

TECHNISCHE UNIVERSITÄT MÜNCHEN

Fachgebiet für Geobotanik

**Prozesse der raum-zeitlichen Musterbildung
initialer Vegetationsdynamik am Beispiel eines
künstlich angelegten Einzugsgebiets**

Markus Klemens Zaplata

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt der Technischen Universität München zur Erlangung des akademischen Grades eines

Doktors der Naturwissenschaften

genehmigten Dissertation.

Vorsitzender: Univ.-Prof. Dr. A. Göttlein

Prüfer der Dissertation:

1. Univ.-Prof. Dr. A. Fischer
2. Univ.-Prof. Dr. J. Kollmann
3. Priv.-Doz. Dr. W. Schaaf, Brandenburgische Technische Universität Cottbus (nur schriftliche Beurteilung)

Die Dissertation wurde am 19.11.2012 bei der Technischen Universität München eingereicht und durch die Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt am 11.02.2013 angenommen.

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	4
2. Ziele und Fragestellungen	7
3. Untersuchungsgebiet ‘Hühnerwasser’	8
4. Methodik, Untersuchungen und Einzelpublikationen	12
4.1 Methodik der vegetationskundlichen Untersuchungen <i>Vegetation dynamics</i>	13
4.2 Frühe Sukzessionsphasen: räumliche Kohärenzen dynamischer Arten <i>Species-driven phases and increasing structure in early- successional plant communities</i>	19
4.3 Struktur- und Musterformierung, Progressivität und ‘Rückschläge’ <i>Monitoring the formation of structures and patterns during initial development of an artificial catchment</i>	22
4.4 Senken- und Quellendynamik einer Art anhand von Samenflug im Zusammenspiel mit Ausbreitungsvektoren und Topografie <i>Immediate shift towards source dynamics: the pioneer species Conyza canadensis in an initial ecosystem</i>	24
4.5 Musterbildungen der Vegetation <i>Vegetation patterning</i>	26
5. Diskussion und Einordnung	28
5.1 Zusammenführende Diskussion der Einzelpublikationen	28
5.2 Entwicklungsgeschwindigkeit und Ausblick	32
6. Zusammenfassung	36
Referenzen	37
Danksagung	40
Erklärung	41
Übersicht Einzelpublikationen	42

1 Einleitung

Sukzessionsforschung untersucht die „gerichtete Veränderung der Vegetationsstruktur an einem Ort“ (Dierschke 1994, S. 392) und die zugrunde liegenden Prozesse. Sie ist ein Gebiet botanisch-ökologischer Forschung, motiviert von dem Wunsch, Vegetationsänderungen zu verstehen und vorherzusagen.

Diese gerichtete Dynamik startet anschaulich bei einem Nullpunkt, wenn ein Gebiet völlig neu entstanden ist, wie Vulkaninseln (z.B. Surtsey; Friðriksson 1987). Sämtliche Organismen müssen in diesem Fall von außen einwandern (Primärsukzession). Dies gilt für jedes Substrat ohne Besiedlungsgeschichte, wie beim Freiwerden von Gelände nach Gletscherrückzug (z.B. Glacier Bay, Alaska; Chapin et al. 1994) oder nach Felssturz (z.B. Ostalpen; Dakskobler 2007).

Komplexer wird es, wenn das betrachtete Gebiet zuvor Leben beherbergte. Wie sind die nach einer extremen Störung einsetzenden biotischen Entwicklungen zu beurteilen? Dunger (1998) führt das Beispiel einer verbreiteten Fehleinschätzung an: „Veränderungen, die auf Kippenböden nach der Schüttung ablaufen, werden gewöhnlich mit dem Terminus ‘Wiederherstellung’ belegt“, was nur im Ausnahmefall einer Mutterbodenverbringung gerechtfertigt sei. Ausschlaggebend ist auch hier das Substrat. Ist dieses „primär unbelebt“, handelt es sich um keine „Wiederbesiedlung“, sondern vielmehr um eine Erstbesiedlung (Dunger 1998, S 635).

Elementar ist die Ressourcenlimitierung. Beispielsweise ist das Substrat sehr arm an Stickstoff und Phosphor (Griggs 1933). Phosphor liegt zunächst in Form nicht pflanzenverfügbarer stabiler Phosphate vor (Crews et al. 1996). Stickstoff wird erst im Laufe der Ökosystementwicklung akkumuliert (Gleeson & Tilman 1990), die Mineralisationsrate ist zunächst sehr gering (Berendse 1998). Auch weitere Faktoren sind limitierend für pflanzliche Besiedlung, beispielsweise die Dauer der Vegetationsperiode an Gletscherrückzugsorten. Gerade bei entstehenden Inseln sind potentielle Quellen der Besiedlung weit entfernt, in der Folge ist die Besiedlungsrate sehr gering (Friðriksson 1987).

Lange echte Zeitreihen zur Primärsukzession sind selten (Walker & del Moral 2003; del Moral & Ellis 2005). Stattdessen wurden meist unechte Zeitreihen (Chronosequenzen) her-

angezogen, das heißt aus räumlichen Nebeneinander wird auf ein zeitliches Nacheinander geschlossen (*space-for-time-substitution*; z.B. Transekte am trocken fallenden Aralsee; Dimeyeva 2007). Damit lassen sich zwar Näherungen erreichen, direkte geobotanische Zusammenhänge, die neben der Vegetation auch den Standort sowie die Wechselwirkungen untereinander beinhalten, jedoch nicht herausarbeiten (Berendse 1998; Fischer 1999).

Heute ereignen sich Primärsukzessionen in begrenztem Umfang. Diese Aussage traf Miles (1985) für Großbritannien, abgeschwächt mag sie für ganz Europa gelten. Kleinräumig gesehen sind Primärsukzessionen nicht selten. Allesamt haben sie den Nachteil, dass sie zu kurzzeitig existieren (z.B. Substratablagerungen auf Firmengeländen), um eine lange Zeitreihe zu begründen, oder ihre Störungsregimes sind sehr heterogen und damit zusammenhängenden Analysen abträglich.

Wie entwickelt sich die floristische Diversität im Zeitverlauf, zum einen auf taxonomischer Ebene, zum anderen auf struktureller Ebene? Das ist die basale Fragestellung der Sukzessionsforschung. Darüber hinaus stellt sich seit den frühen Tagen dieses traditionsreichen Forschungszweiges die im folgenden Abschnitt behandelte Frage, wie Sukzessionen verlaufen.

Sukzessionsverläufe: Stand der Wissenschaft

Der Terminus 'Stadium' wurde bereits von Clements (1916) im Sinne der Gesamtheit der Entwicklungsstadien der Vegetation an einem Ort verwendet. Wenn Arten einer anderen Lebensform dominant werden (z.B. Gehölze statt Gräser), sei ein neuer Hauptabschnitt erreicht. Ungeachtet der langen Forschungstradition ist es bisher aber nicht klar, ob Sukzessionen tatsächlich deutliche Abschnitte besitzen, also diskontinuierlich (Abb. 1) verlaufen, oder aber keine scharfen Grenzen zwischen den Zeitabschnitten existieren. Dies mag ein Grund dafür sein, weshalb viele Autoren nicht zwischen 'Sukzessionsstadium' und 'Sukzessionsphase' unterscheiden, sondern diese Begriffe synonym benutzen. Präzise Fachbegriffe sind indes das Grundgerüst jeder Wissenschaft (Fischer 1999). Sie werden also auch in der Sukzessionsforschung dringend benötigt. Der Weg zu einem allgemeinen, Ordnungsprinzipien integrierenden Sukzessionsmodell (Legendre et al. 1985) lässt sich gewiss nicht ohne sie beschreiten.

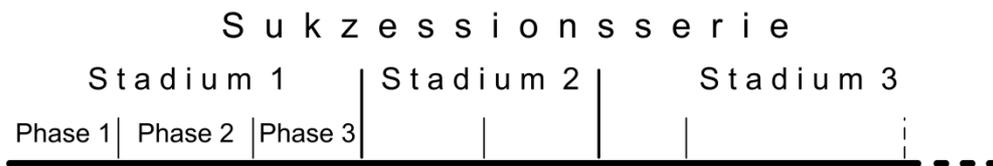


Abbildung 1: Schema der hierarchischen Gliederung einer Sukzession. Eine Sukzessionsserie (oder -reihe) umfasst die Gesamtheit der gerichteten Vegetationsveränderungen an einem Ort (z.B. Verlandungsserie). Ein Sukzessionsstadium ist ein floristisch und physiognomisch deutlich abgrenzbarer Abschnitt darin (z.B. Hochstaudenstadium). Innerhalb der Stadien sind Sukzessionsphasen zu erkennen (Frey und Lösch 2004). Für die Primärsukzession der Bodenfauna auf Kippenstandorten im Oberlausitzer Braunkohlenrevier stellte Dunger (1998) folgende Stadiengliederung auf: 1. Pionierstadium (= Initialstadium), 2. Staudenstadium (= 2. Pionierstadium), 3. Gräser- oder Buschstadium, 4. Vorwaldstadium, 5. Waldstadium.

2 Ziele und Fragestellungen

In der vorliegenden Dissertation geht es darum, am Beispiel einer initialen Sukzession herauszuarbeiten, ob klar abgrenzbare Sukzessionsschritte existieren, und wenn ja, wie sie objektiv abzuleiten sind. Untersuchungsort war das im folgenden Kapitel eingeführte interdisziplinäre Studienobjekt des Sonderforschungsbereiches/Transregios 38 (SFB/TRR 38). Folgende Fragestellungen des Verbundprojektes werden aufgegriffen:

- Aus welchen Strukturen und Prozessen lassen sich innerhalb des Initialstadiums (im Antragswerk des SFB/TRR 38: „der Initialphase“; vgl. Abb. 9) definierte Entwicklungszustände (im Antragswerk: „pedologische, hydrologische, biotische usw.“) der Ökosysteme ableiten?
- Welche Parameter erlauben eine Verallgemeinerung auf andere Ökosysteme im Initialstadium?
- Welche abiotischen und biotischen Strukturen und Prozesse regulieren die Initialphase der Ökosystementwicklung?

Konkretes Ziel der Arbeit ist es, mittels empirischer Daten zu untersuchen, ob sich definierte Ökosystem-Entwicklungszustände ableiten lassen, die qualitativ und quantitativ neue Entwicklungsphasen darstellen. Der Blickwinkel eines Geobotanikers ist dabei natürlich ein floristischer. Darüber hinaus wurde analysiert, ob solche definierten Entwicklungszustände des Ökosystems im Stoffhaushalt auf der Ebene eines Einzugsgebiets (EZG) abgebildet werden. Um diese Fragestellungen anzugehen, ist zunächst eine genaue Erfassung der Vegetation nötig.

3 Untersuchungsgebiet 'Hühnerwasser'

Das künstlich angelegte Wassereinzugsgebiet 'Hühnerwasser', im Niederlausitzer Braunkohlentagebau 'Welzow-Süd' (Brandenburg, Deutschland) gelegen (Abb. 2), ermöglicht eine räumlich großdimensionierte Untersuchung von Primärsukzession. Die Vorbereitung des Untersuchungsgebietes erfolgte von 2004 bis 2005 (siehe dazu Gerwin et al. 2009 & 2010). Die Bezeichnung Hühnerwasser wurde von einem früheren Bachlauf übernommen, welcher durch den Braunkohlenbergbau während der 1980er Jahre zerstört wurde. Die Fläche wurde als künstliches Quellgebiet für den wiederherzustellenden Bach eingerichtet.



Abbildung 2: Lage des Untersuchungsgebietes im Bundesland Brandenburg. Die Darstellung der Grenzlinien beruht auf Daten des Bundesamts für Kartographie und Geodäsie (Frankfurt am Main, 2011).

Die Bauarbeiten wurden mittels Tagebaugroßgerätetechnologie durchgeführt. Eine Basisschicht aus Ton von rund 1,5 m Mächtigkeit dient als Stauschicht für Sickerwasser. Der Tonkörper ist schüsselförmig mit zu den Seiten ansteigenden Flächen ausgeformt und legt die unterirdischen Einzugsgebietsgrenzen fest. Eine Senke im untersten Bereich der Fläche erlaubte die Entstehung eines Teiches mit einem Durchmesser von 70 m (Abb. 3b & Abb. 5a+b). Ein Tonwall an der Südseite definiert die untere Grenze des EZGs mit einem einzelnen definierten Gebietsauslass in den sich anschließenden Hühnerwasserbach. Der Tonschicht wurde sandiges Substrat aufgelagert, das pleistozänen Sedimenten aus dem Vorfeld des Tagebaus entstammt, wo es während der Saaleeiszeit in einer Endmoräne abgelagert wurde. Kiprippen wurden einplaniert. Die Oberfläche der bis zu 3,5 m mächtigen Sandschicht wurde geglättet und durch Abschleppen homogenisiert. Auf diesem Weg wurden Spuren der Baumaßnahmen weitgehend entfernt und eine leichte Schüsselform der Oberfläche erzeugt, um die Oberflächen-Einzugsgebietsgrenzen festzulegen.

Das EZG besitzt eine Fläche von rund 6 ha (400 m × 150 m) mit einer Höhendifferenz von rund 15 m entlang der Hauptachse (die Exposition ist Südost) und absoluten Höhen zwischen 125 m NN am Gebietsauslass und bis zu 140 m NN am höchsten Punkt. Die durchschnittliche Hangneigung entlang des Längsgefälles beträgt 2-3 %.

Das Gelände wurde vollständig eingezäunt. Die Bauarbeiten waren im September 2005 abgeschlossen (Abb. 3a), so dass dieses Datum als „Punkt Null“ der nun ablaufenden Entwicklungen definiert werden kann. Seit diesem Zeitpunkt wurde die Fläche einer un gelenkten, nicht beeinflussten Sukzession überlassen. Erosionsprozesse und andere Oberflächenbildungen wurden ohne Einschränkungen zugelassen.

Das EZG Hühnerwasser stellt also einen exakt definierten Landschaftsausschnitt dar und bietet weitestgehend bekannte Randbedingungen. Die frühe Vegetationsdynamik im EZG ist Gegenstand dieser Doktorarbeit. Da der sonst häufig vernachlässigte Landschaftskontext, ein entscheidender Faktor bei Primärsukzessionen (del Moral & Wood 1993), für die Fläche des EZGs exakt berücksichtigt wird, müssen Schlüsse zu Sukzessionsmechanismen nicht allein aus Beobachtungen des Artverdrängungsgeschehens gezogen werden.

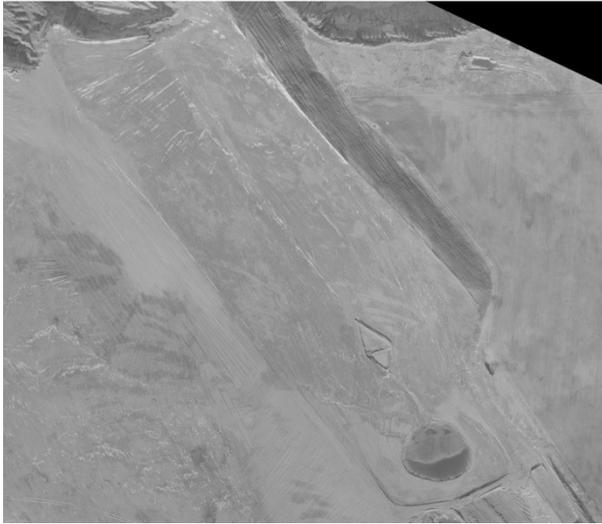


Abbildung 3: Aufsichten auf das Einzugsgebiet Hühnerwasser zu verschiedenen Zeitpunkten.

a: Foto vom 26.11.2005 (Befliegung der Vattenfall Europe Mining AG). Zu sehen ist die fertig modellierte Fläche sowie deren östlicher und westlicher Randbereich.



b: Foto vom 14.06.2007 (Helikopterbefliegung des SFB/TRR 38, zusammengesetzt aus Einzelfotos). Vegetation ist als leichtes Grün erkennbar. Der tief dunkle Bereich repräsentiert den entstehenden Teich.



c: Foto vom 29.06.2011 (Drohnenbefliegung des SFB/TRR 38, zusammengesetzt aus Einzelfotos). Grünliche bis graue Vegetationstöne prägen das Bild. Die meisten der sichtbaren Gehölze sind Robnien. Am Teich breitet sich ein Schilfgürtel aus. Am linken Bildrand ist besonders in der oberen Bildhälfte die Grenze des Einzugsgebietes gut nachvollziehbar – die helle, streifenartige Fläche befindet sich bereits außerhalb.

Einzugsgebiet Hühnerwasser: Basisuntersuchungsprogramm

Im interdisziplinären Forschungsverbund (SFB/TRR 38: „Strukturen und Prozesse der initialen Ökosystementwicklung in einem künstlichen Wassereinzugsgebiet“) wurden permanente Monitoringeinrichtungen entlang eines regelmäßig angelegten Rasters von 20 m × 20 m mit markierten Rasterpunkten eingerichtet. In einem ersten Schritt wurden im Herbst 2005 Bodenproben an jedem dieser Rasterpunkte entnommen, welche zeigten, dass das quartäre Substrat sowohl an der Oberfläche als auch in der Tiefe relativ homogen ist. Im Rahmen des Monitoring im EZG wurden meteorologische, hydrologische und bodenkundliche Parameter sowie die Stoffdeposition gemessen. Neben den Vegetationsaufnahmen fand ein Monitoring der Bodenfauna sowie der Limnologie des Teiches statt.

Seit Herbst 2005 wird die zeitliche und räumliche Entwicklung der Vegetation des EZGs durch das Fachgebiet Geobotanik der TUM (Prof. Dr. A. Fischer) untersucht. Die Untersuchungsflächen sind Dauerquadrate im genannten Raster (Abb. 4). Vegetationsaufnahmen beinhalten die Angabe der Pflanzenarten jedes Plots, der Deckungsgrade jeder Pflanzenart auf jedem Vegetationsplot sowie der Individuenzahl jeder vorhandenen Pflanzenart auf Teilflächen, letzteres bis einschließlich 2009. Außerdem wurden am Rand des EZGs Hühnerwasser Samenfallen (Diasporenregen, *seed rain*) angebracht (siehe Kap. 4.1), die zweimal für die Zeitdauer eines Jahres beprobt wurden.

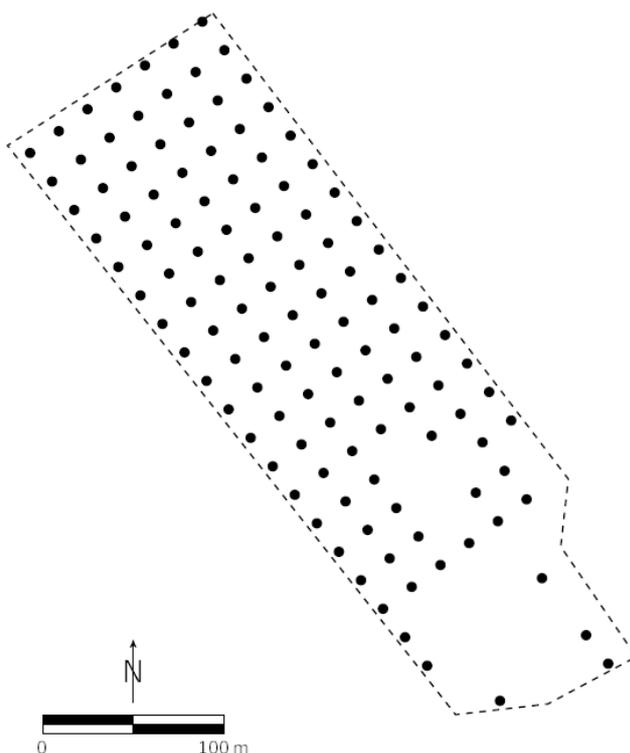


Abbildung 4: Untersuchungspunkte im regelmäßigen 20 m × 20 m Raster, an denen fortlaufend (jährlich) Vegetationsaufnahmen stattfanden. Jeder Punkt steht für einen permanenten 5 m × 5 m Plot, der in seinen Ecken jeweils vier 1 m × 1 m Subplots enthält. An den Stellen, wo Plots fehlen, befindet sich Instrumentierung bzw. ein Teich.

4 Methodik, Untersuchungen und Einzelpublikationen

Die Geländeerhebungen im Einzugsgebiet Hühnerwasser erfolgten in den Jahren 2005 bis 2012. Die Methodik ist im Kapitel 4.1 eingehend beschrieben. Auf Basis der empirisch gewonnenen Daten sind bislang sechs Publikationen und mehrere Abstracts in Tagungsbänden entstanden (Anhang 1). Fünf der Einzelpublikationen wurden als Gegenstand dieser Dissertation ausgewählt (Kap. 4.1 - 4.5). Allesamt sind sie bereits erschienen. In Kapitel 5 sind die Hauptergebnisse der Doktorarbeit knapp zusammengefasst und die Verbindungen der Einzelpublikationen aufgezeigt. Die Bedeutung der Ergebnisse sowie des Untersuchungsgebietes werden diskutiert, ferner offene Untersuchungsfragen skizziert.

4.1 Methodik der vegetationskundlichen Untersuchungen

Vegetation dynamics

Markus K. Zaplata¹, Anton Fischer¹, Susanne Winter¹

¹Technische Universität München, Geobotany, Department of Ecology and Ecosystem Management, Hans Carl von Carlowitz-Platz 2, D-85354 Freising, Germany

Dieses Manuskript wurde **veröffentlicht** in

Ecosystem Development 2 (2010): Initial development of the artificial catchment 'Chicken Creek'- Monitoring program and survey 2005-2008. Hrsg.: W. Schaaf, D. Biemelt, and R. F. Hüttl. Cottbus. Seiten 71-96.

Der Fokus dieser Publikation in der Schriftenreihe „Ecosystem Development“ liegt auf der detaillierten Darstellung der Feldmethoden, die während des gesamten bisherigen Zeitraumes der Vegetationsuntersuchungen im Hühnerwasser angewendet wurden.

Auf einem regelmäßigen 20 m × 20 m Gitternetz wurden unmittelbar nach Fertigstellung des EZGs permanente Plots eingerichtet. Die Gitternetzpunkte bilden die Zentren von 119 Plots von 5 m × 5 m Flächengröße. In den vier Ecken wurden Subplots von jeweils 1 m × 1 m Größe angelegt, immer dann, wenn es die Topografie zuließ, in der Summe 474. In den jährlich durchgeführten Vegetationsaufnahmen wurden alle Gefäßpflanzenarten jedes Plots erfasst sowie für jede Art eine Abschätzung des Deckungsgrades auf einer verfeinerten Londo-Skala (Londo 1975) durchgeführt (Abb. 6). Moosdeckungen wurden gesondert für die foliosen und die thallosen Moose aufgenommen. Zusätzlich wurde bis einschließlich 2009 die Individuenzahl jeder Gefäßpflanzenart auf dem nordöstlichen Subplot jedes dieser 119 Plots ermittelt.

Am Rand des EZGs Hühnerwasser sind umlaufend in 20 m Abstand Befestigungsmöglichkeiten für Samenfallen eingerichtet, in der Summe 55 Stück. Ein erster einjähriger Beprobungszeitraum mit etwa monatlicher Erneuerung der Fallen wurde sofort nach Herstellung des EZGs vom Fachgebiet Geobotanik der TUM etabliert. Ein zweiter Diasporenregen-Beprobungszeitraum war vom Herbst 2008 bis Spätsommer 2009.

Eine Analyse der Bodensamenbank zeitnah zum Abschluss der Konstruktionsarbeiten des Gebietes im Herbst 2005 sollte klären, ob es ein autochthones Besiedlungspotential gab. Dazu wurde Anfang Oktober 2005 an den 108 damals bereits eingemessenen Gitternetzpunkten (oberhalb der Senke für das entstehende Gewässer) Substrat jeweils mit einem Volumen von 0,1 m × 0,1 m × 0,1 m entnommen und nach Vernalisierung im Gewächshaus der TUM-Geobotanik in Freising im langandauernden Keimversuch auf lebensfähige Propagulen getestet. Die Ergebnisse der Bodensamenbank-Analyse sind in der Publikation dargestellt.

Leistungsbeiträge des Kandidaten

- Durchführung des Vegetationsmonitoring ab 2008
- große Teile der Auswertung, Textausarbeitung, Diskussion



Abbildung 5: Ansichten verschiedener Teilbereiche des Einzugsgebietes Hühnerwasser. **a:** Der untere Bereich des EZGs Hühnerwasser mit dem Teich (September 2008). Der rote Gegenstand im Mittelgrund des Fotos ist die metallene Fahne eines Rasterpunktes, welche das Zentrum eines permanenten 5 m × 5 m Plots markiert. Hinter dem EZG (westliche Richtung) ist Tagebaugroßtechnik zu sehen.



b: Blick zum unteren Bereich des Einzugsgebietes Hühnerwasser mit dem Teich (September 2008). Die Erosionsrinnen (bzw. temporäre Bäche) sind bereits ausgebildet. Im Mittelgrund ist die Wetterstation im unteren Bereich des Einzugsgebietes zu sehen.



c: Der obere Bereich des EZGs im Juli 2009. Die *Trifolium arvense* Phase (Kap. 4.2) ist ausgebildet.

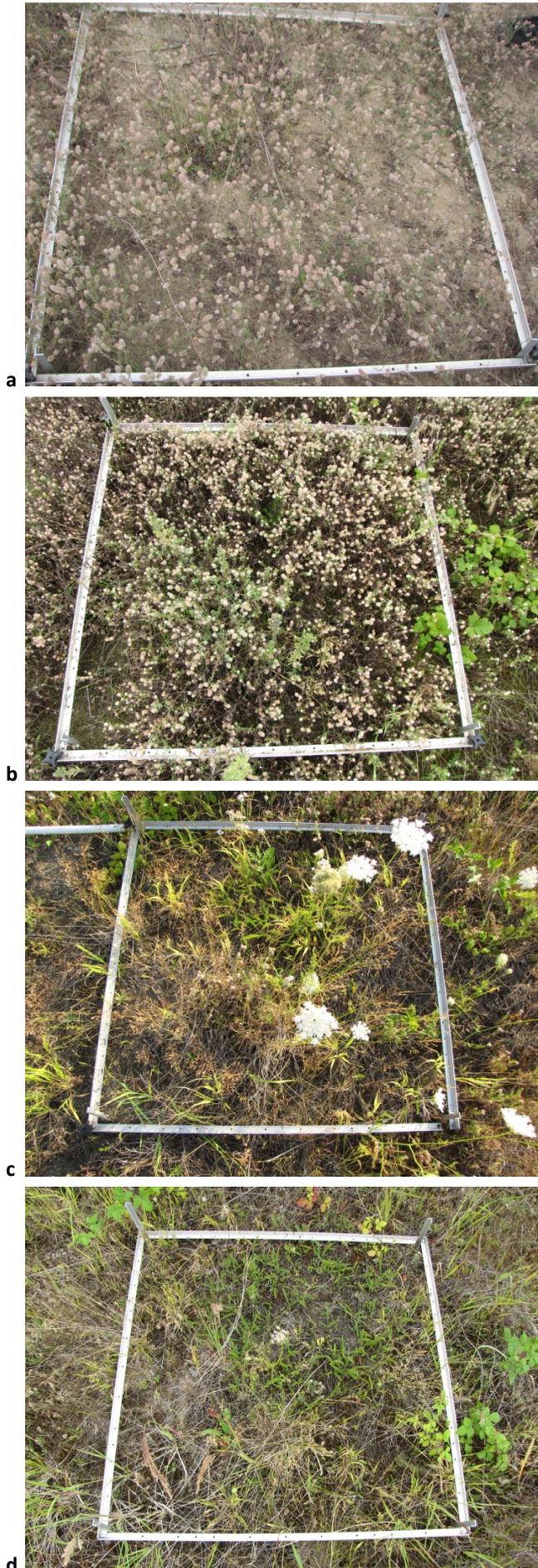


Abbildung 6: Vegetationsentwicklung 2008-2011 auf zufällig ausgewählten Subplots der Größe 1 m × 1 m. Angegeben sind die geschätzten prozentualen Deckungsgrade.

a: D4-4 (2008): *Cirsium arvense* 0,1 – *Echium vulgare* 1 – *Poa palustris* 0,5 – *Rumex acetosella* var. *tenuifolius* 0,1 – *Trifolium arvense* 30;

b: D4-4 (2009):
Achillea pannonica 0,5 – *Agrostis capillaris* 0,5 – *Arenaria serpyllifolia* agg. 0,1 – *Brachypodium sylvaticum* 0,1 – *Conyza canadensis* 0,1 – *Poa palustris* 0,5 – *Rubus fruticosus* agg. 3 – *Rumex acetosella* var. *tenuifolius* 0,5 – *Scleranthus annuus* 0,1 – *Tragopogon dubius* 0,5 – *Trifolium arvense* 75;

c: D4-4 (2010):
Achillea pannonica 5 – *Agrostis capillaris* 0,5 – *Agrostis vinealis* 0,5 – *Arenaria serpyllifolia* agg. 0,1 – *Brachypodium sylvaticum* 2 – *Bromus tectorum* 1 – *Calamagrostis epigejos* 0,5 – *Cirsium arvense* 0,5 – *Conyza canadensis* 0,1 – *Daucus carota* 2 – *Echium vulgare* 0,5 – *Hypochaeris radicata* 0,5 – *Leontodon taraxacoides* 1 – *Oenothera* cf. *parviflora* 0,5 – *Poa compressa* 0,5 – *Poa palustris* 1 – *Rubus fruticosus* agg. 2 – *Rumex acetosella* var. *tenuifolius* 0,5 – *Taraxacum officinale* agg. 0,1 – *Trifolium arvense* 2 – *Veronica officinalis* 0,5;

d: D4-4 (2011):
Achillea pannonica 4 – *Agrostis vinealis* 0,1 – *Apera spica-venti* 0,5 – *Brachypodium sylvaticum* 1 – *Bromus tectorum* 0,5 – *Calamagrostis epigejos* 0,5 – *Cirsium arvense* 0,5 – *Hypochaeris radicata* 1 – *Leontodon taraxacoides* 3 – *Oenothera* cf. *parviflora* 1 – *Poa compressa* 0,5 – *Poa palustris* 0,5 – *Rubus fruticosus* agg. 3 – *Trifolium arvense* 1 – *Veronica officinalis* 0,5.



e

e: E2-1 (2008):

Arenaria serpyllifolia 0,1 – *Calamagrostis epigejos* 1 – *Conyza canadensis* 1 – *Lepidium ruderale* 0,1 – *Trifolium arvense* 0,5;

f: E2-1 (2009):

Agrostis capillaris 0,5 – *Calamagrostis epigejos* 2 – *Trifolium arvense* 10;

g: E2-1 (2010):

Agrostis capillaris 0,5 – *Arenaria serpyllifolia* 0,1 – *Brachypodium sylvaticum* 0,1 – *Calamagrostis epigejos* 4 – *Cirsium arvense* 0,5 – *Conyza canadensis* 0,1 – *Daucus carota* 0,5 – *Trifolium arvense* 1;



f

h: E2-1 (2011):

Agrostis capillaris 0,1 – *Arenaria serpyllifolia* 0,1 – *Calamagrostis epigejos* 2 – *Daucus carota* 0,1 – *Tragopogon dubius* 0,1 – *Trifolium arvense* 12.



g



h



i



j



k



l

i: I5-3 (2008):

Apera spica-venti 1 – *Arenaria serpyllifolia* agg. 0,5 – *Bromus tectorum* 0,5 – *Crepis foetida* 0,1 – *Echium vulgare* 4 – *Festuca rubra* agg. 1 – *Holcus mollis* 0,5 – *Lactuca serriola* 0,1 – *Rumex acetosella* var. *tenuifolius* 0,5 – *Taraxacum officinale* agg. 0,1 – *Trifolium arvense* 20;

j: I5-3 (2009):

Apera spica-venti 0,1 – *Arenaria serpyllifolia* agg. 0,5 – *Bromus hordeaceus* 0,1 – *Cerastium holosteoides* 0,1 – *Chondrilla juncea* 0,1 – *Cirsium arvense* 0,1 – *Conyza canadensis* 1 – *Crepis tectorum* 0,1 – *Echium vulgare* 4 – *Festuca rubra* agg. 15 – *Holcus mollis* 0,5 – *Leontodon taraxacoides* 0,5 – *Poa palustris* 0,1 – *Rumex acetosella* var. *tenuifolius* 0,5 – *Rumex* cf. *thrysiflorus* 0,1 – *Setaria* cf. *pumila* 0,1 – *Tragopogon dubius* 0,5 – *Trifolium arvense* 45 – *Vicia angustifolia* 0,1;

k: I5-3 (2010):

Agrostis capillaris 0,5 – *Ajuga genevensis* 0,5 – *Apera spica-venti* 0,1 – *Arenaria serpyllifolia* agg. 0,1 – *Bromus hordeaceus* 0,1 – *Bromus tectorum* 0,5 – *Cerastium holosteoides* 0,5 – *Chondrilla juncea* 2 – *Cirsium arvense* 2 – *Conyza canadensis* 1 – *Crepis foetida* 2 – *Echium vulgare* 15 – *Festuca rubra* agg. 9 – *Holcus mollis* 1 – *Hordeum jubatum* 1 – *Leontodon taraxacoides* 1 – *Poa compressa* 0,5 – *Poa palustris* 0,5 – *Rumex acetosella* var. *tenuifolius* 0,5 – *Rumex* cf. *thrysiflorus* 0,5 – *Scleranthus perennis* 0,1 – *Senecio vulgaris* 0,1 – *Setaria pumila* 0,5 – *Tragopogon dubius* 1 – *Trifolium arvense* 6;

l: I5-3 (2011):

Agrostis capillaris 0,5 – *Arenaria serpyllifolia* agg. 0,1 – *Bromus tectorum* 2 – *Calamagrostis epigejos* 1 – *Cerastium holosteoides* 0,5 – *Chondrilla juncea* 0,5 – *Cirsium arvense* 2 – *Crepis foetida* 2 – *Crepis tectorum* 0,5 – *Daucus carota* 0,1 – *Echium vulgare* 25 – *Festuca rubra* agg. 2 – *Holcus mollis* 0,5 – *Hordeum jubatum* 0,5 – *Hypochaeris radicata* 1 – *Leontodon taraxacoides* 2 – *Poa compressa* 0,5 – *Poa palustris* 0,5 – *Rumex acetosella* var. *tenuifolius* 0,5 – *Scleranthus perennis* 0,1 – *Taraxacum officinale* agg. 0,5 – *Trifolium arvense* 4 – *Vicia angustifolia* 1.

4.2 Frühe Sukzessionsphasen: räumliche Kohärenzen dynamischer Arten

Species-driven phases and increasing structure in early-successional plant communities

Markus K. Zaplata¹, Susanne Winter², Anton Fischer¹, Johannes Kollmann³, Werner Ulrich⁴

¹Geobotany, Center of Life and Food Sciences, Technische Universität München,
Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, D-85354 Freising, Germany

²Chair of Land Improvement and Nature Conservation, Technische Universität Dresden,
Pienner Str. 7, D-01737 Tharandt, Germany

³Restoration Ecology, Center of Life and Food Sciences, Technische Universität München,
Emil-Ramann-Straße 6, D-85354 Freising, Germany

⁴Department of Animal Ecology, Nicolaus Copernicus University in Torun,
Lwowska 1, PL 87-100 Toruń, Poland

Dieses Manuskript wurde **veröffentlicht** vom Journal
The American Naturalist (2013) 181: E17–E27.

Diese konzeptionelle Studie greift auf, dass in der Sukzessionsforschung keine Klarheit darüber herrscht, wie ökologische Sukzessionen voranschreiten: kontinuierlich oder diskontinuierlich (in Schritten). Die durchaus allseitig benutzten Begriffe „Stadium“ und „Phase“ implizieren Diskontinuität (siehe Einleitungskapitel). Jedoch existierten bisher keine Validierungen dieser Annahme aus längerfristigen Sukzessionsstudien und selbst eine allgemein akzeptierte Definition der Begriffe fehlt.

Eine zentrale Arbeitshypothese des SFB/TRR 38 war: *„Es lassen sich definierte Entwicklungszustände des Ökosystems ableiten, die im Sinne von Schwellenwerten eine qualitativ und quantitativ neue Entwicklungsphase einleiten.“* Mit dem empirischen Datensatz aus dem Vegetationsmonitoring wurde diese Fragestellung aus einem botanischen Blickwinkel angegangen.

Die gemeinsame Betrachtung der initialen Substrateigenschaften (Daten aus dem SFB/TRR 38 bereitgestellt) in vorgeschalteten Clusteranalysen wies eine gewisse Zweiteilung des Untersuchungsgebietes nach. Dies erforderte die Einteilung des EZGs in zwei Gruppen (*site condition types* SCT-1 und SCT-2).

A) In Analysen zur Aufklärung der Vegetationsstruktur wurden die Plots desselben SCTs gemeinsam betrachtet. Ein Beispiel: Analysen zur räumlichen Segregation von Pflanzenarten berechneten die Anzahl der Artkombinationen A-B und prüften, ob diese unterhalb (seltener: checkerboard submatrices) oder oberhalb (häufiger) des Erwartungswertes für das gemeinsame Auftreten einer Art A und einer Art B lagen - auf Basis der absoluten Häufigkeit der Art A und Art B zum jeweiligen Zeitpunkt sowie der Anzahl der untersuchten Plots.

B) Eine weitere Analyse verglich die mittlere Vegetationsbedeckung in beiden SCT-Gruppen und konnte feststellen, ob und zu welchen Zeitpunkten die Vegetationsbedeckung im EZG ungeachtet der doch verschiedenen Substrateigenschaften im Mittel gleichverteilt war.

C) In weiteren Analysen wurde das unter B) beschriebene Prinzip des Testens auf homogene Vegetationsbedeckung räumlich expliziter angewandt: räumliche Abhängigkeit (Autokorrelation), die letztlich mittels Flächengrößen beschreibbar ist, wurde untersucht.

Zu unterschiedlichen Zeitpunkten fanden sich „großflächige“ Autokorrelationen, nämlich in 2006 für *Conyza canadensis* und 2008-2009 für *Trifolium arvense* (Abb. 7a). In denselben Zeiträumen war die Vegetationsbedeckung zwischen beiden SCT-Gruppen übereinstimmend (Abb. 7b). Mittels des Sets der mathematisch-statistischen Methoden wurde ansteigende Strukturiertheit nachgewiesen. Hinweise auf Diskontinuität traten hier zumindest nicht deutlich zu Tage. Auch mangelt es an Vergleichsstudien, so dass die Resultate dieses Methodensets nur dargestellt, im Hinblick auf die Ableitung von Phasen aber nicht diskutiert wurden.

Es sind also räumlich zusammenhängende Vegetationsmuster, welche durch beide Analyseverfahren (B und C) aufgefunden wurden. Es ist die Botschaft dieser Publikation, dass solche räumliche Kohärenz als Haupteigenschaft von Sukzessionsphasen angesehen werden kann. Dass die räumliche Autokorrelation in initialen Systemen hoch ist, deckt sich mit dem bisherigen Wissen (Baasch et al. 2009). Sie dürfte jedoch zumindest für Einzelarten im Laufe fortschreitender Sukzession nachlassen. Inwieweit das mit dieser Publikation in die Wissenschaftsgemeinschaft eingeführte Prinzip räumlicher Kohärenz auch allgemein mittels der Methode B) greifbar ist, kann noch nicht abgeschätzt werden. Erwies sich die Methode B)

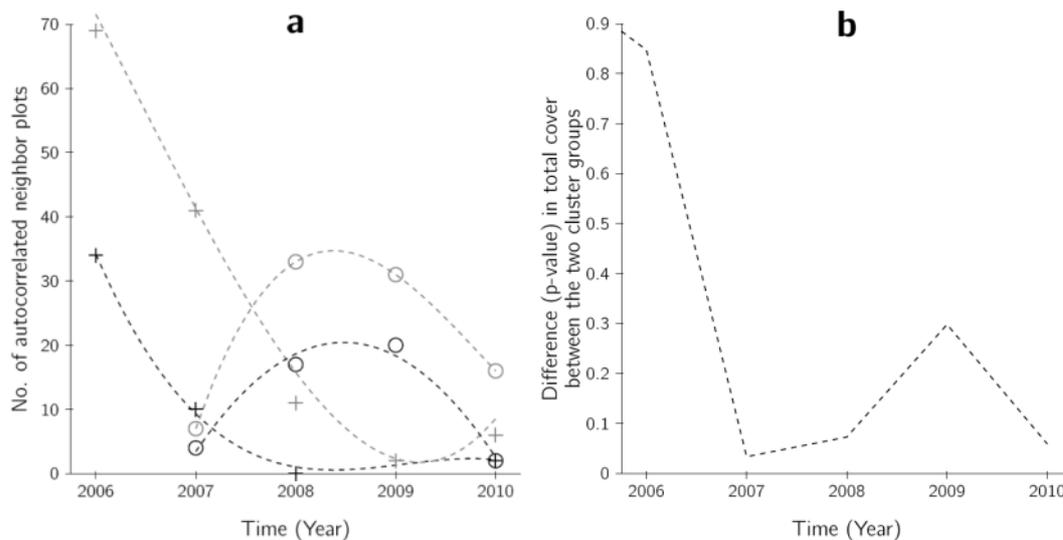


Abbildung 7 (aus Zaplata et al. 2013): Räumliche Kohärenz weist auf zwei deutliche Sukzessionsphasen in zwei verschiedenen Herangehensweisen. **a**: Ausmaß der räumlichen Autokorrelation der Deckungen der dominanten Pflanzenarten; Kreuze stehen für *Conyza canadensis*, Kreise für *Trifolium arvense*. Die Datenpunkte geben die Zahl von hinsichtlich der Deckung kohärenten Nachbarplots an. Die Funktionskurven zeigen Tendenzen der zeitlichen Änderungen auf: die unteren auf dem 99% Signifikanzniveau, die oberen auf dem 95% Signifikanzlevel. **b**: Vergleich der Gesamtvegetationsbedeckungen (inkl. Moosen) in den zwei Gruppen von Plots (SCTs), dargestellt sind die Unterschiede (p-Werte).

als universell, wäre das Ausweisen von Sukzessionsphasen wohl auch zeitlich weiter entfernt vom Initialzustand möglich. Aber selbst wenn die Methoden B) und C) nur auf initiale Systeme angewendet werden könnten ist ein wichtiger Fortschritt erzielt, denn diese Studie leitet Phasen nicht einfach aus Artdominanzen ab. So ist der *Conyza*-Phasen-Höhepunkt für 2006 ausgewiesen; hingegen lag der reine Deckungsgrad-Höhepunkt in 2007, als Wuchshöhen und Individuenzahl vergleichsweise weniger homogen verteilt waren. Objektiv sind Sukzessionsphasen also als temporäre räumliche Kohärenzen abzugrenzen. Zusammenfassend lässt sich somit sagen: Eine Sukzessionsphase ist das vorübergehende sowie gleichartige raumgreifende Verhalten eines Pflanzenbestandes.

Leistungsbeiträge des Kandidaten

- Gesamtidee und federführendes Schreiben
- Idee, Analyse und Diskussion der Methoden B) und C)
- Arrangieren der Zusammenarbeit mit Prof. Ulrich (Toruń, Polen) bezüglich der Methode A)

4.3 Struktur- und Musterformierung, Progressivität und ‘Rückschläge’

Monitoring the formation of structures and patterns during initial development of an artificial catchment

Wolfgang Schaaf¹, Michael Elmer², Anton Fischer³, Werner Gerwin², Rossen Nenov²,
Hans Pretzsch⁴, Stefan Seifert^{4,5}, Susanne Winter³, Markus K. Zaplata³

¹Soil Protection and Recultivation, Brandenburg University of Technology, Cottbus, Germany

²Research Centre Landscape Development and Mining Landscapes, Brandenburg University of Technology, Cottbus, Germany

³Geobotany, Technische Universität München, Munich, Germany

⁴Chair for Forest Growth and Yield, Technische Universität München, Munich, Germany

⁵Department of Forest and Wood Science, Stellenbosch University, South Africa

Dieses Manuskript wurde zunächst **online veröffentlicht** vom Journal

Environmental Monitoring and Assessment (doi: 10.1007/s10661-012-2998-x)

Der Schwerpunkt dieses Manuskriptes liegt auf Rückkopplungsmechanismen und Zusammenhängen von Prozessen und ihrer Co-Entwicklung mit räumlichen sowie zeitlichen Strukturen und Mustern. A) Basierend auf Luftbildern (die von 2006 bis 2010 mit einer Mikrodrohne aufgenommen wurden) ergab sich zunächst eine relativ homogene Oberflächenstruktur. Während der fünf Untersuchungsjahre entwickelte sich Oberflächen- und Rinnenerosion, und 2010 prägten Vegetationsmuster das Bild. Rinnen entwickelten sich nach heftigen Niederschlagsereignissen auf der nahezu unbewachsenen Oberfläche im Frühjahr und Sommer 2006 entlang von Strukturen, welche von den Konstruktionsarbeiten stammen (in erster Linie Bulldozerspuren). 2007 erreichte die Gesamtfläche des Erosionsrinnennetzwerkes mit 2 % ihren Höchstwert; die folgende Abnahme der aktiven Rinnenlänge und der Rinnengesamtfläche ist im Wesentlichen der sich verdichtenden Vegetationsdecke und der Stabilisierung der Gerinnebetten zuzuschreiben.

B) Stickstoff fixierende Pflanzen waren eine Hauptkomponente der sich etablierenden Vegetation. Auf ein Muster wird hingewiesen: Der westliche Teil des EZGs bildete in 2007 signifikant höhere Fabaceen-Deckungen aus als der östliche. In 2009 hatten die Fabaceen ihre bislang höchsten Deckungsgrade im EZG; diese waren höher als die Deckungsgrade aller anderen Gefäßpflanzen zusammengenommen. 2010 folgte ein allgemeiner Rückgang des Fabaceen-Deckungsgrades, jedoch stärker in den initial überdurchschnittlich bedeckten Teilen, wobei das Dominanzmuster wechselte. Daneben deutet auch die Entwicklung der Artenzahl der Fabaceen darauf, dass der Prozess des Raumgreifens im östlichen EZG-Teil zeitverzögert ist, wahrscheinlich aufgrund der Substrateigenschaften.

C) Den Rückgang der Fabaceenart *Trifolium arvense* konnten in 2010 weder die übrigen Fabaceen noch die Gesamtheit der Gefäßpflanzen kompensieren. Dies weist deutlich auf vergleichsweise geringes (Re-)Organisationsvermögen des in initialer Sukzession befindlichen Systems nach Störung (hier der weitgehende Ausfall einer Pflanzenart). Geringe Resilienz drängt sich als Interpretation auf. Querverbindungen zu Phasencharakteristika (Kap. 5.2) werden in Kap. 6.1 gemeinsam diskutiert.

Leistungsbeiträge des Kandidaten

- Analyse und Diskussion in B)
- Analyse und Diskussion in C)

4.4 Senken- und Quellendynamik einer Art anhand von Samenflug im Zusammenspiel mit Ausbreitungsvektoren und Topografie

Immediate shift towards source dynamics: the pioneer species *Conyza canadensis* in an initial ecosystem

Markus K. Zaplata¹, Susanne Winter¹, Detlef Biemelt², Anton Fischer¹

¹Technische Universität München, Geobotany, Department of Ecology and Ecosystem Management, Hans Carl von Carlowitz-Platz 2, D-85354 Freising, Germany

²Brandenburg University of Technology, Chair of Hydrology and Water Resources Management, Konrad Wachsmann Allee 6, D-03046 Cottbus, Germany

Dieses Manuskript wurde **veröffentlicht** im Journal

Flora (2011) 206: 928-934.

In dieser im Wesentlichen auf Diasporenregen-Daten (siehe Kap. 4.1) basierenden Publikation zur Populationsdynamik des Kanadischen Berufskraut (*Conyza canadensis*) ist der Wechsel von einer Senken- hin zu einer Quellendynamik im Einzugsgebiet eindeutig bilanziert. Das 6 Hektar große Gebiet wurde aus Substraten errichtet, die im Quartär abgelagert wurden und damit per se frei von lebensfähigem biotischem Material, u.a. Früchten und Samen, sind. Kurz nach Etablierung der Untersuchungsfläche im Oktober 2005 wurden sehr wenige Samen gefangen (*seed rain*), was bis Mitte Juli 2006 so blieb. Ab der zweiten Julihälfte wurden sehr viele Samen gefangen, dabei aber deutlich (6,6 Mal) mehr auf der Ostseite des Hühnerwasser-Gebietes als auf der Westseite. Die Korrelation mit der Windrichtung ergab, dass je stärker westliche Windrichtungen überwogen, desto mehr *C. canadensis*-Samen im entsprechenden Zeitraum im Osten gefangen wurden. Die Interpretation ist folgende: Wind führte, bevor er das EZG erreichte, nur wenige *C. canadensis* Samen mit sich, was sich in den vergleichsweise geringeren Samenmengen in den im Westen aufgestellten Fallen zeigt. Das Hühnerwassergebiet selbst hatte 2006 bereits einen großen und gleichmäßigen (Nachweis durch Autokorrelationsanalysen) *C. canadensis*-Bestand (Abb. 8), der ab Juli aussamte, so

dass die in den östlichen Fallen nachgewiesenen Samen zum großen Teil von *C. canadensis* Pflanzen aus dem Hühnerwassergebiet selbst und nicht aus der Umgebung stammen. Insofern wurde in den östlichen Fallen der Samenanteil erfasst, der das EZG im Sinne eines Exports verließ. Die Abschätzung der Samenproduktion mit einer der Literatur entnommenen, von der Individualdichte abhängigen Relation ergab 45 Milliarden *C. canadensis* Samen im Einzugsgebiet im Jahr 2006. Ein Großteil dieser leicht flugfähigen Samen wurde in östliche Richtung transportiert. Das Hühnerwassergebiet fungierte also 2006 bereits als Ausbreitungsquelle. Nur ein Jahr zuvor, in 2005, war das Hühnerwassergebiet praktisch frei von *C. canadensis*, also eine Ausbreitungsssenke dieses Korbblütlers.



Abbildung 8: *Conyza canadensis* im Einzugsgebiet Hühnerwasser. Während der ersten Sukzessionsphase war diese Art bedeutendster biotischer Strukturbildner. Westlich an das eingezäunte Untersuchungsgebiet schließt sich der aktive Braunkohletagebau Welzow-Süd an (Foto FZLB, BTU Cottbus, 14. September 2006).

Leistungsbeiträge des Kandidaten

- Konzeption, erweiterte Auswertung, Darstellung (mittels der Meteorologie-Software WRPLOT von Lakes Environmental), Diskussion

4.5 Musterbildungen der Vegetation

Vegetation patterning

Markus K. Zaplata¹, Susanne Winter¹, Anton Fischer¹

¹Technische Universität München, Geobotany, Department of Ecology and Ecosystem Management, Hans Carl von Carlowitz-Platz 2, D-85354 Freising, Germany

Dieses Manuskript wurde **veröffentlicht** in

Ecosystem Development 3 (2011): Initial development of the artificial catchment “Chicken Creek” - Ecosystem development 2005-2010. Hrsg.: M. Elmer, W. Schaaf, D. Biemelt, W. Gerwin und R. F. Hüttl. Cottbus. Seiten 67-92.

Diese Publikation fasst die Vegetationsentwicklung im Untersuchungsgebiet Hühnerwasser in den Jahren 2005-2010 zusammen, mit Schwerpunkt auf den nicht im Vorläuferband Ecosystem Development 2 dargestellten Ergebnissen, wie der zweiten Samenregen-Messkampagne (01.08.2008-15.10.2009). Die Methodik ist detailliert in Zaplata et al. (2010) dargestellt (Kap. 4.1).

Gab es beim Samenregen anfangs eine große Abweichung zwischen West und Ost (Kapitel 4.4; Zaplata et al. 2011a) hinsichtlich signifikant größerer *Conyza canadensis* Mengen in den westlichen Fallen, so kehrte sich der Trend für diese frühe Art bis 2009 um (Fig. 5.1. in Vegetation patterning). In dieser Zeit ging die *C. canadensis*-Population im Hühnerwassergebiet sowohl quantitativ als auch qualitativ (kleinere Pflanzen) zurück. Ein Verständnis darüber hinaus ist nur im räumlichen Kontext möglich, also dem Braunkohletagebau Welzow-Süd und seiner Rekultivierungsbereiche. Der aktive Tagebau schob sich in westliche Richtung vor. Die Distanz zwischen der Tagebaukante und dem mit Samenfallen umstandenen Untersuchungsgebiet Hühnerwasser vergrößerte sich zwischen erster und zweiter Samenregen-Messkampagne; bzw. schritten auf den Zwischenflächen die Rekultivierungsmaßnahmen voran (diese Annahmen beruhen auf Beobachtungen). Daher standen der Pionierart westlich des Hühnerwassers zunehmend besiedelbare Flächen zur

Verfügung, während ihre Phase im Hühnerwassergebiet beendet war (Kapitel 4.2; Zaplata et al. 2013). In der Folge hat sich das Gros der *C. canadensis*-Samenproduktion westwärts verlagert, was sich nun im Samenregen in den westlichen Fallen widerspiegelt. Schlusspunkt dieser Überlegungen, denen eine echte Datenbasis von Gebieten außerhalb des Hühnerwassers fehlt, ist auf Landschaftsebene folgende: Initiale Arten folgen dem Rekultivierungsgeschehen derart, dass mit dem Großtagebau wandernde Bänder auftreten können. Ungeachtet der Plausibilität wurden solche großräumigen Vegetationsdynamiken im Zusammenhang mit Tagebauaktivitäten bisher nicht beschrieben.

Im Einzugsgebiet spiegelten sich einstellende Vegetationsmuster oft den nordöstlichen sandigeren und den südwestlichen leicht lehmigeren Teil des Hühnerwassers wider. Zuletzt lief die Entwicklung zugunsten fleckenartiger Vorkommen (*patchiness*), wobei die Vorhersagbarkeit mittels abiotischer Umweltfaktoren zunimmt. Im Fall von *Brachypodium sylvaticum* beispielsweise durch engere Koppelung an hohe Bodenwassergehalte.

Leistungsbeiträge des Kandidaten

- Durchführung des Vegetationsmonitoring in den Jahren 2008-2010 einschließlich der Samenregen-Messkampagne vom 01.08.2008 bis 15.10.2009
- Auswertung, Darstellung, Diskussion

5 Diskussion und Einordnung

5.1 Zusammenführende Diskussion der Einzelpublikationen

Phasenbildung

Sukzessionsphasen können reproduzierbar abgegrenzt werden. Dies gelingt mittels räumlich-statistischer Analyse der Vegetationsbedeckung und dem Ausmaß räumlicher Autokorrelation. Dabei wird Flächenbezug hergestellt und Systembedeutung in den Blick genommen. Letzteres geschieht im Sinne einer Integration von Pionierartcharakteristika (insbesondere hohe Diasporenzahl) und räumlichen Gegebenheiten: eine gleichmäßige Vegetationsbedeckung kann ein Hinweis auf vergleichbare Kolonisationsbedingungen im gesamten Untersuchungssystem sein (ein homogenes *abiotic template* ist Basisvoraussetzung für diverse Analysemethoden) und lässt darauf schließen, dass die Ausbreitung einer betrachteten Art keiner nennenswerten Beschränkung unterlag (bedeutsame *dispersal limitation lag* im EZG Hühnerwasser demzufolge nicht vor).

Eine Art mit Pioniereigenschaften sollte bei wenigen ‘besetzten Plätzen’ ein bezüglich der Umwelteigenschaften homogenes Gebiet recht einheitlich besiedeln können. Pioniercharakteristika, die bei dieser bis auf Gleason (1926) zurückreichenden Überlegung im Vordergrund stehen, sind ‘Ausbreitungsstärke’ und ‘Konkurrenzschwäche’. Aufgrund von Konkurrenzschwäche sollten Pioniere anwesende Arten nicht verdrängen können, bei Nichtanwesenheit von Konkurrenten (keine oder wenige besetzte Plätze) aufgrund ihrer Ausbreitungsstärke das Gebiet jedoch rasch und gleichmäßig kolonisieren (*competition-colonization trade-off model*, Pacala & Rees 1998). Nach Schaffung des EZGs Hühnerwasser stellte das 6 ha große Untersuchungsgebiet eine Vielzahl potentiell besiedelbare Plätze bereit. Die Pionierarten *Conyza canadensis* und *Trifolium arvense* bildeten nacheinander zusammenhängende Bereiche hochgradig autokorrelierter, also faktisch homogener Bedeckungen (ähnlich des *continuous, homogeneous carpet* während des *pioneer expansion stage*, Cutler et al. 2008). Diese Raumbereiche ergeben im Zeitverlauf Toleranz- bzw. Optimumskurven, welche zwei distinkte Sukzessionsphasen ausweisen (Zaplata et al. 2013). Insofern wurden aus dem zeitlichen Verlauf räumlicher Autokorrelation Sukzessionsphasen abgeleitet (Abb. 7 & Abb. 9). Letztere stehen für verschiedene, biotisch definierte Entwicklungszustände.

Ebenfalls einen Entwicklungszustand definiert die Richtung des „Massenflusses“, also ob Senken- oder Quelldynamik vorliegt. Räumlich differenzierte Auswertung des Samentransportes und ein starker Zusammenhang mit den vorherrschenden Winden erbrachte hinsichtlich der die erste Sukzessionsphase dominierenden Art *C. canadensis* den Wechsel hin zur Quelldynamik bereits nach einem Jahr Existenz des EZGs Hühnerwasser (Zaplata et al. 2011a). Insofern schlägt sich die erste Sukzessionsphase effektiv in der Bilanz ein- und ausgetragener Samen auf Ebene des Ökosystems nieder und wirkt auf umliegende Systeme per Diasporendruck. Das räumliche Muster initialen Diasporendrucks wird abiotisch determiniert. Zudem wäre bei in der Summe richtungsausgeglichenen Winden kein Dynamikwechsel zu erwarten. Diese Studie steht im Zusammenhang mit einer zentralen Fragestellung des Verbundprojektes, indem sie eine Bedeutung (abiotischer) Ausbreitungsvektoren aufzeigt die über den bekannten Einfluss für die Besiedlung hinaus geht und Quellen- und Senkendynamik steuern kann.

Die folgende Sukzessionsphase wurde von *T. arvense* beherrscht, einer Art mit stickstofffixierenden Symbionten, die ihre Umwelt deutlich beeinflussen sollte (Bradshaw 2004). Inwieweit es Limitierungen und räumliche Unterschiede bei der Stickstofffixierung (Uliassi & Reuss 2002) gab, wurde im Projekt nicht untersucht.

Frühe Sukzessionsphasen sind also Entwicklungszustände eines Landschaftsausschnitts, die durch homogen vorkommende Pflanzenarten charakterisiert werden. Von ökologischer Relevanz sind Auswirkungen auf den (Stoff)Haushalt des Systems und womöglich darüber hinaus.

Sukzessionsserie EZG Hühnerwasser

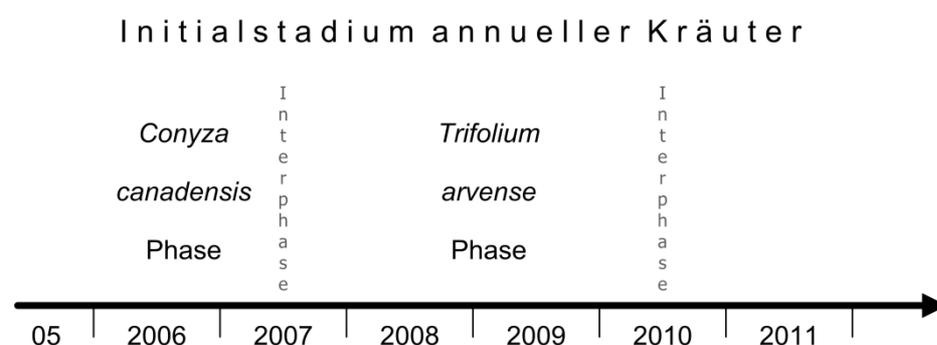


Abbildung 9: Die Sukzessionsserie im Einzugsgebiet (EZG) Hühnerwasser. Bislang trat ein Stadium mit zwei Sukzessionsphasen darin auf. Für das folgende Stadium ist die Dominanz perennierender Arten zu erwarten.

Phasenabfolge

Die Abfolge der Phasen (Abb. 9) entspricht der ökologischen Theorie (Chapin 1993), der zufolge leichte, windverbreitete Samen trotz ihrer Austrocknungsgefährdung mit größerer Wahrscheinlichkeit potentielle Etablierungsplätze erreichen als schwerere (Samengewichte entnommen <http://www.saale-saaten.de/FKraeuter.html>, *C. canadensis*: 0,034 mg, *T. arvense*: 0,4 mg - wird aber in Einheit mit seinem schwereren Kelch ausgebreitet). Hohes Samengewicht begründet Konkurrenzstärke und ist kein Pioniercharakteristikum.

Phasenauflösung

Mit Bezug auf die Gegebenheiten des Standorts werden Sukzessionsphasen als homogenes Raumfassen von Pionierarten begriffen. Gegenüber den bisherigen, nicht-analytischen Herangehensweisen (visuelle Dominanz und Vegetationsbedeckungsmaxima) ist dies ein offenkundiger Schritt zu allgemeinerer Nachvollziehbarkeit. Das Ende der Phasen ist jedoch noch unverstanden. Die in rascher Folge wechselnde Flächenrelevanz der Arten unterstützt die von Connell & Slatyer (1977) eingeführten Sukzessionsmodelle Facilitation und Tolerance, während Inhibition abgelehnt werden muss. Demnach bedingen die Organismen Veränderungen, welche sich auf die physikalische Umwelt auswirken und damit gewissen Arten die Existenzgrundlage entziehen und anderen eine neue bieten; Sukzession wird also von den Organismen zum Teil selbst verursacht. Der *C. canadensis* Bestand in Abb. 8 könnte (zusammen mit der übrigen Vegetation) die Wahrscheinlichkeit erhöht haben, dass *T. arvense* Früchte auf der Untersuchungsfläche liegen blieben und nicht, bevor sie sich mit Keimwurzeln verankerten, vom Wind verblasen wurden. Der Rückgang von *C. canadensis* könnte hauptsächlich in Autoallelopathie (Djurdjević et al. 2011) begründet sein. Autotoxizität mit Auswirkung auf Populationsdynamik tritt auch bei Jakobs-Greiskraut (*Jacobaea vulgaris*) auf (van de Voorde et al. 2012). Hinsichtlich des Rückganges von *T. arvense* gibt es ein Indiz, dass Wurzeln konsumierende Nematoden eine Rolle spielen könnten. Allerdings bedarf es noch eingehender Untersuchung. Jüngst verdichten sich Hinweise auf ein während früher Stadien negatives Feedback zwischen Pflanze und Boden (Bever et al. 1997), was möglicherweise erklärt, warum frühe Pflanzenarten nur kurzzeitig Dominanzen ausbilden (van der Putten et al. 1993; Kardol et al. 2006). Für die gleicherweise früh dominante Stickstoff fixierende Zwergstrauchart *Medicago marina* wurde bei der Primärsukzession einer Sanddüngengesellschaft eine artspezifische Pflanze-Boden-Rückkopplung nachgewiesen

(Bonanomi et al. 2008). Es wirkte negativ auf die Keimung und das Auflaufen dieser Art, hingegen positiv auf eine koexistierende Grasart. Raab et al. (2012) schließen, dass zahlreiche Interaktionen und Rückkopplungsmechanismen zwischen biotischen und abiotischen Teilen der Biosphäre existieren, die zu den Schlüsselprozessen in initialen Ökosystemen gehören.

Rückgänge sind Teil der Vegetationsdynamik und des Phasengeschehens. Die räumliche Sichtweise kündigt zunächst nur von einer Abnahme der gleichmäßigen Flächenbedeutung der dominanten Art. Dies kann auf dreierlei Weise geschehen: Eine Art

- (i) stirbt in Teilbereichen aus
- (ii) bleibt flächig vertreten, nimmt aber in Teilbereichen ab
- (iii) bleibt flächig vertreten, nimmt in einigen Teilbereichen ab, in anderen sogar noch zu.

In allen drei Fällen entsteht Heterogenität. Da Arten mit ihrem Standort in Wechselwirkung stehen, ist durch ungleichen pflanzlichen Bewuchs eine divergente Entwicklung hinsichtlich standörtlicher Parameter eingeleitet (hin zu *patchiness*). Ist die Differenzierung signifikant, dürfte es nicht mehr möglich sein, ein und dieselbe Sukzessionsphase im gesamten Untersuchungsgebiet vorzufinden. Im EZG Hühnerwasser hielt sich *C. canadensis* im sandigeren Ostteil länger (siehe S. 72 in Zaplata et al. 2011b). Die spätere *T. arvense*-Phase zeigt, dass Arten die eingeschlagene divergente Entwicklung überkommen und wiederum eine raumgreifende Homogenisierung bewirken können. Im Fall der auf die erste Sukzessionsphase folgenden räumlich uneinheitlichen Entwicklung von *C. canadensis* - des Typs (iii) - waren also die Auswirkungen auf den Standort vernachlässigbar, zumindest hinsichtlich der die zweite Sukzessionsphase ausmachenden Art. Das EZG Hühnerwasser war in seinen Eigenschaften weiterhin homogen genug, um eine gleichmäßige Flächenbedeutung von *T. arvense* zuzulassen. Abzuwarten oder anhand anderer Datensätze zu testen bleibt, wie beständig im Verlauf von Sukzessionsserien diese Methode Phasen identifiziert. Die auf die *T. arvense* Phase folgende verstärkte Patchbildung (Zaplata et al. 2011b; Schaaf et al. *online first*) scheint ein künftiges Auffinden zumindest von Einzelart-Phasen zu erschweren. Patchiness bei stickstoffeinbringenden Arten wie *T. arvense* lässt unterschiedliche Substratverbesserungsraten – ein entscheidender Faktor bei Primärsukzessionen (del Moral & Wood 1993) – erwarten und dürfte sich in der Folge gravierender als die Patchiness von *C. canadensis* auswirken. Das Beibehalten eines hoch aufgelösten Monitoring sowohl der Vegetation als auch des Bodens verspricht zu eindeutigen Befunden und damit zu Fortschritt

gegenüber früheren Studien gelangen zu können, beispielsweise Berendse (1998): „*Different mineralization rates could have been caused by the different dominant plant species, but it is also plausible that initial differences in nutrient supply favoured different species and brought them to dominance.*“

Erwartung an die Zeitreihe und die Publikationen

Das Auffinden der Diskontinuität geschah anhand desselben Datensatzes, dessen Analyse mit anderen Schwerpunkten auf recht kontinuierlich ansteigende Strukturiertheit des Ökosystems EZG Hühnerwasser wies (Zaplata et al. 2013). Es deutet darauf hin, dass die divergenten Sichtweisen zu Sukzessionsabläufen (kontinuierlich versus diskontinuierlich) zum erheblichen Teil auf Fokussierung unterschiedlicher Aspekte zurückgehen könnten. Und abermals, trotz des steten Gewinns an mathematisch-statistischer Strukturiertheit, offenbarte das System geringe Resilienz (Schaaf et al., *online first*), was auf einen frühen Entwicklungsstand und einen bislang noch vergleichsweise geringen Organisationsgrad des Systems weist. Möglicherweise gehen Sukzessionsphasen - also Zeiträume gleichmäßig dominierender Arten - und geringe Resilienz Hand in Hand. Diese These weist auf zunehmende Berührungspunkte zwischen Sukzessions- und Biodiversitätsforschung, die im Untersuchungssystem EZG Hühnerwasser idealerweise zu verbinden sind.

Die Vereinbarkeit unterschiedlicher, sogar scheinbar gegensätzlicher Aspekte bescheinigt dem Datensatz der begonnenen Zeitserie gewisse „Belastbarkeit“ und „Tiefe“. Der Sukzessionsliteratur wird nicht nur eine weitere, begrenzt generalisierbare Zeitreihenstudie hinzugefügt. Stattdessen besteht der Anspruch, substantielle Elemente für ein (nach wie vor fehlendes) allgemeines Sukzessionsmodell (Legendre et al. 1985) zu erarbeiten. Damit dieses greifbar näher rückt, bräuchte es freilich ähnlich angelegte Vergleichsstudien. Nicht zuletzt befähigte eine übergeordnet-integrierende Theorie eine Einordnung teils widersprüchlicher Sukzessionsstudien. Ein erster Schritt, die Präzisierung zuvor vager Termini, ist hier getan.

5.2 Entwicklungsgeschwindigkeit und Ausblick

Oftmals geht Primärsukzession sehr langsam von statten („*unfolding over decades or centuries*“, Cutler 2010). In Konsequenz müssen „*in der Dauerflächenmethode [...] die Ergebnisse buchstäblich erdauert werden, was Geduld und Beharrlichkeit voraussetzt*“ (Stüssi 1970, S. 8). Für die etwa 32 km südlich der Küste Islands gelegene Vulkaninsel Surtsey findet sich

eine Besiedlungsgeschwindigkeit von durchschnittlich einer Gefäßpflanzenart pro Jahr angegeben (Friðriksson 1987). Im Vergleich liegt das 22-fach kleinere EZG Hühnerwasser bei Weitem vorn: Die Bilanz aus Zugewinn und Verschwinden belief sich auf durchschnittlich 22 Arten pro Jahr. Nach nur fünf Jahren der Entwicklung wurde eine beachtliche Komplexität der Nahrungsnetze im Boden festgestellt (Hohberg et al. 2011). Bei der botanischen Entwicklung gewann das System Hühnerwasser stets an Regelmäßigkeit (Zaplata et al. 2013). Indes ist ein solcher Vergleich kaum angebracht. Von der Insel unterscheidet sich das EZG Hühnerwasser entscheidend, vor allem in den abiotischen Rahmenbedingungen. Ferner stellt das EZG Hühnerwasser gewissermaßen inselartiges Binnenneuland dar, umgeben von möglichen Austragflächen, was einen großen Immigrationsdruck (im Sinne von Dunger 1998) zur Folge hat. Zudem sind die Distanzen zu möglichen pflanzlichen Quellpopulationen vergleichsweise gering. Fernausbreitungsereignissen dürfte deshalb vergleichsweise weniger Bedeutung zukommen und die Besiedlung rascher erfolgen (bei entfernten Inseln kann die Evolution eine größere Rolle spielen als die Zuwanderung).

Ohne die Beschränkungen gewachsener und isolierter oder sich in kalten Klimaregionen befindlicher Gebiete ist es möglich, das EZG Hühnerwasser auch im Hinblick auf die Entwicklungsgeschwindigkeit als Landschaftslabor (Gerwin et al. 2009) zu bezeichnen. An solch einem Ort in Dimension eines Landschaftsausschnittes lässt sich unter Umständen bestimmte botanische Grundlagenforschung zeiteffizient betreiben.

Verunreinigung mit Diasporen, Vergleich von Primärsukzessionsorten und Fazit

Das Gros der Arten erschien in den ersten Jahren der Zeitserie (Zaplata et al. 2010). Trotz der Errichtung des EZGs Hühnerwasser aus Substraten, die möglichst frei von lebensfähigem biotischem Material sind, war eine Samenbank enthalten. Deren Analyse (Zaplata et al. 2010) brachte des begrenzten Volumens untersuchten Substrats wegen wahrscheinlich nur einen Teil der tatsächlich enthaltenen Arten zu Tage. Die passive Einschleppung („*mit Material*“; Dunger 1998) war als Immigrationsweg unbeabsichtigt. Offensichtlich schließt der Einsatz von Tagebau-Großgeräten ein hinsichtlich Diasporenfreiheit des aufgeschütteten Substrates hundertprozentig ‘sauberes’ Arbeiten aus (Zaplata et al. 2011a).

Ungeachtet eines möglichen Erstankömmlings-Effektes (Paine 1980), nach dem die zu Beginn vorhandenen Arten einen wesentlichen Einfluss auf den Sukzessionsverlauf haben, spielte die Kontamination eher für die Vegetation der ersten zwei Jahre eine Rolle. Diese

Interpretation beruht darauf, dass jene Subplots, die gemeinsam auftretende Arten (*clumped* und *togetherness co-occurrences*) besaßen, ähnlicher bezüglich ihres Sandanteils und des anorganischen Kohlenstoffgehaltes waren, als es die entsprechende Nullhypothese erwarten ließe und sich dies später umkehrte (Ulrich et al. *eingereicht*). So könnten die nachgewiesenen anfänglichen *co-occurrences* auch auf Co-Kontamination beruhen.

Ist es angesichts einer geringen, aber eben doch nachweisbaren Kontamination mit pflanzlichen Diasporen gerechtfertigt, von Primärsukzession zu sprechen? Felinks (2000) stellte aus der Literatur sechs Kriterien für eine Primärsukzession zusammen (S. 15, Reihenfolge verändert):

1. Spuren der ehemaligen Vegetation sind nicht mehr vorhanden
2. Nährstoffarme Substrate dominieren
3. Instabile Substratverhältnisse überwiegen
4. Potentielle Besiedler dieser Flächen müssen weite Entfernungen zurücklegen
5. Organische Substanz fehlt vollständig
6. Diasporen fehlen vollständig.

Die ersten drei sind erfüllt. Das vierte Kriterium scheint vor dem Hintergrund der vorliegenden Arbeit ungerechtfertigterweise allein auf Primärsukzessionen auf entfernten Inseln bezogen. Verbleibende Forderungen sind, dass organische Substanz und Diasporen fehlen sollten. Beides trifft für das EZG Hühnerwasser nicht zu und wird im Folgenden diskutiert.

Organische Substanz fehlte nicht vollständig: Gerwin et al. (2009) wiesen rund 2 mg/g Substrat nach. Dies ist aber sehr wenig. Das mittlere Radiokarbonalter lag zwischen 3000 und 16000 Jahren; dies weist darauf, dass dieser Kohlenstoff überwiegend fossile organische Substanz ist. Aufgrund der geringen Quantität ist nicht mit einer bedeutenden Nährstofffreisetzung durch Mineralisierung zu rechnen (Dr. F. Hagedorn, pers. Kommunikation). Organischer Kohlenstoff ist gewiss auch am austrocknenden Aralsee anzutreffen, als Relikt einer Besiedlung mit aquatischen Organismen. Dennoch wird die terrestrische Entwicklung dort als Primärsukzession angesehen (Dimeyeva 2007; Wucherer et al. 2012).

Obige Ausführungen zeigen, dass im EZG Hühnerwasser das Kriterium abiotischen Substrates (Dunger 1998) hinsichtlich der Ressourcenlimitierung erfüllt ist. Hinsichtlich der Diasporenfreiheit existiert gewisse Parallelität zu gewachsenen und bewachsenen Gebieten, die durch

ein katastrophenartiges Ereignis diasporenfrei wurden. Ein Literaturbeispiel ist der massive Vulkanausbruch auf Krakatau im Jahr 1883. Es existiert keine absolute Gewissheit darüber, dass ein völlig diasporenfreier Anfangszustand erreicht war. Folgendes Zitat impliziert, dass die Sterilisierung nur „im Wesentlichen“ vollständig gewesen sein könnte: „*assumed to be essentially complete. Certainly no significant vestige of the former soil and vegetation cover remained on the greatly re-shaped and ash-covered islands. The principal seral sequences can therefore be viewed as primary successions.*“ (Whittaker et al. 1989, S. 60).

Hinweis auf eine Verunreinigung mit pflanzlichen Propagationsorganen oder das geringfügige Vorhandensein organischer Substanz ist also auch bei anderen, sehr prominenten Primärsukzessionen gegeben. Wie diese kann das EZG Hühnerwasser faktisch als annehmbarer Primärsukzessionsort angesehen werden. Offenbar existiert ein *trade-off*, dem bestmöglichen Fall (Booth & Larson 1999; del Moral & Larcher 2005) fehlenden biotischen Erbes (*no biological legacy*) möglichst nahezukommen und der Durchführbarkeit (zumindest aber Praktikabilität) von Studien. Absolute Sterilität am Startpunkt und die Kenntnis sonstiger Rahmenbedingungen dürften den nahezu unerreichten Idealfall darstellen.

Hinsichtlich der Primärsukzessions-Sichtweise mag der nicht völlig diasporenfreie Start der Vegetationsentwicklung eine Unvollkommenheit darstellen. Diese wird jedoch durch die exakte Kenntnis der Besiedlungsgeschichte auf einem jeden der permanenten Plots kompensiert, was für konkrete wissenschaftliche Fragestellungen von weit größerer Bedeutung ist.

Das Anlagedesign erlaubt es auch künftig räumliche Statistiken anzuwenden, die anders als nicht-räumliche Techniken räumliche Variation nicht wegmitteln. Dies ist entscheidend, denn der präzise Einfluss räumlicher Heterogenität auf langfristige Primärsukzession ist weitestgehend unbekannt (Cutler 2010).

Aktuell geht im EZG Hühnerwasser die Sukzessionsthematik fließend in Biozönose- oder Biodiversitätsaspekte über. Beispielsweise ließen sich hinsichtlich ihrer abiotischen Parameter und Gesamtdeckungen nahezu identische Plots gezielt auswählen und untersuchen ob jene, die eine diversere Artenzusammensetzung besitzen, stabiler oder resilienter sind. Der Ausblick auf auch künftige neue und wertvolle Ergebnisse sollte motivieren, die Zeitreihen unbedingt fortzusetzen.

6 Zusammenfassung

Diese Doktorarbeit erbringt eine über die bisherige Fassung von Sukzessionsphasen hinausgehende, grundsätzlich übertragbare Methode zur Ableitung definierter Entwicklungszustände während initialer terrestrischer Ökosystemgenese. Es wird quantitativ nachgewiesen, wie sich bei der initial dominanten Pflanzenart *Conyza canadensis* der Wechsel von Senken- zur Quellendynamik unter abiotischer Steuerung vollzieht. Im Zuge der Entwicklung traten rasch biotische Faktoren hinzu und der strukturelle Organisationsgrad der Pflanzengemeinschaft steigt kontinuierlich (z.B. *co-occurrence scores*). Dessen ungeachtet zeigt das System auf Ebene der Deckungen im Untersuchungszeitraum zum einen geringe Resilienz, zum anderen auf einer weiteren Analyseebene (vornehmlich räumlich autokorrelierte Deckungen) die Sukzessionsphasen, die ökologische Relevanz besitzen und deren Nachweis das theoretische und begriffliche Fundament der Sukzessionsforschung verbessert.

Referenzen

- Baasch A, Tischew S, Bruelheide H (2009) Insights into succession processes using temporally repeated habitat models: results from a long-term study in a post-mining landscape. *Journal of Vegetation Science* 20: 629-638.
- Berendse F (1998) Effects of dominant plant species on soils during succession in nutrient-poor ecosystems. *Biogeochemistry* 42: 73-88.
- Bever JD, Westover KM, Antonovics J (1997) Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology* 85: 561-573.
- Bonanomi G, Rietkerk M, Dekker SC, Mazzoleni S (2008) Islands of fertility induce co-occurring negative and positive plant-soil feedbacks promoting coexistence. *Plant Ecology* 197: 207–218.
- Booth BD, Larson DW (1999) Impact of language, history, and choice of system on the study of assembly rules. *In: Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats.* Hrsg. E Weiher & P Keddy. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK. Seiten 206-229.
- Bradshaw AD (2004) The role of nutrients and the importance of function. *In: Assembly rules and restoration ecology.* Hrsg. VM Temperton, RJ Hobbs, T Nuttle & S Halle. Island Press, Covelo, WA, US. Seiten 325-340.
- Chapin FS (1993) Physiological controls over plant establishment in primary succession. *In: Primary succession on land.* Hrsg. J Miles & DWH Walton. Blackwell, Oxford, UK. Seiten 161-178.
- Chapin FS, Walker LR, Fastie CL, Sharman LC (1994) Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs* 64: 149-175.
- Clements FE (1916) *Plant succession: an analysis of the development of vegetation.* Carnegie Institution of Washington, Washington. 512 S.
- Connell JH, Slatyer RO (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Crews TE, Kitayama K, Fownes JH, Riley RH, Herbert DA, Mueller-Dombois D, Vitousek PM (1996) Changes in soil phosphorus fractions and ecosystem dynamics across a long chronosequence in Hawaii. *Ecology* 76: 1407-1424.
- Cutler N (2010) Long-term primary succession: a comparison of non-spatial and spatially explicit inferential techniques. *Plant Ecology* 208:123-136.
- Cutler N, Belyea LR, Dugmore AJ (2008) The spatiotemporal dynamics of a primary succession. *Journal of Ecology* 96:231-246.
- Dakskobler I (2007) A new pioneer community with the dominant *Aurinia petaea* on the rockfall screes in the southern Julian Alps (western Slovenia). *Wulfenia* 14: 105-131.
- del Moral R, Ellis EE (2005) Gradients in heterogeneity and structure on lahars, Mount St. Helens, Washington, USA. *Plant Ecology* 175: 273-286.
- del Moral R, Larcher IL (2005) Vegetation patterns 25 years after the eruption of Mount St. Helens, Washington. *American Journal of Botany* 92: 1948-1956.
- del Moral R, Wood DM (1993) Early primary succession on the volcano Mount St. Helens. *Journal of Vegetation Science* 4: 223-234.
- Dierschke H (1994) *Pflanzensoziologie - Grundlagen und Methoden.* Ulmer, Stuttgart. 683 S.

- Dimeyeva L (2007) Primary successions on the new Aral Seashore. Basic and Applied Dryland Research 1: 1-16.
- Djurdjević L, Mitrović M, Gajić G, Jarić S, Kostić O, Oberan L, Pavlović P (2011) An allelopathic investigation of the domination of the introduced invasive *Conyza canadensis* L. Flora 206: 921-927.
- Dunger W (1998) Immigration, Ansiedlung und Primärsukzession der Bodenfauna auf jungen Kippenböden. In: Braunkohlentagebau und Rekultivierung - Landschaftsökologie - Folgenutzung - Naturschutz. Hrsg. W Pflug. Springer, Berlin. Seiten 635–644.
- Felinks B (2000) Primärsukzession von Phytozönosen in der Niederlausitzer Bergbaufolgelandschaft. Dissertation, BTU Cottbus, 196 S.
- Fischer A (1999) Sukzessionsforschung: Stand und Entwicklung. Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft 11: 157-177.
- Frey W, Lösch R (2004) Lehrbuch der Geobotanik – Pflanze und Vegetation in Raum und Zeit. Elsevier, München. 528 S.
- Friðriksson S (1987) Plant Colonization of a Volcanic Island, Surtsey, Iceland. Arctic and Alpine Research 19: 425-431.
- Gerwin W, Schaaf W, Biemelt D, Elmer M, Maurer T, Schneider A (2010) The artificial catchment 'Hühnerwasser' (Chicken Creek): Construction and initial properties. Ecosystem Development, 1. 56 S.
- Gerwin W, Schaaf W, Biemelt D, Fischer A, Winter S, Hüttl RF (2009) The artificial catchment "Chicken Creek" (Lusatia, Germany)—A landscape laboratory for interdisciplinary studies of initial ecosystem development. Ecological Engineering 35: 1786-1796.
- Gleason HA (1926): The individualistic concept of the plant association. Bulletin of the Torrey Botanical Club 53: 7-26.
- Gleason SK, Tilman D (1990) Allocation and the transient dynamics of succession on poor soils. Ecology 71: 1144-1155.
- Griggs RF (1933) The Colonization of the Katmai Ash, a New and Inorganic "Soil". American Journal of Botany 20: 92-113.
- Hohberg K, Elmer M, Russell DJ, Christian A, Schulz H-J, Lehmitz R, Wanner, M (2011) First five years of soil food-web development in 'Chicken Creek' catchment. In: Ecosystem Development, 3: Initial development of the artificial catchment 'Chicken Creek' - ecosystem development 2005-2010. Hrsg. M Elmer, W Schaaf, D Biemelt, W Gerwin & RF Hüttl. Cottbus. Seiten 93-114.
- Kardol P, Bezemer TM, van der Putten WH (2006) Temporal variation in plant–soil feedback controls succession. Ecology Letters 9:1080-1088.
- Legendre P, Dallot S, Legendre L (1985) Succession of species within a community: chronological clustering, with applications to marine and freshwater zooplankton. American Naturalist 125:257-288.
- Londo G (1975) Dezimalskala für die vegetationskundliche Aufnahme von Dauerquadraten. In: Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde Rinteln 1973. Hrsg. W Schmidt. Cramer, Vaduz. Seiten 613-617.
- Miles J (1985) The pedogenic effects of different species and vegetation types and the implications of succession. Journal of Soil Science 36: 571-584.

- Pacala SW, Rees M (1998) Models suggesting field experiments to test two hypotheses explaining successional diversity. *American Naturalist* 152:729–737.
- Paine RT (1980) Food-webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology* 49: 667-685.
- Raab T, Krümmelbein J, Schneider A, Gerwin W, Maurer T, Naeth MA (2012) Initial ecosystem processes as key factors of landscape development – A review. *Physical Geography* 33: 305–343.
- Schaaf W, Elmer M, Fischer A, Gerwin W, Nenov R, Pretzsch H, Seifert S, Winter S, Zaplata MK: Monitoring the formation of structures and patterns during initial development of an artificial catchment. *Environmental Monitoring and Assessment*, doi: 10.1007/s10661-012-2998-x
- Stüssi B (1970) Vegetationsdynamik in Dauerbeobachtung. Naturbedingte Entwicklung subalpiner Weiderasen auf Alp La Schera im Schweizer Nationalpark während der Reservatsperiode 1939-1965. – Ergebnisse wiss. Untersuch. im Schweizer Nationalpark XIII. Lüdin AG, Liestal. Seiten 3-385.
- Uliassi DD, Reuss RW (2002) Limitations to symbiotic nitrogen fixation in primary succession on the Tanana River floodplain. *Ecology* 83: 88-103.
- Ulrich W, Piwczyński M, Zaplata MK, Winter S, Fischer A, Schaaf W: Small-scale spatial variability in phylogenetic signals during early plant succession depends on soil properties, *eingereicht* (*Oecologia*)
- van der Putten WH, van Dijk C, Peters BAM (1993) Plant-specific soil-borne diseases contribute to succession in foredune vegetation. *Nature* 362:53-56.
- van de Voorde TFJ, Ruijten M, van der Putten WH, Bezemer TM (2012) Can the negative plant–soil feedback of *Jacobaea vulgaris* be explained by autotoxicity? *Basic and Applied Ecology*. 13: 533–541.
- Walker LR, del Moral R (2003) Primary succession and ecosystem rehabilitation. Cambridge Univ. Press Cambridge UK.
- Whittaker RJ, Bush MB, Richards K (1989) Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau Islands, Indonesia. *Ecological Monographs* 59: 59-123.
- Wucherer W, Breckle S-W, Buras, A (2012) Primary succession in the Aralkum. *In: Aralkum - a man-made desert: The desiccated floor of the Aral Sea (Central Asia)*. Hrsg. S-W Breckle, W Wucherer, LA Dimeyeva & NP Ogar. *Ecological Studies* 218, Springer, Berlin Heidelberg. Seiten 161-198.
- Zaplata MK, Fischer A, Winter S (2010) Vegetation dynamics. *In: Ecosystem Development, 2: Initial development of the artificial catchment 'Chicken Creek'- monitoring program and survey 2005-2008*. Hrsg. W Schaaf, D Biemelt & RF Hüttl. Cottbus. Seiten 71-96.
- Zaplata MK, Winter S, Biemelt D, Fischer A (2011a) Immediate shift towards source dynamics: the pioneer species *Conyza canadensis* in an initial ecosystem. *Flora* 206: 928-934.
- Zaplata MK, Winter S, Fischer A, (2011b) Vegetation patterning. *In: Ecosystem Development, 3: Initial development of the artificial catchment 'Chicken Creek'- ecosystem development 2005-2010*. Hrsg. M Elmer, W Schaaf, D Biemelt, W Gerwin & RF Hüttl. Cottbus. Seiten 67-92.
- Zaplata MK, Winter S, Fischer A, Kollmann J, Ulrich W (2013) Species-driven phases and increasing structure in early-successional plant communities. *The American Naturalist* 181: E17–E27.



Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich bei allen, die zum Gelingen meiner Doktorarbeit beitrugen, herzlich bedanken. An erster Stelle gilt mein Dank Prof. Dr. Anton Fischer für das Bereitstellen der Thematik und Arbeitsmöglichkeit bei großer Freiheit und gleichzeitig stets vorhandener Gesprächsbereitschaft. Während der schönen, aber manchmal endlos werdenden Datenaufnahme „im Feld“ unterstützten mich dankenswerter Weise: Karoline Terleth, Gina Maricela Schwendemann, Robert Liefke, Wolfgang Petrik und Prof. Dr. Anton Fischer; außerdem Martin Mathaj und Annamaria Zaplata aus freien Stücken in Wochenendeinsätzen. Prof. Dr. Anton Fischer und Dr. Susanne Winter halfen mir bei der Strukturierung meiner Manuskripte und motivierten in zahlreichen Diskussionen ein Voranschreiten. Von beiden habe ich während der Zeit meiner Doktorarbeit viel gelernt. Dr. Hagen S. Fischer hatte immer ein offenes Ohr für meine statistischen Anliegen. Den Brandenburger Flora-Experten Jörg Müller und Michael Ristow verdanke ich Rat bei der Bestimmung kritischer Sippen. Besonderer Dank gilt Prof. Dr. Johannes Kollmann und PD Dr. Wolfgang Schaaf als Kogutachter dieser Arbeit und Prof. Dr. Axel Göttlein als Prüfungskommissionsvorsitzenden meiner Verteidigung. Den PhD-Kollegen Matthias Jantsch, Yagya P. Adhikari und Alexey Zharov danke ich für Einblicke in andere botanische Themen und Diskussionen wie auch auflockernde Gespräche jenseits der Arbeitsthemen. Dank auch an alle, die das Forschungsvorhaben anschoben und fürsorglich begleiteten, insbesondere den Cottbusser Projektkollegen Dr. Werner Gerwin, Rossen Nenov und Michael Elmer. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft und dem Brandenburger Ministerium für Wissenschaft, Forschung und Kultur danke für die finanzielle Förderung. Spezieller Dank gilt auch meinen Eltern und meinem Bruder Norbert, die mich während meiner Studien stets unterstützten und das Interesse an der Natur teilen.



Erklärung

Ich erkläre an Eides statt, dass ich die der Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt der Technischen Universität München zur Promotionsprüfung vorgelegte Arbeit mit dem Titel

„Prozesse der raum-zeitlichen Musterbildung initialer Vegetationsdynamik am Beispiel eines künstlich angelegten Einzugsgebiets“

am Fachgebiet Geobotanik unter der Anleitung und Betreuung durch Prof. Dr. Anton Fischer ohne sonstige Hilfe erstellt und bei der Abfassung nur die gemäß § 6 Abs. 5 angegebenen Hilfsmittel benutzt habe.

Ich habe die Dissertation in keinem anderen Prüfungsverfahren als Prüfungsleistung vorgelegt.

Ich habe den angestrebten Doktorgrad noch nicht erworben und bin nicht in einem früheren Promotionsverfahren für den angestrebten Doktorgrad endgültig gescheitert.

Die Promotionsordnung ist mir bekannt.

Müllrose, den _____

Markus Klemens Zaplata

Anhang – Übersicht Einzelpublikationen

Zaplata MK, Winter S, Fischer A, Kollmann J, Ulrich W: Species-driven phases and increasing structure in early-successional plant communities. *The American Naturalist* 181: E17–E27

Zaplata MK, Winter S, Biemelt D, Fischer A (2011a): Immediate shift towards source dynamics: the pioneer species *Conyza canadensis* in an initial ecosystem. *Flora* 206: 928-934

Schaaf W, Elmer M, Fischer A, Gerwin W, Nenov R, Pretzsch H, Seifert S, Winter S, **Zaplata MK**: Monitoring the formation of structures and patterns during initial development of an artificial catchment. *Environmental Monitoring and Assessment*, *online first*, doi: 10.1007/s10661-012-2998-x

Zaplata MK, Fischer A, Winter S (2011b): Vegetation patterning. Pages 67-92 in M Elmer, W Schaaf, D Biemelt, W Gerwin & RF Hüttl (Hrsg.) *Ecosystem Development 3: Initial development of the artificial catchment 'Chicken Creek' - Ecosystem development 2005-2010*. Cottbus

Zaplata, MK, Fischer A, Winter S (2010): Vegetation development. Pages 71-96 in W Schaaf, D Biemelt & RF Hüttl (Hrsg.) *Ecosystem Development 2: Initial development of the artificial catchment 'Chicken Creek' - Monitoring program and survey 2005-2008*. Cottbus

Elmer M, Biemelt D, Gerwin W, Hohberg K, Kleeberg A, Lessmann D, Schaaf W, Schneider A, **Zaplata MK**, Hüttl RF (2011): Conclusions. Pages 145-154 in M Elmer, W Schaaf, D Biemelt, W Gerwin & RF Hüttl (Hrsg.) *Ecosystem Development 3: Initial development of the artificial catchment "Chicken Creek" - Ecosystem development 2005-2010*. Cottbus

Die fünf zuerst gelisteten Publikationen sind Gegenstand der Dissertation. Außerdem wurden in verschiedenen Proceedings-Bänden Kurzfassungen wissenschaftlicher Präsentationen (*abstracts* von Vorträgen und Postern) veröffentlicht:

Zaplata MK, Winter S, Biemelt D, Fischer A (2010): Colonization potential of the opportunistic herb *Conyza canadensis* at the landscape scale in an initial catchment. Page 157 in V Wolters, J Groh, F Peter & R Waldhardt (Hrsg.) *The Future of Biodiversity: Genes, Species, Ecosystems - 40th Anniversary Conference GfÖ, Book of Abstracts*, Giessen

Terleth K, **Zaplata MK**, Winter S, Fischer A (2010): The end of an early plant succession phase is accompanied by declining seed rain. Page 312 in V Wolters, J Groh, F Peter & R Waldhardt (Hrsg.) The Future of Biodiversity: Genes, Species, Ecosystems - 40th Anniversary Conference GfÖ, Book of Abstracts, Giessen

Flade K, Weber E, Fischer A, **Zaplata MK** (2010): Can phenotypic plasticity be an initial prerequisite for invasiveness in *Brachypodium sylvaticum*? Page 152 in V Wolters, J Groh, F Peter & R Waldhardt (Hrsg.) The Future of Biodiversity: Genes, Species, Ecosystems - 40th Anniversary Conference GfÖ, Book of Abstracts, Giessen

Zaplata MK, Fischer A, Winter S, Schaaf W, Veste M (2009): Development of an initial ecosystem - II. Vegetation dynamics and soil pattern in an artificial water catchment in Lusatia, NE Germany. Page 124 in S Holzheu & B Thies (Hrsg.) 39th Annual Conference GfÖ, Book of Abstracts, Bayreuth

Biber P, Veste M, **Zaplata MK**, Seifert S (2009): How do vegetation patterns develop in initial ecosystems? A modelling approach. Page 123 in S Holzheu & B Thies (Hrsg.) 39th Annual Conference GfÖ, Book of Abstracts, Bayreuth

Alle Fotos, deren Urheberschaft in der Bildunterschrift nicht benannt ist, stammen von Markus K. Zaplata. Die Fotos der Bildleisten auf Seite 40 wurden allesamt im EZG Hühnerwasser aufgenommen und zeigen (von oben links): *Cirsium vulgare*, *Vicia villosa*, *Motacilla flava*, *Oryctolagus cuniculus*, *Bufo calamita*, *Solidago virgaurea*, Erosionsrinnen, Regenbogen östlich des EZGs, Tagebaubetrieb westlich des EZGs.