

Grasheiden und Föhrenwälder auf Diluvial- und Dolomitsanden im nördlichen Bayern

Von A. Hohenester, Erlangen

I. Vorwort

Die vorliegende Arbeit soll in der Hauptsache zwei Zielen dienen: Einerseits kommt den Sandgrasheiden unseres Gebiets eine bedeutsame Stellung für das Verständnis der mitteleuropäischen Grasheiden überhaupt zu, da sie deren Übergang von atlantischen zu kontinentalen und submediterranen Ausbildungen besonders deutlich zeigen. Zum andern sind gerade diese Pflanzengemeinschaften durch die Zivilisation so stark bedroht, daß es dringend geboten scheint, sie wenigstens in einer geobotanischen Darstellung festzuhalten. Sie sind es wert, so schwer sie sich zu mancher Jahreszeit in ihrer scheinbaren Öde dem Betrachter erschließen, so lieb werden sie ihm bald in ihrem schweren Dasein, das nichts als Kampf gegen alle erdenklichen Härten ist und das dann doch in so farbiger Fülle aufzublühen vermag. Schönster Erfolg dieser Arbeit wäre es, wenn sie zum Schutz dieses Teils unserer heimatlichen Pflanzenwelt aufrufen könnte.

Zum Verständnis der Grasheiden, besonders ihres genannten Übergangscharakters, ist die Kenntnis der Waldgesellschaften, denen sie zugeordnet sind, wenigstens im Umriß notwendig. Sie sind daher in Kürze in die Betrachtung einbezogen worden.

Dank schulde ich allen meinen verehrten Lehrern, vor allem Herrn Prof. Dr. K. Gauckler, der die Arbeit anregte und der mir nicht nur Führer zur wissenschaftlichen Erschließung, sondern auch zum Erlebnis der Schönheit meines Arbeitsgebiets war. Herrn Prof. Dr. J. Schwemmle danke ich für sein Interesse am Fortgang der Untersuchungen und für die Erlaubnis zur Benutzung der Einrichtungen des Botanischen Instituts. Wiederholte Fahrten in entlegene Bezirke wären mir ohne Zuwendungen aus dem Exkursionsfonds der Friedrich-Alexander-Universität nicht möglich gewesen. Auch hierfür habe ich zu danken.

Die Methoden der angewandten Pflanzensoziologie lernte ich an der von Herrn Prof. Dr. R. Tüxen geleiteten Bundesanstalt für Vegetationskartierung in Stolzenau näher kennen. Bei der Einarbeitung in die Gattungen *Festuca* und *Cladonia* halfen mir Frau I. Markgraf-Dannenberg bzw. Herr Dr. O. Klement und Herr Dr. J. Poelt durch einführende Bestimmung einiger Proben. Ich danke auch ihnen nochmals.

Erlangen, den 10. 9. 1959

Adalbert Hohenester

II. Das Untersuchungsgebiet

a) Abgrenzung

Das Arbeitsgebiet umfaßt die lockeren Sandanhäufungen im nordöstlichen Bayern (Karte 1). Die großen Räume, die von Keupersandsteinen eingenommen werden, bleiben außer Betracht. Meist machen sich hier die tonigen Bindemittel und Beimengungen der Sandsteine durch Erhöhung des Feinerdegehalts und auch durch höhere Grundwasserstände bemerkbar, so daß sich hier die Vegetation, die für Lockersande bezeichnend ist, nicht mehr in voller Entwicklung einstellt und ihre typischen Arten dem Keupergebiet überhaupt fehlen. Gleiches gilt für die Doggersandsteine der Alb. Bearbeitet wurden daher in der Hauptsache fluviatile und äolische Sandablagerungen glazialen und postglazialen Alters. Sie treten in besonderer Häufung in folgenden Landschaften (bzw. Teillandschaften) auf:

leg. Sendtner 1849, Gutermann 1952 — Bockkarkopf; leg. Gerstlauer 1909 — Linkerskopf; leg. Sendtner 1844, Caflisch 1877, Zöttl 1947, Gutermann 1952, 1953, 1959 — Rappenkopf; leg. Vollmann 1906 — Rappenköpfe; leg. Gutermann 1953 — Oberwildental und Liechelkopf (sowie Elfer), mehrfach; leg. Gutermann 1959 — Hoher Ifen und Gottesackergebiet; leg. Sendtner 1848, Vollmann 1900, Gutermann 1954.

Für die Rassen der *Saxifraga moschata* lagen (mit einer Ausnahme: vgl. Hepp 1954) aus Bayern bisher noch keinerlei genaue Verbreitungsangaben vor. Die in unserem Alpenanteil häufigere ssp. *moschata* [ssp. *pseudo-exarata* Braun-Bl.*] hat nach Braun-Blanquet bis um 12 cm hohe, mehrblütige Stengel und dreispaltige Blätter, während die kleinere ssp. *linifolia* meist nur 5 bis 8 cm hohe, ein- bis wenigblütige Stengel und fast ausschließlich einfache, linealische Blätter besitzt.

Diese zweite Unterart liegt mir aus den östlicheren Bayerischen Alpen nur vom Funtenseetauern (leg. Paul), Untersberg (leg. Schuster) sowie von der Alpspitze und Zugspitze (leg. Einsele, Meyer, Sendtner) vor; auch im Allgäu ist sie weit weniger häufig als die typische Unterart. Von dieser scheint ssp. *linifolia* auch ökologisch mehrminder deutlich getrennt. Man findet sie im Allgäu fast stets auf anstehendem Fels und in Felsrasen, und zwar nie über Dolomit, sondern meist auf Kalkmergeln und -schiefern der Jura-Formationen, aber auch auf Schrättenskalk (Ifen-Gebiet). Den relativ extremen Bedingungen ihrer Standorte gemäß — man trifft sie auch in Elyneten — ist die Polsterform dieser Rasse meist vom *Aretia*-Typ. Nur an feuchter-schattigen Standorten lockern sich diese recht kompakten, festen Polsterhalbkugeln auf und nähern sich dadurch den „Luftkrautkissen“ des Hypnum-Typs, welcher für die ssp. *moschata* charakteristisch ist (vgl. Seite 570, fig. 940 bei Braun-Blanquet). Diese Rasse ihrerseits wird nun häufig genug im Geröll, in Rasengesellschaften und anderswo angetroffen, auch auf Dolomit.

8. *Achillea moschata* Wulfen

Schafalpen: Graterhebung zwischen Liechelkopf und Elferkopf. Ostexponierte Hornsteine und Aptychenschichten mit *Silene rupestris* L., *Sedum alpestre* Vill. und *S. dasyphyllum* L., *Saxifraga bryoides* L., *Potentilla brauneana* Hoppe ex Nestler und *Phyteuma hemisphaericum* L. 2300 m. 4. August; leg. W. Gutermann 1959.

Diese bezeichnende Art der Zentralalpen, die hier unweit der deutschen Grenze wächst, hat ihren nächsten Fundort ebenfalls am Arlberg (Sündermann). Gegenüber der verwandten, aber stattlicheren *Achillea atrata* L. s. str. der Kalkalpen fällt sie sofort durch dichte Rasenbildung, weit größeren Blattschnitt sowie durch den intensiven Wohlgeruch (Namel) auf, den sie mit der feinblättrigen, calcicolen *A. clusiana* Tausch der Nordostalpen teilt.

9. *Hieracium intybaceum* All.

Schafalpen: W-Hänge des Elferkopfes gegen Schönisboden. Felsrasen mit *Phyteuma hemisphaericum* L. und Feinschuttrunsen; Liasfleckenmergel. 2100—1900 m. 4. August; leg. W. Gutermann 1959, und 17. September; leg. J. Poelt & W. Gutermann 1959.

Das prachtvolle, schwefelgelb blühende Habichtskraut war im Allgäu bisher nur von der Höfats und dem Ifengebiet bekannt.

Literatur

Braun-Blanquet, J. in G. Hegi: Ill. Fl. Mittel-Eur. 4: 606—609 (1922). — Drew, W. B.: Rhodora 38: 1—47 (1936). — Glück, H. in A. Pascher: Süßwasser-Fl. Mitteleur. 15: 205—209 (1936). — Hepp, E.: Ber. Bayer. Bot. Ges. 30: 37—64 (1954); 1. c. 31: 24—53 (1956). — Landolt, E.: Ber. Schweiz. Bot. Ges. 64: 9—83 (1954). — Merxmüller, H.: Ber. Bayer. Bot. Ges. 28: 240—242 (1950). — Paul, H.: Ber. Bayer. Bot. Ges. 29: 55—57 (1952). — Schwimmer, J.: Veröff. Mus. Ferdinandum 11: 81—130 (1931). — Sündermann, F.: Allg. Bot. Ztschr. 22: 57 bis 63 (1916). — Vollmann, F.: Fl. Bayern (1914).

* Zur Benennung dieser Unterart vgl. W. Gutermann, Ber. Bayer. Bot. Ges. 32: 156 (1958). Eine Wulfensche Aufsammlung im Münchener Staatsherb., als „*Saxifraga moschata* Wulfen“ ausgezeichnet, gehört ebenfalls zur „ssp. *pseudo-exarata*“ Braun-Blanquets.

1. Im Mittelfränkischen Becken (Umgrenzung siehe Berninger 1935) als Terrassensande der Rednitz* und der Pegnitz und als Flugsande.

2. In Begleitung des Mains, besonders zwischen Schweinfurt und Kitzingen, und im westlichen Vorland des Steigerwaldes als kalkführende Terrassensande des Mains und als Flugsande.

3. Im Oberpfälzer Hügelland, vor allem um Grafenwöhr und Weiden sowie im Becken von Bodenwöhr, als Terrassen- und Flugsande.

4. Um Abensberg und Neustadt an der Donau als Flugsande, die meist stark glimmerhaltig sind und offenbar vornehmlich dem Flinz entstammen.

5. Am Ostrand des Ries, vor allem südlich von Wemding, als Flugsande und Aufschüttungen der Schwalb.

Weitere kleinere Sandgebiete zeigt die Karte 1. Wegen der interessanten Vergleichsmöglichkeiten wurde dazu ein Gebiet in den Kreis der Betrachtung einbezogen, das sich geologisch und bodenkundlich von den genannten Terrassen- und Flugsandbezirken zwar erheblich unterscheidet, aber pflanzengeographisch doch manche Beziehungen zu ihnen zeigt:

6. Die Dolomitsande der nördlichen Frankenalb. Sie sind zwar i. d. R. nicht oder nur auf kurze Strecken verlagert worden und stellen also meist Verwitterungsprodukte in situ dar, gleichen aber in ihren ökologischen Gegebenheiten, namentlich ihren physikalischen Bodenbedingungen, den oben genannten Sanden weitgehend.

Gemeinsam ist allen diesen „Bezirken“ die lockere Beschaffenheit des Substrats, die auch noch bei höheren Niederschlagswerten zeitweise extreme Trockenheit mit sich bringt. Gemeinsam ist ihnen vor allem die Vorherrschaft der Waldföhre in den an die Grasheiden grenzenden Wald- und Forstgesellschaften. Im einzelnen bedingt aber die Übergangstellung des Gebiets zwischen ozeanischer und kontinentaler Prägung hohe Labilität und erhebliche Verschiedenheiten in Mikroklima, Bodenbildungstendenz und Vegetation auch auf scheinbar gleichen Standorten.

b) Das Klima

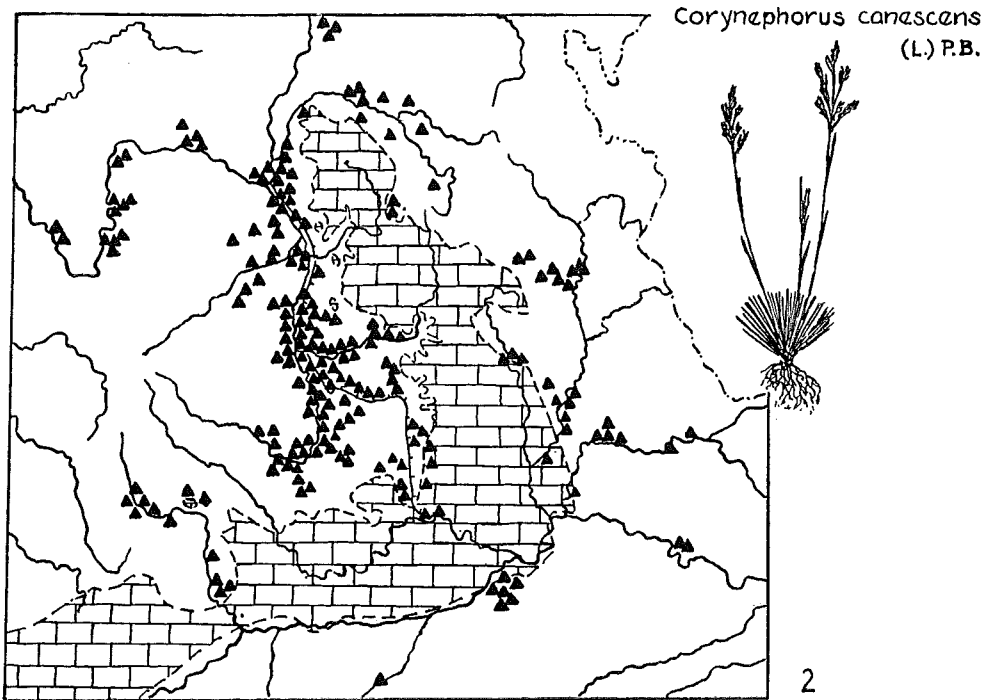
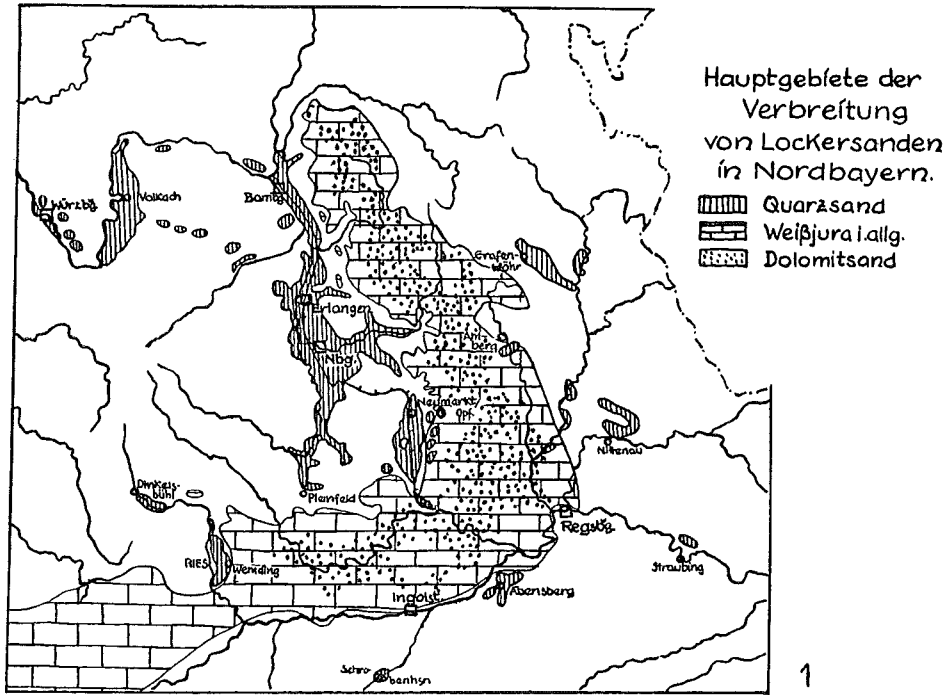
Bezeichnend für klimatische Übergangsgebiete ist vor allem, daß geringe morphologische Unterschiede das Mikroklima des Standorts stark verändern können. Durch die Angabe von Temperatur- und Niederschlagssummen wird hier nur wenig ausgesagt. Zwar läßt sich feststellen, daß die Jahressummen der Niederschläge im Gebiet der Quarzsande durchweg niedrig sind (Nürnberg 585 mm, Würzburg 560, Weiden 661, Bruck bei Nittenau 639, Neustadt a. Donau 659, Wemding 695 mm), und es läßt sich auch zeigen, daß mit einer mittleren Jahresschwankung der Temperatur um 19° C (Nürnberg 19,1°) Verhältnisse gegeben sind, die sich von atlantischen deutlich unterscheiden. Aber ausschlaggebend sind für die Vegetation in erster Linie Unterschiede, die sich in den Jahressummen nicht ausdrücken lassen. So macht sich die Abschwächung der Winterkälte und der Sommertrockenheit in Weihergebieten durch das Auftreten von atlantischen Pflanzen bemerkbar. Bekannt ist in dieser Hinsicht das Weihergebiet von Dechsendorf westlich von Erlangen. Im Innern von Wäldern werden die Extreme ebenfalls gemildert, so daß Rohhumusbildung und Heidekraut-Unterwuchs begünstigt werden. Auf offenen Sanden werden dagegen die Extreme noch verstärkt, vor allem wird die Wirkung der Niederschläge hier erheblich vermindert. Die Angaben von Heß (1927), nach denen im Pegnitzgebiet in einzelnen Jahren die Verdunstung größer ist als die Jahressumme der Niederschläge, mögen zwar nicht restlos gesichert scheinen. Sie zeigen aber doch, daß wir für unsere Lockersande zeitweise semiaride Bedingungen voraussetzen müssen.

Ein wichtiger Unterschied zu echt kontinentalen Klimabedingungen besteht aber im Auftreten eines relativ langen, feuchten Frühlings, der die Besiedlung der Sande bei uns in weit höherem Maße begünstigt als dies im Steppenbereich der Fall ist. Vor allem der Therophytenflora der Quarzsande kommt diese Frühjahrsfeuchtigkeit zugute.

Auf die Beschreibung der spezifischen Ökologie der Sandböden können wir verzichten, da die Ergebnisse, die Volk (1930) für die Oberrheinische Tiefebene erzielt hat, im ganzen auch für unser Gebiet gelten dürften. Nur einige Bemerkungen zur Klima-Anpassung mögen erlaubt sein.

Im Mikroklima offener Sandflächen ist besonders die starke Erhitzung der Bodenoberfläche von Bedeutung für die Vegetation (vgl. Geiger 1950). Münch (1914 und 1915, zit. bei Geiger 1950) hat mehrfach „Fußringelkrankheit“, d. h. Verbrennen in geringer Höhe über dem Boden und Absterben von Föhrensaaten auf extrem heißen Standorten festgestellt. Sandstandorte wirken also häufig nicht nur durch Dürre und Beweglichkeit, sondern auch durch direkte Hitzeschädigungen vegetationsfeindlich. Besondere Bedeutung erhält gegenüber diesem Einfluß die Strohtunika mancher Gräser. Auch Rosettenstellung der Blätter oder dichtes Aufliegen der ganzen Pflanze auf dem Boden

* Mit Gradmann (z.B. 1931) bezeichnen wir als „Rednitz“ den ganzen Fluß, also einschließlich der „Regnitz“.



(„prostrates Wachstum“) wirkt hier schützend, da die Hitzewirkung auf die äußeren Teile der Pflanze beschränkt wird, deren Schädigung denn auch häufig beobachtet werden kann. Gerade unter den Pionieren der Sandvegetation befinden sich viele Rosettenpflanzen (*Erophila*, *Teesdalia*, *Androsace septentrionalis*, *Plantago sphaerostachya*, *Arnoseris minima*, *Hypochoeris radicata*, *Hieracium pilosella* u. a.) und Pflanzen, die dem Boden dicht anliegen oder sich durch Bildung von Polstern und kleinen Rasen schützen (*Potentilla arenaria*, *P. verna*, *Sedum acre*, *Sedum boloniense*, *S. reflexum*, *Minuartia verna*, *Viola rupestris*, *Thymus angustifolius* u. v. a.). Die Pionierpflanze schafft sich also den sonst schützenden Vegetationsschluß oft selbst. Diese Eigentümlichkeit bringt die Initialgesellschaften offener Sande in manche durch gleiche Lebensformen gegebene Beziehungen zu den Pioniergesellschaften felsiger Standorte, die ähnlichen Hitzewirkungen begegnen müssen.

Bei allen Deutungen von „Anpassungen“ ist selbstverständlich Vorsicht geboten. So ist z. B. zu bedenken, daß Rosetten- und Polsterwuchs von vornherein nur dort möglich ist, wo für ständige Freistellung der hauptsächlich assimilierenden Pflanzenteile gesorgt ist, d. h. wo starke Hangneigung oder häufige Winde die Anhäufung von Streu verhindern. Das Auftreten bestimmter Lebensformen kann fast immer sehr verschiedene Ursachen haben. Dies gilt auch für die vielfältigen anderen Einrichtungen, die im allgemeinen als Licht- und Erwärmungsschutz, als transpirationseinschränkend usw. gedeutet werden. Sie geben auch unseren Grasheiden das xerophytische Gepräge (Verkleinerung der Oberfläche, Rollblätter, starke Behaarung usw.).

c) Die Böden

1. Bodenarten

Durch die Begrenzung des Arbeitsgebietes ergibt sich eine Beschränkung der Untersuchungen auf reine Sande. Lehmige Sande finden sich in großer Verbreitung im Keupersandstein-Gebiet. Die Terrassensande sind dagegen im allgemeinen fast frei von feineren Fraktionen, ebenso wie die Flugsande und auch die typischen Anhäufungen von Dolomitsanden. Im übrigen sind aber die Korngrößen unserer Sande recht verschieden. Am feinsten sind die Dolomitsande und die glimmerführenden Flugsande des Abensberger Bezirks. Korngrößen unter 0,3 mm herrschen hier weitaus vor. In den meisten Flugsanden des übrigen Gebiets sind Korngrößen bis 1 mm keine Seltenheit, vorherrschend ist jedoch noch die Fraktion unter 0,5 mm. Terrassensande sind fast stets gröber, ihre Hauptkorngröße liegt meist zwischen 0,5 und 2 mm. Häufig sind hier jedoch starke Mischungen, die auch die Feinkiesfraktion (2 bis 20 mm) umfassen.

Zwischen den an sich feinkörnigen Dolomitsanden lagert oft noch in wechselndem Ausmaß Skelett, außerdem ragt auch anstehender Dolomit oft noch durch die Sande. Dadurch wird die Wasserbewegung im Boden nach abwärts noch weiter gefördert und es bilden sich hier die dürrsten Böden, die bei uns überhaupt vorkommen, obwohl die Jahressummen der Niederschläge auf der Hochfläche der Alb schon weit über denen der übrigen Gebietsteile liegen (Gößwein 1919, 819 mm, Alfeld bei Hersbruck 876 mm, Kastl 791 mm). Die Zerklüftung und Verkarstung des Dolomits trägt noch weiter zum schlechten Wasserhaushalt dieser Standorte bei. Auch nach größeren Regenfällen ist hier eine außerordentlich rasche Austrocknung der oberen Bodenschichten zu beobachten, wie sie ähnlich nur noch auf den Dünen des Quarzsandgebietes vorkommt.

Für die Vegetation ist die Unterscheidung der Korngrößen insofern bedeutsam, als feinkörnige Sande *ceteris paribus* eine höhere wasserhaltende Kraft zeigen als grobe. Hand in Hand damit geht ein günstigerer Nährstoffhaushalt. Dies gilt natürlich nur bei gleichem Mineralbestand. Für den Vergleich von Terrassen- und Flugsanden ist diese Vorbedingung aber schon im Bereich des Mittelfränkischen Beckens nicht mehr gegeben. Während nämlich die Terrassensande fast stets Feldspat führen, sind die Flugsande davon heute gewöhnlich frei (Birzer 1952). Außerdem wird der Vorteil der feineren Körnung dann mindestens kompensiert, wenn die Flugsande zu Dünen aufgehäuft sind, da dann die allseitige Böschung wieder schlechteren Wasserhaushalt bewirkt.

Im Nährstoffgehalt der Sande bestehen erhebliche Unterschiede. Fast reine Quarzsande sind die Flugsande des Mittelfränkischen Beckens und der Oberpfalz. Feldspatführend, aber weitgehend kalkfrei sind die Terrassensande dieses Bereichs, soweit er südlich der Wiesenteinmündung bei Forchheim gelegen ist. Von hier ab macht sich rednitzabwärts zunehmender Kalkgehalt bemerkbar, der dann im Bereich der Mainsande höhere Werte annimmt. Durch Glimmerführung und damit günstigere Adsorptionsverhältnisse für Nährstoffe zeichnen sich die Abensberger Sande aus. All diesen Sanden, deren vorherrschender Bestandteil stets Quarzkörner von \pm vollkommener Rundung sind, stehen die Dolomitsande gegenüber, die aus scharfkantigen Körnern bestehen. An den typischen Stellen, wo diese Sande tiefgründiger aufgehäuft sind, finden sich neben Calcium-Magnesium-Carbonat kaum irgendwelche Beimengungen.

Alle genannten Verschiedenheiten machen sich sowohl in der Bodenbildung wie in der Vegetation deutlich bemerkbar.

2. Bodentypen

Ganz entsprechend der großen Veränderlichkeit der mikroklimatischen Bedingungen antwortet auch die Bodenbildung im Gebiet auf kleinste Verschiedenheiten des Standorts. Von besonderer Bedeutung ist aber hierbei die Art der Pflanzengesellschaften, unter denen sie sich vollzieht. So kann man in Föhrenforsten oft im Umkreis einzelstehender höherer Eichen, d. h. im Bereich ihres Falllaubs, völlig intakte Braunerden aufschließen, während im Bereich der Nadelstreu eine Bleichung der oberen Bodenschichten auftritt, die zu podsoligen Braunerden führt. Besonders in Flechten-Föhrenwäldern auf Flugsanden treten auch primäre Podsole auf. Sie sind auch dort zu beobachten, wo aus Silbergrasfluren direkt Föhrenbestände hervorgehen. Gelegenheit zur Verfolgung einer solchen kurzfristigen Entwicklung gab eine Sandanhäufung am bisherigen Ende der Autobahn bei Tennenlohe südlich Erlangen. Die hier während des letzten Krieges aufgeschütteten Sande zeigten im Jahre 1958 dort, wo sie von offenen Silbergrasfluren bestanden wurden, kaum die Andeutung eines Bodenprofils. Im Umkreis der Föhren aber, die hier während feuchter Jahre aufkamen, waren unter Nadelstreu bereits Bleichhorizonte von etwa 2 cm zu beobachten. Trotz dieses raschen Fortschreitens der Podsolierung geht diese aber im gesamten Arbeitsgebiet nicht über ein — an den Podsolen Nordwestdeutschlands gemessen — geringes Maß hinaus. A_2 -Horizonte (Bleichhorizonte) von mehr als 10 cm Mächtigkeit sind auch in alten Flechten-Föhrenwäldern nicht sehr häufig. Zur Ortsteinbildung kommt es anscheinend nirgends, nur Orterdebänder haben wir vor allem in der Oberpfalz mit ihren höheren Niederschlägen auch im Bereich unserer Gesellschaften gefunden.

Die bisher genannten Böden zeigen ABC-Profile. Sie finden sich vornehmlich in Wäldern und an Stellen, die noch vor kurzem Wald getragen haben, sofern das Profil bei der Entwaldung nicht zerstört wurde. Wo sich dagegen Grasheiden in primärer Succession auf unveränderten Sanden bilden, treten zunächst geringmächtige AC-Profile auf. Auch auf sehr kalkarmen Quarzsanden leiten also Rendzinen (im weitesten Sinne) die Bodenbildung ein. Rohhumus bildet sich in unseren offenen Grasheiden nicht. Erst das Aufkommen der Föhre leitet die Bleichung ein.

AC-Profile weisen auch die Humuskarbonatböden (Rendzinen) des Weißjura-gebiets auf. Auch die ersten Anfänge der Bodenbildung auf Dolomitsand gehören hierher, wenn sich auch hier nicht die tiefschwarzen humosen Horizonte finden, die unter voll entwickelten Steppenheiden auftreten. Der zunächst gelbliche Sand verfärbt sich nur bis in einige Zentimeter Tiefe graugelb und schließlich grau. Es handelt sich also nicht um die tiefschwarze Protorendzina, wie sie für Felsmulden auch auf Dolomit typisch ist, sondern um eine spezifische Initialbildung der feinen, sehr dünnen Dolomitsande. Diese erste Phase der Bodenbildung findet sich überall auf Dolomitsand, solange keine Nadelstreu aufgelagert wird. Dann aber treten Erscheinungen auf, die denen bei der Bleichung armer Quarzsande recht gut entsprechen. Am Schleißberg bei Hirschbach fand sich z. B. folgendes Profil:

A_0	2 cm	Nadelstreu zwischen kleinen Moospolstern.
A_1	3 cm	Dunkelgrauer humoser feiner Dolomitsand.
A_2	5 cm	Hellashgrauer feiner Dolomitsand mit dunklen Wurzelbahnen.
B	10 cm	Kaffeebrauner feiner Dolomitsand, nach unten fahlfleckig und Übergang zu
C	ab 20 cm	Fahlgelber feiner Dolomitsand mit zunehmendem Skelett, ab 50 cm Tiefe geschlossener Fels.

Die Profilbezeichnungen der Bleicherden wurden hier verwendet, um die Parallelität der Erscheinungen zu zeigen. Nun ist aber natürlich auf CaMg-Carbonat keine Podsolierung zu erwarten, da die Humussäuren ja neutralisiert werden müßten. Dabei muß aber an die viel geringere Löslichkeit des Dolomits gegenüber reinem Kalk gedacht werden, die sich übrigens auch aus den stets scharfen Kanten und Ecken der Dolomitsand-Körner ablesen läßt. Als hypothetische Erklärung für die Bleichung wird folgende Vorstellung zur Diskussion gestellt:

Infolge der großen Durchlässigkeit des Dolomitsands geht die Einschwemmung der in der Nadelstreu gebildeten Humussäuren bei Regenfällen sehr rasch vor sich. Die Kürze der zur Verfügung stehenden Zeit genügt dann zwar für die Abwärtsbewegung des Eisens, reicht aber nicht zur völligen Neutralisation der Humussäuren schon in den oberen Bodenschichten. Diese erfolgt erst in etwas größerer Tiefe (im Beispiel bei 10 cm). Hier reichert sich deshalb Eisen an.

Auf Beweglichkeit des Eisens im Frankendolomit hat auch Brunnacker (1956) hingewiesen. Er erwähnt sogar schlierige Eisenausscheidungen im Untergrund der Verwitterungsprofile. Besonders wegen der deutlichen, auch stets etwas verfestigten Eisenhorizonte glauben wir, für solche Bodenprofile die Bezeichnung „podsolähnliche Rendzina“ gebrauchen zu dürfen, ohne mit diesem Arbeitsterminus genauer bodenkundlicher Untersuchung vorgreifen zu wollen. Rohhumusbildung und Versauerung auf Dolomit unter dem Einfluß von Ericaceen- und Nadelstreu ist auch von der Tangelrendzina her bekannt (vgl. Kubierna 1948). Jedenfalls ist zu vermuten, daß die natürlichen Föhrenwälder der Frankenalb nicht nur durch extreme Exposition des Standorts, sondern auch durch Verarmung an Nährstoffen infolge solcher „Podsolierungs“-Prozesse bedingt sein können, d.h. daß sie auch in ebenen Lagen auftreten können, sobald etwas tiefergründiger Dolomitsand das Substrat bildet.

Eigentliche Schwarzerde-Profile kommen auch unter Grasheiden bei uns im allgemeinen nicht vor. Nur an einer Stelle innerhalb des Arbeitsgebiets fand sich ein deutliches Tschernosem-Profil, und zwar innerhalb des Schweinfurter Bereichs, der sich ja bekanntlich durch besonders geringe

Niederschläge auszeichnet. Auf einer Düne 3 km SE Schwebheim sind 50 cm tiefschwarz-humoser über weißem, mittelkörnigem Flugsand durch Sandgrubenbetrieb aufgeschlossen. Die Grenze des schwarzen Oberbodens ist sehr scharf. „Schwarzerdeähnliche Böden“ dieses Raumes sind vor kurzem durch Brunnacker (1959) bearbeitet worden. Sie kommen nach seinen Untersuchungen nur auf lehmigen Ablagerungen vor, die im Spätglazial noch hohen Basengehalt besessen haben. Es ist aber auffällig, daß sich gerade über dem genannten Profil eine starke Häufung kontinentaler Pflanzen bemerkbar macht, so daß hier die Vegetationsverhältnisse ebenso wie die klimatischen Gegebenheiten des Schweinfurter Gebietes von vornherein Schwarzerden erwarten lassen.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß im Arbeitsgebiet auch bei wenig verschiedener Bodenart ozeanische Typen der Bodenbildung neben kontinentalen auftreten, beide aber in nicht ganz typischer, extremer Ausbildung und stets mit gewisser Tendenz zum mitteleuropäischen Haupttypus, d. h. zur Braunerde. Ein völlig entsprechendes Nebeneinander der Typen zeigt sich auch in der Vegetation.

III. Die Vegetation

A. Zur Methode der Untersuchungen

Für die Vegetationsaufnahmen wurden die Richtlinien befolgt, die Braun-Blanquet (1951) und Knapp (1958) zusammenfassend dargestellt haben. Die beigegebenen Sammeltabellen sind aus vielen Einzelaufnahmen gewonnen, deren Anzahl jeweils angegeben ist. Römische Ziffern geben die Stetigkeit in 5 Klassen an (I = 0 — 20%, II = 20 — 40% usw.), arabische Ziffern werden zur Angabe der Stetigkeit dann verwendet, wenn die Zahl der Aufnahmen unter 5 beträgt. Sie nennen dann die Anzahl der Aufnahmen, in denen die betreffende Art auftritt. Kleine hochgestellte Ziffern bringen die Artmächtigkeit zum Ausdruck.

Die Originaltabellen sind im Botanischen Institut der Universität Erlangen hinterlegt. Weitere Bemerkungen zur Methode der Arbeit siehe p. 37.

B. Allgemeiner Überblick über die Vegetation des Arbeitsgebietes

Eine gedrängte Zusammenfassung der Biozönosen der Umgebung von Nürnberg—Erlangen gibt Gauckler (1950/51). Aus dieser Arbeit läßt sich auch der Gesamtcharakter der Pflanzen- und Tierwelt unseres weiteren Arbeitsgebiets ersehen. Eingehend erforscht sind Steppenheide und Steppenheidewald der Frankenalb, ebenfalls durch Gauckler (1938). Für einen Überblick ist auch in anderen Gebietsteilen schon vielfältige Vorarbeit geleistet. Gerade hier sind ja erste eingehende vegetationskundliche Darstellungen begrenzter Gebiete entstanden (Schnizlein und Frickhinger 1848, Sendtner 1860) und auch das klassische Werk Gradmanns (1898), das den Beginn der neueren Soziologie markiert, erfaßt Teile unseres Untersuchungsbereichs. Schließlich bringt auch Schwarz (1892 ff.) außer der umfassenden floristischen Bearbeitung großer Teile unseres Gebiets schon vegetationskundliche Bemerkungen. Weitere einschlägige Arbeiten können dem Literaturverzeichnis entnommen werden. Wir beschränken uns für die folgende Übersicht auf den engeren Bereich der Lockersande.

Die heute auf diesen Sanden stockenden Wälder sind weit überwiegend Föhren-Reinbestände von sehr verschiedener Ertragsleistung, die meist durch Reinkultur der Föhre, Streuentnahme usw. stark verarmt und verändert sind.

Oft im Kontakt mit solchen Forsten, aber auch auf Sandanrissen vor allem der Flußterrassen treten unsere Sand-Grasheiden auf, soweit nicht durch Eingriff des Menschen Ackerflächen — besonders mit Roggen-, Kartoffel- und Spargelanbau — oder, vornehmlich in Nähe der Ortschaften, Ruderal- und Halbruderalstellen geschaffen wurden. Solche Standorte tragen anthropogene Pflanzengesellschaften, die in ihrer Zusammensetzung ebenfalls charakteristisch für die Armut und den extremen Charakter der Sande sind, in vorliegender Arbeit aber als unzweifelhaft sekundär nicht näher behandelt werden sollen. Nur einen kurzen Überblick soll der Hinweis auf bei Oberdorfer (1957) aufgeführte verwandte Gesellschaften geben: Die Getreideunkraut-Gesellschaften der Quarzsande sind zum *Aperion spica-venti* zu stellen, wobei besonders die Assoziationen eine Rolle spielen, die deutliche Ersatzgesellschaften von Sand-Grasheiden sind (*Filagini-Aperetum*, *Teesdalia-Arnoseretum*). Auch die typischen Hackfruchtunkraut-Gesellschaften enthalten häufig noch Arten der Sand-Grasheiden. Sie gehören dem *Panico-Setarion* an. Vorwiegende Gesellschaft stark betretener Stellen ist das *Lolio-Plantaginetum*, häufig in einer eigenen, durch die hier faziesbildende *Herniaria glabra* charakterisierten Ausbildung, die im Anschluß an das *Armerio-Festucetum* etwas genauer besprochen werden soll (siehe p. 56).

Die auftretenden Kahlschlag-Gesellschaften sind ebenfalls typisch für arme Sande und dem Epilobion angustifolii zuzuordnen, während Atropion-Gesellschaften den Sanden fehlen. Fast ausschließlich auf Kahlschlagflächen treten auch *Calluna*-Heiden als Reste des ehemaligen Waldunterwuchses auf.

Auf die vielfältige Ruderalvegetation kann nicht eingegangen werden. Interessant ist hier besonders eine Gesellschaft stickstoffbeeinflusster offener Sandstellen des Volkacher Bezirks, die hier ebenso eine Grasheide mit *Lurinea cyanoides* ersetzt wie im Oberrheingebiet. Bei Oberdorfer (1957) ist sie als Bromo-Corispermetum Siss. et Westh. 46 aufgeführt, zeigt dort allerdings eine reichere Entwicklung. Von Bedeutung ist, daß typische Bestandteile dieser Gesellschaft (*Salsola kali*, *Corispermum*, *Tragus racemosus*, *Kochia scoparia*, *Plantago indica*) gelegentlich adventiv innerhalb unseres Gebiets bis Nürnberg vorstoßen, hier jedoch nicht mehr wie im Oberrhein- und Untermain-Gebiet festen Fuß fassen können. Die Ersatzgesellschaft zeigt hier ebenso wie die Grasheide, der sie zugehört, die kontinentalere Tönung des Volkacher Bezirks an, die sich main- und rednitzaufwärts abschwächt.

In diesem kurzen Umriss wurden nur die häufigsten Ersatzgesellschaften auf Quarzsand genannt. Auf Dolomitsanden treten sie von vornherein stark zurück, da die Kulturf Flächen dort die Dolomittkuppen, an deren Fuß sich unsere Lockersande finden, aussparen. Äcker finden sich im allgemeinen nur auf lehmiger Albüberdeckung, Kreidesandstein oder auf ebenen Malmkalk- und Dolomitflächen. Auch Kahlschläge werden in den Föhrenwäldern des Dolomitgebiets weniger durchgeführt.

C. Die Grasheiden

a) Allgemeine Bemerkungen

Von Grasheiden im weiteren Sinne sprechen wir hier mit Übernahme des alten süddeutschen Sprachgebrauchs. Auch heute gilt für uns noch weitgehend die Definition, die schon Schnizlein und Frickhinger (1848) gegeben hatten: „Wir haben in unserem gesegneten Bezirke keine Heiden in dem Sinne, wie in Norddeutschland, welche nämlich vorzugsweise mit Haidekraut bewachsen sind; sondern wir bezeichnen damit solche Landstriche, die mit einer aus Gebüsch und Kräutern gemischten Vegetation besetzt sind und — ohne bestimmte land- oder forstwirtschaftliche Benützung — in der Regel als Schaafweide dienen, seltener aber öde Hügel und kahle Berghänge sind. Die Heiden sind also meist trockenere Standorte, als die Weiden, und ihre Vegetation richtet sich mehr nach der chemischen Beschaffenheit des unterliegenden Gesteins.“

Zur deutlichen Abgrenzung von den norddeutschen und den montan-subalpinen Zwergstrauchheiden sprechen wir von „Grasheiden“, haben aber gleich hier zu bemerken, daß das Verhältnis dieser Grasheiden zu den auch innerhalb unseres Gebiets auftretenden *Calluna*-Heiden ein anderes ist als in Norddeutschland, da diese nicht Folgegesellschaften der Grasheiden sind, sondern Kahlschlag-Restbestände, sekundäre Glieder der Succession, welche uns schon wegen ihrer Armut an Charakterarten hier nur untergeordnet beschäftigen werden. Zur näheren Kenntnis kann auf die Darstellung durch Preising (1953) verwiesen werden.

Grasheiden im engeren Sinne treten dagegen innerhalb natürlicher Entwicklungsreihen der Vegetation auf. Sie kennzeichnen in erster Linie die fortschreitende, nicht die abbauende (regressive) Succession der Vegetation und auch der Böden. Damit ist aber nicht gesagt, daß ihre heutigen Fundorte niemals bewaldet waren. Dies kann nur in geringem Ausmaß angenommen werden, und zwar vor allem für Anrißstellen der Terrassenhänge in Begleitung der Flußläufe, die gelegentlich auch heute noch in Bewegung sind. Zum größeren Teil aber sind unsere Grasheiden entweder Restbestände nach Entwaldung von Grasheide-Föhrenwäldern, oder sie sind nach Freilegung unveränderter Sande neu entstanden. Die vorwiegend von azonalen (s. u.) getragenen, also geobotanisch wenig interessanten Pflanzengemeinschaften, die bei stärkerer Beweidung aus echten Grasheiden, aber auch aus Brachäckern, Kahlschlägen usw. bei unvollständiger Zerstörung des Bodenprofils auf direktem Wege hervorgehen, bezeichnen wir nicht als Grasheiden s. str., sondern als „Weiderasen“.

Daß die meisten Grasheide-Fundorte schon einmal Wald getragen haben, sagt nicht, daß Grasheiden nicht schon vor jeder menschlichen Beeinflussung im Gebiet vorhanden waren. Einerseits hat es immer Terrassenanrisse gegeben, es verschoben sich nur die Prallhänge und mit ihnen die Orte, wo unveränderte Sande zu Tage traten. An solchen Stellen kann also mit „Wanderrelikten“ vergangener Vegetationsperioden gerechnet werden. Zum andern sind fast alle Arten unserer Sand-Grasheiden befähigt, in sehr lichten Wald- und Buschbeständen zu leben. Solche Bestände, die man kaum Wälder nennen kann, bilden aber im allgemeinen das natürliche Endglied der Vegetationsentwicklung auf lockeren Quarzsanden wie auch auf Dolomitasche. Und zwar ist es vor allem die Waldföhre, die auf Sand in solchen lichten Beständen dominiert.

Es überrascht daher nicht, daß viele charakteristische Arten unserer Sand-Grasheiden auch in ihrem Verbreitungsschwerpunkt deutlichen Anschluß an die Waldföhre zeigen. Dies gilt indessen nicht für alle typischen Arten. Gerade die Pioniere der Silbergrasflur, also die Besiedler extremster Sandstandorte, und auch viele Arten der Armeria-Sandgrasheide sind hier auszunehmen. Sie zeigen in ihrer Verbreitung ein deutliches Gefälle von West nach Ost, also gerade umgekehrt wie die Arten des Waldsteppen-Gürtels. Dies führt zu einer eigenartigen Mischung der Florenelemente. Gerade diese Mischung ist charakteristisch für die Grasheiden unseres Raums, sie steht in vollem Einklang mit der klimatischen Übergangsstellung des Gebiets und mit dem oben geschilderten Nebeneinander der Tendenzen der Bodenbildung.

Zu diesen Übergangserscheinungen liegen eingehende Studien von Meusel (1940) vor. Vier Schwerpunkte der Grasheideentwicklung (atlantisch-subatlantisch, dealpin, submediterran, kontinental) werden dort klar herausgestellt. Die mitteleuropäischen Grasheiden stehen als „Komplex von Vegetationsformen“ zwischen den eigentlichen Vegetations-Typen. Hieraus kann nun ein Verzicht auf soziologische Bearbeitung solcher Komplexe nicht abgeleitet werden, da wir auch sie in Wissenschaft und Praxis kennen müssen. Aber es wird deutlich, daß ein rein floristisch-soziologisches System der Assoziationen, Verbände, Ordnungen und Klassen stets nur lokale Gültigkeit haben kann. Die Stellung einer Pflanzengesellschaft innerhalb der Gesamtvegetation größerer Räume läßt sich durch ein solches System nicht zeigen. Dabei soll nochmals an die erwähnte Beziehung zwischen Iurinea-Grasheiden und Bromo-Corispermetum erinnert werden. Die floristisch mit der Grasheide kaum verwandte Ruderalgesellschaft muß im soziologischen System an weit entfernter Stelle aufgeführt werden, obwohl sie der Iurinea-Gesellschaft in ihrer Verbreitung und Ökologie ganz deutlich zugeordnet ist. Gleiches gilt für die Beziehungen zwischen Wäldern und Grasheideausbildungen. Ein natürliches System der Pflanzengesellschaften wird über diese Dinge auf die Dauer nicht hinwegsehen können. Wir haben deshalb in unseren Tabellen eine von dem Üblichen abweichende Darstellungsform gewählt. Dabei wird der Versuch gemacht, floristisch-soziologische Erkenntnisse mit arealkundlichen zu verbinden und so einen genaueren Einblick in die Stellung der Gesellschaft schon im Tabellenbild zu vermitteln. Entscheidender als doch nur lokal gültige Charakterarten ist wohl das Auftreten und die Stärke des Anteils von Artengruppen, die nach Gemeinsamkeiten der Verbreitung gebildet sind, wie sie in Kapitel F und G noch genauer erörtert werden sollen. Es bedarf nochmaliger Betonung, daß diese Arbeitsweise eine Synthese soziologischer und arealkundlicher Ergebnisse erreichen will und daß sie daher auf beide Arbeitsrichtungen — eine mehr lokal und eine mehr regional orientierte — in gleicher Weise angewiesen ist. Zur vollständigen Kenntnis einer Pflanzengesellschaft bedarf, wie wir glauben, die soziologische Blickrichtung ebenso sehr der arealkundlichen Erweiterung wie die arealkundliche der soziologischen Vertiefung.

So ergibt sich der folgende Weg unserer Untersuchungen: Zunächst werden die Pflanzengesellschaften mit den Mitteln der Soziologie in ihrem lokalen Gefüge dargestellt. Bei der Auswahl der Probestellen wird keine andere Vorentscheidung getroffen als die, daß sie nicht deutlich verunkrautet sein dürfen. Dann wird für alle beteiligten Arten dem Schwerpunkt ihrer Verbreitung und ihres Gesellschaftsanschlusses in regionaler Sicht nachgegangen. In den Tabellen erscheint dann bereits das gemeinsame Ergebnis beider Aufgaben. Für die Ermittlung der lokalen Successionen werden wir dann mehr von der soziologischen (s. str.) Arbeit erwarten dürfen, sie ist deshalb schon im Anschluß an den ersten Teil darstellbar. Über die Geschichte und die Stellung unserer Gesellschaften wird hingegen erst die geobotanische (s. str.) Untersuchung nähere Auskunft geben können. Die Untersuchung dieser Fragen hat daher den Abschluß der Arbeit zu bilden.

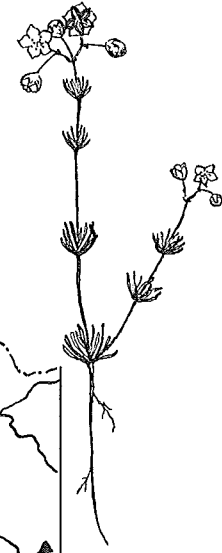
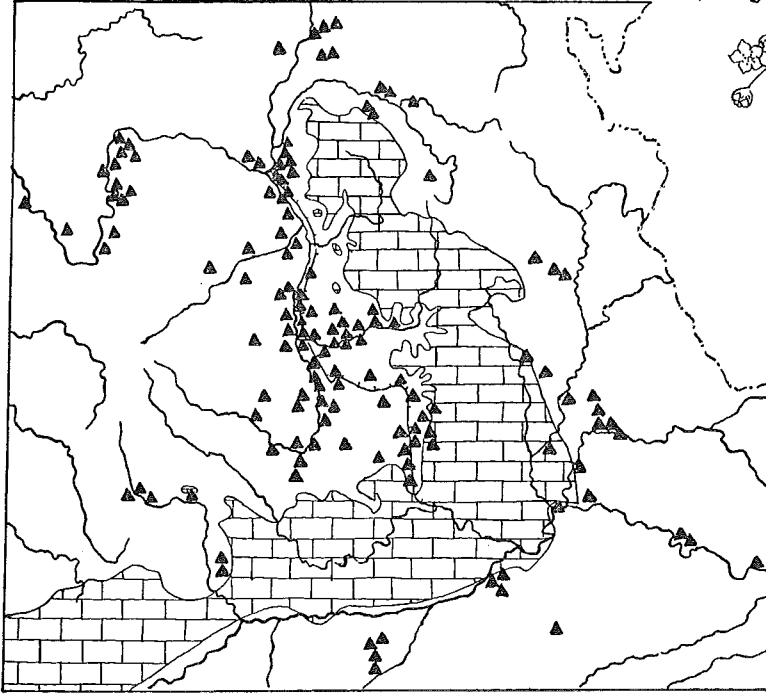
b) Die Grasheiden des Arbeitsgebietes in soziologischer Sicht

1. Die Quarzsand-Grasheiden

I. Silbergrasfluren (Corynepforeta, Weingaertnerieta)

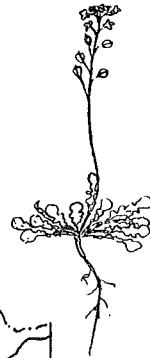
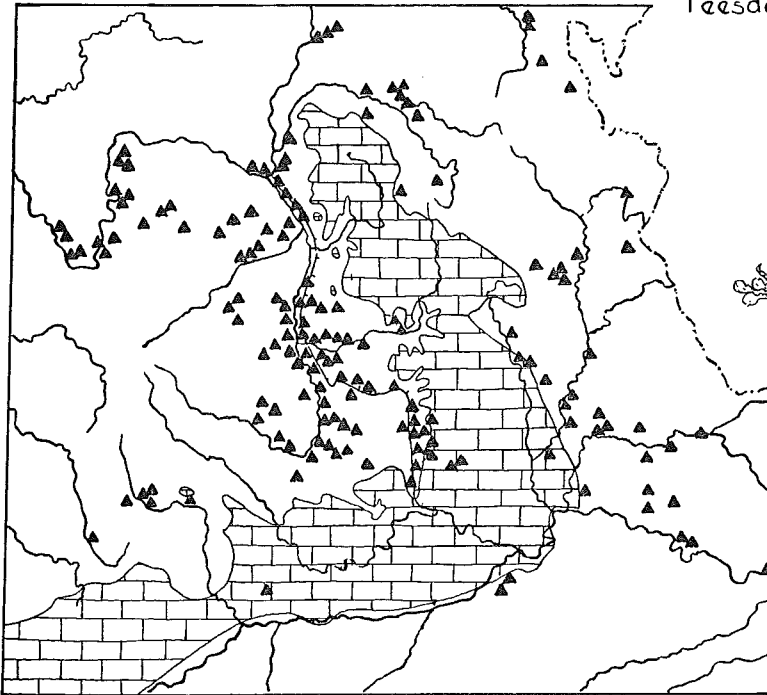
Die erste Besiedlung auf allen Quarzsanden, auch auf den kalkreichen Sanden des Mainbezirks wie den glimmerführenden Sanden des Abensberger Bezirkes erfolgt durch das Silbergras (*Corynephorus canescens*, Karte 2). Nur der Dolomitsandbezirk macht eine Ausnahme, die ihren Grund aber nicht ohne weiteres in einer Kalkfeindlichkeit des Silbergrases und seiner typischen Begleiter (*Spergula vernalis*, Karte 3, *Teesdalia nudicaulis*, Karte 4) haben kann, da diese Pflanzen auf kalkführenden Sanden im Mainbezirk nicht weniger konkurrenzfähig sind als auf den sauren Sanden des Rednitzbeckens. Ausschlaggebend für die Existenzfähigkeit der Gesellschaft scheint weit mehr die Beweglichkeit und Tiefgründigkeit des Sande zu sein. Die Feststellung Tüxens (1928): „Das Weingaertnerietum ist eine absolut kalkfliehende (acidiphile) Assoziation“ gilt zwar sicher für den Bereich der besten Ausbildung der Gesellschaft in Nordwestdeutschland, wo alle Sande unter atlantischem

Spergula vernalis Willd.



3

Tæsdalia nudicaulis
(L.) R.Br.



4

Klima tiefgründig ausgewaschen sind, nicht aber ohne weiteres auch in unserem Gebiet. Während auf nordwestdeutschen Binnendünen pH-Werte von 5,0 bis 5,3 unter Silbergrasfluren gemessen wurden, werden in unserem Gebiet Werte bis nahe an den Neutralpunkt beobachtet. Der höchste Wert liegt bei 6,8.

Die ersten Phasen der Entwicklung werden von Silbergras-Reinbeständen eingeleitet. Sehr früh gesellen sich dazu Pflanzen, die als Therophyten durch Sandbewegungen weniger gefährdet sind, wenigstens in ihrer Gesamtheit. Zwar ertragen hier die Einzelpflanzen keine Verschüttung, aber sie treten stets in so großen Mengen auf, daß immer genügend Exemplare zur Fortpflanzung kommen. Im übrigen aber vermeidet ihr Lebenszyklus (Keimung im Herbst, Abschluß der Fruktifikation im Frühling oder Frühsommer) die Zeit der sommerlichen Austrocknung und damit auch der stärksten Sandverwehungen ohnehin fast vollkommen. Im Winter aber sind die Sande durchfeuchtet und damit festgelegt.

Die drei genannten Arten bilden als Charakterarten den stetigen Grundstock der Silbergrasfluren des Gebiets. Seltener, aber ebenfalls Charakterarten, sind *Ornithopus perpusillus* und *Agrostis canina* var. *arida*. Im einzelnen zeigen sich verschiedene Ausbildungen der Gesellschaft, die am besten als Subassoziationen gewertet werden.

α) Die reine subatlantische Silbergrasflur (*Corynephorum canescentis* typicum)

Tabelle 1, Spalte a

Die an Differentialarten ärmste und deshalb im soziologischen Sinne als „typische“ Subassoziation zu bezeichnende Ausbildung der Silbergrasflur in unserem Gebiet gleicht weitgehend dem bei Tüxen (1928) für nordwestdeutsche Dünen beschriebenen Corynephorum, der corynephorusreichen Gesellschaft auf Dünen in Belgien (Massart 1908) und auch den Silbergrasfluren der Umgebung von Paris (Gaume 1926). Es fehlen ihr aber bereits einige atlantische Arten. Mit der Sandsegge (*Carex arenaria*) fehlt auch ein wichtiger Festiger des bewegten Sandes. Sie tritt in Bayern nur im Alzenuer Sandgebiet auf und ist auch dort wohl nur verschleppt, wie Ade (1934) überzeugend gezeigt hat. Mit dem Fortfall dieses Pioniers hat das Silbergras die Festlegung des Sandes allein zu übernehmen. Mit seinem tiefgreifenden und reichverzweigten Wurzelwerk ist es dazu aber auch sehr gut befähigt. Nur bei etwas feuchteren Unterböden tritt auch *Carex birta* in die Silbergrasflur ein und versieht dann die Tätigkeit der *Carex arenaria*, indem sie wie diese mit langen Ausläufern den Sand durchzieht. An nitratreicheren Stellen beteiligen sich häufig auch *Panicum*- und *Setaria*-Arten an der Erstbesiedlung, so besonders in Wagenspuren und an häufiger betretenen Stellen. Die dadurch entstehenden Varianten sind aber stets kulturbedingt und gehören nicht in die natürliche Successionsreihe.

Das für Norddeutschland als Initialgesellschaft von Hueck (1931, dagegen Tüxen 1928) beschriebene Stadium von *Polytrichum piliferum* baut bei uns stets auf typischen Silbergrasfluren auf. Als Pioniergesellschaften sind reine *Polytrichum*- und *Racomitrium canescens*-Decken nur dort zu sehen, wo Lockersande unter dem Trauf von Föhrenjungholz liegen. Im allgemeinen gilt die Ansicht Tüxens (1928), daß sich auf einigermaßen bewegtem Sande keine Kryptogamen halten können, auch für unser Gebiet. Auch Algennetze werden nicht als Pionierstadien wirksam. Sie treten nur nach stärkerer Durchfeuchtung auf und sind überdies meist kurzlebig.

Ganz allgemein scheint den Silbergrasfluren unseres Gebietes eine längere Lebensdauer zuzukommen als in Nordwestdeutschland. Die extreme Trockenheit der Sande sorgt für etwas längeres Anhalten der Beweglichkeit, als sie im atlantischen Bereich die Regel ist, so daß z. B. in dem großen Corynephorum bei Hallstadt bei Bamberg typische Silbergrasfluren jahrzehntelang unverändert bestehen können. Meist gesellen sich aber auch bei uns bald Arten hinzu, die ebenfalls noch befähigt sind, Überwehungen zu ertragen, als ausgesprochene Pioniere aber nicht auftreten. Sehr frühzeitig treten in die Silbergrasflur ein: *Scleranthus perennis*, *Rumex acetosella* (meist ssp. *tenuifolius*), *Iasion montana* und auch *Artemisia campestris* sowie *Thymus serpyllum* s. str. (= *Th. angustifolius*). Schließlich setzt das Auftreten von *Festuca*-Horsten (besonders *F. trachyphylla*), *Herniaria glabra*, *Trifolium arvense* und anderer schon den fortgeschrittenen Stadien der Grasheide angehöriger Arten dem typischen Corynephorum ein Ende. Auch die schon erwähnten dichten Moosdecken gehören fortgeschrittenen Stadien an. Sie stellen einen Seitenzweig der Succession dar und leiten oft zum Corynephorum cladinetosum (s. u.) über.

Im Wechsel der Jahreszeiten ist das Corynephorum recht eintönig. Nur im Frühjahr belebt sich das Bild mit der Blüte von *Spergula vernalis* und *Teesdalia*. Im Sommer verschwinden die Therophyten fast ganz. Ende Juni geben die oft violett getönten blühenden Sprosse des Silbergrases der Gesellschaft nochmals einen Hauch von Farbe. Dann aber unterbricht nur noch das silberne Grau der Grasborste die zum großen Teil offen daliegenden Sande.

Die Verbreitung der Gesellschaft im Arbeitsgebiet zeigt deutlich, daß sie nicht nur an Sand schlechthin, sondern eng an bewegte und äußerst feinerdearme Sande gebunden ist. Im Gebiet der Keuper-

Tabelle 1. *Corynephorum canescens*

	a	b	c		a	b	c
C	<i>Corynephorus canescens</i>	V	V	3	aP	<i>Myosotis micrantha</i>	. IV 3
C	<i>Spergula vernalis</i>	V	IV	1	aP	<i>Potentilla verna</i>	I III .
C	<i>Teesdalia nudicaulis</i>	V	III	.	aP	<i>Veronica verna</i>	I II .
C	<i>Thymus angustifolius</i>	II	IV	2	aP	<i>Pinus silvestris</i> jg.	I II .
C	<i>Arnoseris minima</i>	I	I	.	aP	<i>Trifolium arvense</i>	I II .
C	<i>Ornithopus perpusillus</i>	.	I	.	aP	<i>Potentilla argentea</i>	I II .
C	<i>Armeria elongata</i>	.	I	.	aP	<i>Dianthus carthusianorum</i>	. I .
C	<i>Sarothamnus scoparius</i>	.	I	.	aP	<i>Carex caryophyllea</i>	. I .
C+	<i>Sedum reflexum</i>	.	III	1	aP	<i>Euphorbia cyparissias</i>	. I .
C+	<i>Spergula pentandra</i>	.	I	.	aP	<i>Aiuga genevensis</i>	. I .
C+	<i>Vicia lathyroides</i>	.	I	.	S+	<i>Berteroa incana</i>	I I .
aC	<i>Iasione montana</i>	II	V	3	S+	<i>Poa angustifolia</i>	I I .
aC	<i>Scleranthus perennis</i>	III	III	2	S+	<i>Poa compressa</i>	. I .
aC	<i>Filago minima</i>	I	II	.	S+	<i>Holosteum umbellatum</i>	. I .
aC	<i>Sedum boloniense</i>	I	I	.	S+	<i>Centaurea rhenana</i>	. I .
aC	<i>Hypochoeris radicata</i>	I	I	.	H	<i>Bromus tectorum</i>	. I 1
aC	<i>Herniaria glabra</i>	I	.	.	a	<i>Rumex acetosella</i>	IV IV 3
aC	<i>Quercus robur</i> jg.	.	II	.	a	<i>Hieracium pilosella</i>	II IV 2
aC	<i>Aira caryophyllea</i>	.	I	.	a	<i>Viola tricolor arvensis</i>	I III 1
F	<i>Silene conica</i>	.	I	.	a	<i>Erophila verna maiuscula</i>	I II 1
F+	<i>Alyssum alyssoides</i>	I	I	.	a	<i>Agrostis tenuis</i>	II II .
F+	<i>Cerastium semidecandrum</i>	I	II	.	a	<i>Festuca ovina vulgaris</i>	I II .
F+	<i>Orobanche alba</i>	.	I	.	a	<i>Achillea millefolium</i>	I II .
F+	<i>Stachys recta</i>	.	.	2	a	<i>Sedum acre</i>	I I .
aF	<i>Plantago sphaerostachya</i>	I	II	.	a	<i>Agrostis canina arida</i>	I I .
aF	<i>Arabidopsis thaliana</i>	I	II	.	a	<i>Thymus pulegioides</i>	. I .
aF?	<i>Festuca trachyphylla</i>	.	III	.	a	<i>Sedum maximum</i>	. I .
aF	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	.	I	.	a	<i>Campanula rotundifolia</i>	. I .
aF	<i>Tunica prolifera</i>	.	I	.	a	<i>Polytrichum piliferum</i>	III IV 1
P	<i>Veronica dillenii</i>	.	V	.		<i>Racomitrium canescens</i>	II III 2
P	<i>Erysimum hieracifolium</i>	.	II	.		<i>Ceratodon purpureus</i>	III III .
P	<i>Helicbrysum arenarium</i>	.	I	.		<i>Brachybotrium albicans</i>	I III .
P	<i>Festuca sulcata</i>	.	I	.		<i>Syntrichia ruralis</i>	I II .
P	<i>Androsace septentrionalis</i>	.	.	3		<i>Polytrichum juniperinum</i>	I . .
P	<i>Livinea cyanoides</i>	.	.	2		<i>Hypnum cupressiforme ericet.</i>	. I .
P	<i>Festuca duvalii</i>	.	.	2		<i>Rhytidium rugosum</i>	. I .
P+	<i>Artemisia campestris</i>	II	V	2		<i>Abietinella abietina</i>	. I .
P+	<i>Peucedanum oreoselinum</i>	.	II	.		<i>Cornicularia aculeata</i>	II I .
P+	<i>Koeleria gracilis</i>	.	I	.		<i>Cladonia uncialis</i>	I II .
P+	<i>Dianthus deltoides</i>	.	I	.		— <i>furcata</i>	. III .
P+	<i>Alyssum gmelini</i>	.	.	3		— <i>verticillata</i>	. I .
						— <i>rangiferina</i>	. I .
						— <i>mitis</i>	. II 2
						— <i>alcicornis</i>	. I 2
						<i>Peltigera rufescens</i>	. I .
						— <i>spuria</i>	. I .

a = *Corynephorum can. typicum* (19 Aufn.)
 b = „ „ *veronicetosum dillenii* (22 Aufn.)
 c = „ „ *androsacetosum septentrionalis* (3 Aufn.)

sandsteinverwitterung tritt sie nicht auf, obwohl auch hier nährstoffarme, saure Sande überall vorkommen. Auch auf Sanden mit sehr hohem Kiesanteil sucht man Silbergrasfluren vergeblich. Und ebensowenig besiedeln sie Dolomitsande, kommen aber sehr wohl innerhalb des Malmbereichs vor, nämlich auf aufgewehten Flugsanden südlich von Neumarkt in der Oberpfalz.

Für die Silbergrasfluren und besonders für deren typische Subassoziation sind „Böden“ bezeichnend, die diese Benennung noch kaum rechtfertigen. In den ersten Stadien ist ein Profil noch nicht ausgebildet. Allmählich beginnt dann eine sehr geringmächtige Graufärbung des obersten Horizonts.

Sie zeigt, daß die Sande jetzt schon im großen und ganzen festliegen, wenn auch ständig noch Öffnungen durch Tritt von Tieren usw. stattfinden, die dann alsbald durch junge Silbergrashorste geschlossen werden. Die Zunahme der Mächtigkeit des grau-humosen Horizonts geht parallel mit dem Übergang zu den Folgegesellschaften. In typischen Corynephoreten geht er kaum jemals mehr als 2 cm in die Tiefe, meist stellt er überhaupt nur einen Anflug dar, der zudem noch vielfach unterbrochen ist und nur im direkten Umkreis der Horste als zusammenhängender Horizont erscheint. Rohhumusbildung findet wegen der starken Erwärmung der Sande im Sommer nirgends statt.

Die hier geschilderte Entwicklung vollzieht sich auf Substraten, die noch nie einer Bodenbildung unterlagen, also z. B. auf den Hängen der Flußterrassen, auf freigelegten Sanden nach Entwaldung bei restloser Köpfung oder Zerstörung des Profils oder auf künstlichen Aufschüttungen von Lockersanden. Hier treten Silbergrasfluren auch als Dauergesellschaften auf, wenn infolge starker Hangneigung eine Bodenbildung überhaupt unterbleibt. Aber auch auf oligotrophen Braunerden können Silbergrasfluren Neubesiedler sein. Es handelt sich dann um ehemalige Waldböden, die einen zwar tiefgehenden (bis 70 cm), aber nur schwachgefärbten braunen Oberboden aufweisen, der allmählich in den meist gelblichen C-Horizont übergeht. Solche Braunerden werden dann sozusagen „überarbeitet“, d. h. es findet unter dem Einfluß des anfallenden Humus eine erneute Graufärbung der obersten Bodenschichten statt, die mit scharfer Grenze vom älteren Profil abgesetzt ist.

β) Die Silbergrasfluren nährstoffreicherer Standorte

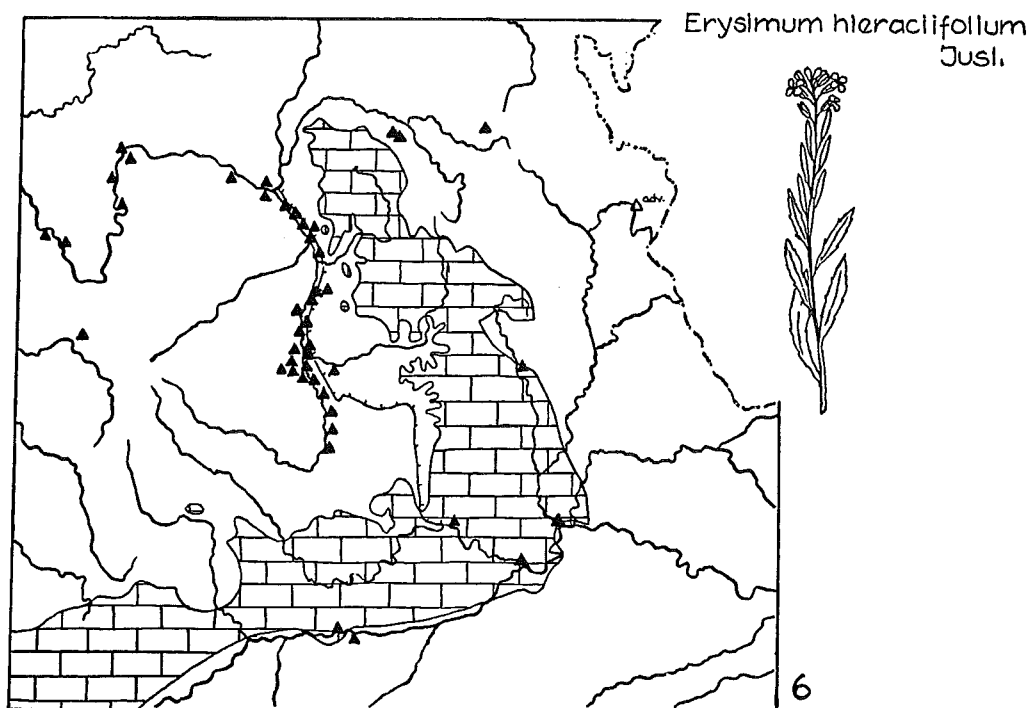
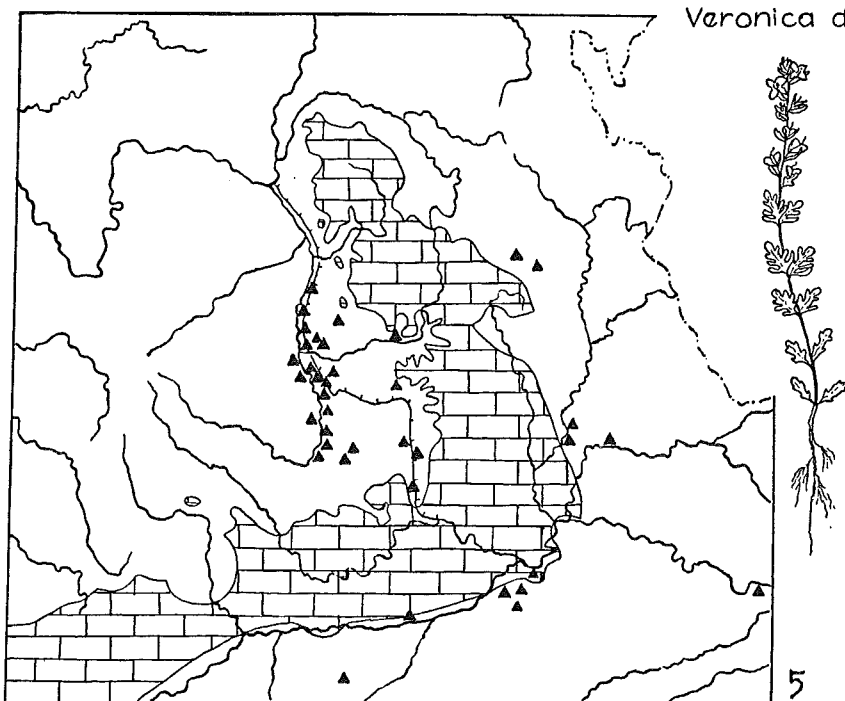
Während typische Silbergrasfluren auf allen lockeren, an Feinerde sehr armen Quarzsanden im ganzen Gebiet weit verbreitet sind, zeigen die folgenden Subassoziationen deutliche Bindung an etwas nährstoffreichere Sande. Ihr Rumpf wird zwar ebenfalls durch die typische Artenkombination des Corynephoretum gebildet, wegen der starken Verschiedenheiten in den Arealtypenspektra, in denen sich die veränderten Standortsbedingungen ausdrücken, sind sie aber als besondere Subassoziationen zu werten.

Erhöhter Nährstoffgehalt kann auf unseren Sanden in zweierlei Weise zustandekommen: 1. Durch primär größeren Gehalt des Substrats. Dies ist bei den glimmerführenden Sanden des Abensberger Bezirks und bei den Kalksandn des Mainbezirks gegeben. Nährstoffreicher sind außerdem aber auch alle Terrassensande, soweit sie frisch angerissen und daher noch nicht ausgewaschen sind. 2. Durch sekundäre Anreicherung von Nährstoffen. Außer den vielen Stellen, wo eine solche anthropogen erfolgt, kommt sie auch unter natürlichen Bedingungen in Begleitung von Flüssen zustande, wohl auch durch Ausblasung von Spülsäumen und obersten Lagen von Aueböden. Eine gewisse Bereicherung der Corynephoreten, die nicht mit Verunkrautung verwechselt werden darf, ist also an den genannten Standorten zu erwarten.

βα) Die Subassoziation mit *Veronica dillenii* der Silbergrasflur (*Corynephoretum canescentis veronicetosum dillenii*). Vgl. Tabelle 1, Spalte b

Durch Differentialarten kontinentaler Herkunft (*Veronica dillenii* [Karte 5] *Erysimum hieraciifolium* [Karte 6], optimales Auftreten von *Myosotis micrantha* und die sehr seltenen Arten *Spergula pentandra* und *Silene conica* ist eine Subassoziation gegen typische Corynephoreten unterscheidbar, die in Begleitung der Rednitz am vollständigsten entwickelt ist, aber auch im Bezirk der Abensberger Fluglande vorkommt und an der Heidenaaß zwischen Grafenwöhr und Mantel b. Weiden noch einige Vorposten hat. Auch die Mooschicht wird gegenüber der typischen Silbergrasflur reicher an etwas anspruchsvolleren Arten. *Abietinella abietina* und das als Kalkzeiger geltende *Rhytidium rugosum* — beide sonst an spätere Stadien gebunden — treten hier schon in die Silbergrasflur ein. Entscheidend für die Ausbildung der Subassoziation scheint aber nicht höherer Kalkgehalt, sondern der größere Anteil von Feldspat, Glimmer oder auch von Feinerde zu sein.

Diese Subassoziation ist vielleicht noch in Ausbreitung begriffen, und zwar vor allem durch Wanderung von *Veronica dillenii* entlang der Rednitz nach Norden. Nördlichster Fundort der Pflanze war für Schwarz (1897) noch Erlangen, jetzt hat sie sich auch bei Baiersdorf eingefunden. Daß ein Übersehen zur damaligen Zeit vorliegt, ist nicht wahrscheinlich, da dieser Fundort identisch mit dem südlichsten Vorkommen der *Silene otites* im Mittelfränkischen Becken ist, der damals bekannt war und sicher öfters aufgesucht wurde. Allerdings ist *Veronica dillenii* nur während einer kurzen Zeit des Jahres auffindbar und im vorigen Jahrhundert meist nicht von der viel weiter verbreiteten *Veronica verna* unterschieden worden, sodaß hier keine sichere Entscheidung möglich ist. Die Gesellschaft stellt offenbar einen Übergang vom typischen Corynephoretum zum Corynephoretum androsacetosum des Mainbezirks dar, mit dem sie nur deshalb nicht vereinigt werden kann, weil sich *Veronica dillenii* und *Androsace septentrionalis* im Gebiet anscheinend vollständig ausschließen und auch die Folgegesellschaften recht unterschiedlich sind. Auch das später zu besprechende Arealtypenspektrum zeigt die erwähnte Zwischenstellung.



Im übrigen macht aber das Vorkommen von *Veronica dillenii* in dem Festuceto-Corynephorum, das Aszód (1936)* und Soó aus dem Nyírség beschreiben, eine Zusammengehörigkeit wahrscheinlich, da Dillens Ehrenpreis dort zusammen mit *Myosotis micrantha*, *Silene conica* und *Corynephorus canescens*, aber auch in Gesellschaft von *Alyssum gmelini* und *Eryngium campestre* auftritt, also mit Arten, die bei uns die auf das Corynephorum androsacetosum folgende Gesellschaft charakterisieren**. Die Aufnahmen von Aszód und die von Soó (1939) enthalten auch *Minuartia viscosa*, die Schwarz (1901, p. 1315) noch für sandige Heiden bei Gebersdorf angibt und die sich damals wohl ebenfalls unserer Subassoziation angeschlossen hatte. Die Pflanze ist dort anscheinend nicht mehr vorhanden. Interessant ist aber, daß gerade im Umkreis ihres Fundortes eine starke Häufung kontinentaler Elemente in Erscheinung tritt. *Festuca sulcata*, *Centaurea rhenana*, *Carex praecox*, *Poa bulbosa* werden hier immer wieder aufgefunden, wenn auch zum Teil nur vorübergehend. Schließlich wurde dort neuerdings auch *Artemisia austriaca* beobachtet, und zwar in sehr guter Entwicklung und nicht gartenflüchtig (Hohenester 1958). Da es sich um einen aufgelassenen Truppenübungsplatz handelt, ist an Verschleppungen zu denken, für die Klärung der ökologischen Ansprüche unserer Subassoziation ist aber bedeutsam, daß auch Stickstoffanreicherung, nicht nur erhöhter Kalkgehalt zu verstärktem Anteil einzelner kontinentaler Elemente führen kann.

Die Bodenprofile unter der Subassoziation unterscheiden sich nur wenig von denen des typischen Corynephorum. Jedoch geht auch hier oft ein reines Silbergras-Stadium voraus, sodaß die Gesellschaft meist schon eine etwas fortgeschrittene Phase darstellt. Dies wird aus dem Vergleich der Spalten a und b der Tabelle I deutlich ersichtlich. *Scleranthus perennis*, *Thymus serpyllum s. str.* und *Sedum reflexum* gehören hier schon zu den stetigeren Arten. Demgemäß ist auch der graue, humose Horizont oft schon stärker ausgebildet als in initialen Corynephoreten im strengsten Sinne. Unsere Subassoziation steht bereits im Übergang zur Helichrysum-Subass. des Armerio-Festucetum. Charakteristisch ist aber auch hier immer noch der reiche Anteil der Therophyten.

Eine Silbergrasflur, die *Veronica dillenii* enthält, findet sich auch in den Cevennen auf Granitgrus (Braun-Blanquet 1915). Sie ist selbstverständlich stärker von mediterranen und mediterran-atlantischen Elementen getragen. Auch im Oberelsaß kommt *V. dillenii* auf Grus von altem Gestein (Grauwackenschiefer) vor. Sie bildet dort zusammen mit *Asplenium*-Arten, aber auch mit *Potentilla arenaria* u.a. die „Bodensaure Felsheide“ (Issler 1951). Diese Vorkommen sind besonders deshalb hervorzuheben, weil sie zeigen, daß die Pflanze sicher auch bei uns befähigt war, über die warmen Granit- und Gneishänge entlang der Donaurandverwerfung in unser Gebiet einzuwandern.

ββ) Die Subassoziation mit *Androsace septentrionalis* der Silbergrasflur (*Corynephorum canescens androsacetosum septentrionalis*). Tabelle 1, Spalte c

Eine besonders auffallende, noch stärker kontinental getönte Ausbildung der Silbergrasflur findet sich im Mainbezirk auf kalkhaltigen Sanden. Sie ist durch das oft reichliche Auftreten des Nordischen Mannsschildes (Karte 12) gut charakterisiert. Das später zu schildernde Folgestadium, die *Iurinea*-Subass. des Armerio-Festucetum, hat in ihr seine typische Initiale. Schon frühzeitig treten auch einige Charakterarten dieser Gesellschaft in die Pionier-Silbergrasflur ein (*Alyssum gmelini*, *Festuca divalii*, *Iurinea cyanoides*), so daß ganz reine Ausbildungen schwer zu fassen sind. Der Anteil der Subatlantiker vermindert sich stark. *Teesdalia nudicaulis* und *Spergula vernalis* werden seltener und gehen in die besten Ausbildungen kaum mehr ein, finden sich allerdings überall benachbart.

Die Bodenentwicklung steht auf gleicher Stufe mit der bei der vorigen Subassoziation beschriebenen. Über die Beziehungen zwischen den beiden Gesellschaften wurde ebenfalls dort schon gesprochen.

Wie bei allen Silbergrasfluren liegt auch hier der Hauptaspekt im Frühjahr und wird durch Therophyten getragen, in diesem Fall vorwiegend durch die Differentialart *Androsace septentrionalis* selbst. Das häufige Eindringen von *Iurinea cyanoides* und auch *Stachys recta* kann sich noch in einem Spätsommeraspekt bemerkbar machen, der sehr auffällig ist, aber die Gesellschaft nicht eigentlich kennzeichnet, da es sich hier schon um Übergänge von der eigentlichen Initiale zur Halbschluß-Grasheide handelt.

Verwandt mit unserer Gesellschaft sind die ersten Phasen der *Festuca psammophila* — *Koeleria glauca* — Ass., die Klika (1931) aus dem mittleren Elbtal für Böhmen beschrieben hat. *Androsace septentrionalis* wird dort als Charakterart der Gesellschaft bezeichnet, hat aber wie bei uns nach den Aufnahmen Klikas auch in Böhmen wohl als typisch für Initialstadien zu gelten.

γ) Flechten-Silbergrasfluren (*Corynephorum cladinetosum*). Tab. 2

Flechtenstadien können aus allen besprochenen Subassoziationen der Silbergrasflur hervorgehen und unterscheiden sich dann jeweils nur unwesentlich. Allerdings ist bei der Ableitung der Succession hier immer Vorsicht geboten. Flechten-Silbergrasfluren entstehen offenbar weit häufiger sekundär nach Entwaldung als primär aus wirklich initialen Corynephoreten. Dafür spricht auch die

* Eine eigene Übersetzung dieser Arbeit wurde mir von Frau I. Markgraf-Dannenbergr zur Verfügung gestellt. Ich habe dafür auch hier nochmals zu danken.

** Auch im Marchfeld finden sich ähnliche Initialgesellschaften (vgl. Klika 1935).

Tatsache, daß *Cladonia* oft ein außerordentlich langsames Wachstum zeigt. Nienburg (1934) schätzt einen mehrere Dezimeter dicken *Cladonia*-Rasen auf 100 bis 200 Jahre. Wenn auch diese Werte vielleicht zu hoch erscheinen, so geht daraus doch hervor, daß Flechten im allgemeinen innerhalb normaler Successionsreihen gegenüber den Phanerogamen nicht über genügend Konkurrenzkraft verfügen, um den Ablauf der Entwicklung entscheidend stören zu können. Damit soll eine primäre Succession zu Flechtengesellschaften auf unseren Sanden nicht ganz geleugnet werden. Sie ist aber auf Standorte beschränkt, an denen die flechtenfreien Silbergrasfluren selbst schon als Dauergesellschaften zu betrachten sind, das heißt, hauptsächlich auf nährstoffarme Dünen. Sekundäre Flechtenstadien finden sich dagegen auch sonst häufig, wo durch längere Nadelholz-Monokultur eine erhebliche Bodenverarmung eingetreten ist.

In der Tabelle II sind beide Arten von Flechtenstadien der Silbergrasflur vereinigt, da sie sich floristisch kaum unterscheiden und ihre syngenetische Stellung meist nur aus dem Bodenprofil ablesbar ist.

Tabelle 2. *Corynephorum canescens cladinetosum*
(16 Aufnahmen)

C	<i>Corynephorus canescens</i>	V	a	<i>Rumex acetosella</i>	IV
C	<i>Teesdalia nudicaulis</i>	IV	a	<i>Hieracium pilosella</i>	IV
C	<i>Thymus angustifolius</i>	IV	a	<i>Festuca ovina vulgaris</i>	III
C	<i>Spergula vernalis</i>	II	a	<i>Agrostis tenuis</i>	II
C	<i>Ornithopus perpusillus</i>	I	a	<i>Luzula campestris vulgaris</i>	I
C	<i>Arnoseria minima</i>	I			
C	<i>Sarothamnus scoparius</i>	I		<i>Polytrichum piliferum</i>	V
				<i>Ceratodon purpureus</i>	IV
C+	<i>Sedum reflexum</i>	I		<i>Racomitrium canescens</i>	III
				<i>Polytrichum imiperinum</i>	II
aC	<i>Iasione montana</i>	V		<i>Hypnum cupressiforme ericetorum</i>	II
aC	<i>Filago minima</i>	II		<i>Dicranum spurius</i>	II
aC	<i>Quercus robur</i> jg.	II		<i>Ptilidium ciliare</i>	II
aC	<i>Hypochoeris radicata</i>	II		<i>Dicranum scoparium</i>	I
aC	<i>Calluna vulgaris</i>	II		<i>Dicranum undulatum</i>	I
aC	<i>Scleranthus perennis</i>	I			
aC	<i>Deschampsia flexuosa</i>	I		<i>Cornicularia aculeata</i>	V
				<i>Cladonia mitis</i>	IV
F+	<i>Orobanche alba</i>	I		— <i>verticillata</i>	IV
				— <i>furcata</i>	III
				— <i>uncialis</i>	III
aF?	<i>Festuca trachyphylla</i>	I		— <i>cornutoradiata</i>	III
aF	<i>Plantago sphaerostachya</i>	I		— <i>gracilis</i>	III
				— <i>silvatica</i> (incl. <i>tenuis</i>)	II
P	<i>Veronica dillenii</i>	I		— <i>alcicornis</i>	II
				— <i>macilenta</i>	II
P+	<i>Artemisia campestris</i>	III		— <i>chlorophaea</i>	II
P+	<i>Alyssum gmelini</i>	I		— <i>rangiferina</i>	II
				— <i>pyxidata</i>	I
aP	<i>Pinus silvestris</i> jg.	III		— <i>fimbriata</i>	I
aP	<i>Potentilla verna</i>	I		— <i>squamosa</i>	I
aP	<i>Trifolium arvense</i>	I		— <i>crispata</i>	I
				— <i>impexa</i>	I
				<i>Cetraria islandica</i>	II
N	<i>Carex ericetorum</i>	I		<i>Peltigera canina</i>	I

Flechten treten auch sonst in Silbergrasfluren und eigentlichen Grasheiden auf. Charakteristisch für unsere Subassoziation ist erst ein dichter Teppich von *Cladonien*, besonders aus der Untergattung *Cladina*, die strauchartigen Habitus zeigt. Fast stets mit ihnen vergesellschaftet ist *Cornicularia aculeata*. Dazu kommen an Moosen mit hoher Stetigkeit besonders *Polytrichum piliferum* und *Racomitrium canescens*. Die dazwischen eingestreuten *Corynephorus*-Horste zeigen bei sehr dichter Entwicklung der Bodenschicht manchmal verminderte Vitalität.

Der Flechtenbestand kann sich stellenweise fast völlig auf *Cornicularia* beschränken. Die Begründung für die Entwicklung einer solchen *Cornicularia*-Fazies dürfte in der Rauchentwicklung nahegelegener Fabrikanlagen gegeben sein, gegen die *Cornicularia* im Gegensatz zu den *Cladonien* anscheinend unempfindlich ist.

Wo es sich um abbauende Stadien handelt, treten oft zunächst noch Pflanzen auf, die dem Dicranopinetum oder einer Abbauphase nach Entwaldung angehören (*Carex ericetorum*, *Deschampsia flexuosa*, *Calluna vulgaris*, *Dicranum undulatum*, *D. spurium*, *D. scoparium*, *Ptilidium ciliare*). Außerdem zeigt vielleicht *Cladonia sylvatica* s. str. mehr die abbauende, *Cladonia mitis* mehr die aufbauende Entwicklung an.

Gemäß der verschiedenen Entwicklungsgeschichte der primären und der sekundären Phase zeigen die Böden verschiedenartige Profile. Flechtenstadien nach Entwaldung haben als Kennzeichen obenauf liegende, vielfach unterbrochene Rohhumusschichten, wobei sich sehr häufig eine gewisse Bindung der *Cladonien* an die Rohhumusreste zeigt. Auch Reste eines Bleichhorizonts sind meist erhalten, aber stets nur geringmächtig und i. d. R. dünner als in den benachbarten Wäldern. Die Flechten setzen also hier die humusabbauende Tätigkeit fort, die die vorausgehenden Stadien eingeleitet hatten.

Auf klar erkennbare Rohhumusschichten sind jedoch die *Cladonien* nicht angewiesen, wie die primären Stadien zeigen. Eine gewisse Humusanreicherung und auch eine bestimmte Bodenfeuchtigkeit scheint aber dafür notwendig, daß sich Flechten überhaupt einstellen. Sie können sich jedoch dann, wenn sie den Boden erst einmal mit einem dichten Teppich überzogen haben, auch auf sehr stark austrocknenden Böden anscheinend dauernd halten. So findet sich bei Astheim ein sehr dichter Flechtenbestand, der seine Erklärung darin findet, daß die Fläche, eine sehr flache Mulde, vor längerer Zeit einmal unter Wasser gesetzt wurde. Hier stellte sich in üppiger Entwicklung *Cladonia mitis* mit *Racomitrium canescens* zusammen ein, höhere Pflanzen fehlen stellenweise fast völlig. Unter solchen primären Flechtenstadien findet sich im Bodenprofil weder eine deutliche Rohhumusanreicherung noch ein Bleichhorizont. Die pH-Werte liegen aber stets deutlich niedriger als in den initialen Corynephoreten der Umgebung und die obersten Bodenschichten sind humoser als dort. Dies erklärt sich durch die humusauffangende Wirkung der Flechten- und Moospolster.

Angesichts der sehr erschwerten Keimung höherer Pflanzen sind solche Ausbildungen als Dauergesellschaften zu bezeichnen. Allerdings stellt sich auch hier mit der Zeit wieder Wald ein, da vereinzelte Stellen durch Tritt von Tieren usw. besonders während trockener Perioden doch immer wieder geöffnet werden. Solche Stellen bilden dann sogar ein bevorzugtes Keimbett der Föhre, wie das besonders in nicht ganz geschlossenen Flechten-Silbergrasfluren häufige Auftreten von Pinus-Keimpflanzen zeigt. Immerhin verläuft die Wiederbewaldung hier sehr langsam, da tiefere Bodenschichten nur noch nach anhaltenden Regenfällen überhaupt von Wasser erreicht werden, und deshalb die meisten Föhrenkeimlinge bald wieder absterben.

Von dem von Tüxen (1928 und 1937) beschriebenen nordwestdeutschen Corynephoretum cladonietosum unterscheidet sich unsere Gesellschaft nur wenig. *Cladonia verticillata* scheint bei uns stärker, *Cladonia impexa* schwächer vertreten zu sein.

Bei gesonderter Betrachtung der Bodenschicht, die indes im Rahmen unserer Untersuchung der Grasheiden nicht angebracht erscheint, wäre die Gesellschaft als Cladonietum mitis anzusprechen (vgl. dazu Klement 1950, 1952 und 1953). Gegenüber dem Namen „Corynephoretum cladonietosum“ scheint „C. cladinetosum“ charakteristischer, weil nicht so sehr die Gattung *Cladonia* insgesamt als vielmehr die Faziesbildung der Untergattung *Cladina* zu dem auffallenden Gepräge der Gesellschaft beiträgt.

Anhang: Die *Carex ericetorum*-Entwaldungsphase mit eindringender Silbergrasflur

Besonders auf kleineren Kahlschlagflächen und an Waldrändern treten oft Silbergrasfluren auf, die zwar schon deren typische Artenkombination zeigen, aber sehr deutlich als regressiv Stadien zu erkennen sind. Sie werden vornehmlich durch *Carex ericetorum* gekennzeichnet, zeigen ihre syngenetische Stellung aber auch durch andere Arten an, die bei uns vornehmlich Waldpflanzen sind, da sie nur dort die klimatisch gemäßigten Bedingungen ihrer eigentlichen Heimat antreffen (*Calluna vulgaris*, *Sarothamnus scoparius*). Im Bereich der Bodenwöhler Bucht findet sich auch *Arctostaphylos uva-ursi* in solcher Gesellschaft und bildet dort dichte geschlossene Teppiche.

Das Zusammentreffen von *Carex ericetorum* als einer kontinentalen Waldsteppenpflanze (Meusel 1943) mit mehr ozeanisch gebundenen Pflanzen, wie *Calluna* und *Sarothamnus*, zeigt wieder deutlich die Übergangstellung des Gebiets, die auch schon dadurch deutlich wird, daß Heidekraut und Besenginster bei uns nur im Wald bessere Entwicklung zeigen oder wenigstens meist an Waldränder gebunden sind. *Calluna* hält sich zwar nach Entwaldung noch recht lange, zeigt aber nach kurzer Steigerung der Vitalität infolge Belichtung bald, daß sie den Klimaextremen offener Sande auf die Dauer nicht gewachsen ist. Auch der Besenginster ist außerhalb der Wälder nur durch sein großes Regenerationsvermögen für eine gewisse Zeit lebensfähig. Seine oberirdischen Teile erfrieren in jedem kälteren Winter. So mächtige Formen wie z.B. in Nordwestdeutschland zeigen beide auch an den günstigsten Standorten in unserem Gebiet nicht.

Aus den Bodenprofilen ist der sekundäre Charakter dieser Stadien leicht abzulesen. Soweit sie nicht allzusehr gestört sind, zeigen sie deutlich die Merkmale der vorangegangenen Waldböden, die meist podsolierte Braunerden sind, während zu Primärpodsolen mehr die vorhin beschriebene Flechten-Silbergrasflur gehört.

II. Schafschwingel-Grasheiden auf Quarzsand (*Armerio-Festuceta*). Tabelle 3

Mit fortschreitender Ruhigstellung der Sande erlahmt die Konkurrenzskraft des Silbergrases und die typischen Therophyten der Corynephoreten finden nicht mehr genug offene Stellen zu ihrer Entwicklung. Dabei dürfen nicht nur die Verhältnisse an der Oberfläche gesehen werden. Die sehr stark zunehmende Wurzelkonkurrenz muß sich ja besonders für einjährige Pflanzen, die auf rasches Wachstum ihrer zarten, ungeschützten Wurzeln angewiesen sind, störend bemerkbar machen. So zeigt sich ein Ansteigen des Anteils der Hemikryptophyten und Chamaephyten, sobald der

Tabelle 3. Armerio-Festucetum

		a	b	c	d			a	b	c	d
C	<i>Armeria elongata</i>	IV	V	V	II	F	<i>Asperula cynanchica</i>	.	I	IV	V
C	<i>Thymus angustifolius</i>	III	IV	V	IV	F	<i>Verbascum lychnitis</i>	II	I	II	.
C	<i>Corynephorus canescens</i>	IV	V	V	II	F	<i>Silene conica</i>	I	.	.	.
C	<i>Teesdalia nudicaulis</i>	II	I	I	.	F+	<i>Cerastium semidecandrum</i>	II	II	I	I
C	<i>Sarothamnus scoparius</i>	II	I	.	.	F+	<i>Echium vulgare</i>	III	I	III	.
C	<i>Ornithopus perpusillus</i>	I	.	.	.	F+	<i>Orobanche alba</i>	.	I	III	II
C	<i>Saxifraga granulata</i>	I	.	.	.	F+	<i>Satureia acinos</i>	.	I	II	.
C+	<i>Vicia lathyroides</i>	III	II	IV	.	F+	<i>Stachys recta</i>	.	I	II	.
C+	<i>Sedum reflexum</i>	II	III	V	.	F+	<i>Bromus erectus</i>	.	I	.	.
aC	<i>Iasione montana</i>	IV	V	V	III	F+	<i>Teucrium chamaedrys</i>	.	I	.	.
aC	<i>Scleranthus perennis</i>	IV	III	III	II	F+	<i>Alyssum alyssoides</i>	.	I	.	II
aC	<i>Herniaria glabra</i>	IV	I	II	I	F+	<i>Tunica saxifraga</i>	.	.	.	III
aC	<i>Hypochaeris radicata</i>	III	II	II	II	aF?	<i>Festuca trachyphylla</i>	IV	IV	II	.
aC	<i>Sedum boloniense</i>	II	II	II	.	aF	<i>Plantago sphaerostachya</i>	III	II	III	II
aC	<i>Filago minima</i>	III	I	I	.	aF	<i>Tunica prolifera</i>	III	III	III	.
aC	<i>Quercus robur</i> jg.	I	I	.	.	aF	<i>Medicago lupulina</i>	II	II	II	.
P	<i>Helicbrysum arenarium</i>	.	IV	II	.	aF	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	II	IV	.	II
P	<i>Festuca sulcata</i>	.	II	.	V	aF	<i>Arabidopsis thaliana</i>	II	.	.	.
P	<i>Viola rupestris</i>	.	.	.	III	aF	<i>Taraxacum laevigatum</i>	II	.	.	.
P	<i>Veronica prostrata</i>	.	I	.	I	aF	<i>Ranunculus bulbosus</i>	I	.	.	.
P	<i>Scabiosa canescens</i>	.	.	.	III	aF	<i>Ononis repens</i>	.	II	I	.
P	<i>Veronica dillenii</i>	.	I	.	.	aF	<i>Coronilla varia</i>	.	II	II	II
P	<i>Anemone pulsatilla</i>	.	I	.	.	aF	<i>Scabiosa columbaria</i>	.	I	.	I
P	<i>Festuca duvalii</i>	.	.	V	.	aF	<i>Helianthemum nummularium</i>	.	I	.	I
P	<i>Lurinea cyanoides</i>	.	.	II	.	S+	<i>Medicago minima</i>	I	II	II	II
P	<i>Androsace septentrionalis</i>	.	.	II	.	S+	<i>Poa angustifolia</i>	III	III	.	.
P	<i>Erysimum hieracifolium</i>	.	.	I	.	S+	<i>Berteroa incana</i>	II	I	III	.
P	<i>Avena pratensis</i>	.	.	.	III	S+	<i>Poa compressa</i>	II	I	.	I
P+	<i>Artemisia campestris</i>	IV	V	V	V	S+	<i>Holostemum umbellatum</i>	II	.	.	.
P+	<i>Koeleria gracilis</i>	II	II	IV	V	S+	<i>Poa bulbosa</i>	I	.	.	.
P+	<i>Pencedanum oroselinum</i>	I	II	II	II	S+	<i>Artemisia austriaca</i>	I	.	.	.
P+	<i>Silene oites</i>	.	III	V	I	S+	<i>Medicago falcata</i>	.	I	I	II
P+	<i>Phleum phleoides</i>	.	II	I	V	S+	<i>Asparagus officinalis</i>	.	I	II	I
P+	<i>Dianthus deltoides</i>	IV	I	.	.	S+	<i>Chondrilla juncea</i>	.	I	I	.
P+	<i>Carex praecox</i>	.	I	.	.	S+	<i>Eryngium campestre</i>	.	.	IV	.
P+	<i>Veronica teucrium</i>	.	I	.	.	S+	<i>Euphorbia seguieriana</i>	.	.	I	.
P+	<i>Centaurea scabiosa</i>	.	I	.	.	S+	<i>Centaurea rhenana</i>	.	.	.	I
P+	<i>Cytisus ratisbonensis</i>	.	I	.	.	H	<i>Melilotus albus</i>	.	.	.	II
P+	<i>Alyssum gmelini</i>	.	.	V	.	aL	<i>Euphrasia officinalis</i>	.	II	.	I
P+	<i>Orobanche arenaria</i>	.	.	II	.	a	<i>Rumex acetosella</i>	V	V	V	IV
P+	<i>Aster linosyris</i>	.	.	I	.	a	<i>Hieracium pilosella</i>	V	V	II	V
P+	<i>Allium senescens</i>	.	.	I	.	a	<i>Achillea millefolium</i>	V	IV	V	IV
P+	<i>Veronica spicata</i>	.	.	.	V	a	<i>Sedum acre</i>	III	III	II	V
P+	<i>Seseli annuum</i>	.	.	.	IV	a	<i>Cerastium arvense</i>	V	III	II	IV
P+	<i>Filipendula hexapetala</i>	.	.	.	II	a	<i>Trifolium campestre</i>	IV	II	III	II
aP	<i>Trifolium arvense</i>	IV	V	V	V	a	<i>Agrostis tenuis</i>	IV	II	II	III
aP	<i>Potentilla verna</i>	IV	IV	III	III	a	<i>Festuca ovina vulgaris</i>	V	IV	.	III
aP	<i>Dianthus carthusianorum</i>	II	III	V	V	a	<i>Thymus pulegioides</i>	III	III	I	I
aP	<i>Euphorbia cyparissias</i>	II	II	II	IV	a	<i>Silene cucubalus</i>	II	I	II	II
aP	<i>Pimpinella saxifraga</i>	III	II	II	IV	a	<i>Campanula rotundifolia</i>	II	.	I	III
aP	<i>Potentilla argentea</i>	III	II	IV	I	a	<i>Luzula campestris vulgaris</i>	III	.	.	.
aP	<i>Galium verum</i>	III	II	II	IV	a	<i>Erophila verna</i>	II	.	.	.
aP	<i>Erigeron acer</i>	I	II	.	IV	a	<i>Filago arvensis</i>	II	.	.	.
aP	<i>Carex caryophyllea</i>	III	I	.	III	a	<i>Bromus mollis nanus</i>	I	.	.	.
aP	<i>Myosotis micrantha</i>	I	II	I	.	a	<i>Festuca rubra</i>	I	II	.	.
aP	<i>Veronica verna</i>	II	II	I	.	a	<i>Trifolium repens</i>	II	I	.	.
aP	<i>Pinus silvestris</i> jg.	II	II	.	.	a	<i>Erigeron canadensis</i>	I	I	.	.
aP	<i>Sanguisorba minor</i>	.	I	.	.	a	<i>Plantago lanceolata</i> typ.	IV	II	II	.
aB	<i>Thesium alpinum</i>	.	I	.	.	a	<i>Sedum maximum</i>	.	I	.	.

Tabelle 3 (Fortsetzung)

	a	b	c	d		a	b	c	d
<i>Brachythecium albicans</i>	IV	II	III	II	<i>Dicranum undulatum</i>	.	I	.	.
<i>Abietinella abietina</i>	III	III	III	V	<i>Cladonia furcata</i>	I	III	IV	III
<i>Ceratodon purpureus</i>	IV	II	III	IV	„ <i>mitis</i>	I	II	II	I
<i>Hypnum cupressiforme</i>	III	III	III	III	„ <i>pyxidata</i>	I	II	.	II
<i>Rhytidium rugosum</i>	I	II	IV	III	„ <i>alcicornis</i>	.	I	III	.
<i>Syntrichia ruralis</i>	IV	II	II	III	„ <i>uncialis</i>	.	I	.	.
<i>Racomitrium canescens</i>	I	III	III	I	„ <i>verticillata</i>	.	I	.	.
<i>Polytrichum piliferum</i>	I	II	II	I	<i>Peltigera canina</i>	III	II	.	II
<i>Polytrichum juniperinum</i>	II	II	.	II	„ <i>rufescens</i>	.	I	III	II
<i>Pleurozium schreberi</i>	.	I	.	.	<i>Cornicularia aculeata</i>	II	I	III	I

- a = *Armerio-Festucetum typicum* (17 Aufn.),
 b = „ „ *helichrysetosum arenarii* (23 Aufn.)
 c = „ „ *inrineetosum cyanoidis* (10 Aufn.)
 d = „ „ *veronicetosum spicatae* (5 Aufn.)

Schlußgrad des Bestandes steigt. Gleichzeitig verändert sich das Bodenprofil im Sinne einer Zunahme der Humusmenge im Oberboden und einer Vertiefung des humosen Horizonts. In den ersten Übergangsstadien („Halbschluß-Grasheiden“) können die A-Horizonte noch unter 5 cm betragen, in „Vollschluß-Grasheiden“ sind sie meist zwischen 10 und 20 cm mächtig. Dabei setzt jedoch nirgends eine stärkere Versauerung ein, da in unserem Klima auf sommerwarmen Standorten außerhalb des Waldes kein Rohhumus gebildet wird. Es entstehen braunerdeähnliche Profile mit allmählichem Übergang eines gelbbraunen B-Horizonts in den unveränderten gelblichen Sand, die aber durch ihre schärfer begrenzten A-Horizonte von typischen braunen Waldböden etwas verschieden sind.

Charakteristisch für alle unsere Halbschluß- und Vollschluß-Grasheiden ist die zunehmende Dominanz von *Festuca ovina* (im weitesten Sinne).

Der Schafschwingel tritt dabei aber in sehr verschiedenen Unterarten und Varietäten in Erscheinung, deren Rolle erst dann vollständig geklärt werden kann, wenn die von Markgraf-Dannenberg (1958) angekündigte Bearbeitung des Formenkreises von *Festuca sulcata* vorliegen wird. *Festuca ovina* ssp. *euovina* var. *vulgaris* Koch beteiligt sich überall, hat aber ihren eigentlichen Schwerpunkt erst in lichten Föhren- und Föhren-Eichen-Beständen. Dagegen kann *F. ovina* ssp. *sulcata* var. *trachyphylla* (Hack.) Mgf.-Dbg. als Charakterart der Armerio-Festuceta betrachtet werden. In Dolomitsand-Grasheiden haben wir sie nicht feststellen können, dort herrscht *F. ovina sulcata*, anscheinend meist in der ssp. *sulcataeformis* Mgf.-Dbg. vor, wird aber meist von *F. longifolia* Thuill. begleitet oder sogar ganz ersetzt. *F. sulcata* tritt auch im Quarzsandgebiet auf, ist aber hier auf nährstoffreichere Substrate beschränkt. Im Mainbezirk übernimmt *F. ovina* ssp. *sulcata* var. *duvalii* St-Yves die beherrschende Rolle. Echte, also fast oder ganz grannenlose *F. ovina* ssp. *euovina* var. *capillata* Lam. ist im Mittelfränkischen Becken sehr selten, sie hat wohl nur in der Oberpfalz größere Bedeutung. Im einzelnen bestehen mannigfache Übergänge zwischen diesen Formen. Die Verhältnisse sind also ähnlich denen, die Kozłowska (1925) aus Polen geschildert hat. Nach Markgraf-Dannenberg liegt Auslese von ökotypenähnlichen Sippen vor (l. c.).

Weitere Charakterarten der Schafschwingel-Quarzsand-Grasheiden insgesamt sind (für Halbschluß- und Vollschluß-Grasheiden):

- Armeria elongata* (Karte 9)
Vicia lathyroides (Karte 8)
Dianthus deltoides
Herniaria glabra,

sowie eine Reihe von Arten, die schon frühzeitig auch in Silbergrasfluren auftreten, aber erst hier ihre beste Entwicklung zeigen:

- Scleranthus perennis*
Sedum reflexum
Potentilla argentea
Trifolium arvense
Thymus serpyllum s. str. (= *Tb. angustifolius*) (Karte 7)
Iasion montana
Filago minima
Brachythecium albicans.

Das Armerio-Festucetum erscheint in 4 Ausbildungen, die z. T. als Übergänge von der Halbschluß- zur Vollschluß-Entwicklung anzusehen sind, z. T. aber auch als lokalbedingte oder auf historische Gründe zurückzuführende Subassoziationen:

- α) Die Subass. von *Helichrysum arenarium* und *Silene otites* (Armerio-Festucetum helichrysetosum arenarii),
- β) Die Subassoziation von *Iurinea cyanoides* und *Alyssum gmelini* (A.-F. iurineetosum cyanoidis),
- γ) Die Subass. von *Veronica spicata* und *Scabiosa canescens* (A.-F. veronicetosum spicatae),
- δ) Die „typische“ Subassoziation. Sie kann auch als Entwicklungsstadium den anderen Subassoziationen folgen und leitet häufig schon zu Weiderasen über, ist deshalb erst am Schluß zu schildern.

α) Die *Helichrysum-Quarzsand-Grasheide* (*Armerio-Festucetum helichrysetosum arenarii*). Tab. 3, Spalte b

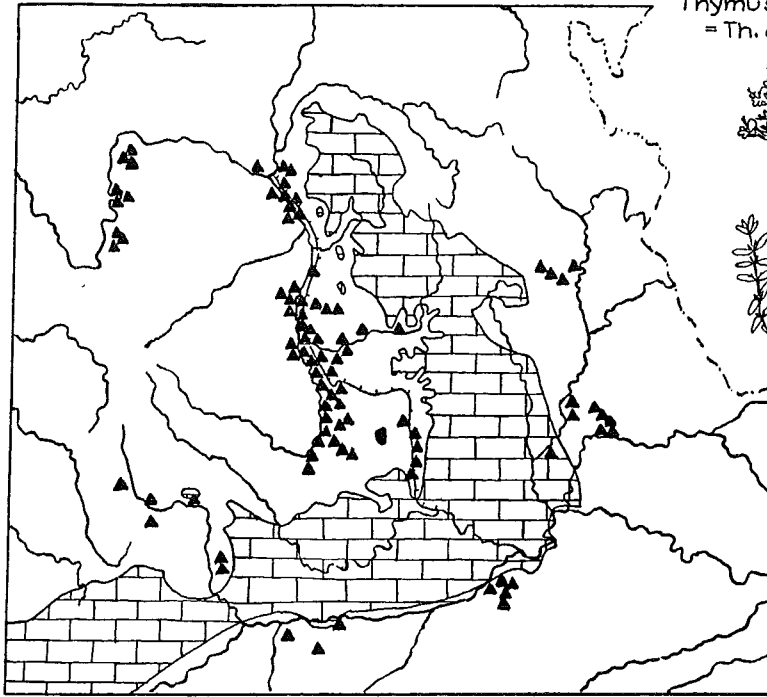
Diese Gesellschaft könnte ebensogut noch zu den Corynepforeten gestellt werden, wenigstens was den ersten Eindruck betrifft. Vor allem zu dessen stärker kontinentaler Ausbildung mit *Veronica dillenii* bestehen sehr deutliche Beziehungen. Jedoch ist durch *Helichrysum arenarium* (Karte 10) immerhin eine Entwicklungsphase gekennzeichnet, die sich auch durch das Zurücktreten der besten Charakterarten der Silbergrasflur (*Spergula vernalis*, später auch *Teesdalia nudicaulis*) sowie durch die beginnende Beteiligung von *Armeria elongata* und anderen typischen Arten der Folgegesellschaften von den ersten Initialen klar abhebt. Als Assoziation im Sinne von Braun-Blanquet (1951) läßt sich die Gesellschaft deshalb nicht fassen, weil die Arten, die sie vom Corynepforetum und vom typischen Armerio-Festucetum abheben, allzu lokale Geltung als Charakterarten hätten. *Helichrysum* ist bei uns für Dolomitsande charakteristischer als für Quarzsande. *Silene otites* hat ihren Schwerpunkt im Gebiet mehr in der Steppenheide der südlichen Frankenalb (vgl. Gauckler 1938). Überdies haben diese beiden Differentialarten unterschiedliche Bedeutung. *Helichrysum arenarium* findet sich im ganzen Quarzsandgebiet zerstreut, *Silene otites* tritt dagegen innerhalb des Mittelfränkischen Beckens erst unterhalb von Baiersdorf in die Gesellschaft ein. Diese wird dort allgemein reicher und gewinnt stärkere Beziehungen auch zur Dolomitsand-Grasheide. Diese Anklänge verstärken sich auch im Abensberger Bezirk und ganz besonders dort, wo Sand über Malmgesteinen abgelagert wurde.

Typisch für die *Helichrysum*-Subassoziation sind Deckungsgrade der Feldschicht zwischen 50 und 70%. Die Bodenschicht aus Moosen und Flechten ist stellenweise ziemlich dicht. Zu einem vollständigen Schluß der Vegetationsdecke kommt es bei diesem Stadium jedoch sehr selten. Es darf angenommen werden, daß die Konkurrenzkraft von *Helichrysum* vor allem im Ertragen der starken Erwärmung der Bodenoberfläche begründet liegt. Die dichte Behaarung erscheint dann in erster Linie als Schutz gegen übermäßige Bestrahlung. Die extreme Erwärmung, die das Mikroklima in kontinentaler Richtung verschiebt, hört bei dichtem Bestandsschluß auf und damit verändert sich auch das Arealtypenspektrum, das in unserer Subassoziation noch starke kontinentale Tönung zeigt, in Richtung auf die subatlantische Komponente, die dann das „typische“ Armerio-Festucetum auszeichnet.

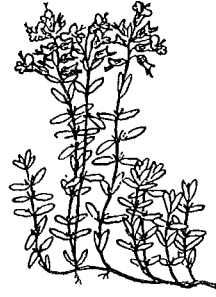
Bevorzugtes Substrat der Subass. sind die Terrassensande. Flugsande sind meist allzu nährstoffarm und werden deshalb nur dort aufgesucht, wo dies nicht gilt, das heißt im Abensberger Bezirk und im Mainbezirk. Damit scheiden Primärpodsole als zugehörige Bodenprofile aus. Es liegen stets AC-Profile mit noch schwach ausgeprägter Braunerdetendenz unter der Gesellschaft oder auch die auf p. 41 erwähnten „überarbeiteten“ Braunerden, die dann einen etwas mächtigeren jungen A-Horizont zeigen als die entsprechenden Bodenprofile der Silbergrasflur. In beiden Fällen geht die Mächtigkeit der humosen Schicht nur selten über 10 cm hinaus, Rohhumusbildung findet sich nirgends. Starke Besonnung und Trockenheit sind wesentliche Bedingung für die Konkurrenzfähigkeit gerade dieser Subassoziation. Sie ist daher ganz auf flache und südlich (S, SW, SE) exponierte Standorte beschränkt. Dasselbe gilt übrigens auch für das Auftreten von *Helichrysum arenarium* im Dolomitsandbereich.

Der charakteristische Aspekt ist durch die Blüte der Sandstrohlblume gegeben (Juli bis September). *Thymus serpyllum*-Polster, *Iasione montana*, *Armeria elongata*, *Dianthus carthusianorum* tragen dazu bei, daß nicht nur ein Frühlingsaspekt für Abwechslung sorgt, sondern daß auch eine Sommer- und Herbstfärbung die Grasheide belebt, wie sie schöner auf so armen Sanden kaum geboten werden kann.

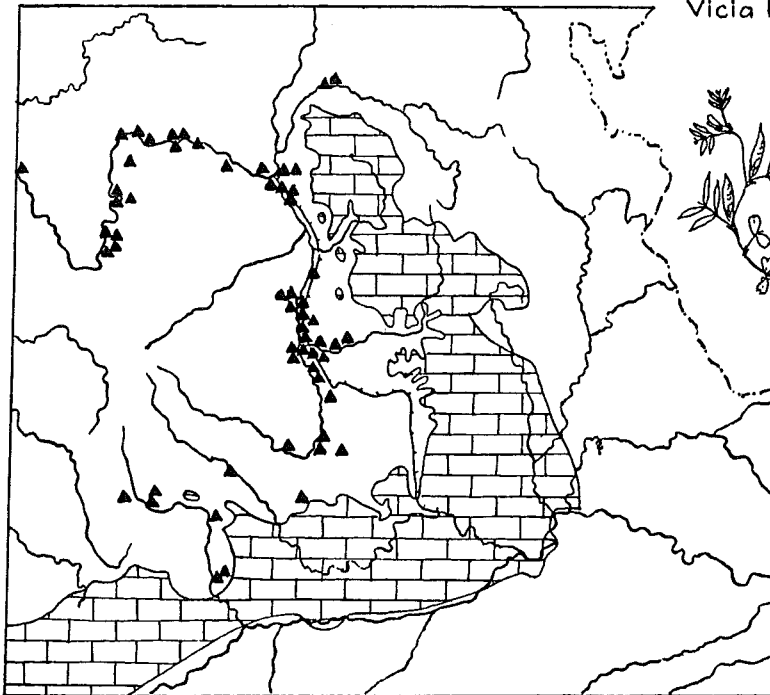
Gerade diese Stellen in unserer Heimat wären dringend eines Schutzes bedürftig. *Helichrysum arenarium* ist seit Schnitzleins Tagen in beträchtlichem Maße zurückgegangen. Damals wurde für die Schwalbsande im Ries angegeben, daß dort „Kräutersammler . . . alljährlich 10 Pfund Blüten einsammeln“. Weiterhin zeigte sich die Pflanze, die wohl zu den schönsten unserer Heimat gehört, „in ungeheurer Menge gegen Wendelstein, Nürnberg, Fürth, Erlangen usf.“



Thymus serpyllum L. s. str.
= *Th. angustifolius* Fritsch



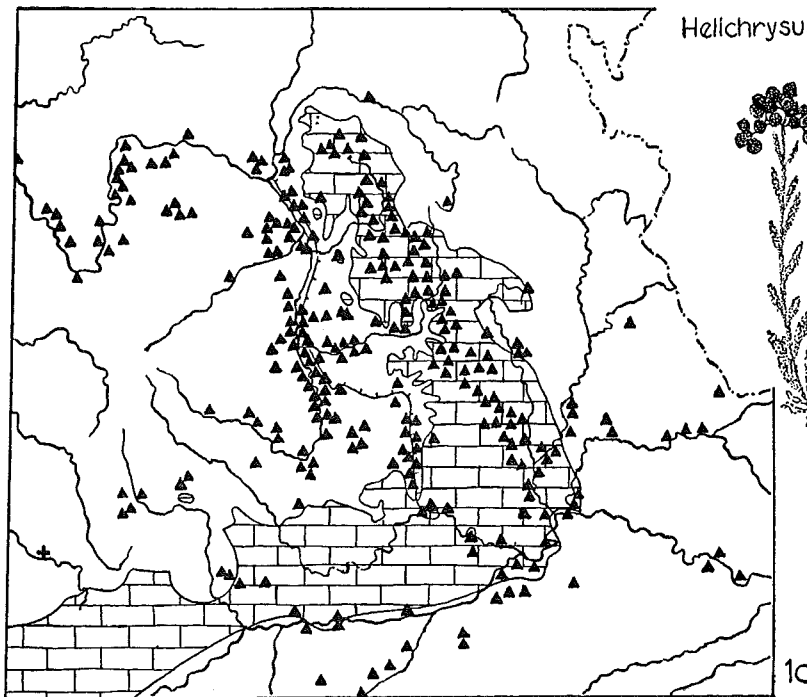
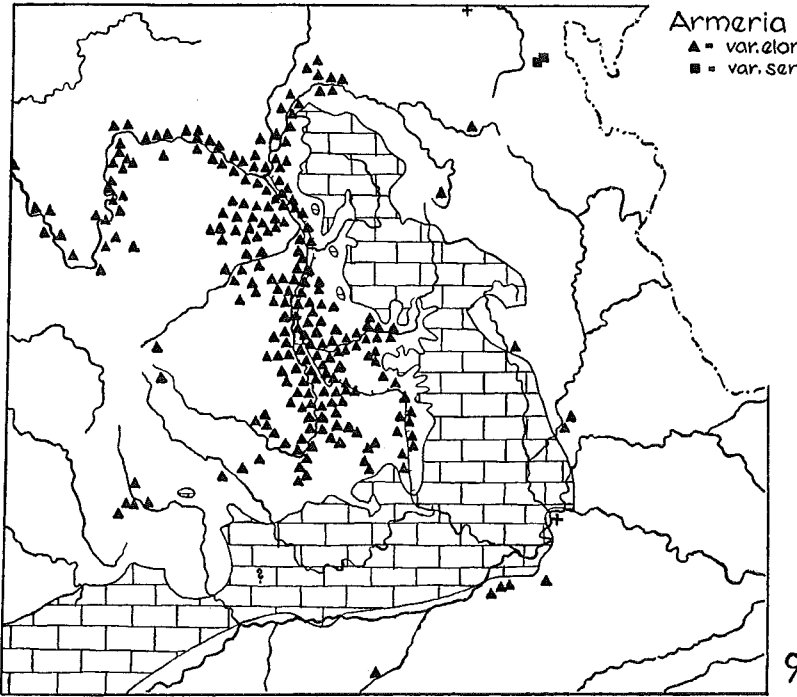
7



Vicia lathyroides L.



8



(Schnizlein und Frickhinger 1848). Heute ist von einer solchen Pracht nirgends mehr etwas zu spüren. Vielfach sind die großen Sandflächen entweder der Aufforstung oder dem Ausbau der Siedlungen zum Opfer gefallen. Aber auch an wenig beeinflussten Standorten muß wohl ein bedeutender Rückgang der Pflanze angenommen werden, so daß sie heute im Mittelfränkischen Becken schon fast als selten gelten kann, wenigstens in dessen südlichen Teilen. Hier kann an einer Erklärung durch zunehmende Verarmung der Böden und daher erhöhte Konkurrenzkraft subatlantischer Pflanzen nicht ganz vorbeigegangen werden. Einen gewissen Anteil an der Ausrottung mag die Verwendung der Pflanze für Tee und auch im Brauchtum (bes. am Wochenbett, Marzell 1924) haben. Aber eine Art, die um Erlangen einmal „in arenosis apricis circa urbem frequens“ war (Schweigger und Körte 1811), haben wohl auch die eifrigsten Kräutersammler nicht auf die wenigen Fundorte beschränken können, die hier heute noch bestehen.

Auf gleicher Entwicklungshöhe wie unsere Subass. steht die „Degenerationsphase zum *Festuca-Thymus*-Rasen“ (*Festuca ovina-Thymus angustifolius*-Ass.), die Tüxen 1928 beschrieben hat. Diese ist jedoch unserer Gesellschaft gegenüber stark verarmt. Gewisse Beziehungen bestehen auch zur „Pelouse siliceuse à *Corynephorus canescens* et *Koeleria cristata gracilis*“ im Vexin français (Allorge 1921/22), wo *Silene otites* trotz sonst stärker atlantischer Tönung der Gesellschaft ebenfalls größeren Anteil nimmt. *Armeria plantaginea* vikariiert dort für *Armeria elongata*.

β) Die *Iurinea-Grasheide* des Mainbezirks (*Armerio-Festucetum iurineetosum cyanoidis*). Tabelle 3, Spalte c

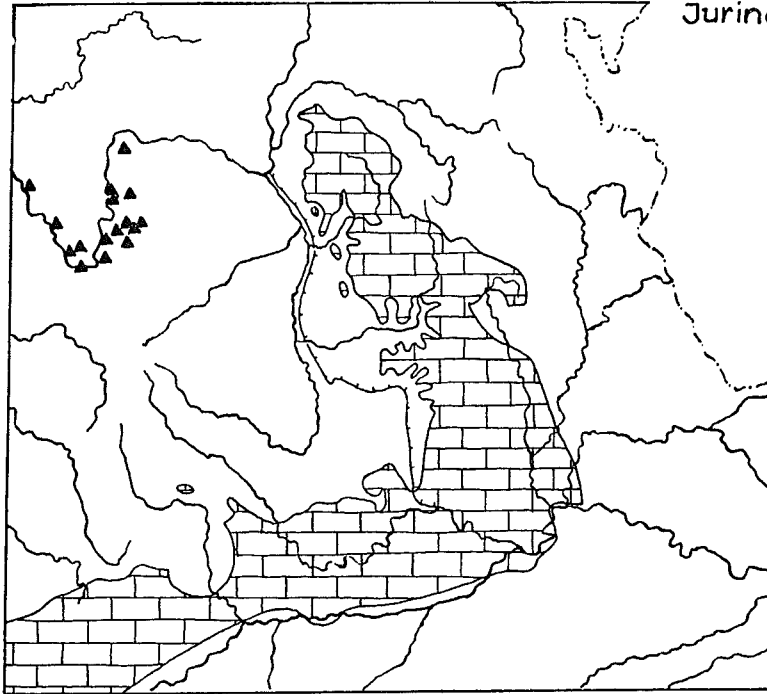
Die halbgeschlossene Grasheide der Sandgebiete im Mainbezirk südlich Schweinfurt zeigt bemerkenswerte Änderungen gegenüber der des Mittelfränkischen Beckens, die sich schon in der durch *Festuca duvalii* bedingten graublauen Färbung des Bestandes bemerkbar machen. Als Differentialarten sind zu bezeichnen: *Iurinea cyanoides* (Karte 11), *Festuca sulcata duvalii*, *Alyssum montanum* ssp. *gmelini*, *Orobancha arenaria*, *Eryngium campestre*. Sie kommen innerhalb unserer Quarzsandgebiete ausschließlich hier vor. Nur *Orobancha arenaria* wurde auch im Rednitzbecken zwischen Pettstadt und Strullendorf aufgefunden (Herr Meyer, Bamberg mdl.) und zeigt die vermittelnde Stellung des untersten Teils des Rednitzbeckens an. Diese wird auch dadurch deutlich, daß *Silene otites* und *Stachys recta* von hier zum Mainbezirk hin zunehmende Bedeutung in der Halbschluß-Grasheide erreichen, sowie durch das Vorkommen von *Androsace septentrionalis* noch bei Strullendorf.

Am besten ausgebildet ist die Subassoziaton in der Umgebung von Volkach am Main auf den sogenannten Astheimer Sanden und beim Gut Elgersheim bei Fahr.

Früher waren auch um Großlangheim sehr schöne Bestände vorhanden. Sie sind größtenteils einem Panzerübungs-gelände zum Opfer gefallen. Die besten Stellen bei Elgersheim wurden in den letzten Jahren durch Planiermaschinen vernichtet, eine große Fläche zwischen Astheim und Escherndorf ist durch Sandgrubenbetrieb nahezu restlos zerstört. Auf dem schönsten Bestand bei Astheim hat man, erfreulicherweise ohne Erfolg, Pappelkulturen errichtet. Dies waren die besten der Bestände. Nur die „Astheimer Sande“ 1 km südwestlich Astheim bei Volkach könnten vielleicht noch erhalten werden, wenn rasch Hilfe kommt. Sonst wird diese schönste Form unserer Quarzsand-Grasheiden in wenigen Jahren verschwunden sein.

Die Subassoziaton steht, was die Deckungsgrade der Feldschicht und die Mächtigkeit des obersten humosen Horizonts betrifft, etwa auf der Höhe der eben beschriebenen *Helichrysum*-Subassoziaton. Dem entspricht auch die noch starke Beteiligung von *Corynephorus canescens* und die (früher auch hier sicher noch höhere) Stetigkeit von *Helichrysum*. Die Subassoziaton zeichnet sich aber durch noch stärkere kontinentale Tönung aus. Alle Differentialarten sind solcher Herkunft und auch sonst nimmt der Anteil von Arten zu, die östlichen Verbreitungsschwerpunkt haben (neben *Helichrysum* und *Silene otites* z. B. *Stachys recta*, *Orobancha alba*, *Koeleria gracilis*, um nur die stetigsten zu nennen). Immerhin bleibt ein ausreichender subatlantischer Anteil, um die Gesellschaft als Subassoziaton dem *Armerio-Festucetum* zuzuordnen. Dieser Anteil tritt aber dann dort, wo die Gesellschaft noch besser charakterisiert ist, nämlich im Mainzer Becken, noch weiter zurück. In dem dort von Volk (1930) u. a. beschriebenen *Iurineo-Koelerietum glaucae* erreicht mit weiterer Zunahme „sarmatischer Einstrahlungen“ (im Sinne Braun-Blanquets 1928) der kontinentale Charakter der Quarzsand-Grasheide für Süddeutschland seinen Höhepunkt, vom Mainzer Becken aus nimmt er ziemlich stetig nach dem Rednitzbecken zu ab, was wir teilweise der zunehmenden Feuchtigkeit des Klimas und der dadurch verstärkten Auslaugung der Böden, aber auch dem von vornherein geringeren Kalkanteil der Sande zuschreiben können. Die Maintal-Ausbildung stellt somit die vollständigste Form der Quarzsand-Grasheide für unser Gebiet dar und von hier aus muß daher auch das Verständnis der gesamten Gesellschaft seinen Ausgang nehmen.

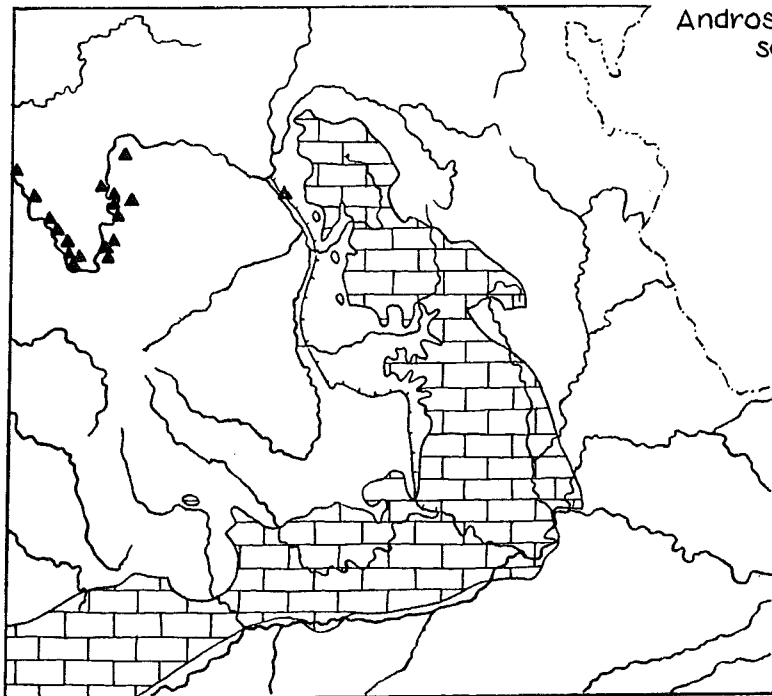
Überall treten uns Sand-Grasheiden als Kontakt- und Ersatzgesellschaften von Föhrenwäldern entgegen. In weiterem Sinne gehören alle diese Waldgesellschaften den *Dicrano-Pineten* an und stehen in verwandtschaftlicher Beziehung zu den Föhren-Steppenwäldern Osteuropas. Echte Reliktstandorte sind zwar innerhalb des Quarzsandbereichs infolge intensiver Forstwirtschaft kaum mehr erhalten, aber es wird besonders im Volkacher Bezirk, wo fast alle Arten unserer *Iurinea*-Subassoziaton auch in die Feldschicht sehr lichter Föhren- und Föhren-Eichen-Wälder eintreten, ihre ursprüngliche Zugehörigkeit recht klar. Im Maintal, wo die kontinentalen Verhältnisse ihre schärfste Ausprägung erlangen, ist auch die ehemalige Begleitflora der Föhren-Sandsteppenwälder am besten



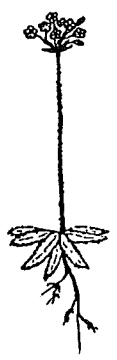
Jurinea cyanoides
(L.) Rchb.



11



Androsace septentrionalis L.



12

erhalten, während im Nürnberger Becken die Auswaschung der Sande schon so starke Fortschritte gemacht hat, daß ein sichtlicher Schwund der kontinentalen Elemente, die auch hier früher in höherem Maße vorhanden waren, das Bild stärker verwischt hat. Eine solche Verarmung hat sich noch im vergangenen Jahrhundert für einige Arten beobachten lassen. Für *Helichrysum arenarium* wurde sie erwähnt. Aber auch *Silene otites* war zu Beginn des vorigen Jahrhunderts noch bei Nürnberg vorhanden (Winterschmidt 1817 ff.). *Astragalus arenarius*, der hier ebenfalls bis in unser Jahrhundert hinein noch vorkam, war allerdings nur eine episodische Erscheinung längs Eisenbahnen und sandigen Wegen (Gauckler mdl.). Schließlich war auch *Alyssum montanum* früher bei Erlangen und Roth auf Sand vorhanden.

Übrigens beschränkt sich der Rückgang solcher Begleitpflanzen des Föhren-Steppenwalds nicht auf das Nürnberger Becken. So war z. B. um die Mitte des vorigen Jahrhunderts *Dracocephalum rivosbiana* bei Großlangheim festgestellt (Schenk 1848), auch Hanemann (1934) und Ade (1941) geben die Pflanze noch an. Sie ist hier jetzt wohl dem Truppenübungsplatz zum Opfer gefallen. Aber auch die Angabe für den Kapitelwald bei Grafenrheinfeld, an dessen Rand auch unsere Subassoziation noch vorkommt, konnte trotz intensiver Nachsuche durch Gauckler und den Verf. nicht mehr bestätigt werden.

Es ist zu betonen, daß dieser Schwund typischer Arten des kontinentalen Föhren-Steppenwalds nicht durch einen raschen Klimawechsel in jüngster Zeit bedingt sein muß. Es ist auch ohne eine solche Annahme nicht erstaunlich, daß sich solche Veränderungen innerhalb eines Jahrhunderts beobachten lassen, da 100 Jahre bei einem Gesamtzeitraum von etwa 8000 Jahren seit der frühen Wärmezeit sich schon auswirken dürften. Noch bedeutender scheint diese Zeitspanne, wenn sie im Verhältnis zu der seit Ende der Späten Wärmezeit (etwa um 800 oder 500 v. Chr.) verfloffenen Epoche — also der Epoche verstärkter Konkurrenz der Subatlantiker — gesehen wird. Im übrigen ist hier auch die Unterschreitung von Grenzwerten in Betracht zu ziehen, an denen die Verarmung des Substrats ein Ausmaß erreicht, das im kontinentalen Klima der Föhren-Steppenwälder wohl nie vorkommt. Der Einfluß der Kulturtätigkeit allein scheint jedenfalls für eine Erklärung der auffallenden Rückgänge, die gerade das Waldsteppenelement erlitten hat, nicht ganz zu genügen.

Die Subassoziation mit *Iurinea cyanooides* (als die ursprüngliche Sand-Grasheide im Quarzsandbereich des Main- und Rednitzbezirks) wäre demnach die im vegetationsgeschichtlichen Sinne „typische“ Gesellschaft dieses Bereichs, von der andere Ausbildungsformen als Verarmungen bzw. Abwandlungen durch subatlantische Arten abgeleitet werden müssen. Die Zuordnung zum Armerio-Festucetum hat nur vorläufige und nur örtliche Berechtigung, bis die Grundgesellschaften deutlicher werden, denen ein großer Teil der heute als „Assoziationen“ beschriebenen Gesellschaftseinheiten als verarmte Ausbildungsformen oder als — räumliche und zeitliche — Übergangsbildungen zugehört.

Aus dem Nyírség beschreiben Aszód (1936) und Soó (1939) als Festuceto-Corynephorretum und Festucetum pseudovinae Gesellschaften, die mit *Vicia lathyroides* und *Herniaria glabra* noch Beziehungen zu unseren Armerio-Festuceten haben. Boros (1932) gibt auch *Iasione montana* in solcher Vergesellschaftung an. In *Alyssum gmelini* und *Eryngium campestre* haben diese Assoziationen auch sehr charakteristische Arten mit unserer Subass. gemeinsam. Sie sind im ganzen schon weiter vom typischen Armerio-Festucetum entfernt und haben ihre Parallele heute erst auf den Mainzer Sanden, wo ihre Charakterarten *Koeleria glauca*, *Onosma arenarium*, *Stipa ioannis* (bei Mannheim verschleppt auch *Gypsophila paniculata*), wieder auftreten (vgl. z. B. Kümmerl 1935).

Durch das Vorkommen von *Armeria vulgaris* und *Thymus serpyllum* s. str. unserer Gesellschaft noch ähnlicher ist die *Festuca psammophila*-*Koeleria glauca*-Ass. des böhmischen Elbtals (Klika 1931). Auch diese Gesellschaft ist aber schon als vollentwickelte Sand-Steppenheide zu betrachten, zu der unsere *Armeria*-Grasheide Übergänge zeigt, ohne ihren Steppencharakter heute noch ganz zu erreichen. Auch Klika betont übrigens die Ursprünglichkeit der Kiefer im Gebiet seiner Assoziation und deren deutliche Beziehungen zum Föhrenwald.

Die pH-Werte, die Aszód (l. c.) unter den erwähnten Gesellschaften gemessen hat, liegen im November mit 6,3—6,5 (—6,8) nur wenig höher als unsere durchschnittlichen Werte im Mainbezirk, wo sie im gleichen Monat (5,8—) 6,1—6,5 erreichten. Im Sommer steigen sie dagegen im Nyírség sehr hoch an (bis 8,3 im Juni). Ein solches Ansteigen, das zeitweise aride Bedingungen andeutet, dürfte auf offenen Sanden auch bei uns nachzuweisen sein, wie einzelne Messungen vermuten lassen. Das hohe Ausmaß Ungarns wird dabei allerdings kaum erreicht. Es bedarf hier jedoch noch weiterer Untersuchungen.

γ) Die *Veronica spicata*-Quarzsand-Grasheide (*Armerio-Festucetum veronicetosum spicatae*).
Tabelle 3, Spalte d

Während die Subassoziationen α und β vorwiegend auf lockeren, mittel- bis grobkörnigen und zum Teil auch etwas kies- und schotterführenden Sanden als Halbschluß-Grasheiden gedeihen, findet sich dort, wo die Sande dichter liegen, eine weitere, interessante Ausbildungsform des Armerio-Festucetum. Die größere Dichte kann dabei schon durch das Ausgangssubstrat selbst gegeben sein, so bei den sehr feinkörnigen, glimmerführenden Flugsanden des Abensberger Bezirks. Eine sehr ähnliche Gesellschaft findet sich aber auch im mittleren Maingebiet an Stellen, wo sich — offenbar unter der Wirkung des trockensten Klimas des Untersuchungsbereichs — schwarzerdeähnliche

Profile auf kalkführendem Flugsand entwickelt haben. Hier wird die nötige größere Dichte besonders durch Humus erzielt.

In der auf solchen Standorten auftretenden Subassoziaton treten die Subatlantiker noch weiter zugunsten des kontinentalen und südlich-kontinentalen Elements zurück. Die Differentialarten *Veronica spicata* und *Scabiosa canescens* (Karte 14) sind ausgesprochene Steppenheidepflanzen. Bezeichnend ist auch die hohe Stetigkeit von *Seseli annuum* im Abensberger Bezirk und das Vorkommen von *Filipendula hexapetala* innerhalb der Subass. (bei Schwebheim). Im Flinz-Flugsandgebiet wird die Gesellschaft schließlich auch durch *Viola rupestris* und *Tunica saxifraga* von den übrigen Ausbildungsformen der Quarzsand-Grasheide abgehoben.

Trotz der engen floristischen Verwandtschaft zeigen die beiden Varianten sehr große Unterschiede in den Bodenprofilen. Um Abensberg zeigen diese fahlgraue, schwachhumose Oberhorizonte zwischen 5 und 15 cm Mächtigkeit, stehen also auch hierin am Übergang von Böden der Halbschluß-Grasheide zu solchen der Vollschluß-Grasheide. Dagegen ist bei Schwebheim ein ca. 50 cm mächtiger tiefschwarzer A-Horizont ausgebildet, der mit scharfer Grenze über weißlichem Sand liegt (vgl. p. 35). Hier kommt die Feldschicht in der Vegetation zu fast vollem Schluß (95% Deckung).

Die hier beschriebene Subassoziaton hat manche Gemeinsamkeit mit den Dolomitsand-Grasheiden. Neben der hier wie dort dominierenden *Festuca sulcata* ist es auch die starke Beteiligung und die hohe Stetigkeit von *Phleum phleoides*, die solche Beziehungen schon äußerlich andeutet. Die stete Rolle von *Viola rupestris* im Abensberger Bezirk läßt dort die Ähnlichkeiten noch tiefer gehen. Die auffälligste Erscheinung ist aber in der Verbreitung von *Veronica spicata* gegeben*. Sie gehört dem Mainbezirk, dem Abensberger Sand und der südlichen Frankenalb an, fehlt aber dem ganzen Mittelfränkischen Becken, der Oberpfalz und auch der nördlichen Alb. Auf die Erklärung dieser Lücke, die auch andere Grasheidearten zeigen, wird noch einzugehen sein. Zunächst scheint die Verbreitung der Subassoziaton nicht so sehr auf dem Kalkgehalt der Sande als auf deren größerem Gehalt an feineren Fraktionen und der damit verbundenen dichteren Lagerung zu beruhen. An der Zusammensetzung der Abensberger Flugsande beteiligt sich zwar stellenweise auch Dolomitsand, so daß die Salzsäureprobe hier oft auf kurze Strecken sehr verschieden ausfällt, aber in der Hauptsache bestehen sie doch aus Quarzsand mit verschieden hohem, aber immer vorhandenem Glimmeranteil, sind also offenbar vorwiegend verwehte Flinzsande. Eine Bindung der Subassoziaton an einen höheren Dolomitsandgehalt konnte jedenfalls nicht festgestellt werden.

Wie bei allen weiter fortgeschrittenen Stadien der Grasheide zeigt sich auch hier neben einem verhältnismäßig eintönigen *Festuca*-Frühjahrsaspekt das charakteristische Bild erst im Juli, August und September zur Blütezeit der Differentialarten.

Im ganzen stellt die Gesellschaft einen Übergang besonders zu den noch stärker kontinental getönten mitteleuropäischen „Trockenrasen“ dar, wie sie z. B. Althage und Jonas (1936) für das Gebiet von Merseburg beschreiben. Auch dort bilden sich Schwarzerden auf kieselsaurem Substrat, nämlich alttertiären Braunkohlenquarziten. Die Vegetation entfernt sich noch weiter von dem Bild des typischen Armerio-Festucetum. Immerhin sind aber auch da noch subatlantische Elemente vorhanden (*Spergula vernalis* u. a.) und *Calluna vulgaris* tritt sogar zusammen mit *Stipa capillata* auf. Besonders mit dem Vorkommen der letzteren Art und dem von *Astragalus danicus* wird jedoch bei Merseburg schon auf Sandstein ein entscheidender Schritt in Richtung auf eigentliche Steppen getan, der in unserem Bereich erst mit einem Wechsel des Substrats erfolgt, nämlich mit dem Übergang vom Quarzsand zum Gips der Sulzheimer Hügel bei Schweinfurt (vgl. Gauckler 1957). Bei einem Vergleich des Merseburger Gebiets mit dem Schweinfurter Gebiet wird die bedeutende Rolle der vorwiegend klimatisch bestimmten Bodenbildungstendenz für die Vegetation besonders deutlich. Die Zunahme kontinentaler Arten in den Grasheiden entspricht deutlich der Reihe

schwarzerdeähnliche Profile auf Sand
Schwarzerde auf Quarzit (Merseburg)
Gipsrendzina (= skelettreiche Schwarzerde auf Gips).

In Osteuropa wird dann schließlich mit typischen Schwarzerden auch die reine Steppe angetroffen. Kalkarmut des Gesteins kann, wie das Merseburger Beispiel zeigt, offenbar sehr weitgehend durch kontinentales Klima kompensiert werden. Eine solche Kompensation muß aber auch in unseren Bereichen armer Quarzsande für vergangene Wärmeperioden angenommen werden.

Auch im Nyírség differenzieren *Veronica spicata*, *Scabiosa canescens*, *Filipendula hexapetala* und *Seseli annuum* zusammen mit anderen, bei uns fehlenden Arten das dortige „Festucetum sulcatae“ als höheres Glied der Succession. Dieselbe Rolle spielt *Veronica spicata* beim Übergang von der *Festuca ovina*-*Silene otites*-Assoziaton zur *Salvia pratensis*-*Stachys recta*-Gesellschaft im Naturschutzgebiet Strausberg östlich von Berlin (hier zusammen mit *Veronica prostrata*, die bei uns zu selten ist, um soziologisch voll erfaßt zu werden, aber wohl ebenfalls einer solchen Phase zugehört, Schlüter 1955). Auch auf den Dünen von Sciez am Genfer See (Chodat 1902) findet sich *Veronica spicata* mit *Scabiosa canescens* zusammen, wohl ebenfalls in geschlosseneren Stadien. Im letzten Beispiel wie in den nun folgenden, wo die Vegetationsentwicklung auf Buschgesellschaften hinausläuft, die dem Flaumeichen-Trockenbusch zugerechnet werden müssen, wird deutlich, daß beide Arten trotz ihres ursprünglichen Verbreitungsschwerpunkts in der Föhren-Waldsteppe

* Karte bei Gauckler 1938.

heute starke Anschlußtendenz an Ersatzgesellschaften thermophiler Eichenwälder zeigen, was wiederum auf den höheren Feinerdegehalt zurückgeführt werden kann, ebenso wie das bevorzugte Auftreten in geschlosseneren Gesellschaften.

Auch im Xerobrometum rhenanum (Braun-Blanquet 1931) und in einer „Bromus erectus-Agrostis canina var. arida-Gesellschaft“ der oberelsässischen Niederterrasse treten beide Arten zusammen, im letzteren Falle in „immer wiederkehrender Artenkombination“ (Issler 1951) mit *Potentilla arenaria* und *Fragaria viridis*. Die Bindung seiner „Association à *Silene oites* et *Veronica spicata*“ an den Flaumeichenwald betont auch Gaume (1935) für den Wald von Fontainebleau: „Le climax . . . serait donc le Prébois de Chêne pubescent et la destruction de celui-ci favoriserait l'extension de ces associations de lumière“.

δ) Die typische *Armeria*-Sandgrasheide (*Armerio-Festucetum typicum*), Tabelle 3, Spalte a

Verbreiteter und weniger an extreme Standorte gebunden ist das typische *Armerio-Festucetum*. Allerdings sind auch hier gute Ausbildungen nicht so häufig, wie die starke Verbreitung der Grasnelke im Arbeitsgebiet (Karte 9) vermuten lassen könnte. Ihre Konkurrenzkraft bleibt auch in Trockenrasen und sogar noch auf Kulturwiesen oft lange erhalten, was wohl durch die relative Unabhängigkeit von den Bedingungen der obersten Bodenschichten zu erklären ist, welche die tiefgreifende Pfahlwurzel der Pflanze gibt. Stärkere Düngung und vor allem Bodenverdichtung höheren Ausmaßes verträgt sie jedoch nicht. Sie fehlt daher dem Gebiet des anstehenden Keupers fast vollkommen, da bei der Verwitterung dort stets etwas lehmige Sande entstehen. Dasselbe gilt auch für *Vicia lathyroides*, wohl die treueste Charakterart der Assoziation und besonders ihrer typischen Subassoziaton. Die Platterbsenwicke fällt durch ihren hohen Treuegrad etwas aus dem Rahmen, denn die *Armeria*-Sandgrasheide ist als Vollscluß-Gesellschaft nicht mehr durch Therophyten gekennzeichnet wie die Silbergrasfluren, sondern eine ausgesprochene Hemikryptophyten-Gesellschaft. Die Erklärung dafür, daß gerade ein (winterannueller) Therophyt für diese Gesellschaft charakteristisch sein kann, liegt wohl in dem relativ hohen Gewicht seiner Samen, die ihr Keimbett auch bei geschlossener Feldschicht noch leicht erreichen können. — Als weitere Charakterarten dürfen *Dianthus deltoides* und *Herniaria glabra* gelten. Das Gesamtbild der Gesellschaft wird auch hier durch *Festuca ovina* getragen. In typischen *Armerio-Festucetum* erscheint der Schafschwingel vor allem in der var. *trachyphylla* (Hack.) Mgf.-Dbg. Diese zur ssp. *sulcata* gestellte Varietät grenzt mit ihrer oft blaugrauen Färbung die Grasheide gegen die Weiderasen ab, in denen sie mehr und mehr schwindet. Hier und in lichten Wäldern wird sie dann durch *Festuca ovina* var. *vulgaris* ersetzt, die allerdings auch schon in früheren Stadien der Grasheide auftreten kann und nur geringe Treuegrade zeigt.

Den kennzeichnenden Frühlingsaspekt bilden die oft weitausgebreiteten Teppiche von *Potentilla verna*. Im Mai und Juni stehen die Bestände dann unter dem alles beherrschenden Zeichen der Schafschwingelblüte, schon begleitet von ersten Blütenköpfchen der Grasnelke. Mit der Fruchtzeit der *Festuca*-Horste setzt eine gewisse Sommerruhe ein, die sich auch in einem doppelten Höhepunkt der *Armeria*-Blüte bemerkbar macht. Zwar blüht die Grasnelke vom Mai bis in den Oktober hinein. Während sie aber im Juni und September einen bedeutenden Anteil am Aspekt hat, ist ihr lichtetes Rot im Juli und August weit weniger auffallend. Erhebliche Bedeutung für das Sommer- und Spätsommerbild hat auch oft *Thymus serpyllum* s. str. (= *Th. angustifolius*) mit seinen verhältnismäßig großen Blüten. Daneben erscheint jetzt auch der in offenen Corynephoreten fehlende *Th. pulegioides*.

Die Bodenbildung ist in den *Armerio-Festucetum*, soweit sie dem Vollscluß nahekommen, gegenüber den Initialgesellschaften stets schon stark fortgeschritten. In besonderem Maße gilt das für die typische Subassoziaton. Der humose oberste Horizont ist i. d. R. über 10 cm mächtig und auch bedeutend dunkler gefärbt als in den Pionier- und Halbscluß-Ausbildungen. Darunter liegen hellbraungelbe Sande, die abwärts in den unveränderten fahlgelben oder weißlichen Terrassensand übergehen. Es handelt sich hier jetzt also um eindeutige Braunerdeprofile, die bei ihrer Basen- und Nährstoffarmut allerdings nur ein armes Edaphon aufweisen und humusarm sind, also oligotrophe Braunerden im Sinne der von Kubiëna (1948) verwendeten Definition. Die bisher scharfe Grenze zwischen dem A-Horizont und den tieferen Schichten verschwindet nun mehr und mehr.

Mit dem Aufhören der Bindung an AC-Profile ist für das typische *Armerio-Festucetum* auch die Möglichkeit regressiver Entstehung nach Entwaldung oder nach längerer Brache ehemaliger Ackerböden gegeben. In beiden Fällen zeigen Reste der vorausgegangenen Gesellschaften die Herkunft an. Nach Kahlschlag gehen aus Waldgesellschaften auf podsoligen Braunerden *Armeria*-Grasheiden erst nach Abbau des Rohhumus durch das *Carex ericetorum*-Stadium des Corynephoretum hervor. Aus lichten Eichen-Föhren-Wäldern auf oligotropher Braunerde, die ohnehin schon viel *Festuca ovina* in der Feldschicht haben, können sie auf direktem Weg entstehen, wenn das Bodenprofil geschont wird. Die Herkunft aus Brachäckern wird durch eine oft lang anhaltende Beimischung von *Arabidopsis thaliana*, *Holosteum umbellatum* und *Erophila verna* angezeigt. Auf regressiver Entstehung weist auch *Agrostis tenuis* hin, besonders dann, wenn sie faziesbildend auftritt.

Als Schlußstadium der Quarzsand-Grasheide könnte noch eine Ausbildung mit *Ranunculus bulbosus* und *Saxifraga granulata* unterschieden werden, die zu den Weiderasengesellschaften überleitet.

Diese werden dann besonders von *Poa angustifolia* und *Festuca rubra* beherrscht und verarmen infolge zunehmender Beweidung rasch an charakteristischen Arten, so daß sie in unserem Zusammenhang nicht weiter interessieren.

In Nordwestdeutschland entspricht unserem typischen (d. h. also verarmten) Armerio-Festucetum die *Festuca ovina*-Thymus angustifolius-Ass. Tx. (1928) 1937. Sie wird jedoch durch häufiges Auftreten von *Carex arenaria*, *Aera praecox*, *Ornithopus perpusillus* und *Viola tricolor* var. *maritima* deutlich als mehr ozeanische Ausbildung gekennzeichnet, wenn sie auch mit *Helicbrysum arenarium*, *Artemisia campestris* und *Anemone pratensis* gelegentlich Elemente kontinentaler Herkunft enthält.

Eine sehr stark verarmte Ausbildungsform beschreibt auch Hueck (1931) aus der Uckermark als „Agrostidetum (Straußgrasflur)“. Nach der angegebenen Artenkombination handelt es sich um sekundäre Entwicklung auf verlassenen Äckern. Als Charakterart ist das Rotstraußgras bei uns nicht brauchbar, auch wenn es sich in Armerio-Festuceten, die aus alten Brachen entstanden sind, oft in beherrschender Menge einstellt, da die direkte, primäre Succession von Silbergrasfluren zu Armerio-Festuceten gerade ohne Beteiligung von *Agrostis tenuis* abläuft.

Anhang: Die Ersatzgesellschaft stark betretener Armerio-Festuceta (*Lolio-Plantaginietum herniarietosum glabrae*).

Tabelle im Text

Wo Armerio-Festuceten in starkem Ausmaß betreten werden, kommt es zu oberflächlicher Verdichtung der Böden und zu Stickstoffanreicherung. Die typischen Arten der Grasheide bis auf *Herniaria glabra* schwinden dabei sehr schnell, nur *Lasion montana* und *Potentilla verna*, im Abensberger Bezirk auch *Veronica spicata* und *Seseli annuum* (in einer Form mit sehr kurz gestielten, aber reichblütigen Infloreszenzen) bleiben länger erhalten. Sonst zeigt die entstehende Trittgemeinschaft eine sehr einheitliche Ausbildung im ganzen Quarzsandbereich. Sie ist dem *Lolio-Plantaginietum* Beger 30 zuzuordnen, von dessen typischer Ausbildung aber durch die auffallende Faziesbildung von *Herniaria glabra* deutlich unterscheidbar und als Subassoziation aufzufassen. Stellenweise zeigen sich mit *Spergularia rubra* und *Gypsophila muralis* erste Übergänge zu Nanocyperion-Gesellschaften, die dann schließlich auf Waldwegen bei höheren Grundwasserständen an die Stelle unserer Gesellschaft treten, wobei *Iuncus*-Arten die beherrschende Rolle übernehmen und *Plantago maior* durch *Pl. intermedia* abgelöst wird.

	1	2	3	4		1	2	3	4
<i>Plantago maior</i>	+	+	+	2.2	<i>Rumex tenuifolius</i>	+	+	.	+
<i>Lepidium ruderalis</i>	+	2.1	+	.	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	+	.	+	+
<i>Polygonum aviculare</i>	3.2	3.1	+	1.1	<i>Bromus mollis</i>	.	2.1	+	.
<i>Spergularia rubra</i>	2.1	+	.	.	<i>Taraxacum laevigatum</i>	.	+	.	+
<i>Poa annua</i>	2.2	2.2	+	+	<i>Trifolium repens</i>	+	.	.	+3
<i>Lolium perenne</i>	+	1.2	+	.	<i>Scleranthus annuus</i>	+2	.	+	.
<i>Gypsophila muralis</i>	2.2	.	.	.	<i>Lasion montana</i>	.	.	+	+2
<i>Herniaria glabra</i>	4.2	4.4	4.2	4.3	<i>Potentilla verna</i>	.	+2	.	2.2
<i>Potentilla argentea</i>	1.1	+	2.1	+	<i>Leontodon autumnalis</i>	.	.	.	+2
<i>Trifolium campestre</i>	+2	+2	+	+	<i>Chenopodium album</i>	.	.	.	+
<i>Plantago lanceolata</i>	2.1	2.1	2.2	2.2	<i>Veronica spicata</i>	.	.	.	2.1
<i>Agrostis tenuis</i>	+2	1.2	1.2	2.2	<i>Seseli annuum</i>	.	.	.	2.1
<i>Achillea millefolium</i>	+	+2	+	+	<i>Cerastium arvense</i>	.	.	.	2.2
<i>Erigeron canadense</i>	+	1.1	+	1.1	<i>Bryum argenteum</i>	+	+2	+	.
<i>Erodium cicutarium</i>	+2	+	+	+	<i>Ceratodon purpureus</i>	.	+2	+	.

Aufnahmeorte:

1. W der Eisenbahnbrücke SW Gebersdorf. Kiesiger Grobsand. Etwa 2 cm mächtige, schwarzgraue, verfestigte Humusschicht über bräunlichgelbem, nach unten hellerem Sand. 20 qm. Flach. Fast alle Pflanzen zeigen prostrates Wachstum. Deckg. Feldschicht 50%, Bodenschicht 1%. 9. 9. 57. — *Cerastium semidecandrum* +, *Trifolium arvense* +, *Filago minima* +.
2. Reichelsdorf bei Nürnberg. Innerhalb eines Armerio-Festucetums an den am stärksten betretenen Stellen. 3 cm stark verdichteter schwarzhumoser über dunkelbraunem, mittelkörnigem, nach unten heller werdendem Terrassensand. 16 qm. Flach. Deckg.: Feldschicht 80%, Bodenschicht 2%. 13. 10. 1958.
3. Bei Bömmerschlag zwischen Teublitz und Katzdorf. Mittel- bis grobkörniger braungelblicher Sand mit Quarzkies. Bis 5 cm Tiefe schwarzbraun-humos, verfestigt, mit scharfer Grenze zum unveränderten Sand. 12 qm. Flach. Deckg.: Feldschicht 50%, Bodenschicht 2%. 21. 8. 1957. — *Corynephorus canescens* +, 2, *Arabidopsis thaliana* +, *Panicum lineare* +.
4. Östlicher Rand des Waldstücks (mit *Anemone patens*) zwischen Neustadt a. D. und Geibenstetten. Wegrand. 2 cm schwarzgrau-humoser, verdichteter über gelbgrauem Feinsand. 3 qm. Flach. Deckg.: Feldschicht 80%. 21. 8. 1958. — *Veronica spicata* in prostraten Formen. *Hieracium pilosella* +. 3.

2. Die Fränkische Dolomitsand-Grasheide (*Helicbryso-Festucetum sulcatae dolomiticum*). Tabelle 4

Während dort, wo sich der Sand vorwiegend aus Quarzkörnern zusammensetzt, die Vegetationsbildung durch Silbergrasfluren eingeleitet wird und zu Armerio-Festuceten weiterführt, ändert sich das Bild sehr wesentlich, wenn man die Dolomitsande der Frankenalb — besonders ihres nördlichen Teils — betritt. Auch hier liegen lockere, stark austrocknende Sande vor, die im Extremfalle den Quarzsanden hierin nicht nachstehen. Auch hier — und das scheint besonders bedeutsam — beherrschen lichte Föhrenbestände das natürliche Waldbild. Die Wüchsigkeit der Föhre ist oft ähnlich schlecht wie auf armen Flugsanden des Rednitzbeckens. Darüber hinaus scheinen aber zunächst, d. h. bei rein floristischer Betrachtung, die Ähnlichkeiten in der Vegetation nicht sehr weit zu gehen. Die gemeinsamen Arten sind fast durchweg allgemeine Grasheidearten (*Artemisia campestris*, *Potentilla verna*, *Thymus pulegioides*, *Euphorbia cyparissias*, *Galium verum*, *Sedum acre*, *Dianthus carthusianorum* usw.), die sandige Substrate nicht deutlich bevorzugen. Die einzige Charakterart des Armerio-Festucetum, die sich gelegentlich auf Dolomitsande wagt, ist *Herniaria glabra*. Dieser auffallende Mangel an Beziehungen trotz physikalisch ähnlichen Substrats wird nun allerdings ausgeglichen dadurch, daß gerade der typischsten Art der Dolomitsande der Nordalb — *Helicbrysum arenarium* (Karte 10) — auch im Bereich der Quarzsande die wichtigste Rolle bei der Charakterisierung der Halbschluß-Stadien zukommt. Es zeigt sich, daß die Deckungsgrade in diesen Stadien ganz ähnliche sind wie in der Dolomitsand-Grasheide. Sie liegen im Dolomitgebiet nur deshalb durchschnittlich etwas niedriger, weil die *Helicbrysum*-Sand-Grasheide auch selbst Initiale ist. Ihr geht kein Corynephorietum voraus. Pioniere sind hier, wo die Sande infolge flacherer Gründigkeit und überall durchragenden Skeletts nur geringe Beweglichkeit zeigen, schon gleich Grasarten, die bei stärkerer Mobilität der Sande erst nach deren Festigung siedlungsfähig wären (*Festuca sulcata*, *F. duriuscula*, *Pbleum pbleioides*, *Koeleria pyramidata* u. a.). Eine typische Initiale ist nicht abzutrennen, die Pflanzen der *Helicbrysum*-Grasheide stellen sich unregelmäßig und allmählich zum typischen Bild zusammen.

Was unsere Dolomitsand-Grasheide vor allem kennzeichnet, ist neben der starken kontinentalen Komponente, die sie durch ihre Charakterarten (*Helicbrysum arenarium*, *Viola rupestris*, *Orobanchae coerulescens*) erhält, die stete Beteiligung von Arten, die in den Alpen bis in größere Höhen aufsteigen: *Minuartia verna* darf als lokale Charakterart gelten, und die im Sinne von Meusel (1943) süd-mittel-europäisch-dealpinen Spezies *Leontodon incanus* und *Bupbthalmum salicifolium* gehören zu den häufigsten Begleitern. *Coronilla vaginalis* beteiligt sich in dem begrenzten Umkreis ihres Auftretens in der Frankenalb ebenfalls an unserer Gesellschaft, d. h. im Gebiet der obersten Wiesent und Aufseß.

Als lokale Charakterart ist vielleicht auch *Anthyllis vulneraria* var. *vulneraria* (= var. *kernerii*) zu betrachten. Der soziologische Anschluß dieser Varietät ist jedoch zu wenig geklärt, um ein sicheres Urteil zu erlauben. Sehr auffallend ist auch *Potentilla arenaria*, sie ist aber doch auf der Alb weniger als Dolomitsandzeiger denn als allgemeiner verbreitete Art extrem trockener Standorte anzusprechen. Auch in der *Festuca glauca*-*Dianthus gratianopolitanus*-Assoziation und in der *Carex humilis*-*Anemone pulsatilla*-Ass. (Gauckler 1938) tritt das Sand-Fingerkraut auf, in letzterer aber nur, solange sie noch genügend offene Stellen aufweist, also noch „Halbschluß-Grasheide“ ist.

Die Gesellschaft steht auch sonst in enger Beziehung zu den Steppenheide-Gesellschaften der Frankenalb (vgl. Gauckler 1938). Sie ist jedoch ziemlich streng an einen Teilbezirk der Alb gebunden, der sich auch durch eine typische Waldgesellschaft deutlich abhebt, nämlich an das Verbreitungsgebiet des *Anemone silvestris*-Steppenheide-Föhrenwalds (s. u.). Alle charakteristischen Arten, die kontinentalen wie die „dealpinen“, muß man sich auch hier ursprünglich als Begleiter sehr lichter Föhrenwälder denken. Heute sind die Föhrenbestände durch forstliche Maßnahmen meist dichter gestaltet worden. Damit wurden alle lichtliebenden Pflanzen auf offene Grasheiden verbannt, aber sie halten sich auch jetzt noch deutlich an die Ränder der Föhrenbestände. Überall wird sichtbar, daß die *Helicbrysum*-Grasheide als Kontakt- oder Ersatzgesellschaft lichter Föhrenwälder anzusehen ist. Dies gilt hier auf den Dolomitsanden genauso wie es im Quarzsandbereich für die *Helicbrysum*-Subassoziation des Armerio-Festucetum gilt. Hieraus erklärt sich auch das Fehlen aller Charakterarten der Dolomitsand-Grasheide in der Schwabenalb und ihr Ausklingen schon im Südzug der Frankenalb. Dort werden mehr und mehr Steppenheide-Eichenwälder und schließlich trockene Buchenwälder auch in südlichen Expositionen tonangebend, während auf den dürrsten Dolomitsanden xerothermer Standorte des Nordzugs lediglich die Föhre noch einigermaßen konkurrenzfähig ist. Mit dem Ausklingen des Steppenheide-Föhrenwalds verschwindet nach Südwesten hin auch seine typische Kontakt- und Ersatzgesellschaft, eben unsere *Helicbrysum*-Grasheide. Bevor sie ihre Grenze erreicht, erhält sie aber noch eine besondere Note. So treten im Schambachtal südlich von Riedenburg a. d. Altmühl *Alyssum montanum*, *Teucrium montanum*, *Fumana procumbens*, *Thymus praecox*, *Thesium bavarum*, *Aster linoxyris* und andere Arten in die Gesellschaft ein, die im Hauptverbreitungsgebiet derselben entweder gar nicht oder doch in stark aufgelockerter Verbreitung vor-

Tabelle 4. *Helichryso-Festucetum sulcatae dolomiticum*

(25 Aufnahmen)

P	<i>Helichrysum arenarium</i>	V	aF	<i>Ononis repens</i>	IV
P	<i>Viola rupestris</i>	V	aF	<i>Hippocrepis comosa</i>	IV
P	<i>Anemone pulsatilla</i>	V	aF	<i>Festuca duriuscula</i>	III
P	<i>Festuca sulcata</i>	IV	aF	<i>Medicago lupulina</i>	III
P	<i>Potentilla arenaria</i>	III	aF	<i>Lotus corniculatus</i>	III
P	<i>Orobanche coerulescens</i>	I	aF	<i>Galium pumilum</i>	II
P	<i>Sempervivum soboliferum</i>	I	aF	<i>Sedum album</i>	II
P	<i>Anemone silvestris</i>	I	aF	<i>Gentiana ciliata</i>	II
			aF	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	II
P+	<i>Phleum pbleoides</i>	V	aF	<i>Coronilla varia</i>	II
P+	<i>Artemisia campestris</i>	V	aF	<i>Tunica prolifera</i>	II
P+	<i>Centaurea scabiosa</i>	III	aF	<i>Echium vulgare</i>	I
P+	<i>Prunella grandiflora</i>	II	aF	<i>Taraxacum laevigatum</i>	I
P+	<i>Erysimum pannonicum</i>	I	aF	<i>Plantago sphaerostachya</i>	I
P+	<i>Bupleurum falcatum</i>	I			
P+	<i>Allium senescens</i>	I	S+	<i>Poa compressa</i>	III
P+	<i>Seseli annuum</i>	I	S+	<i>Medicago minima</i>	II
P+	<i>Carex humilis</i>	I	S+	<i>Poa angustifolia</i>	I
			S+	<i>Medicago falcata</i>	I
			S+	<i>Centaurea rhenana</i>	I
aP	<i>Koeleria pyramidata</i>	V			
aP	<i>Potentilla verna</i>	V			
aP	<i>Euphorbia cyparissias</i>	V	H	<i>Melilotus albus</i>	II
aP	<i>Galium verum</i>	V			
aP	<i>Dianthus carthusianorum</i>	IV	aL	<i>Briza media</i>	I
aP	<i>Sanguisorba minor</i>	IV	aL	<i>Linum catharticum</i>	I
aP	<i>Silene nutans</i>	IV	aL	<i>Euphrasia officinalis</i>	I
aP	<i>Erigeron acer</i>	III			
aP	<i>Carex caryophylla</i>	III	aC	<i>Herniaria glabra</i>	I
aP	<i>Pinus silvestris</i> jg.	III	aC	<i>Sedum boloniense</i>	I
aP	<i>Epipactis atropurpurea</i>	III			
aP	<i>Pimpinella saxifraga</i>	II			
aP	<i>Arabis hirsuta</i>	II	a	<i>Thymus pulegioides</i>	V
aP	<i>Cirsium acaule</i>	I	a	<i>Hieracium pilosella</i>	V
			a	<i>Sedum acre</i>	V
B+	<i>Bupbthalmum salicifolium</i>	IV	a	<i>Silene cucubalus angustifolia</i>	IV
B+	<i>Leontodon incanus</i>	III	a	<i>Achillea millefolium</i>	III
B+	<i>Carex ornithopoda</i>	III	a	<i>Hypericum perforatum</i>	II
B+	<i>Sesleria coerulea</i>	II	a	<i>Campanula rotundifolia</i>	II
B+	<i>Polygala chamaebuxus</i>	I	a	<i>Antennaria dioica</i>	II
B+	<i>Polygala amarella</i>	I	a	<i>Juniperus communis</i> jg.	II
B+	<i>Coronilla vaginalis</i>	I	a	<i>Cerastium arvense</i>	I
			a	<i>Viola tricolor arvensis</i>	I
aA	<i>Cardaminopsis hispida</i>	II	a	<i>Botrychium lunaria</i>	I
aA	<i>Minuartia verna</i>	III	a	<i>Betula pendula</i> jg.	I
F?	<i>Anthyllis vulneraria kernerii</i>	IV		<i>Tortella tortuosa</i>	V
F	<i>Verbascum lychnitis</i>	II		<i>Rhytidium rugosum</i>	V
F	<i>Asperula cynanchica</i>	II		<i>Ditrichum flexicaule</i>	V
F	<i>Teucrium botrys</i>	I		<i>Abietinella abietina</i>	IV
F	<i>Teucrium montanum</i>	I		<i>Syntrichia ruralis</i>	III
F	<i>Globularia elongata</i>	I		<i>Hypnum cupressiforme lacunosum</i>	III
				<i>Racomitrium canescens</i>	II
F+	<i>Satureia acinos</i>	V		<i>Encalypta contorta</i>	I
F+	<i>Teucrium chamaedrys</i>	III		<i>Campitobecium lutescens</i>	I
F+	<i>Alyssum alyssoides</i>	III		<i>Cladonia pyxidata</i>	III
F+	<i>Festuca glauca</i>	I		— <i>furcata</i>	III
F+	<i>Odontites lutea</i>	I		<i>Peltigera rufescens</i>	III
F+	<i>Stachys recta</i>	I		<i>Cetraria islandica</i>	I
				<i>Cladonia mitis</i>	I
aF	<i>Helianthemum nummularium</i>	V		<i>Cornicularia aculeata</i>	II
aF	<i>Scabiosa columbaria</i>	V		<i>Toninia coeruleo-nigricans</i>	I

kommen (vgl. die Karten bei Gauckler 1938). Dagegen werden die Charakterarten der Assoziation immer spärlicher. Ganz allgemein verstärken sich hier wie in der gesamten Vegetation der Alb die Beziehungen zum Flaumeichengürtel, wenn man nach Südwesten fortschreitet.

Im Wechsel der Jahreszeiten bietet die Dolomitsand-Grasheide ein buntes Bild, wenn auch die Farbenpracht eigentlicher Steppenheiden infolge des geringen Bestandsschlusses hier noch nicht erreicht werden kann. Den Vorfrühlingsaspekt beherrscht *Anemone pulsatilla* ebenso wie in den geschlosseneren Gesellschaften. Im Vollfrühling sind es dann *Viola rupestris*, *Potentilla arenaria*, *Potentilla verna*, *Carex ornithopoda* und die manchmal fast rasenbildende *Minuartia verna*, die am meisten ins Auge fallen. Am charakteristischsten ist um diese Zeit die eigenartige Tönung, die aus dem fahlen Grau der Sand-Fingerkrautblätter im Zusammenspiel mit den gelben Blüten entsteht. Der Frühlingsaspekt im Juni wird von den blühenden Gräsern getragen. *Festuca sulcata*, *F. longifolia*, *Phleum phleoides* und *Koeleria pyramidata* dominieren in der Feldschicht jetzt noch mehr als sonst. Dann aber verliert die Gesellschaft an Farbe, eine gewisse Sommerruhe kehrt ein. Noch einmal aber blüht die Grasheide auf, wenn im August und September *Helicbrysum arenarium* für gelbe und goldrote Farbtupfen sorgt (var. *citrina* und var. *aurantiaca*). Auch *Buphthalmum salicifolium* und *Teucrium chamaedrys* können um diese Jahreszeit Bedeutung als Aspektbildner gewinnen.

Faziesbildend kann außer den Gräsern vor allem *Minuartia verna* auftreten. An günstigen Standorten kommt es manchmal zu rasenähnlichen Flächen aus Frühlingsmieren. Weit auffälliger noch sind Bestände, die von *Sempervivum soboliferum* in vorwiegend vegetativer Vermehrung (die Pflanze blüht und fruchtet aber hier auch!) geschaffen sind.

Über die Bodenbildung mit ihrer eigentümlichen Eisenbewegung wurde schon ausführlich gesprochen (p. 34). Es ist nur nochmals zu betonen, daß die Initialstadien der Bodenbildung auf Dolomitsanden sich äußerlich kaum von denen auf Quarzsand unterscheiden.

Für die Beziehungen zwischen Dolomitsand- und Quarzsand-Grasheiden interessant ist die Rolle, die *Minuartia verna* in dem von Schwickerath (1931) beschriebenen *Violetum calamariae* auf Zinkböden um Aachen spielt. Sowohl *Armeria vulgaris* (in der var. *balleri*) wie *Festuca ovina* treten dort in höchster Stetigkeit auf, man kann also von einem *Armerio-Festucetum* sprechen. Dazu kommt nun aber ein auffallendes alpines Gepräge durch *Viola lutea* (var. *calaminare*), *Thlaspi alpestre* (var. *calaminare*) und — wie auf unseren Dolomitsanden — durch *Minuartia verna*. Die pH-Werte liegen mit 6,4—7,5 in der gleichen Größenordnung wie bei uns im Dolomitsandgebiet. Außerdem ist das Jahresmittel der Niederschläge mit 831,8 mm von etwa gleicher Höhe wie in der nördlichen Frankenalb. Dabei müssen allerdings die geringeren Verdunstungswerte Westdeutschlands berücksichtigt werden. *Minuartia verna* tritt dort ebenso wie in unserer Dolomitsand-Grasheide als aufbauender Pionier an offenen Stellen auf. Die Entwicklung geht nach Schwickerath zu einer *Calluna*-Fazies. Bei den merkwürdigen Beziehungen zwischen Galmei- und Dolomitsand-Gesellschaft darf vermutet werden, daß auch dort ursprünglich Föhrenwälder bzw. deren typische Ersatzgesellschaften ansässig waren.

Hier ist auch das *Minuartio-Armerietum unstruto-saaleense* zu erwähnen, das Knapp (1944) bekannt gemacht hat. Charakteristisch sind auch dort Varietäten von *Minuartia verna* (*bercynica*) und *Armeria vulgaris* (*bottendorfsensis*). Daneben treten auch wieder eine Reihe von Arten auf, die bei uns auf Dolomit oder auf stark kalkhaltige Substrate beschränkt sind (*Festuca glauca*, *Potentilla subarenaria*, *Odontites lutea*). Andererseits aber gehören auch dieser Gesellschaft Arten an, die bei uns auf Quarzsand allein vorkommen (*Armeria*, aber auch *Eryngium campestre*). Die Gesellschaft findet sich auf Abraumhalden der Kupferschiefergewinnung zusammen und hat anscheinend nur diese anthropogenen Fundorte.

Natürlich ist dagegen das Vorkommen von *Armeria maritima* var. *serpentina* in der Serpentin-Grasheide des Fichtelgebirges, die also in näherer Umgebung unseres Arbeitsgebietes vorkommt. Diese von Gauckler (1954) beschriebene Gesellschaft hat mit Grasheiden des Dolomitgebiets an typischen Arten besonders *Festuca glauca* und *Dianthus gratianopolitanus* gemeinsam und ist wiederum Ersatz- oder Kontaktgesellschaft eines natürlichen Föhrenwaldes (*Festucetum serpentinum* Gauckler 1954).

Die genannten Schwermetall- und Serpentinstandorte vermitteln also zwischen Dolomit- und Quarzsand. Sie sind ebenso wie diese Träger von Reliktpflanzen der Föhrenwaldzeit, ihre Rolle ist hier wie dort durch den Extremcharakter des Standorts bestimmt.

D. Überblick über die Sandwälder des Arbeitsgebiets

Zum vollen Verständnis der Sandgrasheiden des Gebiets, namentlich ihrer Successionsregeln, ist eine kurze Betrachtung der Wälder notwendig, denen jene als Initial-, Kontakt- oder Ersatzgesellschaften zugehören. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit können dabei nur einige Waldgesellschaften erfaßt werden, die in diesem Zusammenhang besonders aufschlußreich sind.

Unser gesamtes Arbeitsgebiet fällt in das natürliche Verbreitungsgebiet der Waldföhre (vgl. Dengler 1904 f.), dessen Westgrenze hier ebenso wie im Oberrheingebiet edaphisch bedingt scheint und im wesentlichen der Grenze der Sand- und Sandsteingebiete folgt, d. h. hier der Grenze zwischen Mittlerem und Unterem Keuper. Dabei geht aber im Bereich der anstehenden Keuper-sandsteine auch auf nährstoffarmen Böden der natürliche Anteil der Föhre gegenüber den Terrassen- und Flugsanden schon stark zurück, so daß auf armen Substraten allgemein ein allmählicher Übergang zu Eichen-Birken-Wäldern zu beobachten ist, wie sie Faber (1933) für das württembergische Keupergebiet beschrieben hat. Auf Lockersanden dagegen bildet die Föhre auch bei höherem

Nährstoffgehalt z. T. natürliche Reinbestände. Nicht die Nährstoffarmut allein ist also Bedingung für das Zurücktreten des Laubwalds, sondern es entscheidet offensichtlich die Abwandlung des ganzen Standortcharakters in Richtung auf größere Ozeanität bzw. Kontinentalität über das natürliche Verhältnis des Eichen-Birken-Walds zum Föhrenwald.

Die heutige Vorherrschaft der Föhre ist zwar weitgehend durch Forstkultur bedingt. Aber auf tiefgründigen Quarzsanden und an extremen Dolomitstandorten (Sand und Fels) wäre sie auch unter natürlichen Bedingungen die herrschende Holzart, wie sich besonders auch aus den Successionsserien ohne weiteres ergeben wird. Natürliche Reinbestände ohne jeglichen Laubholzanteil bildet sie auf Dünen und auf sehr trockenen, südexponierten Dolomitsanden (und -felsen). Hier zeigt sie auch selbst nur geringe Wachstumsleistungen.

Mit dem größeren Nährstoffgehalt und der dichteren Lagerung der Terrassensande sowie mit abnehmender Mächtigkeit der Sandauflagerungen — das heißt mit besserem Wasserhaushalt — wächst der Anteil der Eiche, bis schließlich Föhren-Eichen-Mischbestände als natürliche Waldgesellschaften auftreten. Hier erreicht die Föhre weit bessere Bonitäten. Bekannt sind besonders die Föhren des Bamberger Hauptsmoorwaldes.

Die Birke hat auf trockenen, grundwasserfernen Sanden im allgemeinen nur geringen Anteil am Wald. Sie ist vor allem dort von Natur in größerem Umfang beigemischt, wo Keuperletten in geringer Tiefe unter den Sanden liegen. Solche Föhren-Eichen-Birkenwald-Standorte werden im Nürnberger Reichswald meist durch Faziesbildung von *Molinia coerulea* innerhalb der Föhrenforste angezeigt. Auch im Dolomitbereich bevorzugt die Birke etwas frischere Standorte.

Ein natürliches Vorkommen größerer Föhrenbestände im Rednitzbecken nehmen auch z. B. Gradmann (1931), Hueck (1938), Firbas (1949-52), Rubner u. Reinhold (1953) an. Meist wird dann aber die größere Häufigkeit der Eiche (und überhaupt des Laubwalds) in früheren Zeiten betont. Sie ist durch pollenanalytische und archivalische Untersuchungen nachgewiesen (vgl. Ott-Eschke 1946). Hieraus darf aber nicht geschlossen werden, daß Laubhölzer auf allen Standorten stärkeren Anteil am Wald hatten. Ein natürliches Vorkommen von Föhrenreinbeständen wird hierdurch nicht ausgeschlossen, nur sind eben viele ehemalige Laubholzstandorte in Föhrenforste umgewandelt worden.

Infolge der besonders im Nürnberger Reichswald schon frühzeitig einsetzenden Forstkultur ist heute im ganzen Gebiet fast kein natürlicher Waldbestand mehr zu finden. Auf weite Strecken ist der Unterwuchs der Forste so arm an charakteristischen Arten, daß Schlüsse auf das ursprüngliche und natürliche Waldbild nur aus dem Gesamtcharakter des Standorts gezogen werden können. Die Waldaufnahmen der vorliegenden Arbeit erfassen nur Bestände, die soziologisch deutlicher charakterisiert sind. Zur Ergänzung kann auf die Arbeit von Vogtherr (1952) verwiesen werden, die besonders die wenig typischen Forstbestände des Rednitzbeckens aufzeigt. Auch die Aufnahmen des Pineto-Vaccinietum myrtilli aus der Oberpfalz (Lutz 1950) geben eine gute Übersicht über solche artenarme Ausbildungsformen, die den Hauptteil der Sand-Föhrenwälder des Gebietes umfassen. Daneben sind dort aber auch Bestände mit Bodenpflanzen aufgeführt, welche die ursprüngliche Beschaffenheit dieser Wälder erkennen lassen. Besonders die zuletzt genannte Arbeit ist u. a. wegen der umfassenden Standortsuntersuchungen und der forstwirtschaftlichen Folgerungen zur Ergänzung heranzuziehen.

1. Der Sand-Flechten-Föhrenwald (*Dicrano-Pinetum cladinetosum*). Tabelle 5, Spalte b

Auf Flugsanden verbreitet, aber auch nur dort in typischer, d. h. durch mächtige Faziesbildung von Strauchflechten ausgezeichneter Entwicklung, finden sich im Gebiet Föhrenbestände geringster Bonität (IV, meist V). Neben *Calluna*, *Vaccinium vitis-idaea* und *Deschampsia flexuosa* zeigen nur Flechten des *Cladonion silvaticae* (Klement 1952) höhere Stetigkeit. Selbst *Dicranum undulatum* tritt hier noch zurück, meist zu Gunsten von *Dicranum spurium*, das als Charakterart betrachtet werden darf. In der Krautschicht finden sich häufig, aber doch nur als Successionsrelikte von geringer Stetigkeit, verschiedene Arten des *Corynephorum*. Die unmittelbare Entwicklung des Flechten-Föhrenwalds aus der Silbergrasflur ist überall deutlich erkennbar.

In künstlich begründeten Beständen dieser Art zeigt die Föhre schon bei geringer Höhe so gut wie keinen Zuwachs mehr. Die dürftigen Stangenhölzer sind von unnatürlicher Dichte. Wo Flechten-Föhrenwälder aus *Corynephorum* in unbeeinflusster Succession hervorgegangen sind, entstehen aber nur sehr lichte Föhrengelände, die kaum als Wälder bezeichnet werden können. Hier bleibt die Föhre zwar ebenfalls niedrig und krüppelig, wird aber dabei durchaus kräftig und vor allem sehr breitkronig. Solche Bestände müssen als die natürlichen Schlußgesellschaften auf unseren Dünen betrachtet werden. Eichen kommen hier nur selten vor und bilden dann höchstens niedrige, verkrüppelte Büsche, die über eine Höhe von 1 m nicht hinauskommen. Die Birke bleibt auf den Fuß der Dünen beschränkt.

Die zugehörigen Böden sind primäre Podsole, die allerdings auch hier nur mittlere Mächtigkeiten des Bleichhorizonts zeigen. Ortsteinbildungen wurden nirgends beobachtet, nur geringfügige Verdichtungen des B-Horizonts finden sich gelegentlich. Immerhin sinken die pH-Werte innerhalb des Arbeitsgebietes hier am tiefsten. Im A₁-Horizont liegen sie meist unter 5,0.

Die Gesellschaft entspricht vollständig dem Pineto-Vaccinietum myrtili cladonietosum, das Lutz (1950) aus der Oberpfalz beschrieben hat. Stellenweise scheint die Oberpfalz allerdings in der auch von Gauckler (mdl.) aufgefundenen *Cladonia alpestris* eine bedeutsame Differentialart gegenüber dem Rednitzbecken zu enthalten. — Auch das Dicrano-Pinetum cladonietosum des Oberrheingebiets (Knapp 1946, Knapp und Ackermann 1952) weicht nur wenig ab. Auch ihm fehlen die eigentlichen Charakterarten des Dicrano-Pinetum weitgehend. Hueck (1931) hat aus der Uckermark ein ebenfalls sehr ähnliches Pinetum cladinetosum bekannt gemacht. Aus allen Untersuchungen, die hier nicht im einzelnen aufgeführt werden können, geht die Bindung der Gesellschaft an — primäre oder sekundäre — Bleicherden hervor.

2. Der Sandsteppen-Föhrenwald (*Dicrano-Pinetum cytisetosum*). Tabelle 5, Spalte a

Stärker kontinental getönte Ausbildungen des Sand-Föhrenwalds treten im Süden und Südosten des Arbeitsgebiets, besonders im Abensberger und im Nittenauer Bezirk, auf. Allgemein charakteristisch sind Geißklearten (*Cytisus supinus*, *C. ratisbonensis*, *C. nigricans*). Trotzdem können diese Wälder nicht ohne weiteres als Cytiso-Pineta bezeichnet werden, da ein entsprechender Assoziationsname (Pineto-Cytisetum nigricantis) von Braun-Blanquet (1932) einer neutro- bis basiphilen Waldgesellschaft gegeben wurde und diese Bezeichnung gleichsinnig auch von Gauckler (1938) für den Steppenheide-Föhrenwald der Alb verwendet wird. Solche Cytiso-Pineta sind sehr artenreich und weisen eine große Zahl von Pflanzen auf, die vor allem dem Sandsteppen-Föhrenwald der Bodenwöhrer Bucht, aber auch dem des Abensberger Flugsandgebiets fast vollkommen fehlen. Statt dessen finden sich hier in starker Häufung Charakterarten eurosibirischer Nadelwälder (*Vaccinien*, *Pyrolaceen*) und ausgesprochen azidiphile Begleiter (*Calluna*, *Deschampsia flexuosa* u. a.). Außerdem sind diese Wälder insgesamt viel ärmer an Arten als jene. Auch ihr Bodentyp trennt sie deutlich ab. Während zu den Cytiso-Pineta Rendzinen gehören, sind es hier podsolige Braunerden, im Südosten sogar gelegentlich primäre Bleicherden, deren Keimbethorizont aus dünnen Rohhumusschichten und geringmächtigen Bleichhorizonten besteht, so daß basiphile Arten auch dann heute nicht zur Entwicklung kommen, wenn das Ausgangssubstrat selbst nicht eigentlich „sauer“ ist. Die extreme Labilität sandiger Substrate zeigt sich hier wieder in ihrer vollen Wirkung. Basiphilen Initialgesellschaften können hier sehr rasch bodensaure Wälder folgen, sobald die Föhre aufkommt und Rohhumusbildung einsetzt.

Im ganzen können Föhrenwälder dieser Art als Übergänge vom Dicrano-Pinetum zum Cytiso-Pinetum angesehen werden. Die Charakterarten des Moos-Kiefernwaldes (nach Oberdorfer 1957: *Chimaphila umbellata*, *Viola rupestris*, *Dicranum undulatum*) sind vorhanden, wenn auch nur das namengebende Moos hohe Stetigkeit zeigt. Dem Gesamtcharakter des Unterwuchses wie dem genannten Übergang entspricht wohl am besten die hier gewählte Bezeichnung als Dicrano-Pinetum cytisetosum.

Die reichere Ausbildung dieses Sandsteppen-Föhrenwaldes findet sich im Abensberger Flugsandgebiet. Hier ist *Anemone vernalis* (Karte 13)* stete Art, an einer Stelle findet sich sogar *Anemone patens* (vgl. hierzu auch Mergenthaler 1958). Mit *Viola rupestris* und *Polygala chamaebuxus* verstärken sich die Beziehungen zum Steppenheide-Föhrenwald der Frankenalb und auch zu den Reliktföhrenwäldern der Alpen. Die Artenzahl ist hier stets viel höher als in der Variante der Bodenwöhrer Bucht. Bei stärkerer Versauerung erfolgt aber ebenfalls ein Übergang zum artenarmen Flechten-Föhrenwald.

Eine starke Ausbreitung der *Cladonien*, also ein solcher Übergang, ist dann vor allem kennzeichnend für die Ausbildung der Gesellschaft im Bodenwöhrer Bereich. Vergleichsweise ist dieses Gebiet etwas stärker ozeanisch getönt als das Abensberger Gebiet, wenn auch der Gesamtcharakter von einer Trockeninsel sprechen läßt. Außerdem neigt das Substrat hier ohnehin mehr zur Versauerung. Damit im Einklang steht das häufigere Auftreten von *Cladonia impexa* (nach Klement 1956 suboceanisch) und *Cladonia crispata*, die nach Poelt (1952) in Mitteleuropa einerseits einen atlantischen, andererseits einen alpinen Schwerpunkt hat. Schließlich findet sich hier auch *Cladonia alpestris* ein, was wieder gut zu den — wenn auch seltenen — Vorkommen von *Arctostaphylos uva-ursi* und *Daphne cneorum* in diesem Gebietsteil stimmt. Die Zunahme der *Genista*-Arten, besonders das Auftreten von *Genista pilosa*, darf wieder im Sinne der etwas höheren Ozeanität des Klimas am Rand des Grenzgebirges gedeutet werden.

Hier muß für die Normalentwicklung vieler oberpfälzischer Wälder nochmals auf die grundlegende Arbeit von Lutz verwiesen werden. Sie enthält auch eine sehr charakteristische Abbildung einer Grasheide mit *Thymus angustifolius* und *Festuca ovina*, die als verarmte Form des Armerio-Festucetum aufzufassen ist und zeigt, daß die Successionsregeln dieser Wälder mit den von uns vor allem im Rednitzbecken beobachteten völlig übereinstimmen.

* Für mehrere Fundortangaben danke ich Herrn Mergenthaler, Regensburg.

Tabelle 5. Dicrano-Pinetum

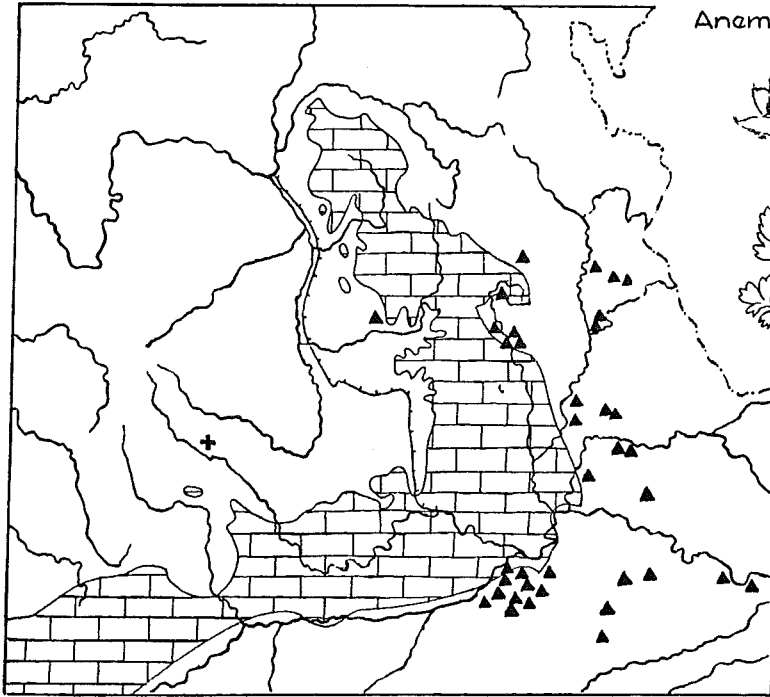
Baumschicht:				aC	<i>Melanpyrum pratense</i>	I	.
aP	<i>Pinus silvestris</i>	V	V	aC	<i>Hypochoeris radicata</i>	I	.
Strauchschicht:				L	<i>Genista germanica</i>	II	.
aP	<i>Pinus silvestris</i>	II	I	aL	<i>Hieracium murorum</i>	II	.
aC	<i>Quercus robur</i>	II	I	aL	<i>Luzula pilosa</i>	I	.
a	<i>Betula pendula</i>	I	.	aL	<i>Hieracium umbellatum</i>	I	.
Feldschicht:				a	<i>Festuca ovina vulgaris</i>	II	.
N	<i>Pyrola virens</i>	II	.	a	<i>Hieracium pilosella</i>	II	.
N	<i>Carex ericetorum</i>	III	.	a	<i>Luzula campestris</i>	II	.
N	<i>Anemone vernalis</i>	II	.	a	<i>Antennaria dioica</i>	II	.
N	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	I	.	a	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	II	.
N	<i>Chimaphila umbellata</i>	I	.	a	<i>Viola canina</i>	II	.
aN	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	V	IV	a	<i>Campanula rotundifolia</i>	I	.
aN	<i>Vaccinium myrtillus</i>	IV	I	a	<i>Rumex acetosella</i>	I	II
aN	<i>Pyrola secunda</i>	II	.	Bodenschicht:			
P	<i>Viola rupestris</i>	II	.		<i>Dicranum undulatum</i>	V	III
P	<i>Anemone patens</i>	I	.		<i>Dicranum spurium</i>	III	IV
P	<i>Scorzonera humilis</i>	I	.		<i>Pleurozium schreberi</i>	IV	II
P	<i>Avena pratensis</i>	I	.		<i>Hypnum cupressiforme ericet.</i>	III	I
P	<i>Cytisus nigricans</i>	IV	.		<i>Dicranum scoparium</i>	I	III
P+	<i>Cytisus supinus</i>	IV	.		<i>Ptilidium ciliare</i>	II	II
P+	<i>Cytisus ratisbonensis</i>	I	.		<i>Polytrichum imniperinum</i>	I	II
P+	<i>Peucedanum oreoselinum</i>	I	.		<i>Poblia nutans</i>	I	I
P+	<i>Trifolium montanum</i>	I	.		<i>Hylocomium splendens</i>	III	.
P+	<i>Astragalus cicer</i>	I	.		<i>Scleropodium purum</i>	I	.
aP	<i>Pinus silvestris</i> jg.	III	II		<i>Ceratodon purpureus</i>	I	.
aP	<i>Pimpinella saxifraga</i>	II	.		<i>Lophocolea bidentata</i>	I	.
aP	<i>Epipactis atropurpurea</i>	I	.		<i>Barbilophozia barbata</i>	I	.
aP	<i>Euphorbia cyparissias</i>	I	.		<i>Polytrichum piliferum</i>	I	.
B+	<i>Daphne cneorum</i>	I	.		<i>Cladonia silvatica (et tenuis)</i>	IV	V
B+	<i>Polygala chamaebuxus</i>	I	.		„ <i>gracilis</i>	II	V
C	<i>Sarothamnus scoparius</i>	.	II		„ <i>rangiferina</i>	II	IV
C	<i>Thymus angustifolius</i>	III	.		„ <i>furcata</i>	II	IV
C	<i>Ornithopus perpusillus</i>	I	.		„ <i>squamosa</i>	I	V
C	<i>Corynephorus canescens</i>	I	.		„ <i>uncialis</i>	III	II
C+	<i>Genista tinctoria</i>	III	.		„ <i>macilenta</i>	I	III
C+	<i>Genista pilosa</i>	II	.		„ <i>impexa</i>	II	II
C+	<i>Genista sagittalis</i>	I	.		„ <i>pyxidata</i>	II	.
aC	<i>Calluna vulgaris</i>	V	V		„ <i>crispata</i>	I	.
aC	<i>Deschampsia flexuosa</i>	IV	III		„ <i>alpestris</i>	(I)	.
aC	<i>Quercus robur</i> jg.	IV	II		„ <i>cornutoradiata</i>	.	III
aC	<i>Steglingia decumbens</i>	II	.		„ <i>fimbriata</i>	.	III
aC	<i>Veronica officinalis</i>	I	.		„ <i>chlorophaea</i>	.	II
					<i>Cetraria islandica</i>	II	IV
					<i>Cornicularia aculeata</i>	I	.

a = *Dicrano-Pinetum cytisetosum* (13 Aufn.).

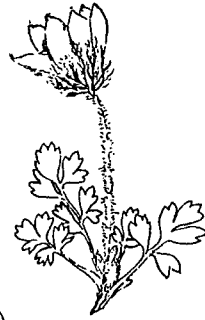
b = „ „ *cladinetosum* (5 Aufn.).

3. Der *Anemone silvestris*-Steppenheide-Föhrenwald. (*Anemoneto silvestris-Pinetum*)

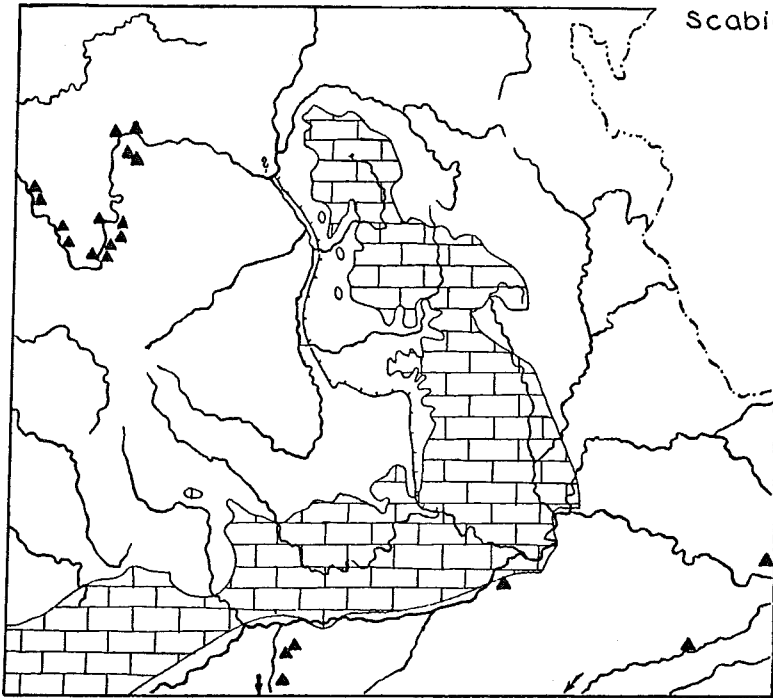
Im Gebiet der Alb sind natürliche Föhrenwälder nur im Dolomitbereich des nördlichen Frankenjura weiter verbreitet. Zur Schwäbischen Alb hin gehen sie unter Zunahme mediterraner Begleitpflanzen mehr und mehr in Steppenheide-Eichenwälder über. Im Knotenpunkt, dort also, wo Steppenheide-Föhrenwald und Steppenheide-Eichenwald zusammentreffen, finden sich die schon genannten Cytiso-Pineta in ihrer vollen Ausbildung. Sie verarmen nach Norden ebenso wie nach Westen. Abgesehen von dieser Verarmung erhält der Föhrenwald der nördlichen Frankenalb aber auch in positiver Hinsicht noch besondere Züge. Da diese Sonderausbildung des Steppenheide-Föhrenwaldes auch für die nur im Nordzug in typischer Ausbildung auftretende Dolomitsand-Grasheide eine sehr gewichtige Rolle spielt, scheint es nötig, unter Hinweis auf die ausführliche Darstellung der Verhältnisse bei Gauckler (1938) eine Unterteilung des Steppenheide-Föhrenwaldes der Frankenalb in zwei Ausbildungsformen vorzunehmen, von denen die eine mehr dem



Anemone vernalis L.



13



Scabiosa canescens
W. et Kit.



14

Nordzug, die andere mehr dem Südzug der Frankenalb angehört. Diese Gliederung erfolgt mit Billigung des genannten besten Kenners dieser Wälder und unter weitgehender Verwendung seiner Aufnahmen. Zur Darstellung genügt wohl die folgende Sammeltabelle. Die erste Spalte zeigt den Steppenheide-Föhrenwald auf Dolomit im Norden (*Anemoneto silvestris*-Pinetum). Sie ist aus den Aufnahmen 10—13, 15—20, 22, 24—29 der Tabelle VI der zitierten Arbeit, einer weiteren Aufnahme aus dem oberen Wiesenttal (Gauckler unveröff.) und einer eigenen Aufnahme (bei Hartenstein) gewonnen. In der zweiten Spalte ist ihr das typische Cytiso-Pinetum der südlichen Frankenalb gegenübergestellt, das in den Aufnahmen 1 sowie 3 bis 9 der genannten Tabelle VI erscheint. In der dritten Spalte erscheint zum Vergleich der Steppenheide-Eichenwald (Gauckler 1938, Tab. V), jedoch nur in seiner südjurassischen Form (Aufn. 1—15). Die römischen Ziffern geben die Stetigkeit (in 5 Klassen zu je 20%) an.

Auf die Unterschiede zwischen den drei in dieser Tabelle dargestellten Assoziationen, soweit sie sich aus der pflanzengeographischen und arealhistorischen Betrachtung ergeben, kann erst in den folgenden Abschnitten eingegangen werden. Charakteristische Verschiedenheiten zeigen sich aber auch schon bei nur lokalem, soziologischem Vergleich. Vor allem nimmt die Bedeutung der Laubbölzer in der Baumschicht und auch der Anteil der Strauchschicht vom *Anemoneto-Pinetum* zum *Steppenheide-Eichenwald* hin beständig zu. Aus den Arten der Feldschicht läßt sich eine Reihe von Gruppen bilden. Die erste dieser Abteilungen (Gruppe α) enthält Arten, die auf der Alb fast nur im *Anemone-Steppenheide-Föhrenwald* vorkommen (*Anemone silvestris*) oder aus im einzelnen verschiedenen Gründen nur in ihn eintreten. Dabei kann es sich um Arten der Dolomitsand-Grasheide handeln (*Helichrysum arenarium*, *Viola rupestris*, *Potentilla arenaria*), die sich damit als zugehörige Grasheide erweist, sie können aber auch allgemeinere Nadelwaldarten sein (*Goodyera repens*, *Pyrola virens*). Die Gruppe β gehört dem *Steppenheide-Föhrenwald* in seiner Gesamtheit an, also dem *Cytiso-Pinetum* und dem *Anemoneto-Pinetum*, meidet aber den *Eichenwald*. Auch hier sind die Gründe verschieden. Neben Arten, deren Schwerpunkt bei weiträumiger Betrachtung in Föhrenwäldern liegt, steht die allgemein Nadelholz bevorzugende *Pyrola secunda*, aber auch Arten, die ziemlich gesellschaftsvag sind, jedoch stets eine gewisse Versauerung der obersten Bodenschichten anzeigen (*Antennaria dioeca*, *Hieracium pilosella*). *Briza media* dringt als Wiesenpflanze in die Föhrenwälder leichter ein als in die dichteren *Eichenwälder*. Hieran schließt sich die Gruppe γ , die ihren Schwerpunkt noch deutlich im Föhrenwald hat, deren Arten aber auch in *Steppenheide-Eichenwäldern* vorkommen. Auch hier finden sich Pflanzen, die kontinentalen lichten Föhrenwäldern entstammen (*Anemone pulsatilla*, *Potentilla verna* usw.) neben solchen, die aus der *Steppenheide* leichter in die lichtereren *Anemoneto-Pineten* als in die *Steppenheide-Eichenwälder* eindringen können (z. B. *Hippocrepis comosa*, *Helianthemum*, *Thymus pulegioides*). Es folgt eine Abteilung (Gruppe δ), deren Schwerpunkt auf der Alb offenbar in den *Cytiso-Pineta* s. str. liegt, deren Stetigkeit daher in den *Steppenheide-wäldern* sowohl nach Norden wie nach Südwesten abnimmt. Sie schließt auch die vornehmlich in der Strauchschicht auftretenden Charakterarten des *Cytiso-Pinetum* (*Cytisus ratibonensis*, *C. supinus*, *Rhamnus saxatilis*, *Daphne genkya*) ein.

In den folgenden Gruppen (ϵ — θ) kehrt das Gefälle der Stetigkeit um. Um *Peucedanum cervaria* scharen sich in Gruppe ϵ zunächst Arten, die mehr den *Flaumeichenwäldern* als den *Föhrenwäldern* auch in ihrem Gesamtareal angehören, die aber nicht streng an jene gebunden sind. In den nächsten beiden Gruppen stehen Pflanzenarten, die dem *Anemoneto-Pinetum* fehlen oder dort so geringe Stetigkeit zeigen, daß sie nicht zum typischen Aufbau der Gesellschaft beitragen. Hier ist zu unterscheiden zwischen Arten, die zwar in der südlichen Frankenalb den *Steppenheide-Eichenwald* bevorzugen, die aber auf der Schwabenalb fehlen oder deutlich seltener werden (ζ) und solchen, die vom *Steppenheide-Eichenwald* der Schwabenalb her ausklingen (η). Die ersteren nehmen eine eigenartige Stellung ein, die wohl nur historisch deutbar ist. Zu Gruppe ζ kann auch die wegen ihrer starken Bindung an das Querceto-Lithospermetum (*Steppenheide-Eichenwald*) erst weiter unten aufgeführte *Mercurialis ovata* gestellt werden. Dagegen ist die Gruppe η schon so deutlich von Elementen der *Flaumeichenwälder* und der zugehörigen mediterranen Garigues getragen, daß ihr Anschluß an den *Steppenheide-Eichenwald* und ihr Ausklingen in den *Föhrenwäldern* leicht verständlich ist. Als letzte Reihe von Arten mit deutlichem Stetigkeitsgefälle schließen sich in der Gruppe θ eindeutige Charakterarten des Quercion pubescentis-Verbandes an, denen sich auch *Asarum europaeum* zugesellt, das als zentraleuropäisches Laubwaldelement in *Föhrenwäldern* ohnehin nicht zu erwarten ist. Die übrigen Arten zeigen keine deutlich erfaßbare Abnahme nach irgendeiner Richtung innerhalb der *Steppenheide-wälder* der Frankenalb. Sie sind entweder Charakterarten des gesamten *Steppenheide-Wald-Komplexes* oder aber bloße Begleiter. Für einige Arten wird sich allerdings aus der historischen Betrachtung noch eine Bindung an bestimmte Einwanderungsgruppen ergeben.

Eine genauere Beschreibung der *Steppenheide-wälder* ist bei Gauckler (1938) nachzulesen. Es handelt sich hier nur darum, zu zeigen, daß der für den Nordzug der Frankenalb so typischen *Helichrysum-Dolomitsand-Grasheide* auch eine gut charakterisierte Waldgesellschaft entspricht.

Wo gut ausgebildete Formen dieser *Grasheide* im Kontakt zum *Steppenheide-Föhrenwald* stehen, ist dieser äußerst arm an Laubholz, im übrigen aber gerade an diesen Stellen am besten charakterisiert. Wenn in der Tabelle *Quercus robur* und *Fagus sylvatica* überhaupt, wenn auch nur mit geringer Stetigkeit, auch im *Anemoneto-Pinetum* vorkommen, so liegt dies wohl daran, daß die Standortverhältnisse im Dolomit auf geringem Raum sehr unterschiedlich sein können. Das fortschreitende Ansteigen des Laubholzanteils nach Süden zeigt deutlich, daß die *Föhrenreinbestände* auf Dolomitsand nicht einfach auf Einflüsse der Forstkultur zurückgeführt werden können. Kontinuität der Veränderung spricht ja wohl stets für eine natürliche Abwandlung der Verhältnisse, während das Kennzeichen des Kultureinflusses scharfe Grenzen sind. Wo Dolomitsand in etwas größerer Mächtigkeit (über gewachsenem Fels genügen schon 10 cm) angehäuft ist, kümmern Eiche und Buche, sofern sie überhaupt vorhanden sind, ebenso wie auf Dünensanden. In der Hauptsache muß

Tabelle 6. *Anemoneto silvestris*-Pinetum (1), *Cytiso*-Pinetum (2) und Steppenheide-Eichenwald (3) der Frankenalb.

Vgl. die Erklärungen im Text!

		1	2	3			1	2	3	
Baumschicht:					Feldschicht:					
aP	<i>Pinus silvestris</i>	V	V	III	α	P	<i>Anemone silvestris</i>	V	.	.
aN	<i>Picea abies</i>	II	III	.		P	<i>Helichrysum arenarium</i>	I	.	.
L	<i>Fagus sylvatica</i>	II	III	III		P	<i>Viola rupestris</i>	II	.	.
aC	<i>Quercus robur</i>	I	II	V		P	<i>Potentilla arenaria</i>	II	.	.
L	<i>Quercus petraea</i>	.	.	IV		P+	<i>Erysimum pannonicum</i>	I	.	.
L	<i>Carpinus betulus</i>	.	.	II		aP	<i>Platanthera bifolia</i>	II	.	.
L	<i>Tilia platyphyllos</i>	.	.	II		aP	<i>Cypripedium calceolus</i>	I	.	.
aF	<i>Sorbus torminalis</i>	.	.	II		B+	<i>Coronilla vaginalis</i>	I	.	.
aF	<i>Sorbus aria</i>	.	.	I		B+?	<i>Polygala amarella</i>	II	.	.
L	<i>Tilia cordata</i>	.	.	I		N	<i>Goodyera repens</i>	I	.	.
L	<i>Acer campestre</i>	.	.	I		N	<i>Pyrola virens</i>	I	.	.
Strauchschicht:					β					
aP	<i>Pinus silvestris</i>	V	V	II	β	N	<i>Pyrola secunda</i>	III	I	.
aN	<i>Picea abies</i>	II	II	I		(P)	<i>Potentilla subaenaria</i>	I	I	.
a	<i>Juniperus communis</i>	V	V	III		P	<i>Avena pratensis</i>	II	IV	.
a	<i>Betula pendula</i>	II	II	I		P+	<i>Carlina vulgaris</i>	III	I	.
aN	<i>Sorbus aucuparia</i>	II	.	.		P+	<i>Seseli annuum</i>	I	II	.
P+	<i>Cytisus ratisbonensis</i>	.	IV	.		aP	<i>Koeleria pyramidata</i>	V	II	.
P+	<i>Cytisus supinus</i>	.	IV	I		aP	<i>Cirsium acaule</i>	IV	I	.
B+	<i>Rhamnus saxatilis</i>	.	II	I		aP	<i>Sanguisorba minor</i>	III	II	.
B+	<i>Daphne genkwa</i>	.	II	I		aP	<i>Galium verum</i>	IV	II	.
P+	<i>Cytisus nigricans</i>	.	V	V		B+	<i>Leontodon incanus</i>	I	I	.
						B+	<i>Carex ornithopoda</i>	III	II	.
					B+?	<i>Gentiana ciliata</i>	III	II	.	
					S+	<i>Medicago falcata</i>	III	II	.	
					aF	<i>Trifolium medium</i>	III	I	.	
					aF	<i>Fragaria viridis</i>	I	III	.	
					a	<i>Antennaria dioica</i>	IV	II	.	
					a	<i>Hieracium pilosella</i>	III	I	.	
					aL	<i>Briza media</i>	V	II	.	
					γ					
					P	<i>Anemone pulsatilla</i>	V	V	III	
					aP	<i>Potentilla verna</i>	IV	II	I	
					aP	<i>Epipactis atropurpurea</i>	III	II	I	
					aP	<i>Pimpinella saxifraga</i>	IV	IV	I	
					aP	<i>Dianthus carthusianorum</i>	III	II	I	
					aF	<i>Hippocrepis comosa</i>	V	V	II	
					aF	<i>Helianthemum nummularium</i>	IV	IV	II	
					aF	<i>Scabiosa columbaria</i>	V	IV	I	
					aF?	<i>Festuca duriuscula</i>	IV	III	II	
					aF?	<i>Anthyllis vulneraria</i>	IV	III	I	
					a	<i>Thymus pulegioides</i>	IV	III	I	
					a	<i>Achillea millefolium</i>	IV	III	II	
					a	<i>Campanula rotundifolia</i>	III	III	I	
					δ					
B+	<i>Cornus mas</i>	.	.	I	P	<i>Festuca sulcata</i>	I	IV	I	
B+	<i>Prunus mahaleb</i>	.	.	III	P	<i>Hierocbloa australis</i>	I	III	I	
					P	<i>Viola collina</i>	II	II	I	
aF	<i>Rubus tomentosus</i>	.	.	II	P	<i>Asperula tinctoria</i>	I	III	I	
L	<i>Carpinus betulus</i>	.	.	II	P+	<i>Prunella grandiflora</i>	I	IV	I	
aL	<i>Ulmus carpiniifolia</i>	.	.	I	P+	<i>Aster linosyris</i>	.	III	I	
L	<i>Tilia platyphyllos</i>	.	.	II	B+	<i>Thlaspi montanum</i>	I	II	I	
aL	<i>Euonymus europaeus</i>	.	.	I						
aL	<i>Daphne mezereum</i>	.	.	I	F+	<i>Peucedanum cervaria</i>	I	IV	IV	
L	<i>Hedera helix</i>	.	.	III	F+	<i>Geranium sanguineum</i>	I	II	V	
					F+	<i>Chrysanthemum corymbosum</i>	II	V	V	
aF	<i>Sorbus aria</i>	IV	IV	IV	F+	<i>Antbericum ramosum</i>	III	V	V	
aF	<i>Prunus spinosa</i>	II	IV	III	F+	<i>Vincetoxicum officinale</i>	I	III	V	
aN	<i>Populus tremula</i>	I	I	I	F+	<i>Teucrium chamaedrys</i>	III	IV	V	

Tabelle 6 (Fortsetzung)

		1	2	3			1	2	3		
ε	F+	<i>Stachys recta</i>	I	II	IV	aP	<i>Viola hirta</i>	IV	V	IV	
	F+	<i>Origanum vulgare</i>	III	II	V	aP	<i>Silene nutans</i>	IV	II	IV	
	aF	<i>Laserpitium latifolium</i>	I	.	III	aP	<i>Euphorbia cyparissias</i>	V	V	IV	
	aF	<i>Coronilla varia</i>	I	III	IV	aP	<i>Arabis hirsuta</i>	II	I	II	
	aL	<i>Melica nutans</i>	I	II	V	aP	<i>Serratula tinctoria</i>	.	.	I	
	L	<i>Carex montana</i>	I	II	II	aP	<i>Inula salicina</i>	.	.	I	
	C+	<i>Genista tinctoria</i>	I	III	III	S+	<i>Bupleurum falcatum</i>	II	II	I	
	B+	<i>Thesium bavarum</i>	(II	V	F	<i>Asperula cynanchica</i>	II	IV	I	
	P	<i>Aster amellus</i>	I	IV	IV	F	<i>Ophrys insectifera</i>	II	I	.	
	P	<i>Potentilla heptaphylla</i>	I	III	II	F	<i>Inula conyza</i>	I	II	I	
	P+	<i>Carex humilis</i>	II	IV	V	aF	<i>Medicago lupulina</i>	II	I	.	
	P+	<i>Polygonatum odoratum</i>	II	I	IV	aF	<i>Carlina acaulis</i>	I	II	.	
	aP	<i>Campanula persicifolia</i>	I	I	III	aF	<i>Lotus corniculatus</i>	III	III	.	
	ζ	B+	<i>Clematis recta</i>	I	IV	.	aF	<i>Leontodon hispidus</i>	II	.	.
		P	<i>Potentilla alba</i>	.	II	I	aF	<i>Ononis repens</i>	III	I	.
P+		<i>Dictamnus albus</i>	.	II	V	L	<i>Primula veris</i>	III	II	III	
P+		<i>Inula hirta</i>	.	II	IV	L	<i>Galium silvaticum</i>	I	.	II	
P+		<i>Peucedanum oreoselinum</i>	.	III	III	aL	<i>Carex digitata</i>	I	.	I	
η		aP	<i>Ranunculus polyanthemos</i>	.	I	I	aL	<i>Lilium martagon</i>	.	.	I
		aF	<i>Melampyrum cristatum</i>	.	I	II	aL	<i>Lathyrus vernus</i>	.	.	I
		aF	<i>Lathyrus niger</i>	.	I	II	aL	<i>Hieracium silvaticum</i>	II	I	I
		aF	<i>Trifolium alpestre</i>	.	V	V	aL	<i>Poa nemoralis</i>	.	.	I
		F+	<i>Stachys officinalis</i>	.	IV	III	aL	<i>Carex flacca</i>	III	I	.
	F	<i>Euphorbia verrucosa</i>	.	II	IV	aC	<i>Melampyrum pratense</i>	.	I	II	
	F	<i>Trifolium rubens</i>	.	I	II	a	<i>Galium boreale</i>	I	II	II	
	F	<i>Teucrium montanum</i>	.	III	I	a	<i>Poa pratensis</i>	III	II	.	
	F	<i>Asperula glauca</i>	.	II	IV	a	<i>Fragaria vesca</i>	III	III	III	
	L	<i>Anemone hepatica</i>	.	III	IV	a	<i>Solidago virgaurea</i>	I	.	.	
	C+	<i>Genista sagittalis</i>	.	II	I	a	<i>Sedum maximum</i>	.	.	II	
	θ	F	<i>Lithospermum purp.-coeruleum</i>	.	.	IV	Bodenschicht:				
		F	<i>Melittis melissophyllum</i>	.	.	IV	<i>Dicranum undulatum</i>	.	I	.	
		F	<i>Coronilla coronata</i>	.	.	III	<i>Pleurozium schreberi</i>	IV	V	II	
		F	<i>Melica picta</i>	.	.	I	<i>Scleropodium purum</i>	I	III	.	
L		<i>Asarum europaeum</i>	.	.	I	<i>Hypnum cupressiforme</i>	III	II	II		
B+		<i>Mercurialis ovata</i>	.	.	III	<i>Hylacomium splendens</i>	II	II	.		
B+		<i>Polygala chamaebuxus</i>	V	V	V	<i>Cladonia silvatica</i>	.	II	.		
B+		<i>Buphthalmum salicifolium</i>	V	V	V	<i>Cladonia furcata</i>	.	I	.		
B+		<i>Sesleria coerulea calc.</i>	IV	IV	V	<i>Cladonia cf. pyxidata</i>	II	II	I		
P		<i>Salvia pratensis</i>	I	III	II	<i>Camptothecium lutescens</i>	.	.	III		
P		<i>Seseli libanotis</i>	I	.	II	<i>Rhytidium rugosum</i>	V	IV	IV		
P+		<i>Brachypodium pinnatum</i>	V	V	V	<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>	II	I	II		
P+		<i>Veronica teucrium</i>	III	.	V	<i>Dicranum scoparium</i>	II	I	II		
P+		<i>Gentiana cruciata</i>	I	.	I						
P+		<i>Phleum phleoides</i>	I	I	I						
P+	<i>Trifolium montanum</i>	I	II	I							
P+	<i>Polygala comosa</i>	I	II	.							
P+	<i>Centaurea scabiosa</i>	II	II	I							

die Erklärung für dieses völlige Zurücktreten des Laubholzes auch hier in der Feinerdearmut des Verwitterungsprodukts gesucht werden. Sie führt auch hier — noch unterstützt durch die Verkärnung des Dolomitgesteins — zu einem Wasserhaushalt im Boden, wie er nur noch von der Föhre ertragen wird. Eine ausschlaggebende chemische Wirkung des Dolomits ist jedenfalls nicht nachweisbar, da in frischerer Lage (z. B. N-Exposition) Laubwald auf Dolomit fast ebenso gut wie auf Kalk gedeiht.

Interessant sind die Beziehungen unserer Gesellschaft zum Anemoneto (*silvestris*)-Quercetum auf Sanden des Mainzer Beckens. Diese Assoziation zeigt etwas stärkere Anklänge an Flaumichenwälder und war deshalb von Knapp (1944) zum Dictamnno-Sorbetum (= Querceto-Lithospermetum) gestellt worden. Oberdorfer (1957), bei dem der Steppenanemonenwald als neue Assoziation erscheint, weist aber darauf hin, daß dabei „die der Gesellschaft eigentümliche Kiefern-mischwaldstruktur“ ganz übersehen wird und erwartet Übergänge von dieser Waldgesellschaft zum Pinion.

Wir glauben, daß dieser Übergang (und zwar schon in sehr starkem Ausmaß) in unserem Dolomitsand-Föhrenwald verwirklicht ist. Wie oben gezeigt wurde, verlieren sich die submediterranen Anklänge weitgehend. Sie werden einerseits durch stärkere Beimischung kontinentaler Arten ersetzt, daneben aber auch durch das Auftreten einer Reihe von Arten, die gewöhnlich als dealpin oder nach Klärung dieses Begriffs durch Thorn (1957) als präalpin bezeichnet werden und die ihrerseits wieder deutlich den Übergang zum Cytiso-Pinetum der südlichen Frankenalb anzeigen. Im Mainzer Gebiet ist die Eiche noch in hohem Maße am Aufbau der Gesellschaft beteiligt. Das entspricht dort ebenso wie in unseren Steppenheide-Eichenwäldern der Übergangsstellung zu Flaumeichenwäldern. Aber die erwähnte Kiefern-mischwaldstruktur ist auch dort überall gegeben. Mit der Zunahme der kontinentalen Elemente ist bei uns ein noch stärkerer Anteil der Föhre zu erwarten, so daß der Anemone-Steppenheide-Föhrenwald nach allen Beobachtungen und Vergleichen auch auf rein soziologischer Basis als natürlicher Föhrenwald extremer Dolomitstandorte zu erkennen ist, der auch unter völlig natürlichen Bedingungen nur sehr wenig Laubholz enthalten würde und an trockensten Stellen zweifellos auch bei Ausschaltung forstlicher Beeinflussung als Föhrenreinbestand auftreten würde.

4. Die Föhren-Eichen-Wälder

Soweit die Quarzsandböden einen etwas besseren Wasserhaushalt aufweisen — dies kann auf Terrassensanden und auch auf geringmächtigen, flachlagernden Flugsanden der Fall sein —, werden sie von Wäldern bestockt, in denen zwar heute ebenfalls die Föhre dominiert, die aber doch durch immer wieder aufkommende Eichen und z. T. auch durch ihre Bodenvegetation zeigen, daß unter natürlichen Umständen hier Eichenwälder mit beigemischter Föhre entstehen würden. Durch das sehr stetige Auftreten von *Peucedanum oreoselinum* und *Silene nutans* zeigen sich gewisse Beziehungen zum Quercetum medioeuropaeum silenetosum und zum Q. m. peucedanetosum, die Oberdorfer (1957) für den südlichen Schwarzwald und die Pfalz beschreibt. Jedoch ist es bei uns nicht — wie dort — die Traubeneiche, sondern die Stieleiche, die fast ausschließlich hier auftritt. Auch *Festuca ovina* ssp. *vulgaris* trägt sehr zum typischen Bild solcher Gesellschaften bei. Eine eingehende Darstellung dieser Bestände kann jedoch vorläufig nicht gewagt werden, da diese Wälder im einzelnen sehr verschieden sein können, wobei die Mächtigkeit der Sandauflagerung offenbar wieder eine sehr große Rolle spielt. Außerdem würde die Bearbeitung ein großes Aufnahmемaterial erfordern, das wegen der Seltenheit gut charakterisierter Aufnahmeflächen nur sehr schwer zu sammeln ist. Einerseits zeigen sich Übergänge zum Eichen-Birken-Wald, andererseits ist aber auch die natürliche Beimengung der Föhre aus dem Auftreten von *Chimaphila umbellata*, *Pyrola virens*, *Epipactis atropurpurea* u. a., allerdings nur stellenweise wegen der allgemeinen kulturbedingten Verarmung der Wälder, zu belegen. Im Maingebiet sind auch deutliche Übergänge zu Eichen-Hainbuchen-Wäldern schon auf Sand zu bemerken, wenn auch gute Ausbildungen solcher Wälder erst auf Löß angetroffen werden. Die Nähe der Föhrengrenze zeigt sich hier deutlich an.

E. Successionsreihen der Pflanzengesellschaften und der Böden

Auf den Ablauf der Successionsreihen in der Vegetation und in den Böden ist schon bei der Besprechung der Gesellschaften mehrfach hingewiesen worden. Eine zusammenfassende Darstellung wird auf Abb. 1 gegeben. Auch diese Darstellung ist selbstverständlich als ein Schema anzusehen, dem die Natur nirgends voll und ganz folgt. Dies gilt ganz besonders in unserem Übergangsgebiet, in dem kleinste Unterschiede im Nährstoffgehalt der Böden, in der Geländeform, der Mächtigkeit der Sandauflagerungen, aber auch im Niederschlagsreichtum und der Temperatur der einzelnen Jahre viel größere Abweichungen nach den verschiedensten Seiten bewirken als in Gebieten mit einseitigeren Klimabedingungen.

Zu dem Schema, das als Einteilungsprinzipien das Ausgangssubstrat einerseits, den Schlußgrad und die Schichtenbildung der Vegetation andererseits verwendet, ist vor allem zu bemerken, daß in fast keinem Falle die ganze Successionsreihe durchlaufen werden muß, sondern daß die Bewaldung stets schon aus früheren Stadien heraus erfolgen kann. Dies ergibt sich daraus, daß die Föhre, die überall der Hauptpionier des Waldes ist, keiner stärkeren Humusbildung bedarf, um keimen zu können. Zur Entwicklung der Föhre auf reinen Mineralböden ist jedoch offensichtlich eine Reihe von feuchteren Jahren notwendig.

Auf ärmsten Sanden, auf denen auch die Folgegrasheiden längere Zeit zu ihrer Entwicklung benötigen, geht die Entwicklung daher über das Corynephorum direkt zum Föhrenwald, und zwar hier zum Dicrano-Pinetum cladinetosum. Soweit die Sande aber durch dichtere Lagerung, geringere Beweglichkeit und höheren Nährstoffreichtum einen rascheren Übergang von der Silbergrasflur zum Armerio-Festucetum zulassen, werden die Keimungsmöglichkeiten für die Föhre rein räumlich rasch geringer, so daß gerade auf den „besseren“ Sanden die Wiederbewaldung langsamer verläuft als auf den ärmeren.

Freilich werden auch vollgeschlossene Grasheiden bei uns überall mit der Zeit vom Wald erobert, wenn sie sich selbst überlassen bleiben. Nur dort, wo sie beweidet werden, erhalten sie sich

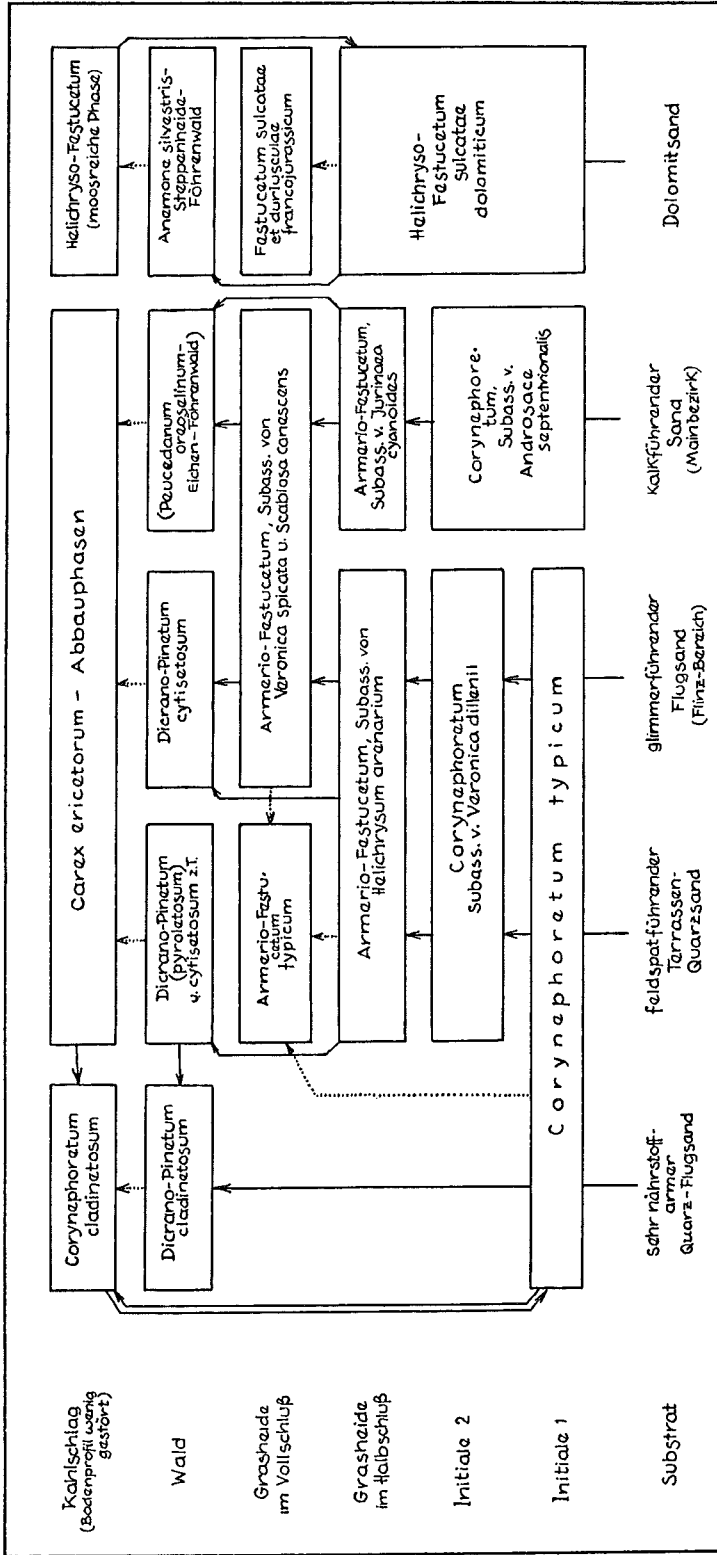


Abb. 1.
 Successionsreihen bayrischer Sandgrasheiden
 und Sand-Föhrenwälder.
 (Vorläufige Bezeichnungen für nicht durch Aufnahmen belegte
 Eichenz-Föhren-Mischwälder in Klammern)

lange Zeit, jedoch unter starker Verarmung. Soweit es sich um „bessere“ Subassoziationen des Armerio-Festucetum handelt, degradieren sie zunächst zum Armerio-Festucetum typicum und schließlich geht auch dieses in schlecht charakterisierte, vorwiegend aus azonalen (siehe nächstes Kapitel) Arten zusammengesetzte Weiderasen über.

Nach Kahlschlägen treten auf Quarzsanden gemäß der verschiedenen starken Störung des Bodenprofils zunächst sehr verschiedene Pflanzengemeinschaften auf, die im Successionsschema nicht erfaßt wurden. Häufig sind sie durch Faziesbildung von *Deschampsia flexuosa* charakterisiert, die hier solange lebensfähig ist, bis die letzten Reste des Rohhumus aufgezehrt oder zerstört sind. Die gleiche Bedeutung haben, wie erwähnt, die *Calluna*-Bestände, die nach Lichtstellung anfangs sehr üppig werden können, aber dann mit dem Abbau des Trockentorfs ebenfalls rasch zurückgehen. Häufig trifft man dann unsere *Carex ericetorum*-Abbauphase an, in die allmählich *Corynephorus canescens* einwandert. Natürlich kann auch aus allen Abbaustadien heraus schon die Wiederbewaldung erfolgen. Auch das ist eine Zeitfrage. Wo viel Rohhumus abgebaut werden muß, genügt die Zeit schon innerhalb der Abbaustadien für das Aufkommen von Holzpflanzen, so daß die rückläufige Entwicklung hier nicht abgeschlossen wird.

Auf Dolomitsand läßt sich eine gut differenzierte Initialgesellschaft von der Halbschluß-Grasheide nicht abgrenzen. Dies liegt hauptsächlich daran, daß hier keine genügend großen Flächen mit wirklich einheitlichen Standortbedingungen erfaßt werden können. Das stets vorhandene Skelett verändert die Beweglichkeit der Sande, ihre Durchlässigkeit und ihren Nährstoffgehalt auf kürzeste Entfernungen. Daher sind hier Initialen und Halbschlußgesellschaft von vornherein zu einem Mosaik verbunden, das sich ohne Vergewaltigung nicht entflechten läßt. Die Helichrysum-Dolomitsand-Grasheide nimmt deshalb in der Succession die Stellen der Initialen 1 und 2 und dazu die der halbgeschlossenen Grasheiden ein. Bei Beweidung degradiert sie zum Festucetum sulcatae et duriusculae francojurassicum (Gauckler 1938), das in seiner syngenetischen Stellung somit dem Armerio-Festucetum typicum der Quarzsande entspricht.

Wie die Vegetationsentwicklung, so hängt auch die Bodenbildung bei uns wesentlich vom Substrat ab. Dabei steigt, wie zu erwarten, die Beständigkeit der AC-Profile mit dem Kalkreichtum der Sande. Unter typischen Armerio-Festuceten ist die Entwicklung zur Braunerde meist schon deutlich erkennbar. Unter der Subass. von *Veronica spicata* und *Scabiosa canescens* und der Subass. von *Iurinea cyanoides* dagegen ist unter dem humosen A-Horizont noch keine deutliche Verbraunung feststellbar. In allen Successionsreihen auf Quarzsand tritt aber die Bildung eines B-Horizonts spätestens mit dem Aufkommen des Waldes ein. Dagegen bleibt dort, wo der Karbonatgehalt am größten ist, also auf Dolomitsand, das AC-Profil der Rendzina auch noch unter Wald erhalten, solange nicht Nadelstreu in größeren Mengen angehäuft wird. Über die dann eintretenden Veränderungen wurde schon berichtet (p. 34).

In typischen, d. h. von unveränderten Sanden ausgehenden Entwicklungsreihen finden wir unter Vegetationsinitialen also stets AC-Profile. Es kommen aber in weiter Verbreitung Silbergrasfluren auch auf oligotrophen Braunerden vor, nämlich dann, wenn das Corynephorum sich sekundär aus Abbaustadien nach Kahlschlag entwickelt hat. Diese Profile unterscheiden sich stets durch einen oft geringmächtigen, aber scharf abgegrenzten, humosen Horizont von typischen Braunerden, für die ja der fließende Übergang der Horizonte bezeichnend ist. Hier liegt eine „Überarbeitung“ des unter Wald entstandenen Bodens durch die Grasheide vor.

Alle beschriebenen Vorgänge der Bodenbildung verlaufen räumlich und zeitlich parallel zur Vegetationsentwicklung, besonders auch die Podsolierung. Sobald auf unveränderten Sanden die Föhre aufkommt, beginnt unter der Nadelstreu die Rohhumusbildung und auf Quarzsand die Bleichung der obersten Bodenschichten, und zwar bevorzugt dort, wo der Schatten der Föhrenbüsche dauernd hinreicht. Ein Beispiel, wo eine direkte Verfolgung dieser Bildung eines Primär-Podsols möglich war, wurde schon auf p. 34 erwähnt.

F. Die allgemeine Verbreitung der Arten. Arealtypenspektra

Zur Beschreibung der einzelnen Pflanzengesellschaften in örtlicher Sicht und für die Klärung der kurzfristigen rezenten Successionen war ein ausschließlich soziologisches Vorgehen begründet und ausreichend. Sollen jedoch nun Fragen behandelt werden, welche die Stellung der Gesellschaften in größeren Räumen und Zeiten betreffen, so müssen wir Methoden benutzen, die diesen Fragen gerecht werden können. Wir haben daher im Folgenden von der Gesamtverbreitung der Arten auszugehen.

Die Zahl der pflanzengeographischen Systeme ist vielfältig. Fast jeder Autor faßt die Arealtypen anders. Wieviel Einzelgesichtspunkte angewandt werden können, hat Kleopow (siehe bei Walter 1954) dargelegt. Er unterscheidet Geoelemente, Genoelemente, Chronoelemente, Migroelemente,

Migrochronelemente, Coenoelemente, Oekoelemente. Eine genaue Herausarbeitung dieser Elemente ist für Einzelfragen sicher von großem Wert. Eine umfassende Darstellung wird mit ihnen aber nicht möglich. Es ist sinnlos, hier die Forderung der Logik nach einem einheitlichen Einteilungsprinzip zu erheben. Ein solches einheitliches Prinzip hat in der Sippenystematik zum Linnéschen System geführt, bei der Fassung des natürlichen Systems der Pflanzen mußte es verlassen werden. Es ist geradezu das Kennzeichen natürlicher Systeme, daß sie nicht nach festen Regeln der Schematisierung gewonnen werden können, sondern daß sie vergleichend in ihrer intuitiven Evidenz erfaßt werden. Der Beweis liegt dann in der Bewährung der Typen nach ihrer Aufstellung. Was für die Sippenystematik gilt, wird aber beim Versuch, ein pflanzengeographisches System zu begründen, wegen der noch erhöhten Faktorenzahl in noch größerem Ausmaß wirksam.

Wir schlagen daher für die Untersuchung der Areale einen Weg ein, der den so fruchtbaren grundsätzlichen Gedankengängen von Gams (z. B. 1927) folgt. Er wurde von E. Schmid (1936) und jetzt durch Zoller (1954) erneut aufgezeigt: „Bei der Untersuchung der Areale müssen besonders die folgenden Teilprobleme berücksichtigt werden: die Sippenentwicklung, die historische Entwicklung des Areals, die synökologische Amplitude und der Reaktionstyp gegenüber den anthropogenen Einflüssen. Eine Trennung in geographische, historische und genetische Elemente, so logisch sie an und für sich sein mag, scheint mir nicht zweckmäßig, verhindert sie doch die Entfaltungszentren der Sippen im Rahmen einer rein vergleichend geographischen Arealbetrachtung auszuwerten (vgl. hierzu Meusel 1943).“ . . . „Diese Einteilung der Elemente bildet eine Verknüpfung des rein geographisch-topographischen Systems der Arealtypen von H. Meusel (1943) mit den vorwiegend synökologisch und florensgeschichtlich begründeten Vegetationsgürteln von E. Schmid (1936).“

Die Unterteilung der Vegetationsgürtel ist in den genannten Arbeiten so glücklich gesehen, daß die Einheiten für unsere Arealtypenspektren unverändert übernommen werden können. Eine ausführliche Begründung der Einheiten können wir uns sparen, da sie nur dort schon Gesagtes wiederholen könnte. Es bedarf nur zweier Hinweise:

1. Wenn für Arealtypenspektren nicht Elemente im Sinne Kleopows verwendet werden, so wird der Aussagewert der Spektren verändert. Da die synökologische Amplitude (der soziologische Anschluß) hier schon bei der Fassung der Einheit mitgespielt hat, kann das Spektrum die soziologische Darstellung nicht mehr ergänzen, es wird vielmehr zum synchorologischen Ausdrucksmittel selbst. Dies könnte als Nachteil erscheinen. In Wirklichkeit handelt es sich jedoch hier nur um eine konsequente Durchführung von Gedanken, die auch in der rein topographischen Arealanalyse stets schon eine Rolle spielen. So ist z. B. wenig gesagt, wenn man *Potentilla verna* als zentraleuropäische Art bezeichnet. Die Sippenentwicklung und der primäre Gesellschaftsanschluß sind hier von weit größerer Bedeutung als die reine Beschreibung des Siedlungsgebiets. Erst bei ihrer Berücksichtigung wird die Rolle des Frühlings-Fingerkrauts in der mitteleuropäischen Vegetation verständlich. Gleiches gilt auch z. B. für *Scabiosa canescens*, *Anemone pulsatilla* und andere Arten.

2. Es ist notwendig, die Gürtel Schmid's zu höheren Einheiten zusammenzufassen. Soweit dies schon geschieht, werden diese „Gürtelserien“ wohl noch allzusehr rein topographisch gesehen.

Stellt man z. B. eine „boreomeridionale Gürtelserie“ auf, so finden sich in dieser der *Quercus robur*-*Calluna*-Gürtel und der *Pulsatilla*-Waldsteppen-Gürtel zusammen, wenn auch als Endglieder. Der krasse Gegensatz zwischen diesen Gürteln erscheint dabei nicht in dem zu wünschenden Ausmaß. Die geographische Breitenlage entscheidet nicht allein über die Verwandtschaft der Gürtel. So weist Zoller (l. c.) mehrfach auf die engen Beziehungen zwischen dem *Pulsatilla*-Waldsteppen-Gürtel, dem *Quercus pubescens*-Gürtel, dem *Stipa*-Steppen-Gürtel und auch dem mediterranen Gebirgssteppengürtel hin. Besonders bei diesen Gürteln muß der Verzicht auf rein topographische Einheiten bei der Erfassung der Gürtelserie ebenso wie bei der der Gürtel durchgeführt werden.

Ausschlaggebend kann bei einer solchen Zusammenfassung nur die Anzahl der „bizonalen“ Arten sein, der Arten also, die zwei (oder drei) Gürteln gemeinsam sind. Diese bizonalen Arten im Sinne von Schmid und Zoller gewinnen damit aber eine besondere Bedeutung als Charakterarten der Gürtelserie. Sie müssen deshalb von bizonalen Arten unterschieden werden, welche zwei Gürteln verschiedener Serien angehören. Für Arten, die zwei oder auch mehr Gürteln derselben Gürtelserie angehören, soll daher die Bezeichnung „makrozonal“ vorgeschlagen werden. Bizonal sollen dann nur noch Arten heißen, die in zwei oder drei Gürteln verschiedener Gürtelserien auftreten. Von zonalen, makrozonalen und bizonalen Arten wird dann gesprochen, wenn die betreffenden Pflanzen fast ausschließlich in den betreffenden Bereichen in natürlicher Vegetation vorkommen. Finden sie sich außerhalb, so ist stets zu prüfen, ob es sich um kulturbedingtes Auftreten oder um Relikte handelt. Dagegen sind „azonale“ Arten nicht so streng gebunden, sie haben daher auch keinen Wert für die Klärung der Vegetationsgeschichte. Bei vielen Azonalen läßt sich jedoch der Verbreitungsschwerpunkt feststellen oder wenigstens vermuten. Hierfür ist vor allem der Ort ihres gehäuft auftretens in Klimaxgesellschaften oder in regionalbedingter Vegetation

(über den Unterschied vergleiche man Zoller l. c.) maßgebend. Solche azonale Arten mit bestimmtem Schwerpunkt können Vermutungen unterstützen, die auf Grund des Auftretens von zonalen Arten gefaßt wurden. Wir haben deshalb bei solchen Arten hinter das „a“ (= azonale) die Bezeichnung des betreffenden Gürtels gesetzt (z. B. „aP“).

Erwünscht wäre eine Gesamtbearbeitung der europäischen Flora in der Weise, wie sie Zoller vorbildlich für die Brometalia-Arten des Schweizer Jura durchgeführt hat. Erst dann kann die Einteilung der Gürtelserien exakt durch Zahlenwerte für die gemeinsamen Arten begründet werden. Vorläufig sei das in Abb. 2 gegebene Schema zur Diskussion gestellt. Die Gürtel Zollers sind im allgemeinen nicht verändert worden, Gürtel aus Serien, die für unsere Zwecke weniger in Betracht kommen, wurden zusammengefaßt. Es wurde jedoch die ostsubmediterrane Übergangszone vom Pulsatilla-Waldsteppen-Gürtel zum *Quercus pubescens*-Gürtel als *Pinus nigricans*-Übergangsgürtel abgegliedert. Dies erfordert eine Begründung:

Diesem Übergangsgürtel gehört eine Gruppe von Arten an, die schon durch ihre auffallenden Teilareale in unserm Gebiet (s. u.) besondere Aufmerksamkeit fordern. Der Schwerpunkt dieser Gruppe liegt deutlich im Verzahnungsgebiet der eben erwähnten Gürtel, nämlich im Norden der Balkanhalbinsel bzw. am Südostfuß der Alpen. Zum Teil treten die Pflanzen dort im Schwarzföhrenwald auf, so z. B. *Mercurialis ovata*, *Clematis recta*, *Prunus mabaleb*, *Rhamnus saxatilis*, *Polygala chamaebuxus*, *Daphne cneorum*, *Erica carnea*, *Buphthalmum salicifolium*, *Carduus defloratus* (vgl. die Aufnahmen bei Beck 1893, Vierhapper 1921, Schmid 1936). Eine zusammenhängende Reihe der Arealvergrößerung führt dann bei gleichlaufender Erweiterung der synökologischen Amplitude von ostsubmediterranen Arten über ostsubmediterrane, die in den Alpen z.T. recht hoch

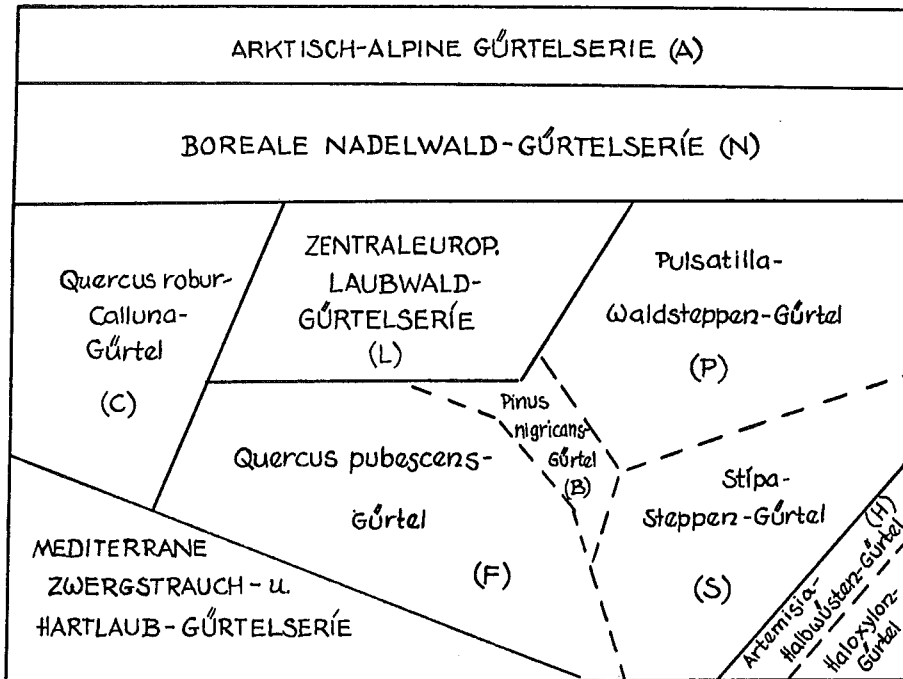


Abb. 2

Gürtelserien und Gürtel der Vegetation

Europas.

Erklärung im Text.

(Das Schema dient nur zur Übersicht für die Zwecke der vorliegenden Arbeit. Zur genaueren Gliederung vgl. ZOLLER(1954).

ansteigen, zu allgemeiner verbreiteten submediterranean-alpinen Arten, die auch die Pyrenäen erreicht haben, dort aber dann mehr auf den Ostteil des Gebirges beschränkt bleiben. Trotz der großen Unterschiede der Höhengrenzen, die sich in dieser Gruppe finden, läßt der hauptsächlichliche Gesellschaftsanschluß ihre Zusammengehörigkeit doch deutlich erkennen: Mit Ausnahme der ausgesprochenen Felspflanze *Abyssum saxatile*, die auch bei uns nicht in Föhrenwälder eintritt, finden sich alle Arten dieses Arealtyps in den Reliktföhrenwäldern der Alpen zusammen (vgl. Schmid 1936). Freilich nimmt, wie erwähnt, mit der Abschwächung des Arealtyps auch die Gesellschaftstreue der Arten ab, so daß z. B. die wegen des Entwicklungszentrums der Gattung *Sesleria* ebenfalls hierherzustellende *Sesleria coerulea* auch in Buchenwälder einzutreten vermag. Ihr ursprünglicher Anschluß an Trockenwaldgesellschaften bleibt aber auch dann noch deutlich. Auch der Anschluß an den Lärchen-Arven-Gürtel, den gerade die genannte Pflanze, aber auch andere Arten der Gruppe zeigen, bedeutet nur einen Übergang in einen kontinentalen Gürtel, der — horizontal gesehen — an den *Pulsatilla*-Waldsteppen-Gürtel im Norden angrenzt und daher verwandtschaftliche Beziehungen zu diesem zeigen muß.

In diesem Zusammenhang müssen noch die beiden Arten der arktisch-alpinen Gürtelserie erwähnt werden, die in der Dolomitsand-Grasheide auftreten: *Cardaminopsis hispida* (= *Arabis petraea*) ist nach den Untersuchungen von Thorn (1958) bei uns mehr Felspflanze als Grasheideart und kann als Eiszeitrelikt gelten, das ein gewisses Vermögen beibehalten hat, sich auf offene Standorte auszubreiten. *Mimurta verna* dagegen ist als hervorragende Charakterart unserer Dolomitsand-Grasheide anzusprechen (lokal). Tatsächlich ist der nichtarktische Teil ihres Areals mit unserm B-Typ nahe verwandt.

Nach dem Gesagten ergeben sich also folgende Gürtel und Gürtelseries (in Klammern die im Text und in den Tabellen verwendeten Abkürzungen):

- I. Arktisch-alpine Gürtelserie (A).
- II. Boreale Nadelwald-Gürtelserie (N).
 - a) *Picea excelsa*-Gürtel.
 - b) *Larix-Pinus cembra*-Gürtel.
- III. Ozeanische Laubwald-Gürtelserie.
Quercus robur-Calluna-Gürtel (C).
- IV. Mediterrane Zwergstrauch- und Hartlaub-Gürtelserie (ohne Anteil an unseren Sandgrasheiden).
- V. Zentraleuropäische Laubwald-Gürtelserie (L).
- VI. (Wald-) Steppen-Trockenbusch-Gürtelserie.
 - a) *Pulsatilla*-Waldsteppen-Gürtel (P).
 - b) *Stipa*-Steppen-Gürtel (S).
 - c) *Pinus nigricans*-Übergangsgürtel (B).
 - d) *Quercus pubescens*-Gürtel (F).
- VII. Irano-turanische Gürtelserie (H).
 - a) *Artemisia*-Halbwüsten-Gürtel.
 - b) *Haloxylon*-Gürtel.

Auf eine Unterteilung der für uns weniger wichtigen Gürtelseries wurde verzichtet, sie kann aus den zitierten Arbeiten von Schmid und Zoller entnommen werden.

In den Tabellen ist bei makrozonalen Arten der vermutliche Schwerpunkt angegeben, ein † zeigt die weitere Verbreitung innerhalb der Gürtelserie an, wir schreiben also P† für Arten mit Verbreitungsschwerpunkt im *Pulsatilla*-Waldsteppen-Gürtel, wenn sie auch im *Pinus nigricans*-, *Quercus pubescens*- oder *Stipa*-Steppen-Gürtel oder in mehreren davon ebenfalls in primärer Vegetation vorkommen.

Die Zuteilung der Arten resultiert aus eingehendem Studium der floristischen und soziologischen Literatur, deren Aufzählung hier zu weit führen müßte. Es soll nur nochmals auf die zitierte Arbeit von Zoller hingewiesen werden, der sehr viele Einzelangaben auch für unsere Grasheiden entnommen werden konnten.

Aus solcher Einteilung der Verbreitungstypen ergeben sich nun die in den Tabellen unterschiedenen Artengruppen und die in Abb. 3 dargestellten Spektren.

Die Stetigkeit, mit der ein bestimmter Typ auftritt, erscheint für die Erstellung des Arealtypenspektrums wichtiger als die Berücksichtigung seines Bedeckungsanteils, der allzusehr von inneren Bedingungen der einzelnen Arten abhängt. Pflanzen, die stets große Herden bilden, sobald sie überhaupt auftreten, die aber insgesamt sehr selten sind, werden bei Zugrundelegung der Gruppenmenge (Tüxen und Ellenberg 1937) viel zu stark bewertet. *Sempervivum soboliferum*,

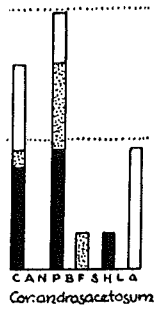
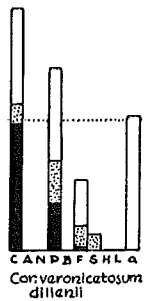
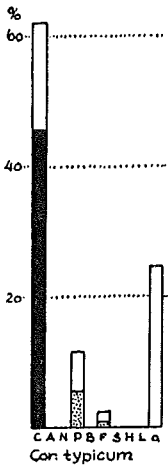
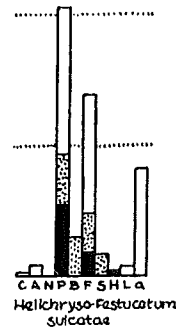
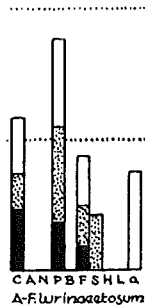
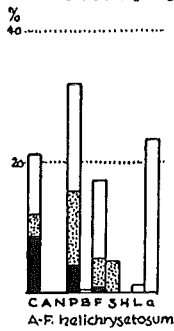
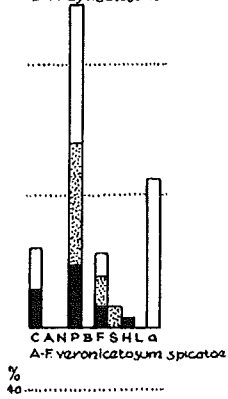
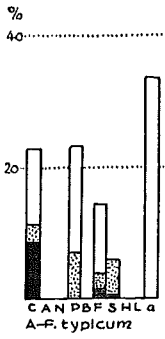
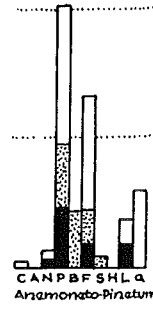
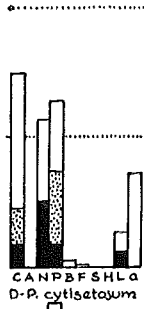
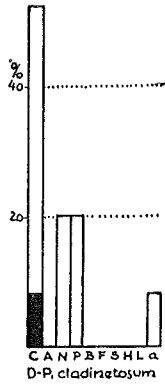


Abb. 3.
Arealtypenspektren von
Sand-Grasheiden
und Sand-Föhrenwäldern.

■ Zonale Arten
 ▨ Makrozonale Arten (in C: bi-
 zonale Arten des C- und F-
 Gürtels)
 □ Azonale Arten
 % Gruppenanteil

D-P. = Dicrano-Pinetum
 A-F. = Armerio-Festucetum
 Cor. = Corynephoratum

nur innerhalb einer Aufnahmeffläche auftretend, würde eine höhere Gruppenmenge (62,5) zeigen als *Viola rupestris* (58,8), die in fast allen Aufnahmen des Helichryso-Festucetum sulcatae vorkommt, aber nicht über solche vegetative Vermehrungskraft verfügt. Es ließen sich noch krassere Beispiele anführen. Der außerordentlich geringe Wert, der niedrigen Artmächtigkeiten für die Umrechnung zugemessen wird (0,1 für +, dagegen schon 2,5 für 1) entspricht in hohem Maße der tatsächlichen Stoffproduktion. Deshalb sind Bestimmungen der Gruppenmengen für landwirtschaftliche Untersuchungen sehr aufschlußreich. Zur Aufstellung von Arealtypenspektren scheinen sie aber nicht gedacht. Hier kann nur der Ausgang vom Gruppenanteil (Tüxen und Ellenberg l. c.), d. h. vom Vorkommen der Arten einer Gruppe ohne Berücksichtigung des Deckungsgrades, zu befriedigenden Ergebnissen führen.

Die so gewonnenen Arealtypenspektren zeigen nun die Stellung unserer Grasheiden und Sand-Föhrenwälder im größeren Raum. Alle Gesellschaften zeigen ihre Übergangsstruktur, wenn auch in ganz verschiedener Richtung und unterschiedlichem Ausmaß.

Innerhalb der Quarzsand-Gesellschaften spielt sich der Kampf vor allem zwischen den Elementen des *Quercus robur-Calluna*-Gürtels und denen des *Pulsatilla*-Waldsteppen-Gürtels ab. Am deutlichsten subatlantisch getönt ist das Corynephorretum typicum. Zonale P-Arten fehlen hier ganz. Durch das frühzeitige Eindringen der makrozonalen *Artemisia campestris* werden aber hier schon erste Übergänge sichtbar. In der Reihe von der typischen Subass. über die Subass. von *Veronica dillenii* zum Corynephorretum androsacetosum septentrionalis zeigt sich dann ein starker Rückgang der C-Elemente und ein ebenso klarer Anstieg der P-Arten. In der letztgenannten Gesellschaft überwiegt P über C, so daß diese nur noch mit Vorbehalt zu den echten Silbergrasfluren gestellt werden kann. Sie schließt sich schon mehr den von *Koeleria glauca* beherrschten Sandfluren des kontinentalen Bereichs an. Andererseits fehlt ihr aber gerade jene dort dominierende Art, so daß unsere Zuordnung noch gerechtfertigt erscheint.

Eine ähnliche Reihe läßt sich für die Armerio-Festuceta aufstellen. Sie führt von der typischen, am stärksten subatlantischen, Subassoziation über das Armerio-Festucetum helichrysetosum und das A.-F. iurineetosum zum A.-F. veronicetosum spicatae und entspricht ganz folgerichtig einer Abnahme der Verbraunungstendenz im Boden. Die Übergangsnatur wird hier vor allem im starken Ansteigen der P-Werte deutlich.

Unter den Wäldern ist der Sand-Flechten-Föhrenwald dem Arealtypenspektrum nach subatlantisch getönt. Da die Föhre hier aber in der Baumschicht ganz eindeutig dominiert, gibt sie, obwohl sie nur als azonales Element mit Schwerpunkt in P betrachtet werden kann, der Gesellschaft doch ein Bild, das von dem der Assoziationen auf atlantischen Dünen — auch auf Binnendünen — abweicht. Flechten und Moose wurden in die Arealtypenspektren wegen ungenügend bekannter Gesamtverbreitung nicht einbezogen. Viele davon gelten als kosmopolitisch, würden also unter den azonalen Elementen erscheinen. Die subkontinentale (Klement 1956/57) *Cladonia rangiferina*, die wohl als aP-Art zu betrachten ist, würde aber das aus der Dominanz von *Pinus silvestris* gewonnene Bild noch deutlicher werden lassen.

Das Dicrano-Pinetum cytisetosum steht dagegen schon sehr deutlich im Übergang zu den typischen kontinentalen Föhrenwäldern. Hier spielen neben zonalen und makrozonalen P- und P+-Arten die Elemente der borealen Nadelwald-Gürtelserie die größte Rolle, und zwar gehören diese, soweit sie als zonale Arten bezeichnet werden dürfen, dem *Larix-Pinus cembra*-Gürtel an, reichen allerdings meist in ihrem Gesamtareal (wie auch in ihrem Teilareal bei uns) in den P-Gürtel hinein.

Einen ganz anderen Aufbau des Spektrums zeigen die Dolomitsand-Föhrenwälder und ihre Sandgrasheide-Ersatzgesellschaft. C-Elemente spielen hier keine Rolle. Nicht einmal azonale Elemente mit deutlichem C-Schwerpunkt treten in nennenswerter Menge auf. Fast nur P- und F-Elemente konkurrieren hier. Dieser starken Verschiebung des Gewichts nach der Seite der (Wald-) Steppen-Trockenbusch-Gürtelserie entspricht auch die verhältnismäßig starke Beteiligung der B+-Arten, die ja dem Kontaktgebiet der genannten Gürtel entstammen. Es handelt sich hier um kontinental-submediterrane Gesellschaften, wobei im Gegensatz zum Steppenheide-Eichenwald der kontinentale Einfluß stark überwiegt. Bezeichnend für die Brauchbarkeit von auf der Basis des Gruppenanteils gewonnenen Arealtypenspektren ist übrigens hier die große Ähnlichkeit des Spektrums der Waldgesellschaft mit dem der Ersatzgesellschaft trotz sehr verschiedener Artenkombination. Der Gesamtanteil der zonalen und makrozonalen Arten der (Wald-) Steppen-Trockenbusch-Gürtelserie (P, P+, B+, F, F+) beträgt im Anemoneto-Pinetum 38,4%, im Helichryso-Festucetum sulcatae 37,9%, darf also als gleich bezeichnet werden. Das etwas stärkere Hervortreten von L- und N-Elementen geht im Wald hauptsächlich auf Kosten der Azonalen.

G. Teilarealtypen im Arbeitsgebiet. Gesellschaftshistorische Betrachtungen

Eine exakte Klärung der Waldgeschichte und damit auch der Geschichte der zugehörigen Ersatzgesellschaften ist zur Zeit nur auf dem Wege der Pollenanalyse bzw. durch Funde von Großresten möglich. Hier befinden wir uns aber in unserem Arbeitsgebiet in nicht sehr glücklicher Lage. Sowohl dem Quarzsand- wie dem Dolomitsandbereich fehlen gut ausgebildete Moore weitgehend. Soweit



Abb. 4. Junges Pionierstadium der Silbergrasflur mit *Carex birta*. Dünne Flugsanddecke auf Keupersandstein (Blasensandstein).



Abb. 5. Gegen die Silbergrasflur vorrückendes Artemisia-Festucetum mit *Artemisia campestris* und *Sedum reflexum*.



Abb. 6. Astheimer Sande. Junges *Armerio-Festucetum iurineetosum* mit *Festuca duralii*. Die Eichen im Hintergrund stehen auf durchspießendem Muschelkalk.



Abb. 7. Dolomit-Felsheide (links) und Dolomit-Sandgrasheide (rechts) der nördlichen Frankenalb.

Fragmente vorhanden sind, geben sie zudem in erster Linie die Vegetation des umgebenden feuchteren Geländes wieder und zeigen die Waldgeschichte entlegener und z.T. kleiner Vegetationsinseln extremer Standorte nur wie durch einen Schleier. Wir bleiben also vorläufig vielfach auf Schlüsse aus der derzeitigen Vegetation angewiesen.

Aus der Betrachtung des Verhältnisses von Gesamtareal und Teilareal der an unseren Gesellschaften teilnehmenden Arten lassen sich nun aber gut begründete Vorstellungen entwickeln, die mindestens als Arbeitsgrundlagen brauchbar scheinen. Selbstverständlich muß immer bedacht werden, daß das heutige Teilareal weder dem ursprünglichen noch dem natürlichen ganz entspricht. Aus der Verbreitung einer einzelnen Art kann deshalb nicht viel erschlossen werden. Auch die an sehr einseitig extreme Standortverhältnisse gebundenen Pflanzen sind von geringerem Aussagewert, da ihre Verbreitung rein ökologisch erklärt werden kann. Wo sich aber weitgehend standortvage Pflanzen nur in beschränkter Verbreitung vorfinden, ist der Versuch einer historischen Erklärung nicht abzuweisen. Findet sich z. B. *Cytisus supinus* auf Rendzinen wie auf podsoligen Braunerden, auf Dolomit und Kalk wie auf Quarzsand, in Wäldern und in Steppenheiden, in extremer Süd- und Südwestexposition wie in flacher Lage, und ist die Art dann doch auf ein kleines Gebiet beschränkt, so muß eine ökologische Begründung versagen. Gestützt werden historische Erklärungen vor allem auch dann, wenn eine verhältnismäßig kleine Zahl von Teilarealtypen eine jeweils möglichst große Anzahl von Arten erfassen kann und wenn sich in einen solchen Teilarealtyp Arten von sehr verschiedenen ökologischen Ansprüchen einordnen.

Für die Arten der Steppenheide und des Steppenheidewaldes sind die Verhältnisse weitgehend schon von Gauckler (1938) untersucht. Die folgende Gliederung soll jedoch auch die Quarzsand-Grasheiden und -Föhrenwälder mit in den Kreis der Betrachtung ziehen. Ohne großen Zwang — der natürlich auch dieser Schematisierung in gewissem Maße anhaftet — lassen sich aus vergleichender Betrachtung die folgenden Typen erschließen*:

1. *Vicia lathyroides*-Typ :

Ein erster Typ zeigt im Arbeitsgebiet durchweg eine Bindung an quarzsandige Substrate. Er klingt daher in jedem Falle überall dort ab, wo die notwendige Bodenart nicht mehr gegeben ist. Aber auch hier lassen sich aus einer gewissen Staffelung der Grenzen Gesetzmäßigkeiten erkennen, die rein ökologische Erklärungen schwerlich zulassen. So ist *Vicia lathyroides* (K 8) nur bis ins Rednitzbecken vorgedrungen, obwohl auch jenseits der Alb genügend geeignete Standorte vorhanden wären. Meist allerdings haben sich die hier zu nennenden Arten schon über die Quarzsande des ganzen Arbeitsgebietes ausgebreitet und klingen erst auf der unteren bayrischen Hochebene aus.

Zunächst gehören hierher einige Pflanzen, die sich nur auf Lockersanden einfinden, so z. B.: *Vicia lathyroides* (K 8), *Armeria elongata* (K 9), *Corynephorus canescens* (K 2), *Spergula vernalis* (K 3), *Teesdalia nudicaulis* (K 4), *Thymus serpyllum* s. str. = *Th. angustifolius* (die K 7 enthält nur selbstbeobachtete Fundorte, da die Verbreitungsangaben nur spärlich und zudem manchmal unsicher sind). Abgeschwächt erscheint der Typ bei allgemeineren Sandpflanzen, die zwar meist ebenfalls auf Lockersanden gehäuft auftreten, aber auch sandige Substrate anderer Art (Keuper- und Doggersandstein-Verwitterungsprodukte, Gneis und Granit, schließlich auch sandige Albüberdeckung) nicht scheuen. Ihre Gesamtareale sind meist den vorigen gegenüber ausgeweitet. Jene sind zonale Arten des C-Gürtels, diese vorwiegend aC-Arten (*Herniaria glabra*, *Scleranthus perennis*, *Sedum reflexum*, *Filago minima*, *Hypochaeris radicata*, *Sarothamnus scoparius*, *Saxifraga granulata*).

Schließlich müssen noch mehrere Arten hier Erwähnung finden, die, obwohl sie in Nordwestdeutschland vielfach als Charakterarten der Silbergrasflur gelten, bei uns auf extrem trockenen Lockersanden fehlen und die hier Sande bevorzugen, die etwas lehmig sind oder durch Unterlagerung von Keuperletten, durch ihre Lage unter dem Waldtrauf oder andere Ursachen frischer gehalten werden. Zum Teil sind sie bei uns hauptsächlich Ackerunkräuter. Hierher gehören *Aera praecox*, *A. caryophylla*, *Ornithopus perpusillus*, *Myosotis versicolor*, *Hypochaeris glabra*, *Arnoseris minima*, *Festuca ovina capillata* sowie die bei uns weitgehend an natürliche Eichen-Birkenwald-Standorte gebundenen Arten *Campanula rapunculus* und *Teucrium scorodonia*. *Genista pilosa* tritt im Arbeitsgebiet überhaupt nur im etwas niederschlagsreicheren Steigerwald und in der ebenfalls etwas mehr ozeanischen Oberpfälzer Senke auf. Die Angabe bei Preisung (1953) beruht wohl auf der Erwähnung der Pflanze für das Nürnberger Gebiet bei Mauricius Hoffmannus (1662). Seither ist sie aber im Rednitzbecken nirgends mehr aufgefunden worden.

Auch die im letzten Absatz genannten Arten haben durchweg den Schwerpunkt ihres Gesamtareals im *Quercus robur*-*Calluna*-Gürtel.

* G = Karte bei Gauckler 1938. K . . = Karte in der vorliegenden Arbeit.

2. *Iurinea cyanoides*-Typ :

Ein mit dem ersten Typ zwar gleichsinniges, aber vom Gesamtareal her ganz anders zu deutendes Ausbreitungsgefälle zeigt eine Gruppe von Arten, die im Arbeitsgebiet im allgemeinen nur main-aufwärts bis Schweinfurt vordringen (wenigstens heutel), jedenfalls aber spätestens rednitzaufwärts in der Gegend der Wiesentmündung ihre Südostgrenze erreichen. Hierher gehören ausschließlich Elemente des *Pulsatilla*-Waldsteppen-Gürtels und wenige makrozonale Arten des *Stipa*-Steppen-Gürtels. Das anthropogene, aber um Volkach sehr beständige Vorkommen der aH-Art *Salsola kali* unterstreicht die Bedeutung dieses Teilarealtyps, der seine extreme Ausprägung erst im Mainzer Becken (mit *Koeleria glauca*) findet. Zu nenen sind für unser Gebiet:

Iurinea cyanoides (K 11), *Androsace septentrionalis* (K 12), *Androsace elongata*, *Festuca duvalii*, *Veronica prostrata*, *Orobancha arenaria*, *Eryngium campestre* (früher auch um Nürnberg), *Euphorbia seguieriana*.

3. *Cytisus supinus*-Typ :

Im Arbeitsgebiet sehr auffallend treten die Teilareale hervor, die nur den südlichen und süd-östlichen Teil unseres Bereichs umfassen. Ihr Verbreitungsgefälle ist dem des *Iurinea*-Typs gerade entgegengesetzt. Die hierhergehörigen Arten fehlen bei strenger Ausbildung des Typs sowohl der nördlichen Frankenalb wie auch der gesamten Schwabenalb. In einigen Fällen treten sie zwar in die letztere ein, klingen dann aber deutlich nach Westen aus, wenigstens von unserem Gebiet aus gesehen. Hierher gehören vor allem Elemente des *Pinus nigricans*-Übergangsgürtels:

Mercurialis ovata (G), *Minuartia fasciculata* (G), *Cornus mas*, *Clematis recta* (G), *Prunus mahaleb*, *Thesium rostratum*, *Rhamnus saxatilis* (G).

Dazu kommen Arten mit Verbreitungsschwerpunkt im *Pulsatilla*-Waldsteppen-Gürtel:

Anemone patens (nur 1 Fundort im Gebiet), *Cytisus supinus* (G), *Cytisus ratisbonensis* (G), *Minuartia setacea* (G).

Schließlich müssen noch zwei Arten des *Larix-Pinus cembra*-Gürtels hier genannt werden:

Anemone vernalis (K 13), *Arctostaphylos uva-ursi* (Fundorte in der Nordalb fraglich, vgl. Thorn 1958).

Eine Abschwächung des *Cytisus supinus*-Typs ergibt sich dann, wenn die Arten innerhalb der Alb weiter nach Norden vordringen. Zum Teil wird hier auch ein zweiter Schwerpunkt im Gebiet der oberen Wiesent und der oberen Pegnitz gebildet. In der Schwabenalb ist aber ebenfalls völliges Fehlen, eine Grenze schon um Heidenheim oder wenigstens ein sehr deutliches Ausklingen festzustellen. Auch hierher gehören aus unseren Gesellschaften neben den aA-Arten *Cardaminopsis hispida* und *Minuartia verna* (Karten für beide bei Thorn 1958) vorwiegend Elemente des *Pulsatilla*-Waldsteppen-Gürtels und des *Pinus nigricans*-Übergangsgürtels:

Viola rupestris (G), *Orobancha coerulescens*, *Hierochloa australis* (G), *Viola collina*, *Erysimum pannonicum*, *Arabis auriculata* (G), *Abyssum saxatile* (G).

Auch zwei Elemente des Flaumeichengürtels (*Fumana procumbens* (G), *Tunica saxifraga*) schließen hier an.

Eine andere Art der Abschwächung des Typs ergibt sich bei weitem Vordringen der Arten nach Norden im Osten der Alb, also nicht auf dieser selbst. Hierher gehören die B+-Arten *Erica carnea* (Karte bei Gauckler 1954) und *Thesium pyrenaicum*.

Die Arten vom *Cytisus supinus*-Teilarealtyp kommen im allgemeinen im Mittelfränkischen Becken nicht vor. Seltene Ausnahmen bilden aber die N-Elemente *Anemone vernalis* und *Arctostaphylos uva-ursi* (letztere für Erlangen angegeben, aber wohl nicht mehr vorhanden). Auch *Erica carnea* findet sich vereinzelt diesseits der Alb.

Bedeutsam für die Deutung dieses Teilarealtyps ist das vielfach auch bei sonst an Ca-haltige Substrate gebundenen Arten zu beobachtende Auftreten auf Gneis und Granit entlang der Donau- randverwerfung zwischen Regensburg und Passau.

Es kann z. T. rein ökologisch durch die diesen Standorten gemeinsame stärkere Erwärmung und die hierdurch abgewandelte Art der Bodenbildung (kein Rohhumus!) erklärt werden. Ein Fehlen in der Nordalb, wo die Verhältnisse jedenfalls an vielen Stellen nicht sichtbar verschieden sind, läßt aber auch hier eine solche Erklärung fraglich werden.

4. *Alyssum montanum-Silene otites*-Typ :

Zwischen den beiden vorgenannten Typen vermittelt eine sehr auffallende Reihe von Arten, die im Süden und Südosten zum *Cytisus supinus*-Typ, im Nordwesten aber zum *Iurinea*-Typ gehören würden und die daher die deutliche Lücke zwischen den Gebieten dieser Typen nochmals klar herausstellen. Dabei zeigt sich z. T. eine bemerkenswerte Indifferenz der Gruppe in bezug auf die Bodenart: Während ein Teil dieser Arten im nördlichen wie im südlichen Abschnitt des Teilareals nur auf Sand auftritt, nämlich

Veronica dillemii (K 5), *Erysimum hieraciifolium* (K 6), *Scabiosa canescens* (K 14), *Myosotis micrantha*, *Veronica verna* (und die wohl vorwiegend anthropochoren *Asparagus officinalis*, *Berteroa incana*, *Chondrilla juncea*, *Lepidium ruderales*),

zeigen andere im Süden wie im Norden Bindung an Weißjura bzw. Muschelkalk und Gipskeuper:

Aster linosyris (G), *Inula hirta* (G), *Potentilla alba* (G). Andere wieder treten in beiden Abschnitten auf Kalk bzw. Gips und Sand auf (*Veronica spicata*. Auch *Dracocephalum ruyschiana* scheint der Bodenart gegenüber vag zu sein). Schließlich gehören hierher Arten, die im Süden an die Alb, im Norden aber an Sand gebunden scheinen:

Alyssum montanum incl. *ssp. gmelini* (G), *Silene otites* (G), *Bothriochloa ischaemum* (G), *Centaurea rhenana* (G).

Die Sande, auf denen diese Arten auftreten, sind nun zwar meist kalkhaltig. Aber *Silene otites* kommt auch an Stellen mit schwacher Rohhumusbildung noch vor und war früher auch bei Nürnberg noch vorhanden, wo die Sande nirgends als kalkhaltig bezeichnet werden können. Im Südzug der Frankenalb endet sie dagegen mit scharfer Nordgrenze, obwohl die Standortsunterschiede dort nicht so groß sind, daß eine ökologische Erklärung befriedigen könnte.

Auch unter den hier genannten Arten finden sich viele, die entlang der Donaurandverwerfung auf Gneis oder Granit auftreten. Im übrigen gehören sie alle als zonale oder makrozonale Arten dem *Pulsatilla*-Waldsteppen-Gürtel oder dem *Stipa*-Steppen-Gürtel an. Das anthropochore *Lepidium ruderales* stammt aus dem Halbwüstengürtel und unterstreicht so die Bedeutung dieses Teilarealtyps als Zeiger erhöhter Kontinentalität.

5. *Helichrysum arenarium*-Typ :

Während im *Alyssum montanum-Silene otites*-Typ eine deutliche Lücke zwischen einem nordwestlichen und einem südöstlichen Teilarealabschnitt klafft, verbindet eine weitere Gruppe von Arten diese beiden Abschnitte miteinander. Auch sie fehlen der Schwabenalb oder sind dort wesentlich seltener und auch sie sind Arten des *Pulsatilla*-Waldsteppen-Gürtels oder makrozonale Arten mit Schwerpunkt im *Stipa*-Steppen-Gürtel. Hierher gehören:

Helichrysum arenarium (K 10), *Festuca sulcata* (G), *Potentilla arenaria* (G), *Artemisia campestris*, *Peucedanum oreoselinum*, *Seseli annuum*, *Medicago minima* und mit dem durch Bildung von Reinbeständen angezeigten Schwerpunkt auch *Pinus silvestris*.

Die Verbindungslinien sind im einzelnen verschieden. Sie verläuft z. B. für *Peucedanum oreoselinum* in der Hauptsache durch das Altmühltal zum Rednitzbecken und weiter zum Maintal, für *Potentilla arenaria* dagegen über die Kalkgebiete des Malm und Muschelkalk. *Helichrysum*, *Artemisia campestris*, *Medicago minima* und *Pinus silvestris* halten sich an beide Leitlinien.

Auch diese Arten haben häufig Fundorte am Bruchrand des Grenzgebirges zwischen Regensburg und Passau.

6. *Quercus pubescens*-Typ :

Dieser im Extrem durch die Flaumeiche charakterisierte Teilarealtyp hat im Gegensatz zu den bisher genannten Typen, die vornehmlich auf einer NW-SO-Linie durch das Gebiet gelegen sind, sein Hauptgewicht im Südwesten, wo die Flaumeiche sehr sporadisch noch bis nahe an die Gebietsgrenze heranreicht. Von hier aus klingt das Verbreitungsgefälle früher oder später nach Nordosten ab.

Mit Ausnahme von *Tencrium montanum*, das im bayrischen Alpenanteil bis 1530 m ansteigt, fehlen alle Arten hier in Höhen über 800 m. Die meisten treten ins bayrische Alpengebiet überhaupt nicht ein. Das wichtigste Merkmal des Typs ist aber, daß die Arten, die den Typ am reinsten vertreten, der nördlichen Frankenalb fehlen, ohne daß sich wiederum hierfür ein voll beweiskräftiger ökologischer Grund angeben ließe. Läge ein solcher vor, so wäre auch eine gemeinsame Grenze zu erwarten. Die Nordostgrenzen liegen aber an jeweils ganz verschiedenen Stellen der Alb.

Alle Arten gehören auch in ihrem Gesamtareal dem Flaumeichengürtel an, nur *Genista sagittalis* ist bizonale Art dieses Gürtels mit dem *Quercus robur*-*Calluna*-Gürtel:

Quercus pubescens (nicht im Gebiet), *Anthericum liliago*, *Euphorbia verrucosa*, *Rosa gallica*, *Rubus tomentosus*, *Coronilla coronata* (G), *Trifolium rubens* (G), *Teucrium montanum* (G), *Melittis melissophyllum*, *Genista sagittalis*.

Im Gegensatz zu dem begrenzten Vordringen auf der Alb steht der weite Vorstoß dieser Arten nach Norden im Oberrheintal oder auch im schwäbischen und fränkischen Muschelkalk- und Gipskeuperbereich. Bei noch größerer Ausdehnung des Teilareals führt dies zu einer Abschwächung des Typs insofern, als die im Folgenden genannten Arten von Nordwesten her wieder in die Frankenalb eindringen. Hieraus ergibt sich ein Verbreitungsbild, das als Untertyp von *Lithospermum purpureo-coeruleum* bezeichnet werden kann. Die Frankenalb wird dabei gleichsam in die Zange genommen. Es erscheint wieder eine Lücke in der Mittleren Frankenalb, die aber anders zu deuten ist als die oben erwähnte. Auch hier ist die Lücke stärker oder schwächer ausgeprägt. Am klarsten ist sie bei dem im Flaumeichengürtel zonalen *Lithospermum purpureo-coeruleum*, weniger deutlich, aber durchaus erkennbar bei den makrozonalen und azonalen Arten mit Schwerpunkt im Flaumeichengürtel, die hierher gehören:

Peucedanum cervaria, *Thesium linophyllum*, *Stachys recta*, *Odontites lutea* (G), *Trifolium alpestre*, *Fragaria viridis*, *Sorbus aria*, *S. torminalis*.

Auch eine Art, die im Gesamtareal dem *Quercus-Tilia-Acer*-Gürtel (zentraleuropäische Laubwald-Gürtelserie) zugehört, zeigt ein gleiches Teilareal, nämlich *Anemone hepatica*. Zu ihrer Verbreitung vergleiche man die Untersuchungen von Gauckler (1939), die auch eine Karte enthalten. Meusel (1943) hat die dort gegebene Erklärung zwar für myrmekochore Arten gelten lassen, vor einer Anwendung historischer Erklärungen im übrigen aber gewarnt. Nun verhält sich aber offenbar eine ganze Reihe von Arten, die nicht durch Ameisen verbreitet werden, in ihrem Teilareal ebenso wie das Leberblümchen, obwohl der soziologische Anschluß ein anderer ist, was wieder jede rein ökologische Deutung unwahrscheinlich werden läßt. *Anemone hepatica* ist ja heute mehr an Buchenwälder als an Steppenheidewälder gebunden.

7. *Anemone silvestris*-Typ:

Eine nur kleine Gruppe von Arten zeigt ein deutliches Ausklingen nach Süden schon innerhalb der Frankenalb, andererseits aber Verbindungsfundorte nach Mitteldeutschland. *Anemone silvestris* (G) und *Sempervivum soboliferum* gehören hierher, vielleicht auch *Bupleurum falcatum* und *Potentilla heptaphylla* (G). Auch diese Gruppe wird vornehmlich von Arten des *Pulsatilla*-Waldsteppen-Gürtels getragen.

Gesellschaftshistorische Betrachtungen

Aus dem Vergleich der Teilarealtypen mit den Typen der Gesamtareale läßt sich nun der Entwurf einer Geschichte unserer Gesellschaften ableiten.

Zunächst sind aber die Befunde der Pollenanalyse sowie die Funde von Holzresten auszuwerten (für Einzelheiten vgl. Firbas 1949). Sie besagen durchweg, daß die Waldföhre in unserem Gebiet postglazial auf Sandböden, mindestens auf unseren Lockersanden, stets einen erheblichen Anteil am Wald gehabt hat (so z. B. auch in der Oberpfälzer Senke nach Paul und Lutz 1939). Ob sie in Mitteleuropa die Eiszeit überdauern konnte, ist noch fraglich. Sichere Refugien hatte sie während des Pleistozäns auf jeden Fall im Pannonischen Becken, am Südostrand der Alpen, in den illyrischen und den Balkanländern, Nach Firbas (l. c.) lag ein Refugium vielleicht auch im Pariser Becken. Unbekannt ist, ob die Waldföhre auch im Oberrheinischen Tiefland während der Eiszeit vorhanden war. Nach den allgemeinen Ähnlichkeiten, die das heutige Klima und die heutige Vegetation des Mainzer Beckens mit dem Pannonischen Becken aufweist, ist dies aber m. E. sehr wahrscheinlich. Da außerdem im Oberrheinischen Tiefland schon im Spätglazial oder im ältesten Postglazial wärmebedürftige Wasser- und Sumpfpflanzen vorkamen (vgl. Rothschild und Baas, zit. bei Firbas 1949), scheint es durchaus möglich, daß im Mainzer Becken neben der Föhre auch Arten des *Pulsatilla*-Waldsteppen-Gürtels und vielleicht auch des *Stipa*-Steppen-Gürtels die Eiszeit überdauern haben. Kontakte zwischen Tundra und Steppe gibt es ja auch heute noch.

Über das Auftreten der Bergföhre in der Glazialflora nördlich der Alpen besteht nach Firbas ebenfalls keine volle Sicherheit und ebensowenig über das der Zirbe. Nach Holzfunden von *Pinus cembra* in wohl mesolithischen Kulturschichten bei Regensburg (E. Hofmann bei Gumpert 1942) war aber die Zirbe bis in die frühe Wärmezeit im Gebiet vorhanden. Firbas weist allerdings auf ihr dann sehr auffallendes Fehlen in Mooren des Alpenvorlands hin und betont die Notwendigkeit weiterer Untersuchungen. Auf diese Frage werden wir nochmals einzugehen haben.

Zweifelhaft ist auch, ob die Schwarzkiefer postglazial weiter nach Norden vorgedrungen ist und auch das wahrscheinlich während der Wärmezeit größere Areal der Flaumeiche ist nicht zu belegen, da der Pollen nicht sicher unterscheidbar ist.

Aus Untersuchungen von Mooren bei Kitzingen und Krautostheim geht hervor, daß die Buche auf armen Sandböden nie stärker vertreten war (Zeidler 1939). Auch im Nürnberger Reichswald hat sie offenbar während der älteren Nachwärmezeit, also zur Zeit ihres allgemeinen Maximums in Mitteleuropa, keine überragende Rolle gespielt. Das Verhältnis von *Pinus* zu EMW + *Fagus* + *Carpinus* beträgt im Reichswald während dieser Zeit 1 : 0,66. Für ärmste Sandböden darf man mit einem weiter gesteigerten Anteil der Föhre rechnen.

Das Eichenmischwald-Maximum der mittleren Wärmezeit wird im Gebiet ebenfalls z. T. durch die Föhre überdeckt (z. B. bei Grafenwöhr nach Paul und Lutz 1939) und auch die Hasel hat in den trockenen Tieflagen der Mittelgebirgslandschaften, also auch bei uns, nur undeutliche Gipfel (Firbas l. c.).

Es ergibt sich also, daß auf unseren Lockersanden offenbar zu keiner Zeit der postglazialen Waldgeschichte irgendeine Laubholzart imstande war, die Föhre vollständig zu verdrängen. Das gleiche muß auch für die Dolomitsande angenommen werden, wenn hier auch direkte Beweise nicht vorliegen.

Unter Berücksichtigung der pollenanalytischen Erkenntnisse, denen unsere Rekonstruktion nirgends widersprechen darf, ergibt sich nun folgendes Bild:

a) Als völlig sicheres Glazialrelikt kann von den hier besprochenen Arten *Cardaminopsis hispida* gelten, die ja, wie schon gesagt, mehr Felspflanze als Begleiterin von Föhrenwald-Ersatzgesellschaften auf Sand ist.

b) Ein kleiner Teil der Arten der *Cytisus*-Teilarealgruppe stützt aber die aus den Regensburger Holzfinden erkannte Wahrscheinlichkeit, daß die Zirbe und dann wohl auch die Bergkiefer in unserem Gebiet während der Eiszeit vorhanden waren. Wenn die Refugien dieser Coniferen im südöstlichen Gebietsteil lagen, d. h. etwa entlang der Donaurandverwerfung an warmen Hängen oder auch am Südfuß der ja auch heute noch klimatisch begünstigten südlichen Frankenalb, so wird das heutige Teilareal von *Anemone vernalis*, in dem auch *Arctostaphylos uva-ursi* und *Daphne cneorum* vorkommen, als Reliktgebiet von Zirbenbegleitern gut verständlich (vgl. Karte 13). Auch ein Teil der Arten vom *Cytisus supinus*-Typ, diejenigen nämlich, die heute in den Alpen hoch ansteigen, war zu dieser Zeit im Gebiet sicher schon ansässig, daneben vielleicht auch schon die Nadelwaldarten *Chimaphila umbellata*, *Pyrola virens*, *Goodyera repens*.

c) In diese klimatisch begünstigten Gebietsteile und wohl gleichzeitig in den ebenfalls wärmeren Mainbezirk wanderten dann einerseits aus dem Pannonischen Becken, andererseits aus dem Mainzer Gebiet schon frühzeitig in Begleitung der Waldföhre (im Südosten vielleicht auch zusammen mit *Pinus nigricans*) die B- und P-Arten des *Cytisus*-Teilarealtyps bzw. die P-Arten des *Iurinea cyanoides*-Typs ein. Der Vermutung, daß Teilareale vom *Iurinea*-Typ damals weiter nach Südosten bis in die Nürnberger Gegend reichten, wurde schon Ausdruck gegeben. Der steile Temperaturanstieg schon im Praeboreal (vgl. Firbas 1949) mußte ja eine Erhöhung der Kontinentalität auch im Rednitzbecken bewirken, dessen Sande damals sicher auch noch reicher an Nährstoffen waren. — Die Arten vom *Helicrysum*-Teilarealtyp dürften ebenfalls schon zu dieser Föhrenzeit aus dem Pannonischen Becken nach NW vorgedrungen sein. Auch sekundäre Einstrahlung aus dem Mainzer Becken ist hier möglich.

d) Vermutlich während der mittleren Wärmezeit, also auf dem Höhepunkt der postglazialen Erwärmung, drang dann von Südwesten her der Flaumeichenwald mit den zugehörigen submediterranen Grasheiden (Garigues) vor, und zwar anscheinend bis dorthin, wo sich schon stabile kontinentale Föhren-Steppenwald-Bestände herausgebildet hatten, also bis zur südlichen Frankenalb. Andererseits drangen *Quercus pubescens*-Wälder aber auch im Bereich des Unteren Keupers und des Muschelkalks nach Norden vor und schließlich konnten sie von hier aus wenigstens mit einigen Arten in die nördlichen Teile der Frankenalb eindringen.

Etwa gleichzeitig fand wohl die Einwanderung der Arten statt, die sich im *Anemone silvestris*-Teilarealtyp finden, und zwar aus Ost- über Mitteldeutschland. Die Überschreitung der Mittelgebirge hat ja wohl nur während einer schon wärmeren Zeit vor sich gehen können. Diese Arten verstärkten das Gefüge der Föhrenwälder der Nordalb und setzten im Verein mit den schon früher angekommenen P-Arten dem Flaumeichenwald eine Grenze. Andererseits wurden sie aber auch selbst durch die *Quercus pubescens*-Bestände am weiteren Vordringen gehindert.

e) Mit zunehmender Klimaverschlechterung drangen dann als letzte Welle die Arten des *Quercus robur-Calluna*-Gürtels und die Begleiter der Buche vor. Letztere vermochten auf trockenen, sandigen Substraten nicht Fuß zu fassen. Auch ein Teil der Eichen-Birkenwald-Begleiter besiedelte nur frischere Sande, die Bedingungen boten, welche denen ihres Heimatgebietes ähnlicher waren. Hier wurde auch die Föhre weitgehend zurückgedrängt. Dagegen drangen auf die trockensten Sande nur diejenigen C-Arten vor, deren Areal nicht so sehr ökologisch als rein historisch begründet scheint, also die ozeanischen, aber trotzdem trockenheitliebenden oder -ertragenden Arten um *Corynephorus*

und *Armeria elongata*. Sie waren nicht in der Lage, die P-Arten vollkommen auszuschalten. Allerdings spielt sich hier wohl heute noch ein Kampf ab, der neben der Kulturtätigkeit des Menschen zum Rückgang der Waldsteppelemente beiträgt.

Auf der Alb kam der Eichen-Birken-Wald, soweit Malmkalk und Dolomit die Unterlage bilden, mit seinen Begleitern nicht zur Ausbreitung, da für ihn eine stärkere Tendenz zur Bodenversauerung Vorbedingung ist.

Als heutiges natürliches Waldbild ergibt sich also aus den historischen Betrachtungen ebenso wie aus den soziologischen und pflanzengeographischen Untersuchungen: Im Gebiet lockerer Quarzsande Föhrenwald mit nur bei gewisser Bodenfrische stärkerer Beimischung von Eiche und Birke; im Gebiet der Dolomitsande ebenfalls Föhrenwald, aber hier mit Eindringen von Flaumeichenwald-Elementen und nur spärlicher Beimischung der Buche. Daß dies alles nicht für absonnige Expositionen gelten kann, versteht sich von selbst. Wo frischere klimatisch-edaphische Bedingungen herrschen, konnte überall Eichen-Birken-Wald bzw. Rotbuchenwald Fuß fassen, was eine meist vollständige Verdrängung der älteren Elemente zur Folge hatte.

H. Schlußbemerkungen zur Systematik der besprochenen Pflanzengesellschaften

In den bisherigen Ausführungen wurde bewußt darauf verzichtet, die einzelnen Assoziationen höheren soziologisch-systematischen Einheiten zuzuordnen. Dies hätte nach den im ersten Teil der Arbeit dargestellten soziologischen Untersuchungen sehr wohl geschehen können. Denn trotz aller Übergänge bilden unsere Assoziationen und Subassoziationen durchaus abgrenzbare Einheiten. Im gebräuchlichen soziologischen System (z. B. bei Oberdorfer 1957) wären alle dargestellten Grasheiden unter die Festuco-Brometea einzuordnen, und zwar die Corynephoreten und die Armerio-Festuceten unter die Ordnung der Festuco-Sedetalia, die Dolomitsand-Grasheide unter die Brometalia. Die Waldgesellschaften würden den Pinetalia zugehören. Schon bei der Unterscheidung der Subassoziationen ergeben sich aber Schwierigkeiten. So kann z. B. die *Lurinea*-Subassoziation des Armerio-Festucetum ebensogut zum Corynephorion-Verband wie zum Koelerion glaucae gestellt werden, je nachdem, ob man *Lurinea cyanoides* u. a. als Charakter- oder Differentialarten, *Armeria elongata*, *Corynephorus canescens* u. a. vice versa als Differential- oder Charakterarten auffaßt. Lokal können solche Schwierigkeiten umgangen werden, da man — wie das im soziologischen Teil unserer Arbeit durchgeführt wurde — von einer „Rumpfgesellschaft“ ausgehen kann, die willkürlich gewählt ist und der die Subassoziationen sich unterordnen lassen. An der Brauchbarkeit des soziologischen Systems für örtliche Untersuchungen ist also kein Zweifel.

Der zweite Teil der Arbeit hat aber wohl gezeigt, daß eine regionale Betrachtung unserer Gesellschaften andere Aspekte eröffnet. Hier wird eine Zusammengehörigkeit bestimmter Wälder mit bestimmten Grasheiden deutlich, die das soziologische System vorläufig nicht zu erfassen vermag. Alle unsere Gesellschaften erweisen sich in diesen regionalen Untersuchungen als Mischgesellschaften. Die ihrer Herkunft nach verschiedenen Komponenten der Assoziationen ordnen sich nicht zusammen, sondern sie setzen sich auseinander. Die vorliegende Arbeit bestätigt insofern voll und ganz die auf p. 37 zitierte Auffassung von Meusel (1940). Die Betrachtung des Übergangs vom Anemoneto-Pinetum zum Cytiso-Pinetum und zum Steppenheide-Eichenwald einerseits, zum Dicrano-Pinetum cytisetosum und zum Dicrano-Pinetum cladinetosum andererseits zeigt nun wohl auch, daß diese Auffassung nicht nur für Grasheiden, sondern auch für Waldgesellschaften in Übergangsgebieten zutrifft. Auch sie sind in ihrer regionalen Stellung rein soziologisch nicht faßbar.

Von dieser Sicht aus erhält die Darstellungsform, die in den Tabellen der vorliegenden Arbeit für die einzelnen Gesellschaften gewählt wurde, ihre Begründung und Rechtfertigung.

IV. Zusammenfassung

1. Das auf lockere Quarz- und Dolomitsande beschränkte Untersuchungsgebiet zeigt klimatisch ausgesprochenen Übergangscharakter, der sich auch edaphisch dadurch bemerkbar macht, daß auf lockersandigen Substraten sämtliche in Mitteleuropa vorkommenden Haupt-Bodentypen innerhalb des verhältnismäßig kleinen Raums zwischen Donau und Main auftreten.

2. Für die Untersuchung der Pflanzengesellschaften werden mehrere Wege gewählt. Die lokale Bedeutung der Gesellschaften wird soziologisch, ihre regionale Stellung mit den Mitteln der Arealkunde erfaßt. Die Darstellung der Assoziationen und Subassoziationen in den Tabellen geht aus der Synthese beider Arbeitsrichtungen hervor. Sie nimmt jedoch weniger Rücksicht auf lokal gültige Charakterarten als auf charakteristische Gruppen von Pflanzen gleicher Arealtypen.

3. Gleiche Vielfalt wie die Böden zeigen auch die Sand-Grasheiden und -Föhrenwälder des Gebiets. Es werden Initialgesellschaften, Grasheiden im Halb- und Vollscluß und Föhrenwälder unterschieden. Nach innerhalb dieser Haupt-Entwicklungsstadien jeweils steigendem Anteil kontinentaler Komponenten lassen sich gut abgrenzen:

I. Initiale Grasheiden:

1. *Corynephorum canescens typicum*
2. — — — *veronicetosum dillenii*
3. — — — *androsacetosum septentrionalis*

II. Grasheiden im Halb- und Vollscluß:

1. *Armerio-Festucetum typicum*
2. — — — *helichrysetosum arenarii*
3. — — — *iurineetosum cyanoidis*
4. — — — *veronicetosum spicatae*
5. *Helichryso-Festucetum sulcatae dolomiticum*

III. Sand-Föhrenwälder:

1. *Dicrano-Pinetum cladinetosum*
2. *Dicrano-Pinetum cytisetosum*
3. *Anemoneto silvestris-Pinetum*

4. Aus dem beigegebenen Successionsschema ergibt sich eine deutliche Bindung bestimmter Entwicklungsreihen der Vegetation an bestimmte Bodenarten und Bodenentwicklungstendenzen. Hierbei ist vor allem die Beständigkeit der AC-Profile maßgebend. Im übrigen zeigt sich ein starker Einfluß der Vegetation auf die Bodenbildung.

5. Die Arealtypen der an den Gesellschaften beteiligten Arten werden als Einheiten gefaßt, zu deren Gewinnung sippensystematische, arealhistorische, arealtopographische und soziologische Erkenntnisse benutzt werden. Es werden zonale, makrozonale, bizonale und azonale Arten unterschieden.

An den Quarzsand-Gesellschaften des Gebiets nehmen vor allem Arten des *Quercus robur-Calluna*-Gürtels und des *Pulsatilla*-Waldsteppen-Gürtels teil, an den Dolomitsand-Gesellschaften dagegen Arten des *Pulsatilla*-Waldsteppen-Gürtels, des Flaumeichengürtels und eines neu unterschiedenen ostsubmediterran (-alpinen) Gürtels, der vorläufig als *Pinus nigricans*-Übergangsgürtel bezeichnet wird.

Die Mischstruktur der Wälder wie der Grasheiden wird durch allmähliche Übergänge klar erkennbar. So geht das *Anemoneto-Pinetum* unter Zunahme der Elemente des Flaumeichengürtels im Süden der Frankenalb in das *Cytiso-Pinetum* und schließlich dieses in Steppenheide-Eichenwald über. Im Quarzsandbereich sind dagegen Übergänge von Föhrenwäldern zu Eichen-Birken-Wäldern zu bemerken.

Zur Darlegung dieser Verhältnisse werden Arealtypenspektren für die einzelnen Assoziationen und Subassoziationen beigelegt. Sie sind nach Gruppenanteilen erstellt. Die Gruppenmenge scheint für die Gewinnung von Arealtypenspektren nicht geeignet.

6. Die Betrachtung der Teilareale im Gebiet, die zur Aufstellung von Teilarealtypen Anlaß gibt, zeigt nach dem Vergleich mit dem jeweiligen Gesamtarealtyp der betreffenden Arten, daß die Zusammensetzung unserer Sand-Grasheiden und Sand-Föhrenwälder nicht allein ökologisch erklärt werden kann. Es handelt sich hier nicht um ausgeglichene Assoziationen, sondern in erster Linie um historisch begründete Mischgesellschaften aus Grasheiden bzw. Wäldern verschiedener Herkunft. Es mußte daher versucht werden, die Geschichte der besprochenen Gesellschaften zu erfassen.

7. Namentlich im Südosten des Arbeitsgebiets dürften Zirbenwälder die Eiszeit überdauert haben. In diese Gebietsteile drangen schon im frühen Postglazial aus dem Pannonischen Becken Föhren-Steppenwälder vor. Gleichzeitig erfolgte auch eine Einwanderung solcher Wälder mit ihren zugehörigen Grasheiden aus dem anzunehmenden Föhrenrefugium des Mainzer Beckens in das mittlere Maintal und bis ins Mittelfränkische Becken. Auf dem Höhepunkt der postglazialen Erwärmung kamen einerseits weitere Föhrenwaldelemente aus Ost- und Mitteldeutschland im Norden der Frankenalb an, andererseits drang Flaumeichenwald aus Südwesten über die Schwabenalb bis in den Südtel der Frankenalb vor. Mit der Verschlechterung des Klimas nahm die Ausbreitung von Eichen-Birken-Wäldern in den Quarzsandgebieten der Tieflagen, von Buchenwäldern vor allem in den Kalk- und Dolomitgebieten auf der Alb ständig zu. Die Elemente des Föhrenwalds wurden aber auf trockenen Standorten nicht völlig verdrängt, an extrem trocken-warmen Stellen mit zu reichendem Nährstoffgehalt behielten sie auch jetzt noch die Vorherrschaft. Die Waldföhre selbst

bildete hier auch weiterhin örtlich noch Reinbestände. Bei sehr weitgehender Verarmung der Böden an Nährstoffen und fortschreitender Versauerung auf Quarzsanden wurde allerdings der typische Waldsteppen-Unterwuchs der Föhrenwälder ausgemerzt. Aber den meist etwas feuchtigkeitsliebenden Elementen des Eichen-Birken-Waldes gelang es nicht, auf lockeren Sanden Fuß zu fassen. Hier entstanden daher Föhrenreinbestände mit spärlicher Feldschicht aus subatlantischen, aber Trockenheit ertragenden Arten. Die Hauptrolle im Unterwuchs kommt hier jedoch Flechten und Moosen zu.

Literatur

- Ade, A.: Das Vorkommen atlantischer Pflanzen im Spessart. Ber. Bayer. Bot. Ges. XXI, (1934). — Ade, A.: Beiträge zur Kenntnis der Flora Mainfrankens. Ebd. XXV (1941). — Allorge, P.: Les Associations végétales du Vexin français. Revue gén. de Botanique 33 (1921/22). — Althage, C. und Jonas, Fr.: Die Vegetation und Entwicklung eines mitteldeutschen Trockenrasenbodens bei Merseburg. Beih. Bot. Cbl. 55 B (1936). — Aszód, L.: Adatok a nyírségi homoki vegetáció ökológiájához és szociológiájához. Tisia (1936). — Beck, G.: Flora von Niederösterreich. 3 Bde. Wien 1890—93. — Berninger, O.: Die landschaftliche Gliederung Frankens. Jahrb. Inst. Fränk. Landesforsch. 1 (1935). — Birzer, F.: Verbesserung fränkischer Sandböden mit Mergel. Geol. Bl. NO-Bayern 2 (1952). — Boros, A.: A Nyírség flórája és növényföldrajza. — Die Flora und die pflanzengeographischen Verhältnisse des Nyírségs. Mitt. Kommiss. Heimatkunde Debrecen 7 (1930—31). — Braun, J.: Les Cévennes méridionales (Massif de l'Aigual). Arch. Sc. Phys. et Nat., 4. Sér. 39 (1915) und 40 (1915). — Braun-Blanquet, J.: Pflanzensoziologie. Berlin 1928. 2. Aufl. Wien 1951. — Braun-Blanquet, J.: Über die pflanzengeographischen Elemente Westdeutschlands. Der Naturforscher 5 (1928). — Braun-Blanquet, J.: Zur Vegetation der oberrheinischen Kalkhügel. Beitr. Naturdenkmalpfl. 14 (1931). — Braun-Blanquet, J.: Zur Kenntnis nordschweizerischer Waldgesellschaften. Beih. Bot. Cbl. 49 (1932). — Brunnacker, K.: Die Höhlensedimente im Hohlen Stein bei Schambach. Geol. Bl. NO-Bayern 6 (1956). — Brunnacker, K.: Junge Deckschichten und „schwarzerdeähnliche“ Böden bei Schweinfurt. Geol. Bl. NO-Bayern 9 (1959). — Chodat, R.: Les Dunes lacustres de Sciez et les Garides. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 12 (1902). — Dengler, A.: Die Horizontalverbreitung der Kiefer. Mitt. Forstl. Versuchsw. Preußens. Neudamm 1904. — Faber, A.: Pflanzensoziologische Untersuchungen in Süddeutschland. Über Waldgesellschaften in Württemberg. Bibliotheca Botanica 108. Stuttgart 1933. — Firbas, F.: Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. 2 Bde. Jena 1949/52. — Gams, H.: Von den Follatères zur Dent de Morcles. Vegetationsmonographie aus dem Wallis. Beitr. geobot. Landesaufn. 15. Bern 1927. — Gauckler, K.: Das südlich-kontinentale Element in der Flora von Bayern mit besonderer Berücksichtigung des Fränkischen Stufenlandes. Abh. Naturhist. Ges. zu Nürnberg XXIV (1930). — Gauckler, K.: Steppenheide und Steppenheidewald der Fränkischen Alb in pflanzensoziologischer, ökologischer und geographischer Betrachtung. Ber. Bayer. Bot. Ges. XXIII (1938). — Gauckler, K.: Pflanzenwelt und Tierleben in den Landschaften von Nürnberg-Erlangen. Erlangen 1950/51. — Gauckler, K.: Serpentinvegetation in Nordbayern. Ber. Bayer. Bot. Ges. XXX (1954). — Gauckler, K.: Die Giphügel in Franken, ihr Pflanzenkleid und ihre Tierwelt. Abh. Naturhist. Ges. Nürnberg XXIX (1957). — Gaume, R.: Les sables siliceux à *Corynephorus canescens* P. B. de la Forêt de Fontainebleau. Bull. Ass. des Naturalistes Vallée du Loing 9 (1926). — Gaume, R.: Les sables calcaires secs à *Silene otites* L. et *Veronica spicata* L. de la forêt de Fontainebleau. Bull. Ass. des Naturalistes de la Vallée du Loing 18 (1935). — Geiger, R.: Das Klima der bodennahen Luftschicht. 3. Aufl. Braunschweig 1950. — Gradmann, R.: Das Pflanzenleben der Schwäbischen Alb. 2 Bde. Tübingen 1898. — Gradmann, R.: Süddeutschland. 2 Bde. Stuttgart 1931. — Gumpert, K.: Die Lengfelder Kultur und die Frage des Übergangs Paläolithikum-Mesolithikum. Quartär 4 (1942). — Hanemann, J.: Die Flora der näheren und weiteren Umgebung von Neustadt a. d. Aisch. Neustadt a. Aisch 1929. Nachträge 1934. — Hanemann, J.: Die Flora der näheren und weiteren Umgebung Rothenburgs ob der Tauber. Rothenburg o. T. 1938. — Hess, H.: Niederschlag, Abfluß, Verdunstung und Abtrag im Pegnitzgebiet. Abh. Naturhist. Ges. Nürnberg 22 (1927). — Hoffmannus, Mauricium: Florae Altorffinae deliciae sylvestres . . . Altdorf 1662. — Hohenester, A.: *Artemisia austriaca* Jacq. in Franken. Ber. Bayer. Bot. Ges. XXXII, (1958). — Hueck, K.: Erläuterung zur Vegetationskundlichen Karte des Endmoränengebiets von Chorin (Uckermark). Beitr. Naturdenkmalpfl. 14 (1931). — Hueck, K.: Karte der natürlichen Vegetation (1 : 300000) in: Atlas des deutschen Lebensraums. Leipzig 1938. — Issler, E.: Trockenrasen- und Trockenwaldgesellschaften der oberelsässischen Niederterrasse und ihre Beziehungen zu denjenigen der Kalkhügel und der Silikatberge des Osthangs der Vogesen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 61 (1951). — Klement, O.: Zur Flechtenvegetation der Oberpfalz. Ber. Bayer. Bot. Ges. XXVIII (1950). — Klement, O.: Zur Flechtenflora Schwabens. 5. Ber. Naturf. Ges. Augsburg 1952. — Klement, O.: Zur Flechtenvegetation Unterfrankens. Nachr. Naturw. Mus. Aschaffenburg 41 (1953). — Klement, O.: Bestimmungsschlüssel der mitteleuropäischen Cladonien. Wiss. Ztschr. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg, Math.-naturwiss. Reihe VI (1956/57). — Klika, J.: Die Pflanzengesellschaften auf Sandböden des Marchfeldes in der Slowakei. Beih. Bot. Cbl. L II B (1935). — Klika, J.: O rostlinných společenstvech a jejich sukcesii na obnačených písčinných půdách lesních ve středním Polabí. — Die Pflanzengesellschaften und ihre Sukzession auf den entblößten Sandböden in dem mittleren Elbetale. Sborník Československé Akademie Zemědělské 6, A, Prag 1931. — Knapp, R.: Vegetationsaufnahmen von Trockenrasen und Felsfluren Mitteldeutschlands. Halle 1944. — Knapp, R.: Einführung in die Pflanzensoziologie. Heft 1—3. Stuttgart 1948. — Knapp, R.: Arbeitsmethoden der Pflanzensoziologie. Stuttgart 1958. — Knapp, R. und Ackermann, H.: Die natürliche Vegetation an der nördlichen Bergstraße. Schriftenreihe Natursch. 1, Darmstadt 1952. — Kozłowska, A.: La variabilité de *Festuca ovina* L. en rapport avec la succession des associations steppiques du plateau de la Petite Pologne. Cracovie 1925. — Kubiěna, W. L.: Entwicklungslehre des Bodens. Wien 1948. — Kümmeł, K.: Pflanzensoziologische Untersuchungen im Mainzer Sand. Jahrbücher Nassau. Ver. Naturk. 82 (1935). — Lutz, J. P.: Über den Gesellschaftsanschluß oberpfälzischer Kiefernstandorte. Ber. Bayer. Bot. Ges. XXVIII (1950). — Markgraf-Dannenbergl, I.: Zur *Festuca duvallii*-Frage im mitteleuropäischen Raum. Ber. Bayer. Bot. Ges. XXXII (1958). — Marzell, H.: Pflanzen im fränkischen Volksleben. Fränk. Heimat 3 (1924). —

Massart, J.: Essai de géographie botanique des districts littoraux et alluviaux de la Belgique. Rec. de l'Inst. bot. Léon Errera 8. Bruxelles 1908. — Mergenthaler, O.: *Anemone patens* L. bei Neustadt an der Donau. Ber. Bayer. Bot. Ges. XXXII (1958). — Meusel, H.: Die Grasheiden Mitteleuropas. Bot. Arch. 41 (1940). — Meusel, H.: Vergleichende Arealkunde. Berlin-Zehlendorf 1943. — Münch, E.: Nochmals Hitzeschäden an Waldpflanzen. Naturw. Z. für Land- und Forstw. 12 (1914). — Münch, E.: Beobachtungen über Erhitzung der Bodenoberfläche. Ebd. 13 (1915). — Nienburg, Symbiose. I. Flechten. In: Handwörterbuch der Naturwissenschaften Bd. 9. 2. Aufl. Jena 1934. — Oberdorfer, E.: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Pflanzensoziologie 10. Jena 1957. — Ott-Eschke, M.: Pflanzengeographische Untersuchungen über den Bestockungswandel des Nürnberger Reichswaldes. Diss. Erlangen 1946 (Mskr.). — Paul, H.: und Lutz, J.: Zur Kenntnis der Moore des Oberpfälzer Mittellandes. Ztschr. f. Bot. 34 (1939). — Poelt, J.: Zur Verbreitung einiger Cladonien in Bayern. 5. Ber. Naturf. Ges. Augsburg, 1952. — Preising, E.: Süddeutsche Borstgras- und Zwergstrauch-Heiden (*Nardo-Callunetea*). Mitt. Flor.-soziol. Arbeitsgem. NF 4, (1953). — Rubner, K. und Reinhold, F.: Das natürliche Waldbild Europas als Grundlage für einen europäischen Waldbau. Hamburg und Berlin 1953. — Schenk, A.: Flora der Umgebung von Würzburg. Regensburg 1848. — Schlüter, H.: Das Naturschutzgebiet Strausberg. Beih. Feddes Rep. 135 (1955). — Schmid, E.: Die Reliktföhrenwälder der Alpen. Beitr. zur geobot. Landesaufn. der Schweiz 21. Bern 1936. — Schnizlein, A. und Frickhinger, A.: Die Vegetations-Verhältnisse der Jura- und Keuperformation in den Flußgebieten der Wörnitz und Altmühl. Nördlingen 1848. — Schwarz, A. F.: Phanerogamen- und Gefäßkryptogamen-Flora der Umgegend von Nürnberg-Erlangen. Nürnberg 1897 ff. (5 Bde. und Nachtrag). — Schweigge, A. F. und Körte, F.: Flora Erlangensis. Erlangen 1811. — Schwickerath, M.: Das *Violetum calaminiarum* der Zinkböden in der Umgebung Aachens. Beitr. Naturdenkmalpflege 14 (1931). — Sendtner, O.: Die Vegetationsverhältnisse des bayerischen Waldes. München 1860. — Sóó, R. v.: Homokpusztai és sziki növényközvetkezetek a Nyírségén. — Sand- und Alkalisteppeassoziationen des Nyírség. Botanikai Közlemények 36 (1939). — Thorn, K.: Praealpin-dealpin. Wandlungen eines Arealbegriffes. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. 6/7 (1957). — Thorn, K.: Die dealpinen Felsheiden der Frankenalb. Sitzungsber. der Physikalisch-medizinischen Sozietät zu Erlangen 78 (1958). — Tüxen, R.: Vegetationsstudien im nordwestdeutschen Flachlande. I. Über die Vegetation der nordwestdeutschen Binnendünen. Jahrb. Geogr. Ges. Hannover 1928. — Tüxen, R.: Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. Niedersachsen 3. Hannover 1937. — Tüxen, R. und Ellenberg, H.: Der systematische und der ökologische Gruppenwert. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. 3 (1937). — Vierhapper, F.: Die Pflanzendecke Niederösterreichs. Heimatkunde von Niederösterreich, Bd. 6. Wien 1921. — Vogtherr, J.: Das forstlich-pflanzengeographische Waldbild des Nürnberger Reichswaldes jetzt und in der Vergangenheit. Mitt. Staatsforstverw. Bayerns 27 (1952). — Volk, O. H.: Beiträge zur Ökologie der Sandvegetation der Oberrheinischen Tiefebene. Zeitschr. Bot. 24 (1930). — Walter, H.: Grundlagen der Pflanzenverbreitung, II. Teil Arealkunde. Stuttgart 1954. — Winterschmidt, J. S.: Nürnbergische Flora oder Abbildung und Beschreibung der in Nürnbergs Umgebung ohne Kultur wachsenden Pflanzen. Nürnberg 1817—1822. — Zeidler, H.: Untersuchungen an Mooren im Gebiet des mittleren Mainlaufes. Zeitschr. Bot. 34 (1939). — Zoller, H.: Die Arten der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizerischen Juras, ihre Herkunft und ihre Areale mit besonderer Berücksichtigung der Verbreitung in ursprünglicher Vegetation. Veröff. Geobot. Inst. Rübél 28. Bern 1954.

Im Text nicht zitierte floristische Werke, die zur Kartierung neben eigenen Beobachtungen herangezogen wurden:

Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft. (Enthalten laufend seit 1891 Mitteilungen und Ergänzungen zur Flora von Bayern). — Bertsch, K. u. F.: Flora von Württemberg und Hohenzollern (1933). — Emmert, F. und v. Segnitz, G.: Flora von Schweinfurt (1852). — Erdner, E.: Flora von Neuburg a. D. Augsburg 1911. — Eichler, J., Gradmann, R. und Meigen, W.: Ergebnisse der pflanzengeographischen Durchforschung von Württemberg, Baden und Hohenzollern (1927). — Frickhinger, H.: Flora des Rieses. Nördlingen 1911. — Fürnrohr, A. E.: Flora Ratisbonensis. Regensburg 1839. — Hanemann, J.: Ergebnisse der Durchforschung der östlichen und nördöstlichen Teile von Württemberg. Jahreshefte Ver. f. vaterl. Naturk. Württ. 1927 und 1928. — Harz, K.: Flora der Gefäßpflanzen von Bamberg. Bamberg 1914. — Hoffmann, Ph.: Exkursionsflora für die Flußgebiete der Alt- und Rezat. Eichstätt 1879. — Lederer, M.: Flora der Umgebung von Amberg. Progr. der kgl. Realschule Amberg 1906/07. — Müller, K.: Ulmer Flora. Mitt. Ver. Naturw. u. Math. in Ulm (Donau) 25. Ulm 1957. — Oberneder, L.: Beiträge zur Pflanzengeographie der Umgebung von Weiden/Opf. Jahresber. Gymn. Weiden 1950—1952. — Schack, H., Brückner, Kükenthal, Ruppert, Siegel: Flora der Gefäßpflanzen von Coburg und Umg. Coburg 1925. — Schenk, A.: Flora der Umgebung von Würzburg. Regensburg 1848. — Schuberth, H.: Botanisch-geologischer Führer durch das Fichtelgebirge mit Frankenwald. Wunsiedel 1935. — Sendtner, O.: Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns. München 1854. — Vollmann, F.: Flora von Bayern. Stuttgart 1914. — Volckamer, J. G.: Flora Noribergensis. Noribergae 1700. — Vollrath, H.: Die Pflanzenwelt des Fichtelgebirges und benachbarter Landschaften in geobotanischer Schau. Bayreuth 1957.

Außerdem verdanke ich Herrn Prof. Dr. K. Gauckler eine große Zahl bisher nicht veröffentlichter Fundortangaben. Auch aus unveröffentlichten Notizen von Frl. L. Walz war mancher Hinweis zu entnehmen. Ich habe hierfür noch besonders zu danken.

Inhaltsverzeichnis

I. Vorwort	30
II. Das Untersuchungsgebiet	30
a) Abgrenzung	30
b) Das Klima	31
c) Die Böden	33
1. Bodenarten	33
2. Bodentypen	34
III. Die Vegetation	35
A. Zur Methode der Untersuchungen	35
B. Allgemeiner Überblick über die Vegetation des Arbeitsgebietes	35
C. Die Grasheiden	36
a) Allgemeine Bemerkungen	36
b) Die Grasheiden des Arbeitsgebiets in soziologischer Sicht	37
Die Quarzsand-Grasheiden	37
I. Silbergrasfluren (<i>Corynephoreta</i> , <i>Weingaertnerieta</i>)	37
α) Die reine subatlantische Silbergrasflur (<i>Corynephorum canescentis typicum</i>)	39
β) Die Silbergrasfluren nährstoffreicherer Standorte	41
$\beta\alpha$) Die Subassoziation mit <i>Veronica dillenii</i> (<i>C. c. veronicetosum dillenii</i>)	41
$\beta\beta$) Die Subassoziation mit <i>Androsace septentrionalis</i> (<i>C. c. androsacetosum septentrionalis</i>)	43
γ) Flechten-Silbergrasfluren (<i>Corynephorum cladinetosum</i>)	43
Anhang: Die <i>Carex ericetorum</i> -Entwaldungsphase der Silbergrasflur.	45
II. Schafschwingel-Grasheiden auf Quarzsand (<i>Armerio-Festuceta</i>)	45
α) Die Helichrysum-Quarzsand-Grasheide (<i>Armerio-Festucetum helichrysetosum arenarii</i>)	48
β) Die <i>Iurinea</i> -Grasheide des Mainbezirks (<i>A.-F. iurineetosum cyanoidis</i>)	51
γ) Die <i>Veronica spicata</i> -Quarzsand-Grasheide (<i>A.-F. veronicetosum spicatae</i>)	53
δ) Die typische <i>Armeria</i> -Sand-Grasheide (<i>Armerio-Festucetum typicum</i>)	55
Anhang: Die Ersatzgesellschaft stark betretener <i>Armerio-Festuceta</i> (<i>Lolio-Plantaginetum berniarietosum glabrae</i>)	56
Die Fränkische Dolomitsand-Grasheide (<i>Helichryso-Festucetum sulcatae dolomiticum</i>)	57
D. Überblick über die Sandwälder des Arbeitsgebiets	59
1. Der Sand-Flechten-Föhrenwald (<i>Dicrano-Pinetum cladinetosum</i>)	60
2. Der Sandsteppen-Föhrenwald (<i>D.-P. cytisetosum</i>)	61
3. Der <i>Anemone silvestris</i> -Steppenheide-Föhrenwald (<i>Anemoneto silvestris-Pinetum</i>)	62
4. Die Föhren-Eichen-Wälder	67
E. Successionsreihen der Pflanzengesellschaften und der Böden	67
F. Die allgemeine Verbreitung der Arten. Arealtypenspektra	69
G. Teilarealtypen im Arbeitsgebiet. Gesellschaftshistorische Betrachtungen	74
H. Schlußbemerkungen zur Systematik der besprochenen Pflanzengesellschaften	80
IV. Zusammenfassung	80
V. Literatur	82

Abbildungen:

1. Successionsreihen bayrischer Sandgrasheiden und Sand-Föhrenwälder	68
2. Gürtelserien und Gürtel der Vegetation Europas	71
3. Arealtypenspektren von Sand-Grasheiden und Sand-Föhrenwäldern	73
4. Junges Pionierstadium der Silbergrasflur	nach P. 74
5. Armerio-Festucetum	nach P. 74
6. Armerio-Festucetum iurineetosum	nach P. 74
7. Dolomit-Felsheide und Dolomitsand-Grasheide	nach P. 74

Verbreitungskarten:

Lockersande in Nordbayern	32
<i>Corynephorus canescens</i>	32
<i>Spergula vernalis</i>	38
<i>Teesdalia nudicaulis</i>	38
<i>Veronica dillenii</i>	42
<i>Erysimum hieracifolium</i>	42
<i>Thymus serpyllum</i> s. str. = <i>Th. angustifolius</i>	49
<i>Vicia lathyroides</i>	49
<i>Armeria elongata</i>	50
<i>Helichrysum arenarium</i>	50
<i>Iurinea cyanoides</i>	52
<i>Androsace septentrionalis</i>	52
<i>Anemone vernalis</i>	63
<i>Scabiosa canescens</i>	63

Tabellen:

1. Corynephoretum canescentis typicum, veronicetosum dillenii, androsacetosum septentrionalis	40
2. Corynephoretum canescentis cladinetosum	44
3. Armerio-Festucetum typicum, helichrysetosum arenarii, iurineetosum cyanoidis, veronicetosum spicatae	46
4. Helichryso-Festucetum sulcatae dolomiticum	58
5. Dicrano-Pinetum cytisetosum, cladinetosum	62
6. Anemoneto silvestris-Pinetum, Cytiso-Pinetum	65