Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Band 22, 1993

Vegetationsentwicklung und Dynamik der Diasporenbank und des Diasporenfalls einer Ackerbrache unter den Bedingungen des Mitteldeutschen Trockengebietes

Sabine Tischew und Alrun Schmiedeknecht

Synopsis
We investigated the succession in old field plant communities under the dry climatic conditions of the "Mitteldeutsches Trockengebiet" (part of central Germany).The succession was monitored for 6 years on fertilized and unfertilized plots. Species number of therophyts decreased, species number of hemikryptophyts, geophyts and phanerophyts slightly increased.
The cover of the different life forms shows great dynamics. There are some competitive therophyts reaching high levels of frequency and cover in the later succession. The dominant species of unfertilized plots show stronger dynamics than those of the fertilized ones.
The population rhythms of some perennial species destinctly influence the progress of succession (*Artemisia vulgaris*). After 6 years of sucession there are 5 woody species to be found, which untill now nearly don't participate in cover.
Seed rain and seed bank on fertilized and unfertilized plots of the abandoned field were investigated for 5 years. Relationships between the present vegetation, seed rain and seed bank are discussed. In the first year of succession seed rain on the fertilized plots amounted to about 750000 diaspores/m^2 (unfertilized about 420000 diaspores/m^2). The seed bank of both plots increased rapidly. Species number in the seed bank increased by ruderal and grassland species, while diaspores of the annual agrestal weeds are continually present. The seed rain decreased in the course of succession to a level of 23000-125000 diaspores/m^2. By investigating the seed rain and seed bank the establishment of new species can be traced to the source of diaspores. At the beginning of succession and since the breakdown of the early dominant *Artemisia vulgaris*-population (in the 5th year) new species established mainly from the seed bank. From the 2nd - 4th year of succession new species established predominantly due to seed entry. Diaspores invading from the surroundings have three possibilities: 1. immediate establishment of the species (*Lactuca serriola, Carduus acanthoides*), 2. the diaspores enter into the seed bank and later establish (*Veronica arvensis*) or 3. the diaspores or seedlings don't survive, because there are no "safe sites" for establishment and they don't form a sufficient seed bank (*Betula pendula*). The input of phanerophyt diaspores is very small, because of the isolated situation in the "intensive agricultural landscape". This is certainly one reason for the sparse development of the phanerophyts.

Sukzession, Ackerbrache, Lebensformenspektum, Dominanzarten, Diasporenfall, Diasporeneintrag, Diasporenbank, Etablierung

1. Einleitung

Auf fruchtbaren Ackerstandorten ist es weitaus wahrscheinlicher, daß Rest- und Splitterflächen dauerhaft aus einer intensiven agrarischen Nutzung herausgenommen werden, als daß gesamte Schläge in Dauerbrachen überführt werden. Durch die Umstrukturierung der Landwirtschaft in den Neuen Bundesländern besteht jetzt die Chance, Randbereiche gezielt in die naturnähere Gestaltung der Agrarlandschaften einzubeziehen. Der Grundgedanke des Versuchsansatzes besteht darin, Richtung und Geschwindigkeit des Sukzessionsverlaufes zu analysieren und das Regenerationsvermögen zu bewerten.
Mit der Einrichtung unserer Dauerflächen wurde erstmalig für das Mitteldeutsche Trockengebiet diesem Gedanken nachgegangen.
Ein besonderes Merkmal des östlichen Harzvorlandes ist die weitgehende Ausgeräumtheit und Strukturarmut der Landschaft. Unsere Versuchsfläche, die ausschließlich von landwirtschaftlichen Nutzflächen umgeben ist, stellt einen repräsentativen Standort für diesen intensiv agrarisch genutzten Landschaftsbereich dar. Die nächsten Standorte naturnaher Vegetation befinden sich erst in 8 km Entfernung.
Auch die Nährstoffbelastung durch die benachbarten Industriestandorte spielt im Mitteldeutschen Trockengebiet eine nicht zu unterschätzende Rolle. KÖRSCHENS (1990) stellte einen Nährstoffeintrag durch die Luft von rund 50 kg Stickstoff pro Hektar und Jahr fest. Da auch geringe Klimadifferenzen, insbesondere beim Nieder-

schlag und der Lufttemperatur Einfluß auf den Sukzessionsverlauf haben, ist es zudem nur bedingt möglich, von Untersuchungen in anderen Landschaftsräumen auf unser Gebiet zu schließen. Neben dem Klima spielen auch unterschiedliche Boden- und Grundwasserverhältnisse eine entscheidende Rolle.

Mit unserem Dauerflächenversuch soll die Vegetationsentwicklung auf gedüngten und ungedüngten Acker- und Grünlandbrachen verglichen werden. Die Düngungsvarianten wurden gewählt, um den Nährstoffeintrag aus benachbarten landwirtschaftlich genutzten Flächen zu simulieren, da diesem bei kleineren Randflächen eine große Bedeutung zukommmt. Durch Interpretation der Entwicklung der Artenzahlen, der Verschiebung des Lebensformenspektrums und der Dynamik der Dominanzarten soll der Sukzessionsverlauf unter den spezifischen Bedingungen unseres Gebietes charakterisiert werden. Die starke Aufgliederung in einzelne Rasterflächen gestattet zudem eine genaue Analyse kleinräumiger Veränderungen der Vegetation.
Untersuchungen zur Dynamik der Diasporenbank und des Diasporenfalls können maßgeblich zum Verständnis von Sukzessionsabläufen beitragen. Das belegen eine Reihe von Arbeiten zu diesem Thema (u.a. WILLIAMS 1985, FISCHER 1987, LECK & SIMPSON 1987, HOULE & PHILLIPS 1988, POSCHLOD 1991). Meist wurde jedoch aus Zeitgründen aus dem räumlichen Nebeneinander verschieden alter Sukzessionsstadien auf das zeitliche Nacheinander dieser geschlossen.
Mit Anlage unseres Sukzessionsversuches wurden deshalb längerfristige Untersuchungen zum Diasporenfall und zur Diasporenbank eingeplant. Die Versuche auf den gedüngten und ungedüngten Varianten der Grünland- und der Ackerbrache liefen 5 Jahre und werden in eingeschränktem Umfang (Diasporenbankuntersuchungen) fortgeführt.

2. Klima und Boden

Das Mitteldeutsche Trockengebiet befindet sich im Regenschatten östlich des Harzes. Daraus resultieren die geringen Jahresniederschläge (deutlich unter 500 mm). Die Hauptmenge der Niederschläge fällt in den Sommermonaten (Mai bis August), in denen auch die höchsten Temperaturmonatsmittel erreicht werden. Der Bodentyp ist eine degradierte Schwarzerde aus Sandlöß. Der Standort ist nicht grundwasserbeeinflußt.

3. Versuchsanlage

Die Versuchsfläche befindet sich nordöstlich von Halle bei Zöberitz. Die Gesamtfläche der Versuchsanlage umfaßt 1600 m^2. Sie ist in 2 Blöcke unterteilt: Acker- und Grünlandbrache. Bei der Darstellung der Ergebnisse beschränken wir uns auf die Ackerbrache.
Auf der Hälfte der Fläche erfolgt jährlich eine mineralische Volldüngung (vgl. KLOTZ & SCHMIEDEKNECHT 1992). Dadurch ergeben sich zwei Varianten: Acker gedüngt (AD) und Acker ungedüngt (AU). Jede dieser Varianten ist in 100 Teilflächen von 2m x 2m unterteilt.
Bis zum Versuchsbeginn wurden die Ackerflächen im jährlichen Wechsel mit verschiedenen Kulturpflanzen bestellt. Im Frühjahr 1987 wurde umgebrochen, so daß Schwarzbrache den Ausgangspunkt bildete.

4. Methodik

Die Aufnahme des Deckungsgradwertes der Krautschicht und der einzelnen Arten aller 100 Teilflächen pro Variante erfolgte einmal im Jahr Ende Juli mit Hilfe der BRAUN-BLANQUET-Skala (BRAUN-BLANQUET 1928). Für die ersten drei Sukzessionsjahre stellte S. KLOTZ die Vegetationsdaten zur Auswertung zur Verfügung. Berechnungen wurden mit den Mittelwerten der BRAUN-BLANQUET-Skala durchgeführt. Die Nomenklatur der Gefäßpflanzen richtet sich nach ROTHMALER (1976).
Der Diasporenfall wurde mittels Trichterfallen (Durchmesser 10,5 cm), von denen jeweils acht pro Variante ebenerdig eingesetzt wurden, bestimmt. Die Leerung erfolgte monatlich während des gesamten Jahres, da uns auffiel, daß ein hoher Anteil des jährlichen Diasporenfalls einiger Arten in den Monaten Dezember bis März erfolgte. Gesicherte Ergebnisse zur Keimfähigkeit von Diasporen sind nur mit sehr aufwendigen Methoden erreichbar, deshalb konnten für die Fülle des Diasporenmaterials keine Keimtests durchgeführt werden.
Die Diasporenbank wurde mit Hilfe der Auflaufmethode unter Freilandbedingungen bestimmt. Da für die Untersuchungen über mehrere Jahre Probenentnahmen vorgesehen waren und dabei die Sukzession möglichst wenig gestört werden sollte, sind viele kleine Probenmengen aus 0-10 cm Tiefe entnommen wurden. Mit 72 Einstichen pro Variante wurde auch der Heterogenität der Diasporenbank entsprochen (vgl. THOMPSON 1986, FISCHER 1987, ROBERTS 1981). Es wurden jeweils die Einstiche zu einer Sammelprobe vereinigt, die um eine Diasporenfalle gezogen wurden. Der Zeitpunkt für die Probenentnahmen lag jeweils Anfang April. Die Proben wurden ein Jahr kultiviert, so daß sich die Bestimmung der Diasporenbank in diesem Versuch auf die gene-

rativen Ausbreitungseinheiten der dauerhaften und den Typ II der vorübergehenden Diasporenbank, die im jeweiligen Versuchsjahr keimfähig im Boden vorhanden waren, bezieht (vgl. GRIME & al.1988). Mit der parallelen Erfassung und Auswertung der Daten zum Diasporenfall und zur Diasporenbank im jeweiligen Versuchsjahr (April bis März) können Aussagen zur Etablierung neuer Arten und deren Herkunft (Diasporenbank oder Eintrag) getroffen werden und es kann der Einfluß des Diasporenfalls auf die Diasporenbank des Folgejahres abgeschätzt werden. Daher war es für die Bearbeiterin wesentlich, zu ermitteln wieviele Diasporen der einzelnen Arten im jeweiligen Versuchsjahr keimfähig im Boden vorhanden waren. Diese methodische Vorgehensweise ermöglicht die Erfassung uns vorrangig interessierender jährlicher Veränderungen des Diasporenfalls und der Diasporenbank, die zur Charakterisierung des Sukzessionsverlaufes beitragen sollen. Aus diesen Gründen erscheint uns zur Lösung dieser Fragestellungen eine Kultivierungszeit von einem Jahr sinnvoll, zumal Diasporen mit langfristiger Keimruhe (*Thlaspi arvense, Chenopodium album, Anagallis arvense*) auch mit den Proben der Folgejahre erfaßt werden. Sowohl GRAHAM & HUTCHINGS (1988) als auch THOMPSON (1986) und HOULE & PHILLIPS (1988) wählten für gleichartige Fragestellungen einen ähnlich langen oder kürzeren Kultivierungszeitraum.
Die Diasporenfallen befinden sich in den zentralen, am wenigsten durch Randstörungen beeinflußten Teilflächen. In direkter Nähe der Diasporenfallen wurden jährlich die Proben für die Bestimmung der Diasporenbank entnommen. Zu Vergleichen mit der aktuellen Flora wurden deshalb vorwiegend die Daten dieser zentralen Teilflächen herangezogen, daher weisen die Werte zur Artenzahl und zum Deckungsgrad der einzelnen Arten Unterschiede zu den Auswertungen der Gesamtfläche auf.

5. Ergebnisse und Diskussion

5.1 Vegetationsentwicklung

5.1.1 Entwicklung der Gesamtartenzahl

Im Verlauf der sechsjährigen Sukzession wurden 133 Gefäßpflanzenarten auf der Gesamtfläche registriert. Die Entwicklung der Artenzahl auf den Gesamtflächen der beiden Ackerbrachevarianten ist in Abb. 1 dargestellt.

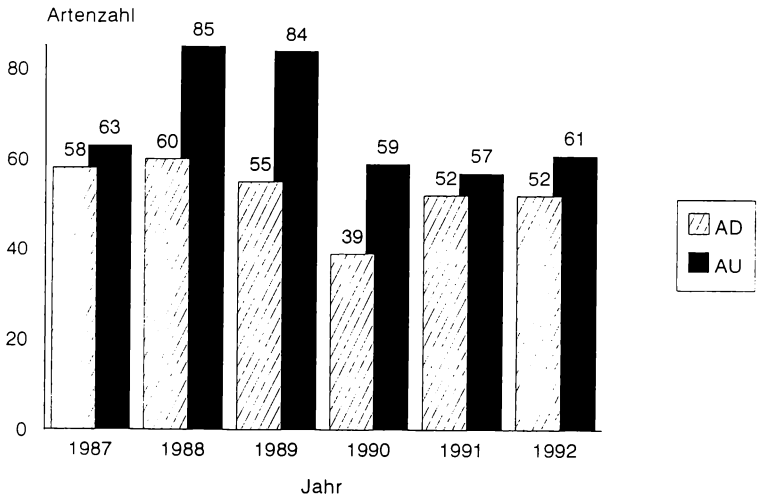

Abb. 1: Entwicklung der Gesamtartenzahl der gedüngten und der ungedüngten Ackerbrache.

Ackerbrache gedüngt: Nachdem in den ersten 2 Jahren nur geringe Schwankungen der Artenzahlen zu beobachten waren, kommt es im 4. Sukzessionsjahr zu einem deutlichen Artenrückgang, der sich schon in der 3. Vegetationsperiode ankündigte. Die Dominanz von 2 konkurrenzstarken Arten - *Artemisia vulgaris, Carduus acanthoides* - 1990 könnte die Ursache dafür sein. Mit zurückgehendem Deckungsgradanteil dieser zwei Dominanzarten kommt es 1991 und 1992 wieder zu einem Anstieg der Artenzahl.

Ackerbrache ungedüngt: Vom 1. zum 2. Sukzessionsjahr steigt die Artenzahl viel stärker als auf der gedüngten Variante an (Abb.1), die Gründe dafür liegen wohl in den niedrigeren Deckungsgradwerten der Dominanzarten.

Das Gleichbleiben der Artenzahlen von der zweiten zur dritten Vegetationsperiode ist mit einer Verschiebung im Lebensformenspektrum verbunden: Die Therophyten wurden durch Hemikryptophyten abgelöst. Bemerkenswert ist der starke Rückgang der Artenzahl von 1989 zu 1990. Die verstärkte Einwanderung der Gräser aus dem angrenzenden Grünland kommt als mögliche Ursache in Frage. Ihr Deckungsgrad stieg von 17% 1989 auf 34% 1990.

5.1.2 Deckungsgrad der Dominanzarten

Es wurde für jede Art der Mittelwert der Deckungsgrade aller 100 Teilflächen pro Variante und Jahr berechnet, d.h. der Deckungsgradanteil der Art an der Gesamtdeckung. Dabei entstanden z.T. sehr kleine Mittelwerte. Um keine größere Genauigkeit vorzutäuschen als sie der verwendeten Methode entspricht, wurden alle Werte < 0,005 in den Sukzessionstabellen durch + ersetzt und die anderen Werte auf 2 Dezimalstellen gerundet. Arten, die einen mittleren Deckungsgrad von mindestens 10% erreichten, wurden als Dominanzarten bezeichnet (BRÜBACH 1990). Diese Auswahlmethode erwies sich als günstig, da die Entwicklung der entsprechenden Art den Ausschlag gibt, sie als Dominanzart zu bezeichnen und der Deckungsgrad aller anderen Arten unberücksichtigt bleibt.

Ackerbrache gedüngt: 1987 dominieren 5 Therophyten (Tab. 1), ihr Deckungsgrad liegt in den Folgejahren unter 10%. Bis 1991 treten verstärkt Ausdauernde als Dominanzarten auf. Im 6. Jahr sind erneut zwei Therophyten und ein Geophyt dominierend. Die durch Düngung geförderte *Matricaria maritima* erreicht schon seit der 2. Vegetationsperiode Deckungsgradwerte über 10 Prozent. *Apera spica-venti* profitiert als lückenbesiedelnde Art vom Zusammenbruch der *Artemisia*-Population.

Tab. 1: Deckungsgrad der Dominanzarten Acker gedüngt (AD).

Leb.	Artname	1987	1988	1989	1990	1991	1992
TA	Chenopodium album	19,40	6,87	+	-	+	0,10
TA	Galinsoga parviflora	15,96	4,70	+	-	-	-
TA	Polygonum persicaria	21,88	+	-	-	-	+
TA	Solanum nigrum	40,18	-	+	-	-	-
S	Thlaspi arvense	13,13	0,89	-	-	+	+
S	Lactuca serriola	+	15,11	4,40	2,98	0,04	3,10
H	Artemisia vulgaris	0,10	30,95	54,25	52,46	45,56	6,67
Z	Carduus acanthoides	+	2,88	5,56	12,96	12,27	5,55
S	Matricaria maritima	0,14	25,18	13,91	7,84	11,98	15,55
G	Elytrigia repens	0,18	6,83	12,96	5,66	3,30	16,12
TH	Apera spica-venti	-	+	0,78	2,01	5,30	19,10

TA = Sommerannuelle; TH = Winterannuelle; Z = Zweijährige; S = Herbst- und Frühjahrskeimer; H = Hemikryptophyt; G = Geophyt

REUTER (1992) untersuchte populationsökologische Parameter an *Artemisia vulgaris* auf unserem Versuchsfeld Zöberitz. Er stellte fest: Im ersten Jahr kam es zur Entwicklung einer sehr kräftigen ersten Kohorte von *Artemisia vulgaris*, die gleich zur Blüte und Fruchtreife kam. Im zweiten Jahr entwickelte sich eine zweite Kohorte, bis 1991 konnte keine weitere Kohorte mehr auflaufen. 1991 zeigte die erste Kohorte von *Artemisia vulgaris* deutliche Senilitätserscheinungen - Sproßhöhe und Sproßzahl nahmen ab. Wahrscheinlich ist die Konkurrenz der erstarkten 2. Kohorte Auslöser dieser Entwicklung. 1991 brach die erste Kohorte völlig zusammen, im folgenden Jahr (1992) kam es jedoch auch zum Absterben der zweiten Kohorte.

Ackerbrache ungedüngt: Es erreichen deutlich mehr Arten einen Deckungsgrad über 10 Prozent als auf der gedüngten Variante (Tab. 2). Außerdem fällt der schnelle Wechsel der Dominanzarten auf. In der ersten Vegetationsperiode sind auch hier Therophyten dominierend. Im 2. Jahr ist deren Anteil an der Bestandsbildung völlig verloren gegangen. Statt dessen dominieren ausdauernde Arten: *Artemisia vulgaris, Daucus carota, Elytrigia repens.* Im 4. Sukzessionsjahr kommt es zum starken Absinken der Artenzahlen und einem erhöhten Therophytenanteil. Im Herbst bzw. Frühjahr keimende Therophyten (wie *Trifolium dubium* et *campestre, Vicia tetrasperma, Apera spica-venti*) hatten durch den sehr milden Winter besonders günstige Startbedingungen. Zusätzlich profitierten sie vom Rückgang des Deckungsgrades von *Artemisia vulgaris.* Die Dominanz der Therophyten ist nur von kurzer Dauer. Im 6. Sukzessionsjahr sind größtenteils Ausdauernde dominierend, es kann von einem grasreichen Ruderalstadium gesprochen werden.

Tab. 2: Deckungsgrad der Dominanzarten Acker ungedüngt (AU).

Leb.	Artname	1987	1988	1989	1990	1991	1992
S	Thlaspi arvense	30,60	0,40	-	-	+	-
TA	Fallopia convolvulus	13,70	+	+	-	+	0,10
TA	Chenopodium album	11,55	0,31	-	-	+	+
S	Matricaria maritima	0,15	12,76	7,02	7,43	6,76	2,36
Z	Daucus carota	0,01	13,09	17,08	0,31	0,01	0,01
H	Artemisia vulgaris	0,47	26,70	29,63	13,66	17,79	13,11
G	Elytrigia repens	0,22	6,37	10,04	10,31	5,90	20,59
S	Trifolium dubium et campestre	+	0,86	5,64	32,29	7,66	0,51
S	Vicia tetrasperma	+	0,03	2,02	29,93	11,28	0,61
TH	Bromus hordeaceus	-	0,15	1,23	3,54	10,07	3,81
TH	Apera spica-venti	-	+	0,18	9,91	10,86	25,69
H	Poa pratensis	-	0,03	0,63	0,82	0,91	15,49

TA = Sommerannuelle; TH = Winterannuelle; Z = Zweijährige; S = Herbst- und Frühjahrskeimer; H = Hemikryptophyt; G = Geophyt

5.1.3 Verschiebung im Anteil der Lebensformen

Um Veränderungen der Vegetation im Verlauf einer Sukzession zu charakterisieren, erweist es sich als günstig, Verschiebungen im Anteil der Lebensformen zu untersuchen. Wir wählten eine Unterteilung in Winter- und Sommerannuelle, kurzlebige Arten, die sowohl im Frühjahr als auch im Herbst keimen können, Zweijährige und Ausdauernde. Dabei stützten wir uns auf Angaben von FRANK/KLOTZ (1988), ROTHMALER (1976) und eigene Beobachtungen.

Ackerbrache gedüngt: Nachdem der Therophytenanteil in den ersten 3 Jahren stetig gesunken ist, kommt es in den letzten drei Jahren zu einem erneuten deutlichen Anstieg (Abb. 2). Dabei zeigt es sich, daß nicht allgemein Therophyten, sondern besonders Herbstkeimer (wie *Apera spica-venti*) bzw. Arten, die sowohl im Frühjahr als auch im Herbst keimen können (wie *Matricaria maritima*), zur Dominanz gelangen. Diese Arten reagieren aufgrund ihres speziellen Keimverhalten, recht schnell und erfolgreich auf den Zusammenbruch der *Artemisia*-Population.

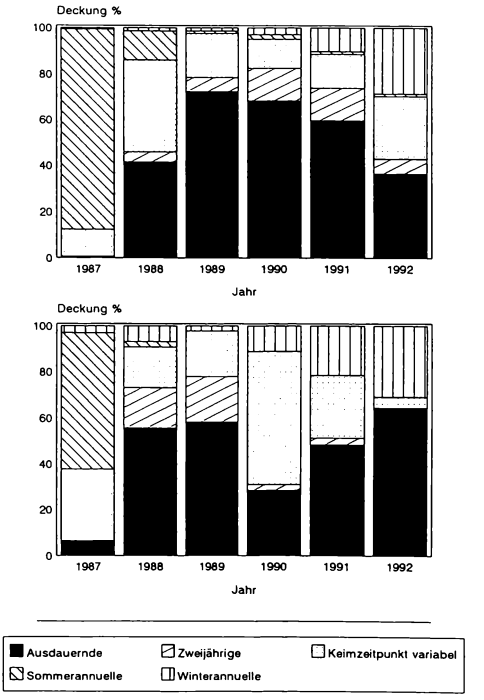

Abb. 2: Verschiebung im Anteil der Lebensformen bezüglich der Gesamtdeckung auf der gedüngten (obere Abb.) und der ungedüngten Ackerbrache (untere Abb.).

Ackerbrache ungedüngt: Der Anteil der Sommerannuellen, die im ersten Sukzessionsjahr wahrscheinlich aufgrund des Sukzessionsstartes im Frühjahr dominieren, ist bereits in der 2. Vegetationsperiode völlig unbedeutend. Statt dessen kommt es zur Dominanz ausdauernder Arten. Im 4. Sukzessionsjahr (1990) erreichen auch auf den ungedüngten Flächen kurzlebige Herbstkeimer und Pflanzen mit variablem Keimzeitpunkt die höchsten Deckungsgradanteile. Im weiteren Verlauf der Sukzession sind es erneut die ausdauernden Arten wie *Elytrigia repens* und *Artemisia vulgaris* die das Lebensformenspektrum bestimmen. Daneben erreicht aber auch die winterannuelle *Apera spica-venti* sehr hohe Deckungsgradwerte.
Insgesamt ist festzustellen, daß die zu erwartende vollständige Ablösung der einjährigen Arten durch Ausdauernde nicht erfolgt. Statt dessen erweisen sich besonders Winterannuelle und kurzlebige fakultative Frühjahrs- bzw. Herbstkeimer als konkurrenzstark.

5.1.4 Verhalten ausgewählter Arten

Artemisia vulgaris und *Carduus acanthoides*
Im ersten Sukzessionsjahr haben beide Arten eine etwa gleich große Frequenz und ähnlich geringe Deckungsgradwerte auf den gedüngten Ackerflächen (Abb. 3). In den Folgejahren kommt es zu einer fleckenartigen Verteilung der beiden Arten, die über mehrere Jahre (hier nur für zwei dargestellt) erhalten bleibt. Es kann von einer räumlichen Einnischung zweier konkurrenzstarker Arten gesprochen werden.

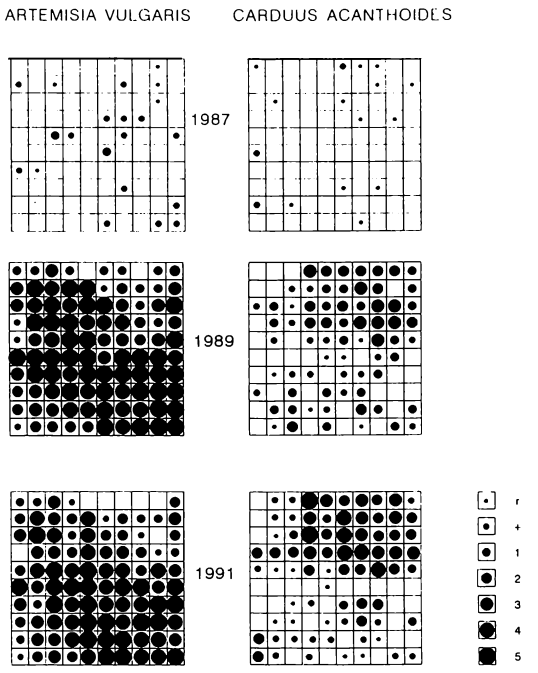

Abb. 3: Deckungsgradwerte von *Artemisia vulgaris* und *Carduus acanthoides* auf den Teilflächen der gedüngten Ackerbrache in ausgewählten Jahren.

Vicia tetrasperma
Auffällig sind die hohe Frequenz der Art und besonders 1990 die hohen Deckungsgradwerte in der ungedüngten Variante (Abb. 4). Auf den gedüngten Flächen kommt die Art nur vereinzelt vor, was auf Randeffekte schließen läßt. *Vicia tetrasperma* ist ein Beispiel für Arten, die sehr deutlich auf die erhöhte Konkurrenz durch andere Arten und die erhöhten Nährstoffwerte auf den Düngungsflächen reagieren.

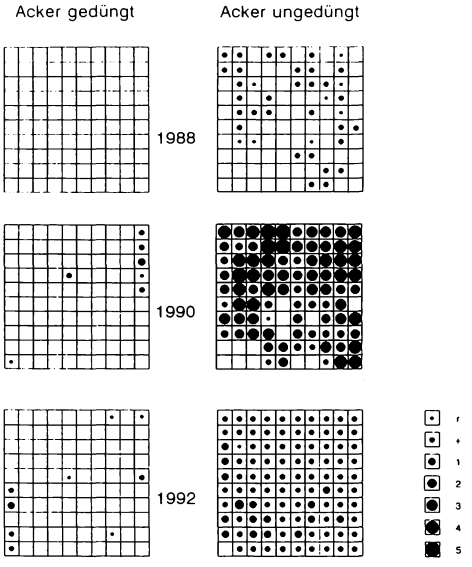

Abb. 4: Deckungsgradwerte von *Vicia tetrasperma* auf den Teilflächen der gedüngten und der ungedüngten Variante in ausgewählten Jahren.

5.2. Dynamik des Diasporenfalls und der Diasporenbank

5.2.1 Diasporenfall

Im ersten Brachejahr kam es durch die massive Entwicklung der einjährigen Ackerunkräuter zu einer umfangreichen Diasporenproduktion (vgl. Abb. 5).

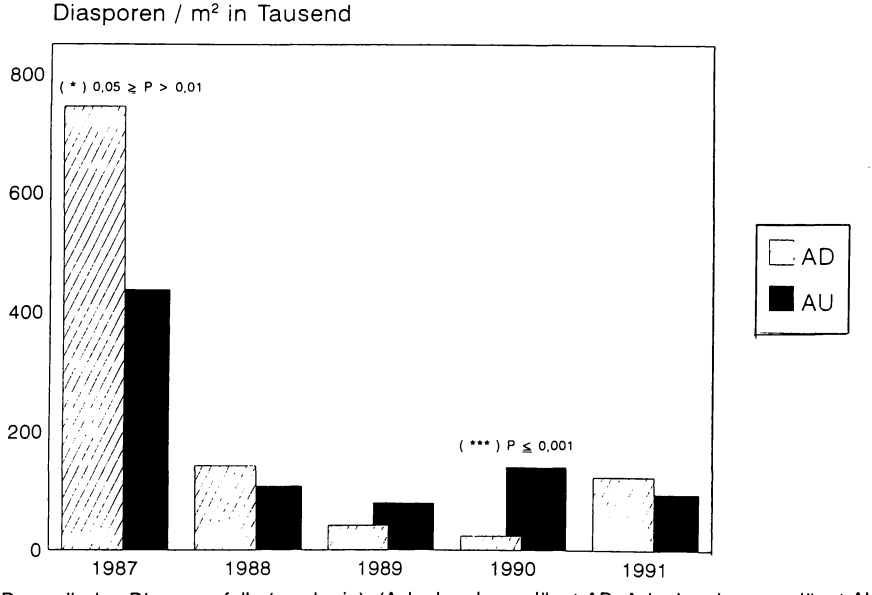

Abb. 5: Dynamik des Diasporenfalls (seed rain), (Ackerbrache gedüngt AD, Ackerbrache ungedüngt AU).

Auf der gedüngten Variante stellen dabei nur 5 Arten *(Chenopodium album, Galinsoga parviflora, Thlaspi arvense, Sonchus oleraceus* und *Polygonum persicaria)* einen Anteil von über 90%, sie sind jedoch bereits im folgendem Jahr kaum mehr in der aktuellen Flora vertreten. 34 weitere Arten mit geringen Anteilen bestimmen zum Teil jedoch den weiteren Sukzessionsverlauf (*Lactuca serriola, Carduus acanthoides*).

Mit der schrittweisen Zurückdrängung der einjährigen Ackerunkräuter nimmt auch der Diasporenfall ab, ein zunehmender Anteil der Arten (1988: 16%, 1989: 24%, 1990: 36%, 1991: 54%) ist in den Folgejahren nicht mehr im Diasporenfall vertreten. Phänologische Untersuchungen durch KLOTZ (unveröff.) zeigten, daß einige dieser Arten nur vegetativ überdauern, andere sterben durch den hohen Konkurrenzdruck der dominanten Arten vor der Samenreife ab.
Für die statistische Absicherung der Mittelwertsunterschiede wurde der verteilungsunabhängige Mann-Whitney U-Test verwendet. Bei Vorhandensein von signifikanten Unterschieden sind die Signifikanzniveaus in den Abbildungen angegeben.

5.2.2 Diasporenbank

Durch die hohe Diasporenproduktion im 1. Jahr verzehnfachte sich die Diasporenbank sowohl auf der gedüngten als auch auf der ungedüngten Variante (vgl. Abb. 6). Infolge der Langlebigkeit der Diasporen vieler einjähriger Arten ist eine deutliche Abnahme der keimfähigen Diasporen im Boden auf der gedüngten Variante erst im 5. Jahr zu erkennen. Auf der ungedüngten Variante kommt es dagegen 1991 durch das 1990 erfolgte Einwandern der einjährigen Grünlandarten *Trifolium dubium* und *T. campestre*, verbunden mit einer hohen Diasporenproduktion, nochmal zu einem Anstieg der Zahl keimfähiger Diasporen im Boden (vgl. Tab. 4).

Zur statistischen Auswertung wurden neben dem Mann-Whitney U-Test zur Absicherung der Mittelwerte auch Variationskoeffizienten (Standardabweichung/Mittelwert) berechnet, um die Streuung der Einzelwerte zu beurteilen. Nach anfänglich hohen Werten um 1 (1987) sind für beide Varianten ab 1988 relativ niedrige Variationskoeffizienten um 0,4 berechnet wurden. Das ist wahrscheinlich eine Folge der zunehmenden Diasporendichte, d.h. mit zunehmender Diasporendichte verringert sich die Streuung der Stichproben. Die Variationskoeffizienten unterscheiden sich zwischen den Varianten nur unwesentlich.
In Auswertung des Mann-Whitney U-Test läßt sich feststellen, daß sich die deutlichen Differenzierungen in der aktuellen Flora der beiden Ackerbrachen ab 1989 auch in den Diasporenbanken widerspiegeln.

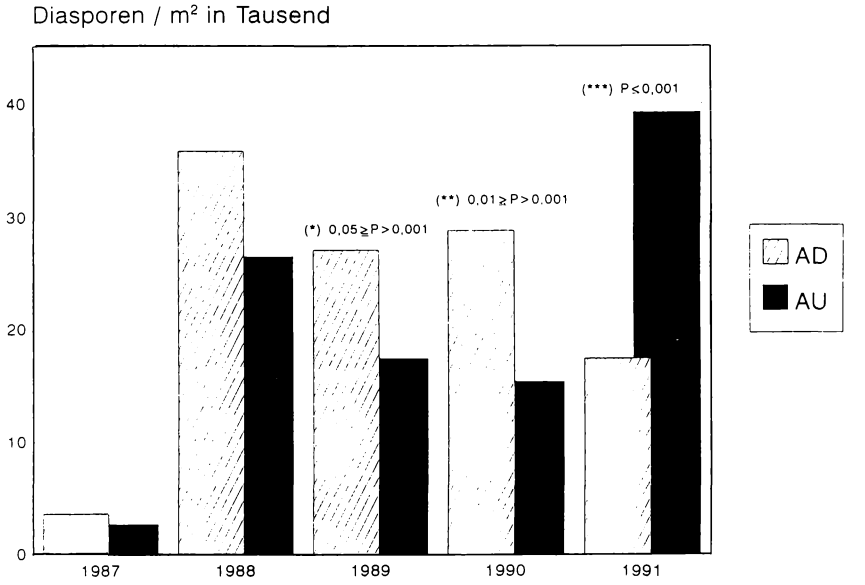

Abb. 6: Dynamik der Diasporenbank (seed bank), (Ackerbrache gedüngt AD, Ackerbrache ungedüngt AU).

Die Arten des ersten Sukzessionsjahres bleiben fast vollständig über den gesamten Untersuchungszeitraum in der Diasporenbank vertreten (Abb. 7). Insgesamt kommt es zu einer Anreicherung von Arten in der Diasporenbank; es sind überwiegend Ruderal- und Grünlandarten, die neu hinzutreten. Diese Arten sind jedoch weniger lang in der Diasporenbank nachweisbar. Der Anteil von Arten, die jährlich neu in die Diasporenbank gelangen, nimmt ab. Diese Tendenz ist darin begründet, daß zum einem eine gewisse Sättigung hinsichtlich in Frage kommender Arten der Umgebung zu verzeichnen ist, zum anderen etablieren sich im Verlauf der Sukzession zunehmend CR- und C-Strategen, die oft keine langfristige Diasporenbank aufbauen.

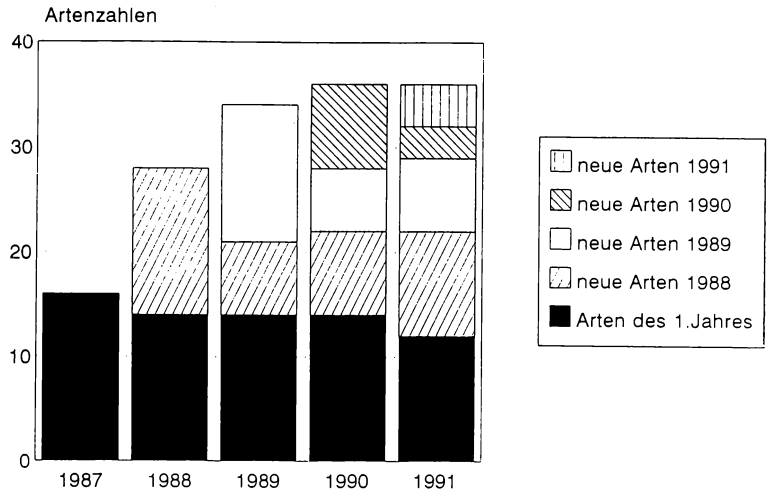

Abb. 7: Artenmäßige Veränderungen der Diasporenbank (Ackerbrache gedüngt).

Ein Vergleich der aktuellen Flora mit der Diasporenbank (gedüngte Variante) zeigt bis zum 4. Sukzessionsjahr eine deutliche Abnahme der Ähnlichkeit zwischen beiden (vgl. Tab. 3). Das ist hauptsächlich auf die Langlebigkeit der Diasporen von Therophyten und ihre Verdrängung aus der aktuellen Flora zurückzuführen. Ab dem 5. Sukzessionsjahr kommt es durch Senilitätserscheinungen der *Artemisia vulgaris*-Population zur Entstehung neuer Schutzstellen. Therophyten können sich nun aus der Diasporenbank im Bestand wieder etablieren (und nicht nur keimen um danach abzusterben, wie in den vorhergehenden Jahren von der Bearbeiterin beobachtet). Dadurch ist im 5. Jahr wieder eine höhere Ähnlichkeit zwischen aktueller Flora und Diasporenbank erkennbar.

Tab. 3: Vergleich aktuelle Flora und Diasporenbank (Ackerbrache gedüngt).

	aktuelle Flora	**Diasporenbank**		**GK***
Jahr	Artenzahl	Artenzahl	davon nicht in der aktuellen Flora	
1987	33	16	19%	36%
1988	31	28	32%	48%
1989	25	34	65%	26%
1990	22	36	75%	18%
1991	35	36	42%	42%

* Gemeinschaftskoeffizient nach JACCARD (1901)

5.2.3 Beziehungen zwischen Diasporenfall, Diasporenbank und aktueller Flora

Es stellt sich nun die Frage, wie die Diasporenbank durch den Diasporenfall aufgefüllt wird. Rechnerisch gesehen ist jeweils nur ein Bruchteil des Diasporenfalls im darauffolgenden Jahr in der Diasporenbank nachzuweisen. Der Gesamtvorgang des Auffüllens der Diasporenbank ist natürlich weitaus komplizierter: Diasporen kön-

nen über lange Zeiträume dormant bleiben, sind also erst im zweiten, dritten oder in noch späteren Jahren nachweisbar (*Thlaspi arvense, Anagallis arvensis)*; in der Diasporenbank sind immer mehrere Generationen einer Art durch ihre Diasporen vertreten, das Eintrittsdatum der Diasporen in die Bank ist oft unklar; der Verlust von Diasporen durch Fraß oder physiologischen Tod ist folglich schwer abschätzbar. Zudem muß der Verlust durch Keimung im Herbst nach der Samenreife (Typ I der vorübergehenden Diasporenbank GRIME & al.1988) abgeschätzt werden. Genauere Zusammenhänge können oft erst über einen Vergleich der Dynamik einzelner Arten in der aktuellen Flora, des Diasporenfalls und der Diasporenbank hergestellt werden (vgl. Tab. 4). Dabei ergeben sich interessante Übereinstimmungen. Die Angaben zum Deckungsgrad der Arten in der aktuellen Flora stellen Mittelwerte der Teilflächen, in denen die Fallen standen und die Proben zur Bestimmung der Diasporenbank entnommen wurden, dar und weichen damit von den Mittelwerten aller Teilflächen ab. Mit dieser Vorgehensweise soll dem engen räumlichen Zusammenhang zwischen aktueller Flora, Diasporenfall und Diasporenbank entsprochen werden (vgl. FISCHER 1987). In Klammern gesetzte Arten weisen in der Tendenz ähnliche Werte auf.

Die Arten der erste Gruppe erreichen im ersten Jahr hohe Deckungswerte in der aktuellen Vegetation und produzieren reichlich Diasporen, die dann in der Diasporenbank in erwarteter Weise vertreten sind - im 2. Jahr sehr zahlreich, dann abnehmend. Die Diasporen einiger dieser einjährigen Arten (*Solanum nigrum*) bleiben noch lange an den toten (und damit nicht in der aktuellen Flora erfaßten) Pflanzen und sind deshalb auch dann noch im Diasporenfall zu finden, wenn die Art nicht mehr in der aktuellen Flora vertreten ist. Ein Eintrag von außen in dieser Größenklasse scheint unmöglich, da in Untersuchungen zum Austrag von Diasporen aus den Versuchsflächen (1987), selbst in unmittelbar an *Solanum nigrum*-Bestände grenzenden Flächen, kaum Diasporen dieser Art ausgezählt wurden. Ein Teil dieser Diasporen (der keimfähige Anteil) könnte zur oberirdischen Diasporenbank gerechnet werden, was die Darstellung der Zusammenhänge jedoch unnötig komplizieren würde.

Bei einigen anderen einjährigen Arten (*Thlaspi arvense, Anagallis arvensis*) nimmt die Zahl der keimfähigen Diasporen im Boden auch noch nach dem 2. und 3. Jahr zu, selbst dann, wenn kaum noch Diasporen in den Bestand gelangen. Ein Großteil der Diasporen dieser Arten muß deshalb über längere Zeit dormant bleiben können (für eine eventuelle spätere Wiederbesiedlung durchaus von Vorteil). Das bedeutet, daß entsprechend den unterschiedlichen kleinräumigen Konkurrenzverhältnissen, denen die einzelnen Mutterpflanzen ausgesetzt sind, Diasporen unterschiedlich langer Lebensdauer gebildet werden. Hinweise dazu und Angaben zur Lebensdauer und Dormanz der Diasporen von Ruderalarten finden sich bei ODUM (1974, 1978).

Die ab dem 2. Jahr dominante Art *Artemisia vulgaris* ist im Diasporenfall nur in den Jahren geringer Deckung zahlreich vertreten. Ob Fraß durch sich vermehrende Prädatoren (es fällt die besonders niedrige Diasporenzahl der gedüngten Variante auf) dafür verantwortlich ist, oder eine Dichteregulation stattfand (AD) und verminderte Vitalität durch Trockenstreß dazukam, konnte noch nicht schlüssig geklärt werden.
Apera spica-venti ist wie *Carduus acanthoides* ein Beispiel für eine einwandernde Art. Beide gelangten über Diasporeneintrag in die Flächen, etablierten sich und nehmen an Deckung zu. *Viola arvensis* ist eine einjährige Art, die sich durch einen hohen und sicherlich effizienten reproduktiven Aufwand auch in den geschlossenen Beständen behaupten kann. Sie bildet zudem eine umfangreiche Diasporenbank.
Diasporen von *Veronica arvensis* wandern schon ab dem 1. Jahr in die Bestände ein, bilden eine Diasporenbank, die Art konnte sich aber erst im 5. Jahr etablieren. Einwanderung und Etablierung müssen also zeitlich nicht zusammenfallen.

Diasporen von *Trifolium dubium* und *T. campestre* sind 1987 von den angrenzenden Grünlandbrachen in die ungedüngte Ackerbrache gelangt, in den darauffolgenden Jahren baute sich dann auf dieser Variante ein kräftiger Bestand auf, der wiederum zum Aufbau einer umfangreichen Diasporenbank führte. Ab 1988 konnte von den Grünlandbrachen kein Eintrag mehr erfolgen, da *T. dubium* und *T. campestre* von ausdauernden Gräsern verdrängt wurden. Ab 1988 sind jedoch auch Diasporen dieser Arten von der ungedüngten in die gedüngte Ackerbrache gelangt, unter den aktuellen Konkurrenz- und Standortverhältnissen gelang es den Arten jedoch nicht einen größeren Bestand aufzubauen, obwohl der Eintrag von Diasporen vergleichbar war. Neben Diasporenquellen sind also auch die aktuellen Konkurrenz- und Standortverhältnisse für die Etablierung einer Art entscheidend.

Tab. 4: Dynamik einiger Arten in der aktuellen Flora, im Diasporenfall und in der Diasporenbank (Ackerbrache gedüngt).

	Äktuelle Flora (Deckungsgrad %)						Diasporenfall (Diasporen/m^2)					Diasporenbank (Diasporen/m^2)				
Jahr	87	88	89	90	91	92	87	88	89	90	91	87	88	89	90	91
Solanum nigrum (Galinsoga parviflora, Sonchus oleraceus)	46	0	0	0	0	0	17288	6817	29	0	0	177	6144	2917	928	398
Thlaspi arvense (Anagallis arvensis)	13	+	0	0	+	r	62998	2470	29	29	0	575	2431	4287	10078	2652
Euphorbia helioscopia (Polygonum persicaria, Lamium amplexicaule)	6	0	0	0	+	+	2961	159	0	0	0	88	44	177	133	221
Artemisia vulgaris	+	55	51	77	69	15	1820	4564	3625	737	794	0	1238	575	133	133
Artemisia vulgaris AU*	r	38	44	12	23	21	44270	6860	116	14	0	0	2564	1591	354	177
Apera spica-venti (Carduus acanthoides)	0	0	r	+	3	22	0	29	549	1300	4131	0	0	0	0	840
Viola arvensis	2	1	+	+	1	1	7351	22906	5849	5849	3625	88	221	1901	2785	1724
Veronica arvensis	0	0	0	0	+	+	14	982	0	0	29	0	0	133	88	133
Trifolium dub.et. camp.	r	+	+	2	+	0	0	144	939	2397	58	0	44	44	44	1370
Trifolium dub.et. camp. AU*	r	3	11	66	14	+	14	520	16262	103408	1690	0	0	398	840	26299

* ungedüngte Variante

Abbildung 8 faßt die Ergebnisse zur Etablierung neuer Arten in der gedüngten Variante zusammen. Am Beginn der Sekundärsukzession und nach dem teilweisen Zusammenbruch der *Artemisia vulgaris*-Population ab dem 5. Jahr etablieren sich neue Arten überwiegend aus der Diasporenbank. Im 2. - 4. Jahr etablieren sich neue Arten im wesentlichen aus dem Diasporeneintrag, es sind zumeist Ruderal- und Grünlandarten der Umgebung. Dazu ist in der Mehrzahl der Fälle nur ein geringer Eintrag von Diasporen dieser Arten nötig.

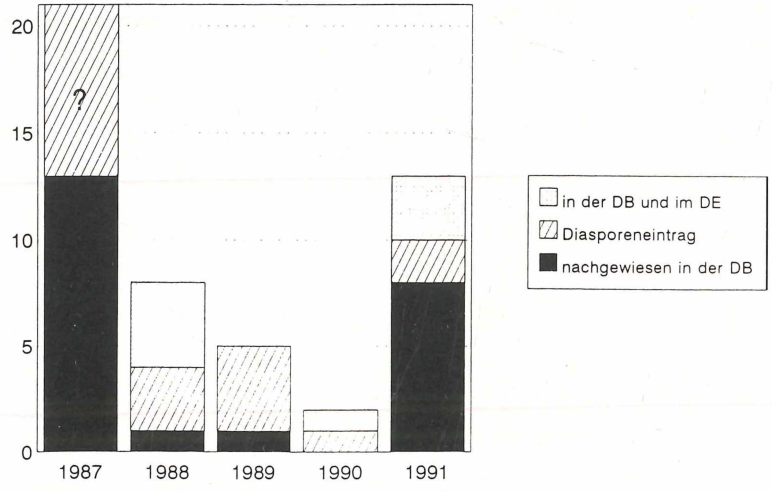

Abb. 8: Etablierung neuer Arten aus der Diasporenbank (DB) und dem Diasporeneintrag (DE) (Ackerbrache gedüngt).

Die wenigen eingetragenen Diasporen von Gehölzarten - es waren vereinzelt *Crataegus monogyna* und *Cornus sanguinea* sowie häufiger *Betula pendula* - führten nicht zur Etablierung der Arten.
Sicherlich sind Trockenheit und Konkurrenz mit den dominanten Ruderal- und Grünlandarten in der Etablierungsphase wesentliche Ursachen. Für andere Phanerophyten stellt sich die Frage nach geeigneten Schutzstellen zur Keimung und Etablierung erst gar nicht - Diasporen dieser Arten konnten auf Grund der isolierten Lage nicht in die Versuchsflächen gelangen.
Bei der Auswahl von Brachflächen sollte deshalb auch in Hinblick auf andere "gewünschte" Arten auf die Nähe zu Diasporenquellen geachtet werden.

Danksagung

Die Teilnahme an der GfÖ-Tagung wurde durch den Stifterverband für die Deutsche Wissenschaft unterstützt.

Literatur

BRAUN-BLANQUET, J., 1928: Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. - Biologische Studienbücher 7. - Springer-Verlag Berlin: 865 S.
BRÜBACH, M.,1990: Boden- und Vegetationsentwicklung einer Brachfläche. - Dipl. Univ. Göttingen: 140 S.
FISCHER, A.,1987: Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Sekundärsukzessionen. - Diss. Bot. 110: 234 S.
FRANK, D. & KLOTZ, S., 1990: Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. - Wissenschaftl. Beiträge, MLU Halle-Wittenberg, 60 (P35): 103 S.
GOLDBERG, D.E.,1987: Seedling colonization of experimental gaps in two old-field communities. - Bulletin of the Torrey Botanical Club 114 (2): 139-148.
GRAHAM, D.J. & M.J. HUTCHINGS,1988: A field investigation of germination from the seed bank of a chalk grassland ley on former arable land. - Journal of Applied Ecology 25: 253-263.
GRIME, J.P., HODGSON, J.G. & R. HUNT, 1988: Comparative plant ecology: A functional approach to common British species. - Unwin Hyman, London.
HOULE, G. & D.L. PHILLIPS, 1988: The soil seed bank of granite outcrop plant communities. - OIKOS 52: 87-93.
JACCARD, P., 1901: Distribution de la flore alpine dans le Bassin des Drases et dans quelques regions voisines. - Bull. Soc. vaud. Sci. nat. 37: 241-272.
KLOTZ, S. & A. SCHMIEDEKNECHT, 1992: Die Vegetationsentwicklung auf ehemaligen Acker- und Grünlandflächen - ein Beitrag zum Bracheproblem. - Wiss. Z. Univ. Halle XXXXI'92 M. H.2: 17-38.
KÖRSCHENS, M.,1990: Stickstoffbereitstellung aus der organischen Substanz und dessen Ausnutzung. - Internationale Agrarindustrie Zeitschrift 1: 18-20.
LECK, M.A., PARKER, V.T. & R.L. SIMPSON, 1989: Ecology of soil seed banks. - Academic Press, San Diego: 462 S.
ODUM, S.,1974: Seeds in ruderal soils, their longevity and contribution to the flora of disturbed ground in Denmark. Proc.12th. Brit. Weed. Contr. Conf.: 1131-1144.
ODUM, S.,1978: Dormant seeds in Danish ruderal soils. - Roy. Vet. Agric. Univ., Horsholm Arbonetum: 1-247.
POSCHLOD, P., DEFFNER, A., BEIER, B. & U. GRUNICKE, 1991: Untersuchungen zur Diasporenbank von Samenpflanzen auf beweideten, gemähten, brachgefallenen und aufgeforsteten Kalkmagerrasenstandorten. - Verh. Ges. Ökol. 20: 893-904.
REUTER, M.,1992: Populationsökologische Untersuchungen über *Artemisia vulgaris* während einer 5-jährigen Sukzession auf Brachland. - Dipl. Univ. Halle: 80 S.
ROBERTS, H.A.,1981: Seed banks in Soil. - Adv. Appl. Biol. 6: 1-55.
ROTHMALER, W., SCHUBERT, R. & W. VENT, (ed.) 1976: Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Band 4. Kritischer Band. 4. Aufl. - Verlag Volk und Wissen Berlin.
SCHMIDT, W. 1981: Ungelenkte und gestörte Sukzession auf Brachäckern. - Scripta Geobot. 15: 199 S.
THOMPSON, K.,1986: Small-scale heterogeneity in the seed bank of an acid grassland. - Journal of Ecology, 74: 733-738.
WILLIAMS, E.D.,1985: Long-term effects of fertilizer on the botanical composition and soil seed population of a permanent grass sward. - Grass and Forage Science Volume 40: 479-483.

Adresse

Sabine Tischew, Alrun Schmiedeknecht, Institut für Geobotanik und Botanischer Garten, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Neuwerk 21, D-O-4020 Halle/S.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: 22_1993

Autor(en)/Author(s): Tischew Sabine, Schmiedeknecht Alrun

Artikel/Article: Vegetationsentwicklung und Dynamik der Diasporenbank und des Diasporenfalls einer Ackerbrache unter den Bedingungen des Mitteldeutschen Trockengebietes 162-173