



Pott · Hüppe

Spezielle

Geobotanik

Pflanze – Klima – Boden

Springer-Lehrbuch

Richard Pott
Joachim Hüppe

Spezielle Geobotanik

Pflanze – Klima – Boden

Mit 160 Abbildungen und 31 Tabellen

Professor Dr. rer. nat. Richard Pott
Professor Dr. rer. nat. Joachim Hüppe
Leibniz Universität Hannover
Institut für Geobotanik
Nienburger Str. 17
30167 Hannover
E-mail: pott@geobotanik.uni-hannover.de
E-mail: hueppe@geobotanik.uni-hannover.de

Bibliografische Information der Deutschen Bibliothek
Die Deutsche Bibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie;
detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.ddb.de> abrufbar.

ISBN-13 978-3-540-49356-3 Springer Berlin Heidelberg New York

Dieses Werk ist urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funksendung, der Mikroverfilmung oder Vervielfältigung auf anderen Wegen und der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Eine Vervielfältigung dieses Werkes oder von Teilen dieses Werkes ist auch im Einzelfall nur in den Grenzen der gesetzlichen Bestimmungen des Urheberrechtsgesetzes der Bundesrepublik Deutschland vom 9. September 1965 in der jeweils geltenden Fassung zulässig. Sie ist grundsätzlich vergütungspflichtig. Zuwiderhandlungen unterliegen den Strafbestimmungen des Urheberrechtsgesetzes.

Springer ist ein Unternehmen von Springer Science+Business Media

springer.de

© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2007

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften. Text und Abbildungen wurden mit größter Sorgfalt erarbeitet. Verlag und Autor können jedoch für eventuell verbliebene fehlerhafte Angaben und deren Folgen weder eine juristische Verantwortung noch irgendeine Haftung übernehmen.

Produkthaftung: Für Angaben über Dosierungsanweisungen und Applikationsformen kann vom Verlag keine Gewähr übernommen werden. Derartige Angaben müssen vom jeweiligen Anwender im Einzelfall anhand anderer Literaturstellen auf ihre Richtigkeit überprüft werden.

Planung: Dr. Dieter Czeschlik, Heidelberg

Redaktion: Stefanie Wolf, Heidelberg

Herstellung: LE-TEX, Jelonek, Schmidt & Vöckler GbR, Leipzig

Umschlaggestaltung: WMXDesign, Heidelberg

Umschlagabbildungen: links: Blattquerschnitt von *Nerium oleander* (Apocynaceae), Vergrößerung 100-fach, rechts: Garigue mit *Euphorbia acanthothamos* (Euphorbiaceae) auf der griechischen Insel Euböa

Foto S. X: Waldgrenze eines natürlichen Lärchen-Arvenwaldes (*Larici-Pinetum cembrae*) im Val Viola, Tessin

Foto S. XIV: Herbstaspekt eines natürlichen Silikat-Buchenwaldes (*Luzulo-Fagetum*) im Weserbergland

(Alle Fotos von den Autoren)

Satz: Druckfertige Vorlage der Autoren

SPIN 11789789 29/3180/YL – 5 4 3 2 1 0 Gedruckt auf säurefreiem Papier

Gewidmet dem Gedenken an den
hannoverschen Geobotaniker
Professor Dr. Hans Zeidler

*4.4.1915

† 6.8.2003

Vorwort

„Umweltprobleme, wie das heute viel diskutierte Waldsterben, die Fernwirkung des Abholzens tropischer Regenwälder oder die Folgen der Verschmutzung von Flüssen und küstennahen Meeren, machen uns zunehmend klar bewusst, wie kompliziert die Wechselbeziehungen zwischen Organismen und ihren mehr oder minder belasteten Lebensräumen sind.“

Heinz Ellenberg (1986)

Zum Verständnis der Ursachen von Naturphänomenen wurde im Laufe der vergangenen 250 Jahre viel Wissen über die Erde zusammengetragen. Der Kern dieser Erkenntnisse ist, dass die Erde ein dynamischer, ruheloser Planet ist. Ihre Lufthülle, die Ozeane und die Erdkruste sind in dauernder Bewegung und werden dabei von Kräften getrieben, die stärker sind als alles, was der Mensch ihnen entgegensetzen könnte. Erdbeben und Tsunamis zeigen das überaus deutlich. Das große Erdbeben von Lissabon am 1. November 1755 ist noch heute unvergessen: Damals begann sich mit den Aufklärern Immanuel Kant (1724-1804), Jean-Jacques Rousseau (1712-1778) und Voltaire (1694-1778) die Einsicht durchzusetzen, dass solche verheerenden Erdbeben, Flutwellen und Vulkanausbrüche nicht Gottesstrafe, sondern normale Vorgänge an der Erdoberfläche sind. Diese Veränderlichkeit der natürlichen Systeme ist Basis unseres Wissens, wir erleben derzeit nur die Momentaufnahme eines langen evolutiven Prozesses auf dem Weg in eine unbekannte Zukunft. Dies erschreckt noch immer viele Menschen, die meinen, unsere Erde sei ein solides und unverrückbares Fundament für menschliches Planen und Schaffen, und sie verdrängen gern die Tatsachen des dynamischen Planeten. Ein „*Status quo*“ wäre für viele wünschenswert, und so wird oft gedacht. Beim derzeitigen Klimawandel wird sogar suggeriert, nur der Mensch mit seinem Kohlendioxid-Ausstoß verändere das Klima. Wenn es nur gelänge, den CO₂-Ausstoß zu stoppen – wie im Protokoll von Kyoto und auf den Klima-Konferenzen von Montreal 2005 und Nairobi 2006 gefordert – werde das Klima so bleiben wie es ist. Dabei wird der seit der Entstehung der Erde vor viereinhalb Milliarden Jahren nachgewiesene beständige Klimawandel negiert. Nichts deutet darauf hin, dass das Klima in Zukunft stabil sein könnte, unabhän-

gig von menschlichem Zutun. Das zeigt uns insbesondere der rasche Klimawandel während und nach den großen Vereisungs- und Erwärmungsphasen vor allem auf der Nordhemisphäre mit ihren jeweiligen dramatischen Landschafts- und Vegetationsveränderungen. Diese elementaren Gesetzmäßigkeiten der bekannten Interaktionen von Klima, Boden und Pflanze werden in diesem Buch mit zahlreichen Beispielen aus älteren und neueren Forschungsdaten näher beleuchtet und allgemein verständlich dargestellt, um die natürlichen Kräfte in Ursache und Wirkung zu beschreiben. Das ist eine notwendige Grundvoraussetzung zum Verständnis von Ökosystemen und deren Evolution in Raum und Zeit. Wir werden dabei sehen, wie natürliche Prozesse, beispielsweise Verlandungen von Gewässern, funktionieren, wie sich Sukzessionen auswirken oder auch wie sich Störungen nach Stürmen, Bränden oder Klimaänderungen zeigen.

Aus vielen Gesprächen mit Studierenden und Kollegen wird neuerdings immer deutlicher, dass wir Lehrenden an den Universitäten zunehmend neue Themenfelder unserer Wissenschaftsgebiete erläutern und erklären müssen. Das betrifft in den Naturwissenschaften nicht nur die Grundlagen von Physik und Chemie, sondern in der Geobotanik auch das Basiswissen in Klima- und Bodenkunde, Meteorologie und Geographie. Wir müssen die Studierenden im Grundstudium wieder da abholen und mitnehmen, wo sie nach der Schulausbildung sind, und da hat sich in den letzten Jahren einiges geändert. Den Studierenden fehlen vielfach grundlegende Kenntnisse der Zusammenhänge: fußend oft auf ungenügendem Wissen um die allgemeinen geomorphologisch-klimatologischen Grundlagen, mangelnde Artenkenntnis von Pflanzen, Tieren und Mikroorganismen sowie Schwierigkeiten im Erlernen der lateinisch-griechischen Fachsprachen ohne humanistische Schulbildung. Deshalb haben wir nach dem Erscheinen der „Allgemeinen Geobotanik – Biogeosysteme und Biodiversität“, welche das bewährte Grundlagenwissen und die Evolution der wichtigsten Großlebensräume unseres Globus allgemein behandelt, umgehend mit der „Speziellen Geobotanik“ begonnen, in der die essentiellen standörtlichen Grundlagen des Zusammenwirkens von Klima, Boden und Pflanzen zu Ökosystemen erläutert werden. Es ist ein Buch zum fundamentalen Verständnis und zum Begreifen der naturwissenschaftlichen Zusammenhänge, welche uns erklären, warum sich im Laufe der Erdgeschichte auf der Erde die verschiedenen Lebensräume mit ihren speziell angepassten Pflanzen, Tieren und Mikroorganismen zu den Lebensgemeinschaften, den Biozöosen, entwickelt haben.

Manche Kritiker haben angemerkt, das Buch der Allgemeinen Geobotanik – Biogeosysteme und Biodiversität (2005) wäre besser als Spezielle Geobotanik bezeichnet worden. Das kann man aus der botanischen Wissenschaftstradition so sehen: Wir wollen jedoch auf die Geobotanik bezo-

gen, die allgemeinen evolutionsbiologischen, geologischen und pflanzengeographischen Grundlagen dieses Faches als **Allgemeine Geobotanik** bezeichnen. Die ökologischen Grundlagen der Interaktionen von Pflanzen, Klima und Boden mit deren methodischem Erfassungsinventar interpretieren wir als **Spezielle Geobotanik** wie im vorliegenden Buch. Hierbei darf die Lehre von der **Ökomorphologie** der Pflanze nicht fehlen, sie ist ein wesentlicher Bestandteil des Verständnisses für das evolutive Verhalten der Pflanzen in Raum und Zeit. Da die klassischen botanischen Disziplinen, die früher immer solche notwendigen Lehrveranstaltungen im Repertoire hatten, dieses Fach heute im Zuge ihrer molekularbiologischen Erneuerung inzwischen weitgehend abgeworfen haben, muss es neu in die Grundlage einer Speziellen Geobotanik integriert werden. Eine **Ange wandte Geobotanik**, welche die Frage der Umsetzung des biogeographischen, evolutionsbiologischen und standortsökologischen Basiswissens sein muss, soll umgehend folgen. Dort findet sich eine Einführung in die Instrumentarien der landschaftsökologischen Raumerfassung, der Paläoökologie, der Historischen Geobotanik, der naturräumlichen Landeskunde sowie Antworten auf Fragen zur Restauration und Renaturierung von Ökosystemen und zur anthropogenen Einflussnahme auf die Natur.

Dieses Buch vermittelt den Stoff einer Grundvorlesung für Studierende der Bachelor-Studiengänge Biologie, Life Science und Geowissenschaften der Leibniz Universität Hannover zur Einführung in das Fach und dient als Basis für weiterführende Studien. Es richtet sich also an Studierende und Interessierte der Landschaftswissenschaften, der Boden- und Vegetationskunde und der Geoökologie insgesamt. Es ist so geschrieben und konzipiert, dass sich alle Interessenten auf dieser Basis in der speziellen Literatur zurechtfinden können. Das tiefere Eindringen in einzelne Teildisziplinen erschließt sich durch die am Ende eines jeden Kapitels aufgeführte Auswahl an Artikeln und Originalarbeiten, welche die Brücke vom Lehrbuch zur aktuellen Forschung bilden sollen. Auf diese Weise wurde der Text zur besseren Lesbarkeit weitgehend von Referenzen freigehalten. Mit speziellen Lern- und Merksätzen wird zudem der Lehr- und Lernbuchcharakter gewährleistet.

Dem Landesmuseum Natur und Mensch, Oldenburg, und seinem Direktor, Herrn Professor Dr. Mamoun Fansa, danken wir für die Überlassung von Bodenprofilen aus der Sammlung Reinhold Tüxen. Dem Springer-Verlag Heidelberg sind wir für die Aufnahme des Manuskriptes in seine naturwissenschaftliche Reihe und Frau Stefanie Wolf für das Lektorat zu sehr großem Dank verpflichtet.

Hannover, am 8. Juli 2007

Richard Pott
Joachim Hüppe



Inhaltsverzeichnis

1	Einführung	1
1.1	Literatur	4
2	Grundlagen des Klimas	5
2.1	Klimafaktoren und Klimatypen	6
2.2	Klimaschwankungen	8
2.3	Strahlungsparameter.....	12
2.4	Globale Strahlungs- und Wärmebilanzen	15
2.5	Atmosphärische Zirkulation	20
2.6	Globale Temperaturverteilung	22
2.7	Temperaturparameter	29
2.8	Niederschlagsverteilung.....	31
2.9	Wind	33
2.10	Literatur	41
3	Klima- und Vegetationszonen	43
3.1	Klimadiagramme	48
3.2	Ozeanität und Kontinentalität	50
3.3	Vertikalgliederungen	56
3.4	Literatur	63
4	Das Klima der bodennahen Luftschicht	65
4.1	Charakteristika der bodennahen Luftschicht	66
4.2	Der Einfluss des Reliefs	69
4.3	Wärmeableitung	73
4.4	Niederschläge	79
4.5	Luftfeuchtigkeit und relative Luftfeuchtigkeit.....	84
4.6	Schneedecken und Frost	86
4.7	Literatur	89

5	Bodenfaktoren – Schrift des Bodens	91
5.1	Ausgangsgesteine für die Bodenbildung	92
5.2	Bodenarten	96
5.3	Bodenminerale	101
5.4	Physikalische und chemische Verwitterung	106
5.5	Biologische Verwitterung und Tonzerfall	115
5.6	Bodenwasser und Bodenluft	119
5.7	Feldkapazität	124
5.8	Humus	126
5.9	Literatur	129
6	Bodenhorizonte und Bodentypen	131
6.1	Globaler Überblick	132
6.2	Konsistenz des Bodens	136
6.3	Bodenhorizonte	139
6.4	Rohböden und A/C-Böden	144
6.5	Regosol	146
6.6	Ranker, Rendzina und Pararendzina	147
6.7	Tschernosem	150
6.8	Braunerde	153
6.9	Podsol	155
6.10	Parabraunerde	157
6.11	Stau- und Grundwasserböden	159
6.12	Auenböden	161
6.13	Moorböden	162
6.14	Gebirgsböden	164
6.15	Salzböden	166
6.16	Wüstenböden.....	169
6.17	Latosol	171
6.18	Literatur	173
7	Lebensbedingungen der Bodenorganismen	175
7.1	C/N-Verhältnis	176
7.2	Auswirkungen auf die Bodenstruktur	178
7.3	Bodenmikroorganismen	180
7.4	Bodenfauna und Bodenflora	184
7.5	Literatur	193

8	Klima und Boden als Standortfaktoren für pflanzliches Leben	195
8.1	Einfluss von Bodenkomponenten auf die Pflanzen	198
8.2	Pflanzenmineralstoffe	202
8.3	Lichtwirkungen	208
8.4	Temperaturwirkungen	215
8.5	Hitzewirkungen	222
8.6	Windwirkungen	225
8.7	Literatur	231
9	Anpassungen der Pflanzen	233
9.1	Wasserhaushaltstypen	237
9.2	Formen der Primärproduktion	243
9.3	Xerophyten	248
9.4	Mesophyten	259
9.5	Hygrophyten	259
9.6	Helophyten	261
9.7	Hydrophyten	263
9.8	Epiphyten und Epiphyllie	266
9.9	Halophyten	275
9.10	Pyrophyten	279
9.11	Literatur	281
10	Reaktionen der Pflanzen auf die Veränderlichkeit des Standorts	283
10.1	Abiotische und biotische Faktorenkomplexe	284
10.2	Arealbildung	286
10.3	Konvergenz	293
10.4	Pflanzengesellschaften und Assoziationen	294
10.5	Symbiosen	297
10.6	Dynamik und Regulation	301
10.7	Vegetationsveränderungen durch Eutrophierung.....	306
10.8	Klimainduzierte Vegetationsveränderungen	309
10.9	Literatur	315
	Verzeichnis der Gattungen, Arten und Syntaxa	319
	Sachverzeichnis	323



1 Einführung

Wenn wir eine Exkursion durch die einzelnen Landschaften unseres Globus oder einer Region in Europa oder direkt vor unserer Haustür machen, so werden wir feststellen müssen, dass die einzelnen Pflanzen nirgendwo auf der Erde auf einem Kontinent oder an einem Berghang wahllos und zufällig verteilt wachsen, sondern dass bei der Verteilung der Pflanzen in einer Vegetationsdecke über weite Räume hinweg, beispielsweise in einer Talregion mit Nord- und Südhängen oder in einem Wald, ganz bestimmte Gesetzmäßigkeiten vorherrschen. Auf Kalkböden finden wir ganz andere Arten vor als auf Sandböden, im Schatten des Waldes wiederum andere als auf Wiesen und Trockenrasen, die dem vollen Lichtgenuss ausgesetzt sind. Die Pflanzen treten also zu ganz bestimmten Gemeinschaften, zu **Pflanzengesellschaften** zusammen.

Was sich überblicken lässt, ist Landschaft, was ins Detail zerfällt, ist Natur, so hört man es gelegentlich in den Diskussionen mit Geographen. Die Identifizierung räumlicher Muster der Landoberfläche anhand gut unterscheidbarer Vegetation kennen wir als eine alte mitteleuropäische Tradition. Alexander Freiherr von Humboldt (1769-1859) hat diese geobotanisch ausgerichtete Sichtweise als Erster systematisch betrieben und durch seine Weltreisen auch gleich auf tropische und subtropische Klimazonen ausgedehnt. „Landschaft“ war für ihn also so etwas wie eine „Komposition von Vegetationsmustern“ aus Wäldern, Gebüsch, Rasen, Heiden, Mooren oder Röhricht, also nur aus Pflanzendecken bestimmter Wuchsformen, den **Pflanzenformationen**, wie wir sie noch heute so bezeichnen. Humboldts Erarbeitung der Formationen war ein erster beschreibender Schritt zur Vegetationsklassifizierung moderner Prägung. Mit Alphonse Pyrame de Candolle (1806-1893), Anton Kerner von Marilaun (1831-1898) und Johannes Eugenius Warming (1841-1921) verlagerte sich danach das Interesse von den räumlichen Vegetationsmustern auf die Vegetationsdynamik und die Beschreibung von Sukzessionen. Das gipfelte schließlich in der Begrifflichkeit **Klimax** für Endstadien natürlicher Höherentwicklung von Pflanzengesellschaften, jene Stadien also, das sich letztlich von selbst einstellen.

Kern der geobotanischen Forschung ist das Erkennen und die methodische und begrifflich klare Beschreibung der Fülle zahlreicher aus Pflanzen

und Tieren aufgebaute Lebensgemeinschaften, ihrer Struktur, ihrer Entwicklung, ihrer Verbreitung und räumlichen Ordnung, der Beziehung zwischen den jeweiligen Gliedern der Biozönose und der menschlichen Einwirkung. Aus der Erkenntnis, dass grundlegende Bindungen und Gesetzmäßigkeiten zwischen Vegetation – vor allem aber zwischen Arten in einem Pflanzenbestand – und jeweiligen Standortbedingungen bestehen, entwickelte sich die Auffassung, dass Vegetationsbestände als Gemeinschaften oder als Pflanzengesellschaften aufzufassen seien. Daraus entstand die **Pflanzensoziologie**. Josias Braun-Blanquet (1884–1980) und Reinhold Tüxen (1899–1980) schufen in Mitteleuropa zunächst ein Lehrgebäude mit fest umrissenen Pflanzengesellschaften, den Assoziationen, ihren Verbänden und syntaxonomisch verschieden strukturierten Ordnungen und Klassen, welches inzwischen in fast allen Ländern der Erde Anwendung findet. Die häufigsten Vegetationsklassen Mitteleuropas sind unter anderem bei Richard Pott (1995) in der Beschreibung der Pflanzengesellschaften Deutschlands aufgeführt.

Der Amerikaner Frederik E. Clements (1847–1945) und seine Schule entwickelten aus den Anfängen der Pflanzensoziologie in den 1920er Jahren sogar eine holistische Naturbetrachtung, in der sie die Vegetationseinheiten mit Organismen verglichen, diesen gar gleichsetzten und sie schließlich sogar als „Superorganismen“ betrachteten. Der große englische Ökologe Sir Arthur Tansley (1871–1955) führte im Jahre 1935 den Begriff **Ökosystem** ein, den er aus der aufkommenden Systemlehre übernahm. Was ein Ökosystem ist, wurde von Arthur Tansley zwar erklärt, aber nicht definiert. Das geschah erst mit Raymond L. Lindeman (1915–1942) und Eugene P. Odum (1913–2002). Danach trat das aus der Vegetationsökologie hervorgegangene **Ökosystem-Konzept** seinen großen Siegeszug an. Es ist heute allgemein akzeptiert und vereinigt in idealer Weise eine analytische und synthetisch-ganzheitliche Darstellung der Beziehungsgeflechte von Standortparametern, wie es jüngst auch Wolfgang Haber (2004) formuliert. Es berücksichtigt räumlich-ökologische und zugleich historisch-dynamische Aspekte der Vegetation und beschreibt deren Struktur und Aufbau. Heinrich Walter (1898–1993) und Heinz Ellenberg (1913–1997) haben dieses Konzept besonders gefördert und konsequent weiterentwickelt: Das in den 1960er Jahren von Ellenberg im Rahmen des damaligen „Internationalen Biologischen Programm, IBP“ entwickelte deutsche Waldforschungsprojekt in der norddeutschen Mittelgebirgslandschaft Solling vereinigte seinerzeit die europäischen und nordamerikanischen Forschungsansätze zu den Stoff- und Energieflüssen in den vegetationskundlich definierten Einheiten Wälder, Wiesen und Äcker und wurde so zu einem wichtigen Schritt in der modernen Ökosystemforschung. Die Ergebnisse des „Solling-Projektes“ wurden von Heinz Ellenberg (1986) ver-