

Zur Synökologie der Sandtrockenrasen, insbesondere der Silbergrasflur^{*)}

Von

U. Berger-Landefeldt und H. Sukopp

Einleitung

1930—31 veröffentlichte VOLK eine Untersuchung über den Lebenshaushalt der Sandvegetation in der Oberrheinebene, drei Jahrzehnte später RYCHNOVSKÁ-SOUDKOVÁ eine autökologische Studie über das Silbergras. Bis auf diese beiden Arbeiten ist über die Ökologie der Sandtrockenrasen keine zusammenfassende Darstellung mehr erschienen.

Auf dem Gebiete der Soziologie der Sandtrockenrasen ist in den letzten Jahrzehnten ständig weitergearbeitet worden, ohne daß allerdings eine Übersicht über alle Einheiten mit einer gültigen Beschreibung und mit Tabellen vorläge und ohne daß eine Einigung über die Einordnung der Pionierasen erzielt werden konnte (TÜXEN 1937, 1951, 1955 a, 1962, BRAUN-BLANQUET u. TÜXEN 1943, TÜXEN u. PREISING 1951, KNAPP 1942, KLIKA 1944, OBERDORFER 1957, 1962, KORNAŠ 1957, HOHENESTER 1960, PASSARGE 1960, 1964, MÜLLER 1961, KRAUSCH 1962 b u. a.).

Die meisten Autoren heben die Eigenständigkeit der Sandtrockenrasen gegenüber den Trockenrasen basenreicher Böden (Festuco-Brometea in engerer Fassung) hervor. Um dies zum Ausdruck zu bringen, werden die Sandtrockenrasen nicht mehr als Ordnung innerhalb der weit gefaßten Festuco-Brometea aufgefaßt, sondern (provisorisch) einer eigenen Klasse Sedo-Scleranthetea Br.-Bl. 1955 em. Oberdorfer zugerechnet. Charakteristisch für die Klasse sind sandig-grusige Böden auf sich stark erhitzenden und leicht austrocknenden Standorten. Im Nordwesten überwiegen ein- bis zweijährige Arten. In den kontinentalen Gebieten nehmen die Hemikryptophyten zu.

TÜXEN (1951, 1962) trennt die artenarmen Pionierasen als eigene Klasse (Corynephoretea im Sinne von TÜXEN 1962) von den artenreichen Folgerasen ab. TÜXEN (1962) hält dieses Vorgehen sowohl aus floristischen als auch aus ökologischen Gründen für berechtigt. Er betont die besondere Eigenart der Spezialisten-Gesellschaften, die nicht als bloße Initialphasen den soziologisch abweichenden, auf weit günstigeren Standorten wachsenden Folge-Gesellschaften angeschlossen werden sollten. Ob eine Differenzierung nach ökologischen Gesichtspunkten immer möglich ist, dürfte jedoch zweifelhaft sein.

Von den sieben Verbänden der Klasse Sedo-Scleranthetea (OBERDORFER 1962) werden hier im allgemeinen nur das Corynephorion canescentis und vergleichsweise das Koelerion glaucae behandelt. Die Gruppe der Corynephoretum-Assoziationen besiedelt vor allem arme, saure Sande der Tiefebene Mitteleuropas. Sie erreicht ihre Südgrenze in Deutschland im Ober-

^{*)} Ein Teil der Untersuchungen wurde in Berliner Natur- und Landschaftsschutzgebieten durchgeführt.

rheingebiet und im Abensberger Sandgebiet an der Donau. Es handelt sich durchweg um Pioniergesellschaften von subatlantischer Verbreitung.

Charakterarten: *Carex arenaria*, *C. ligerica*, *Viola tricolor* ssp. *tricolor*, *Spergula vernalis*, *Teesdalia nudicaulis*, *Cornicularia aculeata* (?).

Dem subatlantischen Corynephorion steht im subkontinentalen Bereich als Pionierverband das Koelerion glaucae mit einem Verbreitungszentrum in Mitteleuropa gegenüber. Überschneidungen der Areale beider Verbände kommen nur in einem schmalen Grenzstreifen vor. Die am meisten verbreitete Assoziation, das Festuco-Koelerietum, bedeckt als Pioniergesellschaft den Boden ebenfalls nur locker.

Charakterarten: *Koeleria glauca*, *Festuca psammophila*, *F. caesia*, *Dianthus arenarius*, *Silene chlorantha*, *Astragalus arenarius*.

Bei der Förderung unserer soziologischen Erkenntnisse über die Sandtrockenrasen schien es angebracht, auch die (syn)ökologischen Untersuchungen erneut aufzugreifen. Hierzu bot sich im Berliner Raum mit seinen diluvialen Deck- und Moränen- sowie den Dünenanden besondere Gelegenheit. Während jedoch VOLK (1930—31) bei seinen ökologischen Betrachtungen entsprechend den Verhältnissen seines Arbeitsgebietes das Hauptgewicht auf das Festuco-Koelerietum legte, RYCHNOVSKÁ-SOUKOVÁ (1961) sich nur mit dem Silbergras beschäftigte, wurde von uns eine synökologische Betrachtung vornehmlich des Corynephorietum angestrebt.

Die Untersuchungen wurden an folgenden charakteristischen Standorten im Berliner Raum durchgeführt:

- Berlin-Wannsee, ehemaliges Jagen 79 der Stadtforst Düppel, nördlich der Glienicke Straße: Corynephorietum;
- Berlin-Gatow, westlich der Kirche, Windmühlenberg: Corynephorietum;
- Berlin-Staaken, südwestlich des Amalienhofes: Corynephorietum;
- Berlin-Heiligensee, südlich des Elchdammes, nördlich der Freiluftschule, Baumberge. Corynephorietum und Festuco-Koelerietum.

Den Ausgangspunkt aller ökologischen Betrachtungen bildet der Standort als die Gesamtheit aller am Wuchsort einer Pflanze oder Pflanzengesellschaft auftretenden physikalisch-chemischen Außenfaktoren. Hierbei kann es nicht unsere Aufgabe sein, sämtliche, das Leben einer Pflanzengesellschaft schlechthin bestimmenden Faktoren abzuhandeln. Vielmehr soll versucht werden, nur die für das Corynephorietum bestimmenden Faktoren herauszustellen und die Unterschiede beispielsweise zum Festuco-Koelerietum aufzuzeigen, soweit dies möglich und nicht schon bei VOLK geschehen ist. Fragen, die dort bereits eingehend beantwortet werden, sollen dabei nicht nochmals erneut aufgegriffen werden. Wir müssen uns jedoch darüber klar sein, daß nur die Summe aller Faktoren jenen für eine Pflanzengesellschaft typischen Standort erzeugt, während der eine oder andere Faktor allein für sich betrachtet auch für manch andere Gesellschaft charakteristisch sein kann.

Das wird allerdings oft mißachtet, und nur selten macht man sich die Mühe, die Reihe der Standortsfaktoren durchzuprüfen, die in ihrer Summe erst eine ökologische Charakteristik ergeben. Im Extremfall zieht man nur einen einzigen Faktor heran, wobei die Wahl oft weniger nach dessen Wichtigkeit als vielmehr nach dessen leichter Meßbarkeit (z. B. pH) getroffen wird.

Mit der Behandlung der Gesamtheit der Faktoren wird der Standort der Sandtrockenrasen umrissen. Damit haben wir einen Ausgangspunkt für die

Betrachtung gewonnen, welche Stellung die Trockenrasen auf Sandstandorten in der Landschaft einnehmen. Hierbei wird zunächst zu untersuchen sein, welche Stellung die Trockenrasen in der Naturlandschaft gehabt haben könnten, soweit dies überhaupt festzustellen möglich ist. Nun hat der unserer eigenen Beobachtung zugängliche Raum seit dem Mesolithikum unter anthropogenem Einfluß gestanden, und der Mensch hat die Naturlandschaft allmählich zur Kulturlandschaft umgeformt. Diesem Wandel sind auch die Sandtrockenrasen in erheblichem Maße ausgesetzt gewesen. Es ist daher zu prüfen, welche Folgen der menschliche Einfluß in fördernder oder hemmender Weise sowohl auf die räumliche Ausbreitung der Gesellschaften als auch auf ihre floristische Zusammensetzung gehabt hat.

Der Standort

Die den Standort der Sandtrockenrasen charakterisierenden Faktoren gilt es zunächst aufzugliedern.

Da den Ausgangspunkt der Betrachtung immer die Pflanze bilden muß, erscheint es sinnvoll, auch eine den Pflanzen adäquate Einteilung der Faktoren zu wählen. Wir vermeiden daher eine Aufspaltung der Umwelt in Klima und Boden und behandeln, einem Vorschlag WALTERS (zuletzt 1960, S. 13) folgend, die Faktoren entsprechend ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Wir beginnen daher mit den chemischen und mechanischen Faktoren, gehen dann zum Wärmefaktor über und beschließen die Standortsbetrachtung mit dem Wasserfaktor. Ein Faktor bleibt jedoch, wie man sieht, in der Darstellung unberücksichtigt, nämlich der Lichtfaktor. Die Pflanzen der Sandtrockenrasen sind sämtlich „Sonnenpflanzen“, und dem Licht kommt keine auslesende oder differenzierende Wirkung zu.

Die Messungen zum Wärme- und Wasserhaushalt wurden hauptsächlich auf den oben genannten ersten Standort beschränkt, auf dem ein sehr artenarmes Corynephorietum siedelte, das außer Silbergras nur in ganz geringem, kaum ins Gewicht fallenden Umfang andere Pflanzen enthielt. Dies bot den Vorteil, daß die Messungen ganz auf das Silbergras beschränkt werden konnten.

Um die Arbeitsmethoden, die der synökologischen Forschung zu Gebote stehen, ist es allerdings bisher recht schlecht bestellt. Sie sind heute zumeist noch der Autökologie entlehnt, da die Entwicklung eigener synökologischer Methoden wegen der beträchtlichen experimentellen Schwierigkeiten trotz großer Mühe nur sehr langsam fortschreitet.

Zu den Arbeiten wurde unser Meßwagen (BERGER-LANDEFELDT 1955 c) und die darin enthaltenen Geräte verwendet, mit denen die Messung folgender Größen durchgeführt wurde:

- 1. Sonnen- und Himmelsstrahlung ($\text{cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$) gemessen mit MOLL-GORCZYŃSKI-Solarigraphen (GORCZYŃSKI 1926, 1927 a, 1927 b, Firma Kipp und Zonen, Delft, Holland).
- 2. Lufttemperatur ($^{\circ}\text{C}$) in 18 cm Höhe,
- 3. Dampfdruck (mm Hg) in 18 cm Höhe, beides gemessen mit Fern-Schnell-Temperatur- und Dampfdruckschreiber (BERGER-LANDEFELDT 1954 a, 1954 b, 1955 a, 1955 b, v. MATHES 1955, Askania-Werke, Berlin-Mariendorf).

- 4. Windgeschwindigkeit (m sec^{-1}) in 15 cm Höhe, gemessen mit schreibenden Schalen-Anemometern aus halben Tischtennis-Bällen (BERGER-LANDEFELDT 1963).
- 5. Bodentemperaturen ($^{\circ}\text{C}$) gewöhnlich in 2, 5, 10, 15 und 20 cm Tiefe gemessen mit Quecksilberthermometern.
- 6. Evaporation ($\text{mg dm}^{-2} \text{min}^{-1}$) in Höhe der transpirierenden Blätter, gemessen mit grünen Löschpapierscheiben (beidseitig berechnet) von 5 cm Durchmesser (Firma Schleicher und Schüll, Düren, Nr. 2652).
- 7. Transpiration (Frischgewicht, $\text{mg g}^{-1} \text{min}^{-1}$), gemessen nach der kurzfristigen Wägemethode (HUBER 1927, STOCKER 1929, 1956. S. 297—302) mit windgeschützter, zweiarmiger Torsionswaage, nach Dr. TAUSZ (Firma Jung, Heidelberg).

Außerdem wurden laufend Messungen der transpirierenden oberirdischen Pflanzenmasse, bezogen auf den Quadratmeter Bodenfläche, durchgeführt. Die Untersuchungen wurden ergänzt durch eine Anzahl Bodenanalysen. Bestimmt wurde der Wassergehalt in Gewichts- und Volumenprozenten durch Trocknung, die Korngrößen nach Vorbehandlung nach LÜTTMER und JUNG mit der Pipettmethode nach KÖHN, die Hygroskopizität nach MITSCHERLICH, die pH-Werte in H_2O und KCl mittels der Glaselektrode, die Phosphorsäure und das Kalium nach RIEHM, das Calciumcarbonat nach SCHEIBLER (Methoden bei THUN, HERRMANN und KNICKMANN 1955, S. 18, 22—29, 35 bis 36, 179—186, 71; dort auch weitere Literatur), der Humus nach ALTEN, WANDROWSKY und KNIPPENBERG (Methode bei THUN und HERRMANN 1949, S. 50 bis 51), die Umtauschkapazität und Kationenbelegung nach MEHLICH (1948) sowie die pF-Werte nach WOLKEWITZ (1959). Auf die Ergebnisse wird an geeigneter Stelle eingegangen werden. Bei der Fülle des vorliegenden Materials werden wir uns allerdings in vielen Fällen auf eine Auswahl und Zusammenfassungen beschränken müssen.

Bei der Durchführung der Untersuchungen unterstützten uns wieder unsere bewährten technischen Assistentinnen, Fräulein Else-Karin Heideklang und Fräulein Ursula Hennig sowie im Gelände auch Herr Dr. rer. nat. Dieter Beyse. Ihnen sei für ihre Mitarbeit herzlich gedankt.

Chemische Faktoren

In diesem Abschnitt wird vorwiegend vom Boden zu reden sein, da die chemischen Faktoren die Pflanzen zumeist über das Substrat beeinflussen.

Die Sandtrockenrasen bewohnen Böden, die sowohl hinsichtlich ihres Typs als auch ihrer Art sehr charakteristisch sind.

Soweit es sich um eine Primärentwicklung eines Corynephorum handelt, ist das Ausgangssubstrat ein Rohboden aus armen Sanden, der noch keine Profildifferenzierung erkennen läßt. Dieser unreife Boden wird von lückigen Pionierassen besiedelt. Zunehmendes Alter führt zur Ausbildung eines Podsol-Rankers. Durch geringe Ansammlungen von Humus färben sich die Sande in der obersten Schicht bis zu einer Tiefe von 10—20 cm grau. In seltenen Fällen bildet sich ein schwach entwickelter Primärpodsol mit geringmächtigem hellrostfarbenem Anreicherungs-horizont aus. Die Vegetation hat sich zu geschlossenem *Corynephorus*-Folgerasen entwickelt (PASSARGE 1960, S. 118, 120).

Häufig jedoch entwickelt sich das Corynephorum sekundär auf ehemaligen Wald- und Ackerböden, wie wir es um Berlin überwiegend angetroffen haben (s. das unten gegebene Beispiel vom Windmühlenberg in Gatow).

Über die Bodenprofile unter Sandtrockenrasen liegen einige Angaben vor, u. a. von HOHENESTER (1960) aus Nordbayern, von VOLK (1930—31), KNAPP und ACKERMANN (1952, S. 18) sowie ACKERMANN (1954) für die allerdings teilweise anders gearteten Sande der Oberrheinebene. VON MÜLLER (1956) gibt zwei Profile unter einem *Corynephorum typicum* und einem *Corynephorum cladonietosum* aus dem Gebiet der Mittelweser, HUECK (1931, S. 180) beschreibt Substrate nördlich Berlins bei Ruhlsdorf, LIBBERT (1932—33, S. 270) unter Silbergrasflur aus der Neumark.

Aus dem Berliner Raum seien zwei Profilbeschreibungen angeführt und zwar für ein *Corynephorum canescens* und für ein *Festuco-Koelerietum*, Subass. von *Corynephorus canescens* mit dazugehöriger Vegetationsaufnahme:

Corynephorum canescens.

Bezirk Spandau, Gatow, Windmühlenberg.

Bodenprofil (Aufnahme vom 17. 4. 1964):

0—7 cm dunkelbrauner, schwach humoser Sand, lockeres, feinkrümeliges Gefüge, mäßig von feinen Wurzeln durchsetzt.

7—20 cm gelblichbrauner, schwach humoser Sand, bröckeliges Gefüge, einzelne abgerundete Steine, mäßig bis schwach von feinen Wurzeln durchsetzt.

20—75 cm ockergelber, oben schwach humoser Sand, verfestigt, bröckelig, mit Tendenz zu Einzelkorngefüge, unten immer wieder von humosen Flecken durchsetzt, bis 30 cm Tiefe noch Wurzeln; allmählicher Übergang in gelblichgrauen, humusfreien Sand.

Anm. Das Profil weist infolge früherer Nutzung des Geländes und noch jetzt stattfindender Störungen keine typische Horizontfolge auf.

Vegetation:

Probefläche 4 m², 4—5° gegen West geneigt, vegetationslose, offene Stellen 15 %. Aufnahme vom 13. 5. 1961.

Krautschicht (Deckung 45 %): *Corynephorus canescens* 3, *Agrostis tenuis* +, *Spergula vernalis* +, *Rumex acetosella* +.

Feldschicht (Deckung 45 %): *Polytrichum pilosum* 3, *Cladonia alpicornis* 1, *Cornicularia aculeata* 1, *Cladonia floerkeana* +.

Festuco-Koelerietum Subass. von *Corynephorus canescens*.

Bezirk Reinickendorf, Baumberge südlich Heiligensee, südlich des Elchdammes, nördlich der Freiluftschule.

Bodenprofil (Aufnahme vom 29. 4. 1964):

A₁ 0—10 cm mittelgrauer, mäßig humoser Feinsand (Düne) in Einzelkorngefüge, teilweise instabile Krümel bildend, gut bis mäßig durchsetzt von feinen bis feinsten Wurzeln.

A₃ 10—20 cm gelblich-grauer, schwach humoser Feinsand (Düne) in Einzelkorngefüge, einzelne Holzkohlenstücke, schwach durchwurzelt.

C 20—100 cm + hellgelber, sehr schwach humoser Feinsand (Düne), verfestigt, stumpfkantig bröckelnd, Tendenz zu Einzelkorngefüge, bis 50 cm verteilt durchwurzelt.

Tabelle 1
Volumen-Prozent der festen Bodenteile und des Hohlraumes von Böden unter Berliner Sandtrockenrasen

Standort	Volumen in %	Bodentiefe in cm									
		0 — 6	6 — 12	12 — 18	18 — 24	24 — 30	30 — 36	36 — 42	42 — 48	48 — 54	
<i>Corynephorretum</i> : Berlin-Wannsee, ehemaliges Jagen 79 d. Stadtforst Düppel, nördlich d. Glienicker Straße 7. 7. 1960	feste Bodenteile Hohlraum	53,8 46,2	55,8 44,2	60,0 40,0	57,9 42,1	51,7 48,3	52,4 47,6	55,6 44,4	54,3 45,7	57,6 42,4	
<i>Corynephorretum</i> : Berlin-Sraaken, südwestlich des Amalienhofes 19. 5. 1960	feste Bodenteile Hohlraum	47,3 52,7	56,6 43,4	58,5 41,5	60,2 39,8	61,0 39,0	— —	— —	— —	— —	
<i>Corynephorretum</i> : Berlin-Sraaken, südwestlich des Amalienhofes 13. 9. 1960	feste Bodenteile Hohlraum	58,0 42,0	59,1 40,9	59,1 40,9	58,7 41,3	56,9 43,1	56,6 43,4	58,9 41,1	61,1 38,9	58,6 41,4	
<i>Corynephorretum</i> : Berlin-Gatow, westlich der Kirche, Windmühlenberg 1. 9. 1960	feste Bodenteile Hohlraum	52,5 47,5	58,6 41,4	58,2 41,8	55,9 44,1	54,2 45,8	58,2 41,8	55,8 44,2	57,2 42,8	58,2 41,8	
<i>Corynephorretum</i> : Berlin-Heiligensee, südlich des Elchdammes, nördlich der Freiluftschule, Baumberge 22. 7. 1960	feste Bodenteile Hohlraum	50,2 49,8	50,6 49,4	53,3 46,7	57,3 42,7	56,3 43,7	55,3 44,7	54,8 45,2	55,5 44,5	55,3 44,7	
<i>Festuco-Koelerietum</i> : Berlin-Heiligensee, südlich des Elchdammes, nördlich der Freiluftschule, Baumberge 14. 7. 1960	feste Bodenteile Hohlraum	49,0 51,0	50,4 49,6	53,8 46,2	50,0 50,0	57,6 42,4	59,2 40,8	57,6 42,4	58,7 41,3	— —	

Tabelle 2
Korngrößen von Böden unter Berliner Sandtrockenrasen

Standort	Bodentiefe in cm	Ton < 0,002 mm	Korngrößen in % des Feinbodens < 2,0 mm					Grobsand 0,6 bis 2,0 mm
			Feinschluff 0,002 bis 0,006 mm	Mittelschluff 0,006 bis 0,02 mm	Grobschluff 0,02 bis 0,06 mm	Feinsand 0,06 bis 0,2 mm	Mittelsand 0,2 bis 0,6 mm	
<i>Corynephorum:</i> Berlin-Wannsee, ehemaliges Jagen 79 d. Stadtforst Düppel, nördlich der Glienicker Straße 7. 7. 1960	0 — 5 5 — 10 10 — 20 22 — 40 40 — 60	0,7 1,8 2,6 2,8 1,1	0,9 — — — —	— — 0,2 1,6 1,3	5,76 7,08 4,06 4,51 4,09	36,92 32,43 32,49 64,01 84,60	53,41 56,02 57,66 25,39 8,58	2,71 2,67 2,99 1,69 0,33
<i>Corynephorum:</i> Berlin-Straaken, südwestlich des Amalienhofes 19. 5. 1960	0 — 7 13 — 15 19 — 20 45 — 55	1,3 1,3 1,6 0,3	1,3 0,1 — 0,2	2,4 2,4 3,5 1,6	4,39 8,78 5,40 2,34	47,37 43,71 50,90 63,92	40,88 41,16 36,75 31,02	2,36 2,58 1,86 0,62
<i>Corynephorum:</i> Berlin-Straaken, südwestlich des Amalienhofes 13. 9. 1960	0 — 10 10 — 23 23 — 36 36 — 52	0,5 2,2 1,9 2,6	0,8 1,1 1,3 —	0,7 1,1 — 0,5	8,20 6,91 1,31 3,56	47,98 54,93 46,65 46,84	38,98 32,21 42,81 37,33	2,84 2,09 5,97 9,17
<i>Corynephorum:</i> Berlin-Gatow, westlich der Kirche, Windmühlenberg 1. 9. 1960	0 — 8 8 — 20 20 — 40 40 — 60	2,2 3,5 2,9 1,5	— — — —	2,7 0,5 0,2 —	7,83 2,91 7,69 6,62	30,28 37,50 34,21 29,16	49,42 48,55 49,41 59,63	7,57 7,04 5,59 3,09
<i>Corynephorum:</i> Berlin-Heiligensee, südlich des Elchdammes, nördlich der Freiluftschule, Baumberge 22. 7. 1960	0 — 5 5 — 13 13 — 16 16 — 40 40 — 60	1,2 1,5 1,1 1,7 —	— — 1,3 — 0,5	1,7 0,1 0,7 — 1,7	5,11 7,94 10,57 0,72 0,86	80,34 73,56 72,49 86,06 82,28	11,50 16,74 13,67 12,77 14,38	0,15 0,16 0,17 0,28 0,28
<i>Fertuco-Koelerietum:</i> Berlin-Heiligensee, südlich des Elchdammes, nördlich der Freiluftschule, Baumberge 14. 7. 1960	0 — 6 7 — 19 20 — 40 40 — 60	3,0 2,2 3,8 2,9	— — 0,2 —	— — 0,2 1,9	4,29 3,78 1,31 1,18	34,99 81,32 79,55 86,34	55,15 12,49 14,80 7,07	2,57 0,21 0,14 0,61

Vegetation:

Probefläche 25 m², 15—20° gegen Süd geneigt, Aufnahme von 14. 5. 1953 mit mehreren Nachträgen.

Krautschicht (Deckung 60 %): *Koeleria glauca* 3, *Festuca caesia* Smith (= *F. polesica* Zapad.) 2, *Sedum sexangulare* 2, *Stipa joannis* +, *Phleum phleoides* 1, *Veronica dillenii* 1, *Artemisia campestris* 1, *Erophila verna* 1, *Myosotis stricta* 1, *Arenaria serpyllifolia* 1, *Vicia lathyroides* 1, *Poa pratensis* var. *angustifolia* +, *Euphorbia cyparissias* +, *Lepidium densiflorum* +, *Cerastium semidecandrum* +, *Potentilla arenaria* +, *Corispermum leptopterum* 1 (außerhalb der Probefläche: *Silene chlorantha* 1, *Hieracium umbellatum* +, *Dianthus carthusianorum* +, *Crepis tectorum* 1).

Feldschicht: *Cladonia alpicornis* 1, *Brachythecium albicans* 1, *Syntrichia ruralis* 1, *Polytrichum pilosum* +, *Ceratodon purpureus* +, *Hypnum cupressiforme* +, *Tulostoma granulatum* +, *Geastrum nanum* + (außerhalb der Probefläche: *Disciseda bovista* +).

Charakteristisch für die Sandtrockenrasen ist, wie der Name schon sagt, die Bodenart, die sie besiedeln. Sehr bemerkenswert ist die große Armut an Bodenkolloiden, sowohl an Humus- als auch an Tonkolloiden.

Kennzeichnend für diese Sandböden ist das Bodengefüge, insofern als überall die Tendenz zu Einzelkornstruktur vorliegt. Sie beruht auf der geringen Kohärenz der festen Bodenteilchen. Auch die Adhärenz, die das Zusammenhaften der festen Bodenteilchen durch das Wasser bedingt, tritt nur zu den verhältnismäßig kurz bemessenen Zeiträumen ein, in denen der Sand gut durchfeuchtet ist.

Eng mit der Strukturform verknüpft ist die Aufteilung des Bodenvolumens in den Raum, der von den festen Bodenteilen eingenommen wird und in das Porenvolumen, das teils mit Luft, teils mit Wasser erfüllt ist. Tab. 1 enthält hierfür einige Beispiele aus dem Berliner Raum.

Trotz der gemeinsamen Merkmale, die den Böden der Sandtrockenrasen zukommt, ist die Herkunft der Sande recht unterschiedlich. Teils sind sie äolischen, teils fluviatilen Ursprungs, teils pleistozänen, teils holozänen Alters.

Entsprechend dieser verschiedenen Herkunft der Sande ergeben sich recht bemerkenswerte Unterschiede, die es nicht geraten erscheinen lassen, von einem mehr oder weniger einheitlichen Substrat zu sprechen.

Dies kommt bereits in der Korngrößenzusammensetzung zum Ausdruck. Als Beispiel seien in Tab. 2¹⁾ mechanische Bodenanalysen von einigen Trockenrasen-Standorten aus dem Berliner Raum angeführt und zwar von vier auf diluvialen Sanden und von zwei auf einer Düne. Faßt man die festen Bodenbestandteile in Korngrößen über und unter 0,2 mm zusammen, so findet man, daß bei der Flugsanddüne (Baumberge) die Hauptmenge der Korngrößen unter 0,2 mm liegt. Dies gilt für die Flugsande aus der Umgebung Berlins mit wenigen Ausnahmen ganz allgemein (HUECK 1934, S. 39—40).

¹⁾ Für die Durchführung der in Tab. 2 und 3 zusammengefaßten Bodenanalysen danken wir Herrn Prof. Dr. HUSEMANN, dem Direktor des Instituts für Kulturtechnik und Grünlandwirtschaft der Technischen Universität Berlin und seinem Mitarbeiter, Herrn Priv.-Doz. Dr. WOLKEWITZ, bestens.

Tabelle 3
Chemische Analyse von Böden unter Berliner Sandtrockenrasen

Standort	Bodentiefe in cm	pH (in KCl)	Um- tausch- kapazi- tät in mval je 100 g Boden	Austauschbare Kationen in mval bezogen auf 100 g Boden				Humus in Gew.-%	mg/100 g Boden		CaCO ₃ in Gew.-%
				H	Ca	Mg	K	Na	P ₂ O ₅	K ₂ O	
<i>Corynephorum</i> : Berlin-Wannsee, ehemaliges Jagen 79 d. Stadtforst Düppel, nördlich der Glienicke Straße 7. 7. 1960	0 — 5	3,91	2,86	2,21	0,50	—	0,090	0,020	0,579	5,60	—
	5 — 10	4,00	5,33	3,81	0,50	—	0,065	0,013	0,948	5,64	—
	10 — 20	4,16	2,56	4,00	0,50	—	0,050	0,013	0,685	4,24	—
	22 — 40	4,26	1,67	1,72	0,38	—	0,065	0,020	0,211	2,24	—
	40 — 60	4,65	1,67	2,34	0,62	—	0,065	0,020	0,211	0,40	—
<i>Corynephorum</i> : Berlin-Spaaken, südwestlich des Amalienhofes 19. 5. 1960	0 — 7	4,00	4,64	6,70	0,62	—	0,065	0,020	0,948	5,90	—
	13 — 15	4,26	3,85	4,24	0,75	—	0,065	0,020	0,948	5,50	—
	19 — 20	4,20	3,55	6,21	0,62	—	0,065	0,015	0,738	5,80	—
	45 — 55	4,50	2,86	2,15	0,56	—	0,050	0,030	0,474	0,78	—
	0 — 10	4,14	2,07	4,12	0,62	—	0,120	0,020	1,000	5,40	—
<i>Corynephorum</i> : Berlin-Spaaken, südwestlich des Amalienhofes 13. 9. 1960	10 — 23	4,20	2,37	3,81	0,50	—	0,075	0,011	0,632	5,50	—
	23 — 36	4,20	2,27	3,20	0,50	—	0,050	0,013	0,263	6,44	—
	36 — 52	4,95	2,96	2,03	1,50	—	0,050	0,013	0,474	0,78	—
	0 — 8	3,71	5,13	4,61	0,62	—	0,095	0,020	2,160	6,00	—
	8 — 20	4,14	1,58	2,58	0,50	0,12	0,065	0,013	0,685	6,90	—
<i>Corynephorum</i> : Berlin-Gatow, westlich der Kirche, Windmühlenberg 1. 9. 1960	20 — 40	4,21	1,28	3,18	1,00	0,12	0,030	0,013	0,579	6,00	—
	40 — 60	4,61	0,79	1,41	1,00	—	0,065	0,013	0,105	1,50	—
	0 — 5	4,40	4,34	3,63	1,62	0,23	0,050	0,020	1,422	0,40	—
	5 — 13	4,11	3,55	4,92	0,62	—	0,090	0,020	0,738	0,70	—
	13 — 16	3,75	9,67	12,42	0,75	—	0,045	0,011	2,160	0,24	—
<i>Corynephorum</i> : Berlin-Heiligensee, südlich des Elchdammes, nördlich der Freiluftschule, Baumberge 22. 7. 1960	16 — 40	4,06	2,37	4,00	0,38	—	0,045	0,012	0,685	3,86	—
	40 — 60	4,26	2,17	1,05	—	—	0,045	0,020	0,158	3,00	—
	0 — 6	5,51	5,42	5,10	3,00	0,25	0,130	0,022	1,843	2,00	—
	7 — 19	5,31	3,55	1,54	2,00	0,14	0,050	0,020	0,948	0,58	—
	20 — 40	7,01	3,06	2,62	2,62	—	0,050	0,020	0,632	5,16	0,10
<i>Festuco-Kolerium</i> : Berlin-Heiligensee, südlich des Elchdammes, nördlich der Freiluftschule, Baumberge 14. 7. 1960	40 — 60	7,30	1,67	0,43	1,12	—	0,045	0,021	0,316	5,26	0,17

Ganz anders scheinen die Verhältnisse in der Oberrheinebene zu liegen. Abgesehen von dem hohen Kalkgehalt überwiegen nach VOLK (1930—31, S. 90. vgl. auch KNAPP und ACKERMANN 1952, S. 20 und ACKERMANN 1954) bei den Flugsanddünen, wenn auch nicht in allen Fällen, die Grobsande über 0,2 mm. In den Dünen Berlins erscheinen die Grobsande kaum. Demgegenüber treten in den Deck- und Moränensanden des Berliner Raumes die Anteile der größeren Fraktionen wie der Mittel- und Grobsande deutlich hervor.

Es ist nun sehr auffallend, daß um Berlin die groben Deck- und Moränensande ausschließlich von Corynephoreten besiedelt werden, während auf der Flugsanddüne auch das Festuco-Koelerietum auftritt. Auch LIBBERT (1932—33, S. 276) betont, daß diese Gesellschaft in der Neumark die Dünensande bevorzugt. Doch scheint die Bindung des Festuco-Koelerietum an Dünensande mehr lokalen Charakter zu haben; denn KRAUSCH (1959) hebt ausdrücklich hervor, daß sich dies für das Gesamtgebiet von Brandenburg nicht verallgemeinern lasse.

Als bezeichnendes Merkmal des Substrates, das die binnenländischen Sandtrockenrasen besiedeln, wird immer wieder die Nährstoffarmut, meist jedoch ohne nähere Angaben genannt. Nur RYCHNOVSKÁ-SOUDKOVÁ (1961, S. 24) gibt eine Reihe von Analysen tschechoslowakischer Sandböden.

Auch bezüglich des Nährstoffgehaltes der Sande ist eine Verallgemeinerung von Ergebnissen aus einem Gebiet unzulässig. So können die nährstoffarmen Sande Norddeutschlands beispielsweise nicht mit den Sanden der Oberrheinebene verglichen werden. Von diesen sagt VOLK (1930—31, S. 91) ausdrücklich, daß sie „einen gewissen Reichtum an Nährstoffen“ aufweisen, und belegt es durch Analysen.

Um einen Einblick in die Nährstoffverhältnisse des Substrats der Sandtrockenrasen aus dem Berliner Raum zu vermitteln, seien in Tab. 3 einige Ergebnisse zusammengestellt.

Da die Sorptionsverhältnisse für die Bodenfruchtbarkeit große Bedeutung besitzen, wurden gerade diese Eigenschaften der Sandböden besonders untersucht. Sehr charakteristisch und bezeichnend für die Armut der Sandböden ist die schwache Umtauschkapazität. Die niedrigen Werte sind bei der geringen Menge an Tonmineralen und dem sehr kleinen Gehalt an organischer Substanz durchaus verständlich.

Überblickt man die Zusammensetzung des Ionenbelages, so fällt das fast völlige Fehlen des Mg-Anteils auf.

Die Dünensande unterscheiden sich von den Deck- und Moränensanden durch einen etwas höheren Belag an Ca-Ionen. Im Untergrunde ist, wie man sieht, auch etwas CaCO_3 vorhanden. Dies hemmt den Umtausch der Ca-Ionen gegen H-Ionen bzw. liefert Ersatz für ausgetauschte Ca-Ionen. Gegenüber den Deck- und Moränensanden ist aber der Gehalt an P_2O_5 bei den Dünensanden sehr viel niedriger. Die Verschiedenartigkeit drückt sich auch in den pH-Werten aus, insofern als die Deck- und Moränensande etwas saurer reagieren als die Flugsande.

Über die pH-Werte in Böden unter Sandtrockenrasen liegt ein umfangreiches Schrifttum vor (z. B. HOHENESTER 1960, S. 39, HUECK 1931, S. 180; 1932, S. 107; 1934, S. 45—46; 1942, S. 54, KLIKA 1931, S. 288, KRIEGER 1937, LIBBERT 1932—33, RYCHNOVSKÁ-SOUDKOVÁ 1961, S. 44—53, VOLK 1931—32, S. 114—130 und viele andere), doch fehlen gewöhnlich Angaben, unter welchen Bedingungen die Werte (in H_2O oder in KCl) gewonnen wurden. Auch sind die älteren Zahlen wohl methodisch nicht immer einwandfrei.

Nach den Literaturangaben scheint jedoch das Festuco-Koelerietum gewöhnlich bei einer Bodenreaktion zu wachsen, die dem Neutralpunkt näher liegt als die des Corynephorietum. Für diese Gesellschaft wird am häufigsten eine Reaktion um pH 5 (H_2O) mit mehr oder weniger großem Schwankungsbereich zu niedrigeren oder höheren Zahlen angegeben. Jedoch weist HOHEN-ESTER (1960, S. 38) darauf hin, daß die Silbergrasflur in Nordbayern nicht wie in Nordwestdeutschland ausgesprochen kalkfliehend sei, sondern auf Substraten gedeihe, die bis nahe an den Neutralpunkt (pH 6,8) heranreichen.

Der Jahresgang der Bodenazidität unter einem Corynephorietum auf fluvialtem Grobsand ist von VEIT (1961, S. 479—481) für drei verschiedene Bodentiefen (10, 20, 30 cm) untersucht worden. Die Werte schwankten kurzfristig und in geringen Grenzen (0,6 pH-Einheiten). Ein jahreszeitlich fixierter Gang der Wasserstoffionenkonzentration zeigte sich nicht.

Neue pH-Messungen wurden während der Vegetationsperiode des Jahres 1960 an verschiedenen Standorten von Sandtrockenrasen im Berliner Raum gemacht. Es wurde besonders darauf geachtet, daß die Proben unmittelbar dem Wurzelraum der Pflanze entnommen wurden. Die Bestimmung erfolgte mit der Glaselektrode in H_2O und KCl. Abb. 1 enthält eine Übersicht (nur

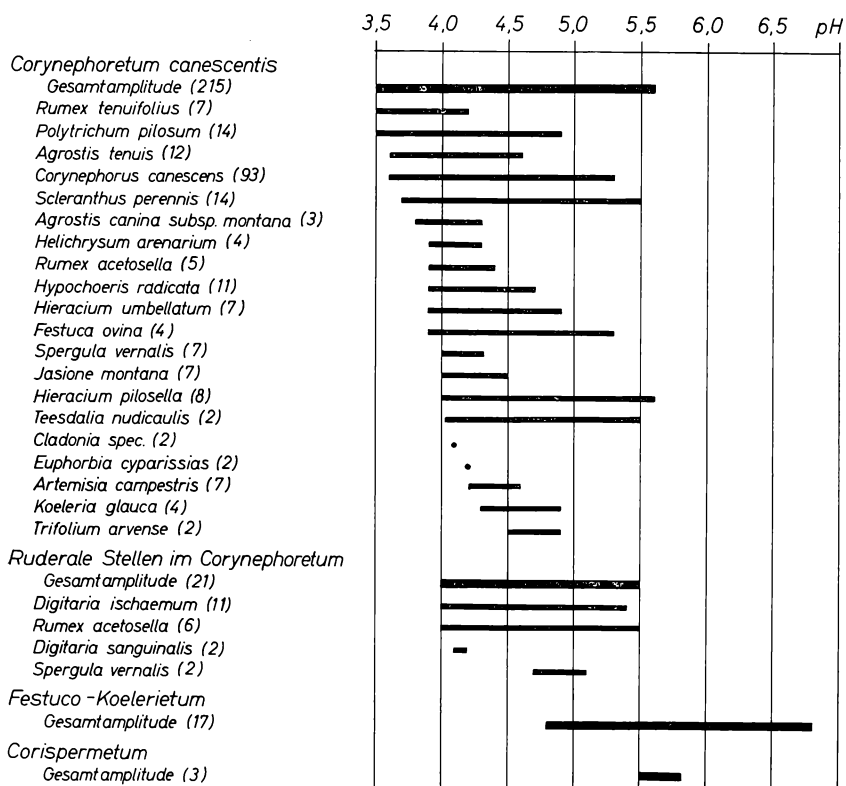


Abb. 1. Übersicht über die Gesamtamplitude der pH-Werte (in K Cl) aus dem Wurzelraum der Arten des Corynephorietum, des ruderalisierten Corynephorietum, des Festuco-Koelerietum und des Corispermetum sowie über die Amplitude einiger Arten des Corynephorietum in der Vegetationsperiode 1960 an verschiedenen Standorten im Berliner Raum (Anzahl der Messungen in Klammern).

KCl), die aus vielen Einzelwerten zusammengefaßt ist. Die Messungen bestätigen die bekannte Tatsache, daß das *Corynephorum* die mehr sauren, das *Festuco-Koelerietum* die mehr alkalischen Standorte besiedelt. Ruderalisation hat eine Verschiebung in den mehr basischen Bereich zur Folge.

Daß die Pflanzen der Sandtrockenrasen in der Natur nur auf verhältnismäßig nährstoffarmen Standorten anzutreffen sind, und beispielsweise das Silbergras nach HUECK (1934, S. 48) bei Düngung sofort verschwindet, dürfte nur auf Konkurrenz zurückzuführen sein. Offenbar werden die Arten der Sandtrockenrasen auf nährstoffreichen Standorten von kampfkraftigen Arten aus dem Felde geschlagen und müssen deswegen mit den armen Sanden vorlieb nehmen. Fehlt die Konkurrenz, gedeihen sie auch in humusreichen Böden gut, wie RYCHNOVSKÁ-SOUKOVÁ (1961, S. 27) in Kulturversuchen mit Silbergras nachwies.

Über die Bodenatmung in Sandtrockenrasen liegen nur Beobachtungen von ONAL (1965) in einem *Sileno-Festucetum* auf der Pfaueninsel in Berlin-Wannsee vor. Im Laufe der Vegetationsperiode wurde die Bodenatmung weitgehend von der Temperatur und dem Wassergehalt beeinflusst. Die Atmungswerte waren an der Bodenoberfläche ziemlich hoch, sanken aber mit zunehmender Bodentiefe rasch ab. Von VEIT (1961, S. 479—481) wurde der CO_2 -Gehalt der Bodenluft in einem *Corynephorum* auf fluvialem Grobsand in 10, 20 und 30 cm Tiefe über ein ganzes Jahr hin verfolgt. Die höchsten Werte lagen bei 0,4 Volumen-Prozent CO_2 . In 30 cm Tiefe waren die Werte stets geringer als im durchwurzelten Oberboden.

Über die Atmung der Wurzeln von *Corynephorus canescens* macht RYCHNOVSKÁ-SOUKOVÁ (1961, S. 65—66) einige Angaben, aus denen hervorgeht, daß sie im Vergleich zu anderen Pflanzen, die nicht auf Sandstandorten wachsen, recht hoch ist. Das Sauerstoffbedürfnis ist also ziemlich groß. Dem kommt der Sandstandort mit seinem relativ großen Porenvolumen und seiner guten Durchlüftung weitgehend entgegen.

Mechanische Faktoren

Das Substrat, das die Sandtrockenrasen besiedeln, ist sehr locker. Es ist daher zu prüfen, wieweit es der Möglichkeit einer Umlagerung unterliegt. Denn dieser mechanische Faktor hat einen tiefgreifenden ökologischen Einfluß. Der Angriff erfolgt einerseits auf das Wurzelsystem, das freigelegt oder in extremen Fällen sogar des umgebenden Substrates völlig beraubt werden kann, andererseits aber auch auf die oberirdischen Teile, die teilweise vergraben oder auch gänzlich zugeschüttet werden können. Es versteht sich, daß derartig heftige Eingriffe nur von wenigen Arten vertragen werden. Dieser Faktor bedingt also eine harte Auslese.

Als bewegende Kräfte spielen Tier und Mensch, wenn wir von den Berliner Verhältnissen absehen, die wir hier nicht verallgemeinern wollen, über die aber noch zu sprechen sein wird, meist eine auslösende Rolle. Tiefgreifend ist der Einfluß des Windes, die sogenannte Deflation. Die Wirkung des Windes ist eine dreifache, insofern als das lockere Material zunächst abgehoben (Ablation), dann verfrachtet (Transport) und schließlich wieder abgelagert wird (Sedimentation). Gegenüber der Ablation und Sedimentation dürften allerdings die Schädigungen durch den Transport der Sandkörner, die eine scherende Wirkung ausüben können, ziemlich bedeutungslos sein.

Es bleibt daher zu prüfen, wieweit Ablation und Sedimentation von den Arten der Sandtrockenrasen getragen werden. Im Schrifttum sind die Angaben hierzu nicht einheitlich.

Zu den drei *Corynephoreten*, die TÜXEN unterscheidet, schreibt er (1937, S. 55—56), daß das *Corynephoretum canescentis typicum* Tx. (1928) 1937 eine typische Pioniergesellschaft auf bewegten Flugsanden, das *Corynephoretum agrostidetosum caninae* Tx. 1937 eine Folgegesellschaft der vorigen auf schwach bewegten Flugsandböden und das *Corynephoretum cladonietorum* Tx. (1928) 1937 eine Gesellschaft sei, die ruhende Flugsandböden besiedele. HOHENESTER (1960, S. 39) betont für Nordbayern, daß das *Corynephoretum typicum* eng an bewegte Sande gebunden sei. In der nördlichen Rheinebene ist das *Corynephoretum* nach OBERDORFER (1957, S. 253) ebenfalls eine Pioniergesellschaft, die auf die lockeren, offenen kalk- und humusarmen Flugsande beschränkt ist. Demgegenüber betont einzig LIBBERT (1932—33, S. 267), daß sich das *Corynephoretum typicum* in der nördlichen Neumark nie auf Flugsand, sondern nur auf ruhenden diluvialen Sanden finde und daher Kiefernwald-Ränder, sandiges Ödland, verlassene Sandgruben, Wegränder, Feuerstreifen an Bahnstrecken, sandige Seeabhänge u. dgl. bewohne, während die Binnendünen dem *Festuco-Koelerietum* überlassen blieben. Ausschlaggebend dürfte hier aber vermutlich nicht die Sandbewegung, sondern der Charakter des Substrates sein.

Die Küsten-*Corynephoreten*, die STEFFEN (1931, S. 267—269), HUECK (1932, S. 105—107) und PAUL (1953, S. 282—291) beschreiben, bewohnen ebenfalls Flugsandböden. Weil aber offenbar die Luftbewegungen an den Küsten so groß sind und derartige Verlagerungen bewirken, daß ihnen die Arten der Silbergrasflur nur in beschränktem Umfange gewachsen sind, stellen sie sich nur an den Stellen ein, „an denen der Sand schon etwas zur Ruhe gekommen ist“ (STEFFEN 1931, S. 267; vgl. auch RITTEL 1933, S. 292 und LIBBERT 1940, S. 29—30). Allerdings sind die *Corynephoreten* auf den Graudünen der Küsten anders gestaltet als die der Binnendünen (FUKAREK 1961, S. 118, ELLENBERG 1963, S. 487). Auch das Silbergras gehört einer anderen Varietät an. Während nämlich im Binnenlande *Corynephorus canescens* var. *genuinus* Godr. auftritt, handelt es sich an den Küsten um var. *maritimus* Godr., die sich nicht allein in ihrer Tracht, sondern wohl auch in ihrer Biologie und Ökologie von der Binnenland-Varietät unterscheidet (SCHULZ 1950).

Sandüberwehungen scheinen dem Silbergras nicht nur keinen Schaden zuzufügen (TÜXEN 1928, S. 76), sondern sogar seine Entwicklung zu fördern (siehe Abb. 80 bei GRAEBNER 1910, S. 274 und ELLENBERG 1963, S. 498). Nach einer Verschüttung vermögen die Pflanzen immer wieder durch Streckungswachstum von den Knoten aus zur Sandoberfläche emporzuwachsen (SCHULZ 1950, S. 23), so daß es zu einem Etagenwuchs kommt (VALCKENIER SURINGAR 1927, S. 51—52).

Die Ursache dafür, daß Sandüberwehung zu einer Steigerung der Wuchskraft des Silbergrases führt, deckte MARSHALL (1965) auf. An Hand verschiedener Versuche konnte er zeigen, daß die Entwicklung der Pflanzen wesentlich vom Alter des Wurzelwerkes abhängt. Die Vitalität ist herabgesetzt, wenn nur Wurzeln vorhanden sind, die neun Monate und älter sind, sie wird aber immer dann gefördert, wenn ein Anreiz vorliegt, neue sprossbürtige Wurzeln zu bilden. Sandüberwehung ist ein solcher Anreiz.

Nach LUX (1964, S. 41) führt die Sandablagerung innerhalb des Silbergrashorstes zu seitlichem Abspreizen der Stengel und zu erneuter Bestockung. Neben dieser vegetativen Ausbreitung trägt die Sandüberschüttung aber auch zur generativen Vermehrung bei, weil das Gewicht des Sandes die Rispen blütentragender Horste niederbeugt, sie auf den Sandboden gelangen und dann aus den Rispen um den Horst neue Pflanzen keimen. Nach Versuchen von LUX liegt die Höchstgrenze der Sandüberwehung, die vom Silbergras noch vertragen wird, bei 10 cm. MARSHALL (1965 S. 447) kommt zu ähnlichen Werten.

Loswehen wird von den Silbergrashorsten offenbar viel schlechter vertragen. SCHULZ (1950, S. 22) findet ebenso wie KÄSTNER (1944, S. 40), daß die Wurzeln nach zwei entgegengesetzten Richtungen wüchsen, so daß in der Mitte ein Scheitel erkennbar werde. Dadurch liege das Zentrum des Horstes ziemlich frei und könne leicht unterhöhlt werden. Nach wenigen Tagen rissen dann die Wurzeln ab und der Stock gehe ein (SCHULZ 1950, S. 53).

Bei den untersuchten Silbergrashorsten im Berliner Raum konnte ein derartiges zweiseitiges Wurzelwerk nirgends beobachtet werden. Auch sonst wird in den Beschreibungen nicht darauf hingewiesen (vgl. z. B. Voss 1929, S. 179). Vielleicht bildet es sich nur unter besonderen Verhältnissen aus, die hier nicht gegeben sind. Zwar spielen die mechanischen Faktoren im Berliner Gebiet keine geringe Rolle, doch tritt der Einfluß des Windes weitgehend hinter dem des Menschen zurück. Das Zerstörungswerk wird gefördert durch die Lockerheit des Substrates und die Einzelkornstruktur des Sandes sowie die dünne Vegetationsbedeckung.

Bezüglich der die höheren Pflanzen begleitenden Kryptogamen der Silbergrasflur beschreibt HUECK (1931, S. 179) entsprechend den alten Angaben der Dünenliteratur (GRAEBNER 1910, S. 223, vgl. auch TÜXEN 1928, S. 85) ein Initialstadium der Gesellschaft mit Moosen (*Polytrichum pilosum*) und Flechten (*Cladonia*-Arten). Für den hier betrachteten Raum von Berlin läßt sich dies jedoch nicht finden. TÜXEN (1928, S. 83), dem BEHMANN (1930, S. 172) beipflichtet, gibt für Nordwestdeutschland nur *Polytrichum pilosum* als Erstbesiedler auf sehr schwach bewegten bis ruhenden Sanden an und hält die Flechtenbesiedlung für ein Degenerationsstadium (S. 84). Das Gleiche berichten KÄSTNER (1944, S. 42—43) für Sachsen, LIBBERT (1932—33, S. 271) für die Neumark und HOHENESTER (1960, S. 39) für Nordbayern. Gewöhnlich bezeichnen die Moos- und Flechtendecken einen älteren Zustand der Silbergrasflur auf schon einige Zeit ruhenden Sanden.

Über die Verträglichkeit für Sandüberschüttungen bei Dünenmoosen stellten BIRSE, LANDSBERG und GIMINGHAM (1957) experimentelle Untersuchungen an. Dabei vertrug *Polytrichum pilosum* eine Verschüttung bis 60 mm, *Brachythecium albicans* bis 53 mm, *Racomitrium canescens* nur bis 15 mm. *Brachythecium* gehörte zu den Moosen, die am schnellsten die Überschüttung durchwuchsen und zu 50 oder 100 % die Übersandung (von 30 bzw. 27 mm) wieder besiedelten, *Polytrichum* wuchs langsamer, erreichte aber eine 50 %ige Wiederbesiedlung bis 40 mm Übersandung, eine 100 %ige allerdings nur bis 10 mm. *Racomitrium* erwies sich als entschieden wuchsschwächer, es konnte nur 5 mm Übersandung 50 %ig wiederbesiedeln.

Eine weitere unter den mechanischen Faktoren zu behandelnde Frage betrifft den Raum, der den Pflanzen der Sandtrockenrasen zur Verfügung steht. Besonders die Corynephoreten fallen in dieser Hinsicht auf. Im Sommeraspekt findet man nämlich in manchen Beständen außer einigen vergilbten,

halb ausgeblasenen, toten Silbergraspflanzen nur wenige kräftige lebende *Corynephorus*-Horste, und auch die anderen Arten sind nur recht schwach vertreten, so daß sie kaum ins Gewicht fallen. Zwischen den weit gestellten einzelnen Pflanzen liegen freie Räume unbesiedelten losen Sandes, allerdings von recht unterschiedlicher Größe. Viele *Corynephoreten* bieten mit ihrer lockeren Vegetationsbedeckung den Anblick offener Gesellschaften. Nur in alten Beständen können die Lücken von einem mehr oder weniger geschlossenen Moos- und Flechtenteppich überdeckt werden.

Der lockere Stand der Pflanzen in offenen Gesellschaften wird gewöhnlich damit erklärt, daß zwar oberirdisch der Wuchsraum von den wenigen Pflanzen nicht ausgefüllt, unterirdisch aber der zur Verfügung stehende Raum von ihren Wurzeln voll genutzt werde. Der lichte Stand, der über dem Boden sichtbar sei, werde bedingt durch die Konkurrenz, in die sie mit dem Wurzelwerk ihrer Nachbarinnen geräten.

Dies ist in der Tat bei einer Reihe von Gesellschaften der Fall. Ein Beispiel dafür sind die Kalkschuttgesellschaften der Alpen (BERGER-LANDEFELDT 1936, S. 21—22), bei denen das Substrat größtenteils aus groben Steinen und großen luftgefüllten Hohlräumen besteht, die für eine Durchwurzelung ungeeignet sind, und nur wenig feinerdereiche Stellen übrigbleiben, die dann aber durch das Wurzelwerk intensiv ausgenutzt werden. Ein anderes Beispiel sind etwa die Halophytengesellschaften der nordafrikanischen Salzpflanzen (BERGER-LANDEFELDT 1959, S. 20), bei denen das Wasser im Boden so spärlich verteilt ist, daß die Pflanzen zu ihrer Erhaltung notwendigerweise ein großes unterirdisches Einzugsgebiet ausschöpfen müssen. Voraussetzung ist jedoch in diesem Falle, daß das Wurzelsystem der einzelnen Pflanzen so weit streicht, daß es den großen, zur Verfügung stehenden Wurzelraum wirklich auszunutzen vermag.

Es ist nun auffallend, daß das Wurzelsystem des Silbergrases, wie schon HUECK (1934, S. 48) hervorhebt, zwar fein und reich verzweigt ist, jedoch keinen sehr großen Wurzelraum bestreicht. Hebt man, was leicht gelingt, einen lebenden Silbergrashorst mitsamt seinem Wurzelwerk aus dem Sande, so stellt man fest, daß das Wurzelsystem den Bodenraum in Form einer Kalotte durchspinnt, deren größte Breite selten mehr als 20—30 cm (maximal 40 cm, SCHULZ 1950, S. 22) im Durchmesser beträgt. Bei dem lockeren Stand der Pflanzen ergibt sich daraus, daß — übrigens entgegen der Ansicht MARKGRAF'S (1927—28, S. 214) — zwischen den einzelnen Horsten mehr oder weniger große Räume offenen Sandes übrig sind. Sie lassen keinerlei Durchwurzelung erkennen und bleiben, von höheren Pflanzen unbesiedelt, scheinbar unausgenutzt liegen. Offenbar liegen hier die Verhältnisse anders als bei den genannten beiden Beispielen, bei denen nur der oberirdische Sproßraum nicht gänzlich, der unterirdische Wurzelraum aber vollständig ausgenutzt wird. Bei der Silbergrasflur scheint aber sowohl oberirdisch als auch unterirdisch ein freier Raum übrigzubleiben, die Konkurrenz und damit der sonst allenthalben herrschende Wettbewerb zu fehlen.

Der Grund ist zunächst nicht einzusehen. Die ursächlichen Zusammenhänge werden jedoch deutlich, wenn man solche offenen Silbergrasfluren im Herbst oder Frühjahr untersucht. Dann findet man zwischen den alten weit gestellten Silbergrashorsten einen dichten Aufwuchs junger *Corynephorus*-Pflanzen. Diese stammen entweder aus Samen oder nach SCHULZ (1950, S. 33) in weit größerem Umfange aus vegetativer Vermehrung alter Mutterpflanzen mittels Ausläufer, die jedoch rasch vergänglich sind. VAN DIEREN (1934, S.

185) hat anschaulich geschildert, daß die Standortsverhältnisse in trockenen Perioden (die in den Sommermonaten jederzeit auftreten können) so extrem werden, daß sie eine Keimung verhindern. Diese ist daher nur in feuchten Perioden möglich, in denen die Strahlungs- und Temperaturwerte gemildert, die Wasserverhältnisse günstiger sind und der nasse Sand gefestigt ist und nicht so sehr der Umlagerung durch den Wind unterliegt. Die geschilderten Bedingungen treten besonders im Herbst auf. Daher ist diese Jahreszeit für die Keimung besonders günstig und der Jungwuchs breitet sich auf dem offenen Sande rasch aus. Nach SCHULZ (1950, S. 34) haben die jungen Pflanzen zum Überwintern bereits 10 cm hohe Lufttriebe. Durch die Härte der ökologischen Bedingungen und das Zusammenwirken zahlreicher ungünstiger Faktoren scheint aber der allergrößte Teil dieser Jungpflanzen wieder zu Grunde zu gehen, zu vertrocknen oder ausgeweht zu werden, so daß im Hochsommer eine mehr oder weniger große Fläche des Sandes wieder vegetationslos und offen daliegt. Besonders bezeichnend ist, daß in Sommern, die sich durch geringe Trockenheit auszeichnen (beispielsweise 1961), ein verhältnismäßig großer Teil des Aufwuchses erhalten bleibt. Der einschränkende mechanische Faktor der Wurzelkonkurrenz fehlt damit den offenen *Corynephoreten* also offenbar nur vorübergehend und witterungsbedingt jahreszeitenweise. Die Überlebensrate der Jungpflanzen bestimmt auch, wie schnell eine Silbergrasflur „zuwächst“. Die Überlebensrate dürfte wohl hauptsächlich abhängen von dem mechanischen Faktor der Sandverlagerung, deren Auswirkung auf *Corynephorus* und dessen Reaktion darauf MARSHALL (1965) aufgeklärt hat, sowie vom Wasserfaktor, vielleicht auch vom Wärmefaktor.

Wärmefaktor

Die Wärmeverhältnisse werden in den Sandtrockenrasen durch die schütterere Vegetationsdecke ziemlich ungünstig gestaltet. Während sonst eine geschlossene Pflanzendecke den tagsüber am Grunde der Atmosphäre ankommenden Strahlungsstrom bremst und filtert, so daß nur ein Bruchteil davon bis zur Bodenoberfläche gelangt, erreicht in den Sandtrockenrasen wegen der Offenheit der Vegetation fast die gesamte Strahlungsmenge unmittelbar die Bodenoberfläche. Der Strahlungshaushalt an sommerlichen Schönwettertagen wurde unter anderen Gesellschaften auch für ein *Corynephorum* in einer früheren Arbeit untersucht (BERGER-LANDEFELDT 1964), auf die hier verwiesen sei.

Von der großen tagsüber eingestrahnten Energiemenge wird nur ein Teil reflektiert oder tritt als Temperaturstrahlung in Erscheinung. Für den verbleibenden Rest, die Strahlungsbilanz (oder besser den Strahlungssaldo), sind an einem schönen Sommertag beispielsweise $350 \text{ cal cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$ anzusetzen. Die Fortführung dieses Restes von der Oberfläche des Sandbodens kann nur auf den üblichen Wegen erfolgen und zwar erstens durch Erwärmung der oberflächennahen Bodenschichten und der Vegetation, zweitens durch Verdunstung und drittens durch Erwärmung der bodennahen Luftschichten.

Die Geschwindigkeit der Wärmeabfuhr in den oberflächennahen Bodenschichten hängt ab von der Wärmeleitfähigkeit des natürlichen Bodens, die sich ergibt aus der Wärmeleitfähigkeit des trockenen Bodens und der der jeweils vorhandenen Bodenwassermenge. Zwar ist die Wärmeleitfähigkeit von Sanden an sich im Vergleich zu anderen Bodenarten nicht schlecht, doch kommt dieser nur untergeordnete Bedeutung zu. Ausschlaggebend für die Wärmeleitfähigkeit

des natürlichen Bodens ist wegen der guten Wärmeleitfähigkeit von Wasser die Bodenwassermenge. Daraus folgt, daß in Trockenzeiten die Wärmeleitfähigkeit des natürlichen Sandbodens vergleichsweise gering ist. Die Energie dringt in Einstrahlungszeiten nur wenig tief in den Boden ein und staut sich daher in den obersten Zentimetern an, in Ausstrahlungszeiten wird sie dagegen wegen der geringen Eindringtiefe schnell wieder ausgegeben. In Feuchtzeiten ist zwar die Eindringtiefe weit größer, aber ebenso auch die Ausgabe beschleunigt.

Wie stark eine gegebene Energiemenge einen Körper zu erwärmen vermag, hängt von dessen Volumenwärme ab. Sie bezeichnet die Calorienmenge, die man 1 cm³ Boden zuführen muß, um seine Temperatur um 1 °C zu erhöhen. Beim gewachsenen Boden setzt sich die Volumenwärme zusammen aus der Volumenwärme der festen Bodenteilchen, des Bodenwassers und der Bodenluft. Da die Volumenwärme der Luft um vier Zehnerpotenzen kleiner ist als die des Wassers, ist auch für die Volumenwärme des gewachsenen Bodens ausschlaggebend, wie weit das Porenvolumen von Luft oder Wasser erfüllt ist. In Trockenzeiten kann daher die gleiche Energiemenge einen Sandboden viel stärker erhitzen als in Feuchtzeiten.

Nun ist, wie im folgenden Abschnitt gezeigt werden soll, besonders in der Vegetationsperiode der Sandboden in den obersten Schichten wegen der geringen Wasserhaltekapazität bei lebhafter Evaporation ziemlich trocken oder trocknet rasch aus. Daraus ergibt sich, daß die Wärmeverhältnisse im Sandboden vornehmlich im Sommer für die Pflanzen sehr ungünstig sind. Sowohl im Jahresgange als auch besonders im Tagesgange der Bodentemperaturen treten scharfe Extreme auf (vgl. z. B. ANDÓ 1955, KISS 1955).

Seit langem bekannt sind die außerordentlich hohen Temperaturen, die an der Oberfläche des nackten Sandbodens auftreten können. Allerdings ist es außerordentlich schwierig, derartige Messungen einwandfrei auszuführen. In einer früheren Arbeit (BERGER-LANDEFELDT 1964, S. 44) wurde daher versucht, Oberflächentemperaturen des Sandes in einer Silbergrasflur aus Strahlungsmessungen zu bestimmen. Dabei wurde am 30. 6. 1961 als Stundenmittel zwischen 13 und 14 h 49,6 °C erhalten, was aber sicher noch kein absolutes Maximum bedeutet. VOLK (1930—31, S. 88) bemerkt übrigens, daß die stärkste Erwärmung nicht auf dem Sande, sondern in den Moospolstern aufträte. Dies wird verständlich, wenn man bedenkt, daß sich gegenüber dem hellen Sande die Albedo bei der dunklen Farbe der Moosrasen erhöht und sich sowohl die Wärmeleitfähigkeit als auch die Volumenwärme bei dem hohen Luftgehalt der dem Sande aufliegenden Moospolster stark vermindert.

Auch VON MÜLLER (1956, S. 42—43) weist darauf hin, daß sich die Böden der Trockenrasen durch schroffe Temperaturunterschiede im Tagesgange auszeichneten und im Winter schnell und tief auskühlten und gefröhen, aber auch bald wieder auftauten.

Um wenigstens einen ungefähren Eindruck von dem täglichen Temperaturverlauf in Sandböden unter einem Corynephorum zu geben, wurden aus dem vorhandenen Material fünf Beobachtungstage ausgewählt und der Verlauf der Bodentemperaturen unter den übrigen an diesen Tagen durchgeführten Messungen in Abb. 2—6 in Isothermendarstellung wiedergegeben.

Dabei fallen zunächst einige allen Tagen gemeinsame Merkmale auf. Bei Annäherung an die Bodenoberfläche drängen sich die Isothermen sehr. Dies zeigt, daß in der obersten Bodenzone die Wärme stark gestaut wird. Wie

Abb. 2. Tagesgang der Sonnen- und Himmelsstrahlung ($I + H$ in $\text{cal cm}^{-2} \text{min}^{-1}$), der Temperatur (ϑ in $^{\circ}\text{C}$) und des Dampfdruckes (e in mm Hg) in 18 cm Höhe, der Transpiration von *Corynephorus canescens*, bezogen auf Frischgewicht, (T in $\text{mg g}^{-1} \text{min}^{-1}$) und der Evaporation einer grünen Löschpapierscheibe (E in $\text{mg dm}^{-2} \text{min}^{-1} \cdot 10$) sowie der Bodenisoothermen (von $^{\circ}\text{C}$ zu $^{\circ}\text{C}$) in einem armen Corynephotretum im ehemaligen Jagen 79 der Stadtforst Düppel nördlich der Glienicker Straße in Berlin-Wannsee am 12. Mai 1959.

Abb. 3. Tagesgang der Sonnen- und Himmelsstrahlung ($I + H$ in $\text{cal cm}^{-2} \text{min}^{-1}$), der Temperatur (ϑ in $^{\circ}\text{C}$) und des Dampfdruckes (e in mm Hg) in 18 cm Höhe, der Transpiration von *Corynephorus canescens*, bezogen auf Frischgewicht, (T in $\text{mg g}^{-1} \text{min}^{-1}$) und der Evaporation einer grünen Löschpapierscheibe (E in $\text{mg dm}^{-2} \text{min}^{-1} \cdot 10$) sowie der Bodenisoothermen (von $^{\circ}\text{C}$ zu $^{\circ}\text{C}$) in einem armen Corynephotretum im ehemaligen Jagen 79 der Stadtforst Düppel nördlich der Glienicker Straße in Berlin-Wannsee am 19. Juni 1959.

Abb. 4. Tagesgang der Sonnen- und Himmelsstrahlung ($I + H$ in $\text{cal cm}^{-2} \text{min}^{-1}$), der Temperatur (ϑ in $^{\circ}\text{C}$) und des Dampfdruckes (e in mm Hg) in 18 cm Höhe, der Transpiration von *Corynephorus canescens*, bezogen auf Frischgewicht, (T in $\text{mg g}^{-1} \text{min}^{-1}$) und der Evaporation einer grünen Löschpapierscheibe (E in $\text{mg dm}^{-2} \text{min}^{-1} \cdot 10$) sowie der Bodenisoothermen (von $^{\circ}\text{C}$ zu $^{\circ}\text{C}$) in einem armen Corynephotretum im ehemaligen Jagen 79 der Stadtforst Düppel nördlich der Glienicker Straße in Berlin-Wannsee am 2. Juli 1958.

Abb. 5. Tagesgang der Sonnen- und Himmelsstrahlung ($I + H$ in $\text{cal cm}^{-2} \text{min}^{-1}$), der Temperatur (ϑ in $^{\circ}\text{C}$) und des Dampfdruckes (e in mm Hg) in 18 cm Höhe, der Transpiration von *Corynephorus canescens*, bezogen auf Frischgewicht, (T in $\text{mg g}^{-1} \text{min}^{-1}$) und der Evaporation einer grünen Löschpapierscheibe (E in $\text{mg dm}^{-2} \text{min}^{-1} \cdot 10$) sowie der Bodenisoothermen (von $^{\circ}\text{C}$ zu $^{\circ}\text{C}$) in einem armen Corynephotretum im ehemaligen Jagen 79 der Stadtforst Düppel nördlich der Glienicker Straße in Berlin-Wannsee am 11. Juli 1958.

Abb. 6. Tagesgang der Sonnen- und Himmelsstrahlung ($I + H$ in $\text{cal cm}^{-2} \text{min}^{-1}$), der Temperatur (ϑ in $^{\circ}\text{C}$) und des Dampfdruckes (e in mm Hg) in 18 cm Höhe, der Transpiration von *Corynephorus canescens*, bezogen auf Frischgewicht, (T in $\text{mg g}^{-1} \text{min}^{-1}$) und der Evaporation einer grünen Löschpapierscheibe (E in $\text{mg dm}^{-2} \text{min}^{-1} \cdot 10$) sowie der Bodenisoothermen (von $^{\circ}\text{C}$ zu $^{\circ}\text{C}$) in einem armen Corynephotretum im ehemaligen Jagen 79 der Stadtforst Düppel nördlich der Glienicker Straße in Berlin-Wannsee am 4. September 1958.

12.5.1959

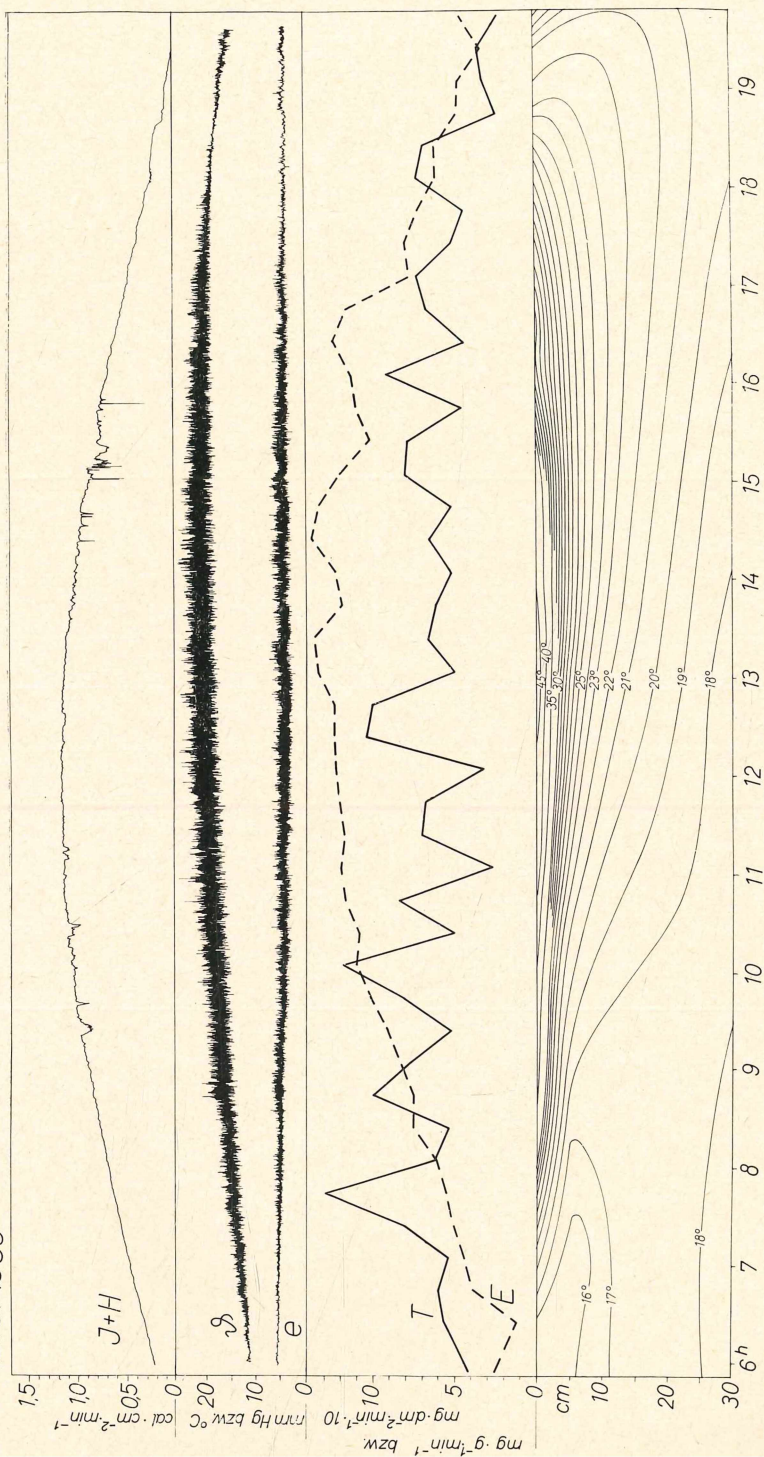


Abb. 2

19. 6. 1959

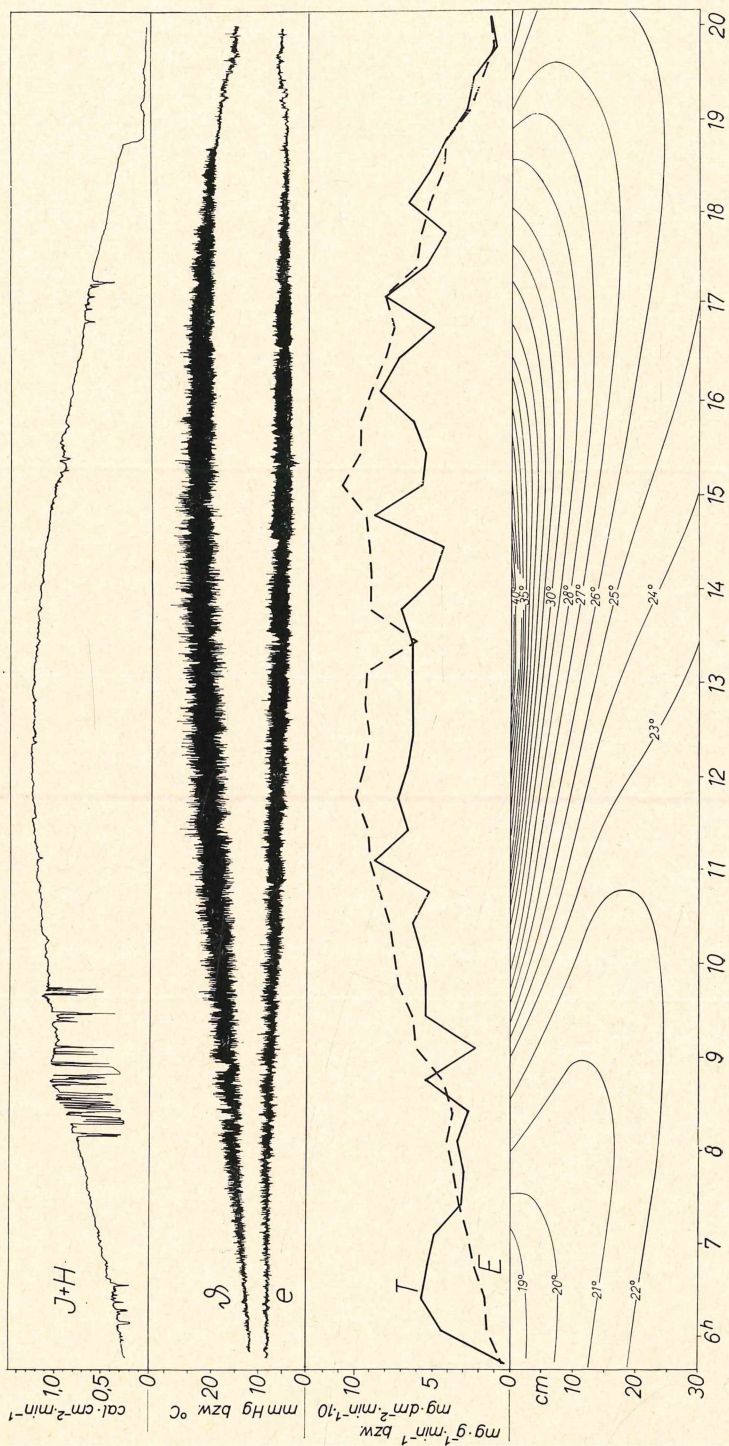


Abb. 3

2.7.1958

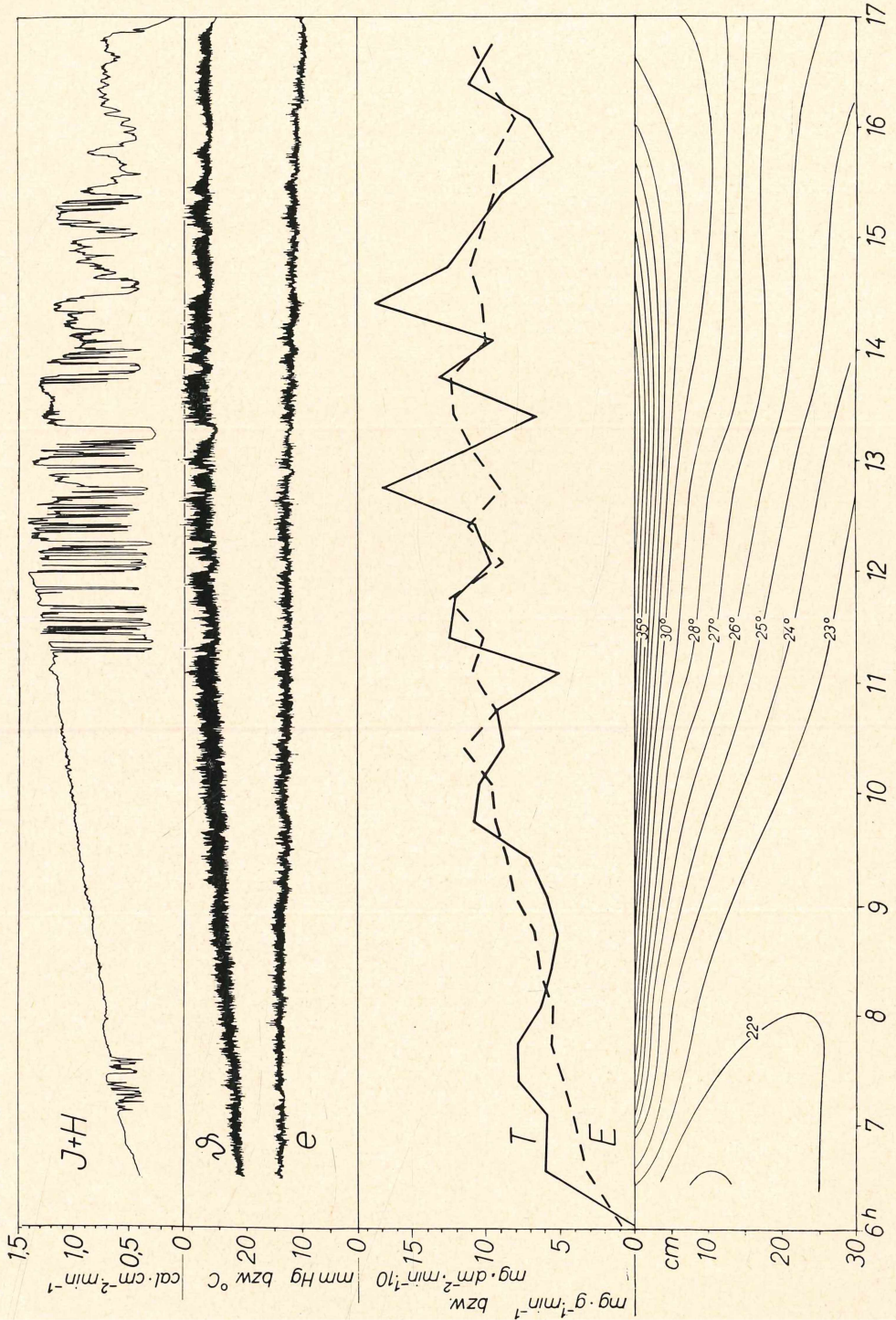


Abb. 4

11. 7. 1958

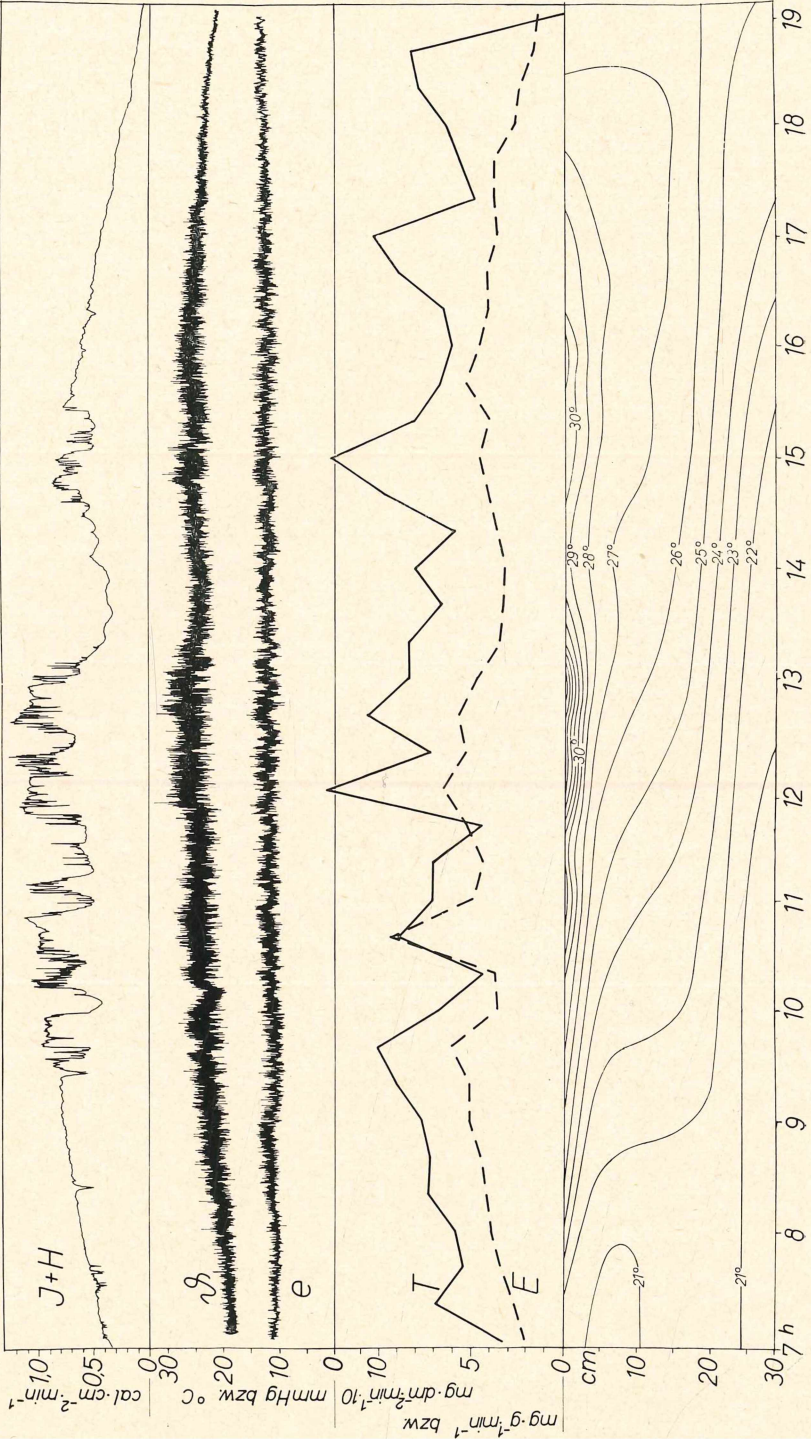


Abb. 5

4. 9. 1958

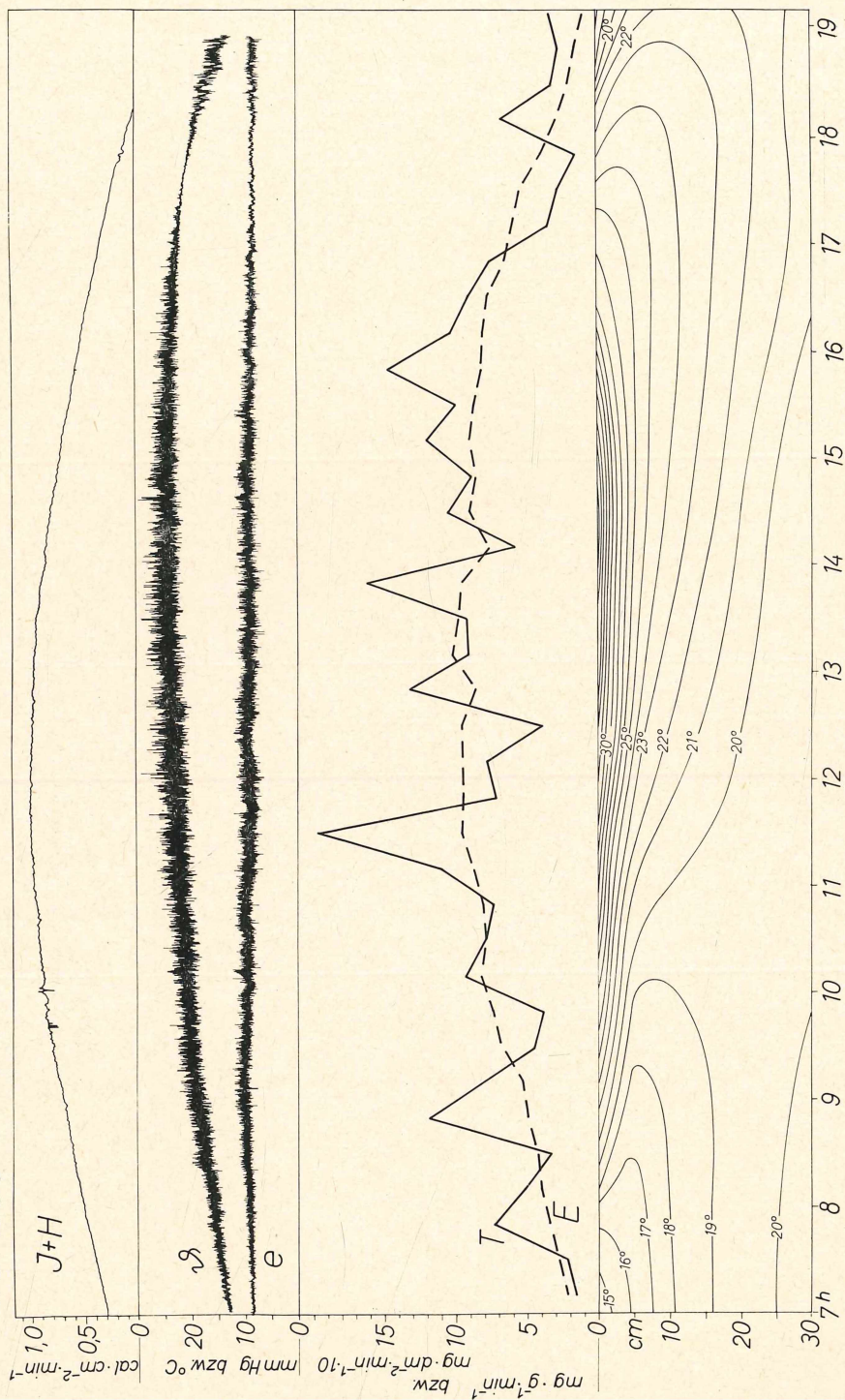


Abb. 6

allgemein üblich treten auch die Tagesmaxima an der Bodenoberfläche nicht zur Zeit des Strahlungsmaximums, sondern mit Verspätung gegen den Nachmittag ein. Diese Verzögerung setzt sich mit zunehmender Bodentiefe fort.

Bemerkenswert ist, daß an den einzelnen Meßtagen ganz unterschiedlich hohe Maxima der Oberflächentemperaturen erreicht werden. Am 2. 7. und 11. 7. verhindern offenbar Wolken und die dadurch bedingte Strahlungshemmung (siehe I + H in der Abb. 4 und 5) ein weiteres Ansteigen der mittäglichen Temperaturwerte. Von den klaren Tagen, dem 12. 5., 19. 6. und 4. 9. (Abb. 2, 3 und 6), zeigt der Maitag trotz etwas geringerer Strahlung ein höheres Temperaturmaximum und eine stärkere Drängung der Isothermen als der Junitag. Die Ursache für dieses auffällige Verhalten liegt darin, daß an den beiden Meßtagen der Bodenwassergehalt und damit die Wärmeleitfähigkeit und die Wärmekapazität sehr unterschiedlich waren. Wie aus den Beobachtungen des Bodenwassergehaltes (siehe folgender Abschnitt, Tab. 4) hervorgeht, war der Boden an diesem Maitag viel trockener und damit die Evaporation sowie die Wärmeleitfähigkeit und Wärmekapazität geringer, dafür aber der Wärmestau und die Erhitzung der obersten Bodenzone größer als am Junitag. Dieses Beispiel erläutert, wie groß der Einfluß des Wassergehaltes auf die Temperaturverhältnisse des Bodens ist, auf den eingangs dieses Abschnittes bereits hingewiesen wurde. Zwar herrschen auch am Septembertag ähnliche Bodenwasserverhältnisse wie am Maitag, doch erreicht die Strahlungsintensität an diesem Tage (Abb. 6, I + H) nicht mehr die des Mai, so daß ein Vergleich nicht mehr möglich ist.

Der zweite der eingangs genannten drei Wege, die der Oberfläche des Sandbodens zugestrahlte Energiemenge abzuführen, nämlich der Verbrauch durch Evapotranspiration, hält sich in engen Grenzen. Hierüber wird aber erst im folgenden Abschnitt zu sprechen sein.

So bleibt also eine verhältnismäßig große Energiemenge für den dritten Weg übrig, für die Erwärmung der bodennächsten Luftschichten. Dies führt am Tage über Sandboden zu einem stark überadiabatischen Temperaturgradienten in den unteren Luftschichten. Die Folge davon ist, daß die stark erhitzten und dadurch leichten Luftkörper sich vom Boden abheben und kühleren aus höheren Luftschichten Platz machen. An sonnigen Tagen herrscht daher in den Luftschichten über Sandboden starke Instabilität. Es stellt sich ein reger thermisch bedingter Austausch ein, der sich nicht allein in Flimmern der Luft über dem Boden und Schlierenbildung, sondern auch in einer sehr lebhaften Temperaturunruhe der bodennächsten Luftschichten kundtut.

Dies kommt sehr deutlich in den Tagesgängen der Lufttemperatur (ϑ) zum Ausdruck, die in den Abb. 2-6 wiedergegeben sind. Die Messungen stammen aus einer Silbergrasflur in 18 cm Höhe über dem Boden und wurden mit einem Platin-Widerstands-Thermometer von 10 cm Länge gemacht, das Gerät integrierte also über diese Strecke. Eine punktförmige Meßstelle hätte noch extremere Ergebnisse gebracht. Aber diese Aufzeichnungen zeigen bereits sehr eindrucksvoll, daß die Temperatur an der Meßstelle besonders zu Zeiten hoher Einstrahlung dauernden sekundschnellen Änderungen unterliegt und um mehrere Grade C schwankt. Der verhältnismäßig langsam eingestellte Papieranschub des an das Temperatur-Fühlgerät angeschlossenen Schreibers gestattet es daher nicht, die Temperaturkurve als Linie, sondern nur als viele Grade C breites Band zu erfassen. Die Temperaturunruhe nimmt vom Morgen zum Mittag zu und schwächt sich gegen Abend wieder ab. An klaren Tagen kann die Bandbreite über viele Stunden mehr als 7 °C, vorübergehend sogar mehr

als 10 °C betragen (z. B. am 19. 6., Abb. 3 Ø). Wie stark übrigens die Temperaturunruhe strahlungsabhängig ist, zeigt sich am 2. 7. (Abb. 4 Ø). Nach klaren Vormittagsstunden trat an diesem Tage bald nach 11 h Quellbewölkung auf, die zu vorübergehenden starken Strahlungsrückgängen führte (Abb. 4, I + H). Während der Wolkenschatten fiel die direkte Sonnenstrahlung aus, und nur die Himmelsstrahlung war wirksam. Jedes Absinken der Globalstrahlung hatte wahrscheinlich über einen kurzen Abfall der Temperatur der Bodenoberfläche auch eine deutliche Erniedrigung der Lufttemperatur und eine Verminderung der Temperaturunruhe zur Folge.

Die lebhafteste Temperaturunruhe an sonnigen Tagen bedingt, daß die Pflanzen der Sandböden zu diesen Zeiten einem jähren, fortwährenden Wechsel zwischen sehr warmer und relativ kühler Temperatur der sie umgebenden Luft ausgesetzt sind. Dies kann physiologisch nicht ohne Wirkung sein, doch wissen wir darüber bisher noch nichts. Bekannt ist nur, daß die Organ-temperatur von beträchtlichem Einfluß auf die Transpiration ist (KONIS 1950).

In der Nacht verliert der ungeschützte Boden sehr schnell die tagsüber eingestrahlte Wärme durch Ausstrahlung. VOLK (1930—31, S. 88) erwähnt einen Fall, bei dem sich die Oberfläche des nackten Sandes bereits innerhalb einer halben Stunde, nachdem die direkte Strahlung aufgehört habe, um 5 °C unter die Lufttemperatur abgekühlt habe. Die in der obersten Bodenschicht aufgestaute Wärme ist, wie man an diesem Beispiel sieht, bald verausgabt, aber auch aus den tieferen Bodenschichten fließt infolge der geringen Wärmeleitfähigkeit des trockenen Sandbodens die Wärme nur zögernd nach. Die Folge davon ist, daß sich in der Nacht die Oberfläche des Sandes sehr erheblich abkühlt. Durch Wärmeleitung, Austausch und Wärmestrahlung wird auch die bodennahe Luftschicht von dieser Abkühlung ergriffen.

Auf Sandböden trifft demnach die Pflanzen am Tage eine starke Erhitzung des obersten Bodens und der unteren Luftschichten, in der Nacht dagegen eine starke Abkühlung. Der Tagesgang der Temperatur zeichnet sich also durch starke Schwankung mit extremen Maxima und Minima aus.

Die aufgezeigten Wärmeverhältnisse betreffen die Pflanzengesellschaften auf Sandstandorten ganz allgemein, sagen aber noch nichts darüber aus, ob die verschiedenen Sandtrockenrasen unterschiedliche Wärmeansprüche stellen und welcher Art sie sind. Hierzu wären mehrjährige Meßreihen etwa in einem typischen *Corynephorum* und *Festuco-Koelerietum* notwendig.

Derartige Untersuchungen liegen nicht vor. Wir wissen nur, daß die Artenzusammensetzung der Silbergras-Pionierrasen in Brandenburg unter dem Einfluß des Klimas sich derart ändert, daß nach Osten zu der Anteil subkontinentaler Arten zunimmt (vgl. PASSARGE 1964, Abb. 8, S. 239). *Corynephorus canescens* wird in den mehr kontinentalen Gebieten durch kalte Winter sehr geschädigt und geht entweder stark zurück oder verschwindet sogar ganz (MEUSEL in UNGENANNT 1944, S. 678). KRAUSCH (1961, S. 109) erwähnt, daß in den Silbergrasfluren, die besonders in den westlichen Teilen des Bezirkes Frankfurt/Oder noch weit verbreitet sind, nicht selten alle Silbergraspflanzen in kalten Wintern erfrieren. Dies zeigt, daß die Gesellschaft an ein wintermildes Klima gebunden ist und im östlichen Brandenburg keine optimalen Lebensbedingungen mehr findet. Allerdings ist beim Silbergras als einer subatlantischen Art (über die Verbreitung der wichtigsten Arten im *Corynephorum* vgl. MEUSEL 1940, S. 363—373 sowie MEUSEL, JÄGER und WEINERT 1965) der Verdacht nicht auszuschließen, daß wegen mangelnder Dürresistenz die Schädigung dieser Art mehr auf einem Vertrocknen (Frosttrocknis) als

auf einem Erfrieren beruht und damit kein Einfluß des Wärme-, sondern des Wasserfaktors (siehe dort) ist.

Wasserfaktor

Während sich bezüglich der Temperatur über Sandböden ein eigenes Mikroklima mit extremen Maxima und Minima ausbildet, trifft dies bezüglich der Feuchtigkeit nicht in der gleichen Weise zu.

In der bodennahen Luftschicht wirken als Feuchtigkeitsspende gewöhnlich die Evaporation der feuchten Bodenoberfläche und die Transpiration des Pflanzenbestandes. Je größer die Wasserdampfabgabe dieser Feuchtigkeitsquellen ist, um so mehr wird, gleiche Austauschverhältnisse vorausgesetzt, der Dampfdruck mit Annäherung an diese Quellen, also im bodennahen Luftraum, im Vergleich zur freien Atmosphäre darüber zunehmen, um so stärker wird sich im Hinblick auf die Feuchtigkeitsverhältnisse ein eigenes Mikroklima im bodennahen Luftraum ausbilden können.

In unserem Falle ist dies nur in beschränktem Maße möglich. Denn die beiden genannten Feuchtigkeitsquellen fließen, wie im einzelnen noch zu zeigen sein wird, nur spärlich, so daß es zu keiner wesentlichen Ansammlung von Feuchtigkeit kommen kann. Freilich nimmt der Dampfdruck über jedem verdunstenden Pflanzenbestand mit Annäherung an diesen zu, bei offenen Beständen ist diese Zunahme aber nur schwach. Auch erlaubt die Offenheit und geringe Rauigkeitshöhe des Bestandes ein tiefes Eingreifen der freien atmosphärischen Luftströmungen. Überdies tritt durch die starke Erwärmung der oberen Bodenschichten eine lebhafte thermische Turbulenz auf, welche die etwas mit Feuchtigkeit angereicherten bodennahen Luftkörper rasch in größere Höhen emporreißt. Dadurch wird also die durch Evapotranspiration etwa wasserdampfreichere Luft schnell abgeführt, so daß sich nicht wie in einem geschlossenen Bestande irgendwelche feuchten Luftmassen anreichern können. Als Folge davon kann sich bei Annäherung an den Boden unter dem Einfluß kräftiger Zunahme der Lufttemperatur die Feuchtigkeit, relativ betrachtet, sogar vermindern.

Einen Einblick in die Dampfdruckverhältnisse der Luft sollen die Abb. 2—6, e vermitteln. Sie enthalten Tagesgänge des Dampfdruckes, die mit einem Fern-Schnell-Temperatur- und Dampfdruckschreiber aufgezeichnet sind. Das Gerät arbeitet auf psychrometrischer Basis mit Platin-Widerstands-Thermometern von 10 cm Länge, integriert also über diese Strecke. Die fünf ausgewählten Tagesgänge wurden wie die Temperaturwerte in 18 cm Höhe über dem Boden aufgenommen. Ähnlich der Temperaturunruhe gestattet das Gerät auch die Dampfdruckunruhe zu messen, also die turbulenzbedingten, sehr kurzperiodischen Schwankungen des Dampfdruckes der Luft. Wegen des verhältnismäßig langsam eingestellten Papiervorschubes des an das Fühlgerät angeschlossenen Schreibers wird wie die Temperaturkurve auch die Dampfdruckkurve wegen der sekundenschnellen plötzlichen Schwankungen nicht mehr als Linie, sondern als Band geschrieben. Die Dampfdruckunruhe beträgt mehrere mm Hg. Vergleicht man sie mit der unmittelbar darüber wiedergegebenen Temperaturunruhe in °C, so stellt man fest, daß das Dampfdruckband viel schmäler als das Temperaturband ist, daß also die Dampfdruckschwankungen (in mm Hg) kleiner als die Temperaturschwankungen (in °C) sind. Aus vielen Messungen mit dem gleichen Gerät über anderen Pflanzenbeständen (BERGER-LANDEFELDT 1957) wissen wir, daß es meistens umgekehrt zu sein pflegt. Zwar werden die bodennahen Luftkörper in der Silbergrasflur

kräftig mit Wärmeenergie versorgt und dadurch zum Aufstrudeln gebracht, ihre Anreicherung mit Wasserdampf ist aber aus den angegebenen Gründen nur gering.

Die durch die Schwäche der Wasserdampfquellen im Verein mit den hohen Temperaturen bedingte geringe relative Feuchtigkeit der bodennahen Luftschicht führt zu einer starken Verdunstungskraft der Atmosphäre, die mit Annäherung an den Boden, also an die Wasserdampfquellen, keineswegs immer sinkt, wie man erwarten sollte, sondern im Gegenteil steigen kann, wie bereits VOLK (1930—31, S. 85) in einem Koelerietum auf Dünensand nachweisen konnte.

Auch im Corynephoretum erreicht die Evaporation, gemessen mit grünen Löschpapierscheiben von 5 cm Durchmesser in unmittelbarer Nähe der transpirierenden Pflanzen, Werte, die für mitteleuropäische Verhältnisse recht beträchtlich sind. Aus den im Berliner Raum durchgeführten Beobachtungen zeigen die Abb. 2—6, E fünf Beispiele von Tagesgängen der Evaporation.

Bei der hohen Verdunstungskraft der Atmosphäre ist der Umfang des Wasservorrates im Boden von besonderem Interesse. Der große Wasserspeicher des Grundwassers liegt für die Pflanzen der Sandtrockenrasen immer in unerreicherbarer Tiefe. Die Pflanzen sind daher allein auf die durch die Niederschläge dem Boden zugeführten Wassermengen angewiesen. Dem Eindringen des Niederschlages setzt der Sandboden allerdings einen deutlichen Benetzungswiderstand entgegen, der sich nach VON MÜLLER (1956, S. 37) nicht nur an der Oberfläche, sondern auch in tieferen Horizonten bemerkbar macht.

Aber auch die dem Boden durch die Niederschläge zugeführten Wassermengen können die Pflanzen nur zum Teil ausnutzen. Bei der bekannt hohen Sickergeschwindigkeit von Wasser in Sandböden wird ein beträchtlicher Teil des Niederschlagswassers die Wurzelzone durchrinnen, bevor es von den Pflanzenwurzeln aufgenommen werden kann. Überdies durchläuft das Sickerwasser den Sandboden oft in vorgezeichneten Bahnen, die sich nach VON MÜLLER (1956, S. 37) allmählich verbreitern und sich zuweilen in einiger Tiefe vereinigen. Dies führt zu einer sehr ungleichmäßigen räumlichen Verteilung der Niederschlagsspenden im Boden, die sich übrigens auch versuchstechnisch sehr störend bemerkbar macht. Um einigermaßen verlässliche Mittelwerte des Wassergehaltes zu erhalten, ist es notwendig, eine große Anzahl Parallelproben zu ziehen und zu verarbeiten.

Wenn also das Grundwasser niemals und das Sickerwasser nach jedem Niederschlag nur kurzfristig verwertet werden können, bleibt als Wasserquelle die nach jedem Sickervorgang zurückbleibende Haftwasserschleppe übrig.

Um einen Überblick zu gewinnen, wie groß diese Wassermengen in den Böden unter Sandtrockenrasen waren, wurde unter einem Corynephoretum an einer Reihe von Meßtagen, die über die Vegetationsperiode verteilt waren, der Wassergehalt des Sandbodens untersucht.

Die Ergebnisse enthält Tab. 4. Die Wassergehalte sind, getrennt für die obersten drei Bodenschichten, in Gewichtsprozenten und in Volumenprozenten des natürlich gelagerten Bodens wiedergegeben und stellen jeweils Mittelwerte aus einer großen Zahl von Einzelmessungen dar. Die Wassergehalte in Gewichtsprozent, die RYCHNOVSKÁ-SOUDKOVÁ (1961, Tab. 17) ermittelte, liegen in der gleichen Größenordnung.

Freilich macht sich bei diesen Zahlen der jeweilige Witterungscharakter zur Untersuchungszeit geltend. Um den Einfluß und die Abhängigkeit der Bodenwassergehalte von den witterungsbedingten Regenmengen darzutun, sind

zur Erläuterung die täglichen Niederschlagsmengen der jedem Meßtag vorangehenden Woche nach der nächsten, etwa 1,5 km entfernten Niederschlagsmeßstation (Nr. 27 der Berliner Stadtentwässerung, Wannsee, Stölpchenweg 48) hinzugefügt.

Tabelle 4

Bodenwassergehalte an einer Reihe von Versuchstagen unter einem Corynephorum im ehemaligen Jagen 79 der Stadtforst Düppel nördlich der Glienicker Straße in Berlin-Wannsee und Niederschlagshöhe der den Versuchstagen jeweils vorausgehenden Woche, gemessen an einer etwa 1,5 km entfernten Station

Datum des Versuchstages		1959		1958				
		12. 5.	19. 6.	2. 7.	11. 7.	16. 7.	29. 8.	4. 9.
Niederschlagshöhe in mm (= kg m ⁻²)	am 7. Tag	1,9	—	6,2	—	—	0,1	—
	am 6. Tag	—	—	0,3	4,3	—	—	—
	am 5. Tag	—	—	—	22,2	—	1,2	—
	am 4. Tag	—	—	10,8	—	7,9	—	—
	am 3. Tag	—	—	—	0,7	0,8	1,7	—
	am 2. Tag	—	—	3,2	—	—	—	—
	am 1. Tag	—	—	1,6	—	—	—	—
am Versuchstag		—	1,2	0,7	—	—	—	—
Wassergehalt in Gewichts-% des natürlichen Bodens in einer Bodentiefe von	0—5 cm	0,7	2,9	3,8	2,7	2,0	2,6	0,7
	5—10 cm	2,0	2,9	4,4	3,9	3,5	4,0	2,0
	10—15 cm	2,5	3,1	4,5	3,9	3,5	5,4	2,6
Wassergehalt in Volumen-% des natürlichen Bodens in einer Bodentiefe von	0—5 cm	1,1	4,6	6,1	4,3	3,1	4,1	1,1
	5—10 cm	3,3	4,9	7,2	6,4	5,8	6,6	2,3
	10—15 cm	4,1	5,0	7,4	6,5	5,7	6,1	4,3
Wassergehalt im durchwurzelten Bodenraum (0—20 cm Bodentiefe) in kg m ⁻² = mm Niederschlagshöhe		6,3	9,8	14,1	11,8	10,1	11,5	6,5

In der untersten Spalte der Tabelle sind schließlich die aus den einzelnen Wassergehaltswerten überschlägig berechneten Wassermengen in kg m⁻² (= mm Niederschlagshöhe) angegeben, die sich an den einzelnen Meßtagen im durchwurzelten Bodenraum (bis 20 cm Tiefe) befunden haben. Wie man sieht, schwanken diese Wassermengen etwa zwischen 6 und 14 kg m⁻² je nach den Witterungsverhältnissen der der Probeentnahme vorausgehenden Tage. Zu

ähnlichen Werten kommt übrigens auch SALISBURY (1952, S. 171—180) für junge Küstendünen in England. Aus den Zahlen geht hervor, daß im allgemeinen die wasserhaltende Kraft der Sande sehr gering ist.

Um noch weiteren Einblick zu gewinnen, wie groß die Speicherfähigkeit des Sandes für Wasser ist, wurde im Laboratorium auch die maximale Wasserkapazität bestimmt. Die Werte von 36 Analysen lagen vornehmlich zwischen 25—30 Volumen-Prozent. Genau der gleiche Kapazitätsbereich war auch der häufigste bei tschechoslowakischen Sandböden unter Psammophytengesellschaften und *Corynephorus*-Beständen, den RYCHŇOVSKÁ-SOUDKOVÁ (1961, S. 20) in 93 Analysen gefunden hatte. Es zeigte sich jedoch, daß selbst nach einer regnerischen Woche die tatsächlichen Wassergehalte des Sandbodens nur etwa ein Viertel der im Laboratorium bestimmten Wasserkapazitätswerte erreichten. Ihr Aussagewert war demnach nur gering. Daher wurde auf die Wiedergabe aller derartigen Bestimmungen verzichtet.

Besseren Aufschluß über die Bindungsintensität des Wassers im Sandboden versprachen Saugspannungsmessungen (pF-Untersuchungen, vgl. WOLKEWITZ 1959; pF = dekadischer Logarithmus der in cm Wassersäule ausgedrückten Saugspannung), die an einigen Sandböden durchgeführt wurden. Es handelt sich um eine Düne (Baumberge) und um eine Moräne (Windmühlenberg), die in verschiedener Bodentiefe untersucht wurden.

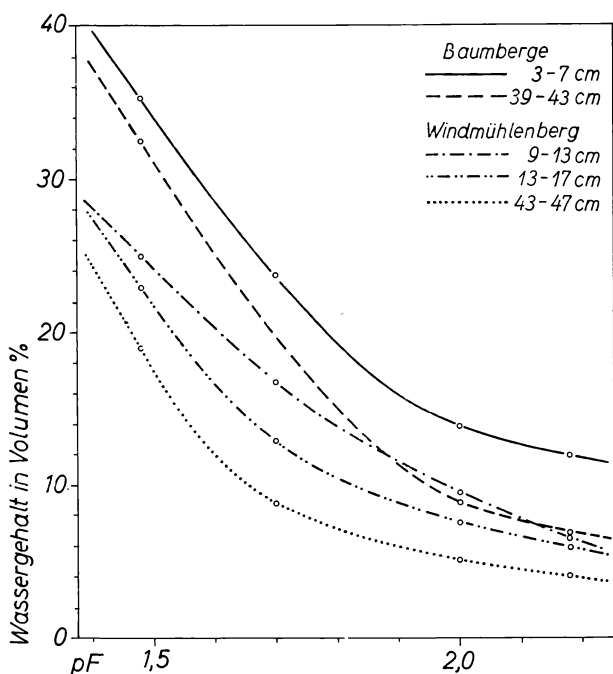


Abb. 7. Wassergehalt in Volumenprozenten in Abhängigkeit vom dekadischen Logarithmus der in cm Wassersäule ausgedrückten Saugspannung (pF) in verschiedener Tiefe eines Dünenbodens (Baumberge, südlich des Elchdammes, nördlich der Freiluftschule, Berlin-Heiligensee) und eines Moränenbodens (Windmühlenberg westlich der Kirche, Berlin-Gatow).

Abb. 7 zeigt die Ergebnisse. Daraus geht hervor, daß die wasserhaltende Kraft der Hauptwurzelzone der Düne weit besser ist als die der Moräne. Setzt man die Feldkapazität d. h. die Menge an Haftwasser, die ein natürlich gelagerter Boden in wassergesättigtem Zustand festzuhalten vermag, etwa bei einem pF-Wert von 2,2 an, so sieht man, daß die Wurzelzone der Düne etwa knapp doppelt so viel Wasser zurückhalten kann, wie etwa die Moräne. Freilich sind dies Mengen, die bei der Düne auch nur bei 20—22 kg m⁻² Wasser im Wurzelraum (0—20 cm Tiefe) liegen, während bei der Moräne 12—14 kg m⁻² erreicht werden. Diese Werte passen recht gut mit denen der Tab. 4 zusammen.

Allerdings steigt mit Abnahme des Wassergehaltes die Bindungsintensität im Sandboden nur langsam an. Die Pflanzen bedürfen also nur einer verhältnismäßig geringen Saugkraft, um dem Sandboden das Wasser weitgehend zu entreißen. Über die Bindungsintensität, die ein Sandboden bei verschiedenem Wassergehalt zu entwickeln vermag, liegt eine alte Arbeit von GRADMANN (1928) vor, die jedoch mit anfechtbarer Methodik durchgeführt wurde. Zieht man wieder pF-Bestimmungen heran und untersucht die Böden bei einer Saugspannung von pF = 4,2, dann erhält man den Wassergehalt, der von den Pflanzen nur noch mit einer Saugkraft von mehr als etwa 15 at entrissen werden kann (sogenannter permanenter Welkepunkt). Dieser Wert hat zwar mehr konventionelle Bedeutung, weil manche Pflanzen diese Saugkraft in ihren Wurzelhaaren kaum entwickeln, andere dagegen weit höhere Saugkräfte erreichen können, doch gestattet er wenigstens einen gewissen Anhalt.

Über die Saugkräfte, die von den Wurzeln der Pflanzen auf Sandböden erreicht werden, liegen keine Beobachtungen vor. Doch wurde von VOLK (1930 bis 31, S. 150—178) eine große Anzahl osmotischer Werte oberirdischer Organe gemessen. Hohe Zahlen wurden vor allem im Winter gefunden (Frosttrocknis), im Sommer wurden dagegen nur in seltenen Fällen 20 at überschritten. Dies

Tabelle 5
Wassergehalte in Volumenprozent bei einem pF-Wert von 4,2
unter Berliner Sandtrockenrasen

Standort	Bodentiefe in cm	Wassergehalt in Vol.-% bei pF = 4,2
Berlin-Wannsee, ehemaliges Jagen 79 der Stadtforst Düppel, nördlich der Glienicker Straße	0 — 5	1,00
	40 — 60	0,72
Berlin-Staaken, südwestlich des Amalienhofes	0 — 7	1,44
Berlin-Gatow, westlich der Kirche, Windmühlenberg	0 — 8	3,11
	40 — 60	0,51
Berlin-Gatow, westlich der Kirche, Windmühlenberg	9 — 13	1,03
	13 — 17	1,20
	43 — 47	0,75
Berlin-Heiligensee, südlich des Elchdammes, nördlich der Freiluftschule, Baumberge	0 — 6	2,66
	40 — 60	0,75
Berlin-Heiligensee, südlich des Elchdammes, nördlich der Freiluftschule, Baumberge	0 — 5	1,85
	40 — 60	0,74

zeigt aber, daß eine Untersuchung der Wasserverhältnisse der Sandböden bei einem pF-Wert von 4.2 nicht unberechtigt ist.

Tab. 5 enthält einige Wassergehaltsbestimmungen in Volumen-Prozent bei dieser Saugspannung. Man kann daraus errechnen, daß im durchwurzelten Bodenraum (0—20 cm Tiefe) der Sande eine Wassermenge in der Größenordnung von $2,5 \text{ kg m}^{-2}$ verbleibt, die nur noch von Pflanzen angegriffen werden kann, die höhere Saugkräfte als 15 at entwickeln. Rechnen wir den Wert von $2,5 \text{ kg m}^{-2}$ als sogenanntes totes Bodenwasser, wären die Zahlen in der untersten Spalte der Tab. 4 um diesen Betrag zu kürzen.

Bildet man aus den Zahlen der untersten Spalte der Tab. 4 das Mittel und zieht den Wert von $2,5 \text{ kg m}^{-2}$ ab, erhält man als sogenanntes pflanzenverfügbares Wasser $7,5 \text{ kg m}^{-2}$ für die Schicht 0—20 cm. VON MÜLLER (1956, Übersicht 4) gibt unter Corynepforeten (allerdings in 40 cm Bodentiefe) das pflanzenverfügbare Wasser zu 4 Volumen-Prozent an. Nimmt man diesen Wert als Anhaltspunkt und überträgt ihn auf die Schicht 0—20 cm Tiefe, ergibt sich eine Wassermenge von 8 kg m^{-2} als pflanzenverfügbares Wasser, was mit dem oben genannten Wert gut übereinstimmt. Allerdings steht nach den Jahresdiagrammen (Tafel 1 und 2) VON MÜLLERS diese Menge in den obersten Bodenschichten besonders in den Sommermonaten nicht immer zur Verfügung.

Bei dem Betrag von $7,5 \text{ kg m}^{-2}$ muß allerdings noch folgendes berücksichtigt werden:

Erstens ist er berechnet bis zu einer Tiefe von 20 cm. Manche Pflanzen erreichen diese Tiefe nicht, andere dringen aber auch noch tiefer.

Zweitens ist bei dem lockeren Stand der Pflanzen ein mehr oder weniger großer Teil der Sandfläche nackt. In diesem Betrag sind auch die Wassermengen enthalten, die sich bei der Offenheit der Pflanzendecke unter den mehr oder weniger großen vegetationslosen und wurzelfreien Räumen befinden. Diese könnten nur dann von den Pflanzen in Anspruch genommen werden, wenn eine nennenswerte horizontale Wasserbewegung im Boden besteht.

Drittens muß man schließlich noch eine Menge Wasser berücksichtigen, die an der Oberfläche des Sandes unmittelbar zur Verdunstung kommt (Evaporation). Der Versuch allerdings, tatsächliche Zahlenangaben über die Bodenverdunstung einzelner Meßtage dadurch zu erhalten, daß morgens und abends eine Anzahl Bodenproben gezogen, ihr Wassergehalt bestimmt und daraus ein Mittelwert des über Tag eingetretenen Wasserverlustes bestimmt wurde, scheiterte, weil die Streuung der Werte zu groß war. Wir sind daher nur auf Überlegungen angewiesen.

Ist der Sand in seinen obersten Schichten durch Niederschläge durchfeuchtet, wird zunächst die Evaporation verhältnismäßig lebhaft sein. Die Vegetation ist nur schütter. Die Strahlung kann daher fast ungehemmt die Bodenoberfläche erreichen. Auch kann die relativ trockene Luft bis an die Bodenoberfläche vorstoßen, weil die dichte Vegetationsdecke fehlt, die eine evaporationshemmende feuchte Luftzone schaffen könnte.

Da sich der Sand durch große Wasserdurchlässigkeit bei geringer Wasserkapazität auszeichnet, trocknen aber die in der obersten Bodenschicht zurückgehaltenen geringen Wassermengen bald aus. Ein Wassernetz, das eine schnelle Nachführung des an der Bodenoberfläche verdunstenden Wassers erlauben und damit eine lebhafte Bodenverdunstung in Gang halten könnte, fehlt hier oder wird schon in einiger Tiefe abgeschnitten. Die Verdunstung an der Bodenoberfläche vermag die Wasservorräte der tieferen Schichten nur schwer anzu-

zapfen. Auf diese Weise schützt die oberste ausgetrocknete Zone die unteren noch feuchten Schichten vor schnellem Wasserverlust, so daß nur kurz nach einem Niederschlag bei der Offenheit des Sandes mit einer hohen, dann aber bald nachlassenden und auf geringe Werte absinkenden Verdunstung zu rechnen ist.

Zum Abschluß der Betrachtung über die Bodenwasserverhältnisse soll noch auf den Einfluß hingewiesen werden, den die Bodentemperatur auf die Wasserbewegung ausübt. Oben wurde bereits darauf hingewiesen, daß sich der Sandboden im Tagesgange durch starke Temperaturextreme und in den einzelnen Bodenzonen durch große Temperaturdifferenzen auszeichnet. Daher ist auf Grund der zeitlichen und örtlichen Temperaturunterschiede eine Wasserverschiebung innerhalb des Sandbodens denkbar, worauf bereits VON MÜLLER (1956, S. 42—44, 49) und RYCHNOVSKÁ-SOUDKOVÁ (1961, S. 31) hingewiesen haben. Zwar liegen exakte Zahlenangaben über eine derartige Wasserverschiebung im Sandboden bisher nicht vor, doch halten wir mindestens deren ökologische Auswirkung für recht untergeordnet.

Dasselbe dürfte für den Taufall gelten. Nach Taunächten wurde zwar eine geringe Feuchtigkeitsmenge beobachtet, die sich auf den Silbergraspflanzen niedergeschlagen hatte und während dieser Zeit zu einer Hemmung der Transpiration führte, doch war sie durch die lebhaft strahlende Sonne bald nach Sonnenaufgang verdunstet. Die Einschränkung der Transpiration war daher sehr kurzfristig und fiel kaum ins Gewicht. Welche Bedeutung der Tau für die Flechtendecken hat, ist bisher nicht bekannt (vgl. ELLENBERG 1963, S. 500). Nur in den besonderen Fällen sehr taureicher Gebiete wie etwa den Küsten, scheint der Tau nach SALISBURY (1952, S. 183—186) für die Sanddünen eine gewisse Rolle zu spielen (vgl. auch VAN DIEREN 1934, S. 127).

Um die Wasserverhältnisse am Sandstandort kennenzulernen, haben wir uns einerseits einen Einblick in die Ansprüche zu verschaffen versucht, die durch die verhältnismäßig hohe Verdunstungskraft der Atmosphäre über Sandtrockenrasen an den Wasserhaushalt der Pflanzen gestellt werden. Andererseits haben wir abzuschätzen versucht, in welcher Größenordnung die Wassermengen liegen, die als Vorrat den Pflanzen im Sandboden zum Verbrauch zur Verfügung stehen.

Nummehr wenden wir uns der Frage zu, wie die Sandpflanzen ihren Wasserhaushalt zwischen Anforderung und Belieferung bilanzieren. Hierzu wurde am ersten, in der Einleitung erwähnten Standort in Berlin-Wannsee, der durch das absolute Vorherrschen des Silbergrases gegenüber den anderen Arten besonders geeignet war, die Transpiration von *Corynephorus canescens* mit der kurzfristigen Wägemethode während der Vegetationsperiode an einer Reihe von Meßtagen neben einigen Klimafaktoren in Tagesgängen untersucht.

Um die Anwendung der kurzfristigen Wägemethode zur Transpirationsbestimmung hat sich seit ihrer Einführung eine bis heute anhaltende Diskussion entwickelt (vgl. um nur einige Arbeiten zu erwähnen IWANOFF 1928, PFLEIDERER 1933, ROUSCHAL 1938, S. 466—467, WEINMANN und LE ROUX 1946, IVANOV, SILINA und CEL'NIKER 1950, OPPENHEIMER 1953, S. 105—106, HÖLZL 1955, S. 665—673, RAWITSCHER 1955, GRIEVE 1956, S. 16—17, EGER 1957 bis 58, FRANCO und MAGALHÃES 1963.) Da jedoch wegen der Kleinheit der Bestände die klimatologischen Meßmethoden zur Feststellung der Evapotranspiration (BERGER-LANDEFELDT 1949 a, 1949 b, 1953) nicht angewendet werden konnten, blieb keine andere Wahl. Um jedoch die Werte möglichst zu sichern, wurden besondere Vorsichtsmaßnahmen getroffen:

1. wurde die erste Wägung der Proben so schnell wie möglich nach dem Abschneiden vorgenommen.
2. wurde der Zeitraum zwischen der ersten und der zweiten Wägung der Probe, wie bereits HALEVY (1956) unter extremen Bedingungen verfuhr, auf ein Minimum beschränkt, und wo es notwendig schien, nach einer weiteren Expositionszeit der Probe noch eine dritte Wägung durchgeführt.
3. wurde die Zahl der Einzelbestimmungen, die zu einem Mittelwert zusammengezogen wurden, vermehrt.

Trotz dieser Maßnahmen treten an allen Meßtagen Schwankungen im Tagesgang der Transpiration auf, die sich aus dem Wechsel irgendwelcher klimatischer Faktoren nicht zwanglos erklären lassen. Die Hauptursache dürfte vermutlich in den individuellen Unterschieden der einzelnen Pflanzenproben liegen, obwohl darauf geachtet wurde, möglichst gleichartiges und gleichaltriges Material zu verwenden.

Alle Meßtage hier durchzugehen und im einzelnen zu beschreiben, ersparen wir uns und beschränken uns auf die Wiedergabe von fünf Beispielen in den Abb. 2—6, welche die Tagesgänge der Transpiration in T enthalten. Die Transpiration ist in ihrer Höhe an den einzelnen Meßtagen unterschiedlich, was vermutlich vom Sproßalter, vornehmlich aber wohl, wie wir noch sehen werden, von den an den einzelnen Meßtagen wechselnden Wasserverhältnissen der Atmosphäre und des Bodens abhängt.

Auf weitere Einzelheiten soll hier nicht eingegangen werden. Sie können aus den übersichtlichen Abbildungen jederzeit leicht entnommen werden. Überdies kommt es uns hier nicht so sehr auf die Erfassung autökologischer Größen an den Einzelpflanzen an, sondern auf eine synökologische Betrachtungsweise.

Tabelle 6

Verschiedene Transpirationswerte und Massenentwicklung der lebenden oberirdischen Teile des Bestandes von *Corynephorus canescens* sowie Wassergehalt im durchwurzelten Bodenraum an einer Reihe von Versuchstagen in einem Corynephoretum im ehemaligen Jagen 79 der Stadtforst Düppel nördlich der Glienicker Straße in Berlin-Wannsee

Meßtage	1959		1958				
	12. 5.	19. 6.	2. 7.	11. 7.	16. 7.	29. 8.	4. 9.
Mittel der Transpiration in $\text{mg g}^{-1} \text{min}^{-1}$ (Frischgewicht)	6,49	5,25	9,02	7,58	8,10	8,95	7,77
Tagessumme der Transpiration in $\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$ (Frischgewicht)	5,39	4,51	5,77	5,46	6,40	6,71	5,59
Massenentwicklung der lebenden oberirdischen Teile des Bestandes in g m^{-2} Bodenfläche	97	157	139	126	119	78	73
Tagessumme der Bestandes-transpiration in $\text{kg m}^{-2} \text{d}^{-1}$ (Bodenfläche)	0,523	0,708	0,802	0,688	0,762	0,523	0,408
Wassergehalt im durchwurzelten Bodenraum (0—20 cm Tiefe) in kg m^{-2}	6,3	9,8	14,1	11,8	10,1	11,5	6,5

Zu diesem Zwecke wurde an den verschiedenen Meßtagen aus den Einzelwerten jeweils die Tagesrate der Transpiration je Gramm Frischgewicht bestimmt. Sie lag in der gleichen Größenordnung wie die Tagestranspiration der Gräser *Festuca ovina* und *Bromus erectus*, die PISEK und CARTELLIERI (1941, S. 288) in Trockenwiesen maßen. In der neunteiligen Wasserstufenskala des Grünlandes, die von 5+ (sehr naß) über 1± bis 5— (sehr trocken) reicht, wies übrigens HUNDT (1964, S. 178, 180) *Corynephorus canescens* die Wasserstufen 4— und 5—, *Bromus erectus* und *Festuca ovina* die Wasserstufen 3— bis 5— zu.

Wie aus der Zusammenstellung in Tab. 6, Spalte 2 hervorgeht, sind die Schwankungen der Tagesrate der auf das Frischgewicht bezogenen Transpiration in der Vegetationsperiode nicht groß. Sie beruhen zunächst auf dem unterschiedlichen Sproßalter und der wechselnden Länge der täglichen Einstrahlungsdauer. Doch mag dies wohl von untergeordneter Bedeutung sein. Wichtig dagegen dürfte die verschiedene Verdunstungskraft der Atmosphäre an den einzelnen Meßtagen sein (vgl. hierzu auch RYCHNOVSKÁ u. KVĚT 1963, S. 195). Aber damit sind offenbar noch nicht alle Variablen erfaßt. Das wird deutlich, wenn man die einzelnen Transpirationswerte in Abhängigkeit von

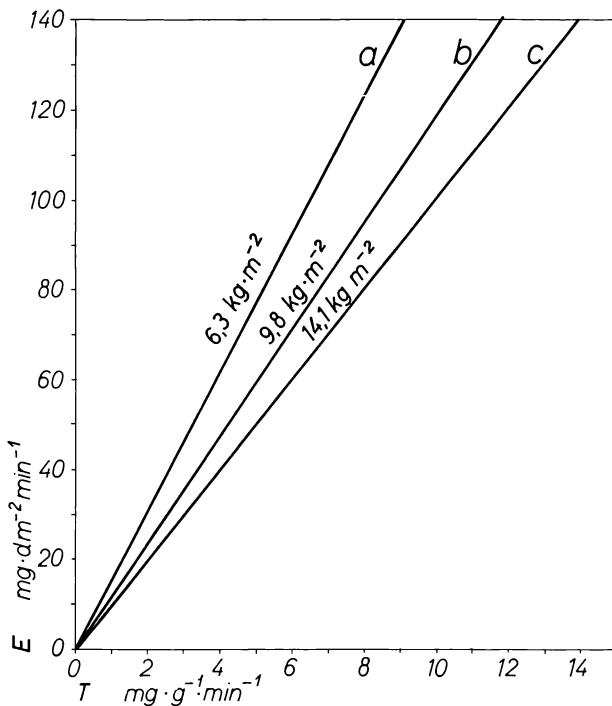


Abb. 8. Transpiration, bezogen auf Frischgewicht (T in $\text{mg g}^{-1} \text{ min}^{-1}$) von *Corynephorus canescens* in Abhängigkeit von der gleichzeitig gemessenen Evaporation einer grünen Löschpapierscheibe (E in $\text{mg dm}^{-2} \text{ min}^{-1}$) an verschiedenen Meßtagen bei unterschiedlichem Wassergehalt im durchwurzelten Bodenraum (0–20 cm Tiefe) a) am 12. Mai 1959 bei $6,3 \text{ kg m}^{-2}$, b) am 19. Juni 1959 bei $9,8 \text{ kg m}^{-2}$, c) am 2. Juni 1958 bei $14,1 \text{ kg m}^{-2}$ (Corynephoretum im ehemaligen Jagen 79 der Stadtforst Düppel nördlich der Glienicker Straße in Berlin-Wannsee).

der gleichzeitig gemessenen Evaporation in ein Koordinatensystem mit der Evaporation als Ordinate und der Transpiration als Abszisse einträgt. Man erhält dann für jeden Meßtag eine Punktwolke. Berechnet man nun die jeder Punktwolke zugehörige Gerade, so gewinnt man je Meßtag eine Gerade, wie sie in Abb. 8 für drei Beispiele wiedergegeben sind. Die Geraden unterscheiden sich deutlich in ihrer Steilheit, was besagt, daß an den drei Meßtagen bei gleicher Evaporation, also gleicher Verdunstungskraft der Atmosphäre, die Transpiration unterschiedlich gewesen ist. Vergleicht man damit den Wasservorrat des Bodens (Tab. 4 unterste Spalte), der an den drei Meßtagen geherrscht hat, erkennt man eine deutliche Abhängigkeit. Bei geringem Wasservorrat im Boden ist die Transpiration schwach, reichlichem Wasserangebot dagegen ist auch eine lebhaftere Transpiration zugeordnet. Die Stärke der Transpiration erweist sich also im wesentlichen als abhängig nicht allein von der Verdunstungskraft der Atmosphäre, sondern auch von den Wassermengen des Bodens. Offenbar wird bei reichlichem Wasserangebot die Transpiration (Luxusverbrauch) rege in Gang gehalten, sie aber bei allmählichem Sinken der Vorräte im Boden mehr und mehr eingeschränkt.

Diese Feststellung deckt sich mit den Angaben von RYCHNOVSKÁ-SOUDKOVÁ (1961, S. 38). Sie verglich den Wassergehalt der Sande an vegetationslosen Stellen und aus der Wurzelzone des Silbergrases. Es zeigte sich, daß die Werte des vegetationslosen Sandes bei relativ hohen Wassergehalten über, bei niedrigen Wassergehalten unter denen aus der Rhizosphäre des Silbergrases lagen. RYCHNOVSKÁ-SOUDKOVÁ deutet ihre Beobachtung in der Weise, daß sich bei hohem Wassergehalt die Transpiration des Silbergrases bemerkbar mache, bei niedrigem diese nicht nur stark eingeschränkt werde, sondern sich auch noch zusätzlich ein Evaporationsschutz durch die Silbergrashorste infolge Beschattung, Windbremsung und dgl. geltend mache.

Neben der Transpiration wurde die Entwicklung der lebenden oberirdischen Teile, bezogen auf die Bodenfläche (hinfert als Massenentwicklung bezeichnet), in der ausgewählten Silbergrasflur laufend verfolgt. An bestimmten, über die ganze Vegetationsperiode verteilten Tagen wurde auf einzelnen Bestandesstücken die gesamte Vegetation mit allen oberirdischen und unterirdischen Teilen geerntet und in Cellophanbeuteln in das Laboratorium geschafft. Hier erfolgte die Trennung in lebende und abgestorbene, unterirdische und oberirdische Teile und deren Wägung. Bei der Offenheit der Vegetation und der dadurch bedingten sehr ungleichen räumlichen Massenentwicklung wurde besondere Sorgfalt auf die Auswahl der zur Untersuchung kommenden Bestandesstücke gelegt. Um einen einigermaßen verlässlichen Mittelwert zu erhalten (Tab. 6, 3. Spalte), wurden jeweils acht Einzelstücke untersucht, deren Größe jedoch beschränkt werden mußte, weil sonst die Vorbereitung der Pflanzen zur Wägung zuviel Zeit und damit allzu große Gewichtsverluste des frischen Materials durch Transpiration gebracht hätte.

Die Zusammenstellung der erhaltenen Werte der lebenden oberirdischen Teile in Tab. 6, Spalte 3, zeigt, wenn man sie mit den wenigen bekannten Zahlen der Massenentwicklung anderer Gesellschaften Mitteleuropas (u. a. PISEK und CARTELLIERI 1941, S. 267) vergleicht, daß die Silbergrasflur zu den massenärmsten zu rechnen ist. Überblickt man die Massenentwicklung in der Vegetationsperiode, so sieht man, daß das Wachstum im Frühjahr erst verhältnismäßig spät einsetzt. Viele Sprosse haben den Winter nicht überlebt. Mitte April ist die Masse des toten oberirdischen Materials fast sechsmal größer als die des lebenden. Im Juni erreicht die Entwicklung der lebenden oberirdi-

schen Teile ihr Maximum. Im Juli beginnen die Werte bereits wieder abzusinken. Mehr und mehr Sprosse sterben im Laufe des Sommers ab, im Oktober ist die lebende oberirdische Masse auf ein Minimum abgesunken, an totem Material ist so viel vorhanden wie im April.

Aus den Zahlen für die lebende oberirdische Masse des Bestandes, bezogen auf die Bodenfläche (in g m^{-2}) und den Tagessummen der Frischgewichtstranspiration (in $\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$) wurden nun für die einzelnen Meßtage Tagessummen der Bestandestranspiration, bezogen auf die Bodenfläche (in $\text{kg m}^{-2} \text{d}^{-1} = \text{mm Niederschlagshöhe je Tag}$) berechnet (Tab. 6, Spalte 4). Die Werte schwanken, wie man sieht, zwischen 400 und 800 g Wasser, die je Tag für 1 m^2 Bestandesfläche verbraucht werden. Die Silbergrasflur gehört damit zu den Pflanzengesellschaften Mitteleuropas, die sich durch einen sehr geringen Wasserverbrauch auszeichnen (vgl. z. B. PISEK u. CARTELLIERI 1941, S. 267). Der Anteil, der von der tagsüber eingestrahnten beträchtlichen Energiemenge für die Transpiration aufgewendet wird, ist also nur sehr klein. Den Energieanteil, der für die Evaporation des Bodens anzusetzen ist, kennen wir nicht. In dichten Beständen überragt die Transpiration die Evaporation bedeutend. In den offenen Beständen der Silbergrasflur, in der die Strahlung kaum gehindert die Bodenoberfläche erreicht, und die verdunstungshemmende Decke der Vegetation weitgehend fehlt, dürften sich beide Größen einander nähern, wenn auch die Transpiration wohl noch immer das Übergewicht hat. Trotzdem bleibt der Anteil der Energie, der für die Evapotranspiration aufzuwenden ist, im Verhältnis zu der eingestrahnten Menge recht gering. Daß die niedrigen Evapotranspirationswerte sich trotzdem sehr gut in das Kausalgefüge der Faktoren am Standort der Silbergrasflur einfügen, wird sogleich in einer kurzen energetischen Überslagsbetrachtung zu zeigen sein.

Der Schritt, aus den kurzfristigen Transpirationsbestimmungen geringer Blattproben Schlüsse auf die Bestandestranspiration eines ganzen Tages zu ziehen, den erstmalig PISEK und CARTELLIERI (1941) unternahmen, ist, worauf bereits EVENARI (1953, S. 267—268) eindringlich hinweist, wegen der doppelten Integration zweifellos gewagt.

Sucht man nach Verfahren, die erhaltenen Werte auf ihre Richtigkeit zu prüfen, so bietet sich die energetische Betrachtungsweise an. Sie gestattet wenigstens die Feststellung, ob die gewonnenen Zahlen im Bereich des Möglichen liegen. Die Methode geht von dem Gedanken aus, daß man eine bestimmte Energiemenge (Strahlungsbilanz Q) erhält, wenn man von allen Strahlungsströmen, die den Standort treffen, alle die abzieht, die von ihm ausgehen. An einem Schönwettertage wird diese Energiemenge Q zur Evapotranspiration (V) sowie zur Erwärmung des Bodens und der Pflanzendecke (B) sowie der Luft (L) verwendet

$$Q = V + B + L.$$

Unter der Annahme, daß dem Standort keine Energie aus anderen Räumen durch Advektion zufließe, begrenzt die Strahlungsbilanz die zur Evapotranspiration zur Verfügung stehende Energiemenge, wenn nicht B und L ihr Vorzeichen wechseln. Dies tritt zwar regelmäßig vom Spätnachmittag bis zum Morgen ein, es ist aber bisher kein Fall bei einer vollständigen Berechnung des Energiehaushaltes an einem natürlichen Pflanzenstandort in unserem Raume bekannt, bei dem dies an einem schönen Sommertage zwischen Morgen und Spätnachmittag eingetreten wäre. Alle Untersuchungsergebnisse an einem

mitteleuropäischen Standort also, bei denen tagsüber Werte aufzutreten scheinen, bei denen gleichzeitig die zur Evapotranspiration aufzuwendende Energie die Strahlungsbilanz übertrifft, sollten nur mit größter Vorsicht betrachtet werden und bedürfen der Überprüfung.

Vergleichen wir an einem sommerlichen Schönwettertag die Strahlungsbilanz über einer Silbergrasflur, die wir aus früheren Untersuchungen kennen (BERGER-LANDEFELDT 1964) mit den Energiewerten, die für die gemessene Bestandstranspiration und die überschlägig bestimmte Evaporation anzusetzen sind, so erhält man Beträge, die etwa ein Achtel bis ein Viertel der Strahlungsbilanz ausmachen. Vergleicht man dieses Ergebnis mit den Energiemengen, die andere Pflanzengesellschaften für die Evapotranspiration aufwenden, scheinen diese Werte klein zu sein. Wenn man aber bedenkt, daß für die erwähnten Größen B und L in der Silbergrasflur weit höhere Energiemengen aufgewendet werden als in anderen Gesellschaften — sonst wäre die enorme Erhitzung des Sandbodens unter und der bodennahen Luftschichten über der Silbergrasflur unverständlich —, fügen sich die Werte recht gut in die energetische Überslagsbetrachtung ein.

Es bietet sich aber noch eine andere Möglichkeit an, die erhaltenen Zahlen auf ihre Richtigkeit zu prüfen und zwar für den Zeitraum vom 29. 8. bis 4. 9. Die Bestandstranspiration betrug (Tab. 6, Spalte 4) am 29. 8. $0,523 \text{ kg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, am 4. 9. $0,408 \text{ kg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ oder aus diesen Werten gemittelt für den sechstägigen Zeitraum etwa $2,8 \text{ kg m}^{-2}$. Setzt man nach den obigen Ausführungen für die Evaporation 75 % dieser Summe ein, so ergibt sich für die genannte Zeit ein Wasserverlust von insgesamt $4,9 \text{ kg m}^{-2}$. In der gleichen Zeit ging der Wassergehalt im durchwurzelten Bodenraum (Tab. 6, Spalte 5) von $11,5 \text{ kg m}^{-2}$ auf $6,5 \text{ kg m}^{-2}$, also um 5 kg m^{-2} zurück. Da beide Zahlen in der Tat recht gut übereinstimmen, scheinen die erhaltenen Werte der Bestandstranspiration wenigstens in ihrer Größenordnung ganz verlässlich zu sein.

Die Tagessummen der Bestandstranspiration variieren im Laufe der Vegetationsperiode allein an Schönwettertagen um fast 100 %. Dies ist einmal zurückzuführen auf die Transpiration, bezogen auf das Frischgewicht, die wieder von den vier Veränderlichen, dem Sproßalter, der Tageslänge, der Verdunstungskraft der Atmosphäre und dem Bodenwassergehalt abhängt. Zum anderen spielt aber der Wechsel der Massenentwicklung der Vegetation eine ganz entscheidende Rolle. Schon in einer früheren Arbeit (BERGER-LANDEFELDT 1949 b, S. 10) wurde darauf hingewiesen, daß die Frischgewichtstranspiration die mehr konstante, die Vegetationsentwicklung die mehr variable Größe in Hinsicht auf die Bestimmung der Bestandstranspiration ist.

Nach dem Beispiel von PISEK und CARTELLIERI (1941) könnte man jetzt den Versuch unternehmen, den Wasserverbrauch der Silbergrasflur für den Monat oder die Vegetationsperiode abzuschätzen. Wegen der starken Schwankungen der Bestandstranspiration, die auf den Wechsel fünf variabler Größen zurückzuführen sind, glauben wir jedoch, daß das vorhandene Material nicht ausreicht, um eine solche Überslagsrechnung mit genügender Sicherheit durchführen zu können. Wir begnügen uns damit, die Ausgangswerte für eine solche Betrachtung in Tab. 6 zusammenzustellen, aus der sie gegebenenfalls leicht entnommen werden können.

Zum Schluß soll nochmals der Frage nach den Ursachen des subatlantischen Verbreitungscharakters der Silbergrasflur (Arealkarte bei KNAPP 1942,

Karte 2) nachgegangen werden. Beim Wärmefaktor wurde dieses Problem schon gestreift und darauf hingewiesen, daß die Zunahme der Winterkälte und der Frostperiode in den mehr kontinental getönten Gebieten Mitteleuropas arealbegrenzend sein könnte, daß aber dabei offenbliebe, ob es sich in der physiologischen Wirkung nicht so sehr um ein Erfrieren, als vielmehr um ein Vertrocknen der Pflanzen handele. Unter diesen Umständen würde also der Wasserfaktor ausschlaggebend sein. Sicher ist dies der Fall an der Arealgrenze gegen die kontinental-ariden Gebiete. Denn nach den Beobachtungen von RYCHNOVSKÁ-SOUĐKOVÁ (1961, 55—60) ist die Dürre-resistenz des Silbergrases nicht groß, so daß es lange regenlose Perioden nicht zu überstehen vermag. Untersuchungen über das Wassersättigungs-Defizit von *Corynephorus canescens* im Vergleich zu anderen Gräsern in Trockenrasen (RYCHNOVSKÁ 1965, S. 113) weisen in die gleiche Richtung.

Auch in seiner Entwicklung scheint das Silbergras sich extremen Verhältnissen kaum anpassen zu können. Es gehört nicht zu den Pflanzen, die sich im feuchten Frühjahr entwickeln und die Frühjahrsniederschläge zum Heranwachsen ausnutzen wie *Aira praecox*, *Bromus mollis*, *Phleum arenarium*, *Trifolium arvense* oder *Filago minima*. Viele Arten, die in Gesellschaft des Silbergrases wachsen, umgehen durch ihre Rhythmik die trockenen Hitzeperioden des Sommers (LIBBERT 1932—33, S. 270, MEUSEL 1940; phänologische Spektren bei VOLK 1930—31 sowie KRIPPELOVÁ u. KRIPPEL 1956). Seit den ersten Beschreibungen des Corynephorietum wird der große Therophytenreichtum (nach TÜXEN 1928, S. 82 für Nordwestdeutschland 29%, nach ALLORGE 1922, S. 72 im Vexin français sogar 52 %) immer wieder hervor gehoben. So weist schon GAUME 1926 (S. 147—148) nach Untersuchungen aus Fontainebleau daraufhin, daß *Erophila verna* und *Mibora minima* bereits Ende Februar, *Spergula*-Arten, *Teesdalia nudicaulis*, *Cerastium semidecandrum*, *Vicia lathyroides* und *Myosotis stricta* im April und Mai ihre Blüten entfalteten, Ende Juni welkten und im Juli und August verschwunden seien. *Jasione montana*, *Plantago arenaria* und *Filago minima* entwickelten eine neue Population am Ende des Sommers und im Herbst, während *Mibora minima* und *Arabidopsis thaliana* bei einem langen Herbst eine zweite Generation hervorbrächten. Außer *Corynephorus canescens* seien es nur *Scleranthus perennis*, *Helianthemum guttatum* und Crassulaceen, welche die trockenen Hitzeperioden des Sommers überdauerten.

Die unterschiedliche zeitliche Entwicklung schafft also trotz gleichen Standortes für die einzelnen Arten sehr verschiedene Bedingungen, die für die eine Art hart, für die andere milde sein können.

Dies gilt in vielleicht noch eindrucksvollere Weise auch für die unterirdische Entwicklung, die eingehend von VOLK (1930—31, S. 138—146) studiert worden ist. Auch in dieser Beziehung zeichnet sich das Silbergras nicht durch Besonderheiten aus. Es gehört mit einigen anderen Arten zu den nur mäßig tief wurzelnden Sandpflanzen. Geringere Wurzeltiefen haben hauptsächlich nur die Frühlingsephemeren, die aber irgendwelcher Einrichtungen, die Sommertrockenheit zu überstehen, von vornherein nicht bedürfen. Die meisten anderen Sandpflanzen wurzeln tiefer, einige sogar so tief, daß sie kaum jemals irgendwelche Schwierigkeiten beim Wassernachschub haben dürften.

Auch besitzt das Silbergras keine langen kriechenden Rhizome, die so charakteristisch sind für viele Sandpflanzen wie *Carex arenaria* oder für die

typischen Dünenpflanzen *Ammophila arenaria*, *Elymus arenarius*, *Agropyron junceum*, *Honckenya peploides* u. a.

So fehlen also offenbar dem Silbergras als der wichtigsten Art der Silbergrasflur die Möglichkeiten und Einrichtungen, die ihm ein Leben unter besonders erschwerten Bedingungen gestatten. Durch Konkurrenz kampfkraftiger Arten auf die armen, offenen Sandstandorte verwiesen (siehe chemische Faktoren), vermag es diese nur zu besiedeln, soweit sie unter einem verhältnismäßig günstigen Wasserregime liegen, wie es im atlantischen und subatlantischen Gebiet der Fall ist. Hierauf haben besonders RYCHNOVSKÁ u. KVĚT (1963, S. 197) hingewiesen. Da seine Lebensbasis zu schmal ist, unterliegt es der Konkurrenz kontinental verbreiteter Arten, wenn sich die Bedingungen durch Blockierung des Wassernachschubes durch langanhaltende Trockenperioden im Sommer oder Frostperioden im Winter verschärfen.

Das Vorkommen der Sandtrockenrasen in der Natur- und in der Kulturlandschaft

Sandtrockenrasen gelten als Bestandteil der Naturlandschaft. Für verschiedene ihrer Arten ist ein hohes Alter ihres Vorkommens durch Fossilfunde aus der Spät- und Nacheiszeit belegt. Da eine Übersicht solcher Funde aus Mitteleuropa fehlt, müssen wir die „History of the British Flora“ von GODWIN (1956) zum Vergleich heranziehen. Danach sind durch zahlreiche Funde *Armeria maritima* und *Rumex acetosella* nachgewiesen, durch einzelne Funde *Holosteum umbellatum*, *Cerastium arvense*, *Potentilla argentea*, *Galium verum*, *Hieracium pilosella* (diese Art nur im Interglazial), *Jasione montana*, *Thymus serpyllum*, *Scleranthus perennis*, *Rumex tenuifolius* und *Carex arenaria* (ein fraglicher Fund im Hochglazial).

Doch gehören die Sandtrockenrasen zu denjenigen natürlichen Pflanzengesellschaften, die entweder durch den Menschen an Ausdehnung gewonnen haben, indem ihre Standorte in der Kulturlandschaft häufiger als in der Naturlandschaft sind, oder die „auch auf ihren ursprünglichen Wuchsplätzen gewissermaßen Nutzen aus der Kultur gezogen haben“ (LINKOLA 1916, S. 262 über die Gruppe der „schwach begünstigten Apophyten“). So bezeichnet TÜXEN (1956, Tab. 1 u. 3) das *Violo-Corynephoretum* der Küstendünen und das *Spergulo-Corynephoretum* der Binnendünen als natürliche (primäre) Pioniergesellschaften, die zweite Gesellschaft auch als natürliche und anthropogene Ersatzgesellschaft.

Die Ergebnisse der Untersuchungen von JALAS (1950) über Os- und Sandpflanzen in Skandinavien, nach denen sich die Kultur als ein Faktor ersten Ranges für die Verbreitung solcher Arten herausstellt, dürften allgemein für Sandtrockenrasen Gültigkeit haben (vgl. auch JURASZEK 1928, S. 596, über die Vegetation der Flugsande). Zwar sind fast alle Pflanzen der hier betrachteten Sandtrockenrasen in Mitteleuropa heimisch und können daher in vielen Fällen in der Nähe ihrer heutigen Fundorte auch in der Naturlandschaft vorgekommen sein. Nur ihre Kombination und ihre Mengenverhältnisse sind anders geworden, und zwar infolge der Nutzung, des starken Lichtgenusses und anderer Standortveränderungen seit der Einflußnahme des Menschen auf die Wälder (ELLENBERG 1963, S. 62).

Tatsächlich sind die meisten heutigen Wuchsorte der Sandtrockenrasen erst durch den Einfluß der menschlichen Tätigkeit geschaffen worden. Wenn

die Standortsbeschreibung nicht zu kurz abgefaßt ist, finden wir für das Corynephorum neben Lichtungen in Eichen- und Kiefernwäldern immer wieder Sandgruben, Brachäcker, Wegränder, Feuerschutzstreifen, Exerzierplätze, Aufschüttungen und dgl. erwähnt (z. B. bei TÜXEN 1928, BEHMANN 1930, LIBBERT 1932—33, OBERDORFER 1957, HOHENESTER 1960, RYCHNOVSKÁ-SOUDKOVÁ 1961). Zudem werden einige Arten des Corynephorum und der Folgerasen seit rund 25 Jahren für Ansaaten zur Befestigung und Begrünung offener Sandböden benutzt (PREISING 1942, 1955, LOHMEYER 1960, 1964, LUX 1964) und auf diese Weise verbreitet. *Carex arenaria* wurde zu diesem Zweck — neben *Elymus arenarius* und *Ammophila arenaria* — bereits früher empfohlen und wohl auch benutzt (GLEDITSCH 1767, 1782).

Die Berliner Bestände des Corynephorum siedeln in gelichtetem Waldgelände, besonders an Erosionshängen, auf abgeplagten Stellen, an Waldrändern, auf Kahlschlägen, auf Brachäckern und auf Übungsgelände. Dementsprechend finden wir Sandtrockenrasen nicht nur auf Substraten, die noch nie einer Bodenbildung unterlagen (z. B. Profil 2 auf S. 45), sondern auch als Besiedler ehemaliger Wald- und Ackerböden, die dann umgeformt werden (HOHENESTER 1960; vgl. Profil 1 auf S. 45). In den bisher vorliegenden Untersuchungen sind keine Unterschiede der Vegetation zwischen Beständen auf „natürlichen Standorten“ und älteren Stadien auf von Menschen geschaffenen Standorten bekannt geworden.

Welche Orte in der Naturlandschaft kommen als Wuchsplätze von Sandtrockenrasen in Betracht? TÜXEN (1960) gibt für Norddeutschland sandige Flußterrassen, deren Hänge vom Fluß angerissen wurden, und gewisse Binnendünen an, auf denen unter dem Einfluß von Tieren — oder auch des Menschen — waldfreie Stellen geschaffen oder erhalten blieben. Außerdem sind fast alle Arten dieser Pflanzengesellschaften imstande, in lichten Wäldern zu leben. *Corynephorus canescens* kommt z. B. nach HOFMANN (1964) regelmäßig in natürlichen lichten und krüppelwüchsigen Kieferngehölzen (Corynephor-Pinetum) auf Dünen und ähnlichen Standorten, ferner zerstreut im Diantho-Pinetum und vereinzelt in der *Calluna-Pinus*-Gesellschaft Brandenburgs vor. Das Diantho-Pinetum ist von KRAUSCH (1962 a) als Ausgangsgesellschaft der thermophilen kontinentalen Sandtrockenrasen des Koelerion glaucae beschrieben worden. Zahlreiche Arten des Festuco-Koelerietum treten im Diantho-Pinetum auf, wo sie ihren natürlichen Anschluß haben dürften.

Mit der Ansiedlung von Menschen seit dem Mesolithikum haben sich Sandtrockenrasen am Rande von Siedlungen und auf vorgeschichtlichen Friedhöfen auf Sanddünen und ähnlichen Standorten ausgebreitet und erhalten, wie TÜXEN (1960) durch kombinierte urgeschichtliche, bodenkundliche und pflanzensoziologische Untersuchungen nachweisen konnte. MÜLLER-WILLE (1960, S. 326—328) hat in den Ems- und Lippedünen drei große Überwehungsperioden unterschieden, getrennt durch zwei Bodenbildungszeiten. Die zweite (wahrscheinlich Bronze- bis Eisenzeit) und dritte Überwehung (vom Frühmittelalter an) sind vorwiegend durch den Menschen bedingt: das Material lieferten neben den Flußbetten auch die von ihm geschaffenen Felder, Weideflächen und Heiden. Daß der größte Teil der im 16. bis 19. Jahrhundert vorhandenen Sandwehen durch die Tätigkeit des Menschen entstanden ist, gilt heute als sicher. Als Beispiel für extreme Häufigkeit führen HESMER und SCHROEDER (1963, S. 129) das Amt Meppen im Emsland an, in dem offene Sandwehen um 1780 etwa 165 km² oder 7,5 % der Fläche einnahmen.

GLEDITSCH (1767) beschreibt die Entstehung der „Sandschollen“ in der Mark Brandenburg folgendermaßen: Die „hohen und trockenen Kiehnheiden“ wurden zur Gewinnung von Holz und Ackerland rücksichtslos abgetrieben, häufig auch dann, wenn eine künftige Ackernutzung nur für einen einmaligen Anbau möglich war. Der Boden blieb entblößt liegen, Aufforstungen waren seltene Ausnahmen. „An vielen dergleichen Orten hat man seit dieser Zeit niemahlen einen zusammenhangenden Rasen wieder darauf gefunden, der dem ersten gleich gekommen seyn sollte“ (S. 55). Das beigegebene „Verzeichnis der gemeinsten Gewächse . . .“ enthält fast alle Arten der Sandtrockenrasen. Die im 17. und 18. Jahrhundert in Brandenburg herrschenden Wirtschaftsformen der Dreifelderwirtschaft mit z. T. mehrjähriger Brache (bis zu acht Jahren) und des Zweifeldersystems mit ständigem Weideland (KRENZLIN 1952, S. 51—53) ließen weiterhin viel Raum für Ödlandgesellschaften wie Sandtrockenrasen und Heiden.

KLÖDEN (1832) hat die bedeutendsten „Sandschellen“ der Mark Brandenburg aufgezählt und die Gefahren für die von ihnen aus übersandete Nachbarschaft geschildert. Von größeren Sandschellen (über 100 Morgen $\approx$ 25 ha) lagen in der Berliner Umgebung die bei Glienicke nicht weit von Köpenick von 125 M., die bei Wilmersdorf von 130 M., die bei Heiligensee von 200 M., die bei Schildow nicht weit von Schönhausen von 100 M. und die bei Wernsdorf von 200 M. Ein Teil dieser Sandschellen war „benarbter Boden“, d. h. mit Trockenrasen überzogen. Durch Schafweide wurden diese Sandtrockenrasen genutzt und erhalten. Nach dem Rückgang dieser Wirtschaftsform wurden die ehemaligen Schafweiden in Kiefernforsten oder Ackerland umgewandelt (ARNDT 1930). Die Sandtrockenrasen wurden dadurch auf die oben genannten Biotope der Sandgruben, Brachäcker, Wegränder u. ä. zurückgedrängt.

Veränderungen der Artenzusammensetzung von Sandtrockenrasen bei verschiedener Intensität des menschlichen Einflusses

„Vielfach sind die großen Sandflächen entweder der Aufforstung oder dem Ausbau der Siedlungen zum Opfer gefallen“ (HOHENESTER 1960, S. 51). Daher zählt TÜXEN (1955 b) von den Sandtrockenrasen z. B. das *Corynephorion canescentis* und das *Thero-Airion* zu den besonders gefährdeten Pflanzengesellschaften, deren äußerste Zurückdrängung in großen Gebieten schon erfolgt oder im Gange ist oder doch unmittelbar bevorsteht. Häufig sind es die geeigneten Standorte, die immer mehr eingeschränkt werden. Als Folge davon kommt es zu einem Rückgang von Pflanzenarten. Doch kann auch direkte Vernichtung von Arten zu Verlusten führen wie bei *Helichrysum arenarium* (s. u.).

Über den Rückgang von Arten innerhalb der letzten hundert Jahre sind wir aus einigen Gebieten unterrichtet. In den Niederlanden ist nach WESTHOFF (1956) von den Arten der Sandtrockenrasen *Dianthus arenarius*, früher an ein paar Plätzen, völlig verschwunden. Als seltene Arten, die jetzt in Gefahr sind, werden *Dianthus carthusianorum*, *Petrorhagia* (= *Tunica*) *proliфера*, *Helichrysum arenarium*, *Carex praecox*, *Carex reichenbachii* und *Filago germanica* genannt. Inzwischen sind *Helichrysum arenarium* und *Filago germanica* in den Niederlanden verschwunden (WESTHOFF mdl.). Eine Abnahme der Fundorte ist bei *Veronica prostrata*, *Koeleria gracilis* und *Carex ligerica*, die dadurch selten geworden sind, sowie bei *Sedum sexangulare*, *Sedum rupestre* subsp. *reflexum*, *Artemisia campestris* und *Erigeron acer* festzustellen.

Für die Zukunft gelten sogar Arten wie *Dianthus deltoides* — für den auch KREH (1950) einen Rückgang angibt — und *Euphorbia cyparissias* als bedroht.

In Schleswig-Holstein ist *Veronica prostrata* an drei von vier Fundorten ausgestorben (RAABE 1955). In Sachsen sind fünf Arten des Festuco-Koelerietum innerhalb der letzten 50 Jahre erloschen (WÜNSCHE-SCHORLER 1956); ebenso befinden sich *Androsace*-Arten in Thüringen im Rückgang (RAUSCHERT 1963). In Berlin konnte *Spergula pentandra*, früher als Seltenheit auf dem Pichelswerder, in letzter Zeit nicht mehr beobachtet werden.

Diese Angaben betreffen die Sandtrockenrasen insgesamt. Betrachtet man nur das Corynephorion, so werden allein *Carex ligERICA* und *Spergula pentandra* als zurückgehende Arten erwähnt. Dazu kommt mit *Helichrysum arenarium* eine Art, die ihre hauptsächliche Entfaltung beim Übergang von offenen *Corynephorus*-Rasen zu mehr geschlossenen *Festuca ovina*-Rasen besitzt. Die Sand-Strohblume zählt vielerorts zu den zurückgehenden Arten: z. B. in den Niederlanden, im nordwestdeutschen Tiefland, im südlichen Niedersachsen, im Thüringer Becken (vgl. WAGENITZ 1965 b) und im Mittelfränkischen Becken (HOHENESTER 1960). Überwiegend handelt es sich um einen Rückgang an Standorten nahe der westlichen Arealgrenze dieser eurasiatisch-kontinentalen Art. In diesem Bereich war die Art immer selten, so daß bei Vernichtung von Fundorten eine Wiederbesiedlung nicht möglich war. Bei dieser Art spielt neben den natürlichen und anthropogenen Veränderungen des Standortes auch die Verwendung als Heilpflanze und für Trockensträusse eine Rolle.

Einen stärkeren Rückgang als die Arten des Corynephorion scheinen einige Arten des Thero-Airion aufzuweisen. Durch WAGENITZ (1965 a) besitzen wir einen Überblick über den Rückgang der *Filago germanica*-Gruppe (*Filago vulgaris* Lam. und *Filago lutescens* Jord.) in Mitteleuropa. Obgleich die Sippe nach den deutschen Floren allgemein als „zerstreut“ oder „nicht selten“ vorkommend gilt, müssen beide Arten heute fast überall als selten angesehen werden. Ein ähnlicher Rückgang wird für die Niederlande (WESTHOFF 1956), für Südschweden (HULTÉN 1950) und bei *Filago lutescens* für England (PERRING a. WALTERS 1962) angegeben. Als Ursache des auffälligen Rückganges wird auch für diesen Fall angenommen, daß die Arten, die eine weite Verbreitung erst im Gefolge des Menschen und der durch ihn geschaffenen offenen Standorte gefunden haben, jetzt durch intensive Kulturmaßnahmen wieder verdrängt werden. Dabei sind die schwachwüchsigen, licht- und wärmebedürftigen Therophyten des Thero-Airion stärker bedrängt als zahlreiche Arten der Silbergrasfluren.

Dem Rückgang von einheimischen Arten steht ein Gewinn an Arten durch einige Neubürger gegenüber. Da der Raum in den Beständen von Pionierrasen zeitweilig weder oberirdisch noch unterirdisch völlig von Pflanzen eingenommen wird, könnte man annehmen, daß es neuen Arten möglich sei, sich auf diesen freien Stellen den Gesellschaften einzufügen. Wegen der extremen Temperatur- und Wasserverhältnisse (s. o.) können jedoch nur wenige Adventive Fuß fassen. Leider gibt es keine ökologischen Untersuchungen über das Verhalten dieser Arten. Nur GRAEBNER (1910, S. 283), der bereits die wichtigsten Neubürger auf Dünen nennt, gibt an, daß die eingeschleppten Arten während der größten Dürreperioden, wenn heimische Pflanzen welk oder dürr dastehen, frisch und grün aussähen.

Einbürgerung von Neophyten in Sandtrockenrasen ist besonders aus dem subkontinentalen Bereich bekannt, da die Rasen hier sehr lückig sind. Das

Corynephorum cladonietosum scheint weitgehend frei von Neophyten zu sein. Am weitesten verbreitet sind *Conyza canadensis*, *Oenothera*-Arten und *Berteroa incana*. *Conyza canadensis* wird z. B. in den *Corynephorum*-Mecklenburgs und Brandenburgs (PASSARGE 1964), der nördlichen Oberrheinebene (OBERDORFER 1957) und der Umgebung Krakaus (KORNAŚ 1957) mit Stetigkeit I—III, im *Festuco-Koelerietum* Brandenburgs (KRAUSCH 1959) sowie im *Armerio-Festucetum* Frankens (HOHENESTER 1960) als eingebürgert angegeben. *Oenothera biennis* ist besonders im *Festuco-Koelerietum* mit Stetigkeit II—III sowie gelegentlich im *Corynephorum* (TÜXEN 1928) und im *Armerio-Festucetum* (HOHENESTER mdl.) naturalisiert. Von anderen *Oenothera*-Arten ist vor allem *Oenothera hungarica* Borb. (= *O. bauri* Boedj.) auf Sandplätzen im subkontinentalen Bereich verbreitet (SCHOLZ 1956). *Berteroa incana* kommt im *Corynephorum* und im *Armerio-Festucetum* mit Stetigkeit I—III vor (HOHENESTER 1960; ebenso in Brandenburg. Vgl. auch JURASZEK 1928, S. 601).

Gelegentlich kommen *Senecio vernalis*, *Lepidium densiflorum*, *L. virginicum* und *Asparagus officinalis*, der als Archaeophyt gilt, in Sandtrockenrasen vor. Lokale Bedeutung hat die Einbürgerung von *Artemisia austriaca* in einem *Armerio-Festucetum* nahe Nürnberg (HOHENESTER 1958). Zusammenfassend kann man sagen, daß auf den physiognomisch offen erscheinenden Sandtrockenrasen dennoch nur einige neophytische Arten zur Einbürgerung gelangt sind. Bei *Conyza canadensis* und den *Oenothera*-Arten handelt es sich um in der Kulturlandschaft weit verbreitete Ruderalpflanzen (Epökophyten), die auf verschiedene natürliche Standorte vorgedrungen sind. Außer Trockenrasen besiedeln sie z. B. auch verschiedene Flußuferstandorte (vgl. SUKOPP 1962).

Zur Befestigung von Flugsand wurden an vielen Orten des Binnenlandes *Elymus arenarius* (erstmal 1590 nachgewiesen, HESMER u. SCHROEDER 1963, S. 144) und *Ammophila arenaria* angepflanzt (vgl. GLEDITSCH 1767, 1782), die auch verwilderten und sich einbürgerten. Für die angrenzenden Trockenrasen gewinnen sie meist keine Bedeutung. Eine Darstellung der Rolle von *Elymus arenarius* in den Dünen nahe Warschau findet sich bei JURASZEK (1928, S. 596—600).

Bei starker Intensität der menschlichen Eingriffe in das *Corynephorum* kommt es zur Ausbildung einiger neuer Pflanzengesellschaften, die z. T. schon durch die eben erwähnten eingedrungenen neophytischen Arten oder durch vereinzelt eingewanderte Ackerunkräuter wie *Digitaria ischaemum* oder nach LIPSER (1950, S. 67) *Arnoseris minima*, *Galeopsis segetum* und *Spergula arvensis* angedeutet sind. Es sind dies nach frischen Eingriffen artenarme Acker- und Ruderalgesellschaften wie *Digitarium ischaemi* und *Corispermum*, die später abgelöst werden können von zwei- bis mehrjährigen Unkrautgesellschaften wie *Berteroa incanae* oder *Echio-Melilotetum*.

Über die Standortsänderungen durch solche Eingriffe liegen keine Untersuchungen vor. Im ungestörten *Corynephorum* führt die Umlagerung des Bodens durch den Wind zu einer Nährstoffmobilisierung (KRAUSE 1958). Das gleiche muß für die Mehrzahl der gestörten *Corynephorum*-Standorte gelten, an denen es überwiegend — mit Ausnahme der Plätze vor Kaninchenbauten u. ä. — auch nur zu einer Umlagerung des Bodens, nicht zu einer Anreicherung durch Zufuhr kommt. Einen Hinweis auf Nährstoffmobilisierung durch Umlagerung kann man in der Veränderung der pH-Werte bei Ruderalisation (s. S. 51—52) erblicken.

An häufig gestörten Stellen in der Nähe von Wegen, an frisch ausgehobenen Stellen oder vor Kaninchenbauten erscheinen in Berlin artenarme Be-

stände von *Digitaria ischaemum* (Tab. 7), seltener von *D. sanguinalis*. Alle auftretenden Arten kommen auf angrenzenden Äckern reichlich vor. In Aufn. 1 vor einem Kaninchenbau zeigt *Solanum nigrum* die bessere Stickstoffversorgung an.

Tabelle 7
Artenarmes *Digitarietum ischaemi*

Nr. d. Aufnahme	1	2	3
Größe der Fläche (m ²)	2	4	4
Vegetationsbedeckung (%)	40	30	30
<i>Digitaria ischaemum</i>	3	3	3
<i>Rumex acetosella</i>	+	1	1
<i>Solanum nigrum</i>	2		†
<i>Bromus tectorum</i>	1		
<i>Chenopodium album</i>	1		
<i>Crepis tectorum</i>	+		
<i>Oenothera biennis</i> Ros.	+		
<i>Spergula vernalis</i>		1	
<i>Corynephorus canescens</i> Kml.		+	

Fundorte: Aufn. 1: Berlin-Heiligensee, Baumberge, vor einem Kaninchenbau, 22. 7. 1960, 8. 9. 1960. Aufn. 2: Berlin-Staaken, südwestl. Amalienhof, Probestfläche im Mai entblößt, 13. 9. 1960. Aufn. 3: Berlin-Gatow, Windmühlenberg, 1. 9. 1960.

Das *Corispermetum* (Tab. 8) ist mit der vorigen Gesellschaft durch zahlreiche Arten verbunden, enthält aber außer Ackerunkräutern eine Anzahl Ruderalpflanzen. In Berlin sind dies neben *Corispermum leptopterum* besonders *Lepidium densiflorum*, *Plantago indica* und als Arten der Folge-Gesellschaft *Oenothera biennis*, *O. hungarica* und *O. parviflora*. Die Gesellschaft wurde von PASSARGE (1957, 1964) als *Corispermetum elongatae* bezeichnet. Dieser Name kann nicht beibehalten werden, weil die angegebene Verteilung der namengebenden Varietäten von *Corispermum leptopterum* auf eine Sand- und eine stärker ruderale Gesellschaft nicht bestätigt werden kann. Die Pflanzen der Sandgesellschaft gehören in Berlin vorwiegend zu var. *squarrosum*. Ähnliche Gesellschaften sind als Bromo-*Corispermetum* aus den Niederlanden (SISSINGH 1950, BOERBOOM 1960) und aus dem Rheingebiet (KNAPP u. ACKERMANN 1952, KNÖRZER 1964) beschrieben worden. Dieser Vegetationstyp, der in Berlin in gestörten Corynephoreten und Festuco-Koelerieten auftritt, steht im Westen anscheinend meistens mit dem Festuco-Koelerietum in Kontakt. Beziehungen bestehen auch zu der von VOLK (1930—31) und OBERDORER (1957, S. 66) beschriebenen Unkrautgesellschaft der Spargelfelder, Gemüsegärten und Kartoffeläcker auf den kalkhaltigen Dünensanden der nördlichen Oberrheinebene, dem Panico-Eragrostidetum.

Bei Ackernutzung der Standorte treten Arnoseretum, *Digitarietum ischaemi*, Panico-Eragrostidetum und Panicetum crus-galli auf. Über die Beteiligung von Arten der Sandtrockenrasen an diesen Gesellschaften wird im nächsten Abschnitt berichtet. Die Äcker auf den ärmsten Standorten werden des geringen Ertrags halber oft nach kurzer Nutzung wieder aufgegeben. Von den Berliner Corynephoretum-Standorten waren z. B. der Gatower Windmühlen-

Tabelle 8
Corispermum

Nr. d. Aufnahme	1	2	3	4	5	6
Größe d. Fläche (m ²)	20	30	20	100	15	20
Vegetationsbedeckung (%)	40	40	30	35	25	40
Artenzahl	7	12	15	16	19	23
<i>Corispermum leptopterum</i>	3	3	2	3	1	3
<i>Chenopodium album</i> var. <i>microphyllum</i>						+
<i>Bromus tectorum</i>		+	+	1	+	+
<i>Lepidium densiflorum</i>		+		1	+	
<i>Conyza canadensis</i>			r			+
<i>Plantago indica</i>				r		
<i>Chenopodium strictum</i>					1	
<i>Sisymbrium altissimum</i>						+
<i>Oenothera biennis</i> et <i>parviflora</i>	<u>2</u>	1	+	+	+	2
<i>Setaria viridis</i>		+	r	r	1	+
<i>Erodium cicutarium</i>	r			+	+	r
<i>Rumex acetosella</i> et <i>tenuifolius</i>		+	r		+	+/r
<i>Digitaria ischaemum</i>	+	2			1	
<i>Berteroa incana</i>				+		r
<i>Setaria glauca</i>	+					
<i>Spergula arvensis</i>		r				
<i>Polygonum convolvulus</i>		r				
<i>Digitaria sanguinalis</i>			+			
<i>Hyoscyamus niger</i>			r			
<i>Echium vulgare</i>				+		
<i>Oenothera hungarica</i>						r
<i>Verbascum thapsiforme</i>						r
<i>Chenopodium album</i>						r
<i>Corynephorus canescens</i>	+	+	+	r		1
<i>Artemisia campestris</i>	1	+		+		2
<i>Euphorbia cyparissias</i>			+	+		r
<i>Asparagus officinalis</i>				r	[+°]	r
<i>Polygonum aequale</i>		+	r			
<i>Sedum acre</i>			+			r
<i>Carex hirta</i>			2			r

Ferner kommen vor in Aufn. 3: *Herniaria glabra* r, *Poa annua* r; in Aufn. 4: *Allium* spec. 1, *Pinus silvestris* +, *Helichrysum arenarium* +, in Aufn. 5: *Bromus mollis* +, *Centaurea stoebe* +, *Carex arenaria* +, *Taraxacum officinale* +, *Crepis tectorum* +, *Agropyron repens* +, *Trifolium arvense* +, *Chondrilla juncea* r, *Plantago lanceolata* r; in Aufn. 6: *Artemisia vulgaris* r, *Achillea millefolium* r, *Tanacetum vulgare* +.

Fundorte: Aufn. 1: Berlin-Wannsee, ehem. Jagen 79 der Stadtforst Düppel, 19. 9. 1960. Kontakt: Corynephorum. Aufn. 2: Berlin-Heiligensee, Baumberge, 8. 9. 1960. Kontakt: Festuco-Koelerietum. Aufn. 3: Berlin-Wilmersdorf, Stadtforst Grunewald, Hänge unterhalb Grunewaldturm, 2. 9. 1960. Kontakt: Corynephorum. Aufn. 4: Gosen, Kreis Fürstenwalde, Gosener Berge, Südhang 20°, 11. 8. 1960. Kontakt: Corynephorum. Aufn. 5: Berlin-Heiligensee, nordwestlich vom Sportplatz, südlich des Elchdammes, etwas Schutt, 3. 9. 1953. Aufn. 6: Berlin-Spandau, im Wasserwerk Tiefwerder, 13. 9. 1961. Kontakt: Corynephorum, *Festuca ovina*-Rasen.

berg und eine Fläche in Amalienhof 1861/65 als Acker schlechtesten Bonität ausgewiesen und sind jetzt bereits seit einer Reihe von Jahren nicht mehr in Nutzung.

Die aufgelassenen Äcker bedecken sich wieder mit Silbergras- und Schafschwingelrasen. Über solche Regenerationsphasen des *Armerio-Festucetum typicum* (= *Diantho-Festucetum* KRAUSCH) schreibt HOHENESTER (1960, S. 26): „Die Herkunft aus Brachäckern wird durch eine oft lang anhaltende Beimischung von *Arabidopsis thaliana*, *Holosteum umbellatum* und *Erophila verna* angezeigt. Auf regressive Entstehung weist auch *Agrostis tenuis* hin, besonders dann, wenn sie faziesbildend auftritt“. Angaben über die Zeit, die zur Regeneration eines Sandtrockenrasens aus einem Acker notwendig ist, werden nur selten mitgeteilt. Nach VOLK (1930—31, S. 108) hat sich in der Oberrheinebene ein der Optimalphase sich nähernder Bestand des *Festuco-Koelerietum* innerhalb von 15 Jahren aus aufgelassenen Spargelkulturen entwickelt.

Bei der Wiederbewaldung kommen neben einheimischen Arten bisweilen auch Robinien auf. Als Beispiele einer Strausgras-Robinien-Gesellschaft, die spontan in Trockenrasen entstanden ist, können die Aufn. 4 und 5 bei KOHLER u. SUKOPP (1964, Tab. 1) dienen. Als Reste der vorhergehenden Vegetation enthalten sie *Agrostis tenuis*, *Festuca trachyphylla* u. a. Bemerkenswert erscheint noch, daß die Artenzahl mit 16 und 18 bereits über der mittleren Artenzahl der *Corynephoretum* (8—12 in Pionierrasen, 11—14 in Folgerasen) und der korrespondierenden Ackerunkrautgesellschaften (8—15) liegt, aber noch nicht wesentlich unter dem Einfluß der Robinie zugenommen hat.

Zusammenfassend lassen sich die wichtigsten Veränderungen der binnenländischen *Corynephoretum* bei verschiedener Richtung und Intensität des menschlichen Einflusses in einem Schema (Abb. 9) darstellen.

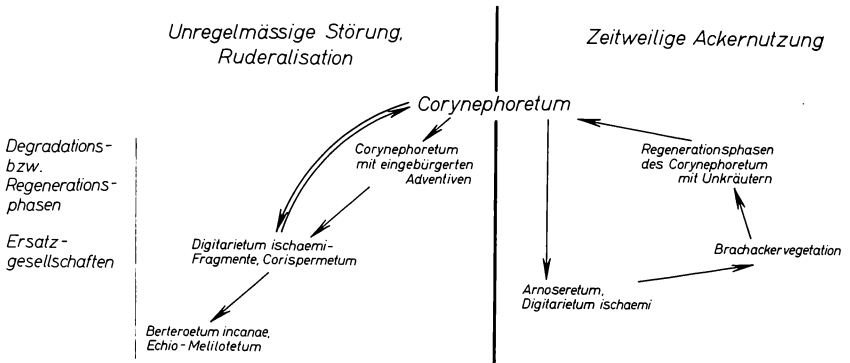


Abb. 9. Schema der wichtigsten Veränderungen der binnenländischen *Corynephoretum* bei verschiedener Richtung und Intensität des menschlichen Einflusses.

Ausbreitungsfähigkeit von Arten der Sandtrockenrasen auf Neuland

Die Angaben über Veränderungen der Sandtrockenrasen bei verschiedener Intensität des menschlichen Einflusses können ergänzt werden durch Beobachtungen über die Ausbreitung der Arten auf anthropogenem Neuland. Die Ausbreitung auf standörtlich geeignetes Neuland — z. B. Sandäcker, Weg-

ränder, Trümmerflächen der Städte — zeigt die Fähigkeit der Pflanzen, rasch und dauernd solche Flächen zu besiedeln, auf denen die Konkurrenz ausgeschaltet oder geschwächt ist (JALAS 1950). Eine genaue Studie der Ausbreitungsfähigkeit einer Steppenheidepflanze, *Carex humilis*, auf Brachäckern verdanken wir KRAUSE (1940).

Verschiedene Bearbeiter haben die Beziehungen zwischen Sandtrockenrasen und Ackerunkrautgesellschaften dargestellt, die wesentlich in einer Ausbreitung von Therophyten bestehen. So spricht MEUSEL (1940) von dem „Annuellenaspekt der Grasheiden und den Unkrautgesellschaften der Kultursteppe“ (vgl. auch KNAPP 1942). KRAUSE (1958, S. 742) bezeichnet die ursprünglichen Trockenrasenarten, die auf Äcker übergehen, geradezu als „ruderales Komponente“ des Corynephorum. Nach den vorliegenden pflanzensoziologischen Übersichten (TÜXEN 1937, OBERDORFER 1957, PASSARGE 1964) kommen folgende Arten des Corynephorum mehr oder weniger häufig auf armen Sandäckern vor: *Teesdalia nudicaulis*, *Ornithopus perpusillus*, (diese zwei im subatlantischen Bereich), *Rumex acetosella*, *Trifolium arvense* und *Agrostis tenuis*. Gelegentlich treten auch *Myosotis stricta*, *Veronica dillenii*, *Spergula vernalis*, *Arabidopsis thaliana* und *Hieracium pilosella* sekundär auf Sandäckern auf.

Wegränder, Sandgruben, Aufschüttungen und ähnliche Standorte werden häufig vom Corynephorum als einer Pioniergesellschaft besiedelt, wie die Übersicht über die Standorte in der Kulturlandschaft (S. 80) gezeigt hat. Neben den Pionierarten der Trockenrasen dringen meist auch Unkräuter ein. Ein Beispiel eines älteren Stadiums bietet folgende Aufnahme von einem Chausseerand (Berlin-Köpenick, Müggelheimer Damm nordwestl. Chausseehaus, Talsand, 6. September 1955, 4 m², 80 %): 2 *Corynephorus canescens*, 1 *Carex arenaria*, 1 *Helichrysum arenarium*, 1 *Agrostis tenuis*, 1 *Artemisia campestris*, 1 *Rumex acetosella*, + *Hieracium pilosella*, + *Festuca ovina*, + *Conyza canadensis*, r *Oenothera biennis*, r *Berteroa incana*, r *Hypochoeris radicata*, r *Viola canina*, 2 *Polytrichum pilosum*, 2 *Ceratodon purpureus*, 4 *Cladonia chlorophaea* et *silvatica*, 2 *St. Telephora terrestris*.

An betretenen und schwach genutzten Wegrändern kommt es in Berlin häufig zu einer Durchdringung von Trockensanden und anspruchslosen Unkrautarten mit einigen Trittpflanzen (Berlin-Kaulsdorf, Chemnitzer Straße, Talsand, 6. September 1955, 10 m², 90 %). 3 *Festuca ovina* et *trachyphylla*, 3 *Sedum acre*, 2 *Artemisia campestris*, 1 *Helichrysum arenarium*, + *Trifolium arvense*, 1 *Poa angustifolia*, 1 *Berteroa incana*, 1 *Conyza canadensis*, + *Lolium perenne*, + *Bromus mollis*, r *Asparagus officinalis*, r *Setaria viridis*, + *Corynephorus canescens*, r *Medicago lupulina*, r *Arenaria serpyllifolia*, 2 *Brachythecium albicans*, 1 *Barbula hornsuschiana*.

An anderen Stellen Berlins kommen in solchen Beständen noch *Centaurea stoebe*, *Chondrilla juncea* und *Potentilla argentea* vor. KRAUSCH (1959, S. 115/116) erwähnt das Auftreten von *Artemisia campestris* und *Centaurea stoebe* bei ruderaler Beeinflussung von Schafschwingelrasen. Als charakteristische Gesellschaft von Wegrändern und Brachäckern ist das Agrostidetum *tenuis* von HUECK (1931) aus der Uckermark und von ARNDT (1956) aus der Niederlausitz beschrieben worden.

Auf die offenen und gestörten Trockenrasen an Wegrändern sind häufig auch Arten an ihrer Arealgrenze beschränkt. So kommen in Berlin sowohl die submediterrane, unbeständige *Vulpia myuros* als auch die südöstliche *Silene tatarica*, die bereits dauerhafte Kolonien bildet, nur an Wegrändern vor. Ähnlich ist die Verbreitung von *Petrorhagia* (= *Tunica*) *prolifera* in

Nordbrandenburg und Mecklenburg (KRAUSCH in litt.). Durch die chemische Unkrautbekämpfung wird auf manchen Flächen Berlins, besonders auf Straßenbahngeleisen, *Sedum acre* von der Konkurrenz aller anderen Trockenrasen- und Unkrautarten befreit und kann daher heute auf lange Strecken dominieren.

Besonders deutlich zeigt sich die Ausbreitungsfähigkeit einiger Arten auf den Trümmerflächen der Berliner Innenstadt. Von den einheimischen Arten überwogen zuerst Windwanderer (SCHOLZ 1957). Aber auch andere Arten traten — je nach der Entfernung vom nächsten Wuchsort und nach dem Transport von Schutt und Sand — im Laufe der Zeit auf. Von den Arten der Sandtrockenrasen wurden in Berlin (nach SCHOLZ und nach eigenen Beobachtungen) zwischen 1952 und 1964 zerstreut auf Trümmern beobachtet: *Helichrysum arenarium*, *Agrostis tenuis*, *Trifolium arvense*, *Artemisia campestris*, *Sedum acre*, *Hypochoeris radicata*, *Festuca trachyphylla*, *Herniaria glabra* und *Erigeron acer*. Nur selten kommen auf Trümmern vor: *Corynephorus canescens*, *Hieracium pilosella*, *Cerastium semidecandrum*, *Agrostis canina* subsp. *montana*, *Potentilla argentea*, *Erophila verna*, *Euphorbia cyparissias*, *Carex arenaria*, *Ornithopus perpusillus* und *Cerastium arvense*. Davon gehören *Helichrysum arenarium* und *Hieracium pilosella* zu den Arten, die bereits 1952/53 auf Ziegelbergen auffielen. Außer ihnen wurde auch *Agrostis tenuis* mit Sicherheit auf Trümmerbergen festgestellt. Alle anderen Arten wurden auf abgeräumten und eingeebneten Trümmerflächen angetroffen. Bei der Einebnung wurde stellenweise auch Sand zur Aufschüttung verwendet. Manche Art wird mit umgelagertem Sand ihren Weg auf die Trümmerflächen gefunden haben. Über die Besiedlung der Trümmerberge zwischen 1944 und 1951 besitzen wir leider keine Aufzeichnungen. Eine deutliche Zunahme fällt bei *Erigeron acer* auf, der 1953 nur selten, heute aber zerstreut bis stellenweise häufig auftritt. Die Mehrzahl der Arten findet sich heute in der *Poa compressa*-Gesellschaft. Obwohl durch die Trümmer immer Kalk im Boden vorhanden ist, fehlen die Arten des Festuco-Koelerietum, die sonst an Bahndämmen sich ausbreiten, völlig.

Von den 19 für Berliner Trümmer genannten Arten der Trockenrasen wurde die Mehrzahl auch auf den Trümmern anderer Städte beobachtet (MILITZER in litt.), davon *Erigeron acer*, *Agrostis tenuis* und *Potentilla argentea* in mehreren Städten. Lediglich *Corynephorus canescens*, *Agrostis canina* subsp. *montana*, *Carex arenaria*, *Cerastium semidecandrum* und *Helichrysum arenarium* wurden anscheinend nur in Berlin bemerkt.

Zusammenfassend kann man feststellen, daß die meisten Phanerogamen des Corynephorietum in Übereinstimmung mit ihren allgemeinen Pioniereigenschaften imstande sind, auch anthropogenes Neuland zu besiedeln. Dem entspricht, daß viele Arten dieser Gesellschaft in gewissem Ausmaß anthropochor sind. So wurde *Corynephorus canescens* z. B. auch nach Nordamerika verschleppt (JIRÁSEK und CHRTEK 1962).

Zusammenfassung

Von den Standorten der Sandtrockenrasen wird insbesondere der des Corynephorietum einer Analyse unterzogen.

Das Substrat ist bei Primärentwicklung eines Corynephorietum ein Rohboden aus kolloid- und nährstoffarmen Sanden in Einzelkornstruktur, der von Pionierrasen besiedelt wird. Er kann sich unter *Corynephorus*-Folgerasen

zu einem schwachen Primärpodsol entwickeln. Häufig besiedelt das Corynephorum jedoch sekundär ehemalige Wald- und Ackerböden.

Die Sande sind sehr locker. Schwache Abtragungen werden vom Silbergras vertragen, Zuschütten fördert sogar seine Entwicklung.

Die Vegetation der Pionierassen ist offen. Dieser Anblick bietet sich aber nur im Sommer, wenn die meisten der im Herbst und Frühjahr aufgekommenen Jungpflanzen abgestorben sind.

Da die Wasserhaltekraft der Sande gering ist, gestalten sich die Temperaturverhältnisse im Boden sehr ungünstig. Im Tages- und Jahresgange treten scharfe Extreme besonders in Trockenzeiten auf. Nur Feuchtzeiten bringen eine Milderung der scharfen Temperaturunterschiede.

In der Luft herrscht am Tage ein stark überadiabatischer Temperaturgradient, der zu einem regen thermischen Austausch und damit zu einer lebhaften Temperaturunruhe führt. Nachts kühlt sich dagegen die bodennahe Luftschicht stark ab.

Hauptsächlich aus Mangel an ausreichenden Wasserquellen ist die Luft über dem Bestand arm an Feuchtigkeit. Daher ist die Verdunstungskraft der Atmosphäre groß und die Evaporation erreicht hohe Werte.

Grundwasser ist für Pflanzen der Sandtrockenrasen nicht erreichbar. Die Wasserversorgung hängt daher einzig von den Niederschlägen ab. Wegen der hohen Sickergeschwindigkeit des Wassers in Sandböden können sie jedoch nur teilweise ausgenutzt werden. Im durchwurzelten Bodenraum (bis 20 cm Tiefe) wurden daher je nach den Witterungsverhältnissen nur 6—14 kg m⁻² Wasser gefunden. Nach pF-Untersuchungen ist die Bindungsintensität der Sande schwach, die Menge des toten Bodenwassers also gering, so daß an pflanzenverfügbarem Wasser im Mittel 7,5 kg m⁻² im durchwurzelten Bodenraum berechnet wurden.

Die Transpiration von *Corynephorus canescens*, bezogen auf Frischgewicht, zeigt in ihrer Tagesrate nur geringe Schwankungen, erweist sich aber als deutlich abhängig von den jeweils vorhandenen Bodenwasservorräten. Sie ist um so lebhafter, je mehr Wasser im Boden zur Verfügung steht.

Die Entwicklung der lebenden oberirdischen Teile des Silbergrases, bezogen auf die Bodenfläche, ist gering. Sie zeigt einen Jahresgang mit Maximum im Juni.

Infolgedessen ist die Bestandestranspiration, bezogen auf Bodenfläche, sehr schwach. In der Vegetationsperiode wurde an Schönwettertagen ein Wasserverbrauch von 400—800 g m⁻² d⁻¹ berechnet.

Für die Transpiration des Silbergrasbestandes und die überschlägig bestimmte Evaporation werden an Schönwettertagen etwa ein Achtel bis ein Viertel der als Strahlungsbilanz angebotenen Energiemenge verwendet.

Der während einer Trockenperiode aus der überschlägig bestimmten Evapotranspiration berechnete Wasserverbrauch der Silbergrasflur deckt sich weitgehend mit den in dieser Zeit eingetretenen Wasserverlusten im durchwurzelten Bodenraum.

Dem Silbergras als der wichtigsten Art der Silbergrasflur scheinen alle Einrichtungen zu fehlen, die ihm ein Leben unter erschwerten Bedingungen des Wasserhaushaltes gestatten. Durch Konkurrenz kampfkraftiger Arten auf die offenen Sandstandorte verwiesen, vermag es diese nur zu besiedeln, soweit sie unter einem verhältnismäßig günstigen Wasserregime stehen. Dies ist nur im

atlantischen und subatlantischen Gebiet gegeben und bestimmt daher seine Verbreitung. Aber auch Zunahme der Winterkälte und Verlängerung der Frostperioden im kontinentalen Bereich können arealbegrenzend wirken.

Sandtrockenrasen, deren Arten in der Naturlandschaft Mitteleuropas auf kleine waldfreie Stellen beschränkt gewesen sein dürften, haben im Gefolge des Menschen, der besonders durch Rodung des Waldes und durch Schafweide offene Standorte schuf, eine weite Verbreitung gefunden. Die Mehrzahl der heutigen Wuchsorte von Corynepforeten ist anthropogenen Ursprungs (Sandgruben, Brachäcker, Wegränder usw.), wie auch die Bodenprofile zeigen.

Da viele Sandflächen aufgeforstet oder besiedelt werden, gehören Sandtrockenrasen vielerorts zu den zurückgehenden Pflanzengesellschaften. Als Folge der Standorteinschränkung kommt es zu einem Rückgang von Pflanzenarten, z. B. von *Helichrysum arenarium* an der westlichen Arealgrenze oder besonders ausgeprägt von *Filago germanica* coll. Dem Rückgang von einheimischen Arten steht ein Eindringen einiger verbreiteter Neophyten auch in Sandtrockenrasen gegenüber (*Conyza canadensis*, *Oenothera* spec. div., *Berteroa incana*).

Bei Ruderalisation von Corynepforeten und Festuco-Koelerieten kommt es zur Ausbildung von Unkrautgesellschaften der Sandäcker oder des Corispermum; später entwickeln sich mehrjährige Unkrautgesellschaften wie z. B. das Echio-Melilotetum.

Von Sandtrockenrasen sind auf Sandäcker vor allem einige einjährige Arten übergegangen: *Teesdalia nudicaulis*, *Ornithopus perpusillus*, *Trifolium arvense*. Lückige und gestörte Trockenrasen an Wegrändern enthalten häufig *Artemisia campestris*, *Centaurea stoebe* und *Chondrilla juncea*. Besonders deutlich prägt sich die Ausbreitungsfähigkeit von Arten auf den Berliner Trümmerflächen aus, auf denen neunzehn Arten der Sandtrockenrasen angetroffen werden. Auch darin zeigen sich die Pioniereigenschaften dieser Pflanzen und ihre Förderung durch menschliche Eingriffe.

Literatur

- ACKERMANN, H., 1954: Die Vegetationsverhältnisse im Flugsandgebiet der nördlichen Bergstraße. Schriftenreihe d. Naturschutzstelle Darmstadt 2.
- ALLORGE, P., 1921, 1922: Les associations végétales du Vexin français. Rev. génér. de Bot. 33, S. 481—507, 589—652, 708—751, 792—807; 34, S. 71—79, 134—144, 178—191, 251—256, 311—319, 376—383, 425—431, 471—480, 519—528, 564—576, 612—639, 676—701.
- ANDÓ, M., 1955: Beitrag zur Bodentemperatur des Flugsandes. Acta geographica (Széged) 1, S. 1—7.
- ARNDT, A., 1930: Der Einfluß des Rückganges der Schafzucht auf das Pflanzenkleid. Geograph. Anzeiger 31, S. 391—392.
- —, 1956: Die Rotstraußgrasflur in der Niederlausitz. Beitr. z. Flora und Veget. Brandenburgs 9. Wiss. Z. Pädag. Hochsch. Potsdam Math.-Naturw. R. 2, S. 201—204.
- BEHMANN, G., 1930: Zur Morphologie und Vegetation nw-deutscher Binnendünen. Nach Untersuchungen auf den Dünen des Naturschutzgebietes von Neumühlen bei Verden a. d. Aller. Mitt. d. Florist.-soziolog. Arbeitsgem. i. Niedersachsen. 2, S. 167—188.

- BERGER-LANDEFELDT, U., 1936: Der Wasserhaushalt der Alpenpflanzen. *Bibl. Bot.* 115.
- —, 1949a: Zum Wasserverbrauch von Pflanzenbeständen. *Forsch. u. Fortschr.* 25, S. 83—85.
- —, 1949b: Über den Wasserverbrauch von Pflanzenverbänden. *Planta* 37, S. 6—11.
- —, 1953: Beiträge zur Messung der Evapotranspiration nach dem Austauschverfahren. *Arch. f. Meteorol., Geophys. u. Bioklimatol. B.* 5, S. 66—102.
- —, 1954a: Über zwei neue Meßgeräte im Dienste der Ökologie (schreibende Schnell-Meßgeräte für Dampfdruck und Temperatur und für die Geschwindigkeitskomponenten des Windes). *Compt. rend. d. séances et Rapp. et Commun. dép. lors du VIII. Congr. Intern. de Bot. Paris 1954*, Sect. 7—8, S. 130—131.
- —, 1954b: Zur schnellen Registrierung von Temperatur und Dampfdruck bzw. Taupunkt in und über Pflanzenbeständen. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 67, S. 357—365.
- —, 1955a: Zur Messung der Feuchtigkeit in der Mikroklimatologie und Pflanzenökologie. Vortrag, gehalten auf der Dtsch. Meteorologentaugung Berlin 1953 (vgl. auch *Physik. Verhandl.* 4, 1953, S. 238). *Meteor. Abhandl. d. Inst. f. Meteor. u. Geophys. d. Freien Univ. Berlin* 2, H. 4, S. 173—195.
- —, 1955b: Fast recording of temperature and vapour pressure or dew-point. *Weather* 10, S. 405—409.
- —, 1955c: Der Pflanzenklima-Meßwagen. *Geofisica pura e appl.* 30, S. 195—204.
- —, 1959: Beiträge zur Ökologie der Pflanzen nordafrikanischer Salzpflanzen IV. Vegetation. *Vegetatio* 9, S. 1—47.
- —, 1963: Ein einfacher Schalen-Windmesser. *Mitt. d. floristisch-soziol. Arbeitsgem. N. F.* 10, S. 250—255 (Festschr. O. Stocker).
- —, 1964: Über den Strahlungshaushalt verschiedener Pflanzenbestände. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 77, S. 27—48.
- —, J. KIENDL und H. DANNEBERG. 1957: Betrachtungen zur Temperatur- und Dampfdruckunruhe über Pflanzenbeständen. *Meteorol. Rdschau.* 10, S. 11—20.
- BIRSE, E. M., S. Y. LANDSBERG and C. H. GIMINGHAM. 1957: The effect of burial by sand on dune mosses. *Transact. of the British Bryolog. Soc.* 3, S. 285—301.
- BOERBOOM, J. H. A., 1960: De plantengemeenschappen van de Wassaarse duinen. Wageningen.
- BRAUN-BLANQUET, J. u. R. TÜXEN 1943: Übersicht der höheren Vegetationseinheiten Mitteleuropas. *Comm. SIGMA* 84, S. 1—11. Montpellier.
- DIEREN, J. W. VAN 1934: Organogene Dünenbildung. Eine geomorphologische Analyse der Dünenlandschaft der West-Friesischen Insel Terschelling mit pflanzensoziologischen Methoden. Haag.
- EGER, G., 1957—58: Untersuchungen zur Methode der Transpirationsbestimmung durch kurzfristige Wägung abgeschnittener Pflanzenteile, besonders an Wiesenpflanzen. *Flora* 145, S. 374—420.

- ELLENBERG, H., 1963: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in kausaler, dynamischer und historischer Sicht. (H. WALTER, Einführung in die Phytologie IV, 2). Stuttgart.
- EVENARI, M., 1953: The water balance of plants in desert conditions. Proceed. of the Intern. Symposium Desert Research, Jerusalem 7.—14. 5. 1952. Res. Council of Israel. Spec. Public. No. 2, S. 266—274.
- FRANCO, C. and A. C. MAGELHÃES. 1963: Disadvantages of the rapid weighing method for measuring transpiration. Phytion (Buenos Aires), 20, S. 87 bis 96 (Portugiesisch m. engl. Zus.)
- FUKAREK, F., 1961: Die Vegetation des Darß und ihre Geschichte. Pflanzensoziologie Bd. 12. Jena.
- GAUME, R., 1926: Les sables siliceux à *Corynephorus canescens* P. B. de la forêt de Fontainebleau. Bull. d. l'Assoc. d. Naturalistes de la Vallée du Loing 9, S. 144—151.
- GLEDITSCH, J. G., 1767: Betrachtung der Sandschollen in der Mark Brandenburg nach ihrem Ursprunge, Unterschiede, Schädlichkeit und nöthigen Verminderung. Vermischte Physicalisch-Botanisch-Oeconomische Abhandlungen. Dritter Theil. Halle. S. 45—143.
- —, 1782: Physikalisch-ökonomische Betrachtung über den Heideboden in der Mark Brandenburg, dessen Erzeugung, Zerstörung, und Entblößung des darunter stehenden Flugsandes... Berlin u. Leipzig. XVI, 78 S.
- GODWIN, H., 1956: The history of the British flora. A factual basis for phytogeography. Cambridge.
- GORCZYŃSKI, L., 1926: Solarimeters and solarigraphs. Simple instruments for direct readings of solar radiation intensity from sun and sky. Monthly Weather Rev. 54, S. 381—384.
- —, 1927a: Über Solarimeter und einige andere thermoelektrische Instrumente für Sonnenstrahlungsmessungen. Meteorol. Ztschr. 44, S. 5—12.
- —, 1927: b. Some results obtained by testing solarimeters with pyrheliometric tubes. Monthly Weather Rev. 55, S. 488—490.
- GRADMANN, H., 1928: Untersuchungen über die Wasserverhältnisse des Bodens als Grundlage des Pflanzenwachstums. I. Jahrb. f. wiss. Bot. 69, S. 1—100.
- GRAEBNER, P., 1910: Pflanzenleben auf den Dünen. In: F. SOLGER, P. GRAEBNER, J. THIENEMANN, P. SPEISER und F. W. O. SCHULZE. Dünenbuch. Werden und Wandern der Dünen, Pflanzen- und Tierleben auf den Dünen, Dünenbau. Stuttgart, S. 181—296.
- GRIEVE, B. J., 1956: Studies in the water relations of plants. Transpiration of Western Australian (Swan Plain) sclerophylls. Journ. of the Roy. Soc. of Western Australia 40 (1956/57), S. 15—30.
- HALEVY, A., 1956: Orange leaf transpiration under orchard conditions. IV. A contribution to the methodology of transpiration measurements in Citrus leaves. Bull. of the Res. Council of Israel 5 D, S. 155—164.
- HESMER, H. und F.-G. SCHROEDER 1963: Waldzusammensetzung und Waldbehandlung im Niedersächsischen Tiefland westlich der Weser und in der Münsterschen Bucht bis zum Ende des 18. Jahrhunderts. Decheniana Beih. 11.

- HÖLZL, J., 1955: Über Streuung der Transpirationswerte bei verschiedenen Blättern einer Pflanze und bei artgleichen Pflanzen eines Bestandes. Sitzungsber. d. öster. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Abt. I, **164**, S. 659—721.
- HOFMANN, G., 1964: Kiefernforstgesellschaften und natürliche Kiefernwälder im östlichen Brandenburg. II. Natürliche Kiefernwälder und -gehölze. Arch. Forstwesen **13**, S. 717—732.
- HOHENESTER, A., 1958: *Artemisia austriaca* Jacq. in Franken. Ber. Bayer. Bot. Ges. **32**, S. 146.
- , 1960: Grasheiden und Föhrenwälder auf Diluvial- und Dolomitsanden im nördlichen Bayern. Ber. Bayer. Bot. Ges. **33**, S. 30—85.
- HUBER, B., 1927: Zur Methodik der Transpirationsbestimmung am Standort. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **45**, S. 611—618.
- HUECK, K., 1931: Erläuterung zur Vegetationskundlichen Karte des Endmoränengebietes von Chorin (Uckermark) (Meßtischblatt Hohenfinow). Beitr. z. Naturdenkmalpflege **14**, S. 105—214.
- , 1932: Erläuterung zur Vegetationskundlichen Karte der Labanehrung (Ostpommern). Beitr. z. Naturdenkmalpflege **15**, S. 97—133.
- , [1934]: Die Pflanzenwelt der deutschen Heimat und der angrenzenden Gebiete. III. Dünen und Sandfelder, Salzpflanzen, Steppenheiden, Alpine Vegetation. Berlin-Lichterfelde.
- , 1942: Die Pflanzenwelt des Naturschutzgebietes Krumme Laake bei Rahnsdorf. Arbeiten a. d. Berliner Provinzst. f. Naturschutz **3**.
- HULTÉN, E., 1950: Atlas över växternas utbredning i Norden. Stockholm.
- HUNDT, R., 1964: Vegetationskundliche Verfahren zur Bestimmung der Wasserstufen im Grünland. Ztschr. f. Landeskultur **5**, S. 161—186.
- IVANOV, L. A., A. A. SILINA and J. L. CEL'NIKER. 1950. On the rapid weighing method for determining transpiration under natural conditions. Bot. Ž. **35**, S. 171—185 (russisch).
- IWANOFF, L., 1928: Zur Methodik der Transpirationsbestimmung am Standort. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **46**, S. 306—310.
- JALAS, J., 1950: Zur Kausalanalyse der Verbreitung einiger nordischen Os- und Sandpflanzen. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo **24**, No. 1, S. 1—362.
- JIRÁSEK, V. und J. CHRTEK 1962: Systematische Studie über die Arten der Gattung *Corynephorus* Pal.-Beauv. (Poaceae). Preslia **34**, S. 374—386.
- JURASZEK, H., 1928: Pflanzensoziologische Studien über die Dünen bei Warschau. Bull. Acad. Polon. Sci. Lettr. Classe Sci. Math. Natur. Sér. B: Sci. Natur. 1927.
- KÄSTNER, M., 1944: Stoffe und Gedanken zur Vereinsbildung in den sächsischen Wäldern. 2. Reihe. Jahresber. d. Arbeitsgem. sächs. Botaniker **3** (1943), S. 39—105, 109—124.
- KISS, Á., 1955: Temperaturextreme auf dem Sande von Üllés. Acta Geographica (Széged) **1**, S. 9—13.
- KLIKA, J., 1931: O rostlinných společenstvech a jejich sukcesi na obnažených písečných půdách lesních ve středním Polabí. Die Pflanzengesellschaften und ihre Sukzession auf den entblößten Sandböden in dem mittleren Elbetale. Sborn. ČS. Akad. Zeměd. **6**, A. S. 277—302.

- KLÖDEN, K. F., 1832: Beiträge zur mineralogischen und geognostischen Kenntniß der Mark Brandenburg. Fünftes Stück. Programm . . . der Gewerbeschule. S. 1—72.
- KNAPP, R., 1942: Zur Systematik der Wälder, Zwergstrauchheiden und Trockenrasen des eurosibirischen Vegetationskreises. Nat.-math. Diss. Freiburg i. Br. Rundbrief 12 d. Zentralst. f. Vegetationskartierung d. Reiches, Beilage.
- —, und H. ACKERMANN. 1952: Die natürliche Vegetation an der nördlichen Bergstraße. Sandgebiete südlich von Darmstadt. Westlicher Odenwald. Schriftenreihe d. Naturschutzstelle Darmstadt-Stadt „Naturschutz, Landschaftspflege, Heimatkde.“ 1.
- KNÖRZER, K.-H., 1964: Dünenvegetation am Niederrhein mit Elementen der kontinentalen Salzsteppe. Decheniana 117, S. 153—157.
- KOHLER, A. und H. SUKOPP 1964: Über die soziologische Struktur einiger Robinienbestände im Stadtgebiet von Berlin. Sber. Ges. naturf. Freunde Berlin, (N. F.) 4, S. 74—88.
- KONIS, E., 1950: The effect of leaf temperature on transpiration. Ecology 31, S. 147—148.
- KORNAŚ, J., 1957: Zespoły roślinne Jury Krakowskiej Część. III. Zespoły piaskowe. Les associations végétales du Jura Cracovien. III. Les associations psammophiles. Acta Soc. Bot. Pol. 26, S. 467—484 (Poln. m. franz. Zus.)
- KRAUSCH, H.-D., 1959: Vegetationsstudien an xerothermen Trockenrasen in Brandenburg. Diss. Päd. Hochschule Potsdam.
- —, 1961: Die Pflanzenwelt des Bezirkes Frankfurt. In: Natur und Naturschutz im Bezirk Frankfurt/Oder. Frankfurt/Oder, S. 100—111.
- —, 1962a: Der Sandnelken-Kiefernwald an seiner Westgrenze in Brandenburg. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. 9, S. 141—144.
- —, 1962b: Vorschläge zur Gliederung der mitteleuropäischen Sand- und Silikat-Trockenrasen. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. 9, S. 266—269.
- KRAUSE, W., 1940: Untersuchungen über die Ausbreitungsfähigkeit der niedrigen Segge (*Carex humilis* Leyss.) in Mitteldeutschland. Planta 31, S. 91—168.
- —, 1958: Ruderalpflanzen. Handbuch d. Pflanzenphysiologie, IV. Berlin-Göttingen-Heidelberg. S. 737—754.
- KREH, W., 1950: Verlust und Gewinn der Stuttgarter Flora im letzten Jahrhundert. Jahresh. Ver. vaterl. Naturkd. Württ. 106, S. 69—124.
- KRENZLIN, A., 1952: Dorf, Feld und Wirtschaft im Gebiet der großen Täler und Platten östlich der Elbe. Forsch. Dtsch. Landeskd. 70.
- KRIEGER, H., 1937: Die flechtenreichen Pflanzengesellschaften der Mark Brandenburg. Beih. z. Bot. Centralbl. 57 B, S. 1—76.
- KRIPPELOVÁ, T. und E. KRIPPEL. 1956: Vegetačné pomevy Jáhoria. I. Viatiepisky. Bratislava.
- LIBBERT, W., 1932—33: Die Vegetationseinheiten der neumärkischen Staubeckenlandschaft unter Berücksichtigung der angrenzenden Landschaften. Verhandl. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg 74, S. 10—93, 229—348.
- —, 1940: Die Pflanzengesellschaften der Halbinsel Darß (Vorpommern). Rep. spec. nov. regn. veg. Beih. 104, 95 S.

- LINKOLA, K., 1916: Studien über den Einfluß der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee. I. Allgemeiner Teil. Act. Soc. Faun. Flor. Fenn. 45, No 1. S. 1—429.
- LIPSER, H., 1950: Die Silbergrasflur am unteren Main. Volk und Scholle 22, S. 65—70.
- LOHMEYER, W., 1960: Bericht über Ansaatversuche auf den offenen Quarzsandhalden im Bergwerksgelände der Mechernicher Werke. Hilfe durch Grün 9, S. 61—62.
- —, 1964: Über die künstliche Begrünung offener Quarzsandhalden im Bergbaugelände bei Mechernich. Angew. Pflanzensoziologie (Stolzenau) 20, S. 61—71.
- LUX, H., 1964: Die biologischen Grundlagen der Strandhaferpflanzung und Silbergrasansaat im Dünenbau. Angew. Pflanzensoziologie (Stolzenau) 20, S. 5—53.
- MARKGRAF, F., 1927—28: Die Eroberung von Neuland durch die Vegetation. Der Naturforscher 4, S. 209—215.
- MARSHALL, J. K., 1965: *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv. as a model for the *Ammophila* problem. Journ. of Ecol. 53, S. 447—463.
- MATHES, P., von 1955: Über einen Fern-Schnell-Psychrographen und Fern-Schnell-Partialdruckschreiber. Vortrag, gehalten auf der Dtsch. Meteorologentagung Berlin (vgl. auch Physik. Verhandl. 4, 1953, S. 237—238) Meteor. Abhandl. d. Inst. f. Meteor. u. Geophys. d. Freien Univ. Berlin 2, H. 4, S. 163—172.
- MEHLICH, A., 1948: Determination of kation and anion exchange properties of soils. Soil Sci. 66, S. 429—445.
- MEUSEL, H., 1940: Die Grasheiden Mitteleuropas. Versuch einer vergleichend-pflanzengeographischen Gliederung. I. u. II. Bot. Arch. 41, S. 357—418, 419—519.
- —, E. JÄGER und E. WEINERT, 1965: Vergleichende Chorologie der zentral-europäischen Flora. [1. Bd.] Text. Karten. Jena.
- MÜLLER, A., von 1956: Über die Bodenwasser-Bewegung unter einigen Grünlandgesellschaften des mittleren Wesertales und seiner Randgebiete. Angew. Pflanzensoziologie (Stolzenau) 12.
- MÜLLER, Th., 1961: Ergebnisse pflanzensoziologischer Untersuchungen in Südwestdeutschland. Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschl. 20, S. 111—122.
- MÜLLER-WILLE, W., 1960: Natur und Kultur in der oberen Emsandebene. Decheniana 113, 323—344.
- OBERDORFER, E., 1957: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Pflanzensoziologie Bd. 10 Jena.
- —, 1962: Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland. 2. Aufl. Stuttgart 1962.
- ÖNAL, M., 1965: Untersuchungen über die Bodenatmung mit der Warburg-Apparatur. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 78, S. 130—138.
- OPPENHEIMER, H. R., 1953: An experimental study on ecological relationships and water expenses of mediterranean forest vegetation. Palestine Journ. of Bot. Rehovot Ser. 8, S. 103—124.
- PASSARGE, H., 1957: Zur soziologischen Stellung einiger bahnbegleitender Neophyten in der Mark Brandenburg. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. 6/7, S. 156—163.

- PASSARGE, H., 1960: Zur soziologischen Gliederung binnenländischer *Corynephorus*-Rasen im nordostdeutschen Flachland. Verhandl. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg 98—100, S. 113—124.
- , 1964: Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes I. Pflanzensoziologie Bd. 13. Jena.
- PAUL, K. H., 1953: Morphologie und Vegetation der Kurischen Nehrung II. Entwicklung der Pflanzendecke von der Besiedlung des Flugsandes bis zum Wald. Nova Acta Leopoldina N. F. 16, Nr. 13, S. 259—378.
- PERRING, F. H. and S. M. WALTERS 1962: Atlas of the British flora. London a. Edinburgh.
- PFLEIDERER, H., 1933: Kritische Untersuchungen zur Methodik der Transpirationsbestimmung an abgeschnittenen Sprossen. Ztschr. f. Bot. 26, S. 305—327.
- PISEK, A. und E. CARTELLIERI. 1941: Der Wasserverbrauch einiger Pflanzenvereine. Jahrb. f. wiss. Bot. 90, S. 255—291.
- PREISING, E., 1942: Die Begrünung offener Sandböden im ostdeutschen Flachland. Die Straße 6. H. 11/12.
- , 1955: Neue Erfahrungen über die Begrünung von Flugsandböden. In: Begrünen und Rekultivieren von extremen Standorten. Landwirtschaft. Angewandte Wissenschaft Nr. 43, S. 101—112.
- RAABE, E. W., 1955: Über die Verarmung der Landschaft. Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holstein 27, S. 171—189.
- RAUSCHERT, S., 1963: Aufruf zur Neubestätigung verschollener und zweifelhafter Pflanzenfundorte in Thüringen. Florist. Beitr. z. geobot. Geländearbeit in Mitteldeutschland VII. Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-nat. R. 12, S. 716—718.
- RAWITSCHER, F., 1955: Beobachtungen zur Methodik der Transpirationsmessungen bei Pflanzen. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 68, S. 287—296.
- RITTEL, D., 1933: Beiträge zur Bodenkunde und Vegetation der Nehrungen. Unser Ostland 2, S. 251—316.
- ROUSCHAL, E., 1938: Zur Ökologie der Macchien. I. Der sommerliche Wasserhaushalt der Macchienpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 87, S. 436—523.
- RYCHNOVSKÁ, M., 1965: Water relations of some steppe plants investigated by means of the reversibility of the water saturation deficit. In: Water stress in plants. Proceedings of a Symposium, Prague 30. 9.—4. 10. 1963. ed. B. SLAVÍK. The Hague, S. 108—115.
- RYCHNOVSKÁ-SOUDKOVÁ, M., 1961: *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv. (Physiologisch-ökologische Studie einer Pflanzenart). Rozpr. Československá akad. věd. Ročn. 71, Seš. 8.
- RYCHNOVSKÁ, M. and J. KVĚT. 1963: Water relations of some psammophytes with respect to their distribution. In: The water relations of plants. A Symposium of the British Ecological Soc. London 5. — 8. 4. 1961 London, S. 190—198.
- SALISBURY, E., 1952: Downs and dunes, their plant life and its environment. London.
- SCHOLZ, H., 1956: Die *Oenothera*-Arten in Berlin und Umgebung. Beitr. z. Flora u. Veget. Brandenburgs 10. Wiss. Z. Pädag. Hochschule Potsdam. Math.-Naturw. R. 2, S. 205—209.
- , 1957: Die Trümmerflora Berlins. Natur u. Heimat (Dresden) H. 11, S. 344—348.

- SCHULZ, I., 1950: Studien zur Gattung *Corynephorus*. Math.-nat. Diss. Freie Univ. Berlin.
- SISSINGH, G. 1950: Onkruid-associaties in Nederland. s'Gravenhage. 224 S.
- STEFFEN, H., 1931: Vegetationskunde von Ostpreußen. Pflanzensoziologie Bd. 1, Jena.
- STOCKER, O., 1929: Eine Feldmethode zur Bestimmung der momentanen Transpirations- und Evaporationsgröße. I und II. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 47, S. 126—129, 130—136.
- —, 1956: Meßmethoden der Transpiration. Handbuch der Pflanzenphysiologie III. Berlin-Göttingen-Heidelberg. S. 293—311.
- SUKOPP, H., 1962: Neophyten in natürlichen Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 75, S. 193—205.
- THUN, R. und R. HERRMANN. 1949: Die Untersuchung von Böden. Handbuch der landwirtschaftlichen Versuchs- und Untersuchungsmethodik (Methodenbuch) Bd. 1. Neudamm — Hamburg.
- —, — —, und E. KNICKMANN. 1955: Die Untersuchung von Böden. Handbuch der landwirtschaftlichen Versuchs- und Untersuchungsmethodik (Methodenbuch) Bd. 1, 3. Aufl. Radebeul und Berlin.
- TÜXEN, R., 1928: Vegetationsstudien im nordwestdeutschen Flachlande. I. Über die Vegetation der nordwestdeutschen Binnendünen. Jahrb. d. Geogr. Ges. Hannover 1928, S. 71—93.
- —, 1937: Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. Mitt. d. florist.-soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen 3, S. 1—170.
- —, 1951: Eindrücke während der pflanzengeographischen Exkursionen durch Süd-Schweden. Vegetatio 3, S. 149—172.
- —, 1955a: Das System der nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. 5, S. 155—176.
- —, 1955b: Aufruf zur soziologischen Aufnahme gefährdeter Pflanzengesellschaften. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. 5, S. 203.
- —, 1956: Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. Angew. Pflanzensoziologie (Stolzenau) 13, S. 3—42.
- —, 1960: Die Geschichte der Sand-Trockenrasen (*Festuco-Sedetalia*) im nordwestdeutschen Alt-Diluvium. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. 8, S. 338—341.
- —, 1962: Zur systematischen Stellung von Spezialisten-Gesellschaften. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. 9, S. 57—59.
- —, und E. PREISING 1951: Erfahrungsgrundlagen für die pflanzensoziologische Kartierung des westdeutschen Grünlandes. Angew. Pflanzensoziologie (Stolzenau) 4, 28 S.
- Ungenannt. 1944: Beiträge zur Kenntnis der Flora Mitteldeutschlands. Hercynia 3, S. 677—685.
- VALKENIER SURINGAR, J., [1927]: De planten in het zandverstuivingsterrein bij Kootwijk en hunne groeiwijze. In: P. TESCH, E. HESSELINK und J. VALCKENIER SURINGAR. De zandverstuivingen bij Kootwijk in woord en beeld. Uitgaaf van het Statsboschbehee. Utrecht, S. 40—61.
- VEIT, U., 1961: Über jahreszeitliche Reaktionsschwankungen im Bodenkomplex unter besonderer Berücksichtigung des CO₂-Faktors. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen 36, S. 461—499.

- VOLK, O. H., 1930—31: Beiträge zur Ökologie der Sandvegetation der oberrheinischen Tiefebene. Ztschr. f. Bot. 24, S. 80—185.
- VOSS, H., 1929: Das Leben der Gewächse trockener, zur Säuerung neigender Kiefernwälder unter Hervorheben des unterirdischen Anteiles der Pflanzen. Bot. Arch. 25, S. 173—213.
- WAGENITZ, G., 1965a: Zur Systematik und Nomenklatur einiger Arten von *Filago* L. emend. Gaertn. subgen. *Filago* („*Filago germanica*“-Gruppe). — Willdenowia 4, S. 37—59.
- —, 1965b: Compositae. 2. Teil. — In: HEGI, G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. VI, 3. 2. Lfg. München.
- WALTER, H., 1960: Einführung in die Phytologie. III. Grundlagen der Pflanzenverbreitung. 1. Standortslehre (analytisch-ökologische Geobotanik). 2. Aufl. Stuttgart.
- WEINMANN, H. and M. LE ROUX. 1946: A critical study of the torsion balance of measuring transpiration. South African Journ. of Sci. 42, S. 147—153.
- WESTHOFF, V., 1956: De verarming van flora en vegetatie. Vijftig jaar natuurbescherming in Nederland. Amsterdam. S. 151—186. Mit einer hektographierten Artenliste.
- WOLKEWITZ, H., 1959: Die Weiterentwicklung des Verfahrens der pF-Untersuchung zur Feststellung der Bindungsintensität des Wassers im Boden. Der Kulturtechniker 47, S. 37—50.
- WÜNSCHE-SCHORLER 1956: Die Pflanzen Sachsens. Exkursionsflora der Bezirke Dresden, Leipzig, Karl-Marx-Stadt. 12. Aufl. Berlin.