

Zu Vorkommen und Ökologie von *Gymnocarpium robertianum* in Schutthalden- und Felspaltengesellschaften

K výskytu a ekologii *Gymnocarpium robertianum* ve společenstvech sutí a skalních štěrbin

Jiří Kolbek und Jiří Sádlo

Botanisches Institut, Akademie der Wissenschaften der Tschechischen Republik,
CZ-252 43 Průhonice, Tschechische Republik

Kolbek J. et Sádlo J. (1994): On distribution and ecology of *Gymnocarpium robertianum* in the communities of rock screes and fissures. - Preslia, Praha, 66:115-131 [in German].

Keywords: *Gymnocarpium robertianum*, ecology, phytosociology, life-strategy

Communities with dominant *Gymnocarpium robertianum* were studied in the Czech Republic, and compared with similar stands in Central Europe. A total of 60 vegetation relevés was collected. A new association *Asplenio rutae-murariae-Gymnocarpietum robertiani* was distinguished, and *Dryopteridetum robertianae* Kaiser 1926 is reported from the Czech Republic. Both communities were documented by synecological and phytocoenological data. The species *Gymnocarpium robertianum* is characterised by autecological notes. Phalanx growth form with S-strategy is typical of plants growing under extreme conditions and that of guerilla with RS-strategy of those occurring in less extreme habitats.

Einleitung

Es ist im allgemeinen bekannt, daß *Gymnocarpium robertianum* die Standorte mit mehr oder weniger schmalen, beschatteten Ritzen und Spalten vorwiegend nordexponierter Felsen besiedelt. Als Unterlage dienen vor allem die Spalten des Kalksteins oder die kalkreichen Gesteine, d.h. auch die basischen Silikatgesteine mit häufigen Kalkeinlagen. Die Art gehört nicht zu den in der Tschechischen Republik allgemein vorkommenden Farnen. Sie fehlt ganz in großen Silikatmassiven, die meisten Lokalitäten kann man üblicherweise an Karbonatgesteinen finden (Böhmischer und Mährischer Karst, Südböhmisches Kalkgebiet u.a.).

Die Bestände mit *Gymnocarpium robertianum* wurden in der Tschechischen Republik bisher nicht untersucht. Die syntaxonomische und synökologische Charakteristik fehlt von diesem Gebiet praktisch ganz. Aus der Slowakei erwähnen die Gesellschaften mit dieser Art nur Petrík et al. (1982) und Valachovič et Hadač (1986). Aus Deutschland, Österreich und der Schweiz stehen mehrere Daten zur Verfügung. Die Arbeit bringt die phytozoologischen Aufnahmen von zwei ökologisch unterschiedlichen Standorten, die in zwei Gesellschaften eingereiht wurden.

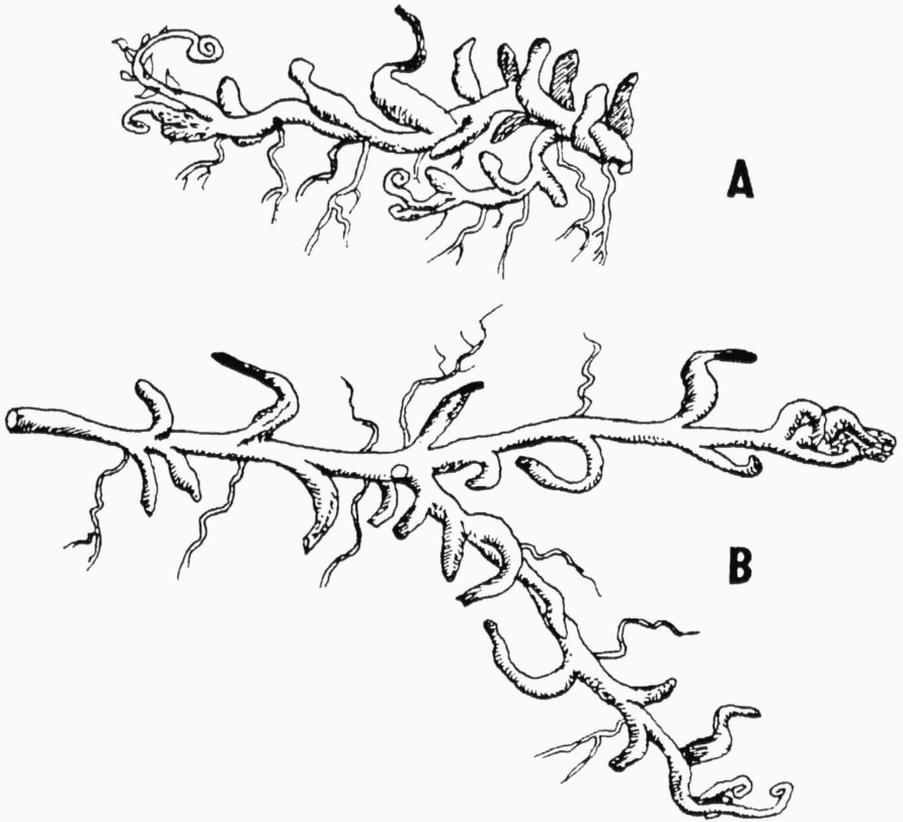


Abb. 1. - Ein Vergleich der Morphologie der Rhizome von *Gymnocarpium robertianum*: a) Felsspalten, b) Schutthalden.

Methoden

Beim Studium der Pflanzengesellschaften wurde die Zürich-Montpellier-Methode verwendet. Zur Schätzung der Artenmächtigkeit wurde die kombinierte Skala nach Braun-Blanquet (1964) benutzt. Die lateinischen Pflanzennamen sind größtenteils nach Neuhäuslová et Kolbek (1982) angeführt.

Die Wuchsformen und Strategie von *Gymnocarpium robertianum*

Nach der Terminologie der Grime'schen Strategien (Grime 1979) ist *Gymnocarpium robertianum* ein S- bis RS-Strategie. Dies hängt vor allem mit der Gestaltung von unterirdischen Organen dieser Art zusammen.

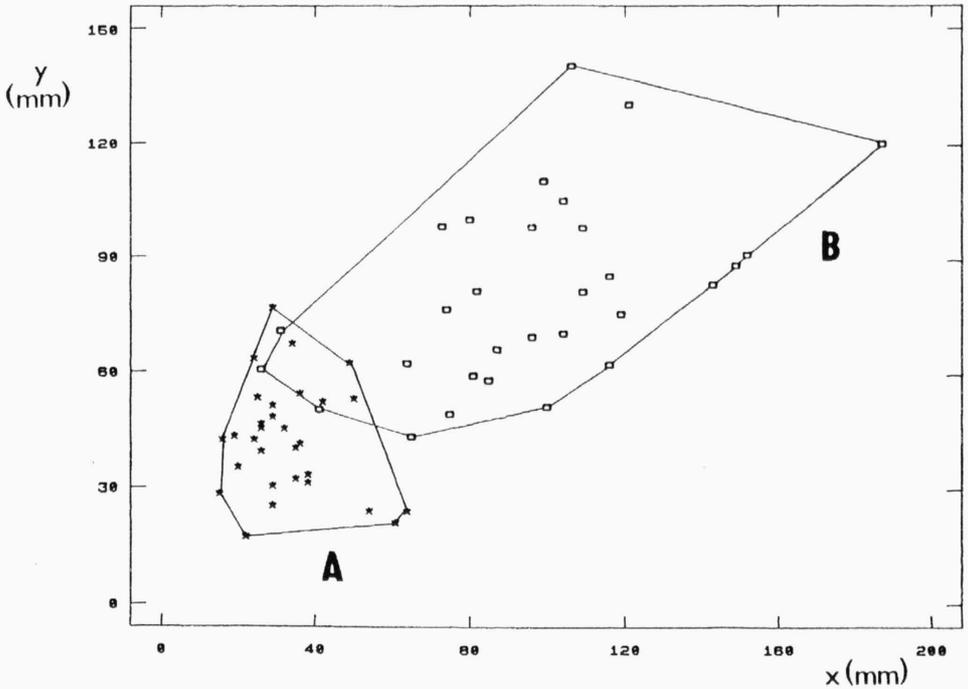


Abb. 2. - Größe der Internodien des Wurzelstockes (x) und anliegender Basis (y) bei der Wuchsform von *Gymnocarpium robertianum*: a) Felspalten, b) Schutthalden.

Die Populationen dieses Farnes bestehen vorwiegend aus den auf vegetativem Wege entstandenen Individuen - Rametten, die die Polykormone bzw. Klone zusammenfügen. Als eine Ramette kann jeder Vegetationsscheitel mit anliegendem Teil des Rhizomsystems betrachtet werden. Die Rhizome sind bis einige Zehner von Zentimetern lang und im Durchmesser 1-3 mm dick. Sie tragen ausdauernde stummelartige Blattstielbasen, die wahrscheinlich als zusätzliche lebende Vorratsorgane dienen. Die Adventivwurzeln sind dicht, kurz und dünn und wachsen am Rhizom in unregelmässigen Entfernungen voneinander aus. Die Verzweigung ist ausschliesslich dichotomisch und die entstandenen Vegetationsscheitel sind morphogenetisch gleichwertig. Die Ruheknochen fehlen ganz und dadurch auch die Fähigkeit von Verjüngung der Pflanze durch Reiterationen. Die ganze Architektur des Rhizomsystems wird demnach nur als Fortsetzung des Wachstums von bestehenden Vegetationsscheiteln erbaut.

Eine auffallende Eigenschaft von *G. robertianum* stellt der Umstand dar, daß die strategischen Möglichkeiten dieser Art nach den Lokalbedingungen zwei Grenzlagen einnehmen, die durch die Existenz von zwei unterschiedlichen Wuchsformen zum Vorschein kommen. Die beiden Formen sind durch allmähliche Übergänge verbunden und können in ein und demselben Polykormon gleichzeitig auftreten. Ein Vergleich der Morphologie von beiden Wuchsformen ergibt sich aus Abb. 1 und 2.

An ökologisch relativ günstigen Standorten, wie sie besonders die tiefen Schutthalden darbieten, bildet sich die der RS-Strategie entsprechende Wuchsform aus. Die Art wächst in dieser Form als ein Geophyt und besitzt lange und starke, biegsame plagiotropische Rhizome mit entfernten Blatteinfügungen. Die Verzweigungen sind relativ weit voneinander entfernt (1 Verzweigung pro etwa 5-20 cm der Rhizomlänge). Die Form ist an das Durchwachsen von Felsenritzen oder vom Felsschuttsubstrat angepasst.

An Standorten vom Typ der seichten und trockenen Felsenritzen bildet sich die Wuchsform mit S-Strategie aus. Die Art wächst hier \pm als ein Hemikryptophyt. Die Rhizome sind dünn und kurz, oft sogar aufgerichtet, steif, reichlich verzweigt (3-10 cm Rhizomlänge pro 1 Verzweigung). Die Blatteinfügungen sind angenähert (etwa je 5 mm), so daß die Blattstielbasen an Rhizom kammartig aussehen. Diese Basen sind oft knöllchenartig verdickt, und ihre Biomasse ist mindestens gleichgross wie die Biomasse der Rhizome. Die Wachstumsgeschwindigkeit der Rhizome ist relativ geringer, manchmal bleibt das Wachstum die ganze Vegetationsperiode hindurch stehen, so daß das Rhizom blattlos bleibt. Die Pflanzen bilden am öftesten kompakte und dichte, gegenüber den extremen mikroklimatischen Bedingungen dieser Standorte widerstandsfähige Rasen. Die Rasen bestehen aus einem Gewirr von lebenden sowie abgestorbenen Rhizomen, die von Wurzeln durchwachsen sind.

Wie setzen sich die beschriebenen Wuchsformen bei der Besiedlung von einzelnen Standortstypen durch? An den Standorten der tiefen, beweglichen Schutthalden wächst die Art am öftesten in der geophytischen Wuchsform und bildet hier schütterere, oft großflächige Bestände aus. Die Rhizome liegen meistens 5-30 cm tief im Felsschuttsubstrat. Die Tiefe ihrer Lagerung hängt mit der Feuchtigkeit und mit dem Gehalt an Tschernosem-Humus im Substrat zusammen. In der Tiefe des Felsschuttes wird das Rhizom vor den extremen Temperaturen und vor den Bewegungen des Substrates besser geschützt.

An die Oberfläche gelangen die Rhizome entweder durch aktives Wachstum oder passiv durch die Felsschuttbewegungen. Im letzteren Falle werden die Rhizome von dem sich bewegenden Substrat mitgerissen, oder werden die ganzen tieferen Felsschuttpartien mit den Rhizomen durch die Bewegung der oberen Schuttschicht entblösst. Das Zusammenwirken von wiederholten Schuttbewegungen, Anhäufung von Rhizomen und deren Durchwachsen des Substrates hat die Entstehung von Felsschuttdämmchen zur Folge. Die freiliegenden oder höchstens mit der geophytischen Form von *G. robertianum* spärlich bewachsenen Schuttflächen werden dann durch niedrige Dämmchen und Taschen gegliedert, wo die dichten Bestände der erörterten Art die Bewegungen des Felsschuttes hemmen. Die Dämmchen sind nur ein paar Zentimeter hoch und etwa 0,3-0,5 m lang, sie können jedoch seitlich zusammenfließen. An dem Dämmchenbau nehmen die beiden Wuchsformen von *G. robertianum* teil. Die Rhizome sind im ganzen Schuttprofil, von der Oberfläche bis einige Dezimeter tief gelagert. Sie wachsen den Schutt aus der Tiefe bis zur Oberfläche durch, wo sie dann in die hemikryptophyte Wuchsform übergehen. Sie verzweigen sich intensiv und füllen durch die Rasenbildung den Zwischenraum unter den Steinen aus. Dadurch wird der Schutt lokal stabilisiert, die Feinerde wird aufgefangen und die Ansiedelung weiterer Pflanzenarten tritt ein.

An Standorten der Felsenritzen verhält sich *G. robertianum* unterschiedlich. Die günstigen feuchten, tiefen und engen Felsenritzen sind dem tiefen Felsschutt ökologisch ähnlich. *G. robertianum* tritt hier oft als eine Pionierart auf. Wird das Wachstum von *G. robertianum* durch den Innenraum der Ritze nicht limitiert, dann bildet hier die Art die geophyte Wuchsform aus. Die höchste Vitalität weist sie in den tiefen und feuchten Ritzenabschnitten auf; diese Räume werden deshalb vorzugsweise kolonisiert. Bei weiterer Sukzession wird *G. robertianum* auf die weniger günstigen Ritzenpartien näher zu deren Mündung hinverwiesen. In diesem Falle geht die Art in die hemikryptophyte Wuchsform über.

Das durch Feinerde durchsetzte Gewirr von Rhizomen und Wurzeln bildet einen festen und dichten Rasen, der nach und nach den ganzen Innenraum der Ritze ausfüllen kann. Die fest zusammenhaltenden, geschlängelten Rhizome bilden die charakteristische knäuelige Rasenstruktur aus. Das feine, aber feste filzartige Durcheinander von Wurzeln bindet die Feuchtigkeit und die Feinerde. Die Pflanzen gestalten durch das Bilden von Rhizomrasen ihr eigenes Milieu, das von der Umwelt der Felsenritze unabhängig ist. Die Rhizomrasen setzen nämlich ihr Wachstum auch ausserhalb der Felsenritze fort. Sie wölben sich kissenförmig ins Freie aus, bis sie die Ritzenmündung völlig überdecken. Die Ritze dient dann nur zur Verankerung, und die meisten Rametten wachsen epilithisch in dem kissenartigen, hängenden Rhizomrasen.

Die angeführten Erscheinungen können als Unterschiede in der Art und Weise, wie die beiden Wuchsformen ihre Standorte kolonisieren, verallgemeinert werden. Die geophyte Form ist imstande, die geeigneten Standorte mittels der Rametten „aufzufangen“ („sampling“). Damit hängen das schnellere Wachstum, die dünne Verzweigung, die Neigung der Rametten womöglich größte Flächen zu kolonisieren, das Vorhandensein von Disturbanzen in der Umwelt, die ungeordnete, von den Eigenschaften der Umwelt direkt abhängige Struktur der Bestände usw. zusammen. Dies lässt sich in den Termini nach Lowet-Doust (1981) als eine typische Äusserung der Guerilla-Strategie deuten. Die hemikryptophyte Wuchsform ist dagegen imstande, der ungünstigen Umwelt durch die Gestaltung ihres eigenen Mikrostandortes aktiv standzuhalten. Hier wird durch die Bildung von langsam wachsenden, verzweigten, in dichte Rasen zusammengeflochtenen Rhizomen realisiert. Die Rasenbildung spiegelt sich dann in der markant angehäuften (aggregierten) Bestandstruktur wider. Dies kann als Ausdruck der Phalanx-Strategie gedeutet werden.

Die beschriebenen Wuchsformen stellen - trotz ihrer gegenseitigen Unterschiedlichkeit - nur partielle Äusserungen der gesamten Strategie der erörterten Art dar. Die große Menge von Eigenschaften und Erscheinungen, durch die diese Strategie bestimmt wird und durch die sie selbst zum Ausdruck kommt, kann nur schwierig aufgezählt werden. Jede „Eigenschaft“ der Art im weitesten Sinne des Wortes kann überdies eine ökologisch bedeutsame Rolle spielen, und alle Eigenschaften sind untereinander kausal verknüpft, so daß die hierarchischen Systeme von Eigenschaften und teilweisen Strategien entstehen. Wir wollen deshalb versuchen, im folgenden Text nur einige auffälligere strategische Züge zu skizzieren, die sich aus der Morphologie und Dynamik des Wachstums vom Rhizomsystem ergeben.

G. robertianum ist eine verhältnismässig stenöke Art. Ihre Bindung an Fels- und Schuttstandorte ist ausserdem (im Vergleich mit anderen Arten dieser Standorte) durch ihr schwaches Kompetitionsvermögen und durch ihre relativ hohen Feuchtigkeitsansprüche beschränkt. Von den morphologischen Erscheinungen, durch die die strategischen Möglichkeiten der Art bestimmt und zugleich limitiert werden, ist die Morphogenese der Rametten vom Polykormon als autonome, untereinander unkoordinierte Einheit ohne Zentralsteuerung auffällig. Die morphogenetische Gleichwertigkeit der Zweige macht es unmöglich, dass das Polykormon einen Teil der entstandenen Vegetationsscheitel in der Form von Ruheknospen belassen und dadurch immer nur bestimmte „Richtungen“ des Wachstums bevorzugen kann. Dieser primitive, bei den niederen Pflanzen übliche und bei den höheren selten vorkommende architektonische Zug, beschränkt erheblich die Skala von morphogenetischen Eigenschaften des Polykormons, was biologisch nachteilig sein kann.

Die Abwesenheit der endogenen Kontrolle von Wachstumsaktivität der Vegetationsscheitel kommt in der Weise zum Ausdruck, daß jeder entstandene Vegetationsscheitel eine selbständige Ramette ausbildet, die im Rahmen des Polykormons als eine unabhängige morphogenetische Einheit fungiert. Die Wachstumsdynamik einer bestimmten Ramette wird von den übrigen Rametten nicht einmal bei deren Funktionskoppelung während der gemeinsamen Kolonisierung eines neuen Raumes beeinflusst. Der Nachteil dieser Eigenschaft wird z.B. bei einer Disturbanz des Polykormons ersichtlich, wo die Teile ohne Vegetationsscheitel absterben und alle Scheitel dieselbe Aussicht haben, der Disturbanz zu unterliegen; vergleiche z.B. das analoge Verhalten bei *Elytrigia repens*.

Eine weitere strategisch wichtige Eigenschaft stellt die beträchtliche Unausgeprägtheit und Plastizität der Architektur von Rhizomen dar. Mehrere Erscheinungen sind hier nur als mehr oder weniger realisierte Formmöglichkeiten vorhanden, und die Häufigkeit und Stufe der Realisierung werden unmittelbar durch die momentanen Zustände des Milieus geregelt, in dem sich das Rhizom während seines Wachstums befand. Auf diese Weise werden z.B. die Frequenz der Verzweigung, die Position und Entfernung der Blätter am Rhizom, die Dicke und Dorsiventralität des Rhizoms u.a. bestimmt. So wird z.B. beim Wachsen in Felsenritzen das Rhizom mit zweireihig angeordneten Blattstielen bandförmig abgeflacht, beim Wachstum am festen Substrat wird das Rhizom dorsiventral ebenfalls mit zweireihiger Phyllotaxis, beim Wachstum im freien Raum ist seine Beblätterung unregelmässig spiralig. Dabei kann sich die Morphologie von zuwachsenden Teilen sehr schnell ändern. Die Pflanze ist demnach unfähig die Einwirkungen der veränderlichen Umwelt zu integrieren, während bei anderen Arten diese Einwirkungen zum Annehmen einer intermediären Wuchsform führen. Die Art reagiert auf die Umwelt soweit empfindlich, daß sie die Wuchsform der entstehenden Rhizomteile immer nur nach dem momentanen Umweltzustand ausbildet. Dies kann z.B. zur Abwechslung kurzer Rhizomabschnitte mit unterschiedlichen Wuchsformen führen.

Die beiden Erscheinungen, sowohl die Bildung „autonomer“ Rametten als auch deren morphologische Plastizität, hängen eng zusammen. Die empfindlichen und schnellen Anpassungen des wachsenden Rhizoms an die Umwelt und deren Änderungen erscheinen als der optimale Weg zur Sicherung des Überlebens des Vegetationsscheitels, was für das

Leben der ganzen Ramette unentbehrlich ist. In dieser Hinsicht entzieht sich *G. robertianum* der gebräuchlichen Strategie von analogen Typen der Gefäßpflanzen. Die Mehrheit dieser Pflanzen (beispielweise *Acorus calamus*, *Festuca rubra*) regeln den Aufbau ihrer Polykormone zentral, d.h. auf dem Organisationsniveau des ganzen Polykormons. In ihrer Morphogenese integrieren sie in Zeit und Raum das Abtasten von den Einwirkungen der Umwelt mittels der einzelnen teilnehmenden Rametten. *G. robertianum* übersteigt dagegen beim Aufbau seiner Polykormone das Organisationsniveau der Rametten nicht. Die Polykormone stellen nur ein passives Resultat des autonomen Wachstums von einzelnen gegenseitig nicht koordinierten Rametten dar, die ihre Morphogenese durch empfindliche unmittelbare Reaktionen auf den momentanen Umweltzustand regeln.

Diese Strategie der Populationsregelung ist analog wie bei den primitivsten klonalen Organismen, wie z.B. bei den Bakterien. Die eigentliche Ursache, warum *G. robertianum* eben diese Strategie angenommen hat, ist jedoch einstweilen unklar, besonders beim Vergleich mit anderen ökologisch verwandten Farntypen (*Polypodium vulgare*), bei denen ein üblicher Typ der geregelten Morphogenese des Rhizomsystems vorkommt.

Aus dem Obenangeführten geht hervor, daß bei der Art *Gymnocarpium robertianum* zwei ökologisch markant unterschiedliche Typen der Lebensäußerungen bestehen. Jeder dieser Typen stellt den Ausdruck von sehr spezifischen ökologischen Verhältnissen dar und äussert sich durch seine eigene Wuchsform:

- 1) an Standorten mit weniger extremen Bedingungen bildet sich die durch geophyten Wuchs, RS-Strategie und Guerilla-Strategie gekennzeichnete Form aus;
- 2) an Standorten mit extremen Bedingungen bildet sich die durch hemikryptophyten Wuchs, S-Strategie und Phalanx-Strategie gekennzeichnete Form aus.

Die erstere Form ist besonders typisch für das Vorkommen von *G. robertianum* auf Schutthalden, die letztere für das Vorkommen in Felsenritzen. Es ist zu erwarten, dass die so auffälligen und bedeutenden Unterschiede sich auch im soziologischen Niveau der Art widerspiegeln und in der Existenz von mindestens zwei unterschiedlichen Vegetationstypen zum Ausdruck kommen werden. In der gegenwärtigen mitteleuropäischen Literatur wird jedoch das Vorkommen dieses Farnes vorwiegend bei einem einzigen Gesellschaftstyp beschrieben, nämlich bei den Felsschuttgesellschaften.

Die phytözöologischen Literaturangaben von Mitteleuropa

Das älteste bekannte Aufnahmematerial bringt schon Kaiser (1926). Er führt die „*Dryopteris Robertiana*-A.“ (A.= Assoziation) vom Hennebergisch-Fränkischen Muschelkalkgebiet (südwestliches Vorland des Thüringer Waldes) in der Aufzählung der 225 Assoziationen an. In 10 Aufnahmen wird *G. robertianum* mit 100% Stetigkeit angegeben, mit 80% *Sesleria albicans* und 50% *Hieracium murorum*, *Mycelis muralis*, *Hylocomium triquetrum* und *Hylocomium splendens*. Das Aufnahmematerial ist aber sehr heterogen. Die Tabelle beinhaltet 34 Arten in 4 Schichten, von 4 bis 13 Arten in einer Aufnahme, von Juli und September 1924 stammend. In der Baumschicht (!) ist in zwei Fällen *Fagus sylvatica* (Wald) anwesend, in der Strauchschicht kommen *Sambucus racemosa*, *Clematis vitalba*, *Prunus spinosa* und *Fagus sylvatica* vor. Die Mooschicht umfaßt 9 Arten.

Klika (1932) führt „das Stadium mit *Phegopteris robertiana*“ (Verband *Seslerion coeruleae*) in den W-Karpaten an. Die weitere Sukzession führt zum Initialstadium der *Carex tatorum*-*Carduus glaucus*-Assoziation.

Kuhn (1937) führt in Rahmen der Beschreibung der Felsspaltengesellschaften die *Asplenium ruta-muraria*-*Asplenium trichomanes*-Assoziation an, als eine Gesellschaft der Mauer- und Felsspalten und ferner die *Festuca ovina* subsp. *glauca*-*Saxifraga aizoon*-Assoziation. Das *Dryopteridetum robertianae* reiht er gemeinsam mit der Assoziation von *Rumex scutatus* und der Subassoziation von *Brachypodium pinnatum* zu den Gesellschaften der Schutthalden (Kuhn l.c.: 55). Die Gesellschaft *Dryopteridetum robertianae*, von welcher sechs Aufnahmen angeführt sind, stammt aus einer Seehöhe von 520 bis 800 m.ü.M. Wie es aus der Photographie offenkundig ist, handelt es sich um eine Gesellschaft der Schutthalden mit verhältnismässig kleiner Neigung von 15 bis 35°. Probestflächen - von 4 m² bis zu 1000 m² - was teilweise durch die Artenzahl zum Ausdruck kommt. Die Dominanzarten bilden *G. robertianum*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Rubus saxatilis*, *Geranium robertianum*, *Mycelis muralis*, *Convallaria majalis*, *Polygonatum odoratum*, *Galium mollugo* (cf. mit *G. album*), *Hieracium murorum*, *Sesleria albicans*, *Carex digitata*, *Campanula rapunculoides*; abwesend sind ausdrucksvoll auch die Gehölze (*Tilia cordata*, *Sorbus aria*, *S. aucuparia*, *Rhamnus catharticus*, *Swida sanguinea* und *Daphne mezereum*).

Tüxen (1937) führt in einer Übersicht der Gesellschaften Nordwestdeutschlands die *Dryopteris robertiana*-Gesellschaft an und zwar im Rahmen der Ordnung *Thlaspeetalia rotundifolii* Br.-Bl. 1926, des Verbandes *Thlaspeion rotundifolii* Br.-Bl. 1926. Die angeführte Gesellschaft ist nur durch 6 Arten charakterisiert: *G. robertianum*, „*Cystopteris filix-fragilis*“, *Geranium robertianum*, *Rhytidadelphus triquetrus*, *Ctenidium molluscum* und *Tortella tortuosa*.

Klika (1941) schreibt in der phytozöologischen Studie der Wälder aus der Umgebung von Křivoklát (Mittelböhen): „Vor dem Dorf Zvíkov auf dem rechten Ufer des Berounka-Flusses habe ich im Fragment die Gesellschaft mit *Dryopteris robertiana* gefunden“ (Klika l.c.: 5, aus dem Tschechischen übersetzt). Diese Erwähnung führt er im Zusammenhang mit den Felsspaltengesellschaften an.

Büker (1942) beschreibt im Rahmen der Ordnung *Thlaspeetalia rotundifolii* Br.-Bl. 1926, des Verbandes *Thlaspeion rotundifolii* Br.-Bl. 1926, die *Dryopteris robertiana*-Gesellschaft, aufgrund von 4 Aufnahmen von Kalkschutthalden. „Sie ist eine Charaktergesellschaft der Kalkschutthalden“ (Büker l.c.: 458). Er schreibt auch, daß die systematische Darstellung dieser Gesellschaft unklar ist. Seine Aufnahmen stammen aus Seehöhen von 340 bis 365 m mit der Neigung 20-25° und enthalten die Arten *Gymnocarpium robertianum*, *Geranium robertianum*, *Asplenium ruta-muraria*, *A. trichomanes*, *Hieracium murorum*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Prunus spinosa* usw.

Winterhoff (1965) führt das *Dryopteridetum robertianae* Tx. 1937 an und unterscheidet zwei Subassoziationen (*typicum* und *hylocomietosum*) mit 5 Varianten. Das Aufnahmematerial ist reich - 33 Aufnahmen wurden verwendet. Die Dominanzarten bilden wieder *G. robertianum*, *Sesleria albicans*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Geranium robertianum*, *Hieracium murorum*, *Convallaria majalis*, *Epipactis atrorubens*, *Taraxacum officinale*, *Carex digitata* u.a.

Beldie (1967) führt die Gesellschaft „mit *Dryopteris robertiana*“ und *Poa nemoralis*, *Valeriana montana*, *V. sambucifolia*, *Geranium robertianum* u.a. von Sinaia (Bucegi Berge) an.

Oberdorfer et al. (1967) führt das *Dryopteridetum robertianae* Kuhn 1937, Tx. 1937 im Rahmen der Klasse *Thlaspietea rotundifolii* Br.-Bl. 1947 und des Verbandes *Stipion calamagrostis* Jenny-Lips 1930 an.

Jakucs (1967) führt die Art im Rahmen des *Phyllitidi-Aceretum subcarpaticum* (Zólyomi et al. 1954) Soó 1962 aus dem nordöstlichen Teil des Ungarischen Mittelgebirges an.

Segal (1969) bringt eine Übersicht der Mauergesellschaften, wobei das Vorkommen von *Gymnocarpium robertianum* z.B. in der Gesellschaft *Asplenium trichomanes* u. *Tortula muralis* häufig ist.

Westhoff, den Held et al. (1969) halten *G. robertianum* für die Differentialart des *Asplenietum trichomanes-rutae-murariae* R. Tx. 1937.

Hilbig (1971) bringt 17 Aufnahmen aus Thüringen unter dem Namen *Dryopteridetum robertianae* Kuhn 1937, Tx. 1937, zusammen mit *Galeopsis tetralix* und *Vincetoxicum officinale*.

Schumacher (1971: 253) erwähnt ein interessantes Vorkommen von *G. robertianum* auf kalkarmer Unterlage („sonst eine Kalkschuttpflanze“).

Korneck (1974) publiziert eine Aufnahme von der Gesellschaft, die er als *Gymnocarpium robertianum* (Faber 1936) Kuhn 1937, Tx. 1937 bezeichnet, von einer offenen Schieferschutthalde, also wie schon Schumacher (1971), von Sauerunterlage. Die Dominanzart bildet *G. robertianum*, die anderen Arten der Krautschicht haben nur niedrige Dominanz (*Galeopsis ladanum*, *Asplenium trichomanes*, *Cystopteris fragilis*, *Cardamine impatiens*, *Sedum reflexum*, *Senecio erucifolius*, *Poa nemoralis*, *Dryopteris filix-mas*, *Geranium robertianum* und *Epilobium montanum*).

Grodzinska (1975) bringt eine synthetische Tabelle des *Phegopteridetum robertianae* (Südpoland) mit *Valeriana tripteris* und *Rumex scutatus*.

In der Übersicht der Süddeutschen Pflanzengesellschaften (Oberdorfer et al. 1977) wurde das *Gymnocarpietum robertiani* Kuhn 1937, Tx. 1937 wieder ähnlich wie in Oberdorfer et al. (1967) eingereiht. *G. robertianum* ist ferner im *Asplenio-Cystopteridetum* Oberd. 1949 (mit 22% Stetigkeit) und im *Caricetum brachystachys* Lüdi 1921 (67%) angegeben. Beide Gesellschaften führt man im Rahmen der *Potentilletalia caulescentis* in der synthetischen Tabelle an. Im *Asplenietum trichomano-rutae-murariae* fehlt diese Art ganz, aber in der Assoziationstabelle des *Asplenio-Cystopteridetum* schwankt der Wert von + bis zu 86%. Das Vorkommen von *G. robertianum* kann man noch in den subalpinen Ruprechtsfarnfluren (*Moehringio-Gymnocarpietum* [Jenny-Lips 1930] Lippert 1966) finden. Als Synonymum wird das *Dryopteridetum robertianae* Zöttl 1951 non Kuhn 1937, Tx. 1937 angegeben.

Fink (1977) führt das *Gymnocarpietum robertiani* auct. roman. im *Stipion calamagrostis* an. Diese Vergesellschaftungen sind in den SO-Karpaten meist auf grobem Kalkschutt in Höhenlagen von 300-1800 m anzutreffen.

Ellenberg (1978) führt die Art im Rahmen der ökologischen Gruppen von Bodenpflanzen in mitteleuropäischen Laubwäldern in den Eschen-Ahorn-Schattangwäldern der *Lunaria rediviva*-Gruppe (luftfeucht, ± basenreich) gemeinsam mit *Actaea spicata*, *Phyllitis scolopendrium* und *Polystichum aculeatum* an. Vom Gesichtspunkt der Übersicht der alpinen Gesteinsschutt-Gesellschaften hält er diese Art als Ordnungscharakterart der *Thlaspietalia rotundifolii* (Karbonat-Schuttfluren) und schreibt, daß sie feuchtere Kalkschutthalde des *Gymnocarpietum robertiani* besiedelt.

Dzwonko et Grodzinska (1979) führen 4 Aufnahmen aus den W-Karpaten unter dem Namen *Phegopteridetum robertianae* an.

Niklfeld (1979) erwähnt das *Petasitetum dryopteridetosum robertianae* Höflinger 1957 als dem *Rumicetum scutati* nahe.

Das *Dryopteridetum robertianae* Tx. 1937 führt auch Runge (1980) aus Mitteleuropa an und hält diese Assoziation für eine montan-subalpine Gesellschaft mit dem Vorkommen in den Kalkgebieten des Berglandes.

Zwei Aufnahmen ohne Namen führen Cvachová et Urbanová (1981) auf zerfallendem Kalkschutt von Rozsutec an. Die weitere Sukzession führt zum *Sempervireto-Carduetum glaucae* Klika 1932.

Besler et Bornkamm (1982) erwähnen das *Moehringio-Gymnocarpietum robertiani* (Jenny-Lips 1930) Lippert 1966 mit *Moehringia muscosa* und *Silene pusilla* in den Schwäbisch-Oberbayerischen Voralpen.

Petrík et al. (1982) führt 2 Aufnahmen aus dem Gebiet Slovenský raj, Slowakei, unter dem Namen *Gymnocarpietum robertiani*, aus der Seehöhe 880-900 m an.

In der Übersicht der Pflanzengesellschaften der Tschechischen Republik (Moravec et al. 1983) ist das *Dryopteridetum robertianae* Kuhn 1937 in den Verband *Stipion calamagrostis* eingereiht. Der Arbeit zufolge ist das Vorkommen in Böhmen ungenügend bekannt; wahrscheinlich kommt es auf Ton und Tonmergel im Böhmisches Mittelgebirge, im Böhmisches und Mährischen Karst, ferner in den Pollauer Berge und im Südböhmisches Kalkgebiet vor.

Das *Dryopteridetum robertianae* Kaiser 1926 führen Mucina et Maglocký (1985) in der Liste der Gesellschaften der Slowakei an. In Klammer steht das *Dryopteridetum robertianae* Kuhn 1937. Beide Namen sind nur als nomina nuda erwähnt.

Auch in den anderen Gebieten Europas kommt *G. robertianum* hauptsächlich in kalkliebenden Gesellschaften vor. Karrer (1985: 352) führt diese Art aus der *Carex brachystachys-Gymnocarpietum robertianum*-Ass. Lippert 1966 aus den Berchtesgadener Alpen an. Vom schweizerischen Jura ist das Vorkommen dieser Art analog vom *Carici brachystachyos-Asplenietum* und *Asplenio-Cystopteridetum* bekannt (cf. Buecke et Godat 1986).

Valachovič et Hadač (1986) führen drei Aufnahmen unter dem Namen *Dryopteridetum robertianae* Kaiser 1926 von den Schutthalde des Gebietes Zádielska dolina (Slowakischer Karst) an. Die Artenzahl schwankt zwischen 29 und 34. Die Aufnahmen (mit den Arten *G. robertianum* - Dominante, *Campanula carpatica*, *Clematis alpina*, *Arabis alpina*, *Galium album*, *Scabiosa lucida*, *Cimicifuga europaea*, *Valeriana tripteris* usw.) stammen aus der Seehöhe 455-530 m. Es ist nur im allgemeinen bekannt, daß *G. robertianum* die Standorte mit mehr oder weniger schmalen beschatteten Ritzen und Spalten vorwiegend nord-exponierter Felsen besiedelt. Als Unterlage wiegen vor allem Kalk oder kalkreiche Gesteine vor, d.h. basische Silikatgesteine häufig mit Kalkzwischenlagen.

Tab. 1.- *Dryopteridetum robertianae* Kaiser 1926

Aufnahme Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Exposition	SW	N	N	N	N	NW	N	N	SO	NO
Neigung (°)	40	29	35	37	31	30	26	20	37	30
Aufnahmefläche (m ²)	9	6	24	20	30	18	25	20	9	4
Seehöhe (m)	250	250	250	250	250	250	250	250	500	280
Artenzahl (E ₁ + E ₂)	21	10	20	14	10	20	15	9	14	21
Deckung der Strauchschicht (E ₂ ,%)	35	.
Deckung der Krautschicht (E ₁ ,%)	75	90	60	50	75	60	60	80	50	40
Deckung der Moossschicht (E ₀ ,%)	10	20	20	1	2	.	2	7	25	.

E ₁ - Krautschicht											C%
<i>Stipion calamagrostis, Stipetalia calamagrostis, Thlaspietea rotundifolii</i>											
<i>Gymnocarpium robertianum</i>	3	3	3	3	4	2	3	3	3	3	100
<i>Galium mollugo</i> s.l.	.	1	1	+	1	1	1	1	1	1	90
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	+	+	r	.	+	2	2	3	.	2	80
<i>Epilobium collinum</i>	.	.	+	+	r	+	40
<i>Galeopsis ladanum</i>	+	10
<i>Festuco-Brometea, Molinio-Arrhenatheretea</i>											
<i>Poa angustifolia</i>	1	1	2	.	+	.	+	.	1	.	60
<i>Linum catharticum</i>	1	.	+	r	+	1	.	.	.	r	60
<i>Sanguisorba minor</i>	1	.	.	.	r	1	1	2	.	r	60
<i>Koeleria macrantha</i>	1	.	+	1	+	50
<i>Cirsium eriophorum</i>	+	+	+	+	.	.	r	.	.	.	50
<i>Carlina vulgaris</i>	r	r	.	r	.	.	+	+	.	.	50
<i>Arrhenatherum elatius</i>	.	1	+	r	.	1	.	1	.	.	50
<i>Thymus praecox</i>	+	.	+	+	.	1	40
<i>Achillea millefolium</i> s.s.	r	.	+	.	.	.	+	.	.	.	30
<i>Brachypodium pinnatum</i>	.	3	+	.	1	.	30
<i>Festuca rupicola</i>	.	.	.	1	1	1	30
<i>Cirsium acaulon</i>	.	.	.	r	.	+	.	r	.	.	30
Andere Arten											
<i>Geranium robertianum</i>	1	.	.	1	1	1	.	.	2	.	50
<i>Viola collina</i>	.	+	+	.	.	1	+	.	.	.	40
<i>Hieracium murorum</i>	+	.	r	.	.	+	30
<i>Poa compressa</i>	.	.	.	2	.	1	1	.	.	.	30
E ₀ - Moossschicht											
<i>Campyllum chrysophyllum</i>	1	2	.	+	1	.	1	2	.	.	60

Arten, die nur in 1-2 Aufnahmen vorkommen:

E₂: *Fraxinus excelsior* 2:9, *Rosa canina* 1:9,

E₁: *Salvia verticillata* 2-3:1, *Picris hieracioides* +:1, +:8, *Agrostis vinealis* 1:1, *Scabiosa ochroleuca* +:1, *Artemisia vulgaris* +:1, *Fragaria vesca* +:1, +:10, *Inula conyza* r:1, *Tragopogon spec. juv.* r:1, *Hieracium pilosella* r:1, *Potentilla reptans* +:2, *Fragaria viridis* +:2, +:7, *Coronilla varia* +:3, +:10, *Vicia sepium* +:3, *Campanula persicifolia* +:3, +:10, *Geranium pratense* +:3, *Cerastium arvense* +:3, *Pastinaca sativa* r:3, *Asperula cynanchica* r:4, *Gentianella amarella* 1:6, *Senecio jacobaea* r:6, +:7, *Campanula rotundifolia* +:6, *Reseda lutea* +:6, *Galium boreale* 2:7, *Rhannus catharticus* +:7, *Anthericum ramosum* +: 8, *Elytrigia repens* 1:9, *Rubus idaeus* 1:9, 2:10, *Campanula rapunculoides* 1:9, *Prunus spinosa* 1:9, *Galeopsis tetrahit* +:9, *Thymus pulegioides* +:9, *Fraxinus excelsior* r:9, *Solidago virgaurea* +:10, *Lotus corniculatus* r:10, *Koeleria pyramidata* 1:10, *Lembotropis nigricans* 1:10, *Daucus carota* r:10, *Calamagrostis arundinacea* 2:10, *Potentilla reptans* +:10, *Hieracium cymosum* +:10, *Viola hirta* +:10, *Primula veris* +:10, *Carex digitata* r:10, *Taraxacum officinale* agg. r:10, *Cerastium arvense* r:10,

E₀: *Hypnum cupressiforme* 2:1, 1:3, *Eurhynchium schleicheri* 2:2, *Ceratodon purpureus* 2:3, *Cladonia pyxidata* 1:3, *Rhytidium rugosum* 2:9, *Abietinella abietina* 2:9.

Runge (1986) erwähnt das *Gymnocarpium robertianum* mit 6 Aufnahmen im Beitrag zur Sukzession einiger Pflanzengesellschaften in den Allgäuer Alpen.

Kolbek (1990) führt das *Dryopteridetum robertianae* in Böhmen im Böhmischem Mittelgebirge und im Südböhmischen Kalkgebiet an.

Eine sehr interessante Arbeit bringt Swierkosz (1993). Im Rahmen der Beschreibung der Mauergesellschaften der Stadt Wrocław führt er das *Asplenietum trichomano-rutae-murariae* Variante von *Gymnocarpium robertianum* an. Er reiht diese Gesellschaft zur Subass. *lycopetosum*, die aus unserem Gebiet nicht bekannt wurde. Diese Art kommt häufig auch im *Tortulo-Cystopteridetum* Swierkosz 1993 vor, das sehr nahe unserer Gesellschaft *Asplenio-Gymnocarpium* (s. unten) steht. Leider ist kein nomenklatorischer Typus dieser Assoziation angeführt.

In der Übersicht der Pflanzengesellschaften Österreichs führen Englisch et al. (1993) das *Moehringio-Gymnocarpium robertianum* aus den ganzen NO-Kalkalpen.

Eine zusammenfassende syntaxonomische und synökologische Charakteristik fehlt aber vom Gebiet der Tschechischen Republik ganz.

Beschreibung der Gesellschaften

Die offenen Bestände mit *Gymnocarpium robertianum* in den kollinen Stufen, die aus Deutschland, bzw. Österreich, Schweiz oder Niederlande und gleichfalls bisher aus der Tschechischen und Slowakischen Republik durch die erwähnten Autoren beschrieben, bzw. mit den Aufnahmen belegt wurden, reihen wir zu folgenden zwei Gruppen von Pflanzengesellschaften:

1. Die erste Gruppe umfasst die Gesellschaften der Schutthalden mit \pm geringer Neigung. Diese Gesellschaften gehören dem Verband *Stipion calamagrostis* Jenny-Lips ex Braun-Blanquet, Roussine et Nègre 1952, bzw. dem *Petasition paradoxum* Zollitsch ex Lippert 1966 an. Der letztgenannte Verband kommt nur in den Alpen vor.

2. Die zweite Gruppe umfasst die Gesellschaften der Felsspalten und Fluren, die in den Verband *Cystopteridion* Richard 1972 eingereiht werden.

Dryopteridetum robertianae Kaiser 1926

Lectotypus hoc loco: Kaiser 1926. Tab. 128, Aufn. 10

Gesellschaft der Schutthalden an vorwiegend kalkreichen Substraten mit mehr oder weniger niedriger Neigung (Tab. 1). Die Beschreibung und das Vorkommen der Bestände aus Mitteleuropa ist nicht gut bekannt. Aus der Tab. 1 und den anderen Aufnahmen wird klar, daß die Bestände mit dominantem *Gymnocarpium robertianum* auf Kalk- aber auch auf basenreichen Silikatgesteinen gefunden werden können. Die phytozoölogische Zusammensetzung der Bestände beider Standorte ist natürlich verschieden, aber für die Unterscheidung und Synthese fehlt eine ausreichende Menge von Aufnahmen. Unserer Meinung nach ist die Assoziation enger als das Material von Kaiser (l. c.), das mehr heterogen ist. Ohne weitere Aufnahmen aus anderen Gebieten von Mitteleuropa ist die syntaxonomische Wertung und Klassifikation solcher Gesellschaften fraglich, wie aus der folgenden Aufnahme ersichtlich ist:

Waldschutt am algonkischen Schiefer beim Dorf Skryje im Křivoklát-Gebiet, 290 m, W, 36°, 10 m², E₂ 4%, E₁ 80%, E₀ 10 %, 24.6. 1980

E₂: *Lonicera xylosteum* 1,

Tab. 2.- *Asplenio ruta-murariae-Gymnocarpietum robertiani* ass. nova

Aufnahme Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Exposition	N	W	W	N	N	NW	W	NW	N	N	N	NO	N	W	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	W
Neigung (°)	75	90	80	75	70	70	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	85	90	90
Aufnahmefläche (m²)	2	15	10	10	8	8	9	18	5	6	5	7	4	3	5	10	10	5	10	10	10	12	8	5	6
Seehöhe (m)	460	280	280	290	290	290	620	500	280	280	280	280	280	250	250	250	250	250	250	250	250	350	250	240	
Artenzahl (E ₁ + E ₂)	5	12	8	26	12	9	12	15	10	11	15	6	8	5	13	13	5	13	14	19	7	10	15	12	12
Deckung der Strauchschicht (E ₁ ,%)	.	.	.	10
Deckung der Krautschicht (E ₂ ,%)	40	10	20	50	30	30	20	15	10	20	40	15	50	30	35	10	5	75	40	35	75	25	70	20	65
Deckung der Mooschicht (E ₃ ,%)	10	.	5	20	15	10	20	2	5	15	5	3	5	5	30	5	1	25	15	10	10	5	75	5	1

E₁ - Krautschicht

D - *Asplenio-Gymnocarpietum*

Gymnocarpium robertianum

Asplenium ruta-muraria

3	2	2	3	3	2	2	2	1	2	3	2	3	2	2	+	+	3	2	2	3	+	2	2	3
1	r	.	+	1	2	1	2	+	+	+	.	1	+	+	1	1	+	+	+	r	1	r	1	2

C%

93

85

Cystopteridion, Potentilletalia caulescentis, Asplenietea trichomanis

<i>Epilobium collinum</i>	r	.	+	r	.	1	.	+	.	.	r	r	+	.	.	.	+	.
<i>Campanula rotundifolia</i>	.	+	+	+	+	+	.	.	.	+
<i>Asplenium trichomanes</i>	.	.	r	.	.	.	2	1	+	.	.	.	+	.	.	r	.	2
<i>Cystopteris fragilis</i>	2	+	+	2
<i>Asplenium septentrionale</i>	r	1	2
<i>Hieracium pallidum</i>	.	1	+	+
<i>Cardaminopsis arenosa</i>	.	.	.	r	+
<i>Sedum maximum</i>	r	.

Sedo-Scleranthetea, Festuco-Brometea

<i>Poa compressa</i>	.	1	+	.	1	.	.	.	+	2	2	+	.	.	+	+	+	2	.
<i>Pimpinella saxifraga</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	.	.	.	r	.	+	.	.	.
<i>Sanguisorba minor</i>	r	.	.	+	+	+
<i>Festuca ovina</i>	.	.	.	1	1	+
<i>Potentilla neumanniana</i>	.	.	.	+	r	+	.	.
<i>Plantago media</i>	+	.	r	r	.

Galio-Urticetea, Trifolio-Geranietea, Epilobietea angustifolii u.a.

<i>Geranium robertianum</i>	+	.	r	+	.	r	.	r	+	+	.	+	.	+	+	.
<i>Hieracium murorum</i>	.	.	.	+	.	.	.	r	+	+	+	+
<i>Rubus caesius</i>	1	+	2	2	+	3	1	.	.	.
<i>Silene nutans</i>	.	+	.	.	+	+	+	+	+
<i>Fragaria vesca</i>	.	.	.	+	.	+	+	.	.	+	+	.	.
<i>Hieracium sabaudum</i>	.	.	.	+	+	r	.	.	.	+	.	.	.	r	.	.	+	.	.
<i>Galium album</i>	+	+	+	+	r	.	+	.	.	.
<i>Taraxacum officinale</i> agg.	r	r	r	.	.	.	1	+	+
<i>Impatiens parviflora</i>	+	+	1	+	.	+	+	.
<i>Poa nemoralis</i>	.	r	.	+	1	1	.	+	.	.
<i>Artemisia vulgaris</i>	+	r	.	.	+	+	1	.
<i>Dryopteris filix-mas</i>	+	.	.	.	1	.
<i>Betula alba</i>	r	.	.	.	+
<i>Urtica dioica</i>	r	.	.	.	+	r
<i>Valeriana wallrothii</i>	r	.	.	.	r	+

Aufnahme Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
E ₀ - Moosschicht																									
D - Asplenio-Gymnocarpium																									
<i>Preissia quadrata</i>	.	.	.	1	2	1	.	.	+	2	2	+	.	+	1	+	r	+	+	1	2	+	.	.	.
Andere Arten																									
<i>Tortella tortuosa</i>	.	.	2	1	2	2	1	+	r
<i>Encalypta vulgaris</i>	+	.	1	.	2	2	1	1	1	.	.	.
<i>Bryum spec.</i>	+	+	.	.	.	+	1	.	r	1	.	.
<i>Encalypta streptocarpa</i>	2	1	+	.	.	.	1	.	1
<i>Hypnum cupressiforme</i>	.	.	.	+	1	+	1
Spec. indet.	1	5	.	r

Arten, die nur in 1-2 Aufnahmen vorkommen:

E₂: *Pinus sylvestris* 2:4.

E₁: *Cerastium arvense* 1:2, +:13, *Calamagrostis arundinacea* +:3, r:5, *Solidago virgaurea* +:2, +:4, *Euphorbia cyparissias* +:2, 1:4, *Leucanthemum vulgare* +:4, r:6, *Hieracium cymosum* 1:4, *Koeleria pyramidata* 1:4, +:5, *Anthericum ramosum* +:4, *Thymus pulegioides* +:4, +:5, *Galeopsis ladanum* +:4, *Anthyllis vulneraria* r:4, +:5, *Galium pumilum* +:4, *Arabis hirsuta* r:5, r:19, *Anthericum liliago* r:6, *Vincetoxicum hirsutum* r:6, *Viola collina* 1:7, *Corylus avellana* 1:7, *Knautia arvensis* +:7, *Epipactis atrorubens* +:7, *Festuca pallens* r:7, *Hypericum perforatum* +:8, *Elytrigia repens* +:8, *Sedum acre* r:8, *Arenaria serpyllifolia* r:8, *Rubus idaeus* r:8, *Chamerion angustifolium* r:8, *Inula conyza* r:8, *Salix caprea* +:9, +:20, *Daucus carota* r:9, *Scabiosa ochroleuca* +:10, +:11, *Melilotus alba* r:11, *Dactylis glomerata* +:11, *Heracleum sphondylium* r:11, *Sedum album* r:11, +:16, *Achillea millefolium* s.l. +:12, *Campanula rapunculoidea* +:13, +:24, *Verbascum lychnitis* +:14, r:20, *Galeopsis tetrahit* s.l. r:15, r:20, *Arrhenatherum elatius* +:16, *Seseli osseum* +:16, +:17, *Anthriscus sylvestris* r:18, *Humulus lupulus* (1):18, (1):19, *Rosa canina* s.l. +:18, *Rumex acetosa* +:19, *Bupleurum falcatum* (+):19, r:20, *Festuca rupicola* r:20, +:22, *Veronica teucrium* r:20, +:21, *Equisetum arvense* (r):20, *Festuca rubra* +:21, *Viola hirta* r:22, *Ranunculus repens* +:23, *Campanula trachelium* +:23, 1:25, *Euonymus europaea* r:23, *Hieracium pilosella* +:23, *Chaenorhinum minus* +:24, *Poa trivialis* +:24, *Chelidonium majus* 2:24, r:25, *Epilobium ciliatum* +:25, *Sambucus nigra* +:25, *Melica nutans* +:25, *Calamagrostis epigejos* +:25.

E₀: *Campyllum chrysophyllum* 2:1, *Bryum caespiticium* 1:1, *Pohlia nutans* +:4, *Rhytidiadelphus squarrosus* 2:4, *Ditrichum flexicaule* 2:7, *Ceratodon purpureus* +:5, *Bryoerythrophyllum recurvirostre* 2:15, *Pseudoleskeella catenulata* +:15, *Camptothecium lutescens* +:19, *Mnium undulatum* 1:20, *Brachythecium rutabulum* +:22, *Tortula muralis* +:24.

E₁: *Gymnocarpium robertianum* 4, *Galium sylvaticum* 2, *Stellaria holostea* 1, *Sedum maximum* 1, *Epilobium montanum* 1, *Geranium robertianum* 1, *Fragaria vesca* 1, *Cardaminopsis arenosa* 1, *Rubus idaea* 1, *Urtica dioica* 1, *Poa nemoralis* +, *Cystopteris fragilis* +, *Impatiens noli-tangere* +,

E₀: *Eurhynchium schleicheri* 2, *Bryum capillare* +.

Das *Dryopteridetum robertianae* ist bisher aus dem Gebiet České středohoří (Böhmisches Mittelgebirge), Křivoklátsko (Pürlitzer Gebiet), Český kras (Böhmischer Karst), bei der Stadt Strakonice (Südböhmische Kalkgesteine) und Moravský kras (Mährischer Karst) bekannt.

Asplenio rutae-murariae-Gymnocarpietum robertiani ass. nova

Nomenklatorischer Typus: Tab. 2, Aufn. 15 - Holotypus

Die Felsspaltengesellschaft ist vorwiegend an Kalkgesteine aber auch an basische Silikatgesteine mit Kalkzwischenlagen (Spilit u.a.) gebunden. Die Neigung ist sehr groß und der Boden ist natürlich nicht gut entwickelt und flachgründig. Die Dominante bildet *Gymnocarpium robertianum*, charakteristisch ist das Vorkommen von *Asplenium ruta-muraria*, *Geranium robertianum*, *Campanula rotundifolia* und *Poa compressa*. Ausser den echten Kalkarten (*Asplenium ruta-muraria*, *Gymnocarpium robertianum*, *Epipactis atrorubens*, *Sesleria albicans* u.a.) kommen noch häufig die schwachen Kalkarten vor (*Koeleria pyramidata*, *Anthyllis vulneraria*, *Arabis hirsuta*, *Scabiosa ochroleuca*, *Bupleurum falcatum*). Der Deckungsgrad der Krautschicht ist nicht groß, weil der kahle Felsen überwiegt. An Orten, wo die Neigung niedriger und die größte Bodenschicht schon entwickelt ist, kommt *G. robertianum* nicht vor. Der Boden ist weniger kalkig und die große Bedeutung stellt schon die Konkurrenz der anderen Arten dar. Vom ökologischen Gesichtspunkt aus handelt es sich um eine basiphile Gesellschaft, die am häufigsten an Kalk, oder kalkreiche Gesteine mit hohem Anteil der Ca²⁺-Austauschionen gebunden ist. Sie besiedelt vorwiegend die Abhänge mit nördlicher Exposition oder weniger die Schattstandorte der anderen Expositionen. Die Gesellschaft kommt vorwiegend an solchen Lokalitäten vor, wo die Arten der *Festuco-Brometea* fehlen, weil diese Arten stärkere Kompetitoren als die Farne sind. In diesem Sinne stellt diese Gesellschaft sukzessionsmässig eine Vorphase der entwickelten Gesellschaften des Verbandes *Seslerio-Festucion glaucae* Klika 1931 em. Kolbek 1982, bzw. des Unterverbandes *Cynancho vincetoxici-Seslerienion calcariae* Kolbek 1983 in Böhmen dar:

s. folgende Aufnahme vom Dorf Račice bei Křivoklát, 30 m², N, 80°, E₁ 45%, E₀ 20%, 28.8.1978:

E₁: *Sesleria albicans* 3, *Saxifraga paniculata* 2, *Seseli osseum* 1, *Campanula rotundifolia* 1, *C. rapunculoides* 1, *Hieracium pallidum* 1, *Linum catharticum* 1, *Gymnocarpium robertianum* +, *Vincetoxicum hirsundinaria* +, *Asplenium trichomanes* +, *A. ruta-muraria* +, *Lembotropis nigricans* +, *Silene nutans* +, *Calamagrostis arundinacea* +, *Scabiosa columbaria* +, *Valeriana wallrothii* +, *Hieracium cymosum* +, *Impatiens parviflora* +, *Festuca ovina* +, *Anthyllis vulneraria* +, *Taraxacum officinale* spec. agg. +, *Sedum reflexum* +, *Calluna vulgaris* +, *Cotoneaster integerrimus* +, *Leucanthemum ircutianum* r, *Abies alba* juv. r,

E₀: *Preissia quadrata* 2, *Rhytidadelphus triquetrus* 1, *Dicranum scoparium* 1.

Das andere Extrem des Vorkommens dieser Arten stellt die Gesellschaft dar, die an den Silikatmauern vorkommt. Ein Beispiel:

Dorf Lašovice bei Rakovník, 12 m², NW, 25°, E₁ 25%, E₀ fehlt, 10.9.1992:

E₁: *Gymnocarpium robertianum* 2, *Poa nemoralis* 1, *Chelidonium majus* +, *Taraxacum officinale* spec. agg. +, *Poa angustifolia* +, *Epilobium montanum* +, *Urtica dioica* r, *Lamium album* r, *Corylus avellana* r, *Acer platanoides* r.

Die Gesellschaft wurde bisher nur im Gebiet Křivoklátsko beim Dorf Zvíkovec, in Český Kras (Böhmischer Karst), Kalksteine im Sázava-Fluß-Gebiet (Mittelböhmen), bei der Stadt Strakonice (Südböhmische Kalksteingebiete), in Moravský Kras (Mährischer Karst, Südmähren) und im Oderské vrchy-Gebirge (Nordmähren) gefunden.

Diskussion

Es ist ziemlich ersichtlich, dass die Beziehungen zwischen den Pionierfarngesellschaften unklar sind und erst erforscht werden müssen. Die Ursachen sind subjektiv und objektiv. Sie liegen vorwiegend im Mangel an phytozoölogischem Vergleichsmaterial aus großen und homogenen Gebieten und an fehlenden synökologischen Daten. Die andere Ursache liegt direkt in der Eigenart der Gesellschaften. Sie sind artenarm und die Mehrheit der Arten sind Euryök- und zufällige Arten. Solche Arten kann man nur selten zur Differenzierung und Klassifikation verwenden. Sehr oft sind diese Gesellschaften nur negativ differenziert. Die klassische Methode der Verwendung der Charakter- und Differenzialarten ist praktisch unmöglich und zur Verfügung stehen nur ein paar Dominanzarten (Obligatpetrophyten), denen wir eine große Bedeutung beimessen müssen.

Lokalitäten der Aufnahmen

Tab. 1 (*Dryopteridetum robertianae*): Aufn. 1-8: Tonschieferschutt bei der Strasse zwischen den Dörfern Raná und Milá (Böhmisches Mittelgebirge), 24.8.1978; 9: Berg Boubín bei Horažďovice (Südböhmische Kalksteingebiete), 15.8.1980; 10: Schieferschutt beim Fluß Berounka beim Dorf Zvíkovec (Mittelböhmen), 26.5.1987.

Tab. 2 (*Asplenio-Gymnocarpietum*): Aufn. 1: Beim Dorf Kozlov im Gebiet des Sázava-Flußes, Mittelböhmen (Jaroš 1980); 2-6: Schieferschutt beim Fluß Berounka beim Dorf Zvíkovec (Mittelböhmen), 2,3,5,6: 8.6.1977, 4: 26.5.1987; 7: Naturschutzgebiet Opolenec bei Sudslavice (Südböhmische Kalksteingebiete), 12.8.1980; 8: Berg Boubín bei Horažďovice (Südböhmische Kalksteingebiete), 15.8.1980; 9: Praha-Řeporyje, Kalkmauer, 15.8.1981; 10-13: Kalksteinbruch 1,5 km östlich von Praha-Řeporyje (Mittelböhmen), 15.8.1981; 14-22: Srbsko bei Karlštejn, Tomášeks Steinbruch (Böhmischer Karst), 3.9.1981; 23: Vilémov bei Golčův Jeníkov (Ostböhmen), Schloßmauer, 2.5.1985; 24: Bílovice n. Svitavou (Südmähren), Hausmauer, 10.5.1987; 25: dtto, Gasthaussteinmauer beim Bahnhof, 10.5.1987.

Danksagung

Für die sprachliche Revision sind wir Herrn Dr. T. Ellmayer, Wien zu Dank verpflichtet. Die finanzielle Unterstützung wurde von der Akademie der Wissenschaften der Tschechischen Republik (Grant Nr. 60544) gewonnen.

Souhrn

Společenstva sutí a skalních štěrbin s dominantním druhem *Gymnocarpium robertianum* (*Dryopteridetum robertianae* Kaiser 1926, *Asplenio rutae-murariae-Gymnocarpietum robertiani* ass. nova) byla studována na území České republiky a srovnána s dostupným publikovaným materiálem ze střední Evropy. Společenstva jsou doložena fytoecologickými snímky a synekologickými daty. Bylo studováno chování a schopnosti šíření *Gymnocarpium robertianum* v obou stanovištních typech. Na stanovištích s méně extrémními podmínkami byla zjištěna růstová forma guerilla s RS-strategií, zatímco na stanovištích s extrémními podmínkami převažuje růstová forma phalanx s S-strategií.

Literatur

- Beldie A. (1967): Flora si vegetatia Muntilor Bucegi. - Ed. Acad. Rep. Soc. Rom., Bucuresti, 578 p.
- Besler W. et Bornkamm R. (1982): Vegetationskundliche Untersuchungen im Gebiet des Spieser bei Unterfoch (Allgäu). - Tuexenia, Göttingen, 2:135-162.
- Braun-Blanquet J. (1964): Pflanzensoziologie. 3. Aufl. - Springer Verlag, Wien et New York, 865 p.
- Buecke M. et Godat J.-M. (1986): Première Découverte de *Saxifraga aizoides* L. dans le Jura Suisse. - Bull. Soc. Neuchatel. Sci. Natur., Neuchatel, 109:125-135.
- Büker R. (1942): Beiträge zur Vegetationskunde des südwestfälischen Berglandes. - Beih. Bot. Centralbl., Dresden, 61, Ser. B:452-558.
- Cvachová A. et Urbanová V. (1981): Spoločenstvá skál, sutín a reliktných borín Štátnej prírodnej rezervácie Rozsutec. - In: Janík M. et Štolman A. (red.), Rozsutec - Štátna prírodná rezervácia. Osveta, Martin, p. 452-489.
- Dzwonko Z. et Grodzinska K. (1979): Numerical classification of epilithic and xerothermic communities in the Pieniny Mountains (Western Carpathians). - Fragm. Flor. Geobot., Warszawa et Kraków, 25/4:495-508.
- Ellenberg H. (1978): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. - Eugen Ulmer, Stuttgart, 981 p.
- Englisch T. et al. (1993): *Thlaspietum rotundifolii*. - In: Grabherr G. et Mucina L. (red.), Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil II. Gustav Fischer Verlag, Jena, p. 276-342.
- Fink H. G. (1977): Pflanzengesellschaften des Schullergebirges (Südostkarpaten). - Stapfia, Linz, 2:1-370.
- Grime J. P. (1979): Plant strategies and vegetation processes. - J. Wiley, Chichester, New York, Brisbane et Toronto, p. 1-222.
- Grodzinska K. (1975): Flóra i roślinność Skalic Novotarskich i Spiskich (Pieninski Pas Skalkovy). - Fragm. Flor. Geobot., Warszawa et Kraków, 21/2:49-246.
- Hilbig W. (1971): Kalkschuttgesellschaften in Thüringen. - Hercynia, N.F., Leipzig, 8:85-95.
- Jakucs P. (1967): *Phylitidi-Aceretum subcarpaticum* im nordöstlichen Teil des ungarischen Mittelgebirges. - Acta Bot. Acad. Sci. Hung., Budapest, 13:61-80.
- Jaroš V. (1980): Rostlinná společenstva vápenců ratajské zóny a středního Posázaví. - Preslia, Praha, 52:71-95.
- Kaiser E. (1926): Die Pflanzenwelt des Hennebergisch-Fränkischen Muschelkalkgebietes. - Repert. Nov. Spec. Regni Veget., Dahlem, 44:1-280.
- Karrer G. (1985): Die Vegetation des Peilsteins, eines Kalkberges im Wienerwald, in räumlich-standörtlicher, soziologischer, morphologischer und chorologischer Sicht. - Verh. Zool.-Bot. Ges. Österr., Wien, 123:331-403.

- Klika J. (1932): Der *Seslerion coerulae*-Verband in den Westkarpaten. - Beih. Bot. Centralbl., Dresden, 49:133-175
- Klika J. (1941): Rostlinsociologická studie křivoklátských lesů. - Věst. Král. Čes. Společ. Nauk, Cl. Math.-Natur., Praha, (1941)/3:1-46.
- Kolbek J. (1990): Kapradorosty a jejich význam v rostlinných společenstvech. - Zpr. Čs. Bot. Společ., Praha, 25, Mater. 8:31-45.
- Korneck D. (1974): Xerothermvegetation in Rheinland-Pfalz und Nachbargebieten. - Schriftenreihe Vegetationskunde, Bonn et Bad Godesberg, 7:1-196.
- Kuhn K. (1937): Die Pflanzengesellschaften im Neckargebiet der Schwäbischen Alb. - Hohenlohesche Buchhandlung Ferdinand Rau, Öhringen, 340 p.
- Lowet-Doust L. (1981): Population dynamics and local specialisation in a clonal perennial (*Ranunculus repens*) I, II. - J. Ecol., Cambridge et London, 69:743-768.
- Moravec J. et al. (1983): Rostlinná společenstva České socialistické republiky a jejich ohrožení. - Severočes. Přír., Litoměřice, Suppl. 1:1-110 et 1-18.
- Mucina L. et Maglocký Š. [red.](1985): A list of vegetation units of Slovakia. - Doc. Phytosociol., Camerino, 9:175-220.
- Neuhäuslová Z. et Kolbek J. [red.](1982): Seznam vyšších rostlin, mechorostů a lišejníků střední Evropy užitéch v bance geobotanických dat BÚ ČSAV. - Ed. Botanický ústav ČSAV Průhonice, 224 p.
- Niklfeld H. (1979): Vegetationsmuster und Arealtypen der montanen Trockenflora in den nordöstlichen Alpen. - Stapfia, Linz, 4: 1-229.
- Oberdorfer E. et al. (1967): Systematische Übersicht der westdeutschen Phanerogamen- und Gefäß-Kryptogamen-Gesellschaften. - Schriftenreihe Vegetationskunde, Bad Godesberg, 2:7-62.
- Oberdorfer E. et al. (1977): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil I, Ed. 2. - VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 311 p.
- Petrík A. et al. (1982): Geobotanické mapovanie Štátnej prírodnej rezervácie Sokol v Chránenej krajinej oblasti Slovenský raj. - Ochr. Přír., Bratislava, 3:205-227.
- Runge F. (1980): Die Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. - Aschendorff, Münster, p. 1-278.
- Runge F. (1986): Zur Sukzession einiger Pflanzengesellschaften der Alpen. - Tuexenia, Göttingen, 6:261-269.
- Schumacher A. (1971): Über eine farnreiche Halde im Sauerland (Kreis Alpe). - Decheniana, Bonn, 123(1/2):253-265.
- Segal S. (1969): Ecological notes on wall vegetation. - Dr. W. Junk N.V. Publishers, The Hague, 325 p.
- Swierkosz K. (1993): Flora i zbiorowiska roślinne murów miasta Wrocławia. - Acta Univ. Wratislav., Wrocław, 53:19-58.
- Tüxen R. (1937): Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. - Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen, Hannover, 3:1-170.
- Valachovič M. et Hadač E. (1986): Rastlinné spoločenstvá skalných sutín v Zádielskej doline. - Biológia, Bratislava, 41/1:21-28.
- Westhoff V., den Held A. J. et al. (1969): Plantengemeenschappen in Nederland. - N.V. W. J. Thieme & Cie, Zutphen, 324 p.
- Winterhoff W. (1965): Die Vegetation der Muschelkalkfelshänge im hessischen Werrabergland. - Veröff. Landesst. Natursch. u. Landschaftspf. Baden-Württemberg, Ludwigsburg, 33:146-197.

Angekommen am 30. März 1994

Angenommen am 20. Mai 1994