

THOMAS LUDEMANN

Zum Samenvorrat von Waldböden im Feldberggebiet

Frau Prof. Dr. O. WILMANNs zum 65. Geburtstag

Kurzfassung

In Wäldern des Feldberggebiets/Südschwarzwald wurden Untersuchungen zum keimfähigen Samenvorrat des Bodens (seed bank) durchgeführt. Dazu wurden 30 Bodenproben aus verschiedenen zum Teil früher landwirtschaftlich genutzten Waldgebieten 3 Jahre lang an einem unbeschatteten Ort im Freiland exponiert. Es konnten im ganzen 39 Arten und knapp 1200 Keimlinge nachgewiesen werden, im Durchschnitt in jeder Bodenprobe 6 Arten und 39 Keimlinge. In der aktuellen Vegetation der untersuchten Bestände, dokumentiert durch pflanzensoziologische Aufnahmen, waren demgegenüber durchschnittlich 21, im ganzen 89 Arten vorhanden. Nur 24 Arten von ihnen konnten auch durch die Keimversuche nachgewiesen werden. Es keimten überwiegend Arten, die vor allem an lichterem (Stör-)Stellen der Wälder, an Waldwegrändern, an Holzlagerplätzen oder auf Schlägen vorkommen und aktuell in den Waldbeständen nur sehr spärlich oder gar nicht auftreten. Besonders häufig waren Keimlinge der Gattungen *Carex* und *Juncus* sowie von *Rubus idaeus*, *Veronica officinalis* und *Agrostis capillaris*. Sowohl Wald- als auch Grünlandarten spielen unter den nachgewiesenen Keimlingen nur eine untergeordnete Rolle. Standort- und Nutzungs-Unterschiede der einzelnen Probeflächen spiegeln sich in dementsprechend verschiedenen Keimlingsspektren wider. So ließen sich in der Samenbank auch Relikte – und damit Indikatoren – der ehemaligen landwirtschaftlichen Nutzung nachweisen. Zur Erhaltung bzw. Regeneration der ehemaligen Grünlandvegetation, zum Beispiel der Extensivweiden, dürfte dieses äußerst begrenzte Potential allerdings nur wenig beitragen können.

Abstract

About the seed bank of forests in the Feldberg area (Black Forest), SW Germany

This study deals with the reservoir of germinable seeds in the soil of forests in the Feldberg area (Southern Black Forest). Thirty samples of soils from different forests, partially used agriculturally in former times, were left exposed on an unshaded place for three years. Summarizing the whole time and all samples, nearly 1200 seedlings and 39 species were registered in this way, on average 6 species and 39 seedlings per sample. The present vegetation, which has been described by phytosociological relevés, comprises 89 species, on average 21 per stand. Only 24 of these species were also identified as seedlings. Most of the species represented in the seed bank are typical for the edge of forests and forest roads or for clearings; in the present vegetation of the forests these species are rare or completely missing. Especially frequent were seedlings from the genera *Carex* and *Juncus* and from the species *Rubus idaeus*, *Veronica officinalis* and *Agrostis capillaris*. Species from forests proper and from pasture land and meadows were of very little importance in the identified seedlings. Differences in site conditions, due to the natural situation or

anthropogenic influences, are reflected in the results of this investigation too – as different spectra of seedlings. The seed bank can comprise remnants – and thereby indicators – of former agricultural land use. But, given the extremely limited potential of the seed bank, there seems to be no good possibility of using it to save or regenerate the former vegetation, e. g. of extensive pasture land.

Autor

Dr. THOMAS LUDEMANN, Universität Freiburg i. Br., Biologisches Institut II/Geobotanik, Schänzlestraße 1, D-79104 Freiburg i. Br.

1. Einleitung

Viele heute bewaldete, rein forstwirtschaftlich genutzte Flächen unseres Landes wurden früher landwirtschaftlich genutzt, insbesondere als mehr oder weniger offenes Weideland oder auch zur Waldweide. Im Schwarzwald hat sich das Verhältnis offene Landwirtschaftsfläche zu Waldfläche seit dem 19. Jahrhundert vielerorts extrem gewandelt. Auch in dem heute weitgehend bewaldeten Untersuchungsgebiet östlich des Feldbergs im Südschwarzwald wurden früher große Flächen als Wiesen und vor allem als Weiden genutzt: Im 19. und 20. Jahrhundert wurden dort zahlreiche Höfe und mit ihnen ausgedehnte Grünlandflächen von der Landwirtschaft aufgegeben und aufgeforstet.

- In derartigen Gebieten stellt sich die Frage, ob in den Böden der Wälder heute noch keimfähige Samen von Arten der Wiesen und Weiden vorhanden sind und folglich innerhalb der Waldbestände – wenn notwendig bzw. erwünscht – auf ein ruhendes Potential von Grünlandarten zurückgegriffen werden kann.
- Gegebenenfalls interessiert weiter, ob die gekeimten Arten verwendbar sind, einerseits als Indikatoren für die ehemalige landwirtschaftliche Nutzung, andererseits zur Regeneration der ehemaligen Grünlandvegetation.

Darüber hinaus können ruhende, keimfähige Diasporen aber auch allgemeiner als (potentieller) Bestandteil der Vegetation betrachtet werden, der nach seiner qualitativen und quantitativen Zusammensetzung keineswegs mit der aktuell vorhandenen Vegetation übereinstimmen muß.

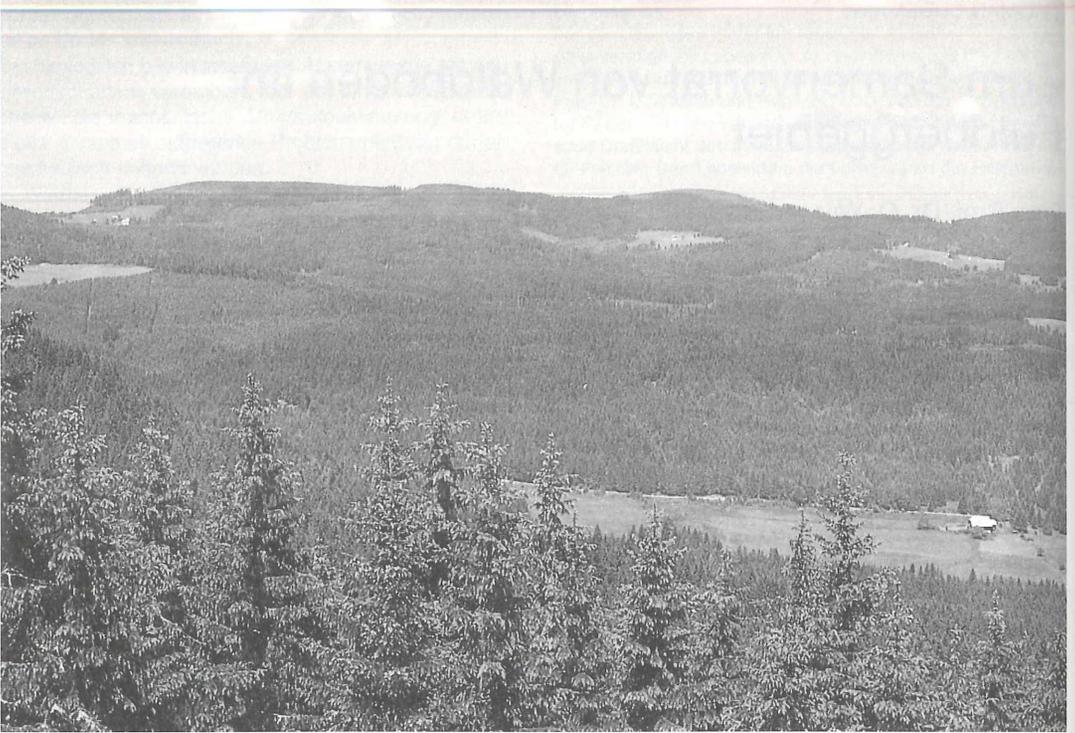


Abbildung 1. Blick von der Bärhalde auf das untersuchte, früher in weit stärkerem Maße landwirtschaftlich genutzte Gebiet unmittelbar östlich des Feldbergs/Südschwarzwald (s. Abb. 2). Im Vordergrund das Seebachtal mit der Zipfelmühle und noch genutzten Grünlandflächen, im Mittelgrund die Gebiete um den Buchbühl und den ehemaligen Rufenhof, am Horizont der Kammverlauf des Schweizerwaldes. 24.6.1988.

- Durch Keimversuche sollte also ebenfalls geklärt werden, von welchen Arten überhaupt keimfähige Samen im Boden der Waldbestände nachweisbar sind, welche Arten also dort die Samenbank (seed bank) aufbauen.
- Hier wiederum schließt sich die Frage an, inwieweit sich im Boden ruhende Samen nach der Aufflichtung von Waldbeständen an der Besiedlung und Vegetationsentwicklung beteiligen.

Die im Folgenden vorgestellte Untersuchung zum Samenvorrat des Bodens hochmontaner Wälder im Feldberggebiet sollte zur Klärung dieser Fragen beitragen.

Durchgeführt wurde sie im Rahmen von Forschungsprojekten des Lehrstuhls für Geobotanik der Universität Freiburg i. Br. (Frau Prof. Dr. O. WILMANN), finanziell gefördert durch das Umweltministerium Baden-Württembergs. Die Keimschalen wurden zeitweise von Frau Diplom-Biologin C. ZIMMERMANN (geb. SEITE) betreut, wertvolle Literaturhinweise erhielt ich von Herrn Dr. J. KOLLMANN und die Durchsicht des Manuskriptes übernahm freundlicherweise Herr Prof. Dr. A. BOGENRIEDER. Allen, die diese Arbeit unterstützt haben, sei hier nochmals gedankt!

2. Untersuchungsgebiete und untersuchte Bestände

Die Mehrzahl der untersuchten Waldbestände liegt wenige Kilometer nordöstlich des Feldbergs/Südschwarzwald: Bereich Schweizerwald, Rufenhof, Buchbühl, Ramselehöhe, Windeckkopf (Abb. 1 u. 2); drei Bestände befinden sich dagegen weiter südlich bei Menzenschwand (Silberfelsen). Entsprechend der Fragestellung handelt es sich hauptsächlich um Luzulo-Abietetum-Fichtenbestände auf ehemals landwirtschaftlich genutzten Flächen. Jedoch wurden zum Vergleich auch Mischbestände (Fichte mit Buche, Tanne oder Berg-Ahorn), einige ärmere und reichere Waldgesellschaften (Vaccinio-Abietetum, Aceri-Fagetum, Galio-Fagetum, Galio-Abietetum) sowie einige Bestände alter Waldgebiete (nach LIEHL 1958) mit in die Untersuchung einbezogen (Tab. 1).

Tabelle 1 Die untersuchten Waldbestände.

Probe- fläche Nr.	Gebiet	Höhe m ü.NN	Gesellschaft	Baumschicht	ehem. landw. Nutzung
1	Buchbühl	1070	Luzulo-Abietetum	Buche Tanne Fichte	
2	Buchbühl	1070	Vaccinio-Abietetum	Fichte	
3	Buchbühl	1050	Vaccinio-Abietetum	Fichte	
4	Buchbühl	1030	Luzulo-Abietetum	Fichte	
58	Silberfelsen	1210	Luzulo-Abietetum	Fichte	
66	Windeckkopf	1200	Luzulo-Abietetum	Buche Tanne Fichte	
67	Windeckkopf	1140	Galio-Fagetum	Buche Tanne Fichte	
69	Windeckkopf	1170	Luzulo-Abietetum	Buche Tanne Fichte	
115	Rufenhof	1230	Aceri-Fagetum	Ahorn Buche Tanne Fichte	
121	Ramselehöhe	1110	Vaccinio-Abietetum	Fichte Buche	
127	Ramselehöhe	1070	Luzulo-Abietetum	Fichte	
128	Ramselehöhe	1040	Galio-Abietetum	Fichte	
136	Rufenhof	1060	Luzulo-Abietetum	Buche Tanne Fichte	
137	Rufenhof	1060	Luzulo-Abietetum	Fichte Tanne	
139	Rufenhof	1030	Luzulo-Abietetum	Fichte Buche	
173	Silberfelsen	1200	Luzulo-Abietetum	Fichte	
174	Silberfelsen	1200	Luzulo-Abietetum	Fichte	
219	Schweizerwald	1250	Luzulo-Abietetum	Fichte	
309	Rufenhof	1130	Aceri-Fagetum	Fichte	
310	Rufenhof	1140	Aceri-Fagetum	Fichte	
311	Rufenhof	1140	Luzulo-Abietetum	Fichte	
325	Rufenhof	1130	Aceri-Fagetum	Ahorn Buche Tanne Fichte	
327	Rufenhof	1180	Aceri-Fagetum	Ahorn Buche Tanne Fichte	
329	Rufenhof	1160	Aceri-Fagetum	Ahorn Buche Fichte	
334	Schweizerwald	1260	Luzulo-Abietetum	Fichte	
355	Schweizerwald	1290	Luzulo-Abietetum	Fichte	
361	Windeckkopf	1190	Luzulo-Abietetum	Fichte Tanne	
469	Schweizerwald	1300	Luzulo-Abietetum	Fichte	
470	Schweizerwald	1300	Luzulo-Abietetum	Fichte	+
471	Schweizerwald	1280	Luzulo-Abietetum	Fichte	+

3. Methode und Durchführung

Zur Untersuchung des Samenvorrats von Böden können zwei grundsätzlich verschiedene Ansätze gewählt werden: die Keimungsmethode und die Auswaschungsmethode (Methodenvergleich u. Literaturübersicht bei FISCHER 1987: 31ff). Bei der vorliegenden Arbeit wurde die Keimungsmethode verwendet, mit der – im Gegensatz zur direkten Bestimmung von vorhandenen Samen (Auswaschungsmethode) – zugleich ein Keimfähigkeitsnachweis erfolgt. Dazu werden Bodenproben aus den zu untersuchenden Beständen in flachen Pflanzschalen ausgebracht, gegen weiteren Diasporeneintrag geschützt und für die Keimung vorhandener Diasporen (Ausbreitungseinheiten; insb. Samen) exponiert. Während der Expositionszeit werden die auflaufenden Keimlinge regelmäßig bestimmt, gezählt und dann aus den Pflanzschalen entfernt sowie – falls zur genaueren bzw. sicheren Bestimmung notwendig – umpflanzt.

Die aktuelle Vegetation der Probebestände wird durch pflanzensoziologische Aufnahmen nach der klassischen Methode von BRAUN-BLANQUET erfaßt (vgl. dazu ELLENBERG 1956, BRAUN-BLANQUET 1964, REICHEL & WILMANN 1973 u. DIERSSEN 1990). Für jede angetroffene Art wird dabei die Artmäch-

tigkeit (Menge), kombiniert nach Individuenzahl und Deckung, nach der modifizierten BRAUN-BLANQUET-Aufnahme-Skala (s. WILMANN 1993: 37f) geschätzt. Die Nomenklatur der wissenschaftlichen Pflanzennamen richtet sich in der vorliegenden Arbeit nach OBERDORFER (1990).

Im Rahmen von umfangreicheren vegetationskundlichen Untersuchungen im Feldberggebiet (LUDEMANN 1992 u. 1994) wurden im August 1988 in 30 durch pflanzensoziologische Aufnahmen belegten Waldbeständen Bodenproben genommen. Die Entnahme der Bodenproben erfolgte jeweils im Bereich unterer Auflagehorizont/Mineralboden ($O_p/A_h(B)$); sofern vorhanden wurden also die oberen Horizonte des Auflagehumus (L/O) vorher entfernt. Es sollten vor allem die über längere Zeit keimfähigen Samen erfaßt werden („Dauer-Samenbank“). Möglichst weit über die pflanzensoziologische Aufnahmefläche verteilt, wurden dabei – in Anlehnung an KRETZSCHMAR (1988) – jeweils drei Einzelproben von ca. (10 cm)³ bis (16 cm)³ mit einem Spaten ausgestochen und nach dem Entfernen grober Bodenbestandteile wie Wurzeln, Steine und Holz zu einer Mischprobe vereinigt. Die Proben stammen somit aus einer Tiefe bis etwa 16 cm und von einer Fläche von zusammen weniger als 1/10 Quadratmeter. Die 3-Liter-Mischproben wurden in großen Tonschalen (Ø 40 cm) ausgebreitet und mit einem Filtergewebe von 0,3 mm Maschenweite über-

spannt. Anschließend wurden sie in Freiburg an einem unbeschatteten Ort im Freiland exponiert. Der Expositionszeitraum betrug 3 Jahre, vom August 1988 bis zum September 1991, also eine verkürzte und 3 vollständige Vegetationsperioden. In diesem relativ langen Versuchszeitraum, in dem die Bodenproben zudem mehrfach durchmischt wurden (s.u.), dürfte ein großer Anteil der vorhandenen keimfähigen Diasporen auch tatsächlich zur Keimung gelangt sein – obwohl jeweils ein verhältnismäßig großes Bodenvolumen in entsprechend dicker Schicht ausgebracht wurde.

Bei der Kontrolle und Bestimmung mußten die Filtergewebe im Verlaufe der Jahre vielfach im Freiland aufgedeckt werden, wobei ein Eintrag von Diasporen mit dem Wind oder durch Herabfallen von der Gewebeoberseite auch bei sorgfältigem und zügigem Arbeiten nicht ausgeschlossen werden konnte. Der Nachweis von 3 Arten, die vor allem in Ackerunkrautgesellschaften und an Ruderalstandorten der Ebene und der unteren wärmebegünstigten Höhenstufe vorkommen (*Digitaria sanguinalis* 2 Keimlinge/in 1 Probe, *Conyza canadensis* 4/3, *Oxalis cf. europaea* 7/4) und innerhalb des Expositionszeitraums in der Umgebung der Keimschalen zur Blüte gelangten, ist sehr wahrscheinlich darauf zurückzuführen. Daher wurden sie nicht mit in die Gesamtstatistik einbezogen. Ebenfalls unberücksichtigt blieben allgemein Sporenpflanzen – aufgrund der geringen Größe ihrer Diasporen (Filterpassage).

Trotz Eingrabens der Tonschalen in den Boden mußte regelmäßig bewässert werden, vor allem während der im Untersuchungszeitraum besonders trockenen Sommer – zeitweise mehrmals täglich. Kurz nach einer raschen Keimung vertrocknete Keimlinge wurden dennoch nicht in allen Fällen erfaßt. Nach der Vegetationszeit wurde jeweils im Spätherbst/Winter die Bewässerung eingestellt und eine Ruhepause mit länge-

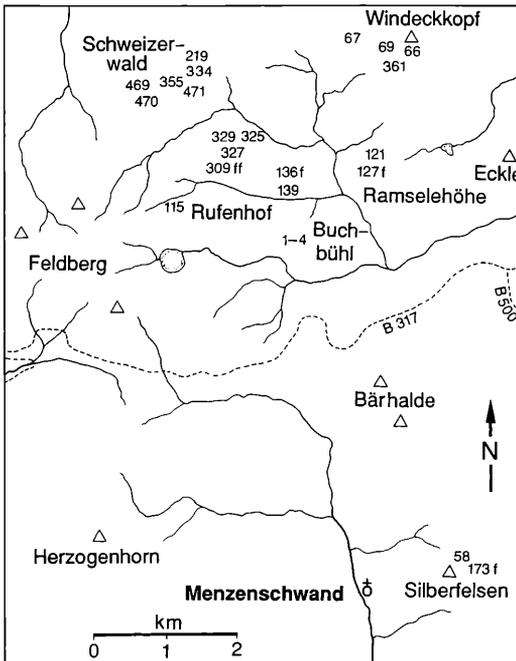


Abbildung 2. Untersuchungsgebiet und Lage der Probenflächen.

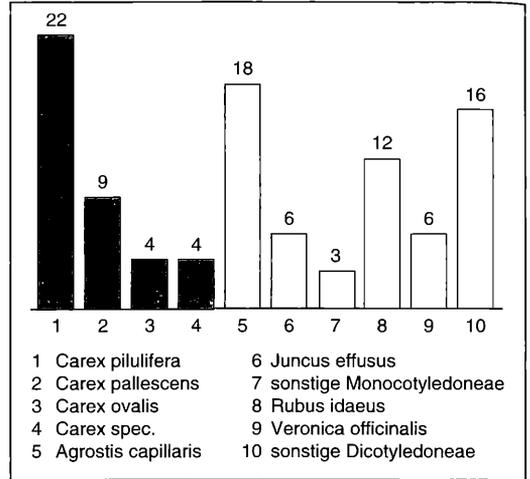


Abbildung 3. Die gekeimten Arten. Prozentuale Verteilung der Keimlinge.

ren Kontrollintervallen eingelegt. Vor allem in dieser Zeit bildeten sich in den Töpfen mehr oder weniger dichte Moospolster; diese wurden – meist im Frühjahr – entfernt und die Proben dabei zum Beginn der nächsten Keimperiode neu durchmischt, u. a. um auch tiefer liegende Diasporen in eine günstigere, oberflächennahe Keimposition zu bringen. Während einer milden Phase des Winters 1990/1991 war es in einer Pflanzschale (Nr. 67) einer *Poa annua*-Pflanze in ca. 10-14 Tagen gelungen, zur Blüte und zur Samenreife zu gelangen, so daß im folgenden Sommer dort 108 Keimlinge dieser Art nachgewiesen wurden. Auch diese wurden bei der weiteren Auswertung nicht berücksichtigt.

4. Ergebnisse und Diskussion

4.1 Gesamtergebnis

In Tabelle 2 sind die Ergebnisse der Keimversuche für die einzelnen Probeflächen und den gesamten Expositionszeitraum zusammengestellt – angegeben ist jeweils die Anzahl der nachgewiesenen Keimlinge, ergänzt durch Angaben zum Vorkommen der gekeimten Arten in der aktuellen Vegetation (Spalte a; Auszug aus der entsprechenden pflanzensoziologischen Aufnahme). In Tabelle 3 folgen die vollständigen pflanzensoziologischen Aufnahmen. Tabelle 4 faßt die Einzelergebnisse für alle Probeflächen zusammen. In der Gesamtstatistik wurden 3 Arten sowie 108 *Poa annua*-Keimlinge nicht berücksichtigt (vgl. Kap. 3).

Im gesamten Expositionszeitraum von drei Jahren wurden in den 30 Keimschalen zusammen 1157 Keimlinge und 39 Arten (incl. *Alchemilla spec.* u. *Cardamine spec.*) bestimmt (Tab. 4: Spalte 1). 80 Keimlinge wurden als Seggen-, als Ein- oder als Zweikeimblättrigen-Keimling registriert (*Carex spec.*, Mo-

nocotyledoneae, Dicotyledoneae). Fast 900 Keimlinge (77 %) entfallen auf 7 Arten (Abb. 3): *Carex pilulifera* (254) und *Agrostis capillaris* (207) kamen am häufigsten vor, gefolgt von *Rubus idaeus* (134), *Carex pallescens* (101), *Juncus effusus* (75), *Veronica officinalis* (71) und *Carex ovalis* (51). Mehr als 10 Keimlinge wurden darüber hinaus lediglich von *Rumex acetosella* (29), *Sagina procumbens* (27), *Luzula multiflora* (20) und *Sambucus racemosa* (12) gezählt. Gut die Hälfte der übrigen 28 Arten keimte nur mit jeweils ein oder zwei Individuen. Bemerkenswert ist der hohe Anteil an Grasartigen (Cyperaceae, Juncaceae, Poaceae; in Abb. 3 dunkel), auf die im ganzen 2/3 (= 763 Keimlinge) entfallen; dabei stellen alleine die drei *Carex*-Arten zusammen mit den nicht genauer bestimmbaren (*Carex spec.*) nahezu 40 % aller Keimlinge (in Abb. 3 dunkelgrau).

Betrachtet man nicht die Anzahl der Keimlinge, sondern die nachgewiesenen Arten für die einzelnen Flächen, so liefern die Keimversuche im ganzen 185 Nachweise einer Art in einer der 30 Proben (Tab. 4: Spalte 2). In geänderter Reihenfolge bestimmen auch dabei anschließend bereits im vorherigen Abschnitt aufgelistete Arten das Bild: Am häufigsten treten auf *Rubus idaeus* (in 24 Probeflächen), *Carex pilulifera* (in 23) und *Veronica officinalis* (in 17). Mit dem Nachweis in 14 bzw. 12 Bodenproben folgen *Juncus effusus*, *Sagina procumbens* und *Carex ovalis*, sowie in 9, 8 bzw. 7 Proben *Agrostis capillaris*, *Luzula multiflora* und *Carex pallescens*. Fast 60 % der nachgewiesenen Arten gelangten nur in jeweils 1 oder 2 Bodenproben zur Keimung.

Diese Befunde haben offensichtlich allgemeinere Gültigkeit: Dieselben Gattungen bzw. Arten treten auch bei Keimversuchen in anderen (Wald-)Gebieten besonders hervor. Dies gilt insbesondere für *Carex pilulifera*, *Carex pallescens* und weitere *Carex*-Arten, für *Juncus effusus* und weitere *Juncus*-Arten sowie *Rubus idaeus*, *Luzula multiflora*, *Agrostis capillaris*, *Veronica officinalis* und *Sambucus racemosa* (vgl. FISCHER 1987: 58 u. 87f, GILGEN 1994: 82ff, HILL & STEVENS 1981: 693, SCHWABE 1991: 76ff, THOMPSON & GRIME 1979: 904ff u. a.). Bisher unveröffentlichte Ergebnisse von KRETZSCHMAR (1988) aus Wäldern des Ostschwarzwaldes, die an das eigene Untersuchungsgebiet angrenzen, sind in Spalte 9 (Tab. 4) zusammengestellt. Die Übereinstimmungen sind in diesem Fall verständlicherweise besonders groß: Die Mehrzahl der dort nachgewiesenen Arten kommt auch in den eigenen Keimversuchen vor; darüber hinaus sind quantitative Parallelen feststellbar (Bsp. *Carex pilulifera*).

Viele Arten der Wälder konnten im Keimversuch gar nicht oder nur in wenigen Proben nachgewiesen werden, selbst wenn sie auf zahlreichen Probeflächen in der aktuellen Vegetation vorhanden waren (Tab. 3). Damit wird ein „generelles Phänomen“ (FISCHER 1987: 55), das in verschiedenen älteren Arbeiten beschrieben ist, einmal mehr bestätigt. Ausnahmen bilden eini-

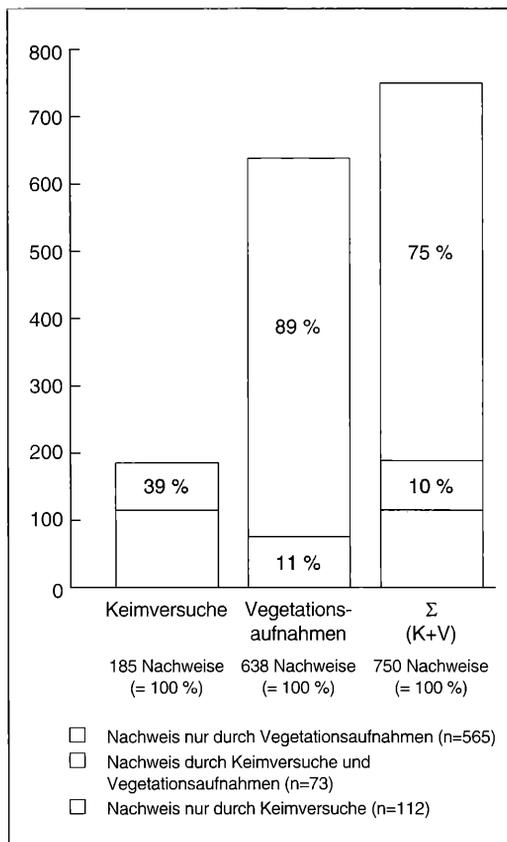


Abbildung 4. Der Nachweis von Arten in der Samenbank und in der aktuellen Vegetation. Keimversuche und pflanzensoziologische Aufnahmen im Vergleich.

ge Arten, die zwar in den Vergleichsaufnahmen häufig vorkommen (Tab. 4, 2. Teil: Spalte 5), jedoch aufgrund weiterer oder anderer Vorkommensschwerpunkte nicht als Waldarten gelten: *Carex pilulifera*, *Rubus idaeus*, *Agrostis capillaris* und *Veronica officinalis*.

Überwiegend keimten Arten, die vor allem an lichten (Stör-)Stellen der Wälder, an Waldwegen, an Holzlagerplätzen oder auf Schlägen vorkommen. Viele von ihnen treten in den Waldbeständen aktuell nur sehr spärlich oder gar nicht auf (Tab. 4: Spalte 5). Dagegen gedeihen viele von ihnen auch in Grünlandgesellschaften, vor allem auf mageren, extensiv bewirtschafteten Weiden; dort sind es allerdings mehrheitlich mehr oder weniger unspezifische Begleiter mit weiter ökologischer Amplitude. Hohe Stetigkeit auf den Weidfeldern (> 40 % im Leontodonto-Nardetum od. Festuco-Genistetum; n. OBERDORFER 1977-92) erzielen von den gekeimten Arten *Genista sagittalis*, *Calluna vulga-*

Tabelle 2. Einzelergebnisse der Keimversuche.

Problefläche Nr.	1	2	3	4	58	66	67	69	115	121	127	128	136	137	139	173	174	219	309	310	311	325	327	329	334	355	361	469	470	471		
Σ Keimlinge	46	57	35	63	19	5	128	4	13	9	24	35	14	39	12	14	3	40	27	36	45	38	10	46	8	41	35	22	21	390		
Σ Arten	11a	11a	4a	9a	6a	2a	6a	2a	6a	2a	6a	5a	5a	10a	4a	7a	4a	3a	1a	10a	10a	8a	10a	9a	2a	8a	2a	8a	5a	5a	4a	8a
<i>Rubus idaeus</i>	91	3.	1	1	1+	01	62	21	1+	11	01	02	101	101	5+	0.	0.	1+	72	81	41	11+	91	8+	0+	5+	3+	5+	111	12+		
<i>Carex pilulifera</i>	71	191	14+	281	9+	41	81	11	0.	11	131	101	11	91	31	3.	0.	161	1	0.	201	0.	01	0.	1	141	181	01	42	501		
<i>Veronica officinalis</i>	0.	6.	5.	16.	0.	0.	21	0.	0.	1+	0.	41	2.	0.	0.	4.	0.	3.	0.	2.	11	0.	1	1	0.	11	7	0.	1	4+		
<i>Juncus effusus</i>	1	0.	0.	6.	2.	0.	0.	0.	0.	3.	2.	0.	0.	4.	1	6.	1	0.	7	0.	2.	17	0.	21	0.	0.	2.	0.	0.	0.		
<i>Sagina procumbens</i>	1	2.	0.	2.	1	1	0.	3.	0.	0.	1	0.	0.	0.	1	0.	0.	0.	1	4.	0.	2.	0.	0.	4.	0.	1	0.	3.	0.	0.	
<i>Carex ovalis</i>	2.	1	9.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1	0.	0.	0+	2.	0.	0.	4.	1	2.	0.	1	0.	0.	5.	0.	0.	0.	0.	41	19.		
<i>Agrostis capillaris</i>	91	0.	0.	0.	1+	01	0.	0.	0.	1	0.	12	01	01	0.	0.	02	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	14+	21	31	01	1751		
<i>Luzula multiflora</i>	2.	6.	0.	1	2.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	61	0.	0.	0.	0+	0.	0.	0.	0.	1	0+	1	0r	0.		
<i>Carex pallidescens</i>	10.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	8.	2.	0.	0.	2.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	10.	0.	67	
<i>Hypericum humifusum</i>	3.	0.	0.	1	0.	0.	0.	0.	0.	0.	3.	0.	1	0.	0.	1	0.	0.	1	0.	8+	0.	1	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Sambucus racemosa</i>	0.	0.	0.	0.	0.	0.	11	0.	1	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0+	
<i>Arabisopsis thaliana</i>	0.	1	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Rumex acetosella</i>	0.	1	0.	0.	01	0.	0.	0.	0.	0.	2.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	25.	
<i>Lysimachia nemorum</i>	1	2.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	41	0.	0.	1	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	01	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Genista sagittalis</i>	0.	1	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	3.	0.	0.	0.	0.	0.	3.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Calluna vulgaris</i>	0.	3.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	3.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Gnaphalium sylvaticum</i>	1	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Trifolium repens</i>	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Moehringia trinervia</i>	0.	0.	0.	5.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
cf. <i>Holcus lanatus</i>	0.	0.	0.	1	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Epiobium montanum</i>	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	51	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Ajuga reptans</i>	0.	0.	0.	0.	0.	01	0.	0.	0.	0.	0.	02	0.	3.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	2+	0.	0+	0.	0.	0.	0.	0+	
<i>Senecio vulgaris</i>	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Poa annua</i>	0.	0.	0.	0.	0.	0.	109.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Lotus cf. corniculatus</i>	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Alchemilla spec.</i>	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Cardamine spec.</i>	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Cardamine flexuosa</i>	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Campanula rotundifolia</i>	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	2+	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Stellaria nemorum</i>	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0r	02	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Lamium galeobdolon</i>	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	01	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Melandrium rubrum</i>	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	1	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0+	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0+	
<i>Crepis paludosa</i>	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	01	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Rumex alpestris</i>	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0r	01	0.	0.	0.	0.	0.	

Problefläche Nr.	1	2	3	4	58	66	67	69	115	121	127	128	136	137	139	173	174	219	309	310	311	325	327	329	334	355	361	469	470	471		
Σ Keimlinge	46	57	35	63	19	5	128	4	13	9	24	35	14	39	12	14	3	40	27	36	45	38	10	46	8	41	35	22	21	390		
Σ Arten	11 a	11 a	4 a	9 a	6 a	2 a	6 a	2 a	6 a	5 a	5 a	10 a	4 a	7 a	4 a	3 a	1 a	10 a	10 a	8 a	10 a	9 a	2 a	8 a	2 a	8 a	5 a	5 a	4 a	8 a		
<i>Milium effusum</i>	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.		
<i>Deschampsia flexuosa</i>	02	02	02	05	02	02	01	0.	04	32	0.	0.	0.	0.	04	02	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Prenanthes purpurea</i>	02	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	02	01	0.	0.	02	01	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	02	03	02	03	02	01	02	02	02	02	02	02	02	02	02	03	02	04	03	0.	0.	02	0.	02	0.	02	0.	03	02	02	02	
Dicotyledoneae	0.	10.	0.	1.	0.	0.	1.	2.	1.	2.	1.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Carex spec.</i>	0.	1.	6.	0.	3.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
Monocotyledoneae	0.	0.	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	
<i>Oxalis cf. europaea</i>	0.	1.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
<i>Coryza canadensis</i>	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
<i>Digitaria sanguinalis</i>	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.

a: Vorkommen in der aktuellen Vegetation (Auszug aus pflanzensoziologischer Aufnahme)

ris, *Luzula multiflora*, *Veronica officinalis*, *Agrostis capillaris*, *Campanula rotundifolia*, *Deschampsia flexuosa* und *Vaccinium myrtillus*. Mit Ausnahme von *Genista sagittalis* und *Calluna vulgaris* kommen diese Arten auch in den pflanzensoziologischen Aufnahmen der Probeflächen vor. *Deschampsia flexuosa* und *Vaccinium myrtillus* sind darüber hinaus allgemein in der Waldvegetation recht häufig. Eine größere Anzahl von Keimlingen und Keimnachweisen konnte innerhalb der Gruppe steter Weidelandarten mit den durchgeführten Versuchen für *Veronica officinalis* (71 Keimlinge/in 17 Proben), *Agrostis capillaris* (207/9) und *Luzula multiflora* (20/8) geliefert werden. *Genista sagittalis* und *Calluna vulgaris* wurden in jeweils 3 Proben und mit im ganzen jeweils 7 Keimlingen nachgewiesen.

Als Art der Röhrichte und Großseggengesellschaften steht *Alisma plantago-aquatica* deutlich isoliert unter den übrigen Keimlingen.

4.2 Neunachweise

Von den 39 in den Keimversuchen nachgewiesenen Arten treten 15 nicht in den pflanzensoziologischen Aufnahmen auf; zusätzlich wurden 14 Arten der aktuellen Vegetation durch die Keimversuche auch auf Flächen nachgewiesen, für die sie nicht durch die pflanzensoziologischen Aufnahmen belegt sind. Damit sind von den 185 durch die Keimversuche gelieferten Nachweisen einer Art in einer Probefläche im ganzen 112 (= 61 %) Neunachweise (Abb. 4).

Die meisten Neunachweise können geliefert werden für *Juncus effusus* und *Sagina procumbens* (jeweils in 14 Proben), für *Carex ovalis* und *Veronica officinalis* (in 11 bzw. 10 Proben) sowie für *Carex pallescens* und *Luzula multiflora* (jeweils in 7 Proben). Die Neunachweisrate, d. h. wieviel Prozent der nachgewiesenen Vorkommen nicht bereits durch die pflanzensoziologischen Aufnahmen belegt sind, liegt dabei zwischen 59 und 100 %. Mit den Keimversuchen werden also für die genannten Arten zum größten Teil oder sogar ausschließlich Neunachweise in den Probeflächen geliefert.

Die übrigen Arten mit hohen Neunachweisraten treten nur in wenigen Bodenproben auf – maximal in 5, mehrheitlich in nur 1 oder 2 Proben (*Hypericum humifusum* – *Epilobium montanum*). In den pflanzensoziologischen Aufnahmen fehlend oder zumindest sehr selten, sind aber offensichtlich auch sie dazu befähigt, über längere Zeit keimfähige Samen zu bilden. – Aufgrund der Versuchsdurchführung im Freiland und der relativ langen Expositionszeit kann nachträglicher Eintrag von Diasporen allerdings nicht völlig ausgeschlossen werden (vgl. Kap. 3).

Im unteren Teil von Tabelle 4 sind jene Arten zusammengestellt, für die sich gar keine oder nur wenige Neunachweise ergaben (*Carex pilulifera* bis *Vaccinium myrtillus*); diese Arten wurden also anhand der

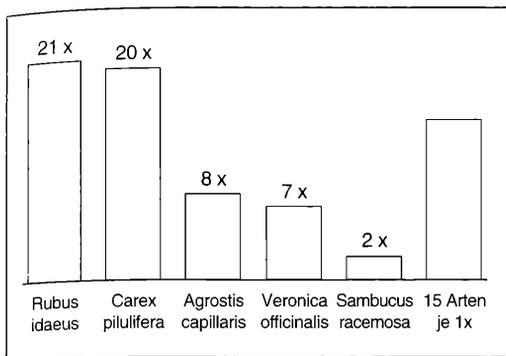


Abbildung 5. Keimnachweise aktuell vorhandener Arten (Σ : 73 Nachweise).

pflanzensoziologischen Aufnahmen jeweils auch in der aktuellen Vegetation der Probelokalität nachgewiesen. Unter ihnen befinden sich erwartungsgemäß diejenigen Arten von den gekeimten, die am engsten an die Wälder gebunden sind (Spalte 8: W).

Zumindest bei *Carex pilulifera*, *Rubus idaeus* und *Agrostis capillaris* ist allerdings dennoch davon auszugehen, daß auch sie sich am Aufbau einer langfristigen Samenbank (persistent seed bank) beteiligen (s. Kap. 4.1). Demgegenüber ist dies für *Vaccinium myrtillus*, *Prenanthes purpurea*, *Deschampsia flexuosa* und *Milium effusum* ziemlich unwahrscheinlich, da sie relativ häufig in der Vegetation auftraten, aber jeweils nur einmal als Keimling nachgewiesen wurden (vgl. auch THOMPSON & GRIME 1979: 904ff u. 920f). Gleiches gilt für diejenigen Arten, die ebenfalls aktuell häufig vorkamen, aber überhaupt nicht in der Samenbank gefunden werden konnten (pflanzensoziolog. Aufn., unterer Teil; s. Tab. 3). Für Aussagen zu den übrigen Arten im unteren Teil von Tabelle 4 (*Cardamine flexuosa* – *Rumex alpestris*) erscheint die Datenbasis (Anzahl Keimlinge u. aktuelle Vorkommen) nicht ausreichend.

4.3 Keimversuche und pflanzensoziologische Aufnahmen im Vergleich

Mit den 30 pflanzensoziologischen Aufnahmen wurden zusammen 89 Phanerogamenarten erfaßt, mit den entsprechenden Keimversuchen 39 Arten (Moose und Farne konnten aufgrund der geringen Diasporengröße nicht berücksichtigt werden; Filterpassage). 24 Arten erscheinen sowohl in den Aufnahmen als auch unter den Keimlingen, so daß auf den 30 Versuchsfeldern mit beiden Methoden zusammen 104 Arten nachgewiesen wurden:

- 65 Arten (= 63 %) nur durch die pflanzensoziologischen Aufnahmen,
- 24 Arten (= 23 %) durch Aufnahmen und Keimversuche,
- 15 Arten (= 14 %) nur durch die Keimversuche.

Dabei ist allerdings zu bedenken, daß mit den Keimversuchen weniger als 1/1000 der Fläche der pflanzensoziologischen Aufnahmen erfaßt wird.

Betrachtet man die einzelnen Versuchsfelder, so werden im ganzen 750 Nachweise einer Art in einer Aufnahmefläche geliefert (s. Tab. 4 u. Abb. 4):

- 565 Nachweise (= 75 %) nur durch die pflanzensoziologischen Aufnahmen,
- 73 Nachweise (= 10 %) durch Aufnahmen und Keimversuche,
- 112 Nachweise (= 15 %) nur durch die Keimversuche.

In nur jedem zehnten Fall ist eine vorhandene Art sowohl in der aktuellen Vegetation als auch mit keimfähigen Diasporen vertreten und nur 11% der auf einer Aufnahmefläche in der aktuellen Vegetation vorhandenen Arten können in den Keimversuchen nachgewiesen werden (73 von 638 Nachweisen).

Von den 73 Keimnachweisen auch aktuell in den entsprechenden Aufnahmen vorhandener Arten entfallen über 3/4 auf 4 Arten: 21 (= 29 %) auf *Rubus idaeus*, 20 (= 27 %) auf *Carex pilulifera*, 8 (= 11 %) auf *Agrostis capillaris* und 7 (= 10 %) auf *Veronica officinalis* (Tab. 4: Spalte 6 u. Abb. 5). Damit wird jeweils ein sehr großer Teil (> 80 %; bei *Agrostis* 53 %) der Vorkommen dieser Arten in der aktuellen Vegetation auch im Keimversuch nachgewiesen (Tab. 4: Spalte 7). Durch die gleichen Eigenschaften fällt *Agrostis capillaris* in einer im Grünland durchgeführten Studie aus Großbritannien auf (THOMPSON 1986: 734f): „*Agrostis capillaris* is the only species which was abundant in both the vegetation and the seed bank.“ Hohe Nachweisraten erzielen ansonsten nur noch sehr selten (1-, 2- od. 3-mal) in den Aufnahmen vorhandene Arten:

- *Cardamine flexuosa* (1 nachgewiesenes Vorkommen)
- *Campanula rotundifolia* (1 nachgewiesenes Vorkommen)
- *Sambucus racemosa* (2 Nachweise bei 3 Vorkommen)
- *Carex ovalis* (1 Nachweis bei 2 Vorkommen)
- *Epilobium montanum* (1 Nachweis bei 2 Vorkommen).

4.4 Zeitlicher Verlauf der Keimung

Der größte Teil des unter den gegebenen Bedingungen keimfähigen Samenbankinventars gelangte in den ersten Wochen und Monaten, in der ersten, stark verkürzten Vegetationsperiode 1988 zur Keimung (Abb. 6): 680 Keimlinge von 1157 (59 %). 1989 folgten 23 %, 1990 12 % und 1991 die restlichen 6 %. Betrachtet man die Anzahl der nachgewiesenen Arten, so werden zwar in der ersten Keimperiode 1988 ebenfalls die meisten Arten (28 von 39; = 72 %) verzeichnet, dann jedoch wird das Ergebnis der folgenden Vegetationsperiode (13 Arten = 33 % 1989) von den beiden späteren wiederum übertroffen – mit 21 bzw. 17 Arten (= 54 bzw. 44 %).

Tabelle 4. Ergebnisübersicht der Keimversuche.

Spalte	Keim- linge 1988- 1991	Nachweise in Bodenproben Σ davon Neu- nachweise %			Nachweise in Vege- tationsaufnahmen Σ davon auch gekeimt %			Vorkom- men	Keim- versuche Ostschwarz- wald
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Gekeimt, aber in pflanzensoziologischer Aufnahme fehlend:									
<i>Juncus effusus</i> (u. a.?)	75	14	14	100	0	0	0	LG	(2/2)
<i>Sagina procumbens</i>	27	14	14	100	0	0	0	L	
<i>Carex pallescens</i>	101	7	7	100	0	0	0	LG	
<i>Hypericum humifusum</i>	9	5	5	100	0	0	0	L	
<i>Arabidopsis thaliana</i>	4	4	4	100	0	0	0	LGÄ	
<i>Rumex acetosella</i>	29	4	4	100	1	0	0	LG	
<i>Genista sagittalis</i>	7	3	3	100	0	0	0	LG	9/4
<i>Calluna vulgaris</i>	7	3	3	100	0	0	0	WLG	
<i>Gnaphalium sylvaticum</i>	6	2	2	100	0	0	0	L	
<i>Trifolium repens</i>	6	2	2	100	0	0	0	LGÄ	9/3
<i>Moehringia trinervia</i>	6	2	2	100	1	0	0	WL	4/2
cf. <i>Holcus lanatus</i>	2	2	2	100	1	0	0	G	
<i>Senecio vulgaris</i>	2	1	1	100	0	0	0	LÄ	
<i>Poa annua</i>	1	1	1	100	0	0	0	LÄ	2/1
<i>Lotus cf. corniculatus</i>	1	1	1	100	0	0	0	LG	
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	1	1	1	100	0	0	0	U	
<i>Melandrium rubrum</i>	1	1	1	100	3	0	0	WLG	
<i>Alchemilla spec.*</i>	1	1	1	100	0	0	0	(G)	
<i>Cardamine spec.*</i>	1	1	1	100	0	0	0		
Summe	287	69	69	100	6	0	0		
Gekeimt und in pflanzensoziologischer Aufnahme vorkommend:									
<i>Carex ovalis</i>	51	12	11	92	2	1	50	LG	
<i>Luzula multiflora</i>	20	8	7	88	5	1	20	WLG	2/1
<i>Lysimachia nemorum</i>	8	4	3	75	3	1	33	WL	
<i>Sambucus racemosa</i>	12	5	3	60	3	2	67	WL	4/1
<i>Veronica officinalis</i>	71	17	10	59	7	7	100	WLG	6/1
<i>Ajuga reptans</i>	5	2	1	50	8	1	13	WG	
<i>Epilobium montanum</i>	6	2	1	50	2	1	50	WL	
<i>Carex pilulifera</i>	254	23	3	13	22	20	91	WLG	90/9
<i>Rubus idaeus</i>	134	24	3	13	25	21	84	WL	9/2
<i>Agrostis capillaris</i>	207	9	1	11	15	8	53	LG	7/2
<i>Cardamine flexuosa</i>	5	1	0	0	1	1	100	W	
<i>Campanula rotundifolia</i>	2	1	0	0	1	1	100	LG	
<i>Stellaria nemorum</i>	4	1	0	0	3	1	33	W	
<i>Lamium galeobdolon</i>	1	1	0	0	3	1	33	W	
<i>Crepis paludosa</i>	1	1	0	0	4	1	25	WLG	
<i>Rumex alpestris</i>	2	1	0	0	4	1	25	WLG	
<i>Milium effusum</i>	1	1	0	0	8	1	13	W	
<i>Deschampsia flexuosa</i>	3	1	0	0	16	1	6	WLG	
<i>Prenanthes purpurea</i>	1	1	0	0	20	1	5	W	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	2	1	0	0	26	1	4	WLG	8/4
Summe	790	116	43		178	73			
Σ Arten/Nachweise (incl.*)	39	185	112		184	73			

LUDEMANN: Samenvorrat von Waldböden

57

Spalte	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Carex spec.</i>	48	7							
Dicotyledoneae	26	15							
Monocotyledoneae	6	5							
Summe	80	27							
Σ Keimlinge	1157								
<i>Poa annua</i>	108	1						LÄ	
<i>Oxalis cf. europaea</i>	7	4						LÄ	
<i>Conyza canadensis</i>	4	3						L	
<i>Digitaria sanguinalis</i>	2	1						Ä	

Spalte 8: Vorkommen: W: Wälder; L: Wege, Wegränder, Schläge, Säume; G: Grünland; Ä: Äcker, Gärten; U: Gewässerufer

Spalte 9: Keimversuche Ostschwarzwald: (KRETZSCHMAR 1988; Keimlinge/in Anzahl Probeflächen von 15) außerdem: *Stellaria uliginosa* 6/1, *Cerastium holosteoides* 2/1, *Juncus bufonius* 1/1, *Hypericum spec.* 1/1, *Epilobium spec.* 1/1

Tabelle 5. Zeitlicher Verlauf der Keimung.

Spalte	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11		12	
		Vor-																						
		kommen	Keimlinge [Anzahl]										Keimnachweise [in Anzahl Proben]											
Keimperiode 19..			88	89	90	91	88-91		88	89	90	91	88-91											
<i>Lysimachia nemorum</i>	a	WL	8	0	0	0	8		4	0	0	0	4											
<i>Cardamine flexuosa</i>	a	W	5	0	0	0	5		1	0	0	0	1											
<i>Stellaria nemorum</i>	a	W	4	0	0	0	4		1	0	0	0	1											
<i>Deschampsia flexuosa</i>	a	WLG	3	0	0	0	3		1	0	0	0	1											
<i>Campanula rotundifolia</i>	a	LG	2	0	0	0	2		1	0	0	0	1											
<i>Rumex alpestris</i>	a	WLG	2	0	0	0	2		1	0	0	0	1											
<i>Melandrium rubrum</i>	n	WLG	1	0	0	0	1		1	0	0	0	1											
<i>Lamium galeobdolon</i>	a	W	1	0	0	0	1		1	0	0	0	1											
<i>Milium effusum</i>	a	W	1	0	0	0	1		1	0	0	0	1											
<i>Prenanthes purpurea</i>	a	W	1	0	0	0	1		1	0	0	0	1											
<i>Ajuga reptans</i>	a	WG	4	1	0	0	5		2	1	0	0	2											
<i>Epilobium montanum</i>	a	WL	4	0	1	1	6		2	0	1	1	2											
<i>Vaccinium myrtillus</i>	a	WLG	1	0	0	1	2		1	0	0	1	1											
<i>Gnaphalium sylvaticum</i>	n	L	2	0	3	1	6		2	0	1	1	2											
<i>Carex pilulifera</i>	a	WLG	174	70	6	4	254		22	12	5	2	23											
<i>Carex pallescens</i>	n	LG	42	54	4	1	101		6	5	2	1	7											
<i>Sambucus racemosa</i>	a	WL	10	2	0	0	12		3	2	0	0	5											
<i>Sagina procumbens</i>	n	L	24	0	3	0	27		13	0	2	0	14											
<i>Rubus idaeus</i>	a	WL	95	23	12	4	134		22	15	9	3	24											
<i>Arabidopsis thaliana</i>	n	LGÄ	3	0	1	0	4		3	0	1	0	4											
<i>Rumex acetosella</i>	n	LG	25	0	4	0	29		3	0	3	0	4											
<i>Luzula multiflora</i>	a	WLG	8	5	7	0	20		5	3	3	0	8											
<i>Agrostis capillaris</i>	a	LG	103	82	22	0	207		5	3	6	0	9											
<i>Carex ovalis</i>	a	LG	30	12	7	2	51		10	3	4	2	12											
<i>Moehringia trinervia</i>	n	WL	1	0	5	0	6		1	0	1	0	2											
<i>Juncus effusus</i> (u.a.?)	n	LG	32	2	32	9	75		7	2	11	8	14											
<i>Hypericum humifusum</i>	n	L	2	1	5	1	9		2	1	4	1	5											
<i>Veronica officinalis</i>	a	WLG	27	4	14	26	71		8	4	8	11	17											
<i>Trifolium repens</i>	n	LGÄ	0	2	2	2	6		0	1	1	2	2											
<i>Genista sagittalis</i>	n	LG	0	2	1	4	7		0	1	1	3	3											
cf. <i>Holcus lanatus</i>	n	G	0	0	2	0	2		0	0	2	0	2											

Spalte	1	2	3	5	6	7			11	12		
<i>Senecio vulgaris</i>		LÄ	0	0	2	0	2	0	0	1	0	1
<i>Alisma plantago-aquatica</i>		U	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Crepis paludosa</i>		WLG	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Calluna vulgaris</i>		WLG	0	0	0	7	7	0	0	0	3	3
<i>Poa annua</i>		LÄ	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1
<i>Lotus cf. corniculatus</i>		LG	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1
<i>Alchemilla spec.</i>		(G)	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1
<i>Cardamine spec.</i>			0	0	0	1	1	0	0	0	1	1
Σ Arten/Nachweise			28	13	21	17	39	130	54	68	43	185
%			72	33	54	44	100	70	29	37	23	100
Dicotyledoneae			19	2	5	0	26	9	3	6	0	15
<i>Carex spec.</i>			43	5	0	0	48	6	3	0	0	7
Monocotyledoneae			3	2	1	0	6	2	2	1	0	5
Σ Keimlinge			680	269	141	67	1157					
%			59	23	12	6	100					
<i>Poa annua</i>		LÄ	0	0	0	108	108	0	0	0	1	0
<i>Digitaria sanguinalis</i>		Ä	0	1	1	0	2	0	1	1	0	1
<i>Conyza canadensis</i>		L	1	0	3	0	4	1	0	2	0	3
<i>Oxalis cf. europaea</i>		LÄ	3	2	2	0	7	3	1	2	0	4

Spalte 1: in pflanzensoziologischen Aufnahmen vorkommend (a), nicht vorkommend (n)

Spalte 2: W: Wälder; L: Wege, Wegränder, Schläge, Säume; G: Grünland; Ä: Äcker, Gärten; U: Gewässerufer.

Tabelle 6. Keimnachweise nach Waldgesellschaften, ehemaliger Nutzung und Baumschicht

Spalte	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Waldgesellschaften			r				a	a	Σ
ehem. landw. Nutzung			+	+			+	+	
Baumschicht		m	m	f	m	f	m	f	
Proben (Anzahl)		4	1	3	3	2	5	12	30
<i>Sambucus racemosa</i>	WL	2	1	1	0	0	0	1	5
<i>Carex pilulifera</i>	WLG	0	1	2	3	1	5	11	23
<i>Carex pallescens</i>	LG	0	0	0	1	1	2	3	7
<i>Cardamine flexuosa</i>	W	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Stellaria nemorum</i>	W	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Lamium galeobdolon</i>	W	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Melandrium rubrum</i>	WLG	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Crepis paludosa</i>	WLG	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Prenanthes purpurea</i>	W	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Trifolium repens</i>	LGÄ	0	0	2	0	0	0	0	2
<i>Epilobium montanum</i>	WL	0	0	2	0	0	0	0	2
<i>Rumex alpestris</i>	WLG	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Campanula rotundifolia</i>	LG	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Alchemilla spec.</i>	(G)	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	U	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Milium effusum</i>	W	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Hypericum humifusum</i>	L	0	0	1	1	0	1	2	5
<i>Rumex acetosella</i>	LG	0	0	1	0	0	0	3	4
<i>Genista sagittalis</i>	LG	0	0	1	0	0	0	2	3
<i>Moehringia trinervia</i>	WL	0	0	1	0	0	0	1	2
<i>Luzula multiflora</i>	WLG	0	0	0	0	1	1	6	8
<i>Carex spec.</i>		0	0	0	0	0	1	6	7

Spalte							8	9
<i>Gnaphalium sylvaticum</i>	L	0	0	0	0	0	1	2
<i>Calluna vulgaris</i>	WLG	0	0	0	0	0	3	3
<i>Lotus cf. corniculatus</i>	LG	0	0	0	0	0	1	1
<i>Deschampsia flexuosa</i>	WLG	0	0	0	0	0	1	1
<i>Cardamine spec.</i>		0	0	0	0	0	1	1
<i>Rubus idaeus</i>	WL	4	1	2	3	1	4	24
<i>Veronica officinalis</i>	WLG	3	1	2	1	1	1	17
<i>Dicotyledoneae</i>		2	0	2	1	0	3	15
<i>Sagina procumbens</i>	L	2	1	1	1	1	2	14
<i>Juncus effusus</i> (u.a.?)	LG	2	0	1	2	1	3	14
<i>Carex ovalis</i>	LG	1	0	2	2	0	1	12
<i>Agrostis capillaris</i>	LG	1	0	1	0	1	2	9
<i>Monocotyledoneae</i>		0	1	1	1	1	0	5
<i>Lysimachia nemorum</i>	WL	1	0	1	0	0	1	4
Spalte	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Arabidopsis thaliana</i>	LGÄ	1	0	1	0	0	0	2
<i>cf. Holcus lanatus</i>	G	1	0	0	0	0	0	2
<i>Ajuga reptans</i>	WG	0	0	1	1	0	0	2
<i>Senecio vulgaris</i>	LÄ	1	0	0	0	0	0	1
<i>Poa annua</i>	LÄ	0	1	0	0	0	0	1
<i>Vaccinium myrtillus</i>	WLG	0	0	0	1	0	0	1
<i>Oxalis cf. europaea</i>	LÄ	1	0	2	0	0	0	4
<i>Conyza canadensis</i>	L	1	0	2	0	0	0	3
<i>Digitaria sanguinalis</i>	Ä	0	0	0	0	0	0	1

Spalte 1: Ä: Äcker, Gärten; G: Grünland; L: Wegränder, Schläge, Säume; U: Gewässerufer; W: Wälder
Waldgesellschaften: r: Aceri- u. Galio-Fagetum, Galio-Abietetum; a: Luzulo- u. Vaccinio-Abietetum
Baumschicht: m: Mischbestände, f: Fichtenbestände

Für die meisten und gerade auch für die häufigen Arten ist ein deutlicher Rückgang der Keim- und Nachweishäufigkeit im Verlaufe des Versuches festzustellen.

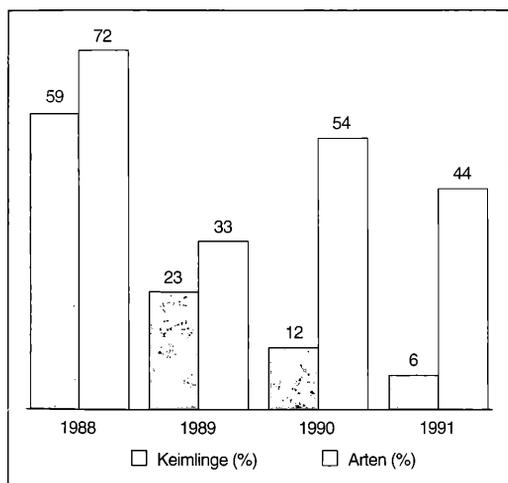


Abbildung 6. Anteil der Keimlinge und der gekeimten Arten in den einzelnen Versuchsjahren. Bezug (100%): Summe aller Keimlinge bzw. gekeimten Arten der gesamten Versuchsdauer 1988-1991.

len, mit einem mehr oder weniger stark ausgeprägten Höhepunkt in der ersten Keimperiode (Tab. 5, 1. u. 2. Block bis *Carex ovalis*). Dies gilt insbesondere für (fast) alle Arten, die auch in den pflanzensoziologischen Aufnahmen vorkommen (in Spalte 1 mit a gekennzeichnet; Ausnahme: *Veronica officinalis*). Für Arten, die überdies nur selten und in wenigen Proben vorkommen, liegt meist der einzige Nachweis in der ersten Periode (1988). Unter ihnen befinden sich insbesondere diejenigen Arten, die im Wald ihren – oder wenigstens einen – Verbreitungsschwerpunkt haben. Demgegenüber stehen Arten, die ihr Keimmaximum später haben oder überhaupt erst später auftreten (Tab. 5, 3. u. 4. Block ab *Moehringia trinervia*), folglich also über längere Zeit als keimfähige Samen im Boden überdauern können, wie *Juncus effusus*, *Veronica officinalis*, *Genista sagittalis* und *Calluna vulgaris*. Es sind überwiegend Arten, die nicht oder nur sehr selten in den Waldbeständen auftreten.

4.5 Vergleich verschiedener Waldgesellschaften, Baumschichtkombinationen und ehemaliger Nutzung

Im Hinblick auf den Standort (reiche od. arme Waldgesellschaft), die Baumschichtkombination (Misch- od. Fichtenbestand) und die ehemalige Nutzung der untersuchten Bestände (alter Wald od. ehemalige Land-

wirtschaftsfläche; nach einer Karte von LIEHL 1958) sind deutliche Unterschiede im Keimlingsspektrum feststellbar. Es lassen sich mehrere Gruppen von Arten mit jeweils ähnlichem Verhalten unterscheiden, wobei Fichtenbestände auf ehemals landwirtschaftlich genutzten Flächen besonders deutlich hervortreten (+/f; Tab. 6, Spalte 4 u. 8). Dort keimen in weit stärkerem Maße Arten lichter Standorte, der Säume und Staudengesellschaften, von Waldwegen oder des Grünlandes selbst. Ein Teil von ihnen kommt überwiegend auf nährstoffreichen Standorten und in den entsprechenden Waldgesellschaften vor, ein anderer Teil auf nährstoffarmen, bodensauren Standorten (arme Waldgesellschaften, Azidophyten).

Mischbestände auf ehemaligen Landwirtschaftsflächen (+/m) sind nicht so deutlich charakterisiert (arme Standorte; Tab. 6, Spalte 7) bzw. nur durch eine einzige Probe belegt (reiche Standorte; Tab. 6, Spalte 3).

Diejenigen Arten, die nur in Bodenproben reicher Waldgesellschaften (Aceri-Fagetum, Galio-Fagetum, Galio-Abietetum) auftreten, wurden vielfach nur einmal nachgewiesen und kommen daher – entsprechend der zur Verfügung stehenden Probebestände (fast zwangsläufig) – entweder nur in den Mischbeständen alter Waldgebiete oder in Fichtenbeständen auf ehemals landwirtschaftlich genutzten Flächen vor. Ihr Aussagewert ist dementsprechend gering. Jedoch wird die erste Gruppe in stärkerem Maße von Arten nährstoffreicher, frischer bis feuchter Wälder geprägt, die zweite in stärkerem Maße von Arten lichter Standorte (s. o.). Zur Abgrenzung der reichen bzw. armen Standorte im ganzen können nach dem erhobenen Material *Sambucus racemosa* und *Carex pallescens* herangezogen werden. *Carex pilulifera* wiederum charakterisiert nur unter den reichen Waldgesellschaften ehemals beweidete Flächen, während sie innerhalb der armen Waldgesellschaften durchgehend nachgewiesen wurde.

Unter den ± Indifferenten befinden sich die meisten Arten, die in vielen Bodenproben nachgewiesen werden konnten (Tab. 6, unterer Teil, Spalte 9). Dies ist zu erwarten, da es sich bei den häufig gekeimten Arten vor allem um solche handelt, die an lichter (Stör-) Stellen der Wälder, an Waldwegrändern, an Holzlagerplätzen oder auf Schlägen vorkommen und eine weite standörtliche Amplitude aufweisen. Sie profitieren besonders stark vom größeren Lichtgenuß und/oder können Störungen besonders gut ertragen bzw. nutzen.

Lassen sich im Gesamtbild auch deutliche Unterschiede zwischen den Bestandestypen erkennen, so sind die aufgezeigten Zusammenhänge und Tendenzen der Keimung in verschiedenen Waldgesellschaften, bei verschiedenen Baumartenkombinationen und bei unterschiedlicher ehemaliger Nutzung gerade für die einzelnen Arten und Bestandestypen durch weitere Untersuchungen und eine größere Anzahl von Vergleichsproben abzusichern; denn bei häufig nur wenigen oder einem einzigen Keimnachweis für eine Art

und oft nur wenigen oder einer einzigen Bodenprobe für einen Typ können zufällige Effekte noch eine zu große Rolle spielen. Insbesondere wären auch genauere flächenbezogene historische Untersuchungen notwendig, um Unterschiede in der ehemaligen Nutzung räumlich genauer als mit der Karte von LIEHL (1958) zuordnen zu können.

Literatur

- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. – 3. Aufl., 865 S.; Wien.
- DIERSSEN, K. (1990): Einführung in die Pflanzensoziologie (Vegetationskunde). – 241 S.; Darmstadt.
- ELLENBERG, H. (1956): Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. – 156 S.; Stuttgart.
- FISCHER, A. (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Sekundärsukzessionen. Die Bedeutung von Samenbank und Samenniederschlag für die Wiederbesiedlung vegetationsfreier Flächen in Wald- und Grünlandgesellschaften. – Diss. Bot. **110**: 234 S.; Berlin, Stuttgart.
- GILGEN, R. (1994): Pflanzensoziologisch-ökologische Untersuchungen an Schlagfluren im schweizerischen Mittelland über Würmmoränen. – Veröff. Geobot. Inst. ETH (Stiftung Rübél) **116**: 127 S.; Zürich.
- HILL, M. O. & STEVENS, P. A. (1981): The density of viable seed in soils of forest plantations in upland Britain. – J. Ecol. **69**: 693-709; Oxford.
- KRETZSCHMAR, F. (1988): Pflanzensoziologische Untersuchungen des Vegetationsmosaiks nadelholzreicher Wälder des Südostschwarzwaldes. – Dipl.arb. Univ. Freiburg Fakultät f. Biol. Geobotanik. 128 S.
- LIEHL, E. (1958): Der Feldberg im Schwarzwald. Subalpine Insel im Mittelgebirge. – Ber. deutschen Landeskunde, **22** (1): 28 S.; Bad Godesberg.
- LUDEMANN, Th. (1992): Pflanzensoziologische Untersuchungen in den Wäldern des Feldberggebiets. – Unveröff. Abschlußbericht an Umweltministerium/LfU: 89 S.
- LUDEMANN, Th. (1994, im Druck): Die Wälder im Feldberggebiet heute. Zur pflanzensoziologischen Typisierung der aktuellen Vegetation. – Mitt. Verein forstl. Standortkunde u. Forstpflanzenzüchtung **37**: 5-28; Freiburg.
- OBERDORFER, E. (1977/78/83/92): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. – 2. Aufl. Teil I: 331 S., Teil II: 311 S., Teil III: 455 S., Teil IV: 950 S.; Stuttgart, New York.
- OBERDORFER, E. (1990): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. – 6. Aufl., 1050 S.; Stuttgart.
- REICHEL, G. & WILMANN, O. (1973): Vegetationsgeographie. Praktische Arbeitsweisen. – 212 S.; Braunschweig.
- SCHWABE, A. (1991): Zur Wiederbesiedlung von Auewald-Vegetationskomplexen nach Hochwasser-Ereignissen: Bedeutung der Diasporen-Verdriftung, der generativen und vegetativen Etablierung. – Phytocoenologi, **20** (1): 65-94; Berlin, Stuttgart.
- THOMPSON, K. (1986): Small-scale heterogeneity in the seed bank of an acidic grassland. – J. Ecol., **74**: 733-738, Oxford.
- THOMPSON, K. & GRIME, J. P. (1979): Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. – J. Ecol. **67**: 893-921; Oxford.
- WILMANN, O. (1993): Ökologische Pflanzensoziologie. Eine Einführung in die Vegetation Mitteleuropas – 5. Aufl., 479 S.; Heidelberg, Wiesbaden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Carolinea - Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland](#)

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [52](#)

Autor(en)/Author(s): Ludemann Thomas

Artikel/Article: [Zum Samenvorrat von Waldböden im Feldberggebiet 45-60](#)