Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 37 (1962)

Artikel: Die Rolle der Durchdringungsgeschwindigkeit bei Klein-Sukzessionen

Autor: Bornkamm, Reinhard

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308199

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 09.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Über die Rolle der Durchdringungsgeschwindigkeit bei Klein-Sukzessionen[1]

Von Reinhard Bornkamm

(Aus dem Botanischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule Hohenheim)

I. EINLEITUNG

Die genetische Pflanzengeographie versteht unter Sukzession «die im Laufe der Zeiten erfolgenden Veränderungen der Vegetation eines engeren oder weiteren Gebietes, die sich im Wechsel der Pflanzengesellschaften äußern» (Lüdi 1932, S. 527). Von den verschiedenen Ausgangsstandorten gehen verschiedene Sukzessionsreihen aus (Cowles 1899), deren Gesetzmäßigkeiten zuerst von Cowles 1911, sodann besonders von Clements 1916 und Lüdi 1920, 1924 und 1932 aufgezeigt wurden. In ihnen unterscheidet man die aufeinanderfolgenden Pflanzengesellschaften als Sukzessionsstadien, die u. U. noch in Phasen unterteilt werden können (vgl. die Zusammenfassung bei Braun-Blanquet 1951). Jede Reihe verläuft von einer Anfangsgesellschaft über Übergangsgesellschaften zu einer Schlußgesellschaft (Warming & Gräbner 1902). Im Endstadium steht die Vegetation mit der Umwelt in einem dynamischen Gleichgewicht, während jede natürliche Veränderung der Standortfaktoren oder menschliche Eingriffe sowie das Auftreten neuer Konkurrenten ein Ungleichgewicht herbeiführen, das neue Sukzessionen auslöst. Zahlreiche Sukzessionsreihen sind gründlich untersucht worden, wobei es z. T. auch möglich war, die zeitliche Dauer der Stadien anzugeben. Dabei kann man auf dreierlei verschiedene Weise vorgehen: 1. Sehr häufig wird aus einem räumlichen Nebeneinander auf ein zeitliches Nacheinander geschlossen (vgl. dazu Lüdi 1932); 2. kann man gleichartige, aber verschieden alte Standorte untersuchen, z. B. eisfrei gewordene Gebiete, Erdrutsche (zuletzt Gimingham & Boggie 1957, Flaccus 1959), anthropogene Standorte (Miyawaki 1956, Bornkamm 1961c) usw.; 3. ist es möglich, Dauerflächen zu beobachten (vgl. Christiansen 1930).

Gerade bei der genauen Verfolgung von Dauerflächen, der intensivsten Form der Sukzessionsforschung, zeigt es sich aber, daß auch innerhalb der Stadien (und Phasen) noch ± gesetzmäßige Mengenverschiebungen der Arten vor sich gehen können. Neben zyklischen Veränderungen wie

[1] Die Versuche wurden im Rahmen einer von Prof. Dr. H. Walter geleiteten Forschungsaufgabe durchgeführt. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danken wir für ihre Unterstützung.

der Aspektfolge, die durch den Jahreszeitenwechsel verursacht wird, und den Dominanzverschiebungen von Jahr zu Jahr in Abhängigkeit von der Witterung, gibt es auch zeitlich gerichtete sukzessionsartige Vorgänge kleinsten Maßstabs (z. B. bei LIETH 1960, BORNKAMM 1961b), die auf die arteigenen Reaktionsgeschwindigkeiten der beteiligten Partner und nicht auf die der Sukzession als ganzer zu Grunde liegenden Außenfaktoren zurückgehen, daher auch bei unterschiedlichen Umweltverhältnissen immer wieder in ähnlicher Form auftreten. Da es sich nicht um vollständige Sukzessionsglieder handelt (LÜDI 1924, S. 280 und 1932, S. 527), wollen wir sie als Klein-Sukzessionen bezeichnen. Sie sind Grundbausteine des Sukzessionsgeschehens, deren Entwicklung davon bestimmt wird, mit welcher Konkurrenzkraft und mit welcher Entwicklungsgeschwindigkeit sich die Arten an ihnen beteiligen. Da Fragen der Konkurrenzkraft schon häufiger untersucht wurden, die zeitlichen Fragen (BURGES 1960) bisher aber wenig beachtet wurden, schien es interessant, Daten über bei Klein-Sukzessionen auftretende verschiedene Entwicklungsgeschwindigkeiten, die sich aus dem Material des Hohenheimer Grundwasserversuchs ergaben, auszuwerten[2].

II. MATERIAL UND METHODE

Der Hohenheimer Grundwasserversuch stellt ein Betonbecken von 10×7 m Größe dar, das in der einen Hälfte mit Lehm, in der anderen mit Sand gefüllt ist. In ihm wird ein konstanter Grundwasserspiegel gehalten, während die Oberfläche des Lehms bzw. Sandes von 0 cm auf etwa 150 cm über dem Grundwasser ansteigt, also ein künstliches Ufer darstellt. Beide Beckenhälften sind der Länge nach durch 50 cm in den Boden reichende Eternit-Platten in vier 0,5 m breite und eine 1,5 m breite Parzelle geteilt. Ursprünglich (ELLENBERG 1952b, 1954) wurde in je eine der schmalen Parzellen *Arrhenatherum elatius, Dactylis glomerata, Alopecurus pratensis* und *Bromus erectus* (versehentlich vermischt mit wenig *Festuca arundinacea)* angesät, in der breiten Parzelle eine Mischung aus allen Gräsern. Bis 1954 wurden alle Unkräuter gejätet, seit 1955 jedoch ungehindert wachsen gelassen (LIETH 1958, 1960, WALTER 1960).

Der Hohenheimer Grundwasserversuch stellt also einen Dauerversuch mit einer künstlichen Wiese dar. Durch zweimaliges Schneiden im Jahr wurde der Fortgang der Sukzession verhindert. Die Standortfaktoren waren während der Untersuchungszeit praktisch unverändert, wenn man von einer ganz allmählichen Verarmung des Bodens absieht: Um dauernde Düngung in Grundwassernähe bei Bewässerung mit Leitungswasser zu vermeiden, wurde seit 1958 mit entsalztem Wasser bewässert. Mit Ausnahme des Jahres 1957 wurde alljährlich die ganze Fläche Pflanze für Pflanze kartiert (jeweils

[2] Herrn Doz. Dr. H. LIETH danke ich für die Überlassung von Kartierungsmaterial und förderliche Diskussionen.

ca. 20 000 Individuen); die Angaben der «Menge» in der vorliegenden Arbeit stellen die ermittelten ungefähren Individuenzahlen dar. Kartierer waren 1956 LIETH, 1958 LIETH & PAVLETIČ, 1959 LIETH & BORNKAMM, 1960 BORNKAMM. Aus den Kartierungen, die bei BORNKAMM & LIETH im einzelnen dargestellt sind, wurden die im folgenden geschilderten Klein-Sukzessionen ersichtlich, die im übrigen mit dem Hauptziel des Versuches, der Untersuchung des Wachstums bei verschiedenem Grundwasserstand nichts zu tun haben.

Zwei Fehler der Versuchsanordnung fallen auf: 1. war das Becken nicht für die Fragestellung errichtet worden, für die es seit 1956 benutzt wurde. Die neu eindringenden Arten standen fünf angesäten und somit bereits etablierten Gräsern gegenüber; 2. wurde bei der Einsaat 1953 eine nicht sterilisierte, 5 cm mächtige Schicht Gartenkompost als Saatbett verwendet, aus der die meisten der seit 1955 aufkommenden Arten stammen. Man hat damit gewissermaßen eine unregelmäßige und unkontrollierte Ansaat vorgenommen. Allerdings ermöglicht der erste «Fehler», das Verhalten der Gräser innerhalb und außerhalb ihrer Ansaatparzellen zu vergleichen. Der 2. «Fehler» hat den Vorteil, daß man von Anfang an mit einer großen Zahl von Arten arbeiten konnte, bei der sich recht bald (LIETH 1958) eine gesetzmäßige Anordnung zeigte. Das Therophyten-Stadium wurde auf diese Weise praktisch übersprungen.

Es ist eine allgemeine Erscheinung, daß sich nach Eingriffen in die Vegetation die Artenzahl vorübergehend erhöht. Als Beispiele seien CHRISTIANSEN 1937 (S. 74—78), LÜDI 1940, BRAUN-BLANQUET 1951, S. 450, KLAPP 1958, BOURNERIAS 1959 und die dort aufgeführte Kurve nach HAGENE 1939 sowie BORNKAMM 1961b genannt. In unserem Versuch waren 1953 5 Arten angesät worden. 1956 fanden sich 118, 1958 88, 1959 82 und 1960 84 Arten.

III. DURCHDRINGUNGSGESCHWINDIGKEIT

Die fünf angesäten Gräser begannen sich seit 1955 aus ihren je zwei Ansaatparzellen im Sand- und Lehmbecken auszubreiten, und strebten eine gleichmäßige Verteilung über die ganze Fläche an; dabei drangen sie jedoch verschieden schnell durch. Ihre P e n e t r a n z läßt sich ausdrücken als das Verhältnis ihrer Menge in den drei Nichtansaatparzellen zur Menge in den zwei Ansaatparzellen. Die Werte der Mischsaatparzelle müssen dabei, da diese die dreifache Größe jeder der übrigen Parzellen besitzt, auf $^1/_3$ reduziert werden. Bei normaler Dispersion müßte die Penetranz in der Nähe von $^3/_2$ = 1,5 liegen. Nach Tab. 1 ist am gleichmäßig-

Tab. 1. Penetranzwerte für die angesäten Gräser
(= Menge in den drei Nichtansaatparzellen : Menge in den zwei Ansaatparzellen)

		1956	1958	1959	1960
Arrhenatherum elatius	Lehm	0,8	1,9	1,4	1,7
	Sand	0,3	1,3	2,0	2,0
Dactylis glomerata	Lehm	0,1	1,0	1,6	1,7
	Sand	0,1	0,5	0,9	1,6
Festuca arundinacea	Lehm	0,0	0,1	0,5	0,7
	Sand	0,0	0,2	0,9	1,5
Bromus erectus	Lehm	0,0	0,1	0,2	0,4
	Sand	0,1	0,5	1,2	0,9

sten *Arrhenatherum* verbreitet; es erreichte einen Penetranzwert von 1,5 im Lehm schon 1958, im Sand 1959. Die zweitschnellste Art scheint danach *Dactylis* zu sein, die den gleichen Wert jeweils nur 1 Jahr später erreicht. Bei *Festuca* bahnt sich eine gleichmäßige Verteilung allmählich an, während bei *Bromus* die Bevorzugung der ehemaligen Ansaatparzellen noch 1960 deutlich ist. Als vorläufige Reihe ergibt sich also: *Arrhenaterum* > *Dactylis* > *Festuca* > *Bromus*. Dabei verstehen wir unter Durchdringungsgeschwindigkeit zunächst die zeitliche Änderung der Größen, mit denen man die mehr oder weniger gleichmäßige Verteilung von Arten in Probeflächen charakterisieren kann (Penetranz, Frequenz u. a.; vgl. S. 22).

Auch das Gleichgewicht zwischen den einzelnen Wettbewerbspartnern stellt sich verschieden schnell ein. So lag das Verhältnis *Dactylis/Arrhenatherum* (Fig. 1, 3. Spalte oben) in der ehem. *Dactylis*-Ansaat-Parzelle zunächst natürlich relativ hoch, in der ehem. *Arrhenatherum*-Parzelle sehr tief. Schon 1958 war es aber in beiden Parzellen gleich groß. In der Mischsaat-Parzelle, wo b e i d e Arten angesät waren, und in der *Bromus*-

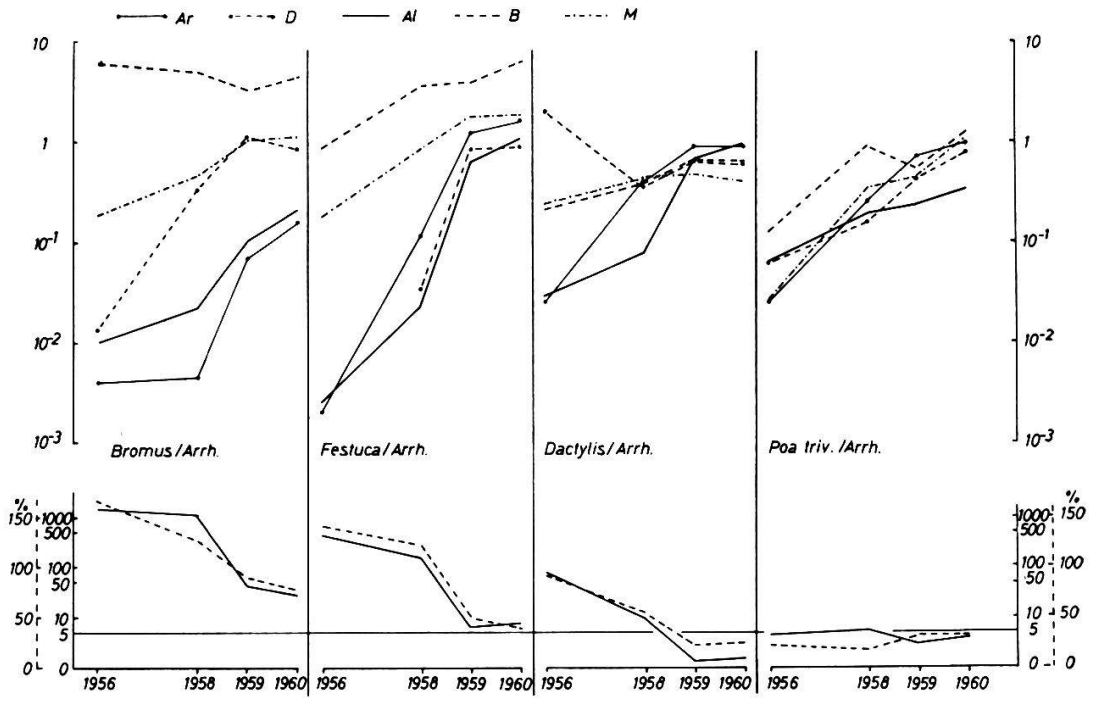

Fig. 1. Oben: Verhältnis verschiedener Gräser zu *Arrhenatherum* in den ehem. Ansaatparzellen (Ar = *Arrhenatherum*-Parzelle, D = *Dactylis*-Parzelle, Al = *Alopecurus*-Parzelle, B = *Bromus*-Parzelle, M = Mischsaat-Parzelle).
Ausgezogene Linie unten: Quotient aus der Parzelle mit dem maximalen und der Parzelle mit dem minimalen Verhältnis.
Gestrichelte Linie unten: Streuung der Mengen der jeweiligen Arten in den verschiedenen Parzellen um einen Mittelwert, angegeben in % des Mittelwertes.

Parzelle, wo beide Arten erst eindringen mußten, war dieser Gleichgewichtszustand von Anfang an gegeben. In der *Alopecurus*-Parzelle war *Arrhenatherum* 1958 aus unbekannten Gründen noch im Vorteil, jedoch sind seit 1959 die Verhältnisse in allen Parzellen ungefähr gleich. Als Kenngrößen dieser Entwicklung sind im unteren Teil der Fig. 1 noch eingetragen der Quotient aus der Parzelle mit dem maximalen und der Parzelle mit dem minimalen Verhältnis sowie die (aus den absoluten Mengen, nicht den Verhältnissen berechnete) Streuung der Mengen der jeweiligen Arten in den verschiedenen Parzellen um einen Mittelwert, angegeben in Prozent dieses Mittelwertes. Diese Größen sind selbstverständlich nur die Beobachtung unterstützende Hilfsmittel, von denen man keine zu große Genauigkeit erwarten darf. Bei einem gleichgewichtsnahen Zustand sinkt erfahrungsgemäß der Quotient unter 5 : 1 und die Streuung unter 50 % ab. Bei *Bromus* und *Festuca* liegt das für die beiden Arten günstigste Verhältnis noch 1960 deutlich in den beiden Ansaatparzellen B und M. Immerhin haben sich die Werte der übrigen Parzellen bei *Festuca* schon einigermaßen angenähert, was bei *Bromus* nur für die der *Bromus*-Parzelle benachbarte *Dactylis*-Parzelle gilt. Wie die Kenngrößen (Fig. 1 unten) erkennen lassen, war *Festuca* 1960 der Gleichgewichtslage schon mehr oder weniger nahe, *Bromus* jedoch noch nicht.

Als Bezugsart wurde immer die schnellste Art *(Arrhenatherum)* genommen. *Alopecurus* konnte nicht berücksichtigt werden, da er in den letzten Jahren zu selten geworden war.

Tab. 2. Streuung der Mengen verschiedener Arten in den fünf Parzellen um einen Mittelwert, angegeben in % dieses Mittelwertes

	1956	1958	1959	1960
Taraxacum officinale	52	31	35	42
Ranunculus repens	44	68	43	52
Trifolium campestre	81	59	26	38
Equisetum arvense (nur Sandbecken)	113	89	59	35
Vicia sepium	119	94	74	64
Crepis capillaris	139	129	75	66
Juncus effusus	222	224	152	180
Iris pseudacorus	178	210	158	158
Iris sibirica	138	189	150	194

Die gleiche Berechnung läßt sich auch für die neu eingedrungenen Arten durchführen, wobei nur die häufigeren unter ihnen herangezogen wurden, da nur sie ein einigermaßen sicheres Ergebnis versprechen konnten (in Klammern jeweils die bei den Kartierungen 1956—1960 notierten Individuenzahlen). Die höchste Durchdringungsgeschwindigkeit zeigte *Poa trivialis* (5493), bei der von Anfang an kaum Unterschiede zwischen

den Parzellen auftraten (Fig. 1, Spalte 4). Für weitere Arten sind die Streuungswerte in Tab. 2 zusammengefaßt. Die hier nicht aufgeführten «Quotienten» (vgl. Fig. 1), die nur dann berechnet werden können, wenn die Art in allen Parzellen anwesend ist, ergeben das gleiche Bild. Danach gehört *Taraxacum officinale* (1952) zu den sehr rasch reagierenden Arten, ebenso *Ranunculus repens* (1307), der wegen seiner immer stärker zurückgehenden Individuenzahl (1956 869, 1958 312, 1959 80, 1960 46) größere statistische Schwankungen zeigte. Auch *Trifolium campestre* (2432) und *Equisetum arvense* (760), das nur im Sandbecken vorkam, reagierten noch schnell, während sich *Crepis capillaris* (1039) und *Vicia sepium* (1279) 1960 einer Gleichgewichtslage erst angenähert hatten. Da alle diese häufigen Arten, trotz gewisser Unterschiede, noch zu den relativ schnellen Arten gehören, wurden in Tab. 2 noch drei weitere, weniger häufige Arten eingefügt, die nur langsam durchzudringen vermochten: *Iris pseudacorus* (156), *Juncus effusus* (56) und *Iris sibirica* (33). Alle drei sind vom Gleichgewicht noch weit entfernt, eine Abwärtsbewegung der Streuung ist noch kaum zu erkennen.

Faßt man alle Beobachtungen zusammen, so ergibt sich folgende Reihenfolge der Durchdringungsgeschwindigkeiten der häufigeren Arten:

Schon nach 1—2 Jahren ungefähr im Gleichgewicht: *Arrhenatherum elatius, Poa trivialis, Ranunculus repens, Taraxacum officinale.*

Nach 3—5 Jahren ungefähr im Gleichgewicht: *Trifolium campestre, Dactylis glomerata, Equisetum arvense, Medicago lupulina.*

Nach 5 Jahren dem Gleichgewicht ± genähert: *Festuca arundinacea, Festuca rubra, Crepis capillaris, Vicia sepium, Agrostis alba, Plantago lanceolata, Hypericum perforatum.*

Nach 5 Jahren dem Gleichgewicht noch ± fern: *Bromus erectus.*

IV. DISKUSSION

Vergegenwärtigt man sich noch einmal die Rolle der Durchdringungsgeschwindigkeit bei der Vegetationsentwicklung, so stößt man auf eine zweite Möglichkeit, Hinweise auf diese Größe zu erhalten: In einem Bestand mit gegebenen Standortverhältnissen und gegebener Artenkombination bildet sich ein Gleichgewicht zwischen den Wettbewerbspartnern aus. Die Lage dieses Gleichgewichts, die von Jahr zu Jahr mit der Witterung schwankt, wird von der unter den Standortverhältnissen zu erzielenden Wüchsigkeit (Bornkamm 1961a) der betreffenden Arten bestimmt. Die Ursache dieses Verhältnisses Standortfaktoren : Wüchsigkeit sind die ökologischen Ansprüche der Arten. In einem Bestand, in dem sich dieses Gleichgewicht erst noch einstellen muß, wird aber der zukommende Anteil sehr verschieden schnell erreicht, d. h. die ökologi-

schen Ansprüche werden verschieden schnell durchgesetzt. Eine Art hoher Durchdringungsgeschwindigkeit wird daher in den ersten Jahren stärker an der Vegetation beteiligt sein, als ihr im Gleichgewichtsfall zusteht, sie wird daher von den langsameren Konkurrenten allmählich auf den Gleichgewichtswert zurückgedrängt werden. Man könnte daher erwarten, daß in der Regel schnellere Arten das Maximum ihres Vorkommens in den ersten Jahren, langsamere Arten in späteren Jahren haben — wenigstens wenn es sich um eine Besiedlung offenen Bodens handelt, wo alle Arten gleiche Startbedingungen haben, die Verbreitungseinheiten hierhin bringen können[3]. In unserem Versuch hatten ein Maximum

1956 *Arrhenatherum elatius* (angesät), *Dactylis glomerata* (angesät), *Ranunculus repens,*

1958 *Taraxacum officinale, Equisetum arvense,*

1959 *Medicago lupulina, Crepis capillaris, Vicia sepium,*

1960 *Poa trivialis, Trifolium campestre, Festuca rubra, Agrostis alba, Plantago lanceolata, Hypericum perforatum, Festuca arundinacea* (in geringen Mengen angesät), *Bromus erectus* (angesät).

Diese Liste hat Ähnlichkeit mit der Anordnung von S. 21. Damit haben wir zwei Aspekte der Durchdringungsgeschwindigkeit erfaßt: 1. die zeitliche Änderung der die ± gleichmäßige Verteilung kennzeichnenden Größen (vgl. S. 19); 2. die zeitliche Änderung des Mengenanteils in Richtung auf einen Gleichgewichtswert. Beiden Aspekten liegen die spezifischen Entwicklungsgeschwindigkeiten der einzelnen Arten zu Grunde.

Eine vollkommene Übereinstimmung der Resultate der beiden Methoden wird man nur dann erhalten, wenn die beiden untersuchten Vorgänge, nämlich die zunehmend gleichmäßige Verteilung über die Probefläche und das Erreichen des Anteils an der Vegetation, der der Gleichgewichtslage entspricht, gleichzeitig verlaufen. Das ist in der Regel der Fall, muß aber nicht so sein. Besonders wenn Arten sich mit bereits vorhandenen Konkurrenten auseinandersetzen müssen, läßt sich der Fall denken, daß rasche Arten zwar schnell auf allen Teilen der Fläche gleichmäßig da sind, an Menge aber noch, und zwar überall gleichmäßig, zunehmen. Das dürfte für *Poa trivialis* zutreffen. Die andere stärkere Unstimmigkeit zwischen den beiden Listen, *Trifolium campestre*, ist anders zu erklären: 1960 fiel *Medicago lupulina*, da es 1959 beim ersten Schnitt noch keine reifen Samen gebildet hatte, weitgehend aus, so daß *Trifolium campestre* 1960 ein durch Wegfall eines starken Konkurrenten bedingtes Maximum erreichen konnte.

Aus dem Gesagten geht auch hervor, daß für die Abschätzung der Höhe von Durchdringungsgeschwindigkeiten die zuerst genannte Methode die zuverlässigere ist. Hinweise in der Literatur beschränken sich dagegen im Wesentlichen auf die zweite Methode: *Arrhenatherum* wird bei Klapp 1954 (S. 265) als «rasch» bezeichnet, ebenso *Poa trivialis* (S. 267), *Agrostis alba* war dagegen «anfänglich verdrängungsgefährdet», *Festu-*

[3] Hierbei werden bei einer Pionierbesiedlung mit zunehmender Artenzahl die innerhalb eines Sukzessionsstadiums aufeinanderfolgenden Maxima immer kleiner (Odum 1960), während in der Gesamtsukzession immer höher entwickelte Lebensformen immer stärker dominieren (31,7 % Therophyten im 1. Jahr, 92 % Hemikryptophyten im 5. Jahr, 98 % Phanerophyten im alten Waldbestand bei Bard 1952).

ca rubra entwickelte sich langsamer als *Dactylis* (ebenso bei KNAPP 1954, S. 95). In verschiedenen Versuchsflächen zeigte *Poa trivialis* Maxima nach 2 Jahren (G. MÜLLER 1959) bzw. nach 2—3 Jahren (RAABE & THOMSEN 1955, BOURNERIAS 1959), *Ranunculus repens* nach 2 Jahren (RAABE & THOMSEN 1955), *Crepis capillaris* nach 2—4 Jahren, *Hypericum perforatum* nach 3—5 Jahren — *Trifolium campestre* verhielt sich wechselnd — (BOURNERIAS 1959), *Dactylis* nach 4—6 Jahren und *Festuca rubra* nach (4) 5—8 Jahren (LAINE 1958). Alle diese Angaben, mit Ausnahme der über *Crepis capillaris*, stimmen mit der Anordnung auf S. 21 gut überein. Es muß dabei hervorgehoben werden, daß die Ergebnisse auch auf sehr verschiedenen Standorten meist gleichartig waren.

Eine rasche Art mit frühem Maximum ist also zunächst stärker an der Vegetation beteiligt, um dann auf einen Gleichgewichtswert abzusinken. Daher kann eine hohe Durchdringungsgeschwindigkeit eine hohe Konkurrenzkraft vortäuschen, ist ihr aber keineswegs gleichzusetzen. Vielmehr scheint eine Art, die in einer fremden Parzelle rasch den ihr zustehenden Anteil erringt, auch rasch mit in ihre eigene Parzelle eindringenden Arten ins Gleichgewicht zu kommen, während sich die langsameren Arten zäher am alten Platz behaupten. *Arrhenatherum* haben wir als rasche Art kennengelernt, und sie ist als «konkurrenzkräftig» bekannt. Vergleichen wir aber die Menge der Einwanderer in den einzelnen Parzellen, so erhalten wir das fast paradoxe Ergebnis, daß sie den größten Anteil meist in der *Arrhenatherum*-Parzelle ausmachen (Fig. 2). Das gilt auch, wenn wir nicht die Mengen, sondern die Artenzahlen betrachten (Tab. 3). Natürlich kann hierbei allerdings auch Selbstunverträglichkeit u. U. eine Rolle spielen.

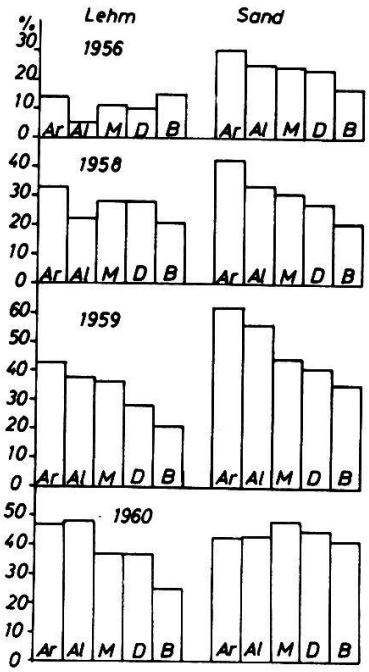

Fig. 2. Anteil der nicht angesäten, sondern seit 1955 eingewanderten Arten an der Vegetation in den einzelnen Parzellen (Abkürzungen wie Fig. 1)

Tab. 3. Anzahl der neu eingewanderten Arten in den einzelnen Parzellen. (Die Mischsaatparzelle kann wegen ihrer abweichenden Größe nicht berücksichtigt werden; Abkürzungen wie Fig. 1)

		Ar	Al	D	B
Lehm	1956	**37**	**37**	**37**	18
	1958	**20**	18	19	18
	1959	**22**	20	16	15
	1960	**28**	21	26	22
Sand	1956	**35**	34	30	27
	1958	**31**	26	26	27
	1959	**33**	26	25	25
	1960	**39**	30	29	25

Eine Analyse der Vorgänge ist bisher noch kaum möglich. Die Ausbreitungsfähigkeit der Arten dürfte in einer so kleinen Versuchsfläche im Verlaufe von 5 Jahren bei den genannten, meist hochwüchsigen Arten nicht die entscheidende Rolle spielen. Sehr wichtig ist dagegen sicher die Lebensdauer des Individuums. Leider ist über die Lebensdauer von Wiesenpflanzen oder deren Sprossen nur wenig bekannt (SCHWEIGHART & STÄHLIN 1953, ELLENBERG 1952, S. 102, KNAPP 1954), jedoch bestehen wohl auch unter den mehrjährigen Arten große Unterschiede in der mittleren Lebenserwartung der Einzelpflanze. Bei unserer Kartierung zeigte sich schon, daß viele Individuen an sich perenner Arten nur ein Jahr am Leben bleiben. Der langsamere *Bromus erectus* lebte in den Versuchsflächen von BORNKAMM 1961b im Durchschnitt viel länger als das schnellere *Brachypodium pinnatum*. Im vorliegenden Versuch brauchten *Bromus* und *Festuca arundinacea* oft bereits 2—3 Jahre, um ihre großen Horste aufzubauen. Das kurzlebige *Lolium perenne* zeigt dagegen nach den Versuchen von KNAPP & LINSKENS 1952, SACHS 1954, MÜLLER 1959 u. a. alle Merkmale einer Art mit hoher Durchdringungsgeschwindigkeit. Nach KLAPP 1954 sind allgemein «kurzlebige Arten meist früh- und schnellwüchsig». *Festuca rubra*, die in unserem Versuch nur zu den langsameren Arten gehörte, ist langlebig (KNAPP 1954, S. 261, 264), das rasche *Arrhenatherum* treibt früh aus (S. 262).

Durch genauere Kenntnis dieser Probleme zu einem besseren Verständnis der Durchdringungsgeschwindigkeit zu kommen, wäre wünschenswert, da sie in der Entwicklung der Vegetation eine große Rolle spielt: In allen Beständen, die nicht im natürlichen Gleichgewicht stehen, in denen die Wettbewerbspartner noch nicht den Gleichgewichtsanteil an der Vegetation haben, sondern einen höheren oder geringeren, sind für die aktuelle Dominanzverteilung nicht eigentlich die unterschiedlichen ökologischen Ansprüche verantwortlich, sondern die unterschiedlichen Durchdringungsgeschwindigkeiten.

V. ZUSAMMENFASSUNG

1. Zeitlich gerichtete Vorgänge innerhalb von Sukzessionsstadien, die nicht auf den die Sukzession bedingenden Außenfaktor, sondern auf Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit der einzelnen Arten zurückgehen, also unter verschiedenen Umweltbedingungen immer in ähnlicher Form auftreten, werden unter dem Namen Klein-Sukzessionen beschrieben.

2. Die artspezifische Entwicklungsgeschwindigkeit, mit der die einzelne Art den ihr im Gleichgewichtsfall zustehenden Anteil an der Vegetation erringt, wird als Durchdringungsgeschwindigkeit bezeichnet. Ist sie hoch, so kann eine höhere Konkurrenzkraft vorgetäuscht werden.

3. Die Größe der Durchdringungsgeschwindigkeit einzelner Arten aus einem Dauerversuch mit einer künstlichen Wiese wird mit zwei verschiedenen Methoden zu bestimmen versucht, von denen die erste die zunehmend gleichmäßigere Verteilung der Art auf der Probefläche, die zweite die Entstehung des Gleichgewichts zwischen den Mengenanteilen der einzelnen Arten an der Gesamtvegetation untersucht. Beide Vorgänge laufen in der Regel, aber nicht immer gleichzeitig ab. (Zusammenfassende Liste s. S. 25.)

LITERATURVERZEICHNIS

BARD, G. E., 1952, Secondary succession on the Piedmont of New Yersey. — Ecolog. Monographs (Durham), *22*, 195—215.

BORNKAMM, R., 1961a, Zur quantitativen Bestimmung von Konkurrenzkraft und Wettbewerbsspannung. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. *74*, 75—83, 93.

— 1961b, Zur Konkurrenzkraft von *Bromus erectus*. — Botan. Jahrb. *80*, 466—479.

— 1961c, Vegetation und Vegetations-Entwicklung auf Kiesdächern. — Vegetatio *10*, 1—24.

BORNKAMM, R. und H. LIETH, 1961. — Mskr. Hohenheim.

BOURNERIAS, M., 1959, Le peuplement végétal des espaces nus. — Bull. soc. Bot. France, Mém. *1959*, 1—300.

BRAUN-BLANQUET, J., 1951, Pflanzensoziologie. — Wien, 2. Aufl.

BURGES, A., 1960, Time and size as factors in ecology. — J. Ecol. *48*, 273—285.

CHRISTIANSEN, W. I., 1930, Zur Methodik der Untersuchung von Dauerquadraten. — Repert. spec. nov. regni veget. Beih. *61*, 178.

— 1937, Beobachtungen an Dauerquadraten auf der Lotseninsel Schleimünde. — Schriften Naturw. Ver. f. Schleswig-Holstein *22*, 69—88.

CLEMENTS, F. E., 1916, Plant succession. — Washington.

COWLES, H. C., 1899, The ecological relations of the vegetation of the sand dunes of the lake Michigan. — Bot. Gaz. *27*.

— 1911, The causes of vegetative cycles. — Bot. Gaz. *51*, 161—184.

ELLENBERG, H., 1952a, Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Bewertung. — Stuttgart.

— 1952b, Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. *65*, 350—361.
— 1954, Über einige Fortschritte in der kausalen Vegetationskunde. — Vegetatio *5/6*, 199—211.
FLACCUS, E., 1959, Revegetation of landslides in the mountains of New Hampshire. — Ecology *40*, 692—703.
GIMINGHAM, C. H. und R. BOGGIE, 1957, Stages in recolonisation of a Norvegian clay-slide. — Oikos *8*, 38—64.
HAGENE, P., 1939, zit. nach M. BOURNERIAS 1959.
KLAPP, E., 1954, Wiesen und Weiden. — Berlin, 2. Aufl.
— 1958, Beobachtung von Dauerquadraten in einer Bergheide. — Abh. naturw. Ver. Bremen *35*, 280—295.
KNAPP, R., 1954, Experimentelle Soziologie der höheren Pflanzen. — Stuttgart.
KNAPP, R. und F. LINSKENS, 1942, Experimentelle Untersuchungen über die gegenseitige Beeinflussung von Gräsern und Kleearten des Weidelgras-Weißklee-Rasens. — Biol. Zentralbl. *71*, 561—585.
LAINE, T., 1958, Über die Weidesaatmischungen auf Tonböden. — Valtion Maatalouskoetoiminnan Julkaisuja N:o *170*, Helsinki.
LIETH, H., 1958 (unter Mitwirkung von H. ELLENBERG), Konkurrenz und Zuwanderung von Wiesenpflanzen. — Zschr. f. Acker- und Pflanzenbau, *106*, 205—223.
— 1960, Patterns of change within grassland communities. — In: The biology of weeds, ed. by J. L. HARPER, Oxford, p. 27—42.
LÜDI, W., 1920, Die Sukzession der Pflanzenvereine — Mitt. Nat. Ges. in Bern *1919*.
— 1924, Die Untersuchung und Gliederung der Sukzessionsvorgänge in unserer Vegetation. — Verh. naturf. Ges. Basel *35*, 277—302.
— 1932, Die Methoden der Sukzessionsforschung in der Pflanzensoziologie. — Handbuch der biol. Arbeitsmethoden, *11/5*, 527—728.
— 1940, Die Veränderungen von Dauerflächen in der Vegetation des Alpengartens Schynigeplatte innerhalb des Jahrzehnts 1928/29—1938/39. — Ber. Geobot. Forsch.-Inst. Rübel *1939*, 93—148.
MIYAWAKI, A., 1956, Untersuchungen über die Pflanzengesellschaften auf den Strohdächern. — Science Rep. Yokohama Nat. University, Sec. II, No. *5*, 16—33.
MÜLLER, G., 1959, Ergebnisse von einem Versuch mit verschiedenen Ansaatmischungen für Weide. — Das Grünland *8*, 37—40.
ODUM, E. P., 1960, Organic Production and Turnover in old field Succession. — Ecology 41, 34—49.
RAABE, E.-W. und D. THOMSEN, 1955, Ergebnisse einer Düngungsserie im Dauergrünland. — Mitt. Arbgem. Floristik Schlesw.-Holst. u. Hamburg *5*, 211—242.
SACHS, E., 1954, Das deutsche Weidelgras für Dauerwiesen-Neuanlagen. — Das Grünland *3*, 14—16.
SCHWEIGHART, O. und A. STÄHLIN, 1953, Über die Regeneration der Pflanzenbestände des Dauergrünlandes. — Das Grünland *2*, 89—92.
WALTER, H., 1960, Standortslehre. — 2. Aufl. Stuttgart.
WARMING, E. und P. GRAEBNER, 1902. — Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. — Berlin, 2. Aufl.