©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)
Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 9, 139-157. Hannover 1997

Die Ausbreitung von Pflanzenarten und -populationen in Raum und Zeit am Beispiel der Kalkmagerrasen Mitteleuropas

- Peter Poschlod, Susanne Bonn, Sabine Kiefer, Sabine Fischer, Andreas Fuchs, Anne-Kathrin Jackel, Dirk Lilienthal und Ulrich Tränkle, Marburg -

Abstract

The dispersal of plants in space and time (persistent diaspore bank) is a central topic of vegetation- and population- ecological research. Until now palaeoecological research reconstructed the dispersal and distribution of plants since the last ice age by pollen and macrorest analysis. There are not many theories about which processes and vectors were responsible for the dispersal of plants. However, the floristic composition of plant communities depends not only on abiotic conditions but also on the dispersability of plants.

Calcareous grasslands belong to those habitats which have increased in size and area since the settlement of man. Whereas in the natural landscape rivers and megaherbivores were probably the most important vectors for the dispersal of species, there were a lot of possibilities in the historical man-made landscape. During this time, calcareous grasslands developed from alternating arable field-pasture farming, through mowing, seasonal grazing by domestic livestock (cattle, sheep, goats) or large-scale transhumance. The most important dispersal vector was probably domestic livestock, which can transport a high number of diaspores and species. However, there were also other possibilities of dispersal by sowing uncleaned seeds or spreading different types of fertilizers containing diaspores as manure during an arable field phase. Moreover, abandoned arable fields were changed into calcareous grasslands by sowing hay seeds. By herding domestic livestock, calcareous grasslands were connected to other habitats.

Today, most of these processes have disappeared, declined or changed. However, until now there is no obvious replacement by other processes. Therefore, in the long run the floristic composition will change. This is shown by the floristic composition of former calcareous grassland sites, which were managed by clear-cutting after abandonment or afforestation. After restoration the flora is composed of those species which have a persistent diaspore bank or are wind dispersed. The application of an ecological flora data base including a classification of the persistence of shoot population and diaspore banks after abandonment or afforestation and an assessment of dispersability by wind and sheep enables us to predict with a high certainty the floristic composition after management. This confirms the great importance of dispersability in space and time in this context.

1. Einleitung

Die Untersuchung der Ausbreitung von Pflanzen in Raum und Zeit ist eine der zentralen Fragestellungen vegetations-, pflanzen- und populationsökologischer Forschung. Die räumliche Komponente (dispersal in space) betrifft die Verbreitung als Ergebnis der Ausbreitung. Eine zeitliche Komponente ist das Erreichen des potentiellen Areals bzw. potentiell geeigne-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

ter Standorte in einem bestimmten Zeitraum. Diese zeitliche Komponente ist nicht nur abhängig von den Ausbreitungsmöglichkeiten, die sich in Mitteleuropa seit der letzten Eiszeit für die meisten Arten immer wieder geändert haben dürften (vgl. BONN & POSCHLOD 1997), sondern auch vom Zeitpunkt der Ausstreu bzw. der Dauer der Ausstreu. Aus dem art- oder populationspezifischen Zeitpunkt der Ausstreu können sich unterschiedliche Voraussetzungen zur Ausbreitung ergeben (bspw. höhere Windgeschwindigkeiten im Herbst durch Laubfall in der gemäßigten Zone, geringere Zahl von Prädatoren im Spätherbst oder Winter und damit höhere Wahrscheinlichkeit des Etablierungserfolgs usw.; vgl. MÜLLER-SCHNEIDER 1977). Die Dauer der Ausstreu erhöht die Wahrscheinlichkeit, daß wenigstens einige der Diasporen nach der Ausstreu geeignete Keimungsbedingungen finden und die Etablierungswahrscheinlichkeit erhöht ist (POSCHLOD & JACKEL 1993). Eine weitere zeitliche Komponente ist die „Ausbreitung über die Zeit" (dispersal in time) durch den Aufbau einer mehr oder weniger persistenten Diasporenbank (HARPER 1977, VENABLE & BROWN 1988, HODGSON & GRIME 1990). Damit sind Pflanzen in der Lage ungünstige Standortbedingungen in Habitaten bis zu einem günstigeren Zeitpunkt zu überdauern. Sowohl eine dauerhafte Diasporenbank als auch die Möglichkeit, sich über entsprechende Distanzen räumlich auszubreiten, verringern die Extinktionswahrscheinlichkeit einer Art (KALISZ & MCPEEK 1993, POSCHLOD 1996).

Während für einzelne Arten (zusammenfassend in HARPER 1977, URBANSKA 1992, SILVERTOWN & LOVETT-DOUST 1993; für Kalkmagerrasenarten z. B. MATTHIES 1991) Untersuchungen vorliegen, die einen großen Teil der o.g. Aspekte umfassen, wurden für ganze Pflanzengemeinschaften nur Teilaspekte untersucht. Diese betreffen in der Regel Untersuchungen zur Koexistenz von Arten und damit der Dynamik von Populationen innerhalb von Pflanzengemeinschaften (KRAHULEC et al. 1990, PÄRTEL et al. 1996; für Kalkmagerrasen VAN DER MAAREL & SYKES 1993 u.a.).

Die Artenzusammensetzung von Pflanzengemeinschaften beruht aber vor allem auf der Ausbreitung von Pflanzenarten zwischen geographischen Räumen und Zeiträumen, die meist Jahrzehnte oder Jahrhunderte betragen. Mit Hilfe paläoökologischer Untersuchungen (Pollenanalyse; Großrestanalyse archäologischer Grabungen) ließ sich die Aus- und Verbreitung vieler Pflanzenarten seit der letzten Eiszeit dokumentieren (LANG 1994; für Grünland und Kalkmagerrasen bspw. KÜSTER 1992, POTT 1995, 1996, SPEIER 1996). Doch liegen nur wenige Untersuchungen über die Bedeutung von bestimmten Vektoren oder Prozessen für die Ausbreitung der Pflanzenarten vor. Nach KOLLMANN (1992) ist deshalb in der 'Mitteleuropäischen Grundfolge' (FIRBAS 1949) die weitgespannteste, aber auch spekulativste Anwendung ausbreitungsbiologischer Befunde zu sehen.

Mit dem Eintritt des Menschen in die Naturlandschaft Mitteleuropas entstanden zahlreiche neue Habitate. Die Einwanderung von Pflanzenarten in diese neuen Habitate und damit auch die Entstehung neuer Pflanzengemeinschaften folgten. Sie dürften in den meisten Fällen durch die vielfältigen Nutzungsweisen und die damit verbundenen Ausbreitungsprozesse unterstützt worden sein (POSCHLOD 1996, BONN & POSCHLOD 1997). Viele dieser Nutzungsweisen existieren heute nicht mehr. Gleichzeitig verschwanden viele Habitate der 'historischen' Kulturlandschaft oder sind in ihrer Zahl und Flächengröße zurückgegangen. Ehemals zusammenhängende Flächen sind heute fragmentiert. Zusätzlich hat die Geschwindigkeit von Landschafts- und Nutzungswandel in der heutigen Kulturlandschaft zugenommen, die vielen Pflanzenarten kaum mehr die Zeit lassen dürfte, geeignete Habitate zu finden bzw. wiederzubesiedeln. Mit den bisherigen Erkenntnissen der Vegetationsökologie lassen sich nur begrenzt Vorhersagen über die Auswirkungen dieses Wandels auf die zukünftige Zusammensetzung von Pflanzengemeinschaften treffen.

Kalkmagerrasen (*Festuco-Brometea*-Gesellschaften) gehören zu jenen Habitaten, die in der Naturlandschaft nur lokal und meist kleinflächig vorkamen und sich durch den Einfluß

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

des Menschen und seiner Haustiere (Feld-Gras-Wirtschaft, Mahd, Beweidung v.a. durch Schafe, aber auch Rinder u.a.; vgl. ELLENBERG 1996) in Mitteleuropa stark ausdehnen konnten. Sie stellen eine der artenreichsten Pflanzengemeinschaften dar, in denen durch die aktuellen Veränderungen (Brachfallen durch Nutzungsaufgabe, Nutzungswandel durch Aufforstung, intensive Grünlandwirtschaft u.a.) eine vergleichsweise hohe Zahl der vorkommenden Pflanzenarten gefährdet ist (KORNECK & SUKOPP 1988). Früher große, zusammenhängende Flächen, bedingt v.a. durch eine großflächige Hütehaltung von Rindern und die Wanderschäferei, sind heute in ihrer typischen Artenzusammensetzung meist nur mehr kleinflächig und isoliert vorhanden. Die ursprüngliche Nutzung wird heute vielerorts durch Pflegemaßnahmen simuliert (SCHUMACHER et al. 1995). Allerdings bestehen Bestrebungen, verbuschte oder aufgeforstete Kalkmagerrasen im Zuge der Wiedereinführung der Schafbeweidung zu ihrer ursprünglichen Artenzusammensetzung zurückzuführen, ohne die Kenntnis allerdings, ob dies überhaupt möglich ist.

Folgende Aspekte der Ausbreitung der Pflanzenarten von Kalkmagerrasen in Raum und Zeit sollen deshalb hier beleuchtet werden:

- Wie haben sich Kalkmagerrasenpflanzen in der Urlandschaft ausgebreitet?
- Wie haben sich Kalkmagerrasenpflanzen in der Kulturlandschaft ausgebreitet?
- Welche Möglichkeiten der Ausbreitung haben Kalkmagerrasenpflanzen heute?
- Lassen sich Kalkmagerrasen in ihrer ursprünglichen Artenzusammensetzung nach Nutzungsaufgabe (Brachfallen) oder -veränderung (hier: Aufforstung) wiederherstellen?

2. Ausbreitung von Kalkmagerrasenpflanzen in der Naturlandschaft

Welche Vektoren und Prozesse für die räumliche Ausbreitung von Kalkmagerrasenpflanzen in der Naturlandschaft von Bedeutung waren, kann nur durch vergleichende Untersuchungen unter den heutigen Bedingungen, verknüpft mit paläoökologischen Erkenntnissen rekonstruiert werden. Die Wanderwege der meist wärmeliebenden Elemente von Süd- und Südosteuropa nach Mitteleuropa waren wahrscheinlich das Rhonetal, das Donautal und das Elbetal in Fortsetzung des Böhmischen Trockengebiets (POTT 1995, 1996). Natürliche Standorte sind in den Flußtälern Kies- und Schotterbänke bzw. -inseln, wahrscheinlich aber auch felsige Steilhänge. Für eine schnelle Wanderung dürften die Vorkommen im Einzugsbereich, der durch Überschwemmung und Umlagerung betroffen war, von besonders hoher Bedeutung gewesen sein. So konnten bei einmaligen Untersuchungen von Spülsaum- und Sedimentproben von Kiesbänken im Oberlauf der Loire keimfähige Diasporen von immerhin 14 Arten der anthropogenen Heiden und Rasen nachgewiesen werden (Tab. 1).

Die offenen Bereiche in den Flußtälern boten aber auch den Megaherbivoren Weideflächen. Sie dürften deshalb für die Ausbreitung der Arten eine weitere wichtige Rolle gespielt haben (vgl. MÜLLER-SCHNEIDER 1948, JANZEN 1981, HERRERA 1989, MALO & SUAREZ 1995). So schreiben MALO & SUAREZ (1995): „In pre-agricultural times, when therophytes (and other heliophilous plants) occupied ephemeral habitats, the capacity to disperse seeds with the participation of herbivores gave these species the mobility necessary to ensure the access to sites that satisfied their requirements. Probably the possession of this means of dispersal later favoured the expansion in parallel with the increased disturbances due to human action". Auf diese Weise dürften die meisten Kalkmagerrasenarten auch auf die waldfreien „Steppenheidestandorte" (FIRBAS 1949, GRADMANN 1950) in den Mittelgebirgen eingewandert sein. Noch bis zum 17. Jahrhundert war die Megafauna um ein vielfaches vielfältiger als heute (BEUTLER 1992, 1996).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Tab. 1: Anzahl Arten verschiedener Vegetationsformationen (bzw. Klassen) mit keimfähigen Diasporen in Spülsäumen und Sand- und Kiesablagerungen im Bereich der Oberen Loire (südlich Le Puy, Frankreich). Untersuchungszeitraum Winter 1994/1995 bis Frühsommer 1995.

Einheiten von Vegetationstypen	Nur im Spülsaum	Spülsaum + Sediment	Nur im Sediment	Gesamt
Süßwasser- und Moorvegetation	1	1	2	4
- Phragmitetea	1	1	1	3
Vegetation oft gestörter Plätze	4	13	3	20
- Artemisietea	2	6	1	9
Steinfluren und alpine Rasen	-	-	2	2
Anthropo-zoogene Heiden und Rasen	3	8	3	14
- Sedo-Scleranthetea	-	5	2	7
- Festuco-Brometea	-	-	1	1
- Molinio-Arrhenatheretea	3	2	-	5
Waldnahe Staudenfluren und Gebüsche	-	1	2	3
Laubwälder und verwandte Gebüsche	1	3	-	4
Sonstige Arten	2	5	9	16
Gesamt (ohne indet.)	11	31	21	63

3. Ausbreitung von Kalkmagerrasenpflanzen in der Kulturlandschaft

Mit Beginn des Neolithikums und dem Seßhaftwerden des Menschen sowie seiner Wandlung vom Jäger und Sammler zum Ackerbauern und Viehzüchter begann ein zwar in stetigem Wandel befindlicher, aber dennoch bis heute andauernder Abschnitt der Landschafts- und Vegetationsgeschichte. Während zunächst die dadurch bedingten, neuen Ausbreitungsprozesse im wesentlichen auf die landwirtschaftlichen Flächen beschränkt gewesen sein dürften, entstanden mit der Zeit weitere Lebens- und Wirtschaftsformen, die eine Zunahme ausbreitungsrelevanter Prozesse und damit steigende Florenvielfalt zur Folge hatten (JÄGER 1977, SUKOPP & TREPL 1987, DI CASTRI 1989).

Welche Prozesse für die floristische Zusammensetzung und die hohe Artenzahl in Kalkmagerrasen, deren Areal und Fläche sich ebenso seit dieser Zeit vergrößert haben dürfte (FRITZ 1979, POTT 1996), von Bedeutung waren, soll im folgenden durch die vergleichende Betrachtung der Nutzungsweisen auf Kalkmagerrasenstandorten abgeleitet werden (vgl. auch Abb. 1). Wann durch diese Nutzungsweisen erstmals großflächig Magerrasen in Mitteleuropa entstanden sind, ist nicht bekannt. Es häufen sich aber paläoökologische Befunde zu Kalkmagerrasen in manchen Regionen erstmalig zur Römerzeit (1. – 3. Jh. n. Chr.). Seit dieser Zeit lassen sich erstmals submediterrane Arten nachweisen (Rheinland, KNÖRZER 1975).

Kalkmagerrasen entstanden auf unterschiedliche Weise. Sie entwickelten sich entweder aus Waldstandorten durch Waldweide oder Rodungsmaßnahmen. Oder sie sind wie die meisten der existierenden Kalkmagerrasen im Saarland erst in den letzten 150 Jahren aus Acker- und Weinbergsbrachen hervorgegangen (SCHUMACHER et al. 1995). Andere Standorte wiederum, auf denen heute Kalkmagerrasen vorkommen bzw. vorkamen, haben eine wechselvolle Nutzungsgeschichte durchlaufen. Sie können aus Flächen einer Feldgraswirtschaft in den verschiedensten Ausprägungen (mit Beginn der ackerbaulichen Tätigkeit bis zur Römerzeit, in Regionen wie der Schwäbischen Alb aber auch noch im Spätmittelalter Mitte des 15. bis Anfang des 16. Jahrhunderts; BEINLICH & MANDERBACH 1995) hervorgegangen sein. Dabei war die Dauer der ackerbaulichen Nutzung – in der Regel ohne Düngung – kürzer als die Brache bzw. Nutzung als Wiese oder Weide (vgl. BURRICHTER et al. 1993). Andere wiederum

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

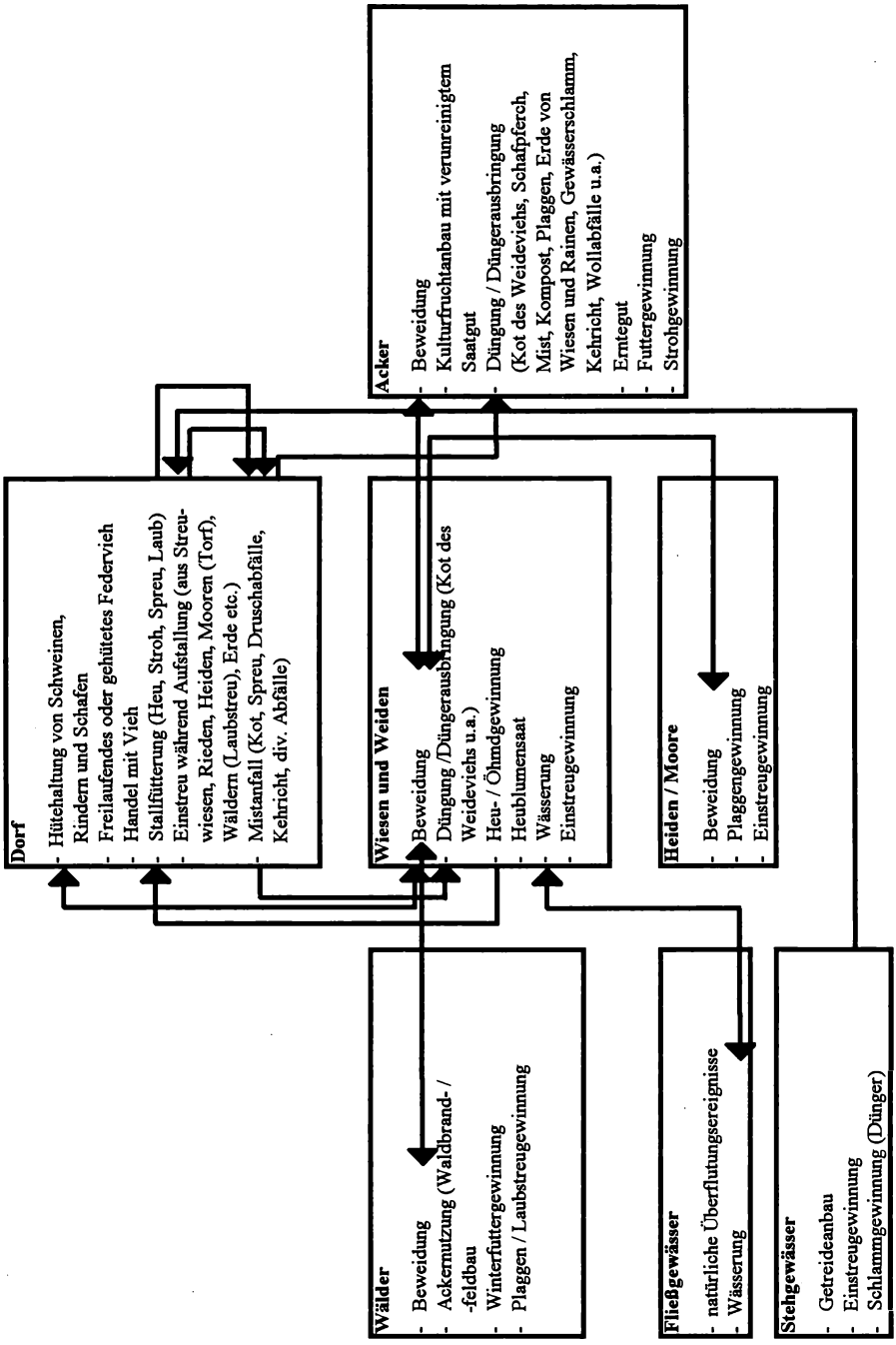

Abb. 1: Ausbreitungsvektoren bzw. -prozesse in Wiesen und Weiden und anderen Lebensräumen in einer Landschaft mit traditionellen Landnutzungsformen (historische Kulturlandschaft). Pfeile – Ausbreitungsprozesse zwischen Lebensräumen.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

dürften sich aus Flächen mit einer seit dem Frühmittelalter bestehenden Dreifelderwirtschaft entwickelt haben, die im Wechsel alle 3 Jahre 1 Jahr Brache bzw. Beweidung beinhaltete. Erst seit dem 18. Jahrhundert erfolgte die endgültige Trennung von Ackerbau und Grünlandwirtschaft, obwohl eine Dreifelderwirtschaft lokal noch bis vor kurzem anzutreffen war (BISCHOFF-LUITHLEN 1974).

Die wahrscheinlich bedeutendste Phase und die damit verbundene großflächige Ausdehnung der Kalkmagerrasen begann im Verlauf der spätmittelalterlichen Wüstungsperiode (vgl. ABEL 1978). Daraus ergab sich eine extensive Folgenutzung der Wüstungsfluren als einmähdige, ungedüngte Wiesen, als Weide für die Rinder der Gemeinden oder für große Schafherden entweder der Gemeinden oder vor allem in Südwestdeutschland auch herrschaftlicher Schafhöfe (GREES 1982). Wahrscheinlich war hiermit auch die Entstehung vieler ehemaliger Allmendflächen verbunden (ABEL 1978). Während dieser Zeit entstand vermutlich auch die Wanderschäferei (HORNBERGER 1959; Abb. 2).

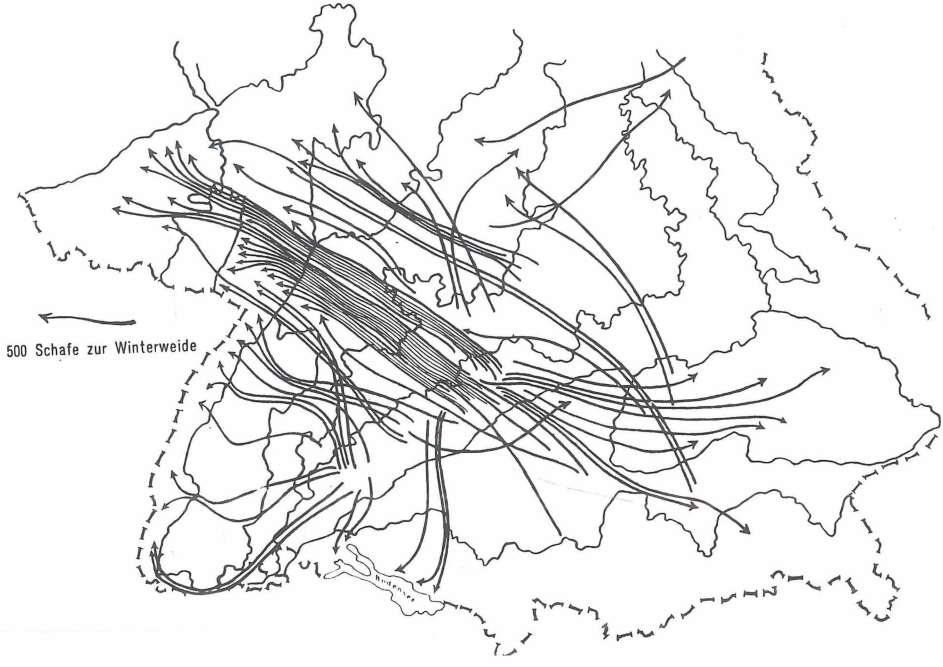

Abb. 2: Regionale Wanderungen der Schafherden aus Nord- und Südwürttemberg über die Landesgrenzen im Jahr 1938 (aus HORNBERGER 1959).

Betrachten wir alle diese Nutzungsformen unter ausbreitungsrelevanten Gesichtspunkten, so dürfte die Beweidung der wohl bedeutendste Faktor gewesen sein, der zur floristischen Zusammensetzung der Kalkmagerrasen beitrug. FISCHER et al. (1995, 1996) fanden bei Untersuchungen zur Ausbreitung von Pflanzen durch Schafe in der Region Münsingen im Laufe einer Vegetationsperiode 108 Arten, die über das Fell, Hufe oder den Kot verfrachtet wurden (Tab. 2). Allerdings konnte nur für etwa 40 bis 70% der auf den Untersuchungsflächen vorkommenden Arten der Klassen *Sedo-Scleranthetea, Festuco-Brometea, Molinio-Arrhenatheretea* und *Trifolio-Geranietea* nachgewiesen werden, daß sie durch Schafe ausgebreitet wer-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

den[1]. Die Verweildauer von Diasporen im Fell betrug dabei sowohl für hakige (*Bromus erectus* – Granne) als auch für Diasporen mit glatter Oberfläche (*Helianthemum nummularium*) bis zu 7 Monaten. Innerhalb dieses Zeitraum sind von der untersuchten Herde über 100 km Wegstrecke zurückgelegt worden (FISCHER et al. 1995). Diese Transportmöglichkeit über große Entfernungen erklärt möglicherweise die vermutete, hohe „Wandergeschwindigkeit" vieler xerothermer Elemente der Kalkmagerrasen (HARD 1964; vgl. ELLENBERG 1996).

Tab. 2: Transport von Arten (n=108; FISCHER et al. 1995) der Klassen *Sedo-Scleranthetea* (S), *Festuco-Brometea* (FB), *Molinio-Arrhenatheretea* (MA) und *Trifolio-Geranietea* (TG) und anderer Klassen (Sonstige – So.) durch Schafe im Gebiet um Münsingen (Schwäbische Alb, Südwestdeutschland).

	S	FB	MA	TG	So.
Gesamtzahl im Untersuchungsgebiet vorkommender Arten	5	41	29	17	?
Anzahl im Untersuchungsgebiet vorkommender und transportierter Arten	2	17	20	7	63
Anzahl im Untersuchungsgebiet vorkommender, aber nicht transportierter Arte	3	22	9	10	?
Prozent transportierter Arten an Gesamt	40	44	69	41	?

Untersuchungen über die Ausbreitung von Kalkmagerrasenpflanzen durch andere Weidetiere (Rinder, Ziegen, Pferde, Schweine u.a.) liegen bisher nicht vor. Allerdings zeigten Untersuchungen an Rindern, daß diese v.a. endozoochor eine beträchtliche Anzahl von Diasporen (bis zu 300.000/Kuh und Tag in von annuellen Arten dominierten Weiden der spanischen Dehesa; MALO & SUAREZ 1995) ausbreiten können. Auf Umtriebsweiden trockener bis nasser Standorte Nordwestdeutschland wurde die Ausbreitung von 69 Arten (davon 29 Arten epizoochor über das Fell bzw. 41 über die Hufe und 57 endozoochor) durch Galloway-Rinder nachgewiesen (STENDER et al. 1997). Dies entsprach 50% aller fruchtenden Arten des Artenpotentials aller Weiden! Da die Hütehaltung von Rindern früher sehr verbreitet war, haben vermutlich auch sie eine große Rolle für die lokale Ausbreitung gespielt. In bestimmten Regionen wurden Rinder, Pferde und Schweine sogar über große Entfernungen zu den Märkten getrieben (PETERSEN 1936, ABEL 1978), so daß eine Ausbreitung von Pflanzen über große Entfernungen, wenigstens entlang der Viehtriebwege, möglich war (BAKER 1972, JEHLIK & HEJNY 1974). Da bei der Hütehaltung der Weidetiere auch andere Lebensräume beweidet wurden (vgl. Abb. 1), war sichergestellt, daß die meisten der potentiell in Kalkmagerrasen oder auf entsprechenden Standorten vorkommenden Arten diese nach bestimmten Zeiträumen erreichten (MALO & SUAREZ 1995). Nur wenige Arten scheinen hauptsächlich auf „primäre" Kalkmagerrasenstandorte („Steppenheide") beschränkt zu sein (KRAUSE 1940). ELLENBERG (1954) wies in diesem Zusammenhang ebenfalls auf die Bedeutung der Transhumanz hin, mit deren Fehlen im Stuttgarter Raum er die dort auffällige Armut an Steppenheidearten interpretierte.

Andere Tierarten, die hinsichtlich ihrer Rolle als Ausbreitungsvektoren für Kalkmagerrasenarten untersucht wurden (Mäuse – LEUTERT 1983, Ameisen – Tab. 3), haben wahrscheinlich nur auf kleinem Raum (lokal innerhalb eines Magerrasens) zu einem Diasporenfluß beigetragen. Vögel scheinen lediglich für die Ausbreitung von Gehölzarten eine Bedeutung zu besitzen (KOLLMANN 1994).

[1] Dies kann dadurch bedingt sein, daß sehr kleine Diasporen wie z.B. von Orchideen nicht erfaßt werden konnten. Außerdem endete die Studie zu einem Zeitpunkt (Ende September), zu dem bestimmte Arten erst begannen, ihre Diasporen auszustreuen. Schließlich war die Untersuchung nur auf ein Schaf beschränkt.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Tab. 3: Zahl bzw. Anteil untersuchter Arten der Klassen *Sedo-Scleranthetea* (S), *Festuco-Brometea* (FB), *Molinio-Arrhenatheretea* (MA) und *Trifolio-Geranietea* (TG) in Kalkmagerrasen bei Münsingen (Schwäbische Alb), die durch vier Ameisenarten transportiert werden.

	Gesamt	S	FB	MA	TG	Sonstige
Gesamtartenzahl	43	2	24	6	2	9
Ausbreitung durch Ameisen	12	1	6	3	-	2
davon durch						
Myrmica sabuleti	12	1	6	3	-	2
Formica aff. rufibarbis	3	-	2	1	-	-
Lasius paralienus	3	-	3	-	-	-
Tapinoma erraticum	2	-	1	-	-	1

Über Ausbreitungsmöglichkeiten bei Mahdnutzung liegen bisher kaum Untersuchungen vor. Während hier moderne Mähgeräte im Gegensatz zur Sense eine große Bedeutung für den Transport von Diasporen von Fläche zu Fläche haben (BAKKER 1989, STRYKSTRA et al. 1996), könnte bei den traditionellen Nutzungsformen der Heutransport mit Fuhrwerken eine größere Rolle gespielt haben.

Ob Arten während ackerbaulicher Phasen auf die heutigen Kalkmagerrasenstandorte einwandern konnten, kann nur vermutet werden. Während dieser Phasen bestanden zusätzliche Ausbreitungsmöglichkeiten über das Ausbringen verunreinigten Saatguts sowie von Dünger. *Onobrychis viciaefolia*, eine frühere Futterpflanze (STEBLER & SCHRÖTER 1902), gilt heute als Kennart des *Mesobrometum* (OBERDORFER & KORNECK 1978). Fast alle Kalkmagerrasenstandorte Südwestdeutschlands, in denen sie heute vorkommt, lassen Spuren des Ackerbaus erkennen. Auch *Anthyllis vulneraria* wurde im letzten Jahrhundert als wertvolle Futterpflanze erkannt und kultiviert (STEBLER 1895). Die Düngermateralien waren in früherer Zeit besonders vielfältig (Mist [Einstreu, Kot], Plaggen, Kompost, Torf, Gewässerschlamm, Erde

Tab. 4: Diasporengehalte verschiedener, als Futter oder Einstreu verwendeter oder auf den Mist geworfener Materialien, von Mist verschiedener Tierarten (KORSMO 1930, CHYTIL 1974) sowie ehemals zur Düngung verwendetem Teichschlamm (POSCHLOD et al. 1996b).

Als Futter, Einstreu oder Düngezwecken dienende Stoffe	Diasporengehalt
Dreschabfälle	16.500-1.734.500 Unkrautsamen/kg, 14-27 Arten
Spreu	4.500-170.000 Unkrautsamen/kg
Heubodenkehricht	182.500 Unkrautsamen/kg, 13 Unkrautarten
Strohfutter/-einstreu	ohne Angabe; 10-17 Unkrautarten
Kleie/Mehl	80-6.800 Unkrautsamen/kg
Reinigungsabfälle von Großmühlen	287.800 Unkrautsamen/kg, 22 Arten
Pferdedung (vergoren, Entnahmetiefe 2 cm, Lagerdauer ≤ 0,5 Jahre)	326.440-958.960 Unkrautsamen/60t (Düngermenge/ha)
Kuhdung (vergoren, Entnahmetiefe 2 cm, Lagerdauer ≤ 0,5 Jahre)	488.230-58.960 Unkrautsamen/60t (Düngermenge/ha)
Schweinedung (vergoren, Entnahmetiefe 2 cm, Lagerdauer ≤ 0,5 Jahre)	326.440-511.490 Unkrautsamen/60t (Düngermenge/ha)
Schafdung (vergoren, Entnahmetiefe 2 cm, Lagerdauer < 0,5 Jahre)	825.000 Unkrautsamen/60t (Düngermenge/ha)
Hühnerdung (vergoren, Entnahmetiefe 2 cm, Lagerdauer unbekannt)	1.042.039 Unkrautsamen/60t (Düngermenge/ha)
Kompost (Kot und Erde von Rainen, Wegrändern etc)	19.000.000 Unkrautsamen/40t (Düngermenge/ha)
Teichschlamm	bis > 6000 Diasporen/l, bis zu 42 Arten/Weiher

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

[Raine, Wiesen], Kehricht [Straßen, Heuboden], Ölkuchen, Wollabfälle und andere Abfälle; BONN & POSCHLOD 1997) und enthielten teilweise unglaublich hohe Mengen an Diasporen (Tab. 4).

In diesem Zusammenhang darf nicht vergessen werden, daß auch das Ausbringen einer Heublumensaat zur Etablierung von Kalkmagerrasen beigetragen haben dürfte. Dabei wurden die in der Scheune vom Heu oder Grummet abgefallenen Diasporen zusammengekehrt und als Saatgut zur Ansaat von Wiesen verwendet (STEBLER 1878). So wurden im Bliesgau noch bis Anfang diesen Jahrhunderts Äcker auf diese Weise in Wiesen umgewandelt (HARD 1964).

Inwieweit eine dauerhafte Diasporenbank nach zwischenzeitlichem Ackerbau zur Wiederbesiedlung durch Kalkmagerrasenarten beigetragen hat, ist nicht bekannt. Zumindest sind etwa 15 bis 25 % der Pflanzenarten in Kalkmagerrasen in der Lage, nach Brachfallen oder Aufforstung über mehrere Jahre oder sogar Jahrzehnte als keimfähige Diaspore im Boden zu überdauern (POSCHLOD 1993; vgl. auch Abb. 4). Dies sind aber andere Voraussetzungen als auf ackerbaulich genutzten Flächen. Durch andauernde Bodenstörungen wird der Abbau einer Diasporenbank in der Regel beschleunigt.

Mit dem Wegfall fast aller dieser traditionellen Nutzungsformen im letzten und Verlauf diesen Jahrhunderts gingen nicht nur die dadurch entstandenen Lebensräume und Pflanzengesellschaften zurück (WOLKINGER & PLANK 1981, KORNECK & SUKOPP 1988; für Südwestdeutschland vgl. MATTERN et al. 1980, 1992) oder veränderten sich, sondern auch die damit verbundenen Ausbreitungsmöglichkeiten der Pflanzenarten (vgl. Abb. 3). Zwar mögen die Fernausbreitungsmöglichkeiten von Pflanzen durch andere Vektoren wie die Vielzahl von Verkehrsmitteln kompensiert worden sein (JÄGER 1977; vgl. dazu für Kraftfahrzeuge z.B. WACE (1977), SCHMIDT (1989), für die Eisenbahn z.B. KREH (1960), BRANDES (1993)). Sie sind aber für den Transport zwischen den ursprünglichen Kalkmagerrasenflächen ohne Bedeutung, da die Diasporen auf diese Weise nur entlang der Verkehrstraßen ausgebreitet werden. Dies dürfte wahrscheinlich einer der wichtigsten Gründe für die schnelle Artenanreicherung von Trassenbanketten und ihre oft hohe Artenvielfalt sein (RUNGE 1995, STOTTELE 1995).

Zusätzlich wurden die ehemals großflächigen oder zusammenhängenden Lebensräume und Populationen zunehmend fragmentiert. Dies kann eine Verringerung der Populationsgröße und eine Veränderung der demographischen und genetischen Struktur der Populationen zur Folge haben. Langfristig sind vor allem kleine Populationen nicht überlebensfähig (zusammenfassend in OSTERMEIJER et al. 1996, YOUNG et al. 1996).

Die Isolation der Kalkmagerrasen in der heutigen Kulturlandschaft läßt deshalb in vielen Fällen die Ausbreitungsmöglichkeiten zunehmend zum „bottleneck" der Überlebensfähigkeit von Pflanzenpopulationen werden (POSCHLOD et al. 1996). Ist eine Population an einem Standort ausgestorben, ist die Wiederetablierung bei einer nicht vorhandenen permanenten Diasporenbank (BAKKER et al. 1996) auf den Eintrag von Diasporen von außerhalb angewiesen. Dies gilt auch für noch nicht besiedelte, geeignete Habitate. So konnten auch TRÄNKLE & POSCHLOD (1995) an neu geschaffenen, potentiell für Kalkmagerrasenarten geeigneten Standorten in Kalksteinbrüchen der Schwäbischen Alb deutlich zeigen, daß die floristische Zusammensetzung der neubesiedelten Standorte dem Potential des direkt angrenzenden Umfeldes entspricht. Kalkmagerrasen mit einem hohen Anteil an *Festuco-Brometea*- Arten kamen nur dort vor, wo Steinbrüche entweder in Kalkmagerrasen angelegt wurden bzw. direkt an sie angrenzten. Potentielle Ausbreitungsvektoren waren hier vor allem Wind und Wildtiere, die scheinbar keinen ausreichenden Ersatz für die o.g. Ausbreitungsvektoren bzw. -prozesse einer Kulturlandschaft mit traditionellen Nutzungsformen bieten.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

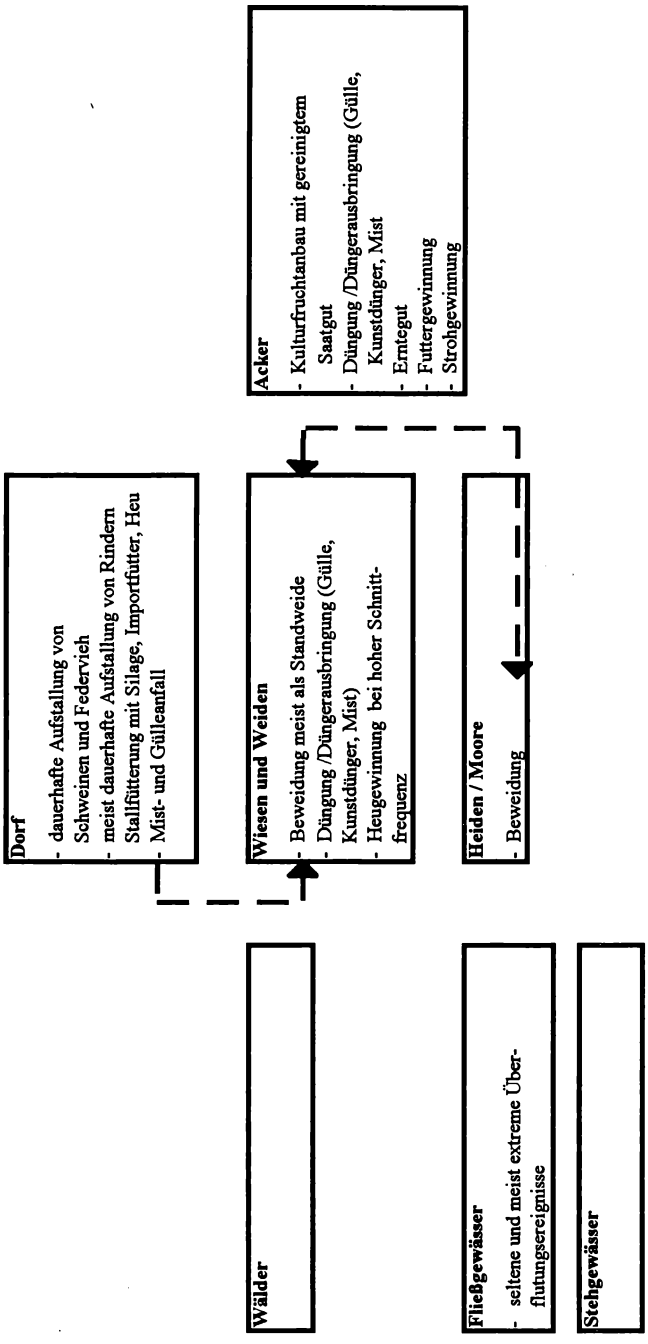

Abb. 3: Ausbreitungsvektoren bzw. -prozesse in Wiesen und Weiden und anderen Lebensräumen in einer Landschaft mit modernen Landnutzungsformen (aktuelle Kulturlandschaft). Pfeile mit gestrichelten Linien – im Vergleich zu traditionellen Landnutzungsformen vergleichsweise geringe Anzahl von Diasporen, die zwischen Lebensräumen verbreitet werden.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

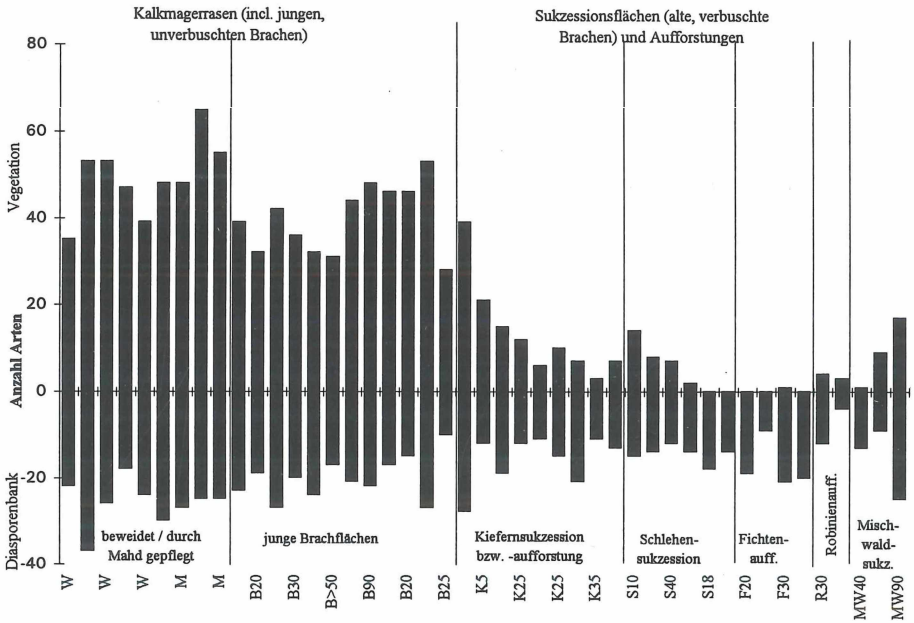

Abb. 4: Veränderung der Artenzahl der Vegetation und Diasporenbank ehemals beweideter Kalkmagerrasenstandorte der Schwäbischen Alb und des Neckarbeckens (Südwestdeutschland) nach Brachfallen oder Aufforstung. W, M, K, S, F, R, MW – Kürzel der Untersuchungsflächen, die innerhalb der Sukzessionsflächen und Aufforstungen mit zunehmendem „Alter" bezüglich der Brache bzw. Aufforstung angeordnet wurden.

4. Ausbreitung als limitierender Faktor für die floristische Zusammensetzung nach Pflege- bzw. Wiederherstellungsmaßnahmen von verbrachten und aufgeforsteten Kalkmagerrasen

Der mit der Aufgabe (Hütehaltung) oder dem Wandel (Koppelhaltung, Pflege) der traditionellen Nutzung (vgl. dazu BEINLICH 1995) einhergehende Verlust und Veränderung dieser funktionalen Prozesse dürfte sich langfristig auf die floristische Zusammensetzung bestehender Kalkmagerrasen auswirken. Dies soll im folgenden am Beispiel der Veränderung der floristischen Ausstattung der Kalkmagerrasen nach Brachfallen bzw. Aufforstung und nach Entbuschung bzw. Rodung exemplarisch vorgestellt werden. Dazu wurde in einem Gebiet (Raum Münsingen, Schwäbische Alb) das gesamte Artenspektrum (ohne Gehölze, n = 170) der Kalkmagerrasen erfaßt und folgende artspezifischen Merkmale bezüglich des Überlebens bzw. der Ausbreitung in Raum und Zeit klassifiziert (vgl. POSCHLOD et al. 1995, 1996c; Tab. 5) -

Überlebensdauer der Sproßpopulation bei Brachfallen: [1] nur auf genutzten (beweideten, gemähten) Flächen vorkommend, [2] auch noch in (meist jungen) Brachestadien mit beginnender „Verfilzung" der Krautschicht vorkommend, [3] auch noch in (meist älteren) beschatteten Brachestadien (lichte Gebüschbrache-, Kiefernbrachestadien) vorkommend, [4] auch noch in (meist sehr alten) sehr stark beschatteten Brachestadien (dichte, geschlossene Gebüschbrachestadien, ±geschlossene Krone der Waldstadien) vorkommend.

Überlebensdauer der Diasporenpopulation im Boden („Ausbreitung über die Zeit"; vgl. POSCHLOD 1993): [-] nicht bekannt, [1] vorübergehend (< 2 Jahre), [2] wenige Jahre dauerhaft

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Tab. 5: Klassifikation des Artenpotentials in Kalkmagerrasen im Raum Münsingen hinsichtlich Merkmalen der Überlebensfähigkeit nach Brachfallen und Aufforstung bzw. Ausbreitung in Raum und Zeit. Sp – Sproßpopulation (P – Persistenz nach Brachfallen oder Aufforstung), Diasporenpopulation (P – Persistenz, AW – Ausbreitung durch den Wind, AS – Ausbreitung durch Schafe [ektozoochor: F – Fell, H – Huf, endozoochor: K – Kot]). Erläuterung der Klassifikationsstufen siehe Text.

Art	Sp	Diasporenpopul.					Art	Sp	Diasporenpopul.				
	P	P	A	A Schaf				P	P	A	A Schaf		
			W	F	H	K				W	F	H	K
Achillea millefolium	2	3	0	0	0	1	*Linum catharticum*	2	4	0	1	1	0
Acinos arvensis	2	-	0	0	0	0	*Listera ovata*	4	1	2	-	-	-
Agrimonia eupatoria	4	1	0	3	0	0	*Inula conyza*	3	4	1	-	-	-
Agrostis tenuis	3	2	0	0	1	1	*Lolium perenne*	2	1	0	2	1	0
Ajuga genevensis	3	-	0	-	-	-	*Lotus corniculatus*	2	3	0	0	0	1
Alchemilla vulgaris	2	-	0	0	0	0	*Luzula campestris*	2	-	0	-	-	-
Anacamptis pyramidalis	1	1	2	-	-	-	*Medicago falcata*	3	4	0	0	0	0
Antennaria dioica	1	-	1	0	0	0	*Medicago lupulina*	2	4	0	1	1	1
Anthericum ramosum	3	1	0	0	0	0	*Melampyrum arvense*	1	1	0	-	-	-
Anthoxanthum odoratum	2	2	0	1	0	0	*Molinia caerulea*	3	2	0	-	-	-
Anthyllis vulneraria	1	2	0	0	0	0	*Muscari botryoides*	1	-	0	-	-	-
Arabis hirsuta	2	3	0	1	0	0	*Onobrychis viciifolia*	1	-	0	0	0	0
Arenaria serpyllifolia	1	4	0	0	1	0	*Ononis repens*	3	2	0	0	0	0
Arrhenatherum elatius	2	1	0	2	0	0	*Ononis spinosa*	2	2	0	0	0	0
Asperula cynanchica	2	1	0	0	0	0	*Ophrys insectifera*	2	1	2	-	-	-
Aster amellus	3	1	1	0	0	0	*Ophrys sphegodes*	1	1	2	-	-	-
Astragalus glycyphyllos	3	-	0	-	-	-	*Orchis militaris*	1	1	2	0	0	0
Avenochloa pratensis	2	1	0	2	0	0	*Orchis morio*	1	1	2	-	-	-
Avenochloa pubescens	2	1	0	2	0	0	*Origanum vulgare*	3	4	0	1	1	0
Bellis perennis	2	1	0	-	-	-	*Orobanche caryophyllacea*	2	1	2	-	-	-
Betonica officinalis	2	-	0	0	0	0	*Orobanche lutea*	1	1	2	0	0	0
Brachypodium pinnatum	4	1	0	2	1	0	*Orobanche teucrii*	2	1	2	0	0	0
Briza media	2	1	0	1	1	0	*Parnassia palustris*	2	1	0	0	0	0
Bromus erectus	2	1	0	3	1	1	*Phleum phleoides*	2	-	0	0	0	0
Buphthalmum salicifolium	2	3	0	0	0	0	*Phleum pratense*	3	1	0	1	0	0
Bupleurum falcatum	2	-	0	1	0	0	*Phyteuma orbiculare*	2	-	0	-	-	-
Campanula glomerata	2	-	0	0	0	0	*Pimpinella saxifraga*	3	1	0	1	0	0
Campanula patula	2	-	0	-	-	-	*Plantago lanceolata*	2	3	0	0	1	0
Campanula rotundifolia	4	3	0	0	0	0	*Plantago major*	2	4	0	0	1	0
Carex caryophyllea	1	4	0	0	0	0	*Plantago media*	2	3	0	1	1	0
Carex flacca	4	4	0	1	1	0	*Platanthera bifolia*	3	1	2	0	0	0
Carex montana	4	3	0	-	-	-	*Poa angustifolia*	3	4	0	-	-	-
Carex ornithopoda	3	4	0	0	1	0	*Poa pratensis*	3	4	0	2	1	1
Carlina acaulis	1	1	1	0	0	0	*Polygala amarella*	2	1	0	-	-	-
Carlina vulgaris	2	1	1	-	-	-	*Polygala comosa*	2	1	0	0	0	0
Carum carvi	2	-	0	1	0	0	*Potentilla erecta*	2	4	0	0	0	0
Centaurea jacea	2	-	0	1	0	0	*Potentilla neumanniana*	2	4	0	0	1	0
Centaurea scabiosa	2	1	0	-	-	-	*Primula veris*	4	3	0	0	0	0
Cerastium fontanum	2	2	0	-	-	-	*Prunella grandiflora*	2	3	0	1	1	0
Cerastium holosteoides	3	2	0	1	1	1	*Prunella vulgaris*	1	2	0	0	0	0
Chamaespartium sagittale	2	2	0	0	0	1	*Pulsatilla vulgaris*	1	2	0/1	0	0	0
Cirsium acaule	2	1	1	0	0	0	*Ranunculus bulbosus*	2	3	0	1	1	0
Cirsium tuberosum	2	-	1	-	-	-	*Rhinanthus alectorolophus*	2	1	0	0	0	0
Clinopodium vulgare	3	2	0	1	0	1	*Rhinanthus glacialis*	2	1	0	0	0	0
Colchicum autumnale	3	-	0	0	0	0	*Rhinanthus minor*	2	1	0	-	-	-
Coronilla varia	3	1	0	-	-	-	*Salvia pratensis*	2	-	0	1	1	0
Cynosurus cristatus	2	1	0	1	0	0	*Sanguisorba minor*	3	4	0	1	0	0
Dactylis glomerata	3	1	0	3	1	0	*Scabiosa columbaria*	2	1	0	1	2	0
Dactylorhiza maculata	2	1	2	-	-	-	*Sedum acre*	1	2	0/1	-	-	-
Daphne cneorum	2	-	0	-	-	-	*Sedum album*	1	-	0/1	0	0	0
Daucus carota	2	4	0	2	0	0	*Sedum sexangulare*	1	-	0/1	0	0	0
Dianthus carthusianorum	2	1	0	0	0	0	*Senecio erucifolius*	2	2	1	-	-	-
Epipactis atrorubens	1	1	2	-	-	-	*Senecio jacobea*	2	2	1	0	0	0
Epipactis helleborine	1	1	2	-	-	-	*Seseli libanotis*	1	-	0	2	0	0
Erigeron acris	1	-	1	0	0	0	*Sesleria varia*	4	-	0	-	-	-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Fortsetzung Tab. 5:

Art	Sp	Diasporenpopul.					Art	Sp	Diasporenpopul.				
	P	P	A	A Schaf				P	P	A	A Schaf		
			W	F	H	K				W	F	H	K
Euphorbia cyparissias	4	4	0	0	0	0	*Silene vulgaris*	2	2	0	1	1	0
Euphorbia verrucosa	3	4	0	-	-	-	*Stachys recta*	2	3	0	0	0	0
Euphrasia rostkoviana	2	1	0	0	1	0	*Taraxacum officinale*	3	1	1	1	1	0
Festuca ovina	2	1	0	2	1	1	*Tetragonolobus maritimus*	2	-	0	-	-	-
Festuca rubra	3	1	0	2	1	1	*Teucrium botrys*	1	-	0	1	0	0
Fragaria viridis	3	3	0	0	0	0	*Teucrium chamaedrys*	3	3	0	1	0	0
Galium album	4	2	0	1	0	1	*Teucrium montanum*	1	2	0	1	1	0
Galium pumilum	2	-	0	-	-	-	*Thesium pyrenaicum*	2	-	0	-	-	-
Galium verum	2	3	0	1	1	1	*Thlaspi perfoliatum*	2	-	0	-	-	-
Gentiana verna	1	2	0/1	0	1	0	*Thymus pulegioides*	3	4	0	2	1	0
Gentianella ciliata	2	1	0/1	0	0	0	*Torilis japonica*	4	2	0	2	0	0
Gentianella germanica	1	2	0/1	0	0	0	*Tragopogon orientalis*	2	1	1	0	0	0
Geranium sanguineum	3	-	0	0	0	0	*Trifolium campestre*	1	4	0	0	0	1
Geranium sylvaticum	2	2	0	-	-	-	*Trifolium dubium*	2	2	0	-	-	-
Globularia punctata	1	-	0	-	-	-	*Trifolium medium*	3	4	0	0	0	0
Gymnadenia conopsea	1	1	2	0	0	0	*Trifolium montanum*	3	-	0	0	0	0
Helianthemum nummularium	2	2	0	1	1	1	*Trifolium pratense*	2	4	0	1	1	1
Helleborus foetidus	3	-	0	0	0	0	*Trifolium repens*	2	4	0	1	1	1
Heracleum sphondyleum	3	1	0	1	0	0	*Trisetum flavescens*	2	1	0	2	1	0
Hieracium maculatum	3	1	1	-	-	-	*Verbascum thapsus*	3	4	0	-	-	-
Hieracium pilosella	1	2	1	1	0	0	*Veronica agrestis*	2	3	0	-	-	-
Hieracium umbellatum	3	1	1	-	-	-	*Veronica arvensis*	2	3	0	-	-	-
Hippocrepis comosa	2	3	0	0	0	0	*Veronica austriaca*	2	-	0	-	-	-
Holcus lanatus	3	1	0	1	0	0	*Veronica chamaedrys*	3	-	0	-	-	-
Hypericum montanum	3	4	0	-	-	-	*Veronica officinalis*	2	2	0	0	0	1
Hypericum perforatum	3	4	0	1	1	0	*Veronica teucrium*	3	2	0	0	0	0
Knautia arvensis	2	1	0	0	0	0	*Vicia angustifolia*	3	3	0	0	0	0
Koeleria pyramidata	2	1	0	3	1	0	*Vicia cracca*	2	3	0	0	0	0
Leontodon hispidus	2	1	1	1	0	0	*Vincetoxicum hirundinaria*	3	1	0/1	0	0	0
Leucanthemum vulgare	2	3	0	1	0	0	*Viola hirta*	4	4	0	-	-	-

(ca. 3-5 Jahre), [3] mehrere Jahre bis wenige Jahrzehnte dauerhaft (ca. 6 bis 20(25) Jahre), [4] mehrere Jahrzehnte dauerhaft (ca. > 20(25) Jahre).

Ausbreitung durch Wind (unveröffentlichte Ergebnisse): [0] nicht durch Wind ausgebreitet, [1] durch Wind über geringe Distanzen ausgebreitet (bis 10, max. 100m), [2] durch Wind über große Distanzen ausgebreitet (über 100m).

Ausbreitung durch den Vektor Schaf (F – Fell, H – Hufe, K – Kot; vgl. FISCHER et al. 1995, 1996): [-] nicht im engeren Untersuchungsgebiet der Studie zur Ausbreitung über Schafe vorkommend, deshalb keine Aussage möglich, [0] nicht durch Schafe ausgebreitet, [1] nur in geringen Individuenzahlen (< 50/Schaf und Vegetationsperiode) ausgebreitet, [2] in hohen Individuenzahlen (51-500/Schaf und Vegetationsperiode) ausgebreitet, [3] in sehr hohen Individuenzahlen (> 500/Schaf und Vegetationsperiode) ausgebreitet.

Mit Hilfe der hier vorgestellten Charakteristika kann nun die Zusammensetzung des Arteninventars ehemals brachgefallener bzw. aufgeforsteter Kalkmagerrasen (hier beispielhaft für sehr alte Brachen bzw. dichte Aufforstungen) nach Durchführung von Pflegemaßnahmen modelliert werden. Dazu gelten folgende Voraussetzungen: Das floristische Ausgangspotential vor Beginn der Pflegemaßnahmen (hier: Entbuschung, Rodung) wird durch diejenigen Arten gebildet, die trotz Brachfallen oder Aufforstung im Unterwuchs überleben können. Mit zunehmender Zeitdauer der Brache bzw. Alter der Aufforstung sinkt die Artenzahl. Für sehr alte Brachen bzw. dichte Aufforstungen ergibt sich die Artenzahl aus Tab. 5 für alle die Arten, deren Überlebensdauer der Sproßpopulation ≥ 4 beträgt. Mit Durchführung der Entbuschungsmaßnahmen werden jene Kalkmagerrasenarten aktiviert, die in der Diasporen-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

bank überleben konnten (Abb. 5 – a: o.g. Arten + Arten, deren Überlebensdauer der Diasporenpopulation ≥ 4). Mit der Einführung einer Folgepflege (Mahd) besteht die Möglichkeit für die durch den Wind ausgebreiteten Arten, sich langfristig anzusiedeln (abhängig von der Isolation der Fläche und der Entfernung zu noch bestehenden Magerrasenflächen – hier unter der Annahme, daß in der nächsten Umgebung vorhanden; Abb. 5 – b: o.g. Arten + Arten des aktuellen Species-Pool angrenzender Kalkmagerrasen, deren Ausbreitung durch Wind ≥ 1). Mit der Einführung der Schafbeweidung können schließlich die Arten wieder einwandern, die durch Schafe ausgebreitet werden können (Abb. 5 – c: o.g. Arten + Arten, deren Ausbreitung durch Schafe ≥ 1).

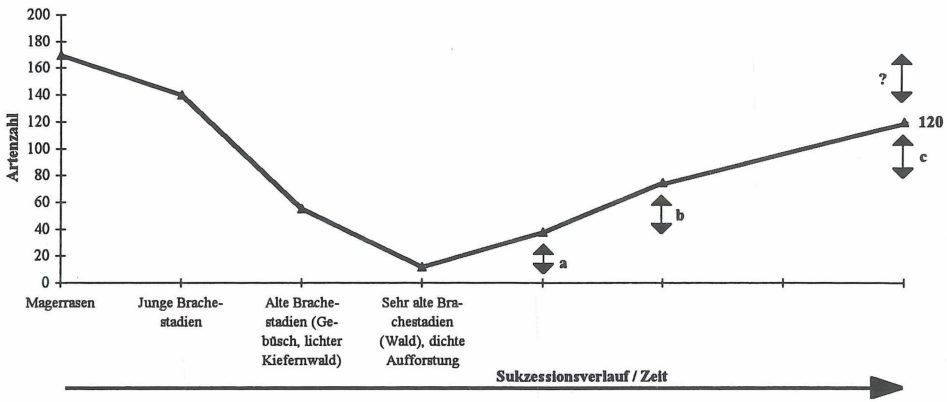

Abb. 5: Veränderungen der Artenzahl des „Species-Pool" der Krautschicht der Kalkmagerrasen (n = 170) im Bereich der Mittleren Schwäbischen Alb (Region um Münsingen) nach Brachfallen und anschließenden Rodungsmaßnahmen (a – Aktivierung der Diasporenbank), Einführung von Pflegemaßnahmen (b – Eintrag von durch den Vektor Wind ausgebreiteten Arten) bzw. Schafbeweidung (c – Eintrag von durch den Vektor Schaf ausgebreiteten Arten).

Daraus ergibt sich, daß zumindest auf den wiederhergestellten Standorten die floristische Ausstattung ohne die Wiedereinführung der Schafbeweidung sehr arm bleiben bzw. die ursprüngliche Artenvielfalt nicht mehr erreicht werden wird. Das im Vergleich zum Ausgangszustand um 50 Arten verringerte Artenspektrum nach Wiedereinführung der Schafbeweidung ist aufgrund der jetzigen Kenntnis über die Ausbreitungsfähigkeit bzw. -möglichkeiten der Arten vorhergesagt (vgl. dazu Fußnote 1). Hier bestehen noch umfangreiche Forschungsdefizite.

Am Beispiel einer Versuchsfläche im Naturraum Neckarbecken, eines im Jahre 1970 mit Fichten aufgeforsteten Kalkmagerrasens bei Ditzingen, auf der im Dezember 1990 Rodungsmaßnahmen durchgeführt wurden (vgl. POSCHLOD & JORDAN 1992, KIEFER & POSCHLOD 1996), wurde die Vorhersage mit Hilfe der auf den Dauerbeobachtungsflächen erhobenen Daten validiert. Für die Modellierung wurde für das vor der Aufforstung vorkommende Artenpotential dasjenige der angrenzenden, relativ artenarmen Magerrasen angenommen (n = 46). Die daraus abgeleitete Vorhersage zeigt eine relativ hohe Übereinstimmung mit der bisherigen tatsächlichen Entwicklung (Tab. 6). Zwar traf die Vorhersage, daß wenigstens noch sechs Arten in der aktuellen Vegetation des Fichtenforsts hätten vorkommen müssen, nicht zu. Dies lag wahrscheinlich an der besonders dichten Pflanzung, die bedingte, daß in der Krautschicht überhaupt keine Arten vor Beginn der Rodung mehr nachgewiesen konnten. Nach zwei Jahren hatten sich aber 21 von 23 aufgrund der Persistenz ihrer Diasporenbank vorher-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

gesagten Arten auf der Rodungsfläche etabliert (nach fünf Jahren noch 18 Arten). Nach dem zweiten Jahr (Herbst 1992) wurde eine Folgepflege durch Mahd durchgeführt. Allerdings war dies nicht eine notwendige Voraussetzung für die Einwanderung der Arten, die über den Wind ausgebreitet werden können. Zwei von vier vorhergesagten Arten hatten sich schon nach zwei Jahren etabliert, eine weitere nach fünf Jahren. Schließlich haben sich sechs bzw. neun unvorhergesagte Kalkmagerrasenarten nach zwei bzw. fünf Jahren angesiedelt. Da die Rodungsfläche direkt an einen bestehenden Magerrasen angrenzte, ist dies nicht verwunderlich, sind wenigstens drei Arten durch hakige bzw. acanthochore Diasporen ausgezeichnet, die auch durch die Bearbeiter auf die Flächen eingetragen werden konnten. Andere wiederum werden durch Ameisen transportiert. Ob eine in Zukunft geplante Schafbeweidung die Zahl der Kalkmagerrasenarten erhöhen wird, bleibt abzuwarten. Hier dürfte sich vor allem die zeitliche Dimension nur sehr schwer fassen lassen.

Tab. 6: Vorhergesagte und tatsächliche Anzahl von Kalkmagerrasenarten auf der Versuchsfläche Eselrain bei Ditzingen (Aufforstung mit Fichte etwa 1970) nach Rodung (Dezember 1990). * – im Herbst 1992 erfolgte erstmals nach der Rodung eine Folgepflege durch Mahd. Anm.: Bisher wurde keine Beweidung wieder eingeführt.

	Vorhersage	Tatsächliche Entwicklung		
		Fichtenforst	Rodungsfläche	
			nach 2 Jahren*	nach 5 Jahren
Persistenz Sproßpopulation ≥ 4	6	0		
Persistenz Diasporenbank ≥ 3	23		21	18
Ausbreitung durch Wind ≥ 1	4		2	3
Sonstige Kalkmagerrasenarten (unvorhergesagte Arten)			6	9
Gesamt	33		29	30

5. Synopsis und Ausblick

Die vergleichenden Betrachtungen der Ausbreitungsmöglichkeiten von Pflanzenarten, hier am Beispiel von Kalkmagerrasen vorgestellt, und die Ergebnisse der vorgestellten Fallstudie bestätigen die Tatsache, daß Ausbreitungsvektoren und -prozesse für die floristische Zusammensetzung von Pflanzengemeinschaften eine große Rolle spielen. Die Limitierung der Artenzusammensetzung durch fehlende Ausbreitungsprozesse haben die zahlreichen Untersuchungen bei der Wiederherstellung von Lebensräumen bzw. Pflanzengemeinschaften gezeigt (vgl. BAKKER et al. 1996). Die Wiederherstellung der abiotischen Bedingungen hat bisher nur in den wenigsten Fällen dazu geführt, daß sich die ursprüngliche floristische Zusammensetzung wieder eingestellt hat. Werden aber Ausbreitungsprozesse über Einsaat oder das Ausbringen von Mähgut der angestrebten Pflanzengemeinschaft simuliert, zeigen die Ergebnisse, daß unter diesen Voraussetzungen dieses Ziel erreicht werden kann (für Kalkmagerrasen z.B. TRÄNKLE & POSCHLOD 1995). Zwar könnte daraus im Zusammenhang mit der Vielfalt der Ausbreitungsmöglichkeiten von Pflanzen in einer durch traditionelle Nutzungsformen geprägten Kulturlandschaft abgeleitet werden, daß diese Maßnahmen in der heutigen Kulturlandschaft notwendig werden dürften, wenn wir bestimmte Arten oder Pflanzengemeinschaften erhalten wollen. Andererseits sollte aber die Erkenntnis der Bedeutung der verschiedenen Nutzungsformen bzw. Prozesse in der historischen Kulturlandschaft für das Überleben von Pflanzenarten dazu führen, daß in Zukunft ausbreitungsbiologisch relevante Prozesse in der Naturschutzpraxis bzw. Landschaftsplanung Berücksichtigung finden. Bisher

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

wird in der aktuellen Naturschutzpraxis dieser Tatsache kaum eine Bedeutung zugemessen. So dürften fast alle Biotopverbundmaßnahmen für die Ausbreitung von Pflanzen unbedeutend sein (vgl. dazu auch POSCHLOD et al. 1996a).

Dank

Die hier vorgestellte Zusammenstellung geht auf mehrere Forschungsprojekte bzw. Literaturstudien zurück. Wir danken dem BMBF (Förderkennzeichen 0339525 A), dem Stifterverband der Deutschen Wissenschaften und dem Projekt Angewandte Ökologie des Landes Baden-Württemberg für die finanzielle Förderung. Allen Kolleginnen und Kollegen, die mit ihren Diskussionen dazu beigetragen haben, daß dieser Artikel entstehen konnte, sei ebenso gedankt, insbesondere den Teilnehmern am FIFB-Projekt des BMBF.

Literatur

ABEL, W. (1978): Geschichte der deutschen Landwirtschaft vom frühen Mittelalter bis zum 19. Jahrhundert. – Ulmer-Verlag, Stuttgart.

BAKER, H. (1972): Migration of weeds. – In: VALENTIBE, D.H. (Ed.): Taxonomy, Phytogeography and Evolution. – Academic Press, London, pp. 327-347.

BAKKER, J.P. (1989): Nature management by grazing and cutting. – Geobotany **14**: 400 p. -Kluwer, Dordrecht, Boston, London.

BAKKER, J.P., POSCHLOD, P., STRYKSTRA, R.J., BEKKER, R.M. & THOMPSON, K. (1996): Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. – Acta Bot. Neerl. **45**: 461-490.

BEINLICH, B. (1995): Die historische Entwicklung der Schäferei in Südwestdeutschland. – In: BEINLICH, B. & PLACHTER, H. (Hrsg.): Schutz und Entwicklung der Kalkmagerrasen der Schwäbischen Alb. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. **83**: 97-107.

BEINLICH, B. & MANDERBACH, D. (1995): Die historische Landschafts- und Nutzungsentwicklung in Württemberg unter besonderer Berücksichtigung der Schwäbischen Alb. – In: BEINLICH, B. & PLACHTER, H. (Hrsg.): Schutz und Entwicklung der Kalkmagerrasen der Schwäbischen Alb. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. **83**: 65-86.

BEUTLER, A. (1992): Die Großtierfauna Mitteleuropas und ihr Einfluß auf die Landschaft. – In: DUHME, F., LENZ, R., SPANDAU, L. (Hrsg.): 25 Jahre Lehrstuhl für Landschaftsökologie in Weihenstephan mit Prof. Dr. Dr. h.c. W. Haber. – Landschaftsökologie Weihenstephan **6**: 49-49.

BEUTLER, A. (1996): Die Großtierfauna Europas und ihr Einfluß auf Vegetation und Landschaft. – Natur- und Kulturlandschaft **1**: 51-106.

BISCHOFF-LUITHLEN, A. (1974): Dreifelderwirtschaft in Münsingen. – In: STADT MÜNSINGEN (Hrsg.): Der Beutenlay. Eine typische Landschaft der Schwäbischen Alb. – Münsingen, S. 80-84.

BONN, S. & POSCHLOD, P. (1997): Ausbreitungsbiologie der Pflanzen. Grundlagen und kulturhistorische Aspekte. – Im Druck, Quelle & Meyer, Wiesbaden.

BRANDES, D. (1993): Eisenbahnanlagen als Untersuchungsgegenstand der Geobotanik. – Tuexenia **13**: 415-444.

BURRICHTER, E., HÜPPE, J. & POTT, R. (1993): Agrarwirtschaftlich bedingte Vegetationsbereicherung und -verarmung in historischer Sicht. – Phytocoenologia **23**: 427-447.

CHYTIL, K. (1974): Untersuchungen zur Verschleppung von Ackerunkräutern, insbesondere durch Müllkomposte und Klärschlämme. – Veröff. der Bundesanstalt für alpenländische Landwirtschaft Gumpenstein **6**: 136 S.

DI CASTRI, F. (1989): History of Biological Invasions with Special Emphasis on the Old World. – In: DRAKE, J.A., MOONEY, H.A., DI CASTRI, F., GROVES, R.H., KRUGER, F.J., REJMÉNEK, M. & WIL-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

LIAMSON, M. (Eds.): SCOPE 37: Biological Invasions: a Global Perspective. – John Wiley & Sons, Chichester, pp. 1-30.

ELLENBERG, H. (1954): Steppenheide und Waldweide. – Erdkunde **8**: 188-194.

ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. – 5. Aufl.: 1096 S., Ulmer-Verlag, Stuttgart.

FIRBAS, F. (1949): Waldgeschichte Mitteleuropas. Teil 1. – 480 S., G. Fischer-Verlag, Jena.

FISCHER, S.F., POSCHLOD, P. & B. BEINLICH (1995): Die Bedeutung der Wanderschäferei für den Artenaustausch zwischen isolierten Schaftriften. – In: BEINLICH, B. & PLACHTER, H. (Hrsg.): Schutz und Entwicklung der Kalkmagerrasen der Schwäbischen Alb. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. **83**: 229-256.

FISCHER, S.F., POSCHLOD, P. & BEINLICH, B. (1996): Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. – J. Appl. Ecol. **33**: 1206-1222.

FRITZ, W. (1979): Ein Hallstattzeitlicher Festuco-Brometea-Rasen. – In: WILMANNS, O. & TÜXEN, R. (Hrsg.): Werden und Vergehen von Pflanzengesellschaften. – Cramer, Vaduz, S. 165-180.

GRADMANN, R. (1950): Das Pflanzenleben der Schwäbischen Alb. Erster Band: Pflanzengeographische Darstellung. – 4. Aufl.: 449 S., Schwäbischer Albverein, Stuttgart.

GREES, H. (1982): Die abgegangenen Siedlungen auf der Münsinger Alb. – In: STADT MÜNSINGEN (Hrsg.): Münsingen: Geschichte, Landschaft, Kultur. – Thorbecke-Verlag, Sigmaringen, S. 476-488.

HARD, G. (1964): Kalktriften zwischen Westrich und Metzer Land. – Ann. Univ. Sarav., R. Philos., Fak. **2**: 176 S., Heidelberg.

HARPER, J.L. (1977): Population biology of plants. – 892 p., Academic Press, London, New York, San Francisco.

HERRERA, C.M. (1989): Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. – Oikos **55**: 250-262.

HODGSON, J.G. & GRIME, J.R. (1990): The role of dispersal mechanisms, regenerative strategies and seed banks in the vegetation dynamics of the British landscape. – In: BUNCE, R.G. H. & HOWARD, D.C. (Eds.): Species Dispersal in Agricultural Habitats. – Belhaven Press, London, New York, pp. 65-81.

HORNBERGER, T. (1959): Die kulturgeographische Bedeutung der Wanderschäferei in Süddeutschland. – Forschungen zur deutschen Landeskunde **109**: 173 S.

JÄGER, E.J. (1977): Veränderungen des Artenbestandes der Floren unter dem Einfluß des Menschen. – Biol. Rundschau **15**: 287-300.

JANZEN, D.H. (1981): *Enterolobium cyclocarpum* seed passage rate and survival in horses, Costa Rican pleistocene seed dispersal agents. – Ecology **63**: 593-601.

JEHLIK, V. & HEJNY, S. (1974): Main Migration Routes of Adventitous Plants in Czechoslovakia. – Folia Geobot. Phytotax. **9**: 241-248.

KALISZ, S. & MCPEEK, M.A. (1993): Extinction dynamics, population growth and seed banks. – Oecologia **95**: 314-320.

KNÖRZER, K.H. (1975): Entstehung und Entwicklung der Grünlandvegetation im Rheinland. – Decheniana **127**: 195-214.

KOLLMANN, J. (1992): Das Eindringen von Gehölzen in Brachflächen – Grundlagen und eine Fallstudie in Trespenrasen des Kaiserstuhls. – Lauffener Seminarbeiträge (ANL) **2/92**: 58-70. Lauffen.

KOLLMANN, J. (1994): Ausbreitungsökologie endozoochorer Gehölzarten. – Veröff. PAÖ **9**: 212 S.

KORNECK, D. & SUKOPP, H. (1988): Rote Liste der in der Bundesrepublik Deutschland ausgestorbenen, verschollenen und gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen und ihre Auswertung für den Arten- und Biotopschutz. – Schriftenreihe für Vegetationskunde **19**: 210 S.

KORSMO, E. (1930): Ackerunkräuter der Neuzeit. – 580 S., Springer-Verlag, Berlin.

KRAHULEC, F., AGNEW, A.D.Q., AGNEW, S. & WILLEMS, J.H. (Eds., 1990): Spatial processes in plant communities. – SBP Academic Publishing, The Hague.

KRAUSE, W. (1940): Untersuchungen über die Ausbreitungsfähigkeit der niedrigen Segge (*Carex humilis* Leyss.) in Mitteldeutschland. – Planta **31**: 91-168.

KREH, W. (1960): Die Pflanzenwelt des Güterbahnhofs in Abhängigkeit von Technik und Verkehr. – Mitt. Flor. Soz. Arbeitsgem. NF. **8**: 85-117.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

KÜSTER, H. (1992): Die Geschichte des Grünlandes aus pollenanalytischer und archäobotanischer Sicht. – Lauffener Seminarbeiträge (ANL) **2/92**: 9-13. Lauffen.

LANG, G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. – 462 S., Gustav Fischer-Verlag, Jena, Stuttgart, New York.

LEUTERT, A. (1983): Einfluß der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.), auf die floristische Zusammensetzung von Wiesen-Ökosystemen. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **79**: 126 S.

MALO, J.E. & SUAREZ, F. (1995): Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. – Oecologia **104**: 246-255.

MATTERN, H., MAUK, J. & KÜBLER, R. (1992): Die Entwicklung der Heiden im Regierungsbezirk Stuttgart während des letzten Jahrzehnts (1980/1990). – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. **67**: 127-135.

MATTERN, H., WOLF, R. & MAUK, J. (1980): Heiden im Regierungsbezirk, Stuttgart. Zwischenbilanz im Jahre 1980. – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. **51/52**: 153-165.

MATTHIES, D. (1991): Die Populationsbiologie der annuellen Hemiparasiten *Melampyrum arvense, Melampyrum cristatum* und *Melampyrum nemorosum* (Scrophulariaceae). – Dissertation, Universität Bochum.

MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1948): Untersuchungen über endozoochore Samenverbreitung durch Weidetiere im Schweizerischen Nationalpark. – Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark **2**: 1-13.

MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1977): Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **61**: 226 S.

OBERDORFER, E. & KORNECK, D. (1978): Klasse *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. 43. – In: OBERDORFER, E. (Hrsg.): Süddeutsche Pflanzengesellschaften, Teil II. – 2. Aufl.: Gustav Fischer-Verlag, Stuttgart, New York, S. 86-180.

OOSTERMEIJER, J.G.B., BERHOLZ, A. & POSCHLOD, P. (1996): Genetic aspects of fragmented plant populations. In: SETTELE, J., MARGULES, C., POSCHLOD, P. & HENLE, K. (Eds.): Species Survival in Fragmented Landscapes. – Kluwer, Dordrecht, pp. 92-101.

PÄRTEL, M., ZOBEL, M., ZOBEL, K. & VAN DER MAAREL, E. (1996): The species pool and its relation to species richness: Evidence from Estonian plant communities. – Oikos **75**: 111-117.

PETERSEN, P. (1936): Ochsenwege und Ochsenhandel. – Der Schleswig-Holsteiner **17** (11/12): 255-290.

POSCHLOD, P. (1993): Die Dauerhaftigkeit von generativen Diasporenbanken in Böden am Beispiel von Kalkmagerrasen und deren Bedeutung für den botanischen Arten- und Biotopschutz. – Verh. Ges. Ökol. **22**: 229-240.

POSCHLOD, P. (1996): Das Metapopulationskonzept – eine Betrachtung aus pflanzenökologischer Sicht. – Z. Ökologie u. Naturschutz **5**: 161-185.

POSCHLOD, P., BAKKER, J., BONN, S. & FISCHER, S. (1996a): Dispersal of plants in fragmented landscapes. – In: SETTELE, J., MARGULES, C., POSCHLOD, P. & HENLE, K. (Eds.): Species Survival in Fragmented Landscapes. – Kluwer, Dordrecht, pp. 123-127.

POSCHLOD, P., BONN, S. & U. BAUER (1996b): Ökologie und Management periodisch abgelassener und trockenfallender kleinerer Stehgewässer im oberschwäbischen und schwäbischen Voralpengebiet. Vegetationskundlicher Teil. – In: ZINTZ, K. & POSCHLOD, P. (Hrsg.): Management Stehgewässer. – Veröff. PAÖ **17**: 287-501.

POSCHLOD, P., FISCHER, S. & KIEFER, S. (1996c): A coenotical approach of plant population viability analysis on successional and afforested calcareous grassland sites. Towards an ecological flora data base. – In: SETTELE, J., MARGULES, C., POSCHLOD, P. & HENLE, K. (Eds.): Species Survival in Fragmented Landscapes. – Kluwer, Dordrecht, pp. 219-229.

POSCHLOD, P. & JACKEL, A.-K. (1993): Untersuchungen zur Dynamik von generativen Diasporenbanken von Samenpflanzen in Kalkmagerrasen. I. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporenregens und der Diasporenbank auf zwei Kalkmagerrasenstandorten der Schwäbischen Alb. – Flora **188**: 49-71.

POSCHLOD, P., KIEFER, S. & FISCHER, S. (1995): Die potentielle Gefährdung von Pflanzenpopulationen in Kalkmagerrasen auf der Mittleren Schwäbischen Alb durch Sukzession (Brache) und Aufforstung – ein Beispiel für einen zönotischen Ansatz der Gefährdungsanalyse von Pflanzenpopulationen. – In:

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

BEINLICH, B. & PLACHTER, H. (Hrsg.): Schutz und Entwicklung der Kalkmagerrasen der Schwäbischen Alb. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. **83**: 199-227.

POTT, R. (1995): The origin of grassland plant species and grasslamd communities in Central Europe. – Fitosociologia **29**: 7-32

POTT, R. (1996): Die Entwicklungsgeschichte und Verbreitung xerothermer Vegetationseinheiten in Mitteleuropa unter dem Einfluß des Menschen. – Tuexenia **16**: 337-369.

RUNGE, F. (1995): Änderungen der Vegetation zweier Straßenbankette bei Münster (Westf.) zwischen 1984 und 1994. – Decheniana **148**: 79-83.

SCHMIDT, W. (1989): Plant dispersal by motor cars. – Vegetatio **70**: 147-152.

SCHUMACHER, W., MÜNZEL, M. & RIEMER, S. (1995): Die Pflege der Kalkmagerrasen. – In: BEINLICH, B. & PLACHTER, H. (Hrsg.): Schutz und Entwicklung der Kalkmagerrasen der Schwäbischen Alb. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. **83**: 37-63.

SILVERTOWN, J.W. & LOVETT-DOUST, J.L. (1993): Introduction into plant population biology. – 210 p., Blackwell, Oxford.

SPEIER, M. (1996): Paläoökologische Aspekte der Entstehung von Grünland in Mitteleuropa. – Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. **8**: 199-219.

STEBLER, F. (1878): Samenfälschung und Samenschutz. Die wichtigsten Verfälschungen und Verunreinigungen der landwirtschaftliche Sämereien und deren Verhütung. – Magron, Bern.

STEBLER, F.G. (1895): Die besten Futterpflanzen, 2. Teil. – 2. Aufl.: 96 S., Wyss, Bern.

STEBLER, F.G. & SCHRÖTER, C. (1902): Die besten Futterpflanzen, 1. Teil. – 3. Aufl.: 135 S., Wyss, Bern.

STENDER, S., POSCHLOD, P., VAUK-HENZELT, E. & DERNEDDE, T. (1997): Die Ausbreitung von Pflanzen durch Galloway-Rinder. – Verh. Ges. Ökol. **27**: Im Druck.

STOTTELE, T. (1995): Vegetation und Flora am Straßennetz Westdeutschlands. Standorte – Naturschutzwert – Pflege. – Diss. Bot. 248: 360 S.

STRYKSTRA, R.J., BEKKER, R.M. & VERWEIJ, G.L. (1996): Establishment of *Rhinanthus angustifolius* in a successional hayfield after seed dispersal by mowing machinery. – Acta Bot. Neerl. **45**: 557-562

SUKOPP, H. & TREPL, L. (1987): Extinction and Naturalization of Plant Species as Related to Ecosystem Structure and Function. – In: SCHULZE, E.-D. & ZWÖLFER, H. (Eds.): Potentials and Limitations of Ecosystem Analysis. – Ecological Studies **61**: 245-276.

TRÄNKLE, U. & POSCHLOD, P. (1995): Vergleichende Untersuchungen zur Sukzession von Steinbrüchen unter besonderer Berücksichtigung des Naturschutzes – Ergebnisse und Schlußfolgerungen. – Veröff. PAÖ **12**: 167-178.

URBANSKA, K. (1992): Populationsbiologie der Pflanzen. – 374 S., Gustav Fischer-Verlag, Stuttgart, Jena.

VAN DER MAAREL, E. & SYKES, M.T. (1993): Small-scale plant species turnover in grasslands: the carousel model and a new niche concept. – J. Veg. Sci. **4**: 179-188.

VENABLE, D.L. & BROWN, J.S. (1988): The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptions for reducing risk in variable environments. – Am. Nat. **131**: 360-384

WACE, N. (1977): Assessment of dispersal of plant species – the car-borne flora in Canberra. – Proc. Ecol. Soc. Australia **10**: 167-186

WOLKINGER, F. & PLANK, S. (1981): Dry grasslands of Europe. – Nature and Environment Series **21**: 56 p., Council of Europe, Strasbourg.

YOUNG, A., BOYLE, T. & BROWN, T. (1996): The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. – TREE **11**: 413-418.

Anschriften der Verfasser:
Prof. Dr. Peter Poschlod, Dipl.-Agr.biol. Susanne Bonn, Dipl.-Biol. Sabine Fischer, Dipl.-Biol. Andreas Fuchs, Dipl.-Biol. Anne-Kathrin Jackel, Dipl.-Biol. Sabine Kiefer, Dipl.-Biol. Dirk Lilienthal, Dr. Ulrich Tränkle, Naturschutz II, Fachbereich Biologie, Philipps-Universität, D-35032 Marburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: 9

Autor(en)/Author(s): Poschlod Peter, Bonn Susanne, Kiefer Sabine, Fischer Sabine, Fuchs Andreas, Jackel Anne-Kathrin, Lilienthal Dirk, Tränkle Ulrich

Artikel/Article: Die Ausbreitung von Pflanzenarten und -populationen in Raum und Zeit am Beispiel der Kalkmagerrasen Mitteleuropas 139-157