

ÜBER DIE BEEINFLUSSUNG EINIGER GRÄSER DURCH ÜBERFLUTUNG

A. L. STOFFERS

(*Botanisches Laboratorium, Nijmegen*)

(*Eingegangen am 31. Mai, 1963*)

ABSTRACT

The effect of inundation on three grass species, common to plantcommunities of northern Europe, has been studied in pot tests.

Changes in *Brachypodium pinnatum*, *Dactylis glomerata*, and *Agrostis stolonifera* were compared after short-inundation, long-inundation and a control not-inundated.

In monoculture dry matter production is not influenced by short-inundation, but a strong decrease occurs in the case of *Brachypodium* and *Dactylis* after long-inundation, whereas *Agrostis* is not significantly influenced.

Plant water content was not markedly influenced by inundation.

Brachypodium, when grown in combination with *Dactylis* or *Agrostis*, was the only species which decreased in dry matter production in short-inundation; the decrease was even more marked after long-inundation. In combination with *Agrostis* the rhizosphere of *Agrostis* is assumed to be in strong competition with adjacent plants. In the *Dactylis-Agrostis* combination, the latter species is unfavourably influenced by the former in both control and short-inundated series. A possible light competition has been supposed.

EINLEITUNG

Geobotanische Untersuchungen im Gelände zeigen, dass die verschiedenen Pflanzenarten sehr unterschiedlich auf Überflutung reagieren. (Unter "Überflutung" wird hier eine vollständige oder nahezu vollständige Überspülung der Pflanzen mit Wasser verstanden). Aus solchen Beobachtungen kann jedoch nicht eindeutig ermittelt werden, ob dieser Einfluss durch eine direkte Wirkung der Überflutung auf die Arten zustande kommt, oder ob er als Folge gegenseitiger Beeinflussung der Arten einer Pflanzengesellschaft (Konkurrenz) anzusehen ist. Zur Klärung dieser Frage wurden experimentelle Untersuchungen mit drei verschiedenen Gras-Arten durchgeführt, die im Gelände in Pflanzengesellschaften vorkommen, die sehr unterschiedlich von Überflutung beeinflusst werden.

Eine der Arten, mit denen die Untersuchungen durchgeführt wurden, war *Brachypodium pinnatum*, die in der Natur in Trockenrasen vorkommt und nur ausnahmsweise auf Standorten lebt, die überflutet werden. Die zweite Art war *Dactylis glomerata*, eine Pflanze, die weder auf extrem trockenen, noch auf extrem unter Wassereinfluss stehenden Standorten erscheint, aber durchaus auf gelegentlich überfluteten Stellen anzutreffen ist. Schliesslich wurde das Verhalten einer Form von *Agrostis stolonifera* untersucht; diese ist dominant in bestimmten Rasengesellschaften an Flussufern und in Senken von Flussauen, die sehr häufig und lange überflutet werden und vor allem

gelegentlich auch während der Vegetationsperioden unter Wasser stehen können.

METHODEN

Alle diese Arten wurden in Reinbeständen und in Mischkulturen aus je zwei Arten untersucht. Ein Teil der Versuchsgefäße wurde in kontrollierter Weise kürzeren oder längeren Überflutungen mit Leitungswasser ausgesetzt, während ein anderer Teil (Kontrollen) nicht diesen Beeinflussungen unterworfen war. Die Art der Rein- und Mischkulturen ist aus Tabelle 1 zu ersehen. Die Versuchspflanzen wurden Anfang Mai 1961 in Misch- und Reinkulturen in gedämpfte Komposterde gepflanzt. In jedem Tontopf (\varnothing 13 cm) waren je 14 Pflanzen in gleicher Entfernung voneinander vorhanden. Die Pflanzen wurden in der Umgebung von Giessen aus Rasengesellschaften entnommen.

Die Überflutung wurde dadurch erreicht, dass die Versuchsgefäße in grosse Behälter gestellt wurden, die so weit mit Wasser gefüllt waren, dass dieses 8 cm über den Bodenoberflächen in den Versuchsgefäßen stand. Die Überflutung dauerte in der ersten Serie (kurze Überflutungen) vom 23. bis 28. Juni, 10. bis 12. August, 1. bis 3. September und 11. bis 13. September, also insgesamt zehneinhalb Tage. In der anderen Serie (lange Überflutungen) waren die Versuchsgefäße vom 29. Juni bis 10. Juli, 3. bis 11. August, 1. bis 9. September und 11. bis 17. September, also insgesamt 33 Tage überflutet. Während der Zeit, in der die Pflanzen nicht überflutet waren, standen jeweils drei Töpfen in einem 7 cm hohen Becken zusammen, in dem das Wasser immer in einer Höhe von 2 cm gehalten wurde.

Die Stoffproduktion wurde durch Wägung der in einer Höhe von 5 cm über der Bodenfläche geschnittenen Sprosse und Blätter erfasst (Frisch- und Trockengewichte). Die Schnitte fanden am 11. 7., 19. 8., 13. 9. und 14. 10. statt.

Alle Versuchsserien wurden 5-fach wiederholt.

ERGEBNISSE

1. Einfluss von Überflutung auf die Stoffproduktion der Arten in Reinkultur

Um einen Eindruck von der Stoffproduktion und der direkten Wirkung der Überflutung auf die Stoffproduktion zu gewinnen, wurden die Pflanzen in Reinkultur den Überflutungen unterworfen.

a) *Überflutung von Brachypodium*. Aus Tabelle 1 und aus Abb. 1 geht hervor, dass *Brachypodium* durch kurze Überflutung nur schwach beeinflusst wird. Im ersten Schnitt betrug die Trockengewichtsproduktion 80 % der Kontrolle, während in späteren Schnitten sogar von einer Erholung die Rede sein kann. Die Erniedrigung des Ertrags im ersten Schnitt kann eine Folge der relativ starken Überflutung sein, der die Pflanzen vor dem ersten Schnitt ausgesetzt waren. Die relativen Erträge von 80, 82, 88 und 85 % der Kontrolle sind hiervon nicht signifikant verschieden (zugehörnde $\bar{v}/\sigma_{\bar{v}}$ -Werte 1.28, 1.20, 0.83 und 1.00).

TABELLE 1

Trockengewichte bei Rein- und Mischkulturen. Absolute Werte in g je Topf.

Zeitpunkt des Schnittes	11. Juli	19. August	13. Sept.	14. Okt.
KONTROLLE				
Reinkultur				
<i>Brachypodium</i>	1.56 ± 0.18	1.02 ± 0.14	0.42 ± 0.05	0.33 ± 0.04
<i>Dactylis</i>	2.42 ± 0.21	0.74 ± 0.10	0.27 ± 0.02	0.23 ± 0.02
<i>Agrostis</i>	3.87 ± 0.10	0.86 ± 0.04	0.39 ± 0.02	0.42 ± 0.04
Mischkulturen				
<i>Brachypodium</i>	0.56 ± 0.08	0.15 ± 0.02	0.07 ± 0.01	0.07 ± 0.01
+ <i>Dactylis</i>	1.19 ± 0.06	0.55 ± 0.03	0.22 ± 0.02	0.18 ± 0.01
<i>Brachypodium</i>	0.39 ± 0.04	0.11 ± 0.02	0.08 ± 0.01	0.07 ± 0.01
+ <i>Agrostis</i>	3.32 ± 0.33	0.51 ± 0.07	0.30 ± 0.03	0.29 ± 0.03
<i>Dactylis</i>	0.96 ± 0.07	0.35 ± 0.03	0.19 ± 0.02	0.16 ± 0.02
+ <i>Agrostis</i>	2.48 ± 0.05	0.31 ± 0.02	0.12 ± 0.01	0.20 ± 0.02
KURZE ÜBERFLUTUNG				
Reinkultur				
<i>Brachypodium</i>	1.24 ± 0.18	0.84 ± 0.06	0.37 ± 0.03	0.28 ± 0.04
<i>Dactylis</i>	2.37 ± 0.20	0.68 ± 0.04	0.29 ± 0.02	0.21 ± 0.02
<i>Agrostis</i>	3.69 ± 0.10	1.01 ± 0.08	0.41 ± 0.03	0.43 ± 0.02
Mischkulturen				
<i>Brachypodium</i>	0.43 ± 0.05	0.16 ± 0.07	0.03 ± 0.01	0.02 ± 0.01
+ <i>Dactylis</i>	1.37 ± 0.14	0.55 ± 0.04	0.26 ± 0.03	0.20 ± 0.01
<i>Brachypodium</i>	0.25 ± 0.04	0.07 ± 0.01	0.025 ± 0.005	0.01 ± 0.01
+ <i>Agrostis</i>	3.87 ± 0.24	0.71 ± 0.03	0.42 ± 0.03	0.37 ± 0.03
<i>Dactylis</i>	0.80 ± 0.12	0.29 ± 0.05	0.20 ± 0.03	0.15 ± 0.01
+ <i>Agrostis</i>	2.96 ± 0.12	0.35 ± 0.08	0.20 ± 0.01	0.24 ± 0.01
LANGE ÜBERFLUTUNG				
Reinkultur				
<i>Brachypodium</i>	0.47 ± 0.02	0.17 ± 0.02	0.02 ± 0.01	0.00
<i>Dactylis</i>	1.81 ± 0.09	0.52 ± 0.05	0.11 ± 0.01	0.05 ± 0.01
<i>Agrostis</i>	3.42 ± 0.22	0.94 ± 0.10	0.41 ± 0.03	0.32 ± 0.03
Mischkulturen				
<i>Brachypodium</i>	0.25 ± 0.03	0.02 ± 0.002	0.00	0.00
+ <i>Dactylis</i>	1.10 ± 0.07	0.51 ± 0.06	0.14 ± 0.03	0.13 ± 0.01
<i>Brachypodium</i>	0.20 ± 0.03	0.06 ± 0.004	0.00	0.00
+ <i>Agrostis</i>	2.94 ± 0.25	0.56 ± 0.03	0.30 ± 0.04	0.19 ± 0.01
<i>Dactylis</i>	0.66 ± 0.03	0.24 ± 0.03	0.09 ± 0.01	0.06 ± 0.01
+ <i>Agrostis</i>	2.71 ± 0.22	0.45 ± 0.06	0.26 ± 0.03	0.19 ± 0.03

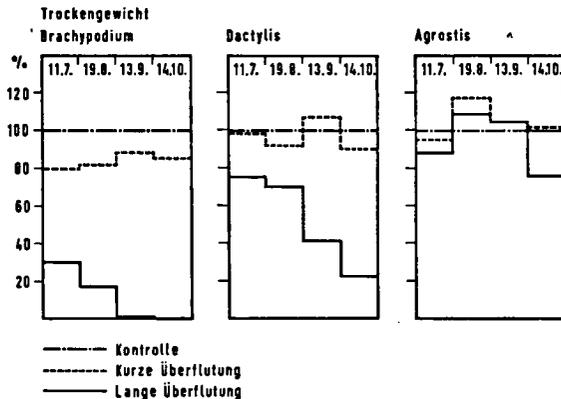


Abb. 1. Trockengewicht von *Brachypodium*, *Dactylis* und *Agrostis* in Reinkultur an den vier Schnitttagen. Die Erträge der überfluteten Serien sind als % der Kontrolle (= 100 %) berechnet.

Die lange Überflutung dagegen beeinflusst die Entwicklung von *Brachypodium* sehr deutlich. Schon beim ersten Schnitt war eine starke Erniedrigung der Stoffproduktion zu beobachten. Die langen Überflutungen führen schliesslich zum Verschwinden der *Brachypodium*-Pflanzen. Die Erträge (30, 17, 5 und 0 % der Kontrolle) sind signifikant von der Kontrolle abweichend (gesichert durch die zugehörigen $\bar{v}/\sigma_{\bar{v}}$ -Werte 6.05, 6.43, 8.00 und 8.25).

b) *Überflutung von Dactylis*. Ebenso wie *Brachypodium* wird *Dactylis* durch kurze Überflutung nicht wesentlich beeinflusst (Tabelle 1 und Abb. 1). Die Trockengewichtsproduktion erreichte in den Schnitten 97, 92, 107 und 91 % der entsprechenden Kontroll-Werte, und ist hiervon nicht signifikant verschieden; die $\bar{v}/\sigma_{\bar{v}}$ -Werte bleiben weit unter 3: 0.17, 0.6, 1.0 und 1.0.

Bei längerer Überflutung dagegen geht der Ertrag stark zurück, aber langsamer als bei *Brachypodium*. Während im ersten Schnitt die Stoffproduktion noch 74 % und im zweiten Schnitt noch 70 % von der Kontrolle beträgt, findet man im September und Oktober einen Rückgang auf 40 bzw. 21 %. Während die Differenz zur Kontrolle im ersten Schnitt kaum signifikant ist ($\bar{v}/\sigma_{\bar{v}} = 2.77$), sind die Unterschiede in den weiteren Schnitten statistisch gesichert (5.18, 8.00 und 8.50).

c) *Überflutung von Agrostis*. Man könnte erwarten, dass *Agrostis*, eine feuchtigkeitsliebende Art, unter dem Einfluss der Überflutungen eine höhere Stoffproduktion aufweisen würde, als unter trockeneren Bedingungen. Tatsächlich wurde in den beiden Überflutungsstufen eine Erhöhung des Trockengewichtes gefunden, mit Ausnahme des ersten und des letzten Schnittes der langen Überflutungsreihe (Tabelle 1 und Abb. 1). Diese Erhöhung ist aber nicht wesentlich verschieden von den Werten der Kontrollen (zwischen den Klammern sind die entsprechenden $\bar{v}/\sigma_{\bar{v}}$ -Werte angegeben): kurze Überflutung: 95 % (1.28), 117 % (1.66), 105 % (0.67), 102 % (0.25); lange Überflutung: 88 % (1.73), 109 % (0.80), 105 % (0.67), 76 % (2.00). Auch in diesem Fall kann die relativ starke Überflutung vor dem ersten Schnitt eine Verminderung des Ertrages bedingt haben.

2. Beeinflussung des Wassergehaltes der Pflanzen in Reinkultur durch Überflutung

Es ist wichtig, einen Eindruck zu gewinnen, wie stark der Wassergehalt der Pflanzen von der Wasserversorgung abhängig ist. Es ist nämlich denkbar, dass bei schlechter Wasserversorgung eine relativ stärkere Sklerenchymbildung stattfindet, während bei guter Wasserversorgung, insbesondere bei Überflutung, mechanische Elemente weniger entwickelt werden. Der Wassergehalt wurde berechnet als Prozentsatz des Frischgewichtes aus den Erträgen sämtlicher Schnitte. Aus Tabelle 2 geht hervor, dass der Wassergehalt weitgehend unabhängig von dem Grad der Überflutung ist.

3. Einfluss der Überflutungen auf Mischkulturen von Gräsern

Die Einflüsse, denen die Pflanzen bei Wasserüberflutung ausgesetzt

TABELLE 2

Wassergehalt bei unterschiedlich langen Überflutung, berechnet als % des Frischgewichtes.

	Kontrolle	Kurze Überfl.	Lange Überfl.
Brachypodium . . .	76 %	76 %	78 %
Dactylis	83 %	84 %	83 %
Agrostis	81 %	82 %	83 %

sind, sind von zweierlei Art: 1. direkte Wirkung der Überflutungen; 2. Konkurrenz-Effekte, die möglicherweise von Änderungen in der Wasserversorgung abhängig sind.

Die direkten Einflüsse lassen sich aus den Ergebnissen der Reinkultur ablesen. Von der unterschiedlichen Stoffproduktion der Arten in Reinkultur darf jedoch nicht auf ihr Verhalten im Wettbewerb mit anderen Arten geschlossen werden. Die Konkurrenzeinflüsse äussern sich daher in Reaktionsunterschieden zwischen Rein- und Mischkulturen.

Um einen Eindruck von diesen Unterschieden zu gewinnen, wurden die Trockengewichtanteile der Arten (%) der Mischkulturen bei verschiedenen Überflutungsstufen (gestrichelte Linie) im Vergleich mit den Verhältnissen der Stoffproduktion der Reinkulturen bei entsprechender Behandlung (ausgezogene Linie) bestimmt und in Abb. 2 dargestellt (KNAPP 1954, BORNKAMM 1961).

a) *Die Brachypodium-Dactylis-Kombination.* Obwohl *Brachypodium* in der Natur immer in kurzrasigen Beständen wächst, ist diese Art in Reinkultur in der nicht-überfluteten Serie leistungsfähiger als *Dactylis*. Das lässt sich aus dem starken Rückgang der *Dactylis*-Anteile von 61 % bei dem ersten Schnitt auf 40 % beim zweiten Schnitt schliessen, ein Anteil der im September und Oktober anhält. In Mischkulturen fällt in der nicht-überfluteten Serie ein starker Rückgang von *Brachypodium* bei dem zweiten Schnitt auf (von 32 % auf 21 %); im Laufe der Zeit findet aber eine schwache Erholung statt (bis 28 %).

Die kurzen Überflutungen führen zu einem vollkommen vergleichbaren Bild in den Reinkulturen mit einer ziemlich starken Ertrags-erhöhung von *Brachypodium* in den zweiten und weiteren Schnitten. Bei Mischkultur ist dagegen ein Rückgang von *Brachypodium* um etwa 12 % festzustellen.

Bei langen Überflutungen ist *Dactylis* in Reinkultur leistungsfähiger als *Brachypodium*; in Mischkultur ist der relative Rückgang von *Brachypodium* viel schneller. Unter beiden Bedingungen wird *Brachypodium* bei langen Überflutungen schliesslich völlig verdrängt.

b) *Die Agrostis-Brachypodium-Kombination.* Ein vergleichbares Bild sieht man in der Kombination von *Agrostis* und *Brachypodium*. Bei der Kontrolle und kurzen Überflutungen weist *Agrostis* in Reinkultur beim 1. Schnitt eine grössere Leistungsfähigkeit auf als *Brachypodium*. Beim 2. und 3. Schnitt zeigt *Brachypodium* unter diesen Bedingungen eine ungefähr gleiche Leistungsfähigkeit wie *Agrostis*, während in

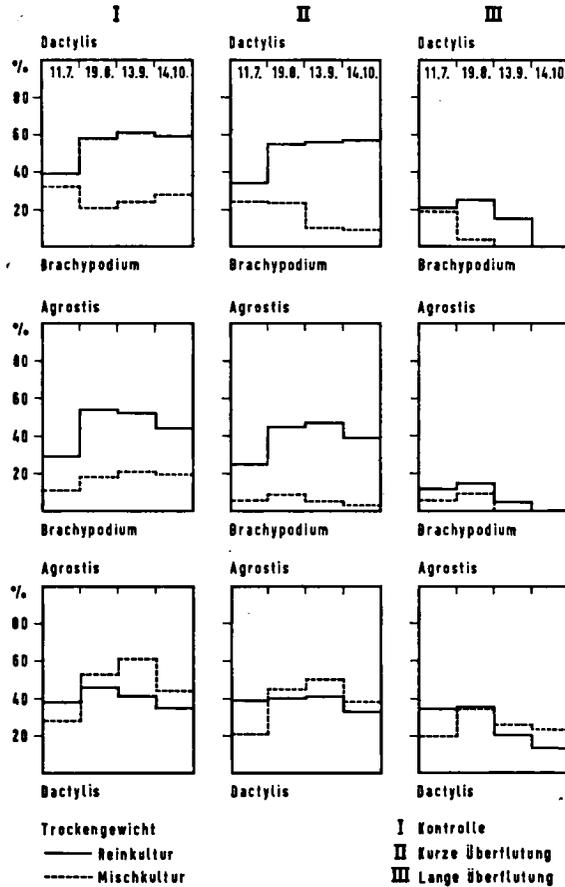


Abb. 2. Trockengewichtsanteile der Mischkulturen (gestrichelte Linie) im Vergleich mit den Verhältnissen der Stoffproduktion der Reinkulturen (ausgezogene Linie). Letztere Werte wurden erhalten durch die Summe der entsprechenden Reinkultur-Erträge = 100 % zu setzen.

dem 4. Schnitt eine starke Überlegenheit von *Agrostis* sich bemerkbar macht. Diese Rückgänge sind nicht nur relativ, es sind vielmehr die absoluten Werte stark herabgesetzt, insbesondere beim 2. und 3. Schnitt, und zwar in der Kontrolle um 50 %, in der kurzen Überflutung um etwa 40 %. Die Herabsetzung der absoluten Erträge ist hier mehr ausgeprägt als in der Kombination *Dactylis-Brachypodium*.

Bei der langen Überflutung hält sich *Brachypodium* bei dem 1. und 2. Schnitt zunächst relativ gut; auch die absolute Stoffproduktion weist im Vergleich mit der kurzen Überflutung nur eine schwache Erniedrigung auf. Ebenso wie in der Kombination mit *Dactylis* ist *Brachypodium* jedoch bereits bei dem 3. Schnitt verschwunden.

c) *Die Agrostis-Dactylis-Kombination.* Ganz andere Verhältnisse zeigt die Kombination von *Agrostis* mit *Dactylis*. In Reinkultur zeigt *Dactylis* in allen Überflutungsstufen eine geringere Stoffproduktion als *Agrostis*. In der Kontrolle und bei kurzer Überflutung kann sie jedoch einen Anteil von etwa 40 % aufrechterhalten. Bei langer Überflutung dagegen ist *Agrostis* in Reinkultur viel leistungsfähiger.

Das Verhalten in Mischkultur zeigt dagegen manche Besonderheiten. Statt einer Verdrängung von *Dactylis* durch *Agrostis* ist der Anteil von *Agrostis* etwa 40 % bei den Kontrollen und etwa 50 % bei kurzer Überflutung. Ein stärkerer Rückgang der Anteile von *Agrostis* in Mischkultur vom ersten zum zweiten Schnitt ist auffallend (etwa 24 % in der Kontrolle, etwa 26 % bei kurzer Überflutung). Bei langer Überflutung ist *Agrostis* in Mischkultur stark überlegen. Diese Überlegenheit ist aber nicht so gross, wie es den Anteilen der Summen der Erträge der Reinkulturen entsprechen würde.

DISKUSSION

Die Reinkulturen haben ergeben, dass alle verwendete Arten durch kurze Überflutungen nicht signifikant beeinflusst werden. *Brachypodium* weist zwar eine etwas geringere Stoffproduktion als bei den Kontrollen auf, *Agrostis* dagegen eine etwas erhöhte Leistung, während *Dactylis* bei Kontrollen und kurzen Überflutungen fast genau den gleichen Ertrag liefert.

Es ist aber fraglich, ob man, jedenfalls bei *Dactylis* und *Agrostis*, nicht auf eine starke intraspezifische Konkurrenz schliessen muss. Denn bei der langen Überflutung, bei der *Brachypodium* und *Dactylis* zurücktreten, liefert *Agrostis* pro Versuchsgefäss beim ersten Schnitt in Mischkultur 2.94 bzw. 2.71 g bei 7 Pflanzen, in Reinkultur dagegen 3.42 g bei 14 Pflanzen. Bei den weiteren Schnitten ist eine ungefähr gleiche Produktion pro Pflanze zu beobachten. Auch in der Kontrolle und bei kurzer Überflutung kann man diesen intra-spezifischen Einfluss unter Umständen vermuten.

In Kombination, also in Wettbewerb, mit *Dactylis* erweist sich *Brachypodium* als wenig konkurrenzkräftig, obwohl dieses Gras in Reinkultur — sowohl in der Kontrolle wie auch bei kurzer Überflutung — sehr leistungsfähig ist. Es sei bemerkt, dass schon bei den Kontrollen die Wasserversorgung für *Brachypodium* viel reichlicher war als an natürlichen Standorten dieses Grases, da regelmässige Bewässerung erfolgte. Deshalb wäre es denkbar, dass bei stärkerem Wassermangel *Dactylis* durch *Brachypodium* verdrängt wird, zumal bei den Kontrollen vom zweiten Schnitt ab eine Erholung merkbar ist. Dagegen ist schon bei kurzer Überflutung eine stark herabgesetzte Konkurrenzfähigkeit von *Brachypodium* zu beobachten. Bei langer Überflutung tritt sie noch deutlicher in Erscheinung und führt in Mischkultur zu einem noch stärkeren Rückgang von *Brachypodium*.

In Kombination mit *Agrostis* findet man ungefähr dasselbe Verhalten. *Brachypodium* wird jedoch stärker zurückgedrängt als in der vorigen Kombination. Auch hier kann die Tatsache, dass die Wasser-

versorgung bei den Kontrollen bereits besser ist als auf den Standorten, auf denen *Brachypodium* im Gelände wächst, sich in einer herabgesetzten Konkurrenzfähigkeit dieses Grases gegenüber *Agrostis* auswirken, da die letztere Art besser diesen feuchteren Bedingungen entspricht. Hierzu kommen bei *Agrostis* in Abhängigkeit von der Wasserversorgung Unterschiede in der Wuchsform, worüber an anderer Stelle berichtet werden soll.

Auf den feuchten Standorten werden die Lücken zwischen den *Brachypodium*-Pflanzen durch Bewurzelung von Ausläufern von *Agrostis* besiedelt. Hierdurch tritt eine starke Raumkonkurrenz in der Rhizosphäre auf. Auf trockeneren Standorten zeigt *Agrostis* dagegen weniger eine kriechende als eine aufrechte Form. Dadurch tritt in erster Linie eine Lichtkonkurrenz auf, die die Entwicklung der lichtliebenden *Brachypodium* stark beeinflusst, insbesondere weil *Agrostis* eine leichte Förderung unter dem Einfluss von Überflutung zeigt (STOFFERS und KNAPP, 1962).

In der Kombination mit *Agrostis* ist *Dactylis* im ersten Schnitt in allen Überflutungsstufen in gleichem Masse überlegen. In Mischkultur wird *Dactylis* insbesondere in den nicht- und kurz-überfluteten Versuchsgefäße konkurrenzkräftiger. Hieraus lässt sich schliessen, dass *Dactylis* einen ungünstigen Einfluss auf *Agrostis* hat. Da die erste Art als Obergras in den natürlichen Pflanzengesellschaften vorkommt, könnte dieser auch auf Lichtkonkurrenz zurückzuführen sein. *Dactylis glomerata* wird in natürlicher Vergesellschaftung bei kurzer Überflutung nicht nachteilig beeinflusst, ist aber bei langer Überflutung zurückgehend. In Mischbeständen von *Dactylis* und *Agrostis* wird die letzte Art sich nicht auf trockenen und kurzüberfluteten Standorten durchsetzen können, da schon geringe Konkurrenzinflüsse sich im Laufe der Zeit stark bemerkbar machen (RADEMACHER, 1959).

DANK AN DIE MITARBEITER

Die Untersuchungen wurden im Botanischen Institut der Justus Liebig Universität, Giessen durchgeführt. Sie wurden durch ein Stipendium der "Niederländischen Organisation für Reinwissenschaftliche Forschung (Z.W.O.)" ermöglicht.

Herrn Professor Dr. R. Knapp danke ich für den Hinweis auf das Problem und für anregende Diskussionen.

LITERATUR

- BORNKAMM, R. 1961. Ber. dtsh. bot. Ges. 74: 75.
 KNAPP, R. 1954. Experimentelle Soziologie der höheren Pflanzen. Suttgart-Ludwigsburg (Ulmer).
 RADEMACHER, B. 1959. In W. Ruhland, Handb. d. Pflanzenphysiol. 11: 655.
 STOFFERS, A. L. und R. KNAPP, 1962. Ber. dtsh. bot. Ges. 75: 280.