

Apophyten in der Flora von Mitteleuropa*

Herbert Sukopp

Abstract

Apophytes are native plants colonizing man-made habitats. This phenomenon is widespread, and has been known since 1903 but little studied. Therefore the role of apophytes in the studies of synanthropic flora has often been underappreciated. Since the 1950th the apophytic occurrences have been increasing in number and distribution. The more the species are associated with humans in their native range the more successful they are as invasive species after having been introduced to new areas. Therefore the knowledge of the degree of apophytism in the home range is a good criterion to predict the degree of expansiveness of the species in new areas.

1. Einleitung

Untersuchungen über Veränderungen von Flora und Vegetation gehören zu den wesentlichen Aufgaben der botanischen Forschung in Gegenwart und Zukunft. Dabei werden sowohl Rückgang und Gefährdung der Flora („Rote Listen gefährdeter Arten“) beachtet als auch die Ausbreitung nicht einheimischer Arten, besonders der seit der Entdeckung Amerikas („Columbian exchange“, CROSBY 1972) erfolgte Austausch von Arten (CHAMISSO 1827, THELLUNG 1915). In der Wissenschaft heißen die Themen im 19. Jahrhundert Migrationen, seit ELTON (1958) im angloamerikanischen Sprachgebrauch biological invasions (Terminus zuerst bei Lehmann 1895; zur nicht einheitlichen Begriffsverwendung PYŠEK 1995, KOWARIK 2003). Die Untersuchung von Pflanzenwanderungen unter dem Einfluss des Menschen begann mit der Erforschung der Domestikation von Kulturpflanzen und deren „Verwilderung“ (Domestikation, SUKOPP & SUKOPP 1993, GRESSEL 2005).

Bereits LINKOLA (1916) kritisierte die „völlig einseitige Einstellung vieler Autoren“ auf Adventivpflanzenforschungen, wogegen die anthropogene Ausbreitung von einheimischen Arten wegen „besonderer Schwierigkeit der Materie“ erheblich vernachlässigt werde. In diesem Zusammenhang wurde der Terminus „Apophyt“ von RIKLI (1903) eingeführt. Er bezeichnet eine in einem Gebiet einheimische Art, die vom Menschen geschaffene Standorte besiedelt. Nach THELLUNG (1918/19) bezeichnet der Terminus Apophyt „einheimische Arten, die ... in einem Teile ihrer Individuen ihre natürlichen Standorte verlassen haben und spontan (d. h. unter Benützung ihrer

* Mit bestem Dank für langjährige Zusammenarbeit.

natürlichen Verbreitungsmittel) auf die vom Menschen geschaffenen Kunstbestände (Öd- oder Kulturland) übergegangen sind“.

Bei seinen Untersuchungen in Karelien fand LINKOLA (1916) unter 477 ursprünglichen Arten 242 (= 37,7 %) Apophyten. Die meisten Apophyten stammen aus der Vegetation der Felsen, Ufer, der Hainwälder und nährstoffreicher offener Moore, nämlich je nach Gebiet 73-50 % der Arten dieser Gruppe. THELLUNG (1918/1919) unterschied ruderale Apophyten (= einheimische Arten, die auf Ödland übergehen) und Kulturlandsapophyten (= einheimische Arten, die auf vom Menschen geschaffenen „Kulturboden“ vorkommen). Kulturlandsapophyten (THELLUNG 1918/19) gibt es seit Beginn landwirtschaftlicher Tätigkeit in Mitteleuropa während der Mittleren Steinzeit (ELLENBERG 1996). Landwirtschaftliche Tätigkeiten haben seit 7000 Jahren die Böden beeinflusst durch Änderungen der Gehalte an Wasser, Luft und Nährstoffen in der Rhizosphäre (BLUME & SUKOPP 1976). Für den heutigen Artenbestand der Segetalvegetation gibt Lohmeyer (in: SCHNEIDER et al. 1994) eine Übersicht über ursprüngliche Vorkommen segetaler Apophyten.

In qualitativer Betrachtung teilt KOWARIK (1988) die indigenen Arten in drei Gruppen ein:

1. Proapophyten: Arten, deren Vorkommen auf solche Standorte beschränkt ist, die sich von der ursprünglichen oder natürlichen Vegetation wenig unterscheiden (kein Formationswechsel in der Vegetation). Es sind nicht-apophytische einheimische Arten.
2. Hemiapophyten: Arten, die (auch) auf Standorten wachsen, deren Bedingungen deutlich von denen natürlicher abweichen, aber noch Ausgangsbedingungen erkennen lassen (mit Formationswechsel verbunden).
3. Holoapophyten: Arten, die (auch) stark gestörte anthropogene Standorte besiedeln können.

Hemi- und Holoapophyten werden zusammen Apophyten genannt. Als Proapophyten werden diejenigen Arten eingeschätzt, deren Vorkommen auf Hemerobiestufe 2-3 beschränkt ist, als Hemiapophyten, deren Standorte auch auf Hemerobiestufe 4-6 liegen, und als Holoapophyten, deren Vorkommen bis auf Hemerobiestufe 7-9 reichen. LINKOLA (1916, 1921) teilte die Apophyten nach quantitativen Kriterien ein. Eine einheimische Art wird als Apophyt eingeschätzt, wenn die Anzahl ihrer Vorkommen auf anthropogenen Standorten größer ist als auf unbeeinflussten. Im Gegensatz zu LINKOLAS Arbeitsgebiet in Karelien ist ein solches florenstatistisches Verfahren aber in Mitteleuropa mit seiner langen Geschichte starker menschlicher Beeinflussung nicht anwendbar (Krause 1929).

2. Apophytismus ist der Übergang einheimischer Arten auf anthropogene Standorte

Die Herkunft bestimmter Unkräuter, Segetalia und Ruderalia, aus natürlicher, vom Menschen unbeeinflusster Vegetation gilt allgemein als wenig umstritten (z. B. HELLWIG (1886): an Salzstellen Mitteleuropas; MEUSEL (1943): in Steppen). Die Pflanzengeographie hat das raumzeitliche Verteilungsmuster von Arten und Sippen auf der Erdoberfläche zum Forschungsgegenstand (Arealkunde, Historische Pflanzengeographie) und berücksichtigt das Wirken des Menschen auf Flora und Vegetation unter dem Gesichtspunkt von Änderungen der Flora infolge von „Pflanzenwanderungen unter dem Einfluss des Menschen“ (THELLUNG 1915), Florenvermischungen, Austausch von Floren etc. Erst in jüngerer Zeit finden sich zusätzlich Ansätze für eine mehr evolutionär-sippendynamische Betrachtungsweise des anthropogenen Floren- und Vegetationswandels (s. z. B. WILLAMSON 1996).

Tabelle 1 (nach LOHMEYER in SCHNEIDER et al. 1994) enthält Beispiele von Unkräutern, die heute natürliche Vorkommen in der Vegetation Mitteleuropas haben und Apophyten sein könnten (vgl. LOHMEYER 1954, LUDWIG 1955, KRAUSE 1956). Vorher wurden die meisten dieser Arten als Archäophyten angesehen. Die Unterscheidung zwischen Apophyten und Archäophyten ist in vielen Fällen schwierig (vgl. SUKOPP & SCHOLZ 1968). Sie stützt sich neben rezent-ökologischen Beobachtungen auf Untersuchungen von Pollen und Großresten, vor allem in spätglazialen Ablagerungen, die das Indigenat von Arten nachweisen, die heute zu den Segetal- und Ruderalpflanzen zählen. Sie kamen bereits zu Zeiten sehr geringen, vorackerbauzeitlichen menschlichen Einflusses vor, als offene Böden und damit Schutz vor Konkurrenten ihnen eine weite Verbreitung ermöglichten (GODWIN 1949, 1975, LUDWIG 1955, JENSEN 1985, 1987, WILLERDING 1986, FRENZEL 1992). Ob sich allerdings nicht die eine oder andere Art umgekehrt von einer Sekundärvegetation in eine Primärvegetation ausgebreitet haben könnte (z. B. *Agrostis stolonifera*, *Poa annua*, *Rumex obtusifolius*, *Erodium cicutarium*, *Sonchus arvensis*, *Galeopsis segetum* und *Galium aparine*), ist eine offene Frage. Über Kräuter der Flusssauen vergleiche MÜLLER (1995). Nicht immer frei von Kritik sind auch die Ergebnisse von Großrest-Untersuchungen und insbesondere von Pollenanalysen hinsichtlich Artbestimmungen (z. B. *Centaurea „cyanus“*) und Datierungen. Listen von Apophyten in der Segetal- und Ruderalvegetation Mitteleuropas geben WILLERDING (1986) und LANG (1994).

Der standortökologischen Dimension des Geschehens versucht die Pflanzengeographie mit der Hypothese eines Standortwechsels von Arten und Sippen – ihr Ausgreifen von natürlicher Primärvegetation auf anthropogene Sekundärvegetation (Formationswechsel, Apophytie) – gerecht zu werden. Viele Arten der Halbkulturformation der Wiesen Mitteleuropas stammen aus der ursprünglichen Flora der Wälder, Waldränder und Flussufer (PAWLOWSKA 1972), sind also Apophyten. KOPECKÝ (1985) unterscheidet am Beispiel von *Chaerophyllum aromaticum* mehrere Phasen des Apophytisierungsprozesses; zunächst kommt es zum Aufbau von Dominanzbe-

ständen auf störungsarmen Standorten, gefolgt von einem Übergang auf anthropogene Standorte, deren ökologische Eigenschaften den natürlichen ähnlich sind, und letztlich findet die Besiedlung von Standorten statt, deren Artenzusammensetzung und Verbreitung von den ursprünglichen deutlich abweichen (z. B. Ruderalstandorte). Weitere Stufen des Apophytisierungsprozesses erreichen nach Untersuchungen von KOPECKÝ & HUSAKOVA (1985) im südöstlichen Böhmerwald nur einige eurytopy Apophyten wie *Urtica dioica*, *Chaerophyllum aureum*, *Anthriscus sylvestris* und *Dactylis glomerata*. In einer syntaxonomischen Auswertung des Apophytisierungsprozesses wurde festgestellt, dass dieselben Arten sowohl in natürlichen als auch in anthropogenen Gesellschaften mit hoher Stetigkeit und hohem Deckungswert vertreten sein können (KOPECKÝ 1985). Diese Tatsache wird in sogenannten syntaxonomischen Derivatereihen zum Ausdruck gebracht.

3. Verstärkte Ausbreitung von Apophyten in Mitteleuropa seit 1950

Eine Zusammenstellung über neuerliche Ausbreitung einheimischer Arten wird dadurch erschwert, dass von einigen Arten die frühere Verbreitung nicht genau genug bekannt ist, so dass häufiges Vorkommen bei neuen Untersuchungen als Ergebnis rezenter Ausbreitung gewertet werden kann. Während die Flora der Äcker und des Grünlandes aus früheren Zeiten gut dokumentiert ist, trifft dies für Gärten und Friedhöfe nicht zu. Auf Bahngelände wurden nur seltene Arten notiert; die häufigen Arten dagegen wurden früher nicht beachtet. In Mitteleuropa breiten sich außer Neophyten auch manche Apophyten massenhaft aus (Tab. 1 nach SUKOPP 2006, verändert).

Während der letzten Jahrhunderte ist das bei der Quecke (*Elytrigia repens*), der Großen Brennnessel (*Urtica dioica*) und dem Giersch (*Aegopodium podagraria*) und bei vielen anderen Arten beobachtet und meist mit der zunehmenden Eutrophierung der Landschaft in Zusammenhang gebracht worden (BRANDES 1999). *Ranunculus repens* ist wahrscheinlich der Fall mit der größten Ausbreitung. Auf Brachen wird die Art erst in den älteren Stadien von anderen Arten wie *Eupatorium cannabinum* und *Epilobium hirsutum* abgelöst. Bei anderen Apophyten mit massenhafter Ausbreitung in Mitteleuropa während der letzten Jahrzehnte gibt es ebenfalls deutliche Unterschiede in ihrem früheren und heutigen Verhalten.

Im westlichen Mitteleuropa breiten sich auch Arten, die ursprünglich nur feuchte Standorte besiedelten, auf Ruderalflächen aus (*Humulus lupulus*, s. u.). Die Beobachtung des Verhaltens von Apophyten in verschiedenen Klimagebieten in Abhängigkeit von zunehmenden Umweltveränderungen stellt ein interessantes Forschungsobjekt dar.

4. Apophyten in der großstädtisch-industriellen Flora und Vegetation

Von 839 einheimischen Farn- und Blütenpflanzen Berlins sind nach KOWARIK (1988) die Vorkommen von 309 Arten (37 %) auf ursprüngliche Standorte, meistens Feuchtgebiete, beschränkt (Proapophyten). Von 530 Apophyten sind 269 Arten (32 %) Hemiapophyten mit Vorkommen in Forsten, Wiesen und Trockenrasen und 261 Arten (31 %) Holoapophyten im Sinn der Definition in Kap. 1. Insgesamt kommen mit 530 Arten fast zwei Drittel der in Berlin einheimischen Arten auf Standorten unter mittlerem bzw. starkem menschlichen Einfluss vor. In der synanthropen Flora Krakaus der Jahre 1809-1977 sind 51 % (382) der einheimischen Arten Apophyten (TRZCIŃSKA-TACIK & WASYLIKOWA 1982). In Warschau werden etwa die Hälfte der 941 einheimischen Arten (466 Arten) als Apophyten eingestuft (SUDNIK-WOJCIKOWSKA 1987a, b). Nachfolgend werden *Veronica sublobata* und *Humulus lupulus* als mitteleuropäische Beispiele herausgegriffen.

Veronica sublobata wächst ursprünglich an frischen und halbschattigen Standorten in nährstoffreichen Auen- und Laubwäldern und geht nur vereinzelt auf Segetalstandorte über (SUKOPP 1993). In naturnahen Auenwäldern wächst sie bevorzugt auf offenen Maulwurfshügeln, einzeln oder in kleinen Trupps aber auch zwischen den die Krautschicht dominierenden Stauden. PASSARGE (1985, Tab. 27) bezeichnet sie als Differentialart der nord-temperaten Auenwälder in Westfalen, an Weser, Maas, Elbe, Weichsel und Oder gegen die submeridional-temperaten Auenwälder. Einige Arten der Auen haben gute Ausbreitungsmöglichkeiten auf gestörten Standorten im Siedlungsbereich des Menschen gefunden: *Ulmus*-Sippen, *Prunus padus* und auch *Veronica sublobata*. Bei PASSARGE (1990, Tab. 6) sind *Ranunculus ficaria* und *Veronica sublobata* Trennarten des Geophyten-Parkwaldes wuchskräftiger Standorte: *Anthriscus-Aceretum platanoidis ficarietosum* auf Braungleyen, Parabraunerden und alten Hortisolen. *Veronica sublobata* ist ein hochsteter und häufiger Begleiter von Robienbeständen (KÖHLER & SUKOPP 1964, PASSARGE 1981).

Veronica sublobata nimmt in ihren apophytischen Vorkommen oftmals Standorte ein, die während der Vegetationsperiode stark beschattet sind und an denen ihr kaum eine andere annuelle Art Konkurrenz macht: Traufbereiche von Gehölzen und Gebüsch- oder Heckenränder. Sie vermeidet die Zeit der Beschattung, indem sie die Phase zwischen Laubfall und Belaubung der Gehölze nutzt. Optimal entwickelt ist sie besonders dort, wo die Äste der beschattenden Gehölze fast bis zum Boden herabreichen, oder im Inneren von Gehölzbeständen. Mit der Zunahme solcher Standorte im Siedlungsbereich und gefördert durch die Zunahme des Gehölzanteils der älteren Siedlungen auf Kosten von Rasen und Wiesen hat ihre Verbreitung als Apophyt zugenommen.

Humulus lupulus soll als Beispiel für einen Apophyten stehen, der sich in verschiedenen Klimazonen Mitteleuropas unterschiedlich verhält. Diese sommergrüne Kletterstaude ist seit ca. 10.000 Jahren als einheimische Art Mitteleuropas nachgewiesen.

Tab. 1: Verstärkte Ausbreitung einheimischer und eingebürgerter Arten nach 1950.

	früher	heute	Ursachen
1. Einjährige			
<i>Cardamine hirsuta</i>	nur auf Felsgraten und in Winterannuellen-Gesellschaften in Trockenrasen	in Gärten, Friedhöfen, Parken	Düngung
2. Zweijährige			
<i>Digitalis purpurea</i>	Kahlschläge des subatlantischen Berglandes	Ausbreitung im entwässerten <i>Alnetum</i> , <i>Betuletum pubescens</i> , <i>Ledo-Pinetum</i> . Auch in grundwasserfernen Kiefernforsten	Entwässerung grundwasser-naher Böden
3. Stauden			
<i>Aegopodium podagraria</i>	Schwerpunkt an Heckenrändern und in Staudengärten	Ausbreitung an Böschungen anstelle von <i>Arrhenathereten</i>	
<i>Agropyron repens</i>	Flutrasen (höhere Partien), alte Spülsäume (vgl. NORDHAGEN 1940), Hackfruchtäcker	ruderaler Halbtrockenrasen, ausdauernde Ruderalgesellschaften (<i>Aegopodion</i> u. <i>Arction</i>)	
<i>Anthriscus sylvestris</i>	in Verlichtungsgesellschaften der Hartholzauwe (<i>Chaerophylletum bulbosi</i>), in stark gedüngten, frischen Fettwiesen	im hausnahen Grünland; an Böschungen von eutrophierten Bächen (LOHMEYER & KRAUSE 1975); in Dörfern im <i>Urtico-Aegopodietum</i>	
<i>Arrhenatherum elatius</i>	in Fettwiesen natürlich, in sonnseitigen Hangschuttwäldern (Hochrhein, ZOLLER 1954), b. Schramberg (Schwarzwald) und auf Kiesbänken (Ahrmündung)	in ausdauernden Ruderalgesellschaften und ruderalen Halbtrockenrasen (<i>Arction</i> , <i>Aegopodion</i> und <i>Agropyron</i>)	Düngung
<i>Calystegia sepium</i>	nur in nitrophilen flussbegleitenden Gesellschaften (<i>Senecionion</i>)	nach 1950 nahe Stromtälern auf lehmigen Böden häufiges Unkraut der Beerensträucher und Buschobstkulturen, in Hackfruchtbrachen	Überdüngung
<i>Chaerophyllum aureum</i>	bachbegleitende Gesellschaften (Rhön) in verlichteten Abschnitten (<i>Aegopodion</i>)	an Böschungen zwischen Äckern und in Dörfern (Rhön); <i>Agropyreteae</i> , <i>Aegopodion</i> , <i>Senecionion</i>	
<i>Chaerophyllum hirsutum</i>	Erlensumpfwälder	flussbegleitende Hochstaudengesellschaften (<i>Senecionion</i> , <i>Aegopodion</i>)	
<i>Epilobium angustifolium</i>	auf Wald-Verlichtungen	in aufgelassenem Grünland im Bergland (<i>Luzulo-Fagetum</i> - und <i>Dentario-Fagetum</i> -Gebiet)	

(Fortsetzung Tab. 1)

	früher	heute	Ursachen
<i>Epilobium hirsutum</i> <i>Epilobium parviflorum</i>	an Bächen und Gräben	auf Brachland und in Gärten	Düngung
<i>Eupatorium cannabinum</i>	nur auf Kahlschlägen, im Erlenbruchwald und auf <i>Atropa belladonna</i> -Kahlschlägen im <i>Carici-Fagetum</i> (z. B. Teutoburger Wald)	Ausbreitung an stark eutrophierten Flüssen im <i>Senecionion</i> (z. B. Ruhr u. Wupper) und seit 10 - 15 Jahren in Westdeutschland Ruderalpflanze auf Ödland und in Gärten sowie massenhaft auf Kahlschlägen feuchter Eichen-Hainbuchenwälder	Düngung
<i>Glyceria maxima</i>	<i>Oenantho-Rorippetum</i> (Elbtal), <i>Glycerietum maximae</i>	<i>Glycerietum maximae</i>	Verschlammung nach starker Überschwemmung
<i>Lamium maculatum</i>	<i>Alno-Padion</i> -Gesellschaften des Berglandes, im Flachland nur in reichen Ausbildungen	auf basenreichen Böden; Schwerpunkt im <i>Urtico-Aegopodietum</i> , auch im <i>Arction</i>	
<i>Ranunculus repens</i>	nährstoffreiche Nasswälder (reiche <i>Alnus</i> -Wälder), Quellgesellschaften und Flutrasen	auf nährstoffreichen frischen bis feuchten Böden mit hohem Feinerdeanteil, in jüngeren Brachestadien (<i>Agrostio-Ranunculetum repentis</i>) und eutrophierten Flutrasen	Brachfallen reicher Böden, Überdüngung
<i>Urtica dioica</i>	in flussbegleitendem <i>Chaerophylletum bulbosi</i> , im relativ trockenen <i>Senecionion</i> , im <i>Petasitetum hybridum</i> , in Kahlschlägen des <i>Atropion belladonnae</i> , in Erlenbruchwäldern	größte Zunahme unter allen Arten, an Flüssen anstelle von <i>Chaerophyllum bulbosum</i> , an Ackerrainen, nach Entwässerung in Erlenbruchwäldern	Eutrophierung, Entwässerung
4. Gehölze			
<i>Clematis vitalba</i>	Verlichtung in Auenwäldern, Rutschhänge auf reichen Böden	Ruderal- und Gartenpflanze	Eutrophierung
<i>Sambucus nigra</i>	an Höfen	nach 1950 an Waldrändern und in Parkgebüschchen, besonders im Kontakt mit Äckern	
<i>Sambucus racemosa</i>	Verlichtungen und Kahlschläge im Bergland	Kahlschläge in Norddeutschland	Luftverunreinigung

Ursprüngliche Vorkommen lagen in Birken- und Erlenbruchwäldern sowie in Weidenwäldern (*Alnion*, *Salicion*) sowie auf Verlichtungen in Auenwäldern des *Alno-Ulmion*. Hopfenanbau ist in Deutschland seit dem 9. Jahrhundert belegt (BEHRE 1984). Die Zunahme der Häufigkeit des Hopfens und sein Eindringen in die Ruderalvegetation auf stark veränderten Standorten können als sich verstärkende „Apophytisierung“ (HOLUB & JIRÁSEK 1967) gedeutet werden. Zur Einschätzung dieses Prozesses und als Grundlage für spätere bzw. für regionale Vergleiche ist es von Interesse, wie sich das Gesamtvorkommen eines Apophyten auf der Spanne zwischen naturnahen und anthropogenen Standorten verteilt. Für Berlin kann eine derartige Einschätzung aus dem Verhalten des Hopfens gegenüber dem Standortfaktor „menschlicher Einfluss“ abgeleitet werden (SUKOPP & KOWARIK 1987):

- Der Apophytisierungsprozess des Hopfens ist so weit fortgeschritten, dass die Art auf dem gesamten, von wenig beeinflussten bis stark gestörten anthropogenen Standorten reichenden Spektrum vorkommt.
- Der nach den historischen Angaben anzunehmende ursprüngliche Häufigkeitsschwerpunkt hat sich von wenig beeinflussten zu mäßig beeinflussten Standorten verlagert: 70 % aller Vorkommen in den verwendeten Vegetationsaufnahmen liegen im mesohemeroben (Stufe 3) bis β -euhemeroben (Stufe 5) Bereich. Der Hopfen ist heute in den durch stärkere anthropogene Veränderungen charakterisierten Hemerobiestufen 6 und 7 relativ häufiger als im ungestörten Bereich, wobei der Besiedlung extrem stark beeinflusster Standorte (Stufen 8 und 9) offensichtlich Grenzen gesetzt sind.

Damit zeugen die Berliner Vorkommen des Hopfens von einem weit fortgeschrittenen Stadium seiner „Apophytisierung“. Die Art konnte die Zahl ihrer Fundpunkte in den letzten hundert Jahren deutlich erhöhen und ist heute auf wenig bis mittelmäßig stark vom Menschen beeinflussten Standorten durchgängig vertreten. Auf anthropogenen Standorten wurde die soziologische Bindung an feuchtigkeitsliebende Vegetationseinheiten überwunden: *Humulus* ist in ruderalen Bestände der *Artemisietea* und *Agropyretea* eingedrungen und auch in ruderalen Vorwaldstadien vertreten. Auf einer Verbreitungskarte von *Humulus lupulus* um Bialowieza werden die Orte mit nachgewiesenem Anbau im 16. Jahrhundert, in Flussufergesellschaften und in synanthrope Vegetation unterschieden (FALIŃSKI 1986).

5. Sippendynamik und Evolution

Apophytische Vorkommen sind wahrscheinlich häufig mit genetischen Veränderungen verbunden. Bereits vor 60 Jahren lenkte ANDERSON (1948) die Aufmerksamkeit auf die Bedeutung menschlicher Störungen bei der „Hybridisierung des Standortes“, die ebenso zum Vorkommen von Hybriden wie zur Ausbreitung von Apophyten führt. Auf gestörten Standorten etablieren sich Apophyten erfolgreich (GRANT 1971, GROOTJANS et al. 1987). Apophytische Vorkommen von mehreren Orchideen-Arten

in Plantagen von *Populus x canadensis* hat ADAMOWSKI (2006, Tab. p. 42-44) in Zusammenhang mit günstigen Wuchsbedingungen für Mykorrhiza-Pilze beschrieben. Auf solchen Standorten sind Hybridisierungen und Massenvorkommen einzelner Sippen häufig. Apophytie ist ein häufiges Phänomen besonders unter *Epipactis*-Sippen, vgl. auch GODEFROID 1995, DICKSON 1990.

Humulus lupulus ist eine unserer jüngsten Kulturpflanzen (BERTSCH & BERTSCH 1949). Nach einer Untersuchung in Nordrhein-Westfalen lassen sich bei *Humulus lupulus* Wildherkünfte und Kulturpflanzen genetisch in zwei relativ deutlich getrennte Gruppen aufteilen, die beide einen teilweise eigenständigen Genpool besitzen. Die Wildherkünfte weisen eine etwas höhere genetische Variabilität auf als die Kultursorten (WINGERDEN & WUNDER 2000, WUNDER 2002). Die allohexaploide *Veronica hederifolia* s. str. ist nach FISCHER (1967, 1975) hybridogen aus der tetraploiden *V. sublobata* (vgl. Kap. 3) und der diploiden *V. triloba* entstanden. Sie zeigt Anpassungen an verschiedene Umweltfaktoren, die bei der Sippendifferenzierung von Bedeutung sind (GRÖGER & MAHN 1988, GRÖGER 1989).

Untersuchungen der Pflanzenbesiedlung historischer Schlackenhalde haben gezeigt, dass die Böden Schwermetalle wie Blei, Kupfer und Zink enthalten, die die meisten Arten der lokalen Flora ausschließen. Nach Jahrhunderten wurden die Halde von toleranten Sippen weit verbreiteter Pflanzen wie *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca ovina* und *Plantago lanceolata* besiedelt. In der Umgebung weit verbreitet, haben sie auf Grund ihrer großen genetischen Plastizität eine Reihe von Ökotypen entwickelt, die gegen mehrere Schwermetalle resistent sind. Untersuchungen haben eine scharfe genetische Differenzierung über eine Entfernung von wenigen Metern zwischen Individuen derselben Art auf normalen und toxischen Böden gezeigt (JAIN & BRADSHAW 1966, ANTONOVICS 1968, MACNAIR 1981, ERNST 1990). Populationen der salztoleranten Küstenpflanze *Puccinellia distans* breiten sich seit etwa 1970 unter dem Einfluss von Streusalz entlang von Autobahnen und Strassen aus. Über morphologisch-genetische Unterschiede sowie Differenzen in der Lebensgeschichte und dem Pilzbefall zwischen Herkünften von natürlichen und von anthropogenen Standorten berichten LEMBICZ (1998) und MORAVCOVA et al. (2001).

6. Räumliche und zeitliche Dynamik

Im Urwald von Bialowieza zeigt fast jede Art die Fähigkeit, auf einen Sekundärstandort überzugehen, was FALIŃSKI (1962) als potentiellen Apophytismus bezeichnet hat. Er beobachtete auf den Wegen des Nationalparks Bialowieza in Massen Arten, die hauptsächlich aus den Waldgesellschaften des *Quercus-Carpinetum* und des *Pino-Quercetum* stammen (FALIŃSKI 1966).

MIREK (1981) schlug vor, diejenigen Apophyten, die eher ephemer auf synanthropen Standorten vorkommen, von denen zu unterscheiden, die konstante Bestandteile

dieser Standorte sind. Der Grad der Konstanz und die phytosoziologische Bindung (Treue) können für diese Unterscheidung benutzt werden.

Cochlearia danica ist von ihrer ursprünglichen Verbreitung eine typische Küstensippe der temperaten Zone Europas. Seit Mitte der 1980er Jahre breitet sich der Halophyt, vermutlich infolge der winterlichen Verwendung von Streusalz, entlang der Autobahnen rasch aus (DUNKEL 1987, HAEUPLER et al. 2003).

Die Ergebnisse der Untersuchung von JALAS (1950) über Os- und Sandpflanzen in Skandinavien, nach denen sich die Kultur als ein Faktor ersten Ranges für die Ausbreitung solcher Arten herausgestellt hat, dürften allgemein für Sandmagerrasen Gültigkeit haben (vgl. auch JURASZEK 1928). Im Urwald von Bialowieza fehlen bestimmte Pflanzengesellschaften im Innern des Waldgebietes; z. B. erscheint das *Spergulo vernalis-Corynephorum* nur auf den Dünen an der Peripherie, fehlt aber auf unbedeckten Dünen im Inneren des Gebietes (FALIŃSKI 1966).

Sandmagerrasen gehören zu denjenigen natürlichen Pflanzengesellschaften, deren Wuchsorte zunächst durch den Menschen an Ausdehnung gewonnen haben, indem sie in der Kulturlandschaft häufiger als in der Naturlandschaft sind und „auch auf ihren ursprünglichen Wuchsplätzen gewissermaßen Nutzen aus der Kultur gezogen haben“ (LINKOLA 1916: 262 über die Gruppe der „schwach begünstigten Apophyten“). TÜXEN (1956, Tab. 1 und 3) bezeichnet das *Spergulo-Corynephorum* der Binnendünen sowohl als natürliche (primäre) Pioniergesellschaft als auch als anthropogene Ersatzgesellschaft.

Den mesohemeroben Charakter der Sandmagerrasen in der traditionellen Kulturlandschaft Brandenburgs repräsentieren in ihrer Verbreitung im Berliner Stadtgebiet z. B. *Dianthus deltoides*, *Armeria elongata* und *Cerastium arvense*. An stärker gestörten Standorten bleiben *Potentilla argentea*, *Festuca brevipila* und zuletzt *Sedum acre* als einzige Arten der Sandmagerrasen übrig (SUKOPP 1999). Das Angebot von Sekundärstandorten bedeutet für viele Apophyten eine quantitative und qualitative Erweiterung ihrer Wuchsorte.

Eine Bilanzierung des Vorkommens gefährdeter Pflanzenarten ergab für Berlin, dass die Hälfte der noch vorkommenden 328 gefährdeten Arten ausschließlich an naturnahe ursprüngliche Standorte gebunden ist (50,3%). Ein gutes Viertel der Arten (26,2 %) konnte sich auf wenig gestörten Sekundärstandorten etablieren, 80 Arten (24,4 %) haben dauerhafte Vorkommen auf gestörten, 10 (3,0 %) sogar auf stark gestörten Standorten (KOWARIK 1992). Apophytie ist eine wesentliche Voraussetzung der biologischen Vielfalt auf Kulturlandschaftsstandorten (Acker-, Grünland- und urban-industrielle Standorte).

7. Apophytisches Verhalten als Kriterium für Prognosen über eine Ausbreitung außerhalb des ursprünglichen Areals

LINKOLA (1916) widmet ein eigenes Kapitel dem Verhalten der hemerophilen Pflanzenarten Kareliens in anderen Gegenden insbesondere Schwedens sowie als eingeführte und naturalisierte Arten im östlichen Nordamerika und Neuseeland. Nicht nur die in Karelien stark und mäßig von der Kultur begünstigten Apophyten, sondern auch wenig begünstigte können „in einem anderen Gebiete die mit Hülfe der Kultur stattfindende Verbreitung in hohem Grade befördern“ und verdienen deshalb Beachtung (S. 408).

Apophytie ist als komplexes und umfassendes Phänomen im Verhalten von Pflanzenarten zur Kultur besser als Vorhersage-Kriterium geeignet als einzelne biologische Merkmale (z. B. BAKERS Eigenschaften eines idealen Unkrauts, BAKER 1965). STARFINGER (1998) hat Apophytie als geeignetes Kriterium für „success in plant invasions“ dargestellt und am Beispiel von 78 nordamerikanischen Arten, von denen 31 Arten in ihrem Heimatgebiet als Apophyten klassifiziert werden, in Deutschland quantifiziert. DICKSON (1990) hat nach Analyse der apophytischen Vorkommen von *Epipactis helleborine* in Glasgow auf den Ausbreitungserfolg in Nordamerika hingewiesen, nachdem sie 1899 erstmals nahe New York aufgetreten war.

Zusammenfassung

Als apophytisch werden die Vorkommen von einheimischen Pflanzen bezeichnet, die vom Menschen geschaffene Standorte besiedeln. Das Phänomen ist weit verbreitet, seit einem Jahrhundert bekannt, aber wenig beachtet. Seit 1950 hat die Ausbreitung von Apophyten in Mitteleuropa zugenommen. Apophytisches Verhalten im Ursprungsgebiet ist ein geeignetes Kriterium für Prognosen über eine Ausbreitung in anderen Gebieten.

Literatur

- ADAMOWSKI, W. (2006): Expansion of native orchids in anthropogenous habitats. – Polish Botanical Studies, 22: 35-44.
- ANDERSON, E. (1948): Hybridization of the habitat. – Evolution, 2: 1-9.
- ANTONOVICS, J. (1968): Evolution in closely adjacent plant populations. V. Evolution of self-fertility. – Heredity, 23: 219-238.
- BAKER, H. G. (1965): Characteristics and Modes of Origin of Weeds. In: BAKER, H. G. & STEBBINS, G. L. (eds.): The genetics of colonizing species. – Academic Press, New York, London: 147-172.
- BEHRE, K.-E. (1984): Zur Geschichte der Bierwürzen nach Fruchtfunden und schriftlichen Quellen. – In: W. VAN ZEIST, W. CASPARIE, W. A. CASPARIE (Eds.). Plants and Ancient Man. Proceedings of the Sixth Symposium of the International Work Group for Palaeoethnobotany. Groningen 30. May – 3. June 1983, Balkema. Rotterdam: 115-122.

- BERTSCH, K. & BERTSCH, F. (1949): Geschichte unserer Kulturpflanzen. – 2. Aufl. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart: 275 S.
- BLUME, H.-P. & SUKOPP, H. (1976): Ökologische Bedeutung anthropogener Bodenveränderungen. – Schriftenreihe für Vegetationskunde, 10: 75–89.
- BRANDES, D. (1999): Standortfaktor Stickstoff – Nitrophytenvegetation in Europa. – Ber. d. Reinh. Tüxen-Ges., 11: 305–320.
- CHAMISSO, A. v. (1827): Übersicht der nutzbarsten und der schädlichsten Gewächse, welche wild oder angebaut in Norddeutschland vorkommen. Nebst Ansichten von der Pflanzenkunde und dem Pflanzenreiche – Berlin: 526 S.
- CROSBY, A. W. (1972): The Columbian exchange: Biological and cultural consequences of 1492. – Greenwood Press, Westport: 283 S.
- DICKSON, J. H. (1990): *Epipactis helleborine* in gardens and other urban habitats. An example of apophytism. – In: H. SUKOPP, S. HEJNÝ, I. KOWARIK (eds.): Urban Ecology: 245–249.
- DUNKEL, F.-G. (1987): Das Dänische Löffelkraut (*Cochlearia danica* L.) als Straßenrandhalophyt in der Bundesrepublik. – Florist. Rundbr., 21: 39.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen aus ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. – 5. Aufl., Ulmer Verlag, Stuttgart: 1096 S.
- ELTON, C. S. (1958): The ecology of invasions by animals and plants. – Methuen, London: 181 S.
- ERNST, W. H. O. (1990): Mine vegetation in Europa. – In: A. J. SHAW (ed.): Heavy metal tolerance in plants: evolutionary aspects, CRC Press, Boca Raton, Florida: 21–37.
- FALIŃSKI, J. B. (1962): Variabilité saisonnière des frontières des phytocénoses. – Acta Soc. Bot. Poloniae, 31: 239–263.
- FALIŃSKI, J. B. (1966): Végétation anthropogène de la Grande Forêt de Białowieża comme un résultat de la synanthropisation du territoire silvestre naturel. – Rozprawy Uniwersytetu Warszawskiego, 13: 1–256. (Polnisch mit französischer Zusammenfassung)
- FALIŃSKI, J. B. (1986): Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests – Ecological studies in the Białowieża forest. – Junk, Dordrecht: 537 S.
- FISCHER, M. A. (1967): Beiträge zur Cytotaxonomie der *Veronica-hederifolia*-Gruppe (*Scrophulariaceae*). – Österr. Bot. Z., 114: 189–233.
- FISCHER, M. A. (1975): The *Veronica hederifolia* group: taxonomy, ecology, and phylogeny. – In: WALTERS, S. M. (ed.): European Floristic and Taxonomic Studies. – Bot. Soc. Brit. Is. Conf. Rep., 15: 48–60.
- FRENZEL, B. (1992): The history of flora and vegetation during the Quaternary. – Progress in Botany, 53: 361–400.
- GODEFROID, S. (1995): *Epipactis helleborine* en extension à Bruxelles. – Adoxa, 6/7: 13–14.
- GODWIN, H. (1949): The spreading of the British flora considered in relation to conditions of the late-glacial period. – J. Ecol., 37: 140–147.
- GODWIN, H. (1975): The history of the British flora. – The University Press, Cambridge.

- GRANT, V. (1971): Plant speciation. – Columbia Univ. Press, New York: 435 S.
- GRESSEL, J. B. (Ed.) (2005): Crop ferality and volunteerism: A threat to food security in the transgenic era? – CRC Press, Boca Raton: 422 S.
- GRÖGER, T. (1989): Untersuchungen zur ökologischen Kleinsippendifferenzierung bei Populationen von *Veronica hederifolia* L. – Diss. Univ. Halle.
- GRÖGER, T. & MAHN, E.-G. (1988): Entwicklungszyklus und Stoffproduktion von Populationen der Sippen *Veronica hederifolia* L. ssp. *hederifolia* und *V. hederifolia* L. ssp. *lucorum* (Klett et Richter) Hartl. – Flora, 181: 71–81.
- GROOTJANS, A. P., ALLERSMA, G. J. R & KIK, C. (1987): Hybridization of the habitat in disturbed hay meadows. – In: J. VAN ANDEL, J. P. BAKKER & W. SNAYDON (Eds), Disturbance in grasslands – causes, effects and processes. – Junk Publishers, Dordrecht: 67–77.
- HAEUPLER, H., JAGEL, A. & SCHUMACHER, W. (2003): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Nordrhein-Westfalen. – LÖBF NRW, Recklinghausen: 616 S.
- HELLWIG, F. (1886): Über den Ursprung der Ackerunkräuter und der Ruderalflora Deutschlands. – Bot. Jahrb. Syst., 7: 343–434.
- HOLUB, J. & JIRÁSEK, V. (1967): Zur Vereinheitlichung der Terminologie in der Phytogeographie. – Folia Geobot. Phytotax., 2: 69–113.
- JAIN, S. K. & BRADSHAW, A. D. (1966): Evolutionary divergence among adjacent plant populations. I. The evidence and its theoretical analysis. – Heredity, 21: 407–441.
- JALAS, J. (1950): Zur Kausalanalyse der Verbreitung einiger nordischen Os- und Sandpflanzen. – Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo, 24 (1): 1–362.
- JENSEN, H. A. (1985): Catalogue of late- and post-glacial macrofossils of Spermatophyta from Denmark, Schleswig, Scania, Halland, and Blekinge dated 13,000 B.P to 1536 A.D. – Danmarks Geol. Undersol. Ser. A, 6: 1–95.
- JENSEN, H. A. (1987): Macrofossils and their contributions to the spermatophyte flora of Southern Scandinavia from 13 000 BP to 1536 AD. – Biol. Skr., 29: 1–76.
- JURASZEK, H. (1928): Pflanzensoziologische Studien über die Dünen bei Warschau. – Bull. Acad. Polon. Sci. Lettr. Classe Sci. Math. Natur. Sér. B: 515–610.
- KOHLER, A. & SUKOPP, H. (1964): Über die Gehölzentwicklung auf Berliner Trümmerstandorten. – Ber. Deutsch. Bot. Ges., 76: 389–406.
- KOPECKÝ, K. & HUSAKOVA, J. (1985): Proces apofytizace *Anthriscus nitida* v oblasti Knizeciho stolce (jihovýchodni Sumava). – Preslia, 57: 31–39.
- KOPECKÝ, K. (1985): Der Apophytisierungsprozess am Beispiel der Saumgesellschaften mit *Chaerophyllum aromaticum* L. in der Tschechoslowakei. – Tuexenia, 5: 127–130.
- KOWARIK, I. (1988): Zum menschlichen Einfluss auf Flora und Vegetation. Theoretische Konzepte und ein Quantifizierungsansatz am Beispiel von Berlin (West). – Landschaftsentwicklung und Umweltforschung, 56: 1–280.
- KOWARIK, I. (1992): Einführung und Ausbreitung nichteinheimischer Gehölzarten in Berlin und Brandenburg und ihre Folgen für Flora und Vegetation. – Verh. Bot. Vereins Berlin Brandenburg, Beih. 3: 1–188.

- KOWARIK, I. (2003): Biologische Invasionen: Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa. – Ulmer, Stuttgart: 380 S.
- KRAUSE, J. (1929): Bemerkungen über anthropogene Pflanzenverbreitung in Mitteleuropa. – Jahresber. Schles. Ges. Vaterl. Cult., 102: 51–56.
- KRAUSE, W. (1956): Über die Herkunft der Unkräuter. – Natur u. Volk, 86: 109–119.
- LANG, G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse. – Fischer, Jena: 462 S.
- LEHMANN, E. (1895): Flora von Polnisch-Livland. 9. Die adventiven Florenelemente (Synanthropen) und ihre Verbreitung durch den Menschen und seine Transportmittel (Schiffe und Eisenbahnen). – Arch. f. Naturkde. Liv-, Ehst- u. Kurlands. Ser. Biol., 11: 100–119.
- LEMBICZ, M. (1998): Life History of *Puccinellia distans* (L.) Parl. (*Poaceae*) in the colonization of anthropogenic habitats. – Phytocoenosis, Vol. 10 (N.S.), Archivum Geobotanicum 7, Warszawa-Białowieża: 1–32.
- LINKOLA, K. (1916): Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee. I. Allgemeiner Teil. – Act. Soc. Fauna Flor. Fenn., 45 (1): 1–429.
- LINKOLA, K. (1921): Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee. II. – Acta Soc. Fauna Flor. Fenn., 45 (2): 1–491.
- LOHMEYER, W. (1954): Über die Herkunft einiger nitrophiler Unkräuter Mitteleuropas. – Vegetatio, 5/6: 63–65.
- LOHMEYER, W. & KRAUSE, A. (1975): Über die Auswirkungen des Gehölzbewuchses an kleinen Wasserläufen des Münsterlandes auf die Vegetation im Wasser und an den Böschungen im Hinblick auf die Unterhaltung der Gewässer. – Schriftenreihe f. Vegetationskunde, 9: 109 S.
- LUDWIG, W. (1955): Über das Indigenat von Unkräutern. – Hess. Florist. Briefe, 4 (41): 1–3.
- MACNAIR, M. R. (1981): Tolerance of higher plants to toxic materials. – In: M. A. BISHOP & L. M. COOK (Eds), Genetic consequence of man-made change. Academic Press, New York: 177–208.
- MEUSEL, H. (1943): Vergleichende Arealkunde, Vol. 1. – Borntraeger, Berlin-Zehlendorf: 466 S.
- MIREK, Z. (1981): Problemy klasyfikacji roślin synantropijnych. – Wiadom. Bot., 25 (1): 45–54.
- MORAVCOVA, L., JAROLIMOVA, V. & ZAKRAVSKY, P. (2001): Morphological differences and chromosome numbers in *Puccinellia distans* and *P. limosa* populations from Central Europe. – Preslia, 73: 161–172.
- MÜLLER, N. (1995): Zum Einfluss des Menschen auf Flora und Vegetation von Flussauen. – Schriftenreihe Vegetationskunde, Sukopp-Festschrift, 27: 289–298.
- NORDHAGEN, R. (1940): Studien über die maritime Vegetation Norwegens. I. Die Pflanzenwelt der Tangwälle. – Bergens Mus. Arbok, Naturvitensk. Rekke, 1939/40 (2): 1–123.
- PASSARGE, H. (1981): Über Fruticosa im Seelower Odergebiet. – Gleditschia, 8: 193–223.

- PASSARGE, H. (1985): Phanerophyten-Vegetation der märkischen Oderaue. – *Phytocoenologia*, 13: 505–603.
- PASSARGE, H. (1990): Ortsnahe Ahorn-Gehölze und Ahorn-Parkwaldgesellschaften. – *Tuexenia*, 10: 369–384.
- PAWŁOWSKA, S. (1972): Charakterystyka statystyczna i elementy flory polskiej. – In: W. SZAFER & K. ZARZYCKI (Eds), *Szata roślinna Polski*, Państwowe Wydawnictwo Naukowe. Warszawa: 129–206.
- PYŠEK, P. (1995): Recent trends in studies on plant invasions (1974–1993). – In: P. PYŠEK, K. PRACH, M. REJMANEK & M. WADE (Eds), *Plant invasions*. Academic Publishing, Amsterdam: 223–236.
- RIKLI, M. (1903): Die Anthropochoren und der Formenkreis des *Nasturtium palustre* DC. – *Ber. Zürcherich. Bot. Ges.*, 8: 71–82. – In: *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, 13.
- SCHNEIDER C., SUKOPP U. & SUKOPP H. (1994): Biologisch-ökologische Grundlagen des Schutzes gefährdeter Segetalpflanzen. – *Schriftenreihe für Vegetationskunde*, 26: 1–356.
- STARFINGER, U. (1998): On success in plant invasions. – In: U. STARFINGER, K. EDWARDS, I. KOWARIK & M. WILLIAMSON (eds), *Plant Invasions: Ecological Mechanisms and Human Response*. – Backhuys Publ., Leiden: 33–42.
- SUDNIK-WÓJCIKOWSKA, B. (1987a): Flora miasta Warszawy i jej przemiany w ciągu XIX i XX wieku. – Vol. 2. Wyd. Uniw. Warsz., Warszawa: 435 S.
- SUDNIK-WÓJCIKOWSKA, B. (1987b): Dynamik der Warschauer Flora in den letzten 150 Jahren. – *Gleditschia*, 1: 7–23.
- SUKOPP, H. (1993): Ökologie und Vergesellschaftung von *Veronica sublobata* M. Fischer. – *Ber. Inst. Landschafts- und Pflanzenökologie Univ. Hohenheim*, 2: 255–268.
- SUKOPP, H. (1999): Sandmagerrasen auf urban-industriellen Sekundärstandorten. – *Verh. Bot. Ver. Bln. Brdbg.*, 132: 221–252.
- SUKOPP, H. (2006): Apophytes in the flora of Central Europe. – *Polish Botanical Studies*, 22: 473–485.
- SUKOPP, H. & KOWARIK I. (1987): Der Hopfen (*Humulus lupulus* L.) als Apophyt der Flora Mitteleuropas. – *Natur u. Landschaft*, 62: 373–377.
- SUKOPP, H. & SCHOLZ H. (1968): *Poa bulbosa* L., ein Archäophyt der Flora Mitteleuropas. – *Flora*, B, 157: 494–528.
- SUKOPP, H. & U. SUKOPP (1993): Ecological long-term effects of cultigens becoming feral and of naturalization of non-native species. – *Experientia*, 49: 210–218.
- THELLUNG, A. (1915): Pflanzenwanderungen unter dem Einfluss des Menschen. – *Bot. Jahr. Syst.*, 53, Beibl. 116: 37–66.
- THELLUNG, A. (1918/19): Zur Terminologie der Adventiv- und Ruderalfloristik. – *Allg. Bot. Z. Syst.*, 24/25: 36–42.
- TRZCIŃSKA-TACIK, H. & WASYLIKOWA, K. (1982): History of the synanthropic changes of flora and vegetation of Poland. – *Memorabilia Zool.*, 37: 47–69.
- TÜXEN, R. (1956): Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. – *Angew. Pflanzensoziologie (Stolzenau)*, 13: 3–42.

- WILLERDING, U. (1986): Zur Geschichte der Unkräuter Mitteleuropas. – K. Wachholtz, Neumünster: 382 S.
- WILLAMSON, M. (1996): Biological invasions. – Chapman & Hall. London: 244 S.
- WINGENDER, R. & WUNDER, J. (2000): Investigating genetic diversity in natural plant populations: the case for hop. – Schriftenreihe f. Vegetationskunde, 32: 73-77.
- WUNDER, J. (2002): Wildpflanzen als genetische Ressourcen – Genetische Variabilität natürlicher Populationen bei Echem Feldsalat (*Valerianella locusta* (L.) Laterr.), Wiesen-Kümmel (*Carum carvi* L.) und Hopfen (*Humulus lupulus* L.) in Nordrhein-Westfalen und ihr Verhältnis zu aktuellen Kultursorten. – Diss. Universität Jena.
- ZOLLER, H. (1954): Die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras. – Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz, 33: 309 S.

Anschrift:

Prof. Dr. Dr. h. c. Herbert Sukopp
Institut für Ökologie der TU
Ökosystemforschung und Vegetationskunde
Schmidt-Ott-Str. 1
12165 Berlin
herbert.sukopp@tu-berlin.de