

**Pflanzengeographische Beiträge zur chorologischen,  
taxonomischen und naturschutzfachlichen Bewertung der  
Sippendifferenzierung agamospermer (apomiktischer)  
Blütenpflanzenkomplexe:  
Das Beispiel *Rubus* subgenus *Rubus* (Rosaceae)**

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades  
eines Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)  
an der Fakultät XVII Geowissenschaften  
der Ruhr-Universität Bochum

vorgelegt von

Dipl.-Geogr.  
Götz Heinrich Loos  
geb. in Dortmund

anfertigt unter Betreuung von  
Prof. Dr. Thomas Schmitt  
Prof. Dr. Henning Haeupler

Bochum, im Dezember 2008

*Der Erinnerung an  
Heinz Walter Kallen und Dr. Martin Schmid  
gewidmet*

## Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis / Tabellenverzeichnis .....	4
Vorwort und Danksagung .....	5
1. Frage- und Problemstellungen .....	8
2. Einleitung: Agamosperme Reproduktion als ein Fortpflanzungsmodus bei Pflanzen	13
3. Diversifikation, Diversität und Stabilität agamospermer Biotypen .....	19
4. Relevanz und Integration agamospermer Sippen in pflanzengeographischer Forschung .....	24
5. Der Anteil agamospermer Sippen am Floreninventar: Beispiel Nordrhein- Westfalen .....	27
6. Statussysteme und ihre allgemeine Konzeptionen .....	37
7. Statuskategorien bei Brombeeren .....	44
8. Batologische Arealstufen und Sippenkonzepte .....	49
9. Progressive Arealdynamik und Invasivität bei Brombeeren .....	58
10. Arealregressionen und ihre Ursachen .....	67
11. Arealdynamik aus einer Detailkartierung: Der Raum Kamen-Methler .....	72
Zusammenfassung / Abstract .....	78
Literaturverzeichnis .....	81

## Abbildungsverzeichnis

Abb. 1: <i>Rubus ferocior</i> , eine im Ruhrgebiet verbreitete Art der Sektion <i>Corylifolii</i> .	12
Abb. 2: Schematisch veranschaulichte Definition von Amphimixis und Apomixis.	14
Abb. 3: Typen der Apomixis im weiteren Sinne .....	15
Abb. 4: Hauptschritte der sexuellen und der drei agamospermen Embryo- und Endosperm-Entwicklungsmechanismen .....	17
Abb. 5: Diagrammdarstellungen zur Verortung von Sippen hinsichtlich ihrer Reproduktionssysteme .....	20
Abb. 6: Der eingebürgerte Ergasiophygot <i>Rubus armeniacus</i> überwächst einen Pionierstandort auf einer Industriebrache in Oberhausen/Ruhrgebiet .....	43
Abb. 7: <i>Rubus keilianus</i> G. H. LOOS ined., ein Beispiel für eine lokal verbreitete Brombeerart .....	48
Abb. 8: Areale von <i>Rubus</i> -Arten der Arealstufen D bis G im Raum mittleres Westfalen ...	56
Abb. 9: Ausbreitung von <i>Rubus armeniacus</i> am ländlich geprägten Ostrand des Ruhrgebietes .....	63
Abb. 10: Verbreitung von <i>Rubus fasciculatus</i> im mittleren Westfalen .....	71
Abb. 11: Verteilung von Siedlungsgebieten, Wäldern/Feldgehölzen und überwiegend agrarisch genutzter Fläche im Untersuchungsgebiet Großraum Kamen-Methler .....	75

## Tabellenverzeichnis

Tab. 1: In Nordrhein-Westfalen vorhandene Spermatophyten-Gattungen, bei denen Agamospermie mit einiger Sicherheit nachgewiesen wurde .....	32
Tab. 2: Vorschlag zur Gliederung der Statusdimension Zeitpunkt des Auftretens .....	38
Tab. 3: Neuer Vorschlag zur Gliederung der Statusdimension Einbürgerungsgrad in Abhängigkeit von der Statusdimension Modus des Auftretens .....	39
Tab. 4: Liste der im Stadtgebiet von Unna nachgewiesenen <i>Rubus</i> -Arten und ihre Bestandsentwicklung 1986-2007 .....	76

*Wie ein guter Dichter liebt die Natur keine schroffen Übergänge.*

*Heinrich Heine*

## **Vorwort und Danksagung**

Auch wenn in den letzten Jahren das Interesse an agamospermen Pflanzengruppen – angefangen bei cytologischen und genetischen Studien über die Nutzbarmachung dieses Phänomens im Kulturpflanzenanbau bis hin zur Berücksichtigung bei lokalen oder regionalen Sippendiversitätskartierungen – gestiegen ist, so müssen die Fortschritte hinsichtlich deren Erforschung insgesamt jedoch als langsam und mühselig voranschreitend bezeichnet werden. Neben der großen Zahl an zu unterscheidenden Einheiten ist ein Hauptgrund wohl in der Uneinheitlichkeit der Behandlung der grundlegenden Sippen zu sehen: Während beispielsweise die Brombeeren (*Rubus* subgenus *Rubus*) seit Jahrzehnten fast nur noch im Artrang behandelt werden, dabei das verbreitete Konzept gleichzeitig Sippen mit kleinräumigen Verbreitungsgebieten von der taxonomischen Behandlung ausschließt, wird als Gegenbeispiel bei den Habichtskräutern (*Hieracium*, inklusive der neuerlich immer mehr als eigene Gattung abgetrennten Großgruppe *Pilosella*) in Mitteleuropa ganz überwiegend ein Konzept vertreten, das relativ wenige Arten akzeptiert, denen die Basissippen als Unterarten zugeordnet werden, wobei zumindest bei der Einführung dieses Konzeptes keinerlei Rücksicht auf eine Mindestarealgröße genommen wurde; bei der Gruppe Gold-Hahnenfuß (*Ranunculus auricomus*-Komplex) – als ein drittes Beispiel – treten schließlich scheinbar so grundlegende Schwierigkeiten auf, dass die Unterscheidung von Basissippen in einem Konzept grundsätzlich in Frage gestellt, dann aber ein Kompromiss gesucht und postuliert wird. Solche Bewertungen sind normativ, hier müssen sie aber in naturwissenschaftliche, d.h. im eigenen Selbstverständnis „objektive“ (oder korrekter: intersubjektive) Betrachtungsweisen einbezogen werden. So erscheint es sinnvoll, wenigstens die Bewertungen zu vereinheitlichen, damit der taxonomischen Behandlung ein transparentes, nachvollziehbares Konzept (grundsätzlich Arten wie z. B. bei *Rubus*) zugrunde liegt und dieser Aspekt einer naturwissenschaftlichen Pflanzenkunde (im weitesten Sinne) nicht in Beliebigkeit zerfließt. Wie an den oben genannten Beispielen illustriert wurde, lassen sich bei taxonomischen Bewertungen von agamospermen Sippen

arealkundliche Aspekte einbeziehen – bei den Brombeeren werden sie sogar herangezogen, um Arten von nicht taxonomisch zu behandelnden Biotypen zu selektieren. Einst von dieser Problematik ausgehend, wurde geprüft, welche pflanzengeographischen Aspekte im Einzelnen in der Taxonomie von agamospermen Komplexen eine Rolle spielen oder spielen können – und wie sie anzuwenden sind, insbesondere welchen Beitrag sie für ein sinnvolles allgemein anwendbares taxonomisches Konzept spielen. Die bislang teilweise getrennt behandelten Ausprägungen Areallänge, Arealbild, Arealentwicklung und -dynamik erweisen sich dabei als bedeutend. Alle diese Aspekte sind aber nicht nur für rein taxonomische Bewertungen von Belang, sondern als genuin pflanzengeographisch-geobotanische Fragestellungen führen sie in einen Kern dieses Forschungsbereiches, die Chorologie, welche andererseits eben für taxonomische Bewertungen herangezogen wird, so dass sich hier ein Kreis schließt. Bezogen auf Arealentwicklung und -dynamik ergeben sich Fragen zum Floristischen Status, die jedoch auch in der Taxonomie eine Rolle spielen können. Die extremste Form des Einbürgerungs-Statusausprägung, die Invasivität, wiederum leitet über zu naturschutzfachlichen Aussagen. Diese Aspekte werden in der vorliegenden Arbeit beleuchtet, auf theoretischer Ebene und aufgrund eigener Geländestudien exemplarisch an Brombeeren (*Rubus* subgenus *Rubus*, Rosaceae), da bei ihnen die Erkenntnisgewinne bis heute am Größten sind und aufgrund ihrer Erfassung bereits über Jahrzehnte hinreichend viele, darunter sehr detaillierte selbst erhobene Daten zur Verfügung stehen, die nicht nur Vorkommen und Häufigkeit dokumentieren, sondern darüber hinaus eine Arealodynamik mit all ihren Beziehungen zu den anderen Punkten belegen können. Die Verhältnisse in den anderen agamospermen Gruppen werden, wo erforderlich, kontextual vergleichend herangezogen.

Die für die behandelte Thematik maßgeblichen Fachtermini werden zwar diskutiert, teils auch definiert, aber viele grundlegend verwendete Begriffe wie z. B. Sippe (Taxon) und Biotyp werden nicht definatorisch expliziert, sondern es sei auf die einschlägigen Begriffserläuterungen bei HOLUB & JIRÁSEK (1967), den Einführungsteil der Flora von FISCHER, OSWALD & ADLER (2008) und besonders das Fachwörterbuch von WAGENITZ (2003) hingewiesen (zum Sippenbegriff siehe auch die Diskussion bei WIDDER 1950). Die Nomenklatur der wissenschaftlichen Pflanzennamen folgt WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998), in abweichenden oder dort fehlenden Fällen dem Ma-

skript der „Flora des mittleren Westfalen“ (BÜSCHER & LOOS, in Vorb.); noch nicht gültig publizierte Artnamen sind bei Ersterwähnung mit dem Namen des/der potenziellen Autors/Autoren mit Zusatz „ined.“ genannt.

Für die Betreuung der Dissertation bin ich den Herren Prof. Dr. Thomas Schmitt (Ruhr-Universität Bochum, Geographisches Institut, Lehrstuhl Landschaftsökologie/Biogeographie) und Prof. Dr. Henning Haeupler (Ruhr-Universität Bochum, Evolution und Biodiversität der Pflanzen, AG Geobotanik) herzlich verbunden. Für sein Interesse an der Thematik, wertvolle Anregungen und Diskussionen danke ich außerdem Herrn Prof. em. Dr. Hans-Jürgen Klink (Ruhr-Universität Bochum, Geographisches Institut) sehr. Wesentliche Gedankenanstöße zur allgemeinen wissenschaftstheoretischen Meinungsbildung einerseits, zur Entwicklung der phytotaxonomischen Konzeptionen andererseits verdanke ich den Herren Prof. Dr. Erwin Patzke (Aachen), Prof. Dr. Gerhard Wiegleb (Cottbus), Dr. Jürgen Blenck (Bochum) sowie Prof. Dr. Heiner Dürr (Bochum) und seinem ehemaligen Arbeiterteam. Mit einer Vielzahl von Kolleginnen und Kollegen pflegte (und pflege) ich einen – vom Umfang her ganz unterschiedlichen – Gedankenaustausch oder erhielt zumindest Anregungen oder Hinweise zu Aspekten, die in vorliegender Arbeit behandelt werden; dankbar nennen möchte ich die Damen und Herren Dr. F. Wolfgang Bomble (Aachen), Dipl.-Biol. Corinne Buch (Bochum), Dietrich Büscher (Dortmund), Dr. Franz-Georg Dunkel (Karlstadt), Dr. Stefan Ericsson (Umeå), Dr. Ekkehard Foerster (Kleve), Dipl.-Geogr. Peter Gausmann (Bochum), Dr. Heinz Henker (Neukloster), Dipl.-Landespfl. Iris Geier (Bad Sassendorf), Dr. Hans Jürgen Geyer (Lippstadt), Dipl.-Geogr. Ingo Hetzel (Bochum), Dr. Armin Jagel (Bochum), Dr. Peter Keil (Oberhausen), Dr. Jan Kirschner (Pruhonice), Dr. Ingolf Kühn (Halle/Saale), Jörg Langanki (Sundern), Dr. Günter Matzke-Hajek (Alfter), Prof. Dr. Lenz Meierott (Gerbrunn), Dipl.-Biol. Heike Odparlik (Bochum), Hans Øllgaard (Viborg), Drs. Piet Oosterveld (Zeist), Dipl.-Forstw. Johannes Pape (Soest), Dipl.-Biol. Walter Plieninger (Nordheim), Dr. Hans Reichert (Trier), Michael Ristow (Potsdam), Dipl.-Biol. Andreas Sarazin (Essen), Dipl.-Biol. Martin Schlüpmann (Oberhausen), Dipl.-Biol. Martin Schmelzer (Bonn), Dr. Martin Schmid †, Dr. Franz Schuhwerk (München), Dr. Ingo Uhlemann (Reinhardtsgrimma) und Prof. Drs. Dr. h.c. Heinrich E. Weber (Bramsche). Technische Unterstützung verdanke ich schließlich meinem Vater Wilfrid Loos (Kamen).

Kamen/Bochum, im Dezember 2008

Götz Heinrich Loos

## 1. Frage- und Problemstellungen

Der eigentliche Anlass zur Ausführung vorliegender Studie war die Zunahme der fakultativ agamospermen Brombeeren als Folge der eine Regression der Sippen- und Gesellschaftsdiversität bewirkenden sowie damit einhergehend auch das Landschaftsbild insgesamt und allgemein prägenden, wenige, verbreitete Biostrukturen fördernden, egalisierenden Landschaftshypertrophierung der letzten Jahrzehnte (zur diesbezüglichen Problematik der intensivlandwirtschaftsbedingten Nährstoffanreicherung vgl. vor allem ELLENBERG 1989, HABER 1996, ISERMANN & ISERMANN 1996, KRETSCHMER, HOFFMANN & WENKEL 1997, SCHREIBER 1999, CHARLSON, ORIANIS & WOLFE 2000, SUCCOW 2001, WEBER 2003a und jeweils dort zitierte Literatur). Dieses Phänomen gerät zunehmend in den Fokus des angewandten Naturschutzes, findet jedoch auch in der Theorie einer modernen Pflanzengeographie speziell als Komponente der Konzeption eines Monitoringtyps (in der Programmatik von RICHTER 2002: Arealveränderungen festgestellt durch Wiederholungen floristischer Kartierungen; in diesem Fall Spezialkartierungen einer besonderen Pflanzengruppe) seinen Platz. Diese Tendenz erweist sich auch deshalb als äußerst bedeutend, weil die Hypertrophierung im Gegenzug einen Rückgang von Brombeerarten durch einseitige Förderung nitrophiler Hochstauden mit Verdrängung der lichtbedürftigen Brombeeren bewirkt (MARTENSEN, PEDERSEN & WEBER 1983, WEBER 1986, PEDERSEN & WEBER 1993), also Arealregressionen bei anderen Brombeerarten oder differenzierte Dynamiken im Vergleich der Verhältnisse in voneinander getrennten Räumen (eventuell Teilarealen einer Art) verursacht. Im Einzelnen ist bisher nicht herausgearbeitet worden, ob eine Art dem einen oder dem anderen Phänomen unterliegt oder ob örtlich der eine, anderenorts der andere Fall vorliegt. Außerdem wird im Allgemeinen nicht unterschieden, ob es sich um einheimische oder gebietsfremde Brombeerarten handelt, bei denen deutliche bis massive Ausbreitungsvorgänge auftreten. Zwar ist der neophytische *Rubus armeniacus* inzwischen als Art erkannt worden, die auf Naturschutzflächen mitunter größere Probleme bereiten kann als die oftmals als „Problemneophyten“ eingestuften Pflanzen wie z. B. *Heracleum mantegazzianum* und *Fallopia japonica* (vgl. LOOS & KEIL 2006, LOOS & al. 2008a). Nicht nur aus Naturschutzsicht, sondern ebenso und besonders aus grundlagenorientierter pflanzengeographischer Perspektive stellt sich die Frage, ob sich

abgesehen vom genannten *R. armeniacus* weitere Arten invasiv verhalten sowie welchen Anteil indigene Brombeeren bei dieser besonderen Form von progressiver Arealodynamik besitzen. Weiterhin wurde bislang nicht beleuchtet, welche Rolle dabei Sippen mit einem engeren Verbreitungsgebiet (Arealstufen D bis G nach LOOS 2005a) spielen und ob singulären Biotypen dabei eine Bedeutung zukommt. Auch wenn Brombeeren insgesamt eine progressive Arealentwicklung bescheinigt wird (vgl. WEBER 1981, HENKER 1996), wobei Nährstoffbelastung und Waldschäden ein zusätzliches Phänomen darstellen, welche die Ausbreitung der Gruppe generell fördern (vgl. SCHORNICK 1990, BECKER, BONNEAU & LE TACON 1992, BIJLSMA 2004), existieren Arten, die einen deutlichen Bestandsrückgang aufweisen, ohne dass dieses Phänomen bei einigen Arten besonders aufgefallen ist, weil es in einem großen Gesamtareal nur Teilareale betrifft, innerhalb dieser aber umso massiver ausfällt. Schließlich fehlen bislang genaue Nachvollzüge über die Dynamik der gesamten Brombeerflora innerhalb eines sehr genau kartierten Untersuchungsgebietes (Ansätze dazu, die allerdings nur die Arten der Arealstufen A bis C betreffen, liegen z. B. aus dem Raum Bielefeld – Gütersloh vor, vgl. WEBER 2003b). Im Folgenden sollen die genannten Problemstellungen eingehender diskutiert und hinsichtlich ihrer Rahmenbedingungen und Voraussetzungen erörtert werden, Bewertungen erfolgen dabei insbesondere aufgrund der Ergebnisse von Kartierungen und weiteren Untersuchungen, die der Verfasser seit etwa 1983 in Nordrhein-Westfalen (speziell im Raum mittleres Westfalen, d. i. das Gebiet zwischen Essen und Paderborn in West-Ost- bzw. Münster und Altena in Nord-Süd-Ausdehnung, vgl. auch LOOS 2001) durchführt.

Bei den zusammenfassenden Arbeiten zu dieser Thematik fiel auf, dass Zusammenhänge mit floristischen Statuskategorien bestehen, weil sie bei einer geographischen Charakterisierung von Organismen überhaupt eine bedeutende Rolle spielen, wenn Arealodynamik in den Mittelpunkt gestellt wird. Die Eigenschaft der Historizität der Arealentwicklung ermöglicht für jeweilige (Teil-)Betrachtungsräume wie für das Gesamtareal eine Bewertung des Status-quo-Ausbreitungsverhaltens und gibt damit wichtige Indizien zur Analyse potenzieller weiterer Ausbreitungen, inklusive der Möglichkeit des Aufzeigens invasiver Tendenzen. Voraussetzung ist allerdings eine induktive Betrachtung, d.h. Beurteilungen sind nur möglich, wenn von den Einzelfällen vor Ort oder in einer Region ausgegangen wird, denn schon von Ort zu Ort oder von Re-

gion zu Region kann sich die Dynamik einer Art ganz unterschiedlich gestalten, was die Gattung *Rubus* ebenso wie andere Gattungen, Arten und infraspezifische Sippen betrifft. Invasivität ist genauso wie der floristische Status ein raumabhängiges Phänomen und außerdem abhängig von bestimmten Schlüsselereignissen und -konditionen, die jeweils zu einem bestimmten (massiven) Ausbreitungsverhalten geführt haben (vgl. HEGGER 2004).

Und damit war auch die Frage nach der taxonomischen Bewertung aufgeworfen, denn der Anwendungsbezug macht spätestens eine Benennung erforderlich. Aber welche Typen dürfen im Naturschutz berücksichtigt werden, wenn es eine Kontroverse darüber gibt, ab wann eine Topodeme taxonomisch behandelt werden darf? Eine weitere Frage, die sich anschließt, betrifft die unterschiedliche Behandlung von agamospermen Gruppen bei verschiedenen Gattungen – sinnvoll oder nicht? Dies bewirkte schließlich eine erneute Beschäftigung mit taxonomischen Konzepten, speziell bei den agamospermen Komplexen, aber hier im Vergleich zueinander, so dass eine absolute Beschränkung der Studie auf Brombeeren nicht mehr günstig erschien. Allerdings blieb *Rubus* subgenus *Rubus* im Mittelpunkt der Betrachtung, denn zum einen ist diese Gruppe von allen Agamospermen am besten untersucht und zweitens lag der Ausgang der Studie bei der Arealodynamik von Brombeeren.

Die Ansatzpunkte der in vorliegender Arbeit darzustellenden pflanzengeographischen Beiträge beziehen sich auf chorologische, taxonomische und naturschutzfachliche Fragestellungen. Diese drei Untersuchungsaspekte lassen sich auch per se als integrale Bestandteile pflanzengeographischer Forschung einbeziehen. Jedenfalls werden diese Kernthemenkomplexe gemäß dem eigenen Forschungsparadigma qualitativ hergeleitet und diskutiert. Dabei werden Untersuchungen aus den letzten Jahren und bereits an anderer Stelle publizierte Konzepte aus der jüngeren Zeit nochmals ausgeführt, begründet und in den Gesamtzusammenhang gestellt. Im Einzelnen werden nach einer Darstellung der Typen, Mechanismen und Wirkungen der Agamospermie sowie der Einordnung der Agamospermenforschung in den Kontext pflanzengeographischer Forschung folgende Aspekte bearbeitet:

- Der Anteil agamospermer Sippen an der Gesamtflora eines Raumes gibt Aufschluss über die Bedeutung dieser Fortpflanzungsform. Da das allgemeine Arteninventar des Bundeslandes Nordrhein-Westfalen bekannt ist, können hier entsprechende Befunde hergeleitet werden; zumindest lassen sich die als agamosperm bekannten Sippen, welche in Nordrhein-Westfalen vorkommen, auflisten und Daten über die ungefähre Menge der Basiseinheiten insgesamt und je Komplex angeführt werden. Auch ein Vergleich mit anderen taxonomisch und/oder kartierungstechnisch „kritischen“ Komplexen ist an dieser Stelle von Interesse.
- Im Zuge floristischer Kartierungen ergaben sich immer wieder Modifikationen an den verwendeten Begriffssystemen des Floristischen Status. Hier soll nochmals ein erweitertes und modifiziertes System vorgelegt werden, das auf eigenen Vorarbeiten basiert, jedoch die traditionelle Konzeption zugrundelegt. Eine Veränderung der Statusgliederungen ist nicht nur für agamosperme Sippen von Bedeutung, sondern allgemein für pflanzengeographische Grundlagenerhebungen und die anschließende Analyse der Verbreitung maßgeblich.
- Die Anwendung der Statuskategorien auf die Verhältnisse bei Brombeeren soll belegen, dass eine einfache Differenzierung zwischen indigen und gebietsfremd mit entsprechendem Einbürgerungsgrad problematisch ist. Da Brombeeren in der Kulturlandschaft wachsen, ist ihr Verhältnis zu Einstufungen als Apophyten und Anökophyten zu erörtern.
- Das Arealstufenkonzept der „WEBER-Schule“, das auf unterschiedlichen Areallängen beruht, wird hinsichtlich seiner taxonomischen Relevanz verworfen. Ein alternatives, die taxonomische Bewertung nur noch geringfügig berührendes Konzept wird nochmals dargestellt und postuliert. In diesem Zusammenhang werden die Arealstufen, die im oben genannten Konzept zur Abgrenzung taxonomisch relevanter Sippen dienen, modifiziert und „lokal verbreitete“ Arten als vollwertige Basiseinheiten akzeptiert.
- Aus Beobachtungen und Analysen zur progressiven Arealodynamik bei *Rubus* subgenus *Rubus* sollen generelle und spezielle Tendenzen hergeleitet werden. Im Mittelpunkt stehen die oft als „Problemneophyten“ eingestuft invasiven Arten. Der Zusammenhang mit landwirtschaftlichen und klimatischen Einflüssen soll deutlich werden.

- Tendenzen einer progressiven Arealodynamik werden hinsichtlich ihrer Mechanismen und Konsequenzen beleuchtet. Schließlich wird dargestellt, welche Arten in welcher Weise zur Invasivität neigen sowie ob dies ein eher lokales Phänomen ist.
- Hinsichtlich ihrer Ursachen schwer deutbar, weil unterschiedlich, sind die Arealregressionen einzelner Arten. Welche Arten betroffen sind und in welcher Weise wird in diesem Teilkapitel kurz diskutiert. Die Einflüsse von Intensivlandwirtschaft und Beschattung der Standorte wird besprochen.
- Die Analyse der Ergebnisse eigener Kartierungen hinsichtlich Arealprogressionen und -regressionen erfolgt im folgenden Abschnitt. Da der Raum mittleres Westfalen sehr flächenintensiv und darin die Umgebung von Kamen-Methler nahezu flächendeckend untersucht wurde, können hier repräsentative Ergebnisse analysiert werden. Die Ausbreitung von *Rubus armeniacus* wird bereits zuvor mit einem genau kartierten Beispiel dargelegt. Dabei werden auch naturschutzfachliche Aspekte behandelt.
- Der Vergleich zwischen der ursprünglichen Studie (LOOS 1998) und den in jüngster Zeit erfolgten Wiederholungen der Kartierung ergibt Progressionen und Regressionen bei den Arealen einzelner Arten, die dargestellt und interpretiert werden.



Abb. 1: *Rubus ferocior*, eine im Ruhrgebiet verbreitete Art der Sektion *Corylifolii*, mit sehr „hybridogenem Aussehen“. (Foto: Biologische Station Westliches Ruhrgebiet).

## **2. Einleitung: Agamosperme Reproduktion als ein Fortpflanzungsmodus bei Pflanzen**

Asexuelle Reproduktion ist eine verbreitete Fortpflanzungsweise in den Organismenreichen. Ähnlich wie bei sexueller Fortpflanzung lassen sich im Hinblick auf die Umwelt des betrachteten Organismus und die Überlebensstrategie der Sippe Vor- und Nachteile bei dieser Reproduktionsform finden: Auf der einen Seite ist ein geschlossenes Fortpflanzungssystem geschaffen, das keinerlei Abhängigkeit von exogenen Einflüssen aufweist, wodurch bei dem Ausbleiben von Befruchtungsmedien oder -vektoren (z. B. Bestäuber bei Höheren Pflanzen) oder dem gänzlichen Verlust eines für die Befruchtung notwendigen Geschlechts trotzdem eine Weitervermehrung und Erhaltung der betreffenden Sippe gesichert ist. Andererseits gibt es keinen Genaustausch und damit einen zwar stabilen, aber eingeschränkten Genpool, der bei gravierenden Umweltveränderungen eventuell weniger Überlebenschancen für die jeweilige Sippe bietet, weil die Zahl der Genotypen insbesondere bei vollständig asexuellen Sippen erheblich geringer ist (Veränderungen höchstens durch Mutationen, dadurch kleiner Genpool) als bei Organismen mit Genaustausch (Mutationen und umfangreiche Rekombinationen durch Austausch verschiedener Gene bei verschiedenen Individuen, dadurch großer Genpool, der bewirkt, dass unter den verschiedenen Genotypen wenigstens einzelne sind, welche auch unter den veränderten Bedingungen überleben können, d.h. selektiert werden). Dieser Nachteil asexueller, besonders apomiktischer Sippen wird vorwiegend von Vertretern des Biologischen Artkonzeptes oder genetischer Artkonzepte hervorgehoben, allerdings wurde bereits von GUSTAFSSON (1946/47) klargestellt, dass reine Asexualität selten auftritt und somit die meisten Sippen nicht von Rekombinationsvorgängen und somit der Erzielung einer höheren genetischen Variabilität keineswegs ausgeschlossen sind – ganz zu schweigen von einer ausgesprochenen evolutionären Aggressivität und Wandelfähigkeit von Apomikten, die die Rückkehr zur Sexualität einschließt (detailliert erörtert bei RICHARDS 1997: 429 f., siehe auch die dort zitierte Literatur). Bei sexueller Reproduktion können sich mindestens nahe verwandte Individuen, die dann auch meist innerhalb einer taxonomischen Einheit (z. B. einer Art) zusammengefasst werden, miteinander kreuzen

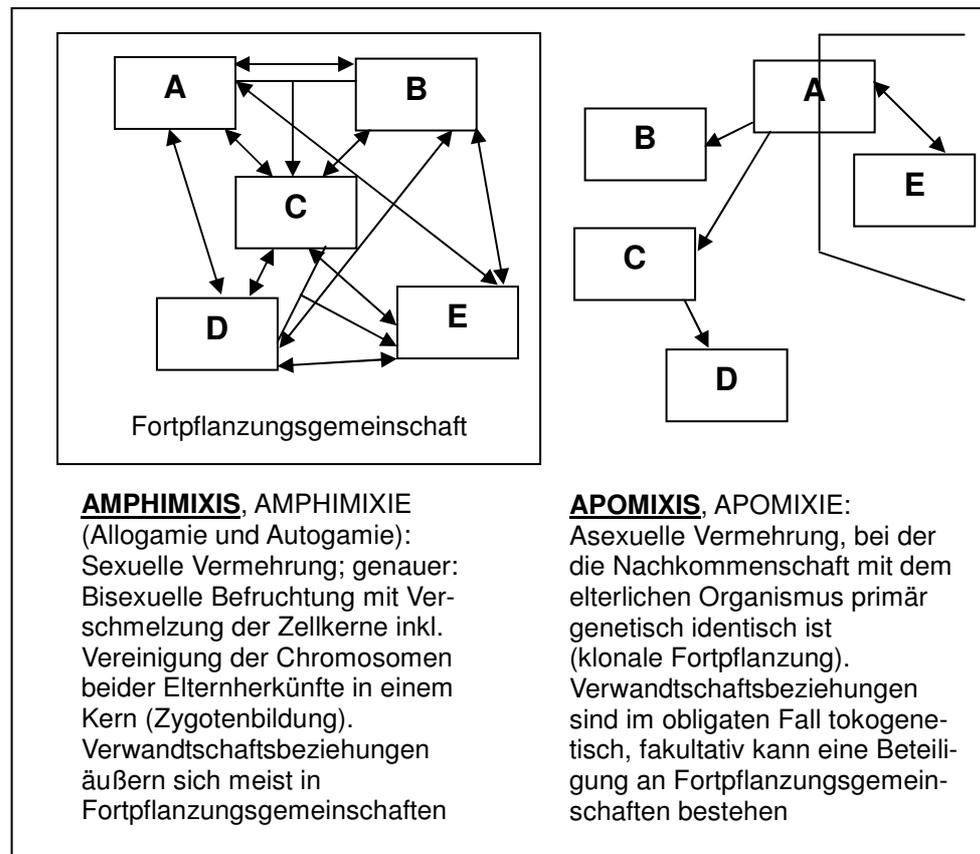


Abb. 2: Schematisch veranschaulichte Definition von Amphimixis und Apomixis. Individuen sind mit Buchstaben A bis E gekennzeichnet; Doppelpfeile zeigen mögliche sexuelle Interaktionen an; T-Pfeile geben real erfolgte Kreuzungsvorgänge an, d. h. Individuum C aus Paarung von A und B, Individuum E aus solcher von C und D hervorgegangen; einfache Pfeile zeigen Beziehungen aus asexueller Fortpflanzung an (z. B. D aus C entstanden); Rahmen umgrenzen Fortpflanzungsgemeinschaften, in der rechten Hälfte gibt es eine solche nur zwischen Individuum A und E, A ist damit nicht voll (obligat), sondern fakultativ apomiktisch.

und bilden in ihrer Gesamtheit ein Syngameon. Im Gegensatz dazu sind die einzelnen Individuen einer asexuellen Sippe lediglich tokogenetisch miteinander verwandt und bilden keine Fortpflanzungsgemeinschaft, sondern unterliegen einer (natürlichen) Klonierung (WÄGELE 2001).

Dieser Dualismus von sexuell versus asexuell ist allerdings idealtypisch und wird in der Realität von zahlreichen Mischformen der Reproduktion bzw. einander ablösender oder nachfolgender (vorherrschender) Sexualität und Asexualität durchbrochen (vgl. auch CURTIS & GROSSNIKLAUS 2007). Bei Pflanzen werden idealtypisch amphimiktische und apomiktische Sippen einander gegenüber gestellt (Abb. 3). Der Begriff Amphimixis bezeichnet obligate sexuelle Fortpflanzung (diese umfasst alle Formen von Allogamie und Autogamie, naturgemäß auch Übergangstypen, die als fakultative Autogamie be-

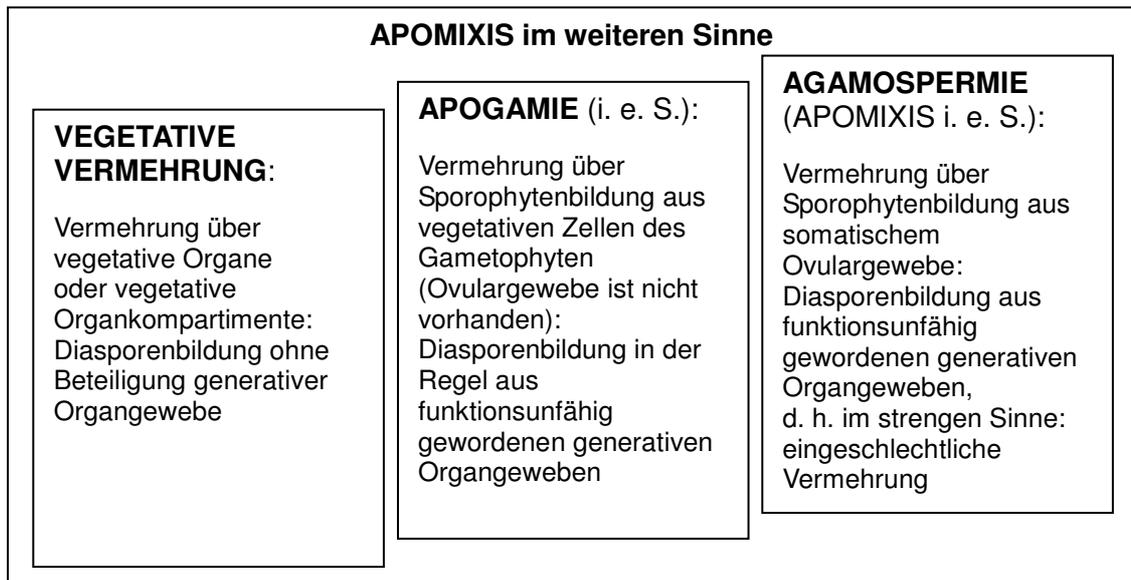


Abb. 3: Typen der Apomixis im weiteren Sinne.

Die versetzte Anordnung der Kästen deutet das Auftreten bei verschiedenen Entwicklungsstufen im Pflanzenreich an: Während vegetative Vermehrung bei nahezu allen Formen auftritt, angefangen bei protistischen Algen, also auf sehr niedriger Organisationsstufe, ist Apogamie im engeren Sinne ein Apomixistyp bei Algen und Farnen, Agamospermie findet sich nur bei Spermatophyten; der Begriff Apogamie wird verschieden aufgefasst, im Sinne seines Begründers DE BARY (1878) umfasst er Apogamie i. e. S. und Agamospermie, weshalb er hier (wie in späteren Definitionen meist) eingeschränkt wird; in pteridologischen Studien wird oft nur der Terminus Apomixis benutzt, gemeint ist aber Apogamie i. e. S.

zeichnet werden können), während Apomixis im klassischen Sinne alle Formen vegetativer Reproduktion umfasst (Abb. 3; vgl. GRANT 1976/1981, auch noch jüngst FISCHER, OSWALD & ADLER 2008; zur Begriffshistorie vgl. WAGENITZ 2003: 13, 22 und GREGOR 2004: 5 f.). Heute wird der Terminus Apomixis meist eingeschränkt benutzt, d.h. auf die asexuelle Reproduktion über gewöhnlich der generativen Vermehrung dienenden Pflanzenteile (insbesondere Blüten bzw. vom somatischen Ovulargewebe bis zu den Samen) bezogen (als maßgebliche Arbeiten z. B. ASKER & JERLING 1992, Beiträge in HÖRANDL & al. 2007, weiterhin CARNEIRO, DUSI & ORTIZ 2006 etc.); man könnte ihn in diesem Zusammenhang auch als Apomixis im engeren Sinne bezeichnen (nach FISCHER, OSWALD & ADLER 2008: 114 „generative Apomixis“, im Gegensatz zur „vegetativen Apomixis“). Wegen der begrifflichen Ambivalenz und der Tatsache, dass ein eindeutiger Terminus zur Verfügung steht, wird im Folgenden deshalb im Regelfall von Agamospermie gesprochen; Apomixis erscheint lediglich im Zusammenhang mit Zitaten, wo dieser Begriff im Sinne von Agamospermie verwendet wird.

Die Tatsache, dass neben obligat sexuellen und obligat agamospermen Sippen verschiedene Mischformen auftreten, verkomplizieren die Beziehungen von Sippen einer Gattung, verdeutlichen aber auch, dass es sich nicht um zwei komplett getrennte Reproduktionssysteme handelt, sondern das eine vom anderen abstammt bzw. abgeleitet ist. Generell werden obligate und fakultative Agamospermie unterschieden. Obligat agamosperme Sippen bilden geschlossene Systeme mit keinerlei Genaustausch; eine evolutive Weiterentwicklung kann prinzipiell wesentlich durch Autosegregation (im wesentlichen Punktmutationen) erfolgen, diese unterliegen dann noch der Selektion. Bei der Betrachtung anderer Möglichkeiten der Evolution obligat agamospermer Sippen (zusammengefasst bei RICHARDS 1997: 429 ff.) zeigt sich, dass doch in aller Regel Mutationen für die genetischen Abänderungen verantwortlich sind. In welchem Umfang diese als Autosegregation im strengen Sinne, d.h. als endogene Mutationen aufgefasst werden können oder welche Rolle „disjunctional accidents“ (RICHARDS 1997: 431) als exogene Faktoren dabei spielen, ist bislang ungeklärt. Das Auftreten beider Typen wie auch von Somatischer Rekombination (Translokationen von DNA-Abschnitten durch Transposons) dürfte jedoch für die Weiterentwicklung von obligaten Agamospermen von zentraler Bedeutung sein. Fakultative Agamospermie umfasst hingegen zahlreiche Typen teilsexueller Vorgänge, die durch spontane Mutationen, zeitliche Abläufe, sich ändernde Umweltbedingungen, unregelmäßige Meiosen (Restitutionskernbildung) u.ä. zustande kommen, wobei nicht nur agamosperme Sippen zur Sexualität zurückkehren, sondern umgekehrt offensichtlich auch (zunächst unerwartete) Apomeiose bei überwiegend sexuellen Sippen stattfinden kann (vgl. RICHARDS 1997, GROSSNIKLAUS 2001, CARMAN 2007, MOGIE, BRITTON & STEWART-COX 2007). Generell bedingt fakultative Agamospermie somit halboffene Systeme, bei denen zwar auch und meist vorherrschend agamosperme Fortpflanzung existiert, durch das gelegentliche Wiedererlangen der Sexualität kann jedoch mindestens partiell ein Genaustausch stattfinden, so dass Rekombinations- und Mutationsvorgänge im generativen Bereich eine größere genetische Diversität erzeugen als bei obligat Agamospermen.

Agamospermie, ob nun obligat oder fakultativ, tritt in drei verschiedenen Haupttypen ihrer Mechanismen auf (Abb. 4). Während Aposporie und Diplosporie weit verbreitet sind, ist die Adventiv- oder Nucellarembryonie fast ganz auf tropische Bäume beschränkt (RICHARDS 1997) und aus Mitteleuropa als Hauptfortpflanzungsmodus nur von der heute

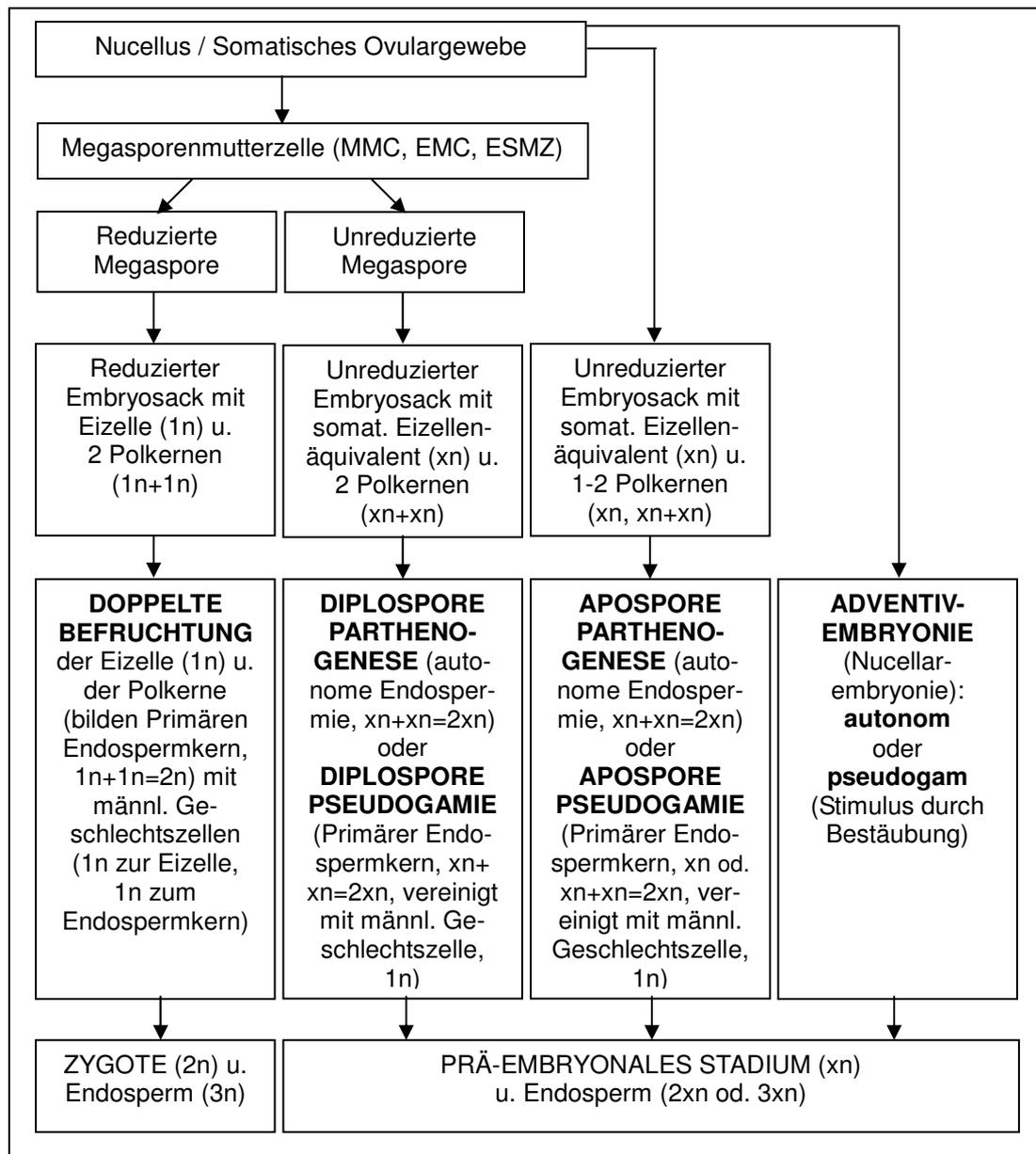


Abb. 4: Hauptschritte der sexuellen (links) und der drei agospermen Embryo- und Endosperm-Entwicklungsmechanismen (Diplosporie, Aposporie, Adventivembryonie) (verändert bzw. umgezeichnet nach verschiedenen Quellen, insbesondere RICHARDS 1997, SAVIDAN 2007, PABLO DONADIO, ERAZO-BARRADAS & PEI o. J.).

Die Reduktion der Chromosomenzahl von der Megasporenmutterzelle auf den haploiden Satz der reduzierten Megaspore bei sexueller Fortpflanzung geschieht durch eine Meiose, die im Regelfall (siehe Text) bei den agospermen Fortpflanzungstypen wegfällt. Die Bildung unreduzierter Embryosäcke, also Diplosporie und Aposporie, kann als gametophytische Agamospermie, Adventivembryonie als sporophytische Agamospermie bezeichnet werden. Diplo- und Aposporie treten in jeweils zwei Typen auf: Parthenogenese, bei der das Endosperm autonom, ohne exogene Einflüsse entsteht; Pseudogamie, bei welcher sich ein Primärer Endospermkern, der sich aus den beiden für die Endospermbildung verantwortlichen Polkernen bildet, mit einer männlichen Geschlechtszelle, die aus einer Bestäubung in das weibliche Fortpflanzungssystem gelangt ist, vereinigt (hier ist eine Bestäubung obligatorisch, wenn auch keine Befruchtung stattfindet).

meist (nicht ganz konsequent) zu *Gymnadenia* gestellten Orchidaceen-Gattung *Nigritella* sowie von *Euphorbia dulcis* aggr. bekannt (vgl. TEPPNER 1996, HEGELMAIER 1903, KAPIL 1961). Geringfügig tritt Adventivembryonie außerdem anscheinend bei *Euonymus* (ANDERSSON 1931, NAUMOVA 1970), *Gentiana* und *Gentianella* (RUDENKO 1961) sowie *Vincetoxicum* (CZAPIK & KOSCINSKA-PAJAK 2000) auf.

Während Abb. 4 die Idealtypen der Agamospermie darstellt, kann bei der Entwicklung der unreduzierten Megaspore bzw. des unreduzierten Embryosackes auch eine Meiose vorgeschaltet sein, wie es bei der sexuellen Fortpflanzung der Fall ist. Allerdings verschmelzen zwei dabei erhaltene reduzierte Nuclei zu einem Eizellenäquivalent (ein Vorgang, der als Automixis bezeichnet wird; vgl. ANTONIUS & NYBOM 1996, RICHARDS 1997) oder der Weg führt über die Bildung eines Restitutionskerns wieder zur unreduzierten Megaspore. GREGOR (2004) betrachtet Apomeiose, also das Fehlen bzw. Aussetzen von Reifeteilungen, als Bestandteil einer aktuellen Definition von Apomixis i. e. S., weshalb er Automixis ausschließt, obwohl sie Teil eines agamospermen Sonderwegs ist. Auf Meiose wird jedoch bei Definitionen des Begriffs kaum irgendwo sonst explizit eingegangen, jedenfalls nicht im Wortlaut der Definitionen, sondern höchstens in nachfolgenden erläuternden Texten; nach WAGENITZ (2003) ist Agamospermie „Bildung von Embryonen und Samen ohne vorhergehende Befruchtung“, SAVIDAN (2007) nennt sie „asexual production of maternal progeny through seeds, or *cloning through seeds*“ (Hervorhebung im Original), um nur zwei für die Thematik prominente und aktuelle Arbeiten zu nennen.

Trotz der drei Mechanismen-Grundtypen ist – wie gesehen – Agamospermie kein einheitliches Fortpflanzungssystem, allein schon aufgrund der Tatsache, dass fakultative Agamospermie vorherrscht und unter diesem Begriff verschiedene Komponenten subsumiert werden, die ein Aussetzen der voll agamospermen Vermehrung bewirken oder ein Ausdruck dieses Aussetzens sind. Dazu gehören ebenso die verschiedenen Modi der sexuellen Reproduktion, in die fakultativ agamosperme Sippen einbezogen sind. Während Agamospermie in bestimmten Gattungen oder infragenerischen Gruppen vorherrscht (agame Komplexe), ist sie in vielen Gattungen nur bei einzelnen Arten oder Artengruppen vorhanden und dann oft als ein mehr oder weniger bedeutender Reproduktionsmodus neben verschiedenen Typen sexueller Fortpflanzung.

### 3. Diversifikation, Diversität und Stabilität agamospermer Biotypen

Agamospermie tritt rezent bei etwa 330 Gattungen auf, verteilt über 40 Familien, was daraufhin deutet, dass Agamospermie mehrfach konvergent aus sexuellen Ausgangssippen hervorgegangen ist (VAN DIJK & VIJVERBERG 2005, CURTIS & GROSSNIKLAUS 2007). Agamosperme Komplexe können sehr reich an eigenständigen Basiseinheiten sein, die manchmal augenscheinlich sehr unterschiedlich sind, aber auch einander so ähnlich oder sogar (fast) gleichartig erscheinen (trotz unterschiedlicher Cytologie, Isoenzyme u.a.), dass ihre taxonomische Fassung erhebliche Probleme bereiten kann. SAVIDAN (2007: 18) schreibt dazu: „Apomixis has been properly described as a nightmare for taxonomists, and this is the result of a very efficient mix of hybridization and fixation“. Die Diversifikation der agamospermen Gruppen betrifft somit in erster Linie fakultativ Agamosperme, allerdings können obligat agamosperme Sippen als Pollendonatoren einbezogen sein, weil sie in der Regel normalen, hinsichtlich der Chromosomenzahl reduzierten Pollen entwickeln (ASKER & JERLING 1992, RICHARDS 1997, CARNEIRO, DUSI & ORTIZ 2006, SAVIDAN 2007), wenn auch die Pollenkeimfähigkeit herabgesetzt ist (u.a. NOGLER 1984, CZAPIK 1994). Da bei vielen Sippen Agamospermie keine „Non-plus-ultra“-Reproduktionsform ist, sondern eine unter mehreren, können sich ganz verschiedene Überlappungen in den entsprechenden Typen ergeben, schon bei ein- und derselben Art (vgl. Abb. 5). Eine solche Variabilität betrifft sehr viele Sippen und ist nicht nur zwischen den Polen obligate Agamospermie und obligate Allogamie gelagert: Bei vorherrschend agamospermen Sippen wie den Brombeeren (*Rubus* subgenus *Rubus*) spielt die vegetative Vermehrung eine große Rolle, wie in nachfolgenden Kapiteln noch genauer darzustellen sein wird; gleichfalls sind autogame Sippen gewöhnlich nicht vollständig (obligat) autogam, sondern analog zu den Verhältnissen bei Agamospermen ist stets mit einem gewissen (mehr oder weniger großen) Umfang an Kreuzbefruchtungen zu rechnen.

HÖRANDL & PAUN (2007) haben die genetische Diversität von Agamospermen beleuchtet und die Ursachen, welche sie induzieren, einschließlich des generellen genetischen Potenzials derartiger Sippen evaluiert. Sie kommen zu dem Ergebnis, dass residuale Sexualität, also fakultative Agamospermie, der bedeutendste Mechanismus ist, der zu ho-

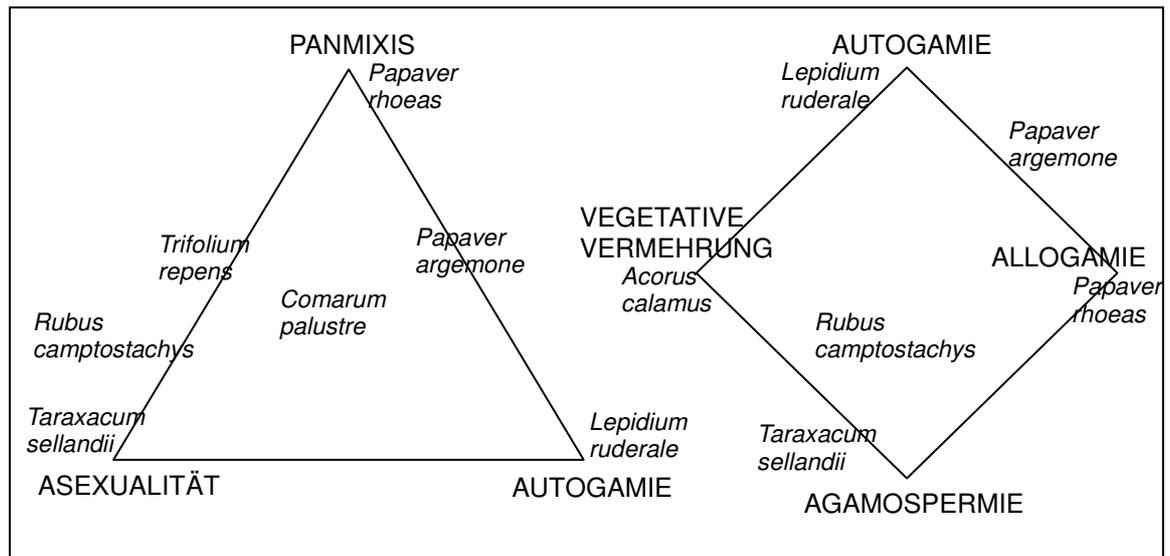


Abb. 5: Diagrammdarstellungen zur Verortung von Sippen hinsichtlich ihrer Reproduktionssysteme. An den Ecken sind die jeweiligen Extremausprägungen von Reproduktionstypen angetragen. Die Beispielarten zeigen, in welchem ungefähren Verhältnis ihre Vermehrung durch welches Reproduktionssystem erfolgt.

Links: Ternäres Diagramm („eternal triangle“ of breeding system interfaces“) nach RICHARDS (1990, 1996, 1997); in veränderter Form auch bei DURKA (2002), wo Verhältniswerte in das Diagramm eingetragen und es kleinteiliger gegliedert wird (genaue quantitative Angaben zu diesen Verhältnissen sind jedoch äußerst zweifelhaft, weil sie entweder auf lokalen Studien beruhen oder generell nur geschätzt wurden bzw. werden können).

Rechts: Rautendiagramm, das die taxonomisch relevanten Reproduktionstypen genauer aufschlüsselt (eigener Entwurf). Den asexuellen Typen Agamospermie und vegetative Vermehrung stehen die sexuellen Reproduktionsformen Allogamie und Autogamie gegenüber, die ihrerseits verschiedene Untertypen umfassen (z. B. bei Allogamie vorherrschend Xenogamie, auch Heterogamie und Geitonogamie z. T.; bei Autogamie neben Autogamie i. e. S. vor allem Kleistogamie, Pseudokleistogamie sowie Geitonogamie, wenn die genetischen Konsequenzen Beachtung finden). Gegenüber dem Dreieck können sich jedoch Darstellungsprobleme ergeben, die durch Hilfslinien, die die Zugehörigkeiten verdeutlichen, zu beheben sind.

DURKA (2002) verwendet in seinem Dreieck statt des sehr allgemeinen Terminus Panmixis (so bei RICHARDS, l. c.) den Begriff Xenogamie, der zwar die häufigste, aber nicht die alleinige Form der Fremdbefruchtung (Allogamie) bezeichnet, weshalb hier im Rautendiagramm Allogamie eingesetzt wird. Außerdem stellt DURKA in Übernahme der Terminologie bei CRUDEN & LLOYD (1995) der Autogamie die Farn-Automixis an die Seite, die keinen Bezug zur Automixis bei Agamospermen hat und begrifflich besser gefasst werden muss. Funktional ist Farn-Automixis ein Untertyp der Autogamie.

hen Graden an genetischer Variation führt. Neben der Kreuzung zwischen zwei fakultativ agamospermen Sippen oder einer solchen mit einer obligat sexuellen Sippe können Rückkreuzungen mit einer der Ausgangssippen im Fall hybridogener Entstehung die genotypische Diversität erheblich ausdehnen. Hybridogenität ist wahrscheinlich der wesentliche Faktor bei der Entstehung agamospermer Sippen, d.h. die Voraussetzung der

bestehenden hohen Sippendiversität in einzelnen Gruppen, selbst bei solchen, die heute ganz oder überwiegend obligat agamosperm sind (KIRSCHNER & STEPÁNEK 1996, RICHARDS 1997). Der hybridogene Charakter kann auch mit der vorherrschenden Polyploidie und Heterozygotie bei agamospermen Sippen in Zusammenhang gebracht werden. Erhöhte Heterozygotie ist hier auf Allopolyploidie zurückzuführen, die in Folge von Hybridisierungen auftritt (GORNALL 1999, HÖRANDL & PAUN 2007; autopolyploide Agamosperme, die nicht vordergründig mit Hybridisierungen in Zusammenhang stehen müssen, treten daneben ebenfalls auf, siehe die bei GORNALL 1999 und GRIMANELLI & al. 2001 referierten Fälle). Polyploidie ist weit vorherrschend, während diploide Agamosperme äußerst selten sind (und die zugehörigen Befunde anscheinend z. T. als zweifelhaft gelten, vgl. PABLO DONADIO, ERAZO-BARRADAS & PEI o. J.). Die Mehrheit der agamospermen Sippen besitzt einen tetraploiden Chromosomensatz (ASKER & JERLING 1992, CARMAN 1997), während in der Gattung *Taraxacum* in Europa die verbreiteten, insgesamt omnipräsenten Sektionen (nahezu) ausschließlich triploide Vertreter aufweisen (siehe z. B. KIRSCHNER & STEPÁNEK 1996, RICHARDS 1997 und dort zitierte Literatur).

Der Zusammenhang von Polyploidie und Agamospermie wurde jüngst von MOGIE, BRITTON & STEWART-COX (2007) ausführlich beschrieben und diskutiert. Dabei haben die Autoren ein „Modell der geographischen Parthenogenese bei Höheren Pflanzen“ entwickelt, das die Langzeit-Koexistenz von agamospermen und sexuellen Sippen oder Biotypen deuten helfen soll. Als Schlüsselfaktoren für die Koexistenz gelten der Raum und die Möglichkeit, dass die Pollenqualität bei den Agamospermen herabgesetzt sein kann. Eine Mutation hin zur Asexualität kann sich demnach nur innerhalb der sonst sexuellen Population durchsetzen, wenn die Asexuellen (Agamospermen) rasch in Gruppen auftreten, die eine kritische Dichte über einen hinreichend großen Raum überschreiten (entsprechend der „biologischen Raumdichte“ nach LEISCHNER 1963). In der Folge soll die Ausbreitung der Asexuellen durch lokale Ausbreitung beherrscht werden und die Ausbreitungsgeschwindigkeit sei deshalb langsam; die generelle Ausbreitung der betrachteten asexuellen Sippe würde von einer langen Periode der Koexistenz begleitet. Ob sich dieses Modell auf alle Fälle übertragen lässt, ist ungewiss, allerdings lassen sich heutige Areale z. B. in der Gattung *Taraxacum* zumindest in Teilen damit gut vereinbaren. Die Frage nach der Ausbreitungsgeschwindigkeit verlangt jedoch

nach einer Klärung; heutige Agamosperme, die nicht mehr von den sexuellen Ausgangssippen chorisch abhängen, breiten sich in beobachtbaren Fällen vergleichsweise schnell aus (so bei den Brombeeren, siehe die später in dieser Arbeit besprochenen Aspekte!). Die „geographische Parthenogenese“ (begründet bei BRITTON & MOGIE 2001 als Tendenz, dass eng verwandte Sexuelle und Asexuelle differente Verbreitungsgebiete aufweisen) bzw. der Ausbreitungserfolg von Agamospermen ergibt sich aus weiteren Faktoren und Effekten neben dem Raum, die ökologischer und populationsbiologischer Natur sind (siehe auch Fig. 3 bei MOGIE, BRITTON & STEWART-COX 2007: 198). Generell muss eine Durchsetzung eines Biotyps, bevor er sich zu einer Sippe entwickeln kann, durch eine positive Selektion erfolgen, danach beginnt die eigentliche Konkurrenz gegen die Stammsippe(n) oder verwandte, ebenfalls im Raumabschnitt vorhandene Sippen und Biotypen, die (teilweise oder ganz) aus der/den gleichen Stammsippe(n) hervorgegangen sein können. Ein Szenario für Ausbreitungs- und Regressionsvorgänge von agamospermen auf Kosten von sexuellen Sippen und umgekehrt (aber bei teilweiser Erhaltung und nicht völligem Verschwinden der jeweils anderen Reproduktionsform) – abhängig von Raum und Zeit als wesentliche Faktoren – können die Verhältnisse in Kaltzeiten in Relation zu den Perioden vorher und nachher sein. Polyploidie wird eine stärkere Toleranz gegenüber Extrembiotopen bzw. extremen exogenen Faktoren zugeordnet, die dann später stets in den Zusammenhang Polyploidie mit Agamospermie gestellt wurde und wird (Darstellung bei MORTON 1966, vgl. die zahlreichen Diskussionsbeiträge hierzu, vor allem deren Quintessenz u.a. bei BRIGGS & WALTERS 1973, dann aber BIERZYCHUDEK 1987 und MOGIE, BRITTON & STEWART-COX 2007, die in Polyploidie primär den Aspekt der Adaptation an ungünstige Lebensverhältnisse sehen, welcher sich aber für eine günstige Populationsentwicklung und Ausbreitung nach letzteren Autoren nur in Interaktion mit Agamospermie auswirkt).

Bereits erwähnt wurde, dass nicht nur primäre Hybridisierungen zur Diversifikation agamer Komplexe beitragen, sondern auch Rückkreuzungen. Bleibt dann ein Teil der erhaltenen Kreuzungsprodukte sexuell, kann eine erneute Kreuzung mit einer der zuvor beteiligten Sippen erfolgen usw. usf., bis ein retikuliertes Verwandtschaftsmuster der erhaltenen Hybriden bzw. daraus stabilisierten Biotypen oder Sippen entsteht, ein charakteristischer Fall von Introgressiver Hybridisation. Eine Form von Introgression besteht weiterhin in den Hybridisations- oder Speziationszyklen (ASKER 1979, RICHARDS

1970, 1997, DEN NIJS & VAN DER HULST 1988). Dabei kommen komplett sexuelle, teilagamosperme (z. B. Pflanzen mit Blütenständen, bei denen ein Teil der Blüten agamosperm ist – eine Form der fakultativen Agamospermie) und/oder obligat agamosperme Individuen zusammen. An den Hybridisierungen können dann auch obligat Agamosperme beteiligt sein, sofern funktionsfähiger oder überhaupt Pollen vorhanden ist. Ausführlicher untersucht wurde das Phänomen in der Kontaktzone diploider sexueller mit agamospermen Sippen der *Taraxacum*-Sektion *Ruderalia* im Odenwald (DEN NIJS, MENKEN & VLOT 1987, DEN NIJS & al. 1990, vgl. auch LOOS, JUNG & WÖRZ 1996). Hierbei wird die Beteiligung fakultativ, nicht obligat agamospermer Sippen angenommen, da die Pollenqualität obligat agamospermer Taxa ungünstig ist. In jedem Fall ist hier ein di-triploider Speziationszyklus in diesem Gebiet und auch anderswo in der Kontaktzone der Reproduktionssysteme aktiv. Als eine „evolutionäre Sackgasse“, wie Agamospermie von DARLINGTON (1939) und später noch z. B. von MARSHALL & WEIR (1979) gesehen wurde, kann angesichts derartiger Prozesse kaum geredet werden.

Die Stabilität von primären Kreuzungsprodukten ist relativ unterschiedlich. Bei *Rubus* subgenus *Rubus* beispielsweise zeigen verschiedene Versuche (vgl. GUSTAFSSON 1943, MAURER 1979, WEBER 1995; auch nach eigenen, unveröffentlichten Versuchen u.a. mit *Rubus anisacanthiopsis*, *R. camptostachys*, *R. parahebecarpus*, *R. schleicheri*, lokal verbreiteten Sippen und singulären Biotypen), dass die erste Tochtergeneration nach der Hybridisierung aufspaltet und nicht stabil ist. Aber sie ist ein obligatorischer Zwischenschritt für die Sippenbildung. Von den entstehenden F<sub>2</sub>-Biotypen ist ein Teil offenbar immer noch nicht stabilisiert, ein anderer Teil nicht besonders lebensfähig und wird sofort negativ selektiert, insbesondere in starker Konkurrenzsituation. Andere, stabilisierte Biotypen, die dann stets agamosperm sind, können sich ausbreiten und erlangen bei Vermehrung über Samenbildung Sippenstatus. Neben der agamospermen Reproduktion pflanzen sich Brombeeren auch in bedeutendem Umfang vegetativ fort, dies können aber auch die unstabilisierten Primärhybriden oder F<sub>2</sub>-Biotypen, bei denen der Samenansatz fehlschlägt oder nicht ausreicht. Deshalb täuschen mitunter derartige singuläre Biotypen Sippen vor, indem sie sich vegetativ entlang einer Linienstruktur (Waldrand, Hecke, Straßensaum) teilweise kilometerweit ausbreiten (LOOS 2001, 2002), während sie keine Früchte entwickeln, was z. B. bei solchen Biotypen leicht nachweisbar ist, deren Blütenstände nach Abschluss der Blütezeit vertrocknen und absterben.

#### **4. Relevanz und Integration agamospermer Sippen in pflanzengeographischer Forschung**

Moderne Konzepte der Pflanzengeographie unterscheiden sich von der „klassischen“ Vegetationsgeographie, wie SCHMITHÜSEN (1957, 1968) sie verstanden und von einer der Biologie zugeordneten Geobotanik unterschieden sehen wollte. Die moderne Pflanzengeographie zieht keine Trennlinie zwischen beiden „Disziplinen“, die entsprechend beide ähnliche und identische Themenbereiche bearbeiten und beide gehen in ihren Fragestellungen heute teils weit über die früheren Forschungsfelder hinaus. Nachdem eine eigene konzeptionelle Neuausrichtung in Anlehnung an RICHTER (1997) postuliert wurde (LOOS 1999a), liegen inzwischen mit einem programmatischen Aufsatz von RICHTER (2002) und einer Determination der Probleme und Fragestellungen einer allgemeinen Biogeographie im Lehrbuch von BEIERKUHNLEIN (2007) Darlegungen einer sinnvollen, modernen Konzeption von Pflanzen- bzw. Biogeographie vor. Prozesse und Mechanismen, die für die Entstehung phytobiotischer Muster verantwortlich zeichnen, sind die Aspekte von BEIERKUHNLEINS (2007) Definition, wenn sie auf die Pflanzengeographie eingeschränkt wird. Im Prinzip unterscheidet sie sich nicht von der bei LOOS (1999a) postulierten, nach LAUER & KLINK (1978) modifizierten Definition, wonach Pflanzengeographie sich mit der Verbreitung der Pflanzen und Pflanzengemeinschaften beschäftigt, die in ihrer Gesamtheit die Vegetation der Erde bilden, denn unter dem Begriff Verbreitung lassen sich alle phytobiotischen Muster subsumieren (auf jeder Maßstabsebene) und die Analyse der Verbreitung deckt die Prozesse und Mechanismen auf, welche die Verbreitung bedingen.

Um die Erfassung der Verbreitung, ihre Analyse und diejenige der zum Verbreitungsmuster hinführenden Faktoren zu gewährleisten, ist Klarheit darüber zu schaffen, was erfasst werden soll. Bei taxonomisch „kritischen“ Komplexen wie den umfangreichen agamospermen Gruppen muss in vielen Fällen einer Kartierung die taxonomische Bearbeitung vorausgehen, damit überhaupt geklärt ist, was zu kartieren ist. Umgekehrt ergeben sich viele taxonomische Erkenntnisse erst, indem man Variabilität und ihre Relevanz über Kartierungen verfolgen und bewerten kann (LOOS 2008). Damit hängt die floristisch-taxonomische Erforschung, eben auch der agamospermen Sippen, an

der Pflanzengeographie genauso wie an einer der Biologie angegliederten Botanik mit Geobotanik und Systematisch-Taxonomischer Botanik (letzterer Begriffsdualismus statt „Systematischer Botanik“ ist notwendig, da Systematik und Taxonomie grundkonzeptionell nicht identisch sind, wie bei GRASSHOFF 1993 und JANICH & WEINGARTEN 1999 ausgeführt – auch wenn Taxonomie klassischerweise von Systematikern oft sogar als (ein) Kern-Arbeitsfeld bearbeitet wird, vgl. z. B. ENDRESS 1991). Floristische Taxonomie ist deshalb kaum nur eine pflanzengeographische Hilfswissenschaft, sondern geht einer (chorologischen) Erfassung der Verbreitungsmuster entsprechender Sippen voraus und zieht andererseits aus dieser Erfassung Nutzen für die taxonomische Bewertung von Sippen. Von daher muss sie als Bestandteil einer modernen Pflanzengeographie angesehen werden. Das Studium und die Analyse der Sippendifferenzierung sind auch bei BEIERKUHNLEIN (2007) im Rahmen der Organismischen Biogeographie ein zentraler Bestandteil seines Forschungsprogramms (vgl. auch SCHMITT 2002 für programmatische Aussagen); die Inventarisierung von Sippendifferenzierung aber verlangt nach taxonomischer Klarheit – und, wenn nicht anders möglich, der taxonomischen Klärung. Chorologie und Taxonomie hängen auf diese Weise eng zusammen, denn eine Kartierung und Arealanalyse können nur durchgeführt werden, wenn bekannt ist, welche Sippe behandelt werden soll. Unklare oder nicht aufgetrennte Komplexe ergeben nur reduzierte Informationen, die aus kartographischen Darstellungen und Analysen des Verbreitungsbildes resultieren. Allerdings lassen sich hier bei Bedarf mehrere Integrationsebenen einschalten, die in vielen Fällen aufgrund kryptischer Unterscheidungsmerkmale bei den Kartierungen im Gelände nur Sammelgruppen (Aggregate) erfasst werden können, so dass zumindest derzeit kein Weg daran vorbeiführt, mit ungenauem bzw. zu wenig differenziertem Material zu arbeiten. Ein solcher notwendiger Pragmatismus darf nicht den Blick darauf verstellen, dass es das letztendliche Ziel sein muss, die taxonomischen Basiseinheiten im Detail zu erfassen (vgl. LOOS 1999b). Dazu gehören im Besonderen die Agamospermen, bei denen nach wie vor erheblicher Sippenkenntnis- und Erfassungsbedarf besteht. Auf die weiteren Befunde, die eine detaillierte Behandlung der Basiseinheiten, zulässt – für die Pflanzengeographie (und überhaupt verschiedene physiogeographische Fragestellungen) besonders relevant sind vegetationskundliche Einordnungen, Aussagen zu Standorten mit ihren Ökofaktoren oder sonstigen ökosystemaren Komponenten bis hin zur Bioindikation – sei hier nur peripher eingegangen (siehe z. B. bereits PFEIFFER 1942).

Naturschutzfachliche Aspekte finden heute in der Pflanzengeographie, vor allem im Überschneidungs- bzw. Integrationsbereich (mit) der Landschaftsökologie, weithin Berücksichtigung (fällt bei BEIERKUHNLEIN 2007 unter den Aspekt „Angewandte Biogeographie“). Da Pflanzengeographie und Landschaftsökologie oft institutionell miteinander verbunden sind, ist auf diese Weise schon eine disziplinäre Brücke gegeben. Agamosperme Sippen sind in gleichem Maße wie andere Taxa in Teilen in Rückgang begriffen oder bereits als gefährdet bis teilweise sogar ausgestorben oder ausgerottet einzustufen, andere Sippen breiten sich aus und können zu örtlichen naturschutzfachlichen Problemen führen (hierzu auch die sogenannte „Neophytenproblematik“ und „Invasionen“). Manche Arten sind wichtige Indikatoren für bedrohte Biotope und/oder Pflanzengesellschaften. Der Anwendungsbezug hierbei, die Bewertung und Maßnahmenvorschläge, basiert auf den floristisch-taxonomisch erhobenen Daten sowie der anschließenden Analyse des Areals und der einzelnen Vorkommen darin.

In diesen Kontext fallen auch Bestrebungen, naturwissenschaftliche Erfassungen von Biodiversitätsebenen einerseits in einen „ganzheitlichen“ Umweltforschungsrahmen zu integrieren, andererseits eine Verbindung mit human- oder sozialwissenschaftlichen Aspekten herbeizuführen (hierzu existieren zahlreiche programmatische Arbeiten, bald mehr, bald weniger überzeugend; aus der Vielzahl seien Aufsätze von MÜLLER-HOHENSTEIN 1995, NAVEH 1996, ZIERHOFER 1997, EHLERS 1998, JENTSCH & al. 2003 genannt, allgemeiner gehalten – auf der Basis von Phänomenen – z. B. SIMMONS 2000). Dass eine Synthese von Natur- und Sozialwissenschaften im hier betrachteten Forschungsbereich möglich sei, muss als widerlegt gelten, weil auf der Basis unterschiedlicher Konzeptionen operiert wird (Kausalwirkung versus Handlungsbedingtheit, auch weitgehende „Objektivität“ bzw. Intersubjektivität versus gänzliche Subjektivität), möglich sind Verknüpfungen oder synergetische Ebenensprünge (ausführlich begründet bei HARD 1998). Verknüpfungspunkte mit hohem pragmatischen Bezug können in ähnlicher Weise hergeleitet werden, wie es ENDLICHER (1995) für die Bodengeographie dargestellt hat: Sippen- oder Biotopschutz agamospermer Sippen vor dem Hintergrund Nachhaltiger Entwicklung greift in Sozial-, Wirtschafts- und Bevölkerungsgeographie hinein über Flächenverbrauch, Übernutzung und Tragfähigkeit von Biotopen. Traditionell werden diese Themen aber kaum von der Humangeographie besetzt, sondern eher von der Landschaftsökologie.

## 5. Der Anteil agamospermer Sippen am Floreninventar: Beispiel Nordrhein-Westfalen

Agamosperme Sippen zählen meist zu den gleichermaßen taxonomisch wie bestimmungstechnisch „kritischen“ Sippen, die unvollständig oder gar nicht phytographisch und monographisch bearbeitet sind, von denen unzureichende Bestimmungsliteratur vorliegt und die deshalb bei Kartierungen und weitergehenden arealkundlichen Studien unterrepräsentiert sind, in vielen Fällen sogar überhaupt nicht erschlossen. Damit gehören sie einer von vier Hauptgruppen „kritischer“ Komplexe an; dies sind im Einzelnen (nach LOOS 2005b, 2008):

1. Agamosperme Komplexe (siehe Kap. 1 und nachfolgende Ausführungen).
2. Autogame Komplexe: Hierunter fallen Sippen mit Fortpflanzungstypen, die auf Selbstbestäubung beruhen (insbesondere Autogamie i. e. S., Kleistogamie, Pseudokleistogamie, auch Geitonogamie). Das gelegentliche Aussetzen der Autogamie, wodurch eine normale sexuelle Bestäubung und Befruchtung stattfinden kann, bewirkt in der Praxis einen der Agamospermie parallelen Effekt: Zwei verschiedene Sippen können sich kreuzen und durch Wiedereinsetzen der Autogamie bei den Nachkommen entstehen neue stabile Sippen, die wiederum ausbreitungsfähig sind. Beispiele: (*Draba* subgenus) *Erophila*, *Capsella*, *Sagina*, *Scleranthus* und andere Caryophyllaceen-Gattungen, *Polygonum aviculare*-Gruppe, *Stellaria media*-Gruppe, *Plantago major*-Gruppe, *Viola arvensis* u.a. Im Gegensatz zur Agamospermie sind die Kenntnisse über die Sippendiversität hier viel beschränkter. Die taxonomischen Schlüsse, die aus Studien zu autogamen Gruppen gezogen werden, sind meist unzureichend, weil die Parallelität der Sippenentstehung zur Agamospermie nicht beachtet wird. So werden die entstehenden Biotypen und Sippen heute in der Regel noch nicht einmal als infraspezifische Taxa unterschieden, sondern einer (zu) weit gefassten Artkonzeption unterworfen (z. B. als taxonomisch nicht näher spezifizierte Öko- und Genotypen einer Art *Capsella bursa-pastoris* von NEUFFER 2002). Ein sinnvoller Versuch, eine erste Vorgliederung der realen Sippendiversität bei Hungerblümchen (*Erophila* bzw. nach Befunden aus DNA-Sequen-

zierungen *Draba* subgenus *Erophila*, vgl. KOCH 2002) zu erhalten, um die weitere Erschließung einzuleiten, wurde kürzlich von BOMBLE (2006) vorgelegt.

3. Sippenkomplexe mit Introgressiver Hybridisation: Ausgehend von einer Primärkreuzung zwischen zwei Arten bilden die daraus hervorgegangenen Hybriden Kreuzungen mit weiteren Arten und/oder Rückkreuzungen mit den Elternarten, wiederum mit den daraus entstehenden Hybriden etc. Das Resultat sind Gruppen mit bisweilen komplizierten retikulaten Konnektionen, verwischte Merkmalsgrenzen zwischen den Ausgangsarten sowie eine Vielzahl an verschiedenen Typen, die sich teilweise stabilisieren und selbständig vermehren, so dass neue Arten entstehen können (zu den Mechanismen vgl. ANDERSON 1949). Beispiele sind Gattungen, bei denen Hybridogenität ohnehin häufig auftritt, Agamospermie hingegen eher nicht (bei den europäischen *Crataegus*-Taxa sind die Verhältnisse allerdings noch nicht abschließend geklärt), so z. B. *Epilobium*, *Salix*, *Crataegus*, *Centaurea*, *Arctium*. Vielfach sind die entstehenden Kreuzungsprodukte noch nicht stabil und spalten auf, obwohl sie sich – wohl überwiegend vegetativ – räumlich stark ausbreiten können. Bei der *Centaurea jacea*-Gruppe existieren solche Typen nebeneinander (vgl. auch Anmerkungen von Loos u. Patzke bei HAEUPLER, JAGEL & SCHUMACHER 2003 sowie LOOS 2000/2007): *C. decipiens* ist vermutlich eine stabilisierte hybridogene Art, die sich aus Kreuzungen zwischen *C. jacea* und einer Sippe der *C. nigra*-Verwandtschaft herausgebildet hat. In Westdeutschland hat sich die mehr westmitteleuropäisch verbreitete *C. decipiens* lebhaft mit *C. jacea* und ähnlichen Sippen (zurück-)gekreuzt und bildet verschiedene, wohl auch polytope Hybridschwärme, die landschaftsbestimmend sein können. Ein Teil dieser Schwärme scheint sich ebenfalls bereits stabilisiert zu haben, in anderen Populationen finden sich verschiedene Merkmalsausprägungen nebeneinander, die auf Aufspaltung hindeuten. In der Nähe von Vorkommen mutmaßlich reiner *C. decipiens* finden sich auch derartige Schwärme, so dass ebenso rezente Hybriden zwischen dem Hybridkomplex und *C. decipiens* vorhanden sind, aber andererseits auch mit *C. jacea*. Wird ein Vertreter der *C. nigra*-Verwandtschaft in der Nähe von solchen Hybridpopulationen z. B. mit Begrünungssaat eingebracht, entstehen nach einiger Zeit auch Hybriden mit diesem. Das Resultat ist insgesamt ein Verschimmen der Differentialmerkmale und Sippengrenzen, wie es bei agamospermen Sippen nur bei einzelnen fakultativen Gruppen feststellbar ist.

4. „Geschwisterarten“-Komplexe: Diese Gruppen umfassen Artengruppen, bei denen die einzelnen Arten nach äußeren Merkmalen oft nicht oder nur sehr schwer getrennt werden können. Eine Aufschlüsselung erfolgt über andere Merkmalstypen wie Aufblühphänologie, Inhaltsstoffverteilungen, Chromosomenzahl, spezifische Interaktionen mit Bestäubern etc. (vgl. LOOS 1997a). Aufgrund der problematischen Erschließung dieser Merkmale bei der Arbeit im Gelände besteht bei diesen Komplexen der höchste Forschungsbedarf. Beispiele existieren bei vielen scheinbar eindeutigen Sippen wie z. B. *Clinopodium vulgare*, *Galeopsis tetrahit*, *Geranium pratense*, *Heracleum sphondylium*, *Scorzoneroïdes (Leontodon) autumnalis*, *Stellaria graminea* und vielen anderen. Wird beispielsweise mit der Aufblühphänologie operiert (vgl. PATZKE 1990), so können manche rein phänotypisch-morphologisch problematischen Sippenkomplexe, die in Revisionen oftmals wegen fehlender eindeutiger Abgrenzungsmerkmale unter einem Artnamen subsumiert werden, anhand deutlich getrennter Aufblühzeiten, die mit tendenziellen morphotypischen Merkmalen verknüpft sind, klar gegliedert werden. Dass sich die Sippen äußerlich in ihren Merkmalen überschneiden, so dass eben nur Merkmalstendenzen bestehen, ist dann kein Grund mehr für ein Lumping dieser Sippen (ausführlicher erläutert bei LOOS 1997a).

Ein weiterer Fortpflanzungsmodus, die jedoch nur für zwei umfangreiche „kritische“ Gruppen Relevanz besitzt, ist Heterogamie mit speziellen genetischen Systemen: Komplexheterozygotie bei *Oenothera* (die Chromosomen sind zu Ringen vereinigt, die als „Komplexe“ vererbt werden, wobei jeweils je ein „Komplex“ in die Eizellen, ein anderer in die Pollenkörner eingeht; bei den regelmäßig auftretenden Kreuzungen erhalten die lebensfähigen Pflanzen jeweils zwei verschiedene, ungeteilte „Komplexe“; wegen der Unteilbarkeit der „Komplexe“ entstehen die gleichen Sippen immer wieder neu und sind werden sofort stabilisiert; > 20 Sippen in NRW) sowie permanente Anorthoploidie mit balancierter Heterogamie bei den Rosen der Sektion *Caninae* (Sippen mit einer permanenten ungeraden Chromosomenzahl, bei der Befruchtung dominiert der mütterliche Anteil der eingebrachten Erbanlagen mit Dreiviertel, so dass diese Rosen in ihren Merkmalen immer den Mutterpflanzen stark ähneln; damit verbunden ist eine Form permanenter Hybridstatus; beide Phänomene zusammen ergeben lokal sehr ähnliche oder morphotypisch identische Biotypen, die unterschiedlicher genetischer Konstitution sein

können; als Resultat zahlreiche Sippen im Detail, die etwa einem Dutzend Aggregate zugeordnet werden können). Obwohl es sich bei Heterogamie um eine extreme Form von Allogamie handelt, wird die Reproduktion der Rosen oft mit Agamospermie oder Apomixis generell verglichen (vgl. zuletzt NYBOM 2007 und dort zitierte Literatur). Die taxonomische Fassung ist wegen der lokal äußerlich gleichartigen, jedoch extrem different heterozygoten Biotypen äußerst schwierig (LOOS 2003, WISSEMAN 2003). Die Menge der theoretisch unterscheidbaren Basiseinheiten ist aber gewiss mit sippenreichen agamospermen Komplexen zu vergleichen.

Zurückgekehrt zu den agamospermen Komplexen, sei nochmals rekapituliert, welche Phänomene bei einigen Gattungen mit dieser Reproduktionsform zu einer beachtlichen Menge an Basiseinheiten geführt haben: Samen werden ohne geschlechtliche Befruchtung ausgebildet, wodurch eine Sippenevolution auf autosegregative Mutation beschränkt wird, doch durch zumindest bei einigen Gruppen und/oder in einigen Arealteilen auftretende Sexualität wird Genfluss und Sippenneubildung durch Hybridisierung ermöglicht.

Es stellt sich die Frage, welche agamospermen Komplexe entsprechend sippenreich sind und welchen Anteil sie an der Flora eines Betrachtungsraumes haben. Da der Forschungsstand prinzipiell unzureichend ist (nur bei *Rubus* ist die Erforschung je nach Arealteil des Subgenus *Rubus* zumindest relativ repräsentativ), kann hierzu nur ein Raum mit entsprechend weit fortgeschrittener Erforschung der betreffenden Komplexe herangezogen werden. Ein solches Gebiet ist das Bundesland Nordrhein-Westfalen, für das ein Verbreitungsatlas vorliegt (HAEUPLER, JAGEL & SCHUMACHER 2003), der die Brombeeren zum großen Teil und bei anderen agamospermen Gruppen zumindest enger gefasste Aggregate berücksichtigt hat. Für einzelne Komplexe (naturgemäß vor allen anderen für Brombeeren, daneben *Hieracium*, eine Darstellung der Gattung *Taraxacum* für einen größeren Teil des Landes befindet sich in Bearbeitung) liegen bereits Erschließungs- und Kartierungsergebnisse vor. Generell ist hier aber durch die Studien des Verf. eine realistische Einschätzung des Gesamtinventars möglich. Zwar warnt HAEUPLER (1997: 125): „Jeder Versuch, Vielfalt zu quantifizieren (zum Beispiel über Artenzahlen), sollte grundsätzlich flächendeckend im Gelände an den jeweiligen Objekten selbst (...) erarbeitet und ausgezählt werden, aber auf keinen Fall geschätzt und schon gar nicht extrapoliert werden...“, die zugehörigen Schätzungen bewegen sich in ei-

Tab. 1 (S. 31-33): In Nordrhein-Westfalen vorhandene Spermatophyten-Gattungen, bei denen Agamospermie mit einiger Sicherheit nachgewiesen wurde (ganz unsicher erscheinende Angaben wurden nicht berücksichtigt, ebenso solche, bei denen ausschließlich nichtfunktionale Agamospermie auftritt, die eine Samenbildung und Populationsentwicklung verhindert).

RM = Reproduktionsmodus, hier nur als A = Agamospermie vorherrschend, a = Agamospermie vorhanden, aber nur von geringer Bedeutung, ? = Angabe(n) des Vorkommens von Agamospermie bedürfen der Nachprüfung (Angaben weitgehend abgeglichen mit GREGOR 2004, aber auch z. T. abweichend, da nicht stets nachvollziehbar, warum statt einer klaren Angabe dort ein „?“ gesetzt wurde, obwohl zunächst kein begründbarer Zweifel an der Angabe aus der Originalquelle bestehen kann; z. T. ist auch das Ausmaß der Agamospermie ungewiss); N = Neophyt in NRW, (N) = der überwiegende Teil der Sippen ist neophytisch. Aggregatsauffassungen folgen den Maßgaben der Konzeption bei LOOS (1997a, 1997b, 1999b). Die Untersuchungen wurden (fast) gänzlich an Material vorgenommen, das nicht aus NRW stammt, deshalb werden hier die Quellen mit den Studien nicht erwähnt, sie können zum großen Teil bei GREGOR (2004: 29 ff.) nachgeschlagen werden. Seine Auflistung ist allerdings unvollständig, so dass z. B. die Asteraceae mit NOYES (2007) und dort genannten Originalquellen ergänzt bzw. evaluiert werden mussten. Differenziert wird hier im Gegensatz zur Übersicht bei GREGOR (l. c.) auch nicht, welche(r) Agamospermie-Typ(en) auftritt/aufreten, weil dies kaum Konsequenzen für die Sippentaxonomie hat. Insbesondere nichtfunktionale Aposporie tritt bei vielen weiteren Gattungen auf und auch Mutationsabkömmlinge mit Apomeiose wurden bei einigen Gattungen beobachtet, ohne dass vollständig agamosperme Reproduktionen stattfinden. Einzelne eigene Versuche zur Agamospermie (Kastration) wurden bei Vertretern der Gattungen *Hieracium*, *Hypericum*, *Rubus* und *Taraxacum* aus NRW vorgenommen, obligate Agamospermie bei >2000 Exemplaren verschiedener *Taraxacum*-Arten durch Prüfung der Pollengröße und ihrer Variabilität sowie durch einzelne Chromosomenzählungen determiniert.

Gattung	RM	N	Arten- bzw. Basissippenzahl in NRW; ggf. Nennung der Arten / Basissippen; Anmerkungen
<i>Adoxa</i>	a		1: <i>A. moschatellina</i>
<i>Alchemilla</i>	A		11 (+ 1 N)
<i>Allium</i>	?		? – Angegeben bei <i>A. oleraceum</i> , vielleicht auch bei <i>A. schoenoprasum</i>
<i>Amelanchier</i>	?	N	2: <i>A. lamarckii</i> , <i>A. spicata</i> ; Ausmaß bei den hier auftretenden Sippen nicht bekannt
<i>Antennaria</i>	?		? – Ob <i>A. dioica</i> funktional agamosperm ist, bedarf weiterer Untersuchungen
<i>Aphanes</i>	a		1? – Nur bei <i>A. arvensis</i> ?
<i>Apium</i>	a		1: <i>A. graveolens</i>
<i>Arnica</i>	?		? – Bisher nur von außermittleuropäischen Arten bekannt, aber evtl. Forschungsdefizit
<i>Betula</i>	?		? – Angegeben für <i>B. pendula</i> und <i>B. pubescens</i>
<i>Bidens</i>	?	(N)	3: <i>B. connata</i> , <i>B. frondosa</i> (aggr.) u. <i>B. tripartita</i>
<i>Brachiaria</i>	A	N	1: <i>B. eruciformis</i> (unbeständig adventiv)
<i>Bryonia</i>	?		2: <i>B. alba</i> (N?) und <i>B. dioica</i>
<i>Calamagrostis</i>	A		? – Sicher A ist <i>C. purpurea</i> aggr.; Untersuchungen an weiteren Arten notwendig
<i>Callitriche</i>	A		1: <i>C. palustris</i>
<i>Centaurea</i>	?		? – Vielleicht <i>C. jacea</i> -Gruppe, aber unsicher
<i>Chondrilla</i>	A	N	1: <i>C. juncea</i> ; ist aber wohl nicht einheitlich
<i>Cichorium</i>	?	N	? – Zumindest bei <i>C. intybus</i> convar. <i>foliosum</i> , Angaben für die Nominatsippe eher zweifelhaft
<i>Conium</i>	a		1: <i>C. maculatum</i>
<i>Cotoneaster</i>	A	(N)	ca. 15 – außer <i>C. integerrimus</i> (s. str.; diese auch A?) alle verwilderte N

Der Anteil agamospermer Sippen am Floreninventar: Beispiel NRW

Gattung	RM	N	Arten- bzw. Basissippenzahl in NRW; ggf. Nennung der Arten / Basissippen; Anmerkungen
<i>Crataegus</i>	?		? – Bisher nur aus Polen bei <i>C. xmacrocarpa</i> nachgewiesen, weitreichende Untersuchungen fehlen; von den verwilderten N-Arten wohl bei <i>C. coccinea</i>
<i>Crepis</i>	?		? – Ein sicherer Nachweis steht für altweltliche Sippen noch aus; Annahme für <i>C. tectorum</i> (s. lat.)
<i>Cuscuta</i>	a		3: <i>C. campestris</i> (als N), <i>C. epithymum</i> , <i>C. europaea</i> (nur diese?)
<i>Eragrostis</i>	?	N	? – Sicher nur bei <i>E. curvula</i> (ehemals unbeständig eingeschleppt); Nachweise bei <i>E. minor</i> und <i>E. multicaulis</i> fehlen, obwohl es Hinweise gibt
<i>Erigeron</i>	A	N	Mind. 5: <i>E. annuus</i> aggr., auch mit mutmaßlich anökophytischen, noch unbeschriebenen Sippen, die erst hier entstanden sind; bei <i>E. karvinskianus</i> s. lat. Zweifelhafte
<i>Euonymus</i>	a		2: <i>E. europaea</i> , <i>E. latifolia</i> (letztere nur sehr selten N)
<i>Eupatorium</i>	?		? – Bisher nur von nordamerikanischen Arten bekannt, aber <i>E. cannabinum</i> wurde wohl noch nicht hinreichend untersucht
<i>Euphorbia</i>	A		Sicher bei <i>E. dulcis</i> aggr. (in NRW <i>E. purpurata</i> ), wohl auch bei <i>E. esula</i>
<i>Festuca</i>	a		? – Bei <i>F. rubra</i> - und <i>F. ovina</i> -Großgruppen vorhanden, aber genaues Ausmaß unbekannt
<i>Gentiana</i>	a?	N	1: <i>G. lutea</i> (in NRW angesalbt u. eingebürgert); Agamospermie bleibt zu überprüfen
<i>Gentianella</i>	?		Bisher nur bei in NRW fehlenden Arten nachgewiesen; bleibt in jeder Hinsicht zu überprüfen
<i>Helianthus</i>	?	N	2: <i>H. annuus</i> , <i>H. maximilliani</i> ; mehrfacher Nachweis, aber evtl. nur seltene nichtfunktionale Aposporie
<i>Hieracium</i>	A		> 200 – Subgenus <i>Hieracium</i> überwiegend agamosperm, subgenus <i>Pilosella</i> vielfach sexuell und agamosperm
<i>Hierochloa</i>	A	N?	1: <i>H. odorata</i>
<i>Humulus</i>	a		1: <i>H. lupulus</i>
<i>Hypericum</i>	A		Ca. 10 – Umfasst Sippen des <i>H. perforatum-maculatum</i> -Komplexes, die taxonomisch ganz unzureichend aufgearbeitet sind; außer den bekannten Sippen zusätzlich einige gut umschriebene, noch nicht gültig publizierte
<i>Lolium</i>	A/a		Betreffend die bisher zu <i>Festuca</i> (oder <i>Schedonorus</i> ) gestellten Sippen <i>L. giganteum</i> (A) und <i>L. pratense</i> (a)
<i>Malus</i>	?	N	? – Unzureichend bekannt, dürfte aber einen Teil der als Zierhölzer kultivierten u. verwildernden Sippen betreffen
<i>Mercurialis</i>	?		1: <i>M. annua</i> ; bisherige Angabe eher unsicher, aber mehrf. Fruchtentwicklung bei rein weiblichen, isolierten Populationen beobachtet
<i>Nardus</i>	A		1: <i>N. stricta</i>
<i>Panicum</i>	A/a	N	? – Hierzu ein Teil der ehemals aufgetretenen Adventivsippen; Anteil an der Reproduktion der eingebürgerten Arten ungewiss
<i>Paspalum</i>	A	N	2: <i>P. dilatatum</i> , <i>P. paspalodes</i> als unbeständig Adventive
<i>Pastinaca</i>	A	N	? – Umfang unbekannt, bisher nur in den USA bei einer Sippe von <i>P. sativa</i> aggr. nachgewiesen
<i>Pennisetum</i>	?	N	1: <i>P. villosum</i> ; Umfang der Agamospermie unbekannt
<i>Poa</i>	A		? – Eine sinnvolle Gliederung der <i>P. pratensis</i> -Großgruppe liegt noch nicht vor, so dass die Zahl der eigenständigen Sippen nicht klar ist (morphotypisch sind ca. 10-15 Sippen unterscheidbar); außerdem bei <i>P. bulbosa</i> (etwas unsicher), <i>P. compressa</i> und ausgeprägt bei <i>P. nemoralis</i> u. <i>P. palustris</i> , die ebenfalls als Gruppen aufzufassen sind

Gattung	RM	N	Arten- bzw. Basissippenzahl in NRW; ggf. Nennung der Arten / Basissippen; Anmerkungen
<i>Potamogeton</i>	a		? – Ausmaß in der Gattung unbekannt; sicher bisher nur bei <i>P. obtusifolius</i>
<i>Potentilla</i>	A	(N)	? – Die Gliederungen der betreffenden Gruppen sind noch ungewiss, insbesondere <i>P. argentea</i> aggr. (mind. 5 Sippen in NRW), <i>P. collina</i> aggr. (2 Sippen?), außerdem bei <i>P. erecta</i> (inkl. Hybriden mit <i>P. reptans</i> ?), <i>P. inclinata</i> (nach der Plastizität wohl auch als Gruppe zu fassen), <i>P. intermedia</i> , <i>P. norvegica</i> , <i>P. recta</i> aggr. u. <i>P. neumanniana</i> aggr.
<i>Ranunculus</i>	A		Ca. 20-30 in der <i>R. auricomus</i> -Großgruppe, außerdem bei <i>R. acris</i> aggr. und evtl. bei <i>R. ficaria</i> aggr.
<i>Rosa</i>	a		? (Sektion <i>Caninae</i> ) – Ausmaß unbekannt, aber nach den rezenten Studien von geringer Bedeutung
<i>Rubus</i>	A		Max. 350 (bei Berücksichtigung des in Kap. 8 postulierten Konzeptes) im subgenus <i>Rubus</i> ; a zudem bei <i>R. saxatilis</i>
<i>Rudbeckia</i>	?	N	? – Umfang hinsichtlich der Gesamtproduktion und der betroffenen Arten unklar, zumindest aber bei <i>R. fulgida</i> aggr.
<i>Rumex</i>	a		Sicher <i>R. acetosa</i> und <i>R. thyrsiflorus</i> (s. lat.), evtl. auch <i>R. crispus</i> (s. lat.)
<i>Sanguisorba</i>	?		Offensichtlich regelmäßiger bei <i>S. minor</i> aggr., jedoch bislang zu wenig untersucht
<i>Scandisorbus</i>	A	N	1: <i>S. intermedia</i> (nach phylogenetischen Befunden von <i>Sorbus</i> abgetrennt)
<i>Sorbus</i>	a		1: <i>S. aria</i> als einzige (teil-)agamosperme Sippe in NRW
<i>Taraxacum</i>	A		> 250; nach eigenen Pollen- und cytologischen Untersuchungen bis auf kleine Enklave offensichtlich nur obligat agamosperme Sippen zumindest bei den Sektionen <i>Celtica</i> , <i>Hamata</i> , <i>Melanostigma</i> und <i>Ruderalia</i>
<i>Trifolium</i>	?		? – Möglicherweise nur Apomeiosen mit unvollständiger Agamospermie (bei <i>T. pratense</i> aggr., auch bei anderen Fabaceen, z. B. <i>Medicago falcata</i> aggr.)

nem Rahmen, der einen übersichtlichen Raum umfasst und Komplexe betrifft, an denen selbst gearbeitet wird; anhand der eigenen Geländebeobachtungen und Aufsammlungen unbekannter Sippen kann daher ungefähr eingeschätzt werden, wie hoch die Gesamtzahl sein wird.

Die bedeutendsten agamospermen Gruppen in Nordrhein-Westfalen sind nach Tab. 1 Brombeeren (*Rubus* subgenus *Rubus*; wichtigste Zusammenfassungen: WEBER 1985, MATZKE-HAJEK 1993, 1996), Löwenzähne (*Taraxacum*; eine Zusammenfassung für den größten Teil Westfalens und das Ruhrgebiet wird derzeit selbst erarbeitet) und Habichtskräuter (*Hieracium*; bedeutendste Zusammenfassungen bisher: GOTTSCHLICH & RAABE 1992, HEINRICHS & GOTTSCHLICH 1996). Die Sippen- bzw. Basiseinheiten-Zahl dieser drei Komplexe liegt zwischen 200 und 350 in Nordrhein-Westfalen. Hinsichtlich

der Gattung *Taraxacum* wurde anfänglich eine höhere Zahl angenommen, Kartierungen im mittleren Westfalen und im westlichen Ruhrgebiet zeigten jedoch, dass die jetzige Schätzung realistischer ist. Bei *Rubus* wird von maximal 350 ausgegangen – und zwar unter Einbeziehung von Arten der Regionalstufen D bis G (nach LOOS 2005a, siehe auch Kap. 8). Hier sind die (Nach-)Kartierungen inzwischen so weit vorangeschritten, dass die Verhältnisse landesweit entsprechend gut eingeschätzt werden können und eine Annäherung an die reale Zahl erfolgen kann.

Die nächstfolgende Gruppe ist der Gold-Hahnenfuß-Komplex (*Ranunculus auricomus*-Gruppe), aus welchem in Westfalen etwa ein gutes Dutzend Sippen nachgewiesen wurde (eigene Untersuchungen, unpubl.). Auch aus dem Rheinland war etwa ein Dutzend Sippen bekannt (SCHMELZER 1998), allerdings hat sich die Zahl inzwischen erhöht (M. Schmelzer, mündl. Mitt.; auch gemeinsam mit M. Schmelzer studiertes Belegmaterial). Realistisch anzunehmen sind daher maximal 30 Sippen. Schwierigkeiten bei der Diagnostik aufgrund des Lebenszyklus dieser Gruppe haben zu längerfristigen Studien gezwungen als anfangs erwartet, weshalb an dieser Stelle noch keine taxonomische Bearbeitung vorgelegt werden kann (wie zunächst beabsichtigt).

Komplexe mit einer Sippenzahl von 10-20 liegen in den Gattungen *Alchemilla* und *Hypericum* vor. Verglichen mit den Verhältnissen im Hochgebirge und in höheren Mittelgebirgen sind die Frauenmantel-Sippen in Nordrhein-Westfalen selbst in den Teilabschnitten des Rheinischen Schiefergebirges fast nur mit dem geringen Arteninventar vertreten, das sonst generell im nördlichen Tiefland (nach Süden bis in die Westfälische Bucht) vorkommt (vgl. FRÖHNER 1990). Über die Verhältnisse bei *Hypericum* war zuvor wenig bekannt, eigene Untersuchungen mit Kulturexperimenten zur Merkmalskonstanz laufen derzeit noch, belegen aber, dass selbst *Hypericum perforatum* im engeren Sinne aus mindestens drei völlig konstanten Sippen besteht. Dem steht gegenüber, dass von MATZK & al. (2001) verglichene diploide und tetraploide Pflanzen von *H. perforatum* angeblich ununterscheidbar waren. Die Komplexität dieser Gruppe ist jedenfalls noch nicht hinreichend untersucht (derzeitiger Kenntnisstand von genetischer Seite aus bei BARCACCIA, BÄUMLEIN & SHARBEL 2007, vgl. auch MÁRTONFI & al. 1996).

Ähnliche Probleme existieren bei der *Poa pratensis*-Gruppe; hier ist derzeit noch völlig unklar, wie viele Basiseinheiten unterschieden werden müssen. Nach der phänotypischen Morphologie lassen sich bislang 10-15 Typen in Nordrhein-Westfalen unterscheiden, in anderen Regionen Mittel- und Osteuropas wurden noch weitere Morphotypen festgestellt. Diese sind nur teilweise in das als Kompromiss verstandene Konzept mit drei „Arten“ (*Poa pratensis*, *P. angustifolia*, *P. humilis*) einfügbar, das breiten Eingang in die konventionellen Florenwerke gefunden hat (so auch bei WISSKIRCHEN & HAEUPLER 1998 und HAEUPLER, JAGEL & SCHUMACHER 2003). Neben „Übergangstypen“ existieren auch „Geschwisterarten“ mit abweichenden Subtilmerkmalen wie Aufblühzeit, Wuchshöhe, Breite der Ährchen usw. Auch bei dieser Gruppe laufen die Studien noch (zur Einführung in die Problematik vgl. LOOS 1994).

Wie unterschiedlich die Kenntnisse über das Auftreten von agamospermen Sippen sind, wird aus Tab. 1 deutlich. Weil andere Phänomene Agamospermie überlagern können (dazu zählen auch Introgressive Hybridisation und „Geschwisterarten“), lässt sich zudem die Zahl unterscheidbarer Basiseinheiten nicht problemlos ermitteln. Ein Blick auf die oben genannten quantitativ bedeutsamsten Komplexe zeigt, dass bei den Brombeeren fakultative Agamospermie vorliegt, bei der örtlich immer wieder Primärhybriden oder unstabilierte Derivate daraus gefunden werden können. Diese sind dann aber singuläre Biotypen, die nirgendwo anders vorkommen und damit als taxonomisch irrelevant erkannt werden können. Im größten Teil Nordrhein-Westfalens sind hingegen die Sippen der *Taraxacum*-Sektionen *Ruderalia*, *Celtica* und *Hamata*, vermutlich auch der verbleibenden Gruppen, obligat agamosperm, d.h. von Kreuzungsvorgängen gänzlich isoliert. Bei *Hieracium* sind die Vertreter des Subgenus *Hieracium* wohl nahezu alle agamosperm, mit der Ausnahme von *H. umbellatum* aggr. In der Untergattung *Pilosella* dagegen finden rezente Bastardierungen statt, z. B. zwischen *H. aurantiacum* und *H. pilosella* aggr. (siehe die instruktiven Abbildungen bei GOTTSCHLICH & RAABE 1992), um nur eine der auftretenden Kombinationen zu nennen. Der *Ranunculus auricomus*-Komplex ist fakultativ agamosperm, allerdings scheinen die Sippen in der Nordhälfte Deutschlands so isoliert zu sein, dass kaum Genfluss stattfinden dürfte – zumindest deuten die Merkmalsvariationen kaum darauf hin. Die Probleme bei *Hypericum* und *Poa*

wurden bereits beschrieben, hier spielen Sexualität und Agamospermie wohl gleichermaßen mit hinein. Besonders interessant ist der Fall bei *Alchemilla*: Dieser Komplex wurde bisher als obligat agamosperm angesehen; Ergebnisse aus DNA-Sequenzierungen werden allerdings inzwischen als Hinweise auf fakultative Agamospermie gedeutet (vgl. GLASUNOWA 1987, IZMAILOW 1994, SEPP & al. 2000), was freilich eine Perspektive für eine weitere Evolution in Nordrhein-Westfalen geben würde und zukünftig einen noch genaueren Blick auf die Merkmale herausfordert.

Der Blick auf den Anteil der Agamospermen an der Gesamtsippenzahl der Farn- und Blütenpflanzen Nordrhein-Westfalens muss unter allen genannten Vorbehalten geschehen (zu den Zahlen für ganz Deutschland vgl. HAEUPLER 1999, wo auch die unterschiedenen Agamospermen gesondert gezählt wurden). Dabei ist auch zu berücksichtigen, das die im Verbreitungsatlas für NRW (HAEUPLER, JAGEL & SCHUMACHER 2003) aufgeführten Sippen zwar agamosperme Basissippen teilweise mitberücksichtigen, z. T. aber auch nicht, während die in Tab. 1 genannten Zahlen umfassend sind, d.h. die Anzahl der nicht beschriebenen Sippen mit inkludiert sind. Für eine Anteilsbetrachtung soll daher eine Unschärfe belassen werden: Ohne Sonderwertung von Aggregaten, Unterarten, Hybriden, Sonderkarten und dergleichen sind bei HAEUPLER, JAGEL & SCHUMACHER (2003) rund 2120 Sippen berücksichtigt, davon sind alle *Alchemilla*-Sippen und knapp 200 *Rubus*-Arten mit enthalten, um nur umfangreiche Agamospermen-Komplexe zu nennen. Werden die Werte aus Tab. 1 differenziert (d.h. unter Abzug der genannten sowie ohnehin berücksichtigten Einzel-Agamospermen, die so nicht wahrgenommen und im Atlas als „normale“ Arten behandelt werden), so kommen etwa 650 Sippen hinzu, also insgesamt 2770 Sippen. Unter Hinzuziehung der zuvor abgezogenen Sippen liegt die Gesamtbilanz an Agamospermen in NRW bei etwa 870 Taxa. Dies ist ein Anteil von etwa 31 %. Angesichts unzureichender Erfassungen in anderen Gebieten ist derzeit ein sinnvoller Vergleich nicht möglich, sondern allenfalls ein erster Beitrag zu einer angenähert realen bzw. realistischen Quantifizierung des Agamospermen-Anteils sein.

## 6. Staussysteme und ihre allgemeine Konzeption

Über Statuskategorien, ihre Theorie und Anwendung bei floristischen Kartierungen wurden bereits viele Diskussionen geführt, Vorschläge gemacht, nach Kartierungserfahrungen leichte Änderungen postuliert und damit dann weiterkartiert. Vorläufer der in weiten Teilen Europas etablierten Systeme von Statuskategorien ist die Ausarbeitung von THELLUNG (1918/19), die in Deutschland von SCHROEDER (1969, 1974) weiterentwickelt wurde. SCHROEDERS Darstellungen (besonders 1974) bilden die Grundlage sämtlicher heute verwendeten Staussysteme in der Bundesrepublik und sind darüber hinaus in anderen Teilen Europas ebenfalls in Gebrauch (bibliographische Übersicht über die diesbezügliche Literatur bei KASPEREK 2008). De facto existiert aber bis jetzt kein vollkommen einheitliches System hierzulande. Zwar wurden im Rahmen der Floristischen Kartierung der Bundesrepublik Deutschland Statuskategorien gewissermaßen dadurch standardisiert, dass sie sogar auf den Erfassungslisten abgedruckt waren, der gemeinsame Nenner beschränkte sich jedoch auf die zentralen Kategorien I = indigen (bei den Kartierungen meist nicht explizit ausgewiesen), E = eingebürgert, U = unbeständig, K = kultiviert, seltener auch A = angesalbt. Diese Angaben wurden von den meisten Kartierern berücksichtigt, wie sich vor allem an den Karten bei HAEUPLER & SCHÖNFELDER (1988) und den meisten regionalen Florenatlanten ablesen lässt, während sich andere bei BERGMIEIER (1991, 1992) vorgeschlagene Kategorien oder Varianten, die auf floristische Kartierungen deutschlandweit zugeschnitten worden waren, nicht durchgesetzt haben, wie aktuellere Florenatlanten zeigen (z. B. HAEUPLER, JAGEL & SCHUMACHER 2003). Aber selbst bei diesen Kernkategorien existieren Unterschiede, da beispielsweise das in Mecklenburg-Vorpommern von FUKAREK & HENKER (1983-87) begründete und nach wie vor konsequent angewendete System (vor allem bei FUKAREK & HENKER 2006) eine andere Benennung aufweist.

Aus der allerjüngsten Zeit fehlen neue Vorschläge für Kategoriensysteme, die gedanklich weitergehen als nur die üblichen Kategorien zu verwenden und gleichzeitig den Einzelfallprüfungen aus der praktischen Kartierungsarbeit standhalten. Einzig ZAHLHEIMER (2006) legt ein konsequent durchdachtes, erweitertes bis alternatives System vor, das allerdings den Naturschutz als entscheidend determinierenden Faktor für

Tab. 2: Vorschlag zur Gliederung der Statusdimension Zeitpunkt des Auftretens.  
Die Abkürzungen beziehen sich ausschließlich auf den Zweck einer verkürzten Statusangabe und sollen nicht mit Abkürzungen aus anderen Begriffssystemen vermengt werden.

<p><b>PRÄINDIGENOPHYTEN (P)</b> (im Bezugsraum vor der letzten Kaltzeit vorhanden)</p>		
<p><b>INDIGENOPHYTEN (I)</b> (Idiochorophyten; Indigene; „Urwüchsige“ u. „Heimatlose“; im Bezugsraum nach der letzten Kaltzeit in der primären Naturlandschaft aufgetreten od. in der Kulturlandschaft entstanden)</p>	<p><b>Paläoindigenophyten (IP)</b> (im Bezugsraum die letzte Kaltzeit an Sonderstandorten überdauert, heute meist als lokale „Glazialrelikte“)</p>	<p>→</p> <p><b>Apophyten (IA)</b> (im Bezugsraum primär natürl. u. zugleich sekundäre Standorte besiedelnd od. an den primär natürl. Standorten erloschen u. nur noch sekundär)</p> <p>→</p>
	<p><b>Autochthonophyten (IU)</b> (im Bezugsraum in der primären Naturlandschaft nach der letzten Kaltzeit ohne menschlichen Einfluss entstanden)</p>	
	<p><b>Allochthonophyten (IL)</b> (in den Bezugsraum in die primäre Naturlandschaft nach der letzten Kaltzeit ohne menschlichen Einfluss zugewandert)</p>	
	<p><b>Anökophyten (IÖ)</b> (im Bezugsraum in der primären Naturlandschaft fehlend, erst später in der Kulturlandschaft entstanden)</p>	
<p><b>ARCHÄOPHYTEN (A)</b> (im Bezugsraum unter menschl. Einfluss vor der Entdeckung Amerikas bzw. vor 1500 eingewandert, eingeschleppt, kultiviert od. verwildert)</p>	<p><b>Paläohemerochorophyten (AP)</b> (von der Sesshaftwerdung des Menschen bis zur römischen Expansions- und Handelszeit erschienene Archäophyten)</p>	
	<p><b>Mesohemerochorophyten (AM)</b> (von der römischen Expansions- und Handelszeit bis zur Entdeckung Amerikas bzw. 1500 erschienene Archäophyten)</p>	
<p><b>NEOPHYTEN (N)</b> (im Bezugsraum unter menschl. Einfluss seit der Entdeckung Amerikas bzw. seit 1500 eingewandert, eingeschleppt, kultiviert od. verwildert)</p>	<p><b>Primärneophyten (Alt-, Erstneophyten, „Frühneophyten“ (NP))</b> (seit der Entdeckung Amerikas bzw. 1500 bis zur Industrialisierung erschienene Neophyten, gleichermaßen eingeschleppt, eingewandert, kultiviert u. verwildert)</p>	
	<p><b>Industriophyten (NN)</b> (mit der Industrialisierung, der Zunahme u. Verdichtung der urbanen Räume u. v.a. dem Ausbau der Verkehrs- u. Transportinfrastruktur erschienene Neophyten, wildwachsende überwiegend eingeschleppt u. eingewandert, ca. ab 1800/1830)</p>	
	<p><b>Coloneophyten (NC)</b> (mit dem Wandel in Industrie, Infrastruktur (Transportwesen) u. besonders der zunehmenden Ziergartenkultur erscheinende Neophyten, wildwachsende überwiegend aus Verwilderungen stammend, ca. ab 1980/1990)</p>	

Tab. 3: Neuer Vorschlag zur Gliederung der Statusdimension Einbürgerungsgrad in Abhängigkeit von der Statusdimension Modus des Auftretens, dargestellt am Beispiel der Ergasiophyten, Ergasiophyten und Relikte.

Die Tabelle kann auf alle Modi des Auftretens ausgeweitet werden. Nach eigener Prüfung zahlreicher Einzelfälle lassen sich hier praktisch alle im Gelände anzutreffenden Vorkommen einem Typ zuordnen. Werden insbesondere bei eingebürgerten Vorkommen alle Kombinationsmöglichkeiten ausgeschöpft, können sich recht unübersichtliche Formel-„Bandwürmer“ ergeben; andererseits lässt sich auf diese Weise genau in kurzer Fassung eine exaktere Statusangabe formulieren als es nach den bisherigen Systemen möglich war.

Ursprünglicher Modus des Auftretens im Bezugsraum		Zunehmender Einbürgerungs-/Beständigkeitsgrad →					
		KULTIVIERT (K), ANGESALBT (A), WIEDER- EINGEFÜHRT (W), TRANSFERIERT (T)	RELIK- TISCH (R)	DERI- VATIV (V)	UNBE- STÄNDIG (U)	SPON- Taneo- SYNAN- THROP (S)	EINGEBÜRGERT (E i.w.S.), ETABLIERT, BESTÄNDIG (D)
KULTURAB- HÄNGIG EINGEBÜR- GERT (Ed, ElokD), KULTUR- ABHÄNGIG (BESTÄNDIG) INDIGEN (Id)	KULTURUNA B-HÄNGIG EINGEBÜR- GERT (ED, ElokD), KULTURUN- ABHÄNGIG (BESTÄNDIG) INDIGEN (ID)						
Anpflan- zung od. Ansaat	Außer- halb des indi- genen Areal- s der be- treffenden Sippe	KULTIVIERT (K; Ergasiophyt): Ange- pflanzt- es od. angesätes Kultur- od. Anbauvor- kommen an naturferner Stelle, an Kulturstand- ort od. im Rahmen einer Kulturmaß- nahme (z.B. Hecken- pflanzung); hierzu auch überdauernde Vorkom- men nach Aufgabe der Bewirtschaftung („Kultur- relikte“ / Erga- siolipophyten) ohne Ver- mehrungs- od. Ausbrei- tungstendenzen	KULTUR- RELIK- TISCH (RK): Aus Anpflan- zung heraus sich vege- tativ um das/die ge- pflanzte(n) Exemplar(e) ausge- breitetes Vorkommen	KULTUR- DERI- VATIV (VK): Mehr od. weni- ger be- wusst (mit der Beseiti- gung von Garten- u. anderen Pflanzen- abfällen) od. unbe- wusst aus Kultur od. Anbau vegetativ ver- schlepptes, anwach- sendes u. ggf. sich um die Einbrin- gungsstelle herum vegetativ vermehrtes Vorkom- men	UNBE- STÄNDIG (UK; Ephem- erophyt): Aus generativer Verwilde- rung (UKg) od. vegeta- tiver Ver- schlep- pung / Aus- brei- tung (UKv) aufreten- des Vor- kommen ohne dauerhafte Beständig- keit auf- grund Feh- lens d. Ver- mehrungs- fähigkeit (Diasporen- bildung) od. deren Aus- setzen nach 1 od. weni- gen Gene- rationen	SPONTA- NEO- SYNAN- THROP (SK): Aus generativer Verwilderung (SKg) od. vegetativer Verschlep- pung / Ausbreitung (SKv) auftretendes Vorkommen, bei dem zum Zeitpunkt der Erfassung ungewiss ist, ob es unbeständig ist od. einer Einbürgerung vorausgeht; hierher auch die Vorkom- men mit „Einbürge- rungssten- denz“ (S → E)	EINGEBÜRGERT (EK): EKd od. EKD mit Ausbreitung über den Kleinraum der Verwilderung / Verschleppung hinaus; bei entsprechend starker Ausbreitung: Invasive eingebürgerte Vorkommen (EKiv; wohl stets EKDiv) LOKAL EINGEBÜRGERT (EKlok): EKd od. EKD mit Vermehrung nur im Bereich od. Umkreis der Verwilderungsstelle; gleichzeitig auftretende, räumlich entfernte Vorkommen gehen aus jeweils örtlichen Verwilderungen / Verschlep- pungen hervor
							KULTURAB- HÄNGIG EIN- GEBÜRGERT (EKd, EKlokD; Epökophyt): Ein- gebürgertes, aus generativer Ver- wilderung (EKdg, EKlokDg) od. ve- getativer Ver- schleppung/Aus- breitung (EKdv, EKlokDv) auftre- tendes Vorkom- men, das nur in Abhängigkeit von menschl. Tätig- keit dauerhaft ist

System vor, das allerdings den Naturschutz als entscheidend determinierenden Faktor für die Ausrichtung der Definitionen ansieht. Die jahrelange Arbeit mit zu modifizierenden Statuskategorien bei Kartierungen gab Anlass, die eigene Praxis in Form einer neuen Synthese der verwendeten Kategorien darzustellen und mit dem System ZAHLHEIMERS zu vergleichen. Die Kartierungen, an denen der Verfasser beteiligt ist, werden bereits seit Jahrzehnten durchgeführt, wobei die ursprüngliche Beschränkung auf die SCHROEDERSchen Kategorien während der Kartierungsarbeiten und unter Berücksichtigung pflanzengeographischer oder genauer florensgeschichtlicher Aspekte im Laufe der Jahre modifiziert wurde, bis das „dreidimensionale“ System von LOOS (1999a) in den Vordergrund trat – dann mit weiteren Modifikationen bis in die jüngste Zeit, die schließlich zu den in Tab. 2 und 3 zusammengestellten Konzeptionen geführt haben, die hier erstmals veröffentlicht werden. Das „dreidimensionale“ System mit seinen kombinierten Statusausprägungen ist allerdings bei der Rezeption öfters fehlinterpretiert worden, denn es erlaubt genauso die „dreidimensionale“ Sichtweise mit den kombinierten Angaben („Statusformeln“) wie auch die Betrachtung aller drei Dimensionen des Status für sich, die sich wiederum eng an das Konzept von SCHROEDER anlehnt. Außerdem ergaben sich einige Erweiterungen, besonders in der Dimension des Einbürgerungsgrades die Einführung des Terminus „spontaneosynanthrop“ bei KEIL & LOOS (2005a, b), der aus der Verlegenheit helfen soll, nicht zwischen eingebürgert und unbeständig unterscheiden zu müssen, wo dieses kaum möglich ist (hierzu gehören auch die Vorkommen mit „Einbürgerungstendenzen“ – denn dieser Begriff, so gern er auch benutzt wird, ist nicht in ein Staussystem übertragbar).

Das „dreidimensionale“ Statuskonzept kombiniert die gemeinhin getrennt betrachteten Staussysteme Einbürgerungsgrad (oder Grad der Naturalisation), Art und Weise (Modus) des Auftretens (auch „Einwanderungsform“ genannt, obwohl der Begriff „Einwanderung“ bei konsequenter Semantik nur einen Modus des Auftretens charakterisiert) sowie Zeitpunkt des Auftretens (oder „Einführungszeit“, „Einwanderungszeit“ o. ä.) miteinander. Diese drei meist getrennt betrachteten Systeme (entsprechend den Elementen N, F, T des N-F-T-Status bei FUKAREK & HENKER I. c.) sind als Dimensionen oder Ausprägungsformen eines Staussystems anzusehen. Der Status selbst ist nach diesem Konzept also „dreidimensional“ und die einzelnen bisheri-

gen Statusangaben je eines von drei Ausprägungskompartimenten des jeweiligen Status. Das bedeutet jedoch nicht, dass die Dimensionen nicht einzeln behandelt werden können, je nach Fragestellung ist dies sogar unbedingt erforderlich. Bei den notwendigen Einzelfallbetrachtungen geht es nun auch weniger um den „Gesamt“-Status mit seinen jeweiligen komplexen „Statusformeln“, die vornehmlich der pflanzengeographischen Charakterisierung von Sippen bei Inventarisierungen (Florenlisten, Florenatlanten, auch in deskriptiven Florenwerken) in übersichtlicher Weise dienen sollen, als um die jeweiligen, für die entsprechenden Anwendungen für sich getrennt zu behandelnden Dimensionen (Näheres zum „dreidimensionalen“ Konzept s. bei LOOS 1999a und c, dort auch ein Schema, welches das Prinzip der Kombination verdeutlicht; eine neue Modifikationen einbeziehende komprimierte Darstellung des Konzepts befindet sich außerdem in Vorbereitung). In bestimmten Fällen ist es jedoch nötig, zwei der drei Dimensionen zu kombinieren, um Zusammenhänge zu verdeutlichen.

Eine Kombination der hier als drei Dimensionen des Status betrachteten Ausprägungen wird von anderen Autoren abgelehnt, weil sie darin verschiedene Begriffsebenen einbezogen sehen. Konkret wurde von SCHROEDER (2000) die Unterordnung des Begriffes Anökophyt unter die Indigenophyten kritisiert, weil anökophytisch eine biologische Ausprägung sei, sich auf die Genese einer Sippe beziehe, Begriffe wie Indigenophyt und Allochthonophyt seien jedoch raumbezogen. Die Problematik wurde bei KEIL & LOOS (2005b) eingehend diskutiert, hier mag es genügen, darauf hinzuweisen, dass inzwischen SCHOLZ (2007) klargestellt hat, dass Anökophyten nach pflanzengeographischen Kriterien grundsätzlich als Teilkategorie der Indigenophyten zu betrachten sind, d. h. sie sind im Bezugsraum, der grundsätzliche Voraussetzung für Stauseinstufungen ist, entstanden und damit als heimisch anzusehen. Dies betrifft auch solche Sippen, die aus gebietsfremden Sippen entstanden sind (im Gegensatz zur Auffassung von KÜHN & KLOTZ 2002 und KOWARIK 2003a), denn sie sind im Bezugsraum entstanden und damit im originären Wortsinn autochthon. Sie kommen auch nicht (zumindest in der gleichen genotypischen Konstitution) in anderen Teilarealen, z.B. in den Herkunftsarealen der Elternarten, vor und damit ist ihr bodenständigkeitsbezogener Herkunftsraum das Gebiet, in dem sie entstanden sind; es ist in erster Linie unlogisch, solche Sippen nicht als heimisch zu betrachten (wo sind sie denn sonst heimisch? Da sie physisch real existieren, muss es einen Raum geben, in dem

sie entstanden sind – dort können sie nur heimisch sein).

Für die angewandt arbeitenden Kartierer mögen derartige Fragen auf den ersten Blick „akademisch“ erscheinen, sie sind jedoch für eine geographische Bewertung der Sippen und den Naturschutz durchaus von Bedeutung. Weil der Naturschutz als Hauptnutzer floristischer Daten fungiert, postuliert ZAHLHEIMER (2006), dass die Statuskategorien aus diesem Grund auf die Bedürfnisse des Naturschutzes zugeschnitten sein sollten. Dies widerspricht beispielsweise der Auffassung von SCHOLZ (2007), der in der Statusfrage bezüglich der Indigenophyten/Anökophyten-Problematik anthropozentrische Konzeptionen vermieden sehen möchte. Eine derartige Forderung ist schwerlich zumindest in vollem Umfang umzusetzen, solange es sich um Bewertungen handelt, die schon a priori subjektiver Natur sind. Dennoch sollten naturwissenschaftliche Grundprinzipien (mit dem Ziel, möglichst intersubjektive Resultate zu erhalten) nicht aus den Augen verloren werden; primär geht es um die wissenschaftliche (geographische) Ermittlung des Auftretens von Pflanzensippen in einem bestimmten Raum, für den die Umstände des Auftretens geklärt werden sollen. Erst in einem zweiten Schritt können Stauseinstufungen für die praktische Anwendung im Naturschutz nutzbar gemacht werden, allein schon um teleologische Aspekte (Statusbewertungen und etwaige daraus umzusetzende Maßnahmen) nicht mit naturwissenschaftlichen (primäre Statuskategorisierungen) zu vermengen. Eine rein naturschutzfachliche Ausrichtung der Statustypen kann ansonsten z. B. bei Neophyten allzu leicht zu negativen Polarisierungen führen, die einen kritisch-distanzierten Blick auf diese Problematik verstellen (siehe z. B. die neuerliche Diskussion um *Ambrosia elatior*, erörtert u. a. bei LOOS & al. 2008a, b). Eine rein naturschutzfachliche Ausrichtung bedeutet (besonders in Zeiten reduzierter Finanzmittel und/oder in Regionen mit geringer ehrenamtlicher Kartierungsintensität) außerdem die Beschränkung der Erfassung auf speziell selektierte Flächen (vor allem im Zuge von Biotop- oder Biotoptypenkartierungen, vgl. NETTMANN 1991), aus der kaum Daten über den Status einer Sippe gewonnen werden können (selbst bei Dauerbeobachtungen, weil bereits unmittelbar außerhalb der betreffenden Aufnahmefläche die entsprechende Sippe ein ganz anderes Beständigkeitsverhalten aufweisen kann als innerhalb jener).

Ein anderer wichtiger Aspekt, der auch in ZAHLHEIMERS (2006) Konzept wieder zu be-

merken ist, liegt in der Betrachtung des Status nicht (nur) der Art oder infraspezifischen Sippe, sondern ebenso des jeweiligen Vorkommens. Die Notwendigkeit der Einzelpopulations- oder Einzelpflanzenbetrachtung wurde bereits bei KEIL & LOOS (2002) ausführlich erörtert. Hier spielt in der Tat der Naturschutz eine bedeutende Rolle als Anwendungsbezug. ZAHLHEIMER trennt dabei streng zwischen dem „Sippenstatus“ und dem „Individualstatus“. Einer solchen Trennung muss man sich zwar bewusst sein, ob aber eine Explikation notwendig ist, erscheint zweifelhaft, zumal die Betrachtungsebene auch anders gewählt werden kann: So gibt es zwischen Art und Einzelindividuum alle Übergänge, d. h. eine Unterscheidung zwischen „Sippen-“ und „Individualstatus“ ist keineswegs generell, sondern graduell. In ZAHLHEIMERS Konzept begründet sich die Trennung aber auch über unterschiedliche Statuskategorisierungen, wobei er zwei verschiedene Statusdimensionen letztlich als Status wertet: So steht bei seinem „Sippenstatus“ der Zeitpunkt des Auftretens im Vordergrund, bei seinem „Individualstatus“ dagegen der Grad der Einbürgerung. Entscheidender als zwischen „Sippen-“ und „Individualstatus“ zu trennen, ist die Benennung des Bezugsraumes. So kann es z. B. doch völlig gleichgültig sein, dass *Rubus ulmifolius* in Deutschland eine indigene Art ist, wenn sie in der Westfälischen Bucht ausschließlich eingeschleppt und eingebürgert auftritt, denn die Bewertung erfolgt in der Regel auf größerer Maßstabsebene.



Abb. 6: Der eingebürgerte Ergasiophytophyt *Rubus armeniacus* überwächst einen Pionierstandort auf einer Industriebrache in Oberhausen/Ruhrgebiet (in der Bildmitte zwei Pflanzen von *Oenothera subterminalis*). (Foto: Biologische Station Westliches Ruhrgebiet).

## 7. Statuskategorien bei Brombeeren

Bei batologischen Ausarbeitungen spielte die Statusfrage bislang nur in Ausnahmefällen eine Rolle, weil das weit überwiegende Gros der Arten in einem Bezugsraum z. B. innerhalb Nordwestdeutschlands als indigen eingestuft wurde. Bei Betrachtung der Ebene der einzelnen Vorkommen stellt sich die Situation allerdings differenzierter dar. Apophytische Vorkommen durch selbständige Ausbreitung, Verschleppung mit Bodenmaterial, Pflanzungen, Holztransporten etc. sind ebenso zu berücksichtigen wie adventive Vorkommen, die in ein Gebiet in ähnlicher Weise gelangt sind. Selbstausbreitung und Verschleppung sind dabei als Generalkategorien zu trennen.

Arealerweiterung durch Selbstausbreitung ist ein regelmäßig bei Brombeeren auftretendes Phänomen, weil die Gruppe insgesamt zur Arealprogression neigt (z. B. HENKER 1996: 137, der davon spricht, dass „wir... einem ‚*Rubus*-Zeitalter‘ entgegen gehen“). Überwiegend geschieht diese Ausdehnung der Verbreitungsgebiete ohne menschliches Zutun – zumindest scheint dies so. Brombeeren breiten sich allerdings in der Kulturlandschaft aus und besiedeln entsprechende Standorte, also neben naturnahen Habitaten wie Gehölzen, Lichtungen, Gehölzsäumen auch anthropogene Gehölze wie Hecken und andere Pflanzungen (auch Forste gehören dazu, ihre Abgrenzung zu naturnahen Wäldern ist oft genug problematisch). BIJLSMA (2004) betont, dass veränderte Waldbewirtschaftungsformen, Änderungen im Grundwasserstand, die Vitalitätseinbußen der Eichenbestände sowie überalterte Kiefernforsten in den Niederlanden zu einer Brombeerdominanz in Wäldern und waldartigen Beständen geführt haben (wobei dieses Phänomen nicht als Entwicklung der jüngsten Zeit gewertet wird, sondern sowohl in Nieder- als auch in Hochwäldern Nordwesteuropas immer schon vorgekommen sei). Neben den genannten gehölzgebundenen Standorten werden aber auch polyhemerobe Standorte wie Straßenränder, Bahngelände, Gärten, Acker-, Hausgrundstücks- und Industriebrachen etc. besiedelt. OKLEJEWICZ (2006: 65) betont zwar ausdrücklich „excessive anthropopressure (large undivided fields, urban and industrial areas)“ als einen ursächlichen Faktor für die Konzentration von Brombeerarten in entsprechenden Regionen der polnischen Karpaten, jedoch als negative Auswirkung auf die *Rubus*-Bestände. Eine solche Auffassung lässt sich beispielsweise im Ruhrgebiet nicht teilen,

hier wurden durch die Präsenz von vernachlässigten, unbearbeiteten und verbrachten Industrie-, Verkehrs- und Siedlungsflächen neue, scheinbar hinreichend günstige Lebensräume bereitgestellt, die vor allem in mittleren Sukzessionsstadien von einer Vielzahl an *Rubus*-Sippen besiedelt werden.

Derartige Besiedlungen sind als apophytisch zu betrachten, aber die Grenzen zu nicht-apophytischen Vorkommen sind fließend, eben schon allein aufgrund der problematischen Abgrenzung von natürlichen/naturnahen (oder primären, z. B. „Natur der ersten Art“ bei KOWARIK 1992, 2003b) und künstlichen Gehölzen (zu eindeutigeren Beispielen vgl. SUKOPP 2006, 2008). Bei Kartierungen hat eine derartige Status-Unterscheidung indessen bisher kaum eine Rolle gespielt – unabhängig davon, ob es sich um Brombeeren oder andere Sippen handelt. Aus der Perspektive der historischen Pflanzengeographie wäre eine Verwendung der kartierungsüblichen Statuskategorien jedoch tatsächlich möglich: Eine akolutophytisch vorgedrungene *Rubus*-Sippe in anthropogenen Rodungsflächen, die vorher im Betrachtungsraum nicht vorgekommen ist, ist gewiss hemerochor und dann meist eingebürgert (entweder archäophytisch oder neophytisch). Andererseits erscheint es kaum möglich, derartige Einbürgerungen einigermaßen sicher zu erkennen. Dazu kommt noch, dass das Auftreten von Sonderstandorten in der ursprünglichen, primären, als artenarm angenommenen Wald-Naturlandschaft hinsichtlich ihrer Zahl und Größe unterschätzt wird (vgl. MÜLLER-KROEHLING 2002). Wenn demgegenüber angenommen wird, dass es z. B. großflächige Moore gegeben hat, in deren Übergangsbereich zu den sie umgebenden Urwäldern ausgedehnte und für weitere Ausbreitungen hinreichend große Vorkommen von *Rubus*-Sippen vorhanden waren, dann haben die späteren Rodungen den vorhandenen Brombeeren nur größere Wuchsbereiche (also apophytische, nicht archäo- oder neophytische Standorte) geschaffen.

Verschleppungen treten bei *Rubus*-Arten häufiger auf als es gemeinhin bekannt ist (vgl. BIJLSMA & HAVEMAN 2007), bleiben allerdings oft als solche unbekannt oder zumindest unbewusst. OREDSSON (1998, 2002, 2004) hat sich als erster konkret mit Verschleppungen von Brombeerarten durch Holztransporte auseinandergesetzt. Holzlagerplätze an den Rändern von Wäldern entsprechen ökologisch Schlagfluren oder anderen Lichtungen und enthalten stets eine ausgeprägte *Rubus*-Flora. Liegen die Stäm-

me längere Zeit, dringen oft Brombeersprosse aus der Nachbarschaft zwischen die Stämme vor. Beim Abtransport werden diese abgerissen und mitgeführt. Ob sie beim Abladen dann anwachsen können, erscheint nach eigenen Pflanzversuchen mit verschieden lange aufbewahrten Sprosstücken ohne Bewässerung und Bodenkontakt zweifelhaft. Vielmehr scheinen es Früchte zu sein, die entweder direkt an den mitgeführten Sprosstücken noch reifen oder an den Stämmen kleben (abgefallene Früchte und/oder solche, die von Vögeln bei der Aufnahme als Nahrung bearbeitet wurden, eventuell auch nach Darmassage). Nachweise derartiger Vorkommen z. B. auf Sägewerksgebiete gelangen auch in Nordwestdeutschland. Häufiger mit größerer Raumwirkung werden Brombeersippen mit Pflanzgut verschleppt. Die Verschleppung mit Forstpflanzgut hat BULL (1997) hervorgehoben. In Baumschulen wachsende Brombeeren können so aus ihrem Ursprungsgebiet in viele andere Regionen verschleppt werden (belegt bei *Rubus sciocharis* und *R. fabrimontanus*, die aus dem holsteinischen Baumschulengebiet in viele Regionen Mitteleuropas verschleppt wurden, zu den Vorkommen im Herkunftsgebiet und ihrer Ausbreitung siehe MARTENSEN, PEDERSEN & WEBER 1983; auch *R. ulmifolius* wird auf diese Weise ausgebreitet, das Herkunftsgebiet der Vorkommen ist jedoch noch nicht ermittelt worden). Es ist oft schwierig, bei Hecken-Neuanlagen oder Pflanzungen an Straßen- und Autobahnrandern festzustellen, welche Brombeerarten dort ganz spontan aufgetreten sind und welche eingeschleppt wurden. Die Betrachtung von Gehölzpflanzungen in schmalen Beetstreifen in urban-industriellen Gebieten (z. B. Reihen von Nadelhölzern) ist in dieser Hinsicht aufschlussreicher, denn dort nach kurzer Zeit auftretende Brombeeren dürften in aller Regel eingeschleppt worden sein. Dies fällt besonders auf, wenn nemophile Arten auftreten (so wurde an derartigen Standorten nicht selten *R. pedemontanus* festgestellt, die derartige fast offene Stellen gewöhnlich meidet). Zweifellos handelt es sich dabei um apophytische, wenn nicht adventive Vorkommen. Letztlich ist die Trennung zwischen primären und künstlichen Standorten auch bei diesen Verhältnissen graduell und nicht immer eindeutig durchführbar.

Ebenso wie bei anderen Pflanzen (vgl. KEIL & LOOS 2002), ist bei *Rubus*-Sippen die Statuszugehörigkeit abhängig von den konkreten Vorkommen. So kann sich ein differenzierteres Bild als bisher ergeben. Isolierte Vorkommen einer sonst in einem konkreten Betrachtungsraum fehlenden Art sind stets ein Indiz für ein dort nicht vom Ur-

sprung her heimisches Vorkommen, allerdings ist die Einstufung als beispielsweise eingebürgertes adventives Vorkommen nicht leicht zu belegen, insbesondere wenn ein naturnaher Standort vorliegt. Die Gradualität zwischen heimisch und eingebürgert wird erst durchbrochen, wenn eine insgesamt neophytische Art betrachtet wird. So ist *Rubus armeniacus* als Neophyt (Ergasiophytophyt) bekannt, entsprechend sind ihre Vorkommen generell als nicht heimisch einzustufen. Ihre ausgeprägte Arealprogression und Invasivität zeigt allerdings, dass die Art zum Agriophyten geworden ist und damit einer heimischen Art in nichts nachsteht. Somit sind Statureinstufungen bei *Rubus*-Arten letztlich von rein historischem Interesse, da die Neuansiedlungen fast nie wirklich unbeständig sind, sondern nahezu immer Einbürgerungen bedingen, die letztlich zu agriophytischen Vorkommen führen. Zu den wenigen Ausnahmen zählen beispielsweise in Nordrhein-Westfalen die aus Nordamerika stammenden, aus Kultur verwilderten Neophyten *R. allegheniensis* und *R. canadensis*, die beide entweder autonom unbeständig sind oder rasch verdrängt werden, somit Epökophyten darstellen. Die bislang vorliegenden Beobachtungen deuten darauf hin, dass zumindest *R. canadensis* wirklich nur unbeständig auftritt.

Neben diesen Arten, die als Neophyten aus anderen Regionen (Ländern, Florengebiets) stammen, ist auch das Auftreten von Anökophyten zu beachten. *Rubus*-Sippen, die in der Kulturlandschaft entstanden sind, müssen als Anökophyten bewertet werden. In der Praxis ergeben sich allerdings auch hier enorme Schwierigkeiten, denn es lässt sich wirklich nur bei extrem jungen Sippen, die lediglich Standorte eines höheren Hemerobiegrades besiedeln, ihr anökophytischer Status nachweisen. Bei anderen Sippen, die sowohl an naturnahen als auch an stärker hemeroben Standorten vorkommen, ist durchaus teilweise anzunehmen, dass diese aus der Kulturlandschaft an primäre Standorte gelangt sein können und nicht ausschließlich in der umgekehrten Richtung. Als Anökophyten sind deshalb praktisch nur Sippen anzuerkennen, die ein sehr enges Areal aufweisen, in dem definitiv nur wenig naturnahe und polyhemerobe Standorte besiedelt werden; derartige Sippen werden aber seit WEBERS (1977) Arealstufen-Postulierung nicht von allen Autoren als Arten anerkannt (zur Problematik vgl. RICHARDS & al. 1996; diese wird bei LOOS 1999b, 2001 und 2005a ausführlich diskutiert, wo die Gründe für solche Vorbehalte als rein praktischen Zwecken dienend, normativ simplifizierend und damit nicht – wie für Naturwissenschaften grundlegend postuliert – intersubjektiv beleuchtet

werden, wodurch die Realität keine voll adäquate Widerspiegelung findet).

Auf das Gesamtareal bezogen, ist *Rubus laciniatus* ein echter Anökophyt, der vermutlich in England als Zufallsmutation von *R. nemoralis* ausgelesen (Details bei WEBER 1993), vermehrt und in vielen Ländern kultiviert wurde, dann aber überall auch zumindest lokal verwildert ist. In Mitteleuropa oder kleineren Betrachtungsräumen innerhalb dieses Gebietes können daher die verwilderten Vorkommen nicht als anökophytisch eingestuft werden: Zum einen, weil die Art hier nicht entstanden ist, zum anderen, weil sie hier als Ergasiophyt und Ergasiophytophyt einzustufen ist. Nebenbei sei bemerkt, dass sich *R. laciniatus* zwar einbürgert, aber (zumindest in Europa) keine Invasionstendenzen aufweist und auch ein etwaiger Status als Agriophyt zweifelhaft ist, da sie bei zunehmender Sukzession wenigstens bei einigen im Ruhrgebiet studierten Vorkommen nach und nach verschwindet.



Abb. 7: *Rubus keilianus* G. H. LOOS ined., ein Beispiel für eine lokal verbreitete Brombeerart (Arealstufe D oder E), die im westlichen Ruhrgebiet ausgesprochen häufig ist, aber bei Anwendung des Artkonzeptes der „WEBER-Schule“ nicht oder nur als Ausnahme taxonomisch behandelt werden dürfte. (Foto: Biologische Station Westliches Ruhrgebiet).

## 8. Batologische Arealstufen und die Abhängigkeit von Artkonzepten

Ein metatheoretisches Problem stellt die Entwicklung eines allgemeingültigen Artkonzeptes dar. In einem Aufsatz wurde ein eigenes taxonomisches „konsequentes“ Konzept postuliert (LOOS 1997b, 1999b), das auf alle, auch agamosperme Fälle uneingeschränkt anwendbar ist. In nahezu allen agamospermen Komplexen wurde in den modernen taxonomischen Bearbeitungen auf Artkonzepte zurückgegriffen. Die Kritik von Vertretern des Biologischen Artkonzeptes oder nahe stehender, anderer Konzepte, agame Komplexe mit sexuellen Sippen durcheinanderzuwürfeln, greift nicht, denn die von ihnen viel beschworenen Isolationsmechanismen sind nicht einheitlich und können kaum als Begründung dienen. Die bis heute gängig gelehrten Isolationsmechanismen, wie sie von ihrem begrifflichen Begründer DOBZHANSKY (insbesondere 1951 und 1970) zusammengestellt wurden, vermengen künstlich verschiedene Phänomene miteinander, die nicht in einen Kontext gestellt werden können (vgl. PATERSON 1993). Als präzygotische Isolationsmechanismen gelten Ökologische oder Habitat-Isolation, Saisonale oder zeitliche Isolation, sexuelle oder ethologische Isolation, mechanische Isolation, Isolation durch differente Bestäuber, gametische Isolation; postzygotische Mechanismen sind Hybrid-Lebensunfähigkeit, Hybridsterilität, Hybrid-„Breakdown“.

Ausnahmen vom agamospermen Artkonzept liegen in kleinen Komplexen (z. B. *Euphorbia dulcis* aggr., wo nach einer Zeit der Einstufung der Sippen als Arten nun diese in den gängigen Florenwerken als Unterarten aufgefasst werden) und besonders beim so genannten „mitteleuropäischen“ Konzept der *Hieracium*-Forschung (vgl. Diskussion bei SCHUHWERK 2002, die jedoch kein befriedigendes Ergebnis liefert, denn der „Informationsgehalt“ kann keiner wissenschaftlichen Klassifikation standhalten und ist subjektiv). Mittlerweile existieren mehrere Konzepte in Europa, die insbesondere die Untergattung *Pilosella* verschieden beurteilen (z. B. TYLER 2001). Auch in Deutschland gibt es mittlerweile Bemühungen um eine vermehrte Bewertung der Basiseinheiten als Arten (vgl. MÜLLER 2004; außerdem noch unpubl. Studien von W. Bomble, E. Patzke und Verf.).

Im Gegenzug proklamiert ERIKSEN (2000) in einem Aufsatz „simplification“ in der taxo-

nomischen Behandlung agamospermer Sippen, was einer Kapitulation aufgrund einer Furcht vor der Bewältigung der Masse gleichkommt, die nicht Leitbild einer wissenschaftlichen Inventarisierung sein kann. Komplexitätsreduktion kann nicht die Ausblendung eines Teils der Realität implizieren. Nachdem einige Autoren versuchen, in Anschluss an die „Weber-Schule“ die Wertigkeit agamospermer Sippen hinsichtlich der Größe der Verbreitungsgebiete festzulegen, so eine Schule der Erforschung der *Ranunculus auricomus*-Großgruppe (vgl. MELZHEIMER & LOHWASSER 1997, LOHWASSER 2001), wurde eine eigene Konzeption entwickelt (LOOS 2005b), die sich ausdrücklich auf Brombeeren bezieht, aber vom Prinzip her auch auf andere agamosperme Sippen ausweitbar ist. Im Folgenden seien die Ergebnisse dieser Studie referiert und diskutiert, auch weil dort der Zusammenhang zwischen Areallänge und taxonomischer Bewertung aufgelöst wird, gleichwohl die Arealstufen chorologisch interessant sein können.

Der Begriff „Wertigkeit“ impliziert naturgemäß a priori ein Werturteil über eine Sippe bzw. einen Biotypus, d.h. es wird vorausgesetzt, dass eine Ungleichheit hinsichtlich bestimmter Eigenschaften zwischen verschiedenen Biotypen besteht, die Aussagen über ihre taxonomische Relevanz ermöglicht. Eine solche Sichtweise ist jedoch inakzeptabel (Näheres s. bei LOOS 1997b, 1999b, 2001). Es steht außer Frage, dass jede Klassifizierung – und somit die gesamte Taxonomie – subjektiv ist und bestimmte Elemente als bedeutsamer hervorhebt als andere, so dass klar zwischen „maßgeblich“, „weniger bedeutend“ und „unbedeutend“ unterschieden wird. Auf der anderen Seite sollte naturwissenschaftliches Arbeiten, das sich mit intersubjektiven Gegenständen (Objekten) wie Pflanzen beschäftigt, weitestgehende Intersubjektivität (Objektivität) wahren und die notwendigen Klassifizierungen nicht a priori, sondern nach einem induktiven Erforschungsprozess treffen. Entsprechende Forschungen haben über die Jahrhunderte letztlich die genetische Kohärenz und Erbfestigkeit als maßgeblich für taxonomische Klassifizierungen ergeben. Die taxonomische Relevanz von Biotypen in agamospermen Gruppen (wie auch für die Vertreter aller anderen Fortpflanzungssysteme) hängt demnach ausschließlich davon ab, ob es sich um genotypisch erbkonstante oder instabile Biotypen handelt. Alle weitergehenden Klassifizierungen, die sich auf morphotypische Merkmale, Ökologie, Arealausdehnungen etc. beziehen, sind weitaus künstlicher und willkürlicher.

Weil die genotypisch zusammenhängenden Biotypen in der Realität als fassbare Intersubjekte wahrzunehmen sind, kann man auf diese Weise die Realität erfassen, klassifizieren und katalogisieren. Setzt man eine Grenze ab einer bestimmten Areallänge, blendet man einen (bei *Rubus* vielleicht mehrfach größeren) Teil der Realität aus oder verzichtet zumindest auf eine Katalogisierung. Eine wissenschaftlich anzustrebende Komplexitätsreduktion wird so nicht erreicht; im Gegenteil, man hat einen großen Abschnitt der Realität einfach unbearbeitet beiseite gelegt. Der wissenschaftliche Anspruch nach einer Abbildung der Wirklichkeit wird so ad absurdum geführt und ausschließlich zweckgerichteten Absichten preisgegeben. Für die wissenschaftliche Arbeit ist maßgeblich, eine möglichst lückenlose analytische Bestandsaufnahme durchzuführen – und dabei spielt es keine Rolle, wie viele Taxa schließlich unterschieden werden müssen. Gleichzeitig hat die Wissenschaft dafür Sorge zu tragen, dass ihre Ergebnisse nachvollziehbar sind. Es kann jedoch dem Anwender keine „mundgerechte“ Version präsentiert werden. Wenn 2000 Taxa unterschieden werden müssen und die Aufgabe besteht, diese zu erkennen, dann kann ihm niemand die Aufgabe abnehmen, sich persönlich in die Materie so einzuarbeiten, dass er dazu in der Lage ist. Die wissenschaftliche Arbeit hat dafür allerdings die Rahmenbedingungen zu setzen (vgl. LOOS 1999b). Für den angewandten naturschutzfachlichen Bereich hätte eine Ausblendung der kleinräumig verbreiteten Sippen zudem zur Folge, dass ein Teil der Organismenwelt, die es insgesamt in ihrer genetischen und taxonomischen Diversität zu erhalten gilt, als unbedeutend verworfen und somit für den Naturschutz nicht greifbar gemacht wird – im Gegenteil: Mit dem taxonomischen Wert wird ihnen sogar ein naturschutzfachlicher Wert abgesprochen. Damit liegt ein Verstoß gegen das Abkommen über die Biologische Vielfalt vor, bei dem es um die Erhaltung der realen, intersubjektiv vorhandenen, konzeptunabhängigen Biodiversität in allen Dimensionen geht (vgl. SECRETARIAT OF THE CONVENTION ON BIOLOGICAL DIVERSITY 2001-2004).

Die Artkonzeption der batologischen Schule von H. E. Weber hängt ganz von Arealstufen ab und orientiert sich an Vorgängersystemen (ausführlich bei LOOS 2005b). Das ursprüngliche System von WEBER (1977) war vierstufig:

A. **Weit verbreitete Arten**, „deren Areal zum Beispiel ganz Mitteleuropa oder West- und Mitteleuropa bis hin zum größten Teil der von Brombeeren überhaupt besiedelten

Region Europas umfasst. Der Arealdurchmesser (Luftlinie) beträgt meist weit über 500 km bis über 1000 km“ (WEBER 1977: 172).

- B. **Regionalarten:** „Ihr Gebiet umfaßt einzelne Länder (z. B. den Bereich West-Niedersachsen, Nord-Westfalen und Niederlande) oder auch nur Teilgebiete davon. Der Arealdurchmesser beträgt ca. 50-250 km“ (WEBER l. c.). Bei WEBER (1985: 28) wird die Untergrenze bei 20 km angesetzt, allerdings bleibt er in späteren Arbeiten bei der 50 km-Untergrenze.
- C. **Lokalsippen** (anfangs sprach WEBER noch von „Lokalarten“, zwischenzeitlich von „lokal verbreiteten Biotypen“): Arealdurchmesser unter 20 km.
- D. **Singuläre Biotypen** (anfangs als „Individualarten“ – im Original auch in Anführungszeichen): Unstabilisierte Primärhybriden und deren Spaltungsprodukte, die jeweils nur in einem einzigen Individuum oder einem daraus vegetativ vermehrten Bestand vorkommen. Hierzu gehören aber auch erbefeste, jedoch nur in einem einzigen Strauch vorkommende Sippen, die sich höchstens vegetativ vermehren.

WEBER (2002) hat sein Konzept modifiziert und unterscheidet ab diesem Zeitpunkt:

**Singuläre Biotypen:** Arealdurchmesser ca. 2-10 (-100) m

**Lokalsippen:** Arealdurchmesser < 20 km

**Lokalsippen mit schwacher bis starker Tendenz zu regionaler Verbreitung:**

Arealdurchmesser mit Übergängen bis 50 km

**Regionalsippen:** Arealdurchmesser 50-250 km

**Regionalsippen mit schwacher bis starker Tendenz zu weiter Verbreitung:**

Arealdurchmesser mit Übergängen bis 500 km

**Weit verbreitete Sippen:** Arealdurchmesser: > 500 km

Singuläre Biotypen und Lokalsippen werden für eine Behandlung als Arten kategorisch ausgeschlossen, jedoch Lokalsippen mit Tendenz zu regionaler Verbreitung gesteht er nun „ausnahmsweise“ den Artrang zu (z. B. bei besonderer Häufigkeit, WEBER 2002). Die Übergangsbereiche beläßt er, – ähnlich wie von HOLUB (1992) und ZIELINSKI (2004) gefordert – um eine allzu starre Abgrenzung der Stufen zu vermeiden.

Für ein wissenschaftliches Artkonzept bringt die Exkludierung der lokal verbreiteten Sip-

pen nichts; sie hilft nicht bei der Erlangung von Kenntnissen über die Gesamtflora und ist naturschutzfachlich kontraproduktiv. Deshalb finden diese Sippen im eigenen Konzept volle Berücksichtigung.

Arealstufensystem und Artkonzept sind daher zu trennen. Die Arealstufen sind jedoch schon von pflanzengeographischem Interesse, z. B. was das Alter der Sippen anbetrifft und vor allem zur Aufstellung und Analyse von Arealtypen und deshalb verlangen sie eine Modifikation. Folgende Änderungen erweisen sich als notwendig:

1. Die von WEBER unscharf belassenen Übergangsräume können deutlicher abgegrenzt werden, da offensichtlich kaum Sippen existieren, bei denen die Zuordnung problematisch erscheint. Eine gewisse Flexibilität im Übergangsbereich sollte gleichwohl dem jeweiligen Bearbeiter bewusst sein.
2. Da ein Areal kein geometrisches Gebilde ist und wenigstens z. T. auch keine unidirektionale Längenausdehnung aufweist, erscheint der weithin gebräuchliche Terminus „Arealdurchmesser“ ungünstig gewählt; besser erscheint der Begriff „Areallänge“.
3. „Lokalsippen mit Tendenz zu regionaler Verbreitung“ werden als „Kleinregionalarten“ durchgehend als vollwertige Arten berücksichtigt.
4. Die interne Struktur eines Areals sollte berücksichtigt werden. Da das Arealbild jeder Art anders aussieht und in den meisten Fällen mit einer Veränderung des Arealbildes gerechnet werden muss, sobald sich der Erfassungsgrad erhöht, erscheint zunächst die Aufstellung zweier Unterkategorien für jede Arealstufe bis hin zur 5 km-Grenze sinnvoll: Arten, die ein  $\pm$  geschlossenes Verbreitungsgebiet besitzen (dieses kann auch in mehrere Teilareale aufgeteilt sein) auf der einen Seite, andererseits Arten, die ein weithin disjunktes Areal aufweisen. Je nach Auffassung existieren freilich alle Übergänge zwischen diesen beiden Idealtypen, weshalb die Unterkategorien fakultativ bleiben. Disjunktionen und andere Phänomene zeigen bestimmte Ausbreitungswege und ökologische Verhaltensweisen auf, weshalb ihre Festschreibung wiederum von hohem chorologischem Forschungsinteresse ist.
5. Die Einbeziehung von Lokalsippen (mit Areallängen  $< 20$  km) als vollwertige Arten zeigt (nach Untersuchungen in Nordrhein-Westfalen), dass innerhalb dieser Kategorie drei eigenständige Arealstufen unterschieden werden können, die hinsichtlich der Sip-

penareale ähnlich gut abgegrenzt sind wie z. B. weit verbreitete gegen Regionalarten. Über eine Artwertigkeit sagen sie nichts aus.

Das System umfasst nun insgesamt neun Arealstufen:

**A Weit verbreitete Arten** (Areallänge: > 500 km)

Ag Weit verbreitete Arten mit ± geschlossenem Hauptareal

Ad Weit verbreitete Arten mit disjunktem Areal

**B Überregionalarten** (Areallänge: 250-500 km)

Bg Überregionalarten mit ± geschlossenem Hauptareal

Bd Überregionalarten mit disjunktem Areal

**C Regionalarten** (Areallänge: 50-250 km)

Cg Regionalarten mit ± geschlossenem Hauptareal

Cd Regionalarten mit disjunktem Areal

**D Kleinregionalarten** (Areallänge: 20-50 km)

Dg Kleinregionalarten mit ± geschlossenem Hauptareal

Dd Kleinregionalarten mit disjunktem Areal

**E Lokalarten** (Areallänge: 5-20 km)

Eg Lokalarten mit ± geschlossenem Hauptareal

Ed Lokalarten mit disjunktem Areal

**F Kleinlokalarten** (Areallänge: 1-5 km)

**G Punktarten** (Areallänge: < 1 km)

**H Singuläre Biotypen** (unstabilisierte Primärhybriden und deren Spaltungsprodukte, die deshalb jeweils ausschließlich in einem einzigen Individuum oder einem daraus vegetativ vermehrten Bestand vorliegen; sowie erbefeste, jedoch nur in einem einzigen Strauch vorkommende Sippen, die sich allenfalls bereits vegetativ vermehrt haben)

I **Para-heterophyletische Sammelgruppen** (Komplexe weitestgehend isophäner singulärer Biotypen, „Pseudotaxa“)

Das taxonomische System endet im Prinzip mit der Stufe G (Punktarten). Die Benennung von Biotypenkomplexen der Stufe I ist zwar der gewöhnlichen binären Nomenklatur analog, die dahinter stehenden Gruppen sind jedoch heterophyletische Aggregate und damit keine echten Taxa. Bei der Stufe H (singuläre Biotypen) handelt es sich zumindest bei den unstabilisierten Typen um Nothotaxa, die theoretisch ähnlich binär und mit Kreuzzeichen benannt werden könnten wie Hybriden anderer Pflanzengruppen. In beinahe allen Fällen lassen sich jedoch die Elternarten nicht (eindeutig) erkennen, so dass eine derartige Benennung nicht möglich ist. Bei auffälligeren singulären Biotypen oder solchen, bei denen man Stabilität vermutet, bietet es sich an, diese nach der Lokalität mit einem deutschen Namen zu belegen (zur Praxis vgl. LOOS 2001).

Singuläre Biotypen sind oft nicht klar von Punktarten zu unterscheiden, insbesondere wenn der Bestand eines singulären Biotypus, der sich vegetativ vermehrt hat, z. B. durch Eingriffe am Wuchsort aufgetrennt wurde, mehrere Sträucher entstehen und eine Punktart vortäuschen. Wie dieses Problem gelöst werden kann, bleibt derzeit noch zweifelhaft. Als Grundprinzip gilt hier: Im Zweifelsfall gegen die Einstufung als Art (das gilt ebenfalls für das bei WEBER 2002: 182 angeführte Beispiel von jeweils einem Strauch an zwei gegenüber liegenden Straßenrändern). Möglicherweise bleiben Punktarten auf diese Weise bei der Erfassung unterrepräsentiert. Aus naturschutzfachlicher Sicht sind singuläre Biotypen aber bei einer Gefährdungsanalyse ebenso wenig auszuschließen wie Punktarten und alle anderen Arealstufen (Näheres siehe bei LOOS, KEIL & ODPARLIK, in Vorb.).

Bislang liegt noch keine annähernd vollständige Übersicht der Vertreter der Stufen D bis G in einer etwas größeren Region vor, für das mittlere Westfalen ist eine solche jedoch in Vorbereitung. Von den bei LOOS (2001) dargestellten 53 lokal verbreiteten Arten sind 11 Kleinregionalarten (von denen zum Zeitpunkt der Abfassung des vorliegenden Aufsatzes jedoch mindestens 4 schon wieder in höher stehende Arealstufen eingeordnet werden können), 8 Lokalarten, 24 Kleinlokalarten und 10 Punktarten. Ob diese zufälligen Werte ein repräsentatives Verhältnis widerspiegeln, bleibt weiteren Studien vorbehalten. Exemplarische Arten mit den Arealstufen D bis G im Kartierungsraum mittleres Westfa-

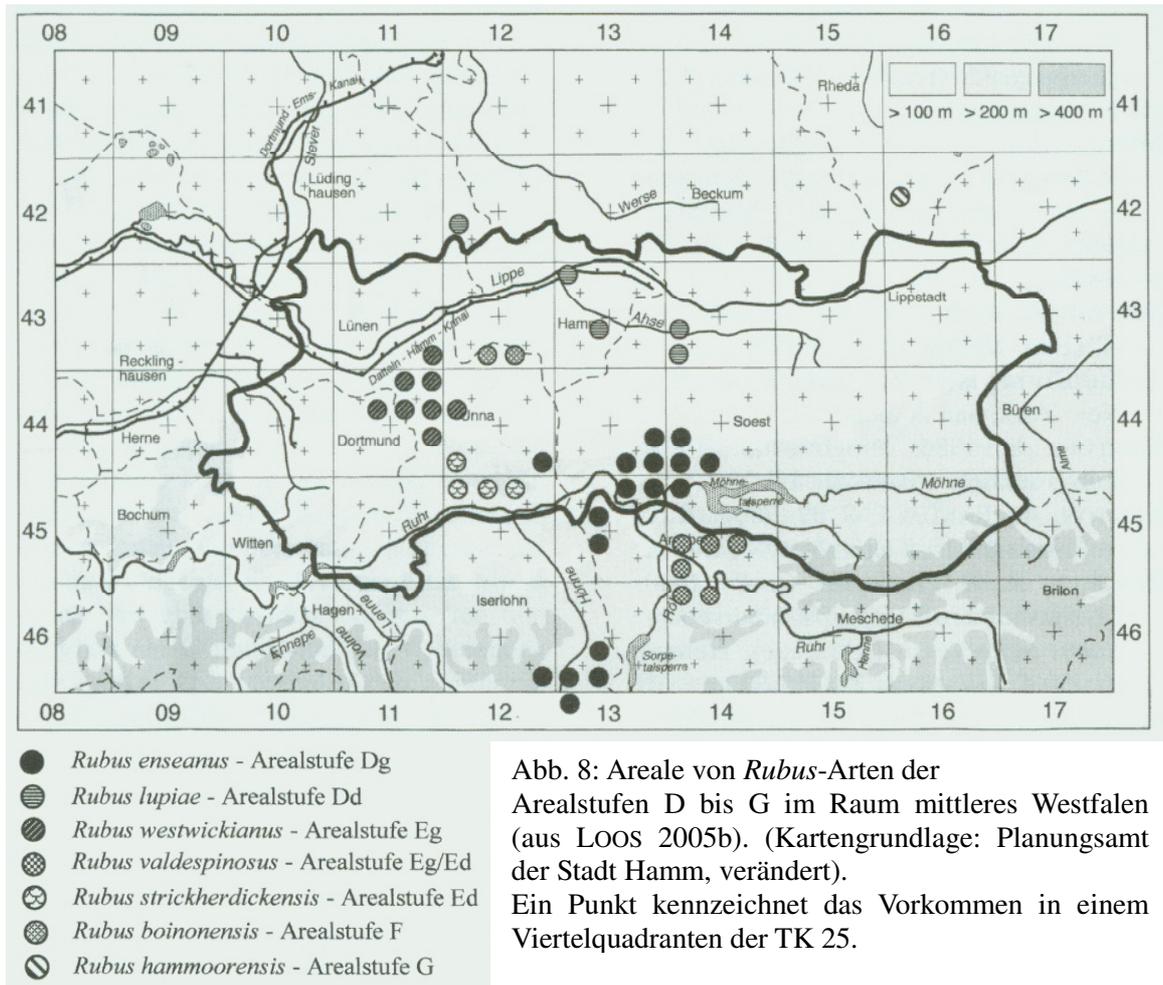


Abb. 8: Areale von *Rubus*-Arten der Arealstufen D bis G im Raum mittleres Westfalen (aus LOOS 2005b). (Kartengrundlage: Planungsamt der Stadt Hamm, verändert). Ein Punkt kennzeichnet das Vorkommen in einem Viertelquadranten der TK 25.

len zeigt Abb. 8. *Rubus enseanus* als Art der Stufe Dg besitzt neben einigen isolierten Beständen (die sich jedoch nur z. T. aus dem Kartenbild ersehen lassen) zwei verschieden große Schwerpunktorkommen, die beide als geschlossene Teilareale zu betrachten sind. *R. lupiae* hingegen ist ein instruktives Beispiel für die Stufe Dd: Die Vorkommen liegen bei einer Gesamt-Areallänge von etwa 28 km relativ weit auseinander und sind vor Ort wenig ausgedehnt. Ein auffällig geschlossenes Areal mit vielerorts großen Beständen weist die Lokalart *R. westwickianus* auf. Ein geschlossenes Verbreitungsgebiet besitzt nach dem Kartenbild scheinbar auch *R. strickherdickensis*. Trotzdem wird die Art hier in die Stufe Ed gestellt. Obwohl die Vorkommen in vier nebeneinander liegenden Viertelquadranten (Areallänge etwa 6 km) liegen, sind die Bestände relativ klein und liegen räumlich weit auseinander; hier täuscht das undifferenzierte Punktraster der Messtischblatt-Kartierungsgrundlage eine Geschlossenheit vor, die so nicht die Realität widerspiegelt. Ein ähnlicher Fall ist *R. valdespinosus*, welcher jedoch tatsächlich an zwei nahe beieinander liegenden Wuchsorten eine größere Ausdehnung aufweist, die man als

geschlossenes Teilareal auslegen könnte (deshalb bleibt die Einstufung unsicher bei Eg/Ed oder einfach nur E). Bei Arten der Stufen F und G ist eine Unterteilung kaum noch durchführbar, es sei denn, es treten extreme Massenbestände der jeweiligen Sippen auf oder die Vorkommen sind auffällig klein. *R. boinonensis* weist ein Areal von ca. 3 km Länge auf, innerhalb dessen zwei Großbestände auftreten. In einem Waldgebiet am Westrand des Areals ist die Art aber ebenfalls nicht selten und lediglich am Ostrand sind die Vorkommen sehr klein, aber dafür finden sich mehrere in räumlicher Nähe zueinander. *R. hammoorensis* wurde bisher nur in einem Gebiet im Umkreis von einigen hundert Metern gefunden, wobei aber zwischen einzelnen Beständen ein hinreichend großer Abstand besteht, der diese Punktart auch räumlich von einem vegetativ ausufernden Singulären Biotypen eindeutig trennen lässt.

## 9. Progressive Arealdynamik und Invasivität bei Brombeeren

Die starke Zunahme von Brombeeren betrifft in erster Linie die Biotope, in denen sie generell schon vorhanden sind. Insbesondere in Wäldern haben sie sich zwar zunächst überwiegend an gestörten Standorten ausgebreitet, inzwischen werden jedoch auch naturnähere Bereiche besiedelt. Während andere Nährstoffzeiger wie *Urtica dioica* sich zwar auch in die Wälder hinein ausgebreitet haben, aber an manchen Standorten ausfallen oder seltener werden (insbesondere mit zunehmendem Schatten), sind es besonders nemophile *Rubus*-Arten, die sich oft flächenhaft in Waldgebieten vermehrt haben und vermehren. SCHREINER (1999) konstatiert, dass eine Ausbreitung nicht nur auf Freiflächen, sondern auch unter Kronenschirmen stattfindet. Entsprechend wird die Brombeerexpansion in für Naturverjüngung und natürliche Waldentwicklung vorgesehenen Flächen nicht ohne Sorge gesehen (z. B. BARTEN 1997, SCHREINER 1999, 2001). Die Präsenz von Brombeeren an und im Umfeld von Waldwegen sowohl rezent als auch in der Diasporenbank des Bodens wird z. B. aus den Ergebnissen bei EBRECHT (2005) deutlich, obwohl dort nicht analysiert. Waldwege bieten auch thamnophilen Arten Möglichkeiten, in Waldbereiche vorzudringen, sofern nicht ohnehin größere offene Flächen wie Schlagfluren vorhanden sind. Räumliche Unterschiede in der Wiederbesiedlung vegetationsfreier Flächen gibt es allerdings in den Mittelgebirgen. Im Hochharz beispielsweise spielen Brombeeren überhaupt keine, die Himbeere eine eher untergeordnete Rolle (KARSTE, SCHUBERT & WEGENER 2003). Im Süderbergland sind Brombeeren und Himbeeren bedeutende und schnelle Wiederbesiedler, die erstgenannten je nach Art sogar bei verschiedenen Bodenreaktionen (so vor allem *Rubus rudis* auf kalkreichen Böden). Allerdings dünnen mit zunehmender Höhenlage im Hochsauerland Brombeeren auch immer mehr aus; in der montanen Stufe ist *Rubus idaeus* aber durchaus bedeutend.

Die rasche Ausbreitungsfähigkeit von Brombeeren basiert auf einer effektiven zweifachen Vermehrungsstrategie, nämlich durch Fruchtbildung einerseits und klonalem vegetativem Wuchs andererseits (JENNINGS 1988). Da die Fruchtbildung im Falle agamospermer Arten ebenfalls eine klonale Vermehrung darstellt, lässt sich auch von „doppelter Klonbildung“ sprechen. Die starke vegetative Ausbreitung spielt jedoch – neben der vor allem für die Fernausbreitung dienlichen Verbringung der Früchte durch

Tiere – im Nahraum die wichtigste Rolle. Auch werden durch das klonale vegetative Wachstum (zur Bedeutung und Typisierung von vegetativer Klonierung vgl. u. a. GATSUK & al. 1980, CRAWLEY 1990, DE KROON & VAN GROENENDAEL 1997, OBORNY 2006) relativ rasch kompakte, in sich geschlossen wirkende Bestände aufgebaut und andererseits greifen diese nicht minder schnell in die Umgebung über, da Schösslinge unter optimaler Nährstoffversorgung relativ schnell wachsen (vgl. kompilierte Daten zu *R. armeniacus* bei CAPLAN & YEAKLEY 2006). Nach dem Absterben der Blütenzweige im zweiten (oder dritten) Jahr ist durch das Einwurzeln der vorjährigen Schösslingsspitzen der neue Bestand etwas vom alten, abgestorbenen verlagert, so dass ein „central die-back“-Effekt eintritt (zum Begriff vgl. ADACHI, TERASHIMA & TAKAHASHI 1996, WAN & SOSEBEE 2000). Dieser wird mit zunehmendem Bestandswachstum jedoch undeutlicher, weil junge Schösslinge sich potenziell in alle Richtungen ausbreiten (PANCER-KOTEJA, SZWAGRZYK & BODZIARCZYK 1998) und so auch in die Bereiche abgestorbener Pflanzenteile zurückkehren (z. B. bei OPPENHEIMER 2006 für *R. armeniacus* belegt). Bei der Populationsentwicklung von Brombeeren ergeben sich so spezifische demographische Muster (vgl. LAMBRECHT-MCDOWELL & RADOSEVICH 2005).

Bei einer derartigen Betrachtung der Ramet-Entwicklung darf nicht übersehen werden, dass Brombeeren insgesamt fakultativ agamosperm sind, also die Genets auch eine Rolle spielen können. Arealdynamik gilt generell als abhängig von Evolution, dabei im vorliegenden Fall von Agamospermen-spezifischen Sippenbildungstypen (vgl. ASKER & JERLING 1992, RICHARDS 1997, HÖRANDL & al. 2007). Asexualität (Apomixis, inklusive Agamospermie) wird als einer von drei Extremausprägungen der Reproduktion (RICHARDS 1996, 1997, DURKA 2002) betrachtet, wobei die Hybridisierung bei einigen agamospermen Gruppen von herausragender Bedeutung für die weitere Evolution ist (vgl. PAUN, STUESSY & HÖRANDL 2006). Klonale Populationen können bei exzessiver vegetativer Vermehrung eines Klons bei solchen teilsexuellen Sippen oder Biotypen wenigstens zu Gendriften führen (EPPERSON 2000). Insgesamt ist aber bei Brombeeren wenig bekannt über etwaige mutative Veränderungen, die in anderen Pflanzensippen für Invasionsvorgänge eine Voraussetzung sein könnten (vgl. sehr differenziert bei BOSSDORF & al. 2005). Inwiefern die Aussage, dass eine ökologische Artbildung ein invasiver Prozess ist, der dann erst beginnt, wenn Kolonisten das genetische Repertoire

besitzen, um in neuen Biotopen zu überleben (LEVIN 2004), auf Brombeeren übertragbar ist, bleibt festzustellen. Ökologische Artbildung in Abhängigkeit von Ausbreitungsvorgängen konnte jedenfalls bei den dezidierten Studien im mittleren Westfalen und Ruhrgebiet nicht ansatzweise beobachtet werden, wenn auch nur die phänotypische Ebene betrachtet wurde. Tatsächlich sind die urban-industriellen Biotope wie auch die sekundären Wälder und Forsten ökologisch den Ursprungshabitaten der Brombeerarten vergleichbar.

Untersuchungen an *Rubus armeniacus* und *R. bifrons* ergaben, dass geringe genetische Diversität zwischen und innerhalb einer Saatherkunft auftritt, aber gelegentliche Sexualität die genetische Variation wiederum erhöht (vgl. KOLLMANN, STEINGER & ROY 2000). Auch wenn in der Regel Klone große Flächen vegetativ überziehen, kann genetische Variabilität für die Durchsetzung eines Klons eine Rolle spielen, besonders bei überwiegend sexuellen Populationen. So konnten GAZDA & al. (2007) bei dem heterophyletischen Komplex („Pseudotaxon“) *R. hirtus* s. lat., der vornehmlich wenig stabile, aufspaltende und demzufolge rezent hybridogene Biotypen umfasst, eine hohe genetische Variabilität an einem Ort nachweisen. Unter diesen kann sich endogen durch Heterosiseffekte, exogen z. B. durch einen zeitlich determinierten Konkurrenzvorteil (vgl. LOOS 2002) oder andere Faktoren ein Klon etablieren und stärker ausbreiten als andere (PANCER-KOTEJA, SZWAGRZYK & BODZIARCZYK 1998, AMSELLEM & al. 2000), auch wenn es sich nur um einen singulären Biotypus handelt, der genetisch nicht stabil ist und die genetische Fitness nur eine untergeordnete Rolle spielt. Ein dominanter Klon kann auf die koexistierenden Biotypen und Sippen vielfältige Einflüsse ausüben, nicht zuletzt sie gänzlich verdrängen (vgl. JENNINGS 1988).

Der sich örtlich vollziehenden vegetativen Ausbreitung – ob nun mit oder ohne genotypische Bedingtheit oder Auswirkungen – mit Verdichtung und Ausweitung einer Population im Nahraum steht die Fernausbreitung gegenüber, die auf natürlichem Weg durch Zoochorie bewirkt wird. Insbesondere Vögel sind bedeutende Diasporenvektoren und können durch lange Non-Stop-Flüge zu einer disjunkten Arealausweitung führen (vgl. WEBER 1987). Tiere sorgen jedoch auch im Nahraum für eine weitere Ausbreitung – neben einer gewissen Autochorie, wobei die Früchte in den Bestand oder in Bereiche un-

mittelbar daneben hineinfallen können (dies wurde öfters bei *Rubus armeniacus*, *R. elegantispinosus* und *R. divaricatus* bei Dauerbeobachtungen über mehrere Jahre selbst beobachtet). Durch das komplexe Zusammenwirken der zunächst lokalen Ausdehnung Ursprungsbestandes mit von dem Ursprungsbestand durch Zoo- oder Autochorie benachbart angesiedelten Pflanzen mit vegetativer Vermehrung (Zusammenwachsen der einzelnen Bestände bzw. Individuen oder Ramets) ergeben sich auf diese Weise ausgedehnte, dichte Dickichte, die durch die genannten Vermehrungsvorgänge eine immer stärkere Ausdehnung erfahren. Dazu muss die betreffende Sippe bzw. der Biotyp konkurrenzstark sein und darf auf keine räumliche Barriere stoßen (große Bedeutung der lokalen Gegebenheiten und Interaktionen, vgl. MURRELL 2006). Auf diese Weise kann eine Brombeere sehr leicht zur Invasivität neigen. In nicht saturierten Habitaten bzw. nicht maturierten Sukzessionsgesellschaften ist die Invasivität am höchsten. Deshalb kann sich die zudem konkurrenzkräftigste Art *R. armeniacus* vor allem in urban-industriellen Gebieten, aber neuerdings auch immer mehr in freier Landschaft invasiv ausdehnen. Ähnliche Tendenzen ergeben sich bei *R. ulmifolius*, die in Gehölzstreifen an Autobahnen und Straßen optimale Bedingungen findet und sich kilometerweit zusammenhängend ausbreiten kann (vgl. LOOS 2002). Noch stärker erfolgt eine Einnischung und Invasion in ehemals isolierte Ökosysteme, die gegenüber hemerochoren Sippen keine Abwehrmechanismen entwickelt haben (z. B. der in Australien eingeschleppte *R. anglocandicans*, der dort viel häufiger ist und in dichteren Beständen vorkommt als in seiner Heimat Großbritannien, vgl. EVANS & WEBER 2003). Mehrere Brombeerarten sind als Kolonisten und invasive Sippen in Gebieten weit von deren natürlichen Arealen entfernt erkannt worden (vgl. NEWTON & EARL 2004).

Invasivität gilt aus naturschutzfachlicher Sicht als ein etwas unglücklicher Begriff, weil damit allgemein eine „gewaltsame Eroberung“ verbunden wird und das Nischenkonzept so außen vor bleibt; der Terminus hat sich aber inzwischen durchgesetzt, auch in Mitteleuropa, obwohl hier kein besonders empfindliches, ehemals weitgehend abgeschlossenes Ökosystem vorhanden ist. Invasivität wird in der meinungsprägenden Literatur als ultimative Steigerungsform von eingebürgert aufgefasst (PYŠEK & RICHARDSON 2006), bei dem die einzelnen „Naturalisierungs“-Schritte einem Einbürgerungs-Invasions-Kontinuum-Konzept folgen, d. h. einer Überwindung von Barrieren, um den jeweils höheren Einbürgerungsstatus zu erreichen (PYŠEK & RICHARD-

SON 2006, RICHARDSON & PYŠEK 2006). Der Naturalisierungsprozess soll sich über einen langen Zeitraum vollziehen (vgl. CALEY, GROVES & BARKER 2008), wobei eine solche Quantifizierung sehr schwierig ist und Einzelfallbetrachtungen verlangt. Definitiv werden als invasiv solche Taxa (und Biotypen) aufgefasst, die eine gewisse Menge an reproduktionsfähigen Nachkommen, oft in sehr großer Individuenzahl, erzeugen und diese in deutlichen räumlichen Abständen von den Ursprungspflanzen oder -beständen aufzufinden sind, wobei sie ein Potenzial aufweisen, sich über einen größeren Raum auszudehnen (RICHARDSON & al. 2000). Dass einige Biotope gegenüber Invasionen resistent seien, wurde bei CHYTRY & al. (2008) erläutert. Dabei handelt es sich durchaus nicht nur um natürliche oder naturnahe Lebensräume, denn das angegebene trockene und nasse Grünland ist in Mitteleuropa überwiegend sekundär. Die These von CHYTRY & al. (l. c.), dass sommergrüne Laubwälder invasionsresistent seien, ist allerdings zweifelhaft, wenn Brombeeren herangezogen werden und der Invasionsbegriff nicht auf Neophyten bzw. Hemerochoren allgemein beschränkt bleibt. Aber auch der Neophyt *Rubus armeniacus* dringt in einige Waldtypen ein, die unter dem Begriff „sommergrüne Laubwälder“ firmieren. So ist eine genauere Definition anhand der Waldgesellschaften von Nöten. Die Armenische Brombeere dürfte inzwischen zumindest lokal als Agriophyt zu bewerten sein und widerläuft der Einschätzung von ZERBE (2007), dass bei einer Entwicklung von anthropogenen zu naturnahen Gehölzbeständen die Neophyten wieder zurückgehen. Bemerkenswerterweise fehlt eben diese Art in der Auflistung ZERBES, obwohl sie beispielsweise in den Wäldern des Rhein-Ruhrgebietes eine beträchtliche Rolle spielt.

Der Umgang mit der invasiven Art *R. armeniacus* ist eine große Frage, denn sie neigt auf Naturschutzflächen zu erheblicher Massenausbreitung (LOOS & KEIL 2006). Wenige gebietsfremde Arten haben negative Auswirkungen auf die Schutzgüter des Naturschutzes, dabei gilt als direkte Gefahr aus naturschutzfachlicher Sicht die Konkurrenz um Lebensraum und Ressourcen (vgl. KLINGENSTEIN, EBERHARDT & KORNACKER 2003). Diesbezüglich ist die Armenische Brombeere genauso wie andere invasive Arten als Ausdruck der heutigen Kulturlandschaft(en), der „Kulturlandschaften der beschleunigten Gesellschaft“ (zum Begriff vgl. ausführlich DETTMAR 2007), aufzufassen und schon allein aufgrund ihrer Biomasse nicht mehr grundsätzlich zurückzudrängen. Ähnlich wie bei anderen invasiven Arten kann eine Beseitigung daher

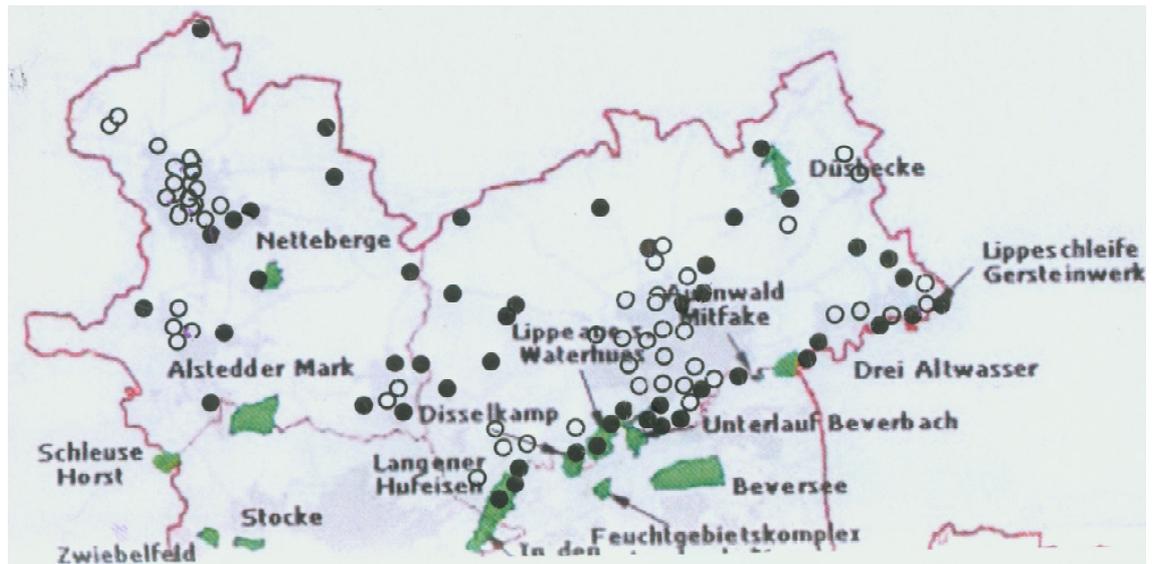


Abb. 9: Ausbreitung von *Rubus armeniacus* am ländlich geprägten Ostrand des Ruhrgebietes (Stadtgebiete von Selm und Werne, Kreis Unna). (Kartengrundlage: Biologische Station Kreis Unna).

Offene Kreise: Nachweise von *Rubus armeniacus* vor 2000; Punkte: Zusätzliche Nachweise ab 2000. In Grün sind die Betreuungsgebiete der Biologischen Station Kreis Unna (Naturschutzgebiete) dargestellt, die insgesamt einen relativ bis stark ausgeprägten naturnahen Charakter aufweisen. Auffällig ist die starke Zunahme in der Werner Lippeaue (rechtes Stadtgebiet, an der südlichen Stadtgrenze). Die mit hoher Punktdichte ausgewiesenen, bereits vor 2000 bekannten Vorkommen liegen in den Siedlungsbereichen.

nur im lokalen begründeten Einzelfall befürwortet werden. Das Auftreten von *R. armeniacus* ist wesentlich abhängig von Licht, während andere Ökofaktoren wie Wasserversorgung und Nährstoffverfügbarkeit zweitrangig sind und für einen ausufernden Wuchs nur geringe reduzierende Wirkung haben (CAPLAN & YEAKLEY 2006). In Konkurrenzsituationen bezüglich Wasser, Stickstoff und Licht erweist sich die Art als sehr effektiv (vgl. FOTELLI & al. 2005 und dort zitierte, vorhergehende Arbeiten) und passt daher optimal in die heutigen, durch Nährstoffanreicherung geprägten Kulturlandschaftstypen (vgl. auch Abb. 9).

OKLEJEWICZ (2006: 65) benennt als brombeerartenreiche Räume solche, in denen menschliche Aktivitäten und Einflüsse ausgeprägt sind: „... where such activity is clearly apparent and where the landscape consists of fragmented woods divided by many roads, small meadows and fields, and scattered settlements“. Große ungeteilte Felder, urban-industrielle Gebiete, Flurbereinigung, Rodungsaktivitäten, aber auch große naturnahe Waldgebiete sollen hingegen einen Rückgang der *Rubus*-Sippendiversität bewirken. Das

Ruhrgebiet vermittelt hingegen einen anderen Eindruck: Hier sind es insbesondere die gebüschreichen Brachflächen mit allen Typen von Sukzessionsstadien und sonst vernachlässigte Flächen, welche die *Rubus*-Diversität fördern. Zwar ist *R. armeniacus* hier die weithin dominierende Art (vgl. auch KEIL & LOOS 2004), die Brachen bieten jedoch apophytischen Vorkommen von bis zu 20 verschiedenen Arten auf einer Fläche einen Lebensraum (nach eigenen Untersuchungen). Diese Besiedlung ist aufgrund der Vergleichbarkeit der Sukzessionsstadien mit ähnlichen oder sogar nahezu entsprechenden, von Brombeeren bewohnten Biotopstrukturen in der freien Landschaft möglich, wodurch das ökologische Potenzial (im Sinne von GOTTSCHLICH 2002) betreffender Arten im Optimum ausgeschöpft werden kann. Neben *R. armeniacus* ist dann meist als einzige weitere neophytische (nicht apophytische) Art *R. laciniatus* zu nennen (außerdem sehr selten *R. ulmifolius*). Allerdings treten im Einzelfall auch sonst im Betrachtungsraum fehlende Arten mit neophytischen Vorkommen auf (z. B. *R. bifrons*, der im Ruhrgebiet auf einer Zechenbrache gefunden wurde, sonst aber fehlt), die in einem größeren Raum bzw. wenigstens in Deutschland insgesamt als indigen eingestuft werden.

Nachzutragen ist, dass in der Gründerzeitlichen Blockbebauung Leipzigs Brombeeren durchaus nicht selten (sechsthöufiger Rang) auftreten (BREUSTE & WINKLER 1999), das Phänomen der Ausbreitung im urbanen Raum ist also keineswegs singulär auf das Ruhrgebiet beschränkt (in jener Studie gibt es zwar keine Differenzierung von spontan und gepflanzt, aber aus eigener Anschauung kann hier die Ausbreitung von *R. armeniacus* konstatiert werden, vgl. auch GUTTE 2006: sehr häufig!).

Weil Biodiversität verschiedene Integrationsstufen und unterschiedliche räumliche Ebenen aufweist (WATT & al. 1998, HAEUPLER 2000, SCHMITT 2002), sind auch die Sippen mit engen Verbreitungsarealen und ebenso singuläre Biotypen als Primärhybriden und deren unstabilierte Derivate in Betrachtungen zur Dynamik einzubeziehen. Bei agamospermen Gruppen werden oft Unterschiede getätigt zwischen Lokalendemiten, wo diese hauptsächlich in natürlichen Biotopen vorkommen (Gattung *Alchemilla*) und solchen, die in stärker hemeroben Biotopen auftreten und Ausbreitungstendenzen zeigen (vgl. FRÖHNER 2002). Noch weiter gehen GREGOR & MATZKE-HAJEK (2002), wenn sie postulieren, dass agamosperme Biotypen nur dann als Arten akzeptiert werden sollten,

wenn sie zu Fernausbreitung neigen, ein entsprechend großes Areal aufweisen. Gleichzeitig sollen auch nur solche bei Naturschutzfragen berücksichtigt werden. Es stellt sich die Frage, ob das Potenzial zur Fernausbreitung für eine solche Klassifizierung, die WEBERS (2002) Arealstufensystem bei Brombeeren rechtfertigt, ein hinreichender Grund für eine derartige subjektive Selektion ist. Dem widerspricht vor allem die Beobachtung von Lokalsippen mit statischen Arealen, während andere Sippen ohne erkennbaren ökologischen oder biologischen Vorteil sich gleichzeitig ausbreiten. Die ungeklärten Gründe für die Arealkonstanz ersterwähnter Sippen dürften es kaum erlauben, ihnen die Fähigkeit zur ökologischen Durchsetzung abzusprechen, insbesondere wenn sie bereits ein gewisses Areal (ausführlich bei LOOS, KEIL & ODPARLIK, in Vorb.) und vegetationskundlich relevante Dominanzbestände aufgebaut haben (vgl. auch LOOS 2006). Das Auftreten von allen möglichen Ausbreitungsmodi und ihren Übergängen belegt vielmehr eine Gradualität zwischen statischen und sich stark ausbreitenden Sippen, die eine Verwendung der Arealdynamik als Kriterium für taxonomische und angewandte Zwecke sehr zweifelhaft erscheinen lassen. Dies gilt umso mehr, als vermehrt eine Notwendigkeit der Anpassung von Zielen und Methoden der Planung an Wege der Evolution gesehen wird (vgl. ROSENTHAL 2003 sowie die Beiträge bei GERKEN & GÖRNER 2002). In Großbritannien wurde der naturschutzfachliche Wert von lokalendemischen Brombeerarten indessen bereits ausführlicher evaluiert und als naturschutzfachlich bedeutsam herausgestellt (RANDALL & RICH 2001, NEWTON & EARL 2004).

Arealprogressionen, die lokal sehr starke Bestandsexpansionen bedingen können, wurden bei folgenden Arten im Raum mittleres Westfalen nachgewiesen:

- Indigene/apophytische Arten: *Rubus adpersus*, *R. camptostachys*, *R. elegantispinosus*, *R. hadracanthos*, *R. macrophyllus*, *R. nemorosus*, *R. praecox*, *R. pyramidalis*, *R. rudis*, *R. vinetorum*.
- Neophytische Arten: *Rubus armeniacus*, *R. ulmifolius* (bei letzterer fast nur ausgedehnte Straßenrandausbreitungen, vgl. auch LOOS 2002).

Eine besondere, mindestens lokale Massenfaltung innerhalb lichterter Biotope wie offene Brachen, Gebüschsäume an Straßen und Eisenbahnen usw. tritt bei Arten der Sektion *Rubus* ser. *Discolores* auf. Diese Arten gelten überwiegend als thamnophil, ther-

mophil (mit einer leichten Tendenz zu einer submediterranen Verbreitung innerhalb Mitteleuropas) und bevorzugen mineralreichere, relativ trockene Böden (TRÁVNÍČEK & ZÁZVORKA 2005), so dass sie durch die klimatische Entwicklung der letzten Jahrzehnte und die Nährstoffanreicherung im Zusammenhang mit dem Brachfallen vieler Flächen im Ruhrgebiet und die Auflichtung von Waldbeständen gefördert wurden und werden. Die auffällige Ausbreitung der *Corylifolii*-Art *R. nemorosus* wurde auch von WEBER (2003b) in Ostwestfalen konstatiert und er stellt sie in direkten Zusammenhang mit der agrarwirtschaftsbedingten Landschaftshypertrophierung. Singuläre Biotypen zeigen am Ort ihres Auftretens mitunter starke vegetative Expansionen, die möglicherweise ebenfalls gefördert werden, allerdings ist dieses Phänomen sehr viel problematischer konkret zu belegen.

Betrachtet man die Expansionen der oben genannten Arten, so ist die einzige weiträumig invasive Art der Neophyt *R. armeniacus*, während in den anderen Fällen zwar Arealausdehnungen festzustellen sind, ausufernder Populationswuchs aber nur lokal und keinesfalls eine gleichmäßige Fernausbreitung eingetreten ist, wie es bei *R. armeniacus* zu bemerken ist.

## 10. Arealregressionen und ihre Ursachen

Zur naturschutzfachlichen Relevanz agamospermer Sippen mit dem Beispiel Brombeeren wurden in den letzten Jahren bereits einige ausführlichere Darstellungen publiziert (vor allem WEBER 1986, MATZKE-HAJEK 1997, GREGOR & MATZKE-HAJEK 2002, HAVEMAN, SCHAMINÉE & WEEDA 2002). Für konkrete Artenhilfsprogramme gefährdeter agamospermer Sippen fehlen in den meisten Fällen immer noch Daten (vgl. BERG 2002). Gerade agamospermen Sippen kommt bei der Frage von „biogeographischer Verantwortlichkeit“ und „globalem Stellenwert“ des Vorkommens eine große Bedeutung zu, da zahlreiche lokalendemische Sippen existieren. Deshalb kann es kaum verwundern, dass in der ausführlichen Studie von WELK (2002) auch entsprechende Brombeerarten berücksichtigt sind. Mit der Bewertung kann jedoch erst ein Anfang gemacht sein, zumal einerseits Neunachweise den Gefährdungsstatus noch verändern können (was zumindest bei der Erarbeitung Roter Listen eigentlich nicht sein darf, da sie eine Bewertung aufgrund des Rückgangs vornehmen müssen, nicht wegen taxonomisch-forschungstechnischer Defizite), andererseits und vor allem die Bewertung der Sippen mit engeren Verbreitungsgebieten bisher unzureichend gewürdigt wurde und so die wirklichen Endemiten wenigstens teilweise unberücksichtigt geblieben sind (da die genetische Diversität als Schutzgut postuliert wird, z. B. bei WATT & al. 1998, kann allein aus diesem Grund eine Ausklammerung entsprechender Sippen nicht verantwortet werden, vgl. auch LOOS 2005a bezüglich der „Convention of Biological Diversity“).

Der Endemismusbegriff findet sich bei agamospermen Sippen mit progressiver Areal Tendenz gern ausgeblendet, vor allem auch in Endemiten-Übersichten, dabei wird er allerdings terminologisch überbewertet (eine Ausnahme ist HAEUPLER 2003). Prinzipiell gibt er nur den Status quo der Verbreitung an und ist ebenso raumabhängig wie eine Status- oder Gefährdungseinstufung. In Großbritannien ist der Endemismusbegriff bei Brombeeren durchaus in Gebrauch (z. B. NEWTON & EARL 2004). Damit gekoppelt ist die Erkenntnis zur Notwendigkeit von differenzierten Schutzmaßnahmen gefährdeter agamospermer Taxa (vgl. RICH, McDONNELL & LLEDÓ 2008). RANDALL & RICH (2000, 2001) haben Beispiele sogar für ausschließlich lokal verbreitete *Rubus*-Arten aufgezeigt, die von der „orthodoxen Schule“ WEBERS (2002) als Arten nicht akzeptiert werden. Da

jedoch das Schutzgut auf der genetischen Ebene greift und damit auch kontrovers taxonomisch diskutierte Sippen unbedingt der Notwendigkeit unterliegen, geschützt zu werden, ist es neben der Frage der Realitätsnähe der Sippendiversitätserfassung tatsächlich ebenfalls eine Frage der Pragmatik, weil die praktische Umsetzung von Schutzmaßnahmen nur mit greifbaren, umgangsfähigen Einheiten (Arten) erfolgen kann (vgl. LOOS 2005a).

Gefährdungsursachen von Brombeeren wurden bereits genannt. Örtlich können durch derartige Faktoren und Ursachen Vorkommen seltener Arten ausgerottet und somit diese Arten im Bezugsraum unter Umständen zum Aussterben gebracht werden. Gravierende Eingriffe, die weitreichende Wirkungen mit sich bringen, liegen in der Gestaltung der Landschaft zu „*Rubus*-feindlichen“ Räumen, insbesondere im Zuge von landwirtschaftlichen Flurbereinigungen und Siedlungserweiterungen mit hohem Versiegelungsgrad. Wie sehr Eingriffe in die Landschaft in die Populationsentwicklung von Brombeeren hineingewirkt haben, ist nicht klar, weil Rodungen und andere Maßnahmen die *Rubus*-Diversität sowohl reduzieren als auch fördern können. Die weitere Dynamik hängt von der weiteren Einflussnahme auf die jeweiligen Flächen ab. Weiträumig wirksame Kulturlandschaftsbrüche z. B. im 5. bis 10. Jahrhundert lassen sich jedoch wegen sehr verschiedener Abläufe der Vorgänge und einer sehr individuellen Entwicklung von einzelnen Regionen bzw. Raumeinheiten schwierig ermitteln (vgl. JANSSEN 1995).

Zerschneidungs- bzw. Fragmentierungseffekte in der Landschaft betreffen Brombeeren insoweit, als eine vegetative Ausbreitung durch die Begrenzung von besiedelten Biotopen durch ungeeignete Habitate verhindert wird. In agrarisch intensiv genutzten Räumen sind nemophile Sippen auf isolierte Gehölzreste oder -inseln beschränkt. Mitunter lässt sich in der Verbreitung einer Art in einem Raum in mehreren solchen Gehölzresten ablesen, dass zuvor ein zusammenhängendes (Teil-)Areal vorhanden war, das durch Rodungen aufgetrennt wurde. Als Habitatisolate bewertete Sonderstrukturen wie z. B. Städte (z. B. bei HAEUPLER 1989 so bewertet) können einen genauso obstakularen Charakter für die Ausbreitung bestimmter, insbesondere nemophiler Arten aufweisen, während Arten, die vorzugsweise oder ebenfalls ruderale Standorte besiedeln, hier genauso auftreten wie an entsprechenden Biotopen in der Umgebung. Wenn sich –

wie auf älteren Industrie- und Bahnbrachen im Ruhrgebiet – höher maturierte Sukzessionsstadien herausbilden, finden sich allerdings auch einzelne nemophile Arten ein. Dies zeigten u. a. Studien im Rahmen des Industriewald-Projektes im Ruhrgebiet (durchgeführt von P. Gausmann, Bochum; die gefundenen *Rubus*-Arten wurden vom Verf. bestimmt oder verifiziert). Der Rückgang nemophiler Brombeeren hängt im Wesentlichen mit der Rodung entsprechender Gehölzbiotope zusammen. Es ist anzunehmen, dass vor dem Einsetzen intensiver batologischer Forschung so zahlreiche Vorkommen verloren gegangen sind, bevor sie überhaupt entdeckt werden konnten, so dass davon ausgegangen werden muss, dass auch Arten mit sehr engen Verbreitungsgebieten so einen Rückgang erfahren haben, was ihre von einem Teil der batologischen Forschung postulierte taxonomische Ausklammerung in einem noch fragwürdigeren Licht aufscheinen lässt (vgl. auch LOOS 2001, 2005a).

BIJLSMA & HAVEMAN (2007) betrachten einige Arten als Zeiger von Altwaldbeständen. Diesen käme dann gewiss auch ein Indikatorwert hinsichtlich der Gefährdungsbewertung zu. Allerdings ist die Datenlage für eine angemessene Einstufung derartiger Sippen noch zu unklar, zumal *R. pedemontanus*, die als „Altwaldart“ angesehen wird, durchaus zu Expansionen neigt, wenn auch überwiegend im Rahmen von Gehölzen. Bemerkenswerter erscheinen Arten, bei denen keine auffällige Bestandszunahme zu verzeichnen ist und die ziemlich strong nemophil sind. Aber selbst *R. sulcatus* als typische Art von Waldrändern und Schlagfluren tritt im Ruhrgebiet (wenn auch sehr selten) an hemeroben Standorten auf.

Eine adäquate Bewertung von Rückgang und Gefährdung erfordert sowohl einen Überblick des Gesamtareals einer Art als auch die Entwicklung der Populationen im Detail. CHORNESKY & RANDALL (2003) sehen eine Diskrepanz zwischen einem angeblich notwendigen Schutz mittels kleinmaßstäblicher Betrachtung zu den auf großer Maßstabsebene durchgeführten Standardmethoden für das Auffinden, Monitoring und Management von invasiven Arten. Tatsächlich wird für den Naturschutz aber immer die kleinräumliche Betrachtung vorgezogen, denn ohne eine solche detaillierte Ansicht können kaum Maßnahmen vor Ort ausgeführt werden. Vielmehr erfolgt die Bewertung z. B. für Rote Listen auf kleinmaßstäblicherem Niveau. Hier fehlt noch eine vernünftige Methode, Rote Listen aus den Vorkommen vor Ort induktiv zu erstellen; als Substitut für diesen Weg dienen regional und lokal tätige Naturschützer und Kartierer, welche die In-

formationen für eine solche Bewertung liefern – allerdings ist dies ein Idealfall, dessen Umsetzung längst nicht erfolgt ist.

Besondere Beachtung finden „aus pflanzengeographischen Ursachen“ seltene Sippen wie Relikte und solche mit eigenartigen Teilverbreitungsgebieten (Beispiele für Westfalen z.B. bei RUNGE 1959). Bei Brombeeren ist zu beachten, dass hier aufgrund der Ornithochorie Arealdisjunktionen auftreten, die einen reliktsichen Charakter vortäuschen können, aber doch eher rezenter Natur sind und vielleicht am Beginn einer weiteren Ausbreitung stehen. Weil die Ausbreitungsvorgänge jedoch art- und vorkommensabhängig individuell sind, kann nur eine langfristige Beobachtung der Populationsdynamik Aufschluss über den Gefährdungsgrad der betreffenden Sippe geben. Vor diesem Hintergrund sind möglicherweise manche Rote-Liste-Einstufungen von Brombeeren zu voreilig. Auch wird der Zufallscharakter der Ansiedlung (vgl. LOOS 2002) mit den herkömmlichen Gefährdungskategorien zu wenig gewürdigt.

Die Studien im mittleren Westfalen ergaben (seit Beginn der Beobachtungen des Verfassers Mitte der 1980er Jahre) einen erkennbaren Rückgang bei folgenden Arten, der überwiegend mit Sukzession und vor allem Veränderungen der Konkurrenzsituation aufgrund der Landschaftshypertrophierung zusammenhängen:

- *Rubus constrictus*: Hierzu vgl. auch MATZKE-HAJEK (1997), der zumindest in den nördlich-westlichen Vorkommen Reliktcharakter sieht. Gegenüber den Angaben bei WEBER (1985) konnten in ganz Westfalen keine neuen Funde getätigt werden und die überprüften ehemaligen Vorkommensgebiete enthielten diese Art nicht mehr. Damit gehört *R. constrictus* zu den wenigen Arten, die im Rahmen eigener Kartierungen nicht mehr bestätigt werden konnten.

- *Rubus dahmsianus* G. H. LOOS ined. (*R. flaccidus* sensu H. E. WEBER p. p.): Von den Angaben bei WEBER (1985) konnte die Art in den 1980er Jahren noch mehrfach bestätigt werden, außerdem wurden einige neue Fundorte ermittelt, darunter einige sehr isolierte und einige im Umfeld der bekannten Vorkommen. Eine jüngere Nachsuche zeigte, dass die Art offensichtlich weitgehend erloschen ist. Ursache hierzu war in fast allen Fällen eine Verdichtung der Gehölzbestände und stärkere Beschattung, welche diese Art offensichtlich nicht verträgt.

- *Rubus fasciculatus*: Ein auffälliges Teilareal wurde im Raum Geseke ausführlich unter-

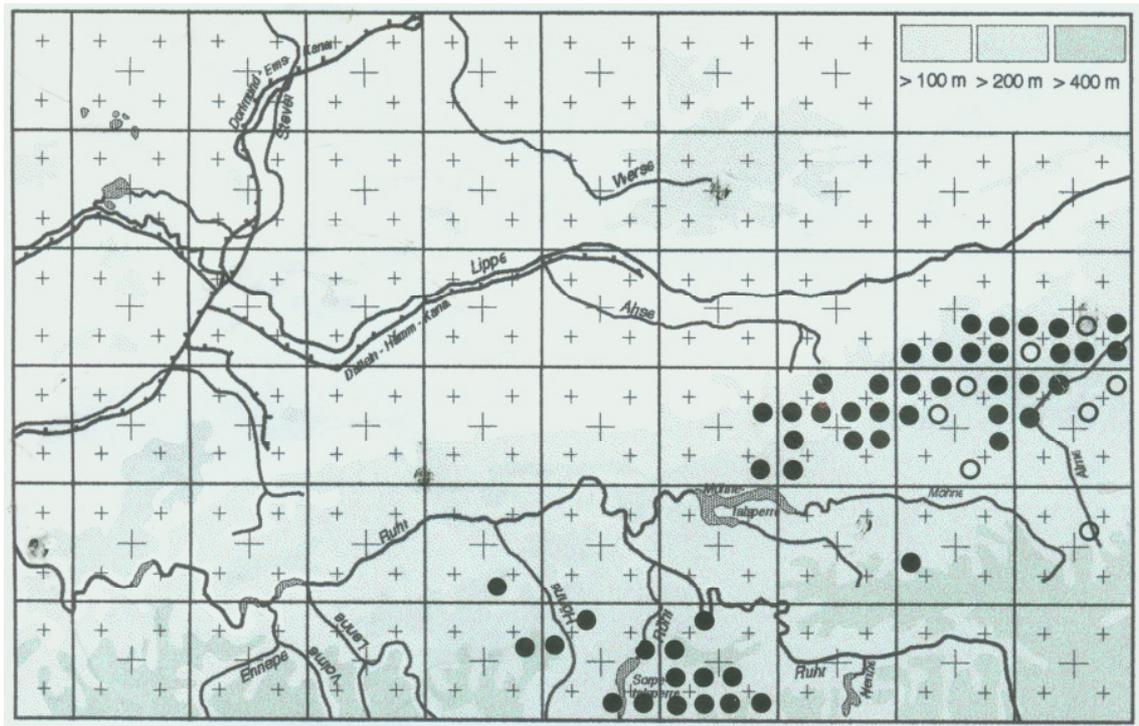


Abb. 10: Verbreitung von *Rubus fasciculatus* im mittleren Westfalen (mit TK 25-Viertelquadrant-Darstellung der Vorkommen). (Kartengrundlage: Planungsamt der Stadt Hamm, verändert). Punkte: Nachweise vor 2000; offene Kreise: Ab 2000 wieder und neu aufgefundene Vorkommen (untersucht wurde jedoch nur das östliche Teilareal).

sucht (LOOS 1988; Abb. 10). Eine Nachsuche der Vorkommen in den Jahren 2003–2006 zeigte einen eklatanten und zunächst unerklärlichen Rückgang dieser relativ kräftigen *Corylifolii*-Sippe. Bis auf wenige kümmerliche Bestände ist der Großteil der Vorkommen offensichtlich erloschen. Bei genauerer Betrachtung der einstigen Fundorte ergaben sich zwei mögliche Rückgangsursachen: Beschattung durch Gehölzsukzession und Aufkommen dichter, hochwüchsiger Brennnesselbestände im Zuge der Landschaftshypertrophierung. Obwohl die Art auch an naturnahen Waldsäumen gemeinsam mit Brennnesseln vorkommt, scheint sie in der Konkurrenz bei zu starkem *Urtica*-Aufkommen zu unterliegen. Eine geringe Schattenverträglichkeit wurde außerdem in eigenen Kulturversuchen bestätigt.

- *Rubus grabowskii*: Obwohl gegenüber WEBER (1985) zahlreiche weitere Vorkommen gefunden werden konnten (insbesondere in Hecken und Feldgehölzen in agrarisch geprägten Gebieten, die zuvor nicht aufgesucht wurden), zeigt sich, dass die Art bei starkem Aufkommen von Brennnesseln verschwindet. Im Haarstranggebiet des Kreises Unna, wo sie in den 1980er/1990er Jahren an relativ vielen Stellen entdeckt wurde, finden sich heute an der Mehrzahl der Stellen dichte, *Rubus*-freie Brennnesselbestände.

## 11. Arealdynamik aus einer Detailkartierung: Der Raum Kamen-Methler

1998 legte Verf. eine Studie zur Verbreitung der *Rubus*-Arten im Großraum Kamen-Methler (mittleres Westfalen; Ostrand des Ruhrgebietes, Kreis Unna und Stadt Dortmund; MTB (TK 25) 4411/2 und angrenzende Bereiche benachbarter Quadranten; das Kartierungsraaster als standardisierte Bezugsgrundlage bestand aus Vierundsechzigstelquadranten nach der bei WEBER 1975 und FELDMANN 1979 präsentierten Methodik der weiteren Aufschlüsselung der Quadranten bzw. Viertelquadranten) vor (LOOS 1998). Das Untersuchungsgebiet wurde besonders von 1989 bis 1996 (mit zwei zeitlichen Schwerpunkten) mit höchster Flächenintensität kartiert, so dass sogar die Bestandshäufigkeit pro Vierundsechzigstelquadrant angegeben werden konnte. Auch die Wahrscheinlichkeit übersehener Vorkommen oder sogar Arten ist durch den hohen Erfassungsgrad extrem minimiert worden.

Von den 61 nachgewiesenen Arten der Gattung *Rubus* (inklusive einer Hybride und einem Hybridkomplex) waren 55 Brombeeren (plus 7 taxonomisch nicht behandelte singuläre Biotypen). Seit der Ausarbeitung konnten bis zum Abschluss des Manuskriptes vorliegender Arbeit im Sommer 2008 zwei Arten (*R. iuvenis*, *R. pseudoloosii* G. H. LOOS ined.) und ein Biotyp unklarer Zuordnung (Punktart oder singulärer Biotypus?) neu für das Untersuchungsgebiet nachgewiesen werden. Außerdem wurde der seinerzeit vorläufig unterschiedene *R. convectifolius* G. H. LOOS ined. als Modifikation von *R. hadracanthos* erkannt (LOOS 2001), so dass sich die Zahl sicherer Arten (inklusive Arten der Arealstufen D bis G nach LOOS 2005a) unter dem Strich lediglich um eine auf 56 erhöht hat. Bei dem Biotypus unklarer Zuordnung handelt es sich um einen *Corylifolii*-Typ, der am Weg zwischen „Im Haferfeld“ und der Hilsingstraße nach Heckenpflfegemaßnahmen relativ plötzlich stark in Erscheinung getreten ist; dieser Typ ist hier über mehrere hundert Meter verbreitet und umfasst nicht nur einen zusammenhängenden Bestand, sondern mehrere, voneinander getrennte Bestände. Es ist allerdings ungewiss, ob mit dem Gehölzschnitt ein ehemals einheitlicher, vegetativ zusammenhängender Bestand aufgetrennt wurde und so ein singulärer Biotypus eine Punktart vortäuscht. Dieser Verdacht besteht umso mehr, als betreffender Biotyp nur aus

dieser wegbegleitenden Hecke bekannt ist.

Insgesamt haben folgende Arten haben im Bestand zugenommen:

*Rubus adpersus*, *R. armeniacus*, *R. camptostachys*, *R. elegantispinosus*, *R. geniculatus*, *R. hadracanthos*, *R. loosii*, *R. macrophyllus*, *R. pallidus*, *R. pedemontanus*, *R. praecox*, *R. roemeri* G. H. LOOS ined., *R. rudis*, *R. westwickianus* G. H. LOOS ined.

Abgenommen haben hingegen die Arten:

*Rubus laciniatus*, *R. nessensis*, *R. renitens* G. H. LOOS ined., *R. tespeliensis* G. H. LOOS ined.

Bei allen anderen nachgewiesenen Arten konnten keine Bestandsveränderungen ausgemacht werden – mit der Einschränkung, dass nicht von allen nur sehr selten aufgefundenen Arten die Fundorte wieder aufgesucht wurden, so dass für etwa ein halbes dutzend Arten keine Informationen über Bestandsveränderungen vorliegen. *R. iuvenis*, die eine neu aufgefundene Art, war bereits vor Jahren im Kurler Busch (ziemlich genau an der Stadtgrenze Kamen/Dortmund) entdeckt und gesammelt worden, die Aufarbeitung des Materials und eine Überprüfung der Bestimmung durch einen anderen Batologen angesichts der Bedeutung des Fundes (die dann später dankenswerterweise von G. Matzke-Hajek vorgenommen wurde) jedoch in Vergessenheit geraten, so dass die Bewertung als „neu aufgetretene Art“ relativiert werden muss und auch bei Betrachtung des Bestandes vor Ort nicht von einer Arealprogression ausgegangen werden darf. Chorologisch ist der Fund – wie bereits angedeutet – höchst bemerkenswert, da es sich bei *R. iuvenis* um eine in Westfalen fast ganz auf das Süderbergland beschränkte Art mit Nordgrenze im Ardeygebirge und stellenweise am Südabhang des Haarstrangs handelt, die hier ein relativ weit vorgeschobenes Vorpostenvorkommen im Tiefland besitzt (vgl. WEBER 1985, dort unter dem heute als Synonym geführten Namen *R. ignoratiformis*); diese Verhältnisse ändern sich nach eigenen Beobachtungen erst im rheinländischen Teil Nordrhein-Westfalens, zunächst im westlichen Ruhrgebiet, wo das Teilareal der Art auch weit in das Tiefland hineingreift.

*R. pseudoloosii*, die andere neu gefundene Art, wurde erst allerjüngst im Untersuchungsraum nachgewiesen (Halde auf dem ehemaligen Zechengelände Monopol, Schacht Grillo 1/2, in Kamen). Der Fundort stellt den südwestlichsten Nachweis dieser Sippe dar, die bislang als „lokal verbreitete Sippe“ (genauer: Arealstufe D nach LOOS

2005a) eingestuft war (LOOS 2001, hier mit deutscher Beschreibung) und deshalb nach dem Konzept WEBERS (zuletzt 2002) nicht als Art anerkannt wurde. Nun weist sie ein bekanntes Verbreitungsgebiet gemäß der Arealstufe C nach LOOS (2005a) auf, weshalb sie auch von den orthodoxen Anhängern der WEBERSchen Schule als Art zu akzeptieren ist (die gültige Beschreibung befindet sich in Vorbereitung). Ob sie vorher an dem schwer zugänglichen Fundort übersehen wurde oder sich neu angesiedelt hat, lässt sich nicht definitiv sagen. Das Vorkommen ist jedenfalls klein genug, dass es erst wenige Jahre alt sein könnte.

Beim Vergleich der beiden obigen Listen fällt auf, dass nur 4 Arten mit Arealregressionen immerhin 14 sich ausbreitenden (oder ausgebreiteten) Arten gegenüberstehen. Von den letztgenannten sind 4 Arten der überwiegend thermo- und thamnophilen, oft an basen- und nährstoffreichen Standorten auftretenden Serie *Discolores* zuzuordnen. Hier anzuschließen ist die *Radula*-Art *R. rudis*, die zwar etwas nemophiler ist, insgesamt aber häufig mit *Discolores*-Arten gemeinsam auftritt und in den letzten Jahren eine stärkere Tendenz zur Thamnophilie zeigt. Mit *R. armeniacus* liegt hier auch die einzige Sippe vor, die invasives Verhalten zeigt und unter allen Arten die stärkste Ausbreitung vorweisen kann. Sogar 5 Arten gehören der Sektion *Corylifolii* an, die einen ökologischen Schwerpunkt an offenen, oftmals Ruderalstandorten aufweisen (vgl. z. B. WEBER 1981). Hierzu zählt auch *R. camptostachys* als eine stärker an Gehölzstandorte gebundene Art, die jedoch innerhalb von knapp zwei Jahrzehnten immer zahlreicher auch auf urban-industriellem Brachgelände ohne direkte Bindung an Gehölze auftritt. Auffällig ist weiterhin die Zunahme von *Corylifolii*-Arten mit regionalem oder lokalem Schwerpunkt im Untersuchungsraum oder unmittelbar benachbart, namentlich *R. loosii*, *R. roemeri* und *R. westwickianus*. *R. loosii* und *R. westwickianus* neigen zur Massenentfaltung und können durch diese Strategie in kurzer Zeit neue Bestände aufbauen, die dann zur potenziellen Weiterausbreitung beitragen. Im Fall von *R. roemeri* liegt eine Art vor, die nicht zur Massenausbreitung neigt; andererseits ist von dieser Sippe inzwischen ein großes Areal nachgewiesen worden, so dass sie nicht mehr als „lokal verbreitete“ Art zu bewerten ist (eine gültige Beschreibung wird vorbereitet).

Nemophile Arten (außer *R. rudis*) mit einer Ausbreitungstendenz sind *R. macrophyllus*, *R. pallidus* und *R. pedemontanus*, als abgeschwächt nemophil kann auch *R. adpersus* gelten. Sie haben sich in Wald- und Forstbereichen teilweise stark ausgedehnt, wobei ins-

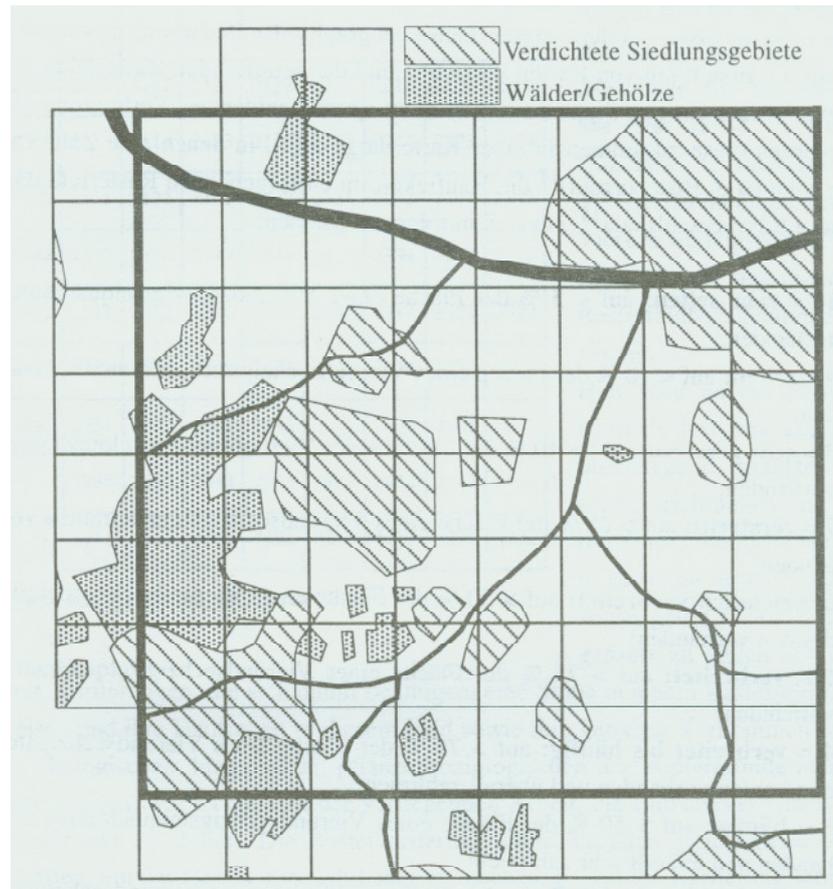


Abb. 11: Verteilung von Siedlungsgebieten, Wäldern/Feldgehölzen und überwiegend agrarisch genutzter Fläche (dazwischen) im Untersuchungsgebiet Großraum Kamen-Methler. Die in Ausbreitung befindlichen *Rubus*-Arten gelangen teilweise über Hecken und Gehölzstreifen bis in die landwirtschaftlich geprägten Flächen. Dort keimen sie sogar in Brach- und Stoppeläckern.

besondere *R. pedemontanus* in solchen Bereichen immer schon sehr häufig gewesen ist. *R. macrophyllus* und vor allem *R. adpersus* treten in den letzten Jahren zudem vermehrt an polyhemeroben Standorten (Brachen mit Gehölzsukzession) auf.

Bei den zurückgehenden Arten fällt zunächst auf, dass mit *R. renitens* und *R. tespeliensis* zwei Punktarten in dieser Kategorie geführt werden, was von Gegnern der Artbewertung engräumiger Arten als Argument betrachtet werden könnte. Bei genauer Hinsicht fällt aber auf, dass Änderungen in der Bewirtschaftung der Biotope (Intensität des Heckenschnitts, Verbuschung) zum Rückgang dieser Arten geführt haben. Weiterhin ist bemerkenswert, dass mit *R. laciniatus* ein Neophyt unter den rückgängigen Arten genannt wird. Zwar verwildert die Schlitzblättrige Brombeere örtlich weiterhin und auch vermehrt gegenüber den bei LOOS (1998) genannten Fundorten, die Bestandsentwicklung der als eingebürgert angesehenen Vorkommen zeigt jedoch, wie schon 1998 konstatiert,

weiterhin einen Rückgang, der wohl überwiegend auf Sukzession der Wuchsorte beruht. *R. nessensis* schließlich ist eine nemophile Art, die optimal an frischen bis leicht feuchten (zumindest luftfeuchteren), halbschattigen Standorten gedeiht. Möglicherweise reagiert diese Art tatsächlich auf klimatische Faktoren, allerdings bleibt diese Einschätzung bis auf weitere, langfristige Beobachtungen eine Hypothese. Insgesamt ist zu konstatieren, dass keine der genannten Arten zumindest unmittelbar aufgrund der Intensivlandwirtschaft zurückgegangen ist – ein Trend, der jedoch bezogen auf größere Räume kaum repräsentativ sein dürfte (vgl. die oben genannten zurückgehenden Arten). Für eine generelle Bewertung der Arealdynamik einzelner *Rubus*-Arten dürfte der Beobachtungszeitraum von etwa zwanzig Jahren zu kurz sein.

Tab. 4: Liste der im Stadtgebiet von Unna nachgewiesenen *Rubus*-Arten und ihre Bestandsentwicklung 1986–2007.  
+ = zunehmend; - = abnehmend; kein Eintrag = keine auffällige Veränderung.

<i>Rubus adpersus</i>	<i>Rubus montanus</i>
<i>Rubus afferdianus</i>	<i>Rubus nemorosus</i> +
<i>Rubus armeniacus</i> +	<i>Rubus nessensis</i>
<i>Rubus batos-weberi</i>	<i>Rubus odoratus</i>
<i>Rubus bierbrodtii</i> +	<i>Rubus orthostachys</i> -
<i>Rubus billmerichensis</i> +	<i>Rubus pallidus</i>
<i>Rubus caesius</i>	<i>Rubus pedemontanus</i> +
<i>Rubus caesius</i> -Primärhybriden	<i>Rubus placidiformis</i>
<i>Rubus camptostachys</i> +	<i>Rubus placidus</i>
<i>Rubus delectus</i> +	<i>Rubus plicatus</i>
<i>Rubus divaricatus</i> -	<i>Rubus praecox</i> +
<i>Rubus</i> (x) <i>dumetorum</i> aggr.	<i>Rubus xpseudoidaeus</i> +
<i>Rubus elegantispinosus</i> +	<i>Rubus pyramidalis</i>
<i>Rubus ferocior</i>	<i>Rubus radula</i> -
<i>Rubus foliosus</i>	<i>Rubus rudis</i> +
<i>Rubus fuscus</i>	<i>Rubus schlechtendalii</i>
<i>Rubus geniculatus</i> +	<i>Rubus sciocharis</i>
<i>Rubus glandithyrsos</i>	<i>Rubus senticosus</i>
<i>Rubus grabowskii</i> -	<i>Rubus silvaticus</i>
<i>Rubus gratus</i>	<i>Rubus sprengelii</i> -
<i>Rubus hadracanthos</i> +	<i>Rubus strickherdickensis</i>
<i>Rubus idaeus</i>	<i>Rubus subdoliarmatus</i>
<i>Rubus infestus</i> +	<i>Rubus sulcatus</i>
<i>Rubus iridis</i> +	<i>Rubus tenuihabitatus</i>
<i>Rubus kuehnianus</i>	<i>Rubus ulmifolius</i> +
<i>Rubus laciniatus</i>	<i>Rubus vestitus</i>
<i>Rubus lindleianus</i>	<i>Rubus vinetorum</i> +
<i>Rubus loosii</i>	<i>Rubus westwickianus</i>
<i>Rubus macer</i>	<i>Rubus winteri</i> +
<i>Rubus macrophyllus</i> +	<i>Rubus wulfertii</i>
<i>Rubus masnaensis</i>	

Angesichts möglicher gravierender Klimaveränderungen in den nächsten Jahrzehnten bleiben Brombeeren wie auch andere Pflanzengruppen bedeutende Beobachtungsobjekte, bei denen sich vielleicht erst im Zuge weiterer Studien exakte Indikatorwertigkeiten herausarbeiten lassen werden.

Bemerkenswert erscheint abschließend, dass die Verhältnisse im Stadtgebiet von Unna (Tab. 4), das sich geringfügig mit dem Raum Kamen-Methler im Süden überschneidet, prinzipiell gleichartig sind. Eine positive Arealdynamik betrifft hier auch im Wesentlichen Arten, die tendenziell thermophil sind (vor allem Serie *Discolores*), Nährstoff- und Ruderalzeiger (wie *R. hadracanthos* und *R. placidus*).

## **Zusammenfassung**

Vor dem Hintergrund der Zunahme von *Rubus*-Arten als Folge der Intensivlandwirtschaft einerseits sowie der Rückgang einzelner Arten und Bestände andererseits wird die Arealdynamik von Brombeeren hinsichtlich ihrer Vermehrungs- und Ausbreitungsstrategien diskutiert und einige Fallbeispiele beleuchtet, die überwiegend auf Untersuchungen im Raum mittleres Westfalen sowie einer detaillierten Studie des Kleinraumes Kamen-Methler basieren. Im Zusammenhang mit der Arealdynamik werden auch Statussysteme (allgemein und mit Bezug auf die Verhältnisse bei Brombeeren) und die Invasivität von *Rubus*-Arten erörtert. Dies geschieht vor dem Hintergrund pflanzengeographischer Beiträge zur Agamospermenforschung.

Einleitend werden die definatorischen Abgrenzungen und Überschneidungen von agamospermen und sexuellen Sippen betrachtet sowie die Typen der Agamospermie-Mechanismen (Aposporie, Diplosporie und die in Europa weniger bedeutende Adventivembryonie) dargestellt. Die Entwicklung der Agamospermen-Sippendifferenzierung ist von Hybridisierungen abhängig, mitunter treten Speziationszyklen auf, an denen fakultativ und obligat agamosperme Sippen neben sexuellen beteiligt sein können. Die Stabilität der Kreuzungsprodukte ist unterschiedlich, eine Merkmalsstabilisierung findet oft erst in der Tochtergeneration nach einer Aufspaltung statt.

Vom Forschungskonzept her lässt sich die Agamospermenforschung in die Sippendifferenzierungserfassung und -analyse einordnen, die taxonomischen Studien lassen sich auch als integraler Bestandteil einer modernen Pflanzengeographie ansehen.

Agamosperme Komplexe sind eine Gruppe „kritischer“ Sippen, mit den anderen Gruppen können Verbindungen bestehen. Im Bundesland Nordrhein-Westfalen, für das die Situation wohl am besten bekannt ist, sind die artenreichsten Komplexe in den Gattungen *Rubus*, *Taraxacum* und *Hieracium* zu finden. Der Gesamtanteil an der Flora in NRW liegt bei etwa 30 %.

Ein anderer, gesamtfloristisch relevanter Aspekt ist die Statusfrage. Der Status wird hier als „dreidimensionales“ System angesehen mit Modus des Auftretens, Auftretenszeitraum und Einbürgerungsgrad. Die in der Kulturlandschaft vorkommenden Brombeeren sind nicht zwangsläufig als klassische Indigenophyten anzusehen, sondern

können genauso Apophyten oder Anökophyten sein.

Ansiedlungen einer Brombeersippe können zufällig sein, dann dominiert diese Sippe aber schnell den Ort des Auftretens. Eine Diskrepanz besteht darin, dass *Rubus*-Sippen einerseits durch Stickstoffanreicherung gefördert werden (damit gekoppelt ist eine tendenzielle Thermophilie), auf der anderen Seite Regressionen der Bestände auf Hypertrophierung der Landschaft zurückzuführen sein können. Unter den expansiven Arten ist *Rubus armeniacus* in Mitteleuropa die erfolgreichste, gleichzeitig ein Neophyt (Ergasiophygot), der örtlich Probleme im Naturschutz bereiten kann.

Die Sippeneinstufung agamospermer Komplexe sollte stets auf der Basis von Artbewertungen erfolgen, bei den Brombeeren ist ein selektives Konzept, das „lokal verbreitete“ Sippen von der taxonomischen Behandlung ausschließt, zu subjektiv und ein Ausdruck einer Furcht vor der Bewältigung der Masse. Arealstufen sind trotzdem – als typisierendes Konstrukt – sinnvoll, u.a. um Arealtypen zu analysieren.

### **Abstract**

The significant increase of *Rubus* species as a consequence of intensive agriculture and the decrease of some species and populations are main discussion topics of investigation of the area dynamics of brambles. Modes in reproduction and dispersal are pointed out, also some case studies based on investigations in the middle part of Westphalia (Germany, Northrhine-Westphalia) and the local area of Kamen-Methler. Term systems of floristic status (in general and with regard to brambles) and invasive behaviour of *Rubus* species are discussed.

After a close look on definitions and modes of agamospermy, facultative agamospermy with hybridization processes as a founder of taxon complexes is pointed out. From the point of view of plant geography agamospermic taxa research could be included in plant geographic biodiversity research. In Northrhine-Westphalia, the complexes with largest taxonomic diversity are *Rubus*, *Taraxacum* and *Hieracium*; the percentage of the flora is about 30 %.

When taking the floristic status (as a system of three components) into consideration, *Rubus* species in cultural landscape could be apophytes and anecophytes, respectively.

The increase of brambles depend on nutrient enrichment (and slight thermophily) in landscape, but also endangerment of some species is caused by eutrophic conditions. The most expansive often invasive species is the ergasiophygot *Rubus armeniacus*.

Taxonomic treatment of agamosperms should be fixed at species level, reductive concepts are highly subjective and express only an irrational fear of working with complex groups. Locally distributed basis taxa should be treated as species – in *Rubus* as in other genera. Working with area types does not be of taxonomic significance, but can be useful in phytogeographic (area type) analyses.

**Keywords**

*Rubus*, *Rubus* subgenus *Rubus*, Brombeeren, brambles, Rosaceae, Status, floristic status, invasive plant, hemerochory, neophyte, species concept, area type, Artkonzept, Arealstufen, Invasive Pflanze, hemerochore Pflanze, Pflanzengeographie, Plant Geography, Germany, Northrhine-Westphalia, Deutschland, Nordrhein-Westfalen

**Literaturverzeichnis**

- ADACHI, N., TERASHIMA, I. & TAKAHASHI, M. 1996: Mechanisms of central die-back of *Reynoutria japonica* in the volcanic desert on Mt. Fuji. A stochastic model analysis of rhizome growth. – *Ann. Bot.* **78**, 169-179.
- AMSELLEM, L., NOYER, J. L., LE BOURGEOIS, T. & HOSSAERT-MCKEY 2000: Comparison of genetic diversity of the invasive weed *Rubus alceifolius* POIR. (Rosaceae) in its native range and in areas of introduction, using amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. – *Mol. Ecol.* **9**, 433-455.
- ANDERSON, E. 1949: *Introgressive Hybridization*. – New York.
- ANDERSSON, A. 1931: Studien über die Embryonalentwicklung der Familien Celastraceae, Oleaceae and Apocynaceae. – *Acta Univ. Lund* **27** (7).
- ANTONIUS, K. & NYBOM, H. 1996: Discrimination between sexual recombination and apomixis/automixis in *Rubus* plant breeding programme. – *Hereditas* **123**, 205-213.
- ASKER, S. E. 1979: Progress in apomixis research. – *Hereditas* **91**, 231-240.
- ASKER, S. E. & JERLING, L. 1992: *Apomixis in Plants*. – Boca Raton.
- BARCACCIA, G., BÄUMLEIN, H. & SHARBEL, T. F. 2007: Apomixis in St. John's wort (*Hypericum perforatum* L.): an overview and glimpse towards the future. – In: HÖRANDL, E., GROSSNIKLAUS, U., VAN DIJK, P. & SHARBEL, T. (Hrsg.), *Apomixis: Evolution, Mechanisms and Perspectives*, pp. 259-280. Ruggell.
- BARTEN, R. 1997: Brombeere (*Rubus fruticosus*) – ein Problem im Forst? – *Forst u. Holz* **52**, 190-192.
- BECKER, M., BONNEAU, M. & LE TACON, F. 1992: Long-term vegetation changes in an *Abies alba* forest: Natural development compared with response to fertilization. – *J. Veg. Sci.* **3**, 467-474.
- BEIERKUHNLEIN, C. 2007: *Biogeographie*. – Stuttgart.
- BERG, M. 2002: Das Artenhilfsprogramm für endemische und stark bedrohte Pflanzenarten Bayerns. – *Schriftenr. Vegetationskde.* **36**, 23-30.
- BERGMEIER, E. 1991: Ein Vorschlag zur Verwendung neu abgegrenzter Statuskategorien bei floristischen Kartierungen. – *Flor. Rundbr.* **25**, 126-137.

- BERGMEIER, E. 1992: Hinweise zu den Statusangaben. – In: BERGMEIER, E. (Hrsg.), Grundlagen und Methoden floristischer Kartierungen in Deutschland. Flor. Rundbr. Beih. **2**, 84-86.
- BIERZYCHUDEK, P. 1987: Patterns in plant parthenogenesis. – In: STEARNS, S. C. (Hrsg.), The Evolution of Sex and its Consequences, pp. 197-217. Basel.
- BIJLSMA, R.-J. 2004: Verbraming: oorzaken en ecologische plaats. – De Levende Natuur **105**, 138-144.
- BIJLSMA, R.-J. & HAVEMAN, R. 2007: *Rubus canduliger*, a New Regional Species from the Netherlands, with Notes on the Range Structure and Dynamics of Brambles (*Rubus*, *Rosaceae*). – Folia Geobot. **42**, 315-329.
- BOMBLE, F. W. 2006: Eine neue Taxonomie der Gattung *Erophila* im Rheinland. – Decheniana **159**, 23-37.
- BOSSDORF, O., AUGÉ, H., LAFUMA, L., ROGERS, W. E., SIEMANN, E. & PRATI, D. 2005: Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. – Oecologia **144**, 1-11.
- BREUSTE, J. & WINKLER, M. 1999: Charakterisierung von Stadtbiootypen durch ihren Gehölzbestand – Untersuchungen in Leipzig. – Petermanns Geogr. Mitt. **143**, 45-57.
- BRIGGS, D. & WALTERS, M. 1973: Die Abstammung der Pflanzen. – Frankfurt am Main.
- BRITTON, N. F. & MOGIE, M. 2001: Poor male function favors coexistence of sexual and asexual relatives. – Ecol. Lett. **4**, 116-121.
- BULL, A. L. 1997: The role of forestry plantings in the dispersal of bramble (*Rubus* L.) species. – Watsonia **21**, 359-361.
- CALEY, P., GROVES, R. H. & BARKER, R. 2008: Estimating the invasion success of introduced plants. – Diversity Distrib. **14**, 196-203.
- CAPLAN, J. S. & YEAKLEY, J. A. 2006: *Rubus armeniacus* (Himalayan blackberry) Occurrence and Growth in Relation to Soil and Light Conditions in Western Oregon. – Northwest Science **80**, 9-17.
- CARMAN, J. G. 1997: Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory, and polyembryony. – Biol. Journ. Linn. Soc. **61**, 51-94.

- CARMAN, J. G. 2007: Do duplicate genes cause apomixis? – In: HÖRANDL, E., GROSSNIKLAUS, U., VAN DIJK, P. & SHARBEL, T. (Hrsg.), *Apomixis: Evolution, Mechanisms and Perspectives.*, pp. 63-91. Ruggell.
- CARNEIRO, V. T. DE CAMPOS, DUSI, D. M. A. & ORTIZ, J. P. A. 2006: Apomixis: Occurrence, Applications and Improvements. – In: TEIXEIRA DA SILVA, J. A., *Floriculture, Ornamental and Plant Biotechnology: advances and topical issues*, pp. 564-571. Ikenobe.
- CHARLSON, R. J., ORIAN, G. H. & WOLFE, G. V. 2000: Human Modification of the Earth System: Global Change. – In: JACOBSON, M., CHARLSON, R. J., RODHE, H. & ORIAN, G. H. (Hrsg.), *Earth System Science*, pp. 498-507. San Diego u.a.
- CHORNESKY, E. A. & RANDALL, J. M. 2003: The threat of invasive alien species to Biological Diversity: Setting a future course. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* **90**, 67-76.
- CHYTRY, M., JAROŠÍK, V., PYŠEK, P., HÁJEK, O., KNOLLOVÁ, I., TICHY, L. & DANIHELKA, J. 2008: Separating habitat invasibility by alien plants from the actual level of invasion. – *Ecology* **89**, 1541-1552.
- CRAWLEY, M. J. 1990: The population dynamics of plants. – *Philos. Trans. Royal Soc. Lond. Ser. B, Biol. Sci.*, **330**, 125-140.
- CRUDEN, R. W. & LLOYD, R. M. 1995: Embryophytes have equivalent sexual phenotypes and breeding systems: why not a common terminology to describe them? – *Amer. Journ. Bot.* **82**, 816-825.
- CURTIS, M. D. & GROSSNIKLAUS, U. 2007: Amphimixis and apomixis: two sides of the same coin! – In: HÖRANDL, E., GROSSNIKLAUS, U., VAN DIJK, P. & SHARBEL, T. (Hrsg.), *Apomixis: Evolution, Mechanisms and Perspectives.*, pp. 37-62. Ruggell.
- CZAPIK, R. 1994: How to detect apomixis in Angiospermae. – *Polish Bot. Stud.* **8**, 13-21.
- CZAPIK, R. & KOSCINSKA-PAJAK, M. 2000: Apomictic studies and agamospermy in Polish flora. – *Polish Bot. Stud. Guideb. Ser.* **24**, 129-149.
- DARLINGTON, C. D. 1939: *The Evolution of Genetic Systems.* – Cambridge.
- DE BARY, A. 1878: Ueber apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im Allgemeinen. – *Bot. Zeitung (Berlin)* **36**, 449-487.
- DE KROON, H. & VAN GROENENDAEL, J. (Eds.) 1997: *The ecology and evolution of clonal plants.* – Leiden.

- DEN NIJS, J. C. M. & VAN DER HULST, A. 1988: Cytogeography of *Taraxacum* section *Erythrosperma*: Diploid sexuals in SE and SW Europe. – Bot. Jahrb. Syst. **110**, 83-93.
- DEN NIJS, J. C. M., MENKEN, S. B. J. & VLOT, A. 1987: Gene flow in a di-triploid mixed stand of *Taraxacum* (Asteraceae) in the Odenwald, BRD as measured by isoenzyme analysis. – Abstracts 14th Int. Bot. Congress, p. 307. Berlin.
- DEN NIJS, J. C. M., KIRSCHNER, J., STEPÁNEK, J. & VAN DER HULST, A. 1990: Distribution of diploid sexual plants of *Taraxacum* sect. *Ruderalia* in east-Central Europe, with special reference to Czechoslovakia. – Pl. Syst. Evol. **170**, 71-84.
- DETTMAR, J. 2007: Urbanisierte Landschaft – Kulturlandschaft der beschleunigten Gesellschaft. – CONTUREC **2**, 30-38.
- DOBZHANSKY, T. 1951: Genetics and the Origin of Species. 3. Aufl. – New York.
- DOBZHANSKY, T. 1970: Genetics of the Evolutionary Process. – New York.
- DURKA, W. 2002: Blüten- und Reproduktionsbiologie. – Schriftenr. Vegetationskde. **38**, 133-175.
- EBRECHT, L. 2005: Vegetation, Standortverhältnisse und Ausbreitungsbiologie von Pflanzen auf Rückegassen und Waldwegen im Göttinger Wald und im Solling. – Göttingen.
- EHLERS, E. 1998: Geographie als Umweltwissenschaft. – Die Erde **129**, 333-349.
- ELLENBERG, H. jun. 1989: Eutrophierung – das gravierendste Problem im Naturschutz? – NNA-Ber. **2**, 4-13.
- ENDLICHER, W. 1995: Bodengeographisch-geoökologische Umweltforschung: Boden als Mensch-Umwelt-System. – Die Erde **126**, 287-302.
- ELLSTRAND, N. C. & SCHIERENBECK, K. A. 2000: Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? – Proceed. Nat. Acad. Sci. U. S. A. **97**, 7043-7050.
- ENDRESS, P. K. 1991: Aktuelle Probleme der Pflanzensystematik. – Bot. Helv. **101**, 235-245.
- EPPERSON, B. K. 2000: Spatial genetic structure and non-equilibrium demographics within plant populations. – Plant Species Biol. **15**, 269-279.
- ERIKSEN, B. 2000: Species Concepts in Apomictic Plants – different Solutions to the same Problem. – URL: <http://www.nhm.uio.no/panarctflora/papers/apomicts/apomictic.htm>.

- EVANS, K. J. & WEBER, H. E. 2003: *Rubus anglocandicans* (Rosaceae) is the most widespread taxon of European blackberry in Australia. – Australian Syst. Bot. **16**, 527-537.
- FELDMANN, R. 1978: Zur Problematik der Fundortangaben in faunistischen und floristischen Arbeiten – ein Lösungsvorschlag. – Natur u. Heimat (Münster) **39**, 133-138.
- FISCHER, M. A., OSWALD, K. & ADLER, W. 2008: Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol. – Linz.
- FOTELLI, M. N., RUDOLPH, P., RENNENBERG, H. & GESSLER, A. 2005: Irradiance and temperature affect the competitive interference of blackberry on the physiology of European beech seedlings. – New Phytol. **165**, 453-462.
- FRÖHNER, S. E. 1990: *Alchemilla* L. – In: HEGI, G. (Begr.), Illustrierte Flora von Mitteleuropa **IV** (2B), 13-242. Berlin.
- FRÖHNER, S. E. 2002: Die Rolle von Lokalendemiten in der Gattung *Alchemilla* L. (*Rosaceae*) in Mitteleuropa. – Ber. Bayer. Bot. Ges. **72**, 133-147.
- FUKAREK, F. & HENKER, H. 1983-1987: Neue kritische Flora von Mecklenburg. Teile 1-5. – Arch. Freunde Naturgesch. Mecklenburg **23**, 28-133; **24**, 11-93; **25**, 5-79; **26**, 13-85; **27**, 5-40.
- FUKAREK, F. & HENKER, H. 2006: Flora von Mecklenburg-Vorpommern. – Jena.
- GATSUK, L. E., SMIRNOVA, O. V., VORONTZOVA, L. I., ZAUGOLNOVA, L. B. & ZHUKOVA, L. A. 1980: Age status of plants of various growth forms: a review. – J. Ecol. **68**, 675-696.
- GAZDA, A., SZWAGRZYK, J., NYBOM, H. & WERLEMARK, G. 2007: Morphological and genetical variability of *Rubus hirtus* (WALDST. & KIT.) plants under partly open forest canopy. – Polish Journ. Ecol. **55** (1), 49-55.
- GERKEN, B. & GÖRNER, M. (Hrsg.) 2002: Planung contra Evolution? Über Evolution und Landschaftsentwicklung in Mitteleuropa. – Natur- u. Kulturlandschaft **5**.
- GLASUNOWA, K. P. (1987): Formation of the embryo sacks in agamous species of the lady's mantle (*Alchemilla* L.). – Byull. MOIP, Otd. Biol. **92** (5), 96-110.
- GORNALL, R. J. 1999: Population genetic structure in agamosperous plants. – In: HOLLINGSWORTH, P. M., BATEMAN, R. M. & GORNALL, R. J. (Hrsg.), Molecular Systematics and Plant Evolution, pp. 118-138. London.

- GOTTSCHLICH, G. 2002: ‚Fünfjahresplan‘ für Habichtskräuter? Oder: Kann und muss der Mensch die Evolution ‚beplanen‘? – In: GERKEN, B. & GÖRNER, M. (Eds.), Planung contra Evolution? Über Evolution und Landschaftsentwicklung in Mitteleuropa. Natur- u. Kulturlandschaft **5**, 168-176.
- GOTTSCHLICH, G. & RAABE, U. 1992: Zur Verbreitung, Ökologie und Taxonomie der Gattung *Hieracium* L. (Compositae) in Westfalen und angrenzenden Gebieten. – Abh. Westf. Mus. Naturk. Münster **53** (4).
- GRANT, V. 1976: Artbildung bei Pflanzen. – Berlin, Hamburg.
- GRANT, V. 1981: Plant Speciation. 2. Aufl. – New York.
- GRASSHOFF, M. 1993: Taxonomie im Konflikt mit Evolutionsdenken. – In: FREY, E. & HERKNER, B. (Hrsg.), Artbegriff versus Evolutionstheorie? Carolinae Beih. **8**, 45-52.
- GREGOR, T. 2004: Apomicts in the Vegetation of Central Europe. – Habilitationsschrift, Univ. Vechta. Vechta. (URL: <http://www.flora-deutschlands.de> → Publikationen).
- GREGOR, T. & MATZKE-HAJEK, G. 2002: Apomikten in roten Listen: Kann der Naturschutz einen Großteil der Pflanzenarten übergehen? – Natur u. Landschaft **77** (2), 64-71.
- GRIMANELLI, D., LEBLANC, O., PEROTTI, E. & GROSSNIKLAUS, U. 2001: Developmental genetics of gametophytic apomixis. – Trends Genet. **17**, 597-604.
- GROSSNIKLAUS, U. 2001: From sexuality to apomixis: molecular and genetic approaches. – In: SAVIDAN, Y., CARMAN, J. G. & DRESSELHAUS, T. (Hrsg.), The Flowering of Apomixis: From Mechanisms to Genetic Engineering, pp. 168-211. Mexico.
- GUSTAFSSON, Å. 1943: The genesis of the European blackberry flora. – Lunds Univ. Årsskr. Ser. 2. Avd. 2. **39**, 1-199.
- GUSTAFSSON, Å. 1946/47: Apomixis in higher plants. I-III. – Acta Univ. Lund **42**, 1-67; **43**, 69-179, 181-370.
- GUTTE, P. 2006: Flora der Stadt Leipzig einschließlich Markkleeberg. – Jena.
- HABER, W. 1996: Bedeutung unterschiedlicher Land- und Forstbewirtschaftung für die Kulturlandschaft – einschließlich Biotop- und Artenvielfalt. – In: LINCKH, G., SPRICH, J., FLAIG, H. & MOHR, H. (Hrsg.), Nachhaltige Land- und Forstwirtschaft – Expertisen, pp. 1-26. Berlin, Heidelberg, New York.

- HAEUPLER, H. 1989: Naturschutzorientierte Anwendungen der Inseltheorie – Sind Städte Inseln? – Veröff. Verb. Deutsch. Biol. **10**, 7-10.
- HAEUPLER, H. 1997: Zur Phytodiversität Deutschlands: Ein Baustein zur globalen Biodiversitätsbilanz. – Osnabrücker Naturwiss. Mitt. **23**, 123-133.
- HAEUPLER, H. 1999: Zur Phytodiversität Deutschlands, eine aktualisierte Bilanz. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg **215**, 103-109.
- HAEUPLER, H. 2000: Biodiversität in Zeit und Raum – Dynamik oder Konstanz? – Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. **12**, 113-129.
- HAEUPLER, H. 2003: Das Ruhrgebiet – ein „Kreuzweg der Blumen“? – Bochumer Geogr. Arb. Sonderh. **14**, 91-97.
- HAEUPLER, H. & SCHÖNFELDER, P. 1988: Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. – Stuttgart.
- HAEUPLER, H., JAGEL, A. & SCHUMACHER, W. 2003: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Nordrhein-Westfalen. – Recklinghausen.
- HARD, G. 1998: Ruderalvegetation. – Notizb. Kasseler Schule **51**.
- HAVEMAN, R., SCHAMINÉE, J. H. J. & WEEDA, E. J. 2002: Apomicten: het belang van een genuanceerde taxonomie voor plantensociologisch onderzoek en natuurbeheer. – Stratiotes **25**, 3-25.
- HEGELMAIER F. 1903: Zur Kenntnis der Polyembryonie von *Euphorbia dulcis* Jacq. (*purpurata* Thuill.). – Ber. Deutsch. Bot. Ges. **21**, 6–19.
- HEGER, T. 2004: Zur Vorhersagbarkeit biologischer Invasionen. – NEOBIOTA **4**.
- HEINRICHS, J. & GOTTSCHLICH, G. 1996: Neue Studien zur Hieracienflora des Rheinlands. – Acta Biol. Benrodis **8**, 79-118.
- HENKER, H. 1996: Erstnachweise und Einbürgerungen bemerkenswerter Pflanzenarten in Mecklenburg-Vorpommern. – Bot. Rundbr. Mecklenburg-Vorpommern **29**, 135-140.
- HÖRANDL, E. & PAUN, O. 2007: Patterns and sources of genetic diversity in apomictic plants: implications for evolutionary potentials. – In: HÖRANDL, E., GROSSNIKLAUS, U., VAN DIJK, P. & SHARBEL, T. (Hrsg.), Apomixis: Evolution, Mechanisms and Perspectives, pp. 169-194. Ruggell.
- HÖRANDL, E., GROSSNIKLAUS, U., VAN DIJK, P. & SHARBEL, T. (Hrsg.) 2007: Apomixis: Evolution, Mechanisms and Perspectives. – Ruggell.

- HOLUB, J. 1992: A preliminary checklist of *Rubus* species occurring in the Czech Republic. – *Preslia* **64**, 97-132.
- HOLUB, J. & JIRÁSEK, V. 1967: Zur Vereinheitlichung der Terminologie in der Phytogeographie. – *Folia Geobot. Phytotax.* **2**, 69-113.
- ISERMANN, K. & ISERMANN, R. 1996: Stickstoffströme in Deutschland und in der Europäischen Union (EU) – Ausgangslage und hinreichende Lösungsansätze sowie Lösungsaussichten zu ihrer Optimierung. – In: WALTHER, W. (Hrsg.), Grundwasserschutz, Konzepte '96, TU Dresden, Inst. f. Grundwasser, Mitt.heft **1**, 217-265.
- IZMAILOW, R. 1994: Further observations in embryo sac development in *Alchemilla* L. (subsection *Heliodrosum* Rothm.). – *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **36**, 37-41.
- JANICH, P. & WEINGARTEN, M. 1999: Wissenschaftstheorie der Biologie. – München.
- JANSSEN, W. 1995: Die Entwicklung der bäuerlichen Kulturlandschaft in Mitteleuropa in frühgeschichtlicher Zeit (5.-10. Jahrhundert) unter besonderer Berücksichtigung der Brüche. – *Siedlungsforschung – Archäologie-Geschichte-Geographie* **13**, 51-66.
- JENNINGS, D. L. 1988: Raspberries and Blackberries: Their Breeding, Diseases, and Growth. – London.
- JENTSCH, A., WITTMER, H., JAX, K., RING, I. & HENLE, K. 2003: Biodiversity. Emerging Issues for Linking Natural and Social Sciences. – *GAIA* **12**, 121-128.
- KAPIL, R. N. 1961: Some embryological aspects of *Euphorbia dulcis* L. – *Phytomorphology* **11**, 24–36.
- KARSTE, G., SCHUBERT, R. & WEGENER, U. 2003: Die Wiederbesiedlung vegetationsfreier Flächen im Brockengebiet im Nationalpark Hochharz. – *Hercynia N. F.* **36**, 217-233.
- KASPEREK, G. 2008: Eine Bibliographie zur Klassifikation von Anthropochoren. – *Braunschweiger Geobot. Arb.* **9**, 345-362.
- KEIL, P. & LOOS, G. H. 2002: Dynamik der Ephemerophytenflora im Ruhrgebiet – unerwünschter Ausbreitungspool oder Florenbereicherung? – *NEOBIOTA* **1**, 37-49.
- KEIL, P. & LOOS, G. H. 2004: Ergasiophyten auf Industriebrachen des Ruhrgebietes. – *Flor. Rundbr.* **38**, 101-112.

- KEIL, P. & LOOS, G. H. 2005a: Non-established adventive plants in the western and central Ruhrgebiet (Northrhine-Westphalia, Germany) – a preliminary overview. – Elektron. Aufsätze d. Biol. Station Westl. Ruhrgebiet **5** (URL: <http://www.bswr.de> → Veröffentlichungen).
- KEIL, P. & LOOS, G. H. 2005b: Anökophyten im Siedlungsraum des Ruhrgebietes – eine erste Übersicht. – *CONTUREC* **1**, 27-34.
- KIRSCHNER, J. & ŠTEPÁNEK, J. 1996: Modes of Speciation and Evolution of the Sections in *Taraxacum*. – *Folia Geobot. Phytotax.* **31**, 415-426.
- KLINGENSTEIN, F., EBERHARDT, D. & KORNACKER, P. M. 2003: Invasive gebietsfremde Arten aus Sicht des Naturschutzes auf Bundesebene. – *Schriftenr. BMVEL „Angewandte Wissenschaft“* **498**, 24-39.
- KOCH, M. 2002: Phylogeographie und Systematik der Gattung *Draba* (Brassicaceae). – In: BUNDESAMT FÜR ALPENLÄNDISCHE LANDWIRTSCHAFT GUMPENSTEIN (Hrsg.), Bericht 10. Österreichisches Botanikertreffen vom 30. Mai bis 1. Juni 2002 an der HBLA Raumberg, pp. 81-83.
- KOLLMANN, J., STEINGER, T. & ROY, B. A. 2000: Evidence of sexuality in European *Rubus* (Rosaceae) species based on AFLP and allozyme analysis. – *Journ. Bot.* **87**, 1592-1598.
- KOWARIK, I. 1992: Das Besondere der städtischen Flora und Vegetation. – *Schriftenr. Deutscher Rat f. Landespflege* **61**, 33-47.
- KOWARIK, I. 2003a: Biologische Invasionen. Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa. – Stuttgart.
- KOWARIK, I. 2003b: Urbane Urwälder: Zur Auflösung eines Paradoxons. – Internationale Fachtagung „Urwald in der Stadt / Wild Forests in the City“, Dortmund 16.-18. Oktober 2003, Tagungsband, p. 13. Dortmund, Berlin, Recklinghausen.
- KRETSCHMER, H., HOFFMANN, J. & WENKEL, O. 1997: Einfluß der landwirtschaftlichen Flächennutzung auf Artenvielfalt und Artenzusammensetzung. – *Schr.reihe Ministerium Ernährung, Landwirtsch. u. Forsten, Reihe A*, **465**, 266-280.
- KÜHN, I. & KLOTZ, S. 2002: Floristischer Status und gebietsfremde Arten. – *Schriftenr. Vegetationskde.* **38**, 47-56.

- LAMBRECHT-MCDOWELL, S. C. & RADOSEVICH, S. R. 2005: Population demographics and trade-offs to reproduction of an invasive and non-invasive species of *Rubus*. – Biol. Invas. **7**, 281-295.
- LAUER, W. & KLINK, H.-J. 1978: Gegenstand und Fragestellungen der Pflanzengeographie. – In: LAUER, W. & KLINK, H.-J. (Hrsg.), Pflanzengeographie. Wege der Forschung **CXXX**, 1-21. Darmstadt.
- LEISCHNER, O. 1963: Die biologische Raumdichte. – Mitt. Fränk. Geogr. Ges. **10**, 331-339.
- LEVIN, D. A. 2004: Ecological Speciation: Crossing the Divide. – Syst. Bot. **29**, 807-816.
- LOHWASSER, U. 2001: Biosystematische Untersuchungen an *Ranunculus auricomus* L. (Ranunculaceae) in Deutschland. – Diss. Bot. **343**.
- LOOS, G. H. 1988: *Rubus fasciculatus* P. J. MÜLLER in der Umgegend von Geseke. – Ber. Naturwiss. Ver. Bielefeld u. Umgegend **29**, 353-356.
- LOOS, G. H. 1989: Die Geographie der Brombeer-Flora (Rosaceae: Gattung *Rubus* L., Subgenus *Rubus*) im Raum Groß-Dortmund. – Dortmunder Beitr. Landeskd. **23**, 31-38.
- LOOS, G. H. 1994: Untersuchungen zur Taxonomie, Ökologie und Soziologie der *Poa pratensis*-Gruppe. I. Viatische Linienmigration bei *Poa humilis* EHRH. ex HOFFM. – Tuexenia **14**, 403-414.
- LOOS, G. H. 1997a: Definitionsvorschläge für den Artbegriff und infraspezifische Einheiten aus der Sicht eines regionalen Florenprojektes. – Dortmunder Beitr. Landeskd. **31**, 247-266.
- LOOS, G. H. 1997b: Neophytische Kulturflüchtlinge im Stadtzentrum von Kamen/Westfalen. – Decheniana **150**, 5-26.
- LOOS, G. H. 1998: Brombeeren und Verwandte: Die Gattung *Rubus* L. (Rosaceae) in Groß-Methler und Umgebung. – In: LOOS, W. & LOOS, G. H.; Landschaft und Lebewelt in Methler, pp. 119-186. Kamen.
- LOOS, G. H. 1999a: Die Bedeutung von Ephemerophyten für die Pflanzengeographie und Landschaftsbewertung. – Dipl.-Arb. Univ. Bochum, Geogr. Institut. Bochum.
- LOOS, G. H. 1999b: Einige Bemerkungen zur Anwendung eines „pluralistischen“ Artkonzeptes im *Ranunculus auricomus*-Komplex (*Ranunculus* sectio *Ranunculus*). – Flor. Rundbr. **33** (2), 129-134.

- LOOS, G. H. 1999c: Die Neophyten und ihre Begriffssysteme. Beispiel Ruhrgebietsflora. – Naturreport (Unna) Beih. **2**.
- LOOS, G. H. 2000: *Centaurea* L. – In: HAEUPLER, H. & MUER, T., Bildatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands, pp. 520-524. Stuttgart. Ebda. in 2. Aufl., 2007.
- LOOS, G. H. 2001: Die lokal verbreiteten Brombeersippen (*Rubus* L. subgen. *Rubus*, Rosaceae) im mittleren Westfalen. I. Beitrag. – Dortmunder Beitr. Landeskde. **35**, 117-162. [recte: 2002]
- LOOS, G. H. 2002: Neufunde von *Rubus*-Arten an Straßenrändern im Raum Gütersloh – Bielefeld – Herford. – Ber. Naturwiss. Ver. Bielefeld u. Umgegend **42**, 315-321.
- LOOS, G. H. 2003: Ein notwendiger Paradigmenwechsel in der Taxonomie der Wildrosen. – Flor. Rundbr. **36**, 97-107.
- LOOS, G. H. 2005a: Zur Arealstufenklassifikation bei *Rubus* L. subgen. *Rubus* (Rosaceae). – Flor. Rundbr. **39**, 77-86. [recte: 2006]
- LOOS, G. H. 2005b: Zum Kenntnisstand der „kritischen“ Pflanzengruppen im westlichen Ruhrgebiet. – Elektron. Aufsätze d. Biol. Station Westl. Ruhrgebiet **1.7**. (URL: <http://www.bswr.de> → Veröffentlichungen).
- LOOS, G. H. 2006: Brombeerbestände als Indizien der Wirtschaftsgeschichte. – Notizb. Kasseler Schule **70** (1), 181-187.
- LOOS, G. H. 2007: Taxonomische Revision einiger einander nahestehender Brombeersippen (*Rubus* L. subgen. *Rubus*, Rosaceae). – Flor. Rundbr. **40**, 131-143.
- LOOS, G. H. 2008: Unerkannte Vielfalt im Detail. „Kritische“ Artenkomplexe und innerartliche Variabilität der Farn- und Blütenpflanzen NRW's. – Natur in NRW **33**, in Druck.
- LOOS, G. H. & KEIL, P. 2006: *Rubus armeniacus* – a neglected invasive plant, significant in local activities of nature conservation. – BfN-Skripten **184**, 185.
- LOOS, G. H., JUNG, K. & WÖRZ, A. 1996: *Taraxacum* Wiggers 1780, nom. conserv. – In: SEBALD, O., SEYBOLD, S., PHILIPPI, G. & WÖRZ, A. (Hrsg.), Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs **6**, 350-369. Stuttgart.
- LOOS, G. H., MARGENBURG, K., MARGENBURG, B. & BÜSCHER, D. 2008a: Die Beifuß-Ambrosie als vermeintlich invasive Pflanzenart. – Naturreport, Jahrb. Naturförderungsges. Kr. Unna **12**, 109-114.

- LOOS, G. H., KEIL, P., BÜSCHER, D. & GAUSMANN, P. 2008b: Beifuß-Ambrosie (*Ambrosia elatior* L., Asteraceae) im Ruhrgebiet nicht invasiv. – Flor. Rundbr. **41**, 15-25.
- LOOS, G. H., KEIL, P. & ODPARLIK, H. in Vorb.: Apomikten in Roten Listen: Dürfen lokal verbreitete Sippen und Sekundärstandorte besiedelnde Sippen übergangen werden? – Manusk., Publ. in Vorbereitung.
- MARSHALL, D. R. & WEIR, B. S. 1979: Maintenance of genetic variation in apomictic plant populations. I. Single locus models. – Heredity **42**, 159-172.
- MARTENSEN, H. O., PEDERSEN, A. & WEBER, H. E. 1983: Atlas der Brombeeren von Dänemark, Schleswig-Holstein und dem benachbarten Niedersachsen. – Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs. Beih. **5**.
- MÁRTONFI, P., BRUTOVSKÁ, R., CELLÁROVÁ, E. & REPEK, M. 1996: Apomixis and hybridity in *Hypericum perforatum*. – Folia Geobot. Phytotax. **31**, 389-396.
- MATZK, F., MEISTER, A., BRUTOVSKÁ, R. & SCHUBERT, I. 2001: Reconstruction of reproductive diversity in *Hypericum perforatum* L. opens novel strategies to manage apomixis. – Plant Journ. **26**, 275-282.
- MATZKE-HAJEK, G. 1993: Die Brombeeren (*Rubus fruticosus*-Agg.) der Eifel und der Niederrheinischen Bucht. – Decheniana Beih. **32**.
- MATZKE-HAJEK, G. 1996: Die Verbreitung der Brombeeren (*Rubus* L., Subgenus *Rubus*) im Bergischen Land (Nordrhein-Westfalen). – Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal **49**, 44-120.
- MATZKE-HAJEK, G. 1997: Zur Evolution und Ausbreitung apomiktischer *Rubus*-Arten (Rosaceae) in Offenland-Ökosystemen. – Bull. Geobot. Inst. ETH Zürich **63**, 33-44.
- MELZHEIMER, V. & LOHWASSER, U. 1997: *Ranunculus auricomus* agg. – Kritische Anmerkungen zum gegenwärtigen Stand der Forschung. – Flor. Rundbr. **31** (2): 89-98.
- MOGIE, M., BRITTON, N. F. & STEWART-COX, J. A. 2007: Asexuality, polyploidy and the male function. – In: HÖRANDL, E., GROSSNIKLAUS, U., VAN DIJK, P. & SHARBEL, T. (Hrsg.), Apomixis: Evolution, Mechanisms and Perspectives, pp. 195-214. Ruggell.

- MORTON, J. K. 1966: The role of polyploidy in the evolution of a tropical flora **1**. – Edinburgh, New York.
- MÜLLER, J. 2004: Neue Taxa von *Hieracium* L. subg. *Hieracium* aus dem Ostthüringer Muschelkalkgebiet. – *Haussknechtia* **10**, 123-145.
- MÜLLER-HOHENSTEIN, K. 1995: Umweltforschung ohne Geographie? Historisch und aktuelle Ansätze ganzheitlich vernetzten Arbeitens in der Physischen Geographie. – *Die Erde* **126**, 271-285.
- MUELLER-KROEHLING, S. 2002: Welchen Lebensräumen entstammt die heutige Artenvielfalt in Mitteleuropa? – In: GERKEN, B. & GÖRNER, M. (Eds.), *Planung contra Evolution? Über Evolution und Landschaftsentwicklung in Mitteleuropa*. – *Natur- u. Kulturlandschaft* **5**, 99-109.
- MURRELL, D. J. 2006: Local interactions and invasion dynamics: population growth in space and time. – In: CADOTTE, M. W. & al. (Eds.), *Conceptual ecology and invasion biology*, pp. 147-168. Dordrecht.
- NAUMOVA, T. N. 1970: The development of sexual and apomictic embryos in *Euonymus europaeus* L. (*Celastraceae*). – *Bot. Zhurn.* **5**, 638-648.
- NAVEH, Z. 1996: Die Anforderungen der post-industriellen Gesellschaft an die Landschaftsökologie als eine transdisziplinäre, problemorientierte Wissenschaft. – *Die Erde* **127**, 235-249.
- NETTMANN, H.-K. 1991: Einige Grundlagen und Ziele der Kartierung von Fauna und Flora im Land Bremen. – *Abh. Naturwiss. Ver. Bremen* **41**, 345-358.
- NEUFFER, B. 2002: Der weltweite Erfolg des Hirtentäschelkrautes *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. – *NEOBIOTA* **1**, 235-255.
- NEWTON, A. & EARL, D. P. 2004: Phytogeographical analyses. – In: NEWTON, A. & RANDALL, R. D., *Atlas of British and Irish Brambles*, pp. xi-xxvii. London.
- NOGLER, G. A. 1984: Gametophytic apomixis. – In: JOHRI, B. M. (Hrsg.), *Embryology of Angiosperms*, pp. 475-519. Berlin.
- NOYES, R. D. 2007: Apomixis in the Asteraceae: Diamonds in the Rough. – *Functional Pl. Sci. Biotechn.* **1**, 207-222.
- NYBOM, H. 2007: Unique reproduction in dogroses (*Rosa* sect. *Caninae*) maintains successful and highly heterozygous genotypes. – In: HÖRANDL, E., GROSSNI-

- KLAUS, U., VAN DIJK, P. & SHARBEL, T. (Hrsg.), Apomixis: Evolution, Mechanisms and Perspectives, pp. 281-298. Ruggell.
- OBORNY, B. 2006: Clonal plants – spatial strategies and impact on the structure of vegetation. – *Kitaibelia* **11**, 34.
- OKLEJEWICZ, K. 2006: Distribution patterns of *Rubus* species (Rosaceae) in the eastern part of the Polish Carpathians. – *Polish Bot. Stud.* **21**.
- OPPENHEIMER, H. (Rev.) 2006: *Rubus discolor* (vine, climber). – issg Database: Ecology of *Rubus discolor* (URL: <http://issg.org/database/species>).
- OREDSSON, A. 1998: *Rubus lasiandrus* introduced to Sweden with pulpwood from West Germany. – *Flora* **193**, 165-171.
- OREDSSON, A. 2002: Mit Holztransporten eingeschleppte *Rubus*-Arten in Schweden. – *Ber. Bayer. Bot. Ges.* **72**, 169-173.
- OREDSSON, A. 2004: Tva nya medlemmar av den svenska floran: engelskt björnbär och skugg björnbär. – *Svensk Bot. Tidskr.* **98**, 232-237.
- PABLO DONADIO, D., ERAZO-BARRADAS, M. & PEI, D. o. J.: Breeding in Apomictic Species. – URL: [http://www.agri.ankara.edu.tr/fcrops/1289\\_APOMiKSİSLAHI.pdf](http://www.agri.ankara.edu.tr/fcrops/1289_APOMiKSİSLAHI.pdf)
- PANCER-KOTEJA, E., SZWAGRZYK, J. & BODZIARCZYK, J. 1998: Small-scale spatial pattern and size structure of *Rubus hirtus* in a canopy gap. – *J. Veg. Sci.* **9**, 755-762.
- PATERSON, H. E. H. 1993: The Term “Isolating Mechanisms” as a Canalizer of Evolutionary Thought. – In: PATERSON, H. E. H., *Evolution and the Recognition Concept of Species*. Collected Writings. Ed.: S. F. MCEVEY; pp. 1-10. Baltimore, London.
- PATZKE, E. 1990: Das Problem der Identität. Was kartieren wir eigentlich? – *Flor. Rundbr.* **23**, 135-140.
- PAUN, O., STUESSY, T. F. & HÖRANDL, E. 2006: The role of hybridization, polyploidization and glaciation in the origin and evolution of the apomictic *Ranunculus cassubicus* complex. – *New Phytol.* **171**, 223-236.
- PEDERSEN, A. & WEBER, H. E. 1993: Atlas der Brombeeren von Niedersachsen und Bremen. – *Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs.* **28**.
- PFEIFFER, H. 1942: Floristik und Pflanzensoziologie. – *Repert. Spec. nov. regni veg. Beih.* **CXXXI**, 144-152.

- PYŠEK, P. & RICHARDSON, D. M. 2006: The biogeography of naturalization in alien plants. – Journ. Biogeogr. **33** (12), 2040-2050.
- RANDALL, R. D. & RICH, T. C. G. 2000: Conservation of Britain's biodiversity: *Rubus trelleckensis* (Rosaceae), Trelleck Bramble. – *Watsonia* **23**, 317-322.
- RANDALL, R. D. & RICH, T. C. G. 2001: Conservation of Britain's biodiversity: *Rubus dasycoccus* (Rosaceae), Thick-berried Bramble. – *Watsonia* **23**, 437-442.
- RICH, T. C. G., MCDONNELL, E. J. & LLEDÓ, M. D. 2008: Conservation of Britain's biodiversity; the case of *Hieracium cyathis* (Asteraceae) and its relation to other apomictic taxa. – *Bot. J. Linn. Soc.* **156**, 669-680.
- RICHARDS, A. J. 1970: Hybridisation in *Taraxacum*. – *New Phytol.* **69**, 1103-1121.
- RICHARDS, A. J. 1990: The implications of reproductive versatility for the structure of grass populations. – In: CHAPMAN, G. P. (Hrsg.), *Reproductive Versatility in the Grasses*, pp. 131-153. Cambridge.
- RICHARDS, A. J. 1996: Breeding Systems in Flowering Plants and the Control of Variability. – *Folia Geobot. Phytotax.* **31**, 283-293.
- RICHARDS, A. J. 1997: *Plant Breeding Systems*. 2. Aufl. – London, Weinheim, New York, Tokyo, Melbourne, Madras.
- RICHARDS, A. J., KIRSCHNER, J., ŠTEPÁNEK, J. & MARHOLD, K. 1996: Apomixis and Taxonomy: An Introduction. – *Folia Geobot. Phytotax.* **31**, 281-282.
- RICHARDSON, D. M. & PYŠEK, P. 2006: Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility. – *Progr. Phys. Geogr.* **30**, 409-431.
- RICHARDSON, D. M., PYŠEK, P., REJMÁNEK, M., BARBOUR, M. G., PANETTA, F. D. & WEST, C. J. 2000: Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. – *Diversity Distr.* **6**, 93-107.
- RICHTER, M. 1997: *Allgemeine Pflanzengeographie*. – Stuttgart.
- RICHTER, M. 2002: Moderne Aspekte der Pflanzengeographie. – *Praxis Geogr.* **2002** (7-8), 4-10.
- ROSENTHAL, G. 2003: Bedeutung evolutionsbiologischer Prozesse für Landschaftsplanung und Naturschutz. – *Natur u. Landschaft* **78**, 497-506.
- RUDENKO, F. E. 1961: Apomixis in certain high-mountain plants of the Ukrainian Carpathians. – *Ukrayins'k. Bot. Zhurn.* **18**, 24-31. (in russ.).

- RUNGE, F. 1959: Pflanzengeographische Probleme in Westfalen. – Abh. Landesmus. Naturk. Münster Westf. **21** (1).
- SAVIDAN, Y. 2007: Apomixis in higher plants. – In: HÖRANDL, E., GROSSNIKLAUS, U., VAN DIJK, P. & SHARBEL, T. (Hrsg.), Apomixis: Evolution, Mechanisms and Perspectives., pp. 15-22. Ruggell.
- SCHMELZER, M. 1998: Untersuchungen zur Taxonomie, Verbreitung, standörtlicher und soziologischer Bindung des *Ranunculus auricomus*-Komplexes in Niederrheinischer Bucht, Nordeifel und Siebengebirge. – Dipl.-Arb. Univ. Bonn, Inst. f. Landwirtschaftl. Botanik, Abt. Geobotanik u. Naturschutz. Bonn.
- SCHMITHÜSEN, J. 1957: Anfänge und Ziele der Vegetationsgeographie. – Petermanns Mitt. **101**, 81-92.
- SCHMITHÜSEN, J. 1968: Allgemeine Vegetationsgeographie. – Berlin.
- SCHMITT, T. 2002: Biodiversität. Faktoren und Verteilungsmuster der Gefäßpflanzenvielfalt im Mittelmeerraum. – Praxis Geogr. **2002** (7-8), 27-30.
- SCHOLZ, H. 2007: Questions about indigenous plants and anecophytes. – Taxon **56**, 1255-1260.
- SCHORNICK, O. K. 1990: Änderung der Bodenvegetation in Waldbeständen als Folge einer künstlichen Düngung. – KfK-PEF-Ber. **63**.
- SCHREIBER, K.-F. 1999: Anforderungen an die Landnutzung aus ökologischer Sicht. – In: BASTIAN, O. & SCHREIBER, K.-F., Analyse und ökologische Bewertung der Landschaft, 2. Aufl., pp. 423-431. Heidelberg, Berlin.
- SCHREINER, M. 1999: Verbreitung und waldbauliche Bedeutung der Brombeeren (*Rubus fruticosus* agg.) in Baden-Württemberg. – URL: [http://www.landwirtschaft-mlr.baden-wuerttemberg.de/servlet/PB/menu/1043531\\_I1/index.html](http://www.landwirtschaft-mlr.baden-wuerttemberg.de/servlet/PB/menu/1043531_I1/index.html).
- SCHREINER, M. 2001: Vorkommen und Ausbreitung von Brombeeren sowie ihre Bedeutung für die Naturverjüngung von Tannen-Fichten-Wäldern – dargestellt am Beispiel der Region „Oberer Neckar“. – Agrarforsch. Baden-Württemberg **31**.
- SCHROEDER, F.-G. 1969: Zur Klassifizierung von Anthropochoren. – Vegetatio **16**, 225-238.
- SCHROEDER, F.-G. 1974: Zu den Statusangaben bei der floristischen Kartierung Mitteleuropas. – Göttinger Flor. Rundbr. **8**, 71-79.

- SCHROEDER, F.-G. 2000: Die Anökophyten und das System der floristischen Statuskategorien. – Bot. Jahrb. Syst. **122**, 431-437.
- SCHUHWERK, F. 2002: Some Thoughts on the Taxonomy of *Hieracium*. – Ber. Bayer. Bot. Ges. **72**, 193-198.
- SECRETARIAT OF THE CONVENTION ON BIOLOGICAL DIVERSITY 2001-2004: Global Biodiversity Outlook. Chapter 2: The Convention on Biological Diversity. – URL: <http://www.biodiv.org/gbo/chap-02/>
- SEPP, S., BOBROVA, V. K., TROITSKY, A. K. & GLAZUNOVA, K. P. 2000: Genetic polymorphism detected with RAPD analysis and morphological variability in some microspecies of apomictic *Alchemilla*. – Ann. Bot. Fennici **37**, 105-123.
- SIMMONS, I. G. 2000: The Environment at 2000: A Tremendous Number of Layers. – Geography **85**, 97-105.
- SUCCOW, M. 2001: Intensiv genutzte Agrarlandschaft heute. – In: SUCCOW, M., JESCHKE, L. & KNAPP, H. D., Die Krise als Chance – Naturschutz in neuer Dimension, pp. 114-125. Neuenhagen.
- SUKOPP, H. 2006: Apophyts in the flora of Central Europe. – Polish Bot. Stud. **22**, 473-485.
- SUKOPP, H. 2008: Apophyten in der Flora von Mitteleuropa. – Braunschweiger Geobot. Arb. **9**, 443-458.
- TEPPNER, H. 1996: Adventitious embryony in *Nigritella* (*Orchidaceae*). – Folia Geobot. Phytotax. **31**, 323–331.
- THELLUNG, A. 1918/19: Zur Terminologie der Adventiv- und Ruderalfloristik. – Allgem. Bot. Zeitschr. **24/25**, 36-42.
- TRÁVNÍČEK, B. & ZÁZVORKA, J. 2005: Taxonomy of *Rubus* ser. *Discolores* in the Czech Republic and adjacent regions. – Preslia **77**, 1-88.
- TYLER, T. 2001: Förslag till ny taxonomisk indelnig ac stångfibblorna (*Pilosella*) i Norden. – Svensk Bot. Tidskr. **95**, 39-67.
- VAN DIJK, P. & VIJVERBERG, K. 2005: The significance of apomixis in the evolution of the angiosperms: a reappraisal. – In: BAKKER, F. T., CHATROU, L. W., GRAVENDEEL, B. & PELSER, P. B. (Hrsg.), Plant Species-Level Systematics: New Perspectives on Pattern & Process, pp. 101-116. Ruggell.
- WÄGELE, J.-W. 2001: Grundlagen der Phylogenetischen Systematik. 2. Aufl. – München.
- WAGENITZ, G. 2003: Wörterbuch der Botanik. 2. Aufl. – Berlin.

- WAN, C. & SOSEBEE, R. E. 2000: Central dieback of the dryland bunchgrass *Eragrostis curvula* (weeping lovegrass) re-examined: the experimental clearance of tussock centres. – J. Arid. Environm. **46**, 69-78.
- WATT, A., GRABHERR, G., HANSSON, L. & TROUMBIS, A. 1998: Relevant measurements of Biodiversity. – Ecosystems Research Report **25**, 32-36.
- WEBER, H. E. 1975: Vorschlag für eine einheitliche Basis von Rasterkartierungen. – Göttinger Flor. Rundbr. **9**, 85-86.
- WEBER, H. E. 1977: Die ehemalige und jetzige Brombeerflora von Mennighüffen, Kreis Herford, Ausgangsgebiet der europäischen *Rubus*-Forschung durch K. E. A. WEIHE (1779-1834). – Ber. Naturwiss. Ver. Bielefeld u. Umgegend **23**, 161-193.
- WEBER, H. E. 1981: Revision der Sektion *Corylifolii* (Gattung *Rubus*, Rosaceae) in Skandinavien und im nördlichen Mitteleuropa. – Sonderb. Naturwiss. Ver. Hamburg **4**.
- WEBER, H. E. 1985: Rubi Westfalici. – Abh. Westf. Mus. Naturk. Münster **47** (3) [recte: 1986].
- WEBER, H. E. 1986: Rote Liste der Brombeeren Westfalens mit grundsätzlichen Bemerkungen zur Bewertung apomiktischer Sippen beim Artenschutz. – Abh. Westf. Mus. Naturk. **48** (2/3), 187-202.
- WEBER, H. E. 1987: Typen ornithochorer Arealentwicklung, dargestellt an Beispielen der Gattung *Rubus* L. (Rosaceae) in Europa. – Bot. Jahrb. Syst. **108**, 525-535.
- WEBER, H. E. 1993: Zur Entstehung, Taxonomie und Nomenklatur des *Rubus laciniatus* (Rosaceae). – Willdenowia **23**, 75-81.
- WEBER, H. E. 1995: *Rubus* L. – In: HEGI, G. (Begr.), Illustrierte Flora von Mitteleuropa **IV** (2A), 3. Aufl., pp. 284-587. Berlin.
- WEBER, H. E. 2002: Entwicklung und Stand der *Rubus*-Forschung in Europa. – Ber. Bayer. Bot. Ges. **72**, 177-185.
- WEBER, H. E. 2003a: Gebüsche, Hecken, Krautsäume. – Stuttgart.
- WEBER, H. E. 2003b: Beiträge zu einer Neuauflage der Flora von Bielefeld – Gütersloh – Teil 4 (*Rubus* L., sect. *Rubus* und sect. *Corylifolii*). – Ber. Naturwiss. Ver. Bielefeld u. Umgegend **43**, 195-254.

- WELK, E. 2002: Arealkundliche Analyse und Bewertung der Schutzrelevanz seltener und gefährdeter Gefäßpflanzen Deutschlands. – Schriftenr. Vegetationskde. **37**.
- WIDDER, F. 1950: Diagnoses stirpium novarum, I-III. – Phytion **2**, 223-229.
- WISSEMANN, V. 2003: Conventional taxonomy (wild roses). – In: ROBERTS, A., DEBENER, T. & GUDIN, S. (Hrsg.), Encyclopedia of Rose Science, pp. 111-117. Oxford.
- WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. 1998: Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Stuttgart.
- ZAHLHEIMER, W. 2006: Statuskategorien für floristische Kartierung und Naturschutz. – URL: [http://www.bayernflora.de/de/export/Zahlheimer\\_Status.pdf](http://www.bayernflora.de/de/export/Zahlheimer_Status.pdf)
- ZERBE, S. 2007: Neophyten in mitteleuropäischen Wäldern. – Natursch. Landschaftsplan. **39**, 361-368.
- ZIELINSKI, J. 2004: The genus *Rubus* (Rosaceae) in Poland. – Polish Bot. Stud. **16**.
- ZIERHOFER, W. 1997: Grundlagen für eine Humangeographie des relationalen Weltbildes. Die sozialwissenschaftliche Bedeutung von Sprachpragmatik, Ökologie und Evolution. – Erdkunde **51**, 88-91.