Zur Evolution und Ausbreitung apomiktischer Rubus-Arten (Rosaceae) in Offenland-Ökosystemen

Autor(en): **Matzke-Hajek, Günter**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin of the Geobotanical Institute ETH**

Band (Jahr): **63 (1997)**

PDF erstellt am: **27.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-377805

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Zur Evolution und Ausbreitung apomiktischer *Rubus*-Arten (Rosaceae) in Offenland-Ökosystemen

GÜNTER MATZKE-HAJEK

Institut für Naturschutz und Umweltbildung, Hochschule Vechta, Driverstrasse 22, 49377 Vechta, Germany

Summary

Evolution and dispersal of apomictic *Rubus* species (Rosaceae) in the cultural landscape

1 In Central Europe the representatives of the subgenus Rubus (bramble) form a complex of a few sexual taxa and innumerable polyploid apomicts. New morphotypes evolve through casual hybridisation with subsequent splitting and can stabilize by renewed apomixis. If successful in competition they are able to build up their own distribution areas and can then be treated as taxonomic species.

2 This contribution reconstructs the habitats of bramble species in the former natural landscape. Hardly any species of bramble within the study area (Rhenish massif, Germany) is able to compete under the canopy of undisturbed forest, and only few can persist along permanent natural forest edges. Most bramble species grow in scrub communities which replace deciduous forests. Here they develop vigorously in man-made forest edges, clear-cuts, hedgerows, or on abandoned grassland. Habitats of this type were rare and appeared only temporarily in the natural landscape, but have increased significantly since the Neolithic era. Since these times the inventory of *Rubus* taxa has changed and diversified markedly.

3 An attempt is made to estimate the proportion of morphotypes whose evolution was favoured or made possible by clearing, settling and other land use by man. This estimation takes into consideration the dispersal mode (endozoochory by frugivorous birds) as well as the size and form of distribution areas.

Zusammenfassung

1 Die mitteleuropäischen Vertreter des Subgenus Rubus bilden einen Komplex aus wenigen sexuellen Arten und unzähligen polyploiden Apomikten. Neue Morphotypen entstehen durch gelegentliche Hybridisierung mit anschliessender Aufspaltung. Durch erneut einsetzende Apomixis können sie sich stabilisieren. Sofern sie sich gegen die Konkurrenz anderer Sippen behaupten und in der Lage sind, eigene Areale aufzubauen, werden sie als taxonomische Arten behandelt.

2 Am Beispiel des Rheinischen Schiefergebirges werden die vermuteten Primärstandorte der *Rubus*-Arten charakterisiert. In diesem Gebiet können sich die meisten Brombeersippen auf Dauer in geschlossenen Wäldern nicht halten. Andererseits sind nur wenige Arten an waldfeindlichen Xerothermstandorten lebensfähig. Die ganz überwiegende Mehrzahl benötigt lichtreiche Ersatzgesellschaften mesophiler Laubwälder, wie künstliche Waldmäntel, Hecken, Schlaggesellschaften und Brachflächen.

Vergleichbare Lebensräume waren in der Naturlandschaft nur kleinflächig und episodisch vorhanden, ihr Flächenanteil nahm erst seit dem Neolithikum zu. Dies führte zu einem Wandel der Brombeerflora.

3 Es wird versucht, den Anteil an *Rubus*-Sippen abzuschätzen, deren Entstehung durch die menschlichen Siedlungsaktivitäten begünstigt oder erst ermöglicht wurde. Dieser Ansatz berücksichtigt den ornithochoren Ausbreitungsmodus, Grösse, Dynamik und Gestalt der Areale sowie siedlungsgeschichtliche Aspekte.

Keywords: brambles, Central Europe, cultural landscape, habitat constraints, seed dispersal, speciation

Bulletin of the Geobotanical Institute ETH (1997), **63**, 33–44

Einleitung

Die Areale apomiktischer Brombeeren (Subgenus Rubus) sind für weite Teile Mitteleuropas durch Rasterkartierung gut bekannt (vgl. Weber 1996). Die regional differenzierten Arteninventare mit einem grossen Anteil an Endemiten sowie der expansive Charakter vieler Arten zeigen an, dass sich diese Pflanzengruppe in Mitteleuropa noch in lebhafter Evolution befindet. Viele Sippen sind phylogenetisch jung und besitzen unausgereifte Verbreitungsgebiete (Weber 1981). Es ist daher zu vermuten, dass nur ein Teil der rezenten Brombeer-Arten bereits in der Naturlandschaft existierte, während die Genese der übrigen Sippen mit der Entwicklung anthropogener Offenland-Ökosysteme verknüpft ist.

Über das konkrete Alter von apomiktischen Brombeersippen liegen keine Daten vor. Verstreut in der Literatur finden sich Vermutungen zu dieser Fragestellung, ohne dass Kriterien für ihre Herleitung genannt oder diskutiert sind. Frühere Arbeiten zum Ursprung der heutigen Brombeerflora berücksichtigten vor allem zytogenetische und vegetationsgeschichtliche Befunde (Gustafsson 1943).

In Anbetracht des Lichtbedarfs von *Rubus*-Arten und ihrer teilweise engen Bindungen an Vegetationstypen der Kulturlandschaft drängt sich in diesem Zusammenhang die Frage nach ihren Primärstandorten auf. Am Beispiel des detailliert untersuchten Rheinischen Schiefergebirges (vgl. Weber 1986, 1991; Matzke-Hajek 1993, 1995, 1996) werden in dieser Arbeit vegetationskundliche, verbreitungsbiologische und pflanzengeographische Kriterien zusammengeführt, um einen Beitrag zur Beantwortung folgender Fragen zu liefern:

(1) Welche der im Untersuchungsraum (Rheinisches Schiefergebirge) vorkommenden *Rubus*-Sippen existierten dort bereits vor der Sesshaftwerdung des Menschen, und welche sind erst später entstanden oder eingewandert?

(2) Siedeln die ursprünglichen Sippen allesamt auf episodischen Waldlichtungen oder gibt es Arten, die entweder an den Waldschatten oder an waldfeindliche Sonderstandorte adaptiert sind?

Allgemeine Charakteristika des Subgenus Rubus

Mitteleuropäische Brombeeren sind Hemi-Phanerophyten, also ausdauernde Pflanzen, deren verholzende, oberirdische Sprosse in

der Regel nicht älter als zwei Jahre werden (Weber 1995). Neue Langsprosse («Schösslinge») entwickeln sich jedes Jahr aus der Sprossbasis oder aus Wurzelsprossen, oft auch aus einwurzelnden Sprossspitzen. Aus den Blattachseln der Schösslinge wachsen im darauffolgenden Jahr Blütenstände. Nach dem Fruchten sterben die vorjährigen Langsprosse samt Fruchtständen ab.

Der Verbreitungsschwerpunkt des Subgenus Rubus liegt in den ozeanisch getönten Gebieten der temperaten Zonen. In der vertikalen Verteilung zeigt die Artengruppe eine Bevorzugung der planaren bis montanen Höhenstufe: Im atlantischen Westeuropa beobachtet man eine Massenentfaltung auf schwach bis mässig sauer reagierenden Lehmböden. In diesen Naturräumen besitzen Brombeeren eine hohe Biomasse und erreichen die höchste Sippendiversität unter allen europäischen Gefässpflanzengattungen.

Bis auf zwei sexuelle, diploide Arten (*Rubus canescens, R. ulmifolius*) sind die mitteleuropäischen Brombeeren polyploide fakultative Apomikten. Die Samenbildung erfolgt ohne vorherige Befruchtung, die Endospermentwicklung setzt aber eine Bestäubung voraus (Pseudogamie). Die auf diese Weise ungeschlechtlich entstehende Nachkommenschaft ist untereinander und mit der Mutterpflanze identisch. Die genetische Isolation zwischen den einzelnen Sippen kann jedoch gelegentlich durchbrochen werden, indem befruchtungsfähige Eizellen gebildet werden (Nybom 1988). Die Befruchtung mit dem Pollen einer fremden Art führt dann zu Hybriden, deren Fortpflanzung entweder völlig versagt, oder die selbst sexuell sind und in der nachfolgenden Generation in sehr unterschiedliche Morphotypen aufspalten (vgl. Maurer 1994). Durch wieder einsetzende Apomixis können sich solche zunächst einzeln auftretenden Pflanzen identisch reproduzieren und, falls konkurrenzfähig, nach und nach ausbreiten.

Vegetationskundliche Beobachtungen

Die Analyse der Vegetationstypen, in denen Brombeeren geeignete Lebensbedingungen finden oder sogar zur Massenentfaltung neigen, liefert Hinweise auf ihre ökologischen Ansprüche und ihre Einnischung. Der Vergleich ihrer Schwerpunktvorkommen innerhalb der Kulturlandschaft mit denen in naturnaher Vegetation erlaubt Rückschlüsse auf die primären Standorte der Brombeersippen in der west- und mitteleuropäischen Naturlandschaft.

VORKOMMEN IN DER REALEN VEGETATION

Fast alle Arten des Subgenus Rubus haben hohe Lichtansprüche (Ellenberg *et al.* 1992; Matzke-Hajek 1993). Schwerpunkte ihres Vorkommens in der realen Vegetation sind Waldmäntel, belichtete Waldränder entlang breiter Waldwege und ältere Schlagflächen im Gefüge von Wirtschaftswäldern sowie Feldhecken, lückige Gebüsche in aufgelassenem Grünland und Böschungen entlang von Wegen und Strassen. Häufig handelt es sich also um Standorte, die den Charakter von anthropogenen Ökotonen besitzen; einerseits bleiben sie von einer regelmässigen Nutzung verschont, andererseits verhindert die Bewirtschaftung das Aufkommen von Gehölzen und damit eine dauerhafte oder starke Beschattung.

VORKOMMEN AN PRIMÄR WALDFREIEN STANDORTEN

Der hohe Lichtbedarf der meisten Sippen könnte dahingehend interpretiert werden, dass Brombeeren ursprünglich an von Natur aus dauerhaft waldfreien Stellen vorgekom-

men sind und sich ähnlich wie andere strauchige Rosaceen sekundär ausgebreitet haben.

Waldfeindliche Standorte in Mitteleuropa sind, sieht man von salz- oder schwermetallhaltigen Sonderstandorten und der alpinen Stufe einmal ab, zu arm, zu trocken oder zu nass für Waldgesellschaften (Ellenberg 1996). Von stagnierender Nässe gekennzeichnete Standorte, zum Beispiel waldfreie Hoch- und Niedermoore, sind aber brombeerfrei. Ebenso scheiden Fluss- und Bachauen als Heimat der Brombeeren aus, da regelmässige Überschwemmungen nicht vertragen werden (Ausnahme: *Rubus caesius* und seine Bastarde).

Die Armutsgrenze für Baumwuchs wird in Mitteleuropa nur an wenigen Stellen unterschritten. Solche durch Nährstoffmangel bedingten Waldgrenzstandorte gibt es beispielsweise im Rheinischen Schiefergebirge auf Blockhalden mit mächtigen Moderhumusauflagen; man trifft dort auf lückige Gehölzbestände aus Karpatenbirke und Eberesche (Matzke 1990). Trotz des atlantisch-montanen Klimas fehlen hier Brombeeren, offensichtlich weil die dystrophen Ranker zu arm sind.

Die Trockengrenze des Waldes lässt sich im Rheinland vor allem an Schiefer- und Grauwackenfelsen der Durchbruchstäler studieren. Auf diesen Sonderstandorten lassen sich drei Brombeerarten beobachten, die hin und wieder an offenbar primär waldfreien Felsen vorkommen. Es sind teilweise xeromorphe Arten, und zwar die Apomikten *Rubus praecox* und *R. bifrons* sowie der sexuelle *R. canescens* (Nomenklatur nach Weber 1995). Sie wachsen beispielsweise in Felsgebüschen des Berberidion (vgl. Korneck 1974 und Lohmeyer 1978, dort teilweise unter *Rubus* spec.). Allerdings entwickeln sie sich vitaler auf Ersatzstandorten der in der Nachbarschaft stockenden wärmeliebenden Eichenwälder (Aceri monspessulanae-Quercetum, Hieracio-Quercetum). Die Areale der drei genannten Arten erstrecken sich über Teile der submediterranen Region und ragen vor allem in wärmebegünstigten collinen Lagen weit nach Mitteleuropa hinein. Diese Arealgestalt lässt darauf schliessen, dass sie nach der letzten Eiszeit von mediterranen Refugien aus nach Norden vorgedrungen sind, aber ihren Ursprung nicht in unserem Gebiet haben.

Ob es primäre Brombeer-Vorkommen beispielsweise auch in natürlichen Besenginster-Felsheiden der submontanen Stufe gibt (vgl. Lohmeyer 1986), bedarf weiterer Untersuchungen.

VORKOMMEN IM GEFÜGE VON WÄLDERN?

Xerothermstandorte sind offenbar die einzigen waldfeindlichen Stellen, an denen Brombeeren in der ursprünglichen Vegetation vorgekommen sind. Sie standen aber für die Mehrzahl der mitteleuropäischen Brombeeren wegen deren höheren Ansprüchen an Boden- und Luftfeuchtigkeit als primäre Heimat nicht zur Verfügung. Da es sich bei den von diesen Arten bevorzugten Vegetationstypen um anthropogene Wald-Ersatzstandorte handelt, ist zu prüfen, ob das Gros der Brombeeren ursprünglich Waldpflanzen sind.

Tatsächlich gibt es praktisch in allen untersuchten Naturräumen Waldbestände mit Brombeeren im Unterwuchs. Ihr Studium zeigt jedoch, dass es sich entweder um seitlich belichtete Bereiche entlang von Waldrändern, Wegen oder Schneisen handelt, oder dass die Brombeeren Überbleibsel lichtreicherer Bewirtschaftungsphasen sind. Viele im Unterwuchs brombeerreiche Wälder sind lediglich Aufforstungen, unter denen sich die Brombeeren noch einige Jahre mit herabgesetzter Vitalität halten können. Als Dauergäste treten

Brombeeren nur dann auf, wenn die Kronenschicht, wie beispielsweise in Kiefernforsten, sehr lichtdurchlässig ist. Forstlich unbeeinflusste oder naturnahe, geschlossene Wälder sind dagegen nahezu brombeerfrei, da diese Waldtypen den lichtbedürftigen Brombeeren keine geeigneten Lebensmöglichkeiten bieten (Weber 1973; Wittig & Burrichter 1979). Ausnahmen von dieser Regel finden sich in von Natur aus lichtreicheren Waldtypen, in denen *Rubus*-Arten mit höherer Schattentoleranz bei allerdings verminderter Vitalität existieren können. Vermutlich waren beispielsweise bestimmte Ausprägungen des Stellario-Carpinetum die ursprüngliche Heimat von Arten wie *Rubus sulcatus* oder *R. macrophyllus*. Aber selbst diesen Arten bescheinigt Weber (1973), dass sie «gegen eine stärkere Beschattung, wie sie durch den Kronenschluss in ungestörten Wäldern gegeben ist, sehr empfindlich» sind.

Eine enge Bindung an Wälder, verbunden mit einer gewissen Schattentoleranz besitzen Vertreter der Serie Glandulosi, beispielsweise *Rubus pedemontanus*. Die Glandulosi sind besonders in süd(ost)europäischen Gebirgen reich entwickelt und umfassen dort Formenschwärme mit nur gering ausgeprägter Apomixis. Glandulosi-Sippen sind wahrscheinlich auch in den untersuchten Mittelgebirgen in lichtreicheren Waldtypen der montanen Höhenstufe ursprünglich vorgekommen.

BROMBEEREN ALS LICHTUNGSPFLANZEN

Als Ergebnis dieser Beobachtungen lässt sich festhalten: Die meisten Brombeeren sind weder in geschlossenen Wäldern noch auf dauerhaft waldfeindlichen Standorten konkurrenzfähig. Die grosse Mehrzahl der Arten, die es bereits in der Naturlandschaft gegeben hat, muss demnach auf natürlichen, episodischen Waldlichtungen ihre Heimat gehabt haben. Beispiele für diese Gruppe sind *Rubus nessensis* und *R. rudis*. Natürliche Lichtungen, verursacht durch Tierfrass, Blitzschlag, Schneebruch, Windwurf sowie natürliche Regenerationszyklen, hat es immer wieder gegeben, aber sie dürften ungleich seltener gewesen sein als in den vom Menschen aufgelichteten Wirtschaftswäldern.

GIBT ES «HEIMATLOSE» BROMBEEREN?

Folgende vegetationskundliche Indizien sprechen allerdings dafür, dass ein nicht unerheblicher Teil der Brombeersippen erst auftrat, nachdem der Mensch die Waldlandschaft geöffnet und umgestaltet hatte.

Eine ganze Reihe von Arten, darunter vor allem Vertreter der Sektion Corylifolii, aber auch beispielsweise der Serien Rhamnifolii und Discolores zeigen eine sehr enge Bindung an Kulturbiotope. Nirgendwo im Rheinland ist ihre Herkunft aus natürlichen Lebensräumen erkennbar; sie erscheinen zumindest hier «heimatlos». Gerade die Standorte der Corylifolii-Arten, die hybridogen mit Beteiligung von *Rubus caesius* entstanden sind (Weber 1981), lassen sich mit dem Begriff «subruderal» kennzeichnen. Zugleich sind diese Sippen deutlich thamnophil, das heisst tolerant gegenüber starken Schwankungen von Luftfeuchtigkeit und Temperatur, eine Eigenschaft, die als Charakteristikum von Offenlandarten gilt. Viele dieser Arten findet man nicht oder nur ausnahmsweise auf Waldschlägen. Wir können davon ausgehen, dass sie entweder überhaupt erst nach der Entstehung anthropogener Offenlandbiotope entstanden sind oder sich erst im Gefolge des Menschen im Gebiet etablieren konnten.

Ausbreitungsbiologie

Mitteleuropäische Brombeeren werden vorwiegend von omnivoren Singvögeln verzehrt und ausgebreitet (Snow & Snow 1988). Die Brombeerfrüchte reifen zur Zeit des herbstlichen Vogelzugs. Tatsächlich sind es über-

wiegend Zugvögel, vor allem Grasmücken und Drosseln, die die Brombeeren fressen. Auf die Synchronität von Brombeer-Fruchtreife und Höhepunkt des herbstlichen Wegzugs von Kleinvögeln wurde wiederholt hingewiesen (Thompson & Willson 1979; Stiles 1980; Weber 1981; Jordano 1982). Für Kleinvögel, die sonst vorwiegend Insektennahrung aufnehmen, sind kalorienarme Beeren während des energiezehrenden herbstlichen Wegzugs nur als Zusatznahrung attraktiv, da sie im Gegensatz zu tierischer Nahrung nicht lange gesucht werden müssen (Berthold 1976). Immerhin zeigen verschiedene Untersuchungen, dass Brombeeren zeitweise einen erheblichen Anteil der Nahrung von Grasmücken und Drosseln ausmachen können (Kroll 1972; Jordano & Herrera 1981).

Die vergleichsweise kleinen Steinkerne der Brombeeren passieren den Magen-Darm-Trakt und werden mit dem Kot ausgeschieden, bei Amseln beispielsweise bereits nach 20–50 Minuten (Sorensen 1984). Es hängt also im Wesentlichen vom Verhalten der Vögel ab, wie weit die Kerne in dieser Zeit transportiert werden. Kleinvögel bewegen sich auf der Nahrungssuche in deckungsreichen Gebüschen meist hüpfend oder nur kurze Strekken fliegend weiter (Sorensen 1981). Dies führt zu dem Ergebnis, dass weit über 90 % der Samen innerhalb eines Radius von 100 m um die Mutterpflanze niedergehen (Stiles 1980; Kollmann 1994); Samenexporte von mehr als hundert Metern Entfernung stellen bereits die Ausnahme dar. Bei einer jährlichen Samenproduktion von ca. 10000 Samen pro m^2 *Rubus*-Gebüsch kommt dieser Fall aber vermutlich doch ziemlich regelmässig vor. Es ist allerdings zu berücksichtigen, dass von den ausgeschiedenen Diasporen nur ein Teil unversehrt überdauert, keimt und zu einem Strauch heranwachsen wird. Die Zerstörung durch Mäusefrass oder die Deposition an für Keimung und Etablierung ungünstigen Stellen sind hier als wichtigste Verluste zu nennen (Kollmann 1994).

Die genannte Distanz dürfte für die *Rubus*-Sippen zugleich günstig in dem Sinne sein, dass bei dieser Entfernung die Wahrscheinlichkeit für eine erfolgreiche Etablierung höher ist als bei sehr geringen oder bei sehr grossen Entfernungen (vgl. Jordano 1982, Levey 1986): Diasporen, die in unmittelbarer Umgebung der Mutterpflanze niedergehen, finden bereits stark schattende Verhältnisse vor und treten unter Umständen in Konkurrenz zur Mutterpflanze. Andererseits wird mit einem Ferntransport die Wahrscheinlichkeit von stark abweichenden Standortverhältnissen zunehmen, die für eine Besiedlung ungünstig sind.

Mit welcher Ausbreitungsgeschwindigkeit ist also für *Rubus*-Arten zu rechnen? Die Beantwortung dieser Frage hängt in hohem Masse davon ab, ob im Umkreis für die Ansiedlung geeignete Vegetationstypen zur Verfügung stehen, beispielsweise Schlagfluren mit lückigem Hochstauden-Bewuchs. Je nach Umgebung und Konkurrenzkraft der Sippe werden also unterschiedliche Geschwindigkeiten auftreten. Eine eher zurückhaltende Annahme ist 20 m pro Jahr, das heisst jährlich kommen einige Diasporen in hundert Metern Entfernung zur Keimung und benötigen weitere vier Jahre bis zur Reproduktion. In 100 Jahren könnte das Areal einer solchen Pflanze auf 4 km Durchmesser wachsen, in 1000 Jahren auf 40 km, und in 6000 Jahren auf 240 km.

Dieser hypothetische Schätzwert geht allein von einer kontinuierlichen Ausbreitung im Nahbereich aus, er berücksichtigt nicht die Möglichkeiten der Fernausbreitung. Die Annahme, dass Beeren-Samen im Verdauungstrakt von Kleinvögeln regelmässig im Nonstopflug über Hunderte von Kilometern

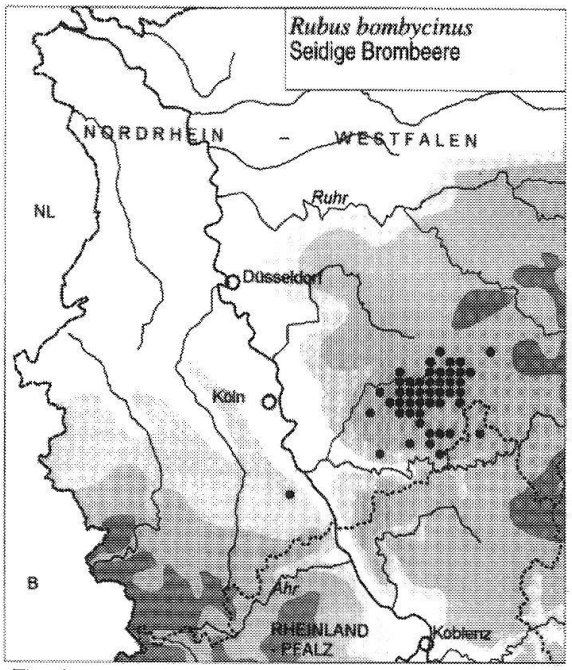

Fig. 1a

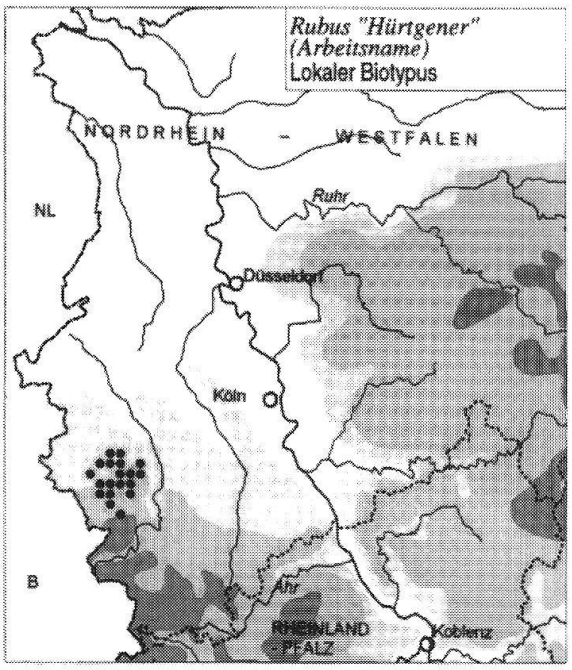

Fig. 1b

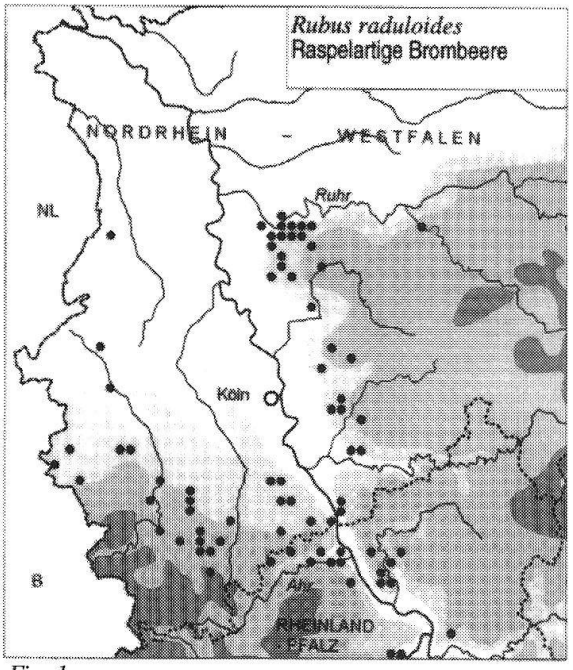

Fig. 1c

Fig. 1. *Beispiele von Arealen apomiktischer Brombeeren im nördlichen Rheinland (Höhenstufen: 0–100 m, 100–200 m, 200–500 m, >500 m). (a) NO–SW-gestrecktes Areal der Regionalart* Rubus bombycinus *mit südwestlichen Vorposten, (b) Rundes Areal einer nicht beschriebenen Lokalsippe (Arbeitsname «Hürtgener»), und (c)* Rubus raduloides *als Beispiel für die gute Zeigerqualität vieler weitverbreiteter* Rubus-*Arten: Die Sippe markiert in ihrem rheinischen Teilareal Lössböden in colliner Lage.*

transportiert werden (Berthold, zitiert in Weber 1987), lässt sich experimentell kaum überprüfen und steht im Widerspruch zu dem Befund, dass Kleinvögel Langstreckenflüge aus ökonomischen Gründen mit leerem Magen-Darm-Trakt antreten. Dies zeigen Beobachtungen an gekäfigten Vögeln zu Zeiten erhöhter Zugunruhe und Untersuchungen auf dem Zug geschossener Kleinvögel (Leege 1937).

Merkmale und Alter von Brombeerarealen

DYNAMIK DER AREALE

Wenn auch Brombeeren erst seit etwa 180 Jahren und zunächst nur von wenigen Bearbeitern zuverlässig unterschieden werden, lässt sich durch den Vergleich von Angaben aus diesem Zeitraum mit aktuellen Erhebungen für zahlreiche Arten eine lokale Ausbreitung nachweisen; Beispiele hierfür nennt Weber (1973, 1977). Einen weiteren Fall (*Rubus caesius* auf den Ostfriesischen Inseln) schildert Leege (1937). Insgesamt lässt sich

erkennen, dass die Arealbildung noch nicht abgeschlossen ist und dass sich die meisten Sippen, für die entsprechende Daten vorliegen, mehr oder weniger expansiv verhalten. Der umgekehrte Fall, dass ehemals häufige Sippen heute an ihren alten Fundorten am Arealrand fehlen, ohne dass hierfür anthropogene Eingriffe verantwortlich gemacht werden könnten, ist sehr selten. Ein Beispiel dafür ist *Rubus rhamnifolius,* eine mitteleuropäische Regionalsippe (Pedersen & Weber 1993: 121).

LAGE DER AREALE

Bei apomiktischen *Rubus*-Sippen, die in einem eng begrenzten, geschlossenen Bereich in Mitteleuropa endemisch und dort vergleichsweise häufig sind, ist von einer Entstehung im aktuellen Areal auszugehen, nicht zuletzt deshalb, weil diese Sippen praktisch ausschliesslich im mittleren Standortsbereich siedeln.

AREALGRÖSSE

Unter den genannten Bedingungen ist zu folgern, dass *Rubus*-Sippen mit weiter Verbreitung (z.B. *Rubus nessensis, R. sulcatus, R. bifrons, R. vestitus, R. radula* u.a.) durchschnittlich älter sind als nur regional verbreitete und diese wiederum älter als lokal auftretende Biotypen. Insbesondere von den nur lokal oder regional verbreiteten Sippen dürfte ein hoher Anteil nacheiszeitlichen Ursprungs sein. Diese Grundtendenz ist für die mitteleuropäischen Apomikten der Gattung unstrittig. Es darf allerdings nicht formalistisch und unkritisch von der Arealgrösse auf das relative Alter geschlossen werden. So ist es durchaus möglich, dass es auch unter älteren Regionalsippen Vertreter mit geringer ökologischer Flexibilität gibt, die sich nicht weiter ausbreiten, während andere, erst später entstandene Biotypen eine rasche Expansion erfahren und bereits grössere Areale aufgebaut haben. Je grösser das Verbreitungsgebiet wird, desto mehr wird zudem die Arealentwicklung von klimatischen und edaphischen Bedingungen geprägt, so dass die geographische Herkunft der Sippen allein aus dem Verbreitungsbild kaum rekonstruierbar ist.

FORM DER AREALE

Die Gesamtareale, aber auch Teilareale vieler *Rubus*-Sippen sind deutlich in NO–SW-Richtung verzerrt. Weber (1981, 1987) deutet diesen Trend mit dem nach Südwesten gerichteten herbstlichen Vogelzug. Für regional verbreitete Sippen ist dies gut nachvollziehbar, zumal auch vorgelagerte Einzelfunde überwiegend in SW-Richtung weisen (z.B. Fig. 1a). Bei diagonal über den Kontinent reichenden Arealen ist dieses Phänomen allerdings vom Einfluss der Ozeanität überlagert, deren Isolinien in Westeuropa ebenfalls in NO–SW-Richtung verlaufen.

Andere, vergleichsweise kleine Areale sind annähernd kreisrund (Fig. 1b). Wenn wir von einer kontinuierlichen Ausbreitung ausgehen, ist die runde Form auch zu erwarten, solange nicht standörtliche oder klimatische Faktoren ein gleichmässiges Arealwachstum behindern. Unter den veröffentlichten Rasterkarten sind solche Taxa unterrepräsentiert, weil Lokalsippen in überregionalen Studien vereinbarungsgemäss unberücksichtigt bleiben.

In diesem Zusammenhang wäre es lohnend zu prüfen, ob für die Ausbreitung von Endemiten mit radiärsymmetrischem Areal weniger herbstlich ziehende als vielmehr spätsommerlich umherstreifende Kleinvögel verantwortlich sind, oder ob unabhängig von den Ausbreitern und ihrer möglichen Richtungspräferenz abiotische Standortfaktoren die Form der Verbreitungsgebiete vorzeichnen.

Bei zunehmender Entfernung vom geographisch-klimatischen Optimalbereich erfolgt eine stärkere Auflockerung der Verbreitungsgebiete. Gute Zeigerarten für bestimmte Standortbedingungen gibt es deshalb eher unter den weit verbreiteten Arten (Beispiel Fig. 1c), während kleinräumig verbreitete Sippen oftmals eine grosse ökologische Amplitude besitzen und relativ unterschiedliche Böden besiedeln können.

GESCHLOSSENE/DISJUNKTE AREALE

Ob ein Areal als geschlossen oder lückig bezeichnet wird, hängt stark vom benutzten Massstab ab. Lückige Brombeerareale können unterschiedliche Ursachen haben und ihre Entstehung ist nur für jüngere Sippen mit regionaler Verbreitung rekonstruierbar. Diese Areale können das Ergebnis progressiver Arealentwicklung durch Fernausbreitung sein. Ein einzelner, zunächst als isolierter Vorposten auftretender Strauch kann dabei zum Ausgangspunkt eines neuen Teilareals werden. Diese Möglichkeit wurde bereits von Weber (1981) für die Entstehung entsprechend lückiger europäischer Brombeerareale verantwortlich gemacht. Auch der umgekehrte Fall ist möglich, also Disjunktion als Ergebnis eines teilweisen Rückzuges aus einem ehemals geschlossenen Areal. Solche regressiven Entwicklungen sind für zahlreiche andere Gefässpflanzen im Zusammenhang mit der nacheiszeitlichen Vegetationsgeschichte nachgewiesen und dokumentiert. Sie könnten beispielsweise für den in seinem Bestand rückläufigen *Rubus constrictus* zutreffen. Es ist nicht auszuschliessen, dass diese wärmeliebende, mehr südöstlich verbreitete Art ihr Optimum im Atlantikum hatte und die jüngere Geschichte in unserem Gebiet nur unter den Bedingungen der Kulturlandschaft überdauern konnte, aber unter dem Einfluss konkurrenzkräftigerer (jüngerer) Sippen zunehmend Wuchsorte aufgeben muss.

SONDERFÄLLE

Grundsätzlich anders als in den bis jetzt geschilderten Fällen sind die Areale von *Rubus*-Sippen zu beurteilen, die an vielen Stellen unabhängig voneinander auftreten. *Rubus pseudidaeus,* der Spontanbastard zwischen *R. idaeus* und *R. caesius,* bildet sich zwischen den Elternarten immer wieder neu, bleibt aber meist steril. Im geographischen Überschneidungsbereich der Elternarten sind die Nachweise dieser Sippe dispers verteilt. Ähnlich zu interpretieren ist die Verteilung von Taxa, die in Mitteleuropa aus Kultur stammen und sich gelegentlich einbürgern. Hierzu gehören beispielsweise *Rubus allegheniensis* und *R. laciniatus.* Deren für die vergangenen Jahrzehnte dokumentierte «Ausbreitung» hat ihre Ursache nicht in einem autogenen Wachstum vormals begrenzter Vorkommen, sondern in erster Linie darin, dass aus vielen voneinander unabhängigen Quellen (Gärten und Obstkulturen) Diasporen in die Landschaft gelangen. Dies führt zunächst zu charakteristischen dispersen Verbreitungsbildern (vgl. Pedersen & Weber 1993: 82). Eine derartige Zufallsverteilung kann durch sekundäre Ausbreitung verwischt werden und zeigt dann im Vergleich mit «gewachsenen» Arealen keine prinzipiellen Unterschiede. So lässt sich der seit dem 19. Jhd. aus Gärten verwilderte *Rubus armeniacus* in vielen Gebieten anhand seines Areals kaum noch von wärmeliebenden Wildarten unterscheiden.

Zur Entstehung neuer Brombeersippen in der Kulturlandschaft

Der Beginn der Besiedlung durch bäuerlich wirtschaftende Menschen reicht in Teilen des Rheinlandes etwa 6000 Jahre zurück (Löhr

1984). Bereits im 3. vorchristlichen Jahrtausend boten die Altsiedelgebiete der Flusstäler und Becken das Bild halboffener, ländlicher Kulturlandschaften. Die Besiedlung des angrenzenden Berglandes erfolgte erst später. Beispielsweise war der gesamte westliche Hunsrück zur Blüte der sog. Hunsrück-Eifel-Kultur (600–250 v. Chr.) bis in Höhenlagen von 600 m weitgehend als Kulturland erschlossen (Haffner 1977). Für das Moselgebiet und die angrenzenden Mittelgebirge waren demnach die Bedingungen für die Entstehung und Ausbreitung von neuen Brombeersippen schon früh gegeben. Durch Rodung von Kulturflächen vervielfachte sich das Angebot an dauerhaft besiedelbaren Waldrändern, während Waldweide und Holzeinschlag auch innerhalb von Waldgebieten viele zusätzliche Standorte schufen. Tatsächlich ist in diesem Gebiet eine Reihe von endemischen Regionalsippen beheimatet, deren Areale auf eine Entstehung nach der menschlichen Besiedlung deuten (80–140 km Durchmesser ohne grössere Disjunktionen); hierzu gehören *Rubus dechenii, R. distortifolius, R. hirtifolius, R. hostilis* und *R. oblongifolius.*

Auf der Basis der oben geschilderten, teilweise noch hypothetischen Befunde lässt sich der Anteil der Sippen, deren Entstehung oder Einwanderung in die Zeit der menschlichen Besiedlung fällt, je nach Arealdurchmesser unterschiedlich hoch veranschlagen. Von den überregional verbreiteten Sippen (Areal >250 km) haben vermutlich mehr als die Hälfte bereits vor der Sesshaftwerdung des Menschen, jedoch teilweise nur ausserhalb des Rheinlandes existiert. Von den Regionalsippen (50–250 km Arealdurchmesser), die im Rheinland ihren Verbreitungsschwerpunkt haben oder hier endemisch sind, dürften die meisten jünger als 6000 Jahre sein. Der grösste Anteil der rheinischen *Rubus*-Taxa, deren Entstehung sich in der Kulturlandschaft abgespielt hat, gehört schliesslich zu den nur lokal verbreiteten Sippen oder zu Morphotypen, die noch nicht ausreichend als Apomikten stabilisiert sind. Sehr wahrscheinlich sind fast alle diese Sippen, deren Gesamtzahl ohnehin nur geschätzt werden kann (>10000), erst in jüngerer und jüngster Zeit entstanden. Sie werden zwar nicht als Gegenstand der Taxonomie betrachtet (Weber 1996), sind aber dennoch ein wesentlicher «Rohstoff» der Evolution und können prinzipiell ebenso Stammeltern zukünftiger Erfolgssippen sein wie weitverbreitete, ältere Arten.

Das ausbalancierte Fortpflanzungssystem der Brombeeren mit vorherrschender Apomixis und gelegentlicher Sexualität hat sich vermutlich in Anpassung an die wiederholten, tiefgreifenden Klimaschwankungen im Quartär herausgebildet. Der Gesamtkomplex des Subgenus Rubus erwarb damit die Fähigkeit, auf sich wandelnde Umweltbedingungen, also beispielsweise das Entstehen floristisch ungesättigter Offenlandbiotope, rasch reagieren zu können: neue Biotypen werden – ungleich schneller als es durch Mutationen möglich wäre – auf dem Weg von Hybridisierung und Aufspaltung in grosser Zahl produziert. Die Auseinandersetzung mit der unbelebten und belebten Umwelt in der Konkurrenzsituation liefert den Selektionsprozess, durch welchen untaugliche Prototypen laufend ausgemustert werden, während sich erfolgreiche Sippen durch Apomixis identisch reproduzieren können und vakante Nischen besetzen. Die fakultative Apomixis ist vermutlich die entscheidende Prädisposition für den Erfolg der Brombeeren in der Kulturlandschaft. Seit dem Beginn der aktuellen Warmzeit vor rund 10000 Jahren ist es nicht der Wechsel von warmen und kalten Klimaperioden, sondern der Wechsel von Siedlungs- und Wüstungsphasen, der die Brom-

beeren gegenüber Artengruppen mit rein sexueller Fortpflanzung bevorteilt.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. Dr. H.E. Weber, Vechta, und Herrn Dr. Johannes Kollmann, Zürich, danke ich herzlich für fachliche Diskussionen und hilfreiche Anmerkungen zum Manuskript.

Literatur

Berthold, P. (1976) Animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten: Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische und ökologische Bedeutung. *Journal für Ornithologie,* **117**, 145–209.

Ellenberg, H. (1996) *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen.* 5th ed., Ulmer, Stuttgart.

Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulissen, D. (1992) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica,* **18**, 1–258.

Gustafsson, A. (1943) The genesis of the European blackberry flora. *Lunds Universitets Arskrift N.F. Avd. 2.,* **39**, 1–200.

Haffner, A. (1977) Die Eisenzeit im westlichen Hunsrück. *Führer zu vor- und frühgeschichtlichen Denkmälern* (ed. Römisch-Germanisches Zentralmuseum Mainz), pp. 22–55. Philipp v. Zabern, Mainz.

Jordano, P. (1982) Migrant birds are the main seed dispersers of blackberries in southern Spain. *Oikos,* **38**, 183–193.

Jordano, P. & Herrera, C.M. (1981) The frugivorous diet of blackcap populations *Sylvia atricapilla* in southern Spain. *Ibis,* **123**, 502–507.

Kollmann, J. (1994) Ausbreitungsökologie endozoochorer Gehölzarten. *Veröffentlichungen Projekt «Angewandte Ökologie»,* **9**, 1–212 + Tab.

Korneck, D. (1974) Xerothermvegetation in Rheinland-Pfalz und Nachbargebieten. *Schriftenreihe für Vegetationskunde,* **7**, 1–196 + Tab.

Kroll, H. (1972) Zur Nahrungsökologie der Gartengrasmücke (*Sylvia borin*) beim Herbstzug 1969 auf Helgoland. *Die Vogelwarte,* **26**, 280–285.

Leege, O. (1937) Endozoische Samen-Verbreitung von Pflanzen mit fleischigen Früchten durch Vögel auf den Nordseeinseln. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen,* **30**, 262–284.

Levey, D.J. (1986) Methods of seed processing by birds and seed deposition patterns. *Frugivores and Seed Dispersal* (eds. A. Estrada & T.H. Fleming), pp. 147–158. Junk, Dordrecht.

Löhr, H. (1984) Die älteste Besiedlung der Trierer Talweite von der Altsteinzeit bis zur Halstattzeit. *Trier, Augustusstadt der Treverer, Stadt und Land in vor- und frührömischer Zeit* (ed. Rheinisches Landesmuseum Trier), pp. 9–15. Philipp v. Zabern, Mainz.

Lohmeyer, W. (1978) Über schutzwürdige, natürliche Schlehen-Ligustergebüsche mit Lorbeerseidelbast und einige ihrer Kontaktgesellschaften im Mittelrheingebiet. *Natur und Landschaft,* **53**, 271–277.

Lohmeyer, W. (1986) Der Besenginster (*Sarothamnus scoparius*) als bodenständiges Strauchgehölz in einigen natürlichen Pflanzengesellschaften der Eifel. *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde,* **48**, 157–174.

Matzke, G. (1990) Der Karpatenbirken-Eberesschen-Blockwald – auch im Rheinischen Schiefergebirge. *Decheniana,* **143**, 160–172.

Matzke-Hajek, G. (1993) Die Brombeeren (*Rubus fruticosus*-Agg.) der Eifel und der Niederrheinischen Bucht – Taxonomie, Verbreitung und standörtliche Bindung. *Decheniana Beihefte,* **32**, 1–212.

Matzke-Hajek, G. (1995) Die Brombeer-Flora des rheinland-pfälzischen Taunus und angrenzender Gebiete. *Mainzer naturwissenschaftliches Archiv,* **33**, 99–117.

Matzke-Hajek, G. (1996) Die Verbreitung der Brombeeren (*Rubus* L., Subgenus Rubus) im Bergischen Land (Nordrhein-Westfalen). *Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins in Wuppertal,* **49**, 44–120.

Maurer, W. (1994) Die Nachkommen einer Brombeer-Hybride (*Rubus bifrons x hirtus* agg.) als Ergebnis mehrjähriger Kulturversuche. *Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark,* **124**, 151–157.

Nybom, H. (1988) Apomixis versus sexuality in blackberries (*Rubus* subgen. Rubus, Rosaceae). *Plant Systematics and Evolution,* **160**, 207–218.

Pedersen, A. & Weber, H.E. (1993) Atlas der Brombeeren von Niedersachsen und Bremen. *Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen,* **28**, 1–202.

Snow, B. & Snow, D. (1988) *Birds and Berries.* Poyser, Calton.

Sorensen, A.E. (1981) Interactions between birds and fruit in a temperate woodland. *Oecologia,* **50,** 242–249.

Sorensen, A.E. (1984) Nutrition, energy and passage time: experiments with fruit preference in European blackbirds (*Turdus merula*). *Journal of Animal Ecology,* **53,** 545–557.

Stiles, E.W. (1980) Patterns of fruit presentation and seed dispersal in bird-disseminated woody plants in the eastern deciduous forest. *American Naturalist,* **11,** 670–688.

Thompson, J.N. & Willson, M.F. (1979) Evolution of temperate fruit/bird interactions: phenological strategies. *Evolution,* **33,** 973–982.

Weber, H.E. (1973) *Die Gattung* Rubus *L. (Rosaceae) im nordwestlichen Europa.* J. Cramer, Lehre.

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). *Berichte des Naturwissenschaftlichen Vereins für Bielefeld,* **23,** 161–193.

Weber, H.E. (1981) Revision der Sektion Corylifolii (Gattung *Rubus,* Rosaceae) in Skandinavien und im nördlichen Mitteleuropa. *Sonderbände des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg,* **4,** 1–229.

Weber, H.E. (1986) Rubi Westfalici. *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde,* **47,** 1–452.

Weber, H.E. (1987) Typen ornithochorer Arealentwicklung, dargestellt an Beispielen der Gattung *Rubus* L. (Rosaceae) in Europa. *Botanische Jahrbücher für Systematik,* **108,** 525–535.

Weber, H.E. (1991) Untersuchungen zur Gattung *Rubus* L. in der Eifel. *Decheniana,* **144,** 39–61.

Weber, H.E. (1995) Rubus *L. G. Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa* IV/2A. Ed. 3 (ed. H.E. Weber), pp. 284–595. Blackwell Science, Berlin.

Weber, H.E. (1996) Former and modern taxonomic treatment of the apomictic *Rubus* complex. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica,* **31,** 373–380.

Wittig, R. & Burrichter, E. (1979) Die Verbreitung und pflanzensoziologische Stellung von *Rubus*-Arten in naturnahen Waldgesellschaften der Westfälischen Bucht und ihrer Randgebiete. *Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft,* **21,** 151–165.

Received 4 March 1997
revised version accepted 7 May 1997