

# Die Entwicklung *Stipa*-reicher Trockenrasen auf Weinbergsbrachen in Ost-Mitteleuropa - pflanzensoziologische, nutzungsgeschichtliche und populationsbiologische Aspekte

- Andreas Sendtko, Freiburg -

## Abstract

**Development of *Stipa*-dominated grassland on abandoned vineyards in eastcentral Europe - studies in phytosociology, land use history and population biology.** - Secondary grassland communities dominated by *Stipa* species are recorded from many countries, e.g. former Czechoslovakia, Hungary (Fig. 1), Romania, Germany and Switzerland. The present study combines several approaches (Tab. 1) and was carried out in the Tokaj mountains (north-eastern Hungary, Fig. 2), a traditional wine growing area with subcontinental climate. The sites cover a wide range of abandoned vineyards and *Stipa*-dominated grassland communities (Fig. 3). Reconstruction of land use history by means of land register maps ranging from 1867-1984 reveals six fallow periods (Fig. 4, 5): sites abandoned 8-13 years ago are bearing extensive stands of the *Stipetum capillatae* Krausch 61 and a *Stipa pulcherrima*-*Festucion valesiaca* community (Tab. 2). Dispersal rates of *Stipa pulcherrima* were examined by marking its diaspores. The maximum registered dispersal distance was 34 m although diaspores may fly up to 80 m. 58 % of them were found within 1 m from the mother plant and 10 % were dispersed over a distance of more than 5 m (Fig. 6). *Stipa pulcherrima* has a transient (to short-term persistent) seed bank type. Tests in a climatic chamber together with *Stipa dasyphylla* and *Stipa tirsia* show germination rates of about 1 % (Tab. 3). In an outdoor sowing experiment *Stipa tirsia* scored up to 21 % (Fig. 7). Low germination rates may be caused by morphological and physiological germination inhibitors, fungal infections and seed predation. The study of historical floristic descriptions reveal that extensive *Stipa* stands developed for the first time after the invasion of phylloxera at the end of the 19<sup>th</sup> century. For the rapid development nearby propagule sources such as primary stands and older abandoned vineyards already covered with xerothermic vegetation are necessary (Fig. 8). If not hampered by seed predation and shrubby environment, *Stipa* species are particularly successful in early successional stages because of their excellent dispersal abilities and short reproductive cycle. Nowadays existing *stipa* stands persisted for more than 100 years because of fires slowing down the invasion of shrubs and increasing the postfire seed production.

## 1. Einführung

Unter den xerothermen Standortbedingungen von Weinbergsbrachen hat sich meist ein strukturreiches Mosaik aus Wald-, Gebüsch-, Saum- und Trockenrasengesellschaften entwickelt. Ehemalige Rebflächen gehören zu den artenreichsten Flächen in der Kulturlandschaft (HARD 1975). Aus der Sicht des Arten- und Biotopschutzes kommt ihnen eine große Bedeutung zu, denn gerade auf älteren Flächen siedeln häufig sehr seltene Arten (KAULE 1991). Somit sind Untersuchungen zur Entwicklung der Vegetation auf Weinbergsbrachen für den Naturschutz und die Landschaftspflege von besonderer Bedeutung.

Auf Weinbergsbrachen, insbesondere wenn sie in der Nähe zu felsigen Primärstandorten liegen, bilden sich im östlichen Mitteleuropa häufig durch verschiedene *Stipa*-Arten dominierte Trockenrasen (Abb. 1). Über derartige Gesellschaften auf Brachflächen berichten z.B. PODPERA (1930, Mähren), OSVACILOVÁ (1956, Slowakei), BARÁTH (1964, Ungarn), SCHNEIDER-BINDER (1983, Siebenbürgen), PETERSEN (1992, Ostdeutschland) und ELLENBERG (1996, Wallis). ELLENBERG (1996) weist darauf hin, daß die Massenvorkommen vieler *Stipa*-Arten trotz des steppenähnlichen Aussehens kein Kriterium für deren naturnahen Charakter, sondern im Gegenteil Zeichen für eine ehemalige Beackerung seien. Dies gilt sicherlich nicht für alle Sippen und für alle Klimaregionen. Doch trotz ihrer Seltenheit und ihres Vorkommens an der Westgrenze ihres Areals besiedelt z.B. *Stipa tirsia* auch in Westdeutschland aufgelassenes Kulturland (KORNECK 1974, OBERDORFER & KORNECK 1993).

Die Entstehung von *Stipa*-Rasen war Gegenstand einer größer angelegten Studie zur Entwicklung von Xerothermvegetation auf brachgefallenen Rebflächen (SENDTKO 1999): in einem dreiteiligen Ansatz wurden (erstmalig für die Sukzession auf Weinbergsbrachen) pflanzensoziologische, nutzungsgeschichtliche und populationsbiologische Untersuchungsmethoden zusammengeführt (Tab. 1). Die Ansätze repräsentieren gleichzeitig drei verschiedene Zeitebenen: auf der Ebene der Gegenwart behandelt der pflanzensoziologisch-typologische Ansatz die Beschreibung von Standort und Vegetation. Die Entstehung der aktuellen Vegetation ist nur aus der Vergangenheit her zu verstehen, so daß der zweite, nutzungsgeschichtlich orientierte Ansatz Fragen zu den Bracheursachen und zum Alter der Weinbergsbrachen untersucht. Auf der dritten Ebene geht es um eine Prognose der Vegetationsentwicklung in der



Abb. 1: Von wüchsiger *Stipa pulcherrima* dominierte *Festucion valesiacae*-Gesellschaft in Nordost-Ungarn (Tokajer Gebirge, Tarcal): der artenarme Bestand siedelt auf einer ca. 100 Jahre alten Weinbergsbrache. Vom Rand her dringen Gebüsch-Polykormone vor und bauen den Trockenrasen ab.

Fig. 1: *Stipa pulcherrima*-dominated grassland on a vineyard abandoned about 100 years ago (Tokaj mountains in northeast Hungary): the thriving character species produces a high amount of litter that limits species diversity. From the borders shrubs started colonizing the terrace.

Zukunft: in einem populationsbiologischen Ansatz sollen Untersuchungen zur Ausbreitung, zum Diasporenbanktyp sowie zur Keimungs- und Etablierungsfähigkeit die Ursachen des Erfolges der *Stipa*-Arten klären.

Tab. 1: Ansätze, Zeitebenen, Untersuchungsobjekte und Methoden der Arbeit.

Tab. 1: Approaches, timelevels, research objects and methods of the study.

<b>Ansätze und Zeitebenen</b>	<b>Untersuchungsobjekte</b>	<b>Methoden</b>	<b>Kapitel</b>
nutzungsgeschichtlicher Ansatz <i>Vergangenheit</i>	• Bracheursachen • Brachealter	• Archivstudien	2
		• Auswertung von Katasterkarten	4
pflanzensoziologisch- typologischer Ansatz <i>Gegenwart</i>	• Standort • Vegetation	• Literaturoauswertung	2
		• Vegetationsaufnahmen	3
populationsbiologischer Ansatz <i>Zukunft</i>	• Ausbreitung • Diasporenbanktyp • Keimung, Etablierung	• Markierungsversuche	5
		• Keimungsmethode	6
		• Aussaatversuche	7

## 2. Das Tokajer Gebirge: Standortfaktoren und Nutzungsgeschichte

Untersuchungsregion der Studie ist das Tokajer Gebirge (Größe ca. 1400 km<sup>2</sup>) im Nordosten Ungarns (Abb. 2). Es gehört zum pannonischen Raum, der in Teilen bereits zu den zonalen Waldsteppengebieten Ost-Europas gezählt wird (NIKLFELD 1973, ZÓLYOMI 1973, 1981). Das Tokajer Gebirge befindet sich ca. 200 km ostnordöstlich von Budapest; an seinem Südrand liegen die vier Untersuchungsgebiete, die zum bekanntesten Weinanbaugebiet Ungarns zählen. Neben zahlreichen bewirtschafteten Flächen finden sich in Höhen von 150-400 m ü. NN auch großflächig Weinbergsbrachen unterschiedlichsten Alters.

Das Tokajer Gebirge ist vulkanischen Ursprungs und besteht überwiegend aus Ryolith- und Dacit-Laven und -Tuffen; ein Teil ist mit carbonathaltigem Löß überdeckt. Über den vulkanischen Gesteinen sind Ranker und saure Braunerden entwickelt, über Löß haben sich Pararendzinen gebildet. Das Klima ist kontinental, die Jahresdurchschnittstemperatur liegt bei 10,4 °C. Kältester Monat ist der Januar mit -2,4 °C, wärmster Monat der August mit 21,1 °C. Die Summe des Jahresniederschlages beträgt 516 mm. In der Vegetationsperiode gehen die Niederschläge häufig als Gewitterschauer nieder. Ein Teil der Niederschläge fließt oberflächlich ab, womit sich - zusammen mit den hohen sommerlichen Lufttemperaturen - der Trockenstreß für die Vegetation verschärft.

Eine andere Folge der Gewitterregen ist die Bodenerosion, die im Löß besonders stark ist (PINCZÉS 1968). Sie ist in historischen Quellen bis in das 16. Jahrhundert belegt und eine der wesentlichen Ursachen für das Brachfallen der Weinberge. Neben wirtschaftlichen Problemen Anfang des 19. Jahrhunderts löste die Einschleppung nordamerikanischer Rebschädlinge weitere Bracheperioden aus. So zerstörte die Reblaus (*Viteus vitifolii*) innerhalb von vier Jahren 90 % der Anbaufläche (BALASSA 1991). Mit dem Zusammenbruch der „Donau-Monarchie“ setzte sich der Niedergang des Anbaugebietes fort. Nach dem 2. Weltkrieg aufgelegte För-

derprogramme begünstigten sozialistische Großbetriebe, so daß besonders kleinere Parzellen, die schwer zu bewirtschaften waren, brachfielen.

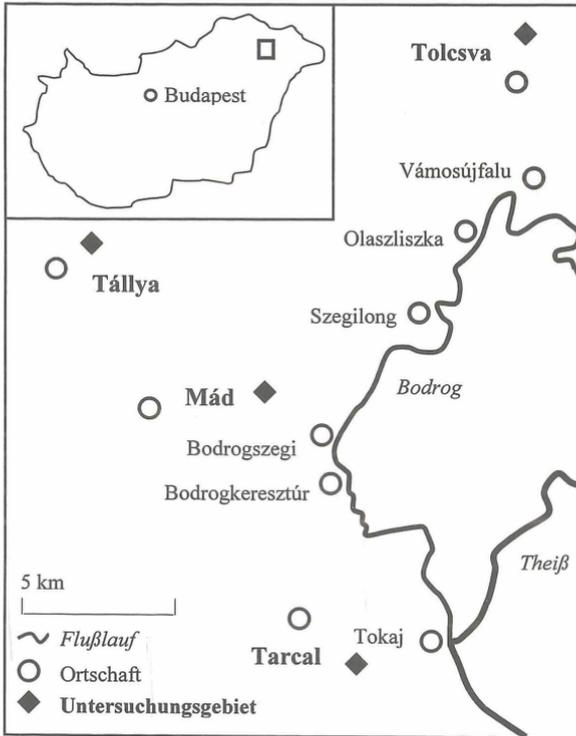


Abb. 2: Lage der Untersuchungsregion in Ungarn (kleine Karte) und der Untersuchungsgebiete am Südwestrand des Tokajer Gebirges: Tállya (48°14'N 21°14'E), Mád (48°11'N 21°19'E), Tarcál (48°07'N 21°23'E) und Tolcsva (48°17'N 21°27'E).

Fig. 2: Location of the research area in Hungary (smaller map) and of the sampling sites at the south-western edge of the Tokaj mountains.

### 3. Die Vegetation: *Stipa*-dominierte Gesellschaften

Im ersten Ansatz der Arbeit wurde das Vegetationsmosaik der Weinbergsbrachen mit 196 Vegetationsaufnahmen erfaßt, typisiert und beschrieben. Ziel war u.a., den populationsbiologischen Untersuchungen einen Bezugsrahmen zu geben. Eine ausführliche Darstellung der im Rahmen der Studie nachgewiesenen Assoziationen aus den Klassen *Stellarietea* (Br.-Bl. 31) Tx., Lohm. et Prsg. in Tx. 60 em., *Artemisietea* Lohm., Prsg. et Tx. in Tx. 50, *Sedo-Scleranthetea* Br.-Bl. 55 em. T. Müller 61, *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. 43, *Agropyretea intermedio-repentis* (Oberd. et al. 67) Müller et Görs 69, *Trifolio-Geranietea* T. Müller 61, *Rhamno-Prunetea* Goday et Carbonell 61 und *Quercu-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieg. 37 em. findet sich in SENDTKO (1999). Mit der Xerothermvegetation des Tokajer Gebirges befaßten sich auch HARGITAI (1940), BARÁTH (1964) und SIMON (1972, 1977).

Die kontinentalen Voll- und Halbtrockenrasen der *Festucetalia valesiaca* Br.-Bl. et Tx. 43 sind im Gebiet durch sechs Gesellschaften vertreten; in fünf von ihnen können sich *Stipa*-Dominanzbestände ausbilden. Unter den Volltrockenrasen des *Festucion valesiaca* Klika 43 sind es (in abnehmender Häufigkeit) eine *Stipa pulcherrima*-, *Stipa dasyphylla*- und *Stipa*



*joannis-Festucion valesiacae*-Gesellschaft sowie das *Stipetum capillatae* Krausch 61 (Nomenklatur der Arten nach EHRENDORFER 1973). Innerhalb der kontinentalen Halbtrockenrasen des *Cirsio-Brachypodion* Hadac et Klika 44 wurde das *Campanulo-Stipetum tirsae* Meusel 38 em. Soó 71 nachgewiesen.

Die Gesellschaften sind standörtlich fein gegliedert und zeigen hinsichtlich Gründigkeit und Bodenazidität eindeutige Präferenzen (Abb. 3). Die *Stipa pulcherrima*-Gesellschaft (Abb. 1) bevorzugt kalkhaltige Lößböden vom Typ der Pararendzina; der pH-Wert innerhalb der A-C-Profile liegt bei 6,5-8. MARTINOVSKÝ & RADICS (1967) bezeichnen die ostsubmediterranean-kontinental verbreitete *Stipa pulcherrima* als kalziphil (vgl. MEUSEL 1938). Auf kalkarmen oder -freien sowie mittel- bis tiefgründigen Sekundärstandorten wird die Gesellschaft häufig durch *Stipa joannis*-Bestände ersetzt. Die kontinental verbreitete Kennart bevorzugt Ranker und saure Braunerden (pH-Wert Ah-Horizont 5,5-6). Vergleichbare, kalkarme bis -freie, jedoch meist flachgründige Standorte besiedelt die *Stipa dasyphylla*-Gesellschaft. Auf den meist älteren Brachflächen, die beweidet und durch Feuer beeinflusst sind, bildet *Stipa dasyphylla* (Verbreitung europäisch-kontinental) lückige und therophytenreiche Bestände. Kalkreiche Standorte, die im Gegensatz zur *Stipa pulcherrima*-Gesellschaft jedoch gestört sind, werden vom *Stipetum capillatae* Krausch 61 besiedelt. Seine Charakterart, die kontinental-submediterranean verbreitete *Stipa capillata*, ist auf tief- bis flachgründigen Böden anzutreffen; Bodentyp ist meist eine Pararendzina (pH-Wert des Ah-Horizontes: 6-8).

In den Halbtrockenrasen-Gesellschaften des *Cirsio-Brachypodion* spielen *Stipa*-Arten lediglich im *Campanulo-Stipetum tirsae* eine wichtige Rolle. Die Assoziation bzw. ihre kontinental verbreitete Kennart *Stipa tirsae* ist auf kalkarmen bis -freien sowie mittel- bis tiefgründigen Sekundärstandorten anzutreffen. Bodentyp ist meist eine saure Braunerde (pH-Wert des Ah-Horizontes 5-6). Nach dem Ende der Nutzung, meist Beweidung und seltener Mahd (BARÁTH 1964), verbuschen oder versäumen die Bestände (vgl. WILMANN & SENDTKO 1995). Meist wandert die *Geranion*-Art *Peucedanum cervaria* in die Trockenrasen ein und lenkt die Sukzession in Richtung des *Geranio-Peucedanetum cervariae* (Kuhn 37) T. Müller 61 (zu populationsbiologischen Untersuchungen hierzu vgl. SENDTKO 1999).

## 4. Die Entwicklungsgeschwindigkeit von *Stipa*-dominierten Gesellschaften

Nach der Erfassung der Vegetation war das Ziel der weiteren Untersuchungen eine Abschätzung der Geschwindigkeit bei der Entwicklung von *Stipa*-dominierten Gesellschaften. Im zweiten Ansatz der Studie wurden in diesem Zusammenhang Untersuchungen zur Nutzungsgeschichte durchgeführt. Im einzelnen sollten dabei die folgenden beiden Fragen beantwortet werden: 1) Welches Alter besitzen die einzelnen Brachezellen? 2) Ab welchem Brachealter treten welche *Stipa*-Arten erstmals dominierend auf?

### 4.1 Methoden

Zunächst wurden umfangreiche Archivarbeiten durchgeführt, bei denen bis in das 17. Jahrhundert reichende historische Abbildungen und Textquellen ausgewertet wurden. Die Untersuchungen ergaben, daß zwischen dem Ende des 17. und dem Ende des 19. Jahrhunderts die Obergrenze des Weinbaus von 410 auf 260 m ü. NN hangabwärts verlagert wurde (SENDTKO 1997). Die Bestimmung des Brachealters einer jeden Parzelle (und damit einer jeden Aufnahme- und Auswertefläche) erfolgte exemplarisch für das Gebiet Tarcal. Hierzu wurde ein Satz Katasterkarten aus den Jahren 1867-1984 ausgewertet (vgl. Abb. 4). Die Ergebnisse wurden für die

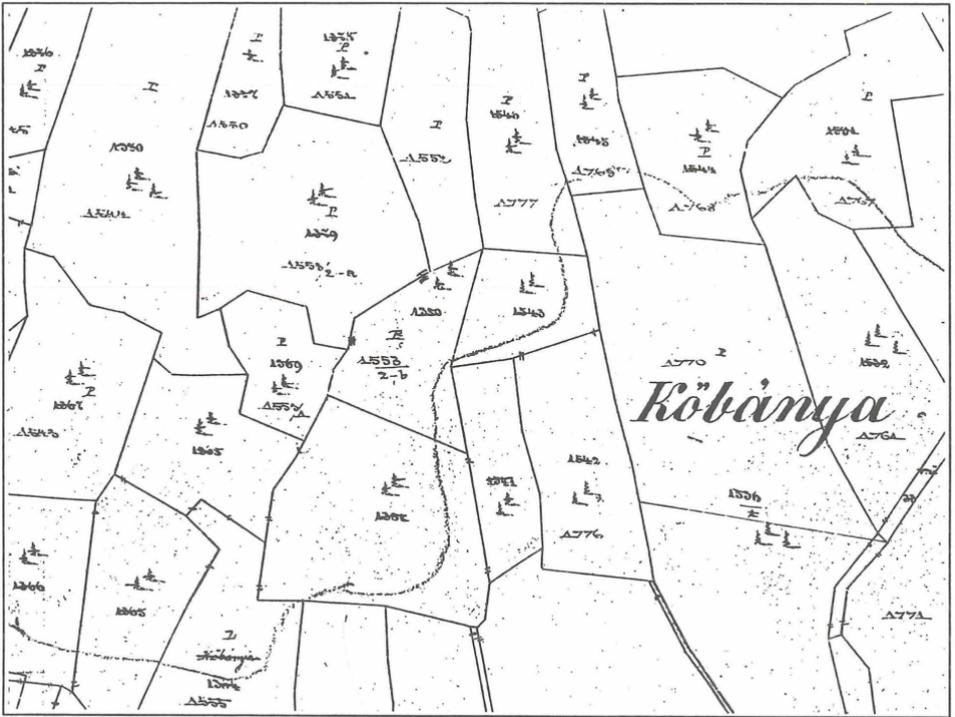


Abb. 4: Verkleinerter Ausschnitt einer Katasterkarte des Jahres 1867 der Gemeinde Tarcal mit Korrekturen von 1908 aus Zeit nach der Reblausinvasion (Karte 18, Originalmaßstab 1:2880, Szerencs város körzeti földhivatal [Katasteramt Kreis Szerencs]). Die Weinstock-Signaturen sind durchgestrichen und die Parzellenummern geändert. Die Aufsignatur „P“ (nach ungar. „parlag“: Brache) kennzeichnet Brachflächen. Unten links findet sich die Aufsignatur „L“ (nach ungar. „legelő“: Weide) für beweidete Rebbrachen.

Fig. 4: Reduced detail of land register map from 1867 with alterations after the phylloxera invasion of 1885 (site Tarcal). Vine symbols are crossed out and plot numbers are changed. The new symbols „P“ and „L“ (for Hungarian „parlag“ and „legelő“) indicate abandoned and grazed sites.

Zwischenauswertung in einer Karte zusammengefaßt (Abb. 5): sie zeigt die Lage von Brachflächen, die nach dem Brachealter in 6 Bracheklassen zusammengefaßt sind. Die ältesten Brachflächen besitzen ein Alter von mehr als 125 Jahren. Flächen mit jüngeren Brachen der Bracheklassen IV, V und VI bilden am Südwestrand des Untersuchungsgebietes ein kleinräumiges Mosaik.

Für jede der gleichmäßig über das Gebiet verteilten Vegetationsaufnahmen *Stipa*-dominierter Gesellschaften wurde anschließend die Bracheklasse bestimmt und im Gesamtvergleich aller Aufnahmeflächen dasjenige Brachealter ermittelt, in der Bestände der entsprechenden Gesellschaft zum ersten Mal auftreten (eine gekürzte Stetigkeitstabelle findet sich bei SENDTKO 1999). Die *Stipa dasyphylla*- und *Stipa joannis-Festucion valesiacae*-Gesellschaften konnten nicht in die Auswertung mit einbezogen werden, da sie im untersuchten Gebiet nicht vorkamen.

## 4.2 Ergebnisse

Die Auswertung des Aufnahmемaterials ergibt, daß beinahe sämtliche Bestände des *Campanulo-Stipetum tirsae* in der Bracheklasse I (92 %) und nur ein geringer Anteil (8 %) in der

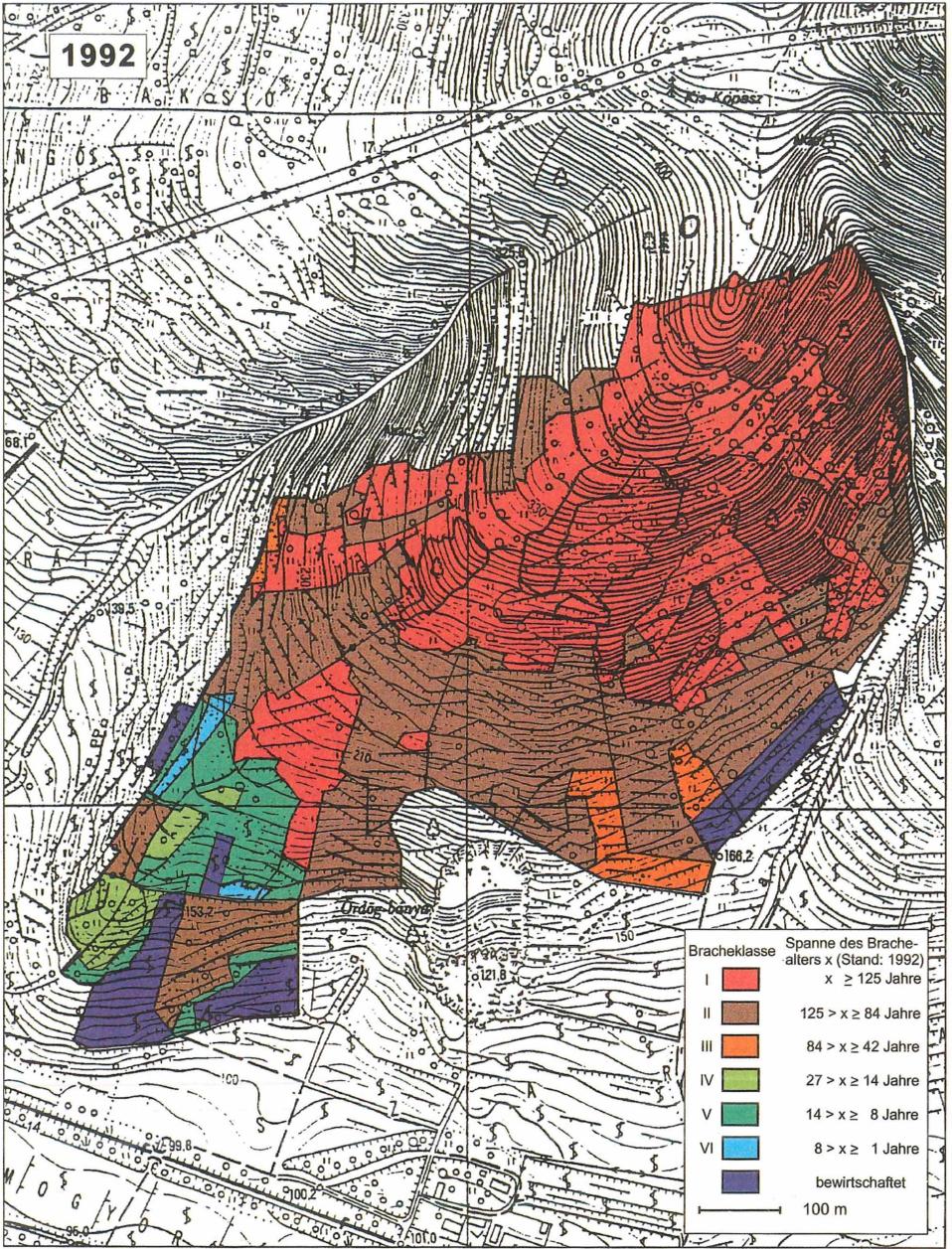


Abb. 5: Räumliche Verteilung und Alter von Brachflächen und Bracheklassen im Gebiet Tarcal (Stand 1992, Kartengrundlage: Topographische Karte 1:10.000, MÉM FÖLDÜGYI ÉS TÉRKÉPÉSZETI HIVATAL, Blatt 89 - 132 Tokaj, 1987).

Fig. 5: Map showing the spatial pattern and age (see legend) of abandoned vineyards in the Tarcal site in 1992 (reconstructed by means of land register maps dating from 1867 to 1984).

Tab.2: Anteile von Vegetationsaufnahmen *Stipa*-dominierter Gesellschaften in verschiedenen Bracheklassen und frühestes Auftreten der Gesellschaften nach Brachfallen (Gebiet Tarcal, Angaben in % bzw. Jahren, n=Anzahl der Aufnahmen).

Tab. 2: Rates of relevés of *Stipa*-dominated grassland communities in different fallow periods (see Fig. 5) and earliest records of the communities after abandonment (in years, n = numbers of relevés).

Bracheklasse	I	II	III	IV	V	VI
<b>Untergrenze Brachealter (Jahre)</b>	<b>≥ 125</b>	<b>≥ 84</b>	<b>≥ 42</b>	<b>≥ 14</b>	<b>≥ 8</b>	<b>≥ 1</b>
Campanulo-Stipetum tirsae (n=13)	92	8	-	-	-	-
<i>Stipa pulcherrima</i> -Festucion valesiacaе-Gesellschaft (n=38)	26	45	-	8	21	-
Stipetum capillatae (n=16)	6	19	-	13	62	-

Bracheklasse II vorkommen (Tab. 2). Von der *Stipa pulcherrima*-*Festucion valesiacaе*-Gesellschaft kommt der überwiegende Teil der Bestände auf sehr alten Brachflächen (Bracheklasse I und II 71 %) vor; knapp ein Drittel verteilt sich auf Bereiche der Bracheklassen IV (8 %) und V (21 %). Beim *Stipetum capillatae* Krausch 61 dagegen sind die Verhältnisse umgekehrt: nur ein Viertel der Bestände siedelt auf Flächen der Bracheklassen I und II und drei Viertel siedeln auf den jungen Flächen der Bracheklassen VI (13 %) und V (62 %). Während beim *Stipetum tirsae* die jüngsten Bestände ein Alter von ca. 85 Jahren aufweisen, besitzen jene der *Stipa pulcherrima*-Gesellschaft und des *Stipetum capillatae* ein Alter von ca. 8 Jahren.

### 4.3 Diskussion

Der entscheidende Schritt von den vorgeschalteten Ruderalgesellschaften des *Dauco-Melilotion* Görs 66 zu den *Stipa*-dominierten Trockenrasen wird zwischen 8 und 13 Jahren Brache vollzogen (ähnliche Werte referieren ZÓLYOMI & FEKETE 1994 für andere Trockenrasen-Gesellschaften). Das *Stipetum capillatae* Krausch 61 besitzt seinen Schwerpunkt in den jüngsten Brachestadien. Entscheidender Faktor ist die dort herrschende hohe Störungsintensität, die auf anhaltende Bodenumlagerungen, z.B. durch Erosion und Wildschweinwühlungen, zurückzuführen sein dürfte (vgl. RYCHNOVSKÁ & ÚLEHLOVÁ 1975, WILMANN 1988). Nach Geländebeobachtungen nimmt mit dem Brachealter der Konsolidierungsgrad der Standorte und der Anteil störungsempfindlicher Arten zu. Dies dürfte der Hauptgrund für den Schwerpunkt der *Stipa pulcherrima*-Gesellschaft auf älteren Brachflächen sein. Die Gesellschaft tritt jedoch bereits in jungen Brachestadien, dann allerdings mit geringerer Artenzahl auf (vgl. SENDTKO 1997). Das Fehlen des *Stipetum tirsae* auf den jungen Brachflächen dürfte mit der Bindung ihrer Charakterart an kalkarme Standorte verknüpfte sein: diese fehlen im Bereich der jüngsten Brachflächen.

Die Ergebnisse zur Sukzessionsgeschwindigkeit beruhen auf der Auswertung des pflanzensoziologischen Aufnahmematerials und seiner Verknüpfung mit den Ergebnissen der nutzungsgeschichtlichen Untersuchungen. Im dritten, populationsbiologischen Ansatz wird im folgenden analysiert, wie im Detail ein *Stipa*-dominierter Trockenrasen auf einer Weinbergsbrache entsteht. Die populationsbiologischen Untersuchungen folgen dabei gleichsam dem Lebenszyklus der Pflanzen bei der Besiedlung der Weinbergsbrachen: auf den Prozeß der

Diasporenausbreitung folgen Untersuchungen zum Diasporenbanktyp sowie zur Keimung und Etablierung.

## 5. Die Diasporenausbreitung von *Stipa*-Arten

Genauere Angaben über die Ausbreitungsfähigkeit von *Stipa*-Arten der Sektion *Stipa* (sensu MARTINOVSKÝ CONERT 1992) lagen bisher nicht vor. Häufig werden übertrieben anmutende Werte angegeben: so nennt LITZELMANN (1938) eine mittlere jährliche Wandergeschwindigkeit von 2,5-10 km. Dem stehen Geländebeobachtungen von MOLÍKOVÁ (1983) gegenüber, wonach Karyopsen nur sporadisch über größere Distanzen ausgebreitet werden. HENSEN (1999) konnte für *Stipa tenacissima*, einer Art mit Karyopsen ohne niedrig behaarte Grannen, Ausbreitungsdistanzen von mehr als 10 m nachweisen. Im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen wurde exemplarisch die Ausbreitungsfähigkeit von *Stipa pulcherrima*, einer Art mit niedrig behaarten Grannen, im Nah- und Fernbereich untersucht.

### 5.1 Methoden

Um die Flugweiten der *Stipa pulcherrima*-Karyopsen zu ermitteln, wurden diese bei beginnender Fruchtreife mit fluoreszierenden Sprühfarben („dupli-color“, Vogelsang GmbH, Hassmersheim) an der Mutterpflanze markiert. Die Farbcodes wurden an der kahlen Untergranne und im unteren Bereich der behaarten Obergranne angebracht. Zwischen dem 31.5. und 5.6.1993 wurden insgesamt 1053 Karyopsen an 16 Mutterpflanzen markiert. Die Anzahl je Mutterpflanze schwankte zwischen 35 und 229 und betrug im Durchschnitt 66. Nach dem Ausstreuen der Karyopsen wurde die Umgebung der Mutterpflanzen zwischen dem 12.6. und 19.6.1993 sorgfältig nach markierten Karyopsen abgesucht. Für jeden Fund wurde die Flugweite in Distanzklassen à 0,5 m und die Haupthimmelsrichtung der Ausbreitung ermittelt. In einem Vorversuch zeigte sich bei der Suche nach den Diasporen rasch, daß der Großteil innerhalb von wenigen Metern um die Diasporenquelle niedergegangen war. Daher wurde das Gelände bis zu einem Abstand von 5 m um die Mutterpflanze in 1,5 Stunden und von 5-10 m in 0,5 Stunden abgesucht. Alle Funde über 10 m sind Zufallsfunde während anderer Geländetätigkeiten.

### 5.2 Ergebnisse

Von 701 Karyopsen konnten die Ausbreitungsdistanzen ermittelt werden (Wiederfundquote 67 %, Maximum der Wiederfundquote: 93 %, Minimum: 28 %). Knapp die Hälfte aller Karyopsen (45 %) wurde Richtung Süden und gut ein Drittel (34 %) Richtung Westen ausgebreitet; nur je ein Zehntel flog Richtung Norden (9 %) oder Osten (12 %). In einem Umkreis von 1 m um die Mutterpflanze waren im Schnitt bereits 58 % aller wiedergefundenen Diasporen niedergegangen (Abb. 6). Bis zu 2 m waren 78 % der Karyopsen gelandet, und weiter als 5 m flogen 9,8 %. Ausbreitungsdistanzen von über 10 m ließen sich für 1,3 % aller wiedergefundenen Karyopsen nachweisen. Die maximale Ausbreitungsdistanz lag bei 34 m für 1 Karyopse; 5 miteinander verdrillte Karyopsen flogen 22 m weit.

### 5.3 Diskussion

Mit einer gemessenen Maximalausbreitungsdistanz von 34 m und einem Anteil von 22 % der Diasporen mit einer Ausbreitungsdistanz von mehr als 2 m Entfernung zählt *Stipa pulcherrima* zu den ausbreitungstärksten *Festuco-Brometea*-Arten (vgl. SENDTKO 1999); eine in diesem Punkt vergleichbare Ausbreitungsfähigkeit besitzen z.B. *Botriochloa ischaemum*, *Carduus collinus*, *Hieracium* Subgen. *Pilosella*, *Jurinea mollis*, *Stipa dasyphylla* und *Stipa*

*joannis*. Nach Geländebeobachtungen können die Karyopsen von *Stipa pulcherrima* durch Gewitterböen oder Windhosen (Kleintromben) jedoch auch über Distanzen bis zu 80 m ausbreitet werden. Selbst die Karyopsen von *Stipa*-Arten ohne fiedrige Granne, wie von *Stipa tenacissima*, können nach HENSEN (1999) bei einer Windgeschwindigkeit von 7 m/s (dies entspricht einer mittleren Brise) im Windkanal Entfernungen von mehr als 10 m überwinden.

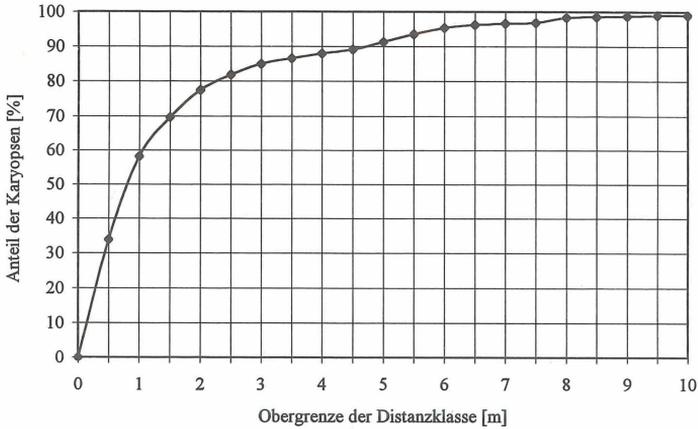


Abb. 6: Kumulierte und interpolierte Anteile der Ausbreitungsdistanzen (0-10 m) von *Stipa pulcherrima*-Karyopsen (n=701).

Fig. 6: Cumulative and interpolated rates of dispersal distances (0-10 m) of colour marked *Stipa pulcherrima* diaspores (n=701).

Die Ausbreitung der Karyopsen kann jedoch durch die Mutterpflanze selbst und die Umgebungsvegetation behindert werden. So verfieng sich ein großer Teil der Karyopsen in benachbarten Blütenständen desselben Horstes. Fehlte zur Zeit der Fruchtreife der Wind, fiel ein Teil der Karyopsen auch einfach zu Boden. Besonders ungünstig für die Ausbreitung sind jedoch Gebüschgruppen (hierauf weist auch MOLÍKOVÁ 1983 hin). Diese kämten die fliegenden Karyopsen aus dem Luftstrom, so daß sie für den Aufbau neuer Populationen verloren sind.

Bemerkenswert ist die zunächst trivial erscheinende Tatsache, daß die Diasporen zu ca. 80 % in die der Hangneigung entsprechenden Himmelrichtungen Süd und West, d.h. bergab flogen. Neben der Wirkung der Schwerkraft können Berg-Tal-Wind-Phänomene zur Erklärung herangezogen werden. In Bezug auf das Sukzessionsgeschehen folgt also dem Brachfallen der Weinberge in der Regel auch die Ausbreitung der *Stipa*-Arten gleichsinnig „von oben nach unten“. Hierbei wird für den Artenschutz deutlich, daß höhergelegene *Stipa*-Bestände besonders empfindlich sind: durch Sukzession oder Störung vernichtete Populationen können nur schwer durch tieferliegende Bestände wieder aufgebaut werden.

Zum Verbleib von 33 % nicht wiedergefundener Diasporen gibt es verschiedene Erklärungs-möglichkeiten. Zum einen können die Karyopsen in der stellenweise dichten Streu und Vegetation trotz intensiver Suche übersehen worden sein. Zum anderen können sie über den genau-er durchsuchten 10 m-Radius hinausgeflogen sein. Inwieweit diese Diasporen einen Beitrag zur Etablierung neuer Individuen leisten können, ist unklar, da mit zunehmender Ausbrei-tungsdistanz der Anteil leichter, oft nicht keimfähiger Diasporen zunimmt (STRYKSTRA, Mit-teilung zit. in BAKKER et al. 1996). Nach Beobachtungen von MOLÍKOVÁ (1983) spielt bei *Stipa*-Arten auch der Schadfraz durch Kleinsäuger eine wichtige Rolle. So wurden in ihrer Untersuchung zahlreiche Fruchtstände durch Mäuse abgeerntet; der Einfluß auf die generati-ve Vermehrung wird als nicht gering eingeschätzt.

## 5.4 Post-dispersal movement bei *Stipa*-Arten

Nach dem Ausstreuen sind die Karyopsen der *Stipa*-Arten mit ihrer hygroskopischen Granne in der Lage, Dreh- und Kriechbewegungen durchzuführen (SPURNÝ 1962, CONERT 1992, WEIGLIN 1995); man kann diese als „post-dispersal movement“ bezeichnen. Wie PEART (1979) für *Stipa verticillata* zeigen konnte, ist die wesentliche Funktion das Einbohren der Diasporen in den Boden und das Erreichen eines günstigen Keimortes (safe site). Nach Geländebeobachtungen ist bei hoher Luftfeuchte die Granne der *Stipa*-Karyopsen unverdreht und gerade; bei niedriger Luftfeuchte dagegen dreht sich der untere Teil um seine eigene Achse. Es bilden sich zwei mit ca. 90° gewinkelte Knie, die eine Verankerung in der Umgebungsvegetation ermöglichen. Durch die Drehbewegung des unteren Grannenteiles und eines an der Karyopse sitzenden, hakigen Kallus (Blütenstielrest), bohrt sich diese nach Art eines Korkeziehers in den Boden. Die dafür nötigen Änderungen der Luftfeuchte können durch den Wechsel von niederschlagsarmen und -reichen Perioden oder einen „circadianen“ Rhythmus aus taufeuchtem und trockenwarmem Mikroklima ausgelöst werden (GUTTERMAN 1993).

Nach Geländebeobachtungen können sich die Karyopsen von *Stipa pulcherrima* auf diese Weise bis ca. 3 cm Tiefe in den Boden einbohren (denselben Wert gibt GUTTERMAN 1993 für *Stipa capensis* an). Die europäischen Federgräser streuen ihre Diasporen im Juni aus, wenn die Gefahr des Austrocknens am größten ist. Im Boden überdauern sie bis zum Ende des Winters. Bei ihrer Keimung zwischen Februar und April des folgenden Jahres (eigene Beobachtungen; MOLÍKOVÁ 1983) nutzen sie die Bodenfeuchte der vorangegangenen Winterperiode. Im Boden sind die großen Diasporen zudem besser vor einem Schadfraß durch Kleinsäuger geschützt (vgl. Kap. 5.3).

## 6. Der Diasporenbanktyp von *Stipa*-Arten

Für das Verständnis der Sukzession ist neben der Ausbreitungsfähigkeit auch die Lebensfähigkeit der Diasporen von Bedeutung. Arten mit einer mehrjährigen Diasporenbank erscheinen besonders geeignet, ungünstige Standortbedingungen als Diasporen zu überdauern. Nach einer Änderung der Standortbedingungen können sie, ohne erneut einwandern zu müssen, die Sukzession beeinflussen. In diesem Zusammenhang wurde in den folgenden Untersuchungen der Diasporenbanktyp der *Stipa*-Arten ermittelt (zum Diasporenbanktyp anderer Arten vgl. SENDTKO 1999).

### 6.1 Methoden

Im Gebiet Tarcal wurden 36 Mischproben aus fünf, durch Vegetationsaufnahmen dokumentierten Gesellschaften entnommen (*Stipa pulcherrima*-*Festucion valesiaca*-Gesellschaft, *Inula ensifolia*-*Cirsio-Brachypodium*-Gesellschaft [Inuletum *ensifoliae* Kozl. 25], *Campanulo-Stipetum tirsae* Meusel 38 em. Soó 71 *Geranio-Peucedanetum cervariae* [Kuhn 37] Müller 61 und *Pruno mahaleb-Quercetum pubescentis* Jak. & Fek. 57). Die Reihen unterschieden sich im Zeitpunkt der Probennahme (September 1992, April 1993 und August 1993) und in der Expositionsdauer der Bodenproben (entsprechend 37, 30 und 25 Monate). Grundeinheit jeder Mischprobe war eine Einzelprobe, die mit einem Stahlrohr (Innendurchmesser 48 mm, Fläche 18 cm<sup>2</sup>) entnommen wurde. Jede Einzelprobe umfaßt eine obere Fraktion „O“, bestehend aus der Streuschicht und dem ersten Zentimeter des Mineralbodenhorizontes, und eine untere Mineralbodenfraktion „U“ aus einer Tiefe von 1-7 cm. 14 Einzelproben ergeben eine Mischprobe mit einer Gesamtoberfläche von 250 cm<sup>2</sup> und einem Gesamtvolumen von 1750 cm<sup>3</sup> (Fraktion „O“ 250 cm<sup>2</sup>, Fraktion „U“ 1500 cm<sup>3</sup>).

Die Proben wurden mit Hilfe der Keimungsmethode (FISCHER 1987) auf ihren Gehalt an keimfähigen Diasporen untersucht. Sie wurden hierzu in Tonschalen gefüllt, die mit einem

Gemisch aus sterilisierter Komposterde, Quarzsand und Vermiculit gefüllt waren. Auf das Substrat wurde das Probenmaterial in einer Schichtdicke von 5-8 mm ausgebracht. Die mit Gaze abgedeckten Schalen wurden auf einer Versuchsfläche im Botanischen Garten der Universität Freiburg exponiert und von März bis September alle ein bis zwei Monate auf Keimlinge kontrolliert. Um die Keimlingssterblichkeit zwischen den Kontrollterminen abzuschätzen, wurden insgesamt 200 Keimlinge markiert. Beim jeweils nächsten Kontrolltermin konnten zusammen 188 wiedergefunden werden, was einer Sterblichkeit von 6 % entspricht.

## 6.2 Ergebnisse

Lediglich *Stipa pulcherrima* konnte in 7 Fällen mit zusammen 13 Keimlingen als jeweils bestandeseigene Art nachgewiesen werden. In 2 Fällen (mit 3 Keimlingen) wurde die Art in der oberen Fraktion, in 5 Fällen (mit 10 Keimlingen) in der unteren Fraktion nachgewiesen.

## 6.3 Diskussion

Nach dem System der Diasporenbanktypen von THOMPSON et al. (1997) ergibt sich für *Stipa pulcherrima* ein long-term persistenter Diasporenbank-Typ. Bei der Auswertung gilt es jedoch zu bedenken, daß die Art eine hygroskopische Granne besitzt (vgl. Kap. 5.4), mit deren Hilfe sich die Karyopsen in kurzer Zeit in die Tiefe verlagern können. Der für die Lebensfähigkeit der Diasporen angenommene Zusammenhang zwischen Verlagerungsgeschwindigkeit, Verlagerungstiefe und Lebensdauer gilt hier also nicht. Die Dauer der Keimfähigkeit ist mit dieser Methode daher auch nicht nachzuweisen. Unter Kulturbedingungen ließen sich bei den Untersuchungen zur Keimfähigkeit neu auflaufende Keimlinge von *Stipa pulcherrima* bis 19 Monate nach der Probenahme nachweisen. Auch die Keimfähigkeitstests an anderen Vertretern der *Stipa pennata*-Gruppe von OVESNOV & OVESNOV (1972) und MOLÍKOVÁ (1983) lassen für *Stipa pulcherrima* somit einen transienten (bis short-term persistenten) Diasporenbanktyp mit einer Diasporenlebensfähigkeit von 1 (-2) Jahren vermuten.

Wie viele andere bestandsbildende Gräser der *Festuco-Brometea*, z.B. *Botriochloa ischaemum*, *Festuca ovina* agg. und *Koeleria macrantha*, bildet somit auch *Stipa pulcherrima* nur kurzfristig lebensfähige Diasporen. Zu ähnlichen Ergebnissen kommen auch FISCHER (1987) und POSCHLOD et al. (1991) für die dominierenden Arten von *Brometalia*-Gesellschaften in Süddeutschland.

# 7. Die Keimung und Etablierung von *Stipa*-Arten

Nach der Diasporenausbreitung sind Keimung und Etablierung weitere Etappen bei der Besiedlung von Brachflächen. Ziel der folgenden Untersuchungen war es, in drei Ansätzen die Keimraten von *Stipa dasyphylla*, *Stipa pulcherrima* und *Stipa tirsia* unter kontrollierten und unter Freiland-Bedingungen zu ermitteln.

## 7.1 Methoden

Die Diasporen der drei o.g. Arten wurden in optimalem Reifezustand am 12.6.1993 (Ansatz Weinbergsbrache) bzw. 13.6.1994 (Ansätze Klimaschrank, Botanischer Garten) im Gebiet Tarcal gesammelt. Bis zur Aussaat wurden die Diasporen in offenen Polyethylen-Beuteln bei Zimmertemperatur gelagert. Äußerlich keimungsunfähig erscheinende Diasporen wurden nicht aussortiert.

## **Ansatz Klimaschrank**

In einem Klimaschrank wurde unter kontrollierten Bedingungen die Keimfähigkeit von je 100 Diasporen jeder Art untersucht. Dazu wurden am 2.7.1994 die Diasporen in mit Vermiculit gefüllte Kunststoffdosen gelegt. Es wurden Langtagsbedingungen simuliert: die Helligkeitsphase dauerte 16 Stunden bei 25 °C, die Dunkelphase acht Stunden bei 15 °C. Der Schrank wurde mit einer Quecksilberdampflampe beleuchtet. Die Proben wurden zwei Monate bis zum 2.9.1994 wöchentlich kontrolliert und bei Bedarf mit Leitungswasser gegossen. Der Versuch mußte nach starker Verpilzung der Proben Anfang September abgebrochen werden.

## **Ansatz Botanischer Garten**

Parallel hierzu wurde am 2.7.1994 im Botanischen Garten der Universität Freiburg unter Freilandbedingungen jeweils 100 Diasporen der o. g. Arten in Tonschalen von 40 cm Innendurchmesser gelegt. Die Schalen waren zu Zweidrittel mit einem Gemisch aus sterilisierter Komposterde, Quarzsand und Vermiculit gefüllt. Um Schadfraß und eine Verunkrautung zu verhindern, wurden die Schalen mit Gaze abgedeckt. Während des Beobachtungszeitraumes wurden sie alle 14 Tage kontrolliert, aber nicht gegossen. Eine Bestimmung der Keimraten erfolgte nach 2 und 10 Monaten am 2.9.1994 und 28.4.1995.

## **Ansatz Weinbergsbrache**

In diesem Ansatz wurden am 18.6.1993 je 300 Diasporen von *Stipa pulcherrima* und *Stipa tirsia* in Form eines 15 m langen Transektes durch eine zwei Jahre alte Weinbergsbrache des Gebietes Tarcál ausgesät (Abb. 7). Die Karyopsen wurden in je einer Reihe in einem Abstand von 5 cm mit ihrer Spitze ca. 0,5 cm in den Boden gesteckt. Der Abstand zwischen den Reihen der beiden Arten betrug ebenfalls 5 cm. Kontrollen wurden im August 1993, im April 1994 und Juni 1995 durchgeführt.

## **7.2 Ergebnisse**

### **Ansätze Klimaschrank und Botanischer Garten**

Im Klimaschrank lief innerhalb des Beobachtungszeitraumes nur ein Keimling von *Stipa tirsia* auf (Keimrate 1 %, Tab. 3). Im Botanischen Garten waren nach 2 Monaten je ein Keimling von *Stipa dasyphylla* und *Stipa pulcherrima* gekeimt, von *Stipa tirsia* keimten im selben Zeitraum 11 Karyopsen (11 %). 10 Monate nach Aussaat waren von letzterer 21 Karyopsen (21 %) gekeimt. Die Zahl der Keimlinge der anderen beiden Arten blieb gleich.

## **Ansatz Weinbergsbrache**

Bei den ersten beiden Kontrollen im Abstand von 2 und 10 Monaten nach Aussaat konnten von keiner der beiden ausgesäten Arten Keimlinge gefunden werden. 24 Monaten nach Aussaat wurde in unmittelbarer Nähe des Transektes ein Horst von *Stipa pulcherrima* entdeckt. Ob er zum vorangegangenen Aussaatversuch gehörte, war unklar. Falls dies der Fall wäre, betrüge die Keim- bzw. Etablierungsrate nach zwei Jahren 0,3 %.

## **7.3 Diskussion**

Im Klimaschrank zeigte sich bei allen Arten eine starke Verpilzung, die schon vor ihrem äußeren Auftreten im Inneren der Karyopsen wirksam gewesen sein mag und die die Keimrate sicherlich negativ beeinflußt hat. RYCHNOVSKÁ & ÚLEHLOVÁ (1975) nehmen für die hier untersuchten *Stipa*-Arten unter humiden Klimabedingungen, wie sie im Klimaschrank geherrscht haben, eine besondere Anfälligkeit für Pilzkrankungen an.

Trotzdem beobachteten auch OVESNOV & OVESNOV (1972) und MOLÍKOVÁ (1983) bei ihren Keimungs- und Aussaatexperimenten mit *Stipa*-Arten äußerst geringe Keimraten im Bereich weniger Prozente. OVESNOV & OVESNOV (1972) vermuten einen physiologischen Keimungs-inhibitor. In ihren Experimenten zeigten Ansätze mit Karyopsen, die in einem kontinuierlichen Wasserstrom gelagert waren, signifikant höhere Keimraten. Sie erklären dies mit der Auswaschung einer die Keimung hemmenden Substanz. Demnach ermögliche beispielsweise ein niederschlagsreicher Herbst und Winter eine hohe Keimrate. Nach MOLÍKOVÁ (1983) dagegen wirken die festanliegenden Hüll- und Deckspelzen als mechanische Keimungsinhibitoren. Nach deren Entfernung konnte sie signifikant höhere Keimraten nachweisen. Unter natürlichen Bedingungen würden die Spelzen durch häufige Temperaturwechsel gelöst.

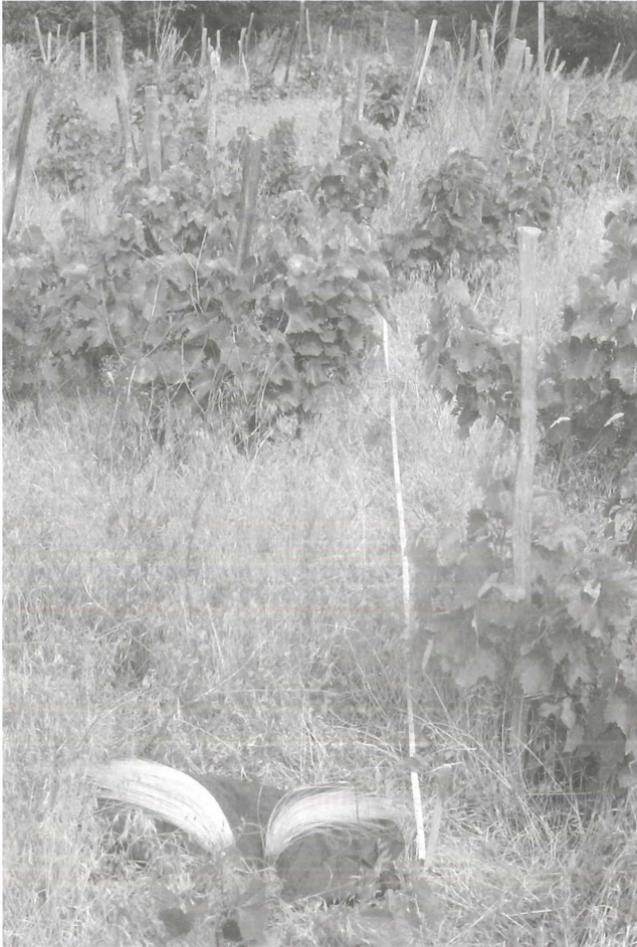


Abb. 7: Aussaatversuch von *Stipa pulcherrima* und *Stipa tirsia* in eine Weinbergsbrache: je 300 Diasporen der beiden Arten wurden transektartig durch eine 2 Jahre alte Weinbergsbrache des Gebietes Tarcal ausgesät. Das 15 m lange Transekt umfaßte das *Conyzo-Lactucetum serriolae* Lohm. in Oberd. 57 und das *Echio-Melilotetum* Tx. 47.

Fig. 7: Outdoor sowing experiment of 300 diaspores of *Stipa pulcherrima* and *Stipa tirsia* into a former vineyard abandoned 2 years ago (site Tarcal). Diaspores were sown in two parallel rows (length 15 m) with a row and diaspore distance of 5 cm. Surrounding vegetation was the *Conyzo-Lactucetum serriolae* Lohm. in Oberd. 57 and the *Echio-Melilotetum* Tx. 47.

- Tab. 3: Keimraten von verschiedenen *Stipa*-Arten in einem Klimaschrank (16 h hell bei 25 °C, 8 h dunkel bei 15 °C), im Botanischen Garten der Universität Freiburg und in einer Weinbergsbrache im Untersuchungsgebiet Tarcal (Angaben in %).
- Tab. 3: Germination rates of different *Stipa* species in a climatic chamber (16 h light at 25 °C, 8 h darkness at 15 °C), the botanic garden of Freiburg University and an abandoned vineyard at site Tarcal (n = number of diaspores, in brackets = months after sowing).

Ansatz	Klima- schrank (n=100)		Botanischer Garten (n=100)		Weinbergsbrache (n=300)	
Kontrolltermin (Monate nach Aussaart)	9.1994 (2)	9.1994 (2)	4.1995 (10)	8.1993 (2)	4.1994 (10)	6.1995 (24)
<i>Stipa dasyphylla</i>	0,0	1,0	1,0	–	–	–
<i>Stipa pulcherrima</i>	0,0	1,0	1,0	0,0	0,0	0,3 ?
<i>Stipa tirsata</i>	1,0	11,0	21,0	0,0	0,0	0,0

Im Botanischen Garten zeigte *Stipa tirsata* gegenüber den anderen Arten eine deutlich höhere Keimrate. Auch bei MOLÍKOVÁ (1983) keimten von allen untersuchten *Stipa*-Arten die Karyopsen von *Stipa tirsata* nach einer Lagerung im Freiland am besten (Keimrate 77 %), von *Stipa pulcherrima* liefen keine Keimlinge auf. Dieser auffällige Unterschied zwischen Arten der *Stipa pennata*-Gruppe kann seine Ursache in einem unterschiedlichen Lichtbedarf bei der Keimung haben: RABOTNOV (1950, zitiert in MOLÍKOVÁ 1983) bringt niedrige Keimraten mit geringem Lichtgenuß in Verbindung. Die mit Gaze abgedeckten Schalen im Botanischen Garten ließen nur ca. 26 % des Umgebungslichtes passieren (KOLLMANN 1994). Für die Keimung der an Volltrockenrasen gebundenen *Stipa pulcherrima* und *Stipa dasyphylla* (vgl. Kap. 3) mag dies zu wenig gewesen sein. Demgegenüber kann die Halbtrockenrasenart *Stipa tirsata*, die in der Krautschicht dichtere und damit an der Bodenoberfläche dunklere Standorte besiedelt, mit ihren Keimungsansprüchen besser an die Versuchsbedingungen angepaßt gewesen sein.

## 8. Synthese: Die Entwicklung *Stipa*-reicher Trockenrasen auf Weinbergsbrachen

Eine Auswertung historischer Gebietsbeschreibungen und Floren (HAZSLINSZKY 1865, KISS 1939, GOMBOCZ 1939, 1945, SOÓ 1940) ergab, daß sich *Stipa*-reiche Trockenrasen auf Weinbergsbrachen im Tokajer Gebirge großflächig erst nach der Reblausinvasion von 1885 entwickelten. Dies gilt sehr wahrscheinlich auch für zahlreiche andere Gebiete in Ost-Mitteleuropa. Viele Bestände konnten sich somit über mehr als 100 Jahren am selben Wuchsort halten. Gleichzeitig ist bis in die heutige Zeit die Entwicklung *Stipa*-dominierter Gesellschaften zu beobachten.

Der Erfolg und das Beharrungsvermögen der *Stipa*-Arten steht im Widerspruch zu einigen ihrer populationsbiologischen Eigenschaften. Trotz ihrer guten generativen Ausbreitungsfähigkeit besitzen sie in ihrem Lebenszyklus einige „Schwachpunkte“:

- Schadfraß an Karyopsen durch Kleinsäuger (seed predation)
- Ausbreitung der Karyopsen durch Umgebungsvegetation (Gebüsch) behindert
- fehlende Ausläufer, d.h. nach der Ausbreitung riskantes Keimlingstadium
- niedrige Keimraten durch mechanische und/oder physiologische Inhibitoren
- Diasporenbanktyp „nur“ transient (bis short-term persistent): keine Anreicherung der Karyopsen in der Diasporenbank.

Wie ist ihr großflächiges und dominantes Vorkommen dennoch zu erklären?

### **Die Ausbreitung von *Stipa*-Arten auf Weinbergsbrachen**

Die Ausbreitung der *Stipa*-Arten muß nach der Reblausinvasion von kleinflächigen primären Felsrasen oder beweideten und im Kern primären Trockenrasen ausgegangen sein. Ein Teil dieser Standorte waren exponierte Felspartien, von denen aus eine gute Ausbreitung der Diasporen möglich war. Der Verbuschungsgrad der Landschaft war, wie alte Photographien häufig beweisen (vgl. SENDTKO 1993, 1997), deutlich geringer als heute und der Anteil weit ausgebreiteter *Stipa*-Diasporen daher sicher höher.

Das Brachfallen der Weinberge und die Ausbreitung der *Stipa*-Diasporen erfolgte gleichsinnig bergab. Unter den Trockenrasenarten besitzen die *Stipa*-Arten einen besonders großen Anteil weit ausgebreiteter Diasporen. *Stipa*-Arten erscheinen deshalb besonders geeignet, der schlagartig einsetzenden Brachewelle am schnellsten folgen zu können. Auch ist anzunehmen, daß der Einfluß des Schadfraßes geringer war: im ehemals großflächigen Anbauggebiet waren die Kleinsäugerdichten nach Nutzungsaufgabe sicher niedriger als in den heute zahlreichen gräserdominierten Brachflächen.

### **Die Keimung und Etablierung von *Stipa*-Arten auf Weinbergsbrachen**

Durch das Hacken bedingt fanden die *Stipa*-Karyopsen eine mehr oder weniger raue Bodenoberfläche vor, in der sich zahlreiche „safe sites“ befanden. Für die Keimung waren zudem günstige Bedingungen gegeben, da die *Stipa*-Karyopsen auf den (nicht wie in früheren Zeiten wegen Bodenerosion aufgegebenen) Brachflächen tiefgründige Böden mit guter Wasserspeicherfähigkeit vorfanden. Die für eine Keimung förderlichen Temperaturwechsel im Boden und die eine physiologische Dormanz aufhebenden Niederschläge wurden noch nicht durch eine Streuauflage vermindert (im *Conyzo-Lactucetum* z.B. deckt sie nur 15-60 %, vgl. Kap. 7.3).

Die *Stipa*-Arten besitzen eine kurze Generationszeit. Wie eigene Kulturversuche zeigen, bildet *Stipa pulcherrima* unter günstigen Standortbedingungen schon 3 Jahre nach der Keimung reichlich Diasporen, selbst in extensiv genutzten Parzellen (Abb. 8). Daß dies sehr wahrscheinlich auch auf den Weinbergsbrachen der Fall war, legen die Beobachtungen ungewöhnlich gut entwickelter Individuen auf Brachflächen nahe (MEIGEN 1896, HARD 1975). 3-5 Jahre nach Brachfallen, als auf den Brachen noch ein lückiges *Echio-Melilotetum* vorherrschte, konnten bereits etablierte *Stipa*-Individuen dank guter Ausbreitungsfähigkeit für eine weitere Vermehrung in der Umgebung sorgen: von diesen Individuen ging ein stetig wachsender Sukzessionsdruck auf angrenzende, auch weiter von Primärstandorten entfernte Brachflächen aus.

### **Der Einfluß der Streu und des Feuers auf die Erhaltung von *Stipa*-Rasen**

*Stipa*-Arten sind effektive Nekromassebildner: auf tiefgründigen Standorten sind kompakte Streuauflagen bis zu 15 cm Mächtigkeit keine Seltenheit. Auf älteren Brachflächen wird daher der Sukzessionsdruck durch andere Arten kontinuierlich vermindert, da die Streuschicht in der Regel den Keimungserfolg von Diasporen herabsetzt (vgl. SENDTKO 1999).

Nach HARD (1975) kann auf diese Art die „Persistenz“ von Rasengesellschaften über Jahrzehnte (bis Jahrhunderte) reichen; ohne Störung sind die bestandesinternen Veränderungen nur gering. Zudem kann die für *Stipa*-Arten typische starke Wurzelkonkurrenz ein generatives Aufkommen von Gehölzen erschweren (vgl. KELLER 1926/27). Die Dauerhaftigkeit der Rasengesellschaften kann auch auf das Fehlen ausbreitungstarker, anemochorer Gehölze in der Nähe zurück zu führen sein (HARD 1980).

Die sich in ungestörten Beständen akkumulierende Streuschicht fördert die schärfsten Konkurrenten der *Stipa*-Arten, die ausläufertreibenden Gehölzarten. Die Verbuschung ist flächenmäßig (und sehr wahrscheinlich auch in Bezug auf die Geschwindigkeit) die bedeutendste Sukzessionslinie auf Brachflächen. Geländebeobachtungen zeigen zudem, daß die für



Abb. 8: Fruchtender *Stipa pulcherrima*-Horst in extensiv bewirtschaftetem Weinberg (Gebiet Tarcal): das Individuum etablierte sich im wenig gehackten Stammbereich des Rebstockes. Auf diese Weise können sich bereits kleinere *Stipa*-Populationen noch vor dem eigentlichen Brachfallen entwickeln.

Fig. 8: *Stipa pulcherrima* setting fruit in an extensively used vineyard. Even at times of cultivation a small population may develop from this young specimen and after abandonment act as a propagule source also for adjacent vineyards.

überalterte *Stipa*-Bestände typischen, mächtigen Horste kaum noch fruchten, eine bestandesinterne Verjüngung also kaum mehr stattfindet. Dagegen zerstören besonders Feuer (sowie Wildschweinwühlungen) die Streuschicht und Teile der oberirdischen Biomasse. Da die Stoffverluste für die ausläufertreibenden Gehölze, trotz indirekter Förderung, in summa wohl höher sind als jene der *Stipa*-Arten, bewirkt ein Brand quasi eine Verjüngung der Bestände (vgl. HARD 1975, SCHIEFER 1981). Die vegetative Regeneration erfolgt aus den vor Hitze schützenden, zwiebelig verdickten Blattscheidenresten. Die generative Reaktion auf ein Feuer ist enorm: während vorher in den überalterten Beständen nur ca. 10 % aller Horste fruchten, steigen nach einem Feuer bei *Stipa tirsia* die Anzahl fruchtender Individuen und die Diasporenproduktion um das Fünffache. In diesem Verhalten zeigt sich deutlich der Pioniercharakter der *Stipa*-Arten. Nur ein solcher durch Feuer induzierter Zyklus aus vegetativem Beharren und generativer Neuetablierung kann das enorme Alter der *Stipa*-Gesellschaften erklären. Nach der Vernichtung der Streuschicht können aus der Diasporenbank oder durch Einwanderung zusätzlich Trockenrasen- und Saumarten aufkommen (vgl. HARD 1975) und eine Entwicklung zu immer artenreicheren Gesellschaften einleiten.

## Zusammenfassung

*Stipa*-reiche Trockenrasen-Gesellschaften auf Weinbergsbrachen wurden u.a. in Tschechien, der Slowakei, Ungarn, Rumänien, Deutschland und der Schweiz nachgewiesen. Im exemplarisch untersuchten Tokajer Gebirge (Nordost-Ungarn) wurden Weinbergsbrachen mit einem Alter von 1 bis mehr als 125 Jahren betrachtet. Als früheste Gesellschaften finden sich das *Stipetum capillatae* Krausch 61 und eine *Stipa pulcherrima*-*Festucion valesiacae*-Gesellschaft auf ca. 8-13 Jahre alten Brachflächen. *Stipa pulcherrima* zählt zu den ausbreitungsstärksten *Festuco-Brometea*-Arten: farbmarkierte Karyopsen ließen sich in einer Entfernung von 34 m nachweisen (andernorts wurden Flugweiten bis zu 80 m beobachtet). 58 % der Karyopsen wurden in einer Entfernung bis zu 1 m von der Mutterpflanze gefunden und 10 % flogen weiter als 5 m. *Stipa pulcherrima* bildet einen transienten (bis short-term persistenten) Diasporenbanktyp aus. Ihre Keimraten unter Labor- und Freilandbedingungen liegen bei maximal 1 %; lediglich *Stipa tirsia* erreicht, unter Ausschluß von Schadfraß (seed predation), eine Keimrate von 21 %. *Stipa*-dominierte Gesellschaften lassen sich großflächig erst seit der Reblausinvasion Ende des 19. Jahrhunderts nachweisen. Ursache für ihre Entstehung sind 1) die Nähe von primären Felsstandorten oder alten Weinbergsbrachen mit Xerothermvegetation, 2) die gute Ausbreitungsfähigkeit der Arten (bei geringem Verbuschungsgrad) und 3) ihre kurze Generationszeit. Das mehr als 100 Jahre erreichende Alter *Stipa*-reicher Trockenrasen geht vermutlich auf die im Gebiet häufigen Brände zurück, die eine Verbuschung der Brachflächen wirkungsvoll hemmen und die Vitalität der *Stipa*-Arten zu steigern scheinen.

## Danksagung

Der Artikel faßt Teilergebnisse der Doktorarbeit des Verfassers zusammen, die von der Reinhold und Johanna-Tüxen-Stiftung mit zwei Forschungsstipendien gefördert wurde. An dieser Stelle sei noch einmal für die großzügige und unbürokratisch gewährte Unterstützung herzlich gedankt. Mein besonderer Dank gilt auch Prof. Dr. O. Wilmanns (Universität Freiburg), die das Projekt mit viel Engagement, zahlreichen Anregungen und Diskussionen unterstützte. In Ungarn vermittelten Prof. Dr. Z. Varga (Universität Debrecen), Prof. Dr. T. Simon und Dr. Péter Csontos (beide Universität Budapest) wertvolle Kontakte und Informationen. József Mercsák (Bükk-Nationalpark ermöglichte die Untersuchungen in den Naturschutzge-

bieten. Für die Unterstützung bei den Archivarbeiten danke ich Dr. J. Dankó (Tokaj), Dr. J. Bencsik (Museum Tokaj) und Herrn J. Gazsi (Kriegshistorisches Museum Budapest). Für Korrekturvorschläge zu früheren Versionen des Manuskriptes gilt mein besonderer Dank Dipl.-Biol. Gabriele Borchard (Freiburg).

## Literatur

- BAKKER, J.P., POSCHLOD, P., STRYKSTRA R.J., BEKKER, R.M. & K. THOMPSON (1996): Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. - *Acta Bot. Neerl.* **45**: 461-490. Den Haag.
- BALASSA, I. (1991): Tokaj-Hegyalja szöleje és bora - Történeti-néprajzi tanulmány (Die Traube und der Wein in Tokaj-Hegyalja - Geschichtlich-volkskundliche Studie). Hrsg.: Tokaj-Hegyaljai ÁG Borkombinát. MSZH-Nyomda és Kiadó, Budapest.
- BARÁTH, Z. (1964): Waldsteppenwiese, *Stipetum stenophyllae pannonicum*, im Ungarischen Mittelgebirge. - *Annal. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung.* **56**: 215-227. Budapest.
- CONERT, H.J. (1992): *Stipa*. In: HEGI, G. (Begr.): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. - 3. Auflage, Bd. 1, Teil 3, Lieferung 5: 396-400. Parey. Berlin und Hamburg.
- EHRENDORFER, F. (Hrsg.) (1973): Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. - 2. Auflage. Fischer. Stuttgart.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. - 5. Auflage. Ulmer. Stuttgart.
- FISCHER, A. (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Sekundärsukzessionen. - Dissert. Bot. **110**. Borntraeger und Cramer. Stuttgart.
- GOMBOCZ, E. (1939): Kitaibel Pál: Iter Bereghiense 1803. A Hegyaljára vonatkozó naplórészletek [Die sich auf das Tokajer Gebirge beziehenden Tagebuchabschnitte]. - *Botanikai Közlemények* **36**: 278-291. Budapest.
- GOMBOCZ, E. (1945): Diaria itinerum Pauli Kitaibelii - Iter marmarosense primum 1796 („Marmaroser Reise“). In: KUBACSKA, A.T. (Hrsg.): Leben und Briefe ungarischer Naturforscher III, Bd.1. Verlag des Ungarischen Naturwissenschaftlichen Museums. Budapest.
- GUTTERMAN, Y. (1993): Seed Germination in Desert Plants. Springer. Berlin.
- HARD, G. (1975): Vegetationsdynamik und Verwaldungsprozesse auf den Brachflächen Mitteleuropas. - *Die Erde* **106**: 243-276. Braunschweig.
- HARD, G. (1980): Vergraste Weinberge - Zur Syntaxonomie des „Grasstadiums“ auf Weinbergen im Ahr- und Mittelrheintal. - *Decheniana* **13**: 1-5. Bonn.
- HARGITAI, Z. (1940): A sárospataki előhegyek vegetációja (Die Vegetation der Vorberge von Sárospatak). - *Acta Geobot. Hung.* **3**: 18-29. Debrecen.
- HAZSLINSZKY, F. (1865): A Tokaj-Hegyalja viránya (Die Pflanzenwelt des Tokaj-Hegyalja). - *Matematikai és Természettudományi Közlemények* **4**: 105-143. Budapest.
- HENSEN, I. (1999): Life strategies in a semi-arid grassland community - mechanisms of dispersal and reproduction within *Lapedro martiniezii-Stipetum tenacissimae* (Southeastern Spain). - *Feddes Repertorium* **110**: 265-285. Berlin.
- KAULE, G. (1991): Arten- und Biotopschutz. - 2. Auflage. Ulmer. Stuttgart.
- KELLER, B. (1926/27): Die Grassteppen im Gouvernement Woronesh, Russland. In: KARSTEN, G. & H. SCHENCK (Hrsg.): Vegetationsbilder, 17. Reihe, Heft 2. Fischer. Jena.
- KISS, A. (1939): Adatok a Hegyalja flórájához (Beiträge zur Kenntnis der Flora des Hegyalja-Gebietes). - *Botanikai Közlemények* **36**: 181-273. Budapest.
- KOLLMANN, J. (1994): Ausbreitungsökologie endozoochorer Gehölzarten. - Veröffentl. Projekt „Angewandte Ökologie“ **9**. Karlsruhe.
- KORNECK, D. (1974): Xerothermvegetation in Rheinland-Pfalz und Nachbargebieten. - *Schriftenr. f. Vegetationskunde* **7**. Bonn.
- LITZELMANN, E. (1938): Pflanzenwanderungen im Klimawechsel der Nacheiszeit. Rau. Öhringen.
- MARTINOVSKÝ, J.O. & F. RADICS (1967): Bemerkungen über die Phytogeographie und Ökologie der in Ungarn vorkommenden *Stipa*-Arten. XV. Beitrag zur Kenntnis der europäischen Federgräser. - *Fragm. Bot. Mus. Hist.-Nat. Hung.* **5**: 23-68. Budapest.

- MEIGEN, F. (1896): Die Besiedlung der Reblausherde in der Provinz Sachsen. - Botanische Jahrbücher **21**: 212-257. Berlin.
- MEUSEL, H. (1938): Über das Vorkommen des Schmalblättrigen Federgrases, *Stipa stenophylla* Cern., im nördlichen Harzvorland. - Hercynia **1**: 285-308. Halle.
- MOLÍKOVÁ, M. (1983): Reproduction of *Stipa* species as steppe vegetation dominants. In SLAVÍKOVÁ, J. et al. : Ecological and Vegetational Differentiation of a Solitary Conic Hill (Oblík in České stredohorí Mts.) (Vegetace CSSR A13). Academia, Prag.
- NIKLFIELD, H. (1973): Natürliche Vegetation 1:2.000.000. In: Atlas der Donauländer, Karte 171 u. Textblatt. Österreichisches Ost- und Südosteuropa-Institut, Wien.
- OBERDORFER, E. & D. KORNECK (1993): *Festuco-Brometea*. In: OBERDORFER, E. (Hrsg.): Süddeutsche Pflanzengesellschaften, Teil II, S. 86-180. - 3. Auflage. Fischer. Jena.
- OSVACILOVÁ, V. (1956): Sukcesia na opustených viniciach juhozápadného Slovenska (Sukzession in verlassenen Weingärten in der südwestlichen Slowakei). - Biológia **11**: 416-423. Bratislava.
- OVESNOV, A.M. & S.A. OVESNOV (1972): Ecology of germination of *Stipagrass* seeds. Soviet J. Ecol. **2**: 220-224. New York.
- PEART, M.H. (1979): Experiments on the biological significance of the morphology of seed-dispersal units in grasses. - J. Ecol. **67**: 843-863. Cambridge.
- PETERSEN, A. (1992): Die Gräser als Kulturpflanzen und Unkräuter auf Wiese, Weide und Acker. - 7. Auflage. Akademie-Verlag. Berlin.
- PINCZÉS, Z. (1968): Vonalas erózió a Tokaji-Hegy löszén (Linear erosion on the loess of the Tokaj mountain). - Földrajzi Közlemények **16**: 159-171. Budapest
- PODPERA, J. (1930): Vergleichende Studien über das *Stipetum stenophyllae*. - Veröffentl. Geobot. Inst. Rübel Zürich **6**: 191-210. Zürich.
- POSCHLOD, P., DEFFNER, A., BEIER, B. & U. GRUNICKE (1991): Untersuchungen zur Diasporenbank von Samenpflanzen auf beweideten, gemähten, brachgefallenen und aufgeforsteten Kalkmagerrasenstandorten. - Verh. Ges. f. Ökologie **20**: 893-904. Freising-Weihenstephan.
- RABOTNOV, T.A. (1950): Ziznenyi cikl travjanistych rastenij - Tr. Bot. Inst. AN SSSR **7**: 1-204. Moskva. Leningrad.
- RYCHNOVSKÁ, M. & B. ŮLEHLOVÁ (1975): Autökologische Studie der tschechoslowakischen *Stipa*-Arten (Vegetace CSSR A8). Academia. Prag.
- SCHIEFER, J. (1981): Bracheversuche in Baden-Württemberg - Vegetations- und Standortsentwicklung auf 16 verschiedenen Versuchsflächen mit unterschiedlichen Behandlungen. - Beih. Veröffentl. Natursch. u. Landschaftspfl. Bad.-Württ. **22**. Karlsruhe.
- SCHNEIDER-BINDER, E. (1983): Die Flora des Steppenreservates Zakelsberg (Slimnic, Siebenbürgen). - Studii si comunicari (Muzeul Brukenthal Sibiu, Stiinte naturale **25**: 153-176. Hermannstadt.
- SENDTKO, A. (1993): Die Flora und Vegetation der Kalkmagerrasen am Schloßberg und Hutberg bei Kallmünz (Landkreis Regensburg). - Hoppea, Denkschr. Regensburg. Bot. Ges. **54**: 393-454. Regensburg
- SENDTKO, A. (1997): Die Xerothermvegetation brachgefallener Rebflächen im Raum Tokaj (Nordost-Ungarn) - pflanzensoziologische und populationsbiologische Untersuchungen zur Sukzession. - Dissertation Universität Freiburg, Fakultät für Biologie, 241 S und Anhang.
- SENDTKO, A. (1999): Die Xerothermvegetation brachgefallener Rebflächen im Raum Tokaj (Nordost-Ungarn) - pflanzensoziologische und populationsbiologische Untersuchungen zur Sukzession. - Phytocoenologia **29**: 345-448. Berlin, Stuttgart.
- SIMON, T. (1972): Die Pflanzengesellschaften der Felsenvegetation des Zempléner Gebirges. - Annal. Univ. Scient. Budapestinensis de Rolando Eötvös Nom., Sect. biol. **14**: 133-158. Budapest.
- SIMON, T. (1977): Vegetationsuntersuchungen im Zempléner Gebirge (Die Vegetation ungarischer Landschaften 7). Akadémiai Kiadó. Budapest.
- SOÓ, R. v. (1940): A Sátorhegység flórájáról [Über die Flora des Tokajer Gebirges]. - Botanikai Közlemények **37**: 169-187. Budapest.
- SPURNÝ, M. (1962): Filmstudien über den Mechanismus der Anemochorie beim Federgras (*Stipa pennata* joannis Celak). - Research Film **4**: 229-236. Göttingen.

- THOMPSON, K., BAKKER, J.P. & R.M. BEKKER (1997): The Soil Seed Banks of North West Europe: Methodology, Density and Longevity. University Press. Cambridge.
- WEIGLIN, C. (1995): Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Entwicklung und Funktion hygroskopisch beweglicher Diasporen. - Bot. Jahrb. f. System. **116**: 417-481. Stuttgart.
- WILMANN, O. (1988): Können Trockenrasen derzeit trotz Immissionen überleben? - Eine kritische Analyse des Xerobrometum im Kaiserstuhl. - Carolea **46**: 5-16. Karlsruhe.
- WILMANN, O. & A. SENDTKO (1995): Sukzessionslinien in Kalkmagerrasen unter besonderer Berücksichtigung der Schwäbischen Alb. In BEINLICH, B. & H. PLACHTER (Hrsg.): Schutz und Entwicklung der Kalkmagerrasen der Schwäbischen Alb. - Beih. Veröffentl. Natursch. u. Landschaftspf. Bad.-Württ. **83**: 257-282. Karlsruhe.
- ZÓLYOMI, B. (1981): Magyarország természetes növénytakarója [Die natürliche Pflanzendecke Ungarns (Vegetationskarte)]. - Kartográfiai Vállalat, Budapest.
- ZÓLYOMI, B. & G. FEKETE (1994): The Pannonian loess steppe: differentiation in space and time. - Abstracta Bot. **18**: 29-41. Budapest

Bei ungarischer Literatur stehen angegebene Titelübersetzungen in runden Klammern, eigene in eckigen.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Andreas Sendtko, Universität Freiburg, Institut für Biologie II/Geobotanik, Schänzlestr. 1, D-79104 Freiburg.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: [11](#)

Autor(en)/Author(s): Sendtko Andreas

Artikel/Article: [Die Entwicklung Stipa-reicher Trockenrasen auf Weinbergsbrachen in Ost-Mitteleuropa - pflanzensoziologische, nutzungsgeschichtliche und populationsbiologische Aspekte 179-200](#)