

Veränderungen in montanen Borstgrasrasen durch Düngung und Brachlegung: *Antennaria dioica* und *Vaccinium vitis-idaea* als Indikatoren

– Angelika Schwabe –

Zusammenfassung

Durch vergleichende vegetationskundliche Untersuchungen in den Jahren 1977/78 und 1989 sowie Dauerquadrat-Untersuchungen konnte belegt werden, daß 2 Indikatorarten: *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. und *Vaccinium vitis-idaea* L. sehr viel rascher auf Düngungseinflüsse reagieren als die Phytocoenose (*Festuco-Genistetum sagittalis*).

Aktualistische Vergleiche der pflanzenverfügbaren N- und P-Gehalte im Oberboden belegen gering erhöhte Ammonium-Werte in Flächen, denen die beiden Arten inzwischen fehlen. Stärkere Rückgänge in Flächen mit Düngereinfluß zeigt auch *Calluna vulgaris*.

Schon bei geringen Intensitätssteigerungen der Rinderbeweidung wird *Antennaria* in dem dichter werden den Rasen verdrängt, *Vaccinium vitis-idaea* stirbt bei Faeces-Einwirkung ab.

In Brachen verhalten sich beide Arten verschieden: *Antennaria* vermag sich in höherwüchsigen Brachen nicht zu halten; *Vaccinium vitis-idaea* zeigt auch in Brachen gute Vitalität.

Antennaria dioica hat in extensiv beweideten Flächen und in Brachen unterschiedliche Wuchsformen: an offenen Stellen bildet die Pflanze oberirdische plagiotrop wachsende Stolonen; es können sich hier pro Jahr und Altrosette bis zu 5 junge Rosetten bilden. In höherwüchsigen Brachen wachsen die Stolonen orthotrop und bilden einen Rosettenschopf, der bald sein Wachstum einstellt. Die Keimraten sind nach experimentellen Untersuchungen sehr gering; eine Samenbank wird nach allen bisherigen Befunden auch anderer Autoren nicht aufgebaut.

Floristische Änderungen in Brachen, die auf atmogene N-Immissionen zurückgeführt werden könnten, sind (noch) nicht festzustellen. Auch die *Calluna*-Populationen haben sich hier halten können, und die Standorte weisen in den Brache-Untersuchungsflächen keine Vergrasungserscheinungen auf.

Antennaria dioica und *Vaccinium vitis-idaea* eignen sich als Monitor-Organismen für N-Dünger-freie Bewirtschaftung.

Abstract

It was possible to show by comparative phytosociological research in 1977/78 and 1989 and by permanent-plot investigations, that the reaction of two indicator species (*Antennaria dioica* and *Vaccinium vitis-idaea*) to fertilization is quicker than the reaction of the phytocoenosis in general (*Festuco-Genistetum sagittalis*).

Comparisons of N_{\min} and P_{\min} contents in the A_1 -horizon show slightly increased values of NH_4 -N in areas where both species were absent in 1989. Vanishing populations of *Calluna vulgaris* can also be recognized here.

Even if the increase of grazing intensity is low, *Antennaria* is displaced by the dense grass canopy while *Vaccinium vitis-idaea* dies from the direct influence of feces deposition.

Antennaria dioica and *Vaccinium vitis-idaea* show different behaviour in abandoned land. While *Antennaria* cannot exist at all, *Vaccinium vitis-idaea* still shows good vitality.

Antennaria shows different growth forms in extensively grazed areas and in fallow land, areas with gaps are characterized by creeping stolons with plagiotropic growth. In such situations *Antennaria* can produce up to five young rosettes per old rosette. In fallow land with tall grass the stolons grow orthotropically and produce a tuft of rosettes, which soon stops growing. Experiments have shown that the rates of germination are very low in such situations, and a soil seed bank has not been found by this or other authors.

Floristic changes in fallow land caused by atmogenic nitrogen immissions could not yet be identified including the continuation of the *Calluna* populations and the lack of increase of the grasses.

Antennaria dioica and *Vaccinium vitis-idaea* show themselves as indicator species for cultivation without N-fertilization.

Einführung

Änderungen der bäuerlichen Kulturlandschaft vollziehen sich oft schleichend und zunächst nicht sichtbar. Der geübte Vegetationskundler erkennt einen Gesellschaftswandel; noch feiner werden manche Änderungen jedoch durch Indikatororganismen indiziert, die schneller reagieren können als die gesamte Phytocoenose.

Im folgenden sollen zwei Arten vorgestellt werden, die nach den Ergebnissen langjähriger vergleichender Geländeuntersuchungen in Borstgrasrasen auf Intensivierung und Eutrophierung, in einem Falle auch auf Brachlegung, sehr empfindlich reagieren.

Diese Arbeit sei Hans ZEIDLER, der in besonderem Maße mit der traditionellen Kulturlandschaft seiner fränkischen Heimat verbunden ist, zu seinem 75. Geburtstag gewidmet.

In den Jahren 1976–79 wurde von der Autorin eine Bestandsaufnahme der Borstgrasrasen im Schwarzwald durchgeführt. Die herrschende montane Assoziation, das *Festuco-Genistetum sagittalis*, konnte mit 174 pflanzensoziologischen Aufnahmen dokumentiert werden (SCHWABE-BRAUN 1980). Die *Nardus*-Höhenform dieser Assoziation (800–1200 m ü.M.) enthielt in der Typischen Subassoziation (ohne Düngezeiger) auch *Antennaria dioica*. Das Katzenpfötchen trat in den Jahren 1977–78 insgesamt in 13 Aufnahmen auf. Daß die Pflanze früher im Schwarzwald sicherlich viel häufiger war, zeigen eine Reihe von Lokalnamen auch in Gebieten, wo die Pflanze heute fehlt oder fast erloschen ist (z.B. im Nordschwarzwald, weiteres Kniebisgebiet: „Himmelfahrtsblümle“ oder „Schebbele“) sowie der Brauch im gesamten Schwarzwald, Kränze aus *Antennaria* anzufertigen.

Dauerquadrat-Untersuchungen in einem *Festuco-Genistetum sagittalis* im mittleren Schwarzwald, das nur einmal mit Gülle gedüngt und dann extensiv beweidet wurde, belegten ein rasches Erlöschen einer *Antennaria*-Population nach Verdichtung des Rasens durch Zunahme der Gramineen (SCHWABE i. Dr.). In diesem Gebiet konnte auch der Rückgang von *Vaccinium vitis-idaea*, insbesondere nach Rinderfaeces-Einwirkung, festgestellt werden (SCHWABE l.c.). Diese Ergebnisse wiesen darauf hin, daß beide Arten wahrscheinlich feine Indikatoren für selbst sehr geringe Intensivierung und Eutrophierung sind.

Bereits SCHROETER (1926) bezeichnete *Antennaria dioica* als „Magerkeitszeiger par excellence“; BRAUN-BLANQUET (1949) erwähnt die Pflanze als charakteristische düngerfliehende Art des *Nardetum alpigenum typicum*. Eine Prüfung floristischer Daten zeigt im Atlas der Bundesrepublik von HAEUPLER & SCHÖNFELDER (1988) für den Nordteil der BRD bis zur Mainlinie, daß etwa 1/4 der Meßtischblätter mit Fundpunkten nach 1945 nicht mehr bestätigt wurden. Den Stand für Schleswig-Holstein gibt der Atlas von RAABE (1987) wieder: es sind hier 102 Rasterpunkte (jeweils 1/36 Meßtischblatt) erloschen oder seit 1945 nicht mehr bestätigt, 11 wurden nach 1960 nicht mehr gemeldet und 32 bestehen noch. Noch stärker sind in diesem Bundesland mit dominierender intensiver Weidewirtschaft die Rückgänge von *Vaccinium vitis-idaea*.

In England erlosch nach 1930 etwa die Hälfte der vorher bekannten Rasterpunkte von *Antennaria* (PERRING & WALTERS 1976). In den Niederlanden wurde der starke Rückgang von *Antennaria dioica* nach 1950 durch de VRIES (1982, zit. bei KOWARIK & SUKOPP 1984) belegt.

Der aktuelle Rückgang der Vorkommen von *Antennaria* in Südwestdeutschland ist sicherlich gravierend, vor allem in den kollin bis montanen Gebieten (bis 1200 m ü.M.). Für die Umgebung von Stuttgart konnte dieser Rückgang bereits früher durch KREH (1959, zit. bei HEGI 1964 ff.) namhaft gemacht werden. Im NSG Feldberg und Belchen finden sich hingegen in hochmontaner Lage, z.B. an den *Calluna*-reichen Südhängen, noch größere Populationen (Stand 1989).

Diese Befunde veranlaßten mich, einen Aufnahmevergleich *Antennaria dioica*- und *Vaccinium vitis-idaea*-reicher montaner Borstgrasrasen 1977/78 und 1989 durchzuführen. Von anderen Autoren gibt es meines Wissens keine Langzeituntersuchungen von *Antennaria*-Populationen aus den Mittelgebirgen; den Dauerflächen von WILMANNNS (s. WILMANNNS & MÜLLER 1977) und SCHIEFER (1981) fehlt die Pflanze.

Methoden und Ergebnisse des Aufnahmevergleichs

Insgesamt 13 pflanzensoziologische Aufnahmen von *Antennaria dioica*-reichen und 17 von *Vaccinium vitis-idaea*-reichen Flügelginsterweiden konnten wiederholt werden; ihre Lage wird in Abb. 1 wiedergegeben. Durch recht genaue Beschreibung der topographischen Lage der Flächen in meinen alten Aufnahmebüchern, Fotos, Vermerken fester Punkte (alte Weidezäune; Wege; Steinblöcke; Lesesteinhaufen) war es möglich, die Flächen mit geringen Unschärfen wiederzufinden. Es wurde in allen Fällen aber auch die Umgebung der Fläche sehr genau abgesucht und vermerkt, wenn die gesuchten Pflanzen noch vorkamen (Abb. 1 u. Tab. 1, Ausb. 1b).

Bei den 13 *Antennaria*-Aufnahmepaaren ergaben sich für *Antennaria* 1977/78–1989 folgende Paarungen (Braun-Blanquet-Zahlen): 2m–2m, 1–+, ++, 2m–0, 1–0, 1–0, 1–0, +-0, +-0, +-0, +-0, +-0, +-0. Vergleicht man die Kollektive der verschiedenen Jahre mit dem paarigen t-Test (s. SCHWABE et al. 1989), gibt es einen signifikanten Rückgang von *Antennaria* mit dem Signifikanzniveau von $\alpha = 0,01$.

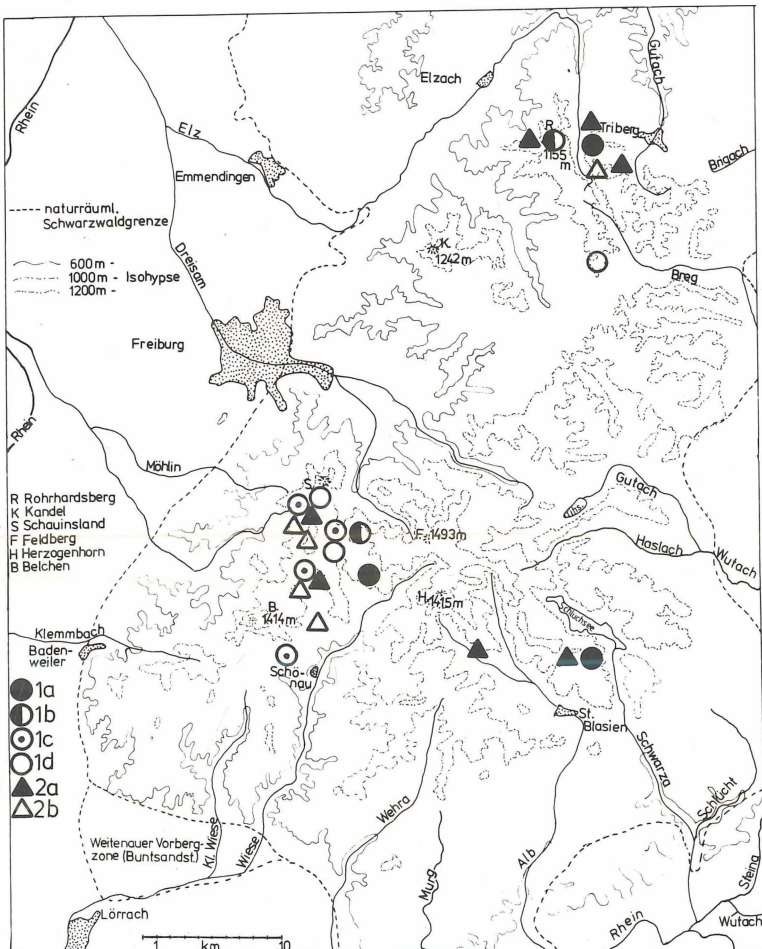


Abb. 1: Topographische Lage der *Antennaria dioica*- und *Vaccinium vitis-idaea*-reichen Aufnahmen 1977/78–1989 im montanen Schwarzwald (bis 1200 m ü.M.).

1a *Antennaria* 1989 noch vorhanden, 1b – nur noch im weiteren Gebiet von bis zu 500 m Entfernung vorhanden, 1c – 1989 fehlend, leicht gedüngte Bestände, 1d – 1989 fehlend, Brachen;
2a *Vaccinium vitis-idaea* 1989 noch vorhanden, 2b – fehlend (s. dazu Tab. 1).

Für *Vaccinium vitis-idaea* ließen sich folgende Paarungen feststellen: 2a-1, 1-1, 1-1, 1-1, 1-1, 1-+, 1-+, 1-+, +++, ++, 2a-0, 1-0, 1-0, 1-0, 1-0, 1-0, +0. Es ergibt sich hier ein signifikanter Rückgang mit dem Signifikanzniveau von $\alpha = 0,02$. 7 Aufnahmepaare konnten doppelt für beide Sippen ausgewertet werden.

Bei einem ersten Stetigkeitsvergleich der 13+13 *Antennaria*-Aufnahmen ergab sich ein heterogenes Bild; Koinzidenzen ließen sich erst nach Berücksichtigung der Bewirtschaftung in den letzten 11 Jahren finden. Änderungen waren z.T. nur bei Analyse der Deckungsgrade einzelner Arten erkennbar und zeigten sich noch nicht bei einem Stetigkeitsvergleich; daher wurden mittlere Deckungsgrade für einige diagnostisch wichtige Arten in Tab. 1 angegeben.

Die Aufnahmen mit *Antennaria dioica* lassen sich 4 Reaktionstypen zuordnen (Tab. 1):

Ausb. 1a: Hier ist *Antennaria* 1989 noch vertreten; die Beweidung ist sehr extensiv mit dem im Schwarzwald endemischen Hinterwälder oder Vorderwälder Vieh ohne Zufütterung und Düngerausbringung.

Ausb. 1b: *Antennaria* fehlt hier im Jahre 1989, ist aber im Gebiet noch vorhanden. Nur 2 Aufnahmepaare können hier zugeordnet werden; in beiden Fällen erfolgte eine einmalige Güllespritzung (Rohrhardsberg, Muggenbrunn) und eine Verstärkung der Weideintensität. Ein Auftreten von Düngezeigern ist nicht festzustellen, jedoch eine Abnahme von *Calluna* (Rückgang der mittleren Deckung um fast 20 %) und von *Carex pilulifera* zugunsten der Gräser *Nardus stricta* und *Festuca nigrescens* sowie von *Galium hircynicum*.

Ausb. 1c: Diese beweideten Flächen mit 1989 fehlender *Antennaria* zeichnen sich durch eine Zunahme von Dünge- und Nährstoffzeigern aus. Die mittlere Deckung aller Düngezeiger pro Aufnahme stieg von 5,6% auf 18,6%. Stark abgenommen haben in dieser Ausbildung *Pleurozium schreberi*, *Carex pilulifera* und *Deschampsia flexuosa*.

Ausb. 1d: Auch in Brachen, in denen keine Zunahme von Düngezeigern festzustellen war, erlosch *Antennaria*. Es kam hier vor allem zu einer Zunahme der Deckung von *Agrostis capillaris* und *Deschampsia flexuosa*. Diese Entwicklung ist typisch für wenig geneigte Brachen ohne Kammeis-Bildung in montanen Lagen. In einer Fläche am Brend, die noch vor 11 Jahren *Antennaria* enthielt, war nur noch eine Gräser-beherrschte Brache mit mehr als 50 % Deckung von *Deschampsia flexuosa* vorhanden (1120 m ü.M.).

Am Belchen- und Feldberg-Südhang können sich auch ohne Beweidung in *Calluna*-reichen Beständen und bei regelmäßiger Kammeis-Bildung, die offene Stellen schafft, *Antennaria*-Populationen halten. Dies gilt in noch höherem Maße für die subalpine Stufe; hier zeigten z.B. die *Antennaria*-Populationen auf Reservatsflächen im Schweizer Nationalpark (Graubünden) im *Nardetum alpigenum* der Alp la Schera über 26 Jahre eine hohe Persistenz (STÜSSI 1970).

Die Aufnahmen mit *Vaccinium vitis-idaea* lassen sich nur 2 Reaktionstypen zuordnen:

Ausb. 2a: In diesen Flächen war die Preiselbeere im Jahre 1989 noch nachweisbar. Es verbergen sich in dieser Gruppe – ganz im Gegensatz zu den *Antennaria*-Flächen – 2 Bewirtschaftungs-Typen: extensive, Rinder-beweidete Flächen (fast) ohne Düngereinfluß (7 Flächen) und Brachen (3 Flächen). *Vaccinium vitis-idaea* vermag sich in Brachen zu halten; die Zunahme von Schlagarten (*Senecio fuchsii*, *Rubus idaeus*) und von Gebüsch (*Salix x multinervis*, *Rubus fruticosus* agg.) zeigt hier jedoch die Sukzessionsrichtung an. In keinem Falle hatten die Populationen von *Vaccinium vitis-idaea* beträchtlich an Größe zugenommen, obwohl die Pflanze die Fähigkeit zur Klonbildung, insbesondere jedoch an offeneren Stellen, hat (RITCHIE 1955).

Ausb. 2b: Die Veränderungen in dieser Ausbildung, der die Preiselbeere 1989 fehlte, entsprechen denjenigen der Ausb. 1c. Die mittlere Deckung der Düngezeiger stieg von 1% auf 11%, die von *Calluna* nahm um 18% ab; auch Rückgänge von *Deschampsia flexuosa* und *Pleurozium schreberi* sowie eine Zunahme von *Festuca nigrescens* sind zu verzeichnen.

N- und P-Gehalte im Oberboden: aktualistischer Vergleich der Ausb. 1a (*Antennaria* noch vorhanden) und 1c (*Antennaria* erloschen)

In einem aktualistischen Vergleich wurden die pflanzenverfügbaren PO_4 -P-, NH_4 -N- und NO_3 -N-Gehalte aus dem A_1 -Horizont (0–5 cm) von Extensivweiden mit *Antennaria* (Typ 1a,

Tab. 1), solchen mit randlich noch vorkommender *Antennaria* und wenigen Düngezeigern (Typ 1b–c, Tab. 1) und beweideten Flächen, in denen *Antennaria* nachweislich in den letzten 12 Jahren erloschen ist (Typ 1c, Tab 1.), verglichen. Es handelt sich in allen Fällen um Moder-Braunerden.

Die PO₄-P-Bestimmung erfolgte photometrisch als Phosphormolybdänblau nach Ausschütteln mit Laktat, die NH₄-N-Bestimmung nach Extraktion mit 1%iger KAl(SO₄)₂-Lösung durch Destillation (VAPODEST titramatic der Fa. Gerhardt) und die NO₃-N-Bestimmung photometrisch nach Destillation mit konz. Schwefelsäure und Fluor-Phenol. Es wurden jeweils 3 Mischproben pro Fläche bearbeitet.

Die Analyse der aktuellen N- und P-Gehalte reicht zwar nicht aus, um den Stickstoff- und Phosphorhaushalt der Phytocoenose insgesamt beurteilen zu können, doch lassen sich damit Einflüsse der Düngung erkennen (s. dazu auch VOGEL 1981).

Abb. 2 zeigt die geringen PO₄-P- und NH₄-N-Werte von maximal 0,11 mg/100 g Trockenmasse bei den Proben, die von *Antennaria*-reichen Extensivweiden stammen. Bei den Flächen mit erloschener oder nur noch randlich vorkommender *Antennaria* sind entweder etwas erhöhte NH₄-N-Werte von über 0,2 mg/100 g TM oder höhere PO₄-P-Werte von über 0,2 mg/100 g TM festzustellen. Die NO₃-N-Gehalte waren in allen Proben unterhalb der Nachweisgrenze.

Auch die NH₄-N-Werte der Flächen mit Düngezeigern sind jedoch recht gering; dies belegt die besonders fein reagierenden Indikatorreigenschaften von *Antennaria dioica*. Durch Düngungseinflüsse wird die N-Mineralisationsrate rasch erhöht, ohne daß es sofort zu gravierenden floristischen Änderungen kommt. Vorhandene Arten, vor allem die Gramineen, reagieren mit oberirdischem Biomasse-Zuwachs; dies führt zu Verdichtungen der Grasnarbe, die von *Antennaria* nicht ertragen wird. Zunahmen der Biomasse-Produktion durch N-Gaben von variierter Form konnten von BÜCKING (1981) für *Deschampsia flexuosa* und *Nardus stricta* nachgewiesen werden.

Die Vergleichswerte in Flüssigmist-gedüngten ehemaligen Flügelginsterweiden (jetzt nachbeweidete Triseteten) betragen nach Analysen von FREUND (1987) im Schauinsland-Gebiet (Sept. 1986; in mg/100 g TM): 0.64 ± 0.17 NH₄-N, 0.10 ± 0.01 NO₃-N und 0.73 ± 0.15 PO₄-P (pH 5.60).

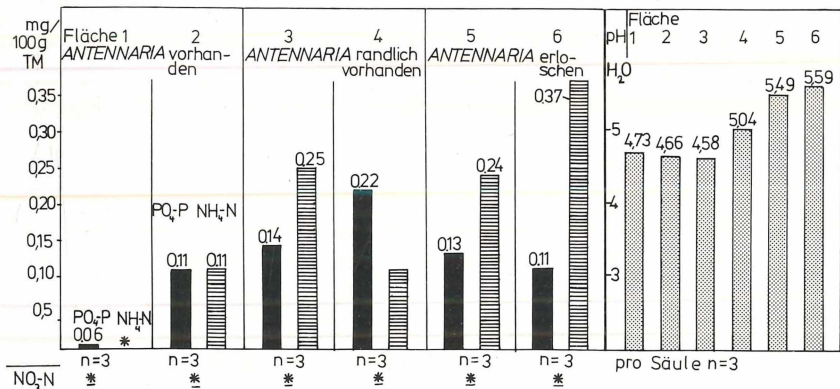


Abb. 2: Aktuelle pflanzenverfügbare Mineral-Stickstoff- und Mineral-Phosphor-Gehalte in Bodenproben (2–5 cm Tiefe, A_h-Horizont). * = unterhalb der Nachweisgrenze. Die Standardabweichung liegt jeweils zwischen 0.01 und maximal 0.06. Datum der Probenaufnahme und Analyse: 25. 9. 1989.

Fläche 1: Muggenbrunn-Schauinsland: *Festuco-Genistetum sagittalis typicum*, *Calluna*-Fazies; Fläche 2: Blasiwald: *F.-G.: typicum*, *Vaccinium vitis-idaea*- u. *Hylocomium splendens*-reiche Ausbildung; Fläche 3: Blasiwald: *F.-G.: Übergang typicum* zu *trifolietosum* mit wenigen Düngezeigern; Fläche 4: Muggenbrunn-Schauinsland: wie Fläche 3; Fläche 5: Muggenbrunn-Schauinsland: *F.-G. trifolietosum*; Fläche 6: Muggenbrunn-Schauinsland: wie Fläche 5.

Alle Flächen werden mit Rindern beweidet. Höhenlage der Flächen: 1000–1100 m ü.M.

Die pH-Werte liegen – mit einer Ausnahme – an den *Antennaria*-Standorten bei 4,7, an den Standorten mit inzwischen fehlender *Antennaria* zwischen 5,0 und 5,6. *Antennaria* ist jedoch überregional gesehen keinesfalls an niedrige pH-Werte gebunden, sondern tritt auch in Kalk-Trockenrasen bei pH > 7,2 auf, wenn es sich um lückige, konkurrenzarme Standorte handelt (KLAPP 1965). Letzteres wird auch durch die irische *Festuco-Brometea*-Gesellschaft, das *Antennarietum hibernicae*, belegt (BRAUN-BLANQUET & TÜXEN 1952); eine Eigenständigkeit von *Antennaria hibernica* Br.-Bl. besteht nach TUTIN et al. (1976) nicht, die „Sippe“ wird *Antennaria dioica* zugeordnet.

Zur Wuchsform und Populationsbiologie von *Antennaria dioica*

Antennaria dioica ist ein diözischer, mehrjähriger Rosetten-Hemikryptophyt mit oberirdischen Ausläufern, die sich bewurzeln können und Polykormone aufbauen. Die plagiotrop wachsenden Ausläufer bilden Blattrosetten; die aufrecht wachsenden fertilen Sproßachsen sind ebenfalls beblättert. BARKMAN (1988) ordnet die Pflanze in seiner differenzierten Wuchsformen-Typologie den „*Herbae*“, Untertyp „*Erectae scaposorosulatae*“ und zusammen mit *Ajuga reptans*, *Potentilla reptans* u.a. den „*Ajugids*“ zu.

Beobachtungen der Wuchsform zeigten, daß der typische Habitus mit kriechenden Ausläufern und reichlich sich bildenden Rosetten nur an lückigen Stellen vorkommt, so z. B. in *Calluna*-Beständen, an durch Viehtritt offenen Stellen, an lückig bewachsenen Böschungen, an Wegrändern ohne Nährstoffzufuhr, in den Alpen auch in Gletscher-Vorfeldern (s.u.). Bei voller Belichtung können die Rosetten jedes Jahr an derselben Stelle wiederaustreiben, sie entstehen dann in Mehrzahl in den Blattachseln der Vorjahresrosette. Außerdem bildet die Ausläufer Spitze jeweils junge, neue Rosetten an unverholzten Ausläufern (Abb. 3a). An offenen Stellen konnten wir an noch grünen Altrosetten 3 bis 5 diesjährige, noch unverholzte Ausläufer mit jeweils jungen, endständigen Rosetten finden (Abb. 3b).

Sobald ein Bereich eines solchen Polykormons überwachsen wird, treiben die Rosetten nicht mehr aus und sterben ab. Wenn sich immer wieder neue offene Stellen bilden, ist das Polykormon jedoch in der Lage, kleinräumig weiterzuwandern und diese zu erobern (Abb. 3a). Die Wachstumsgeschwindigkeit der Rosettenbildung wurde an einigen Exemplaren beobachtet: innerhalb von 6 Wochen konnten sich im August/September 1989 in Blattachseln der weiterhin grünen Altrosetten 4 Stolonen mit endständigen Rosetten von je 2 cm Länge bilden (zur Morphologie dieser Blattachsel-Austriebe s. Abb. 3b; die Beobachtungen wurden im Freiland an ausgepflanzten Exemplaren, 240 m ü.M., gemacht).

Eine Beziehung zwischen sexueller Fortpflanzung und Klonwachstum besteht nicht; diese konnte für *Hieracium pilosella* nachgewiesen werden, wo der Ausläufer- und Rosettenbildung die Bildung eines Blütenstandes vorausgeht (BISHOP et al. 1978).

Wenn offene Stellen fehlen, so in wüchsigen Borstgrasrasen mit geringem Düngereinfluß und in Brachen, reagiert *Antennaria* zunächst mit einer Änderung der Wuchsform. Die sonst am Boden kriechenden Ausläufer wachsen orthotrop und erreichen 15–20 cm Wuchshöhe (Abb. 4). Alle Rosettenblätter im unteren Teil des „Ausläufer-Stämmchens“ sterben ab; es bilden sich endständige, große schopffartige Rosetten (Abb. 5), deren Blättern der Weißfilz weitgehend fehlt. Generative Triebe konnten hier nie beobachtet werden.

Wie lang ein Überdauern dieser Pflanzen mit „Brachehabitus“ möglich ist, wird weiter verfolgt; es dürfte sich nur um 1 Jahr bis wenige Jahre handeln. Die Pflanze verhält sich ökologisch vollkommen anders als die in der Wuchsform ähnliche *Fragaria vesca*, die sogar in Brachen mit ihren Ausläufern und großen Rosettenblättern die Populationen vergrößert (SCHWABE et al. 1989).

Die karpellaten Blütenstände der Art werden von Syrphiden, Faltern und Grabwespen besucht (KNUTH 1899). Sexuelle Fortpflanzung ist bei *Antennaria dioica* – ganz im Gegensatz zu vielen anderen *Antennaria*-Sippen mit Agamospermie – die Regel (URBANSKA 1985).

Die Diasporen werden im Schwarzwald von Juni bis in den Herbst ausgebreitet mit Schwerpunkt im Juni/Juli. Einige Fruchtsände können jedoch sogar unter der Schneedecke als Wintersteher überdauern; dies berichtet auch MÜLLER-SCHNEIDER (1986) aus Graubünden.

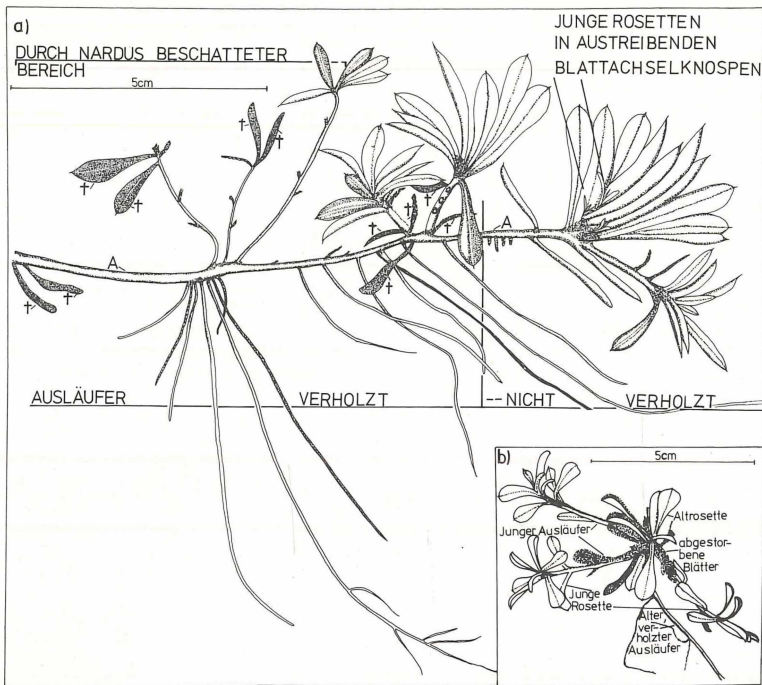


Abb. 3: a) Teil eines „wandernden“ Polykormons von *Antennaria dioica* mit abgestorbenen, weil durch *Nardus* beschatteten Trieben und der Stolonen-bildenden Rosette an einem lückigen, benachbarten Kleinstandort.

b) Bildung von jungen Rosetten und Stolonen, die aus den Blattachsen der Altrosette austreiben an einem lückigen Standort.

(A = Adventivwurzeln, † = abgestorbene Blätter).

Keimlinge treten in der Natur recht selten auf; es ist jedoch im Prinzip eine Fernbesiedlung durch Anemochorie möglich. So konnten wir im *Epilobietum fleischeri rhacomitriosum* des Morteratsch-Gletschervorfeldes (Graubünden) in einem seit 1920 eisfreien Bereich 3 *Antennaria*-Kolonien karpellater Pflanzen mit je 50 cm Polykormon-Durchmesser finden und in derselben Gesellschaft im seit 1945 eisfreien Bereich 7 kleine Kolonien. Die nächsten *Antennaria*-reichen Nardeten liegen hier mehrere 100 m weit entfernt. Eine dieser Kolonien bestand aus knapp 100 Einzelrosetten, 15 orthotrop wachsenden generativen Trieben und 76 karpellaten Blütenständen. Einige der zentral liegenden Rosetten waren wahrscheinlich durch Überalterung abgestorben.

Um die Keimfähigkeit und Jugendentwicklung zu studieren, wurden am 15. 8. 1989 600 Diasporen von *Antennaria* aus Schwarzwald-Herkünften ausgesät, die am 1. 7. 1989 gesammelt und bei Zimmertemperatur gehalten wurden. Das Substrat war Diasporen-freier Granit-Feinsand; die Schalen wurden abgedeckt im Freiland gehalten. Die Keimrate am 17. 10. 1989 lag bei den 6 Schalen zwischen 8% und 18% (im Mittel bei $12\% \pm 4,5\%$). Sie vergrößerte sich bis zum 1. 3. 1990 nicht. Offenbar vermögen die Diasporen gleich zu keimen und benötigen keine Keimruhe.

Anzuchten von v. UBISCH (1930) belegten, daß die Keimlinge bei Feuchtigkeit leicht schimmeln und die Pflanzen erst im 2. oder 3. Jahr oder noch später blühen.

Keimversuche von FOSSATI (1980) zeigten, daß *Antennaria* in Saatschalen nur sehr geringe Keimprozentraten erreicht, die zwischen 3% und 5% lagen. Sie waren etwa gleich hoch auf Silikat- und auf Kalksubstrat. In Petrischalen ergaben sich Prozentwerte von 48%. Die erste Rosettenbildung der Keimpflanzen erfolgte nach 3 Monaten; die Ausläuferbildung begann nach 9 Monaten. Auf Karbonatuntergrund trat nach

7 Monaten ein recht üppiges Wachstum auf und – im Gegensatz zu den Silikatanzuchten – blühten die Pflanzen nach 15 Monaten.

Eine direkte Schädigung von *Antennaria* durch Deposition von Rinderfaeces tritt zunächst nicht ein; die Pflanze luxuriert, verliert ihre weißgraue Behaarung, und sie kann sogar dünne Fladen von 2–3 cm Höhe mit etiolierenden Ausläufern durchstoßen (ähnlich wie *Arnica mon-*



Abb. 4: Oben: Typische Wuchsform von *Antennaria dioica* mit plagiotropem Wuchs und Stolonenbildung in lückigen Rasen oder auf vegetationsfreiem Substrat.

Unten: Wuchsform von *Antennaria dioica* in einer Brache des *Festuco-Genistetum sagittalis* mit orthotropem Wuchs und Bildung von endständigen „schopfigen“ Rosetten.

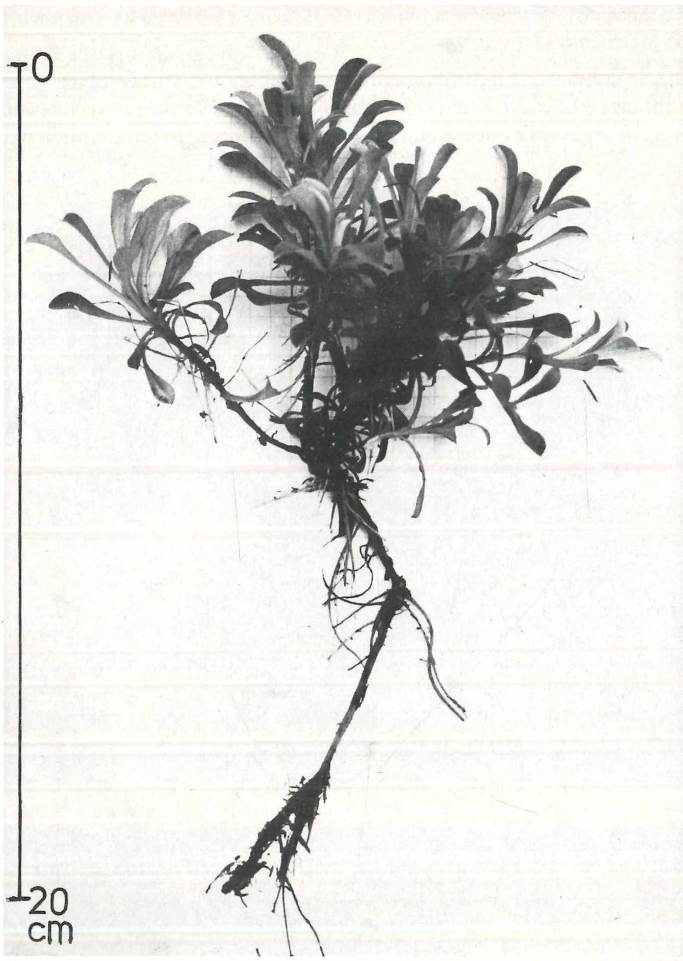


Abb. 5: Oberirdische Teile einer Brachepflanze von *Antennaria dioica* mit orthotrop wachsenden Ausläufern, an denen sich Blattreste befinden, mit vertrockneten Adventivwurzeln und schopfigen, endständigen Rosetten.

tana, s. SCHWABE i.Dr.). Anschließend schwindet sie jedoch nach dichterem Vegetations-schluß an diesen Stellen. Experimentelle leichte NPK-Düngung (ca. 10 kg N : 5 kg P : 5 kg K/ha) von 30 Tage alten Keimpflanzen führte innerhalb von weiteren 60 Tagen zu keinem deutlichen Wachstumsschub.

Nach den Keimversuchen von SCHÜTZ (1989) mit verschiedenen alpinen Compositen (u.a. auch *Antennaria dioica*) behalten die untersuchten Vertreter dieser Familie zumeist nur wenige Monate ihre Keimfähigkeit. Die Bildung einer persistenten Samenbank läßt sich für *Antennaria* praktisch ausschließen.

Die Empfindlichkeit von *Antennaria* gegenüber Düngungseinflüssen und Dichterwerden der Vegetation läßt sich zusammenfassend begründen:

- a) *Antennaria* kann nur offene Stellen „besetzt halten“ und höchstens durch Polykormonwachstum sehr nahe liegende, sich neu bildende offene Stellen erobern.
- b) Bei Dichter- und Höherwerden der Vegetation verliert die Pflanze die Fähigkeit zum Polykormonwachstum.

c) Neue offene Stellen können nicht aus der Samenbank besiedelt werden.

d) Die niedrigen Keimraten und die Notwendigkeit offener Stellen machen eine Keimung zu einem seltenen Ereignis.

Das Lebensmuster von *Antennaria dioica* zeigt somit eine für mittlere Standorte mit starker intraspezifischen Konkurrenz ungünstige Kombination von a) Merkmalen der K-Selektion und b) Merkmalen der r-Selektion. Zu a) wären geringe Keimrate, langsame Entwicklung, nach FOSSATI (1980) und den eigenen Ergebnissen geringe Sterberate etablierter Keimlinge zu nennen, zu b) geringe Konkurrenzkraft und relativ hohe Diasporenproduktion mit der geringen Chance einer Fernbesiedlung (s.o.). Diese Eigenschaften sind in Anpassung an die Bedingungen der Primärstandorte der Pflanze in der subalpinen Stufe (lückige Gesellschaften der *Caricetea curvulae*) entstanden.

Im Schwarzwald liegen die Primärstandorte an windexponierten Graten (Baldenweger Buck im Feldberg-Gebiet mit *Cetraria cucullata*), vielleicht auch an *Calluna*-reichen Moorrändern und an Felsköpfen mit Silikat-Magerrasen. Der Mensch schaffte der Pflanze seit dem Mittelalter Raum mit Rodungen und Dünger-freier Allmendweide. Durch Düngungs- und allgemein Intensivierungsmaßnahmen mit Verdichtung der Grasnarben ist die ursprünglich hemerophile Pflanze zurückgegangen oder erloschen und somit als pseudohemerophob einzustufen.

Als Beispiel für das Modell eines Primärstandortes im Bereich von Felsköpfen sei die folgende Einzelaufnahme wiedergegeben:

13. 9. 1989. *Festuco-Genistetum sagittalis cladonietosum*: Muggenbrunn, SW 10°, 6 m²; Vegetationsbed. gesamt 90%, Phanerogamen 60%, Kryptogamen 40%.

pH im Oberboden: 4.7.

Deschampsia flexuosa 2a. 2, *Agrostis capillaris* 2 m.2, *Carex pilulifera* 2 m.2, *Nardus stricta* 1.2, *Festuca nigrescens* 1.2, *Anthoxanthum odoratum* 1.1, *Antennaria dioica* 2a.2–3, *Calluna vulgaris* 2a.2, *Vaccinium myrtillus* 2a.2, *Potentilla erecta* 2m.2, *Galium hircynicum* 2m.2, *Viola canina* 1.2, *Hieracium pilosella* 1.2, *Campanula rotundifolia* 1.1, *Arnica montana* 1.1–2, *Carlina acaulis* +, *Veronica officinalis* +.2, *Euphrasia rostkoviana* +°, *Cladonia rangiferina* 2b, *Cladonia arbuscula* 2a, *Cetraria islandica* 2m, *Pleurozium schreberi* 2a, *Polytrichum formosum* 2m.

Nährstoffansprüche von *Vaccinium vitis-idaea*

BÜCKING (1981, 1985) konnte experimentell mit Kulturversuchen nachweisen, daß die Wuchsleistung von *Vaccinium vitis-idaea* mit steigenden N-Gaben (Ammonium und/oder Nitrat) abnimmt, ganz im Gegensatz zu *Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa*, *Nardus stricta*, die ebenfalls untersucht wurden und deren Wuchsleistung zunahm. Obwohl beide Arten Mykorrhiza-Pflanzen sind, verhalten sie sich ganz verschieden. *Vaccinium vitis-idaea* ist somit im strengen Sinne als nitrophob einzustufen.

Dauerquadrat-Untersuchungen und Untersuchungen von Rinderfaeces-Stellen auf dem Rohrhardsberg (mittlerer Schwarzwald) dokumentierten den starken Rückgang der Pflanze nach Güllespritzung und Wiederbeweidung eines *Festuco-Genistetum sagittalis typicum* (SCHWABE i.Dr.). Eine daneben liegende Brache dieser Gesellschaft zeigt hohe Stetigkeit und größere Populationen der Pflanze (SCHWABE l.c.).

Direkte Schädigung durch Rinder-Faeces konnte an verschiedenen Stellen im gesamten Schwarzwald festgestellt werden; kontrollierte Pflanzen auf dem Rohrhardsberg trieben nicht wieder aus. Dennoch reagiert *Vaccinium vitis-idaea* nicht ganz so empfindlich wie *Antennaria dioica* auf Düngungseinflüsse. Es gibt ein kurzzeitiges Transitionsstadium, wo die Pflanze noch im *Festuco-Genistetum trifolietosum* vorkommen kann (Abb. 6); dies wurde z.B. von SCHUH-WERK (1988 u. Tab. n.p.) belegt.

Schlußbemerkungen

Es zeigt sich, daß *Antennaria dioica* und *Vaccinium vitis-idaea* sehr empfindlich gegenüber direkten und indirekten Einwirkungen von Nährstoffeinträgen sind; auf Brachlegung reagieren beide Arten vollkommen verschieden (Abb. 6).

← Brachlegung	keine Düngung	zunehm. Düngung	
Assoziationsniveau:			ALCHE- MILLO-CY- NOSURETUM
<i>FESTUCO - GENISTETUM SAGITTALIS</i>			
Subassniveauphase:			
Phase: <i>Desch. flexuosa</i>	Über- gang	<i>TYPICUM</i>	Über- gang <i>TRIFOLIETOSUM</i>
Indikatorart:			
		<i>Antennaria dioica</i>	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>		---	

Abb. 6: Schematische Darstellung des Verhaltens von *Antennaria dioica* und *Vaccinium vitis-idaea* gegenüber Düngung in Bezug zur Phytocoenose.

Die Frage, ob die Nährstoffeinträge hier mit Sicherheit aus Güllespritzungen stammen oder ob auch atmogene N-Immissionen ausschlaggebend für diese Vegetationsveränderungen sind, kann ebenfalls beantwortet werden. Wenn solche atmogenen N-Immissionen für die hier beobachteten Vegetationsveränderungen ausschlaggebend wären, müßten sich auch Veränderungen in Brachen zeigen und dann dürften intakte *Antennaria*-reiche Vegetationstypen und veränderte mit Düngezeigern auch nicht – unter unterschiedlicher Bewirtschaftung – eng benachbart an derselben Lokalität auftreten. Für letzteres gibt es jedoch das eindrucksvolle Beispiel einer sehr mageren, *Antennaria*-reichen Flügelginsterweide ohne Düngezeiger, sowie gezäunt im unteren Teil der Fläche bei Muggenbrunn einen Anfang der 80er Jahre Gülle-gedüngten Bereich mit veränderter Vegetation vom Typ 1a2 (Tab. 1). Daß auch atmogene Immissionen als Stressoren modifizierend einwirken, z.B. über eine Schwächung der Vitalität von *Calluna* (STEBING & BUCHWALD 1989), kann nicht ausgeschlossen werden. Es gibt jedoch im Schwarzwald noch sehr vitale *Calluna*-Populationen (Menzenschwand, Blasiwald, Belchen-Südhang), die keine Tendenzen zur „Vergrasung“ zeigen.

Eine Auswertung der Brachen (Tab. 1, Typ 1c, 2a p.p.) im Hinblick auf das Verhalten von *Calluna* zeigt die Paarungen (jeweils 1977/78–89): 1–+, +–0, 2a–2a, 1–1, 1–2a und 1–1; Schauinsland, Muggenbrunn, Bernau, Brend, Schonach). Signifikante Änderungen der *Calluna*-Populationen sind hier nicht feststellbar. In den beweideten Flächen, in denen sich *Antennaria* und *Vaccinium vitis-idaea* gehalten haben, ergaben sich für *Calluna* die Paarungen: 1–1, 2a–2a, +–1, 2a–2a, 2b–2a, 1–1 (Blasiwald, Schonach, Todtnauberg, Gießhübel-Stohren, Wieden). Hohe Deckung und gute Vitalität von *Calluna* ließen sich auch für die Jahre 1976–1987 in einem brachliegenden Weidfeld bei Schönau nachweisen (u.a. 4–4, 4–4, 3–4; s. SCHWABE et al. 1989).

Die langfristige Erhaltung *Antennaria*-reicher Flügelginsterweiden wird sich wahrscheinlich nur durch die Ausscheidung von mehreren *Antennaria*-Schutzgebieten mit strengem Bewirtschaftungsmodus verwirklichen lassen. Lizenzbiotope (zum Begriff s. KRATOCHWIL 1983), die z.B. an mageren Granitböschungen vorhanden sind, sollten nicht durch Ausbringen von Lupinenansaat (*Lupinus polyphyllus*) vernichtet werden.

Der Rote-Liste Status von *Antennaria* in Baden-Württemberg (2; s. HARMS et al. 1983) ist sicher gerechtfertigt; für das Bundesgebiet (3; s. BLAB et al. 1984) müßte er gehoben werden. Für *Vaccinium vitis-idaea* ist zum jetzigen Zeitpunkt im Schwarzwald noch kein Schutzstatus nötig, da die Pflanze auch außerhalb der Borstgrasrasen vorkommt (z.B. auf Steingriegeln, Felsköpfen, im *Vaccinio-Abietetum* u.a.). Dennoch ist die Preiselbeere an den Offenlandstandorten ein guter Indikator für sehr extensive (fast) düngerfreie Bewirtschaftung.

Beide Arten eignen sich als Monitor-Organismen, die gewährleisten, daß eine N-Düngerfreie Bewirtschaftung durchgeführt wird. Dieses Ergebnis ist insbesondere für innerhalb des

Landesförderprogramms „Extensive Bewirtschaftung ökologisch wertvoller Flächen in der Land- und Forstwirtschaft“ ausgewiesene Gebiet anwendbar.

Danksagung

Herr Prof. Dr. BOGENRIEDER verglich die gewonnenen Werte der Bodenanalysen mit eigenen nicht publizierten Daten aus dem Feldberggebiet, wobei sich gute Übereinstimmungen zeigten. Herr Akad. Rat W.H. MÜLLER half bei der Analyse und Auswertung der Bodenproben. Das Ministerium für Umwelt, Stuttgart, unterstützte die Untersuchungen durch einen Fahrtkostenzuschuß. Allen sei herzlich gedankt.

Literatur

- BARKMAN, J.-J. (1988): New systems of plant growth forms and phenological plant types. – In: WERGER, M.J.A. et al. (Edit.): Plant form and vegetation structure: 9–45. The Hague.
- BISHOP, G.F., DAVY, A.J., JEFFERIES, R.L. (1978): Demography of *Hieracium pilosella* in a breck grassland. – J. Ecol. 66: 615–629. Oxford.
- BLAB, J. et al. (1984): Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der BRD. 4. Aufl. – Greven: 270 S.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1949): Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätians IV – Vegetatio 2: 20–37. The Hague.
- , TÜXEN, R. (1952): Irische Pflanzengesellschaften. – Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel 25: 224–421. Zürich.
- BÜCKING, W. (1981): Kulturversuche an azidophytischen Waldbodenpflanzen mit variiertem Stickstoff-Menge und Stickstoff-Form. – Mitt. Ver. Forstl. Standortsk. u. Forstpflanzenzüchtung 29: 42–57. Stuttgart.
- (1985): Kulturversuche an azidophytischen Waldbodenpflanzen mit variiertem Stickstoff-Menge und Stickstoff-Form III. – Mitt. Ver. Forstl. Standortsk. u. Forstpflanzenzüchtung 31: 60–77. Stuttgart.
- FOSSATI, A. (1980): Keimverhalten und frühe Entwicklungsphasen einiger Alpenpflanzen. – Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel 73. Zürich: 193 S.
- FREUNDT, C. (1987): Die Gebirgsfettwiesen (Polygono-Trisetion) des Südschwarzwaldes. – Diplomarb. Biol. Inst. II. Freiburg i. Br.: 168 S.
- HAEUPLER, H., SCHÖNFELDER, P. (1988): Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. – Stuttgart: 768 S.
- HARMS, K.H. et al. (1983): Verschollene und gefährdete Pflanzen in Baden-Württemberg. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspf. Baden-Württ. 32. Karlsruhe: 157 S.
- HEGI, G. (1964 ff.): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. 6, 3. 2. Aufl. – Hamburg und Berlin: 366 S.
- KLAPP, E. (1965): Grünlandvegetation und Standort. – Berlin u. Hamburg: 384 S.
- KOWARIK, I., SUKOPP, H. (1984): Auswirkungen von Luftverunreinigungen auf die spontane Vegetation (Farn- und Blütenpflanzen). – Angew. Bot. 58: 157–170. Berlin u. Hamburg.
- KNUTH, P. (1899): Handbuch der Blütenbiologie II, 2. – Leipzig: 699 S.
- KRATOCHWIL, A. (1983): Zur Phänologie von Pflanzen und blütenbesuchenden Insekten (Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, Coleoptera) eines versauerten Halbtrockenrasens im Kaiserstuhl – ein Beitrag zur Erhaltung brachliegender Wiesen als Lizenz-Biotop gefährdeter Tierarten. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspf. Baden-Württ. 34: 57–108. Karlsruhe.
- MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1986): Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. – Veröff. Gebot. Inst. ETH Stiftung Rübel 85. Zürich: 263 S.
- PERRING, F.H., WALTERS, S.M. (Edit.) (1976): Atlas of the British Flora. – London: 432 pp.
- RAABE, E.W. (Edit.: DIERSSEN, K., MIERWALD, U.) (1987): Atlas der Flora Schleswig-Holsteins und Hamburgs. – Neumünster: 654 S.
- RITCHIE, J.C. (1955): Biological Flora of the British Isles: *Vaccinium vitis-idaea* L. – J. Ecol. 43 (2): 701–708. Cambridge.
- SCHIEFER, J. (1981): Bracheversuche in Baden-Württemberg. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspf. Baden-Württ. 22. Karlsruhe. 325 S.
- SCHROETER, C. (1926): Das Pflanzenleben der Alpen. 2. Aufl. – Zürich: 1288 S.
- SCHÜTZ, M. (1989): Keimverhalten alpiner Compositae und ihre Eignung zur Wiederbegrünung von Skipistenplanierungen oberhalb der Waldgrenze. – Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel 55: 131–150. Zürich.
- SCHUHWERK, F. (1988): Naturnahe Vegetation im Hotzenwald (südöstlicher Schwarzwald). – Diss. Univ. Regensburg: 526 S.

- SCHWABE-BRAUN, A. (1980): Eine pflanzensoziologische 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* 18. Kassel: 212 S.
- SCHWABE, A. (i. Dr.): Syndynamische Prozesse in Borstgrasrasen: Reaktionsmuster von Brachen nach erneuter Rinderbeweidung und Lebensrhythmus von *Arnica montana* L. – *Carolinea* 48. Karlsruhe.
- , KRATOCHWIL, A., BÄMMERT, J. (1989): Sukzessionsprozesse im aufgelassenen Weidfeld-Gebiet des „Bannwald Flüh“ (Südschwarzwald) 1976–1988 – mit einer vergleichenden Betrachtung statistischer Auswertungsmethoden. – *Tuexenia* 9: 351–370. Göttingen.
- STEUBING, L, BUCHWALD, K. (1989): Analyse der Artenverschiebungen in der Sand-Ginsterheide des Naturschutzgebietes Lüneburger Heide. – *Natur und Landschaft* 64 (3): 100–105. Bonn.
- STÜSSI, B. (1970): Vegetationsdynamik in Dauerbeobachtung. Naturbedingte Entwicklung subalpiner Weiderasen auf Alp La Schera im Schweizer Nationalpark während der Reservatsperiode 1939–1965. – *Ergebn. wiss. Unters. Schweiz. Nationalpark* 13. Chur: 385 S.
- TUTIN, T.G. et al. (1976): *Flora Europaea*. Vol. 4. – Cambridge.
- UBISCH, G.v. (1930): Geschlechtsverteilung und sekundäre Geschlechtsmerkmale bei *Antennaria dioica* (Gaertn.). – *Biol.Zbl.* 50 (7): 532–540. Berlin.
- URBANSKA, K.M. (1985): Some life history strategies and population structure in asexually reproducing plants. – *Botanica Helvetica* 95 (1): 81–97. Zürich
- VOGEL, A. (1981): Klimabedingungen und Stickstoff-Versorgung von Wiesengesellschaften verschiedener Höhenstufen des Westharzes. – *Diss. Bot.* 60. Vaduz: 168 S.
- WILMANN, O., MÜLLER, K. (1977): Zum Einfluß der Schaf- und Ziegenbeweidung auf die Vegetation im Schwarzwald. – In: TÜXEN, R. (Edit.): *Vegetation und Fauna*. – *Ber. int. Sympos. IVV Rinteln 1976*: 465–475. Vaduz.

Priv.-Doz. Dr. Angelika Schwabe
 Biol. Inst. II (Geobotanik)
 Schänzlestr. 1
 D-7800 Freiburg i. Br.