©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Laufener Seminarbeitr. 2/92, S. 58-70 · Akad.Natursch.Landschaftspfl. (ANL)-Laufen/Salzach 1992

Das Eindringen von Gehölzen in Brachflächen – Grundlagen und eine Fallstudie in Trespenrasen des Kaiserstuhls

Johannes Kollmann

1. Einleitung

In der Diskussion um die Naturgeschichte Mitteleuropas unter dem Thema "Wald oder Weideland?" werden verschiedene Gründe und Beispiele für das Auftreten waldfreier Standorte vorgestellt. Der vorliegende Beitrag versucht, sich diesem Thema von einer anderen Seite zu nähern, und zwar unter dem Blickwinkel der Diasporologie, so wie sie in verschiedenen Standardwerken umrissen wird (MÜLLER-SCHNEIDER 1977, PIJL 1982). Ergebnisse zur Ausbreitungsbiologie der Gehölze können einen wertvollen Beitrag in der Diskussion um das Auftreten waldfreier Standorte liefern.

Einführend sollen drei Leitfragen gestellt werden, die für den vorliegenden Beitrag eine wesentliche Rolle spielen. Die Beantwortung dieser Fragen ist im Einzelfall schwierig und vielfach nicht abgeschlossen.

1. Bis zu welcher Entfernung ist die Ausbreitung einer Gehölzart wirksam? Dabei geht es nicht um an sich beliebige Transportrekorde, sondern um diejenige Entfernung, bis zu der ein durchschnittlicher Diasporeneintrag zur dauerhaften Neuansiedlung einer Art führt.
2. Zeigen die einzelnen Gehölzarten deutlich unterschiedene räumliche und eventuell zeitliche Ausbreitungsmuster? Und stehen diese "Muster" in einem Zusammenhang mit den Standortsansprüchen der untersuchten Art?
3. Dies leitet zu einem dritten Fragenkomplex über: Kann man bei Sukzession auf zunächst waldfreien Flächen eine regelmäßige Abfolge der Gehölzansiedlung feststellen? Und - wenn ja - ist diese zeitliche Reihenfolge durch die unterschiedliche Art der Ausbreitung bestimmt?

2. Generative Ausbreitungsstrategien der Gehölze

2.1 Anemochore Gehölzarten

Die Arten dieser Gruppe haben in vielen Fällen der Vegetationsentwicklung auf Brachland "Pioniercharakter". Bei den Gattungen *Salix, Populus* und *Betula* wird eine hohe Zahl flugfähiger Diasporen freigesetzt, die durch den Wind mehr oder weniger weit verdriftet werden. Dabei läßt sich allgemein die Ausbreitungsgeschwindigkeit einer Art über mehrere Generationen abschätzen, wenn Transportweiten und das Alter der ersten Samenreife bekannt sind. Voraussetzung ist allerdings, daß die Ausbreitungseinheit auf einen geeigneten Keim- und Wuchsort trifft, einen "safe site" im Sinne der Populationsbiologie von HARPER (1977). Der Begriff "safe site" bedarf einer kurzen Erläuterung: Er bezeichnet ein Mikro- oder gar Nanohabitat, das für Keimung und frühe Jugendentwicklung einer bestimmten Art günstig ist. Die Qualität eines Keimbetts kann sehr verschieden sein. In vielen Fällen wird das Keimlingsmuster auf einer zunächst homogen erscheinenden Fläche entscheidend durch die Feinverteilung der "safe sites" geprägt. Bei den Anemochoren stehen einer hohen Zahl freigesetzter Diasporen oft nur wenige günstige Keimorte zur Verfügung. Die Diasporen enthalten nur wenige Reservestoffe, die Keimung ist daher auf vegetationsfreie Flächen beschränkt, zum Teil an Rohböden gebunden.

Das Ausbreitungsverhalten der Anemochoren kann am Beispiel einer Abbildung aus JOHNSON (1988) erläutert werden (Abb. 1). In diesem Diagramm ist die Keimlingsdichte im Umfeld eines Zuckerahorns (*Acer saccharum*) dargestellt, dessen Stammbasis als schwarzes Scheibchen eingezeichnet ist. Es wird deutlich, daß die Zahl der Keimlinge, das heißt vermutlich auch die Dichte der eingetragenen Diasporen, gleichmäßig mit der Entfernung von dem Samenbaum abnimmt; einseitig gerichteter Windeinfluß spielt in diesem Fall keine Rolle, der Diasporeneintrag erfolgt ungezielt. Die lokale Keimungsrate wird andererseits aber durch die Vegetation der seit 7 Jahren brachliegenden Weide beeinflußt. Eben daraus erklären sich kleinere Unregelmäßigkeiten, wie beispielsweise ein Absinken der Keimlingsdichte nordöstlich des Zuckerahorns; hier wurde besonders dichtes Auftreten von *Poa pratensis* notiert.

Bis auf seltene Ereignisse, die FIRBAS (1935) zusammengetragen hat, können nach Durchsicht der vorliegenden Literatur 100-500 m als durchschnittliche maximale Transportweiten für baumförmige Anemochore angenommen werden.

Auf die Bedeutung von "safe sites" für die Ansiedlung anemochorer Pioniergehölze weist die Untersuchung von HARD (1972) an Kiefernbeständen

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

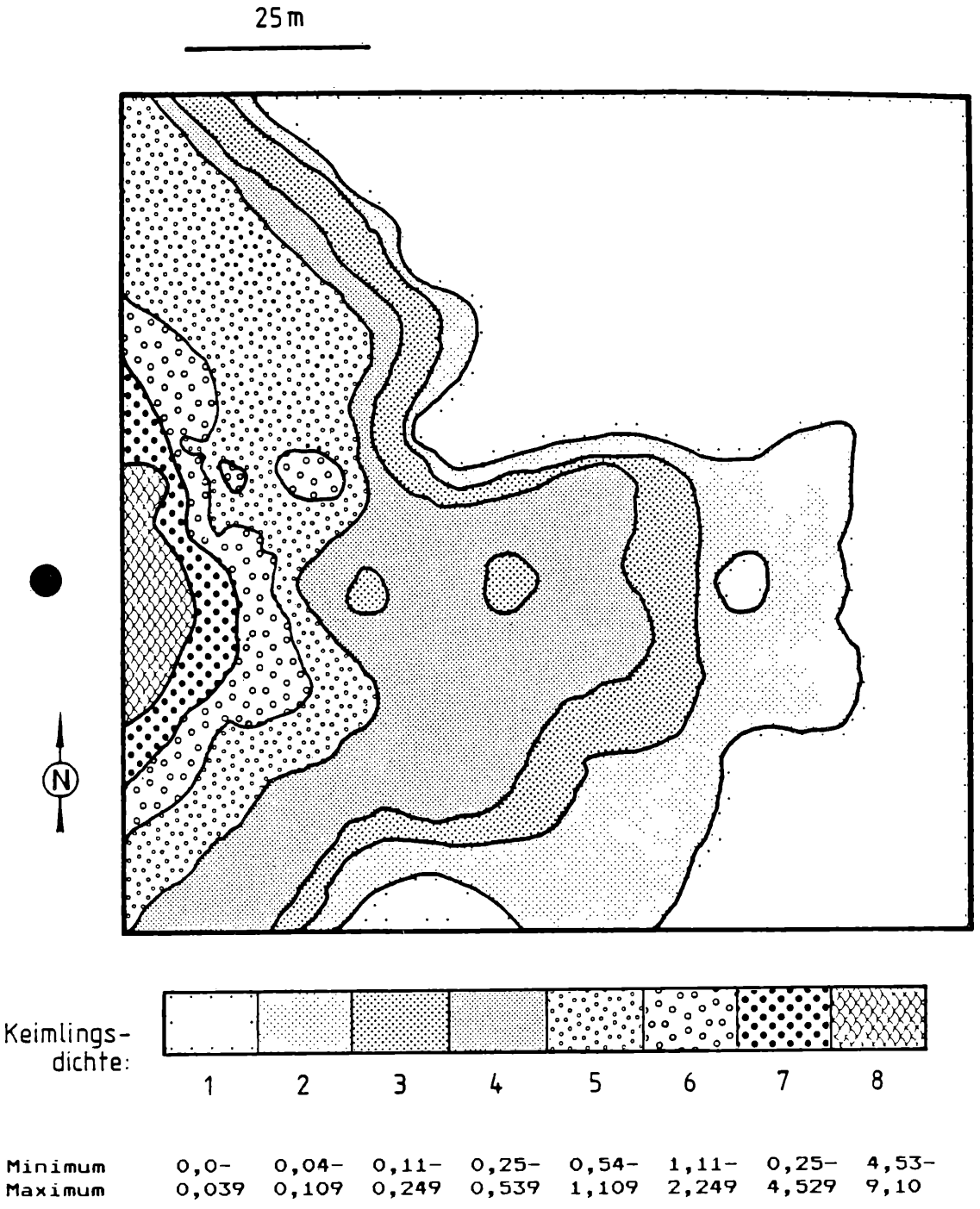


Abbildung 1

Verteilungsmuster der einjährigen Sämlinge im Umfeld einer isolierten Diasporenquelle (großer schwarzer Punkt), einem Zuckerahorn *(Acer saccharum)*. Keimlingsdichte: Indiv./m^2 (nach JOHNSON 1988, verändert).

im Saarland hin. Hier wurden verschiedene Akkerbrachen in Waldrandnähe untersucht. Folgendes Ergebnis trat auf (Abb. 2): Es lag ein auffallender Höhengradient der Jungkiefern mit zunehmender Entfernung vom Waldrand vor. Die Altersklassen der Jungkiefern jeder Parzelle lagen jedoch sehr eng beieinander. Dies bedeutet, daß ein "Kiefernanflug" nur in einer beschränkten Zeit nach Beginn der Brache möglich gewesen ist; mit zunehmendem Vegetationsschluß wurde ein Keimen der - ja weiterhin eingetragenen - Kiefernsamen unterbunden. In Waldrandnähe ist die Zahl

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

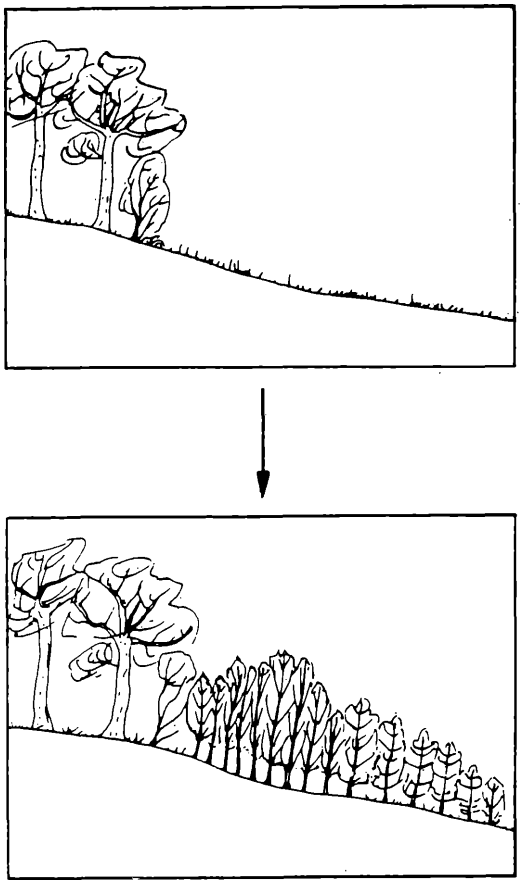


Abbildung 2

Schematische Darstellung der Kiefernentwicklung auf einer Ackerbrache im Längsprofil:
a) zu Beginn der Brache
b) nach 15 a Brache (nach Angaben von HARD 1972).

der eingetragenen Diasporen pro Flächeneinheit mit Sicherheit größer gewesen, das dichte Nebeneinander der Sämlinge hat ihr Höhenwachstum enorm gefördert. Der beobachtete Höhengradient ist also durch das dichteabhängige Längenwachstum der Kiefern bedingt; er darf nicht - wie zunächst naheliegend - als Indiz für ein "schrittweises Vorrücken" der Kiefer in die Brache gewertet werden.

2.2 Endozoochore Gehölzarten

In verschiedenen Pflanzenfamilien haben sich konvergent Anpassungen an Endozoochorie entwickelt, mit auffälliger Häufung bei den Rosaceen (*Crataegus, Rubus*), den Cornaceen (*Cornus*) und den Caprifoliaceen (*Sambucus, Viburnum*). Die Früchte endozoochorer Gehölzarten sind saftig, wohlschmeckend und attraktiv gefärbt. Die "Kerne" dieser Früchte werden von Vögeln verschleppt und in Form von Speiballen oder mit dem Kot wieder ausgeschieden. Diese Gehölzarten zeigen ein völlig anderes Ausbreitungsmuster als die anemochoren Arten. Sie spielen als Pioniere auf größeren waldfreien Flächen keine so bedeutende Rolle, sind aber im Mantelbereich vorhandener Gehölze mit hoher Stetigkeit anzutreffen. Zur Ausbreitungsbiologie der Endozoochoren liegen bisher nur wenige instruktive Untersuchungen vor. Eine von diesen ist die von SMITH (1975), der *Prunus serotina* in einem nordamerikanischen Kiefernbestand untersuchte. Innerhalb des geschlossenen Bestands konnte er mit Hilfe von Diasporenfallen eine gleichmäßige Abnahme des Diasporeneintrags mit zunehmender Entfernung von einer einzelnen Traubenkirsche nachweisen. Unberücksichtigt blieb dabei allerdings die Feinverteilung der Diasporen in Abhängigkeit von der wechselnden Dichte der Baumschicht über den Fallen. Auch für das "Freiland" liegen hier keine Ergebnisse vor. SMITH zeigte aber deutlich, daß die Transportweiten unerwartet niedrig liegen; sie erreichen meist nur 25-35 m. Dies wird bedingt durch die außerordentlich rasche Darmpassage der Singvögel, die oft innerhalb von 15 min erfolgt (BARNEA et al. 1990), sowie durch das häufig eher zögerliche Wechseln der Vögel von einem fruchtenden Gehölz in benachbarte Gebüsche.

2.3 Synzoochore Gehölzarten

Arten der Gattungen *Fagus, Quercus* und *Corylus* haben ausgesprochen reservestoffreiche Diasporen, die von einigen spezialisierten Vogelarten sowie verschiedenen Kleinsäugern verschleppt, versteckt und nur zum Teil auch verzehrt werden. Daraus resultieren besondere Gesetzmäßigkeiten der Ausbreitung. BOSSEMA (1979) hat über die Ausbreitung von Eicheln durch den Eichelhäher eine ausführliche Studie vorgelegt. Folgende Kernpunkte aus der Fülle seiner Ergebnisse seien hier vorgestellt:

Der Eichelhäher orientiert sich bei seinem Versteckverhalten an bestimmten vertikalen und horizontalen Geländemarken. Er versteckt einzelne Eicheln bevorzugt im näheren Umkreis, seltener direkt unter vorhandenen Gehölzen. Daneben finden sich die Verstecke häufig an strukturellen Grenzen der Vegetation, wie beispielsweise kleinen Böschungen oder der Grenze zwischen geschlossener *Calluna*-Heide und grasigen Flecken von *Deschampsia flexuosa*. Die Dichte der Vegetation und die Substrathärte beeinflussen ebenfalls die Auswahl geeigneter Versteckorte. Ganz ähnliche Beobachtungen liegen für den nordamerikanischen Blauhäher (*Cyanocitta cristata*) vor (DARLEY-HILL & JOHNSON 1981). Gleiches gilt für die Untersuchungen von MATTES (1982) über die Wechselbeziehungen von Tannenhäher und Arve. In jedem der drei genannten Beispiele wurden regelmäßige Transportweiten von mehreren Kilometern festgestellt. Da die Eicheln oberflächennah in den Boden gesteckt werden, ist ihre Keimung gesichert, falls die Depots nicht wieder entnommen werden. Aber sogar bereits gekeimte

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Jungeichen, von denen der Eichelhäher unter Umständen noch die Speicherkotyledonen entfernt, können diesen massiven Eingriff überstehen.

Der Beitrag von Mäusen zur Ausbreitung von Eicheln führt zu geringeren Ausbreitungsschritten, die meist unter 25 m liegen. Auch hier kann die Verteilung der Verstecke einen deutlichen Bezug zum Vegetationsmosaik aufweisen, wie eine Arbeit von JENSEN & NIELSEN (1986) zeigt (Abb. 3).

Einen ersten Hinweis gibt eine Arbeit von BARKMAN (1979) über Vegetationsstrukturen, in der auf wechselnde Kleinstklimata innerhalb von Heidefläche hingewiesen wird. Die Krähenbeere bildet sehr dichte Zwergstrauchdecken aus und puffert daher Temperaturschwankungen stärker ab als *Calluna vulgaris*, bei der infolgedessen die Sommermaxima höher, die Winterminima niedriger liegen. Bevorzugen die Mäuse diese Bereiche ausgeglichenerer Bodentemperatur?

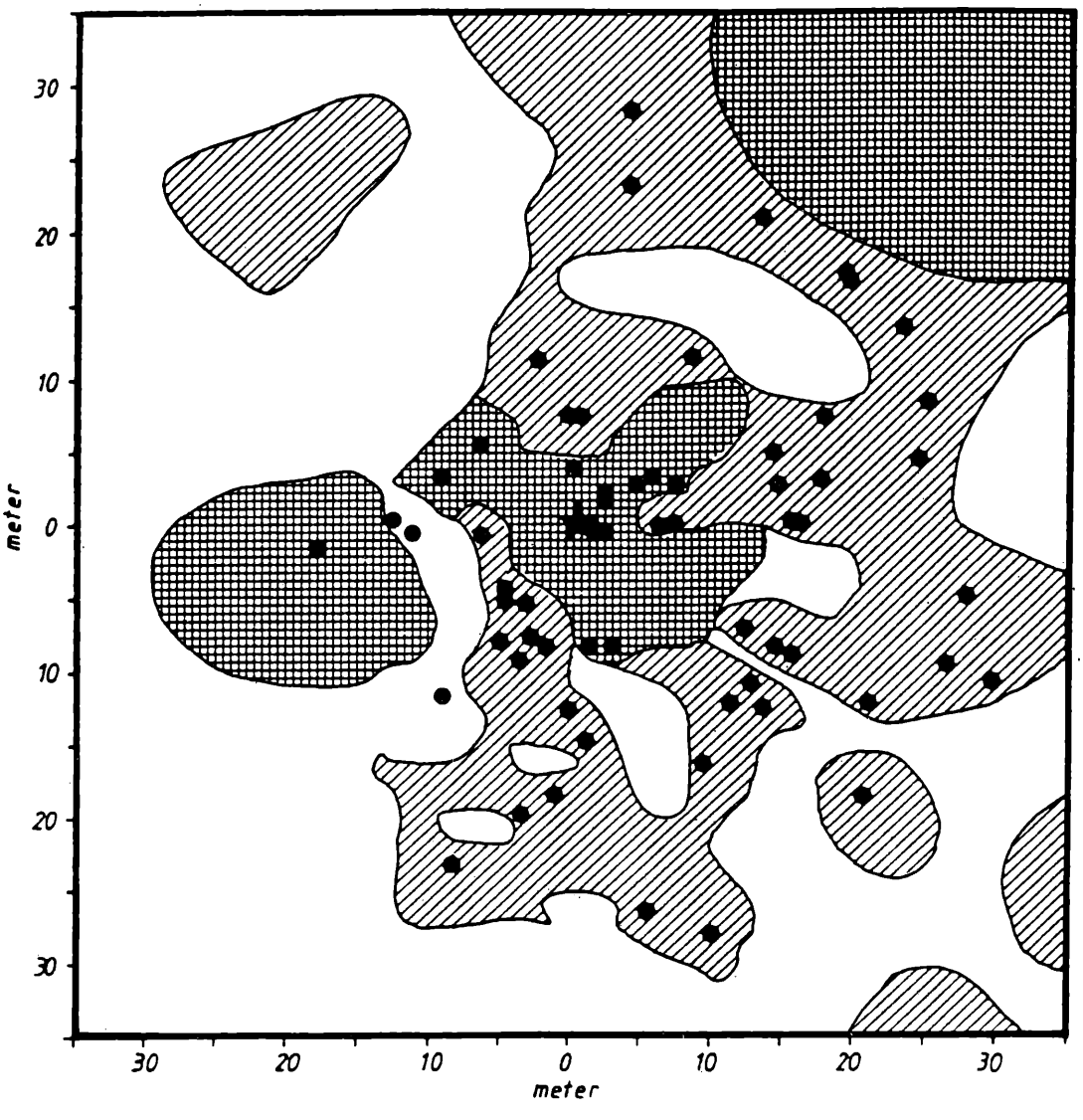


Abbildung 3

Verteilung radioaktiv markierter Eicheln nach der Ausbreitung durch Mäuse in einer dänischen Heide. *Empetrum*-dominierte Vegetation einfach schraffiert, *Deschampsia*-Flecken gekreuzt schraffiert und *Calluna*-Flächen unschraffiert (nach JENSEN & NIELSEN 1986).

Die Autoren arbeiteten in einer *Calluna*-Heide am Rande eines Eichen-Wäldchens mit radioaktiv markierten Eicheln. Die Depots der Mäuse fanden sich in diesem Fall bevorzugt unter *Empetrum*, seltener unter *Deschampsia flexuosa* und nur in Ausnahmefällen unter *Calluna vulgaris*. Zunächst ist unklar, welche Konsequenzen dieses Verhalten für die heranwachsenden Eichensämlinge hat.

3. Vegetative Ausbreitung von Gehölzen

Die vegetative Ausbreitung der Gehölzarten kann hier nur in knapper Form skizziert werden. Starke vegetative Ausbreitung und intensives Regenerationsvermögen zeigen einige anemochore "Pionierarten", also beispielsweise Weiden und Pappeln. Hier können niederliegende Zweige bei

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Kontakt mit der Bodenoberfläche bewurzeln, man spricht in diesem Fall von "Absenkern" (vgl. LOHMEYER & BOHN 1973). Ein weiteres Phänomen der Polykormonbildung ist die "Wurzelbrut": *Populus tremula*, aber auch *Ulmus minor* und *Robinia pseudacacia* zeigen intensive Wurzelbrut. Dabei entstehen zusätzliche Tochtersproßachsen aus Knospen an flachstreichenden Wurzeln. Für die Robinie treten nach eigenen Beobachtungen aus dem Kaiserstuhl Entfernungen bis zu 35 m vom "Mutterbaum" auf. Bei vielen endozoochoren Gehölzen kommen ebenfalls beide Wege der vegetativen Ausbreitung vor. Das Erscheinungsbild der entstehenden Polykormone ist artspezifisch verschieden, es kann einen deutlichen Einfluß auf die Verdrängung der krautigen Vegetation unter den sich entwickelnden Gebüschen haben (vgl. auch HOBBS & MOONEY 1986). Synzoochore Arten, die überwiegend in späteren Sukzessionsstadien dominieren, zeigen keine vegetative Ausbreitung. Bei der Buche ist ja bekanntlich selbst das Vermögen, Stockausschläge zu bilden, eingeschränkt.

4. Ausbreitungsbiologische Befunde in der vegetationsgeschichtlichen Argumentation

4.1 Mitteleuropäische Grundfolge

Die weitgespannteste und mit Sicherheit spekulativste Anwendung ausbreitungsbiologischer Befunde betrifft die Mitteleuropäische Grundfolge, wie sie zusammenfassend von FIRBAS (1949) dargestellt worden ist. Für die nacheiszeitliche Wiedereinwanderung der Gehölze werden nach pollenanalytischen Ergebnissen zum Teil sehr hohe Wanderungsgeschwindigkeiten gefordert, die nicht immer gesichert erscheinen. In Einzelfällen ist das Problem gelöst: JOHNSON & WEBB (1989) beschreiben Untersuchungen am Blauhäher (*Cyanocitta cristata*), der, wie bereits erwähnt, in Nordamerika analog dem europäischen Eichelhäher zur Ausbreitung von Buchen und Eichen beiträgt. Die Autoren errechneten dabei Wanderungsgeschwindigkeiten, die den von der Pollenanalyse geforderten entsprechen. Dies läßt sich jedoch nicht ohne weiteres auf andere Gebiete übertragen.

4.2 "Gefällemäntel" (SCHWABE & WILMANNS 1982)

Ein weiterer Punkt: In der Urlandschaft hat es fleckenweise, zum Beispiel an der Trockengrenze des Waldes, waldfreie Standorte gegeben. Hier kommt es zur Ausbildung von "Gefällemänteln" (SCHWABE & WILMANNS 1982). Diese Bezeichnung soll auf das hier wirksame "Standortsgefälle" hinweisen, das bei zunehmender Flachgründigkeit, zunehmender Nässe oder steigender Salinität des Bodens zu einer natürlichen Waldgrenze führt. Die Besiedelung derartiger Dauerstandorte ist besonders für diejenigen Mantelarten möglich, deren Diasporen hier gezielt eingetragen werden. Und dies gilt in besonderem Maß für die Endozoochoren, da Vögel - wie verschiedenste Beobachtungen zeigen - bevorzugt an Waldrändern nach Beerennahrung suchen.

4.3 Lichtungen

Neben dauerhaft waldfreien Standorten kann man solche unterscheiden, die nach Windwurf, Feuer oder Schädlingskalamitäten vorübergehend vom Wald entblößt sind. Kleinere und größere Lichtungen treten zudem regelmäßig in der Zerfallsphase von Urwäldern auf. Pflanzenarten, die sich in eben diesen Freiräumen entwickeln, waren entweder schon vorher im Unterstand der noch geschlossenen Baumschicht vorhanden, wenn auch nur als kümmernde Exemplare, oder diese Arten haben, wie etwa *Atropa belladonna* und *Digitalis purpurea*, in der Samenbank überdauert, oder ihre Diasporen wurden gerade bevorzugt in die frisch entstandenen Lichtungen eingetragen. Der letztgenannte Punkt berührt folglich wieder eine ausbreitungsbiologische Fragestellung.

4.4 Anthropogene Rodungsflächen

Anthropogene Rodungsflächen, die erneut brachgefallen sind, können unter gewissen Einschränkungen als Modelle für die Wiederbesiedelung von Lichtungen aufgefaßt werden. Bekannte Schwerpunkte der Wiederverwaldung finden sich im Spätmittelalter (14. Jh.) sowie um den Dreißigjährigen Krieg (HASEL 1985). In jüngerer Zeit spielt dagegen das Phänomen der "Sozialbrache" (WENDLING 1965) eine große Rolle.

5. Eine Fallstudie in Trespenrasen des Kaiserstuhls

Die Gesetzmäßigkeiten der Vegetationsentwicklung auf Bracheflächen sind für die Trespenrasen *(Brometalia erecti)* des Kaiserstuhls intensiv studiert worden (BÜRGER 1983, WILMANNS 1989b). Die "Verbuschung" einiger dieser Rasengesellschaften wurde jetzt in einer eigenen Arbeit untersucht (KOLLMANN 1991); einige Ergebnisse dieser Arbeit können an dieser Stelle eingebracht werden.

5.1 Untersuchungsgebiet und Methoden

Das Untersuchungsgebiet (NSG "Haselschacher Buck") liegt im Zentralkaiserstuhl in unmittelbarer Nachbarschaft zu dem bekannten NSG "Badberg". Es umfaßt auf 71 ha Trespenrasen von unterschiedlicher Qualität, die seit 20-30 Jahren brachliegen.

Folgende Methoden wurden eingesetzt:

a) Luftbilder aus den Jahren 1955 und 1968 wurden mit den Ergebnissen einer eigenen Befliegung 1989 verglichen.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

b) Im Gelände wurden alle vorhandenen Gebüsche nach Größenklasse, Artenzusammensetzung und Gebüschstruktur aufgenommen.

c) Mit Hilfe von eigens konstruierten Diasporenfallen wurde der Eintrag endozoochorer Diasporen unter Gehölzen und in der offenen Brache untersucht. Diese Fallen bestehen aus einem Holzrahmen (0,7 x 0,7 m), in dem eine feinmaschige, schwarze Nylongaze aufgespannt wird, die durch ein Gewicht trichterförmig eingetieft ist. Seitliche Gazeverspannungen engen die Öffnung nach oben auf 0,6 x 0,6 m ein und verhindern wirkungsvoll ein Ausblasen von Diasporen. Die Fallen wurden alle 2 Wochen geleert, der Falleninhalt nach einer eigenen Vergleichssammlung bestimmt.

5.2 Ergebnisse

5.2.1 Luftbildauswertung

Die Luftbildauswertung zeigt, daß sich das Muster der "Verbuschung" nach 20 Jahren Brache nur unwesentlich verändert hat. Die bereits zu Beginn der Brache vorhandenen Gehölze haben sich allerdings vegetativ oder generativ in die Wiese hinein ausgedehnt. Diese "Verbuschungskerne" stokken meistens auf steilen Böschungen, an Wegrändern oder auf Lesesteinhaufen, hier verlaufen auch die alten Parzellengrenzen. Anemochore Arten, wie *Tilia cordata* und *Acer campestre*, zeigen effektive generative Ausbreitung. Starke vegetative Ausbreitung findet sich bei *Prunus spinosa, Robinia pseudacacia* und *Ulmus minor*. Die Entfernung zum "Mutterbaum" ist hier geringer als bei der generativen Ausbreitung der Anemochoren; dennoch spielt die vegetative Ausbreitung im Untersuchungsgebiet flächenmäßig eine größere Rolle.

5.2.2 Sukzessionsphasen der Gebüsche: Entwicklung der Struktur

Die Gebüsche weisen deutlich charakterisierbare Sukzessionsphasen auf (Abb. 4). Jeder Einzelfall im Gelände läßt sich leicht einem der drei folgenden Strukturtypen zuordnen. Die Standortsbedingungen innerhalb der Gebüsche ändern sich im Laufe dieser Entwicklung; und dies hat einen deutlichen Einfluß auf die floristische Zusammensetzung der Gebüsche, wie weiter unten gezeigt werden kann.

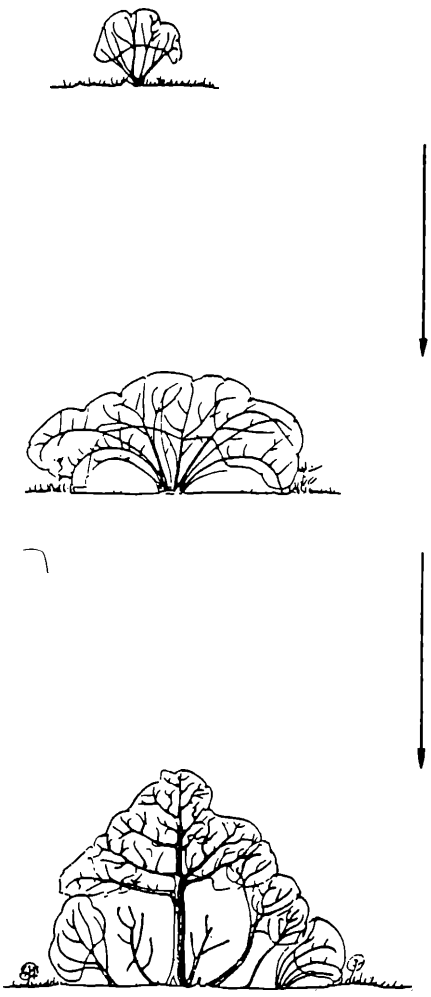


Abbildung 4

Abfolge der strukturellen Gebüschphasen.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

- In der **"Pionierphase"** ist der Rasen unter dem Gehölz noch dicht geschlossen und weitgehend unverändert.
- Während der **"Anreicherungsphase"** bilden die Gehölze einen Schattenraum aus, der eine mehr oder weniger große vegetationslose Fläche entstehen läßt. An dieser Stelle treten erste Gehölzkeimlinge (auch solche neuer Arten) auf.
- Die **"Reifephase"** zeichnet sich dadurch aus, daß die Dominanz der Sträucher durch aufkommende Bäume abgelöst wird. Im Zentrum der Gehölzgruppe finden sich einzelne abgestorbene Sträucher, die strauchigen Arten werden an den Rand der Gehölzgruppe abgedrängt.

5.2.3 Zunahme der Artenzahl im Laufe der Gebüschentwicklung

Die Artenzahl nimmt im Laufe der Gebüschentwicklung deutlich zu (Abb. 5). Auf dieser Abbildung ist für 11 Größenklassen die Häufigkeit der verschiedenen Artenzahlen aufgetragen, zudem ist die Zugehörigkeit zu den drei Strukturtypen vermerkt. Gebüschjungwuchs bis zu einer Größe von 1 x 1 m besteht ohne Ausnahme nur aus einer Art, es handelt sich um Gebüsche der "Pionierphase". Der Typ der "Anreicherungsphase" ist unter den Gebüschen der mittleren Größenklassen häufig vertreten (Höhe 1 - 5 m); hier wurden bis zu 10 Arten pro Gebüsch gefunden. Die Gehölzgruppen der "Reifephase" weisen noch höhere Artenzahlen auf. Diese Darstellung berücksichtigt nur solche Arten, die nicht schon vor Beginn der Gebüschentwicklung in den Rasengesellschaften vorhanden waren: Dazu zählen neben den Gehölzen auch krautige Arten wie *Polygonatum multiflorum* oder *Solanum nigrum*.

5.2.4 Floristische Charakterisierung der Gebüschentwicklungsphasen

Zwischen den strukturell abgegrenzten Sukzessionsphasen gibt es auch deutliche floristische Unterschiede. Dieses Ergebnis zeigt Abb. 6: Hier wurde für eine Reihe von Arten ihre prozentuale Häufigkeit in den 11 Größenklassen bestimmt. Dabei lassen sich folgende Artengruppen bilden:

a) **Endozoochore Pionierarten, "p1"**: Diese Arten sind in den jüngsten Größenklassen nur spärlich vertreten; sie treten aber in den Altgehölzen mit außerordentlich hoher Stetigkeit auf. Letzteres beweist, daß der Diasporentransport dieser endozoochoren Arten durch Vögel eine große Rolle spielt. Es bleibt aber zunächst eine offene Frage, ob das Fehlen von Jungpflanzen dieser Arten in der Brache auf fehlenden Diasporeneintrag oder auf ungünstige Entwicklungsmöglichkeiten für Keimlinge in der dicht geschlossenen Grasnarbe zurückzuführen ist. Diese Frage kann durch die Ergebnisse der Diasporenfallen entschieden werden.

b) Die Arten der folgenden Gruppe, die **synzoochoren und anemochoren Pioniere, "p2s/a"**, stellen aktuell einen großen Teil des Pionierjungwuchses in der Brache, sie erreichen in den Altersphasen jedoch nicht die hohe Stetigkeit der Endozoochoren, weil sie im Gegensatz zu diesen nicht bevorzugt in bereits vorhandene Gebüsche eingetragen werden. Anemochore können sich in der geschlossenen Brache ansiedeln, weil im Umkreis von Samenbäumen ein sehr hoher Diasporeneintrag stattfindet. Im Fall der Synzoochoren sorgt nachweislich der Eichelhäher durch seine Versteckтätigkeit für eine erfolgreiche Neuansiedlung.

c) Als **"Arten der Anreicherungsphase", "b"**, wurden solche Arten bezeichnet, die erst in späteren Entwicklungsstadien unter Gebüschen auftreten. Dazu gehören Schattenarten wie *Polygonatum multiflorum* und *Convallaria majalis* sowie Lianen wie *Bryonia dioica* und *Solanum dulcamara*. Weitere Untersuchungen sollen klären, ob diese Arten vielleicht nur in ältere Gebüschstadien eingeschleppt werden, oder ob die Standortsverhältnisse unter Pioniergebüschen für diese Arten zu ungeeignet sind.

5.2.5 Zu den Ergebnissen der Diasporenfangversuche

a) In Tab. 1 werden die Ergebnisse eines ersten Diasporenfangversuches dargestellt: Hier wurden jeweils 4 Fallen in zwei verschiedenen Gebüschen der "Reifephase" und in der angrenzenden Brache aufgestellt und alle zwei Wochen kontrolliert. Die Auswertung über ein Jahr deckt das unterschiedliche Verteilungsmuster für Endozoochore und Anemochore (in diesem Fall *Betula pendula*) auf. Endozoochore Gehölzarten werden fast ausschließlich in Gebüsche eingetragen; anemochore Arten werden dagegen mehr oder weniger unterschiedslos sowohl in Gebüsche als auch in die offene Brache eingetragen.

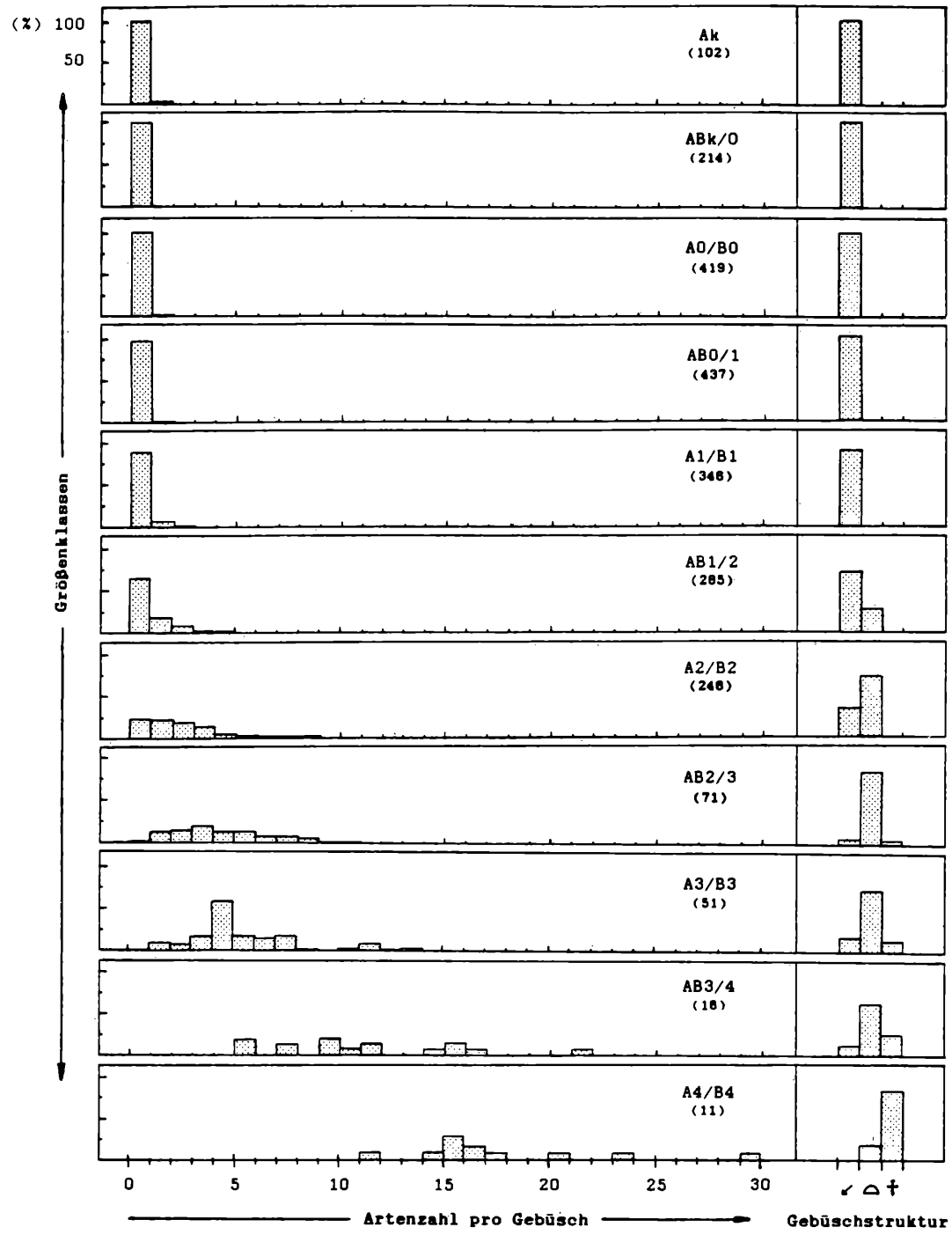
Tabelle 1

Eintrag in 16 Diasporenfallen (0,6 x 0,6 m) über ein Jahr innerhalb von zwei größeren Gebüschen und zum Vergleich in der angrenzenden Wiesenbrache.

("Kerne": endozoochor ausgebreitete Diasporen)

	"Kerne"	Birkennüsschen
Gebüsch 1 (4 Fallen)	115	26
Brache 1 (")	0	23
Gebüsch 2 ( )	62	35
Brache 2 ( )	5	21

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)



LEGENDE:

Alle Angaben in Prozent der Gesamtprobenzahl, die in Klammern unter der Größenklasse angegeben ist.

a) Größenklassen: (A), Höhe des Gebüsches
(B), Durchmesser des Gebüsches

Angewandte Skala für Höhe (A) und Durchmesser (B):

k, bis 0.25 m (vor allem Keimlinge)	2, größer 1,0 bis 2,0 m
0, größer 0.25 bis 0,5 m	3, größer 2.0 bis 5,0 m
1, größer 0,5 bis 1,0 m	4, größer 5,0 m

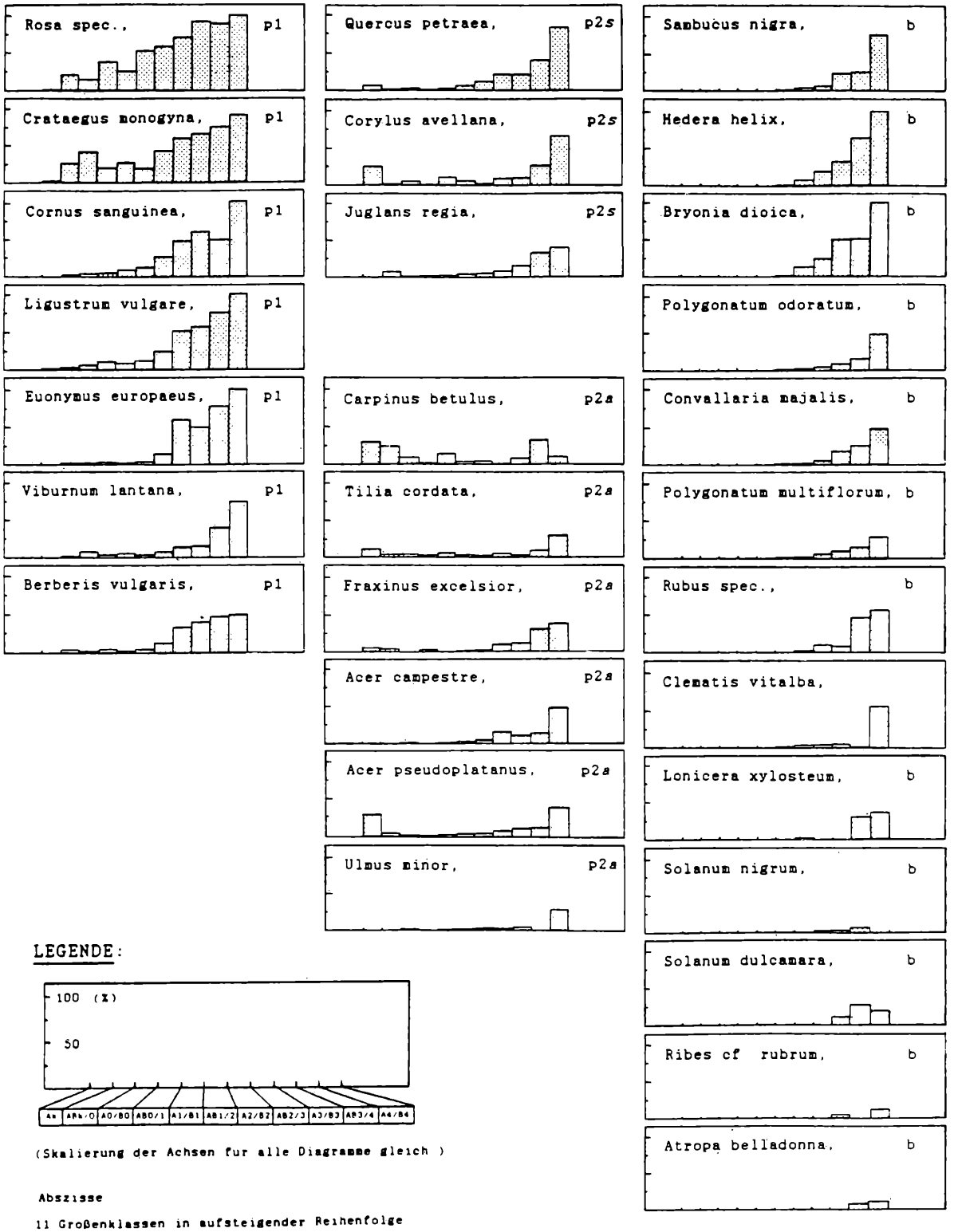
Damit ergibt sich für jedes Gebüsch eine kombinierte Größenangabe, z.B. A3/B2.

b) Gebüschstruktur: ↙ "Pionierphase"
⌓ "Anreicherungsphase"
† "Reifephase"

Abbildung 5

Zunehmende Artenzahl im Laufe der Gebüschentwicklung.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)



LEGENDE:

(Skalierung der Achsen für alle Diagramme gleich)

Abszisse

11 Großenklassen in aufsteigender Reihenfolge

Ordinate:

Gebusche der jeweiligen Großenklasse (in %), die die betreffende Art aufweisen.

"p1" endozoochore Pionierart
"p2s/" synzoochore/anemochore Pionierarten
"b" Arten der Anreicherungsphase

Abbildung 6

Die Häufigkeit der Gebüscharten in den verschiedenen Größenklassen.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

b) Eine Annäherung an den Strukturbezug des Diasporeneintrags der Endozoochoren unter Gebüschen liefert Abb. 7.
Hier ist der Eintrag in 60 Diasporenfallen über 3 Monate im Herbst 1990 dargestellt. Dieser Diasporeneintrag nimmt deutlich mit der Höhe des "Astraumes" über den Fallen zu. Die Höhe dieses "Astraumes" konnte mit Hilfe einer Meßlatte ausgemessen werden. Dabei wurden die weitere strukturelle Gebüschumgebung der Fallen und der Einfluß des lokal vorhandenen Fruchtangebots vorerst vernachlässigt.

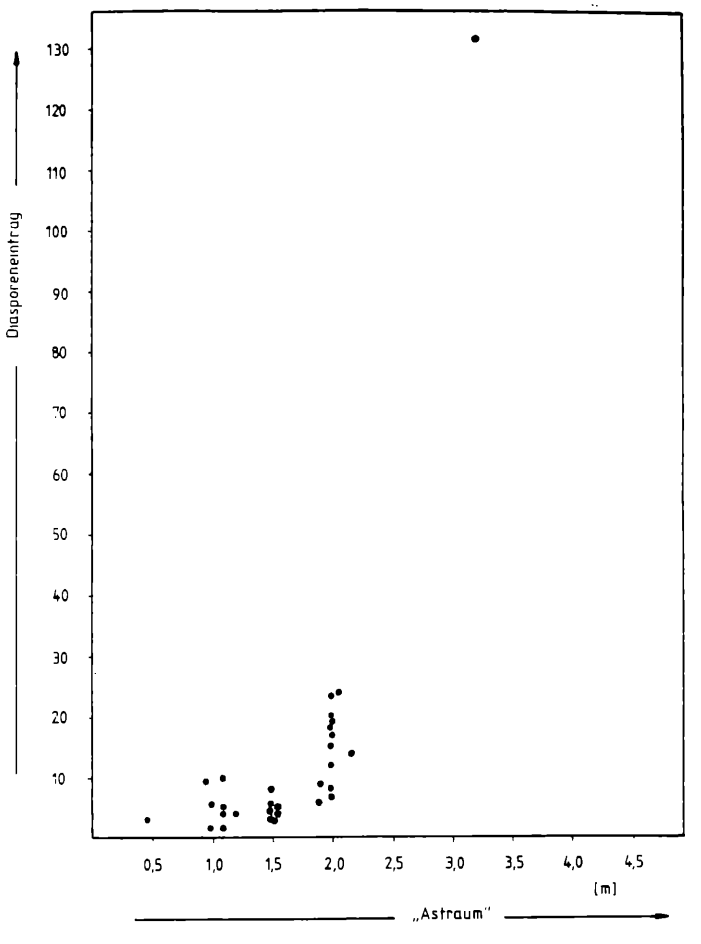


Abbildung 7

Endozoochorer Diasporeneintrag in Abhängigkeit von der Höhe des "Astraumes" über den Diasporenfallen
(60 Fallen, Aug. - Okt. 1990).

5.3 Zusammenfassendes Schema

Die bisherigen Ergebnisse zur Ausbreitungsbiologie der endozoochoren Arten lassen sich in nachfolgender Darstellung zusammenfassen (Abb. 8).

Wie oben gezeigt, steigt der endozoochore Diasporeneintrag mit zunehmender Höhe des "Astraumes" innerhalb der Gebüsche deutlich an. Führt dies nun auch zu höchsten Keimlingsdichten im Zentrum der Gebüsche?

Folgende Einflüsse sind bei der Beantwortung dieser Frage zu berücksichtigen: Die "Kerne" der endozoochoren Gehölze werden sehr stark durch Mäuse angenommen, das heißt sie fallen wegen "seed predation" aus. Bislang ist noch ungeklärt, wie groß der Einfluß dieser Fraßprozesse an verschiedenen Stellen innerhalb der Gebüsche ist. Hinweise aus der Literatur (WEBB & WILLSON 1985, WILLSON & WHELAN 1990) und eigene Geländebeobachtungen erlauben eine erste Annahme, daß die "seed predation" an Stellen hohen Diasporeneintrags überproportional gesteigert ist.

Ebenfalls hemmend auf den Keimungserfolg unter Gebüschen wirken sich ungünstige Lichtverhältnisse und in vielen Fällen eine dichte Bodenbedekkung durch *Hedera helix* aus. Bevorzugter Keimort ist nach Geländebeobachtungen der Saum-Mantel-Bereich der verschiedenen Gehölzgruppen.

6. Zusammenfassung

In diesem Beitrag wurden anhand von Beispielen aus der Literatur die verschiedenen Ausbreitungsstrategien der Gehölze gezeigt. Für die Gruppe der Anemochoren, der Endozoochoren und der Synzoochoren wurde der Diasporentransport erläutert, es wurden Transportweiten genannt und die spezifische räumliche Verteilung der Diasporen nach ihrer Ausbreitung dargestellt. Diese ausbreitungsbiologischen Befunde können argumentativ bei verschiedenen Fragestellungen eingesetzt werden: Beispiele sind die mitteleuropäische Grundfolge, primär waldfreie Standorte in der Urlandschaft sowie vorübergehend waldfreie Standorte innerhalb sonst geschlossener Wälder.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

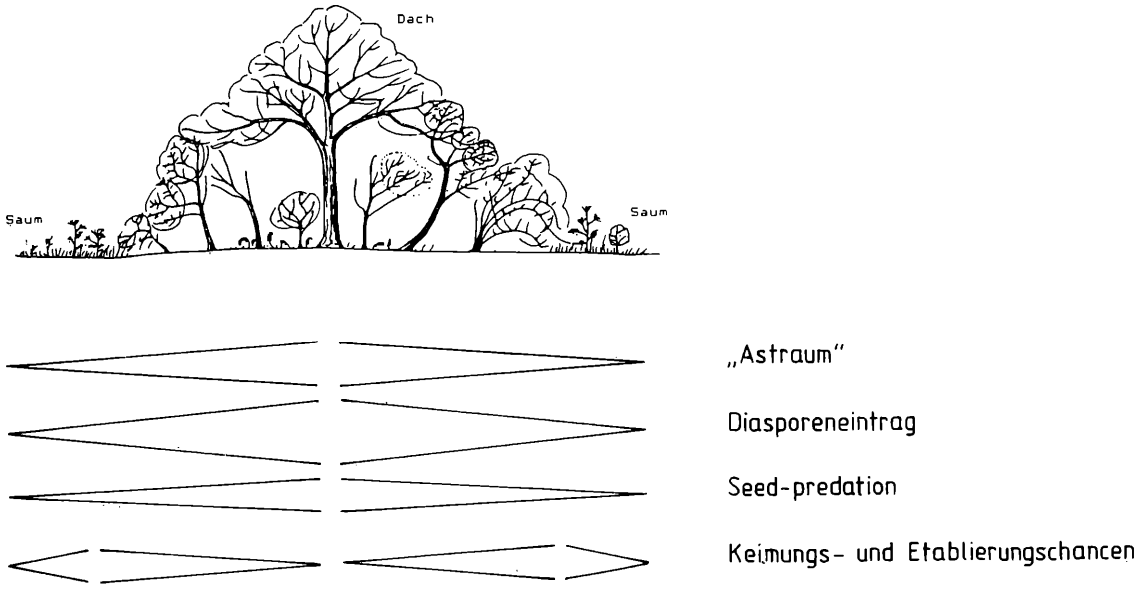


Abbildung 8

Zusammenfassendes Schema der Ansiedelung endozoochorer Gehölze in bestehenden Gebüschgruppen.

Das Eindringen von Gehölzen in Brachflächen kann als Modell für die übrigen Beispiele betrachtet werden.

Unter dieser Zielsetzung wurden im zweiten Teil dieses Beitrags die Ergebnisse einer eigenen Untersuchung an Trespenrasen im Kaiserstuhl vorgestellt. Der Vergleich von Luftbildern ermöglichte eine Darstellung der langfristigen Entwicklung der "Verbuschung": Das Eindringen der Gehölzarten in die Brache läuft vergleichsweise langsam ab; dabei treten Junggehölze vor allem in der näheren Umgebung von älteren Gebüschgruppen auf. Im Laufe der Gebüschentwicklung treten bestimmte strukturelle Phasen auf, die auch floristisch charakterisiert werden können. Hierbei läßt sich das unterschiedliche Verhalten der Gehölzarten schlüssig anhand ihrer Ausbreitungsstrategie erläutern. Untersuchungen mit Hilfe von Diasporenfallen belegen die unterschiedlichen Ausbreitungsmuster am Beispiel der anemochoren und der endozoochoren Arten. Abschließend wurden die verschiedenen Prozesse bei der Neuansiedlung von endozoochoren Arten innerhalb von bereits vorhandenen Gebüschen zusammenfassend dargestellt.

An dieser Stelle möchte ich Frau Prof. Dr. O. WILMANNS danken, die das Thema dieser Arbeit angeregt hat und helfend die weitere Entwicklung begleitete.

Die Nomenklatur der Pflanzennamen richtet sich nach OBERDORFER (1990).

Literatur

ANDERSEN, A.N. (1989):
How important is seed predation torecruitment in stable populations of long-lived perennials? - Oecologia 81: 310-315, Berlin

BARKMAN, J.J. (1979):
The investigation of vegetation texture andstructure. - In: The study of vegetation, (Hrsg. M.J.A. Werger), 125-160, Den Haag

BARNEA, A., YOM-TOV, Y., FRIEDMAN, J. (1990):
Differential germination of two closely related species of Solanum in response to bird ingestion. - Oikos 57: 222-228, Kopenhagen

BOSSEMA, I. (1979):
Jays and oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. - Behaviour 70: 1-117, Leiden

BROWN, J.R. and ARCHER, S. (1990):
Water relations of a perennialgrass and seedling vs adult woody plants in subtropical savanna, Texas. - Oikos 57: 366-374, Kopenhagen

BÜRGER, R. (1983):
Die Trespenrasen (Brometalia) im Kaiserstuhl - Zustandserfassung und Dokumentation, Reaktion auf Mahd und Reaktion auf Beweidung als Grundlage für Naturschutz und Landespflege. - Diss. Fakultät Biologie, Universität Freiburg i. Br., 400 S. + Anhang

CHRISTIANSEN, W. (1954):
Verbreitung - Ausbreitung. - Ber. Dtsch. Bot. Ges. 67: 345-346, Stuttgart

DARLEY-HILL, S. & JOHNSON, W.C. (1981):
Acorn dispersal by the Blue Jay (Cyanocitta cristata). - Oecologia 50: 231-232, Berlin

DEBUSSCHE, M., ESCARRE, J. & LEPART, J.(1982):
Ornithochory and plant succession in mediterranean abanded orchards. - Vegetatio 48: 255-266, Den Haag

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

EGLER, F.E. (1954):
Vegetation Science Concepts I. Initial floristic composition, a factor in old field vegetation development. - Vegetatio 4: 412-417, Den Haag

ELDRIDGE, M.J. (1969):
Observations on food eaten by wood mice (Apodemus sylvaticus) and bank voles (Clethrionomys glareolus) in a hedge. - J. Zoology 158: 208-209, London

ELLENBERG, H. (1986):
Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. - 4.Aufl., 989 S., Stuttgart

FIRBAS, F. (1935):
Über die Wirksamkeit der natürlichen Verbreitungsmittel der Waldbäume. - Natur u. Heimat 6 (3): 65-73, Aussig

FIRBAS, F. (1949/52):
Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. - 2 Bd., 480/256 S., Jena

FISCHER, A. (1989):
Die Pflanzenpopulationen in ihrer Umwelt. - Verhandl. Ges. Ökol. 18: 645-653, Göttingen

HARD, G. (1972):
Wald gegen Driesch. Das Vorrücken des Waldes auf Flächen junger "Sozialbrache". - Ber. Dt. Landeskd. 46: 49-80, Meisenheim

HARPER, J.L. (1977):
The population biology of plants. - 892 S., London

HARRISON, J.S. & WERNER, P.A. (1984):
Colonisation by oak seedlings into a heterogeneous successional habitat. - Can. J. Bot. 62: 559-563, Ottawa

HASEL, K. (1985):
Forstgeschichte. - 258 S., Berlin

HERRERA, C.M. (1984):
Seed dispersal and fitness determinants in wild rose: combined effects of hawthorn, birds, mice, and brownsing ungulats. - Oecologia 63: 386-393, Berlin

HERRERA, C.M. (1985a):
Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. - Oikos 44: 132-141, Kopenhagen

HERRERA, C.M. (1985b):
Habitat-consumer interactions in frugivorous birds. - In: Habitat selection in birds, (Hrsg. M.L. Cody), 341-365, Orlando

HERRERA, C.M. and JORDANO, P. (1981):
Prunus mahaleb and birds: the high-effiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. - Ecol. Monogr. 51: 203-218, Ithaca

HOBBS, R.J. & MOONEY, H.A. (1986):
Community changes following shrub invasion of grassland. - Oecologia 70: 508-513, Berlin

HOPPES, W.G. (1987):
Pre- and post-foraging movements of frugivorous birds in an eastern deciduous forest woodland, USA. - Oikos 49: 281-290, Kopenhagen

JENSEN, T.S. (1985):
Seed-seed predator interactions of European beech, Fagus silvatica and forest rodents, Clethrionomys glareolus and Apodemus flavicollis. - Oikos 44: 149-156, Kopenhagen

JENSEN, T.S. & NIELSEN, O.F. (1986):
Rodents as seed dispersers in a heath-oak wood succession. - Oecologia 70: 214-221, Berlin

JOHNSON, W.C. (1988):
Estimating dispersibility of Acer, Fraxinus and Tilia in fragmented landscapes from patterns of seedling establishment. - Landscape Ecology 1: 175-187, Den Haag

JOHNSON, W.C. & WEBB, T. (1989):
The role of blue jays (Cyanocitta cristata L.) in the postglacial dispersal of fagaceous trees in eastern North America. - Journal of Biogeography 16: 561-571, Oxford

KIENZLE, U. (1984):
Origano-Brachypodietum und Colchico-Brachypodietum, zwei Brachwiesengesellschaften im Schweizer Jura. - Phytocoenologia 12: 455-478, Stuttgart

KOLLMANN, J. (1991):
Gebüschentwicklung in Halbtrockenrasen des Kaiserstuhls. - Natur u. Landschaft 66, Stuttgart, (i. Druck)

KÜPPERS, M. (1984):
Kohlenstoffhaushalt, Wachstum und Wuchsform von Holzgewächsen im Konkurrenzgefüge eines Heckenstandorts. - Beih. 3 (1) Ber. Akad. Natursch. Landschaftspfl., 10-102, Laufen/Salzach

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

LIVINGSTON, R.B. (1972):
Influence of birds, stones and soil on the establishment of pasture juniper, Juniperus communis, and red cedar, J. virginiana in New England pastures. - Ecology 53, 1141-1147, Lancaster

LOHMEYER, W. & BOHN, U. (1973):
Wildsträucher-Sproßkolonien (Polykormone) und ihre Bedeutung für die Vegetationsentwicklung auf brachgefallenem Grünland. - Natur u. Landschaft 48: 75-79, Stuttgart

MATTES, H. (1982):
Die Lebensgemeinschaft von Tannenhäher, Nucifraga caryocatactes (L.), und Arve, Pinus cembra L. - Ber. Eidgen. Anstalt forstl. Versuchswes. 241: 3-74, Birmensdorf

MCDONNELL, M.J. and STILES, E.W. (1983):
The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. - Oecologia 56: 109-116, Berlin

MICHELS, C. (1985):
Die Schafweiden des westlichen Heubergs und seiner Randgebiete. - Dipl.arb. Fakultät Biologie, Universität Freiburg i. Br., 110 S. + Anhang

MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1977):
Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. - Veröff. Geobot. Inst. ETH 61, 226 S., 2. Aufl., Zürich

NILSSON, S.G. (1985):
Ecological and evolutionary interactions between reproduction of beech Fagus silvatica and seed eating animals. - Oikos 44: 157-164, Kopenhagen

OBERDORFER, E. (1990):
Pflanzensoziologische Exkursionsflora. - 6. Aufl., 1050 S., Stuttgart

PIJL, L.v.d. (1982):
Principles of dispersal in higher plants. - 3. Aufl., 214 S., Berlin

PROCTOR, V.W. (1968):
Long-distance dispersal of seeds by retention in digestive tract of birds. - Science 160: 321-322, Philadelphia

REICHHOFF, L. und BÖHNERT, W. (1978):
Zur Pflegeproblematik von Festuco-Brometea-, Sedo-Scleranthetea- und Corynephoretea-Gesellschaften in Naturschutzgebieten im Süden der DDR. - Arch. Naturschutz Landschaftsforsch. 18, 81-102, Berlin

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

SCHUPP, E.W. (1988):
Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. - Oikos 51: 71-78, Kopenhagen

SCHWABE, A., KRATOCHWIL, A. und BAMMERT, J. (1989):
Sukzessionsprozesse im aufgelassenen Weidfeld-Gebiet des "Bannwald Flüh" (Südschwarzwald) 1976-1988. - Mit einer vergleichenden Betrachtung statistischer Auswertungsmethoden. - Tuexenia 9: 351-370, Göttingen

SCHWABE-BRAUN, A. und WILMANNS, O. (1982):
Waldrandstrukturen - Vorbilder für die Gestaltung von Hekken und Kleinstgehölzen. - Ber. Akad. Natursch. Landschaftspfl. 5/82, 50-60, Laufen/ Salzach

SEITZ, B.-J. (1982):
Untersuchungen zur Koinzidenz von Vogelgemeinschaften und Vegetationskomplexen im Kaiserstühler Rebgelände. - Tuexenia 2: 233-255, Göttingen

SMITH, A.J. (1975):
Invasion and ecesis of bird-disseminated woody plants in a temperate forest sere. - Ecology 56: 19-34, Lancaster

SNOW, B. (1988):
Birds and Berries. - 268 S., Calton

SORENSEN, A.E. (1981):
Interactions between birds and fruits in a temperate woodland. - Oecologia 50, 242-249, Berlin

THOMPSON, J.N. and WILLSON, M.F. (1978):
Disturbance and the dispersal of fleshy fruits. - Science 200: 1161-1163, Philadelphia

TURCEK, F.J. (1968):
Die Verbreitung der Vogelkirsche in den Wäldern durch Vögel. - Waldhygiene 7: 129-132, Würzburg

TÜXEN, R. (1952):
Hecken und Gebüsche. - Mitt. d. Geogr. Ges. Hamburg 50: 85-117, Hamburg

WEBB, S.L. and WILLSON, M.F. (1985):
Spatial heterogeneity in postdispersal predation on Prunus and Uvularia seeds. - Oecologia 67: 150-153, Berlin

WENDLING, W. (1965):
Die Begriffe "Sozialbrache" und "Flurwüstung" in Ethymologie und Literatur. - Ber. z. dt. Landeskunde 35: 264-310, Meisenheim

WILLSON, M.F. and WHELAN, J. (1990):
Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season, and species. - Oikos 57: 191-198, Kopenhagen

WILMANNS, O. (1987):
Zur Verbindung von Pflanzensoziologie und Zoologie in der Biozönologie. - Tuexenia 7: 3-12, Göttingen

WILMANNS, O. (1989a):
Ökologische Pflanzensoziologie. - 4. Aufl., 382 S., Heidelberg

WILMANNS, O. (1989b):
Zur Entwicklung von Trespenrasen im letzten halben Jahrhundert: Einblick - Ausblick - Rückblick, das Beispiel des Kaiserstuhls. - Düsseldorfer Geobot. Kolloq. 6, 3-17, Düsseldorf

WILMANNS, O., WIMMENAUER, W., FUCHS, G., RASBACH, H. und K. (1989):
Der Kaiserstuhl: Gesteine und Pflanzenwelt. - 3. Aufl., 244 S., Stuttgart

WOLF, G. (1980):
Zur Gehölzansiedlung und -ausbreitung auf Brachflächen. - Natur u. Landschaft 55: 375-380, Stuttgart

YARRANTON, G.A., MORRISON, R.G. (1974):
Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. - J. Ecol. 62: 417-428, Oxford

Anschrift des Verfassers:

Johannes Kollmann
Universität Freiburg
Institut für Biologie II,
- Abteilung Geobotanik -
Schänzlestr. 1
D-7800 Freiburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge (LSB)

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: 2_1992

Autor(en)/Author(s): Kollmann Johannes

Artikel/Article: Das Eindringen von Gehölzen in Brachflächen - Grundlagen und eine Fallstudie in Trespenrasen des Kaiserstuhls 58-70