# Zur Bedeutung der Beweidung für die griechische Phrygana

- Erwin Bergmeier, Kopenhagen -

#### **Abstract**

The significance of grazing for the Greek phrygana is examined, by means of permanent plot research, in rangelands at various altitudes of the Sfakiá (SW Crete). The vegetation structure and phenology of plots subject to seasonal grazing by sheep and goats according to the traditional range management is compared to that of fenced plots without grazing by domestic herbivores since early spring 1993.

Leaf-bearing trees such as Quercus coccifera and Acer sempervirens produce hemisphaerical or bizarre growth forms and distinctly different foliage if browsed. In contrast to them the growth form of most phrygana low shrubs is genetically determined. The herbaceous rangeland vegetation consists of species well-adapted to grazing. Various legumes and grasses, however, among other annual and perennial herbs, show considerable increase in population size after fencing. Others, such as thorny dwarf shrubs, various Compositae, acaulescent or procumbent herbs, species growing in niches of cushion plants, and late flowering taxa, are not affected by grazing. Few annuals of open ground show a decline in the non-grazed sites. Due to the summer range management on the mountain pastures, grazing pressure at low altitudes decreases rapidly in May. Then, unless water resources are exhausted, many annuals and some perennials produce a second flowering peak which is much more prominent in the grazed than in the non-grazed plots. Phenological shift in non-grazed stands is probably due to the difference in soil water regime of stands with high vs. low phytomass. On the community level, vegetation response to non-grazing is evident with respect to the quantity of certain taxa. Species turnover, however, to date hardly occurs. Seasonal range management is considered appropriate to conserve both vegetation and landscape of the Sfakia. Thorough monitoring is needed, however, to interpret the effects of current human impacts made possible by recent EU subsidies.

#### Einführung

"Die Ziegen sind an der ökologischen Misere schuld", heißt es in einem Merian-Artikel (LIECKFELD & ZIMEN 1990), sie seien gleichermaßen "Mythos und Geißel Kretas", verantwortlich für die Vernichtung des Waldes, für die Erosion und Verkarstung der Insel. Populär pointiert vertreten der Journalist und der Zoologe da eine Meinung, die Reisende auf der größten Ägäis-Insel meinen bestätigt zu finden, angesichts der karg wirkenden Zwergstrauchvegetation an den Hängen und der bizarren Verbißformen von strauchförmigen Eichen und anderen "verhinderten" Bäumen. Vielen Wissenschaftlern gilt die extensive Beweidung durch Ziegen und Schafe im östlichen Mediterranraum als ökologisches Grundübel, das die Hochwälder bis auf winzige und durch anhaltenden Verbiß mehr denn je bedrohte Reste vernichtet habe (Zaharis 1977, Thirgood 1981, Arianoutsou-Faraggitaki 1985, Papanastasis et al. 1990). Lieckfeld & Zimen (1990) sind gar überzeugt, die Überbeweidung durch Hausziegen habe den Untergang der minoischen Hochkultur Kretas 1500 vor Chr. mitverursacht, da "die

kahlgefressene Insel (...) ihre Bewohner nicht mehr ernähren" konnte. Auch heute wieder drohe der Ziegen wegen eine ökologische Katastrophe ... .

Bei näherer Betrachtung der Fakten paßt manches nicht recht in dieses Bild. So fand der Geomorphologe Ludwig HEMPEL (1987), daß die Ablagerung vieler der mächtigen Gesteinsschuttfächer in Kreta und anderen Teilen des Mittelmeergebietes, bisher als Zeichen anthropogener Umweltzerstörung gedeutet, in der Realität durch natürliche Prozesse im Gefolge des holozänen Klimawandels, der Aridisierung, ausgelöst wurde - zu einer Zeit, bevor sich menschliche Tätigkeit morphologisch und palynologisch spürbar niederschlug (dieser Ansicht widerspricht jedoch BRÜCKNER 1986).

Zweitens: Die spektakuläre spätpleistozäne Großsäugerfauna der Südägäis (Kuss 1965, Sondaar 1971) mit ihren endemischen Insel-Zwergformen von Elefant, Flußpferd und Riesenhirsch bestand ausschließlich aus Pflanzenfressern. Großraubtiere fehlten demgegenüber, was auf relativ hohe Populationsdichten der Herbivoren und entsprechenden Weidedruck bereits vor der menschlichen Besiedlung hindeutet. Übrigens gibt es keinen Hinweis darauf, daß erst der neolithische Mensch im Zuge der Kolonisation Kretas jene Säuger ausgerottet hat, was freilich für andere Mittelmeerinseln als sicher angenommen wird.

Drittens begegnen wir auf Kreta einer Art wie Verbascum spinosum, einem dornigen Halbstrauch, der im Westteil der Insel endemisch ist und der dem Weidedruck der Ziegen in nahezu allen Höhenstufen souverän standhält, am erfolgreichsten in den montanen Phryganen zwischen 900 und 1800 m ü.M. (Bergmeier 1995). Andere vollständig weideresistente Endemiten sind wie Anchusa cespitosa und Polygonum idaeum flach dem Boden angedrückt. Sie sind auf die Hochgebirge beschränkt und werden der altmediterranen Orophytenflora zugerechnet; Greuter (1970) faßt sie als oro-mesogäisches Element zusammen. Jedenfalls reicht für die sehr weitgehenden evolutiven Anpassungen solcher Arten die kurze Zeitspanne anthropozoogenen Weidegangs bei weitem nicht aus, die Verbißfestigkeit dürfte vielmehr dank der Weidegewohnheiten der Wildsäuger im Spättertiär und Pleistozän erworben worden sein (RACKHAM 1990, EGLI 1993).

Aktuell befindet sich Kreta, manche der übrigen Ägäis-Inseln (CHRISTODOULAKIS & GEOR-GIADIS 1990) und weite Teile des Festlandes in einer Phase progressiver Sukzession, nachweisbar durch das Vordringen von Kiefernbeständen, durch Gehölzaufwuchs auf brachgefallenem Kulturland und durch den Vergleich alter Photographien und Reisebeschreibungen. (Sub)rezente Alluvionen im Mittelmeergebiet, die BRÜCKNER (1986) erwähnt, deuten eher auf das Ende einer Kultivierungsphase, den Verfall unzähliger Terrassenanlagen, als daß sie Überbeweidung signalisierten. Im übrigen gibt es kein einheitliches Modell (BRÜCKNER 1986), jede Region hat ihre eigene Natur- und Kulturgeschichte.

Fazit: Über das Ausmaß der Beeinflussung der Mittelmeerlandschaft durch den Menschen und seine Weidetiere herrscht keineswegs Einigkeit. Geht man die Frage von der vegetationskundlichen Seite an, so hat man sich vor allem mit der wichtigsten Weideformation im östlichen Mittelmeergebiet zu beschäftigen, den Zwergstrauchweiden, in Griechenland Phrygana genannt. Die Phrygana ist eine physiognomisch von Kleinsträuchern und bezüglich ihrer Artenzahl von Annuellen dominierte Formation. Die meisten ihrer Leitarten sind ostmediterran verbreitet. In Griechenland nimmt sie vorzugsweise die thermomediterrane Stufe ein und kommt dementsprechend vor allem auf den Inseln und den küstennahen Lagen der Peloponnes und Attikas vor, meidet jedenfalls das Landesinnere und seine Gebirge (ECONOMIDOU 1976). Diese Verbreitungstendenz zeigen auch Coridothymus capitatus und Euphorbia acanthothamnos, zwei typische Phrygana-Chamaephyten, die auf Kalkstandorten oft gemeinsam dominieren (Abb. 1 und 2).

Im folgenden wird der Versuch unternommen, die Relevanz der Beweidung für die Phrygana anhand eigener Untersuchungen in Kreta zu verdeutlichen. Es sollen verschiedene Ebenen

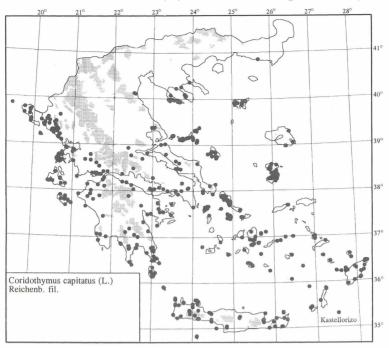


Abb. 1: Verbreitung von Coridothymus capitatus in Griechenland.

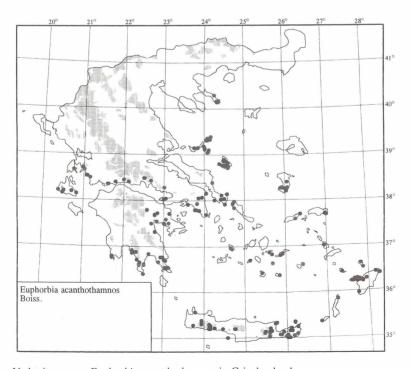


Abb. 2: Verbreitung von Euphorbia acanthothamnos in Griechenland.

betrachtet werden - die der Pflanzenindividuen, der Populationen und der Pflanzengesellschaft. Der Problemkreis Landschaft und Beweidung wird unter regionalem Aspekt am Ende dieses Beitrags kurz angesprochen.

#### Untersuchungsgebiet und Methodik

Aussagen zur Syndynamik von Phrygana-Gesellschaften stützten sich bisher durchweg auf Beobachtungen und vergleichende Studien von räumlich benachbarten Sukzessionsstadien, von denen auf eine zeitliche Abfolge geschlossen wurde. Solche Beobachtungen wurden aus verschiedenen Gebieten der Ägäis und des griechischen Festlandes mitgeteilt, oft anläßlich regionaler Vegetationsmonographien (KNAPP 1965, ECONOMIDOU 1969, RAUS 1979, CHRISTO-DOULAKIS & GEORGIADIS 1990, BÖHLING 1994), welche nach wie vor dringend erwünscht sind, um die komplizierten geoökologischen und syndynamischen Verknüpfungen in der griechischen Kulturlandschaft zu erhellen, denen man mit der simplen auf- und absteigenden Sukzessionsreihe Felstrift - Phrygana - Macchie - Wald nur ganz unzureichend gerecht wird.

Diesem Beitrag liegt dagegen ein experimenteller Ansatz zugrunde, der anderswo längst zu einer Standardmethode der syndynamischen Forschung und des Monitoring geworden ist - Dauerflächenuntersuchungen. In Griechenland gibt es kein vergleichbares Forschungsprojekt unter fortlaufender wissenschaftlicher Begleitung.

Die Areale befinden sich in verschiedenen Höhenlagen an der Südabdachung der Weißen Berge (Lefka Ori, Südwest-Kreta) und repräsentieren verschiedene Phrygana-Vegetationstypen (Tab. 1). Ein Teil jeder Probefläche wurde im März/April 1993 mit einem ziegensicheren Zaun umgeben; Teilprobeflächen von 64 qm für jährliche pflanzensoziologische Untersuchungen und von 2 qm für etwa wöchentliche phänologische Erhebungen während der Hauptblütezeit wurden markiert und die Vegetationsentwicklung über mittlerweile drei Jahre dokumentiert. Weitere methodische Details finden sich bei BERGMEIER & MATTHÄS (1996a).

T 1 1		17 ' 1 1	D 1 (11 1 1	YI . I I' . I OC 1''
Tab. I	•	Kennzeichnung der	Dauerpropertachen ir	m Untersuchungsgebiet der Sfakiá.

Höhe (m ü.M.	Geologie )	Phrygana-Vegetation (Dominanztyp) (	Höhenstufe nach Bergmeier 1995)
60	Kalkkonglomerat	Calicotome-Coridothymus	1
180	Kalkmarmor	Calicotome-Coridothymus	1
650	Kalkalluvion	Sarcopoterium-Phlomis cretic	a 2
1080	Kalkmarmor	Euphorbia-Phlomis fruticosa	4
1220	Kalkmarmor	Euphorbia-Ph.cretica-Coridot	<i>h</i> . 5
1620	Kalk/Dolomitmarmor	Astragalus-Juniperus	7

Im folgenden sollen einige der bisher vorliegenden Ergebnisse dieser Untersuchungen beleuchtet werden, soweit sie den Aspekt Beweidung betreffen. Eine detaillierte Darstellung der pflanzensoziologischen Situation und der Höhenstufen der Vegetation im Forschungsgebiet wurde bereits vorgelegt (BERGMEIER 1995), ebenso erste symphänologische Daten (BERGMEIER & MATTHÄS 1996a, 1996b). Das Gebiet der Sfakiá, wo die Untersuchungen stattfinden, ist traditionelles Extensivweideland. Zahlen der Forstverwaltung von 1994, die man allerdings nicht als absolut zuverlässig einschätzen darf, sprechen von 100.000 Schafen und 35.000 Ziegen auf einem Gebiet von 45.550 ha, davon 32.000 Weideland und 11.000 ha Waldland. Da auch letzteres beweidet wird, beträgt die Besatzdichte von Ziegen und Schafen zusammen etwas mehr als 3 Tiere pro Hektar Weidefläche. Die tatsächliche Dichte während

der Hauptvegetationsperiode ist jedoch höher, wenn man den ortsüblichen Weidewechsel (Almwirtschaft mediterranen Typs im Sinne von BEUERMANN 1967) berücksichtigt. Die Tiere weiden im Winter in den unteren Lagen und im Sommer größtenteils auf den Hochweiden oberhalb der Baumgrenze.

#### Weidewirkungen auf individuelle Pflanzen

In montanen Lagen der Weißen Berge gibt es drei bestandsbildende Laubbaumarten, Quercus coccifera, Acer sempervirens und Zelkova abelicea, letzterer ein Endemit der kretischen Gebirge, der im Untersuchungsgebiet fehlt. Die Bäume wachsen einzeln oder bilden offene Wälder, oft zusammen mit Cupressus sempervirens. Das Waldland ist Teil des sylvo-pastoralen Komplexes; Übergänge zur Phrygana sind häufig. Die Bäume sind basal stets verbissen, während die Krone meist außerhalb der Reichweite der Ziegen ist. Abb. 3 stellt Blätter ein und derselben Kermeseiche (Quercus coccifera) gegenüber, die von verbissenen bzw. nicht verbissenen Zweigen stammen. Erstere sind wesentlich kleiner, ihr Rand ist stärker bedornt. Abb. 4 zeigt die Verhältnisse bei Acer sempervirens, deren Verbißblätter ebenfalls viel kleiner und stärker xeromorph sind, dazu ganz abweichend geformt, nämlich oval und nicht gelappt.

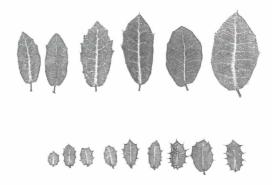


Abb. 3: Blätter von *Quercus coccifera* (50 % nat. Gr.); oben: von nicht verbissenen Zweigen, unten: von verbissenen Zweigen.

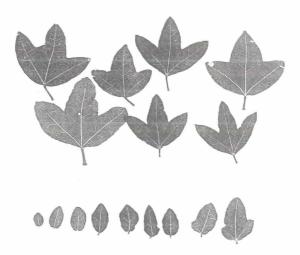


Abb. 4: Blätter von Acer sempervirens (50 % nat. Gr.); oben: von nicht verbissenen Zweigen, unten: von verbissenen Zweigen.

Im Gegensatz zu *Q. coccifera*, die auch als verbissener Strauch blüht und fruchtet, wurde ein Fruchtansatz bei *Acer* nur in den Kronen solcher Bäume beobachtet, die von Ziegen nicht erklommen werden können

Die so bezeichnende Halbkugelform der meisten Phrygana-Kleinsträucher ist dagegen genetisch bedingt und nicht unmittelbar vom Verbiß abhängig. Abb. 5 zeigt dies am Beispiel der Wuchshöhenentwicklung von *Coridothymus capitatus*. Anders ist es bei *Calicotome villosa*, einem Phrygana-Strauch der unteren Lagen, der auch in niedrigen Macchien vorkommt. Die Langtriebe dieses Ginsters werden stark verbissen, wie vergleichende Messungen zur Wuchshöhenentwicklung markierter Sträucher innerhalb und außerhalb eines Zaunes zeigen (Abb. 6). Die Wuchshöhe nimmt auf Weideflächen nur langsam zu, während die Kontrollpflanzen auf der nicht beweideten Probefläche viel schneller gewachsen sind. Die kompakte Verbißform ist hier einer sparrigen Statur gewichen.

Die Wuchsform der dornigen Halbkugelpolster findet sich sowohl in der Phrygana als auch in der Dornpolstervegetation der Hochgebirge, ihrer Artenzahl nach am reichsten entwickelt in subalpinen Lagen vorderasiatischer Gebirge (GAMS 1956), formationsprägend aber auch in kretischen und anderen mediterranen Hochgebirgen (HAGER 1985, PIGNATTI et al. 1977). Auch die Gebirgs-Dornpolstersträucher sind in hohem Maße weideresistent, was ihnen Konkur-

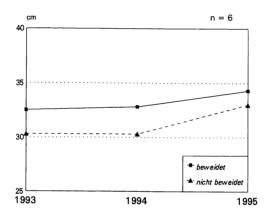


Abb. 5: Wuchshöhenentwicklung ausgewählter und markierter Sträucher von Coridothymus capitatus (Lamiaceae).

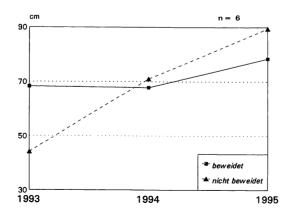


Abb. 6: Wuchshöhenentwicklung ausgewählter und markierter Sträucher von *Calicotome villosa* (Fabaceae).

renzvorteile gegenüber den talwärts angrenzenden Wäldern eingebracht hat und damit gebietsweise eine Ausweitung ihrer Wuchsräume. In Kreta stehen Phrygana und Gebirgs-Dornpolstervegetation entlang des klimatischen Gradienten in direktem Kontakt miteinander (BERGMEIER 1995): ihr hauptsächlicher gemeinsamer Ökofaktor ist die Beweidung. Es liegt nahe, den Weidedruck neben gewissen klimatischen Einflußgrößen wie mehrmonatiger Sommerdürre und häufigen Starkwinden als einen maßgeblichen Evolutionsfaktor für die Entstehung der dornigen Halbkugelpolster anzusehen.

### Pflanzenpopulationen und Beweidung

Auf den Fortfall der Beweidung reagieren Pflanzenpopulationen in der Phrygana auf unterschiedliche Weise. Während des dreijährigen Untersuchungszeitraums wurden die auffälligsten Änderungen hinsichtlich der Blühmenge bei einjährigen Kräutern und Hemikryptophyten festgestellt. Bei einem Teil der Annuellen nimmt die Blühmenge als Maß der Populationsgröße im zweiten und dritten Jahr ohne Beweidung deutlich, teilweise rasant, zu, während der Blüherfolg auf den beweideten Vergleichsflächen konstant bleibt. Beispiele zeigen die Abb. 7 und 8. Erhebliche Zunahmen wurden besonders bei einigen Leguminosen ver-

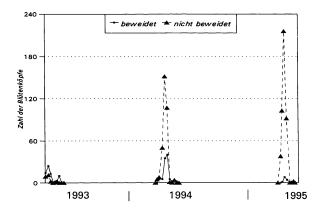


Abb. 7: Entwicklung der Blühmengen von *Trifolium campestre* (Fabaceae) auf je 6 qm mit und ohne Beweidung in einer *Calicotome-Coridothymus*-Phrygana, 180 m ü.M.

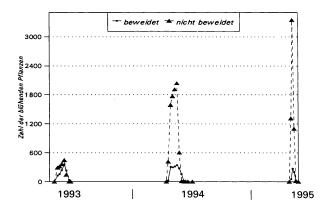


Abb. 8: Entwicklung der Blühmengen von *Bromus intermedius* (Poaceae) auf je 6 qm mit und ohne Beweidung in einer *Euphorbia-Phlomis-Coridothymus*-Phrygana, 1220 m ü.M.

zeichnet, bei annuellen Gräsern der Gattung Bromus sogar Massenentwicklungen, so daß diese nun stellenweise faziell vorherrschen.

Eine andere Gruppe von Arten verzeichnet keinen Anstieg der Populationsgröße bei Nichtbeweidung, sondern verharrt einstweilen auf konstantem Niveau. Abb. 9 zeigt als Beispiel die Populationsentwicklung bei *Crepis cretica*, einer kleinen, in Kreta endemischen Composite.

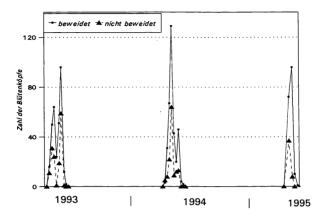


Abb. 9: Entwicklung der Blühmengen von *Crepis cretica* (Asteraceae) auf je 6 qm mit und ohne Beweidung in einer *Euphorbia-Phlomis-*Phrygana, 1080 m ü.M.

Analysiert man die Arten, deren Blüherfolg durch Nichtbeweidung nach den mir vorliegenden Daten weder qualitativ noch quantitativ gefördert wird und die somit offenbar besonders gut an den herrschenden Weidedruck angepaßt sind, so erhält man eine Reihe von "Strategietypen", Kausalgruppen, die sich zur Erklärung der Weidefestigkeit eignen (Tab. 2):

- Dornige Kleinsträucher: Hierher gehört ein großer Teil der Phrygana-Chamaephyten.
  Keimlinge dieser Sträucher konnten sich in den reifen Phryganabeständen weder auf den beweideten noch auf den nicht beweideten Probeflächen etablieren.
- Rosettenpflanzen: Auch der Blüherfolg gewisser Compositen (*Crepis cretica*, *Centaurea idaea*, *Centaurea raphanina* subsp. *raphanina*) wird durch die Einstellung der Beweidung nicht gefördert. Möglicherweise spielen schlechtschmeckende Pflanzeninhaltsstoffe eine Rolle. Übrigens sind alle drei genannten Taxa Endemiten der Südägäis; *Centaurea idaea* ist auf Kreta beschränkt.
- Strauchnischenbesiedler: Hier handelt es sich um Arten, die oft spreizklimmend vorwiegend im Schutz der Dornpolstersträucher wachsen. Außer für gewisse Leguminosen der Gattungen Vicia, Lens, Lathyrus und Medicago ist diese Habitatpräferenz auch für Scariola alpestris und verschiedene Horstgräser typisch. Rechinger & Rechinger-Moser (1951: 101) haben das Phänomen in ihrer "Phytogeographia Aegaea" veranschaulicht: "Viele zarte Kräuter und Stauden durchdringen das zackige Gitter der Phrygana-Zwergsträucher und überspinnen es mit ihren zarten Sprossen, so z. B. manche Vicia-Arten, oder sie erheben ihre Blütenstände über die Sträucher, so den stumpf graugrünen Teppich mit unerwartet bunten, aber vergänglichen Farben durchwirkend und oft irgendeinen fremdartigen Zwergstrauch vorspiegelnd, der sich erst bei näherer Betrachtung als ein Zwitterwesen aus Poterium und einer Vicia oder ähnlichem zu erkennen gibt." Wahrscheinlich kommt den Strauchnischenbesiedlern in ihrem Lebensraum neben dem Verbißschutz auch ein günstigeres Mikroklima zugute.
- Bodennahe Winzlinge: Eine vierte Gruppe von durch Beweidung unbeeinträchtigten Taxa umfaßt dicht am Boden wachsende, oft stengellose Pflanzen, die vom Weidevieh kaum

Tab. 2: Strategietypen von Artengruppen (Beispiele), deren Blühmenge nach Einstellung der Beweidung nicht vergrößert ist.

Arten	Strategie
Euphorbia acanthothamnos Calicotome villosa Coridothymus capitatus Ononis spinosa ssp. diacantha Sarcopoterium spinosum	dornige Kleinsträucher
Crepis cretica Centaurea idaea Centaurea raphanina	Rosettenpflanzen, schlechtschmeckend (?)
Medicago coronata Vicia cretica Scariola alpestris div. perenn. Horstgräser	Spreizklimmer und andere Strauchnischenbesiedler
Filago aegaea Medicago monspeliaca Trifolium suffocatum Crepis pusilla	bodennahe Winzlinge
Gastridium phleoides Aegilops caudata Garidella nigellastrum	obligatorische Spätblüher niederer Lagen

aufgenommen werden können. In der Phrygana handelt es sich um winzige einjährige Arten, oberhalb der Baumgrenze jedoch ist dieser Strategietyp weiter verbreitet und umfaßt eine Reihe von ausdauernden Endemiten, darunter *Anchusa cespitosa*, *Alyssum fragillimum*, *Erysimum mutabile*, um nur solche zu nennen, für die Daten zur Blühmengenentwicklung vorliegen. Eine Reihe von Arten der sogenannten Dolinenflora (EGLI 1993) der Hochlagen dürfte aufgrund ihrer Wuchsform in gleicher Weise weideresistent sein.

Obligatorische Spätblüher: Eine phänologische Ausweichstrategie zeichnet eine Reihe von Annuellen niederer Lagen aus, die für Vertreter dieser Lebensform ungewöhnlich spät blühen, nämlich zu Beginn des mediterranen Sommers. Die entsprechende Blühphase, die ich als *Pterocephalus*-Phase bezeichnet habe (BERGMEIER & MATTHÄS 1996b), umfaßt in den untersten Lagen des Untersuchungsgebietes etwa die zweite und dritte Maiwoche. Zu dieser Zeit hat der größte Teil des Weideviehs die meernahen Höhenlagen bereits verlassen und ist im Zuge des saisonalen Weidewechsels zu den Bergweiden gebracht worden, wodurch der Weidedruck unten nachläßt.

## Weideabhängiges phänologisches Verhalten

Neben der echten, der obligatorischen Spätblüte gibt es eine "scheinbare Spätblüte" solcher Arten, die wie jene auf den beweideten Probeflächen erst im Mai bei nachlassendem Weidedruck zur Blüte kommen, deren Blütezeit innerhalb der Zäune jedoch viel früher beginnt (Abb. 10). Am auffälligsten ist diese weidebedingte Blütezeitverschiebung bei den

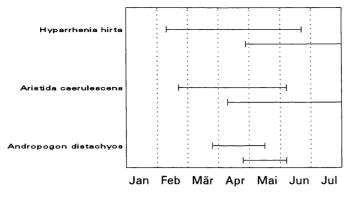


Abb. 10: Weidebedingte Blütezeitverschiebung ("scheinbare" Spätblüte) bei ausdauernden Horstgräsern in einer *Calicotome-Coridothymus-*Phrygana, 80 m ü.M. im Jahre 1994; obere Linie: ohne Beweidung, untere Linie: mit Beweidung.

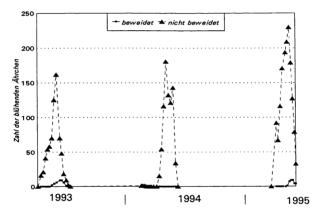


Abb. 11: Entwicklung der Blühmengen von *Hyparrhenia hirta* (Poaceae) auf je 6 qm mit und ohne Beweidung in einer *Calicotome-Coridothymus*-Phrygana, 180 m ü.M.

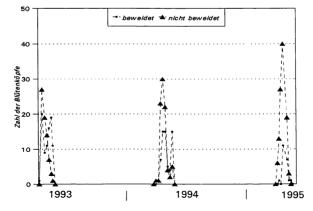


Abb. 12: Entwicklung der Blühmengen von *Trifolium stellatum* (Fabaceae) auf je 6 qm mit und ohne Beweidung in einer *Sarcopoterium-Phlomis-*Phrygana, 650 m ü.M.

ausdauernden Gräsern der thermomediterranen Stufe (*Hyparrhenia hirta, Aristida caerulescens, Andropogon distachyos*), die bis Ende April praktisch vollständig abgeweidet werden, ohne Verbiß jedoch eine ungewöhnlich lange Blütezeit haben (*Hyparrhenia, Aristida*). Diese setzt schon im Februar ein und hat ihren Höhepunkt überschritten, wenn im Mai endlich der verbissene Teil der Population regeneriert ist und blüht - natürlich nurmehr ein Bruchteil der zuvor innerhalb des Zauns angetroffenen Blühmenge (Abb. 11).

Derart vollständigen Verbiß des zur phänologischen "Normalzeit" blühenden Teils der Populationen findet man in der Regel nur bei gewissen ausdauernden Arten. Selbst bei starker Weideintensität wird dagegen der Blüherfolg von Annuellen kaum je vollständig unterdrückt. Doch auch bei ihnen stößt man auf das Phänomen der Spätblüte, bei der ein Teil der Individuen in Zeiten nachlassender Beweidung erneut (oder erstmals) blüht. Ein solcher zweiter Blühgipfel ist bei *Crepis cretica* (Abb. 9) deutlich zu erkennen und verläuft entsprechend bei *Trifolium stellatum* (Abb. 12) und vielen anderen Therophyten; die Spätblüte bleibt in besonders trockenen Frühjahren wie 1995 fast ganz aus. Noch etwas fällt auf: Ein zweiter Blühgipfel ist bei Beweidung in der Regel stärker ausgeprägt als bei Nichtbeweidung, wo er auch ganz fehlen kann. Eine Abhängigkeit dieser als "fakultativ" zu bezeichnenden Spätblüte besteht also nicht nur vom Wetter, sondern auch vom Weidedruck.

Eine plausible Deutung für diesen Befund liefert die folgende Hypothese: Beweidung führt bei vielen Arten (nicht allen) zu einer erheblich verringerten Phytomasse, wodurch der Wasserverbrauch des Vegetationsbestandes durch Transpiration reduziert ist. Die Deckungsgrade der Vegetation von beweideten und nicht beweideten Probeflächen liegen zwischen 25 - 35 % einerseits und 50 - 60 % andererseits. Der geringere Wasserverlust durch Transpiration wird nicht durch erhöhte Evaporation der offenen Böden wettgemacht, da es sich um äußerst

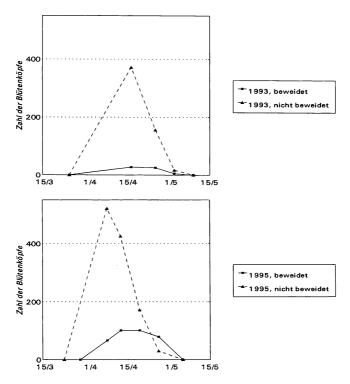


Abb. 13: Blühverlauf in 1993 (oben) und 1995 (unten) bei *Anthemis rigida* (Asteraceae) auf je 6 qm mit und ohne Beweidung in einer *Calicotome-Coridothymus*-Phrygana, 180 m ü.M.

geringmächtige und skelettreiche Lehmböden vom Terra-rossa-Typ handelt, die rasch oberflächlich austrocknen und so eine Evaporationsbarriere bilden, die EGLI (1988, 1993) für tonreiche Dolinenböden Kretas anhand von Saugspannungskurven nachweisen konnte. Die somit geschonten Bodenwasserreserven halten länger vor und ermöglichen vielen einjährigen Arten einen zweiten Blühgipfel.

Findet keine Beweidung statt, so enthält der Bestand wesentlich mehr Phytomasse, wodurch Transpiration und Wasserverbrauch erhöht sind. Die Wasserreserven im Oberboden werden frühzeitig verbraucht; eine Spätblüte, wenn sie überhaupt registriert wird, ist bei fast allen Arten geringer ausgeprägt als auf den beweideten Vergleichsflächen.

Ein anderes Phänomen, das im folgenden erläutert wird, unterstützt diese These: die Vorverlagerung des Blühmaximums bei Nichtbeweidung. Abb. 13 zeigt den Blühverlauf von Anthemis rigida auf beweideten und nicht beweideten Probeflächen. 1993 fällt das Blühmaximum in beiden Fällen auf die Monatsmitte April, 1995 dagegen ist dies nur noch auf den beweideten Flächen der Fall; der nicht der Beweidung unterworfene Teil der Population erlebt die Hochblüte gut eine Woche früher! 1994 - hier nicht gezeigt - war in dieser Hinsicht intermediär. Diese Vorverlagerung des Blühmaximums, sie wurde bei zahlreichen Arten in der unteren Höhenstufe beobachtet, läßt sich ebenfalls durch das Bodenwasserregime erklären: Durch die bei ungestörter Phytomasseentwicklung höheren Transpirationsverluste kommt es früher als auf den beweideten Flächen zum Wasserstreß, woraus denjenigen unter den einjährigen Pflanzen ein Konkurrenzvorteil erwächst, die durch frühe Blütezeit der Gefahr des vorzeitigen Verdorrens entgehen. Landschaftsökologisch ist dieser Befund bedeutsam, da die Konkurrenzfähigkeit von Baum- und Strauchkeimlingen in nicht beweideten Beständen mit üppiger Phytomasseentwicklung und früher einsetzender Austrocknung des oberflächennahen Wurzelraums gemindert ist - entgegen der verbreiteten Ansicht, daß ein Weideverbot die progressive Gehölzsukzession forciere. Zumindest auf den erodierten Terra-rossa-Böden der Coridothymion-Phrygana sprechen die bisher vorliegenden Untersuchungsergebnisse gegen diese Auffassung.

## Folgen der Nichtbeweidung auf die Phytozönose

Betrachtet man die Pflanzengesellschaft als Ganzes, so läßt sich die Reaktion der Bestände auf drei Jahre Nichtbeweidung in quantitativer Hinsicht als rasch und lebhaft bezeichnen, während eine qualitative Reaktion (*turnover* auf Artebene) einstweilen noch kaum nachweisbar ist. Durch Stetigkeitsvergleiche von jeweils 50 beweideten und 50 nicht beweideten Kleinstprobeflächen von 20 x 30 cm Größe lassen sich die Unterschiede deutlich quantifizieren und eine Reihe von Arten aufzeigen, denen Nichtbeweidung (zunächst) förderlich ist (Tab. 3). Es handelt sich hauptsächlich um hochwüchsige Compositen und Gräser sowie um Leguminosen. Durch Nichtbeweidung beeinträchtigt sind dagegen die kleinen Rubiaceen *Valantia hispida* und *Galium murale*, die in dichteren Beständen offenbar rasch zurückgehen.

Auch der Blühverlauf einer montanen *Euphorbia-Phlomis-Coridothymus-*Phrygana über drei Vegetationsperioden läßt zwar die erwartete Zunahme an Blüheinheiten auf nicht beweideten Probeflächen erkennen - und zwar bereits im ersten Jahr der Zäunung - (Abb. 14), eine Zunahme an Arten ist damit aber nicht verbunden (Abb. 15), eine Abnahme freilich auch nicht. Die etwas geringere Artenzahl auf den nicht beweideten Teilflächen beruht auf der zufälligen Verteilung der Habitatstrukturen und ihrer unterschiedlichen Artenvielfalt und ist ein Artefakt der Auswahl dieser Teilflächen zu Beginn der Daueruntersuchungen.

Tab. 3: Stetigkeitsunterschiede von Taxa in jeweils 50 beweideten und während zwei Vegetationsperioden nicht beweideten Kleinprobeflächen (20 x 30 cm) in einer Calicotome-Coridothymus-Phrygana, 80 m ü.M. Nur Arten mit Stetigkeitsdifferenzen von mehr als 20 Prozentpunkten sind dargestellt.

Taxon	beweidet	nicht beweidet	Diff.
Picris altissima	14	94	-80
Crepis commutata	28	90	-62
Avena barbata	6	36	-30
Lotus edulis	16	42	-26
Lotus peregrinus	38	62	-24
Urospermum picroides	34	58	-24
Hyparrhenia hirta	•	22	-22
Valantia hispida	94	68	+26
Galium murale	74	32	+42

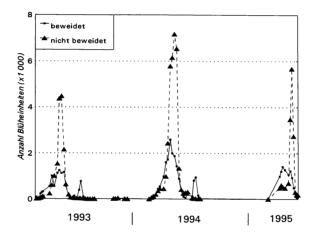


Abb. 14: Blühverlauf einer *Euphorbia-Phlomis-Coridothymus-*Phrygana, 1220 m ü.M., dargestellt ist die Zahl der Blüheinheiten auf je 6 qm einer beweideten bzw. nicht beweideten Probefläche.

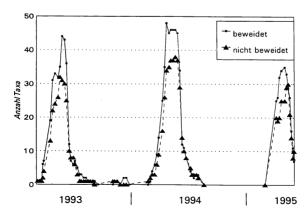


Abb. 15: Blühverlauf einer Euphorbia-Phlomis-Coridothymus-Phrygana, 1220 m ü.M., dargestellt ist die Zahl der blühenden Taxa auf je 6 qm einer beweideten bzw. nicht beweideten Probefläche.

#### Landschaftsökologische Aspekte und Resümee

Die Coridothymion-Phrygana Südwest-Kretas ist wie kaum eine andere Phytozönose an Beweidung angepaßt - durch die Weidefestigkeit und Regenerationsfähigkeit der Individuen, durch die phänologische Flexibilität der Annuellenpopulationen und der mehrjährigen Kräuter und durch die Vielfalt an bemerkenswerten Weideresistenzstrategien. Die aktuelle Vegetation entspricht in denkbar bester Weise den Anforderungen, die die über Jahrtausende praktizierte Extensivweide und das Prinzip des Weidewechsels an sie stellt. Von einer großflächigen Überbeweidung, einer durch Beweidung hervorgerufenen Desertifikation gar (PAPANASTASIS et al. 1990), sollte man - jedenfalls zur Zeit - nicht sprechen.

EU-Subventionen für die Viehhaltung haben die örtliche wohl jahrtausendealte (BEUER-MANN 1967) Form des Weidewechsels zwischen Sommer- und Winterweiden bisher nicht zerstört, jedoch modifiziert und zur Vergrößerung der Herden sowie zu lokalen Überkonzentrationen geführt, etwa an den zahlreichen neu errichteten Zisternen, Fütterungsplätzen und gemauerten überdachten Nachtpferchen. Viele Kilometer neuer Fahrwege wurden und werden angelegt, um den Transport der Tiere und des Futters zu ermöglichen bzw. zu erleichtern. Diese Entwicklung muß in ihren Auswirkungen auf Vegetation und Landschaft sorgfältig beobachtet werden. Aktuelle nennenswerte Erosionsschäden sind nahezu ausschließlich auf Wegebau in steilen Hanglagen zurückzuführen, nicht auf den Weidegang von Schafen und Ziegen. Ein vollständiges Weideverbot, wie von manchen gefordert, ist in seinen längerfristigen Folgen für Vegetation und Landschaft noch nicht abzuschätzen und ist ohnehin gesellschaftlich und politisch gegenwärtig nicht durchsetzbar. Die schon vorliegenden Untersuchungsergebnisse lassen ein pauschales Verbot obendrein zweifelhaft erscheinen, da eine natürliche Verjüngung des Waldlandes aufgrund der Verschärfung der Konkurrenzsituation für die Keimlinge unsicher ist und sich kurz- bis mittelfristig kaum bodenverbessernd und erosionshemmend auswirken würde. Doch auch die oft propagierte Alternative, Aufforstungen, hierfür werden gern Pinus-Arten und Cupressus verwendet, ist ein fragwürdiges Unterfangen, da der vorhandene Erosionsschutz, den die Phrygana-Vegetation in erheblichem Maße bietet (siehe DIECKMANN et al. 1985), zerstört würde und die gepflanzten Bestände selbst mit hoher Wahrscheinlichkeit einem Brand zum Opfer fielen, noch bevor sie landschaftsökologisch positive Auswirkungen gezeitigt hätten.

## Zusammenfassung

Am Beispiel der Phryganavegetation Südwest-Kretas wird die Bedeutung der Beweidung für diese in weiten Teilen Südgriechenlands und der Ägäis landschaftsbestimmende Pflanzenformation aufgezeigt. Grundlage bilden die phänologischen und pflanzensoziologischen Ergebnisse von Dauerflächenuntersuchungen während der Jahre 1993-1995, bei der die Vegetationsentwicklung auf Probeflächen, die ortsüblich extensiv mit Schafen und Ziegen beweidet werden, verglichen wird mit der solcher Flächen, die nach einer Zäunung (meist Anfang 1993) nicht mehr beweidet worden sind.

Zahlreiche einjährige und ausdauernde Kräuter werden durch Nichtbeweidung gefördert; besonders die Populationen gewisser Leguminosen und Gräser haben sich bereits im zweiten oder dritten Jahr der Zäunung vervielfacht. Andere Gruppen, darunter die Dornpolster-Phryganasträucher, eine Reihe von Compositen, dem Erdboden angedrückte Arten und solche, die vorzugsweise im Innern der Dornsträucher wachsen, sind durch Beweidung nicht beeinträchtigt. Einige konkurrenzschwache Einjährige gehen bei Nichtbeweidung zurück. Durch den saisonalen Weidewechsel zwischen Sommer- und Winterweiden, einer mediterranen Form der Almwirtschaft, die in Kreta und Südgriechenland verbreitet ist, nimmt der Wei-

dedruck in den unteren Lagen Ende April, später auch in den mittleren Höhenlagen, rapide ab. Vielen phänologisch flexiblen krautigen Arten kommt dies zugute, indem sie teils obligatorisch, teils nur bei Beweidung, teils fakultativ im Mai oder später blühen. Nichtbeweidung fördert dagegen eine frühe Blütezeit; es werden phänologische Differenzierungen zwischen beweideten und nicht beweideten Teilpopulationen beschrieben. Wahrscheinliche Ursache ist der durch Nichtbeweidung verstärkte Wasserstreß zu Beginn des Sommers, hervorgerufen durch die Zunahme der Phytomasse.

Während die quantitativen Weidewirkungen erheblich sind, wurden qualitative Effekte, Hinzutreten oder Ausbleiben von Arten, bisher kaum beobachtet. Abschließend werden landschaftsökologische Aspekte angesprochen. Die ortsübliche Extensivbeweidung mit saisonalem Weidewechsel wirkt sich auf die Vegetation vorteilhaft aus im Sinne eines Erhalts der Artenvielfalt und der strukturellen Kontinuität. Die Beibehaltung dieses Wirtschaftstyps ist daher wünschenswert; ein Weideverbot wird nicht befürwortet. Allerdings müssen jüngere Entwicklungen bei der kretischen Herdenviehhaltung, die landschaftliche Auswirkungen zeitigen und durch EU-Subventionen angestoßen sind, aufmerksam verfolgt werden.

## **Danksagung**

Prof. Arne Strid, Kopenhagen, initiierte das EU-Projekt EV5V-CT91-0031, das die Untersuchungen während der Jahre 1993 und 1994 ermöglichte, und stellte Verbreitungskarten aus der Flora-Hellenica-Datenbank zur Verfügung. Durch ein Stipendium der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Be 1787/1) konnten die Studien 1995 fortgesetzt werden. Dr. Ursula Matthäs, Berlin, oblagen die phänologischen Erhebungen während der ersten beiden Jahre. Prof. Michael Damanakis, Iraklio, vermittelte statistische Daten zur Beweidung der Region. In vielfältiger Weise hat mich meine Frau, Ute Bergmeier, unterstützt. Allen Genannten wird herzlich gedankt.

#### Literatur

- ARIANOUTSOU-FARAGGITAKI, M. (1985): Desertification by overgrazing in Greece: The case of Lesvos island. Jour. Arid Environm. 9: 237-242. London.
- BERGMEIER, E. (1995): Die Höhenstufung der Vegetation in Südwest-Kreta (Griechenland) entlang eines 2450 m-Transektes. Phytocoenologia 25: 317-361. Berlin, Stuttgart.
- BERGMEIER, E. & U. MATTHÄS (1996a): Quantitative symphenology and early effects of non-grazing in various types of Cretan phrygana vegetation. Jour. Veg. Sci. 7 (im Druck). Uppsala.
- BERGMEIER, E. & U. MATTHÄS (1996b): Phänologisches Spektrum einer kretischen Phrygana. Tuexenia **16** (im Druck). Göttingen.
- BEUERMANN, A. (1967): Fernweidewirtschaft in Südosteuropa. Ein Beitrag zur Kulturgeographie des östlichen Mittelmeergebietes. Westermann, Braunschweig.
- BÖHLING, N. B. (1994): Studien zur landschaftsökologischen Raumgliederung auf der mediterranen Insel Naxos (Griechenland). Unter besonderer Berücksichtigung von Zeigerpflanzen. Diss. Bot. **230**: VII + 247 + Anhang. Berlin, Stuttgart.
- BRÜCKNER, H. (1986): Man's impact on the evolution of the physical environment in the Mediterranean region in historical times. GeoJournal 13: 7-17. Dordrecht, Boston.
- Christodoulakis, D. & T. Georgiadis (1990): The vegetation of the island of Samos, Greece. Ann. Musei Goulandris 8: 45-80. Kifissia.
- DIECKMANN, H., HARRES, H.-P., MOTZER, H. & O. SEUFFERT (1985): Die Vegetation als Steuerfaktor der Erosion. Geoökodynamik 6: 121-148. Darmstadt.
- ECONOMIDOU, E. (1969): Geobotaniki erevna nisi Skiathou. Fitogeografia to vorion Sporadon. [Geobotanische Untersuchungen der Insel Skiathos. Pflanzengeographie der nördlichen Sporaden.] Diss. Athinai.

- ECONOMIDOU, E. (1976): La répartition des phrygana en Grèce et ses rapports avec le climat et l'influence anthropogène. Doc. Phytosoc. **15-18**: 45-56. Lille.
- EGLI, B. R. (1988): Water regime of doline soils in the mountains of Crete. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **54**: 147-163. Zürich.
- EGLI, B. R. (1993): Ökologie der Dolinen im Gebirge Kretas (Griechenland). Selbstverlag, Schaffhausen.
- GAMS, H. (1956): Die *Tragacantha*-Igelheiden der Gebirge um das Kaspische, Schwarze und Mittelländische Meer. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 31: 217-243. Zürich.
- Greuter, W. (1970): Zur Paläographie und Florengeschichte der südlichen Ägäis. Feddes Repert. 81: 233-242. Berlin.
- Hager, J. (1985): Pflanzenökologische Untersuchungen in den subalpinen Dornpolsterfluren Kretas. Diss. Bot. 89: VII + 196 + Anhang. Vaduz.
- HEMPEL, L. (1987): The "Mediterraneanization" of the climate in Mediterranean countries a cause of the unstable ecobudget. GeoJournal 14: 193-173. Dordrecht, Boston.
- KNAPP, R. (1965): Die Vegetation von Kephallinia, Griechenland. Geobotanische Untersuchung eines mediterranen Gebietes und einige ihrer Anwendungs-Möglichkeiten in Wirtschaft und Landesplanung. - Koeltz, Koenigstein.
- Kuss, S. E. (1965): Eine pleistozäne Säugetierfauna der Insel Kreta. Ber. Naturforsch. Ges. Freiburg i.Br. 55: 271-348. Freiburg i.Br.
- LIECKFELD, C.-P. & E. ZIMEN (1990): Die Ziegen Mythos und Geißel Kretas. Merian 43(2): 56-57. Hamburg.
- PAPANASTASIS, V., KYRIAKAKIS, S. & J. ISPIKOUDIS (1990): Forestry and grazing practices in Crete. In: GROVE, R., MOODY, J. & O. RACKHAM (Eds.): Stability and change in the Cretan landscape. Petromarula 1: 42-46. Cambridge.
- PIGNATTI, S., PIGNATTI, E., AVANZINI, A. & P. NIMIS (1977): Die klimatisch bedingte Dornpolster-Vegetation der Gebirge Süditaliens, Siziliens und Sardiniens. In: DIERSCHKE, H. (Ed.): Vegetation und Klima. Ber. Int. Symp. IVV Rinteln 1975: 373-390. Cramer, Vaduz.
- RACKHAM, O. (1990): Vegetation history of Crete. In: GROVE, R., MOODY, J. & O. RACKHAM (Eds.): Stability and change in the Cretan landscape. Petromarula 1: 29-39. Cambridge.
- RAUS, T. (1979): Die Vegetation Ostthessaliens (Griechenland). II. Quercetea ilicis und Cisto-Micromerietea. Bot. Jahrb. Syst. 101: 17-82. Stuttgart.
- RECHINGER, K.H. & F. RECHINGER-MOSER (1951): Phytogeographia Aegaea. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl. 105: 1-208. Wien.
- SONDAAR, P. Y. (1971): Paleozoogeography of the Pleistocene mammals from the Aegean. In: STRID, A. (Ed.): Evolution in the Aegean. Opera Bot. 30: 65-70. Lund.
- THIRGOOD, J. V. (1981): Man and the Mediterranean forest. A history of resource depletion. Acad. Press, London.
- Zaharis, A. S. (1977): Ta dhasi tis Kritis. Apo tin archaiotika eos simeron. [Die Wälder Kretas. Vom Altertum bis heute.] Diss. Athinai.

#### Anschrift des Verfassers:

Dr. Erwin Bergmeier, Botanisches Institut, Universität Kopenhagen, Gothersgade 140, DK-1123 Kopenhagen K, Dänemark

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: 8

Autor(en)/Author(s): Bergmeier Erwin

Artikel/Article: Zur Bedeutung der Beweidung für die griechische

Phrygana 221-236