

# Muß eine sekundär-progressive Sukzession immer nach bekannten Modellvorstellungen ablaufen? - Gegenbeispiele aus den Bracheversuchen Baden-Württembergs

Karl-Friedrich SCHREIBER

## 1 Einleitung

Es hat sich inzwischen eingebürgert, auch bei langfristig angelegten Untersuchungen, wie sie beim Studium von Sukzessionsentwicklungen auf denselben Flächen nun einmal sein müssen, hypothesengeleitete Modellvorstellungen an die Interpretation von Zwischenergebnissen anzulegen. Dabei wird häufig außer acht gelassen, daß viele "klassische" Modellvorstellungen eher aus Beobachtungen stammen, die aus einem räumlich nebeneinanderliegenden Muster unterschiedlich alter Entwicklungsstadien ein zeitliches Nacheinander konstruiert haben, als daß ihnen tatsächlich lange Beobachtungszeiträume auf denselben Standorten zugrunde liegen. Dieser Mangel hat in der Bundesrepublik unter dem Einfluß von Heinz ELLENBERG Anfang der 70er Jahre (vgl. SCHMIDT 1975) zur Anlage verschiedener Dauerbeobachtungsflächen geführt, in denen seit dieser Zeit die sekundär-progressive Sukzessionsentwicklung beobachtet wird.

## 2 Material und Methoden

Gegenstand dieser Studie sind Grünland-Bracheflächen, die in den verschiedenen, damals sehr zur Verbrachung neigenden Gebieten Baden-Württembergs liegen. Sie weisen damit auch sehr unterschiedliche, aber jeweils repräsentative Standortverhältnisse auf. Seit Anfang der 70er Jahre vorbereitet, hat 1975 das 15 Flächen umfassende, z.T. umfangreiche Versuchsprogramm mit verschiedenen extensiven Pflegemaßnahmen, wie Mulchen in verschiedenen Intervallen, später auch Abräumen des Mulchgutes, extensive Weide mit Rindern, Schafen, Ziegen oder Pferden sowie kontrolliertes Brennen begonnen. Jeder der heute noch 14 Versuchsflächen ist eine seit 1975 ungestörte Sukzessionsparzelle angefügt (vgl. SCHREIBER 1977).

Pflanzenbestandsaufnahmen (nach SCHMIDT et al. 1974), anfangs jährlich, dann in etwa 3-Jahresschritten aufgenommen, Vegetationskartierungen, vor allem solche der Dominanzmuster (vgl. SCHREIBER 1995a,b; SCHREIBER & DIETRICH 1995) und phänologische Beobachtungen (nach DIERSCHKE 1972) bildeten zusammen mit alle 3 Jahre erhobenen Bodenproben für die Analyse

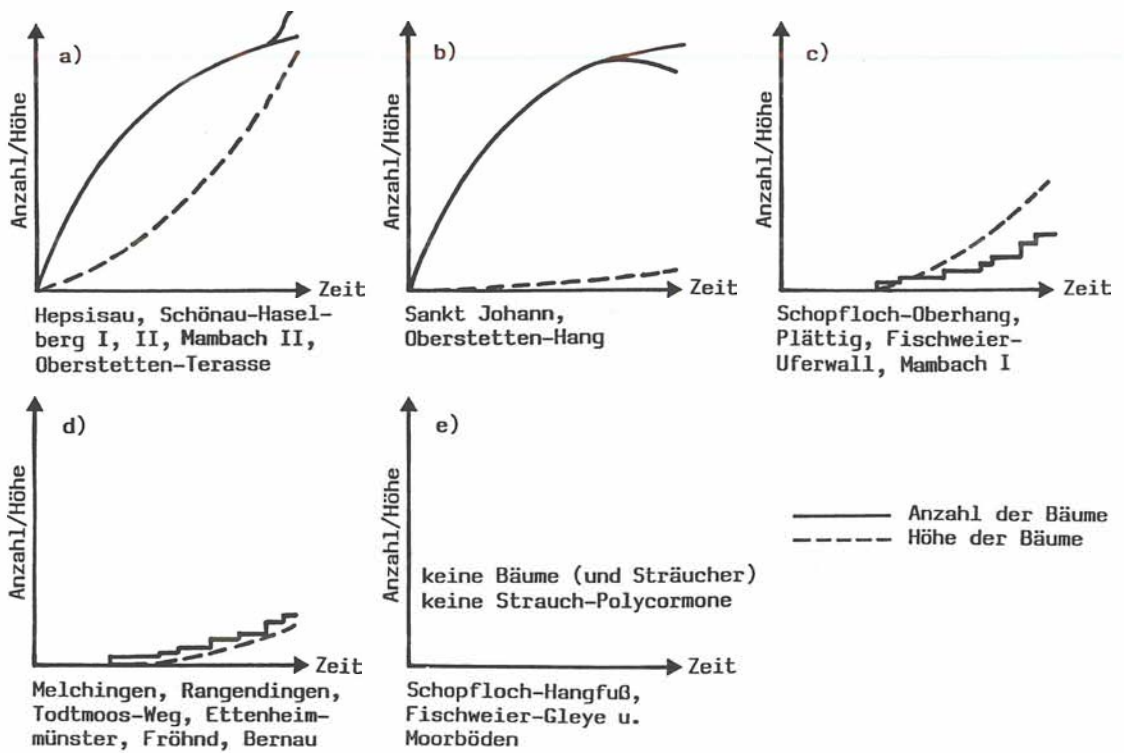
der wichtigsten Bodenparameter das Grundgerüst des "Monitoring" (vgl. SCHIEFER 1981, SCHREIBER & SCHIEFER 1985, SCHREIBER 1987, 1993, 1995a,b, NEITZKE 1991, SCHREIBER & BROLL 1993, 1994)

## 3 Kurzer Überblick über einige Grundzüge der Sukzessionsentwicklung in verschiedenen Bracheversuchen

Auf den verschiedenen Standorten in Baden-Württemberg verlief die Sukzession beinahe erwartungsgemäß sehr unterschiedlich. Aber auch ähnliche Standorte zeigten z.T. völlig entgegengesetzte Sukzessionsentwicklungen (vgl. u.a. SCHIEFER 1981, SCHREIBER & SCHIEFER 1985, NEITZKE 1991, SCHREIBER 1995a,b). Aus Gründen der Übersichtlichkeit werden Gehölz- und Krautschichtentwicklung getrennt vorgestellt.

### 3.1 Gehölzentwicklung

Auf einigen der leistungsfähigsten Standorte - mit einem anfänglichen Grünlandaufwuchs von z.T. >100 dt Trockensubstanz pro Jahr - haben sich bereits im Jahr nach dem Brachfallen in der mehr oder weniger dichten Grasnarbe die ersten Pioniergehölze, nämlich *Fraxinus excelsior* und *Acer pseudoplatanus* angesiedelt und in den Folgejahren durch weitere Ansamung zu einem geschlossenen Bestand entwickelt (vgl. Abb. 1a). In Hepsisau hat der Eschen-Ahornwald bereits eine Höhe von >12 m erreicht (Abb. 2, 4). In der Baumkeimlingsgeneration der letzten Jahre sind bereits Arten der potentiell-natürlichen Waldvegetation vertreten, wie z.B. in Hepsisau (Abb. 3). Auch auf anderen Sukzessionsparzellen lief die Entwicklung mit einer ähnlichen stürmischen Dynamik ab (Abb. 1a). Z.B. auch in der einzigen Ackerbrache auf einer schmalen Bachterasse im Taubergebiet bei Oberstetten, die wir zur Abrundung 1974/1975 in den dortigen Grünlandbracheversuch an ehemaligen, bis vor Versuchsbeginn in Grünlandnutzung befindlichen Weinbergen einbezogen. Diese Ackerbrache entwickelte sich schon nach wenigen Jahren in eine unkrautreiche Glatthaferwiese, in der bereits in den ersten Jahren Eschenkeimlinge Fuß faßten (SCHIE-



**Abbildung 1**

**Typisierung der Baumentwicklung auf den verschiedenen, ungestörten Sukzessionsflächen der Bracheversuche in Baden-Württemberg.** Einige Flächen zeigten ein nahezu invasionsartig rasches und kontinuierlich ansteigendes Aufkommen von Bäumen (a, b), die auf produktiven Standorten einen starken Höhenzuwachs aufwiesen und in jüngster Zeit auf einigen Flächen einen erneuten, kräftigen Keimlingsschub erkennen ließen (a); auf produktionschwachen Standorten wuchsen die Bäume (teilweise auch die Sträucher) sehr langsam und wiesen durch Absterben schließlich größere Verluste als Neuzugänge auf (b). Die Typen a und b könnte man auch als Invasionstypen bezeichnen. Auf anderen Flächen stellten sich die Bäume zögerlich, erst relativ spät und nur episodisch, ein (c, d), auf besseren Standorten mit schnellerem Höhenwachstum (c), auf Ungunststandorten mit nur geringem Zuwachs (d). Einige Flächen blieben aus unterschiedlichen Gründen und mit verschiedenen Standortsbedingungen baumfrei; (c), (d), und (e) können eher als Persistenztypen aufgefaßt werden (nach SCHREIBER 1995b, leicht verändert).

**zu Abbildung 2**

**Karte der Gehölze auf der ungestörten Sukzessionsparzelle in Hepsisau (I).** Aus Gründen der Übersichtlichkeit sind nur Bäume und Sträucher dargestellt mit Höhen über 60 cm. Die größten und ältesten Bäume sind bereits im ersten Jahr nach dem Einrichten der Sukzessionsparzelle 1975 in einer etwa 1,6 m hohen und dichten Glatthaferwiese gekeimt und konnten sich mehr oder weniger ungehindert entwickeln. Der Schlehenpolycormon im Süden der Parzelle ist bereits Ende der 70er Jahre aus dem benachbarten Buchenmischwald eingewandert, während der Polycormon im NW fast 10 Jahre später in die Fläche von außerhalb eindrang.

**zu Abbildung 3**

**Karte der Gehölze auf der ungestörten Sukzessionsparzelle in Hepsisau (II).** In dieser Karte sind alle Gehölze unter 60 cm Höhe eingetragen, die im April/Mai 1995 kartiert wurden. In den meisten Fällen handelt es sich um 1- bis 3-jährige Keimlinge vornehmlich von Eschen und Bergahorn, die in der sehr lockeren Krautschicht und dem sehr lockeren Oberboden gute Keimungsbedingungen fanden und bei der Bestandsaufnahme nur Höhen von 15-25 cm aufwiesen.

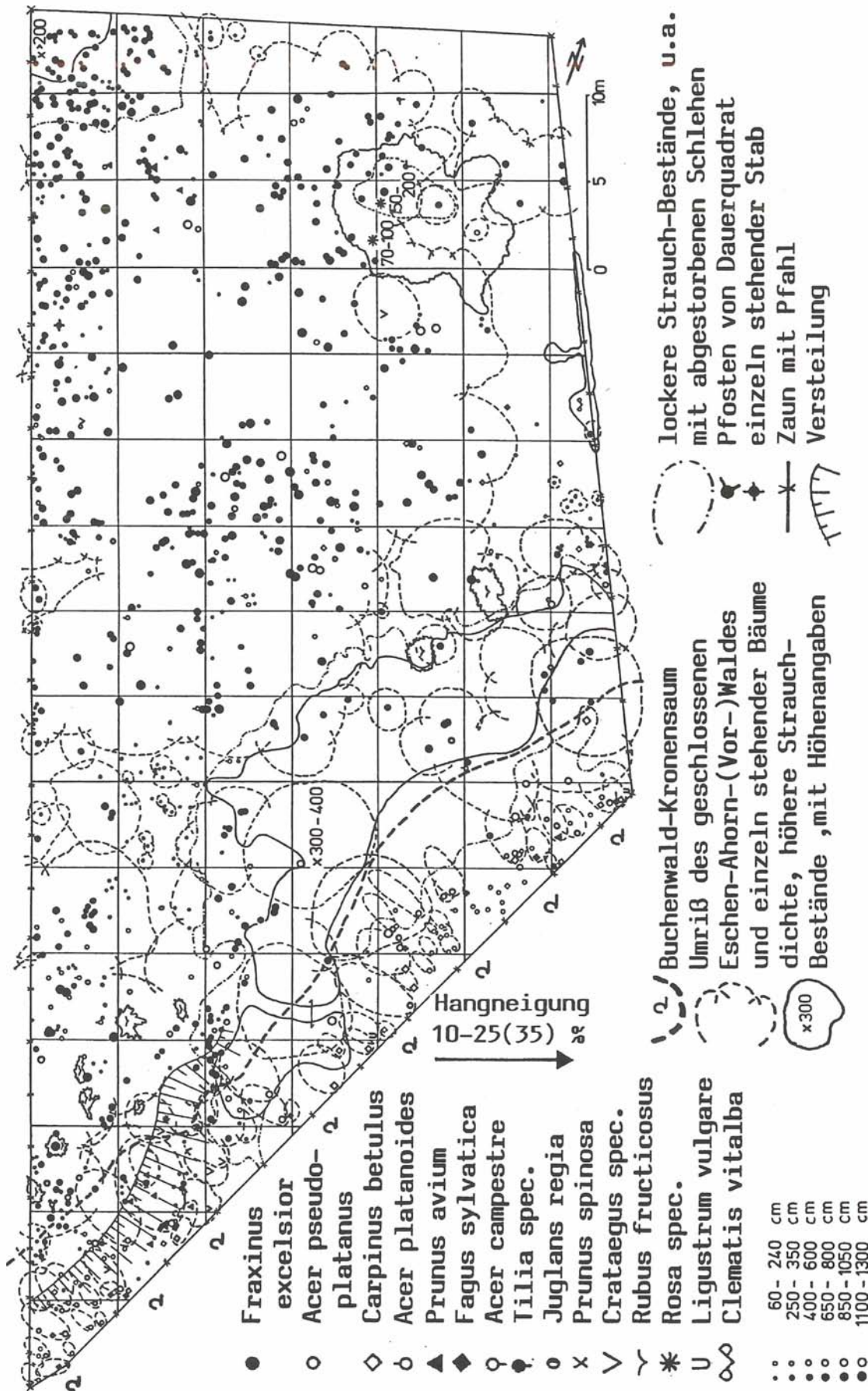


Abbildung 2

Hepsisau - Parzellenversuch (verschiedene Mulchvarianten, Schafweide, Sukzession seit 1975, Mähen mit Abräumen seit 1989). Ungestörte Sukzession, Gehölz-Kartierung, April/Mai 1995. Nur Gehölze über 60 cm Höhe!



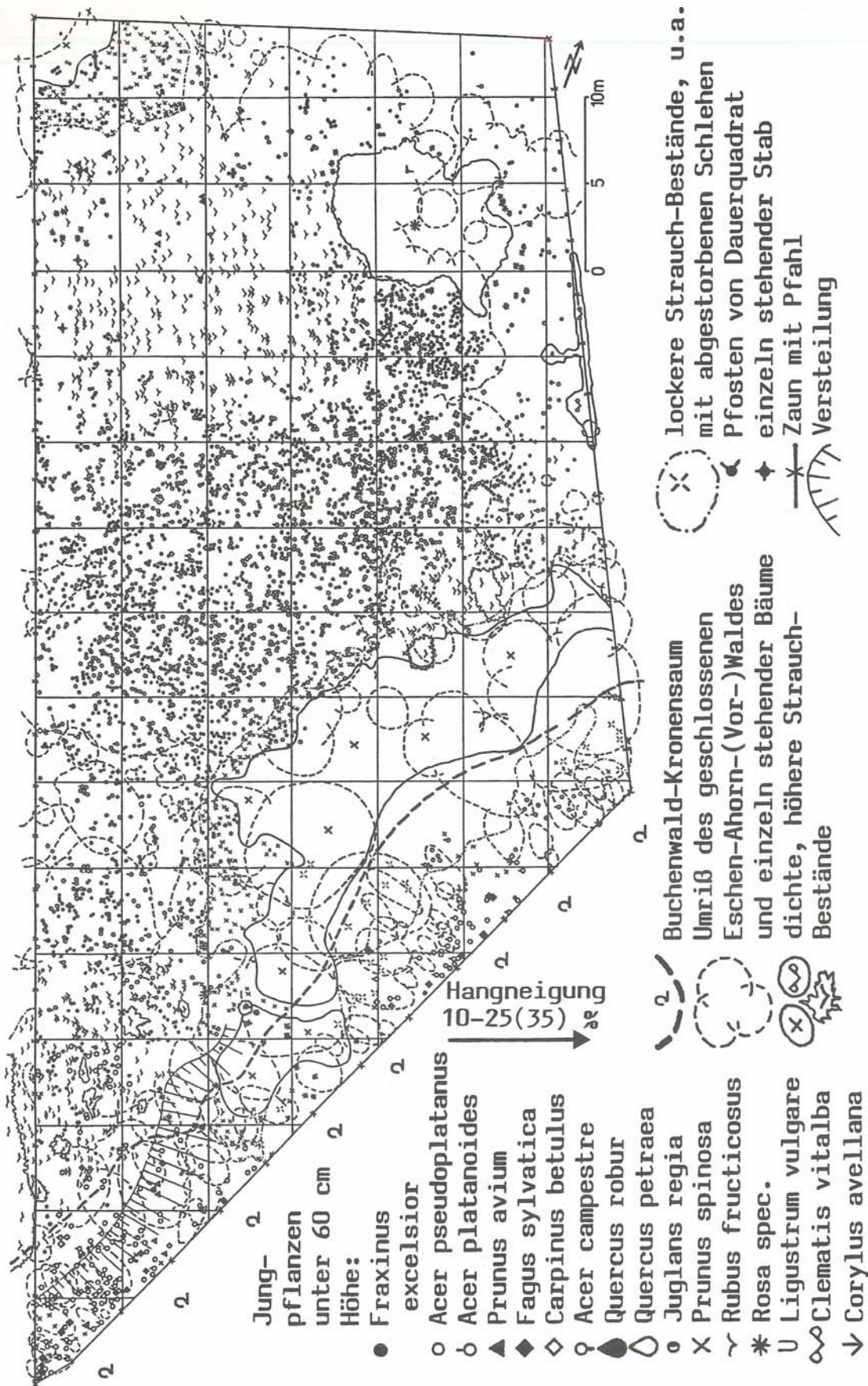


Abbildung 3

Hepsisau - Parzellenversuch (verschiedene Mulchvarianten, Schafweide, Sukzession seit 1975, Mähen mit Abräumen seit 1989). Ungestörte Sukzession, Gehölz-Kartierung, April/Mai 1995. Nur Gehölze unter 60 cm Höhe !





**Abbildung 4**

Die ungestörte Sukzessionsparzelle in Hepsisau im unbelaubten Zustand des Eschen-Ahorn(vor-)waldes von Norden her (April 1995). Im Hintergrund die Kulisse des angrenzenden Buchenmischwaldes. Von unten schiebt sich ein breites, bereits begrüntes Rosengebüsch von ca. 60-70 m<sup>2</sup> Größe in den Eschenahornwald, oben (im NW) dringt ein ebenfalls schon im ersten Laub stehender Schlehenpolycormon in die Fläche. Das untypische Dauerquadrat liegt noch teilweise außerhalb des geschlossenen Kronendaches links unten vor dem Rosengebüsch.

FER 1981). Im Winter 1986 untersuchte TSCHAK-VARY (1987) die Altersstruktur des Eschenstangenholzes auf dieser Fläche, das bereits damals eine Höhe von 200-250 cm erreichte (vgl. Abb. 5). Die in der Abbildung deutlich werdende Besiedlung der Fläche, die vom unteren Rande her durch fertile Eschen am Bachlauf eingeleitet wurde, ist durchaus typisch auch für andere Sukzessionsparzellen, z.B. in Hepsisau, auch wenn es sich hierbei nicht um Grünland, sondern um Ackerbrache handelt. Interessant bleibt die Feststellung, daß die Eschen nicht die ehemalige Ackerbrache auf der Bachterasse in ihrer gesamten Tiefe einnahmen, sondern nur einen 10-14 m breiten Streifen. Dies hat sich bis heute nicht geändert (Abb. 6). Es mag einmal daran liegen, daß im Sommer 1987 die fertilen Eschen am Bachufer abgeschlagen wurden, die wahrscheinlich primär für den Nachschub an drehflügeligen Früchten mit einer Flugdistanz von etwa 35 m verantwortlich waren. Mit jedem Jahr nahm die Höhe der im Talboden stehenden Eschen und damit die Abflughöhe der in der Regel sich erst im Frühjahr lösenden Diasporen um ca. 50-70 cm zu; dies würde den weiteren Vorstoß jüngerer Bäume auf der Sukzessionsfläche und die plötzliche Unterbrechung einer weiteren Ausbreitung verständlich machen.

Aber so einfach stellt sich schließlich das Problem doch nicht dar: Denn auf den Lesesteinhaufen, vor

allem im unteren Bereich des die Sukzessionsparzelle im NW begrenzenden Steinriegels, stehen fertile Eschen (vgl. Abb. 6) mit Höhen zwischen 9 - >11 m, die ihre Diasporen über die Parzelle streuen und im unteren Hangeil sowie den oberen Streifen der Terasse bis an den Hangfuß auch einen gewissen Keimungserfolg hatten (Abb. 6). Aber einen geschlossenen Bestand hat es trotz des Vorhandenseins von Verbreitungseinheiten oberhalb des vorher etablierten Eschen-Stangenholzes aus nicht zu klärenden Gründen nicht gegeben. Der relativ dichte grünlandähnliche bis grünlandgleiche Bestand einer trockenen Glatthaferwiese kann es eigentlich nicht gewesen sein, denn in der viel dichteren Glatthaferwiese in Hepsisau ist dem kontinuierlichen Vordringen von *Fraxinus excelsior* und *Acer pseudo-platanus* durch immer wieder erneutes Ansamen kein Riegel vorgeschoben worden!

Die Baumartenzusammensetzung der den ersten Wald aufbauenden Pionierholzarten ist jedoch regional z.T. recht unterschiedlich. So haben z.B. im Südschwarzwald Salweiden und Zitterpappeln (Schönau-Haselberg I) oder Birken (Mambach II), aber auch Stiel- und Traubeneichen sowie Hainbuchen (Schönau-Haselberg II) die Rolle der Pioniergehölze übernommen.

Aber keineswegs alle produktiven Standorte haben sich aus einem Grünlandbestand in einen Wald ver-

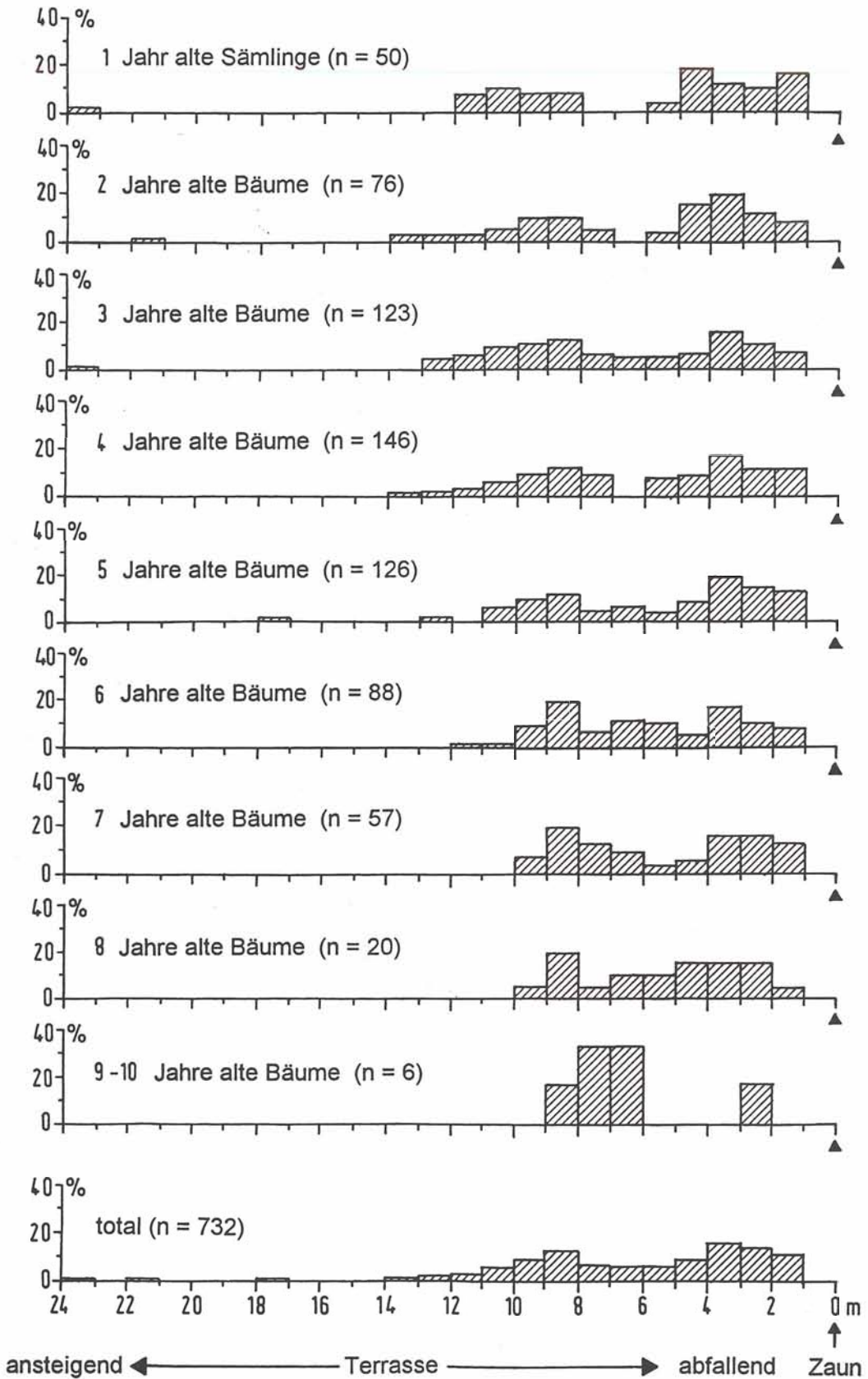


Abbildung 5

Die Besiedlung der ehemaligen Ackertrasse Oberstetten (Taubergrund), die 1974 brachfiel und in den Grünlandbracheversuch integriert wurde, mit Eschen. Aufnahme im Winter 1986/87. Das Alter der Eschen wurde durch Auszählung der Jahrestriebe ohne Zerstörung der Bäume ermittelt; die Knospenschuppen der Endknospe am Jahrestrieb hinterlassen nach dem Austreiben Narben am Trieb, die noch viele Jahre später als ringförmige Verwachsung ein Zurückzählen ermöglichen. Höchstens 2/3 der leicht ansteigenden Terrasse sind im Laufe der 10 Jahre nach dem Brachfallen von dem Eschenstangenholz besetzt worden (vgl. auch Abb. 6; nach TSCHAKAVARY 1987, verändert).

Oberstetten - Parzellenversuch (verschiedene Mulchvarianten, Kontrolliertes Brennen, Sukzession seit 1975)

Ungestörte Sukzession, Gehölz-Kartierung Juli 1993

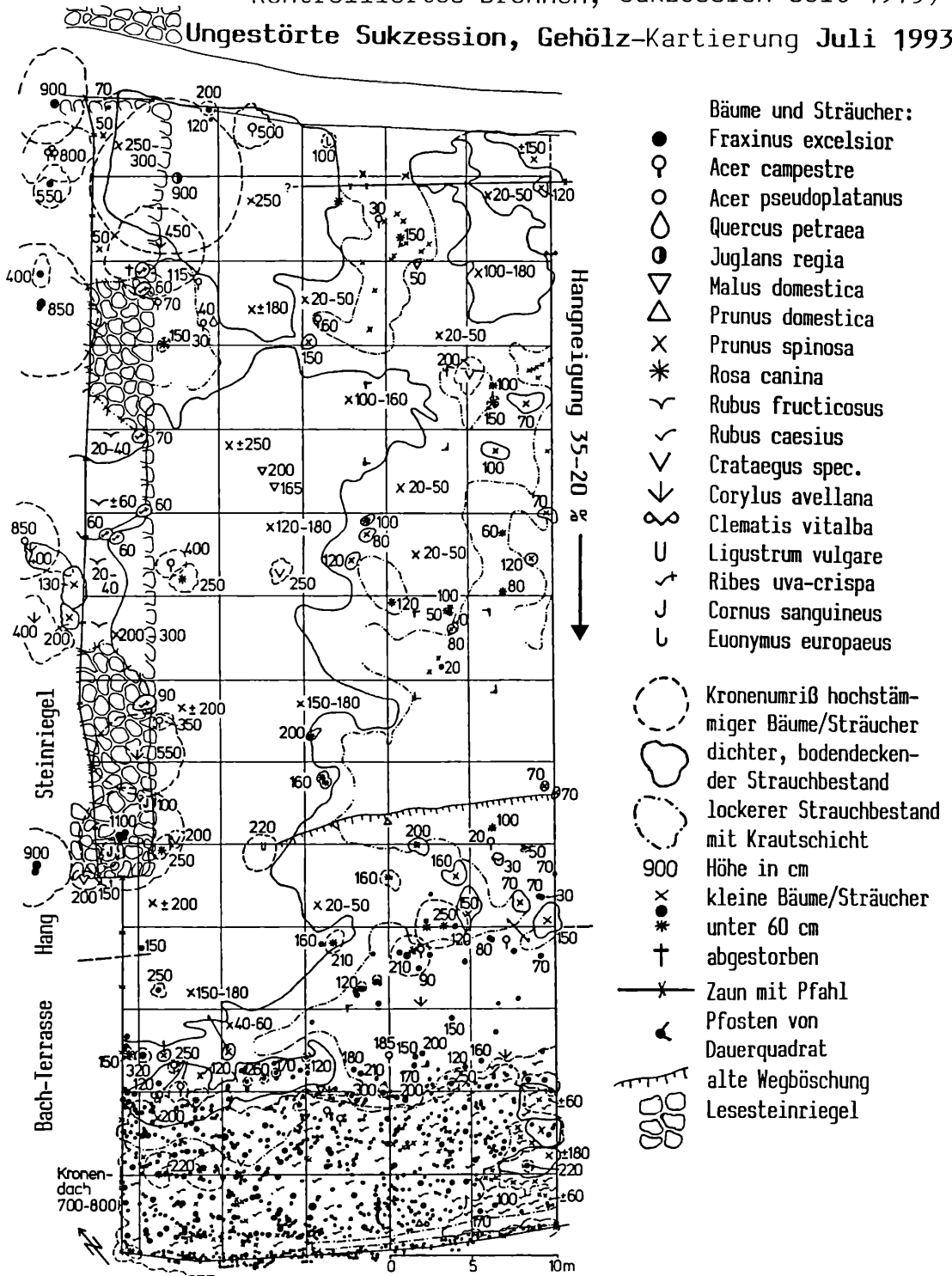


Abbildung 6

Gehölzentwicklung auf der zu Versuchsbeginn 1975 völlig gehölzfreien ungestörten Sukzessionsparzelle in Oberstetten (Taubergrund) im Jahr 1993. Links ein teilweise verbuschter bzw. mit großen Bäumen besetzter Lesesteinriegel aus Muschelkalkscherben, von dem aus die Schlehen inzwischen bereits mehr als die Hälfte des Hanges besetzt haben. Eine Baumverjüngung mit Eschen und Bergahorn hat nur in Einzelfällen stattgefunden. Anders verlief die Entwicklung auf der Bachterrasse, die unmittelbar vor Versuchsbeginn 1974 noch als Acker genutzt, in den Grünlandbracheversuch integriert wurde (vgl. Abb.5). Fertile Eschen am Bachufer haben für einen kräftigen Nachschub geflügelter Früchte gesorgt, die sich aber nur im unteren Teil der Terrasse und ehemaligen Ackerfläche zu einem dichten Stangenholz entwickeln konnten. Oberhalb der etwa 30 m Flugdistanz von den 1987 gefällten Ufer-Eschen ist wie am Hang nur ein sporadisches Eschenvorkommen zu finden, obwohl von den auf und neben dem Steinriegel stehenden fertilen *Fraxinus excelsior* und *Acer pseudoplatanus* durchaus drehflügelige Früchte die gesamte Fläche erreichen und bestreuen konnten.



wandelt. In den unteren Lagen des Südschwarzwaldes hat sich z.B. auf ehemaligen Ackerterrassen im unteren Wiesetal (Mambach I), die aber schon lange der Grünlandnutzung unterliegen, bis heute eine Glatthaferwiese in der Sukzessionsparzelle gehalten, in der nur einige Obstbäume Fuß fassen konnten (vgl. Abb. 1c), die heute eine Höhe von etwa 3 m erreicht haben; lediglich eine sich ausbreitende Adlerfarn-Herde macht der Glatthaferwiese ihren Platz streitig.

Auch andere Sukzessionsparzellen unterlagen dieser sporadischen Einwanderung von Bäumen, ohne ihren Grünlandcharakter bis heute grundsätzlich verändert zu haben (Abb.1c). Ja, am Rande des Trockentals bei Schopfloch auf der Schwäbischen Alb ist nicht ein einziger Baumkeimling in dem unteren Teil der Sukzessionsparzelle mit sehr tiefgründigen, fruchtbaren Böden aufgetaucht (Abb. 7); die Pflanzenbestandsaufnahmen der betreffenden Dauerquadrate die eine krautreiche, montane Glatthaferwiese dokumentieren weisen in dem Arteninventar seit 1975 nicht einmal vorübergehend Gehölzkeimlinge auf (SCHIEFER 1981; NEITZKE 1991), obwohl in Flugentfernung der drehflügeligen Früchte von *Fraxinus excelsior* und *Acer pseudoplatanus* Samenspender im Waldmantel stehen, die regelmäßig ihre Trachten hatten und für die Etablierung von Jungbäumen im oberen, flachgründigen Teil unter dem Schutz des Buchenwaldschirms sorgten (Abb. 7; vgl. Abb. 1d und e). Langsamer vollziehen sich die oben skizzierten unterschiedlichen Sukzessionsabläufe hinsichtlich der Gehölzetaablierung auf mittel- und flachgründigen oder feuchten bis nassen Standorten (Abb.1b, d, e). Auch dort sind alle Entwicklungsrichtungen von schneller Etablierung vor allem mit Eschen und Bergahorn - aber z.T. sehr langsamem Wachstum mit 0,5 - 2 cm Jahrestriebzuwachs wie in St. Johann (vgl. SCHREIBER 1995a) - über die mehr episodische Ansiedlung einzelner Baumkeimlinge im Laufe der Jahre bis zum Ausbleiben jeglicher Gehölzansiedlung zu finden (vgl. SCHREIBER 1995b).

Unterlagert werden diese Entwicklungen der durch Keimung aufkommenden Bäume (Phanerophyta caposa) und mancher Sträucher (Phanerophyta caespitosa) durch die Sproßkoloniebildung (Polycormie) zahlreicher Gebüscharten; entweder konnten sie zunächst durch Vogelverbreitung generativ Fuß fassen oder bereits mit der sehr erfolgreichen vegetativen Ausbreitungsstrategie in die Sukzessionsparzelle in geschlossener Front eindringen (Abb. 6), sie vielfach ebenso erfolgreich besetzen oder durchwandern (vgl. u.a. Hepsisau, Abb. 2, 3). Auf produktiven Standorten erreichen diese Polycormonbildner, unter ihnen besonders *Prunus spinosa*, aber auch *Rubus fruticosus* oder *Rubus idaeus* u.a., Wanderungsgeschwindigkeiten von >1 m/a, unter mittleren Bedingungen etwa 0,5 m/a, auf flachgründigen, vor allem wechsellrockenen Standorten bei niederschlagsärmeren Witterungsverläufen deutlich weniger. Unter diesen Bedingungen findet auch

eher eine langsame Auffüllung des von einzelnen, an langen unterirdischen Sproßenden ausgetriebenen Tochterindividuen gebildeten und sehr locker stehenden Polycormons statt (vgl. KOLLMANN 1994).

Die hauptsächlichen Verbreitungsstrategien der Pionier-Gehölze sind Anemochorie, Ornithochorie und Polycormie, letztere vor allem bei den Sträuchern und dort häufig in Verbindung mit der Vogelverbreitung (möglicherweise aber auch durch Kleinsäuger verbreitet) als Initialzündung (SCHREIBER 1993, 1995a).

### 3.2 Krautschichtentwicklung

Sofern nicht die zunehmende Beschattung durch Gehölze einen Wandel der Artenzusammensetzung in Richtung Waldgesellschaften angestoßen hat, besitzt die - wenn auch artenverarmte - Krautschicht der Sukzessionsparzellen auch nach 20 Jahren meist immer noch große Ähnlichkeit mit ihren Ausgangsbeständen und den bekannten Grünlandgesellschaften entlang des Feuchtegradienten. Allerdings hat der fehlende, in seiner homogenisierenden Wirkung unübertroffene Schnitt oder Verbiß schon bald zu einer raschen Bestandsentmischung und Dominanzmusterbildung geführt.

Da auch unter den dominanten Arten der Krautschicht der größere Teil befähigt ist, Sproßkolonien zu bilden, ändert sich das Muster, an das auch bestimmte Strukturmerkmale gekoppelt sind, auf der Fläche nicht nur von Jahr zu Jahr; selbst innerhalb einer Vegetationsperiode findet eine kartierbare Veränderung in der Konfiguration der Musterbildung statt, die sich im Folgejahr fortsetzt (vgl. SCHREIBER & DIEDRICH 1995). Dieses Phänomen ist aber nicht nur eine Folge der phänologischen Einnischung der einzelnen Arten in den Ablauf der Vegetationsperiode und die dadurch bedingte Entwicklung im Artengefüge der Bestände, wengleich diese einen nicht unerheblichen Einfluß auf den jährlichen Strukturwandel und die damit gekoppelten bestandsklimatischen Verhältnisse sowie Streubildung und -umsatz hat.

Schließlich hat sich im Laufe der Jahre immer deutlicher eine Anreicherung von Eutrophierungszeigerpflanzen in der Krautschicht der Sukzessionsparzellen gezeigt. Auf den leistungsfähigen Standorten sind es ausgesprochene Stickstoffzeiger nach ELLENBERG et al. (1992), auf den ärmeren zumindest solche, die höhere Stickstoffanforderungen stellen als die vorherigen Bestandsbildner. Manche dieser Arten waren ursprünglich auch gar nicht oder nur mit gering(st)en Deckungsgraden vertreten (u. a. NEITZKE 1991; SCHREIBER & DIEDRICH 1995). Es handelt sich um ein "natürliches" Anreicherungssystem, dessen Quelle nicht in erster Linie die erhöhten Nährstoffeinträge aus der Atmosphäre sind, sondern ausgeprägte verlustlose interne Nährstoffkreisläufe. Denn trotz dieser in unseren Versuchen eigentlich ungewollten "Düngung" zeigt sich



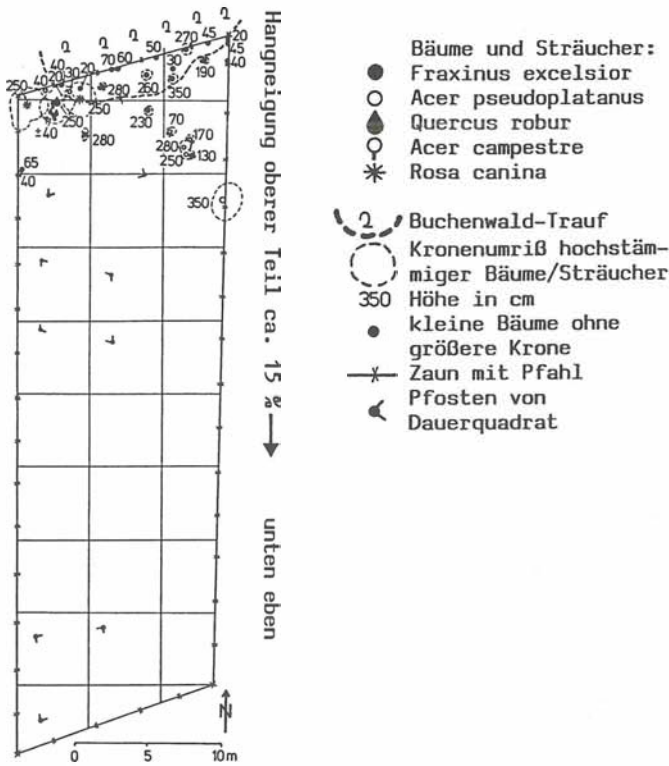


Abbildung 7

Die Gehölzentwicklung auf der ungestörten Sukzessionsparzelle bei Schopfloch am Rande eines großen Trockentalsystems der Schwäbischen Alb im Jahr 1993. Nur im oberen Teil, weitgehend noch unter dem Schutz des Buchenwaldschirms, der sich über die Sukzessionsparzelle schiebt, haben sich Gehölze entwickelt. Im mittleren und unteren Teil mit sehr fruchtbaren, tiefgründigen Böden, ist in der Berg-Glatthaferwiese, die sich inzwischen aus der ehemaligen Schafweide dort entwickelt hat, bisher noch kein einziges Pioniergehölz auf der Fläche aufgetaucht, obwohl am Waldrand in Flugentfernung mehrere fertile *Fraxinus excelsior* und *Acer pseudoplatanus*-Bäume stehen. Vermutlich sind regelmäßige Spätfrostfälle für die frostempfindlichen Keimlinge dieser Pionierarten eine der Ursachen ihres Fehlens.

in den Mulchparzellen, deren relativ nährstoffreiche zerkleinerte Pflanzenmasse nach dem Schnitt Mitte Juni und August auf der Fläche verbleibt und dort meist relativ rasch umgesetzt und mineralisiert wird, die gegenteilige Tendenz, nämlich eine Auslagerung (SCHREIBER 1987, 1995b).

GIGON & BOCHERENS (1985) sprechen von einer "Auteutrophierung" ihrer brachgefallenen Feuchtwiesen.

#### 4 Vergleich der Ergebnisse mit verschiedenen Sukzessions"modellen"

Keine der bisher entwickelten Sukzessionsvorstellungen mit dem Anspruch auf allgemeinere Gültigkeit gibt eine vollständige Erklärung der vorstehend knapp erläuterten Entwicklungsrichtungen.

Das mag zum einen daran liegen, daß viele den Hypothesen zugrunde liegenden Untersuchungen und Beobachtungen zur sekundär-progressiven Sukzession auf Ackerbrachen angestellt wurden (EGLER 1954; HARD 1976), die ja wohl meist erst nach der Ernte der letzten angebauten Frucht und weitgehend ohne Pflanzendecke aufgelassen wurden (vgl. u.a. TILMAN (1985, 1988), der von "bare soils" spricht; ferner u.a. OSBORNOVÁ et al. 1990). Aber selbst dort spielen Zeitpunkte des Brachfallens, die dann herrschenden Witterungsbedingungen, Diasporenbank der Fläche und deren

Keimungsbedingungen im Sinne des Schlüssel-Schlüsselloch-Prinzips eine wichtige Rolle für die Erstetablierung ("Initial Floristic Composition" nach EGLER 1954). Sukzessionsuntersuchungen auf brachgefallenem und einer ungestörten Entwicklung überlassenem Grünland mit einer voll etablierten, durch Konkurrenz und Koexistenz (vgl. GIGON 1981, 1983a, b) in ihrem Artengefüge ausgewogenen Pflanzengemeinschaft mit mehr oder weniger dichter Grasnarbe hingegen sind relativ selten.

Zum anderen mögen manche Vorstellungen auch auf Beobachtungen zurückgehen, die ein räumliches Entwicklungsmuster aus einem Nebeneinander in ein zeitliches Nacheinander eingeordnet haben, ohne ein mögliches und entsprechendes Standortmuster zu berücksichtigen oder die Zeitamplitude und/oder die jeweils ausschlaggebenden biotisch-abiotischen Bedingungen zu kennen, wie z.B. unterschiedlicher Diasporenvorrat, Diasporeneintrag in Samen- oder Fehl Jahren einzelner Gehölzarten, keimungsgünstige oder -ungünstige Witterungsbedingungen, Wildverbiß und vieles mehr.

Zum dritten ist die Zeitskala bei vielen Hypothesen oder Modellvorstellungen zur sekundären (progressiven) Sukzession die häufig auch nicht streng genug von der primären Sukzession getrennt wird (vgl. MILES 1987; MILES & WALTON 1993) - auf lange Zeiträume ausgerichtet (u.a. CONNELL &

SLATYER 1977). So hat man z.B. bei TILMAN (1985, 1988, 1990) den Eindruck, als liegen seinen Betrachtungen nicht etwa Jahrzehnte, sondern Jahrhunderte bis viele Jahrtausende zugrunde. Das hat durchaus seine Berechtigung. Aber sie können kaum eine große Hilfestellung zum Verständnis von relativ kurzfristig abgelaufenen, z.T. strukturell gewaltigen, z.T. aber auch unbedeutenden Veränderungen innerhalb von 20 Jahren geben. Die von CONNELL & SLATYER (1977) für sekundäre Sukzessionsabläufe konzipierten Modelle 2 und 3 (Fig. 1, S. 1121 ebenda) zeigen dies deutlich. Es erscheint deshalb angesichts der Unerklärbarkeit und Zufälligkeit mancher Entwicklungen, die im vorstehenden Kapitel mehr angedeutet als ausführlich dargestellt worden sind, eine Hypothesenbildung, die sich nicht nur Einzelphänomenen widmet, eher verfrüht; wollte man dies gar zu einer Forderung erheben, würde ich dies in Anbetracht der bestehenden Unterschiede, die sich von Standort zu Standort, Region zu Region in Baden-Württemberg zeigen, etwas wirklichkeitsfremd finden, weil man den "Zufall", der offensichtlich bei vielen Sukzessionsflächen eine nicht unbedeutende, gelegentlich sogar entscheidende Rolle spielt, als "Störgröße" vermutlich erst durch die Beobachtung sehr langer Zeiträume mehr oder weniger eliminieren kann. D.h. mit anderen Worten: Ich bin zwar ziemlich sicher, daß auf allen Sukzessionsflächen meiner 14 Versuche (wie auf allen potentiellen Waldstandorten und in den meisten Modellvorstellungen) irgendwann wieder ein Klimax-Wald entstehen wird (was immer dann - u.U. in neuer Artenzusammensetzung - darunter zu verstehen ist), aber die Wege und Zeitabläufe dahin, die die noch jungen, 20jährigen Sukzessionsflächen bisher gegangen sind, erklären mir diese Feststellung, die sich aus der nachpleistozänen Vegetationsentwicklung ableitet, oder andere existierende Hypothesen nicht.

Eine strenge Trennung von primärer und sekundärer Sukzessionsentwicklung unter jeweils spezifischen Standortbedingungen erscheint dringend notwendig (vgl. auch MILES & WALTON 1993, S. 301); Unsere Erwartungen hinsichtlich einer meßbaren Veränderung von Bodenparametern der bei der sekundär - progressiven Sukzession bereits voll entwickelten Böden (vgl. z.B. Tab.1 bei SCHREIBER 1993 bzw. 1995b) sind keineswegs in den 20 Versuchsjahren erfüllt worden (vgl. BROLL & SCHREIBER 1993, 1994a, b). Lediglich die Streudecke hat sich auf vielen Sukzessionsflächen verstärkt. Aber nicht einmal der pH-Wert der Versuchstandorte vom Taubergebiet bis in den südlichen Hochschwarzwald hat sich - von Schwankungen um 0,1-0,2 pH abgesehen - trotz allgemein befürchteter Versauerungsschübe der letzten Jahrzehnte verändert (vgl. auch dazu ELLENBERG 1995). Lediglich auf zwei Flächen mit einer Zunahme von Pflanzenarten, die bekanntermaßen eine saure Streu produzieren, wie *Vaccinium myrtillus*, zeichnet sich ein leichter Trend zur Versauerung auf den Sukzessionsflächen ab; andere Flächen signalisieren z.T.

eher das Gegenteil (Schopfloch von pH 5,1 im Jahr 1978 auf 5,5 in 1994).

Der Feststellung von TILMAN (1988), daß Bodenverhältnisse - vor allem das Nährstoffangebot und das Lichtangebot bzw. deren Veränderung im Laufe der Zeit - entscheidende Faktoren bei der primären wie sekundären Sukzession sind, kann man nur zustimmen. Die zunehmende Beschattung in allen Sukzessionsparzellen des Typs der Abb.1a durch rasches Wachstum der eingewanderten Gehölze und die darauf folgende Veränderung der Artenzusammensetzung der Krautschicht (vgl. u.a. NEITZKE 1991) zeigt diesen allgemein bekannten Sachverhalt deutlich. Die nahezu gleichbleibende Artenzusammensetzung des Grünlandbestandes infolge der Gehölzfreiheit im unteren, nährstoffreicheren Teil der Sukzessionsparzelle in Schopfloch (Abb. 7), wird zwar auch dadurch verständlich, aber es bleibt unerklärbar, warum dort trotz ausreichenden Samen-druckes keine Gehölze Fuß fassen konnten.

SCHREIBER (u.a. 1995b) versucht dieses Phänomen durch die mächtige Streubildung, in der die Wurzeln der auskeimenden Pioniergehölze *Fraxinus excelsior* und *Acer pseudoplatanus* austrocknen, und die regelmäßigen starken Spätfröste in dem großen Trockentalsystem der Schwäbischen Alb zu erklären, denen vor allem die frostempfindlichen oben genannten Arten zum Opfer fallen.

Obwohl Grasnarbe und Streudecke (und deren Mächtigkeit) - anders als es noch HARD 1976 sah - grundsätzlich kein , und schon gar kein unüberwindliches Hindernis für das Auskeimen von Diasporen der verschiedenen Pionierholzarten sind (vgl. Abb. 1a-d, siehe auch SCHREIBER 1995a), kennen wir andererseits auch Pflanzengesellschaften, vor allem Borstgrasrasen, die sich z.B. als ehemalige Weideflächen im Statzer Wald im Oberengadin mehr als 70 Jahre erfolgreich gegen jede Arvensiedlung durchsetzen konnten. Lediglich an herausragenden Felsstümpfen sind Arvennisse zwischen Stein und anlehrende Moos- und Graspolster gerutscht, dort erfolgreich ausgekeimt und zu stattlichen, aber einzeln stehenden Jungbäumen herangewachsen; die Fläche ist weiterhin offen. PICKETT & WHITE (1985) geben andere Beispiele von Dauergesellschaften nach einem Feuer.

Die von TILMAN (1988) zitierte und kommentierte Feststellung, daß bei sekundären Sukzessionen nur auf nährstoffarmen Standorten eine Nährstoffanreicherung stattfindet, hingegen auf nährstoffreichen Standorten keine oder gar ein Verlust, wird m.E. von unseren - allerdings nur 20-jährigen - Beobachtungen widerlegt. Wir haben überall eine Nährstoffanreicherung beobachtet, je günstiger die Standorte, umso deutlicher ist dieser in der Artenzusammensetzung mit nährstoff-(stickstoff-) "liebenden" Arten erkennbare Effekt. Zwar geben unsere klassischen Bodenanalysen darüber so gut wie keinen Aufschluß. Da sich ein großer Teil des Nährstoffkapitals in der lebenden Biomasse findet und dort

umgelagert wird, kann nur eine aufwendige Bilanzierung der Nährstoffkompartimente des gesamten Systems darüber einen experimentell überprüfbar Nachweis bringen.

Auch die von JAKUCS (1969, 1972) an Flaumeichen-Buschwäldern gemachten Beobachtungen über die Sproßkoloniebildung, die er zu einer Polycormtheorie in etwa 4 Schritten entwickelte, scheinen in der klassischen Abfolge - möglicherweise schon wegen der Kurzfristigkeit unserer bisherigen Beobachtungen in unseren Sukzessionsflächen (noch?) nicht aufzutreten. HARD (1976) hält sie zwar für zahlreiche Sukzessionsentwicklungen auf Ackerbrachen im Prinzip für zutreffend. Auch in unseren Bracheversuchen spielt die Polycormbildung als vermutlich wichtigste und erfolgreichste Ausbreitungsstrategie vieler Pflanzenarten (Kräuter, Gräser, Grasartige, viele Sträucher, selten Baumarten) der Sukzessionsreihen eine große Rolle. Aber anstatt einer Alterung und Verödung der Mutterpflanze(n) inmitten des sich nach außen verzügenden Polycorms und ihre Ablösung durch ein andere, meist konkurrenzkräftigere bzw. größere Art (z.B. bei Sträuchern und Bäumen (vgl. auch JAKUCS 1969; HARD 1976)) wandern die Kraut-, Gras- oder Strauchpolycormone eher als mehr oder weniger geschlossene Herden durch die Flächen (vgl. Abb. 2, 3, 5). Die Schlehen in Hepsisau (Abb. 2, 3) sind ein besonders typisches Beispiel dafür: Sie wandern mit Geschwindigkeiten bis 1 m/a von Süden in die Sukzessionsfläche, inzwischen einem Eschen-Ahornwald, der an der Schlehenfront noch keinen vollständigen Kronenschluß aufweist. Im Süden sterben die inzwischen 4 m hoch gewordenen Schlehen nahezu in der gleichen Geschwindigkeit ab, noch einige Jahre als Strauchruinen erkennbar. Offenbar ist die Beschattung durch den immer weiter über den Strauch- und Baumbestand in die Fläche drängenden Buchenmischwaldtrauf so stark, daß die Schlehe an Lichtmangel eingeht.

Anders verhält es sich mit dem *Rubus-fruticosus*-Polycormon, der sich in den Jahren intensiver Eschenansiedlung unter dem sich schließenden Kronendach bis 1988 zu einer Fläche von 60-70 m<sup>2</sup> entwickelte (vgl. SCHREIBER 1995a). In den Folgejahren brach er rasch zusammen. An seiner Stelle entstanden aber nur große, z.T. mit Moospolstern und im Herbst mit der sich rasch zersetzenden Eschenblattstreu besetzte Kahlstellen; in der Zwischenzeit entwickelten sich zahlreiche kleine kurzrankige *Rubus fruticosus*-Individuen, die sich erst jetzt (seit 1993/94) teilweise wieder zu kleinen Polycormonen zusammenschließen. Die Kleinheit und Wuchsschwäche mag vielleicht mit einer gewissen Eigen-Unverträglichkeit zusammenhängen; andere Arten, wie *Galium aparine*, weisen eher auf gute Nährstoffversorgung hin.

Die besten Übereinstimmungen unserer Beobachtungen bestehen zu dem Sukzessionsmodell von PRACH (1986, 1990), der sehr stark den standört-

lichen Bezug entlang des ökologischen Feuchtegradienten herausgearbeitet hat. Der recht unterschiedliche, aber ständige Biomassenzuwachs der verschiedenen Standorte zeigt sich auch in unseren Versuchsergebnissen. Für einen Vergleich des Wechsels der Pflanzendiversität im Laufe der Zeit entlang des Feuchtegradienten reicht unsere Beobachtungszeit derselben Flächen nicht aus. Unerklärt bleiben nach wie vor die Existenz und Persistenz von bestimmten Dauerstadien, die keineswegs immer an ganz bestimmte und dafür bekannte Pflanzengesellschaften wie z.B. die Mädesüß-Hochstaudenfluren gekoppelt sein müssen. Zudem kommt hinzu, daß auch OSBORNOVÁ et al. (1990) die in PRACH'S Modell eingegangenen Daten z.T. aus dem Studium unterschiedlich alter Acker- (und Grünland-) Brachen in einem räumlichen Nebeneinander gewonnen haben.

So verwundert es nicht, wenn PRACH (1990) ausdrücklich darauf verweist was ich zugleich als Schlußbemerkung nehmen möchte (eigene Hinzufügungen in Klammern!) -, daß ein besseres Verständnis der Sukzessionsmechanismen nur aus den Ergebnissen langfristiger Untersuchungen auf (bekannten und denselben) Dauerflächen ableitbar sein wird unter Berücksichtigung autökologischer und populationsbiologischer Verhaltensweisen ausgewählter Arten, der Konkurrenz und anderer Interaktionen im System einschließlich des (wie er mit Recht meint:) unvermeidlichen Studiums der abiotischen Faktoren.

## Literatur

BROLL, G. & SCHREIBER, K.-F. (1993): Auswirkungen der Stilllegung von Grünland-Standorten auf die pflanzenverfügbaren Gehalte an Phosphat und Kalium. Mitt. Deutsch. Bodenkundl. Ges. 72, 73-76.

— (1994a): Stickstoffdynamik nach Stilllegung und extensiver Bewirtschaftung von Grünland. Mitt. Deutsch. Bodenkundl. Ges. 73, 31-34.

— (1994b): Magnesiumgehalte von Grünlandstandorten unter dem Einfluß von Extensivierung und Flächenstilllegung. VDLUFA-Schr.r. 38, Kongreßband, Darmstadt, 915-918.

CONNELL, J. H. & SLATYER, R.O. (1977): Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. Amer. Natur. 111, 1119-1144.

DIERSCHKE, H. (1972): Zur Aufnahme und Darstellung phänologischer Erscheinungen in Pflanzengesellschaften. Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie. Int. Symp. Int. Ver. Vegetationskunde Rinteln 1970. Den Haag, 291-311.



- EGLER, F.E. (1954):  
Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4, 412-417.
- ELLENBERG, H. (1995):  
Allgemeines Waldsterben ein Konstrukt? *Naturwiss. Rundschau* 48, 93-96.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W., D. PAULISSEN (1992):  
Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2. Aufl., *Scripta Geobotanica* 18, 258 S.
- GIGON, A. (1981):  
Koexistenz von Pflanzenarten, dargelegt am Beispiel alpiner Rasen. *Verh. Ges. Ökol.* 9, Berlin 1980, 165-172.
- (1983a):  
Typology and principles of ecological stability and instability. *Mountain Research and Development* 3, 95-102.
- (1983b):  
Über das biologische Gleichgewicht und seine Beziehungen zur ökologischen Stabilität. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stftg. Rübel* 50, Zürich, 149-177.
- GIGON, A. & BOCHERENS, Y. (1985):  
Wie rasch verändert sich ein nicht mehr gemähtes Ried im Schweizer Mittelland. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stftg. Rübel* 52, Zürich, 53-65.
- HARD, G. (1976):  
Vegetationsentwicklung auf Brachflächen. *KTBL-Schr.* 195, Münster-Hiltrup, 195 S.
- JAKUCS, P. (1969):  
Die Sprosskolonien und ihre Bedeutung in der dynamischen Vegetationsentwicklung (Polycormonsukzession). *Act. Bot. Croatica* 28, Zagreb, 161-170.
- (1972):  
Dynamische Verbindung der Wälder und Rasen. *Budapest*, 228 S.
- KOLLMANN, J. (1994):  
Ausbreitungsökologie endozoochorer Gehölzarten. *Veröff. Projekt "Angew. Ökologie" (PAÖ)* 9, Karlsruhe, 212 S.
- MILES, J. (1987):  
1. Vegetation succession: Past and present perceptions. Colonisation, succession and stability, ed. A. J. Gray, M. J. Crawley, P. J. Edwards. Oxford, 1-29.
- MILES, J. & WALTON, D.W.H. (ed.) (1993):  
Primary Succession on Land. *Spec. publ. No. 12. British Ecol. Soc.*, Oxford, 309 pp.
- NEITZKE, A. (1991):  
Vegetationsdynamik in Grünlandbracheökosystemen. *Arb.ber. Lehrstuhl Landschaftsökol. Münster* 13, 2 Bde, 140 S. + Abb./Tab. Bd.
- OSBORNOÁ, J., KOVÁROVÁ, M., LEPS, J. & PROCH (ed.) (1990):  
Succession in Abandoned Fields. - *Geobotany* 15, Kluwer Acad. Publ., 168 pp.
- PRACH, K. (1990):  
Vegetational dynamics. In: *Succession in Abandoned Fields*, ed. Osbornová, J., Kovárová, M., Leps, J. & Prach, K. *Geobotany* 15, Kluwer Acad. Publ., 127-134.
- SCHIEFER, J. (1981):  
Bracheversuche in Baden-Württemberg. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* 22, Karlsruhe, 325 S.
- SCHMIDT, W., unter Mitarbeit von DIERSCHKE, H. & ELLENBERG, H. (1974):  
Vorschläge zur vegetationskundlichen Untersuchung auf Dauerprobeflächen. *Manusk.*, Göttingen.
- SCHMIDT, W. (Red.) (1975):  
Sukzessionsforschung. *Ber. Int. Symp. Int. Ver. Vegetationskunde, Rinteln* 1973, hg. R. Tüxen. *Vaduz*, 622 S.
- SCHREIBER, K.-F. (1977):  
Zur Sukzession und Flächenfreihaltung auf Brachland in Baden-Württemberg. *Verh. Ges. Ökol.*, Göttingen 1976. *Den Haag*, 251-263.
- (1987):  
Sukzessionsuntersuchungen auf Grünlandbrachen und ihre Bewertung für die Landschaftspflege. Erfassung und Bewertung anthropogener Vegetationsveränderungen, Teil 2, hg. R. Schubert u. W. Hilbig, *Int. Symp. Int. Ver. Vegetationskunde, Halle/Saale* 1986, *Wiss. Beitr. Univ. Halle-Wittenberg* 25 (P 28), 275-284.
- (1993):  
Standortsabhängige Entwicklung von Sträuchern und Bäumen im Sukzessionsverlauf von brachgefallenem Grünland in Südwestdeutschland. *Phytocoenologia* 23, Volume in Honour of Heinz Ellenberg, 539-560.
- (1995a):  
Sukzessionsdynamik Die Entwicklung von Gehölzen und Krautschichten in den 20-jährigen ungestörten Sukzessionsparzellen der Bracheversuche Hepsisau und St. Johann in Baden-Württemberg. *Landschaftsökologie und Vegetationskunde als Grundlage der Landnutzung. Festschr. 65. Geburtstag Prof. Dr. Th. Müller u. Prof. Dr. F. Weller*, hg. K.-H. Kappelmann. *Nürtinger Hochschulschr.* 13, 139-163.
- (1995b):  
Renaturierung von Grünland - Erfahrungen aus langjährigen Untersuchungen und Managementmaßnahmen. *Ber. R.-Tüxen-Ges.* 7, 111-139.
- SCHREIBER, K.-F. & SCHIEFER, J. (1985):  
Vegetations- und Stoffdynamik in Grünlandbrachen - 10 Jahre Bracheversuche in Baden-Württemberg. *Sukzession auf Grünlandbrachen*, K.-F. Schreiber (Hrsg.), *Münstersche Geogr. Arb.* 20, Münster, 111-153.
- SCHREIBER, K.-F. & DIEDRICH, Ch. (1995):  
Wandel von Artenzusammensetzung, Bedeckung und Struktur der Vegetation in Sukzessionsparzellen der Bracheversuche Baden-Württemberg im Laufe der Vegetationsperiode. *Veröff. Projekt "Angew. Ökologie" (PAÖ)*, 12, Landesanst. Umweltschutz Ba.-Wü., Karlsruhe, 19-33.

TILMAN, D. (1985):  
The resource-ratio hypothesis of plant succession. *Amer. Natur.* 125, 827-852.

— (1988):  
Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities. Princeton, USA, New Jersey, 358 pp.

— (1990):  
Constraints and trade-offs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58, 3-15.

TSCHAKVARY, E. (1987):  
Gehölzentwicklung auf Brachen in ehemaligen Wein-

berghängen im südlichen Taubergebiet. Dipl.arb. Inst. Geogr., Univ. Münster, 58 S. u. Anhang.

**Anschrift des Verfassers:**

Prof. em. Dr. Karl-Friedrich Schreiber  
Institut für Landschaftsökologie der  
Westfälischen Wilhelms-Universität  
Robert-Koch-Str. 26  
D-48149 Münster

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Bayerischen Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege \(ANL\)](#)

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: [Beiheft\\_12](#)

Autor(en)/Author(s): Schreiber Karl-Friedrich

Artikel/Article: [Muß eine sekundär-progressive Sukzession immer nach bekannten Modellvorstellungen ablaufen? - Gegenbeispiele aus den Bracheversuchen Baden-Württembergs 65-77](#)