, *Ribes* 5258 und *Prunus* 9010. Unterschiedliche Blattgrößen sind vor allem bedeutsam für die Lichtdurchlässigkeit und Lichtkonkurrenz im Bestand und werden im Zusammenhang mit dem artspezifischen Blattflächenindex (Kapitel 3.3.2.2.6) besprochen. Für die CO₂-Bilanz der einzelnen Art ist der Aufwand an Trockensubstanz zur Ausbildung der Blätter wichtig. Um die Kosten für ihre Entfaltung abzuschätzen, wurde die Trockenmasse bezogen auf die Blattfläche der Gesamtpflanze ermittelt (Tab. 8). Das flächenspezifische Blattrockengewicht (Spreiten-TG/OF) ist am höchsten bei *Prunus* und *Crataegus*, etwas niedriger bei *Acer* und *Rubus*, und am kleinsten bei *Ribes*. Der Aufwand an Trockengewicht für die Blattstiele (Stiel-TG/OF) ist bei *Prunus* besonders gering und bei *Crataegus* hoch, hat aber keinen

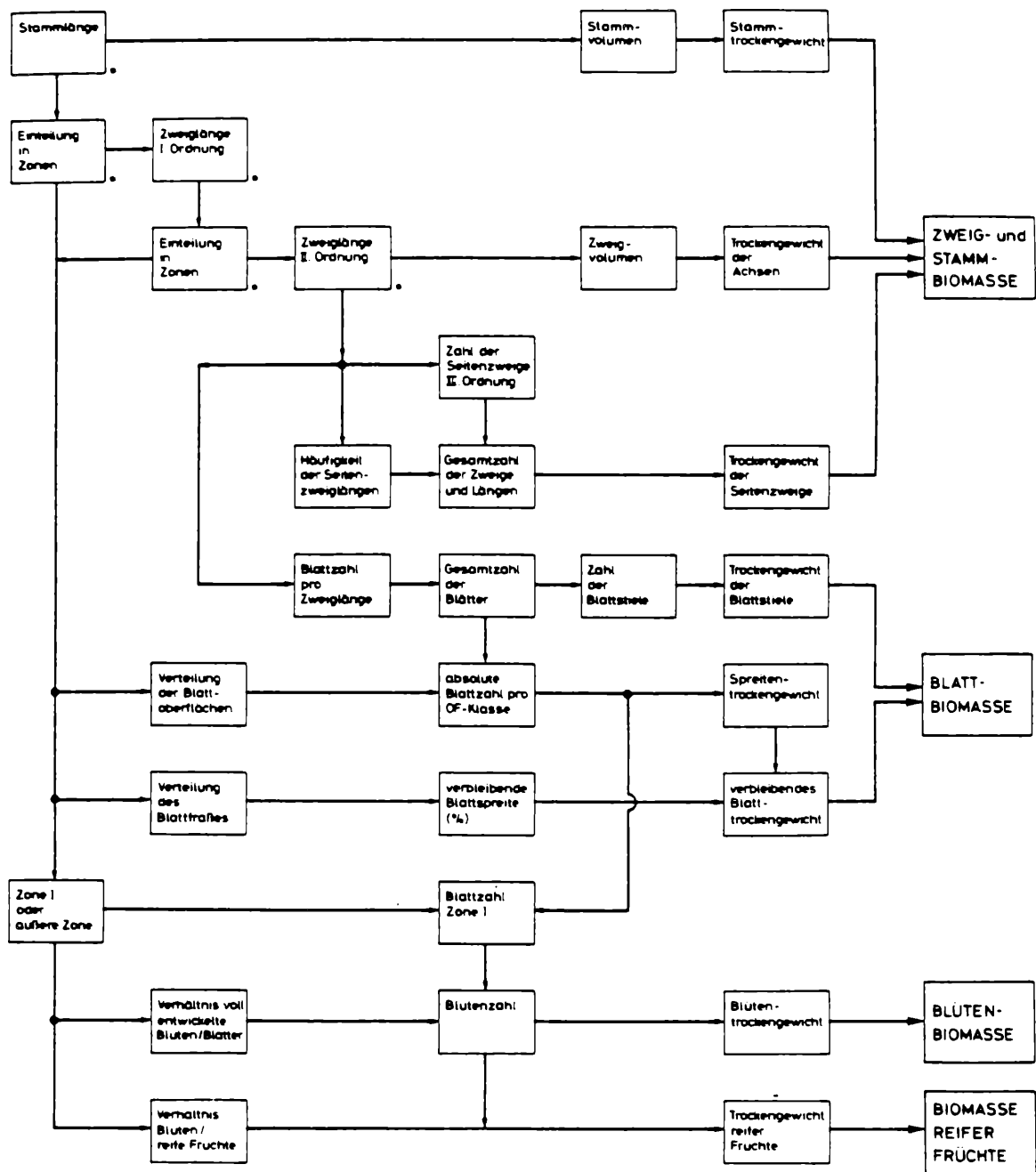


Abbildung 66:

Flußdiagramm für die Berechnung der Biomasse einer Pflanze nach Abschluß des Wachstums über die in den vorangegangenen Abbildungen dargestellten Parameter und Beziehungen. Blüten traten zu 99% nur in der äußersten Lichtzone auf, sie wurden nur im voll entwickelten Zustand berücksichtigt. Die Bestimmung der Fruchtbiomasse erfolgte über reife Früchte. Sterne kennzeichnen die für die Zuwachsberechnung neu einzugebenden Größen (vergl. Kapitel 3.3.2.2.4.2).

Fig. 66:

Flow diagram of biomass calculation.

Einfluß auf die Reihenfolge der Arten bezüglich des Assimilataufwandes zur Blattbildung (Spreite und Stiel). Bei fast gleichem Photosynthesevermögen im Sommer (Abb. 29) sind demnach die Kosten zum Aufbau einer gleich großen Blattfläche bei *Rubus*, *Ribes* und *Acer* kleiner als bei *Prunus* und *Crataegus*. Auffälligerweise bilden aber die Arten mit den zartesten Blättern die dichteste Bestachelung aus.

Das Verhältnis von Zweig- zu Blattbiomasse gibt an, wieviel Stütz-, Wasserleit- und Speichergewebe oberirdisch nötig sind, um eine bestimmte Blattfläche zu tragen und über konkurrierende Nachbarn zu erheben.

Über die Wurzel ist hier bislang keine Aussage möglich. Im Vergleich zum Strauch muß der baumförmige Wuchs für die Exposition der Blätter nur wenig Kohlenhydrate aufwenden: Der Quotient Zweig-TG/Blatt-OF sinkt von *Prunus* und *Ribes* zu *Crataegus* und *Acer*. Bei Veränderungen im Kronenbereich können demnach Bäume mit geringerem Aufwand als Sträucher eine gleichgroße Blattfläche erneut exponieren. Dies ist aber nur möglich durch die Ausbildung eines Stammes, welcher alle Äste trägt. Der hohe Betrag für das Verhältnis Gesamtbiomasse/OF zeigt, daß bei Bäumen große Assimilantenteile in die besonderen Stammfunk-

Tabelle 6

Test des Verfahrens zur Berechnung der Biomasse für verschiedene Pflanzen von Ribes, Rubus, Prunus, Crataegus und Acer (Angaben in g und %). Der maximale Schätzfehler beträgt 14.9% des gemessenen Wertes.

	gemessen	errechnet	Fehler	gemessen	errechnet	Fehler	gemessen	errechnet	Fehler	gemessen	errechnet	Fehler
	Ribes 1			Ribes 2			Ribes 3			Ribes 4		
Zweig-TG	33.97	34.48	1.5	—	187.8	—	27.99	30.80	9.2	29.54	31.26	5.8
Blattspreiten-TG	2.3481	2.05	12.7	—	10.4	—	1.4432	1.35616.0		1.8008	1.6382	9.0
Blattstiel-TG	0.3802	0.4368	14.9	—	1.6	—	0.3536	0.34362.8		0.4452	0.4154	6.7
Σ Biomasse	36.698	36.94	0.7	—	199.8	—	29.787	32.5	9.1	31.786	33.314	4.8
Blattzahl	239	230.0	3.8	811	837.3	3.2	198	181	8.6	238	218.8	8.1
	Rubus 1			Rubus 2			Rubus 3			Rubus 4		
Zweig-TG	11.975	11.453	4.6	17.079	16.930	4.8	41.904	39.492	5.8	13.726	13.409	2.4
Blattspreiten-TG	6.722	6.866	2.2	13.533	13.145	3.0	25.037	24.801	0.9	14.982	14.125	5.7
Blattstiel-TG	1.047	1.175	12.2	2.196	2.083	5.2	4.179	3.910	5.0	2.114	2.106	0.4
Σ Biomasse	19.744	19.494	1.3	32.808	32.159	2.0	71.119	68.203	4.1	30.821	29.64	3.8
	Rubus 5			Prunus			Crataegus			Acer		
Stamm-TG	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4034.43	3953.36	2.0
Zweig-TG	7.673	7.462	2.8	401.62	376.1	6.4	3054.1	3071.1	0.6	1704.30	1913.2	12.3
Blattspreiten-TG	7.551	8.590	13.8	35.96	33.3	7.4	337.7	333.4	1.3	273.01	289.4	6.0
Blattstiel-TG	1.287	1.441	12.0	3.574	3.7	3.5	73.24	69.7	4.8	53.98	59.93	11.0
Σ Biomasse	16.511	17.493	6.0	441.15	413.4	6.3	3465.04	3474.9	0.3	6065.72	6215.9	2.5
Blattzahl	—	—	—	3395	3513	3.5	20850	21257	2.0	4466	4192	6.2

Tab. 6:

Testing the calculation of total above ground biomass of single plants. Maximum error war 14.9 % of the measured value.

TG: dry weight, Zweig: branch, Blatt: leaf, Spreite: lamina, Zahl: number, gemessen: measured, errechnet: calculated, Fehler: error of calculation.

Tabelle 7

Die Verteilung wichtiger Biomasse-Parameter für die Versuchspflanzen von Crataegus, Prunus, Ribes, Acer und Rubus.

(1980)	Crataegus	Prunus	Ribes 1	Ribes 2	Acer	Rubus 1	Rubus 2	Rubus 3
Blattzahl Zone 1	8248.8	3371.4	----	82.4	1393.0	27	33	72
Blattzahl Zone 2	10254.9	141.6	230.1	754.9	2223.3	--	--	--
Blattzahl Zone 3	2753.7	----	----	----	514.1			
Blattzahl Zone 4	----				61.8			
Gesamtblattzahl	21257.4	3513.0	230.1	837.3	4192.3	27	33	72
Gefressene Oberfläche								
(cm²) Zone 1	8318	614	--	33	5000			
Zone 2	6843	21	49	226	5868			
Zone 3	1168	---	---	---	1349			
Zone 4	----				162			
Gefressenes Blatt-TG								
(g) Zone 1	75.6	5.3	---	0.2	39.4			
Zone 2	35.7	0.1	0.3	1.2	34.7			
Zone 3	5.9	---	---	---	7.6			
Zone 4	----	---			0.9			
Verbleibende Oberfläche								
(cm²) Zone 1	23673	3740	---	248	10822	1247	1956	3729
Zone 2	19476	159	367	1724	29268	----	----	----
Zone 3	3323	---	---	---	4868			
Zone 4	----				586			
Gesamte Oberfläche (cm²)	46472	3899	367	1971	45544	1247	1956	3729
Verbleibendes Spreiten-Trockengewicht								
(g) Zone 1	215.0	32.4	---	1.3	85.4	6.9	13.1	24.8
Zone 2	101.5	0.9	2.0	9.1	173.3	---	----	---
Zone 3	16.9	---	---	---	27.5			
Zone 4	----				3.3			
Gesamtes Spreiten-TG (g)	333.4	33.3	2.0	10.4	289.4	6.9	13.1	24.8
Blattstiel TG								
(g) Zone 1	37.6	3.6	---	0.2	26.6	1.2	2.1	3.9
Zone 2	25.3	0.1	0.4	1.4	26.5	---	---	---
Zone 3	6.8	---	---	---	6.1			
Zone 4	----				0.7			

Fortsetzung der Tabelle 7

Gesamtes Blattstiel-TG(g)	69.7	3.7	0.4	1.6	59.9	1.2	2.1	3.9
Gesamte Blattbiomasse(g)	403.1	37.0	2.4	12.0	349.4	8.1	15.2	28.7
Stamm-Trockengewicht (g) (bzw. Haupttrieb)	540.1	55.7	14.0	72.4	3953.4	11.5	16.9	39.5
Zweig-Trockengewicht(g)	2531.7	320.4	20.5	115.4	1913.2			
Gesamtbiomasse (ohne Bluten und Früchte, g)	3474.9	413.4	36.9	199.8	6215.9	19.5	32.2	68.2
Zahl der Blüten	10146.0	4192.7	45.8	630.1				
Gesamtes Blüten-TG (g)	197.6	21.7	0.4	5.3				
Zahl der Früchte	5645.2	25.8	0.4	5.9				
Gesamtes Frucht-TG (g)	1370.7	16.6	0.1	0.8				
Gesamtbiomasse (g)	5043.2	451.5	37.4	205.9	6215.9	19.5	32.2	68.2
Alter (a)	12	6	5	8	12	1	1	1
Höhe des Individuums (cm)	380	159	108	198	685	285	339	445
projizierte Kronen- fläche (m ²)	6	1	0.5	0.5	3	1	1	2

Tab. 7:

Biomass components of the investigated species. For translations see Tab. 6. Zone: zone, Gefressen: insect damage, Oberfläche: leaf are, gesamt: total, verbleibend: remaining, Trockengewicht: dry weight, Stiel: petiole, Stamm: stem, Blüten: flowers, Früchte: fruits, Alter: age, Höhe: height, Länge: length, projizierte Kronenfläche: projected crown area, Basaler Durchmesser: basal diameter.

Tabelle 8

Die Biomasse verschiedener Arten in Relation zu den assimilierenden Organen.

(Angaben in g/m ² bzw. g/g)	Crataegus	Prunus	Ribes	Acer	Rubus
<u>Blattstiel-Trockengewicht</u> Blattoberfläche	15.0	9.5	9.5	13.2	10.2
<u>Blattspreiten- TG</u> OF	71.7	85.4	53.6	63.5	63.2
<u>Blatttrockenbiomasse</u> OF	86.7	94.9	63.1	76.7	73.7
<u>Zweig - TG (mit Blättern)</u> OF	631.5	916.8	635.2	496.8	
<u>Gesamtbiomasse(o.Blüten,Früchte)</u> OF	747.7	1059.6	1009.6	1364.8	152.7
<u>Gesamtbiomasse(m.Blüten,Früchten)</u> OF	1085.2	1158.0	1031.9		
<u>Blattstiel - TG</u> Blattspreiten - TG	0.209	0.111	0.177	0.207	0.166
<u>Zweig- TG (mit Blättern)</u> Blattspreiten - TG	8.8	10.7	11.9	7.8	
<u>Gesamtbiomasse(o.Blüten,Früchte)</u> Spreiten - TG	10.42	12.41	18.83	21.48	2.44
<u>Gesamtbiomasse(m.Blüten,Früchten)</u> Spreiten - TG	15.13	13.56	19.25		

Tab. 8:

The biomass components in relation to the assimilating organs. OF: projected leaf area. For further translations see Tab. 6 and 7.

tionen (Stütz- und Speichergewebe) investiert werden. Bei Sträuchern ist der Quotient deutlich kleiner. Situationen, in denen Bäume und Sträucher miteinander konkurrieren, zeigen aber, daß die hohen Kosten langfristig einen Konkurrenzvorteil bedeuten können. Den kleinsten Quotienten weist der »Staudenstrauch« *Rubus* auf. Nur ein geringer Teil wird für oberirdische Stützfunktionen genutzt, weshalb ein lianenartiger Wuchs zu erwarten ist.

Die Effektivität der Nutzung von Kohlenhydraten in oberirdischen Organen läßt sich aus dem Verhältnis von assimilierender zu (überwiegend) nichtgrüner Biomasse abschätzen. Der Quotient Gesamtbiomasse/Spreiten-TG ist erwartungsgemäß bei baumförmigem Wuchs (*Acer*) hoch und bei einem Staudenstrauch (*Rubus*) niedrig. Aus zwei Sichtweisen läßt sich das Ergebnis diskutieren: Ein großer Quotient zeigt, daß die Blattmasse ergiebiger für den Aufbau eines Kormus genutzt wird. Andererseits deutet er auf geringere Regenerationsfähigkeit, denn eine große nichtassimilierende Trockensubstanz erfordert mehr Kohlenhydrate und einen längeren Zeitraum zur Regeneration als eine kleine. Demnach kann ein Baum einzelne, periphere Zweige leichter erneuern als ein Strauch, seinen Stamm aber nur wesentlich langsamer.

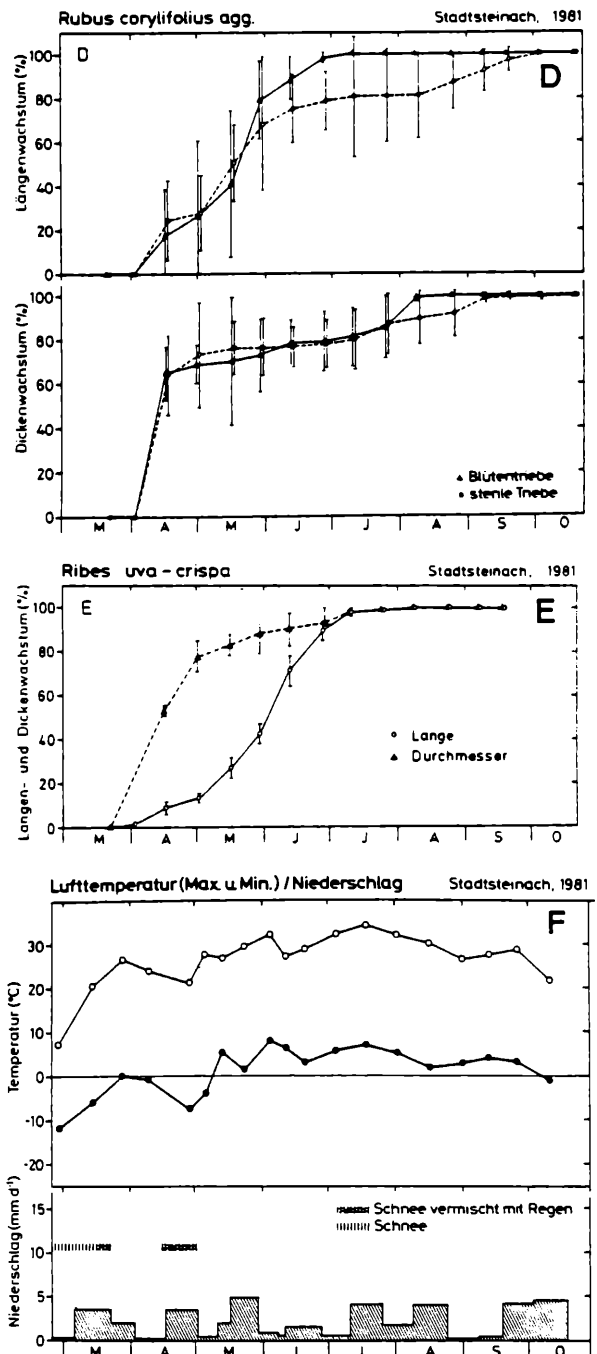
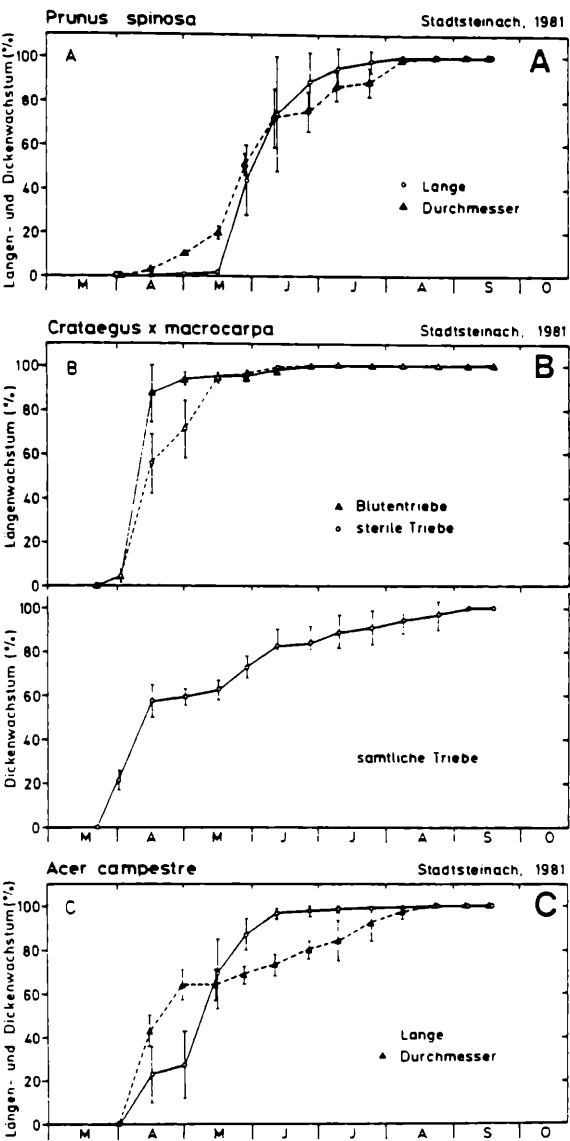


Abbildung 67:
 Der Längen- und Dickenzuwachs von Neutrieben bei
 A) *Prunus spinosa*
 B) *Crataegus x macrocarpa*
 C) *Acer campestre*
 D) *Rubus corylifolius* agg.
 E) *Ribes uva-crispa*
 in Relation zum Klima während der Vegetationsperiode.
 F) Lufttemperatur und Niederschlag. Der mittlere Zuwachs (aus mindestens 25 Einzelwerten) ist mit Standardabweichung relativ zur maximalen Länge oder basalen Dicke der Triebe am Ende der Vegetationsperiode aufgetragen. Buchstaben bedeuten Monate. Nähere Erläuterung im Text.

Fig. 67:
 Annual course of length and basal diameter increase of O-year-old branches of *Prunus* (A), *Crataegus* (B), *Acer* (C), *Rubus* (D) and *Ribes* (E), and the annual course of air temperature and precipitation (F). Länge: length, Durchmesser: diameter, Blütentriebe: inflorescences, Längen- und Dickenwachstum: length and girth increment, sämtliche Triebe: all branches, sterile Triebe: non flowering twigs, Niederschlag: precipitation, Schnee: snow, vermisch mit Regen: mixed with rain.

3.3.2.2.4.2 Der Zuwachs während einer Vegetationsperiode

Die stehende Biomasse wurde nach Abschluß des Wachstums gegen Ende der Vegetationsperiode ermittelt. Sie gibt noch keinen Aufschluß über den jährlichen Zuwachs, welcher im folgenden besprochen wird. Das Wachstum von 0-jährigen Achsen (Haupttriebe und Seitenzweige) ist in Abb. 67 in Prozent der maximalen Länge bzw. maximalen Dicke des Neutriebes dargestellt. Bei allen Arten nimmt der basale Durchmesser eines Zweiges am Anfang der Vegetationsperiode schneller zu als die Zweiglänge, erreicht aber in vielen Fällen seinen vollen Wert erst nach Abschluß des Längenwachstums (*Crataegus*, *Acer*, *Rubus*). Während warmer, niederschlagsarmer Frühlingstage Ende März erreicht *Crataegus* die höchste Längen- und Dickenwachstumsrate seiner Triebe. Innerhalb von 2 Wochen wachsen die Blüentriebe zu 90 % ihrer endgültigen Länge. Das Wachstum steriler Triebe ist langsamer, es wird noch Ende April durch Spätfröste gehemmt und zeigt Anfang Mai bei wärmeren Tagestemperaturen einen zweiten, geringeren Wachstumsschub. *Acer* reagiert empfindlich auf kalte Tage; sein Wachstum kommt Ende April fast zum Erliegen und setzt nach dem Auftreten der letzten Nachtfroste erneut ein. *Prunus* treibt nach den letzten Spätfrösten aus und schließt Ende Juli sein Dickenwachstum ab. Das Wachstum von *Ribes* wird nur wenig von den Schwankungen der Witterung beeinflusst.

Der zunächst negativ geotrope Längenzuwachs von *Rubus* beginnt während warmer Tage Anfang April, wird aber ebenfalls durch Spätfrost gehemmt, 65 % der Dickenzunahme sowohl der sterilen als auch der Blüentriebe werden vor den Spätfrösten erreicht; das Streckenwachstum erfolgt aber erst danach und kann sich dann bis zu den Herbstfrösten fortsetzen (sofern der Vegetationskegel nach dem Übergang zum positiven Geotropismus bei hängendem Wuchs im Heckenmantel nicht den Boden frühzeitig erreicht und Adventivwurzeln ausbildet). Das Längenwachstum kann im Sommer vorübergehend ruhen; es wird vermutet, daß dabei die 0-jährigen Wandersprosse über eine gemeinsame Wurzel mit den im zweiten Jahr blühenden Trieben durch deren Infloreszenzen beeinflusst werden. Das Trockengewicht der Früchte von Schlehe und Weißdorn erreicht sein Maximum Ende September, das von Stachelbeeren bereits Mitte August (Abb. 68).

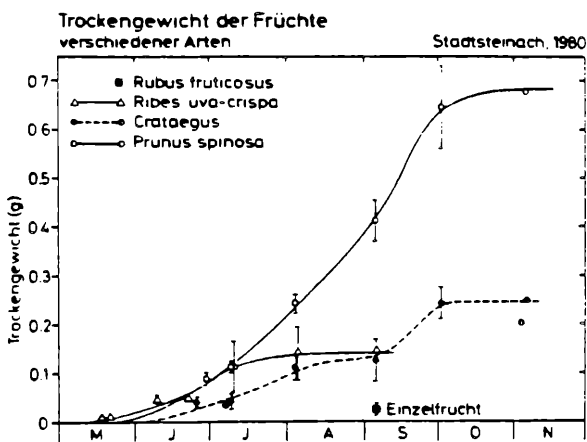


Abbildung 68: Die Veränderung des Trockengewichts der Früchte von *Rubus*, *Ribes*, *Crataegus* und *Prunus* während der Vegetationsperiode. Mittelwerte (mit Standardabweichung) aus mindestens 25 Einzelmessungen. Buchstaben geben Monate an.

Fig. 68: Dry matter increase for fruits during the year. Einzel-frucht: single fruit of *Rubus* (blackberry).

Die Berechnung des Zuwachses geht von einem einfachen statistischen Zusammenhang aus: Der jährliche Längenzuwachs eines Zweiges korreliert linear mit seiner ursprünglichen Länge (Abb. 69). Kleine Triebe (unter 15cm) von *Acer* und *Ribes* zeigen statistisch einen größeren Zuwachs als von *Crataegus* oder *Prunus*. Größere Triebe wachsen besonders gut bei *Prunus* und *Ribes*, allerdings nicht durch apikale Verlängerung wie beim Feldahorn, sondern durch Austreiben von stammfernen Seitenknospen. Es resultiert daher ein kleinerer Höhengewinn als dem Längenzuwachs entspricht. Bei *Acer* und *Crataegus* ist der Zuwachs kleiner, trotzdem wird der größte Längengewinn für den Haupttrieb bzw. Stamm bei diesen beiden Arten gefunden (Tab. 9). Über die Gesamtlänge der Zweige wird die neue Biomasse am Ende der Vegetationsperiode errechnet und der Zuwachs als Differenz zwischen alter und neuer Trockensubstanz bestimmt. *Acer* und *Crataegus* vergrößern ihre ausdauernde oberirdische Biomasse im Verlauf einer Vegetationsperiode um den Faktor 1.5

Tabelle 9
Längenzuwachs sonnenexponierter Triebe während einer Vegetationsperiode (cm/a) bei verschiedenen Arten. Gemessen wurden die 50 längsten Neutriebe im homogenen Bestand auf einer Vegetationsoberfläche von jeweils 25 m².

	Crataegus	Prunus	Ribes	Acer	Rubus	Rosa canina agg.	Cornus sanguinea
mittlerer maximaier Längenzuwachs	47.3 ± 13.2	30.4 ± 14.1	36.7 ± 21.8	57.1 ± 11.0	355 ± 94	132.7 ± 84.7	37.8 ± 13.4
absolut längster vordefundener Längenzuwachs (Einzelwert)	83.1	71.2	89.0	80.1	631	369	72.2

Tab. 9: Maximum length increment of sun exposed branches during a growth period. Upper row: mean maximum increment, lower row: absolute longest increment.

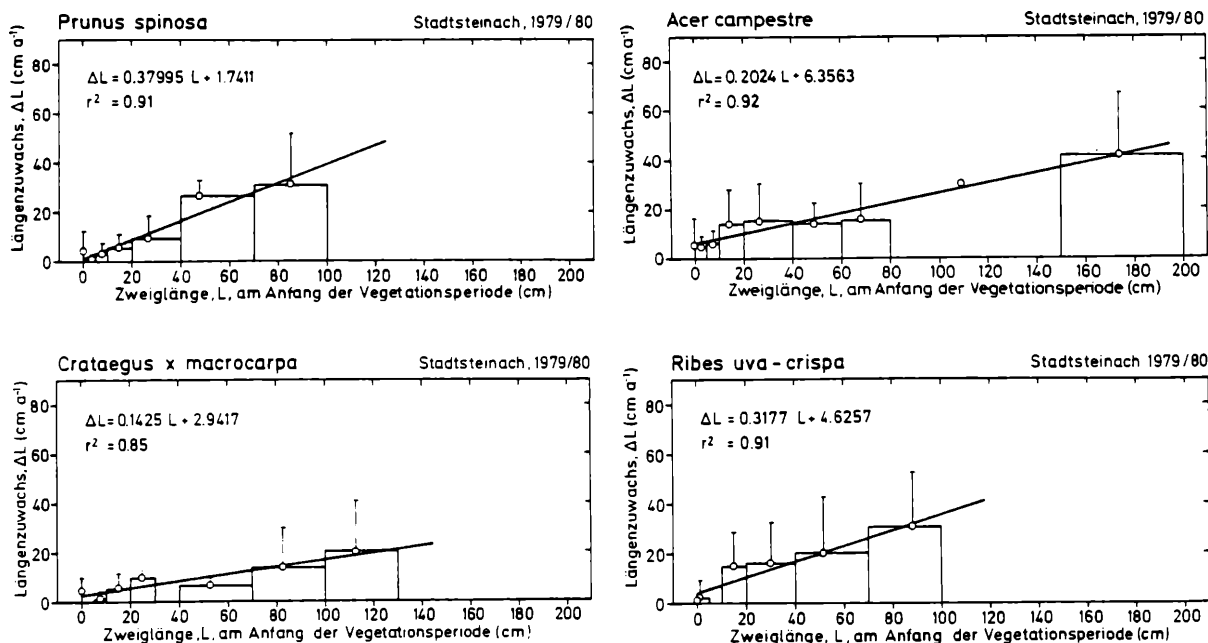


Abbildung 69:

Der Längenzuwachs von Zweigen verschiedener Arten während einer Vegetationsperiode in Abhängigkeit von der Länge vor dem Austrieb. Kreise und Balken geben Mittelwerte (aus mindestens 50 Einzelmessungen) und die Streuung für die zugehörigen Längenklassen (Rechtecke) an.

Fig. 69:

The increase of the length of branchlets (ΔL) in relation to the length of the branch before bud break (L). Length classes and standard deviations are indicated.

Tabelle 10

Zuwachs an oberirdischer Biomasse innerhalb einer Vegetationsperiode bei verschiedenen Arten (Angaben in g Trockengewicht; in Klammern % – Werte; die letzten beiden Zeilen in $g(TG) \cdot g(Blatt-TG)^{-1} \cdot a^{-1}$).

	Crataegus	Prunus	Ribes 1	Ribes 2	Acer	Rubus 1	Rubus 2	Rubus 3
Zweig- und Stamm-biomasse 1980/81	3071.8	376.1	34.5	187.8	5866.6			
Blattbiomasse	640.0 (13)	64.7 (14)	5.9 (11)	30.7 (12)	690.6 (20)	8.0 (41)	15.2 (47)	28.7 (42)
Blütenbiomasse	327.5 (7)	37.9 (8)	0.9 (2)	13.7 (5)				
Fruchtb biomasse	2272.1 (46)	29.1 (6)	0.1 (0)	2.1 (1)				
Stamm- od. Haupt-triebbiomasse	749.3	87.4	30.6	116.5	4982.3	11.5 (59)	16.9 (53)	39.5 (58)
Zweigbiomasse	3954.3	622.8	51.9	285.4	3583.3			
Summe (1981)	7943.1	841.9	89.4	448.4	9256.2	19.5	32.1	68.2
Biomasse-Zuwachs	4871.3 (100)	465.8 (100)	54.9 (100)	260.6 (100)	3389.6 (100)	19.5 (100)	32.1 (100)	68.2 (100)
(Gesamt-)Zuwachs pro (Gesamt-)Blattmasse	12.1	12.6	22.9	21.	9.7	2.4	2.1	2.4
Zuwachs an bleibender Biomasse pro (Gesamt-)Blattmasse	4.1	9.1	19.9	17.8	7.8	1.4	1.1	1.4

Tab. 10:

Increment in above ground biomass during one growth season (in grams or percent of total). Zuwachs: biomass increment. For further translation refer to Tab. 6 and 7.

bis 1.6 (Tab. 10). Der Zuwachs ist sogar größer bei *Prunus* (Faktor 1.9) und *Ribes* (Faktor 2.1 bis 2.4). Der Vergleich mit *Rubus* ist nicht möglich, da bei dieser Art die Ausläufer nur 2jährig sind, danach absterben, und immer neue Ausläufer aus gemeinsamer Wurzel entstehen.

Es zeigt sich, daß bei den baum- und strauchförmigen Arten, sofern sie nicht fruchten, fast der gesamte oberirdische Zuwachs (70 – 90 %) zur Vergrößerung des oberirdischen Sproßsystems führt. Bei dem »Staudenstrauch« *Rubus* sinkt dieser Anteil auf 50 %. Innerhalb kurzer Zeit würde dieses Verhalten der Brombeere zu

einem Überwachsen durch andere Arten führen. Ihre geringe Investition in bleibende oberirdische Biomasse wird aber ausgeglichen durch eine höhere Mobilität. Neutriebe wachsen ohne große Kohlenhydrat-Investition über viele Meter in den Bereich der günstigsten Lichtverhältnisse. Die zusätzliche Fähigkeit, sproßbürtige Wurzeln zu treiben, ermöglicht ihr, mit Ausläufern dem Konkurrenzdruck anderer Arten auszuweichen. Das Verhältnis von oberirdischem Gesamt-Zuwachs zu gesamtem Blattrockengewicht (Spreite und Stiel) einer Pflanze zeigt, wieviel sie pro investierter Blattbiomasse zu wachsen vermag. Der höchste relative Zuwachs wird von *Ribes* erzielt (Tab. 10); bei *Prunus* und *Crataegus* ist er nur geringfügig mehr, bei *Acer* deutlich weniger als halb so groß; am kleinsten ist er bei *Rubus*. Die Betrachtung eines Quotienten aus Zuwachs bleibender oberirdischer Organe (Sproßachsen) und Blattmasse verändert die Reihenfolge der Arten nicht; eine Ausnahme macht der Weißdorn, weil er anscheinend viel Fruchtbio-masse für seine Verbreitung aufwenden muß. Offensichtlich ist *Acer* in der Lage, auch mit kleinerem relativen Zuwachs durch günstigere Wuchseigenschaften gegenüber anderen Arten konkurrenzfähig zu bleiben. Der kleine Quotient für *Rubus* erklärt sich aus dem bereits besprochenen Verhalten.

3.3.2.2.5 Die Kohlenhydratverteilung verschiedener Arten

Eine Betrachtung nur der oberirdischen Wuchsverhältnisse ist unvollständig, da die Wurzel unberücksichtigt bleibt. Es ist daher erforderlich, die Gesamtbilanz und deren Verteilung abzuschätzen. Die CO₂-Bilanz geht von der CO₂-Aufnahme der Gesamtpflanze aus und ermittelt den bekannten Bedarf für Wuchs von Blättern, Sproßachsen und den unbekannten Anteil für Atmung in Sproß und Wurzel sowie den Wurzelzuwachs.

Der jährliche CO₂-Gewinn von Blättern der Sonnenkrone stellt den Bezugswert (100 %) für die Bilanz in den anderen Lichtzonen dar. Aufgrund von Stichprobenmessungen und nach SCHULZE (1970) werden für die untere Lichtzone 93 % der Sonnenkronen-Bilanz angenommen, für Lichtzone III 30 % und Zone IV ein wegen geringer Blattzahl und niedriger CO₂-Assimilation vernachlässigbarer Wert. Die Ermittlung des CO₂-Gewinns der Blätter wird beispielhaft für *Acer* durchgeführt.

Zone	Summe Blatt-TG	spezif. Bilanz	Zwischenbilanz
I	172.6 g	331.96 100%	2522 g (CO ₂)
II	346.8 g	331.96 93%	4711 g (CO ₂)
III	47.7 g	331.96 30%	209 g (CO ₂)
IV	—	vernachlässigt	—
Gesamtbilanz:			7442 g (CO ₂)

Für alle Arten sind die Bilanzierungen in Tab. 11 zusammengestellt. *Rubus* stellt einen Sonderfall dar, da er seine Blätter sukzessiv während der gesamten Vegetationsperiode ausbildet. Es wird angenommen (und durch Stichproben bestätigt), daß das gesamte Blattrockengewicht eines Ausläufers ähnlich dem Längenwachstum zunimmt (Abb. 67D). Im Jahresdurchschnitt sind dann 60 % der spätsommerlichen Blattbiomasse vorhanden, auf welche die Jahresbilanz bezogen wird.

Die höchsten CO₂-Bilanzen pro investierter Blattmasse (mit Bezug auf die Gesamtpflanze) erzielen *Ribes* und *Rubus* (Tab. 11). Die niedrigste Bilanz zeigt *Acer*; bei *Crataegus* ist sie nicht signifikant größer als bei *Prunus*, obwohl der Jahres-CO₂-Gewinn von Sonnenblättern des Weißdorns deutlich höher ist als von Sonnenblättern der Schlehe (Tab. 5). Diese Annäherung ist eine Folge unterschiedlicher individueller Blattzahl und Gesamtfläche (vergl. Tab. 7): Während *Crataegus* nur 64 % der gesamten Blattmasse (bzw. 51 % der Blattflä-

che) in der günstigsten Lichtzone (I) entwickeln konnte, sind es bei dem untersuchten *Prunus* 97 % (bzw. 96 % der Fläche). Dies zeigt aber, daß *Crataegus* in einer mit der Schlehe vergleichbaren Situation eine höhere relative Gesamtbilanz erzielt.

Über Jahresbilanz und Biomasse-Zuwachs während einer Vegetationsperiode (Tab. 10) kann das Verteilungsmuster der Assimilate auf die verschiedenen Organe abgeschätzt werden. Der Konversionsfaktor für fixierte Menge CO₂-Gas in Menge an gewonnenen Assimilaten wird nach LARCHER (1980) bestimmt. Danach entsprechen 1 g assimilierten Kohlendioxids 0.65g organischer Trockensubstanz. Mit 1 % wird der durchschnittliche Aschengehalt mesophytischer Holzgewächse (LARCHER, 1980, S. 243: Blätter 3.5 %, Holz 0.5 %, Borke 5.5 %) geschätzt, da der größte Teil an oberirdischer Biomasse im Holz festgelegt ist. 1 g CO₂ ergibt somit 0.66g Trockensubstanz. (Zu einem Faktor gleicher Größenordnung gelangt man auch mit den Berechnungen von PENNING DE VRIES, 1975a.) Erneut wird die Bilanzierung am Beispiel für *Acer campestre* deutlich: 7442 gCO₂. 0.66 = 4912 g Trockensubstanz. Dieser Gewinn (100 %) verteilt sich folgendermaßen auf den Zuwachs der einzelnen Organe:

Blätter	690.6	100/4912 = 14.06%
Stamm	1029.0	100/4912 = 20.95%
Zweige	1670.0	100/4912 = 34.00%
Summe	= 69.01 %	

Im Wachstum unterirdischer Organe und Rindenatmung fließen 100 - 69.01 = 30.99 % der Assimilate. Entsprechend wurde für alle Arten verfahren. Tab. 11 faßt die Ergebnisse zusammen.

Alle Arten investieren ca. 10 % ihres jährlichen Assimilatgewinns in die Ausbildung von Blättern. In unterschiedlichem Maße wird der Haupttrieb (bzw. Stamm) versorgt. Während bei Ahorn und Brombeere ca. 20 % der Kohlenhydrate oberirdisch im Stamm bzw. Haupttrieb festgelegt (bzw. veratmet) werden, ist dieser Anteil bei Schlehe und Weißdorn bedeutend geringer (unter 5 %). Das Verhalten der Stachelbeere ist variabel und abhängig von der häufig anzutreffenden unterschiedlichen Begünstigung eines Haupttriebes. Es wurde beobachtet, daß längere plagiotrope Ausläufer auch unbewurzelt deutlich sekundär erstarken konnten, während die in hoher Zahl vorhandenen Seitenzweige schlank bleiben. Ein hoher Anteil an Lesesteinen im Boden kann die Ausbildung sproßbürtiger Wurzeln an solchen Ausläufern hemmen. Allgemein wenden Sträucher einen um 10 % höheren Assimilatanteil für den Aufbau von Seitenzweigen auf als Bäume (etwa 45 gegenüber 35 %, Tab. 11). *Crataegus* bildet eine Ausnahme bei hohem Fruchtansatz.

Deutlich unterschiedlich ist der Anteil an Kohlenhydraten, der bei den einzelnen Arten für die unterirdischen Organe und für Atmung in Sproß und Wurzel zur Verfügung steht. Der für Atmung benötigte Anteil ist vermutlich geringer als 10 % der Gesamtbilanz (vergl. PENNING DE VRIES, 1975a und 1975b). Eine hohe Assimilatmenge steht bei *Rubus* für diese Zwecke zur Verfügung. Brombeeren bilden an 1-jährigen Trieben nur kleine Blättchen aus, die das Infloreszenzwachstum unterstützen. Ein großer Betrag der Kohlenhydrate fließt in die Sproßbasis (RAUH, 1938) und kann zur Unterstützung blütentragender Triebe herangezogen werden (vergl. das Verhalten des Längenwachstums während der Blüte, Abb. 67D).

Das Kohlenhydratangebot für Atmung und Wurzelwachstum ist bei blühendem Weißdorn, Schlehe und nichtblühendem Ahorn geringer (27 bis 31 %). Bei nichtblühenden Sträuchern erhöht sich dieser Betrag vermutlich um 10 %. Die Überlegungen werden dadurch kompliziert, daß *Acer* als Stockausschlag einen alten Wurzelstock besitzt; nach 10jährigem Wachstum könnte sich aber das normale, artspezifische Verhältnis

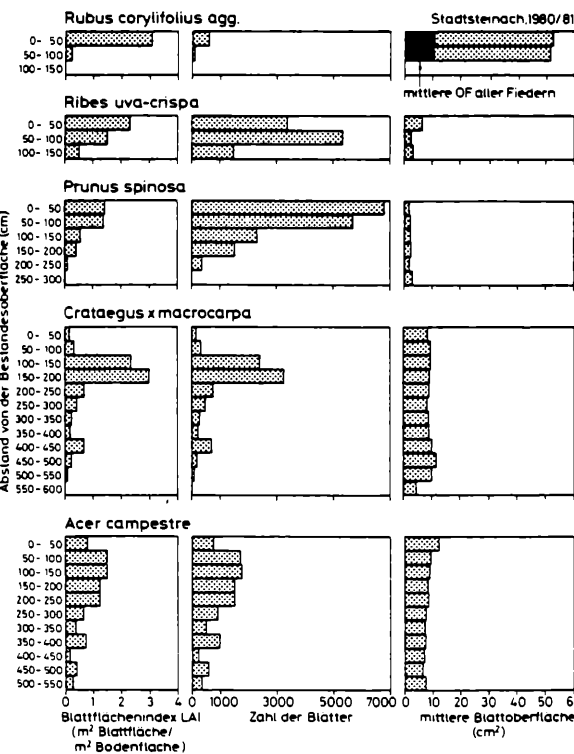
Tabelle 11

Hochrechnung der CO₂-Jahresbilanz für die Versuchspflanzen und der CO₂-Bilanzen pro gesamter Blattbiomasse. Die Verteilung der Assimilate auf verschiedene Organe ist ebenfalls angegeben.

(1981)		Crataegus	Prunus	Ribes 1	Ribes 2	Acer	Rubus 1	Rubus 2	Rubus 3
CO ₂ -Jahresbilanz pro Pflanze (g _{CO₂} a ⁻¹)	I	7252	996.5			2522	88	168.8	319
	II	2777	26.1	101.1	562.4	4711			
	III	164				209			
	IV				—				
	Summe	10193	1022.6	101.1	562.4	7442	88	168.8	319
Gesamtbilanz pro Gesamt-Blattmasse (mit Stiel) (g _{CO₂} g _{TC} ⁻¹)		15.9	15.8	17.1	18.3	10.8	18.3*	18.5*	18.5*
Verteilung der Assimilate (%)	Blätter	9.5	9.6	8.8	8.3	14.1	13.9	11.8	13.6
	Zweige	21.5	44.8	47.2	45.8	34.0			
	Stamm (Haupttrieb)	3.1	4.7	24.9	11.9	21.0	19.7	17.0	18.7
	Wurzel**	27.2	31.0	17.6	29.7	30.9	66.4	71.2	67.7
	Blüten	4.9	5.6	1.3	3.7				
	Früchte	33.8	4.3	0.2	0.6			—	

*im Jahresdurchschnitt nur 60 % der spätsommerlichen Blattbiomasse entwickelt
**einschließlich Rindenatmung oberirdischer Organe

Tab. 11: Determination of total annual carbon input of leaves for the investigated specimens and estimation of assimilate distribution within the plant. Verteilung: distribution, Blätter: leaves, Zweige: twigs and branches, Stamm: stem, Wurzel: root (including cortex respiration of above ground organs), Blüten: flowers, Früchte: fruits.



von aktiver Sproß- und aktiver Wurzelbiomasse wieder eingestellt haben. *Crataegus* zeigt als Kerntrieb vermutlich die ungestörten Beziehungen zwischen Sproß und Wurzel, wohingegen bei der Schlehe die Ausbildung von Wurzelausläufern berücksichtigt werden muß. Die niedrigen Sträucher (*Ribes*) investieren altersabhängig einen etwas geringeren Anteil in die Wurzel (17 bis 30 %).

3.3.2.2.6 Der artspezifische Blattflächenindex und sein Einfluß auf das Lichtklima

Grundsätzlich wäre es für eine Pflanze von Vorteil, möglichst viele Blätter zu exponieren, um eine hohe Stoffproduktion zu erzielen. Dies ist aber nur in gewis-

Abbildung 70: Blattflächenindex, Blattzahl und mittlere Blattoberfläche in Beziehung zur Bestandeshöhe bei *Rubus*, *Ribes*, *Prunus*, *Crataegus* und *Acer*. Zur Ermittlung der Werte wurden dichte, von Insekten unbefallene und homogen aus einer Art aufgebaute Bestandesabschnitte ausgewählt.

Fig. 70: Leaf area indices (LAI), leaf number («Zahl der Blätter») and mean leaf surface area (without insect damage) in relation to the height of a singlespecies stand.

Tabelle 12

Blattflächenindex, Blattzahl, Fruchtmenge und Lichtdurchlässigkeit homogener Bestände von *Crataegus*, *Prunus*, *Ribes*, *Acer* und *Rubus*.

	maximaler Blattflächen- index (m²/m²)	Gesamtzahl der Blätter pro m²	Gesamtzahl der Früchte pro m²	Transmission im Bestand unter maximalem LAI klimatische Bedingungen	% Lichtdurch- lässigkeit (400-800 nm)
<i>Crataegus</i> <i>x macrocarpa</i>	8.5	9066	3411	bewölkt wolkenlos	3.4 ± 0.0 1.8 ± 1.0
<i>Prunus spinosa</i>	3.8	16758	103	bewölkt wolkenlos	7.1 ± 1.7 6.2 ± 2.5
<i>Ribes</i> <i>uva-crispa</i> (im Unterwuchs)	4.3	10224	67	bewölkt wolkenlos	7.6 ± 2.9 10.8 ± 3.3
<i>Acer campestre</i>	8.9	10787		bewölkt wolkenlos	2.0 ± 0.3 2.1 ± 1.5
<i>Rubus fruticosus</i>	3.3	623	10 (Sammelfrüchte)	bewölkt wolkenlos	1.8 ± 0.3 1.5 ± 0.5

Tab. 12:
Leaf area index (»maximaler Blattflächenindex«), leaf number per m² ground area, number of fruits per m², and light transmission in the one-species stands, bewölkt: cloudy, wolkenlos: clear.

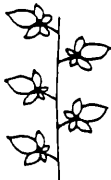
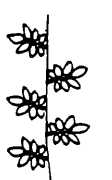
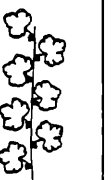
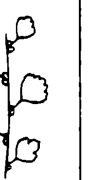
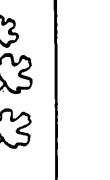
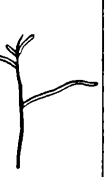
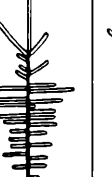
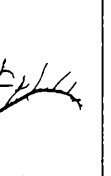
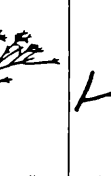
	<i>Rubus</i>	<i>Rosa</i>	<i>Ribes</i>	<i>Prunus</i>	<i>Crataegus</i>	<i>Cornus</i>	<i>Acer</i>
Blattstellung	 dispers	 dispers	 dispers	 dispers	 dispers	 decussiert	 decussiert
Verzweigungsprinzip	sympodial	sympodial	sympodial	sympodial	sympodial	monopodial	monopodial
Longitudinale Symmetrie der Verzweigung (schwarz: Trieb im 1. Jahr, doppelrandig: Triebe im 2. Jahr)	 basiton	 basiton	 schwach basiton	 mesoton-akroton	 mesoton-akroton	 mesoton-akroton	 mesoton-akroton
Laterale Symmetrie der Verzweigung	 stark epiton	 stark epiton	 stark epiton	 schwach epiton	 epiton u. hypoton	 schwach epiton	 stark hypoton

Abbildung 71:
Blattstellung, Verzweigungsform und Symmetrie der Verzweigung von *Rubus corylifolius* agg., *Rosa canina* agg., *Ribes uva-crispa*, *Prunus spinosa*, *Crataegus* spec., *Cornus sanguinea* und *Acer campestre*. Weitere Erläuterung im Text.

Fig. 71:
Phyllotaxy (»Blattstellung«), ramification (»Verzweigungsprinzip«) and branching symmetry of different woody species. Longitudinal symmetry is determined by the branching pattern of the twig in its second year. Laterale Symmetrie der Verzweigung: lateral branching pattern. Full branches: 1-year-old, open branches: 0-year-old, dispers: alternate, decussiert: decussate, basiton (etc): basitonic (and the like), schwach: weakly, stark: strongly.

sen Grenzen möglich, da ab einer bestimmten Blattmasse eine Selbstbeschattung wirksam wird. Beschattungseffekte sind wesentliche Mechanismen in der pflanzlichen Konkurrenz. Es soll daher im folgenden geprüft werden, welche Blattfläche die einzelnen Arten aufbauen können. Blattgröße und Blattstellung erzeugen ein bestimmtes Lichtklima. Ein Maß für die Blattfläche, die innerhalb eines Bestandes von einer Art aufgebaut werden kann, ist der Blattflächenindex LAI. Er wird im geschlossenen, homogenen und von Insektenfraß unberührten Bestand bestimmt.

Die strauchähnlichen Wuchstypen (*Rubus*, *Ribes* und *Prunus*) haben 95 bis 100 % der gesamten Blattflächen an den äußeren Zweigenden ausgebildet (Abb. 70). Nur bei *Acer* und *Crataegus* ist die Schattenkrone stärker entwickelt.

Der Blattflächenindex der einzelnen Vegetationsschichten wird durch Blattzahl und durch die Spreitenfläche bedingt. Eine Differenzierung in Sonnen- und Schattenblätter ist bezüglich der Blattgröße nicht stark ausgeprägt. Somit ist der Blattflächenindex hauptsächlich von der Blattzahl abhängig.

Den höchsten Blattflächenindex weisen die baumfähigen Arten *Acer campestre* und *Crataegus x macrocarpa* auf (Tab. 12). Unter den Sträuchern erreichen Stachelbeeren trotz Ansiedlung im Unterwuchs einen größeren Wert als freistehende Schlehengebüsche. An letzter Stelle folgen dichte Brombeergebüsche.

Die Höhe des LAI bestimmt in Verbindung mit der Blattstellung die Lichtdurchlässigkeit des Bestandes. Ein Extrem sind die dicht aneinander liegenden und horizontal ausgerichteten Spreiten von *Rubus*. Nur 2 bis 4 Blattschichten erhalten ausreichend Licht für eine positive CO₂-Bilanz. Eine höhere Lichtdurchlässigkeit zeigen öfter vertikal ausgerichtete Blätter von *Acer* und *Crataegus*, weshalb der LAI auf 8.5 ansteigen kann. Weißdorn, Ahorn und Brombeere beschatten die Bodenoberfläche am erfolgreichsten (Tab. 12). Im Gegensatz dazu steht die Schlehe. Sie entwickelt nur kleine Blätter, die viel Streulicht hindurchlassen. Darüber hinaus ist im allgemeinen ihr Kronenaufbau lückiger, so daß eine ausreichende Strahlungsmenge anderen Arten im Unterwuchs eine positive CO₂-Bilanz ermöglicht. Das dichte Blattwerk von *Ribes* im Unterwuchs nutzt alles verfügbare Licht.

3.3.2.3 Der Wuchs von Holzgewächsen in Hecken

Positive CO₂-Bilanz und Wachstum sind zwar Voraussetzungen für die Existenz einer Pflanze, bieten aber allein noch keine Erklärung der Konkurrenzkraft einer Art in einem Vegetationsgefüge. Hierbei hat die Verzweigungsform zusätzliche und grundlegende Bedeutung, da sie Voraussetzung für die »Eroberung« des Wuchsraumes ist; sie sorgt für die Entwicklung der Blätter im Licht und ermöglicht somit die Stoffproduktion. Starke Beschattung anderer Arten und möglichst geringe Selbstbeschattung ist im Wettbewerb mit anderen Individuen langfristig von Vorteil.

3.3.2.3.1 Prinzipien der Verzweigung und Wuchstypus der Versuchspflanzen

In den weiteren Betrachtungen werden neben den Versuchspflanzen zwei weitere Arten aufgeführt, die charakteristischen Wuchstypen angehören: *Rosa* und *Cornus*.

Entsprechend der dispersen (spiraligen) Anlage von Achselknospen entwickeln sich die Seitenzweige von *Rubus corylifolius* agg., *Rosa canina* agg., *Ribes uva-crispa*, *Prunus spinosa* und *Crataegus* spec. sympon-

dial, während die decussierte (kreuzgegenständige) Anordnung der Knospen bei *Acer campestre* und *Cornus sanguinea* zu einem Monopodium führt. Aus der Anordnung der Seitentriebe läßt sich ein baum- oder strauchförmiger Wuchs noch nicht ableiten, vielmehr entscheidet die Polarität (Verschiedenheit von Basis und Spitze oder von Ober- und Unterseite) der Triebe über die Wuchsform der Holzgewächse. Diese Verschiedenheit ist Ursache unterschiedlichen Längenzuwachses der Seitentriebe und führt zu einem bestimmten Verzweigungsmuster entlang der Triebachse (longitudinale Symmetrie). Man spricht von akrotoner Verzweigung, wenn der jährliche Längenzuwachs stammferner Seitenzweige größer ist als der Längengewinn von stammnahen. Einen geförderten Längenzuwachs basaler Seitenzweige nennt man Basitonie, und die Förderung von Trieben des mittleren Bereiches der Hauptachse bezeichnet man als Mesotonie.

Das unterschiedliche Wachstum von Ober- und Unterseite eines Triebes wird im Querschnitt der Sproßachse erkennbar (laterale Symmetrie). Bei besonderer Förderung der Oberseite wird die Verzweigung epiton, im anderen Falle hypoton.

Jedes der Holzgewächse besitzt einen eigenen Wuchstypus, der aufgrund bestimmter Kombinationen von longitudinaler und lateraler Symmetrien entsteht. Echte Sträucher sind durch ihre Basitonie gekennzeichnet. Stark basiton wachsen *Rosa*-Arten (Abb. 71). Brombeeren sind sekundär basiton, denn jede Triebbasis ist aus einem ursprünglichen Apex hervorgegangen. Letztlich läßt sich die *Rubus*-Basitonie als Akrotonie eines Vorjahrestriebes auffassen. Nur schwach basiton ist die Stachelbeere. Auch bei *Rosa* und *Ribes* wird trotz des bevorzugten basalen Wachstums noch eine geringe Akrotonie beobachtet. Langtriebe entstehen jedoch überwiegend aus stammnahen basalen Knospen. Akrotoner Wuchs findet sich bei *Prunus*, *Crataegus*, *Cornus* und *Acer*. Er entsteht durch Betonung stammferner Knospen (sekundäre Akrotonie aus mesotoner Verzweigung). Bei *Prunus* und *Crataegus* führt die Förderung des mittleren Zweigabschnittes zu einer Verkümmern der Zweigspitze, was nicht selten durch Absterben der unterdrückten Abschnitte in einem »eckigen« Wuchs resultiert.

Bei den sich epiton verzweigenden Arten (Förderung der Zweigoberseite) *Rubus*, *Rosa* und *Ribes* findet eine Übergipfelung der ursprünglichen Hauptachse statt. Eine nur schwach ausgeprägte Epitonie zeigen die »Baumsträucher« *Prunus*, *Crataegus* und *Cornus*; insbesondere Schlehe und Hartriegel neigen hierzu aber stärker als der Weißdorn. Letzterer nimmt noch am stärksten Baumcharakter an. Er ist in der Lage, auch hypotone Zweige zu entwickeln, die den Haupttrieb

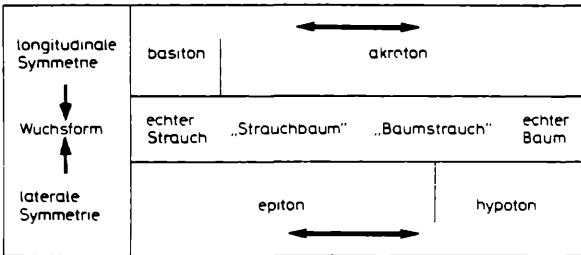


Abbildung 72:

Der Zusammenhang zwischen Verzweigungssymmetrie und Wuchsform. Basitonie tritt im allgemeinen gemeinsam mit epitoner Verzweigung auf und kennzeichnet den echten, stammlosen Strauch. Zunehmende Akrotonie führt bei epitoner Verzweigung zu baumförmigen Sträuchern mit mehr oder weniger ausgeprägtem »Stämmchen«. Überwiegen hypoton angelegte Seitentriebe, so entsteht ein Baum mit deutlichem Stamm.

Fig. 72:
The relationship between type of ramification (longitudinal and lateral symmetry) and growth form (»Wuchsform«). Echter Strauch: shrub, Strauchbaum: tree-shrub, Baumstrauch: shrub-tree, echter Baum: tree.

nicht übergipfeln und dennoch aus seinem Kronenraum herausragen. Vorteil der Epitonie ist die Fähigkeit, schnell Innovationen zu bilden und mit ihnen erneut in die Lichtzone vorzustößen, z. B. nach Sturz oder Bruch von Achsensystemen. Überwiegend hypoton verzweigt sich *Acer campestre*. Die Hypotonie begünstigt die Ausbildung eines echten Stammes mit primär festgelegten Hauptästen, wobei auch basale Äste gefördert werden können, ohne daß es zu einer Übergipfelung kommt; eine »Terrassierung« der Blattflächen wird somit möglich. Hypotonie ist jedoch von Nachteil bei schneller Anpassung an veränderte Situationen. Die Fähigkeit epitoner und hypotoner Verzweigung dürfte besonders günstig sein, wenn kurzfristige Wuchsanpassungen erforderlich sind und langfristig Konkurrenzfähigkeit gegenüber Bäumen erhalten bleiben soll. Bei den untersuchten Arten werden daher in unterschiedlichem Maße die vorgestellten Wuchstypen vorgefunden. Wuchseigenschaften tragen entscheidend zum Erfolg der Arten im Laufe sukzessionaler Veränderungen von Konkurrenzgefügen bei. Das Schema in Abb. 72 faßt die Zusammenhänge zwischen Verzweigungsform und Wuchsform zusammen.

3.3.2.3.2 Der habituelle Wuchs einzelner Arten auf der Grundlage zuvor genannter Verzweigungsprinzipien

Acer campestre wächst unter ungestörten Bedingungen als Baum (Abb. 73A). Auffällig sind dennoch die kurz über dem Boden auftretenden Seitenäste. Es wurden mehrere Fälle beobachtet, in denen meterlange Äste auf dem Boden (bzw. Lesesteinriegel) aufliegend aus einem Heckengefüge (oder Kronenbereich isoliert stehender Bäume) wuchsen und sich im unteren Mantelbereich aufrichtend teilweise sogar epiton verzweigten (Abb. 73B, Abb. 8 Feld 4: östlicher Mantel und Abb. 5). Diese Eigenschaft erinnert noch an Sträucher mit

Ausläufersprossen; allerdings wurde in keinem Fall eine Bewurzelung dieser Seitenäste festgestellt. Die Folge hypotonen Wachstums zeigt sich bei der Ausbildung einer seitlichen Krone: Ohne Verkrümmung des Stammes dringen die Hauptäste in den Mantelbereich vor. Der Wuchstyp von *Acer* kann sich mit derselben Verzweigungsform auch mit einer schmalen Krone im Heckendach etablieren, indem neue, akroton angelegte Seitenzweige in der äußersten Krone entstehen und stärkere Äste bei Aufwärtskrümmung hypotone Seitentriebe ebenfalls zum Licht hin entwickeln. *Acer campestre* steht in seiner Wuchsform zwischen den eigentlichen Bäumen und den Sträuchern.

Die Hauptachse von *Cornus sanguinea* wächst ebenfalls über eine Apikalknospe baumförmig. Seitenäste weisen jedoch stärkere Epitonie auf als bei *Acer*, so daß eine Übergipfelung stattfinden kann. Nach der Ausbildung eines apikalen Blütentriebes wird am Ende der Vegetationsperiode keine endständige Knospe angelegt, so daß im folgenden Jahr die lateralen Knospen austreiben und scheinbar dichotom angeordnete Triebe entstehen (Abb. 74). Folglich wird nur selten ein deutlicher Stamm und meist nur ein »Strauchbaum« entwickelt. Die Epitonie tritt unter ungünstigen Lichtverhältnissen im Mantel einer Hecke deutlich hervor.

Die mitteleuropäischen *Crataegus*-Arten wachsen im Jugendstadium strauchförmig, wobei sich aber ein schwach entwickeltes »Stämmchen« bildet (Abb. 75). Die Seitenzweige verhalten sich zwar deutlich, im Vergleich zu *Rosa* aber nur schwach epiton. Mit zunehmendem Alter setzt sich der baumförmige Charakter über hypotone Verzweigung sekundär wichtig gewordener Äste durch. Aber auch an freistehenden »Baumsträuchern« werden lange, epitone Innovationen gefunden, die anders als bei *Rosa* an ihrer Spitze nicht bogig gekrümmt sind. Die Fähigkeit zur Bildung epitoner Langtriebe, die sekundär sogar Stammfunktion übernehmen

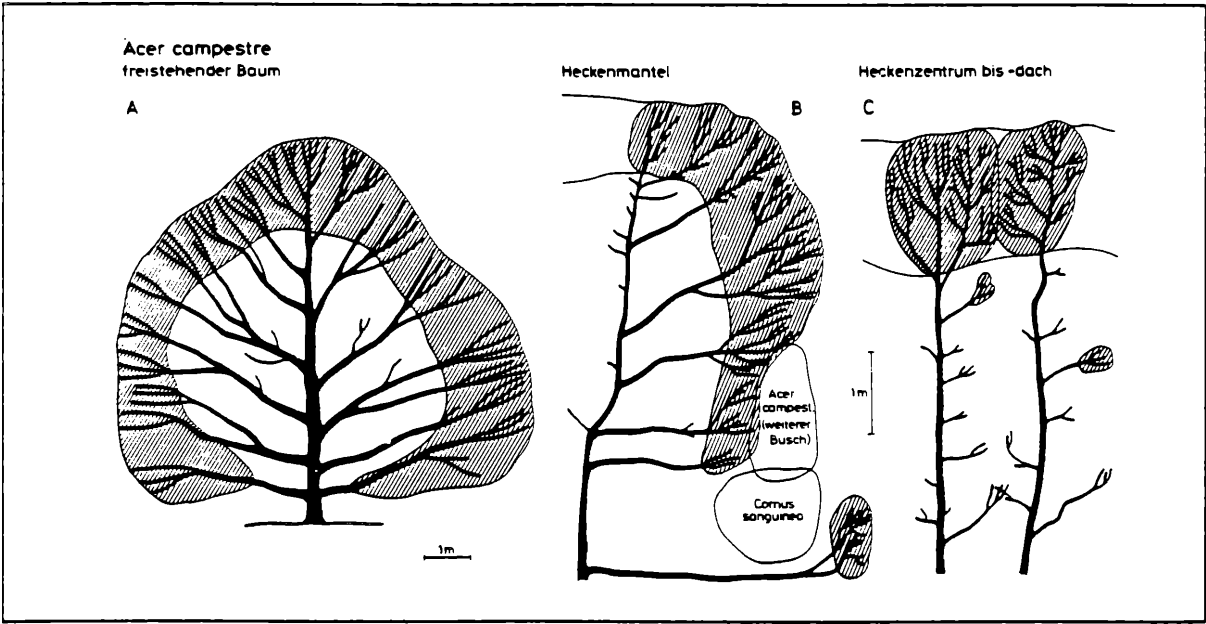
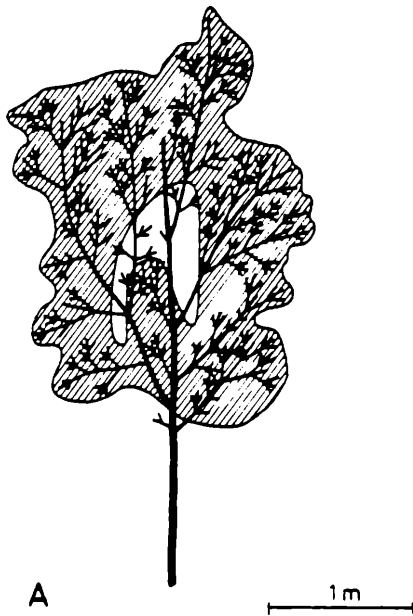


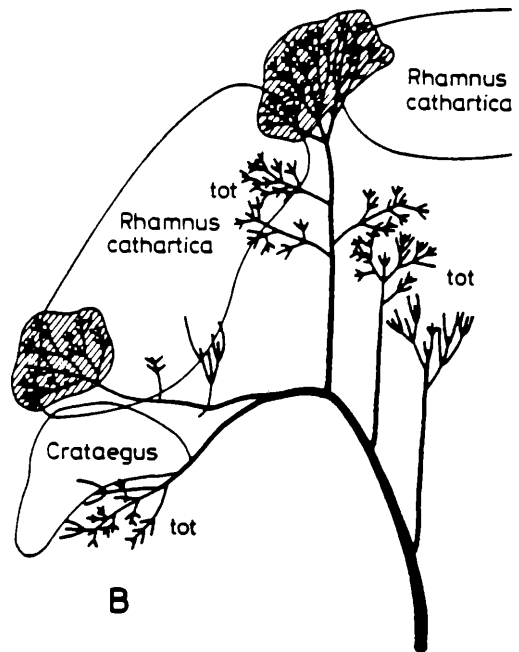
Abbildung 73: Der Wuchs von *Acer campestre* als freistehender Baum mit tiefliegenden Ästen (A), im Heckenmantel mit deutlicher Vorzugsrichtung der Astbildung (B) und im zentralen Abschnitt eines Flurgehölzes mit fast zylindrischer Krone (C). Die Schraffur gibt den beblätterten Bereich an, offene begrenzte Flächen markieren die Krone anderer Arten.

Fig. 73: Growth forms of *Acer campestre* under different competitive pressure. Undisturbed growing (A), growing in the canopy side (B) or in the canopy crown (C). Hatched area indicates foliage.

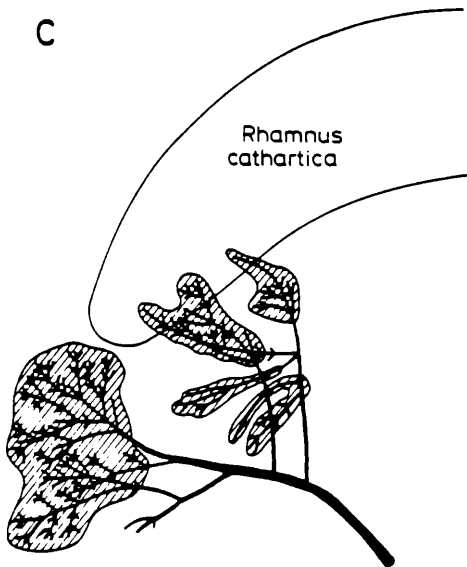
Cornus sanguinea
freistehend, baumförmig



Zentrum bis Mantel



Zentrum bis Mantel



Zentrum bis Mantel

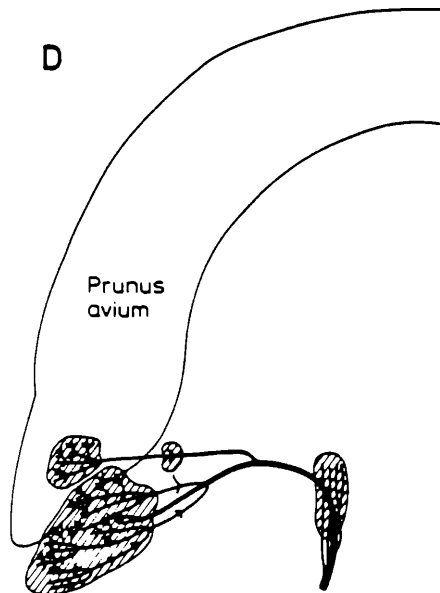


Abbildung 74:

Der bäumchenförmige Wuchs (»Strauchbaum«) von *Cornus sanguinea* bei unbedrängtem Wachstum (A), im Mantel der Hecke mit deutlich hervortretender Epitonie (B) und (C) und andeuteter Basitonie bei Lage des »Stämmchen«-Fußes im Heckenzentrum (D). Die Schraffur gibt den beblätterten Bereich an, offene begrenzte Flächen markieren die Krone anderer Arten.

Fig. 74:

Growth forms of *Cornus sanguinea* under different competitive conditions. A: undisturbed growing, B, C and D: growing from the centre into the canopy side. Hatched area indicates foliage.

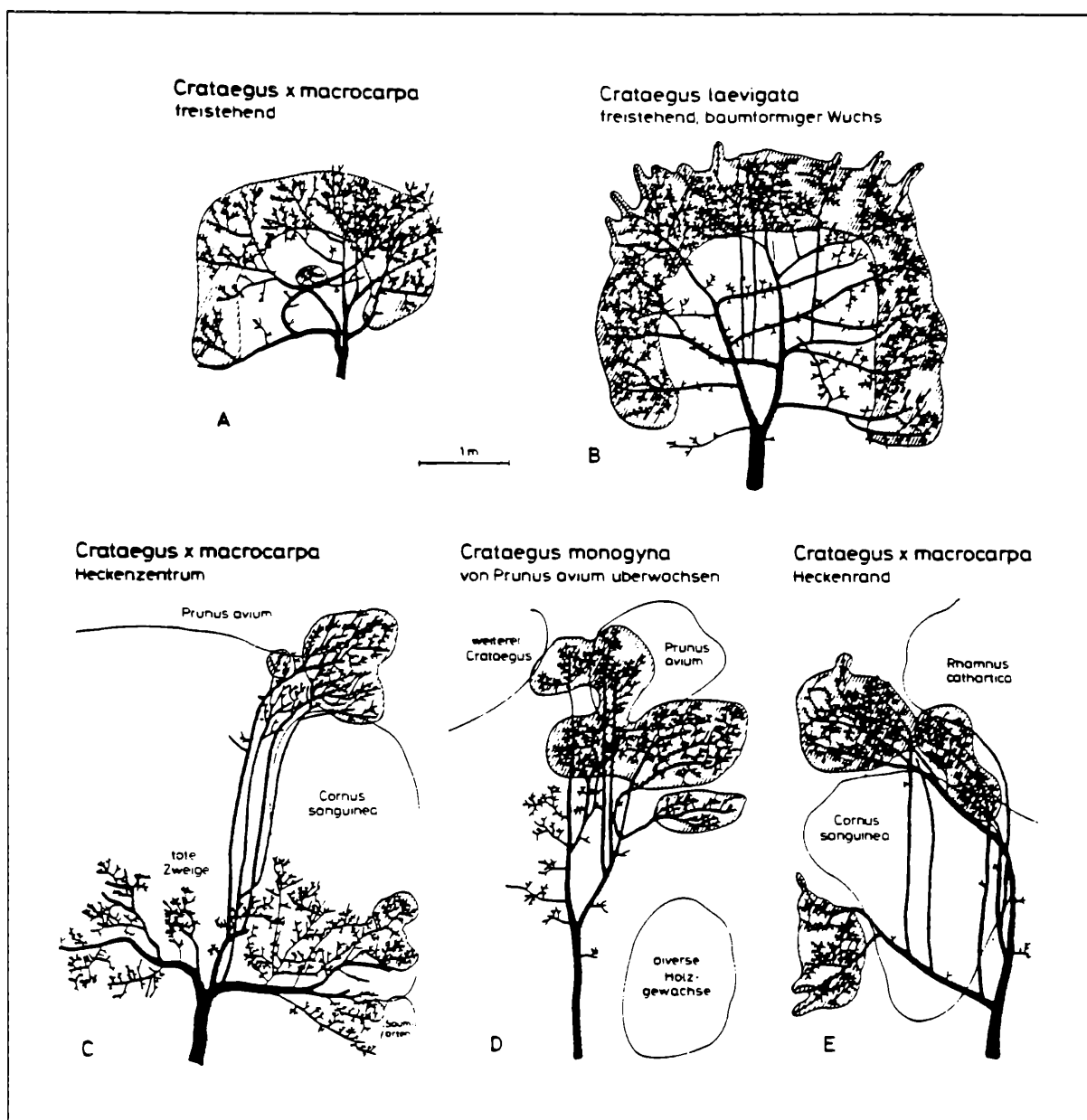


Abbildung 75:

Der bäumchenförmige Wuchs eines jungen freistehenden *Crataegus* (A), eines freistehenden älteren *Crataegus* (»Baumstrauch«) mit zum Teil hypoton angelegten Ästen, aber auch langen epitonen Innovationstrieben (B), im zentralen Bereich der Hecke über mehrere Meter lange Innovationstrieb in das Dach vorstoßend (C) und im Heckenmantel (D bis E). Die Fähigkeit zur Bildung langer orthotroper Zweige ist bei *Crataegus* deutlich ausgeprägt. Die Schraffur gibt den Blattbereich an, offene Felder markieren den Kronenraum anderer Arten.

Fig. 75:

Growth forms of *Crataegus* spec. under different competitive conditions. There are transitions between shrub and tree growth, indicated by long upright growing branches. A and B: undisturbed growing, C and D: growing in the centre of a hedge, E: growing in the canopy side. Hatched areas indicate foliage.

können, äußert sich auch hier besonders unter extremen Lichtbedingungen im Schatten des Bestandesinneren (Abb. 75C bis E).

Auch bei *Prunus spinosa* lassen die jungen Schößlinge ein schwach entwickeltes »Stämmchen« erkennen. Es überwiegt epitone Achsenförderung, obwohl sie schwach ausgeprägt ist. Hypotones Verhalten (Abb. 76B, E) und starke Förderung epitoner Innovationen (Abb. 76D) wurden nur äußerst selten angetroffen, so daß Schlehen im typischen Fall »Strauchbäumchen« bilden.

Ribes und *Rosa* verhalten sich wie echte Sträucher (Abb. 77A und 78A). Unter Lichtmangel vermögen Stachelbeeren über epiton verzweigte Ausläufer aus

dem Heckenzentrum vorzustößen (Abb. 77B). Bei epitoner Basitonie gelingt es *Rosa* nur selten, Haupttriebe mit »Stammfunktion« zu entwickeln. Meist entstehen dann eckig wirkende Triebssysteme (Abb. 78B), die später absterben, wenn erneut basiton Langtriebe ausgebildet werden. Die Innovationen können in einer Vegetationsperiode mehrere Meter erreichen (Tab. 9), besitzen aber kein ausreichendes Dickenwachstum, um langfristig eine Existenz in einem von Baumsträuchern geformten Heckendach zu ermöglichen (Abb. 78C). *Rubus fruticosus*-Arten treiben im typischen Fall Triebe, die anfänglich orthotrop wachsen, später in einem lichtkonkurrenzfreien Biotop zu plagiotropem Wachstum übergehen und sich schließlich im Herbst positiv

Prunus spinosa
freistehend

alte Schlehe, im Heckenverband etabliert, baumförmiger Wuchs

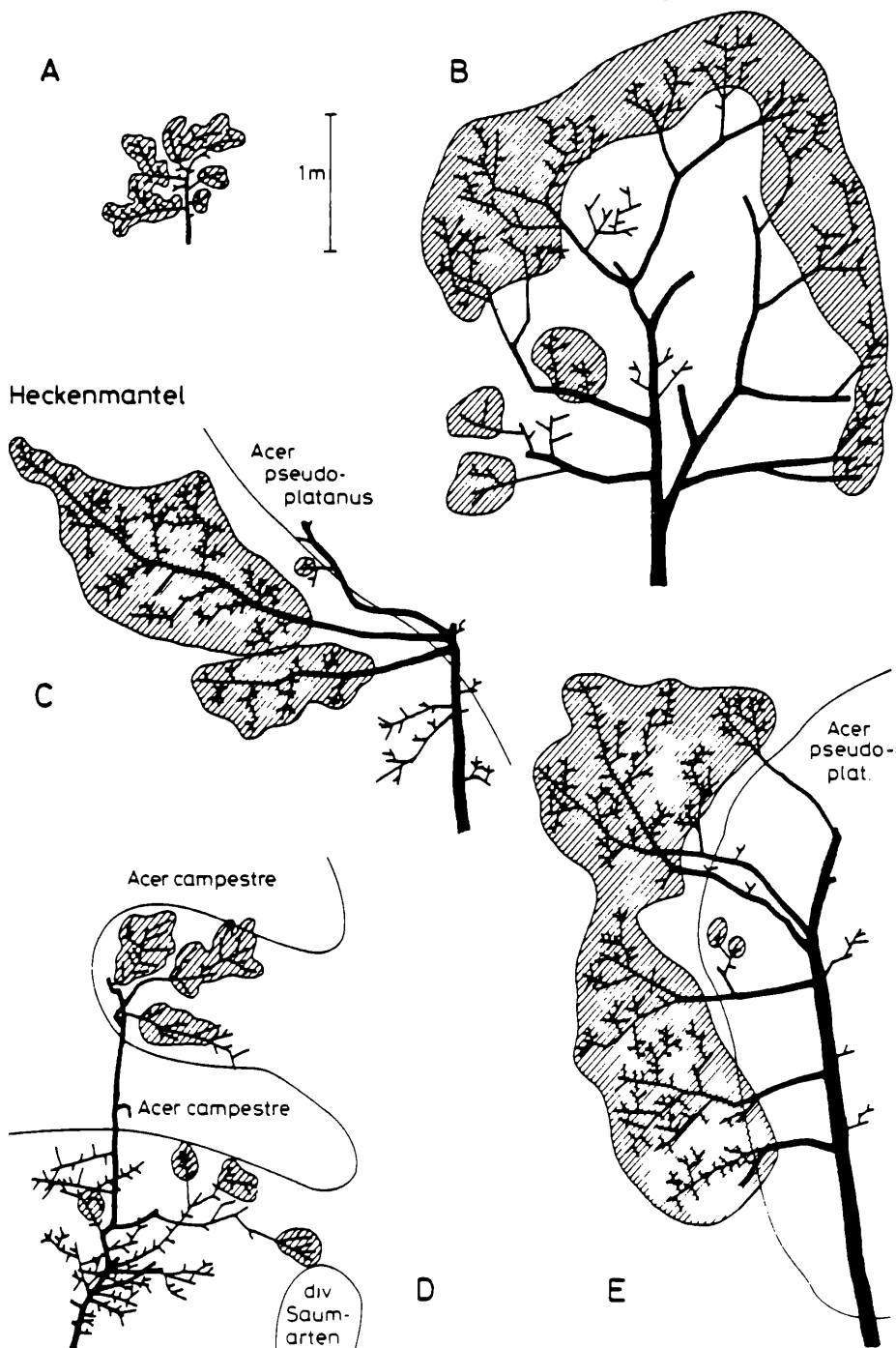


Abbildung 76:

Der bäumchenförmige Wuchs von *Prunus spinosa* (»Strauchbaum«) als freistehende Jungpflanze (A), im Heckenverband etabliert (mit diesem Habitus nur selten anzutreffen) (B) und im Heckenmantel (C bis E). Unter mehr als 150 untersuchten Individuen wurde nur ein einziges mit einem längeren Innovationstrieb (D) gefunden. Die Fähigkeit zur Bildung solcher Seitenzweige ist nur äußerst schwach ausgeprägt, weshalb ein Vorstoßen in das Heckendach analog zum Weißdorn (Abbildung 75B bis E) nicht möglich ist. Weitere Angaben im Text.

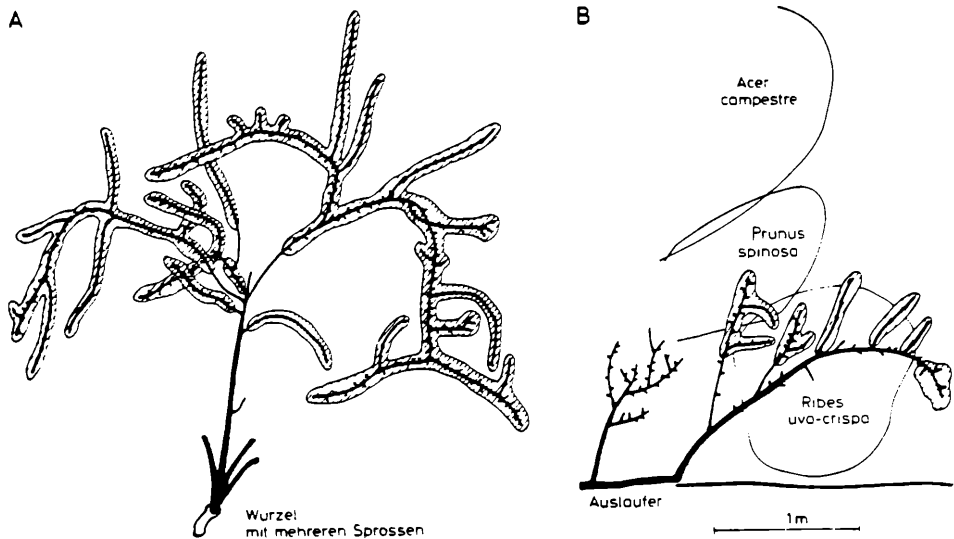
Fig. 76:

Growth forms of *Prunus spinosa* under different competitive conditions. A and B: undisturbed growing, C, D and E: growing in the centre or canopy side. Longer, upright branches (D) were observed only for very few occasions. Hatched area indicates foliage.

Ribes uva-crispa

Heckenzentrum bis -mantel, im Unterwuchs ausreichend Licht – keine Vorzugsrichtung

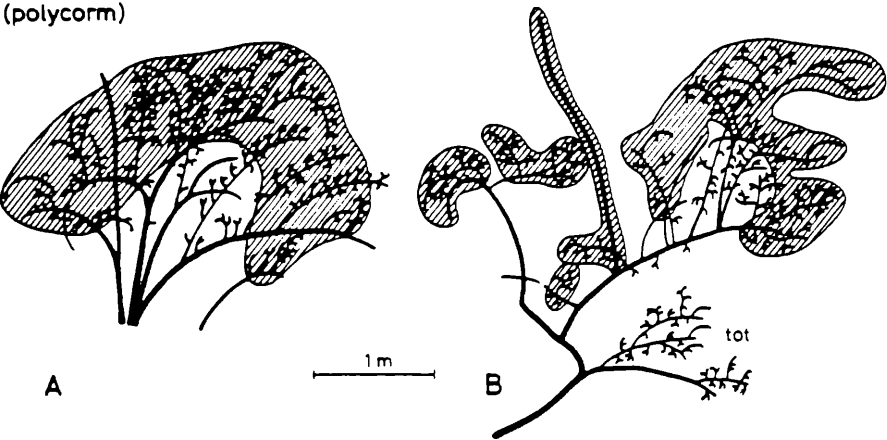
Heckenmantel, dichtes Gebüsch, einzelner Trieb



Rosa canina agg.

freistehend, springbrunnenartig (polycorm)

freistehend, einzelner Cormus



Heckenzentrum bis -mantel

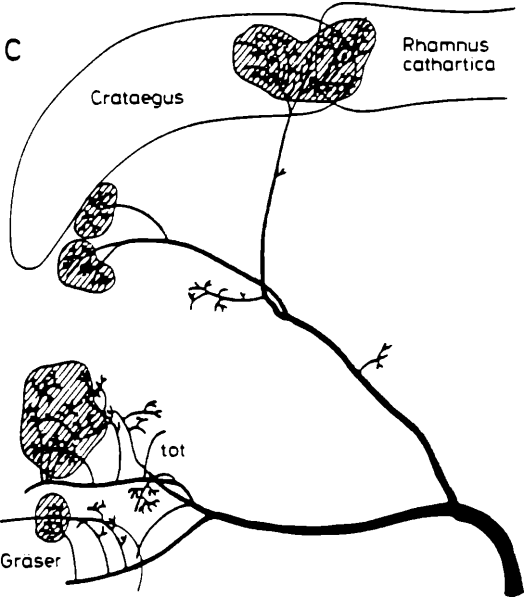


Abbildung 77:

Ribes uva-crispa kann nur strauchförmig wachsen. Im unteren Heckenmantel wächst sie bei ausreichendem Lichtgenuß ohne Vorzugsrichtung und verzweigt sich basiton (A). Mit dichter werdendem Bestand folgt sie dem Heckenmantel über Ausläufersprosse (B). Die Schraffur gibt den Blattbereich an, offene begrenzte Flächen markieren den Kronenraum anderer Arten.

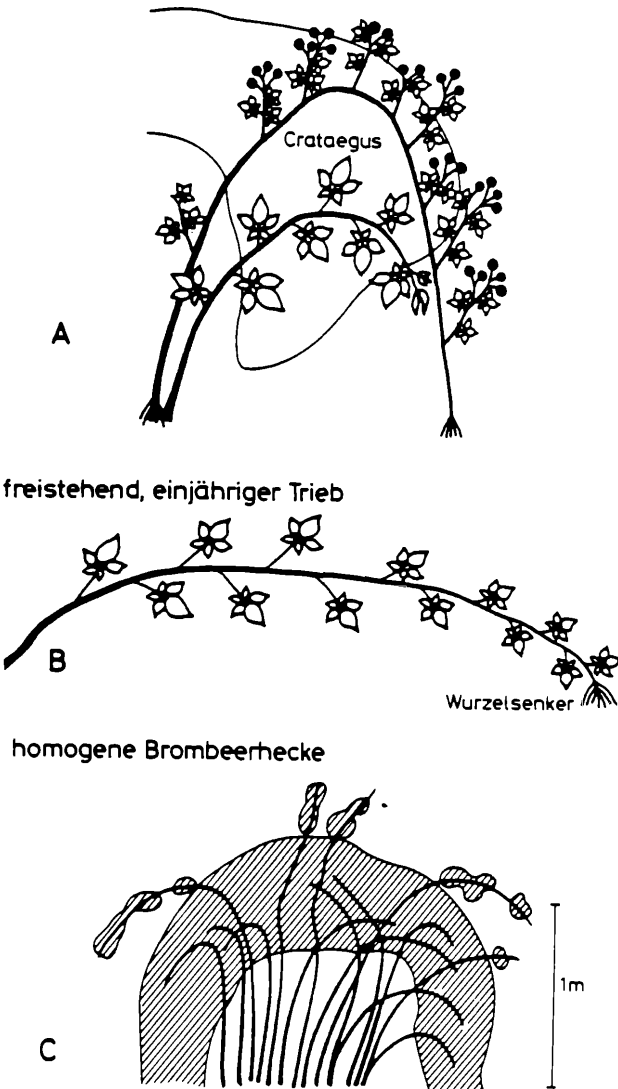
Fig. 77:
Ribes, a shrub, occurs in the understory. A: growth form if light is not limiting, B: a single runner. Hatched area indicates foliage.

Abbildung 78:

Rosa canina agg. bildet echte Sträucher, die freistehend »springbrunnenartig« ihre Sproßachsen ausbreiten (A). Dieser Habitus ist eine Folge epiton-basitoner Verzweigung. Absterben stammferner Triebabschnitte führt auch bei konkurrenzfreiem Wuchs zu eckigen Formen (B). Im Heckenzentrum und Mantel werden unter Lichtmangel schon in einer Vegetationsperiode basal angelegte Langtriebe von mehreren Metern Länge entwickelt, die ein nur schwach entwickeltes Dickenwachstum aufweisen, meist nach wenigen Jahren wieder absterben und sich nur selten bäumchenförmig verzweigen (C).

Fig. 78:
Growth forms of *Rosa canina* under different competitive conditions. A: undisturbed growing plant, B: undisturbed growing single cormus, C: growth form in the centre of a hedge.

Rubus corylifolius agg.
aus Hecke wachsend, ein- und zweijähriger Trieb



geotrop weiterentwickeln (Abb. 78A). Im Heckengefüge wird der plagiotrope Wuchs zugunsten eines positiv bzw. negativ geotropen Verhaltens unterdrückt (Abb. 79B). Bevor die Sproßspitze den Boden erreicht, werden an ihr Adventivwurzeln erkennbar, die sich im Boden verankern und die Sproßknospe in die Erde hineinziehen. Hierbei wird der Sproßvegetationspunkt wiederum zu negativ geotropem Wuchs umgestimmt und treibt im nächsten Frühjahr mit neuen Ausläufern aus. Der alte Sproß bildet im zweiten Jahr Infloreszenzen und stirbt danach ab. Lediglich die eingewurzelte, verholzende Sproßbasis bleibt erhalten und treibt im Frühjahr erneut aus. Auf diese Weise können dichte, ausschließlich aus Brombeeren bestehende Gebüsche entstehen (Abb. 79C).

Für *Crataegus*, *Prunus* und *Acer* wurden Internodienlängen neu entwickelter Triebe in verschiedenen Lichtexpositionen untersucht (Tab. 13). Weißdorn und Schlehe strecken ihre Internodien unter ungünstigen Lichtverhältnissen deutlich. Dadurch wird der Wuchs lückiger. Im Durchschnitt wurde bei *Acer campestre* keine Veränderung der Internodienlänge im Unterwuchs gegenüber exponierter Lage festgestellt. Jedoch differenziert er zwischen verschiedenen Trieben unter Lichtmangel: Eine deutliche Internodienstreckung weisen nur solche Triebe auf, die länger als 10 cm sind, während kleinere vernachlässigt werden. Offensichtlich erfolgt eine »Investitionslenkung« mit Bevorzugung langer Triebe im günstigeren Lichtklima (z. B. Lichtflecken). Die für *Crataegus* typischen orthotropen Innovationen erfahren ebenfalls eine Internodienstreckung, was ihre Funktion einer Exponierung neuer Zweigsysteme zum Licht begünstigt. Dennoch sind die Abstände zwischen den Blattknoten nur unwesentlich gefördert gegenüber plagiotropen Jungtrieben unter gleichen ungünstigen Lichtverhältnissen. Sie vermögen jedoch in mehreren aufeinanderfolgenden Jahren die am weitesten terminal gelegene Knospe zu fördern (echte Akrotonie), so daß die Innovationen sympodiale Bäumchen formen.

Abbildung 79:

Rubus fruticosus mit dem Formenkreis *corylifolius* agg. treibt aus einer hypogäischen Sproßbasis im ersten Jahr normalerweise unverzweigte Ausläufer, die auf Brache überwiegend plagiotrop wachsen (B), sich am Ende der Vegetationsperiode an ihrer Spitze bewurzeln (Wandersprosse), im zweiten Jahr blühen (Infloreszenzen mit schwarz angeordneten Blüten, Bild A) und danach absterben. Die Ausläufer erreichen in einem Jahr mehrere Meter Länge, dringen auch vom Heckenzentrum schnell in den äußeren Mantelbereich vor und besiedeln den Saum über Wurzelnsenker (A). Kurze Umtriebszeiten und Heckenbrände fördern die Bildung dichter, homogener Brombeer-Gebüsche (C).

Fig. 79:
Rubus corylifolius grows with runners from a subsoil stembase in the first year and forms adventitious roots at the top of the stem (A and B). In the second year inflorescences are formed (A). The runner dies after flowering, only the stembases survive. C: a pure, singlespecies stand of *Rubus* (blackberry).

Tabelle 13

Die Veränderung der Internodienlängen junger Triebe von *Prunus*, *Crataegus* und *Acer* in Abhängigkeit vom Lichtgenuß (Angaben in cm).

Art	lichtexponiert	Unterwuchs
<i>Prunus spinosa</i>	1.14 ± 0.31	2.37 ± 0.79
<i>Crataegus x macrocarpa</i>	1.84 ± 0.41	2.86 ± 0.69*
- orthotrope Triebe	—	3.01 ± 0.62
- plagiotrope Triebe	—	2.73 ± 0.79
<i>Acer campestre</i>	4.06 ± 1.25	4.31 ± 2.74*
- Triebe ≤ 10 cm	—	1.74 ± 0.75
- Triebe > 10 cm	—	6.01 ± 2.18

*alle Triebe

Tab. 13:

The effect of light regime on the length of internodes of young twigs (in cm) of *Prunus*, *Crataegus* and *Acer*. Lichtexponiert: sun exposed, Unterwuchs: understory, Trieb: twig.

3.3.2.3.3 Ausfüllung des Wuchsräum durch art-spezifisches Wachstum

Für die pflanzliche Existenz ist neben den bereits besprochenen Komponenten CO₂-Bilanz, Assimilatverteilung und Zuwachs an (oberirdischer) Biomasse die Ausfüllung des Wuchsräum mit Zweigsystemen eine entscheidende Größe. In den beiden vorangegangenen Kapiteln wurde gezeigt, wie sich die einzelnen Arten verzweigen. Für die oberirdische Konkurrenzfähigkeit ist jedoch weder der Biomasse-Zuwachs für sich noch das Verzweigungsmuster allein ausschlaggebend, sondern die gemeinsame Wirkung beider Faktoren während der Besetzung eines Freiraumes: Pflanzen, die bei gleichem Aufwand an Trockensubstanz einen größeren Raum ausfüllen, sollten konkurrenzkräftiger sein; die Geschwindigkeit, mit der ein freier Wuchsraum »ge-

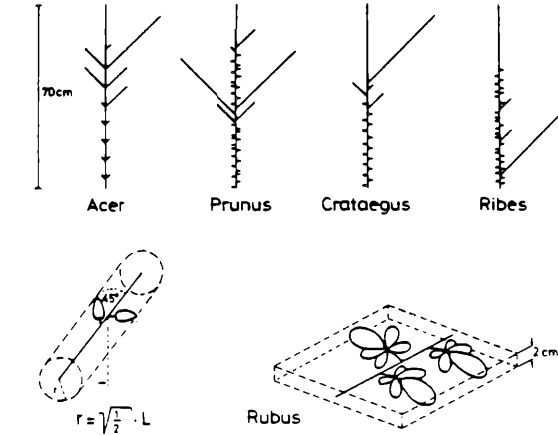


Abbildung 80:

Die Verzweigung repräsentativer Zweigsysteme von *Acer*, *Prunus*, *Crataegus* und *Ribes*. Um die Achsen gedachte Zylinder kennzeichnen den ausgefüllten Wuchsraum. Die Wandersprosse von *Rubus* besetzen ein schmales Raumband. Nähere Erläuterungen erfolgen im Text.

Fig. 80:

Determination of volume occupied by representative branching systems of *Acer*, *Prunus*, *Crataegus*, *Ribes* and *Rubus*.

nutzt« wird, spielt hierbei aber eine wesentliche Rolle, ebenso die Blattflächen-Dichte. Grundsätzlich ist es günstiger, eine möglichst weit vom Boden entfernte Krone zu entwickeln, um viele Zweige außerhalb des Ausdehnungsbereiches von Konkurrenten zu entfalten. Im folgenden wird für die Arten *Prunus*, *Crataegus*, *Acer*, *Ribes* und *Rubus* der Trockensubstanzaufwand für die Raumausnutzung an gleichlangen, sonnenexponierten Zweigsystemen untersucht.

Unter Verwendung der artspezifischen Verzweigungshäufigkeit und der Verteilung von Seitenzweiglängen (Abb. 64 und 65) und unter Berücksichtigung der artspezifischen Verzweigungsmuster (Abb. 71) er-

Tabelle 14

Der artspezifische Wuchsraum gleichlanger Zweigsysteme von *Prunus*, *Crataegus*, *Acer* und *Ribes* in Relation zum Trockengewicht und die Intensität seiner Beblätterung. Für *Rubus* wurde der Wuchsraum abweichend definiert (vergl. Abb. 80 und die Erläuterungen im Text).

	Prunus	Crataegus	Acer	Ribes	Rubus			
					einschließlich Lücken* zwischen Blättern Banddicke		abzüglich Lücken* zwischen den Blättern Banddicke	
					1 cm	2 cm	1 cm	2 cm
Zweige: Volumen/Trockengewicht (ml/g)	41.9	99.8	270.0	85.7	471.3	942.6	141.4	282.8
Zweige mit Blättern: Volumen/Trockengewicht (ml/g)	38.3	78.3	134.0	79.6	249.5	498.9	74.8	149.7
Intensität der Beblätterung: Oberfläche/Volumen (cm ² /l)	235	258	364	153	302	151	1010	505

*Lücke: Quader aus Gesamtblattlänge, kürzestem Abstand zwischen den Fiederspitzen benachbarter Blätter und 2 cm Höhe. Die Summe aller Lücken beträgt ca. 70% des Gesamtvolumens.

Tab. 14:

The species-specific volume occupied by branch systems of similar length in relation to twig dry weight. Intensität der Beblätterung: intensity of foliage. For further translations see tables 6 and 7.

folgte die Bestimmung des Aufbaues von repräsentativen Zweigsystemen einer Gesamtlänge von 70 cm; in Abb. 80 ist das Ergebnis dargestellt. Seitenzweige 2. Ordnung wurden nicht eingezeichnet, da sie für die (höchstens) 3 Jahre alten Triebe keine Volumenvergrößerung bewirken; ihr Trockengewicht wird aber berücksichtigt. Für die Arten *Prunus*, *Crataegus*, *Acer* und *Ribes* wird in diesem Ansatz das durch die Zweige ausgefüllte Volumen folgendermaßen definiert: Um die dargestellten Triebe werden Zylinder gedacht, deren Radien dem Produkt $1/2^{0.5}$ Gesamtblattlänge (Spreite und Stiel) entsprechen (vergl. Abb. 80: Die Blätter stehen 45 Grad von den sie tragenden Achsen in allen Raumrichtungen ab) und dessen Höhe durch die Zweiglänge gegeben ist. Die Summe aller sich nicht überschneidender Zylinder einschließlich der Volumina, die von mehreren Zweigen gleichzeitig besetzt sind, diese einfach gewertet, ergibt das gesuchte Gesamtvolumen. Für *Rubus* wird der besetzte Wuchsraum abweichend definiert, da er sich im vegetativen Zustand selten verzweigt; seine Blattspreiten werden überwiegend parallel zum Trieb, mit diesem eine Ebene bildend, entfaltet. Um einen solchen Trieb wird ein 2 cm dickes Raumband gedacht (Abb. 80), dessen Dicke der Abweichung der Blätter aus der Ebene entspricht. Das Ergebnis ist abhängig von der Höhe des Bandes; somit ist ein direkter Vergleich mit den anderen Arten nur begrenzt möglich.

Prunus füllt pro aufgewendeter Trockensubstanz das kleinste Volumen aus (Tab. 14); bei *Ribes* und *Crataegus* ist der Raumgewinn doppelt so groß, bei *Acer* beträgt er das 5- bis 6-fache; die Reihenfolge ist unabhängig davon, ob als Bezugssystem die gesamte oder nur die bleibende Trockenmasse am Ende der Vegetationsperiode verwendet wird. Die Blattoberflächen-Dichte (OF/Volumen) ist bei *Acer* am größten, bei *Crataegus* nur wenig größer als bei *Prunus*, und am kleinsten bei *Ribes*. Der Feldahorn nutzt demnach ein großes Volumen besonders intensiv für die Entfaltung seiner Blätter; die Schlehe hingegen vermag bei gleichen Kosten ein kleineres Volumen nur sehr extensiv auszufüllen. Stachelbeeren stellen wegen ihres Standortes im mantelnahe Unterwuchs einen Sonderfall dar; sie nutzen aber auch für exponierte Zweigsysteme nur extensiv ihren Wuchsraum.

Aufgrund des lianenartigen Wuchses und der Ausbildung flächiger »Schleiergesellschaften« (WEBER, 1974) wird von *Rubus* nur ein geringes Volumen in der Kronenperipherie überwachsender Arten ausgefüllt. In Tab. 14 werden verschiedene Volumendefinitionen für diese Art verwendet. In jedem Fall wird erkennbar, daß zwar ein Volumen mit geringer Tiefe besetzt wird, dieses aber unter geringem Aufwand an Trockensubstanz. Werden die zwischen den Blättern verbleibenden Lücken als nicht besetztes Volumen aufgefaßt (sie können von anderen Arten genutzt werden), ist die Ausfüllung des Volumenbandes bei der Blattentfaltung hoch. Dies steht im Einklang mit einem geringen maximalen Blattflächenindex (Tab. 12). *Rubus* vermag zwar andere Arten durch seinen flächigen Wuchs nicht zu verdrängen, jedoch bei Überwachung stark zu beschatten.

3.4 Diskussion

3.4.1 Die Bedeutung von Kohlenstoff- und Wasserhaushalt für die Konkurrenzfähigkeit der Arten

Hecken weisen starke klimatische Gradienten auf (Abb. 14 bis 17) und sind durch ein floristisches Gefälle bezüglich der Holzgewächse gekennzeichnet (Abb. 9 bis 13). Es liegt daher nahe, zwischen Mikroklima und dem Vorkommen der Arten einen Zusammenhang zu sehen, denn Kohlenstoff- und Wasserhaushalt hängen sowohl von pflanzlichen wie auch von klimatischen Faktoren ab und müssen, als Voraussetzung für jegliches Wachstum, ausgeglichen sein.

Die Untersuchungen zeigen, daß zwischen Holzarten

verschiedener Heckenbereiche, wie z. B. *Ribes uva-crispa* (mantelnahe Unterwuchs), *Acer campestre*, *Crataegus x macrocarpa* (beide Heckendach) und *Prunus spinosa* (Heckenmantel), nur geringe Unterschiede in der Lichtabhängigkeit der CO₂-Assimilation von Sonnenblättern bestehen (Abb. 29); nur bei *Rubus corylifolius* liegt die CO₂-Aufnahme auf einem höheren Niveau. Die Stomata der verschiedenen Arten reagieren jedoch nicht einheitlich auf Licht (Abb. 33). Bei manchen bleibt die Lichtempfindlichkeit während der Vegetationsperiode unverändert, bei anderen nimmt sie ab, ähnlich den Beobachtungen von TURNER und HEICHEL (1977) an *Acer rubrum* L. und *Quercus rubra* L., deren Stomata erst zwei Wochen nach Laubaustrieb auf Licht reagierten und mit einsetzender Laubverfärbung ihre Lichtempfindlichkeit wieder verloren. Diese Befunde reichen nicht aus, um unterschiedliche Wuchsräume der Arten zu erklären; sie deuten auf übereinstimmende Lichtansprüche und unterschiedlichen Wasserverbrauch bei der CO₂-Assimilation.

Die einzelnen Arten vermögen aber in unterschiedlichem Maße Schattenbedingungen zu ertragen. *Ribes* und *Prunus* weisen im Unterwuchs negative CO₂-Bilanzen auf, nur *Acer* erzielt noch einen CO₂-Gewinn (Abb. 45). Er ist demnach auch noch an sehr schattigen Standorten existenzfähig, auf denen die anderen Arten ausfallen. Einheitlich verhalten sich unter diesen Bedingungen die Stomata: Sie bleiben am Tage geöffnet, unabhängig von den Schwankungen der Lichtintensität, so daß Lichtflecken sofort zur CO₂-Fixierung genutzt werden können. Wasserverluste bei geöffneten Spaltöffnungen bleiben klein, da die Evaporation bei geschlossener Heckenkrone niedrig ist (Abb. 15).

Klimatisch bedingte Verschiebungen des Temperaturoptimums für lichtgesättigte Nettophotosynthese sind mehrfach beschrieben worden (LANGE et al., 1974; SLATYER and MORROW, 1977; BENECKE and HAVRANEK, 1980); bei allen Arten des untersuchten Standortes liegt aber ein einheitliches, sich während der Vegetationsperiode nicht veränderndes und auch vom Standort innerhalb der Hecke unabhängiges Temperaturoptimum zwischen 15 und 30° C vor (Kapitel 3.3.2.1.3). Unterschiedliche Temperaturabhängigkeit der Dunkelatmung wirkt sich unter natürlichen Bedingungen bei kühlen Nachttemperaturen nicht aus. Demnach vermögen auch Temperaturgradienten im Vegetationsgefüge die Artverteilung nicht zu klären.

Durch Messung der pflanzlichen Reaktion auf der Blattebene können somit einige Faktoren ausgeschieden werden, die an diesem Standort nicht zum Verständnis der Konkurrenzverhältnisse beitragen. Deutliche artspezifische Unterschiede liegen jedoch in der Blattleitfähigkeit, ihrer Feuchteabhängigkeit (Abb. 38 bis 41) und in der jahreszeitlichen Veränderung der Nettophotosynthese-Kapazität vor (Abb. 28 und 31). Diese Faktoren, zusammen mit den Lichtverhältnissen am Standort und der Länge der artspezifischen Vegetationsperiode (Abb. 22A), bestimmen die CO₂-Jahresbilanz und die jährlichen Transpirationsverluste.

Die CO₂-Jahresbilanz stellt das Wuchspotential der Pflanzen dar; sie könnte somit ein wesentlicher, die Konkurrenz entscheidender Faktor sein. Aber sowohl bei Pionierarten (*Rubus*, *Prunus*) als auch bei später auftretenden Holzgewächsen (*Crataegus*, *Acer*) findet man hohe und niedrige CO₂-Jahresgewinne pro Blatttrockenmasse (Tab. 5 und 11). Es wurde gezeigt, daß selbst Arten des Unterwuchses eine hohe Stoffproduktion zu erzielen vermögen; die Bilanz von *Ribes* ist sogar deutlich höher als die von *Acer*. Vergleicht man die

CO₂-Gewinne mit denjenigen von *Fagus silvatica* (SCHULZE, 1970) oder *Picea abies* (SCHULZE et al., 1977), zwei mitteleuropäischen Klimaxarten, so sind sie bei den im Verlauf der Sukzession erfolgreicher Holzgewächsen niedriger. Dieser Befund deckt sich mit bestehenden Theorien, wonach Pioniere die höchste und Klimaxarten die niedrigste Assimilationsfähigkeit besitzen (BAZZAZ, 1979).

Die Betrachtung des Wasserhaushaltes führt zu einem ähnlichen Ergebnis: Transpirationsverluste können sowohl bei Pionieren als auch bei Sukzessionsarten hoch oder niedrig sein (Abb. 56); bei der Unterwuchsart sind sie, nicht nur standortbedingt, niedrig. Hohe Transpirationsraten erfordern eine gute Wasserversorgung der Blätter, sie ist bei *Prunus*, *Crataegus* und *Acer* gewährleistet (Abb. 48). Bei *Rubus* und *Ribes* ist sie im Sommer schlecht, weshalb beide Arten sparsam mit Wasser umgehen müssen. Im Zusammenhang mit ungünstiger Wasserversorgung ist die Luftfeuchte-Empfindlichkeit der Stomata bedeutsam; bei *Rubus* kann die Schließbewegung der Spaltöffnungen die Transpiration effektiv einschränken (Abb. 38), bei *Ribes* dagegen nicht (Abb. 41). Stachelbeeren wurzeln flach (RAUH, 1938), so daß die untersuchten Größen auf einen gegenüber Lufttrockenheit empfindlichen Wasserhaushalt hinweisen; außerhalb der Hecke oder im Mantelbereich exponiert stehende Stachelbeeren vertrocknen während warmer Perioden bereits im Frühsommer. Trotz hoher Niederschläge ist diese Art deshalb auf den mantelnahen Unterwuchs beschränkt (Abb. 13).

Die »water-use-efficiency«, P/T, fällt in einer Reihe von *Rubus*, *Ribes* über *Acer* zu *Prunus* und *Crataegus*. Demnach kann auch der Wasserverbrauch bezogen auf die Produktion keine Hinweise auf Konkurrenzfähigkeit der Arten liefern. Auffälligerweise optimieren solche Arten aber ihren CO₂- und H₂O-Gasaustausch im Sinne einer Theorie von COWAN (1977), deren »water-use-efficiency« niedrig ist (Abb. 43 und 57). Auch die Untersuchung der Mineralstoffgehalte und der Nährstoffnutzung für die Produktion führt zu einem ähnlichen Ergebnis wie die Analyse der anderen Haushaltsgößen.

Für die Beurteilung der Konkurrenzfähigkeit der Arten gewinnt der CO₂- und H₂O-Gasaustausch nur dann eine Bedeutung, wenn unter extremen Bedingungen die Stoffproduktion langfristig nicht mehr gesichert werden kann, sei es, wie im vorliegenden Fall, aus Mangel an Licht oder aus Mangel an Wasser. Bei artspezifisch ausgewogener CO₂-Versorgung der Pflanzen kann ihre Konkurrenzfähigkeit und ihr Vorkommen im Heckengefüge nicht allein auf der Blattebene beurteilt werden.

3.4.2 Die Bedeutung der Wuchs- und Lebensform für die Konkurrenzfähigkeit der Arten und für ihr Vorkommen im Vegetationsgefüge

Die spezifische Wuchsform einer Holzart ist das Ergebnis aus bestimmten Umwelteinflüssen, unter denen die Pflanze wächst, und aus dem durch ihre Lebensform (im Sinne RAUNKIAERs, 1934) vorgegebenen Wuchsrahmen; in diesem Zusammenhang sind Rückschlüsse auf die Konkurrenzfähigkeit einer Art möglich.

Es ist bekannt, daß zwischen Sproß und Wurzel von Holzgewächsen ein enger funktionaler Zusammenhang besteht (WAREING, 1970), der sich z. B. in spezifischen Gleichgewichten von Wasseraufnahme und transpirierender Oberfläche oder von Stickstoffversor-

gung und Zuwachs äußert (RICHARDS and ROWE, 1977a und b) und auch langfristig unverändert bleibt (CHALMERS and VAN DEN ENDE, 1975). Aussagen über den Wurzelraum können aber im Rahmen dieser Untersuchung nur anhand der Assimilatflüsse gemacht werden (Tab. 11). Es wird deshalb die Konkurrenzfähigkeit der Arten über die oberirdischen Organsysteme beurteilt und nur in Einzelfällen auch auf Wurzelverhältnisse eingegangen. Zwangsläufig liegt aber je nach Wuchsform eine unterschiedliche Assimilatverteilung auf ausdauernde oberirdische Organsysteme vor.

Bevor es zur Bildung von Gebüsch kommt, treten Holzgewächse auf, die für die Besiedlung von Brachflächen besonders günstige Eigenschaften besitzen. Zum Pioniercharakter bei der Besiedlung von Grünlandbrache gehören unter den mitteleuropäischen Verhältnissen Verbißschutz und vegetative Verbreitung. Vertreter hierfür sind Schlehe und Brombeere. *Rubus corylifolius* ist besonders »mobil« und regenerationsfähig aufgrund seiner spezifischen Assimilatverteilung.

Bei ihm fließen während der Vegetationsperiode durchschnittlich 68 % der Assimilate in den Wurzelraum (Tab. 11), von denen ein großer Teil als Stärke gespeichert wird (RAUH, 1938). Diese Vorräte reichen aus, um im folgenden Jahr auch unter ungünstigsten Lichtbedingungen Blütentriebe zu schieben oder neue Sprosse zu entwickeln. Ein vollständiger Lichtmangel ist unwahrscheinlich, so daß *Rubus* in jeder Vegetationsperiode Kohlenhydrat-Überschüsse erzielt, die zum vielfachen Austreiben von Wandersprossen genutzt werden können. Somit ist die Bildung dichter Brombeergebüsche (Abb. 79C) schon in kurzer Zeit möglich. Die geringen »Kosten« für die Entwicklung eines einzelnen Sprosses und die hohen Assimilatüberschüsse ermöglichen eine Lebensform, bei welcher die Pflanze unter Aufgabe der Einzelsprosse ihre neuen Triebe stets unter Ausnutzung der Kronenlücken anderer Arten zum Licht entwickeln kann. Etablierung auf Brache erfolgt durch kräftige Adventivwurzeln, die durch Kontraktion (RAUH, 1938) den Sproßvegetationspunkt bis zu 5 cm tief durch den Wurzelfilz von Gräsern in den Boden zu ziehen vermögen.

Auch bei *Prunus spinosa* erfolgt vegetative Verbreitung. Ihre Wurzelaufläufer erfordern jedoch mehr Assimilate, denn sie sind dicker und stärker verholzt als die im Luftraum entwickelten Wandersprosse von Brombeeren; Schlehen rücken daher etwas langsamer vor. Bei ausreichender Assimilatversorgung können Adventivpflanzen auch dichten Wurzelfilz und dichte Streuauflagen durchstoßen.

Wie wirksam durch vegetative Verbreitungseinrichtungen die Probleme der Keimlingsetablierung (KNAPP, 1967) umgangen werden, zeigen die Dauerbeobachtungen von Brachflächen, auf denen sich, isoliert von Gebüschinseln, auch nach 13 Jahren noch keine Holzgewächse etablieren konnten, obwohl genügend Früchte und Samen eingetragen worden waren (HARD, 1976). Unabhängig von der Lebensform waren die Keimlinge von Rosen, Weißdorn, Schlehe, Hartriegel, Kreuzdorn, verschiedenen Ahorn-Arten und Esche gleichermaßen unfähig, sich auf der Brache in Konkurrenz mit Gräsern dauerhaft anzusiedeln.

Einmal entwickelte Sproßsysteme werden, anders als bei Brombeeren, meist auch nach Jahren nicht aufgegeben. Viele Kohlenhydrate fließen in die Entwicklung der Zweige und Kurzsprosse (Tab. 11). Hierdurch wird eine flächige Ausdehnung der Krone gefördert. Der Höhenwuchs genügt, um Gräser, mit denen Pioniersträucher um Wasser und Nährstoffe konkurrieren müssen, zu beschatten und allmählich aus dem Kronenraum zu verdrängen. Sproßdornen mindern die Gefahr des Verbisses.

Prunus und *Rubus* meiden mangels Schattentoleranz stark schattige Standorte. Im Vergleich zu baumartigen Holzgewächsen geringer Höhenwuchs beschränkt ihr Areal auf den Heckenmantel, vegetative Verbreitung erweitert es auf das umliegende Brachland (Abb. 9); hierdurch werden sie zu »räumlichen Konkurrenzflüchtern«.

Die Unterwuchsart *Ribes* befindet sich unter dem ständigen »Zwang«, der Expansion des Heckenmantels folgen zu müssen, da sie im Zentrum der Hecke mangels Licht nicht existieren kann (Abb. 45B); über Ausläufer siedelt sie sich vegetativ zwischen schattenliebenden Saumarten an und durchdringt mit sproßbürtigen Wurzeln die teilweise dichte Streuauflage. Stacheln schützen sie vor Verbiß durch Niederwild und Kleinsäuger. Sie besitzt folglich die Pioniereigenschaften der zuvor besprochenen Arten. Nicht ihre Wuchs- und Lebensform, aber mangelnde Fähigkeit, den Wasserhaushalt auf exponierten Standorten zu stabilisieren, schränkt ihren Lebensraum ein. Mangelnde Lichtversorgung im Sommer vermag die Stachelbeere durch besonders frühes Austreiben im Frühjahr zu kompensieren: Bevor die Arten des Heckendaches austreiben, erzielt sie bereits bis zu 17 % ihrer Jahresbilanz, und bis zu 34 %, bevor sich die Heckenkrone schließt. Voraussetzung für ein derartiges Toleranzverhalten sind aber frostresistente Blätter; hierdurch wird *Ribes* zu einem »zeitlichen Konkurrenzflüchter«.

Obwohl bei *Crataegus* auch mit hohem Fruchtansatz und -ertrag verhältnismäßig viel Assimilate in die Wurzeln fließen, werden sie nicht zur vegetativen Verbreitung, sondern zur Ausbildung von tiefgehenden Wurzeln genutzt. Damit erfolgt die Sicherung der Wasserversorgung bei hohen Transpirationsraten (Abb. 56). Sein Beispiel zeigt, daß Wurzelfunktionen teilweise nur über Kenntnisse auf der Blattebene zu deuten sind. Hohe Mortalität der Keimlinge bei der Verbreitung der Art, insbesondere im Wettbewerb mit Gräsern, erfordert hohen Fruchtaufwand zur Sicherung des Fortbestehens. Der hohe Fruchtertrag entspricht folglich in vielfältiger Weise dem der annuellen Krautarten, die unter entsprechendem »Zwang« der Regeneration stehen (SCHULZE, 1982). Fruchtet der Weißdorn weniger reich, investiert er im Verhältnis zur Schlehe mehr Assimilate in die Stammbildung (20 %, wenn die Hälfte der für Früchte aufgewendeten Kohlenhydrate in den Stamm abfließt); damit begünstigt er seinen Höhenwuchs und ist in der Lage, z. B. *Prunus spinosa* zu überachsen. Aufgrund seiner Dornen vermag er sich auch an exponierten Standorten zu halten, wenn die Keimlingsetablierung erst einmal erfolgt ist. Seine Schattentoleranz ist größer als die der Schlehe, wofür seine deutlich ausgeprägte, im Vergleich zum Ahorn jedoch kleine, Schattenkrone spricht. In gewissem Rahmen repräsentiert er ein »Umschalten« zwischen den Lebensformen Strauch und Baum (Abb. 75) und ist deshalb überwiegend im Heckendach anzutreffen.

Die Sukzessionsart *Acer* wächst im ungestörten Fall wie ein typischer Baum. Dem Ahorn fehlen Dornen oder Stacheln als Verbißschutz, und seine Verbreitung erfolgt ausschließlich über Früchte. Bevor er sich anzusiedeln vermag, bedarf er der Vorbereitung seines Biotops durch Pionierarten: Verbißgeschützt können Samen im Unterwuchs von Pioniersträuchern keimen; dort befindlicher Grasbewuchs ist aufgrund Beschattung konkurrenzgeschwächt und aufgelockert, so daß die Keimlingsetablierung gelingt. Die Voraussetzung für das Überleben ist die Schattentoleranz der Art (Abb. 45C). Die bisherigen Überlegungen geben noch keine An-

haltspunkte darüber, wie Konkurrenz nach der kritischen Phase der Keimlingsetablierung zwischen den Arten entschieden wird. HÄSLER (1982) und COWAN (1982) zeigen, daß schon kleine Unterschiede in den pflanzlichen Ansprüchen und Fähigkeiten genügen, um langfristig erheblich voneinander abweichende Existenzbedingungen herbeizuführen. Um so mehr wirken sich deutliche Unterschiede im artspezifischen Wuchsverhalten aus, wenn Pflanzen durch ständiges oberirdisches Wachstum ihren Wuchsraum einengen und damit unter zunehmendem Konkurrenzdruck stehen.

Höhenwuchs und Wuchsgeschwindigkeit ermöglichen das Überwachsen anderer Arten; *Acer* ist hierin *Crataegus*, und letzterer *Prunus* überlegen (Tab. 9). Mit diesen Eigenschaften allein kann aber langfristig nur Beschattung durch andere Individuen vermieden werden. Um Konkurrenten zu verdrängen, ist die Ausbildung einer Krone und Nutzung des Kronenvolumens zur Blattentfaltung nötig. Arten, die mit geringen Kosten schnell einen Kronenraum besetzen und intensiv beblättern, sind anderen überlegen.

Für einzelne Zweigsysteme wurde gezeigt, daß von den verschiedenen Lebensformen *Acer* den größten und *Prunus* den kleinsten Volumengewinn pro eingesetzter Trockensubstanz erzielt (Tab. 14). Abgesehen von der Unterwuchsart *Ribes* und der Liane *Rubus* nehmen bei zunehmender Intensität der Beblätterung die Kosten für die Volumenbesetzung ab.

Besonders *Acer* kann aber auch im geschlossenen Vegetationsgefüge mit geringerem Aufwand als die ande-

Tabelle 15:
Die Entwicklung der Krone von *Acer*, *Crataegus* und *Prunus* in Relation zum Zuwachs an Zweigbiomasse und in Relation zur CO₂-Jahresbilanz.

	Acer	Crataegus	Prunus
mittlerer radialer Kronenzuwachs (gemessen im Heckenmantel) (cm/a)			
Volumengewinn pro Kronenmantelfläche (m ³ m ⁻² a ⁻¹)			
neues Zweigtrockengewicht pro Volumen (g/m ³)			
Volumenzuwachs pro Biomassezuwachs (l/g)			0.58
Volumenzuwachs pro assimiliertem CO ₂ (l/gCO ₂)			

Tab. 15:
Crown volume increase of *Acer*, *Crataegus* and *Prunus* in relation to the biomass increment of branches and in relation to the annual carbon gain. Read the table (rows) as follows: mean radial crown increment; volume gain per crown surface area; mean length increment of newly grown twigs; number of new twigs in the newly occupied crown volume; new twig biomass per volume; volume gain per biomass increment; intensity of foliage; volume gain per assimilated carbon.

ren Arten sein Kronenvolumen vergrößern. Obwohl sein durchschnittlicher radialer Kronenzuwachs (gemessen im Mantelbereich) größer ist als der von Weißdorn und Schlehe, benötigt er hierfür eine geringere Menge an Trockensubstanz (Tab. 15). *Acer* vermag Selbstbeschattung zu tolerieren, weshalb er einen hohen Beschattungsdruck auf andere Arten ausüben kann. Die Wirksamkeit seiner Kronenentwicklung spiegelt sich folglich zum einen in seinem hohen Blattflächenindex (Tab. 12) wider, zum anderen aber in den besonders geringen Kosten für die Besetzung von Wuchsraum. Auch mit Bezug auf die Produktion erzielt er, trotz niedriger CO₂-Bilanz (Tab. 5 und 11), den größten Volumenzuwachs.

Offensichtlich vermag *Acer* unter »Verzicht« auf Bedornung und damit auf Pioniercharakter seine Assimilate besser als die anderen Arten für Höhenzuwachs und Kronenvolumengewinn zu nutzen; er setzt sich daher im Vegetationsgefüge durch. Demgegenüber ist *Crataegus* hinsichtlich Beblätterung neugewonnenen Wuchsräume und bezüglich des Volumengewinns pro fixiertem CO₂ mit *Prunus* vergleichbar. Nur durch schnellere Volumenausdehnung ist er konkurrenzstärker als die Schlehe.

In der Natur gibt es kaum ein Holzgewächs, das seine Lebensform und Assimilatverteilung vom Pioniercharakter zum Baumcharakter verändern kann. Offensichtlich ist es günstiger, auf die Besetzung bestimmter Nischen spezialisiert zu sein, als durch Veränderung der Lebensform alten Wuchsraum unter neuen Voraussetzungen zu behaupten. Infolgedessen verlaufen Sukzessionen nicht über Veränderungen der Wuchsformen einiger weniger Arten, sondern erfolgen durch Ersatz von Lebensformen über den Austausch von Arten.

3.5 Zusammenfassung

Für die Deutung von Konkurrenz zwischen adulten Holzgewächsen einer Hecke (Rhamno-Cornetum) wurden der CO₂- und H₂O-Gasaustausch, seine klimatische Abhängigkeit und die Nutzung der Assimilate in spezifischen Wuchsformen untersucht. Als Vertreter verschiedener Wuchstypen und Heckenbereiche wurden die Pioniere *Rubus corylifolius* und *Prunus spinosa*, die baumförmigen Arten *Crataegus x macrocarpa* und *Acer campestre* und die Unterwuchsart *Ribes uva-crispa* ausgewählt.

Die Heckenbereiche Dach, Mantel, Zentrum, Saum und Trauf werden gegeneinander abgegrenzt; zwischen ihnen liegen floristische Unterschiede vor. Anhand einer Kronenkarte wird die Verbreitung von Heckenarten aufgezeigt. Strahlung, Lufttemperatur, Niederschlag, Evaporation und Bodentemperaturen wurden für den Standort entlang eines Transekts durch die Hecke untersucht. Es wurden Phänologie der Holzarten und Blühtermine von krautigen Gewächsen aufgezeichnet.

Bei allen Arten ist die Lichtabhängigkeit der CO₂-Assimilation im Sommer vergleichbar (maximale Rate 9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), nur bei *Rubus* liegt sie auf einem höheren Niveau (maximale Rate 13.5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Die Nettophotosynthese-Kapazität von *Prunus*, *Crataegus* und *Acer* bleibt während der Vegetationsperiode konstant, überschreitet aber bei *Ribes* und *Rubus* im Frühjahr ein Maximum. Bei Änderungen der Einstrahlung sind für alle Arten auch im Jahresgang die Lichtreaktionen der Stomata mit der CO₂-Assimilation korreliert; ihre Lichtabhängigkeit ändert sich aber artspezifisch. Ein breites Temperaturoptimum der Nettophotosyn-

these liegt bei allen Arten zwischen 15 und 30° C vor. Unterschiede bestehen in der Temperaturabhängigkeit der Dunkelatmung, wirken sich aber nur während des Austriebs aus. Die Stomata reagieren mit Ausnahme von *Ribes* bei sinkender Luftfeuchte mit einer Schließbewegung und schränken Transpiration, aber auch Nettophotosynthese, ein. Hohe Blattleitfähigkeit besitzen *Crataegus* und *Prunus*, niedrige *Acer*, *Rubus* und *Ribes*. Gute Wasserversorgung transpirierender Blätter wurde für *Acer*, *Prunus* und *Crataegus* festgestellt, wobei sie für Sonnenblätter besser ist als für Schattenblätter. Bei *Rubus* und *Ribes* sind aber auch die Sonnenblätter schlecht mit Wasser versorgt. Aufgrund mangelnder Luftfeuchte-Empfindlichkeit der Stomata und ungünstiger Wasserversorgung der Blätter vermag *Ribes* ihren Wasserhaushalt auf exponierten Standorten nicht zu stabilisieren und ist deshalb auf den mantelnahen Unterwuchs beschränkt. Im zentralen Unterwuchs der Hecke vermag nur *Acer* noch positive CO₂-Bilanzen zu erzielen, *Ribes* und *Prunus* vermögen es dagegen nicht. Die Mineralstoffversorgung der Blätter ist bei allen Arten vergleichbar.

Die CO₂-Jahresbilanzen und die jährlichen Transpirationssummen sind das Ergebnis aus den klimatischen Einflüssen, dem artspezifischen Verhalten der Blätter und der Länge der artspezifischen Vegetationsperiode. *Rubus* weist den höchsten und *Acer* den niedrigsten jährlichen CO₂-Gewinn pro Trockensubstanz der Blätter auf. Die besonders lange Vegetationsperiode von *Ribes* ermöglicht ihr, auch im mantelnahen Unterwuchs eine mit *Crataegus* vergleichbar hohe Stoffproduktion zu erzielen. *Prunus* bildet bei besonders kurzer Vegetationsperiode nur wenig mehr Assimilate als *Acer*. Die höchsten Transpirationssummen erzielen *Crataegus* und *Prunus*. Demgegenüber sind sie bei *Acer*, *Rubus* und *Ribes* gering. Die »water-use-efficiency« ist bei *Rubus* und *Ribes* hoch und bei *Prunus*, vor allem aber *Crataegus*, niedrig.

Bei ausgewogener artspezifischer CO₂-Versorgung kann die Konkurrenzfähigkeit der Pflanzen und ihr Vorkommen im Heckengefüge nicht allein auf der Blattebene beurteilt werden. Somit gewinnt der CO₂- und H₂O-Gasaustausch nur dann eine Bedeutung, wenn unter extremen Bedingungen die Stoffproduktion langfristig nicht mehr gesichert ist, sei es aus Mangel an Licht (*Ribes*, *Prunus*) oder aus Mangel an Wasser (*Ribes*).

Über ein statistisches Verfahren, das Wuchsform und Lichtklima im Bestand berücksichtigt, wird die Biomasse einzelner Artvertreter und ihr jährlicher Zuwachs ermittelt. Aus jährlichem Assimilatgewinn der Gesamtpflanze und dem Zuwachs an Trockensubstanz wird die Verteilung der Kohlenhydrate auf die verschiedenen Organe bestimmt. Bei allen Arten werden 10 % der Assimilate im Blattaufbau aufgebraucht. Für bleibende oberirdische Organe wenden Sträucher und Bäume 50 %, *Rubus* aber nur 20 % auf. (Diese Art besitzt eine hohe Regenerationsfähigkeit aus den unterirdischen Pflanzenteilen.) Strauchförmige Arten (*Prunus*, *Ribes* und *Crataegus*) investieren einen höheren Anteil in Zweigwachstum als baumförmige (*Acer*). Der artspezifische Blattflächenindex beträgt bei *Crataegus* und *Acer* 8 bis 9, bei *Prunus* und *Ribes* 4 und bei *Rubus* 3.

»Echte« Sträucher entwickeln die stammnahen, auf der Oberseite eines Zweiges inserierenden Seitentriebe besonders stark (*Ribes*, *Rubus*), Bäume hingegen die stammfernen, auf der Zweigunterseite gelegenen (*Acer*). *Prunus* wächst als »Strauchbaum« mit geför-

dernten stammfernen, am Haupttrieb aber oberseits gelegenen Zweigen; *Crataegus* wächst ähnlich, betont aber häufiger auch stammferne, unterseits entspringende Seitentriebe («Baumstrauch»).

Die Entwicklung einer Krone ist im Bestand bedeutsam für die Beschattung anderer Arten. Jährlicher Kronenzuwachs und »Intensität der Beblätterung« (in m^2/m^3) neugewonnenen Kronenvolumens sind bei *Acer* am größten und bei *Prunus* am kleinsten. Aufgrund seiner artspezifischen Verzweigung benötigt *Acer* den geringsten Assimilatanteil für die Ausdehnung seiner Krone, trotz höheren Aufwandes an Trockensubstanz zum Aufbau von einzelnen Zweigachsen. Obwohl seine jährliche Kohlenhydratproduktion gering ist, ist er somit besonders konkurrenzkräftig. *Prunus* mit hohen Kosten für die Kronenentwicklung wird in den Heckemantel abgedrängt und rückt vegetativ auf Brache vor. Nur *Crataegus* vermag sich noch im Heckendach zu halten.

Nicht die Höhe der CO_2 -Bilanz, sondern die Nutzung der Assimilate in einer bestimmten Wuchsform entscheidet über Konkurrenzfähigkeit von Arten, wenn jene erst die kritische Phase der Keimlingetablierung überwunden haben.

Summary

The gas exchange and carbon balance characteristics of woody species of a hedge (Rhamno-Cornetum; Central Europe) were studied to identify the importance of their specific growth forms for inter-specific competition within the hedge. As representative species for different growth forms and different sites of the vegetation the pioneers *Rubus corylifolius*, *Prunus spinosa*, the tree-like species *Acer campestre*, *Crataegus x macrocarpa* and the undergrowth-species *Ribes uva-crispa* were chosen.

Floristic differences occurred among the different sites of the hedge. Species distribution is illustrated using a crown map. Irradiance, air temperature, precipitation, evaporation and soil temperatures were measured along a transect through the vegetation. Phenology of woody species and flowering phases of herbs was observed.

For all species the light dependence of CO_2 -assimilation was similar during the summer (maximal rates of $9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), with *Rubus* exhibiting the highest level (rates of $13.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Capacity for net photosynthesis remains constant during the vegetation period within *Prunus*, *Crataegus* and *Acer* but shows a maximum during spring within *Ribes* and *Rubus*. The light response of stomata is correlated with CO_2 -assimilation throughout the year, but stomatal sensitivity to light was species-specific. All species showed a similar temperature optimum for light saturated CO_2 -uptake ($15 - 30^\circ \text{C}$), which remained constant during the vegetation period. Differences in temperature dependence occurred for dark respiration, but were important only during bud break. Leaf conductance for water vapour decreased with decreasing air humidity within all species but *Ribes*. Leaf conductances were generally high for *Crataegus* and *Prunus*, and low for *Acer*, *Rubus* and *Ribes*. High conductances in the water supply to transpiring leaves were observed for *Acer*, *Prunus* and *Crataegus*, and were higher for shade than for sun leaves. Lower conductances in the soil/plant pathway were found for the sun leaves of *Rubus* and *Ribes*. *Ribes* was restricted to the half-shade, and appeared to have little control over its water balance due to both low stomatal

sensitivity to increasing atmospheric water tension and to low water supply to the leaves. In the centre *Acer* was the only species having a positive CO_2 -balance. Mineral nutrition of leaves was similar within all species.

Annual CO_2 -balance and annual water loss are determined by climatic environment, leaf characteristics and length of the vegetation period for a given species. *Rubus* had the highest carbon gain (per dry weight) and *Acer* the lowest. *Ribes* showed a similar CO_2 -budget as did *Crataegus* due to a very long vegetation period. The carbon gain of *Prunus* was comparable to *Acer*. The highest water loss was measured for *Crataegus* and *Prunus*, it was lower in *Acer*, *Rubus* and *Ribes*. *Rubus* and *Ribes* exhibited a high water-use-efficiency whereas *Prunus* and *Crataegus* exhibited lower values.

For both pioneer and successional species patterns of CO_2 -balance, water loss, water-use-efficiency, and use of minerals for dry matter production were not dependent upon growth and life form. Thus CO_2 - and H_2O -gas exchange is important only under extrem conditions where primary production becomes limited, e. g. under conditions of light limitation in the centre of a hedge (*Prunus*, *Ribes*) or insufficient water supply (*Ribes*). It was not possible to explain the competitive ability of a species based upon its leaf gas exchange characteristics as long as its species-specific carbon balance was satisfied.

Biomass and annual biomass increment of individual plants were calculated based upon measured values of light environment and branching patterns within the canopy. Assimilate distribution within the plant was calculated using measured values of whole plant carbon gain and above ground dry weight increase. For all species 10 % of the annual carbon gain were used for leaf formation. 50 % of the annual carbon gain in both tree and bush species were used for formation of permanent above-ground plant parts (20 % for *Rubus*; this species is highly regenerative from the below-ground plant parts.). Bush species (*Prunus*, *Crataegus*) invested a relatively higher proportion of the gain into twig growth whereas for tree species (*Acer*) a relatively higher proportion was invested into stem growth. The LAI for closed single species canopy was 8 to 9 in *Crataegus* and *Acer*, 4 in *Prunus* and *Ribes* and 3 in *Rubus*.

In »true« bushes the longest lateral shoots occur at proximal positions on the upper side of the main shoot whereas in »true« trees the longest lateral shoots occur at more distal positions on the lower side of the main shoot. *Prunus* grows as a »tree-like bush« with the longest lateral shoots occurring at more distal positions of the upper side of the main shoot. *Crataegus* has a similar growth shape but more often forms the longest lateral shoots at more distal positions on the lower side of the main shoot.

Crown development is an important factor in the ability of one species to shade another at the canopy level. Annual increases in crown volume and leaf »intensity« (m^2/m^3) were highest for *Acer* and lowest for *Prunus*. Because of its particular branching pattern *Acer* requires the lowest quantity of assimilate to effectively occupy a given free growth space, despite a higher cost for formation of any single twig axis. For these reasons, even though *Acer* showed the lowest annual carbon gain of all species, it appeared to be the most effective competitor. *Prunus*, which had higher costs for crown development was restricted away from the hedge. *Crataegus* is the only other species beside *Acer* whose canopy occurred in the crown of the hedge.

The competitive ability of woody species may not be de-

pendent upon the annual level of carbon gain but rather on the effective use of the assimilates in a specific growth form, once the critical phase of seedling establishment is complete.

Abkürzungen und Symbole

A	Nettophotosynthese
A _(max)	maximale Nettophotosynthese (entspricht der Photosynthese-Kapazität bei natürlichem CO ₂ -Gehalt der Luft)
a ⁻¹	pro Jahr
BT	Blattemperatur
C _a	Kohlendioxidgehalt der Luft
C _i	Kohlendioxidgehalt der Luft im Mesophyll
cm ²	Quadratcentimeter
CO ₂	Kohlendioxid
(CO ₂)	Differenz des CO ₂ -Partialdruckes zwischen Außenluft und der Luft in der Gaswechselkuvette
Δw	relative Dampfdruckdifferenz zwischen Blatt und Luft
δA/δE	Testgröße für die Optimierung des CO ₂ - und H ₂ O-Gasaustausches
E	1) Transpiration der Blätter 2) Evaporation
eAF	Wasserdampfdruck in der Meßkuvette (Ausgangsfeuchte)
eBT	Wasserdampfdruck in der Atemhöhle eines Blattes
eEF	Wasserdampfdruck der Außenluft (Eingangsfeuchte)
eNF	Wasserdampfdruck der Luft im Nebenschluß der Meßkammer (Nebenfeuchte)
F(CO ₂)	Luftstrom am Eingang in die Gaswechselkammer
g ⁻¹	pro Gramm
F(H ₂ O)	Luftstrom aus dem Nebenschluß zurück in die Kammer
g	Blatteleitfähigkeit
g _{A (max)}	Blatteleitfähigkeit bei maximaler Nettophotosynthese
g(H ₂ O)	Blatteleitfähigkeit für Wasserdampf
g(CO ₂)	Blatteleitfähigkeit für Kohlendioxid
H ₂ O	Wasser
L	1) Licht 2) Länge der Blattspreite 3) Länge eines Zweiges
LAI	Summe der projizierten Blattoberflächen pro Bodenfläche (»leaf area index«)
m ⁻²	pro Quadratmeter
OF	projizierte Blattoberfläche
P	1) Luftdruck 2) Produktion (CO ₂ -Gewinn)
R	Widerstand
r	Regressionskoeffizient
s ⁻¹	pro Sekunde
T	1) Lufttemperatur 2) Transpiration (Jahressumme)
TG	Trockengewicht

Einheiten

a	Jahr
bar	
g	Gramm
°C	Grad Celsius
h	Stunde
l	Liter
m	Meter
mol	
n	Normalität
ppm	»parts per million«
%rH	relative Luftfeuchte
s	Sekunde

Dimensionen

c	centi
m	milli
μ	mikro
n	nano
K	Kilo

Anhang I

a) Meßwerte für die im Kapitel 3.3.2.1 auf den Abb. 31, 35, 36, 42 und 47 dargestellten Ausgleichskurven.

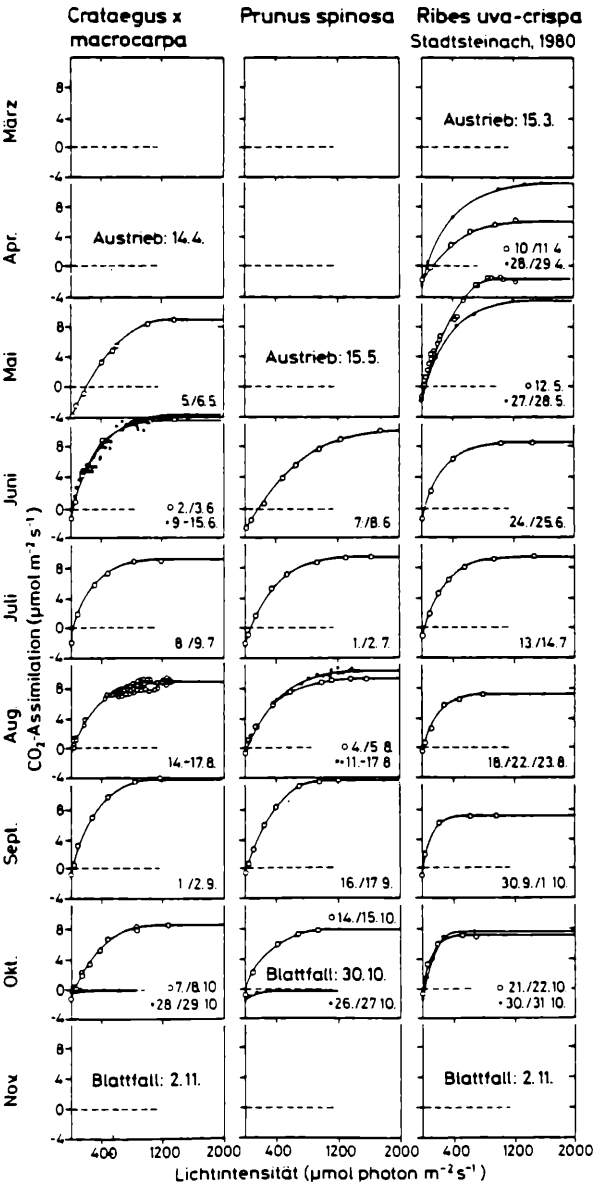


Abbildung A1:

Lichtabhängigkeit der Nettophotosynthese von der Jahreszeit bei *Craetaegus*, *Prunus* und *Ribes* für eine Blattertemp. von 25 °C und eine relative Luftfeuchte größer 90%. Kurven mit maximal 9 Meßpunkten stammen aus Versuchen unter kontrolliertem Klima und Punktwolken aus Tagesgängen unter natürlichen Bedingungen. Die Ausgleichslinien entsprechen den Hauptlinien in Abb. 31. Zahlen in den einzelnen Graphen geben das Datum an.

Fig. A1:
Light response of net assimilation as measured in response curves at 25° C leaf temperature and high air humidity (greater 90 %), at various times of the season for *Crataegus*, *Prunus* and *Ribes*. Regressions were used in Fig. 31. Numbers indicate the date. Austrieb: bud break, Blattfall: leaf shed.

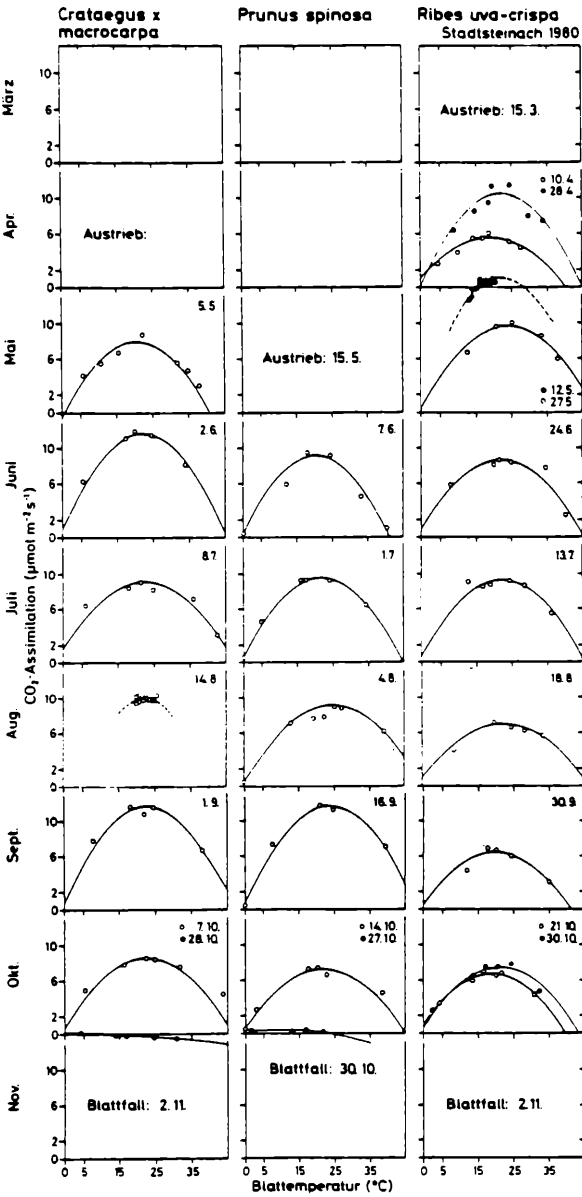


Abbildung A2:

Temperaturabhängigkeit der lichtgesättigten Nettophotosynthese von *Crataegus*, *Prunus* und *Ribes* im Jahresgang bei hoher Luftfeuchte (größer 90%). Die Werte vom 12. 5. und 14. 8. stammen aus Tagesgängen unter natürlichem Klima, alle anderen Punkte aus Versuchen unter kontrollierten Bedingungen. Die Regressionen entsprechen einem Polynom 2. Grades und stellen die Hauptlinien für Abb. 35 dar. In den Diagrammen ist das Datum des Versuchs angegeben.

Fig. A2:
Temperature response of light saturated net photosynthesis as measured in response curves (except 12. 5. and 14. 8.) at high air humidity and at various times of the season. Regressions were used in Fig. 35; numbers indicate the date. Austrieb: bud break, Blattfall: leaf shed.

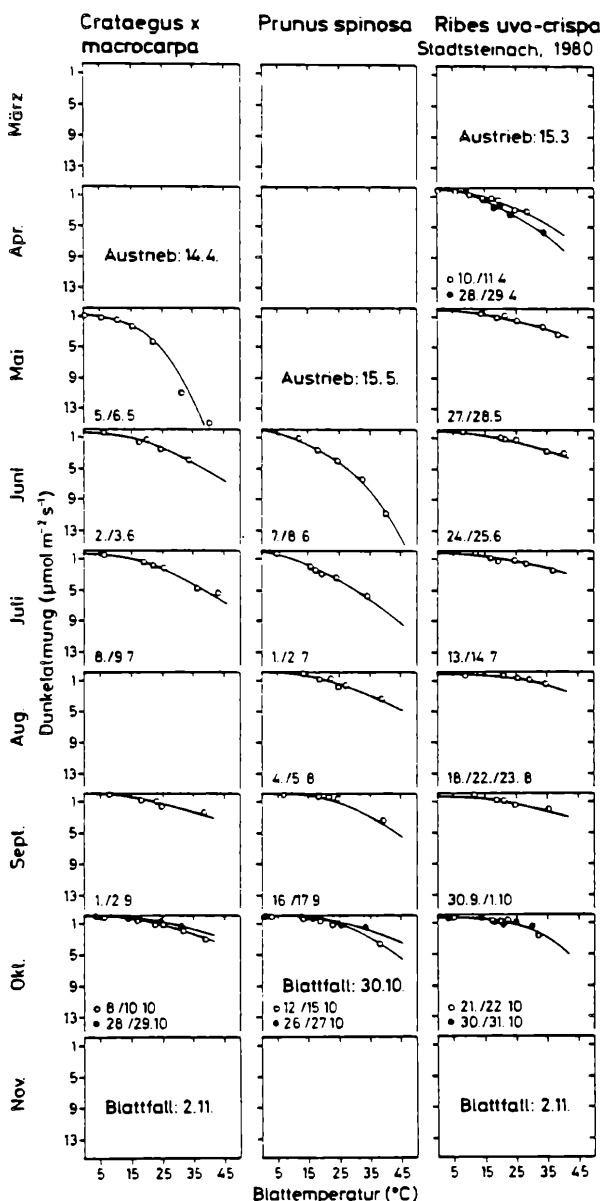


Abbildung A3:

Die Temperaturabhängigkeit der Dunkelatmung von *Crataegus*, *Prunus* und *Ribes* im Jahresverlauf bei nahezu feuchtegesättigter Luft. Alle Meßwerte stammen aus Versuchen unter kontrolliertem Klima. Die Regressionen entsprechen den Hauptlinien in Abb. 36. Zahlen in den Diagrammen bestimmen den Versuchstag.

Fig. A3:

Temperature response of dark respiration («Dunkelatmung») at high air humidity, as measured in response curves at various times of the season. Regressions were used in Fig. 36; numbers indicate the date. Austrieb: bud break, Blattfall: leaf shed.

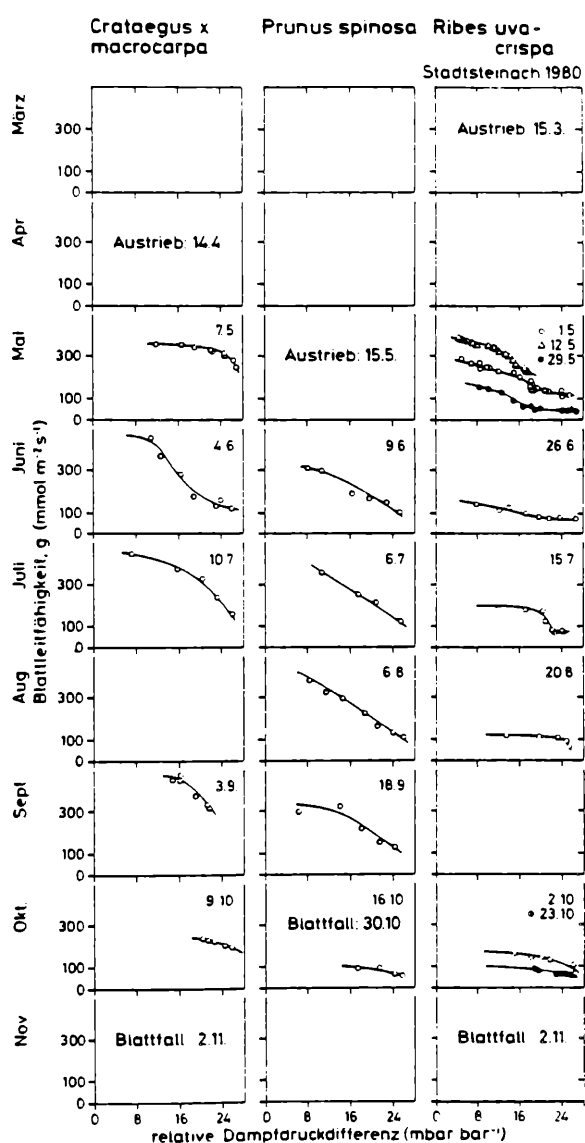


Abbildung A4:

Die Feuchteabhängigkeit von *Crataegus*, *Prunus* und *Ribes* im Jahresgang. Nur die Meßwerte vom 12. 5. entstammen einem Tagesgang unter natürlichen Bedingungen. In allen Versuchen betrug die Blatttemperatur 25 °C bei lichtgesättigter Nettophotosynthese. Die Regressionen entsprechen den Hauptlinien in Abb. 42. In den einzelnen Graphen ist das Datum angegeben.

Fig. A4:

The humidity response of leaf conductance, g, during the season, as measured in response curves at 25° C leaf temperature and light saturated CO₂ uptake. Regressions were used in Fig. 42; numbers indicate the date. Austrieb: bud break, Blattfall: leaf shed, relative Dampfdruckdifferenz: leaf/air vapour pressure difference.

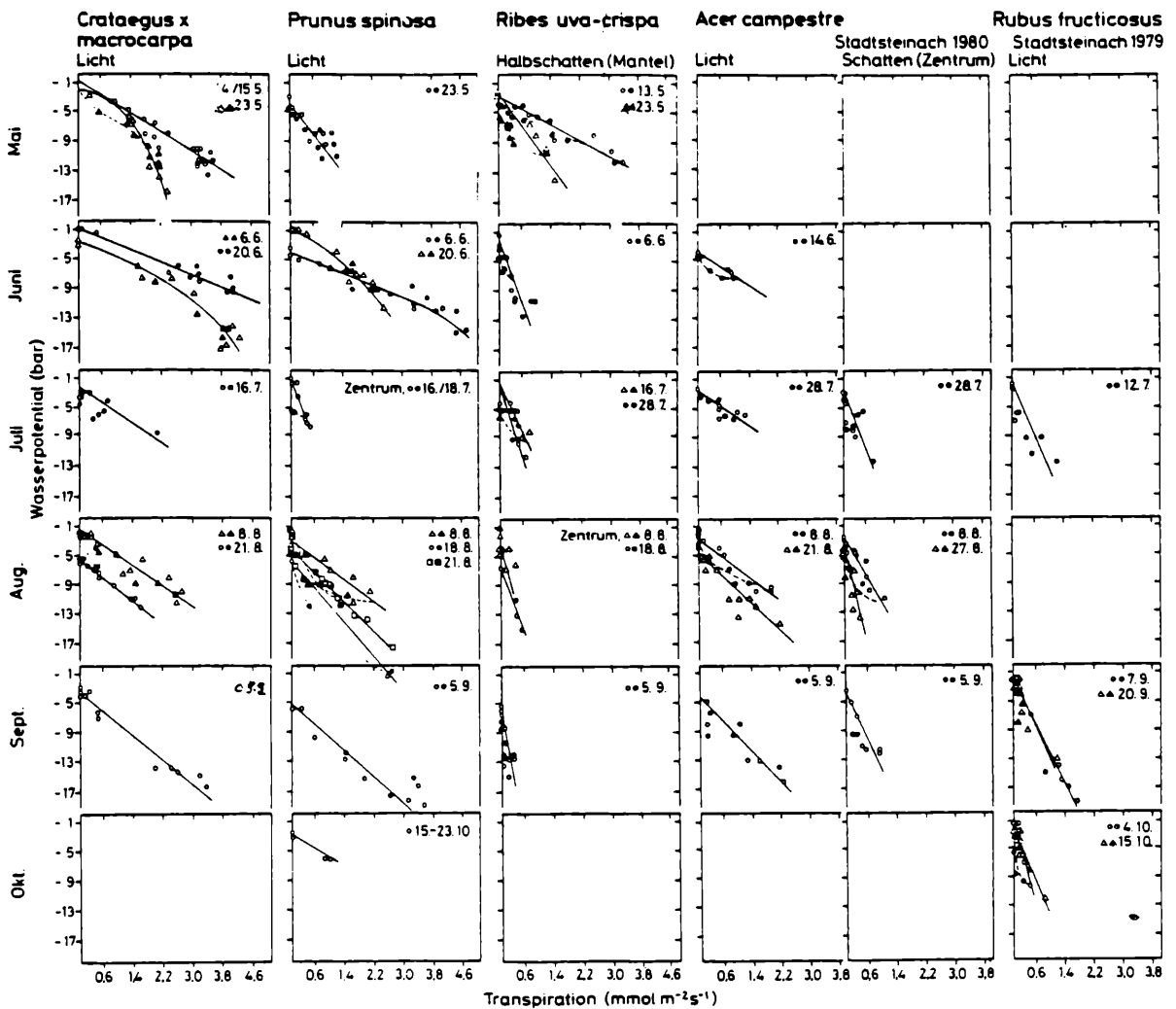


Abbildung A5:

Die Beziehung zwischen Transpiration und Wasserpotential im Tagesgang unter natürlichem Klima bei *Crataegus*, *Prunus*, *Ribes*, *Acer* und *Rubus* zu verschiedenen Jahreszeiten und in verschiedenen Expositionen zur Hecke. Offene Symbole und durchgezogene Regressionslinien: Absinkendes Wasserpotential bei steigender Transpiration; geschlossene Symbole und gestrichelte Kurven: Steigendes Wasserpotential bei sinkender Transpiration. Die in Abb. 47 angegebenen Kurven entsprechen den durchgezogenen Regressions. Zahlen in den Diagrammen geben das Datum an.

Fig. A5:

The relationship between transpiration and leaf water potential (»Wasserpotential«) during natural daily courses of gas exchange at different times of the season and in different expositions of leaves in the vegetation (Zentrum: centre). Open symbols and solid lines: decreasing water potential at increasing transpiration, closed symbols and broken lines: increasing water potential at decreasing transpiration. Solid lines were used in Fig. 47. Numbers indicate the date. Licht: sun exposed, Halbschatten: half shade, Schatten: shade.

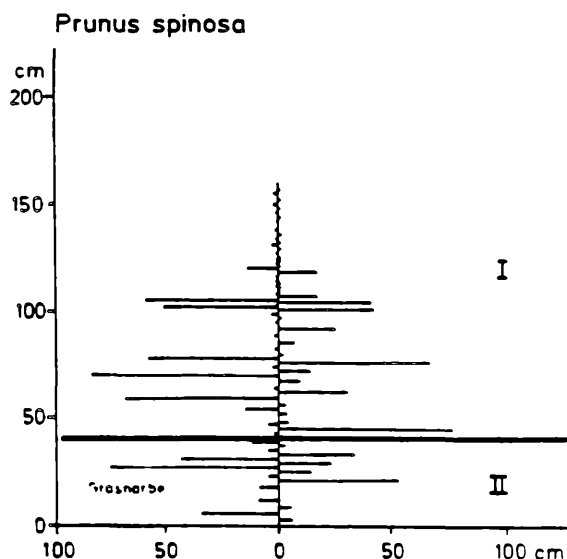


Abbildung A6:

Der schematisierte Wuchs von *Prunus* und die Abstufung des Lichtgenusses am natürlichen Standort.

Fig. A6:
Schematic representation of the growth form of *Prunus* and its natural light regime.

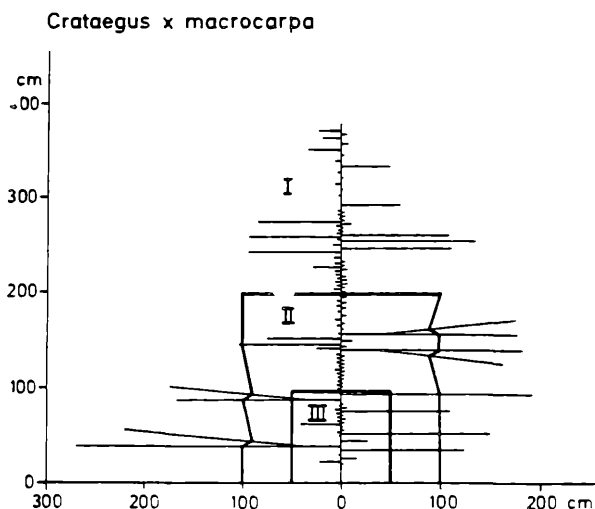


Abbildung A7:

Der schematisierte Wuchs von *Crataegus* und die Abstufung des Lichtgenusses am Standort.

Fig. A7:
As Fig. A6 but for *Crataegus*.

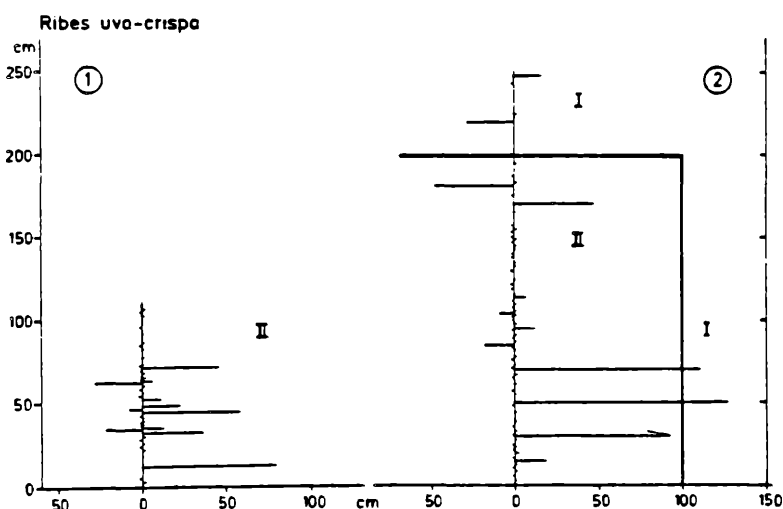


Abbildung A8:

Schematisierte Wuchsform von *Ribes* und Einteilung der Lichtklassen am natürlichen Standort für die Versuchspflanzen 1 und 2.

Fig. A8:
As Fig. A6 but for *Ribes*.

b) Schematisierte Wuchsformen der Versuchspflanzen von *Prunus*, *Crataegus* und *Ribes* für die Bestimmung der oberirdischen Biomasse.

Der Wuchs von *Acer* wurde bereits im Kapitel 2.4 besprochen. Auf die Darstellung der Wuchsform von *Rubus*-Versuchspflanzen wird wegen ihrer Einfachheit verzichtet.

c) Bestimmung der Seitenzweig-Zahl für Zweigesysteme am Beispiel von *Acer campestre*.

Es wird die Zahl der Seitenzweige bestimmter Längenklassen ermittelt, die von Hauptzweigen der Länge $L(m)$ der III. Verzweigungsstufe entspringen. Die Längen $L(m)$ repräsentieren Mittelwerte von Längenklassen und werden auch für Berechnungen auf allen höheren Verzweigungsebenen benutzt. Aufgrund des linearen Zusammenhanges in Abb. 64 (*Acer*) befinden sich (unter Vernachlässigung des Ordinatenabschnittes)

an Zweigen der Länge $L(m)$ folgende Anzahlen an Seitenzweigen $a(m)$:

$L(1) = 2.03$ cm entspringen $a(1) = 0.44$ Seitenzweige
 $L(2) = 11.63$ cm entspringen $a(2) = 2.50$ Seitenzweige
 $L(3) = 31.28$ cm entspringen $a(3) = 6.73$ Seitenzweige
 $L(4) = 66.88$ cm entspringen $a(4) = 14.40$ Seitenzweige

Nach Abb. 65 (*Acer*) folgen aus den Längen $L(m)$ die relativen Häufigkeiten $p(m,n)$ (in %) der Seitenzweiglängen IV. Ordnung (n ist der Index für die Seitenzweiglängenklasse). Das Produkt $a(m) p(m,n)/100$ gibt die absolute Anzahl der Seitenzweige $z(m,n)$ einer bestimmten Längenklasse n an. Für den Hauptzweig $L(1)$ resultieren demnach

$a(1) \cdot p(1,1)/100 = z(1,1) = 44 \cdot 99/100 = 0.44$

Seitenzweige der Länge 2.03 cm, ferner

$a(1) \cdot p(1,2)/100 = z(1,2) = 0.44 \cdot 1/100 = 0$

Seitenzweige der Länge 11.63 usw. Für Zweige der Länge L(1) auf der III. Verzweigungsstufe wird aufgrund von Stichproben angenommen, daß sie höchstens eine weitere Verzweigungsstufe aufweisen. Ein Seitenzweig IV. oder höherer Ordnung mit der Länge L(1) ist stets unverzweigt. Gehören Seitenzweig und Hauptzweig derselben Längenklasse an, dann besitzt der Seitenzweig nur noch auf der nächsten Verzweigungsebene Seitentriebe. An einem Haupttrieb der Länge L(1) treten demnach in den verschiedenen Längenklassen L(n) die Seitentriebe mit folgenden Häufigkeiten auf:

L(1) = 2.03 tritt mit z(1,1) = 0.44 Seitentrieben auf
L(2) = 11.63 tritt mit z(1,2) = 0 Seitentrieben auf
L(3) = 31.28 tritt mit z(1,3) = 0 Seitentrieben auf
L(4) = 66.88 tritt mit z(1,4) = 0 Seitentrieben auf

Da keine weiteren Verzweigungen auftreten, geben diese Werte sofort die Summe S(m,n) der Zweige einer Längenklasse aus allen Verzweigungsstufen (größer III.) an:

L(1) enthält S(1,1) = 0.44 Zweige
L(2) enthält S(1,2) = 0 Zweige
L(3) enthält S(1,3) = 0 Zweige
L(4) enthält S(1,4) = 0 Zweige

Wieviele Seitenzweige IV. Ordnung befinden sich an einem Zweig der Längenklasse L(m)=11.63 cm?

In der Klasse L(n)=L(1) sind es z(2,1)=2.38 Zweige
In der Klasse L(n)=L(2) sind es z(2,2)=0.13 Zweige
In der Klasse L(n)=L(3) sind es z(2,3)=0 Zweige
In der Klasse L(n)=L(4) sind es z(2,4)=0 Zweige

Die Seitenzweige der IV. Verzweigungsstufe sind in der Klasse L(2) weiterhin verzweigt. Um ihre Längenklasse zu kennzeichnen, wird der Index »0« eingeführt. Die Summe der Zweige, die an z(2,1) Zweigen inserieren, beträgt

S(m,n,o)=S(2,1,1)=z(2,1)=2.38 Zweige.

Zweige der Längenklasse L(1), die sich an z(2,2) Zweigen befinden:

S(2,2,1)=z(2,2)·S(2,1,1)=0.31.

(Nach voriger Gleichung inserieren an einem Zweig der Länge L(2) insgesamt S(2,1,1) Zweige der Länge L(1), somit befinden sich an z(2,2) entsprechend mal so viele.)

Zweige der Länge L(1) an z(2,3) Zweigen:

S(2,1,3)=0.

da keine Seitenzweige dieser Länge existieren. Gleichmaßen folgt für z(2,4):

S(2,1,4)=0.

Hieraus resultiert die Summe aller Zweige der Länge L(1) aus allen höheren Verzweigungsstufen, die einem Haupttrieb L(m)=11.63 entstammen:

S(2,1)=S(2,1,1)+S(2,1,2)+S(2,1,3)+S(2,1,4)=2.69.

Nur bei *Ribes uva-crispa* trat der Fall z(2,3) und z(2,4) ungleich Null auf. Die Summen S(2,1,3) und S(2,1,4) wurden über 2 Gleichungen mit 2 Unbekannten bestimmt, unter Verwendung der Seitenzweigverteilungen für die höheren Längenklassen. Dieser Fall wird hier nicht vorgeführt.

Zweige der Länge L(2)=11.63, die an z(2,1) Zweigen inserieren:

S(2,2,1)=0

da S(1,2)=0. Zweige der Länge L(2) an z(2,2) Zweigen (einschließlich dieser selbst):

S(2,2,2)=z(2,2)+z(2,2)²=0.15.

Zweige der Länge L(2) an z(2,3) Zweigen:

S(2,2,3)=0.

da z(2,3)=0.

Entsprechend:

S(2,2,4)=0.

Es folgt die Summe S(2,2)=0.15.

Analog wurden alle weiteren Berechnungen durchgeführt. Es resultiert eine Tabelle (A1), die die Anzahl aller Seitenzweige unabhängig vom Verzweigungsgrad enthält, die an einem Hauptzweig III. Ordnung inserieren.

Tabelle A1		Längenklasse der Seitentriebe (cm)			
		2.03	11.63	31.28	66.88
Längen-klasse des Haupt-triebes III. Ordnung (cm)	2.03	0.44	—	—	—
	11.63	2.69	0.15	—	—
	31.28	9.53	1.40	0.15	—
	66.88	28.31	5.67	0.99	—
		Anzahl S (m,n) der Seitenzweige aus allen Ordnungen größer III.			

Tab. A1:
Number of lateral branches of branching order larger than III as found in different length classes of main branches of third order in *Acer*.

3.7 Literaturverzeichnis

- BAUMGARTNER, A. (1969):
Meteorological approach to the exchange of CO₂ between the atmosphere and vegetation, particularly forest stands.
Photosynthetica 3(2), 127-149.
- BAZZAZ, F. A. (1979):
The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10, 351-371.
- BAZZAZ, F. A., PICKETT, S. T. A. (1980):
Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 287-310.
- BENECKE, U. and HAVRANEK, W. M. (1980):
Gasexchange of trees at altitudes up to timberline, Craigieburn Range, New Zealand. NZFS FRI Technical Paper No. 70, O.D.C. 18(931), NZFS Reprint No. 1409.
- BENECKE, U., SCHULZE, E.-D., MATYSSEK, R., HAVRANEK, W. M. (1981):
Environmental control of CO₂-assimilation and leaf conductance in *Larix decidua* Mill. *Oecologia* (Berl.)
- BIERHUIZEN, J. F. (1976):
Irrigation and water use efficiency. In: Lange O. L., Kappen L., Schulze E.-D. (eds.):
Water and plant life. *Ecological Studies* 19, Springer Verlag, Berlin, 421-431.
- BIGGS, W. W., EDISON, A. R., EASTIN, J. D., BROWN, K. W., MARANVILLE, W. J. and CLEGG, M. D. (1971):
Photosynthesis light sensor and meter. *Ecology* 52, No. 1, 125-131.
- BOLTON, J. K. and BROWN, R. H. (1980):
Photosynthesis of grass species differing in carbon dioxide fixation pathways. V. Response of *Panicum maximum*, *Panicum miliodes*, and tall fescues (*Festuca arundinacea*) to nitrogen nutrition. *Plant Physiol.* 66, 97-100.
- CHALMERS, D. J. and VAN DEN ENDE, B. (1975):
Productivity of peach trees: Factors affecting dry-weight distribution during tree growth. *Ann. Bot.* 39, 423-32.
- COWAN, I. R. (1977):
Stomatal behaviour and environment. *Adv. Bot. Res.* 4, 117-228.
- COWAN, I. R. (1982):
Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants. In: Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, C. B. and Ziegler, H. (eds.): *Physiological plant ecology* II, 589-613, Springer Verlag, Berlin.
- COWAN, I. R. and FARQUHAR, G. D. (1977):
Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. In: Jennings, D. H. (ed.): *Integration of activity in the higher plant. Symposia of the society for experimental biology*, Cambridge.
- DIERSCHKE, H. (1974):
Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortge-
falle an Waldrändern. *Scripta Geobotanica* 6, Göttingen.
- EGGERT, R. (1946):
The construction and installation of thermocouples for biological research. *J. of Agric. Research* 72, 341-354.
- ELLENBERG, H. (1974):
Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. *Scripta Geobotanica* 9, Göttingen.
- ELLENBERG, H. (1978):
Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart.
- FARQUHAR, G. D. and SHARKEY, T. D. (1982):
Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33, 317-45.
- FARQUHAR, G. D., SCHULZE, E.-D., KÜPPERS, M. (1980):
Responses to humidity by stomata of *Nicotiana glauca* L. and *Corylus avellana* L. are consistent with the optimization of carbon dioxide uptake with respect to water loss. *Aust. J. Plant Physiol.* 7, 315-27.
- FUCHS, M., SCHULZE, E.-D., FUCHS, M. I. (1977):
Spatial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest of northern Germany.
II. Climatic control of carbon dioxide uptake. *Oecologia* (Berl.) 29, 329-340.
- GEIGER, R. (1942):
Das Klima der bodennahen Luftschicht. In:
W. Westphal (ed.): *Die Wissenschaft*, Bd. 78, Braunschweig.
- HÄSLER, R. (1982):
Net photosynthesis and Transpiration of *Pinus montana* on east and north facing slopes at alpine timberline. *Oecologia* (Berl.) 54: 14-22.
- HALL, A. E., SCHULZE, E.-D., LANGE, O. L. (1976):
Current perspectives of steady-state stomatal responses to environment. In: Lange, O. L., Kappen, L., Schulze, E.-D. (eds.):
Water and plant life. *Ecological Studies* 19, 169-188, Berlin.
- HARD, G. (1976):
Vegetationsentwicklung auf Brachflächen. In: Bierhals, E., Gekle, L., Hard, G., Nohl, W. (eds.): *Brachflächen in der Landschaft. Kuratorium für Technik und Bauwesen in der Landwirtschaft. DK 631:577.4:712, KTBL-Schrift* 195. Darmstadt.
- HAVRANEK, W. (1972):
Über die Bedeutung der Bodentemperatur für die Photosynthese und Transpiration junger Forstpflanzen und für die Stoffproduktion an der Waldgrenze. *Angew. Bot.* 46, 101-116.
- HINCKLEY, T. M., LASOIE, J. P., RUNNING, S. W. (1978):
Temporal and spatial variations in the water status of forest trees. *Forest Science, Monograph* 20.

- INADA, K. (1976):
Action spectra for photosynthesis in higher plants. *Plant Cell Physiol* 17, 355-365.
- KNAPP, R. (1967):
Experimentelle Soziologie und gegenseitige Beeinflussung der Pflanzen. Verlag E. Ulmer, Stuttgart.
- KOCH, W., LANGE, O. L. and SCHULZE, E.-D. (1971):
Ecophysiological investigations on wild and cultivated plants in the Negev desert. I. Methods: A mobile laboratory for measuring carbon dioxide and water vapour exchange. *Oecologia (Berl.)* 8, 296-309.
- KRAUTER, K.-G. (1975):
Ökologische Aspekte in neuen Geographiebüchern. *Natur und Landschaft* 50, Heft 4.
- KÜPPERS, M. (1978):
Die Regulation der Spaltöffnungen von *Corylus avellana* L. in Abhängigkeit von Blattwasserzustand und Luftfeuchte. Diplomarbeit, Bayreuth und Frankfurt/M.
- KÜPPERS, M., HALL, A. E. and SCHULZE, E.-D. (1982):
Effects of day-to-day changes in root temperature on leaf conductance to water vapour and CO₂ assimilation rates of *Vigna unguiculata* L. Walp. *Oecologia (Berl.)* 52, 116-120.
- LANGE, N. (1982):
Blattkonsum in Heckenökosystemen. Ausmaß und jahreszeitlicher Verlauf des Blatt-Biomasse-Konsums phyllophager Insekten an Schlehe (*Prunus spinosa* L.), Weißdorn (*Crataegus spec.*) und Wildrosen (*Rosa spec.*) in zwei Heckenlandschaften Oberfrankens. *Laufrer Seminarbeiträge* 5/82. S. 64-66.
- LANGE, O. L., SCHULZE, E.-D., EVENARI, M., KAPPEN, L. and BUSCHBOM, U. (1974):
The temperature-related photosynthetic capacity of plants under desert conditions. I. Seasonal changes of the photosynthetic response to temperature. *Oecologia (Berl.)* 17, 97-110.
- LARCHER, W. (1980):
Ökologie der Pflanzen. 3. Auflage, Stuttgart.
- LLOYD, P. S. (1975):
An experimental study of scrub development. XII. *Internat. Bot. Congr. (Leningrad) Abstr.* 1, 156.
- LÖSCH, R. (1977):
Responses of stomata to environmental factors – experiments with isolated epidermal strips of *Polypodium vulgare*. I. Temperature and humidity. *Oecologia (Berl.)* 29, 85-97.
- MEUSEL, H. (1952):
Über Wuchsformen, Verbreitung und Phylogenie einiger mediterran-mitteleuropäischer Angiospermen-Gattungen. *Flora* 139, 333-393.
- MILLER, R. und RÜSCH, J. (1960):
Zur Frage der Kohlensäureversorgung des Waldes. *Forstwiss. Centralbl.* 79, 42-62.
- MOONEY, H. A., FERRAR, P. J. and SLATYER, R. O. (1978):
Photosynthetic capacity and carbon allocation patterns in diverse growth forms of *Eucalyptus*. *Oecologia (Berl.)* 36, 103-111.
- NÄGELI, W. (1943):
Untersuchungen über die Windverhältnisse im Bereich von Windschutzstreifen. *Mitt. d. Schweiz. Anst. f. d. forstl. Versuchswesen* 23, 223-276.
- NORDIN, A. (1977):
Effects of low root temperature on ion uptake and ion translocation in wheat. *Physiol. Plant* 39(4), 305-310.
- OBERDORFER, E. (1979):
Pflanzensoziologische Exkursionsflora. Ulmer, Stuttgart.
- PASSIOURA, J. B. (1982):
Water in the soil-plant-atmosphere continuum. In: Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, C. B. and Ziegler, H. (eds.): *Physiological plant ecology II*, 5-33, Springer-Verlag, Berlin.
- PENNING DE VRIES, F. W. T. (1975a):
Use of assimilates in higher plants. In: Cooper, J. P. (ed): *Photosynthesis and productivity in different environments*. Cambridge Univ. Press London.
- PENNING DE VRIES, F. W. T. (1975b):
The cost of maintenance processes in plant cells. *Ann. Bot.* 39, 77-92.
- RAABE, E. W. (1952):
Über den »Affinitätswert« in der Pflanzensoziologie. *Vegetatio*, Haag, 4, 53-68.
- RASCHKE, K. (1954):
Die Kompensation des Strahlungsfehlers thermoelektrischer Meßfühler. *Archiv f. Meteorologie, Geophysik u. Bioklimatol.* 5B, 447-455.
- RASCHKE, K. (1979):
Movements of Stomata. In: W. Haupt, M. E. Feinleib (eds): *Physiology of Movements; Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series Vol. 7.
- RASCHKE, K. (1981):
Do stomata limit CO₂ uptake by leaves? Does CO₂ assimilation determine stomatal aperture? In: Heber U., Lange O. L., Füchtbauer W., Schreiber U. (eds.): *Photosynthese – Ergebnisse eines Rundgespräches*. Deutsche Forschungsgemeinschaft, Würzburg 1981.
- RAUH, W. (1938):
Über die Verzweigung ausläuferbildender Sträucher. *Hercynia*, 187-231, Halle/Saale.
- RAUH, W. (1950):
Morphologie der Nutzpflanzen. Heidelberg.
- RAUNKIAER, C. (1934):
The life forms of plants and statistical plant geography. Clarendon Press, Oxford.
- REIF, A. (1982):
Vegetationskundliche Gliederung und standörtliche Kennzeichnung nordbayerischer Heckengesellschaften. Dissertation Bayreuth 1982.

- RICHARDS, D. and ROWE, R. N. (1977a):
Effects of root restrictions, root pruning and 6-benzylaminopurine on the growth of peach seedlings. *Ann. Bot.* 41, 729-740.
- RICHARDS, D. and ROWE, R. N. (1977b):
Root-shoot interactions in peach: The function of the root. *Ann. Bot.* 41, 1211-1216.
- RICHTER, H. (1973):
Frictional potential losses and total water potential in plants – A re-evaluation. *J. Exp. Bot.* 24, No. 83, 983-994.
- SCHOLANDER, P. F., HAMMEL, H. T., BRADSTREET, E. D. and HEMMINGSEN, E. A., (1965):
Sap pressure in vascular plants. *Science* 148, 339-346.
- SCHULZE, E.-D. (1970):
Der CO₂-Gaswechsel der Buche (*Fagus silvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. *Flora* 159, 177-232.
- SCHULZE, E.-D. (1982):
Plant life forms and their carbon, water and nutrient relations. In: Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, C. B. and Ziegler, H. (eds.):
Physiological Plant Ecology II, 615-676, Berlin, Springer-Verlag, in press.
- SCHULZE, E.-D. and HALL, A. E. (1982):
Stomatal responses, water loss and CO₂-assimilation rates of plants in contrasting environments. In: Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, C. B. and Ziegler, H. (eds): *Physiological plant ecology II* 181-230, Springer-Verlag, Berlin.
- SCHULZE, E.-D. and KÜPPERS, M. (1979):
Short-term and long-term effects of plant water deficits on stomatal response to humidity in *Corylus avellana* L. *Planta* 146, 319-326.
- SCHULZE, E.-D., FUCHS, M. I. and FUCHS, M. (1977):
Spatial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest of northern Germany. I. Biomass distribution and daily CO₂ uptake in different crown layers. *Oecologia* 29, 43-61.
- SCHULZE, E.-D., HALL, A. E., LANGE, O. L. and WALZ, H. (1982):
A portable steady-state porometer for measuring the carbon dioxide and water vapour exchanges of leaves under natural conditions. *Oecologia (Berl.)* 53:141-145.
- SCHULZE, E.-D., LANGE, O. L. and LEMBKE, B. (1972):
A digital registration system for net photosynthesis and transpiration measurements in the field and an associated analysis of errors. *Oecologia (Berl.)* 10, 151-166.
- SCHULZE, E.-D., REIF, A. und KÜPPERS, M. (1984):
Die pflanzenökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken. = Ökologische Funktionsanalyse von Hecken und Flurgehölzen, Beiheft 3, T. 1 zu den Berichten der ANL.
- SELTZER, E. (1975):
Untersuchungen über Struktur und Wachstum von Flurgehölzen in Oberbayern. München.
- SLATYER, R. O. and MORROW, P. A. (1977):
Altitudinal variation in the photosynthetic characteristics of snow gum, *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng. I. Seasonal changes and field conditions in the Snowy Mountains area of south-eastern Australia. *Aust. J. Bot.* 25: 1-20.
- TRANQUILLINI, W., TURNER, H. (1961):
Untersuchungen über die Pflanzentemperaturen in der subalpinen Stufe mit besonderer Berücksichtigung der Nadeltemperaturen der Zirbe. *Mitt. d. Forstl. Bundes-Versuchsanst. Mariabrunn* 59, 127-151.
- TRAPP, E. (1938):
Untersuchungen über die Verteilung der Helligkeit in einem Buchenbestand. *Meteorologische Zeitschrift/ Bioklimatische Beiblätter* 5, 153-158. Braunschweig.
- TROLL, W. (1937):
Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Band 1, Teil 1: Vegetationsorgane. Berlin. Nachdruck 1967, Koeltz, Königstein/Ts.
- TURNER, N. C. and HEICHEL, G. H. (1977):
Stomatal development and seasonal changes in diffusive resistance of primary and regrowth foliage of red oak (*Quercus rubra* L.) and red maple (*Acer rubrum* L.). *New Phytol.* 78, 71-81.
- TÜXEN, R. (1952):
Hecken und Gebüsche. *Mitt. Geogr. Ges. Hamburg*, 50, 85-117.
- WAREING, P. F. (1970):
Growth and its co-ordination in trees. In: Luckwill, L. C. and Cutting, C. V. (eds.): *Physiology of tree crops*. Academic Press. London.
- WEBER, H. E. (1967):
Über die Vegetation der Knicks in Schleswig-Holstein. *Mitteil. d. Arbeitsgemeinschaft. f. Floristik in Schleswig-Holstein u. Hamburg*. Kiel.
- WEBER, H. E. (1974):
Eine neue Gebüschgesellschaft in Nordwestdeutschland und Gedanken zur Neugliederung der Rhamno-Prunetea. *Osnabrücker Naturw. Mitt.* 3, 143-150.
- WILLMANN, O. (1975):
Junge Änderungen des Kaiserstühler Halbtrockenrausens. Daten und Dokumente zum Umweltschutz Nr. 14, Vorträge der Tagung über »Umweltforschung« der Universität Hohenheim, Hohenheim.
- WONG, S. C., COWAN, I. R., FARQUHAR, G. D. (1978):
Leaf conductance in relation to assimilation in *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng. *Plant Physiol.* 62, 670-674.
- ZWÖLFER, H., BAUER, G., HEUSINGER, G. (1984):
Die tierökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken. = Ökologische Funktionsanalyse von Hecken und Flurgehölzen, Beiheft 3. T. 2 zu den Berichten der ANL.

4. Die Ökologie wichtiger Holzarten der Hecken

bei REIF (1983) in Hoppea bereits erschienen

Berberis vulgaris L. (Berberitze)

Dorniger Strauch auf trockenen, warmen, nährstoff- und basenreichen Böden. Berberidion-Verbandscharakterart.

Die Berberitze wurde in Nordbayern um 1955 fast vollständig ausgerottet, da sie den Zwischenwirt für den Getreiderost darstellt. Dieser galt noch vor 30 Jahren als die wirtschaftlich bedeutendste Getreidekrankheit im südlichen und mittleren Bayern. Heute ist die Berberitze stellenweise wieder eingewandert, ohne daß der Weizenschwarzrost seither wieder aufgetreten ist. Der Roggenschwarzrost (Zwischenwirt: Getreide, Berberitze) führt auch heute noch lokal zu stärkerem Befall (Nürnberger Nachrichten vom 21. 2. 1980).

Die Berberitze kommt daher in den Hecken des UG nur mehr ausgesprochen selten vor, in lichten Wäldern Unterfrankens und des Frankenjura ist sie zerstreut anzutreffen. Zur Verbreitung dieser Art in Hecken vgl. Abb. 4.1.

Cornus sanguinea L. (Roter Hartriegel)

Langsamwüchsiger, bis 5 m hoher, breitwachsener Strauch mit reichlichem Stockausschlag sowie der Fähigkeit zur Polykormonbildung (Wurzelausläufer, Absenker).

Vorkommen: Hecken, Gebüsche, lichte Wälder. Es werden mineralalkräftige, frische bis trockene, basische Böden bevorzugt. Auf trockeneren Standorten ist Kalkboden obligatorisch (nach EHLERS 1960). Wird vom Wild zum Teil sehr stark verbissen, vor allem im Jugendstadium.

Die Gattung Crataegus

Weißdorne sind »Sträucher oder Bäume mit hartem Holz und meist verdornenden Zweigen« (HEGI 1923, S. 725 ff.). Die stinkenden Blüten des Weißdorns öffnen sich Ende Mai/Anfang Juni, die Verbreitung geschieht endozoochor (Vögel).

Der Weißdorn bildet ein weitausgreifendes, tiefgehendes Wurzelwerk mit sehr langen, wenig verzweigten Wurzeln (nach EHLERS 1960, S. 54).

Die Wurzeln von *Crataegus* besitzen eine ektotrophe Mykorrhiza (HEGI 1923). Der Weißdorn bildet keine Sproßkolonien, er regeneriert sich ausschließlich aus Samen. Daher ist er weniger feuerresistent und wird durch Verlängerung der Umtriebszeit anfänglich begünstigt.

Sein bestes Wachstum erreicht der Weißdorn auf tiefgründigen, nährstoffreichen und kalkhaltigen Böden, insbesondere, wenn die Wurzeln Anschluß an das Grundwasser haben. Er meidet jedoch Staunässe und zu saure, nährstoffarme sandige Böden. Ein gewisser Basengehalt des Bodens ist unerläßlich. Je trockener und sonniger der Standort ist, desto größer sind die Anforderungen an den Kalkgehalt des Bodens. Der Weißdorn gedeiht von der vollen Sonne bis in den Halbschatten (z. B. als Unterwuchspflanze von Mittelwäldern; hier allerdings mit reduzierter Vitalität).

In Deutschland unterscheidet man nach LIPPERT (1978, S. 165 ff.) 3 Arten, die jedoch alle miteinander bastardieren können:

Crataegus laevigata (Poiret) DC.

Der zweigrifflige Weißdorn *Crataegus laevigata* besiedelt vor allem Standorte mit deutlicher Bevorzugung schwerer, basenhaltiger Lehme. Zur Verbreitung dieser Art in den Hecken Nordbayerns vgl. Abb. 4.2.

Crataegus monogyna Jacq.

Der Eingrifflige Weißdorn *Crataegus monogyna* ist anspruchsloser, weidefester (da sparriger und stärker verdornt). Er kommt von der Ebene bis an die obere Grenze der montanen Stufe vor, in den Bayerischen Alpen bis 1270 m NN. HEGI (1923) schreibt über diese Art: weit anpassungsfähiger und in Bezug auf Temperaturgegensätze, Luftfeuchtigkeit und Substrat bedeu-

Abb. 4.1: Berberis vulgaris L.

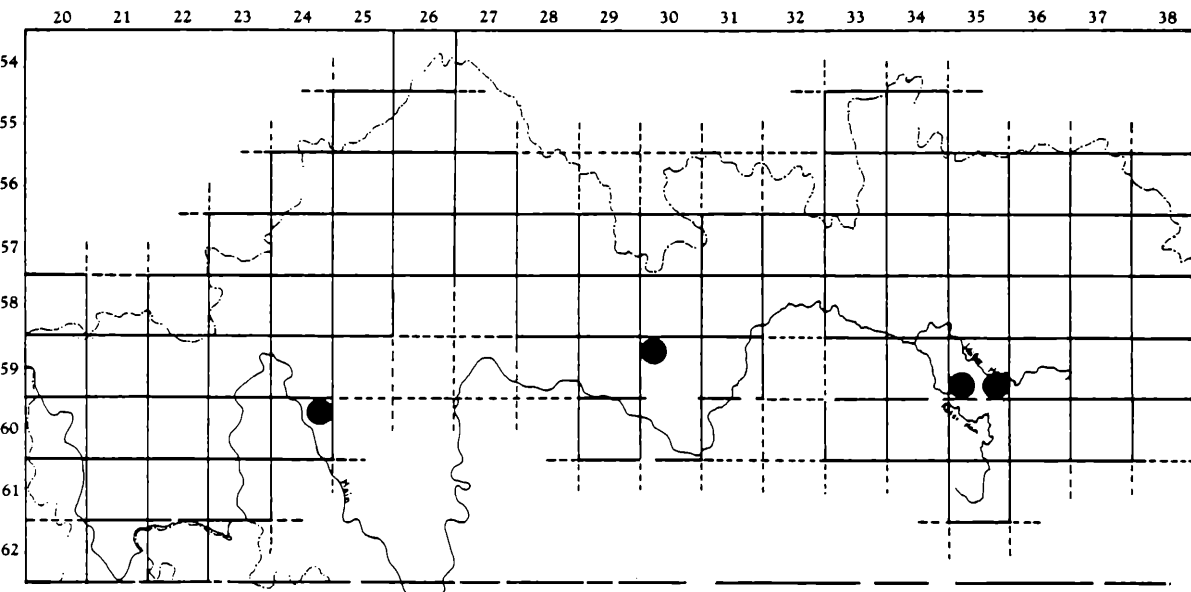


Abb. 4.2: *Crataegus laevigata* (Poiret) DC.

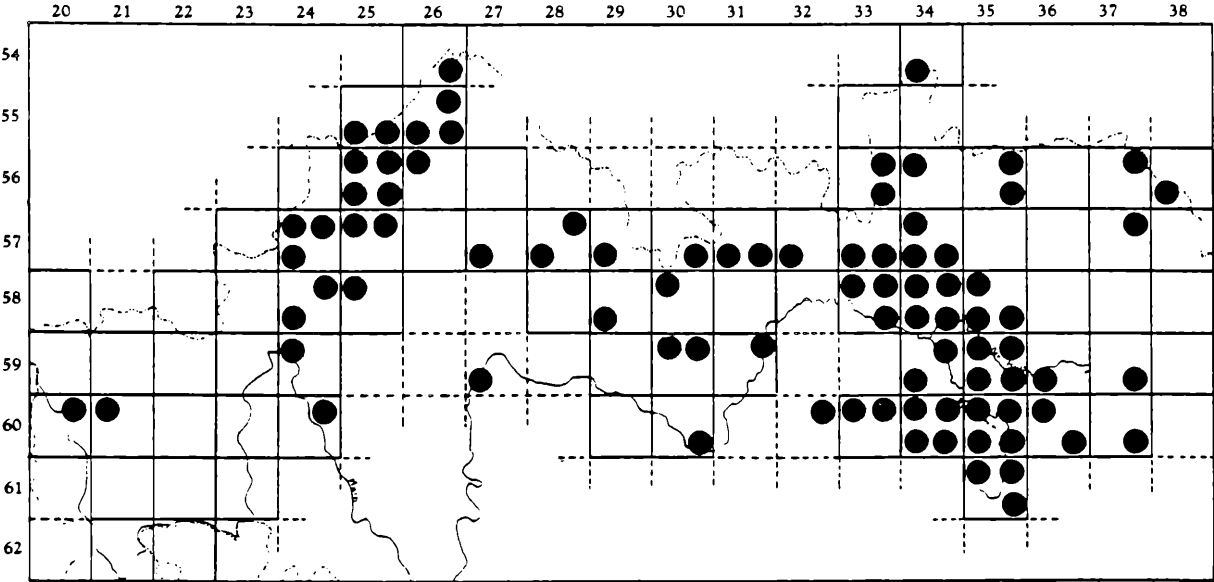


Abb. 4.3: *Crataegus monogyna* Jacq.

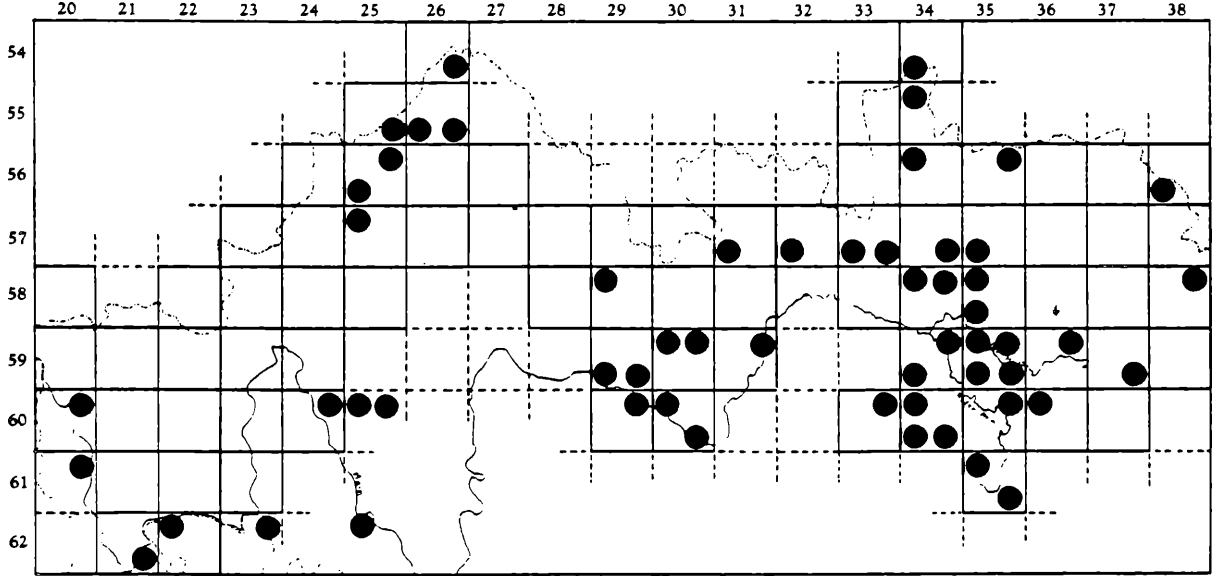
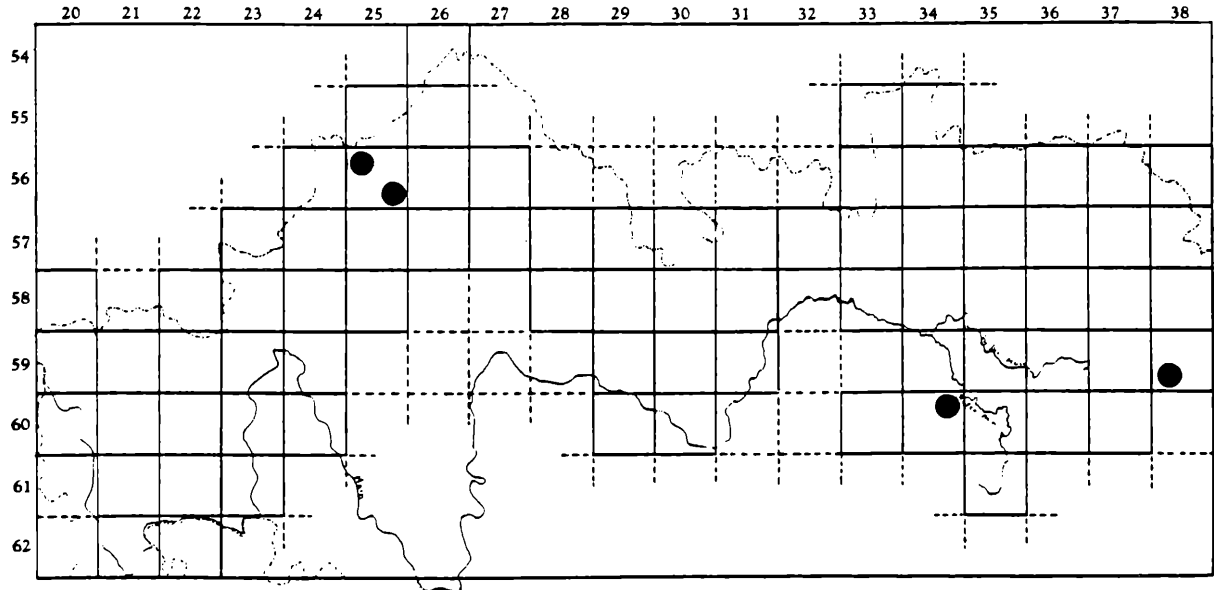


Abb. 4.4: *Crataegus curvisepala* ssp. *lindmannii* Hrab.-Uhr.



tend weniger empfindlich als *C. oxyacantha*. Daher vermag sie nicht nur in horizontaler Richtung nach Norden, Osten und Süden, sondern auch in vertikaler Richtung viel weiter vorzudringen.« Infolge der Anspruchslösigkeit wird *Crataegus monogyna* in großem Maßstab bei Böschungsbegrünungen und Heckenneupflanzungen eingebracht; infolge von Bastardierung mit der bodenständigen *Crataegus*-Flora erfolgt so eine schlechende Florenveränderung.
Crataegus monogyna besitzt in den Hecken Nordbayerns einen Schwerpunkt in den Hecken der montanen Bereiche; einen weiteren in den Liguster-Schlehen-Gebüschchen der tieferen Lagen. Zur Verbreitung dieser Art in den Hecken Nordbayerns vgl. Abb. 4.3.

Crataegus curvisepala Lindmann

Ebenfalls eingrifflich ist *Crataegus curvisepala*, unsere seltenste und schattentoleranteste Art. Sie ist in Nord-europa weiter verbreitet und kann gewissermaßen als »(Nach-)Eiszeitrelikt« betrachtet werden. Die Art

kommt bei uns in zwei Unterarten vor, nämlich *Crataegus curvisepala* ssp. *curvisepala* (mit zurückgebogenen Kelchblättern und großen, rundlich-eiförmigen Früchten) und ssp. *lindmannii* (mit nach oben gerichteten oder gar zusammenneigenden Kelchblättern und zylindrischen Früchten).
Crataegus curvisepala ist in den Hecken Nordbayerns ausgesprochen selten, die wenigen Vorkommen in der Rhön und bei Bayreuth liegen in älteren Baumhecken mit guter Wasser- und Nährstoffversorgung. Zur Verbreitung dieser Art in den Hecken Nordbayerns vgl. Abb. 4.4, 4.5.

Die *Crataegus*-Hybriden
(In Anlehnung an Lippert 1978)

Crataegus curvisepala x *laevigata*
= *C. x macrocarpa* Hegetschweiler

Bei *Crataegus* x *macrocarpa* handelt es sich um eine formenreiche Gruppe von hybridogenen Sippen, die in

Abb. 4.5: *Crataegus curvisepala* ssp. *curvisepala*

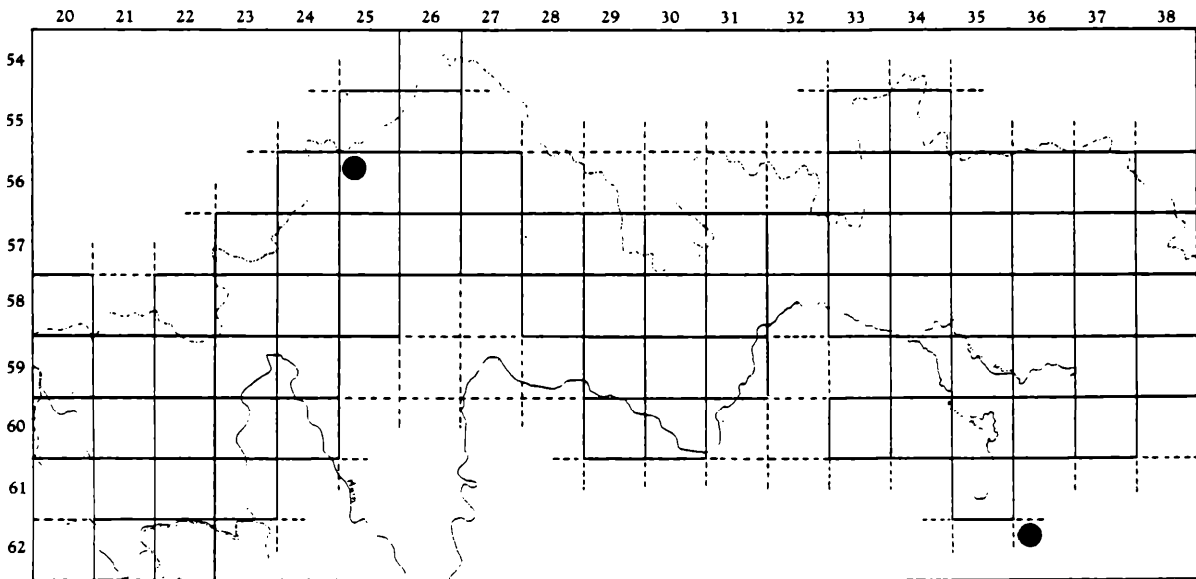


Abb. 4.6: *Crataegus* x *macrocarpa* Hegetschweiler

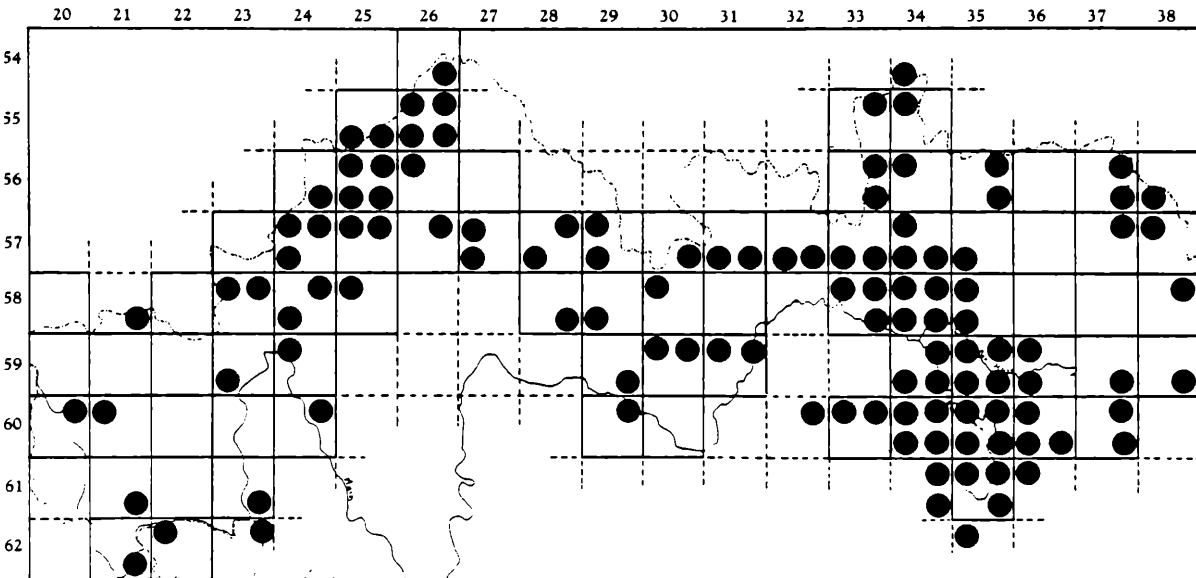
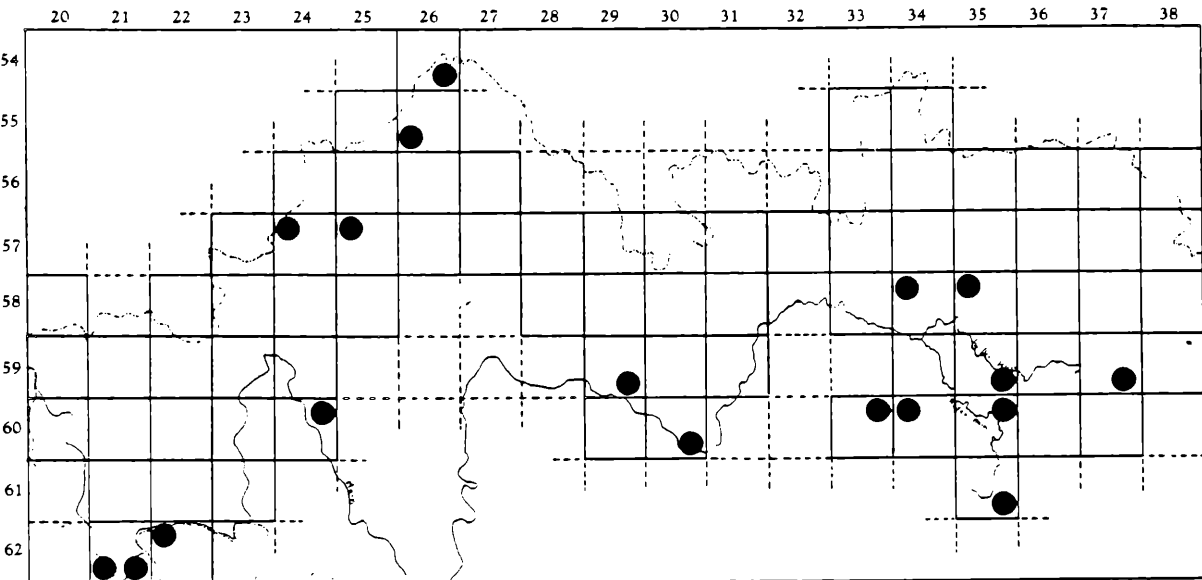


Abb. 4.7: *Crataegus x heterodonta* Pojark.



ganz Europa verbreitet sind und bezüglich der Merkmale alle Übergänge zwischen *C. laevigata* und *C. curvisepala* aufweisen.

Diese Hybriden sind in weiten Teilen Bayerns, so auch im UG, häufiger als *C. laevigata*, dieser Formenschwarm stellt den häufigsten *Crataegus*-Typ dar. LIPPERT (1978) vermutet, daß *C. curvisepala* langsam durch *C. laevigata* bzw. bereits vorhandene Hybriden »aufbastardiert« wurde (und noch wird) und daher langsam verschwinden wird. Zur Verbreitung von *Crataegus x macrocarpa* in den Hecken Nordbayerns vgl. Abb. 4.6.

Crataegus curvisepala x monogyna
= *C. x heterodonta* Pojark.

Diese Hybriden stehen entweder ziemlich in der Mitte zwischen den Ausgangstypen oder sie ähneln *C. monogyna*. Sie kommen verstreut in den Hecken des Untersuchungsgebietes vor (vgl. Abb. 4.7).

Crataegus laevigata x monogyna
= *C. x media* auct., non Bechstein

Kommt verstreut in den Hecken des Untersuchungsgebietes vor (vgl. Abb. 4.8).

Weitere *Crataegus*-Hybriden

Anzumerken bleibt, daß viele *Crataegi* nur unzulänglich bestimmt werden konnten. Dies lag zum Teil daran, daß die Sträucher nicht regelmäßig fruchten, der Fruchtansatz nur spärlich war oder infolge des Formenreichtums nicht jeder gesammelte Beleg eindeutig zugeordnet wurde. Eine Reihe von Belegexemplaren wies Merkmale aller 3 Ausgangsarten, also von *C. laevigata*, *C. monogyna* und *C. curvisepala*, auf. Die Vorkommen dieses »Tripelbastards« sind in Abb. 4.9 dargestellt.

Euonymus europaeus L. (Pfaffenhütchen)

Sommergrüner, bis 6 m hoher Strauch (oder kleiner Baum) mit sparrigen Ästen.

Abb. 4.8: *Crataegus x media* auct.

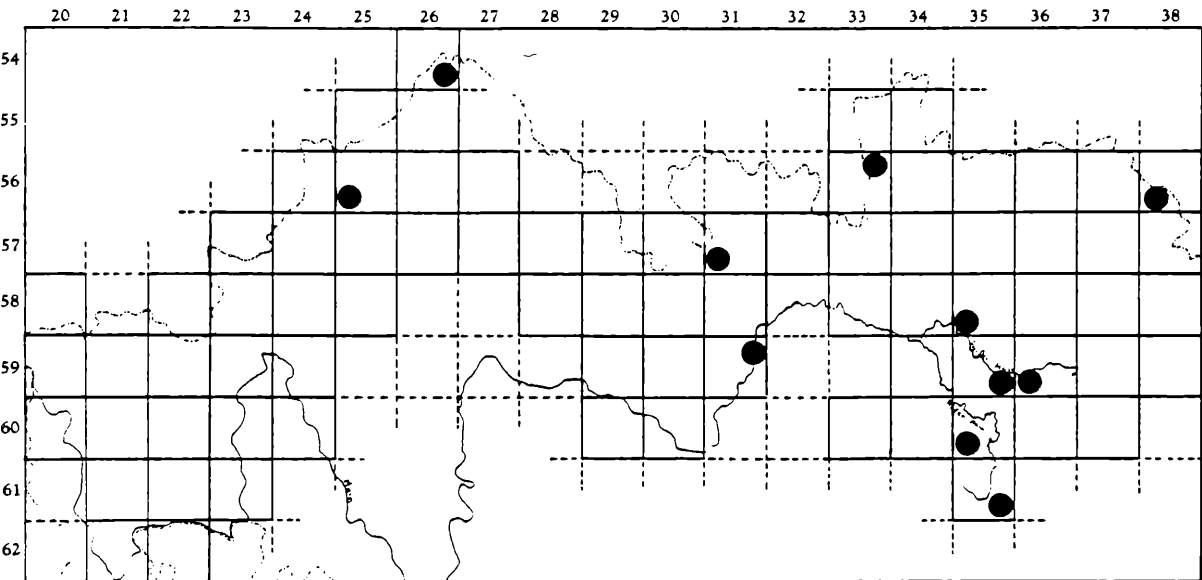


Abb. 4.9: *Crataegus x laevigata x curvisepala x monogyna*

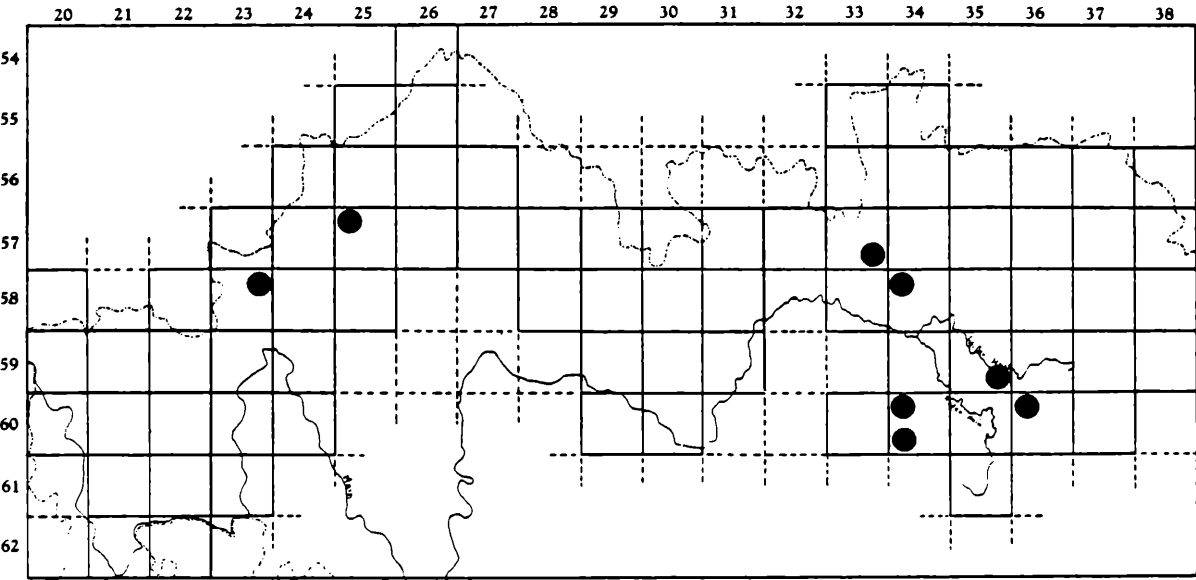
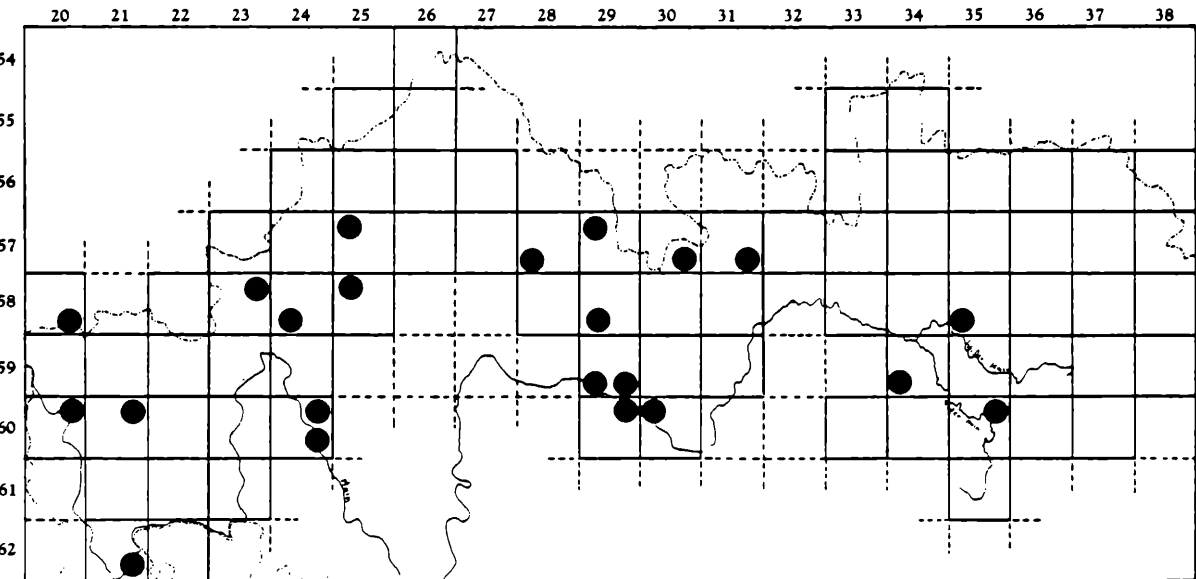


Abb. 4.10: *Ligustrum vulgare* L.



Vorkommen: Verbreitet, doch selten in großer Zahl auf (feuchten,) frischen bis ziemlich trockenen, steinigen, oben etwas humosen, selten rein mineralischen, gern kalkhaltigen Böden in Wäldern, Gebüsch, Hecken u. a.

Ebene bis in die montane Stufe, Bayerischer Wald bis 700 m, Alpen bis 800 m NN (nach HEGI 1965).

Frangula alnus Miller (*Faulbaum*)

Bis 4 m hoher, raschwüchsiger Strauch (selten bis 7 m hoher Baum). Bildet reichlich Stockausschlag, neigt zu Wurzelbrutbildung.

Vorkommen: Von der Ebene bis ins Gebirge auf gleichmäßig frischen bis nassen Böden, auch in Mooren. Bevorzugt saure Bodenreaktion, bei ausreichender Wasserversorgung auch auf sandigen Böden.

Ligustrum vulgare L. (*Liguster*, *Rainweide*)

Schnellwüchsiger Strauch, bis 5 m hoch, meist um 2 m. Sehr regenerationsfähig. Der Boden wird besonders in-

tensiv durchwurzelt; die Belaubung bleibt bis in den Winter erhalten.

Vorkommen: Flußauen, Hecken, Gebüsch der warmen Tieflagen. Schattentolerant, die Böden sind in der Regel mineralkräftig, nährstoffreich und etwas frisch. Gelegentliche Bodennässe wird vertragen. Kalkreiche Böden werden bevorzugt, vor allem an trockenen Standorten (nach EHLERS 1960). Der Liguster beschränkt sich innerhalb des Untersuchungsgebietes auf die Hecken der warm-trockenen Standorte, zur Verbreitung der Art in Hecken vgl. Abb. 4.10.

Lonicera xylosteum L. (*Heckenkirsche*)

Bis 2 m hoher, flachwurzelnder Strauch.

Vorkommen: Sehr schattentolerantes Gehölz in Gebüsch und Waldrändern auf frischen, mineralreichen, basenhaltigen Böden. Die Ansprüche an den Bodenfeuchtegehalt sind mit wachsendem Kalkgehalt geringer. In den Alpen bis 1600 m (nach EHLERS 1960). In den Hecken Nordbayerns ist *Lonicera xylosteum* be-

schränkt auf die Berberidion-Hecken (Trennart des Verbandes), hier vor allem mit Schwerpunkt im Rhamno-Cornetum. In den höheren Lagen wird die Art seltener.

»Mit Ausnahme des NW liegt der Schwerpunkt des Vorkommens von *Lonicera xylosteum* (Rote Heckenkirsche) in den tieferen bis mittleren Höhenzonen. Ihr Fehlen in offenen Feldhecken, dafür aber ein verstärktes Auftreten in sehr schattigen Lagen, kennzeichnet sie als ausgesprochene Waldrandpflanze (BAULE 1956, S. 21).«

Prunus spec.

Prunus spinosa L. (Schlehdorn, Schwarzdorn)

»Der Schlehdorn oder Schwarzdorn ist ein sparriger, dicht verzweigter, etwa 1 bis 3 m hoher Strauch, seltener bis 5 m hoher Baum mit weit kriechenden, Laubspresse treibenden Wurzeln (HEGI 1923)«. Die Blüten der Schlehe entfalten sich Ende April/Anfang Mai noch vor den Blättern. Die Früchte sind klein, kugelig, die schwarze Haut ist blau bereift. Das Fruchtfleisch ist sauer, es wird erst nach Frosteinwirkung süß und kann dann verarbeitet werden.

Die Verbreitung der Schlehe geschieht vor allem durch Krähenvögel, die im Winter die Früchte fressen. Infolge der Bildung von Wurzelbrut sind Schlehen ziemlich feuerresistent und zur Bildung ausgedehnter Kolonien (Polykormone) befähigt; reiche Sproßdornenbildung verhindert Viehverbiß und macht die Schlehe zu einem gefürchteten Weideunkraut auf Extensivweiden. Die Ausbreitungsgeschwindigkeit von *Prunus spinosa*-Polykormonen in Halbtrockenrasen des Kaiserstuhls beträgt 25 – 30 cm/Jahr (WILMANN 1975, S. 15 ff.). Infolge der weitstreichenden flachen Wurzeln gilt die Schlehe als guter Bodenfestiger (EHLERS 1960).

Die Schlehe kommt in zahlreichen Formen vor. In Europa kommt *Prunus spinosa* im Süden vor bis ins Atlasgebirge, im Osten bis Astrachan und den Iran, im Norden bis Mittelskandinavien, Schottland und Irland. In Nordamerika ist sie verwildert.

Während sie in Südeuropa bodenvag ist, bevorzugt die Schlehe nördlich der Alpen eindeutig Kalkböden.

Der Schwerpunkt des Vorkommens ist im Tiefland; in den Hochlagen und auf sauren, sandigen, nährstoffarmen Böden wird die Schlehe sukzessive durch andere Holzgewächse ersetzt. Nasse Böden werden gemieden. Die Art gedeiht auch im Unterwuchs von Mittelwäldern (Eichen-Hainbuchen-Wäldern), hier allerdings mit reduzierter Vitalität. Der Verbreitungsschwerpunkt liegt eindeutig im Tiefland, dort baut *Prunus spinosa* oft monodominant die Hecken auf; mit zunehmender Höhe wird die Schlehe in den nordbayerischen Mittelgebirgen durch andere Holzgewächse ersetzt, insbesondere durch Waldarten (Klassencharakterarten der Querco-Fagetea) sowie Arten der Schlaggesellschaften.

Besonders hingewiesen sei auf die völlig andersgeartete Wuchsform der Schlehe in den Eichen-Birken-Gebüschens bodensaurer Standorte, die dort extrem langästig-flattrig (nicht so sparrig!) und hochwüchsig wird, kaum Sproßdornenbildung aufweist und nur – wie übrigens auch bei den anderen Prunetalia-Arten zu bemerken ist – schwach blüht und kaum fruchtet. An einer Stelle (Spitzeichen bei Kulmbach) kommt *Prunus spinosa* ssp. *fruticans* vor, eine Unterart, von der ROTHMALER (1976, S. 317) schreibt:

»Herkunft unsicher; wird als verwilderter Abkömmling einer alten Kulturrasse, aber auch als Bastard *P. domestica* ssp. *insititia* x *spinosa* gedeutet.«

Die Früchte sind ziemlich groß (Durchmesser 1.5 – 2 cm) und wohlschmeckend.

Prunus avium L. (Vogel-Kirsche)

Bis 20 (selten 25) m hoher Baum mit starkem Stockaus-schlag. Das Wurzelwerk ist kräftig und weitreichend.

Vorkommen: Weit verbreitet vom Tiefland bis vereinzelt in die subalpine Stufe. Häufig in Schlagflächen, auf Lesesteinhaufen, in Hecken und verwildert auf Brachflächen (nach HEGI 1923). Am besten gedeiht *Prunus avium* auf fruchtbaren, kalkhaltigen und mäßig feuchten, lehmig-tonigen Böden. Arme und saure Standorte sind ungünstig. Als sehr lichtbedürftiges Gehölz bevorzugt die Vogelkirsche sonnige Lagen und verträgt keine Beschattung (EHLERS 1960).

Prunus avium kommt in den Hecken Nordbayerns von den Tieflagen bis in die montane Region vor. Begünstigt wird die Vogel-Kirsche gegenüber den Sträuchern der Prunetalia durch Verlängerung der Umtriebszeit.

Die Gattung *Rosa*

»Die Rose bildet niedrige bis fast baumförmige, zuweilen kletternde, häufig verholzte Bodenausläufer treibende Sträucher mit meist bestachelten Zweigen« (HEGI 1923). Die Blätter sind (5-) 7zählig gefiedert, der Blütenstand ist eine Doldenrispe. Die Blütezeit unserer häufigsten Rose, der Hunds-Rose (*Rosa canina*), liegt im Juni; die Früchte der Rosen, die Nüßchen, die in der Sammelfrucht der Hagebutte eingebettet sind, werden im Winter vor allem von Drosseln gefressen und führen so zur endozoochoren Verbreitung der Art. Die Keimung erfolgt erst im 2. Jahr.

Von größerer Bedeutung für die Ausbreitung der Rosen ist jedoch ebenfalls wie bei der Schlehe die Polykormonenbildung durch unterirdische Achsen (Bodenausläufer). Die Feuerresistenz der Rosen ist auf diese Eigenschaft zurückzuführen.

Rosen lieben einen leichten, nährstoffreichen, leicht basischen und eher trockenen Boden sowie sonnige Standorte. Die Schattentoleranz der Rosen ist allgemein gering (Ausnahme: *R. arvensis*), sie sind daher als die besten Charakterarten der Prunetalia zu betrachten.

Vor allem die montanen Rosen (*Rosa vosagiaca*, *R. caesia*, Abb. 4.11) vermehren sich apomiktisch, was zu einer riesigen Formenfülle geführt hat. In Europa gibt es 47 Rosenarten (nach FLORA EUROPAEA), Rosen gedeihen bis in den hohen Norden Skandinaviens und Islands, im Süden kommen sie – über Europa hinaus – bis in die Gebirge der Subtropen und Tropen vor.

Rosa canina L. (Hunds-Rose)

Vorkommen: Laubniederwälder, Waldränder, Hecken, Lesesteinhaufen, Magerweiden u. a. In der collinen und montanen Stufe die häufigste Rose. In den Hecken Nordbayerns begünstigt durch

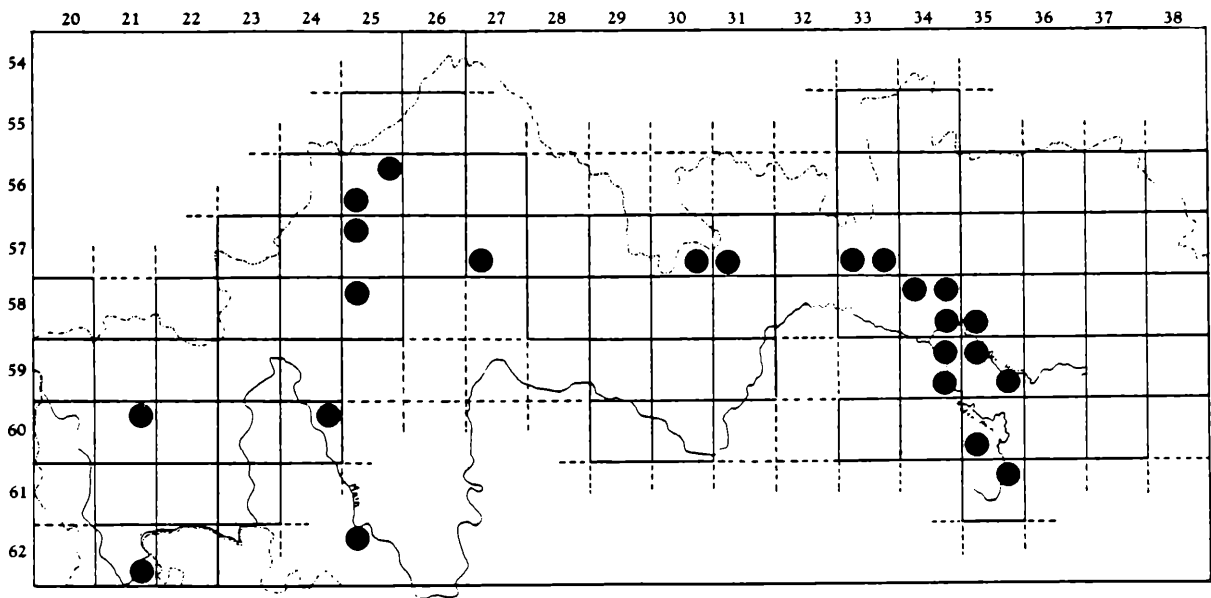
1. Sommertrockenheit und -wärme
2. Kalkgehalt bzw. Basenreichtum des Bodens
3. Brand

Rosa pendulina L. (Alpen-Heckenrose)

Vorkommen: Montane bis subalpine Laub- und Nadelgehölze, Hochstaudenfluren, Alpenweiden.

In den Hecken Nordbayerns selten, nur in montanen Gebieten, im Vorderen Bayerischen Wald Trennart der

Abb. 4.11: *Rosa rubiginosa* L., ssp. *rubiginosa*



montanen Ausbildungsform des Aceri-Fraxinetum auf Heckenstandorten.

Rosa rubiginosa L. (Wein-Rose)

Vorkommen: Trockene Gebüsche, Hecken, felsige Abhänge. In Wärme- und Trockengebieten, Charakterart des Liguster-Schlehen-Gebüsches. Zum Areal der Art in den Hecken Nordbayerns vgl. Abb. 4.11.

Rosa caesia Sm. ex Sow. ssp. *caesia*
Lederblättrige Rose)

Vorkommen in Hecken basenhaltiger Standorte, vorzugsweise in montaner Lage (vgl. Abb. 4.12.).

Rosa vosagiaca Desp. (Graugrüne Rose)

Vorkommen: Im Flachland selten bis fehlend, schwerpunktmäßig im montanen Bereich auf nährstoff- und basenreichen Böden, hier Charakterart des Corylo-Rosetum vosagiaca.

Rhamnus cathartica L. (Kreuzdorn)

Langsamwüchsiger, etwa 3 m hoher Strauch, der in alten Hecken jedoch auch baumartig Höhen von 6 m erreichen kann. Der Kreuzdorn bildet nur geringen Stockausschlag, jedoch leicht Absenker und u. U. Wurzelsprosse (EHLERS 1960).

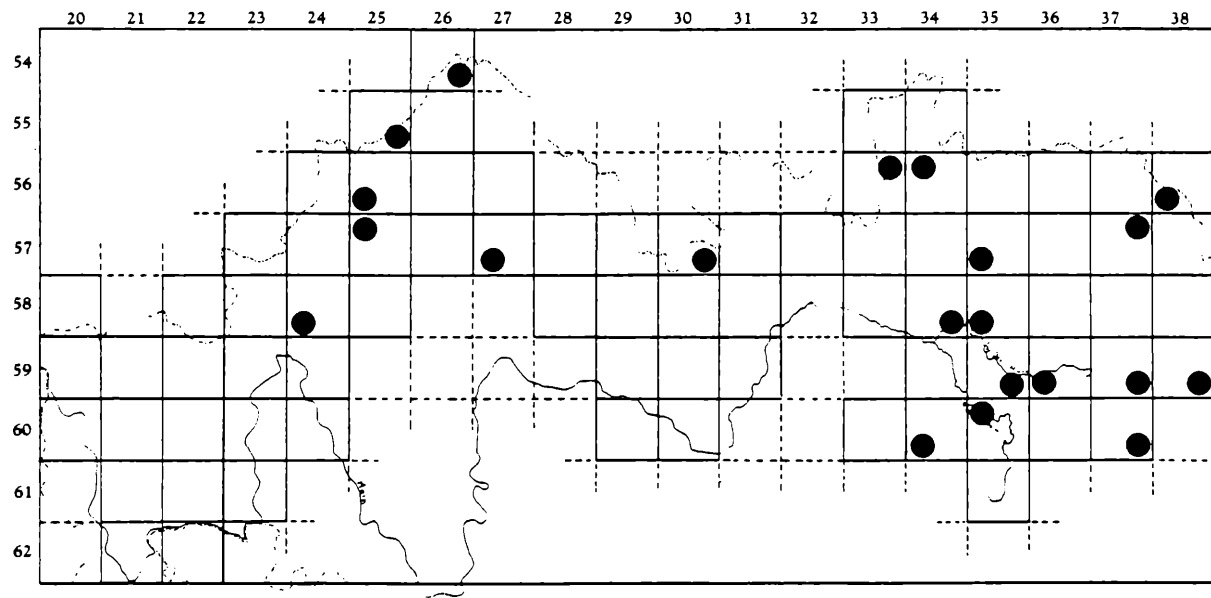
Vorkommen: Der Kreuzdorn bevorzugt die tieferen Lagen, ist nicht kalkgebunden, bevorzugt jedoch kalkhaltiges Substrat. Er ist unempfindlich gegen zeitweilige Dürre, meidet jedoch Staunässe. Der Kreuzdorn ist Zwischenwirt des Kronenrostes (*Puccinia coronifera*), er wurde (ähnlich wie die Berberitze) zeitweilig bekämpft.

Ribes spec.

Ribes alpinum L. (Alpen-Johannisbeere)

Vielgestaltiger, bis 1.5 (-3) m hoher Strauch mit unbewehrten Ästen. Im Boden befindet sich eine Dauerachse, von der jährlich unverzweigte Schößlinge ausge-

Abb. 4.12: *Rosa caesia* Sm. ex Sow. ssp. *caesia*



hen. Diese verzweigen sich im 2. Jahr und werden fertil, ihre Lebensdauer beträgt 4 – 8 Jahre.
Vorkommen: In lichten, steinigen Bergwäldern, auf Blockschutthalden, in Schluchten und an Gebirgsbächen vor allem der montanen und hochmontanen Stufe. Böden: Frische, basen- und nährstoffhaltige Stein- und Lehm Böden (nach HEGI 1961, S. 55 ff.). In Bergwäldern (vor allem des Tilio-Acerion) sowie Trennart für die montanen Berberidion-Gebüsche in Süddeutschland, mit deutlicher Bevorzugung skelettreicher Böden (so auf Malm im Frankenjura, auf Basalt in der Rhön im Corylo-Rosetum vosagiaceae, vgl. Abb. 4.13).

Ribes uva-crispa L. (Stachelbeere)

Mittelgroßer, 60 – 150 cm hoher, buschiger Strauch mit Stacheln.
Vorkommen: Waldränder, Hecken, an Zäunen, Wegen, Steinriegeln, in Auen- und Schluchtwäldern. Bevorzugt frischhumose, nährstoffreiche, oft kalkhaltige,

stickstoffbeeinflusste Stein- und Lehm Böden. In Bayern bis 830 m NN. (Schwache) Ordnungscharakterart der Prunetalia, deutliche Bevorzugung von Hecken auf Le-sesteinriegeln von Muschelkalk und Jura.

Die Gattung *Rubus*

Sträucher (*R. idaeus*) und Scheinsträucher mit 2-jährigen Schößlingen, ausläuferbildend.
 Nur wenige Rubi sind noch – ursprünglich – diploid (*R. idaeus*, *R. canescens*, *R. ulmifolius*), die meisten mitteleuropäischen Rubi sind tetraploid, selten kommen tri-, penta- und heptaploide Typen vor.
 Rubi neigen zu hybridogener Kleinartenbildung, primäre Hybriden sind selten, die meisten Kleinarten sind komplexer entstanden. Die Kleinarten sind fakultativ apomiktisch, sie neigen infolge der hybridogenen Entstehung zu mangelndem Fruchtansatz.
 Es können mehrere Sippen unterschieden werden, so – Die Sect. *Suberecti* P. J. MÜLLER

Abb. 4.13: *Ribes alpinum* L.

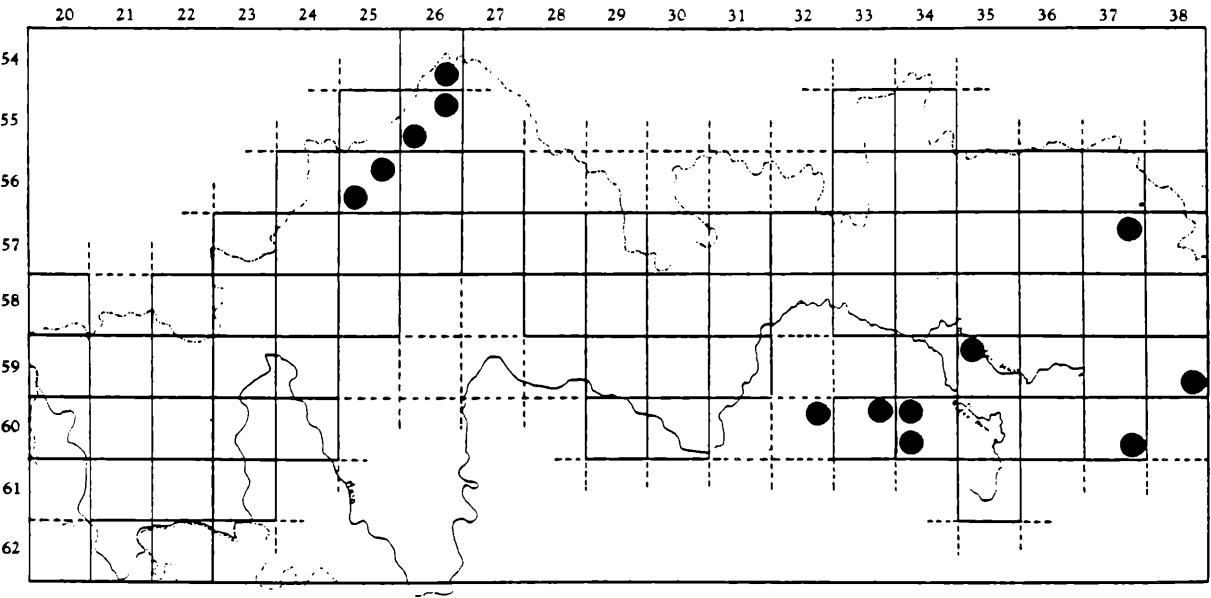


Abb. 4.14: *Rubus affinis* Weihe et Neumann

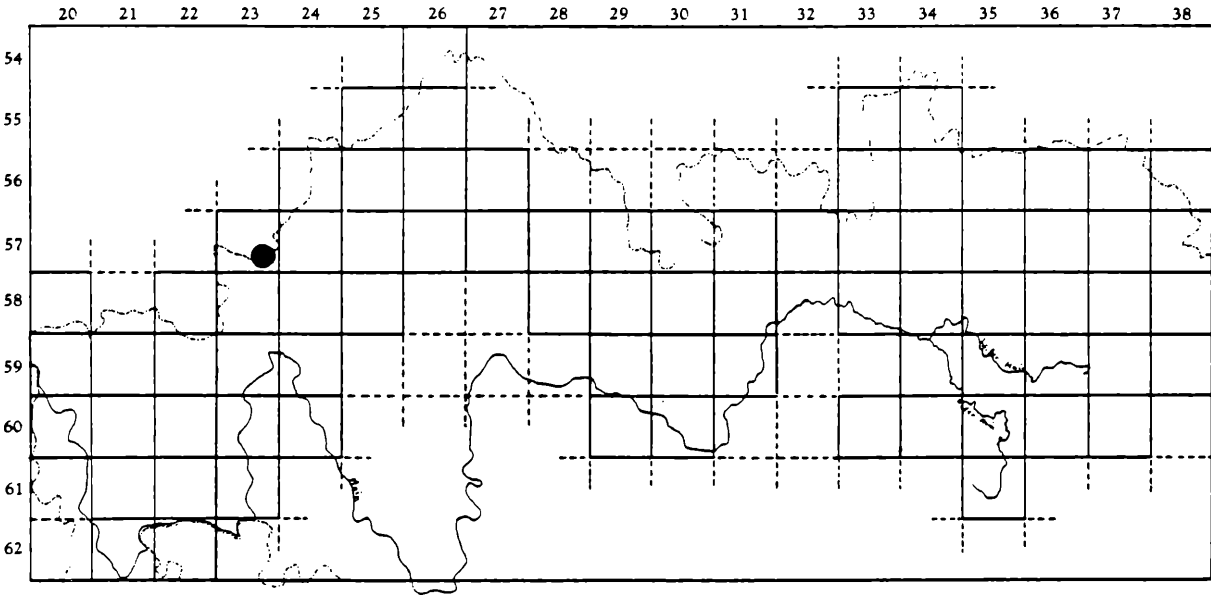
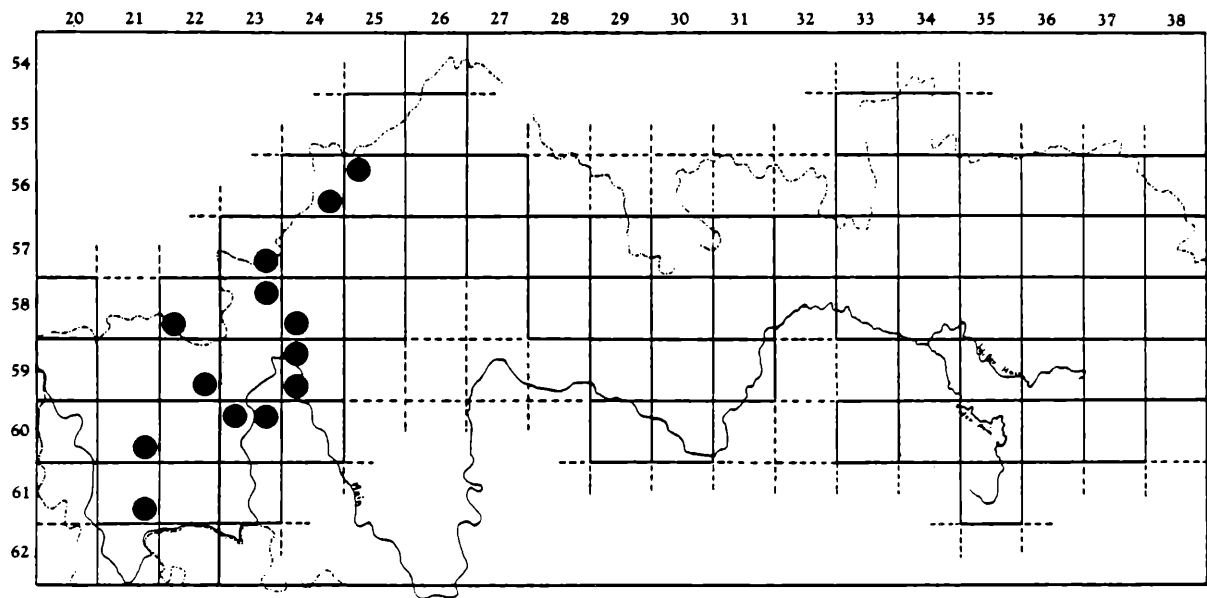


Abb. 4.15: *Rubus albiflorus* Boul. et Luc.



Entstehung: Hybridisierung von *R. idaeus* mit *Rubi* Sect. *Moriferi*. Auf sauren, frischen bis feuchten Böden. *Rubus plicatus*, *R. nessensis*.

– Die Sect. *Moriferi* FOCKE mit *R. bifrons*, *R. procerus*, *R. candicans*.

– Die Sect. *Idaeobatus* FOCKE mit der Himbeere (*R. idaeus*)

– Die Sect. *Rubus* mit *Rubus caesius*

– Die Sect. *Corylifolii* FOCKE (= *R. dumetorum* HAYNE), entstanden durch Hybridisierung von *R. caesius* mit den *Rubi* der Sect. *Suberecti* und *Moriferi*. Vor allem in sommerwarmen Gebieten auf mehr oder weniger basenreichen Böden. *Rubus baruthicus*, *R. fasciculatus*, *R. fasciculatiformis*, *R. franconicus* u. a.

Rubus affinis Weihe et Neumann

Rubus affinis kommt in Deutschland vorzugsweise in Schlaggesellschaften vor. In Süddeutschland fehlt die

Art weitgehend, sie wurde an einer Stelle im Hessischen Spessart in Hecken gefunden (Abb. 4.14).

Rubus albiflorus Boul. et Luc.

Rubus albiflorus, eine Brombeere mit weißfilziger Blattunterseite, ist durch die weiße Blütenfarbe von *Rubus vestitus* unterschieden. Lokale Kennart des Carpino-Prunetum (Spessart, südwestliche Rhön, vgl. Abb. 4.15).

Rubus baruthicus Weber ined.

Rubus baruthicus stellt eine Lokalsippe dar, die praktisch ausschließlich in der näheren Umgebung von Bayreuth in Hecken vom Typ des Rhamno-Cornetum vorkommt (vgl. Abb. 4.16).

Rubus bellardii Weihe et Nees

Vorzugsweise in Wäldern vom Typ des Fagion, nur ver-

Abb. 4.16: *Rubus baruthicus* Weber ined.

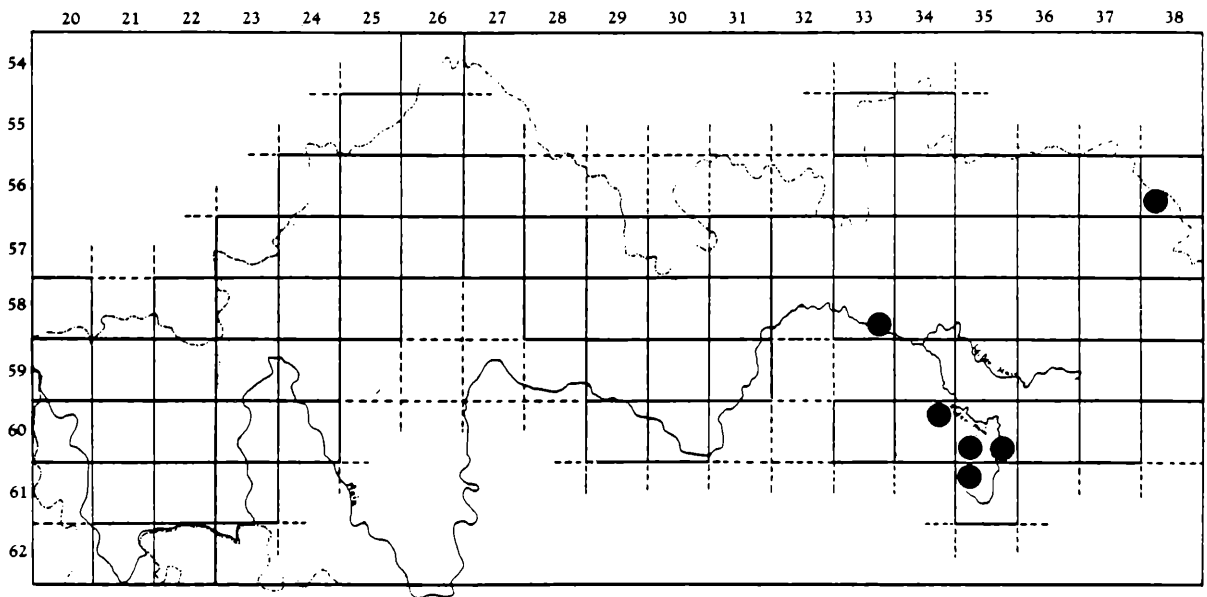


Abb. 4.17: *Rubus bellardii* Weihe et Nees

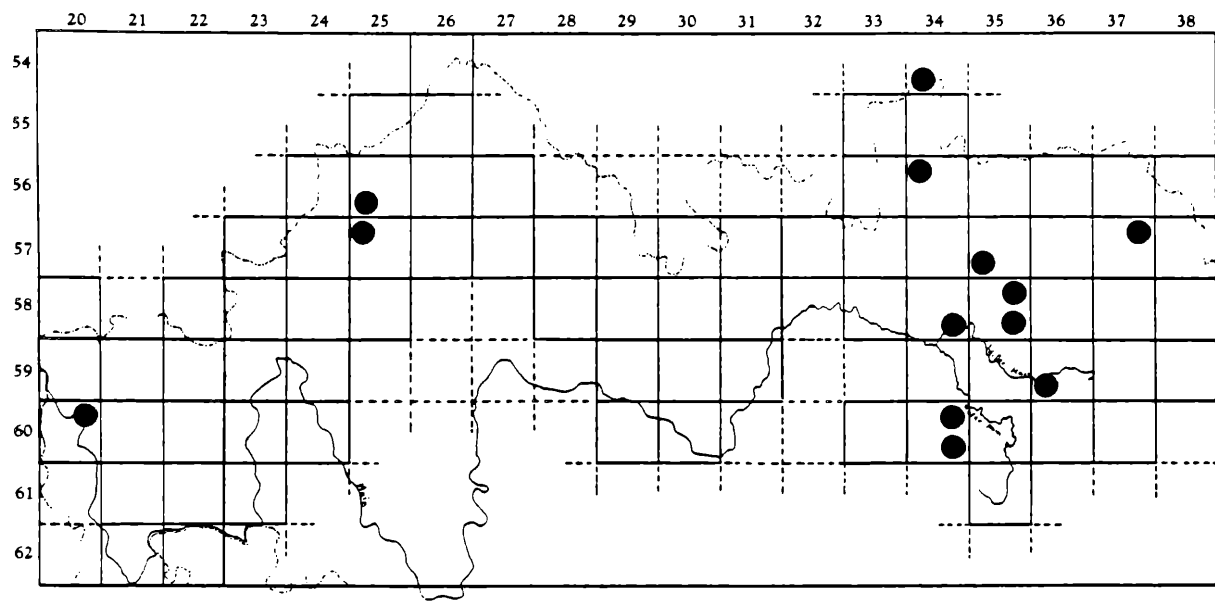


Abb. 4.18: *Rubus bifrons* Vest.

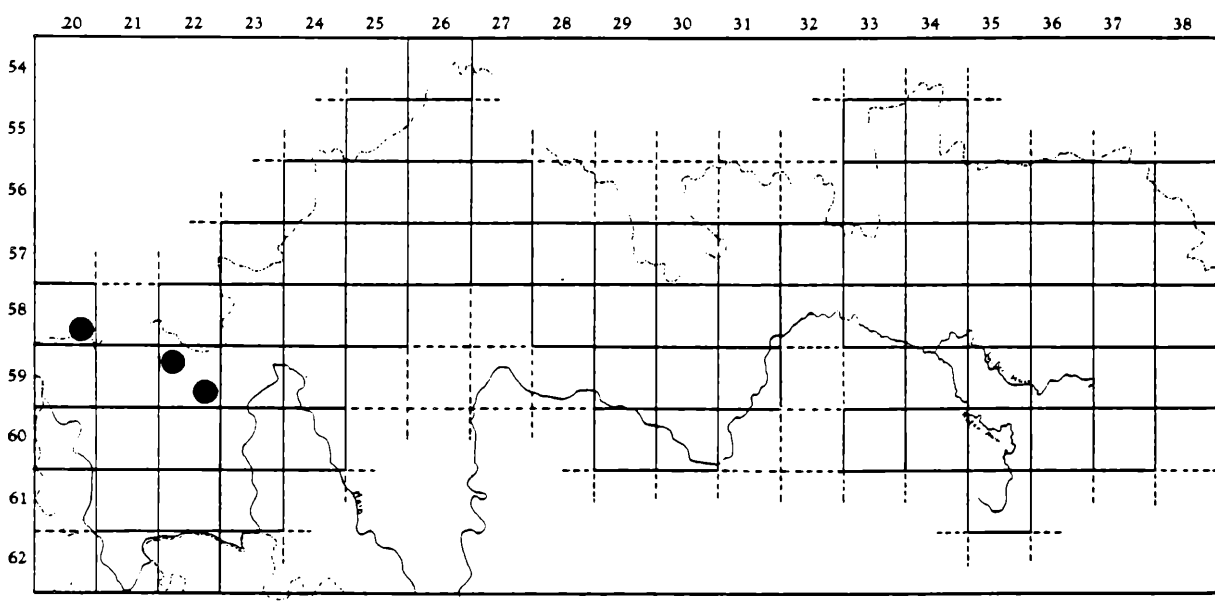
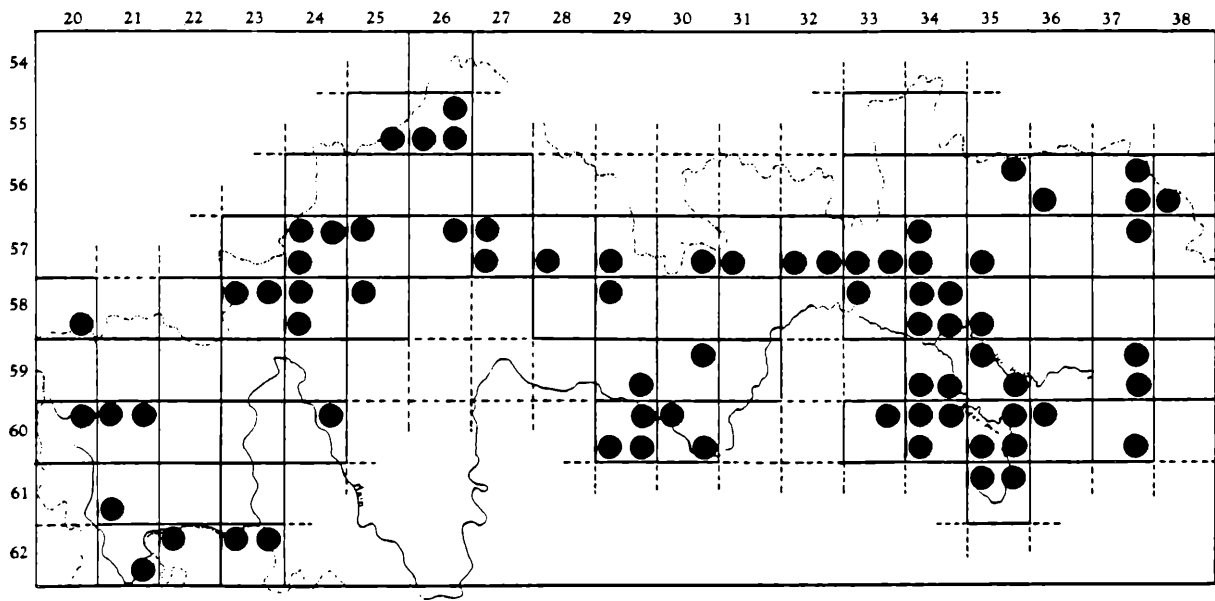


Abb. 4.19: *Rubus caesius* L.



streut in Hecken, hier vor allem auf saurem Substrat. Zum Areal der Art in Hecken vgl. Abb. 4.17.

Rubus bifrons Vest. (Zweifarbige Brombeere)

An Waldrändern, in Hecken und Waldlichtungen auf warmen, steinigen Lehm Böden. Prunetalia-Art mit subatlantischer Verbreitungstendenz. Vor allem Süd-deutschland, Böhmen, Ungarn u. a. (HEGI 1961). *R. bifrons* kommt selten in den Hecken des Spessart (Abb. 4.18) sowie in den Hecken des Vorderen Bayerischen Waldes bis etwa 550 m NN vor.

Rubus caesius L. (Ackerbeere, Kratzbeere)

Niedriger, im Herbst frühzeitig entlaubter Strauch mit bogig niederliegenden, selten kletternden, im Herbst reichlich verzweigenden Sprossen. *Vorkommen:* Auf nährstoffreichen, nicht zu trockenen, kalkhaltigen Böden. Auenwälder, Hecken, Wegränder, Brachäcker (nach HEGI 1961, S. 299 ff.). Einer

der häufigsten *Rubi* in den Hecken Nordbayerns, mit eindeutigem Schwerpunkt in den tieferen Lagen. Vgl. Abb. 4.19.

Rubus canescens DC. – Filzige Brombeere

Auf sonnigen, trockenen Hängen, an warmen Waldrändern, auf Weiden, in lichten Eichen- und Kiefern-wäldern (HEGI 1923). Böden mäßig trocken, basenreich, mehr oder weniger kalkführend; auch mäßig saure, steinige oder reine Lehm- und Tonböden werden besiedelt. Art der Hü-gelstufe, selten auch höher. Die Art kommt selten in Hecken vom Typ des Carpino-Prunetum im Spessart vor (Abb. 4.20).

Rubus dethardingii E. H. L. Krause ssp. *orthostachoides* Weber 79

Von dieser Art kommt einzig die ssp. *orthostachoides* im Gebiet vor.

Abb. 4.20: *Rubus canescens* DC.

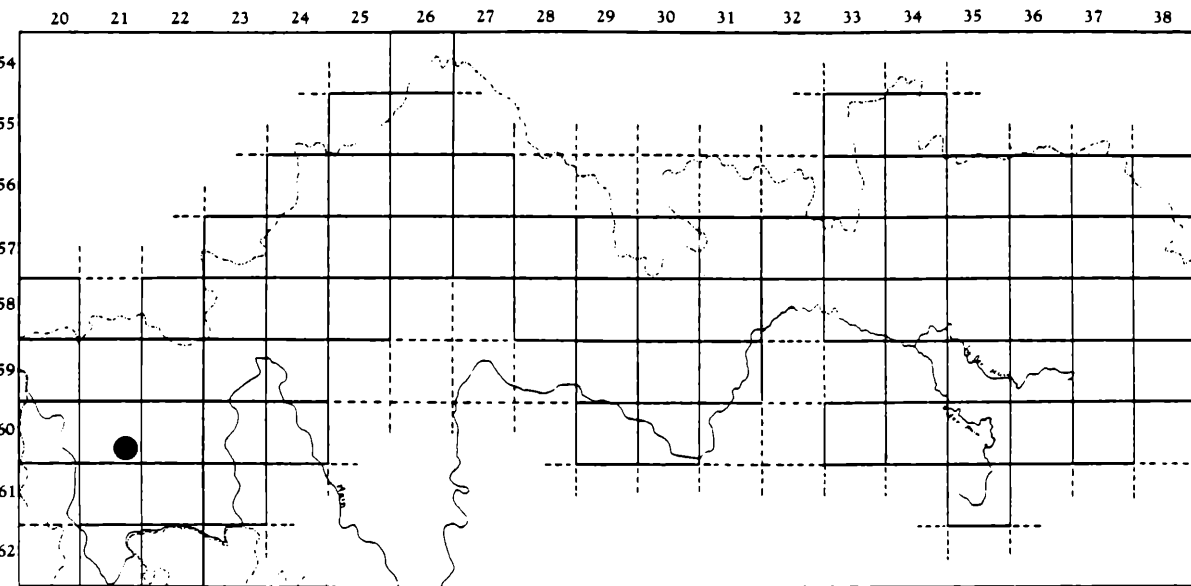


Abb. 4.21: *Rubus dethardingii* E.H.L. Krause ssp. *orthostachoides* Weber 79

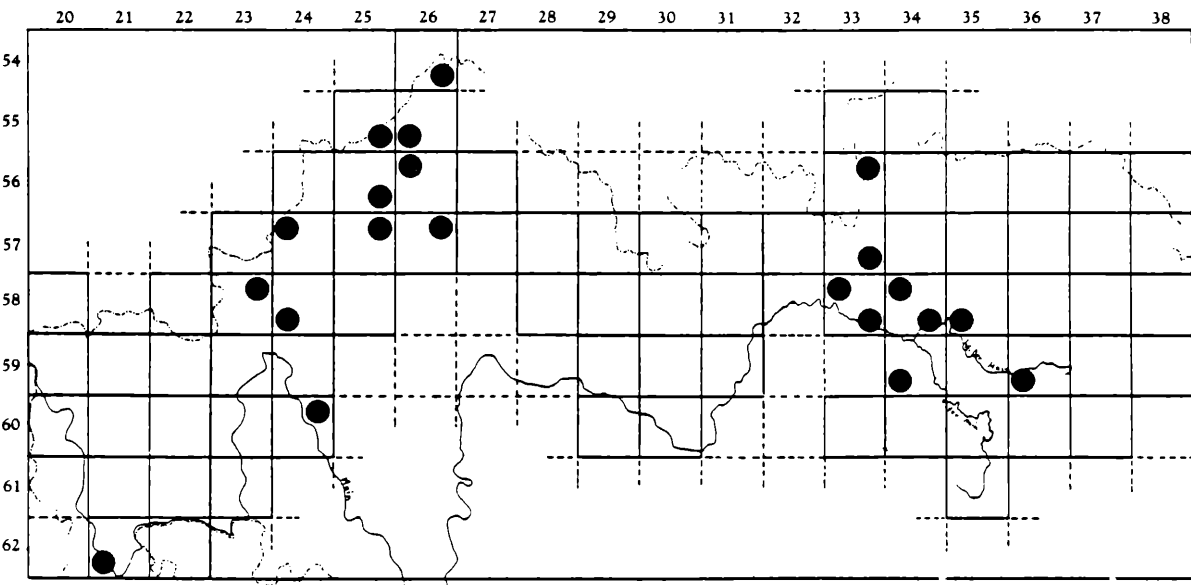
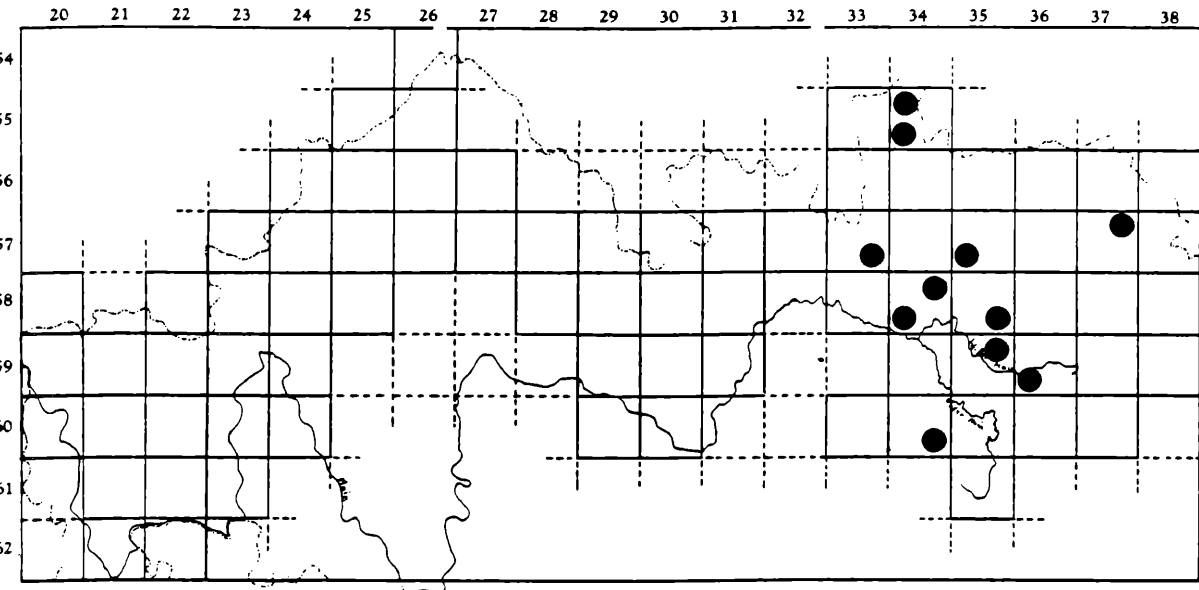


Abb. 4.22: *Rubus fabrimontanus* Spribille



Die Bestachelung der Schößlinge ist gleichartig, sie tragen relativ wenige grüne bis rötliche Stacheln. Der Stengel ist kantig. Die Blätter sind sehr breit, oft rundlich, sie *überlappen sich seitlich* mehr oder weniger. Oft nur anfangs deutlich filzig. Blütenstand: Oft angenähert traubig oder doldentraubig. *Rubus dethardingii* ssp. *orthostachoides* ist in den Prunetalia-Gebüschern Nordbayerns verbreitet (Abb. 4.21), die etwas wärmeliebende Art bevorzugt im Vergleich zu den anderen Rubi sect. *Corylifolii* deutlich feuchtere, nährstoffreichere basische Böden. Schwerpunkte des Vorkommens liegen auf Lehm Böden der Rhön und des Muschelkalkrückens bei Stadtsteinach/Ofr.

Rubus fabrimontanus Spribille

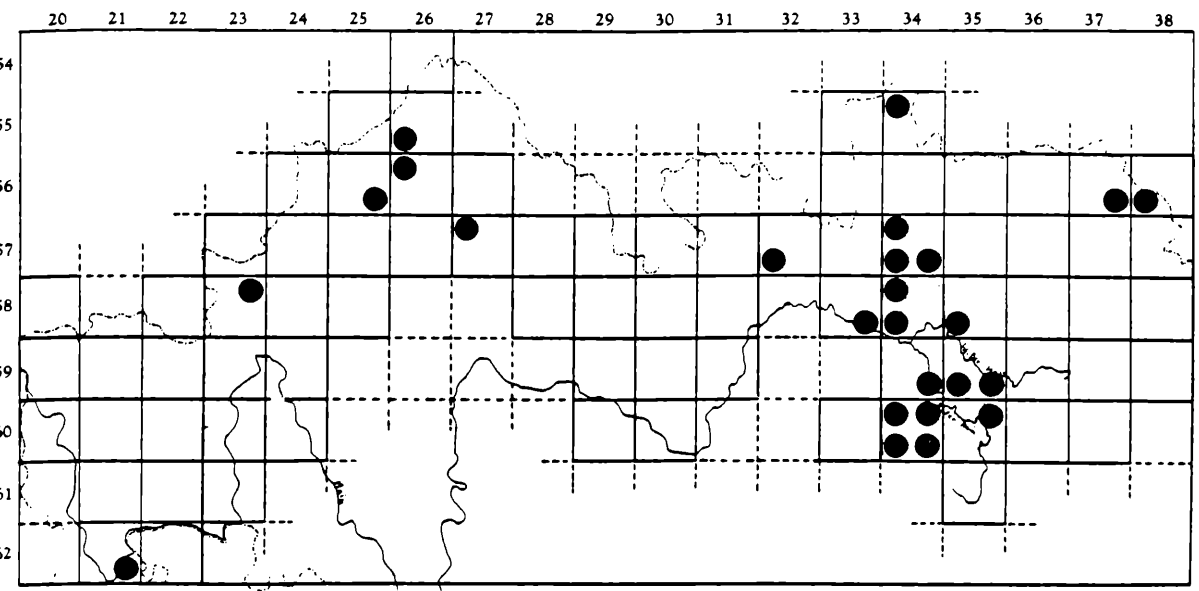
Schößling mit sehr ungleichen, meist dichtgestellten Stacheln. Viele Übergänge zu zahlreichen kleineren Stacheln, Stachelhöckern und Stieldrüsen. Große Stacheln kräftig, gerade, grün bis wenig rötlich.

Blättchen breit, oft rundlich, unterseits oft grünlich-glänzend, nicht graufilzig. Endblättchen rundlich bis kreisrund mit aufgesetzter Spitze. Blütenstand ziemlich kurz, oben meist blattlos. Äste aufrecht abstehend, oft büschelig-schirmförmig verzweigt. Achse des Blütenstandes wirrhaarig. Kelchzipfel grün, rot stieldrüsig, basal fein nadelstachelig. Antheren kahl (WEBER 1972). *R. fabrimontanus* ist in Nordbayern auf das Corylo-Rosetum vosagiaceae des Alten Gebirges beschränkt (lokale Charakterart), vgl. Abb. 4.22.

Rubus fasciculatiformis Weber 1979

Rubus fasciculatiformis ist eine fränkische Regionalart von möglicherweise weiterer Verbreitung. Die thamnophile, basenliebende Art kommt oft zusammen mit *Rubus mollis* und *Rubus fasciculatus* in den Prunetalia-Gebüschern des Untersuchungsgebietes vor. Der Locus classicus dieser Art liegt in einem Rhamno-Cornetum bei Lanzendorf (MTB 5935 Marktschorrast). *R. fasciculatiformis* ist eine sehr häufige Brom-

Abb. 4.23: *Rubus fasciculatiformis* Weber



beere in den Prunetalia-Gebüsch Nordbayerns mit Bevorzugung der tieferen Lagen. Zum Areal der Art vgl. Abb. 4.23.

Rubus fasciculatus P. J. Müller

Rubus fasciculatus ist an dem kantigen Schößling sowie an der Behaarung der Blättchen (Blattoberseite 30 – 50 Härchen/cm), der graulichen, wenig sternhaarigen Blattunterseite, dem abgerundeten bis herzförmigen Blattgrund sowie der scharfen, periodischen, oft fast eingeschnittenen Serratur zu erkennen. Die Blütenstiele sind kurzfilzig mit kleinen, sehr stark, oft hakig gekrümmten Stacheln, sie tragen kaum Stieldrüsen. Farbe der Kelchzipfel ist graugrün (WEBER 1979). Zum Areal der Art in den Hecken des UG vgl. Abb. 4.24.

Rubus franconicus Weber 1979

Rubus franconicus, eine schwach (südost-) mitteleuropäische Regionalart, ist bislang nachgewiesen von

Sachsen (Raum Dresden) bis Bayern. Die Art bevorzugt basenreiche, oft etwas kalkhaltige Böden. Zum Areal der Art vgl. Abb. 4.25.

Rubus goniophorus Weber

Wärmeliebende Art, in den Hecken des UG selten (Abb. 4.26).

Rubus gothicus Friderichsen et Gelert
= *Rubus radula* x *Rubus caesius*?

Schößling mit zahlreichen bis zerstreuten (in Nordbayern fast fehlenden) Stieldrüsen, kahl. Stengel stumpfkantig. Stacheln mehr oder weniger gleichartig, ohne kleine Stacheln, oft violettrot. Serratur der Blättchen ungleichmäßig, periodisch zum Teil sehr grob. Kelchzipfel graugrün oder grün, Antheren kahl (WEBER 1979). Zum Areal der Art vgl. Abb. 4.27.

Rubus grabowskii Weihe ex Günther et al.

Innerhalb des UG selten in Hecken (Abb. 4.28).

Abb. 4.24: *Rubus fasciculatus* P.J. Müller

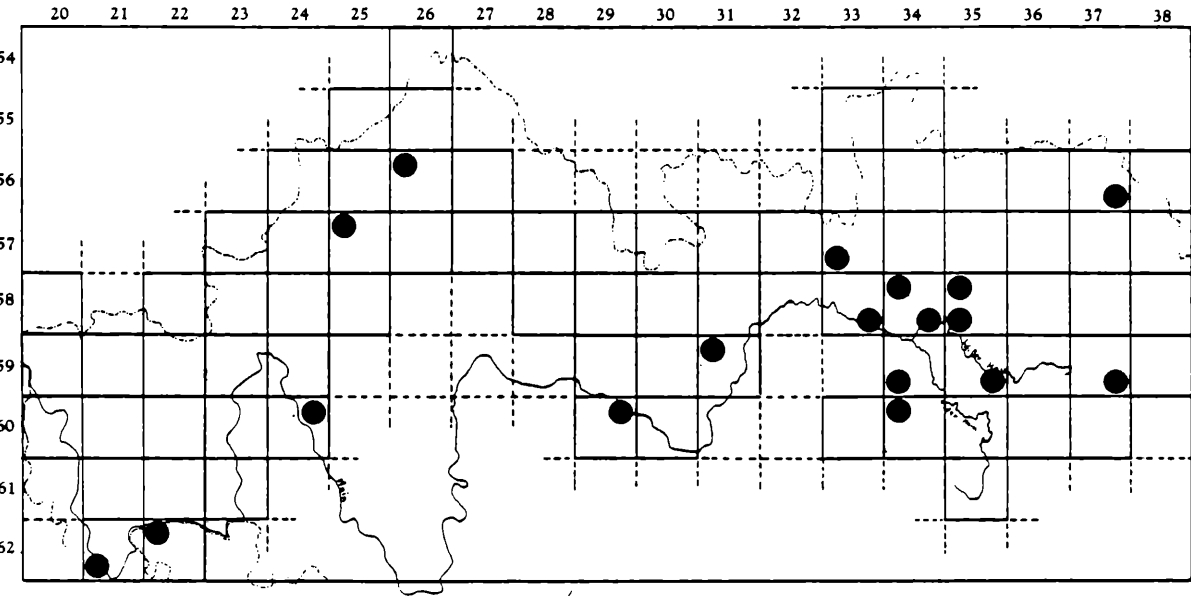


Abb. 4.25: *Rubus franconicus* Weber

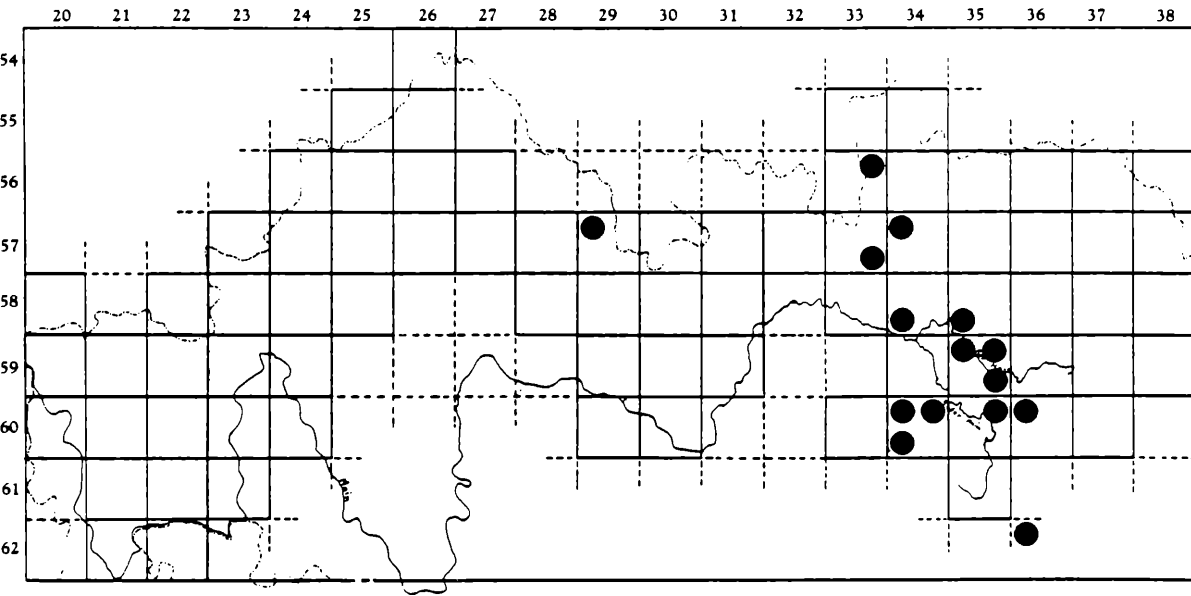


Abb. 4.26: *Rubus goniophorus* Weber

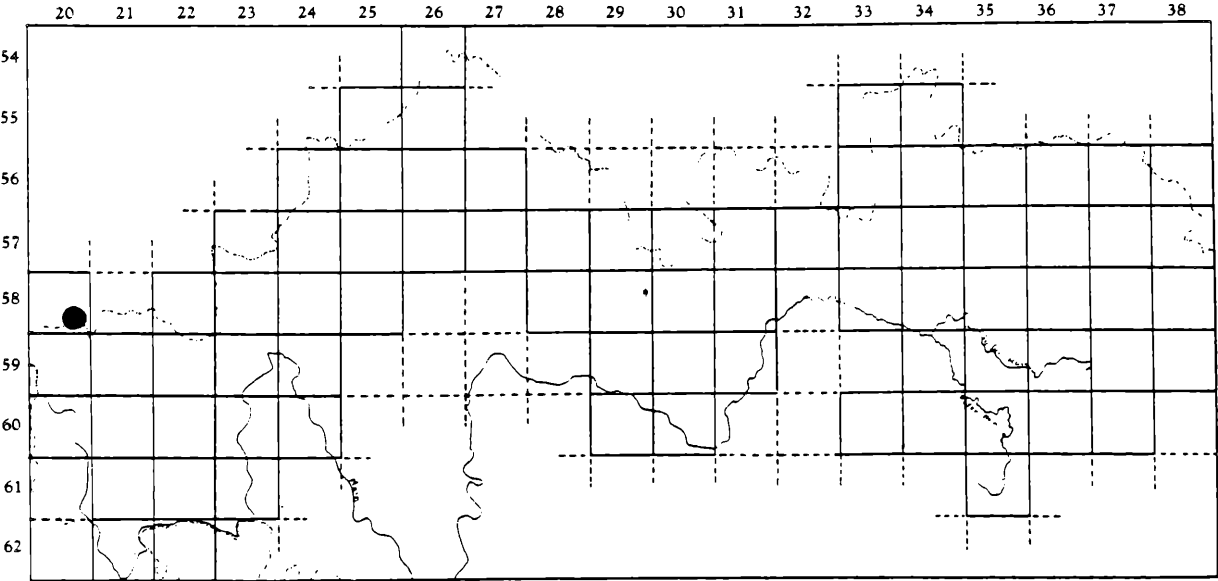


Abb. 4.27: *Rubus gothicus* Friderichsen et Gelert

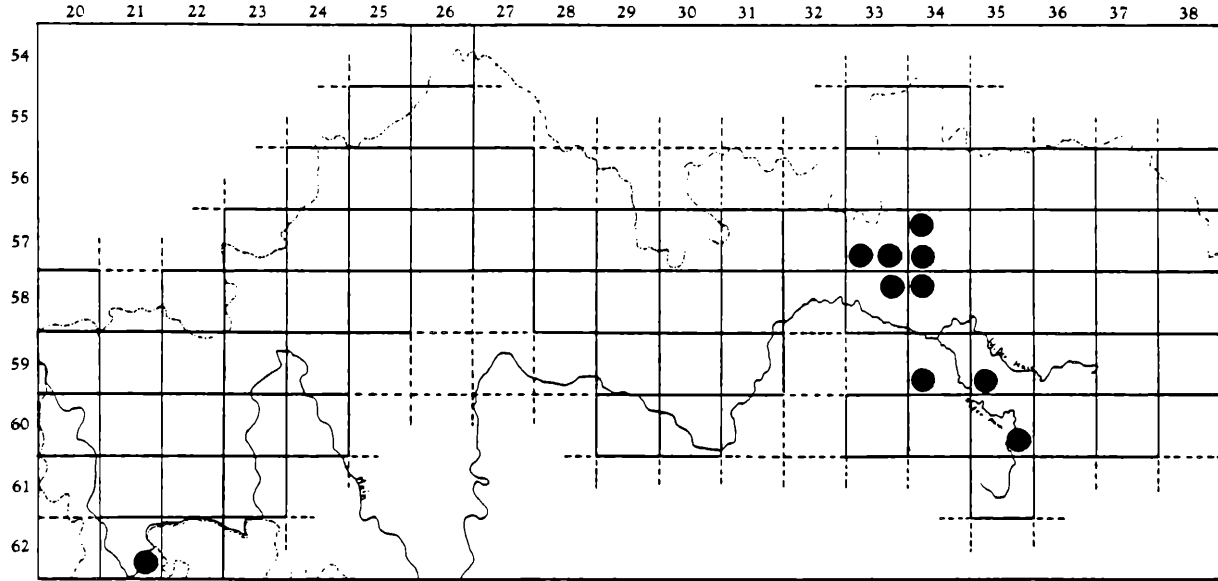


Abb. 4.28: *Rubus grabowskii* Weihe ex Günther et al.

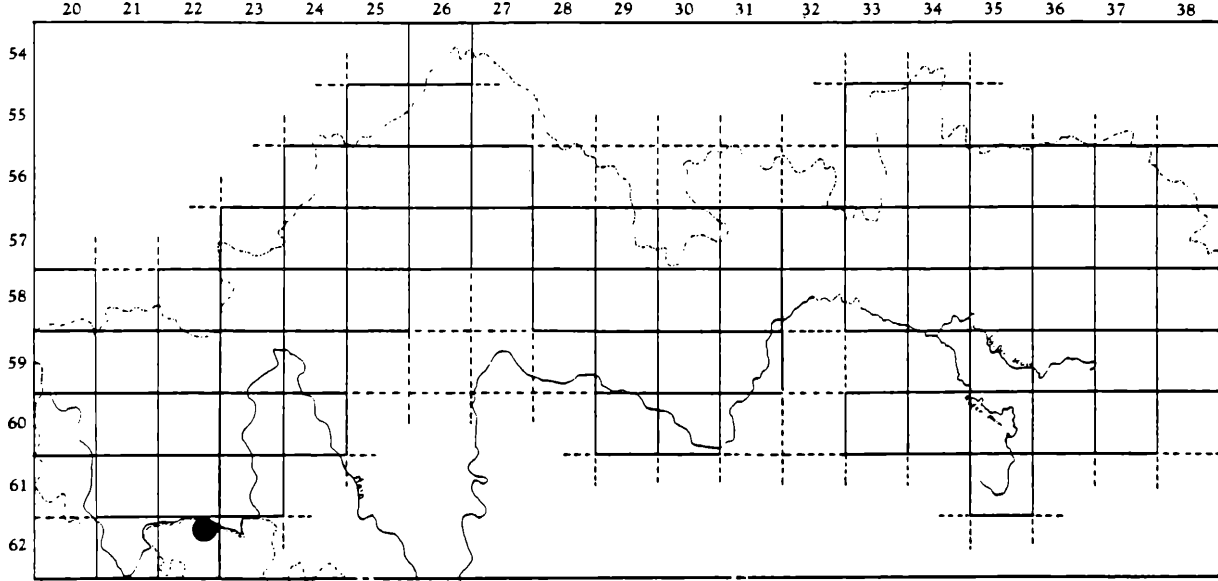
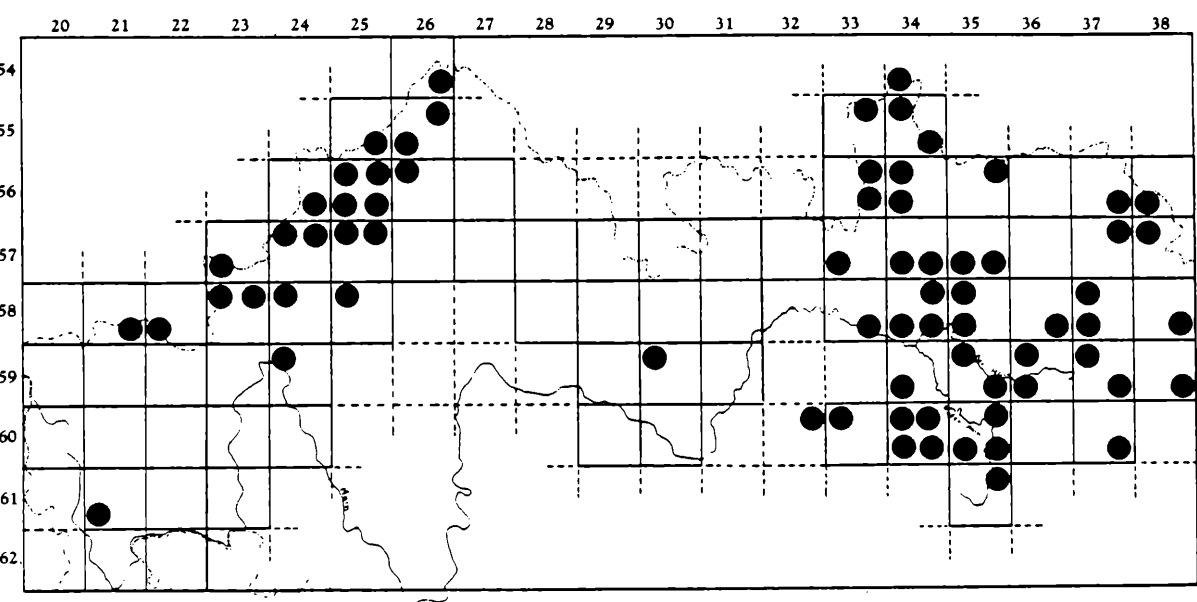


Abb. 4.29: *Rubus idaeus* L.



Rubus idaeus L. (Himbeere)

Sommergrüner Strauch mit an der Wurzel entspringenden Adventivsprossen. Die zweijährigen Schößlinge sind im ersten Jahr steril und unverzweigt, im zweiten Jahr fertil und verzweigt. Ältere Pflanzen bilden durch wurzelbürtige Adventivknospen ein lockeres Gebüsch. Die Wurzeln verlaufen nur wenig unter der Oberfläche, breiten sich weit aus.

Vorkommen: Wälder, Waldschläge, Gebüsche, Hochstauden-, Blockfluren; in niederschlagsreichen Gebieten allgemein verbreitet, sonst im Hügel- und Bergland, in Oberbayern bis 1850 m NN. Die Himbeere bevorzugt lockere, nicht zu trockene, nährstoffreiche offene Böden. Bodenvage, konkurrenzschwache Art. In Nordbayern konzentriert sich die Himbeere in Hecken auf die montanen Gebiete (Abb. 4. 29).

Rubus macrophyllus Weihe et Neumann

Art mit Verbreitungsschwerpunkt in ozeanischen Klimaten, Pruno-Rubion-Verbandscharakterart. Die Art

klingt in Nordbayern aus, sie wurde einmal im Spessart bei Stadtprozelten an einem Waldrand aufgefunden. Vgl. Abb. 4.30.

Rubus mollis J. und C. Presl

Rubus mollis, eine weit verbreitete südost-mitteleuropäische Art, ist die häufigste Brombeere in den Hecken der Prunetalia Nordbayerns. Sie erreicht in Nordbayern – nach WEBER (1979) – ziemlich die Nord- und Westgrenze des geschlossenen Areals. Die Art ist ziemlich wärme- und basenliebend, sehr häufig ist sie im Pruno-Ligustretum und im Rhamno-Cornetum, seltener im Corylo-Rosetum vosagiaceae zu finden. Sie erreicht in den Hecken des Fichtelgebirges eine Meereshöhe von 600 m NN. *Rubus mollis* ist keine primäre Hybride, für ihre Entstehung wird eine komplexere Bildung mit Beteiligung mehrerer Kleinarten angenommen (WEBER 1979). Zum Areal der Art vgl. Abb. 4.31.

Abb. 4.30: *Rubus macrophyllus* Weihe et Neumann

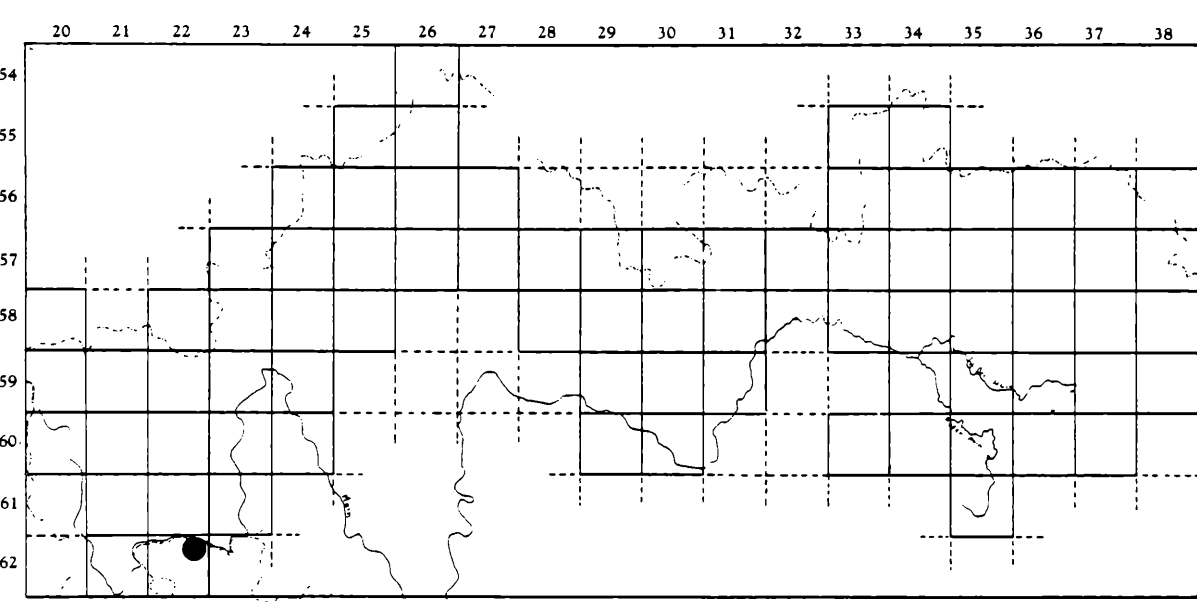


Abb. 4.31 *Rubus mollis* J. und C. Presl

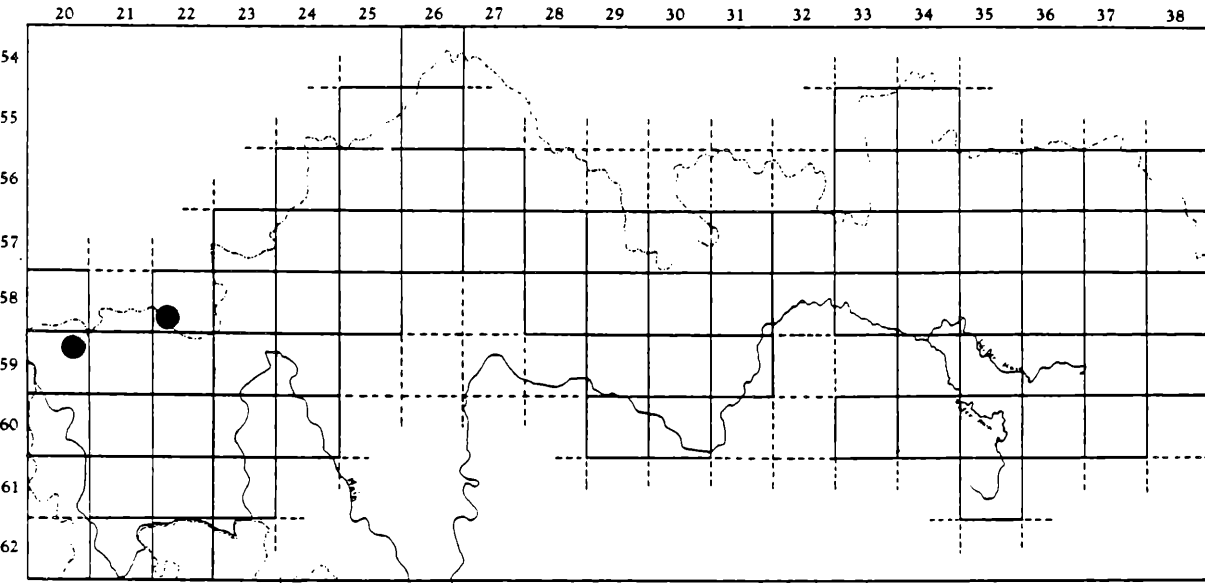


Abb. 4.32 *Rubus montanus* Lib. ex Jej.

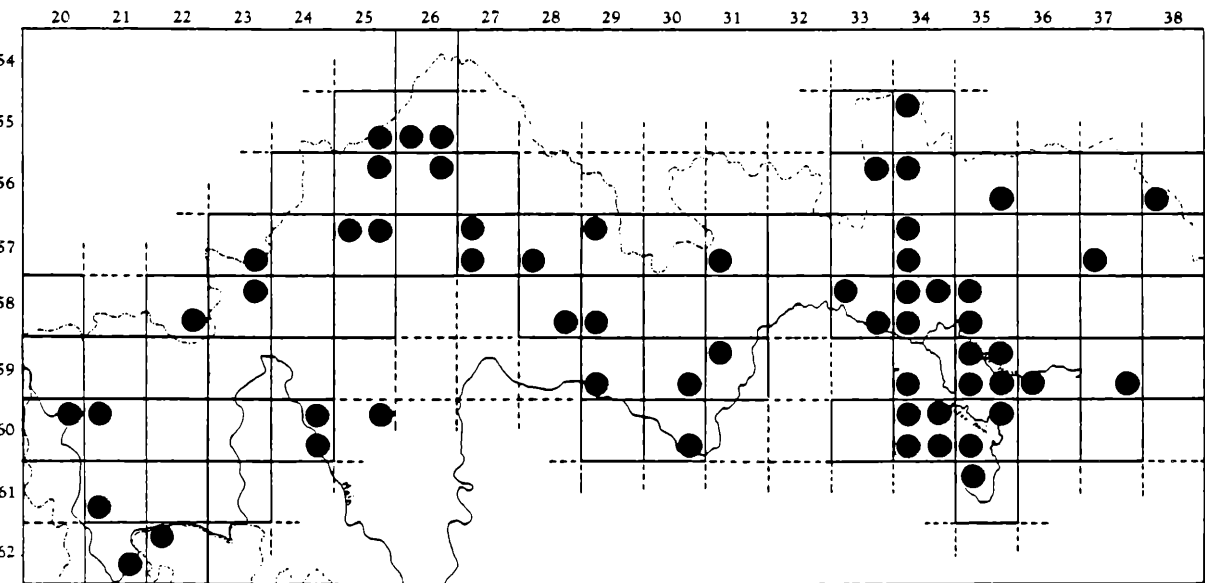
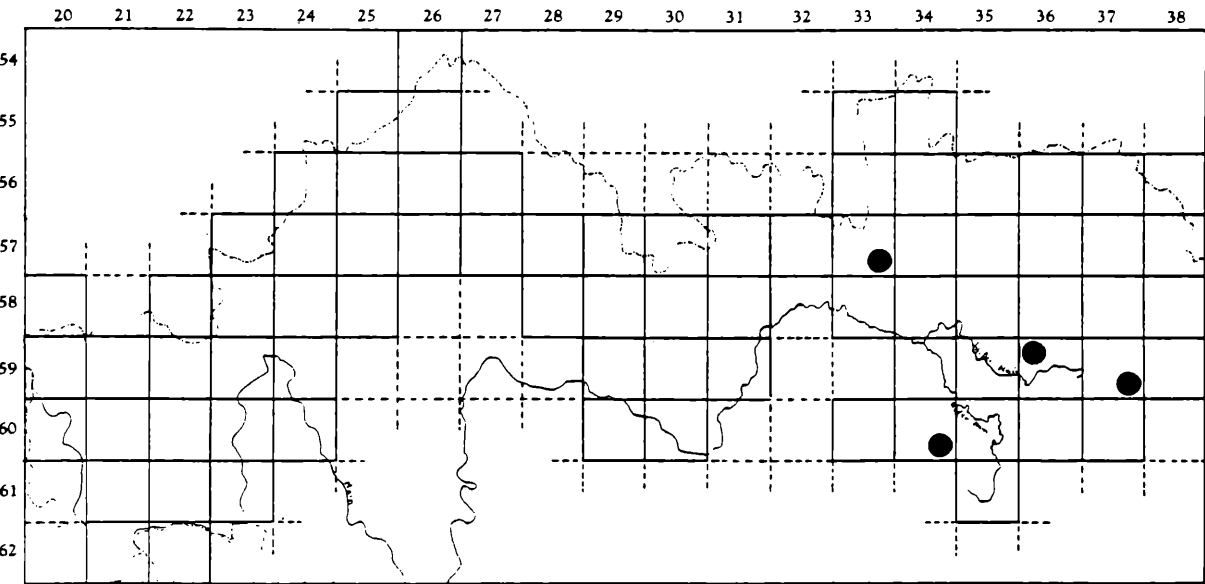


Abb. 4.33: *Rubus nessensis* W. Hall



Rubus montanus Lib. ex. Lej. (= *R. candicans* Weihe)
(Weißschimmernde Brombeere)

Art der collinen und submontanen Stufe; in Bayern in Franken sowie den submontanen Lagen des Bayerischen Waldes (nach HEGI 1961). Zum Areal der Art in Hecken vgl. Abb. 4.32.

Rubus nessensis W Hall (Aufrechte Brombeere)

In Wäldern und Waldschlägen. Zum Areal der Art in Hecken vgl. Abb. 4.33.

Rubus orthostachys G. Braun

»Durch den kahlen kantigen Schößling, die rundlichen konvexen Endblättchen und die eigentümliche Form der unteren Seitenblättchen und Blütenstandsendlättchen, sowie vor allem auch durch den charakteristischen Blütenstandsbaum leicht kenntlich und deutlich von anderen Corylifolii-Arten unterschieden« (WEBER 1979b, S. 170). Die mittleren Seitenblättchen

sind meist ulmenartig schief, mit ca. 1 – 4 mm voneinander entfernt ansetzenden Spreitenhälften. Untere Seitenblättchen 0 – 1 mm lang gestielt, mit abgerundeter oder dem Seitenstiel 1 – 2 mm breit aufsitzender Spreite, auffallend kurz (1 – 2 mm lang) oder überhaupt nicht bespitzt. Die Art kommt – nach WEBER – vor allem auf basenreicheren, meist kalkhaltigen Böden, stellenweise, besonders im äußersten Westen des Areals, auch auf ärmeren Böden vor. Thamnophil. Vgl. Abb. 4.34.

Rubus placidus Weber

Rubus placidus stellt eine weit verbreitete zentraleuropäische Art dar mit nördlicher und mittlerer bis östlicher Ausbreitungstendenz. Thamnophile Art an Waldrändern und in Hecken auf meist kalkarmer oder kalkfreier Unterlage, gern auch Pionier. Der bislang einzige für Bayern bekannte Fundort im nördlichen Frankenvwald bei Lauenstein (Abb. 4.35) stellt gleichzeitig auch den bislang südlichsten Fundpunkt überhaupt dar (vgl. WEBER 1979 a, S. 119).

Abb. 4.34: *Rubus orthostachys* G. Braun

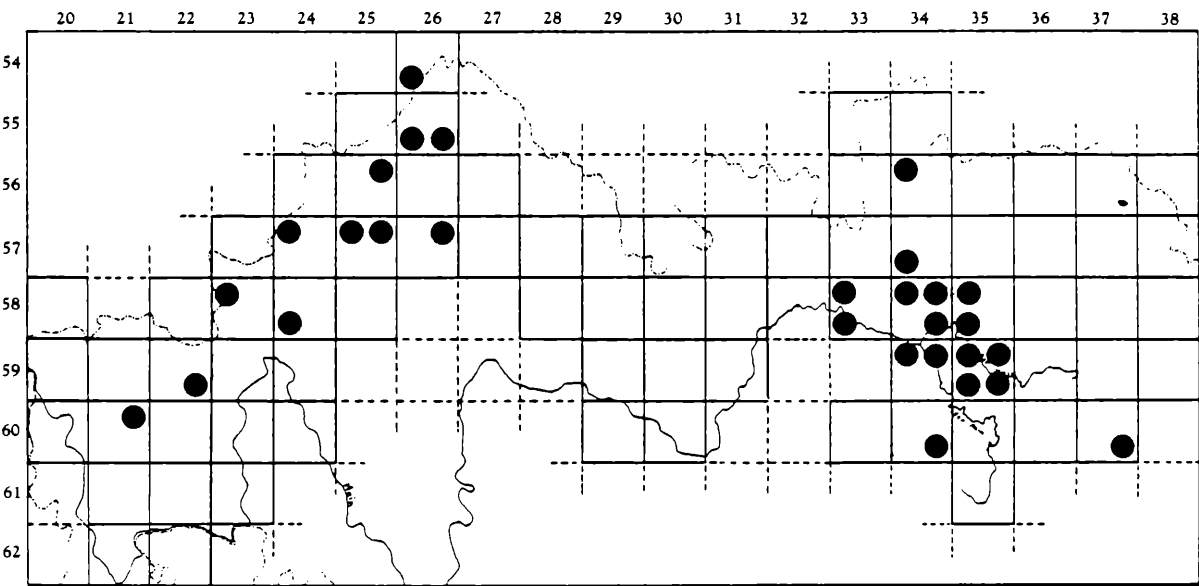


Abb. 4.35: *Rubus placidus* Weber

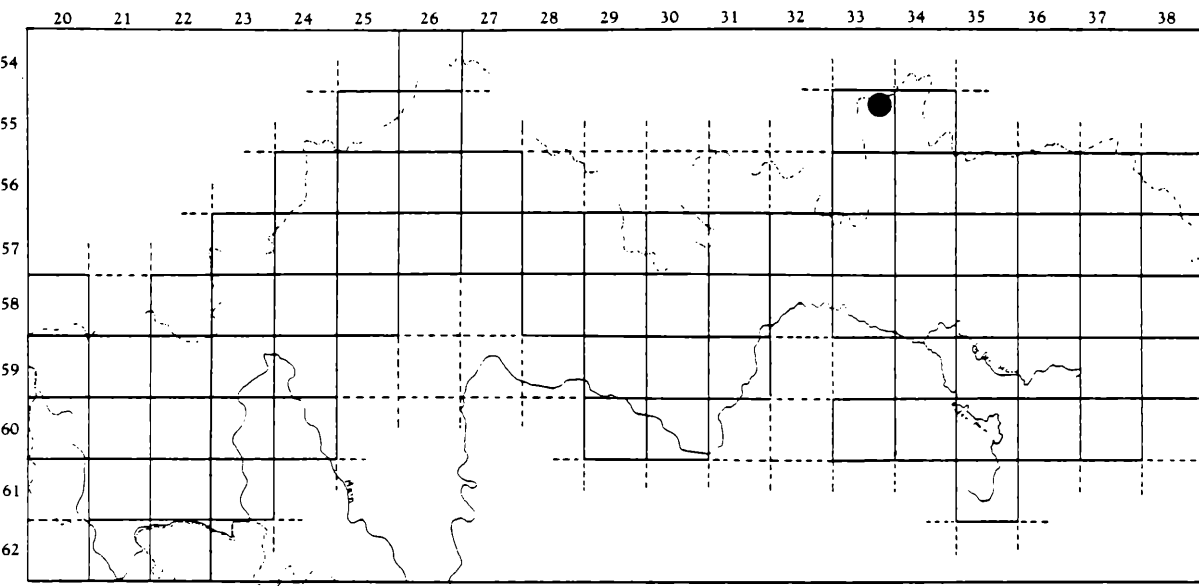


Abb. 4.36: *Rubus plicatus* Weihe et Nees

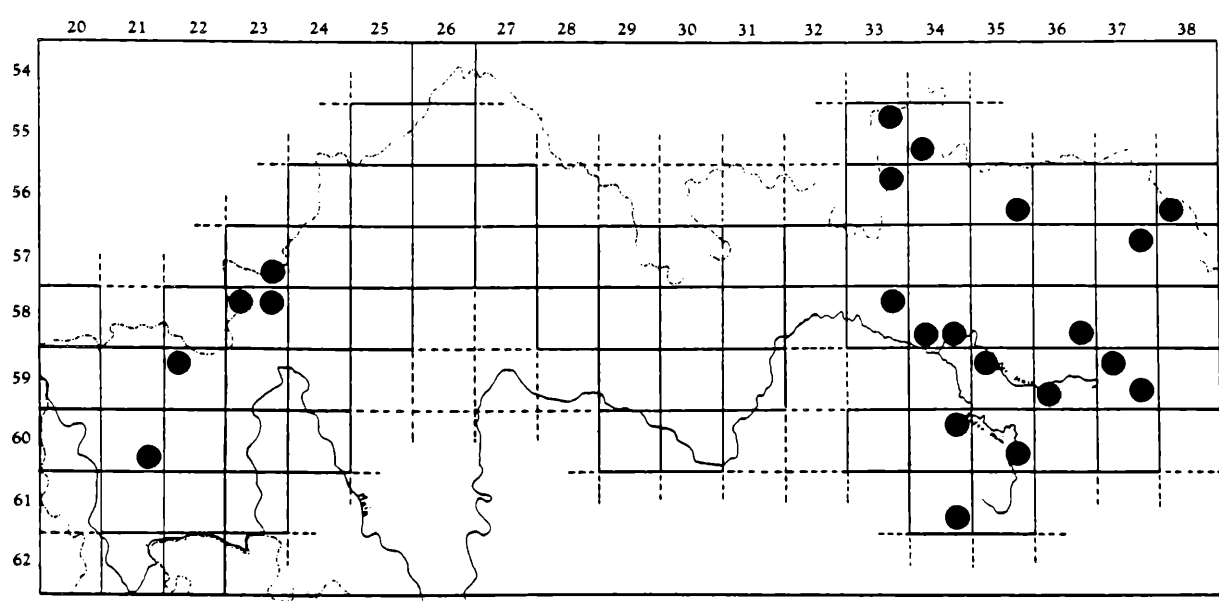


Abb. 4.37: *Rubus procerus* P.J.M.

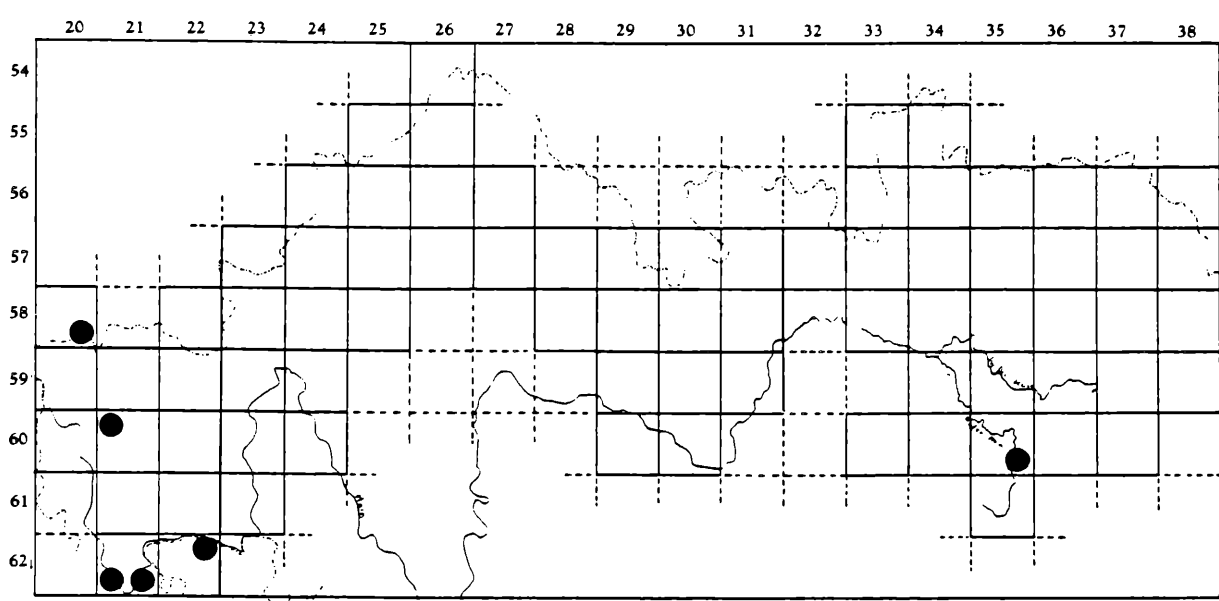
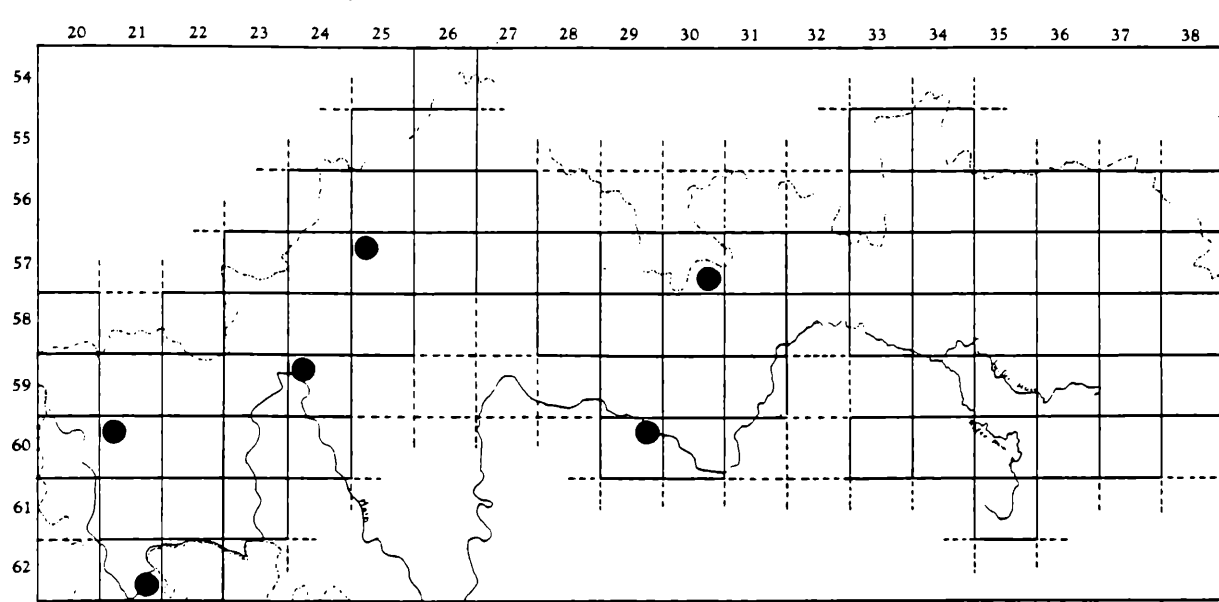


Abb. 4.38: *Rubus radula* Weihe



Rubus plicatus Weihe et Nees

Auf kalkarmen Böden, vor allem in Nord- und Mitteldeutschland allgemein verbreitet, hier oftmals die häufigste Brombeere. Zum Areal der Art in Hecken vgl. Abb. 4.36.

Rubus procerus P. J. M.

Rubus procerus wird oftmals in Gärten kultiviert, er bevorzugt wintermilde Klimate (Abb. 4.37).

Rubus radula Weihe

An Waldrändern, in Hecken. Tieferer Lagen. Auf frischen, basenreichen Sand- und Lehmböden. Zentral-europäisch verbreitete Art (HEGI 1923). Zum Areal der Art in Hecken vgl. Abb. 4.38.

Rubus rhodoleucos (Ade) Weber n. p.

Rubus rhodoleucos ist eine der wenigen Brombeeren, für die 3teilige Fiederblätter charakteristisch sind. Die

Art kommt auf basenreichen Böden in sommerwarmen, wintermilden Gebieten vor, der Schwerpunkt der Verbreitung innerhalb des UG liegt im Spessart. Zum Areal der Art vgl. Abb. 4.39.

Rubus rudis Weihe et Nees (*Rauhe Brombeere*)

In Wäldern, Hecken und Schlaggesellschaften, selten in der planaren, vorzugsweise in der collinen bis submontanen Stufe. Auf frischen, basen- und nährstoffreichen, vor allem kalkarmen Sand- und Lehmböden; subatlantische Verbreitung (HEGI 1923). Zum Areal der Art in Hecken vgl. Abb. 4.40.

Rubus vestitus Weihe et Nees (*Samt-Brombeere*)

Bevorzugt basenreiche, oft mergelige Böden, von der Ebene bis in die montane Stufe. Oft in Vorwaldgesellschaften. Der weißblühende *R. albiflorus* stellt an den Basenreichtum des Bodens noch größere Ansprüche. Subatlantische Verbreitung, vgl. Abb. 4.41.

Abb. 4.39: *Rubus rhodoleucos* (Ade) Weber ined.

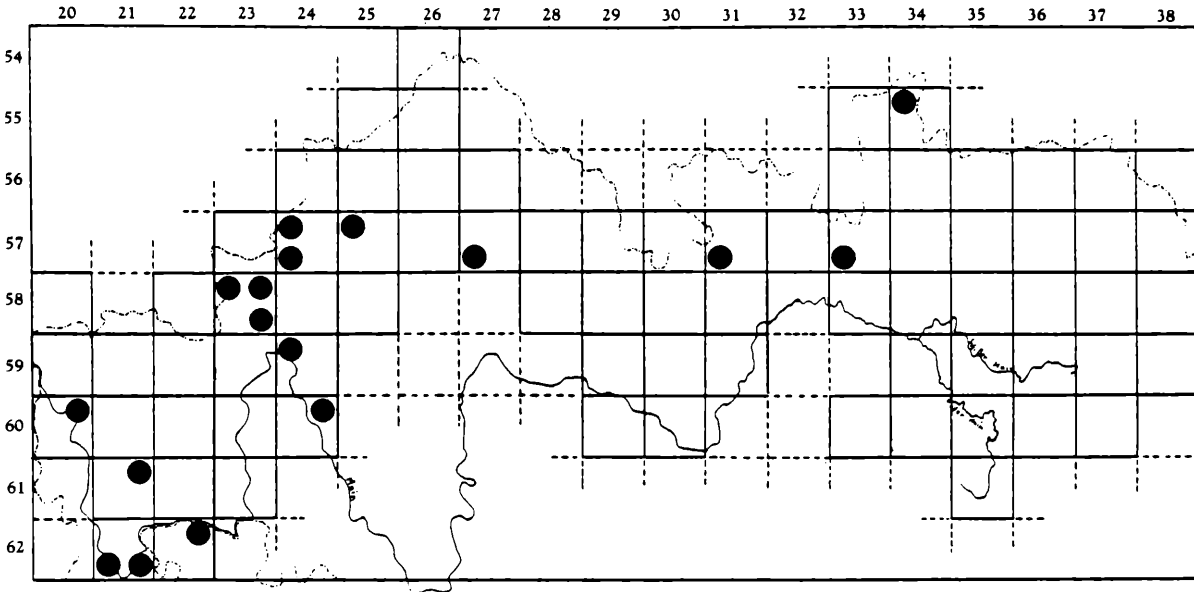


Abb. 4.40: *Rubus rudis* Weihe et Nees

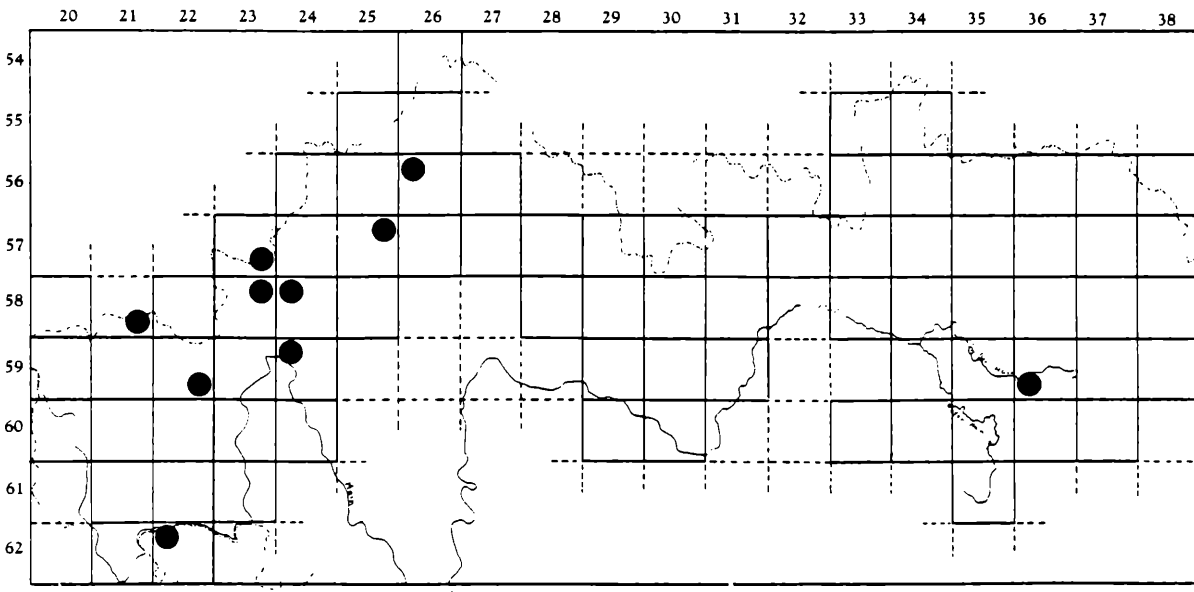
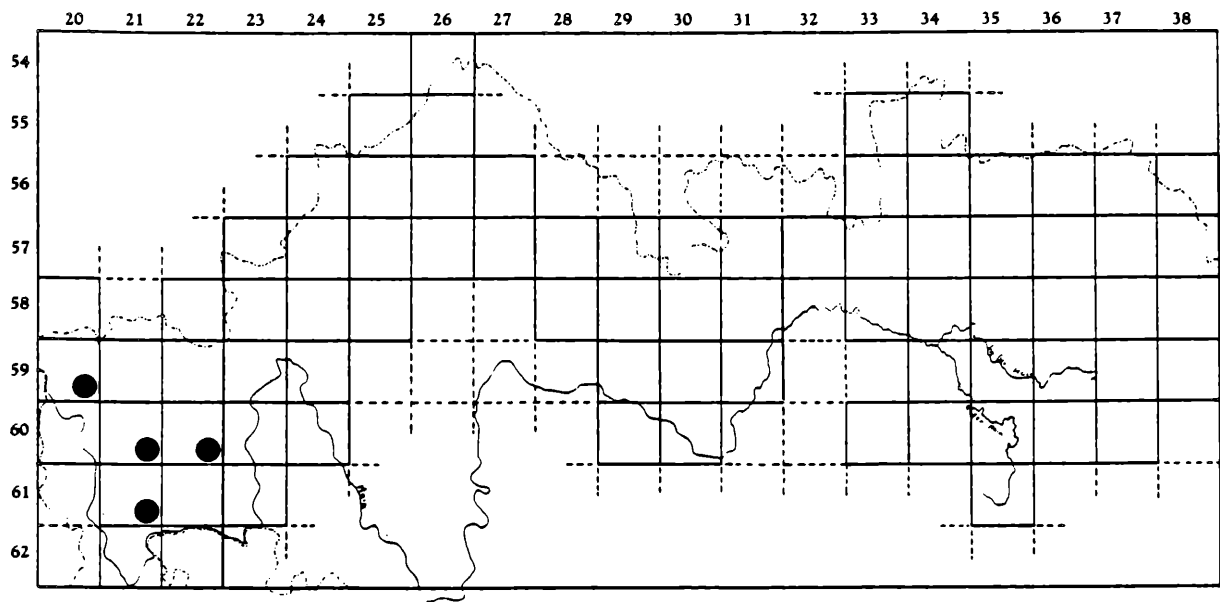


Abb. 4.41: *Rubus vestitus* Weihe et Nees



Rubus villicaulis Koehler ex Weihe et Nees
(Rauhstengelige Brombeere)

Bevorzugt nach HEGI (1923) kalkarme Lehm- und Sandböden; in Nordbayern liegt der Schwerpunkt der Verbreitung in Gegenden mit Hecken des Eichen-Birken-Typs. Vgl. Abb. 4.42.

Sambucus spec.

Sambucus nigra L. (Schwarzer Holunder)

Schnellwüchsiger, bis 4 m hoher Strauch, sehr ausschlagfähig. Flachwurzler.

Vorkommen: In der Ebene; in den Alpen bis 1200 m NN. Standorte sind feuchte Auenwälder, lichte nährstoffreiche Wälder und Waldränder. Fakultative Schattenpflanze. Charakteristisch ist sein Vorkommen als Ruderalpflanze und stickstoffliebendes Gehölz in an-

thropogen beeinflussten, mehr oder weniger gestörten Stellen (z. B. in Dorfnähe, in Hecken o. ä.).

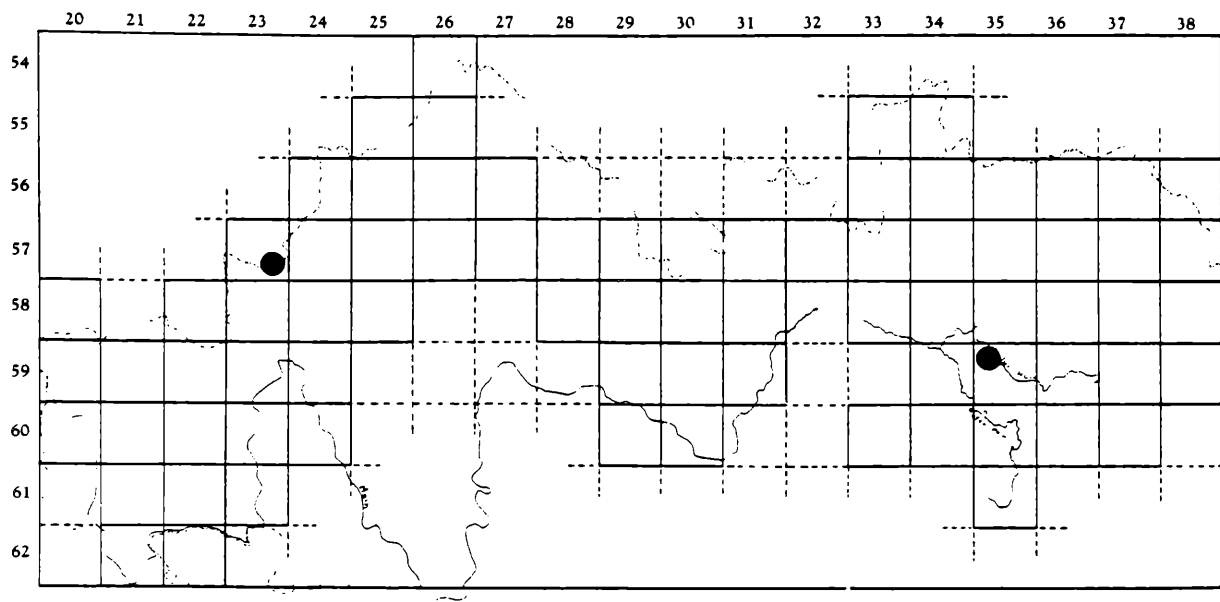
Sein günstigstes Wachstum erreicht der Holunder auf frischen, humosen Böden mit alkalischer Reaktion. Bei guter Nährstoffversorgung werden auch trockenere oder saure Standorte besiedelt.

Sambucus racemosa L. (Trauben-Holunder)

Bis 4 m hoher Strauch mit weitstreichendem Wurzelwerk.

Vorkommen: Der Traubenholunder bevorzugt die submontanen und montanen Regionen, im subalpinen Gebiet bis etwa 1400 m NN (EHLERS 1960). Die optimalen Standorte sind lockere Böden mit feuchten Humusablagerungen an kalkarmen, lehmigen bis sandig-lehmigen Hängen (Buntsandstein und Urgestein). *Sambucus racemosa* ist anspruchsloser als *Sambucus nigra*, er gedeiht auch noch auf trockeneren Sandböden, meidet jedoch kalkhaltige Standorte.

Abb. 4.42: *Rubus villicaulis* Koehler ex Weihe et Nees



Viburnum spec.

Viburnum lantana L. (Wolliger Schneeball)

Bis 4 m hoher, schnellwüchsiger Strauch, sehr ausschlagfähig.

Vorkommen: Der Wollige Schneeball gedeiht am besten auf basenreichen Wassermangelstandorten, also auf sonnigen, heißen Südhängen in Trockengebieten. Leichte Beschattung wird toleriert.

Viburnum opulus L. (Gewöhnlicher Schneeball)

Bis 5 m hoher, schnellwüchsiger Strauch mit starkem Stockausschlagvermögen. Flachstreichende Bewurzelung und dichtes Faserwurzelwerk.

Vorkommen: Feuchte Überschwemmungsgebiete, Bruchwälder, stets auf gut mit Wasser versorgten Standorten. Fehlende Feuchtigkeit des Bodens kann in gewissem Umfang durch erhöhten Kalkgehalt ersetzt werden (EHLERS 1960). In den Hecken Nordbayerns konzentrieren sich die Vorkommen dieser Art auf die Heckentypen frischer bis nasser Standorte, also etwa die Ausbildungsformen mit Feuchtezeigern des Rhamno-Cornetum oder die montanen Heckentypen. In den Hecken des Vorderen Bayerischen Waldes die häufigste Prunetalia-Art.

Acer spec.

Acer campestre L. (Feld-Ahorn)

Der Feld-Ahorn kommt in Nordbayern in der Unterart *ssp. leiocarpum* (OPIZ) TAUSCH vor.

Bis 20 m hoher Baum, großes Stockausschlagsvermögen, daher oft auch strauchförmig in Hecken.

Vorkommen: Lichte Laubgehölze, Waldränder, sonnige, buschige Abhänge, Hecken; Schwerpunkt in Nieder- und Mittelwäldern. Kalkhold, bevorzugt gut durchlüftete, mineralalkalische Lehm Böden und leicht sandige Böden. Meidet (stau-)nasse und saure Böden, desgleichen trockene Standorte, da er in der Jugend sehr dürreempfindlich ist (EHLERS 1960, S. 15). Von der Ebene bis in die montane Stufe, im Harz in der collinen Stufe, in den Alpen bis 800 m NN, Schwerpunkt in den tieferen Lagen. Fehlt dem größten Teil des böhmisch-österreichischen Granitmassivs. Mancherorts gepflanzt zu »lebenden Hecken«. *Acer campestre* f. *suberosa* mit Korkleisten an den Ästen kommt in Hecken vor. Der Feld-Ahorn gilt als Trennart des Berberdion, er ist in den Hecken Nordbayerns weit verbreitet.

Acer pseudoplatanus L. (Berg-Ahorn)

Bis 25 (–40) m hoher Baum, ziemlich großes Stockausschlagvermögen. Die starke, herzförmige Bewurzelung reicht ziemlich tief (sturmfest).

Vorkommen: Montane und subalpine Laub-, Laubmisch- und Nadelwälder, Bachufer, Schutthalden etc. Tilio-Acerion-Verbandscharakterart. Im Harz bis 800 m NN, im Bayerischen Wald bis 1300 m, in den Alpen bis etwa 1650 m.

Der Bergahorn erträgt kühlere Sommer und mehr Feuchte als die Buche, er hat größere Ansprüche an den Wasser- und Nährstoffgehalt des Bodens, meidet Stau-nässe.

Früher mancherorts als Futterlaubbaum kultiviert, vor allem im Alpengebiet. In den Hecken Nordbayerns begünstigt durch

1. Zunahme der Meereshöhe, dominierende Art der Hecken ab etwa 600 m NN in Ober- und Unterfranken

2. Verlängerung der Umtriebszeit

3. Ausreichende Wasserversorgung; meidet Hecken auf Kalkböden in montanen Lagen.

Betula pendula Roth (Hänge-Birke)

Bis 20 (30) m hoher Baum, selten strauchförmig. Flachwurzler mit großem Wasserverbrauch (EHLERS 1960). Ausschlagfähig. Das Ausschlagvermögen setzt tief am Wurzelstock oder dicht unter der Erdoberfläche an.

Vorkommen: In lichten Wäldern und Gebüsch auf nährstoffarmen, sauer-humosen, sandhaltigen Lehm- und Steinböden kühl-humider Klimagebiete. Die Standorte sind relativ trocken. Große Resistenz gegenüber Klima, Boden, Frost, Dürre (nach HEGI 1957). In den norddeutschen Mittelgebirgen bis 500 m, im Bayerischen Wald bis 900 m, in den Alpen bis 1500 m NN (EHLERS 1960). In den Hecken Nordbayerns nur auf edaphisch bedingten Sonderstandorten, an denen die Konkurrenzkraft der Prunetalia- und Fagetalia-Arten gemindert ist. Dominierende Art in der Eichen-Birken-Hecke.

Carpinus betulus L. (Hain-Buche)

6 bis 25 m hoher, meist stattlicher Baum mit starkem Stockausschlagvermögen. Erreicht nur ein relativ geringes Alter von 100–120 Jahren (im Alter Wipfeldürre). In der Jugend langsames Wachstum, ebenso entwickelt sich das dichte Wurzelwerk nur langsam (EHLERS 1960). Stark ausgeprägte Mykorrhiza.

Vorkommen: Wälder, Gebüsch, Hecken bis 900 m (selten 1200 m) NN, Schwerpunkt in Eichen-Hainbuchen-Wäldern der Tieflagen des gemäßigten Europa. Carpinion-Verbandscharakterart. Bevorzugt tiefgründige, nährstoffreiche, lockere und warme, aber in der Tiefe frische und wasserzellige Lehm Böden bei sommerwarmem, mäßig trockenem Klima. Die Hainbuche benötigt eine ausreichend lange Vegetationsperiode, gilt deshalb als frühfrostdgefährdet; im übrigen ist sie sehr frosthart, gedeiht u. U. sogar in Kaltluftlöchern. Das Laub diente mancherorts (z. B. Nordwestdeutschland) als Viehfutter, daher der Name (Lat. »carpere« = Pflücken); da die Hainbuche infolge ihres guten Ausschlagsvermögens das Beschneiden gut verträgt, wurde sie gern zur Pflanzung von Grünhecken, Laubengängen u. a. verwendet (nach HEGI 1957).

Die Hainbuche ist keine ausgesprochene Heckenart; innerhalb der Hecken bevorzugt sie Hecken in niedrigen bis mittleren Lagen auf mäßig sauren Standorten.

Corylus avellana L. (Hasel)

1 bis 4 m hoher (selten bis 20 m hoher) Strauch, selten kleiner Baum. Starker Stockausschlag, der sehr tief am Wurzelstock bis dicht unter der Oberfläche ansetzt (nach EHLERS 1960). Die Hasel entwickelt ein weites Wurzelsystem.

Vorkommen: Häufig, oft bestandsbildendes Unterholz in krautreichen Laubmischwäldern, in gestörten Wäldern (Niederwald, Waldweide; »Buschwälder«). Bildet Ersatzgesellschaften von Rotbuchenwäldern vor allem im Gebirge, auf feuchten Böden auch in Tallagen; auf Blockschutthängen des Gebirges auch in natürlichen Dauergesellschaften.

Bevorzugt frische, lockere, tiefgründige, nährstoffreiche Lehm Böden in sommerwarmer, wintermilder, nicht zu trockener Klimallage. Sind die Standorte trocken, so

ist starke alkalische Bodenreaktion erforderlich (optimal auf Kalk-Blockschutt). Im Harz, Erzgebirge bis etwa 800 m NN, in den Zentralalpen bis 1200 m, extrem bis 1800 m. Relativ geringe Winterhärte (nach HEGI 1957, S. 189 ff.).

In den Hecken Nordbayerns kommt die Hasel verstärkt vor

1. mit Zunahme der Meereshöhe (Abnahme der Sommertrockenheit),
2. auf frischen und feuchten Böden (Abnahme der Sommertrockenheit),
3. auf verhärteten, sauren Böden der mesozoischen Sandsteinböden (Buntsandstein, Keuper), da hier die Konkurrenz der basiphilen *Prunetalia*-Arten reduziert ist,
4. in den Altersstadien der Hecken bei Verlängerung der Umtriebszeit. Sie ersetzt hierbei *Crataegus spec.*, *Rosa spec.* und *Prunus spinosa*.

Fraxinus excelsior L. (Esche)

30 – 40 m hoher Baum mit lichter Krone. In der Jugend großes Ausschlagvermögen, das im Alter jedoch stark nachläßt. Auf nassen Böden Flachwurzler, sonst u. U. sehr tief wurzelnd.

Die Esche wurde vor allem im Alpengebiet angebaut zur Laubheugewinnung (in der Regel Astschneitelung), von daher der Name »Fraxinus« (von lat. »frangere« = brechen). Die Esche ist bezüglich des Bodens sehr anspruchsvoll, sie bevorzugt tiefgründige, mineralkräftige, gleichmäßig durchfeuchtete Böden mit alkalischer Reaktion. Verdichtete, saure sowie trockene Böden werden gemieden.

Populus tremula L. (Zitterpappel)

Bis 30 m hoher Baum mit langsamem Wuchs, oft auch strauchförmig, krüppelig. Sehr guter Polykormonbildner.

Vorkommen: Lichte Wälder, Schläge, Ödländereien, Waldränder, Wegraine. Vorholz auf Steinschuttböden über Grundgestein. Weitestgehend anspruchslos bezüglich Boden und Klima. Niedrige Temperaturen, lange Winter und kurze Vegetationsperioden werden ohne weiteres ertragen. Optimal sind nicht zu basenarme, lockere, grundfrische, sommerwarme Lehm- und Sandböden. Überschüssige Nässe wird gemieden, stagnierendes Grundwasser nur bei höherem Nährstoffgehalt des Bodens toleriert. Die Zitterpappel verträgt saure Böden, wenn die Bodendurchlüftung gesichert ist (nach EHLERS 1960). Die Rinde der Zitterpappel ist durch Verbiß (Reh, Hase, Kaninchen) sehr gefährdet (EHLERS 1960). Verbreitungsschwerpunkt in Osteuropa, dort zum Teil fester, hochwüchsiger Bestandteil von Laubmischwäldern (Eichen-Hainbuchen-Wäldern).

Quercus robur L. (Stiel-Eiche) = *Quercus pedunculata*

30 – 35 (bis 50) m hoher, mächtiger Baum, mit breiter, ausladender, starkästiger Krone. Sehr hohe Ausschlagsfähigkeit bis ins hohe Alter, vor allem Stockausschlag aus schlafenden Augen bis ins hohe Alter möglich (EHLERS 1960). Sehr starkes Durchwurzelungsvermögen bei intensiver Tiefendurchwurzelung.

Vorkommen: Tiefgründige, mehr oder weniger nährstoffreiche Lehm-, sandige Lehm Böden mit oft hohem, oft stagnierendem Grundwasser in sommerwarmem Klima; in

– artenarmen Eichen-Birken-Wäldern Nordwestdeutschlands

– Auenwäldern (v. a. Hartholzaue)

– trockenwarmen Eichen-Hainbuchen-Wäldern, Flaum-eichenwäldern.

In den deutschen Mittelgebirgen bis etwa 650 m NN (selten bis 800 m), im Bayerischen Wald bis 970 m, in den Zentralalpen selten bis 1400 m (nach HEGI 1957).

In den Hecken Nordbayerns wird die Eiche begünstigt

1. bei Verlängerung der Umtriebszeit auf trockeneren Standorten,
2. auf Hecken grundfrischer bis nasser Standorte,
3. in Hecken auf saurem, nährstoffarmem Substrat, also in der Regel Sanden und Sandsteinen (*Rhamno-Cornetum*, Subass. nach *Poa nemoralis*; Eichen-Birken-Hecke; *Carpino-Prunetum*).

Quercus petraea (Mattuschka) Liebl. (Trauben-Eiche)

= *Quercus sessiliflora*

Die Trauben-Eiche kommt in den Hecken Nordbayerns nur lokal und selten vor. Der Schwerpunkt des Vorkommens liegt hierbei in den Hecken der Rhön.

Salix caprea L. (Sal-Weide)

Meist kurz- und dickästiger höherer Strauch mit aufrechten abstehenden Ästen, selten bis 9 m hoher Baum. **Vorkommen:** Häufig in Waldverlichtungen, Brachen, Erdanrissen und als Waldpionier im Vorholz, vor allem in der submontanen und montanen Stufe (HEGI 1957, S. 91 ff.). Vorzugsweise auf frischen, nährstoffreichen, mehr oder weniger rohen Lehm Böden, Sambuco-Salicion-Verbandscharakterart.

Sorbus aria agg. (Mehlbeere)

Kleiner, selten bis 15 m hoher Baum oder Strauch. Wurzeln ziemlich tief eindringend.

Vorkommen: Stellenweise verbreitet, fast nur in Mittel- und Süddeutschland an sonnigen, ziemlich trockenen Hängen, auf Felsen, Felsschutt, in lichten Laub- und Laubmischwäldern, Gebüschen. Bevorzugt Kalk (HEGI 1923, S. 713 ff.).

Sorbus aucuparia L. (Vogelbeere, Eberesche)

Strauch oder meist mittelgroßer, selten bis 16 m hoher Baum; reichlich Stock- und Wurzelausschlag mit Wurzelbrut. Ektotrophe Mykorrhiza.

Vorkommen: Verbreitet und häufig an ziemlich trockenen wie an feuchten, an mineralischen wie an humosen Standorten, *sehr* bodenvag. An felsigen Hängen, Schutt, in lichten Laub- und Nadelwäldern, im Grünerlen- und Latschengebüsch, Hochmooren, Waldschlägen u. a. Von der Ebene bis zur Waldgrenze auf allen Unterlagen, gedeiht jedoch am üppigsten auf frischen, lockeren, sandig-lehmigen oder auch schweren, lehmigen, kalkreicheren Böden lichter, nordexponierter Standorte.

Verbreitung durch Vögel aller Art, vor allem Drosseln, Häher, Stare, Seidenschwänze, jedoch auch Birkwild und Auerwild, selten durch Fuchs und Dachs.

Tilia cordata Miller (Winterlinde)

Bis 25 m hoher Baum, selten bis 5 m hoher Strauch mit kräftiger, mehrfach verzweigter Pfahlwurzel und weitgreifenden Seitenwurzeln.

Vorkommen: Frische bis ziemlich trockene, tiefgründi-

ge oder dünnkrumige Böden über Fels- und Grobschutt, v. a. in Laubmischwäldern; vereinzelt auf Lesesteinhaufen. Ebene bis untere Bergstufe, Schwerpunkt in der collinen Stufe. Im Bayerischen Wald bis 614 m (HEGI 1965, S. 437 ff.). Auf allen Unterlagen, doch Kalkböden bevorzugend.

Tilia platyphyllos Scop. (Sommerlinde)

Meist bis 40 m hoher Baum, selten mehrere Meter hoher Strauch mit kräftiger Pfahlwurzel und langen Seitenwurzeln.

Vorkommen: In Deutschland selten, nur in Süddeutschland (Frankenjura, Fränkisches Keuperland) häufiger. Mehr an luft- und bodenfeuchten Standorten

als *Tilia cordata*. Frostresistenter und mehr montan verbreitet.

Ulmus glabra Hudson (Berg-Ulme)

Bis 40 m hoher, ausschlagfähiger Baum; ohne Wurzelbrut.

Vorkommen: In Schlucht- und Hangwäldern der collinen und montanen Stufe in luftfeuchten Lagen auf nährstoffreichen, frisch-humosen, durchsickerten, aber gut durchlüfteten und oft bewegten Steinschuttböden oder skelettreichen Lehmböden. Verbandscharakterart des Tilio-Acerion. In den montanen Hecken Nordbayerns zerstreut vorkommend.

5. Die Beziehungen von Hecken und Ackerrainen zu ihrem Umland

Albert Reif, Christoph Knop, Katharina Zahner, Ernst-Detlef Schulze

Im folgenden soll die Wirkung der landwirtschaftlichen Nutzungsform auf die Vegetation der Hecken und umgekehrt die Wirkung der Hecken auf die Nutzbarkeit der landwirtschaftlichen Flächen anhand floristischer und abiotischer Beziehungen festgestellt werden. Im Rahmen dieser Untersuchungen sollte insbesondere geklärt werden, ob Hecken als »Unkrautherd« eine Bedrohung für die Landwirtschaft darstellen oder ob die Landwirtschaft die natürliche Ausprägung der Heckengesellschaften verändert.

5.1 Die historische Bewirtschaftung der Hecke

Die Holzarten der Hecke müssen regelmäßig geschlagen werden, um ein Übergreifen auf die benachbarten bewirtschafteten Parzellen zu verhindern. Vor allem in früheren Zeiten spielte dabei das Feuer eine große Rolle. In klimatisch ungünstigen Gebieten (Mittelgebirge) war auch die Holznutzung von gewisser Bedeutung, doch war dies in Süddeutschland nie der Grund für die Anlage von Hecken, sondern man versuchte eben, aus der »Not« der aufkommenden Hecke eine »Tugend« zu machen.

All diese Faktoren führten dazu, daß eine bestimmte, mehr oder weniger regelmäßige Umtriebszeit bestand. Hecken werden in der Regel niederwaldartig bewirtschaftet, d. h. alle 5 – 25 Jahre auf Stock gesetzt (vgl. ELLENBERG 1978, S. 716). SEIDL (1954) erwähnt eine Umtriebszeit der Hecken Oberösterreichs von 8 – 12 Jahren. Die Hecken des oberen Vogelsberges werden nach BAULE (1956) alle 5 – 8 Jahre, im Grünlandgebiet in längeren Abständen, geschlagen und zu Back- und Brennholz verarbeitet. Ausgenommen bleiben Weißdorne, Schlehen und Rosen, die sich infolge ihres Dornen- bzw. Stachelreichtums schlecht für diese Zwecke eignen und deshalb in der Regel an Ort und Stelle verbrannt werden.

5.2 Einflüsse der Landwirtschaft auf die Ausbildung der Heckengesellschaften

5.2.1 Die Eutrophierung der Hecken durch angrenzende Äcker

Der Einfluß der landwirtschaftlichen Bewirtschaftung auf die Ausbildung der Heckenvegetation ist einer experimentellen Untersuchung schwer zugänglich, da es sich um langfristige und wiederholte Beeinflussungen handelt und da floristische Änderungen als Sukzessionen außerordentlich langsam ablaufen. Um dennoch den Einfluß der landwirtschaftlichen Nutzung abschätzen zu können, wurde die Vegetation der Hecken bei unterschiedlicher Intensität der landwirtschaftlichen Beeinflussung untersucht. Als Arbeitshypothese wird angenommen, daß bei Ackernutzung hohe Düngegaben zu einer Eutrophierung und damit zu einer floristischen Änderung mit Stickstoffzeigern führen. Im Gegensatz dazu wird angenommen, daß bei Wiesennutzung die Eutrophierung geringer ist und damit die typischen Ausprägungen der Vegetationseinheiten zu finden sind.

Abb. 5.1 zeigt das Feld-/Wiesenverhältnis, das auf verschiedenen Probeflächen der einzelnen Gesellschaften beobachtet wurde, zusammen mit den durchschnittlichen Zeigerwerten der Gesellschaft für die Stickstoffversorgung. Bei der Bildung der Feld-/Wiesenquotienten wurden beide Heckenseiten getrennt gewertet (Wiese/Wiese = 0/2; Feld/Wiese = 1/1; Feld/Feld = 2/0; Feld/Weg = 1/0). Die Einzelquotienten wurden addiert. Der Einfluß des Nährstoffeintrags vom Acker wird deutlich aus Abbildung 5.1, in der typische Ausbildungen einer Gesellschaft mit der jeweiligen nährstoffreichen Variante in Abhängigkeit von der Feld- und Wiesennutzung gezeigt sind.

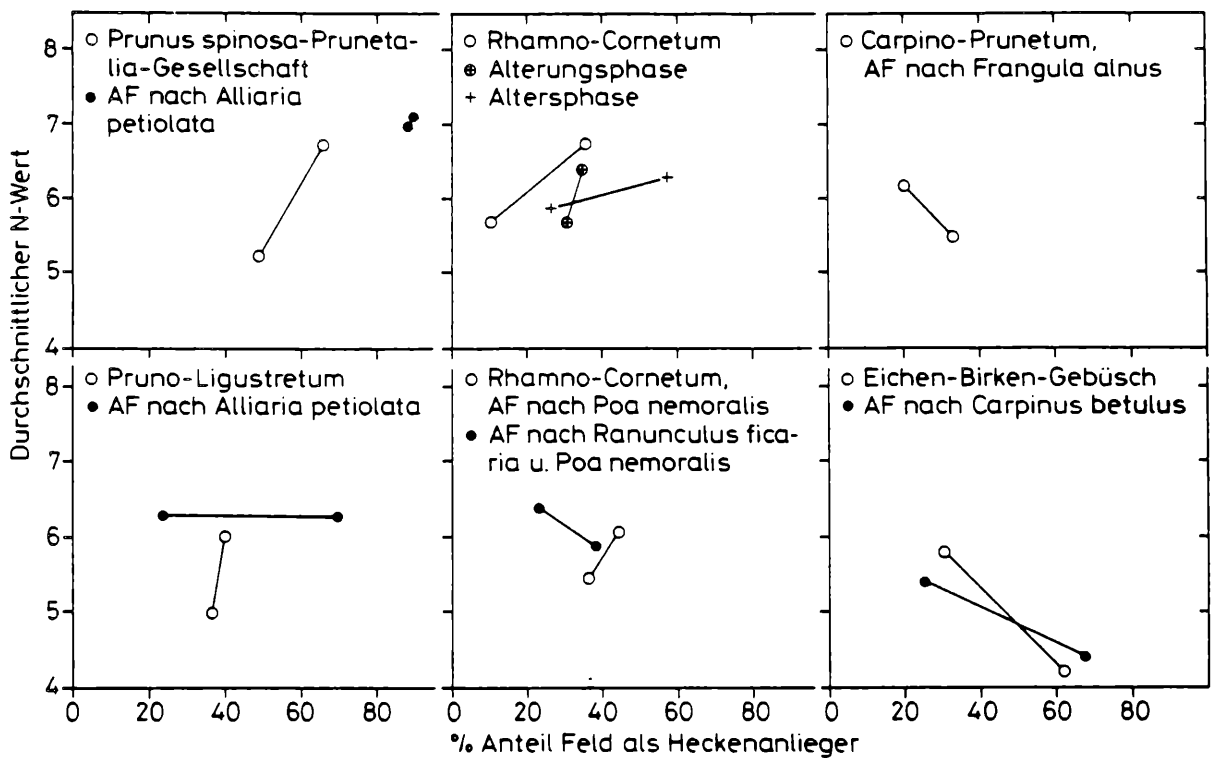


Abb. 5.1
 Abhängigkeit des Stickstoff-Zeigerwertes von der Art der landwirtsch. Nutzung. (Dargestellt sind die korrespondierenden Heckentypen, jeweils mit und ohne der Artengruppe nach *Sambucus nigra*).

Im *Pruno-Ligustretum typicum* steigt der durchschnittliche N-Wert der Gesellschaft von 5,0 auf 6,0 mit einer steigenden Feldnutzung an. Bereits die Erhöhung des Feldanteils von etwa einem Feld pro 2 Wiesenflächen auf 1 Feld pro Wiese als Heckenanlieger führt somit zu einer Erhöhung des N-Wertes in der Vegetation um 1 Stufe. Deutlicher noch wird der Einfluß der Eutrophierung in den *Prunus spinosa*-Gebüsch, die als verarmte, eutrophierte *Pruno-Ligustretum*-Gesellschaften zu betrachten sind. Bei reiner Ackernutzung der Feldflur tritt eine Sättigung der Eutrophierung bei einem N-Wert von 7 ein, d. h. 2 Stufen über den N-Werten der typischen Ausbildungsform. Der Einfluß der Eutrophierung ist signifikant. Es muß hier noch einmal darauf hingewiesen werden, daß es sich bei dem N-Wert nicht um die Menge an verfügbarem Stickstoff im Boden handelt, sondern um den Zeigerwert, den die vorhandene Flora für eine bestimmte Stickstoffversorgung ausbildet. Der N-Wert repräsentiert das Resultat einer Eutrophierung, nämlich die Veränderung einer Flora. Eine geringe Verschiebung im Acker-/Wiesenverhältnis führt zu einer erheblichen Änderung des N-Wertes als floristisches Maß für die Eutrophierung. Die Artzahl ist bei den eutrophierten und nicht-eutrophierten Flächen fast gleich, aber in der eutrophierten Vegetation fehlen Arten der typischen Ausbildungsform und es sind N-Zeiger in der eutrophierten Vegetation hinzugekommen.

Der Einfluß eines Nährstoffeintrags durch Ackernutzung wurde beim *Rhamno-Cornetum* an einer sehr großen Zahl von Probeflächen untersucht. Der durchschnittliche N-Wert liegt höher als im *Ligustro-Prunetum* und steigt von 5,8 auf 6,3 bei einer Veränderung des Feld-/Wiesenquotienten von etwa 0,5 auf 1,3. Diese Erhöhung des N-Wertes von nur 0,5 Einheiten ist

wiederum mit einer deutlichen floristischen Veränderung verbunden (die typische Ausbildungsform geht in eine Ausbildungsform von *Sambucus nigra* über). Der Einfluß der Eutrophierung ist in der Altersphase des *Rhamno-Cornetum* noch deutlicher. Eine Veränderung des Feld-/Wiesenquotienten von 30 % nach 40 % bewirkt den floristischen Übergang zu der nährstoffreichen Variante. Wiederum ist dieser Vorgang im wesentlichen mit einem Hinzukommen von Arten in der eutrophierten Ausbildungsform verbunden.

Der Einfluß der Ackernutzung konnte bei den montanen Hecken nicht untersucht werden, da keine Veränderungen im Acker-/Wiesenquotienten als Beispiel vorgefunden wurden. Es gibt im montanen Bereich unterschiedliche Nährstoffversorgungen auch in der natürlichen Vegetation, die standortbedingt sind und vermutlich mit dem Basengehalt des Bodens zusammenhängen.

Eine inverse Beziehung zeigen die Hecken auf sauren, von Natur aus nährstoffarmen Sandböden (vor allem Buntsandstein). Die Hecken des *Carpino-Prunetum* sowie die *Eichen-Birken-Hecken* scheinen durch angrenzende Wiesenwirtschaft eutrophiert zu werden. In diesem Fall kann vermutet werden, daß die Nährstoffauswaschung auf den leichten Sandböden kaum stattfindet (schnelle Versickerung) und die Äcker von vornherein wenig intensiv bewirtschaftet werden.

5.2.2 Zusammenfassung

1. Die Heckenvegetation ist floristisch nicht verwandt mit der des Ackers. Es gibt keine Beeinflussung des Ackers durch Heckenarten im Sinne einer »Unkrautvegetation«.

2. Die Hecke wird floristisch signifikant verändert durch den Nährstoffeintrag bei angrenzender Acker-nutzung. Die mesophilen Heckenarten werden zurück-ge-drängt und Stickstoffzeiger wandern ein.
3. Die Eutrophierung der Hecke ist verbunden mit einer »Verunkrautung« der Hecke durch Ackerunkräu-ter wie *Agropyron repens*, *Holcus mollis*, *Galeopsis te-trahit* u. a., die ihren Ursprung im Acker haben und die bei fehlender Eutrophierung nicht konkurrenzfähig sein würden.

5.2.3 Düngeexperimente in Hecken

Die Korrelation der Feld-/Wiesenquotienten mit den N-Werten typischer und nährstoffzeigender Ausbil-dungsformen der einzelnen Gesellschaften ist ein indi-rekter Beweis für den Einfluß der Landwirtschaft auf die Vegetation der Hecken. Um diesen Einfluß auch di-rekt experimentell nachzuweisen, wurden Düngeversu-che an 2 Heckentypen vorgenommen:

a) Eine Hecke von MTB 5835 (Tab. II/46 bei REIF 1983) aus dem Stadtsteinacher Heckengebiet stellt ein Rhamno-Cornetum sambucetosum dar. Der Anteil ni-trophiler Arten ist allerdings gering. Die Hecke lag ur-sprünglich zwischen Wiesen, allerdings wurde im Herbst 1981 die hangaufwärts gelegene Wiese zum Ak-kerland umgebrochen, von daher ist in den folgenden Jahren ein zusätzlicher Nährstoffeintrag zu erwarten. In den Hecken wurden neben einem unbehandelten Abschnitt 3 homogene Teilabschnitte ausgesondert, die folgendermaßen behandelt wurden:

O-Fläche	Abschnitt I	Abschnitt II	Abschnitt III	Datum
-	2,5dt NPK/ha	5dt NPK/ha	15dt NPK/ha	19.3.80
-	2,5dt NPK/ha	5dt NPK/ha	15dt NPK/ha	5.8.80
-	2,5dt NPK/ha	5dt NPK/ha	15dt NPK/ha	24.6.81

Eine Auswertung des Experiments wurde bislang nicht vorgenommen, da die Zeit für eine floristische Ände-rung zu kurz ist. Auffallenderweise sind die gedüngten Abschnitte intensiver grün gefärbt, der Blattbefall der Sträucher in der gedüngten Parzelle ist um mehrere Ta-ge bis Wochen verzögert, teilweise erfrieren die Blätter in noch grünem Zustand bei Eintreten der ersten Frö-ste. Der Chlorophyllgehalt der Blätter der gedüngten Heckenabschnitte liegt deutlich höher.

b) Zwischen Trebgast und Kulmbach (MTB 5935) wurde ein Eichen-Birken-Gebüsch (Tab. XIV/10 bei REIF 1983) auf saurem, nährstoffarmem Substrat ab-schnittsweise gedüngt, gekalkt sowie gleichzeitig ge-düngt und gekalkt. Ein in Verbuschung begriffener Feldrain wurde ebenso behandelt. Die ausgewählten Flächen liegen zwischen Äckern, sie weisen jedoch kei-ne Nährstoffzeiger auf. Als Resultat der Behandlung starben bei Kalkung die Ericaceen-Zwergsträucher im Unterwuchs der Hecke stellenweise ab (*Vaccinium myrtil-lus*). Vor allem *Rubus idaeus* (Himbeere) scheint relativ durch Düngung gefördert zu werden (intensive-re Grünfärbung der Blätter).

Die Düngeexperimente an Hecken lassen sich sinn-voll erst in einigen Jahren abschließen. Bis dahin sollten die Einflüsse der Eutrophierung durch regelmäßig zu wiederholende Düngung simuliert, die Veränderungen der Vegetationszusammensetzung dokumentiert wer-den.

Es wird eine Klärung der folgenden Fragen angestrebt:

1. Führen Düngung und Kalkung auf einem Feldrain auf saurem, nährstoffarmem Substrat (Buntsandstein) zur Herausbildung eines »standortfremden« Hecken-typs?

2. Mit welcher Geschwindigkeit vollzieht sich eine Veränderung der Vegetation? Wie »beharrlich« ist ei-ne Hecke?
3. Gibt es Veränderungen in dem Reproduktionsver-mögen (Blüten-, Fruchtansatz) bei den Rosaceen-Sträuchern durch Düngung?
4. Gibt es Veränderungen in der Hecke, die sich in Veränderungen der Individuenzahl der Phytophagen der Hecke widerspiegeln? (Bislang konnten keine Un-terschiede an den Phytophagen sowie an deren Parasi-tierungsrate zwischen gedüngten und ungedüngten Ro-sen beobachtet werden, G. BAUER, mündlich.)

5.3 Der Einfluß der Landwirtschaft auf die Ausbil-dung der Heckensäume

5.3.1 Die Abhängigkeit der Saumgesellschaften von der Nutzungsweise des angrenzenden Kultur-landes

Die Wechselwirkungen zwischen Acker und Hecke sind stärker ausgeprägt im Heckensaum, der einen ei-genständigen Vegetationscharakter hat. Es kam bei den Untersuchungen darauf an, festzustellen, ob – je nach Bewirtschaftungsform auf der angrenzenden Par-zelle – ein Unterschied vorliegt. Säume, die durch über-hängende Äste beschattet werden, wurden nicht mit einbezogen – sie gehören fast stets dem nitrophilen Saumtyp an.

Charakterisierung des Gebiets

Die beiden Heckengebiete von Stadtsteinach und Lan-zendorf liegen auf dem knapp 500 m hohen Muschel-kalkkrücken, der sich entlang der Fränkischen Linie von Weidenberg im SO bis nach Kronach im NW erstreckt. Der Kalk ist zumeist von einer mehr oder weniger mächtigen Lehmdecke überzogen (Bodentyp Terra fusca). Die Meereshöhe der aufgenommenen Säume liegt zwischen 430 und 460 m. Jährlich fallen etwa 750 mm Niederschlag.

Kurze Beschreibung der pflanzensoziologischen Einheiten

Die Queckengesellschaft des *Convolvulo-Agropyre-tum repentis* (Tab. 5.1, 1 – 6) ist charakterisiert durch das hochstete und dominante Auftreten von Quecke (*Agropyron repens*), fast stets begleitet von der Acker-winde (*Convolvulus arvensis*). Die Flächen wurden ge-stört, meist sind sie Resultat eines unterschiedlich dicht an die Hecke reichenden Umbruchs der Felder.

Die Queckengesellschaft wird abgebaut zur dominie-renden Pflanzengesellschaft der ackerbegleitenden Säume, zum Chaerophylletum aurei (Tab. 5.1, 8 – 12). Gold-Kälberkropf (*Chaerophyllum aureum*), Brennes-sel (*Urtica dioica*) und Giersch (*Aegopodium podagra-ria*) bestimmen den Aspekt der Gesellschaft.

Die artenarmen nitrophilen Säume (durchschnittliche Artenzahl des *Convolvulo-Agropyretum*:12, die des *Chaerophylletum aurei*:17) unterscheiden sich flori-stisch und ökologisch von den mesophilen nährstoffär-meren Säumen des *Trifolium medii* (durchschnittliche Artenzahl:26). Im Untersuchungsgebiet ist dieser Ver-band vertreten durch die Zentralassoziation des Trifo-lio-Agrimonetum eupatoriae (Mittelklee-Odermen-nig-Saum) (Vgl. Tab. 5.2, 1 – 17). Neben einem Grund-stock ausgesprochener Saumarten finden sich mit mä-ßiger Stetigkeit die (schwachen) Assoziations-Charak-terarten Mittelklee (*Trifolium medium*) und Odermen-

Tabelle 5.1

Die nitrophilen Säume

Convolvulo-Agropyretum repentis Pelf. (42)43: Aufn. 1 - 6																					Zeigerwerte nach Ellenberg	
Chaerophylletum aurei Oberd. 57: Aufn. 21																						
Laufende Nummer:	2	3	4	5	6	8	9	10	12	13	14	15	16	18	19	20	21	T				
Meßtischblatt-Nr.	5835	5935	5835	5935	5835	5835	5935	5835	5835	5835	5835	5635	5835	5835	5835	5835	5835					
Aufn.-Nr.	17	32	16	21	43	18	2	38	9	7	6	13	6	8	22	5	10					
Deckungsgrad (%)	85	70	95	95	70	95	80	100	100	95	95	100	160	100	95	95	90	100	100	100		
Höhe d. Krautschicht	80	60	80	70	75	130	85	150	100	150	90	140	100	100	100	80	80	120	150	100		
Artenzahl	14	6	9	18	14	11	16	15	16	25	9	19	16	12	21	15	23	10	15	10		
Angrenzende Nutzfläche (F=Feld,W=Wiese)	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	W	F	F	F	F	F	F	F		
Exposition	SW	NO	SW	SW	SW	SW	NO	SW	NO	SW	NO	NO	NO	SW	SW	SO	NW	SW	SW	SW		
Kennarten des Convolvulo-Agropyretum repentis:																						
Agropyron repens	4	4	3	4	4	5	2	2	2	2	3			1	1	2	1	2	3	2	x 5 8	
Convolvulus arvensis	1	1	1	1	+	1		+		+	+				1		2	2	1	+	6 4 4	
Kennart des Chaerophylletum aurei:																						
Chaerophyllum aureum					1	1		1	4	2	+	3	3	3	1	2	3	3	2	2	.	5 9
Verb.-Ch.A. Aegopodion, Ordn.-Ch.A.; Kl.-Ch.A. Artemisieta:																						
Urtica dioica					1		4		1		3	3	3	3	2	3	2	2	2	4	x 6 8	
Galium aparine				1				2	2		3	2	2	+	1			2	1	2	3 x 9	
Aegopodium podagraria											2	2	2	3	4	2	3			1	3 6 8	
Cuscuta europaea											1	1		+		1		+	+	5 7 7		
Lamium maculatum											2	1		1		1		3	r	4 6 8		
Glechoma hederacea											1									3 6 7		
Artemisia vulgaris																				x 6 8		
Arten der Molinio-Arrhenatheretea:																						
Arrhenatherum elatius	1		2	2		2			3	1			1		1		1			3 5 7		
Poa angustifolia	2		3	2	.	2		1	2				.	+	1		1			x 3 3		
Galium album	2		2	.	1	2	+	2	2				2	2	1		.			3 5 x		
Heracleum sphondylium	.		+	+		.	+			1						1	3			2 5 8		
Lathyrus pratensis	1		+			1	+		.				r	+						x 6 6		
Vicia cracca						3	2		1				1	2	1		1			x 5 x		
Knautia arvensis	.		.			1	+						.		1		1			3 4 3		
Trisetum flavescens	1		1			1	+	1					+	1						5 x 5		
Vicia sepium	+								1				1							x 5 x		
Taraxacum officinale														+						x 5 7		
Alopecurus pratensis														2						5 6 7		
Poa trivialis																				3 7 7		
Veronica chamaedrys																				3 4 x		
Crepis biennis															r					3 5 5		
Festuca pratensis															1					3 6 6		
Arten der Trifolio-Geranieta:																						
Calamintha clinopodium	.					.		1	2						1					3 4 3		
Astragalus glycyph.	2					2		.	+				1	+						4 4 4		
Valeriana wallrothii						2		.							1					5 8 5		
Campanula rap'oides								1	.											4 4 4		
Trifolium medium									2											4 4 3		
Agrimonia eupatoria																				4 4 4		
Arten der Festuco-Brometea:																						
Brachypodium pinnatum			3			1		2	2											5 4		
Centaurea scabiosa			+			2		+												3 3		
Veronica teucrium						1														3 3		
Euphorbia cyparissias								2												3		
Pastinaca sativa																				4		
Ononis repens																				4		
Rudera:																						
Lapsana communis										1										3 5		
Sedum telephium						.														x 4		
Rubus corylifolius						2																
Carduus nutans																				5 3 6		
Aethusa cynapium									.											3 5 7		
Vicia hirsuta									1											5 x x		
Myosotis arvensis									+											5 5 6		
Cirsium vulgare																				3 5 8		
Nährstoffzeiger:																						
Dactylis glomerata		1				.		1	2	2		1		1	2		1	1		3 5 6		
Torilis japonica						.	2	+										+		3 5 8		
Rubus idaeus						1		.						1						x 5 8		
Rubus caesius								2	2											3 7 9		
Galeopsis tetrahit																				3 5 7		
Stachys palustris																				x 7 7		

Convolvulo-Agropyretum repentis Pelf. (42)43: Aufn. 1 - 6																						Zeigerwerte nach Ellenberg		
Chaerophylletum aurei Oberd. 57: Aufn. 7 - 21																								
Laufende Nummer:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	T	F	
Meßtischblatt-Nr.	5835	5935	5835	5835	5935	5835	5835	5835	5935	5835	5835	5835	5835	5835	5835	5835	5835	5835	5835	5835	5835			
Aufn.-Nr.	17	32	16	21	43	1	18	2	38	11	9	7	5	6	13	6	8	22	7	5	10			
Deckungsgrad (%)	85	70	95	95	70	95	80	100	100	95	95	100	160	100	95	95	90	90	100	100	100			
Höhe d. Krautschicht	80	60	80	70	75	130	85	150	100	150	90	140	100	100	100	80	80	120	150	100	150			
Artenzahl	14	6	9	18	14	11	16	15	17	16	25	9	19	16	12	21	15	23	10	15	10			
Angrenzende Nutzfläche (F=Feld,W=Wiese)	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	W	F	F	F	F	F	F			
Exposition	SW	NO	SW	SW	SW	SW	SW	NO	SW	NO	SW	NO	NO	NO	SW	SW	SO	NW	SW	SW	SW			
Fragaria vesca:																							5	5
Lamium album																							3	5
Potentilla reptans																							3	6
Scrophularia nodosa																							3	6
Rumex crispus																							3	6
Sonstige:																								
Hypericum perforatum																							1	5
Silene vulgaris																							1	x

Tabelle 5.2

Die mesophilen Säume

Trifolio-Agrimonietum eupatoriae Th. Müller 62: Aufn. 1 - 17																										Zeigerwerte nach Ellenberg		
Fragmentarisch ausgebildete Säume: Aufn. 18 - 26																												
Laufende Nummer:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25		26	T
Meßtischblatt-Nr.	5935	5834	5835	5935	5935	5935	5835	5935	5835	5834	5935	5834	5935	5835	5834	5935	5835	5935	5835	5935	5835	5835	5935					
Aufnahme-Nr.	35	32	3		19	34	42	40	15	34	19	20	34	10	4	3	30	36	1	33	32	18	33	23	12	40		
Deckungsgrad (%)	95	95	80	100	95	90	90	100	100	95	95	100	100	95	95	80	90	95	95	100	95	85	95	90	100	100		
Höhe d. Krautschicht, cm	110	80	40	100	70	60	130	140	90	60	40	120	120	100	50	90	90	90	60	95	70	80	110	85	120	140		
Artenzahl	28	28	38	29	25	29	20	29	23	27	34	32	30	17	28	28	19	18	22	24	22	19	19	27	19	19		
Angrenzende Nutzfläche W F W W F W W (F) W W W F F F W F																				W	W	F	F	W		F	F	
(W=Wiese, F=Feld)																												
Exposition	NO	NO	SW	NO	NO	SW	NO	NO	SW	NO	SW	SW	SW	SW	SW	NO	NO	SW	SW	NO	SW	SW	NO	SW	SW	NO		
Kennarten des Trifolio-Agrimonietum																												
und des Trifolion medii:																												
Agrimonia eupatoria	2	2	+	1	+	1	+	2	1	+	+	+	+	+	+													
Trifolium medium	3	1	3	1	2	+	1	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	+										

Trennarten der Rasse von <u>Brachypodium pinnatum</u> :																													
Brachypodium pinnatum	1	1	1	1	2		2		1	2	+	+	2	2		3	2			1	2		2				5	4	4
Veronica teucrium	1	2	2	2	1	1			2	+	1	1	1	1	2				1		2		1				6	3	2
Viola hirta	2	1	1	+	1	2		2	1	1		1	+			1	1			1					2		5	3	2
Euphorbia cyparissias	2		1		+	2		2	2		1	+	2						2	1			1				x	3	3

Kennarten der Origanetalia und der Trifolio-Geranietea:																													
Valeriana wallrothii	2	2	2	3	.	2	3	3	1	3	1	3	1	2	2	2	2	1			2	1	2	1			x	8	5
Calamintha clinopodium			2	3	2				1	2	1	2	2	2	1	2				1	2	2	1				5	4	3
Astragalus glycyph.			1		+				1	+	1	1	1		3	3					2	2					6	4	4
Lathyrus sylvestris	2						.			+			1				2										6	4	2
Origanum vulgare							7																				x	3	3
Silene nutans																											5	3	3

Arten des Geranion sanguinei:																													
Bupleurum falcatum							1					+															6	3	3
Fragaria viridis												2															5	3	3
Campanula rap'oides											1		1														6	4	4
Medicago falcata																											5	3	3

Arten der Festuco-Brometea:																														
Centaurea scabiosa	1	1	1	1	.	1		1	1	1		2				1		2								x	3	3		
Plantago media	2	2	+	1	1	2						1				1		+									x	4	3	
Primula veris			+	+	1		.					1			1												x	4	3	
Sanguisorba minor	1		r			1		2				+			+											6	3	2		
Medicago lupulina	1											1															5	4	x	
Lotus corniculatus	1		+																								x	4	2	
Koeleria pyramidata					2																						6	4	2	
Briza media			+									r															x	x	2	
Linum catharticum			+									1															x	x	1	
Polygala comosa			r									+															6	3	2	
Ononis repens																												5	4	2
Bromus erectus																												5	3	3

Trifolio-Agrimoniolum eupatoriae Th. Müller 62: Aufn. 1 17
Fragmentarisch ausgebildete Säume: Aufn. 18 26

Laufende Nummer:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Meßtischblatt-Nr.	5935	5834	5834	5835	5935	5935	5835	5935	5835	5835	5835	5835	5835	5834	5935	5834	5935	5834	5935	5835	5935	5835	5835	5835	5835	5935
Aufnahme-Nr.	35	32	3		15	34	42	40	15	34	19	20	34	10	4	3	30	36	1	33	32	18	33	23	12	40
Deckungsgrad (%)	95	95	80	100	95	90	90	100	100	85	95	100	100	95	95	80	90	95	95	100	95	85	95	90	100	100
Höhe d. Krautschicht, cm	110	80	40	100	70	60	130	140	90	60	40	120	120	100	50	90	90	90	60	95	70	80	110	85	120	140
Artenzahl	28	28	38	29	25	29	20	29	23	27	34	32	30	17	28	28	19	16	22	24	22	19	19	27	19	13
Angrenzende Nutzfläche	W	F			F		W	(F)	W	W	W	F	F	F	F		F		W	W	F	F	W		F	
(W=Wiese, F=Feld)																										
Exposition	NO	NO	SW	NO	NO	SW	NO	NO	SW	NO	SW	SW	SW	SW	SW	NO	NO	SW	SW	NO	SW	SW	NO	SW	SW	NO

Arten der Mol.-Arrhenatheretea:

Galium album	2	2	2	2	1	2	.	2	1	1		2	2	2	+	1	.	2	2	2	2	2	1	1	1	1	x	5	x
Arrhenatherum elatius	+	2	2	2	1	3	2	1	2	.	+	2	1	2	3	1	3	.	2	1	1	2	2	1	3	1	5	5	7
Poa angustifolia	1	1	1	+	1	+	2	+	+	2	+	+	2	2	2			3	1	+	2	2	.	2	1	5	3	3	
Vicia cracca	2	2	2	1	1	2	1	3			1	3	2	+	+	2	+	1	3	2	2	2	1	1	1	x	5	x	
Lathyrus pratensis	.	2	.	1		1	1	1	+		1	1	1	1	+	+	+	.	2		1		r	1	2	5	6	6	
Achillea millefolium	2	2	2	2		1	.	1	3	.	2	2	1	2	.	+		2	1				1	1	1	x	4	5	
Trisetum flavescens	1	+	1	1		1	2	.	1	1	1	2		1	.	1	1	1	+			+	1		1	x	x	5	
Avena pubescens	2	2	2	.		2	1	2	.		.	1	.	2	1	.	1	2	1	2			+	1		x	x	4	
Knautia arvensis	1	1	+	2			1	1	.	1	1	1	2									+	1		1	5	4	3	
Festuca pratensis	1	1	+	.				1		1																x	6	6	
Heracleum sphondylium	.	1		1				+				1	.						1							5	5	8	
Centaurea jacea	1							.		.	.	1							1							x	x	x	
Chrysanthemum leuc.	1							1			1	r	.										.			x	4	3	
Taraxacum officinale												1	2									.		1		x	5	7	
Trifolium dubium				.																		2				6	5	4	
Festuca rubra			1													1										x		x	
Alopecurus pratensis																		1		1						x	6	7	
Plantago lanceolata												+														x	x	x	
Crepis biennis												1						.								5	5	5	
Poa trivialis																		3								x	7	7	
Phleum pratense									.																	5	6		
Campanula patula									1																	x		x	
Trifolium pratense																													
Tragopogon pratensis																													
Rumex acetosa																													

Arten der Artemisietea:

Cirsium arvense	1		1	1	1				2	2																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																
-----------------	---	--	---	---	---	--	--	--	---	---	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

Sonstige:

Dactylis glomerata	2	1	1		2		1		1	+	1	.				1		1	1	2		1		1	2	x	5	6
Agropyron repens			2								1	1	2			1										x	5	8
Silene vulgaris	+		+		.	.	.		1						+	2			.						.	6	4	5
Hypericum perforatum	2				1		1		.						.	1		1	.			1			1	x	4	x
Fragaria vesca	.				.	.	.		1					2					2	1						x	5	6
Potentilla reptans	2						2									1		1								6	6	5
Vicia sepium																										x	5	5
Campanula rotundifolia	+									+	.															x	4	2
Pastinaca sativa		1	.							1	2															6	4	5
Linaria vulgaris			1		.																					5	3	3
Galium pumilum					1																					5	4	2
Geranium robertianum											+															x	x	7
Aethusa cynapium											+													1		5	5	7
Torilis japonica			2								1	.														6	5	8
Bromus inermis					.							1														x	4	5
Convolvulus arvensis							1				+															6	4	x
Galeopsis tetrahit												.									2					x	5	7
Stellaria graminea											1															x	4	x
Asarum europaeum			1																							5	6	6
Myosotis arvensis																										5	5	6
Lapsana communis																										x	5	7
Senecio jacobaea																										5	4	5
Trifolium campestre																										5	4	3
Anthemis tinctoria																										6	2	4
Cirsium vulgare																										5	5	8

Außerdem kommen vor:

Anthyllis vulneraria (?);/ Sedum telephium, Vicia hirsuta (2);/ Arenaria serpyllifolia, Thymus serpyllum (3);/ Melilotus officinalis (?);/ Melampyrum arvense (8);/ Cirsium eriophorum (10);/ Tripleurospermum inodorum (11);/ Daucus carota (12);/ Pimpinella saxifraga (15);/ Cerastium arvense (16);/ Antirrhinum orontium, Geum urbanum (17);/ Lamium album (24);

Tabelle 5.3

Die Ausbildung von Saumgesellschaften in Abhängigkeit von der landwirtschaftlichen Nutzung.

Saumgesellschaft	Angrenzend: Feld		Angrenzend: Wiese	
	Länge (m)	% der Gesamtlänge	Länge (m)	% der Gesamtlänge
Convolvulo-Agrophyretum	800	17,3	0	0
Chaerophylletum aurei	3200	69,4	275	4,7
(Chaerophylletum aurei beschattet)	(125)	(2,7)	(1365)	
Trifolio-Agrimonieta s. l. (incl. Fragmente)	485	10,6	4500	73,3
Gesamt	4610	6140		

nig (*Agrimonia eupatoria*). Trennartengruppen sind Arten der Molinio-Arrhenatheretea sowie der Festuco-Brometea. In die Tabelle aufgenommen wurden auch die Aufnahmen, die – untypisch oder fragmentarisch ausgebildet – eher dem mesophilen als dem nitrophilen Saum zuzuordnen sind (Tab. 5.2, 18 – 26).

Im Stadtsteinacher Heckengebiet ergab die Kartierung von 10 km Saumgesellschaften folgendes Ergebnis (Tab. 5.3).

Alle Flächen des Convolvulo-Agrophyretum finden sich in Kontakt zu einem Feld; ebenso alle Flächen – bis auf eine Ausnahme – des Chaerophylletum aurei (die Ausnahme erklärt sich durch die äußerst intensive Bewirtschaftung der angrenzenden Wiese, bei der flächendeckend die Obergräser vorherrschen). Die mesophilen Säume grenzen zu 90 % an Wiesen, sie stellen 73 % der wiesenbegleitenden Säume. Befindet sich eine heckenbestockte Rainpartie in Kontakt zu einem Feld, so kann sich nur dann ein mesophiler Saum ausbilden, wenn ein unmittelbarer Nährstoffeintrag unterbunden ist, etwa bei Lage des Saums auf dem ansteigenden flachgründigen Lesesteinwall (so bei Tab. 5.2, Nr. 5, 10, 12, 14, 22, 25) oder bei Lage des Saums auf zurückversetzten, bereits feldrainartigen Partien (so bei Tab. 5.2, Nr. 2, 8, 17, 21). Der mesophile Saum ist manchmal schlecht charakterisiert und enthält Arten des nitrophilen Saums.

Charakterisierung der Säume mit Hilfe der Ellenbergschen Zeigerwerte

Berechnet man anhand der Ellenbergschen Zeigerwerte die durchschnittlichen Zeigerwerte für die einzelnen Pflanzengesellschaften, so ergibt sich folgendes:

	$\bar{T}$	$\bar{F}$	$\bar{N}$
Convolvulo-Agrophyretum	5,4	4,6	6,1
Chaerophylletum aurei	5,2	5,1	6,8
Trifolio-Agrimonieta s. l.	5,2	4,4	4,7

Es zeigt sich, daß bezüglich der durchschnittlichen Feuchte- und Temperaturzahlen keine wesentlichen Unterschiede bestehen: Alle untersuchten Säume sind auf ausreichend mit Wasser versorgten, nicht trockenen, jedoch auch nicht nassen Böden zu finden ($\bar{F}$: Zwischen 4,4 und 5,1). Das Klima ist als mäßig warm charakterisiert ($\bar{T}$: 5,2 – 5,4).

Ein deutlicher Unterschied ergibt sich bei Betrachtung der Stickstoffzahl: Die Säume mit Kontakt zum Acker sind stickstoffreich ($\bar{N}$: 6,1 bzw. 6,8), die mit Kontakt zur Wiese stickstoffarm bis mäßig stickstoffreich ($\bar{N}$: 4,4 bis 4,7).

5.3.2 Zusammenfassung

Die zwischen dem kultivierten Land und der angrenzenden Hecke vermittelnden Saumgesellschaften sind – in Abhängigkeit von der angrenzenden Bewirtschaftungsform – verschieden ausgeprägt: Während im Kontakt zu den Feldern fast stets ein ruderaler Queckensaum (20 %) oder ein nitrophiler Gold-Kälberkropf-Saum (70 %) ausgebildet ist, ist der typische Saum der Wirtschaftswiese der mesophile Mittelklee-Odermennig-Saum. Ursache dürfte ein verstärkter Nährstoffeintrag von der ackerbaulich genutzten Fläche her sein.

5.4 Die Einflüsse der Landwirtschaft auf die Ausbildung der Ackerraine

Die Ackerraine sind der stärksten Beeinflussung durch die Wirtschaftsform der angrenzenden Flächen ausgesetzt, da sie meist sehr schmal sind und ein schützender Gehölzstreifen fehlt. Die Untersuchungen wurden ausführlich im 5. Zwischenbericht dargestellt. Daher wird an dieser Stelle nur eine Zusammenfassung gegeben. Der eutrophierende Einfluß der Ackernutzung wird deutlich in der Ausbildung der Pflanzengesellschaften (Abb. 5.2). Das nitrophile Chaerophylletum aurei (N-Werte 5.8 – 7.0) ist in 75 % der Fälle im Kontakt zu Ackerflächen zu finden. Dagegen konzentrieren sich die Vegetationen mit geringer Stickstoffversorgung (N-Werte 2.8 – 3.7), insbesondere das Trifolio-Agrimonieta und die Deschampsia flexuosa-Potentilla erecta-Gesellschaft, auf Gebiete mit angrenzender Grünlandnutzung.

Schmale Feldraine werden häufig befahren oder teilweise gepflügt. Sie sind gekennzeichnet durch ein Massenaufreten annueller Ackerunkräuter oder durch die Verbreitung von rhizombildenden Gräsern, insbesondere *Agropyrum repens* und *Holcus mollis*. Die starke Verbreitung dieser Unkräuter ist aber nicht eine Funktion der Ackerraine als Refugium, sondern eher eine Folge der Bewirtschaftungsverfahren (Scheibenegge), die einen Eintrag der Ackerunkräuter in die Ackerraine mit sich bringen. Ruderale Ackerraingesellschaften mit *Epilobium angustifolium* und *Sambucus ebulus* werden auf Bauschutt gefunden. Ein direkter Einfluß von Herbiziden konnte nicht nachgewiesen werden. Das verstärkte Auftreten monocotyler Arten und herbizidunempfindlicher Kräuter (z. B. *Convolvulus arvensis*) wird als indirekte Herbizidwirkung gedeutet. Der kumulative Einfluß von mechanischer Störung, Eutrophierung und Herbizidausbringung auf die Ausbildung der Ackerraine ist in Abb. 5.2 dargestellt. So werden vom Convolvulo-Agrophyretum und vom Holco-Galeopsietum in der Ausbildung von Pteridium

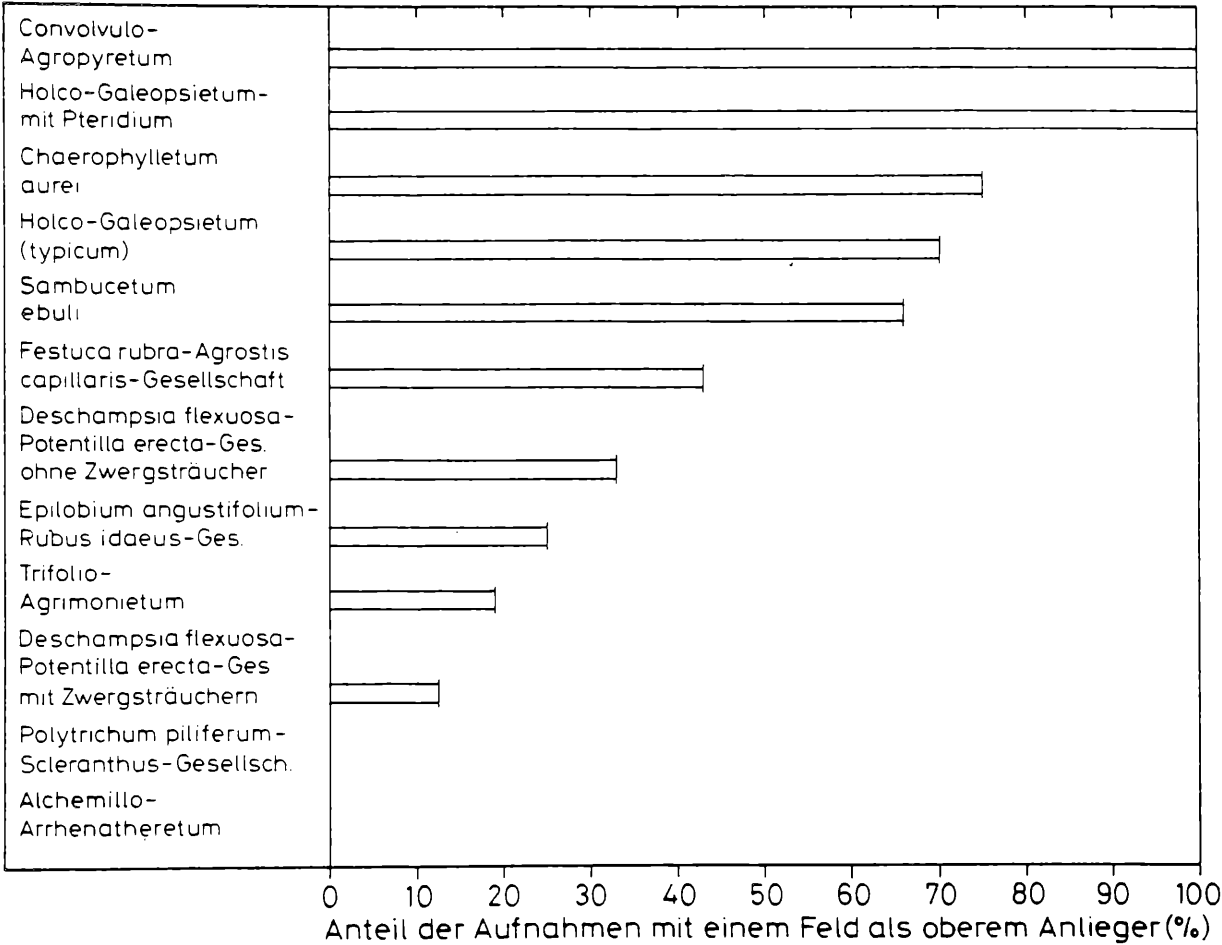


Abbildung 5.2:
Die Ausbildung der Feldrainvegetation in Abhängigkeit von der Art der Bewirtschaftung.

aquilinum ausschließlich Raine mit Ackerland als oberem Anlieger besiedelt. Die Pioniergesellschaft Holco-Galeopsietum (typicum) und Sambucetum ebuli besiedeln entsprechend zum überwiegenden Teil (70 bzw. 67 %) Raine, deren höher gelegene Seiten an Äckern grenzen. Auch das nitrophile Chaerophylletum aurei konzentriert sich in seinem Vorkommen auf Raine an Feldern. Nur auf den vergleichsweise wenig gestörten Grünlandrainen treten Wiesengesellschaften auf. Die Beobachtungen sind unabhängig von der Breite der Ackerraine. Eine Verarmung an Arten tritt nur bei einer Feldrainbreite von weniger als 1 m auf.

5.5 Auswirkungen der Hecken auf die landwirtschaftlichen Nutzflächen

Die Auswirkungen der Hecken auf die landwirtschaftlichen Nutzflächen wurden nicht untersucht. Die im folgenden dargelegten Ergebnisse fassen die wichtigste Literatur über ökologische und klimatische Wirkungen der Hecke zusammen, so weit sie für die Hecken des untersuchten Gebiets von Belang sind.

5.5.1 Der Einfluß auf das Mikroklima

5.5.1.1 Die Hecke als Windschutz

»Die Hecke beeinflusst das Windfeld der bodennahen Atmosphäre, was wiederum Konsequenzen bezüglich des Mikroklimas zur Folge hat. Diese Wirkungen sind

in hohem Maße von der jeweiligen Witterungsgestaltung sowie dem allgemeinen Großklima abhängig. Daher kann dieselbe Herabsetzung der Windgeschwindigkeit sehr verschiedene Konsequenzen haben.« »Hekken können bei entsprechender Anlage zur Ausbildung eines künstlichen Windschutzes führen, indem sie die *Rauhigkeit* der Oberfläche erhöhen und so zum Abheben der freien atmosphärischen Windströme von dem zu schützenden Boden führen. Diese »Aufrauung« des Landes kann durch verteilte Bepflanzung erfolgen, indem man alle Straßenränder, Böschungen, Dämme sowie ähnliche Flächen mit Alleen, Gehölzen und Buschwerk bepflanzt. Dieses naturgemäße Verfahren ist ungefähr das Gegenteil von dem, was heutzutage durch die Flurbereinigung erreicht wird.« (Nach GEIGER 1951)

Die Wirkung einer Hecke gegenüber dem Einfluß des Windes wird vor allem durch die Ausrichtung zur Hauptwindrichtung bestimmt. Im allgemeinen wird ein hoher Schutzstreifen auf größere Entfernung hin wirksam sein als ein niedriger, daher wird die Schutzwirkung nicht im Längenmaß, sondern in einem Vielfachen der »Schutzstreifenhöhe« angegeben. Diese Proportionalität gilt jedoch nur für mäßig hohe Schutzstreifen, mit größerer Höhe nimmt die Wirkung proportional ab.

Um eine Vorstellung von der Schutzwirkung zu erhalten: In 1,4 m über dem Boden kann bei Wind senkrecht zum Verlauf des Schutzstreifens eine mindestens 10%ige Windschwächung auf eine Entfernung hin er-

reicht werden, die vor dem Hindernis etwa das 5fache, hinter dem Hindernis etwa das 25fache der Schutzstreifenhöhe beträgt. Eine 2%ige Schwächung erstreckt sich etwa von der 10fachen (Luvseite) bis zur 50fachen (Leeseite) Entfernung.

Daraus ergibt sich die Folgerung, daß eine einzelne Hecke nur ein relativ kleines Gebiet zu schützen vermag, vom Standpunkt des Windschutzes aus sind die Hecken möglichst über die gesamte Fläche zu verteilen. Der Windschutz eines größeren Gebietes wird also durch eine Anzahl hintereinander gestaffelter Schutzstreifen erreicht, die im Prinzip quer zur Hauptwindrichtung orientiert sind. Da in der Mehrzahl der Fälle (wie z. B. in Deutschland) mit mehreren Windrichtungen zu rechnen ist, muß ein Netzwerk von Windschutzstreifen angelegt werden, um eine optimale Wirkung zu erzielen. Dabei werden die höchsten, quer zur Hauptwindrichtung verlaufenden Hauptstreifen durch Querstreifen miteinander verbunden; in diesem Netzwerk müssen überall Lücken gelassen werden, da sonst die zu manchen Jahreszeiten sich bildende Kaltluft nicht abfließen kann (Frostgefahr!)«. (Nach GEIGER 1951) Die Verminderung der Windgeschwindigkeit auf der Leeseite einer Weißdornhecke sei an folgendem Beispiel illustriert:

5.5.1.2 Der Wasserfaktor

Die stärkste Mikroklimawirkung übt der Windschutz durch die Herabsetzung der Verdunstung aus. Die Verminderung der Verdunstung verläuft hierbei proportional der Windgeschwindigkeit (NÄGELI 1943). Dieser Verdunstungsschutz beschränkt sich nicht nur auf trockene Tage, er ist an kühlen und feuchten Tagen ebenso wirksam (GAGARIN 1949).

Auch über den Niederschlag wird der Wasserhaushalt verbessert. Der lokale Windschutz hält den Niederschlag zurück; dies bedeutet jedoch keinesfalls eine Erhöhung der atmosphärischen Wasserspende, sondern stellt nur eine örtliche Umverteilung der sonst vorübergepeitschten Regenmasse dar.

Nach MÜLLER (1956) erhöht sich bei Windschutz der Taufall relativ zur Umgebung; diese Erhöhung wirkt sich in Nächten, die windstill sind, kaum aus; bei leichter Bewindung erhöht sich jedoch der Taufall im Leebereich (Verlangsamung der Luftströmung verringert deren Transportkraft).

In der Umgebung der Hecke ist die Luftfeuchtigkeit leicht erhöht (Resultat der Transpiration der Sträucher), was zu lokalen Modifikationen führt. Ebenso wird der Taufall unmittelbar neben der Hecke redu-

Die Verminderung der Windgeschwindigkeit und der Evaporation (Freiland = 100 %) hinter einer Weißdornhecke von 2,5 m Höhe in Gießen am 5. 4. 1949 (KREUTZ 1952).

Über der Hecke	Im Abstand von								
	1	4	7	10	13	16	19	22	m
	Windgeschwindigkeit:								
+ 22	-48	-41	-37	-39	-26	-20	-18	-9	%
	Evaporation:								
+15	-30	-20	-16	-20	-14	-5			%

Ein durchlässiger Windschutz erzielt dabei eine wesentlich bessere Wirkung als ein undurchlässiger. Eine Hecke ist demnach besser geeignet als eine Mauer. Hinter dem festen Hindernis bildet sich nämlich ein Leewirbel, der den starken Wind oberhalb des Hindernisses rascher zum Boden zurückführt, als wenn die Luft durch das Hindernis hindurchtreten und die Wirbelbildung verhindern oder zumindest stark abschwächen kann (NÄGELI 1946).

»Tritt in einem Hindernis eine größere Lücke auf, so wächst die Windgeschwindigkeit beim Durchtritt durch die Lücke infolge des verengten Strömungsquerschnittes an und nimmt dann wieder ab. Diese Zunahme der Windgeschwindigkeit kann bis zu 30 % der normalen Windgeschwindigkeit betragen (Düsenwirkung). Hecken sollten daher keine größeren Lücken aufweisen. Diese Forderung widerspricht jedoch der Förderung des Auftretens von Spätfrost durch Hecken (s. o.)«. (Nach MÜLLER 1956, S. 12)

Eine mittelbare Wirkung des Windschutzes ist zunächst die Seitenwirkung, die jedes Hindernis hervorruft. Denn der Wind überströmt nicht nur ein Hindernis, sondern er umströmt es auch; so wird von 20 m Seitenabstand an der Normalwert des Windes überschritten, mit fast 130 % wird der Höchstwert in etwa 100 m Abstand erreicht und nimmt von da an allmählich ab. Die seitlich angrenzenden Kulturen können also empfindlich geschädigt werden (nach NÄGELI 1943).

ziert, da hier die nächtliche Ausstrahlung gebremst ist. Zum Taufall im Schutz einer Weißdornhecke sei folgendes Beispiel von KREUTZ (1952) angeführt:

Tabelle 5.4
Taufall hinter einer winterkahlen Weißdornhecke von 2,5 m Höhe am 30. 3. 1949 (Freiland = 100 % – 95 g/m x m).

Über der Hecke	Abstand in Vielfachem der Heckenhöhe (Lee)					
	0.2	1.6	2.8	4.0	5.2	6.4
72	188	163	142	142	163	116

STEUBING (1952) fand das Maximum des Taufalls in 2 bis 3facher Entfernung der Heckenhöhe im Lee der Hecke.

Indirekt wirkt die Hecke auf den Wasserhaushalt des Bodens ein: Bei den Feldern terrassierter Hänge ist die Neigung so verringert, daß der Oberflächenabfluß verzögert ist, das Wasser sickert ein oder fließt langsamer ab (Erosionsschäden reduziert, s. u.) (WANDEL und MÜCKENHAUSEN 1951). Vor allem im montanen Bereich ist der Einfluß der Hecke auf die Verfrachtung des Schnees in den Wintermonaten von Bedeutung.

»Der vom Wind leicht verfrachtete Schnee wird in noch stärkerem Maße beeinflusst, es bilden sich zu beiden Seiten des Hindernisses Schneewehen heraus, die nur

im unmittelbaren Bereich des Hindernisses (»Durchblaseeffekt«) aussetzen«. (Nach MÜLLER 1956)
Im Vogelsberg wird – nach KUHN 1953 – der Schnee im Lee zu beiden Seiten der Hecken zu hohen Wehen aufgetürmt, die bis ins Frühjahr lange liegen bleiben. An diesen Stellen wird das Wintergetreide von der Sauerstoffzufuhr abgeschnitten, es stirbt ab und fault. Vor allem werden Wintergerste und Winterroggen, weniger dagegen Winterweizen geschädigt. Die Breite der derartig gefährdeten Streifen schwankt zwischen $1\frac{1}{2}$ und 6 m, am meisten gefährdet sind Hänge mit Nordost-Exposition.

5.5.1.3 Der Schattenwurf

Ein primärer Effekt der Hecke ist der Schattenwurf, dessen Größe in Abhängigkeit von der Höhe der Hecke, der Exposition sowie der Tages- und Jahreszeit steht. Diese Randwirkung beeinflusst Licht, Temperatur und Feuchtigkeit der angrenzenden Nutzflächen. So berichtet KUHN (1953, S. 52) aus dem hessischen Vogelsberg, daß die Beschattung des Getreides zu Spätreife und damit zu Verlust führt.

»Während die Hecken in feuchten Sommern die Feuchtigkeit lokal gefährlich erhöhen können, so daß z. B. die Garben nicht abtrocknen und zu faulen beginnen, entziehen sie in trockenen Sommern dem Kulturland das Wasser« (Anm.: Letzteres kann nur für die unmittelbar benachbarten Bereiche gelten).

Pilzkrankheiten (Mehltau u. a.) werden durch die Beschattung der heckennahen Teile gefördert (EIMERN et al. 1964, S. 111). In Wiesen verändert sich die floristische Zusammensetzung, insbesondere werden krautige Arten wie *Aegopodium podagraria* gefördert, die Qualität des Heus sinkt. Auch die Trocknung ist an diesen Stellen stark verlangsamt.

5.5.1.4 Temperatur

Die Temperaturwirkung ist derjenigen des Waldes vergleichbar: Tagsüber wird die Temperatur erhöht (was gleichzeitig die verdunstungsfördernde Wirkung des Windes verringert, bei nassem Boden also willkommen ist). Vor allem im montanen Bereich kann diese Erhöhung der Tagestemperatur für die Stoffproduktion der angebauten Kulturpflanzen sehr förderlich sein.

FEISE (1968, S. 203) berichtet aus dem ostfriesischen Heckengebiet, daß die Bodentemperatur von März bis September relativ um bis zu 2 Grad C erhöht war. Von großer Bedeutung ist jedoch die örtlich wirksam werdende lokale Ausstrahlung bei klarem Himmel und unbewegter Luft; dies führt zu einer Erhöhung der Frostgefahr, die stets mit dem Vorhandensein von Hecken verbunden ist. Diese Gefahr wird bei Öffnung der Windschutzstreifen vermieden, ist also bei den Hecken des süddeutschen Raumes, die ja praktisch nirgends ein derartig geschlossenes System bilden, nicht gegeben. »Da der Wind durch die Hecken abgeschwächt wird, erfolgt im Windschatten keine so intensive Durchmischung der bodennahen mit den darüberliegenden Luftschichten wie im vollbewindeten Freiland. Daher steigt die Temperatur in Höhe der Feldschicht tags stärker an als im Freiland, sinkt jedoch nachts stärker ab. Insgesamt gesehen ist die Beeinflussung der Lufttemperatur nur gering«. (MÜLLER 1956, S. 15)

5.5.2 Der Einfluß auf den Boden

5.5.2.1 Nahwirkung der Hecke: Wurzelkonkurrenz

Am Rand der Hecke (jedoch, wenn auch in nicht so

starkem Maße, an den sonstigen Ackerrändern ebenfalls) ist die Ertragsleistung reduziert. »Die Wurzeln der Knicksträucher können weit ausstreichen und so dem angrenzenden Boden wertvolle Nahrung entziehen« (MARQUARDT 1950, S. 66). KUHN (1953, S. 36) berichtet aus dem Vogelsberg: »Der Bestand (Anm. d. Verf.: von Getreide) ist in der Nähe der Hecke viel lichter als in der Ackermittle. Noch auffallender war in dem vergangenen trockenen Sommer (1952) der Wasserentzug in den obersten Bodenschichten durch die Heckenwurzeln. Kartoffel- und Rübenäcker zeigen dieselbe Verkümmerserscheinungen. ...Solche Schadstellen werden sowohl auf der West- wie auf der Ostseite der Heckenreihe festgestellt. Die Beschattung durch die Hecke trägt also nicht die Schuld am Kümmerswuchs«. Dichte Wurzelsysteme in den oberen Bodenschichten bilden vor allem Hasel (*Corylus avellana*), Pfaffenhütchen (*Euonymus europaeus*), oder Liguster (*Ligustrum vulgare*) aus; weniger dicht sind die von Esche (*Fraxinus excelsior*) oder Holunder (*Sambucus nigra*). (Nach EIMERN et al. 1964, S. 111).

5.5.2.2 Erosion

Vor allem in ariden Gebieten ist der Schutz des Bodens gegen Verwehung sehr wesentlich (USA, Ukraine) und wurde daher intensiv untersucht (Literaturangaben hierüber in EIMERN et al. 1964). Doch auch in humider Klimallage kann auf leichten Sand- oder auch Moorböden Winderosion eintreten, wie ROBINSON (1968) aus England berichtet. Auch in den Intensivkulturen Frankens (Mais, Zuckerrüben), bei denen nach der Ernte ein Zwischenfruchtanbau unterbleibt, kann in Trockenperioden Winderosion festgestellt werden.

Einen größeren Einfluß übt das Wasser aus. Besonders erosionsgefährdet sind mittelschwere Böden, da das Wasser in leichten Böden rasch einsickert und schwere Böden dicht gelagert sind (MÜCKENHAUSEN 1954). Vor allem Wald und Wiese stellen einen wirkungsvollen Erosionsschutz in Steillagen dar. Terrassen mit Buschwerk geben dem Boden einen ausgezeichneten Halt. Die Beseitigung dieser Terrassen durch die Flurbereinigung wirkt sich besonders auf erosionsgefährdeten Stellen ungünstig aus. Bezüglich der erosionshemmenden Wirkung der Vegetation stellen WANDEL und MÜCKENHAUSEN (1954) eine Reihe auf von Wald über Kleearten – Gräser – Getreide – Mais hin zu Hackfrüchten. Nach AYERS (1936) ist eine Bodenkrume von 18 cm unter Gras in 3000 Jahren, unter Weizen in 100 und unter Mais bereits in 50 Jahren abgespült.

Nach KUHN (1953) sind Hecken an Hängen, wenn sie nicht besonders dicht geschlossen sind, unmittelbar von geringerer Wirkung als etwa Feldraine. Nach RICHTER (1965, S. 160) muß die Beantwortung dieser Frage bislang offen bleiben: »Einerseits hält das Wurzelwerk der Hecke den Stufenrain besser zusammen, andererseits ist die Abbremsung des Oberflächenabflusses im Gras höher als unter einer dichten Hecke, die nur geringen Unterwuchs aufweist«. Den im montanen Bereich vorkommenden Steinrücken und Hochrainen, die oftmals zusammen mit Hecken vorkommen, kommt eine große Bedeutung als Schutz gegen Abspülung zu (RICHTER 1960). Allerdings müssen bei derartigen Beurteilungen noch weitere Faktoren Berücksichtigung finden.

Von entscheidender Bedeutung bei Betrachtung der Erosion ist jedoch die Verringerung der Hangneigung der beackerten Flächen durch Terrassierung der Hän-

ge. Hierbei wird der Neigungswinkel der von der Erosion besonders betroffenen Felder oftmals beträchtlich reduziert, während die Hecken (sowie Feldraine) die steilen Terrassenkanten durch ihren Bewuchs stabilisieren, was sich in zonaler Konservierung und Stauung bemerkbar macht.

In der ausführlichen Arbeit über die Bodenerosion von RICHTER (1965) wird folgendes Resümee gezogen: »Der Hang wird durch Stufenraine in eine Reihe kleinerer Einzugsbereiche untergliedert. Der Tagwasserabfluß wird in den Grasstreifen der Stufenraine immer wieder zerstreut, so daß sich im Normalfall keine Großformen der Abspülung, wie Gräben oder Flutrinnen, auszubilden vermögen. Die wiederholte Unterteilung des Hanges hält den Abfluß auf und leistet der Einsickerung Vorschub. Wenn auch ein allmählicher Bodentransport über die Stufenraine hinweg erfolgt, so hat doch der Bodentransport innerhalb einer Ackerterrasse mit Akkumulation oberhalb des nächsten Stufenrains die Oberhand. Dies verzögert und verringert die Bodenabwanderung vom Hang und verhindert die Entstehung eines breiten Oberhangstreifens, der nur noch flachgründige Böden aufweist und häufig nicht mehr ackerwürdig ist. Statt dessen bilden sich jeweils unterhalb der Stufenraine schmale Streifen mit stark erodierten Profilen, so daß sich die Schadenswirkung der Abspülung etwa gleichmäßig über den ganzen Hang verteilt.«

Der erodierte Boden wird am unteren Ende von einem verbuschten Steinrain oder einer anschließenden Wiese zurückgehalten. Die Wiese ist – nach KUHN – besser dazu geeignet, das Schwemmaterial zurückzuhalten, demzufolge sind Wiesenraine schmaler und steiler als verbuschte Raine. Dem widerspricht RICHTER (1965, S. 160), er führt die größere Steilheit der Wiesenraine darauf zurück, daß hier bis unmittelbar an den Rain heran gepflügt werden kann.

Das Symposium der DLG im August 1981 in Weihenstephan befaßte sich schwerpunktmäßig mit dem Thema Bodenerosion. Basierend auf Ergebnissen des Lehrstuhls für Bodenkunde der TU München wird ein jährlicher Bodenabtrag von 15 t/ha (was einem Abtrag von 1 mm entspricht) als gerade noch erträglich eingestuft. Allerdings werden in der Bundesrepublik Deutschland bereits Werte um 50 t/ha und Jahr erreicht (vgl. SCHWERTMANN 1981). Es wird empfohlen, die traditionelle Terrassierung der Hänge zu belassen.

5.5.3 Filterwirkung der Hecke

Am Straßenrand gepflanzte Hecken reduzieren die Verseuchung der landwirtschaftlichen Kulturen mit Bleiverbindungen. »Dies ist nicht nur auf die Filterwirkung der Vegetation zurückzuführen, sondern auch auf die Verdünnung der Abgase durch Zumischung sauberer Frischluft und auf das Ausfallen (Sedimentation) der schwereren Staubteilchen. ...geht hervor, daß selbst in 40 m Entfernung von der Straße noch ein erheblicher Bleigehalt vorhanden sein kann. ...schon eine niedrige Hagebuchenhecke am Straßenrand (1 m hoch, 1,75 m dick) den Bleigehalt der Proben drastisch zu senken vermag, ganz besonders in Straßennähe. Für Entfernungen über ca. 25 m ist die Filterwirkung einer derartigen Hecke jedoch bescheiden, auch in belaubtem Zustand.« (KELLER 1974).

5.5.4 Biologische Wirkungen

5.5.4.1 Hecke und Unkraut

Alle wesentlichen Ackerunkräuter gehören zu den ausgesprochenen Lichtpflanzen, daher gedeihen sie bestenfalls mit stark reduzierter Vitalität in der Hecke. Daher besteht zwischen der Hecke und dem Acker eine scharfe Vegetationsgrenze; lediglich im Saumbereich und auf heckenfreien Ackerrainen (KNOP 1981) finden sich auf anthropogen gestörten Stellen Ruderalarten (z. B. im Convolvulo-Agropyretum, einer ackerbegleitenden Saumgesellschaft; vgl. RAABE 1952 b). Während die Pflanzen des Kulturlandes und der Hecken sich in fast allen Komponenten unterscheiden, gelangen im ersten Jahr nach dem Hieb auch ein- bis zweijährige Unkräuter zur Entfaltung. So fand WITTIG (1974 b, S. 6) im ersten Jahr nach dem Hieb *Tripleurospermum inodorum*, *Myosotis arvensis*, *Stellaria media*, *Erysimum cheiranthoides*, *Sinapis arvensis*, *Anagallis arvensis*, *Bilderdykia convolvulus*, *Galeopsis speciosa*, *Cirsium vulgare*, *Arctium lappa*, *Lapsana communis*, *Agropyron repens*, *Taraxacum officinale* und *Dactylis glomerata*; diese Arten verschwanden jedoch bereits nach sehr kurzer Zeit wieder.

WENDT (1951, S. 124) berichtet, daß eine Hecke quer zur Hauptwindrichtung die Ausbreitung des Franzosenkrautes (*Galinsoga spec.*) verhindert hätte. In den nordbayerischen Hecken sind nur wenige Arten gemeinsam mit der Unkrautflora der Äcker zu finden, erwähnenswert sind *Agropyron repens*, *Taraxacum officinale*, *Lamium album* und *Galeopsis tetrahit*. Das Vorkommen anderer Unkrautarten in den Hecken ist ausgesprochen selten. Eine »Infektion« des Ackers durch ruderale Arten (etwa Quecke) erscheint denkbar, doch ist die Quecke in Hecken, die an Felder grenzen, häufiger, so daß eher von einer »Infektion der Hecke« durch die aus Feldern eingetragene Quecke zu sprechen ist (man denke nur an den oftmals beobachteten Eintrag von Queckenrhizomen aus den Feldern in die Hecken).

5.5.4.2 Beeinflussung des Ertrags der angrenzenden Nutzflächen

Über eine Veränderung des Mikroklimas, des Nährstoff- und Wasserhaushalts beeinflussen die Hecken den Ertrag der angrenzenden Kulturf Flächen. In vielen Gegenden werden durch den Windschutz höhere, wenn auch im einzelnen sehr unterschiedliche Erträge erzielt. Die ertragssteigernde Wirkung erfolgt hierbei in der Regel über die Verbesserung der Wasserversorgung, sie ist also nicht auf alle Heckentypen zu verallgemeinern, insbesondere Standorte auf nassen Böden sowie im montanen Bereich werden hierbei nicht gefördert. Allgemein verringert sich die Evaporation in Hecken gebieten um 20 bis 30 %, die Ergebnisse sind (nach TERRASSON und TENDRON 1975) als durchwegs positiv zu beurteilen:

- beschleunigte Wachstumsrate ab einem Heckenabstand von 5 m (hier ist der »negative« Randeffect wirksam) bis zu einem Bereich der 7fachen Heckenhöhe
- Abfallen von Wachstumsrate und Ertrag in unmittelbarer Nachbarschaft zur Hecke
- Erhöhung der Stoffproduktion
- schrittweises Aufholen im Wachstum bei Arten, die bei Beginn der Vegetationsperiode zurückliegen (z. B. Mais).

Die Wirkung von Hecken ist in kühl-humidem Klima anders zu beurteilen. Nach KUHN (1953) verstärken Hecken die ungünstigen Seiten des kühl-humiden Montanklimas und verändern so die Bedingungen für

Tabelle 5.5

Einfluß der Hecke auf den landwirtschaftlichen Ertrag.

Feldfrucht	Gegend	Anstieg im Vergleich zu heckenfreien Flächen (in %)	Quelle
Zuckerrübe	Dänemark	23.2	TERRASSON und TENDRON 1975
Zuckerrübe	Deutschland	8 (Zuckergehalt)	TERRASSON und TENDRON 1975
Zuckerrübe	Deutschland	12.3 (Zuckergehalt)	TERRASSON und TENDRON 1975
Zuckerrübe	Deutschland	19.7 (Zuckergehalt)	BENDER 1955
Winterweizen	UdSSR	15 (Kornertrag)	TERRASSON und TENDRON 1975
Sommerweizen	UdSSR	6 (Kornertrag)	TERRASSON und TENDRON 1975
Sommerweizen	Rumänien	23	TERRASSON und TENDRON 1975
Sommerweizen	Rumänien	20–50	TERRASSON und TENDRON 1975
Sommerweizen	Frankreich	15	TERRASSON und TENDRON 1975
Sommerweizen	Dänemark	11.1 (Kornertrag)	TERRASSON und TENDRON 1975
Sommerweizen	Kanada	24–27	TERRASSON und TENDRON 1975
Sommerweizen	Italien	18	TERRASSON und TENDRON 1975
Sommerweizen	Deutschland	über 10	STEUBING und MÜLLER-STOLL 1955
Mais	Rumänien	14–34	STEUBING und MÜLLER-STOLL 1955
Gerste	Dänemark	18.8 (Kornertrag)	ANDERSEN 1943
Hafer	Dänemark	19.5 (Kornertrag)	ANDERSEN 1943
Hafer	Deutschland	9	TERRASSON und TENDRON 1975
Kartoffeln	Deutschland	15.7	TERRASSON und TENDRON 1975
Kartoffeln	Deutschland	19.4	MÜLLER 1956
Kartoffeln	Deutschland	9.0	MÜLLER 1956
Kartoffeln	Deutschland	12.5	BENDER 1955
Kartoffeln	Südschweden	bis 22	JENSEN 1954
Luzerne	Dänemark	21.5	ANDERSEN 1943
Gras und Klee	Dänemark	24.1	ANDERSEN 1943
Heuertrag	Rumänien	24–67	TERRASSON und TENDRON 1975
Heuertrag	Ungarn	68	TERRASSON und TENDRON 1975
Heuertrag	Deutschland	7.7	BENDER 1955
Roggen	Deutschland	6.2 (Kornertrag)	BENDER 1955
Roggen	Dänemark	14.6 (Kornertrag)	ANDERSEN 1943
Sommerroggen	Dänemark	19.4 (Kornertrag)	ANDERSEN 1943
Korn (Weizen u. Roggen)	Deutschland	9.7	MÜLLER 1956

das Pflanzenwachstum in negativer Weise. Allerdings werden hierbei nur die Randeffekte betrachtet, eine Bilanz der Wirkungen über die gesamte Fläche wird nicht gezogen (so wäre eventuell eine Erhöhung des Ertrags einer montanen Wiese infolge der Erhöhung der Tagestemperatur durchaus denkbar).

Der Kuriosität halber sei der Einfluß der Hecken auf das Wohlbefinden der Weidetiere angeführt, den SEIFERT (1944) erwähnt; demnach hätten die alpenländischen Bauern die Erfahrung gemacht, daß ihr Vieh auf der »Ötz« (Heimweide) nie so unter Blähungen zu leiden habe, weil die Hecken für Windstille sorgen und die Tiere deshalb nicht soviel Luft mit verschlucken können.

5.5.5 Einfluß auf die Landwirtschaft

5.5.5.1 Hecken als Grenze

Während im maritimen Bereich Europas die Hecken in der Regel zur Einfriedung und Umzäunung gepflanzt wurden, während Hecken im montanen Bereich der Alpen sowie einiger Mittelgebirge eine gewisse Rolle spielen, sind die Hecken Nordbayerns meist spontan entstanden, so wie KUHN (1953, S. 20) die Hecken im Vogelsberg beschreibt: »So weit die Aufzeichnungen der einzelnen Gemeindearchive zurückgehen, ist nie die Rede von Heckenpflanzungen an Parzellen- oder

Gemarkungsgrenzen. Von alters her bediente man sich im Vogelsberg zur Festlegung von Grenzen behauener Marksteine. Selbst dort, wo eine Hecke auf der Grenze steht, setzte man noch einen Stein daneben«.

5.5.5.2 Heckenfläche und landwirtschaftliche Nutzfläche

Hecken benötigen in der Kulturlandschaft eine gewisse Fläche, die ansonsten u. U. einer landwirtschaftlichen Nutzung zugeführt werden könnte. Der Flächenbedarf schwankt hierbei, bei einer gut ausgebildeten Heckenlandschaft werden etwa 1 – 2 % der Fläche von Hecken eingenommen (vgl. MARQUARDT 1950, LAUTENSACH 1950, STEINER-HAREMAKER und STEINER 1960, ZAHNER 1982).

Des weiteren behindern eng benachbarte Hecken die Anwendung großindustrieller Methoden in der Landwirtschaft, da sie die Nutzfläche in mehr oder weniger kleine Areale zerlegen. Aus diesem Grund werden die Hecken von der Flurbereinigung in großem Maßstab beseitigt.

5.5.6 Nutzpflanzen in der Hecke

5.5.6.1 Die Hecke als Holzlieferant

Als Holzlieferant spielten die Hecken im allgemeinen früher eine eher bescheidene Rolle, wie KUHN (1953) aus dem Vogelsberg belegen konnte. Hasel- und Laub-



Abbildung 5.3:

Sternförmig vom Ort ausgehende, gepflanzte Fichtenhecken an den Viehtriebwegen (Rappoltengrün, MTB 5534 Lehesten). Die Fichten sind teilweise zu Bäumen durchgewachsen



Abbildung 5.4:

Gepflanzte Fichtenhecken am Hauptviehtriebweg



Abbildung 5.5:

Verflechtung der Zweige einer gepflanzten Fichtenhecke

holzhecken wurden – je nach Wüchsigkeit – alle 4 bis 10 Jahre geschlagen und zu »Wellen« gebündelt, mit denen die Backöfen beheizt wurden. An jeder Hecke zwischen zwei Parzellen haben beide Anlieger bis etwa zur Heckenmitte Anteil.

Heute ist die Bedeutung der Hecke als Holzlieferant noch geringer, nur die Laubholzhecken werden in montanen Lagen (Fichtelgebirge, Rhön, Bayerischer Wald) noch mehr oder weniger regelmäßig genutzt, wobei vor allem Hasel und Bergahorn begehrt sind. Eichen und Birken der Baumhecken werden gelegentlich noch zu Schnittholz verarbeitet.

5.5.6.2 Gewinnung von Blättern und Früchten

Aus den Blättern einiger Heckensträucher können Tees bereitet werden (Weißdorn). Systematisch gesammelt wurden vor allem früher (teilweise auch heute noch) die Früchte der Heckensträucher wie Rose, Weißdorn, Holunder, Hasel u. a.. MEHL (1975/76, S. 26) berichtet aus Herbstadt/Unterfranken, daß noch 1975 Weißdornfrüchte gesammelt wurden. »Auch die Hunds-Rose scheint stellenweise zur Fruchtgewinnung bevorzugt zu werden. Altersmäßig überragt sie häufig die umgebende Schlehe...« (MEHL, a.a.O.). Auch im Frankenwald werden die Hagebutten der Wildrosen stellenweise auch heute noch gesammelt und zu »Hiffenmark« verarbeitet. Die Hasel war früher ein begehrter Heckenstrauch, er wurde oftmals vom Hieb verschont und so durch den Menschen gefördert. »...auf den Heckenterrassen um Leubach, wo eine Hasel mit einem Alter von 50 Jahren die umgebenden Gehölze weit übertrifft« (MEHL 1975/76)«.

Nach BROGGI (1978, S. 453) fallen je 100 Laufmeter Hecke (jeweils reiner Pflanzenbestände) jährlich beim Schwarzen Holunder (*Sambucus nigra*) bis 100 kg Beeren und bei Hasel (*Corylus avellana*) etwa 40 kg Nüsse an. HEGI (1957) schreibt über die Hasel: »An Hecken, Rainen und anderen freien Orten tragen die Hecken fast alljährlich Früchte, in Buschwaldbeständen hingegen kehren Samenjahre alle 3 – 4 Jahre wieder, und in dichterem Beständen entwickeln sich die Früchte meist nur spärlich«. Die von EGGLE (1952, S. 49) beschriebene Haselhecke fand vielseitige Verwendung bei der Produktion von Faßreifen, Drechslerarbeiten, in der Essigfabrikation (Holzspäne), bei der Herstellung von Schießpulver, Braun- und Zeichenkohle u. a. Die Nüsse wurden verzehrt oder zu Speiseöl, gelegentlich sogar zu Seife verarbeitet! Die Himbeeren (*Rubus idaeus*) werden im Vordenen Bayerischen Wald ebenfalls teilweise gesammelt.

5.6 Die Vegetation gepflanzter Hecken in Oberfranken

Katharina Zahner, Albert Reif, Ernst-Detlef Schulze

Neben den subspontan entstandenen naturnahen Hecken sind künstlich gepflanzte Kulturhecken in Oberfranken anzutreffen. Während Wildhecken natürlich auf geeigneten Standorten entstehen, die von der menschlichen Nutzungstätigkeit nicht erreicht werden, sind die Kulturhecken absichtlich in die Flur eingefügt und üben häufig eine bestimmte Funktion aus.

5.6.1 Die Fichtenhecken der Waldhufendörfer des Frankenwaldes

Naturnahe Hecken siedeln sich in der landwirtschaftlich genutzten Feldflur normalerweise auf den von der

Nutzung ausgenommenen Standorten wie Feldrainen, Ackerterrassen und Wegrändern an (vgl. REIF 1983). Gepflanzte Kulturhecken aus früherer Zeit finden sich nur an wenigen Stellen Oberfrankens. Verbreitet waren diese vor allem in den Fluren der Waldhufendörfer des Frankenwaldes. Sie wurden in der Zwischenzeit in den meisten Fällen bereits gerodet, Reste sind bei Rappoltengrün und Hirschfeld (MTB 5534 Lehesten), Hesselbach (MTB 5634 Teuschnitz) und Langenbach (MTB 5635 Nordhalben) erhalten geblieben (Abb. 5.3).

Die Parzellen der einzelnen Bauern erstreckten sich in den typischen Waldhufendörfern radiär vom Siedlungskern weg. Sie wurden intensiv landwirtschaftlich genutzt (Roggen, Kartoffeln, Grünlandwirtschaft). In größerer Entfernung vom Ortskern lagen die extensiv genutzten Weidegebiete. Die Verbindung zwischen den Ställen im Dorf und den Viehtriften stellten die sogenannten Viehtriebwege dar. Um eine Beeinträchtigung der angebauten Kulturen durch das Vieh beim Durchtreiben zu verhindern, wurden vor allem entlang der Hauptviehtriebwege künstliche Hecken aus jungen Fichten gepflanzt (vgl. Abb. 5.4). Um den strauchartigen Charakter zu erhalten, wurden diese während der Safruhe im Winter manns- bis buschhoch zurückgeschnitten. Die Zweige der unmittelbar benachbarten Bäumchen wurden kunstvoll verflochten (Abb. 5.5).

Heute, im Zeitalter der Elektrozaune, ist diese Funktion der Fichtenhecken erloschen und sie stellen aus der Sicht der Landwirtschaft eher ein Hindernis bei der Produktionssteigerung dar. Die Bäumchen werden nicht mehr zurückgeschnitten, sie wachsen durch zu großen Bäumen, wie in Abb. 5.3 zu erkennen ist.

Die Vegetation dieser Hecken besteht zu 95 % aus Fichte (*Picea abies*). Weiterhin finden sich vor allem Arten der Schlaggesellschaft, der Epilobietea angustifolii, ein wie Eberesche (*Sorbus aucuparia*), Schwarzer Holunder (*Sambucus nigra*), Trauben-Holunder (*Sambucus racemosa*) und Himbeere (*Rubus idaeus*). Die Krautschicht ist artenarm, von Bedeutung sind Erdbeere (*Fragaria vesca*), Weidenröschen (*Epilobium angustifolium*) und Weiches Honiggras (*Holcus mollis*).

Die angrenzenden Säume haben an der an die bewirtschafteten Flächen grenzenden Seite oftmals heideartigen Charakter. Wichtige Arten hierbei sind Heidekraut (*Calluna vulgaris*), Heidel- und Preiselbeere (*Vaccinium myrtillus* und *V. vitis-idaea*), Drahtschmiele (*Deschampsia flexuosa*), Rotes Straußgras (*Agrostis capillaris*), Blutwurz (*Potentilla erecta*), Kümmel (*Carum carvi*), Heide-Nelke (*Dianthus deltoides*), Rundblättrige Glockenblume (*Campanula rotundifolia*) und Johanniskraut (*Hypericum perforatum* und *H. maculatum*). Als Seltenheit kommt (etwa bei Rappoltengrün) Arnika (*Arnica montana*) vor. Auf nährstoffreicheren und feuchteren Standorten dringen Arten der Wirtschaftswiesen (wie Sauerampfer, *Rumex acetosa*, Wiesen-Fuchsschwanz, *Alopecurus pratensis*, Wiesen-Kerbel, *Anthriscus sylvestris*, Frauenmantel, *Alchemilla monticola* u. a.) und der nitrophilen Säume (Geißfuß, *Aegopodium podagraria*, Gold-Kälberkropf, *Chaerophyllum aureum* u. a.) ein.

Da die Feldfluren dieser Frankenwalddörfer in der Regel kaum naturnahe Hecken aufweisen (vgl. REIF, SCHULZE und ZAHNER 1982), wäre es aus landschaftsästhetischen, kulturhistorischen und zoologischen Gründen von Bedeutung, die Reste dieser künstlichen Hecken zu erhalten. Sie stellen hier oftmals die einzige Brut- und Schutzmöglichkeit für Vögel dar.

5.6.2 Neupflanzungen von Hecken im Rahmen der Flurbereinigung

Seit etwa 30 Jahren werden im Rahmen von Flurbereinigungsverfahren wiederholt Neupflanzungen von Hecken vorgenommen (OLSCHOWY 1967). Diese sollen in erster Linie als Boden-, Klima- oder Uferschutz sowie als Straßenbegleitgrün dienen. Bei der Ausweisung der Pflanzflächen wird darauf geachtet, daß eine Beeinträchtigung der Bewirtschaftbarkeit der Grundstücke mit Maschinen auf ein Minimum beschränkt wird, d. h. die Neupflanzungen werden weitestgehend parallel zur Bearbeitungsrichtung oder an Wegrändern angelegt und verlaufen nur in seltenen Fällen hangparallel. Auf diese Weise verschwindet an den Hängen die Terrassierung und die Neigung der Ackerflächen vergrößert sich, womit in Verbindung mit hanggerichteter Bewirtschaftung der Erosion Vorschub geleistet wird. Verstärkt wird dies durch eine

Vergrößerung der Ablauffläche in vertikaler Richtung, was vor allem am Unterhang zu stärkeren Erosionsschäden führt (vgl. WANDEL und MÜCKENHAUSEN 1951, SCHWERTMANN et al. 1981). In Oberfranken wurden Anfang der sechziger Jahre die ersten Neupflanzungen von der Flurbereinigung angeordnet und durchgeführt. Hierbei handelt es sich meist um zweireihige Gehölzstreifen (z. B. Hecke bei See, Großweiglareuth und Birk, Tab. 5.6). In späteren Jahren erfolgte ein Übergang zu mehrreihigen (drei- und vierreihigen) Pflanzungen (z. B. Hecke bei Hohenmirsberg). Allgemein wird in Flurbereinigungsverfahren die Landschaft zunächst völlig umgestaltet, viele Hecken, Ackerterrassen und Hohlwege werden beseitigt und anschließend durch Neupflanzungen, die keinen Anschluß an die ursprüngliche Vegetation haben, ersetzt. Erst neuerdings gibt es Ansätze (so in Schleswig-Holstein, in Mittelfranken und in Teilen der Ober-

Tabelle 5.6

Artenzusammensetzung einiger gepflanzter Hecken Oberfrankens.

Hecke Nr.		1	2	3	4
Neu gepflanzte Arten	Natürlichkeitsgrad				
Acer campestre	S	+	+	+	+
Prunus avium	S	+	+	+	+
Quercus robur	S, F	+	+	+	+
Corylus avellana	S	+	+	+	+
Viburnum lantana	F	+	+	+	+
Lonicera xylosteum	S	+	+	+	+
Acer platanoides	U, F	+	+	+	
Ulmus minor	U	+	+	+	
Sorbus aucuparia	F	+	+	+	
Salix caprea	F	+	+	+	
Tilia cordata	F	+	+		+
Cornus sanguinea	S	+	+		+
Ligustrum vulgare	F	+	+		+
Acer pseudoplatanus	F	+		+	+
Carpinus betulus	F	+		+	+
Crataegus monogyna	F	+		+	+
Betula pendula	F		+	+	
Rosa multiflora	U		+	+	
Rosa canina	S			+	+
Alnus incana	U	+			
Prunus mahaleb	U	+			
Sorbus aria	F		+		
Prunus padus	F		+		
Salix spec.	U, F			+	
Frangula alnus	F			+	
Malus communis	U, F				+
Sambucus nigra	S				+
Euonymus europaeus	S				+
Fagus sylvatica	U, F				+
Quercus petraea	U, F				+
Pyrus communis	F				+
Eingewanderte Arten					
aus naturnahen Hecken					
Rosa canina		+			
Rubus idaeus			+		
Rubus corylifolius: mollis			+		

1) Hecke bei See (Landkreis Kulmbach), gepflanzt 1964
2) Hecke bei Großweiglareuth (Landkreis Bayreuth), gepflanzt 1969
3) Hecke bei Birk (Landkreis Bayreuth), gepflanzt 1973
4) Hecke bei Hohenmirsberg (Landkreis Bayreuth), gepflanzt 1979
S = standortgemäß in der betreffenden Landschaft als Heckentyp
F = standortfremd, aber natürlich in anderen Landschaften und Heckentypen
U = unnatürlich für Hecken

Tabelle 5.7

Empfehlung für eine naturnahe Pflanzung von Hecken in Oberfranken.

	Pruno- Ligu- stretum	Rhamno- Cornetum	Corylo- Rosetum	Carpino- Prunetum	Eichen- Birken- Gebüsch	Aceri- Fraxi- netum	Hecken des Sambuco- Salicion
<i>Prunus spinosa</i>	4	4	2	2			
<i>Rosa canina</i>	2	2	2	1			
<i>Rosa rubiginosa</i>	+						
<i>Rosa corymbifera</i>	+		+				
<i>Rosa tomentosa</i>			+				
<i>Rosa subcanina</i>			2				
<i>Rosa vosagiaca</i>			2				
<i>Rosa caesia</i>			1				
<i>Crataegus monogyna</i>	r	r	1				
<i>Crataegus laevigata</i>	+	2	1	1			
<i>Crataegus</i> x <i>macrocarpa</i>	1	3	2	1			
<i>Cornus sanguinea</i>	+	2	1				
<i>Euonymus europaeus</i>	+	1	+				
<i>Viburnum opulus</i>	+	1	2	1		+	
<i>Viburnum lantana</i>	+						
<i>Lonicera xylosteum</i>	+	1	+				
<i>Ribes uva-crispa</i>	+	2	1 (Kalk)				
<i>Ribes alpinum</i>			1 (Kalk, Basalt)				
<i>Rhamnus cathartica</i>		1	+				
<i>Rubus plicatus</i>					2		
<i>Frangula alnus</i>			+		3		
<i>Sambucus nigra</i>		1-2	1				
<i>Acer campestre</i>		2					
<i>Prunus avium</i>		1	1	1			
<i>Carpinus betulus</i>		1 (sauer)			1		
<i>Corylus avellana</i>	r	2-5	4	3		4	
<i>Quercus robur</i>	+	2 (feucht, sauer)		2	3-4	2	
<i>Betula pendula</i>				+	3-4		
<i>Salix caprea</i>		+(feucht, sauer)	1	1	+	1	4
<i>Sorbus aucuparia</i>			+		1		2
<i>Populus tremula</i>			+		1-2		2
<i>Sambucus racemosa</i>		+(feucht, sauer)	+				1-2
<i>Tilia cordata</i>		+(sauer)					
<i>Ulmus glabra</i>		+(feucht, sauer)	1			1	
<i>Acer pseudoplatanus</i>			2				
<i>Fraxinus excelsior</i>			1			3	
<i>Alnus glutinosa</i>			+(naß)			2	
<i>Prunus padus</i>		+(naß)	+(naß)				
<i>Pyrus communis</i>			+(sauer)	+			

Es bedeuten	+	zerstreut			
1	1	- 5%	der Fläche	deckend	
2	2	- 25%			
3	25	- 50%			
4	70	- 75%			
5	75	- 100%			

pfalz), die natürliche Hecke in ihrer Gesamtheit zu verpflanzen. Vegetationskundlich ist der Erfolg dieser Maßnahmen noch nicht abgesichert. Das Konzept bei der Artenzusammenstellung neuer Heckenpflanzungen änderte sich mit der Zeit. Bei den ersten Anpflanzungen wurden häufig standortfremde Arten wie *Alnus incana*, *Prunus mahaleb* oder auch *Hippophae rhamnoides* in sehr vielen Fällen gepflanzt (Tab. 5.6). In neuerer Zeit wird verstärkt auf einheimische Holzgewächse zurückgegriffen. Dabei werden aber Waldarten wie *Acer platanoides*, *Fagus sylvatica* und *Larix decidua* in die Neupflanzung eingesetzt, die in den standorttypischen Hecken nicht erscheinen. Weiterhin entsprechen die gepflanzten Straucharten in ihrer Artenmischung und Zusammensetzung nicht dem standorttypischen, natürlichen Heckentyp, so werden z. B. *Ligustrum vulgare*, *Viburnum lantana* und *Sorbus aria* auf sauren Substraten außerhalb des Areals des Liguster-Schlehen-Gebüsches in Oberfranken in Neupflanzungen ausgebracht. Durch die einheitliche, standortfremde Gehölzauswahl der »Einheitshecke« werden die Unterschiede der natürlichen Heckentypen

in den einzelnen Landschaften beseitigt. Es ist abzusehen, daß daraus in Zukunft eine bemerkenswerte Veränderung der einheimischen Flora resultiert. Zum Beispiel kann gepflanzter *Crataegus monogyna* (vgl. Tab. 5.6: Hecke 1, 3, 4) mit bodenständigen Weißdornarten (*Crataegus x macrocarpa*, *Crataegus laevigata*) bastardieren (LIPPERT 1978), was zu einer schleichenden Florenveränderung bis hin zum Aussterben der *Crataegus*-Unterarten führen kann. Die Kleinarten der Rosengewächse (Rosen, Brombeeren) sind in gleicher Weise gefährdet. Eine natürliche Sukzession der gepflanzten »Kunsthecke« in einer der Landschaft entsprechenden naturnahen Hecke findet in den ersten Jahren nicht statt. Nach mehr als 10 bzw. 17 Jahren (vgl. Tab. 5.6: Hecke 1 und 2) sind in einer gepflanzten Hecke nur wenige Individuen neuer Holzgewächsorten der natürlichen Hecken eingewandert. Künstliche Heckenanpflanzungen weisen nach MILBRADT (1981) selbst nach 40 Jahren nur etwa 10–20 % des Artenspektrums gegenüber einer naturnahen Hecke auf. Gründe für die fehlende Einwanderung von natürlichen Heckenarten in

gepflanzte Hecken sind der wiederholte Herbizideinsatz in den ersten Jahren sowie die mangelnde Aufstocksetzung der Hecke in den Folgejahren. Die neugepflanzten Hecken sind bis jetzt nur plenterartig geastet worden. Tab. 5.6 zeigt für vier Heckenpflanzungen, daß nur 25 % der angepflanzten Arten dem standortgemäßen Heckentyp entsprechen.

Es fällt auf, daß eine Reihe von Holzgewächsen, die in naturnahen Hecken Oberfrankens vorkommen, bei der Pflanzung nicht berücksichtigt wurden. Es sind dies insbesondere *Prunus spinosa*, *Rosa corymbifera*, *Rosa tomentosa*, *Rosa rubiginosa*, *Rosa vosagiaca*, *Rosa subcarnina* u. a. Rosen, *Crataegus div. spec.*, *Fraxinus excelsior* (montan), *Rubus div. spec.*, *Ribes uva-crispa*, *Ribes alpinum*, *Viburnum opulus* u.a.

5.6.3 Empfehlung für die künstliche Pflanzung von Hecken im nördlichen Nordbayern

Bei der Neupflanzung von Hecken führen zoologische Gesichtspunkte zu teilweise anderen Pflanzvorschlägen als botanische (ZWÖLFER et al. n. p.). Insbesondere werden hierbei Rosen, Schlehen und Weißdorn, daneben einige weitere Arten, favorisiert, da sie eine optimale Futtergrundlage für Insekten u. a. bieten.

Aufgrund der vegetationskundlichen Untersuchungen (vgl. REIF 1982) kann folgende standortgemäße Bepflanzung empfohlen werden (vgl. auch Tab. 5.7):

A) Auf basenhaltigen bis basenreichen Substraten (u. a. Muschelkalk, Keuper und Jura) der sommerwarmen Tieflagen die Arten des Pruno-Ligustretum

B) Auf ebenfalls basenhaltigen bis basenreichen Standorten der Übergangszone zum Montanbereich (in Oberfranken v. a. Keuper, Lias und Muschelkalk) die Arten des Rhamno-Cornetum

C) Auf basenhaltigen Substraten im Montanbereich (ab etwa 450 – 500 m NN) die Arten des Corylo-Rosetum vosagiaceae

D) Auf mehr oder weniger sauren, basenhaltigen Standorten in ozeanisch getönten Klimaten (Spessart) die Arten des Carpino-Prunetum

E) Auf sehr sauren, nährstoffarmen Substraten die Arten der *Quercus robur*-*Betula pendula*-Gesellschaft (in Oberfranken u. a. auf Dogger, Keupersandsteinen und Buntsandstein)

F) Auf nährstoffreichen Standorten in niederschlagsreichen Montangebieten (Vord. Bayer. Wald) Arten edelholzreicher Laubwälder (Bergahorn, Esche) mit Hasel.

G) Auf sauren, nährstoffreichen Standorten der Hochlagen Arten des *Epilobio-Salicetum capreae* und der *Rosa vosagiaca*-*Prunetalia*-Gesellschaft.

Jeder Standort ist charakterisiert durch das Vorkommen eines bestimmten Heckentyps. Eine Aufstellung einer für den einzelnen Heckentyp charakteristischen Zusammensetzung der Holzgewächse wird in Tab. 5.7 gegeben. Aus dieser Tabelle können die durchschnittlichen Heckentypen sowie die Standortbedingungen entnommen werden. Diese Tabelle wird als Bezugsgrundlage für künftige Heckenpflanzungen in Oberfranken empfohlen. Die Tab. 5.7 enthält nur die wichtigsten Holzgewächse der natürlichen Gesellschaften. Die Tabelle enthält nicht die Vielzahl von Kleinarten der Gattung *Rubus*, *Rosa* und *Crataegus* und sie enthält nicht die standorttypische Krautflora. Vegetationsmäßig ist somit auch eine »naturnahe« gepflanzte Hecke nicht mit einer natürlichen Hecke gleichzusetzen. Es fehlen wesentliche Bestandteile der Gesellschaft.

Versuche, Hecken als Ganzes zu versetzen, sind sicherlich aus floristischer Sicht höher zu bewerten als Versuche einer Neupflanzung (vgl. auch UNGER 1981). Nur bleibt auch bei einer verpflanzten Hecke aber offen, ob sie an einen ihr gemäßen Standort verpflanzt wird und ob die Vielzahl an Kleinarten, die ein wichtiges Genreservoir unserer heimischen Flora enthalten, wirklich die Verpflanzung zu überleben vermögen. Aus biologischer Sicht ist die Erhaltung einer Hecke weitaus höher zu bewerten als eine Umpflanzung oder Neupflanzung.

6. Die Bewertung der nordbayerischen Hecken aus botanischer Sicht

Ernst-Detlef Schulze und Albert Reif

6.1 Einleitung

Die nordbayerischen Hecken sind naturnahe Vegetationseinheiten, die sich von selbst auf unbewirtschafteten Flächen in der landwirtschaftlich genutzten Flur angesiedelt haben. Vermutlich seit den Anfängen einer landwirtschaftlichen Landnutzung im frühen Mittelalter wachsen sie auf Lesesteinriegeln, Feldrainen und Besitzgrenzen. Als naturnahe Bestandteile der Feldflur unterscheiden sie sich von gepflanzten »Zäunen«, z. B. den Knicks in Norddeutschland (EIGNER 1978) oder den Zaunhecken aus Fichte der Viehtriebwege des Frankenwaldes (ZAHNER 1982) durch eigene, oftmals das Landschaftsbild prägende Pflanzengesellschaften, die in ihren Sukzessionsstadien zwar verhältnismäßig stabil sind, in ihren Entwicklungszyklen aber ständig durch den Menschen beeinflusst werden (REIF 1983).

Im Rahmen der »Neuordnung des ländlichen Raumes« wurden Hecken in großem Maße beseitigt, da moderne Bewirtschaftungsverfahren größere Flächeneinheiten erfordern. Dagegen steht nicht nur die Schutzwirkung der Hecken gegen den Bodenabtrag durch Wasser und Wind, sondern auch die hohe ökologische und landeskulturelle Bedeutung der naturnahen Hecken im Landschaftshaushalt eines Gebiets. Dieser Einsicht folgen bereits verschiedene gesetzliche Verordnungen (z. B. im Bayerischen Naturschutzgesetz), die den Hecken und Flurgehölzen Schutz gegen Brand und Rodung gewähren. Über diesen pauschalen Schutz hinaus ist jedoch bei der Durchführung eines Verfahrens der Flurbereinigung eine Entscheidung im Einzelfall über die ökologische und landeskulturelle Bedeutung einer bestimmten Hecke notwendig. Hierfür fehlen aber bislang geeignete Bewertungsmaßstäbe, die den ökologischen und wirtschaftlichen Schutzfunktionen von Hecken gerecht werden.

Das Ziel des botanischen Bewertungssystems ist es, auf der Basis der ausgewählten Parameter den relativen Wert einer Einzelhecke oder eines Heckengebietes aus botanischer Sicht festzustellen. Das Verfahren bezieht sich nur auf Hecken in der Kulturlandschaft und kann somit nicht auf andere Gebüsch- und Baumbestände (z. B. Feldgehölze, bachbegleitende Gebüsch- und Kulturbrache, Ödländereien) angewendet werden. Die botanische Bewertung von Hecken ist Teil eines Bewertungssystems, in dem zoologische, landschaftsgestalterische und bodenerhaltende Gesichtspunkte nebeneinander Berücksichtigung finden.

Die Bewertung beruht auf der Ermittlung von 3 unabhängigen Kriterien, nämlich der Heckendichte des Untersuchungsgebiets (D), der Häufigkeit des Heckentyps (H), zu dem die Einzelhecke gehört, und der Artzahl (A) der einzelnen Hecke. Zusätzlich kann der Wert einer Einzelhecke vom Bewerter angehoben werden, falls botanische Besonderheiten in ihr zu finden sind. Diese Faktoren werden zu einem botanischen Gesamtwert additiv verknüpft, wobei unter Abwägung der relativen Bedeutung der einzelnen Parameter Hecken-dichte und Häufigkeit des Heckentyps in der Bewertung doppelt gewichtet werden.

$$2 \times D + 2 \times H + A (+ \text{botanische Besonderheiten})$$

Gesamtwert =

5

6.2 Die Einzelbewertungen

6.2.1 Die Häufigkeit von Hecken (Heckendichte)

Allgemein werden Hecken in heckenreichen Gebieten höher bewertet als Hecken in heckenarmen Gebieten. Diesem Ansatz liegt die Annahme zugrunde, daß in intensiv bewirtschafteten Flächen die Zahl der Hecken abnimmt und der Bewirtschaftungsdruck zunimmt. Es resultiert hier eine einförmigere, weniger artenreiche Hecke (oftmals die *Prunus spinosa* – *Prunetalia* – Gesellschaft). Daher ist es nicht nur wichtig, die aus botanischer Sicht reichsten Hecken zu erhalten (vgl. Abschnitt 5.2.2 und 5.2.3), sondern gleichzeitig die Voraussetzungen zu schaffen, damit im Laufe der Jahre keine floristische Verarmung der Hecken eintritt. Obwohl einzelne, isolierte Hecken in heckenarmen Gebieten floristisch reich sein können, kann daraus nicht abgeleitet werden, daß dieser Zustand stabil ist. Die Beseitigung der Nachbarhecken fand in der Regel erst in den letzten Jahrzehnten statt. Die intensivierte landwirtschaftliche Nutzung in den benachbarten Parzellen führt u. a. zu einem erhöhten Bewirtschaftungsdruck auf die Hecken und damit allgemein zu einer floristischen Vereinheitlichung, indem die resistentesten Heckenarten herausselektioniert werden. Die Verminderung der Samenquellen in der Nachbarschaft kann sich bei den langlebigen Strauchgesellschaften nur sehr langsam bemerkbar machen, die floristische Verarmung erfolgt schleichend.

Da der Einfluß der Heckendichte im botanischen Bereich nicht so hoch veranschlagt wird wie im zoologischen Bereich, wird dieser Faktor nicht im gleichen Ausmaß gewichtet wie beim zoologischen Verfahren.

6.2.2 Die Häufigkeit des Heckentyps

Die Häufigkeit einer Heckengesellschaft kann nur durch überregionalen Vergleich der Vorkommen aller Heckentypen festgestellt werden. Seltene Heckengesellschaften werden höher bewertet als häufige. Im Einzelfall ist die Bestimmung nach dem Schlüssel (Tab. 6.1) erforderlich, in dem die Heckengesellschaften Nordbayerns erfaßt sind. Feinere standörtliche Besonderheiten (verschiedene Ausbildungsformen) sind hierbei nicht berücksichtigt, da sie meist auf dem Vorkommen von krautigen Arten beruhen, die sich in Hecken meist im Gefolge der Holzwachse natürlicherweise von selbst finden. Eine Umtriebszeit von 5 bis 20 Jahren ist zur Erhaltung und vollen Ausbildung der Heckentypen erforderlich.

Für die Bestimmung des Heckentyps ist die Berechnung der Stetigkeit der einzelnen Arten zunächst nicht erforderlich. Der Bestimmungsschlüssel bezieht sich auf die Klassifizierung einer einzelnen Hecke. Die im Schlüssel enthaltenen, in Klammern gesetzten Stetigkeitsangaben dienen der besseren Veranschaulichung.

Schwierigkeiten bereitet evtl. die Bestimmung des Carpino-Prunetum. Bei der Bestimmung des Heckentyps (Tab. 6.1) unterscheidet sich dieses u. a. durch das Auftreten von subatlantischen Rubi (im wesentlichen *R. albiflorus* und *R. vestitus*) von den Hecken des Berberidion. Beide Kleinarten weisen eine weißfilzige Blattunterseite auf und gehören zu der Sect. Eufruticosi.

EXKURS: Die Unterteilung von *Rubus fruticosus* agg.
Nach WEBER ist die Section Eufruticosi von der Section Corylifolii zu unterscheiden. Während die Kleinarten der Eufruticosi schon seit langer Zeit die Beachtung der Taxonomen gefunden haben, werden die Corylifolii

auch heute noch oftmals unzulänglich unterschieden. Man nimmt an, daß die Corylifolii einen (oftmals weiterentwickelten) Hybridschwarm darstellen zwischen *Rubus caesius* auf der einen Seite und den Rubi der Section Eufruticosi auf der anderen (vgl. OBERDORFER 1979). Die Eufruticosi finden sich vorzugsweise in ozeanisch beeinflussten Gebieten sowie auf saurem Substrat. Die Ökologie der Corylifolii ist noch wenig bekannt, vor allem Aussagen über die Verbreitung der einzelnen Kleinarten sind sehr lückenhaft. Allgemein scheinen sie schwerpunktmäßig auf basischem Substrat und in sommerwarmem Klima aufzutreten. In den Hecken Nordbayerns kommen nur wenige Eufruticosi vor. Wichtig sind *R. plicatus* (Art der Eichen – Bir-

Tabelle 6.1

Bestimmungsschlüssel der nordbayerischen Heckengesellschaften.

		Vorkommen	Substrat	Häufigkeit	Faktor
1 a	Himbeere (<i>Rubus idaeus</i>), Sal-Weide (<i>Salix caprea</i>), Vogelbeere (<i>Sorbus aucuparia</i>) und Zitterpappel (<i>Populus tremula</i>) regelmäßig vorkommend (Stetigkeit IV und V) und bestandsbildend	Hecken des SAMBUCO-SALICION	Saure Substrate (Urgestein, Lehme usw.)	selten	5
1 b	Nicht der Fall, andere Arten in der Hecke dominierend2				
2 a	Arten der Prunetalia fehlen oder kümmern. Schwerpunkt des Vorkommens von Faulbaum (<i>Frangula alnus</i>) und faltblättriger Brombeere (<i>Rubus plicatus</i>) in Hecken. Birke (<i>Betula pendula</i>) und Eiche (<i>Quercus robur</i>) regelmäßig vorkommend (Stetigkeit V) und neben der Hasel (<i>Corylus avellana</i>) – bestandsbildend	EICHEN-BIRKEN-GEBÜSCH	Spessart, Keupergebiete, Dogger, Altes Gebirge	Saure, nährstoffarme Standorte (Sandstein, Urgestein)	selten 5
2 b	Bergahorn (<i>Acer pseudoplatanus</i>) und Esche (<i>Fraxinus excelsior</i>) kommen – neben der Hasel – mit hoher Stetigkeit (IV und V) vor, sie bestimmen den Aufbau der Gesellschaft. Arten der Prunetalia fehlen oder kümmern	ACERI-FRAXINETUM	Bayerischer Wald	Urgestein	selten 5
2 c	Arten der Prunetalia mit regelmäßigem Vorkommen (Stetigkeit IV und V von <i>Prunus spinosa</i> , <i>Rosa canina</i> und <i>Crataegus spec.</i>) und in der Regel bestandsbildend (Eigentliche Hecken und Gebüsche, Prunetalia)3				
3 a	Vorkommen von <i>Rubus albiflorus</i> , <i>R. vestitus</i> , <i>R. rudis</i> , <i>Cytisus scoparius</i> , <i>Teucrium scorodonia</i> u. a. (V, DV des Pruno-Rubion)	CARPINO-PRUNETUM	Spessart, Südwest-Rhön	Buntsandstein	zerstreut 4
3 b	Dominanz der Schlehe (<i>Prunus spinosa</i>), geringe Stetigkeit (Ausnahme: <i>Rosa canina</i> V) und Häufigkeit der anderen Holzgewächse	PRUNUS SPINOSA-PRUNETALIA-GESELLSCHAFT	Sommerwarme Tieflagen	Keuper- und Muschelkalkgebiete	häufig 3
3 c	Vorkommen von <i>Rosa vosagiaca</i> , <i>Rosa subcanina</i> , <i>Rosa caesia</i> und <i>Rubus fabrimontanus</i>	ROSA VOSAGIACA-PRUNETALIA-GESELLSCHAFT	Frankenwald, Bayer. Vogtland, Fichtelgebirge	Urgestein Schiefer	selten 5
	– Ohne <i>Acer pseudoplatanus</i> Typische Aus- und/oder <i>Fraxinus excelsior</i> bildungsform				
	– Mit (oftmals dominierenden) Ausbildungsform <i>Acer pseudoplatanus</i> und/oder <i>Fraxinus excelsior</i> nach <i>Acer pseudoplatanus</i>				
3 d	Vorkommen von Feld-Ahorn (<i>Acer4 campestre</i>), Hecken-Kirsche (<i>Lonicera xylosteum</i>), Kreuzdorn (<i>Rhamnus cathartica</i>), Filz-Rose (<i>Rosa tomentosa</i>) u. a. (V, DV des Berberidion)				
4 a	Vorkommen der Kennarten des Schlehen-Liguster-Gebüsches Liguster (<i>Ligustrum vulgare</i>) und Wein-Rose (<i>Rosa rubiginosa</i>)	PRUNO-LIGUSTRETUM	Sommerwarme Tieflagen	Keuper-, Muschelkalkgebiete, westl. Franken-jura	häufig 3
4 b	Vorkommen der Kenn- und Trennarten des Corylo-Rosetum <i>vosagiaca</i> <i>Rosa vosagiaca</i> , <i>R. subcanina</i> , <i>R. caesia</i> , <i>Ribes alpinum</i>	CORYLO-ROSETUM VOSAGIACAE	Montane Bereiche	Basenreiches Substrat (Kalk, Basalt)	zerstreut 4
4 c	Fehlen der Kennarten des Pruno-Ligustretum, Fehlen der Kenn- und Trennarten des Corylo-Rosetum <i>vosagiaca</i>	RHAMNO-CORNETUM	Tiefere Lagen von Oberfranken, Keupergebiete	Meso-zoische Sedimente	häufig 3

ken – Hecken), *R. nessensis* (vereinzelt in Hecken, mehr in Waldlichtungen) und *R. bellardii* (selten in Hecken, Waldart) sowie – mit dicht weißfilziger Blattunterseite – *R. albiflorus* und *R. vestitus*. Die Kenntnis dieser beiden sehr ähnlichen Kleinarten ist für die Bestimmung des Carpino-Prunetum von Bedeutung. Im Spessart nicht häufig, in den tieferen Lagen des Vorderen Bayerischen Waldes jedoch verbreitet ist *R. bifrons*, ebenfalls mit weißfilziger Blattunterseite. Es gibt in Nordbayern einige Heckengesellschaften, die auf edaphischen oder klimatischen Sonderstandorten auftreten und aus Mitteleuropa bislang nicht oder nur selten beschrieben worden sind. Diese selten auftretenden Heckentypen (Bewertung 5) sind die Rosa vosagiaca – Prunetalia – Gesellschaft, das Aceri-Fraxinetum, die Eichen – Birken – Gebüsch und die Hecken des Sambuco-Salicion. In Nordbayern zerstreut (Bewertung 4), in Mitteleuropa jedoch weiter verbreitet sind das Carpino-Prunetum (Heckentyp des Spessart) und das Corylo-Rosetum vosagiaceae. In Mitteleuropa häufig (Bewertung 3) sind das Pruno-Ligustretum, das Rhamno-Cornetum und die Prunus spinosa – Prunetalia – Gesellschaft. Naturnahe Hecken, die nicht mit Hilfe des Schlüssels klassifiziert werden können, sind als Fragmentgesellschaft zu betrachten (Bewertung 2). Naturferne Bepflanzungen sind geringer als natürliche Heckenbestände zu bewerten (Bewertung 1).

6.2.3 Artenvielfalt

Die Artenvielfalt ist ein qualitatives Maß für den botanischen Wert einer Hecke. In den nordbayerischen Hecken kommen etwa 90 Holzgewächse vor, davon 30 Rubus-Kleinarten, 3 Crataegi und 10 Rosen. Einige von ihnen sind auf bestimmte Heckentypen spezialisiert oder kommen nur lokal vor. Die Bewertung der Artzahl einer Hecke kann nur in Verbindung mit der Bestimmung der Heckengesellschaften (Tab. 6.1) erfolgen. Tab. 6.2 zeigt die durchschnittliche Artzahl der einzelnen Gesellschaften und deren Standardabweichung vom Mittelwert. Auffallend ist die Zunahme der Artzahl innerhalb der Prunetalia von den tieferen Lagen zu den Hochlagen. Dies betrifft sowohl die holzigen wie auch die krautigen Gewächse. Der Grund liegt in einem zunehmenden Eindringen der Arten der Wälder im feuchteren und kühleren Montanklima, ohne daß die charakteristischen Heckenarten ausfallen würden.

Tabelle 6.2

Die mittlere Artenzahl nordbayerischer Hecken.

	Durchschnitt		Standard-
	nur	alle	abweichung
	Holzgewächse	Arten	(alle Arten)
Prunus spinosa – Prunetalia – Gesellschaft	5.4	11.9	4.0
Pruno-Ligustretum	10.0	17.2	4.5
Carpino-Prunetum	8.2	19.0	5.7
Rhamno-Cornetum	10.3	19.6	5.4
Rosa vosagiaca – Prunetalia – Gesellschaft	8.7	20.0	
typische Ausbildungsform	7.0	16.6	
AF nach Acer pseudoplatanus	10.8	24.2	
Hecken des Sambuco-Salicion	8.4	20.2	6.0
Eichen-Birken-Gebüsch	10.2	21.1	4.8
Eichen-Birken-Gebüsch, Vorderer Bayerischer Wald	11.6	25.1	4.5
Aceri-Fraxinetum	11.0	25.1	5.7
Corylo-Rosetum vosagiaceae	14.7	25.4	10.0

Für die praktische Bewertung ist die Ermittlung der Anzahl aller in der Hecke vorkommender Arten zu aufwendig und zeitraubend. Bei der Ermittlung der durchschnittlichen Artenzahl wurden hier die Rubi als »Rubus fruticosus agg.« mit einbezogen. Ausgenommen hiervon sind lediglich die leicht zu erkennenden *R. idaeus* (Himbeere) und *R. caesius* (Kratzbeere). Die Crataegi wurden ebenfalls auf Gattungsebene zusammengefaßt. Dies wurde getan, um die Arbeit des Kartierers im Gelände zu erleichtern. Der Verzicht auf die Unterscheidung der Kleinarten darf nicht zu dem Fehlschuß führen, daß nun (etwa bei Neupflanzungen) alle Crataegi durch *C. monogyna* ersetzt werden könnten. Die Bestimmung der Rosen kann nach ROTHMALER (1976) erfolgen, einige Rosa-Kleinarten stellen wichtige Kenn- und Trennarten dar. Die Bewertung der Artenzahl der untersuchten Hecken, basierend auf der Zahl an Holzgewächsen, ist in Tab. 6.3 dargestellt. Eine durchschnittliche Artzahl (Bewertung 3) wird für die einzelnen Gesellschaften innerhalb der angegebenen Standardabweichung erreicht. Artenreiche Hecken (Bewertung 4 und 5) haben eine höhere Artenzahl als der Durchschnittswert. Zwischenwerte sollen einen stufenloseren Übergang der Bewertungsfaktoren ermöglichen (Beispiel: Ein Pruno-Ligustretum mit 8 Holzgewächsen erhält den Bewertungsfaktor 2,5). Bei der Ermittlung der durchschnittlichen Artenzahl kann die gesellschaftsspezifische Zahl der Holzgewächse als Maß für den Artenreichtum hergenommen werden.

6.2.4 Besonderheiten

Aufgrund besonderer Eigenschaften einer Einzelhecke sollte es dem Kartierer möglich sein, den Wert einer Einzelhecke anzuheben. Zu denken wäre etwa an lokale Besonderheiten wie die typischen mittelwaldartig bewirtschafteten Baumhecken (z. B. bei Eschen oder Deps, Landkreis Bayreuth, oder an die Heckengebiete von Rhön und Vorderem Bayerischem Wald) oder an das Vorkommen von seltenen Arten (z. B. *Crataegus curvisepala* oder *Rubus placidus*).

6.3 Die Auswirkungen des botanischen Beitrages zur Heckenbewertung

In einem Gebiet, in dem die Flurbereinigung ansteht, sind sehr oft Heckendichte und Heckentyp sehr ähn-

Tabelle 6.3

Die mittlere Zahl an Holzpflanzen in nordbayerischen Hecken und deren Bewertung.

	Bewertungsfaktor				
	1	2	3	4	5
Prunus spinosa-Prunetalia-Gesellschaft	unter 3	3– 4	4– 7	7– 8	über 8
Pruno-Ligustretum	unter 5	5– 8	8–12	12–15	über 15
Carpino-Prunetum	unter 4	4– 7	7–10	10–13	über 13
Rhamno-Cornetum	unter 5	5– 8	8–12	12–16	über 16
Rosa vosagiaca-Prunetalia-Ges., typische Ausbildungsform	unter 5	5– 7	7–10	10–13	über 13
Rosa vosagiaca-Prunetalia-Ges., AF nach Acer pseudoplatanus	unter 5	5– 8	8–12	12–15	über 15
Hecken des Sambuco-Salicion	unter 5	5– 7	7–10	10–12	über 12
Eichen-Birken-Gebüsch (N-Bayern)	unter 5	5– 8	8–12	12–15	über 15
Eichen-Birken-Geb. (Vord. Bayer. Wald)	unter 6	6– 9	9–13	13–16	über 16
Aceri-Fraxinetum	unter 6	6– 9	9–13	13–16	über 16
Corylo-Rosetum vosagiaceae	unter 8	8–12	12–17	17–21	über 21

lich. Die Zahl der vorkommenden Arten liegt in vielen Fällen innerhalb der angegebenen mittleren Werte für den jeweiligen Heckentyp. In diesen Fällen wird der Wert der Hecke durch die Bewertungsgrundsätze der anderen Teilbereiche (Zoologie, Bodenkunde, Landschaftspflege) bestimmt.

In den Fällen mit größeren Unterschieden innerhalb eines zu bearbeitenden Gebietes wirkt sich der botanische Bewertungsmaßstab folgendermaßen aus:

- Flächen, auf denen nur wenige Hecken zu finden sind, werden niedrig bewertet. Es besteht die Gefahr der weiteren Reduzierung von Hecken im heckenarmen Teilbereich.
- Gebiete mit höherer Heckendichte werden besser bewertet. Demnach werden sie bevorzugt erhalten, die Entwicklung tendiert also zu einer Zweiteilung in heckenreiche und heckenarme Gebiete, die mehr oder weniger abrupt ineinander übergehen.
- Fragmentartig ausgebildete Hecken (und auch früher gepflanzte) erhalten eine besonders schlechte Gesamtbewertung (unter 2,0).
- Da die Artenzahl in den meisten Fällen innerhalb des angegebenen mittleren Bereichs liegt und daher mit 3 bewertet wird, ist dieser Faktor oftmals von untergeordneter Bedeutung.
- In manchen Fällen, wenn 2 verschiedene Heckentypen innerhalb eines Flurbereinigungsverfahrens vorkommen, werden die selteneren Heckentypen höher bewertet (Gesamtbewertung liegt zwischen 3,5 und 4,5) und bevorzugt erhalten; so werden etwa die Hecken des Sambuco-Salicion oder die Eichen-Birken-Hecken gegenüber dem Rhamno-Cornetum gefördert (denkbar im Frankwald).
- Besonderheiten wie Baumhecken oder Hecken mit seltenen Arten werden erhalten, da sie subjektiv vom Bewerter Sonderpunkte erhalten.
- Da heckenarme Gebiete mit einer Heckendichte unter 5 m/ha in bereits stark an natürlichen Elementen verarmten Landschaften liegen, sollten diese getrennt behandelt werden. In derartigen Gebieten muß eine weitere Reduzierung bestehenden Heckenbestandes vermieden werden, zusätzliche Neupflanzungen sind erforderlich.

Jede Veränderung des Heckenbestandes innerhalb eines bestimmten Gebietes wirkt sich unmittelbar auf die Heckendichte und damit auf den Wert der verbleibenden bzw. neugepflanzten Hecken aus. Für die voll entwickelte Ausbildung einer Pflanzengesellschaft ist eine

gewisse Populationsgröße der einzelnen Arten erforderlich, der Wert einer Einzelhecke steht in unmittelbarem Zusammenhang mit der Gesamtpopulation der Arten in allen Hecken. Auch eine »hochwertige« Einzelhecke verliert ihren Wert und verliert in ihrer zukünftigen Existenz mit großer Wahrscheinlichkeit auch ihren jetzigen Artbestand und damit ihren »wertvollen« Charakter, wenn sie als Einzelobjekt geschützt würde und aus einer Population von Hecken als einzige übrigbliebe. Mit dem Kriterium der Heckendichte kann also die Wertänderung einer einzelnen Hecke bei der Durchführung praktischer Maßnahmen gefaßt werden. Jede planerische Maßnahme sollte darauf abgestimmt sein, die Wertänderung einzelner Hecken zu berücksichtigen und ihren Wert zu erhalten. Dies gelingt nur bei Erhaltung eines intakten Heckenbestandes.

6.4 Zusammenfassung

Die botanische Bewertung nordbayerischer Hecken beruht auf der additiven Kombination der Faktoren Heckendichte, Häufigkeit des Heckentyps und Artzahl. Aufgrund ihrer größeren Bedeutung werden die beiden ersten Faktoren doppelt gewichtet. Ein Bestimmungsschlüssel der Heckengesellschaften ermöglicht die Zuordnung einzelner Hecken im Gelände. Die durchschnittliche Artzahl der nordbayerischen Heckengesellschaften dient als Maßstab für den floristischen Reichtum einer Einzelhecke eines bestimmten Typs. Die praktischen Auswertungen des botanischen Teils der Heckenbewertung werden angeführt.

Summary

1. Hedgerows are plant communities of linear arrangement, mainly consisting of shrubs. Human influence over several centuries resulted in the establishment of vegetation types of stable physiognomy but varying floristic composition.

Within Northern Bavaria the density, ecological position (method after ELLENBERG 1974) and phytosociological classification (method after BRAUN-BLANQUET 1964) of hedgerows were determined. The altitudinal distribution of the plant communities is described. Structural composition and competition between representative woody species were investigated in a typical hedgerow near Stadtsteinach (Northern Bavaria) investigating microclimate, CO₂- and water-exchange,

biomass distribution and biomass production. From these informations a practical schedule for hedgerow valuation could be developed.

2. The area investigated consisted of the region of Bavaria north of the Main River, the north-eastern part of Oberfranken and the Vorderer Bayerischer Wald near Deggendorf.

The geological substrata are limestone, sandstone, loam, schist, granite, basalt and others.

Altitude varied between 180 m a.s.l. and 800 m a.s.l. Climate is more oceanic in the west, more continental in the east. The mean annual temperatures are between about 5 and 9 degrees Celsius. Precipitation ranges between 500 and 1000 per annum.

* 4. The ecology of 66 important woody hedgerow species is summarized and, additionally, distribution maps for 42 of these species are presented.

5.1. Hedgerows are usually cut every 5 – 25 years. This limits invasion into cultivated land, and reduces the effect of shadowing. In moister and cooler areas woody parts of shrubs and trees are sometimes utilized. In warmer areas floristic composition of the hedgerows differs, and woody biomass is usually burnt.

5.2. The floristic composition of most of the hedgerows (i.e. hedgerows belonging to the Berberidion-alliance) is related to the use of adjacent land: Hedgerows in close contact to arable land have usually a greater number of nitrophilous species (especially *Urtica dioica*, *Sambucus nigra*) than those adjacent to a meadow.

5.3. The fringes of hedgerows adjacent to arable land contain a higher proportion of nitrophilous species than fringes adjacent to pasture land.

5.4. The vegetation on the narrow, uncultivated land between two fields consists of two principal types of plant communities, pioneer communities (usually in contact with arable land) and more stable successional communities. The more stable communities, which are in contact to arable land, contain a higher proportion of nitrophilous species (especially *Artemisietea*). Communities in contact with pasture land indicate average, but not especially fertile site conditions.

5.5 Hedgerows modify the microclimate of the adjacent land. They reduce wind velocity and evaporation. There is a temperature increase during the day and a decrease during the night. Hedgerow plants can compete with crop plants along a small strip in the adjacent field. Hedgerows are important in reducing erosion. Undisturbed hedgerows do usually not disseminate weeds into the adjacent fields.

In total is an increase of crop yield in the adjacent fields results from the modification of the microclimate.

5.6. Over the last years and decades artificial hedgerows have been planted in some areas of Northern Bavaria. The floristic composition of these planted hedgerows is very different from existing ones. Planted hedgerows usually have an artificial floristic composition, succession towards a more natural hedgerow community does not occur in hedgerows, which are not cut down at intervals.

Phyto-ecological evaluation of hedgerows in Northern Bavaria

Around 90 woody species grow naturally in the hedgerows of Northern Bavaria (many representatives of the *Rosaceae*). This natural wealth of woody species is not

found in newly planted hedgerows, on the contrary plants introduced with the new hedgerow can hybridize with existing ones. The result is a slow change in the natural vegetation.

Recent hedgerow clearances have generated discussions centred around the demands of agriculture and of nature and landscape conservation. It is therefore important to be able to assess the value of an individual hedgerow in schemes for fields clearance etc.

The botanical evaluation of hedgerows was achieved through the additive combination of 3 factors: density of hedgerows; frequency of the hedgerow plant community; number of woody species occurring. The first 2 factors are weighted twice.

– Density of hedgerows

In intensively used areas the number of hedgerows decreases as management pressure increases. The result is a hedgerow vegetation type poorer in species, often dominated by *Prunus spinosa*. Thus a single, isolated hedgerow is given a lower value, than when it occurs together with others in the same area.

– Frequency of the community type

The frequency of a plant community can only be determined in an interregional comparison of all community types. Rare communities are of higher value than common ones. A key of the hedgerow plant communities of Northern Bavaria enables their identification.

– Species diversity

Species diversity is a qualitative measure. The valuation of species numbers has to be done in conjunction with the identification of the plant community, as there are community types with a higher or lower than average number of species. In general there is an increase in the number of herbaceous and woody species from the lower towards the higher altitudes. This is a consequence of a pronounced number of forest species occurring in hedgerows of high altitude. Hedgerows with a higher number of woody species are given a greater value than hedgerows with a lower number.

Effects of the phyto-ecological evaluation of hedgerows

Within a defined area hedgerows are often evenly distributed and the plant communities are similar between hedgerows. In these cases the value of the hedgerows is evaluated in terms of animal ecology, soil science and landscape aesthetics.

Whenever difference are observed between hedgerows of a defined area, the evaluation proceeds as follows:

– Areas with only a few hedgerows are weighted low. There is a greater likelihood of a further reduction in hedgerow number.

– Areas with many hedgerows are evaluated high; there is less likelihood of reduction in hedgerow number.

– Fragmentary hedgerows are evaluated especially low.

– As the number of woody species in most of the cases is similar, this factor is of subordinate importance.

– In cases, where 2 different hedgerow communities weighted within an area are occurring, the rarer one is more and merits more protection.

Areas with a very low density of hedgerows should be treated separately, in these areas any further reduction in hedgerow numbers should be avoided.

*3. see: Küppers' Summary

Literatur

- ADE, A. (1957):
Die Gattung *Rubus* in Südwest-Deutschland. – Schriftenreihe der Naturschutzstelle Darmstadt 7, Beiheft. Darmstadt.
- ADOLPHI, K. (1976):
Der Einfluß von Herbiziden auf die Florenzusammensetzung an Wegrändern. Göttinger Flor. Rundbriefe 10. Jg., Bd. IV, Heft 1, Juni 1976. Göttingen.
- ANDEL, J. VAN u. H. NELISSEN (1979):
Mineralstoffkreislauf in Populationen von Kahlschlagarten in Beziehung zur Sukzession. Verh. d. Gesellsch. f. Ökologie (Münster 1978), Bd. 7, S. 361 – 368. Kiel.
- ANDERSEN, P. C. (1943):
Laeplantnings-Bogen. (Shelterbelt planting). 96 S. Viborg.
- APITZSCH, M. (1963):
Die Rotschwingel-Rotstraußgraswiesen des Ältenberger Gebietes und ihre Entwicklungstendenzen. Ber. Arb. gem. sächs. Bot. N. F. 5/6: S. 183 – 214, 1963/64. Dresden.
- ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG IN DER ARBEITSGEMEINSCHAFT FORSTEINRICHTUNG (1980):
Forstliche Standortaufnahme 1980. New York, Heidelberg.
- ASMUSSEN, G. (1912):
Unsere Knicks. – Die Heimat 22, 127 – 130. Kiel.
- AYERS, Q. C. (1936):
Soil Erosion and its Control. New York und London.
- BACH, R., R. KUOCH und M. MOOR (1962):
Die Nomenklatur der Pflanzengesellschaften. – Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft N. F. 9, 301 – 308. STOLZENAU/W.
- BACHTHALER, G. (1968):
Die Entwicklung der Ackerunkrautflora in Abhängigkeit von veränderten Feldbaumethoden II: Untersuchungen über die Ausbreitung grasartiger Unkräuter und ihre Bekämpfung. Zeitschrift für Acker- und Pflanzenbau 127, 327 – 358. Freising, Weißenstephan.
- (1970):
Ackerunkräuter und Feldbautechnik. Umschau in Wissenschaft u. Technik 10, 300 – 303.
- BÄTJER, D. (1962):
Untersuchungen über Veränderungen des Kleinklimas durch Windschutz. – Meteorologische Rundschau 15, 157 – 268. Bremen.
- BARTSCH, J. u. M. (1940):
Vegetationskunde des Schwarzwaldes. Jena.
- BARWINEK, H. (1966):
Verbreitungskarten von Waldpflanzen des Triashügellandes zwischen Thüringer Wald und Rhön. – Wiss. Z. d. Univ. Halle, Math.-nat. Reihe 15, 782 – 794. Halle/Saale.
- BAULE, H. (1956):
Untersuchungen über Hecken im oberen Vogelsberg unter besonderer Berücksichtigung ihrer floristischen Zusammensetzung. – Lauterbacher Sammlungen Heft 12, 68 S. Lauterbach/Hessen.
- BAYERISCHES GEOLOGISCHES LANDESAMT (1964):
Geologische Karte von Bayern 1:500000, München.
- (ed.) (1964):
Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:500000. 2. Aufl., 344 S. München.
- BAZZAZ, F. A. (1979): The physiological ecology of plant succession. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10, 351 – 371.
- BECHER, R. (1971):
Windschutzpflanzungen in Jütland. – Natur und Landschaft 46, 47 – 49. Bonn – Bad Godesberg.
- BECKER, A. (1979):
Ökologische, physiologische, genetische und praktisch-waldbauliche Aspekte des Vorkommens von Wurzelbrut bei Waldbäumen. – Mitteilungen der Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung Nordrhein-Westfalen 4 (2), 40 – 45. Recklinghausen.
- BEDALL, J. L. (1950):
Hedges for Farm and Garden. London.
- BEIJERINCK, W. (1952):
On the habit, ecology and taxonomy of the Brambles of the Netherlands. Acta Botanica Neerlandica 1, 523-545. Amsterdam.
- BENDER, M. (1955):
Einfluß des Windschutzes auf den Bodenertrag. – Mitteilungen der Deutschen Landwirtschaftlichen Gesellschaft 79 (29), 767 – 770. Hilstrup.
- BERTSCH, K. (1958):
Wildpflaumen unserer Heimat. – Veröff. der Landesstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg 26, 165 – 171. Ludwigsburg.
- BIBER, O. (1979):
Schutz, Neupflanzung und Pflege von Feldhecken. – Vögel der Heimat 49/5, 94 – 96. Aarau.
- BLÜTHGEN, J. (1948):
Klimabeeinflussung durch Beheckung – Urania 11, 395 – 396. Jena.
- (1949):
Das südrussische Schutzpflanzungsvorhaben in landwirtschaftlicher und geologischer Betrachtung. – Urania 12, 209 – 220. Jena.
- BONNART, N. und A. DELELIS-DUSOLLIER (1979):
Applications de l'Analyse phytosociologique aux problèmes de reboisements et replantations. – Séminaire de Phytosociologie appliquée, Remembrement. Lille.

- BORCHERT, J. (1980):
Bibliographie über Hecken und Feldgehölze (Auswahl). – *Natur und Landschaft* 55 (10), 388 – 389. Bonn-Bad Godesberg.
- (1980):
Landwirtschaftliches Wegenetz und Gehölzbesatz in ausgewählten Gebieten der rheinischen Agrarlandschaft. – *Natur und Landschaft* 10, S. 380 – 384. Bund Naturschutz. Bonn-Bad Godesberg.
- BORNKAMM, R. (1959):
Die Vegetation des Kartoffelsteines bei Herberhausen (Kr. Göttingen). – *Göttinger Jahrbuch* 1959, 9 – 26. Göttingen.
- und W. Eber (1967):
Die Pflanzengesellschaften der Keuperhügel bei Friedland (Kreis Göttingen). – *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 2, 135 – 160. Bad Godesberg.
- BOTT, F. (1904):
Über den Bau der Schlehenkrüppel. – *Verhandlungen der Physikalisch-Medizinischen Gesellschaft zu Würzburg* N. F., 247 – 275. Würzburg.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964):
Pflanzensoziologie. 3. Aufl., 865 S. Wien – New York.
- BROGGI, M. F. (1978):
Die ökologische Bedeutung von Flurgehölzen. – In: *Mitteilungen der Eidgenössischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen* 54, 449 ff. Zürich.
- BUDDE, H. und W. BROCKHAUS (1954):
Die Vegetation des südwestfälischen Berglandes. – *Decheniana* 102 b, 47 – 275. Bonn.
- CHEVRON, R. B. (1976):
Les Bocages. – I.N.R.A., E.N.S.A. et Université de Rennes 5, 6 S. 43 – 48. Rennes.
- CHRISTIANSEN, W. (1941):
Die Zusammensetzung der Knicks in Schleswig-Holstein. – *Die Heimat* 51 (4), 52 – 55. Flensburg.
- COSTA, W. (1967):
Zur Pflege und Unkrautbekämpfung in Schutzpflanzungen und Feldgehölzen in Flurbereinigungen in Bayern. – *Natur und Landschaft* 42, 86 – 89. Bonn-Bad Godesberg.
- COWAN, I. R. and FARQUHAR, G. D. (1977):
Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. In: Jennings, D. H. (ed.): *Integration of activity in the higher plant. Symposia of the society for experimental biology*. Cambridge.
- DELELIS-DUSOLLIER, A. (1976):
Apport de la phytosociologie à la reconstitution du bocage ou au reboisement en pays bocager. – In: Missonnier, M. J. (1976):
Les Bocages. Histoire, Ecologie, Economie. 586 S. Rennes.
- (1979):
Essai de Methodologie quantitative sur la Valeur des Haies. – *Séminaire de Phytosociologie appliquée, Remembrement*. Lille.
- DENKS, K. (1949):
Windschutzanlagen in Schleswig-Holstein. – *Wasser und Boden*, 1, 6 – 8. Hamburg.
- DEPPE, H. (1931):
Die Wacholdertriften des Werratales. – *Niedersachsen. Zeitschrift f. Heimat u. Kultur* 36/4, 163 – 167. Hildesheim.
- DESEÖ, K. V. (1959):
Untersuchungen über die Wirkung des menschlichen Einflusses auf die Insektenfauna einer Ruderalphytozönose bei Gödöllo. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, Bd. 4: S. 289 – 316.
- DEUTSCH, E. (1980):
Die Vegetationsverhältnisse im Aufseßtal (Fränkische Schweiz), untersucht und dargestellt anhand von sechs repräsentativen Talquerschnitten. Diplomarbeit (n. p.). Würzburg.
- DEUTSCHER NATURSCHUTZRING (DNR) (1979):
Hecken und Feldgehölze; Bedeutung – Schutz – Pflege. 16 S. Bonn.
- DEUTSCHER WETTERDIENST (ed.) (1952):
Klima-Atlas von Bayern. Bad Kissingen.
- DIEKJOBST, H. (1967):
Das wärmeliebende Schlehen-Liguster-Gebüsch (*Ligustro-Prunetum*) in der Westfälischen Bucht. – *Natur und Heimat* 27 (1), 19 – 25. Münster.
- DIERSCHKE, H. (1974):
Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortsgefälle an Waldrändern. *Scripta Geobotanica* 6. Göttingen.
- (1974):
Zur Syntaxonomie der Klasse Trifolio-Geranietea. – *Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft* N. F. 17, 27 – 38. Todenmann – Göttingen.
- DINGLER, H. (1907):
Versuch einer Erklärung gewisser Erscheinungen in der Ausbildung und Verbreitung der wilden Rosen. – *Mitteilungen des Naturwissenschaftl. Vereins zu Aschaffenburg* 6, 1 – 38. Aschaffenburg.
- (1912):
Zur Verbreitung und Keimung von Rosenfrüchtchen. – *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 46, Beibl. 106. Leipzig.
- DOING, H. (1962):
Systematische Gliederung und floristische Zusammensetzung niederländischer Wald- und Gebüschgesellschaften. – *Wentia* 8, 1 – 85. Wageningen.
- (1963 a):
Übersicht der floristischen Zusammensetzung, der Struktur und der dynamischen Beziehungen niederländischer Wald- und Gebüschgesellschaften. – *Mededel. Landbouwhogeschool Wageningen* 63 (2), 1 – 60. Wageningen.

- (1963 b):
Over de Oecologie der inheemse berken en de systematische indeling der berkenbossen. – 22 e Jaarboek der Nederlandsche Dendrologische Vereeniging, 97 – 125. Wageningen.
- EGGLER, J. (1933):
Die Pflanzengesellschaften der Umgebung von Graz. – Repertorium specierum novarum regni vegetabilis, Beihefte Bd. LXXIII/2. Berlin.
- (1952):
Pflanzendecke des Schöckels. Graz 1952.
- EHLERS, M. (1960):
Baum und Strauch in der Gestaltung der Deutschen Landschaft. 279 S. Hamburg.
- EIGNER, J. (1978 a):
Die Knicklandschaft in Schleswig-Holstein und ihre heutigen Probleme. – Berichte der Deutschen Sektion des Internationalen Rates für Vogelschutz 18. Kilda-Verlag, Greven.
- (1978 b):
Ökologische Knickbewertung in Schleswig-Holstein. Die Heimat 85 (10/11), 241 – 249. Kiel.
- EIMERN, J. VAN, R. KARSCHON, L. A. RAZUMOVA und G. W. ROBERTSON (1964):
Windbreaks and Shelterbelts. – World Meteorological Organization, Technical Note No. 59. 188 S. Genf.
- ELIAS, P. (1978):
Sambucetum ebulli and other ruderal communities in Trnava town. Preslia 50, 225 – 252. Praha.
- ELLENBERG, H. (1948):
Unkrautgesellschaften als Maß für den Säuregrad, die Verdichtung und andere Eigenschaften des Ackerbodens. Ber. Landestech., 4: S. 130 – 146.
- (1950):
Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden. Landwirtsch. Pfl. soz. I, Stuttgart, Ludwigsburg.
- (1952):
Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Bewertung. Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie II, Stuttgart.
- (1956):
Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. – Erschienen in der Reihe: H. Walter (ed.): Einführung in die Phytologie IV/1. Stuttgart.
- (1974):
Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. – Scripta Geobotanica 9. Göttingen.
- (1978):
Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 981 S. Stuttgart.
- EMMERT, U. (1953):
Ein Beitrag zur Flußgeschichte des Frankenwaldes und seines Vorlandes im Bericht des Kartenblattes Stadtsteinach (1:25000). – Geologische Blätter für Nordostbayern 3, 36 – 42. Erlangen.
- EWALD, K. (1978):
Der Landschaftswandel. – Zur Veränderung schweizerischer Kulturlandschaften im 20. Jh. Eidg. Anst. forstl. Versuchswes., Ber. 191.
- (1980):
Landschaftsveränderungen an einem Beispiel in der Schweiz. – Natur und Landschaft 3, S. 97 – 99. Bund Naturschutz. Bonn-Bad Godesberg.
- FABER, A. (1933 a):
Pflanzensoziologische Untersuchungen in württembergischen Hardten. – Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde Württemberg 89, 36 – 54. Stuttgart.
- (1933 b):
Pflanzensoziologische Untersuchungen in Süddeutschland über Waldgesellschaften in Württemberg. – Bibliotheca Botanica 108. 68 S. Stuttgart.
- FALINSKI, J. B., J. HRYNKIEWICZ-SUDNIK und J. FABISZEWSKI (1963):
Broussailles champêtres (Prunetalia) de la Plaine de Kutno comme indicateur de la végétation potentielle de cette région. – Acta Societatis Botanicorum Poloniae 32 (4), 695 – 714. Warschau.
- FEISE, J. (1968):
Windschutzversuche in der Oldenburger Wesermarsch. – In: Tüxen, R. (ed.): Pflanzensoziologie und Landschaftsökologie. 203 – 209. Den Haag.
- FINK, H. G. (1977):
Pflanzengesellschaften des Schullergebirges (Südostkarpaten). – Stapfia 2 (7). Linz.
- FISCHER, G. (1959):
Der Bau des Vorderen Bayerischen Waldes. Jahresberichte und Mitteilungen des oberrheinischen geologischen Vereins, N. F. 41. Stuttgart.
- FLURBEREINIGUNGSDIREKTION BAMBERG (1979/80):
Ländliche Neuordnung durch die Flurbereinigung in Bayern. Bamberg.
- (1981):
Arbeitsstand 1. 1. 1981 (Karte). Bamberg.
- FRÖHNER, S. (1972): Alchemillen-Bestimmungsschlüssel für Flachland und Mittelgebirge in Mitteleuropa. Ber. Arb. gem. Sächs. Bot. N. F. 10: 35 – 53. Dresden.
- FÖRSTER, M. (1975):
Kennarten der Staudensäume oder der xerothermen Eichenwälder? Einige Bemerkungen zu H. Dierschke: Zur Syntaxonomie der Klasse Trifolio-Geranieta. – Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft N. F. 18, 259 – 264. Todenmann-Göttingen.
- FUSS, F. (1966):
Über die Beeinflussung des Mikroklimas und des Pflanzenwachstums durch Wallhecken. – Natur und Landschaft 41, 222 – 225. Bonn-Bad Godesberg.

- GAGARIN, E. (1949):
Holzanbau zum Schutz der Felder in Rußland. – Forstwissenschaftliches Centralblatt 68, 571 – 602. Berlin.
- GAMS, H. (1973):
Kleine Kryptogamenflora, Bd. 4: Die Moos- und Farnpflanzen. Stuttgart.
- GEHU, J.-M. und A. DELELIS-DUSOLLIER (1981):
Phytosociologie et remembrement des terres. – Séminaire de Phytosociologie appliquée organisé à la Faculté de Pharmacie de Lille le 27 septembre 1979. 154 S. Lille.
- , J.-L. RICHARD und R. TÜXEN (1972):
Comptendu de l'excursion de l'association internationale de phytosociologie dans le Jura en 1967. – Documents phytosociologiques 2, 1 – 44. Lille.
- GEIGER, R. (1942):
Das Klima der bodennahen Luftschicht. – W. Westphal (ed.): Die Wissenschaft, Bd. 78, Braunschweig.
- (1951):
Der künstliche Windschutz als meteorologisches Problem. – Erdkunde 5, 106 – 114. Bonn.
- GERNDT, S. (1970):
Unsere Bayerische Landschaft, ihre Landschafts- und Naturschutzgebiete. München.
- GLAVAC, V. und A. KRAUSE (1969):
Über bodensaure Wald- und Gebüschgesellschaften trockenwarmer Standorte im Mittelrheingebiet. – Schriftenreihe für Vegetationskunde 4, 85 – 102. Bad Godesberg.
- GROENMAN-VAN WAATERINGE, W. (1970/71):
Hecken im westeuropäischen Frühneolithikum. – Berichten van de Rijksdienst voor het Oudheidkundig Bodemonderzoek, Jaargang 20 – 21, 295 – 299.
- GUSTAFSSON, A. (1931):
Sind die Canina-Rosen apomiktisch? – Botaniska Notiser 1931, 21 – 30. Lund.
- (1944):
The Constitution of the Rosa canina Complex. – Hereditas 30: 405 – 428. Lund.
- GUTTE, P. und W. HILBIG:
Die Ruderalvegetation. Übersicht über die Pflanzengesellschaften des südlichen Teiles der DDR. Hercynia N. F. 12: S. 1 – 39. Leipzig.
- HAHN-HERSE, G. und BÄUERLE, M. (1979):
Landschaftswandel durch Agrarstrukturwandel, Teil II: Wie kann die Dezimierung der schleswig-holsteinischen Wallhecken aufgehoben werden? – Garten und Landschaft 10, S. 772 – 780.
- HARD, G. (1975):
Vegetationsdynamik und Verwaltungsprozesse auf Brachflächen Mitteleuropas. – Die Erdkunde 106, 243 – 276. Berlin.
- HARTKE, W. (1951):
Die Heckenlandschaft. – Erdkunde 5, 132 – 152. Bonn.
- HAVRANEK, W. (1972):
Über die Bedeutung der Bodentemperatur für die Photosynthese und Transpiration junger Forstpflanzen und für die Stoffproduktion an der Waldgrenze. Angew. Bot. 46, 101 – 116.
- HEGI, G. (1923):
Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. IV/2. München.
- (1957):
Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. III/1., 2. Aufl. München.
- (1961):
Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. IV/ 2 a. München.
- HEINIS, F. (1955):
Beitrag zur Rosenflora des Schweizer Blauen. Bauhinia 1, 90 – 96. Basel.
- HENN, H. und H. MATTERN (1969):
Die Rothenburger Landhege, ein bedrohtes Landschaftsglied im nordöstlichen Württemberg. – Veröff. d. Landesstelle f. Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg 37, – 271. Ludwigsburg.
- HENTSCHEL, P. (1978):
Flurgehölze in ihrer landeskulturellen Bedeutung. – Naturschutz und naturkundl. Heimatforschung in den Bezirken Halle u. Magdeburg 6, 10 – 19. Halle u. Magdeburg.
- HILBIG, W. (1960):
Vegetationskundliche Untersuchungen in der mitteldeutschen Ackerlandschaft II: Die Ackerunkrautgesellschaften im Gebiet zwischen Hag und Hakel. Wiss. Z. Univ. Halle, math.-nat. 11: S. 817 – 866. Halle/Saale.
- HOCHGREVE, W. (1963):
Die alte Wallhecke. – Natur und Landschaft 38, 128 – 128. Bonn-Bad Godesberg.
- HOFMANN, G. (1958):
Vegetationskundliche Untersuchungen an wärmeliebenden Gebüsch des Meininger Muschelkalkgebietes. – Archiv für Forstwesen 7, 370 – 387. Berlin.
- (1964):
Die Höhenstufengliederung in den Wäldern des nordöstlichen Rhöngebirges. – Archiv für Naturschutz und Landschaftsforschung 4, 191 – 206. Berlin.
- (1965):
Waldgesellschaften der östlichen Uckermark. – Feddes Repertorium Beih. 142, 133 – 202. Berlin.
- HOHENESTER, A. (1974):
Die Pflanzendecke. – In: Erläuterungen zum Blatt Nr. 6035 Bayreuth (Bodenkarte von Bayern 1:25000), S. 45 – 63. München.

- HORNDASCH, M. (1956):
Die Vorwaldfrage im Nürnberger Reichswald. – Allgemeine Forstzeitschrift 8/9, 118 – 121. München.
- HRABETOVA-UROVA, A. (1969):
Weißdorn (*Crataegus* L.) in der Tschechoslowakei. – Preslia 41, 162 – 182. Prag.
- HUECK, K. (1931):
Erläuterungen zur vegetationskundlichen Karte des Endmoränengebietes von Chorin (Uckermark). – Beiträge zur Naturdenkmalpflege 14 (2), 164 – 169. Berlin.
- HUIZINGA, K. E. (1966):
Die Straßenbepflanzungen in den Niederlanden und ihre Bedeutung für die Landschaftspflege. – Natur und Landschaft 41, 275 – 278. Bonn-Bad Godesberg.
- HUNDT, P. (1916):
Der Friedhofsknick. – Deutscher Wille, 2. Sept. heft, 261 – 262. München.
- ILLNER, K. und K. G. GANDERT (1956):
Windschutzhecken. Berlin.
- ISSLER, E. (1942):
Vegetationskunde der Vogesen. Jena.
- JAKUCZ, P. (1972):
Dynamische Verbindung der Wälder und Rasen (Quantitative und qualitative Untersuchungen über die synökologischen, phytocoenologischen und strukturellen Verhältnisse der Wälder und Säume). Budapest.
- JENSEN, M. (1954):
Shelter Effect. – Danish Techn. Press. 266 S. Kopenhagen.
- JESSEN, O. (1937):
Heckenlandschaften im nordwestlichen Europa. – Mitteilungen der Geographischen Gesellschaft Hamburg 45, 7 – 58. Hamburg.
- JURKO, A. (1964):
Feldheckengesellschaften und Uferweidenbüsche des Westkarpatengebietes. – Biologické Práce 10 (6), 1 – 100. Bratislava.
- KAISER, E. (1926):
Die Pflanzenwelt des Hennebergisch-Fränkischen Muschelkalkgebietes. – Repertorium specierum novarum regni vegetabilis, Beih., Bd. XLIV, 152 – 171. Berlin.
- KANNGIESSER, F. (1905):
Über Alter und Dickenwachstum von Würzburger Wellenkalkpflanzen. Dissertation. Würzburg. (Anm.: Die Arbeit wurde nur der Vollständigkeit halber zitiert, sie ist nach Auskunft von Prof. O. Volk, Würzburg, im Krieg verbrannt).
- KAULE, G., SCHALLER, J. und SCHÖBER, H. M. (1979):
Gebüsche, Hecken und Feldgehölze. Schutzwürdige Biotope in Bayern 1, S. 53 – 56, 126 – 127. München – Wien.
- KELLER, R. (1931):
Synopsis rosarum spontaneorum Europae mediae.
- Übersicht über die mitteleuropäischen Wildrosen mit besonderer Berücksichtigung ihrer schweizerischen Fundorte. – Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft 65. 796 S. 40 Tafeln. Zürich.
- KELLER, T. (1972):
Gaseous exchange of forest trees in relation to some edaphic factors. Photosynthetica 6 (2), 197 – 206.
- KELLER, TH. (1974):
Blei als Indikator der luftfilternden Wirkung von Holzgewächsen. – Allgemeine Forst-Zeitschrift 29, 588 – 589. München.
- KERSBERG, H. (1968):
Die Prümer Kalkmulde (Eifel) und ihre Randgebiete. – Schriftenreihe der Landesstelle für Naturschutz und Landschaftspflege in Nordrhein-Westfalen 4, 207 S. Recklinghausen.
- KIELHAUSSER, G. E. (1954):
Thermophile Buschgesellschaften im Oberen Tiroler Inntal. – Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft Wien 94, 138 – 146. Wien.
- KILLERMANN, W. (1972):
Landschaftsökologische und vegetationskundliche Untersuchungen in der Frankenalb und im Falkensteiner Vorwald. – Dissertationes Botanicae 19. Vaduz.
- KLAPP, E. (1951):
Pflanzengesellschaften des Wirtschaftsgrünlands. Braunschweig/Völkrode.
- (1965):
Grünlandvegetation und Standort. Berlin und Hamburg.
- KLASTERSKY, I. (1972):
The Roses of the Blatna Region (South Bohemia). – Preslia 44, 372 – 375. Prag.
- KNAPP, H. D. und L. REICHHOFF (1973):
Pflanzengesellschaften xerothermer Standorte des Naturschutzgebietes »Wipperrückbruch« in der Hainleite. – Archiv für Naturschutz und Landschaftsforschung 13 (3), 219 – 248. Berlin.
- (1975):
Die Vegetation des Naturschutzgebietes »Leutatal« bei Jena. – Archiv für Naturschutz und Landschaftsforschung 15 (2), 91 – 124. Berlin.
- KNAPP, R. (1950):
Die Hecken unserer Heimatlandschaft. – Lauterbacher Sammlungen 4, 37 – 40. Lauterbach/Hessen.
- (1963):
Die Vegetation des Odenwaldes. 341 S. Darmstadt.
- (1969):
Änderungen in der Vegetation hessischer Gebirge in den letzten Jahrzehnten. Mitt. flor. soz. Arbeitsgem. N. F. 14: S. 274 – 286. Todenmann/Rinteln.
- (1970):
Beiträge zur Vegetationskunde von Hessen: I. Einige an Weißdorn (*Crataegus*) und Wildrosen (*Rosa*) reiche Gebüschgesellschaften in Mittelhessen. – Bericht der

Oberhessischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Gießen, N. F. Naturwiss. Abt. 37, 119 – 138. Gießen.

-- (1974):

Artenreiche Waldentwicklungsstadien ehemaliger Bergbauggebiete im mittleren Hessen. – Oberhess. Naturwiss. Zeitschr. 41, 81 – 84. Gießen.

-- (1977):

Die Pflanzenwelt der Rhön unter besonderer Berücksichtigung der Naturparkgebiete. 2. Aufl., 136 S. Fulda.

KNOP, Ch. (1981):

Vegetationskundliche Untersuchungen auf Feldrainen in Nordostbayern. Diplomarbeit. 119 S. Bayreuth.

KNOP, Ch. und REIF, A (1982):

Die Vegetation auf Feldrainen Nordost- und Ostbayerns – natürliche und anthropogene Einflüsse, Schutzwürdigkeit. – Ber. der ANL 6, 254 – 278. Laufen.

KOCH, H. (1973):

Im Land der hohen Hecken. – Neue Landschaft 5, 295 – 299. Köln.

KOCK, C. (1936):

Die einstige Bedeutung der Knicks für den bäuerlichen Haushalt. – Die Heimat 46, 181 – 185. Flensburg.

KOEPPER, H. D. (1979):

Anleitung zur Erhaltung, Neupflanzung und Pflege von Hecken. – Baudepartement des Kantons Aargau, Abt. Raumplanung. Brugg.

KOPECKY, K. (1971):

Nitrophile Saumgesellschaften mehrjähriger Pflanzen Ost- und Mittelböhmens. Praha.

KORNECK, D. (1974):

Xerothermvegetation in Rheinland-Pfalz und Nachbargebieten. – Schriftenreihe für Vegetationskunde 7, 196 S, 158 Tab. Bonn-Bad Godesberg.

KRAUSCH, H. D. (1961):

Die kontinentalen Steppenrasen (*Festucetalia vallesiacae*) in Brandenburg. – Feddes Repertorium Beih. 139, 167 – 227. Berlin.

-- (1969/70):

Die Pflanzengesellschaften des Stechlinsee-Gebietes. V Wälder, Hecken und Saumgesellschaften. – Limnologica (Berlin). 7/2, 397 – 454. Berlin.

KRAUSE, A. (1972):

Laubwaldgesellschaften im östlichen Hunsrück. – Dissertationes Botanicae 15. 117 S. Vaduz.

KRAUSE, W. (1968):

Die Heckenlandschaft der Westbaar. – Schriften des Vereins für die Geschichte der Baar 27, 82 – 100. Donaueschingen.

KRAUTER, K.-G. (1975):

Ökologische Aspekte in neuen Geographie-Büchern. Natur und Landschaft 50/4, Stuttgart.

KREUTZ, W. (1952):

Der Windschutz. Dortmund.

KRUEDENER, A. von und A. BECKER (1941):

Atlas standortkennzeichnender Pflanzen. Berlin 1941.

KUHN, K. (1937):

Die Pflanzengesellschaften im Neckargebiet der Schwäbischen Alb. Öhringen 1937.

KUHN, O. (1964):

Geologie von Bayern. 165 S. München.

KUHN, W. (1953):

Auswinterungsschäden in der Heckenlandschaft. – Umschau 53, 210 – 211.

-- (1953):

Hecken, Terrassen und Bodenzerstörung im hohen Vogelsberg. – Rhein-Mainische Forschungen 39. 54 S. Frankfurt.

KÜKENTHAL, G. (1944):

Zur Rubusflora Thüringens und der angrenzenden Teile Frankens. – Mitt. d. Thür. Bot. Ver. N. F. 51, 375 – 386. Weimar.

-- (1947):

Zur Brombeerflora des Bayerischen Waldes. – Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft 27, 141 – 143. München.

KÜPPERS, M. (1982):

Effects of day-to-day changes in root temperature on leaf conductance to water vapour and CO₂ assimilation rates of *Vigna unguiculata* L. Walp. Oecologia (Berl.) 52, 116 – 120. Berlin.

LANG, G. (1973):

Die Vegetation des westlichen Bodenseegebietes. Pflanzensoziologie 17. Jena.

LANGE, H. (1962):

Wildrosen im mittleren Westfalen. – Abhandlung aus dem Landesmuseum f. Naturkunde Münster 24/3, 44 – 71, Münster.

LARCHER, W. (1980):

Ökologie der Pflanzen. 3. Auflage, Stuttgart.

LAUTENSACH, H. (1950):

Feldheckenstudien in Westmecklenburg. – Petermann's Geographische Mitteilungen, Beih., 70 – 82. Gotha.

LEICHT, H. (1973):

Die geplanten Naturschutzgebiete in den Wiesentälern des Frankenwaldes. Diplomarbeit. Freising.

LEISCHNER, O. (1955):

Vergeßt die Hecken nicht! – Allgemeine Forstzeitschrift 16/17, 212 – 213. München.

LEUTENEGGER, G. und U. PFAENDLER (1980):

Hecken, Bachgehölze und Kiesgruben im Kanton Thurgau. 47 S. Frauenfeld.

LILLOTTE, F.-J. (1972):

Flurholzanbau in der Flurbereinigung. – Die Holzzucht, Zeitschr. f. Flurholzanbau und Pappelwirtsch. 26, 1 – 3. Hamburg.

- LIPPERT, W. (1978):
Zur Gliederung und Verbreitung der Gattung *Crataegus* in Bayern. – Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft 49, 165 – 198. München.
- LOHMEYER, W. (1949):
Die *Alliaria officinalis* – *Chaerophyllum temulum* – Assoziation. – Mitt. d. Flor.-Soz. Arb.-Gem. N. F. 1, 8 – 11. Stolzenau/Weser.
- (1953):
Beitrag zur Kenntnis der Pflanzengesellschaften in der Umgebung von Höxter an der Weser. – Mitt. d. Flor.-Soz. Arb.-Gem. N. F. 4, 59 – 75. Stolzenau/Weser.
- (1967):
Über den Stieleichen-Hainbuchenwald des Kernmünsterlandes und einige seiner Gehölz-Kontakt-Gesellschaften. – Schriftenreihe für Vegetationskunde 2, 161 – 180. Bad Godesberg.
- (1978):
Über schutzwürdige natürliche Schlehen-Liguster-Gebüsche mit Lorbeerseidelbast und einige ihrer Kontaktgesellschaften im Mittelrheingebiet. – Natur und Landschaft 53 (9), 271 – 277. Köln.
- und U. BOHN (1974):
Solitäräume im Bereich des extensiv genutzten Grünlandes der Hohen Rhön. – Natur und Landschaft 49 (9), 248 – 252. Bonn-Bad Godesberg.
- MALCUIT, G. (1929):
Les associations végétales de la vallée de la Lanterne. – Archives de Botanique 2 (6). Caen.
- MARQUARDT, G. (1950):
Die Schleswig-Holsteinische Knicklandschaft. Schriften des Geographischen Instituts der Universität Kiel XIII, Heft 13, 1 – 100. Kiel.
- MARSTALLER, R. (1969):
Die xerothermen Pflanzengesellschaften waldfreier Sonderstandorte im Buntsandsteingebiet des mittleren Saaletales (Thüringen). Hercynia N. F. 6 (3), 225 – 257. Leipzig.
- (1970):
Die natürlichen Saumgesellschaften des Verbandes *Geranium sanguinei* Th. Müller 61 der Muschelkalkgebiete Mittelthüringens. – Feddes Repertorium 81 (6 – 7), 437 – 455. Berlin.
- (1972):
Die Pflanzengesellschaften des Schönberges bei Reinstädt (Kreis Jena – Thüringen). – Wissensch. Zeitschrift der Univ. Jena, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe 21 (5/6), 1039 – 1087. Jena.
- MEHL, U. (1975/76):
Die Hecken im Landkreis Rhön/Grabfeld in Abhängigkeit von der Landnutzung. Diplomarbeit, 98 S., n. p. München – Weihenstephan.
- MELTZER, J. (1941):
Die Sanddorn-Liguster-Assoziation (*Hippophaeto-Ligustretum*). – Nederlandsch. Kruidkundig Archiv 51, 385 – 395. Groningen.
- MEYNEN, E. et. al. (1953 – 1962):
Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands, Bd. I und II. Bad Godesberg.
- MEYNIER, A. (1952):
Signification et évolution du Bocage. – Cahiers de l'information géographique 21, 37 – 46. Paris.
- MICHALSKY, A. (1975):
Die Querterrassierung im Weinbau und ihr Einfluß auf verschiedene kleinklimatische und pedologische Faktoren sowie die Leistung der Rebe. Dissertation, 158 S. Gießen.
- MILBRADT, J. (1977):
Hecken in unserer Landschaft. – Nutzlose Geländestreifen oder wertvolle ökonomisch-ökologische Ausgleichsflächen? – Jahresmitteilungen »Natur und Mensch« der Naturhistorischen Gesellschaft Nürnberg S. 43 – 47. Nürnberg.
- (1980):
Auswirkungen von Flurbereinigungsmaßnahmen im Landschaftshaushalt. – Cour. Forsch. Inst. Senckenberg 41, 221 – 235. Frankfurt.
- (1981):
Ist die Erhaltung einer traditionellen, nicht flurbereinigten Kulturlandschaft noch zeitgemäß? Überlegungen zur bisherigen Flurbereinigungspraxis im Hinblick auf Biotopvielfalt und Biotoperhalt. – Berichte der Naturwiss. Ges. Bayreuth Bd. 17, 77 – 102. Bayreuth.
- MILLER, R. u. RUESCH, J. (1960):
Zur Frage der Kohlensäureversorgung des Waldes. Forstwiss. Centralbl. 79, 42 – 62. Berlin.
- MISSONNIER, M. J. (1976):
Les Bocages. Histoire, Ecologie, Economie. 586 S. Rennes.
- MONTEGUT, J. (1976):
Le Bocage et les commensales des cultures. – Les Bocages, Coll. C.N.R.S., E.N.S.A., Université Rennes, 229 – 237. Rennes.
- MOOR, M. (1960 a):
Waldgesellschaften und ihre zugehörigen Mantelgebüsche am Mückenberg südlich von Basel. Bauhinia 1 (3), 211 – 221. Basel.
- (1960 b):
Zur Systematik der *Quercus-Fagetea*. – Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft N. F. 8: 263 – 293. Todenmann.
- (1975 a):
Die soziologisch-systematische Gliederung des Hirschen-Ahornwaldes. – Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland 34: 215 – 223. Karlsruhe.
- (1975 b):
Der Ulmen-Ahornwald (*Ulmus-Aceretum* Issler 26). – Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft 85: 187 – 203.
- (1975 c):
Ahornwälder im Jura und in den Alpen. – Phytocoenologia 2, 244 – 260. Stuttgart – Braunschweig 1975.

- MORAVEC, J. (1967):
Zu den azidophilen Trockenrasengesellschaften Südwestböhmens und Bemerkungen zur Syntaxonomie der Klasse Sedo-Scleranthetea. *Folia Geobot. Phytotax.* 2, 137 – 177. Praha.
- MÜCKENHAUSEN, E. (1954):
Die Bodenerosion durch Wasser in Deutschland im Vergleich zu anderen Ländern. – Wasser und Boden in der Landschaftspflege (Kronenburger Schriften), 17 – 47. Ratingen.
- MÜLLER, TH. (1956):
Versuche über die Windschutzwirkung von Hecken auf der Schwäbischen Alb. – Umschaudienst des Forschungsausschusses »Landschaftspflege und Landschaftsgestaltung« der Akademie für Raumforschung und Landesplanung 6. Jg. (1/2). 55 S. Hannover.
- (1962):
Die Saumgesellschaften der Klasse Trifolio-Geranietea sanguinei. *Mittl. Flor.-Soz. Arb.-Gem. N. F.* 9, 95 – 140. Stolzenau/Weser.
- (1966 a):
Die Wald-, Gebüsch-, Saum-, Trocken- und Halbtrockenrasengesellschaften des Spitzbergs. – In: Der Spitzberg bei Tübingen. Die Natur- und Landschaftsschutzgebiete Baden-Württembergs 3, 278 – 475. Ludwigsburg.
- (1966 b):
Vegetationskundliche Beobachtungen im Naturschutzgebiet Hohentwiel. – Veröffentl. der Landesstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg 34, 14 – 61. Ludwigsburg.
- (1974):
Gebüschgesellschaften im Taubergießengebiet. – In: Landesstelle für Naturschutz und Landschaftspflege (ed.): Das Taubergießengebiet. – Die Natur- u. Landschaftsschutzgebiete Baden-Württembergs 7. 644 S. Ludwigsburg.
- und GÖRS S. (1969):
Halbruderale Trocken- und Halbtrockenrasen. *Vegetatio* 18, 203 – 215. Den Haag.
- MÜLLER-HOHENSTEIN, K. (1971):
Die natürlichen Grundlagen der Landschaften Nordostbayerns. – In: Heller, H. (ed.): Exkursionen in Franken und Oberpfalz, S. 1 – 20. Erlangen.
- NÄGELI, W. (1941):
Über die Bedeutung von Windschutzstreifen zum Schutze landwirtschaftlicher Kulturen. – Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 11, 265 – 280.
- (1943):
Untersuchungen über die Windverhältnisse im Bereich von Windschutzstreifen. – Mitteilungen der Schweizerischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen 23, 223 – 276.
- (1946):
Weitere Untersuchungen über die Windverhältnisse im Bereich von Windschutzstreifen. – Mitteilungen der Schweizerischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen 24, 659 – 737.
- NATHAN, H. et al. (1964):
Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:500000. München.
- NEZADAL, W. (1975):
Ackerunkrautgesellschaften Nordostbayerns. *Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges.* 34, S. 17 – 149.
- NIESCHALK, A. und Ch. (1975):
Beiträge zur Kenntnis der Rosenflora Nordhessens. I: Der Formenkreis um *Rosa elliptica* TAUSCH (Keilblättrige Rose). – *Philippia* 2 (5), 299 – 316.
- (1978):
Beiträge zur Kenntnis der Rosenflora Nordhessens. II: Der Formenkreis um *Rosa agrestis* SAVI (Feldrose). – *Philippia* 3 (5), 389 – 407.
- (1980):
Beiträge zur Kenntnis der Rosenflora Nordhessens. III: Der Formenkreis um *Rosa micrantha* BORRER ex SM. (Kleinblütige Rose). – *Philippia* 4 (3), 213 – 233.
- (1981):
Beiträge zur Kenntnis der Rosenflora Nordhessens. IV: Der Formenkreis um *Rosa rubiginosa* L. (Wein-Rose). – *Philippia* 4 (5), 388 – 413.
- NORDIN, A. (1977):
Effects of low root temperature on ion uptake and ion translocation in wheat. *Physiol. Plant* 39 (4), 305 – 310.
- OBERDORFER, E. (1957):
Süddeutsche Pflanzengesellschaften. 564 S. Jena.
- (1968):
Assoziation, Gebietsassoziation, geographische Rasse. S. 124 – 141, In: Tüxen, R. (ed.): Pflanzensoziologische Systematik. Bericht über das Internationale Symposium in Stolzenau/Weser 1964 der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde. 347 S. Den Haag.
- (1972):
Die synsystematische Gliederung xerothermer Saum-, Busch- und Waldgesellschaften. – Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland 31, 87 – 90. Karlsruhe.
- (1977):
Süddeutsche Pflanzengesellschaften I. 311 S. Stuttgart, New York.
- (1978):
Süddeutsche Pflanzengesellschaften II. 345 S. Stuttgart, New York.
- (1979):
Pflanzensoziologische Exkursionsflora – 997 S. Stuttgart.
- (1980):
Neue Entwicklungen und Strömungen in der pflanzensoziologischen Systematik. – Berichte der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft, N. F. Heft 22, 11 – 18. Göttingen.

- et al. (1967):
Systematische Übersicht der westdeutschen Phanerogamen- und Gefäßkryptogamengesellschaften. Schriftenreihe für Vegetationskunde 2, 7 – 62. Bonn-Bad Godesberg.
- OLSCHOWY, G. (1968):
Zur Planung von Fernstraßen-Begrünungen. – Natur und Landschaft 43, 60 – 61. Bonn-Bad Godesberg.
- PAFFEN, K. (1940):
Heidevegetation und Ödlandwirtschaft in der Eifel. 272 S. – Beiträge zur Landeskunde der Rheinlande 3. Reihe (3). Bonn.
- PASSARGE, G. u. H. (1977):
Pflanzengesellschaften der Wiesen und Äcker im Brambacher Zipfel/Oberes Vogtland. Ber. Arb.gem. sächs. Bot. N. F. 11: S. 35 – 56. Halle/S.
- PASSARGE, H. (1956):
Vegetationskundliche Untersuchungen in Wäldern und Gehölzen der Elbaue. – Archiv für Forstwesen 5, 339 – 358. Berlin.
- (1957):
Vegetationskundliche Untersuchungen in der Wiesenlandschaft des nördlichen Havellandes. – Feddes Repertorium Beih. 137, 5 – 55. Berlin.
- (1964):
Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes I. Pflanzensoziologie 13, Jena.
- (1973):
Über azidophile Frangula-Gebüsche. – Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae 19, 255 – 267. Budapest.
- und G. HOFMANN (1968):
Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes II. – Pflanzensoziologie 16. 298 S. Jena.
- PFEIFFER, H. (1942):
Beiträge zur Kenntnis der Wall- und Feldhecken. – Nordelbingen 17/18, 345 – 385. Flensburg.
- (1955/56):
Pflanzensoziologische Untersuchungen an den Wacholdertriften und -hainen des Werratales. – Phytion 6, 264 – 274. Horn/Niederösterreich.
- PFLUG, W. (1953):
Der »aufgelöste Wald«. – Forst und Holz 8 (23 + 24), 344 – 360. Hannover.
- (1955):
Das Feldgehölz. Allgemeine Forstzeitschrift 10, S. 445–451. München.
- POLLARD, E. (1973):
Hedges. – Journal of Ecology 61, S. 343 – 352, Huntingdon.
- , HOOPER, M. D. and MOORE, N. W. (1974):
Hedges. London.
- PREISING, E. (1953):
Süddeutsche Borstgras- und Zwergstrauchheiden (Nardo-Callunetea). Mitt. flor.-soz. Arb.gem. N. F. 4: 112 – 123. Stolzenau/Weser.
- RAABE, E. W. (1952 a):
Über den »Affinitätswert« in der Pflanzensoziologie. Vegetatio 4, 53 – 68. Den Haag.
- (1952 b):
Unkraut kommt nicht aus dem Knick. – Die Heimat 59, 149 – 151. Flensburg.
- RASCHKE, K. (1979):
Movements of Stomata. In: W. Haupt, M. E. Feinleib (eds): Physiology of Movements; Encyclopedia of Plant Physiology, New Series Vol. 7.
- RAUH, W. (1938):
Über die Verzweigung ausläuferbildender Sträucher. Hercynia 1/2, 187 – 231. Halle/Saale.
- (1938):
Sträucher mit Ausläuferästen. – Hercynia 1/2, 216 – 231. Halle/Saale.
- (1950):
Morphologie der Nutzpflanzen. Heidelberg.
- RAUSCHERT, S. (1968):
Die xerothermen Gebüschgesellschaften Mitteldeutschlands. Diss. – Halle/S.
- REGIERUNG VON OBERFRANKEN, ABT. LANDWIRTSCHAFT (1978):
Die Landwirtschaft des Regierungsbezirks Oberfranken in Zahlen. Bayreuth.
- REICHEL, D. (1979):
Wuchsklima-Gliederung von Oberfranken. Berichte der ANL 3, 73 – 75. Laufen.
- REICHHOFF, L. und W. BÖHNERT (1978):
Zur Pflegeproblematik von Festuco-Brometea-, Sedo-Scleranthetea- und Corynephoretea-Gesellschaften in Naturschutzgebieten im Süden der DDR. – Archiv für Naturschutz und Landschaftsforschung 18, 81 – 102.
- REIF, A. (1982):
Die vegetationskundliche Gliederung und standörtliche Kennzeichnung nordbayerischer Heckengesellschaften, Dissertation. Bayreuth.
- (1983):
Nordbayerische Heckengesellschaften. – Hoppea, Denkschr. d. Regensb. Bot. Ges. 41, 3 – 204. Regensburg.
- und R. LÖSCH (1979):
Sukzessionen auf Sozialbrachflächen und in Jungfichtenpflanzungen im nördlichen Spessart. – Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft, N. F. Heft 21, 75 – 96. Göttingen.
- , E.-D. SCHULZE und K. ZAHNER (1982):
Der Einfluß des geologischen Untergrundes, der Hangneigung, der Feldgröße und der Flurbereinigung auf die Heckendichte in Oberfranken. – Berichte der ANL 6, 231 – 253. Laufen.

- RICHARD, J.-L. (1975):**
Les Groupement végétaux du Clos du Doubs (Jura suisse). – Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme der Schweiz 57, 71 S. Bern.
- RICHTER, G. (1965):**
Bodenerosion. Schäden und gefährdete Gebiete in der Bundesrepublik Deutschland. Herausgegeben von der Bundesanstalt für Landeskunde und Raumforschung, 592 S. Bad Godesberg.
- RICHTER, H. (1960):**
Hochraine, Steinrücken und Feldhecken im Erzgebirge. – Wissenschaftliche Veröffentlichungen des deutschen Instituts für Länderkunde N. F. 17/18, 283 – 321. Leipzig.
- RIVAS-GODAY, S. und B. CARBONELL (1961):**
Estudio de Vegetacion y Florula del Macizo de Gudar y Jabalambre. – Anales del Instituto Botanico A. J. Cavanilles, Tomo XIX. S. 67 – 77: Alianza 3.: Berberidion Br.-Bl. 50. Madrid.
- ROBINSON, D. N. (1968):**
Soil Erosion by Wind in Lincolnshire, March 1968. – East Midland Geographer 4/6 (30), 351 – 362. Nottingham.
- ROSER, W. (1962):**
Vegetations- und Standortsuntersuchungen im Weinbaugebiet der Muschelkalktäler Nordwürttembergs. – Veröffentlichungen der Landesstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg 30, 31 – 147. Ludwigsburg.
- ROTHMALER, W. (1976):**
Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und BRD. Kritischer Band. 811 S. Berlin.
- ROZE, F. (1979):**
Caracterisation et Evaluation de l'Importance des Haies lors des Préétudes écologiques aux opérations de remembrement. – Séminaire de Phytosociologie appliquée, Remembrement. Lille.
- RÜHL, A. (1967):**
Das Hessische Bergland. Eine forstlich-vegetationsgeographische Übersicht. – Forschungen zur Deutschen Landeskunde 161, 164 S. Bad Godesberg.
- RUNGE, F. (1967):**
Die Wirkung des »Abflämmens« von Brombeerhecken. – Natur und Heimat 27 (1), 45 – 48. Münster.
- (1969):
Über die Wirkung des Abflämmens von Wegrainen; in: TUXEN, R. (Edit.): Experimentelle Pflanzensoziologie. Ber. int. Symp. Rinteln, S. 213 – 224. Den Haag.
- (1973):
Änderungen der Strauchflora einer neu angelegten Wallhecke. – Natur und Heimat 33, 51 – 54. Münster.
- (1978):
Änderungen in den Naturschutzgebieten Westfalens und des Regierungsbezirks Osnabrück in den letzten 20 Jahren. – Mitteilungen der Landesanstalt für Ökologie, Landesentwicklung und Forstplanung 3 (10), 271 – 276. Recklinghausen.
- RUTTE, E. (1957):**
Einführung in die Geologie von Unterfranken. 168 S. Würzburg.
- SACHS, Lothar (1973):**
Angewandte Statistik. Berlin.
- SCAMONI, A. (1963):**
Einführung in die praktische Vegetationskunde. 2. Aufl., 236 S. Jena.
- u. H. PASSARGE (1959):
Gedanken zu einer natürlichen Ordnung der Waldgesellschaften. – Archiv für Forstwesen 8, 386 – 424. Berlin.
- SCHACK, H. (1930):**
Rubi Franconiae et Thuringiae. – Coburger Heimatkunde und Heimatgeschichte, 1. Teil: Heimatkunde 5, 9 – 122. Coburg.
- SCHENK, E. (1955):**
Bestimmungsflora der Deutschen Wildrosen I. – Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft N. F. Heft 5, 5 – 36. Stolzenau/Weser.
- (1957):
Bestimmungsflora der Deutschen Wildrosen II. – Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft N. F. Heft 6/7, 7 – 51. Stolzenau/Weser.
- SCHERZER, Conrad (1962):**
Franken. Nürnberg.
- SCHLÜTER, U. (1971):**
Über die Eignung einiger Gehölze als Busch- und Heckenlagen zur Sicherung schwach alkalischer mergelhaltiger Kalksteinböschungen und Lößlehm Böschungen. – Natur und Landschaft 46, 64 – 66. Bonn-Bad Godesberg.
- (1971):
Versuche über die Eignung von Gehölzen als Heckenanlagen zur Stabilisierung steiler Kippenböschungen aus saurem tertiärem Abraummaterial. – Landschaft und Stadt 1, 12 – 20. Stuttgart.
- SCHNEIDER, G. (1981):**
Pflanzensoziologische Untersuchungen der Hag-Gesellschaften in der montanen Egarten-Landschaft des Alpenvorlandes zwischen Isar und Inn. – Berichte der ANL 5, 138 – 155. Laufen.
- SCHNETZ, J. (1907/08):**
Die Rosenflora von Münnerstadt. – Ber. d. Bayer. Bot. Ges. 2, 44 – 47; 61 – 62; 112 ff. München.
- SCHÜTZE, Th. (1972):**
Die Brombeerarten und ihr soziologischer Wert. – Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz 47/2, 71 – 72. Leipzig.
- SCHULZE, E.-D. (1970):**
Der CO₂-Gaswechsel der Buche (*Fagus silvatica*) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. Flora 159, 177 – 232. Berlin.
- (1982):
Plant life forms and their carbon, water and nutrient re-

lations. In: Lange, O. L. et al. (eds): *Physiological Plant Ecology II: Water and carbon assimilation*. Berlin, in press.

SCHUSTER, H. J. (1980):

Analyse und Bewertung von Pflanzengesellschaften im südlichen Frankenjura. – *Dissertationes Botanicae* 53. Vaduz.

SCHUTZGEMEINSCHAFT DEUTSCHER WALD (1977):

Merkblatt über den Schutz der Hecken und Feldgehölze. Bund Naturschutz.

SCHWABE-BRAUN, A. (1980):

Eine pflanzenökologische Modelluntersuchung als Grundlage für Naturschutz und Planung. Weidfeld-Vegetation im Schwarzwald: Geschichte der Nutzung – Gesellschaften und ihre Komplexe – Bewertung für den Naturschutz. – *Urbs et Regio*, Kasseler Schriften zur Geografie und Planung 18. 212 S. Kassel.

SCHWERTMANN, U. et al. (1981):

Die Vorausschätzung des Bodenabtrags durch Wasser in Bayern. Bayer. Staatsministerium für Landwirtschaft, Ernährung und Forsten. München.

SCHWERTSCHLAGER, J. (1910):

Die Rosen des südlichen und mittleren Frankenjura: Ihr System und ihre phylogenetischen Beziehungen, erörtert mit Hinsicht auf die ganze Gattung *Rosa* und das allgemeine Deszendenzproblem. – Eichstätt.

– (1915):

Beobachtungen und Versuche zur Biologie der Rosenblüte und Rosenbefruchtung. – *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft* 15, 1 – 15. München.

SEBALD, I. (1980):

Bodenökologische Eigenschaften einiger Heckenstandorte auf Muschelkalk (bei Stadtsteinach). Zulassungsarbeit, 135 S., n. p. Bayreuth.

SEBALD, O. (1956):

Über Wachstum und Mineralstoffgehalt von Waldpflanzen in Wasser- und Sandkulturen bei abgestufter Azidität. *Mitt. der Württemb. Forstl. Versuchsanstalt* XIII, 1. Stuttgart.

SEIBERT, P. (1966):

Der Einfluß der Niederwaldwirtschaft auf die Vegetation. – In: Tüxen, R. (ed.): *Anthropogene Vegetation*. Den Haag.

– (1968):

Übersichtskarte der natürlichen Vegetationsgebiete von Bayern 1:500000 mit Erläuterungen. – *Schriftenreihe für Vegetationskunde* Heft 3. Bonn-Bad Godesberg.

– (1969):

Über das *Aceri-Fraxinetum* als vikariierende Gesellschaft des *Galio-Carpinetum* am Rande der Bayerischen Alpen. – *Scripta Geobotanica Vegetatio* 17. Göttingen.

SEIDL, H. (1954):

Die Heckenlandschaft. – *Natur und Land* 40, 25 – 34. Graz.

SEIFERT, A. (1944):

Die Heckenlandschaft. Potsdam.

SELTZER, E. (1975):

Untersuchungen über Struktur und Wachstum von Flurgehölzen in Oberbayern. – *Forschungsberichte der Forstl. Forschungsanstalt München* 23. München.

SISSINGH, G. (1950):

Onkruid-Associaties in Nederland. 'S Gravenhage.

STACE, C. C. (ed.) (1975):

Hybridization and the Flora of the British Isles. London, New York, San Francisco.

STEINER-HAREMAKER, I. und H. STEINER (1960):

Zur Verbreitung und geographischen Bedeutung der Grünhecken in der Schweiz. – *Geographica Helvetica* XVI, 61 – 76.

STEUBING, L. (1952):

Der Tau und seine Beeinflussung durch Windschutzanlagen. – *Biologisches Centralblatt* 5/6, 282 – 313. Berlin.

– (1955):

Untersuchungen über die Konkurrenzwirkung von Gehölzwurzeln auf Ackerkulturen. – *Plant and Soil* 7, 1 – 25. Den Haag.

– (1968):

Untersuchungen über den Einfluß von Windschutzhecken auf den Wärme- und Wasserhaushalt von Pflanzen und die Rückwirkungen auf Stoffwechselprozesse. – In: Tüxen R. (ed.): *Pflanzensoziologie und Landschaftsökologie*, 193 – 202. Den Haag.

– und D. BÄTJER (1963):

Pflanzenökologische Untersuchungen hinter Windschutzzäunen in der Wesermarsch. – *Meteorologische Rundschau* 16, 161 – 165. Offenbach.

– und W. R. MÜLLER-STOLL (1955):

Über die Beeinflussung der Standortfaktoren und der Ertragsbildung durch Windschutzstreifen an hochwüchsigen Nutzpflanzen. – *Angewandte Botanik* 29, 90 – 107. Berlin.

STÖCKER, G. (1966):

Über den Wert des Abbrennens von Rainen. *Naturschutz u. naturkundliche Heimatforschung in den Bez. Halle u. Magdebg.*, Bd. 3 (1).

STÖTZER, U. (1981):

Der Ködnitzer Weinberg. Zulassungsarbeit (n. p.), 53 S. Bayreuth.

STRENG, H. und P. SCHÖNFELDER (1978):

Ein heuristisches Computerprogramm zur Ordnung pflanzensoziologischer Tabellen. – *Hoppea*, *Denkschrift der Regensburger Botanischen Gesellschaft* 37, 407 – 433. Regensburg.

STRITZEL, O. (1958):

Schafe und Hecken. – *Ber. d. Naturwiss. Ges. Bayreuth* 10, 1 – 12. Bayreuth.

STROBL, W. (1978):

Zur Verbreitung von *Acer campestre* L. im Salzburger Alpenvorland. – Floristische Mitteilungen aus Salzburg 5, 3 – 8. Salzburg.

TERRASSON, F. et al. (1978):

Application des données écologiques à l'aménagement foncier dans le département de la Creuse. – Musée National d'Histoire Naturelle, Service de Conservation de la Nature. Paris.

– und G. TENDRON (1975):

Evolution et conservation des bocages européens. – Collection sauvegarde de la nature 8. 47 S. Strasbourg.

THAUER, W. (1954):

Morphologische Studien im Frankenwald und Frankenwaldvorland. – Mitteilungen der Fränkischen Geographischen Gesellschaft 1, 232 S.

TISCHLER, W. (1980):

Biologie der Kulturlandschaft. Stuttgart – New York.

TOBIAS, S. (1969):

Wie wirkt sich Windschutz auf Grünland aus? – Natur und Landschaft 44, 174 – 176. Bonn-Bad Godesberg.

TÜXEN, R. (1950):

Grundriß einer Systematik der nitrophilen Unkrautgesellschaften in der eurosibirischen Region Europas. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem., N. F. 2: S. 94 – 175. Stolzenau/Weser.

– (1952):

Hecken und Gebüsch. – Mitteilungen der Geographischen Gesellschaft Hamburg 50, 85 – 117. Hamburg.

– (1962):

Pflanzensoziologisch-systematische Überlegungen zu Jakucz, P. Die phytosoziologischen Verhältnisse der Flaumeichen-Buchenwälder Südostmitteleuropas. – Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft N. F. 9, Stolzenau/Weser.

– (1967):

Ausdauernde nitrophile Saumgesellschaften mit Mitteleuropas. Contrib. Botanic., Cluj.

– (1974):

Die Haselünner Kuhweide. Die Pflanzengesellschaften einer mittelalterlichen Gemeindeweide. – Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft N. F. 17, 69 – 102. Stolzenau/Weser.

– (ed.) (1968):

Pflanzensoziologische Systematik. – Den Haag.

– (ed.) (1969):

Experimentelle Pflanzensoziologie. Bericht über das Internationale Symposium in Rinteln. – Den Haag.

– (ed.): 1975:

Rhamno-Prunetea. – Bibliographia Phytosociologica Syntaxonomica 23. 181 S. Lehre.

– und A. NEUMANN (1950):

Lonicero-Rubion silvatici. – Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft N. F. 2, 169 – 171. Stolzenau/Weser.

– und W. LOHMEYER (1962):

Über Untereinheiten und Verflechtungen von Pflanzengesellschaften. – Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft N. F. 9, 53 – 56. Stolzenau/Weser.

TRAPP, E. (1938):

Untersuchungen über die Verteilung der Helligkeit in einem Buchenbestand. Meteorologische Zeitschrift/Bioklimatische Beiblätter 5, 153 – 158. Braunschweig.

TRAUTMANN, W. (1978):

Vegetation als lebender Bau- und Gestaltungsstoff an Verkehrswegen. Straßen und Autobahn 8, 348 – 355.

TRÖGER, K. (1960):

Die Steinrücken um Geising und Altenberg. – Sächsische Heimatblätter 6, 19 – 27. Dresden.

TROLL, C. (1951):

Heckenlandschaften im maritimen Grünlandgürtel und im Gäuland Mitteleuropas. – Erdkunde 5, 152 – 156. Bonn.

– (ed.) (1951):

Die Problematik der Heckenlandschaft. – Erdkunde 5, 105 – 151. Bonn.

TROLL, W. (1937):

Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Bd. 1, Teil 1: Vegetationsorgane. Berlin. Nachdruck 1967, Koeltz, Königstein/Ts.

TUTIN, T. G. et al. (1964 – 1980):

Flora Europaea, Vol. I – V Cambridge.

ULLMANN, I. (1977):

Die Vegetation des Südlichen Maindreiecks. – Hoppea, Denkschrift der Regensburger Botanischen Gesellschaft 36, 5 – 190. Regensburg.

– und J. O. FÖRST (1980):

Pflanzengesellschaften des NSG »Gangolfsberg« (Südliche Rhön) und seiner Randgebiete. – Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft N. F. 22, 87 – 110. Göttingen.

UNGER, H.-J. (1981):

Verpflanzungen von Hecken und Feldrainen im Rahmen der Flurbereinigung – erste Erfahrungen aus Bayern. – Natur und Landschaft 56 (9), 295 – 302. Bonn-Bad Godesberg.

VOLLRATH, H. (1955):

Die Pflanzenwelt des Fichtelgebirges und benachbarter Landschaften in geobotanischer Schau. Berichte der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft Bayreuth (1955–1957) 9, 5 – 250.

– (1974):

Flora und Vegetation des Helmberges nördlich von Straubing. – Hoppea, Denkschrift der Regensburger Botanischen Gesellschaft 33, 1 – 98. Regensburg.

WAGNER, H. (1969):

Zur Bewertung von Waldrand- u. Waldschlagarten. – Vegetatio 18, 91 – 103. Den Haag.

- WAHRIG, G. (1974):
Deutsches Wörterbuch. Gütersloh.
- WALTER, H. und H. LIETH (1967):
Klimadiagramm-Weltatlas. Jena.
- WALTHER, K. (1977):
Die Vegetation der Gemeindeweide Fuhlkarren bei Meetschow (Kreis Lüchow-Danneberg). – Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft N. F. 19/20, 253 – 268. Todenmann – Göttingen.
- WALZ, K. (1978):
Unkrautherd oder Äsungsquelle. Der Wert von Feldrainen und Böschungen. Aus: »Die Pirsch«, München.
- WANDEL, G. und E. MÜCKENHAUSEN (1951):
Neue vergleichende Untersuchungen über den Bodenabtrag an bewaldeten und unbewaldeten Hangflächen in Nordrheinland. – Geologisches Jahrbuch 65, 507 – 550. Hannover.
- WATT, A. S. (1976):
The ecological status of bracken. Bot. J. Linn. Soc. 73, 217 – 239.
- WEBER, H. E. (1967):
Über die Vegetation der Knicks in Schleswig-Holstein. – Mitteilungen der Arbeitsgem. Floristik Schleswig-Holstein und Hamburg 15. Kiel.
- (1972):
Die Gattung *Rubus* (Rosaceae) im nordwestlichen Europa vom Nordwestdeutschen Tiefland bis Skandinavien mit besonderer Berücksichtigung Schleswig-Holsteins. – Phanerogamarum Monographiae Tom. VII. 504 S. Lehre.
- (1974):
Eine neue Gebüschgesellschaft in Nordwestdeutschland und Gedanken zu einer Neugliederung der *Rhamno-Prunetea*. – Osnabrücker naturwissenschaftliche Mitteilungen 3, 143 – 150. Osnabrück.
- (1975):
Das expositionsbedingte Verhalten von Gehölzen und Hinweise für eine standortgerechte Artenwahl. – Natur und Landschaft 50, 187 – 193. Bonn-Bad Godesberg.
- (1977):
Beiträge zur Systematik der Brombeergebüsche auf potentiell natürlichen *Quercion robori-petraeae*-Standorten in Nordwestdeutschland. – Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft N. F. 19/20, 343 – 351. Todenmann – Göttingen.
- (1979 a):
Über einige häufige und wenig beachtete *Rubi sect. Corylifolii* (FÖCKE) FRID. in Mitteleuropa. – Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen 6, 101 – 122. Osnabrück.
- (1979 b):
Zur Taxonomie und Verbreitung einiger meist verkannter *Rubus*-Arten in Mitteleuropa. – Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Bremen 39, 153 – 183. Bremen.
- (1979 c):
Beitrag zur Kenntnis der *Rubi sect. Corylifolii* in Bayern und angrenzenden Gebieten. – Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft 50, 5 – 22. München.
- und R. WITTIG (1979):
Die *Rubus*-Flora des Fichtelgebirges. – Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft 50, 67 – 90. München.
- (1980):
Kritische Gattungen als Problem für die Syntaxonomie der *Rhamno-Prunetea* in Mitteleuropa. 10 S. Manuskript. Rinteln.
- WEIG, A. (1979/80):
Gruppenflurbereinigung Heiligenstadt. – Flurbereinigungsdirektion Bamberg. Bamberg.
- WENDT, H. (1951):
Der Einfluß der Hecken auf den landwirtschaftlichen Ertrag. – Erdkunde 5, 115 – 125. Bonn.
- WILMANN, O. (1973):
Ökologische Pflanzensoziologie. 288 S. Stuttgart.
- (1975):
Junge Änderungen des Kaiserstühler Halbtrockenrausens. Daten und Dokumente zum Umweltschutz Nr. 14, 15 – 22, Vorträge der Tagung über »Umweltforschung« der Universität Hohenheim. Stuttgart – Hohenheim.
- (1977):
Vegetation (des Kaiserstuhls; S. 80 – 215). – In: Landesstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg (ed.): Der Kaiserstuhl. Gesteine und Pflanzenwelt. 261 S. Ludwigsburg.
- , A. SCHWABE-BRAUN und M. EMTER (1979):
Struktur und Dynamik der Pflanzengesellschaften im Reutwaldgebiet des Mittleren Schwarzwaldes. – Documents phytosociologiques N. S. Vol. IV, 983 – 1024. Lille.
- WINTERHOFF, W. (1965):
Die Vegetation der Muschelkalkfeshänge im hessischen Werraabergland. – Veröffentl. der Landesstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg 33, 146 – 197. Ludwigsburg.
- WITSCHEL, M. (1980):
Xerothermvegetation und dealpine Vegetationskomplexe in Südbaden. – Beihefte zu den Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg 17, 212 S. Karlsruhe.
- WITTIG, R. (1976):
Die Gebüsch- und Saumgesellschaften der Wallhecken in der Westfälischen Bucht. – Abhandlungen aus dem Landesmuseum für Naturkunde zu Münster in Westfalen. 38 (3), 43 S., 27 Tab. Münster.
- (1979 a):
Lonicero-Rubion silvatici: Gebüschgesellschaften in potentiellen *Quercion robori-petraeae*-Gebieten. – Phytocoenologia 6 (Festband Tüxen), 344 – 351. Stuttgart – Braunschweig.

-- (1979 b):

Geschichte, Verbreitung und Funktion der westfälischen Wallhecken. – Natur- und Landschaftskunde Westfalen 15 (1), 1 – 9. Hamm.

-- (1979 c):

Probleme der Aufnahme und synsystematischen Einordnung großflächiger Saumgesellschaften und breiter, dichter Hecken, dargestellt am Beispiel von Artemisia- und Prunetalia-Gesellschaften. – Mitt. d. Flor.-Soz. Arb.-Gem. N. F. 21, 154 – 150. Göttingen.

WÖRLE, K. und P. MÜHLBAUER (1975):
Mathematisches Tafelwerk. München.

WOLF, G. (1980):

Zur Gehölzansiedlung und -ausbreitung auf Brachflächen. – Natur und Landschaft 55 (10), 375 – 380. Stuttgart.

WOLLERT, H. (1969):

Zur Verbreitung und zum soziologischen Verhalten des Feldahorns (*Acer campestre* L.) in Mittelmecklenburg. – Archiv für Forstwesen 18 (7), 719 – 730. Berlin.

-- (1970):

Zur soziologischen Gliederung und Stellung der Grenzhecken Mittelmecklenburgs und deren Säume. – Naturschutzarbeit in Mecklenburg 13, 92 – 100. Schwerin.

WULFFEN, v. (1958):

Vor- und Nachteile der Hecken für den Pflanzenwuchs. – Deutsche landwirtsch. Presse 70/10, 86 – 87. Berlin.

ZAHNER, K. (1982):

Der Einfluß des geologischen Untergrundes, der Hangneigung, der Feldgröße und der Flurbereinigung auf die Heckendichte in Oberfranken. – Zulassungsarbeit, Bayreuth.

ZIMMERMANN, R. (1975):

Einfluß des Flämmens auf einen Halbtrockenrasen im Kaiserstuhl. Natur und Landschaft, 50 (7): S. 183 – 187. Stuttgart.

ZUNDEL, R. (1969):

Aufbau und Behandlung von Waldmänteln. – Allgemeine Forstzeitschrift 24, 239 – 242. München.

