

Werden und Vergehen von Pflanzenarten vom Tertiär bis heute

Hansjörg KÜSTER

Einleitung

Genetische Vielfalt ist keine konstante Größe. Wie viele andere Parameter in der Biologie wandelt sie sich im Lauf der Zeit. Grundsätzlich nimmt die genetische Vielfalt im Lauf der Zeit zu; denn es treten immer wieder Mutationen auf, und Träger der Mutationen können durch eine lange dauernde Zeit der geographischen oder anders gearteten Isolation, in der es zu weiteren Mutationen kommt, genetisch voneinander separiert werden (grundlegende Diskussion bei STEBBINS 1966). Mutationen und Isolationen laufen immer wieder ab. Jedes Pflanzen- oder Tier-Taxon, das in diesen Prozess eingebunden ist, verändert dadurch im Lauf der Zeit seine genotypische und phänotypische Konstitution. Einige Taxa, die sich zu einem bestimmten Zeitpunkt herausgebildet haben, können durch andere allmählich verdrängt werden und aussterben. Zeitlich parallel bilden sich aber neue Formen heraus, so dass die Zahl an Taxa insgesamt weiter zunimmt.

Die Zahl der Tier- und Pflanzenarten, welche die genetische Vielfalt hervorbringt, ist kaum je zu ermitteln. Denn die Identifizierung von Tier- und Pflanzenarten ist zunächst einmal ein kultureller Prozess, ein Ergebnis der intensiven Beschäftigung des Taxonomen mit unterschiedlichen Taxa, die er erkennt und voneinander abgrenzt. Noch längst nicht alle Gruppen von Lebewesen sind taxonomisch erschöpfend bearbeitet worden; man kennt daher ihre aktuellen Artenzahlen nicht. Deswegen ist auch die komplette Zahl von Tier- und Pflanzenarten nicht bekannt und auch mutmaßlich nie zu ermitteln.

Die Erscheinungsformen von Tier- und Pflanzenarten verändern sich durch die immer wieder auftretenden Mutationen. Deshalb ist auch eine Art keine Konstante wie beispielsweise ein chemisches Element. Die Biologie unterscheidet sich dadurch von anderen die Naturphänomene beschreibenden Disziplinen, dass ihre Elemente zwar von physikalischen und chemischen Parametern determiniert sind, aber selbst keine Konstanten sind.

Diese grundsätzlichen Tatsachen müssen bekannt sein, wenn man sich über die Artenvielfalt und ihre Veränderung im Lauf der Zeit äußert. Es ist immer wieder notwendig, darüber entstehende Meinungen zu präzisieren.

Die Entwicklung der Biodiversität im Tertiär

Viele der uns heute vertrauten Blütenpflanzen der gemäßigten Zone entwickelten sich in der erdgeschichtlichen Epoche des Tertiär, die vor etwa 70 Millionen Jahren begann. Über die Entwicklung der Biodiversität in dieser Epoche geben Fossilien Aufschluß. Will man aus ihnen die Stammbäume der Lebewesen zusammensetzen, ergibt sich das grundsätzliche Problem, dass man nie genau in Erfahrung bringen kann, welche Typen von Fossilien sich zu einer Pflanzen- oder Tierart vereinen lassen. Die Fossilien liefern naturwissenschaftliche Evidenz, die Taxa, die daraus konstruiert werden, ergeben sich auf der Grundlage einer Interpretation, also auch durch einen kulturellen Prozess.

Man kann eindeutig erkennen, dass die Vielfalt an Formen der Blütenpflanzen im Tertiär ständig zunahm. Das Klima in Europa war viel wärmer als heute. Es herrschten tropische oder subtropische Verhältnisse, und die klimatischen Bedingungen veränderten sich viele Millionen Jahre lang nur unwesentlich; allmählich gingen allerdings die Temperaturen zurück. Gewächse der Tropen wie Palmen und Pflanzen mit Blättern, die eine für tropische Gewächse charakteristische Träufelspitze aufweisen, kamen am Beginn der Tertiär-Epoche in Mitteleuropa vor, wurden dann aber im Lauf der Zeit seltener. Am Ende des Tertiär wuchsen in Mitteleuropa nicht nur Vorläufer oder Verwandte sämtlicher Baumarten, die dort auch heute noch natürlicherweise vorhanden sind, sondern auch Pflanzenarten, die heute nur in den gemäßigten Breiten anderer Kontinente vorkommen: Zürgelnuß, Spindelbaum, Tulpenbaum, Magnolie, Erdbeerbaum, Götterbaum und Feigenbaum (MÄGDEFRAU 1968, KÜSTER 1998).

Die Biodiversität im Eiszeitalter

Am Ende des Tertiär kam es zu einer einschneidenden Veränderung der globalen Klimaentwicklung. Die Klimabedingungen waren nun nicht mehr über Jahrmillionen gleichartig oder ähnlich, sondern mehrmals erheblichen Veränderungen unterworfen. Phasenweise wurde es erheblich kälter, wobei die durchschnittliche Jahrestemperatur um etwa 10° sank, so dass sie in Mitteleuropa bei etwa 0°C oder etwas darunter lag. Dann wieder stieg die mittlere Jahrestemperatur auf etwa das Niveau an, das auch zu Ende des Tertiär geherrscht hatte; dieses Niveau

entspricht etwa demjenigen, das auch heute bei uns herrscht. Kalte und warme Phasen dauerten jeweils einige Jahrtausende oder Jahrzehntausende an; die Übergänge von kalten zu warmen Perioden und umgekehrt nahmen ebenfalls einige Jahrtausende in Anspruch. Die kalten Phasen werden als Kaltzeiten, Glaziale oder Eiszeiten bezeichnet, die warmen Perioden sind die Warmzeiten oder Interglaziale. In den Eiszeiten vergrößerte sich die Ausdehnung der Eismassen auf der Erde; Gletscher schoben sich weit in die Umgebung ihrer Bildungszentren hinaus. Wie oft sich die Gletscher ausbreiteten, wie viele Eiszeiten es gab, ist nicht bekannt; ihre Zahl dürfte bei etwa 13 oder 19 gelegen haben (KÜSTER 1998).

Hatten die Gletscher einmal weite Ausdehnung erreicht, wirkten sie wie riesige Kälteaggregate für große Teile der Erde. Sie stabilisierten die Temperatur in ihrer Umgebung für lange Zeit auf einem niedrigen Niveau. Viel Wasser aus den Weltmeeren war im Eis festgelegt, so dass der Meeresspiegel der Ozeane um über einhundert Meter unter dem heutigen Niveau zu liegen kam. Viel weniger Wasser als heute gelangte in die atmosphärische Zirkulation. Das Klima war daher nicht nur kälter, sondern auch trockener als heute.

In weiten Teilen der Erde konnte die Flora, die sich im Tertiär entwickelt hatte, während der Eiszeiten nicht mehr existieren. In der Umgebung der Gletscher kamen keine höherwüchsigen Gehölze mehr vor, sondern lediglich einjährige Kräuter mit einem kurzen Entwicklungszyklus und ausdauernde Pflanzenarten, die im Winter von Schnee bedeckt waren. Einige dieser Gewächse sind heute typisch für die Tundra; es kamen aber auch Pflanzen der Steppe in diesen Gebieten vor.

In den Warmzeiten konnten sich wärmeliebende Pflanzen wieder dort etablieren, wo es in der Kaltzeit zu kalt und zu trocken für sie war. Daher trat im Wechsel zwischen Kalt- und Warmzeiten ein Phänomen auf, das landläufig als „Wanderung“ von Pflanzenarten aus dem Süden in den Norden und umgekehrt beschrieben wird. Doch steht dahinter eine zu simple Vorstellung, denn selbstverständlich können Pflanzenarten nicht „wandern“.

Individuen, die zu einer Pflanzenart gerechnet werden, können sich aber an Orten etablieren, an denen die Art vorher noch nicht vorgekommen war. Wenn Pflanzen Früchte oder Samen hervorbringen, ist es leicht möglich, dass einige dieser Diasporen auch dort keimen, wo Abkömmlinge der betreffenden Art vorher noch nicht gewachsen waren. Die Verbreitungsgrenze einer Art kann sich dadurch ständig verändern, und das Areal, in dem eine Pflanzenart vorkommt, ist daher nicht konstant, sondern ständig in Ausdehnung begriffen. Allerdings kann dieses Areal auch begrenzt werden, etwa dadurch, dass klimatische Parameter jenseits bestimmter Grenzen ein Wachstum der Abkömmlinge einer Pflanzenart nicht

mehr zulassen oder dadurch, dass dort Abkömmlinge anderer Pflanzenarten vitaler sind.

Erlauben die sich verändernden klimatischen Bedingungen die Bildung von Früchten und Samen einer bestimmten Pflanzenart nicht mehr, wird diese Art benachteiligt; sie verjüngt sich nicht mehr und kann in der Folgezeit aussterben. Die sich ändernden klimatischen Bedingungen am Übergang zwischen Warm- und Kaltzeit ermöglichten an der südlichen Grenze des Areals einer Pflanzenart die Ausbreitung des Taxons, an der dem Gletscher zugewandten Grenze des Wuchsgebietes bildeten sich aber keine Früchte oder Samen mehr, so dass die Pflanzenart dort mit der Zeit ausstarb.

Am Übergang von einer kalten zu einer warmen Phase konnten ehemals von kaltem Klima geprägte Regionen neu von Individuen einer wärmeliebenden Art „erobert“ werden, während im wärmsten Teil des Wuchsgebietes sich eventuell andere Pflanzenarten besser etablieren konnten, die bei hohen Temperaturen noch vitaler sind. Möglich war aber auch, dass das Areal vieler Pflanzenarten in den Warmphasen sehr ausgedehnt war, in den Kaltphasen dagegen auf kleine Gebiete begrenzt. Es verschoben sich also allmählich die Grenzen der Wuchsgebiete von bestimmten Pflanzenarten, oder es kam zu Vergrößerungen und Verkleinerungen von Pflanzenarealen in Abhängigkeit von den klimatischen Veränderungen. Wenn ein Wuchsgebiet sehr geringe Ausdehnung angenommen hatte, nennt man es ein Refugium oder Eiszeit-Refugium einer Pflanzenart. Im Verlauf der Vergrößerungen und Verkleinerungen der Areale konnte es dazu kommen, dass ein ehemals geschlossenes Wuchsgebiet einer Pflanze in Teilgebiete zerrissen wurde, so dass die darin vorkommenden Individuen geographisch voneinander isoliert wurden. Kam es dann in den Teilarealen zu Mutationen, konnten sich genetisch und phänotypisch voneinander unterscheidbare Taxa, auch neue Pflanzenarten herausbilden.

Im Westen Eurasiens kam es im Wechsel von Warm- und Kaltzeiten zu besonders einschneidenden Veränderungen. Denn zwischen Mitteleuropa, Skandinavien und den Britischen Inseln liegen flache Schelfmeere, die bei einem um über einhundert Meter abgesenkten Meeresspiegel in denjenigen Bereichen, die frei von Gletschern sind, nicht mehr von Wasser erfüllt werden; die Schelfbereiche waren in den Eiszeiten Teile des Festlandes. Dies bedeutete nicht nur, dass alle Gebiete im Westen Eurasiens weiter vom Meer entfernt lagen und damit stärker vom kontinentalen Klima geprägt waren, sondern auch, dass der Golfstrom und der Nordatlantikstrom kein warmes Wasser aus den Tropen Mittelamerikas in die westeuropäischen Meere bringen konnten. Die klimatische Sonderstellung Westeuropas, die auf den erwärmenden Einfluss des Golfstromes zurückgeht, bestand damals nicht. Das Klima einer Eiszeit war also im Westen Eurasiens besonders stark gegenüber

dem heutigen Niveau abgesenkt. Und dort wurde die Temperatur auch auf besonders tiefem Niveau stabilisiert, weil dort sehr mächtige Eismassen lagen. Der Osten Sibiriens war nicht großräumig vergletschert, so dass sich dort die klimatischen Veränderungen des Eiszeitalters viel weniger deutlich bemerkbar machten.

In Europa waren ferner die Möglichkeiten für Vergrößerungen und Verkleinerungen von Pflanzenarealen aus geographischen Gründen eingeschränkt. Europa wird im Süden vom Mittelmeer begrenzt; daher war eine Ausweitung von Wuchsgebieten vieler Pflanzenarten in den Kaltzeiten nach Süden ausgeschlossen. Viele Pflanzenarten kamen in den Kaltzeiten nur in ganz kleinen „Refugien“ am Mittelmeer, in Südspanien, an den Küsten des Tyrrhenischen und Adriatischen Meeres, auf dem Balkan, in Kleinasien und im Umkreis vom Kaukasus vor. Auch eine Vergrößerung der Wuchsgebiete in den Warmphasen war nicht einfach. Denn nördlich an die Refugialgebiete der Pflanzenarten stoßen in Europa von Westen nach Osten verlaufende Hochgebirge, in denen sich viele wärmeliebende Pflanzenarten nicht etablieren konnten. Die Ausbreitung von Individuen einer Pflanzenart konnte nur durch enge Korridore nach Norden erfolgen, etwa durch die Burgundische Pforte im Westen der Alpen, entlang der Ausläufer der Ostalpen oder am Karpatenbogen entlang nach Nordwesten.

Im Verlauf der Wandlungen zwischen warmen und kalten Phasen gelang es Individuen vieler Taxa nicht, sich an Refugialstandorten im Mittelmeergebiet zu etablieren, entweder deswegen, weil Abkömmlinge anderer Arten dort vitaler waren oder weil zu wenige Individuen der betreffenden Pflanzenart dort die Kaltphase überdauerten, so dass die genetische Variabilität der Population am Reliktstandort unter eine bestimmte Mindestgröße absank, die für das weitere Überleben der Pflanzenart notwendig gewesen wäre. In der Übergangszeit von kalten zu warmen klimatischen Bedingungen gelang es ebenfalls nur einigen Taxa, die wieder besiedelbar gewordenen Gebiete zu „erobern“. Daher starben im Verlauf der Glazial-Interglazial-Zyklen zahlreiche Taxa von Pflanzen in Europa aus. Von Interglazial zu Interglazial, von Warmzeit zu Warmzeit wurde die Flora Mitteleuropas um mehrere Taxa ärmer (vgl. die Zusammenstellung bei LANG 1994). Aus diesem Grund lassen sich die Ablagerungen aus verschiedenen Interglazialen sehr gut unterscheiden. Gewisse Pflanzenarten breiteten sich in einigen Interglazialen nach Mitteleuropa aus, in anderen nicht. Dazu gehört zum Beispiel die Rotbuche (*Fagus sylvatica*), die im letzten Interglazial nördlich der Alpen nicht vorkam, wohl aber in älteren Interglazialen und auch im Postglazial, der Phase nach der letzten Eiszeit.

Im Lauf der Glazial-Interglazial-Zyklen wurden vor allem diejenigen Pflanzenarten bevorzugt, die die Fähigkeit besaßen, sich auf unterschiedliche klimatische Bedingungen und diverse Pflanzenstandorte

einstellen zu können. Ihre genetische Vielfalt nahm aber auch zu; bei vielen Taxa, die nicht nur an einem Refugialstandort die Eiszeiten überdauerten, sondern an mehreren zeitweise geographisch isolierten Stellen vorkamen, lässt sich feststellen, dass unterscheidbare Rassen entstanden. Sie bildeten bei der Wiederausbreitung der Pflanzenart wieder ein geschlossenes Areal, in dem es zu einer Vermischung von spezifischem genetischen Material kam, das sich durch Mutation und Selektion nur in einzelnen Refugialgebieten herausgebildet hatte. Dies lässt sich beispielsweise bei der Weißtanne (*Abies alba*) gut erkennen (KONNERT & BERGMANN 1995).

In anderen Bereichen der gemäßigten Zone der Erde herrschten andere Entwicklungsbedingungen für die Flora als im Westen Europas. An den Küsten Nordamerikas und in Ostasien reichte der Einfluss der Gletscher nicht so weit wie in Europa; dort wirkten sich auch die Veränderungen des Meeresspiegels nicht derart stark auf die Meeresströmungen aus wie in Europa. In Nordamerika und in Ostasien verlaufen die Gebirge in nord-südlicher Richtung, so dass eine Ausdehnung von Wuchsgebieten entlang von ihnen leichter möglich ist als in Europa. Mehr Taxa aus der artenreichen Tertiärflora blieben dort erhalten, die in Europa ausgestorben sind.

Pflanzenarten aus den gemäßigten Zonen Nordamerikas und Ostasiens lassen sich problemlos in Mitteleuropa kultivieren, weil sie ehemals zur Flora dieses Gebietes gehört hatten. Es zeigt sich daran, dass Tulpenbaum und Magnolie nicht aus physiologischen Gründen der mitteleuropäischen Flora heute natürlicherweise fehlen, sondern dass dies historische Ursachen hat: Als Folge der Glazial-Interglazial-Zyklen starben diese Taxa in Mitteleuropa aus. Sie können aber mit Erfolg unter den heutigen klimatischen Bedingungen in Mitteleuropa kultiviert werden.

Die Ausbreitung der Wälder in der Nacheiszeit

Auch nach der letzten Eiszeit, der Würm- oder Weichseleiszeit, die ihren Höhepunkt vor 20.000 bis 18.000 Jahren erreicht hatte, spielten sich grundlegende ökologische Veränderungen ab, die sich im Verlauf des Eiszeitalters schon mehrmals ereignet hatten. Wälder etablierten sich in weiten Teilen Europas, die von Baumarten aufgebaut wurden, die die Eiszeit in Refugien im Süden Europas überdauert hatten. Durch die Bildung der Wälder wurden die Wuchsgebiete vieler heliophiler Kräuter eingeschränkt, die unter dem dichten Laubdach der Bäume nur noch wenig Sonnenlicht erhielten, so dass über die Photosynthese nicht mehr genug Assimilate bereitgestellt werden konnten, die ein Überdauern dieser Pflanzen sicherten.

Weil dieser Prozess des ökologischen Wandels aber schon mehrfach abgelaufen war, waren in seinem Verlauf Taxa von Kräutern begünstigt worden, die sich darauf einstellen konnten. Nun wurden die

Wuchsgebiete vieler Taxa von krautigen Pflanzen auf Reliktstandorte oder Refugien begrenzt, an denen die Wälder nicht völlig geschlossen waren, beispielsweise auf Gebiete an den Ufern von Meeren, Seen und Flüssen, auf Felsköpfe, auf Gebiete im heutigen Skandinavien oder im Hochgebirge. In aller Regel bildeten sich in diesen Regionen keine scharfen Ränder von Wäldern, sondern Gradientensituationen zwischen Wald und Offenland in Form von Grenzökotonen.

Die Areale zahlreicher krautiger Pflanzenarten sind durch die Ausbreitung der Wälder disjunkt geworden, das heißt, in mehrere Teile zerrissen worden; auf diese Weise entstanden die arktisch-alpinen Wuchsgebiete, beispielsweise von der Silberwurz (*Dryas octopetala*). In der Eiszeit kam diese Pflanzenart in ganz Europa vor, nach der Ausbreitung der Wälder überdauerte die Art nur im Norden Europas sowie in den Alpen und in ihrer Umgebung.

Es wird derzeit viel darüber spekuliert, dass der Mensch am Ende der letzten Eiszeit verhindert haben soll, dass sich größere unbewaldete Gebiete in Europa erhalten konnten, weil er durch die damals sehr verfeinerten Jagdmethoden in der Lage war, große, Pflanzen fressende Säugetiere, sogenannte Megaherbivoren, auszurotten, die ohne Bejagung weite Gebiete offen gehalten hätten. Möglicherweise ist es tatsächlich zu einem derartigen „Overkill“ gekommen, doch ist bisher noch in keinem Fall schlüssig nachgewiesen worden, dass ein Zusammenhang zwischen Ausrottung von Megaherbivoren und der Ausbreitung von Wäldern besteht (vgl. POTT 1996). Es ist davon auszugehen, dass sich mit und ohne diesen möglichen „Overkill“ die Wälder früher oder später geschlossen hätten, genauso, wie dies ohne den Einfluss von Jagd und möglichem „Overkill“ auch am Ende aller vorhergegangenen Eiszeiten geschehen war.

Kiefern und Birken konnten sich fast überall in Europa etablieren; vor allem der Ausbreitungsprozess der Kiefer nahm dabei Jahrtausende in Anspruch (KÜSTER 1996). Die Areale anderer Gehölzarten blieben auf mehr oder weniger große Teile Europas beschränkt. Die Hasel verbreitete sich vor allem im Westen Europas, die Fichte im Osten. Die Tanne etablierte sich zunächst im Westen der Alpen, später erst im Osten des Gebirges. In Abhängigkeit von den unterschiedlichen Ausbreitungswegen der Pflanzen entwickelten sich im Lauf der Zeit unterschiedliche Identitäten von Regionen. Die Kiefer wurde im Westen Europas weiträumig durch Individuen anderer Pflanzenarten verdrängt, die sich unter dem Einfluss des ozeanischen Klimas besser entwickeln konnten als ein Nadelbaum (KÜSTER 1993). Schon vor etwa 9.000 Jahren stellten sich auch bereits Unterschiede der Vegetation im Südwesten und Südosten Mitteleuropas ein: In weiten Teilen des heutigen Bayerns kam damals bereits die Fichte vor, weiter im Westen war die Hasel besonders weit verbreitet, und es ist

frappierend, daß die Grenze zwischen dem damaligen Wuchsgebiet der Fichte und der Region mit reichlicher Verbreitung der Hasel weitgehend der heutigen Grenze zwischen Bayern und Schwaben ähnelt (KÜSTER 1990).

Die Entwicklung der Biodiversität unter dem Einfluss des Menschen

In der Nacheiszeit begann der Mensch, seine Umwelt in einer völlig anderen Art und Weise zu nutzen als in der Zeit zuvor. Einzelne Wildpflanzen, die in ihren Früchten, Samen oder Speicherorganen besonders große Mengen an Kohlehydraten, Fett oder Eiweiß aufwiesen und die sich daher für die menschliche Ernährung nutzen ließen, wurden zu Kulturpflanzen gemacht und auf Feldern angebaut. Es wurde notwendig, die Felder so lange zu bewachen, wie Kulturpflanzen auf ihnen heranwuchsen. Daher mussten sich die Ackerbauern in der Nähe ihrer Felder ansiedeln. Die ältesten Ackerbaukulturen bildeten sich in subtropischen Gebirgen heraus, wo die Mutationshäufigkeit wegen der starken Einstrahlung ultravioletten Lichtes besonders groß ist. Dort waren durch Mutationen Pflanzen mit großen Früchten und Samen entstanden, und dort war auch der Wald nicht völlig geschlossen. Die Wirtschaftsform des Ackerbaus wurde später in die Waldgebiete Europas übertragen. Dort mussten allerdings die Wälder gerodet werden, damit die idealen Wuchsbedingungen für Gewächse aus dem Vorderen Orient „simuliert“ werden konnten. Erstaunlicherweise konnte mit der Übertragung von Pflanzen aus dem Vorderen Orient nach Europa dort diejenige Ackerbauregion etabliert werden, die weltweit die größte ökologische Stabilität aufwies. Es mag sein, dass dies eine entscheidende Ursache dafür war, dass europäische Kultur eine weltweite Vormachtstellung erreichen konnte (KÜSTER 1995).

In Mitteleuropa entstanden die ersten bäuerlichen Siedlungen vor etwa 7000 Jahren. Wo der Wald gerodet wurde, kamen sofort fast alle Pflanzenarten vor, die den Schwerpunkt ihrer Verbreitung heute im Grünland haben und für Grünland charakteristisch sind; Untersuchungen von pflanzlichen Makroresten aus den Ablagerungen von vorgeschichtlichen Siedlungen zeigen dies (SPEIER 1996). Dieses Phänomen lässt sich nur so deuten, dass diese Pflanzenarten in der Zeit, in der die Wälder nahezu völlig geschlossen waren, dort reliktsch oder selten vorgekommen waren; die Rodung begünstigte ihre sofortige Wiederausbreitung.

Etwas anderes lässt sich bei Ackerunkräutern feststellen. Ihre Artenzahl war vor 7.000 Jahren noch recht gering. Im Lauf der folgenden Jahrtausende kamen zahlreiche weitere Arten von Ackerunkräutern hinzu (KÜSTER 1994). Dieser Prozess lässt sich mit der Zunahme der Vielfalt an Ackerstandorten parallelisieren. Während nämlich in der Anfangsphase des

Ackerbau in Mitteleuropa nur eine Bearbeitung von weitgehend steinfreien Lössböden möglich war, weil nur Werkzeug aus Stein, Knochen und Holz zur Verfügung stand, wurden in späteren Jahrtausenden, nach der Einführung diverser Metalle, aus denen auch Bodenbearbeitungsgeräte hergestellt werden konnten, auch steinigere und flachgründigere Böden in die Nutzung einbezogen. Flachgründige Kalkäcker wurden wohl erst im Mittelalter in größerem Ausmaß angelegt, und erstaunlicherweise sind erst für diese Epoche die charakteristischen Unkräuter nachweisbar, die wir nach der heutigen pflanzensoziologischen Terminologie dem *Caucalidion*-Verband zuordnen. Viele dieser Pflanzenarten sind vom Aussterben bedroht, mutmaßlich vor allem deswegen, weil die spezifischen Standortbedingungen flachgründiger Kalkäcker nicht mehr bestehen. Viele dieser Äcker werden nicht mehr genutzt, andere sind durch Düngung in nährstoffreichere Felder überführt worden (KÜSTER 1994).

Zunächst bestanden dörfliche Siedlungen und ihre Wirtschaftsflächen nicht permanent an den gleichen Orten. Sie wurden nach einigen Jahrzehnten der Nutzung verlagert. An anderer Stelle wurden neue Siedlungen und Äcker angelegt, und auf den verlassenen Flächen bildeten sich im Verlauf von Sekundärsukzessionen erneut Wälder. Bei der Neubildung von Wäldern konnten sich auch Pflanzenarten etablieren, die vorher in den betreffenden Regionen nicht vorgekommen waren. In Pollendiagrammen, die den Verlauf der Vegetationsgeschichte widerspiegeln, ist klar zu erkennen, dass sich die Rotbuche im Gebiet zwischen den Alpen und Nord- und Ostsee so lange ausbreiten konnte, wie Verlagerungen von Siedlungen und Wirtschaftsflächen sowie Sekundärsukzessionen von Wäldern nachweisbar sind, nämlich beginnend in der Anfangsphase des Ackerbaus und endend genau zu dem Zeitpunkt, als feste Siedlungsstrukturen in Europa etabliert wurden. Während der Römerzeit, in der Siedlungen nicht verlagert wurden, breitete sich die Buche nicht aus, und es gelang ihr auch keine weitere Ausbreitung in der Zeit seit dem frühen Mittelalter (KÜSTER 1996, 1997). Im östlichen Mitteleuropa wurde im Verlauf immer wieder ablaufender Sekundärsukzessionen die Hainbuche häufiger, in den Westalpen die Fichte.

Völlig andere ökologische Einflüsse bestanden in der Umgebung ortsfester Siedlungen. Dort wurden die einzelnen Nutzungsräume, Acker, Grünland und Wald, stets in der gleichen Weise genutzt. In den Wäldern wurden ab dieser Zeit Gehölzarten begünstigt, die auch nach häufiger und intensiver Nutzung noch wieder ausschlagen, in weiten Teilen Europas beispielsweise die Hainbuche. Die häufig wiederholte Nutzung immer der gleichen Waldparzellen für die Gewinnung von Holz für die Erzschnmelze hatte den gleichen Effekt; die Hainbuche wurde häufiger, die Buche seltener (POTT 1981, 1993).

Generell ist in den Pollendiagrammen und bei den Nachweisen von Pflanzenarten durch Makrorestanalysen feststellbar, dass die Vielfalt an Pflanzenarten unter dem Einfluss des Menschen jahrtausendlang zunahm. Immer neue Taxa von Pflanzen konnten sich auf neuen Typen von Standorten etablieren, die der Mensch im Lauf der Zeit angelegt hatte. Nicht nur die oben schon erwähnte Vielfalt der Ackerstandorte nahm zu. In der Umgebung ortsfester Siedlungen entstanden Wiesen, Gärten, Weinberge, Hopfen- und Obstgärten, immer mehr verschiedene Ruderalstandorte, Wegränder, Straßenränder, Böschungen, später Bahndämme, Hafen- und Industriegelände. Auf allen diesen Plätzen konnten sich charakteristische Pflanzenarten ansiedeln (KÜSTER 1995).

Obwohl es noch längst nicht gelingt, jede Pflanzenart an ihrem Pollenkorn zu erkennen, so ist doch generell feststellbar, dass die Zahl der Pollentypen in den Pollendiagrammen mit der Zeit zunimmt. Dies ist als eine klare Reflektion der Zunahme der Biodiversität in der Kulturlandschaft zu werten. Zu sehr verschiedenen Zeitpunkten kamen weitere Pflanzenarten nach Mitteleuropa. Die Einteilung dieser Pflanzenarten in Archäophyten (Neuankömmlinge vor der Entdeckung Amerikas) und Neophyten (Neuankömmlinge nach der Entdeckung Amerikas) ist dabei viel zu schematisch; sie ist überdies auf der Basis von Vermutungen getroffen worden, die in vielen Fällen genauer Nachprüfung, vor allem durch archäobotanische Fundnachweise, nicht standhalten (KÜSTER 1994).

Die Landwirtschaft wurde bis zur Einführung systematischer Düngung nicht nachhaltig betrieben. Den Böden wurden durch Landwirtschaft Nährstoffe entzogen, die nicht kompensiert werden konnten. Dadurch wurde die Anzahl der Standorttypen in der Agrarlandschaft erhöht; es gab Standorte, die besonders arm an organischen Nährstoffen waren und auf denen nur eine Heidenutzung betrieben werden konnte, weitere, auf denen die Bodenkrume durch Erosion weitgehend abgetragen war, so dass sie sehr flachgründig geworden waren, nährstoffarmes Grünland, auf dem sich nur Streuwiesennutzung betreiben ließ, und andere übernutzte Bereiche, auf denen sich zahlreiche Pflanzenarten behaupten konnten, die anspruchsvollen Konkurrenten auf nährstoffreicheren Standorten unterlegen waren und sind.

Eine besonders große Biodiversität hatte sich in Mitteleuropa im 19. und in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts herausgebildet. Die oben erwähnten Ruderalstandorte waren damals bereits vorhanden, es gab zahlreiche verschiedene übernutzte Bereiche in der Agrarlandschaft, wo keine nachhaltige Nutzung stattfand, also nicht gedüngt oder melioriert wurde, daneben aber auch intensiv genutzte Bereiche, wo der Nährstoffentzug oder fehlende Mineralstoffe durch Düngergaben kompensiert wurde. Verschiedene spezielle Formen der agrarischen Nutzung, die sich in den Jahrhunderten zuvor herausgebildet hatten, wur-

den noch betrieben, beispielsweise Nutzung von Nieder- und Hudewäldern, Streuwiesen, Schaftriften und Streuobstwiesen. Wo diese Nutzungsformen aufgegeben wurden, konnten ungestörte Sukzessionen ablaufen, wenn die genannten Bereiche nicht in Intensivnutzung überführt wurden oder aufgeforstet wurden. In dieser Zeit wurde die Biodiversität Mitteleuropas zum ersten Mal exakt und komplett erfasst (KÜSTER 1995).

Durch die systematische Düngung von Agrarflächen wurden seitdem frühere Standortunterschiede egalisiert. Im Grunde genommen wurden dadurch Agrarflächen erstmals nachhaltig genutzt; das Prinzip der Nachhaltigkeit besagt ja, dass einem Standort nur die Menge an Substanz entzogen werden darf, die durch Kompensation ersetzt wird und nachwächst. Die Erträge auf den intensiver genutzten Flächen stiegen erheblich an, so dass die Agrarflächen verkleinert werden konnten. Viele ehemals extensiv genutzte landwirtschaftliche Flächen wurden seit dem 19. Jahrhundert aufgeforstet; Zeugnis davon legen die älteren Wölbackerstrukturen ab, die man am Boden zahlreicher künstlich begründeter Wälder finden kann.

In Forsten und anderen dicht geschlossenen Wäldern, auf intensiv genutzten Äckern und Wiesen kommen nur recht wenige Pflanzenarten vor. Gegenüber dem Zustand des 19. und 20. Jahrhunderts ist eine Abnahme der Biodiversität deutlich erkennbar. Diese Abnahme der Zahl der Pflanzenarten wird genauso wie die erste vollständige Inventur der Arten aus dem 19. Jahrhundert genau durch Schriftzeugnisse erfasst. Die Arten-Inventuren sind die Grundlagen für die Roten Listen, mit deren Herausgabe vor der weiteren Abnahme der Biodiversität gewarnt wird.

Man muss sich aber im klaren darüber sein, dass die Inventare von Pflanzen- und Tierarten aus dem 19. und frühen 20. Jahrhundert keinen statischen Zustand von Umwelt beschreiben, der in einer „Guten alten Zeit“ lange dauernd geherrscht hat. Im Grunde genommen war diese Zeit genauso eine Zeit des Wandels wie alle anderen Perioden; das Nebeneinander von besonders zahlreichen verschiedenen Standorten mit einer besonders hohen Biodiversität bestand nur in einer kurzen Episode der Landschaftsgeschichte (KÜSTER 1995).

Konsequenzen aus der historischen Betrachtung zur Biodiversität

Mitteleuropa und viele andere Regionen der Erde sind seit Jahrtausenden von menschlicher Kultur geprägt. Die Ökosysteme sind vom Menschen erheblich verändert worden. Unter diesem menschlichen Einfluss entwickelte sich auch die Biodiversität. Die Areale zahlreicher Tier- und Pflanzenarten veränderten sich, indem sie größer oder kleiner wurden. Populationen wurden voneinander getrennt und entwickelten sich genetisch isoliert voneinander weiter.

Anthropogener Einfluss trug auf diese Weise zur Veränderung der Floren- und Faunengröße bei; Prozesse der Artbildung und des Aussterbens standen unter menschlichem Einfluss.

Den Roten Listen ist zu entnehmen, dass offenbar vor allem solche Arten vom Verschwinden bedroht sind, von denen wir annehmen, dass sie für unsere Umwelt besonders charakteristisch sind. Man könnte auch sagen, dass diese Pflanzen- und Tierarten für unsere Kultur besondere Bedeutung haben. Ein etwaiges Verschwinden von Taxa, die taxonomisch bzw. kulturell nie wahrgenommen wurden, wird nicht evident. Arten mit Bedeutung für unsere Kultur sind nicht nur mehr oder weniger eindeutig taxonomisch beschrieben, sondern es gibt auch Geschichten über sie (Wolf, Hase, Fischadler), sie haben Bedeutung in der Volksmedizin gehabt (Orchideen- und Enzianarten), oder sie sind Symbole für Landschaften (z.B. die Silberdistel für die Schwäbische Alb).

Zugleich haben sich weitere Neophyten ausgebreitet; daher ist eine generelle Abnahme der Artenvielfalt nicht zu beobachten. Es darf also nicht vor einer generellen Verringerung der Biodiversität in Mitteleuropa gewarnt werden; vielmehr muss klar gesagt werden, dass das Verschwinden von charakteristischen Pflanzen- und Tierarten verhindert werden muss, die Bedeutung für unsere Umwelt und unsere Kultur haben, also Identität stiften.

Wenn einem dieses Schutzziel am Herzen liegt, ist es notwendig, korrekt zu argumentieren. Berücksichtigt man die in diesem Artikel geäußerten Gedanken, die sich aus der historischen Betrachtung der Entwicklung von Ökosystemen ableiten lassen, wird deutlich, dass „Naturschutz“ im eigentlichen Sinne des Wortes nicht exakt das Schutzziel ist, das die aktuell vorhandene Biodiversität in Mitteleuropa erhält. Naturschutz im eigentlichen Sinn sollte den Wandel in unserer Umwelt und ein völliges Aufhören des menschlichen Einflusses zulassen. Im Verlauf dieses Wandels würden zahlreiche Tier- und Pflanzenarten verschwinden, die in früheren Jahrtausenden nur durch die Öffnung der Agrarlandschaft und deren intensive Nutzung in Mitteleuropa heimisch wurden. Zu solchen Pflanzenarten zählen zahlreiche Gewächse der Magerrasen, Heiden, Hude- und Niederwälder, Streuwiesen und Äcker auf flachgründigen Böden. Konsequenter betriebener Naturschutz in der Kulturlandschaft Mitteleuropas steht damit also, wenn man klar über die Ziele des Schutzes nachdenkt, einem Erhalt der Biodiversität entgegen.

Genauso wenig nützt eine immer wieder geforderte nachhaltige Nutzung der Landschaft dem Erhalt der zu großen Teilen kulturell beeinflussten Artenvielfalt. Will man die Vorkommen charakteristischer Pflanzenarten von Magerrasen erhalten, kommt es ja gerade darauf an, die Standorte nicht nachhaltig zu nutzen, damit die dort wachsenden schwachen Kon-

kurrenten weiterhin auf diesen Standorten vorkommen können.

Es ist eine Illusion, dass sich in der Kulturlandschaft die Ziele „konsequenter Naturschutz“ sowie „Erhalt von Landschafts-Identität und Artenvielfalt“ vereinen lassen. Diese Ziele widersprechen sich: Auf der selben Fläche kann nicht zugleich die Natur, die Identität einer Landschaft und die Biodiversität geschützt werden, und das kann nicht zugleich noch durch nachhaltige Landschaftsnutzung geschehen. Es ist wichtig, sich beim Schutz der vom Menschen schon lange beeinflussten Landschaft für die einen oder die anderen Schutzziele zu entscheiden.

Es ist einerseits möglich, die Identität einer Landschaft zu bewahren, aber dies kann nur durch Fortsetzung einer früher etablierten Nutzung geschehen, bei der ein Maximum an Nährstoffentzug stattfindet; dadurch bliebe das Bild eines Magerrasens oder einer Streuwiese in vertrauter Weise erhalten, und auch die für diese Ökosysteme charakteristischen Tier- und Pflanzenarten könnten weiterhin vorkommen. Gerade aber nachhaltige Landschaftsnutzung ist nicht gefragt, wenn es um den Schutz dieser Landschaften mit ihrer hohen Biodiversität geht!

Andererseits könnte man sich für konsequenten Naturschutz entscheiden und bestimmte Bereiche sich selbst überlassen. Zahlreiche unter Schutz stehende Pflanzen- und Tierarten werden dann verschwinden; statt dessen werden sich aber neue Arten entwickeln, die in der Zukunft charakteristisch für die sich neu entwickelnden Ökosysteme sein werden, in denen die „Natur regiert“, das heißt, Sukzessionen und Wandel ungehindert ablaufen können.

Welcher dieser beiden Wege eingeschlagen wird, muss auf der Basis eines Prozesses der Abwägung entschieden werden. Auf jeden Fall muss klar sein, dass man ein Vorkommen von geschützten und charakteristischen Pflanzen- und Tierarten, die für uns kulturelle Bedeutung haben, nur dann sichern kann, wenn man gerade keine nachhaltige Landschaftsnutzung bzw. ein „sustainable development“ propagiert. Ständiges Management der Flächen ist notwendig, es ist so weit wie möglich an frühere Nutzungsstrategien anzugleichen, und „Naturschutz“ im eigentlichen Sinne ist gerade dieses nicht.

Grundsätzlich anders zu beurteilen sind die Verhältnisse in Regionen, in denen Waldgebiete heute zum ersten Mal einer intensiven Nutzung zugeführt werden, wie dies in weiten Bereichen der Tropischen Regenwälder der Fall ist. Dort wird, wenn man die Nutzung verhindert und die Bereiche unter Naturschutz stellt, tatsächlich die bisher entstandene Artenvielfalt geschützt, die aber nicht die Artenvielfalt der Kulturlandschaft, sondern einer vom Menschen weitgehend unbeeinflussten Region ist. Auch kann man sich mit Recht darüber Gedanken machen, wie man eine nachhaltige Nutzung (auf niedrigem Niveau) in den Regenwäldern durchführt, ohne zahlreiche Arten

auszurotten. Dabei ist zu bedenken, dass die Tropischen Regenwälder während der Eiszeiten zwar ihre Ausdehnung veränderten, dass aber keine derart umfangreichen Arealverschiebungen der Pflanzen auftraten. Tropische Regenwälder konnten sich „ungestörter“ entwickeln; die dort vorkommenden Species mussten sich nicht in derart starkem Maße darin „bewähren“, neue Standorte zu „erobern“, wie dies für mitteleuropäische Pflanzen- und Tierarten der Fall ist. Pflanzenarten der Tropen sind daher erheblich empfindlicher gegen Veränderungen ihrer Umwelt als die Arten Mitteleuropas, unter denen nur solche zu finden sind, die mehrfache radikale Umweltveränderungen überdauerten.

In der Kulturlandschaft muss eine Entscheidung darüber gefällt werden, ob man künftig ihre Identität und Artenvielfalt schützen will oder ob man dort der Natur freien Lauf lassen will; nur in noch weitgehend oder völlig natürlichen Ökosystemen wie manchen Bereichen der tropischen Regenwälder lassen sich dagegen die verschiedenen Schutzziele, also Schutz der Natur, ihrer Biodiversität und der Identität der Landschaft, miteinander vereinigen. Es kommt darauf an, diesen grundsätzlichen Unterschied beim Schutz von Kultur- und Naturlandschaften klar zu erkennen, damit es gelingt, jeweils präzise Schutzziele für den Erhalt der Biodiversität zu formulieren.

Literatur

- KONNERT, Monika & Fritz BERGMANN (1995):
The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba*, Pinaceae) in relation to its migration history.- *Plant Syst. and Evol.* 196: 19-30.
- KÜSTER, Hansjörg (1990):
Gedanken zur Entstehung von Waldtypen in Süddeutschland.- *Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges.* 2: 25-43.
- (1993):
Die Entstehung von Vegetationsgrenzen zwischen dem östlichen und dem westlichen Mitteleuropa während des Postglazials.- Aus: LANG, Amei; Hermann PARZINGER & Hansjörg KÜSTER: Kulturen zwischen Ost und West. Das Ost-West-Verhältnis in vor- und frühgeschichtlicher Zeit und sein Einfluss auf Werden und Wandel des Kulturraums Mitteleuropa.- Akademie Verlag, Berlin: 473-492.
- (1994):
Vielfalt und Monotonie von Ackerstandorten und deren Auswirkungen auf die Unkrautflora. Eine Betrachtung aus der Sicht der historischen Geobotanik.- *Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg Sonderheft 1: Naturschutz in der Agrarlandschaft.* Potsdam 1994: 4-7.
- (1995):
Geschichte der Landschaft in Mitteleuropa.- Verlag C.H. Beck, München.
- (1996):
Auswirkungen von Klimaschwankungen und menschlicher Landschaftsnutzung auf die Arealverschiebung von Pflanzen und die Ausbildung mitteleuropäischer Wälder.- *Forstwiss. Cbl.* 115: 301-320.

———— (1997):

The role of farming in the postglacial expansion of beech and hornbeam in the oak woodlands of central Europe.- The Holocene 7: 239-242.

———— (1998):

Geschichte des Waldes.- Verlag C.H. Beck, München.

LANG, Gerhard (1994):

Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse. Verlag Gustav Fischer, Jena, Stuttgart, New York.

MÄGDEFRAU, Karl (1968):

Paläobiologie der Pflanzen. 4. Auflage.- Verlag Gustav Fischer, Stuttgart.

POTT, Richard (1981):

Der Einfluss der Niederholzwirtschaft auf die Physiognomie und die floristisch-soziologische Struktur von Kalkbuchenwäldern. Tuexenia 1: 233-244.

———— (1993):

Farbatlas Waldlandschaften. Ausgewählte Waldtypen und Waldgesellschaften unter dem Einfluss des Menschen.- Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.

———— (1997):

Von der Urlandschaft zur Kulturlandschaft - Entwicklung und Gestaltung mitteleuropäischer Kulturlandschaften durch den Menschen.- Verh. d. Ges. f. Ökologie 27: 5-26.

SPEIER, Martin (1996):

Paläoökologische Aspekte der Entstehung von Grünland in Mitteleuropa.- Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 8: 199-220.

STEBBINS, G. Ledyard (1966):

Processes of Organic Evolution.- Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Hansjörg Küster
Universität Hannover
Institut für Geobotanik
Nienburger Straße 17
D-30167 Hannover

Zum Titelbild:

Historische Darstellung des Waldrapps (*Geronticus eremita*) aus GESNER (1669): Vollkommenes Vogel-Buch, 2. Aufl., unveränderter Nachdruck der Ausgabe von 1669; Hannover (Schlüter).
(Foto: Dr. Walter Joswig, Aufnahme im Alpenzoo Innsbruck, 1994)

Der Waldrapp war im Mittelalter im Mittelmeergebiet weit verbreitet und kam auch in den Alpenländern, in Bayern und Baden-Württemberg vor. Eine Abkühlung des Klimas und die Verfolgung durch den Menschen wegen seines schmackhaften Fleisches führten jedoch bereits im siebzehnten Jahrhundert zum Aussterben der süddeutschen und alpinen Populationen. Im zwanzigsten Jahrhundert bewirkte vor allem der Einsatz von DDT und anderen Bioziden weitere Bestandsverluste. Nachdem 1989 auch die türkische Population erlosch, existieren heute nur noch drei kleine Bestände von insgesamt wenigen hundert Tieren in Marokko.

Mit Informationskampagnen in der Bevölkerung und strengen Schutzbestimmungen in den noch existierenden Habitaten wird seit 1992 versucht, diese hochgradig gefährdete Art vor dem endgültigen Aussterben zu bewahren. In Deutschland ist vor allem die Stiftung Europäisches Naturerbe, Radolfzell, an den Schutzmaßnahmen aktiv beteiligt.

Laufener Seminarbeiträge 3/00

Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

ISSN 0175 - 0852

ISBN 3-931175-58-8

Die Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege ist eine dem Geschäftsbereich des Bayerischen Staatsministeriums für Landesentwicklung und Umweltfragen angehörende Einrichtung.

Schriftleitung und Redaktion: Dr. Notker Mallach (ANL, Ref. 12) in Zusammenarbeit mit Dr. Josef Heringer (ANL)
Für die Einzelbeiträge zeichnen die jeweiligen Referenten verantwortlich.

Die Herstellung von Vervielfältigungen – auch auszugsweise – aus den Veröffentlichungen der Bayerischen Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege sowie deren Benutzung zur Herstellung anderer Veröffentlichungen bedürfen der schriftlichen Genehmigung.

Satz: Christina Brüderl (ANL)

Farbseiten: Hans Bleicher, Laufen

Druck und Bindung:

Druck auf Recyclingpapier (100% Altpapier)