

Primärsukzessionen - Beispiele von Sanddünen, Vulkanaschen, Salzböden und anderen Substraten

- Siegm. W. Breckle, Bielefeld -

1. Abstract

On a global scale primary successions can be observed on very diverse substrates. The colonization of open surfaces takes place by long distance transport of diaspores. The first phases of colonization are characterized by cryptogams (espec. crusts of cyanobacteriae). Some time later, mosses and lichens form dense covers. At the same time, annual plants colonize favourable sites as well as perennials, which later may constitute part of the pioneer scrubs. Soil formation and colonization by additional species is strongly dependant on climate as well as the formation of further successional phases and their dynamics. Further succession towards the zonal vegetation mosaic is equally substrate- and climate-dependent. Examples of successions on volcanic substrates (tephra), on sanddunes in deserts, on salt- and sandy soils in the Aralkum are given. The different climatic conditions mainly influence the time sequence, less the various phases. Schemes of successional dynamics from the various regions are compared.

2. Einführung

Die spontan ablaufende Sukzession von Pflanzengemeinschaften auf offenen Standorten erreicht nach kürzerer oder längerer Zeit ein dynamisches Gleichgewicht, das dem zonalen Vegetationsmosaik nahe kommt. Das zonale Vegetationsmosaik wird in erster Linie durch die Klimabedingungen gesteuert. Die Bodenverhältnisse modifizieren das Mosaik, sind aber längerfristig selbst von den klimatischen Verhältnissen und der Vegetation abhängig.

Im folgenden werden nicht nur Beispiele aus Zentral-Asien, sondern auch andere Regionen einbezogen, wobei vor allem die Erst-Besiedlung vergleichend betrachtet werden soll.

Unter Primär-Sukzession wird die Besiedlung durch Pflanzen verstanden auf Flächen, die keine Samenbank aufweisen, deren Entstehung vor allem durch tiefgreifende geomorphologische Prozesse erfolgt ist. In aller Regel sind dies neugeschaffene Standorte. Großflächig entstehen solche neuen Standorte oft durch gravitative Massenbewegungen (GLADE & DIKAU 2001), aber auch durch verschiedene andere Prozesse wie Vulkanausbrüche etc. (vgl. DIERSCHKE 1994). Die Besiedlung solcher Flächen muss durch Ferntransport von Diasporen aus der näheren oder weiteren Umgebung erfolgen. Es ist aber verständlich, dass eine eindeutige Unterscheidung zwischen Primär- und Sekundärsukzession nicht immer leicht ist. Die Sekundärsukzession, bei der vor allem die Besiedlung aus der internen Diasporenbank der jeweiligen Fläche erfolgt oder vegetativ aus bereits vorhandenen Pflanzen, führt zu einer Verdrängung bisher dominanter Arten, so dass eine Abfolge von Pflanzengemeinschaften erkennbar wird, ein Prozess, der sich an eine Primärsukzession anschließen kann und oft in eine zyklische Abfolge dominanter Arten übergeht. Es stellt sich die Frage, ob bei Primärsukzessionen externe Faktoren erst in späteren Phasen wirksam werden und damit zunächst eine gleichartige Abfolge von Besiedlungsphasen feststellbar ist oder ob unter sehr unterschiedlichen

Standortbedingungen (bezüglich Klima und Substrat) von Anbeginn eine standortspezifische Abfolge und damit in jeder Region eine andere Sukzessionsfolge auftritt.

Im folgenden werden Beispiele typischer Primärsukzessionen auf sehr unterschiedlichen Substraten und von sehr unterschiedlichen Klimaregionen vorgestellt und deren Gemeinsamkeiten und Besonderheiten herausgestellt.

3. Übersicht über Primärsukzessionen

Bei der Untersuchung von Sukzessionen ist es in aller Regel notwendig, auch bei Vorhandensein einer räumlichen Abfolge von Entwicklungsstadien eine Langzeitbeobachtung durchzuführen. Die räumliche Catena muss nicht notwendigerweise einer zeitlichen Abfolge entsprechen. Ferner sind die Windverhältnisse oft als Hinweise auf den möglichen Ferntransport der Diasporen, die Quellen und Vektoren für die Erklärung der Abfolgen hilfreich. Die Klimabedingungen am jeweiligen Standort, die Exposition und Höhenlage erlauben zusätzliche Aussagen zur möglichen weiteren Etablierung einzelner Arten oder Pflanzengemeinschaften, vor allem auch unter Berücksichtigung der autökologischen Eigenschaften dominanter Arten, ihrer Keimung, Etablierung, ihres Populationsaufbaus und ihrer Konkurrenzkraft. Ob hierbei und ab wann dann auch die Substratdynamik (Bodenbildung, Pilzsymbiosen) eine Rolle spielt, ist abhängig von der in Betracht gezogenen Zeitachse und der Dynamik weiterer Ökosystemprozesse und Interaktionen (z.B. Herbivore, Bestäuber, Chorologie). Die jeweilige Dynamik ist dabei sehr groß und in aller Regel nicht vorhersagbar (BURROWS 1990).

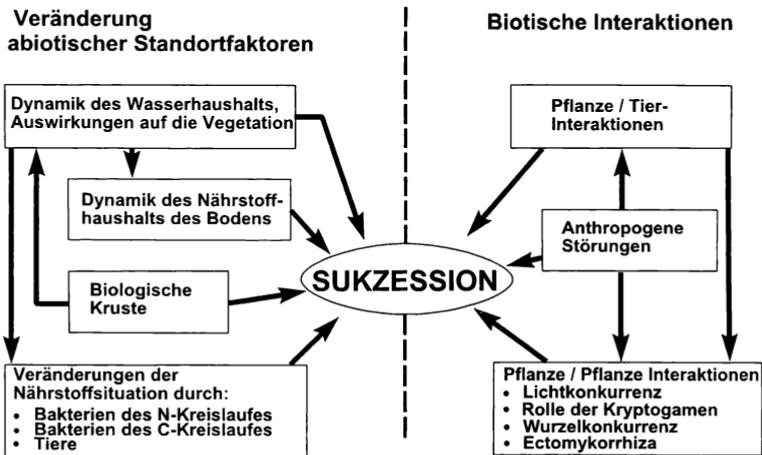


Abb. 1: Mögliche Wirkungsgefüge und Einflussfaktoren bei der Sukzession auf Sanddünen.

Die mögliche Kausalanalyse der Sukzessionsprozesse auf Sand ist in Abb. 1 gezeigt. Beispiele von Primärsukzessionen sind in Tab. 1 zusammengestellt. Von diesen Beispielen werden die mit (*) gekennzeichneten im folgenden ausführlicher herausgegriffen.

4. Beispiele von Primärsukzessionen

4.1 Moränen und Flussauen

Gletschervorfelder und natürliche Flussauen sind markante Beispiele von Primärsukzessionen. Darauf soll hier nicht näher eingegangen werden. In beiden Fällen sind Langzeitbeobachtungen wichtig (RICHARD 1975, DIERSCHKE 1994, ELLENBERG1995).

Tab. 1: Übersicht über Ausgangssubstrate für Primärsukzessionen (die mit (*) gekennzeichneten Beispiele werden im Text besprochen).

<u>Gletschervorfelder</u>	<u>Sanddünen (*)</u>
Grundmoräne	Dünenkämme,
Seitenmoräne	Dünenflanken (Luv, Lee)
Sanderflächen	Interdünenbereiche
<u>Vulkanisch beeinflusste Flächen</u>	<u>Flussdeltas (Flussauen)</u>
Laven	Spülfächen nach Hochwasser (Erosionskanten)
Aá-Lava	Aufschüttungsflächen
Pahoehoe-Lava	
Tephra (*)	<u>Trockengefallene Seeböden</u>
Geysir-Schlamm	Kiesflächen
Lahare	Sandflächen (*)
	Lehm- und Tonflächen
<u>Berggrutschflächen</u>	Salzflächen (*)
Abriebflächen	Detritusflächen
Akkumulationsflächen	
	<u>Abraumbalden (anthropogen)</u>

4.2 Berggrutsche

Die Entstehung von Berggrutschflächen ist sehr vom Gesteinsmaterial der Region abhängig. Ein eindrucksvolles Beispiel ist die Region des niedrigen Andenpasses zwischen Loja und Zamora in Süd-Ecuador. An den steilen Mergelhängen geraten unter den hohen Regenmengen (ca. 2500 mm pro Jahr) immer wieder einzelne Hangteile in Bewegung. Die nackten Hangoberflächen sind sicher weitgehend diasporenfrei, die unteren Hangflächen, wo das Material akkumuliert, sind zwar reich an Detritus, aber auch diese Flächen sind durch Primärsukzession gekennzeichnet. GROSS (1998) hat eine frische Abrissfläche von 1184 m² an einem Steilhang mit einer Neigung von rund 50° genau kartiert. Dabei fand sie 2305 Individuen an terrestrischen Orchideen. Zusammen mit den in unmittelbarer Umgebung vorkommenden Arten listet sie 42 Orchideenarten auf. Auf der Hangfläche kommen daneben noch Moose, Flechten, Farne und einige Arten von Ericaceae und Melastomataceae vor, alles Arten mit sehr kleinen Diasporen bzw. Beeren. Die weitere Entwicklung geht unter den tropischen Bergwaldbedingungen (1800 m NN, 3°Süd) mit ganzjährig hoher Feuchtigkeit und gleichmäßiger Temperatur von etwa 15°C sehr rasch vonstatten.

4.3 Sanddünen

Die Längsdünen in der nördlichen Negev bei Nizzana sind ein Beispiel für offene Sandflächen mit der typischen Dynamik äolischer Sandbewegung. Aufgrund der wechselvollen jüngeren Geschichte dieses israelisch-ägyptischen Grenzgebietes lassen sich interessante Schlussfolgerungen ziehen über den anthropogenen Einfluss (KARNIELI & TSOAR 1995). Das Gebiet ist gekennzeichnet durch zahlreiche Tage mit Tau-Einwirkung am frühen Morgen. Die Regen im Winter addieren sich zu etwa 90 mm pro Jahr, mit sehr großen Unterschieden von Jahr zu Jahr. Das Dünensystem ist gekennzeichnet durch ein Standortmosaik mit Dünenkämmen mit mobilem Sand (mit einzelnen großen Horsten von *Stipagrostis plumosa* etc.), mit Nord- und Süd-exponierten Flanken, dem jeweils meist dicht bewachsenen Dünenfuß und größeren Interdünenbereichen mit offener Wüstenv egetation (rund 180 Arten an Gefäßpflanzen, TIELBÖRGER 1997).

Frisch umgelagerter Sand im Bereich der Flanken lässt (ohne Störungen durch Tritt) in wenigen Wochen die Bildung einer biologischen Kruste erkennen. Dem kann bei entsprechenden Regenereignissen die Bildung einer sehr dünnen abiotischen „Regenkruste“ voraus-

gehen, bei der rezenter Lösseintrag (etwa durch Chamsin-Wetterlagen, Südwind) eine Rolle spielt.

Die Biologische Kruste wird im Laufe von 1-3 Jahren deutlich stärker, auf der Nordflanke bis 8 mm dick, auf der Südflanke meist nur bis 5 mm. Sie besteht im wesentlichen aus Cyanobakterien (*Microcoleus*, *Calotrix*, *Gloeocapsa*, *Nostoc* etc.; LANGE et al. 1992). Bei ungestörter Weiterentwicklung (ohne Tritt, ohne Beweidung durch Gazellen oder gar Schafe und Ziegen) treten bald auch Flechtendecken auf (*Collema*, *Fulgensia fulgens*, *Squamarina*-Arten, *Diploschistes* etc.), an einzelnen Stellen Moospolster (*Bryum* etc.). Die Flechtenkruste kann dabei nach etwa 10 Jahren so dick sein, dass sie beim Betreten nicht mehr einbricht. Dies ist auf älteren Sanddünen im mittleren Negebereich der Fall (VESTE et al. 2001). Die Besiedlung durch Annuelle und Perenne erfolgt in aller Regel nur in Vertiefungen, in Trittschritten oder Rissen der Kruste. Das Sukzessionsschema, das sich aus den Beobachtungen der unterschiedlich alten Sandoberflächen ableiten lässt, zeigt Abb. 2.

Die Befestigung beweglichen Sandes spielt in Wüstengebieten eine wichtige Rolle. Sie ist sehr abhängig vom jeweiligen Windregime. Durch Windschutz (Einbringen von Strohstreifen oder Pflanzungen geeigneter psammophytischer Straucharten) lässt sich die Bildung von biotischen Krusten beschleunigen. Dies ist letztlich ein sich selbst verstärkender Effekt, wenn künstlich die Windwirkung gebremst wird. Dies ist aber stark abhängig von den jeweils auftretenden Starkwindereignissen. Bei völligem Weideausschluss wächst aber in sehr vielen Sandregionen entsprechend den Klimabedingungen (Tau etc.) Vegetation auf, zumal die Wasserhältnisse in ariden Gebieten aufgrund der minimierten Evaporationsverluste gerade auf Sandsubstrat optimal sind.

Die Krustenbildung durch Cyanophyceen (und einige Grünalgen) lässt sich in sehr verschiedenen Sandgebieten beobachten, etwa auf Leba an den großen Dünen an der Ostsee, in der Taukumwüste (Kazakhstan, südlich des Balkhaschsees). In der Namib, auf den sehr großen Dünen z. B. bei Sossusvlei, sind Krustenbildungen selten. Dies dürfte einerseits mit

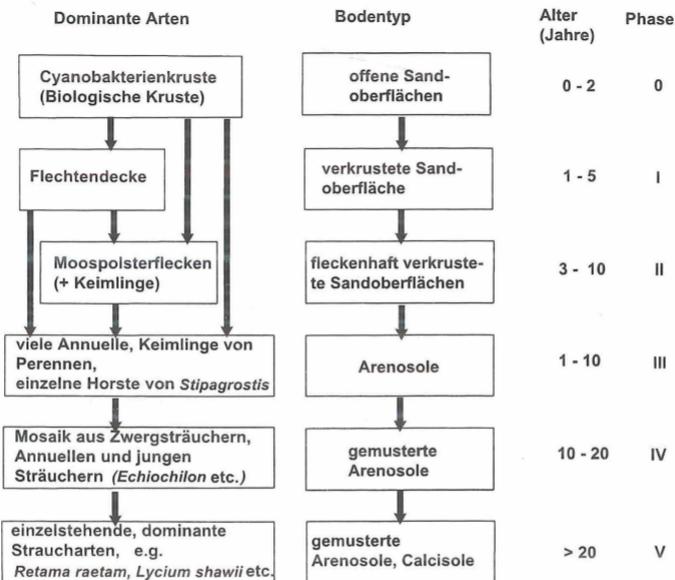


Abb. 2: Schema der möglichen Sukzessionsphasen auf Abhängen aktiver Sanddünen in der Negevwüste (Nizzana) nach äolischer Umlagerung.

der starken Sandbewegung zusammenhängen, andererseits mit dem Nebelreichtum in küstennahen Bereichen, der sich anders als Tau auswirkt. Eine detaillierte Untersuchung steht hierzu noch aus.

4.4 Vulkanisch beeinflusste Flächen (Laven, Tephra)

Auf Laven ist die Primärsukzession einerseits von der Struktur der Lava (glatte Flächen bei Pahoehoe-Lava, rauhe, schlackenartige Oberfläche bei Aa-Lava, vgl. MUELLER-DOMBOIS & FOSBERG 1998), andererseits wiederum von den klimatischen Bedingungen der neuen Standorte abhängig (MORAL 1998, 1999, MORAL & GRISHIN 1999). Auf Hawaii ist das Mosaik der Standortbedingungen kleinräumig sehr unterschiedlich. Während auf der Luv-Seite zum Passat perhumide Klimabedingungen auftreten, finden sich semiaride Verhältnisse auf der Lee-Seite. Die gesamte Abfolge der unterschiedlichen Temperaturen ist im Höhengradienten (am Mauna Loa und Mauna Kea bis auf über 4000 m) gegeben. Die Besiedlung der jeweils zeitlich genau datierten Lavaströme in verschiedenen Höhenlagen ergibt ein sehr komplexes Bild der Sukzessionsfolgen (MUELLER-DOMBOIS & FOSBERG 1998). Als Beispiel aus dem besonders aktiven Kilauea-Gebiet wird das Sukzessionschema in Abb. 3 gezeigt. Da die Lavaströme und die kleineren Tephraflächen meist scharf von älteren Stadien oder gar „Inseln“ mit älterer Vegetation (Kipukas) begrenzt sind, ist der Eintrag an Diasporen gut gewährleistet. In ähnlicher Weise wie bei offenen Sandflächen treten auf den Oberflächen zuerst Cyanophyceen auf. Ob danach Flechten oder Moose die Oberhand gewinnen, hängt stark von der Oberflächenstruktur ab. Rauhe Oberflächen sind strauchflechtenreich, glatte Lavaflächen reich an Krustenflechten, an geschützteren Stellen, auf Feinmaterial dominieren

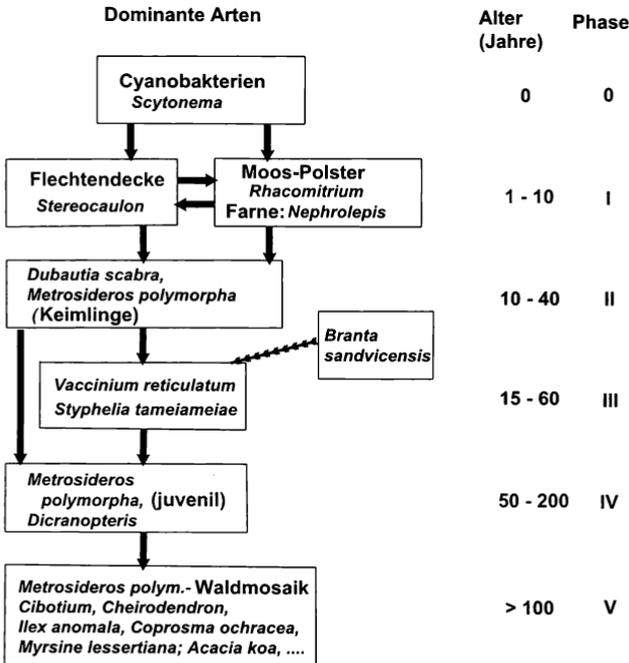


Abb. 3: Schema der möglichen Sukzessionsphasen auf lockerer Vulkanasche (Tephra) im Bereich des Kilauea (1000 mNN), Hawaii (z.T. mündl. Angaben von Mueller-Dombois, nach MUELLER-DOMBOIS & Fosberg 1998).

Moose. Dazwischen siedeln sich, meist in Spalten, auch innerhalb weniger Jahre Höhere Pflanzen an; besonders bemerkenswert ist das rasche Auftreten von *Metrosideros polymorpha*, der Art, die dann auch später die Waldvegetation dominiert. Sie ist in der Lage als kleiner Strauch bereits zur Blüte zu gelangen. Auf Tephraflächen hängt die Besiedlung von der Auflagemächtigkeit der Tephra ab, aber auch von der Korngröße. Nicht selten bilden sich einzelne Inseln an abgestorbenen oder abgebrannten Resten der vorherigen Vegetation, von denen aus die weitere Besiedlung mosaikartig erfolgt. Dabei spielt z.B. *Polygonum capitatum* eine große Rolle.

An den Vulkanen in Costa Rica (Irazu 3700 m, Arenal 1700 m, Rincon de la Vieja 1400 m und anderen) lässt sich im Bereich des tropischen Zonobioms I (WALTER & BRECKLE 1999) auf jungen Flächen eine ähnliche Sukzessionsfolge (Abb. 4) wie in Hawaii erschließen. Eine große Rolle spielen in Costa Rica die *Gaultheria*-Arten, deren Beeren aber vor allem durch Vögel verbreitet werden. Eine ähnliche Rolle spielen *Vaccinium calycinum* und *V. reticulatum* in Hawaii, die vor allem durch die sich wieder ausbreitende Hawaii-Gans (*Branta sandwicensis*) gefressen und damit endozoochor verbreitet werden (mdl. Mitt. Mueller-Dombois). Inwieweit auf den Rohböden der Tephra oder Lava die für Ericaceen obligate Mycorrhiza einen Vorteil darstellt, kann nur vermutet werden.

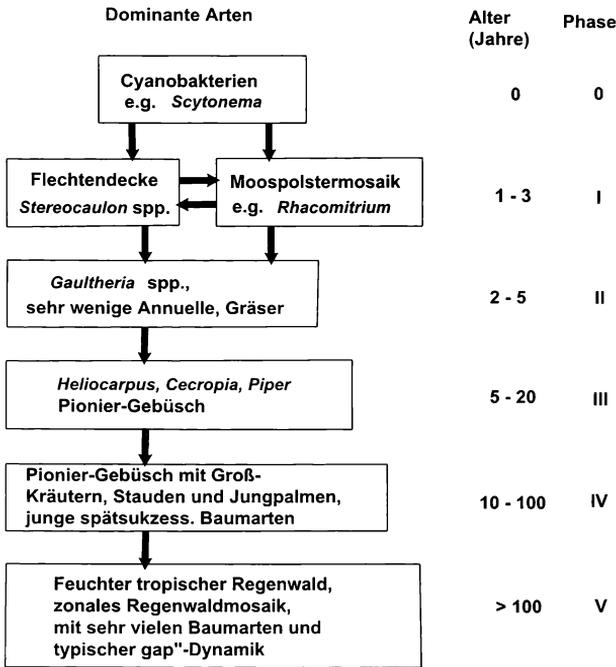


Abb. 4: Schema der möglichen Sukzessionsphasen auf lockerer Lava und Vulkanasche (Tephra) an den Südhängen des Arenal (ca. 700 mNN) in Costa Rica.

Als drittes Beispiel wird die Sukzessionsfolge auf Tephra an der Südflanke des Tolbachik (3100 mNN) auf Kamchatka vorgestellt (Abb. 5). Dies ist ein subarktisches Gebiet mit zahlreichen Sekundärkratern, Lavaströmen, Laharen und riesigen Tephraflächen, deren Alter dokumentiert ist (mündl. Mitt. Pavel Grestov). Daraus lässt sich ableiten, dass unter den gegebenen Klimabedingungen wiederum zwar eine sehr ähnliche Anfangsabfolge der Sukzession erkennbar wird, dass aber die gesamte Besiedlung, z.B. in der dortigen Höhenlage an der

Baumgrenze mit *Larix gmelini* (500-600 mNN) bzw. von 700 mNN in der Krummholzstufe mit *Pinus pumila*, sehr viel längere Zeit erfordert. Dies ist vor allem auf die klimatische Situation zurückzuführen (Jahresmitteltemperatur zwischen -3 und +1°C, winterliche Schneebedeckung bis zu 7 Monaten).

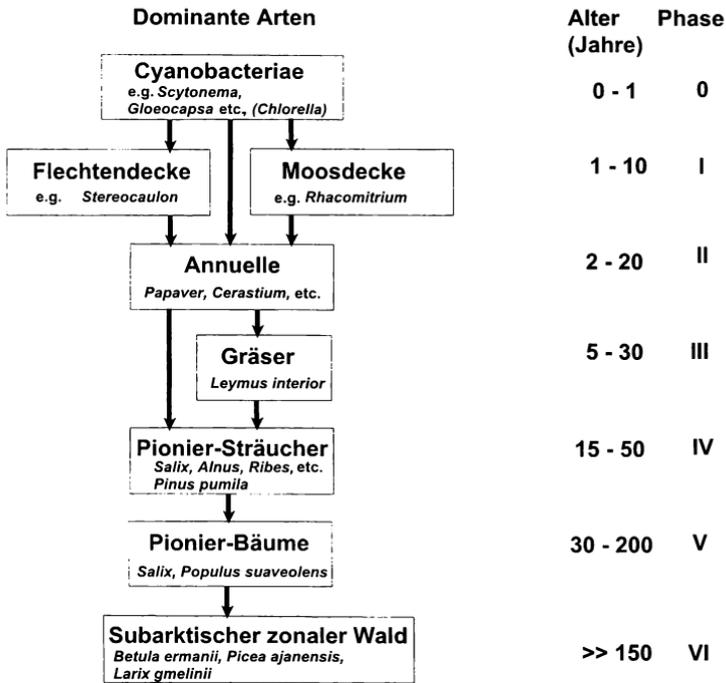


Abb. 5: Schema der möglichen Sukzessionsphasen auf lockerer Vulkanasche (Tephra) an der Südabdachung des Tolbachik/Kamchatka (ca. 700 mNN).

4.5 Freigefallene Seebodenflächen am Aralsee (Aralkum-Wüste)

Der Aralsee war 1960 der viertgrößte Binnensee auf der Erde. Seit dieser Zeit hat sich die Situation des Sees dramatisch verändert (vgl. Tab. 2). Die Ursachen hierfür sind vielfach diskutiert worden (BRECKLE et al. 1998, BRECKLE et al. 2001a,b, GIESE 1997, LETOLLE & MAINGUET 1996, WALTER & BRECKLE 1994).

Die anfangs zwischen 1960 und 1980 freigefallenen Flächen sind nämlich überwiegend durch sandige Substrate gekennzeichnet, auf denen sich durch äolische Aktivität ausgedehnte Flächen mit Kleindünen gebildet haben, die auch heute noch oft sehr spärlich oder gar nicht

Tab. 2: Veränderungen des Aralsees im Verlaufe der letzten 45 Jahre (z.T. nach GIESE 1997, aktualisiert für 2002)

- Absenkung des Wasserspiegels: von 53 auf 32 mNN: um ca. 21 m
- Verschiebung des flachen Ostufers: bis über 100 km Seeboden freigelegt
- Freigelegte Seebodenfläche: über 42.000 km²
- Verringerung der Wasserfläche: von 70.000 auf 26.000 km² Restfläche ca. 35%
- Wasservolumen: von 1.090 auf unter 200 km³: Restvolumen weniger als 20%
- Salzgehalt: von <1% auf ca. 4-5 % NaCl: Höher als Meerwasser
- Entstehung getrennter Becken: Kleiner, Großer Aralsee (westl., östl. Becken)

bewachsen sind (Barchanenwüste). Die Sukzessionsfolge, abgeleitet aus zahlreichen Beobachtungen und Vegetationsaufnahmen (WUCHERER & BRECKLE 2001), lässt sich schematisch, wie in Abb. 6 gezeigt, charakterisieren.

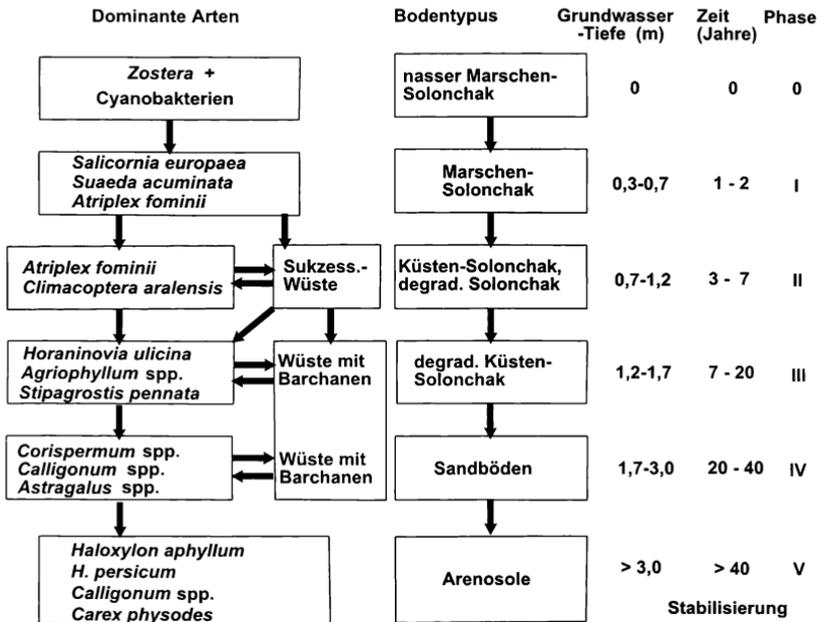


Abb. 6: Schema der möglichen Sukzessionsphasen auf Sandböden im Laufe der Absenkung (1960 - 1980) des Seespiegels des Aralsees (Kazakhstan) und bei zunehmender äolischer Aktivität (Aralkum, Nordostseite des Aralsee, ca 45 mNN) (veränd. nach WUCHERER & BRECKLE 2001).

Die ab etwa 1980 freigewordenen Flächen sind durch lehmige und tonreiche Substrate gekennzeichnet; sie sind zu einer Zeit entstanden, als der Salzgehalt des Aralsees schon stark angestiegen war. Der Salzgehalt ist daher zunächst sehr hoch, eine gewisse Verlagerung der Salze in tiefere Schichten erfolgt aber im Laufe der Zeit. Die Jahresniederschläge fallen überwiegend im sehr kalten Winterhalbjahr bis ins späte Frühjahr hinein; sie betragen nur etwa 100 mm.

Die ausgedehnten Solonchakflächen weisen an der Bodenoberfläche anfangs zahlreiche (halophile) Bodenalgeln (und Cyanophyceen) auf. Die erste Invasion an Angiospermen erfolgt durch *Salicornia europaea*, die dann im Herbst quadratkilometerweite rote Flächen bildet. Die weitere Abfolge auf lehmig-tonigem Substrat (Salzböden) ist in Abb. 7 dargestellt.

Besonders kompliziert ist die Abfolge am Kleinen Aralsee, der sich in den letzten Jahren durch Abtrennung von der Seefläche des Hauptbeckens gebildet hat. Im Gegensatz zum Großen Aralsee (dem Restsee im Süden mit über 100 km breitem „Neuland“ auf der Ostseite, der Aralkum-Wüste) sind am Kleinen Aralsee die trockengefallenen Flächen weniger weit ausgedehnt. Zudem hat man einen Damm gebaut, der dazu geführt hatte, dass das Wasser im Kleinen Aralsee wieder deutlich anstieg. Dieser Damm brach bei einem Sturm im April 1999 durch, so dass jetzt wieder ein Überlauf zum Großen Aralsee besteht. Die Uferlinien lassen diese Dynamik der Wasserstände erkennen, zumal offensichtlich an der Uferlinie verschiedene *Tamarix*-Arten (z.B. *T. laxa*, *T. elongata*, *T. ramossissima*) gute Keimungsbedingungen fin-

den, so dass der zeitweilig konstante Wasserstand (im Winterhalbjahr) später durch linienhafte *Tamarix*-bestände wohl jahresweise nachgezeichnet ist (Abb. 8).

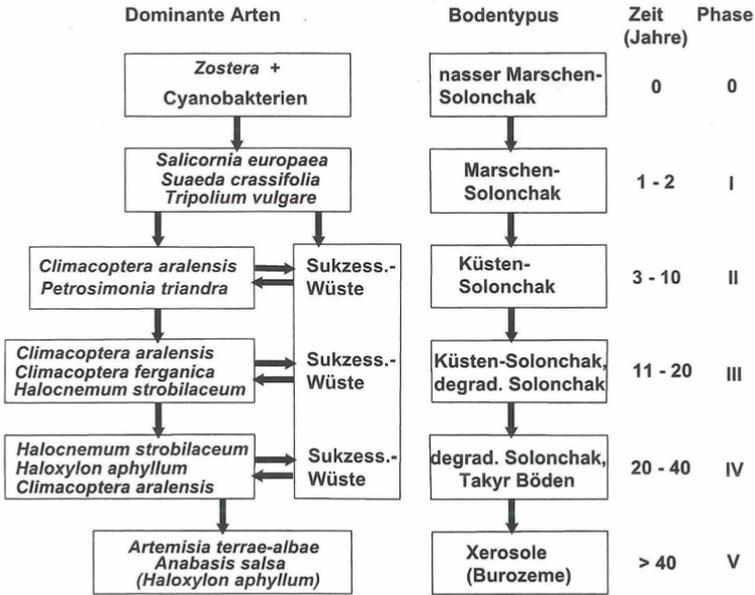


Abb. 7: Schema der möglichen Sukzessionsphasen auf salzreichen Lehm- und Tonböden im Laufe der Absenkung (1980 ff.) des Seespiegels des Aralsees (Kazachstan) (Aralkum, Nordostseite des Aralsee, ca 40 mNN) (veränd. nach WUCHERER & BRECKLE 2001)



Abb. 8: Regelmäßige Linien als Rückzugslinien des Seeufers, erkennbar am Aufwuchs junger *Tamarix*-büsche an Stillstandslinien des Kleinen Aralsees (Schewtschenko-Bucht, phot: SWBreckle).

Die aus den offenen Flächen ausgeblasenen Sand- und Salzstaubmassen (Salzstaubstürme, Biskunaq) sind für die Bevölkerung eine erhebliche Beeinträchtigung, zumal die Salze teilweise auch stark alkalisch sind (Sodaverbrackung). Man schätzt, dass ungefähr 20 - 75 Millionen Tonnen jährlich von den offenen Flächen (einschließlich der aufgelassenen, versalzten Bewässerungsflächen im Syrdarya- und Amudarya-Bereich) ausgeblasen werden. Durch eine Beschleunigung der Vegetationsbedeckung könnte dieses Problem verringert werden. Dies gelingt auf den Sandflächen durch geeignete Pflanzungs- und Schutz-Maßnahmen wesentlich besser als auf den offenen Salzflächen. Derzeit werden solche Phytomeliorationsmaßnahmen im Versuchsmaßstab getestet (MEIRMAN et al. 2001).

Das Aralsee-Syndrom ist ein Beispiel der großflächigen anthropogenen Desertifikation. Dabei hat Desertifikation und Land-Degradation viele Gesichter, in jedem Falle wird aber die natürliche Vegetation stark gestört oder zerstört, und neue Sukzessionsfolgen beginnen, wobei hier meist nicht klar flächenweise zwischen Primär- und Sekundärsukzessionen unterschieden werden kann. Die Bodendegradation durch Wind- oder Wassererosion, verursacht durch Überweidung und Entwaldung, macht dabei mehr als 70% der Problemfälle weltweit aus (MENSCHING & SEUFERT 2001).

5. Schlussfolgerungen und Ausblick

Primärsukzessionen treten auf ganz verschiedenen Substraten auf. Sie sind gekennzeichnet durch die Zufuhr von Diasporen aus der näheren oder weiteren Umgebung. Kleine, staubförmige Samen oder Sporen sind denjenigen Arten zu eigen, die meist als erste auf solchen Flächen ankommen. Allerdings gibt es auch einzelne Arten, deren Vektoren Tiere sind (Beeren bei *Vaccinium*, *Gaultheria*). Inwieweit obligate Mycorrhiza (wie bei Ericaceen, Epacridaceen etc.) ein ökologischer Vorteil bei der Besiedlung der Rohböden ist, lässt sich kaum quantifizieren. Die Kolonisierung im Laufe der Sukzessionsphasen wird durch die Florengarnitur der weiteren Umgebung bestimmt. Der Einfluss der Substrateigenschaften ist in der Anfangsphase groß, wenn oxidative Prozesse wirken und später, wenn Bodenbildung einsetzt. Der Einfluss des jeweiligen Klimas bestimmt weniger die Abfolge der Sukzessionsphasen als vielmehr deren zeitliche Länge, vor allem aber die Zeitdauer bis zur Ausbildung des zonalen Vegetationsmosaiks. Die Primärsukzession geht (ohne gut definierbare Grenze) teilweise in Sekundärsukzessionsprozesse über. Zwischenzeitliche Störungen können aber immer wieder die Sukzessionsentwicklung auf Anfangsphasen zurückwerfen.

6. Zusammenfassung

Primärsukzessionen treten auf sehr unterschiedlichen Substraten weltweit auf. Die Besiedlung offener Flächen erfolgt durch Ferntransport von Diasporen. Die ersten Phasen sind gekennzeichnet durch Kryptogamen (insbes. Cyanobakterien-Krusten); Moose und Flechten bilden später dichte Polster, parallel wandern Annuelle ein, denen Perenne folgen, die später im Pioniergebüsch noch vorhanden sind. Bodenbildung und Einwandern weiterer Arten und damit die Ausbildung bestimmter Sukzessionsphasen und deren Dauer sind klimabedingt. Die weitere Sukzession zum zonalen Vegetationsmosaik ist stark substrat- und klimaabhängig. Beispiele zur Sukzession auf Vulkanböden (Tephra), auf Sanddünen in Sandwüsten, auf Salz- und Sandflächen der Aralkum werden aus sehr unterschiedlichen Klimagebieten vorgestellt. Vergleichende Schemata der Sukzessionsfolgen werden angegeben.

7. Literatur

- BRECKLE, S.-W., AGAKHANJANZ, O.E. & WUCHERER, W. (1998): Der Aralsee: Geoökologische Probleme. - *Naturwiss. Rdsch.* **51**: 347-355.
- BRECKLE, S.-W., VESTE, M. & WUCHERER, W. (eds.) (2001a): *Sustainable Land Use in Deserts*. - Springer/Berlin. 465pp.
- BRECKLE, S.-W., WUCHERER, W., AGAKHANJANZ, O.E. & GELDYEY, B. (2001b): The Aral Sea Crisis region. In: BRECKLE, S.-W., VESTE, M. & WUCHERER, W. (eds.) 2001: *Sustainable Land Use in Deserts*. - Springer/Berlin. 27-37.
- BURROWS, C.J. (1990): *Processes of vegetation change*. - Hyman/London 551pp.
- DIERSCHKE, H. (1994): *Pflanzensoziologie*. - Ulmer/Stuttgart 683pp.
- ELLENBERG, H. (1996): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. 5. Aufl. - Ulmer/Stuttgart 1096pp.
- GIESE, E. (1997): Die ökologische Krise der Aralseeregion. - *Geogr. Rdsch.* **49**: 293-299.
- GLADE, T. & DIKAU, R. (2001): Gravitative Massenbewegungen - vom Naturereignis zur Naturkatastrophe. *Peterm. Geogr. Mitt.* **145** (6) : 42-53.
- GROSS, A. (1998): *Terrestrische Orchideen einer Hangrutschung im Bergwald Süd-Ecuadors: Verteilung, Phytomasse, Phänologie und Blütenmerkmale*. - Dipl.Arb. Univ. Ulm, 121pp.
- KARNIELI, A. & TSOAR, H. (1995): Satellite spectral reflectance of biogenic crust developed on desert dune sand along the Israel-Egypt border. - *Intern. J. Remote Sensing* **16**: 369-374.
- LANGE, L., KIDRON, G.J., BÜDEL, B., MEYER, A., KILIAN, E. & ABELIOVICH, A. (1992): Taxonomic composition and photosynthetic characteristics of the biological crust covering sand dunes in the western Negev. - *Funct. Ecol.* **6**: 519-527.
- LETOLLE, R. & MAINGUET, M. (1996): *Der Aralsee: eine ökologische Katastrophe*. - Springer/Berlin 517pp.
- MEIRMAN, G.T., DIMEYEVA, L., DZHAMANTIKOV, K., WUCHERER, W. & BRECKLE, S.-W. (2001): Seeding experiments on the dry sea floor for phytomelioration. In: BRECKLE, S.-W., VESTE, M. & WUCHERER, W. (eds.) (2001): *Sustainable Land Use in Deserts*. - Springer/Berlin. 318-322.
- MENSCHING, H.G. & SEUFFERT, O. (2001): (Landschafts-) Degradation und Desertifikation: Erscheinungsformen, Entwicklung und Bekämpfung eines globalen Umweltsyndroms. - *Peterm. Geogr. Mitt.* **145** (4): 6-17.
- MORAL, R. DEL. (1998): Early succession on lahars spawned by Mount St. Helens. - *Am. J. Bot.* **85**: 820-828.
- MORAL, R. DEL (1999): Plant succession on pumice at Mount St. Helens, Washington. - *Am. Mid. Nat.* **141**: 11-114.
- MORAL, R.DEL & GRISHIN, S.Y. (1999): Volcanic disturbanes and ecosystem recovery. - *Ecosyst. of the World I*: 137-160.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & FOSBERG, F.R. (1998): *Vegetation of the tropical pacific islands*. - *Vegetation Monographs of the Major World Regions*, vol. IX. Springer/New York 733pp.
- RICHARD, J.L. (1975): Les groupements végétaux de la réserve d'Aletsch (Valais, Suisse). In: SCHMIDT, W. (ed.): *Sukzessionsforschung*. - Ber. Intern. Sympos. Rinteln (1973), 189-209.
- TIELBÖRGER, K. (1997): The vegetation of linear desert dunes in the north-western Negev, Israel. - *Flora* **192**: 261-278.
- VESTE, M., LITTMANN, T., BRECKLE, S.-W. & YAIR, A. (2001): The role of biological crusts on desert sand dunes in the northwestern Negev. In: BRECKLE, S.-W., VESTE, M. & WUCHERER, W. (eds.) (2001): *Sustainable Land Use in Deserts*. - Springer/Berlin. 357-367.
- WALTER, H. & BRECKLE, S.-W. (1994): *Ökologie der Erde, Bd.3, Spezielle Ökologie der gemäßigten und arktischen Zonen Euro-Nordasiens*. 2. Aufl. (BRECKLE, S.-W. & AGAKHANJANZ, O.E.). - Fischer/Stuttgart 726pp.
- WALTER, H. & BRECKLE, S.-W. (1999): *Vegetation und Klimazonen*. 7. Aufl. - Ulmer/Stuttgart 544pp.

WUCHERER, W. & BRECKLE, S.-W. (2001): Vegetation dynamics on the dry seafloor of the Aral Sea. In: BRECKLE, S.-W., VESTE, M. & WUCHERER, W. (eds.) (2001): Sustainable Land Use in Deserts. - Springer/Berlin. 52-68.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Siegm-W. Breckle, Universität Bielefeld, Fakultät für Biologie, Abt. Ökologie,
Postfach 100 131, D-33501 Bielefeld

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2002

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Breckle Siegmar-Walter

Artikel/Article: [Primärsukzessionen - Beispiele von Sanddünen, Vulkanaschen, Salzböden und anderen Substraten 5-16](#)