©Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg e.V.;download www.zobodat.at

Kieler Notiz. Pflanzenkd. Schleswig-Holstein Hamb. 30: 20-33 Kiel 2003

Experimentelle Sukzessionsforschung: Beschreibung von Mustern und Analyse von Mechanismen

- Kai Jensen, Kiel -

Kurzfassung

Ein wesentliches Konzept der Sukzessionsforschung ist die Differenzierung von Sukzessionsauslösern, -mustern und -mechanismen. In der mitteleuropäischen Kulturlandschaft ist die Nutzungsaufgabe von Grenzertragsstandorten ein bedeutsamer Auslöser für Sekundärsukzessionen. Mittlerweile liegen langfristige Dauerflächenuntersuchungen von Acker- und Grünlandbrachen aus dem deutschsprachigen Raum vor, die es ermöglichen, typische Veränderungen von Mustern (Abfolge von Sukzessionsstadien, Veränderung der Artenzahl) im Sukzessionsverlauf dieser Systeme zu beschreiben. Um ein tieferes Verständnis von Sukzessionsprozessen zu erhalten und die Prognosemöglichkeit von Vegetationsveränderungen zu verbessern, sollte zukünftig auch im deutschsprachigen Raum ein wesentlicher Bestandteil von Sukzessionsuntersuchungen die Analyse der zugrundeliegenden Mechanismen sein. Neben (ober- und unterirdischer) Konkurrenz um Ressourcen kann auch der Interferenz durch Streuauflagen, der Herbi- und Granivorie sowie der Diasporenverfügbarkeit große Bedeutung für den Sukzessionsverlauf zukommen. Anhand von Beispielen werden diese Mechanismen sowie Möglichkeiten ihrer Analyse vorgestellt. Auch in kleinen Populationen wirksame Mechanismen (Allee-Effekt, Pollenlimitation, 'genetische Erosion') können für das Sukzessionsgeschehen wichtig sein, da einerseits die Populationen zahlreicher Arten im Sukzessionsverlauf kleiner werden oder ganz verdrängt werden, da aber andererseits auch jede Neubesiedlung eines Standortes mit einer (temporären) Reduktion der Populationsgröße einhergeht. In der experimentellen Sukzessionsforschung sollten die bestehenden langjährigen Dauerflächen-Untersuchungen und Management-Experimente fortgeführt werden. Darüber hinaus sollte aber gezielt durch mehr-faktorielle (Freiland)-Experimente versucht werden, die den Vegetationsveränderungen zugrundeliegenden Mechanismen aufzudecken.

Abstract: Experimental investigations of succession: description of patterns and analysis of mechanisms

One main concept in the investigation of succession is the differentiation of successional causes, patterns and mechanisms. Abandonment of grasslands and agricultural fields is one main cause for secondary successions in the cultural landscape of Europe. During the last decades successional patterns like changes of species composition, species richness and the differentiation of successional stages have been analysed by many permanent-plot studies and management experiments. Thus, it becomes possible today to describe the main changes of patterns during succession on old-fields and abandoned grasslands.

However, the investigation of successional mechanisms has attained much less attention. It is supposed that above- and below-ground competition, herbi- and granivory, seed avaiability as well as the interference of germination and establishment by litter layers are important successional mechanisms. In this paper, those mechanisms and possibilities for their analyses are shortly described. Furthermore, it is pointed out that also mechanisms acting in small populations (Allee effect, pollination limitation, 'genetic erosion') have to be considered as successional mechanisms because (temporarly) small populations sizes regularly occur both during die extinction of early and the establishment of late successional species.

Keywords:
abandonment, competition, grassland and old-field succession, herbivory, litter layers, seed availability, small populations

1 Einleitung

Zeitliche Veränderungen der Artenzusammensetzung und -Struktur von Lebensgemeinschaften werden schon seit Beginn des 20. Jahrhunderts untersucht. Seit dieser Zeit wird versucht, die beobachteten Muster durch eine 'stimmige' Sukzessionstheorie zu beschreiben und somit die wirkenden Mechanismen besser benennen und analysieren zu können (z.B. CLEMENTS 1916, GLEASON 1917, EGLER 1954, ODUM 1969, DRURY & NISBET

©Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg e.V.;download www.zobodat.at

1973, CONNEL & SLATYER 1977, HUSTON & SMITH 1987, TILMAN 1988, OLFF 1992). Dabei wurde und wird Sukzession entweder als ein Prozess verstanden, dessen treibende Kräfte auf (i) der Gemeinschaftsebene oder aber (ii) auf der Ebene der Populationen wirken. Diese beiden Sukzessionstheorien werden einander in der Regel als holistischer' (Sukzession ist die Abfolge unterschiedlicher Lebensgemeinschaften bzw. Vegetationstypen an einem Standort; z.B. CLEMENS 1916, ODUM 1969) und 'reduktionistischer' Ansatz (Sukzessionsprozesse ergeben sich aus der Summe der Populationsdynamiken der an einem Standort vorhandenen Arten; z.B. GLEASON 1917, DRURY & NISBET 1973, CONNEL & SLATYER 1977) gegenübergestellt.

Im Laufe des letzten Jahrzehnts wurde wiederholt darauf hingewiesen, dass keine der genannten Sukzessionstheorien in der Lage ist, die in Ökosystemen auf unterschiedlichen Organisationsstufen ablaufenden zeitlichen Prozesse adäquat abzubilden oder gar Erklärungsmodelle für die zugrundeliegenden Mechanismen zu benennen. Aus diesem Grund wird als Synthese der beiden klassischen Sukzessionstheorien ein hierarchisches Sukzessionsmodell vorgeschlagen, bei dem die auf einer höheren Ebene sichtbaren Muster durch Mechanismen zustande kommen, die auf niedrigerer Organisationsstufe wirken (vgl. z.B. FALINSKA 1991, OLFF 1992, BAZZAZ 1996, JENSEN 2001). Hierzu ist es zunächst von Bedeutung, die Begriffe Sukzessionsmuster (pattern; zeitlicher Verlauf der Vegetationszusammensetzung und -Struktur), -auslöser (causes: Argentien oder Umständen, die einen Sukzessionsprozess auslösen) und -mechanismen zu unterschieden (mechanisms; Interaktionen, die zu Änderungen in der Vegetationszusammensetzung und - Struktur führen, PICKET et al. 1987, VAN ANDEL et al. 1993). Sukzessionsmuster (pathways, pattern) sind beispielsweise Veränderungen der Artenzusammensetzung, der Diversität, der Produktivität oder auch der Standortbedingungen, während Feuer, Windwurf, der Rückzug von Gletschern oder (vor allem in der sich heute rasch ändernden Kulturlandschaft) auch die Nutzungsaufgabe als Sukzessionsauslöser (causes) zu bezeichnen sind. Sukzessionsmechanismen (mechanisms) wiederum sollten auf unterschiedlichen hierarchischen Niveaus betrachtet werden; Zeitliche Veränderungen der Artenzusammensetzung können durch Unterschiede zwischen Individuen hinsichtlich ihrer Fähigkeit zur Nährstoffaquisition oder auch ihrer Photosyntheseleistung entstehen. Auf der Ebene der Populationen führen Unterschiede hinsichtlich des Überdauerungs- und Ausbreitungsvermögens, des Populationswachstums oder auch in kleinen Populationen wirksame Mechanismen wie der so genannte 'Allee-Effekt' und 'genetische Erosion' zu Verschiebungen der Konkurrenzbedingungen zwischen den Arten. Auf der Gemeinschaftsebene schließlich wurden von CONNEL & SLATYER (1979) Hemmungs-, Toleranz- und Förderungsmechanismen (inhibition, tolerance, facilitation) benannt, wobei zu beachten ist, dass diese Modelle nur das Nettoergebnis der wirkenden Mechanismen beschreiben. Als eigentliche Mechanismen kommen beispielsweise Änderungen biotischer Interaktionen wie Konkurrenz, Herbi-vorie, Parasitismus und Symbiose in Frage, die wiederum zu zeitlichen Veränderungen der Arten-Zusammensetzung führen.

Im deutschsprachigen Raum wurden seit etwa 1970 verstärkt Untersuchungen zur zeitlichen Veränderung von Vegetationsbeständen durchgeführt (vgl. auch Beiträge von DIERSCHKE, SCHWARTZE sowie SCHREIBER in diesem Heft). Schwerpunkte dieser Untersuchungen sind dabei sekundär progressive Sukzessionen auf brachgefallenen Acker- und Grünlandflächen. Im Folgenden sollen zunächst Grundzüge von Sukzessionen in der temperaten Zone vorgestellt und anschließend anhand von Ergebnissen langjähriger Untersuchungen die Veränderungen von Mustern auf Acker- und Grünlandbrachen erläutert werden. Schließlich sollen unterschiedliche Sukzessions-mechanismen benannt und Möglichkeiten ihrer Analyse durch Literaturbeispiele diskutiert werden.

2 Beschreibung von Sukzessionsmustern

2.1 Grundsukzession in der temperaten Zone

Der allgemeine Verlauf einer fortschreitenden Sukzession ist durch die Entwicklung von niedrigwüchsigen Gemeinschaften mit geringer Diversität und einer einfachen Struktur zu höherwüchsigen Gemeinschaften mit einer komplexeren Struktur sowie einer größeren Diversität gekennzeichnet (ODUM 1969, DRURY & NISBET 1973). In Ökosystemen der temperaten Zone verläuft diese Grundsukzession in der Regel von offenen, niedrigwüchsigen, von Gräsern und Kräutern dominierten Stadien über Gebüsche bis hin zu sommergrünen Laubwäldern, in denen letztlich Gehölze vorherrschen, die sich in ihrem eigenen Schatten zu regenrieren vermögen (BAZZAZ 1979, PICKET et al. 1987, TILMAN 1987; vgl. Abb. 1). Im Laufe dieser Sukzession verschiebt sich der Hauptanteil der gebildeten Phytomasse in immer höhere Schichten, insbesondere auf

©Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg e.V.;download www.zobodat.at

Acker- Grünlandbrachen wird die mehr oder weniger gleichmäßige horizontale Verteilung der Individuen in frühen Sukzessionsstadien durch Herden unterschiedlicher dominanter Arten abgelöst. Die beschriebene Entwicklung wird auch als progressive Sukzession bezeichnet, während Entwicklungen, die von Gehölzbeständen zu Offenland-Ökosystemen führen, als regressive Sukzessionsverläufe charakterisiert werden.
Unter 'natürlichen Bedingungen' (d.h. in diesem Zusammenhang ohne den Einfluss des Menschen) wären mehr oder weniger geschlossene Wälder die vorherrschenden Ökosysteme Mitteleuropas, und nur dort, wo extreme edaphische Bedingungen den Wuchs der Wälder limitieren, fänden sich Offenland-Ökosysteme (ELLENBERG 1996). Die heutige Kulturlandschaft, in der Wiesen, Weiden und Äcker das Landschaftsbild großflächig prägen, ist somit das Resultat jahrtausendelanger menschlicher Eingriffe durch unterschiedliche Nutzungsformen und -intensitäten (vgl. POTT 1997). Wenn die Nutzung dieser Offenland-Ökosysteme aufgegeben wird, ändert sich die Vegetationszusammensetzung und -Struktur und es entwickeln sich (langfristig) sekundäre Wald-Ökosysteme (z.B. BAKKER 1989, FALINSKA 1991, EKSTAM & FORSHED 1992).

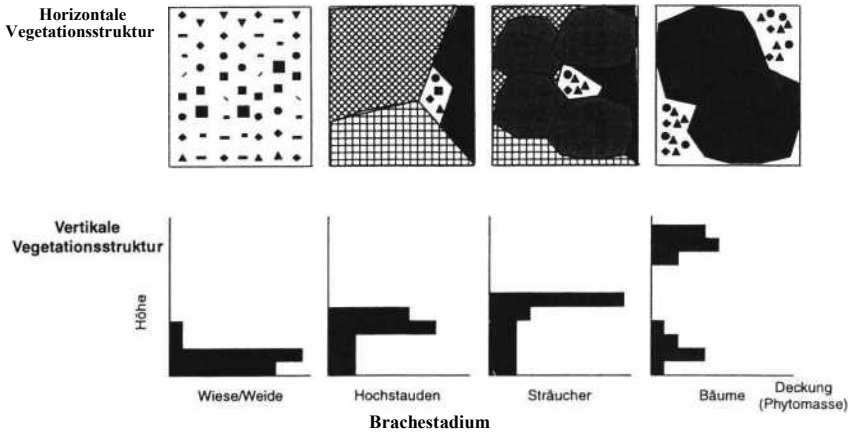


Abb. 1: Veränderung der vertikalen und horizontalen Vegetationsstruktur im Verlaufe langfristiger Sukzessionen auf Grünlandbrachen (nach FALINSKA 1991, verändert).

2.2 Sukzessionsverlauf auf Ackerbrachen

Die Vegetationsentwicklung auf Ackerbrachen ist durch die Abfolge mehr oder weniger klar abgrenzbarer Stadien geprägt (vgl. z.B. HALPERN 1989, MYSTER & PICKETT 1992, SCHMIDT 1993). Nach dem Brachfallen erreichen zunächst annuelle Arten die höchsten Deckungsgrade (Therophytenphase), die dann sukzessive von zweijährigen Arten und/oder ausdauernden Kräutern (Geophyten und Hemikyrptophyten) verdrängt werden. Schließlich kommt es durch Einwanderung und Etablierung von Sträuchern zu einem Gebüschstadium und schließlich zur Ausbildung eines (Vor-)Waldes. Die genannten Sukzessionsphasen konnten von SCHMIDT (1993) in einem Zeitraum von 25 Jahren in einem Bracheversuch beobachtet werden (Abb. 2). In dieser Untersuchung nahm die Artenzahl während der Sukzession zunächst kontinuierlich zu und erreichte im Stauden-Gebüsch-Stadium nach etwa 15 Jahren das Maximum. Mit zunehmender Gehölzentwicklung nahm die Artenzahl dann in den Folgejahren (leicht) ab.

©Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg e.V.;download www.zobodat.at

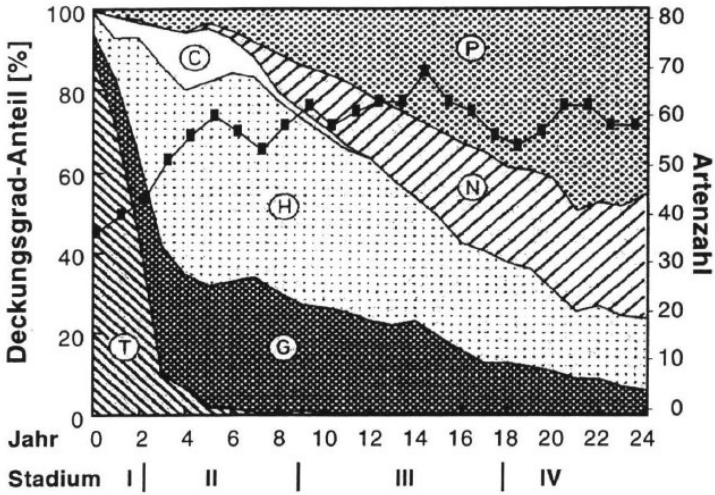


Abb. 2: Typische Sukzessionsphasen auf Ackerbrachen sowie Veränderung der Artenzahl im Sukzessionsverlauf (aus SCHMIDT 1993, verändert). T; Therophyten, G: Geophyten, H: Hemikryptophyten, C: Krautiger Chamaephyt, N: Nano-Phanerophyten, P: Phanerophyten.

Dass es trotz der beschriebenen und regelmäßig auftretenden Sukzessionsmuster schwierig ist, den genauen Verlauf und die Geschwindigkeit der Vegetationsveränderungen zu prognostizieren, zeigen z. B. Untersuchungen von FIKE & NIERING (1999) auf Ackerbrachen in Neu England (USA), auf denen sich innerhalb von 40 Jahren zum Teil (wie zu erwarten) ein Vorwald etablieren konnte, während auf anderen Teilflächen ein Neophyt *(Celastrus orbiculatus)* zur Dominanz gelangte, der die Vorwaldbildung verhinderte.

Die anfängliche Artenzusammensetzung auf Ackerbrachen ist vor allem von Arten geprägt, die in der Samenbank vorhanden sind oder aber durch ihr hohes Ausbreitungsvermögen die Brachflächen mit hohem Offenbodenanteil schnell zu besiedeln vermögen. Die Geschwindigkeit und das Ausmaß der Gehölzentwicklung wird von Faktoren wie dem Fraßdruck durch Wild und der Nährstoffverfügbarkeit des Standortes, aber auch durch extreme Witterungsbedingungen und die Entfernung zu bestehenden Gehölzen beeinflusst (u.a. INOUYE et al. 1994, LAWSON et al. 1999).

2.3 Sukzessionsverlauf auf Grünlandbrachen

Der Sukzessionsverlauf von Grünlandbrachen ist zunächst vor allem von den bereits im Ausgangsbestand vorhandenen Arten geprägt ('initial floristic composition', EGLER 1954). Nach der Nutzungsaufgabe gelangen in der Regel vergleichsweise hochwüchsige Arten zur Dominanz, die vormals durch die periodische Störung durch Mahd oder Beweidung in ihrer Entwicklung gestört wurden und nach dem Brachfallen ihre volle Vitalität entfalten können (z.B. SCHREIBER & SCHIEFER 1985, ROSENTHAL 1992). Im Gegensatz zu Ackerbrachen beginnt die progressive Sukzession auf Grünlandbrachen mit mehr oder weniger geschlossenen krautigen Vegetationsbeständen, in denen der Offenbodenanteil geringer ist. Aus diesem Grund spielt die Etablierung von Arten aus der Samenbank oder auch die Einwanderung von Arten aus der näheren Umgebung zunächst eine untergeordnete Rolle (vgl. z.B. JENSEN 1998). FALINSKA (1995) konnte zeigen, dass erst durch die Seneszenz der dominanten Brachearten (z.B. *Filipendula ulmaria* auf Feuchtwiesen-Brachen) Vegetationslücken entstehen, die von neuen Arten besiedelt werden können. Häufig ist auf Grünlandbrachen

©Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg e.V.;download www.zobodat.at

das Phänomen der 'Entmischung' zu beobachten: In unterschiedlichen Teilen einer vormals mehr oder weniger homogenen Wiese oder Weide bilden sich Dominanzen unterschiedlicher Arten aus, die teilweise kleinräumige Gradienten in den Standortbedingungen spiegeln (SCHREIBER 1997). Während der Sukzession nimmt die Artenzahl auf Grünlandbrachen häufig stark ab (z.B. ROSENTHAL 1992, ROSEN 1985, RUNGE 1985, DIEMER et al. 2001; Abb. 3). Nur in einigen Fällen, in denen keine ausgeprägte Dominanzbildung auftritt, bleiben die Artenzahlen unverändert (vgl. SCHREIBER 1997).

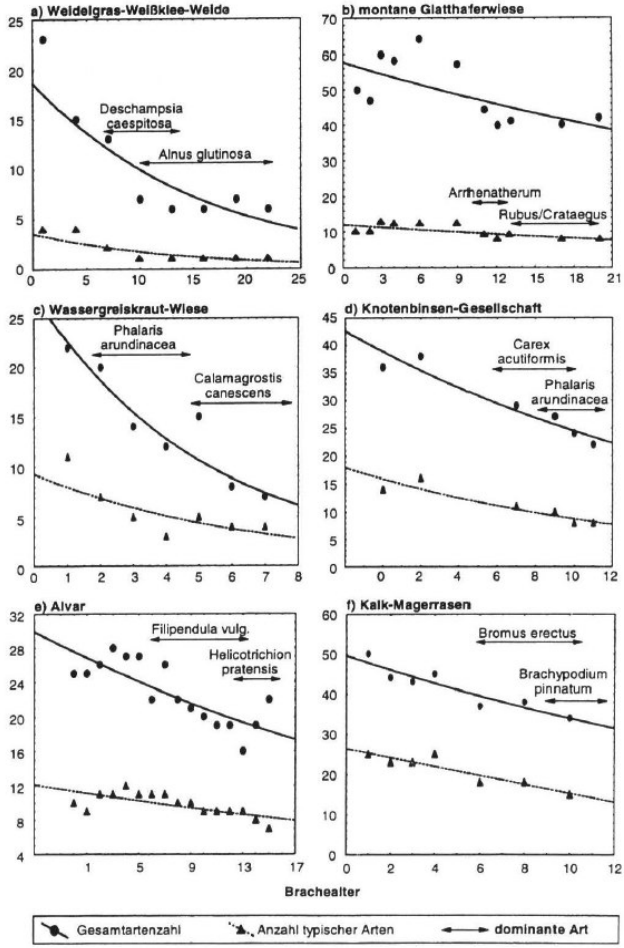


Abb. 3: Veränderung der Artenzahl im Sukzessionsverlauf auf Grünlandbrachen. Ergebnisse langjähriger Dauerflächen-Untersuchungen von a) RUNGE 1985, b) SCHREIBER & SCHIEFER 1985, KAUFMANN 1995. c) ROSENTHAL 1992, d) JENSEN (unveröff.). e) ROSEN 1985, f) SCHREIBER & SCHIEFER 1985.

©Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg e.V.;download www.zobodat.at

Die Gehölzentwicklung auf Grünlandbrachen ist im Vergleich mit der Entwicklung auf Äckern oft verlangsamt. Insbesondere auf Feuchtgrünland-Brachen kann auch nach 20 bis 30 Jahren ein Gehölzaufwuchs noch weitgehend fehlen. Hierfür sind vermutlich die entstehenden Streuauflagen und auch die dichte Vegetation verantwortlich, die die Keimung und/oder Etablierung von Gehölzen erschweren. Teilweise werden Grünlandbrachen allerdings durch eine 'Polycormonsukzession' von Gehölzen besiedelt (Weiden auf feuchten und Schlehen auf grundwasserfernen Standorten), die sich vergleichsweise rasch vollziehen kann.

3 Analyse von Sukzessionsmechanismen

3.1 Methoden der experimentellen Sukzessionsforschung

Zahlreiche Erkenntnisse über Sukzessionsverläufe wurden aus Chronosequenzen abgeleitet, d.h. aus dem räumlichen Nebeneinander bestimmter Sukzessionsstadien wurde auf ein zeitliches Nacheinander geschlossen (indirekte Sukzessionsanalyse). Seit Ende der 60er Jahre des letzten Jahrhunderts wurden aber auch vermehrt vegetationskundliche Dauerflächen eingerichtet, auf denen in regelmäßigen Abständen die Vegetationszusammensetzung erfasst und somit der Sukzessionsverlauf direkt dokumentiert wird (direkte Sukzessionsanalyse). Ein Vergleich der beiden Methoden von FORSTER & TILMAN (2000) zeigt, dass sich durch die Analyse von Chronosequenzen die grundlegenden Muster der tatsächlich auf Dauerflächen ablaufenden Sukzessionen ableiten lassen, dass Veränderungen der Artenzusammensetzung und -Vielfalt durch die Analyse von Chronosequenzen aber kaum 'richtig' erfasst werden.

Mit beiden genannten Methoden lassen sich allerdings Sukzessionsmechanismen nicht aufdecken. Hierzu sind experimentelle Ansätze erforderlich, um den Einfluss einzelner oder mehrerer Faktoren (und dessen Interaktionen) auf den Sukzessionsverlauf zu untersuchen. Im mitteleuropäischen Raum wurden vor etwa 30 Jahren die ersten Sukzessionsexperimente eingerichtet, in denen der Einfluss unterschiedlicher Bewirtschaftungs- oder Managementvarianten auf den Sukzessionsverlauf untersucht wurde bzw. wird (vgl. z.B. ROSENTHAL 1992, SCHWARTZE 1992, SCHMIDT 1993, SCHREIBER 1997, ARENS & NEFF 1997, KÖHLER 2001, siehe auch Beiträge von SCHREIBER und SCHWARTZE in diesem Heft). Diese Untersuchungen ermöglichen Aussagen über (aus Sicht des Artenschutzes) 'optimale' Managementvarianten. Weiterhin sind sie geeignet, Hypothesen zur Wirksamkeit bestimmter Sukzessionsmechanismen abzuleiten. Die eigentliche Analyse dieser Mechanismen erfordert aber zusätzliche Experimente. Im Folgenden sollen beispielhaft einige Sukzessionsmechanismen (überwiegend anhand von Beispielen aus Acker- und Grünlandbrachen) erläutert und Möglichkeiten ihrer Analyse aufgezeigt werden.

3.2 Konkurrenz

Konkurrenz um Nährstoffe oder auch Licht wird häufig als die treibende Kraft für sekundär progressive Sukzessionen angesehen (z.B. TILMAN 1985, BAZZAZ 1990). In zahlreichen Experimenten, in denen potenzielle Konkurrenten einer zu untersuchenden Art entweder von den Experimentalflächen entfernt oder auch hinzugefügt wurden, während gleichzeitig auf Kontrollflächen keine Manipulation durchgeführt wurde ('plant removal' bzw. 'plant addition experiments') konnte gezeigt werden, dass Nährstoff- und Lichtkonkurrenz wichtige Sukzessionsmechanismen sein können (z.B. RAYNAL & BAZZAZ 1975, GROSS 1980, ARMESTO & PICKETT 1986). So fanden KOSOLA & GROSS (1999) für Ackerbrachen in Michigan, dass einjährige Arten früher Sukzessionsstadien durch eine höhere Nährstoffaquisition der ausdauernden Arten später Sukzessionsstadien verdrängt werden. Durch die im Sukzessionsverlauf zunehmende Beschattung werden weiterhin lichtbedürftige Arten zurückgedrängt (z.B. JENSEN & MEYER 2001). Dass allerdings Konkurrenzphänomene nicht immer die treibenden Kräfte der Sukzession sind, haben HALPERN et al. (1997) mit ihren Untersuchungen eindringlich zeigen können: Die Autoren konnten ihre Ausgangshypothese, dass Konkurrenz durch *Epilobium angustifolium* der auslösende Mechanismus für den häufig beobachteten Populationszusammenbruch der einjährigen Art *Senecio sylvaticus* auf Ackerbrachen in Oregon ist, nicht bestätigen. Unabhängig davon, ob *Epilobium angustifolium* (sowie weitere Arten) als Konkurrent entfernt wurde oder nicht, zeigte *Senecio sylvaticus* im dritten Brachejahr in allen Varianten einen Populationszusammenbruch (Abb. 4). Dieses Ergebnis zeigt, dass es nicht ausreicht, aus der Beobachtung von Mustern auf die zugrunde liegenden Mechanismen zu schließen, sondern dass für ein grundlegendes Verständnis von Sukzessionsprozessen weitere Experimente notwendig sind.

©Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg e.V.;download www.zobodat.at

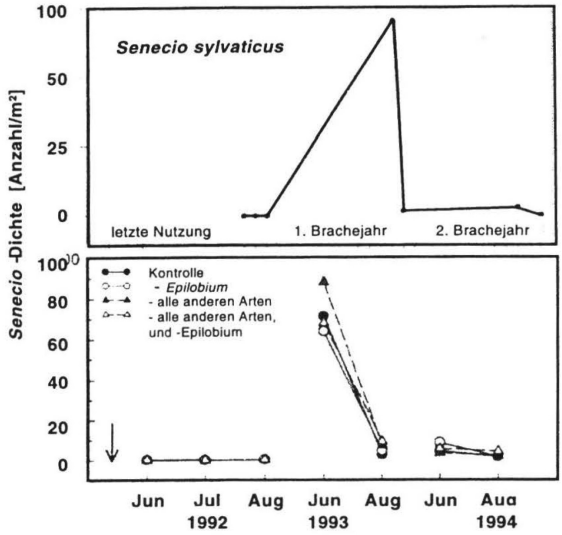


Abb. 4: Veränderung der Populationsdichte von *Senecio sylvaticus* im Sukzessionsverlauf auf Ackerbrachen in Oregon (USA). Oben: Beobachtung der Populationsdichte auf Dauerflächen. Unten: Veränderung der Populationsdichte auf Experimentalflächen, auf denen unterschiedliche Konkurrenzsituationen geschaffen wurden. Der Populationszusammenbruch im 2. Brachejahr ist unabhängig von der Konkurrenzsituation (aus: HALPERN et al. 1997, verändert.)

3.3 Interferenz durch Streuauflagen

Im Laufe von Sekundärsukzessionen entwickelt sich auf brachgefallenen Äckern und vor allem auf Grünlandbrachen eine Streuauflage. Diese entsteht, indem die am Ende der der Vegetationsperiode anfallende Phytomasse im Laufe des Winters nicht vollständig zersetzt wird und am Boden über mehrere Jahre hinweg zu teilweise bis zu 10 oder I5cm mächtigen Streuschichten akkumuliert. Streuauflagen haben über eine Veränderung der Lichtqualität (sinkendes Hellrot/Dunkelrot-Verhältnis; vgl. z.B. JENSEN & GUTEKUNST im Druck) und -quantität direkten Einfluss auf die Keimung. Weiterhin können Streuauflagen auch die Etablierung von Keimlingen beeinflussen. Experimentelle Untersuchungen, in denen auf Teilflächen die Streuauflage beseitigt, auf anderen hingegen belassen wurde, zeigen, dass Keimung und Etablierung von Arten mit vergleichsweise großen Samen und entsprechenden Reservestoffvorräten durch Streuauflagen weniger beeinträchtigt werden als Arten mit kleinen Samen. Sowohl für Acker- als auch für Grünland-Brachen konnte gezeigt werden, dass Streuauflagen die Keimung und Etablierung charakteristischer Arten hemmen und somit den Sukzessionsverlauf beeinflussen (GOLDBERG & WERNER 1983, FOSTER & GROSS 1997, SPACKOVA et al. 1998, JENSEN & MEYER 2001). Dabei nimmt die Mächtigkeit der Streuauflagen und somit auch ihr hemmender Effekt auf Keimung und Etablierung sowie den Sukzessionsverlauf mit zunehmender Produktivität der Standorte zu (FOSTER & GROSS 1997; Abb. 5). Allerdings können Streuauflagen auch einen beschleunigenden Effekt auf Sukzessionsprozesse ausüben, wenn sie beispielsweise in extrem trockenen Regionen die Austrocknung der Böden verzögern und somit eine Besiedlung ermöglichen.

Auch Interaktionen zwischen den Wirkungen von Streuauflagen und weiteren Mechanismen (Konkurrenz, Herbivorie) auf den Sukzessionsverlauf auf Ackerbrachen konnten experimentell nachgewiesen werden: Nach Ergebnissen von FACELLI (1994) können Streuauflagen nicht nur direkte Effekte auf Keimung und Etablierung (von z.B. Gehölzen) haben, sondern sie beeinflussen über ihre Wirkungen auf koexistierende Pflanzen auch die

©Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg e.V.;download www.zobodat.at

Konkurrenzsitutation. Weiterhin sind sie Lebensraum und Nahrung für Invertebrate, die wiederum die Mortalität von Samen und Keimlingen beeinflussen können.

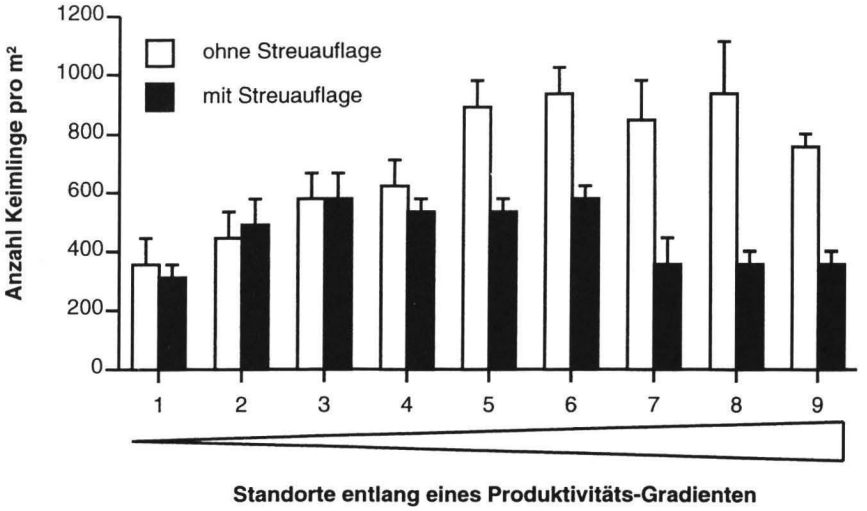


Abb. 5: Einfluss der Streuauflage auf die Keimung von *Andropogon geradii* entlang eines Produktiviätsgradienten auf Ackerbrachen in Michigan. Während die Streuauflage an schwach produktiven Standorten keinen Effekt auf die Keimlingsdichte hat, nimmt der hemmende Einfluss auf Keimung/Etablierung mit zunehmender Produktivität des Standortes zu (aus: FOSTER & GROSS 1999, verändert).

3.4 Herbivorie und Granivorie

Durch die mehr oder weniger selektive Entfernung von Phytomasse haben Herbivore einen Einfluss auf die Konkurrenzsituation zwischen koexistierenden Pflanzenarten. Somit können Herbivore einen indirekten Einfluss auf Sukzessionsrichtung und -geschwindigkeit ausüben. Darüber hinaus kann Herbivorie aber auch unmittelbar zur Mortalität von Individuen und evtl. Populationen führen und somit das Sukzessionsgeschehen direkt beeinflussen. Auswirkungen der Herbivorie durch Säugetiere, Insekten oder auch Mollusken auf die Vegetationsentwicklung lassen sich durch entsprechende Ausschlussverfahren experimentell analysieren. Auf Grünland- und Ackerbrachen kann der Wilddichte eine Bedeutung für die Etablierung von Gehölzen und somit für den Sukzessionsverlauf zukommen. INOUYE et al. (1994) zeigten, dass Ackerbrachen in Minnesota auch nach mehr als 50 Jahren weitgehend gehölzfrei waren und führten dies auf eine geringe Nährstoffverfügbarkeit, extreme Trockenphasen und auf Herbivorie durch Wild (*Odocoileus virginanus*, 'Weißwedelhirsch') zurück: Innnerhalb von 'exclosures' war das Gehölzwachstum signifikant höher als in den Bereichen, die für die Hirsche zugänglich waren. Andererseits hatte der Ausschluss von Vertebraten auf den Sukzessionsablauf in einer jungen Ackerbrache in England keinen Einfluss auf die Vegetationsentwicklung (WILBY & BROWN 2001). Vielmehr konnten die Autoren hier zeigen, dass Fraß durch Mollusken zu einer erhöhten Keimlingsmortalität von Annuellen führte und dass somit Herbivorie einen erheblicher Einfluss auf den Übergang vom Annuellen-Stadium zu einem (gräser-dominierten) Hemikryptophyten-Stadium zugesprochen werden kann. Während Herbivorie also in einem Fall zur Retardierung von Sukzessionsabläufen (Hemmung des Gehölzaufwuches) führen kann, kommt der Herbivorie im anderen Fall eine beschleunugende Wirkung auf das Sukzessionsgeschehen zu.

Eine besondere Form der Herbivorie ist der Fraß von Samen und Früchten, die Granivorie. Durch Samenfraß können Herbivore einen indirekten Einfluss auf die Sukzession auf Grünland- und Ackerbrachen ausüben, da durch Granivorie die Diasporenverfügbarkeit beeinflusst wird. READER (1997) testete die Hypothese, dass Granivore durch den selektiven Fraß von vergleichsweise großen Samen von Arten später Sukzessionsstadien

©Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg e.V.;download www.zobodat.at

einen retardierenden Effekt auf die Sukzession auf Ackerbrachen haben. Er quantifizierte die Samenverluste von drei krautigen Arten und drei Gehölzen, die sich in ihrem Samengewicht unterschieden und stellte dabei fest, dass der Verlust durch Granivorie generell bei den großsamigen Arten größer war als bei kleinsamigen Arten. Der Samenverlust bei kleinsamigen Gehölzen war sogar geringer als bei großsamigen krautigen Arten. Somit könnte Granivorie auch einen beschleunigenden Effekt auf die Gehölzentwicklung haben, weil die Diasporen-verfügbarkeit von großsamigen krautigen Arten verringert wird und hierdurch eine raschere Besiedlung durch Gehölze möglich ist.

3.5 Diasporenverfügbarkeit: Samenbank und Sameneintrag

Besondere Bedeutung für Sukzessionsprozesse auf Grünland- und Ackerbrachen kommt auch der Diasporenverfügbarkeit zu. Da die Ausbreitungsdistanzen zahlreicher Pflanzen gering sind, wird die Diasporenverfügbarkeit von Arten späterer Sukzessionsstadien an einem Standort vor allem davon beeinflusst, ob Populationen dieser Arten in der näheren Umgebung von Sukzessionsflächen vorhanden sind. So vollzieht sich die Besiedlung von Ackerbrachen durch Gehölze in der Regel schneller, wenn Gehölzstrukturen in der näheren Umgebung vorhanden sind (z.B. LAWSON et al. 1999) Allerdings kann die Gehölzansiedlung auch bei vorhandener Diasporenverfügbarkeit langsam ablaufen, wenn Konkurrenzmechanismen oder Interferenzen durch Streuauflagen (s.o.) die Gehölzansiedlung erschweren.

Auch die Überdauerungsfähigkeit von Diasporen im Boden (Samenbank) hat einen Einfluss auf die Diasporenverfügbarkeit und somit den Sukzessionsverlauf. Eine grundlegende Annahme ist, dass Diasporen von Arten späterer Sukzessionsstadien kürzer im Boden überdauern als Arten früher Sukzessionsstadien (vgl. z.B. THOMPSON et al. 1997). Eigene Untersuchungen zur Überdauerung von Arten früher und später Stadien der Brachesukzession auf Feuchtgrünland-Brachen zeigen aber, dass zwischen diesen Gruppen keine grundlegenden Unterschiede hinsichtlich der Überdauerungsfähigkeit der Diasporen im Boden bestehen (Abb. 6). Die Diasporendichte nimmt im Boden im Sukzessionsverlauf auf Acker- und Grünlandbrachen in der Regel ab, was dadurch verursacht wird, dass Arten früher Sukzessionsstadien im Laufe der Zeit in der Samenbank ausdünnen, während kaum neue Arten in der Samenbank auftreten (z.B. JENSEN 1998, FALINSKA 1999, WAGNER et al. in press, KALAMEES & ZOBEL 1998, POSCHLOD & JACKEL 1993, LECK & LECK 1998).

Während mittlerweile zahlreiche Untersuchungen die Artenzusammensetzung der Samenbank und auch des Sameneintrags im Sukzessionsverlauf analysiert haben, ist die funktionale Bedeutung der Diasporenverfügbarkeit noch weitgehend unverstanden. KALAMEES & ZOBEL (2002) zeigten für (genutzte) Laubwiesen in Estland, dass die Entfernung der Samenbank und/oder des Sameneintrags auf kleinen Experimentalflächen einen negativen Einfluss auf die Anzahl auflaufender Keimlinge ausübten und schlussfolgerten daraus, dass Samenbank und Sameneintrag eine große funktionale Bedeutung für die Populationsdynamik der Arten in Grünlandsystemen zukommt. Entsprechende Untersuchungen für brachgefallene Grünland- und Ackersysteme liegen bislang nicht vor.

3.6 Mechanismen in kleinen Populationen

Nach GILPIN & SOULÉ (1986) werden Aussterbeprozesse nicht nur durch deterministische, sondern auch durch stochastische Ereignisse beeinflusst. Bezogen auf Sukzessionsprozesse auf Grünland- und Ackerbrachen bedeutet dies, dass Arten, die im Laufe der Sukzession zurückgedrängt werden (z.B. durch Konkurrenz und/oder Interferenz durch Streuauflagen) und folglich auf Sukzessionsflächen nur noch in kleinen Populationen vorkommen, zusätzlichen (stochastischen) 'Gefahren' ausgesetzt sind (demographische, standörtliche Stochasti-zität), die das Ausfallen der Arten im Sukzessionsverlauf weiter beschleunigen können. Auch können in kleinen Populationen (mutualistische) Interaktionen zwischen Pflanzen- und Tierpopulationen gestört sein und genetische Drift sowie Inzucht können zusätzlich zu einer Reduktion der Fitness führen. Geringe Populationsgrößen entwickeln sich nicht nur während des Aussterbens von Populationen, sondern eine Neubesiedlung von Standorten beginnt ebenfalls stets mit kleinen Populationen (Gründer-Effekt). Obwohl die Bedeutung der in kleinen Populationen wirksamen Mechanismen für Sukzessionsvorgänge bislang kaum untersucht wurde, sollen im Folgenden mögliche Konsequenzen dieser Mechanismen auf die Vegetationsentwicklung aufgezeigt werden.

©Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg e.V.;download www.zobodat.at

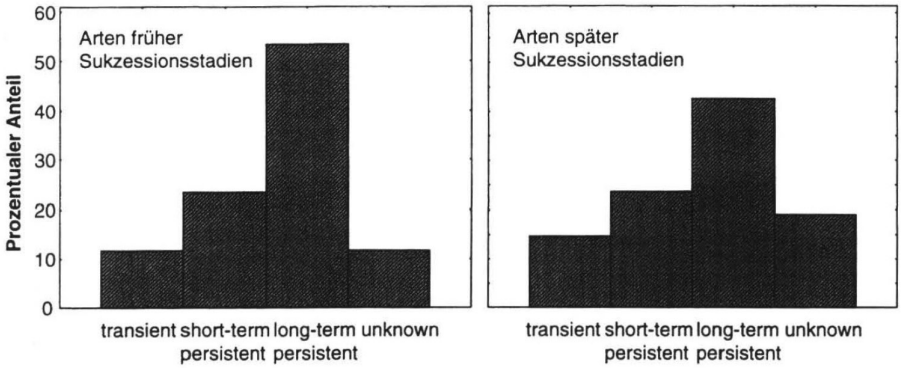


Abb. 6: Häufigkeitsverteilung der Samenbank-Typen von ca. 250 Arten der Niedermoorflora Schleswig-Holsteins. Die Arten wurden hinsichtlich ihrer Veränderungen der Deckungsanteile nach dem Brachfallen von Feuchtgrünlandstandorten als (i) Arten früher Sukzessionsstadien (Deckungsanteile zurückgehend oder Art ausfallend) oder (ii) als Arten später Sukzessionsstadien (Deckungsanteile gleich bleibend oder zunehmend) klassifiziert (vgl. JENSEN & SCHRAUTZER 1999). Die Definition der Samenbank-Typen richtet sich nach THOMPSON et al. 1997 (transient: Überdauerung der Diasporen im Boden kürzer als ein Jahr, short-term persistent: Überdauerung im Boden zwischen einem und vier Jahren; long-term persistent: Überdauerung im Boden von mehr als vier Jahren). Die Zuordnung der Arten zu den Samenbank-Typen erfolgte anhand eigener Daten sowie anhand von Literaturdaten.

Allee-Effekt und Pollenlimitation

Eine verringerte Vitalität in kleinen Populationen wird auch als Allee-Effekt bezeichnet. Der Abfall des Reproduktionserfolgs in kleinen Pflanzenpopulationen kann dadurch hervorgerufen werden, dass nicht ausreichend Blütenbesucher bzw. Bestäuber angelockt werden und somit der Samenansatz verringert wird. Dieses Phänomen der Pollenlimitation wurde insbesondere für Arten nachgewiesen, die von den Nutzungsänderungen der letzten Jahrzehnte in der Kulturlandschaft besonders betroffen sind und heute oft nur in kleinen und stark voneinander isolierten Populationen auftreten (JENNERSTEN 1988, KWAK & JENNERSTEN 1991, LAMONT et al. 1993, PETANIDOU et al 1995, ÄGREN 1996, GROOM 1998, FISCHER & MATHIES 2000, CUNNINOHAM 2000, KARRENBERG & JENSEN 2000, BAKER et al. 2000, MOODY-WEIS & HEYWOOD 2001). Auch in experimentell fragmentierten Populationen ließ sich ein verändertes Bestäuberverhalten, z.B eine geringere Frequenz des Blütenbesuchs oder auch eine nacheinander stattfindende häufigere Bestäubung von Blüten des gleichen Individuums nachweisen (MUSTAJÄRVI et al. 2001). Für Primärsukzession von neu entstehenden (vulkanischen) Inseln konnte ebenfalls gezeigt werden, dass bei einer engen Bindung zwischen Pflanze und Bestäuber eine Pollenlimitation der Samenproduktion und somit eine verzögerte Besiedlung bzw. Sukzession auftreten kann (THORNTON et al. 1996).

Genetische Erosion und Inzuchtdepression

Der positive Zusammenhang zwischen genetischer Variabilität und der Vitalität von Populationen kann als ein Paradigma der Naturschutzbiologie bezeichnet werden (vgl. GILPIN & SOULÉ 1986, ELLSTRAND & ELAM 1993, YOUNG et al. 1996, MENGES & DOLAN 1998). Genetische Erosion (d.h. eine verringerte genetische Vielfalt von kleinen Populationen durch Inzucht und/oder genetische Drift) wird als ein Mechanismus angesehen, der die Vitalität von Populationen reduziert und somit sowohl das (lokale) Aussterben von Populationen beschleunigen als auch die (Neu-)Besiedlung von Standorten verzögern kann. Allerdings verfügen viele Pflanzen durch ihr klonales Wachstum über die Möglichkeit, sich auch dann auf neu besiedelten (Sukzessions-)Flächen auszubreiten, wenn die Besiedlung der Standorte nur mit wenigen generativen Diasporen und einer entsprechend geringen genetischen Diversität erfolgte (vgl. ERIKSSON 1989).

So zeigten RÜSSEL et al. (1999) für den klonalen Farn *Dicranopteris linearis,* der auf Hawaii große Populationen während der Primärsukzession auf vulkanischem Substrat aufbaut, dass die einzelnen Populationen infolge eines Gründereffekts eine geringe genetische Vielfalt aufwiesen und trotzdem in der Lage waren, durch vegetative Fortpflanzung einen großen Raum einzunehmen. Auch für die zweijährige

©Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg e.V.;download www.zobodat.at

Pedicularis palustris konnte in Schleswig-Holstein gezeigt werden, dass sich trotz einer sehr geringen genetischen Vielfalt innerhalb einer Population (Westensee) infolge eines etwa 50 Jahre zurückliegenden Gründereffekts eine große Population aufgrund geeigneter Standortbedingungen und einem entsprechendem Management entwickelte (SCHMIDT & JENSEN 2000).

Mittlerweile konnte an zahlreichen Arten nachgewiesen werden, dass Populationen mit einer höheren genetischen Vielfalt auch einen besseren Reproduktionserfolg erzielen (z.B. VAN TREUREN et al. 1993, RAIJMANN et al. 1994, NEWMAN & PILSON 1997, FISCHER & MATTHIES 1998). Ob und inwiefern allerdings genetische Prozesse auch im Sukzessionsverlauf von Bedeutung sind, ist bislang unklar. SCHMIDT & JENSEN (2000) fanden für die durch Nutzungsaufgabe von Feuchtwiesen stark zurückgehende *Pedicularis palustris* zwar einen positiven Zusammenhang zwischen Populationsgröße, genetischer Vielfalt und Reproduktion. Populationen, die erst seit kurzer Zeit isoliert waren (ca. 30 Jahre) verfügten aber unabhängig von ihrer Größe (2 bis mehr als 10.000 Individuen) über eine hohe genetische Vielfalt und auch über eine entsprechend gute Reproduktion. Aus den Ergebnissen kann gefolgert werden, dass zumindest für *Pedicularis palustris* die deterministischen Wirkungen durch Konkurrenz und Interferenz durch Streuauflagen für den Populationsrückgang von größerer Bedeutung sind als genetische Prozesse. Auch SCHLAPFER & FISCHER (1998) fanden, dass nach einem 16jährigen Management-Experiment in einem Kalkmagerrasen in der Schweiz keine Unterschiede hinsichtlich der genetischen Vielfalt von *Brachypodium pinnatum* in den einzelnen Managementvarianten auftraten, was ebenfalls andeutet, dass genetische Prozesse in den sich häufig rasch verändernden Acker- und Grünlandbrachen von untergeordneter Bedeutung sein dürften. Allerdings fanden NEWMAN & PILSON (1997) nach nur drei Generationen der (experimentellen) Inzucht eine signifikante Erhöhung der Aussterbewahrscheinlichkeit an *Clarkia pulchella*. Weitere Untersuchungen über die Änderungen der genetischen Vielfalt von Populationen im Sukzessionsverlauf sind notwendig, um verallgemeinerbare Aussagen über die Bedeutung genetischer Prozesse für Sukzessionsvorgänge ableiten zu können.

4 Perspektiven für die experimentelle Sukzessionsforschung

Die Darstellung der Sukzessionsmechanismen in den vorherigen Abschnitten erhebt nicht den Anspruch auf Vollständigkeit: Sie fokussiert einerseits auf Mechanismen, die im Verlauf von Sekundärsukzessionen auf Acker- und Grünlandbrachen von Bedeutung sein können, während beispielsweise die besonders für Primärsukzessionen postulierten und nachgewiesenen Förderungsmechanismen ('facilitation', vgl CONNEL & SLATYER 1977 sowie ein Beispiel für Dünensukzession bei GAGNE & HOULE 2001) nicht berücksichtigt wurden. Auch sollte der Umfang, der für die Darstellung der einzelnen Mechanismen gewählt wurde, nicht als ein Maß für deren tatsächliche Bedeutung im Sukzessionsverlauf genommen werden. Vielmehr soll diese Zusammenstellung dazu anregen, in der Zukunft auch die Analyse von Sukzessionsmechanismen mit in Untersuchungsprogramme einzubeziehen, die bislang kaum berücksichtigt wurden.

Die zahlreichen im deutschsprachigen Raum schon seit vielen Jahren durchgeführten Management-Experimente insbesondere in unterschiedlichen Grünland-Ökosystemen (z.B. Bracheversuche in Baden-Würtemberg, SCHREIBER 1997; Grünlanderhaltung in der Rhön, ARENS & NEFF 1997; Feuchtwiesen Nordwestdeutschlands, ROSENTHAL 1992, SCHWARTZE 1992; Salzrasen an der Westküse Schleswig-Holsteins, KIEHL et al.1996; siehe auch Beiträge in diesem Heft) bieten einen außergewöhnlich umfangreichen Fundus für die Beschreibung von Sukzessionsmustern sowie die Ableitung von Hypothesen über die zugrundeliegenden Sukzessionsmechanismen. Sie sollten auch in Zukunft unbedingt fortgeführt werden und zusätzlich mit Experimenten verknüpft werden, in denen einzelne Mechanismen für konkrete Sukzessionsabläufe getestet werden. Für bestimmte Fragestellungen wäre es dabei sinnvoll und notwendig, den vegetationskundlichen Rahmen der Sukzessionsuntersuchungen um andere Forschungsrichtungen zu ergänzen: Tier-Pflanze-Interaktionen wie Herbi- und Granivorie, Bestäubung und zoochore Ausbreitung sollten gemeinsam von Pflanzen- und Tierökologen analysiert werden. Eine inter-disziplinäre Zusammenarbeit mit Populationsökologen und -genetikern bietet darüber hinaus der Vegetations-ökologie die Möglichkeit, das Verständnis über bestimmte Sukzessionabläufe sowie deren Prognosemöglichkeiten zu vertiefen. Viele Erkenntnisse über Sukzessionsmuster auf Acker- und Grünlandbrachen wurden im Laufe der letzten 30 Jahre im deutschsprachigen Raum gewonnen. Es bleibt zu hoffen, dass in den nächsten Jahren zahlreiche Ergebnisse über die zugrundeliegenden Sukzessionsmechanismen folgen werden!

©Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg e.V.;download www.zobodat.at

5 Literatur

ÅGREN, J. (1996): Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. - Ecology 77: 1779-1790.

ARENS, R. & R. NEFF (1997): Versuche zur Erhaltung von Extensivgrünland. - Angewandte Landschaftsökologie 13: 1-176.

ARMESTO, J.J. & S.T.A. PICKETT (1986): Removal experiments to test mechanisms of plant succession in oldfields. - Vegetatio 66: 85-93.

BAKER, A. M., S. C. H. BARRET & J. D. THOMPSON, (2000): Variation of pollen limitation in the early flowering Mediterranean geophyte *Narcissus assoanus* (Amaryllidaceae). - Oecologia 124: 529-535.

BAKKER, J.P. (1989): Nature management by grazing and cutting. Geobotany 14: 1-397.

BAZZAZ, F.A. (1979): The physiological plant ecology of plant succession. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 351-371.

BAZZAZ, F.A. (1996): Plants in changing environments: linking physiological, population, and community ecology. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 320 pp.

BAZZAZ, F.A. (1990): Plant-plant interactions in successional environments. 239-263. In: GRACE, J.B. & D. TILMAN (eds.). Perspectives on plant competition. Academic Press, San Diego, California, USA.

CLEMENTS, F.E. (1916): Plant succession. An analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst. Wahington 242. 512 pp.

CONNELL, G.H. & SLATYER, R.O. (1977): Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. - Am. Nat. 111: 1119-1144.

CUNNINGHAM, S.A. (2000): Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. - Proceedings of the Royal Society of London Series B 267: 1149-1152.

DIEMER, M., OETIKER, K., & R. BILLETER (2001): Abandonment alters community composition and canopy structure of Swiss calcareous fens. - Applied Vegetation Science 4: 237-246.

DRURY, W.H. & I.C.T. NISBET (1973): Succession. - J. Arn. Arb. 54(3): 331-368.

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

EKSTAM, U. & N. FORSHED (1992): Om hävden upphör. Kärlväxter som indikatorarter i ängs- och hagmarker. (If grassland management ceases. Vascular plants as indicator species in meadows and pastures). Naturvardsverket, Solna. 135 pp.

ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Aufl., Ulmer, Stuttgart. 989 pp.

ELLSTRAND, N.C. & D.R. ELAM (1993): Population genetic consequences of small population size: Implications for plant conservation. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 24: 217-242.

ERIKSSON, O. (1989): Seeding dynamics and life histories in clonal plants. - Oikos 55: 231-238.

FACELLI, JM (1994): Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. - Ecology 75: 1727-1735

FALINSKA, K. (1991): Plant demography in vegetation succession. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 210 pp.

FALINSKA, K. (1995): Genet disintegration in *Filipendula ulmaria*: consequences for population dynamics and vegetation succession. - J. Ecol. 83: 9-21.

FALINSKA, K. (1999): Seed bank dynamics in abandoned maedows during a 20-year period in the Bialowieza National Park. - J. Ecol. 87: 461-475.

FIKE, J. &. W.A. NIERING (1999): Four decades of old field vegetation development and the role of *Celastrus orbiculatus* in the northeastern United States. - Journal of Vegetation Science 10: 483-492

FISCHER, M., MATTHIES, D. (1998): RAPD variation in relation to population size and plant fitness in the rare *Gentianella germanica* (Gentianaceae). - Am. J. Bot. 85(6): 811-819.

FISCHER, M. & D. MATTHIES (2000): The effect of population size on performance in the rare plant *Gentianella germanica*. - Journal of Ecology 86: 195-204.

FOSTER, B.L. &. K.L. GROSS (1997): Partitioning the effects of plant biomass and litter on *Andropogon gerardi* in old-field vegetation. - Ecology 78(7), 2091-2104.

FOSTER, B.L & D. TILMAN (2000): Dynamic and static views of succession: testing the descriptive power of the chronosequence approach. - Plant-Ecology 146: 1-10

GAGNE, J.M & G. HOULE (2001): Facilitation of *Leymus mollis* by *Honckenya peploides* on coastal dunes in subarctic Quebec, Canada. - Canadian Journal of Botany 79: 1327-1331.

GILPIN, M.E. & M.E. SOULÉ (1986): Minimum viable populations: processes of species extinction. In: SOULÉ, M.E., WILCOX, B.A. (eds.) Conservation Biology. Sinauer Ass., Sunderland, Massachusetts. pp 19-34.

GLEASON, H.A. (1917): The structure and development of the plant association. - Bull. Torrey Club 44: 463-481.

GOLDBERG, D.E., & P.A. WERNER (1983): The effects of size of opening in vegetation and litter cover on seedling establishment of goldenrods (*Solidago* ssp.). - Oecologia 60: 149-155.

GROOM, M.J. (1998): Allee effects limit population viability of an annual plant. - Am. Nat. 151: 487-496.

GROSS, K.L. (1980): Colonozation by *Verbascum thapsus* (Mullein) of an old-field in Michigan: Experiments on the

©Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg e.V.;download www.zobodat.at

effects of vegetation. - Journal of Ecology 68: 919-927.
HALPERN, C.B. (1989): Early successional patterns of forest species: interactions of life history traits and disturbance. - Ecology 69: 1703-1715.
HALPERN, C.B., ANTOS, J.A., GEYER, M.A. & A.M. OLSON (1997): Species replacement during early secondary succession: the aprupt decline of a winter annual. Ecology 78(2): 621-631.
HUSTON, M. & T. SMITH (1987): Plant succession: life history and competition. - Am. Nat. 130: 168-198.
INOUYE, RS, ALLISON, TB, & N.C. JOHNSON (1994): Old field succession on a Minnesota sand plain: effects of deer and other factors on invasion by trees. - Bulletin of the Torrey Botanical Club 121(3): 266-276.
JENNERSTEN, O. (1988). Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): Effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. - Conservation Biology 2: 359-366.
JENSEN, K. (1998): Species composition of soil seed bank and seed rain of abandoned wet meadows and their relation to the aboveground vegetation. - Flora 193: 345-359.
JENSEN, K. (2001): Succession and extinction processes on abandoned fen grasslands: Patterns, mechanisms and possibilities for species recovery. - Ecosys Suppl. 34: 122p.
JENSEN, K. & J. SCHRAUTZER (1999): Consequences of abandonment for a regional fen flora and mechanisms of successional change. Applied Vegetation Science 2: 79-88.
JENSEN, K. & C. MEYER (2001): Effects of light competition and litter on the performance of *Viola palustris* and on species composition and diversity of an abandoned fen grassland. - Plant Ecology 155: 169-181.
JENSEN, K. & K. GUTEKUNST (in press): Effects of litter on establishment of grassland plant species: the role of seed size and successional status. - Basic and Applied Ecology.
KALAMEES, R., ZOBEL, M (1998): Soil seed bank composition in different successional stages of a species rich wooded meadow in Laelatu, western Estonia. - Acta-Oecologica: 19: 175-18.
KALAMEES R & M. ZOBEL (2002): The role of the seed bank in gap regeneration in a calcareous grassland community. - Ecology 83: 1017-1025.
KARRENBERG, S. & K. JENSEN (2000): Reproductive ecology of *Pedicularis palustris*. - Folia Geobotanica 35: 191-202.
KIEHL, K., EISCHEID, I., GETTNER, S. & J. WALTER (1996): Impact of different sheep grazing intensities on salt marsh vegetation in northern Germany. - Journal of Vegetation Science 7: 99-106.
KÖHLER, B. (2001): Mechanisms and extent of vegetation changes in differently managed limestone grasslands. Diss. ETH Zürich No. 14227.
KOSOLA, K.R & K.L. GROSS (1999): Resource competition and suppression of plants colonizing early successional old fields. - Oecologia 118: 69-75.
KWAK, M.M. & O. JENNERSTEN (1991): Bumblebee visitation and seed set in *Melampyrum pratense* and *Viscaria vulgaris*: heterospecific pollen and pollen limitation. - Oecologia 86: 99-104.
LAMONT, B.B., KLINKHAMER, P.G.L. & E.T.F. WITKOWSKI (1993): Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* - a demonstration of the Allee effect. - Oecologia 94: 446-450.
LAWSON, D., INOUYE, R.S., HUNTLY, N., & W.P. CARSON (1999): Patterns of woody plant abundance, recruitment, mortality, and growth in a 65 year chronosequence of old-fields. - Plant Ecology 145: 267-279.
LECK, M.A. & C.F. LECK (1998): A ten-year seed bank study of old field succession in central New Jersey. - Journal of the Torrey Botanical Society 125: 1-32.
MEINERS, S.J., PICKETT, S.T.A. & M.L. CADENASSO (2001): Effects of plant invasions on the species richness of abandoned agricultural land. - Ecography 24: 633-644.
MENGES, E.S. & R.W. DOLAN (1998): Demographic viability of populations of *Silene regia* in midwestern prairies: relationships with fire management, genetic variation, geographic location, population size and isolation. - J. Ecol. 86: 63-78.
MOODY-WEIS, J.M. & J.S. HEYWOOD (2001): Pollination limitation to reproductive success in the Missouri evening primrose, *Oenothera macrocarpa* (Onagraceae). - American Journal of Botany 88: 1615-1622.
MUSTAJÄRVI, K., SIIKAMÄKI, P., RYTKÖNEN, S. & A. LAMMI (2001): Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. - Journal of Ecology 89: 80-87.
MYSTER, R.W. & S.T.A. PICKETT (1992): Dynamics of association between plants in ten old fields during 31 years of succession. - Journal of Ecology 80(2): 291-302.
NEWMAN, D. & D. PILSON (1997): Increased probability of extinction due to creased genetic effective population size: experimental populations of *Clarkia pulchella*. - Evolution 51(2): 354-362.
ODUM, E.P. (1969): The strategy of ecosytem development. - Science 164: 262-270.
OLFF, H. (1992): On the mechanisms of vegetation succession. PhD-thesis, University of Groningen, The Netherlands. 212 pp.
PETANIDOU, T., DEN NIJS, J.C.M., OOSTERMEIJER, J.G.B. & A.C. ELLIS-ADAM (1995): Pollination ecology and patch-dependent reproductive success of the rare perennial *Gentiana pneumonanthe* L. - New Phytol. 129: 155-163.
PICKETT, S.T.A, COLLINS, S.L. & J.J. ARMESTO (1987): A hierarchical consideration of causes and mechanisms of

©Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg e.V.;download www.zobodat.at

succession. Vegetatio 69: 109-114.

POSCHLOD, P. & A.K. JACKEL (1993): Untersuchungen zur Dynamik von generativen Diasporenbanken von Samenpflanzen in Kalkmagerrasen. - Flora 188: 49-71.

POTT, R. (1997): Von der Urlandschaft zur Kulturlandschaft - Entwicklung und Gestaltung mitteleuropäischer Kulturlandschaften durch den Menschen. - Verh. Ges. Ökol. 27: 5-26.

RAIJMANN, L.E.L, VAN LEEUWEN, N., KERSTEN, R., OOSTERMEIJER, J.G.B., DEN NIJS, H.C.M & S.B.J. MENKEN, (1994): Genetic variation and outcrossing rate in relation to population size in *Gentiana pneumonanthe* L. - Cons. Biol. 8: 1014-1026.

RAYNAL, D.J. & F.A. BAZZAZ (1973): Establishment of early siccessional plant populations on forest and prairie soil. - Ecology 54: 1335-1341.

READER, R.J. (1997): Potential effects of granivores on old field succession. - Canadian Journal of Botany 75: 2224-2227.

ROSÉN, E. (1985): Succession and fluctuations in species composition in the limestone grasslands of south Öland. In: SCHREIBER, K.-F. (ed.) Sukzession auf Grünlandbrachen. - Münstersche Geo. Arb. 20: 25-34.

ROSENTHAL, G. (1992): Erhaltung und Regeneration von Feuchtwiesen. -Diss. Bot. 182: 1-283.

RUNGE, F. (1985), 21-, 10- und 8-jährige Dauerquadratuntersuchungen in aufgelassenen Grünländereien. In SCHREIBER, K.-F. (ed.) Sukzession auf Grünlandbrachen. - Münstersche Geo. Arb. 20. pp 45-49.

RUSSELL, A.E.., RANKER, T.A.., GEMMILL, C.E.C. &. D.R. FARRAR (1999): Patterns of clonal diversity in *Dicranopteris linearis* on Mauna Loa, Hawaii. - Biotropica 31: 449-459.

SCHLAPFER, F. & M. FISCHER (1998): An isozyme study of clone diversity and relative importance of sexual and vegetative recruitment in the grass *Brachypodium pinnatum*. - Ecography 21: 351-360.

SCHMIDT, K. & K. JENSEN (2000): Genetic structure and AFLP variation of remnant populations in the rare plant *Pedicularis palustris* (Scrophulariaceae) and its relation to population size and reproductive components. - American Journal of Botany 87(5): 678-689.

SCHMIDT, W. (1993): Sukzession und Sukzessionslenkung auf Brachäckern. Neue Ergebnisse aus einem Dauerflächenversuch. - Scripta Geobotanica 20: 65-104.

SCHREIBER, K.-F (1997): Sukzessionen: Eine Bilanz der Grünlandbracheversuche in Baden-Würtemberg. - Projekt Angewandte Ökologie: 23: 188S..

SCHREIBER, K.-F. & SCHIEFER, J. (1985): Vegetations- und Stoffdynamik in Grünlandbrachen - 10 Jahre Bracheversuche in Baden-Württemberg. In: SCHREIBER, K.-F. (ed.) Sukzession auf Grünlandbrachen. - Münstersche Geo. Arb. 20. pp 111-153.

SCHWARTZE, J. (1992): Nordwestdeutsche Feuchtgrünlandgesellschaften unter kontrollierten Nutzungsbedingungen. - Diss. Bot. 183: 1-204.

SPACKOVA, I., KOTOROVA, I. & J. LEPS (1998): Sensitivity of seedling recruitment to moss, litter and dominant removal in an oligotrophic wet meadow. - Folia Geobot. 33: 17-30.

THOMPSON, K., BAKKER, J.P. & R.M. BEKKER (1997): The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. Cambridge University Press. 276 pp.

THORNTON, I.W.B., COMPTON, S.G., WILSON, C.N. & S.G. COMPTON (1996): The role of animals in the colonization of the Krakatau Islands by fig trees (*Ficus* species). - Journal of Biogeography 23: 577-592.

TILMAN, D. (1987): Secondary succession and the pattern of dominance along experimental nutrient gradients. - Ecol. Mono. 57: 189-214.

TILMAN, D. (1988): Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Monographs in Population Biology 26, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

TILMAN, D. (1985): The Resource-Ratio Hypothesis of Plant Succession. - The American Naturalist 125: 827-252.

VAN ANDEL, J., BAKKER, J.P. & GROOTJANS, A.P. (1993):Mechanisms of vegetation succession: A review of concepts and perspectives. - Acta Bot. Neerl. 42(4): 413-433.

VAN TREUREN, R., BIJLSMA, R., OUBORG, N.J. & W. VAN DELDEN (1993): The significance of genetic erosion in the process of extinction: IV. Inbreeding depression and heterosis effects caused by selfing and outcrossing in *Scabiosa columbaria*. - Evolution 47(6): 1669-1680.

WAGNER, M., P. POSCHLOD & R.P. SETCHFIELD (in press): Soil seed bank in managed and abandoned semi-natural meadows in Sooma National Park, Estonia. Annales Botanici Fennici.

WILBY A. & V.K. BROWN (2001): Herbivory, litter and soil disturbance as determinants of vegetation dynamics during early old-field succession under set-aside. - Oecologia 127: 259-265.

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

Anschrift des Verfassers: Dr. Kai Jensen
Ökologie-Zentrum, Fachabteilung Geobotanik, Univ. Kiel
Ohlshausenstraße 75
24118 Kiel k.jensen@ecology.uni-kiel.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Kieler Notizen zur Pflanzenkunde

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: 30

Autor(en)/Author(s): Jensen Kai

Artikel/Article: Experimentelle Sukzessionsforschung: Beschreibung von Mustern und Analyse von Mechanismen 20-33