

Zur Biologie semiaquatischer Lebensräume aus botanischer Sicht - eine Einführung

K.-G. Bernhardt, P. Poschlod

1. Einleitung

Im Übergangsbereich zwischen terrestrischen und aquatischen Lebensräumen befindet sich häufig als mehr oder weniger schmaler Streifen der Uferbereich. Da er durch wechselnde Wasserstände beeinflusst, d.h. periodischen Überflutungen und Austrocknungen ausgesetzt ist, sprechen wir von semiaquatischen oder amphibischen Lebensräumen. Neben schmalen Uferbereichen stehender und fließender Gewässer treten semiaquatische Lebensräume auch großflächig auf, z.B. in abgelassenen Fischteichen oder Talsperren. Die Lebensbedingungen für Flora und Fauna stehen in Abhängigkeit vom Gewässertyp, Wasserqualität, der Art des Bodensubstrates, der Belastung sowie der Dynamik des Standortes. Die Besiedlung dieser Extremstandorte erfolgt entweder periodisch, z.B. während der Trockenphase oder ständig.

Während die Auwaldstandorte nur einer geringen Dynamik unterliegen und meist nur sehr kurzfristig überschwemmt sind, sind gehölzfreie Standorte (Ufer- und Schlammbodenfluren) einer vergleichsweise stärkeren Dynamik unterworfen und häufig sehr lange überstaut (vgl. z.B. Teichbodenvegetation). Nach KORNECK & SEKÖPP (1988) sind aber gerade die Pflanzenformationen der Ufer- und Schlammbodenfluren besonders gefährdet. Trotzdem ist über die Dynamik dieser Pflanzenformationen und v.a. die Biologie der Pflanzenarten dieser Lebensräume nur wenig bekannt (HEJNY 1960, SCULTHORPE 1967, SALESBURY 1970 u.a.). Aus diesem Grunde werden hier einige Ergebnisse von Untersuchungen zur Populationsdynamik semiaquatischer Lebensräume aus Süd- und Nordwestdeutschland zusammengefaßt vorgestellt, die Anregungen für weitere Aufgaben geben sollen. Ergänzend dazu sind die Beiträge von BERNHARDT & KUNDEL (1993) und KRAUSE ET AL. (1993) in diesem Band zu sehen.

2. Biologie der Pflanzen

2.1 Pflanzenstrategien

Die Zusammensetzung der Vegetation von Ufern ist das Ergebnis der Wechselwirkungen von abiotischen und biotischen Umwelteinflüssen, historischem Geschehen sowie den Lebenszyklen der Arten (LECK 1989; VGL. GLEASON 1927, VAN DER VALK 1981, SIMPSON ET AL. 1983). Auf semiaquatischen Standorten sind im wesentlichen Pflanzen mit den folgenden Strategien erfolgreich:

Ein Strategietyp umfaßt Arten, die sich sowohl über als auch unter Wasser entwickeln können - *Phalaris arundinacea*, *Phragmites australis*, *Typha* spp., *Carex* spp., *Polygonum amphibium*, *Rorippa amphibia* u.a.. Dies sind Pflanzen, die sich, einmal aus eingetragenen Diasporen (generativ - Früchte, Samen; vegetativ - oberirdische Sproßteile, Rhizome, Turionen) etabliert (meist auf dem trockengefallenen Standort), auf der Fläche sehr stark klonal ausbreiten können (vgl. STÖCKLIN 1992). So kann ein etabliertes Individuum eine flächendeckende Population aufbauen (vgl. z.B. *Phragmites australis*, HÜRLIMANN 1951). Eine generative Reproduktion erfolgt meist erst mehrere Jahre nach der Etablierung. Nach Störung (Überschwemmung u.a. Faktoren) erfolgt die Regeneration einer zerstörten Population

meist auf vegetativem Wege durch Neuaustrieb von oberirdischen und unterirdischen Sprossstücken (sprossbürtige Bewurzelung, Wurzelsprosse, vgl. auch SCULTHORPE 1967). Meist ist die Diasporenbank dieser Arten (*Phalaris arundinacea*, *Phragmites australis*, *Typha* spp.) vorübergehend (Lebensdauer <1 Jahr oder 1-2 Jahre, POSCHLOD & JACKEL 1993). Teilweise werden aber auch von manchen Arten (*Rorippa amphibia*) mehr oder weniger dauerhafte Diasporenbanken (BERNHARDT 1993a, POSCHLOD 1993b; vgl. THOMPSON & GRIME 1979, POSCHLOD & JACKEL 1993) aufgebaut. Die Diasporen dieser Arten können entweder über das Wasser (nautochor v.a. *Carex* spp., *Polygonum amphibium* u.a.), über die Luft (*Phragmites australis*, *Typha* spp. u.a.) oder über den Schlammtransport von Watvögeln (*Rorippa amphibia* u.a.) fernausgebreitet werden.

Standörtlich siedeln diese Arten meist auf häufig und längerfristig trockenfallenden bzw. seltener überfluteten Flächen, also "stabileren Lebensräumen", können sich aber von dort auf andere Standorte klonal ausbreiten. Hier sind auch die Arten einzuordnen, deren Diasporen durch den Wind fernverbreitet werden können (z.B. *Salix* spp.) und die andauernd dadurch während der Ausbreitungszeit auf den Flächen anwesend sind und unter günstigen Bedingungen auflaufen und gegebenenfalls bei langfristigen Trockenfallen etablieren können (vgl. POSCHLOD 1993c).

Ein weiterer Strategietyp sind die Arten, die fast ausschließlich auf die Perioden des Trockenfallens zur Entwicklung angewiesen sind. Die Populationen dieser Arten werden durch Überschwemmungsperioden zeitlich voneinander isoliert. Diese Arten sind meist durch eine dauerhafte Diasporenbank (THOMPSON & GRIME 1979, POSCHLOD & JACKEL 1993) an diesen zeitlichen Isolationseffekt (vgl. POSCHLOD 1991b) angepasst. Die Diasporen können fernverbreitet werden, meist weniger durch den Wind als über den Schlamm v.a. durch Watvögel (KERNER & HANSEN 1921, BERNHARDT 1989a, POSCHLOD 1993c). Von einigen wenigen Arten können die Diasporen auch über das Wasser ausgebreitet werden (*Carex bohemica*, *Limosella aquatica* u.a.). Daneben sind die Arten meist durch einen extrem kurzen Entwicklungszyklus bis zur Reproduktion, hohe Diasporenproduktion (SALISBURY 1970, OESAU 1972 u.a.), schnell auflaufende Diasporen ohne angeborne, aber mit durch äußere Faktoren (Dunkelheit - SALISBURY 1970, POSCHLOD 1993c u.a.; Sauerstoff - KENNEDY ET AL. 1980, 1987 u.a.; fehlende Temperaturschwankungen bei Überstauung - POSCHLOD 1993c; Wassergehalt des Substrats - NAIM, WELLING in VAN DER VALK & PEDERSON 1989, vgl. auch Auswirkung auf Samenschale, SALISBURY 1921, POSCHLOD 1993c) erzwungener Dormanz gekennzeichnet. Standörtlich siedeln diese Arten auf meist langfristige überschwemmten bzw. kurzzeitig trockenfallenden Flächen.

Zwischen diesen zwei wesentlichen Strategietypen sind zahlreiche weitere zu finden, die auch je nach gewähltem Arbeitsansatz unterschiedlich gewertet werden können.

So können diese beiden Hauptstrategien auch in dem r- und K-Konzept von PIANKA (1970) wiedergefunden werden. So lassen sich erstere mehr den K-Strategen, letztere den r-Strategen zuordnen.

Nach dem Strategie-Konzept von GRIME (1979) können erstere den 'competitives' in weiterem Sinne, letztere den 'ruderals' zugeordnet werden (vgl. auch BEGON ET AL. 1991). Ein wichtiger Faktor bei der Betrachtung ist dabei die Störung (hier u.a. die Überschwemmung; Gräben - Grabenräumung), die ein wesentlicher Faktor für die Zusammensetzung der Vegetation der semiaquatischen Lebensräume ist (vgl. BAZZAZ 1983, SOUSA 1984).

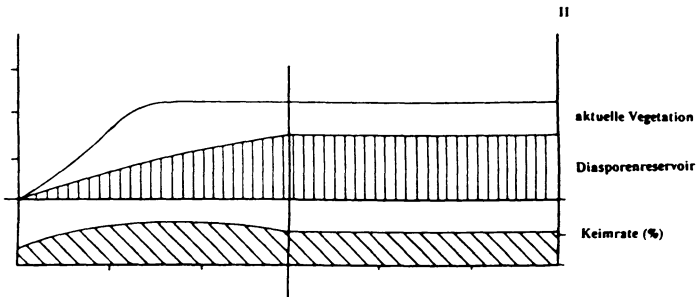
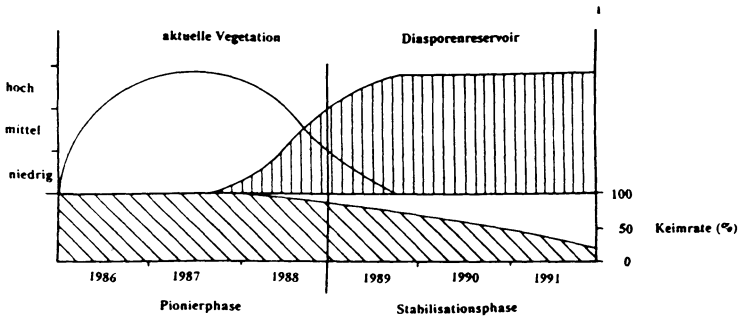
Auch die beiden Autoren beschritten in ihren Untersuchungsansätzen etwas unterschiedliche Wege. Beide Arbeitsansätze betonen aber die generativen Strategien und dabei v.a. die Diasporenbank für die Vegetationsdynamik (LECK 1989), deren Dynamik (THOMPSON & GRIME 1979, BERNHARDT 1993a, POSCHLOD & JACKEL 1993) und Dauerhaftigkeit (POSCHLOD 1993b) und damit die Anpassung von Pflanzen an zeitliche Isolationseffekte.

BERNHARDT (1993a) unterscheidet aufgrund langfristiger Untersuchungen hinsichtlich der Dynamik der aktuellen Vegetation und der Diasporenbank vier Strategietypen an Uferstandorten fließender und stehender Gewässer in Nordwestdeutschland (Abb. 1).

Der Typ I wird im Untersuchungsgebiet im wesentlichen durch *Juncus bufonius* repräsentiert und beinhaltet die Arten, die bisher noch unbesiedelte Standorte schnell besiedeln. Während des ersten Besiedlungsjahres gelangen wenige Diasporen, die durch die Luft fernausgebreitet werden können, auf die untersuchten Flächen und laufen auf; die Pflanzen vermehren sich zum zweiten und dritten Jahr explosionsartig und treten dann aufgrund der dichteren Vegetation zurück. Sie erreichen hohe Dichten. Ab dem zweiten Jahr wird langsam ein Diasporenspeicher aufgebaut, der zum Ende der Pionierbesiedlungsphase (1988/1989, vgl. Abb. 1) seine maximale Größe erreicht und dann stagniert. Die prozentuale Keimrate zeigt, daß ab diesem Zeitpunkt, an dem keine Pflanzen mehr im Vegetationsbild erscheinen und die Individuenzahl im Diasporenspeicher stagniert, die Keimrate schnell sinkt. Das deutet darauf hin, daß *Juncus bufonius* eine nur wenige Jahre dauerhafte Diasporenbank bildet.

Der zweite Strategietyp (Typ II) ist der häufigste an Stillgewässern in Nordwestdeutschland. Er wird repräsentiert durch Arten wie *Isolepis setacea*, *Juncus articulatus* und *Sagina procumbens*. Mit Beginn der Besiedlungsphase siedeln sich Diasporen dieser Arten an. Der Anteil in der Vegetationsbedeckung steigt langsam. Ab dem zweiten Jahr wird auch ein Diasporenspeicher angelegt. Nach zwei bis drei Jahren erreicht die Vegetationsbedeckung ihren Höhepunkt, kann leicht absinken, bleibt aber ansonsten konstant. Die Diasporenzahl dieser Arten im Boden steigt bis etwa zum Ende der Pionierphase (1989) an und bleibt dann mit mittleren Individuenzahlen (60-80 Diasporen/m²) konstant. Auch die Keimrate dieser Arten (gemittelt) bleibt ziemlich gleich bei etwa 55%. Es handelt sich mehrheitlich um Pflanzen, die eine mehrere Jahre oder sogar Jahrzehnte dauerhafte Diasporenbank aufbauen.

Der dritte Typ (Typ III) wird von Arten gebildet, die sich im Untersuchungsgebiet großflächig vegetativ oder generativ ausbreiten. Im Boden sind nur geringe Diasporendichten nachzuweisen, aber eine Diasporenbank ist immer vorhanden. Auch die Keimrate ist permanent hoch. Zu dieser Artengruppe zählen im Untersuchungsgebiet: *Agrostis stolonifera*, *Holcus lanatus*, *Arabidopsis thaliana* und



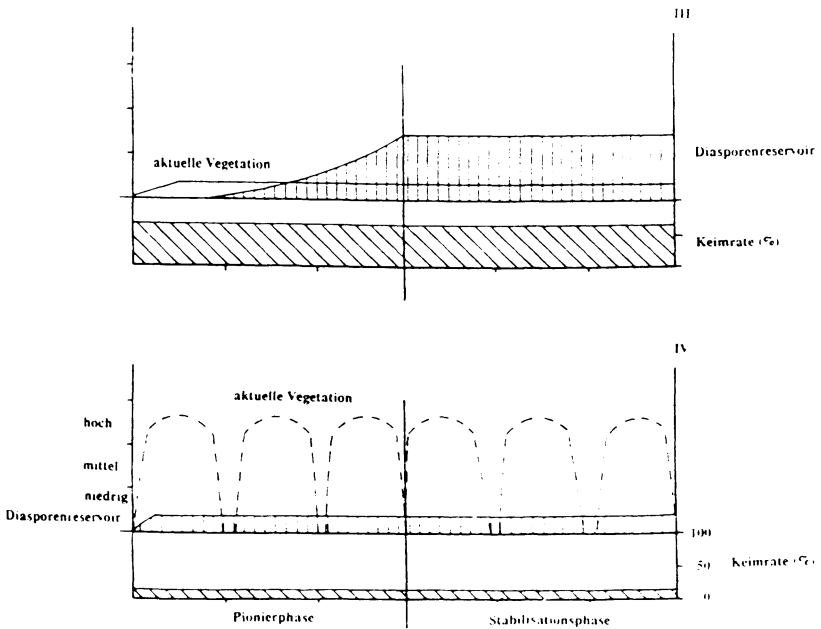


Abb. 1: Strategietypen der Vegetationsdynamik auf Uferstandorten fließender und stehender Gewässer in Nordwestdeutschland. Erklärung siehe Text.

Centaurium erythraea. Meist keimen die Arten im Herbst. Sie halten ständig eine kleine Diasporenbank aufrecht. Es kann sich aber auch um Pflanzen handeln, deren Diasporen ständig im Boden verbleiben, aber nur beim Eintreffen bestimmter Standortbedingungen auftreten. Als Beispiel sei hier *Elatine hexandra* genannt (BERNHARDT & KOCH 1993; vgl. 3.3).

Der vierte Typ (Typ IV) beinhaltet im wesentlichen ruderele anemochore Annuelle, die ständig in die Flächen eingebracht werden. Sie laufen in der Regel im Untersuchungsgebiet nicht auf, da die entsprechenden Bedingungen nicht vorhanden waren. Es wird auch nur ein kleiner Diasporenspeicher aufgebaut. Die Keimrate ist gering. Die gestrichelten Linien für die Vegetationsbedeckung deuten an, daß diese Pflanzen ephemere auftreten können, wenn die entsprechenden Umweltbedingungen vorliegen. Es sind eigentlich Arten mit einer vorübergehenden oder nur wenige Jahre dauerhaften Diasporenbank. Trotzdem enthält die Diasporenbank am Standort ständig keimfähige Diasporen. Die Diasporenbank der Arten wird aber ständig durch neue eingetragene Diasporen ergänzt (vgl. BROWN & SOUTHWOOD 1987).

2.2 Plastizität der Populationen

Untersuchungen von verschiedenen Populationen von einigen Arten der Ufer- und Schlammbodenfluren haben gezeigt, daß auf Auestandorten andere Merkmalskombinationen herausselektiert werden wie bei den Populationen der gleichen Art auf anderen Standorten, z.B. Ackerstandorten (GROLL & MAHN 1986, GRÖGER & MAHN 1988 u.a.). Gerade Arten von Lebensräumen mit schnell wechselnden Standortbedingungen scheinen besonders Diversitäten innerhalb einer Population aufzuweisen (Urbanska 1992).

Erste Untersuchungen an einigen Arten unterschiedlicher Standorte lassen auch hier Unterschiede erkennen.

Bei Untersuchungen von Populationen verschiedener semiaquatischer Standorte der Arten *Limosella aquatica* und *Rorippa palustris* in Südwestdeutschland zeigte sich, daß sie hinsichtlich keimungsbiologischer Merkmale keine großen, hinsichtlich phänotypischer Merkmale (Dauer ihres Lebenszyklus, Wuchsform) dagegen vergleichsweise große Unterschiede aufweisen (POSCHLOD & SCHARDT unveröff.). In Nordwestdeutschland zeigt *Juncus bufonius* eine sehr hohe Plastizität. An allen Uferstandorten von Sandabgrabungsflächen vertritt die Art Typ I (vgl. 2.1, Abb. 1): Hohe Deckungsgrade während der Pionierphase mit anschließend hohem Anteil im Diasporenspeicher. An den Flußufern repräsentiert die Art Typ IV (vgl. 2.1, Abb. 1). Sie ist immer in der Diasporenbank nachzuweisen, tritt aber nur selten im Vegetationsbild auf. Es handelt sich hierbei zumeist um Pflanzen, die über Fernverbreitungsmechanismen an diese Standorte gelangen und hier nicht die optimalen Keimungsbedingungen finden.

Beim Vergleich zweier Flußuferstandorte (Ems und Hunte in Nordwestdeutschland) zeigt sich, daß auch Arten wie *Erysimum cheiranthoides* und *Atriplex hastata* unterschiedliche Strategien verwenden. Sie können zwischen Typ IV (an Ems) und Typ II (an Hunte) wechseln.

Dazu ist auch die Betrachtung der Keimraten der Diasporen im Boden interessant. Während die Keimrate bei den Arten, die an den Stillgewässern zum Typ IV zählen, über 50% liegt, betragen die Keimraten der Diasporen an den Flußufern zwischen 10-25%. Das ist unabhängig von der Zugehörigkeit zu einem Strategietyp. Dies kann bedeuten, daß ein Großteil der Diasporen im Boden generell nicht keimfähig ist. Daraus wäre zu schließen, daß die Diasporen entweder während der Besiedlung oder am Standort ihre Keimfähigkeit verlieren, und die keimfähigen Diasporen möglichst schnell auflaufen. Es können aber auch Dormanzphänomene eine Rolle spielen (BERNHARDT 1993a).

3. Vegetationsdynamik und Pflanzenstrategien

3.1 Auen

Auenstandorte sind meist durch jahreszeitlich regelmäßige Hochwässer gekennzeichnet. Allerdings treten gelegentlich auch extreme Hochwässer auf, die auf die Populationen katastrophenartige Auswirkungen haben und zum vollständigen Absterben führen können (vgl. bspw. PHILIPPI 1980). Andererseits können in niederschlagsarmen Jahren Flächen im Sommer und Spätsommer trockenfallen, die in "normalen" Jahren überstaut sind. Entsprechend ist je nach Ufermorphologie eine Zonierung ausgeprägt (ELLENBERG 1986).

An den Flußufern herrschen deshalb meist beide, unter 2.1 erstgenannten, Strategietypen vor.

Zum einen treten dominante Arten mit relativ hohem Bedeckungsgrad auf. Sie bilden entweder nur eine vorübergehende bzw. kurzlebige (<1 Jahr oder 1 bis 2 Jahre, vgl. POSCHLOD & JACKEL 1993) oder eine sehr kleine Diasporenbank aus. Hierzu zählen auf einem Standort der Rheinauen in Südwestdeutschland klonale Pflanzen wie *Phalaris arundinacea*, *Phragmites australis* und *Polygonum amphibium* (vgl. POSCHLOD 1993c), auf Flußufern der Ems und Hunte *Lythrum salicaria* und *Rorippa amphibia* oder annuelle Arten wie *Bidens frondosa*, *Bidens tripartitus*, *Erysimum cheiranthoides* und *Atriplex hastata*. Während in erstem Falle die Diasporen kurzlebig sind, verhindern in letzterem Falle der "störende" Einfluß der Fließwasserdynamik den Aufbau einer größeren Diasporenbank (vgl. SMITH & KADLEC 1983), wie dies z.B. von *Bidens tripartitus* auf überschwemmten Ackerstandorten festgestellt werden konnte (POSCHLOD 1993c).

Auf der anderen Seite treten aber Pflanzenarten auf, die mit einer hohen Diasporenbank im Boden nachzuweisen sind, im Vegetationsbild im Vergleich zur Diasporenbank aber nur eine geringe Rolle spielen (Rhein - *Veronica catenata*, *V. peregrina* u.a.; Hunte, Ems - *Juncus bufonius*) oder nur bei längerem Trockenfallen der Standorte, die von den klonalen Arten (noch) nicht besiedelt sind, sich etablieren und reproduzieren (Rhein - *Cyperus fuscus*, *Limosella aquatica*; *Riccia cavernosa*, *Physcomitrella patens* u.a.). Letztere repräsentieren den zweiten Strategietyp, der unter 2.1 erläutert wurde. Durch erneute Hochwässer wird in den meisten Fällen in Abhängigkeit von der Zeitdauer die Population

ausgelöscht. Eine Regeneration der Population ist aber durch die dauerhafte Diasporenbank dieser Arten jederzeit möglich.

Die andauernde Überschlückung der Standorte nach Überschwemmung läßt in manchen Fällen eine Sukzession in der Tiefenverteilung der Diasporenbank ablesen. So konnten in einem monodominanten *Carex gracilis*-Bestand in den Rheinauen in tieferen Bodenschichten eine vergleichsweise hohe Anzahl keimfähiger Diasporen von *Oenanthe aquatica* und *Ranunculus sceleratus* festgestellt werden, von *Carex gracilis* dagegen nur in den oberen Bodenschichten (vgl. POSCHLOD 1993c).

3.2 Teiche, Talsperren

Teiche sind in vielen Fällen künstliche, aber historisch alte Strukturen. Vor allem im Mittelalter wurden viele Teiche zur Versorgung mit eiweißreicher Nahrung angelegt (KONOLD 1987). Als Inseln in der Kulturlandschaft hatten sie somit häufig ausreichend Zeit, eine dem Standort entsprechend zusammengesetzte Teichbodenflora aufzubauen (MOOR 1936, PIETSCH 1963 u.v.a.).

Talsperren sind dagegen historisch junge Standorte und sind deshalb häufig nur von wenigen, leicht fernausbreitbaren und schnell größere Populationen aufbauenden Arten besiedelt.

Allen Teich- und Talsperrenbodenarten ist aber gemeinsam, daß sie aufgrund des vergleichsweise seltenen Trockenfallens der Standorte - so wurden und werden Teiche meist nur alle paar Jahre, heute sogar Jahrzehnte "gesömmert", d.h. während der Vegetationsperiode abgelassen, Talsperren sogar häufig nach noch längeren Zeitspannen - eine sehr dauerhafte und möglichst hohe Diasporenbank besitzen und in der kurzen Zeit, in der die Standorte trockenfallen können, sich reproduzieren. Sie entsprechen dem unter 1. letztgenannten Strategietyp. POSCHLOD (1993a) konnte anhand mehrerer Fischteiche in Schwaben und Oberschwaben zeigen, daß Teichbodenarten, die letztmals vor bis zu über 20 Jahren (letztmalige Sömmernung) floristisch nachgewiesen wurden, noch in zum Teil beträchtlichen Dichten als keimfähige Diasporen im Sediment vorkamen. Als Beispiel sei der Neuweiher bei Ochsenhausen (Lkrs. Biberach) genannt. Er wurde im letzten Jahrhundert angelegt. Seit 1932 wird er intensiv bewirtschaftet (Branntkalk, Superphosphat) und wird jährlich oder zweijährlich gewintert. Um 1950 blieb er ein Jahr lang aufgrund von Fischkrankheiten unbespannt (vgl. auch BRIELMAIER 1951). Die floristischen Daten zeigen, daß die letzten Nachweise in der aktuellen Vegetation bis zu 15 Jahre zurückliegen - obwohl der Weiher von Floristen sehr häufig aufgesucht wird - und sogar zwei Arten neu (*Cyperus fuscus*, *Limosella aquatica*) nachgewiesen werden konnten (Tab. 1).

Tab. 1: Historische floristische Angaben zu ausgewählten Teichbodenarten und aktuelles Vorkommen in der Diasporenbank der einzelnen Weiher (aus Poschlod 1993a).

Ort	Art	Letzter florist. Nachweis	Nachweis in der Diasporenbank
Neuweiher	<i>Carex bohemica</i>	1983	1992
	<i>Cyperus fuscus</i>	bisher nicht bekannt	1992
	<i>Eleocharis acicularis</i>	1992/spärl.	1992
	<i>Eleocharis ovata</i>	1981	1992
	<i>Elatine hexandra</i>	1986	1992
	<i>Limosella aquatica</i>	bisher nicht bekannt	1992
	<i>Peplis portula</i>	1977	nicht nachgewiesen
	<i>Veronica scutellata</i>	1977	1992
	<i>Riccia cavernosa</i>	bisher nicht bekannt	1992
	<i>Riccia fluitans</i>	bisher nicht bekannt	1992
	<i>Physcomitrium eurystomum</i>	bisher nicht bekannt	1992

Neuweiher, Transekt I

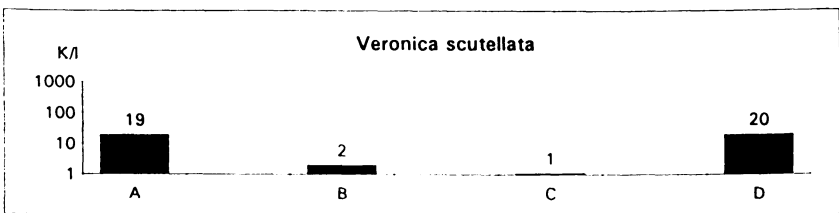
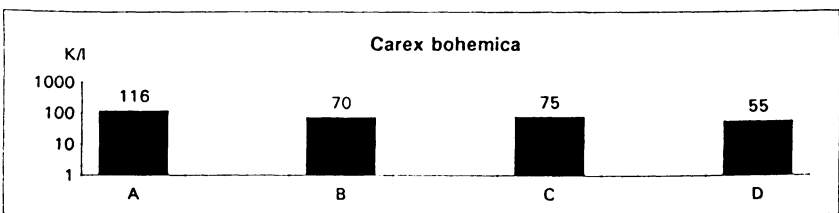
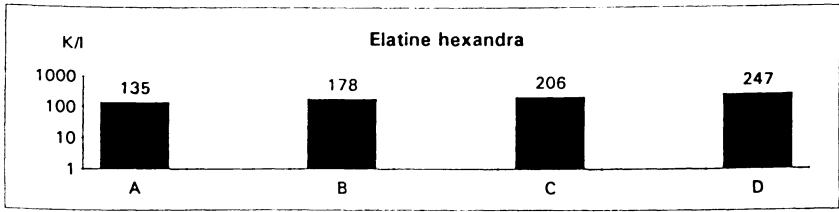
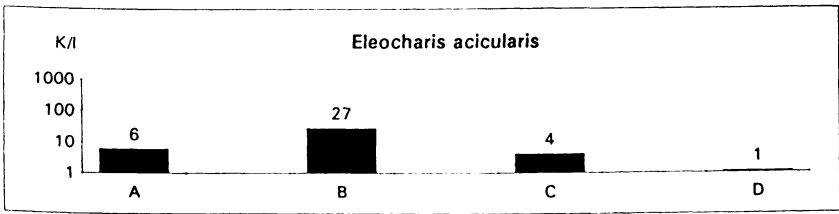
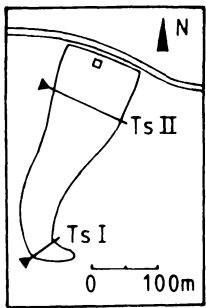


Abb. 2: Horizontale Verteilung der Diasporendichte (Keimlinge/Liter Sediment - K/l) von vier ausgewählten Arten entlang des Transekts I im Neuweiher (Ochsenhausen, Lkrs. Biberach).

So ist v.a. die hohe Diasporendichte vieler Arten auffallend. So konnten in einem jährlich gesömmerten Ablachteich bei Burgwalden (südl. von Augsburg, Lkrs. Augsburg) von *Limosella aquatica* bis zu 5.000 keimfähiger Diasporen/l Boden (über 100.000/m²) festgestellt werden. Dies erinnert an die Größe der Diasporenbanken von Ackerunkräutern (CAVERS & BENOIT 1989 u.v.a.). Im Neuweiher bei Ochsenhausen konnten von der gefährdeten Art *Elatine hexandra* bis über 500 keimfähige Diasporen/l festgestellt werden (Abb. 3; vgl. auch 3.3, BERNHARDT & KOCH 1993).

Betrachtet man die horizontale Verteilung der Diasporen in einem Teich, so sind dabei deutliche Unterschiede festzustellen. Während sie von typischen Teichbodenarten häufig gleichmäßig verteilt sind, existieren Diasporenbanken, die nur auf die Ufer beschränkt sind (Abb. 2). Möglicherweise spielen dabei auch die Schwimmfähigkeit der Diasporen (z.B. *Veronica scutellata*) eine Rolle, die bei Überstauung bei der Ausstreu diese ans Ufer driften läßt.

3.3 Neugeschaffene semiaquatische Standorte - Sandgruben (Abgrabungen)

Abgrabungen, insbesondere Naßabgrabungen zeichnen sich dadurch aus, daß die neugeschaffenen Bodenoberflächen nach dem Abbau meist keine Diasporen besitzen. Die Neubesiedlung hängt in den meisten Fällen von der umgebenden Vegetation der Abgrabung und vom anthropogenen Diasporeneintrag während des Abbaus ab. Aber auch die Art bzw. Durchführung der Abgrabung und die nach Beendigung des Abbaus stattfindende Nutzung beeinflussen die Vegetationsentwicklung entscheidend (vgl. auch TRÄNKLE ET AL. 1992).

Bei der Besiedlung neu geschaffener semiaquatischer Standorte in Sandgruben Nordwestdeutschlands können eine Pionier- und eine Stabilisierungsphase unterschieden werden (BERNHARDT 1993a, vgl. Abb. 3). Die Pionierphase wird nach ca. drei Jahren von der Stabilisierungsphase abgelöst (vgl. CONNELL & SLATYER 1977, VITOUSEK & WALKER 1987). Während der Pionierphase dominieren Therophyten mit hoher Diasporenproduktion. Die Diasporen dieser Arten besiedeln mit Hilfe des Windes und zoochorer Verbreitung (vgl. HURKA & NEUFFER 1991, MILES 1978) den Standort. Artenzahlen und Abundanz steigen während dieser Zeit ständig an und bleiben nach der Pionierphase relativ konstant. Parallel dazu wird ein Diasporenspeicher im Boden gebildet. Auch hier steigen Arten- und Individuenzahlen während der Pionierphase ständig an, da auch die Pionierarten große Diasporenmengen produzieren, die die Diasporenzahlen ansteigen lassen. Während dieser Zeit findet immer eine Tiefenverlagerung der Diasporen im Boden statt (HARPER 1977). An den untersuchten Pionierstandorten sind dies im wesentlichen bodengrabende Käfer, die aktiv und passiv (BERNHARDT 1993b) die Diasporen in tiefere Bodenschichten verlagern. An die Oberfläche, d.h. in den Bereich, in denen eine Keimung stattfindet, gelangen sie durch Bodenstörungen wie Tieraktivitäten (Wasservögel), Wind und Wasserdynamik (HENY 1962, KEDDY & REZNICEK 1985, BERNHARDT 1989a). Während der Stabilisierungsphase gelangt ein Großteil der Diasporen direkt aus der Vegetationsbedeckung in den Boden (Abb. 3). Der Eintrag über Fernverbreitung ist wesentlich geringer, da die eingebrachten Diasporen auch häufig die Vegetationsdecke nicht mehr durchdringen können. Aufgrund der in der Stabilisierungsphase dominierenden, sich vegetativ ausbreitenden Arten bildet sich eine dichte geschlossene Vegetations- und Streudecke aus, die ein Durchdringen der leicht windverbreiteten Arten weitgehend unmöglich macht (vgl. MAAS 1988). Das zeigen auch Ergebnisse von Untersuchungen neuangelegter Regenrückhaltebecken (LANGNICKEL 1991) und Kleingewässer (BERNHARDT 1993c). Die Stabilisationsphase verläuft ähnlich wie an den vorliegenden Untersuchungsflächen. Sämtliche untersuchten Parameter grenzen deutlich die Pionier- und Stabilisationsphase ab. Das entspricht auch den Ergebnissen anderer Autoren. So unterteilt HAYASHI (1977) ein Pionierstadium in "pioneer stage" und "winter annual stage", sowie das darauf folgende Stadium als "perennial herb stage".

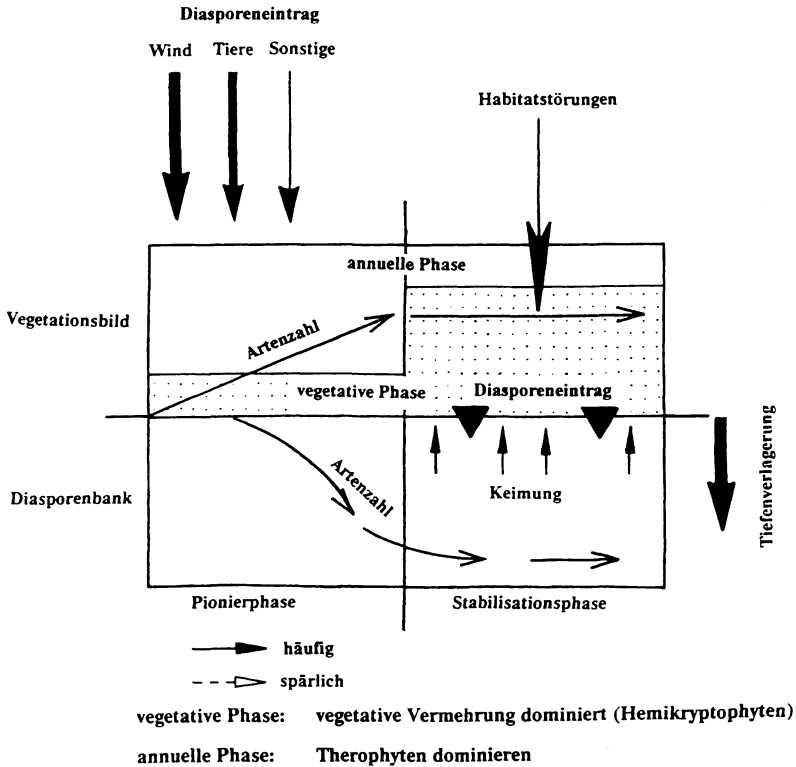


Abb. 3: Schema der Vegetationsdynamik auf semiaquatischen Standorten in Sandgruben Nordwestdeutschlands.

Diese Phasenverschiebung während einer Sukzession kann aber unterbrochen oder verschoben werden (BERTNESS ET AL. 1987, DAVY & SMITH 1988), insbesondere ist dabei der Druck durch Herbivore wichtig. In großflächigen Abgrabungen (z.B. "Ersatzbiotop Geeste") war der Einfluß des Bisams entscheidend (BERNHARDT & SCHRÖPFER 1992). Hier traten aufgrund des Fraßverhaltens des Bisams deutliche Vegetationsveränderungen auf, die der Entwicklung auf der übrigen Biotopfläche entgegenwirkten (vgl. TSCHARNTKE 1991).

Tab. 2: Anzahl der aus dem Boden (Ersatzbiotop Geeste, 1986-1991) ausgespülten Diasporen von *Elatine hexandra* (Angabe pro m²)

	Anzahl pro m ²							
Probenummer	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Elatine hexandra</i>	1400	1800	1500	10.000	500	1000	3200	500

Aber auch Belastungen durch Freizeitnutzung (Tritt etc.) führen zu Abweichungen der genannten Vegetationsstrategien. Untersuchungen der benachbarten Abtragungsgewässer haben gezeigt, daß durch diese permanenten Störungen wie z.B. Tritt das Pionierstadium ständig aufrecht erhalten wird (PFADEHNAUER ET AL. 1985, BERNHARDT 1989b). Hier treten die Effekte ein, die eine ständige Pionierflur erhalten und für die Flußufer beschrieben wurden (vgl. 3.1).

Interessant ist auch hier die Dauerhaftigkeit der Diasporenbank gefährdeter, konkurrenzschwacher Arten. Untersuchungen zum Diasporenvorrat im Boden haben gezeigt, daß nach Beendigung der Pionierphase ständig keimfähige Diasporen von *Elatine hexandra* im Boden vorhanden sein können. Die Zahl schwankt zwischen 500-10.000 pro m² (Tab. 3; vgl. BERNHARDT & KOCH 1993 und 3.2).

3.4 Gräben

Gräben entsprechen in ihrer Dynamik je nach Pflege regelmäßig gestörten Standorten. So kann sich auch hier je nach Intensität der Räumung eine Pionierphase, in der annuelle Therophyten dominieren, ausbilden. Danach dominieren klonale Pflanzen (WEISS ET AL. 1992). Beispiele dazu geben die Beiträge von BERNHARDT & KUNDEL (1993) und KRAUSE ET AL. (1993) in diesem Band.

Adresse der Autoren

Dr. K.-G. Bernhardt
Spezielle Botanik
Universität Osnabrück
Postfach 4469
49069 Osnabrück

Dr. P. Poschlod
Institut für Landschafts- und Pflanzenökologie
Fachgebiet Landschaftsökologie und Vegetationskunde
Universität Hohenheim
Postfach 700562
70593 Stuttgart

Literatur

- BAZZAZ, F.A. (1983): Characteristics of Populations in Relation to Disturbance in Natural and Man-modified Ecosystems. In (Eds.: MOONEY, H.A. & M. GODRON): Disturbance and Ecosystems. Berlin, Heidelberg: Springer, p. 259-275.
- BEON, M., HARPER, J.L., TOWNSEND, C.R. (1991): Ökologie. Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. Basel: Birkhäuser, 1024 S.
- BERNHARDT, K.-G. (1989a): Pflanzliche Strategien der Primärbesiedlung terrestrischer und limnischer Sandstandorte in Nordwestdeutschland. *Drosera* 89 (1/2): 113-124.
- BERNHARDT, K.-G. (1989b): Ausgrabungsgewässer als Lebensraum für Pionierarten und deren Bestandsveränderungen durch Tritt. *Verh. Ges. f. Ökol.* 18: 43-51.
- BERNHARDT, K.-G. (1993a): Vegetationskundliche und populationsökologische Untersuchungen zur Besiedlung und Dynamik der Vegetation von Sand- und Schlickpionierflächen. *Diss. Bot.: Im Druck.*
- BERNHARDT, K.-G. (1993b): The Impact of Invertebrates and Birds on the establishment of a seed bank. *J. Veg. Sci.: In press.*
- BERNHARDT, K.-G. (1993c): Biotopverbund bei Kleingewässern am Beispiel der Vegetation unter Berücksichtigung der Besiedlungsmechanismen der Flora sowie des Diasporenvorrats im Boden. *Schriftenreihe Metelen, im Druck.*
- BERNHARDT, K.-G., KOCH, M. (1993): Vorkommen und Vergesellschaftung von *Elatine hexandra* im Emsland (Niedersachsen). *Flor. Rundbriefe: Im Druck.*
- BERNHARDT, K.-G., KUNDEL, W. (1993): Untersuchungen zum Diasporenvorrat im Boden von Grünlandgräben. In (Hrsg.: BERNHARDT, K.-G., HURKA, H. & POSCHLOD, P.): Ökologie semiaquatischer Lebensräume - Aspekte der Populationsbiologie. Solingen: Natur & Wissenschaft.
- BERNHARDT, K.-G., SCHRÖPFER, R. (1992): Der Einfluß des Bisams (*Odonthra zibethica*) auf die

- Vegetationsentwicklung im "Ersatzbiotop Geeste". Naturschutz und Landschaftsplanung, 2(1).
- BERTNESS, M.D., WISE, C., ELLISON, A.M. (1987): Consumer pressure and seed set in a salt marsh perennial plant community. *Oecologia* 71: 190-200.
- BRIELMAIER, G.W. (1951): Der Tännel in Oberschwaben. aus der Heimat 59: 262-266.
- BROWN, V.K., SOUTHWOOD, T.R.E. (1987): Secondary succession patterns and strategies. In (Eds.: GRAY, A.J., CRAWLEY, U.J. & P.J. EDWARDS): Colonization succession and stability. 26th Symp. of The British Ecological Society, Oxford: Blackwell, p. 315-337.
- CAVERS, P.B., BENOIT, D.L. (1989): Seed Banks in Arable Land. In (Eds.: Leck, M.A., Parker, V.T. & R.L. Simpson): Ecology of Soil Seeds Banks. London: Academic Press, p. 309-328.
- CONNELL, J.H., SLATYER, R.D. (1977): Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111, No. 987: 1119-1144.
- DAVY, A.J., SMITH, H. (1988): Life-history variation and environment. In (Eds.: DAVY, A.J., HUTCHINGS, M.J. & A.R. WATKINSON): Plant population Ecology. Oxford: Blackwell, pp. 1-22.
- ELLENBERG, H. (1986): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 4. Aufl., Stuttgart: Ulmer, 989 S.
- GLEASON, H.A. (1927): Further views on the succession concept. *Ecology* 8: 299-326.
- GRIME, J.P. (1979): Plant Strategies and Vegetation Processes. New York: Wiley, 222 pp.
- GRÖGER, T., MAHN, E.-G. (1988): Entwicklungszyklus und Stoffproduktion von Populationen der Sippen *Veronica hederifolia* L. ssp. *hederifolia* und *Veronica hederifolia* L. ssp. *lucorum* (KLETT et RICHTER) Hartl. *Flora* 181: 71-81.
- GROLL, U. & MAHN, E.-G. (1986): Zur Entwicklung ausgewählter Populationen des Kletten-Labkrautes (*Galium aparine* L.). *Flora* 178: 93-110.
- HARPER, J.L. (1977): Population Biology of Plants. London: Academic Press, 892 pp.
- HAYASHI, J. (1977): Secondary succession of herbaceous communities in Japan. *Jap. J. Ecol.* 27: 191-200.
- HEJNY, S. (1960): Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in den slowakischen Tiefenbenen. Bratislava: Akad. d. Wiss., 487 S.
- HEJNY, S. (1962): Über die Bedeutung der Schwankungen des Wasserspiegels für die Charakteristik der Makrophytengesellschaften in den mitteleuropäischen Gewässern. *Preslia*, Praga 34: 359-367.
- HÜRLIMANN, H. (1951): Zur Lebensgeschichte des Schilfs an den Ufern der Schweizer Seen. *Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz* 30: 232 S.
- HURKA, H., NEUFFER, B. (1991): Colonizing success in plants: Genetic variation and phenotypic plasticity in life history traits in *Capsella bursa-pastoris*. In (Eds.: ESSER, G. & OVERDIEK, D.): Modern Ecology: Basic and applied aspects 1991. Amsterdam: Elsevier, p. 77-96.
- KEDDY, P.A., REZNICEK, A.A. (1985): Vegetation dynamics, buried seeds and water level fluctuation on the shorelines of the great Lakes. *Lewis Publ. Ins. Chelsea*.
- KENNEDY, R.A., BARRETT, S.C.H., VAN DER ZEE, D., RUMPHO, M.E. (1980): Germination and seedling growth under anaerobic conditions in *Echinochloa crus-galli* (barnyard grass). *Plant, Cell and Environment* 3: 243-248.
- KENNEDY, R.A., RUMPHO, M.E., FOX, T.C. (1987): Germination physiology of rice and rice weeds: Metabolic adaptations to anoxia. In (Ed.: Crawford, R.M.M.): Plant Life in Aquatic and Amphibious Habitats. *Spec. Publ. Brit. Ecol. Soc.* 5: 193-203. Oxford: Blackwell.
- KERNER, A., HANSEN, A. (1921): Pflanzenleben Band 3: Die Pflanzen als Floren und Genossenschaften. Leipzig, Wien: Bibliogr. Institut, 555 S.
- KONOLD, W. (1987): Oberschwäbische Weiher und Seen (Teil I und II). *Beih. Veröff. Natursch. Landschaftspf. Bad.-Württ.* 52: 1-634.
- KORNECK, D., SUKOPP, H. (1988): Rote Liste der in der Bundesrepublik Deutschland ausgestorbenen, verschollenen und gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen und ihre Auswertung für den Arten- und Biotopschutz. *Schr.Reihe Vegetationskde.* 19: 210 S.
- KRAUSE, U., POSCHLOD, P., KAPFER, A. (1993): Pflege- und Ausbaumaßnahmen an Gräben der Singener Aach-Niederung - ihre Auswirkungen auf Vegetation und Diasporenbank. In (Hrsg.: BERNHARDT, K.-G., HURKA, H. & POSCHLOD, P.): Ökologie semiaquatischer Lebensräume - Aspekte der Populationsbiologie. Solingen: Natur & Wissenschaft.

- LANGNICKEL, U. (1991): Zustand und Entwicklung von Vegetation und Samenspeicher im Regenrückhaltebecken bei Bad Iburg. Unveröff. Diplomarbeit der Univ. Osnabrück, FB Biologie/Chemie (Spezielle Botanik), 90 S.
- LECK, M.A. (1989): Wetland Seed Banks. In (Eds.: LECK, M.A., PARKER, V.T. & R.L. SIMPSON): Ecology of Soil Seeds Banks. London: Academic Press, p. 283-305.
- MAAS, D. (1988): Keimung und Etablierung von Streuwiesenpflanzen nach experimenteller Ansaat. Natur und Landschaft 63: 411-415.
- MILES, J. (1978): Vegetation Dynamics. In (Eds.: DUNNET, G.M. & C.H. GIMINGHAM): Outline Studies in Ecology. London: Chapman & Hall, 120 pp.
- MOOR, M. (1936): Zur Soziologie der Isoetalia. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz 20: 148 S.
- OESAU, A. (1972): Zur Soziologie von *Limosella aquatica* L. - Beitr. Biol. Pflanzen 48: 377-387.
- PFADENHAUER, J., TWENHÖVEN, F.L., QUINGER, B., TEWES, S. (1985): Trittbelastung an Seen und Weihern im östlichen Landkreis Ravensburg. Beih. Veröff. Naturschutz Landsch.pfl. Bad.-Württ. 45: 1-80.
- PHILIPPI, G. (1980): Die Vegetation des Altrheins Kleiner Bodensee bei Karlsruhe. Beitr. naturk. Forsch. Südw.-Dtl. 39: 71-114.
- PIANKA, E.R. (1970): On r- and k-Selection. The American Naturalist 104: 592-597.
- PIETSCH, W. (1963): Vegetationskundliche Studien über die Zwergbinsen- und Strandlingsgesellschaften in der Nieder- und Oberlausitz. Abh. u. Ber. Naturkundemus. Görlitz 38 (2): 80 S.
- POSCHLOD, P. (1991a): Diasporenbanken in Böden - Grundlagen und Bedeutung. In (Hrsg.: SCHMID, B. & J. STÖCKLIN): Populationsbiologie der Pflanzen. Basel: Birkhäuser, S. 15-35.
- POSCHLOD, P. (1991b): Anpassungsfähigkeit von Pflanzen an zeitliche und räumliche Isolationseffekte in unserer Landschaft als zusätzliche Kriterien für die Einstufung ihrer Gefährdung. In (Hrsg.: RAHMANN, H. & A. KOHLER): Tier- und Artenschutz. Weikersheim: Margraf, S. 91-108.
- POSCHLOD, P. (1993a): "Underground floristics" - keimfähige Diasporen im Boden als Beitrag zum floristischen Inventar einer Landschaft am Beispiel der Teichbodenflora. Natur und Landschaft 68: 155-169.
- POSCHLOD, P. (1993b): Die Dauerhaftigkeit von generativen Diasporenbanken in Böden am Beispiel von Kalkmagerrasenpflanzen und deren Bedeutung für den Arten- und Biotopschutz. Verh. Ges. f. Ökol. 22: 229-240.
- POSCHLOD, P. (1993c): Untersuchungen zur Dynamik und Dauerhaftigkeit der Diasporenbank gefährdeter Lebensräume und deren Bedeutung für den Arten- und Biotopschutz am Beispiel von Kalkmagerrasen und Ufer- und Schlamm Bodenfluren. Habilitationsschrift, Universität Hohenheim.
- POSCHLOD, P., JACKEL, A.-K. (1993): Untersuchungen zur Dynamik von generativen Diasporenbanken von Samenpflanzen in Kalkmagerrasen. I. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporenregens und der Diasporenbank auf zwei Kalkmagerrasenstandorten der Schwäbischen Alb. Flora 188: 49-71.
- SALISBURY, E.J. (1921): The vegetation of drying mud. Naturalist (1921): 329-332, 365-366.
- SALISBURY, E.J. (1970): The pioneer vegetation of exposed muds and its biological features. Phil. Transact. Roy. soc. London, Vol. 259, No. 829: 207-255.
- SCULTHORPE, C.D. (1967): The Biology of Aquatic Vascular Plants. London: Edward Arnold, 610pp.
- SIMPSON, R.C., Good, R.E., Leck, U.A., Whigham, D.F. (1983): The ecology of freshwater tidal wetlands. Bio Science 33(4): 255-259.
- SMITH, L.M. & KADLEC, J.A. (1983): Seed banks and their role during drawdown of a North American marsh. J. Appl. Ecology 20: 673-684.
- SOUSA, W.P. (1984): The role of disturbance in natural communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 353-391.
- STÖCKLIN, J. (1992): Umwelt, Morphologie und Wachstumsmuster klonaler Pflanzen - eine Übersicht. Bot. Helv. 102: 3-21.
- THOMPSON, K., GRIME, J.P. (1979): Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten constricting habitats. J. Ecol. 67: 893-921.
- TRÄNKLE, U., POSCHLOD, P., KOHLER, A. (1992): Vegetationskundliche Grundlagen zur Schaffung von Entwicklungskonzepten in Materialentnahmestellen am Beispiel von Steinbrüchen. Veröff. PAÖ (LfU Bad.-Württ.) 2: 133 S.

- TSCHARNTKE, T. (1991): Die Auswirkungen der Herbivoren auf Wachstum und Konkurrenzfähigkeit von Pflanzen. In (Hrsg.: SCHMID, B. & J. STÖCKLIN): Populationsbiologie der Pflanzen. Basel: Birkhäuser, S. 254-280.
- URBANSKA, K. (1992): Populationsbiologie der Pflanzen. Stuttgart, Jena: Fischer,
- VAN DER VALK, A.G. (1981): Succession in wetlands. A Gleasonian approach. *Ecology* 62(3): 688-696.
- VAN DER VALK, A.G., PEDERSON, R.L. (1989): Seed Banks and the Management and Restoration of Natural Vegetation. In (Eds.: LECK, M.A., PARKER, V.T. & R.L. SIMPSON): Ecology of Soil Seed Banks. London: Academic Press, p. 329-346.
- VITOUSEK, P.M., WALKER, L.R. (1987): Colonization, Succession and Resource Availability: Ecosystem-Level Interactions. In (Eds.: GRAY, A.J., CRAWLEY, M.J. & P.J. EDWARDS): Colonization, Succession and Stability. The 26th Symp. of British Ecol. Soc., London: Blackwell, p. 207-223.
- WEISS, G., POSCHLOD, P., KOHLER, A. (1992): Die Vegetation der Gräben im Wurzacher Ried und ihre Abhängigkeit von Grabenräumung, Wasserchemismus und Vegetation und Nutzung der Kontaktflächen. *Naturschutzforum* 5/6: 7-43.