© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br.	77/78	S. 49–66	8 Abb.	1 Tab.	Freiburg 1989

Zur Ökologie des Sanddornbusches am Südlichen Oberrhein

von

Luisa Steiner und Arno Bogenrieder, Freiburg i. Br.

Zusammenfassung

Zum typischen Bild der Trockenvegetation am Südlichen Oberrhein gehört der Sanddornbusch (*Hippophao-Berberidetum* MOOR 58). Er stockt auf flachgründigen, kiesigen Böden und ist deshalb in den Sommermonaten den Schwierigkeiten der Wasserversorgung in besonderer Weise ausgesetzt. In der vorliegenden Arbeit wird eine Reihe charakteristischer Wurzel- bzw. Bodenprofile vorgestellt und über den Verlauf des Wasserpotentials im Boden während der Vegetationsperiode 1984 berichtet.

Auf allen drei Untersuchungsflächen kommt es im August zu einer starken Anspannung des Wasserhaushaltes, die bis in die Nähe des permanenten Welkepunktes führt. Starke Niederschläge Ende August ergänzen die Wasservorräte des Bodens bis fast zur Feldkapazität und führen zu einem raschen Wiederanstieg der Wasserpotentiale.

Bodenprofile und Transekte zeigen, daß große Strauchgruppen innerhalb der Sanddorn-Bestände Polykormone darstellen und daß die Ausbreitung in allererster Linie durch sog. Wurzelbrut erfolgt. Trotz des reichen Fruchtansatzes und der gut keimfähigen Samen spielt die generative Verjüngung – falls sie überhaupt vorkommt – nur eine ganz untergeordnete Rolle.

Ausgangspunkt und seitherige Entwicklung der Sanddorn-Bestände lassen sich vielfach bis in die Zeit vor der Rheinkorrektion zurückverfolgen. Projiziert man die heutigen Vorkommen auf die Rheinlaufkarte von 1851, die noch den Zustand vor der Regulation aufweist, so ergibt sich eine auffällige Übereinstimmung zwischen den aktuellen Vorkommen und der Lage der ehemaligen Rheininseln. Daraus kann man schließen, daß die meisten Bestände in unserem Gebiet aus ehemaligen Einzelvorkommen des Strauches auf den zahlreichen Inseln des Wildstroms hervorgegangen sind. Aufgrund der rein vegetativen Ausbreitung haben sie sich bis heute noch nicht sehr weit von ihrem ehemaligen Ausgangspunkt entfernt.

Anschrift der Verfasser:
Prof. Dr. A. BOGENRIEDER und Dipl. Biol. L. STEINER, Biologisches Institut II der Universität, Lehrstuhl für Geobotanik, Schänzlestraße 1, D-7800 Freiburg i. Br.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

1. Einleitung

Ein besonders charakteristisches Landschaftselement der Trockenvegetation im Bereich der ehemaligen Rheinaue südlich von Breisach sind die großen Sanddorn-Bestände. Dabei handelt es sich um eine locker gestellte, von Trockenrasen, Kiesvegetation und Buschstadien durchsetzte Strauchvegetation, in welcher der Sanddorn *(Hippophae rhamnoides ssp. fluviatilis* v. Soest) zwar meist dominiert, in der Regel aber noch von weiteren Gehölzen begleitet wird (vergl. Witschel 1980). Seltener bildet der Strauch dichte, fast undurchdringlich scheinende Reinbestände, die oft dachförmig gegen den Rand abfallen (Abb. 1). In jedem Fall aber sind die Bestände schon aus einiger Entfernung am eigenartigen Silbergrau des Sanddorns leicht zu erkennen; sie pflegen deshalb – neben den großen Kiefernanpflanzungen – auch dem eiligen Benutzer der Nord-Süd-Autobahn aufzufallen, die das Trockengebiet heute durchschneidet.

Noch vor etwa hundert Jahren, genauer gesagt vor dem Abschluß der Rheinkorrektion nach den Plänen des Oberst Tulla im Jahr 1871, bot die Landschaft am Südlichen Oberrhein ein vollständig anderes Bild als heute. Damals floß der Rhein noch nicht in einem festen, von geschütteten Dämmen begrenzten Flußbett; in zahlreiche Arme gespalten, veränderte er bei jedem größeren Hochwasser seinen Talweg, indem er alte Flußarme vertiefte und andere abschnürte. In manchen Abschnitten erreichte das System der weit verzweigten Flußarme eine Breite von 2–5 Kilometern, und allein im badischen Abschnitt des Stromes zählte man damals etwa 2200 Inseln, die vermutlich zum größten Teil mit Pioniergehölzen oder Silberweidenwald bestockt waren. Sie waren wirtschaftlich ohne große Bedeutung und dienten wohl in erster Linie der Gewinnung von Weidenruten für die Korbmacherei oder zur Herstellung von Faschinen zur Uferbefestigung.

Auf den höher gelegenen, seltener und kurzzeitiger überschwemmten Flächen wuchs dagegen – jedenfalls potentiell – eine von anspruchsvollen Laubhölzern dominierte, ertragskräftige Hartholzaue (vergl. Hügin 1962), wobei man allerdings berücksichtigen muß, daß diese Standorte nur sehr ausnahmsweise als Hochwald bewirtschaftet worden sein dürften. Alles in allem aber war die Rheinniederung damals sicherlich ein wirtschaftlich unsicheres, gelegentlich sogar höchst gefährliches Gebiet, was die zahlreichen Berichte von Überschwemmungen und Zerstörungen am Rande des Hochgestades bestätigen (Honsell 1885). Selbstverständlich versuchte man überall, die Angriffe des Wildstroms durch Leitwerke, Buhnen oder Dämme abzuwehren. Dies geschah

---

Ein beeindruckendes, sicherlich aber auch einigermaßen idealisiertes Bild der damaligen Verhältnisse vermittelt das Gemälde von Peter Birmann (1758–1855): Blick vom Chänzeli am Isteiner Klotz in die Basler Bucht. Original im Kunstmuseum Basel, reproduziert in der Monographie „Der Isteiner Klotz", herausgegeben von Schäfer und Wittmann (1966).

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Abb. 1: In einen Trockenrasen vordringender Sanddorn-Bestand bei Steinenstadt. Photo: RASBACH

jedoch ungeregelt und ohne gegenseitige Rücksichtnahme. Oft führten die Schutzwerke etwas flußabwärts zu verstärkten Zerstörungen, so daß oft eine Maßnahme die andere zugrunde richtete.

Mit der Vollendung der Rheinkorrektion änderten sich diese Zustände grundlegend. Allerdings hatte die Strombegradigung und die damit verbundene Verkürzung des Talweges um ca. 30 % im oberen Flußabschnitt auch eine verstärkte Erosion zur Folge. Dadurch sank allmählich der mittlere Wasserspiegel im Rhein und mit ihm gleichzeitig das Grundwasser in der benachbarten Flußaue.

Diese Entwicklung, später noch verschärft durch den Bau des Rhein-Seitenkanals, veränderte die Standortverhältnisse grundlegend. Wo vorher eine anspruchsvolle, vom hoch anstehenden Grundwasser und periodischen Überflutungen abhängige Vegetation gedeihen konnte, sank nun in wenigen Jahrzehnten der Grundwasserspiegel in eine für Pflanzenwurzeln unerreichbare Tiefe. Empfindliche Baumarten wie Feld-Ulme *(Ulmus minor)* und Esche *(Fraxinus excelsior)* begannen zu kümmern oder starben ganz ab und schufen auf

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

diese Weise Lücken, in denen sich trockenheitsertragende, mit den geringen Haftwassermengen der meist flachgründigen Böden vorlieb nehmende Arten ausbreiten konnten.

Zu diesen trockenresistenten Arten gehört auch der Sanddorn. Während die Auswirkungen auf den höher gelegenen (und dadurch bereits früher weniger grundwasserabhängigen) oder durch eine größere Deckschichtmächtigkeit ausgezeichneten Flächen zunächst vergleichsweise gering blieben, weil hier wichtige Arten der Baumschicht überleben konnten (z. B. *Quercus robur, Populus alba,* manchmal auch *Ulmus minor),* kam es auf ungünstigen Standorten zu einem regelrechten Zusammenbruch der Waldvegetation, was das Schlagwort von der Versteppung der Rheinaue – wenngleich im Grunde unzutreffend – immerhin verständlich macht. Hier fand in der Folge der Sanddorn seine besten Ausbreitungsmöglichkeiten.

Die meisten Autoren stimmen darin überein, daß der Sanddornbusch *(Hippophao-Berberidetum* Moor 58) als transitorisches Stadium aufzufassen sei, als Übergangsstadium im Zuge einer Sukzession, die wohl in den meisten Fällen zu einem Weißseggen-Stieleichenwald führen würde (Bogenrieder und Hügin 1978). Allerdings dürfte der Zeitraum einer solchen Entwicklung in ganz anderen Größenordnungen liegen, als dies noch Eckmüller (1940), der dem ober-

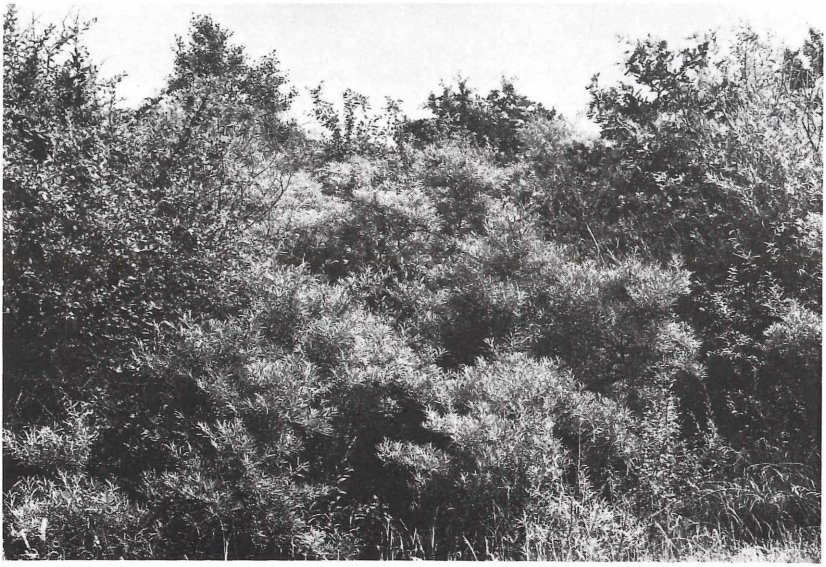


Abb. 2: Von Stiel-Eiche *(Quercus robur),* Winter-Linde *(Tilia cordata),* Berberitze *(Berberis vulgaris),* Eingriffligem Weißdorn *(Crataegus monogyna)* und anderen Gehölzen überwachsener Altbestand des Sanddornbusches.

Photo: RASBACH

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

rheinischen Sanddornbusch eine erste eingehende Studie gewidmet hat, offenbar angenommen hat. Zwar gibt es einige ältere, von anderen Straucharten durchsetzte und von einzelnen Sommerlinden oder Stieleichen überwachsene Bestände, die eine solche Entwicklung andeuten (Abb. 2); sie sind jedoch verhältnismäßig selten und keineswegs die Regel.

Bisher ist auch nirgends zu beobachten, daß die Sanddorn-Bestände bei Überalterung großflächig zusammenbrechen, wie man gelegentlich vermutet hat. Im Gegenteil: Vergleicht man die heutige floristische Zusammensetzung mit den Vegetationsaufnahmen von Eckmüller aus den Jahren 1937/38, so findet man eigentlich keinen Hinweis auf eine lebhafte Dynamik, sondern gewinnt eher den Eindruck einer hohen Stabilität.

Neben dieser zeitlichen Stabilität überrascht auch die hochgradige räumliche Stabilität der Sanddorn-Bestände. Das hat gewiß nicht nur standörtliche Gründe. Wie weiter unten noch gezeigt wird, besitzt der Sanddorn bezüglich der Deckschichtmächtigkeit bzw. der Gründigkeit des Bodens eine ziemlich weite ökologische Amplitude. Man kann deshalb davon ausgehen, daß es mehr potentielle Standorte gibt, als vom Sanddorn aktuell tatsächlich besiedelt. Es ist zu fragen, warum der Strauch nur geringe Neigung erkennen läßt, in offensichtlich bestehende Verbreitungslücken vorzustoßen.

Eine wichtige Rolle für die Wüchsigkeit und die Vitalität der Sanddorngesellschaft in unserem Bereich spielt der Wasserhaushalt des Bodens. Bedingt durch das Ausbleiben der früheren Überschwemmungen und durch das Absinken des Grundwasserspiegels auf durchschnittlich 10 m unter Flur ist die Wasserversorgung heute ausschließlich vom Haftwasser des Bodens abhängig. Unter solchen Bedingungen ist in einem relativ niederschlagsarmen, gleichzeitig aber sommerwarmen Gebiet die Mächtigkeit der Deckschicht von besonderer Wichtigkeit. Allerdings kann man die Bedeutung einer bestimmten Deckschichtmächtigkeit nur dann einigermaßen zutreffend abschätzen, wenn man die zugehörigen Wasserpotentiale in verschiedenen Bodentiefen während der Vegetationsperiode kennt. Dies gilt vor allem für die kritischen Sommermonate, in denen besonders auf den flachgründigen Standorten an vielen Pflanzen ernste und langdauernde Welkeerscheinungen zu beobachten sind.

Ausgehend von diesen Überlegungen hat Eckmüller seinerzeit versucht, wenigstens eine überschlagsmäßige Berechnung des „Vorrats an freiem Wasser" im Boden anzustellen, indem er vom jeweils gravimetrisch bestimmten Wassergehalt den Anteil an „hygroskopisch gebundenem Wasser" abgezogen hat. Die Methode ist allerdings fragwürdig, und sie gestattet auch keine Aussage über die augenblicklichen Bindungskräfte des Wassers im Boden; außerdem ist der von ihm gewählte Meßzeitraum von 30 Tagen (9. 6.– 11. 7.) zu kurz für einen Überblick über die Verhältnisse während der gesamten Vegetationsperiode.

Immerhin erschienen uns Eckmüllers Ergebnisse so interessant, daß wir bei unseren Untersuchungen seine Absichten und Überlegungen mit moderner Methodik fortgeführt haben. Dazu gehört vor allem, neben den damals aus Zeit-

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

gründen nicht mehr untersuchten Wurzelprofilen, die Messung des pF-Wertes bzw. des Wasserpotentials, und zwar über den gesamten Zeitraum der Vegetationsperiode, in unserem Falle von Ende März bis Anfang Oktober.

Das Hauptverbreitungsgebiet des Sanddorns liegt im Bereich Grißheim – Zienken – Neuenburg – Steinenstadt. Nach Norden werden die Vorkommen rasch spärlicher, doch finden sich kleinere Einzelvorkommen auch noch nördlich von Breisach. Wir haben unsere Untersuchungen ganz überwiegend auf das Hauptverbreitungsgebiet südlich von Breisach beschränkt und haben die Verhältnisse im Randbereich des Areals nicht genauer untersucht. Einzelne, stichprobenartige Bodenprofile zeigten jedoch keine grundsätzlichen Unterschiede zu den Ergebnissen auf unseren Probeflächen (Grißheim, Zienken und Steinenstadt).

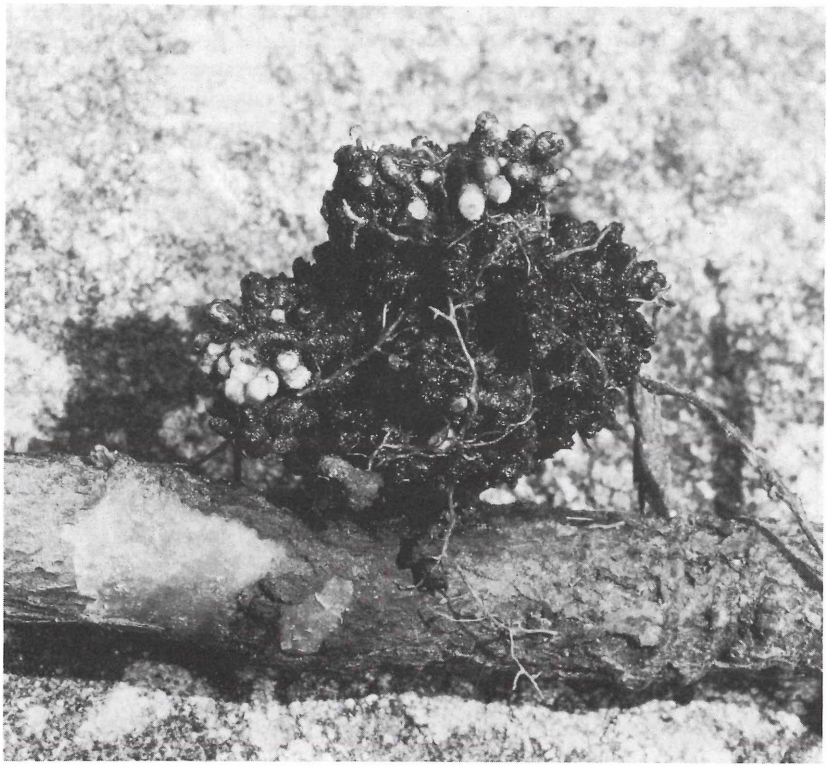


Abb. 3: Sanddornwurzel mit Rhizothamnien. Junge (diesjährige) Knöllchen sind an ihrer hellen Färbung zu erkennen. Objektgröße ca. 4 cm.

Foto: RASBACH

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

2. Ergebnisse

2.1 Wurzelprofile

Der Sanddorn ist durch ein weitreichendes und gleichzeitig tiefgehendes Wurzelsystem gekennzeichnet, dessen individuelle Ausbildung allerdings sehr stark von den besonderen edaphischen Bedingungen des Standorts beeinflußt wird. Typisch ist in jedem Falle ein ausgedehntes, oberflächennahes Wurzelgeflecht, das ziemlich dicht unter der Oberfläche seine größte Dichte aufweist (Darmer 1952).

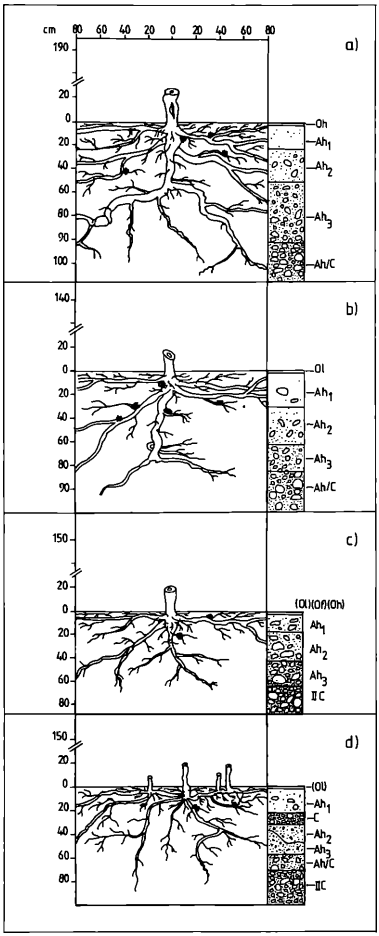
In diesem Bereich finden sich in aller Regel an den älteren Wurzeln vereinzelt dichte, weißliche, korallenartige Wucherungen, sog. Rhizothamnien (Abb. 3). Sie sind sichtbarer Ausdruck der Infektion mit stickstoffbindenden Actinomyceten und waren bereits mehrfach Objekt eingehender Untersuchungen (z. B. Roberg 1934, Bond und Fletscher 1954, Bond 1974). Wir haben solche Rhizothamnien vor allem an Sträuchern auf sandig-kiesigen, gut durchlüfteten, humusarmen Rohböden gefunden, weniger aber auf humusreichen Standorten mit aufkommenden Waldarten.

Dieses Ergebnis steht in Übereinstimmung mit der wiederholt beobachteten (negativen) Abhängigkeit der Actinomyceten-Entwicklung vom Angebot an pflanzenverfügbarem Stickstoff (vergl. Wilson 1940). Junge, 1–2jährige Sanddornwurzeln besitzen in der Regel kleine, perlschnurartig angeordnete Knöllchen oder kleine Rhizothamnien im Feinwurzelbereich. Sie werden mit zunehmendem Alter der Pflanze durch größere, makroskopisch gut sichtbare Rhizothamnien ergänzt. Erreicht die Pflanze ihr Höchstalter (25–30 Jahre), so können nur noch vereinzelte, dann aber sehr große Rhizothamnien beobachtet werden.

Die in Abb. 4 dargestellte Auswahl repräsentativer Wurzelprofile zeigt, daß die Durchwurzelungstiefe je nach Gründigkeit des Bodenprofils recht unterschiedlich sein kann; allerdings haben wir die von Rudy (1940) in einer ersten kurzen Beschreibung des Wurzelsystems angegebene Tiefe von bis zu 3 m nirgends beobachten können. Dennoch bleibt festzustellen, daß der Sanddorn im Gebiet der ehemaligen Rheinaue keineswegs auf besonders flachgründige Standorte beschränkt bleibt, sondern nicht selten auch mittel- oder tiefergründige Böden besetzt hält, auf denen andernorts ein wärmeliebender Stieleichenwald *(Carex alba-Quercetum)* oder gar ein Feldulmen-Eichen-Hainbuchenwald *(Ulmo-Carpinetum)* anzutreffen ist (vergl. Bogenrieder und Hügin 1978).

Zwei Beispiele für die Ausbildung des Wurzelsystems auf mittelgründigen Böden zeigt Abb. 4a und 4b. Die Hauptwurzelmasse und die Rhizothamnien bleiben auch in diesem Fall auf die obersten 40–50 cm des Bodens beschränkt, doch dringen die Hauptwurzel und deren Verzweigungen bis in größere Bodentiefen vor. Dabei können auch kiesreiche Schichten durchstoßen werden, wobei es später im Zuge des sekundären Dickenwachstums durch den seitlichen Widerstand der Kiese zu ausgeprägten Verformungen der Wurzel kommen kann. Die oberflächennahen Wurzeln bilden ein dichtes Geflecht feinster

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at



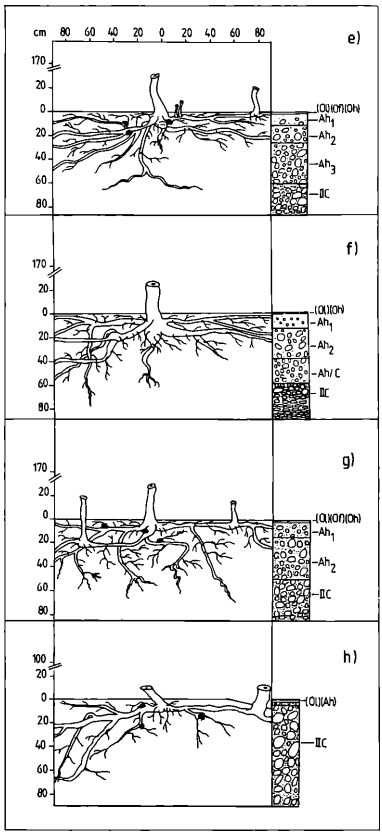


Abb. 4a–h: Repräsentative Auswahl von Wurzel- und Bodenprofilen aus verschiedenen Sanddorn-Beständen. Die ursprüngliche Höhe der Sträucher ist an der Ordinatenachse angegeben.

Ol: unzersetzte Laubauflage
Of: Auflage teilzersetzter Laubstreu
Oh: Auflage von Moderhumus
Ah: durch Huminstoffe gefärbter Mineralbodenhorizont
Ah/C: Übergangshorizont zum Kieskörper
II C: Kieskörper aus sandigem Fein- bis Grobkies; schwach durchwurzelt.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Wurzelverästelungen, die mehr oder weniger parallel zur Bodenoberfläche verlaufen und eine beachtliche Länge von bis zu 12 m erreichen können.

Ein anderes Bild zeigen die Wurzelprofile der Sträucher auf kiesreichen oder flachgründigen Standorten (Abb. 4 c–h). Während locker geschichtete Sand-Kiesschichten noch einigermaßen gut von den Wurzeln erschlossen werden können, stellen dicht gelagerte Schichten aus eingeregelten Kiesen eine Barriere dar, die nur in Ausnahmefällen zu durchdringen ist (Abb. 4 d, f). Die Hauptwurzelmasse wird in diesen Fällen in den obersten Bodenschichten zusammengedrängt, eine deutliche Hauptwurzel ist nicht erkennbar. Nicht selten werden tiefere Bodenschichten von oberflächennahen Wurzeln erschlossen, die unter plötzlicher Änderung der Wuchsrichtung in tiefere Bodenschichten streben (Abb. 4 f, g).

Eines der auffälligsten Merkmale des Wurzelsystems ist jedoch die Tatsache, daß es in sehr vielen Fällen zwischen benachbarten Sträuchern unterirdische Verbindungen gibt. Diese Verbindungen entstehen nicht durch nachträgliche Verwachsungen, sondern durch den Austrieb von Knospen an den flachstreichenden Kriechwurzeln. Dadurch kommt es (neben der „Unterwanderung" benachbarter Bestände) nicht nur zu einer sehr effektiven (vegetativen) Vermehrung, sondern auch zur Entstehung großer Polykormongruppen. Tatsächlich erwiesen sich bei genauerer Prüfung große Buschgruppen als eine morphologische und funktionelle Einheit. Es überstieg unsere Möglichkeiten, ein solches Polykormonsystem in toto freizulegen, wir sind jedoch davon überzeugt, daß viele der großen Sanddorn-Bestände nur aus wenigen, manchmal sogar nur einem einzigen Individuum bestehen. Für diese Auffassung spricht auch die Beobachtung, daß innerhalb der Sanddorn-Bestände häufig einheitlich staminate oder carpellate Buschgruppen anzutreffen sind (Sanddorn ist diözisch!).

2.2 Wasserhaushalt des Bodens

Bedingt durch die hohe Sommerwärme und die damit verbundenen Wasserverluste besteht im Untersuchungsgebiet in den Sommermonaten fast regelmäßig ein ausgeprägter Engpaß in der Wasserversorgung der Pflanzendecke. Es existiert zwar in den Monaten Juni bis August ein deutlich ausgeprägtes Niederschlagsmaximum, doch werden diese insgesamt geringen Zugewinne durch starke Transpirations- und Evaporationsverluste weit überkompensiert. Während dieser Zeit ist die Vegetation in erster Linie vom Haftwasser des Bodens abhängig. Dessen Vorräte sind jedoch in der Regel sehr gering: Bei einer Deckschichtmächtigkeit von 35 cm liegt die maximale Speicherkapazität bei 60 mm (Hädrich 1979), das sind gerade etwa 10 % des Jahresniederschlags. Es verwundert deshalb nicht, daß fast in jedem Sommer an empfindlichen Arten der Krautschicht deutliche Welkeerscheinungen zu beobachten sind, die sich in bestimmten Jahren zu gravierenden oder gar letalen Schäden verstärken kön-

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

nen. Im außergewöhnlich heißen Sommer des Jahres 1983 waren davon auch die Jugendstadien vieler Gehölze (z. B. *Quercus robur)* und auch junge Exemplare des Sanddorns in starkem Maße betroffen.

Im Gegensatz zum Ausnahmejahr 1983 kann das eigentliche Untersuchungsjahr 1984 als durchschnittlich bezeichnet werden, wobei man allerdings jeweils Niederschläge *und* Temperaturen berücksichtigen muß.

1983 Monat	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Temperatur °C	5.1	10.8	6.4	10.2	12.1	19.0	23.1	20.4	15.9	10.8	3.5	1.9
Niederschlag mm	31	29	59	90	215	40	53	40	75	20	15	36

1984 Monat	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Temperatur °C	3.1	1.6	3.6	8.9	11.2	16.6	19.6	18.9	14.4	11.1	6.4	2.6
Niederschlag mm	69.2	37.0	29.1	21.6	86.7	46.2	42.5	61.5	104.8	45.7	29.9	41.8

Tab. 1: Temperatur- und Niederschlagswerte der Station Bremgarten der Jahre 1983 und 1984. Die Werte wurden uns freundlicherweise vom Wetteramt Freiburg zur Verfügung gestellt.

Die Ermittlung des Bodenwasserpotentials erfolgte indirekt über die (gravimetrische) Bestimmung der Wassergehalte und die anschließende Eichung dieser Werte durch die Aufnahme einer pF-Kurve der verwendeten Böden. Beim Abfall oder Anstieg der Wassergehalte wurden die entsprechenden Werte der Hysteresekurve für die Berechnung der Wasserpotentialwerte eingesetzt. Die Aufnahme solcher Hysteresekurven ist relativ langwierig; sie wurde dennoch der Messung des Wasserpotentials am Standort mittels fest eingebauter Fühler vorgezogen, weil in diesem Falle schwer kontrollierbare Temperaturgradienten entlang der Ableitung die Messung beeinflussen.

Die Darstellung der Ergebnisse (Abb. 5) zeigt, daß die Wasserpotentiale im Hauptwurzelhorizont des Sanddorns an zwei Meßstellen (Grißheim und Steinenstadt) bereits Ende März relativ weit abgesunken waren. Bei mehrjährigen Messungen im gleichen Gebiet unter Kiefernjungbeständen fand Hädrich (1979), daß es trotz der relativ geringen Niederschlagsmengen in den Wintermonaten in der Regel im Winterhalbjahr zu einer weitgehenden Auffüllung der

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

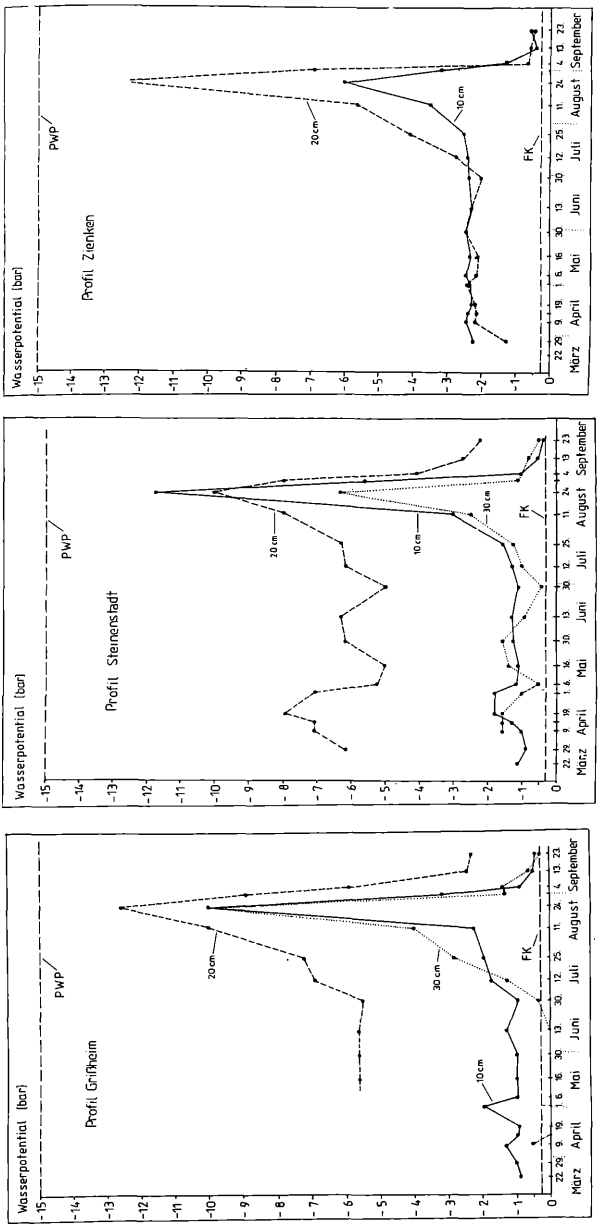


Abb. 5a–c: Verlauf des Bodenwasserpotentials während der Vegetationsperiode 1984 im Sanddornbusch bei Steinenstadt, Grißheim und Zienken. Ein Anstieg der Kurven bedeutet eine Zunahme der Saugspannung im Boden. FK = Feldkapazität.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Wasservorräte kommt. Aufgrund der hohen Januar-Niederschläge (Tab. 1) ist dies auch für unser Untersuchungsjahr und sehr wahrscheinlich auch für unsere Sanddorn-Bestände anzunehmen. Dafür spricht nicht nur die zu Beginn der Messung vorhandene Aufsättigung der tiefer gelegenen Bodenschichten, sondern auch der Vergleich mit den Auswirkungen der hohen Niederschläge Ende August 1984, die zu einer vollständigen Entspannung der Mitte des Monats kritisch zugespitzten Situation geführt haben. Es ist daher erstaunlich, daß bereits zu Beginn unserer Meßperiode im Hauptwurzelhorizont recht niedrige Wasserpotentiale auftreten, möglicherweise ist dies bereits Ausdruck des Vegetationsbeginns und der nicht unerheblichen Resttranspiration der Sträucher auch im unbelaubten Zustand.

In den folgenden Monaten halten sich die Saugspannungen bzw. Wasserpotentiale zunächst in ähnlicher Größenordnung, bis es dann im Juli zu einem überaus starken Anstieg kommt. Dabei werden auf allen drei Probeflächen Spitzenwerte in der Nähe des „permanenten Welkepunktes" (PWP, konventionell 15 bar) erreicht.

Es liegen also im Falle des Sanddornbusches ganz ähnliche Verhältnisse vor, wie sie Hädrich für die Kiefernbestände gefunden hat. Für die Beurteilung des Wasserzustandes der einzelnen (oder polykormon organisierten) Sanddornsträucher ist allerdings zu berücksichtigen, daß deren Einzugsbereich meist wesentlich tiefer als 30 cm in den Boden reicht (vergl. Abb. 4) und deshalb solche Spitzen vermutlich nur in wesentlich abgeflachter Form nachvollzogen werden. Bemerkenswert ist jedoch insgesamt die erstaunliche Gleichartigkeit des Verlaufs auf allen drei Standorten, was auf ein sehr ausgewogenes und von der Gründigkeit des Profils abhängiges Sproß-Wurzelverhältnis schließen läßt. Das stimmt überein mit der Beobachtung, daß die dichtesten und hochwüchsigsten Sanddorn-Bestände durchweg auf recht tiefgründigen Böden vorkommen, während flachgründige Standorte eher niederwüchsige, weiter gestellte und von Rasen- oder Felsgrusgesellschaften durchsetzte Ausbildungen aufweisen. Interessanterweise waren im trocken-heißen Sommer 1983 auch an den älteren Sanddornsträuchern erhebliche Dürreschäden zu beobachten – und zwar besonders auf flachgründigen Standorten. Nach unserer Ansicht ist dies ein wichtiger Hinweis auf einen der entscheidenden Mechanismen bei der Regulation des Sproß-Wurzelverhältnisses.

2.3 Ausbreitungsökologie

Typisch für den Sanddornbusch im oberrheinischen Trockengebiet sind mehr oder weniger scharf umgrenzte truppen- oder herdenartige Bestände, die aus der Vogelschau ein anscheinend regelloses Fleckenmuster bilden. Allerdings sind in den letzten Jahrzehnten viele Bestände großflächigen Kiefern-Aufforstungen oder Kiesgruben zum Opfer gefallen.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Schlüssel für das Verständnis der eigenartigen Verteilungsmuster ist die Beobachtung, daß sich der Sanddorn in unserem Gebiet ausschließlich vegetativ verjüngt und die Ausbreitung über die reichlich gebildeten Früchte bzw. Samen ganz ohne Bedeutung ist. Wir haben jedenfalls auch bei gezielter Suche keine einzige Jungpflanze gefunden, die sich bei genauerer Kontrolle nicht eben doch als Wurzelbrut einer in der Nähe stehenden Mutterpflanze erwies. Die Neigung zur vegetativen Ausbreitung ist außerordentlich ausgeprägt. Bereits junge, an Ausläufern entstandene oberirdische Triebe bilden ihrerseits wiederum neue Wurzelausläufer, die in kurzer Zeit eine beachtliche Länge erreichen können. Ihre Reichweite beträgt bei drei- bis fünfjährigen Trieben etwa 2 m; sie kann jedoch bei einem zehnjährigen Strauch bis auf 12 m anwachsen. Während sich im offenen Gelände die Ausläufer nach allen Richtungen vorschieben, konzentriert sich im Falle einseitiger Beschattung die Ausläuferbildung auf die lichtzugewandte Seite des Bestandes. Auf diese Weise entsteht unter bestimmten Bedingungen das Bild einer in geschlossener Front vorrückenden, sich nach außen verjüngenden Mauer von Sanddornsträuchern (Abb. 2).

Die Bildung von Wurzelausläufern erfolgt nahezu über die gesamte Vegetationsperiode, vorwiegend jedoch im Frühjahr. Besonders stark ist die Neigung zur Ausläuferbildung auf humusarmen, kiesig-sandigen und flachgründigen Böden. Gerade unter solchen Bedingungen sind jedoch die jungen Triebe durch Trockenheit und den Kontakt mit den heißen, oberflächennahen Kiesen besonders gefährdet, so daß es hier nicht zur Ausbildung dachförmiger Bestände kommt (Abb. 6). Ein Transekt durch einen in einen Trockenrasen vordringenden Bestand (Abb. 7) zeigt allerdings, daß auch unter vergleichsweise günstigen Bedingungen nicht mit einem regelmäßigen Vorrücken der Polykormon-Front zu rechnen ist. Auf flachgründigen, kiesig-sandigen Böden ist der Altersunterschied zwischen den einzelnen oberirdischen Trieben in der Regel wesentlich höher, da hier aufgrund der starken Anspannung des Bodenwasserhaushaltes nicht alljährlich Ausläufer gebildet werden oder die Wurzelbrut in besonders trocken-heißen Jahren (wie 1983 gut zu beobachten) wieder zugrunde geht.

Durchquert man einen vorrückenden Bestand wie in Abb. 7, so durchläuft man auf wenigen Metern wie im Zeitraffer alle Altersstadien des Sanddornbusches. Auf eine mehr oder minder schnell vorrückende Verjüngungszone (1–5 Jahre) folgt eine mittlere Zone mit optimal entwickelten Sträuchern (6–20 Jahre), die schließlich in eine hintere Auflösungszone (Palmgren 1912) übergeht, in der die Sträucher deutliche Überalterungserscheinungen zeigen. Rhizothamnien- und Ausläuferbildung sind hier kaum mehr feststellbar, die Beblätterung der Sträucher wird zunehmend lichter und beschränkt sich auf die Peripherie der Krone. Häufig leitet schließlich der Befall mit einem holzzerstörenden Pilz *(Fomes robustus* Karst) den endgültigen Zusammenbruch des Strauches ein. Das von uns aufgrund von Jahrring-Zählungen festgestellte Höchstalter beträgt 28–30 Jahre.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Abb. 6: Am Übergang zu besonders flachgründigen Standorten erfolgt die Verjüngung nur zögernd und von häufigen Rückschlägen unterbrochen.
Photo: RASBACH

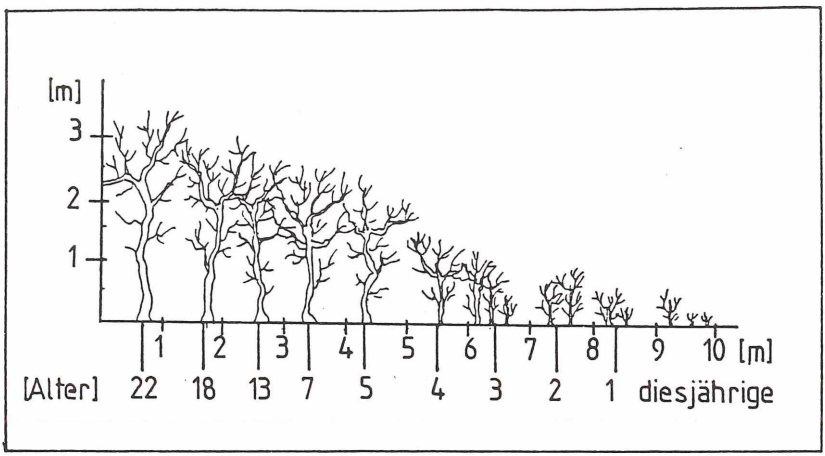


Abb. 7: Alterstransekt durch einen Sanddorn-Bestand bei Steinenstadt.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Mit dem Zusammenbruch der Sträucher in der hinteren Auflösungszone wird häufig eine Sukzession eingeleitet, die in den meisten Fällen zu einem wärmeliebenden Stieleichenwald *(Carex alba-Quercetum)* führen dürfte. Gelegentlich allerdings werden diese freigegebenen (oder auch freigehauenen) Flächen später wiederum von nachrückenden oder seitlich herandrängenden Wellen des Sanddornbusches zurückerobert. Damit sind die beiden denkbaren Grenzfälle der Ausbreitungsstrategie des Sanddorns angedeutet: weitgehende Ortstreue durch ständige Regression auf bereits früher besiedelte Flächen oder aber zentrifugale bzw. einseitig gerichtete Unterwanderung benachbarter Vegetationseinheiten. Die Beobachtung im Gelände lehrt, daß in unserem Gebiet wohl nirgends ausschließlich einer dieser beiden Grenzfälle verwirklicht ist. Auf jeden Fall aber können sich die Bestände bei ausschließlich vegetativer Fortpflanzung in den hundert Jahren seit dem Abschluß der Rheinkorrektion nicht mehr als 100–150 m (wahrscheinlich aber wesentlich weniger) von ihrem damaligen Wuchsort entfernt haben. (Man vergleiche dazu die Angaben über die maximale Ausläuferlänge weiter oben.)

Damit ist angedeutet, daß der Sanddorn bereits vor der Rheinregulation in unserem Gebiet vorgekommen ist. Ein Blick in ältere Florenwerke genügt, um sich von der Richtigkeit dieser Annahme zu überzeugen.

So schreibt Spenner in seiner Flora Friburgensis (1825–1829) über den Sanddorn: In sabulosis, glareosis secus Rhenum et in ejus insulis; e.g. propre Zienken, Griesheim; circa Altbreysach usw. Bei Gmelin (1805) steht: In Marggraviatu superiore in sabulosis ad Rhenum propre Zienken; nec non propre Kleinhüningen usw.

Projiziert man die heutigen Vorkommen in richtigem Maßstab auf das Blatt „Grissheim" aus dem Kartenwerk über den Lauf des Rheins (1851), so ergibt sich eine verblüffende Koinzidenz mit den ehemaligen Rheininseln, auf die der Strauch sehr leicht durch verdriftete Samen oder abgerissene Wurzelstücke gelangt sein mag (Abb. 8). Auf diesen an Küsten und Wildflüssen häufig zu beobachtenden Ausbreitungsmechanismus hat bereits Servettaz (1909) hingewiesen. Damit sind die heutigen Sanddorn-Vorkommen wohl in den meisten Fällen als Zeugen der ehemaligen Vegetation auf den Rheininseln aufzufassen; sie mögen sich inzwischen vielleicht vergrößert und vielfach wohl auch etwas verlagert haben, im großen und ganzen markieren sie aber immer noch jene Stellen, von denen aus die Entwicklung der Bestände ihren Anfang nahm.

Dieser Befund ist ein weiterer Hinweis auf die relative Bedeutungslosigkeit der generativen Fortpflanzung in unserem Gebiet. Da man schwerlich ausschließlich standörtliche Gründe für die Aufrechterhaltung des dargestellten Verbreitungsmusters ins Feld führen kann, müßte dieses Muster bei einigermaßen wirksamer Ausbreitung und Verjüngung über die Samen längst völlig verwischt erscheinen. Da dies jedoch augenscheinlich nicht der Fall ist und isolierte Einzelsträucher (falls nicht durch abgerissene Wurzelstücke entlang von Wegen, an Erdaushüben usw. entstanden) so gut wie gar nicht auftreten, muß man sich

forschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zot

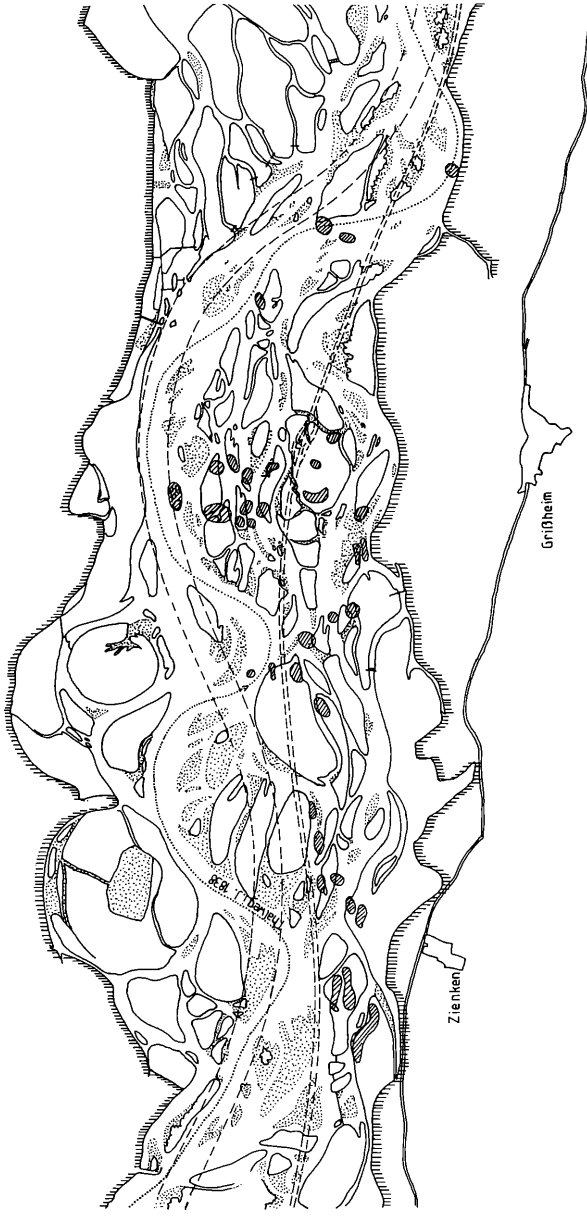


Abb. 8: Projektion der heutigen Sanddornvorkommen (schräg schraffiert) auf eine Karte aus dem Kartenwerk über den „Lauf des Rheins" von 1851 mit dem Zustand vor der Rheinregulierung. Rand des Hochgestades schraffiert; spätere Veränderungen (Autobahn, regulierter Rhein) gestrichelt.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

fragen, welche Gründe für diese erstaunliche Tatsache genannt werden können.

An der Keimkraft bzw. Keimungsbereitschaft der Samen kann es nicht liegen. Die bei Vollreife gesammelten und vom Fruchtfleisch befreiten Samen (Roberg 1934) erwiesen sich im Keimungsversuch als gut keimfähig, und die Keimlinge zeigten eine normale Jugendentwicklung. Wichtiger ist in diesem Zusammenhang die von anderen Autoren in anderen Gebieten (Palmgren 1971, Rousi 1971, Müller 1955) bestätigte Beobachtung, daß die Sanddornfrüchte von den Vögeln nicht gerne als Futter angenommen werden und häufig unberührt bis im Frühjahr am Strauch hängen bleiben. Allerdings pflegen solche Früchte später aufzuplatzen oder auszutrocknen und zu Boden zu fallen, wo sie dann, vom Wind über kürzere Strecken transportiert, an neuen Standorten keimen können (Müller 1955). Trotz dieser auch für unser Gebiet anzunehmenden Ausbreitungsmöglichkeit haben wir bis jetzt noch keinen wirklich eindeutigen Sämling beobachtet. Wir halten es für wahrscheinlich, daß dafür die regelmäßige Anspannung des Wasserhaushaltes in den Sommermonaten verantwortlich ist. Darüber sollen jedoch experimentelle Untersuchungen mit ausgebrachten Sämlingen weiteren Aufschluß bringen.

Was immer die Gründe für die fehlende generative Fortpflanzung des Sanddorns in unserem Gebiet auch sein mögen, sie haben dazu beigetragen, daß uns im Verbreitungsmuster des Sanddornbusches ein letztes Zeugnis der ehemaligen Auenvegetation erhalten geblieben ist. Nicht zuletzt deshalb verdient der Sanddornbusch unser Interesse und unseren Schutz.

Eingang des Manuskripts am 18. August 1987.

Angeführte Schriften:

Bogenrieder, A. & Hügin, G. (1978): Zustand des Waldes in der Rheinniederung zwischen Grißheim und Sasbach. Region südlicher Oberrhein. – Beih. Veröff. Natursch. u. Landespfl. Baden-Württemberg, **11.**

Bond, G. Fletscher, E. W. & Ferguson, T. P. (1954): The development and function of the root nodules of Alnus, Myrica and Hippophae. – Plant and Soil, **5.** Den Haag.

Bond, G. (1974): Root nodules symbiosis with Actinomycete-like organisms. – The biology of Nitrogen fixation, A. Quispel (Ed.), S. 342–375.

Darmer, G. (1952): Der Sanddorn als Wild- und Kulturpflanze. – 89 S., Leipzig (S. Hirzel).

Eckmüller, O. (1940): Der oberrheinische Sanddornbusch. – Mitt. Bad. Landesver. Naturk. u. Natursch. Freiburg i. Br., N.F. 4, S. 157–168, S. 185–205, S. 229–243, Freiburg i. Br.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Gmelin, C. C. (1805–1826): Flora Badensis, Alsatica et confinum regionum cis et transrhenana, plantas phanerogamas a lacu Bodamico usque ad confluentem Mosellae et Rheni sponte nascentes exhibens, secundum systema sexuale cum iconibus ad naturam delineatis. – **4**, 3087 S., Carlsruhae.

Hädrich, F. (1979): Der Wasserhaushalt einer Zweischicht-Pararendzina unter Kiefernjungbeständen im Trockengebiet am südlichen Oberrhein. – Mitt. Dtsch. Bodenkundl. Ges. **29**, S. 149–158.

Honsell, M. (1885): Die Korrektion des Oberrheins von der Schweizer Grenze unterhalb Basel bis zur Grossh. Hessischen Grenze unterhalb Mannheim. – Beitr. zur Hydrogr. Des Grossh. Baden. Centralbureau für Meterologie u. Hydrographie, **3**, 79 S., Karlsruhe.

Hügin, G. (1962): Wesen und Wandlung der Landschaft am Oberrhein. – Beitr. zur Landespfl., Bad. **1**, S. 187–248, Stuttgart (Ulmer).

Hügin, G. (1981): Die Auenwälder des südlichen Oberrheintals – Ihre Änderung und Gefährdung durch den Rheinausbau. – Landschaft und Stadt, **13** (2), 78–91, Stuttgart.

Müller, P. (1955): Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen. – Veröff. Geobot. Inst. Rübel, **30**, 152 S., Zürich.

Palmgren, A. (1912): Hippophae rhamnoides auf Alant. – Acta Sociol. pro Fauna et Flora Fennica, **36**.

Roberg, M. (1934): Über den Erreger der Wurzelknöllchen von Alnus incana und Elaegnaceen Elaeagnus und Hippophae. – Jahresber. Wiss. Bot., **79**, S. 472–492.

Rousi, A. (1971): The genus Hippophae L., Ataxonomic study. – Ann. Bot. Fennica, **8**.

Rudy, H. (1940): Der oberrheinische Sanddorn- und Wehdornbusch. – Mitt. Bad. Landesvers. Naturk. u. Natursch. Freiburg i. Br., N. F. 4, S. 243–245, Freiburg i. Br.

Schäfer, H. & Wittmann, O. (1966): Der Isteiner Klotz. Zur Naturgeschichte einer Landschaft am Oberrhein, Verlag Rombach, Freiburg, 446 S.

Servettaz, C. (1909): Monografie des Elaeagnacees. – Beih. Bot. Centralbl., XXV.

Spenner, F. C. C. (1825–1829): Flora Friburgensis. – 3 Bde., Freiburg.

Wilson, P. W. (1940): The biochemistry of symbiotic nitrogen fixation. – The development and the function of the root nodules of Alnus. Plant and soil, **5**, Den Haag.

Witschel, M. (1980): Xerothermvegetation und dealpine Vegetationskomplexe in Südbaden. – Beih. Veröff. Natursch. u. Landschaftspfl. Baden-Württemberg, **17**, 211 S., Karlsruhe.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau

Jahr/Year: 1987-1988

Band/Volume: 77-78

Autor(en)/Author(s): Steiner Luisa, Bogenrieder Arno

Artikel/Article: Zur Ökologie des Sanddornbusches am Südlichen Oberrhein 49-66