

Sonderdruck: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Göttingen 1976.

SUKZESSIONSFORSCHUNG IM BRACHLAND

W. SCHMIDT

Abstract

Starting in 1968, the plant succession of an old abandoned field was investigated. The soil was a calcareous loam and at the time of starting the study certain selected areas were sterilized by heating or the application of herbicides. In the absence of human influence distinct successional stages were observed that showed characteristic physiognomical, phytosociological, and floristical features. During the first decade vegetational development was characterized by competition between therophytes and hemicryptophytes. In 1968 and 1969 annuals of weed communities were dominant and later in 1971 hemicryptophytes, especially those in the classes Artemisetea and Molinio-Arrhenatheretea were the most important life-form group. Phanerophytes such as *Betula pendula*, *Fraxinus excelsior* and *Salix caprea* which were noticed as early as 1969 had by 1976 formed a scattered shrub layer which covered about 20% of the soil surface. Several agricultural treatments such as ploughing, cutting, and fertilizing were also applied and were found to change the direction of the general secondary progressive succession by establishing specific secondary communities. A statistical analysis of the coverage development suggested a division of the plant species which can be based on their ecological and dynamic behaviour over the nine years of observation.

1. Einleitung

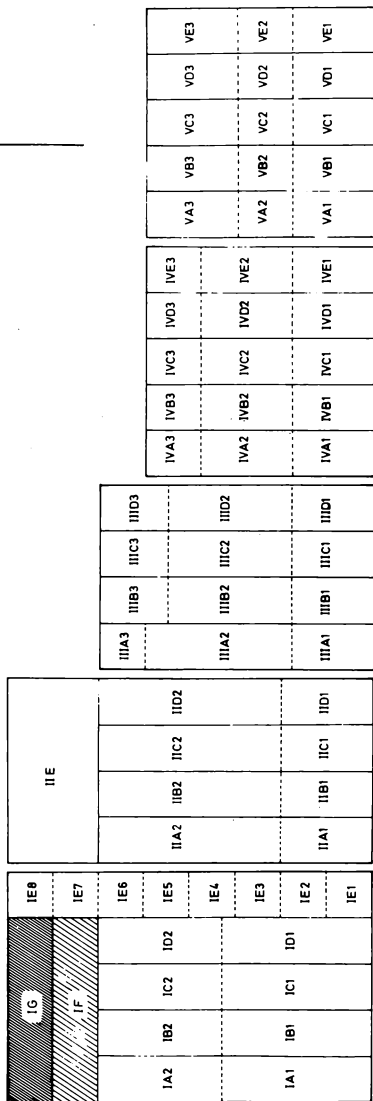
1973 fand in Rinteln ein Symposium der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde mit dem Thema „Sukzessionsforschung“ statt. Dabei zeigte sich, daß für die Aufstellungen von Sukzessionsreihen und -schemata überwiegend noch indirekte Schlüsse aus dem Vergleich von abgestuften, mehr oder weniger benachbarten Pflanzengesellschaften und Bodenzuständen verwendet werden, die sich in eine Reihe bringen ließen. Dies trifft auch für die Vegetationsentwicklung im Brachland zu, wo sich die bisher vorliegenden vegetationskundlichen Arbeiten von Büring (1970), Meisel & Von Hübschmann (1973), Von Borstel (1974), Hard (1975) u.a. auf den Vergleich von unterschiedlich lange brachliegenden Flächen auf gleichen Standorten stützen. Vielfach konnte jedoch nachgewiesen werden, daß aus dem räumlichen Nebeneinander nicht unbedingt auf ein zeitliches Nacheinander geschlossen werden darf. Wenn die zuverlässigste Methode der Sukzessionsforschung, nämlich die unmittelbare Beobachtung von Dauerflächen, trotzdem nur selten angewendet wird, so liegt dies in erster Linie daran, daß die meisten Sukzessionen viele Jahre oder gar Jahrzehnte dauern, bis ein relativ stabiles Endstadium und damit ein mehr oder weniger gesichertes Ergebnis erreicht wird.

SUKZESSIONSVERSUCH

Neuer Botanischer Garten Göttingen



0 10 20 m



Vorbehandlung:
(1966)

- IA Fräsen (Frühjahr)
- IB Fräsen (Sommer)
- IC Mähen (Herbst)
- ID Kontrolle
- IE Kontrolle (Sterilisation 1969)
- IF Schattieren, 3-4%
- IG Schattieren, 1-2%

IV Pflügen

- IVA 1mal Mähen (Frühjahr)
- IVB 1mal Mähen (Herbst)
- IVC 2mal Mähen
- IVD 4mal Mähen
- IVE 8mal Mähen
- A-E Durch Mahd entzogene Nährstoffe werden nicht ersetzt

V Pflügen

- VA 1mal Mähen (Frühjahr)
- VB 1mal Mähen (Herbst)
- VC 2mal Mähen
- VD 4mal Mähen
- VE 8mal Mähen
- A-E NPK-Entzug wird ab 1970 durch Düngung ersetzt

Abb. 1. Gliederung der Versuchsanlage.

2. Versuchsanlage und Untersuchungsmethoden

1968 wurde im Neuen Botanischen Garten der Universität Göttingen auf einem ehemaligen Acker mit einem tiefgründigen, kalkhaltigen Auelehm ein entsprechender Dauerflächenversuch angelegt. Dabei ging es einmal um die Frage, wie die ungestörte Vegetationsentwicklung abläuft, wenn keinerlei Samen und Pflanzenteile im Boden enthalten sind. Zu diesem Zweck wurde auf einer Fläche von 1000 m² (Block I) der gesamte Boden bis in 30 cm Tiefe ausgehoben und hitzesterilisiert (Abb. 1). Neben dem angestrebtem Ziel, alle lebenden Pflanzenteile abzutöten, wurde dabei auch der Oberboden gründlich durchmischt. Ein zweiter Block (800 m²) wurde mit dem flüssigen Herbizid Trapex behandelt, während die Blöcke III-V im Frühsommer 1968 lediglich etwa 20 cm tief umgepflügt wurden und so einer normalen Ackerschwarzbrache entsprachen.

Ab 1969 wurden die Blöcke in Streifen von 5 m-Breite unterteilt und seitdem einer sich jährlich wiederholenden Behandlung unterzogen, um zu klären, inwieweit sie die Sukzession abwandeln und Ersatzgesellschaften anstelle der natürlichen Schlußgesellschaft entstehen lassen.

IA, IIA und IIIA werden im Frühjahr gefräst, d.h. etwa 20 cm tief fein gepflügt. IB, IIB und IIIB werden im Sommer gefräst. IC, IIC und IIIC werden im Herbst gemulcht, d.h. das oberirdische Pflanzenmaterial wird abgemäht und verbleibt als Streu auf den Streifen. ID, IID und IIID (insgesamt 450 m²) blieben seit 1968 unberührt und dienen als Kontrollflächen.

Block IV und V wurden ebenfalls in 5 m-Streifen aufgeteilt, die seit 1969 wie folgt behandelt wurden:

IVA und VA Mahd im Frühjahr

IVB und VB Mahd im Herbst

IVC und VC 2malige Mahd

IVD und VD 4malige Mahd

IVE und VE 8malige Mahd.

Die abgemähten Pflanzenteile werden von den Flächen entfernt, ihr Trockengewicht und ihre Nährstoffgehalte bestimmt. Von den dabei entzogenen Nährstoffen werden Stickstoff, Phosphor und Kalium jedoch nur in Block V seit 1970 durch eine anschließende mineralische Düngung in voller Höhe wieder ersetzt.

Seit 1968 wurden von jeder der 2–3 Parzellen pro Streifen 2–3 Vegetationsaufnahmen pro Vegetationsperiode erstellt. Dies geschah in Anlehnung an Braun-Blanquet (1964) durch Schätzung des Deckungsgrads in Prozent. In Tab. 1 und in den Abb. 2–8 sind jeweils die Jahresmittelwerte angegeben. Näheres zur vegetationskundlichen Untersuchungsmethode bei Schmidt (1976).

3. Untersuchungsergebnisse

Die Darstellung der Untersuchungsergebnisse soll sich hier auf zwei Punkte konzentrieren:

1. Wie verlief die Vegetationsentwicklung von 1968 bis 1976 auf den Kontrollflächen ID, IID und IIID (auf die Entwicklung der Flächen IE-IG und IIE, die

Tab. 1: Veränderung der Vegetation auf den Kontrollstreifen des Sukzessionsversuchs. Angegeben ist der mittlere Deckungsgrad aller aufgenommenen Parzellen in Prozent sowie die kleinste signifikante Differenz zwischen den Jahresmittelwerten. Nomenklatur der Arten nach EHRENDORFER (1973).

Vegetationsperiode Jahr	0. 1968	1. 1969	2. 1970	3. 1971	4. 1972	5. 1973	6. 1974	7. 1975	8. 1976	Kleinste signifikante Differenz P (%)	
Strauchschicht, Deckung (%)	-	-	-	-	-	1.7	5.5	10.8	20.9		
Krautschicht, Deckung (%)	15.3	35.8	53.3	61.7	86.0	85.3	90.3	92.9	91.6		
Moosschicht, Deckung (%)	0.7	7.2	37.2	52.0	26.9	4.2	1.0	0.8	14.6		
Artenzahl, Phanerogamen	35	70	81	81	92	96	104	90	86	10	1
<u>Deckungsgradmaximum 1968</u>											
<i>Thlaspi arvense</i>	0.3	+								0.2	0.4
<i>Sherardia arvensis</i>	1.0	+		+	+					0.4	0.7
<i>Veronica persica</i>	0.6	+	0.1	+						0.3	0.5
<i>Stellaria media</i>	2.3	1.3	1.0		+					1.6	2.7
<i>Sinapis arvensis</i>	0.6	0.6	0.2	0.1	+					0.6	1.0
<i>Viola arvensis</i>	2.0	1.7	1.0	0.6	0.3	+	+			1.8	3.0
<u>Deckungsgradmaximum 1969</u>											
<i>Chenopodium album</i>	0.3	0.9	0.2		+	+				0.8	1.3
<i>Senecio vulgaris</i>	0.7	1.4	0.9	0.8						0.7	1.1
<i>Sonchus asper</i>	0.4	1.2	0.8	0.6	+	+				0.6	1.0
<i>Papaver rhoeas</i>	2.2	10.6	2.3	0.3	0.3					8.6	14.3
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	0.6	2.4	0.7	0.5	0.3					1.7	2.9
<i>Polygonum persicaria</i>	+	0.2	+							0.1	0.1
<i>Silene noctiflora</i>		0.3	+							0.2	0.4
<i>Euphorbia helioscopia</i>	+	0.1	+		+					0.1	0.1
<i>Polygonum aviculare</i>		0.3	+	+	+					0.2	0.3
<i>Fallopia convolvulus</i>	+	0.7	0.1							0.2	0.3
<i>Chaenarrhinum minus</i>	+	0.6	0.3			+				0.4	0.7
<i>Aethusa cynapium</i>	+	0.4	0.1	+	+	+				0.2	0.3
<i>Atriplex patula</i>		0.7	0.3	+						0.5	0.9
<i>Anagallis arvensis</i>		0.4	0.2	+	+					0.2	0.3
<i>Plantago major</i>	+	0.6	0.6	0.4	0.3	0.1	+	0.1	+	0.4	0.7
<u>Deckungsgradmaximum 1970</u>											
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	1.9	1.4	2.2	0.1	+					1.7	2.8
<i>Veronica polita</i>		0.1	0.2	+	+					0.1	0.2
<i>Matricaria discoidea</i>		0.1	0.2	+	+					0.1	0.2
<i>Sonchus oleraceus</i>	+	0.2	0.4	0.4						0.3	0.5
<i>Coryza canadensis</i>		0.3	11.3	1.3	1.1	+				3.0	5.0
<i>Poa annua</i>		0.3	1.1	0.6	0.3	0.3	0.1			0.5	0.8
<i>Galium aparine</i>		0.8	2.7	0.8	1.7	0.2	0.4	0.1		2.2	3.6
<i>Rumex crispus</i>		0.2	0.8	0.5	0.1	0.1	0.1	0.1		0.8	1.3
<i>Stachys palustris</i>	+	0.2	0.3	0.2	0.2	0.2	0.2	0.1	0.2	0.3	0.5
<i>Lamium amplexicaule</i>	+	+	0.1							0.1	0.1
<i>Matricaria chamomilla</i>			0.1							0.1	0.1
<i>Trifolium hybridum</i>			0.1			+	+		+	0.1	0.1
<i>Lactuca serriola</i>		+	1.7	1.3	0.6					1.0	1.6
<i>Impatiens parviflora</i>		+	0.2	0.2	0.1	+	+			0.3	0.4
<i>Veronica hederifolia</i>		+	0.2	0.1		0.1	+			0.2	0.3
<i>Trifolium pratense</i>		+	0.3		+	0.1	+	+	+	0.3	0.5
<i>Apera spica-venti</i>		+	0.7		0.2		0.1			0.6	1.0
<i>Valeriana officinalis</i>	+	+	0.2	+	+				0.1	0.1	0.2
<u>Deckungsgradmaximum 1971</u>											
<i>Tripleurospermum inodorum</i>		0.4	0.8	1.2	0.3	0.1	0.1			0.6	1.0
<i>Epilobium hirsutum</i>			0.2	0.8	0.6	0.8	0.4	0.3		0.5	0.9
<i>Erigeron acris</i>				0.1				+	+	0.1	0.1
<u>Deckungsgradmaximum 1972</u>											
<i>Myosotis arvensis</i>	0.3	0.8	0.6	0.6	1.3	0.1	0.1	+	+	0.8	1.3
<i>Epilobium tetragonum</i>	0.1	0.5	0.9	6.3	7.8	1.0	1.1	0.9	0.1	1.4	2.3
<i>Cirsium arvense</i>	0.6	1.5	3.4	5.0	5.3	1.8	1.6	1.3	1.0	2.4	4.1
<i>Epilobium parviflorum</i>		0.1	0.8	4.0	6.4	1.3	0.6	0.6	0.1	0.6	1.0
<i>Epilobium angustifolium</i>		0.2	1.9	3.1	4.4	4.1	3.0	2.4	3.5	3.5	5.9
<i>Epilobium adenocaulon</i>		+	1.3	4.1	5.2	2.8	1.7	1.7	+	1.7	2.8
<i>Cirsium vulgare</i>		+	0.8	0.9	1.0	0.1	0.4	0.4	0.2	0.8	1.3
<i>Cerastium holosteoides</i>			+	0.3	0.4	0.3	0.2	0.1	+	0.4	0.6
<i>Sonchus arvensis</i>				+	0.3	0.1	0.1			0.3	0.4

Tab. 1: Fortsetzung.

Vegetationsperiode Jahr	0. 1968	1. 1969	2. 1970	3. 1971	4. 1972	5. 1973	6. 1974	7. 1975	8. 1976	P(%) 10 1	
Deckungsgradmaximum 1973											
Tussilago farfara	0.6	2.2	4.1	8.0	12.0	15.3	14.4	14.7	11.6	6.0	10.0
Taraxacum officinale	+	0.7	1.9	5.6	9.4	11.9	10.0	7.6	4.9	5.5	9.2
Equisetum arvense	+	0.3	0.3	0.4	0.4	0.5	0.3	0.5	0.5	0.4	0.7
Bromus arvensis		+	0.1		0.1	0.2				0.2	0.3
Crepis capillaris				0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	+	0.2	0.4
Deckungsgradmaximum 1974											
Poa trivialis	0.6	0.1	1.3	2.5	6.8	13.9	14.6	7.3	3.7	4.0	6.6
Agropyron repens	+	0.1	0.2	0.4	0.9	0.7	1.3	1.3	0.6	1.9	3.1
Senecio jacobaea		+	+	0.1	0.1	0.3	0.4	0.4	0.3	0.4	0.7
Hypericum hirsutum						+	0.1	+		0.1	0.1
Luzula luzuloides						+	0.1	+	+	0.1	0.1
Hieracium sylvaticum				+	+	+	0.1	0.1	+	0.1	0.1
Acer platanoides S, K		+	+	+	+	+	0.2	0.1	0.2	0.1	0.2
Festuca ovina						+	0.1	+	0.1	0.1	0.1
Poa compressa							0.2	0.2	0.2	0.3	0.5
Deckungsgradmaximum 1975											
Ranunculus repens	+	0.1	0.3	0.4	0.7	0.7	0.7	1.0	0.3	1.3	2.2
Epilobium montanum			+		0.8	0.6	0.7	0.9	+	0.9	1.4
Pastinaca sativa				+	0.1	0.3	0.5	0.8	0.2	0.8	1.3
Torilis japonica						0.1	0.1	0.4	+	0.3	0.5
Leucanthemum vulgare				+	+	+	0.1	0.2	0.2	0.3	0.4
Populus tremula S, K								0.2	0.2	0.2	0.4
Deckungsgradmaximum 1976											
Solidago canadensis	0.3	2.3	3.5	6.7	10.1	12.8	16.4	19.0		4.5	7.4
Salix caprea S, K	0.1	0.2	0.7	0.6	1.6	4.1	5.5	12.6		6.1	10.2
Fraxinus excelsior S, K	0.4	0.6	0.9	2.0	1.0	2.0	3.4	5.2		2.6	4.2
Betula pendula S, K	0.1	0.1	0.3	0.3	0.4	0.9	2.1	2.8		1.9	3.1
Agrostis stolonifera	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.2	0.3	0.6		0.4	0.7
Achillea millefolium	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.3	0.4		0.5	0.8
Picris hieracioides	+	0.1	2.0	5.1	11.5	13.6	15.1	15.2		3.9	6.5
Dactylis glomerata	+	0.1	0.1	0.1	0.3	0.5	1.6	2.2		1.1	1.9
Clematis vitalba S, K	+	0.1	0.1	0.4	0.5	0.6	1.4	1.8		1.1	1.8
Phleum pratense	+	0.1	0.1	0.1	0.2	0.3	0.5	0.6		0.4	0.6
Calamagrostis epigejos			0.4	0.3	1.0	3.3	5.8	10.3		9.2	15.2
Poa pratensis		+	0.4	0.2	0.4	0.6	0.7	1.1		0.6	1.0
Crepis biennis		+	+	0.1	0.5	0.3	0.4	1.0		0.6	1.1
Fragaria vesca			+	0.1	0.1	0.2	0.4	0.7		0.4	0.7
Solidago gigantea			+	0.1	0.2	0.4	0.6	0.9		0.5	0.8
Arrhenatherum elatius				0.1	0.1	0.5	1.3	1.8		1.5	2.5
Rosa cf. canina S, K				0.1	0.2	0.1	0.5	1.2		0.6	1.0
Geum urbanum		+	+	+	0.1	0.1	0.1	0.4		0.2	0.4
Trifolium dubium		+	+	+	0.1	0.1	0.1	0.2		0.1	0.2
Rubus fruticosus S, K			+	+	0.1	0.2	0.6	2.0		1.6	2.7
Daucus carota			+	+	0.1	0.5	0.7	1.0		0.6	0.9
Clinopodium vulgare			+	+	0.1	0.1	0.1	0.5		0.4	0.7
Hypericum perforatum					0.1	0.1	0.1	0.2		0.2	0.3
Poa palustris						0.1	+	0.3		0.1	0.1
Brachypodium pinnatum					+	+	0.1	0.4	1.3	1.1	1.8
Cornus sanguinea S, K					+	+	0.1	0.2	0.5	0.1	0.2
Euphrasia rostkoviana						0.1	0.6	1.0		1.0	1.6
Prunus spinosa K					+		+	0.1		0.1	0.1
Deschampsia cespitosa						+	+	0.1		0.1	0.1
Frunella vulgaris						+	+	0.1		0.1	0.1
Salix spec. S, K							+	0.1		0.1	0.1
Übrige Arten (nur mit + notiert)	4	6	10	11	15	24	30	24	22		

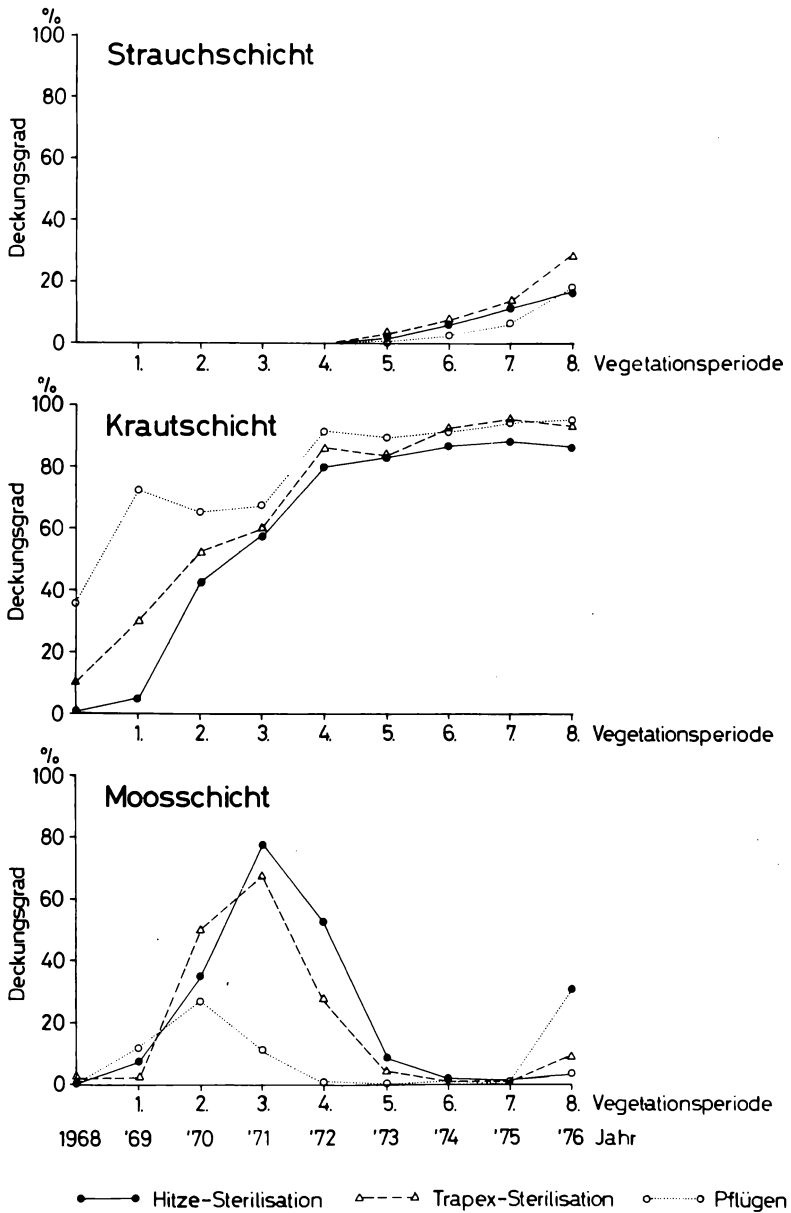


Abb. 2. Veränderungen des Deckungsgrads von Strauch-, Kraut- und Mooschicht auf den Kontrollstreifen.

für besondere Fragestellungen angelegt waren, soll hier nicht eingegangen werden)?

2. Welches ökologische und dynamische Verhalten zeigten einzelne Pflanzenarten unter dem Einfluß verschiedener Behandlungsmaßnahmen?

3.1. *Ungestörte Sukzession auf den Kontrollflächen*

3.1.1. Veränderungen im Deckungsgrad

Bereits im Oktober 1968 — d.h. vier Monate nach Versuchsbeginn — zeigte sich, daß die rascheste Wiederbesiedlung mit Phanerogamen auf der nur durch Pflügen vorbehandelten Fläche erfolgen würde, wo sich bei Versuchsbeginn noch viele lebende Pflanzenteile und Samen im Boden befanden (Abb. 2). Am langsamsten schloß sich die Pflanzendecke auf der hitzesterilisierten Fläche, weil hier alle Sporen, Samen und Früchte von außen herangetragen werden mußten. Der trapexsterilisierte Block nahm eine mittlere Stellung ein; wie die floristische Analyse ergab (Tab. 1), war es mit Hilfe des Herbizids nicht gelungen, alle „Wurzelunkräuter“ abzutöten. Ab 1973 waren die Deckungsgrade der Krautschicht soweit angeglichen, daß ein Einfluß der Vorbehandlung nicht mehr statistisch zu sichern war.

Geht man davon aus, daß die Hitzesterilisation die geeignetste Maßnahme ist, um eine Sukzession vom Startpunkt Null an zu studieren, so erfolgte in den ersten drei bis vier Vegetationsperioden eine stürmische, fast linear ansteigende Besiedlung des freien Raumes bis zum Erreichen der 80%-Marke. Bei den danach zu beobachtenden Veränderungen scheint es sich dagegen um Fluktuationen quasi-stabiler Dauerstadien zu handeln, wie sie auch von anderen Autoren (Büring 1970; Stählin, Stählin & Schäfer 1972, 1973; Meisel & Von Hübschmann 1973; Von Borstel 1974; Hard 1975) für ältere Ackerbrachen beschrieben wurden. Die geringen Veränderungen im Deckungsgrad seit der vierten Vegetationsperiode legen außerdem den Gedanken nahe, daß jetzt und in Zukunft vor allem die Konkurrenz zwischen den beteiligten Arten über ihren weiteren Verbleib im Pflanzenbestand entscheidet. Konkurrenzschwache Arten mit niedrigem Bauwert (im Sinne von Braun-Blanquet 1964), aber rascher Entwicklungsdauer, die zu Beginn des Versuchs den zur Verfügung stehenden freien Raum sofort nutzen konnten, finden nach dem Dichtsluß der Pflanzendecke keine Ansiedlungsmöglichkeiten mehr.

Eine Strauchschicht (d.h. ein Bestand von Holzgewächsen mit mehr als 0,5 m Höhe) wurde erstmals in der fünften Vegetationsperiode (1973) beobachtet und erreichte 1976 bei Höhen bis zu 4 m einen Deckungsgrad zwischen 15 und 30%. Im Gegensatz zur Strauch- und Krautschicht nahm der Deckungsgrad der Mooschicht einen glockenförmigen Kurvenverlauf mit einem signifikanten Maximum in der zweiten und dritten Vegetationsperiode (Abb. 2). Danach nahmen die Kryptogamen rasch wieder ab, vermutlich weil die inzwischen dichter geschlossene Krautschicht zu wenig Licht für die Moosrasen durchließ. Dafür sprechen sowohl die Unterschiede auf Grund der getroffenen Vorbehandlungsmaßnahmen als auch die Beobachtung aus dem extremen Trockenjahr 1976, in dem die

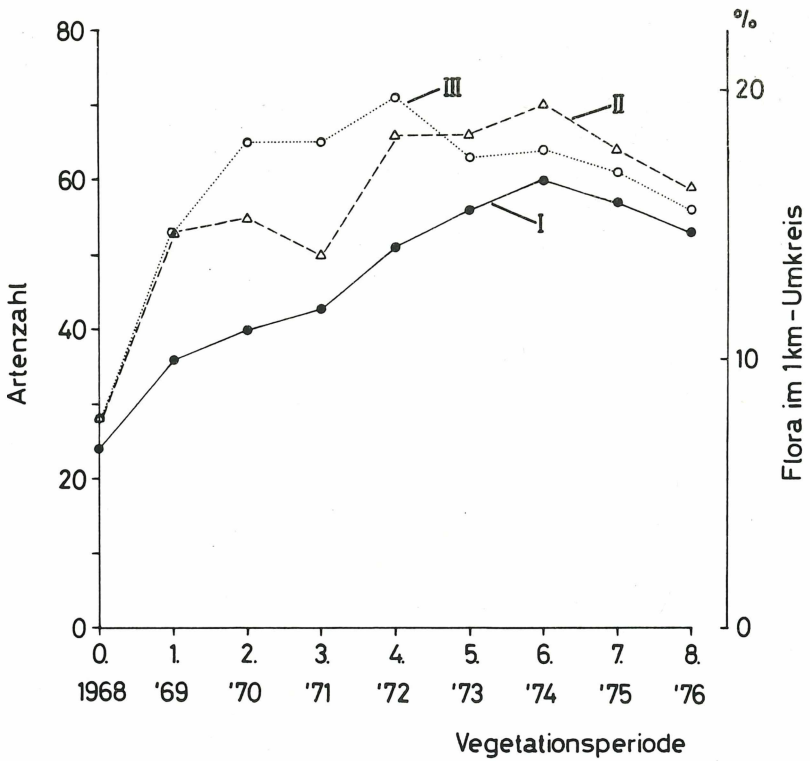


Abb. 3. Veränderung der Artenzahlen (Phanerogamen) auf den Kontrollstreifen. I = Hitze-Sterilisation; II = Trapex-Sterilisation; III = Pflügen.

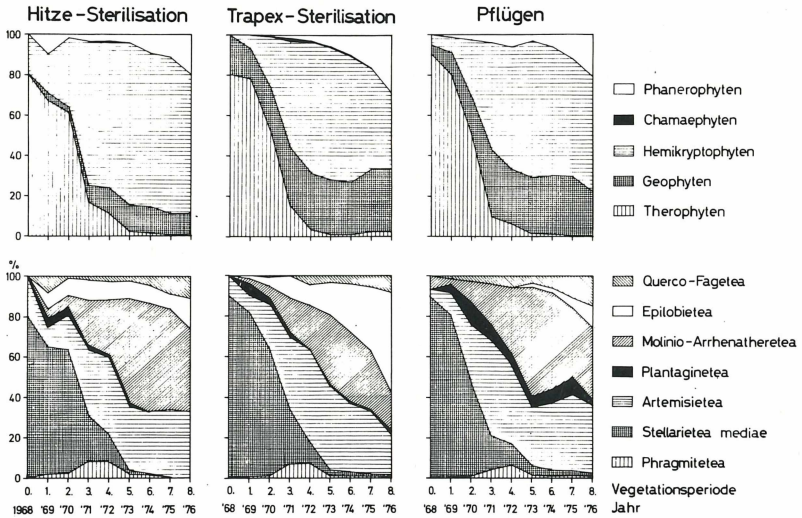


Abb. 4. Veränderungen im Deckungsgradanteil physiognomisch und pflanzensoziologisch gefäster Artengruppen auf den Kontrollstreifen.

hochwüchsigen Gräser und Stauden stärker geschädigt wurden, während sich die Moose durch den höheren Lichtgenuß am Boden wieder stärker ausbreiteten.

Diese Gegenüberstellung zeigt, daß die Kryptogamen bei der Wiederbesiedlung der ehemaligen Ackerfläche nicht vor den in der Evolution höher gestellten Phanerogamen, sondern gleichzeitig mit ihnen erscheinen und bei einem raschen Aufbau der Krautschicht bald an Bedeutung verlieren. Dies trifft für alle progressiven Sekundärsukzessionen zu, aber auch für eine Reihe von Erstbesiedlungen, soweit der Boden geringe Spuren von Feinerde enthält (vergl. u. a. Zusammenstellungen bei Braun-Blanquet 1964, Knapp 1974).

3.1.2. Veränderung der Artenzahlen

Artenreichtum und Artenwechsel sind von jeher wichtige Merkmale bei der Beschreibung von Vegetationsentwicklungen gewesen. Die jährlichen Veränderungen der Artenzahlen zeigen sowohl für die Kontrollstreifen getrennt (Fig. 3) als auch für die gesamte Fläche (Tab. 1) in den ersten drei Jahren einen raschen Anstieg, der sich beim hitzesterilisierten Streifen ID sogar bis zur sechsten Vegetationsperiode fortsetzt. Seit 1975 nahmen die Artenzahlen dagegen wieder ab, eine Beobachtung, die auch Lehmann (1972), Von Borstel (1974) und Bråkenhielm (1975) beim Vergleich verschieden alter Acker- und Weinbergbrachen machten, während (Büring (1970) und Meisel & Von Hübschmann (1973) demgegenüber eine Zunahme der Artenzahlen mit der seit der Auflassung verstrichenen Zeit feststellten.

Eine genaue Aufnahme der Flora im 1-km-Umkreis der Versuchsflächen ergab 1968/69 362 höhere Pflanzenarten. Dies bedeutet, daß 1974, dem Zeitpunkt der höchsten Artenzahlen (104 Arten auf 450 m²), 28,7% dieser Flora auch auf den Kontrollflächen zu finden war. Faßt man den gesamten Versuchszeitraum von 1968 bis 1976 zusammen, so wurden hier 153 Arten (= 42%) notiert. Dies beweist die hohe Aufnahmebereitschaft und floristische Diversität der Ackerbrachen. Diversität ist jedoch nicht unbedingt ein Zeichen für große Stabilität, am wenigsten beim Ablauf einer Sukzession. Da die mittlere Artenzahl nur zwischen 50 und 70 pro Vegetationsperiode lag, hat auch ein intensiver Artenwechsel stattgefunden (Tab. 1).

3.1.3. Verschiebungen in der Artenkombination

Etwa die Hälfte aller bisher auf den Kontrollstreifen angetroffenen Arten besaß (meist sehr niedrige) Deckungsgrade, bei denen sich eine jährliche Änderung nicht statistisch sichern ließ. Von den übrigen rund 70 Arten dominierten im Herbst 1968 weitverbreitete Ackerunkräuter wie (Tab. 1)

Capsella bursa-pastoris

Papaver rhoeas

Sherardia arvensis

Sinapis arvensis

Stellaria media

Thlaspi arvense

Veronica persica

Viola arvensis.

Einige Arten zeigten bereits 1969 eine Abnahme im Deckungsgrad, die sich wegen des geringen Datenmaterials aus dem Jahre 1968 aber nicht sichern

ließ. Sie sind daher in der umfangreichen Liste von Therophyten aus Ackerunkraut- und Trittrasengesellschaften enthalten, die die erste volle Vegetationsperiode (1969) kennzeichnet (Tab. 1). Dabei fiel auf den durch Pflügen vorbehandelten Streifen besonders der hochwüchsige Klatschmohn (*Papaver rhoeas*) auf, während sich auf den hitze- und trapexsterilisierten Streifen besonders *Sonchus asper* und *Chenopodium album* hervorhoben, unter denen sich die anderen Arten häufig fleckig gruppierten. Im Gegensatz zur ersten Vegetationsperiode wurde 1970 der Aspekt recht einheitlich von *Conyza canadensis* beherrscht. Neben diesem meist zweijährigen Therophyten überwogen bereits langlebige Geophyten und Hemikryptophyten. Sie leiteten bereits zu dem Abschnitt über, in dem die Rolle der Ausdauernden unumstritten ist. Von der 3.-8. Vegetationsperiode änderte sich die Gruppe der dominierenden Arten kaum noch. Compositen wie

Cirsium arvense

Taraxacum officinale

Picris hieracioides

Tussilago farfara,

Solidago canadensis

Epilobium-Arten (*E. adenocaulon*, *E. angustifolium*, *E. tetragonum*) sowie *Poa trivialis* als rasenbildendes Untergras waren jetzt am Aufbau des Pflanzenbestandes maßgeblich beteiligt. Dabei besaßen *Epilobium adenocaulon*, *Epilobium tetragonum* und *Cirsium arvense* in der 3. und 4. Vegetationsperiode ihren maximalen Deckungsgradanteil, um danach wieder stärker zurückzutreten, während *Picris hieracioides* und *Solidago canadensis* erst gegen Ende des Untersuchungszeitraumes besonders ins Auge fielen. In der geschilderten Kombination dieser vorherrschenden Arten bieten die Kontrollstreifen seit 1971 einen Frühjahrsaspekt mit *Tussilago farfara* und *Taraxacum officinale* als auffälligsten Arten. Im Spätsommer und Herbst treten dann die hohen *Epilobium*-Arten, *Picris hieracioides* und *Solidago canadensis* hervor. Diese 1-1.5 m hohe Krautschicht wird seit 1972 stellenweise von einer Strauchschicht überragt, die im wesentlichen aus *Betula pendula*, *Fraxinus excelsior* und *Salix caprea* zusammengesetzt ist.

3.1.4. Verschiebungen im Anteil der Lebensformen

Sehr übersichtlich läßt sich der Vegetationswechsel nach der Kombination der Lebensformen gliedern (Abb.4). Bis zur 5. Vegetationsperiode stellte sich die Sukzession weitgehend als ein Wettbewerb zwischen Therophyten und Hemikryptophyten dar. Im Oktober 1968 betrug der prozentuale Anteil der Einjährigen 80-90% am Gesamtdeckungsgrad, danach (1969-1971) war ein rasches Absinken zu beobachten. Gleichzeitig nahm der Anteil der Hemikryptophyten zu und schwankte von 1972 bis 1974 zwischen 50 und 70%. In der 7. (1975) und 8. (1976) Vegetationsperiode verringerte sich aber auch ihr Anteil wieder – in erster Linie auf Kosten der Phanerophyten, die eine üppige Strauchschicht zu entwickeln begannen (Abb. 2). Die Geophyten zeigten eine deutliche Beziehung zur Vorbehandlungsmaßnahme: auf den trapexsterilisierten und gepflügten Streifen stieg ihr Anteil am Gesamtdeckungsgrad rasch auf etwa 30%, während er auf den hitzesterilisierten Flächen in den ersten drei bis vier Vegetationsperioden weniger als 5%, danach etwa 10% betrug. Dieser

STELLARIA MEDIA

	K			MU			MH		MF		M2		M4		M8		FF			FS		
	I D	II D	III D	I C	II C	III C	IV B	V B	IV A	V A	IV C	V C	IV D	V D	IV E	V E	I A	II A	III A	I B	II B	III B
1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.

CONYZA CANADENSIS

	K			MU			MH		MF		M2		M4		M8		FF			FS		
	I D	II D	III D	I C	II C	III C	IV B	V B	IV A	V A	IV C	V C	IV D	V D	IV E	V E	I A	II A	III A	I B	II B	III B
1.
2.	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
3.
4.
5.
6.
7.
8.

SENECIO VULGARIS

	K			MU			MH		MF		M2		M4		M8		FF			FS		
	I D	II D	III D	I C	II C	III C	IV B	V B	IV A	V A	IV C	V C	IV D	V D	IV E	V E	I A	II A	III A	I B	II B	III B
1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.

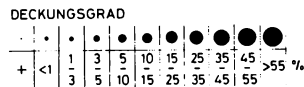


Abb. 5. Veränderungen des Deckungsgrads von *Stellaria media*, *Conyza canadensis* und *Senecio vulgaris* von 1969 bis 1976 auf den verschieden behandelten Streifen des Sukzessionsversuchs. Sicherung der Mittelwertdifferenzen mit Hilfe der Varianzanalyse und des DUNCAN-Tests ($P \leq 10\%$). Waagrecht durch einen Strich verbundene Versuchsstreifen (Behandlungsmaßnahmen) unterscheiden sich in ihren Mittelwerten nicht signifikant. Das gleiche gilt für senkrecht verbundene Vegetationsperioden. Die Anordnung der Striche erfolgte nach der absoluten Höhe der Mittelwerte.

EPILOBIUM ADENOCAULON

	K			MU			MH		MF		M2		M4		M8		FF			FS		
	I D	II D	III D	I C	II C	III C	IV B	V B	IV A	V A	IV C	V C	IV D	V D	IV E	V E	I A	II A	III A	I B	II B	III B
1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.

SOLIDAGO CANADENSIS

	K			MU			MH		MF		M2		M4		M8		FF			FS		
	I D	II D	III D	I C	II C	III C	IV B	V B	IV A	V A	IV C	V C	IV D	V D	IV E	V E	I A	II A	III A	I B	II B	III B
1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.

SALIX CAPREA

	K			MU			MH		MF		M2		M4		M8		FF			FS		
	I D	II D	III D	I C	II C	III C	IV B	V B	IV A	V A	IV C	V C	IV D	V D	IV E	V E	I A	II A	III A	I B	II B	III B
1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.

DECKUNGSGRAD

.
+	<1	1-3	3-5	5-10	10-15	15-25	25-35	35-45	>55%

Abb. 7. Veränderungen des Deckungsgrads von *Epilobium adenocaulon*, *Solidago canadensis* und *Salix caprea* von 1969 bis 1976 auf den verschieden behandelten Streifen des Sukzessionsversuchs (vergl. Fig. 1 und 5).

Unterschied ist darauf zurückzuführen, daß die Geophyten, deren Vermehrung und Ausbreitung nahezu ausschließlich vegetativ aus Wurzelknospen und Rhizomen erfolgt, in Block I durch die Hitzesterilisation vernichtet worden waren. Trapexsterilisation und Pflügen als Vorbehandlung hatten den ursprünglich vorhandenen Geophytenbestand dagegen nur wenig negativ beeinflußt oder sogar gefördert (Pflügen!).

3.1.5. Verschiebungen im Anteil der soziologischen Artengruppen

Gliedert man die untersuchte Brachland-Sukzession nicht nach physiognomisch, sondern nach pflanzensoziologisch gefaßten Artengruppen (Abb. 4), so waren im Herbst 1968 Vertreter von nur drei Klassen aufgelaufen: Stellarietea mediae, Artemisetea und Molinio-Arrhenatheretea. Ähnlich wie bei den Lebensformen die Therophyten, dominieren hier die Ackerunkräuter in den ersten beiden Vegetationsperioden. In der 3. und 4. Vegetationsperiode gewannen Vertreter aus Artemisetea-Gesellschaften an Gewicht, während in der 5. und 6. Vegetationsperiode Arten des Wirtschaftsgrünlandes (rund 2/3 entfällt davon auf Arrhenatheretalia-Arten) den höchsten Deckungsgradanteil erreichten. Arten der Kahlschlagfluren (*Epilobietea angustifolii*) sowie der Wälder (*Quercetea robori-petraeae*, *Quercu-Fagetea*) traten dagegen erst in den letzten beiden Jahren stärker in den Vordergrund.

Schon diese Aufzählung der Klassencharakterarten unterstreicht die pflanzensoziologische Vielfalt der Ackerbrachen im ersten Jahrzehnt ihrer Entwicklung. Untergliedert man noch weiter nach Ordnungs-, Verbands- oder gar Assoziationskennarten, so findet man aus allen in der näheren Umgebung vertretenen Pflanzengesellschaften Vertreter, die hier in einem Pflanzenbestand heranwachsen (Schmidt 1976). Die vielfach vermutete Reduktion an pflanzensoziologischer Diversität – gemessen an der Verschiedenheit der anwesenden Kennarten – ist bisher ausgeblieben (Meisel & Bürger 1972, Stählin, Stählin & Schäfer 1972, 1973, Hard, 1975). Außerdem ist noch darauf hinzuweisen, daß die soziologische Vielfalt innerhalb einer Aufnahmefläche im Landschaftsgefüge noch dadurch erweitert wird, daß die „Verbrachung“ unter natürlichen Bedingungen zeitlich und räumlich sehr verschieden ablaufen kann. Die mosaikartige Verteilung der Arten in Herden und Flecken, die im Sukzessionsversuch besonders für *Epilobietea angustifolii*-Arten zutrifft, läßt sich im größeren Maßstab auch in brachlandreichen Gemeinden beobachten, wo je nach den historischen und standörtlichen Voraussetzungen, nach dem Zeitpunkt der Auflassung und nach den in der Nähe vorkommenden Pflanzenarten eine höhere pflanzensoziologische Vielfalt erreicht wird als in einer intensiv genutzten Agrarlandschaft.

3.2. *Ökologisches und dynamisches Verhalten einzelner Pflanzenarten unter dem Einfluß verschiedener Behandlungsmaßnahmen*

Das ökologische Verhalten einer Pflanzenart ist im wesentlichen das Ergebnis eines langjährigen Konkurrenzkampfes zwischen verschiedenen Wettbewerbspartnern. Es unterscheidet sich daher grundsätzlich vom dynamischen Ver-

halten der Arten, wie es bei der Neubesiedlung einer vegetationsfreien Fläche in Erscheinung tritt. Hier bestimmt zunächst der Verbreitungszufall und die Ausbreitungsstrategie, welche Rolle eine Art in der Sukzession spielt. Erst wenn die verschiedenen Partner den freien Raum ausgefüllt haben und in direkten Wettbewerb miteinander treten, beginnt die ökologische Auslese entsprechend den gegebenen Standortverhältnissen.

Von den knapp 250 Arten, die von 1968 bis 1976 auf dem gesamten Versuchsgelände bisher angetroffen wurden, konnte für rund 140 Arten eine statistische Analyse (Varianzanalyse, DUNCAN-Test) durchgeführt werden. Einige repräsentative Beispiele sind in Abb. 5-8 dargestellt. Das ökologische Verhalten der Arten gegenüber den verschiedenen Behandlungsmaßnahmen läßt sich dabei aus dem waagerechten Strichdiagramm ablesen, während die Anordnung der senkrechten Striche Auskunft über das dynamische Verhalten gibt. Je nachdem, welches Verhalten die Wechselbeziehung zwischen beiden entscheidend prägt, lassen sich verschiedene Artengruppen unterscheiden.

Durch eine breite ökologische Amplitude zeichnen sich jene Arten aus, die in einer Phase der Vegetationsentwicklung mehr oder weniger auf allen Versuchsstreifen massiert auftraten (Abb. 5, 6). Annuelle vom Typ des erfolgreichen Erstbesiedlers, der meist sehr effektive Verbreitungsmechanismen besitzt, eine hohe Zahl von Samen bildet und rasch und jederzeit keimen kann, sind *Stellaria media*, *Conyza canadensis* und *Senecio vulgaris* (Abb. 5). Sie waren in den ersten Vegetationsperioden auf allen Versuchsstreifen vorhanden, verschwanden danach rasch wieder und blieben nur dort weiterhin erhalten, wo immer wieder vegetationsfreie Flächen ohne starken Konkurrenzdruck geschaffen wurden, nämlich auf den gefrästen Streifen. Dabei bevorzugten diese Arten entweder frühjahrs- oder sommergefräste Streifen und zeigen dadurch an, daß neben der dynamischen Spezialisierung bereits eine stärkere ökologische Ausrichtung erfolgt ist.

Eine hohe dynamische Potenz zeichnet auch jene Arten aus, die im mittleren Sukzessionsabschnitt auf allen Versuchsstreifen zu finden waren. Ähnlich wie bereits bei *Senecio vulgaris* wurden jedoch auch von *Cirsium arvense*, *Tussilago farfara* und *Poa trivialis* (Abb. 6) bestimmte Behandlungsgruppen besonders bevorzugt. *Cirsium arvense* mit einer maximalen Ausbreitung in der dritten und vierten Vegetationsperiode sowie *Tussilago farfara* in der 4. bis 7. Vegetationsperiode vertrugen eine mehrmalige Mahd im Jahr schlecht, konnten sich aber auf allen übrigen Versuchsstreifen sehr gut behaupten. Ähnlich erfolgreich im Sukzessionsversuch verhielt sich *Poa trivialis*. Allen drei Arten ist gemeinsam, daß sie sich rasch aus Samen ansiedeln können und dann eine schnelle vegetative Ausbreitung einsetzt, die durch eine mechanische Beschädigung sowohl in Form der Mahd als auch des Fräsens nur wenig beeinträchtigt oder sogar gefördert wird.

Überwiegend durch besondere Standortbedingungen oder durch Konkurrenten bestimmt ist das Verhalten jener Arten, die sich nur unter ganz bestimmten Versuchsbedingungen zu entwickeln vermochten und in keiner Phase der Vegetationsentwicklung auf allen Streifen mehr oder weniger gleichmäßig zu finden waren. Es handelt sich also um „ökologisch spezialisierte“ Arten, die sich nur wenig dynamisch verhalten. Allerdings bestehen hier fließende Über-

gänge, die in den dargestellten Beispielen nur angedeutet werden können.

Auf die Kontrollstreifen konzentrierten sich *Epilobium adenocaulon*, *Solidago canadensis* und *Salix caprea* (Abb. 7). Während *Epilobium adenocaulon* die 3. und 4. Vegetationsperiode kennzeichnet, ist *Solidago canadensis* bei etwa gleicher ökologischer Amplitude für das Ende des bisherigen Versuchszeitraums typisch. Für den Phanerophyten *Salix caprea* ist die langsame Jugendentwicklung mit einer hohen Anfälligkeit gegenüber mechanischen Schädigungen charakteristisch.

Eine zunehmende ökologische Spezialisierung bei abnehmendem dynamischen Verhalten läßt sich auch unter dem Einfluß der Mahd erkennen (Abb. 8). Besonders auf den einmal gemähten bzw. gemulchten Streifen, aber auch noch auf den Kontrollstreifen fand sich das lichtliebende *Picris hierac-ioides* besonders reichlich. Der Löwenzahn (*Taraxacum officinale*) verhält sich dagegen auch stark dynamisch und hat die Fähigkeit, sich dank seiner zahlreichen Samen auf offenen Plätzen und in Lücken rasch anzusiedeln. Ein Massenaufreten von *Taraxacum* war vor allem dort möglich, wo durch mehrmalige Mahd alle hochwüchsigen Pflanzen zurückgehalten wurden. Mit seiner dicht dem Boden anliegenden Rosette verliert der Löwenzahn bei jedem Schnitt nur einen geringen Teil seiner assimilierenden Blattfläche, die er unter dem Einfluß einer Düngung sogar noch vergrößern kann. Als typischer ökologischer Spezialist setzte sich der regenerationsfreudige Weißklee (*Trifolium repens*) nur bei mehrfacher Mahd gegenüber den Mitbewerbern durch. Auf Grund der Stickstoff-Eigenversorgung durch die Knöllchenbakterien erhält diese Leguminosenart auf den ungedüngten Streifen einen zusätzlichen Vorteil und steht damit im direkten Gegensatz zum Verbreitungsbild von *Taraxacum officinale*.

Die dargestellten Beispiele beziehen sich nur auf die ersten acht Vegetationsperioden eines Sukzessionsversuchs, der als ein langfristiges Experiment angelegt worden ist. Sicher wird es notwendig sein, an Hand der Beobachtungen und Auswertungen der nachfolgenden Jahre Ergänzungen und gegebenenfalls auch Korrekturen vorzunehmen. Es zeigt sich aber bereits jetzt, wie dynamisches und ökologisches Verhalten einzelner Pflanzenarten zusammenwirken können und sich in ihren vielfältigen Verbindungen auch die Bedeutung der Sukzessionsforschung für die Ökologie widerspiegelt.

Literatur

- Borstel, U.O. von (1974): Untersuchungen zur Vegetationsentwicklung auf ökologisch verschiedenen Grünland- und Ackerbrachen hessischer Mittelgebirge. Diss. Univ. Gießen. 159 S.
- Bräkenhielm, S. (1975): Vegetation dynamics following spruce-planting on arable land and natural pasture. In: Schmidt, W. (red.): Sukzessionsforschung. Ber. Intern. Symp. IVfV Rinteln 1973, 579–598.
- Braun-Blanquet, J. (1964): Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Wien, New York. XIV + 865 S.
- Büiring, H. (1970): Sozialbrache auf Äckern und Wiesen in pflanzensoziologischer und ökologischer Sicht. Diss. Univ. Gießen. 81 S.
- Ehrendorfer, F. (Hrsg.) (1973): Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. Stuttgart. 318 S.

- Hard, G. (1975): Vegetationsdynamik und Verwaldungsprozesse auf den Brachflächen Mitteleuropas. *Die Erde* 106: 243–276.
- Knapp, R. (Hrsg.) (1974): Vegetation dynamics. *Handbook of Vegetation Science* 8: 364 S. The Hague.
- Lehmann, H. (1972): Die Agrarlandschaft in den linken Nebentälern des oberen Mittelrheins und ihr Strukturwandel. *Forsch. z. dtsh. Landesk.* 191: 72 S.
- Meisel, K. & K. Bürger (1972): Auswirkungen veränderter landwirtschaftlicher Nutzung auf Struktur, Bild und Naturhaushalt der Landschaft. *Ber. Landw.* 50: 147–156.
- Meisel, K. & A. Von Hübschmann (1973): Grundzüge der Vegetationsentwicklung auf Brachflächen. *Natur u. Landschaft* 48: 70–74.
- Schmidt, W. (1976): Ungestörte und gelenkte Sukzession auf Brachäckern. Vegetationskundliche und ökologische Ergebnisse eines Dauerversuchs. Habilschr. Univ. Göttingen. 276 S.
- Stählin, A., Stählin, L. & K. Schäfer (1972): Über den Einfluß des Alters der Sozialbrache auf Pflanzenbestand, Boden und Landschaft. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 136: 177–199.
- Stählin, A., Stählin, L. & K. Schäfer (1973): Zur Frage des Eingriffs in die Entwicklung der Pflanzenbestände auf aufgelassenem Kulturland. *Natur u. Landschaft* 48: 63–69.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Wolfgang Schmidt, Lehrstuhl für Geobotanik der Universität Göttingen,
Untere Karspüle 2, D-3400 Göttingen.