

ANDREAS ZEHM

Die postglaziale Vegetationsentwicklung in Mitteleuropa: Die Entwicklung der Steppenpflanzen zwischen Ausbreitung und Rückzug

Die Grundlage für die Flora Mitteleuropas wurde wesentlich durch die klimatischen Veränderungen im Quartär und die alternierenden Warm- und Kaltzyklen gelegt. Die der zurückgehenden Eisbedeckung und Klimaerwärmung anschließende Wiederbesiedlung erfolgte entsprechend den artspezifischen Wandergeschwindigkeiten und Konkurrenzverhältnissen, so dass neue Pflanzengesellschaften entstanden. Insgesamt war das Quartär durch vergleichsweise deutlich kältere Klimate gekennzeichnet, in denen verschiedene Gruppen von Steppenpflanzen landschaftsbestimmend waren. Entsprechend den individuellen Lebensraumansprüchen zogen sich die Steppenarten mit der langsam zunehmenden Gehölzdeckung überwiegend in alpine Lagen, Moorbereiche und die wenigen natürlich waldfreien Trockenrasen-Komplexe zurück. Die die Wiederbesiedlung steuernden Faktoren werden diskutiert.

Dem wirtschaftenden Menschen gelang es im Mittelalter noch einmal größerflächig Lebensraum für Steppenrasen zu schaffen, um sie zuletzt wieder auf wenige Schutzgebiete zurückzudrängen. Wie der Vergleich mit Nordamerika zeigt, verursachten die Vergletscherungszyklen eine Verarmung der (Gehölz-)Flora, führten aber z. B. auch durch die Auftrennung und Wiedervereinigung von Populationen zur Entstehung neuer Arten. Einen besonders nachhaltigen Effekt hatten diese Zyklen auf apomiktische Sippengruppen. Durch effektive Fernausbreitung und die weitgehend apomiktische Vermehrungsweise konnten sie frei werdende Flächen schnell besiedeln. Durch gelegentliche geschlechtliche Vermehrungsereignisse wurden die Sippen neu rekombiniert, so dass in den Gattungen eine große Sippenzahl entstand. Durch nachwandernde Arten wurden die Sippen auf inselartig isolierte, steppenartige Reliktlebensräume zurückgedrängt. Naturschutzstrategisch werfen diese, seit vielen Jahrzehnten bis Jahrhunderten isolierten Reliktorkommen die Frage auf, ob nicht Isolation eine genauso zielführende Strategie sein kann, wie die Biotopvernetzung, die insbesondere auch ausbreitungsstarken, weit verbreiteten Arten die Einwanderung erleichtert.

The post-glacial vegetation history of Central Europe – steppe plants between expansion and retreat

The basis of the central European flora was largely determined by the alternation of temperate and cold climates during the quaternary period. Recolonisation in periods of global warming and after melting of the glaciers took place according to the individual species' dispersal velocity and interspecific competition behaviour resulting in new plant communities. Overall, the quaternary climate was much colder than today, and groups of steppe plants adapted to cold climates characterising the landscape. Corresponding to individual habitat preferences and the slowly increasing dominance of woody plants, the steppe species were predominantly forced back to alpine areas, bogs and to the few shrub-free dry grasslands. Main effects determining the migration of species are discussed.

A secondary spread of steppe vegetation caused by human activity occurred in the Middle Ages, but nowadays the remaining vegetation has become restricted to a few protected areas. On the one hand the glacial cycles led to a decline of plant species, as is obvious when comparing European and North American woody flora, but otherwise especially the separation and reunion of populations was an important factor for the creation of new species. A particularly long-lasting effect of the glacial cycles was on apomictic genera. Long distance dispersal in combination with a predominantly apomictic mode of reproduction resulted in rapid colonisation of new areas stemming from single founder individuals and leading to stable populations. Occasional sexual reproduction events within generally apomictic genera led to a recombination of the whole gene pool, resulting in a species rich set of taxa perfectly adapted to regional site conditions. These taxa were repressed by later succession stages to isolated steppe like relict habitats. Remaining relict populations – isolated for decades or even centuries – pose the difficult question whether isolation of habitats is not as well a suitable strategy for nature protection as biotope networks, particularly with regard to the fact that networks promote the immigration of ubiquitous species too.

Zusammenfassung

Abstract

1 Einleitung

Dass die Lebensbedingungen Mitteleuropas einem mehr oder minder kontinuierlichen Wechsel ausgesetzt waren – und sind – ist unzweifelhaft, wobei die klimatischen Veränderungen die wesentlichen Triebkräfte sind (COMES & KADEREIT 1998, TABERLET et al. 1998). Den Klimaveränderungen folgen andere Standorteigenschaften, wie Bodenentwicklung (Abb. 1) und die Zusammensetzung der Vegetation zeitversetzt (WILMANN 1998).

Abb. 1:
Temporärer Bachlauf auf Kalkplatte: Beispiel für einen möglichen Vegetationsaspekt zu Zeiten der Permafrostböden in Mitteleuropa. Kälteresistente Steppenrasen-Arten konnten die armen, teilweise glazial überschobenen Flächen dank ausreichend hoher Sommertemperaturen besiedeln (Stora Alvaret auf Öland, Foto: Andreas Zehm).



Erst in jüngster Geschichte wurden die Auswirkungen des Klimas zunehmend von der anthropogenen Landnutzung überprägt (KÜSTER 1999). Allerdings wird der nutzungsbedingte Arten- und Landschaftswandel in den letzten Jahrzehnten und in Zukunft wiederum vom (menschengemachten) Klimawandel verstärkt (POMPE et al. 2008, WALTHER 2006). Dieser Wandel betrifft sowohl die räumliche Verteilung der Sippen als auch die soziologische Zusammensetzung der Biozöosen in allen Lebensräumen (COMES & KADEREIT 1998, 2003; HEWITT 1999, MAGRI et al. 2006). Der Beitrag stellt den Wandel für Steppenpflanzen und deren mitteleuropäische Lebensräume dar.

2 Veränderung der Arten- zusammensetzung und Artenausstattung

Ausgehend vom feuchtwarmen Klima des Tertiärs folgte eine Phase deutlicher Abkühlung, welche die Tertiärflora im folgenden Pleistozän sukzessive bis auf sehr wenige Reliktarten zurückdrängte. Die sich im Pleistozän verstärkt fortsetzende Abkühlung verlief dabei nicht kontinuierlich, sondern löste sich in eine Vielzahl von Glazialen und kürzeren Interglazialen auf (KÜSTER 1999). Dabei lag die Durchschnittstemperatur zu 90 % der Zeit deutlich unter der heutigen Temperatur, so dass Permafrostböden in nahezu allen Teilen Deutschlands vorherrschten und sich flächendeckend eine kälteadaptierte beziehungsweise -tolerante Vegetation einstellte (TABERLET et al. 1998; Abb. 1). Dabei war die Vegetation immer wieder gezwungen, auf für sie günstige Sonderstandorte auszuweichen oder der Klimaverschiebung hinterher zu wandern. Da den Arten die ebenfalls einsetzende Vergletscherung der Alpen eine ungestörte Wanderung nach Süden unmöglich machte, starben mit jedem Glazial Arten aus (COMES & KADEREIT 1998). Es entstand die an Arten und Gattungen reduzierte Flora Mitteleuropas, wie sie ELLENBERG (1996) am Beispiel der Gehölze zusammenstellte. Gleichzeitig hinterließen die Wanderungsbewegungen deutliche Spuren in der genetischen Vielfalt der Arten bzw. der Artenvielfalt insgesamt. Folgende Prozesse lassen sich diesbezüglich zusammenfassen:

- a) Durch den Rückzug der Arten in Refugialräume kam es zu einer Trennung ehemals verbundener Areale in isolierte Teilpopulationen mit einer voneinander unabhängigen genetischen Weiterentwicklung. Bei vielen Arten lassen sich in der genetischen Ausstattung der nacheiszeitlich wieder zusammengekommenen Populationen die Refugialräume durch spezifische Genbereiche erkennen. Ein Beispiel für Steppenarten stellt MEINDL (2012) mit *Scorzonera purpurea* vor, die nach ihren Ergebnissen in (mindestens) zwei getrennten Refugialräumen überleben konnte (Südfrankreich und in der Nähe der ungarischen Tiefebene). Die Rückwanderrouten verliefen entlang der Donau und über Mähren und Schlesien in die Flusstäler von Oder und Elbe, um in Mitteldeutschland eine Kontaktzone mit maximaler genetischer Variabilität zu bilden. Somit ist in Mitteldeutschland eine besonders schützenswerte, einzigartig vielfältige genetische Ausstattung entstanden.
- b) Die Verkleinerung und die Expansion der Arten-Areale führten zu einer bis heute spürbaren Veränderung der genetischen Ausstattung der Arten. So zeigen viele Arten eine von Süden nach Norden abnehmende genetische Diversität, die sich auf mehrere 'bottlenecks' im Verlauf der Besiedlung neuer Flächen ('leading edge') zurückführen lässt (COMES & KADEREIT 1998). Gleichzeitig beherbergen die klimatischen Refugialräume ('rear edge') eine hohe intraspezifische Diversität (HAMPE & PETIT 2006).
- c) Einige räumlich getrennte Sippen zeigen morphologisch erkennbare Abweichungen und unterscheiden sich deutlich in der Gensequenz, sind aber insgesamt nur unvollständig getrennt. Bei dieser 'isolation by distance' findet sich über weite geographische Entfernungen eine (dis-)kontinuierliche Reihe von ineinander übergehenden Zwischenstadien. Ein Beispiel ist der fließende Übergang von *Pulsatilla vulgaris* zu *Pulsatilla grandis* (STRASSBURGER et al. 1991), wie er exemplarisch in der Garchinger Heide bei München dokumentiert wurde (REISCH 2008).
- d) Andere Arten zeichnen sich durch eine genetische Trennung bei nahezu gleicher Morphologie aus, die in vielen Fällen durch eine Polyploidisierung von (ehemals) isolierten Teilpopulationen verursacht wurde. Ein Beispiel ist das *Biscutella laevigata* agg., bei dem mehrfaches Aufeinandertreffen von isolierten Reliktpopulationen im immer wieder vergletscherten Bereich zu tetraploiden Sippen führte, während im unvergletscherten Bereich diploide Sippen vorherrschen (STRASSBURGER et al. 1991). Trotz ähnlicher Morphologie sind die Sippen populationsbiologisch getrennt.
- e) Manche Arten hatten sich in der Isolation so deutlich auseinander entwickelt, dass sie nach dem Wiederzusammentreffen inkompatibel waren und als getrennte „Schwesterarten“ nebeneinander gleichartige oder unterschiedliche Lebensräume besiedelten.
- f) Bei nicht vollständiger genetischer Trennung kam es bei sekundärem Kontakt zu Hybridisierungsvorgängen, die teilweise zu reproduktiv eigenständigen Sippen führten. So entstand beispielsweise der tetraploide *Saxifraga osloensis* aus *S. tridactylites* und *S. adscendens* vor rund 14.000 Jahren, als sich bei einem Eisrückgang das Areal beider Elternarten überlappte (COMES & KADEREIT 1998).
- g) Da im Rahmen der sich zurückziehenden Gletscher immer wieder konkurrenzarme Lebensräume freigegeben wurden, hatten Arten mit einer guten Fernausbreitung (wie anemochore oder ornithochore Sippen) gute Chancen, frühzeitig wenig besiedelte Flächen zu erreichen. Waren diese Arten zudem in der Lage, durch ungeschlechtliche Vermehrung aus Gründerindividuen größere Populationen aufzubauen, waren die Chancen hoch, geeignete „Dauer-Pionierstadien“ zu erreichen, in denen sie dauerhaft überleben konnten. Die Sippenzahl apomiktischer Gattungen (z. B. *Taraxacum*, *Hieracium*, *Sorbus*) könnte auf diese günstigen Besiedlungs-Bedingungen während der Interglaziale zurückzuführen sein (WALENTOWSKI & ZEHM 2010). Vorteile dieses Vermehrungssystems waren, dass sowohl geeignete Anpassungen unmittelbar an die Nachkommen weitergegeben wurden, als auch kritische Bestandsgrößen (genetische 'bottlenecks'; Bestäuberlimitationen) keine Rolle spielten. Die Ansicht, dass derartige Apomikten als eigenständige Sippen zu fassen sind, beschreibt exemplarisch REISCH (2004) am Beispiel einer großräumigen Untersuchung der *Taraxacum* Sektion *Erythroserma* (Abb. 2).

Zusammenfassend kann damit festgestellt werden, dass die Eiszeiten wesentlich die heutige Flora geprägt haben: Einerseits sind sie für den Artenschwund verantwortlich, andererseits haben sie wesentlich die genetische Ausstattung und Sippenvielfalt Mitteleuropas durch die Bildung neuer Sippen beeinflusst.

Abb. 2:

Taraxacum Sect. *Erythrosperma* als Beispiel für eine apomiktische Artengruppe, die von den inter- und postglazial freiwerdenden offenen Bodenstellen, auch dank guter Wind-Ausbreitungsfähigkeit, profitieren konnte (Wacholderheide im Donau-Ries, Foto: Andreas Zehm).



3 Wanderung von Pflanzen

Ausgehend von der letzten größeren Vereisung wanderten die verschiedenen Arten entsprechend ihren autökologischen Ausbreitungs- und Konkurrenzfähigkeiten wieder nach Mitteleuropa ein (BONN & POSCHLOD 1998). Dabei ist die zeitliche Abfolge der Rückwanderung nur für Gehölzarten pollenanalytisch gut dokumentiert und unter anderem von WILMANN'S (1998) zusammenfassend beschrieben. Krautige Arten oder Gräser sind aufgrund der geringen Dominanz oder schlechten Unterscheidbarkeit der Artengruppen nicht ausreichend dokumentiert.

Zwar wurde die Ausbreitung der Arten primär durch das sich wandelnde Klima beeinflusst, doch spielten artspezifische ausbreitungsbiologische Eigenschaften bei der Wiederbesiedlung eine große Rolle. Es ist anzunehmen, dass selbst ausbreitungsstarken Arten (mit flugfähigen Diasporen oder Anpassungen an Tierverbreitung) die Besiedlung der frei gewordenen Räume nicht leicht gefallen sein kann, da zum einen die Bodenentwicklung für manche Arten noch nicht weit genug fortgeschritten war, zum anderen die abiotischen wie biotischen Ausbreitungsmechanismen wohl noch nicht in der heute feststellbaren Intensität wirkten.

Folgende Ausbreitungsfaktoren dürften während der Rückwanderung die Ausbreitung von Steppenarten aus östlichen bis südöstlichen Regionen beeinflusst haben:

- a) Tierherden: Solange keine fressbare Vegetation in ausreichendem Umfang etabliert war, spielten ziehende Tierherden für die Ausbreitung von Steppenarten wahrscheinlich eine untergeordnete Rolle. In späteren Phasen waren ziehende Tierherden von besonderer Bedeutung, da sehr viele Steppenarten Anpassungen an epizoochore Ausbreitungen haben (vgl. z. B. FISCHER et al. 1996).
- b) Vögel: Bei der Vogelausbreitung muss unterschieden werden zwischen der Fern- und der Nahausbreitung durch Arten, wie den Eichelhäher, die Teile ihrer versteckten Nahrungsvorräte nicht wiederfinden und so die Samen über Strecken bis zu mehreren 100 m ausbreiten. Diese Ausbreitungsart ist unter den Steppenpflanzen von untergeordneter Bedeutung. Bezüglich der Fernausbreitung durch Vögel liegen bislang wohl keine Daten vor.
- c) Anemochorie: Von BONN & POSCHLOD (1998) wird der anemochoren Ausbreitung eine besonders hohe Bedeutung für die erste Ansiedlung von Pflanzen zugesprochen, allerdings nur so lange, wie keine höherwüchsige Vegetation die Diasporen festlegt oder die Windgeschwindigkeit reduziert. Einer Ausbreitung von Steppenarten durch Wind nach Westen stand die vorherrschende Hauptwindrichtung von West nach Ost entgegen, wie sie an verschiedenen Binnendünen-Gebieten nachgewiesen wurde (z. B. Oberrheingraben: AMBOS & KANDLER 1987).
- d) Hydrochorie: Fließgewässer können insbesondere für Arten mit schweren, plumpen Diasporen die Ausbreitung effektiv unterstützen, spielten allerdings für die Steppenarten vermutlich nur eine geringe Rolle, da die Fließgewässer weitgehend in Süd-Nord-Richtung orientiert sind, oder im Falle der Donau von Nordost nach Südwest entwässern, und damit der Ausbreitung von Steppenpflanzen aus der pontischen Region nach Mitteleuropa entgegenlaufen.
- e) Interspezifische Konkurrenz: Ein Großteil der Magerrasen- und Steppenarten ist in der Wuchskraft und Dominanz zahlreichen, sich schnell ausbreitenden Arten unterlegen. Daher wird die Ausbreitung von Magerrasen-Arten bei der Wiederbesiedlung durch sich schnell ausbreitende Strategen und wuchskräftige Arten behindert worden sein. Die vergleichsweise gute und schnell-

le Ausbreitungskraft sowie die Konkurrenzstärke mancher Arten ist am Beispiel von Neophyten, wie z. B. *Senecio inaequidens* dargestellt worden (vgl. ESSL & RABITSCH 2002; LACHMUTH et al. 2010).

- f) Mensch: Die in der historischen Kulturlandschaft so bedeutende Ausbreitung durch den wirtschaftenden Menschen (BONN & POSCHLOD 1998) war bis zur Steinzeit nach ELLENBERG (1996) von untergeordneter Bedeutung für die Ausbreitung von Arten.

Betrachtet man zusätzlich die geringen Wanderungsgeschwindigkeiten und die ausbreitungsbiologischen ‘traits’ mancher reliktsch vorkommenden Steppenarten, so ist eine Überdauerung in eisfreien Bereichen nahe den jetzigen Wuchsorten nicht unwahrscheinlich. Selbst für die weitgehend vergletscherten Alpen konnten Refugialgebiete innerhalb der Alpen nachgewiesen werden (SCHÖNSWETTER et al. 2005). Beispiele für Arten mit Überdauerungsbereichen in kontinentalen Kältesteppen sind *Jurinea cyanoides* und *Astragalus exscapus*. Eigene Beobachtungen an *Jurinea cyanoides* (Abb. 3) legen in Kombination mit den Untersuchungen von EICHBERG et al. (2005) eine geringe Ausbreitungsfähigkeit nahe, da die plumpen Samen ohne Haftenrichtungen im Fell von Tieren nur geringe Verweilzeiten haben, zu großen Teilen bis zu dessen Umfallen im Blütenstand verbleiben und oft in Gruppen aus den am Boden liegenden Samenständen wieder auskeimen. Die Ausbreitungsgeschwindigkeit ist – von Sonderereignissen abgesehen – daher mit unter 1 m/Jahr anzunehmen. Für *Astragalus exscapus* beschreibt BECKER (2003) sehr detailliert und klar eine für eine allein postglaziale Wiederbesiedlung zu geringe Ausbreitungsfähigkeit (siehe BECKER 2013, in diesem Band S. 69–90).



Abb. 3:
Jurinea cyanoides (prioritäre Art des Anhang II der FFH-Richtlinie) ist eine ausbreitungslimitierte Art offener Steppenrasen und in Mitteleuropa vereinzelt auf Reliktstandorten zu finden (Darmstadt, Foto: Andreas Zehm).

Refugialräume, sind für zahlreiche Arten auch genetisch nachweisbar. Danach hat in vielen Fällen die Wiederbesiedlung in Norditalien, dem Balkan, der pontischen Region und der Iberischen Halbinsel ihren Ausgang genommen, wie COMES & KADEREIT 1998, HEWITT (1999) und TABERLET et al. (1998) nachweisen. Als Beispiel für eine Steppenart wird von MEINDL (2012) die Rückwanderung von *Scorzonera purpurea* dokumentiert. Typische Rückwanderungswege werden von TABERLET et al. (1998) summarisch dargestellt. Bei den Untersuchungen wurde bei vielen Arten sichtbar, dass manche Refugialräume nicht an der Wiederbesiedlung beteiligt waren und sich bis heute durch eine eigene genetische Ausstattung auszeichnen. In vielen Fällen verhinderte die Alpenbarriere eine Rückwanderung der Arten aus Gebieten in Norditalien (MAGRI et al. 2006). Die ehemaligen Refugialräume, wie beispielsweise der Balkan oder einzelne unvergletscherte Inseln, wie die Monte Baldo-Region, sind noch heute besonders endemitenreich (ELLENBERG 1996).

Im Laufe der Rückwanderung vervollständigte sich sukzessive das Arteninventar und anspruchsvollere Arten sowie Arten mit langjährigen Generationszyklen (Gehölze) wanderten ein und beeinflussten zunehmend die Konkurrenzverhältnisse. Entsprechend den individuellen Lebensraumanforderungen zogen sich die Steppenarten mit der langsam zunehmenden Gehölzdeckung in folgende Sonderlebensräume zurück (WALENTOWSKI & ZEHM 2010): Alpine Lagen (einige Arten der *Dryas-* und *Sesleria albicans*-Gruppe, Abb. 4), kontinental geprägte Sandrasen und Volltrockenrasen (Arten der *Ephedra distachya*-Gruppe), Fluss-Schotterheiden (Arten der *Hippophae rhamnoides*-Gruppe), mediterran beeinflusste Kalkmagerrasen (Arten der *Trinia glauca*-Gruppe) und Moorbereiche (Arten der *Betula nana*- und Juncaceae-/Cyperaceae-Gruppe).

Abb. 4:
Offene alpine Rasen sind – neben Mooren, Fluss-Schotterheiden und Gletschervorfeldern – ein Rückzuggebiet für Steppenrasen-Arten der Glazialzeiten in Mitteleuropa (Lechtal, Foto: Andreas Zehm).



4 Anthropogene Einflüsse auf die Verbreitung von Steppenarten

Im Postglazial wurde der wirtschaftende Mensch zunehmend der entscheidende Faktor für die Verbreitung der Steppenpflanzen in Mitteleuropa. Durch die Ausbreitung des Ackerbaus und der kontrollierten Tierhaltung kam es zu einer zunehmenden Aufflichtung der waldgeprägten Landschaft Mitteleuropas. Dadurch konnte eine erste Welle von Offenlandarten, vor allem aus dem mediterranen Raum, dem südöstlichen Europa und auch den östlichen Steppengebieten nach Mitteleuropa gelangen und sich als Archäophyten dauerhaft etablieren (LOHMEYER & SUKOPP 1992). Gleichzeitig konnten sich Arten, die auf kleinen Reliktflächen seit dem Ende der Eiszeit überdauert haben, auf benachbarte Flächen ausdehnen.

Durch die zunehmende, degradierende Nutzung aller Landschaftsbereiche, inklusive der Wälder, Hochlagen und Gewässerauen, kam es zu einer weiteren starken Öffnung der Landschaft mit einem Höhepunkt im Mittelalter bzw. in dessen Folge. Beispielsweise in den von Sandböden geprägten Landschaften Südhessens und Norddeutschlands setzte großflächig eine sekundäre Umlagerung der Sandfelder ein (ELLENBERG 1996, JOSEPH 1912) und in den durch Kiefern und Eichen geprägten Wäldern konnte sich eine kraut- und grasreiche Untervegetation etablieren. Durch den kontinuierlichen Nährstoffentzug, den sich gegenseitig verstärkenden Verbiss durch eine Kombination der Mischbeweidung durch Rinder, Schweine, Schafe und Ziegen sowie das Streurechen konnten sich Magerrasenarten weit in der Landschaft verbreiten und ihre Areale deutlich erweitern. Dabei ist insbesondere die Bedeutung des Streurechens für die Aufflichtung der Wälder hervorzuheben. Der hohe Nutzungsdruck (JOSEPH 1912) führte sowohl zu einer deutlichen Verschlechterung der Wuchsbedingungen durch Nährstoffentzug (ELLENBERG 1996) als auch zu einer mechanischen Schädigung von Junggehölzen. So wurden durch die mindestens alle fünf Jahre erfolgende Nutzung sowohl die frisch aufgelaufenen Jungpflanzen stark geschädigt oder zerstört, als auch der Diasporen-Niederschlag des aktuellen Jahres mit der Streu aus den Waldflächen herausgereicht. Da damit die krautig-grasige Vegetation ebenfalls stark beeinträchtigt wurde, konzentrierte sich die Beweidung auf die nicht ausgereichten Flächen und den erreichbaren Gehölzjungwuchs. Resultierend aus der damaligen Situation wird leider bis heute die Waldbeweidung von Seiten der Forstverwaltungen strikt abgelehnt, ohne

die intensive Verschärfung durch Streurechen mit zu berücksichtigen. Da die damalige Situation der Steppenpflanzen nur wenig belegt ist, muss man sich bezüglich der anzunehmenden Landschaftsausstattung an historischen Fotos (BILDARCHIV SCHWENKEL 2012; bedingt auch an malerischen Darstellungen) sowie einzelnen, gut dokumentierten Nachweisen reliktsicher Tier- und Pflanzenarten orientieren.

Durch groß angelegte Wiederbegrünungs-Maßnahmen (beispielsweise 1570 die Festlegung der Flugsandbereiche im Raum Darmstadt durch Kiefernplantagen unter Landgraf Georg dem Ersten, JOSEPH 1912) und eine Regulierung der Landschaftsnutzung durch die Urfassungen der bis heute gültigen Forstgesetze (BAYER. FORSTORDNUNG 1568, PALLAUF 2008) gelang zunehmend die Wiederherstellung einer geschlossenen Vegetationsdecke und eine Verdichtung der Waldbestände, wodurch die Magerrasen-Arten großteils wieder aus der Landschaft verdrängt (ELLENBERG 1996) oder auf ihre ehemaligen beziehungsweise neuen Reliktflächen zurückgedrängt wurden. Auf allen tiefgründigeren, steinarmen Flächen führte eine auf Vegetationsschluss optimierte Landwirtschaft (vgl. z. B. WIESBAUER & NEUMEISTER 2008), im 20. Jahrhundert massiv verstärkt durch das Aufkommen von Kunstdünger, zu einem weitgehenden Verschwinden von Steppenarten aus der Kulturlandschaft. In Kombination mit dem Ende der großräumigen Viehwirtschaft (besonders der Wanderschäfferei), einer nachhaltigen Wald-Bewirtschaftung und dem Aussetzen der Nutzung peripherer oder ertragarmer Flächen wurden die Steppenarten auf Sonderflächen isoliert. Dabei resultierte die Isolation nicht nur aus einem Ausbleiben des genetischen Austauschs, sondern auch aus dem Zusammenbruch der Metapopulationen, so dass sich viele lokale Aussterbeprozesse zu einem großräumigen Verschwinden aus der Landschaft addierten. Da zahlreiche Pflanzen (wie z. B. die langlebige *Jurinea cyanoides* in Südhessen; BEIL & ZEHEM 2006; Abb. 3) über große Zeiträume auf geeigneten Flächen überdauern können – sofern sie die minimal überlebensfähige Populationsgröße nie unterschreiten – ist Isolation allerdings nicht nur negativ einzustufen, da es auf der anderen Seite gegen das Einwandern von sich ausbreitenden Dominanzarten schützt. So sind in Wäldern eingebettete Trockenrasen viel besser gegen ein Einwandern von beispielsweise *Senecio inaequidens* oder *Buddleja davidii* geschützt, als an Verkehrswegen (Bahnstrecken) gelegene Flächen.

Allerdings werden in den letzten 50 Jahren selbst auf den wenigen Reliktflächen die Steppenarten durch den flächendeckenden Nährstoffeintrag und die damit zusätzlich forcierte Gehölz-Sukzession auf edaphische Steppen-Lebensräume oder gut gemanagte Flächen zurückgedrängt (z. B. DAVID et al. 2007).

Dem Team um Dr. Henryk Baumbach danke ich herzlich für die Hartnäckigkeit, mich als Referenten ausfindig zu machen und für die gelungene Veranstaltung. Gleichfalls danke ich Stephan Pfützenreuter für wertvolle Kommentare zur Verbesserung des Manuskriptes. Für Hilfen bei der Bearbeitung des Themas danke ich Dr. Helge Walentowski, Prof. Dr. Hans Peter Comes und PD Dr. Christoph Reisch. Karin Süß danke ich für die Beschaffung von mir schwer zugänglicher Literatur. Besonderer Dank gilt meinen Arbeitgebern, dem Landesamt für Geoinformation und Landentwicklung (LGL) und der Bayerischen Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL), die zu Zeiten des Stellenwechsels die Teilnahme an der Veranstaltung ermöglichten.

Danksagung

- AMBOS, R. & KANDLER, O. (1987): Einführung in die Naturlandschaft. Mainzer Naturw. Archiv **25**: 1–28.
- BAYERISCHE FORSTORDNUNG (1568): Bayer. Staatsbibliothek: 96 S.
- BECKER, T. (2003): Auswirkung langzeitiger Fragmentierung auf Populationen am Beispiel der reliktsichen Steppenrasenart *Astragalus exscapus* L. (Fabaceae). Diss. Botanicae **380**: 211 S.
- (2013): Die Steppenreliktart *Astragalus exscapus* – eine Schlüsselart der Steppenreste Mitteleuropas? In: BAUMBACH, H. & PFÜTZENREUTER, S. (Red.): Steppenlebensräume Europas – Gefährdung, Erhaltungsmaßnahmen und Schutz: 69–90. Tagungsband, Hrsg. vom Thüringer Ministerium für Landwirtschaft, Forsten, Umwelt und Naturschutz (TMLFUN), Erfurt, 456 S.
- BEIL, M. & ZEHEM, A. (2006): Erfassung und naturschutzfachliche Bewertung der hessischen Vorkommen von *Jurinea cyanoides* (L.) Rchb. (FFH-Anhang II–Art). Natur und Landschaft, **4/2006**: 177–184.
- BILDARCHIV SCHWENKEL (2012): www.lubw.baden-wuerttemberg.de/servlet/is/21864/.
- BONN, S. & POSCHLOD, P. (1998): Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas. Grundlagen und kulturhistorische Aspekte. Quelle & Meyer, Wiesbaden, 404 S.
- COMES, H. P. & KADEREIT, J. W. (1998): The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. Trends in plant science **3** (11): 432–438.

Literatur

- COMES, H. P. & KADEREIT, J. W. (2003): Spatial and temporal patterns in the evolution of the flora of the European Alpine System. *Taxon* **52**: 451–462.
- DAVID, S., KALIVODA, H., KALIVODOVÁ, E. & STEFFEK, J. (2007): Xerothermné biotopy Slovenska. *Edícia Biosféra, Séria vedeckej literatúry*, Vol. A3, Bratislava, 78 S.
- EICHBERG, C., STORM, C. & SCHWABE, A. (2005): Epizoochorous and post-dispersal processes in a rare plant species: *Jurinea cyanoides* (L.) Rchb. (Asteraceae). *Flora* **200**: 477–489.
- ELLENBERG, H. (1996): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 5. Aufl., Ulmer, Stuttgart, 1.095 S.
- ESSL, F. & RABITSCH, W. (2002): *Neobiota in Österreich*. Umweltbundesamt, Wien, 432 S.
- FISCHER, S., POSCHLOD, P. & BEINLICH, B. (1996): Experimental studies on the dispersal of plants and animals by sheep in calcareous grasslands. *J. Appl. Ecol.* **33**: 1206–1222.
- HAMPE, A. & PETIT, R. J. (2005): Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* **8**: 461–467.
- HEWITT, G. M. (1999): Post-glacial re-colonization of European biota. *Biol. J. Linn. Soc.* **68**: 87–112.
- JOSEPH, C. (1912): *Die forstliche Bewirtschaftung des Flugsandgebietes in den Oberförstereien Eberstadt und Jugenheim*. Ber. 17. Vers. Forstver. Großh. Hessen, 15.–17.9.1910: 19–43.
- KÜSTER, H. (1999): *Geschichte der Landschaft in Mitteleuropa: Von der Eiszeit bis zur Gegenwart*. C. H. Beck Verlag, München, 424 S.
- LACHMUTH, S., DURKA, W. & SCHURR, F. M. (2010): The making of a rapid plant invader: genetic diversity and differentiation in the native and invaded range of *Senecio inaequidens*. *Molecular Ecology* **19**: 3952–3967.
- LOHMEYER, W. & SUKOPP, H. (1992): Agriophyten in der Vegetation Mitteleuropas. *Schr. Reihe Vegetationskunde* **25**: 1–185.
- MAGRI, D., VENDRAMIN, G. G., COMPS, B., DUPANLOUP, I., GEBUREK, T., GÖMÖRY, D., LATALOWA, M., LITT, T., PAULE, L., ROURE J. M., TANTAU, I., VAN DER KNAAP, W. O., PETIT R. J. & DE BEAULIEU, J.-L. (2006): A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist* **171**: 199–221.
- MEINDL, C. (2012): *New aspects in plant conservation – Phylogeography, population dynamics, genetics and management of steppe plants in Bavaria*. Dissertation, Univ. Regensburg: 151 S.
- PALLAUF, S. (2008): *Der Kampf um den Wald – Zur Geschichte der Forstgesetzgebung am Beispiel des Erzstiftes Salzburg*. *Das Mittelalter* **13** (2): 85–91.
- POMPE, S., HANSPACH, J., BADECK, F., KLOTZ, S., THULLER, W. & KÜHN, I. (2008): Climate and land use change impacts on plant distributions in Germany. *Biol. Lett.* **4**: 564–567.
- REISCH, C. (2004): Molecular differentiation between coexisting species of *Taraxacum* sect. *Erythrosperma* (Asteraceae) from populations in south-east and west Germany. *Bot. J. Linn. Soc.* **145**: 109–117.
- (2008): *Naturschutzgenetische Untersuchung von *Pulsatilla grandis* und *Pulsatilla vulgaris* in Bayern und Tschechien*. Gutachten i. A. des Bayer. Landesamtes für Umwelt, Augsburg, 22 S.
- SCHÖNSWETTER, P., STEHLIK, I., HOLDEREGGER, R. & TRIBSCH, A. (2005): Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. *Molecular Ecology* **14**: 3547–3555.
- STRASSBURGER, E., NOLL, F., SCHENK, H. & SCHIMPER, A. F. W. (1991): *Lehrbuch der Botanik*. 33. Aufl., Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- TABERLET, P., FUMAGALLI, L., WUST-SAUCY, A.-G. & COSSONS, J.-F. (1998): Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* **7**: 453–464.
- WALENTOWSKI, H. & ZEHM, A. (2010): Reliktische und endemische Gefäßpflanzen im Waldland Bayern – eine vegetationsgeschichtliche Analyse zur Schwerpunktsetzung im botanischen Artenschutz. *Tuexenia* **30**: 59–81.
- WALTHER, G.-R. (2006): *Palmen im Wald? Exotische Arten nehmen in Schweizer Wäldern bei wärmeren Temperaturen zu*. *Forum für Wissen*: 55–61.
- WIESBAUER, H. & NEUMEISTER, E. (2008): *Gefährdung und Pflege der Trockenrasen*. In: WIESBAUER, H. (Hrsg.): *Die Steppe lebt – Felssteppen und Trockenrasen in Niederösterreich*: 219–224, St. Pölten.
- WILMANN, O. (1998): *Ökologische Pflanzensoziologie*. 6. Aufl., Quelle & Meyer, Wiesbaden, 405 S.

Anschrift des Autors

Dr. Andreas Zehm
 Bayerische Akademie für Naturschutz
 und Landschaftspflege (ANL)
 Fachbereich 1 – Biologische Vielfalt und Landschaft
 Seethalerstraße 6
 83410 Laufen
 DEUTSCHLAND

E-Mail: andreas.zehm@anl.bayern.de