

FID Biodiversitätsforschung

Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Vom gesetzlichen Verhalten der Pioniere bei Neuland-Besiedlung

Pfeiffer, Hans Heinrich

1963

Digitalisiert durch die *Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main* im Rahmen des DFG-geförderten Projekts *FID Biodiversitätsforschung (BIOfid)*

Weitere Informationen

Nähere Informationen zu diesem Werk finden Sie im:

Suchportal der Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main.

Bitte benutzen Sie beim Zitieren des vorliegenden Digitalisats den folgenden persistenten Identifikator:

urn:nbn:de:hebis:30:4-92942

Vom gesetzlichen Verhalten der Pioniere bei Neuland-Besiedlung

VON

HANS H. PFEIFFER, Bremen

1. Untersuchungsaufgabe

Unter den verschiedenen Richtungen, in denen er künftig „Fortschritte auf dem Gebiet pflanzensoziologischer Forschung“ erwartet, nennt BRAUN-BLANQUET (1959, S. 161) neben Anwendung der Statistik, Ausbau der Synökologie, Synchorologie und angewandten Pflanzensoziologie auch die Gesellschaftsdynamik und, wie in das Gebiet einbezogen wird, Syngenetik. In der Tat hat in dem Jahrhundert seit KERNER VON MARILAUN (1863, S. 12) das von ihm in echter Begeisterung gerühmte „Studium des Entwicklungsganges einer jeden Pflanzengesellschaft“ und das „Verfolgen ihres Entstehens, Werdens und Verschwindens“ nichts an Reiz eingebüßt. Es braucht sich dabei gar nicht einmal um die nicht weniger fesselnde Untersuchung der Trivialisierung bisher gut charakterisierter Assoziationen oder um Ansätze zu deren Neubildung zu handeln, wie sie TÜXEN (1960) erörtert, das gilt auch schon für das simple Studium der Eroberung von Neuland. In den eigenen Untersuchungen, die dem allverehrten OTTO STOCKER zu widmen ich mir zur besonderen Ehre anrechne, suchte ich eine eindeutige Entscheidung auf die in der Literatur *verschieden beantwortete Frage* zu bekommen, ob die pflanzlichen Gesellschaftsglieder ein durch äußere Faktoren frei gewordenes Neuland als Einzelwesen oder aber in ihrer „soziologischen Gesamtheit“ erobern. Für die erste Auffassung traten beispielsweise BRAUN-BLANQUET (1928, S. 271; 1951, S. 451) und GLEASON (1926, 1939) ein, für letztere Annahme CLEMENTS (1916) und früher auch DU RIETZ (1921, S. 202).

2. Untersuchungsverfahren

Zur Beantwortung der Frage kann nur die Dauerbeobachtung bestimmter, durch Naturkatastrophen oder menschlichen Einfluß entstandener Neulandflächen (Beispiele s. bei KRAUSE 1956) dienen. Erfahrungen anderer Autoren über Auswahl, Begrenzung und Untersuchung bei ihren oft langjährigen Beobachtungen an Dauerquadraten (vor allem TÜXEN 1955; BRAUN-BLANQUET 1958, 1959, S. 164 f.) sind gern benutzt worden. Empirisch stellte sich bei den Untersuchungen schnell heraus, daß die Dauerflächen eine bestimmte Größe nicht unterschreiten dürfen, wenn die bei größeren Untersuchungsflächen sonst regelmäßig zu findenden Gesetzmäßigkeiten erfüllt sein sollen. Es mußte also von kleinen Neulandflecken, wie sie Maulwurfs- und Ameisenhügel bilden, abgesehen und allgemein eine Untersuchungsfläche von 4 bis 9 Quadratmetern oder mehr gefordert werden. Ein in solcher Flächengröße verfügbares Neuland für pflanzliche Besiedlung fand sich in

den mehrfach von mir behandelten Trümmerflächen durch die Ausbombung weiter Stadtgebiete (PFEIFFER 1957, 1960). Die scharfe Begrenzung der Dauerflächen ergibt sich hier meist sehr leicht aus den Grenzen vorangegangener Bebauung des Bodens. Da es sich bei der Wirkung des anthropogenen Faktors um eine exogene Freilegung des Standortes handelt, ist die Gewähr gegeben, schon in begrenzter Zeit die Sukzession genügend weit verfolgen zu können. Weil aus Gründen zeitlich begrenzter Dauer der Beobachtungen diese allein die Zuwanderung (Migration) und die anfängliche Eingewöhnung (Ökese) der Sippen zu erfassen brauchte, genügen im allgemeinen 4 oder 5 Jahre. Indem später manche Trümmerflächen vom Schutt freigelegt und wegen Fehlens neuer Bebauungspläne danach brach liegen blieben, war es möglich, zuvor erzielte Ergebnisse an diesen Stellen in späteren Jahren bis zu teilweise 1½ Jahrzehnten nachzuprüfen und zu bestätigen. Das wesentliche Ziel der Beobachtungen war dabei die Erfassung von Gesetzmäßigkeiten bei der Neuland-Eroberung durch eindringende Pioniere.

3. Untersuchungsergebnisse

a) Die Eroberung des Neulandes beginnt mit ganz unharmonischer, entsprechend der unterschiedlichen Zufuhr an Vermehrungskörpern rein zufallsabhängiger Zuwanderung (PFEIFFER 1957, S. 314). Da finden sich dann der Kulturbegleiter *Lactuca scariola* der Echium-Melilotus-Assoziation und die Klassenkennart *Poa pratensis* der Molinio-Arrenatheretea neben der Verbandskennart *Euphorbia pepus* des Polygono-Chenopodion und dem Sandzeiger *Pteridium aquilinum*. An sehr häufigen Pionieren stellen sich ferner wie auf Abraumhalden (HANF 1937, 1939) *Agropyron repens*, *Tussilago farfara* und *Sonchus arvensis* ein. Fortgesetzt wird die Eroberung durch schrittweise Eingewöhnung der genannten Ankömmlinge. Da sich das Neuland in der ersten Zeit — manchmal selbst noch im zweiten Jahre — nur erst locker besiedelt, bleibt der Wettbewerb im Kampf um Raum, Licht, Wasser und Nährsalze lange unausgelöst. Manchmal freilich schon im ersten Jahre nach Entstehen des neuen Standortes kommt es durch hohe Wuchsfreudigkeit und starkes Ausbreitungsvermögen einzelner Sippen zur Entstehung von Kleinstandorten mit eigentümlichen Sondereigenschaften, an denen sich oft Gruppierungen nach Art einschichtiger „Unionen“ (PFEIFFER 1960) erkennen lassen. Herden von *Chelidonium majus* und *Geranium robertianum* und auf stehengebliebenen Mauerkronen dürreharte Formen, wie *Erigeron canadensis* und *Matricaria matricarioides*, in feucht-schattigen Senken zwischen den Mauerresten Moose in vielerlei Arten stellen sich ein. Außer von der Zeitdauer seit Bestehen des unbesiedelten Neulandes hängt die nach Gesamtschätzungen von Menge und Deckungsgrad und nach der Soziabilität (PFEIFFER 1962) leicht zu vergleichende heranwachsende Substanzmenge¹⁾ von mehreren anderen Faktoren ab, die sich in lange fortgesetzten Beobachtungen an den verschiedensten unharmonischen Sippenansammlungen ebenso wie in früher beschriebenen Fragmenten zu Gesellschaftsausbildungen immer wieder haben erkennen lassen. Ausgezeichnete Beispiele für dieses gesetzmäßige Verhalten zeigen besonders Eindringen und Ausbreiten von *Chenopodium rubrum*, *Agropyron repens*, *Hieracium pilosella*, *Sonchus arvensis* und einer var. *muralis* der

¹⁾ Es liegt nahe, die Wachstumsgeschwindigkeit als den besten Ausdruck aller in der Zellaktivität zusammengefaßten Einzelfaktoren zu sehen (STÖCKER 1956) und die produzierte Substanzmenge als Kriterium der vergleichenden Beobachtungen zu nehmen. Im übrigen sind bei den Vergleichlichen Unterschiede äußerer Faktoren, wie Temperatur, Strahlungen, Wasserersatz, mechanische Wirkungen und chemische Einflüsse (MELCHERS 1961), weitgehend beachtet worden.

Poa palustris. Während die erzeugte Pflanzenmasse mit der Zeitdauer wächst, steht sie im umgekehrten Verhältnis zum Umfang des Fleckens. Es leuchtet ein, daß die Ausbreitung derselben Siedlerzahl auf größerer Fläche im gleichen Zeitraum weniger weit fortgeschritten sein muß. Das von den Eindringlingen gelieferte Pflanzenmaterial wächst hinwiederum mit einem Faktor, der wechselweise in vielfacher Weise einen Ausdruck findet, so etwa durch erleichterte Ausbreitungstüchtigkeit der Diasporen oder durch Produktion einer großen Zahl von Vermehrungskörpern. In ganz ähnlicher Weise als eine Art von Wirkungsgefälle zu verstehen wäre auch eine unterschiedliche Stetigkeit geeigneter Siedler und ein stark wechselndes Behauptungsvermögen anderer Sippen. Wie sich dabei zeigt, kann fast jede Pflanzenart in ganz spezifischer Weise zur Erzeugung von Pflanzenmasse beitragen; als darin ganz auffällige Gegensätze seien nur *Tussilago farfara* und *Malva neglecta* genannt. Eine Ermittlung von spezifischen „Eroberungszahlen“ für eine Reihe solcher „Bombengewinnler“ scheint mir jedoch von geringem praktischem Werte zu sein.

b) Aber vorstehende Beobachtungen solcher Gesetzmäßigkeiten bei der von den Siedlern produzierten Pflanzenmasse lassen eine überraschende Ähnlichkeit mit den Gesetzmäßigkeiten bei physiko-chemischen Diffusionsprozessen (EUCKEN 1944, S. 369 u. f.) erkennen. Setzen wir in einem Punkte x die dauernde Konzentration c , in einem benachbarten Punkte $x-dx$ die Konzentration $c-dc$, so besteht zwischen beiden Punkten die Konzentrationsdifferenz dc und in x das Konzentrationsgefälle $-dc/dx$. Solange dieses erhalten bleibt, findet Diffusion statt, und zwar beträgt nach dem ersten FICK'schen Gesetz²⁾ die Molzahl (also: Substanzmenge) dn , die in der Zeit dt durch den Querschnitt q in Richtung der x -Achse wandert:

$$dn = -D q \frac{dc}{dx} \cdot dt,$$

wenn D eine als Diffusionskoeffizient bezeichnete Konstante bezeichnet. Diese gibt jene Substanzmenge an, welche bei der Einheit des Konzentrationsgefälles in der Zeiteinheit durch die Einheit des Querschnittes wandert.

Beim Vergleich der Eroberung von Neuland durch Pioniersippen mit dem Diffusionsvorgang entspricht die Eroberungszahl eben jenem Diffusionskoeffizienten, d. h. sie gibt die produzierte Pflanzenmasse an, die bei einer Einheit des durch Diasporen-Verhalten, Stetigkeit des Vorkommens und Behauptung in der Ökese bezeichneten Wirkungsgefälles in der Einheit der Zeitdauer des Eindringens der pflanzlichen Siedler durch die Einheit des begrenzenden Umfangs einwandert.

Daß diese Abhängigkeiten bei Eroberung und Festsetzung durch die Ankömmlinge verwirklicht sind, haben die Beobachtungen nicht nur an den hier besprochenen, durch Einfluß der Bomben geschaffenen Neulandflächen gezeigt. Es hätte auch an der „Deeken“-Flora im Vorland der Flußmarschen (SPANJER 1948), ja selbst an dem Saum des Grabenaushubs („Straik“) bei

²⁾ Aus der Theorie der BROWN'schen Molekularbewegung läßt sich auch ein zweites FICK'sches Gesetz, die *allgemeine Differentialgleichung des Diffusionsproblems*, ableiten (EINSTEIN 1905), doch wird davon nur ausgesagt, daß der erste partielle Differentialquotient proportional einer Variablen, der zweite Quotient nach der anderen Variablen ist (EUCKEN 1944, S. 371). Unter den unendlich vielen Lösungen der Gleichung ist eine bestimmte erst durch nähere Grenzbedingungen möglich, durch welche in unserem Falle eine Integralgleichung mit der KRAMP'schen Transzendente oder dem bei JAHNKE-EMDE (1948, S. 23 f.) numerisch tabellierten Fehlerintegral erhalten wird und sich die zeitliche und räumliche Veränderlichkeit der Konzentration in x in einer Kurvenschar wiedergeben läßt.

„Räumungen“ („Krautungen“) von Entwässerungsgräben (PFEIFFER 1953) gefunden werden können, solange die untersuchten Flächen eine bestimmte Größe nicht unterschreiten — wie denn auch bei Diffusionen bei zu stark verkürztem Wege die Menge eingedrungenen Stoffes unter gewissen Umständen kaum vermindert sein kann (LIESEGANG 1929).

Damit, daß die Vorgänge der Neubesiedlung frei gewordener Standorte mit der Diffusion von Einzelteilchen entsprechend dem statistischen Zufall verglichen werden können, ist zugleich die eingangs aufgeworfene Frage dahin beantwortet, daß die Eroberung von Neuland nicht gemeinsam durch gesellschaftlich verbundene Pflanzengruppen, sondern durch zufällig hinzugetragene Einzelpflanzen, sofern diesen eine hohe Eroberungszahl eigentümlich ist, erfolgt. Deren Ökese vollzieht sich dann erst nach längerem Zeitraum in gesellschaftlichem Zusammenleben der Zuwanderer.

Zusammenfassung

In Dauerbeobachtungen vor allem an den durch Bombenwirkung freigelegten Neulandflächen ist die Zuwanderung und erste Festsetzung der Pflanzen direkt abhängig von der Zeitdauer seit Bestehen des Standortes und bestimmten als Wirkungsgefälle definierten Siedlungsmöglichkeiten und umgekehrt proportional zum begrenzenden Umfang der Fläche gefunden worden. Als weiterer Faktor des Geschehens wird für jede Pflanzenart eine Eroberungszahl angenommen, welche dem Diffusionskoeffizienten entsprechen würde, ebenso wie auch die anderen Faktoren bestimmten Größen im Diffusionsgeschehen gleichzusetzen sind. Aus der Vergleichbarkeit beider Vorgänge, der Erstbesiedlung von Neulandflecken und der Diffusion der Physikochemiker, wird gefolgert, daß, wie bei der Diffusion die zufällige Verteilung einzelner Leptonen, so auch beim Eindringen von Ankömmlingen in Neulandflecken stets Einzelsippen entsprechend den herausgestellten Gesetzmäßigkeiten und ihrer Eroberungszahl, nicht aber gesellschaftlich untereinander verbundene Gruppen von Arten das Naturgeschehen beherrschen.

Literatur

- Braun-Blanquet, J.: Pflanzensoziologie. — Berlin 1928.
— — Pflanzensoziologie. 2. Aufl. — Wien 1951.
— — Zus. m. Wikus, E., Sutter, R. u. Braun-Blanquet, Gabr.: Lagenverlandung und Vegetationsentwicklung an der französischen Mittelmeerküste bei Palavas, ein Sukzessionsexperiment. — SIGMA Commun. **141**: 1—24 (1958).
— — Grundfragen und Aufgaben der Pflanzensoziologie. In: Vistas in Botany, p. 145—171. — SIGMA Commun. **147**. London - Oxford - Paris - Los Angeles 1959.
Clements, F. E.: Plant Succession. — Carnegie Inst. Washington Publ. **242**. 1916.
Du Rietz, G. E.: Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. — Dissert. Uppsala 1921.
Einstein, A.: Ann. d. Phys. (4) **17**: 546. Ostwalds Klassiker Nr. **199**. 1905.
Eucken, A.: Grundriß der physikalischen Chemie. 6. Aufl. — Leipzig 1944.
Gleason, H. A.: The individualistic concept of the plant association. — Bull. Torrey bot. Club **53**: 7—26 (1926). — Abdruck: Amer. Midl. Nat. **21**: 90—108 (1939).

- Hanf, M.: Die natürliche pflanzliche Erstbesiedlung von Abraumhalden. — Z. Naturw. d. naturw. Ver. Sachs. u. Thür., Halle, **91** (2) (1937).
- — Bodenzusammensetzung von Abraumhalden und natürliche pflanzliche Besiedlung. — Angew. Bot. **21**: 149—176 (1939).
- Jahnke-Emde: Tafeln höherer Funktionen. 4. Aufl. — Leipzig 1948.
- Kerner v. Marilaun, A.: Das Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck 1863. — Eine mit Anmerkungen versehene 2. Aufl. wurde von F. Vierhapper, Innsbruck 1929, herausgegeben.
- Krause, W.: Über die Herkunft der Unkräuter. — Natur u. Volk (Frankfurt a. M.) **86**: 109—119 (1956).
- Liesegang, R. E.: Spezielle Methoden der Diffusion in Gallerten. In: Abderhalden, E., Handb. biol. Arbeitsmeth. III: 33—130 (1929).
- Melchers, G. (Ed.): Außenfaktoren in Wachstum und Entwicklung. In: Ruhland, W., Handb. d. Pflanzenphysiol. **16**. Berlin - Göttingen - Heidelberg 1961.
- Pfeiffer, H. H.: Eine abgewandelte Pflanzengesellschaft als Saum ausgehobener Gräben. — Phytion **5**: 133—139 (1953).
- — Pflanzliche Gesellschaftsbildung auf dem Trümmerschutt ausgebombter Städte. — Vegetatio **7**: 301—320 (1957).
- — Labile Gesellschaftsgefüge an einem stratiobotanischen Beispiel. — Phytion **9**: 45—53 (1960).
- — Über die Bewertung der Geselligkeitszahlen bei pflanzensoziologischen Aufnahmen. — Mitt. flor.-soz. ArbGemeinsch. N. F. **9**: 41—50 (1962).
- Rothmaler, W.: Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen. — Berlin 1958.
- Spanjer, G.: Die „Deeken“-Flora unserer Elbaufendeiche. — Die Heimat (Kiel) 1948, S. 3.
- Stocker, O.: Wassermangel und Zellaktivität. In: Ruhland, W., Handb. d. Pflanzenphysiol. **2**: 639—654. Berlin - Göttingen - Heidelberg 1956.
- Tüxen, R.: Experimentelle Pflanzensoziologie. — Arch. Soc. „Vanamo“ **9** (Suppl.): 381—386 (Helsinki 1955).
- — Über Bildung und Vergehen von Pflanzengesellschaften (Vorläufige Mitteilung). — Mitt. flor.-soz. ArbGemeinsch. N. F. **8**: 342—344 (1960).

Manuskript eingeg. am 25. 9. 1962.

Anschrift des Verfassers: Dr. Hans H. Pfeiffer, 28 Bremen I, Wilhelmstr. 7.