©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tuexenia 29: 236–260. Göttingen 2009.

Neophyten in der Ackerbrachen-Sukzession – Ergebnisse eines Dauerflächen-Versuchs

– Wolfgang Schmidt[1], Michaela Dölle, Markus Bernhardt-Römermann, Andreas Parth –

Zusammenfassung

An Hand von 4415 Vegetationsaufnahmen, die von einem Ackerbrachen-Versuch auf Dauerflächen im Neuen Botanischen Garten der Universität Göttingen aus dem Zeitraum 1969–2006 vorliegen, wird der Anteil an Neophyten untersucht. Der Neophytenanteil an der Gesamtflora des Sukzessionsversuchs (insgesamt 372 Taxa) liegt mit 8,6% in vergleichbarer Größenordnung wie in der Flora der Umgebung. In der ungestörten Ackerbrachen-Sukzession waren Neophyten mit 8–12% an der Artenzahl beteiligt. Der Anteil der Neophyten am Deckungsgrad der Krautschicht war im Grasland- und Strauchstadium (3.–20. Jahr nach dem Brachfallen) mit 50 bis zu 70% am höchsten und nahm mit der Entwicklung einer geschlossenen Gehölzschicht im Pionierwaldstadium signifikant ab. Wichtigste Neophyten in der ungestörten Ackerbrachen-Sukzession waren *Conyza canadensis* (Annuellen-Stadium), *Epilobium ciliatum* (Grasland-Stadium) und vor allem *Solidago canadensis* (Grasland- bis Strauchstadium). Neophytische Gehölze spielen – im Gegensatz zu Nordamerika – in der Göttinger Ackerbrache bisher keine Rolle. Wurden die Ackerbrachen nur einmal jährlich gemäht, so nahmen die Neophytenanteile am Deckungsgrad von weniger als 15% im ersten Jahrzehnt auf bis zu fast 90% im vierten Jahrzehnt zu. Bei zwei- bis achtmaliger Mahd lag der Anteil der Neophyten am Deckungsgrad nur bei etwa 1%, an der Artenzahl bei etwa 5%. Auf den mehrmals jährlich gemähten Flächen ließ sich keine Erhöhung des Neophytenanteils durch Düngung nachweisen, lediglich auf den einmal gemähten war dieser im Vergleich zu den ungedüngten Flächen höher. Obwohl Bodenstörungen häufig als eine wichtige Voraussetzung für die Etablierung von Neophyten angesehen werden, fiel der Anteil der Neophyten auf den regelmäßig gepflügten Flächen niedriger aus als bei einmaligem Mähen oder Mulchen. Entscheidend für die Unterschiede in den Neophytenanteilen war vor allem die Reaktion von *Solidago canadensis* auf die verschiedenen Versuchs(Störungs-)varianten (Mahd, Mulchen, Pflügen, Düngung). Am Beispiel *Solidago canadensis* zeigte sich auch sehr deutlich, dass der Erfolg eines Neophyten in einer Pflanzengemeinschaft sehr stark von seiner Identität abhängt, d.h. nicht der floristische Status, sondern die morphologischen, physiologischen und genetischen Eigenschaften entscheiden darüber, ob sich eine Art in einer Sukzession invasiv verhält oder nicht.

Abstract: Neophytes in old-field succession – Results of a permanent plot study

The proportion of alien plant species in an old-field succession experiment on permanent plots in the New Botanical Garden of Göttingen University was investigated by comparing 4415 vegetation relevés from 1969 to 2006. The proportion of non-indigenous plant species within the flora of the succession experiment is 8.6% of a total of 372 taxa and very similar to the proportion of non-native species within the surrounding landscape. During undisturbed old-field succession the proportion of alien plant species numbers varied between 8–12%. With 50–70% the herb-layer cover proportion of alien plant species was highest during the grassland and shrub stages (3rd–20th year after abandonment). With the development of a closed tree canopy in the pioneer forest stage, the cover of alien plant species decreased dramatically. The most important non-native herbs of undisturbed old-field succession were *Conyza canadenis* (annual stage), *Epilobium ciliatum* (grassland stage) and, most important, *Solidago canadensis* (grassland and beginning shrub stage). In contrast to some old-fields of North America, woody neophytes were rare in our experiment. Old-fields mowed once a year showed an increasing cover proportion of alien plant species, from less than 15% during the first decade up to nearly 90% after 30 years of succession. Repeated mowing (two to eight times a year) reduced the proportion of

[1] In dankbarer Erinnerung an die beiden Vegetationsökologen Heinz Ellenberg (1913–1997) und Robert H. Whittaker (1920–1980), die den Erstautor während des Symposiums der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde über „Sukzessionsforschung" in Rinteln 1973 nachhaltig zu einer experimentell-ökologischen Forschung auf Dauerflächen ermuntert haben.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

non-native species to 1% (coverage) and 5% (species number). Plots mowed more than two times per year showed no increasing proportion of alien plant species when fertilized, while on plots mowed only once a year the proportion of neophytes was significantly higher in comparison to unfertilized plots. Although soil disturbances are often suggested as an important prerequisite for exotic species invasion, the proportion of non-native species was lower on annually ploughed plots than on plots mowed or mulched once per year. When all treatments were combined, the most important alien plant species was *Solidago canadensis*, a reaction quite different from that in the disturbance experiments (mowing, mulching, ploughing, fertilization). Hence *Solidago canadensis* clearly demonstrates that the success of a species in becoming invasive during succession depends strongly on the identity of species in the community, i.e., morphological, physiological, and genetic plant traits.

Keywords: alien species, disturbance, fertilization, mowing, ploughing, *Solidago canadensis*.

1. Einleitung

Neophyten sind Pflanzenarten, die erst in der Neuzeit (d. h. nach der Entdeckung Amerikas) durch den Menschen in Regionen außerhalb ihres ursprünglichen Areals gelangt sind und sich dort etablieren konnten (SCHROEDER 1969, KOWARIK 2003). Sie finden sich bevorzugt in Lebensräumen, die durch menschliche Störungen entstanden sind (ELTON 1958, HOBBS & ATKINS 1988, PICKETT et al. 1989, DAVIES et al. 2005, HIERRO et al. 2005, MASKELL et al. 2006, CHYTRÝ et al. 2008). Zu ihnen zählen Brachflächen, die zuvor landwirtschaftlich oder urban-industriell genutzt wurden und über lange Zeiträume Störungen durch Pflügen, Mähen, Beweidung, Tritt oder Befahrung, z. T. in Kombination mit Düngung und Pestizid- oder Schadstoffeintrag ausgesetzt waren. Gegenüber naturnahen Ökosystemen wie Wäldern weisen Brachen auf Grund der vorangegangenen Störungen zu Beginn ihrer Entwicklung stark veränderte abiotische und biotische Umweltbedingungen auf, die die Neophyten zur Ansiedlung nutzen können und wo sie anschließend auch eine hohe Konkurrenzkraft entfalten (DAVIES et al. 2005, HIERRO et al. 2005). Störungen sind daher häufig Ausgangspunkt für die Invasion von Neophyten („invasion windows" nach JOHNSTONE 1986). So betrug in der Busch-Steppen-Landschaft im NW der USA der Deckungsgrad exotischer Arten in Ackerbrachen 38%, in benachbarten Flächen, die nie beackert waren, jedoch nur 3% (KULMATISKI et al. 2006). Herbizid-Einsatz, Bodenverwundung und Entfernung der vorhandenen Vegetation wurden dabei als die wesentlichen Störungen identifiziert, die zum Anstieg den Neophytenanteils führten.

Invasionen nicht heimischer Arten gelten als eine der wichtigsten Gefährdungsursachen biologischer Vielfalt (ELTON 1958, DRAKE et al. 1989, DI CASTRI 1990, WILLIAMSON 1996, SANDLUND et al. 1999, EVANS et al. 2001, KOWARIK 2003, LOOKWOOD et al. 2007). Es ist daher aus Sicht des Naturschutzes von hohem Interesse zu wissen, ob Brachflächen bei fehlender anthropogener Störung oder abnehmender Intensität der Störung zunehmend resistenter gegenüber dem Eindringen von Neophyten werden bzw. ob der Anteil vorhandener Neophyten abnimmt. Zudem stellt sich die Frage, ob es Möglichkeiten gibt, durch aktives Management den Neophytenanteil zu begrenzen (WEBER & SCHMID 1993, JOSHI & MATTHIES 1996, WEBER 2000, MEINERS et al. 2002, KOWARIK 2003, LAKE & LEISHMAN 2004, BUCKLEY 2008). Einen ersten Hinweis, dass der Neophytenanteil im Sukzessionsverlauf abnimmt, findet sich bei WHITTAKER (1975). In einem Vergleich verschiedener Sukzessionsstadien von Ackerbrachen in Brookhaven (New York, USA) stiegen die Artenzahlen vom 1. Jahr bis zum Stauden-Stadium (4.–6. Jahr) an, nahmen jedoch mit der Ausbildung einer Strauch(Gehölz)schicht (ab dem 20. Jahr) wieder ab. Gleichzeitig war zu Beginn der Brachlandsukzession ein hoher Anteil exotischer (neophytischer, eurasiatischer) Arten vorhanden, die jedoch mit dem Schluss der Strauch- und Baumschicht wieder fast vollständig verschwanden. Für spätere Waldstadien postulierte WHITTAKER (1975) erneut einen Artenanstieg, nicht aber einen wieder zunehmenden Neophytenanteil.

Diese Ergebnisse stammen allerdings aus einer falschen Zeitreihe (space-for-time substitution, PICKETT 1989, VANKAT & CARSON 1991); zudem liegen für die Bestimmung der Artendiversität unterschiedliche Flächengrößen zu Grunde und es stand kein alter Wald-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Vergleichsbestand zur Verfügung. Falsche Zeitreihen mit dem Vergleich verschiedener Stadien der Sukzession auf verschiedenen Untersuchungsflächen (Standorten) können die Komplexität der Brachland-Sukzession mit ihren zugrundeliegenden Mechanismen nur begrenzt erklären (SCHMIDT 1975, PICKETT 1982, 1989, TILMAN 1989, SCHREIBER 1995, FIKE & NIERING 1999, DÖLLE & SCHMIDT 2007, POSCHLOD et al. in Vorbereitung). Dagegen bieten Langzeit-Untersuchungen auf Dauerflächen die Möglichkeit, sichere Aussagen über Vegetationsveränderungen zu treffen (PRACH 1990, BAKKER et al. 1996). Für Ackerbrachen existieren nur wenige Studien mit kontinuierlichen vegetationskundlichen Datensätzen über einen mehrere Dekaden umfassenden Zeitraum (PICKETT 1982, MYSTER & PICKETT 1990, 1992, FIKE & NIERING 1999, MEINERS & PICKETT 1999, MEINERS et al. 2001, 2002, YURKONIS et al. 2005, STADLER et al. 2007). Allerdings sind nur in einigen dieser Langzeituntersuchungen Aussagen zum Neophytenanteil enthalten (FIKE & NIERING 1999, MEINERS et al. 2001, 2002, YURKONIS et al. 2005). Experimentelle Ansätze in Verbindung mit Langzeit-Untersuchungen auf Dauerflächen, über die Vegetationsveränderungen nicht nur korrelativ, sondern auch kausal erklärt werden können, finden sich noch seltener (TILMAN 1989).

Die vorliegende Studie basiert auf einer echten Zeitreihe seit 1969. An einem Datensatz, der bis zum heutigen Pionierwald-Stadium reicht, lässt sich nicht nur der Neophytenanteil bei ungestörter Ackerbrachen-Sukzession kontinuierlich darstellen, verschiedene experimentelle Veränderungen bzw. Störungen tragen auch zum Verständnis der zugrunde liegenden Mechanismen bei (DÖLLE & SCHMIDT 2007, BERNHARDT-RÖMERMANN et al. 2008, DÖLLE et al. 2008). So bietet der Dauerflächen-Versuch eine gute Möglichkeit, folgende Hypothesen zu prüfen:

1. Mit fortschreitender ungestörter Sukzession nimmt der Neophytenanteil ab.
2. Mit zunehmender Störungsintensität steigt der Neophytenanteil.
3. Bei besserer Nährstoffversorgung ist der Neophytenanteil höher als unter nährstoffarmen Bedingungen.

Da im Rahmen des Versuchs landwirtschaftliche Kulturmaßnahmen wie Pflügen, Mähen und Düngung simuliert werden, lassen sich aus den Ergebnissen auch Folgerungen für den Umgang mit Neophyten im Naturschutz und in der Landschaftspflege ableiten.

2. Material und Methoden

2.1. Untersuchungsgebiet und Versuchsanlage

Eine ausführliche Beschreibung des Untersuchungsgebiets, der Standortsbedingungen und der Versuchsanlage findet sich bei SCHMIDT (1981a, 1993). Das Experiment wurde 1968/69 auf Initiative von Heinz Ellenberg im Neuen Botanischen Garten (heute Experimentell-Botanischer Garten) der Universität Göttingen (Niedersachsen, Deutschland) als Dauerflächenversuch auf einem ehemaligen Acker mit einer tiefgründigen, kalk- und nährstoffreichen alluvialen Braunerde angelegt (180 m NN, 51°34‘0“N, 9°56‘60“E; mittlere Jahrestemperatur 8,5°C; durchschnittlicher Jahresniederschlag: 635 mm). Regionale natürliche Waldgesellschaft ist ein artenreicher Buchenwald (*Hordelymo-Fagetum, Galio-Fagetum*). Die Umgebung der Fläche am nordöstlichen Stadtrand von Göttingen ist durch ein kleinflächiges Mosaik aus Äckern, Grünland, Ruderalgesellschaften, Gebüschen und Wäldern gekennzeichnet.

1968 wurde die gesamte Versuchsfläche (3.650 m²) in fünf Blöcke unterteilt und gepflügt. Um den Einfluss der Bodensamenbank auf den Sukzessionsverlauf zu untersuchen, wurde ein Block mit Hilfe hoher Temperaturen sterilisiert und ein weiterer mit Herbiziden behandelt. Die Wiederbesiedlung der zunächst vegetationsfreien Flächen erfolgte durch Einwanderung aus der Umgebung, auf den nicht sterilisierten Flächen auch durch Diasporen aus der Samenbank bzw. durch überlebende Pflanzenteile (Rhizome, Wurzeln) der vorhergehenden Ackerunkrautvegetation.

1969 erfolgte eine Unterteilung in 5-m-Streifen mit drei bis acht Teilparzellen mit dem Ziel, sowohl die ungestörte Brachland-Sukzession (mit und ohne Diasporenvorrat, progressive

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Abb. 1: Überblick über die Versuchsfläche in Richtung Süden zu Versuchsbeginn 1969 (A) und 2006 (B).

Fig. 1: Overview of the study site (southward view) at the beginning of the experiment 1969 (A) and in 2006 (B).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Sekundär-Sukzession) als auch die Steuerung der Sukzession durch verschiedene Kulturmaßnahmen wie Pflügen, Mulchen oder Mähen (mit und ohne Düngung) auf Dauerflächen zu untersuchen (Abb. 1). Zur Prüfung der in der Einleitung formulierten Hypothesen werden in der vorliegenden Studie folgende Versuchsstreifen ausgewertet:

1. Vier Versuchsflächen mit ungestörter Sukzession seit 1968/1969, darunter eine Versuchsfläche mit dem Diasporenvorrat des alten Ackerbodens (im Folgenden „lange Sukzessionsreihe" genannt; Abb. 2).
2. Sechs Versuchsflächen mit ungestörter Sukzession seit 1983, davon zwei Versuchsflächen mit einer Herbstmulchung von 1969–1982 und vier Versuchsflächen mit Pflügen von 1969–1982 („kurze Sukzessionsreihe").
3. Zehn seit 1969 unterschiedlich gemähte Versuchsflächen, davon pro Mahdvariante eine ungedüngte und eine gedüngte Fläche (Abb. 3): Mahd im Frühjahr, Mahd im Herbst, zweimalige Mahd (Juni/August), viermalige Mahd (Mai–September), achtmalige Mahd (Mai–Oktober).

Auf den Mahd-Varianten wurde seit 1969 die oberirdische Biomasse entfernt und deren Nährstoffgehalt (N, P, K) bestimmt. In der gedüngten Versuchsfläche wurde die Gesamtmenge an Nährstoffen (N, P, K), die mit der Biomasse entfernt wurde, im nachfolgenden Jahr durch eine mineralische Düngung ausgeglichen.

4. Eine seit 1969 gemulchte Versuchsfläche, nach Hitze-Sterilisation zu Versuchsbeginn ohne Diasporenvorrat im Boden.
5. Zwei seit 1969 jährlich gepflügte Versuchsflächen, eine im Frühjahr und eine im Sommer, nach Hitze-Sterilisation zu Versuchsbeginn ebenfalls ohne Diasporenvorrat im Boden.

Die Größe der hier betrachteten Dauer-Versuchsflächen liegt zwischen 125 m² und 200 m².

2.2. Methoden

Vegetationsaufnahmen von jeder Teilparzelle mit der vollständigen Erfassung aller Gefäßpflanzenarten und ihrem prozentualen Deckungsgrad in der Baum-, Strauch- und Krautschicht wurden auf den Versuchsflächen mit ungestörter Sukzession von 1969–1987 zweimal jährlich angefertigt, seit der Entwicklung einer Baumschicht nur noch einmal in der Vegetationsperiode. Bis 1993 erfolgten die Aufnahmen jährlich, danach in den Jahren 1995, 1999, 2003, 2004 und 2005.

Auf den gemähten, gemulchten und gepflügten Versuchsflächen erfolgten die Vegetationsaufnahmen pro Jahr zu zwei phänologisch-versuchstechnisch festgelegten Terminen, und zwar von 1969–1999 jährlich, danach noch in den Jahren 2003–2005 und 2006 (nur gemähte Flächen).

Der jährliche Deckungsgrad der Arten für eine Versuchsfläche wurde aus dem arithmetischen Mittel der Teilparzellenwerte (drei bis acht) und Aufnahmetermine (ein bis zwei) errechnet, jeweils korrigiert über den Deckungsgrad der Vegetationsschichten, um subjektive Schätzfehler der aufnehmenden Personen zu minimieren (SCHMIDT 1981a, 1993).

Insgesamt 4415 Vegetationsaufnahmen bilden die Grundlage für die Berechnung des Neophytenanteils im Sukzessionsverlauf. Grundlage für die Einstufung als Neophyt ist die Florenliste der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen (GARVE 2004), die zwischen Neophyten mit etablierten Vorkommen und Neophyten mit unbeständigen, nicht etablierten Vorkommen unterscheidet. Für die Beurteilung der Etablierung einer Sippe sind zeitliche und populationsbiologische Kriterien entscheidend. Im Vergleich zur Standardliste für Deutschland von WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998) gibt es in den Statusangaben nur geringfügige Abweichungen (z. B. bei *Bromus erectus* oder *Viburnum lantana*, beide in Niedersachsen als Neophyten, in Deutschland als indigen eingestuft; vgl. dazu BORNKAMM 2008). Bei der Auswertung der Gesamtflora des Sukzessionsversuchs und seiner Umgebung werden in Tab. 1 die Ergebnisse auf Grundlage der beiden Florenlisten (WISSKIRCHEN & HAEUPLER 1998, GARVE 2004) gegenübergestellt. So zeigt sich entsprechend der unterschiedlichen Einstufung auf der regionalen oder landschaftlichen Ebene ein etwas höherer Neophytenanteil, wenn man die Liste von GARVE (2004) anstelle der Liste von WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998) zu Grunde legt. Bei der Auswertung der Vegetationsaufnahmen wurde der Liste von GARVE (2004) wegen des höheren regionalen Bezugs der Vorzug gegeben. Die Nomenklatur folgt WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998).

Zur statistischen Absicherung der Unterschiede zwischen den Mittelwerten wurden Kruskal-Wallis-H-Tests mit nachfolgenden Paarvergleichen (Wilcoxon-Rangsummen-Tests mit Bonferroni-Korrektur) durchgeführt, da in der Regel weder eine Normalverteilung der Daten noch Varianzhomogenität vorlag.

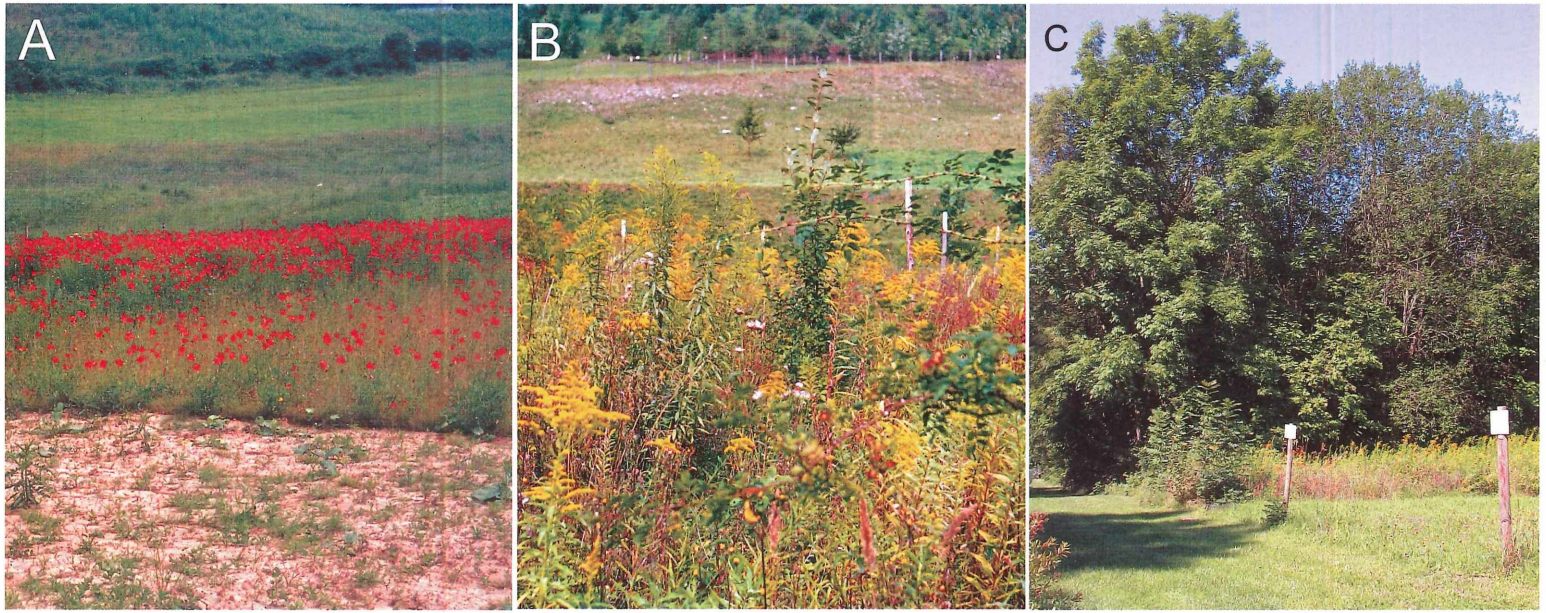

Abb. 2: Lange Sukzessionsreihe (Kontrolle). A: 1969: Annuellen-Stadium (*Papaver rhoeas*-Aspekt); B: 1977: Grasland-Stadium (*Solidago canadensis*-Aspekt); C: 2005: Pionierwald-Stadium.

Fig. 2: Long-term succession sere (control). A: 1969: annual stage (*Papaver rhoeas*-aspect); B: 1977: grassland-stage (*Solidago canadensis*-aspect); C: 2005: pioneer forest-stage.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Abb. 3: Gedüngte Mahdflächen im Jahr 2006. A: Mahd im Frühjahr: *Solidago canadensis*-Dominanz; B: Zweimalige Mahd: *Arrhenatherum elatius*-Dominanz.

Fig. 3: Fertilized mown plots in 2006. A: Mowing in spring: *Solidago canadensis*-dominance; B: Mowing twice a year: *Arrhenatherum elatius*-dominance.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Für Zusammenhänge zwischen dem Deckungsgrad der Gehölzschichten und dem Neophytenanteil wurde der Pearsonsche Korrelationskoeffizient berechnet, nachdem durch geeignete Transformationen Normalität erreicht wurde. Die Berechnung des Neophytenanteils erfolgte mit dem Programm FRIDOLINO (Abteilung für Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen), die statistische Auswertung mit R 2.6.2 (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2008).

3. Ergebnisse

3.1. Neophyten in der Flora des Sukzessionsversuchs und seiner Umgebung

Von 1968 bis 2006 wurden im Sukzessionsversuch insgesamt 372 Gefäßpflanzenarten eindeutig identifiziert, hinzu kommen 20 Sippen, die nicht bis zum Artniveau bestimmt werden konnten, d. h. nur als Gattung oder Familie angesprochen wurden (Tab. 1). Dies ist im Hinblick auf die insgesamt 0,35 ha große Versuchsfläche eine auf den ersten Blick überraschend hohe Zahl, auch wenn man es mit der Flora im 1-km-Umkreis vergleicht, in der im (natürlich deutlich kürzeren) Zeitraum 1969–1972 auf einer fast 900mal größeren Fläche nur 364 Arten notiert wurden. Im Vergleich zur Gesamtflora des TK-25-Quadranten 4425/2 (ca. 3.000 ha), in dem der Sukzessionsversuch liegt, entspricht diese Sippenzahl 51% der Artenzahl aus dem Nachweiszeitraum 1945–1974 (HAEUPLER 1976) und 58% des Artenbestandes aus dem Zeitraum von 1982–2003 (GARVE 2007).

Der Neophytenanteil an der Gesamtflora des Sukzessionsversuchs liegt mit knapp 6% an etablierten Neophyten etwas niedriger als in der Flora der Umgebung (zwischen 6–9%), bei den unbeständigen Neophyten mit knapp 3% etwas höher als in der Umgebung (zwischen 0,5–2,4%). Auffallend hoch ist das Auftreten von Arten, die sich bisher nicht in der

Tabelle 1: Statusangaben zur Flora des Sukzessionsversuchs (1969–2005) und seiner Umgebung nach GARVE (2004) und WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998)

Table 1: Status of the flora in the succcession experiment and its surrounding landscape according to the classification of GARVE (2004) and WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998)

Status nach GARVE (2004)	Indigene Arten (einschließlich Archäophyten)	Neophyten (etabliert)	Neophyten (unbeständig)	Ohne Angaben	Summe
Sukzessionsversuch (0,365 ha) 1969-2006	328 (88,2%)	22 (5,9%)	10 (2,7%)	12 (3,2%)	372* (100%)
1-km-Umkreis (314 ha) 1969-1972**	336 (92,3%)	24 (6,6%)	2 (0,5%)	2 (0,5%)	364 (100%)
5-km-Umkreis (7850 ha) 1969-1972**	698 (91,4%)	42 (6,0%)	11 (1,6%)	7 (1,0%)	698 (100%)
MTB 4425/2 (3030 ha) 1945-1974 (Haeupler 1976)	651 (90,0%)	59 (8,2%)	11 (1,5%)	2 (0,3%)	723 (100%)
MTB 4425/2 (3030 ha) 1982-2003 (Garve 2007)	565 (88,7%)	55 (8,6%)	15 (2,4%)	2 (0,3%)	637 (100%)

Status nach WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998)	Indigene Arten	Archäophyten[1]	Neophyten[2]	Ohne Angaben	Summe
Sukzessionsversuch (0,365 ha) 1969-2006	279 (75,0%)	62 (16,6%)	21 (5,6%)	10 (2,7%)	372* (100%)
1-km-Umkreis (314 ha) 1969-1972**	282 (77,5%)	62 (17,0%)	19 (5,2%)	1 (0,3%)	364 (100%)
5-km-Umkreis (7850 ha) 1969-1972**	545 (78,1%)	110 (15,8%)	40 (5,7%)	3 (0,4%)	698 (100%)
MTB 4425/2 (3030 ha) 1945-1974 (Haeupler 1976)	551 (76,2%)	112 (15,5%)	56 (7,7%)	4 (0,6%)	723 (100%)
MTB 4425/2 (3030 ha) 1982-2003 (Garve 2007)	484 (76,0%)	92 (14,4%)	58 (9,0%)	3 (0,5%)	637 (100%)

* zusätzlich 20 nicht eindeutig bestimmte Sippen, meist liegen nur Gattungsangaben vor.

** eigene Kartierung, z.T. mit Übernahme von Angaben aus der Literatur, vor allem Fuchs (1964).

[1]) einschließlich der Archäophyten, die eventuell doch indigen sind.

[2]) einschließlich der unbeständigen oder offenbar in Einbürgerung befindlichen Sippen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

niedersächsischen Florenliste finden (GARVE 2004). Zu ihnen gehören u. a. *Alkanna tinctoria, Eupatorium rugosum, Geranium nodosum, Juglans cinerea, Paeonia daurica* und *Scabiosa lucida.* Diese Arten wurden im Neuen Botanischen Garten kultiviert (Callauch schriftl. Mitt.) und sind von dort in den Sukzessionsversuch eingewandert. Bei den nachfolgenden Auswertungen wurde diesen Arten der Status „unbeständiger Neophyt" zugeteilt. Auch Arten wie z. B. *Digitalis lutea, Festuca pallens, Filipendula vulgaris, Galeopsis segetum, Hypericum maculatum, Juncus gerardii, Malva alcea, Papaver somniferum, Potentilla heptaphylla, Raphanus sativus, Sorbus aria* und *Vicia tenuifolia* stammen zweifelsfrei aus Kulturen, da bisher kein Fundort-Nachweis aus der Umgebung des Sukzessionsversuchs (TK 4425/2) vorliegt. Bei diesen Arten wurde der Status entsprechend der Liste von GARVE (2004) verwendet, wenngleich hier das indigene oder neophytische Vorkommen nicht den klassischen Einbürgerungs- bzw. Statuskriterien entspricht (SCHROEDER 1969, 1974). Im Vergleich zu den „klassischen" Neophyten spielten die aufgeführten, aus dem Neuen Botanischen Garten stammenden Arten nur eine geringe Rolle in den nachfolgenden Auswertungen, da sie nur sporadisch und in einzelnen Teilparzellen auftraten.

3.2. Entwicklung des Neophytenanteils bei ungestörter Sukzession

Nach DÖLLE et al. (2008) lässt sich die ungestörte Ackerbrachen-Entwicklung nach physiognomischen Kriterien in vier Sukzessions-Stadien einteilen. Diese zeigen nicht nur Unterschiede in den Lebensformen und dem Deckungsgrad der Vegetationsschichten, sondern auch in der Artenzahl und dem Neophytenanteil (Abb. 4, Tab. 2). Im Annuellen- (1. und 2. Jahr nach dem Brachfallen) und Pionierwald-Stadium (nach 20 Jahren) der langen Sukzessionsreihe liegen die Artenzahlen und der Deckungsgrad der Krautschicht unter dem dazwischenliegenden Grasland- und Strauchstadium. Im Zeitraum vom 3. bis zum 20. Sukzessionsjahr ist nicht nur die Artenzahl, sondern auch der Deckungsgrad der Krautschicht und der Anteil der Neophyten am Deckungsgrad am höchsten. An der Gesamtartenzahl sind die Neophyten – unabhängig vom Sukzessionsstadium – durchgehend mit 8–12% beteiligt. In der Baumschicht des Pionierwaldes fehlen Neophyten; in der Strauchschicht ist ihr Anteil am Deckungsgrad mit im Mittel unter 1% unbedeutend.

Am Deckungsgrad der Krautschicht sind Neophyten bis zu 50% beteiligt. Vor allem der Übergang vom Grasland- zum Strauchstadium ist durch hohe Neophytenanteile gekennzeichnet (Abb. 4). Der hier wichtigste Vertreter ist *Solidago canadensis*. Im Annuellen-Stadium ist *Conyza canadensis* der deckungsgradstärkste Neophyt. Im beginnenden Grasland-Stadium erreicht *Epilobium ciliatum* maximale Deckungsgrade von 7%. Der wichtigste Neophyt der ungestörten Brachland-Sukzession ist aber *Solidago canadensis*, der besonders den Übergang vom Grasland- zum Strauchstadium mit hohen Deckungsgraden beherrscht (Abb. 2).

Im Vergleich zur langen Sukzessionsreihe mit dem Untersuchungszeitraum von 1969–2005 zeigt sich in der kurzen Sukzessionsreihe im Zeitraum 1983–2005 kein prinzipieller Unterschied in den Struktur- und Diversitätsmerkmalen sowie Neophytenanteilen (Abb. 4, Tab. 2). Trotz des jährlichen Pflügens seit 1969 hatte sich bis zum Brachfallen 1983 eine Vegetation entwickelt, in der Annuelle wie z. B. *Conyza canadensis* keine wichtige Rolle mehr spielten. Die nachfolgenden Stadien waren im Vergleich zur langen Sukzessionsreihe artenärmer und entwickelten sich rascher vom Grasland-Stadium zum Gebüsch- und Pionierwald-Stadium. Beim Mulchen als Vorbehandlung setzte nach dem Brachfallen aus den Stockausschlägen der bereits fest etablierten Gehölze eine zügige Entwicklung der Strauchschicht ein, so dass hier bereits mit dem ersten Brachejahr der Übergang vom Grasland- zum Strauchstadium stattfand.

In der kurzen Sukzessionsreihe lag der Neophytenanteil an der Gesamtartenzahl mit 7–8% durchgehend etwas niedriger als in der langen, zeigte aber wiederum keine deutliche Beziehung zu einem bestimmten Sukzessionsstadium. Auch in der kurzen Sukzessionsreihe fehlen in der Baumschicht des Pionierwaldes die Neophyten vollständig. In der Strauchschicht des Pionierwaldes waren sie auf den ursprünglich gemulchten Parzellen mit 4% am Deckungs-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

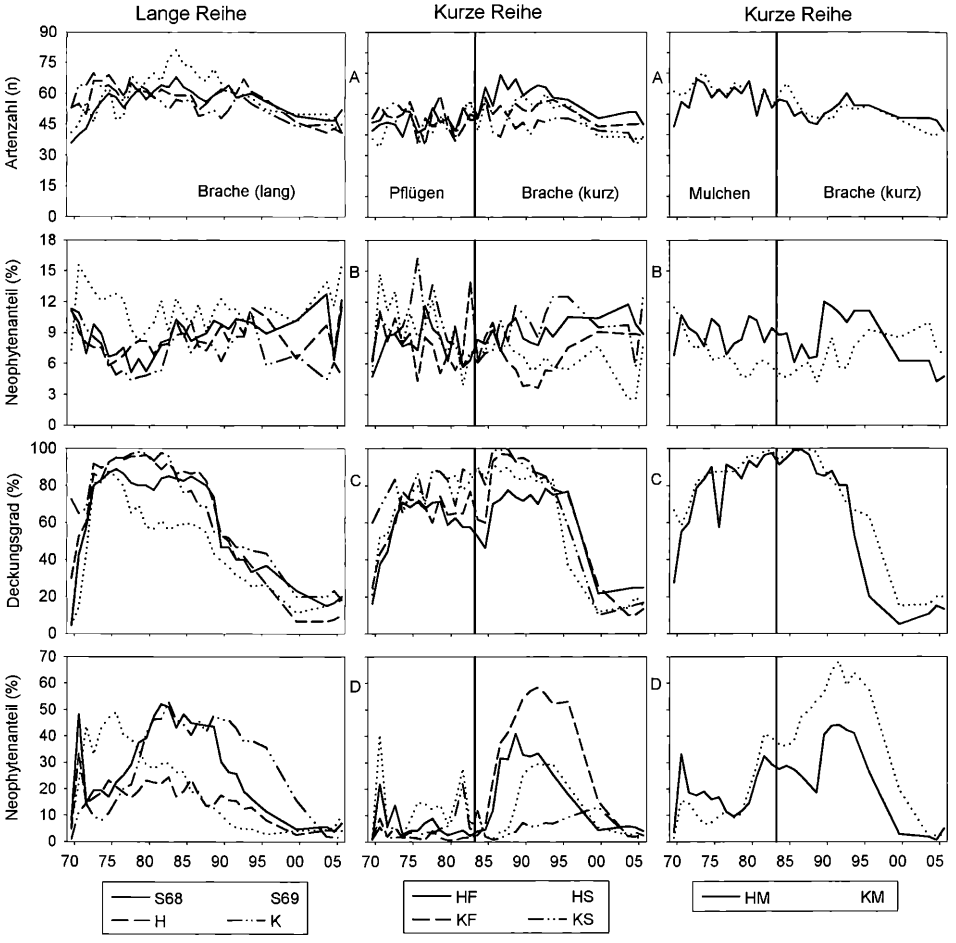

Abb. 4: Veränderungen in den Artenzahlen (A), im Deckungsgrad der Krautschicht (C) sowie dem Neophytenanteil (% der Artenzahl {B} bzw. % des Deckungsgrads der Krautschicht {D}) von 1969–2005 auf den Ackerbrachen der langen und der kurzen Sukzessionsreihe. Abkürzungen (in Klammern: Größe der Aufnahmeflächen):

Lange Sukzessionsreihe: **S68**: Sterilisation 1968 (200 m²), **S69**: Sterilisation 1969 (200 m²), **H**: Herbizidbehandlung 1968 (200 m²), **K**: Kontrolle (Pflügen 1968) (150 m²).

Kurze Sukzessionsreihe, Vorbehandlung Pflügen (1969–1982): **HF**: Herbizidbehandlung 1968, Pflügen Frühjahr (1969–1982) (200 m²), **HS**: Herbizidbehandlung 1968, Pflügen Sommer (1969–1982) (200 m²), **KF**: Kontrolle, Pflügen Frühjahr (1969–1982) (150 m²), **KS**: Kontrolle, Pflügen Sommer (1969–1982) (150 m²).

Kurze Sukzessionsreihe, Vorbehandlung Mulchen (1969–1982): **HM**: Herbizidbehandlung 1968, Mulchen Herbst (1969–1982) (200 m²), **KM**: Kontrolle, Mulchen Herbst (1969–1982) (150 m²).

Fig. 4: Changes in species richness (A), coverage of the herb layer (C), and proportion of alien plant species (% of species richness {B} and coverage of the herb layer {D}) on old-fields of the long and short-term succession sere. Abbreviations (in brackets: size of the plots):

Long-term succession sere: **S68**: sterilization 1968 (200 m²), **S69**: sterilization 1969 (200 m²), **H**: herbicide treatment 1968 (200 m²), **K**: control (ploughing 1968) (150 m²).

Short-term succession sere, pretreatment ploughing (1969–1982): **HF**: herbicide treatment 1968, ploughing in spring (1969–1982) (200 m²), **HS**: herbicide treatment 1968, ploughing in summer (1969–1982) (200 m²), **KF**: control, ploughing in spring (1969–1982) (150 m²), **KS**: control, ploughing in summer (1969–1982) (150 m²).

Short-term succession sere, pretreatment mulching (1969–1982): **HM**: herbicide treatment 1968, mulching in autumn (1969–1982) (200 m²), **KM**: control, mulching in autumn (1969–1982) (150 m²).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tabelle 2: Artenzahlen, Deckungsgrad und Neophytenanteil (nach GARVE 2004) in der ungestörten Ackerbrachen-Sukzession der langen (1969–2005) und kurzen (1983–2005) Zeitreihe
Einteilung der Sukzessionsstadien nach DÖLLE et al. (2008). Angegeben sind die Mittelwerte mit Standardfehler. Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Stadien einer Sukzessionsreihe (Wilcoxon-Rangsummen-Test, p≤0.05).

Table 2: Species richness, coverage and proportion of alien plant species (according to GARVE 2004) of undisturbed old-field succession of the long- (1969–2005) and short-term (1983–2005) sere
Classification of the succession stages according to DÖLLE et al. (2008). Means (± standard error) between different stages that do not share the same letter differ significantly (p≤0.05 based on Wilcoxon-rank-test).

Stadium	Annuell	Grasland (ausdauernd)	Strauch	Pionierwald
Merkmale	Dominiert durch Therophyten	Dominiert durch ausdauernde Kräuter und Gräser	Ansteigende Dominanz von Sträuchern	Dominiert durch Bäume
Lange Sukzessionsreihe 1969-2005 (n=4)				
Dauer	1-2 Jahre (n=7)	3-8 Jahre (n=25)	10-14 Jahre (n=47)	Nach 20 Jahren (n=40)
Artenzahl/Aufnahmefläche (150-200 m²)	49,6±3.7ac	59,5±1,4ab	61,0±1,1b	53,5±1,2c
Neophytenanteil (%, Artenzahl)	12,1±0,8a	7,7±0,5b	8,7±0,3bc	9,6±0,4ac
Deckungsgrad Baumschicht (%)	0,0±0,0a	0,0±0,0a	0,0±0,0a	70,8±1,4b
Deckungsgrad Strauchschicht (SS, %)	0,0±0,0a	8,5±2,0b	62,2±2,3c	38,4±2.1d
Deckungsgrad Krautschicht (KS, %)	38,9±9,4a	84,1±2,5b	77,3±2,1b	30,4±2,3a
Neophytenanteil (%, Deckungsgrad SS)	-	0,2±0,1a	0,1±0,0a	1,2±0,2b
Neophytenanteil (%, Deckungsgrad KS)	19,9±7,2abc	21,8±1,9a	33,5±1,9b	14,4±2,1c
Conyza canadensis (Deckungsgrad %)	4,7±2,2a	0,9±0,6b	0,0±0,0c	0,0±0,0c
Epilobium ciliatum (Deckungsgrad %)	0,8±0,3ab	2,3±0,4a	0,1±<0,1b	0,0±0,0b
Solidago canadensis (Deckungsgrad %)	1,8±1,0a	14,8±1,9b	25,0±1,6c	4,1±0,8a
Kurze Sukzessionsreihe 1983-2005, Vorbehandlung **Pflügen** (1969-1982) (n=4)				
Dauer	Fehlend (n=0)	2-3 Jahre (n=9)	10-11 Jahre (n=39)	Nach 14-17 Jahren (n=16)
Artenzahl/Aufnahmefläche (150-200m²)	-	52,8±2,2a	53,5±1,1a	42,9±1,2b
Neophytenanteil (%, Artenzahl)	-	7,5±0,4a	7,9±0,4a	8,4±0,7a
Deckungsgrad Baumschicht (%)	-	0,0±0,0a	0,3±0,1a	57,2±5,1b
Deckungsgrad Strauchschicht (SS, %)	-	0,0±0,0a	16,3±2,9b	53,8±4,2c
Deckungsgrad Krautschicht (KS, %)	-	70,5±5,4a	83,2±1,9a	17,1±1,4b
Neophytenanteil (%, Deckungsgrad SS)	-	-	1,0±0,4a	0,9±0,3a
Neophytenanteil (%, Deckungsgrad KS)	-	6,1±1,4a	25,4±2,9b	4,6±1,0a
Conyza canadensis (Deckungsgrad %)	-	0,2±0,1a	<0,1±<0,1b	0,0±0,0b
Epilobium ciliatum (Deckungsgrad %)	-	<0,1±<0,1a	<0,1±<0,1a	0,0±0,0a
Solidago canadensis (Deckungsgrad %)	-	1,6±0,9a	20,9±2,6b	0,6±0,2a
Kurze Sukzessionsreihe 1983-2005, Vorbehandlung **Mulchen** (1969-1982) (n=2)				
Dauer	Fehlend (n=0)	Fehlend (n=0)	13 Jahre (n=24)	Nach 14-17 Jahren (n=8)
Artenzahl/Aufnahmefläche (150-200m²)	-	-	52,9±1,0a	44,5±1,2b
Neophytenanteil (%, Artenzahl)	-	-	7,7±0,5a	6,8±0,7b
Deckungsgrad Baumschicht (%)	-	-	1,2±0,4a	72,4±3,1b
Deckungsgrad Strauchschicht (SS, %)	-	-	23,1±3,3a	42,2±5,5b
Deckungsgrad Krautschicht (KS, %)	-	-	83,7±3,8a	14,3±1,7b
Neophytenanteil (%, Deckungsgrad SS)	-	-	0,6±0,3a	4,1±1,6b
Neophytenanteil (%, Deckungsgrad KS)	-	-	42,4±3,0a	4,6±2,2b
Conyza canadensis (Deckungsgrad %)	-	-	0,0±0,0a	0,0±0,0a
Epilobium ciliatum (Deckungsgrad %)	-	-	0,1±<0,1a	0,0±0,0b
Solidago canadensis (Deckungsgrad %)	-	-	33,0±2,3a	0,8±0,7b

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

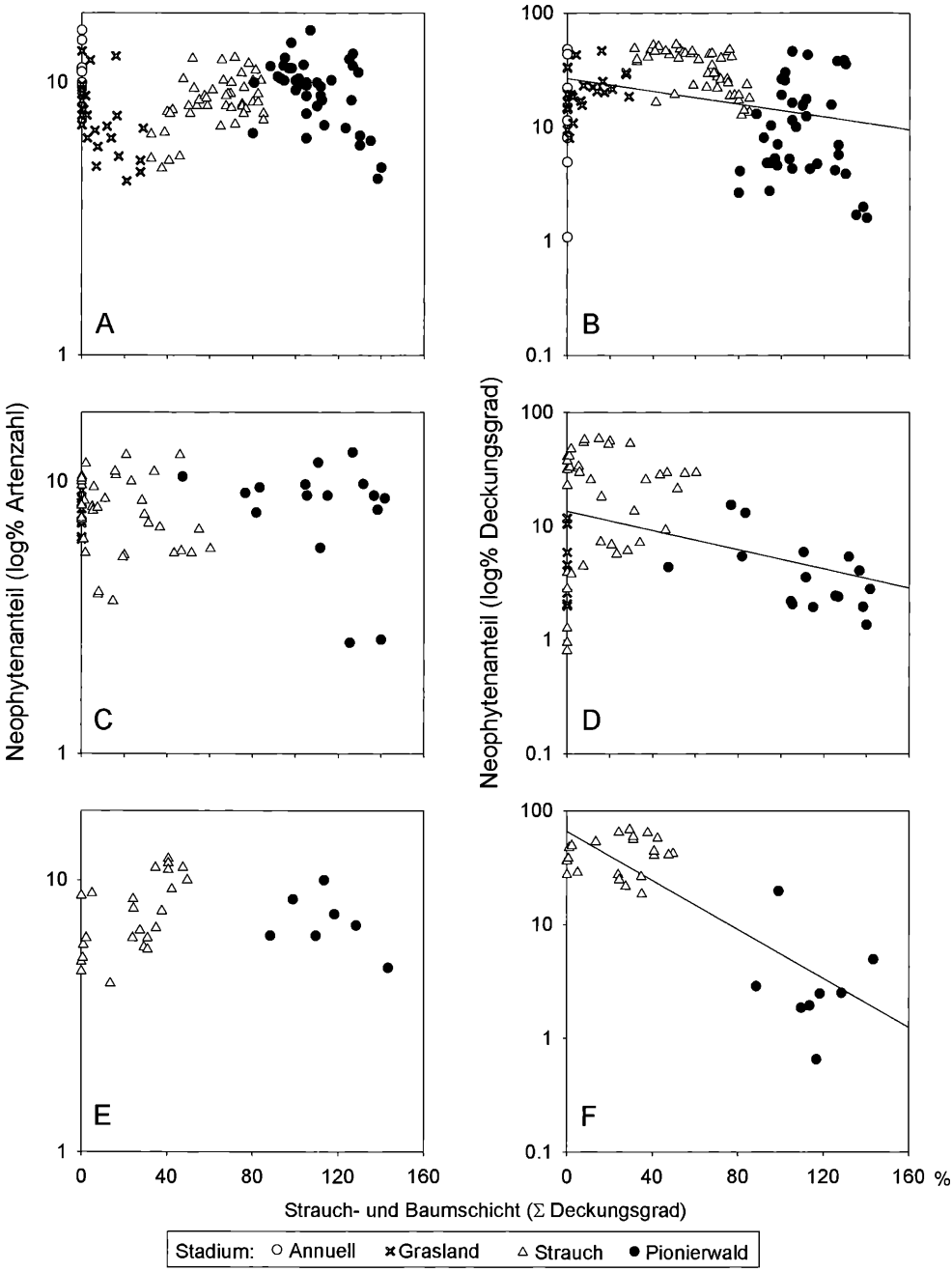

Abb. 5: Beziehung zwischen der Summe des Deckungsgrades der Baum- und Strauchschicht und dem Neophytenanteil (% der Artenzahl bzw. % des Deckungsgrades der Krautschicht, jeweils logarithmische Skala) auf den Ackerbrachen der langen (Zeitraum 1969–2005) und kurzen Sukzessionsreihe (Zeitraum 1983–2005). Statistische Angaben: Angegeben sind die Zahl der Wertepaare (n), Pearsonsche Korrelationskoeffizient (r^2) mit dazugehörigem p-Wert.

Lange Sukzessionsreihe (oben):

A: Neophytenanteil (% der Artenzahl), n: 118, r^2: 0,002, p: 0,262 n.s.

B: Neophytenanteil (% des Deckungsgrades), n: 118, r^2: 0,087, p: 0,001

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Kurze Sukzessionsreihe, Vorbehandlung Pflügen 1968–1982 (Mitte):
C: Neophytenanteil (% der Artenzahl), n: 63, r^2: –0,012, p: 0,635 n.s.
D: Neophytenanteil (% des Deckungsgrades), n: 63, r^2: 0,125, p: 0,002
Kurze Sukzessionsreihe, Vorbehandlung Mulchen 1968–1982 (unten):
E: Neophytenanteil (% der Artenzahl), n: 31, r^2: –0,003, p: 0,923 n.s.
F: Neophytenanteil (% des Deckungsgrades), n: 31, r^2: 0,678, p: <0,001

Fig. 5: Relationship between cover sum of tree and shrub layer and proportion of alien plant species (% of species richness and cover of the herb layer, respectively, in each case logarithmic scale) of old-fields of the long-term (1969–2005) and the short-term (1983–2005) succession sere. Statistics: n – number of pairs, r^2 – Pearson's correlation coefficient with p-value.
Long-term succession sere (top):
A: proportion of alien species (% of species richness), n: 118, r^2: 0,002, p: 0,262 n.s.
B: proportion of alien species (% of herb layer coverage), n: 118, r^2: 0,087, p: 0,001
Short-term succession sere, pretreatment ploughing 1969–1982 (middle):
C: proportion of alien species (% of species richness), n: 63, r^2: –0,012, p: 0,635 n.s.
D: proportion of alien species (% of herb layer coverage), n: 63, r^2: 0,125, p: 0,002
Short-term succession sere, pretreatment mulching 1969–1982 (bottom):
E: proportion of alien species (% of species richness), n: 31, r^2: –0,003, p: 0,923 n.s.
F: proportion of alien species (% of herb layer coverage), n: 31, r^2: 0,678, p: <0,001

grad beteiligt, sonst lag ihr Anteil nur bei 1%. Der Neophytenanteil am Deckungsgrad der Krautschicht war wiederum im Strauchstadium am höchsten und ebenfalls durch die Dominanz von *Solidago canadensis* gekennzeichnet. In diesem Stadium zeigten die zuvor gepflügten Parzellen niedrigere, die zuvor gemulchten Parzellen in der kurzen Sukzessionsreihe deutlich höhere Neophytenanteile als im vergleichbaren Stadium der langen Sukzessionsreihe.

Im Pionierwaldstadium lag der Neophytenanteil am Deckungsgrad der Krautschicht mit im Mittel 5% um zwei Drittel unter der langen Sukzessionsreihe, ohne das sich Unterschiede durch die Pflug- oder Mulch-Vorbehandlung aus dem Zeitraum 1969–1982 erkennen ließen. Gleichzeitig erreichte der Gesamtdeckungsgrad der Krautschicht auf Grund der dichter schließenden Strauch- und Baumschicht in der kurzen Sukzessionsreihe nur halb so hohe Werte wie in der langen.

Der Neophytenanteil am Deckungsgrad der Krautschicht nahm mit zunehmenden Deckungsgrad von Baum- und Strauchschicht signifikant ab, nicht aber der Neophytenanteil an den Artenzahlen (Abb. 5). Dieser Zusammenhang ist in der langen Sukzessionsreihe schwächer ausgeprägt als in der kurzen. Da dieser Zusammenhang auch bei den bis 1983 gemulchten Parzellen noch enger ist als bei den bis 1983 gepflügten Parzellen, besteht offensichtlich ein enger Bezug zum Erreichen des Strauchstadiums, welches auf den gemulchten Flächen bereits nach dem ersten Brachejahr, auf den gepflügten Flächen dagegen erst nach zwei bis drei Jahren erreicht wurde (Tab. 2).

3.3. Entwicklung des Neophytenanteils bei gestörter Sukzession

3.3.1. Einfluss steigender Mahdintensität und Düngung

Mit zunehmender Mahdintensität verringert sich der Artenreichtum der Pflanzenbestände: wurden bei einmaliger Mahd im Mittel zwischen 69 und 75 Gefäßpflanzenarten pro 125 m² auf den ungedüngten Versuchsparzellen notiert, so waren es bei 4–8maliger Mahd nur noch weniger als 60 Arten (Abb. 3, Tab. 3). Auf den gedüngten Parzellen war der Unterschied zwischen einmaliger Mahd und mehrmaliger Mahd mit einer Differenz von maximal 5 Arten weniger deutlich ausgeprägt und statistisch nicht mehr gesichert. Der Neophytenanteil an der Artenzahl lag auf den einmal gemähten Parzellen bei 6%, bei mehrmaliger Mahd betrug er meist weniger als 5%. Signifikant war dieser Unterschied wiederum nur bei den ungedüngten Mahdvarianten. Betrachtet man die zeitliche Entwicklung der Sukzession, so wurden auf allen gemähten Parzellen in den ersten fünf Jahren die höchsten Neophytenanteile gefunden (maximal bis 11%, meist im 1. oder 2. Jahr nach Versuchsbeginn), danach nahm der Anteil meist ab (Abb. 6).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

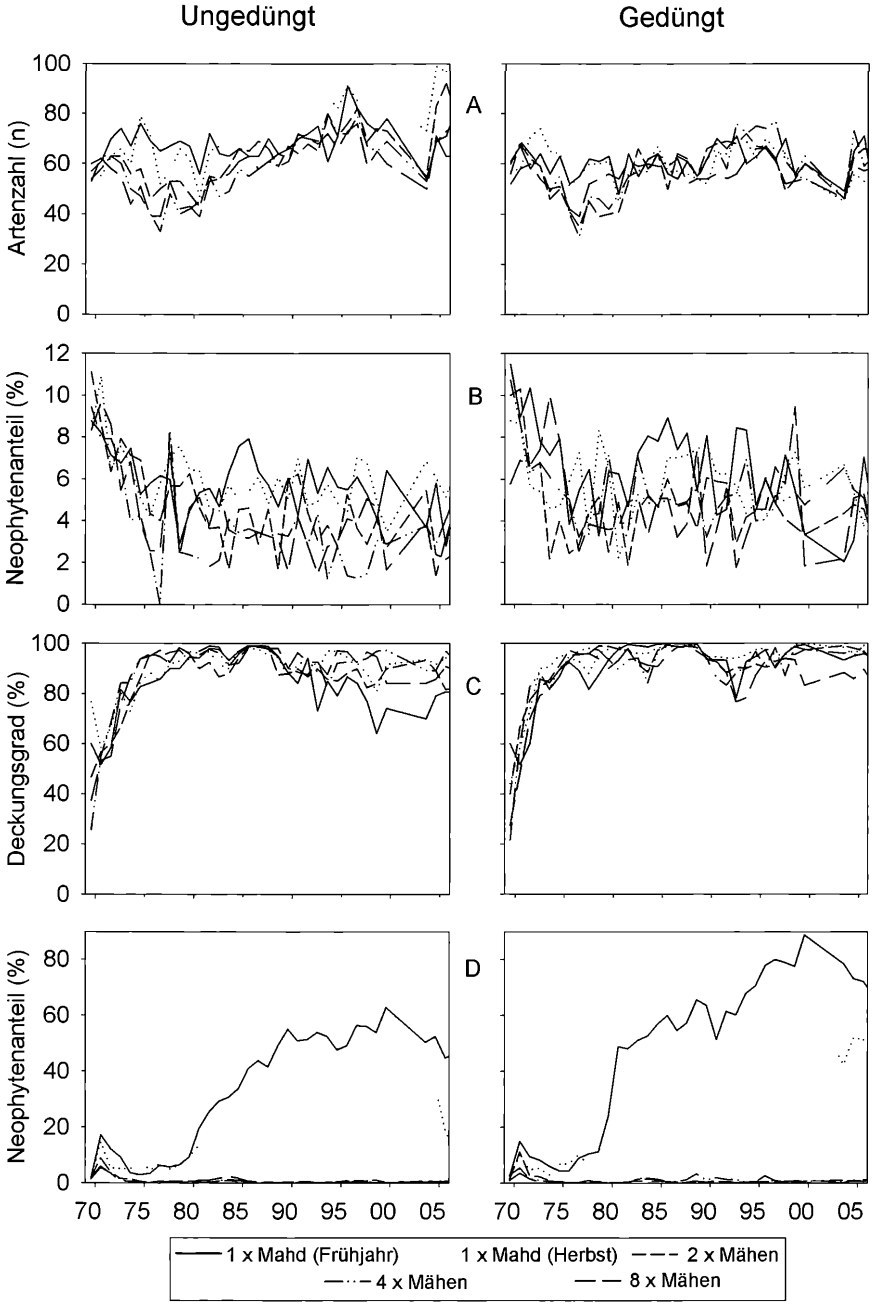

Abb. 6: Veränderungen in den Artenzahlen (A), im Deckungsgrad der Krautschicht (C) sowie dem Neophytenanteil (% der Artenzahl {B} bzw. % des Deckungsgrads {D} der Krautschicht) von 1969–2006 auf den ungedüngten und gedüngten Mahdflächen. Aufnahmeflächengröße 125 m², keine Vorbehandlung 1968 (mit Samenbank zu Versuchsbeginn).

Fig. 6: Changes in species richness (A), coverage of the herb layer (C) and proportion of alien plant species (% of species richness {B} and coverage of the herb layer {D}) of the unfertilized and fertilized mown plots 1969–2006. Plot size: 125 m², no pretreatment in 1968 (with undisturbed soil seed bank at the beginning of the experiment).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Deutlicher sind die Unterschiede, wenn man den Neophytenanteil am Deckungsgrad betrachtet. Hier zeichnen sich besonders die einmal gemähten Streifen durch hohe Neophytenanteile aus: bei Frühjahrsmahd betrug ihr Anteil im Mittel 34% (ungedüngt) bzw. 48% (gedüngt), bei Herbstmahd 21% bzw. 27% (ungedüngt bzw. gedüngt). Dabei waren im ersten Jahrzehnt der Sukzession die Neophyten deutlich weniger am Deckungsgrad beteiligt als im letzten Jahrzehnt (weniger als 15% gegenüber 46–89% im Jahr 1999, Abb. 6). Bei zwei- bis achtmaliger Mahd lag der Anteil der Neophyten am Deckungsgrad im Mittel nur bei etwa 1%.

Der Einfluss des langjährigen Nährstoffentzugs durch Mahd zeigte sich durch höhere Artenzahlen bei den einmal jährlich sowie niedrigere Deckungsgrade bei den ein- bis zwei-

Tabelle 3: Artenzahlen, Deckungsgrad und Neophytenanteil (nach GARVE 2004) auf den gemähten Parzellen
Angegeben sind die Mittelwerte für den Zeitraum 1969–2006 mit Standardfehler (n = 35). Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Mähvarianten, Sterne markieren signifikante Unterschiede zwischen den gedüngten und ungedüngten Parzellen (Wilcoxon-Rangsummen-Test, p≤0.05).

Table 3: Species richness, cover and proportion of alien plant species (according to GARVE 2004) of mown plots
Means (± standard error, 1969–2005, n = 35) between different mowing treatments that do not share the same letter differ significantly. Significant differences between fertilized and unfertilized plots are indicated by * (p≤0.05 based on Wilcoxon-rank-test).

Mahdvariante	1x Mähen (Frühjahr)	1x Mähen (Herbst)	2x Mähen	4x Mähen	8x Mähen
Ungedüngt					
Artenzahl/Aufnahmefläche (125 m²)	69,0±1,3ab*	75,3±2,2a*	63,9±1,9bc	59,2±2,0c	58,4±1,7c
Neophytenanteil (%, Artenzahl)	5,8±0,2a	5,9±0,2a	4,7±0,4b	3,7±0,4b*	4,2±0,3b
Deckungsgrad (%)	83,7±2,1a*	89,3±1,5a*	86,1±2,0a*	89,6±2,4a	89,3±2,3a
Neophytenanteil (%, Deckungsgrad)	33,7±3,5a*	21,0±2,1b	1,0±0,3c	0,7±0,2c*	0,8±0,2c
Conyza canadensis (Deckungsgrad %)	0,3±0,2a	0,3±0,2a	0,1±0,1a	0,1±0,1a	0,1±0,1a
Epilobium ciliatum (Deckungsgrad %)	0,3±0,2a	0,1±0,1ab	<0,1±<0,1ab	<0,1±<0,1b	<0,1±<0,1ab
Solidago canadensis (Deckungsgrad %)	28,0±3,1a*	18,0±2,1a	0,3±0,1b	0,3±0,1bc	0,2±<0,1c
Gedüngt					
Artenzahl/Aufnahmefläche (125 m²)	60,6±1,0a	59,4±1,2a	57,1±1,7a	58,8±1,8a	55,5±1,0a
Neophytenanteil (%, Artenzahl)	6,4±0,4a	5,8±0,3a	4,7±0,3b	5,3±0,3ab	4,8±0,3ab
Deckungsgrad (%)	90,8±2,0ab	92,9±2,0a	91,6±1,9ab	90,0±2,4ab	86,9±2,4b
Neophytenanteil (%, Deckungsgrad)	47,7±4,7a	27,3±3,0b	1,0±0,3c	1,1±0,2c	0,6±0,1c
Conyza canadensis (Deckungsgrad %)	0,2±0,2a	0,2±0,1a	0,2±0,2a	0,1±<0,1a	0,1±<0,1a
Epilobium ciliatum (Deckungsgrad %)	0,3±0,1a	0,1±0,1ab	<0,1±<0,1b	<0,1±<0,1b	<0,1±<0,1b
Solidago canadensis (Deckungsgrad %)	52,1±5,8a	25,5±3,0b	0,3±0,1c	0,3±0,1c	0,1±<0,1d

Tabelle 4: Artenzahlen, Deckungsgrad und Neophytenanteil (nach GARVE 2004) auf den gepflügten und gemulchten Parzellen im Vergleich mit der ungestörten Sukzession
Angegeben sind die Mittelwerte für den Zeitraum 1969–2005 mit Standardfehler. Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Behandlungsvarianten (Wilcoxon-Rangsummen-Test, p≤0.05).

Table 4: Species richness, cover and proportion of alien plant species (according to GARVE 2004) of the ploughed and mulched plots in comparison to undisturbed old-field succession
Means (± standard error, 1969–2005) between different treatments that do not share the same letter differ significantly. (p≤0.05 based on Wilcoxon-rank-test).

Variante	Pflügen (Frühjahr, n=33)	Pflügen (Sommer, n=34)	Mulchen (Herbst, n= 33)	Kontrolle (ungestörte Sukzession, n=30)
Artenzahl/Aufnahmefläche (200 m²)	51,9±1,5a	45,6±1,6b	56,9±1,5a	56,0±1,4a
Neophytenanteil (%, Artenzahl)	6,9±0,3a	7,4±0,5ab	7,7±0,4ab	8,7±0,3b
Deckungsgrad Baumschicht (%)	0,0±0,0a	0,0±0,0a	0,0±0,0a	22,8±6,0b
Deckungsgrad Strauchschicht (%)	0,0±0,0a	0,0±0,0a	2,4±0,6b	33,8±3,7c
Deckungsgrad Krautschicht (%)	63,9±3,4a	68,6±3,0ab	74,8±3,2b	60,8±4,9ab
Neophytenanteil (SS %, Deckungsgrad)	-	-	1,0±0,4a	0,7±0,2a
Neophytenanteil (KS %, Deckungsgrad)	2,6±0,8a	8,3±1,6b	29,1±2,0c	28,3±2,9c
Conyza canadensis (Deckungsgrad %)	0,6±0,2a	0,6±0,3a	0,4±0,3b	0,6±0,5b
Epilobium ciliatum (Deckungsgrad %)	0,1±<0,1a	<0,1±<0,1a	0,4±0,2ab	0,7±0,3b
Solidago canadensis (Deckungsgrad %)	0,1±<0,1a	0,1±<0,1a	20,9±1,9b	18,5±2,8b

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

mal jährlich gemähten Flächen. Bei vier- bis achtmaliger Mahd gibt es bei diesen Parametern keinen signifikanten Unterschied zwischen gedüngten und ungedüngten Flächen. Einen signifikant höheren Neophytenanteil auf gedüngten Flächen gibt es bei den Artenzahlen und beim Deckungsgrad nur auf den viermal gemähten Streifen (jedoch mit weniger als 2% bzw. 1% kaum relevant). Am Deckungsgrad auf der gedüngten, im Frühjahr gemähten Parzelle sind die Neophyten dagegen mit im Mittel fast 50% vertreten, auf den ungedüngten mit 34% signifikant niedriger. Entscheidend für diese Unterschiede ist vor allem das Auftreten von *Solidago canadensis*, das durch einmalige Mahd im Frühjahr und Düngung stark gefördert wird (Abb. 3).

3.3.2. Pflügen und Mulchen im Vergleich mit ungestörter Sukzession

Über den Zeitraum von 1969–2005 war die mittlere Artenzahl auf den jährlich im Sommer gepflügten Parzellen signifikant niedriger als bei einer Bodenbearbeitung im Frühjahr, dem herbstlichen Mulchen oder der ungestörten Sukzession (Abb. 7, Tab. 4). Der Neophytenanteil an der Artenzahl liegt auf gepflügten Parzellen geringfügig (aber nicht signifikant), der Anteil am Deckungsgrad signifikant niedriger als auf gemulchten bzw. ungestörten Parzellen. Im zeitlichen Verlauf wird der höchste Neophytenanteil am Deckungsgrad auf den gepflügten Parzellen im 2. Versuchsjahr 1970 erreicht (maximal 21 bzw. 44%), auf der gemulchten Parzelle erst 1999 (47%) und bei ungestörter Sukzession 1981 (52%; Abb. 7). Verantwortlich für diese Unterschiede ist vor allem das Vorkommen von *Conyza canadensis*,

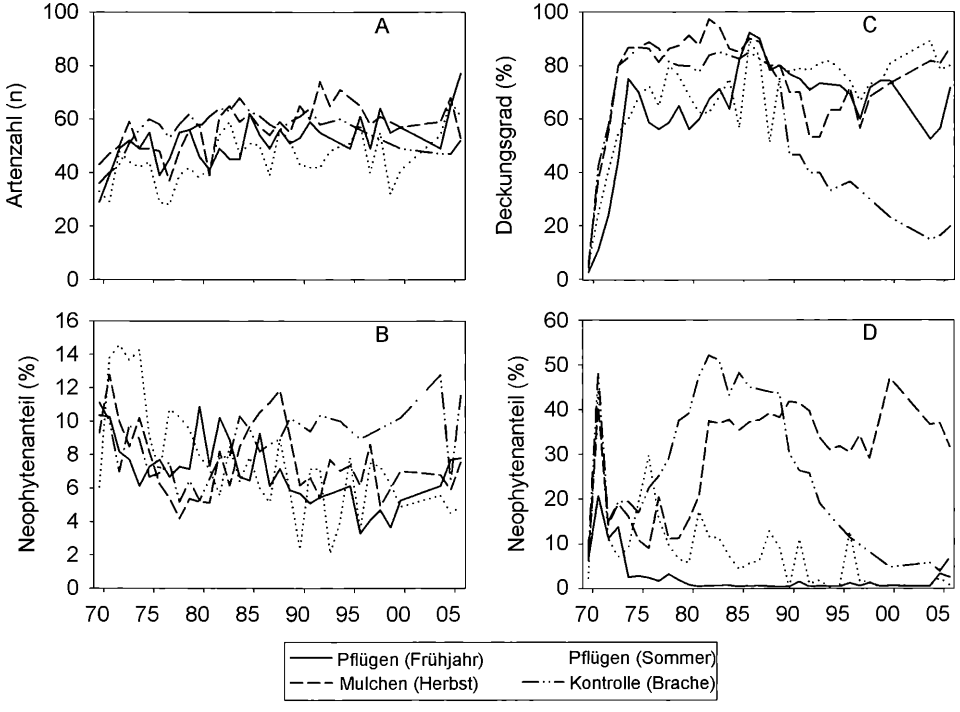

Abb. 7: Veränderungen in den Artenzahlen (A), im Deckungsgrad der Krautschicht (C) sowie dem Neophytenanteil (% der Artenzahl {B} bzw. % des Deckungsgrads der Krautschicht {D}) von 1969–2005 auf den gepflügten und gemulchten Brachflächen im Vergleich zur ungestörten Ackerbrachen-Sukzession. Aufnahmeflächengröße 200 m², Sterilisation 1968 (ohne Samenbank zu Versuchsbeginn).

Fig. 7: Changes in species richness (A), cover of herb layer (C), and proportion of alien plant species (% of species richness {B} and cover of herb layer {D},) of the ploughed and mulched plots in comparison to undisturbed old-field succession. Plot size: 200 m², sterilization 1968 (without soil seed bank at the beginning of the experiment).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

die in allen vier Versuchsvarianten zu Beginn des Versuchs eine dominierende Rolle einnahm, während *Solidago canadensis* erst später und nur auf der gemulchten bzw. ungestörten Parzelle zur Dominanz gelangte. *Solidago canadensis* erreichte dabei in der ungestörten Kontrolle zwischen 1973 und 1990 einen Deckungsgrad von mehr als 10% und nahm danach mit dem Dichtschluss der Baum- und Strauchschicht wieder ab. Auf den gemulchten Parzellen wurde die Schwelle von mehr als 10% Deckung bei *Solidago canadensis* bereits 1972 überschritten und bis heute gehalten (Deckungsgrad 2005: 25%).

4. Diskussion

4.1. Zum Neophytenanteil im Sukzessionsversuch allgemein

Der Neophytenanteil an der Flora des Sukzessionsversuchs liegt mit etwa 10% in der Größenordnung des Neophytenanteils der umgebenden Landschaft (HAEUPLER 1976, GARVE 2007, SCHMIDT et al. 2008), d.h. er ist selbst bei Einbeziehen der fremdländischen Arten, die dem Neuen Botanischen Garten entstammen, nicht ungewöhnlich hoch. Er liegt damit beispielsweise niedriger als auf innerstädtischen Brachflächen (Trümmergrundstücke, Baugruben, Bahnhöfen), wo Neophytenanteile von 10–20% die Regel sind, aber auch bis zu 40% des Artenbestandes ausmachen können (KOWARIK 1986, BRANDES 1993, SCHINNIGER 2008). Wälder dagegen weisen mit weniger als 3% deutlich niedrigere Neophytenanteile auf (MASKELL et al. 2006, CHYTRÝ et al. 2008, SCHMIDT et al. 2008).

Mit relativ geringen Neophytenanteilen unterscheidet sich die mitteleuropäische Brachflächenvegetation deutlich von der Flora nordamerikanischer Brachen. In zehn Brachen des Piedmonts in New Jersey (USA), die zwischen 1958 und 1966 auf ehemals gepflügten oder gemähten Flächen angelegt wurden (Buell-Small Succession Study), fanden MEINERS et al. (2001, 2002) und YURKONIS et al. (2005) über einen Zeitraum von 46 Jahren unter insgesamt 342 Arten nur 222 (65%) indigene Arten. Dies hängt z. T. mit dem hohen Anteil an eurasiatischen Grünlandarten zusammen, die mit den Ansaaten auf die Flächen gelangten (u. a. *Trifolium pratense, T. hybridum, Poa pratensis, Chrysanthemum leucanthemum*). Jedoch waren auch auf den ehemals gepflügten nordamerikanischen Brachflächen die Neophyten deutlich stärker vertreten als dies im Göttinger Sukzessionsversuch der Fall war.

Dem überraschend geringen Anteil an Neophyten in Mitteleuropa entspricht auch eine Auswertung von bis zu 55 Jahre alten Ackerbrachen in Tschechien (PRACH & PYSEK 1999). Unter den dominanten Arten (d. h. mindestens in einem Jahr mehr als 25% Deckung) fanden sich bei mittleren Standortsverhältnissen keine Neophyten, aber mehr Archäophyten als in der Flora Mitteleuropas.

4.2. Neophyten bei ungestörter Sukzession

Der von WHITTAKER (1975) postulierte Rückgang an Neophyten beim Übergang zum Pionierwald-Stadium, also mit Beginn einer geschlossenen Gehölzschicht, konnte nur für den Neophytenanteil am Deckungsgrad, nicht aber für ihren Anteil an der Gesamtartenzahl bestätigt werden. Unterschiede zeigten sich auch im Neophytenanteil unmittelbar nach dem Brachfallen bis zum Strauch-Stadium. Während im Göttinger Versuch der Neophytenanteil an der Artenzahl sich 9–14 Jahre nach dem Brachfallen nicht veränderte, ihr Anteil am Deckungsgrad aber vom Annuellen-Stadium (lange Sukzessionsreihe) bzw. Grasland-Stadium (kurze Sukzessionsreihe) um das Zwei- bzw. Fünffache auf im Mittel mehr als 30% im Strauchstadium anstieg, lag der Neophytenanteil bei den von MEINERS et al. (2001, 2002) und YUKORNIS et al. (2005) untersuchten Brachen in New Jersey am Anfang der Brachlandsukzession mit über 50% am höchsten, um dann einheitlich abzunehmen. 30–40 Jahre nach dem Brachfallen entfielen noch etwa 30% der Arten und des Deckungsgrades auf nichtheimische Arten, während es im Göttinger Versuch weniger als 7–9% (Artenzahl) bzw. 5–15% (Deckungsgrad) waren. MEINERS et al. (2001, 2002) fanden allerdings während der ersten zehn Jahre nach dem Brachfallen eine extrem starke Schwankung im Neophytenanteil, so dass die abweichenden Ergebnisse für den Beginn der Sukzession auch zufallsbedingt sein können.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Der Einfluss der Ausgangsvegetation bzw. der Vorbehandlung auf den quantitativen Anteil der Neophyten im Sukzessionsverlauf konnte durch den Vergleich von zuvor gepflügten oder gemulchten Parzellen in den kurzen Sukzessionsreihen bestätigt werden. Grünlandbrachen (hayfield) in New Yersey, die zuvor regelmäßig gemäht wurden, besaßen durchgehend einen höheren Neophytenanteil als Ackerbrachen (row crops) mit jährlichem Pflügen vor dem Brachfallen. Verantwortlich für den höheren Deckungsanteil der Neophyten auf den ehemaligen Heumahdflächen in Nordamerika ist der hohe Anteil an eingesäten mitteleuropäischen Wiesengräsern und -kräutern wie *Chrysanthemum leucanthemum, Poa pratensis, Trifolium hybridum, T. pratense* u. a. (MEINERS et al. 2001), auf den gemulchten Parzellen in Göttingen der hohe Anteil an nordamerikanischem *Solidago canadensis*, der in der nachfolgenden Brache die Krautschicht stärker bestimmte als auf den zuvor gepflügten Parzellen.

Entscheidend für den Rückgang der Neophyten insgesamt und der Krautschicht im Besonderen ist die Bildung einer Baumschicht, in der sowohl in Mitteleuropa als auch in Nordamerika einheimische Gehölze dominieren (MEINERS et al. 2002). Exotische Lianen und Sträucher (z. B. *Celastrus orbiculatus, Lonicera japonica, Rosa multiflora*) sind dagegen in Nordamerika stärker als in Mitteleuropa an der Gehölzschicht beteiligt und üben z. T. einen starken Einfluss auf die Struktur und Diversität der Brachlandvegetation aus (FIKE & NIERING 1999, MEINERS et al. 2002, YUKORNIS et al. 2005).

4.3. Neophyten bei gestörter Sukzession und Eutrophierung (Düngung)

Im Vergleich zwischen ungestörter Sukzessionen als Kontrolle und den einmal gemähten bzw. gemulchten Flächen ergeben sich im langjährigen Vergleich keine Unterschiede im Neophytenanteil, wohl aber in ihrer zeitlichen Entwicklung, die sich vor allem mit dem Verhalten von *Solidago canadensis* erklären lässt. Im Göttinger Versuch ging *S. canadensis* spätestens mit Beginn des Pionierwaldstadiums (14–20 Jahre nach dem Brachfallen) stark zurück, blieb aber bei einmaligem Mähen oder Mulchen weiterhin dominierend. *Solidago altissima*-Populationen in einer neunjährigen schweizerischen Ackerbrache, die über fünf Jahre im Spätsommer gemäht wurde, nahmen dagegen im Vergleich zur ungemähten Kontrolle deutlich ab (JOSHI & MATTHIES 1996; zur Identität bzw. Übereinstimmung von *S. altissima* mit *S. canadensis*: MEYER & SCHMID 1992, WISSKIRCHEN & HAEUPLER 1998, Weber 2000; hier wird der Auffassung vertreten, dass es sich bei *S. altissima* und *S. canadensis* in Mitteleuropa um identische Sippen handelt). Dies gilt auch für *S. altissima*-Bestände in der nordamerikanischen Heimat: Nach COLLINS et al. (2001) blieb *S. altissima* auf einer Brache in Tennessee (USA) in den ersten sechs Jahren nach dem Brachfallen nur dann dominant, wenn eine Mahd höchstens in jedem zweiten Jahr oder sogar in noch größeren Abständen bis überhaupt nicht erfolgte. Bei einer zweimaligen Mahd wurde *S. altissima* zunehmend durch eine arten- und insbesondere annuellenreiche Vegetation ersetzt. Entscheidend ist offensichtlich der Zeitpunkt der Mahd: je dichter am Kulminationszeitpunkt der Biomasseproduktion in der Vegetationszeit von *Solidago* gemäht wird, desto rascher und intensiver ist sein Rückgang. Dies bedeutet für die *Solidago*-Arten nicht nur einen Verlust an Kohlenstoff und Stickstoff, die sich zu dieser Zeit überwiegend in den oberirdischen Pflanzenteilen befinden, sondern reduziert auch die Samenproduktion und die Rhizomausbildung, die für die fortdauernde Dominanz von *Solidago*-Beständen ebenfalls von hoher Bedeutung sind (MEYER & SCHMID 1999a, b, c). Im Göttinger Sukzessionsversuch wurde bei der Frühjahrsmahd Ende April und bei der Herbstmahd erst nach Mitte September gemäht oder gemulcht. Zu diesen beiden Terminen am Ende bzw. zu Beginn der Vegetationszeit dürfte der Verlust an Kohlenstoff und Nährstoffen sowie an vegetativen und generativen Ausbreitungsorganen bei *Solidago* deutlich geringer ausfallen als bei einer einmaligen Mahd von Mai bis August (MEYER & SCHMID 1999a), Ende Juli (COLLINS et al. 2001) oder August/September (JOSHI & MATTHIES 1996).

Nimmt man die Mahdhäufigkeit als Parameter für die Störungsintensität, so lässt sich die Hypothese, dass mit zunehmender Störung auch der Neophytenanteil ansteigt, nicht bestäti-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

gen. Die signifikanten Unterschiede zwischen den einmal gemähten Parzellen und den zwei- bis achtmal gemähten Flächen ergeben sich wiederum vor allem aus der unterschiedlichen Mahdverträglichkeit von *Solidago canadensis* (WERNER 1976, VOSER-HUBER 1983, SCHMIDT 1985, 1993, COLLINS et al. 2001). Die Reaktion von Neophyten auf das Mähen ist jedoch nicht einheitlich. Häufiges Mähen begrenzt beispielsweise das Wachstum von *Artemisia vulgaris* entscheidend, die sich als klonal ausbreitender Neophyt in Nordamerika ähnlich verhält und ähnliche Standorte besiedelt wie *S. canadensis* in Mitteleuropa (BARNEY et al. 2005). Überraschend ist dagegen die Mahd-Reaktion von *Arrhenatherum elatius* in nordamerikanischen Prärien, wo dieses Gras als invasiver Neophyt auftritt. Während *A. elatius* in Mitteleuropa allgemein (ELLENBERG 1996) und deutlich auch im Sukzessionsversuch durch eine zweimalige Mahd gefördert wurde (SCHMIDT 1981a, 1985, 1993), gelang es WILSON & CLARK (2001), die Art nach vier Jahren durch ein zweimaliges Mähen zurückzudrängen und gleichzeitig die einheimischen Präriegräser zu fördern. In kalifornischen Grasländern nahm der Anteil an nichteinheimischen Gräsern ebenfalls mit zunehmender Mahdhäufigkeit ab, der von nichteinheimischen Kräutern dagegen zu, während die einheimischen Pflanzen weitgehend unbeeinflusst vom Schnitt bzw. der Schnitthäufigkeit blieben (HAYES & HOLL 2003).

Bodenstörungen sind eine wichtige Voraussetzung für die Etablierung von Neophyten (HOBBS & ATKINS 1988). Dennoch fiel der Neophytenanteil am Deckungsgrad auf den einmal im Jahr gepflügten Flächen niedriger aus als beim einmaligen Mulchen. Regelmäßiges Pflügen kann hohe Neophytenanteile in den Pflanzenbeständen verhindern. Allerdings gehen MEINERS et al. (2002) davon aus, dass eine einmalige Bodenbearbeitung nicht ausreicht, um den Einfluss von Neophyten zu begrenzen. HARTMANN et al. (1995) fanden dagegen nach dem Umpflügen im Sommer unter trockenen Bedingungen bei einem *Solidago altissima*-Bestand einen Rückgang um 40%, bei nachfolgender Einsaat mit Gräsern und Kräutern sogar um 94% im Deckungsgrad gegenüber der ungestörten Kontrolle. Ähnlich wie bei einer einmaligen Mahd kann hier also auch der Zeitpunkt in der Vegetationsperiode entscheidend sein.

Frühere Untersuchungen in unterschiedlichen Vegetationstypen zeigen, dass mit zunehmender Nährstoffversorgung die Einwanderung und Ausbreitung von Neophyten gefördert wird (HOBBS & ATKINS 1988, HOBBS et al. 1988, HUENNECKE et al. 1990, MCINTYRE & LAVOREL 1994, BURKE & GRIME 1996, DUGGIN & GENTLE 1998, LI & NORLAND 2001, BROOKS 2003, LAKE & LEISHMAN 2004, RICKEY & ANDERSON 2004). Auf den mehrmals jährlich gemähten Flächen ließ sich jedoch keine signifikante Erhöhung des Neophytenanteils durch Düngung nachweisen. Auf den einmal gemähten und gedüngten Flächen beruht der höhere Neophytenanteil allein auf dem erhöhten Deckungsgrad von *Solidago canadensis*, der als Indikator für nährstoffreiche Böden gilt und auf steigende Düngung mit erhöhtem Wachstum reagiert (BORNKAMM & HENNIG 1982, BORNKAMM 1984, CORNELIUS 1990, STOLL et al. 1998, WEBER 2000). Düngungsversuche zum Konkurrenzverhalten von *S. canadensis* als Neophyt und *Urtica dioica* als indigener Art zeigen deutlich, dass *S. canadensis* bei ungünstiger Wasser- und Nährstoffversorgung zwar von einer Stickstoff- und Phosphordüngung stärker profitiert als *U. dioica*, aber bei guter Wasser- und Nährstoffversorgung der einheimischen *U. dioica* unterlegen ist (SCHMIDT 1981b, 1983, 1986). In einer schweizerischen Ackerbrache wirkte sich eine N-Düngung über zwei Jahre mit ca. 90 kg N/ha und Jahr nicht signifikant auf den Deckungsgrad von *S. canadensis* aus. Es deuteten sich aber eine Zunahme von *S. canadensis* auf den im Spätsommer gemähten und ein Rückgang auf den ungemähten Kontrollen an (JOSHI & MATTHIES 1996).

Dass eine generelle Förderung des Neophytenanteils bei guter Nährstoffversorgung bzw. Eutrophierung (Düngung) nicht vorzufinden ist, sondern vielmehr die Kombination von Störungsintensität und Nährstoffversorgung entscheidend ist, zeigen u. a. australische Untersuchungen: HOBBS & ATKINS (1988) fanden beim Vergleich von einheimischen mit nichteinheimischen Annuellen in verschiedenen Pflanzengesellschaften einen höheren Neophytenanteil auf gedüngten Flächen nur dann, wenn diese zuvor auch durch Umgraben gestört waren. Düngung allein förderte dagegen die einheimischen Arten stärker als die Neophyten, besonders auch in einer Brachlandsukzession. LAKE & LEISHMAN (2004) notier-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

ten auf nährstoffarmen Böden in naturnahen, ungestörten Ökosystemen keine exotischen Arten, in urbanen Ökosystemen waren diese auch bei Störung nur mit einer Art vertreten. Der Anteil an Neophyten war dort am höchsten, wo die Böden in der Vergangenheit am stärksten eutrophiert wurden.

Dies unterstreicht – ebenso wie die unterschiedliche Reaktion einzelner Neophyten auf die Mahd –, dass die Suche nach gemeinsamen Merkmalen von Neophyten schwierig ist (KÜSTER et al. 2008). So fanden THOMPSON & MCCARTHY (2008) auch bei einem Vergleich von einheimischen und nichteinheimischen Arten entlang eines Urbanitätsgradienten überraschend geringe Unterschiede in den funktionellen Merkmalen und Habitatansprüchen zwischen beiden Artengruppen.

Gemeinsamkeiten wie C-Strategie, hohe Wuchsform, hoher Bedarf an Nährstoffen und Wasser kommen nur dann zum Tragen, wenn alle Voraussetzungen erfüllt sind. Letztlich entscheiden die ganz spezifischen morphologischen, physiologischen und genetischen Eigenschaften darüber, ob sich eine Art im Sukzessionsverlauf invasiv verhält oder nicht. Dies gilt nicht nur für Neophyten, sondern auch für indigene Arten (PRACH & PYSEK 1999, KÜSTER et al. 2008). Umgekehrt hängt aber auch die Invasionsresistenz einer Pflanzengemeinschaft nicht nur von der Identität der eindringenden, sondern auch der vorhandenen Arten ab (BAKKER & WILSON 2004).

4.4. Empfehlungen für den Naturschutz und die Landschaftspflege im Umgang mit Neophyten

Mit der Entwicklung einer dichtgeschlossenen Gehölzschicht sinkt der Neophytenanteil auf Ackerbrachen dramatisch. Bei ungestörter Entwicklung dauert dies etwa 20 Jahre, durch die Pflanzung von Bäumen und Sträuchern lässt sich dieser Zeitraum sicher verkürzen. Mit der Bildung einer geschlossenen Gehölzschicht werden zunächst nur die Neophyten des Offenlandes verdrängt, nicht aber schattentolerante Neophyten. Deren Anteil ist aber – ebenso wie der Anteil an neophytischen Gehölzen – in den Wäldern Mitteleuropas relativ gering, vor allem im Vergleich zu Nordamerika (vgl. MEINERS et al. 2002, CHYTRÝ et al. 2008 und SCHMIDT et al. 2008).

Unter den landwirtschaftlichen Kulturmaßnahmen ist eine mindestens zweimalige Mahd im Jahr ausreichend, um den Neophytenanteil stark zurückzudrängen. Eine einmalige Mahd (mit und ohne Entfernung der Biomasse) ist nur dann erfolgreich, wenn sie nicht zu Beginn oder am Ende der Vegetationsperiode erfolgt, sondern den Neophyten in einer phänologisch-physiologisch wichtigen Phase in der Vegetationszeit trifft. Die unterschiedliche Reaktion von *Solidago canadensis* (incl. *S. altissima*) auf eine einmalige Mahd in den verschiedenen Untersuchungen zeigt dies sehr anschaulich (JOSHI & MATTHIES 1996, MEYER & SCHMID 1999A, COLLINS et al. 2001). Düngung wirkt sich zumindest auf nährstoffarmen Böden positiv auf das Wachstum verschiedener Neophyten (z. B. *S. canadensis*) aus (HOBBS & ATKINS 1988, LAKE & LEISHMAN 2004). Da Eutrophierung ein wesentlicher Faktor für den allgemeinen Rückgang der Artendiversität ist und sich insbesondere negativ auf gefährdete Arten auswirkt, kommt dem Nährstoffhaushalt eine zentrale Rolle in der Entwicklung und Artenzusammensetzung gemähter Flächen zu (SCHMIDT 1993, 2007).

Ob bereits eine einmalige Bodenbearbeitung ausreichend ist oder nicht, um den Neophytenanteil zu reduzieren, lässt sich aus den wenigen Untersuchungen zu regelmäßig gepflügten Ackerbrachen noch nicht ableiten. Auch hier bestehen offensichtlich Unterschiede zu Nordamerika mit seinem generell höheren Anteil an Neophyten in der Landschaft als in Mitteleuropa.

Ein genereller Rückgang der Artendiversität oder auch gefährdeter Arten, der seine Ursache in einem erhöhten Anteil an Neophyten hat, ist im Sukzessionsversuch nicht feststellbar – im Gegenteil: im Strauch-Stadium der ungestörten Sukzession war nicht nur der Neophytenanteil am Deckungsgrad am höchsten, sondern dies war auch das Stadium mit der höchsten Artendiversität. Trotz eines relativ hohen Neophytenanteils auf den einmal gemähten Flächen ist hier sowohl die Artendiversität als auch der Anteil an Rote-Liste-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Arten deutlich höher als auf den jährlich zwei- bis achtmal gemähten Flächen (SCHMIDT 1993). Somit ist die naturschutzfachliche Bewertung von Neophyten nicht einfach bzw. eindeutig. In jedem Fall zeigt aber der hier vorgestellte Dauerflächenversuch, dass es sowohl über die Zeit (Entwicklung eines Pionierwaldes) als auch über Managementmaßnahmen (zweimalige Mahd) möglich ist, indigene Arten zu fördern und Neophyten wie z. B. *Solidago canadensis* zurückzudrängen.

Danksagung

Bei der langjährigen Geländearbeit halfen zahlreiche MitarbeiterInnen. Besonders zu erwähnen sind Bernadett Lambertz und Hartmut Wildberger, die in einzelnen Jahren die Vegetationsaufnahmen anfertigten, sowie Heiko Rubbert, der in den letzten zehn Jahren die Versuchsanlage technisch betreute und bei vielen Erhebungen mithalf. Dr. Rolf Callauch gab wertvolle Informationen zu den Arten, die im Neuen Botanischen Garten kultiviert wurden. Gina Lopez korrigierte die englischen Teile im Manuskript. Ihnen allen sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

Literatur

BAKKER, J.D. & WILSON, S.D. (2004): Using ecological restoration to constrain biological invasion. – J. Appl. Ecol. 41: 1058–1064.

BAKKER, J.P., OLFF, H., WILLEMS, J.H. & ZOBEL, M. (1996): Why we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics. – J. Veg. Sci. 7: 147–155.

BARNEY, J.N., DITOMMASO, A. & WESTON, L.A. (2005): Differences in invasibility of two contrasting habitats and invasiveness of two mugwort *Artemisia vulgaris* populations. – J. Appl. Ecol. 42: 567–576.

BERNHARDT-RÖMERMANN, M., RÖMERMANN, C., NUSKE, R., PARTH, A., KLOTZ, S., SCHMIDT, W. & STADLER, J. (2008): On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses. – Oikos 117: 1533–1541.

BORNKAMM, R. (1984): Experimentell-ökologische Untersuchungen zur Sukzession von ruderalen Pflanzengesellschaften. II: Quantität und Qualität der Phytomasse. – Flora 175: 45–74.

– (2008): Einige Überlegungen zur Einwanderung von *Bromus erectus* HUDS. in Süd-Niedersachsen. – Braunschw. Geobot. Arb. 9: 83–95.

& HENNIG, U. (1982): Experimentell-ökologische Untersuchungen zur Sukzession von ruderalen Pflanzengesellschaften auf unterschiedlichen Böden. I. Zusammensetzung der Vegetation. – Flora 172: 267–316.

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

BROOKS, M.L. (2003): Effects of increased soil nitrogen on the dominance of alien plants in the Mojave Desert. – J. Appl. Ecol. 40: 344–353.

BUCKLEY, Y.M. (2008): The role of research for integrated management of invasive species, invaded landscapes and communities. – J. Appl. Ecol. 45: 397–402.

BURKE, M.J.W. & GRIME, J.P. (1996): An experimental study of plant community invasibility. – Ecology 77: 776–790.

CHYTRÝ, M., MASKELL, L.C., PINO, J., PYSEK, P., VILA, M., FONT, X. & SMART, S.M. (2008): Habitat invasions by alien plants: a quantitative comparison among Mediterranean, subcontinental and oceanic regions of Europe. – J. Appl. Ecol. 45: 448–458.

COLLINS, B., WEIN, G. & PHILIPPI, T. (2001): Effects of disturbance intensity and frequency on early old-field succession. – J. Veg. Sci. 12: 721–728.

CORNELIUS, R. (1990): The strategies of *Solidago canadensis* L. in relation to urban habitats. I. Resource requirements. – Acta Oecol. 11: 19–34.

DAVIS, M.A., THOMPSON, K. & GRIME, J.P. (2005): Invasibility: the local mechanisms driving community assembly and species diversity. – Ecography 28: 696–704.

DI CASTRI, F. (1990): On invading species and invaded ecosystems: the interplay of historical chance and biological necessity. – In: DI CASTRI, F., HANSEN, A.J. & DEBUSSCHE, M. (eds.): Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin. Monogr. Biol. 65: 3–16.

DÖLLE, M. & SCHMIDT, W. (2007): Changes in plant species diversity during thirty-six years of undisturbed old-field succession. – Allgem. Forst- u. Jagdz. 178: 225–232.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

–, BERNHARDT-RÖMERMANN, M., PARTH, A. & SCHMIDT, W. (2008): Changes in life history trait composition during undisturbed old-field succession. – Flora 203: 508–522.

DRAKE, J.A., MOONEY, H.A., DI CASTRI, F., GROVES, R.H., KRUGER, F.J., REJMANEK, M. & WILLIAMSON, M. (eds.) (1989): Biological Invasions. – Scope 37: 525 S. Chicester.

DUGGIN, J.A. & GENTLE, C.B. (1998): Experimental evidence on the importance of disturbance intensity for invasion of *Lantana camara* L. in dry rainforest-open forest ecotones in north-eastern NSW, Australia. – For. Ecol. Managem. 109: 279–292.

ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5. Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 1095 S.

ELTON, C.S. (1958): The Ecology of Invasions by Animals and Plants. – Methuen, London: 191 S.

EVANS, R.D., RIMER, R. & SPERRY, L. (2001): Exotic plant invasions. – Ecol. Appl. 11: 1301–1310.

FIKE, J. & NIERING, W.A. (1999): Four decades of old field vegetation development and the role of *Celastrus orbiculatus* in the north-eastern United States. – J. Veg. Sci. 10: 483–492.

FUCHS, H. (1964): Flora von Göttingen. – Vandenhoeck & Ruprecht, Göttingen: 156 S.

GARVE, E. (2004): Rote Liste und Florenliste der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. 5. Fassung, Stand 1.3.2004. – Inf.dienst Naturschutz Niedersachs. 24: 1–76.

– (2007): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. – Naturschutz u. Landschaftspflege in Niedersachsen 43: 507 S.

HAEUPLER, H. (1976): Atlas zur Flora von Südniedersachsen. – Scripta Geobot. 10: 1–367.

HARTMANN, E., SCHULDES, H., KÜBLER, R. & KONOLD, W. (1995): Neophyten. Biologie, Verbreitung und Kontrolle ausgewählter Arten. – Ecomed, Landsberg: 301 S.

HAYES, G.F. & HOLL, K.D. (2003): Site-specific responses of native and exotic species to disturbances in a mesic grassland community. – Appl. Veg. Sci. 6: 235–244.

HIERRO, J.L., MARON, J.L. & CALLAWAY, R.M. (2005): A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. – J. Ecol. 93: 5–15.

HOBBS, R.J. & ATKINS, L. (1988): Effect of disturbance and nutrient addition on native and introduced annuals in plant communities in the Western Australian wheatbelt. – Austr. J. Ecol. 13: 171–179.

–, GULMON, S.L., HOBBS, V.J. & MOONEY, H.A. (1988): Effects of fertilizer addition and subsequent gopher disturbance on a serpentine annual grassland community. – Oecologia 75: 291–295.

HUENNECKE, L., HAMBURG, S., KOIDE, R., MOONEY, H.A. & VITOUSEK, P. (1990): Effects of soil resources on plant invasion and community structure in California serpentine grassland. – Ecology 71: 478–491.

JOHNSTONE, I.M. (1986): Plant invasion windows: A time-based classification of invasion potential. – Biol. Rev. 61: 369–394.

JOSHI, J. & MATTHIES, D. (1996): Effects of mowing and fertilization on succession in an old-field plant community. – Bull. Geobot. Inst. ETH 6: 13–26.

KOWARIK, I. (1986): Vegetationsentwicklung auf innerstädtischen Brachflächen. Beispiele aus Berlin (West). – Tuexenia 6: 75–98.

– (2003): Biologische Invasionen: Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa. – Ulmer, Stuttgart: 380 S.

KÜSTER, E.C., KÜHN, I., BRUELHEIDE, H. & KLOTZ, S. (2008): Trait interactions help explain plant invasion success in the German flora. – J. Ecol. 96: 860–868.

KULMATISKI, A., BEARD, K.H. & STARK, J.M. (2006): Soil history as a primary control on plant invasion in abandoned agricultural fields. – J. Appl. Ecol. 43: 868–876.

LAKE, J.C. & LEISHMAN, M.R. (2004): Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. – Biol. Conserv. 117: 215–226.

LI, Y. & NORLAND, M. (2001): The role of soil fertility in invasion of Brazilian pepper (*Schinus terebinthifolius*) in Everglades National Park, Florida. – Soil Science 166: 400–405.

LOOKWOOD, J.L., HOOPES, M.F. & MARCHETTI, M.P. (2007): Invasion Ecology. – Blackwell, Malden, Oxford, Carlton: 304 S.

MASKELL, L.C., FIRBANK, G., THOMPSON, K., BULLOCK, J.M. & SMART, S.M. (2006): Interactions between non-native plant species and the floristic composition of common habitats. – J. Ecol. 94: 1052–1060.

MCINTYRE, S. & LAVOREL, S. (1994): Predicting richness of native, rare, and exotic plants in response to habitat and disturbance variables across a variegated landscape. – Conserv. Biol. 8: 521–531.

MEINERS, S.J. & PICKETT, S.T.A. (1999): Changes in community and population responses across a forest-field gradient. – Ecography 22: 261–267.

–, – & CADENASSO, M.L. (2001): Effects of plant invasions on the species richness of abandoned agricultural land. – Ecography 24: 633–644.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

& – (2002): Exotic plant invasions over 40 years of old field successions: community patterns and associations. – Ecography 25: 215–223.

MEYER, A.H. & SCHMID, B. (1992): Der Beitrag der Populationsbiologie zum Verständnis biologischer Invasionen. – Verh. Ges. Ökol. 21: 285–293.

– & – (1999a): Experimental demography of the old-field perennial *Solidago altissima*: the dynamics of the shoot population. – J. Ecol. 87: 17–27.

– & – (1999b): Seed dynamics and seedling establishment in the invading perennial *Solidago altissima* under different experimental treatments. – J. Ecol. 87: 28–41.

– & – (1999c): Experimental demography of rhizome populations of establishing clones of *Solidago altissima*. – J. Ecol. 87: 42–54.

MYSTER, R.W. & PICKETT, S.T.A. (1990): Initial conditions, history, and successional pathways in ten contrasting old fields. – Am. Midl. Nat. 124: 231–238.

– & – (1992): Dynamics of associations between plants in ten old fields during 31 years of succession. – J. Ecol. 80: 291–302.

PICKETT, S.T.A. (1982): Population patterns through twenty years of oldfield succession. – Vegetatio 49: 45–59.

– (1989): Space-for-time substitutions as an alternative to long-term studies. – In: LIKENS, G.E. (Ed.): Long-Term Studies in Ecology. Approaches and Alternatives: 110–135. Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, London, Paris, Tokyo.

KOLASA, J., ARMESTO, J.J. & COLLINS, S.L. (1989): The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. – Oikos 54: 129–136.

POSCHLOD, P., SCHREIBER, K.-F., MITLACHER, K., RÖMERMANN, C. & BERNHARDT-RÖMERMANN, M. (in Vorbereitung): Vegetationsökologische Untersuchungen. – In: SCHREIBER, K.F., BRAUCKMANN, H.-J., BROLL, G., KREBS, S. & POSCHLOD, P. (Eds.): Landschaftspflege und Naturschutz im Extensivgrünland. 30 Jahre Offenhaltungsversuche Baden-Württemberg.

PRACH, K. (1990): Vegetational dynamics. – In: OSBORNOVÁ, J., KOVÁROVA, M., LEPS, J. & PRACH, K. (Eds.): Succession in Abandoned Fields. Geobotany 15: 127–134. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

– & PYSEK, P. (1999): How do species dominating in succession differ from others? – J. Veg. Sci. 10: 383–392.

R DEVELOPMENT CORE TEAM (2008): A language and environment for statistical computing. – R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

RICKEY, M.A. & ANDERSON, R.C. (2004): Effects of nitrogen addition on the invasive grass *Phragmites australis* and a native competitor *Spartina pectinata*. – J. Appl. Ecol. 41: 888–896.

SANDLUND, O.T., SCHEI, P.J. & VIKEN, A. (1999): Invasive species and biodiversity management. – Kluwer, Dordrecht: 431 S.

SCHINNIGER, I. (2008): Die Bedeutung brachliegender Bahnareale als Lebensraum für Pflanzen am Beispiel der Stadt Wien. – Braunschw. Geobot. Arb. 9: 393–404.

SCHMIDT, W. (1975): Vegetationsentwicklung auf Brachland – Ergebnisse eines fünfjährigen Sukzessions-Versuches. – In: SCHMIDT, W. (Red.): Sukzessionsforschung. Ber. Internat. Sympos. IVV Rinteln 1973: 407–434. Cramer, Vaduz.

– (1981a): Ungestörte und gelenkte Sukzession auf Brachäckern. – Scripta Geobot. 15: 199 S.

– (1981b): Über das Konkurrenzverhalten von *Solidago canadensis* und *Urtica dioica*. – Verh. Ges. Ökol. 9: 173–188.

– (1983): Über das Konkurrenzverhalten von *Solidago canadensis* und *Urtica dioica*. II. Biomasse und Streu. – Verh. Ges. Ökol. 11: 373–384.

– (1985): Mahd ohne Düngung – Vegetationskundliche und ökologische Ergebnisse aus Dauerflächenuntersuchungen zur Pflege von Brachflächen. – Münst. Geogr. Arb. 20: 81–99.

– (1986): Über das Konkurrenzverhalten von *Solidago canadensis* und *Urtica dioica*. III. Stickstoff- und Phosphorhaushalt. – Verh. Ges. Ökol. 14: 537–550.

– (1993): Sukzession und Sukzessionslenkung auf Brachäckern – Neue Ergebnisse aus einem Dauerflächenversuch. – Scripta Geobot. 20: 65–104.

– (2007): Wie rasch kehrt die Vielfalt in artenarme Wiesenfuchsschwanz-Wiesen zurück? – Ergebnisse aus Dauerflächenuntersuchungen zur Extensivierung des Grünlandes. – Hercynia 40: 111–132.

–, HEINRICHS, S., WECKESSER, M., EBRECHT, L. & LAMBERTZ, B. (2008): Neophyten in Buchen- und Fichtenwäldern des Sollings. – Braunschw. Geobot. Arb. 9: 405–434.

SCHREIBER, K.-F. (1995): Muß eine sekundär-progressive Sukzession immer nach bekannten Modellvorstellungen ablaufen? – Gegenbeispiele aus den Bracheversuchen Baden-Württembergs. – Ber. Akad. Nat.schutz Landsch. Pfl. 12: 65–77.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

SCHROEDER, F.-G. (1969): Zur Klassifizierung der Antrhopochoren. – Vegetatio 16: 225–238.
– (1974): Zu den Statusangaben bei der floristischen Kartierung Mitteleuropas. – Gött. Flor. Rundbr. 8: 71–79.
STADLER, J., TREFFLICH, A., BRANDL, R. & KLOTZ, S. (2007): Spontaneous regeneration of dry grasslands on set-aside fields. – Biodivers. Conserv. 16: 621–630.
STOLL, P., EGLI, P. & SCHMID, B. (1998): Plant foraging and rhizome growth patterns of *Solidago altissima* in response to mowing and fertilizer application. – J. Ecol. 86: 341–354.
THOMPSON, K. & MCCARTHY, M.A. (2008): Traits of British alien and native urban plants. – J. Ecol. 96: 853–859.
TILMAN, D. (1989): Ecological experimentation: Strengths and conceptual problems. – In: LIKENS, G.E. (Ed.): Long-Term Studies in Ecology. Approaches and Alternatives: 136–157. Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, London, Paris, Tokyo.
VANKAT, J.L. & CARSON, W.P. (1991): Floristics of a chronosequence corresponding to old field-deciduous forest succession in southwestern Ohio. III. Post-disturbance vegetation. – Bull. Torrey Bot. Club 118: 385–391.
VOSER-HUBER, M.L. (1983): Studien an eingebürgerten Arten der Gattung *Solidago* L. – Dissert. Bot. 68: 1–97.
WEBER, E. (2000): Biological flora of Central Europe: *Solidago altissima* L. – Flora 195: 123–134.
– & SCHMID, B. (1993): Das Neophytenproblem. – Dissert. Bot. 196: 209–227.
WERNER, P.A. (1976): Ecology of plant populations in successional environments. – Syst. Bot. 1: 246–268.
WHITTAKER, R.H. (1975): Functional aspects of succession in deciduous forests. – In: SCHMIDT, W. (Red.): Sukzessionsforschung. Ber. Internat. Sympos. IVV Rinteln 1973: 377–405. Cramer, Vaduz.
WILLIAMSON, M. (1996): Biological Invasions. – Chapman & Hall, London: 244 S.
WILSON, M.V. & CLARK, D.L. (2001): Controlling invasive *Arrhenatherum elatius* and promoting native prairie grasses through mowing. – Appl. Veg. Sci. 4: 129–138.
WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Ulmer, Stuttgart: 765 S.
YURKONIS, K., MEINERS, S.J. & WACHHOLDER, B.E. (2005): Invasion impacts diversity through altered community dynamics. – J. Ecol. 93: 1053–1061.

Prof. Dr. Wolfgang Schmidt (wschmid1@gwdg.de, korrespondierender Autor)
Dr. Markus Bernhardt-Römermann (markus.bernhardt@forst.uni-goettingen.de)
Dipl.-Forstw. Michaela Dölle (mdoelle@gwdg.de)
Andreas Parth (aparth@gwdg.de)
Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie
Georg-August-Universität Göttingen
Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen
Büsgenweg 1
37077 Göttingen

Manuskript eingereicht am 29.09.2008, endgültig angenommen am 20.12.2008.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 2009

Band/Volume: NS_29

Autor(en)/Author(s): Schmidt Wolfgang, Dölle Michaela, Bernhardt-Römermann Markus, Parth Andreas

Artikel/Article: Neophyten in der Ackerbrachen-Sukzession - Ergebnisse eines Dauerflächen-Versuchs 237-260