



UFZ-Bericht

Nr. 7/2002

Dissertation

**Struktur und Dynamik von forstlichen
Anpflanzungen auf Bergbaufolge-
standorten des Südraums Leipzig
(Nordwestsachsen)**

Torsten Schmidt

**Struktur und Dynamik forstlicher Anpflanzungen auf
Bergbaufolgestandorten des Südraums Leipzig (Nordwestsachsen)**

Von der Fakultät für Biowissenschaften, Pharmazie und Psychologie
der Universität Leipzig
genehmigte

DISSERTATION

zur Erlangung des akademischen Grades

**doctor rerum naturalium
(Dr. rer. nat.)**

vorgelegt

von Dipl. Biol. Torsten Schmidt
geboren am 06. April 1971 in Leipzig

Dekan der Fakultät: Prof. Dr. M. Schlegel
Gutachter: Prof. Dr. W. Morawetz
 Prof. Dr. R. Wittig
 Prof. Dr. H. Dierschke

Tag der Verteidigung: 02. November 2001

1. Vorwort und Danksagung	1
2. Einleitung	3
2.1. Einführung in die Problemstellung	3
2.2. Zielstellung	5
3. Historische und naturräumliche Kennzeichnung des Untersuchungsgebietes	8
3.1. Rekultivierungsgeschichte	8
3.2. Lage und Landschaftscharakter	11
3.3. Geologie	13
3.4. Klimatische Kennzeichnung	15
3.4.1. Thermische Verhältnisse	16
3.4.2. Niederschläge	17
3.5. Rechtliche Grundlagen der Wiederurbarmachung und Rekultivierung	18
3.6. Kippsubstrate	20
3.7. Vegetationsverhältnisse	24
4. Methoden	25
4.1. Konzeptionelle Vorstellungen	26
4.1.1. Der Forstbegriff aus pflanzensoziologischer Perspektive	26
4.1.2. Hypothesen zur Sukzessionsdynamik	26
4.2. Methoden der Datenerfassung	28
4.2.1. Erfassung der räumlichen Muster	28
4.2.2. Erfassung der zeitlichen Muster	30
4.2.3. Bodenuntersuchungen	31
4.2.4. Analyse des Bodensamenvorrates	32
4.2.5. Dendroökologische Untersuchungen	33
4.3. Methoden der Datenauswertung	34
4.3.1. Allgemeine Statistik	34
4.3.2. Ökologische Kenngrößen und Indizes	34
4.3.3. Nestedness	35
4.3.4. Rarefaction-Verfahren: Shinozaki-Kurve	36
4.3.5. Multivariate Verfahren	37
4.3.5.1. Ordination	37
4.3.5.2. Multiple linear Regression	38
4.3.5.3. Diskriminanzanalyse	38
4.3.6. Geostatistik	39
5. Ergebnisse	41
5.1. Die Forstgesellschaften der Bergbaufolgestandorte	41
5.1.1. <i>Robinia pseudoacacia</i> -Forstgesellschaften	41

5.1.2. <i>Pinus sylvestris</i> – Forstgesellschaften	46
5.1.3. <i>Quercus robur</i> / <i>Quercus petraea</i> – Forstgesellschaften	49
5.1.4. <i>Populus</i> – Forstgesellschaften	51
5.1.4.1. <i>Populus tremula</i> –Forstgesellschaften	52
5.1.4.2. <i>Populus balsamifera</i> – Forstgesellschaften	54
5.1.4.3. <i>Populus x canadensis</i> – Forstgesellschaften	56
5.1.4.3.1. Differenzierung der Sukzessionsstadien	56
5.1.4.3.2. Floristisch–soziologische Charakterisierung der Sukzessionsstadien	57
5.1.4.4.3. Tendenzen der Vegetationsdynamik im Verlauf der Sukzession von <i>Populus x canadensis</i> – Forsten	74
5. 2. Vergleichende Betrachtung der Forstgesellschaften	76
5.2.1. Vegetationsstruktur	76
5.2.2. Artenzahlen	81
5.3. Die Mechanismen der Vegetationsentwicklung von <i>Populus x canadensis</i> - Aufforstungen	85
5.3.1. Ausbreitung	86
5.3.1.1. Verbreitungsweise	86
5.3.1.2. Bodensamenbank	88
5.3.1.2.1. Artenzahlen und Diasporendichte	89
5.3.1.2.2. Überlebensfähigkeit der Diasporen	93
5.3.1.2.3. Einfluß der Diasporenbank auf die Vegetationsdynamik	96
5.3.1.2.4. Einfluß der Methoden auf die Ergebnisse der Bodensamen- untersuchungen	98
5.3.2. Strategietypen	100
5.3.3. Lebensformentypen	101
5.4. Artenumsatz, Dominanzstruktur und <i>Nestedness</i>	103
5.4.1. Artenumsatz	103
5.4.2. Dominanzstrukturen	107
5.4.3. <i>Nestedness</i>	109
5.4.4. Arteninteraktion	111
5.6. Räumliche Heterogenität	115
5.7. Ökologische Nischen	119
5.8. Einfluß abiotischer Umweltfaktoren auf die Vegetationsdynamik	128
5.9. Bedeutung biologisch–ökologischer Artmerkmale im Sukzessionsverlauf	133
5.10. Die Gehölzvegetation	137
5.10.1. Wuchsdynamik von <i>Populus x canadensis</i> –Forstbeständen auf Kippenflächen	138
5.10.2. Die spontane Gehölzvegetation der <i>Populus x canadensis</i> – Forstgesellschaften	146

6. Diskussion	153
6.1. Forstgesellschaften als hierarchisch organisierte Systeme	153
6.2. Die Differenzierung der verschiedenen Forsttypen	155
6.3. Einfluß pflanzlicher Ausbreitungstrategien in Raum und Zeit	157
6.4. Die Strukturdifferenzierung im Sukzessionsverlauf von <i>Populus x canadensis</i> - Forsten: Muster, Mechanismen und mögliche Ursachen	159
6.4.1. Die Musterbildung in der Bodenvegetation	159
6.4.2. Die Sukzessionsmechanismen der <i>Populus x canadensis</i> -Forste: Ressourcendynamik vs. Konkurrenz?	162
6.4.2.1. Vergleichende Betrachtung des Sukzessionsverlaufes der <i>Populus x canadensis</i> -Forste	162
6.4.2.2. Die Entwicklungsmechanismen im Sukzessionsverlauf der <i>Populus x canadensis</i> -Forste	164
6.4.2.3. Einfluß externer Faktoren auf den Sukzessionsverlauf	166
6.5. Entwicklungsmechanismen der Gehölzvegetation	168
6.6. Schlußfolgerungen für die zukünftige forstliche Rekultivierung von Kippenflächen	169
8. Literaturverzeichnis	172

1. Vorwort und Danksagung

Der Braunkohlenbergbau und die von ihm hinterlassenen Landschaften gelten im allgemeinen als das Synonym für eine rücksichtslose Naturzerstörung und die Entstehung eintöniger „Mondlandschaften“. Dort, wo die Bagger ihre oft ausgedehnten, tiefen Wunden in die Landschaft gruben, wurden die Zeugnisse einer mehr als tausendjährigen Kulturgeschichte meist restlos beseitigt. Dörfer, ja ganze Städte mußten weichen; Flüsse wurden verlegt; Felder, Wiesen und Wälder wurden zugunsten der Kohlegewinnung geopfert. An ihre Stelle traten ausgedehnte Rohbodenflächen, auf denen alles Leben neu beginnen muß. Mit dem Bergbau kam auch die braunkohleverarbeitende Industrie. Sie verschmutzte mit ihren Emissionen in erheblichem Ausmaß das Grundwasser, die Böden, die Flüsse und die Luft dieser Region.

Mit dem Rückgang der Kohleförderung Anfang der 90er Jahre und der damit einhergehenden Stilllegung vieler Tagebaue entstand aus der einstmals trostlosen mitteldeutschen Bergbauregion eine neue Form - die technogene Kulturlandschaft. Infolge ihrer Größe und Lage sowie durch verschiedenste Nutzungsinteressen führte die Umgestaltung der ehemaligen Bergbauflächen zu mannigfaltigen Konflikten. In Anbetracht des notwendigen Handlungsbedarfes stellt die Entwicklung tragfähiger und ökologisch fundierter Gestaltungskonzepte zur künftigen Integration der Bergbaufolgestandorte in die umgebende Landschaft eine besondere Herausforderung dar. Von entscheidender Bedeutung ist dabei die Berücksichtigung der sich aus den spezifischen Merkmalen ergebenden Chancen für den Natur- und Umweltschutz.

Die nachfolgenden Ausführungen widmen sich einem speziellen Aspekt dieses künstlich entstandenen Landschaftselementes – den sich auf den auf Halden- und Kippenstandorten der Bergbaufolgelandschaft südlich von Leipzig entwickelnden forstlichen Anpflanzungen. Ursprünglich mit der Intention einer raschen Holzproduktion begründet, reicht die Etablierung solcher Gehölzbestände bis in die Anfänge der Rekultivierungsgeschichte zurück. Angesichts der veränderten Nutzungsformen gewinnt jedoch die Umwandlung der Forstgesellschaften in langfristig stabile, d.h. sich selbst regenerierende Waldökosysteme erheblich an Bedeutung. In diesem Zusammenhang werden zunehmend Prognosen bezüglich des Entwicklungspotentials solcher Gehölzbestände notwendig, was zunächst die Sichtung und Zustandsbeschreibung der vorhandenen Forstbestände voraussetzt.

Unter der Vielzahl von Bestandstypen erwiesen sich insbesondere die Anpflanzungen von *Populus x canadensis* (Hybrid-Pappel) aufgrund der größeren Anzahl unterschiedlich alter Forstbestände als geeignet, den Entwicklungsverlauf sowie den Strukturwandel der Forstgesellschaften mittels vergleichender Betrachtung verschiedener Sukzessionsstadien beispielhaft zu untersuchen. Die Analyse und Interpretation der Sukzessionsmechanismen stützt sich hierbei, in Ermangelung allgemeingültiger Gesetzmäßigkeiten, auf eine holistische Reduktion der Vegetationsmuster, d.h. die Prozesse bzw. ihre Ursachen werden aus der Art der Veränderungen zwischen unterschiedlich hoch organisierten Entwicklungsstufen geschlußfolgert.

Im allgemeinen bedarf die natürliche Waldentwicklung sehr langer Zeiträume, weshalb – bedingt durch das niedrige Bestandsalter – im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nur wenige Entwicklungsstufen der Forstgesellschaften betrachtet werden konnten. In Anbetracht der auch in den Forstbeständen erreichten strukturellen Komplexität, konnten selbst bei der lediglich 50 Jahre umfassenden Zeitspanne nicht alle entwicklungsrelevanten Faktoren und Zusammenhänge detailliert erfaßt werden.

Die analytische Betrachtung der Vegetationsentwicklung von Forstgesellschaften berührt aufgrund ihrer Vielschichtigkeit zwangsläufig mehrere Themenbereiche und Spezialgebiete, welche ihrerseits eine kaum zu überschauende Fülle von Fakten, Modellen und Hypothesen angehäuft haben. Somit war häufig ein Brückenschlag zwischen der traditionellen vegetationskundlichen Betrachtungsweise und den theoretischen Anforderungen neuerer Hypothesen und Methoden erforderlich. Aufgrund der Anzahl der betrachteten Einzelprobleme schien aus konzeptioneller Sicht daher eine etwas breitere Darstellung der Ergebnisse sinnvoll und notwendig.

Die vorliegende Arbeit wäre ohne das direkte oder indirekte Mitwirken vieler wohlgesinnter Helfer vermutlich nicht zustande gekommen. Ich möchte mich daher an dieser Stelle bei allen Personen und Institutionen bedanken, die mich auf dem zurückliegenden Weg begleitet haben.

An erster Stelle sei dem **Sächsischen Staatsministerium für Wissenschaft und Kunst** sowie dem **Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH** gedankt, welche durch die Bereitstellung der Finanzmittel eine Realisierung des Projektes ermöglichten.

Ebenfalls gebührt mein Dank Herrn **Dr. Stefan Klotz**, der mir nicht nur das Thema zur Bearbeitung überließ, sondern darüber hinaus stets ein offenes Ohr für fachliche und organisatorische Probleme hatte. Von Seiten der Universität Leipzig sei Herrn **Prof. Dr. Wilfried Morawetz** für die Betreuung der Dissertation gedankt. Verpflichtet bin ich ebenfalls Herrn **Doz. Dr. Peter Gutte** (Universität Leipzig), dem ich neben meiner studentischen Ausbildung auf dem Gebiet der Geobotanik und Vegetationskunde manche gewinnbringende Diskussion verdanke.

Mein besonderer Dank gilt allen **Mitarbeitern der Sektion Biozönoseforschung** des Umweltforschungszentrums Leipzig-Halle GmbH. Bei ihnen fand ich stets Rat, Anregung und Hilfe in fachlichen Fragen. Die offene, freundliche und unkomplizierte Atmosphäre war für mich ein persönlicher Gewinn. Namentlich sei an dieser Stelle **Herr Dipl. Forstingenieur (FH) Klaus Hempel** erwähnt, der mir als sachkundiger Kollege sowie als stets interessierter Gesprächspartner zur Seite stand. Viele mühsame Stunden im Labor nahmen mir Frau **Antje Thondorf** sowie Frau **Hannelore Janny** ab. Nicht zuletzt gilt mein Dank **meiner Familie**, die jederzeit engagiert und geduldig zu mir stand und durch vielfache Unterstützung ein Gelingen der vorliegenden Studie ermöglichte. Erinnert sei an dieser Stelle auch an alle nicht namentlich erwähnten Personen, welche direkt und indirekt zur Fertigstellung der Arbeit beitrugen.

2. Einleitung

2.1. Einführung in die Problemstellung

In den dichtbesiedelten Gebieten Mitteleuropas steht die wirtschaftliche Notwendigkeit der Gewinnung oberflächennaher Rohstoffe im Tagebaubetrieb in krasssem Widerspruch zu seiner gesellschaftlichen Akzeptanz. Dies resultiert vor allem aus den direkt durch den Bergbau hervorgerufenen Beeinträchtigungen, wie dem Verlust des persönlichen Umfeldes (Umsiedlung), der Zerstörung wertvoller Naturlandschaften (Flächenverbrauch), den Beeinträchtigungen durch den Tagebaubetrieb (Winderosion, Staub- und Lärmemission) sowie der räumlichen Konzentration der Infrastruktur (Versorgung der Tagebaue und Flächenverbrauch). Aus dieser Perspektive wird verständlich, wie dringend der Bergbau erfolgreiche Rekultivierungsmaßnahmen benötigt. Allerdings führten die generellen Rekultivierungsstrategien in der Vergangenheit häufig zu Fehlentwicklungen.

Mit dem Ziel eine möglichst schnelle Rekultivierung und ökonomische Verfügbarkeit der betroffenen Flächen zu erreichen, wurde neben der verbreiteten landwirtschaftlichen Nutzung ein großer Teil der Tagebaufolgelandschaften mit wuchskräftigen Holzarten aufgeforstet. Das heißt, man übertrug die Bewirtschaftungsformen gewachsener Böden unreflektiert auf die Verhältnisse der Bergbaufolgestandorte. So war die Prämisse kurzfristiger Holzproduktion oft bedeutungsvoller, als die langfristige Sicherung der ökologischen Funktionalität der Bestände. Eine solche Strategie mußte jedoch in vielen Fällen scheitern, da sich die Kippenforste aufgrund der spezifischen Beschaffenheit ihrer Standorte (Kap. 3.6.) in wesentlichen Merkmalen von den Aufforstungen auf gewachsenen Böden unterscheiden. Im einzelnen sind dies: (1) die Art und Weise der Bestandsgründung, (2) die Wechselwirkung der gepflanzten und der spontan eingewanderten Gehölze mit den charakteristischen Eigenschaften der nährstoffarmen Kippsubstrate, (3) die Modifikation der Kippenstandorte durch die sich etablierende Vegetation, (4) das Fehlen eines Diasporenvorrates im Boden, (5) die nivellierende Wirkung der ehemals großflächigen und intensiven Immissionsbelastung.

Versucht man die verschiedenen Faktoren gemäß ihres Einflusses auf die Entwicklung der Forstgesellschaften zu bewerten, kommt vor allem der Bodenvegetation eine indikative Bedeutung zu (Kap. 2.2.). Nachfolgend werden daher unter dem Begriff *Forstgesellschaft* sowohl die gepflanzten Gehölze als auch die *Bodenvegetation* verstanden. Bisherige Arbeiten (z.B. SELENT 1993, GUTTE 1995) haben gezeigt, daß sich die forstliche Rekultivierung von Kippenflächen grundsätzlich zur Einleitung bzw. Beschleunigung einer Waldsukzession eignet. Im Detail wird die Entstehung ökologischer Muster bzw. deren zeitliche Abfolge aber durch die o. g. Faktoren stark modifiziert, so daß die lokale Entwicklung der Forsten nur schwer zu prognostizieren ist.

Unter dem Begriff „Sukzession“ werden üblicherweise verschiedene Arten progressiver Strukturumbildung verstanden, welche nach ODUM (1969) bzw. WHITTAKER (1975) durch die Zunahme der Artenvielfalt, der Strukturkomplexität bzw. der floristischen Stabilität zu einer

höheren Homöostase der Pflanzengesellschaft gegenüber der physikalischen Umwelt führen. Entsprechend den initialen Konditionen läßt sich der Prozeß des Strukturwandels von Vegetationsbeständen generell in Primärsukzessionen und Sekundärsukzessionen unterteilen (GLENN-LEVIN & VAN DER MAAREL 1992, DIERSCHKE 1994, BÖHMER 1999, u.a.), wobei aus Sicht der spezifischen Substratbeschaffenheit die Entwicklung der forstlichen Anpflanzungen tendenziell eher dem ersteren Konzept entspricht. Die untersuchten Aufforstungsbestände stellen jedoch insofern einen Sonderfall dar, als daß die Halden- und Kippenstandorte der Bergbaufolgelandschaft zwar prinzipiell die Voraussetzungen für eine primäre Sukzession erfüllen, jedoch mit den angepflanzten Gehölzen ein unter natürlichen Bedingungen erst in späteren Entwicklungsstadien auftretendes Strukturelement künstlich eingebracht wurde.

Die streng dichotome Klassifizierung der Sukzessionsformen bedarf angesichts dieser Konstellation einer gewissen Freiheit ihrer Interpretation. So stellen VITOUSEK & WALKER (1987) fest: *"It must be recognized, however, that many series are intermediate in character between primary and secondary (Miles 1979). While some are clearly primary (volcanic ash deposits and glacial moraines) and some are clearly secondary (forest harvesting and large-scale windstorms), the dynamics of others can only be obscured by forcing each into a rigid classification."* Ähnlich äußern sich auch GLENN-LEVIN & VAN DER MAAREL (1992).

Der klassischen physiognomisch-pflanzensoziologisch orientierten Auffassung (CLEMENTS 1916, 1928; SCHMITHÜSEN 1968) folgend, sollte der generelle Verlauf einer primären Sukzession mit einem kurzlebigen Therophytenstadium (Pioniergesellschaft) beginnen und sich über verschiedene Rasen- und Gebüschstadien (Intermediärgesellschaften) fortsetzend zu einem mehr oder weniger stabilen Waldstadium (Schlußgesellschaft) entwickeln. Dieses auf CLEMENTS zurückgehende und von der mitteleuropäischen Pflanzensoziologie bereitwillig aufgenommene organismische Sukzessionskonzept (die Gesamtreaktion ist mehr als die Summe aller Einzelreaktionen) sowie der implizierte Entwicklungsverlauf zu einer statisch-homogenen und damit vorhersagbaren Schlußgesellschaft wird zumindest seit Erscheinen der Arbeiten von WATT (1947) bzw. WHITTAKER (1953) als obsolet betrachtet (vgl. BÖHMER 1999). Ferner heben in letzter Zeit viele Autoren (s. Bibliographie bei PETERSON & PARKER 1998) die Abhängigkeit ökologischer Prozesse von speziellen Raum- und Zeitstrukturen hervor und betrachten deren modellhafte Abstraktion als wesentliche Voraussetzung für das Verständnis von Entwicklungsmechanismen auf ökosystemarer Ebene. Derartig hierarchisch konzipierte Betrachtungen gehen davon aus, daß die Definition eines Prozesses als Ursache oder Wirkung einer Veränderung von der jeweils betrachteten Hierarchieebene abhängig ist und somit Mechanismen verschiedener raum-zeitlicher Skalen miteinander interagieren können. Generell ist im Zusammenhang mit der forstlichen Rekultivierung von Bergbaufolgestandorten die tatsächliche Wirkung des technologischen Eingriffs auf die Sukzessionsdynamik nur unzureichend geklärt. Ferner ist unschlüssig, ob sich bestimmte Rekultivierungsformen besser zur Aktivierung des Selbsterhaltungs

potentials der Forstbestände eignen als andere. Ungeachtet der durch die jeweiligen Rekultivierungsmaßnahmen vorgegebenen Entwicklungstendenzen werden jedoch Art und Umfang der Veränderung der Vegetationsstruktur letztlich durch die jedem Ökosystem eigene Fähigkeit zur Reorganisation, d.h. durch die natürlichen biotischen Interaktionen, bestimmt. Nicht zuletzt ist die Rekultivierung der Bergbaufolgestandorte ein markantes Beispiel für die Interaktion ökologischer und ökonomischer Interessen und folglich untrennbar mit den jeweiligen gesellschaftlichen Verhältnissen und ihren rechtlichen Normen verbunden. Aus diesem Grund werden die maßgeblichen Rahmenbedingungen vor der Betrachtung des eigentlichen Sukzessionsverlaufes skizziert.

2.2. Zielstellung

Natürlich können im Rahmen einer Einzelstudie nicht alle praktischen und theoretischen Probleme der Entwicklung von Forstgesellschaften auf Bergbaufolgestandorten bearbeitet werden. Daher beruht die vorliegende Untersuchung auf drei inhaltlichen Schwerpunkten, welche mit der Formulierung von sechs Ausgangshypothesen präzisiert wurden (Abb. 1).

Der erste Abschnitt (Hypothesen I u. II) umfaßt die generellen Wechselwirkungen zwischen aufgeforsteter Baumart bzw. Bestandsalter und der Konstitution der Bodenvegetation der Forstgesellschaften. Die Ausgangshypothese postuliert, daß die Vegetationsentwicklung in den einzelnen Forsttypen neben dem Bestandsalter auch von der jeweils gepflanzte Baumart beeinflusst wird. Dabei sollten sich krautige- und Gehölzvegetation in ihrer Entwicklungsdynamik unterscheiden. Als relevant erschienen Fragen nach:

- den generellen Unterschieden in der floristisch-soziologischen Struktur der Forstgesellschaften
- den Veränderungen des relativen Anteils der soziologischen Artengruppen im Entwicklungsverlauf
- dem Einfluß der Gehölzart bzw. ihrer typischen Bestandsform auf den Verlauf der floristischen Umstrukturierung innerhalb der Bodenvegetation
- der Vergleichbarkeit der Entwicklungsprozesse innerhalb der Boden- bzw. der Gehölzvegetation

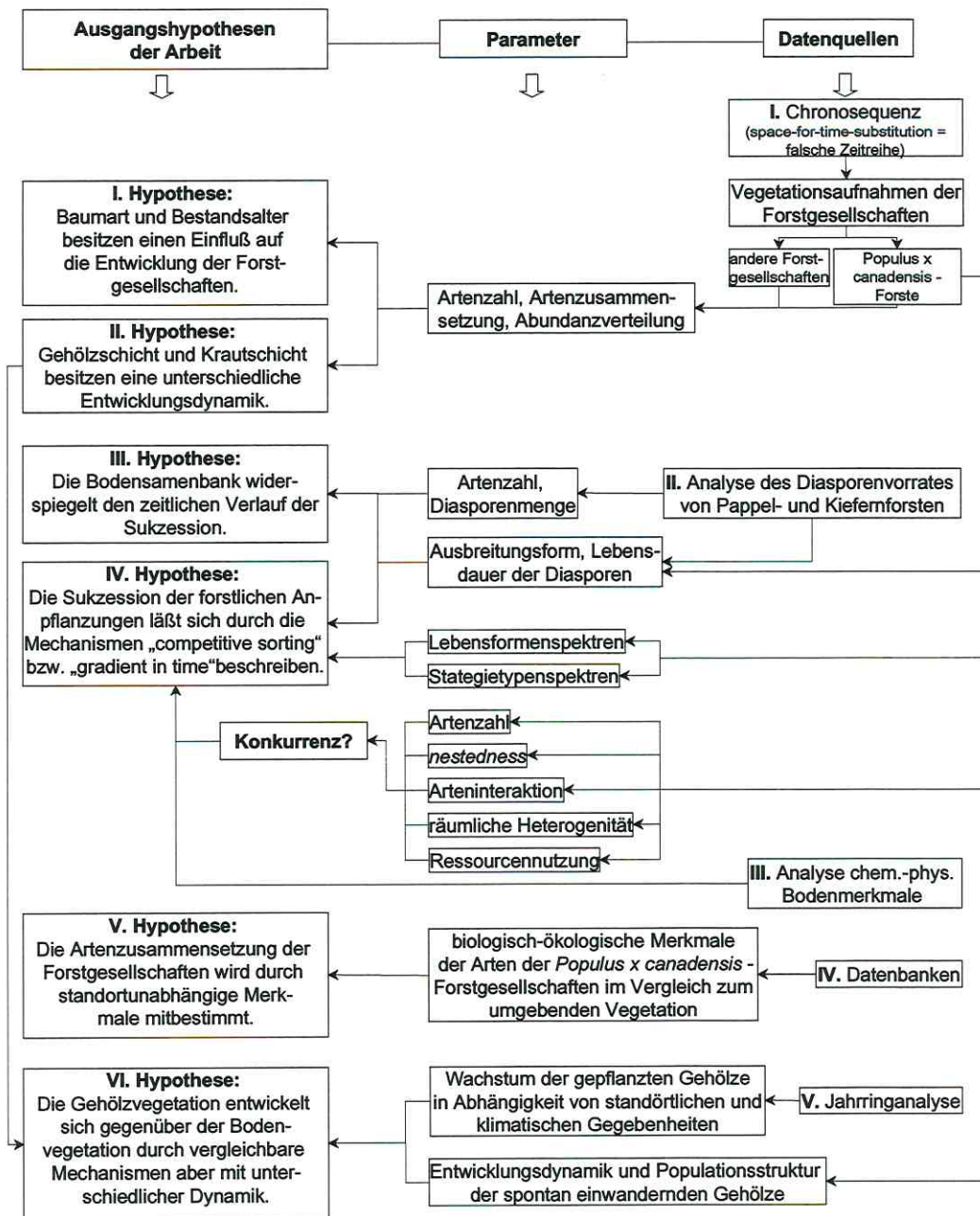


Abb. 1: Theoretische Vorgehensweise zur Bestätigung oder Falsifizierung der Ausgangshypothesen durch die aus den verfügbaren Datenquellen abgeleiteten Parameter.

Im **zweiten thematischen Schwerpunkt** (Hypothesen III bis V) werden Annahmen über die Wirkung der Mechanismen Konkurrenz und Ressourcendynamik sowie dem Einfluß externer Faktoren im Zusammenhang mit der Forstsukzession formuliert. Dieser Abschnitt umfaßt vor allem Probleme der:

- Veränderung von Strukturmustern im Sukzessionsverlauf und ihren möglichen Ursachen
- Wirksamkeit von interspezifischer Konkurrenz als strukturbildendem Prozeß
- Breite und Überlappung der ökologischen Nische einzelner Arten bzw. Artengemeinschaften als Ursache der Vegetationsdifferenzierung
- Wirkung des regionalen Artenpools auf den Sukzessionsprozeß
- Eignung der Bodensamenbank zur Kennzeichnung des Sukzessionsverlaufes

Da aufgrund der Gehölzartenverteilung auf den Halden- und Kippenstandorten des Südraumes Leipzig nicht alle untersuchten Bestandstypen eine ausreichende Altersdifferenzierung besitzen, werden die Sukzessionsmechanismen hauptsächlich am Beispiel der *Populus x canadensis*-Forstgesellschaften diskutiert.

Der dritte Abschnitt (Hypothese VI) der vorliegenden Arbeit beschäftigt sich im Gegensatz zu den vorangegangenen Themenkomplexen eingehender mit der Entwicklung der Gehölzvegetation. Durch die funktionelle Trennung in gepflanzte und spontan eingewanderte Baum- u. Straucharten bilden folgende Fragen das Fundament dieses Kapitels:

- Lassen sich die entwicklungsbedingten Wachstumsschwankungen der gepflanzten Gehölze auf abiotische Faktoren zurückführen und um welche Faktoren handelt es sich dabei?
- Liegen der spontanen Einwanderung von Gehölzen nachvollziehbare Prozesse zugrunde?
- Gibt es Gemeinsamkeiten zwischen den Mechanismen der spontanen Gehölzeinwanderung und jenen der Differenzierung der krautigen Vegetation?

3. Historische und naturräumliche Kennzeichnung des Untersuchungsgebietes

3.1. Rekultivierungsgeschichte

Historisch sind der Abbau und die Nutzung der Braunkohle in der Region südlich von Leipzig bereits seit dem 17. Jahrhundert nachweisbar (DIESENER & SYKORA 1990). Anfänglich als eine Art Gräberei zur Ausbeutung der oberflächennahen Vorkommen entstanden, erhielt die Braunkohle spätestens mit der Entwicklung der Dampfmaschine im ausgehenden 18. Jahrhundert ihre bis in die heutige Zeit bestehende zentrale Bedeutung für die wirtschaftliche Entwicklung des mitteldeutschen Raumes.

Bis zu Beginn des 20. Jh. hatte der Bergbau im Leipziger Südraum einen praktisch zu vernachlässigenden Einfluß auf den regionalen Naturraum. Erst der durch den technischen Fortschritt ermöglichte Übergang zu Tagebauen (1924 Aufschluß des Tagebaus Böhlen) führte zu spürbaren Veränderungen im Landschaftsgefüge. Insbesondere die Entstehung größerer Aufschlußhalden (Halde Böhlen, Halde Haselbach) ist ein erstes Zeugnis des industriellen Bergbaus im Südraum Leipzig.

Sehr schnell zeigte sich, daß die ökonomischen, rechtlichen und naturwissenschaftlichen Möglichkeiten und Kenntnisse nicht mehr ausreichten, um die Folgen des bergbaulichen Eingriffs zu beseitigen (HARTGEN 1942; HEUSON 1928, 1947 und COPIEN 1942). Insbesondere HARTGEN (1942) propagierte bereits zu jener Zeit eine umfangreiche Aufforstung der rekultivierungsbedürftigen Flächen als landschaftlichen Gewinn für die Region südlich von Leipzig. Hierzu fehlten jedoch fundierte Kenntnisse über die Interaktion von Vegetationsentwicklung und den Eigenschaften der verschiedenen Kippsubstrate. So waren die ersten forstwirtschaftlichen Rekultivierungsversuche oft empirischer Natur, wobei die verwendeten Baumarten zufällig ausgewählt und in willkürlichen Mischungen gepflanzt wurden.

Bedingt durch die nach 1945 erzwungene politische und ökonomische Teilung Deutschlands entwickelte sich die Braunkohle im nunmehr zentralistisch geführten Wirtschaftsgefüge Ostdeutschlands zum wichtigsten industriell verwertbaren heimischen Rohstoff. Aufgrund der ökonomischen (Entwicklung der Karbochemie) und energiepolitischen Autarkiebestrebungen der DDR verstärkte sich ab 1950 die politische Forderung nach einer stetig steigenden Kohleförderung, welche in erster Linie durch einen extensiven Ausbau der Förderflächen realisiert wurde. Infolge der zunehmenden bergbaulichen Aktivität wuchsen nicht nur der Landschaftsverbrauch und die Belastung der Bevölkerung in einer der am dichtesten besiedelten Regionen der ehemaligen DDR, sondern es fielen auch in erheblichem Umfang rekultivierungsbedürftige Bergbauflächen an. Dies machte ein schnelles administratives Handeln notwendig. Mit der Verabschiedung der "Verordnung vom 6. Dez. 1951 über die Wiedernutzbarmachung der für Abbau- und Kippenzwecke des Bergbaus in Anspruch genommenen Grundstücksflächen" wurde der Übergang zu einer systematischen und rechtlich verbindlichen Rekultivierung von Tagebaurestflächen einge-

leitet (vgl. Kap. 3.5.). Ungeachtet der sich auch auf den Kippen- und Halden des Braunkohlenbergbaus durchsetzenden forstwirtschaftlichen Standortserkundung (KNABE 1955, 1959 a u. b, 1960 und BRÜNING 1959, 1962) erfolgte die forstliche Rekultivierung im Südraum Leipzig bis in die 70er Jahre vorwiegend durch den Aufbau von Pappel-Monokulturen (THOMASIUŠ & HÄFKER 1998), womit man sich in ein für die gesamte damalige DDR bestimmtes Pappelprogramm (GÜNTHER 1951, 1956; KRAUSS 1951; MORGENEYER 1961) eingliederte.

Die in den 60er Jahren einsetzenden naturwissenschaftlichen Untersuchungen der Bergbaufolgestandorte konzentrierten sich anfänglich vor allem auf die geologische und bodenkundliche Kennzeichnung und Typisierung der anstehenden Kippsubstrate (WÜNSCHE u.a. vgl. Kap. 3.6.) sowie die Entwicklung von Meliorationsverfahren (ILLNER & KATZUR 1966, 1968; ILLNER & LORENZ 1965; SIEGEL 1965; KRUMMSDORF et al. 1977). Mit der umfassenden Darstellung der bodenphysikalischen und -chemischen Eigenschaften von Kippsubstraten, u. a. durch LORENZ & WÜNSCHE (1969), WÜNSCHE (1976) und WÜNSCHE et al. (1970), wurde bereits Mitte der 70er Jahre die geowissenschaftliche Basis für die Ausarbeitung fachlich fundierter Rekultivierungsrichtlinien für Bergbaufolgestandorte geschaffen. Aus dieser Zeit stammen ferner die ersten ertragskundlichen Auswertungen älterer Kippenbestockungen (SCHWABE 1970, 1977) sowie Untersuchungen über den Einfluß von spezifischen Substrateigenschaften auf das Pflanzenwachstum (BARTHEL et al. 1965 a u. b, WÜNSCHE & SCHUBERT 1966, WÜNSCHE et al. 1967, THUM 1975, 1978). Auch die geobotanische Bearbeitung der sich formierenden Vegetationsbestände setzte in diesem Zeitraum ein (BEER 1955, 1964, 1984; KIRMSE 1955; DIETZE 1957; KLEMM 1963, 1966; HUNDT 1978; WESTHUS 1981).

In den 70er Jahren wurde durch die staatliche Forderung nach maximaler Rückgewinnung von landwirtschaftlicher Produktionsfläche die forstliche Rekultivierung zunehmend zurückgedrängt. Bis auf wenige Ausnahmen (DORSCH & DORSCH 1987) wurden wissenschaftliche Arbeiten zur Bestimmung des biologischen Leistungsvermögens forstlich rekultivierter Kippenstandorte faktisch nicht mehr durchgeführt. Die ebenfalls in dieser Zeit erhobene Forderung zur Intensivierung der land- und forstwirtschaftlichen Produktion hatte ferner zur Folge, daß der technologischen Eignung der Kippenflächen für industriemäßige Produktionsmethoden ein höherer bzw. gleicher Stellenwert wie der ökologisch nachhaltigen Rekultivierung eingeräumt wurde (KATZUR & RAUHUT 1998). Erst in der zweiten Hälfte der 80er Jahre konnte die zunehmende Berücksichtigung landschaftsökologischer (multifunktionaler) Zusammenhänge die einseitig produktionsorientierte Rekultivierung ablösen. Mit den Arbeiten von THOMAS (1989), KÖHLER (1990), GUTTE (1995) und TISCHEW (1995) fanden auch erneut die Forstgesellschaften der Bergbaufolgelandschaft Eingang in die geobotanische Literatur.

Neben einer nach der geologischen und biologischen Leistungsfähigkeit der einzelnen Geotope differenzierten Rekultivierung ist insbesondere die Bestimmung der gesellschaftlichen und raumplanerischen Funktion als Leitmotiv der Wiedernutzbarmachung das Charakteristikum der seit

1989 verfolgten Rekultivierungsstrategie. Die einseitig auf Holz- und Nahrungsgüterproduktion orientierten Rekultivierungsmaßnahmen der Vergangenheit wurden sukzessive von den Belangen der Erholungsnutzung und des Naturschutzes ersetzt. Die Formulierung von Umweltqualitätszielen und naturschutzfachlichen Leitbildern für die Bergbaufolgelandschaft (DURKA et al. 1997) sind erste praktische Ergebnisse dieser Neuorientierung (s. aber S. 17). Allerdings sind mit den sich verändernden ökonomischen Verhältnisse und Umweltstandards Konsequenzen bezüglich der Formulierung von Zielen und Strategien zur Rekultivierung bzw. Renaturierung von Bergbaufolgelandschaften (BAIERLEIN et al. 1989) unausweichlich. Die zur komplexen Gestaltung der entstehenden Kulturlandschaft notwendigen Grundlagen wurden in der Literatur bereits mehrfach diskutiert (z.B. BERKNER 1989; THUM et al. 1992; KATZUR 1996, 1997).

Eine ökologisch nachhaltige, das heißt zur Strukturstabilität führende, forstliche Rekultivierung von Sekundärgeotopen des Braunkohlenbergbaus bedarf neben den Kenntnissen der geologisch-bodenkundlichen Bedingungen des Standortes auch den Angaben über die potentiellen Entwicklungsmöglichkeiten der zur Aufforstung eingesetzten Baumarten. Allerdings reicht die Verfügbarkeit diesbezüglicher Ergebnisse nicht bis zum Beginn der forstlichen Rekultivierung zurück. Insbesondere die neuere waldbauliche Forschung (THOMASIUS 1992, THOMASIUS & SCHMIDT 1996) betont neben den geotopischen Voraussetzungen der betrachteten Kippenstandorte auch die ökologische Toleranz der angepflanzten Baumarten, deren Konkurrenzfähigkeit sowie ihren anthropogenen Ursprung als Ursachen für die Diversität und die Raumstruktur der Forsten. Da sich die forstliche Rekultivierung stets an den praktischen Verfahrensweisen der jeweiligen forstwirtschaftlichen Epochen orientierte (THOMASIUS 1996), entstanden in der Vergangenheit Rein- und Mischbestände von Pionier-, Intermediär- und Klimaxbaumarten unterschiedlichen Alters und mit einer erheblichen Vielfalt an Bestandsstrukturen. Folglich weisen, bezogen auf die gesamte Rekultivierungsfläche, die einzelnen Baumarten verschiedene, oft relativ geringe prozentuale Anteile auf (Abb. 2).

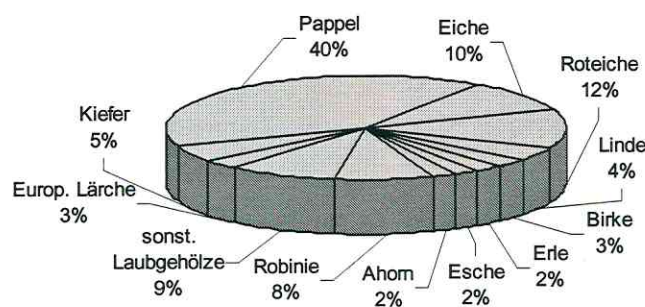


Abb. 2: Flächenanteil der Baumarten auf forstlich rekultivierten Kippen und Halden des mitteldeutschen Braunkohlenrevieres.
(Quelle: STEINE UND ERDEN PLANUNGSBÜRO 1999)

3.2. Lage und Landschaftscharakter

Das Mitteldeutsche Braunkohlenrevier gehört neben dem Lausitzer- und dem Rheinischen Braunkohlenrevier zu den drei wichtigsten Regionen des Braunkohlenbergbaus in Deutschland. Strukturell unterscheidet es sich durch seine Zusammensetzung aus vier bedeutenden und vier kleineren peripheren Teilrevieren deutlich von der eher kompakten Struktur der übrigen Fördergebiete. Die jeweils aus mehreren Tagebauen bestehenden Kerngebiete des Mitteldeutschen Braunkohlenrevieres – Südraum Leipzig (Raum Leipzig-Borna-Altenburg); Zeitz-Weißenfels-Hohenmölsen; Geiseltal; Gräfenhainichen-Bitterfeld-Delitzsch – schließen Anteile der Landesflächen Sachsens, Thüringens und Sachsen-Anhalts ein.

Die im Rahmen der vorliegenden Arbeit untersuchten Halden- und Kippenflächen befinden sich ausnahmslos im Südraum Leipzig (Abb.3), welcher aus geographischer Sicht einen Teil der Leipziger Tieflandsbucht darstellt.

Aus geologischer Sicht gehört das Gebiet hingegen zum Weißelster Becken. Entsprechend der naturräumlichen Gliederung Sachsens (NEEF 1960) differenziert sich der Leipziger Südraum in die Teilregionen "Leipziger Land" im Norden sowie das "Altenburger Lößgebiet" im Süden.

WEINERT's (1983) Entwurf zur pflanzengeographischen Gliederung Mitteldeutschlands rechnet den überwiegenden Teil des Untersuchungsgebietes zum Borna-Altenburger Ackerhügelland. Nördlich bzw. südwestlich umfaßt der Leipziger Südraum ferner die Ausläufer des Leipziger Ackerlandes resp. des Pegau-Weißenfelder Ackerhügellandes. Einen von diesem Entwurf abweichenden Vorschlag unterbreitete GUTTE (1969) mit der ruderalsoziologischen Gliederung des Gebietes.

Charakteristisch für die natürliche Reliefgestaltung des Südraumes Leipzig sind breitrückige bis kleinhügelige Oberflächenstrukturen im Süden, sowie ausgedehnte, teilweise tischebene, allmählich in breite Ebenen übergehende Plateaulagen im Norden. Die durchschnittliche Geländehöhe liegt im Süden bei ca. 230 m NN (Bereich der Altenburg – Zeitzer Lößbrandstufe) und sinkt bis zur Pleißemündung im Norden des Südraumes auf 107 m NN. Der Geländehöhenunterschied beträgt bei einer gegebenen mittleren Entfernung von ca. 45 km somit lediglich 130 m. Damit liegt die Reliefenergie im allgemeinen unter $10 \text{ m} \cdot \text{km}^{-2}$ (BERKNER 1998).

Die in den generell S-N-gerichteten, flachen aber breiten Tälern der Weißen Elster, der Pleiße und der Wyhra entstandenen Flußlandschaften stellen mit ihrem Wechsel von Auenwaldresten, Uferwäldern und Grünländern markante landschaftliche Hauptachsen des Gebietes dar (BERKNER 1993).

Zahlreiche Feldgehölze und "Obstbaumalleen" sorgen für eine strukturelle Auflockerung der landschaftlich eher monotonen, durch weite Ackerflächen dominierten Lößlandschaft. Zusammenhängende Waldgebiete und natürliche Gewässer sind im Landschaftsbild des Südraums Leipzig selten.

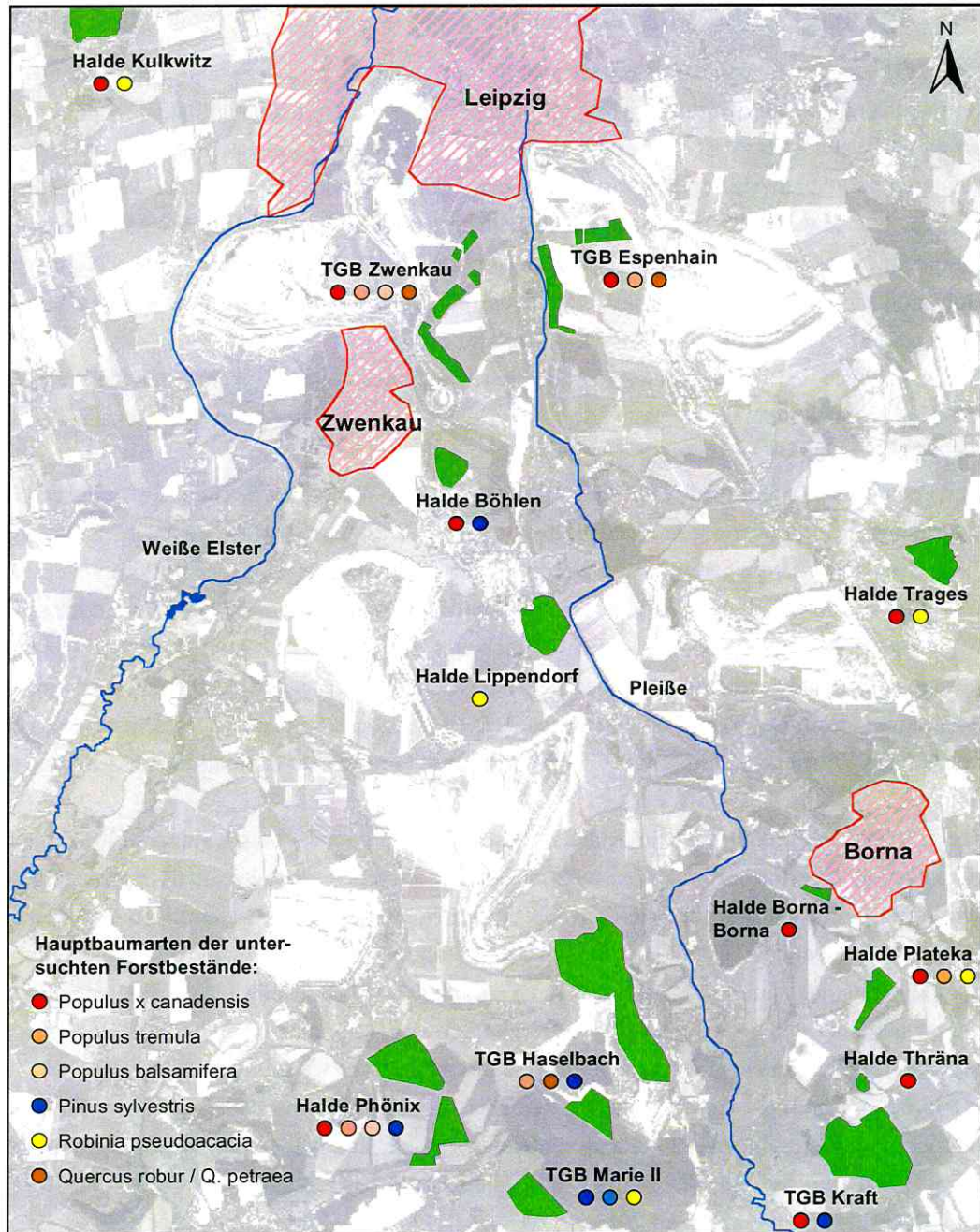


Abb. 3: Ausschnitt aus dem Satellitenbild (SPOT-PAN Szene vom 16.05.1994) des Leipziger Südraumes. Die in die Untersuchung einbezogenen forstlich rekultivierten Bereiche der Halden und Kippen wurden grün dargestellt. Die farbigen Markierungen repräsentieren die jeweilige Bestockungsart (Hauptbaumarten) der auf den entsprechenden Kippen und Halden untersuchten Gehölzbestände. (weitere Details s. Anl.-Tab. I, TGB ... Tagebau)

(Quelle: DURKA et al. 1997)

Diese gewachsene Kulturlandschaft mit ihren wertvollen landschaftlichen Strukturen wie Flußauen (Weiße Elster, Pleiße, Schnauder und Wyhra), Waldgebieten mit Naturwaldzellen (Harthwald, Kammerforst, Luckaer Forst), Teichgebieten (Haselbacher- u. Regiser Teiche) sowie Flurgehölzen und Grünländern war bis ca. 1920 ökologisch weitgehend intakt. Mit dem Übergang zu Großtagebauen sowie durch die Ansiedlung der kohleveredelnden Industrie kam es in den folgenden Jahrzehnten zu einer massiven, direkten Landschaftszerstörung und einer gravierenden Belastung von Gewässern, Boden und Atmosphäre. Der mit dem Braunkohlenbergbau verbundene Landschaftsentzug (bis heute sind 30% der Gesamtfläche verritzt) hat den Naturhaushalt des Südraumes Leipzig nachhaltig beeinflusst. Im mitteldeutschen Raum westlich der Elbe sind bisher ca. 600 km² überbaggert worden. Dabei wurden nach vorsichtigen Schätzungen etwa 30 bis 35 km³ Bodenmasse umgesetzt. In bezug auf Zeit (Intensität) und Ausmaß (Masse) haben in den letzten 200 Millionen Jahren Erdgeschichte dieser Region nur die Gletscher der ersten Norddeutschen Inlandvereisung eine vergleichbare Wirkung erzielt (EISSMANN 1994). Aus der einstmals deutlich geordneten Schichtenfolge von tertiären und quartären Sedimenten entstand ein Mixtit unsortierter Kippenmassen, abgesetzt über, unter oder bis an das bestehende Geländeniveau. Neben ihren meist ungünstigen chemischen und physikalischen Eigenschaften zeichnen sich die Kippsubstrate durch ein kompliziertes hydrogeologisches Verhalten aus. Die Zerstörung der natürlichen Grundwasserleiter zählt zu den schwerwiegendsten Folgen der Braunkohlengewinnung im Tagebauverfahren. So konstatiert EISSMANN (1994) zusammenfassend: der durch den Bergbau vorgenommene Eingriff in den Landschaftshaushalt des Mitteldeutschen Braunkohlenrevieres und insbesondere des Südraumes Leipzig ist auf Jahrtausenden irreversibel und besitzt somit eine geologische Dimension.

3.3. Geologie

Für die Entwicklung forstlicher Anpflanzungen sind, neben den bereits genannten Rekultivierungs- und Renaturierungsmaßnahmen, die pedologischen Eigenschaften der Standorte von eminenter Bedeutung. Da man es – und hierin liegt zugleich ihre Besonderheit – in der Bergbaufolgelandschaft nicht mit natürlichen Böden, sondern mit Vermischungen von Lockersedimenten unterschiedlicher geologischer Herkunft und Entstehung zu tun hat, sollen im folgenden die geologischen Verhältnisse des Mitteldeutschen Braunkohlenreviers dargestellt werden.

Die für die Bildung der Braunkohle entscheidenden erdgeschichtlichen Veränderungen begannen im mittleren Eozän, der ersten geologischen Epoche des Tertiär. Die Koinzidenz der subterranean Auslaugung großflächiger Gipsvorkommen, Subrosion genannt (vgl. EISSMANN 1985), welche zu einem langsamen Einsinken der Erdoberfläche führte, sowie das warm-feuchte Klima dieser Ära begünstigten die Entstehung und das Wachstum ausgedehnter Moorgebiete.

Aufgrund der Stabilität dieser Bedingungen wurden mächtige Torfschichten aufgebaut, welche die biologische Voraussetzung der nachfolgenden epirogenen Flözbildung darstellen.

Im Verlauf des Eozän gerieten die Torfschichten dieser Mooregebiete durch die Sedimente der, das Gebiet in SE-Richtung querenden, Flüsse wiederholt unter Luftabschluß. Damit war die chemische Voraussetzung zur Flözbildung geschaffen. Mit der einsetzenden Inkohlung entstanden die ältesten abbauwürdigen Kohleflöze des Mitteldeutschen Braunkohlenrevieres (sächsisch-thüringisches Unterflöz, Bornaer Flöz (II) und Thüringer Hauptflöz (III)). Eine zweite bedeutende Phase der Braunkohlenbildung war das Mitteloligozän, wobei es wiederum zur Entstehung ausgedehnter Moorlandschaften kam. Auch die zu dieser Zeit akkumulierten Torflager wurden in Abständen durch die Sedimente eines Flusses überdeckt.

Während der Entstehung des Oberflözkomplexes (Bildung des abbauwürdigen Böhleener Oberflöz (IV), Flöz Gröbers, ~ Dieskau, ~ Lochau) griff das mitteloligozäne Meer aufgrund großflächiger Senkungen auf Nordwestsachsen über und brachte das Moorwachstum zum Erliegen.

Es begann eine Epoche der maximalen Meeresüberflutung. Während verschiedener Transgressions- und Regressionsphasen des mittel- bis oberoligozänen Meeres kam eine marine bis marin-brackische Sedimentfolge zum Absatz, welche vorwiegend aus Schluffen, Kiesen und Sanden besteht und sich durch ihren Reichtum an Ichnofossilien auszeichnet. Stratigraphisch handelt es sich um die „Böhleener Schichten“, deren unterer Abschnitt aufgrund seiner meist hellbraunen Farbtöne auch als „Braune Folge“ bezeichnet wird und heute auf der Halde Trages (Abb. 3) als Kippsubstrat aufgeschlossen ist. Wegen ihrer teilweise brackischen Herkunft besitzen diese Sedimente meist einen hohen Anteil an Schwefelverbindungen (Pyrit).

Die miozäne Absenkung des Gebietes schaffte die Voraussetzungen für eine dritte und letzte Phase der Braunkohlenentstehung, welche durch die sich nach Süden rasch verschlechternden Bedingungen auf den Raum zwischen Leipzig–Eilenburg und Gräfenhainichen beschränkt blieb (Bitterfelder Flözgruppe). Den Abschluß dieser Flözgruppe bildet der aus den Ablagerungen einer sich langsam senkenden Überschwemmungslandschaft hervorgegangene Bitterfelder Decktonkomplex. Neben hellgrauen bis grünlichgrauen Tonen wurden dabei auch Sande und Kiese sedimentiert. Verbunden mit einer erneuten Meerestransgression kam es im tiefen Miozän zur Herausbildung einer Flachküste mit lagunenartigen Abschnürungen, welche eine „Alauntonfacies“ im oberen Teil des Bitterfelder Decktonkomplex hinterließ. Dieser zwischengeschaltet befindet sich das oberste der im Mitteldeutschen Revier abbauwürdigen Flöze (3. Lausitzer Flöz = Flöz Düben).

Über den tertiären Schichten schließt sich der stellenweise bis über 50 m mächtige Sedimentkomplex des Quartär an, welcher im Rahmen der Tagebauführung insgesamt als Abraum verstürzt wird. Gegenüber dem tertiären Material besitzen diese, an bindigen Sedimenten reicheren Schichten, einen deutlich höheren Kulturwert.

Zu den ältesten quartären Ablagerungen gehören altdiluviale Flußschotter, welche vor dem Rand der ersten großen Inlandvereisung sedimentiert wurden (PIETZSCH 1956, HELMS 1988).

Während des Pleistozän wurde das Gebiet mehrfach vom Eis überdeckt, so daß der gesamte Schichtkomplex aus sich wiederholenden, mehr oder weniger vollständigen, glazialen Serien sowie den meist limnischen Sedimenten der Warmzeiten aufgebaut ist. Im Verlauf der ersten größeren Vereisung, der Elstereiszeit, entstanden die frühesten quartären Ablagerungen. Es handelt sich um Bändertone (Leipziger bzw. Peniger Bänderton), welche als typische Vorstoßsedimente in den Seen der sich vor dem Eisrand aufstauenden Flüsse entstanden. Den Bändertonen folgen die, aus teilweise mächtigen Geschiebemergeln aufgebauten, Grundmoränen sowie die Schmelzwassersande und -kiese als typische glazifluviatile Rückzugsbildungen (HELMS 1988). Das sich der Elsterkaltzeit anschließende erste Interglazial, die Holsteinwarmzeit, hinterließ nur wenige, wenn auch für die Quartärgliederung bedeutungsvolle Reste. Generell überwogen in den interglazialen Phasen die Abtragungs- und Verwitterungsprozesse.

Die Schichtfolge der Saaleeiszeit beginnt wiederum mit einem feingeschichteten Bänderton (Böhlen-Lochauer Bänderton), dessen Mächtigkeit von Norden nach Süden zunimmt. Diesem folgt die 3–10 m mächtige Grundmoräne des ersten Saaleeisvorstoßes (Zeitzer Phase). Der oszillierende zweite Saaleeisvorstoß (Leipziger Phase) führte zur Sedimentation von zwei vollständigen glazialen Serien in der nördlichen Leipziger Bucht. Die abgesetzte Grundmoräne besteht aus einem 3–8 m mächtigen, teilweise entkalktem Geschiebemergel. Rückzugsbildungen sind nicht durchgehend entwickelt. Der dritte Eisvorstoß der Saaleeiszeit (Fläming-Phase) erreichte den Leipziger Raum nicht.

Das der Saalekaltzeit folgende zweite Interglazial, die Eemwarmzeit, war grundsätzlich durch ähnliche Verhältnisse gekennzeichnet, wie sie bereits für die Holsteinwarmzeit dargelegt wurden. Während der Weichseleiszeit, der dritten großen Inlandvereisung des Quartär, erreichten die Gletscher Mitteldeutschland nicht. Das Gebiet befand sich im Periglazialgürtel, einem in der Zeit des Hochglazials sehr eisnahen Bereich. Die wichtigsten Sedimente sind Flußschotter, Fließ- und Schwemmerden sowie mächtige Lößaufwehungen, die den pleistozänen Sedimentkomplex abschließen.

3.4. Klimatische Kennzeichnung

Aus klimatischer Sicht gehört der Südraum Leipzig – im Vergleich zum mitteldeutschen Trockengebiet um Halle – zum bereits stärker kontinental beeinflussten Ostdeutschen Binnenklima (Abb. 4.), Klimabezirk Leipziger Bucht (TREFFLICH 1997). Aufgrund der bereits erwähnten geringen Reliefenergie des Leipziger Landes (Kap. 3.2.) sind sowohl die thermischen als auch die hygrischen Bedingungen relativ ausgeglichen.

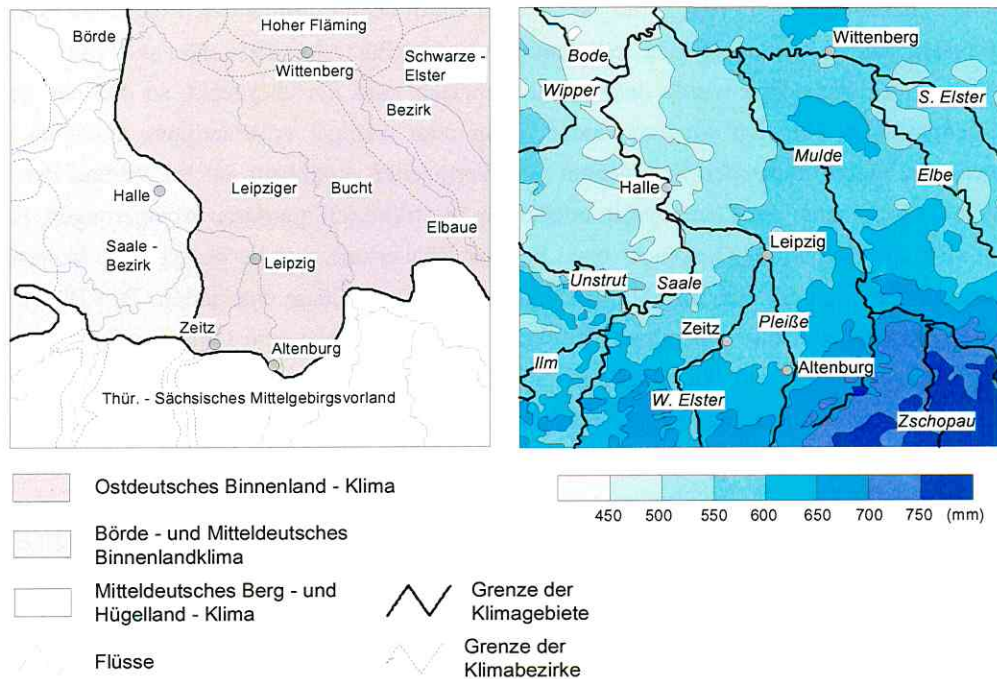


Abb. 4: Klimagebiete und Verteilung der mittleren jährlichen Niederschlagsmenge (mm) im Mitteldeutschen Braunkohlenrevier. (Quelle: TREFFLICH 1997 verändert)

3.4.1. Thermische Verhältnisse

Das langjährige Mittel der Lufttemperatur beträgt ca. 8.5°C (Abb. 5) (Leipzig 8.6°C) und nimmt nach SE zum Hügelland hin ab (Borna 8.5°C (THOMASIUS & HÄFKER 1998); Oschatz 8.4°C (TREFFLICH 1997)). Der Beginn der Vegetationsperiode (Zeitraum mit einer Lufttemperatur über 5°C) kann für den Südraum Leipzig zwischen dem 23. (Leipzig) und 27. März (Altenburg) angenommen werden; das mittlere Ende ist zwischen dem 6. (Altenburg) und 9. November zu erwarten (SPRENGLER 1973).

Hieraus ergibt sich eine relativ einheitliche Vegetationsperiode von ca. 227 (Leipzig) bzw. 220 Tagen (Altenburg). Eine deutlich stärkere Differenzierung weist das betrachtete Gebiet hinsichtlich des Einsetzens und der Dauer des pflanzenökologisch bedeutungsvollen frostfreien Zeitraumes auf. Nach SPRENGLER (1973) beginnt die frostfreie Periode im Leipziger Raum zwischen dem 1. März und dem 4. Mai (statistisches Mittel 12. April) und endet zwischen dem 5. Oktober und dem 23. November (statistisches Mittel 30. Oktober), woraus sich ein mittlerer frostfreier Zeitraum von 200 Tagen ergibt.

Im südlichen Teil des Untersuchungsgebietes setzt der frostfreie Zeitraum erst zwischen dem 15. April und dem 5. Juni (Mittel 8. Mai), also deutlich später, ein. Durch das, im Vergleich zum Leipziger Raum, etwas vorgezogene Ende (zwischen 19. September und 22. November; Mittel 9. Oktober) beträgt die frostfreie Periode nur 153 Tage.

3.4.2. Niederschläge

Hinsichtlich der Feuchteverhältnisse weist der Südraum Leipzig einen von NW nach SE gerichteten Gradient zunehmender Niederschlagsmenge auf (Abb. 4).

Von Schkeuditz, das mit 516 mm/a noch im Regenschattengebiet des Harzes liegt, steigt der Niederschlag über Zwenkau (540 mm/a) (DUNGER 1968), Leipzig-SE (545 mm/a) nach Bad Lausick (625 mm/a) an (THOMASIUS & HÄFKER 1998). Entsprechend seiner Temperatur-

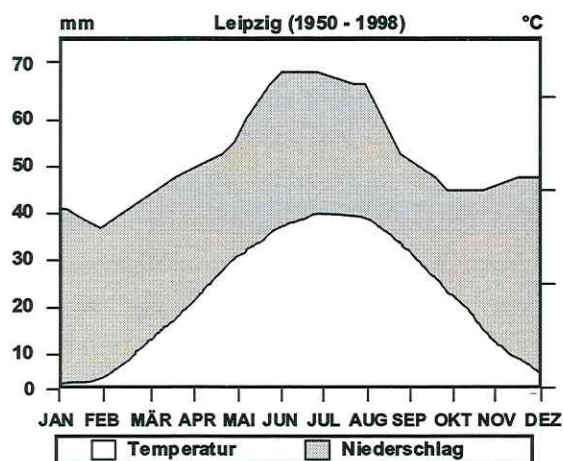


Abb. 5: Klimadiagramm der meteorologischen Station Leipzig für den mittleren Witterungsverlauf von 1950–1998. (Quelle: DWD)

verhältnisse liegt der Südraum Leipzig im Übergangsgebiet vom maritimen zum kontinental bestimmten Klimabereich, in bezug auf die Niederschlagsverteilung trägt er aber bereits stärker kontinentale Züge (regenreiche Sommer und niederschlagsarme Winter) und lässt sich damit dem mäßig kontinentalen Sommerregengebiet zuordnen (SPRENGLER 1973). Auf regionaler Ebene werden die Temperatur- und Niederschlagsverhältnisse durch den Bergbau nur geringfügig beeinflusst. Wesentliche reliefbedingte Veränderungen sind jedoch im Mikroklima der Haldenstandorte zu beobachten. Insbesondere dunkel gefärbte Rohboden-

substrate können durch ihre Absorptionseigenschaften die Temperaturverhältnisse im mikroklimatischen Bereich deutlich modifizieren.

3.5. Rechtliche Grundlagen der Wiederurbarmachung und Rekultivierung

Der Bergbau, und hier insbesondere der Tagebaubetrieb, gehört wohl zu jenen menschlichen Tätigkeiten, die am radikalsten in die bestehenden Verhältnisse des Naturraumes eingreifen und zu meist bleibenden Veränderungen führen.

Grundsätzlich stellt der nach den gültigen Rechtsvorschriften technologisch rekultivierte (= wiederurbarmgemachte) Kippenstandort den unmittelbaren Ausgangszustand für die spätere Nutzung dar. Es ist daher von erheblicher Bedeutung, rechtliche Normen zu definieren, welche zum einen den Eingriff in die gewachsene Kulturlandschaft auf das erforderliche Mindestmaß beschränken und zum anderen eine Berücksichtigung möglichst vieler der berechtigten Ansprüche verschiedener Interessengruppen (Bergsicherheit, Kulturwert, Naturschutz, etc.) an die neu entstehende Landschaft sicherstellen.

Die in den Anfängen des Bergbaus aufgeschlossenen Handgräbereien hinterließen heute kaum noch wahrnehmbare Spuren in der Kulturlandschaft und boten daher keinen Anlaß, einen staatlich normierenden Einfluß auf die Wiederurbarmachung auszuüben (HILDMANN 1998). Erst mit Einführung der industriellen Gewinnungsmethoden in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts erschienen solche Regelungen notwendig. Ihren Ausdruck fanden sie z.B. in der Forderung zum Schutz gegen gemeinschädliche Einwirkungen des Bergbaus, wie es das Allgemeine Preußische Berggesetz von 1865 verlangte (SCHARF 1928).

Die steigende Nachfrage nach Braunkohle und die ingenieurtechnischen Neuerungen zu Beginn des 20. Jahrhundert führten, einhergehend mit den sich nach Menge und Mächtigkeit des zu bewältigenden Abraums tendenziell verschlechternden geologischen Bedingungen, zu neuen Dimensionen des Massenumsatzes. Durch den zunehmenden Konflikt zwischen Anforderung und Ausführung der Wiedernutzbarmachung mußten die normativen Regelungen an den erreichten technischen Fortschritt angepaßt werden. Rechtsgrundlage bildete nunmehr der preußisch-ministerielle Erlaß an die Bergbehörden von 1922, welcher eine Einflußnahme auf die spätere Nutzungsart der ausgekohlten Flächen erlaubte (MAMPEL 1929). In bezug auf die Reliefgestaltung und Beschaffenheit der Rekultivierungsschicht formulierte das novellierte Preußische Berggesetz von 1940 erste Grundsätze zur Wiederurbarmachung (HILDMANN 1998).

Mit dem Wechsel zur Planwirtschaft bildete sich ein neues Prinzip der Verantwortungs- und Aufgabenzuordnung heraus, welches seinen Niederschlag in der "Verordnung über die Wiedernutzbarmachung der für Abbau- und Kippenzwecke des Bergbaus in Anspruch genommenen Grundstücksflächen vom 06.12.1951" fand. Dieses Gesetz formulierte erstmalig umfassende Wiederurbarmachungsverpflichtungen. Eine Novellierung und Erweiterung der rechtlichen Grundlagen wurde mit dem 1969 erlassenen Berggesetz der DDR (BergG DDR) erreicht. Dabei beschränkten sich die gesetzlichen Regelungen nicht nur auf Untersuchungs- und Gewinnungsarbeiten, sondern umfaßten ebenso die zur Wiederurbarmachung der Bodenoberfläche erforderlichen Maßnahmen.

Die materielle Direktive für alle zur Gewinnung der Braunkohle und nachfolgenden Sanierung notwendigen bergbaulichen Aktivitäten wurde im BergG DDR formuliert. Dort heißt es: "... Gewinnungsarbeiten... und Sanierungsarbeiten sind so durchzuführen, daß keine Schäden auftreten, die bei der Anwendung der neuesten technischen Erkenntnisse vermeidbar sind. Der Schutz vor spezifischen Gefahren des Bergbaus, insbesondere... [die] Bergbausicherheit... ist umfassend zu gewährleisten." Das sowohl der Staat (als Gesetzgeber) als auch die Bergbaubetreiber kein prinzipielles Interesse an der Berücksichtigung naturschutzrelevanter Aspekte innerhalb der gesetzlichen Rekultivierungsvorschriften hatten, mag aufgrund der Planvorgaben sowie den, aus der Kriegs- und Nachkriegszeit stammenden, Rekultivierungsdefiziten nicht verwundern (s. aber auch S. 17).

Bemerkenswert ist, daß mit der Einführung planwirtschaftlicher Prinzipien die Wiedernutzbarmachung der nach Abschluß des Bergbaus verbliebenen Rückgabeflächen nach § 14 BergG DDR in die eigentliche Wiederurbarmachung und die – Rekultivierung genannten – Maßnahmen zur Wiederherstellung der Bodenfruchtbarkeit untergliedert wurde (HÜFFNER & TETTINGER 1994). Die allgemeine Rechtsform zur Gewährleistung der "Einordnung" der Wiederurbarmachung in die Entwicklung des Territoriums, war die Abstimmung (MÜCKE 1981).

Dies führte jedoch dazu, daß die Zielvorstellung für die Wiederurbarmachung von den "Angeboten" des Bergbaues ausgingen. FLEISCHMANN (1977) berichtet diesbezüglich: "Erfahrungsgemäß kommt es gegenwärtig... dann zu einer schnellen Entscheidung über die Folgenutzung eines Tagebaues, wenn der abbauende Betrieb selbst Vorschläge unterbreitet...".

Aus ökologischer Sicht ist die Wiederurbarmachung, d.h. die Art und das Mischungsverhältnis der verkippten Bodenschichten, von eminenter Bedeutung für das Potential der Vegetationsentwicklung auf Bergbaufolgestandorten. Die Kontrolle dieser sich durch weitreichende Konsequenzen auszeichnenden Maßnahmen allein den politisch-ökonomischen Interessensgruppen zu überlassen, war eine der gravierendsten Fehlentwicklungen in der Bergbaugeschichte der ehemaligen DDR. So bemerkten bereits WERNER & EINHORN (1976): "Da der Wert einer Bergbaufolgelandschaft in hohem Maße von ihrer Nutzung bestimmt wird, kommt der Festlegung der Nutzungsart eine entscheidende Bedeutung zu. Hierbei genügt es nicht mehr den Anforderungen, die an eine komplexe Bergbaufolgelandschaft zu stellen sind, wenn entsprechend den nach tagebautechnologisch Gesichtspunkten unterbreiteten Angeboten des Bergbaus bindige Böden für eine landwirtschaftliche..., Restlöcher für eine wasserwirtschaftliche Nutzung bestimmt werden. ... Entscheidend für die Gestaltung von Bergbaufolgelandschaften sind... die gesellschaftlichen Erfordernisse und ihre Widerspiegelung im jeweiligen Territorium, denen unter Berücksichtigung naturwissenschaftlicher, ökonomischer und landeskultureller Bedingungen entsprochen werden muß." Generell wurden die aus den politischen Fehlentscheidungen resultierenden Defizite hinsichtlich der Wiederurbarmachung in der Praxis nicht negiert, sondern mußten lediglich aufgrund ökonomischer Bedrangnisse kaschiert werden.

Die Vernachlässigung ökologisch-naturschutzfachlicher Aspekte innerhalb der rechtlichen Rahmenbedingungen zur Wiederherstellung bergbaulich genutzter Landesfläche war jedoch keineswegs nur auf das zentralistische Wirtschaftssystem der ehemaligen DDR beschränkt.

Es ist allerdings festzustellen, daß der Naturschutz selbst zu dieser Entwicklung beitrug. Bis in die Mitte der 80er Jahre wurde (zumindest in der ehem. DDR) die Bergbaufolgelandschaft (auch ideologisch) bei den Bemühungen des Naturschutzes wenig berücksichtigt und erfährt auch heute noch nicht die ihr eigentlich zukommende Bedeutung (GUTTE mündl. Mitt.). Wenngleich die frühere Zurückhaltung des Naturschutzes bezüglich der Forderungen nach ökologisch fundierten Rekultivierungsstandards mit Blick auf die unzureichende Kenntnis sowie der Sensibilität im Umgang mit dem Braunkohlenbergbau verständlich ist, sind diesbezügliche Veränderungen heute doch dringend geboten.

In Anbetracht der gegenwärtigen Rechtsvorschriften zur Rekultivierung von Bergbaufolgestandorten wird ferner deutlich, daß die Gestaltung der Bergbaugebiete engen normativen Regelungen unterliegt. Diese sollten auch durch den Naturschutz bei seinen Bemühungen um eine ökologische Gestaltung der Bergbaulandschaft als restriktive Grenzen akzeptiert werden.

3.6. Kippsubstrate

Die Zusammensetzung des Bodensubstrates ist von zentraler Bedeutung für den Erfolg der eingeleiteten Rekultivierungsmaßnahmen und ein entscheidendes Kriterium für den Umfang der spontanen Vegetationsentwicklung auf Bergbaufolgestandorten. Neben der geologischen Herkunft des verstürzten Materials (Kap. 3.3.) hat insbesondere die technische Rekultivierung (Wiederurbarmachung) einen wesentlichen Einfluß auf die Qualität der Kippprohböden. Die wichtigsten pedologischen Untersuchungen zur Kennzeichnung und Klassifikation der durch den Bergbau entstehenden Kippenbodenformen wurden bereits in den 60er und 70er Jahren durchgeführt (BARTHEL et al. 1965 a u. b; WÜNSCHE et al. 1966; WÜNSCHE et al. 1967; WÜNSCHE et al. 1969; LORENZ et al. 1970; WÜNSCHE 1976; THUM 1978; WÜNSCHE 1980; WÜNSCHE et al. 1981; THUM et al. 1990; u.a.). Durch den Einsatz der in den letzten Jahrzehnten gebräuchlichen Technologie entstanden zum einen charakteristische bergbauliche Vollformen außerhalb (Halden) und innerhalb (Kippen) der Tagebauflächen sowie die heute mehrheitlich gefluteten Restlöcher (Hohlformen). Hinsichtlich der Kippenformen unterscheidet man entsprechend dem Oberflächenniveau Hoch-, Flur- und Tiefkippen. Unter dem Einfluß der bergmännischen Umlagerung des über und zwischen den tertiären Braunkohlenflözen anstehenden Deckgebirges entstanden Kippprohböden, welche sich in ihren Merkmalen wesentlich und dauerhaft von den natürlichen Böden unterscheiden. Charakteristisch für die im Untersuchungsgebiet auftretenden Kippprohböden sind folgende Merkmale (WÜNSCHE et al. 1998):

- hohe vertikale und horizontale Substratheterogenität (Kippenböden entsprechen einem durch die Verkipfungstechnologie und die lokalen geologischen Verhältnisse bestimmten Mosaik von Sedimenten geologisch unterschiedlichen Ursprungs u. Alters)
- lokal höhere Kohle- und Schwefelgehalte (insbesondere in Substraten tertiären, marin-brackischen Ursprungs führt Pyrit- und Markasitverwitterung zur Freisetzung von Schwefelsäure)
- niedrige Mengen an biologisch umsetzbarer Substanz
- Mangel an Dauerhumus und Ton-Humuskomplexen
- niedriger Anteil pflanzenverfügbarer Nährstoffe (hervorgerufen durch die chemische Festlegung wichtiger Nährelemente insbesondere in tertiären oder kolloidreichen (tonigen) Kippsubstraten)
- Gefügelabilität (vor allem kolloidreiche bindige Kippsubstrate neigen zur Oberflächenverdichtung)
- Erosionsanfälligkeit
- geringe biologische Aktivität (vgl. DUNGER 1968, 1969, 1979, 1987, 1989, 1990, 1991 a u. b; BRÜNING et al. 1965)

In vielen Fällen wurden zur Verbesserung der bodenchemischen Situation nach dem Abschluß der Verkipnungs- und Planierungsarbeiten Meliorationsverfahren durchgeführt. Langfristiges Ziel dieser Verfahren waren die Erhöhung des pH-Wertes und der Basensättigung, insbesondere bei sauren Kippsubstraten, sowie eine Verbesserung der Nährstoff- und Wasserverfügbarkeit.

Bis 1990 kamen vor allem das *Domsdorfer Verfahren* (ILLNER & LORENZ 1965, ILLNER & KATZUR 1968) zur Grundmelioration der tertiären Kippsubstrate des Lausitzer Braunkohlenreviers, sowie das im Mitteldeutschen Revier bevorzugte *Böhlener Verfahren* (BRÜNING 1962) zum Einsatz (nähere Angaben siehe STEINE UND ERDEN PLANUNGSGESELLSCHAFT¹ 1999).

Bedingt durch den Gewinnungs-, Transport- und Verkipnungsprozeß der Deckgebirgsschichten treten Kippenböden im Unterschied zu natürlichen Böden selten homogen auf. Entsprechend den sich aus den pedoökologischen Eigenschaften des miteinander vermengten geologischen Ausgangsmaterials ergebenden Differenzen unterscheidet man zwischen Kippenböden mit „normaler“ Heterogenität (die beteiligten Bodenarten werden auf der Ebene eines Kippsubstratbegriffes zusammengefaßt) und Gemengesubstraten, welche sich durch das Nebeneinander pedoökologisch sehr unterschiedlicher Substrate auszeichnen. Die Einordnung von Gemengesubstraten erfolgt nach petrographischen Kriterien.

¹ im folgenden SEP (1999)

Folgende Hauptbodenformen wurden bisher im Mitteldeutschen Braunkohlenrevier unterschieden (WÜNSCHE et al. 1969):

<i>Hauptbodenform</i>	<i>geologisches Ausgangsmaterial</i>
▪ Kippsand	Flußsand, -kies; Schmelzwassersand; Geschiebesand; Formsand
▪ Kippkalksande	Schmelzwassersand und Geschiebesand
▪ Kippkohlesande	Brauner Meersand; sandige Mittel, Zwischenmittel und Flußsand
▪ Kippkalkkohlesande	Glaukonitsand
▪ Kipplehme	Geschiebelehm, Sandlöß- und Lößlehm
▪ Kippkalklehm	Geschiebemergel; Geschiebelehm; Löß u. Lößlehm
▪ Kippkohlelehm	Mittel- und Zwischenmittel (schluffig z.T. sandig)
▪ Kippschluffe	Lößlehm, Sandlößlehm, Auenlehm
▪ Kippkalkschluffe	Löß
▪ Kiptone	Mittel (schluffig-tonig)
▪ Kippkohletone	Mittel und Zwischenmittel (schluffig-sandig)

Unter grobpetrographischen und stratigraphisch-faziellen Gesichtspunkten lassen sich die Abraumsubstrate generell in bindige und sandig-kiesige Substrate unterteilen, wobei je nach ihrem geologischen Ursprung nochmals zwischen Kippsubstraten tertiärer und quartärer Herkunft unterschieden wird (WÜNSCHE et al. 1998). Eine Zusammenfassung der charakteristischen Merkmale der wichtigsten Kippenbodenformen ist in Tabelle 1 dargestellt. Grundsätzlich weisen die jüngeren eiszeitlichen Sedimente gegenüber den braunkohlenzeitlichen Ablagerungen deutlich bessere Rekultivierungseigenschaften auf.

Hinsichtlich des Mineralbestandes und des Nährstoffvorrates sind die sorptionsstarken (hoher Gehalt an abschlämmbaren Bestandteilen und quellfähigen Tonmineralien), bindigen, quartären Substrate am besten ausgestattet. Jedoch verschlechtern sich ihre physikalischen Eigenschaften (Gefüge, Wasserversickerung, Durchlüftung) mit zunehmendem Anteil kolloidaler Bodenbestandteile. Charakteristisches Merkmal der bindigen Tertiärsedimente (Kiptone) ist ebenfalls der oft hohe Kolloidreichtum mit den daraus resultierenden unbefriedigenden physikalisch-chemischen Eigenschaften, welche zu einer festen Bindung der geringen natürlichen Nährstoffreserven führen. Durch die Oxidation von Schwefelverbindungen neigen die Substrate zur Versauerung. Hingegen weisen sandig-kiesige Kippböden meist eine geringe Lagerungsdichte, ein Einzelkorngefüge, gute Durchlüftung und große Wasserdurchlässigkeit auf. Ihre bodenphysikalischen und -chemischen Eigenschaften werden somit in erster Linie durch die Korngrößenverteilung bestimmt. Auch die tertiären Sande und Kiese enthalten z.T. erhebliche Anteile oxidierbarer Schwefelverbindungen.

Tab. 1: Bodenkundliche Charakteristik und ökologische Wertung der wichtigsten Kippbodensubstrate des Untersuchungsgebietes (nach THOMASIUS et al. 1996 veränd.)

Merkmal	Kipp-Kohlesand	Kipp-Sand Kipp-Kiessand	Kipp-Lehmsand Kipp-Kalklehm	Kipp-Lehm Kipp-Kalklehm	Kipp-Ton
Dominierende Bodenart	± kiesiger, kohlehaltiger, schwach lehmiger Sand	± kiesiger Sand	± kiesiger, stark lehmiger Sand; lehm-, schluff- o. kohlebrockig	± kiesiger, sandiger Lehm bis Lehm; schluff-, ton- o. kohlebrockig	lehmiger bis schluffiger Ton, z.T. kohlebrockig
Lagerungsdichte, Gefüge	gering, Einzelkorn-, Bröckelgefüge	sehr gering, Einzelkorngefüge	mittel, Bröckel- bis Feinpolyederggefüge	mittel bis hoch, Polyeder-, Prismen- o. Plattengefüge	locker bis hoch, Polyeder- oder Klumpengefüge
Durchlüftung	mittel	stark	mittel	gering infolge niedrigem Grobbodenanteil	sehr gering infolge Mangel an Grobboden
Wasserdurchlässigkeit (kf)	gering bis mittel (oberfl. Benetzungswiderstand)	hoch	mittel	gering	sehr gering
Nutzbare Feldkapazität	mittel	gering	mittel bis hoch	gering bis mittel	sehr gering
Mineral- und Nährstoffvorrat	gering; C _r -Gehalt mittel bis hoch; S-Gehalt mittel bis hoch, anorgan. (Pyrit) u. organ. gebunden	gering	mittel (Feldspäte, Glimmer, Calcit) Ca, Mg, P	mittel bis hoch (Feldspäte, Glimmer, Calcit); Ca, Mg, K, P	gering
Sorption (KAK)	mittel bis hoch	sehr gering bis gering	mittel	mittel bis hoch infolge quellfähiger 3-Schicht-Tonmineralien	mittel – Vorherrschen von Kaolinit
Basensättigung (BS)	sehr basenarm	basenarm	mittelbasisch bis basenreich	mittelbasisch bis basenreich	basenarm
Bodenreaktion (pH)	sehr stark sauer	schwach sauer bis sauer	schwach sauer bis schwach alkalisch	schwach sauer bis schwach alkalisch	stark sauer
Ökologische Eigenschaften	■ Schwefelgehalt hat hohes Säurepotential sowie freies Al u. Fe am Sorptionskomplex zur Folge ■ Schwermetalle können wirksam werden ■ C_r-Gehalt erhöht Sorptions- u. nutzbare Feldkapazität; Festlegung von N u. P ■ Grundmelioration kompensiert freie Säuren, verbessert Nährstoffgehalt, fördert Infiltration, Abbau kohligler Substanzen und Bodenleben	■ Trockenisgefahr ■ niedrige Pufferung ■ hohe Schadstoffempfindlichkeit	■ ausgeglichene bodenphysikalische und chemische Eigenschaften ■ gut gepufferte Substrate, vor allem wenn CaCO₃-haltig ■ geringe Schadstoffempfindlichkeit ■ günstige Voraussetzungen für Humusakkumulation und Bodenleben ■ kaum verschlammungsgefährdet	■ Neigung zur Verdichtung u. Verschlammung führen zu Haft- u. Staunässe ■ Gefügelabilität ■ starke Pufferung und daher geringe Schadstoffempfindlichkeit ■ erhebliche Anteile an leicht verwitterbaren Primärmineralien ■ Nährstoffnachlieferung standortgerechte Bestockung verbessert Substratauflockerung und bodenphysikalische Merkmale	■ Wechsel zwischen starker Oberbodenvernässung (Niederschlag) und starker Austrocknung (Trockenzeiten) ■ Wasserführung auf Schwundrisse orientiert ■ Verschlammungsgefahr ■ Gefügelabil ■ Nährstoffe in kolloidreicher Substanz fest gebunden ■ bodenchemische Prozesse träge ■ geringe biologische Aktivität

Die Deszendenz des verkippten Materials verursacht auch bei texturgleichen Substraten hinsichtlich

- der Art der vorliegenden Tonmineralien
- des Kolloidreichtums
- des Gehalts an fossilem Kohlenstoff
- des Gehalts an Schwefelverbindungen und freien Säuren
- des Auftretens freier Al- und Fe-Ionen
- des Pufferungsvermögens und der Schadstoffempfindlichkeit

eine Reihe von Differenzierungen, welche für die Rekultivierbarkeit der betreffenden Kippenböden von wesentlicher Bedeutung sind und über einen langen Zeitraum hinweg die Entwicklungsdynamik der jeweiligen forstlichen Anpflanzungen beeinflussen können.

Für den Beginn der Bodenbildung innerhalb der jungen Stadien sind vor allem Verwitterungsprozesse verantwortlich. Nach erfolgter Rekultivierung entsteht naturgemäß ein initialer Auflagehorizont (A_i), welcher sich bei fortschreitender Humusakkumulation zu einem deutlich abgrenzbaren Humushorizont (A_h) weiterentwickelt. Grundsätzlich lassen sich Kippenböden überwiegend den anhydromorphen, terrestrischen Böden zuordnen. Aufgrund ihres jungen Alters dominieren meist noch die Rohbodenstadien (Lockersyroeme). Bei fortschreitender Bodenbildung entwickeln sich auf den kalkfreien Substraten Regosole, während auf kalkhaltigen Substraten Pararendzinen entstehen.

Nach WÜNSCHE et al. (1981) weisen beide Bodentypen nach längerer Nutzung einen mehr oder weniger deutlich ausgeprägten Humushorizont auf (A_h/IC – Böden). Dichtgelagerte tonige Substrate neigen hingegen zur Bildung von Staugleyen (Pseudogleye). Die Herausbildung von Humusformen aus dem Stadium des Rohbodens wird im wesentlichen durch die Art und Weise der beginnenden Vegetationsentwicklung (spontane Sukzession oder Aufforstung) beeinflusst. Zusätzlich nehmen in industriell belasteten Gebieten, wie dem mitteldeutschen Braunkohlenrevier, anthropogene atmosphärische Depositionen in besonderem Maße Einfluß auf die Humusakkumulation (THUM 1978, SEP 1999). Gemäß der Natur der Kippensubstrate werden auch unter den Humusformen vorwiegend Sonderformen angetroffen.

3.7. Vegetationsverhältnisse

Die Veränderung und Entwicklung der Phytocoenosen der Bergbaufolgelandschaft kann selbstverständlich nicht losgelöst von den ursprünglichen bzw. aktuellen Vegetationsverhältnissen der Umgebung betrachtet werden, da sowohl der Charakter, als auch die Verbreitung der gebiets-typischen Pflanzengesellschaften in unterschiedlicher Weise Aufschluß über die ökologischen Bedingungen der Region gibt (TÜXEN 1956, DIERSCHKE 1974, KLINK & SLOBODDA 1994, LANG 1994).

Wie in den meisten anderen Regionen Deutschlands auch, gehören der potentiell natürlichen Vegetation zwischen Leipzig und Altenburg hauptsächlich Waldgesellschaften an. Namentlich der Stieleichen–Hainbuchenwald in kolliner Ausprägung mit reichlicher Beteiligung von *Tilia cordata* kann hier als Leitgesellschaft betrachtet werden. Lediglich westlich der Weißen Elster setzt sich zunehmend die stärker subkontinental geprägte Gesellschaft des Traubeneichen–Hainbuchenwaldes durch (SCHUBERT 1972). Die Baumschicht dieser Wälder besteht vor allem aus Stiel- und Traubeneiche (*Quercus robur*, *Q. petraea*), Hainbuche (*Carpinus betulus*) und Winterlinde (*Tilia cordata*). Die Buche (*Fagus sylvatica*) kann lokal von Bedeutung sein, ist jedoch im allgemeinen den genannten Baumarten unterlegen.

Die generell kräftig entwickelte Strauchschicht setzt sich im allgemeinen aus Schwarzem Holunder (*Sambucus nigra*), Weißdorn (*Crataegus monogyna*), Hasel (*Corylus avellana*) und Hundsrose (*Rosa canina* agg.) zusammen.

Im Gegensatz zur potentiell natürlichen Flora gibt die reale Vegetation Aufschluß über den grundsätzlich zur Verfügung stehenden Artenpool, d.h. über die quantitative Verteilung jener Arten, welche prinzipiell für Sukzessionsprozesse zur Verfügung stehen. Für die Zusammensetzung der aktuellen Vegetation ist neben den klimatischen bzw. substratspezifischen Rahmenbedingungen auch die Nutzungsform der unterschiedlichen Kleinflächen bestimmend.

Von den ursprünglich häufigen zonalen Waldgesellschaften des Stieleichen–Hainbuchenwaldes sowie des Traubeneichen–Hainbuchenwaldes existieren heute nur noch wenige Restvorkommen (GUTTE 1992, WOLF et al. 1994, KRUMMBIEGEL et al. 1997). Vielerorts wurden die autochthonen Wälder weitgehend durch Forstgesellschaften ersetzt (WIEDENROTH 1964, PARTZSCH & KRUMMBIEGEL 1994).

Im Landschaftsbild des Leipziger Südraumes dominieren heute vor allem verschiedene anthropogene Vegetationsformationen, wobei auf die Ruderal- und Segetalflora der größte Anteil unter den einzelnen soziologischen Einheiten entfällt.

Nach GUTTE (1969) widerspiegeln die Ruderalpflanzengesellschaften deutlicher als die Ackerunkrautgesellschaften (MÜLLER 1963/64) die örtlichen Klimaverhältnisse, was in einer regional differenzierten Verbreitung verschiedener ruderalsoziologischer Syntaxa resultiert.

4. Methoden

Das generelle Ziel dieser Untersuchung besteht in der Ermittlung und kausalen Interpretation der im Sukzessionsverlauf von forstlichen Anpflanzungen entstehenden Vegetationsmuster bzw. deren Veränderungen. Dabei wird grundsätzlich von der Annahme ausgegangen, daß vor allem systeminterne Größen als Ursachen der Vegetationsdifferenzierung in Betracht kommen. Aus den in Kap. 2.1. bzw. Kap. 3.6. dargelegten Gründen werden sowohl in den spezifischen Merkmalen der Substrate, als auch in der künstlich begründeten Baumschicht, wichtige prädisponierende Faktoren vermutet.

Im folgenden wird somit weniger nach der syntaxonomischen Differenzierbarkeit der Forsten bzw. ihre Entwicklungsstadien gefragt, sondern nach dem Umfang, in welchem zwischenartige Interaktionen unter den Bedingungen der gegebenen physikalischen Umwelt für die entstehenden Vegetationsstrukturen verantwortlich sind.

Hierzu ist jedoch zu klären, ob sich ein derart komplexer Prozeß, wie die Sukzession eines mehrschichtigen Ökosystems mit seinen interagierenden Wirkungsmechanismen und vielfältigen Einflußgrößen, überhaupt so transparent darstellen läßt, daß die Mechanismen einzelner Strukturebenen einer Betrachtung zugänglich werden?

Konzeptionell hilfreich, wenn auch nicht immer klar durchführbar, ist nach LEUSCHNER (1994) die Unterscheidung zwischen Ablauf, Mechanismen, prinzipiellen Ursachen und resultierenden Eigenschaften direktonaler Vegetationsentwicklungen. Ähnlich äußert sich auch ANAND (1994) indem er, stärker generalisierend, die Unterscheidung von drei wesentlichen Punkten als die Grundlage jeder vegetationskundlichen Untersuchung betont (vgl. BÖHMER 1999): *“Generally, and most simply put, in a given system, patterns are what we perceive, processes describe how these patterns come about, and the mechanisms provide explanations as to why these patterns occur.”* (Hervorhebung v. Verf.)

Eine kausale Betrachtung der syndynamischen Veränderungen in Pflanzenbeständen setzt als Grundbedingung demnach die Differenzierbarkeit dieser Punkte voraus. Aufgrund der Komplexität des betrachteten Systems sind allerdings Mechanismen und Ursachen des Sukzessionsprozesses nicht in jedem Fall klar unterscheidbar. Als Mechanismen werden konventionell all jene Interaktionen bezeichnet, die in einer bestimmten Form zum Vegetationswandel beitragen (PICKETT et al. 1987, VAN ANDEL et al. 1993). Infolge der hierarchischen Natur ökologischer Systeme (s. Kap. 2.1.) können allerdings Prozesse, welche auf einer bestimmten Organisationsebene als Mechanismus wirken, auf einer anderen Ebene die Ursache (oder den Effekt) eines bestimmten Phänomens darstellen. Ähnliche Probleme kann, insbesondere bei retrospektiver Betrachtung, die Trennung zwischen Ablauf und resultierenden Eigenschaften eines Sukzessionsprozesses auf organismischer Ebene bereiten.

4.1. Konzeptionelle Vorstellungen

4.1.1. Der Forstbegriff aus pflanzensoziologischer Perspektive

Zweifelsohne ist es dem allgemeinen Sprachgebrauch nach akzeptabel, künstlich begründete Gehölzbestände auf Bergbaufolgestandorten als Forste zu bezeichnen. Aus dieser Perspektive mag es daher spitzfindig erscheinen, den Forstbegriff auf seine semantische bzw. pflanzensoziologische Eignung zur Beschreibung der untersuchten Vegetationsbestände hin zu überprüfen.

Angesichts der Diskussionen bei HADAČ & SOFRON (1980) bzw. KOWARIK (1995) wird jedoch deutlich, daß die Handhabung anthropogen entstandener Forstbestände aufgrund der allgemein geringen Akzeptanz zur Integration solcher Formationen in das syntaxonomische Klassifikationssystem, aber auch durch die fehlende objektive Begriffsdetermination, nach wie vor schwierig ist.

HOFMANN (1969) definierte die Forstgesellschaft wie folgt: „Eine Forstgesellschaft ist eine in sich in wesentlichen soziologischen Merkmalen homogene Pflanzengesellschaft, deren Artenverband sich unter dem Einfluß einer künstlich angepflanzten Baumart (oder mehreren) entwickelt hat, vorausgesetzt, daß die betreffende Baumart in der natürlichen potentiellen Vegetation des jeweiligen Standortes fehlt oder nur in soziologisch unwesentlichem Maß vertreten ist.“ KOWARIK (1995) greift diesen Gedanken auf und präzisiert: „Es ist sinnvoll, die anthropogene Begründung eines Gehölzbestandes durch Ansaat oder Pflanzung als obligates Definitionskriterium für Forste zu verwenden, da diese Art der Bestandsbegründung mit der nachfolgenden Pflege auch spätere, ökologisch bedeutsame Eigenschaften der Bestände präjudiziert: z.B. die Vereinheitlichung des Artenspektrums..., der Altersstruktur, des Schichtenaufbaus und der Bestandsstruktur mitsamt der hierdurch bewirkten ökosystemaren Veränderungen im Vergleich zu nicht gepflanzten Waldbeständen.“

In der vorliegenden Arbeit wird im wesentlichen der Auffassung KOWARIK's (1995) unter Berücksichtigung der von SCHUBERT (1991) vorgenommenen strukturellen Einschränkungen bezüglich gehölzdominierter Formationen gefolgt, da sich entsprechend der so gewonnenen Definition alle betrachteten Gehölzbestände einheitlich als Forst klassifizieren lassen.

4.1.2. Hypothesen zur Sukzessionsdynamik

Nachdem über den begrifflichen Inhalt des Untersuchungsgegenstandes Klarheit erzielt wurde, erscheint es ferner notwendig, einige theoretische Aspekte bezüglich der Entstehung temporärer Muster (= Sukzession) sowie ihrer vermutlichen Mechanismen zu erörtern. Je nach Art des Standortes, der Ausgangsbedingungen, des Störungsregimes und der Entwicklungsrichtung lassen sich verschiedene funktionelle Unterteilungen des Sukzessionsbegriffes vornehmen (z. B. DIERSCHKE 1994).

Allerdings können diese Spezifikationen nur einen begrenzten Beitrag zur kausalen (mechanistischen) Interpretation der oft beträchtlichen Unterschiede bezüglich der Vegetationsdynamik einzelner Ökosysteme leisten. Die Definition der Ursachen asymmetrisch verlaufender Sukzessionsprozesse erfordert vielmehr, daß zunächst die grundlegenden Mechanismen entschlüsselt und als allgemeingültige, überprüfbare Hypothesen formuliert werden (s. LEUSCHNER 1994).

Die ersten Bemühungen, die im Verlauf der Entwicklung von Pflanzenbeständen beobachteten Veränderungen in einer generalisierenden Theorie auszudrücken, gehen auf ODUM (1969) und MARGALEF (1963, 1968) zurück. Dieser heute als MARGALEF-ODUM-Synthese bekannte theoretischer Ansatz betrachtete die Vegetationsveränderungen als eine Konsequenz der Beziehungen und Interaktionen zwischen den Organismen *per se*, während äußere Einflüsse wie die Änderung der physikalischen Umwelt oder die Einwanderung anderer Pflanzenarten vernachlässigt wurden. Jede progressive Sukzession sollte somit zu einem Ökosystem komplexerer Ordnung, höherer Diversität bzw. größerer Biomasse führen (vgl. Kap. 2.1.). Im allgemeinen wird heute die Auffassung einer autogen kontrollierten Vegetationsdynamik bzw. die holistische Interpretation ihrer Ursachen als obsolet betrachtet (DRURY & NISBET 1973; PICKETT et al. 1987; TILMAN 1985, 1990; GLENN-LEVIN et al. 1992). Deutlich enger gefaßt ist hingegen die Argumentation von FINEGAN (1984), MILES (1987) oder VAN ANDEL et al. (1993), welche die Änderung der Artenzusammensetzung bzw. eine variierende Artenhäufigkeit als wichtiges Kennzeichen der Entwicklungsdynamik ansehen.

Die moderneren Sukzessionshypothesen lassen im wesentlichen zwei konzeptionelle Ansätze erkennen: (1) eine zunehmend reduktionistische Betrachtung bzw. mechanistische Interpretation der Vegetationsveränderung und (2) eine Konzentration auf das Paradigma des Nichtgleichgewichtes (im Gegensatz zu den hypothetischen Vorstellungen von MAC ARTHUR & WILSON 1967). Infolge dieser Neuorientierung entstanden mehrere, derzeit grundsätzlich akzeptierte, theoretische Erklärungsmodelle (*sensu* CONNELL & SLATYER 1977). Wie LEUSCHNER (1994) betont, schließen sich die einzelnen Theorien nicht gegenseitig aus, sondern können je nach Konstellation der Ausgangsbedingungen von unterschiedlicher Gültigkeit sein bzw. sich gegenseitig ergänzen. Im Hinblick auf die hier untersuchten Vegetationsbestände kommen prinzipiell zwei unterschiedliche Mechanismen als Ursache der dynamischen Veränderung der Forstgesellschaft in Betracht (vgl. LEUSCHNER 1994):

1. Die *competitive sorting* oder *competitive hierarchy* – Hypothese (HORN 1974, 1981; synonym den *transient dynamics* von TILMAN 1988). Nach dieser Hypothese sollten konkurrenzschwache, früh in der Sukzession auftretende Arten durch konkurrenzstärkere, später auftretende Arten verdrängt werden. Die Konkurrenzstärke wird dabei auf die biologischen Eigenschaften der Arten, nicht jedoch auf abiotische Änderungen des Ökosystems, zurückgeführt. Interspezifische Konkurrenz spielt in diesem Sukzessionsmodell demnach eine zentrale Rolle.

2. Die *gradient-in-time* Hypothese (DRURY & NISBET 1973, TILMAN 1985, 1997). Nach dieser Hypothese bestimmt der zeitliche Gradient der Ressourcen-Verfügbarkeit die Veränderung der Vegetationszusammensetzung. Meist wird dieses Modell im Zusammenhang mit der autogenen Nährstoffanreicherung im Ökosystem diskutiert (TILMAN 1997).

In beiden Modellen besteht der zentrale Kontrollmechanismus des Sukzessionsgeschehens in einer Veränderung der Verfügbarkeit, Ausschöpfung und Nutzung von Ressourcen, oder anders ausgedrückt, Sukzession kann sich entsprechend der genannten Modelle in jenem Umfang vollziehen, wie es einer Pflanze gelingt, bisher unausgeschöpfte Ressourcen zu akquirieren, wobei diese durch eine steigende Nachlieferung oder eine bessere Anpassung zugänglich werden können. Es ist jedoch zu berücksichtigen, daß jeder Veränderung im Sukzessionsprozeß durch die physikalischen und biotischen Umweltfaktoren (i. w. S.) bestimmte Barrieren (*constraints*) entgegenstehen, welche als feste Grenzen den äußeren Rahmen des zwischenartlichen Beziehungsgefüges markieren (s. z.B. COLLINS et al. 1993).

4.2. Methoden der Datenerfassung

4.2.1. Erfassung der räumlichen Muster

Aufgrund der bereits dargestellten engen Verflechtungen zwischen forstlicher Rekultivierung und waldbaulicher Praxis existiert in der Bergbaufolgelandschaft des Leipziger Südraumes gegenwärtig eine kaum überschaubare Fülle von unterschiedlichen Bestands- und Strukturtypen. Ihre umfassende Darstellung kann jedoch nicht Gegenstand der vorliegenden Untersuchung sein (vgl. Zielstellung), zumal bereits von SEP (1999) detaillierte Angaben zu den Bestandsformen erarbeitet wurden. Folglich wurde aus methodischer Sicht eine selektive Beschränkung auf die repräsentativen Baumarten als sinnvoll erachtet. Entsprechend ihrer Häufigkeit wurden folgende Baumarten ausgewählt: Kiefer (*Pinus sylvestris*), Eiche (*Quercus robur* & *Q. petraea*), Robinie (*Robinia pseudoacacia*), Schwarz-Pappel Hybriden (*Populus x canadensis*), Aspe (*Populus tremula*) und Balsam-Pappel (*Populus balsamifera*)².

Der verfolgte methodische Ansatz entspricht einem klassischen „*top-down-approach*“, d.h. die entscheidenden Sukzessionsprozesse bzw. ihre Mechanismen werden im wesentlichen aus den erfaßten Vegetationsmustern durch eine Abwärtskausalität geschlußfolgert (GLAVAC 1996). Dabei können in Anlehnung an VER HOEF et al. (1993) ökologische Muster grundsätzlich als die nicht zufällige, horizontale Abundanzverteilung von Organismen auf einer bestimmten Hierarchieebene interpretiert werden.

² Eine Übersicht über die im Rahmen der vorliegenden Arbeit untersuchten Forstbestände ist in Anl.-Tab. 1. gegeben.

Die Musterbildungen innerhalb der untersuchten Forsten sind grundsätzlich auf zwei unterschiedlichen Betrachtungsebenen differenzierbar. Einerseits lassen sich verschiedene Vegetationseinheiten (Formationen, Assoziationen, o.ä.) miteinander vergleichen. Dies berührt im wesentlichen Fragen der syntaxonomischen Differenzierung, was – übertragen auf die untersuchten Forstgesellschaften – vor allem das ökologische Potential der einzelnen Baumarten zum Ausdruck bringt. Die Betrachtung der räumlichen bzw. zeitlichen Verbreitungsmuster einzelner Populationen bezieht sich hingegen mehr auf die syndynamischen Aspekte.

Ökologische Muster sind demnach direkt mit der jeweils betrachteten Skala (= erfaßte Vegetationsfläche) korreliert. Diese durch die spezifischen Raumansprüche der Schlüsselarten induzierte Problematik offenbart sich besonders in der nach wie vor umstrittenen, zur Beurteilung der Artenstruktur komplexer, mehrschichtiger Vegetationsaufnahmen notwendigen Mindestflächengröße (vgl. Diskussion bei BARKMAN & TÜXEN 1968, KREEB 1983, DIERSSEN 1990, EWALD & FISCHER 1993, DIERSCHKE 1994, WALENTOWSKI 1998).

Mit einer Fläche von 350 m² liegen die eigenen Vegetationsaufnahmen im Rahmen des von DIERSSEN (1990) mit 100–500 m² angegebenen Richtwertes für Vegetationsaufnahmen von Wäldern unter mitteleuropäischen Verhältnissen.

Ungeachtet verschiedener Einwände (z.B. WALENTOWSKI 1998) wurde innerhalb der Aufforstungsbestände auf eine konstante Aufnahme­fläche geachtet, da allein der Verweis auf Repräsentativität und Homogenität eine Abweichung von standardisierten Flächengrößen nicht rechtfertigt. Da sowohl Artenzahlen als auch Abundanzmuster nicht flächenunabhängig sind, können, zumindest hinsichtlich der Prozesse und Muster, Vegetationsaufnahmen unterschiedlicher Größe *a priori* nicht miteinander verglichen werden.

Eine strikte Anwendung des Homogenitätskriteriums verlangt insbesondere bei dynamischen, mosaikartig aufgebauten Pflanzenbeständen ein erhebliches Maß an subjektiver Vorauswahl. Damit steht es jedoch der im Hinblick auf die Anwendung statistisch-numerischer Methoden geforderten zufälligen und unabhängigen Erhebung der Stichproben entgegen. Vegetation wurde aus diesem Grund als kontinuierliches Gradientensystem aufgefaßt und somit die Homogenität eines Pflanzenbestandes in erster Linie als die Homogenität seiner Mosaikstruktur betrachtet (vgl. WHITTAKER 1953, STORCH 1983). Damit war zumindest auf konzeptioneller Ebene eine pragmatische Annäherung beider methodischer Ansätze möglich.

Neben der gewählten Flächengröße wird die quantitative Repräsentativität des Datenmaterials auch durch die Anzahl der jeweils erhobenen Aufnahmen bestimmt. DIERSCHKE (1994) nennt 20–30 Aufnahmen als minimalen Umfang zur Charakterisierung von Pflanzengesellschaften, wobei er einschränkend hinzufügt: „Die notwendige Zahl der Aufnahmen hängt vom Vegetationsmuster sowie von der Art und Zielstellung der Auswertung ab“. Die Erfassung der Vegetation forstlicher Anpflanzungen wird ferner durch deren Flächengröße bestimmt, da diese die jeweils sinnvolle Anzahl von Vegetationsaufnahmen begrenzt.

Insgesamt liegt den dargestellten Ergebnissen ein Datensatz von 364 Aufnahmen zugrunde. Die einzelnen Vegetationsaufnahmen wurden nach der Schätzmethode von BRAUN-BLANQUET (1964 in DIERSCHKE 1994) angefertigt, wobei zur genaueren Charakterisierung mittlerer Stetigkeiten der Schätzwert 2 nochmals in 2a (10% - 15%) und 2b (15% - 25%) unterteilt wurde. Die zumeist etagenförmig aufgebauten Vegetationsbestände wurden in obere und untere Baumschicht, Strauchschicht und Krautschicht untergliedert und die Schätzung der Deckungsanteile in allen Schichten getrennt durchgeführt. Die Nomenklatur der erfaßten höheren Pflanzen richtet sich nach ROTHMALER (1994). Die Kryptogamenflora wurde nicht berücksichtigt.

4.2.2. Erfassung der zeitlichen Muster

Insbesondere bei langfristigen Sukzessionsprozessen wird zur Erfassung der strukturellen Veränderungen im Vegetationsgefüge vielfach ein vergleichender Ansatz gewählt, wenngleich dieser gegenüber direkten Beobachtungen deutliche Nachteile aufweist (DIERSCHKE 1994). „Aber im allgemeinen sind wir gezwungen, das zeitliche Nacheinander aus dem räumlichen Nebeneinander zu erschließen und führen damit ein hypothetisches Moment in die Methodik ein, was von manchen Forschern abgelehnt wird, wie uns scheint mit Unrecht, falls wir vorsichtig und kritisch vorgehen und bei der Bewertung nie vergessen, wie wir das Ergebnis erlangt haben“ (LÜDI 1923, S. 279).

Bei diesem als „*space-for-time substitution*“ (PICKETT 1989, GLENN-LEVIN & VAN DER MAAREL 1992) bezeichneten, methodischen Vorgehen werden die Forsten entlang eines theoretischen Zeitgradienten bzw. eines Gradienten zunehmender Organisationshöhe angeordnet (Chronosequenz) und die Strukturzustände als Etappen der jeweiligen Sukzessionsrichtung aufgefaßt (GLAVAC 1996). Wenngleich durch verschiedene Unsicherheiten gekennzeichnet, existieren zur Betrachtungen langfristiger Entwicklungsprozesse gegenüber dem Aufstellen von Chronosequenzen häufig keine Alternativen. Mögliche Fehlschlüsse resultieren vor allem aus der nur hypothetischen Vergleichbarkeit der jeweiligen Standorte sowie der unzureichenden Kenntnis der Vorgeschichte der Pflanzenbestände (MILES 1979, AUSTIN 1981, GLAVAC 1996).

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen wurde dennoch der Schwerpunkt auf den vergleichenden Ansatz gelegt (vgl. LEUSCHNER 1994), da: (1) die Langfristigkeit der Prozesse andere Ansätze weitgehend ausschloß, (2) die dynamischen Veränderungen der Vegetation innerhalb des betrachteten Zeitraumes so groß sind, daß sowohl quantitative als auch qualitative zeitliche Trends erkannt werden können und sich zumindest grobskalige Muster unterscheiden lassen und (3) intensive Prozeßstudien, wie sie hier durchgeführt wurden, nur in einem vergleichenden Ansatz möglich sind.

4.2.3. Bodenuntersuchungen

Wie bereits dargestellt, wird in den Eigenschaften der Kippsubstrate eine grundlegende Ursache der Vegetationsdynamik innerhalb der forstlichen Anpflanzungen vermutet. Allerdings steht dieser aufgrund der kleinskaligen Substratheterogenität eine nur mit größerem Aufwand zu realisierende Erfassung der physikalisch-chemischen Bodenmerkmale entgegen. Die Fülle der bislang zu dieser Problematik erschienenen Arbeiten (s. Kap. 3.6.) mag hierzu als Illustration dienen. Die Evaluierung der Beziehungen zwischen dem Vegetationsaufbau und den pedologischen Standortbedingungen beruht aus diesem Grund auf einem 32 Untersuchungsflächen umfassendem Referenzsystem.

Die Entnahme der für den chemischen Aufschluß bestimmten Proben des Kippsubstrates erfolgte durch das Ausstechen von durchschnittlich 6 ca. 15 cm langen Bodenzylindern mittels eines Bohrstockes ($\varnothing$ 5 cm). Der von THUM (1975) zur Charakterisierung von Kippenböden als sinnvoll erachtete Stichprobenumfang von 30–50 Einzelproben konnte wegen des notwendigen Arbeitsaufwandes nicht realisiert werden. Generell macht Differenz zwischen realisierbarer und sinnvoller Stichprobengröße die Schwierigkeiten einer adäquaten Bewertung der chemischen Eigenschaften von Kippenböden deutlich.

Tab. 2: Parameter der chemischen Bodenanalyse. Die Einteilung der Elemente in die Kategorien Makro-, Mikro- und Spurenelemente erfolgte hinsichtlich ihrer häufigen Gehalte in der pflanzlichen Biomasse (vgl. FREY & LÖSCH 1998). Für jedes Element wurde neben der analysierten Form (Best. als ...) auch die Form der pflanzlichen Aufnahme (Aufn. als ...) angegeben.

qualitative Boden- merkmale	Makronährelemente			Mikronährelemente			Spurenelemente		
	Element	Aufn. als	Best. als	Element	Aufn. als	Best. als	Element	Aufn. als	Best. als
pH – Wert C/N – Verhältnis	C		C _{total}	Mg	Mg ²⁺	MgO	Na	Na ⁺	Na ₂ O
	N ₂	NO ₃ ⁻ ; NH ₄ ⁺	N _{total}	Ca	Ca ²⁺	CaO	Si	Si ⁴⁺	SiO ₂
	Ka	K ⁺	K ₂ O	Fe	Fe ²⁺	Fe ₂ O ₃	Al	Al ³⁺	Al ₂ O ₃
							Ti	Ti ⁴⁺	TiO ₂

Nach der Entfernung der organischen Auflage wurden die 15 cm langen Bodenzylinder in zwei, jeweils 5 bzw. 10 cm messende, Fraktionen geteilt und zu Mischproben vereinigt. Die so gewonnenen Proben wurden im Labor auf ihre qualitative und quantitative Merkmale hin analysiert (Tab.2). Die Bestimmung der pH-Werte erfolgte in 0.1n KCl-Lösung mittels einer Glaselektrode.

Der Gesamtgehalt an Kohlenstoff bzw. Stickstoff wurde durch die Elementaranalyse nach DUMAS (IR – Detektion nach Verbrennung) bestimmt. Zur quantitativen Analyse der übrigen Elemente wurde eine wellenlängendispersive Röntgenfluoreszenzanalyse genutzt.

4.2.4. Analyse des Bodensamenvorrates

Die Bestimmung des Bodensamenvorrates erfolgte in Pappelbeständen des dritten, vierten und fünften Sukzessionsstadiums zu je drei Wiederholungen, während das erste und zweite Entwicklungsstadium aufgrund fehlender Replikate ausgeklammert werden mußten. Darüber hinaus wurden die verfügbaren Entwicklungsstadien der Kiefernforste in die Untersuchungen einbezogen. Vor der Entnahme der Bodenproben wurde auf jeder Fläche eine Vegetationsaufnahme nach BRAUN – BLANQUET (s.o.) angefertigt. Die Entnahme der Proben erfolgte jeweils im Oktober mit einem Bohrstock (Ø 5 cm) aus den oberen 5 cm der Böden. Das Endvolumen jeder Probe wurde einheitlich auf 1 l eingestellt.

Das methodische Design zur quantitativen Erfassung des Diasporenvorrates folgte den Angaben von THOMPSON et al. (1997). Danach wurden die Bodenproben zur Konzentration der Samen durch Siebe mit unterschiedlicher Maschenweite gewaschen (BERNHARDT & HURKA 1989, GROSS 1990, TER HEERDT et al. 1996). Um eine möglichst vollständige Erfassung der im Boden der untersuchten Standorte lagernden Samen zu gewährleisten, erfolgte die Bestimmung des Artenpotentials nach zwei unterschiedlichen methodischen Ansätzen (vgl. FISCHER 1987):

(1) Emergenzmethode (*seedling-emergency-method* bzw. Keimungsmethode FISCHER 1987)

Ein Teil der konzentrierten Proben wurde in dünner Schicht auf ein Keimbett (sterilisierter Sand) ausgebracht und für längere Zeit im Gewächshaus unter natürlichen Licht- und Temperaturbedingungen exponiert. Die Keimschalen wurden zum Schutz gegen eine Kontamination mit Diasporen der Umgebung abgedeckt. Die Determination der auflaufenden Keimlinge richtete sich nach MULLER (1978).

(2) Extraktionsmethode (*floating method* bzw. Auswaschungsmethode FISCHER 1987)

Die Proben wurden im Trockenschrank bei ca. 35°C getrocknet und anschließend in Papiertüten aufbewahrt. Die Trennung der Samen von den mineralischen Bestandteilen der Proben erfolgte mittels eines Salzgradienten (GROSS 1990, BROWN 1992). Die Extraktion wurde dreimal wiederholt, wobei der Überstand jeweils dekantiert und für die folgenden Extraktionen gesichert wurde. Der Bodensatz wurde verworfen. Zur Effizienzprüfung der Methode wurde der Bodensatz von drei Proben durchgesehen. Mit Ausnahme weniger, stark korrodierter Birkensamen war dieser diasporenfrei. Das Aussortieren und die Bestimmung der Diasporen erfolgte mit einem Stereomikroskop; zum Vergleich stand eine institutseigene Diasporensammlung zur Verfügung.

Nach THOMPSON et al. (1997) sind die gewählten Methoden effizient im Auffinden von Arten mit größeren Diasporen, erhebliche Schwierigkeiten bestehen dagegen hinsichtlich der Determination kleinsamiger Arten.

Die von TER HEERDT et al. (1996) genannten Probleme bei Bodenproben mit hohem organischen Anteil sind durch die Merkmale der Kippenböden zu vernachlässigen.

4.2.5. Dendroökologische Untersuchungen

Zusätzlich zu den vegetationskundlichen Erhebungen wurden in ausgewählten Beständen Untersuchungen zum dendroökologischen Verhalten von *Populus x canadensis* durchgeführt. Diese umfaßten sowohl die Bestimmung der durchschnittlichen Bestandshöhe (kumulativer Höhenzuwachs) sowie die Ermittlung des jährlichen Radialzuwachses.

Die Daten der durchschnittlichen Bestandshöhe wurden durch die Vermessung der exakten Oberhöhe von zehn Referenzbäumen mittlerer Bonität mittels des Baumhöhenmessers (Höhen- u. Neigungsmesser LEISS BL 6) erhoben. Die Bestimmung des jährlichen Radialzuwachses erfolgte mit dem Resistographen 1410 der Firma ILM durch Bohrwiderstandsmessung (RINN 1992). Die Bohrungen erfolgten jeweils senkrecht zur Stammachse, wobei der Resistograph auf die Mitte des Stammes eingerichtet wurde.

Da die Wuchsleistung durch kleinräumige Unterschiede der Standortbedingungen sowie physiologischer Differenzen zwischen den einzelnen Individuen erheblich schwanken kann, wurde für Aussagen auf Bestandsebene eine mittlere Radialzuwachsreihe zugrunde gelegt. Dazu wurden pro Bestand jeweils fünf Bäume mittlerer Bonität ausgewählt und kreuzweise durchbohrt. Die mittlere Zuwachskurve jeder untersuchten Fläche bestand somit aus 20 Einzelkurven.

Zur Absicherung der Ergebnisse aus den Bohrwiderstandsmessungen wurden die Jahrringfolgen anhand von Bohrkernen, welche mit einem Zuwachsbohrers (Ø 5mm) von jeweils drei Bäumen entnommen wurden, nachbestimmt. Die Bohrkern wurden auf Holzleisten fixiert und die Jahrringe anschließend unter Verwendung eines *Image-Analyzer*-Systems bestimmt. Die aus der Kombination beider Methoden resultierende mittlere Jahrringkurve verfügt so über eine ausreichende Repräsentativität, um sie mit klimatologischen Parametern in eine kausale Beziehung zu setzen. Zur Elimination genereller Trends sollten Zeitreihen vor der statistischen Analyse geeignet transformiert werden. Eine effiziente zu stationären Reihen führende, Varianzinhomogenitäten beseitigende und zugleich eine Annäherung an die Normalverteilung bewirkende Transformation stellt die Logarithmierung der Meßwerte dar. Da der Logarithmus für den Wert Null nicht definiert ist, schlägt VAN DEUSEN (1990) die Inverse Hypersinus Transformation:

$$h_t = \ln (x_t^2 + \sqrt{(x_t^2 + 1)})$$
 mit x_t ... gemessener Radialzuwachs im Jahr (t) vor. Neben dem jährlichen Gesamtzuwachs wurden auch die Früh- bzw. Spätholzstärken zur Analyse des Gehölzwachstums genutzt. Die Berechnung beider Parameter erfolgte mit dem Programm DECOM (RINN 1994).

4.3. Methoden der Datenauswertung

4.3.1. Allgemeine Statistik

Alle univariaten Analysen (Korrelationen, Regressionen oder Mittelwertvergleiche) wurden mit dem Programm STATISTIKA 5.5 durchgeführt. Die statistischen Grundlagen und Voraussetzungen entsprechen den Angaben von SNEDECOR (1959) und SACHS (1992).

Eine wesentliche Bedingung statistischer Analysen ist die Normalverteilung der untersuchten Daten. Daher wurden alle Variablen vor der eigentlichen Analyse dem Kolmogorov-Smirnov-Test unterzogen. Zeigten die Daten auch nach ihrer Transformation eine signifikante Abweichungen von der Normalverteilung, wurde auf nichtparametrische Tests zurückgegriffen.

Sofern nicht anders angegeben, wurden zur Bewertung der Anpassungsgüte die gebräuchlichen Signifikanzniveaus (p) zugrunde gelegt:

$p > 0.05$ nicht signifikant (n.s.)

$p < 0.05$ - signifikant (*)

$p < 0.01$ – sehr signifikant (**)

$p < 0.001$ – höchst signifikant (***)

4.3.2. Ökologische Kenngrößen und Indizes

Zur Beschreibung der *Artenvielfalt*, *Artendiversität* und anderer phytocoenologischer Parameter wurden die in der ökologischen Forschung gebräuchlichen Verfahren und Indizes verwendet, welche im wesentlichen den folgenden Werken entnommen sind: KREBS (1999), MÜHLENBERG (1989), GLAVAC (1996) sowie KENT & COKER (1997).

Die *strukturelle Charakterisierung* der Bestände erfolgte durch die Artenzahl S sowie dem Diversitätsindex H' nach SHANNON & WIENER (Voraussetzung und Formel s. z.B. KENT & COKER 1997). Zum Vergleich der Artendiversität unterschiedlicher Bestände, sowie als Maß für die Ausgeglichenheit der Dominanzstruktur, wurden die *evenness*-Werte E ($E = H'/\ln S$) nach PIELOU (1975) bestimmt.

Zur Bestimmung der β -Diversität (i. S. von WHITTAKER 1953), d.h. der Veränderung der Artenzusammensetzung zwischen den verschiedenen Entwicklungsstufen, wurden die *Turnover – Rate* (T) nach MÜHLENBERG (1989) berechnet: $T = (S_i + S_e)/(S_1 + S_2)$.

Dabei symbolisieren S_i , S_e die jeweilige Anzahl der Arten, die gegenüber dem Vorjahr hinzukamen (S_i) bzw. nicht mehr festgestellt werden konnten (S_e); S_1 entspricht der Artenzahl im ersten, S_2 jener im zweiten Jahr. S_i u. S_e sind somit komplementär zur mittleren Immigrations- bzw. Extinktionsrate.

Die Berechnung *mittlerer Zeigerwerte, soziologischer Spektren* sowie der Spektren ökologisch-funktioneller Merkmale (Lebensform, Strategietyp, Ausbreitungstyp) erfolgte auf der Basis der Datenbank von FRANK & KLOTZ (1990). Diese Angaben wurden durch die Daten aus ELLENBERG et al. (1992) sowie KLEYER (1995) ergänzt. Genutzt wurden überwiegend abundanz-gewichtete Mittelwerte.

Zur Charakterisierung der *spezifischen Nischenbreite* wurde für jede Art ein Nischenindex eingeführt, dessen Größe unabhängig vom erfaßten Vorkommen der Arten ist. Zur Berechnung der individuellen Beträge wurde für jede erfaßte Art die Häufigkeit ihres Auftretens in den einzelnen Klassen des syntaxonomischen Systems entsprechend einer nominalen, 6-stufigen Skala (0 – nicht vorhanden ... 5 – im Syntaxon allgemein verbreitet) geschätzt. Auf der Grundlage dieser Datenmatrix erfolgte die Berechnung des Nischenindex (NI) nach folgender Form: $NI = (\sum x_i / n_i) * (n_i / t)$ mit x_i ... Nominalwert der Art i in einem bestimmten Syntaxon, n_i ... Anzahl der durch die Art i besetzten Syntaxa und t ... Gesamtzahl aller betrachteten Syntaxa. Als Grundvoraussetzung liegt diesem Index die theoretische Annahme zugrunde, daß alle betrachteten Arten innerhalb wie außerhalb der Bergbaufolgelandschaft ein vergleichbares ökologisches Verhalten aufweisen. Die Angaben zum *mittleren longevity-Index* folgen der Arbeit von THOMPSON et al. (1997). Der mittlere *longevity-Index* (LI) ergibt sich dabei aus der Formel $LI = (T+ST+LT)/(T+ST)$, wobei T die Anzahl der Arbeiten symbolisiert, deren Autoren eine bestimmte Art als 'transient' hinsichtlich der Überlebensfähigkeit ihrer Samen eingestuft haben. In gleicher Weise bedeuten ST 'short term persistent' und LT 'long term persistent' (näheres s. THOMPSON et al. 1997 bzw. BAKKER et al. 1996).

Die Angaben zur *Verbreitung einzelner Arten* basieren auf BENKERT et al. (1996).

4.3.3. Nestedness

Die Variabilität der lokalen Artengemeinschaft läßt sich auf Bestandsebene durch die so genannte *nestedness* beschreiben. Dieser Parameter gibt an, inwieweit artenärmere Artengemeinschaften in artenreicheren enthalten (geschachtelt oder „genested“) sind und ist somit ein Äquivalent zur „Struktur“ der bestandsspezifischen Artenzusammensetzung. Die *nestedness* weist folglich sehr enge Beziehungen zu den bestandsinternen Konkurrenzverhältnissen auf.

Der zur Berechnung der *nestedness* genutzte Index T beruht im wesentlichen auf den konzeptionellen Überlegungen von PATTERSON & ATMAR (1986) bzw. ATMAR & PATTERSON (1993). Er definiert eine sog. „Matrixtemperatur“, welche basierend auf dem unerwarteten Vorkommen oder Fehlen von Arten (*unexpectedness*) den Grad der inneren Ordnung einer Arten-Aufnahmen Matrix mißt. Die Matrixtemperatur erreicht Werte zwischen 0° (höchstmögliche Ordnung bzw. deterministische Artenzusammensetzung) und 100° (vollständige Unordnung

bzw. stochastische Artenzusammensetzung). Generell setzt das Konzept von ATMAR & PATTERSON (1993) voraus, daß ökologische Systeme *per se* einen unterschiedlichen Grad statistischer Stochastizität aufweisen. Damit ist es stark an physikalische Größen wie Wärme, Lärm, Ordnung oder Chaos angelehnt. Allein durch die Benennung der Meßgröße werden ferner die Gemeinsamkeiten des *nestedness*-Index mit den thermodynamischen Überlegungen zur Entropie (BOLZMANN 1872) bzw. den informationstheoretischen Größen (SHANNONS – Diversitätsindex) deutlich. Im Vergleich mit den bisher verfügbaren Möglichkeiten zur quantitativen Bewertung der inneren Ordnung einer Artengemeinschaft stellt der T-Index eine deutliche Verbesserung dar (PATTERSON & ATMAR 1986, SIMBERLOFF & MARTIN 1991, WRIGHT & REEVES 1992).

Im wesentlichen ermöglicht der T-Index Aussagen über das Maß an Stochastizität bezüglich der Artenzusammensetzung, d.h. es wird gemessen, wie häufig eine bestimmte Artenkonstellation in den untersuchten *patches* wiederkehrt. Da häufig vorkommende Taxa oft auch die konkurrenzstärksten Arten darstellen, sollten sich aus der *nestedness* ferner Hinweise auf die Wirkung von Konkurrenz als Strukturterminante von Artengemeinschaften ableiten lassen.

4.3.4. Rarefaction-Verfahren: Shinozaki-Kurve

In Abschnitt 4.3.2. wurde bereits auf die Artenzahl S als charakteristischem Merkmal einer Artengemeinschaft verwiesen. Nun besteht jedoch das Problem, daß die Artenzahlen unterschiedlich intensiv untersuchter Flächen bzw. Entwicklungsstadien³ nicht direkt miteinander vergleichbar sind, da man bereits aufgrund der Wahrscheinlichkeit mit zunehmender Intensität der Erfassung auch mehr Arten feststellen wird (zumindest solange, bis alle vorkommenden Arten (= Grundgesamtheit) vollständig erfaßt sind).

Eine mögliche Lösung dieses Problems bieten *rarefaction*-Methoden (engl. verdünnen), indem Algorithmen zur Berechnung der erwarteten Artenzahl kleinerer zufälliger Stichproben genutzt werden (GOTELLI & GRAVES 1996). Damit können *rarefaction*-Verfahren wie die „Shinozaki-Kurve“ die zunehmende Kenntnis über die Gesamtartenzahl einer Beobachtungsserie von $q = 1$ bis Q Beobachtungseinheiten (Vegetationsaufnahmen, Proben, Probetermine, usw.) veranschaulichen (vgl. SANDERS 1968, SIMBERLOFF 1972, ACHTZIGER 1995).

Mit Hilfe der in ACKERMANN & DURKA 1997 angegebenen Formel nach SHINOZAKI wird für jedes q ein mittlerer Artenzahl-Erwartungswert $S(q)$ über alle bei diesem q möglichen Kombinationen von Beobachtungseinheiten berechnet (Randomisation).

³ im vorliegenden Fall beispielsweise durch die unterschiedliche Anzahl von Vegetationsaufnahmen in bezug auf die verschiedenen Forstbestände bzw. Sukzessionsstadien.

Die Form der entstehenden mittleren kumulativen Artenkurve ist dabei – im Gegensatz zu anderen Verfahren (z.B. SANDERS 1968) – von der Reihenfolge der betrachteten Beobachtungseinheiten unabhängig. Die graphische Darstellung der kumulativen Artenkurve illustriert folgende ökologische Parameter: (1) Der Endpunkt gibt die festgestellte γ -Diversität wider; (2) der Erwartungswert $S(q)$ bei $q = 1$ entspricht der mittleren α -Diversität; (3) die Kurvenkrümmung bildet ein Maß für den Artenwechsel, was der β -Diversität zwischen den einzelnen Vegetationsaufnahmen entspricht (ACHTZIGER 1995). Eine hohe Kurvenkrümmung bedeutet eine schnelle Zunahme der Artensättigung des untersuchten Pflanzenbestandes, d.h. ab einer bestimmten Anzahl an Standorten treten nur wenige weitere Arten hinzu. Eine geringe Krümmung demonstriert hingegen, daß mit jedem weiteren Standort neue Arten auftreten, wie es bei geringer *nestedness*, hoher β -Diversität oder ausgeprägten Gradienten zu beobachten ist.

4.3.5. Multivariate Verfahren

4.3.5.1. Ordination

Neben den univariaten Methoden gingen in den letzten Jahren zunehmend multivariate Techniken wie Ordinationsverfahren in die Analyse ökologischer Musterbildung ein (VAN DER MAAREL 1979, GAUCH 1982, PIELOU 1984, DIGBY & KEMPTON 1987, KENT & COKER 1997). Im allgemeinen dienen Ordinationen der Extraktion von Hauptachsen maximaler Variabilität eines multivariaten Datensatzes, d.h. in Datensammlungen deren einzelne Punkte durch mehr als zwei Variablen charakterisiert sind. Das wesentliche Ziel der Ordination liegt folglich in der Abbildung einer vieldimensionalen Ähnlichkeitsstruktur in möglichst wenigen, voneinander unabhängigen Dimensionen, also in einer Vereinfachung komplexer Strukturen auf wenige darstellbare Größen (GLAVAC 1996). Analysiert man Vegetationsausschnitte unter rein floristischen Gesichtspunkten (ohne abiotische Standortvariablen), spricht man auch von indirekter Gradientenanalyse. Man geht bei der Interpretation der Ergebnisse von der Annahme aus, daß die Vegetationsmuster im Gefälle von nicht unbedingt bekannten oder erfaßbaren Standortvariablen entstehen.

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung fanden vor allem die indirekten, metrischen Ordinationsverfahren *Korrespondenzanalyse* (CA) und *Detrended Correspondence Analysis* (DCA) Anwendung. Als nichtmetrisches Ordinationsverfahren unterscheidet sich die auf einer Ähnlichkeitsmatrix basierende *Nichtlineare Multidimensionale Skalierung* (NMDS) in mathematischer Hinsicht grundlegend von den übrigen Ordinationsmethoden. Für detaillierte Angaben zu den Voraussetzungen, Anwendungen und mathematischen Grundlagen der genannten Verfahren sei auf die kompakten Darstellungen von PODANI (1994), GLAVAC (1996), TER BRAAK & SMILAUER (1998) verwiesen.

Die Ordinationsdiagramme wurden mit den Programmen CANOCO 4.1. (TER BRAAK & SMILAUER 1998) sowie SYNTAX 5.0 (PODANI 1994) erstellt.

Vergleiche zwischen verschiedenen Ordinationsdiagrammen beruhen auf der sog. Procrustes Analyse (PODANI 1994 – s. dort weitere Literatur). Basierend auf den Punktkoordinaten des Ordinationsdiagramms sucht diese Methode durch eine iterative Prozedur nach der besten Übereinstimmung zwischen den jeweiligen Punktmustern. Getestet wird das Ergebnis gegen die aus einem Permutationstest resultierende Verteilung der Korrelationskoeffizienten zweier zufälliger Punktkonstellationen.

4.3.5.2. *Multiple linear Regression*

Mit Hilfe von multiplen linearen Regressionen lassen sich plausible Beziehungen zwischen $n > 2$ Prädiktorvariablen und einer Zielvariablen nachweisen, wobei die Signifikanz einer Beziehung nicht zwangsläufig deren Kausalität impliziert (SOKAL & ROHLF 1981, BÜHL & ZÖFEL 1996).

Als Maß für die Stärke einer Beziehung zwischen zwei Variablen werden standardisierte partielle Regressionskoeffizienten, die sog. beta-Gewichte, verwendet, bei denen die unterschiedlichen Dimensionen und Skalierungen der einzelnen Variablen eliminiert sind. Die Bezeichnung „standardisiert“ meint, daß diese Koeffizienten geschätzt werden, wenn sowohl Ziel- als auch Einflußgrößen in Standardgrößen vorliegen (PRECHT & KRAFT 1993). Damit wird deutlich, daß der (positive oder negative) Einfluß einer bestimmten Größe auf die abhängige Variable sich unter den Bedingungen des mehrfaktoriellen Modells im Vergleich zu den ursprünglichen (eindimensionalen) Voraussetzungen verändern kann. Derartige Vorzeichenänderungen sind häufig mit Interaktionen zwischen den unabhängigen Variablen verbunden. Der Vorteil multipler Regressionsmodelle beruht im Erkennen von scheinbaren Korrelationen zwischen Ziel- und Einflußgröße sowie in der Bewertung der Wirkungsstärke, die eine unabhängige Variable auf die Zielgröße ausübt.

4.3.5.3. *Diskriminanzanalyse*

Durch die Diskriminanzanalyse wird ein bestimmtes Objekt anhand von Merkmalen (unabhängige Variablen) einer von verschiedenen, fest vorgegeben Gruppen zugeordnet (BÜHL & ZÖFEL 1996). Im vorliegenden Fall erfolgte die Klassifizierung der Vegetationsaufnahmen entsprechend den durch die Etappen der Chronosequenz vorgegebenen Gruppen aufgrund der vorhandenen Arten bzw. deren Abundanzen. Neben der Abgrenzung bestehender Gruppen kann die Analyse auch zur Einordnung neuer Elemente verwendet werden.

Im Mittelpunkt der Diskriminanzanalyse steht die Aufstellung der sog. Diskriminanzfunktion, welche eine Linearkombination der verfügbaren Variablen darstellt. Ziel der Diskriminanzanalyse ist es, die Koeffizienten der Diskriminanzfunktion so zu ermitteln, daß deren Werte die vorgegebenen Gruppen möglichst gut trennen.

Die Güte der resultierenden Gruppierung läßt sich zum einen an der Zahl der fehlerhaften Zuweisungen ermesen, zum anderen ist die Diskriminanzanalyse mit einer umfangreichen Teststatistik verbunden, welche neben einer Varianzanalyse zur Bewertung der Gruppentrennung (Wilk's Lambda bzw. F – Statistik) auch den Korrelationskoeffizienten zwischen den berechneten Werten der Diskriminanzfunktion und der Gruppenzugehörigkeit umfaßt.

4.3.6. Geostatistik

Die Variabilität vieler ökologischer Phänomene, wie Populationsdichten oder Ausbreitungsprozesse, weist keine monotone Änderung mit zunehmender räumlicher und/oder zeitlicher Distanz auf. Dieser Umstand ist allgemein unter dem Begriff "räumliche Autokorrelation" bekannt.

Statistische Verfahren zur Analyse räumlicher Muster werden oft als Theorie regionalisierter Variablen zusammengefaßt, welche auf die Arbeiten von MATHERON (1963) und BURROUGH (1983) zurückgeht und ursprünglich aus der Geographie bzw. Geologie stammt.

Nach der Theorie regionalisierter Variablen läßt sich die räumliche Variabilität eines Attributes durch die Summe dreier Komponenten beschreiben (JOURNEL & HUIBREGTS 1978). Der Wert

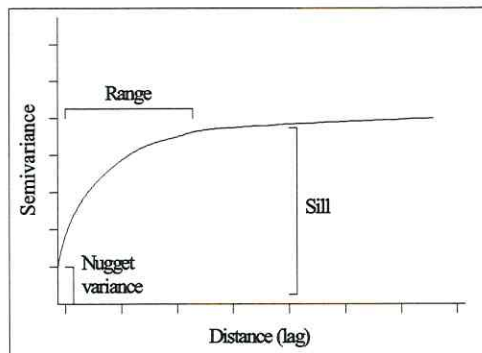


Abb. 6: Idealisiertes Semivariogramm (Erläuterung siehe Text) (nach MAURER 1994)

der zufälligen Variable Z im Punkt x ist definiert als: $Z(x) = m(x) + \varepsilon'(x) + \varepsilon''$, wobei $m(x)$ die deterministische, strukturelle Komponente beschreibt; $\varepsilon'(x)$ symbolisiert die räumlich korrelierte, jedoch zufällige Variabilität. ε'' ist eine Residue räumlich unabhängigen Rauschens.

Die Variabilität der Daten im Raum ist charakterisiert durch die Semivarianz, welche als die Hälfte der Varianz der Differenzen zwischen allen möglichen Datenpaaren bei einer konstanten Entfernung definiert ist. Die Semivarianz errechnet sich nach folgender Formel: $\gamma(h) = \frac{1}{2} E[Z(x) - Z(x+h)]^2$, wobei x die räumlich Position und h

einen Distanzvektor repräsentieren. Im Semivariogramm kann die Semivarianz ($\gamma(h)$) gegen den Distanzvektor ($\text{lag}(h)$) graphisch dargestellt werden.

Das Semivariogramm wird im wesentlichen durch drei Größen bestimmt (Abb. 6): (1) mit 'sill' wird der maximale Wert der Semivarianz bezeichnet, (2) 'range' bezeichnet jene Distanz, bei welcher der maximale Wert der Semivarianz erreicht wird und (3) von 'nugget variance' (HAINING 1990) spricht man, wenn $\gamma(0) > 0$ ist. Semivarianzanalysen setzen sich in der letzten Zeit zunehmend zur Untersuchung von ökologischen Phänomenen durch. Aus vegetationskundlicher Sicht sind solche explorativen Verfahren gut geeignet um die Art der räumlichen Strukturheterogenität des Vegetationsaufbaus zu analysieren. Grundsätzlich kann man Semivariogramme als den speziellen Typ eines statistischen Modells auffassen, also als ein erklärendes oder prognostizierendes Paradigma generalisierbarer Zusammenhänge. Es summiert die bivariaten Beziehungen zwischen den Untersuchungspunkten, d.h. die mittlere quadrierte Differenz zwischen allen Punkten bei einer definierten Distanz (*lag*). Ein empirisches Variogramm ist folglich die modellhafte statistische Beschreibung einer bestimmten Realität (räumlich oder zeitlich). Da die räumliche Varianz vieler ökologischer Muster aber kein distanzabhängiges monoton lineares Verhalten aufweist, wurden verschiedene mathematische Modelle entwickelt, um die experimentell gefundenen Strukturen zu interpretieren. Für gewöhnlich wird heute mit drei unterschiedlichen Arten von Semivariogramm-Modellen operiert (JONGMAN et al. 1996):

(1) Modelle mit einem definierten *sill* (s. Abb. 6) (auch als *transition models* bezeichnet)

- lineare Modelle - beschreiben eine räumliche Struktur mit abrupten Grenzen in diskreten, regulären Abständen (*range*); das Modell ist vorwiegend für eindimensionale Effekte relevant
- sphärische Modelle - entspricht der Situation linearer Modelle im zweidimensionalen Raum ohne dass die Grenzen zwischen den räumlichen Strukturen klar definiert sind
- exponentielle und Gaussche Modelle - beschreiben Situationen mit abrupten Strukturänderungen in allen Distanzklassen; die räumlichen Distanzen zwischen den Struktureinheiten sind im wesentlichen Poisson - verteilt

(2) Modelle ohne *sill*

lineare und logarithmische Modelle - beschreiben einen linearen Trend mit einer entfernungsabhängigen schrittweisen Zunahme der Semivarianz (*separation by distance*)

(3) Null-range oder 100% *nugget*-Effekt Modelle

beschreiben eine strukturlos fluktuierende Semivarianz

5. Ergebnisse

5.1. Die Forstgesellschaften der Bergbaufolgestandorte

5.1.1. *Robinia pseudoacacia*-Forstgesellschaften (Anl.-Tab. 2)

Die Forstgesellschaften der Robinie nehmen innerhalb der Bergbaufolgelandschaft in verschiedener Hinsicht eine Sonderstellung unter den forstlichen Anpflanzungen ein. Bestandsgründungen mit *Robinia pseudoacacia* als Reinkultur oder unter Beimischung von *Populus x canadensis* zur forstlichen Rekultivierung von Kippen und Halden des mitteldeutschen Braunkohlenbergbaus waren insbesondere vor (1931 - Halde Lippendorf), während (1938 - Kippe Luckenau) und kurze Zeit nach dem 2. Weltkrieg (1956 - Kippe Rositz) sehr verbreitet. Später wurde die Robinie vorwiegend zur schnellen Befestigung von Hängen und Böschungen im Tagebauggebiet genutzt. In Mischpflanzungen erfolgte die Bestandsgründung neben *Robinia pseudoacacia* meist mit Hybrid-Pappeln der Sorte *Robusta* bzw. der ebenfalls häufig genutzten *Populus x berolinensis* (Berliner Pappel) (s. Kap. 5.1.4.), welche häufig im 3,0 m * 2,0 m bis 4,0 m * 4,0 m Verband gepflanzt wurden (SEP 1999).

Robinienbestände sind vertikal oft stark strukturiert und, zumindest bei Mischbeständen mit *Populus x canadensis*, inhomogen. Im allgemeinen ist eine 1. und eine 2. Kronenschicht ausgebildet, welche mehr (Mischbestände) oder weniger (Reinbestände) deutlich voneinander abgegrenzt sind. Im Detail ist der Aufbau der Kronenschicht vom betrachteten Bestandstypus abhängig. In Mischbeständen erreichen die Schwarz-Pappel-Hybriden gegenüber der Robinie oft etwas höhere Anteile im Kronenraum. Seltener sind einzelne Birken beigemischt, wobei deren Kronenstruktur häufig relativ schmal und kurz ausfällt.

Gegenüber der oberen Kronenschicht zeichnet sich das untere Stratum durch eine etwas höhere Strukturvielfalt aus; die generelle Zusammensetzung wird ebenfalls weitgehend durch die Art der Bestandsgründung beeinflusst. Neben der Robinie, welche wiederum die höchsten Anteile an der Gesamtdeckung erreicht, sind im unteren Kronenraum bereits erste Gehölze naturnaher Laubwälder anzutreffen (z.B. *Tilia cordata*, *Quercus robur*).

Der zweiten Baumschicht schließt sich mit fließendem Übergang eine meist flächig ausgebildete Strauchschicht an. Wie in den beiden vorangegangenen Gehölzschichten tritt *Robinia pseudoacacia* auch hier mit hohen, vorwiegend auf die oberen Bereiche konzentrierten, Deckungswerten auf. Die untere Hälfte der Strauchschicht ist im allgemeinen durch die deutliche Dominanz von *Sambucus nigra* und *Crataegus monogyna* gekennzeichnet. Während *Crataegus monogyna* in den lichtreichen Forstgesellschaften der Bergbaufolgelandschaft generell häufig anzutreffen ist, werden die Robinienbestände durch das massive Auftreten von *Sambucus nigra* gut gegen die übrigen Forsten differenziert (vgl. KOWARIK 1995). Die Dominanz von *Sambucus nigra* resultiert vor allem aus der Stickstoffakkumulation durch die Robinie, was vergleichbare Verhältnisse in den mit *Alnus glutinosa* unterbauten Kiefernforsten belegen (vgl. Anl.-Tab. 3).

Ferner setzt sich die Strauchschicht aus verschiedenen, gepflanzten oder spontan eingewanderten Baum- und Straucharten wie *Prunus serotina*, *Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer platanoides* und *Rosa canina* agg. zusammen (Anl.-Tab. 2).

Die Bodenvegetation der *Robinia pseudoacacia* – Forste unterscheidet sich in charakteristischer Weise von der Krautschicht anderer Aufforstungstypen. Dies beruht im vor allem auf der seit langem bekannten Fähigkeit der Robinien, sowohl den Wuchsort als auch die Begleitvegetation durch Stickstoffbindung nachdrücklich zu verändern (CHAPMAN 1934, GÖHRE 1952, HOFFMANN 1961). Kennzeichnend für den Aufbau der Bodenvegetation ist folglich das hochstete Auftreten von Arten wie *Solidago canadensis*, *Torilis japonica*, *Stellaria media*, *Urtica dioica* sowie *Geum urbanum*, also Spezies, welche sich durch ein relativ unspezifisches soziologisches Verhalten auszeichnen (Anl.-Tab. 2). Hinsichtlich ihrer syntaxonomischen Bindung besitzen diese Arten überwiegend eine vermittelnde Position zwischen den *Artemisietea vulgaris*- bzw. den *Galio-Urticetea dioicae*-Gesellschaften sowie den reicheren, häufig gestörten *Carpino-Fagetea*-Gesellschaften.

Generell unterscheidet sich die soziologische Zusammensetzung der Bodenvegetation der Robinienbestände deutlich von der Artenstruktur der übrigen Forstgesellschaften (Abb. 7). Vor allem innerhalb der Ruderal- und Segetalvegetation, der Grünlandvegetation sowie bei der Arten der Saum- und Gebüschgesellschaften fehlen Taxa mit einer allgemeinen, aus syntaxonomischer Sicht nicht spezialisierten Verbreitung (Abb. 7). Bemerkenswert ist der durch die höheren Anteile der Ruderal- bzw. Laubwaldarten gekennzeichnete, bivalente Aufbau des soziologischen Spektrums.

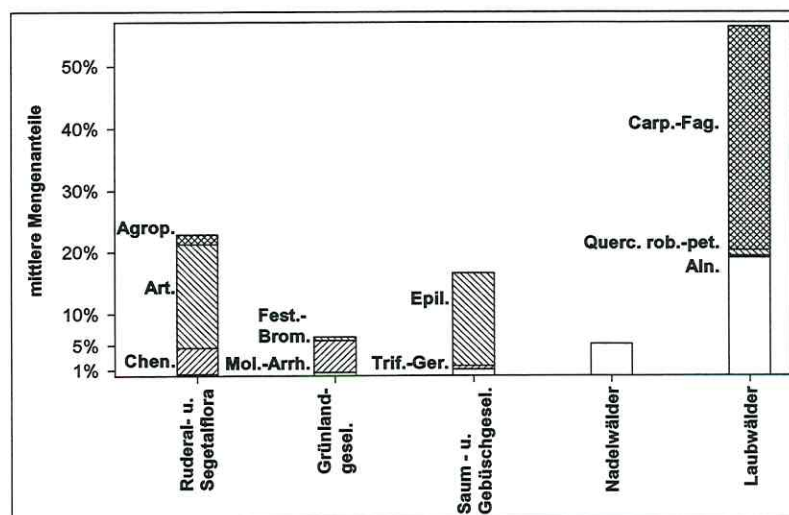


Abb. 7: Soziologisches Spektrum der Bodenvegetation der *Robinia pseudoacacia* - Forstgesellschaften. Arten ohne spezielle soziologische Bindung innerhalb der einzelnen Gruppen sind schraffurlos dargestellt. Abkürzungen der soziolog. Einheiten entsprechen der Exkursionsflora nach ROTHMALER (1994).

Nach Messungen von KLAUK (1988) verfügen ältere Robinienbestände bereits über ein licht-armes und humides Waldklima. Dies ermöglicht in geringem Umfang neben den mesophilen Laubwaldarten auch Arten des feuchten Flügels der Waldgesellschaften (*Alnetea*, *Salicetea*) in die Bestände einzudringen. Hingegen fehlen weitgehend Arten der Vegetationseinheiten trocken-warmer Standorte wie *Festuco-Brometea* oder *Trifolio-Geraniea* aber auch jene der Grünlandvegetation in den untersuchten Beständen (Abb. 7).

Das für die gesamte Bergbaufolgelandschaft ausgesprochen typische, meist persistente Bestände aufbauende *Calamagrostis epigejos* tritt in den untersuchten Robinienforsten stark zurück. Die statt dessen entwickelten Grasstadien mit *Brachypodium sylvaticum* und *Poa nemoralis* können jedoch ebenso langlebig sein (KOWARIK 1986). Als typischer Robinienbegleiter weist *Galium aparine* in den untersuchten Beständen nur ein akzessorisches Vorkommen auf.

Bemerkenswert ist der relativ hohe Anteil an Gehölzen in der Bodenvegetation. Mit insgesamt 36 Arten sind die Robinienforste deutlich gehölzreicher als die meisten der untersuchten Forstbestände, wenngleich die sonst oft dominierende Birke (*Betula pendula*) nur eine untergeordnete Bedeutung hat. Dies mag einerseits mit der bereits von GÖHRE (1952) vermuteten Unverträglichkeit der Robinie mit Birke und Buche in Verbindung stehen, läßt sich andererseits aber aufgrund der ebenfalls geringen Repräsentanz von *Robinia pseudoacacia* (Etablierungswahrscheinlichkeit unter 15%) auch durch die vorherrschenden schlechten Lichtbedingungen erklären. Die Samen der Robinie vermögen zwar auch unter eingeschränkten Lichtverhältnissen zu keimen (SCHOPMEYER 1974), jedoch beträgt die Keimlingsmortalität der ansonsten als eingebürgert geltenden Art nach KOWARIK (1992) bereits im ersten Jahr etwa 100% (vgl. auch KOWARIK 1995). Von eminenter Bedeutung für die Stabilität der Forstgesellschaften sind sowohl die Verjüngung der am Bestandsaufbau beteiligten Gehölze als auch die Einwanderung bisher nicht vorhandener Arten älterer Sukzessionsstadien (Klimaxbaumarten). Insbesondere die Keimlinge von *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior* und *Prunus serotina* zählen zu den häufigen Arten der Bodenvegetation, jedoch sinkt ihre Etablierungswahrscheinlichkeit bereits in der Strauchschicht auf unter 15% (Anl.-Tab. 2). Ferner zählen *Rubus fruticosus* agg. und *Crataegus monogyna* zu den hochsteten phanerophytischen Arten innerhalb der Krautschicht.

Aus soziologischer Sicht lassen sich die Robinienbestände in drei floristisch bzw. strukturell eigenständige Gruppen untergliedern (Abb. 8). Die Zugehörigkeit zu den jeweiligen Untereinheiten resultiert dabei zum einen aus der unterschiedlichen Bestandsgründung (wechselnder Anteil von *Populus x canadensis*) sowie aus den variierenden Standortbedingungen. Obwohl durch die Anordnung der Vegetationsaufnahmen in Abb. 8 eine signifikante Trennung der einzelnen Gruppen möglich ist, sind die ersten beiden Hauptachsen aufgrund des geringen Anteils erklärter Varianz nicht als direkte ökologische Gradienten interpretierbar. Das heißt für die Konstitution der Artengemeinschaften, daß neben einer relativ stabilen Artenfraktion eine hohen Zahl begleitender Arten lediglich mehr oder weniger zufällig auftritt.

Die damit implizierte Heterogenität der Artenstruktur ist eine der möglichen Ursachen, daß die in Abb. 8 dargestellte Gruppierung zwar statistisch nachweisbar ist, sich aber nur bedingt im Aufbau der Vegetationstabelle (Anl.-Tab. 2) widerspiegelt.

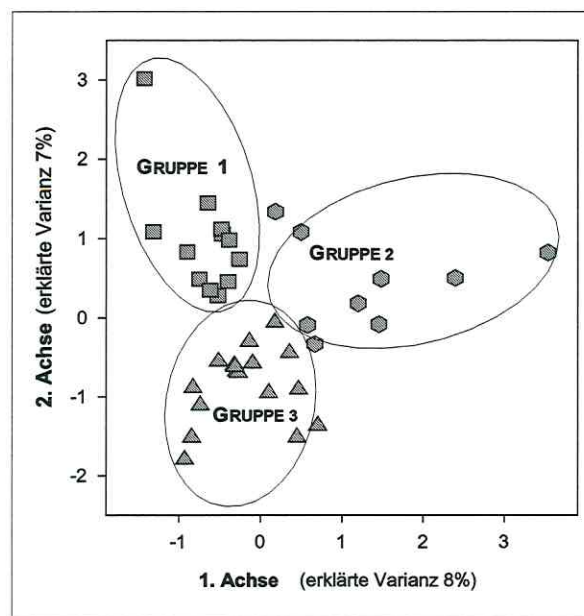


Abb. 8: Ordinationsdiagramm (CA) der Bodenvegetation der *Robinia pseudoacacia*-Forstgesellschaften. Die Standorteigenschaften sowie ein unterschiedlicher Aufbau der Baumschicht führen zu einer deutlichen Gruppierung der Vegetationsaufnahmen. Der durch die Hauptachsen erklärte geringe Varianzanteil demonstriert, daß die Gruppierung nur bedingt auf einem natürlichen Gradientensystem beruht.

Folglich lassen sich die Untereinheiten der Robinienbestände nur schwach mittels charakteristischer Artenkombination kennzeichnen. Allerdings existieren zwischen Gruppe 1 und den Gruppen 2 u. 3 sowohl hinsichtlich der Standortfaktoren als auch bezüglich der floristischen Zusammensetzung markante Unterschiede (Tab. 3). So finden sich z.B. in den Vegetationsaufnahmen der Gruppe 1, ungeachtet ihrer signifikant höheren Licht- bzw. niedrigerer Feuchtezeigerwerte, deutlich mehr Waldarten, als in jenen der Gruppen 2 und 3. Ob die Unterschiede zwischen den verschiedenen Gruppen (Tab. 3) bereits als Umweltgradienten interpretierbar sind, läßt sich mit dem vorliegenden Datenmaterial nicht nachvollziehen.

Versuche, die *Robinia pseudoacacia*-Forste in das syntaxonomische System einzuordnen, sind in der Vergangenheit wiederholt unternommen worden (JURKO 1963, KOHLER & SUKOPP 1964, HADAČ & SOFRON 1980, KLAUK 1988, OBERDORFER 1992, MUCINA et al. 1993, KOWARIK 1995). Den weitreichendsten Vorschlag unterbreitete JURKO (1963) mit der Schaffung einer neuen Klasse *Robinietaea*.

HADAČ & SOFRON (1980) griffen diesen Gedanken auf und erweiterten die syntaxonomische Gliederung um die Verbände *Chelidonio–Robinion* und *Balloto nigrae–Robinion*, wobei sie innerhalb des zuerst genannten Verbandes zwischen den von JURKO (1963) unterschiedenen Assoziationen *Chelidonio–Robinetum* sowie *Solidago serotinae–Robinetum* differenzieren.

Tab. 3: Zusammenstellung ökologischer Kenngrößen der Aufnahmegruppen der *Robinia pseudoacacia*-Forste. Hochgestellte Ziffern symbolisieren signifikante Unterschiede ($p \leq 0.05$) zwischen den einzelnen Gruppen; die Benennung entspricht jener in Abb. 8.

Referenzflächen	gesamt	Gr1	Gr2	G3
Artenzahl	21.4	22.7	20.5	21.6
Standortfaktoren (gewichtete Zeigerwerte)				
Lichtzeigerwert	5.68	5.91 ^{2,3}	5.57	5.56
Temperaturzeigerwert	5.42	5.43	5.40	5.45
Kontinentalitätszahl	3.74	3.83	3.70	3.71
Feuchtezeigerwert	5.27	5.04 ^{2,3}	5.33	5.50
Reaktionszahl	6.50	6.60	6.50	6.30
Nährstoffzeigerwert	6.45	6.07 ^{2,3}	6.70	6.94
Habitatbindungstypen (gewichteter Prozentsatz)				
Ruderal- u. Segetalarten	22.78	14.80 ^{2,3}	27.91	24.00
Grünlandarten	6.10	8.13	4.63	6.21
Gebüsch- u. Saumarten	16.53	15.99	17.90	14.17
Nadelwaldarten	5.18	6.60	4.81	3.67
Laubwaldarten	56.30	62.18 ²	52.24	56.06

Entsprechend dieser Untergliederung ist ein Teil der eigenen Aufnahmen (Gr.2 in Abb. 8) eher dem etwas frischeren *Chelidonio–Robinetum* zuzurechnen, während der Rest (Gr.1 u. Gr.3) eine stärkere Tendenz zum *Solidago serotinae–Robinetum* aufweist. Generell ist jedoch eine derart weitgehende syntaxonomische Fassung der Robiniengesellschaften nicht unumstritten.

Obleich Robinienforste nicht nur in der Bergbaufolgelandschaft, sondern auch im urbanen Bereich beträchtliche Flächen einnehmen, sind Fragestellungen bezüglich ihrer Stabilität bzw. ihrer natürlichen Ablösung bislang nur unzureichend geklärt. Bereits TÜXEN (1968) verweist darauf, daß sich *Robinia pseudoacacia* in Deutschland nicht als typische Pionierbaumart verhält. Folgerichtig stellte auch KOWARIK (1995) fest, daß Robinienbestände unter den derzeitigen Bedingungen, auch wenn sie nicht zur eigentlichen Klimaxvegetation zählen, offensichtlich deutlich langlebiger sind als bisher angenommen wurde (z. B. KOHLER & SUKOPP 1964).

Die Gehölzstrukturen der untersuchten *Robinia pseudoacacia* – Forste scheinen allerdings zu bestätigen, daß ihre Umwandlung in gebietstypische Waldgesellschaften mittelfristig möglich ist (vgl. KOWARIK 1990).

Inwieweit sich die langsam vollziehende Umwandlung der Bestände aber auf regulativen Eingriffen (z. B. durch Nachpflanzung von Gehölzen) oder aber natürliche Sukzessionsprozesse gründet, läßt sich aus dem vorliegenden Materials nicht absehen

5.1.2. *Pinus sylvestris* – Forstgesellschaften (Anl.-Tab. 3)

Die Bestandsgründungen der auf den mitteldeutschen Bergbaufolgestandorten untersuchten *Pinus sylvestris* - Forstgesellschaften erfolgten vorwiegend in den Jahren 1939 – 1956 und 1969 – 1975. Die Bestockungsdichten schwanken nach Angaben von SEP (1999) zwischen 22.000 St $\cdot$ ha $^{-1}$ (1,5m $\times$ 0,3m Verband) und 15.500 St $\cdot$ ha $^{-1}$ (1,6m $\times$ 0,4m Verband).

Die vertikale und horizontale Raumstruktur der Kiefernforste ist entsprechend ihres Bestandsalters sehr unterschiedlich. Charakteristisch für die jüngeren, etwa 20–30 Jahre alten Aufforstungen ist ein relativ dicht geschlossenes Kronendach. Neben der gepflanzten Kiefer sind im allgemeinen keine weiteren Gehölze in der Baumschicht vorhanden.

Eine Strauchschicht ist ebenfalls nicht entwickelt, da entsprechend der forstlichen Rekultivierungspraxis bei Bestandsgründungen mit *Pinus sylvestris* im allgemeinen keine Sträucher gepflanzt werden. Auch die spontane Gehölzverjüngung (s. Kap. 5.9.2.) reicht in diesem Sukzessionsstadium noch nicht aus, um einen natürlichen Aufbau dieses Stratums zu gewährleisten.

Die Krautschicht ist unter den lichtarmen Verhältnissen der Kieferndickungen generell nur sporadisch entwickelt und wenig strukturiert. Typisch für die Bodenvegetation ist das Auftreten einiger mesophiler Laubwaldpflanzen (*Brachypodium sylvaticum*, *Festuca gigantea*, *Hieracium lachenalii*) sowie häufiger Schlagflurarten (*Fragaria vesca*). Mit *Pyrola minor*, *Monotropa hypophaeaea* und *Orthilia secunda* sind weiterhin typische Arten der *Vaccinio-Piceetea* anzutreffen, welche nach OBERDORFER (1990) häufig in Nadelforste verschleppt werden. Einen Konkurrenzvorteil verschaffen die schwachen Lichtverhältnisse ferner den Gehölzkeimlingen, deren umfangreiches Vorkommen ein charakteristisches Merkmal von Nadelholzbeständen auf besseren Standorten ist (PASSARGE 1969). Vor allem *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata* sowie *Quercus robur* / *Q. petraea* treten mit höherer Stetigkeit jedoch nur geringen Individuenzahlen auf (Anl.-Tab. 3).

Generell übt die Koinzidenz von typischer Kronenstruktur und dichtem Bestandsaufbau einen nachhaltigen Einfluß auf die floristischen und strukturellen Merkmale der einsetzenden Vegetationsentwicklung aus, wodurch sich in den jungen Kiefernforsten eine eigenständige, deutlich von den Laubholzforsten abweichende (Abb. 24A) Vegetationsstruktur herausbildet.

Die Baumschicht der älteren Kiefernforste weist eine vergleichsweise deutliche Schichtung sowie eine wesentlich bessere Raumauffüllung auf

Begünstigt durch künstliche bzw. altersbedingte Auflichtungen konnte sich durch die spontane Einwanderung verschiedener Laubgehölze bereits eine 2. Baumschicht etablieren, deren Raumanteil jedoch oft weniger als 10% beträgt (vgl. auch SEP 1999).

Die Strauchschicht ist meist +/- flächig und relativ kräftig aufgebaut. Nennenswert sind vor allem Arten des *Sambuco-Salicion capreae*, wie *Sorbus aucuparia*, *Crataegus monogyna*, *Sambucus nigra* und *S. racemosa*. Ferner sind typische Gehölze der *Quercetea robori-petraeae*, wie *Quercus robur*, *Q. petraea* und *Betula pendula* vertreten. Die generell in lichtreichen Kiefernforsten häufig zu beobachtende *Prunus serotina* ist ebenfalls Bestandteil der Strauchschicht.

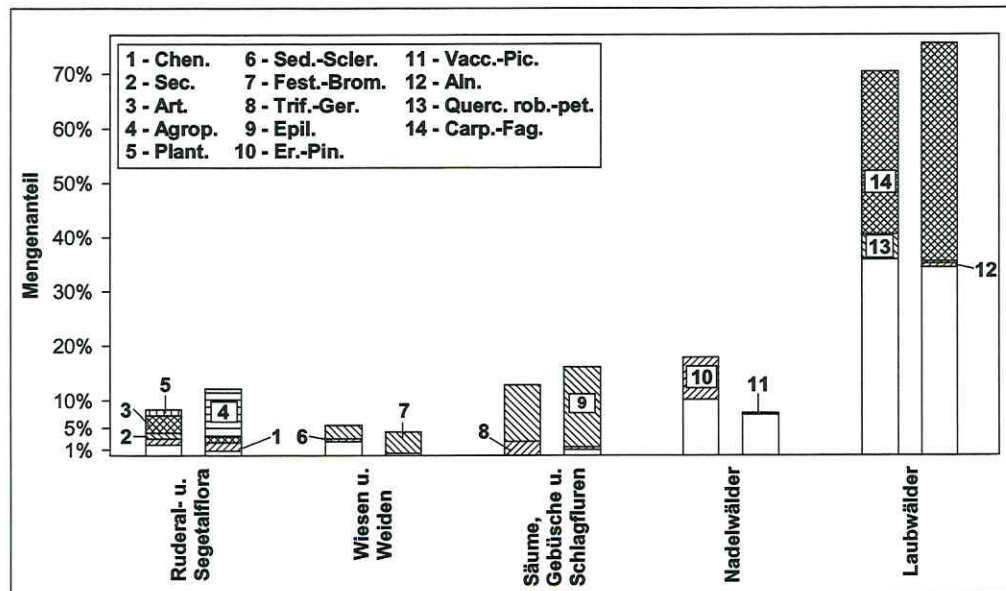


Abb. 9: Soziologisches Spektrum der Krautschicht der jüngeren (links) und älteren (rechts) *Pinus sylvestris*-Forste. Arten ohne spezielle soziologische Bindung innerhalb der einzelnen Gruppen sind schraffurlos dargestellt. Abkürzungen der soziolog. Einheiten entsprechen ROTHMALER (1994).

Im Gegensatz zu den Aufforstungen jüngeren Alters ist die Krautschicht der älteren Bestände aufgrund der günstigeren Lichtverhältnisse deutlich artenreicher. Grundsätzlich gelten für die soziologische Konstitution ähnliche Bedingungen, wie sie AMARELL (1999) für die immissionsbelasteten Forstgesellschaften der Dübener Heide formulierte: (1) eine für Kiefernforste relativ hohe Artenzahl, (2) eine vergleichsweise heterogene Artenzusammensetzung, (3) das Auftreten von Nitrophyten, (4) die starke Verbreitung von Arten der Schlagfluren (*Rubus idaeus*, *Rubus fruticosus* agg., *Fragaria vesca*) sowie (5) ein hoher Anteil mesophiler Laubwaldpflanzen (*Brachypodium sylvaticum*, *Poa nemoralis*, *Viola riviniana*) bei gleichzeitigem Zurücktreten typischer Kiefernforst- und Nadelwaldarten.

Ferner sind neben den echten Laubwaldpflanzen, wie in den Robinienforsten auch, verstärkt die Waldstörungszeiger *Geranium robertianum*, *Geum urbanum*, *Circaea lutetiana* oder *Impatiens parviflora* am Vegetationsaufbau beteiligt (Anl.-Tab. 3).

Insgesamt zeichnet sich die Bodenvegetation der Kiefernforste durch einen gegenüber allen anderen Forsttypen überproportionalen Anteil an Laubwaldarten aus (Abb. 9). Abgesehen von der Zunahme der ruderalen Elemente sowie der Schlagflurarten, ist das soziologische Spektrum der Bodenvegetation älterer Kiefernforste aber grundsätzlich mit jenem der jüngeren Stadien vergleichbar (Abb. 9). In den jungen Sukzessionsstadien rekrutieren sich die Waldarten aber zu großen Teilen aus der Gehölzverjüngung, während erst in fortgeschrittenen Entwicklungsstadien echte Waldkräuter einwandern. Markant ist vor allem der im Rahmen der Sukzession zu beobachtende Rückgang der *Pyrolaceae* sowie das Fehlen der für die Laubholzaufforstungen typischen *Arrhenatheretalia*-Arten. Damit verliert sich mit fortschreitender Entwicklung zunehmend der Nadelwaldcharakter (Abb. 9).

Basierend auf der Kenntnis der natürlichen Sukzessionsfolge auf Kahlschlagsflächen (PASSARGE 1969, 1970; DIERSCHKE 1988; GILGEN 1994; u.a.), ist der sich in den älteren Entwicklungsstadien stabilisierende Anteil der *Epilobietea* – Arten ebenfalls als Hinweis auf den progressiven Charakter der Sukzession zu werten.

Wenngleich wiederholt Kiefernforstgesellschaften beschrieben und einer syntaxonomischen Gliederung unterzogen wurden (MEISEL-JAHN 1955; SCAMONI 1960; HOFMANN 1964; PASSARGE 1962, 1969; AMARELL 1999; u.a.), ist aufgrund verschiedener Besonderheiten die pflanzensoziologische Einordnung des vorliegenden Datenmaterials schwierig. Neben dem standortsfremden Vorkommen der Kiefer im Untersuchungsgebiet betrifft dies auch die speziellen Substratbedingungen sowie die ehemalige Immissionsbelastung durch die umliegende Industrie.

Engere floristische und strukturelle Ähnlichkeiten bestehen u.a. zu dem von PASSARGE (1969) aus dem Lausitzer Flachland beschriebenen *Brachypodium–Rubus*-Kiefernforst. Dieser, auf besseren Böden stockenden und durch *Sambucus nigra* sowie nitrophilen Arten der *Urtica*-Gruppe, bei Vorherrschaft von *Rubus idaeus* gekennzeichneten Gesellschaft fehlen, wie auch den hier dargestellten Forsten, die azidophilen Elemente typischer Nadelwaldgesellschaften. Darüber hinaus nennt AMARELL (1999) aus dem stark belasteten Westteil der Dübener Heide einen Waldzwenken–Walderdbeer–Kiefernforst, welcher sich gegenüber den *Pinus sylvestris*-Aufforstungen der Bergbaufolgelandschaft durch vergleichbare strukturelle Merkmale auszeichnet.

5.1.3. *Quercus robur* / *Quercus petraea* – Forstgesellschaften (Anl.-Tab. 4)

Der Aufbau der untersuchten Eichenbestände vollzog sich zwischen 1956 und 1980, wobei das Alter des überwiegenden Teils der Forstgesellschaften weniger als 20 Jahre beträgt. Die Bestandsgründung erfolgte vorwiegend mit *Quercus robur*, welcher mit unterschiedlichem Anteil *Quercus petraea* beigemischt wurde. Die Bestandsdichten schwanken zwischen 17.800 St·ha⁻¹ (Pflanzverband 1,4m * 0,4m) und 11.100 St·ha⁻¹ (Pflanzverband 1,5m * 0,6m) (SEP 1999). In einigen Fällen wurde zur Bodenverbesserung *Lupinus polyphyllus* angesät. An forstlichen Eingriffen erfolgten die Jungwuchs- und Jungbestandspflege.

Die Baumschicht der Eichenforste ist im allgemeinen wenig strukturiert und vertikal meist einschichtig aufgebaut. Sie setzt sich fast ausnahmslos aus den gepflanzten Gehölzen zusammen (Anl.-Tab. 4). Obwohl sich die Birke durchaus erfolgreich in den jungen, weitgehend offenen Eichenpflanzungen etablieren kann, wird sie im Zuge der Bestandserziehung und -pflege häufig eliminiert und ist daher für den Aufbau der Baumschicht in den älteren Entwicklungsstadien praktisch bedeutungslos.

Eine Strauchschicht ist, wenn überhaupt, nur in den älteren Beständen sporadisch entwickelt und setzt sich vorwiegend aus den gepflanzten Gehölze zusammen.

Die Bodenvegetation der jungen Eichenforste hat, vermutlich durch die prädominanten Eigenschaften der Rohbodensubstrate, deutliche Gemeinsamkeiten mit den Initialstadien der übrigen Laubholzaufforstungen (Abb. 24A). Entsprechend der Kombination der Standortfaktoren besteht die Krautschicht aus einer Mischung von Arten unterschiedlich soziologischer Herkunft⁴. Im allgemeinen dominieren Vertreter offener, meist trocken-warmer Standorte (*Calamagrostis epigejos*, *Solidago canadensis*, *Cirsium arvense* und *Hypericum perforatum*), welche in der gesamten Bergbaufolgelandschaft verbreitet sind (Anl.-Tab. 4). Vervollständigt wird diese Artengruppe durch einige häufige Elemente der halbruderalen *Festuco-Brometea* (*Medicago lupulina*, *Leucanthemum vulgare* oder *Hieracium pilosella*) sowie, mit *Daucus carota*, *Picris hieracioides* und *Dactylis glomerata*, durch markante Arten des *Dauco-Picridetum*. Ferner gehören zum charakteristischen Arteninventar einige euryöke Grünlandarten wie *Taraxacum officinale* agg., *Festuca rubra*, *Poa pratensis* agg. und *Holcus lanatus*. Besonders in stärker geschlossenen Beständen können weniger lichtbedürftige Gräser wie *Deschampsia cespitosa* oder *Poa nemoralis* mit nennenswerten Deckungsanteilen in der Krautschicht auftreten.

Entsprechend der klassischen Einteilung von PASSARGE (1970) hat die Sukzession der jungen Eichenforste die optimale Ausbildung des Pionierflur-Hochstauden-Stadiums bereits durchschritten und weist eine zu den typischen Vergrasungsstadien der mittleren Entwicklungsphasen überleitende Vegetationsstruktur auf.

⁴ aufgrund der geringen Aufnahmezahl wurde eine der Abb. 6 bzw. Abb. 7 äquivalente Aufschlüsselung der prozentualen Verteilung einzelner soziologischer Gruppen für die Eichenforste nicht als sinnvoll erachtet

Im Gegensatz zu den jungen *Quercus robur*-Aufforstungen wird die Bodenvegetation der älteren Bestände bereits durch Waldarten bestimmt, wobei ein relativ hoher Anteil an *Carpino-Fagetea* Charakterarten (*Poa nemoralis*, *Brachypodium sylvaticum*, *Convallaria majalis*) kennzeichnend ist. Mit *Melampyrum nemorosum* und *Neottia nidus-avis* sind darüber hinaus auch Arten der besseren Laubwaldgesellschaften anzutreffen.

Aufgrund der stärkeren Betonung der Eiche und dem möglicherweise leicht zur Staunässe neigenden Bodenverhältnissen treten ferner Arten wechsel- bis grundfeuchter Standorte wie *Deschampsia cespitosa* und *Carex brizoides*, sowie typische Vorwaldarten bzw. Waldstörungszeiger (*Fragaria vesca*, *Geranium robertianum*) auf. Als Relikte einer lichtreicheren Phase sind die akzessorischen Vorkommen von *Arrhenatherum elatius*, *Taraxacum officinale* agg. und *Ajuga reptans* (*Arrhenatheretalia*) sowie *Solidago canadensis* und *Linaria vulgaris* (*Artemisietea*) zu werten.

Das Entwicklungspotential der Forstgesellschaften läßt sich anhand der Gehölzverjüngung bewerten (PASSARGE 1969). Sie erlaubt generelle Aussagen über die Distanz zwischen der angelegten zukünftigen Bestandsform und dem aktuell erreichten Entwicklungszustand. Häufig sind vor allem die Verjüngungsstadien von *Quercus robur*, *Tilia cordata* und *Sorbus aucuparia* anzutreffen sowie, seltener *Acer pseudoplatanus*, *Fagus sylvatica* und *Fraxinus excelsior*. Auch wenn bisher *Carpinus betulus* selbst in der Feldschicht nicht nachweisbar ist, läßt die Artenkombination doch eine Festigung der Waldgesellschaft in Richtung eines Eichen-Hainbuchenwaldes erkennen.

Wie aus den vorangegangenen Darstellungen hervorgeht, trägt die Krautschicht der älteren *Quercus robur*-Aufforstung bereits wesentliche Merkmale typischer *Carpino-Fagetea* Gesellschaften. In diesem Zusammenhang sei auf die Feststellung von PASSARGE (1969) hingewiesen, wonach Reinbestände von Mischholzarten natürlicher Laubwälder lediglich zu Vegetationsänderungen im Range von Halbforsten führen, also keine synanthropen Gesellschaften im engeren Sinn darstellen. Es sei jedoch einschränkend hinzugefügt, daß diese Aussage innerhalb der Bergbaufolgelandschaft vorerst nur auf Forstbestände mit einem engen Kontakt zu naturnahen Waldgesellschaften zutrifft.

Wenngleich die *Quercus robur*-Forsten einen aner kennenswerten Versuch zur Nutzung der Gehölze natürlicher Laubwaldgesellschaften im Rahmen der Aufforstung darstellen, verursachen sie doch ebenso Probleme in bezug auf die Standortsentwicklung. So ergaben die Befunde von SCHULZ (1999), daß besonders die Eiche auf stickstoffarme Substrate mit erheblichen Einbußen ihre Nettophotosyntheseleistung reagiert. Damit ist, stärker als bei anderen Baumarten, die individuelle Entwicklung der Gehölze wesentlich vom Nährstoffstatus der jeweiligen Kippsubstrate abhängig.

Ferner haben Eichenmonokulturen eine ungünstige Wirkung auf die Standortentwicklung, da sie durch den geringen Zuwachs sowie durch die schwere Zersetzbarkeit der Laubstreu die Humusakkumulation deutlich begrenzen. Indirekt wird dieser Effekt durch die suboptimale Entwicklung der Krautschicht verstärkt, welche aus der reduzierten Lichtverfügbarkeit in den mittleren und älteren Bestände resultiert.

5.1.4. *Populus* – Forstgesellschaften

Die als Rein- oder Mischbestände begründeten Pappelforste nehmen mit einem Flächenanteil von ca. 40% nahezu die Hälfte der im Mitteldeutschen Braunkohlenrevier ausgewiesenen forstlichen Rekultivierungsflächen ein (Abb. 2). Unter dem Oberbegriff „Pappelforste“ verbergen sich dabei Aufforstungen mit Schwarz-Pappel-Hybriden (*Populus x canadensis*), Balsam-Pappel (*Populus balsamifera*) und Aspen (*Populus tremula*).

Nach KRÜSSMANN (1977) ist *Populus x canadensis* MOENCH (= *Poulus euramericana* GUINIER) eine um 1750 in Frankreich spontan entstandene Kreuzung zwischen *P. deltoides* und *P. nigra*. Ihrem Habitus nach handelt es sich um hohe, meist breitkronige Bäume, deren kahle, seltener etwas behaarte Jungtriebe drehrund bis leicht kantig gestaltete sind. Die Blätter sind deutlich zugespitzt, 7 bis 10cm lang, am Rand kerbig gesägt, wobei die Zähne an der meist abgestutzten Blattbasis weiter auseinander stehen.

Nach Angaben von SEP (1999) fanden zur Rekultivierung der Bergbaufolgeflächen vorwiegend die Sorten (1) *Robusta* (SIMON-LOUIS) (= *P. robusta* SCHNEID.; *P. 'Bachelieri'* (SOLEMACHER); *P. vernirubens* HENRY), welche um 1895 bei SIMON-LOUIS in Plantières bei Metz entstand und seither viel angepflanzt wird, sowie (2) *Regenerata* und (3) *Marilandica* Verwendung. Auch *Populus berolinensis* wurde verschiedentlich zur Aufforstung von Kippenstandorten eingesetzt.

In wesentlich geringerem Umfang wird die aus Nordamerika stammende *Populus balsamifera* L. (Balsam-Pappel) zu Rekultivierungszwecken genutzt. Bezüglich der Verwirrungen um die nomenklatorische Fassung dieser Art bemerkt KRÜSSMANN (1977): „Die Bezeichnung *P. balsamifera* ist durch SARGENT und FARWELL seit 1919 für *P. deltoides* MARSH. gebraucht worden, was zu einer Konfusion führte. Daher schlugen DAVY, HOUTZAGERS und CANSDALE vor, den ersten Namen als nomen ambiguum zu verwerfen. Erfreulicherweise gelang es aber ROULEAU zu beweisen, daß der alte Name für Linnes Balsam-Pappel beibehalten werden muß.“

Die natürliche Verbreitung der Balsam-Pappel erstreckt sich von Alaska über weite Teile Kanadas bis nach Labrador und Neufundland (VIERECK & LITTLE 1972, STEPHENS 1973). Einige wenige Verbreitungsgebiete finden sich zudem im Nordwesten der USA (FORWELL 1965).

Ihre natürlichen Standorte sind, analog den heimischen Schwarz-Pappeln, die Weichholzaunen entlang der Flußtäler (LAWRENCE 1983). Darüber hinaus kann nach Angaben von RUSSEL (1985) und KRASNY et al. (1988) *Populus balsamifera* auch am Aufbau von Pioniergehölzen auf stillgelegten Bergbauflächen beteiligt sein.

Bei den zur Begründung der forstlichen Anpflanzungen eingesetzten Balsam-Pappeln handelt es sich nach Angaben von SEP (1999) vorwiegend um die Sorten *Candicans* und *Androscoggin*.

Die Aspe (*Populus tremula* L.) ist die einzige heimische Pappelart, welche in nennenswertem Umfang zur Aufforstung von Halden- und Kippenstandorten der Bergbaufolgelandschaft genutzt wurde. Bestandsgründungen mit *P. tremula* existieren im wesentlichen seit den 60er Jahren, wobei sie jedoch zu keiner Zeit ihre eigentliche Bedeutung für die forstliche Rekultivierung erlangten (Kap. 5.1.4.1.).

5.1.4.1. *Populus tremula*–Forstgesellschaften (Anl.-Tab. 5)

Die *Populus tremula*–Aufforstungen der Halden- und Kippenstandorte des Südraumes Leipzig lassen sich grundsätzlich zu einer gemeinsamen, ca. 25-30-jährigen Altersklasse zusammenfassen. Die Bestandsgründung erfolgte meist im typischen 2m * 2m Verband. Hinsichtlich ihres allgemeinen Bestandsaufbaus unterscheiden sich die untersuchten Aspenforste nur geringfügig voneinander; dennoch zu beobachtende Differenzierungen beruhen vor allem auf lokalen Besonderheiten der einzelnen Forstgebiete.

Aufgrund ihres relativ jungen Alters ist die Baumschicht der *Populus tremula*–Bestände einschichtig und nur wenig strukturiert. Der im wesentlichen durch die Aspe aufgebaute Kronenraum ist scharf begrenzt und erreicht vergleichsweise hohe Schlußgrade (Anl.-Tab. 5).

Auch in der ± regelmäßig ausgebildeten Strauchschicht ist *Populus tremula* die dominierende Gehölzart. Darüber hinaus ist die spontan aufkommende Birke recht häufig. Die Altersstruktur der Strauchschicht ist vergleichsweise formenreich.

Die Krautschicht der Bestände setzt sich aus der für viele syndynamische Übergangsbestände typischen Mischung von Vertretern verschiedener ökologisch-soziologischer Gruppen zusammen (Abb. 10). Aus der offenen, lichtreichen Anfangsphase der Vegetationsentwicklung stammen vor allem die der *Artemisieta* zugehörigen Arten ruderaler Hochstaudenfluren.

Mit *Solidago canadensis*, *Picris hieracioides*, *Artemisia vulgaris*, *Daucus carota*, *Achillea millefolium* sowie *Hypericum perforatum*, *Cirsium arvense* und *Dactylis glomerata* differenziert sich aus der Vegetationsstruktur relativ gut eine dem *Dauco-Picridetum* nahestehende Artengruppe heraus.

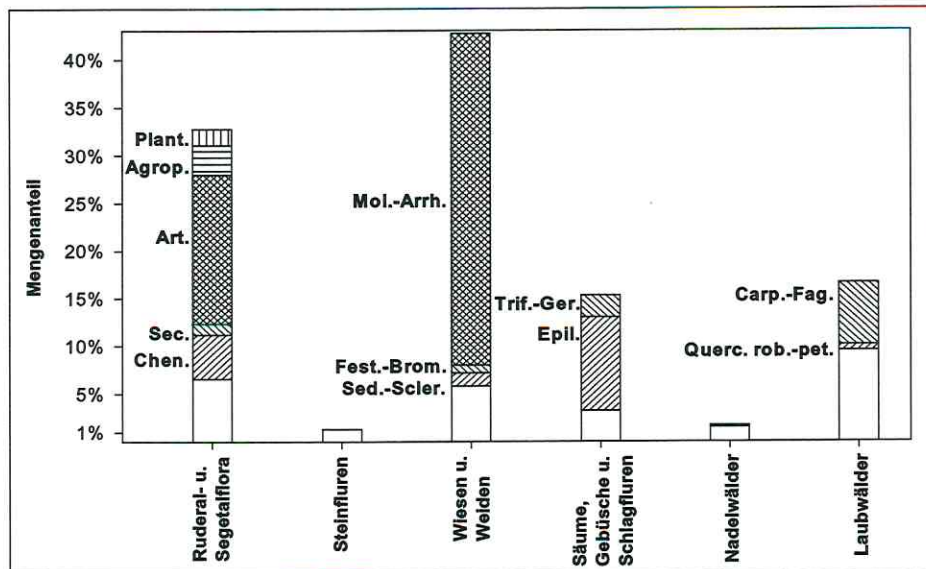


Abb. 10: Soziologisches Spektrum der Bodenvegetation der *Populus tremula*-Forstgesellschaften. Arten ohne spezielle soziologische Bindung innerhalb der einzelnen Gruppen sind schraffurlos dargestellt. Abkürzungen der soziolog. Einheiten entsprechen ROTHMALER (1994).

Eine solche, insbesondere durch *Artemisia vulgaris* (meist in suboptimaler Entwicklung), *Picris hieracioides* sowie verschiedene Gräser charakterisierte Artenstruktur finden sich in der Bergbaufolgelandschaft auch gleichermaßen häufig auf den Rohböden außerhalb der Forste. Als typische Bestandteile der Vergrasungsstadien mittlerer Sukzessionsphasen sind verschiedene *Arrhenatheretea*-Arten kennzeichnende Strukturelemente der Krautschicht. Vor allem durch ihre große Anzahl verschiedener *Poaceae* wie *Holcus lanatus*, *Festuca rubra*, *Arrhenatherum elatius* und *Poa pratensis* agg. vermitteln die Bestände physiognomisch das Bild einer Wiesengesellschaft (Anl.-Tab. 5). Dies widerspiegelt sich auch in der Struktur des soziologischen Spektrums (Abb. 10). Die Artenstruktur zeigt insofern Gemeinsamkeiten mit der von FISCHER (1985) beschriebenen Gesellschaft des *Tanaceto vulgaris*-*Arrhenatheretum elatioris*. Diese auch als "Ruderales Wiese" bezeichnete Assoziation läßt sich ebenfalls als Übergangsbestand zwischen *Artemisietea*- und *Arrhenatheretea*-Gesellschaften auffassen, womit formale Gemeinsamkeiten mit den untersuchten Vegetationseinheiten bestehen.

Wird durch zunehmende Beschattung die Konkurrenzkraft der Ruderal- und Grünlandarten geschwächt, verschiebt sich das floristische Bild stärker in Richtung *Sambuco*-*Salicion capreae* bzw. *Galio-Urticetea dioica* (*Urtica dioica*, *Geum urbanum*, *Scrophularia nodosa*, *Fragaria vesca* bzw. *Epilobium montanum*) (Anl.-Tab. 5, Aufn. 1-2, 5, 7-8). Ferner steigt der Anteil der Gehölzverjüngung, insbesondere von *Populus tremula*. Die Aspe läßt sich folglich zu jenen Baumarten rechnen, denen die Sicherung der Bestandsstruktur durch ihr hohes Selbstregenerationspotential aus eigener Kraft gelingt.

Da sowohl der Gehölzjungwuchs als auch die Waldarten in komensalistischer Weise von den sich langsam verschlechternden Lichtbedingungen profitieren, differenzieren sich die typischen Rasenbeständen in diesen Bereichen Gesellschaften der Gebüsche und Vorwälder.

Aufgrund des kontinuierlichen Charakters der Umweltgradienten können solche Veränderungen mit unterschiedlicher Intensität auftreten, wodurch das Vegetationsbild durch vielfältige Durchmischung, Überlagerung und/oder mosaikartige Zusammensetzung verschiedener Entwicklungsstufen gekennzeichnet wird.

5.1.4.2. *Populus balsamifera* – Forstgesellschaften (Anl.-Tab. 6)

Neben *Robinia pseudoacacia* wurde mit *Populus balsamifera* eine zweite aus Nordamerika stammende Baumart in größerem Maßstab zur forstlichen Rekultivierung in der Bergbaufolgelandschaft eingesetzt.

Ähnlich den *Populus tremula*-Beständen läßt sich auch die Mehrzahl der im Südraum Leipzig auftretenden *P. balsamifera*-Aufforstungen einem einheitlichen, etwa 25–40 Jahre alten Sukzessionsstadium zuordnen. Insgesamt ist der Anteil von *Populus balsamifera*-Forsten an der Gesamtfläche forstlich rekultivierter Standorte jedoch relativ gering.

Die kompakte und meist zu über 80% geschlossene Baumschicht der Bestände setzt sich im wesentlichen aus den gepflanzten Balsam-Pappeln zusammen. Die monotone Struktur des scharf abgegrenzten Kronenraumes wird nur sporadisch durch einzelne, aus natürlicher Ansamung entstandener Birken oder Aspen unterbrochen (vgl. Anl.-Tab. 6). Eine zweite Baumschicht konnte nur in seltenen Fällen beobachtet werden und bestand auch dann nur aus wenigen, meist geschwächten Balsam-Pappeln bzw. einzelnen Birken.

Die sehr locker aber regelmäßig ausgebildete Strauchschicht dürfte, mit Ausnahme von *Populus balsamifera* und *Cornus sanguinea*, wohl das Ergebnis spontaner Einwanderungsereignisse sein. Es dominieren vor allem typische Vorwald- und Gebüscharten wie *Betula pendula*, *Populus tremula* oder *Crataegus monogyna*. Ferner sind mit *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior* bzw. *Quercus robur* einige verbreitete *Fagetalia*-Arten am Aufbau des Stratum beteiligt.

In der Grundstruktur entspricht die Krautschicht der Balsam-Pappel-Aufforstungen jener der *Populus tremula*-Forste (Abb. 10 bzw. Abb. 11), wenngleich das Vegetationsbild der *Populus balsamifera*-Bestände insgesamt einen xerothermeren Eindruck macht. In der Artengemeinschaft dominieren mehr oder weniger standortsvage, meist gegen Trockenheit unempfindliche Gräser, welche zum einen in den *Festuco-Brometea*- und *Arrhenatheretea*-Gesellschaften (*Festuca rubra*, *Dactylis glomerata*, *Arrhenatherum elatius*) bzw. in den *Epilobietea* (*Calamagrostis epigejos*, *Agrostis capillaris*, *Poa nemoralis*) ihre eigentliche Verbreitung finden (Abb. 11).

Auch die Zusammensetzung der übrigen Vegetation wird hauptsächlich durch die standörtlichen Rahmenbedingungen bestimmt. So finden sich unter den Ruderalia neben typischen Rohbodenbesiedlern (*Tussilago farfara*, *Cirsium arvense* und *Melilotus alba*) auch Elemente des *Dauco-Picridetum* (*Picris hieracioides*, *Daucus carota*, *Artemisia vulgaris* und *Equisetum arvense*).

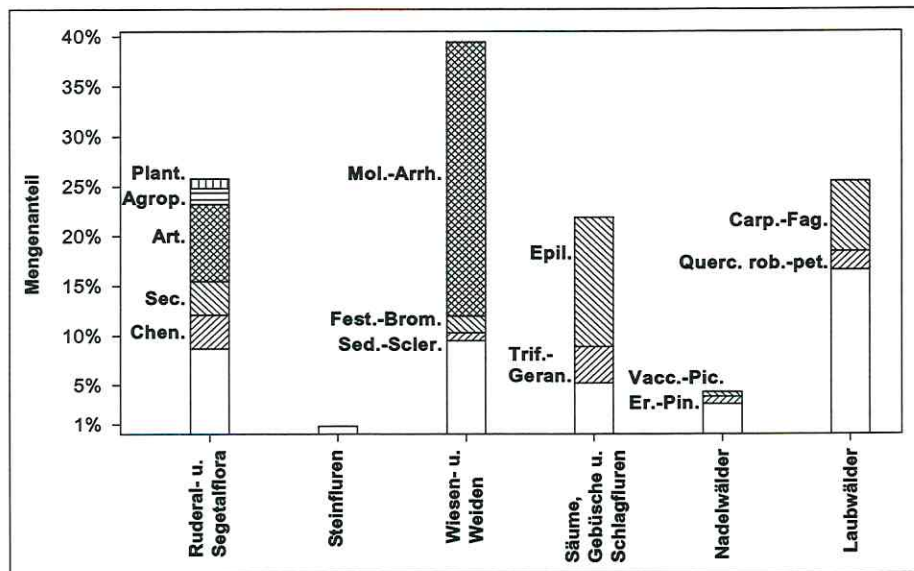


Abb. 11: Soziologisches Spektrum der Bodenvegetation der *Populus balsamifera*-Forstgesellschaften. Arten ohne spezielle soziologische Bindung innerhalb der einzelnen Gruppen sind schraffurlos dargestellt. Abkürzungen der soziolog. Einheiten entsprechen ROTHMALER (1994).

Bereits zu den Grünlandgesellschaften vermitteln hingegen *Taraxacum officinale* agg., *Leucanthemum vulgare* bzw. *Achillea millefolium*, *Hypericum perforatum*, *Inula conyza* und *Erigeron acris* leiten bereits den Übergang zu den Schlagflurgesellschaften (*Epilobietea*) ein.

Deutlich sichtbar wird die Verbindung zu den Gesellschaften der Kahlschläge und Gebüschgesellschaften (*Epilobietea* bzw. *Sambuco-Salicion capreae*) bei *Fragaria vesca*, *Carex hirta*, *Viola riviniana* oder *Lapsana communis* sowie *Rosa canina* agg., *Crataegus monogyna* und *Salix caprea* (vgl. Abb. 11).

Aufgrund der Standortverhältnisse ist die Krautschicht insgesamt relativ locker aufgebaut, wodurch die *Populus balsamifera*-Anpflanzungen eine für die mittleren Sukzessionsstadien der Laubholzforste erstaunlich rege Gehölzverjüngung aufweisen. Vor allem *Betula pendula*, *Quercus robur* und *Acer pseudoplatanus* sind mit relativ hohen Stetigkeiten in der Bodenvegetation vertreten. Desgleichen sind sie für den relativ hohen Anteil allgemein verbreiteter Waldarten im soziologischen Spektrum der Balsam-Pappel-Bestände verantwortlich (Abb. 11).

Hinsichtlich ihrer Rekultivierungseignung ist *Populus balsamifera* nach Angaben von SEP (1999) aufgrund des auf Kippengeotopen erzielten Zuwachses den übrigen Pappelarten zumindest aus forstwirtschaftlicher Sicht überlegen. Allerdings besitzt die Laubstreu der Balsampappel aufgrund des hohen Harzgehaltes ihrer Blätter nur eine geringe Zersetzungsfähigkeit, was sich zwangsläufig negativ auf den Stoffumsatz innerhalb des Forstbestandes auswirkt. Aus ökologischer Perspektive ist die Eignung von *Populus balsamifera* zur nachhaltigen Rekultivierung von Bergbaufolgestandorten daher etwas differenzierter zu betrachten.

5.1.4.3. *Populus x canadensis* – Forstgesellschaften

5.1.4.3.1. Differenzierung der Sukzessionsstadien

Die Analyse ökologischer Muster und Strukturen setzt immer eine vergleichende Betrachtung diskreter, d.h. voneinander abgrenzbarer Stadien innerhalb einer Sukzessionsfolge voraus. Um einen Gesamteindruck von den nicht direkt zu beobachtenden Veränderungen der Vegetationsstruktur zu erhalten, nutzt man häufig die Möglichkeit einer indirekten Untersuchungen durch Chronosequenzen (Kap. 4.2.2.). Aufgrund ihrer speziellen Voraussetzungen stellen Pappel-anpflanzungen ein gut geeignetes Referenzsystem für die Betrachtung des Strukturwandels im Verlauf der Vegetationsentwicklung dar.

Über die Permanenz der einzelnen Entwicklungsstufen von *Populus x canadensis*-Forsten auf Bergbaufolgestandorten liegen bisher keine Untersuchungen vor, weshalb die Vegetationsaufnahmen entsprechend des jeweiligen Alters der Bestände zu fünf eigenständigen Sukzessionsstadien zusammengefaßt wurden. Allerdings können durch solche *a priori* erfolgenden Gruppierungen subjektiv Unterschiede bezüglich des floristisch-strukturellen Aufbaus einzelner Stadien vorgegeben werden, welche dergestalt in der Realität nicht existieren müssen. Dies kann u. U. zu Fehlschlüssen bei der Interpretation der ökologischen Muster führen.

Methodisch wurde die Zuordnung der einzelnen Vegetationsaufnahmen zu den jeweiligen Gruppen mit Hilfe einer Diskriminanzanalyse (Kap. 4.6.5.3.) überprüft, wobei die Arten der Bodenvegetation mit ihren entsprechenden Abundanzen die unabhängigen Merkmale repräsentierten. Um die Relationen zwischen den verschiedenen Gruppen klarer herauszustellen, wurden alle möglichen Gruppenkombinationen getrennt auf signifikante Unterschiede getestet.

Aus den Darstellungen in Tab. 4 läßt sich entnehmen, daß alle Einzeltests ein Bonferroni-korrigiertes Signifikanzniveau von > 0.5 aufwiesen, d.h. die temporär auftretenden Strukturmuster erlaubten eine hinreichend sichere Trennung der einzelnen Sukzessionsstadien. Ein weiteres Maß für das Gelingen der Gruppentrennung bieten kanonische Korrelationskoeffizienten.

Durch die Höhe der Werte (Tab. 4) wurde insgesamt eine gute Zuordnung der einzelnen Aufnahmen zu den vorgegebenen Gruppen erreicht. Die statistische Absicherung der Gruppengrenzen drückt sich zudem in den kanonischen Eigenwerten bzw. dem χ^2 - Wert aus, welche als Maßzahlen für die Güte der Diskriminanzfunktion fungieren. Beide Parameter weisen einen mit der Altersdistanz zwischen den Sukzessionsstadien (SS) nahezu linearen Trend auf, was einen progressiv-gerichteten Strukturwandel im Verlauf der Vegetationsentwicklung von *Populus x canadensis*-Forsten nahelegt.

Die Zuordnung der Vegetationsaufnahmen zu den vorgegebenen Altersgruppen erfolgte aus zwei Gründen ausschließlich anhand von Unterschieden in der floristischen Zusammensetzung der Bodenvegetation: (1) die Bodenvegetation reagiert im Vergleich zu den Gehölzen wesentlich schneller und sensibler auf eintretende Umweltveränderungen und (2) aufgrund der höheren Artenzahlen sowie Individuendichten der krautigen Vegetation werden rekultivierungsbedingte Differenzen zwischen den Beständen, wie die Anzahl der angepflanzten Baumarten und evtl. eingebrachte forstliche Hilfspflanzen wenigstens, teilweise nivelliert.

Tab. 4: Ergebnisparameter der Diskriminanzanalysen zum Nachweis signifikanter Differenzen zwischen den verschiedenen Sukzessionsstadien (SS) der *Populus x canadensis* – Chronosequenz (weitere Erläuterungen siehe Text).

Gruppen	kan. Eigenwerte	kann. Korrelation	(chi) ²	Signifikanzniveau (Bonferroni korr.)
SS1 vs. SS2	5.99	0.926	94.36	< 0.01
SS1 vs. SS3	28.11	0.983	165.18	< 0.0001
SS1 vs. SS4	41.96	0.988	174.85	< 0.0001
SS1 vs. SS5	102.64	0.995	220.45	< 0.0001
SS2 vs. SS3	28.63	0.983	160.97	< 0.0001
SS2 vs. SS4	53.41	0.991	187.84	< 0.0001
SS2 vs. SS5	56.44	0.991	190.39	< 0.0001
SS3 vs. SS4	40.53	0.988	175.14	< 0.0001
SS3 vs. SS5	47.01	0.989	183.89	< 0.0001
SS4 vs. SS5	37.10	0.987	172.91	< 0.0001

5.1.4.3.2. Floristisch-soziologische Charakterisierung der Sukzessionsstadien

Die Initialstadien der Vegetationsentwicklung der *Populus x canadensis* – Forste können heute nur noch unzureichend dokumentiert werden, da aufgrund des Wandels der forstlichen Rekultivierungspraxis (Kap. 3.1.) in den letzten Jahren vorwiegend Bestandsgründungen mit gebiets-typischen Wertholzarten erfolgten.

Die hier als **erstes Sukzessionsstadium** (Anl.-Tab. 7) ausgegliederte Entwicklungsphase der *Populus x canadensis* – Aufforstungen verkörpert daher einen bereits ca. zehnjährigen Mischbestand.

Die Baumschicht ist, bedingt durch das relativ junge Bestandsalter, noch weitgehend offen (Schlußgrade meist unter 40%) und relativ artenarm. Neben den aufgeforsteten Gehölzen (*Populus x canadensis*, *Populus balsamifera* und *Pinus sylvestris*) sind nur wenige, spontan eingewanderte Exemplare von *Hippophae rhamnoides* zu beobachten. Auch räumlich ist das Stratum wenig differenziert und weist entsprechend der unterschiedlichen Wuchsleistungen der angepflanzten Baumarten lediglich eine vertikale Zonierung auf. Der obere Bereich der Gehölzschicht wird vor allem durch *Populus x canadensis* und *Populus balsamifera* aufgebaut, während *Pinus sylvestris* aufgrund ihres geringen Wachstums eher im unteren Bereich der Gehölzschicht (stratigraphisch der Strauchschicht entsprechend) lokalisiert ist (Abb. 12).

Eine eigenständige Strauchschicht ist nicht ausgebildet.

Infolge der mangelnden Verfügbarkeit eigenen vegetationskundlichen Materials weist die pflanzensoziologische Analyse des Entwicklungs-



Abb. 12: Junge Pappel-Kiefern-Aufforstung im Bereich des ehemaligen TGB Espenhain (s. Abb. 3).

stadiums einen ausgesprochen lokalen Bezug auf. Um jedoch eine stärker generalisierbare Bewertung der charakteristischen Artenstruktur der Bodenvegetation zu gewährleisten, wurden neben dem eigenen Material auch die von DORSCH & DORSCH (1987) auf der Halde Kulkwitz (Abb. 3) angefertigten Vegetationsaufnahmen berücksichtigt.

Im Vergleich zu den im ehem. Tagebau Espenhain (Abb. 3) aufgenommenen Beständen sind diesem Material neben vielen Gemeinsamkeiten auch deutliche Unterschiede zu eigen. So sind die Aufnahmen von DORSCH & DORSCH (1987) beispielsweise deutlich artenärmer. Da jedoch keine Angaben zur Größe der jeweiligen Aufnahmefläche

gemacht wurden, kann nicht ausgeschlossen werden, daß es sich bei den beobachteten Differenzen lediglich um einen methodisch begründeten Unterschied und weniger um ein lokales Charakteristikum handelt. Hierfür spricht vor allem die abweichende Abundanzstruktur der Vegetationstabellen mit mehreren dominanten Arten (Deckungswerte zwischen 2 u. 3) aber vergleichsweise wenigen Begleitern (Deckungswerte r - +).

Die Krautschicht ähnelt in ihrem äußeren Erscheinungsbild einer lockeren, artenreichen, leicht thermophilen Staudenflur, welche sich vorwiegend aus Arten der Pionierflur- und Rohbodenstandorte zusammensetzt (Abb. 13A). Die basen- und skelettreichen quartären Substrate der Rekultivierungsflächen neigen durch ihren hohen Anteil an Lehmen und Tonen zur Verschlammung und Verdichtung, was in niederschlagsarmen Zeiten ein deutliches Feuchtigkeitsdefizit im Unterboden nach sich ziehen kann (s. Abb. 13B). Die Artenzusammensetzung wird somit vor allem durch die pedologischen Merkmale (Kap. 3.6.) der humus- und feinerdearmen Rohböden bestimmt und ist vielfach durch eine suboptimale Entwicklung der beteiligten Arten gekennzeichnet (Anl.-Tab. 7).

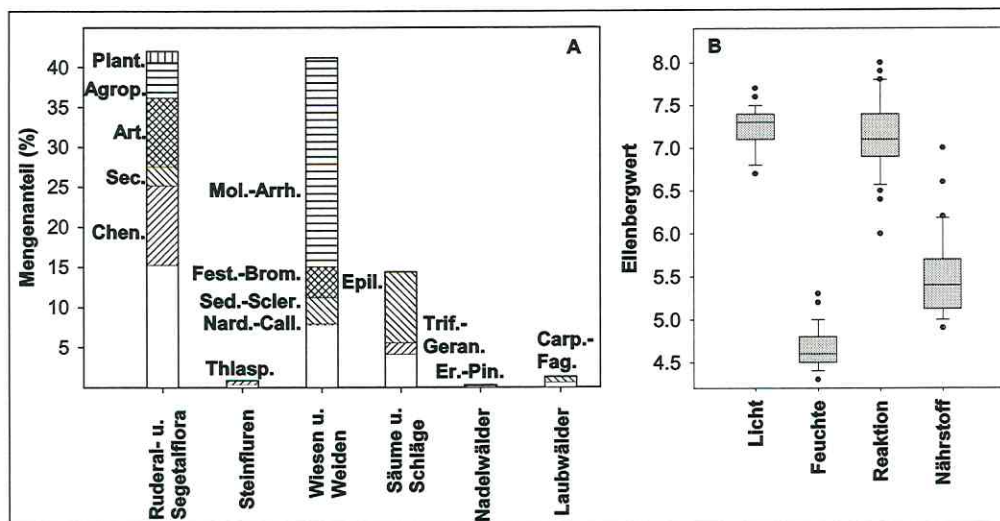


Abb. 13: Soziologisches Spektrum der Bodenvegetation des ersten Sukzessionsstadiums der *Populus x canadensis*-Forstgesellschaften (A) sowie deren mittlere Zeigerwerte nach Ellenberg (B). Arten ohne spezielle soziologische Bindung sind innerhalb der einzelnen Gruppen schraffurlos dargestellt. Abkürzungen der soziolog. Einheiten entsprechen ROTHMALER (1994).

Am Aufbau der Bodenvegetation sind im wesentlichen bienne oder ausdauernde, oft hapaxanthe Stauden wie *Daucus carota* oder *Picris hieracioides* beteiligt. Ferner erreichen die Klassencharakterarten der *Artemisietea* (*Artemisia vulgaris*, *Solidago canadensis*, *Cirsium arvense*) relativ hohe Stetigkeiten (Abb. 13A). Auch die für Initialstadien typischen *Fabaceae* wie *Trifolium campestre*, *Trifolium arvense* oder *Medicago lupulina* haben innerhalb der Sukzessionsreihe hier ihre optimale Verbreitung. Zudem bieten die offenen, licht- und wärmebegünstigten Standorte Arten wie *Erigeron acris*, *Lotus corniculatus*, *Bromus tectorum* oder *Ononis spinosa* ausreichende Existenzmöglichkeiten, womit die floristischen Beziehungen zu den ruderalisierten Halbtrockenrasen der *Agropyreteea repentis* offensichtlich werden (Abb. 13A).

An diese lassen sich ferner ähnliche Standortansprüche aufweisende und zum *Echio-Melilotetum* vermittelnde Arten wie *Hypericum perforatum*, *Medicago sativa* und *Melilotus alba* (Anl.-Tab. 7) anschließen.

Bemerkenswert ist der bereits relativ hohe Anteil der *Molinio-Arrhenatheretea*-Arten, welcher sich vorwiegend aus Gräsern (*Festuca rubra*, *Dactylis glomerata*, *Holcus lanatus* und z.T. *Arrhenatherum elatius*) zusammensetzt (Abb. 13A).

Aus soziologischer Sicht ergeben sich damit sowohl für das Erscheinungsbild als auch für die Zusammensetzung der Vegetation deutliche Gemeinsamkeiten mit den planar-kollinen Gesellschaftsformen des *Dauco-Picridetum hieracioides* (OBERDORFER 1993b, SCHUBERT et al. 1995, POTT 1995). Während bei ungestörter Entwicklung das *Dauco-Picridetum hieracioides* relativ lange in seiner reinen Form erhalten bleiben kann (OBERDORFER 1993b), führt die Koinzidenz von variierenden Lichtverhältnissen (Gehölzschicht) und den typischen Eigenschaften der vergleichsweise jungen Kippsubstrate zu deutlichen Entwicklungsunterschieden innerhalb des Vegetationsbestandes. Damit beruht die strukturelle Heterogenität (*patch dynamics* – WHITTAKER 1953) der Bodenvegetation wohl überwiegend auf ökologischen Differenzen der Kleinstandorte.

Gleichermaßen zu den Initialstadien innerhalb der Bestandsentwicklung der *Populus x canadensis* - Forste ist das **zweite Sukzessionsstadium** (Anl.-Tab. 8) zu rechnen. Es wird durch einen etwa 14-jährigen Bestand repräsentiert, dessen Gründung mit einer Mischung aus *Populus x canadensis*, *Populus balsamifera* sowie *Pinus sylvestris* erfolgte. Für die Untersuchungen der Bodenvegetation wurden ebenfalls Vegetationsaufnahmen von DORSCH & DORSCH (1987) hinzugezogen.

Der strukturelle Aufbau der Baumschicht ändert sich im Vergleich zum ersten Stadium nicht wesentlich. Lediglich im Bereich der Strauchschicht gesellen sich zu dem mit steigender Präsenz auftretenden *Hippophae rhamnoides* einige Birken. Auffällig ist ferner die zunehmende Höhendifferenz zwischen Pappel und Kiefer (Abb. 14).

Auch in der Krautschicht sind die floristischen Verhältnisse jenen der vorangegangenen Entwicklungsphase relativ ähnlich. Je nachdem, welche Arten zur Dominanz gelangen, vollzieht sich der Strukturwandel der verschiedenen Standorte recht unterschiedlich. Markante Veränderungen zeigen besonders die von DORSCH & DORSCH (1987) auf der Halde Kulkwitz untersuchten Bestände, welche in Richtung einer lockeren, artenarmen *Calamagrostis epigejos*-Gesellschaft tendieren. Die übrigen Forste weisen hingegen nur einen graduellen Strukturwandel auf. Differenzen zum soziologischen Spektrum des vorangegangenen Sukzessionsstadiums (Abb. 15) existieren lediglich hinsichtlich der Zunahme der *Artemisietea*- und *Agropyretea*-Arten sowie der *Molinio-Arrhenatheretea*-Arten.

Entsprechend den vorliegenden Ergebnissen (Anl.-Tab. 8) werden im Sukzessionsverlauf die Pionierstadien des *Poo compressae-Tussilaginetum* bzw. des *Dauco-Picridetum hieracioides* langsam durch halbruderales Grasfluren abgebaut. Dabei kommt es jedoch nicht zu einer vollständigen Auflösung der ursprünglichen Artenzusammensetzung, sondern meist nur zu Modifikationen der Dominanzverhältnisse.

Die räumliche Struktur der Bodenvegetation wird partiell auch durch die gepflanzten Gehölze beeinflusst. Der unterschiedliche Schlußgrad der Baumschicht führt aufgrund der ungleichen



Abb. 14: Etwa 14-jähriger Pappel-Kiefern-Bestand des zweiten Sukzessionsstadiums im Bereich des ehemaligen TGB Espenhain.

Reduktion der Sonneneinstrahlung direkt zu einer Differenzierung der verfügbaren Bodenfeuchte. Das hieraus entstehende kleinräumige Vegetationsmosaik widerspiegelt eine enge Verflechtung von offenen und daher trockeneren Bereichen mit einer Vermengung von *Mesobromion*- und *Agropyrete*-Arten sowie etwas frischeren Flächen, welche insbesondere durch *Artemisietea*- und *Molinio-Arrhenatheretea*-Arten charakterisiert sind.

Erstere werden vor allem durch eine gemeinsame Dominanz von *Poa angustifolia* und *Elytrigia repens* gekennzeichnet (Anl.-Tab. 8). Mit diesen sind auch thermophile Elemente degradierter Halbtrockenrasen, wie *Erigeron*

acris, *Bromus tectorum* und *Cerastium pumilum* vergesellschaftet (Abb. 15). Hingegen bestimmen in etwas frischeren Bereichen vor allem *Solidago canadensis*, eine Reihe von Arten des *Dauco-Picridetum* (z. B. *Picris hieracioides*, *Daucus carota* bzw. *Trifolium campestre*) sowie hochwüchsige Gräser (*Dactylis glomerata*, *Arrhenatherum elatius*) das Vegetationsbild. Dabei zeichnet sich bereits in dieser Entwicklungsphase ein Übergang in der floristischen Struktur von typischen Pionierfluren mit deutlicher Beteiligung der *Artemisietea* zu ruderalen Rasengesellschaften ab (Abb. 15, vgl. auch PASSARGE 1979).

Ähnliche grasreiche Übergangsformen zwischen dem *Dauco-Picridetum* und verschiedenen *Arrhenatheretea*-Gesellschaften wurden bereits von BORNKAMM (1974) als *Achillea millefolium*-Subassoziation des *Dauco-Picridetum* sowie von WESTHUS (1981) als ein Degenerationsstadium der Bitterkraut-Fluren beschrieben.

Die Bodenvegetation der ersten beiden Entwicklungsstadien weist zweifellos floristisch Ähnlichkeiten zum *Dauco-Picridetum* auf. Angesichts des quantitativ nicht unerheblichen Anteils von Arten des *Poo compressae-Tussilaginetum* ist eine exakte Einordnung der Bestände in den Sukzessionsverlauf jedoch schwierig.

Die Artengruppe nimmt zwar tendenziell in Richtung des zweiten Sukzessionsstadiums ab, ist jedoch auch in diesem noch deutlich im Gesellschaftsbild präsent.

Ungeachtet der inzwischen sehr umfangreichen Literatur über die Pflanzengesellschaften auf Folgestandorten des Bergbaus (vgl. Literaturangaben bei DURKA et al. 1997) liegt bisher weder eine objektiv nachvollziehbare Abgrenzung der Pioniergesellschaften innerhalb der Bergbaufolgelandschaft vor, noch erfolgte bislang eine pflanzensoziologische Bearbeitung des *Dauco-Picridetum* für Mitteldeutschland (GUTTE, mündl. Mitt.). Allein aus der syntaxonomischen Analyse der beiden frühen Sukzessionsstadien läßt sich nicht abschätzen, ob die forstliche Rekultivierung bereits in dieser Phase den einen nachweisbaren Effekt auf die Art und Dynamik der Vegetationsentwicklung ausübt.

Um hierzu präzisere Aussagen treffen zu können, wurde das eigene pflanzensoziologische Material mit floristischen Angaben zu regionalen Rohboden- und Pioniergesellschaften verschiedener Standorte verglichen (Abb. 16). Als Resultat lassen sich zwei grundsätzliche Aussagen zum Verhalten der genannten Pioniergesellschaften in der Bergbaufolgelandschaft ableiten:

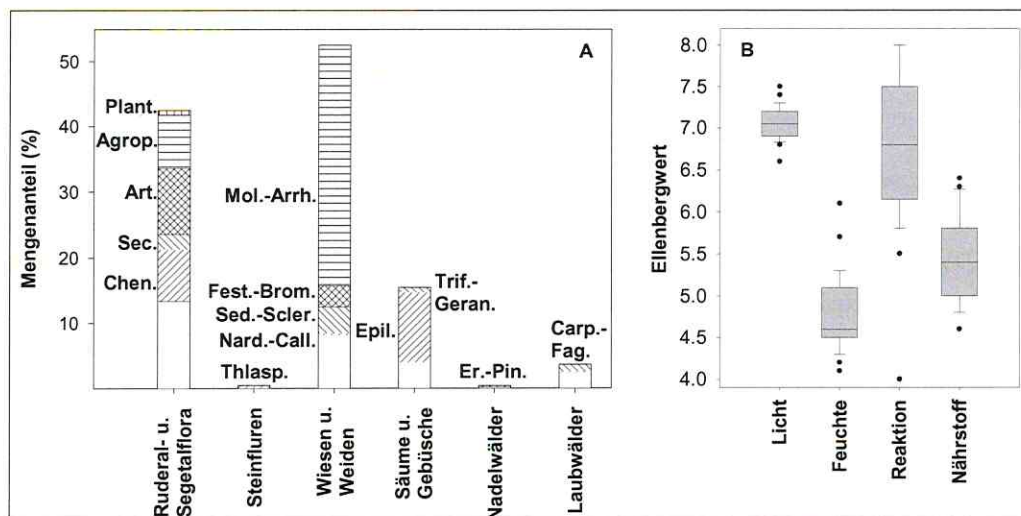


Abb. 15: Soziologisches Spektrum der Bodenvegetation des zweiten Sukzessionsstadiums der *Populus x canadensis*-Forstgesellschaften (A) sowie deren mittlere Zeigerwerte nach Ellenberg (B). Arten ohne spezielle soziologische Bindung sind innerhalb der einzelnen Gruppen schraffurlos dargestellt. Abkürzungen der soziolog. Einheiten entsprechen ROTHMALER (1994).

So ist (1) die floristische Struktur der Gesellschaften auch zwischen verschiedenen Regionen der Bergbaufolgelandschaft relativ stabil. Dabei unterscheidet sich das syndynamisch etwas ursprünglichere *Poo compressae-Tussilaginetum farfara* ungeachtet mannigfaltiger Artüberschneidungen deutlich von den Folgegesellschaften (*Dauco-Picridetum* bzw. *Tanaceto-Artemisietum*). Hingegen lassen sich keine floristischen Ähnlichkeiten zwischen den Pionierfluren der Bergbaufolgestandorte und den Gesellschaften des *Echio - Melilotetum* der gewachsenen Böden feststellen.

Andererseits (2) läßt sich anhand der geringen Differenzierung zwischen den von DURKA et al. (1997) bzw. von SÄNGER (1993) beschriebenen Gesellschaften und den ersten beiden Sukzessionsstadien der Hybrid-Pappel-Förste (s. Gruppe 2, Abb. 16) zeigen, daß die gepflanzten Gehölze in dieser Entwicklungsphase nur einen marginalen Einfluß auf die generelle Artenzusammensetzung der krautigen Vegetation besitzen.

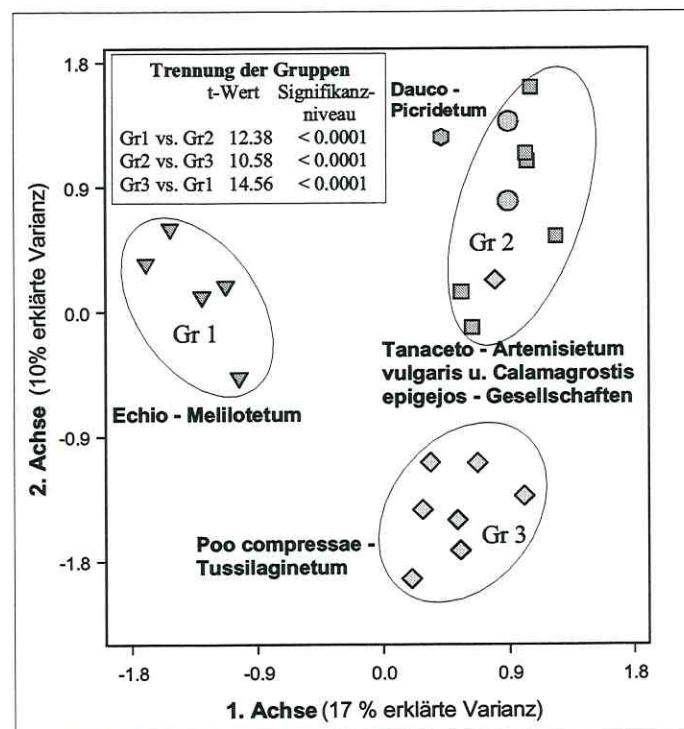


Abb. 16: Ordinationsdiagramm (CA) verschiedener Pionier- und Rohbodengesellschaften von Bergbau- und Nichtbergbaustandorten Mitteldeutschlands. Berücksichtigt wurde das entsprechende vegetationskundliche Material von KLEMM 1963, GUTTE 1969, DORSCH & DORSCH 1987, SÄNGER 1993 und DURKA et al. 1997. Das erste und zweite Sukzessionsstadium der untersuchten *Populus x canadensis*-Forstgesellschaften ist durch Kreissymbole gekennzeichnet.

Der zunehmende Schlußgrad des Gehölzstratums führt im **dritten Sukzessionsstadium** (Anl.-Tab. 9) zu einem wesentlich gleichförmigeren Bestandsinnenklima (Abb. 17).

Der Kronenraum ist durch Gleichaltrigkeit sowie durch das relativ gleichmäßige Wachstum meist einschichtig aufgebaut, scharf begrenzt und setzt sich, mit Ausnahme weniger Birken, im wesentlichen aus den gepflanzten Baumarten (*Populus x canadensis* u. *Populus balsamifera*) zusammen (Anl.-Tab. 9). Die Bestandsgründung erfolgte vorzugsweise im 2m * 2m bis 2m * 4m Verband (SEP 1999).

Im Gegensatz zu den jüngeren Entwicklungsstadien ist mit den insgesamt eher locker aufgebauten (Deckungswerte zwischen 1% - 5%), partiell aber auch recht dichten Birkenbeständen bereits eine natürliche Strauchschicht ausgebildet. Neben *Betula pendula* sind *Rosa canina* agg. sowie *Crataegus monogyna* in nennenswertem Umfang am Aufbau der Strauchschicht beteiligt.

Die Krautschicht weist sowohl physiognomisch als auch floristisch erhebliche Differenzen gegenüber den initialen Entwicklungsstadien auf (Abb. 17). An die Stelle der anfänglichen Pioniervegetation sind mit fortschreitender Sukzession nunmehr ausdauernde Grasfluren getreten. Die starke Ausbreitung von *Calamagrostis epigejos* innerhalb des Sukzessionsstadiums widerspiegelt sich vor allem in der Zunahme der Schlagflurarten (Abb. 17). Wie im vorangegangenen Entwicklungsstadium auch, lassen sich mit einer reinen *Calamagrostis epigejos*-Variante sowie einer reicheren, stärker durch *Arrhenatheretea*-Arten charakterisierten Form grundsätzlich zwei Sukzessionswege unterscheiden. Nach KOPECKÝ (1986) kann zumindest letztere als Derivatgesellschaft *Calamagrostis epigejos* [*Arrhenatheretalia*] aufgefaßt werden (vgl. auch MUCINA et al. 1993).

Bei den artenarmen bis monotypischen *Calamagrostis epigejos*-Dominanzbeständen handelt es sich nach GUTTE & HILBIG (1974) sowie SCHUBERT et al. (1995) um eine der häufigsten Pflanzengesellschaften der Bergbaufolgelandschaft Mitteldeutschlands. Neben dem Land-Reitgras beinhaltet das Arteninventar vor allem relativ weitverbreitete Taxa (*Taraxacum officinale* agg. bzw. *Solidago canadensis*), oder, wie *Festuca rubra*, *F. trachyphylla*, *Melilotus alba*, *Inula conyza*, *Oenothera biennis* bzw. *Hieracium lachenalii*, trockenere Standorte bevorzugende Arten. Das nach OBERDORFER (1993a) typischerweise mit *Calamagrostis epigejos* vergesellschaftete *Centaureum erythraea* ist in den untersuchten Beständen ebenfalls anzutreffen. Entsprechend den Beobachtungen von DURKA et al. (1997) unterliegen Abundanz und Blühverhalten dieser Art erheblichen jährlichen Fluktuationen.

Entgegen seiner ursprünglichen Verbreitung gehört das Land-Reitgras heute im östlichen Mitteleuropa zu den verbreitetsten und häufigsten Pflanzenarten synanthroper Standorte (REBELE 1996). Hinsichtlich der meisten ökologischen Standortfaktoren besitzt *Calamagrostis epigejos* eine außerordentlich große Amplitude. Begrenzend auf die Etablierung bzw. Persistenz von *Calamagrostis epigejos* – Dominanzbeständen wirken im wesentlichen nur der sehr geringe

Keimerfolg (LEHMANN & REBELE 1994) und, respektive, ein zunehmender Lichtmangel (BORNKAMM et al. 1993). Möglicherweise beruht somit die von KLEMM (1963) und DURKA et al. (1997) innerhalb der Bergbaufolgelandschaft beobachtete stärkere Präsenz von *Calamagrostis epigejos* auf den sauren Kippsubstraten weniger auf einer ökologischen Anpassung als auf der spezifischen Konstellation der Standortfaktoren. Insbesondere tertiäre Substrate bleiben aufgrund der vegetationsfeindlichen Bedingungen (Kap. 3.6.) sehr lange offen oder weisen nur einen spärlichen Bewuchs auf, so daß, ungeachtet des geringen Keimerfolges, die für eine generative Etablierung des Land-Reitgrases notwendigen Rohbodenflächen längere Zeit zur Verfügung stehen. Auf den besser nährstoffversorgten quartären Substraten erfolgt die Vegetationsentwicklung hingegen deutlich schneller.

Der Vergleich zwischen den von KLEMM (1963) und DURKA et al. (1997) im Mitteldeutschen Braunkohlenrevier sowie den von SÄNGER (1993) auf den thüringischen Halden des Uranbergbaus aufgenommenen Land-Reitgras Beständen demonstriert eine relativ stabile Artenstruktur der *Calamagrostis epigejos*-Gesellschaften. Floristisch ähnliche Bestände wurden darüber hinaus von BEER (1955/56), PRACH (1987) sowie PYŠEK & PYŠEK (1988) beschrieben. Dennoch ist die syntaxonomische Zuordnung der *Calamagrostis epigejos*-Dominanzgesellschaften derzeit umstritten. COSTE (1985) beschreibt sie als eigene Assoziationen des *Rubo (caesii)-Calamagrostietum epigeji*, während die meisten Autoren sie bislang als ranglose Gesellschaften führen. Sowohl GUTTE & HILBIG (1974) als auch SCHUBERT et al. (1995) stellen sie zu den ruderalen Halbtrockenrasen (*Agropyretea*), was aufgrund soziologischer (Bildung von Dominanzbeständen) als auch morphologischer Merkmale (hoher Anteil sich vegetativ ausbreitender Rhizom- und Wurzelgeophyten) gerechtfertigt erscheint.

DENGLER (1997) bestreitet die Eigenständigkeit der *Agropyretea* und sieht in den ruderalen Halbtrockenrasen vielmehr die Zentralordnung der *Artemisietea vulgaris*. Innerhalb dieser Ordnung werden alle *Calamagrostis epigejos* Dominanzbestände in einem eigenen Unterverband – dem *Rubo-Calamagrostienion epigeji* – zusammengefaßt. Insbesondere SCHUBERT et al. (1995) verweisen nachdrücklich auf die enge Bindung der Gesellschaft an anthropogene Standorte um eine Differenzierung zur Assoziation *Calamagrostietum epigeji* Jurasc. 1928 zu erreichen. OBERDORFER (1992) lehnt hingegen die Eigenständigkeit der Assoziation *Calamagrostietum epigeji* Jurasc. 1928 ab; bietet jedoch keine Alternative zur soziologischen Handhabung monotypischer *Calamagrostis*-Bestände an. Andererseits sieht PRACH (1987) zumindest im *Calamagrostis epigejos*-Stadium der Halden des Braunkohlenbergbaus ein selbstständiges, gehemmtes Sukzessionsstadium oder „Subklimaxstadium“ im Sinne von WHITTAKER (1975).

Auf den bindigen quartären Substraten ist indes ein der Derivatgesellschaft *Calamagrostis epigejos* [*Arrhenatheretalia*] nahestehender Bestandstypus ausgebildet (Anl.-Tab. 9). Wie bereits erwähnt, führt eine stärkere Beschattung auch bei *Calamagrostis epigejos* zu Vitalitätseinbußen.

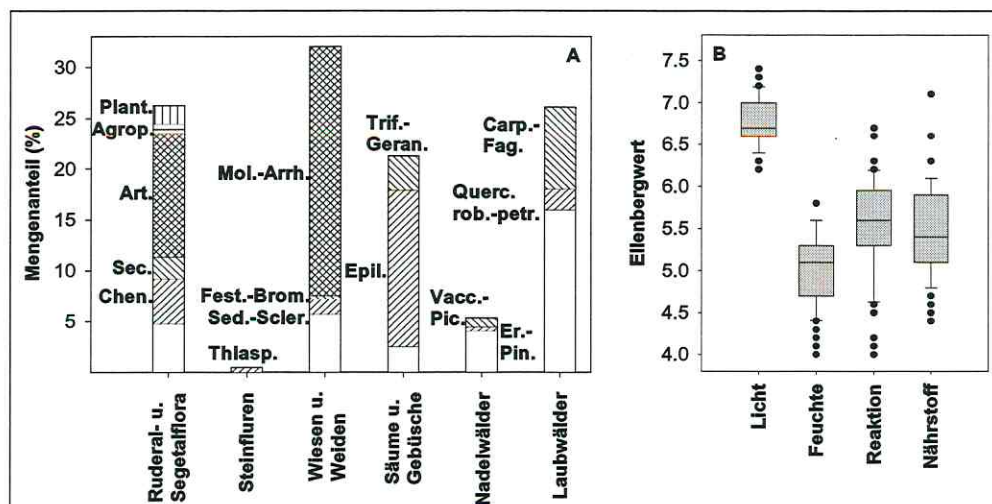


Abb. 17: Soziologisches Spektrum der Bodenvegetation des dritten Sukzessionsstadiums der *Populus x canadensis*-Forstgesellschaften (A) sowie deren mittlere Zeigerwerte nach Ellenberg (B). Arten ohne spezielle soziologische Bindung sind innerhalb der einzelnen Gruppen schraffurlos dargestellt. Abkürzungen der soziolog. Einheiten entsprechen ROTHMALER (1994).

Damit kann eine Reihe von *Arrhenatheretalia*-Arten, vor allem Gräser, in die Land-Reitgras-Bestände einwandern und deren monotone Struktur auflockern. Neben *Poa nemoralis* trifft dies *Holcus lanatus* und *Dactylis glomerata* sowie *Arrhenatherum elatius* zu. Durch die etwas zur Staunässe neigenden Substrate ist ferner *Deschampsia cespitosa* nicht selten in den Beständen anzutreffen. Neben den typischen Gräsern kommt die floristische Nähe zu den *Arrhenatheretalia* zudem durch häufig im Grünland auftretenden Arten wie *Leucanthemum vulgare*, *Campanula patula*, *Anthriscus sylvestris* oder auch *Stachys palustris* zum Ausdruck (Abb. 17), während im Gegensatz zu den artenarmen *Calamagrostis*-Dominanzbeständen *Taraxacum officinale* agg. keine Relevanz für den Gesellschaftsaufbau hat. Als Relikte bereits durchlaufener Sukzessionsstadien treten in der Vegetation zudem Elemente der *Artemisietea*, namentlich des *Dauco-Picridetum* auf. Besonders *Achillea millefolium*, *Artemisia vulgaris*, *Picris hieracioides* und *Vicia tetrasperma* sind hier zu nennen, während nach REBELE (1996) sowohl *Solidago canadensis* als auch *Tanacetum vulgare* zu den typischen Bestandteilen ruderaler *Calamagrostis epigejos*-Fluren zählen.

Neben den Gräsern sind Arten der Gebüsch- und Vorwaldgesellschaften, insbesondere *Rubus fruticosus*, *Rubus idaeus*, *Carex hirta*, *Hypericum perforatum* und *Torilis japonica* häufig in der Krautschicht anzutreffen. Vor allem die Brombeergebüsche können lokal zur Dominanz gelangen. Der steigende Anteil an Vorwald- und Waldarten (*Silene dioica*, *Viola riviniana*, *Carex brizoides*, *Anemone nemorosa* und *Anemone ranunculoides*) (vgl. Anl.-Tab. 9 bzw. Abb. 17) ist ein wesentliches Merkmal der steigenden Komplexität der Habitatstrukturen in diesem Entwicklungsabschnitt.

Aus vegetationsdynamischer Sicht ist vor allem die schleppende Etablierung gebietstypischer Waldbaumarten bemerkenswert. Mit Ausnahme von Pioniergehölzen (*Betula pendula*, *Populus tremula*) und den in der Bergbaufolgelandschaft generell sehr weitverbreiteten *Quercus robur* und *Prunus serotina*, konnten phanerophytische Lebensformen nur selten und in einzelnen Exemplaren in der Bodenvegetation festgestellt werden.

Syntaxonomisch sind die Bestände aufgrund ihres heterogenen Aufbaus relativ schwierig zu bewerten. Generell handelt es sich sowohl dem physiognomischen Eindruck als auch den tabellarischen Befunden nach um artenreiche Rasengesellschaften, wie sie häufig auf offenen bzw. halboffenen synanthropen Standorten entwickelt sind. Kennzeichnend für ihre Struktur ist eine Fraktion meist häufigerer *Arrhenatheretalia*-Arten, welchen in variierender Menge mit Arten der Ruderalflora bzw. des Ödlandes sowie typischen Vorwaldpflanzen vergesellschaftet sind.

Entsprechend des diagnostischen Wertes von *Calamagrostis epigejos* besitzen die dargestellten Bestände Ähnlichkeiten zu dem von FISCHER (1987) beschriebenen *Tanaceto-Arrhenatheretum elatioris* bzw. den PASSARGE (1984) beschriebenen Schlagrasen des *Rubo-Agrostietum tenui*.

Mit dem Erreichen des **vierten Sukzessionsstadiums** (Anl.-Tab. 10) werden insbesondere in den Gehölzstraten die strukturellen Veränderungen deutlich sichtbar.

Die Baumschicht der Bestände gewinnt sowohl vertikal als auch horizontal an Heterogenität. Generell verlieren sich dabei die scharfen Konturen des Kronenraumes, wie sie noch im dritten Sukzessionsstadium festzustellen waren. *Populus x canadensis* ist zwar noch immer das bestimmende Element der oberen Baumschicht, jedoch zeigt der Kronenaufbau bereits Anzeichen beginnender Seneszens. Neben der Pappel ist lediglich die Birke mit nennenswerten Anteilen im oberen Stratum vertreten (Anl.-Tab. 10).

Eine zweite Baumschicht ist nicht immer ausgebildet und wenn, setzt sie sich ebenfalls aus gepflanzten Gehölzen (z.B. *Alnus glutinosa*) zusammen. Auf natürliche Weise dringen vor allem *Betula pendula* und höherwüchsige Sträucher wie *Crataegus monogyna* in dieses Stratum ein.

Auch die Strauchschicht widerspiegelt deutlich die fortschreitende Vegetationsentwicklung. Hier verbinden sich die künstlich eingebrachten Elemente mit den spontan aufkommenden Gehölzen zu einer komplexen strukturellen Vielfalt (Abb. 18). Charakteristisch für die aus dieser Rekultivierungsepoche stammenden Pappelforste ist der oftmals massive Unterbau mit *Cornus sanguinea* und *Ligustrum vulgare*. Daneben wurden auch fremdländische Gehölze wie *Lonicera tatarica* angepflanzt. Die markantesten Vertreter der Strauchschicht sind jedoch *Crataegus monogyna*, *Rosa canina* agg. sowie *Betula pendula* (Anl.-Tab. 10).

Wie bereits im vorhergehenden Sukzessionsstadium ist auch in dieser Entwicklungsphase *Calamagrostis epigejos* die augenfälligste Art der Bodenvegetation.

Dies ist insofern nicht ungewöhnlich, als sich auch häufig mit dem Land-Reitgras assoziierte Arten wie *Cirsium arvense*, *Solidago canadensis* oder *Dactylis glomerata* nach wie vor mit hoher Stetigkeit in den Beständen behaupten können. Die floristische Differenzierung der



Abb. 18: Bestandsstruktur einer ca. 42-jährigen *Populus x canadensis*-Aufforstung. Charakteristisch ist die bereits kräftig entwickelte Strauchschicht.

Krautschicht umfaßt gleichmäßig alle Gruppen des soziologischen Spektrums, wobei jedoch beträchtliche Unterschiede in bezug auf Vorzeichen (Zunahme oder Abnahme) und Umfang der Differenzen zwischen den einzelnen Artengruppen existieren (Abb. 19). Durch den mit ca. 12% relativ hohen Zugewinn an Laubwaldarten kristallisieren sich bereits die Strukturen einer zukünftigen Waldgesellschaft heraus. Noch deutlicher wird dieser Trend, wenn der generelle Zuwachs an Waldarten mit den Veränderungen in den einzelnen Klassen untersetzt wird.

Während der Gruppenanteil der soziologisch nicht spezialisierten Arten sowie jener der *Quercetalia roburi-petraeae* leicht zurückging, erhöhte sich der prozentuale Anteil der *Carpino-Fagetalia*-Arten gegenüber dem

dritten Sukzessionsstadium etwa um das 3-fache (Abb. 19).

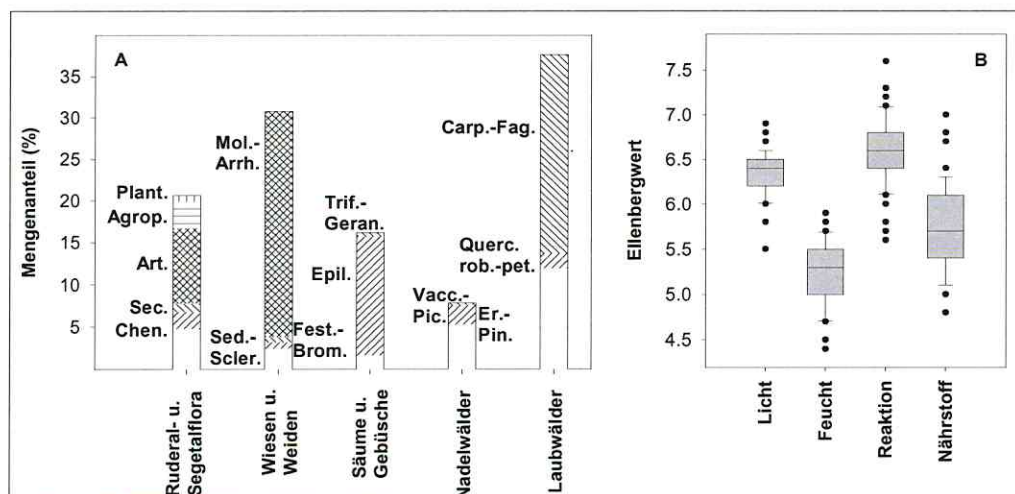


Abb. 19: Soziologisches Spektrum der Bodenvegetation des vierten Sukzessionsstadiums der *Populus x canadensis*-Forstgesellschaften (A) sowie deren mittlere Zeigerwerte nach Ellenberg (B). Arten ohne spezielle soziologische Bindung sind innerhalb der einzelnen Gruppen schraffurlos dargestellt. Abkürzungen der soziolog. Einheiten entsprechen ROTHMALER (1994).

Die merkliche Zunahme der Laubwaldarten innerhalb dieser Sukzessionsstufe ist im wesentlichen auf die vergleichsweise hohe Akkumulation von Verjüngungsstadien verschiedener Gehölze in der Krautschicht zurückzuführen. Das regelmäßige Auftreten von Baumarten wie *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur* und *Betula pendula* in der Feld- und Strauchschicht ist letztlich ein Beispiel dafür, daß die Pappel-Förste zumindest über ein begrenztes Potential zur Selbsterhaltung der Bestandsstruktur verfügen.

Der Anteil der Grünlandarten blieb im wesentlichen konstant, allerdings vollzogen sich innerhalb der Gruppe vielfältige Differenzierungen (Abb. 19A). Das Ausfallen lichtbedürftiger, an trockene Standortbedingungen angepaßter Arten (*Festuca trachyphylla*, *Erigeron acris*, *Inula conyza*) korrespondiert gut mit den sich stärker durchsetzenden Veränderungen im Bestandsklima (Abb. 19B). Unter den *Molinio-Arrhenatheretea*-Arten (i. e. S.) profitieren vor allem die ökologisch flexibler reagierenden Gräser (*Poa trivialis*, *Poa pratensis*, *Arrhenatherum elatius*) von den modifizierten Umweltverhältnissen. Die Arten der Ruderal- und Segetalflora, aber auch jene der Schlagfluren, treten hingegen bereits zurück. Innerhalb der Schlagflur- und Saumvegetation betrifft dies aber nur die etwas thermophileren Arten der *Trifolio-Geranietea* (Abb. 19). Generell verliert jedoch mit der anhaltend rückläufigen Tendenz der Ruderal- und Segetalflora zunehmend der synanthrope Charakter des Vegetationsbildes.

Innerhalb des Sukzessionsstadiums lassen sich anhand des vorliegenden Aufnahmematerials zwei relativ gut charakterisierte Gruppen differenzieren, deren Trennung im wesentlichen auf der sich signifikant unterscheidenden ($p = 0.001$) Abundanzen von *Calamagrostis epigejos* bzw. *Solidago canadensis* beruht. Es liegt folglich nahe, beide Gruppen als Fortsetzung der bereits im vorangegangenen Sukzessionsstadium unterschiedenen *Calamagrostis epigejos*-Gesellschaften (s.o.) aufzufassen (Anl.-Tab. 10). Wie in der reinen *Calamagrostis epigejos*-Gesellschaft so stellen auch in deren Folgestadium das Land-Reitgras und die Kanadische Goldrute die dominanten Strukturelemente dar. Die oft beschriebenen entwicklungshemmenden Eigenschaften der *Calamagrostis epigejos*-Bestände sind auch in den untersuchten Beständen anhand der vergleichsweise hohen Abundanzen typischer Rohbodenpflanzen (*Tussilago farfara*, *Melilotus alba*) sowie der Persistenz von Elementen des *Dauco-Picridetum* (*Daucus carota*, *Trifolium campestre*, *Pastinaca sativa*, *Picis hieracioides*) sichtbar.

Im Folgestadium der Derivatgesellschaft *Calamagrostis epigejos* [*Arrhenatheretalia*] sind die charakteristischen Grünlandarten weitestgehend auf ausdauernde Gräser reduziert (*Festuca rubra*, *Arrhenatherum elatius*, *Poa pratensis*). Ferner lassen sich anhand diagnostisch wichtiger Arten wie *Lysimachia vulgaris* und *Lathyrus pratensis* die Parallelen zum vorangegangenen Sukzessionsstadium aufzeigen. Eine floristische Differenzierung gegenüber der ersten Gruppe gelingt auch durch den etwas höheren Anteil an *Glechometalia*-Arten.

Aus syndynamischer Sicht scheint es somit gerechtfertigt, die Bestände in die Nähe der *Epilobietea*, möglicherweise zum *Sambuco-Salicion* zu stellen. Generell sind in Mittel- und Ostdeutschland *Calamagrostis epigejos* – dominierte Kahlschlagsfluren auch außerhalb der Bergbaufolgelandschaft nicht selten. So berichtet beispielsweise LAI (1974) „Im Vergleich zu anderen [Vegetations- d. V.] Typen besitzt der Sandrohr Typ im Hügelland große flächenmäßige... Bedeutung“. Anhand der Untersuchungen von Kahlschlagsgesellschaften des sächsischen Hügellandes stellt LAI (1974) darüber hinaus fest, daß die Kurzzeitstadien des *Epilobion* bzw. *Atropion* nur bedingt oder aber, wie in den meisten Fällen, nicht durchlaufen, sondern sehr schnell durch ein *Calamagrostis epigejos* – dominiertes Grasstadium ersetzt werden.

Zu einem ähnlichen Resultat kommt PASSARGE (1984) im Rahmen der Bearbeitung mitteleuropäischer Waldschlagrasen: „Im östlichen Tiefland wird die Assoziation [*Urtico –Agrostietum tenuis* ass. nov. – d. V.] bald von einer *Calamagrostis epigejos* – Phase überstellt und schließlich von Vorwaldgebüsch abgebaut.“ Die Voraussetzung zur Ausbildung von *Calamagrostis*-Fluren ist nach PASSARGE (1984) eine langjährige, nicht von Gehölzen gestörte Entwicklung. Im Unterschied zu vielen Kahlschlagsflächen gewachsener Böden ist dies innerhalb der Bergbaufolgelandschaft nahezu immer gewährleistet.

Am weitesten sind in ihrer Vegetationsentwicklung die Forstgesellschaften des **fünften** und damit letzten **Sukzessionsstadiums** (Anl.-Tab. 11) innerhalb der untersuchten Chronosequenz fortgeschritten.

Die Aufforstung der Haldenstandorte erfolgte im wesentlichen mit Schwarz-Pappel-Hybriden, welche im Pflanzverband von 1.5m * 2.0m (ca. 3300 St*ha) bis 4.0m * 4.0m (ca. 625 St. * ha) gepflanzt wurden (SEP 1999). Teilweise sind Rot-Erlen bzw. Robinien zur Bodenverbesserung beigemischt.

Aus Gründen des forstlichen Versuchsanbaus kamen insbesondere auf der Halde Trages (Abb. 3) weitere Baumarten (*Betula pendula*, *Quercus rubra*, *Quercus robur*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus* u.a.) zum Einsatz, welche entweder einzeln oder in kleinen Trupps gepflanzt wurden. Die Forstbestände der Halde Böhlen (Abb. 3) wurden hingegen nach der eigentlichen Bestandsgründung mit Berg- und Spitzahorn unterbaut. Entsprechend der Art der Bestandsbegründung zeichnen sich die Gehölzstraten durch einen differenzierten Aufbau aus.

In den – substratbedingt – mißlungenen Pappelaufforstungen der Halde Trages entwickelt sich seit einigen Jahrzehnten eine stabile, natürlich entstandene Birken-Sukzession. Diese ist infolge der Ungleichaltrigkeit der Gehölze vertikal stark strukturiert und zeigt keine klaren Übergänge zwischen den einzelnen Straten.

Der obere Kronenraum wird, entsprechend der lokalen Vitalität von *Populus x canadensis*, durch Birken und wechselnde Anteile von Schwarz-Pappel-Hybriden aufgebaut. An der Zusammensetzung des unteren Kronenraumes sind neben der häufig anzutreffenden Robinie die genannten Baumarten (s. o.) beteiligt. Bei den Beständen der Halde Böhlen formieren die im ersten Rekultivierungsschritt eingebrachten Schwarz-Pappel-Hybriden gemeinsam mit den Robinien eine relativ lockere obere Kronenschicht, welche infolge einsetzender Seneszens bereits eine ausgeprägte Lückenstruktur aufweist.

Entsprechend des unterschiedlichen Höhenwachstums der Robinien schließt sich mit fließendem Übergang ein unterer Kronenraum an. Neben *Robinia pseudoacacia* sind an dessen Zusammensetzung insbesondere die nachträglich angepflanzten Ahornarten (*Acer pseudoplatanus* u. *A. platanoides*) beteiligt. Zudem dringen auf beiden Standorten gleichermaßen stark spontan



Abb. 20: Sowohl in der Baum- als auch in der Strauchschicht der älteren *Populus x canadensis*-Aufforstungen ist *Prunus serotina* eine der häufigsten spontan einwandernden Baumarten.

eingewanderte Gehölzarten wie *Prunus serotina*, *Populus tremula* und *Crataegus monogyna* in den unteren Kronenraum vor.

Abwärts schließt sich an die Baumschicht im allgemeinen eine sowohl horizontal als auch vertikal relativ dichte Strauchschicht an, welche durch eine vergleichsweise hohe Artendiversität gekennzeichnet ist.

Neben den gepflanzten Gebüscharten (*Cornus sanguinea*, *Ligustrum vulgare*, *Berberis vulgaris*), welche lokal monotypische Dominanzbeständen aufbauen, finden sich in zunehmendem Maß auch spontan eingewanderte Gehölze. Unter den Sträuchern

sind dies vor allem *Cerasus mahaleb*, *Crataegus monogyna* und *Sambucus nigra*. Auf entsprechenden Standorten treten in unterschiedlicher Menge Pionierbaumarten (*Betula pendula*, *Salix caprea*, *Populus tremula*) bzw. gebietstypische Intermediär- und Klimaxgehölze (*Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*) hinzu. Wie bereits in der unteren Baumschicht, so spielt auch in der Strauchschicht *Prunus serotina* eine dominante Rolle (Abb. 20). Im Gegensatz zu den Gehölzstraten der jüngeren Entwicklungsstadien zeichnen sich die Baum- und Strauchschicht der letzten Sukzessionsphase durch eine insgesamt höhere Artendiversität sowie eine zunehmende Strukturheterogenität aus.

Ungeachtet der Veränderung in der Bestandsstruktur und der daraus resultierenden Arten- bzw. Abundanzverschiebung sind für die Krautschicht dieser Entwicklungsphase ebenfalls Vergrasungsstadien charakteristisch.

Wurden jedoch die Pflanzengemeinschaften der früheren Sukzessionsstadien vor allem durch Lichtgräser wie *Calamagrostis epigejos*, *Dactylis glomerata* oder *Arrhenatherum elatius* dominiert, sind nun hauptsächlich Waldgräser wie *Poa nemoralis*, *Brachypodium sylvaticum* oder *Cyperaceae* wie *Carex brizoides* am Aufbau der Vegetation beteiligt (Abb. 23).

Die fortschreitende Sukzession der Gehölzvegetation führt darüber hinaus zu einer höheren Differenzierung des Artenspektrums. So dominieren mit mehr als 50% Mengenanteil die Laubwaldarten, was gegenüber dem vierten Sukzessionsstadium einem Zuwachs von über 20% entspricht (Abb. 21). Dieser wird jedoch weniger durch die Einwanderung bisher nicht festgestellter Arten realisiert, sondern beruht im wesentlichen auf einer Verschiebung der Abundanzen zwischen einzelnen Arten oder Artengruppen. So steigen innerhalb der Waldarten-Gruppe vor allem die prozentualen Anteile der soziologisch nicht spezialisierten Arten sowie jener der *Carpino-Fagetea*-Arten, während die in der *Quercetea robori-petraeae* auftretenden Sippen keine mengenmäßigen Veränderungen erfuhren.

Neben ihren rückläufigen Mengenanteilen ist hauptsächlich der Verlust syntaxonomischer Vielfalt ein gemeinsames Merkmal der übrigen Artengruppen (Abb. 21). Dieser resultiert vor allem aus der selektiven Begünstigung von Arten mit einer ausreichenden Toleranz gegenüber variierenden Umweltbedingungen (Konkurrenzausschluß). Allerdings kann die Abundanzzunahme dieser Arten augenscheinlich den Verlust der schlechter adaptierten Spezies nicht kompensieren. Die für das fünfte Sukzessionsstadium diagnostisch wichtige Artenkombination umfaßt mit *Brachypodium sylvaticum*, *Deschampsia cespitosa*, *Poa nemoralis*, *Festuca gigantea*, *Solidago canadensis*, *Urtica dioica*, *Crataegus monogyna*, *Rubus fruticosus* agg., *Prunus serotina* und *Quercus robur* im wesentlichen euryöke Arten, welche sowohl auf offenen Kahlschlagsflächen aber auch als Waldstörungszeiger vorkommen.

Insbesondere durch die z.T. massiv auftretenden *Rubus*-Arten werden die floristischen Beziehungen zu den Gesellschaften der *Epilobietea* deutlich (vgl. DIERSCHKE 1988). Nach WITTIG & BURRICHTER (1979) gehören die Brombeeren zwar nicht zur eigentlichen Waldflora, können aber bei stärker Auflichtung bereits in intakte Waldgesellschaften einwandern. Zu ihrem eigentlichen Verbreitungsgebiet zählen hingegen die Forstgesellschaften, vor allem jene mit *Pinus sylvestris*.

Auch im letzten Abschnitt der Chronosequenz können die bereits in den vorangegangenen Entwicklungsphasen diskutierten Sukzessionswege unterscheiden.

Aus den reinen *Calamagrostis epigejos*-*Solidago canadensis*-Dominanzbeständen der mittleren Sukzessionsstadien entwickeln sich aufgrund einer durch die Beschattung abnehmenden Vitalität der dominanten Arten reichere Übergangsbestände. Phasenweise können dabei monotypische *Calamagrostis epigejos*-Polykorme durch konkurrenzstärkere Arten wie *Brachypodium sylvaticum*, *Poa nemoralis* oder *Deschampsia cespitosa* abgelöst werden.

Ein zumindest lokales Charakteristikum ist das häufige Auftreten von Arten trockener Waldgesellschaften wie Habichtskräutern (*Hieracium lachenalii*, *H. laevigatum*, *H. murorum* und *H. pilosella*), *Pyrola minor* oder *Epipactis atrorubens*. Gemeinsam mit dem ebenfalls regelmäßigen Vorkommen der Verjüngungsstadien von *Quercus robur* (*Q. petraea*) suggeriert dies einen Entwicklungstrend in Richtung trockener Eichenmischwälder.

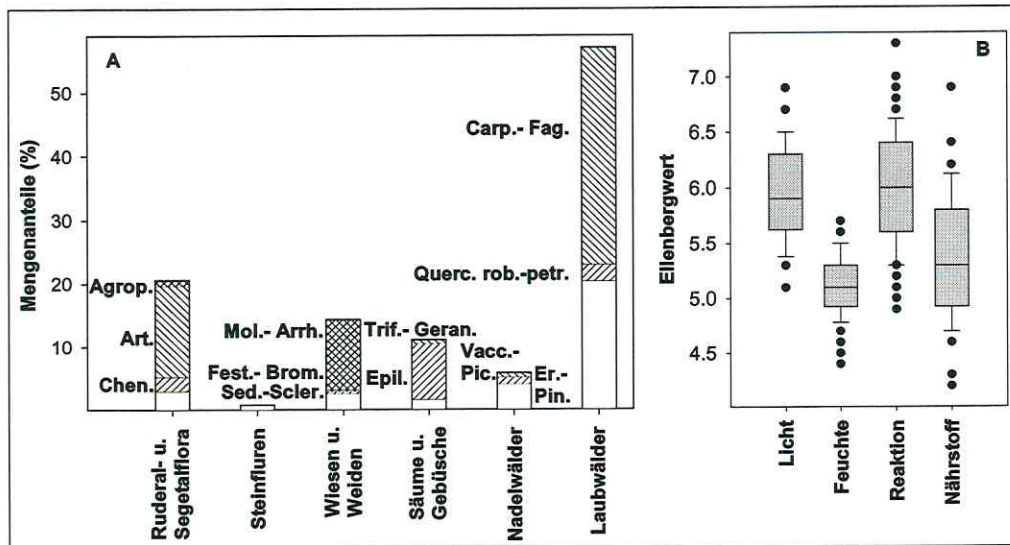


Abb. 21: Soziologisches Spektrum der Bodenvegetation des fünften Sukzessionsstadiums der *Populus x canadensis*-Forstgesellschaften (A) sowie deren mittlere Zeigerwerte nach Ellenberg (B). Arten ohne spezielle soziologische Bindung sind innerhalb der einzelnen Gruppen schraffurlos dargestellt. Abkürzungen der soziolog. Einheiten entsprechen ROTHMALER (1994).

Im Gegensatz zu den genannten Arten sind in den etwas frischeren Bereichen auch anspruchsvollere Arten wie *Polygonatum multiflorum*, *Festuca gigantea* bzw. *Stellaria media* zu beobachten. Die Gehölzverjüngung mit *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior* und *Carpinus betulus* erlaubt hier bereits einen Anschluß an die gebietstypischen Eichen-Hainbuchen-Wälder.

Eine Parallelisierung der übrigen Aufnahmen mit der *Calamagrostis epigejos* [*Arrhenatheretalia*] Derivatgesellschaft ist im Gegensatz zur ersten Gruppe weniger offensichtlich. Die Annahme, daß es sich auch hier um eine konsistente Sukzessionslinie handelt, beruht vor allem auf floristisch-strukturelle Gemeinsamkeiten mit den Beständen der mittleren Entwicklungsstadien.

Im Verlauf der Bestandsentwicklung werden die vormalig dominierenden Lichtgräser (*Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata*) durch markante, bereits in vorangegangenen Stadien der Sukzession aufgetretene, Waldarten wie *Brachypodium sylvaticum*, *Poa nemoralis* bzw. *Carex brizoides* ersetzt.

Insbesondere Dominanzbestände von *Carex brizoides* sind nach THOMASIIUS (1952) typisch für staunässebeeinflusste, zunehmend verdichtete Substrate mit mäßig bis deutlich ausgeprägtem Bodenwechselklima.

Waren für die reinen *Calamagrostis epigejos*-Dominanzbestände vor allem xerophile Florenelemente charakteristisch, so treten unter den deutlich besseren Feuchteverhältnissen der zweiten Sukzessionslinie anspruchsvolleren Arten des *Geo-Alliarion* hervor. Die floristische Differenzierung erfolgt vorwiegend durch *Geranium robertianum*, *Stellaria media*, *Geum urbanum*, *Galium tetrahit*, *Urtica dioica*, *Alliaria petiolata* sowie *Galium aparine*.

Auf den Eichen-Hainbuchen-Wald als möglicher Schlußgesellschaft der Vegetationsentwicklung verweisen ferner die häufig in der Krautschicht vorkommenden Verjüngungsstadien von *Acer pseudoplatanus*, *Quercus robur* und *Fraxinus excelsior* sowie typische krautige Waldarten (*Dactylis polygama*, *Viola riviniana*, *Convallaria majalis* und *Polygonum multiflorum*).

Nach HILBIG & WAGNER (1990) ist eine floristische Durchmischung von Waldarten und Arten der *Galio-Urticetea* ein typisches Merkmal älterer Kahlschlaggesellschaften, womit eine syntaxonomische Ansprache der Vegetationseinheiten nicht oder nur unbefriedigend gelingt.

Zu einem ähnlichen Schluß gelangt DIERSCHKE (1988) mit dem Hinweis, daß viele diagnostisch wichtige Arten über mehrere Entwicklungsphasen hinweg auftreten können und somit aufeinanderfolgende Sukzessionsphasen oft schwer zu trennen sind.

Floristisch ähnliche Gesellschaften beschreibt PASSARGE (1984) als *Festuca gigantea*-Schlagrasen. Wenngleich sich diese ebenfalls durch eine rege Durchmischung verschiedener Gräser und Waldkräuter auszeichnen, fehlt diesen Beständen doch oft das massive Auftreten von *Carex brizoides*. GUTTE (1995) verweist hingegen auf die Möglichkeit, derartige Bestände bereits an das *Galio-Carpinetum betuli* anzuschließen.

5.1.4.4.3. Tendenzen der Vegetationsdynamik im Verlauf der Sukzession von *Populus x canadensis*-Forsten

Generell resultiert die Formation der charakteristischen Artenstruktur der einzelnen Entwicklungsstadien weniger aus der Substitution der funktionellen Artengruppen, sondern ergibt sich vielmehr aus der zeitlich instabilen Zusammensetzung eines kontinuierlichen, Elemente nahezu aller Habitattypen einschließenden Vegetationsgradienten (Abb. 22). Deutlich wird dies an der heterogenen Zusammensetzung der soziologischen Spektren der einzelnen Sukzessionsstadien. Die konventionelle Sukzessionskaskade (Rohbodenstadium → Grasstadium → Gebüschstadium → Waldstadium) wird nicht an der Abfolge bestimmter Syntaxa, sondern lediglich an der Prävalenz der jeweiligen ökologisch-soziologischen Artengruppe sichtbar (Abb. 22).

Wie Abb. 22 zeigt, erfolgt die floristische Differenzierung zwischen dem ersten und zweiten Sukzessionsstadium im wesentlichen durch eine Verschiebung der quantitativen Anteile der Ruderal- und Grünlandvegetation. Gefördert durch die starke Ausbreitung von *Calamagrostis epigejos* und *Rubus fruticosus* agg. können die Schlagflurarten mit dem Übergang zur dritten Entwicklungsphase deutlich zunehmen und so zur Dominanz gelangen. Im vierten Sukzessionsstadium sinkt mit der abnehmenden Abundanz von *Calamagrostis epigejos* folgerichtig auch der Anteil der Schlagflurarten. Charakteristisch für die Grasfluren des mittleren Sukzessionsabschnittes ist ferner eine auf relativ hohem Niveau erfolgende Konsolidierung der Grünlandarten.

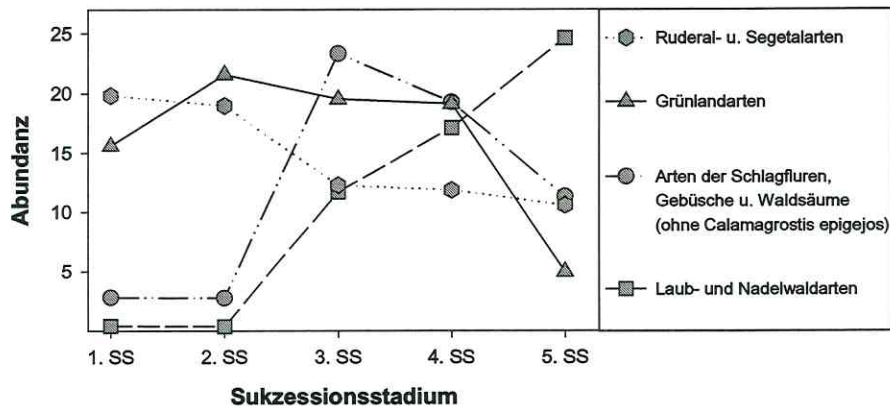


Abb. 22: Quantitative Veränderung des Mengenanteils der wichtigsten soziologischen Artengruppen im Verlauf der Sukzession der *Populus x canadensis*-Forstgesellschaften als Ausdruck einer sich wandelnden Vegetationsstruktur.

Die mit der Verschiebung von Abundanzen oder Abundanzsummen einsetzende Struktur differenzierung läßt sich auch auf Artebene nachweisen. Im Ergebnis der floristischen Analyse konnten im Sukzessionsverlauf der Kippenforste weder echte syndynamische Zeigerarten noch syntaxonomische Kennarten definiert werden.

Viele der markanten Arten treten über mehrere Abschnitte der Sukzessionsserie hinweg auf und erreichen bestenfalls irgendwo ein Optimum. Ein explizites Beispiel dafür sind z.B. die variierenden Abundanzmuster der Gräser und Seggen (Abb. 23). Während typische Pionierarten wie *Elytrigia repens* bzw. *Bromus tectorum* nach einem frühen Optimum allmählich ausklingen, entwickeln Wiesengräser wie *Arrhenatherum elatius*, auch wenn sie bereits in den Initialstadien auftreten, erst im mittleren Sukzessionsabschnitt ihre maximale Abundanz. Entsprechend der Sukzessionsfolge werden diese in den älteren Phase durch weitverbreitete Waldgräser wie *Brachypodium sylvaticum* oder *Poa nemoralis* bzw. durch *Carex brizoides* ersetzt.

Ein ähnliches Verhalten weisen auch die Arten anderer Pflanzenfamilien (*Fabaceae*, *Rosaceae*, *Asteraceae*) auf (vgl. SCHMIDT 1999 u. DURKA & SCHMIDT 2000).

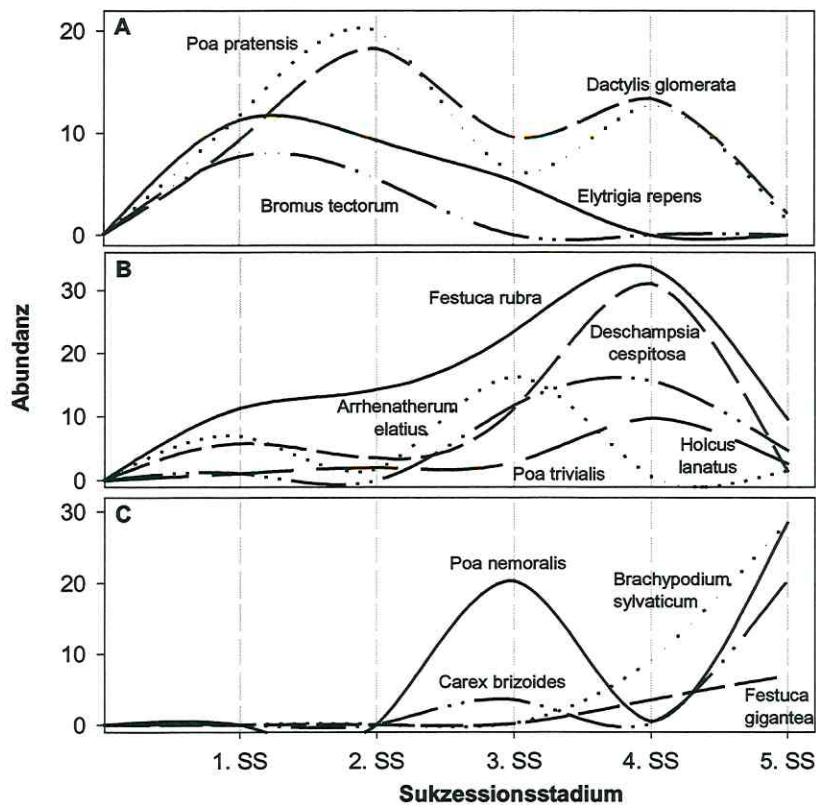


Abb. 23: Veränderung der relativen Abundanz verschiedener syndynamisch relevanter Poaceae bzw. Cyperaceae im Verlauf der Vegetationsentwicklung der *Populus x canadensis*-Aufforstungen.

5. 2. Vergleichende Betrachtung der Forstgesellschaften

5.2.1. Vegetationsstruktur

In Kap. 5.1. wurden die häufigsten Bestandstypen forstlicher Anpflanzungen auf Bergbaufolgestandorten einer floristisch-vegetationskundlichen Betrachtung unterzogen, wobei vor allem auf die Darstellung struktureller Besonderheiten der einzelnen Forstgesellschaften bzw. ihrer Sukzessionsstadien Wert gelegt wurde. Bis auf wenige Ausnahmen erfolgte jedoch bislang keine vergleichende Betrachtung der Forstgesellschaften.

Aufgrund der unterschiedlichen Bestandsgründung unterliegt auch die Zusammensetzung der Bodenvegetation der einzelnen Forstgesellschaften den unmittelbar aus der Rekultivierung resultierenden Einschränkungen. Der Einfluß solcher Faktoren läßt sich häufig über Strukturanalogien innerhalb der jeweiligen Artengemeinschaften rekonstruieren.

Grundsätzlich können die Strukturdifferenzen zwischen den forstlichen Phytocoenosen als kausale Reaktion auf zwei prädominante Variablen interpretiert werden (Abb. 24): (1) den angepflanzten Gehölzarten sowie (2) dem zurückliegenden Entwicklungszeitraum (Bestandsalter). Der floristische Aufbau der verschiedenen Aufforstungstypen ist folglich die Summe aus einer altersbedingten Veränderungen der Bestandsstruktur (ungeachtet der verschiedenen Ausgangsbedingungen verlaufen die strukturbildenden Prozesse gleichgerichtet) und den sich aus den speziellen Eigenschaften der Gehölzarten (z. B. Kronenstruktur, Zersetzbarkeit der Laubstreu, Pflanzverband) ergebenden Modifikationen.

Komplexe mehrschichtige Phytocoenosen sind im allgemeinen durch unterschiedlich aufgebaute Straten und folglich durch eine, auf den spezifischen Eigenschaften der jeweiligen Arten beruhenden, funktionellen Trennung der Schichten gekennzeichnet. Hieraus ergibt sich formal die Voraussetzung für einen nach Gesetzmäßigkeit und Dynamik unterschiedlich verlaufenden Strukturwandel in den einzelnen Straten der Forstgesellschaften. Inwieweit diese Hypothese ein allgemeingültiges Merkmal der Entwicklungsdynamik forstlicher Anpflanzungen darstellt, läßt sich anhand eines multivariaten Strukturvergleiches der Gehölz- und Bodenvegetation überprüfen. Es wird also anhand zweier Ordinationsdiagramme zunächst der Frage nachgegangen, ob hinsichtlich des strukturellen Aufbaus der jeweiligen Schichten zwischen den Forstgesellschaften vergleichbare (quantitative) Unterschiede existieren.

Bestimmt wird Kongruenz zwischen beiden Ordinationsdiagrammen mittels der sog. *Procrustes* – Technik (PODANI 1994), welche versucht, mittels geeigneter Rotations- bzw. Skalierungsverfahren eine möglichst hohe Ähnlichkeit zwischen den zu vergleichenden Punktmustern zu erreichen.

Die Nullhypothese unterstellt demnach, daß bei gleichmäßiger Entwicklungsdynamik von Kraut- und Gehölzschicht keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich der Auflösung der räumlichen Punktmuster zwischen beiden Ordinationsdiagrammen (Abb. 24) auftreten (vgl. Kap. 4.3.5.1.).

Aufgrund ihrer unterschiedlichen Struktur wurden zur Ordination beider Datensätze allerdings verschiedene Verfahren (CA bzw. NMDS) genutzt. Folglich mußte vor der eigentlichen Analyse ein aus der Methodik resultierender, signifikanter Einfluß auf die maximal erreichbare Ähnlichkeit zwischen den Punktmustern ausgeschlossen werden. Hierzu wurde der statistische Algorithmus zunächst an einem zufällig erzeugten Datensatz durchgeführt.

Das Ergebnis ergab eine deutlich größere Ähnlichkeit (Distanz 0.342) zwischen den Punktmustern als bei einer zufälligen Punktekonstellation zu erwarten wäre (minimale Distanz unter Stochastizität 0.422). In Anbetracht der zugrunde liegenden Nullhypothese werden analog auch die Muster von Kraut- bzw. Gehölzschicht (Abb. 24) als hinreichend ähnlich betrachtet, wenn die Distanz zwischen ihnen kleiner ist als der per Zufall erwartete Minimalwert. Das Ergebnis der Analyse ergab jedoch zwischen beiden Diagrammen eine Distanz von 0.83, während der niedrigste zufällige Wert mit 0.47 deutlich kleiner war.

Der Ähnlichkeit zwischen beiden Diagrammen liegt demnach kein systematischer (kausaler), sondern lediglich ein stochastischer Zusammenhang zugrunde. Folglich konnte die Hypothese der auf unterschiedlichen Gesetzmäßigkeiten beruhenden Entwicklung von Kraut- bzw. Gehölzschicht bestätigt werden. Ungeachtet ihrer funktionellen Rückkopplungen sind beide Straten daher als eigenständige Kompartimente eines Forstökosystems aufzufassen.

Die Formation der ökologischen Muster vollzieht sich erwartungsgemäß in der Gehölzschicht deutlich langsamer als in der Bodenvegetation. Die daraus resultierende Strukturarmut der Baum- und Strauchschicht führt zu einer scheinbaren Gleichförmigkeit des strukturellen Aufbaus der jungen und mittleren Forstbestände (Abb. 24). Lediglich die *Populus tremula* – Bestände zeichnen sich durch eine strukturiertere Gehölzschicht aus (vgl. Kap. 5.1.4.1.; S. 48)

Betrachtet man das Entwicklungsgeschehen in den forstlichen Anpflanzungen vor dem Hintergrund der steigenden Strukturheterogenität, zeigt insbesondere die Gehölzschicht der *Quercus robur*–Forste nur geringe Veränderungen. Hingegen zeichnet sich sowohl in den Pappel- als auch in den Kiefernforsten eine kontinuierliche Zunahme der Strukturformen in der Gehölzschicht ab.

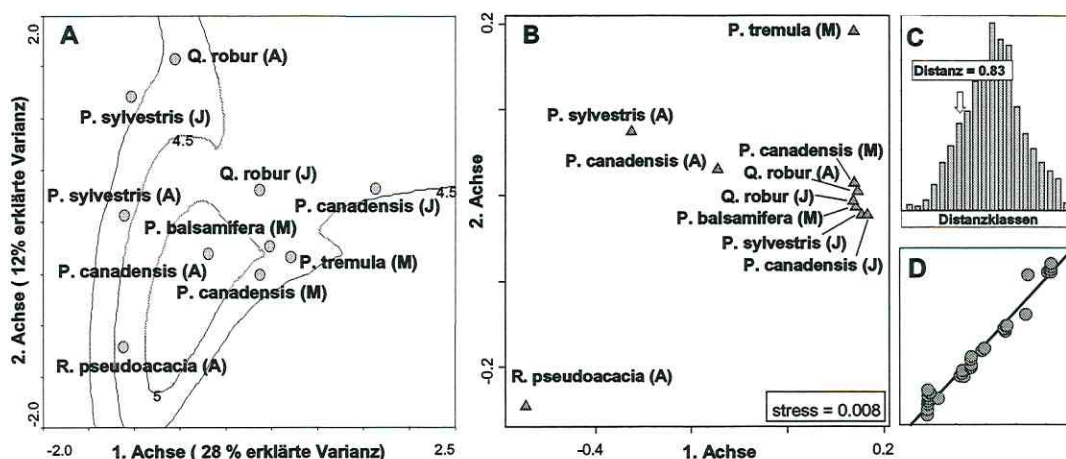


Abb. 24: (A) Diagramm einer Korrespondenzanalyse (CA) der Bodenvegetation der Forstgesellschaften. Als Isolinie wurde die mittlere *richness* dargestellt. Die in Klammern angegebenen Buchstaben A, J u. M beziehen sich auf das Bestandsalter der jeweiligen Forstgesellschaft (alt, jung u. mittel). (B) Ähnlichkeitsvergleich der Baum- und Strauchschichten der verschiedenen Aufforstungen basierend auf einer Nichtlinearen Multidimensionalen Skalierung (NMDS). Die Beschriftung entspricht jener in (A). Der angegebene *stress*-Faktor bezieht sich auf die Anpassungsgüte des Ordinationsdiagramms. (C) Theoretische Verteilung von 500 zufälligen Distanzen zwischen zwei Ordinationsdiagrammen mit jeweils 10 Referenzpunkten. Die angegebene Distanz von 0.83 bezieht sich auf die Ähnlichkeit zwischen (A) u. (B). (D) Das *shepard*-Diagramm vergleicht die originalen Ähnlichkeiten der Vegetationsanalyse mit denen des Ordinationsdiagramms (B). Je besser die Anpassung an die 1:1 Linie, desto mehr entsprechen die abgebildeten Beziehungen den natürlichen Verhältnissen.

Einen von den übrigen Anpflanzungen abweichenden, wenngleich ebenfalls sehr komplexen Bestandsaufbau, besitzen die Robinienforste.

Im Hinblick auf die Sukzession der Gehölzschicht wird in allen untersuchten Forsttypen der Verlauf der Strukturänderung deutlicher durch die Zeit als durch die Art der Bestandsgründung bestimmt. Eine Einwanderung von Gehölzen ist aber prinzipiell auch in den jungen Sukzessionsstadien möglich. Somit wird die Herausbildung der Formenvielfalt weniger durch ungünstige Standortfaktoren gehemmt, sondern ihr scheinen vor allem probabilistische Grenzen gesetzt zu sein. Das heißt, erfolgreiche Etablierungen einer bestandsfremden Gehölzart sind so selten, daß sie selbst in der Summe aller Ereignisse für einen sichtbaren Umbau des Bestandes nicht ausreichen. In diesem Zusammenhang kann auch der geringeren Atraktorwirkung der jungen Aufforstungen gegenüber ornithochor ausgebreiteten Gehölzarten eine entscheidende Rolle zufallen. Die Bodenvegetation der Forstbestände zeichnet sich gegenüber der Baumschicht durch einen rascheren Strukturwandel aus (Abb. 24). Vergleicht man unter diesem Gesichtspunkt die verschiedenen Anpflanzungen miteinander, lassen sich folgende generelle Aussagen ableiten: (1) durch die unterschiedliche Artenverteilung innerhalb der Bestandstypen und Sukzessionsstadien sind ca. 40% der Gesamtvariabilität erklärbar, ohne das zusätzlich ökologische Gradienten berücksichtigt wurden; (2) der Aufbau der Initialstadien wird überwiegend durch die Form der Bestandsgründung (insbesondere der Gehölzdichte) bestimmt und (3) aus der Anordnung der Referenzpunkte läßt sich ein möglicher, jedoch nicht generalisierbarer, altersabhängiger Entwicklungstrend herleiten.

Im wesentlichen werden durch das Ordinationsdiagramm (Abb. 24) die bereits durch die vegetationskundliche Analyse gewonnenen Ergebnisse bestätigt. So zeichnen sich besonders die Pappelforste im mittleren Sukzessionsalter durch eine relativ hohe Ähnlichkeit aus, während das Vegetationsbild der initialen und älteren Sukzessionsphasen von lokal- bzw. baumartspezifischen Einflüssen geprägt ist.

In bezug auf mögliche Prognosen zum Verlauf der Vegetationsentwicklung stellt die, ungeachtet ihrer unterschiedlichen Ausgangsbedingungen, scheinbar konvergente Vegetationsentwicklung der *Populus x canadensis*-, *Pinus sylvestris*- und *Robinia pseudoacacia*-Forste in Richtung einer hypothetischen Laubwaldgesellschaft ein wichtiges Ergebnis dar.

Im allgemeinen wird die Entwicklungsdynamik durch den relativen Umfang der Umstrukturierung innerhalb einer Artengemeinschaft bestimmt (vgl. Abb. 22 u. 23). Dabei kann die Gesamtheit der Strukturänderung als Integral über die Wirkung der einzelnen, sich verändernden Standortfaktoren interpretiert werden.

Beispielhaft läßt sich dies anhand der unterschiedlichen Wirkung der Faktoren „Bestandsalter“ und „Baumart“ auf die Veränderung des prozentualen Anteils der soziologischen Gruppen in Abhängigkeit von der Gesamtartenzahl der jeweiligen Forstgesellschaft zeigen (Tab. 5).

Natürlich sind sowohl „Bestandsalter“ als auch „Baumart“ keine absoluten ökologischen Größen, sondern stehen stellvertretend für eine Reihe zeitabhängiger resp. struktureller Parameter, d.h. sie wirken im wesentlichen als Indikatoren. Demnach ist auch die signifikanten Beziehungen zwischen beiden Größen und den verschiedenen soziologischen Gruppen (Tab. 5) lediglich als Ausdruck komplexerer Interaktionen zu werten. So beruht die Wechselwirkung zwischen dem Bestandsalter und den Elementen der Ruderal- und Segetalflora im wesentlichen auf den funktionellen Merkmalen dieser Arten. Bedingt durch ihre reproduktive Anpassung sowie durch die Intoleranz gegenüber einer zunehmenden Beschattung durch die Gehölzschicht sind sie im Verlauf der Vegetationsentwicklung den spätsukzessionalen Arten konkurrenzbedingt unterlegen (vgl. Abb. 23). In ähnlicher Weise sind die signifikanten Interaktionen der Steinflur-Arten sowie der Grünland- und Gebüscharten zu interpretieren. Das auch der Faktor „Baumart“ die Variabilität des prozentualen Anteils dieser Gruppen beeinflusst (Tab. 5), wird durch das relativ ausgeprägte kolineare Verhalten beider Größen deutlich.

Während die eigentliche ökologische Bedeutung des Faktors „Bestandsalter“ offensichtlich ist, umfaßt die Größe „Baumart“ im wesentlichen den Einfluß der Bestandsstruktur, welche als entscheidendes Regulativ des Lichtregimes die existentiellen Voraussetzungen der Arten bestimmt. Erschwert wird die kausale Zuordnung der entscheidenden Sukzessionsmechanismen ferner durch die unterschiedliche Entwicklung der Standortfaktoren in den einzelnen Forstgesellschaften. So nimmt beispielsweise die Lichtintensität in den Kiefernforsten während der Vegetationsentwicklung zu, während sie in den Laubholzforsten eher sinkt.

Allerdings führt dies in bezug auf die Variabilität der prozentualen Anteile von Ruderal- und Grünlandarten nicht zu signifikanten Interaktionen (Tab. 5) der Variablen „Baumart“ und „Bestandsalter“, da die genannten soziologischen Gruppen sowohl auf die abnehmende Lichtintensität als auch auf das zunehmende Bestandsalter negativ reagieren⁵.

Etwas differenzierter gestalten sich die Verhältnisse hinsichtlich der Nadel- und Laubwaldarten. Grundsätzlich haben zwar auch hier Bestandstyp und Bestandsalter einen wesentlichen Einfluß auf den prozentualen Mengenanteil der jeweiligen Artengruppe, allerdings treten in beiden Gruppen signifikante Interaktionen zwischen den Faktoren auf (Tab. 5). Folglich können in den einzelnen Bestandstypen die Variablen Baumart und Bestandsalter zu unterschiedlichen Reaktionen (Zu- oder Abnahme) des Waldartenanteils führen.

⁵ die hier dargestellten Ergebnisse sollten als vorläufig betrachtet werden, da die Variable „Baumart“ nominal skaliert wurde; für zukünftige Untersuchungen scheint es hingegen sinnvoller eine an bestandsinhärente Umweltvariablen (z. B. Lichtregime) gekoppelte Skala zu definieren

Tab. 5: Ergebnisse einer Varianzanalyse, welche den Einfluß von „Baumart“ sowie „Bestandsalter“ auf die verschiedenen soziologischen Gruppen untersucht. Signifikante Einflüsse sind farbig hervorgehoben (ausgenommen Interaktionen). Um den Einfluß der unterschiedlichen Artenzahlen zu berücksichtigen, wurde die Varianzanalyse unter Berücksichtigung des Binomialfehlers durchgeführt.

abhängige Variable	unabhängige Variable				Interaktion	
	Baumart		Bestandsalter		F bzw. Chi ² (df 2)	Signifikanz - niveau
Verteilung der soziologischen Gruppen (% - Anteil der Gesamtartenzahl)	F bzw. Chi ² (df 5)	Signifikanz -niveau	F bzw. Chi ² (df 2)	Signifikanz - niveau		
Vegetation gestörter Plätze	3.36	0.08	177.697	< 0.01	16.193	0.06
Steinfluren	19.78	< 0.01	16.30	< 0.001	0.507	0.7
Wiesen und Heiden	30.92	< 0.001	97.241	< 0.05	1.542	0.5
Säume und Gebüsche	16.75	< 0.01	60.11	< 0.0001	3.57	0.2
Nadelwaldarten	19.92	< 0.01	80.59	< 0.0001	39.18	< 0.0001
Laubwaldarten	11.85	< 0.01	295.59	< 0.01	45.28	< 0.05

5.2.2. Artenzahlen

Die Anzahl der in einem betrachteten Gebiet vorkommenden Arten ist der am leichtesten zugängliche und folglich der am häufigsten verwendete Index zur Analyse des strukturellen Aufbaus der Vegetation (PEET 1975).

Bei dem Gebrauch von Artenzahlen zur Kennzeichnung von Strukturveränderungen in Pflanzengemeinschaften muß allerdings berücksichtigt werden, daß diese keine unabhängigen Größen sind, sondern gewissermaßen die Quintessenz des augenblicklichen funktionellen Zustandes eines betrachteten Ökosystems darstellen.

Abhängigkeiten des Artenreichtums eines Habitates lassen sich einmal aus der zeitlichen Variabilität der ökologischen Prozesse zum anderen auch aus der Erfassung zugrunde liegenden räumliche Skala herleiten (PICKETT et al. 1987). Je nachdem, ob man die auf gleich große Untersuchungsflächen bezogene mittlere Anzahl oder die Gesamtheit der in einem Gebiet vorkommenden Taxa vergleicht, wird das Vorhandensein oder Fehlen von Arten durch verschiedene, jedoch ebenfalls skalenabhängige Faktoren bestimmt.

Die positive Relation zwischen der Größe eines bestimmten, isolierten Gebietes und der in diesem anzutreffenden Floren- oder Faunenvielfalt ist seit langem als die Theorie der Inselbiogeographie bekannt (PRESTON 1962, MAC ATHUR & WILSON 1967, GOTELLI & GRAVES 1996 (dort weitere Lit.), WEIHER 1999). Da Allgemeingültigkeit, d.h. die Möglichkeit die jeweiligen Zusammenhänge in verschiedenen Habitaten bzw. mit unterschiedlichen Organismengruppen zu verifizieren, als wesentliches Merkmal ökologischer Gesetzmäßigkeiten gilt, sollte es für die postulierte Arten-Fläche-Beziehung unerheblich sein, ob es sich bei den betrachteten Gebieten

um tatsächliche Inseln oder relativ kleinflächige, isolierte Habitatstrukturen, wie sie die untersuchten Forstgesellschaften repräsentieren, handelt (GOTELLI & GRAVES 1996). Die gefundene Beziehung zwischen der Anzahl an Vegetationsaufnahmen (synonym der Fläche - A) und der

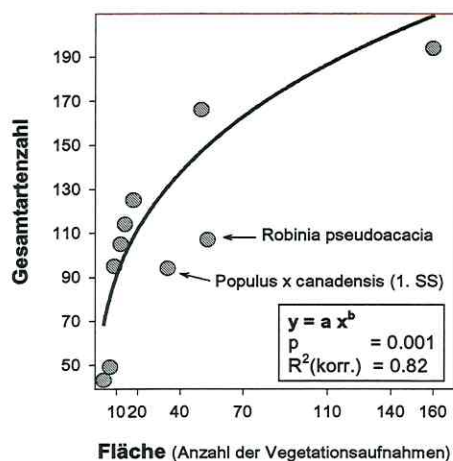


Abb. 25: Artenzahl-Fläche-Beziehung in der krautigen Vegetation der untersuchten Forstgesellschaften.

jeweiligen Gesamtartenzahl (S) ließ sich signifikant ($p = 0.001$) an die Form $S = c A^z$ (MAY 1980) anpassen (Abb. 25). Sowohl bei Pflanzen wie auch bei Tieren sind Art-Fläche - Beziehungen dieser Form der häufigste empirische Befund (vgl. MAY 1980). Der für die Relation zwischen Artenreichtum und Areal entscheidende Exponent z paßt im vorliegenden Fall mit 0.30 gut in den typischen Wertebereiches von 0.18 – 0.35. Durch die dargestellte Kurve (Abb. 25) läßt sich eine allgemeine, die Art-Fläche-Beziehung grundsätzlich charakterisierende Regel bestätigen, welche für eine Abnahme der Flächengröße auf 10% eine Halbierung der meßbaren Artenzahl voraussagt.

Von den untersuchten Forsten weisen ungeachtet ihrer ökologischen und floristischen Unterschiede insbesondere die jungen *Populus x canadensis* – als auch die *Robinia pseudoacacia* – Forste eine deutliche Differenz zwischen erwarteter und gemessener Artenvielfalt auf.

Im Gegensatz zu den übrigen Anpflanzungen lassen sich beide Forstgesellschaften als floristisch gesättigt betrachten. In bezug auf die mittleren Artenzahlen sind die untersuchten Forstbestände allerdings erstaunlich gleichförmig strukturiert (Tab. 6). Lediglich die lichtarmen Forste der jungen Kiefern-Anpflanzungen sowie die älteren Eichen- und Robinienforste zeichnen sich durch einen signifikant ärmeren Artenbestand aus. Folglich wird der generelle Trend wiederum durch die unmittelbar mit der Baumart verknüpften Merkmale determiniert, während dem Bestandsalter nur eine untergeordnete Bedeutung zukommt.

Dies macht zweifelsohne deutlich, daß die ökologische Wirkung der jeweiligen Baumart sich auch im Artenreichtum der Bodenvegetation des entsprechenden Bestandes manifestiert.

Aufgrund der signifikanten Interaktion zwischen den verschiedenen Faktoren (Tab. 7) ist aber auch zu erkennen, daß die Variabilität der Artenzahl keine über alle Bestände interpolierbares Muster darstellt. Im Detail kann die Veränderung der mittleren Artenzahl einzelner Bestandstypen entlang des Sukzessionsgradienten anhand der Faktoren Baumart und Bestandsalter somit nicht verifiziert werden.

Grundsätzlich zeichnen sich die einzelnen Forsttypen durch teilweise beträchtlich divergierende Artenbestände aus.

Tab. 6: Artenzahlen (Az) der auf den Bergbaufolgestandorten des Südraumes Leipzig untersuchten Forstgesellschaften differenziert nach Baumart und Bestandsalter.

lfd. Nr.	Bezeichnung	mittlere Az	Standard-abweichung	min. Az	max. Az	Az ges.	signifikante Unterschiede (Bez. n. lfd. Nr.)
1	P. canadensis (J)	28.7	5.1	16.0	42.0	107	3, 8, 10
2	Q. robur (J)	26.4	6.5	16.0	34.0	105	3
3	P. sylvestris (J)	14.7	6.2	6.0	23.0	49	1, 2, 4, 5, 6, 7, 9, 10
4	P. tremula (M)	29.8	5.7	20.0	40.0	119	3, 8, 10
5	P. balsamifera (M)	30.3	7.6	19.0	50.0	125	3, 8, 10
6	P. canadensis (M)	29.9	9.5	12.0	46.0	166	3, 8, 10
7	P. canadensis (A)	29.9	6.9	12.0	45.0	194	3, 8, 10
8	Q. robur (A)	21.5	1.7	20.0	23.0	43	1, 4, 5, 6, 7, 9
9	P. sylvestris (A)	31.9	8.3	20.0	41.0	95	3, 8, 10
10	R. pseudoacacia (A)	22.8	4.7	14.0	34.0	116	1, 3, 4, 5, 6, 7, 9

Tab. 7: Ergebnisse einer Varianzanalyse zur Bewertung des Einflusses von Baumart und Bestandsalter auf die mittlere Anzahl der festgestellten Arten. ΣSq ... Summe der Abweichungsquadrate, df ... Freiheitsgrade

	ΣSq	df	F	p
Haupteffekt	2264.6	7	6.62	< 0.001
Bestandstyp	2069.2	5	8.5	< 0.001
Bestandsalter	195.4	2	2.0	0.137
Interaktion	1086.0	2	7.6	< 0.001

Im folgenden ist nun nachzuweisen, daß diese Unterschiede tatsächlich eine kausale Folge der differenzierten Vegetationsstruktur sind und nicht lediglich das Artefakt einer unausgeglichene Datenerhebung (unterschiedliche Anzahl von Vegetationsaufnahmen). Eine Möglichkeit des Vergleiches von Artenzahlen ungeachtet einer unausgewogenen Anzahl von Stichproben bieten so genannte *rarefaction*-Methoden (SANDERS 1968). Das Ergebnis der Berechnung ist eine aus der monotonen Interpolation zwischen einer definierten minimalen Artenzahl und der festgestellten Gesamtartenzahl resultierende kumulative Artenkurve (Kap. 4.6.4.).

Mittels dieser Kurve können Strukturparameter (Diversität), aber auch Veränderungen des erwarteten Artenreichtums zwischen verschiedenen Forsten verglichen werden. Wie bereits vermutet, bestätigt auch die *rarefaction*-Analyse eine eigenständige Vegetationsstruktur der jüngsten *Populus x canadensis*- bzw. der *Robinia pseudoacacia*-Forste. In beiden Fällen ist, ausgehend von einer vergleichsweise niedrigen Gesamtartenzahl, ein deutlich asymptotischer Kurvenverlauf zu beobachten (Abb. 26 B),

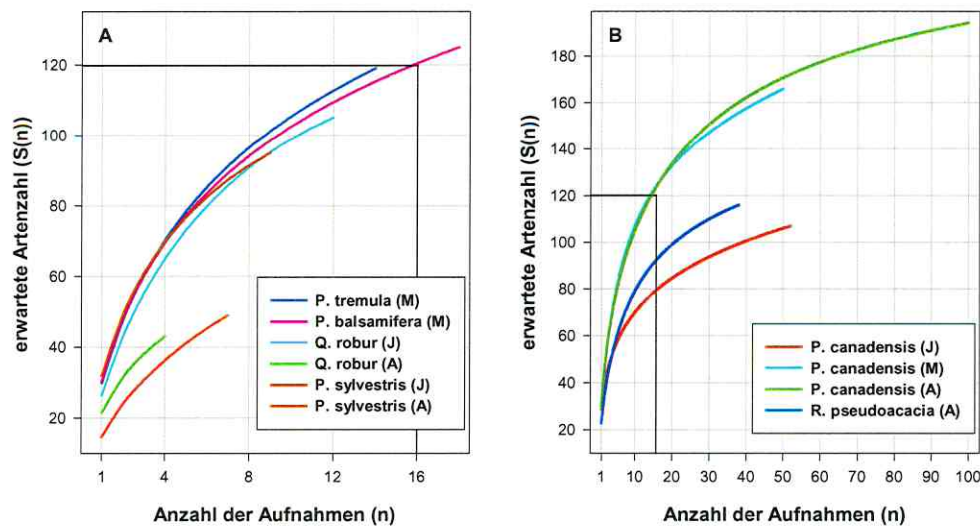


Abb. 26: Kumulative Artenkurven der verschiedenen Aufforstungstypen in der Bergbaufolgelandschaft unterteilt nach Baumart und Alter (J ... jüngerer Bestand, M ... mittleres Bestandsalter, A ... älterer Bestand). Zu beachten ist die unterschiedliche Skalierung der Teildigramme A und B. (weitere Erläuterungen zu den Kurven - siehe Text)

d.h., sowohl die Krautschicht des ersten Sukzessionsstadiums der *Populus x canadensis*-Anpflanzungen als auch jene der *Robinia pseudoacacia* Forste haben einen hohen Grad floristischer Sättigung erreicht. Einen nur schwach asymptotischen, aber dennoch einen deutlich abnehmenden Artenzuwachs aufweisenden Kurvenverlauf besitzen die mittleren und älteren Sukzessionsstadien der *Populus x canadensis*-Anpflanzungen bzw. die Forstgesellschaften von *Populus balsamifera* und *Populus tremula*. Auch die kumulativen Artenkurven der älteren *Pinus sylvestris*- und der jungen *Quercus robur*-Aufforstungen verlaufen ähnlich (Abb. 26). Die Kongruenz dieser Bestände hinsichtlich ihrer Artenvielfalt sowie ihrer Diversitätsverhältnisse bestätigt weitgehend die Befunde der vorangegangenen Betrachtungen. Die deutlichsten Abweichungen in bezug auf die Vegetationsstruktur traten mit einer verhältnismäßig flachen, allerdings nahezu linear ansteigenden kumulativen Artenkurve (Abb. 26 A) wiederum im Fall der älteren *Quercus robur*- bzw. jüngeren *Pinus sylvestris*-Aufforstungen auf (vgl. Tab. 7).

5.3. Die Mechanismen der Vegetationsentwicklung von *Populus x canadensis* - Aufforstungen

Das Hauptinteresse des ersten Teils der vorliegenden Untersuchung bestand in einer detaillierten Beschreibung der floristisch-soziologischen Struktur der verschiedenen Aufforstungstypen sowie in der Darstellung des sich entlang des zeitlichen Gradienten vollziehenden Wandels im Artegefüge der unterschiedlichen Entwicklungsstadien.

Die Ursache gerichteter Veränderungen von Pflanzengemeinschaften, wie man sie beispielhaft am Verlauf der Sukzession forstlicher Anpflanzungen studieren kann, sind im allgemeinen komplexer, als daß sie lediglich als ein Konglomerat zufälliger Artenverschiebungen zu beschreiben wären. Sie beruhen vielmehr auf deterministischen Prozessen, welche häufig durch Interaktionen zwischen den verschiedenen Organismen einer Biocoenose im vorgegebenen abiotischen Raum initiiert werden.

Die folgenden Darlegungen berühren daher vor allem Fragen des Charakters und der Mechanismen dieser Interaktionen sowie ihrer Konsequenzen für die Vegetationsstruktur. Die Analyse der für die Veränderung des Artegefüges verantwortlichen Mechanismen basiert dabei im wesentlichen auf einer retrospektiven Betrachtung des Sukzessionsgeschehens, da die relevanten Prozesse einer direkten Betrachtung meist nicht zugänglich sind. Im allgemeinen muß deshalb aus der Wirkung auf die mögliche Ursache geschlossen werden, wobei die zwangsläufig entstehende Unschärfe mancher Ergebnisse als inhärentes Merkmal synökologischer Untersuchungen zu akzeptieren ist.

Zur Interpretation der Ergebnisse hält die Sukzessionsforschung eine umfangreiche Menge allgemeiner Theorien und Modellvorstellungen bereit. Einige vorwiegend neuere Konzepte unterliegen gegenwärtig einer anhaltenden, mehr oder weniger kontrovers geführten Diskussion (z. B. *nestedness* Kap. 6.4.3.). Allerdings rechtfertigt der Umfang und die Art der erhobenen Daten keine wertende Auseinandersetzung mit den divergierenden Standpunkten.

Aus methodischer Sicht beziehen sich die nachfolgend dargestellten Ergebnisse hauptsächlich auf eine Analyse der Bodenvegetation der einzelnen Sukzessionsstadien der *Populus x canadensis*-Aufforstungen (Kap. 5.1.4.3.). Die allgemeinen Schwierigkeiten hinsichtlich der Behandlung von Ergebnissen aus der Analyse von Chronosequenzen wurde bereits in Kap. 4.2.2. erörtert. Da die natürlich vorgegebene Datenstruktur eine Abgrenzung gleichmäßiger Zeiteinheiten nicht ermöglichte, sind einer prozessorientierten Interpretation der Ergebnisse zusätzliche Grenzen gesetzt. Um dennoch zu generalisierbaren Aussagen bezüglich der Sukzessionsdynamik zu gelangen, wurde zwischen den betrachteten Stadien eine gleichmäßige Vegetationsentwicklung mit der sich hieraus ergebenden Möglichkeit einer linearen Interpolation vorausgesetzt.

5.3.1. Ausbreitung

Sowohl die Initiation der pflanzlichen Besiedelung als auch der Verlauf der Vegetationsentwicklung wird wesentlich durch die Ausbreitungsfähigkeiten der in der Umgebung vorkommenden Arten bestimmt. Die als Verbreitungseinheiten der Pflanzen fungierenden Diasporen können dabei grundsätzlich zwei natürlichen Quellen entstammen: (1) dem Diasporeneintrag und (2) der Samenbank.

Beide Ressourcen sind ihrerseits das Ergebnis von unterschiedlichen funktionellen Mechanismen: (1) dem Vermögen einer Pflanze ihre Samen möglichst über weite Entfernungen zu verbreiten bzw. (2) der Überlebensfähigkeit einer Diaspore im Boden (STRYKSTRA et al. 1998).

In der Regel besitzen Pflanzen entsprechend ihrer ökologischen Anpassung eine, beide Prozesse umfassende, spezielle Ausbreitungsstrategie (KLINKHAMER et al. 1987). Leider ist die gegenwärtige Kenntnis der charakteristischen Ausbreitungsformen bezüglich ihrer Gültigkeit für bestimmte Arten recht unbefriedigend. Beispielsweise kommt FENNER (1987) zu dem Schluß, daß bei vielen weit verbreiteten Arten, wie *Matricaria ssp.*, *Leucanthemum ssp.* oder *Stellaria media*, die Bedeutung der Zoochorie gegenüber der häufig angenommenen Anemochorie stark vernachlässigt wurde. BONN & POSCHLOD (1998) weisen jedoch darauf hin, daß FENNER (1987) möglicherweise selbst die zeitliche Ausbreitungsfähigkeit dieser Arten durch die Ansammlung keimfähiger Diasporen im Boden unterschätzte. Wie dieses Beispiel illustriert, zeichnen sich Pflanzen oft durch komplexe Ausbreitungsmechanismen aus, wobei die typischen Diasporeneigenschaften und somit auch die Ausbreitungsstrategie einer bestimmten Art keineswegs eine statische Größe sind, sondern in Abhängigkeit vom Sukzessionsgrad des jeweiligen Habitates variieren (BONN & POSCHLOD 1998).

Die Überlebensfähigkeit der Samen im Boden bzw. ihre spezifische Verbreitungsweise repräsentieren somit den zeitlichen bzw. räumlichen Aspekt der Ausbreitungsfähigkeit einer Art.

5.3.1.1. Verbreitungsweise

Die Ansiedlung einer Art in einem von ihr bislang nicht besetzten Habitat ist in der Regel von der erfolgreichen Ausbreitung ihrer Diasporen (*dispersal in space*, vgl. HODGSON & GRIME 1990, WILLSON 1993) abhängig (BAKKER et al. 1996, BONN & POSCHLOD 1998). Hierzu stehen den Pflanzen prinzipiell verschiedene Möglichkeiten zur Verfügung. Die entsprechend den Angaben von FRANK & KLOTZ (1990) aufgestellten Ausbreitungsspektren der einzelnen Sukzessionsstufen der *Populus x canadensis*-Forsten zeichnen sich durch relativ gleichförmig verteilte Verbreitungsmodi aus (Abb. 27). In allen Stadien sind die windverbreiteten Arten mit ca. 40% deutlich überrepräsentiert⁶, wobei sie quantitativ auch den Anteil anemochorer Arten

⁶ siehe aber Ergebnisse auf S. 133

an der Gesamtflora Ostdeutschlands übertreffen (vgl. DURKA et al. 1997, KLOTZ et al. 2000). Diese Aussage ist jedoch in sofern zu relativieren, als („passive“) Windverbreitung ein generelles physikalisches Phänomen ist und bei nahezu allen Pflanzen auftreten kann (BAKKER et al. 1996). Eine effektive Anemochorie (im Sinne der Fernausbreitung) ist nach BAKKER et al. (1996) bzw. BONN & POSCHLOD (1998) nur bei sehr leichten Samen (Samengewicht bis 0.05 mg) oder entsprechenden morphologischen Anpassungen („aktive“ Windverbreitung) gewährleistet.

Mit zunehmendem Samengewicht sinkt hingegen die Verbreitungsdistanz sehr rasch auf einen für die Fernausbreitung irrelevanten Bereich. Natürlich können in Einzelfällen auch schwerere Samen über größere Entfernungen transportiert werden (KLINKHAMER et al. 1988, STERGIOS 1976, SMITH & KOK 1984). Inwieweit solche zufälligen Ausbreitungsereignisse für die Vegetationsdynamik der Forstbestände von Belang sind, läßt sich aus den bisherigen Ergebnissen jedoch nicht ableiten.

Viele anemochore Diasporen besitzen spezielle Anpassungen zur Reduktion der Sinkgeschwindigkeit (s. BONN & POSCHLOD 1998), was zugleich die Chancen auf einen passiven Ferntransport durch (Wild-) Tiere erhöhen (s. FISCHER et al. 1996). Es ist zu vermuten, daß in allen Sukzessionsstadien der *Populus x canadensis*-Forsten die tatsächlich durch Tiere eingebrachte Artenmenge den vergleichsweise hohen Anteil (30–35%) der bereits als epizoochor klassifizierten Arten noch übersteigt (Abb. 27).

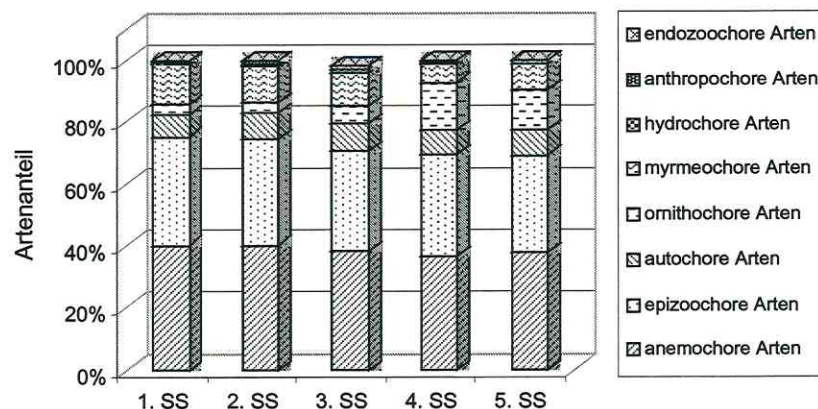


Abb. 27: Verbreitungsspektren der verschiedenen Sukzessionsstadien (SS) der *Populus x canadensis* – Aufforstungen.

Das äußere Anhaften ist bekanntermaßen nicht der einzige Weg, auf welchem Pflanzensamen durch Tiere verbreitet werden können. Bislang sind Aussagen über den quantitativen und qualitativen Anteil dieses Diasporenvektors am Zustandekommen der beobachteten Artendynamik

allerdings spekulativ (meist wurden $< 5\%$ als endozoochor eingeordnet). Insgesamt weisen die genannten Hauptausbreitungstypen eine relativ hohe Konstanz auf (die windverbreiteten Arten zeigen lediglich im 4.; die epizoochoren Arten nur im 5. Sukzessionsstadium einen gegenüber dem Initialstadium signifikant niedrigeren Anteil am Gesamtspektrum).

Die strukturellen Veränderungen der Forstbestände üben folglich keinen nennenswerten Einfluß auf die Effizienz dieser beiden Diasporenvektoren aus. Deutliche Beziehungen zur Vegetationsstruktur bestehen hingegen bei den vogelverbreiteten Arten. Ihr Vorkommen stabilisiert sich innerhalb der ersten Hälfte des untersuchten Entwicklungszeitraumes auf niedrigem Niveau ($< 5\%$, s. Abb. 27). Erst mit der Zunahme der Bestandskomplexität im 4. und 5. Sukzessionsstadium ist eine signifikante Zunahme ornithochorer Arten zu beobachten ($\approx 10\%$). Im vorliegenden Fall werden allerdings nur Arten mit fleischigen Früchten als ornithochor betrachtet. Eine detaillierte Diskussion zur Ausbreitung hartschaliger Samen durch Vögel ist der zusammenfassenden Darstellung von BONN & POSCHLOD (1998) zu entnehmen. Die Untersuchungen von KOLLMANN (1994) konnten zeigen, daß die Ausbreitung von Samen durch Vögel im wesentlichen durch drei Parameter bestimmt wird: der Fruchtpräferenz, der Retentionszeit der aufgenommenen Nahrung sowie der Habitatpräferenz. Folglich ist die Ornithochorie (zumindest bezüglich der Arten mit fleischigen Früchten) ein artspezifischer, kleinräumiger Verbreitungsmodus, welcher eher für die Stabilität der bestandsinternen Populationsstruktur als für populationsgründende Immigrationereignisse von Relevanz ist. Ähnliches gilt für die Verbreitung durch Ameisen (Myrmekochorie) ($\approx 5\text{--}15\%$ der Arten) sowie für Arten ohne speziellen bzw. mit pflanzeigenen Verbreitungsmechanismus ($\approx 5\%$) (Autochorie).

Die dominierenden Verbreitungsstrategien einzelner Arten können im Verlauf der Sukzession wechseln (van der VALK 1992). Ungeachtet dessen liegen der gegenwärtigen Differenzierung der Verbreitungstypen verschiedene, überwiegend auf morphologischen Aspekten beruhende, Klassifikationssysteme zugrunde (MÜLLER-SCHNEIDER 1977, 1986; LUFTENSTEINER 1982; VAN DER PIJL 1982), welche, mit Ausnahme der Zusammenstellungen von FRANK & KLOTZ (1990) sowie KLEYER (1995), in den meisten Fällen die Möglichkeit von Ausbreitungssyndromen nicht berücksichtigen.

5.3.1.2. Bodensamenbank

Eine alternative Strategie zur räumlichen Ausbreitung (*dispersal in space*, s.o.) ist die Fähigkeit von Pflanzen, die für ihre Entwicklung ungünstigen Zeiträume als Samen im Boden zu überdauern (FENNER 1987). Sowohl Umfang als auch Persistenz der Bodensamenbank sind folglich ein Äquivalent der zeitlichen Ausbreitungseffizienz einzelner Pflanzenarten (*dispersal in time*, vgl. BAKKER et al. 1996, BONN & POSCHLOD 1998).

Nach GRUBB (1987) ist die zeitliche Ausbreitung von Arten, also eine durch die Diasporenbank des Bodens initiierte Wiederbesiedlung nach erfolgter Störung, ein charakteristisches Merkmal der Sekundärsukzession (GLAVAC 1996, FISCHER & KLOTZ 1999).

Unter bestimmten Bedingungen kann durch das strukturkonservative Verhalten der Bodensamenbank eine hohe punktuelle Stabilität des Vegetationsgefüges (*resilience in situ* GRUBB 1987) erreicht werden. Funktionell eröffnet die Bodensamenbank einem Pflanzenbestand somit die Möglichkeit, nach einer destruktiven Veränderung möglichst schnell zum originären Grad seiner Strukturkomplexität zurückzukehren („floristisches Gedächtnis“). Damit ist zugleich die Bedeutung der Bodensamenbank für die Vegetationsdynamik der *Populus x canadensis*-Anpflanzungen in der Bergbaufolgelandschaft klar umrissen.

5.3.1.2.1. Artenzahlen und Diasporendichte (Anl.-Tab. 13-15)

Bereits in Kapitel 5.2. wurde gezeigt, daß sich die Hybrid-Pappel- bzw. Kiefern-Forsten bezüglich ihrer Vegetationsstruktur in den Initialstadien zwar grundlegend unterscheiden, nachfolgend jedoch eine konvergente Entwicklung aufweisen. Sie stellen daher ein geeignetes Referenzsystem zur Untersuchung der Bodensamenbank dar.

Insgesamt setzt sich die im Boden der untersuchten Pappel- und Kiefernforste akkumulierte Samenreserve aus 81 bestimmbaren Arten zusammen, wobei die *Populus x canadensis*-Anpflanzungen mit 69 Arten (87% der Gesamtartenzahl) eine gegenüber den *Pinus sylvestris*-Forsten mit 49 Arten (54% der Gesamtartenzahl) höhere Artendiversität aufwiesen (Abb. 28).

Auch bezüglich der mittleren Artenzahlen waren die Pappelforste mit durchschnittlich 6.38 Arten gegenüber den Kiefernforsten (4.85 Arten) deutlich ($p = 0.026$) artenreicher. Die Bodensamenbank der *Populus x canadensis*-Anpflanzungen zeigte im Sukzessionsverlauf allerdings keine signifikante Veränderung ($p = 0.733$) ihres Artenreichtums (Abb. 28). Im Gegensatz zu den Pappelforsten wird im Bodensamenvorrat der untersuchten Kiefenanpflanzungen mit der altersabhängigen Zunahme der Artenvielfalt ($p = 0.045$) ein charakteristischer Entwicklungstrend deutlich (Abb. 28). Interessanterweise erreichen die mittleren Artenzahlen in den älteren Sukzessionsstadien der Kiefern- bzw. Pappelanpflanzungen ein annähernd gleiches Niveau.

Ungeachtet der Besonderheiten, welche die forstlichen Anpflanzungen der Bergbaufolgestandorte insbesondere in pedologischer Hinsicht aufweisen, stimmen die eigenen Befunde relativ gut mit den Literaturangaben zur Bodensamenbank von Wald- und Forstgesellschaften überein.

Grundsätzlich vergleichbare Verhältnisse hinsichtlich des Artenreichtums der Bodensamenbank von Wäldern und Forsten wurden von LIVINGSTON & ALLESIO (1968), TACEY & GLOSSOP (1980), van der VALK & VERHOEVEN (1988), MILBERG (1995), VLAHOS & BELL (1996) sowie BORCHERS et al. (1998) dargestellt.

KELLMAN (1970), FYLES (1989) und BORCHERS et al. (1998) fanden ebenfalls eine im Vergleich zu Laubholzbeständen niedrigere Artendiversität in der Bodensamenbank von Nadelholzforsten. BORCHERS et al. (1998) führen dies hauptsächlich auf die Trockenheit und geringe Durchmischung der Nadelstreu mit dem dadurch bedingten raschen Verlust der Keimfähigkeit zurück.

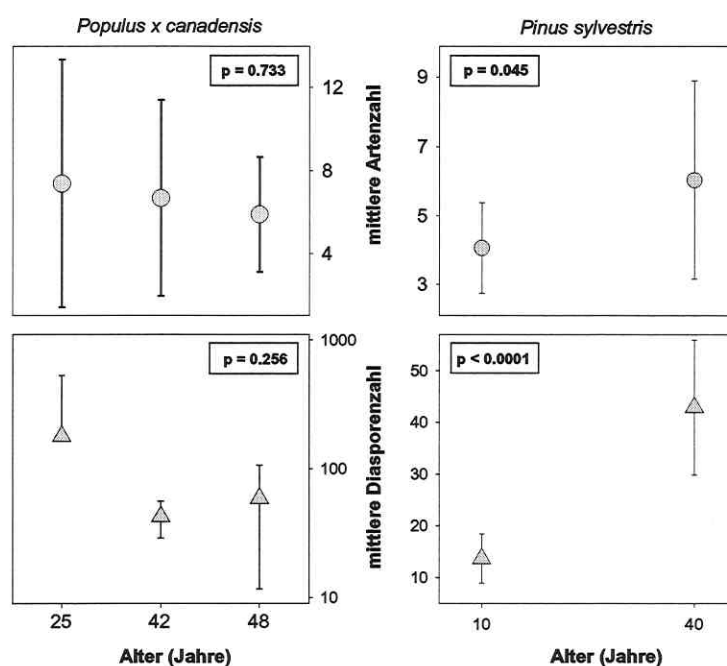


Abb. 28: Veränderung der mittleren Artenzahl (Kreissymbole) bzw. der mittleren Diasporenzahl (Dreiecksymbole) zwischen den verschiedenen Altersstadien der untersuchten *Populus x canadensis*- und *Pinus sylvestris*-Aufforstungen. Die Fehlerindikation bezieht sich auf die Standardabweichung.

Die Übereinstimmung der eigenen Befunde mit den Ergebnissen aus verschiedenen Vegetationstypen zeigt, daß für die Zusammensetzung der Diasporenbank – neben der aktuellen Arten- und Abundanzdynamik und den standörtlichen oder geographischen Verhältnissen – die Strukturkomplexität (MCDONNELL & STILES 1983) von entscheidender Bedeutung ist.

Wie für die aktuelle Vegetation ist auch für die Bodensamenbank das Verhältnis zwischen der Abundanz einer Art und der Häufigkeit ihres Auftretens ein wesentliches Strukturmerkmal, da ein Vergleich zwischen verschiedenen Kompartimenten eines Ökosystems prinzipiell nur bei vergleichbaren Art-Abundanz-Mustern zulässig ist.

Betrachtet man die Abundanz der in der Bodensamenbank festgestellten Arten unabhängig von Baumart und Sukzessionsstadium, ergibt sich eine signifikante ($p < 0.001$) asymptotische Beziehung (Abb. 29), welche in etwa dem inversen Bild einer log-normalen Verteilung entspricht.

Die Dominanzverhältnisse innerhalb der Bodensamenbank lassen sich folglich durch zwei

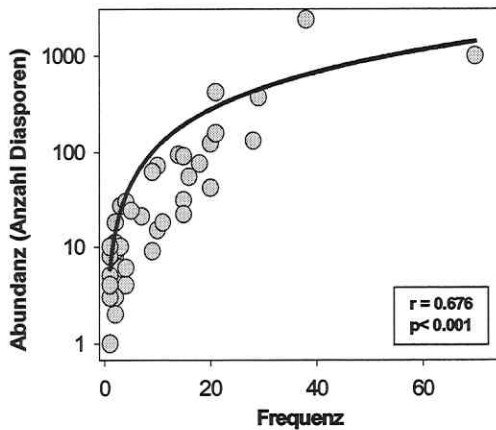


Abb. 29: Zusammenhang zwischen der Häufigkeit einer Art in der Bodensamenbank (Frequenz) und der ermittelten Diasporenmenge (Abundanz).

grundlegende Aussagen charakterisieren: (1) der Diasporenvorrat setzt sich aus wenigen Arten mit hoher Stetigkeit und vielen Arten mit geringer Stetigkeit zusammen; (2) seltene Arten haben meist eine geringe Abundanz, während sich häufige Arten auch durch eine hohe Abundanz auszeichnen (Abb. 29). Damit stimmen die Art-Abundanz-Muster der Bodensamenbank und der aktuellen Vegetation in grundsätzlichen Punkten überein.

Um zu klären, ob die Konstitution der Bodensamenbank lediglich das Ergebnis einer unspezifischen Akkumulation der Diasporen im Boden ist, oder ob ebenfalls Merkmale der reproduktiven *fitness* der jeweiligen Arten einen

Einfluß besitzen, wurden verschiedene artspezifische Parameter mit Häufigkeit der Diasporen im Boden in Beziehung gesetzt. Die waren: (1) lokale Häufigkeit, d.h. das Vorkommen der jeweiligen Art in der aktuellen Vegetation aller Untersuchungsflächen; (2) regionale Häufigkeit, d.h. die Verbreitung der einzelnen Arten in den Quadranten der zwanzig, die Bergbaufolgelandschaft einschließenden Meßtischblätter (als *presence-absence* Daten); (3) der *longevity*-Index (Kap. 4.3.2.); (4) die spezifische Samenproduktion der einzelnen Arten (KLEYER 1995); (5) der Nischen-Index (Kap. 4.3.2.) und (6) der Ausbreitungsmodus.

Aufgrund des meist simultanen Einflusses der genannten Parameter auf das Vorkommen einer Art in der Bodensamenbank wurde die ökologische Bedeutung der einzelnen Eigenschaften mittels einer vorwärts selektierenden multiplen Regression bestimmt (Tab. 8). Mögliche Interaktionen zwischen den einzelnen Parametern ließen sich auf diese Weise jedoch nicht veranschaulichen. Mit einem beta-Gewicht von 0.698 besitzt das quantitative Vorkommen der adulten Pflanzen in der aktuellen Vegetation den deutlichsten Einfluß auf die Häufigkeit der Arten in der Bodensamenbank (Tab. 8). Ferner wird die Häufigkeit einzelner Spezies im Diasporenvorrat durch deren spezifischen *longevity*-Index bestimmt (Tab. 8). Beide Faktoren postulieren im wesentlichen einen wahrscheinlichkeitsabhängigen Akkumulationsprozeß als Hauptmerkmal der Zusammensetzung der Bodensamenbank.

Wenn auch nur mit marginalem Einfluß, wird die Wahrscheinlichkeit den Samen einer Art in der Diasporenbank des Bodens anzutreffen durch den Umfang der reproduktiven *fitness*, d.h. durch die mittlere erzeugte Samenmenge einer Pflanze bestimmt.

Nischen-Index, regionale Häufigkeit und die Art der Samenverbreitung sind hingegen von untergeordneter Bedeutung für die Zusammensetzung des Bodensamenvorrats (Tab. 8).

Tab. 8: Ergebnisse des multiplen Regressionsmodells mit der in der Bodensamenbank beobachteten Artenhäufigkeit als abhängiger Variable. Die erklärenden Variablen sind entsprechend ihrer beta – Werte geordnet.

Parameter	beta – Wert	Signifikanzniveau
lokale Häufigkeit	0.698	< 0.001
<i>longevity</i> – Index	0.365	< 0.05
spez. Samenproduktion	0.286	0.052
Nischen – Index	- 0.271	0.075
regionale Häufigkeit	- 0.195	0.170
Ausbreitungsmodus	- 0.170	0.190

Grundsätzlich lassen die Ergebnisse eine hauptsächlich durch eine Kombination von Masseneffekt und ökologisch angepaßter Überlebensstrategie determinierte Akkumulation der Samen im Boden erkennen.

Für die Anzahl der in die Untersuchungsflächen eingetragenen Diasporen treffen (wenn man von artspezifischen Unterschieden absieht) generell ähnliche Verhältnisse zu, wie sie bereits für die Artenzahlen erörtert wurden (Abb. 28).

Eine vergleichende Betrachtung der Samenhäufigkeit im Boden der einzelnen Forsten ist aufgrund der stark variierenden Abundanzverhältnisse schwierig (Anl.-Tab. 13–15). So weisen beispielsweise die mittleren Stadien der Pappelbestände mit 226 Diasporen die höchste durchschnittliche Samendichte auf (Abb. 28). Allerdings entfallen auf die drei häufigsten Arten bereits ca. 86% der Gesamtdiasporenmenge, wobei *Chenopodium album* zu 69%, *Deschampsia cespitosa* zu 14% und *Galium aparine* zu 3% am Samenaufkommen beteiligt waren. In den folgenden Sukzessionsstadien unterliegen die Abundanzen dieser Arten jedoch einer erheblichen Schwankung (Anl.-Tab. 13–15). Insgesamt zeichnen sich die Befunde zur Diasporendichte in den einzelnen Forsttypen bzw. Sukzessionsstadien gegenüber den Artenzahlen durch eine wesentlich stärkere Heterogenität aus. Da neben dem Alter und der Vegetationsstruktur auch die *fitness* (Reproduktionspotential) der einzelnen Samenmutterpflanzen und die Zusammensetzung des Edaphon der Standorte (als Äquivalent des Diasporenabbaus) einen Einfluß auf die Abundanzverhältnisse der im Boden lagernden Arten ausüben, ist dieses Ergebnis nicht überraschend. Ferner unterliegt sowohl die Artenzahl als auch die Diasporendichte dem Einfluß der Vegetationsdifferenzierung in der Standortumgebung, dem Eintrag von Diasporen durch Tiere (vgl. 5.3.1.1.) oder unregelmäßigen Störungsereignissen. Solche zufällig auftretenden Faktoren können auf lokaler Ebene den Aufbau der Diasporenbank z. T. stark modifizieren.

Tab. 9: Korrelation zwischen der Artenzahl bzw. der Diasporendichte und der räumlichen Lage des jeweils untersuchten Forstbestandes. Signifikante Beziehungen sind grau hinterlegt.

Artenzahl vs. Lage der Untersuchungsflächen					
<i>Pappelforste</i>	F-Ratio	Signifikanzniveau	<i>Kiefernforste</i>	F-Ratio	Signifikanzniveau
junge Bestände	12.27	0.0006	junge Bestände	0.76	0.53
mittlere Bestände	6.15	0.008			
ältere Bestände	4.61	0.025	ältere Bestände	0.80	0.59
Diasporendichte vs. Lage der Untersuchungsflächen					
<i>Pappelforste</i>	F-Ratio	Signifikanzniveau	<i>Kiefernforste</i>	F-Ratio	Signifikanzniveau
junge Bestände	52.87	< 0.0001	junge Bestände	0.949	0.45
mittlere Bestände	0.36	0.78			
ältere Bestände	13.86	0.0003	ältere Bestände	8.202	0.0001

Auch die Ergebnisse der Varianzanalyse (Tab. 9) widerspiegeln deutlich die Wirkung lokaler Phänomene auf die Zusammensetzung der Diasporenbank. Diese zeichnet sich in allen Sukzessionsstadien der *Populus x canadensis*-Aufforstungen durch eine relativ hohe, mit zunehmendem Sukzessionsalter sinkende Eigenständigkeit der untersuchten Standorte aus (Tab. 9). Die Bodensamenbank scheint, ungeachtet unterschiedlicher Ausgangsbedingungen, von der sich herausbildenden Waldgesellschaft adjustiert zu werden.

Bei den Kiefernforsten läßt sich hingegen kein direkter Einfluß des Standortes nachweisen (ausgenommen die Diasporendichte der älteren Bestände – Tab. 9). Möglicherweise ist aufgrund des Bestandsaufbaus und den sich hieraus ergebenden Umweltbedingungen die Bodensamenbank von vornherein einem selektiven Aufbau unterlegen.

5.3.1.2.2. Überlebensfähigkeit der Diasporen

Neben der Diversität und den Abundanzverhältnissen ist die Überlebensfähigkeit der Samen einer Pflanzenart im Boden (*longevity*) ein wesentliches Charakteristikum der Diasporenbank, welches, je nach dem ob auf einzelne Arten oder ganze Pflanzengemeinschaften bezogen, Prognosen über die Konstanz von Populationen oder Vegetationsstrukturen auf lokaler Ebene erlaubt. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurden die nach THOMPSON et al. (1997) berechneten *longevity*-Indizes entsprechend der ursprünglichen Einteilung (Kap. 4.3.2.) reskaliert. Die Arten werden entsprechend der Überlebensfähigkeit ihrer Samen in folgende Kategorien untergliedert: (1) transiente Arten (*transient*, Persistenz < 1 Jahr); (2) intermediäre Arten (*short-term persistent*, Persistenz > 1 Jahr aber < 5 Jahre) und (3) persistente Arten (*long-term persistent*, Persistenz > 5 Jahre).

Untersuchungen von BEKKER et al. (1998) zum mittleren *longevity*-Index von Pflanzengesellschaften ergaben selbst bei systematisch eng verwandten Gesellschaften signifikante Unterschiede, wobei die Höhe des mittleren *longevity*-Index deutlich mit dem erwarteten

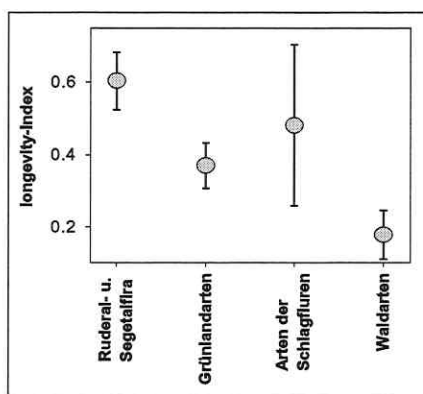


Abb. 30: Der mittlere *longevity*-Index der soziologischen Hauptgruppen zeigt eine deutliche Abnahmen in Richtung der Waldarten. Lediglich die für viele Kahlschläge und Verlichtungen typischen Schlagflurarten verhalten sich entsprechend ihrer Herkunft indifferent. Fehlerindikation bezieht sich auf das 95% - Konfidenzintervall.

Störungsregime der jeweiligen Vegetationseinheiten (Segetalgesellschaft → Waldgesellschaft) korreliert war. Enge Beziehungen bestehen demzufolge zu den Strategietypen nach GRIME (1979). So weisen z. B. viele Ruderal- und Segetalarten aufgrund des oft begrenzten Reproduktionszeitraumes, eine hohe Persistenz ihrer im Boden lagernden Samen auf (Abb. 30). Hingegen neigen viele spätsukzessionale, schatten-tolerante Arten zur Bildung großer, kurzzeitig keimfähiger Samen (HARPER 1977, FENNER 1987).

Aus dieser soziologisch orientierten Klassifikation ergibt sich theoretisch eine lineare Abnahme des mittleren *longevity*-Indexes mit zunehmender Nähe zur Klimaxvegetation (Abb. 30).

Die Konstanz dieser Beziehung wurde entlang der Chronosequenz der *Populus x canadensis*-Anpflanzungen sowohl für die präsenete Vegetation als auch

für die Bodensamenbank getestet. Entsprechend der Erwartung verschoben sich entlang des Sukzessionsgradienten die Mengenanteile der *longevity*-Kategorien zwar tendenziell zugunsten der transienten Arten, ohne jedoch zu signifikanten Veränderungen im strukturellen Aufbau der Bestände zu führen (Abb. 31).

Ein nennenswerter Artenfluß ist lediglich von den schwach persistenten zu den transienten Spezies zu beobachten. Hierfür sind prinzipiell zwei Ursachen möglich: (1) zum einen beruht die Vegetationsdynamik der untersuchten Forstbestände neben dem Artenumsatz vor allem auf zeitlichen Veränderungen der Abundanzverhältnisse (Kap. 5.1.4.3.), was jedoch bei der Betrachtung des *longevity*-Indexes auf Artebene unberücksichtigt bleibt; (2) zum anderen beinhaltet das floristische Spektrum der Forstbestände eine Vielzahl von Arten der Schlagfluren und Saumgesellschaften, deren *longevity*-Index sich aufgrund ihrer ursprünglichen Herkunft sowohl mit dem der Ruderalflora als auch jenem der Grünlandarten überschneidet (Abb. 30). Folglich führt die progressive Veränderung des sichtbaren Vegetationsbildes (Kap. 5.1.4.3.) zu keiner deutlichen Trennung der mittleren *longevity*-Indizes zwischen den Sukzessionsstadien, d.h. die Bodensamenbank ist im Vergleich zur präsenten Vegetation durch eine deutlich konservativere Strategie charakterisiert. Als Ursache kommt insbesondere der überproportionalen Anteil (≈ 80%) von Arten mit persistenten Samen in Betracht (Abb. 31).

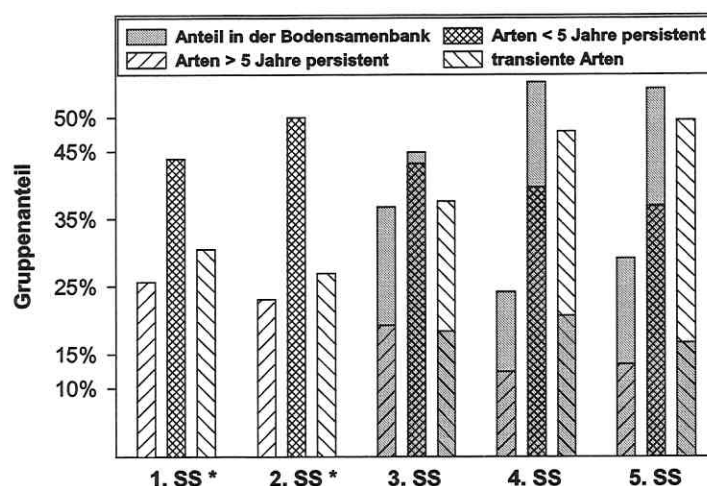


Abb. 31: Differenzierung der *longevity* – Klassen entlang des Zeitgradienten. Nicht farbig hinterlegte Diagrammsäulen beziehen sich auf die Verteilung innerhalb der präsenten Vegetation. Grau hinterlegte Säulen repräsentieren die prozentuale Verteilung der *longevity* – Klassen zwischen den Arten der Bodensamenbank. SS – Sukzessionsstadium. (* in diesen Stadien wurde die Bodensamenbank nicht untersucht)

In allen untersuchten Stadien dominieren Arten mit einer intermediären Überlebenswahrscheinlichkeit (45%–60%), gefolgt von Arten mit hoher Persistenz (25%–40%). Die transienten Arten umfassen in allen Stadien etwa 20% des gesamten Artenbestandes. Generell sollten die Arten der Kategorien *short-term persistent* und *long-term persistent* aufgrund ihrer Persistenzeigenschaften eine hohe Akkumulationsrate aufweisen und somit in der Diasporenbank deutlich häufiger vertreten sein als Arten mit niedrigem *longevity*–Index.

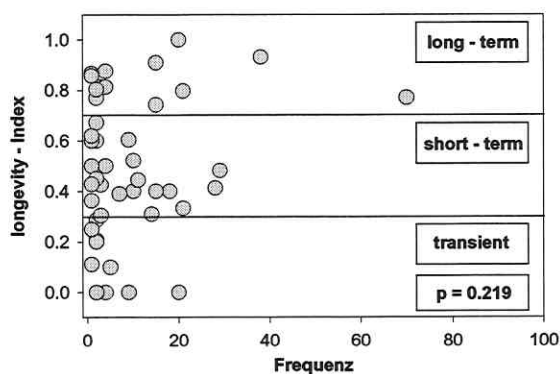


Abb. 32: Verhältnis zwischen dem *longevity* – Index und der Frequenz der in der Bodensamenbank gefundenen Diasporen. Der Beziehung liegt keine Linearität, sondern eine schwache Dreiecksverteilung zugrunde.

Tatsächlich wies die Beziehung zwischen Persistenz und Häufigkeit in der Bodensamenbank keine Linearität, sondern eine schwache Dreiecksverteilung auf (Abb. 32). Demnach besitzen die Samen transienter Arten gegenüber jenen persistenter Spezies eine geringere mittlere Frequenz, während mit zunehmender Überlebensrate die Häufigkeit der Arten zunehmen kann, jedoch nicht zwangsläufig steigen muß (Abb. 32).

5.3.1.2.3. Einfluß der Diasporenbank auf die Vegetationsdynamik

Wie bereits erwähnt, ist die Bodensamenbank als strukturerhaltendes Element vor allem im Verlauf von Sekundärsukzessionen funktionell wirksam (GRUBB 1987), wo aufgrund der intakten Bodenstruktur, in Abhängigkeit von der vorherigen Nutzung, meist sehr lange Zeiträume zur Akkumulation des Diasporenvorrates zur Verfügung standen. Bei den Kippen und Halden der Bergbaufolgelandschaft handelt es sich hingegen um junge, meist nur wenige Dekaden alte Standorte anthropogener Entstehung (Kap. 3.6.), welche sich zudem in einem Stadium rascher Vegetationsdifferenzierung befinden. Der Einfluß der Bodensamenbank auf die Struktur der Artengemeinschaft sollte daher eher gering sein.

Eine herkömmliche Möglichkeit, die gegenseitige Beeinflussung von Diasporenbank und aktueller Vegetation auf lokaler Ebene zu bewerten, besteht in einer vergleichenden Analyse der Artenübereinstimmung zwischen beiden Straten. Erwartungsgemäß konzentrierte sich der Hauptteil der Arten in der Vegetation, gefolgt von der Diasporenbank und den gemeinsamen Vorkommen. Diese schwankten entsprechend des untersuchten Forstbestandes zwischen 0% und 30% (Abb. 33) der festgestellten Gesamtartenzahl.

Eine korrekte Bewertung dieser Angaben ist jedoch schwierig, da aufgrund des Untersuchungszeitpunktes (Kap. 4.2.4.) der primäre Diasporenniederschlag nicht eindeutig von den tatsächlich in die Bodensamenbank inkorporierten Samen getrennt werden konnte. Insbesondere die relativ hohe Frequenz von Arten wie *Calamagrostis epigejos* unter den in beiden Kompartimenten vertretenen Spezies läßt vermuten, daß dem Beziehungsgefüge zwischen Vegetation und Diasporenbank hauptsächlich ein abwärts verlaufender Mechanismus zugrunde liegt. Es lassen sich ferner Hinweise dafür finden, daß das Vorkommen der ausschließlich in der Diasporenbank auftretenden Arten durch die Strukturgegebenheiten der präsenten Vegetation modifiziert wird. Gerade die quantitative Dynamik der kurzzeitig keimfähigen Samen wird entscheidend durch die Häufigkeit von *safe sites*, d.h. von Stellen innerhalb der Vegetation, welche die notwendigen Bedingungen zur Etablierung der Pflanzen bieten, bestimmt.

Eine Reihe von Untersuchungen hat gezeigt, daß vor allem ein wechselndes Temperaturregime sowie Lichtimpulse die Keimung vieler Pflanzenarten positiv stimulieren.

Fehlende bestandsinterne Reproduktionsereignisse führen hingegen zu einer Akkumulation von Samen mit hoher Persistenz (s. Abb. 31) und folglich zu einer funktionellen Entkopplung von Vegetation und Bodensamenbank.

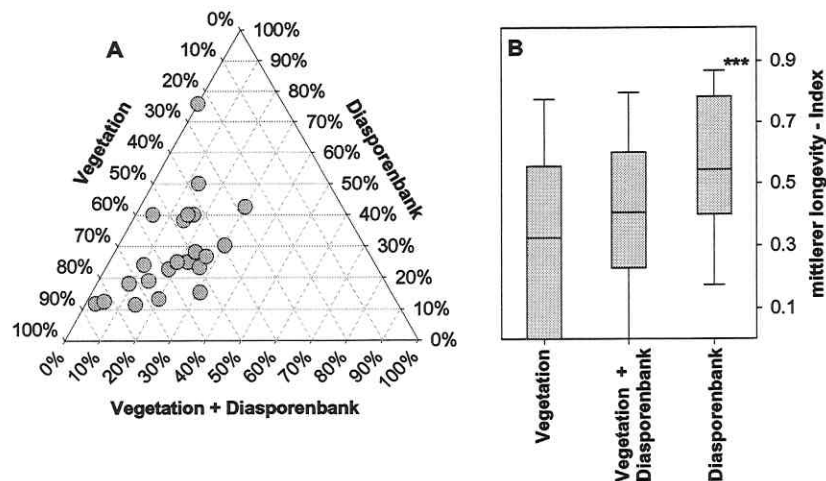


Abb. 33: (A) Prozentuale Verteilung des Vorkommens der einzelnen Arten einer Untersuchungsfläche in der aktuellen Vegetation, der Bodensamenbank oder beiden Kompartimenten. Die dargestellten Punkte repräsentieren die einzelnen Untersuchungsflächen. (B) Boxplot der *longevity*-Indizes aller auftretenden Arten getrennt nach ihrem Vorkommen in der Vegetation, der Bodensamenbank oder Vegetation + Bodensamenbank. Lediglich die ausschließlich in der Bodensamenbank vorkommenden Arten unterscheiden sich durch einen signifikant höheren *longevity* - Index.

Nach der Betrachtung der lokalen, auf den betrachteten Vegetationsbestand bezogenen Wechselwirkungen, ist nun zu fragen, ob generalisierbare Beziehungen zwischen der aktuellen Vegetation und der Bodensamenbank bestehen. Als Grundlage eines Vergleiches zwischen den beiden Einheiten wurde sowohl für die aktuelle Vegetation als auch für die Bodensamenbank eine Ähnlichkeitsmatrix errechnet. Da viele der herkömmlichen Ähnlichkeitsmaße wie Jaccard- oder Simpson-Index nicht artenunabhängig sind, wurde auf einen von CONNER & SIMBERLOFF (1978) entwickelten, aus der Biogeographie stammenden Index zurückgegriffen. Dieser beruht auf einem Vergleich der beobachteten Menge von Paaren gleicher Arten mit der erwarteten Anzahl von Artenpaaren. Der Vorteil dieses Verfahrens liegt vor allem in dem reduzierten Einfluß der erheblich variierenden Artenzahlen. Allerdings setzt der Index ein für alle Arten gleichmäßig hohes Einwanderungspotential voraus. Die Korrelation der beiden Ähnlichkeitsmatrizen (MANTEL-Test) ergab eine signifikant höhere ($p < 0.01$) Übereinstimmung der Ähnlichkeitswerte als man allein per Zufall erwarten würde. Damit werden zwar vergleichbare Muster innerhalb der Vegetation bzw. der Bodensamenbank auf horizontaler Ebene (zwischen den unterschiedlichen Standorten) impliziert, es ist jedoch keinen Rückschluß auf die Interaktionen

zwischen Vegetation und Diasporenvorrat in vertikaler Richtung möglich.

Prinzipiell wäre bei stark modifizierenden äußeren Einflüssen auch ohne eine einzige gemeinsam vorkommende Art ein ähnliches Muster zwischen beiden Straten denkbar. Im Fall einer bestehenden Interaktion zwischen Vegetation und Bodensamenbank sollten floristisch ähnliche Flächen mehr Paare gemeinsamer Arten aufweisen als Standorte geringerer Florenähnlichkeit. Um dies zu überprüfen, wurde für alle möglichen Flächenpaare die Anzahl gemeinsamer Arten zwischen der aktuellen Vegetation und der Bodensamenbank der zugeordneten Flächen (Vegetation Fläche A Bodensamenbank Fläche B und *vice versa*) bestimmt. Im Vergleich zu den zugehörigen Ähnlichkeitswerten bestand jedoch keine signifikante Beziehung ($p = 0.202$). Demnach besitzen aktuelle Vegetation und Bodensamenbank zwar vergleichbare floristische Grundmuster zwischen den Standorten, diese resultieren jedoch nur in geringem Umfang aus einer direkten Interaktion zwischen den beiden Teilsystemen. Als mögliche Ursachen der gleichförmigen, jedoch nicht gekoppelten, Musterbildung sind vor allem äußerer Faktoren (Struktur der Gehölzschicht, abiotische Standortfaktoren, generelle Diasporenverfügbarkeit) zu vermuten.

5.3.1.2.4. Einfluß der Methoden auf die Ergebnisse der Bodensamenuntersuchungen (vgl. Anl.-Tab. 15)

Bei vergleichenden Untersuchung von Diasporenbanken entstehen insbesondere in bezug auf eine möglichst genaue Bestimmung des vorhandenen Arteninventars sowie der jeweiligen Abundanzverhältnisse Schwierigkeiten, da diese sowohl durch die Art der Probenentnahme, als auch die Untersuchungsmethodik, in hohem Maße modifiziert werden. Gegenwärtig sind die Extraktions- sowie die Emergenzmethode die gebräuchlichsten Verfahren zur Bestimmung der Zusammensetzung von Bodensamenbanken. Bisher sind jedoch nur wenige direkte Vergleiche beider Methoden publiziert worden (ROBERTS 1981, GROSS 1990), welche zudem widersprüchliche Ergebnisse ergaben (BROWN 1992). In Übereinstimmung mit den Ergebnissen von GROSS (1990), führten beide Methoden zu ähnlichen mittleren Artenzahlen, während durch die Extraktion der Samen deutlich höhere Diasporenmengen bestimmt werden konnten (Abb. 34). Insgesamt bestand das Arteninventar der Bodensamenbanken aus 81 bestimmbarer Taxa. Im Gegensatz zu den Befunden von BROWN (1992) konnte das Vorkommen von 32 Arten (39.5%) durch beide Methoden bestätigt werden, während 27 Arten (33.3%) ausschließlich durch die Emergenzmethode und 22 Arten (27.2%) allein mittels der Extraktionsmethode festgestellt wurden (Abb. 35B). Vergleicht man die Artenidentität hinsichtlich der einzelnen Untersuchungsflächen bietet sich, bezogen auf die prozentuale Verteilung, ein deutlich verändertes Bild (Abb. 35A). Durch beide Methoden ließen sich im Durchschnitt pro Untersuchungsfläche lediglich 26.73 % ($\pm 3.0\%$) des gesamten Arteninventars der jeweiligen Bodensamenbank nachweisen.

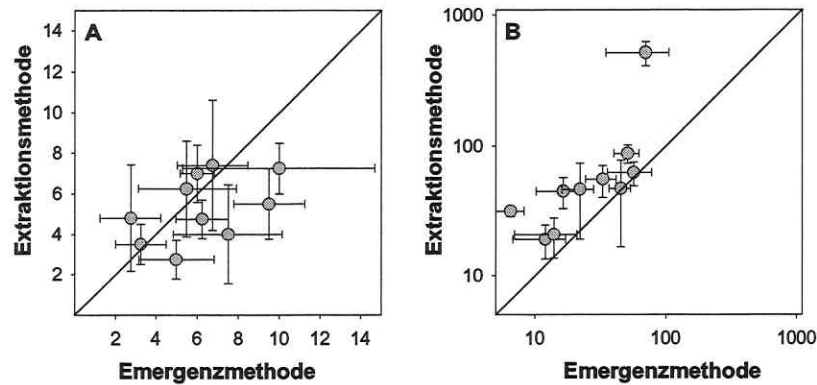


Abb. 34: Vergleich der Effektivität von Extraktions- und Emergenzmethode bei der Erfassung der in der Bodensamenbank auftretenden Arten (A)- bzw. Diasporendichte (B). Dargestellt wurde neben dem Mittelwert auch die Standardabweichung. Die Diagonale bezieht sich auf die 1:1 – Ausgleichsline.

Einen etwas höheren Beitrag erbrachte mit 28.9 % (+/- 4.9%) die Extraktionsmethode. Der Hauptanteil der in den einzelnen Proben festgestellten Arten (44% +/- 5.3%) wurde jedoch durch die Emergenzmethode determiniert. Berücksichtigt man ferner die oft erhebliche Stochastizität, welcher die Zusammensetzung der Bodensamenbank unterliegt, sind auch bei einer Kombination beider Methoden relevante Aussagen zum Einfluß des Diasporenvorrates auf den Sukzessionsprozeß und Vegetationsstruktur nur bedingt möglich.

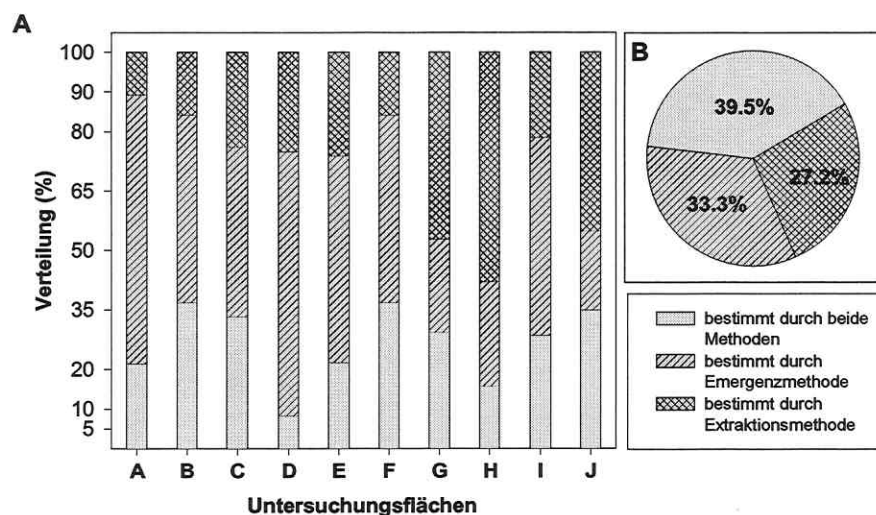


Abb. 35: Prozentualer Anteil der durch die Emergenz- und Extraktionsmethode bzw. beide Verfahren ermittelten Arten an der Gesamtartenzahl aufgeschlüsselt nach Einzelbestand (A) bzw. Mittelwerten (B).

5.3.2. Strategietypen

Das erste Modell zur Einteilung pflanzlicher Lebensstrategien schufen MCARTHUR & WILSON (1967) mit dem System der r- und K-Selektion. Diese Klassifikation wurde später von GRIME (1974, 1979) unter Einschluß der Streßkomponente zum triangulären Modell erweitert (FREI & LÖSCH 1998). GRIME (1974) ging dabei von der Voraussetzung aus, daß die Selektion der Arten hauptsächlich durch Streß, Störungen und Konkurrenz beeinflusst wird. Diese Faktoren sind damit zugleich die Hauptformen der ökologischen Primärstrategien (resp. Strategietypen): (1) Konkurrenzkraft (C), (2) Reaktionsfähigkeit auf Störungen (R) und (3) Streßtoleranz (S). Funktionell basiert das von GRIME (1974) eingeführte Modell im wesentlichen auf zwei komplex wirkenden Standortfaktoren: dem Streß (nicht im Optimum befindliche Umweltfaktoren) und der Störung (ständige oder zeitweilige mechanische Beanspruchung des Standortes) (vgl. KLOTZ 1984). Die dem Modell zugrunde liegenden Standortfaktoren wirken jedoch im allgemeinen simultan, weshalb die Primärstrategien durch Übergangstypen CS-, CR- und SR-Strategen sowie durch den intermediären Typ der CSR-Strategie miteinander verbunden sind (s. FREI & LÖSCH 1998: 260).

In den untersuchten Bestände ist die Verteilung der Strategietypen in den einzelnen Sukzessionsstadien relativ ausgeglichen (Abb. 36), wobei die Konkurrenzstrategen mit 50%–60% der Arten erwartungsgemäß den vorherrschenden Typus darstellten.

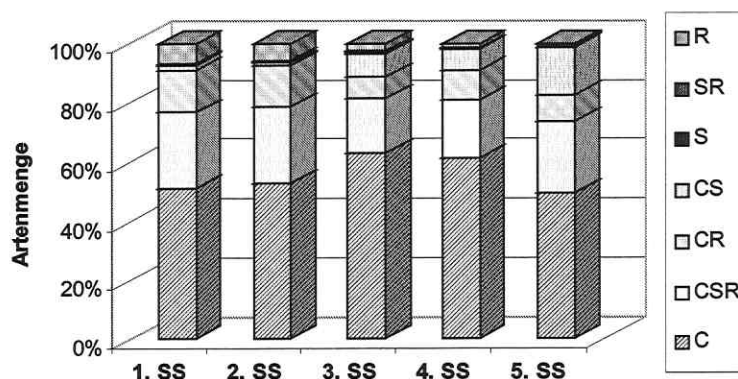


Abb. 36: Spektren der Strategietypen der einzelnen Sukzessionsstadien (SS) der *Populus x canadensis* – Aufforstungen (Erläuterung der Abkürzungen siehe Text)

Die diesem Strategietyp angehörenden Arten vermögen das vorhandene Licht sowie das Angebot an Nährstoffen, Wasser und Raum gleichmäßig zu nutzen und wuchskräftige dichte Bestände aufzubauen.

Nach den Konkurrenzstrategen erreichen die CSR-Strategen innerhalb der *Populus x canadensis* – Anpflanzungen die höchsten Mengenanteile (20%–25% der Arten s. Abb. 36).

Auch diese zeichnen sich durch ein gewisses Durchsetzungsvermögen gegenüber anderen Arten aus, weisen darüber hinaus aber auch eine höhere Toleranz gegenüber suboptimalen Umweltfaktoren sowie günstige Ausbreitungsmechanismen auf (KLOTZ 1984). Im allgemeinen handelt es sich bei den CSR-Strategen um Rosettenpflanzen oder ausdauernde kleinwüchsige Arten, welche sich in die räumlich-zeitlichen Nischen einer stark strukturierten Vegetation gut einpassen können.

Aus quantitativer Sicht sind die übrigen Formen des Spektrums der Strategietypen bereits zu vernachlässigen (Abb. 36). Im ersten Sukzessionsstadium erreichen lediglich die R- und CR-Strategen (10% resp. 15%; Abb. 36) noch nennenswerte Mengenanteile. Bei diesen Arten – sie sind nicht mit den Ruderalarten im vegetationskundlichen Sinn zu verwechseln (KLOTZ 1984) – handelt es sich meist um kurzlebige Pflanzen, die ihren Lebenszyklus sehr rasch durchlaufen können. Als typische, meist kleinwüchsige Pionierpflanzen vereinen sie schnelles Wachstum mit hoher generativer Reproduktion.

Die deutlichste Reaktion auf die mit der fortschreitenden Sukzession stattfindenden strukturellen Veränderungen der Pflanzengemeinschaft zeigen die CS-Strategen, welche mit ca. 20% insbesondere im letzten Entwicklungsstadium höhere Anteile aufweisen.

Diese Arten integrieren Streßtoleranz und Durchsetzungsvermögen zu einem Strategietyp, welcher auf spezifischen Standorten eine hohe Konkurrenzkraft entwickelt und meist einem sich nicht im Optimum befindlichen Umweltfaktor gut angepaßt ist.

5.3.3. Lebensformtypen

Das gebräuchlichste System zur Differenzierung der verschiedenen Lebensformen geht auf RAUNKIAER (1907/1937 in DIERSCHKE 1994) zurück.

Wie bereits die Strategietypen, so weist auch die quantitative Verteilung der Lebensformen zwischen den Entwicklungsstadien nur eine geringe Differenzierung auf. Die entlang des Sukzessionsgradienten untersuchten fünf Spektren lassen sich im wesentlichen in eine das 1.–3. Sukzessionsstadium umfassende sowie eine aus dem 4. und 5. Stadium bestehende Gruppe unterteilen.

Die in allen Sukzessionsstadien dominante Lebensform sind die Hemikryptophyten. Ihr anfänglicher Anteil von ca. 58% bleibt während der ersten drei Entwicklungsstadien relativ konstant und sinkt erst im vierten bzw. fünften Stadium auf unter 50%.

Zu den markanten Vertretern der jüngeren Sukzessionsstadien zählen vor allem verschiedene, meist horstig wachsende Gräser und Leguminosen wie *Trifolium pratense* (horstig und grundverzweigt-aufrechte Hemikryptophyten) sowie eine Anzahl von Rosetten- Hemikryptophyten (*Plantago major*, *Taraxacum officinale*) (Anl.-Tab. 8–9).

Nach DIERSCHKE (1994) ist die Dominanz von Hemikryptophyten unter den hiesigen Bedingungen eine natürliche Erscheinung typischer Tieflandphytocoenosen.

Den Hemikryptophyten folgen als zweithäufigste Gruppe die Geophyten. Die ebenfalls vor allem in den jungen Sukzessionsstadien auftretenden höheren Mengenanteile ($\approx 20\%$) gehen insbesondere auf die Häufigkeit von Wurzelknospen-Geophyten (*Tussilago farfara* und *Cirsium arvense*) sowie Rhizom-Geophyten (*Agropyron repens* bzw. *Equisetum arvense*) zurück. Auch unter den Geophyten sind mit $\approx 15\%$ die niedrigsten Anteile auf das vierte und fünfte Sukzessionsstadium beschränkt (Abb. 37).

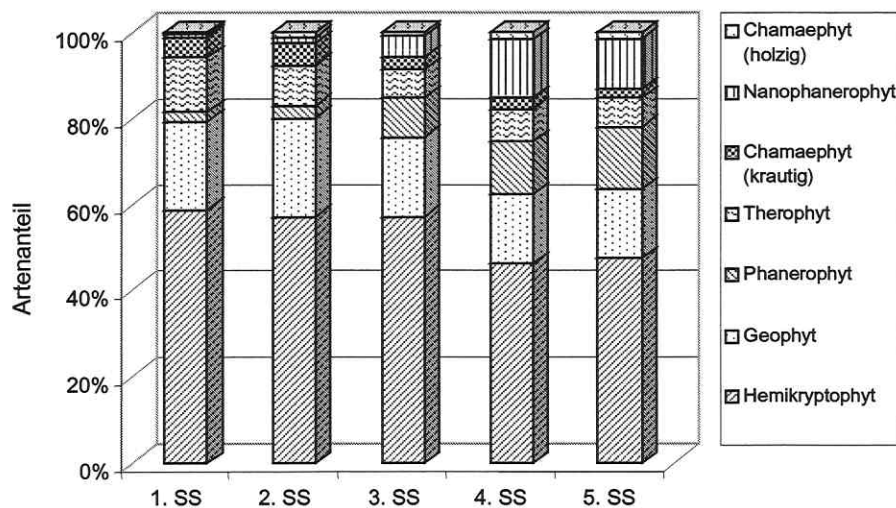


Abb. 37: Spektren der Lebensformtypen der verschiedenen Sukzessionsstadien (SS) der *Populus x canadensis* – Aufforstungen.

Deutlich widerspiegelt sich der progressive Charakter der Sukzession in der kontinuierlichen Zunahme der Phanerophyten (Abb. 37). Liegt der Mengenanteil an Gehölzen in den ersten Sukzessionsstadien noch jeweils unter 1%, steigt er im Verlauf der 40-jährigen Vegetationsentwicklung auf knapp 15%. Eine entgegengesetzte Entwicklung zeigt die quantitative Entwicklung der Therophyten.

Die übrigen Arten der Lebensformen erreichen nur unwesentliche Mengenanteile. Lediglich im vierten und fünften Sukzessionsstadium sind die Nanophanerophyten mit ca. 15% noch in nennenswertem Umfang am Aufbau der Lebensformenspektren beteiligt.

Insgesamt erwies sich die Verteilung der Lebensformen zwischen den einzelnen Spektren als relativ stabil.

Drastische Veränderungen, wie sie beispielsweise WOLF (1985) im Rahmen der Sukzessionsuntersuchungen auf kiesig-sandigen Rohböden im Kölner Braunkohlenrevier oder SCHMIDT (1993) bezüglich der Vegetationsentwicklung auf Ackerbrachen fanden, konnten in den untersuchten *Populus x canadensis*-Anpflanzungen nicht festgestellt werden. In beiden Fällen konzentrierten sich jedoch die wesentlichen Verschiebungen im Spektrum der Lebensformentypen auf die ersten 10 Jahre der Vegetationsentwicklung, also einen Altersbereich, der im vorliegenden Fall nicht betrachtet werden konnte.

5.4. Artenumsatz, Dominanzstruktur und Nestedness

5.4.1. Artenumsatz

Die Anzahl der in einem definierten Gebiet vorkommenden Arten ist im allgemeinen der einfachste und somit häufigste Strukturindex zur Beschreibung von pflanzlichen und tierischen Lebensgemeinschaften (PEET 1974, TOKESHI 1999). In Kap. 5.2.2. wurden anhand der Artenzahlen bereits die verschiedenen Forsttypen verglichen, ohne das jedoch direkt auf die Dynamik des Strukturwandels Bezug genommen wurde.

Im Unterschied zu anderen Parametern repräsentieren die Artenzahlen im wesentlichen das Ergebnis von vielfältigen, strukturbildenden Prozessen wie Immigration, Speziation, Konkurrenz oder Extinktion. Folglich ist die jeweils beobachtete Artenzahl, ungeachtet der Betrachtung von Sukzessionsprozessen, ein bereits seiner Natur nach dynamisches Merkmal, dessen Bedeutung weniger auf der absoluten numerischen Größe, sondern vielmehr auf seiner Funktion als Indikator der Standorteigenschaften beruht. Je nach der betrachteten räumlich-zeitlichen Skala kann man die floristische Reichhaltigkeit dabei entweder als die insgesamt in einem Gebiet resp. innerhalb eines Entwicklungsstadiums vorkommenden Arten (Gesamtartenzahl) oder aber als die durchschnittliche Anzahl von Spezies in einer Stichprobe (mittlere Artenzahl) definieren.

Die festgestellte Gesamtartenzahl folgte entlang des untersuchten Sukzessionsgradienten einem stark asymptotischen Kurvenverlauf (Abb. 38). Innerhalb der ersten drei Entwicklungsstadien nahm sie von 106 auf 142 Arten zu, während sich die zweite Hälfte der Chronosequenz durch eine relativ konstante Artenzahl (147 Arten und 146 Arten im 4. resp. 5. Sukzessionsstadium) auszeichnete (Abb. 38).

Die ersten theoretischen Überlegungen und Hypothesen zur Veränderung des Artenreichtums in abgeschlossenen Biotopen entstanden unter dem Einfluß biogeographischer Studien an Inseln und Archipelen (PRESTON 1962). Insbesondere MAC ARTHUR & WILSON (1963, 1967) postulierten, daß sich der Artenreichtum einer Insel in einem dynamischen Gleichgewicht (*equilibrium* - Hypothese) mit stabilen Immigrations- und Extinktionsraten befindet.

Entsprechend der Theorie soll die Artenzahl aus der Flächengröße des betrachteten Gebietes, seinem Isolationsgrad sowie der Größe des potentiellen Artenpools resultieren. Immigration und Extinktion wurden hingegen als stochastische Prozesse interpretiert, deren Intensität sich im wesentlichen nach der aktuellen Artendichte richtet.

Die genannten Beziehungen besitzen aber nicht nur für ozeanische Inseln, sondern auch für isolierte Habitats (beispielsweise Waldinseln) Gültigkeit (GOTELLI & GRAVES 1996). Wenngleich zur Diskussion divergierender Artenzahlen häufig Argumente der Theorie der Inselbiogeographie genutzt werden, konnten charakteristische Arten–Fläche–Beziehungen jedoch nicht in allen Untersuchungen nachgewiesen werden. Nach GILBERT (1980) ist selbst bei signifikanten Zusammenhängen der prozentuale Beitrag der Fläche zur Erklärung der Artenvariabilität oft nur unzureichend. Beide Aussagen konnten im wesentlichen durch die vorliegenden Untersuchungsergebnisse bestätigt werden.

So ist auf der Ebene der Sukzessionsstadien (Mittelwert aus mehreren Forstbeständen) die Flächengröße nicht nur signifikant ($p = 0.039$) mit der Artenzahl korreliert, sondern sie trägt zudem in erheblichem Umfang zur Erklärung der Variabilität der Artenzahlen bei ($R^2(\text{kor.}) = 0.739$). Die Betrachtung von Flächengröße und Artenzahl auf der Bestandsebene konterkarierte hingegen diesen Zusammenhang, da die resultierende Beziehung weder eine hinreichende Signifikanz besaß ($p = 0.162$), noch in befriedigendem Maße als Ursache der beobachteten Artenvariabilität in Betracht kam ($R^2(\text{kor.}) = 0.152$).

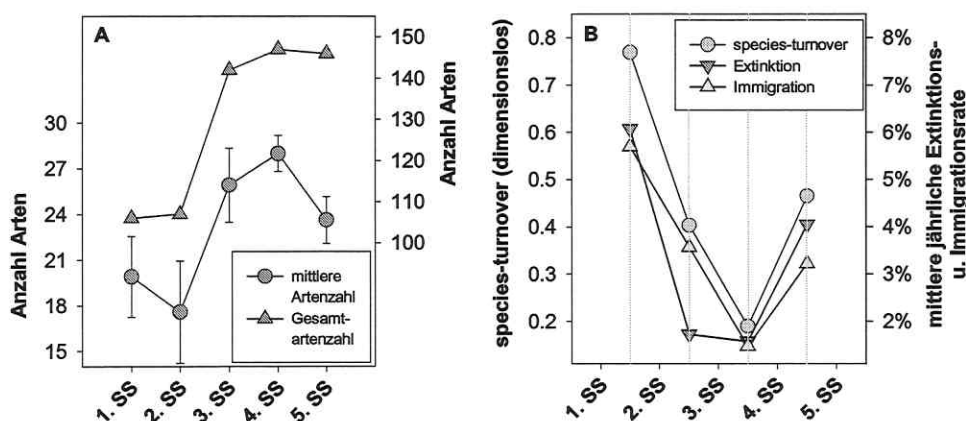


Abb. 38: Veränderung der Gesamtartenzahl und der mittleren Artenzahl (A) sowie den aus der Artendifferenz resultierenden Parametern *mean species turnover*, mittlere Extinktions- bzw. Immigrationsrate (B) entlang des untersuchten Sukzessionsgradienten.

Entsprechend den Modellvorstellungen von MAC ARTHUR & WILSON (1967) sollte der Artenreichtum eines abgeschlossenen Gebietes allein aus der jeweiligen Flächengröße bzw. seinem Isolationsgrad resultieren.

Die damit unmittelbar verbundene Vernachlässigung anderer wichtiger ökologischer Mechanismen, wie der Wechselwirkung zwischen verschiedenen Organismen oder der Nutzungsgeschichte des betrachteten Gebietes, führte wiederholt zu deutlicher Kritik am theoretischen Konzept der Inselbiogeographie (z.B. SIMBERLOFF & ABELE 1976, BOECKLEN & GOTELLI 1984). Das im vorliegenden Fall keine signifikante Interaktion zwischen Artenreichtum und Flächengröße auftrat, ist möglicherweise diesem Widerspruch geschuldet.

Ferner weisen GILBERT (1980) bzw. BOECKLEN & GOTELLI (1984) darauf hin, daß die Flächengröße kein absolutes ökologisches Merkmal ist, sondern mit verschiedenen, auf einer niedrigeren räumlichen Skala wirksamen Parametern wie Habitatheterogenität, Ressourcenverfügbarkeit oder Habitatform interagieren kann. Damit wird deutlich, daß die theoretischen Annahmen von MAC ARTHUR & WILSON (1967) vor allem als Erklärung für die ökologischen Strukturen einer mehr oder weniger generalisierenden Ebene zu verstehen und weniger auf die lokale Artendynamik anwendbar sind.

Kleinskalige, die lokalen Populationen des Pflanzenbestandes direkt betreffende Umweltveränderungen, widerspiegeln sich meist in signifikanten Unterschieden der mittleren Artenzahlen und können so im Verlauf der Vegetationsentwicklung zu charakteristischen Mustern führen.

Innerhalb der vorliegenden Chronosequenz läßt sich nach anfänglicher Stagnation (19.89 ± 2.65 Arten im 1. bzw. 17.57 ± 3.37 Arten im 2. Sukzessionsstadium) ein stetiger Anstieg des Artenreichtums auf 25.91 ± 2.43 Arten im mittleren Stadium der Sukzessionsreihe beobachten (Abb. 38). Diesem folgt erneut eine Phase der relativen Konsolidierung der mittleren Artenzahlen (25.91 ± 2.43 Arten im 3. bzw. 27.99 ± 1.18 Arten im 4. Sukzessionsstadium). Aufgrund der erheblichen Altersdifferenz zwischen dem dritten und vierten Sukzessionsstadium bestehen bezüglich der tatsächlichen Entwicklung der Artenzahlen jedoch gewisse Unsicherheiten (vgl. Kap. 4.2.2.). Mit dem Übergang zum fünften Sukzessionsstadium sinkt die mittlere Artenzahl schließlich auf 23.63 ± 1.55 Arten (Abb. 38).

Solche mehr oder weniger parabelförmigen Kurvenverläufe sind in der Literatur wiederholt beschrieben worden (MARGALEF 1963, 1968; LOUCKS 1970; AUCLAIR & GOFF 1971; WHITTAKER 1972; HORN 1974, 1975; BAZZAZ 1975). Es handelt sich daher offensichtlich um eine im Rahmen des Sukzessionsgeschehens allgemein verbreitete, auf generellen Mechanismen beruhende Form des Strukturwandels von Pflanzengesellschaften.

GRIME (1979) betrachtet den, entsprechend der jeweiligen Intensität, wechselnden Einfluß von Streß und Störungsregime als die grundlegende Ursache variierender Artenvielfalt, wobei die höchste Artendiversität im moderaten oder mittleren Bereich eines bestimmten Umweltgradienten auftritt (vgl. auch ODUM 1969). Damit ist zugleich die zentrale Konzeption des sog. 'hump-backed' Modells nach GRIME (1979) formuliert, welches im wesentlichen zum Ausdruck bringt, daß die Steigerung des Artenreichtums bzw. der Artendichte bei mittlerer Streß- bzw. Störungsintensität vor allem durch eine reduzierte Vitalität potentiell dominanter Arten erfolgt.

Dies eröffnet einer zunehmenden Zahl subdominanter Arten die Möglichkeit zur Koexistenz. Kritik an GRIME's 'hump-backed' Modell, insbesondere an dessen ökologischer Interpretation, wurde vor allem von OKSANAN (1996) geäußert. Nach dessen Auffassung kann die dem Modell zugrunde liegende parabelförmige Kurve auch ohne Umweltstreß als zwingende Voraussetzung entstehen. Betrachtet man entsprechend OKSANAN (1996) die Anzahl von Pflanzen pro Fläche als wichtigste Variable, wird ein Diversitätsoptimum allein dadurch erreicht, daß in natürlichen Artengemeinschaften die Dichte von Pflanzen einen Sättigungspunkt aufweist, ohne das spezifische Interaktionen notwendig sind. Ungeachtet dieser Einschränkungen ergeben sich jedoch aus den von GRIME (1979) formulierten Hypothesen, insbesondere durch die Betonung limitierender Stressoren, Hinweise auf die Ursachen der Veränderung des mittleren Artenreichtums.

Die Veränderung der Artenzahl zwischen den einzelnen Sukzessionsstadien im wesentlichen durch den mittleren Artenumsatz (*turnover*) bestimmt. Die *turnover*-Rate ihrerseits resultiert aus dem Umfang der art- und gebietsspezifischen mittleren Extinktions- bzw. Immigrationsereignisse (Abb. 38). Interessanterweise zeigen sowohl die mittleren Extinktions- als auch die durchschnittlichen Immigrationsraten entlang des Sukzessionsgradienten einen synchronen Verlauf, welcher grundsätzlich dem inversen Bild der Artendynamik entspricht. Gemäß den jeweiligen Verhältnissen kann dabei auch einer der Prozesse überwiegen.

Die etwas höhere Artenextinktion zwischen dem ersten und zweiten Sukzessionsstadium ist möglicherweise noch auf den Auflösungsprozeß der (therophytischen) Pionierphase zurückzuführen (vgl. WOLF 1985), während im weiteren Verlauf der Vegetationsentwicklung naturgemäß die Arteneinwanderung dominiert. Bei beiden Prozessen schwächt sich die Dynamik während der ersten Hälfte des Sukzessionszeitraumes deutlich ab und erreichen mit dem Übergang vom 3. zum 4. Entwicklungsstadium schließlich ihr Minimum. Dabei sind sowohl die Extinktions- als auch die Immigrationsereignisse durch etwa gleiche Nettoraten gekennzeichnet (Abb. 38). Der relativ geringe Artenumsatz in diesem Abschnitt läßt auf eine vergleichsweise stabile Phase der Vegetationsentwicklung mit einem ausgeprägten Artengleichgewicht schließen.

Eine abnehmende Artendynamik auf der Ebene der Sukzessionsstadien (wie im vorliegenden Fall) bedeutet allerdings nicht zwangsläufig ein Fehlen jeder räumlichen und zeitlichen Variabilität des Vegetationsaufbaus auf niedrigerem Skalenniveau (Bestandsebene bzw. *patch*-Ebene). In der graphischen Darstellung (Abb. 38) wird das Ausmaß kleinräumiger Strukturunterschiede vor allem durch die 95%-Vertrauensintervalle sichtbar.

Seine beste Interpretation findet dieser Umstand im „*shifting steady-state mosaic*“ von BOR-MANN & LIKENS (1979), welches einen durch kleinräumige Störungen verursachten Grad an Instabilität als inhärentes Merkmal der Gesamtdynamik eines sich im ökologischen Gleichgewicht befindlichen Systems definiert (z.B. *gap*-Dynamik von Waldökosystemen).

DEANGELIS & WATERHOUSE (1987) betrachten vor allem (1) die Konkurrenz, (2) die Ressourcenlimitierung, (3) die Dichteregulation und (4) eine geringe Stochastizität als positiv mit der Herausbildung eines quasi-stationären Vegetationsaufbaus korrelierte Faktoren.

Während der letzten Phase des betrachteten Entwicklungszeitraumes wird schließlich die Artenextinktion zum bestimmenden Prozeß (Abb. 38), wobei der dadurch entstehende Verlust nicht in vollem Umfang durch die einwandernden Arten ausgeglichen werden kann (vgl. Abnahme der mittleren Artenzahl im 5. Sukzessionsstadium).

Im Hinblick auf die Variabilität der Artenzahlen im Sukzessionsverlauf wurden drei verschiedene ökologische Konzepte diskutiert. Dies mag auf den ersten Blick widersprüchlich erscheinen. In Anbetracht ihrer unterschiedlichen räumlichen Skalierung wird jedoch deutlich, daß die erwähnten Modelle keine sich gegenseitig ausschließenden Alternativen sind, sondern daß diese Mechanismen in einem Ökosystem simultan wirksam sein können.

5.4.2. Dominanzstrukturen

Mit Blick auf die jeweiligen interspezifischen Konkurrenzbedingungen eignet sich der Artenreichtum vor allem dann zur strukturellen Charakterisierung von Vegetationseinheiten, wenn die betrachteten Entwicklungsstadien durch vergleichbare Art-Abundanz-Muster charakterisiert sind⁷. Unter natürlichen Verhältnissen weisen Art-Abundanz Verteilungen im typischen Fall wenige Arten mit hoher Abundanz und viele Arten mit geringer Abundanz auf (TOKESHI 1999). Häufig werden diese Verteilungen in Form der *dominance-diversity curve* (od. *rank-abundance curve*) nach WHITTAKER (1972) dargestellt, wobei die Abundanz bzw. „Bedeutung“ der jeweiligen Arten gegen die sich aus der Anordnung der Abundanzsummen ergebende Rangordnung (Art mit der höchsten Abundanz am weitesten links) der Arten aufgetragen wird. Die so entstandenen Kurven besitzen in der Regel charakteristische Formen, an welche verschiedene ökologische Modelle angepaßt wurden (MAGURRAN 1988, TOKESHI 1990): die geometrische Serie, die lognormale Serie und das Modell zufälliger Nischengrenzen oder "*broken-stick model*".

Theoretische Überlegungen (WHITTAKER 1972, MAY 1978, 1980) sowie der Vergleich von Lebensgemeinschaften unterschiedlichen Alters (BAZZAZ 1996) ergaben übereinstimmend, daß im Verlauf von Sukzessionsprozessen die Abundanzverhältnisse eine systematische Änderung von einer der geometrischen Serie angepaßten Verteilung zur lognormalen Verteilung aufweisen. Die in Abb. 39 dargestellten Rang-Abundanz-Kurven der fünf untersuchten Sukzessionsstadien der *Populus x canadensis*-Anpflanzungen lassen mit ihrem steil abnehmenden Abundanzwerten allerdings einen nicht dem typischen Bild (s. o.) entsprechenden Kurvenverlauf erkennen.

⁷ das dies auch auf Vergleiche zwischen einzelnen Kompartimenten eines Ökosystems zutrifft, wurde bereits in Kap. 5.3.1.2.1. dargestellt

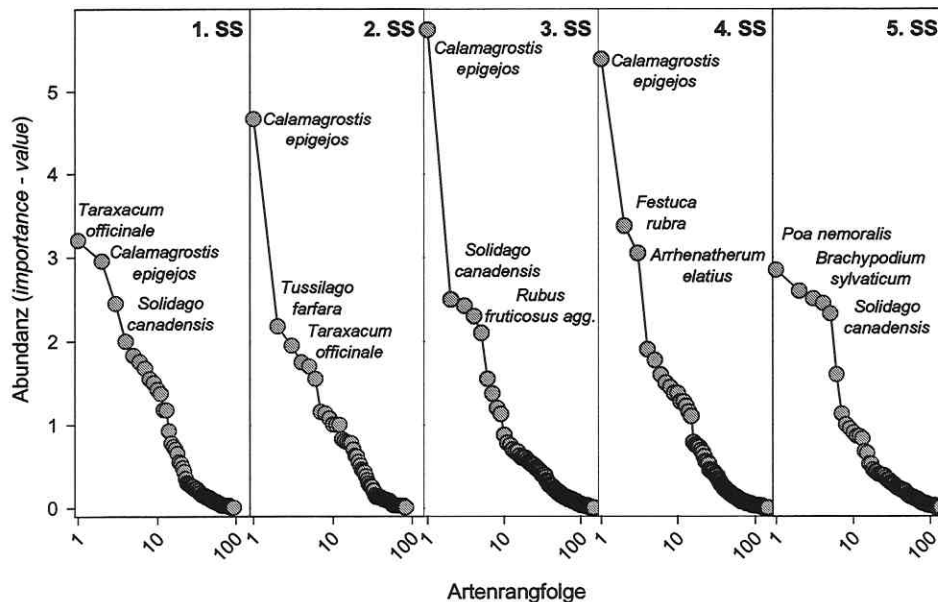


Abb. 39: Art-Abundanz-Kurven der fünf untersuchten Sukzessionsstadien der *Populus x canadensis*-Anpflanzungen. Die Artbeschriftung bezieht sich jeweils auf die drei häufigsten Arten.

Dies resultiert vor allem aus der etwas verzerrten Darstellung der natürlichen Abundanzverhältnisse, welche durch die Aufnahmemethodik (BRAUN-BLANQUET-Skala) bereits einer logarithmischen Skalierung unterzogen wurden. Der tatsächliche Verlauf der Rang-Abundanz-Kurven entspricht somit im wesentlichen einer lognormalen Serie.

Die dargestellte Graphik (Abb. 39) macht ferner deutlich, daß zwischen den Kurvenverläufen der einzelnen Sukzessionsstadien keine wesentlichen Differenzen bestehen. Somit konnte auch der bereits erwähnte Wechsel von einer anfänglichen geometrischen Serie zu einer lognormalen Folge während des untersuchten Sukzessionszeitraumes nicht beobachtet werden. Dies würde bedeuten, daß innerhalb der verschiedenen Sukzessionsstadien grundsätzlich vergleichbare ökologische Mechanismen wirksam sind. Sowohl MAC ARTHUR (1960) als auch MAY (1975) werten lognormale Abundanzverteilungen als das Pendant einer unabhängigen Reaktion einzelner Arten auf verschiedene (limitierende) Umweltfaktoren mit den daraus resultierenden Selektionsvorteilen für konkurrenzstärkere Arten. Zudem besitzen Immigrationsereignisse für die Aufrechterhaltung der erreichten Vegetationsstruktur nur eine untergeordnete Bedeutung (vgl. Interpretation geometrischer Folgen), woraus sich nach UGLAND & GRAY (1982) Hinweise auf eine relativ stabile, gleichgewichtsnähe Aggregation der Populationen ableiten lassen. Dies deckt sich im wesentlichen mit den Ergebnissen der Artendynamik (s. o.).

Die positive Rückkopplung zwischen zunehmender interspezifischer Konkurrenz und einer vornehmlich bestandsinternen Reproduktion resultiert letztlich in der Herausbildung einer Konkurrenzhierarchie (KOLASA & STRAYER 1988), das heißt in einem entsprechend der jeweiligen strukturellen Bedeutung abgestuften Artengefüge. Das aus der formalen Ableitung des Abundanzmodells resultierende Ergebnis ist folglich ein charakteristischer Vegetationsaufbau, dessen Struktur mehr auf deterministischen als auf stochastischen Effekten beruht.

5.4.3. Nestedness

Ein indirektes Maß für die durch Konkurrenzhierarchie geprägte Vegetationsstruktur stellt die *nestedness* (vgl. Kap. 4.3.3.) dar, wobei im Fall stark "genesteter" Lebensgemeinschaften die artenärmeren Ausschnitte echte Teilmengen der artenreicheren Segmente darstellen (vgl. ACHZIGER 1995).

Die Analyse der in *presence-absence*-Daten transformierten Vegetationstabellen der *Populus x canadensis*-Anpflanzungen ergab generell einen mittleren Grad an *nestedness* innerhalb der Bodenvegetation (Tab. 10), d.h. die berechneten Werte liegen insgesamt in der oberen Hälfte des Wertebereiches (Kap. 4.3.3.). Entsprechend den Ergebnissen der jeweils zugehörigen Permutationstests (Anl.-Tab. 19) weisen die Matrizen ungeachtet der bestehenden graduellen Unterschiede ausnahmslos einen signifikant höheren Grad an geordneter Struktur auf, als man allein per Zufall erwarten würde. Wenngleich ein tendenzieller Anstieg der *nestedness* mit zunehmenden Alter zu erkennen ist, läßt sich eine zeitliche Veränderung (i. S. einer Zu- oder Abnahme hierarchischer Strukturierung) nicht statistisch absichern (Tab. 10).

Auch in der Literatur liegen über eine altersabhängige Veränderung der inneren Ordnung von Pflanzenbeständen derzeit keine Angaben vor. Die hier präsentierten Ergebnisse lassen allerdings vermuten, daß zwischen Bestandsentropie und Bestandsalter kein unmittelbarer Zusammenhang existiert (Tab. 10). Generell existieren verschiedene Erklärungen, welche Faktoren zu „genestete“ Muster führen; ein grundsätzlicher Konsens über die möglichen Hypothesen wurde jedoch bislang nicht erreicht. WRIGHT et al. (1998) sehen vor allem Extinktion, Kolonisation sowie Habitat- und Nischenstruktur als elementare Ursachen zur Herausbildung „genesteter“ Vegetationsstrukturen. Diese Faktoren lassen sich aufgrund des methodischen Ansatzes der vorliegenden Studie zwar nicht im Detail analysieren, sie werden jedoch direkt oder indirekt durch das jeweilige Raumangebot (vgl. ATMAR & PATTERSON 1986) beeinflusst (vgl. Kap. 6.4.1.). Damit ist zugleich eine hinreichende Voraussetzung für die Erklärung der signifikanten Beziehung zwischen der Bestandsgröße der einzelnen Anpflanzungen und den jeweils errechneten T-Werten gegeben (Tab. 10).

Tab. 10: Zusammenstellung der Matrix-Temperatur (T) der einzelnen untersuchten Forstbestände (vgl. Abb. 3) und deren Beziehung zu den ökologischen Parametern Bestandsalter, Flächengröße und Diversität. Neben den einzelnen Meßwerten ist der Tab. Das Signifikanzniveau (p) und die erklärte Varianz (R²) der einzelnen Zusammenhänge zu entnehmen.

Bestand	matrix-temperature (T)	Bestandsalter (Jahre)	β – Diversität (auf Aufnahmezahl standardisiert)	Fläche (Anzahl der Vegetationsaufnahmen)
TGB Espenhain I	32.41	8	0.109	32
TGB Espenhain II	45.41	12	0.164	15
TGB Zwenkau I	44.26	24	0.157	23
TGB Zwenkau II	45.5	24	0.26	12
Halde Trages I	34.7	25	0.176	22
TGB Borna-Borna	32.94	42	0.109	36
Halde Kulkwitz	35.22	42	0.144	30
Halde Böhlen	33.53	46	0.146	23
Halde Trages II	32.21	45	0.146	33
Signifikanz (p)		0.157	0.045	0.006
R ²		0.236	0.453	0.68

Es sei jedoch betont, daß insbesondere WRIGHT et al. (1998) im Rahmen einer ausführlichen Analyse einen Einfluß der Matrix-Struktur auf die jeweilige *matrix-temperature* feststellen konnten. Es ist folglich nicht auszuschließen, daß die Korrelation zwischen der Anzahl an Vegetationsaufnahmen (als Äquivalent der Bestandsgröße) und der Matrix-Temperatur lediglich ein statistisches Artefakt ist und somit keinen Einfluß auf die Entstehung der ökologischen Muster besitzt. Ferner existieren nach WRIGHT & REEVES (1992) enge Beziehungen zwischen dem Grad der *nestedness* und der β -Diversität der betrachteten Flächen, welche, möglicherweise aufgrund der geringen Anzahl an Datenpunkten, im vorliegenden Fall nur schwach signifikant ist (Tab. 10). Vergleicht man die einzelnen *presence-absence*-Matrizen (Anl.-Tab. 19) bezüglich des generellen Bestandsaufbaus ergibt sich auch hierin ein recht übereinstimmendes Bild. Während im oberen Dominanzbereich noch eine relativ kompakte Matrixstruktur zu erkennen ist, löst sich diese bereits im Bereich subdominanter Arten auf. Damit scheint das auf den lokalen Bestand bezogene Extinktionsrisiko einer einzelnen Art eher stochastische Natur zu sein.

Eine ausgeprägte Konkurrenzhierarchie innerhalb der Bodenvegetation läßt sich folglich nicht zweifelsfrei beweisen, was zugleich suggeriert, das interspezifische Konkurrenz nicht die primäre Ursache der Vegetationsdynamik darstellt, sondern lediglich ein modifizierender Faktor ist.

5.4.4. Arteninteraktion

Generell ist der T-Index nach ATMAR & PATTERSON (1993) ein verallgemeinerndes Strukturmerkmal von Pflanzengesellschaften, dessen Ergebnisse aus der Betrachtung der Matrixstruktur resultieren, so daß sich Aussagen über die Form der Interaktion zwischen den einzelnen Arten nur bedingt ableiten lassen.

Ein Varianz-Test, wie er z.B. von SCHLUTER (1984) eingeführt wurde, bietet hingegen die Möglichkeit, Art und Stärke evtl. auftretender Interaktionen genauer zu analysieren. Das Verfahren ist als Null-Modell angelegt, dessen wesentliche Hypothese (H_0) besagt, daß alle registrierten Arten hinsichtlich ihres Vorkommens bzw. ihrer Abundanz unabhängig voneinander auftreten. Entsprechend dieser Voraussetzung wird die beobachtete Variabilität der Gesamtartenzahl einzelner Aufnahmen mit der unter den Annahmen des Null-Modells erwarteten Varianz der Abundanzwerte der Arten verglichen. Das Ergebnis des Tests ist die so genannte Varianz-Ratio (V) welche unter H_0 den Wert 1 erreicht. Werte $>$ (oder $<$) 1 verdeutlichen hingegen eine generell positive (oder negative) Interaktion zwischen den einzelnen Arten. Der Nachweis, daß die jeweils berechnete Abweichung von 1 größer ist als man allein durch die zufällige Fluktuation zwischen den Arten erwarten würde, erfolgte durch eine zweite statistische Größe (W). Diese ist unter bestimmten Bedingungen (SCHLUTER 1984 bzw. MCCULLOCH 1985) annähernd χ^2 verteilt. Grundlegende Voraussetzung dieser Teststatistik ist eine hinreichende Normalverteilung der Artenzahlen.

Ein Blick auf die in Tab. 11 dargestellten Ergebnisse zeigt, daß im überwiegenden Teil der Artengemeinschaften positive Interaktionen vorherrschen, d.h. ein gemeinsames Auftreten (oder Fehlen) der Arten festzustellen ist. Lediglich in einem Forstbestand des 2. Sukzessionsstadiums kovariieren die Arten überwiegend negativ (Tab. 11). SCHLUTER (1984) nennt als positive Artenassoziationen hervorrufende Mechanismen unter anderem die gleichsinnige Reaktion der konkurrierenden Arten auf die Variation limitierender Ressourcen. Folglich treten positive oder negative Wechselwirkungen zwischen den Elementen einer Artengemeinschaft besonders dann auf, wenn die Zusammensetzung der Vegetation durch äußere Einflüsse diktiert wird (vgl. *hump-backed model* GRIME 1979). Da der Grad gleichförmiger Interaktionen sowohl zu Beginn als auch am Ende des untersuchten Sukzessionsgradienten steigt (Tab. 10), bestätigt im wesentlichen die Ressourcen-bezogene Interpretation. (Beginn $\rightarrow$ Stickstofflimitierung; Ende $\rightarrow$ abnehmende PAR) der V-Ratio.

Insbesondere im mittleren Abschnitt des Sukzessionsgradienten läßt sich die Null-Hypothese (s. o.) mittels der vorliegenden Ergebnisse nicht zurückweisen (s. Tab. 11). Damit ist jedoch nicht zwangsläufig das Fehlen jeglicher Wechselbeziehung innerhalb der Artengemeinschaft verbunden. Vor allem unter moderaten Umweltbedingungen nimmt der Konkurrenzdruck aber auch die Anzahl der potentiellen Nischen zu, so daß positive und negative Interaktionen gleichzeitig auftreten können.

Durch den nivellierenden Effekt der simultanen Betrachtung positiver und negativer Interaktionen nimmt auch bei ausgeprägten Wechselwirkungen zwischen den einzelnen Arten die meßbare Differenz gegen $V_{(H_0)} = 1$ ab (Fehler zweiter Art).

Tab. 11: Ergebnisse des Varianz – Test nach SCHLUTER (1984) für presence – absence Daten zur Darstellung von positiven bzw. negativen Interaktionen zwischen den Arten eines Vegetationsbestandes. V... Varianz – Ratio, W... statistische Testgröße (s. Text), K-S... Signifikanzniveau des Kolmogorov-Smirnov-Tests auf Normalverteilung Ortsangaben: ESP... TGB Espenhain I bzw. II, TRA ... Halde Trages I bzw. II, HA...TGB Zwenkau I bzw. II, BOR...TGB Borna-Borna, KUL...Halde Kulkwitz, BOE...Halde Böhlen (zur Lage vgl. Abb. 3)

Bestand	V	W	Signifikanzniveau	K-S
ESP - 1.SS	1.65	52.76	< 0.01	0.59
ESP - 2.SS	0.64	9.65	n.s.	0.32
TRA - 3.SS	1.29	28.4	n.s.	0.92
HA1 - 3.SS	1.56	35.99	< 0.05	0.78
HA2 - 3.SS	1.06	24.38	n.s.	0.79
BOR - 4.SS	2.16	77.65	< 0.001	0.71
KUL - 4.SS	1.7	34.03	< 0.01	0.79
BOE - 5.SS	1.66	38.21	< 0.01	0.59
TRA - 5. SS	1.61	53.08	< 0.01	0.79

Wie aus den vorangegangenen Darstellungen hervorgeht, stellen sowohl der T-Index als auch die V-Ratio gemeinsame Merkmale der Artenzusammensetzung dar, wobei der *temperature*-Index eher strukturelle und die V-Ratio mehr funktionelle Eigenschaften beschreiben. Das die sichtbare Struktur und die wirksamen Prozesse der Forstökosysteme immer in direkter Beziehung zueinander stehen, wird an der signifikanten Interaktion ($r = -0.724$, $p = 0.027$) beider Parameter deutlich. Somit beruht unter der hier betrachteten Situation die innere strukturelle Ordnung der Pflanzenbestände überwiegend ($R^2(\text{korr.}) = 0.5252$) auf der gleichsinnigen Reaktion vieler Arten auf bestehende Differenzen bezüglich der Ressourcenverfügbarkeit.

5.5. Diversität und Evenness

Diskutiert man die unterschiedlichen Formen der Artenvielfalt bzw. der strukturellen Komplexität eines Pflanzenbestandes, so stellt sich nahezu zwangsläufig die Frage nach den Verbindungen zur Diversität. Sehr häufig wird bereits die Artenzahl selbst mit der Diversität des betrachteten Systems gleichgesetzt, wobei unter hoher Diversität in der Regel ein hoher Artenreichtum verstanden wird. Allerdings definiert sich die Diversität einer Artengemeinschaft nicht ausschließlich über die Anzahl der einzelnen Elemente, sondern ebenso durch deren proportionale Repräsentation (vgl. PEET 1974, MAGURRAN 1988). Um diese beiden Komponenten gemeinsam betrachten und in möglichst einfacher Form ausdrücken zu können, wurden bislang verschiedene Indizes entwickelt, deren bekanntester wohl der Shannon–Weaver–Index ist (Abb. 40).

Eine Reihe von Untersuchungen (z.B. BAZZAZ 1975, TRAMER 1975 bzw. TILMAN 1988) bestätigten übereinstimmend die auch im vorliegenden Fall zu beobachtende Veränderung des

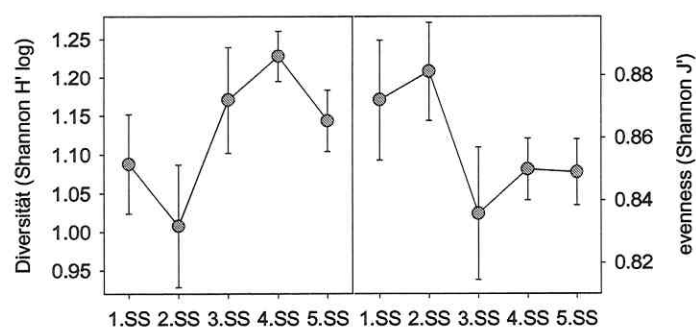


Abb. 40: Veränderung von mittlerer Diversität (links) sowie mittlerer evenness (rechts) entlang des untersuchten Sukzessionsgradienten. SS...Sukzessionsstadium

Diversitätsniveaus mit fortschreitendem Sukzessionsverlauf (Abb. 40). Im allgemeinen steigt demnach die Diversität von einem relativ niedrigen Anfangsniveau auf ein signifikantes Maximum im mittleren Abschnitt des Entwicklungszeitraumes. Mit zunehmenden Sukzessionsalter nimmt sie hingegen wieder ab. Ungeachtet ihrer weitverbreiteten Verwendung

bereitet die quantitative Betrachtung der Diversität noch immer erhebliche Schwierigkeiten. So lassen sich gegenwärtig kaum Aussagen darüber treffen, inwieweit die Diversität funktionell in die ökosystemaren Prozesse involviert ist (BAZZAZ 1996) und, ob sich unterschiedliche Diversitätswerte, selbst wenn sie sich signifikant unterscheiden lassen, auf meßbare Unterschieden in der Gesellschaftsstruktur zurückführen lassen. Aus diesem Grund lehnen verschiedene Autoren den Gebrauch solcher Indizes generell ab (z.B. MAY 1980).

Ein weiteres Problem in bezug auf eine vergleichende Bewertung ist die enge Korrelation vieler Diversitätsmaße mit der Artenzahl der betreffenden Pflanzengesellschaften. Auch in bezug auf die untersuchten Forstgesellschaften ließ sich ein synchroner Verlauf von mittlerer Artenzahl (Abb. 38) und mittlerer Diversität (Abb. 40) entlang des untersuchten Sukzessionsgradienten erkennen. Noch deutlicher wird die Beziehung zwischen Artenzahl und Diversität in den einzelnen Pflanzengesellschaften.

Hier entspricht der Zusammenhang zwischen Artenzahl und dem jeweiligen Shannon–Weaver–Index einem signifikanten, streng linearen Kurvenverlauf (Abb. 41), wobei sich die Variabilität der Diversitätswerte zu ca. 90% aus den unterschiedlichen Artenzahlen erklären läßt. Lediglich im Bereich der mittleren Artenzahlen zeichnet eine geringfügig stärkere Streuung der Datenpunkte ab (Abb. 41). Da aufgrund dieser Korrelation die Diversitätswerte unterschiedlich artenreicher Gesellschaften *per se* nicht miteinander vergleichbar sind, wird häufig auf die *evenness* zurückgegriffen. Dieser Parameter gibt den innerhalb der Artengemeinschaft erreichten prozentualen Anteil an maximal möglicher Gleichverteilung der Arten an. Man erhält folglich mit der *evenness* einen Index für die Dominanzstruktur von Pflanzenbeständen, welcher im allgemeinen als mehr oder weniger unabhängig von der Artenzahl betrachtet wird (HAEUPLER 1982, DIERSCHKE 1994, ACKERMANN & DURKA 1997).

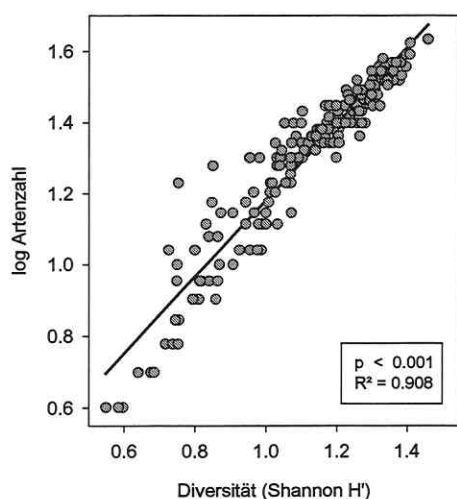


Abb. 41: Zwischen der Artenzahl und der Diversität eines Pflanzenbestandes existiert ein signifikanter linearer Zusammenhang.

0.05) keine lineare sondern eine quadratische Funktion der mittleren Artenzahl der jeweiligen Klasse darstellte. Auch die innerhalb der *evenness*-Klassen auftretende Variabilität konnte zum

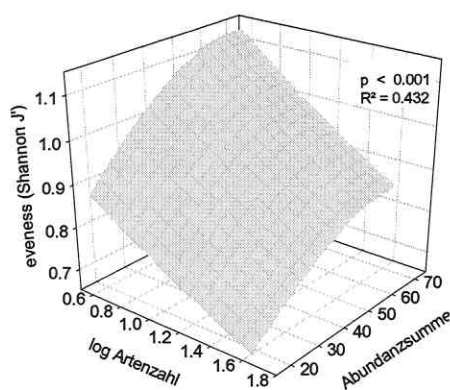


Abb. 42: Anhand eines dreidimensionalen Regressionsmodells läßt sich der signifikante Zusammenhang zwischen *evenness*, Artenzahl und Abundanzverteilung darstellen.

überwiegenden Teil durch die jeweilige mittlere Artenzahl erklärt werden ($R^2 = 0.726$). Die Abundanzverteilung ist definitionsgemäß der zweite inhärente Bestandteil der *evenness*. Aus Gründen der Vereinfachung wurde statt deren Verteilung die Summe der Einzelabundanzen genutzt. Im Gegensatz zu den Artenzahlen ist die Abundanzsumme signifikant ($p < 0.001$) linear mit der *evenness* verbunden. Die Regression beider Parameter (Artenzahl und Abundanzsumme) mit den *evenness*-Werten der einzelnen Vegetationsaufnahmen (Abb. 42) resultierte ebenfalls in einer signifikanten Beziehung ($p < 0.001$) mit einem Anteil erklärter Variabilität von knapp 50% ($R^2 = 0.432$).

Ungeachtet der profunden Darstellungen von HAEUPLER (1982) führte die Analyse der Diversitätsstruktur bzw. der *evenness* daher zu keinem, über die bereits durch die Betrachtung der Artenzahlen bzw. der Dominanzstruktur erzielten Ergebnisse hinausgehenden Informationsgewinn (vgl. auch KENT & COKER 1994).

5.6. Räumliche Heterogenität

Die mit der Sukzession der Forstbestände einhergehenden Strukturveränderungen führen nicht nur zur Differenzierung charakteristischer zeitlicher Muster sondern desgleichen zu einem unterschiedlichen Grad der räumlichen Aggregation von Arten und Artengruppen (*patchiness*). In sich entwickelnden Artengemeinschaften stellt die *patchiness* wohl eine der häufigsten Formen natürlicher Raumstrukturen dar. Unter dem Einfluß der räumlich–zeitlichen Variabilität weist die Formation ökologischer Strukturen charakteristische Merkmale auf. Nicht selten lassen sich die (Un)Ähnlichkeiten zwischen Objekten oder Variablen als eine Funktion der gemessenen räumlichen Distanzen zwischen einzelnen Beobachtungspunkten darstellen. Dieses, unter dem Begriff räumliche Autokorrelation bekannte Phänomen, basiert im wesentlichen auf dem durch TOBLER formulierten Theorem der Geographie: *‘Everything is related to everything else, but near things are more related than distant things.’*

Aufgrund ihrer Eigenschaften variieren räumlich heterogene Vegetationsmuster daher oft in einer Art und Weise, welche sich mit den herkömmlichen nicht-räumlichen Regressionsmodellen nur unzureichend analysieren und beschreiben läßt. Eine leistungsfähige, wenn auch bislang zur Untersuchung von Pflanzengesellschaften nicht sehr verbreitete Möglichkeit, den Grad der räumlichen Autokorrelation geostatistischer Daten zu quantifizieren, ist die Semivarianz–Analyse (Kap. 4.3.6.). Die graphische Darstellung der mittleren Semivarianz für die einzelnen Distanzklassen resultiert in einem so genannten Semivariogramm, dessen idealisierte Form in Kap. 4.3.6. dargestellt ist.

Zur adäquaten Interpretation empirischer Raummuster wurden verschiedene theoretische Varianzmodelle entwickelt (JONGMAN et al. 1995), deren Anpassung hauptsächlich durch einen *best fit*–Vergleich der Regressionskoeffizienten (r^2) oder der minimalen Summe der Abweichungsquadrate (RSS) (Tab. 12) erfolgt. Da Semivarianz–Analysen mit realen Raumkoordinaten operieren, lassen sich verallgemeinernde Aussagen zur Veränderung der räumlichen Vegetationsstruktur (*patchiness*) zwischen den einzelnen Entwicklungsstadien nur indirekt, d.h. durch den Vergleich ausgewählter Forstbestände entlang des Sukzessionsgradienten ableiten.

Folglich wurde für jeden einzelnen dieser Bestände eine gesonderte Semivarianz–Analyse durchgeführt. Die Güte der Anpassung an die theoretischen Varianzmodelle (Kap. 4.3.6.) ist Tab. 12 zu entnehmen.

Betrachtet man die räumliche Struktur eines Vegetationsbestandes unter Beachtung des sich im Verlauf der Sukzession ändernden Grades an Heterogenität, kommt besonders der Art des Varianzmodells eine essentielle Bedeutung zu. Lediglich die Variogramme der 'transition models' lassen sich als Ausdruck eines mosaikartigen Vegetationsaufbaus interpretieren. Die dargestellten Kurven (Abb. 43) demonstrieren mithin, daß *patchiness* kein allgemeingültiges Merkmal zur Beschreibung der räumlichen Strukturheterogenität forstlicher Anpflanzungen ist. Vor allem die jüngeren Forstbestände („TGB Espenhain I“ und „TGB Zwenkau II“) lassen aufgrund ihrer Variogramme eine andere Raumstruktur vermuten.

So ergab die Analyse der Vegetationszusammensetzung des Bestandes „TGB Espenhain I“ keinerlei Hinweis auf eine räumliche Autokorrelation der einzelnen Vegetationsaufnahmen. Die distanzabhängige Änderung der Semivarianz (Strukturvariabilität) entspricht einer horizontal verlaufenden Geraden, so daß mit Ausnahme des linearen Modells ($r^2 = 0.23$) keine Beziehung zu den übrigen theoretischen Varianzmodellen nachgewiesen werden konnte. Die räumliche Struktur der untersuchten Artengemeinschaft läßt sich demnach am besten durch ein *pur nugget-effect model* (Kap. 4.3.6.) beschreiben, welches ein strukturloses „Rauschen“ innerhalb der Artengemeinschaft impliziert (JONGMAN et al. 1995). Anders ausgedrückt heißt das, die Zusammensetzung der Bodenvegetation variiert zwischen den einzelnen Beobachtungspunkten diskontinuierlich mit einer abrupt fluktuierenden Artenzusammensetzung (WACKERNAGEL 1995).

Tab. 12: Ergebnistabelle der Semivarianzanalysen (Erläuterung s. Text, r^2 ...erklärte Varianz; RSS...Residuen der Summe der Abweichungsquadrate; vgl. Kap. 4.3.6.)

Bestand (Abb. 3)	Modell (best fit)	r^2	RSS	nugget variance (C_0)	sill (C_0+C)	range (A_0)
TGB Espenhain I	linear	0.24	0.101	0.797	---	---
TGB Zwenkau I	spherical	0.77	0.278	0.001	0.869	41.1
TGB Zwenkau II	linear	0.51	0.652	0.116	---	---
Halde Trages I	spherical	0.91	0.098	0.001	1.271	146.0
TGB Borna - Borna	spherical	0.94	0.026	0.001	0.889	137.7
Halde Kulkwitz	spherical	0.64	0.383	0.001	1.147	59.3
Halde Böhlen	spherical	0.57	0.377	0.001	0.774	61.5
Halde Trages II	spherical	0.98	0.012	0.001	1.065	207.9

Aus struktureller Hinsicht kommen dafür prinzipiell zwei Ursachen in Betracht: (1) Zum einen kann die Vegetationsstruktur des Bestandes auf einer nahezu vollständig stochastischen Zusammensetzung beruhen. (2) Andererseits ließe sich das Fehlen jedweder Struktur darauf zurückführen, daß das tatsächliche räumliche Muster unterhalb des gewählten Betrachtungsmaßstabes liegt und folglich eine adäquate Auflösung der natürlichen Raumstruktur nicht möglich ist.

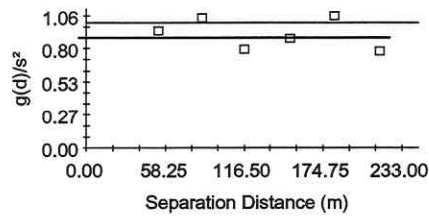
Welche dieser theoretischen Annahmen den tatsächlichen Verhältnissen entspricht, läßt sich anhand des derzeit vorliegenden Datenmaterials nicht klären. Die Befunde aus der Analyse der Art-Abundanz-Verhältnisse deuten allerdings auf letztere Vermutung.

Auch das Semivariogramm des Bestands „TGB Zwenkau II“ weist, wenngleich aus anderen Gründen, keine Konkordanz mit der Gruppe der *transition models* auf. Im Unterschied zum Bestand „TGB Espenhain I“ entspricht der Verlauf der Strukturvariabilität jedoch deutlich dem linearen Varianzmodell ($r^2 = 0.512$). Ein linearer Anstieg der Strukturvariabilität ergibt sich hier hauptsächlich durch die gleichmäßige, den jeweiligen Distanzklassen proportionale Varianz der betrachteten Variable. Folglich liegt auch der Bodenvegetation dieses Forstes kein diskreter Strukturaufbau (i. S. der *patchiness*), sondern eine relativ homogene Strukturänderung zugrunde. Das bedeutet, die Artenzusammensetzung verändert sich kontinuierlich mit zunehmender Distanz der betrachteten Punkte (*separation by distance*).

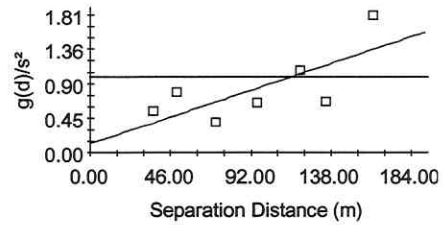
Die Semivariogramme der übrigen Bestände („TGB Zwenkau I“, „Halde Trages I“, „TGB Borna – Borna“, „Halde Kulkwitz“ sowie „Halde Trages II“) entsprechen im wesentlichen der transitionalen Struktur des sphärischen Varianzmodells (JONGMAN et al. 1995), d.h. die kompositionelle Variabilität zwischen den einzelnen Vegetationsaufnahmen (Tab. 12 bzw. Abb. 43) nimmt entsprechend der jeweiligen Distanz zu, bis sie schließlich bei einer bestimmten räumlichen Skala (*range*) ein Plateau erreicht. Lediglich in den genannten Bestände manifestiert sich demnach die räumliche Heterogenität der Artengemeinschaft in einer dem Konzept der *patch-dynamics* (WHITTAKER 1953, VAN DER MAAREL 1996) entsprechenden mosaikartigen Vegetationsstruktur.

Etwas differenzierter ist die Konstitution des Bestandes der Halde Böhlen (Abb. 3) zu beurteilen. Die hinreichend gute Anpassung des empirischen Variogramms an das sphärische Varianzmodell ($r^2 = 0.58$, s. Tab. 12) beruht ausschließlich auf der geringen Semivarianz der niedrigsten Distanzklasse. Aus methodischen Gründen (geringe Anzahl von Punktpaaren) sollte diese jedoch unberücksichtigt bleiben. Unter diesen Umständen ergibt sich aber eine über ca. 50% der realen Bestandsabmessung hinweg konstante Semivarianz (s. *pur nugget-effect model*), was zu entsprechenden Konsequenzen bezüglich der Interpretation des Variogramms führt. In Anbetracht des auch aus floristischer Sicht relativ gleichförmigen Gesellschaftsaufbaus (Anl.-Tab. 11) kann man die Raumstruktur der Bodenvegetation, von stochastischen Fluktuationen abgesehen, als homogen betrachten, d.h. es wird innerhalb der betrachteten Grenzen nur ein relativ geringes Maß an Strukturvielfalt erreicht.

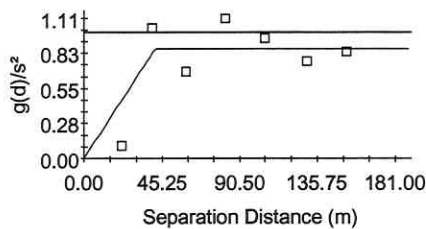
Die Variogramme der *transition models* beinhalten im wesentlichen drei Parameter zur weiteren Differenzierung der räumlichen Struktur (vgl. Kap. 4.3.6.): (1) die *nugget*-Varianz, (2) den *range* und (3) den *sill*. Die *nugget*-Varianzen der betreffenden Semivariogramme weisen mit $C_0 = 0.001$ ein überwiegend niedriges Niveau auf (Tab. 12).



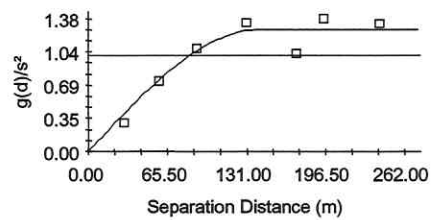
TGB Espenhain I



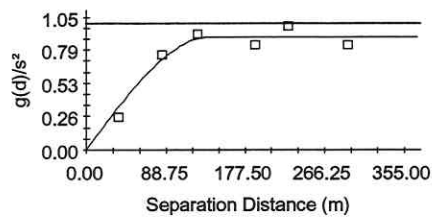
TGB Zwenkau II



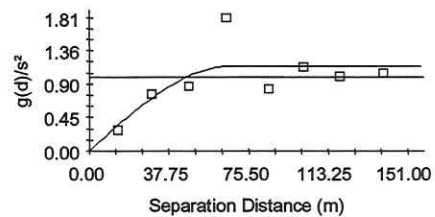
TGB Zwenkau I



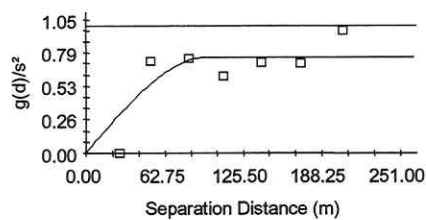
Halde Trages I



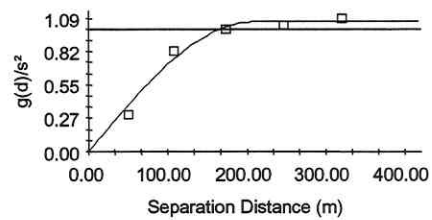
TGB Borna - Borna



Halde Kulkwitz



Halde Böhlen



Halde Trages II

Abb. 43: Semivariogramme ausgewählter *Populus x canadensis* Forstbestände. Aus Gründen der Vergleichbarkeit wurde als Strukturmaß der Quotient aus Semivarianz $g(d)$ und Varianz des Datensatzes s^2 dargestellt. Die „Separation Distance“ repräsentiert die jeweils charakteristischen Distanzklassen.

Grundsätzlich reichte die vorgegebene Auflösung (Verteilung und Größe der Vegetationsaufnahmen) aus, um die räumlichen Strukturmuster auf Bestandsebene zu erfassen.

Der *range* wird aus ökologischer Sicht als räumliche Skala der *patch*-Struktur interpretiert und ist somit ein direkter Parameter für die Struktur einer Pflanzengemeinschaft. Die flächenmäßig geringste Ausdehnung erreicht die räumliche Autokorrelation zwischen den Vegetationsaufnahmen des Bestandes „TGB Zwenkau I“ mit $A_0 = 41.1$ (Tab. 12). Dies entspricht ca. 11% der maximalen Bestandsausdehnung und folglich einer sehr ausgeprägten *patchiness*. In den Beständen „TGB Borna-Borna“, „Halde Kulkwitz“ und „Halde Trages II“ variieren die Werte zwischen 18.6%, 21.2% bzw. 23.1% der maximalen Kantenlänge des Bestandes. Das geringste Ausmaß an Strukturvielfalt bzw. der höchste Grad an räumlicher Autokorrelation weist mit $A_0 = 146.0$ ($\approx 26\%$ der Längsausdehnung) der jüngere Bestand der Halde Trages auf.

Der dritte Parameter, der *sill*, ist im wesentlichen ein Äquivalent zur Gesamtvarianz des Datensatzes. Zur Vergleichbarkeit der einzelnen Variogramme wurde in der vorliegenden Analyse der Quotient aus Semivarianz und Datenvarianz genutzt, so daß der *sill* in allen Fällen gegen 1 strebt. Sichtbare Abweichungen vom Wert 1 können als Hinweis auf den Grad der strukturellen Unterschiede zwischen einzelnen Teilen der Vegetationsdecke interpretiert werden.

Verallgemeinernd läßt sich aus den Ergebnissen schlußfolgern, daß die Formation einer diskreten mosaikartigen Raumstruktur (*patchiness*) weder ein unabdingbarer noch ein zeitabhängiger Prozeß ist. Die *patchiness* ist folglich nur eine der Formen, in welcher sich die räumlichen Strukturmuster in der Bodenvegetation der Forsten manifestieren können. Es existieren daneben Strukturtypen mit einer sich entlang eines kontinuierlichen räumlichen Gradienten verlaufenden Differenzierung. Sowohl in frühen als auch in spätsukzessionalen Entwicklungsstadien traten drittens regellose, mehr oder weniger amorphe Vegetationsstrukturen auf. In jenen Fällen, in denen sich die Strukturen in einer fleckenförmig differenzierten Artengemeinschaft ausdrücken, widerspiegelt sich die temporäre Komponente der Musterbildung in einer sich vergrößernden räumlichen Ausdehnung der einzelnen Strukturglieder (*patches*).

5.7. Ökologische Nischen

Der Begriff der ökologischen Nische wurde erstmals durch GRINELL (1917) geprägt und seitdem vor allem durch die theoretischen und experimentellen Arbeiten von ELTON (1927), HUTCHINSON (1959) und WHITTAKER (1975) präzisiert (theoretischer Überblick und Literaturangaben siehe u.a. MAY 1980 und BAZZAZ 1987, 1996).

Nach WHITTAKER (1972) wird die ökologische Nische einer Art durch die Form ihrer Spezialisierung innerhalb der Artengemeinschaft, durch ihre Position in Raum und Zeit sowie durch ihre funktionelle Beziehung zu anderen Arten definiert.

Betrachtet man die ökologische (realisierte) Nische als Grundlage der Koexistenz im Artengefüge, ergeben sich zwangsläufig zwei entscheidende Fragen (vgl. BAZZAZ 1996): (1) Wie groß ist die Nische einer bestimmten Art? – und – (2) Wie groß darf die Überlappung der Nischen unterschiedlicher Arten sein um eine Koexistenz noch zu ermöglichen?

Ungeachtet ihrer Bedeutung sind die Methoden zur Quantifizierung der Nischenbreite bisher nur unzureichend entwickelt. Da die Nische einer Art im allgemeinen durch mehrere ökologische Gradienten definiert wird ('the *n* - dimensional niche' HUTCHINSON 1957) stößt die Ermittlung der exakten Breite schnell an methodische Grenzen. Neben dem Einsatz multivariater Methoden wird eine Quantifizierung meist über die Betrachtung der einzelnen Nischendimensionen versucht. Als zentrale Voraussetzung dieses Ansatzes sollten die festgestellten Abweichungen Differenzen in der Ressourcenausnutzung reflektieren. Jedoch können die hierzu festgelegten Gradienten stark vom jeweiligen Untersuchungsdesign geprägt sein, was immer die Möglichkeit potentieller Fehlerquellen (z.B. Autokorrelation) in sich birgt. Um solche Fehler auszuschließen, wurde für die nachfolgenden Betrachtungen ein neuer, nicht auf den Untersuchungsdaten beruhender, Nischenindex eingeführt und auf seine Anwendbarkeit getestet (s. Kap. 4.3.2.).

In ihrer Gesamtheit lassen sich die errechneten Nischenindizes hinreichend durch eine lognormale Verteilung beschreiben, d.h. unter natürlichen Bedingungen weist die überwiegende Anzahl der betrachteten Arten eine bestimmte Form der Spezialisierung (geringer Nischenindex) auf, während Arten mit einem weiten Nischenindex (Generalisten) quantitativ unterrepräsentiert sind. Damit ergibt sich zwangsläufig die Frage, inwieweit der natürlich vorgegebene Grad der Spezialisierung einen Einfluß auf die Artenzusammensetzung und somit auf den Verlauf der Sukzession ausübt.

Erste Überlegungen in diesem Zusammenhang stammen von ODUM (1969), welcher postulierte, das Arten der jüngeren Sukzessionsstadien breitere und stärker überlappende Nischenbreiten aufweisen als jene der fortgeschrittenen Sukzessionsstadien. BAZZAZ (1987, 1996) griff diese Überlegungen erneut auf und formulierte, unterlegt durch die eigene experimentelle Arbeiten, eine Reihe von Hypothesen.

Anhand eines Vergleiches der aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien der *Populus x canadensis*-Forste werden folgende dieser Hypothesen überprüft:

- (1) Arten junger Sukzessionsstadien sollten eine größere ökologische Plastizität entlang der wichtigsten Ressourcengradienten aufweisen. Folglich besitzen diese Arten eine größere Nischenbreite im Vergleich zu Arten fortgeschrittener Entwicklungsstadien.
- (2) Pflanzengesellschaften, welche sich vorwiegend aus Arten mit großer Nischenbreite zusammensetzen, sollten sich durch eine niedrigere Artendiversität auszeichnen, da jede Art einen relativ großen Bereich des verfügbaren Nischenraumes beansprucht was zu einer geringeren Artendichte führt.

(3) Da die Arten der jüngeren Sukzessionsstadien eine größere Nischenbreite besitzen, sollten sie im Vergleich zu den älteren Sukzessionsstadien eine stärkere Nischenüberlappung entlang der einzelnen Ressourcengradienten aufweisen.

Die erste Hypothese postuliert, daß die zu Beginn der Sukzession häufigen Arten im allgemeinen eine größere Nischenbreite besitzen als diejenigen, die in fortgeschrittenen Stadien vermehrt auftreten. Damit sollte eine Progression von einer stärker generalistischen Lebensstrategie zum Spezialistentum zu beobachten sein. Durch die Art der Veränderung des gewichteten mittleren Nischenindex zwischen den einzelnen Sukzessionsstadien (Abb. 44 A) ließ sich diese Vermutung grundsätzlich bestätigen.

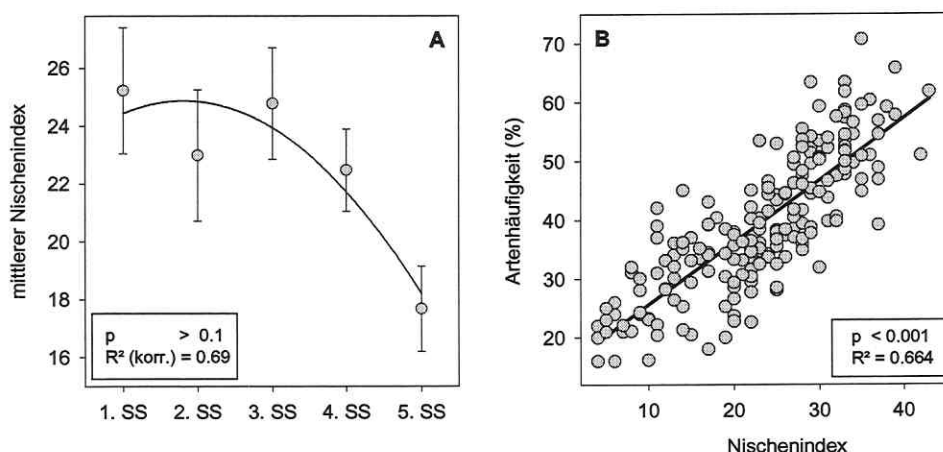


Abb. 44: (A) Veränderung des mittleren Nischenindex der einzelnen Entwicklungsstadien entlang des Sukzessionsgradienten. Die geringe Anpassungsgüte der Regressionskurve beruht insbesondere auf dem unerwartet niedrigen Wert des zweiten Sukzessionsstadiums ; (B) Zusammenhang zwischen der Häufigkeit einer Art (über den gesamten Entwicklungsgradienten) und der Höhe ihres spezifischen Nischenindex.

Betrachtet man aber die Veränderungen des mittleren Nischenindex im Detail, muß die generelle Aussage der Ausgangshypothese (1) deutlich präzisiert werden. So weist, ungeachtet der sichtbaren Vegetationsdifferenzierung, die über alle Arten interpolierte mittlere Nischenbreite der ersten drei Entwicklungsphasen keinen signifikanten Unterschied auf (Abb. 44A), während das vierte Stadium lediglich gegenüber den initialen Vegetationsbeständen einen etwas niedrigeren Wert erreicht.

Eine signifikante Differenz der mittleren Nischenbreite gegenüber allen anderen Entwicklungsstadien wurde lediglich in der fünften Sukzessionsstufe offensichtlich. Der Veränderung der mittleren Nischenbreite liegt somit kein linearer Trend, sondern eine hyperbolische Abnahme zugrunde.

Diese Annahme weist allerdings einige Unsicherheiten auf, da durch die unerwartet niedrige mittlere Nischenbreite des zweiten Sukzessionsstadiums die Regressionskurve nur eine mangelnde Anpassungsgüte ($p = 0.15$) erreicht.

Durch den berechneten Index der Nischenbreite wird die allgemeine Fähigkeit einer Art quantifiziert, unter verschiedenen Bedingungen mit anderen Arten zu koexistieren. Dieser Sachverhalt wird vor allem durch die positive Beziehung zwischen der spezifischen Nischenbreite einer bestimmten Art und ihrer beobachteten Häufigkeit entlang des Entwicklungsgradienten deutlich (Abb. 44B). Mit anderen Worten drückt dieser Zusammenhang aus, daß die Fähigkeit einer Art unter verschiedenen Umweltbedingungen zu existieren und sich so über längere Entwicklungszeiträume in den Artengemeinschaften zu behaupten in direktem Zusammenhang mit ihrer ökologischen Flexibilität (d.h. der Größe ihrer multidimensionalen Nische) steht. So läßt sich die Häufigkeit einer Art innerhalb der untersuchten Chronosequenz zu $\approx 66\%$ aus dem Grad ihrer Spezialisierung herleiten (Abb. 44B).

Im Einklang mit der zweiten Ausgangshypothese (s. o.; BAZZAZ 1996) sinkt die Anzahl koexistierender Spezies innerhalb einer Phytocoenosen mit der Zunahme ihrer mittleren Nischenbreite

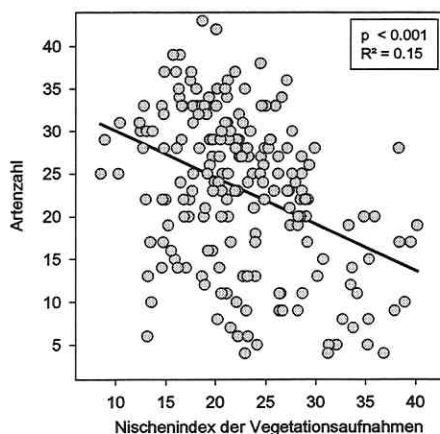


Abb. 45: Die Anzahl der in einer Artengemeinschaft auftretenden Arten und der entsprechende mittlere Nischenindex stehen in einem signifikant negativen Verhältnis zueinander. Das heißt die Nutzung des Nischenraumes jeder einzelnen Art bestimmt die Artenvielfalt der Gemeinschaft.

(Abb. 45). Aus nischentheoretischer Sicht ist der Umfang des gemeinsam genutzten Bereich eines bestimmten Ressourcengradienten eine mögliche Ursache des sinkenden Artenreichtums. Nicht zuletzt macht auch der relativ geringe Beitrag des Nischenindex zur erklärten Varianz des Artenreichtums (Abb. 45) deutlich, daß die Gründe für dessen Variabilität nicht ausschließlich auf der Nischenüberlappung beruhen, sondern deutlich vielfältiger sind (vgl. Kap. 5.4.1.). Vor allem die erhebliche Streuung der Datenpunkte in Abb. 45 veranschaulicht, abgesehen von der Konkurrenzkraft der einzelnen Arten (Herausbildung von Dominanzbeständen), den Einfluß der lokalen Verhältnisse auf den Zusammenhang zwischen der spezifischen Nischengröße und der damit maximal möglichen Anzahl unterschiedlicher Spezies.

Aus Sicht der Sukzessionsmechanismen wird mit der hyperbolischen Abnahme der Nischenbreite besonders der Einfluß der abnehmenden Lichtressource (PAR) betont, während die mit Beginn der pflanzlichen Besiedelung einsetzende Verbesserung der Nährstoffsituation hingegen nur marginal zur Differenzierung der spezifischen Nischenbreite beiträgt.

Damit wird im wesentlichen das Ergebnis von Kap. 5.4.3. gestützt, wonach direkte interspezifische Konkurrenz nicht die primäre Ursache der Vegetationsdynamik darstellt.

Generell wird heute die Vorstellung akzeptiert, daß mit zunehmender Überlappung der Nischen entlang eines (oder mehrerer) Ressourcengradienten die potentiell mögliche Koexistenz sinkt. Diese Annahme ist jedoch ausschließlich in bezug auf eine limitierte Ressourcenverfügbarkeit gerechtfertigt, da eine unbegrenzte Ressourcennachlieferung prinzipiell auch bei vollständiger Nischenüberlappung die potentielle Möglichkeit zur Koexistenz gewährleistet (MAY 1980).

Die vorangegangenen Darstellungen machen deutlich, daß der Nachweis gleichförmiger Ressourcennutzung im Hinblick auf die Zusammensetzung der Artengemeinschaft zwar wesentlich, aber zugleich auch am schwersten zugänglich ist.

Vor dem Hintergrund des n -dimensionalen Nischenkonzepts (HUTCHINSON 1957) können eindimensionale Untersuchungen (einzelne Ressourcengradienten) jeweils nur Teilaspekte des ökologischen Verhaltens einer bestimmten Art betrachten. Mehrdimensionale Verfahren stoßen hingegen sehr schnell an die Grenzen ihrer Anschaulichkeit. Da es bisher keine hinreichende Begründung für den grundsätzlichen Vorrang eines bestimmten Ansatzes gibt, wird im folgenden die Nischendifferenzierung entlang des Sukzessionsgradienten anhand beider methodischer Konzepte diskutiert. Die Bestimmung der Nischenbreite bzw. des Nischenoptimums der jeweiligen Arten basierte in beiden Fällen auf der Konzeption der *gaussian response curve* (JONGMAN et al. 1995), welcher in vereinfachter Weise durch die Anpassung eines Polynoms 2. Grades an die logarithmisch transformierten Abundanzwerte entsprochen werden kann. Für die nach BRAUN-BLANQUET erhobenen Deckungswerte entfallen allerdings die üblichen Transformationen, da sie *per se* näherungsweise logarithmisch skaliert sind (Kap. 5.4.2.).

Um Überblick über den Grad der zu erwartenden Nischenüberlappung zu gewinnen, wurden zunächst die eindimensionalen Interaktionen der zehn häufigsten Arten entlang der drei wichtigsten Ressourcengradienten – Licht, Bodenfeuchte und Nährstoffverfügbarkeit – betrachtet. Als Grundlage für die Konstruktion der Umweltgradienten diente die in einzelnen Sukzessionsstadien festgestellte Spanne der jeweiligen mittleren Ellenberg-Zeigerwerte (Abb. 46). Durch diese Form der indirekten Betrachtung ließen sich jedoch nur Ausschnitte des potentiell möglichen Gradienten erfassen. Die theoretische Annahme der dritten Ausgangshypothese (s. o.) muß demzufolge durch nachstehende Fragestellungen präzisiert werden:

(1) In welchem Umfang lassen sich entlang der erfaßten Änderung der Standortvariablen grundsätzlich signifikante Abundanzveränderungen einzelner Arten feststellen; und (2) zu welchem Grad sind die Kurven der Ressourcennutzung einzelner Arten gegeneinander differenziert.

Wenngleich sich zwischen dem ersten und letzten Sukzessionsstadium eine zunehmende Spezialisierung der spezifischen Reaktionsmuster erkennen läßt (Abb. 46), bestehen doch gegenüber dem von BAZZAZ (1996) suggerierten, konsistenten Trend der Verminderung der Nischenüberlappung deutliche Differenzen.

Im Gegensatz zu den unter Monotonität erwarteten Verhältnissen wurde insbesondere im zweiten bzw. im vierten Sukzessionsstadium eine höhere, respektive niedrigere, Anzahl signifikanter Reaktionskurven gefunden (Abb. 46).

Man kann somit, bei aller gebotenen Zurückhaltung, schlußfolgern, daß die Entstehung signifikanter Abundanzveränderungen entlang der betrachteten Umweltgradienten vor allem durch die Heterogenität in bezug auf die Ressourcenverfügbarkeit diktiert wird.

Die eindimensionale, auf verschiedene abiotische Umweltgradienten bezogene Betrachtung macht ferner deutlich, daß sich die Veränderung der artspezifischen Reaktionsmuster entlang der unterschiedlichen Nischenachsen nicht gleichmäßig vollzieht. Zwischen dem ersten und dem vierten Sukzessionsstadium manifestieren sich die Kurven divergenter Ressourcennutzung vor allem in bezug auf den Nährstoffgradienten, während hinsichtlich der Lichtressource im wesentlichen gleichsinnige Reaktionen der betreffenden Arten zu beobachten sind (Abb. 46). Erst im fünften Entwicklungsstadium wird die Lichtverfügbarkeit zur strukturbildenden Variable. Der Gradient der Bodenfeuchte erlangt hingegen zu keinem Zeitpunkt eine dominante Bedeutung bezüglich der Musterbildung. Die aus der Betrachtung der artspezifischen Reaktionskurven gewonnen Ergebnisse sind als weiterer Hinweis bezüglich der Bedeutung der Ressourcen Licht und Nährstoff als sukzessionsbestimmende Faktoren interpretierbar.

Ein ähnliches Ergebnis erbrachte die multidimensionale Betrachtung der Ressourcennutzung. Die Definition des theoretischen, einer bestimmten Art potentiell zur Verfügung stehenden Nischenraumes sowie die Determination des artspezifischen Reaktionsmusters basieren auf der ersten Hauptachse einer zuvor für jedes Sukzessionsstadium einzeln durchgeführten Ordination (DCA). Die Hauptachse des Ordinationsdiagrammes repräsentiert dabei einen hypothetischen Ressourcengradienten, welcher im Gegensatz zu den eindimensionalen Betrachtungen als Integral über alle theoretisch möglichen Umweltveränderungen zu interpretieren ist.

Konzeptionell lassen sich Artengemeinschaften als ein n -dimensionales Hypervolumen auffassen, dessen Gestalt und Grenzen durch die Reaktionsmuster der einzelnen Arten gegenüber den wesentlichen Umweltgradienten bestimmt werden (PIANKA 1974). Basierend auf der Abundanzzunahme als dem funktionellen Pendant einer positiven Anpassung (Zunahme der Konkurrenzfähigkeit) an definierte ökologische Bedingungen, geben multidimensionale Ansätze vor allem Aufschluß über die Beziehungen zwischen einzelnen Arten in bezug auf die Organisation der Pflanzengesellschaft (GILLER 1984).

In Analogie zu den eindimensionalen Bedingungen kann man auch durch die multivariate Betrachtung der artspezifischen Populationsstruktur grundsätzlich eine zunehmende, allerdings nicht monoton verlaufende Trennung der jeweiligen Abundanzoptima beobachten (Abb. 47). Dabei läßt sich anhand der verschiedenen Ressourcennutzungskurven zeigen, daß das Abundanzoptimum einer bestimmten Art nicht zwangsläufig zur Herausbildung einer exklusiven ökologischen Nische führen muß.

Hingegen können in allen Phasen des Sukzessionsverlaufes kongruente, sich nahezu vollständig überdeckende Abundanzverteilungen auftreten (Abb. 47). Diesen Gedanken fortführend, läßt sich ferner keine merkliche Veränderung der artspezifischen Reaktionsbreiten (mittlere Standardabweichung der Reaktionskurven) zwischen den einzelnen Sukzessionsstadien registrieren. Da die Skalierung der jeweiligen theoretischen Umweltgradienten eine einheitliche Form aufweist, muß die Nutzung der Ressourcen durch die Artengemeinschaft in allen Entwicklungsstadien in einer vergleichbaren Weise erfolgen. Eine analytische Interpretation der Reaktionsmuster in bezug auf die Wirkung strukturbildender Mechanismen wie Konkurrenz oder Koexistenz ist allerdings nur begrenzt möglich.

Insbesondere die Beziehung zwischen Ressourcennutzung und Konkurrenz gehört zu den gegenwärtig am kontroversesten und mit oft diametraler Auffassungen diskutierten Fragen der Ökologie. Grundsätzlich scheint diese Beziehung durch eine hohe Spezifik charakterisiert zu sein, d. h. aus dem Grad der Nischenüberlappung kann nicht auf die generellen Konkurrenzverhältnissen zwischen verschiedenen taxonomischen Gruppen bzw. in unterschiedlichen Ökosystemen geschlossen werden. Einer direkten Prognose der Konkurrenzverhältnisse anhand des vorliegenden Datenmaterials stehen ferner einige methodische Probleme entgegen. Entsprechend TILMAN (1989, 1990) ist das konkurrieren um limitierende Ressourcen eine spezielle Form der Interaktion zwischen benachbarten Organismen. Aufgrund der Aufnahmemethodik (insbesondere der über die Flächengröße interpolierten Abundanzen - Kap. 4.2.1.) ist auch bei vollständiger Überlappung der Reaktionskurven (Abb. 47) eine konkurrenzfreie Koexistenz der jeweiligen Arten nicht ausgeschlossen. In diesem Zusammenhang sind auch die Untersuchungen von ATKINSON & SHORROCKS (1981) zu nennen, welche theoretisch die Möglichkeit einer Koexistenz von zwei Arten ohne Nischentrennung aufgrund der mosaikartigen Natur der Umwelt sowie durch das Aggregationsverhalten der einzelnen Population auch unter Konkurrenzbedingungen nachwiesen. Darüber hinaus lassen sich auch durch eine multidimensionale Betrachtung der Artenstruktur nicht alle wirksamen Gradienten (z. B. die reproduktive Isolation bestimmter Arten) gleichzeitig involvieren. Damit wird deutlich, daß eine vollständige Kongruenz entlang einer Ressourcenachse nur ein Aspekt hinsichtlich der Konkurrenzbeziehungen zwischen den betrachteten Arten ist. Beispielsweise fanden MAHDI et al. (1989) ungeachtet einer erheblichen Nischenüberlappung in verschiedenen Dimensionen einer Grünlandgesellschaft keinen wesentlichen Hinweis auf interspezifische Konkurrenz.

PIANKA (1974) bzw. MAY (1980) postulierten mit der "*niche-overlap hypothesis*" einen inversen Zusammenhang zwischen der Nischenüberlappung und der Intensität der diffusen Konkurrenz, welche in der Anzahl konkurrierender Organismen ihren Ausdruck findet. Diese Beziehung würde allerdings voraussetzen, daß die nutzbare Umweltkapazität in allen untersuchten Ökosystemen konstant bleibt.

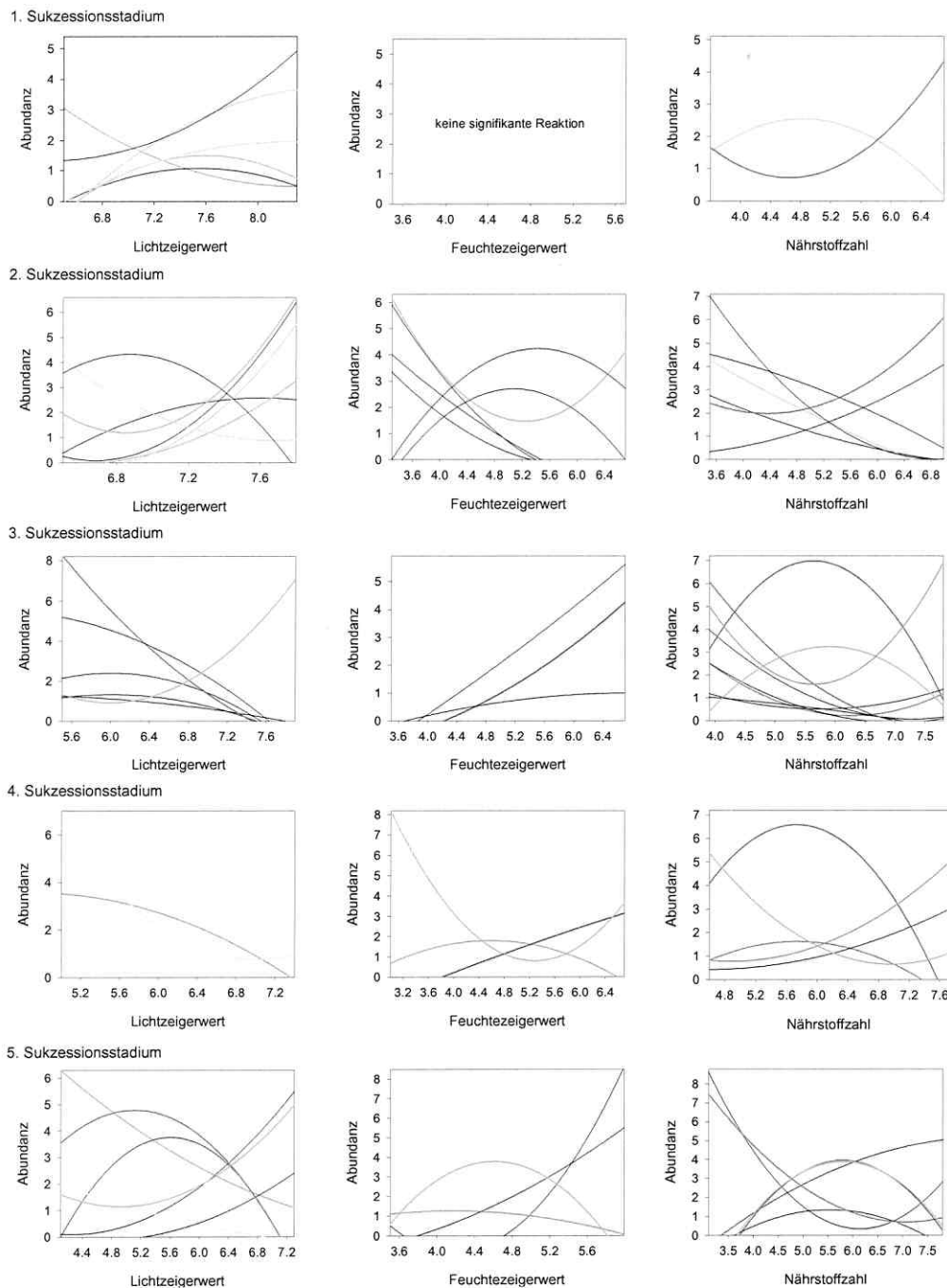
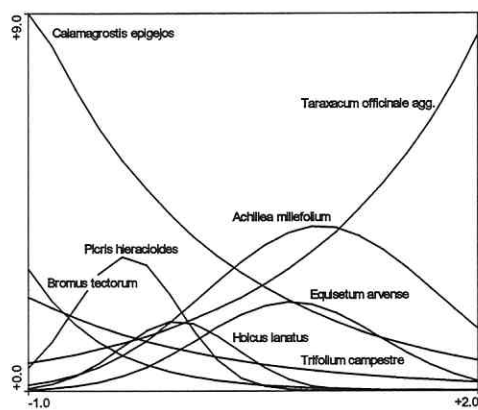
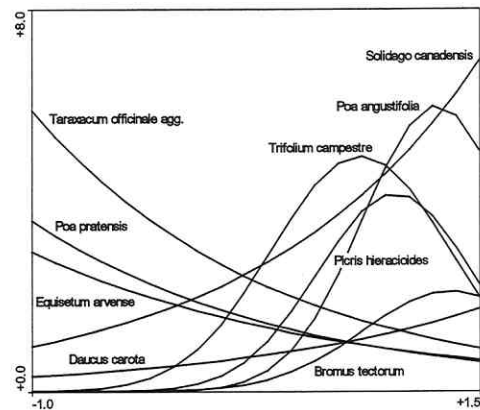


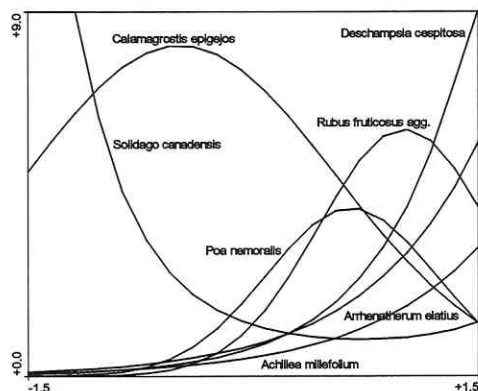
Abb. 46: Reaktionsmuster verschiedener Arten entlang der Licht-, Feuchte- und Nährstoffgradienten. Die Spanne der einzelnen Gradienten beruht auf den gewichteten Zeigerwerten der Vegetationsaufnahmen jedes Sukzessionsstadiums. Dargestellt wurden lediglich die signifikanten Kurven der häufigsten Arten. Folgende Farbindikationen wurden verwendet: **hellrot** – *Elytrigia repens*, **mittelrot** – *Poa nemoralis*, **dunkelrot** – *Calamagrostis epigejos*, **hellblau** – *Picris hieracioides*, **mittelblau** – *Brachypodium sylvaticum*, **dunkelblau** – *Taraxacum officinale*, **hellgrün** – *Trifolium campestre*, **mittelgrün** – *Crataegus monogyna*, **dunkelgrün** – *Rubus fruticosus* agg., **türkis** – *Solidago canadensis*, **gelb** – *Geum urbanum*, **pink** – *Deschampsia cespitosa*, **dunkelgrau** – *Dactylis glomerata*



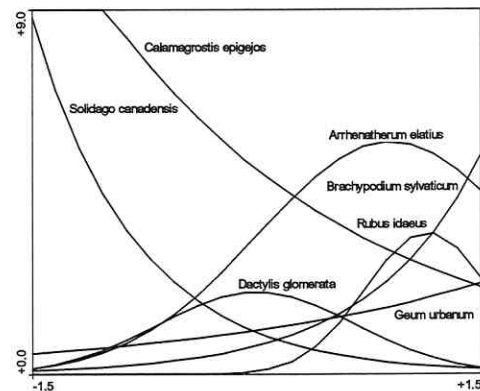
1. Sukzessionsstadium (30.4%)



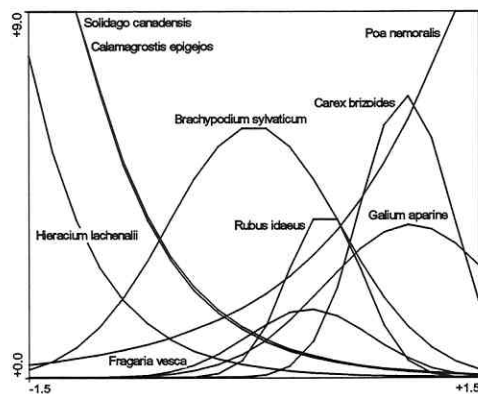
2. Sukzessionsstadium (32.4 %)



3. Sukzessionsstadium (32.6 %)



4. Sukzessionsstadium (27.4%)



5. Sukzessionsstadium (42.2 %)

Abb. 47: Ressourcennutzungsmuster verschiedener Arten entlang eines theoretischen Umweltgradienten. Zur Darstellung kamen lediglich die signifikanten Kurvenanpassungen der zehn häufigsten Arten jedes Sukzessionsstadiums. Die Beschriftung der X-Achse entspricht der Skalierung der 1. Ordinationsachse und die in Klammern angegebenen Werte der durch die Achse erklärten Varianz. Die Angaben der Y-Achse repräsentieren die numerisch transformierten Abundanzwerte (BRAUN – BLANQUET Skala).

Gerade die im Sukzessionsverlauf der *Populus x canadensis*-Forstgesellschaften meßbare Veränderung elementarer Ressourcen (vgl. Abb. 60) impliziert aber eine variierende Umweltkapazität. Auch unter diesem Gesichtspunkt wäre eine deutliche Überlappung der Ressourcennutzungskurven möglich, ohne das es notwendigerweise zur Verschärfung der Konkurrenzsituation kommen würde. TOKESHI (1999) resümiert wie folgt: “*Thus, the assumed relationship between overlap and competition is nothing more than a theoretical construct which has little support, if any, in nature. This does not mean that overlap never corresponds to competition, but there are no empirical data to support the suggestion that such a correspondence exists as a rule in any ecological assamblay.*“

5.8. Einfluß abiotischer Umweltfaktoren auf die Vegetationsdynamik

Es läßt sich *a priori* nicht ausschließen, daß die in Kap. 5.4.1. diskutierte Stukturvariabilität zwischen den Forstbeständen, zumindest teilweise, auf die Muster der physikalisch-chemischen Bodenmerkmale zurückzuführen ist. Theoretisch sollte, wenn die pedochemischen Eigenschaften der Standorte tatsächlich einen nachhaltigen Einfluß auf die Vegetationsstruktur der einzelnen Forstbestände haben, die Ähnlichkeit zwischen den untersuchten Pflanzengemeinschaften mit der Ähnlichkeit zwischen den Bodensubstraten korrespondieren.

Die den vegetationskundlichen sowie den bodenchemischen Daten inhärente Merkmalsstruktur wurde durch eine für beide Datensätze getrennt durchgeführte Nichtlineare Multidimensionale Skalierung (NMDS) untersucht. Grundsätzlich konnte durch die multivariate Analyse keine eindeutige Gruppierung der Untersuchungsflächen erreicht werden (Abb. 48), d.h. die einzelnen Datenpunkte sind in den Ordinationsdiagrammen dispers verteilt. Die Kongruenz der Ähnlichkeitsmuster zwischen Vegetation und Substratzusammensetzung wurde durch eine *Procrustes*-Analyse (Kap. 4.3.5.1.) ermittelt. Bei der Betrachtung mehrerer Ordinationsdiagramme ist jedoch zu berücksichtigen, daß aufgrund zufälliger Ähnlichkeiten die Vergleichbarkeit der Punktmuster *per se* nur eine begrenzte Aussagekraft besitzt. Im Ergebnis der Analyse konnten ungeachtet ihrer offensichtlichen Analogie auch die Punktmuster der phytocoenologischen bzw. pedochemischen Merkmale nicht hinreichend gegen eine zufällige Ähnlichkeit abgegrenzt werden (Abb. 48). Den Eigenschaften der berücksichtigten Bodensubstrate scheint damit nicht die primäre Rolle bei der Strukturbildung der Bodenvegetation zuzukommen.

Da die Substrateigenschaften der Kippenböden aber zweifellos einen Einfluß auf die Vegetationsstruktur besitzen, sollten Faktoren existieren, welche die bestehenden Relationen zwischen Boden und Vegetationsstruktur überprägen und somit für die Divergenz der Ähnlichkeitsmuster (Abb. 48) verantwortlich sind.

Die kürzlich vorgelegte, sich auf eine umfangreiche pedochemische Analyse der Kippengeotope stützende Untersuchung von forstlichen Anpflanzungen des mitteldeutschen Braunkohlengbietes durch SEP (1999) ergab Hinweise auf eine erhebliche flächenhafte Belastung mit industriellen Flugaschen und -stäuben. Zu ähnlichen Befunden gelangte auch THUM (1978). In Übereinstimmung mit den genannten Arbeiten finden sich auch in den Analysedaten der vorliegenden Untersuchung (Anl.-Tab. 18) Hinweise auf einen erheblichen Eintrag von luftgetragenen Fremdstoffen, insbesondere Flugaschen, in die Forsten. Das Ausmaß der Immissionsbelastung läßt sich aufgrund des basischen Charakters der Flugaschen gut am Verhältnis der CaO-Konzentration des Oberbodens zu jener des Unterbodens abschätzen, während die erhebliche Stickstoffdeposition durch den Anteil von N_{tot} zu C_{tot} zum Ausdruck kommt (die magnetischen Suszeptibilität wurde im Zusammenhang mit den vorliegenden Untersuchungen nicht bestimmt). Während die natürliche Nährstoffdynamik in belastungsfreien Beständen bei zunehmenden C-Vorräten zu einer im Verhältnis zum Kohlenstoff proportionalen Abnahme der Stickstoffmenge führt (HEINSDORF 1997), weisen einige der untersuchten Aufforstungen eine gegenüber dem Kohlenstoffgehalt überproportional hohe Stickstoffkonzentration auf (Abb. 49).

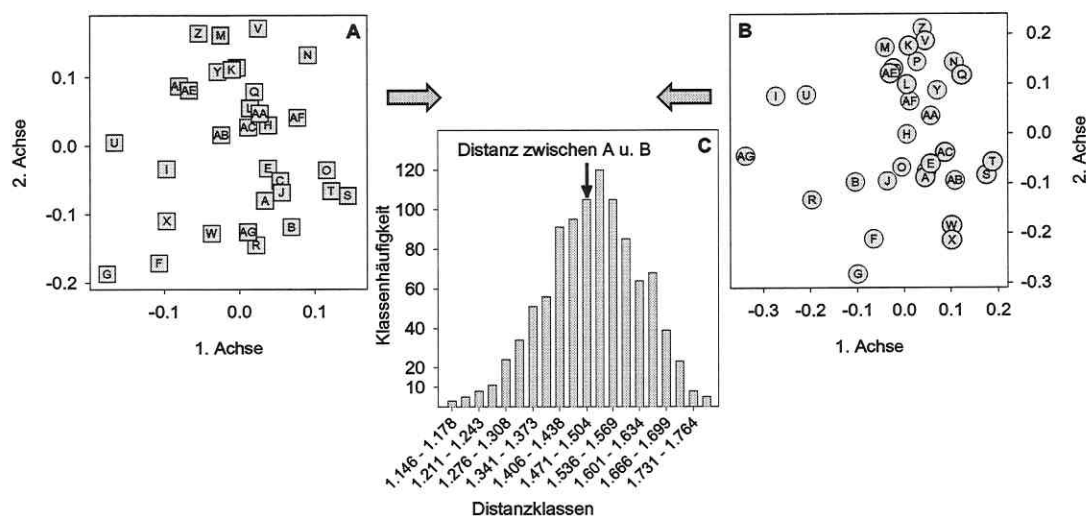


Abb. 48: Die Ordinationsdiagramme (NMDS) repräsentieren die Ähnlichkeitsstruktur zwischen den Vegetationsaufnahmen (A) und zwischen den jeweiligen bodenkundlichen Parametern (B). In (C) ist die Verteilung der zufälligen Distanzwerte zwischen zwei willkürlichen Ordinationsdiagrammen mit 32 Datenpunkten wiedergegeben. Die Distanz der Ordinationsdiagramme (A) und (B) liegt demnach in einem Bereich, welchen man bereits per Zufall erwarten würde.

Dies läßt sich lediglich durch eine hohe externe Nachlieferung des Stickstoffs sinnvoll interpretieren (HEINSDORF 1997). Ein weiteres Merkmal stetiger Immissionsbelastung ist die Aufbasung der oberen Bodenbereiche (s. AMARELL 1999, SCHULZ 1999) und die daraus resultierenden CaO-Konzentrationsunterschiede zwischen den verschiedenen Bodenhorizonten (Abb. 49). Während die Nährstoffkomponenten aber noch in einer weitgehend natürlichen Dynamik vorliegen, d.h. sich die Konzentration einer Variable größtenteils (zu $\approx 80\%$) aus der anderen erklären läßt, weisen die CaO-Konzentration mit einem Anteil erklärter Variabilität von lediglich 20% bereits deutlich veränderte Verhältnisse auf (Abb. 49).

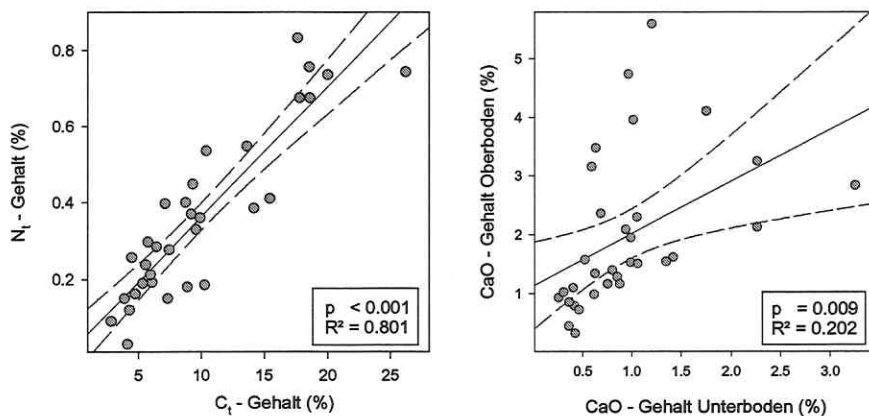


Abb. 49: Verhältnis von Gesamtkohlenstoff zu Gesamtstickstoff bzw. dem Carbonatgehalt des Unterbodens zu jenem des Oberbodens (Erläuterung s. Text). Datenpunkte repräsentieren die Verhältnisse der einzelnen Flächen, die durchgezogenen Linien entsprechen der Regressionsgeraden während die unterbrochenen Linien das 95% - Vertrauensintervall markieren.

Die immissionsbedingte Veränderung der chemischen Verhältnisse im Bereich des Oberbodens kann somit eine potentielle Ursache für die geringe Interaktion zwischen den Bodenmerkmalen und der Vegetationsstruktur darstellen. Andererseits läuft eine einseitig reduktionistische Betrachtung ökologischer Systeme immer Gefahr, daß, unter anderem auch durch mögliche antagonistische Wechselwirkungen, die eigentlichen (oft mehrdimensionalen) Zusammenhänge unerkannt bleiben.

Insbesondere der Aufbau der Bodenvegetation komplexer Wald- und Forstphytocoenosen unterliegt entsprechend des erreichten Sukzessionsgrades verschiedenen potentiell limitierenden Ressourcen (TILMAN 1985, 1988; GLEESON & TILMAN 1990; LEUSCHNER 1994). Während unter den Bedingungen einer vorwiegend offenen Bestandsstruktur die Substrateigenschaften, insbesondere die Stickstoffversorgung, einen entscheidenden ökologischen Faktor darstellen, wächst mit zunehmendem Schlußgrad der Gehölzschicht die Bedeutung einer ausreichenden Lichtverfügbarkeit (PAR).

Der Einfluß der im Rahmen dieser Arbeit nicht direkt gemessenen Umweltvariablen auf die Sukzession wurde anhand der gewichteten mittleren Zeigerwerten für Licht, Bodenfeuchte, Reaktion und Nährstoffgehalt bewertet. Die so erlangten Ergebnisse setzen jedoch die theoretische Annahme voraus, daß die Arten auf den Kippenstandorten eine gegenüber den natürlichen Habitaten vergleichbare Reaktion auf die wesentlichen Ressourcen zeigen.

Der Zusammenhang zwischen den chemisch-physikalischen Bodenmerkmalen und den entsprechenden Vegetationsstrukturen wurde mittels eines multiplen Regressionsmodells geschätzt. Die Unterschiede in der Vegetationsstruktur werden dabei durch die Werte der ersten beiden Achsen einer DCA (*Detrended Correspondence Analysis*) verschlüsselt (zu den Vorteilen der DCA gegenüber anderen Ordinationsverfahren s. GLAVAC 1996 und TER BRAAK & SMILAUER 1998). Die Ergebnisse und Parameter der multiplen Regression sind in Tab. 13 dargestellt. Unter den Bedingungen des Regressionsmodells besitzen die bodenchemischen Eigenschaften gegenüber der jeweils verfügbaren Lichtmenge eine schwächere Gewichtung (beta-Gewicht = 0.93 auf der ersten Hauptachse der DCA).

Der entsprechend den theoretischen Annahmen (z.B. *transient dynamics* TILMAN 1988) ebenfalls als limitierende Ressource betrachtete Stickstoff war, allerdings mit negativem Vorzeichen, in Form der mittleren Nährstoffzahl signifikant mit der zweiten Achse verknüpft (beta-Gewicht -0.73). Die generelle Differenzierung der Bodenvegetation erfolgt somit zwischen lichtreichen, stickstoffarmen Standorten und lichtarmen Flächen mit und ausreichender Stickstoffversorgung.

Tab. 13: Ergebnisse der multiplen Regressionsmodelle mit den durch die Punktkoordinaten der DCA repräsentierten Vegetationsstruktur als abhängiger Variable. Die unabhängigen Variablen schlossen neben den in Anl.-Tab. 18 dargestellten Bodendaten die mittleren Zeigerwerte für Licht und Bodenfeuchte sowie die gemittelten Reaktions- und Nährstoffzahlen ein.

	1. Hauptachse DCA		2. Hauptachse DCA	
	p	< 0.001	p	< 0.001
	R ² (korr.) = 0.872		R ² (korr.) = 0.615	
	beta - Gewicht	p	beta - Gewicht	p
mittlerer gew. Lichtzeigerwert	0.936	< 0.001	---	
Al ₂ O ₃ – Gehalt (%)	---		-0.90	< 0.001
mittlere gewichtete Nährstoffzahl	---		-0.73	< 0.001
Fe ₂ O ₃ – Gehalt (%)	---		0.6	< 0.01

Durch die relativ schmale Datenbasis läßt sich jedoch derzeit nicht abschätzen, inwieweit die über die Artengemeinschaft gemittelten Nährstoffzahlen die realen Verhältnisse widerspiegeln. Aus den Analysen geht bislang nur hervor, daß sich die mittleren Nährstoffzahlen zwar signifikant ($p = 0.0031$; $R^2(\text{korr.}) = 0.342$) jedoch nur zu einem geringen Teil aus dem Stickstoffgehalt der oberen Bodenhorizonte sowie dem pH-Wert des Unterbodens erklären lassen.

Ferner haben die Al^{3+} – sowie die Fe^{3+} – Konzentration einen wesentlichen Einfluß auf das beobachtete Vegetationsmuster (Tab. 13). Entsprechend den Darstellungen von RÖDER (1997) ist die Freisetzung der wurzelschädigenden Aluminiumionen eng an einen pH-Wert < 5 gebunden. Dieser Zusammenhang ließ insbesondere für tertiäre Substrate nachweisen.

Die Eisen-Ionen gehören neben Al- u. Mg-Ionen zu den wichtigsten austauschbaren Kationen der heimischen Böden. Allerdings werden sie unter natürlichen Bedingungen leicht ausgewaschen, weshalb ist ihr quantitatives Vorkommen eng an den Umfang der kohäsiven Bindung mit den Sorptionskomplexen des Bodens (Kationenaustausch) gekoppelt ist. Diese resultiert vor allem aus den verfügbaren Kalzium- und Kaliumkonzentrationen. Damit ergibt sich auch für den pH-Wert und die Ca-Konzentration ein indirekter Einfluß auf die Vegetationsstruktur. Die Betrachtung ökologischer Muster von Pflanzengesellschaften berücksichtigt neben der Artenzahl

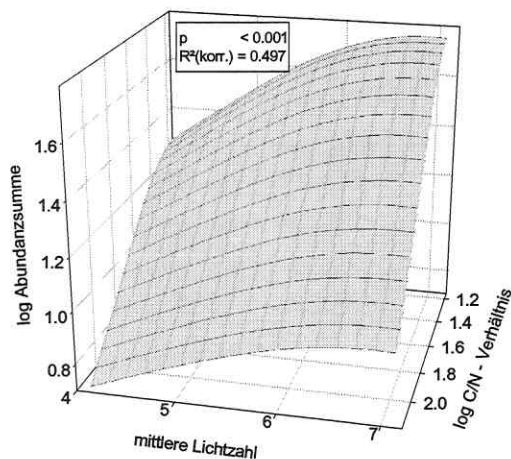


Abb. 50: Reaktionsoberfläche der Biomasse-Akkumulation in Abhängigkeit variierender Verfügbarkeit der Ressource PAR (mittlere Lichtzahl) sowie unterschiedlicher Nachlieferung der Ressource Stickstoff (C/N-Verhältnis).

und –zusammensetzung auch die Abundanzstruktur, welche sich alternativ zur Biomasseverteilung betrachten läßt.

Die Zunahme der Biomasse weist folglich auch eine direkte Proportionalität zur verfügbaren Lichtmenge auf (Abb. 50). Seitens der Nährstoffkomponente sinkt hingegen die Bedeutung der Ressourcenspeicherung (vgl. gewichtete Nährstoffzahlen) zugunsten eines möglichst ausgewogenen Verhältnisses der Hauptressourcen C_{tot} und N_{tot} (niedriges C/N – Verhältnis; Abb. 50). Neben der reinen quantitativen Beurteilung der Kohlenstoff vs. Stickstoff-Verteilung kann das C/N-Verhältnis aber auch als Maß für das biologische Leistungsvermögen des Bodensubstrates, d.h. als Ausdruck der standortspezifischen

Mineralisationsrate betrachtet werden und steht damit in direktem Zusammenhang zur Nährstoffnachlieferung (*resource supply-rate*). In den Kippenböden sind demnach die Stoff- und Energieflüsse direkt mit dem Entwicklungszustand des Edaphons korreliert. Die vorliegenden Ergebnisse lassen sich vereinfacht zu zwei Aussagen komprimieren: (1) die Sukzession von Forstökosystemen auf Bergbaufolgestandorten basiert im wesentlichen auf der Ressourcendynamik, wobei sowohl die verfügbare Lichtmenge als auch der Nährstoffgehalt als strukturbildende Faktoren in Betracht kommen. Hinsichtlich der Stickstoffversorgung ist (2) der pflanzenverfügbare Anteil entscheidender als die im Ökosystem gespeicherte Gesamtmenge.

5.9. Bedeutung biologisch–ökologischer Artmerkmale im Sukzessionsverlauf

Jede Veränderung einer Pflanzengemeinschaft ist unmittelbar an die Verfügbarkeit von Arten gebunden, welche sich unter den gegebenen Umständen etablieren können. Während das Sukzessionsgeschehen bisher aus der Perspektive der Lebensgemeinschaft betrachtet wurde, sollen im folgenden vor allem jene Eigenschaften berücksichtigt werden, welche generell eine erfolgreiche Etablierung der Arten ermöglichen. PRACH & PYŠEK (1999) charakterisierten die Eigenschaften einer idealen Sukzessionsart wie folgt: es handelt sich um einen großen, windverbreiteten Geophyten mit hoher lateraler Ausbreitungsfähigkeit, welcher einer ausreichenden Nährstoffnachlieferung und guten Wasserversorgung bedarf.

Die Suche nach Eigenschaften, die den Sukzessionserfolg einer Art positiv beeinflussenden (z.B. WHITTAKER et al. 1989, RYDIN & BORGEGÅRD 1991, PRACH & PYŠEK 1997, 1999) führte jedoch häufig zu widersprüchlichen Ergebnissen. Diese resultierten überwiegend aus Unstimmigkeiten der methodischen Ansätze: (1) Das herkömmliche Verfahren zur Vorhersage des Einwanderungserfolges einer Art beruht auf einem Vergleich der Eigenschaften aller in dem betreffenden Gebiet vorhandenen Arten. Aus phylogenetischen Gründen (HARVEY & PAGEL 1991) kann ein solcher Ansatz jedoch zu Fehlinterpretationen führen (DURKA et al. in prep.). (2) Bisherige Untersuchungen zum Verhalten einzelner Arten im Verlauf der Sukzession konzentrierten sich vor allem auf evolutionäre bzw. ökologische Merkmale. Zunehmend wird jedoch die Bedeutung biogeographischer Merkmale wie Verbreitung und Abundanz auf unterschiedlichen räumlichen und zeitlichen Skalen (ZOBEL 1992, RICKLEFS & SCHLUTER 1993) deutlich.

Basierend auf den genannten Untersuchungen lassen sich folgende Hypothesen bezüglich der Kolonisationsfähigkeit einer bestimmten Art theoretisch herleiten (DURKA et al. in prep.):

1. Die Häufigkeit der Arten in den Forstbeständen sollte positiv mit ihrem Vermögen korreliert sein, unterschiedliche Habitate zu besiedeln (vgl. Kap. 5.7.), was zu einer positiven Korrelation zwischen der regionalen und lokalen Verbreitung führen kann (HANSKI et al. 1993).
2. Größere Pflanzen werden häufig als konkurrenzstärker betrachtet (GRIME 1979, TILMAN 1988, PRACH & PYŠEK 1999) und sollten somit höhere lokale Dominanzwerte erreichen.
3. Arten mit unspezialisierten Bestäubungs- bzw. Ausbreitungsformen sollten durch die sich daraus ergebende Unabhängigkeit eine größere Fähigkeit zur Wiederbesiedlung besitzen.

Zur Überprüfung dieser Hypothesen wurden die Merkmale jener Arten analysiert, welchen relativ zur potentiell möglichen Menge an Wiederbesiedlern (regionaler Artenpool) eine erfolgreiche Etablierung in den untersuchten Forstbestände möglich war. Die ausgewählten Artmerkmale sind in Anl.-Tab. 16 zusammengefaßt. Der regionale Artenpool definiert sich dabei aus der Anzahl von Arten (1069 Taxa), welche innerhalb eines 36 km x 36 km (= 20 Meßtischblatt-Quadranten) großen Gebietes registriert wurden (BENKERT et al. 1996). Generell wird die regionale Verbreitung einer Art durch die Anzahl der von ihr besetzten Quadranten bestimmt, wobei als Bemessungsgrundlage jene 20, die Bergbaufolgelandschaft des Südraumes Leipzig

umfassenden, Rasterflächen dienen. Die Verbreitung in Ostdeutschland ergibt sich analog aus der Summe aller Quadranten auf dem Gebiet der ehem. DDR, in welchen eine bestimmte Art festgestellt wurde.

Die Bestimmung der Nischenbreite erfolgte entsprechend der in Kap. 4.3.2. beschriebenen Methodik. Als quantitatives Maß der Nischenposition dienen die Zeigerwerte nach ELLENBERG (1992), welche entsprechend der Fassung von FRANK & KLOTZ (1990) optimiert wurden. Die maximal erreichbare Größe der einzelnen Pflanzenarten sowie ihr jeweiliger Lebensformtyp wurden als Ausdruck der Konkurrenzkraft berücksichtigt. Die Reproduktionsmerkmale umfaßten die Bestäubungsart sowie den Modus der Samenausbreitung.

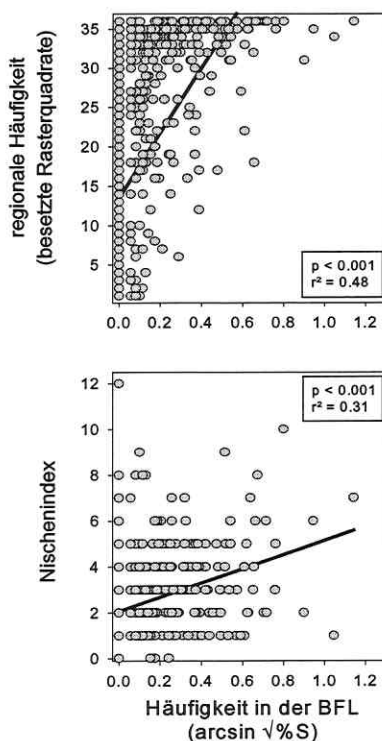


Abb. 51: Beziehung zwischen der regionalen Häufigkeit bzw. dem Nischenindex und der Häufigkeit der in den Forstgesellschaften der Bergbaufolgelandschaft festgestellten Arten. (S ... Häufigkeit der Arten in den Forstgesellschaften)

Insgesamt belief sich die Anzahl der in den Kippenforsten festgestellten Arten auf 275, was in etwa 25% des angenommenen Artenpools entspricht. Durch die direkte Korrelation der gemessenen Häufigkeit der Arten des regionalen Artenpools in den Forsten mit den in Anl.-Tab. 16 aufgeführten Parametern konnten für 16 Merkmale signifikante Interaktionen nachgewiesen werden (nach Bonferroni-Korrektur s. Anl.-Tab. 17). Bezogen auf die Anfangsphase der Sukzession zeigten nur 13 Merkmale eine signifikante Beziehung zur Artenhäufigkeit (Anl.-Tab. 17). Die quantitativen Merkmale „regionale Häufigkeit“ und „Häufigkeit in Ostdeutschland“ sowie der Nischenindex erreichten in allen Szenarien die höchsten Koeffizienten ($r > 0.2$). Mit $r > 0.15$ zeigten die Reaktionszahlen nach ELLENBERG ebenfalls eine enge Bindung an die jeweiligen Häufigkeiten der Arten, wobei aufgrund der nominalen Skalierung der Variable ein indifferentes Verhalten gegenüber der Bodenreaktion forciert wird (s. Anl.-Tab. 16 bzw. 17). Mit Ausnahme der jungen Sukzessionsstadien erreichten auch die "maximale Pflanzenhöhe", der "Temperaturzeigerwert" sowie die "phanerophytische Lebensform" eine hohe Korrelation. Die Ausbreitungsmechanismen waren hingegen in allen Fällen nur von marginaler Bedeutung. Da durch eine separate Korrelation der einzelnen Merkmale keine

Aussagen zum Gesamtbetrag der erklärten Variabilität möglich ist, wurden die signifikant mit der Artenhäufigkeit verbundenen Parameter (Anl.-Tab. 17) in ein multiples Regressionsmodell überführt (Tab. 14) und auf ihre jeweilige Bedeutung überprüft.

Um die Struktur und Veränderung von Artengemeinschaften in Raum und Zeit zu verstehen, ist es aufgrund der hierarchischen

Struktur ökologischer Systeme zunächst notwendig, das Wechselspiel zwischen den einzelnen Arten mit ihren speziellen Anpassungen und ihrer Umwelt genauer zu betrachten. Aus rein abiotischer Sicht läßt sich die Umwelt generell als ein heterogenes Mosaik unterschiedlicher Habitats interpretieren, wobei jeder Habitattyp bestimmte Anforderungen an die Eigenschaft der in ihm siedelnden Arten stellt. Mit steigender Organisationshöhe der betrachteten Hierarchieebene (z.B. Sukzessionsstadium → Forstgesellschaft → Bergbaufolgelandschaft) verwischen aber zunehmend die Differenzen innerhalb der untergeordneten Einheiten (i. S. eines ökologischen Rauschens). Somit werden aus der Perspektive pflanzlicher Wiederbesiedlung auf jeder Hierarchieebene andere gemeinsame Eigenschaften relevant, ohne das damit die Art-Umwelt-Beziehungen der niederen Ebenen aufgehoben werden.

Tab. 14: Ergebnisse der hierarchisch abgestuften multiplen Regressionsmodelle mit den transformierten lokalen Häufigkeiten der Arten in den untersuchten Forstgesellschaften als abhängige Variable. Eine Übersicht über die dem Modell zugrunde liegenden unabhängigen Variablen ist Anl.-Tab. 13 zu entnehmen. Die signifikant in das Modell integrierten Variablen sind nach absteigenden beta – Gewichten geordnet. S_{gesamt} ... Häufigkeit innerhalb der gesamten Chronosequenz; S_{jung} ... Häufigkeit in den ersten beiden Sukzessionsstadien; S_{alt} ... Häufigkeit in der zweiten Hälfte des Sukzessionsgradienten

abhängige Variable	unabhängige Variable	beta	p
arcsin ($\sqrt{\%S_{gesamt}}$) (n = 1069) R ² (korr.) = 0.30, p < 0.001	regionale Häufigkeit	0.28	< 0.001
	Häufigkeit in Ostdeutschland	0.15	= 0.002
	Nischenindex	0.13	< 0.001
	Samenausbreitung durch Tiere	0.1	< 0.001
	phanerophytische Lebensformen	0.08	< 0.001
	nanophanerophytische Lebensformen	0.06	= 0.003
	therophytische Lebensformen	-0.07	= 0.028
	Samenausbreitung durch Wasser	-0.04	= 0.026
arcsin ($\sqrt{\%S_{jung}}$) (n = 1069) R ² (korr.) = 0.17, p < 0.001	regionale Häufigkeit	0.17	= 0.008
	Häufigkeit in Ostdeutschland	0.13	< 0.001
	Nischenindex	0.1	< 0.001
	Samenausbreitung durch Tiere	0.08	= 0.001
	phanerophytische Lebensformen	- 0.07	= 0.04
	Feuchtezeigerwert	0.06	= 0.03
	Samenausbreitung durch Wasser	0.06	= 0.03
arcsin ($\sqrt{\%S_{alt}}$) (n = 1069) R ² (korr.) = 0.25, p < 0.001	regionale Häufigkeit	0.26	< 0.001
	phanerophytische Lebensformen	0.14	< 0.001
	Nischenindex	0.14	< 0.001
	Samenausbreitung durch Tiere	0.1	< 0.001
	nanophanerophytische Lebensformen	0.08	< 0.001
	therophytische Lebensformen	-0.07	= 0.012
	Temperaturzeigerwert	0.05	= 0.05

Entsprechend der hierarchischen Konzeption richtet sich die Betrachtung zunächst auf die Häufigkeit der einzelnen Arten entlang des gesamten Sukzessionsgradienten, d.h. auf die am stärksten über verschiedene Umweltbedingungen integrierende Ebene. Durch die signifikant in das Regressionsmodell involvierten Variablen konnten ca. 30 % der beobachteten Variabilität der Artenhäufigkeit erklärt werden (Tab. 14). Die größte Bedeutung besitzen die Parameter "regionale Häufigkeit" und "Häufigkeit in Ostdeutschland" sowie der Nischenindex (beta-Gewicht = 0.28, 0.15 bzw. 0.13), gefolgt von der Samenausbreitung durch Tiere¹ (beta-Gewicht = 0.1). Ferner, wenngleich nur marginal (beta-Gewichte < 0.1), steigt der Ansiedlungserfolg einer bestimmten Art, wenn diese eine verholzende Sproßachse aufweist (phanero- u. nanophanerophytische Lebensform). Hingegen sinkt er überproportional bei Vorliegen einer therophytischen Lebensform bzw. hydrochoren Samenausbreitung (Tab. 14).

In Kap. 5.1.4.3. wurde dargestellt, daß sich im Sukzessionsverlauf der *Populus x canadensis*-Forsten die Standortbedingungen nachhaltig ändern. Hieraus sollte sich theoretisch eine Differenz zwischen den adaptiven Merkmalen früh- bzw. spätsukzessionaler Arten ergeben. Daher wurden die Beziehungen zwischen den funktionellen Eigenschaften und der Häufigkeit der Arten für das erste und zweite bzw. vierte und fünfte Sukzessionsstadium getrennt analysiert.

Unter den globalen Modellparameter (Tab. 14) ist ein merklicher Rückgang des erklärten Anteils der Variabilität der prozentualen Artenhäufigkeit zu bemerken. Mit den sich spezialisierenden Habitatbedingungen sinkt die Bedeutung der betrachteten Eigenschaften hinsichtlich des Etablierungserfolges der betreffenden Arten. Abgesehen davon ändert sich in den jüngeren Sukzessionsstadien weder die Art noch die Rangfolge der wesentlichen Artmerkmale (lokale Häufigkeit → Häufigkeit in Ostdeutschland → Nischenindex). Die Variable „Samenausbreitung durch Tiere“ verliert im Vergleich zur vorangegangenen Analyse unter den frühsukzessionalen Bedingungen etwas an Gewicht, während die phanerophytische Lebensformen nunmehr negativ mit der Artenhäufigkeit korreliert ist.

Erhebliche Differenzen demonstrierte hingegen das Regressionsmodell der älteren Sukzessionsstadien. Wenngleich auch in diesem Fall die regionale Häufigkeit der auftretenden Arten einen entscheidenden Beitrag (beta - Gewicht = 0.28) zur erklärten Variabilität leistete, wurde der zweite quantitative Parameter nicht mehr signifikant in das Modell aufgenommen. Hingegen nahm die Bedeutung der Variable „phanerophytische Lebensform“ deutlich zu (beta-Gewicht 0.14). Dieser Umstand resultiert aber nicht direkt aus einer generell reicheren Baumartenzusammensetzung, sondern basiert auf einem durch die Persistenzeigenschaften weniger charakteristischer Arten initiierten Akkumulationsprozeß. Wie in den vorangegangenen Modellen folgten der Nischenindex und die Samenausbreitung durch Tiere (Tab. 14).

¹ dies steht nicht im Widerspruch zu den Ergebnissen von Kap. 5.3.1.1, da nicht nach den Relationen innerhalb der einzelnen Phytocoenosen gefragt wird, sondern die häufigkeitsabhängige Merkmalsverteilung der Arten zwischen den Forstgesellschaften und der umgebenden Landschaft im Mittelpunkt der Betrachtung steht

Im Gegensatz zu der über eine Vielzahl verschiedener Habitattypen hinweg interpolierten Betrachtung von DURKA et al. (in prep.) trugen die in das Regressionsmodell aufgenommenen Variablen in bezug auf die Sukzessionsserie der *Populus x canadensis*-Forsten nur noch knapp 50% zur Erklärung der variierenden Häufigkeit bei. Konzentriert man die Betrachtung darüber hinaus auf bestimmte Phasen des Entwicklungsverlaufes, sinkt der erklärte Anteil der Variabilität nochmals um 15% - 40%. Damit wird zweifellos der enge Zusammenhang zwischen dem, aus den spezifischen Eigenschaften einer Art prognostizierbaren Sukzessionserfolg und der jeweils betrachteten räumlichen Skala deutlich.

Infolge des geringeren Einflusses von abiotischen Zwängen (*constraints*) der physikalischen Umwelt sind die vorgestellten Parameter insbesondere zur Erklärung genereller, großräumiger Vegetationsmuster geeignet. Dies schließt eine Existenz der in wesentlich engerer Beziehung zu den Standortfaktoren stehenden artspezifischen Reaktionsmuster auf der feinskaligen Ebene keineswegs aus (vgl. Kap. 5.4. – 5.8.).

5.10. Die Gehölzvegetation

Was wäre ein Wald ohne Bäume? Die einzig mögliche Antwort unterstreicht deutlich die fundamentale Bedeutung der Gehölzschicht für die strukturelle und funktionale Integrität des Ökosystems Wald sowie für dessen Reaktions- und Regenerationsfähigkeit. In gleicher Weise ist auch die Sukzession der forstlichen Anpflanzungen auf Bergbaufolgestandorten langfristig ohne eine strukturstabile Gehölzschicht nicht denkbar. In den vorangegangenen Abschnitten konnte gezeigt werden, daß insbesondere die ökologischen Muster der Bodenvegetation älterer Sukzessionsstadien sowie deren kausale Ursachen in direkter und indirekter Weise mit dem Entwicklungszustand der Baum- und Strauchschicht verbunden sind (z.B. durch die Abnahme der photosynthetisch nutzbaren Strahlung bzw. die Herausbildung eines speziellen Bestandsklimas). Aus Sicht des erklärten Rekultivierungszieles – des Aufbaus walddaher Vegetationsbestände – kommt der Entwicklung der Baumschicht gewissermaßen eine „Schrittmacher“-Funktion bezüglich der Dynamik der Bodenvegetation zu. Der formgebende Einfluß der sich entwickelnden Gehölzschicht auf die Bodenvegetation, insbesondere auf die Intensität der Interaktion zwischen ihren einzelnen Elementen, resultiert zum einen aus der Art der gepflanzten Gehölze (Kap. 4.2.1.). Andererseits werden die potentiellen Entwicklungsmöglichkeiten der Gehölzschicht auch durch die jeweiligen standörtlichen Voraussetzungen begrenzt (vgl. SEP 1999).

In bezug auf die Gehölzvegetation erfolgt die Umstrukturierung der Artengemeinschaft (Arten-dynamik, räumliche Muster) nach Gesetzmäßigkeiten, die von jenen der Bodenvegetation abweichen (vgl. Kap. 5.2.1.). Daher wird der räumlichen und zeitlichen Entwicklungsdynamik der Baum- und Strauchschicht ein gesondertes Kapitel gewidmet.

Die Gehölzvegetation der untersuchten *Populus x canadensis*-Forstgesellschaften läßt sich formal in zwei Komponenten untergliedern: (1) eine gepflanzte, sich meist nicht selbst regenerierende initiale Baumschicht monotonen Aufbaus und (2) ein sekundäres Stratum sich spontan einstellender, regenerationsfähiger Gehölze der gebietstypischen Waldgesellschaften. Beide unterscheiden sich insbesondere hinsichtlich ihrer Reproduktionsfähigkeit, woraus sich ein jeweils spezieller Sukzessionswert ergibt. Bezüglich der angepflanzten Hybrid-Pappeln gründet sich dieser, unter Berücksichtigung der Sukzession der Bodenvegetation, auf ein möglichst schnelles Wachstum, d.h. einen raschen Aufbau einer geschlossenen Bestandsstruktur. Für die spontane Gehölzvegetation sind hingegen hauptsächlich qualitative und quantitative Charakteristika wie Artenvielfalt und Populationsstruktur maßgebend.

5.10.1. Wuchsdynamik von *Populus x canadensis*-Forstbeständen auf Kippenflächen

Gemäß seiner allgemeinen Definition wird pflanzliches Wachstum im wesentlichen als eine Zunahme der Individuengröße definiert. Die im folgenden Kapitel untersuchten Hybrid-Pappeln können dies, wie alle anderen Baumarten im übrigen auch, sowohl durch eine Zunahme der absoluten Höhe als auch durch eine Verstärkung des Stammdurchmessers realisieren.

Grundsätzlich verlaufen beide Wachstumsprozesse simultan, so daß, auch unter Berücksichtigung der statischen Anforderungen, zwischen der Baumhöhe und dem Stammdurchmesser eine ausgeprägte Proportionalität bestehen sollte. Das ausgewogene Verhältnis zwischen Oberhöhe und Stammdurchmesser kann jedoch, vermutlich durch eine unter bestimmten Konstellationen erfolgende Veränderung pflanzlicher Allokationsmuster, deutlich verschoben sein (Abb. 52). In Anbetracht der variierenden Verhältnisse zwischen den Wuchsparametern wurde das Höhen- und Stärkenwachstum von *Populus x canadensis* getrennt analysiert. Die gegenwärtige Datelage erlaubt jedoch keine dynamische Betrachtung der für das Höhenwachstum der Gehölze entscheidenden Faktoren.

Die erste umfassende Studie zur Beziehung zwischen Bodenmerkmalen und dem Höhenwachstum von *Populus x canadensis*-Beständen auf Bergbaufolgeflächen legte THUM (1975) vor. Im Rahmen dieser Untersuchungen konnte das unterschiedliche Wachstum von Pappelbeständen im wesentlichen auf vier Faktoren zurückgeführt werden. Diese repräsentieren verschiedene, unabhängig voneinander wirkende Mineralbodeneigenschaften. Als wichtigster Faktor kristallisierte sich der Säurezustand des Bodens (pH-Wert) und der damit in Zusammenhang stehende Sättigungsgrad der Kolloide heraus. Weiterhin trug der Nährstoffvorrat des Mineralbodens, vor allem Kalium und Phosphor, substanziell zum erklärten Anteil der Höhenvariabilität bei. Der Beitrag der einzelnen Variablen zum erklärten Anteil der Höhenkommunalität wurde durch THUM (1975) auf der Grundlage von zwei multiplen Regressionsmodellen geschätzt.

Dabei wurden einerseits die Eigenschaften des Ober- und Unterbodens getrennt voneinander analysiert; andererseits wurden die Merkmale beider Straten zu einem Mittelwert vereinigt. Ungeachtet der inneren Konsistenz ihrer Ergebnisse weisen beide methodische Ansätze konzeptionelle Probleme auf, da: (1) Die metrische Trennung des homogen strukturierten Bodenkörpers nur schwer zu rechtfertigen ist und überdies eine Verzerrung der tatsächlichen Bedeutung der betrachteten Variablen auftreten kann. (2) Die Bildung von Mittelwerten für einzelne bodenchemische Merkmale aufgrund der oft steilen Konzentrationsgradienten (vgl. Immissionsbelastung Kap. 5.8.) ebenfalls nicht als adäquate Lösung betrachtet wird.

In Anbetracht dieser Überlegungen wurde das von THUM (1975) publizierte Datenmaterial erneut analysiert, wobei die Eigenschaften des Ober- als auch jene des Unterbodens simultan in das Regressionsmodell involviert wurden. Die Reduktion der Variablenzahl erfolgte durch eine

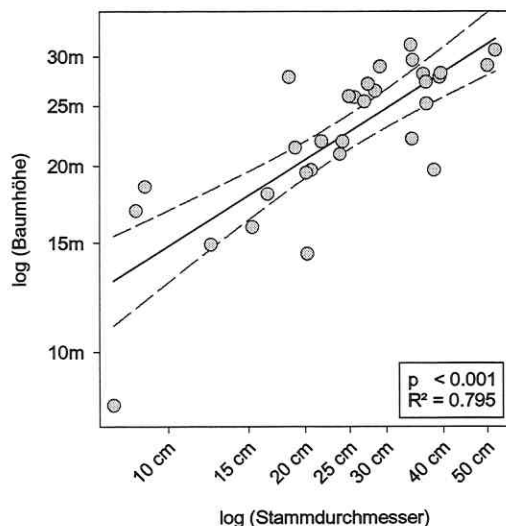


Abb. 52: Verhältnis zwischen mittleren Baumhöhen und mittlerem Schaftdurchmesser von *Populus x canadensis* Forsten auf Kippengeotopen des mitteldeutschen Braunkohlenrevieres. Dargestellt wurde neben den eigentlichen Datenpunkten die Regressionsgerade (durchgezogene Linie) sowie das 95% - Vertrauensintervall (gestrichelte Linie). Datenquelle: SEP (1999)

vorangestellte univariate Korrelationsmatrix mit Bonferroni-korrigierten Signifikanzen.

Das resultierende Modell (Tab. 15) bestätigte im wesentlichen die von THUM (1975) dargelegten Verhältnisse, insbesondere die Bedeutung des Unterbodens für das Gehölzwachstum. Generell korrespondiert der erklärte Anteil der Höhenkommunalität von 89% gut mit den Ergebnissen der früheren Analysen. Eine wesentliche Differenz gegenüber den ursprünglichen Modellen ergab sich aus der sinkenden Bedeutung des pH-Wertes. Wenngleich durch einen negativen Koeffizienten charakterisiert, wird der Einfluß des pH-Wertes durch die Bedeutung der Ca-Versorgung substituiert (s. Tab. 15). Dieser Faktor korreliert relativ gut mit der hohen, ebenfalls negativen Ladung der Variable „Ton“ in THUM's Regressionsmodell I. Im einzelnen ist die Herleitung von kausalen Zusammenhängen zwischen dem Baumwachstum und den Mineralbodenmerkmalen durch die

signifikant im Regressionsmodell verankerten Variablen oft nur indirekt, d.h. unter der Voraussetzung notwendiger theoretischer Annahmen möglich. Für sich betrachtet, ließe sich sowohl in bezug auf den negativen Einfluß der Ca-Konzentration (beta-Gewicht -1.43) als auch hinsichtlich der entwicklungshemmenden Wirkung der organischen Substanz (Glühverlust; beta-Gewicht -1.27), kein logischer Zusammenhang mit dem Baumwachstum herstellen.

Als Hintergrund dieser Beziehung werden die komplexen bodenchemischen Prozessen der Nährstofffreisetzung vermutet. In den jungen nährstoffarmen Kippenböden erfolgt die Nachlieferung der Nährelemente vorrangig durch die Silikatverwitterung. Dieser im wesentlichen durch das Vorkommen freier H-Ionen gesteuerte Mechanismus kann allerdings durch hohe Ca-Konzentration wirkungsvoll abgepuffert werden. Folglich verschlechtert sich – im Gegensatz zu gewachsenen Böden – unter den Verhältnissen der jungen Rohböden die Nährstoffverfügbarkeit mit zunehmender Kalziumkonzentration. Auch der durch den „Glühverlust“ charakterisierte Anteil organischer Substanz – vorrangig wohl Braunkohle – ist indirekt mit der Nährstoffverfügbarkeit korreliert und beeinflusst das Baumwachstum daher ausschließlich negativ. Dies beruht nach THUM (1975) auf der Adsorption eines erheblichen Teils der freigesetzten pflanzlichen Nährelemente (basische Kationen) durch die häufig ungesättigten Sorptionskörper wie Kohle, Ton, Fe- und Al-Hydroxide. Deutlich positive Wirkung wird durch das Regressionsmodell (Tab. 15) hingegen der Kalium-Versorgung des Unterbodens (beta-Gewicht 0.837) sowie der Ca-Konzentration des Oberbodens (beta-Gewicht 0.79) zugeschrieben. Grundsätzlich läßt sich aus den Ergebnissen des Regressionsmodells schlußfolgern, daß das Höhenwachstum der gepflanzten Gehölze in den jüngeren Sukzessionsphasen im wesentlichen durch den Grad der Nährstoffmobilisierung sowie durch die Sorptions- und Pufferungseigenschaften der betreffenden Kippsubstrate bestimmt wird. Damit lassen sich auch bezüglich des Gehölzwachstums deutliche Parallelen zu dem von TILMAN (1988) vorgestellten Konzept der *transient dynamics* aufzeigen. Allein die Akkumulation vegetabilen Materials entlang des Sukzessionsgradienten ist eine hinreichende Voraussetzung für eine nachhaltige Veränderung der pedologischen Verhältnisse innerhalb der Forstbestände (vgl. LEUSCHNER 1994).

Tab. 15: Ergebnisse der zwei schrittweisen Regressionmodelle mit den logarithmisch transformierten Baumhöhen (log H) als abhängige Variable. Die signifikant in das Modell aufgenommenen unabhängigen Variablen wurden durch eine schrittweise Vorwärtsselektion ausgewählt und entsprechend ihrer Bedeutung dargestellt. (beta...beta-Gewicht, p...Signifikanzniveau, n....Anzahl untersuchter Standorte)

abhängige Variable	unabhängige Variable	beta	p
log (H _{THUM 75}) (n = 31) R ² (korr.) = 0.89, p < 0.001	Ca – Konzentration (HF – Aufschluß) des UB	- 1.43	< 0.01
	Glühverlust im UB	- 1.27	< 0.01
	K – Konzentration (HCl – Aufschluß) des UB	0.837	< 0.01
	Ca – Konzentration (HF – Aufschluß) des OB	0.79	= 0.04
	Ca – Konzentration (HCl – Aufschluß) des UB	0.64	= 0.01
	pH – Wert des UB	- 0.59	< 0.01
	H – Wert „saure“ Kationen der KAK des OB	- 0.49	< 0.05
	K – Konzentration (HCL – Aufschluß) des Af	- 0.45	< 0.05
log(H _{aktuell}) (n = 11) R ² (korr.) = 0.76, p < 0.001	C/N – Verhältnis des OB	- 0.88	< 0.001

Es deutet sich folglich an, daß sich im Verlauf der Sukzession der Einfluß der Bodenfaktoren auf das Höhenwachstum wandelte. Um die Art und den Umfang dieser Veränderung zu analysieren, wurde in einem Teil der untersuchten Pappelbestände erneut die aktuelle Oberhöhe von 10 Bäumen gemessen und in Beziehung zu den Ergebnissen der bodenchemischen Untersuchungen (Kap. 5.8.) gesetzt (Tab. 15).

Der mit 76% ebenfalls recht hohe Anteil der erklärten Gesamtvarianz des Höhenwachstums der nunmehr 30–45 Jahre alten Bestände resultierte ausschließlich aus dem Koeffizienten für das C/N-Verhältnis der oberen Bodenschichten. Demnach resultiert die Akkumulation von Dendromasse im wesentlichen aus der Mineralisation nutzbarer Stickstoffverbindungen relativ zum Umfang der Kohlenstoffquellen (s. ökologische Bedeutung des C/N-Verhältnisses), welche in direktem Zusammenhang mit der Entwicklungsdynamik des Edaphons steht (vgl. Kap. 5.8.). Die in der Initialphase des Sukzessionsgeschehens signifikant mit dem Höhenwachstum korrelierten Mineralbodenmerkmale wurden hingegen nicht mehr in das Regressionsmodell integriert.

Grundsätzlich läßt sich damit in den älteren Sukzessionsphasen ein Zusammenhang zwischen dem vertikalen Wachstum der Gehölze und der Nährstoffsituation der Kippenflächen herleiten. Während die Reaktion der Gehölze in den jüngeren Entwicklungsstadien vorrangig auf der Nährstofffreisetzung und –verfügbarkeit basiert, ist in den älteren Entwicklungsstadien die Nährstoffnachlieferung die wesentliche Ursache (vgl. LEUSCHNER 1994). Es ergeben sich folglich klare Parallelen zur Entwicklungsdynamik der Bodenvegetation.

Die nachfolgenden Ausführungen zur Dynamik des Dickenwachstums von *Populus x canadensis* beziehen sich ausschließlich auf die zwischen den einzelnen Untersuchungsflächen gemittelten Werte. Eine detaillierte Darstellung war aufgrund des dafür notwendigen methodischen Umfangs im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht zu realisieren.

Der generelle Trend der Kurve des mittleren jährlichen Radialzuwachses (Abb. 53) läßt sich signifikant an ein Polynom 2. Ordnung anpassen, wobei drei charakteristische Abschnitte unterschieden werden können. Die Anfangsphase ist durch einen generell negativen Trend des Radialzuwachses bei gleichzeitig erheblicher Variabilität der Einzelbaumreaktion gekennzeichnet. Hierfür können neben den verschiedenen standörtlichen Gegebenheiten auch individuelle präadaptive Faktoren eine Rolle spielen, welche nach der Pflanzung der Gehölze zu Veränderungen der Allokationsmuster (möglicherweise intensiverem Wurzelwachstum) führen. Im mittleren Abschnitt kommt es zu einer relativen Konsolidierung des Zuwachsgeschehens auf niedrigem Niveau. Zunehmende inter- und intraspezifische Konkurrenz sowie eine erhebliche Immissionsbelastung dürften die wichtigsten Ursachen darstellen. Vermutlich durch den Wegfall der Immissionen kommt es während der letzten Phase des betrachteten Zeitraumes neben einem generellen Anstieg der mittleren Zuwachskurve auch zu ausgeprägteren Reaktionen auf exogene und endogene Umwelteinflüsse.

Hieraus resultiert eine erneut zunehmende standortspezifische Variabilität der Wüchsigkeit. Mit einem Anteil von 78% läßt sich die Variabilität der Mittelwertkurve hinreichend durch ihre Trendkomponente beschreiben, so daß auf eine weitere Zerlegung der Zeitreihe verzichtet wurde. Mit Ausnahme der tropischen und subtropischen Vegetationszonen drückt sich der Radialzuwachs von Bäumen im allgemeinen als Jahrring aus, deren Chronologie eine retrospektive Betrachtung der Wuchsdynamik erlaubt. Ein einzelner Jahrring besteht dabei aus zwei aufeinanderfolgenden Zonen mit unterschiedlichen Holzstrukturen: (1) der schnell wachsenden Frühholzzone sowie (2) der vergleichsweise langsam wachsenden Spätholzzone. Die absolute Breite der einzelnen Jahrringe unterliegt dem Einfluß zahlreicher, zeitlich instabiler, klimatischer und nichtklimatischer Faktoren.

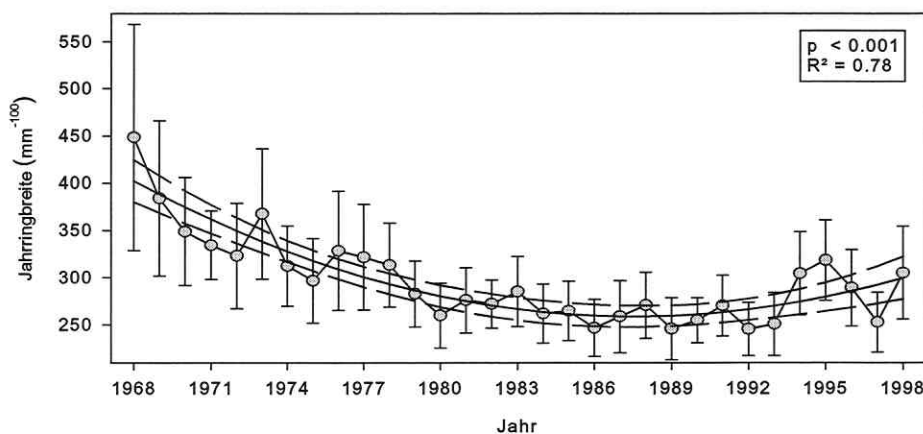


Abb. 53: Mittelwertkurve des jährlichen Radialzuwachses von *Populus x canadensis* auf den Kippenstandorten des mitteldeutschen Braunkohlenrevieres. Die vertikale Fehlerindikation repräsentiert die Standardabweichung. Als durchgezogene horizontale Linie ist die angepaßte quadratische Regressionsfunktion dargestellt, während die unterbrochenen Linien die Grenzen des 95% - Vertrauensintervall markieren.

Für die Untersuchung der Zusammenhänge zwischen Witterung – lediglich für die Klimadaten stehen ausreichend lange Zeitreihen zur Verfügung – und Radialzuwachs sind vor allem synchrone kurzfristige Reaktionen von Interesse (KAHLE 1994). Die Rekonstruktion des Einflusses klimatischer Größen auf die Änderung der mittleren Wuchsaktivität ist unter mitteleuropäischen Klimabedingungen nicht immer einfach. Während in ariden Gebieten vor allem die Niederschlagsmengen und in höheren Breiten die mittleren Sommertemperaturen das Wachstum der Gehölze bestimmen (SCHWEINGRUBER 1996), hat man unter temperaten Verhältnissen mit einem komplizierten Beziehungsgefüge zwischen den einzelnen Klimavariablen zu rechnen. In Anbetracht der erheblichen Menge möglicher Interaktionen zwischen den Klimavariablen war eine *a priori* erfolgende Selektion logisch miteinander verknüpfter Parameter unumgänglich.

Da bisher direkte Ausgangshypothesen für die vermuteten engen Beziehungen zwischen Wuchsverhalten und klimatischem Geschehen fehlen, sollten diese aus Überlegungen zur gehölzphysiologischen Aktivität hergeleitet werden. Insbesondere die Gehölze der mittleren und höheren Breiten besitzen oft einen genetisch fixierten Wechsel zwischen physiologischer Aktivität und Ruhephasen (autonome Rhythmik), welcher mit dem Verlauf der Jahreszeiten synchronisiert ist. Nach LARCHER (1994) lassen sich folgende Entwicklungsphasen unterscheiden:

(1) Vorruhe: Der Übergang von der Wachstumsaktivität zur Winterruhe erfolgt nicht abrupt, sondern allmählich fortschreitend. Bei einigen Baumarten (Pappel, Birke o. Eiche) wird dieser Wechsel durch ein Zusammenspiel von abnehmender Tageslänge und sinkenden Nachttemperaturen gesteuert. LARCHER (1994, S. 91) faßt wie folgt zusammen: „In der Natur sind... Photoperiodismus und... Thermoperiodismus zwangsläufig miteinander verknüpft, [so] daß die Vegetationsrhythmik... durch das Zusammenwirken dieser beiden Variablen gelenkt [wird]. Nicht selten leitet der Helligkeitswechsel als Schrittmacher die Umstellung im Pflanzenverhalten ein, die durch den Temperaturwechsel dann zu Ende geführt wird.“

(2) Vollruhe (Winterruhe): In diesem Zeitraum finden vorwiegend innere Umsetzungen statt, wobei die Pflanzen meist keine Reaktion auf Witterungseinflüsse zeigen. Viele Gehölze (u. a. Pappeln) besitzen ein ausgeprägtes Kältebedürfnis. Ein normaler Austrieb erfolgt bei ihnen nur, wenn sie über einen Zeitraum von 3–4 Wochen Temperaturen um 0 °C ausgesetzt sind.

(3) Nachruhe: Vor dem Knospenaustrieb setzt in Abhängigkeit von der verfügbaren Licht- und Wärmestrahlung eine Steigerung der Atmungs- und Stoffwechseltätigkeit ein. Die Nachruhephase geht in den mittleren Breiten im Laufe des Februar zu Ende. Ab diesem Zeitpunkt entscheidet der Witterungscharakter allein über den Austriebstermin.

Zu Beginn der Wachstumsphase übersteigt der Nährstoffverbrauch die Aufnahme bei weitem, allerdings erfolgt die Ergänzung der Reservestoffe gewöhnlich erst gegen Ende der Vegetationsperiode. Entsprechend den Ergebnissen von KOZLOWSKI (1991) muß man im Vergleich zu Koniferen bei den laubabwerfenden Bäumen mit wesentlich größeren saisonalen Schwankungen der Kohlehydratreserven rechnen. Da unter natürlichen Bedingungen vor allem Schwankungen im Grenzbereich einen nachhaltigen Einfluß auf die Reaktionen des betrachteten Systems ausüben, wurden besonders die Klimavariablen zu Beginn bzw. am Ende der physiologischen Aktivität (z.B. Frühjahrs- bzw. Herbsttemperaturen) als ausschlaggebend betrachtet. Ferner auch jene Parameter, welche die Gleichförmigkeit von Witterungsmerkmalen beschreiben (z.B. Variabilität der Sommerniederschläge).

Die Rekonstruktion der Wirkung verschiedener Klimavariablen auf den jährlichen Holzzuwachs basiert wiederum auf einem multiplen Regressionsmodell. Insbesondere für den Fall einer unbekannten Verknüpfung von Klimavariablen und mittlerem Radialzuwachs äußerten BURGER (1990) und BURGER & KUBLIN (1992) Zweifel an einer adäquaten Auflösung des Beziehungsgefüges durch regressionsanalytische Verfahren.

Da die vorliegende Betrachtung jedoch auf definierten, logisch begründbaren Ausgangshypothesen beruht und die genannten Autoren zwar graduelle Ungenauigkeiten ihres regressionsanalytischen Ansatzes jedoch keine Falsifizierung des generellen Ergebnisses nachweisen konnten, wird das multiple Regressionsmodell im vorliegenden Fall als vertretbare analytische Methode betrachtet.

Tab. 16: Ergebnisse der jeweiligen multiplen Regressionsmodelle mit dem transformierten Gesamtwuchs (RW) bzw. der Früh (FB)- und Spätholzstärke (SB) als unabhängige Variablen. Die einzelnen Variablen wurden nach absteigenden beta – Gewichten geordnet. Dargestellte Formel entspricht der Hypersinus – Transformation (vgl. Kap. 4.5.3.).

abhängige Variable	unabhängige Variable	beta	p
$\ln(mRW_t + \sqrt{mRW_t^2 + 1})$ (n = 30) $R^2 = 0.565, p < 0.001$	Temperaturmittel März – April	-1.1	< 0.001
	Niederschlagssumme Dezember ... Februar	- 0.87	< 0.001
	mittlerer Jahresniederschlag	0.48	= 0.036
	Ausgeglichenheit des sommerlichen Niederschlags	-0.42	= 0.029
$\ln(mFB_t + \sqrt{mFB_t^2 + 1})$ (n = 30) $R^2 = 0.546, p < 0.001$	Temperaturmittel März - April	-1.0	< 0.001
	Niederschlagssumme Dezember ... Februar	-0.84	< 0.001
	Jahresmitteltemperatur	0.69	= 0.025
	mittlerer Jahresniederschlag	0.60	= 0.005
$\ln(mSB_t + \sqrt{mSB_t^2 + 1})$ (n = 30) $R^2 = 0.365, p = 0.013$	Produkt aus mittlerer Sommertemperatur und mittlerem Sommerniederschlag	2.95	= 0.002
	Abweichung vom mittleren Sommerniederschlag	-2.42	= 0.008
	Temperaturmittel März – April	-0.46	= 0.029
	Niederschlagssumme Dezember ... Februar	-0.43	= 0.02
	Summe der Temperatur und des Niederschlags im September und Oktober	0.42	= 0.042

Generell konnte die Variabilität der mittleren jährlichen Jahrringweite zu 56% aus der Schwankungen der Klimavariablen erklärt werden, wobei durch die oft indirekte bzw. indikative Wirkung einzelner Variablen ihre analytische Interpretation nur unter Vorbehalt und – wie im Fall der Bodeneigenschaften – unter der Annahme theoretischer Zusammenhänge möglich ist.

Insbesondere der negative Einfluß der mittleren Frühjahrstemperaturen (beta-Gewicht -1.1) scheint für sich allein betrachtet zunächst paradox (Tab. 16). Er gewinnt jedoch an Transparenz, wenn man in Betracht zieht, daß bei laubabwerfenden Gehölzen zwischen Oktober und April die Stoffumsetzung vorzugsweise intern erfolgt. Die Intensität der Atmungsprozesse ist deutlich, nahezu exponentiell, an steigende Temperaturen gebunden (LARCHER 1994, S. 155). Bei überdurchschnittlich hohen Wintertemperaturen – mit diesen sind die Frühjahrstemperaturen direkt proportional korreliert – kann so ein erheblicher Anteil der Reservestoffe „veratmet“ werden und damit in der nachfolgenden Wachstumsperiode nicht mehr zur Verfügung stehen.

Ferner beeinträchtigt ein mildes winterliches Klima den Übergang von der Vollruhe zur Nachruhe (Punkte 3 der o. g. Aktivitätsphasen), was eine Störung des normalen physiologischen Aktivitätsverlaufes im Frühjahr nach sich zieht.

Der negative Einfluß der winterlichen Niederschlagsmenge (beta-Gewicht -0.87 , Tab. 16) bekräftigt durch seine indirekten Verknüpfung mit den Temperaturverhältnissen ebenfalls die dargestellten Zusammenhänge. Vor allem in den Monaten Dezember, Januar und Februar sind hohe Niederschlagssummen häufig auch mit höheren Lufttemperaturen verbunden. Mit geringerer Gewichtung sind ferner der Mittelwert der jährlichen Niederschlagsmenge (beta-Gewicht 0.48) sowie die Verteilung der sommerlichen Regenereignisse (beta-Gewicht -0.42) in das Regressionsmodell involviert. Folglich scheint sowohl die physiologische Konstitution des Baumes im Vorfeld der Wachstumsperiode als auch die ausreichende Wasserversorgung während dieser (Vermeidung von Trockenstreß) einen entscheidenden Effekt auf den jährlichen Radialzuwachs auszuüben.

Die bei KAHLE (1994) diskutierte Bedeutung der klimatischen Voraussetzungen zur Reservestoffakkumulation (s.o.) konnten hingegen nicht bestätigt werden. So zeigten die thermischen Verhältnisse der Monate August ... Oktober des jeweils vorangegangenen Jahres keinen Einfluß auf das Radialwachstum, während die Niederschlagsmenge des gleichen Zeitraumes bei einem beta-Gewicht von 0.257 nur marginal signifikant ($p = 0.068$) in das Regressionsmodell aufgenommen wurde (Tab.16).

Wie bereits erwähnt, setzen sich die einzelnen Jahrringe aus den jeweiligen Frühholz- bzw. Spätholzbreiten zusammen, wobei durch die spezifische Wuchsdynamik die Frühholzbreite einen maßgeblichen Einfluß auf den Gesamtzuwachs ausübt. Somit läßt sich auch die Schwankung der fröhsommerlichen Massenzunahme relativ gut (54.6% erklärte Variabilität) aus dem Klimageschehen ableiten. Die enge Verflechtung zwischen Frühholzanteil und Gesamtzuwachs läßt sich ferner an den vergleichbaren Effekten der einzelnen Variablen (Tab. 16) auf die Schwankung der Jahrringweiten erkennen. Lediglich die sommerlichen Niederschlagsereignisse wurde gegen den Parameter Jahresmitteltemperatur substituiert. Die Differenzierung des Spätholzes setzt normalerweise zu einem relativ fortgeschrittenen Zeitpunkt der Vegetationsperiode ein (SCHWEINGRUBER 1996), wodurch die Interaktion zwischen Wachstumsprozessen und klimatischen Elementen komplizierter werden. Die naturgemäß in den Sommermonaten auftretenden defizitären Wasserbilanzen sowie die höhere Evapotranspiration machen die im Regressionsmodell angenommene relative hohe Bedeutung der Niederschlagsparameter durchaus verständlich. Es ist nicht überraschend, daß die physiologische Konstitution der Gehölze (repräsentiert durch die Variablen „Temperaturmittel März–April“ sowie „Niederschlagssumme Dezember ...Februar“ – Erläuterung s. o.) zu Beginn der Wachstumsperiode nur noch einen begrenzten Einfluß auf das Spätholzwachstum besitzt (beta-Gewichte -0.46 bzw. -0.43). Die ebenfalls signifikant in das Regressionsmodell aufgenommene Variable „Summe der Temperatur und des Niederschlags im

September und Oktober“ repräsentiert im wesentlichen die klimatischen Rahmenbedingungen zum Ende der Vegetationsperiode (Tab. 16). Sie steht damit in funktioneller Beziehung zum Punkt 1 der o. g. Aktivitätsphasen. Neben den direkten Reaktionen auf die Schwankungen der Klimavariablen wird der Spätholzzuwachs offensichtlich auch durch interne Rückkopplungsmechanismen beeinflusst. Die Korrelation zwischen Früh- und Spätholzbreite ($R^2 = 0.48$, $p < 0.01$) demonstriert, daß temporär erworbene Wuchsdepressionen auch unter günstigen Verhältnissen nicht in jedem Fall kompensiert werden können.

Bezüglich des Einflusses klimatischer Variablen auf die Dynamik des Radialzuwachses von *Populus x canadensis* auf Kippenstandorten können die dargestellten Ergebnisse auf zwei Kernaussagen reduziert werden: (1) Der absolute Zuwachs des Holzkörpers ergibt sich vorrangig aus der physiologische Aktivität der untersuchten Gehölze im Grenzbereich der Wachstumsperiode, welche ihrerseits positiv durch die Konstellation der Temperaturverhältnisse beeinflusst wird. (2) Eine entscheidende Größe für das Wuchsverhalten haben ferner die Verteilung und die Intensität der sommerlichen Niederschlagsereignisse. Aggregierte Verteilung sowie ausgesprochene Niederschlagsdefizite führen im Regelfall zu Wachstumsdepressionen.

Ist die Rekonstruktion des Einflusses von Klimavariablen auf das Gehölzwachstum unter temperaten Verhältnissen bereits für gewachsene Böden nicht unkompliziert, gilt dies im Besonderen für die Bergbaufolgelandschaft. Wie bereits durch die analytische Betrachtung der Beziehungen zwischen den Mineralbodeneigenschaften und dem Höhenwachstum zum Ausdruck kam, wird die Konstitution der Gehölze nachhaltig durch die bodenchemische Situation des jeweiligen Standortes bestimmt. Aufgrund des Mangels an geeignetem Datenmaterial zur pedologischen Entwicklung der einzelnen Kippenstandorte bleibt der Einfluß des Mineralbodens auf den Radialzuwachs der gepflanzten Gehölze zunächst eine unbekannte Größe.

Wie bereits erwähnt, ist die im Rahmen der vorliegenden Studie vorgenommene dendroökologische Analyse mit einigen methodischen Unsicherheiten behaftet. Die Ergebnisse der Regressionsmodelle sollten daher, ungeachtet ihrer offensichtlich kausalen Beziehung zum Wuchsgeschehen, nur als vorläufiger Anhaltspunkt für die Stärke und Natur des Einflusses klimatischer Elemente auf die Entwicklung der Gehölzschicht verstanden werden.

5.10.2. Die spontane Gehölzvegetation der *Populus x canadensis*-Forstgesellschaften

Die spontane Einwanderung unterschiedlicher Gehölzarten ist ein wesentlicher Entwicklungsschritt im Verlauf der natürlichen Sanierung von Bergbaufolgestandorten. Das erfolgreiche Aufkommen von Baum- und Straucharten trägt nicht nur substanziell zur ästhetischen Aufwertung der Forstbestände bei, sondern führt darüber hinaus auch zu einer stärkeren funktio-

nellen Strukturierung der Systemeigenschaften. Eine möglichst umfangreiche Ablösung der bergbautypischen Forstgehölze durch sich selbst regenerierende Baum- und Straucharten ist somit der nachhaltigste Weg zur Sicherung der erreichten Bestandesstruktur. Hinsichtlich des Auftretens von Gehölzen im Sukzessionsgeschehen sind generelle Trends jedoch nur schwer zu determinieren (PRACH 1994, PRACH & PYŠEK 1994).

Die Sukzession der spontanen Gehölzvegetation wird i.d.R. durch strauchartige Wuchsformen eingeleitet, ohne das es jedoch zum Aufbau eines ausgeprägten Gebüschstadiums kommen muß. In Anbetracht der Gesamtsituation innerhalb der Bergbaufolgelandschaft ist gegenüber den Gebüschstadien der zeitliche Versatz einer nennenswerten Einwanderung von Bäumen nicht überraschend (Abb. 54). Bezogen auf ihr Vorkommen in der Bodenvegetation wird eine 50%-ige Wahrscheinlichkeit, also die Chance in jeder zweiten Vegetationsaufnahme wenigstens ein Individuum einer bestimmten Baumart zu registrieren, erst mit dem Übergang vom dritten zum vierten Sukzessionsstadium, d. h. nach ca. 30-jährigen Bestandsentwicklung erreicht.

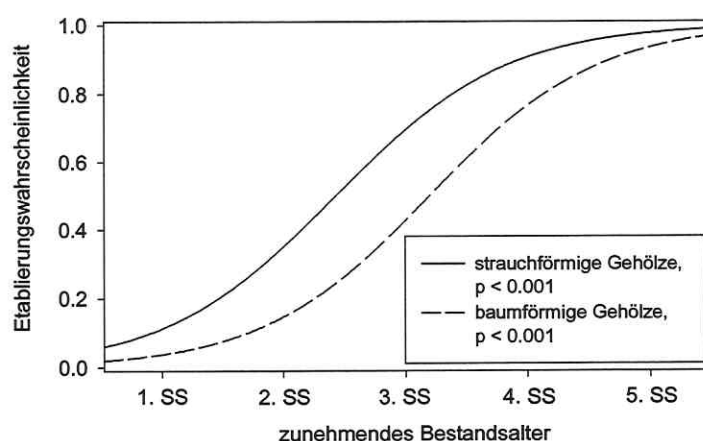


Abb. 54: Loglineares Modell zur Bestimmung der zeitabhängigen Etablierungswahrscheinlichkeit von Strauch- und Baumarten in den verschiedenen Sukzessionsstadien (SS) der Forstbestände.

Die mit der Entwicklungsdynamik der gepflanzten Gehölze einhergehende Veränderung der Hauptumweltgradienten (Licht, Feuchte, Bodenreaktion) wirkt im allgemeinen simultan, oft aber mit gegensätzlichem Ergebnis, auf die Bestandteile der Bodenvegetation (vgl. Kap. 5.2.1.). Folglich läßt sich eine ursächliche Differenzierung zwischen dem positiven Effekt der Umweltveränderung und jenem einer verminderten interspezifischen Konkurrenz weder für die Gebüscharten noch für die Bäume im Detail nachweisen. Die transparente Darstellung der komplexen Zusammenhänge wird ferner durch das vergleichbare, jedoch keineswegs lineare Verhalten der Strauch- und Baumarten gegenüber den Veränderungen ihrer Umweltbedingungen erschwert (Abb. 55).

Die Entwicklung der Gehölzartenzahl entlang des theoretischen Gradienten abnehmender Lichtverfügbarkeit bzw. zunehmender Bodenreaktion läßt sich grundsätzlich gut an ein Polynom 2. Ordnung anpassen. Diese Kurve beschreibt aber weniger eine sich monoton verändernde Reaktion, sondern repräsentiert im wesentlichen die Grenze der unter den jeweils gegebenen Bedingungen maximal erreichbaren Artenzahl (Abb. 55). Zur präziseren Bewertung des Einflusses der Umweltvariablen auf den Umfang der spontanen Gehölzverjüngung ist jedoch zu hinterfragen, ob sich die in Abb. 55 dargestellten Muster signifikant von einer zufälligen Verteilung des Gehölzvorkommens unterscheiden lassen.

In diesem Zusammenhang konnte lediglich für das Vorkommen der Baumkeimlinge eine statistisch abgesicherte Dreiecksverteilung über den mittleren Lichtwerten nachgewiesen werden. Das heißt, in den Bereichen hoher bzw. niedriger Lichtintensität traten signifikant weniger Arten resp. Individuen als erwartet auf. Sowohl die Anzahl der Baumkeimlinge entlang des Gradienten der mittleren Reaktionszahl als auch das Vorkommen von Straucharten sind hingegen nicht signifikant von einer zufälligen Verteilung zu unterscheiden.

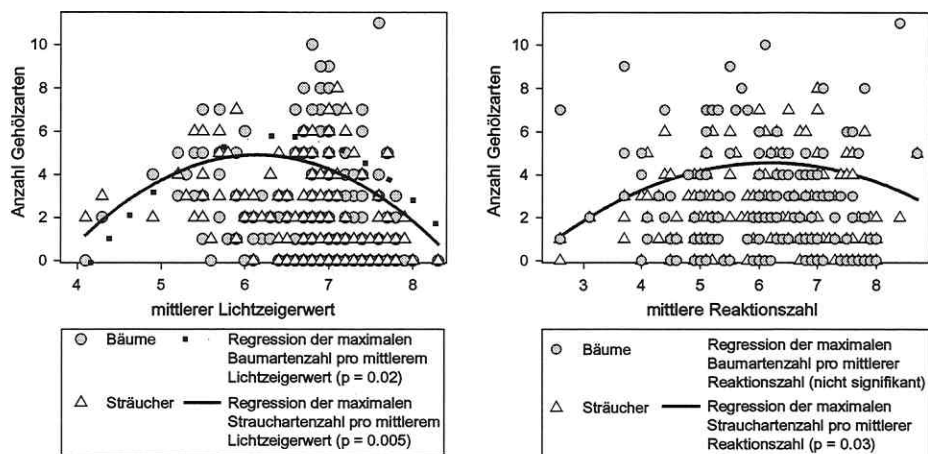


Abb. 55: Veränderung der Artenzahl innerhalb der beiden funktionellen Gehölzgruppen (Bäume und Sträucher) im Verlauf des Gradienten der Lichtintensität bzw. der Bodenreaktion. Die Regressionsgeraden beziehen sich lediglich auf die bei den einzelnen Zeigerwerten festgestellte maximale Artenzahl.

Das Muster der spontanen Verjüngung von Bäumen wird somit, zumindest in bezug auf das Licht, generell durch zwei unterschiedlich wirkende äußere Grenzen geprägt: (1) den existentiellen physiologischen Grenzen (niedrige Lichtverfügbarkeit) sowie

(2) dem zunehmenden Konkurrenzdruck der krautigen Vegetation im Bereich hoher Lichtintensität. Die Voraussetzungen für eine höhere Anzahl verschiedener Baumkeimlinge innerhalb der einzelnen Phytocoenosen ist demnach lediglich im mittlerem Gradientenbereich unter der moderaten Wirkung beider Streßfaktoren möglich, wobei das hieraus entstehende Potential nicht notwendigerweise ausgeschöpft werden muß (Abb. 55). Angesichts der dargelegten Mechanismen lassen sich auch bezüglich der spontanen Etablierung von Gehölzen in den Forstgesellschaften von *Populus x canadensis* deutliche Parallelen zu GRIMES (1979) "hump backed model" erkennen.

Zu den dominierenden, initialen Elementen der spontanen Gehölzverjüngung zählen neben *Betula pendula* und *Hippophae rhamnoides* vor allen die *Rubus*-Arten sowie *Rosa canina* agg. und *Crataegus monogyna*. Ferner sind aufgrund ihrer massiven anthropogenen Verbreitung auch *Ligustrum vulgare* und *Cornus sanguinea* häufig mit subspontanen Vorkommen in der Bodenvegetation der Forstbestände vertreten.

Die erfolgreichste Pionierbaumart ist ohne Zweifel *Betula pendula* (vgl. PRACH 1994, PRACH & PYŠEK 1994), gefolgt von *Populus tremula* und *Salix caprea*. Wenngleich sich die Birke

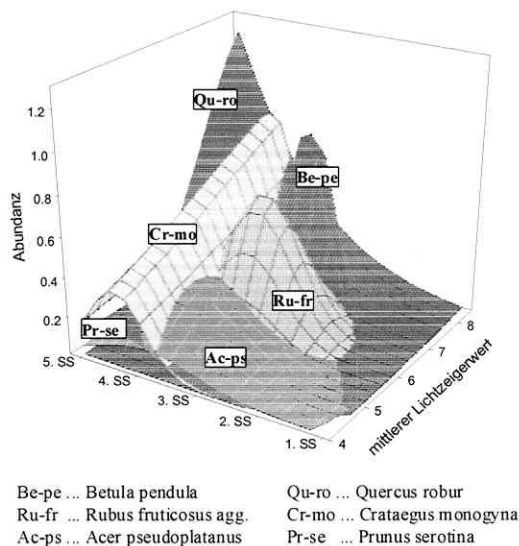


Abb. 56: Die Nutzungskurven für die Lichtressource entlang des Sukzessionsgradienten demonstrieren für die sechs häufigsten Gehölzarten die Komplexität der spontanen Gehölzsukzession in der Bergbaufolgelandschaft. Aus Gründen der Vergleichbarkeit wurden alle Abundanzen auf eins standardisiert. (SS ... Sukzessionsstadium)

aufgrund ihrer Omnipräsenz akzessorisch am Vegetationsaufbau vieler Bestände beteiligt, ist ihr Verbreitungsschwerpunkt innerhalb der untersuchten Aufforstungen doch auf einen relativ begrenzten, lichtintensiven Bereich innerhalb des dritten Sukzessionsstadiums beschränkt (Abb. 56). In Anbetracht des bereits im zweiten Sukzessionsstadium nachweisbaren Besiedlungserfolges kann *Rubus fruticosus* agg. ebenfalls als initiale Gehölzart betrachtet werden. Ihr Abundanzoptimum ist gegenüber der Birke aber nicht nur mit geringem zeitlichen Versatz in Richtung der vierten Entwicklungsphase verschoben, sondern auch stärker im halbschattigen Bereich lokalisiert (Abb. 56). Im allgemeinen scheint unter den gegebenen Konkurrenzverhältnissen klonal wachsenden Arten wie *Rubus fruticosus* agg. ein gewisser Etablierungsvorteil zuzufallen.

Die bereits zu den spätsukzessionalen Gehölzen vermittelnden, monopodial wachsenden *Acer pseudoplatanus* bzw. *Prunus serotina* weichen hingegen auffällig in die lichtschwachen

Bereiche aus (Abb. 56). In einer relativ scharf auf das vierte Sukzessionsstadium begrenzten Immigrationswelle erfolgt die, positiv mit der mittleren Lichtzahl korrelierte, Einwanderung von *Crataegus monogyna*. Neben *Acer pseudoplatanus* und *Prunus serotina* ist insbesondere *Quercus robur* häufig in der Krautschicht vertreten.

Die Eiche ist in Einzelexemplaren bereits in jungen, noch weitgehend offenen Beständen zu beobachten und erreicht mit steigendem Sukzessionsalter ein hauptsächlich auf die lichtreichen Standorte konzentriertes Vorkommen (Abb. 56). Entsprechend den Untersuchungen von LEUSCHNER (1994), werden die *Quercus*-Sämlinge unter den nährstoffarmen Bedingungen jedoch selten älter als zwei Jahre und leben in dieser Zeit vor allem von den Speicherstoffen ihrer Samen. Damit gelingt es der Eiche ungeachtet ihrer scheinbar hohen Dispersions- und Keimfähigkeit nicht, eine stabile vertikale Populationsstruktur aufzubauen.

Durch die dargestellten Ergebnisse kann gezeigt werden, daß die abiotischen Standortverhältnisse, die Konkurrenz durch die Krautschicht (insbesondere perennierende Gräser), die Distanz zu den potentiellen Diasporenquellen sowie die Intensität der notwendigen Diasporenvektoren zu den wichtigsten Einflußfaktoren einer erfolgreichen Gehölzetaablierung zählen (PRACH 1985, OLSSON 1987, DE STEVEN 1991).

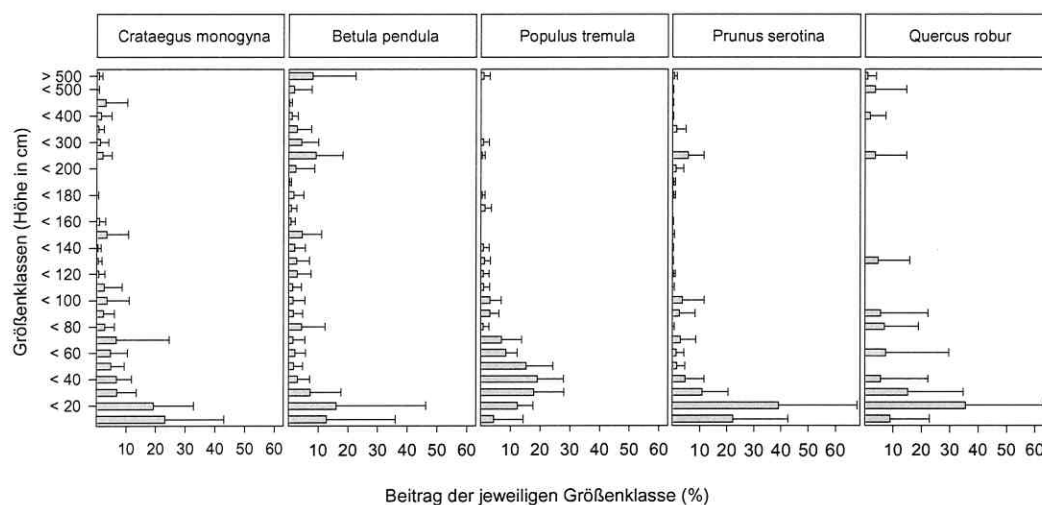


Abb. 57: Vertikale Populationsstruktur einiger spontan auftretender Gehölzarten der Bergbaufolgelandschaft. Die Höhenangaben sind in Größenklassen geordnet, wobei zu beachten ist, daß jeweils nach der Klasse < 200 bzw. < 500 Strukturbrüche in der ansonsten metrischen Skala auftreten. Das Gesamtvorkommen einer Art wurde jeweils gleich 100% gesetzt.

Durch die Analyse der Raumstruktur lassen sich sowohl die Differenzen zwischen den Besiedlungsmustern der einzelnen funktionellen Gehölzgruppen als auch deren entwicklungs-



Abb. 58: Pappelforst im fortgeschrittenen Sukzessionsstadium mit einer sich langsam schließenden zweiten Baum- bzw. Strauchschicht. Neben verschiedenen Sträuchern ist *Betula pendula* als häufigste Baumart vertreten.

dynamische Bedeutung präzisieren.

Als Vertreter der Gebüsche weist *Crataegus monogyna* eine typische, sich nach oben verjüngende demographische Pyramide auf (Abb. 57). Mit ca. 40% entfallen die meisten Individuen auf eine Höhenschicht bis 20 cm. Bereits in der nächst höheren Größenklasse (Arten < 30 cm) erfolgt ein deutlicher Rückgang auf unter 10%. Eine markante Lücke in der vertikalen Populationsstruktur ist zwischen der Größenklasse < 160 cm und < 250 cm zu beobachten. Möglicherweise markiert diese den Wechsel von einer vorrangig extrinsisch basierten Populationsstruktur zu einer bestandsinternen Populationsdynamik. In Anbetracht der vertikalen Individuenverteilung scheint sich *Crataegus monogyna* durch eine generell gefestigte Populationsstruktur auszuzeichnen.

Wie bereits erwähnt, zählt *Betula pendula* im Rahmen der Gehölzsukzession zu den erfolg-



Abb. 59: Nach der Rodung eines ca. 46-jährigen *Populus x canadensis*-Bestandes verbliebene spontane Gehölzverjüngung. Im Verlauf der Rodung wurden neben der Pappel auch die im Bestand aufgewachsenen Birken entfernt, lediglich die aus forstwirtschaftlicher Sicht förderungswürdigen Baumarten blieben erhalten.

reichsten Pionierbaumarten. Als typischer Rohbodenbesiedler ist sie zur generativen Vermehrung aber auf Standorte mit einer offenen Bodenvegetation angewiesen. Das individuelle Verhalten der Birke gegenüber den jeweiligen Standortbedingungen widerspiegelt sich sowohl in der relativ regellosen demographischen Struktur als auch in dem vergleichsweise hohen Prozentsatz an Gehölzen mit einer Höhe von mehr als 3 m. Hingegen umfassen die untersten drei Größenklassen gemeinsam gerade etwas mehr als 30% aller beobachteten Individuen. Generell demonstriert die geringe Besetzung vieler Größenklassen eine

deutliche Abhängigkeit der räumlichen sowie zeitlichen Entwicklung der Populationsstruktur

von den lokalen Gegebenheiten, so daß die Birkenpopulationen wohl nur punktuell als gefestigt gelten können. Ein deutlich abweichendes vertikales Strukturmuster zeigt *Populus tremula*; die zweite in nennenswertem Umfang auftretende Pionierbaumart. Im Gegensatz zur Birke besitzt die Aspe ein differenzierteres Einwanderungsverhalten. Insgesamt scheint das Vermögen von *Populus tremula* zur Besiedelung nährstoffarmer Rohböden geringer, die Toleranz gegenüber sich verschlechternden Lichtverhältnissen jedoch größer zu sein, als bei *Betula pendula*.

Prunus serotina und *Quercus robur* weisen im wesentlichen vergleichbare Populationsstrukturen auf (Abb. 57), wobei die etwas höhere Besetzung der einzelnen Größenklassen bei *Quercus robur* auf die durchschnittlich geringere Anzahl an Individuen zurückzuführen ist (die Verteilung wurde ohne Korrektur des Binomialfehlers berechnet). Der absolute Schwerpunkt der Individuenverteilung liegt naturgemäß im unteren Drittel der dargestellten Altersskala, da eine regelmäßige Etablierung beider Arten erst unter den Bedingungen der fortgeschrittenen Bestandsentwicklung möglich ist. Damit sind aber erfolgreiche Besiedelungsereignisse in jüngeren Entwicklungsstadien nicht *a priori* ausgeschlossen, so daß die Arten mit geringen prozentualen Anteilen bereits in der Strauchschicht (Größenklassen 0.5 m – 5 m) sowie in der Baumschicht (Größenklassen > 5 m) vertreten sind (Abb. 57). Deutlicher sind beide Arten hinsichtlich ihrer Reproduktion zu differenzieren. Während *Prunus serotina* in den Forstgesellschaften des vierten und fünften Sukzessionsstadiums bereits häufig fruktifizierend anzutreffen ist, unterliegt das spontane Auftreten von *Quercus robur* aufgrund des relativ langen Zeitraums bis zum Erreichen der generativen Phase einem anhaltenden exogenen Eintrag keimfähiger Diasporen.

Grundsätzlich kann man davon ausgehen, daß unter der Voraussetzung eines entsprechend langen Zeitraumes die spontane Gehölzetaablierung ausreicht, um die Selbstregeneration der Forstbestände zu gewährleisten. Durch die forstwirtschaftliche Nutzung der Bestände kann diese jedoch unterbunden oder zumindest stark verzögert werden (Abb. 59).

6. Diskussion

Bereits 1929 formulierte HEUSOHN seine Vision von der Landschaft nach dem Bergbau: "...Wir nehmen Flachkippen... zu Feldern, die Halden und Hänge zu Wäldern, und dazwischen liegen die alten Tagebaue als stille, tiefe Seen; das gibt das Bild, das wir schaffen wollen und müssen." (zitiert nach SCHÖLMEICH 1998); eine Vorstellung also, welche bis heute nichts von ihrer Aktualität verloren hat.

Viele Fragen, insbesondere jene nach der pedogenetischen Entwicklung der Kippsubstrate sowie deren initialer Besiedelung durch die Tier- und Pflanzenwelt, sind durch langjährige Forschungsarbeiten einer Klärung nähergebracht worden (vgl. Kap. 3.1. bzw. 3.6.). Die Dynamik und das Potential der Sukzession forstlicher Anpflanzungen in der Bergbaufolgelandschaft fanden, ungeachtet ihrer landschaftsökologischen Bedeutung, bislang aber nur wenig Beachtung. Gerade die Weiterentwicklung forstlich rekultivierter Kippenflächen zu stabilen Waldökosystemen ist jedoch ein vielschichtiger und langwieriger, möglicherweise mehrere Jahrhunderte andauernder Prozeß, an dessen Verlauf neben den innerhalb der Pflanzengemeinschaft wirkenden Mechanismen (Konkurrenz, Ressourcendynamik, Störungen) auch extrinsische Faktoren (Dispersionsprozesse, funktionelle Zusammensetzung des regionalen Artenpools) beteiligt sind. Eine erfolgversprechende Begründung sowie ein zielorientiertes Management forstlicher Anpflanzungen auf Bergbaufolgestandorten ist daher direkt mit der Kenntnis jener Mechanismen verbunden, welche auf Habitat- bzw. Populationsebene die zeitliche und räumliche Strukturbildung steuern.

6.1. Forstgesellschaften als hierarchisch organisierte Systeme

Im allgemeinen kann man ökologische Systeme als quasi-stabile Beziehungsgefüge zwischen Organismenpopulationen und ihrer lebenden bzw. unbelebten Umwelt auffassen (ZWÖLFER & VÖLKELE 1993), wobei die Artengemeinschaft die auf eine Umweltmodifikation reagierende, biotische Komponente eines Ökosystems (i. S. einer holistischen Betrachtung) repräsentiert. Ihre jeweiligen Reaktionsmuster erlauben Rückschlüsse auf die ursächlichen Mechanismen der sichtbaren Systemveränderungen. Damit lassen sich ökologische Muster wie Artenreichtum (Kap. 5.4.1.) und -zusammensetzung, Abundanzmuster (Kap. 5.4.2.) oder *patchiness* (Kap. 5.6.) als das Ergebnis von Prozessen interpretieren, welche sowohl auf als auch zwischen unterschiedlichen Skalen wirksam sind (s. Abb. 60). Eine direkte kausalanalytische Betrachtung der strukturbildenden Prozesse wird jedoch durch die oft nicht in einer stationären Raum-Zeit-Struktur organisierten Artengemeinschaften erschwert, oder sie erscheint aufgrund der komplexen Natur ökologischer Systeme uneindeutig oder gar antagonistisch. In Anbetracht der spezifischen Skalierung vieler ökologischer Phänomene ist es daher vorteilhaft, diese Prozesse bzw. die durch sie entstehenden Muster mittels einer hierarchischen Betrachtung zu erfassen

(KOLASA & PICKETT 1989, PETERSON & PARKER 1998). Entsprechend dieser Konzeption ist nicht länger das Gesamtsystem die entscheidende Betrachtungsebene, sondern vielmehr einzelne, über verschiedene Skalen hinweg gleich strukturierte, diskrete Ebenen (Hierarchien).

Bezüglich der untersuchten forstlichen Anpflanzungen lassen sich generell Hierarchieebenen hinsichtlich der (1) durch den Standort vorgegebenen physikalischen Grenzen (*constraints*), (2) der Art der Interaktion zwischen den Organismengruppen, (3) der räumlichen und zeitlichen Skalen (Abb. 60) sowie (4) der ökologischen Integrationsebene als mögliche Schlüsselfaktoren unterscheiden (vgl. ACHTZIGER 1995). Dabei definieren die Faktoren der jeweils übergeordneten Hierarchiestufen gewissermaßen den Rahmen für die Musterbildung auf der interessierenden Ebene, während die Prozesse der untergeordneten Skalen die mechanistische Ursache der entstehenden Struktur darstellen (ALLEN & STARR 1982).

Grundsätzlich ist der Einfluß von Faktoren höherer Hierarchieebenen (z.B. Region) nicht exklusiv auf die entsprechende Skala beschränkt, sondern kann sich, mit wechselnder Bedeutung, auch in den unteren Ebenen bis hin zu den Kleinstrukturen fortsetzen. In Abb. 60 ist ein dementsprechendes hierarchisches Modell für die Forstgesellschaften der Bergbaufolgelandschaft entwickelt worden, welches im Rahmen einer skalenabhängigen Abwärtskausalität das Beziehungsgefüge zwischen den sukzessionsrelevanten Prozessen und ihren Faktoren bildlich darstellt.

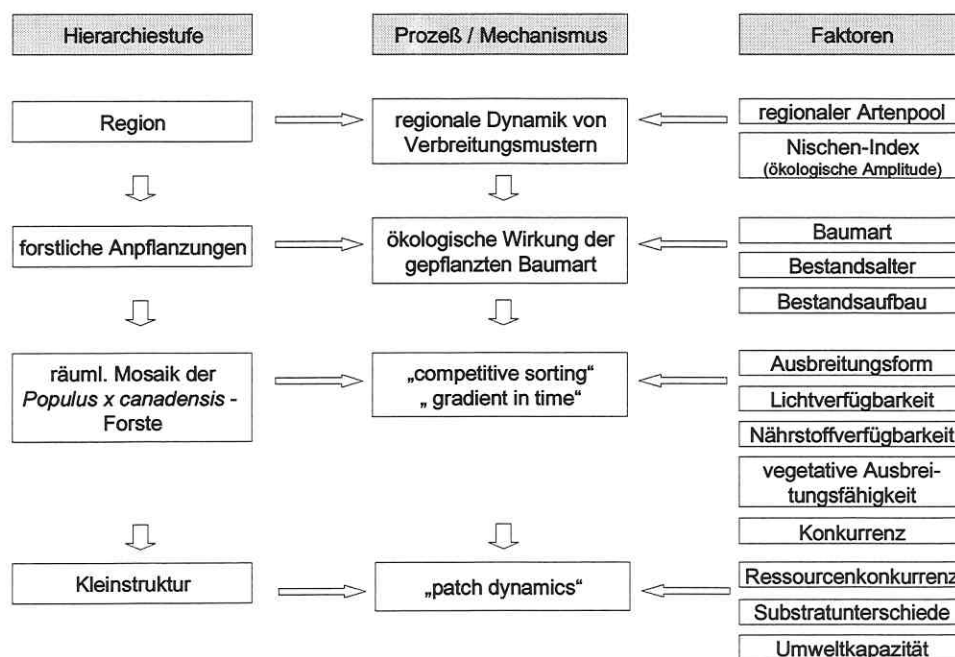


Abb. 60: Hierarchische Struktur der Sukzession forstlicher Anpflanzungen auf Bergbaufolgestandorten. Die sukzessionsrelevanten Prozesse und Mechanismen sind an spezielle Hierarchieebenen gebunden und werden durch ebenfalls skalenabhängige Faktoren beeinflusst. Die dargestellten Faktoren weisen eine abwärts verlaufende, additive Struktur auf, d.h. sie können auf verschiedenen Skalen mit unterschiedlicher Bedeutung wirksam sein.

6.2. Die Differenzierung der verschiedenen Forsttypen

Bisher führte die Entwicklung der untersuchten Forstbestände noch zu keinem stabilen Endstadium. Ihre Vegetationsstruktur (Kap. 5.1.) macht zwar generell eine Entwicklungstendenz zu Laubwaldgesellschaften wahrscheinlich, jedoch demonstrieren die einzelnen soziologischen Spektren noch deutlich die für Sukzessionsbestände typische Heterogenität der floristischen Zusammensetzung (Abb. 7 – Abb. 21). Strukturänderungen, Sukzessionsphasen und Entwicklungstendenzen lassen sich daher häufig nur an der zeitweiligen Dominanz der einzelnen soziologischen Gruppen bzw. am Wechsel der Abundanzoptima verschiedener Artengruppen erkennen (Abb. 22, Abb. 23).

Die Differenzierung der Vegetationsstruktur zwischen den verschiedenen Forstgesellschaften sollte entsprechend der ersten Ausgangshypothese vor allem aus der Wirkung der Faktoren Baumart und Bestandsalter resultieren (vgl. Abb. 1 bzw. Abb. 60). In diesem Zusammenhang zeigten die Ergebnisse in Kap. 5.2.1., daß die Ruderal- aber auch die Grünlandarten hauptsächlich auf Unterschiede im Bestandsaufbau reagierten, während die Zunahme der Waldarten vorrangig mit dem Bestandsalter korreliert ist.

Für die Strukturdifferenzierung der Bodenvegetation sind damit neben der natürlicherweise auftretenden interspezifischen Konkurrenz vor allem Standortveränderungen verantwortlich, welche sich direkt oder indirekt auf die ökologische Wirkung der gepflanzten Baumarten zurückführen lassen. Im allgemeinen nehmen die floristischen Unterschiede in einem Maß zu, wie die Verfügbarkeit essentieller Ressourcen durch die Baumart bzw. die Bestockungsform unterbunden oder in ein ungünstiges Verhältnis verschoben wird. Die Reduktion der Ressourcen kann dabei sowohl durch die aus der jeweiligen Bestandsstruktur resultierende Beschattung der Bodenvegetation als auch durch die spezifische Zusammensetzung bzw. Mineralisierbarkeit der Laubstreu (Nährstoffzyklus) erfolgen. Die Modifikation der einzelnen Parameter vollzieht sich zwischen den betrachteten Baumarten allerdings nicht einheitlich (Tab. 5), so daß die syndynamische Entwicklung sowohl durch konvergente als auch divergente Veränderungen gekennzeichnet ist.

Die zweite der in Kap. 2.2. formulierten Ausgangshypothesen postulierte eine funktionelle Trennung zwischen der gepflanzten Gehölzschicht und der sich mittels natürlicher Sukzessionsprozesse entwickelnden Bodenvegetation. Diese Annahme ließ sich durch die divergierende Ähnlichkeitsstruktur zwischen den krautigen Pflanzengemeinschaften bzw. zwischen den Baum- und Strauchstraten der einzelnen Forste (Abb. 24) untermauern. Damit soll jedoch keinesfalls das Fehlen jedweder Interaktion zwischen beiden Straten ausgedrückt, sondern lediglich die Unterschiede ihrer Entwicklungsdynamik unterstrichen werden. Funktionell differenzierbare Untereinheiten von Pflanzenbeständen wurden bereits von BRAUN-BLANQUET (1919 in DIERSCHKE 1994, S. 335) als "abhängige Gesellschaften" bezeichnet (wenngleich BRAUN-BLANQUET darunter vorwiegend Epiphyten- und Saprophyten-Gesellschaften verstand).

Verallgemeinernd läßt sich der Begriff der "abhängigen Gesellschaft" aber auch auf Artengruppen anwenden, deren Existenz obligatorisch oder fakultativ an andere (unabhängige) Teile der Artengemeinschaft gebunden ist (DIERSCHKE 1994). In den älteren Forstgesellschaften trifft dies in besonderer Weise auf die Bodenvegetation zu, soweit diese in ihrer Existenz von einer geschlossen Bestandsstruktur abhängig ist.

Die Abfolge von Strukturänderung innerhalb eines Vegetationsbestandes bezeichnet man gewöhnlich als Sukzession, was im allgemeinen mit einem durch Einwanderungs- und Aussterbeprozesse ausgelösten Ersatz einer Artengemeinschaft durch eine andere einher geht (CRAWLEY 1997). Wie im vorliegenden Fall können Strukturdifferenzen aber auch aus einer Modifikationen der Abundanzverhältnisse einzelner Arten oder Artengruppen resultieren, womit nicht zwangsläufig die Substitution der gesamten Artengemeinschaft verbunden sein muß.

Generell sind gerichtete Vegetationsveränderungen wie sie die Entwicklung von Forstgesellschaften auf Bergbaufolgestandorten darstellen, vor allem aus einer syndynamischen Perspektive zu erfassen.

In der mitteleuropäischen Vegetationskunde wird aber auch in bezug auf Sukzessionsstudien immer wieder die Anwendung des BRAUN-BLANQUET-Systems forciert (DIERSCHKE 1994), wobei der Komplexität des Strukturwandels mit oft ebenso komplexen Sukzessionsschemata Rechnung getragen wird.

In Anbetracht des oft kleinräumigen Wechsels von Arten bzw. Artengemeinschaften unterschiedlicher Entwicklungsstufen (*patch dynamics*) ist die syntaxonomische Abgrenzung von Sukzessionsphasen oder -stadien innerhalb der einzelnen Phytocoenosen aber weder unproblematisch noch überall sinnvoll (DIERSCHKE 1988). Ungeachtet dessen wurde für die einzelnen Etappen der Waldentwicklung bislang eine größere Zahl verschiedener Gesellschaften beschrieben. Eine mögliche Ursache für diesen Antagonismus stellt die überwiegend induktiven Methodik syntaxonomischer Untersuchungen dar, welche – nach klassifizierbaren Einheiten suchend – das Interesse selektiv auf gut abgrenzbare Phasen oder Stadien des Sukzessionsverlaufs lenkte. Durch die floristisch-soziologische Analyse der Forstgesellschaften konnte aber gezeigt werden, daß, zumindest unter den Bedingungen der Bergbaufolgelandschaft, ein solcher Ansatz nur bedingt zur Beschreibung der Musterbildung geeignet ist. Im Gegensatz zu den Forstgesellschaften der Bergbaufolgelandschaft verfügt die mehrheitlich nach dem Konzept der Sekundärsukzession verlaufende Waldentwicklung auf gewachsenen Böden über vegetations-spezifische, in der Bodensamenbank präformierte Ersatzgesellschaften (FISCHER 1987). Dies ermöglicht ein kaskadenartiges Aufeinanderfolgen floristisch $\pm$ gut abgrenzbare Sukzessionsstadien nach einer erfolgten Störung. Die Entwicklung der Vegetationsmuster in den forstlichen Anpflanzungen ist hingegen auf eine externe Zufuhr von Diasporen angewiesen (vgl. Kap. 5.3.1.), womit die floristische Struktur sehr viel heterogener und im Sinne der klassischen Soziologie schwer klassifizierbar wird.

Aufgrund der allgemein ablehnenden Haltung gegenüber der Integration der Forstgesellschaften in das pflanzensoziologische System bereitet die systematische Ansprache der aufgeforsteten Gehölzbestände erhebliche Schwierigkeiten. Zunehmend wird jedoch eine Einordnung dieser historisch jungen Pflanzengesellschaften in das BRAUN-BLANQUET-System auf der Grundlage floristischer Unterschieden bzw. Ähnlichkeiten als gerechtfertigt erachtet (z.B. ZERBE & SUKOPP 1995, KOWARIK 1995, AMARELL 1999).

Hinsichtlich der einzelnen Bestandstypen (Kap. 5.1.) läßt sich, in Anlehnung an die Vorschläge von TÜXEN (1950), MEISEL-JAHN (1955) (ungeachtet ihrer gegensätzlich intendierten Äußerungen) bzw. ELLENBERG (1996), mit der Betonung der jeweils bestandsbildenden Baumart eine hinreichende Charakterisierung der unterschiedlichen Aufforstungen erreichen. Dieses Vorgehen erschien legitim, da die Ansprache von Vegetationsbeständen auf der Grundlage der dominanten Art auch in anderen (oft anthropogenen) Syntaxa grundsätzlich zulässig ist.

6.3. Einfluß pflanzlicher Ausbreitungsstrategien in Raum und Zeit

In Kap. 5.3.1. wurde gezeigt, daß sowohl die Samenausbreitung (*dispersal in space*) als auch die Bodensamenbank (*dispersal in time*) nur einen geringen Einfluß auf die Veränderung der Vegetationsmuster im Verlauf der Sukzession besitzen. Während die prozentualen Anteile der Ausbreitungsformen in allen fünf Sukzessionsstadien näherungsweise konstant blieben (Abb. 27), ist für den Aufbau der Diasporenbank zwar eine gewisse zeitliche Differenzierung zu erkennen (Kap. 5.3.1.2.1.), diese steht jedoch in keinem direkten Zusammenhang mit den Veränderungen der aktuellen Vegetation (Kap. 5.3.1.2.3.).

Viele der bisherigen Modellvorstellungen zur Vegetationsdynamik (ELLENBERG 1996, ZOBEL 1992) setzen aufgrund der relativ hohen Reproduktionsrate vieler Pflanzen ein für alle Arten einheitliches Migrationspotential voraus (vgl. CAVERS 1983) und messen folglich den räumlichen und zeitlichen Dispersionsprozessen wenig Bedeutung bei. Ungeachtet der Stichhaltigkeit dieser Aussage, sind die angeführten Argumente nur schwer zu begründen, da sich die realen Ausbreitungsmöglichkeiten einzelner Arten mit den derzeit verfügbaren Daten nur unzureichend einschätzen lassen. Insbesondere fehlen Informationen zu Alternativen für bekannte Verbreitungsmechanismen sowie deren Effektivität. In diesem Zusammenhang sind besonders die Untersuchungen von FISCHER et al. (1995, 1996) bzw. POSCHLOD et al. (1997) zu erwähnen, welche darlegen, daß die tatsächlich durch zoochore Ausbreitung initiierte Florendynamik auf regionaler Ebene bisher häufig unterschätzt wurde (vgl. Kap. 5.3.1.1.).

Die bisherigen Ausführungen vermitteln den Eindruck, daß die generelle Verfügbarkeit eines potentiell nutzbaren Diasporenvektors eine geringere Bedeutung für die räumliche Ausbreitung von Pflanzen besitzt als dessen Dispersionseffizienz.

Die Quantität der in einen Sukzessionsbestand gelangenden Samen ist insbesondere dann entscheidend, wenn, wie im Fall der hier behandelten Forstgesellschaften, die Neugründung von Populationen vorwiegend durch einen externen Diasporeneintrag realisiert werden muß. Die regulative Wirkung der quantitativen Diasporenausbreitung innerhalb des Sukzessionsprozesses ist jedoch nur dann gewährleistet, wenn auch die Bestäubungsmechanismen die Anwesenheit von mindestens zwei Individuen verlangen, d.h. Selbstbestäubung oder Apomixis keine Alternativen darstellen, da andernfalls theoretisch der Eintrag einer Diaspore zur Gründung einer neuen Population ausreicht.

Praktisch (Kap. 5.9., Tab. 14) konnte bisher aber weder für ungerichtete Bestäubungs- (Wind- bzw. Selbstbestäubung) noch für derartige Ausbreitungsformen (Windverbreitung) eine positive Wirkung auf den Etablierungserfolg einer bestimmten Spezies nachgewiesen werden. Auch der umgekehrte Fall ließ sich nicht beobachten. Dies führt im Prinzip zu drei Schlußfolgerungen: (1) Die Einwanderung der notwendigen Bestäuber bzw. Samenverbreiter erfolgt ebenfalls relativ schnell, so daß die Populationsdynamik der meisten Arten nicht beeinträchtigt wird. (2) Die Anzahl möglicher Bestäuber bzw. Diasporenverbreiter ist so groß, daß auch bei geringer Verfügbarkeit eine Bestäubung bzw. Samenausbreitung gesichert ist. (3) Die Habitatdiversität und Organismenvielfalt hat innerhalb der Bergbaufolgelandschaft einen Grad erreicht, durch den auch eine von Habitat zu Habitat gerichtete Ausbreitungsstrategie (z.B. Ornithochorie) bzw. ein spezialisierter Bestäubungsmechanismus (*Orchidaceae* od. *Salvia pratense*) keine existentiellen Hindernisse darstellen.

Unter dem Gesichtspunkt der Sukzessionsdynamik besitzen demnach, im Gegensatz zu den Annahmen von GITAY & WILSON (1995) aber auch WHITTAKER et al. (1989), GRUBB (1987) und BROWN & MARSHALL (1981), die Ausbreitungsmechanismen, ausgenommen der myrmeko- und ornithochoren Arten, keine wesentliche Bedeutung für den variierenden Einwanderungserfolg der Arten (vgl. TILMAN 1988). Dies wird ferner durch die in Kap. 5.9. nachgewiesene kongruente Häufigkeit der anemo- und epizoochor verbreiteten Arten in den jungen Kippenforsten und der umgebenden Landschaft gestützt.

Die zeitliche Ausbreitung von Diasporen geschieht im allgemeinen mittels der Samenbank des Bodens. Betrachtet man den Diasporenvorrat des Bodens als eine Art "Erinnerung" an die ursprüngliche Beschaffenheit (Artenzusammensetzung, Nutzungsart oder Sukzessionsstadium) eines Vegetationsbestandes (BAKKER et al. 1996), so sollten sich die spezifischen strukturellen (Artenzahl, Diasporendichte) sowie funktionalen (mittlerer *longevity*-Index) Merkmale der Samenbank als Äquivalent der Strukturunterschiede verschiedener Entwicklungsstadien der Vegetation interpretieren lassen (BEKKER et al. 1998). Entsprechend der Ausgangshypothese III (Abb. 1) würde somit der zeitliche Verlauf der Sukzession durch die Zusammensetzung der Bodensamenbank reflektiert (vgl. HERRERA & JORDANO 1981, IZHAKI et al. 1991, DEBUSSCHE & ISENMANN 1994, KOLLMANN 1994).

Diese Vermutung ließ sich durch die vorliegenden Ergebnisse nicht bestätigen; ein Umstand, der z.T. aus dem Gegensatz zwischen der geringen zeitlichen Spanne des Sukzessionsgradienten und dem hohen Grad an Stochastizität bezüglich der Zusammensetzung der Samenbank resultiert. Das heißt, die Strukturveränderung zwischen den untersuchten Vegetationsbestände verläuft möglicherweise zu schnell und weist einen zu geringen Kontrast auf, als daß sie durch das relativ grobe Raster der Bodensamenbank detektiert werden könnte.

6.4. Die Strukturdifferenzierung im Sukzessionsverlauf von *Populus x canadensis* –Forsten: Muster, Mechanismen und mögliche Ursachen

6.4.1. Die Musterbildung in der Bodenvegetation

In bezug auf die Entstehung ökologischer Muster (Kap. 4) in der Bodenvegetation von *Populus x canadensis*-Forstbeständen sind räumliche und zeitliche Strukturen voneinander zu unterscheiden.

Die festgestellten räumlichen Muster (Kap. 5.6.) suggerierten sowohl eine mosaikartig wiederkehrende Artengruppierung (*patch*-Struktur), als auch einen kontinuierlichen Vegetationsgradienten sowie eine mehr oder weniger stochastische Artenzusammensetzung als wesentliche Strukturtypen.

Im allgemeinen repräsentiert jede Vegetationsaufnahme eine Artengruppe, welche durch die Interaktionen zwischen den Einzelindividuen (z.B. Konkurrenz, Förderung oder Koexistenz) bzw. durch deren Auseinandersetzung mit den herrschenden Standortfaktoren (Theorie der ökologischen Nische) selektiert wird. Alle Aufnahmegruppen lassen sich folglich durch Merkmalskomplexe beschreiben, welche in Form regelhaft wiederkehrender Artenverbindungen den Unterschied gegenüber anderen Aufnahmegruppen verkörpern. Determiniert durch die spezifischen Raumansprüche der einzelnen Arten können die Aufnahmen bzw. Aufnahmegruppen eines Vegetationsbestandes diskrete Muster aufweisen. Wenngleich dessen Grenzen nicht immer festzustellen sind, sollte sich nach VAN DER MAAREL (1996) die Vegetationsstruktur durch einen raschen, kleinräumigen Wechsel von Arten oder Artengruppen (*patch dynamics*) beschreiben lassen. Andererseits bezeichnen PALMER & WHITE (1994) eine kontinuierliche Veränderung der Vegetation als ein universell auftretendes Phänomen in Pflanzenbeständen, wobei die Differenzierung der Artengemeinschaft mehr oder weniger abrupt erfolgen kann. Die gleichberechtigte Existenz beider Formen räumlicher Musterbildung in den untersuchten Forstgesellschaften (Kap. 5.6.) macht jedoch deutlich, daß diese keine sich gegenseitig ausschließenden Alternativen darstellen, sondern lediglich die Extreme einer kontinuierlichen Veränderung beschreiben.

Das heißt, entlang des Sukzessionsgradienten ergeben sich vielfache Übergänge von einer amorphen, monodominanten über eine ausgeprägte *patch*-Struktur bis hin zur distanzabhängigen Veränderung. Interpretiert man die monodominanten Strukturen als räumlich nicht limitierte *patches*, kommt auch der artspezifischen vegetativen Ausbreitungsfähigkeit eine wesentliche strukturbildende Funktion zu. Die Parallelen zur vegetativen Persistenz (FISCHER 1987) sind dabei offensichtlich. Damit ist bereits ein wesentliches Problem der Strukturbildung in Pflanzengemeinschaften umrissen. Die Bildung von Vegetationsmustern ist kein statisches sondern ein dynamisches Phänomen, welches nicht *a priori* vorgegeben wird, sondern durch die Interaktion zwischen den Arten und ihrer Auseinandersetzung mit den abiotischen Verhältnissen entsteht. Die resultierenden Muster sind somit in hohem Maß abhängig von den ökologischen Eigenschaften der beteiligten Arten.

Dies ist vermutlich auch eine Ursache für den relativ konservativen Charakter der zeitlichen Musterbildung. Sowohl die mittleren *turnover*-Raten (Kap. 5.4.1., Abb. 38) als auch die Art-Abundanz-Kurven (Kap. 5.4.2.) demonstrieren eine weniger durch die Substitution syndynamischer Differentialarten, sondern überwiegend durch den Wechsel der Abundanzverhältnisse erfolgende Veränderungen der Vegetationsstruktur. Insbesondere die Analyse der *nestedness* (Kap. 5.4.3., Tab. 10) ergab eine überwiegend konstante Grundstruktur der Artenzusammensetzung. In Verbindung mit den Ergebnissen des Varianztests (Kap. 5.4.4.) war vor allem zu Beginn und am Ende des untersuchten Sukzessionsgradienten eine stärkere Entwicklungsdynamik festzustellen.

Das ungeachtet der sichtbaren Veränderungen der Vegetationsstruktur alle Sukzessionsstadien relativ gleichförmige Art-Abundanz-Kurven (Kap. 5.4.2.) aufweisen zeigt, daß die Artenzahl nicht direkt mit dem Gesellschaftsaufbau korreliert ist. Ihre signifikante Veränderung im Entwicklungsverlauf (Abb. 38) ist damit durch eine variierende Nischenstruktur zu erklären.

Während in überwiegend proportional aufgebauten Artengemeinschaften die mittlere Abundanz der einzelnen Arten mit zunehmender Anzahl sinkt (TOKESHI 1999) und so zu einem geringeren Anstieg der Art-Abundanz-Kurve führt (BAZZAZ 1975), weisen die Kurven der einzelnen Sukzessionsstadien keine merklichen Veränderungen entlang des Zeitgradienten auf. Demnach zeichnet sich die Bodenvegetation der Forstgesellschaften nur im Bereich der subdominanten sowie akzessorischen Arten durch eine variierende Heterogenität aus. Zu ähnlichen Befunden führte auch die Analyse der *nestedness* (vgl. Tab. 10 bzw. Anl.-Tab. 19). Hingegen bleiben im Bereich der dominanten Arten die Strukturverhältnisse relativ stabil.

Eine theoretische Erklärung für die beobachteten Muster bzw. ihre zeitliche Veränderung bietet das als Alternative zu den bisher *community-unit*- (CLEMENTS 1916) und *continuum*- (GLEASON 1917) Modellen entwickelte *hierarchical continuum concept* von COLLINS et al. (1993). Es berücksichtigt neben einer, den unterschiedlichen hierarchischen Ebenen entsprechenden, polymodalen Verteilung der Arten auch deren räumlich und zeitlich flexible Abundanzstruktur.

Konzeptionell setzten die Überlegungen von COLLINS et al. (1993) aufgrund ihrer Anlehnung an die Theorien von KOLASA (1989 - *hierarchical community structure*) und HANSKI (1982 - *core-satellite species hypothesis*) eine positive Interaktion zwischen der Häufigkeit der Arten innerhalb des betrachteten Systems und ihrer Abundanz in der umgebenden Region (vgl. THOMPSON et al. 1999) voraus.

Dieser Zusammenhang ist nicht nur von eminenter Bedeutung für die Vegetationsentwicklung in den Forstgesellschaften (Kap. 5.9., Tab. 14), sondern betrifft darüber hinaus die Wiederbesiedlung der gesamten Bergbaufolgelandschaft (DURKA et al. in prep.).

Generell postuliert das *hierarchical continuum concept* die Existenz von vier funktionell differenzierbaren Gruppen (vgl. HANSKI 1991): (1) *core-species* (in wenigstens 90% aller Flächen vorkommend) – Diese Größenordnung wird in den verschiedenen Sukzessionsstadien der *Populus x canadensis*-Forste lediglich von *Calamagrostis epigejos* (81%) und *Solidago canadensis* (73%) annähernd erreicht. (2) *satellite-species* (in weniger als 10% aller Flächen auftretend) – Innerhalb der Pappelanpflanzungen lassen sich etwa 72% der festgestellten Arten zu dieser Gruppe zählen. (3) *urban-species* (lokal verbreitet mit hoher Abundanz) – z.B. *Pyrola minor*, *Epipactis atrorubens* sowie (4) *rural-species* (weit verbreitet mit geringer Abundanz) – z. B. *Vicia tetrasperma*, *Leucanthemum vulgare*. Es ist einschränkend hinzuzufügen, daß die Verbreitungsmuster der Gruppen (3) u. (4) weniger aus der Beziehung zwischen Häufigkeit und Abundanz resultieren, sondern sich im wesentlichen durch nischentheoretische Überlegungen interpretieren lassen (s. Nischenindex Kap. 5.7.). Kombiniert man das genannte Modell mit den sich verändernden Umweltbedingungen im Verlauf der Gehölzsukzession, läßt sich das oft zufällig erscheinende Auftreten vieler Arten im Entwicklungsverlauf (s. synthetische Tabelle in Anl.-Tab. 12) leichter interpretieren.

Syntaxonomisch konnte die räumliche und zeitliche Strukturveränderung nur bedingt reflektiert werden, d.h. floristisch abgrenzbare Stadien i. S. eines Syntaxons (Assoziation o.ä.) waren nicht zu unterscheiden (vgl. Kap. 5.1.). Eine deskriptiv-klassifizierende Betrachtung der Artengemeinschaft und ihrer Elemente sollte aber im Rahmen einer kausalen Interpretation ökologischer Muster den numerisch-analytischen Methoden grundsätzlich gegenüberstehen, da das indifferente Verhalten gegenüber veränderten Standortbedingungen bzw. die Interaktionsformen zwischen den verschiedenen Arten nur bedingt numerisch quantifizierbar ist. Es war jedoch gerade die polymodale Struktur der untersuchten Forstgesellschaften, welche eine soziologische Betrachtung erschwert (vgl. Diskussion bei EWALD 1997). Allein das von DENGLER (1997) vorgeschlagene Stetigkeitskriterium zur objektiven Abgrenzung möglicher Kennarten wird in den Gesellschaften der *Populus x canadensis*-Forstgesellschaften von keiner Art erfüllt.

Als Ursachen der floristischen Indifferenz (vgl. Anl.-Tab. 2–11) können prinzipiell drei Argumente angeführt werden: Erstens ergibt sich eine gewisse Heterogenität aus dem Wesen von Sukzessionsbeständen.

Eine zweite Ursache für die indifferente Artenstruktur besteht in der erwähnten vegetativen Persistenz vieler Arten (FISCHER 1987). Sie resultiert generell aus der engen, jedoch nicht unmittelbaren Kopplung der Standortfaktoren eines bestimmten Wuchsortes und der floristischen Struktur der betreffenden Phytocoenose. Drittens erschweren auch Apophytisierungsprozesse die soziologische Differenzierung der Forstgesellschaften. Als Apophyt wird nach TELLUNG (1922 in SUKOPP 1998) eine sich in der Kulturlandschaft sekundär in anthropogenen Gesellschaften auf künstlich geschaffenen Standorten ausbreitende Art (z.B. *Urtica dioica*, *Galium aparine* o. z.T. auch *Calamagrostis epigejos*) der heimischen Flora bezeichnet. Sie kann sowohl in natürlichen als auch anthropogenen Gemeinschaften mit hoher Stetigkeit vorkommen (KOPECKY 1984), ohne das beide Gesellschaften zwangsläufig dem selben Syntaxon angehören müssen.

Die Apophytisierung verursacht demnach einen mit der Auflösung der phytocoenologischen Bindung verbundenen Verlust der Gesellschaftstreue heimischer Arten gegenüber bestimmten Vegetationstypen, was im konkreten Fall in einer zunehmenden Heterogenität der soziologischen Spektren (Kap. 5.1., vgl. auch GUTTE 1995) führt.

Wenngleich floristisch nur bedingt differenzierbar, ließen sich alle fünf Phasen des untersuchten Sukzessionsgradienten der *Populus x canadensis*-Forstgesellschaften als strukturell eigenständige Stadien (FISCHER & KLOTZ 1999) unterscheiden. Die Plausibilität dieser Differenzierung erklärte sich in ausreichendem Umfang aus der Genauigkeit der polymodalen Zuordnung (Kap. 5.1.4.3.1.) der einzelnen Vegetationsaufnahmen zu der *a priori* vorgegebenen Altersstruktur.

6.4.2. Die Sukzessionsmechanismen der *Populus x canadensis*-Forste: Ressourcendynamik vs. Konkurrenz?

*6.4.2.1. Vergleichende Betrachtung des Sukzessionsverlaufes der *Populus x canadensis*-Forste*

Das anfängliche Fehlen einer Bodensamenbank sowie des *in situ* entstandenen organischen Materials, aber auch die zunehmende Stickstoffakkumulation charakterisieren die Vegetationsentwicklung der forstlichen Anpflanzungen grundsätzlich als primäre Sukzession (VITOUSEK & WALKER 1987, vgl. Kap. 2.1.). Allerdings kann „... [dem] Begriff der Sukzession... nützliche wissenschaftliche Bedeutung nur gegeben werden, wenn wir in den Vegetationsfolgen gewisse einheitliche Züge feststellen können, welche wir zum Objekt der Forschung, des Vergleichs und der Formulierung von Gesetzen machen können“ (TANSLEY 1929 zitiert nach GLAVAC 1996). Gemäß dieser, einem sukzessionstheoretischen Axiom entsprechenden, Formulierung werden im folgenden phänomenologische Gemeinsamkeiten mit anderen Sukzessionsserien diskutiert.

Beim Vergleich des Sukzessionsverlaufes der Pappel-Forste mit anderen Entwicklungsreihen, ist zu berücksichtigen, daß die auf das Rekultivierungsalter bezogenen Zeitangaben nicht mit dem tatsächlichen Expositionszeitraum der Substrate identisch sind.

Daher sind die von WOLF (1985) beschriebenen initialen Therophytenstadien im Fall von Gehölzanpflanzungen auf Bergbaufolgestandorten wohl nur ausnahmsweise anzutreffen. Typischerweise stehen sie aber am Beginn jeder Sukzession auf Rohböden. Das erste Stadium der vorliegenden Chronosequenz (Anl.-Tab. 7) entspricht demnach bereits der von WOLF (1985) differenzierten Geophyten–Hemikryptophyten Phase, in welcher die Ablösung der annuellen Vegetationselemente weitgehend vollzogen ist. Übergangsphasen mit hochwüchsigen, oft biennen Stauden (Anl.-Tab. 7 u. 8) stellen ein häufig wiederkehrendes Element der Sukzession dar (z.B. DIERSCHKE 1988, SCHMIDT 1993), dessen Persistenz entsprechend des betrachteten Standorts variiert (BAZZAZ 1996).

Insgesamt entspricht die Artengemeinschaft der jungen Sukzessionsstadien aber noch einer charakteristischen Pioniervegetation (DIERSCHKE 1994, GITAY & WILSON 1995). So entstehen die Vegetationsstrukturen vorzugsweise im kleinräumigen Bereich (Kap. 5.6.), wobei stochastische Einwanderung (DEL MORAL & WOOD 1993) sowie fehlende Bodensamenbank zu einer heterogenen, schlecht vorhersagbaren Artenzusammensetzung führen.

Als strukturbildender Faktor kommt vor allem die eingeschränkte Nährstoffdynamik der jungen Kippsubstrate (Kap. 3.3.2.) in Betracht. TILMAN (1988, 1997) und LEUSCHNER (1994) definieren in diesem Zusammenhang die Stickstoffverfügbarkeit als limitierende Ressource. Ähnliches schlußfolgern auch VITOUSEK & WALKER (1987), erweitern aber die nährstofforientierte Betrachtung um den Faktor einer variierenden Bodenfeuchte. Die in Kap. 5.1.4.3.2. skizzierte Entwicklung der Gehölzschicht schließt einen nachhaltigen Einfluß der Lichtverfügbarkeit auf die Vegetationsstruktur hingegen weitgehend aus (Abb. 16, bzw. S. 56). Insgesamt widerspiegeln sowohl die Artenstruktur als auch die Abundanzverhältnisse der jungen Sukzessionsstadien relativ gut die abiotischen Verhältnissen. Geradezu notwendigerweise ergeben sich aus den niedrigen Stickstoffvorräten Selektionsvorteile für die im Zusammenhang mit der Primärsukzession immer wieder herausgestellten und auch in den jungen Forstgesellschaften stark repräsentierten stickstofffixierenden Arten (VITOUSEK & WALKER 1987, TILMAN 1988, BEGON et al. 1991, SCHMIDT 1999, Kap. 5.1.4.3.). Dieser Vorteil verliert sich jedoch mit der Akkumulation der Stickstoffvorräte im Verlauf der Sukzession (Abb. 61).

Mit dem Übergang zur mittleren Phase des Sukzessionsverlaufes vollzieht sich, ausgelöst durch die Substitution der ruderalen Staudenfluren sowie durch die Betonung hochwüchsiger Gräser und Wiesenpflanzen, ein physiognomischer Wechsel des Vegetationsbildes (Abb. 17). Insgesamt manifestiert sich damit die Entwicklung in einem Dominanzwechsel zwischen den Vertretern der *Artemisietea* und den *Mollinio–Arrhenatheretea*. Zu ähnlichen Ergebnissen kommt z.B. SCHMIDT (1993).

Ungeachtet der sich verbessernden Umweltbedingungen erreicht bei steigender Artenzahl die Artendynamik im mittleren Sukzessionsstadium ihr Minimum, d.h. es folgt eine Phase der ausgeprägten Artenakkumulation und der sich verändernden Dominanzstrukturen (Abb. 39).

Im Vergleich zum mittleren Abschnitt steigt zum Ende des betrachteten Sukzessionsgradienten die Artendynamik wieder deutlich an. Auch in diesem Fall kommt es zu einem durch die Ressourcenverknappung initiierten Anstieg der diffusen Konkurrenz, was sowohl die höheren *nestedness*-Werte als auch die zunehmend gleichförmige Reaktion einzelner Arten auf die Standortverhältnisse bestätigen. Als auslösendes Moment der einsetzenden Veränderung kommt hauptsächlich die schrittweise Reduktion der photosynthetisch aktiven Strahlung in Betracht (LEUSCHNER 1994). Das heißt mit anderen Worten, die wachsende Strukturkomplexität der Gehölzschicht führt zu einer deutlichen Interferenz mit den Bestandteilen der Bodenvegetation. Diese löst zunächst eine zunehmende Artenextinktion in der Krautschicht aus (s. Abb. 38), welche nur zu einem gewissen Teil durch die Einwanderung besser adaptierter Arten kompensiert werden kann. Die primäre Ursache der einsetzenden Strukturveränderung ist demzufolge nicht die Verschärfung der Konkurrenzsituation *per se*, sondern die durch die Entwicklung der Baumschicht ausgelöste Modifikation der abiotischen Ressourcen, wodurch mittelbar eine zunehmende Konkurrenz impliziert werden kann. Die notwendigen ökologischen Anpassungen innerhalb der Artengemeinschaft (vgl. Abb. 44) führen so zu einer steigenden Bedeutung evolutionärer Arteigenschaften (i. S. PIELOU 1975) gegenüber den ökologischen Merkmalen (GITAY & WILSON 1995).

6.4.2.2. Die Entwicklungsmechanismen im Sukzessionsverlauf der *Populus x canadensis*-Forste

Als ursächliche Ausgangshypothesen für die generellen Sukzessionsmechanismen in den Forstgesellschaften wurden in Kap. 2.2. die Ressourcendynamik (*gradient-in-time-hypothesis*) und die konkurrenzbedingte Artenablösung (*competitive sorting hypothesis*) postuliert. Wenngleich sich diese Annahme bestätigte, ergaben weder die Untersuchungen zur *nestedness* (Kap. 5.4.3.) noch jene zur Arteninteraktion (Kap. 5.4.4.) oder die vergleichende Betrachtung der Ressourcennutzung (Kap. 5.7.) Hinweise auf einen unmittelbaren Einfluß von Konkurrenzmechanismen auf die Vegetationsveränderung. Wie nachfolgend gezeigt wird, entsteht damit jedoch kein prinzipieller Widerspruch. Sowohl die Artendynamik als auch die Beziehung zwischen den Vegetationsmustern und den abiotischen Ökofaktoren (Kap. 5.8. bzw. Kap. 6.4.2.1.) erlauben hingegen Rückschlüsse auf die Wirkung der Ressourcendynamik als Ursprung der Forstsukzession.

Wie bereits erwähnt, resultiert die Ressourcendynamik innerhalb der Pappel-Forste aus zwei bestimmenden Größen: (1) der Bodenentwicklung der ursprünglich nährstoffarmen Kippsubstrate sowie (2) dem Wachstum der Baumschicht.

Die Interaktion dieser Faktoren definiert im wesentlichen den Verlauf der Sukzession, wobei die Wirkung beider Größen aufgrund ihrer Natur einer funktionellen Trennung entlang des Sukzessionsgradienten unterliegt.

Die generelle Veränderung in der absoluten Verfügbarkeit beider Ressourcen ist in Abb. 61 dargestellt. Der formende Einfluß der mit dem Entwicklungsverlauf zunehmenden Nährstoffvorräte ist demnach auf den Beginn der Sukzession beschränkt, während die strukturbildende Wirkung der Lichtabnahme erst am Ende des betrachteten Gradienten einsetzt.

Vor diesem Hintergrund läßt sich, insbesondere unter Berücksichtigung der sinkenden *turnover*-

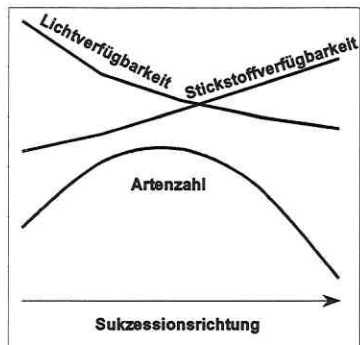


Abb. 61: Generalisiertes Schema zur Erklärung des Einflusses der verschiedenen Ressourcengradienten auf die Vegetationsdynamik. Die Lichtabnahme bzw. Stickstoffzunahme beziehen sich auf die Regressionsgeraden von real gemessenen Werten.

Rate (Kap. 5.4.1.) sowie der unveränderten Art-Abundanz-Verhältnisse (Kap. 5.4.2.), die Zunahme des Artenreichtums in der ersten Hälfte des Sukzessionsgradienten mit einer steigenden Umweltkapazität entlang der Nährstoffachse erklären (Abb. 61). Mit anderen Worten kann bei einer steigenden Nachlieferung der begrenzenden Ressource eine höhere Anzahl von Arten miteinander koexistieren, ohne das dies notwendigerweise zu einer Verschärfung der interspezifischen Konkurrenz (Konkurrenzausschluß) führen muß (MAY 1980). Damit wird ebenfalls deutlich, daß die zunehmende Überlappung der Ressourcennutzungskurven (Abb. 46 bzw. Abb. 47) in den mittleren Sukzessionsstadien in keinem Widerspruch zum Anstieg der Artenzahl steht.

Die strukturbildende Wirkung von Konkurrenzmechanismen ist vor allem dann spürbar, wenn eine

Ressource lediglich im Umfang ihrer quantitativen Nachlieferung zur Verfügung steht, d.h. solange sie auch bei einem zeitweiligen Überangebot keine Akkumulation im System erfährt.

Dies betrifft unter den gegebenen Umständen neben dem zur Verfügung stehenden Raum vor allem die Verfügbarkeit der photosynthetisch wirksamen Strahlung (PAR), welche generell nur im Moment ihrer Inkorporation wirksam ist (LEUSCHNER 1994). Die zunehmende Entwicklung der Gehölzschicht in der zweiten Hälfte des Sukzessionsgradienten reduziert jedoch allmählich die Nachlieferung dieser Ressource im Bereich der Bodenvegetation. Viele Arten der jüngeren, lichtreichen Sukzessionsstadien besitzen aber gegenüber einer abnehmenden PAR oft nur eine geringe Flexibilität (vgl. Anl.-Tab. 7 u. 8). Offensichtlich tritt in diesem Bereich ein Wechsel in den zentralen Mechanismen des Sukzessionsgeschehens ein (vgl. TILMAN 1990), da nicht länger die Stickstoffversorgung sondern die PAR als limitierende Ressource wirksam ist (s. auch Kap. 5.8.).

In Anbetracht der vorliegenden Ergebnisse wird deutlich, daß die Verfügbarkeit einer bestimmten Ressource bzw. ihre systeminterne Nachlieferung den Impetus der Forstsukzession auf Bergbaufolgestandorten darstellt (*gradient in time* Hypothese TILMAN 1985, LEUSCHNER 1994). Wenngleich der Einfluß von Konkurrenz auf die Formation der räumlich-zeitlichen Muster

scheinbar keinen dominierenden Mechanismus darstellt, wird seine Existenz jedoch keineswegs dem Grunde nach negiert. Allerdings wirken Konkurrenzeffekte einerseits vorwiegend zwischen benachbarten Organismen und sind, vor allem bezüglich des Nährstoffgradienten, oft auf den unterirdischen Raum beschränkt (TILMAN 1987, 1994). Aufgrund des methodischen Ansatzes (Kap. 4.2.1.) der vorliegenden Arbeit waren beide Aspekte jedoch keiner direkten Messung zugänglich.

LEUSCHNER (1994) hält diesbezüglich fest: „Mindestens so wichtig wie die Nährstoff-Anreicherung ist zweifellos der Gradient der abnehmenden PAR im Verlauf der Sukzession. Dieser tritt jedoch in jeder Waldsukzession der gemäßigten Breiten als zentraler Mechanismus auf. Auch in den von Tilman (1988) als transient dynamics (synonym etwa der competitive sorting Hypothese) beschriebenen sekundären Sukzession auf reichen Substraten ist dieser Gradient die treibende Kraft. Keine Sukzession der gemäßigten Breiten, ob auf reichen oder armen Böden, die in Richtung Wald führt, ist frei von zeitlichen Gradienten zumindest der Strahlungs-Ressource. Folglich lassen sich die competitive sorting Hypothese und die gradient in time Hypothese nicht klar voneinander trennen: Die letztere läßt sich als ein Spezialfall der competitive sorting Hypothese darstellen, indem zusätzlich zu dem stets vorhandenen Strahlungsgradienten ein Nährstoff-Gradient auftritt...“.

6.4.2.3. Einfluß externer Faktoren auf den Sukzessionsverlauf

In den vorangegangenen Kapiteln wurde der Sukzessionsverlauf der forstlichen Anpflanzungen vorwiegend anhand von Mechanismen analysiert, die hauptsächlich im Skalenbereich der Pflanzengemeinschaften (räuml. Mosaik der Forstgesellschaften bzw. Kleinstrukturen) wirken. Mit zunehmender Isolation von Vegetationsbeständen innerhalb einer heterogenen Umwelt können aber auch externe Faktoren beträchtlichen Einfluß auf den Sukzessionsverlauf gewinnen (PARKER 1997), was in der V. Ausgangshypothese zu Ausdruck kommt.

Als externe Faktoren kommt neben der kontinuierlichen Zufuhr von Arten durch den bereits diskutierten Diasporeneintrag vor allem die funktionelle Zusammensetzung des regionalen Artenpools (ZOBEL et al. 1998, THOMPSON et al. 1999) in Betracht.

Das heißt, die generelle Verfügbarkeit von Arten mit adäquaten Eigenschaften (i. S. der Standortbedingungen, vgl. Kap. 5.9.) ist eine wesentliche begrenzende Größe für die Sukzession. Der regionale Artenpool markiert folglich nicht nur die potentiell mögliche Zusammensetzung der Artengemeinschaft, sondern diktiert indirekt, über die qualitative wie quantitative Verfügbarkeit von Arten mit entsprechenden funktionellen Merkmalen, auch die Abfolge der einzelnen Sukzessionsschritte.

Unter den funktionellen Merkmalen (Kap. 5.9. bzw. Tab. 14) des regionalen Artenpools besitzen vor allem quantitative Eigenschaften eine entscheidende Bedeutung. Die Merkmalskombination aus mengenmäßigem Vorkommen und ökologische Flexibilität bedeutet letztlich nichts anderes, als daß mit zunehmender Häufigkeit in der umgebenden Landschaft die Wahrscheinlichkeit für eine bestimmte Art zunimmt, in die Forstphytocoenosen integriert zu werden.

Insbesondere im Hinblick auf die zögerliche Einwanderung von Waldarten in die Forstgesellschaften ist zu berücksichtigen, daß sich das Vorkommen einer Art in der Landschaft aus ihrem generellen Verbreitungsmuster (i. S. von Abundanz) und ihrer Habitatspezialisierung zusammensetzt. Dabei steht im allgemeinen einem steigenden Spezialisierungsgrad außer- wie auch innerhalb der Bergbaufolgelandschaft eine abnehmende Anzahl geeigneter Habitate gegenüber, was hauptsächlich aus der niedrigeren Toleranz seltener Arten gegenüber Schwankungen bestimmter Umweltbedingungen (BROWN 1984, THOMPSON et al. 1999) resultiert.

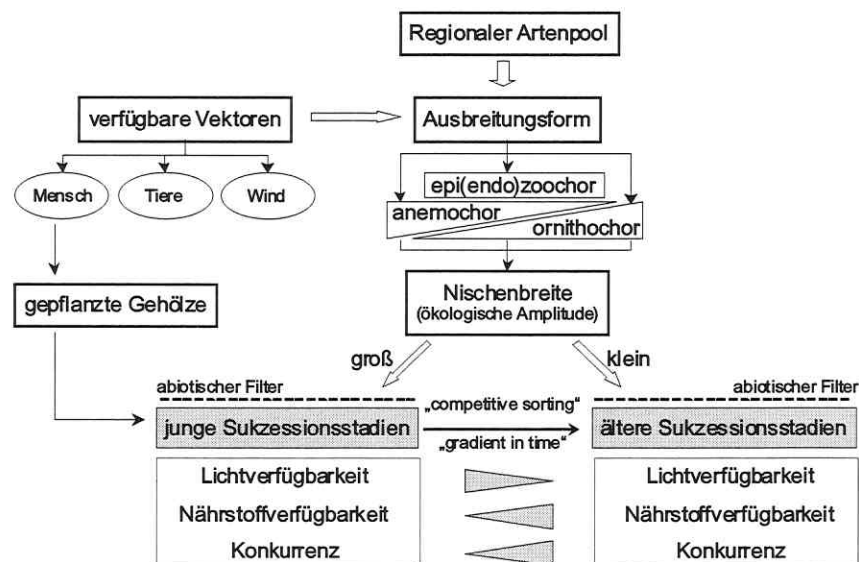


Abb. 62: Schematische Darstellung der ökologischen Barrieren, welche der Einwanderung einer Art in die Forstökosysteme entgegenstehen und der dominierenden Prozesse, die zu den beobachteten Vegetationsstrukturen führen.

Generell sind die nicht explizit in Tab. 14 erwähnten Arteigenschaften (vgl. Anl.-Tab. 16 bzw. 17) nicht bedeutungslos für die Fähigkeit der jeweiligen Arten, sich in den Sukzessionsprozeß zu integrieren, sondern sie werden lediglich auf der jeweils betrachteten Abstraktionsebene als funktionell redundant bzw. nicht relevant betrachtet.

Aufgrund der geringen Kenntnis redundanter Arteigenschaften innerhalb eines bestimmten Artenpools, können über die einen Artenwechsel hervorrufenden Mechanismen meist keine

a priori Annahmen formuliert werden, derartige Schlußfolgerungen sind häufig indirekt und führen folglich oft zur Spekulation (NOBLE & SLATYER 1980, GLENN-LEVIN et al. 1992, PRACH & PYŠEK 1997).

6.5. Entwicklungsmechanismen der Gehölzvegetation

Entsprechend ihrer Integration in die Entwicklung der Forstökosysteme läßt sich die Gehölzvegetation in zwei funktionell differenzierbare Gruppen unterteilen. Sie umfassen einerseits die gepflanzten Baumarten, deren Vorkommen, unabhängig von Dispersions- und Etablierungsvorgängen, durch die Rekultivierungsform bestimmt wird, und andererseits die spontan einwandernden Gehölze, deren Auftreten gerade dem Einfluß der genannten Faktoren unterliegt.

Der Ausgangspunkt des hier diskutierten Teils der vorliegenden Untersuchung besteht in der Annahme, daß sich die Gehölzvegetation und die Bodenvegetation grundsätzlich durch vergleichbare Sukzessionsmechanismen entwickeln (Hypothese IV).

Zur Bestätigung dieser Hypothese mußten im Rahmen der Gehölzuntersuchungen entscheidende Indizien gefunden werden, welche Rückschlüsse auf die Wirkung der Ressourcendynamik bzw. der Konkurrenz ermöglichen.

Relativ problemlos war dies für die Gruppe der gepflanzten Gehölze, resp. *Populus x canadensis*, möglich. Die als relevante Faktoren für den frühsukzessionalen Höhen- bzw. Radialzuwachs (Kap. 5.10.1.) ermittelte Kalziumkonzentration bzw. das Sorptionsvermögen lassen sich direkt mit der Nährstoffverfügbarkeit der jungen Kippenböden in Zusammenhang bringen (THUM 1975). In späteren Sukzessionsstadien gewinnt das C/N – Verhältnis (Tab. 15) zunehmend an Bedeutung. Dieses wird häufig als grober Indikator für die Funktion der systeminternen Stickstoff- und Kohlenstoffzyklen interpretiert. Die Betonung dieser Größe symbolisiert, daß mit zunehmenden Sukzessionsalter eine rasche innere Stoffumsetzung für die Funktion der Forstphytocoenosen wichtiger ist als die externe Nachlieferung der Ressourcen (z.B. Stickstoffeintrag). Somit gestalten sich in dieser Beziehung die Verhältnisse der Gehölzvegetation analog jenen der krautigen Vegetation. Insbesondere für den Radialzuwachs der Hybrid-Pappeln konnte ferner ein markanter Einfluß externer Klimafaktoren nachgewiesen werden.

Entsprechend des sich immer wieder bestätigenden Schemas (z.B. PRACH & PYŠEK 1994) beginnt die spontane Gehölzsukzession auch in den *Populus x canadensis*-Forstgesellschaften mit häufigen Straucharten wie *Crataegus monogyna*, *Rosa canina* agg. oder *Rubus fruticosus* agg. Diesen folgen mit zeitlicher Verzögerung typische Pionierbaumarten. In Analogie zu den Entwicklungsmechanismen der krautigen Vegetation läßt sich somit auch bezüglich der phanerophytischen Florenelemente eine zeitliche Abfolge initialer, intermediärer und spätsukzessionaler Arten feststellen (*Betula pendula*, *Populus tremula* → *Prunus serotina*, *Fraxinus excelsior* →

Acer pseudoplatanus, *Quercus robur*) (Abb.56). Allerdings unterscheiden sich die spontanen Vorkommen dieser Gehölzgruppen von jenen der krautigen Vegetation durch eine höhere Stochastizität.

Auch das quantitative Vorkommen spontan eingewanderter Gehölze zeigt eine direkte Abhängigkeit von den verfügbaren Ressourcen (Abb. 55). Im Gegensatz zum Entwicklungsgeschehen innerhalb der krautigen Vegetation ergaben sich aber auch direkte Hinweise auf die Wirkung von Konkurrenzmechanismen, welche mit den abiotischen Standortfaktoren oft ein kompliziertes Beziehungsgefüge bildeten. Besonders deutlich wird dies anhand der Relation zwischen dem Vorkommen von Baumkeimlingen und der Lichtverfügbarkeit. Sowohl die Konkurrenz durch die krautige Bodenvegetation als auch die Unterschreitung einer bestimmten Strahlungsintensität führen zu restriktiven Grenzen entlang der Lichtachse, jenseits derer die Etablierung von Baumkeimlingen signifikant abnimmt oder generell nicht mehr möglich ist. Dadurch erhält die Beziehung zwischen Keimlingsaufkommen und Lichtverfügbarkeit eine charakteristische trianguläre Form, wie sie in Abb. 55 dargestellt ist. Generell vollzieht sich demnach die Sukzession der Gehölzvegetation nach ähnlichen Mechanismen wie die der krautigen Vegetation (Abb. 1), wenngleich mit einer geringeren Dynamik und ohne deutlich abgrenzbare Entwicklungsphasen. Prognosen zur quantitativen Etablierung der Gehölzvegetation wären im Gegensatz zur krautigen Vegetation somit vor allem das Ergebnis nischentheoretischer Überlegungen.

6.6. Schlußfolgerungen für die zukünftige forstliche Rekultivierung von Kippenflächen

Die erklärte Zielstellung der forstlichen Rekultivierung von Folgestandorten des Braunkohlenbergbaus besteht in einer möglichst nahtlosen Integration der Halden und Kippenstandorte in die umgebende Kulturlandschaft. Dabei treten bedingt durch die erheblichen ökologischen Defizite der gesamten Region zwangsläufig konzeptionelle Widersprüche zwischen der gewünschten und der realisierbaren Vegetationsstruktur und Artenzusammensetzung auf. Die Diskussion des zukünftigen Managements forstlicher Rekultivierungsflächen kann und sollte daher nicht losgelöst von der naturschutzfachlichen Regionalplanung betrachtet werden.

Die Grundlage jeder realistischen Bewertung des ökologischen Potentials von Vegetationseinheiten innerhalb der Bergbaufolgelandschaft ist die Kenntnis ihrer zukünftigen Zweckbestimmung. Allein durch diese läßt sich eine, ökologische Aspekte integrierende, Entwicklungskonzeption erarbeiten.

Unter Beachtung des ökologischen Waldbaus und einer umweltverträglichen Holzproduktion legte bereits SEP (1999) eine umfassende Analyse der im mitteldeutschen Braunkohlenrevier vorkommenden Forsttypen vor.

Die im Rahmen dieser Studie vorgeschlagenen Behandlungskonzepte lassen aber eine grundsätzlich produktionsorientierte Betrachtung der Forstgesellschaften erkennen. Damit wird wiederum die ursprüngliche, auf eine möglichst rasche Verfügbarkeit brauchbarer Holzsortimente gerichtete Intention der Aufforstung von Bergbaufolgestandorten aufgegriffen und fortgeführt.

Aus ökologischer Sicht sollte zunächst grundsätzlich die Funktion der unter rein wirtschaftlichen Gesichtspunkten etablierten Bestände für den Natur- und Umweltschutz geklärt werden. Die Funktion der Kippenforste als Rückzugsgebiet für viele im übrigen Naturraum selten gewordenen Arten (insbesondere *Orchidaceae* und *Pyrolaceae*) läßt sich anhand der bisherigen floristischen Untersuchungen (einschließlich der vorliegenden Arbeit) bestätigen.

Auch aus funktioneller Sicht besitzen die Forstgesellschaften aufgrund der beschleunigten Entwicklung von geschlossenen Gehölzbeständen (SCHMIDT & KLEINKNECHT *nicht publ. Manuskript*) eine ökologische Bedeutung. Sie können so zu einer steigenden Heterogenität an Habitatstrukturen unterschiedlicher Entwicklungshöhe innerhalb der Bergbaufolgelandschaft beitragen (bisher überwiegen Initialstadien).

Grundsätzlich sollte es daher nicht primär um die Frage gehen, *ob* den Forstgesellschaften eine Naturschutzfunktion zugeschrieben werden kann; die Problemstellung sollte vielmehr lauten, *wie* ihre charakteristischen Besonderheiten optimal in das ökologische Entwicklungskonzept der Bergbauregion (Stichwort Biotopvernetzung) zu integrieren sind (DURKA & SCHMIDT 2000). Wenngleich die forstlichen Anpflanzungen, bedingt durch ihre anthropogene Entstehung, mehrheitlich den Leitbilddefinitionen für schutzwürdige Biotope der Bergbaufolgelandschaft nicht gerecht werden (DURKA et al. 1997), ist die ihnen inhärente Dynamik *per se* als übergeordnetes wertbestimmendes Kriterium anzusehen. Akzeptiert man den Prozeßschutz, d.h. eine initiierte, aber möglichst ungestörte Entwicklung als die wesentliche Bedeutung der forstlichen Kippenrekultivierung, sollten die bisherigen waldbaulichen Empfehlungen (SEP 1999), wie die Bearbeitung der Kippenstandorte, Düngungs- oder Meliorationsmaßnahmen, Schutzpflanzendecken (insbesondere unter den Aspekt eines verstärkten Stickstoffeintrags), die Form der Bestandsgründung sowie Durchforstungsmaßnahmen kritisch überprüft werden.

Das Entwicklungsziel der forstlichen Anpflanzung sollte, sowohl aus Sicht einer zukünftigen landschaftsökologischen Integration als auch hinsichtlich des Schutzes biologischer Ressourcen, vorrangig in einer dauerhaften Sicherung der Strukturstabilität bestehen. Hierzu ist die Integration von Strukturkomponenten mit einem dementsprechenden Potential bereits bei der Anlage der Bestände notwendig. Die entscheidende funktionelle Komponente zur selbstregenerativen Struktursicherung von Forstökosystemen ist zweifellos die spontane Einwanderung bzw. Verjüngung der Gehölze. Diese wird, abgesehen von den geotopischen Voraussetzung, in substantieller Weise durch die systemimmanenten Interaktionen determiniert (s. Kap. 5.10.2. bzw. 6.5.) Prinzipiell läßt sich ein Bestandsaufbau, welcher einerseits die diskutierten ökologischen Funk-

tionen der Forstgesellschaft in der Bergbaufolgelandschaft wahrt und andererseits die Fähigkeit der Selbsterneuerung besitzt, auf unterschiedliche Weise realisieren.

Eine Möglichkeit bestünde in einer verstärkten Forcierung der Birke (*Betula pendula*) als bestandsbildende Pionierbaumart, da vor allem die Ergebnisse der Gehölzdemographie zeigen, daß sie auf den Kippengeotopen zu den verjüngungsfreudigsten und wuchskräftigsten Baumarten zählt. Wenngleich der Gedanke des Birkenvorwaldes für die Bewirtschaftung gewachsener Wälder keineswegs neu ist (BAUMGARTNER 1956, FIEDLER 1961, 1962), erhält er vor dem Hintergrund einer strukturstabilen Kippenbestockung eine andere Dimension.

Neuere Untersuchungen (SCHULZ 1999) bestätigten ferner, daß im Vergleich zu Kiefer und Eiche die Birke unter den nährstoffarmen Verhältnissen – und diese machen bekanntlich den eigentlichen Wert der Bergbaufolgelandschaft aus – keine wesentliche Beeinträchtigung ihrer Nettophotosyntheseleistung aufweist. Damit ist ein erfolgreicher Bestandsaufbau auch unter schwierigen Nährstoffverhältnissen prinzipiell gewährleistet.

Es existieren ebenfalls Indizien, daß eine frühzeitige Birkenüberschirmung der Problematik dominanter *Calamagrostis epigejos*-Bestände entgegenwirkt (VOGLER pers. Mitteilung). Im Hinblick auf die zögerliche Einwanderung von Gehölzarten der gebietstypischen Waldgesellschaften ist durch das ausgeprägte Regenerationspotential in Birkenbeständen die Gefahr einer regressiven Sukzession deutlich geringer.

Eine zweite Möglichkeit, das Potential der Selbsterneuerung frühzeitig in der Bestandsstruktur zu integrieren, bietet eine horstweise Aufforstung der betreffenden Flächen. Dabei übernehmen die gepflanzten *patches* in gewisser Weise die Funktion von "Diversitätsinseln". Hierzu sind die verschiedenen Kleinflächen mit einer möglichst hohen Anzahl unterschiedlicher Baum- und Straucharten auszustatten. Bei dieser Form der Bestandsbegründung hat die überwiegend negative Proportionalität zwischen den Distanzen zur potentiellen Diasporenquelle und der Anzahl der Gehölzvorkommen einen deutlich schwächeren Einfluß auf das Sukzessionsgeschehen. Neben dem kleinräumigen Nebeneinander verschiedener Biotoptypen resultiert der ökologische Wert eines derartigen Bestandsaufbaus ferner in einer gegenüber der herkömmlichen Aufforstungspraxis höheren Fraktalität der Gesamtstruktur. Das zwischen der räumlichen Strukturform und dem Verlauf ökologischer Prozesse enge positive Wechselwirkungen (sog. "feedback"-Reaktionen) bestehen, konnte wiederholt gezeigt werden (MCDONNELL & STILES 1983, HARDT & FORMAN 1989, KOLLMANN 1994).

Die Gemeinsamkeit der konzeptionellen Alternativen besteht im wesentlichen in dem Bestreben, durch eine geeignete Struktur die Selbsterhaltung des Bestandes zu sichern und so einen gleichmäßigen Sukzessionsverlauf (i. S. des Prozeßschutzes) zu gewährleisten.

Neben den genannten Formen der Bestandsgründung ließen sich weitere Möglichkeiten einer nachhaltigen Strukturverbesserung diskutieren (z.B. Diasporenausbringung, Kleinflächenverbes-

serung oder das Anpflanzen einzelner fertiler Individuen), über deren Eignung und Effizienz für die forstliche Kippenrekultivierung aber aufgrund fehlender Untersuchungsdaten keine gesicherten Aussagen getroffen werden können.

Insgesamt demonstrieren die vorliegenden Ergebnisse, daß eine erfolgreiche Rekultivierung von Kippen- und Haldenstandorten des Braunkohlenbergbaus nur unter Berücksichtigung der theoretischen und empirischen Ergebnisse synökologischer Untersuchungen gelingen kann. Dies bezieht sich nicht nur auf die Wirkung einzelner Arten innerhalb einer Phytocoenose, sondern auch auf den Zusammenhang zwischen Biodiversität und Funktionalität eines Ökosystems und dessen Beziehung zur gewünschten Strukturstabilität.

Von wesentlicher Bedeutung für die Rekultivierungsart (zu pflanzende Gehölze, Standortvorbereitung, etc.) ist die Definition der möglichen Zielgröße. Aufgrund der z.T. völlig neuartigen Kombination der Standortfaktoren sowie durch die starke floristisch-soziologische Heterogenität der etablierten Vegetation, sind im Ergebnis der natürlichen Sukzession neuartige Vegetationstypen zu erwarten, welche sich von den ursprünglich natürlichen deutlich unterscheiden werden. Folglich läßt sich nicht mit Bestimmtheit vorhersagen, ob sich im Verlauf der Bestandsentwicklung eine den naturnahen Waldassoziationen vergleichbare Artenkombination einstellen wird.

Man kann somit resümieren, daß als Ziel der Sukzession forstlicher Anpflanzungen auf Bergbaufolgestandorten die Wiederherstellung der ökologischen Funktionen (trophische Struktur, Selbstregeneration, Stabilität, Homöostase) naturnaher Gehölzgesellschaften im Vordergrund stehen sollte.

8. Literaturverzeichnis

- ACHTZIGER, R. (1995): Die Struktur von Insektengemeinschaften an Gehölzen: die Hemipteren-Fauna als Beispiel für die Biodiversität von Hecken- und Waldrandökosystemen. Diss. Univ. Bayreuth, zugl. Bayreuther Forum Ökologie-BITÖK, Bd. 20: 183 S.
- ACKERMANN, W. & W. DURKA (1997): Sort 3.8 – Programm zur Bearbeitung von Vegetationsaufnahmen und Artenlisten – HANDBUCH. vervielf. Manuskript: 133 S.
- ALLEN, T. F. H. & STARR, T. B. (1982): Hierarchy: perspectives for ecological complexity. Univ. Chicago Press, Chicago: 310 p.
- AMARELL, U. (1999): Kiefernforste der Dübener Heide – Ursachen und Verlauf der Entstehung und Veränderung von Forstgesellschaften. Diss. Univ. Halle
- ANAND, M. (1994): Pattern, process and mechanism: The fundamentals of scientific inquiry applied to vegetation science. *Coenoses* 9 (2): 81–92
- ATKINSON, W. D. & B. SHORROCKS (1981): Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *J. Anim. Ecol.* 50: 461–471
- ATMAR, W. & B. D. PATTERSON (1993): The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* 96: 373–382
- AUCLAIRE, A. N. & F. G. GOFF (1971): Diversity relations of upland forests in the western Great Lakes area. *Amer. Nat.* 105: 499–528
- AUSTIN, M. P. (1981): Permanent quadrats: An interface for the theory and practice. *Vegetatio* 46: 1–10

- BAIERLEIN, F., G. FOLLMANN, N. MÖHLENBRUCH & G. WOLF (1989): Aufgaben und Ziele der heutigen forstlichen Rekultivierung von Tagebauflächen. *Natur und Landschaft* 64: 462–464
- BAKKER, J. P., P. POSCHLOD, R. J. STRYKSTRA, R. M. BEKKER & K. THOMPSON (1996): Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Bot. Neerl.* 45: 461–490
- BARKMAN, J. J. & R. TÜXEN [Hrsg.] (1968): Das synsystematische Problem der Mikrogesellschaften innerhalb der Biozöosen. *Ber. Int. Symp. IVV*: 21–53
- BARTHEL, H., A. SCHUBERT & M. WÜNSCHE (1965a): Zur Wiederurbarmachung der Halde Espenhain. *Wiss. Z. Techn. Univ. Dresden* 14: 505–520
- BARTHEL, H., A. SCHUBERT & M. WÜNSCHE (1965b): Zur Begrünung der Halde Espenhain. *Wiss. Z. Techn. Univ. Dresden* 14: 833–842
- BAUMGARTNER, A. (1956): Über die Unterschiede in den klimatischen Wuchbedingungen einer freien und einer birkenüberstellten Wiederaufforstungsfläche. *Forstw. Centralblatt* 7/8
- BAZZAZ, F. A. (1975): Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology* 56: 485–488
- BAZZAZ, F. A. (1987): Experimental studies on the evolution of niche in successional plant populations: A synthesis. In: GRAY, A. J., M. J. CRAWLEY & P. J. EDWARDS [eds.]: *Colonization, Succession and Stability*. Blackwell, Oxford: 245–272
- BAZZAZ, F. A. (1996): *Plants in changing environments – linking physiological, population, and community ecology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge: 320 p.
- BEER, W.-D. (1955): Beiträge zur Kenntnis der pflanzlichen Wiederbesiedlung von Halden des Braunkohlenbergbaus im nordwestsächsischen Raum. *Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Leipzig, Math.-Nat. Reihe* 5: 207–211
- BEER, W.-D. (1964): Die Vogelwelt des Braunkohlenbergbaugeländes im Süden von Leipzig. *Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden* 26: 305–317
- BEER, W.-D. (1984): Die Hochhalde Espenhain nach 25 Jahren – ein Vergleich von Vegetationsentwicklung und Brutvogelbestand. *Actitis* 23: 43–49
- BEGON, M., J. L. HAPER & C. R. TOWNSEND (1991): *Ökologie – Individuen, Populationen, Lebengemeinschaften*. (deut. Übers.) Birkhäuser Verl., Basel u.a.: 1024 S.
- BEKKER, R. M., J. H. J. SCHAMINÉE, J. P. BAKKER & K. THOMPSON (1998): Seed bank characteristics of Dutch plant communities. *Acta Bot. Neerl.* 47 (1): 15–26
- BENKERT, D., F. FUKAREK & H. KORSCH [Hrsg.] (1996): *Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Ostdeutschlands*. G. Fischer, Jena u.a.: 615 S.
- BERKNER, A. (1989): Braunkohlenbergbau, Landschaftsdynamik und territoriale Folgewirkung in der DDR. *Peterm. Geogr. Mitt.* 133: 173–190
- BERKNER, A. (1993): Der Raum Leipzig–Borna–Altenburg – Wege vom ökologisch belasteten Braunkohlenrevier zur Landschaft nach dem Tagebau. *Naturwissenschaftliches aus dem Osterlande (Schriftenreihe der Naturforschenden Gesellschaft des Osterlandes zu Altenburg e.V.)*, Heft 3
- BERKNER, A. (1998): Naturraum und ausgewählte Geofaktoren im Mitteldeutschen Förderraum – Ausgangszustand, bergbauliche Veränderungen, Zielvorstellungen. In: PFLUG, W. [Hrsg.]: *Braunkohlentagebau und Rekultivierung: Landschaftsökologie, Folgenutzung, Naturschutz*. Springer, Berlin u.a.: 767–779
- BERNHARDT, K.-G. & H. HURKA (1989): Dynamik des Samenspeichers in einigen mediterranen Kulturböden. *Weed Research* 29: 247–254
- BOECKLEN, W. J. & N. J. GOTELLI (1984): Island biogeographic theory and conservation practice – species–area or species–area relationships? *Biol. Conservation* 29: 63–80
- BÖHMER, H. J. (1999): Vegetationsdynamik im Hochgebirge unter dem Einfluß natürlicher Störungen. *Dissertationes Botanicae* 311: 180 S.
- BOLTZMANN, L. (1872): Weitere Studien über das Wärmegleichgewicht unter Gasmolekülen. *Wien. Ber.* 66: 275–370
- BONN, S. & P. POSCHLOD (1998): *Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas*. Quelle & Meyer, Wiesbaden: 404 S.
- BORCHERS, U., B. M. MÖSELER & G. WOLF (1998): Diasporenreservoir in Fichtenforsten und Eichen–Hainbuchenwäldern. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 30 (1): 10–16
- BORMANN, F. H. & G. E. LIKENS (1979): Catastrophic disturbance and the steady state in Northern hardwood forests. *American Scientist* 67: 660–669
- BORNKAMM, R. (1974): Die Unkrautvegetation im Bereich der Stadt Köln: I. Die Pflanzengesellschaften. *Decheniana* 126: 267–306
- BORNKAMM, R., G. MEYER & K. MARKAN (1993): Über die Wirkung von Kronenschluß und Düngung auf die Entwicklung von Waldbodenarten eines Kiefernforstes in Berlin-Spandau. *Phytocoenologia* 23: 601–610
- BROWN, A. H. D. & D. R. MARSHALL (1981): Evolutionary changes accompanying colonization in plants. In: SCUDDER, G. G. E. & J. I. REVEAL [eds.]: *Evolution today*. Hunt Inst. for Bot. Documentation, Pittsburgh: 351–363

- BROWN, D. (1992): Estimating the composition of a forest seed bank – a comparison of the seed extraction and seedling emergence methods. *Can. J. Bot.* 70: 1603–1612
- BROWN, J. H. (1984): On the relationship between abundance and distribution of species. *Amer. Nat.* 124: 255–279
- BRÜNING, E. (1959): Untersuchungen zur Frage der Begrünung tertiärer Rohbodenkippen des Braunkohlentagebaues, dargestellt am Beispiel der Hochabsetzerkippe 18 Böhlen. Diss. Univ. Leipzig
- BRÜNING, E. (1962): Zur Frage der Rekultivierbarkeit tertiärer Rohbodenkippen der Braunkohlentagebaus. *Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Leipzig* 11: 325–359
- BRÜNNING, E., E. UNGER & W. DUNGER (1965): Untersuchungen zur Frage der biologischen Aktivität alttertiärer Rohbodenkippen des Braunkohlentagebaus in Abhängigkeit von Bodenmelioration und Rekultivierung. *Z. Landeskultur* 6: 9–38
- BÜHL, A. & P. ZÖFEL (1996): SPSS für Windows – Praxisorientierte Einführung in die moderne Datenanalyse. Addison-Wesley, Bonn u.a.: 671 S.
- BURGER, H. U. (1990): Zur Bestimmung von Zuwachsrelevanten Klimafaktoren in Regressionsmodellen. Mitteilung der Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg 152: 39–60
- BURGER, H. U. & E. KUBLIN (1992): Zur Untersuchung von Zuwachs und Klima mit klassischen regressionsanalytischen Methoden. *Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt* 106: 169–183
- BURROUGH, P. A. (1983): Multiscale sources of spatial variation in soil: I. The application of fractal concepts to nested levels of soil variation. *J. Soil Science* 34: 577–597
- CAVERS, P. B. (1983): Seed demography. *Can. J. Bot.* 61: 3578–3590
- CHAPMAN, A. G. (1934): The effects of black locust on associated species with special reference to forest trees. *Ecol. Monogr.* 5: 37–60
- CLEMENTS, F. E. (1916): *Plant Succession – an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Inst. Washington 242: 512 p.
- CLEMENTS, F. E. (1928): *Plant succession and indicators*. Wilson, New York: 453 p.
- COLLINS, S. L., S. M. GLENN & D. W. ROBERTS (1993): The hierarchical continuum concept. *J. Veg. Sci.* 4: 149–156
- CONNELL, J. H. & R. O. SLATYER (1977): Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Nat.* 111: 1119–1144
- CONNER, E. F. & D. SIMBERLOFF (1978): Species number and compositional similarity of the Galápagos flora and avifauna. *Ecol. Monogr.* 48: 219–248
- COPIEN, J. H. (1942): Über die Nutzbarmachung der Abraumkippen auf Braunkohlewerken und die dabei gewonnenen Erfahrungen insbesondere bei Forstkulturen in der Niederlausitz. *Z. Forst- Jagdwes.* 74: 43–77, 81–126, 192, 409–410
- COSTE, I. (1985): Contribution à l'étude de la classe Agropyreteia intermedii-repentis Oberd. Th. Müll. et Görs 1967 dans le sud-ouest de la Roumanie. In: Gehu, J.-M. [Hrsg.]: *Les végétations nitrophiles et anthropogènes*. *Colloq. Phytosociol.* 12: 577–589
- CRAWLEY, M. J. (1997): The structure of plant communities. In: CRAWLEY, M. J. [ed.]: *Plant Ecology*. 2nd ed., Blackwell Science, Oxford: 475–531
- DEANGELIS, D. L. & J. C. WATERHOUSE (1987): Equilibrium and non-equilibrium concepts in ecological models. *Ecol. Monogr.* 57: 1–21
- DE MORAL, R. & D. M. WOOD (1993): Early primary succession on the volcano Mount St. Helens. *J. Veg. Sci.* 4: 223–234
- DE STEVEN, D. (1991): Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling emergence. *Ecology* 72: 1066–1075
- DEBUSSCHE, M. & P. ISENMANN (1994): Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy Mediterranean vegetation. *Oikos* 69: 414–426
- DENGLER, J. (1997): Gedanken zur synsystematischen Arbeitsweise und zur Gliederung der Ruderalgesellschaften (*Artemisietea vulgaris* s. l.) – Mit der Beschreibung des *Elymo – Rubetum caesii* ass. nova. *Tuexenia* 17: 251–282
- DIERSCHKE, H. (1974): Zur Abgrenzung von Einheiten der heutigen potentiell natürlichen Vegetation in waldarmen Gebieten Nordwestdeutschlands. In: TÜXEN, R. [Hrsg.]: *Tatsachen und Probleme der Grenzen der Vegetation*. *Berichte Internat. Sympos. IVV (Rinteln 8. – 11. April 1968)*: 305–325
- DIERSCHKE, H. (1988): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens: IV. Vegetationsentwicklung auf langfristigen Dauerflächen von Buchenwald- Kahlschlägen. *Tuexenia* 8: 307–326
- DIERSCHKE, H. (1994): *Pflanzensoziologie: Grundlagen und Methoden*. Ulmer-Verlag, Stuttgart: 683 S.
- DIERSSEN, K. (1990): *Einführung in die Pflanzensoziologie (Vegetationskunde)*. Wiss. Buchges., Darmstadt: 241 S.
- DIESENER, A. & W. SYKORA (1990): Landschaftspflege und Bergbau. Übersichten und Daten zur Entwicklung der Braunkohlenindustrie unter besonderer Berücksichtigung der Reviere Meuselwitz Rositz und Borna. *Mauritiana* 12 (3): 425–441

- DIETZE, W. (1957): Die Vegetationsentwicklung auf Braunkohlehalden des Bitterfelder und Zschornewitzer Reviers. Staatsexam. Univ. Jena: 46 S.
- DIGBY, P. G. N. & R. A. KEMPTON (1987): Multivariate analysis of ecological communities. Chapman & Hall, London: 206 p.
- DORSCH, H. & I. DORSCH (1987): Analyse der Entwicklung von Vegetation und Avifauna in Tagebaugeländen bei Leipzig. Diss. AdL der DDR, Berlin:
- DRURY, W. H. & I. C. T. NISBET (1973): Succession. J. Arnold Arbor. 54: 331–368
- DUNGER, W. (1968): Die Entwicklung der Bodenfauna auf rekultivierten Kippen und Halden des Braunkohlentagebaus. Abh. Ber. Naturk. Mus. Görlitz 43: 1–256
- DUNGER, W. (1969): Fragen der natürlichen und experimentellen Besiedelung kulturfeindlicher Böden durch Lumbriciden. Pedobiologia 9: 146–151
- DUNGER, W. (1979): Bodenzologische Untersuchungen an rekultivierten Kippböden der Niederlausitz. Abh. Ber. Naturk. Mus. Görlitz 52: 1–19
- DUNGER, W. (1987): Zur Einwirkung von Kahlschlag, Grundwasserabsenkung und forstlicher Haldenrekultivierung auf die Bodenmakrofauna, insbesondere Regenwürmer. Abh. Ber. Naturk. Mus. Görlitz 60: 29–42
- DUNGER, W. (1989): The return of soil fauna to coal mined areas in the German Democratic Republic. In: MAJER, J. [ed.]: *Animales in primary succession – The role of fauna in reclaimed Land*. Cambridge Univ. Press, Cambridge: 307–337
- DUNGER, W. (1990): Ökologische Grundlagen der Besiedelung der Bergbaufolgelandschaft aus bodenzologischer Sicht. Abh. Ber. Naturk. Mus. Görlitz 64: 59–64
- DUNGER, W. (1991a): Wiederbesiedelung der Bergbaufolgelandschaft durch Bodentiere. Abh. sächs. Akad. d. Wiss. zu Leipzig, math.-nat. Klasse 57 (3): 51–62
- DUNGER, W. (1991b): Zur Primärsukzession humiphager Tiergruppen auf Bergbauflächen. Zool. Jb. Sys. 118 (3/4): 423–447
- DURKA, W. & T. SCHMIDT (2000): Biotop aus zweiter Hand – Leben in der Bergbaufolgelandschaft. Jahresbericht 98 – 99 der UFZ Leipzig–Halle GmbH: 83–91
- DURKA, W., M. ALTHOOS & K. HENLE (1997): Naturschutz in Bergbaufolgelandschaften des Südraumes Leipzig unter besonderer Berücksichtigung spontaner Sukzession. UFZ - Berichte Nr. 22: 201 S.
- DURKA, W., M. BRÄNDLE & H. KRUG (in prep.): What makes a species a successful colonizer? Comparing plants and birds. subm. J. Appl. Ecol.
- EISSMANN, L. (1985): 50 Millionen Jahre Subrosion: Über Persistenz und Zyklizität von Auslaugungsprozessen im Weißelsterbecken. Geophys. u. Geol. Geophys. Veröff. d. KMU Leipzig Bd. III (2): 31–65
- EISSMANN, L. (1994): Aktuelle und historisch bedingte Umweltprobleme des Braunkohlenbergbaues unter besonderer Berücksichtigung des mitteldeutschen Raumes. In: EISSMANN, L. & T. LITT [Hrsg.]: *Das Quartär Mitteldeutschlands: ein Leitfaden und Exkursionsführer; Mit einer Übersicht über das Präquartär des Saale-Elbe-Gebietes*. Altenbg. nat. wiss. Forsch. 7: 137–149
- ELLENBERG, H., H. E. WEBER, R. DÜLL, V. WIRTH, W. WEBER & D. PAULISSEN (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2. Aufl., Scripta Geobot. 18: 258 S.
- ELLENBERG, H. (1996): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 5. Aufl., Ulmer, Stuttgart: 1095 S.
- ELTON, C. S. (1927): *Animal Ecology*. Sidwick & Jackson, London: 207p.
- EWALD, J. (1997): Die Bergmischwälder der Bayerischen Kalkalpen: Soziologie, Standortbindung und Verbreitung. *Dissertationes Botanicae* 290: 234 S.
- EWALD, J. & A. FISCHER (1993): Montane und hochmontane Waldgesellschaften am nördlichen Abfall der Benediktenwand (Bayerische Kalkalpen). *Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges.* 54: 191–300
- FENNER, M. (1987): Seed characteristics in relation to succession. In: GRAY, A. J., M. J. CRAWLEY & P. J. EDWARDS [eds.]: *Colonization, Succession and Stability*. Blackwell, Oxford: 103–114.
- FIEDLER, F. (1962a): Die Entwicklung des Vorwaldgedankens unter besonderer Berücksichtigung der Birke. *Arch. Forstwesen* 11 (2): 174–190
- FIEDLER, F. (1962b): Das Höhenwachstum junger Birken im Vorwaldgefüge auf verschiedenen Standorten. *Arch. Forstwesen* 11 (7): 860–876
- FINEGAN, B. (1984): Forest succession. *Nature* 312: 109–114
- FISCHER, A. (1985): „Ruderal Wiesen“ – Ein Beitrag zur Kenntnis des *Arrhenatherion*-Verbandes. *Tuexenia* 5: 237–249
- FISCHER, A. (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Sekundärsukzessionen. Die Bedeutung von Samenbanken und Samenniederschlag für die Wiederbesiedelung vegetationsfreier Flächen in Wald- und Grünlandgesellschaften. *Dissertationes Botanicae* 110: 234 S.
- FISCHER, A. & S. KLOTZ (1999): Zusammenstellung von Begriffen, die in der Vegetations-Dauerbeobachtung eine zentrale Rolle spielen. *Tuexenia* 19: 3–11

- FISCHER, S. F., P. POSCHLOD & B. BEINLICH (1995): Die Bedeutung der Wanderschäfferei für den Artenaustausch zwischen isolierten Schaftriften. Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württemberg, 83: 229–256
- FISCHER, S. F., P. POSCHLOD & B. BEINLICH (1996): Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *J. Appl. Ecol.* 33: 1206–1222
- FLEISCHMANN, K. (1977): Probleme der Wiederurbarmachung in einem Ziegelwerk. Baustoffindustrie Reihe A, H. 4: 23–27
- FOREWELL, H. A. (1965): Silvics of forest tree of the United States. Agric. Handbook 271, US Dept. of Agriculture and Forest Service: 762 p.
- FRANK, D. & S. KLOTZ (1990): Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. 2. Neubearb. Aufl., Wiss. Beitr. Martin-Luther-Univ. Halle: 167 S.
- FREY, W. & R. LÖSCH (1998): Lehrbuch der Geobotanik: Pflanze und Vegetation in Raum und Zeit. G. Fischer, Jena u. a.: 436 S.
- FYLES, J. W. (1989): Seed bank populations in upland coniferous forests in central Alberta. *Can. J. Bot.* 67: 274–278
- GAUCH, H. G. (1982): Multivariate analysis in community ecology: Cambridge studies in ecology 1. Cambridge Univ. Press, Cambridge: 298 p.
- GILBERT, F. S. (1980): The equilibrium theory of island biogeography – fact or fiction? *J. Biogeography* 7: 209–235
- GILGEN, R. (1994): Pflanzensoziologisch-ökologische Untersuchungen an Schlagfluren im Schweizerischen Mittelland über Würmmoränen. Veröff. Geobot. Inst. ETH Zürich 116: 127 S.
- GILLER, P. S. (1984): Community structure and the niche. Chapman & Hall, London - New York: 176 p.
- GITAY, H. & J. B. WILSON (1995): Post-fire changes in community structure of tall tussock grasslands – a test of alternative models of succession. *J. Ecol.* 83: 775–782
- GLAVAC, V. (1996): Vegetationsökologie – Grundfragen, Aufgaben, Methoden. Fischer, Jena u. a.: 358 S.
- GLENN-LEVIN, D. C. & E. VAN DER MAAREL (1992): Patterns and processes of vegetation dynamics. In: GLENN-LEVIN, D. C., R. K. PEET & T. T. VEBLEN [eds.]: Plant Succession – Theory and Prediction. Chapman & Hall, London: 11–59
- GLEASON, H. A. (1917): The structure and development of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club* 53: 7–26
- GLEESON, S. K. & D. TILMAN (1990): Allocation and transient dynamics of succession on poor soils. *Ecology* 71 (3): 1144–1155
- GÖHRE, K. [Hrsg.] (1952): Die Robinie (falsche Akazie) und ihr Holz. Deutscher Bauernverlag, Berlin: 344 S.
- GOTTELL, N. J. & G. R. GRAVES (1996): Null models in ecology. Smithsonian Institution Press, Washington: 368 p.
- GÜNTHER, H. (1951): Bedeutung und Anzucht schnellwachsender Baumarten. *Forstwirtschaft-Holzwirtschaft* 5: 47–56
- GÜNTHER, H. (1956): Leitfaden für den Pappelanbau. Deutscher Bauernverlag, Berlin: 199 S.
- GUTTE, P. (1969): Die Ruderalpflanzengesellschaften West- und Mittelsachsens und ihre Bedeutung für die pflanzengeographische Gliederung des Gebietes. Diss. Univ. Leipzig.
- GUTTE, P. (1992): Botanisches Gutachten über das geplante Naturschutzgebiet „Buchholz“ bei Otterwisch. StUfa Leipzig, Abt. Naturschutz und Landschaftspflege: 34 S. u. Anlagen
- GUTTE, P. (1995): Beitrag zur Gehölz-Sukzession in der Braunkohle-Folgelandschaft südlich von Leipzig. Schriftenr. Vegetationskunde 27: 119–126
- GUTTE, P. & W. HILBIG (1974): Übersicht über die Pflanzengesellschaften des südlichen Teils der DDR. XI. Die Ruderalvegetation. *Hercynia N. F.* 12: 1–39
- GRIME, J. P. (1974): Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26–31
- GRIME, J. P. (1979): Plant Strategies and Vegetation Processes. Wiley, London: 222 p.
- GRINELL, J. (1917): The niche relationships of the California thrasher. *Auk* 21: 365–382
- GROSS, K. L. (1990): A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. *J. Ecol.* 78: 1079–1093
- GRUBB, P. J. (1987): Some generalizing ideas about colonization and succession in green plants. In: GRAY, A. J., M. J. CRAWLEY & P. J. EDWARDS [eds.]: Colonization, Succession and Stability. Blackwell, Oxford: 81–102
- HADAČ, E. & J. SOFRON (1980): Notes on syntaxonomy of cultural forest communities. *Folia geobot. phytotax.* 15: 245–258
- HAEUPLER, H. (1982): Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation. *Dissertationes Botanicae* 65: 268 S.
- HAINING, R. P. (1990): Spatial Data Analysis in the Social and Environmental Science. Cambridge Univ. Press, Cambridge: 409 p.
- HANSKI, I. (1982) Dynamics of regional distribution: the core – satellite hypothesis. *Oikos* 38: 210–221
- HANSKI, I. (1991): Singel – species metapopulation dynamics – concepts, models and observations. *Biol. J. Linn. Soc.* 42: 17–38

- HANSKI, I., J. KOUKI & A. HALKKA (1993): Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species. In: RICKLEFS, R. E. & D. SCHLUTER [eds.]: Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. Univ. of Chicago Press, Chicago: 416 p.
- HARDT, R. A. & R. T. T. FORMAN (1989): Boundary form effects on woody colonization of reclaimed surface mines. *Ecology* 70 (5): 1252–1260
- HARPER, J. L. (1977): Population Biology of plants. Academic Press, London: 892 p.
- HARTGEN, V. (1942): Untersuchungen über die Entwicklung der Aufforstungen im nordwestsächsischen Braunkohlengbiet unter Berücksichtigung eines Waldgürtels für Leipzig. *Tharandter Forstl. Jb.* 93: 253–278
- HARVEY, P. H. & M. D. PAGEL (1991): The comparative method in evolutionary biology. Oxford Univ. Press, Oxford: 239 p.
- HEINSDORF, M. (1997): Vergleichende boden- und ernährungskundliche Untersuchungen in Kiefernrein- und Kiefern-Buchen-Mischbeständen im Gebiet des nordostdeutschen Tieflandes. Diss. Tech. Univ. Dresden: 236 S.
- HELMS, R., E. SCHOLICH, D. ULANDOWSKI, W. SCHUBERT & H. WALTHER (1988): Die Braunkohlenlagerstätten des südlichen Weißelsterbeckens. Exkursionsführer Ges. geol. Wiss.
- HERRERA, C. M. & P. JORDANO (1981): *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecol. Monogr.* 51: 203–218
- HEUSON, R. (1928): Das Kultivieren von Kippen und Halden. *Braunkohle* 44. 985–992
- HEUSON, R. (1947): Kultivierung roher Mineralböden. Siebeneider, Berlin:
- HILBIG, W. & W. WAGNER (1990): Übersicht über die Pflanzengesellschaften des südlichen Teils der DDR: XVI. Die Kahlschlagvegetation – Epilobietea. *Hercynia* N. F. 27: 387–397
- HILDMANN, E. (1998): Technische und historische Aspekte der Wiedernutzbarmachung. In: PFLUG, W. [Hrsg.]: Braunkohlentagebau und Rekultivierung: Landschaftsökologie, Folgenutzung, Naturschutz. Springer, Berlin u.a.: 797–808
- HODGSON, J. G. & J. P. GRIME (1990): The role of dispersal mechanisms, regenerative strategies and seed banks in the vegetation dynamics of the British landscape. In: BUNCE, R. G. & D. C. HOWARD [eds.]: Species dispersal in agricultural habitats. Belhaven Press, London: 65–82
- HOFFMANN, G. (1961): Die Stickstoffbindung der Robinie (*Robinia pseudoacacia* L.). *Arch. f. Forstwesen* 10: 627–632
- HOFFMANN, G. (1964): Kiefernforstgesellschaften und natürliche Kiefernwälder im östlichen Brandenburg. *Arch. f. Forstwesen* 13 (6): 641–664
- HOFFMANN, G. (1969): Zur pflanzensoziologischen Gliederung der Kiefernforste des nordostdeutschen Tieflandes. *Feddes Repert.* 80 (4–6): 401–412
- HORN, H. S. (1974): The ecology of secondary succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 25–37
- HORN, H. S. (1975): Forest succession. *Scientific American* 232 (5): 90–98
- HORN, H. S. (1981): Some causes of variation in patterns of secondary succession. In: WEST, D. C., H. H. SHUGART & D. B. BOTKIN [eds.]: Forest succession: Concepts and Application. Springer, New York u.a.: 24–35
- HÜFFNER, U. & P. J. TETTINGER (1994): Braunkohlenabbau in der ehem. DDR und Sanierungsverpflichtungen. *Bochumer Forschungsberichte zum Berg- und Energierecht* 9: 97 S.
- HUTCHINSON, G. E. (1957): Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symp. Quant. Biol.* 22: 415–427
- HUTCHINSON, G. E. (1959): Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Amer. Nat.* 93: 145–159
- HUNDT, R. (1978): Untersuchungen zur Entwicklung von Gehölz-Aufforstungen auf Bergbaukippen in der Dübener Heide (DDR). *Vegetatio* 38: 1–12
- ILLNER, K. & H.-J. KATZUR (1964): Betrachtung zur Bemessung der Kalkgaben auf schwefelhaltigen Tertiärkippen. *Z. Landeskultur* 5: 287–295
- ILLNER, K. & H.-J. KATZUR (1966): Das Koyne-Verfahren zur Wiedernutzbarmachung von Kippen des Braunkohlenbergbaus. *Veröff. Inst. Landschaftspflege d. Humb.-Univ. Berlin*, Sh.: 1–16
- ILLNER, K. & H.-J. KATZUR (1968): Der Einfluß der Wiederurbarmachung auf den Erfolg der Rekultivierung. *Bergbautechnik* 18: 423–426
- ILLNER, K. & W.-D. LORENZ (1965): Das Domsdorfer Verfahren zur Wiederurbarmachung von Kippen und Halden des Braunkohlenbergbaus. *Veröff. Inst. Landschaftspflege d. Humboldt-Univ. Berlin*, Sh.
- IZHAKI, I., P. B. WALTON & U. N. SAFRIEL (1991): Seed shadows generated by frugivore Mediterranean scrub. *J. Ecol.* 79: 575–590
- JURKO, A. (1963): Die Veränderung der ursprünglichen Waldphytozönosen durch die Introduktion der Robinie. *Ceskosl. ochrana prriody* 1: 56–76 (tschech. m. deutsch. Zusammenf.)
- JONGMAN, R. H. G., C. J. F. TER BRAAK & O. F. R. VAN TONGEREN (1995): Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge Univ. Press, Cambridge: 299 p.
- JOURNAL, A. G. & C. J. HUIJBREGTS (1978): Mining Geostatistics. Academic Press, London: 600 p.

- KAHLE, H.-P. (1994): Modellierung der Zusammenhänge zwischen der Variation von klimatischen Elementen des Wasserhaushalts und dem Radialzuwachs von Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.) aus Hochlagen des Südschwarzwalds. Eine standortsbezogene dendroökologische Untersuchung unter besonderer Berücksichtigung von Trockenstreß. Diss. Albert-Ludwigs-Univ. Freiburg: 184 S.
- KATZUR, J. (1996): Zur Entwicklung von Leitbildern der Bergbaufolgelandschaft in der Niederlausitz. BTU Cottbus, LENA – Workshop „Die Leitbildmethode als Planungsmethode“ 8/96, Cottbus: 122–131
- KATZUR, J. (1997): Bergbaufolgelandschaften in der Niederlausitz. Z. Angew. Ökologie 4: 115–121
- KATZUR, J. & H. RAUHUT (1998): Neue Forschungs- und Planungsansätze sowie Sanierungsbergbau im Lausitzer und Mitteldeutschen Braunkohlenrevier – T. 84 Neue Forschungsansätze. In: PFLUG, W. [Hrsg.]: Braunkohlentagebau und Rekultivierung: Landschaftsökologie, Folgenutzung, Naturschutz. Springer, Berlin u.a.: 1021–1027
- KELLMANN, M. C. (1970): The viable seed content of some forest soil in costal British Columbia. Can. J. Bot. 48: 1383–1385
- KENT, M. & P. COKER (1997): Vegetation description and analysis. John Wiley & Sons, London: 363 p.
- KIRMSE, W. (1955): Ökologische Untersuchungen an der Espenhainer Halde. Diplom-Arb. Univ. Leipzig
- KLEMM, G. (1963): Die pflanzliche Besiedelung von Abraumhalden und -kippen der Braunkohletagebaureviere des Bezirkes Halle. Diplom-Arb. Univ. Halle
- KLEMM, G. (1966): Zur pflanzlichen Besiedlung von Abraumkippen und -halden des Braunkohlenbergbaus. Hercynia 3: 31–51
- KLAUK, E. J. (1988): Die *Sambucus nigra*-*Robinia pseudacacia*-Gesellschaft und ihre geographische Gliederung. Tuexenia 8: 281–286
- KLEYER, M. (1995): Biological traits of vascular plants: A database. Arbeitsberichte Inst. Landschaftsplanung und Ökologie, Univ. Stuttgart, N.F. 2
- KLINK, & SLOBODDA (1994): Vegetation. In: Liedtke, H. & J. Marcinek [Hrsg.]: Physische Geographie Deutschlands. Perthes, Gotha: 157–196
- KLINKHAMMER, P. G. L., T. J. DE JONG, J. A. J. METZ & J. VAL (1987): Life history tactics of annual organisms – the joint effects of dispersal and delayed germination. Theor. Pop. Biol. 32: 127–156
- KLOTZ, S. (1984): Phytoökologische Beiträge zur Charakterisierung und Gliederung urbaner Ökosysteme, dargestellt am Beispiel der Städte Halle und Halle-Neustadt. Diss. Univ. Halle
- KLOTZ, S.; W. DURKA & T. SCHMIDT (2000): Vegetationsstruktur und -dynamik auf ehemaligen Bergbaustandorten in Mitteldeutschland und ihre Bedeutung für die Renaturierung. Rundgespräche der Kommission für Ökologie, Bd. 20 „Bergbau-Folgeschäden und Ökosysteme“: 43–51
- KNABE, W. (1955): Der Kulturwert der Deckgebirgsschichten der Braunkohle in der Niederlausitz: mit einer kurzen Einführung in ihre Geologie. In: RAT D. BEZ. COTTBUS [Hrsg.]: Die Wiederurbarmachung der Kippen und Halden im Senftenberger Braunkohlenrevier. S. 14–29
- KNABE, W. (1959a): Beiträge zur Bibliographie über Wiederurbarmachung von Bergbauflächen: 1. Mitt. Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin, math-nat. Reihe VII (2): 291–304
- KNABE, W. (1959b): Zur Wiederurbarmachung im Braunkohlenbergbau. Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin: 154 S.
- KNABE, W. (1960): Bericht über neue Forschungsergebnisse auf dem Gebiet der Kippenrekultivierung in der Niederlausitz. Hilfe durch Grün 9: 27–31
- KOHLER, A. & H. SUKOPP (1964): Über die Gehölzentwicklung auf Berliner Trümmerstandorten. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 76 (10): 389–406
- KÖHLER, U. (1990): Stand der Florenentwicklung am Restloch Rusendorf und auf der Hochhalde Heureka 1986 – 1988. Mauritiana 12: 489–499
- KOLASA, J. (1989): Ecological systems in hierarchical perspective – breaks in community structure and other consequences. Ecology 70: 36–47
- KOLASA, J. & S. T. A. PICKETT (1989): Ecological systems and the concept of biological organisation. Proc. Nat. Acad. Sci. 86: 8837–8841
- KOLASA, J. & D. STRAYER (1988): Patterns of the abundance of species: a comparison of two hierarchical models. Oikos 53: 235–241
- KOLLMANN, J. (1994): Ausbreitungsökologie endozoochorer Gehölzarten. Veröffentlichungen Projekt "Angewandte Ökologie" Landesamt für Umweltschutz, Baden - Württemberg: 211 S.
- KOPECKÝ, K. (1984): Apophytisierungsprozess und die Apophytenesellschaften der Galio-Urticetea mit einigen Beispielen aus der südwestlichen Umgebung von Praha. Folia geobot. phytotax. 19:
- KOPECKÝ, K. (1986): Versuch einer Klassifizierung der ruderalen *Agropyron repens*- und *Calamagrostis epigejos*-Gesellschaften unter Anwendung der deduktiven Methode. Folia geobot. phytotax. 21 (2): 125–142
- KOWARIK, I. (1986): Vegetationsentwicklung auf innerstädtischen Brachflächen – Beispiele aus Berlin (West). Tuexenia 6: 75–98

- KOWARIK, I. (1990): Zur Einführung und Ausbreitung der Robinie (*Robinia pseudoacacia*) in Brandenburg und zur Gehölzsukzession ruderaler Robinienbestände in Berlin. Verh. Berl. Bot. Ver. 8: 33–67
- KOWARIK, I. (1992): Zur Rolle nichteinheimischer Arten bei der Waldbildung auf innerstädtische Standorten in Berlin. Verh. Ges. f. Ökologie 21: 207–213
- KOWARIK, I. (1995): Wälder und Forste auf ursprünglich anthropogenen Standorten: Mit einem Beitrag zur syntaxonomischen Einordnung ruderaler Robinienwälder. Ber. Reinh. Tüxen Ges. 7: 47–67
- KOZLOWSKI, T. T. (1991): Effect of environmental stresses on deciduous trees. In: MOONEY, H. A., W. E. WINNER & E. J. PELL [eds.]: Response of plants to multiple stresses. San Diego Academic Press, San Diego: 391–411
- KRASNY, M., K. VOGT & J. C. ZASADA (1988): Establishment of four Salicaceae species on river bars in interior Alaska. Holarctic Ecology 11: 210–219
- KRAUSS, H. (1951): Pappelprogramm. Forstwirtschaft-Holzwirtschaft 5: S. 64
- KREBS, C. J. (1999): Ecological methodology. 2nd ed., Addison Wesley Longman, Menlo Park u.a.: 620 p.
- KREEB, K. (1983): Vegetationskunde. Ulmer, Stuttgart: 331 S.
- KRUMBIEGEL, A., M. PARTZSCH, H. PELLMANN & R. WARNKE-GRÜTTNER (1997): Das NSG „Langes Holz und Radeland“ (Landkreis Torgau – Oschatz), ein Beispiel für die Bedeutung naturnaher Restflächen in einer ausgeräumten Agrarlandschaft. Arch. für Nat.-Landschaftsschutz 36: 271–293
- KRUMMSDORF, A., G. SAUPE & G. SCHNURRBUSCH (1977): Möglichkeiten und Erfahrungen der meliorativen Verbesserung bodenphysikalisch schwieriger Kippenböden. Technik und Umweltschutz 18: 140–148
- KRÜSSMANN, G. (1977): Handbuch der Laubgehölze, Bd. 2 (E – Pro). 2. Aufl., P. Parey, Hamburg.
- LAI, v. N. (1974): Die wichtigsten Kahlschlagvegetationstypen im Sächsischen Hügelland, insbesondere ihre standörtliche Bindung und waldbaulich-technologische Bedeutung. Diss. Tech. Univ. Dresden
- LANG, G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas: Methoden und Ergebnisse. G. Fischer, Jena u.a.: 462 S.
- LARCHER, W. (1994): Ökophysiologie der Pflanzen. 5. Aufl., Ulmer, Stuttgart: 394 S.
- LAWRENCE, K. S. (1983): Flora of the Great Plains. Great Plain Flora Association, Univ. Press of Kansas: 1392 p.
- LEHMANN, C. & F. REBELE (1994): Zum Potential sexueller Fortpflanzung bei *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth. Verh. Ges. f. Ökologie 23: 445–450
- LEUSCHNER, C. (1994): Walddynamik in der Lüneburger Heide: Ursachen, Mechanismen und die Rolle der Ressourcen. Habil.-Schrift Univ. Göttingen: 368 S.
- LIVINGSTON, R. B. & M. L. ALLESSIO (1968): Buried viable seed in successional field and forest stands, Harvard Forest, Massachusetts. Bull. Torrey Bot Club 95: 58–69
- LORENZ, W.-D. & M. WÜNSCHE (1969): Zum Kulturwert der Deckgebirgsschichten im Bereich der Braunkohlentagebaue der DDR. Bergbautechnik 19: 471–475
- LORENZ, W.-D., M. WÜNSCHE & D. KOPP (1970): Die Methode der Klassifizierung von Standorten auf Kippen und Halden des Braunkohlenbergbaus. Arch. Forstwes. 19: 1295–1309
- LOUCKS, O. (1970): Evolution of diversity, efficiency and community stability. Amer. Zool. 10: 17–25
- LÜDI, W. (1923): Die Untersuchung und Gliederung der Sukzessionsvorgänge in unserer Vegetation. Verh. Naturforsch. Ges. in Basel (Festband Hermann Christ, Teil 1) 35: 277–302
- LUFTENSTEINER, H. W. (1982): Untersuchungen zur Verbreitungsbiographie von Pflanzengemeinschaften an vier Standorten in Niederösterreich. Bibl. Bot. 135: 68 S.
- MACARTHUR, R. H. (1960): On the relative abundance of species. Amer. Nat. 94: 25–36
- MACARTHUR, R. H. & E. O. WILSON (1963): An equilibrium theory of insular zoogeography. Evolution 17: 373–387
- MACARTHUR, R. H. & E. O. WILSON (1967): Biogeographie von Inseln. Wiss. Taschenb., München: 201 S.
- MAGURRAN, A. E. (1988): Ecological diversity and its measurement. Chapman & Hall, London: 179 p.
- MAHDI, A., R. LAW & A. J. WILLIS (1989): Large niche overlaps among coexisting plant species in a limestone grassland community. J. Ecol. 77: 386–400
- MAMPEL (1929): Wiedernutzbarmachung von Kippen und Halden. Braunkohle 27: 596–607
- MARGALEF, R. (1963): On certain unifying principles in ecology. Amer. Nat. 97: 357–374
- MARGALEF, R. (1968): Perspectives in Ecological Theory. Univ. of Chicago Press, Chicago:
- MATHERON, G. (1963): Principles of geostatistics. Economic Geology 58: 1246–1266
- MAURER, B. A. (1994): Geographical population analysis – Tools for the analysis of biodiversity. Blackwell Science, Oxford-London-Edinburgh: 130 p.
- MAY, R. M. (1975): Patterns of species abundance and diversity. In: CODY, M. L. & J. M. DIAMOND [eds.]: Ecology and evolution of communities. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.: 81–120
- MAY, R. M. (1978): The evolution of ecological systems. Scientific American 239: 160–175
- MAY, R. M. [Hrsg.] (1980) Theoretische Ökologie. (dt. Übersetzung von O. HOFFRICHTER & K. P. SAUER), Verlag Chemie, Weinheim u.a.: 284 S.
- MCCULLOCH, C. E. (1985): Variance test for species association. Ecology 66: 1676–1681

- MCDONNELL, M. J. & E. W. STILES (1983): The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia* (Berlin) 56: 109–116
- MEISEL-JAHN, S. (1955): Die Kiefernforstgesellschaften des nordwestdeutschen Flachlandes. *Angew. Pflanzensoziologie* 11: 127 S.
- MILBERG, P. (1995): Soil seed bank after eighteen years of succession from grassland to forest. *Oikos* 72: 3–13
- MILES, J. (1979): *Vegetation Dynamics*. Chapman & Hall, London: 80 p.
- MILES, J. (1987): Vegetation succession – Past and present perceptions. In: GRAY, A. J., M. J. CRAWLEY & P. J. EDWARDS [eds.]: *Colonization, Succession and Stability*. Blackwell, Oxford: 1–31
- MORGENEYER, W. (1961): Zur Verwendungsmöglichkeit von Pappeln und Flechtweiden bei der Rekultivierung niederlausitzer Braunkohlenkippen. *Forst u. Jagd* 11: 344–347
- MUCINA, L., G. GRABHERR & T. ELLMAUER (1993): *Die Pflanzengesellschaften Österreichs - Teil 1: Anthropogene Vegetation*. G. Fischer, Jena u.a.: 578 S.
- MÜCKE, M. (1981): Untersuchungen über den Gegenstand und Inhalt sowie die Entwicklung des Bergrechts in der DDR. *Habil. Schrift. Bergakademie Freiberg*: 235 S.
- MÜHLENBERG, M. (1989): *Freilandökologie*. 2. Aufl., Quelle & Meyer, Heidelberg: 430 S.
- MULLER, F. M. (1978): *Seedlings of the North-Western European Lowland: A flora of seedlings*. Junk, The Hague, Boston: 654 p.
- MÜLLER, G. (1963/64): Die Bedeutung der Ackerunkrautgesellschaften für die pflanzengeographische Gliederung West- und Mittelsachsens. *Hercynia N. F.* 1: 82–166, 213–313
- MÜLLER - SCHNEIDER, P. (1977): *Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen*. Veröff. Geot. Inst. ETH Zürich: 226 S.
- NEEF, E. (1960): Die naturräumliche Gliederung Sachsens. *Sächs. Heimatbl.* 6: 223–228, 284–286
- NOBLE, I. R. & R. O. SLATYER (1980): The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbance. *Vegetatio* 43: 5–21
- OBERDORFER, E. (1990): *Pflanzensoziologische Exkursionsflora*. 6. Aufl., Ulmer, Stuttgart: 1050 S.
- OBERDORFER, E. [Hrsg.] (1992): *Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil IV* (2. Aufl.): Wälder und Gebüsche (bearb. v. T. MÜLLER, E. OBERDORFER u. P. SEIBERT). G. Fischer, Jena u.a.: Textbd.: 282 S., Tab.-bd.: 580 S.
- OBERDORFER, E. [Hrsg.] (1993a): *Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil II* (3. Aufl.): Sand- und Trockenrasen, Heide- und Borstgrasgesellschaften, alpine Magerrasen, Saum-Gesellschaften, Schlag- und Hochstauden-Fluren (bearb. v. D. KORNECK, T. MÜLLER u. E. OBERDORFER). G. Fischer, Jena u.a.: 355 S.
- OBERDORFER, E. [Hrsg.] (1993b): *Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil III* (3. Aufl.): Wirtschaftswiesen und Unkrautgesellschaften (bearb. v. T. MÜLLER u. E. OBERDORFER). G. Fischer, Jena u.a.: 455 S.
- ODUM, E. P. (1969): The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262–270
- OKSANEN, J. (1996): Is the humped relationship between species richness and biomass an artefact due to plot size? *J. Ecol.* 84: 293–295
- OLSSON, G. (1987): Effects of dispersal mechanisms on the initial pattern of old-field succession. *Acta Oecol.* 8: 379–390
- PALMER, M. W. & P. S. WHITE (1994): On the existence of ecological communities. *J. Veg. Sci.* 5: 279–282
- PARKER, V. T. (1997): The scale of successional models and restoration objectives. *Rest. Ecol.* 5 (4): 301–306
- PARTZSCH, M. & A. KRUMBIEGEL (1994): Floristisch-vegetationskundliche Untersuchungen im NSG „An der Klosterwiese“ (Wermsdorfer Forst, Kreis Oschatz) – ein Beispiel zum Pflegemanagement in Naturschutzgebieten. *Arch. für Nat.-Landschaftsschutz* 33: 195–221
- PASSARGE, H. (1962): Zur Gliederung und Systematik der Kiefernforstgesellschaften im Hagenower Land. *Arch. f. Forstwesen* 11 (3): 275–308
- PASSARGE, H. (1969): Zur soziologischen Gliederung wichtiger Wald- und Forstgesellschaften im Lausitzer Flachland. *Abh. Ber. Naturk. Mus. Görlitz* 44 (10): 1–36
- PASSARGE, H. (1970): Zur Kenntnis der Vegetationsabfolge nach Kahlschlag, eine Voraussetzung für die rationelle Unkrautbekämpfung. *Arch. f. Forstwesen* 19 (3): 269–276
- PASSARGE, H. (1984): Mitteleuropäische Waldschlagrasen. *Folia geot. phytotax.* 19 (3): 225–336
- PATTERSON, B. D. & W. ATMAR (1986): Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas on archipelagos. In: HEANEY, L. R. & B. D. PATTERSON [eds.]: *Island biogeography of mammals*. Academic Press, London: 65–82
- PEET, R. K. (1974): The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. syst.* 5: 285–307
- PEET, R. K. (1975): relative diversity indices. *Ecology* 56: 496–498
- PETERSON, D. L. & V. T. PARKER [eds.] (1998): *Ecological scale: theory and applications*. Columbia University Press, New York: 615 S.
- PIANKA, E. R. (1974): Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the Nat. Acad. Sciences, USA* 71: 2141–2145

- PICKETT, S. T. A. (1989): Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. In: LIKENS, G. E. (ed.): Long-term studies in ecology. Springer, Berlin u.a.: 110–135
- PICKETT, S. T. A., S. L. COLLINS & J. J. ARMESTO (1987): Models, mechanisms, and pathways of succession. Botanical Review 53: 335–371
- PICKETT, S. T. A., J. KOLASA & C. G. JONES (1994): Ecological Understanding: The nature of Theory and the Theory of Nature. Academic Press, San Diego u.a.: 206 p.
- PIETZSCH, K. (1956): Abriß der Geologie von Sachsen. 2. Aufl., Dt. Verl. Wiss., Berlin: 200 S.
- PIELOU, E. C. (1975): Ecological Diversity. Wiley, New York: 165 p.
- PIELOU, E. C. (1984): The interpretation of ecological data. A primer on classification and ordination. Wiley, New York: 263 p.
- PODANI, J. (1994): Multivariate data analysis in ecology and systematics. SPB Academic Publ., The Hague: 316 p.
- POSCHLOD, P. & S. BONN (1998): Changing dispersal processes in the central European landscape since the last ice age: an explanation for the actual decrease of plant species richness in different habitats. Acta Bot. Neerl. 47 (1): 27–44
- POSCHLOD, P., S. BONN, S. KIEFER, S. FISCHER, A. FUCHS, A.-K. JAKEL, D. LILIENTHAL & U. TRÄNKLE (1997): Die Ausbreitung von Pflanzenarten und -populationen in Raum und Zeit am Beispiel der Kalkmagerrasen Mitteleuropas. Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 9: 139–157
- POTT, R. (1995): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. 2. Aufl., Ulmer, Stuttgart: 622 S.
- PRACH, K. (1985): Succession of vegetation in abandoned fields in Finnland. Ann. Bot. Fenn. 22: 307–314
- PRACH, K. (1987): Succession of vegetation on dumps from strip coal mining, N.W. Bohemia, Czechoslovakia. Folia geobot. phytotax. 22: 339–354
- PRACH, K. (1994): Succession of woody species in derelict sites in Central Europe. Ecol. Engineering 3: 49–56
- PRACH, K. & P. PYŠEK (1994): Spontaneous establishment of woody plants in central european derelict sites and thier potential for reclamation. Restoration Ecology 2: 190–197
- PRACH, K. & P. PYŠEK (1997): Changes in species traits during succession: a search for pattern. Oikos 79: 201–205
- PRACH, K. & P. PYŠEK (1999): How do species dominating in succession differ from others? J. Veg. Sci. 10: 383–392
- PRECHT, M. & R. KRAFT (1993): Bio-Statistik 2. 5. Aufl., R. Oldenbourg, München - Wien: 457 S.
- PRESTON, F. W. (1962): The canonical distribution of commonness and rarity, parts 1 and 2 Ecology 43: 185–215, 410–432
- PYŠEK, A. & P. PYŠEK (1988): Zur spontanen Begrünung der erzhaltigen und erzlosen Abbaudeponien in Böhmen. Preslia (Praha) 60: 133–155
- REBELE, F. (1996): Calamagrostis epigejos (L.) Roth. auf anthropogenen Standorten – ein Überblick. Verh. Ges. f. Ökologie 26: 753 – 763
- RICKLEFS, R. E. & D. SCHLUTER [eds.] (1993): Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. Univ. of Chicago Press, Chicago: 416 p.
- RINN, F. (1992): Chancen und Grenzen bei der Untersuchung von Konstruktionshölzern mit der Bohrwiderstandsmethode. Bauen mit Holz 94: 745–748
- RINN, F. (1994): DECOM – Handbuch: Computerprogramm für RESISTOGRAPH – Anwendungen und zur Analyse von Bohrwiderstands- und Dichteprofilen. Geb. Mskr. 57 S.
- ROBERTS, H. A. (1981): Seed banks in soil. Advances in Appl. Biol. 6: 1–55
- RÖDER, U. (1997): Grundlagen der Bodenkunde: 1. Studieneinheit. In: DEUTSCHES INSTITUT FÜR FERNSTUDIEN-FORSCHUNG AN DER UNIVERSITÄT TÜBINGEN [Hrsg.]: Veränderung von Böden durch anthropogene Einflüsse. Springer, Berlin u. a.: 5–117
- ROTHMALER, W. [Bgr.], BÄSLER, M., E. JÄGER & K. WERNER [Hrsg.] (1994): Exkursionsflora von Deutschland. Band 4 – Gefäßpflanzen: Grundband. 16. Aufl., G. Fischer, Jena u.a.: 639 S.
- RUSSELL, W. B. (1985): Vascular flora of abandoned coal mined land, Rocky Mountain Foothills, Alberta. Can. Field Nat. 99 (4): 503–516
- RYDIN, H. & S. O. BORGEGÅRD (1991): Plant characteristics over a century of primary succession on islands: Lake Hjälmaren. Ecology 72: 1089–1101
- SACHS, L. (1992): Angewandte Statistik. 7. Aufl., Springer, Berlin: 846 S.
- SANDERS, H. L. (1968): Marine benthic diversity: a comparative study. Amer. Nat. 102: 243–282
- SÄNGER, H. (1993): Die Flora und Vegetation im Uranbergbau Revier Ronneburg: pflanzensoziologische Untersuchungen an Extremstandorten. Diss. Gesamthochschule Kassel
- SCAMONI, A. (1960): Kiefernforstgesellschaften. Forst u. Jagd 10 (11): 542–544, 559
- SCHARF, W. (1928): Die Wiederbarmachung von eingeebneten Tagebauflächen und Halden des Braunkohlenbergbaus, unter besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse im Bitterfelder Bezirk. Berg-, Hütten- und Salinenwesen im Preußischen Staat 76: 411–436

- TREFFLICH, A. (1997): Die Region Leipzig-Halle-Bitterfeld – Klimatologische Kennzeichnung. In: FELDMANN, R. [Hrsg.]: Regeneration und nachhaltige Landnutzung – Konzepte für belastete Regionen. Springer, Berlin u.a.: 13–17
- TÜXEN, R. (1950): Neue Methoden der Wald- und Forstkartierung. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 2: 217–219
- TÜXEN, R. (1956): Die heutige potentiell natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. Angew. Pflanzensoziologie 13: 5–42
- TÜXEN, R. (1968): Diskussionsbeitrag zu Kohler (1968). Ber. Intern. Symp. IVV (Stolzenau 1963): 409
- UGLAND, K. I. & J. S. GRAY (1982): Lognormal distributions and the concept of community equilibrium. Oikos 39: 171–178
- VAN ANDEL, J., J. P. BAKKER & A. P. GROBTJANS (1993): Mechanisms of vegetation succession; a review of concepts and perspectives. Acta Bot. Neerl. 42: 413–433
- VAN DEUSEN, P. C. (1990): Evaluating time dependend tree-ring and climate relationships. J. Env. Quality 19: 481–488
- VAN DER PIJL, L. (1982): Principles of dispersal in Higher Plants. 3rd ed, Springer, Berlin: 214 p.
- VAN DER MAAREL, E. (1979): Multivariate methods in phytosociology, with reference to the Netherlands. In: WERGER, M. J. A. (ed.): The study of vegetation. Junk, The Hague: 161–226
- VAN DER MAAREL, E. (1996): Pattern and process in the plant community: Fifty years after A. S. Watt. J. Veg. Sci. 7: 19–28
- VAN DER VALK, A. G. & J. T. A. VERHOEVEN (1988): Potential role of seed banks and understory species in restoring quaking fens from floating forests. Vegetatio 76: 3–13
- VAN DER VALK, A. G. (1992): Establishment, colonization and persistence. In: GLENN-LEWIN D. C., R. K. PEET & T. T. VEBLEN [eds]: Plant succession. Chapman & Hall, London: 60–102
- VER HOEF, J. M., N. A. C. CRESSIE & D. C. GLENN-LEWIN (1993): Spatial models for spatial statistics – some unification. J. Veg. Sci. 4: 441–452
- VIERECK, L. & E. L. LITTLE JR. (1972): Alaska trees and shrubs. Agric. Handbook 410, US Dept. of Agriculture and Forest Service (USDA). 256 p.
- VITOUSEK, P. M. & L. R. WALKER (1987): Colonization, succession and ressource availability: ecosystem-level interactions. In: GRAY, A. J., M. J. CRAWLEY & P. J. EDWARDS [eds]: Colonization, Succession and Stability. Blackwell, Oxford: 207–224
- VLAHOS, S. & D. T. BELL (1986): Soil seed-bank components of the northern jarrah forest of Western Australia. Austr. J. Ecol. 11: 171–179
- WACKERNAGEL, H. (1995): Multivariate Geostatistics. Springer, Berlin u.a.: 256 p.
- WALENTOWSKI, H. (1998): Die Weißtannen-Waldgesellschaften Bayerns. Dissertationes Botanicae 291: 473 S.
- WATT, A. S. (1947): Pattern and process in the plant community. J. Ecol. 35 (1/2): 1–25
- WEIHER, E. (1999): The combined effects of scale and productivity on species richness. J. Ecol. 87: 1005–1011
- WEINERT, E. (1983): Die pflanzengeographische Gliederung des südlichen Teiles der DDR und der angrenzenden Gebiete. Wiss. Z. Univ. Halle, math.-nat. Reihe 32: 31–36
- WESTHUS, W. (1981): Die Vegetation des Naturschutzgebietes „Nordfeld Jaucha“ – eines älteren Tagebau-restloches. Hercynia N. F. 18: 424–433
- WERNER, R. & H. EINHORN (1976): Probleme der planmäßigen Gestaltung komplexer Bergbaufolgelandschaften. Neue Bergbautechnik 6: 538–541
- WHITTAKER, R. H. (1953): A consideration of climax theory: The climax as a population and pattern. Ecol. Monogr. 23: 41–78
- WHITTAKER, R. H. (1972): Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21: 213–251
- WHITTAKER, R. H. (1975): Communities and Ecosystems. 2nd ed., Macmillan, New York:
- WHITTAKER, R. H., M. B. BUSH, & K. RICHARDS (1989): Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau Island, Indonesia. Ecol. Monogr. 59: 59–123
- WIEDENROTH, E.-M. (1964): Vegetationsuntersuchungen im Parthegebiet, ein Beitrag zur Kenntnis des Landschaftshaushaltes Nordwestsachsens. Wiss. Z. Univ. Halle 13, Sb Botanik: S. 53–108
- WILLSON, M. F. (1993): Dispersal mode, seed shadows, and collonization patterns. Vegetatio 107/108: 261–280
- WITTIG, R. & E. BURRICHTER (1979): Die Verbreitung und pflanzensoziologische Stellung von Rubus-Arten in naturnahen Waldgesellschaften der Westfälischen Bucht und ihrer Randgebiete. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 21: 151–165
- WOLF, G. [Red.] (1985): Primäre Sukzession auf kiesig-sandigen Rohböden im Rheinischen Braunkohlenrevier. Schriftenr. Vegetationskunde 16: 203 S.
- WOLF, P., S. MAYRHOFER & C. BRELL (1994): Pflege- und Entwicklungsplan für das Naturschutzgebiet Polenzwald. econet-Büro f. Vegetationskunde, Landschaftsökologie und Umweltplanung, Dossenheim
- WRIGHT, D. H. & J. H. REEVES (1992): On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. Oecologia 92: 416–428

- WRIGHT, D. H., B. D. PATTERSON, G. M. MIKKELSON, A. CUTLER & W. ATMAR (1998): A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* 113: 1–20
- WÜNSCHE, M. (1976): Die Bewertung der Abraumsstrate für die Wiederbarmachung im Braunkohlenrevier südlich von Leipzig. *Z. Neue Bergbautech.* 5: 382–387
- WÜNSCHE, M. (1980): Die bodenphysikalisch-chemischen Eigenschaften der Abraumsstrate im Leipzig-Bornaer Braunkohlenrevier. *Techn. und Umweltsch. „Luft-Wasser-Boden“* 24: 149–160
- WÜNSCHE, M. & A. SCHUBERT (1966): Untersuchungen über das Leistungsvermögen pleistozäner sowie tertiärer Braummassen und den Erfolg der Aufforstung auf der Kippe Plateka, Kr. Borna. *Bergbautechnik* 16: 648–656
- WÜNSCHE, M., A. SCHUBERT & W. HAUBOLD (1967): Das Leistungspotential pleistozäner und tertiärer Braummassen auf älteren Kippenflächen im Bereich des ehemaligen Braunkohlentagebaus Witznitz, Kr. Borna. *Bergbautechnik* 17: 313–320
- WÜNSCHE, M., K. E. SCHMIDT & W.-D. OEHME (1966): Aufgaben und Ergebnisse bodengeologischer Untersuchungen für die Wiedernutzbarmachung der vom Braunkohlenbergbau beanspruchten Flächen. *Bergbautechnik* 16: 405–410
- WÜNSCHE, M., W.-D. LORENZ & A. SCHUBERT (1969): Die Bodenformen der Kippen und Halden im Braunkohlengbiet südlich von Leipzig. *Veröffentl. z. Landschaftspflege u. Landschaftsplanung d. Humb.-Univ.*: 1–58
- WÜNSCHE, M., A. SCHUBERT & W.-D. LORENZ (1970): Die Bodenformen der Kippen und Halden im Braunkohlengbiet südlich von Leipzig. *Z. Landeskultur* 11: 317–338
- WÜNSCHE, M., W.-D. OEHME, W. HAUBOLD, C. KNAUF, K. E. SCHMIDT & M. ALTERMANN (1981): Die Klassifikation der Böden auf Kippen und Halden in den Braunkohlenrevieren der Deutschen Demokratischen Republik. *Neue Bergbautechnik* 11: 42–48
- WÜNSCHE, M., E. VÖGLER & C. KNAUF (1998): Bodenkundliche Kennzeichnung der Abraumsstrate und Bewertung der Kippenböden für die Rekultivierung. In: PFLUG, W. [Hrsg.]: *Braunkohlentagebau und Rekultivierung*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, u. a.: 780–796
- ZERBE, S. & H. SUKOPP (1995): Gehören Forste zur Vegetation? Definition und Abgrenzung eines vegetationskundlichen und kulturhistorischen Begriffes. *Tuexenia* 15: 11–24
- ZOBEL, M. (1992): Plant species coexistence – the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos* 65: 314–320
- ZOBEL, M., E. VAN DER MAAREL & C. DUPRÉ (1998): Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration. *Appl. Veg. Sci.* 1: 55–66
- ZWÖLFER, H. & W. VÖLKEL (1993): Artenvielfalt und Evolution. *Biologie in unserer Zeit* 23 (5): 308–315

genutzte Statistik-Software:

STATISTICA 5.5
CANOCO 4.1
SYNTAX 5.0
SORT 3.8