

**Bedeutung funktioneller Gruppen für die
Systemdynamik offener Sandlebensräume –
Störung, Etablierung, Musterbildung**



Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades
Doktor der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)

Fakultät für Biologie
Universität Bielefeld

vorgelegt von
Silke Friedrich
aus Bad Windsheim

Bielefeld, Juni 2006

Danksagung

An dieser Stelle sei allen gedankt, die einen Beitrag zu dieser Arbeit geleistet haben.

Besonderer Dank gilt Prof. Dr. Wolfram Beyschlag (Universität Bielefeld), Jun.-Prof. Dr. Anke Jentsch (UFZ-Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle/Universität Bayreuth) und Prof. Dr. Werner Nezadal (Universität Erlangen-Nürnberg) für die Betreuung meiner Dissertation, für fachliche Diskussionen und persönliche Freiheiten.

Ebenso danke ich den Mitgliedern der jeweiligen Arbeitsgruppen, insbesondere Dr. Tom Steinlein (v.a. für Hilfe bei der Statistik), Jun.-Prof. Dr. Christiane Werner (v.a. für wertvolle Hinweise beim N-Fixierer-Kapitel), Dr. Alexandra Weigelt (v.a. für Beiträge während der Konzeption der Arbeit), Dr. Constanze Buhk (v.a. für Ratschläge zur Statistik), Dr. Walter Weiß (v.a. für die Bereitstellung von Literatur) sowie meinem Kollegen Stefan Böger für fachliche und persönliche Unterstützung. Ursula Herlth sei ganz herzlich gedankt v.a. für ihre Hilfe bei bürokratischen Angelegenheiten.

Dr. Thorsten Wiegand (Ökologische Systemanalyse, UFZ Leipzig-Halle) danke ich für die Bereitstellung des Analyse-Programmes „Programita“ sowie für Ratschläge bei der räumlichen Statistik. Dr. Henning Schröder (Geographie, Universität Erlangen-Nürnberg) danke ich für Hilfe bei den multivariaten Analysen mit dem Programm „Canoco“. Uta Glinka (UFZ Leipzig-Halle) und Sándor Csösz (Ungarisches Naturhistorisches Museum) danke ich für die Bestimmung der Ameisenarten.

Ganz besonders danke ich den Diplomandinnen Christiane Bühringer, Clara Chamsa und Sabine Hanisch sowie allen fleißigen Helfern bei der Geländearbeit und Dateneingabe, v.a. Thomas Friedel, Nadja Hoffmann und Fritz Schneider. Für die Analyse der Bodenproben danke ich allen Beteiligten, besonders Christine Schlüter und Barbara Teichner.

Den Regierungen von Mittelfranken und Oberfranken danke ich für die Erteilung von Sondergenehmigungen für die Durchführung meiner Untersuchungen in Naturschutzgebieten. Der Firma REHAU in Eltersdorf und den Erlanger Stadtwerken danke ich, dass ich auf ihrem Gelände Untersuchungen durchführen durfte.

Beate Krettinger und Wiebkea Bromisch vom Landschaftspflegeverband Mittelfranken sowie Johannes Marabini von der Unteren Naturschutzbehörde im Landratsamt Erlangen-Höchstadt danke ich für die Kooperation bei der Einführung der Wildpferdbeweidung im NSG „Tennenloher Forst“ und der Unterstützung bei der Einzäunung meiner dortigen Untersuchungsflächen.

Für Zusammenarbeit und Unterstützung bedanke ich mich insbesondere bei Florian Bemmerlein-Lux (IFANOS Nürnberg), Andreas Leßmann von der Unteren Naturschutzbehörde im Landratsamt Fürth, Johannes Mohr von der Unteren Naturschutzbehörde im Landratsamt Forchheim und Günter Simon und Irene Bugar vom Umweltamt der Stadt Erlangen. Dem Team des Projektbüros „SandAchse Franken“ Andreas Niedling, Brigitte Weinbrecht, Dr. Annette Prechtel und Petr Mlnarik möchte ich danken für die gute Zusammenarbeit und Unterstützung sowie für die gemeinsame Organisation einer Tagung zu „Forschung und Naturschutz in Sandlebensräumen“ im Februar 2005 an der Universität in Erlangen.

Dem Deutschen Akademischen Auslandsdienst (DAAD) danke für die Finanzierung eines Auslandsaufenthaltes in England an der University of Sheffield. Prof. Dr. Kevin Gaston und seiner Arbeitsgruppe danke ich für die freundliche Aufnahme dort und für fachliche Diskussionen danke ich v.a. Dr. Owen Petchey, Prof. Dr. Ian Woodward und Prof. Dr. Arthur Willis. Prof. Dr. Phil Grime danke ich für die Möglichkeit einige seiner Experimente besichtigen zu dürfen.

Vielen Dank an die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) für die Finanzierung des Projektes!

Lieber Dank an meine Eltern Elke und Erich Wagner für ihr Interesse und ihre Hilfe. Für liebevolle Unterstützung danke ich auch meinem Mann Marcus Friedrich ganz herzlich. Und unserer Tochter Julia danke ich, dass sie durch ihr fröhliches Wesen die Computerarbeit angenehmer machte und mich auch bei sehr ernsthaften statistischen Analysen immer wieder mal zum Lachen brachte!

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung und Hypothesen.....	1
1.1 Sandlebensräume in der Störungsforschung.....	1
1.2 Gliederung der Arbeit.....	3
1.3 Haupthypothesen.....	4
2. Untersuchungsgebiete.....	5
2.1 Lage und Charakterisierung.....	6
2.2 Geologie und Böden.....	9
2.3 Klima.....	10
2.4 Sukzession.....	13
3. Charakterisierung des natürlichen Störungsregimes.....	17
3.1 Einleitung.....	17
3.1.1 Definition von Störung.....	17
3.1.2 Störungen in Sandökosystemen.....	18
3.1.3 Musterbildung.....	20
3.1.4 Fragen und Hypothesen.....	20
3.2 Methoden.....	20
3.2.1 Experimentelles Design.....	21
3.2.2 Datenerhebung.....	22
3.2.3 Datenanalyse.....	22
3.3 Ergebnisse.....	26
3.3.1 Räumliche Analyse der Störungsmuster.....	26
3.3.2 Zeitliche Analyse der Störungsmuster.....	31
3.3.3 Störungen und Vegetationsdynamik.....	37
4. Das Konzept „Funktionelle Pflanzengruppen“ (plant functional types).....	43
4.1 Einleitung / Definitionen.....	43
4.2 Lebensformen und -strategien.....	44
4.3 Anpassungen (Adaptionen).....	48
4.4 Bildung funktioneller Gruppen.....	49
4.5 Einteilung nach Wuchsform.....	51
4.5.1 Gräser / Grasartige.....	52
4.5.2 Rosetten- / Halbrosettenpflanzen.....	55
4.5.3 Kryptogamen.....	60
4.5.4 Sonstige.....	62

5. Vegetationsdynamik nach selektiver Störung von Pflanzengruppen.....	63
5.1 Einleitung.....	63
5.1.1 Diversität und Stabilität von Ökosystemen.....	63
5.1.2 Sukzessionstheorie.....	64
5.1.2.1 Historischer Abriss der Sukzessionsforschung.....	64
5.1.2.2 Sukzessionsmodelle.....	66
5.1.2.3 Störung und Sukzession.....	70
5.1.3 Fragen und Hypothesen.....	70
5.2 Methoden.....	70
5.2.1 Experimentelles Design.....	70
5.2.2 Datenerhebung.....	73
5.2.3 Datenanalyse.....	73
5.3 Ergebnisse.....	75
5.3.1 Deckung der Pflanzengruppen.....	75
5.3.2 Frequenzsummen.....	84
5.3.3 Einzelarten.....	90
5.3.4 Artenzahl.....	94
5.3.5 Nährstoffanalysen.....	95
5.3.6 Multivariate Analyse der Vegetationsdynamik.....	96
5.3.7 Vergleich von Mono- und Mischkulturen.....	108
5.4 Diskussion.....	114
5.4.1 Diskussion der Ergebnisse.....	114
5.4.2 Vergleich mit Literaturangaben.....	118
6. Bedeutung von Stickstoff fixierenden Pflanzen in nährstoffarmen	
Sandlebensräumen.....	123
6.1 Einleitung.....	123
6.1.1 Symbiotische N-Fixierung	124
6.1.2 Stickstoffeinträge.....	125
6.1.3 Stickstoffisotope.....	125
6.1.4 Fragen und Hypothesen.....	126
6.2 Methoden.....	128
6.2.1 Experimentelles Design.....	128
6.2.2 Datenerhebung.....	129
6.2.3 Datenanalyse.....	131
6.3 Ergebnisse.....	132
6.3.1 Deckung der Pflanzengruppen.....	132
6.3.2 Frequenzsummen.....	137
6.3.3 Ammonium- und Nitratwerte.....	141

6.3.4 Multivariate Analyse.....	144
6.3.5 N-Gehalte, $\delta^{15}\text{N}$ -Werte und Biomassebestimmung.....	147
6.4 Diskussion der Ergebnisse.....	152
7. Vegetationsdynamik nach großflächigen Störungen (Pflegemaßnahmen).....	157
7.1 Einleitung.....	157
7.1.1 Fragen und Hypothesen.....	159
7.2 Methoden.....	159
7.2.1 Durchführung der Pflegemaßnahmen.....	159
7.2.2 Experimentelles Design.....	161
7.2.3 Datenerhebung.....	164
7.2.4 Datenanalyse.....	165
7.3 Ergebnisse.....	167
7.3.1 Bodenverdichtung durch Panzer?.....	167
7.3.2 Deckung der Pflanzengruppen.....	167
7.3.3 Frequenzsummen.....	173
7.3.4 Nitrat- und Ammoniumwerte des Bodens.....	176
7.3.5 Artenzahl.....	179
7.3.6 Multivariate Analyse.....	180
7.3.7 Etablierung Silbergras (<i>Corynephorus canescens</i>).....	189
7.4 Diskussion.....	196
7.4.1 Diskussion der Ergebnisse.....	196
7.4.2 Vergleich mit Literaturangaben.....	199
7.4.3 Anmerkungen zu Schutzkonzepten.....	203
7.4.4 Fazit für die Naturschutzpraxis.....	204
8. Allgemeine Diskussion und Synthese.....	207
8.1 Zusammenfassung der Bildung funktioneller Gruppen.....	207
8.2 Probleme bei der Bildung funktioneller Gruppen.....	209
8.3 Hierarchische Herangehensweise zur Bildung funktioneller Gruppen.....	210
9. Zusammenfassung.....	213

ANHANG

A Literaturverzeichnis.....	Anhang S. 1
B Abkürzungsverzeichnis	Anhang S. 17
C Artenliste der Pflanzen.....	Anhang S. 19
D Artenliste der Ameisen.....	Anhang S. 22
E Koordinaten der Untersuchungsflächen.....	Anhang S. 23
F Signifikanztabellen.....	Anhang S. 25
G Curriculum vitae.....	Anhang S. 30
H Publikationen und Konferenzbeiträge.....	Anhang S. 31

Abbildungsverzeichnis

Abb. 2.1: Lage der Untersuchungsgebiete entlang der Rednitz-Regnitz-Achse.....	7
Abb. 2.2: Karte des Naturschutzgebietes „Tennenloher Forst“	8
Abb. 2.3: Foto der Przewalski-Wildpferde.....	8
Abb. 2.4: Monatsmitteltemperaturen und Niederschlagssummen der Wetterstation Buch bei Nürnberg 2002-2004 im Vergleich zu den langjährigen Durchschnittswerten der Jahre 1990-2001.....	12
Abb. 2.5: Monatsmitteltemperaturen und Niederschlagssummen der Wetterstation Greimersdorf bei Cadolzburg 2002-2004 im Vergleich zu den langjährigen Durchschnittswerten der Jahre 1991-2001.....	12
Abb. 2.6: Silbergras (<i>Corynephorus canescens</i>) auf offenem Sand (Spergulo morisonii - Corynephorum canescentis typicum).....	15
Abb. 2.7: Mosaik aus verschiedenen Sukzessionsstadien – von offenen Sanden bis hin zu Bereichen mit Besenginster (<i>Cytisus scoparius</i>) und Kiefern (<i>Pinus sylvestris</i>).....	15
Abb. 2.8: Kryptogamenreiche Silbergrasflur (Spergulo morisonii - Corynephorum canescentis cladonietosum) – im Frühling.....	15
Abb. 2.9: Kryptogamenreiche Silbergrasflur (Spergulo morisonii - Corynephorum canescentis cladonietosum) – im Sommer.....	15
Abb. 2.10: Schafschwingel-Grasheide (<i>Armeria elongata</i> - Festucetum trachyphyllae) und Blütenkopf von <i>Armeria elongata</i>	15
Abb. 2.11: Geschlossene Vegetationsdecke mit Besenheide (<i>Calluna vulgaris</i>) und Kiefern (<i>Pinus sylvestris</i>).	15
Abb. 2.12: Sukzessionsverlauf auf sauren, nährstoffarmen Sanden.....	16
Abb. 3.1: Übersandungen durch Ameisen an Silbergras-Horsten (<i>Corynephorus canescens</i>).....	18
Abb. 3.2: Ausscharrung eines Kaninchens.....	18
Abb. 3.3: Fahrspur durch Kettenpanzer.....	18
Abb. 3.4: Ameisenstörungen auf vier ineinandergeschachtelten Maßstabsebenen im Mai/Juli/Oktober 2000 und März/Mai 2001 am Standort Eltersdorf.....	19
Abb. 3.5: a) Ameisenstörungen auf der 50 m x 100 m-Maßstabsebene mit Auflösung 10 m x 10 m im Juli 2000 am Standort Eltersdorf; b) Standort Eltersdorf mit rot gekennzeichnetem Untersuchungsgebiet für die 1000 m ² -Kartierung mit Auflösung 10 cm x 10 cm. c) Untersuchungsfläche mit Bezeichnung der 10 m x 10 m-Teilflächen.	21
Abb. 3.6: Numerische Implementation der L-Funktion und der O-Ring-Statistik für ein unregelmäßig geformtes Untersuchungsgebiet (Fig. 1 WIEGAND & MOLONEY 2004).	24
Abb. 3.7: Punktmuster und verschiedene Nullmodelle: Muster 1 rot, Muster 2 grün. A) zwei zu analysierende Punktmuster; B)-E) NULLMODELLE: B) complete spatial randomness/Muster 1 und 2 zufällig verteilt; C) Muster 1 fest, Muster 2 zufällig verteilt; D) Real Shape: Zufallsverteilung, aber interne Struktur der Muster bleibt erhalten (Achtung: etwas andere Darstellung, da bei diesem Nullmodell nur Matrixdaten verarbeitet werden können); E) Random labeling: Zufallsverteilung innerhalb der belegten Bereiche; F) Toroidal shift: Muster 1 fest, Muster 2 dagegen verschoben.	25

Abb. 3.8: 2002 bzw. 2003 von Ameisen- (rot) bzw. Kaninchenstörungen (grün) betroffene Teilflächen (10 cm x 10 cm), Gesamtanzahl an Teilflächen: 100 000 (1000 m ²).....	27
Abb. 3.9: Dichtedarstellung der Ameisen- und Kaninchenstörungen 2002 und 2003.....	28
Abb. 3.10: Häufigkeitsverteilungen der Ameisen- und Kaninchenstörungen 2002 und 2003.....	29
Abb. 3.11: Univariate Analysen der Ameisen- und Kaninchenstörungen 2002 auf der gesamten Untersuchungsfläche.....	29
Abb. 3.12: Zwei Beispiele von 10 m x 10 m - Flächen (2 von 10) mit Ameisen- und Kaninchenstörungen im Juli 2002 (oben). Univariate Analyse von Ameisen- und Kaninchenstörungen.....	30
Abb. 3.13: Bivariate Analyse von Ameisen- und Kaninchenstörungen im Juli 2002.....	31
Abb. 3.14: 2002 bzw. 2003 von Ameisenstörungen betroffene Teilflächen (10 cm x 10 cm), Gesamtanzahl an Teilflächen: 100 000 (1000 m ²).....	32
Abb. 3.15: 2002 bzw. 2003 von Kaninchenstörungen betroffene Teilflächen (10 cm x 10 cm), Gesamtanzahl an Teilflächen: 100 000 (1000 m ²).....	33
Abb. 3.16: Zwei Beispielflächen mit größeren und kleineren Ameisenstörungen (Flächengröße 10 m x 10 m); Vergleich Juli 2002 und 2003. Uni- und bivariate Analyse der Ameisenstörungen.....	34
Abb. 3.17: Zwei Beispielflächen mit größeren und kleineren Kaninchenstörungen (Flächengröße 10 m x 10 m); Vergleich Juli 2002 und 2003. Uni- und bivariate Analyse der Kaninchenstörungen.....	35
Abb. 3.18: Beispiel von Ameisenstörungen auf einer 1 m x 1 m großen Untersuchungsfläche. Uni und bivariate Analyse der Ameisenstörungen	36
Abb. 3.19: Signifikanter Klumpungsradius und Maximum beim Radius 1 der Ameisenstörungen von 2000 bis 2002.....	36
Abb. 3.20: Blühende Horste von <i>Corynephorus canescens</i> , nicht-blühende und beides im Juli 2003 und Juli 2004 auf 10 m x 10 m. Univariate Analysen der blühenden Horste von <i>Corynephorus canescens</i> im Juli 2003 und Juli 2004.....	37
Abb. 3.21: Blühende Horste 2003 von <i>Corynephorus canescens</i> , nicht-blühende 2004 und beides auf 10 m x 10 m. Bivariate Analyse der blühenden Horste von <i>Corynephorus canescens</i> 2003 der nicht- blühenden 2004.....	38
Abb. 3.22: Ameisen- und Kaninchenstörungen und beides auf 10 m x 10 m. Links: 2002, Mitte: 2003, Rechts: 2004.....	39
Abb. 3.23: Links oben: Ameisen- und Kaninchenstörungen 2002 und 2003, nicht-blühende <i>Corynephorus</i> <i>canescens</i> – Horste 2003 und beides. Rechts oben: Ameisen- und Kaninchenstörungen 2003 und 2004, nicht-blühende <i>Corynephorus canescens</i> – Horste 2004 und beides. Unten: Bivariate Analysen der Störungen und nicht-blühenden <i>Corynephorus canescens</i> - Horste im zweiten Jahr.....	40
Abb. 3.24: Nullmodelle zu Abb. 3.23.....	40
Abb. 4.1: <i>Spergula morisonii</i>	49
Abb. 4.2: <i>Luzula campestris</i>	53
Abb. 4.3: <i>Corynephorus canescens</i> blühend.....	54
Abb. 4.4: <i>Corynephorus canescens</i> mit Ameisenübersandung.....	54
Abb. 4.5: Blütenrispe von <i>Agrostis capillaris</i>	54
Abb. 4.6: <i>Agrostis capillaris</i>	54
Abb. 4.7: <i>Deschampsia flexuosa</i>	54
Abb. 4.8: Blütenrispe von <i>Deschampsia flexuosa</i>	54
Abb. 4.9: <i>Hieracium pilosella</i> ; links: mit Tau auf den Haaren der Blattoberseite. rechts: mit zusammengerollten Blättern, so dass die helle Blattunterseite sichtbar wird (Sommer 2003).....	56
Abb. 4.10: <i>Erigeron annuus</i>	57
Abb. 4.11: Blütenstand von <i>Erigeron annuus</i>	57
Abb. 4.12: Rosette von <i>Erigeron annuus</i>	57
Abb. 4.13: Rosette von <i>Erigeron acris</i>	57
Abb. 4.14: Blütenstand von <i>Erigeron acris</i>	57
Abb. 4.15: <i>Erigeron acris</i>	57
Abb. 4.16: Blütenstand von <i>Rumex acetosella</i>	58
Abb. 4.17: Rosette von <i>Rumex acetosella</i>	58
Abb. 4.18: <i>Rumex acetosella</i>	58
Abb. 4.19: <i>Echium vulgare</i>	58
Abb. 4.20: Rosetten von <i>Echium vulgare</i>	58
Abb. 4.21: Blüte von <i>Echium vulgare</i>	58
Abb. 4.22: <i>Verbascum densiflorum</i> blühend, umgeben von Rosetten von <i>Oenothera biennis</i>	58
Abb. 4.23: Rosette von <i>Oenothera biennis</i>	58
Abb. 4.24: Rosette von <i>Verbascum densiflorum</i>	58
Abb. 4.25: <i>Jasione montana</i> , oben Blüten, links Rosette.....	58

Abb. 4.26: Rosetten von <i>Hieracium pilosella</i>	59
Abb. 4.27: <i>Taraxacum officinalis</i>	59
Abb. 4.28: Rosette von <i>Hypochoeris radicata</i>	59
Abb. 4.29: <i>Erodium cicutarium</i>	59
Abb. 4.30: <i>Hypochoeris radicata</i>	59
Abb. 4.31: Blütenkopf von <i>Hypochoeris radicata</i>	59
Abb. 4.32: <i>Teesdalia nudicaulis</i>	59
Abb. 4.33: <i>Plantago lanceolata</i>	59
Abb. 4.34: <i>Erophila verna</i>	59
Abb. 4.35: Flechtenrasen (<i>Cladonia spec.</i>).....	61
Abb. 4.36: <i>Polytrichum piliferum</i>	61
Abb. 5.1: Einfluss des Sukzessionstyps (A, oben) und der Härte der Umweltbedingungen (B, unten) auf die wichtigsten Sukzessionsprozesse, die zu einem Wechsel in der Artenzusammensetzung führen – in frühen (F), mittleren (M) und späten (S) Sukzessionsstadien. Verändert nach WALKER & CHAPIN (1987).	68
Abb. 5.2: Schematische Übersicht über die Behandlungstypen ohne Monokulturen.....	71
Abb. 5.3: Sukzessionsstadium 1: artenarme, Gras-dominierte Silbergrasflur.....	72
Abb. 5.4: Sukzessionsstadium 2: artenreichere, Rosetten-dominierte Silbergrasflur.....	72
Abb. 5.5: Sukzessionsstadium 3: Ruderalisierte Sandflur.....	72
Abb. 5.6: Deckungswerte der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen im frühesten, von <i>Corynephorus canescens</i> dominierten Sukzessionsstadium (1) auf den acht verschiedenen gestörten Flächen.....	77
Abb. 5.7: Deckungswerte der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen im mittleren, von <i>Hieracium pilosella</i> dominierten Sukzessionsstadium (2) auf den acht verschiedenen gestörten Flächen.....	79
Abb. 5.8: Deckungswerte der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen im späteren Sukzessionsstadium (3), der ruderalisierten Sandflur, auf den acht verschiedenen gestörten Flächen.....	81
Abb. 5.9: Differenzen der Deckungswerte in % in den drei Sukzessionsstadien auf den acht verschiedenen gestörten Flächen	84
Abb. 5.10: Frequenzsummen der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstige im frühesten, von <i>Corynephorus canescens</i> dominierten Sukzessionsstadium (1) auf den acht verschiedenen gestörten Flächen.....	86
Abb. 5.11: Frequenzsummen der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstige im mittleren, von <i>Hieracium pilosella</i> dominierten Sukzessionsstadium (2) auf den acht verschiedenen gestörten Flächen.....	87
Abb. 5.12: Frequenzsummen der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstige im späteren Sukzessionsstadium (3), der ruderalisierten Sandflur auf den acht verschiedenen gestörten Flächen.....	88
Abb. 5.13: Mittelwerte aller 11 Zeitpunkte der Frequenzsummen der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstige aller Sukzessionsstadien auf den acht verschiedenen gestörten Flächen.....	89
Abb. 5.14: Differenzen der Frequenzwerte in Sukzessionsstadium 1 in auf den acht verschiedenen gestörten Flächen von Gras- und Rosettenarten.....	91
Abb. 5.15: Differenzen der Frequenzwerte in Sukzessionsstadium 2 in auf den acht verschiedenen gestörten Flächen von Gras- und Rosettenarten.....	92
Abb. 5.16: Differenzen der Frequenzwerte in Sukzessionsstadium 3 in auf den acht verschiedenen gestörten Flächen von Gras- und Rosettenarten.....	93
Abb. 5.17: Artenzahl in den drei Sukzessionsstadien auf den acht verschiedenen gestörten Flächen.....	94
Abb. 5.18: Ammonium- und Nitratwerte in mg/kg in den drei verschiedenen Sukzessionsstadien.....	95
Abb. 5.19: Korrespondenzanalyse der Behandlung G („Gräser übrig“) mit den Frequenzdaten von 2002-2004.	98
Abb. 5.20: Korrespondenzanalyse der Behandlung R („Rosetten übrig“) mit den Frequenzdaten von 2002-2004.....	99
Abb. 5.21: Korrespondenzanalyse der Behandlung M („Kryptogamen übrig“) mit den Frequenzdaten von 2002-2004.	100
Abb. 5.22: Korrespondenzanalyse der Behandlung S („Sand“: alle Pflanzen entfernt) mit den Frequenzdaten von 2002-2004.....	101
Abb. 5.23: Korrespondenzanalyse der Behandlung GR („Kryptogamen entfernt“) mit den Frequenzdaten von 2002-2004.....	102
Abb. 5.24: Korrespondenzanalyse der Behandlung GM („Rosetten entfernt“) mit den Frequenzdaten von 2002-2004.....	103
Abb. 5.25: Korrespondenzanalyse der Behandlung RM („Gräser entfernt“) mit den Frequenzdaten von 2002-2004.....	104
Abb. 5.26: Korrespondenzanalyse der Kontrollen mit den Frequenzdaten von 2002-2004.....	105

Abb. 5.27: Deckungswerte und Frequenzsummen der Mischkulturen G („Gräser übrig“), R („Rosetten übrig“) und M („Kryptogamen übrig“) sowie der jeweiligen Monokulturen Cc („ <i>Corynephorus canescens</i> “), Hp („ <i>Hieracium pilosella</i> “) und Pp („ <i>Polytrichum piliferum</i> “).....	109
Abb. 5.28: Korrespondenzanalyse der Mischkulturen G („Gräser übrig“) und Monokulturen Cc („ <i>Corynephorus canescens</i> “) mit den Frequenzdaten ohne Gräser von 2002-2004 unter Einbeziehung der Umweltvariablen „Zeit nach Störung“ (1.-3. Jahr) „Mono- im Gegensatz zu Mischkulturen“ als nominale Umweltvariablen.....	111
Abb. 5.29: Korrespondenzanalyse der Mischkulturen R („Rosetten übrig“) und Monokulturen Hp („ <i>Hieracium pilosella</i> “) mit den Frequenzdaten ohne Rosettenpflanzen von 2002-2004 unter Einbeziehung der Umweltvariablen „Zeit nach Störung“ (1.-3. Jahr) „Mono- im Gegensatz zu Mischkulturen“ als nominale Umweltvariablen.....	112
Abb. 5.30: Korrespondenzanalyse der Mischkulturen M („Kryptogamen übrig“) und Monokulturen Pp („ <i>Polytrichum piliferum</i> “) mit den Frequenzdaten von 2002-2004 unter Einbeziehung der Umweltvariablen „Zeit nach Störung“ (1.-3. Jahr) „Mono- im Gegensatz zu Mischkulturen“ als nominale Umweltvariablen.....	113
Abb. 6.1: <i>Trifolium repens</i>	126
Abb. 6.2: <i>Medicago lupulina</i>	126
Abb. 6.3: <i>Lupinus polyphyllus</i>	127
Abb. 6.4: <i>Cytisus scoparius</i>	127
Abb. 6.5: Wurzeln mit Knöllchen, einige davon exemplarisch gekennzeichnet. A) <i>Trifolium repens</i> , B) <i>Lupinus polyphyllus</i> , C) <i>Medicago lupulina</i> und D) <i>Cytisus scoparius</i> . Fotos aus HANISCH (2004).	127
Abb. 6.6: Flächendesign zur Untersuchung der Bedeutung von N-Fixierern.....	128
Abb. 6.7: Deckungswerte der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen auf der <i>Trifolium repens</i> -, <i>Lupinus polyphyllus</i> - und <i>Medicago lupulina</i> -Fläche.....	134
Abb. 6.8: Deckungswerte der Pflanzengruppe der N-Fixierer auf den Behandlungen: N=nur N-Fixierer übrig und C=Kontrolle.....	134
Abb. 6.9: Differenzen der Deckungswerte der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen zwischen den Behandlungen N=nur N-Fixierer übrig und S=alle Pflanzen entfernt sowie C=Kontrollfläche, unverändert und GRM=N-Fixierer entfernt.....	135
Abb. 6.10: Differenzen der Deckungswerte der Gräser, Rosetten und Kryptogamen auf allen Flächen (<i>Trifolium repens</i> -, <i>Lupinus polyphyllus</i> - und <i>Medicago lupulina</i> -Fläche) zwischen den Behandlungen N=nur N-Fixierer übrig und S=alle Pflanzen entfernt sowie C=Kontrollfläche, unverändert und GRM=N-Fixierer entfernt.....	136
Abb. 6.11: Frequenzsummen der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstige (Phanerogamen außer Gräser und Rosetten) auf der <i>Trifolium repens</i> -Fläche, der <i>Lupinus-polyphyllus</i> -Fläche und der <i>Medicago lupulina</i> -Fläche.....	139
Abb. 6.12: Frequenzsummen der Pflanzengruppe der N-Fixierer auf den Behandlungen: N=nur N-Fixierer übrig und S=alle Pflanzen entfernt.....	139
Abb. 6.13: Differenzen der Frequenzsummen der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstigen (Phanerogamen außer Gräser, Rosetten und N-Fixierer) zwischen den Behandlung N=nur N-Fixierer übrig und S=alle Pflanzen entfernt sowie C=Kontrollfläche, unverändert und GRM=N-Fixierer entfernt.....	139
Abb. 6.14: Differenzen der Frequenzsummen der Gräser, Rosetten und Sonstigen auf allen Flächen (<i>Trifolium repens</i> -, <i>Lupinus polyphyllus</i> - und <i>Medicago lupulina</i> -Fläche) zwischen den Behandlungen N=nur N-Fixierer übrig und S=alle Pflanzen entfernt sowie C=Kontrollfläche, unverändert und GRM=N-Fixierer entfernt.....	139
Abb. 6.15: Ammonium- und Nitratwerte (mg/kg) auf allen Flächen (<i>Lupinus polyphyllus</i> -, <i>Trifolium repens</i> - und <i>Medicago lupulina</i> -Flächen).....	141
Abb. 6.16: Ammonium- und Nitratwerte (mg/kg) auf der <i>Trifolium repens</i> -Fläche.....	142
Abb. 6.17: Ammonium- und Nitratwerte (mg/kg) auf der <i>Lupinus polyphyllus</i> -Fläche.....	142
Abb. 6.18: Ammonium- und Nitratwerte im mg/kg auf der <i>Medicago lupulina</i> -Fläche.....	143
Abb. 6.19: Korrespondenzanalyse der N-Flächen (N-Fixierer übrig) und S-Flächen (Sand, alle Pflanzen entfernt) mit den Frequenzdaten von 2002-2004 unter Einbeziehung der Ammonium- und Nitratwerte als Umweltvariablen und „mit“ im Gegensatz zu „ohne“ N-Fixierer als nominale Umweltvariablen.....	145
Abb. 6.20: Korrespondenzanalyse der GRM-Flächen (N-Fixierer entfernt) und C-Flächen (Kontrollen, unverändert) mit den Frequenzdaten von 2002-2004 unter Einbeziehung der Ammonium- und Nitratwerte als Umweltvariablen und „mit“ im Gegensatz zu „ohne“ N-Fixierer als nominale Umweltvariablen.....	146
Abb. 6.21: N-Gehalt einzelner Pflanzenarten und Kryptogamengruppen.....	147
Abb. 6.22: Differenzen der ober- und unterirdischen $\delta^{15}\text{N}$ -Werte in ‰ einzelner Pflanzenarten	147

Abb. 6.23: Links: $\delta^{15}\text{N}$ -Werte einzelner Pflanzenarten und Kryptogamengruppen. Rechts: $\delta^{15}\text{N}$ -Werte in % und N-Gehalte in % der gleichen Pflanzenarten und Kryptogamengruppen.....	148
Abb. 6.24: a) ^{15}N Abundanzen, b) N-Gehalte und c) Gesamtbiomasse der verschiedenen Pflanzengruppen Gräser, Rosetten, Kryptogamen, N-Fixierer und Sonstige auf den N- und Kontrollflächen.....	150
Abb. 6.25: a) N-Gehalte, b) ^{15}N Abundanzen und c) Gesamtbiomasse von Phanerogamen mit („N-Flächen“) oder ohne („Kontrollen“) benachbarte Fabaceae in einem frühen (offene Symbole) und späteren (geschlossene Symbole) Sukzessionsstadium.....	151
Abb. 7.1: Pflege durch Panzerspuren.....	161
Abb. 7.2: Eggen.....	161
Abb. 7.3: Flaches Abschieben.....	161
Abb. 7.4: Vertikutieren.....	161
Abb. 7.5: Luftbild des NSG Hainberg und den umgebenden Städten Zirndorf (Nordwesten), Oberasbach (Südwesten), Nürnberg (Nordosten) und Stein (Süden) mit der Lage der Pflegemaßnahmen.....	162
Abb. 7.6: Schematische Darstellung der Untersuchungsflächen an jeweils einem Standort der verschiedenen Pflegemaßnahmen.....	163
Abb. 7.7: Verdichtung durch Panzer am Hainberg.....	167
Abb. 7.8: Deckungswerte der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen auf den Maßnahmen- und den Kontrollflächen der Panzerspuren von Sommer (S) 2002 bis Herbst (H) 2004.....	168
Abb. 7.9: Deckungswerte der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen auf den Maßnahmen- und den Kontrollflächen der geeegten Flächen von Sommer (S) 2002 bis Herbst (H) 2004.....	168
Abb. 7.10: Deckungswerte der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen auf den Maßnahmen- und den Kontrollflächen der abgeschobenen Flächen von Sommer (S) 2002 bis Herbst (H) 2004.....	169
Abb. 7.11: Deckungswerte der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen auf den Maßnahmen- und den Kontrollflächen der vertikutierten Flächen von Sommer (S) 2002 bis Herbst (H) 2004.....	169
Abb. 7.12: Panzerspuren in frühem Sukzessionsstadium im Herbst 2001 und Herbst 2003 sowie in späterem Sukzessionsstadium im Herbst 2001 und im Herbst 2003.....	170
Abb. 7.13: Abgeschobener Streifen im Herbst 2001 und Herbst 2004.....	170
Abb. 7.14: Geeegte Fläche in frühem Sukzessionsstadium im Herbst 2001 und Herbst 2004 sowie in späterem Sukzessionsstadium im Herbst 2001 und im Herbst 2004.....	171
Abb. 7.15: Vertikutierte Fläche im Herbst 2001 (links) und Sommer 2003 (rechts).....	171
Abb. 7.16: Frequenzsummen der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstige auf den Maßnahmen- und den Kontrollflächen der Panzerspuren von Sommer (S) 2002 bis Herbst (H) 2004.....	174
Abb. 7.17: Frequenzsummen der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstige auf den Maßnahmen- und den Kontrollflächen der geeegten Flächen von Sommer (S) 2002 bis Herbst (H) 2004.....	174
Abb. 7.18: Frequenzsummen der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstige auf den Maßnahmen- und den Kontrollflächen der abgeschobenen Flächen von Sommer (S) 2002 bis Herbst (H) 2004.....	175
Abb. 7.19: Frequenzsummen der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstige auf den Maßnahmen- und den Kontrollflächen der vertikutierten Flächen von Sommer (S) 2002 bis Herbst (H) 2004.....	175
Abb. 7.20: Nitrat- und Ammoniumwerte auf den Maßnahmen- und den Kontrollflächen an den verschiedenen Standorten der Pflegemaßnahmen Panzerspuren, Eggen, Abschieben, Vertikutieren – unterteilt in zwei Bodenschichten: 0-13 cm und 13-25 cm Tiefe.....	178
Abb. 7.21: Artenzahl in den Jahren 2002 bis 2004 auf den Maßnahmen- und Kontrollflächen: a) Panzerspuren n=12, b) Eggen n=15, c) Abgeschobene Streifen n=15 und d) Vertikutieren.....	179
Abb. 7.22: Korrespondenzanalyse der Maßnahme Panzerspuren mit den Frequenzdaten von 2002-2004 unter Einbeziehung von Umweltvariablen (Nitrat- und Ammoniumwerte aus dem Jahr 2004) und „Maßnahmen im Gegensatz zu Kontrollen“ als nominale Umweltvariablen.....	182
Abb. 7.23: Korrespondenzanalyse der Maßnahme Eggen mit den Frequenzdaten von 2002-2004 unter Einbeziehung von Umweltvariablen (Nitrat- und Ammoniumwerte aus dem Jahr 2004) und „Maßnahmen im Gegensatz zu Kontrollen“ als nominale Umweltvariablen.....	183
Abb. 7.24: Korrespondenzanalyse der Maßnahme Abschieben mit den Frequenzdaten von 2002-2004 unter Einbeziehung von Umweltvariablen (Nitrat- und Ammoniumwerte aus dem Jahr 2004) und „Maßnahmen im Gegensatz zu Kontrollen“ als nominale Umweltvariablen.	184
Abb. 7.25: Korrespondenzanalyse der Maßnahme Vertikutieren mit den Frequenzdaten von 2002-2004 unter Einbeziehung von Umweltvariablen (Nitrat- und Ammoniumwerte aus dem Jahr 2004) und „Maßnahmen im Gegensatz zu Kontrollen“ als nominale Umweltvariablen.	185
Abb. 7.26: Korrespondenzanalyse der verschiedenen Pflegemaßnahmen (Panzerspuren, Eggen, Abschieben und Vertikutieren) mit den Frequenzdaten von 2002 unter Einbeziehung von Umweltvariablen (Nitrat- und Ammoniumwerte aus dem Jahr 2004) und den verschiedenen Pflegemaßnahmen sowie „Maßnahmen im Gegensatz zu Kontrollen“ als nominale Umweltvariablen.	186

Abb. 7.27: Korrespondenzanalyse der verschiedenen Pflegemaßnahmen (Panzerspuren, Eggen, Abschieben und Vertikutieren) mit den Frequenzdaten von 2004 unter Einbeziehung von Umweltvariablen (Nitrat- und Ammoniumwerte aus dem Jahr 2004) und den verschiedenen Pflegemaßnahmen sowie „Maßnahmen im Gegensatz zu Kontrollen“ als nominale Umweltvariablen.....	187
Abb. 7.28: Muster der Gesamtanzahl an Silbergrashorsten auf den fünf flach abgeschobenen Streifen (AI-V) im September 2003 (a) und im September 2004 (b). W=West, M=Mitte, E=Ost.....	189
Abb. 7.29: Anzahl an Silbergrashorsten auf den fünf flach abgeschobenen Streifen (AI-V) im September 2003 und 2004. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Streifen AI-V.	190
Abb. 7.30: a) Muster der Differenz der blühenden Silbergrashorste 2004 und der jungen, nicht-blühenden Silbergrashorste 2003, b) Anzahl blühender Silbergrashorste 2004, c) nicht-blühender Horste 2003 und d) die Differenz davon auf den fünf abgeschobenen Streifen AI-V. W=West, M=Mitte, E=Ost.....	192
Abb. 7.31: Muster der Dichte der Silbergraspopulation , die die fünf flach abgeschobenen Streifen umgibt. Rastergröße 2 m x 2 m. Auf den fünf Streifen ist die Anzahl der Silbergrashorste im September 2003 dargestellt.....	193
Abb. 7.32: Räumlicher Autokorrelationskoeffizient und zugehörige Konfidenzintervalle (n=99) der Muster der Silbergrashorste auf den fünf flach abgeschobenen Streifen (AI-V) im September 2003 und 2004.	194
Abb. 7.33: Räumlicher Autokorrelationskoeffizient und zugehörige Konfidenzintervalle (n=99) der die fünf flach abgeschobenen Streifen (AI-V) umgebenden Silbergraspopulation im September 2003.	195

Tabellenverzeichnis

Tab. 2.1: Übersicht über die durchgeführten Untersuchungen in den verschiedenen Untersuchungsgebieten..5	5
Tab. 2.2: Übersicht des geologischen Untergrundes und der Böden in den Untersuchungsgebieten, Quellen: a) BAUERNSCHMITT & GREBE 1997, b) BOGATSCH 1996, c) GLÄSER 1998, d) HEIMBUCHER 1998, e) REGENFUSS 1999, f) ROSSNER 1991, g) WELSCH 1995, h) WÖLFEL 2000.....	10
Tab. 2.3: Sandanteil, Wassergehalt, pH-Wert und Humusgehalt der Böden in den Hauptuntersuchungsgebieten Eltersdorf, Tennenlohe und Hainberg.....	10
Tab. 2.4: Daten der Wetterstationen Buch und Greimersdorf (Quelle: http://www.stmlf-design2.bayern.de/).....	11
Tab. 2.5: Jahresdurchschnittswerte 2002-2004 der Wetterstationen Buch und Greimersdorf.....	11
Tab. 3.1: 2002 bzw. 2003 von Ameisen- bzw. Kaninchenstörungen betroffene Teilflächen (10 cm x 10 cm), Gesamtanzahl an Teilflächen: 100 000 (1000 m ²).....	26
Tab. 3.2: 2003 bzw. 2004 von <i>Corynephorus canescens</i> -Horsten bestandene Teilflächen (10 cm x 10 cm), Gesamtanzahl an Teilflächen: 10 000 (100 m ²).	38
Tab. 3.3: Vergleich zwischen ermittelten Werten und rechnerischen Erwartungswerten hinsichtlich der Vorkommen von Silbergrashorsten auf gestörten und nicht-gestörten Bereichen.....	41
Tab. 4.1: Lebensstrategie-System nach FREY & HENSEN (1995a).....	47
Tab. 5.1.: Hierarchie für Sukzessionsursachen (nach PICKETT et al. 1987).....	67
Tab. 5.2: Mittelwerte der Ammonium- und Nitratwerte in mg/kg von drei Mischproben (n=3) zweier Einstiche in den verschiedenen Sukzessionsstadien: C=Stadium 1, H=Stadium 2, R=Stadium 3.....	95
Tab. 5.3: Eigenwerte, Korrelation Arten-Umweltvariablen, Kumulativer Prozentanteil der Varianz der Arten bzw. des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen der Korrespondenzanalysen der Abb. 5.19-5.26.....	106
Tab. 5.4: Eigenwerte, Korrelation Arten-Umweltvariablen, Kumulativer Prozentanteil der Varianz der Arten bzw. des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen der Korrespondenzanalysen der Vergleiche Mono- mit Mischkulturen der Abb. 5.28-5.30.....	114
Tab. 6.1: Eigenwerte, Korrelation Arten-Umweltvariablen, Kumulativer Prozentanteil der Varianz der Arten bzw. des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen der Korrespondenzanalysen des Vergleiches N- und S- Flächen der Abb. 6.19.....	145
Tab. 6.2: Eigenwerte, Korrelation Arten-Umweltvariablen, Kumulativer Prozentanteil der Varianz der Arten bzw. des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen der Korrespondenzanalysen des Vergleiches GRM- und C-Flächen der Abb. 6.20.....	146
Tab. 6.3: Übersicht über den N-Gehalt, die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte und die Biomasse der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten, N-Fixierer, Sonstige, Moose, Flechten sowie dem jeweiligen Stichprobenumfang n. Hierbei ist nicht nach ober- und unterirdischen Pflanzenteilen unterschieden und auch nicht zwischen N- und Kontrollflächen.....	149
Tab. 7.1: Technische Daten der Panzer „Marder“ und „Leopard“	160
Tab. 7.2: Mittelwerte der Nitratwerte auf den Maßnahmen- und Kontrollflächen der Pflegemaßnahmen....	177
Tab. 7.3: Mittelwerte der Ammoniumwerte auf den Maßnahmen- und Kontrollflächen der Pflegemaßnahmen.....	178
Tab. 7.4: Eigenwerte, Korrelation Arten-Umweltvariablen, Kumulativer Prozentanteil der Varianz der Arten bzw. des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen der Korrespondenzanalysen der Maßnahmen Panzerspuren, Eggen, Abschieben und Vertikutieren der Abb. 7.22-7.25.....	189
Tab. 7.5: Eigenwerte, Korrelation Arten-Umweltvariablen, Kumulativer Prozentanteil der Varianz der Arten bzw. des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen der Korrespondenzanalysen der verschiedenen Maßnahmen in den Jahren 2002 und 2004 der Abb. 7.26 und 7.27.....	189
Tab. 7.6: Übersicht über die Anzahl an Silbergrashorsten auf den abgeschobenen Streifen AI-V einzeln sowie der Mittelwerte jeweils pro 10 m Länge.....	192
Tab. 7.7: Positiver Korrelationskoeffizient bis Radius r der Muster der Silbergrashorste auf den fünf flach abgeschobenen Streifen (AI-V) im September 2003 und 2004.....	196

1. Einleitung und Hypothesen

1.1 Sandlebensräume in der Störungsforschung

Offene Sandlebensräume sind gekennzeichnet durch extreme Standortbedingungen wie Trockenheit und Nährstoffarmut (HOHENESTER 1960, BERGER-LANDEFELDT & SUKOPP 1965). Sie zeichnen sich daher durch einen hohen Grad an spezialisierten Pflanzen- und Tierarten aus (QUINGER & MEYER 1995). Im Vergleich zu anderen Ökosystemen ist die Artenzahl der Vegetation jedoch relativ gering, so dass sie sich in besonderem Maße für Untersuchungen von Ökosystemfunktionen eignen (BEYSCHLAG et al. 2002). Diese sehr dynamischen Ökosysteme sind durch Störungen geprägt (JENTSCH 2004). Bei vielen größeren Sandlebensräumen handelt es sich um aktive oder ehemalige militärische Übungsplätze, auf denen durch den Übungsbetrieb immer wieder eine mechanische Verletzung der Vegetationsdecke erfolgt, dadurch offene Sandstellen immer wieder erneut entstehen und somit auch Sukzessionsprozesse von vorne beginnen. Weitere anthropogene Einflüsse sind Sandabbau, Beweidung und Landschaftspflegemaßnahmen, die durchgeführt werden, um die fehlende Dynamik nach Aufgabe von militärischen Übungsplätzen auszugleichen. Zu natürlichen Störungen zählen neben Erosions- und Übersandungsprozessen durch Wasser und Wind vor allem Aktivitäten von Tieren - vorwiegend Übersandungen durch Ameisen und Ausscharrungen bzw. Bauten von Kaninchen.

Störungen tragen wesentlich zur Vegetationsdynamik bei und kommen auf allen Maßstabsebenen vor. Mehrere Übersichtsartikel befassen sich mit einer Vielzahl von Ökosystemen, welche wesentlich von natürlichen Störungen geprägt sind (KNAPP 1974, GRUBB 1977, MILES 1979, WHITE 1979, OLIVER 1981). LOUCKS et al. (1985) sehen in Störungen den Primärfaktor für räumliche Heterogenität und zeitliche Dynamik. Störungen können selektiv sein und z.B. nur bestimmte funktionelle Gruppen auf einer Fläche betreffen oder nur bestimmte Arten innerhalb einer funktionellen Gruppe. Im letzten Fall wäre trotz Auftretens von Störungen ein Fortbestand der ökologischen Funktion gewährleistet (WALKER 1992). Die Störungsgeschichte und die Qualität verbleibender organischer Reste nach Störungen sind von zentraler Bedeutung für ein Verständnis dynamischer Vorgänge in ökologischen Systemen (JENTSCH 2004).

Nach WIEGAND et al. (1997) hängt der Einfluss eines Störungsregimes auf die langfristige Dynamik einer Pflanzengemeinschaft von komplexen Interaktionen zwischen den Eigenschaften der Störung und den „Life History“-Attributen der vorkommenden Arten ab. In Freilanduntersuchungen zeigte sich, dass eine bestimmte Art von Störung nicht alle Arten innerhalb einer Gruppe (z.B. Pionierarten) in der gleichen Art und Weise beeinflusste. Grund dafür war, dass die Arten nicht nur auf die Störung reagierten, sondern auch auf Veränderungen der Wettbewerbsdichte in Bezug auf andere Arten und auf

Veränderungen ihres Reproduktionspotentials im Vergleich zu anderen Arten. Solche Interaktionen führten bei steigenden Störungsraten zu einem Wechsel der dominanten Arten innerhalb einer Gruppe.

Wie schnell Sukzessionsprozesse ablaufen und welche Arten oder funktionelle Gruppen sich nach Störungen schließlich einstellen, hängt stark von der Konkurrenz der vorkommenden Organismen um die Systemressourcen ab (KEDDY 1989). Von entscheidender Bedeutung ist hierbei die Lage der Konkurrenzgleichgewichte der beteiligten Arten. Die Konkurrenzkraft einer Art bzw. einer funktionellen Gruppe ist eine relative Größe, die stets im Zusammenhang mit den anderen vorkommenden Pflanzenarten bzw. funktionellen Gruppen und deren kompetitiven Eigenschaften gesehen werden muss (BAZZAZ 1996, WEIGELT 2001). Hierbei gibt es zum einen den Fall, wo sich aufgrund von Unterschieden im Ressourcenspektrum der beteiligten Arten ein stabiles Konkurrenzgefüge ausbildet, d.h. es kommt zur Koexistenz und es entstehen typische Vegetationsmuster, die über längere Zeiträume stabil bleiben können, es sei denn, dass Störungen neue Bedingungen schaffen (GAUDET & KEDDY 1988, WILSON & TILMAN 1995). Es gibt aber auch den Fall, dass kompetitive Interaktionen zur Verdrängung einer oder mehrerer Arten mit gleichem Ressourcenspektrum führen, da nach dem Konkurrenzausschlussprinzip zwei Arten auf Dauer nicht die gleiche ökologische Nische besetzen können, da diejenige Art mit der höheren Aufnahmekapazität bzgl. einer bestimmten Ressource sich schließlich durchsetzen wird (GAUSE 1934). Nach diesem klassischen Modell entstehen Artenkombinationen und daraus resultierende Vegetationsmuster also im Wesentlichen durch Konkurrenzprozesse (vgl. CONNELL 1980). Allerdings gibt es auch zahlreiche Hinweise, dass der Endpunkt des Konkurrenzausschlusses nicht immer erreicht wird, weil quasi alle Ökosysteme von Störungen geprägt sind (WHITE & JENTSCH 2001, RICHTER 2001), so dass verschiedene Gleichgewichts- und Ungleichgewichtszustände auftreten können (CONNELL 1978, AARSEN 1983, ELLNER 1987, FAGERSTRÖM 1988). Nach der viel diskutierten „Intermediate Disturbance Hypothesis“ (CONNELL 1978, HUSTON 1979) ist die Diversität eines Systems dann am höchsten, wenn durch häufige Störungen mittlerer Intensität dafür gesorgt wird, dass die Sukzession kleinräumig immer wieder von vorne beginnt, d.h. dass ein Mosaik von koexistierenden frühen und späteren Sukzessionsstadien entsteht. Hierbei müssen die Störungen hinsichtlich ihrer räumlichen Ausdehnung und Intensität so bemessen sein, dass es zu keinen nennenswerten Artenverlusten kommt.

Gerade in den frühen Sukzessionsstadien offener Sandlebensräume sind Lücken in der Vegetationsdecke durch Störungen für Regenerations- und Musterbildungsprozesse sehr wichtig (JENTSCH et al. 2002, KRATOCHWIL et al. 2002).

1.2 Gliederung der Arbeit

Ziel dieser Arbeit ist es, die Bedeutung der wichtigsten sogenannten „funktionellen“ Pflanzengruppen, für die nach Störungen auftretende Vegetationsdynamik am Beispiel verschiedener Sukzessionsstadien offener Sandlebensräume zu klären. Arten ähnlicher Wuchsform werden zwar häufig als „funktionelle Gruppen“ definiert, jedoch fehlt bis jetzt der Beweis, dass strukturelle Übereinstimmungen auch tatsächlich eine ähnliche funktionelle Rolle für die Vegetationsdynamik bedingen. Durch experimentelle selektive Entfernung einzelner oder mehrerer solcher Gruppen *in situ* und die qualitative und quantitative Analyse der resultierenden Vegetationsdynamik soll getestet werden, ob der Wuchsform der beteiligten Arten tatsächlich eine entscheidende Bedeutung für die nach Störungen ablaufenden Musterbildungsprozesse zukommt, d.h. ob es sich hierbei um echte funktionelle Gruppen handelt.

Nach einer Beschreibung der Untersuchungsgebiete (Kapitel 2) wird im ersten Teil dieser Arbeit zunächst das natürliche Störungsregime mit Hilfe räumlicher Statistik charakterisiert (Kapitel 3). Im zweiten Teil geht es um das Konzept „funktioneller Pflanzengruppen“ (plant functional types) im Zusammenhang mit Störungen. Es werden verschiedene Definitionen vorgestellt und diskutiert (Kapitel 4). Die drei folgenden Kapitel (Kapitel 5-7) befassen sich mit unterschiedlichen experimentellen Freilanduntersuchungen, in denen den Themenkomplexen Störung, Etablierung und Musterbildung nachgegangen wird. Die Erhebungen dazu fanden über drei Vegetationsperioden statt (2002-2004).

Nach Störungen in Ökosystemen kann es durch Neuetablierung oder durch Veränderungen quasi-stabiler Konkurrenzgleichgewichte zur Bildung neuer oder zur Modifizierung bestehender Vegetationsmuster kommen. In verschiedenen Sukzessionsstadien offener Sandlebensräume erfolgte eine selektive Entfernung verschiedener Pflanzengruppen und eine anschließende qualitative und quantitative Analyse der darauf folgenden Vegetationsdynamik (Kapitel 5).

In einem weiteren Experiment wird die funktionelle Gruppe der in Symbiose mit Stickstoff fixierenden Mikroorganismen lebenden Arten einbezogen. Auch dazu erfolgte eine selektive Entfernung von Pflanzengruppen. Dabei wird der Frage nachgegangen, ob Stickstoff fixierende Pflanzen in ressourcenlimitierten Sandlebensräumen zu einem nachweisbaren Nährstoffeintrag im Boden führen können, den andere Pflanzenarten nutzen können (Kapitel 6).

Schließlich soll geklärt werden, ob und inwieweit Art und Ausmaß von Bodenstörungen die gefundenen Phänomene modifizieren. Dazu dient die Durchführung der gleichen Erhebungen auf größeren gestörten Flächen. Untersucht wurden hierzu im Herbst 2001 im NSG Hainberg durchgeführte Pflegemaßnahmen (Befahrung mit Panzern, Eggen, flaches Abschieben und Vertikutieren). Der Vergleich dieser verschiedenen Pflegemaßnahmen liefert zudem Empfehlungen für den Naturschutz (Kapitel 7).

Aus den verschiedenen experimentellen Untersuchungen werden in einer Synthese Schlüsse über die Funktion verschiedener Pflanzengruppen und die Anwendung des Konzeptes funktioneller Pflanzengruppen gezogen (Kapitel 8).

Neben Erkenntnissen im Rahmen wissenschaftlicher Grundlagenforschung sollen sich auch konkrete Handlungsempfehlungen für die Naturschutzpraxis ableiten lassen.

1.3 Haupthypothesen

- Bei den nach Wuchsform eingeteilten Arten offener Sandlebensräume handelt es sich um „funktionelle“ Pflanzengruppen.
- Diese Pflanzengruppen verhalten sich nach Störung unterschiedlich.

2. Untersuchungsgebiete

Um die Bedeutung funktioneller Gruppen für die Systemdynamik offener Sandlebensräume zu klären, ist zunächst die genaue Kenntnis des natürlichen Störungsregimes wichtig. Im Rahmen meiner Diplomarbeit (FRIEDRICH 2001) erfolgten Untersuchungen zum Thema: „Räumliche Muster von Bodenstörungen durch Ameisen und Kaninchen in offenen Sandlebensräumen und ihre Auswirkungen auf die Vegetation“. Diese Untersuchungen, die in fünf Gebieten stattfanden (Tab. 2.1 und Abb. 2.1), wurden über die Diplomarbeit hinaus bis 2002 fortgeführt. Am Standort Eltersdorf fand zudem 2002-2004 eine Erhebung der Störungsmuster mit kleinerer Rastergröße statt, die mit räumlicher Statistik ausgewertet wurde (siehe Kapitel 3).

Um darauf aufbauend funktionelle Pflanzengruppen in Sandlebensräumen im Speziellen zu untersuchen, dienten die 2002 neu angelegten Freilandexperimente in den Naturschutzgebieten „Tennenloher Forst“ und „Hainberg“. Das Experiment der selektiven Entfernung von Pflanzengruppen wurde im Untersuchungsgebiet (=USG) Tennenlohe durchgeführt, da dort einerseits ausreichend große Flächen zur Verfügung standen und andererseits in relativ kleinen Distanzen ein Mosaik verschiedener Sukzessionsstadien auftritt, was für die Untersuchung Voraussetzung war. Zudem sind die Flächen keinem besonders hohen Besucherdruck ausgesetzt, was zu einer Beeinflussung der angelegten Untersuchungsflächen hätte führen können. Auch die Untersuchung zur Bedeutung der funktionellen Gruppe der Stickstoff fixierenden Pflanzen wurde dort durchgeführt, da im USG Tennenlohe auch einige spätere Sukzessionsstadien auftreten, die einen genügend hohen Anteil dieser Pflanzengruppe aufweisen. Die Untersuchungen auf größeren gestörten Stellen erfolgten am Hainberg, da dort im Herbst 2001 verschiedene Pflegemaßnahmen durchgeführt wurden und die Möglichkeit bestand, diese einerseits wissenschaftlich zu begleiten und andererseits einen Vergleich mit den Störungen auf kleineren Maßstabsebenen in Tennenlohe zu ziehen.

Tabelle 2.1 zeigt eine Übersicht der durchgeführten Untersuchungen in den jeweiligen Untersuchungsgebieten, die im Folgenden genauer beschrieben werden.

Tabelle 2.1: Übersicht über die durchgeführten Untersuchungen in den verschiedenen Untersuchungsgebieten

Untersuchung	Kapitel	Untersuchungsgebiet(e)
Erfassung des natürlichen Störungsregimes :	3	Büg, Möhrendorf, Eltersdorf, Tennenlohe, Hainberg
Analyse des Störungsregimes mit räumlicher Statistik	3	v.a. Eltersdorf
Selektive Störung : Entfernung verschiedener Pflanzengruppen	5	Tennenlohe
Bedeutung Stickstoff fixierender Pflanzen	6	Tennenlohe
Störung auf größeren Maßstabsebenen: Pflegemaßnahmen	7	Hainberg

2.1 Lage und Charakterisierung

Die fünf Untersuchungsgebiete „Büg“, „Möhrendorf“, „Eltersdorf“, „Tennenlohe“ und „Hainberg“ liegen entlang der Rednitz-Regnitz-Achse (Abb. 2.1), einem der größten zusammenhängenden Sandgebiete Bayerns (BAUERNSCHMITT & GREBE 1997). Die Distanz zwischen der Büg im Norden und dem Hainberg im Süden beträgt etwa 50 km.

Büg

Diese Untersuchungsfläche gehört zur Gemeinde Eggolsheim (nördlich von Forchheim) und ist Teil eines größeren Landschaftsbereiches, der als „Büg“ bezeichnet wird. Ursprünglich handelt es sich dabei um eine typische Flusslandschaft der Regnitz. Größere Eingriffe in das Gebiet waren die Regulation der Regnitz, der Bau des Rhein-Main-Donau-Kanales und der zunehmend stärkere Sandabbau (MOHR 1999). Der Südteil der Fläche ist von einer Silbergrasflur dominiert (*Spergulo morisonii* - *Corynephorum canescentis*), während im Nordteil Übergänge zur Schafschwingel-Grasheide (*Armerio elongatae* - *Festucetum trachyphyllae*) auftreten.

Möhrendorf

Das mit Möhrendorf bezeichnete Untersuchungsgebiet liegt westlich eines Radweges zwischen Erlangen und Möhrendorf auf Höhe des Pumpwerkes. Bis die Erlanger Stadtwerke 1988 die Fläche erwarben, war sie als Acker genutzt. In den folgenden Jahren siedelten sich zahlreiche Kiefern an, die im Sommer 1998 gerodet wurden. Erneuter Kiefern- und Birkenaufwuchs wurde im Sommer 2001 entfernt. Im Nordteil der Fläche befindet sich eine Silbergrasflur (*Spergulo morisonii* - *Corynephorum canescentis*), während weiter südlich *Deschampsia flexuosa* dominiert, eine typische Art des Unterwuchses von Kiefernforst.

Eltersdorf

Dieses Untersuchungsgebiet liegt auf dem Gelände der Firma REHAU im Süden von Eltersdorf. 1969 wurden die Kiefern auf dieser Fläche gerodet. Großflächige Bodenstörungen fanden seither nicht mehr statt (REGENFUSS 1999). Seit den 70er Jahren ist die Fläche umzäunt. Die größten Bereiche dieser sehr nährstoffarmen Fläche sind von einer moos- und flechtenreichen Silbergrasflur (*Spergulo morisonii* - *Corynephorum canescentis* *cladonietosum*) bedeckt. Dieses „Pionierstadium“ ist seit mehr als 30 Jahren weitgehend stabil.

Tennenlohe

Das ca. 934 ha große Naturschutzgebiet „Tennenloher Forst“ befindet sich südöstlich von Erlangen und umfasst auch einen Teil des Sebalder Reichswaldes.

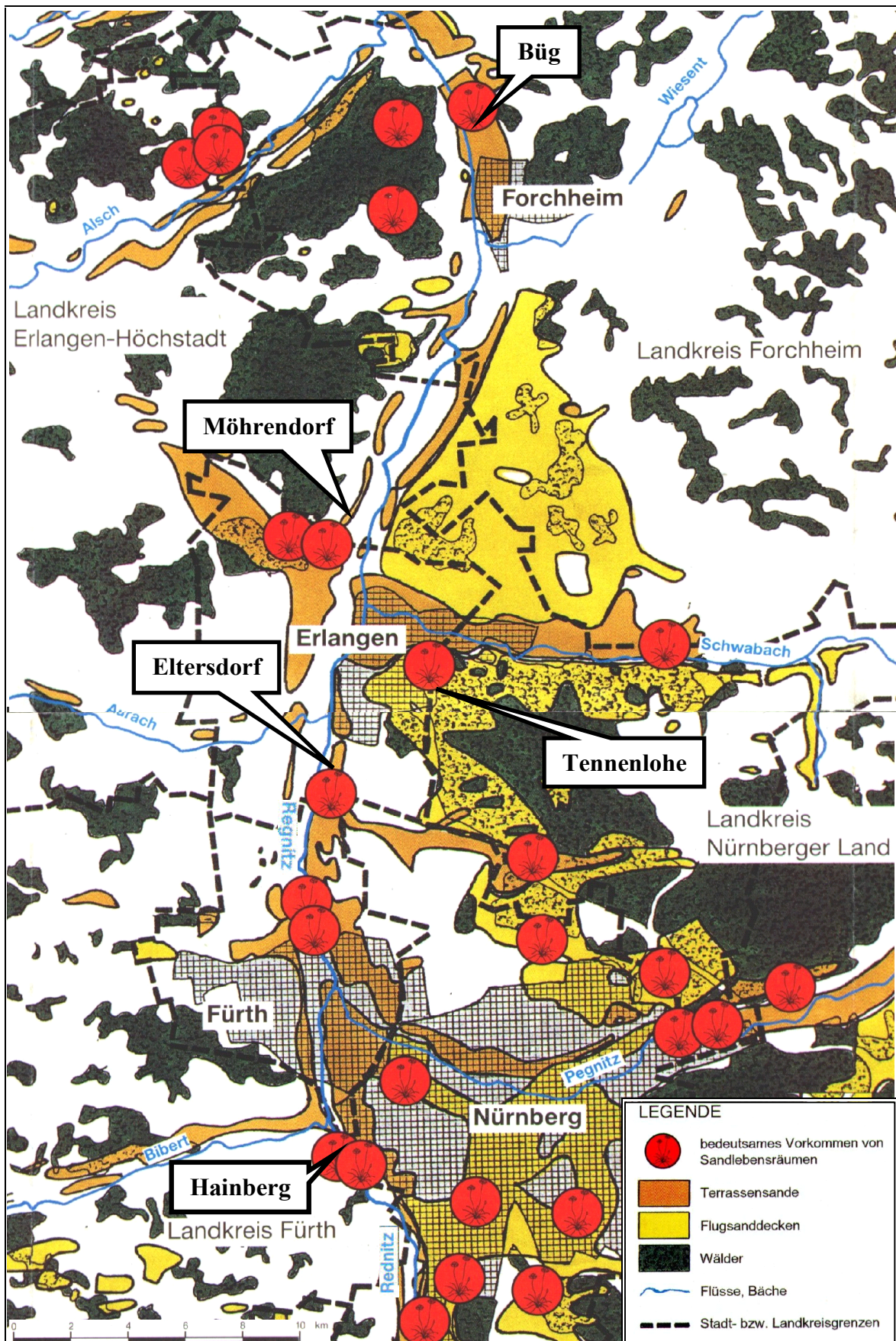


Abbildung 2.1: Lage der Untersuchungsgebiete entlang der Rednitz-Regnitz-Achse (modifizierte Karte aus „Die Regnitzachse“ hg. vom Bayer. StMLU 1997).

Nach jahrzehntelanger militärischer Nutzung wurde es 1994 als Naturschutzgebiet ausgewiesen. Durch die seither fehlenden Manöver nahmen die offenen Sandstellen immer weiter ab und die Verbuschung, insbesondere durch Kiefern, nahm immer weiter zu (vgl. WELSCH 1995, GRELKA 1999, CHAMSA 2003). Da die Durchführung von Pflegemaßnahmen in Form von großflächigen mechanischen Bodenstörungen aufgrund der noch vorhandenen Munitionsbelastung schwierig ist, wird seit Sommer 2003 auf einem Teil des Geländes (Abb. 2.2) eine Beweidung mit Wildpferden (Abb. 2.3) durchgeführt. In diesem Bereich befinden sich auch die experimentellen Untersuchungsflächen, die vor der Einführung der Wildpferde eingezäunt wurden, um eine Beeinflussung bzw. Zerstörung durch Beweidung oder Tritt auszuschließen. Die Vegetation besteht aus einem Mosaik verschiedener Sukzessionsstadien - von frühen Silbergrasfluren (*Spergulo morisonii* - *Corynephorum canescentis* typicum bzw. *cladonietosum*) bis hin zu ruderalen Sandfluren, die pflanzensoziologisch dem Verband *Dauco-Melilotion* (Ordnung *Onopordetalia acanthii*, Klasse *Artemisietea vulgaris*) zuzuordnen sind. Außerdem treten auch Arten der Klasse *Sedo-Scleranthetea* auf.

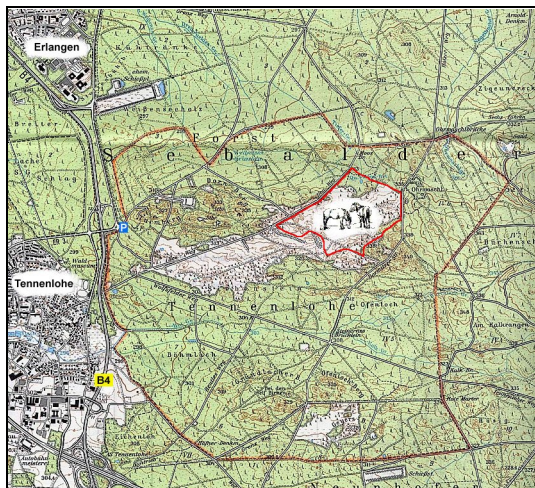


Abbildung 2.2: Karte des Naturschutzgebietes „Tennenloher Forst“ (äußere rote Umrandung) mit Wildpferd-Beweidung (innere rote Umrandung) innerhalb der Offenfläche (weiß),
Quelle: www.wildpferde-tennenlohe.de

Abbildung 2.3: Foto der Przewalski-Wildpferde

Hainberg

Das Naturschutzgebiet „Hainberg“ ist ca. 213 ha groß und liegt südwestlich von Nürnberg zwischen Zirndorf, Oberasbach und Stein. Geprägt wurde das Gebiet außer durch Schafbeweidung und stellenweise intensivem Sandabbau vor allem durch die lange militärische Nutzung. Während des Dreißigjährigen Krieg lagerten die Truppen des Feldherren Wallenstein im Bereich Zirndorf für die Dauer von 70 Tagen während des Sommers 1632. Ein Verteidigungswall wurde damals errichtet und immer wieder fanden Rodungen statt. Auch ein Großteil des Hainbergs war davon betroffen. Von 1898 bis 1994

war der Hainberg militärischer Übungsplatz. Als Naturschutzgebiet ausgewiesen wurde er 1995 (GLÄSER 1999). Der Hauptteil der Fläche zur Analyse des natürlichen Störungsregimes wird von einer kryptogamenreichen Silbergrasflur (*Spergulo morisonii* - *Corynephorum canescentis* *cladonietosum*) gebildet, während der westliche Teil der Fläche in eine Schafschwingel-Grasheide (*Armerio elongatae* - *Festucetum trachyphyllae*) übergeht. Dieser Vegetationstyp findet sich auch ansonsten in weiten Bereichen des Hainbergs. Des Weiteren ist aber auch das ganze Spektrum von vegetationsarmen Offensanden über ruderale Sandfluren bis hin zu Gehölzstrukturen vertreten. Die verschiedenen Pflegemaßnahmen liegen in mehreren verschiedenen Sukzessionsstadien, verteilt über das gesamte Naturschutzgebiet. Die genaue Beschreibung und Lage erfolgt in Kapitel 7.

Für eine detailliertere Beschreibung der Untersuchungsgebiete und -flächen sei auf die folgenden Kapitel bzw. FRIEDRICH 2001, BÜHRINGER 2003, CHAMSA 2003 und HANISCH 2004 verwiesen.

2.2 Geologie und Böden

Alle fünf Untersuchungsgebiete befinden sich auf Terrassen- bzw. Flugsanden entlang des Rednitz-Regnitz-Tales (vgl. Abb. 2.1). Die Flugsandgebiete befinden sich hauptsächlich östlich der Flussläufe, weil während der letzten Eiszeiten aus Schotter- und Kiesfeldern ausgeblasener Sand durch die vorherrschenden Westwinde weiter östlich abgelagert wurde. Teilweise erfolgte eine Umlagerung der Flugsande durch Aufwehung zu Dünen oder später durch anthropogene Einflüsse, wie beispielsweise Entwaldungen oder militärischen Übungsbetrieb. Dabei trat häufig auch eine Durchmischung mit den Terrassensanden auf, sowie teilweise mit eingebrachtem Fremdmaterial, wie bspw. Kalkschotter.

Flugsande bestehen weitgehend aus Feinsand (Korngröße 0,063 mm – 0,2 mm), während die anderen Sande neben Feinsand vor allem Mittel- (Korngröße 0,2 mm – 0,63 mm) und Grobsand (0,63 mm – 2 mm) in wechselnden Anteilen enthalten. Häufig treten daneben gewisse Anteile an Ton, Schluff oder sogar Kies auf (QUINGER & MEYER 1995).

Lockersande zeichnen sich durch eine hohe Beweglichkeit aus, an die nur wenige Höhere Pflanzen angepasst sind, wie beispielsweise das Silbergras, *Corynephorus canescens*. Sande weisen einen hohen Anteil an Grobporen auf, so dass ein Großteil der Niederschläge als Sickerwasser abfließt und nur wenig Wasser pflanzenverfügbar bleibt (Haftwasser der Mittelporen). Dies führt zu einer raschen Austrocknung der Böden sowie einer Auswaschung der Nährstoffe. Diese relative Nährstoffarmut und die Trockenheit insbesondere in den Sommermonaten stellen somit extreme Standortbedingungen dar, so dass in den Sandhabitaten eine Vielzahl hochspezialisierter Pflanzen- und Tierarten angetroffen werden kann.

2. Untersuchungsgebiete

Tabelle 2.2: Übersicht des geologischen Untergrundes und der Böden in den Untersuchungsgebieten, Quellen: a) BAUERNSCHMITT & GREBE 1997, b) BOGATSCH 1996, c) GLÄSER 1998, d) HEIMBUCHER 1998, e) REGENFUSS 1999, f) ROSSNER 1991, g) WELSCH 1995, h) WÖLFEL 2000.

Untersuchungsgebiete	Geologischer Untergrund	Vorherrschende Bodentypen
Büg	Östliche Regnitzvorterrasse ^d	Regosole ^d
Möhrendorf	Westliche Hauptterrassensande der Regnitz ^f	Podsolierte Braunerde ^b
Eltersdorf	Östliche Hauptterrassensande der Regnitz ^e , z.T. Überdeckung mit Flugsanden	Braunerde-Regosole ^h
Tennenlohe	Burgsandstein, überdeckt von Flugsanden, Fremdbodeneintrag ^g	Regosole, Braunerden, Podsole und verschiedene Übergänge ^a
Hainberg	Westliche Terrassensande der Rednitz, Flugsande ^{c,h}	Braunerden verschiedenster Ausprägung, v.a. sandige Braunerden ^{c,h}

Für einige Standorte liegen Angaben zu Sandanteil, Wassergehalt, pH-Wert und Humusgehalt vor (WÖLFEL 2000):

Tabelle 2.3: Sandanteil, Wassergehalt, pH-Wert und Humusgehalt der Böden in den Hauptuntersuchungsgebieten Eltersdorf, Tennenlohe und Hainberg.

	Sandanteil in %		Wassergehalt in Gew.-%		pH(CaCl ₂)-Wert		Humusgehalt	
	Ah	Bv	Ah	Bv	Ah	Bv	Ah	Bv
Eltersdorf	95	95	4	3	4,0	4,3	1,7	0,4
Tennenlohe	90	95	7	4	4,5	4,5	1,8	0,4
Hainberg	92	90	13	7	4,0	4,0	3,5	1,3

2.3 Klima

Die Untersuchungsflächen liegen im Regnitzgebiet, im Übergangsbereich zwischen ozeanischen (gewöhnlich bei Westwetterlagen) und kontinentalen Klimaeinflüssen (vorwiegend bei Ostwetterlagen), wobei sich in den Becken- und Tallagen v.a. subkontinentale Einflüsse ausprägen. Charakteristisch dafür sind die höchsten absoluten Temperaturwerte im Sommer und die tiefsten im Winter im Vergleich zur Umgebung. Der mittlere Jahresniederschlag beträgt 650-750 mm, wobei die niedrigsten Niederschlagsmengen meist im Februar auftreten, die höchsten meist im Mittel im Juni oder Juli, häufig bedingt durch vereinzelte Starkregenereignisse.

Beim Regnitzgebiet handelt es sich um ein Wärmegebiet mit einem Jahresmittel der Lufttemperatur von 8-9°C. Der im Durchschnitt kälteste Monat ist der Januar mit 0-1°C, am wärmsten ist der Juli mit Durchschnittswerten von 17-18°C.

Die Dauer der Vegetationsperiode (Tage mit mindestens 5°C) beträgt etwa 250-260 Tage in den warmen Innenstädten (Bamberg, Fürth, Nürnberg), wohingegen an ca. 80-90 Tagen Frost herrscht. Im gesamten Regnitztal treten im Mittel 35-40 Sommertage auf und die durchschnittliche Sonnenscheindauer im Jahr liegt bei etwa 1600 Stunden (BÖSCHE 2003 in: GATTERER & NEZADAL 2003).

In den Abbildungen 2.4 und 2.5 sind die Wetterdaten 2002-2004 im Vergleich zu den langjährigen Durchschnittswerten zweier Wetterstationen im Regnitzgebiet dargestellt. Die Wetterstation Buch bei Nürnberg liegt in der Nähe des Untersuchungsgebietes „Tennenlohe“, die Wetterstation Greimersdorf bei Cadolzburg in der Nähe des Untersuchungsgebietes „Hainberg“ (Tab. 2.4).

Tabelle 2.4: Daten der Wetterstationen Buch und Greimersdorf
(Quelle: <http://www.stmlf-design2.bayern.de/>).

Wetterstation	Nr.34, Buch	Nr.56, Greimersdorf
In Betrieb seit:	20.04.1989	18.03.1989
Lage im Regierungsbezirk Mittelfranken	Landkreis: Nürnberg (N) Gemeinde: Nürnberg (Schlüssel: 564000)	Landkreis: Fürth (FÜ) Gemeinde: Cadolzburg, M. (Schlüssel: 573114)
Höhe über Meeresspiegel:	300 m	320 m
Geographische Breite:	49°29'31" nördlich des Äquators	49°28'17" nördlich des Äquators
Geographische Länge:	11°02'59" östlich von Greenwich	10°50'31" östlich von Greenwich
Gauß-Krüger-Koordinaten:	Rechtswert 4431160 m, Hochwert 5484240 m	Rechtswert 4416100 m, Hochwert 5482150 m
Standorteinheit:	Regnitzsenke	Nördliche und östliche Keuperabdachung
Langjährige Mittel:	Temperatur: 8° C - 9° C Niederschlag: 650 mm/Jahr	Temperatur: 8° C - 9° C Niederschlag: 650 mm/Jahr

Tabelle 2.5: Jahresdurchschnittswerte 2002-2004 der Wetterstationen Buch und Greimersdorf.

Wetterstation	Buch		Greimersdorf	
	Temperatur	Niederschlagssumme	Temperatur	Niederschlagssumme
Jahr				
2002	10,2	841	9,6	939
2003	10,2	451	9,7	405
2004	9,5	568	9,0	567

Die Niederschlagssummen im Untersuchungsjahr 2002 liegen bei beiden Wetterstationen über dem Durchschnitt, in den Jahren 2003 und 2004 darunter. Besonders niedrig waren die Niederschlagswerte im Jahr mit dem „Extremsummer“ 2003 mit 451 mm (Buch) bzw. 405 mm (Greimersdorf). Hier fallen auch die gegenüber den langjährigen Durchschnittswerten deutlich erhöhten Monatsmitteltemperaturen in den Sommermonaten Juni, Juli und August auf (Abb. 2.4 und 2.5). Der Februar 2003 war hingegen unterdurchschnittlich kalt. Ansonsten verliefen die Monatsmitteltemperaturen sehr ähnlich zu den langjährigen Durchschnittswerten. Die Jahresmitteltemperaturen lagen jedoch in allen drei Untersuchungsjahren etwas über dem Durchschnitt (vgl. Tab. 2.5).

2. Untersuchungsgebiete

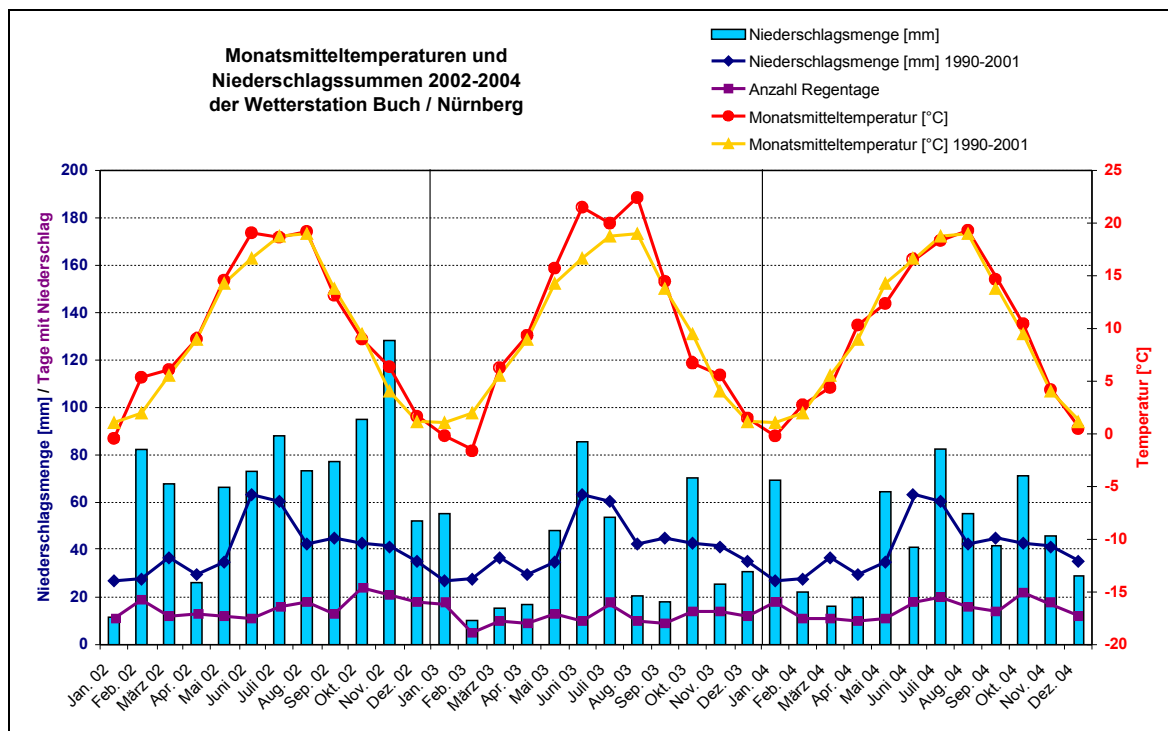


Abbildung 2.4: Monatsmitteltemperaturen und Niederschlagssummen der Wetterstation Buch bei Nürnberg 2002-2004 im Vergleich zu den langjährigen Durchschnittswerten der Jahre 1990-2001.

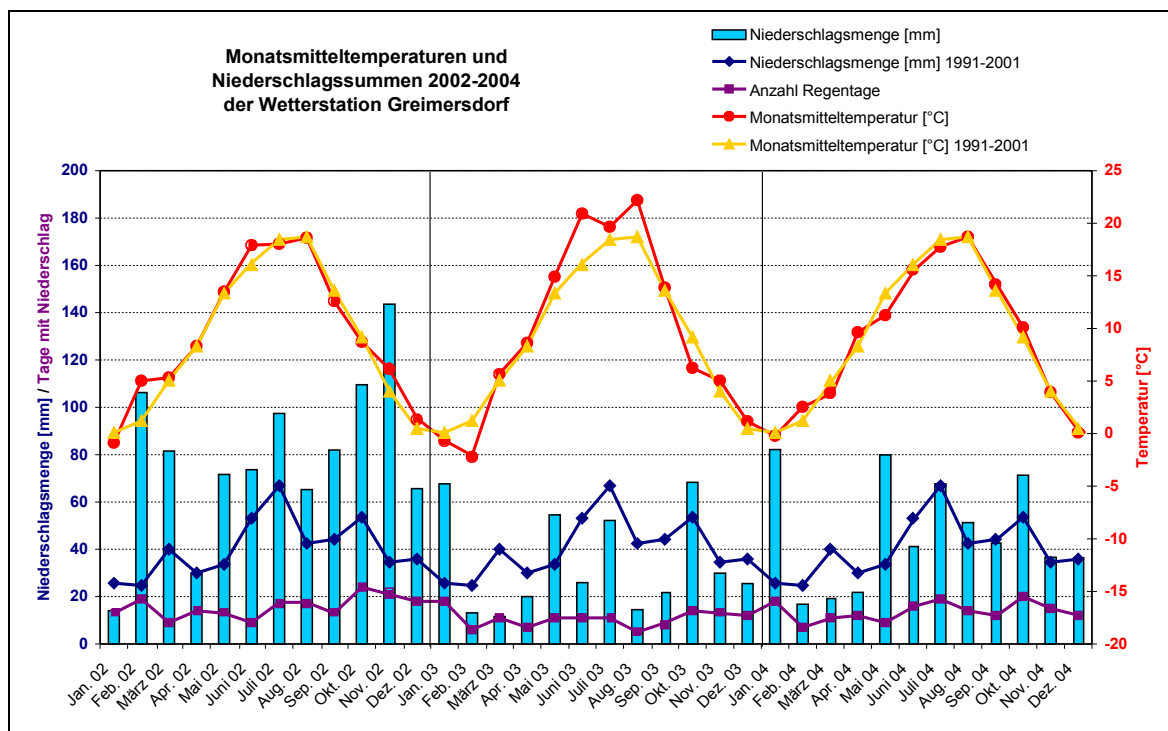


Abbildung 2.5: Monatsmitteltemperaturen und Niederschlagssummen der Wetterstation Greimersdorf bei Cadolzburg 2002-2004 im Vergleich zu den langjährigen Durchschnittswerten der Jahre 1991-2001.

2.4 Sukzession

Bei den Freilandexperimenten zur Untersuchung der Bedeutung funktioneller Pflanzengruppen wird durch Störung das Konkurrenzgefüge verändert und somit Einfluss auf den weiteren Sukzessionsverlauf genommen. Für die Interpretation der Beobachtungen ist die Kenntnis des theoretischen Sukzessionsverlaufes in Sandlebensräumen wichtig, welcher im Folgenden beschrieben wird und in Abbildung 2.12 schematisch dargestellt ist. Der theoretische Hintergrund von Sukzession im Allgemeinen wird in Kapitel 5.1.2 beschrieben.

Die Vegetation offener Sandlebensräume besteht meist aus einem Mosaik verschiedener Sukzessionsstadien nebeneinander - von offenen Pionierstadien bis hin zu ruderalen Sandfluren oder Heidelandschaft (BAUERNSCHMITT & GREBE 1997, BÖHMER 1997, WELSCH 1995). Der Sukzessionsverlauf hängt neben klimatischen Bedingungen und dem pH-Wert des Bodens vor allem stark von der Ressourcenverfügbarkeit (Wasser und Nährstoffe) und dem Störungsregime ab (JENTSCH 2004).

Die typische Assoziation lockerer Terrassensande und Binnendünen ist das *SPERGULO MORISONII* – *CORYNEPHORETUM CANESCENTIS* [(Tx. 1928) Libb. 1933] (Frühlingsspark-Silbergras-Gesellschaft). Diese Pflanzengesellschaft gehört zum Verband *CORYNEPHORION CANESCENTIS* [Klika 1931] in der Ordnung *CORYNEPHORETALIA CANESCENTIS* [Klika 1934] (Silbergrasreiche Sandrasen) in der Klasse *SEDO* – *SCLERANTHETEA* [Br.-B. 1955 em. Th. Müll. 1961] (Sandrasen, Felsgrus- und Felsband-Gesellschaften) (GLEICH et al. 1997).

Vegetationsfreie Quarzsande (Lockersande) werden zunächst von der Pionierart *Corynephorus canescens* besiedelt, dessen durch den Wind verwehte Samen bevorzugt im Spätsommer oder im Frühjahr nach längeren Regenfällen keimen (BÖGER 2002). Das Silbergras erträgt leichte Sandüberwehung (10 cm/a) nicht nur, sondern wird dadurch sogar gefördert, da die übersandeten Knoten Wurzeln bilden (WILMANN 1993). Allmählich siedeln sich Therophyten (z.B. Charakterarten *Spergula morisonii*, *Teesdalia nudicaulis*) an, die die sommerliche Austrocknung als Samen überdauern (Keimung im Herbst, Samenreife im Frühjahr / Frühsommer) (HOHENESTER 1960) und es bildet sich eine biologische Kruste.

Im Optimalstadium der Silbergrasflur (*CORYNEPHORETUM CANESCENTIS TYPICUM*) werden die beweglichen Sande allmählich durch das tiefgründige und reichverzweigte Wurzelwerk des Silbergrases festgelegt. Neben locker verteilten Silbergrashorsten und Therophyten finden sich kleinflächige Kryptogamenpolster - v.a. aus *Polytrichum piliferum* SCHREB. EX HEDW. und Flechten der Gattungen *Cladonia* und *Cetraria* (VON BRACKEL 2000). Die Vegetationsdeckung liegt dabei insgesamt fast nie über 60% und mit meist nur drei bis sechs Arten gilt dieses Stadium als ausgesprochen artenarm.

Durch Zunahme der Moose und Flechten, aber auch durch das Hinzutreten weiterer Arten wie z.B. *Rumex acetosella* und *Jasione montana* ergibt sich für das Reifestadium der

Silbergrasflur (*CORYNEPHORETUM CANESCENTIS CLADONIETOSUM*) eine Vegetationsdeckung von bis zu 80% (QUINGER & MEYER 1995, HOHENESTER 1960) und die Artenzahl erhöht sich auf etwa neun bis 15 (GRELKA 1999). Dieses von Kryptogamen dominierte Stadium kann über lange Zeit stabil bleiben unter der Voraussetzung, dass keine Nährstoffzufuhr stattfindet (TÜXEN 1975, KINDER et al. 1992).

Der Sukzessionsablauf in Sandlebensräumen hängt stark von menschlichen Einflüssen ab. Theoretisch folgen dem *SPERGULO – CORYNEPHORETUM* kryptogamenreiche Halbschluss-Gesellschaften mit *Corynephorus canescens* oder *Festuca ovina* agg. Insbesondere bei Beweidung führt die weitere Entwicklung zu einem *ARMERIO ELONGATAE – FESTUCETUM TRACHYPHYLLAE* [(Libb. 1933) Knapp ex Hohenester 1960] (Schafschwingel-Grasheiden), während sich bei Brache schneller Besenginster-Gebüsch oder Kiefern-Vorwald-Trupps etablieren können. Als Klimax-Stadium wird ein *DICRANO – PINETUM SYLVESTRIS* [Prsg. et Knapp in Knapp ex Oberd. 1957] (Moos-Kiefern-Wald) in moos- und flechtenreichen Varianten angenommen (GRELKA 1999).

Die potentielle natürliche Vegetation (PNV) ist nach TÜXEN (1956) „das Artengefüge, das sich unter den gegenwärtigen Umweltbedingungen ausbilden würde, wenn der Mensch überhaupt nicht mehr eingriffe und die Vegetation Zeit fände, sich bis zu ihrem Endzustand zu entwickeln“ (ELLENBERG, 1996, S. 111). Mit Endzustand ist die höchstentwickelte Vegetation gemeint, also Schlussgesellschaften oder ein Stadium der Primärsukzession, die mit den herrschenden Standortbedingungen im biologischen Gleichgewicht stehen (DIERSCHKE 1994). Die PNV Mitteleuropas besteht weitgehend aus verschiedenen Waldgesellschaften. Waldfrei wären beispielsweise Wasserflächen, Felsstandorte und Hochmoore.

Für die Sandgebiete im Mittelfränkischen Becken wäre die PNV nach HOHENESTER (1960) Artenarmer Föhren-Eichenwald (*PINO - QUERCETUM TYPICUM* bzw. *PINO – QUERCETUM MOLINIETOSUM* [Reinh. 1939] entspricht nach NEZADAL & RÖDER (1994) *VACCINIO VITIS-IDAEAE – QUERCETUM* [Oberd. 1957 em. 1992]). Auf besonders nährstoffarmen Standorten, wie in den Untersuchungsgebieten dieser Arbeit, kommt eher ein *DICRANO – PINETUM SYLVESTRIS* [Prsg. et Knapp in Knapp ex Oberd. 1957] als PNV in Frage. Sandstandorte, insbesondere auf Flugsand, gelten wegen der Nährstoffarmut und der Trockenheit als buchenfeindlich. Daher treten an die Stelle von *Fagus sylvatica* die Eiche und bei noch extremeren Bedingungen zunehmend die Kiefer.

Natürliche Vegetation gibt es in Mitteleuropa durch den Einfluss des Menschen kaum noch; stattdessen haben sich Ersatzgesellschaften gebildet. Darunter versteht TÜXEN (1942) „natürlich oder menschlich-tierisch (anthropo-zoogen) bedingte Pflanzengesellschaften, die anstelle der natürlichen Schlussgesellschaften (Dauer- oder Klimaxgesellschaften) treten und kürzere oder längere Zeit bestehen bleiben“ (DIERSCHKE 1994, S. 420).

Offene Sandlebensräume in Mitteleuropa sind fast ausschließlich durch menschliche Nutzungen entstanden. Als natürliche bzw. potentielle natürliche Vegetation können

Sandrasen bspw. an steilen Uferabbrüchen von Flüssen (PHILIPPI 1971) oder an steilen Terrassensandböschungen betrachtet werden (QUINGER & MEYER 1995).



Abbildung 2.6: Silbergras (*Corynephorus canescens*) auf offenem Sand (*SPERGULO MORISONII* - *CORYNEPHORETUM CANESCENTIS TYPICUM*).



Abbildung 2.7: Mosaik aus verschiedenen Sukzessionsstadien – von offenen Sanden bis hin zu Bereichen mit Besenginster (*Cytisus scoparius*) und Kiefern (*Pinus sylvestris*).



Abbildung 2.8: Kryptogamenreiche Silbergrasflur (*SPERGULO MORISONII* - *CORYNEPHORETUM CANESCENTIS CLADONIETOSUM*) – im Frühling.



Abbildung 2.9: Kryptogamenreiche Silbergrasflur (*SPERGULO MORISONII* - *CORYNEPHORETUM CANESCENTIS CLADONIETOSUM*) – im Sommer.



Abbildung 2.10: Schafschwingel-Grasheide (*ARMERIO ELONGATAE* - *FESTUCETUM TRACHYPHYLLAE*) und Blütenkopf von *Armeria elongata*.



Abbildung 2.11: Geschlossene Vegetationsdecke mit Besenheide (*Calluna vulgaris*) und Kiefern (*Pinus sylvestris*).

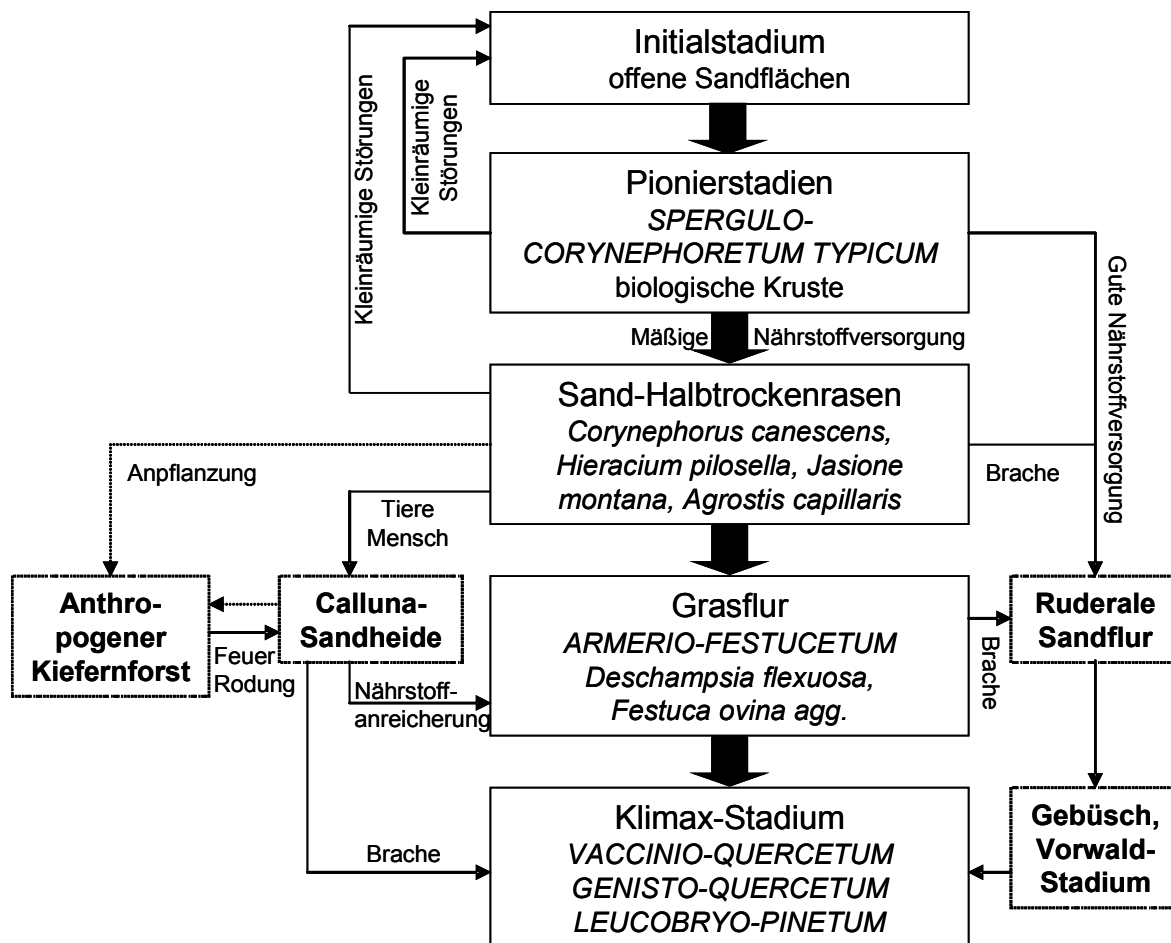


Abbildung 2.12: Sukzessionsverlauf auf sauren, nährstoffarmen Sanden (verändert nach JENTSCH 2004, QUINGER & MEYER 1995, WEIGELT 2001).

3. Charakterisierung des natürlichen Störungsregimes

3.1 Einleitung

Im Folgenden werden Störungsdefinitionen und typische Störungen in Sandlebensräumen vorgestellt. Weitergehende Erläuterungen finden sich z.B. in WHITE & JENTSCH 2001, FRIEDRICH 2001 und JENTSCH 2004.

3.1.1 Definition von Störung

Der Begriff „Störung“ wird in der Ökologie wertneutral verwendet. Welche Ereignisse als Störung bezeichnet werden, variiert in verschiedenen Definitionen, wobei zwischen relativen und absoluten Definitionen zu unterscheiden ist. Gemäß einer relativen Definition versteht man unter Störung eine Abweichung vom Normalzustand. In diesem Sinne gehören beispielsweise Buschfeuer in der Savanne zur natürlichen Dynamik des Ökosystems und sind daher nicht als Störungen zu betrachten. Problematisch dabei ist zu ermitteln, welche Ereignisse zur natürlichen Dynamik gehören und welche nicht. Außerdem spielt eine entscheidende Rolle, von welcher Maßstabsebene aus ein System betrachtet wird.

Eine absolute Definition von Störung bezieht sich auf messbare physikalische Veränderungen, wie z.B. Änderungen der Biomasse (GRIME 1979) oder der Ressourcen-Verfügbarkeit (SOUSA 1984, TILMAN 1985). Ob es sich dabei um natürlich auftretende, einmalige oder periodisch wiederkehrende Ereignisse handelt, ist nicht von Bedeutung. Diese Arbeit bezieht sich auf folgende Definition:

“Disturbance is a relatively discrete event in time that disrupts ecosystem, community or population structure and changes resources, substrate availability, or the physical environment.” (PICKETT & WHITE 1985, S. 7)

Unter Störung versteht man demnach ein diskretes Ereignis in der Zeit, welches qualitative Veränderungen in einer Lebensgemeinschaft verursacht und die Ressourcen-Verfügbarkeit oder die physikalische Umwelt beeinflusst. Das Störungsereignis muss plötzlich auftreten, eine bestimmte Zeit andauern und ein gewisses Ausmaß aufweisen (z.B. Zerstörung von Biomasse). Für die Bedeutung von Störungen für die Vegetationsdynamik sind also Dauer, Häufigkeit und Ausmaß entscheidend. Um die Bedeutung dieser Parameter zu bewerten, sind sie relativ zu den räumlichen und zeitlichen Dimensionen der untersuchten

Lebensgemeinschaft zu betrachten, z.B. zu Lebensspanne, Ausbreitungsdistanzen oder Regenerationszeiten (WHITE & JENTSCH 2001).

Störungen in Ökosystemen können Veränderungen des Vegetationsmusters hervorrufen, indem beispielsweise die Keimlingsetablierung gefördert wird oder Konkurrenzsituationen verändert werden und sind somit eine wichtige Ursache für Heterogenität in Ökosystemen.

3.1.2 Störungen in Sandökosystemen

Sandlebensräume sind geprägt von einer Vielzahl natürlicher und anthropogener Störungen. Die natürlichen Störungen lassen sich in abiotische und biotische Faktoren untergliedern. Als abiotische Faktoren wirken Wind und Wasser durch Erosion und Übersandung. Aktivitäten von Tieren (z.B. Ameisen, Kaninchen, Maulwürfe, Mäuse, Wildschweine) gehören zu den biotischen Faktoren. Bei vielen größeren Sandlebensräumen handelt es sich um aktuelle oder ehemalige militärische Übungsplätze, auf denen beispielsweise Panzer bei Manövern den Boden immer wieder aufwühlten (Abb. 3.3) und so offene Sandflächen schufen. Weitere anthropogene Störungen sind Sandabbau, Beweidung und Pflegemaßnahmen wie z.B. Oberbodenabtrag.

Zu den häufigsten natürlichen Störungen in Sandlebensräumen zählen Übersandungen durch Ameisen- und Kaninchenaktivitäten (FRIEDRICH 2001, JENTSCH et al. 2002, JENTSCH 2004). Ameisen legen Erdnester an. Der beim Bau der Gänge und Kammern überschüssige Sand wird auf der Bodenoberfläche abgelagert und führt so zur Schaffung offener Sandflächen auf vorher geschlossenen Vegetationsdecken. Der Durchmesser dieser Übersandungen beträgt ca. 3-12 cm, die Höhe ca. 0,2-2,5 cm (FRIEDRICH 2001). Die häufigsten Ameisenarten sind *Tetramorium caespitum*, *Formica fuscocinerea* und *Lasius psammophilus* (vgl. Anhang D). Vielfach treten solche Ameisenübersandungen an Horsten des Silbergrases (*Corynephorus canescens*) auf (Abb. 3.1). Kaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) legen in der Regel Erdbauten mit mehreren Ausgängen an, die sich vorwiegend an den geschützteren Randbereichen offener Sandlebensräume befinden. In den eigentlichen Offenflächen finden sich hingegen Ausscharrungen von ca. 30 cm Länge, die aus einer Vertiefung und einer Übersandung bestehen (Abb. 3.2).



Abbildung 3.1: Übersandungen durch Ameisen an Silbergras-Horsten (*Corynephorus canescens*).



Abbildung 3.2: Ausscharrung eines Kaninchens.



Abbildung 3.3: Fahrspur durch Kettenpanzer

In Untersuchungen (Diplomarbeit FRIEDRICH 2001) zeigte sich, dass Störungen durch Ameisen und Kaninchen zwar nur einen geringen Flächenanteil aufweisen, jedoch sehr zahlreich sind. Die Ameisenstörungen unterliegen einer Jahresdynamik. Die meisten Übersandungen werden während des Sommers angelegt. Im Herbst wachsen viele der Übersandungen wieder zu und erst im Folgejahr zeigen sich neue Übersandungen. Die größeren Kaninchenstörungen werden langsamer von Pflanzen wiederbesiedelt und sind somit langlebiger. Die geschaffenen offenen Sandstellen sind wichtig für die Keimung und Etablierung typischer Pionierarten, wie z.B. das Silbergras (*Corynephorus canescens*) und somit für den Erhalt bzw. die Verjüngung früher Sukzessionsstadien (JENTSCH et al. 2002).

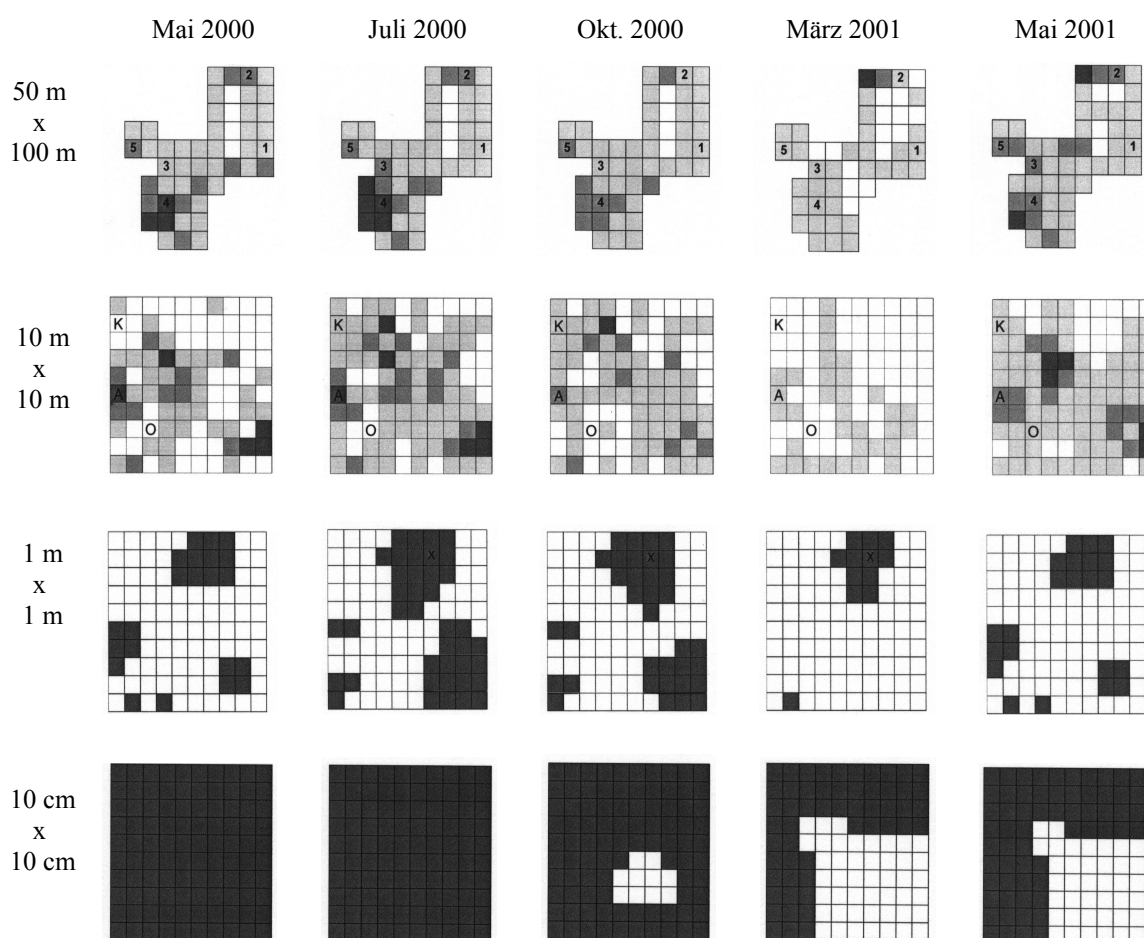


Abbildung 3.4: Ameisenstörungen auf vier ineinander geschachtelten Maßstabsebenen im Mai/Juli/Oktober 2000 und März/Mai 2001 am Standort Eltersdorf. Die Zahlen 1-5 kennzeichnen die Lage der 10 m x 10 m - Flächen; A=Ameisenflächen, K=Kaninchenfläche, O=Kontrollfläche der 1 m x 1 m-Ebene; X kennzeichnet die Lage der 10 cm x 10 cm-Flächen; Maßstabsebenen: 50 m x 100 m, 10 m x 10 m [Fläche 4], 1 m x 1 m [A], 10 cm x 10 cm [X]). 50 m x 100 m, 10 m x 10 m: weiß: keine, hellgrau: wenig, mittelgrau: mittel, dunkelgrau: viel Störung. 1 m x 1 m, 10 cm x 10 cm: weiß: keine Störung, dunkelgrau: Störung vorhanden.

Wiederkehrende Bodenstörungen sind ein entscheidender Faktor für die „Stabilität der Vegetationsdynamik“ in Sandlebensräumen (JENTSCH 2004), doch sind die zu Grunde liegenden Mechanismen noch nicht vollständig geklärt.

3.1.3 Musterbildung

Störungsmuster können diffus oder diskret sein. Unter diffusen Störungen versteht man relativ kleinflächige Störungen, die über ein großes Gebiet verteilt sind. Diskrete Störungen betreffen nur eine oder wenige Stellen innerhalb einer bestimmten Fläche. Diese Bezeichnungen sind immer abhängig von der betrachteten Maßstabsebene und der jeweiligen Auflösung (Größe des Rasters). Diffuse Störungen auf einer großen Maßstabsebene können aus diskreten Störungen bestehen, die aber erst bei einer kleineren Maßstabsebene mit genauere Auflösung sichtbar werden. Umgekehrt können diskrete Störungen beim Wechsel auf eine größere Maßstabsebene diffus werden. Die Homogenität oder Heterogenität einer Fläche hängt somit ab von der Größe der Störungen und der betrachteten Maßstabsebene bei bestimmter Auflösung.

Das Störungsregime eines Ökosystems ist die Summe aller darin auftretenden Störungen in Raum und Zeit und wirkt auf der „Musterebene“ („multiple patch scale“), in der sich gestörte von nicht gestörten Bereichen abgrenzen lassen. Die „Störungsebene“ („patch scale“) entspricht in etwa der Größe der zu untersuchenden Störungen (JENTSCH 2004).

3.1.4 Fragen und Hypothesen

Fragen:

Wie sind Ameisen- und Kaninchenstörungen verteilt?

Sind sie zufällig verteilt, geklumpt oder regelmäßig verteilt?

Bis zu welchen Distanzen tritt eine evtl. Klumpung auf?

Gibt es Verteilungsschwerpunkte?

Beeinflussen sich Ameisen- und Kaninchenstörungen gegenseitig?

Lässt sich ein Zusammenhang zwischen den Störungen und dem Muster von *Corynephorus canescens* nachweisen?

Hypothesen:

- Ameisen- und Kaninchenstörungen sind geklumpt.
- Sie beeinflussen sich nicht gegenseitig in ihrer Lage.
- Das Muster von *Corynephorus canescens* ist ebenfalls geklumpt.
- Es gibt einen Zusammenhang zwischen den Störungen und der Ansiedlung von *Corynephorus canescens*-Horsten.

3.2 Methoden

Eine Möglichkeit, Störungsmuster hinsichtlich der räumlichen und zeitlichen Dynamik auszuwerten, ist die Anwendung räumlicher Statistik („point pattern analysis“).

Für die Analyse von Punktmusterdaten stehen verschiedene Methoden zur Verfügung. „First-order statistics“ beschreiben auf großen Maßstabsebenen Variation in der Intensität von Punkten in einem Untersuchungsgebiet, während „second-order statistics“ eine Gesamtstatistik aller Distanzen zwischen Punkten in einem bestimmten Gebiet ist. „Second-order analysis“ basierend auf Ripleys K-Funktion (RIPLEY 1981) wird in der Ökologie immer häufiger verwendet (TURNER 1989, MARTENS et al. 1997, GUSTAFSON 1998, JELTSCH et al. 1998, WIEGAND et al. 1998, DALE 1999, BOSSDORF et al. 2000, CONDIT et al. 2000, FEHMI & BARTOLOME 2001, LIEBHOLD & GUREVITCH 2002). Dadurch sollen räumliche Muster charakterisiert und Hypothesen für die zu Grunde liegenden Prozesse entwickelt werden (PERRY et al. 2002). Beispielsweise kann das Erkennen einer Regelmäßigkeit im Muster von Pflanzen auf Konkurrenzprozesse hinweisen. Zu beachten ist dabei beim Schluss auf Kausalitäten allerdings, dass verschiedene Prozesse unter Umständen das gleiche räumliche Muster generieren können.

Die Einzelanalysen werden aufgrund der Komplexität gleich unmittelbar im Ergebnisteil diskutiert, um das Verständnis zu erleichtern.

3.2.1 Experimentelles Design

In meiner Diplomarbeit (FRIEDRICH 2001, JENTSCH et al. 2002) wurden Ameisen – und Kaninchenstörungen in fünf Untersuchungsgebieten auf vier verschiedenen Maßstabsebenen (50 m x 100 m, 10 m x 10 m, 1 m x 1 m, 10 cm x 10 cm) ein Jahr lang (Mai / Juli / Oktober 2000 und März / Mai 2001) kartiert. Die Beobachtungen wurden darüber hinaus noch zwei Vegetationsperioden lang fortgesetzt. Die Entwicklung der Störungen konnte dabei auf der 1 m x 1 m – Ebene mit einer Auflösung von 10 cm x 10 cm am besten verfolgt werden.

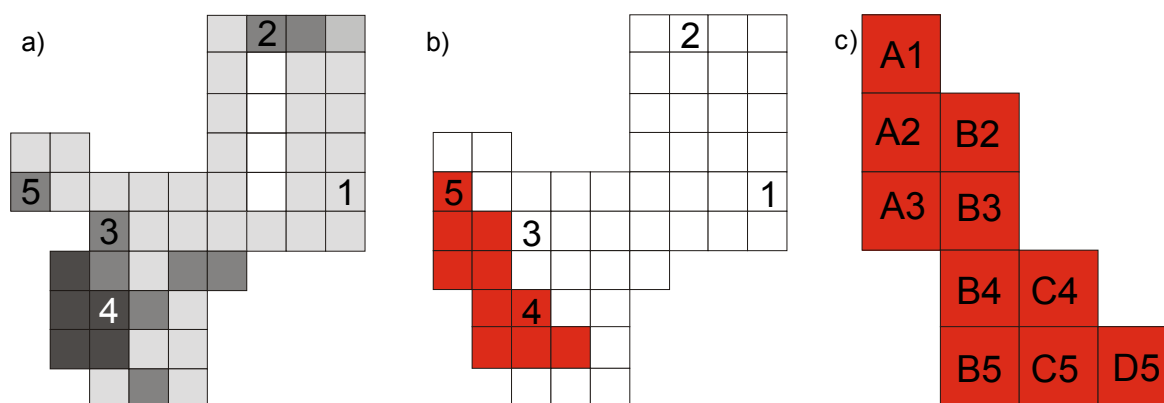


Abbildung 3.5: a) Ameisenstörungen auf der 50 m x 100 m-Maßstabsebene mit Auflösung 10 m x 10 m (Legende siehe Abb. 3.4) im Juli 2000 am Standort Eltersdorf; weiß: keine, hellgrau: wenig, mittelgrau: mittel, dunkelgrau: viel Störung. Die Zahlen 1-5 kennzeichnen die Lage der 10 m x 10 m-Flächen der Diplomarbeit (FRIEDRICH 2001). b) Standort Eltersdorf mit rot gekennzeichnetem Untersuchungsgebiet für die 1000 m²-Kartierung mit Auflösung 10 cm x 10 cm. c) Untersuchungsfläche mit Bezeichnung der 10 m x 10 m-Teilflächen.

Um in einer weiteren Untersuchung das natürliche Störungsregime noch genauer charakterisieren zu können, erfolgten repräsentativ am Standort Eltersdorf Kartierungen auf 1000 m² (zehn 10 m x 10 m – Flächen) mit einer Auflösung von 10 cm x 10 cm. Als Untersuchungsfläche wurde der Bereich mit der höchsten Dichte an Störungen gewählt. Im Vergleich zur Diplomarbeit wurden noch einige weitere angrenzende 10 m x 10 m – Flächen mit einbezogen.

3.2.2 Datenerhebung

Die Datenerhebung erfolgte im Juli 2002 und Juli 2003. Aus den Untersuchungen der Diplomarbeit (FRIEDRICH 2001) ergab sich, dass im Jahresverlauf die meisten Ameisenstörungen im Sommer (Juli) vorzufinden sind. Um eine zeitliche Entwicklung und räumliche Dynamik feststellen zu können, erfolgten Untersuchungen in zwei aufeinander folgenden Jahren. In jeder 10 cm x 10 cm Teilfläche wurde das Vorkommen von Ameisen- und Kaninchenstörungen dokumentiert sowie das Vorhandensein von Silbergrashorsten, getrennt nach nicht-blühenden und blühenden. Die Teilfläche A1 wurde im Juli 2004 nochmals kartiert, wobei auch alle Silbergrashorste mit ihrem jeweiligen Alter erfasst wurden.

3.2.3 Datenanalyse

Zur Auswertung der Daten mit Hilfe räumlicher Statistik wurde das Programm „Programita“ verwendet, das von Dr. Thorsten Wiegand (UFZ Leipzig, WIEGAND & MOLONEY 2004) u.a. für Punktmusteranalysen (point pattern analysis) entwickelt worden ist. Hierbei können die Daten entweder als Liste (Koordinaten) oder Matrix eingelesen werden. Es besteht auch die Möglichkeit, Replikationen zu kombinieren. Bei univariater Analyse wird ein Muster analysiert, während bei bivariater Analyse ein Vergleich zweier Muster möglich ist.

Begriffserklärungen:

First-order statistics: beschreiben die Intensität/Dichte λ eines Punktmusters und Variation auf großen Skalen in der Intensität/Dichte λ der Punkte in der Untersuchungsfläche.

Second-order statistics: basieren auf der Verteilung der Distanzen von Punktpaaren (RIPLEY 1981) und beschreiben die räumliche Korrelationsstruktur auf kleinen Skalen.

Funktion $K(r)$ ist die erwartete Zahl von Punkten in einem Kreis mit Radius r um einen willkürlichen Mittelpunkt (der nicht gezählt wird), dividiert durch die Intensität/Dichte des Musters.

- Die bivariate K-Funktion $K_{12}(r)$ ist definiert als die erwartete Zahl von Punkten von Muster 2 innerhalb einer gegebenen Distanz r eines willkürlichen Punktes von Muster 1, dividiert durch die Intensität/Dichte λ_2 des Musters 2.
- Die univariate K-Funktion $K(r)$ wird analog zur bivariaten K-Funktion berechnet, indem Muster 1 gleich Muster 2 gesetzt wird. In diesem Fall werden die Mittelpunkte (focal points) der Kreise nicht gezählt.

L-Funktion: Wurzeltransformation von $K(r)$ (BESAG 1977)

$L_{12}(r) > 0$: im Durchschnitt mehr Punkte von Muster 2 im Abstand r von Punkten von Muster 1 als bei Unabhängigkeit zu erwarten \Rightarrow Anziehung der beiden Muster bis zum Abstand r

$L_{12}(r) < 0$: im Durchschnitt weniger Punkte von Muster 2 im Abstand r von Punkten von Muster 1 als bei Unabhängigkeit zu erwarten \Rightarrow Abstoßung der beiden Muster bis zum Abstand r

Paar-Korrelationsfunktion $g(r)$, die sich ergibt, wenn die Kreise von Ripleys K-Funktion durch Ringe ersetzt werden, ist die erwartete Zahl von Punkten im Abstand r von einem willkürlichen Punkt, dividiert durch die Intensität/Dichte des Musters.

Ripleys K-Funktion und die Paar-Korrelations-Funktion beschreiben ein Punktmuster über verschiedene Distanzskalen und können daher gemischte Muster erkennen, wie z.B. Dispersion auf kleinen Distanzen und Aggregation auf größeren Distanzen. Dies ist sehr wichtig, weil nahezu alle ökologischen Prozesse skalenabhängig sind und Eigenschaften von Mustern sich entlang verschiedener Maßstabsebenen verändern können (LEVIN 1992, WIENS et al. 1993, GUSTAFSON 1998).

O-Ring-Statistik: $O(r) = \lambda g(r)$ (WIEGAND et al. 1999)

Die **bivariate Paar-Korrelations-Funktion** $g_{12}(r)$ ist das Analogon zu Ripleys $K_{12}(r)$, wenn die Kreise mit Radius r durch Ringe mit Radius r ersetzt werden und die O-Ring-Statistik $O_{12}(r) = \lambda_2 g_{12}(r)$ gibt die erwartete Zahl von Punkten von Muster 2 bei einer Distanz r von einem willkürlichen Punkt von Muster 1 an.

Man erhält $O_{12}(r) = \lambda_2$ für unabhängige Muster, $O_{12}(r) < \lambda_2$ für Abstoßung und $O_{12}(r) > \lambda_2$ für Anziehung. Bei der Anwendung der O-Ring-Statistik muss eine Entscheidung für eine Ringbreite gefällt werden. Wählt man diese zu schmal, fallen zu wenige Punkte in die jeweiligen Distanzklassen (jagged plots). Bei den kumulativen K-Funktionen tritt dieses Problem nicht auf. Andererseits führt eine zu große Ringbreite zum Verlust des Vorteils der O-Ring-Statistik, dass spezifische Distanzklassen isoliert werden können.

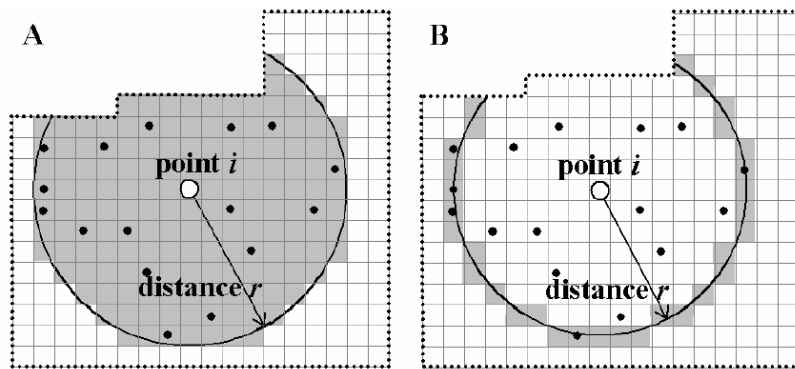


Abbildung 3.6: Numerische Implementation der L-Funktion und der O-Ring-Statistik für ein unregelmäßig geformtes Untersuchungsgebiet (gepunktete Linie). Punkte von Muster 2 sind ausgefüllt dargestellt, der „focal point“ von Muster 1 ist leer dargestellt. Kreis und Ring sind mit dem darunter liegenden Raster angenähert. Für die numerische Implementation der bivariaten Funktion wird die Anzahl von Punkten von Muster 2 innerhalb der Teils des Kreises (A: Ripleys K-Funktion) oder Ringes (B: O-Funktion) um den Punkt i von Muster 1, welcher innerhalb des Untersuchungsgebietes liegt (grau unterlegt), und die Anzahl von Zellen innerhalb dieses Gebietes gezählt (Fig. 1 WIEGAND & MOLONEY 2004).

Ripleys Kreis- und O-Ring-Statistik im Vergleich:

- Benutzung von Ringen im Vergleich zu Kreisen hat den Vorteil, dass spezifische Distanzklassen isoliert werden können, während bei der kumulativen K-Funktion Effekte in größeren Distanzen mit Effekten kleinerer Distanzen vermischt werden (GETIS & FRANKLIN 1987, CONDIT et al. 2000).
- Die K-Funktion kann Aggregation oder Dispersion **bis** zu einer gegebenen Distanz r aufzeigen, und ist für Fragestellungen geeignet, wo der Prozess bis zu einer bestimmten Distanz auftritt.
- Die O-Ring-Statistik kann Aggregation oder Dispersion **bei** einer gegebenen Distanz r aufzeigen.
- Die O-Ring-Statistik hat außerdem den Vorteil, dass es sich um eine Wahrscheinlichkeits-/Dichte-Funktion handelt (GALIANO 1982).

Häufig stellt sich die Frage, ob ein Punktmuster zufällig oder regelmäßig verteilt oder geklumpt ist. Signifikanz wird üblicherweise ermittelt, indem die beobachteten Daten mit Konfidenzintervallen (Monte Carlo) aus mehreren Simulationen eines Nullmodells verglichen werden. Das gewöhnliche Nullmodell ist eine reine Zufallsverteilung (complete spatial randomness = CSR), aber je nach biologischer Fragestellung sind auch verschiedene andere Nullmodelle sinnvoll.

Die jeweilige Funktion wird für das zu analysierende Muster berechnet, sowie für ein Nullmodell, das mehrfach wiederholt berechnet wird. Nach der Formel $n / (n+1) \times 100\%$ ergibt sich bei 19 Wiederholungen ein 95%-Konfidenzintervall und bei 99 Wiederholungen ein 99%-Konfidenzintervall. Die niedrigsten und höchsten Werte der Funktionen $L(r)$ oder $O(r)$ bestimmen dann die Unter- und Obergrenzen des

Konfidenzintervalls (STOYAN & STOYAN 1994; WIEGAND et al. 2000). Liegt der Wert der Funktion für das zu analysierende Muster außerhalb des Konfidenzintervalls, spricht man von einer signifikanten Abweichung vom Nullmodell.

Als Nullmodelle stehen verschiedene Möglichkeiten zur Verfügung, von denen einige im Folgenden vorgestellt werden:

- „Complete Spatial Randomness“: Punkte eines Musters werden zufällig verteilt
- Muster 1 fest, Muster 2 zufällig verteilt (z.B. bei Ausbreitung von Bäumen)
- „Real Shape“: Zufallsverteilung, aber interne Struktur der Muster bleibt erhalten (z.B. Projektion von Größe und Form von Baumkronen, WIEGAND et al. 2006)
- „Random labeling“: Zufallsverteilung innerhalb der belegten Bereiche (z.B. tote Individuen)
- „Toroidal shift“: Muster 1 bleibt fest, Muster 2 verschoben um Zufallszahlen in x- und y-Richtung

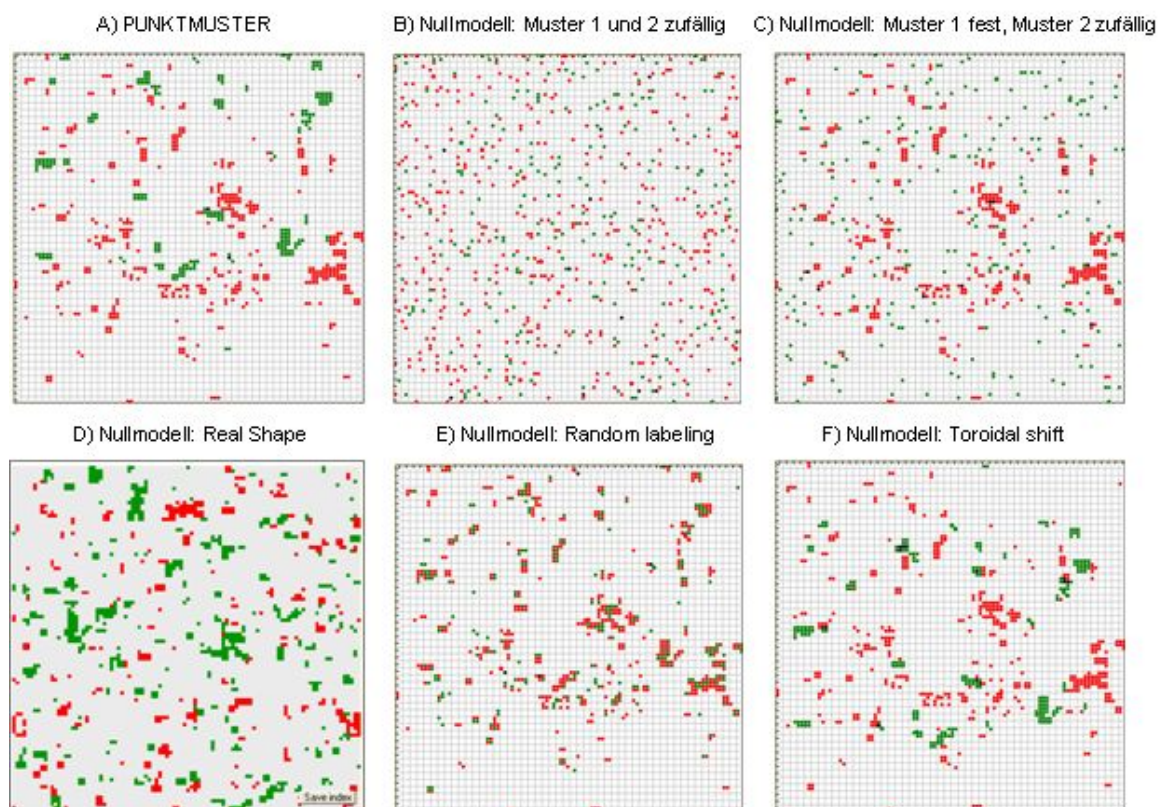


Abbildung 3.7: Punktmuster und verschiedene Nullmodelle: Muster 1 rot, Muster 2 grün. A) zwei zu analysierende Punktmuster; B)-E) NULLMODELLE: B) complete spatial randomness/Muster 1 und 2 zufällig verteilt; C) Muster 1 fest, Muster 2 zufällig verteilt; D) Real Shape: Zufallsverteilung, aber interne Struktur der Muster bleibt erhalten (Achtung: etwas andere Darstellung, da bei diesem Nullmodell nur Matrixdaten verarbeitet werden können); E) Random labeling: Zufallsverteilung innerhalb der belegten Bereiche; F) Toroidal shift: Muster 1 fest, Muster 2 dagegen verschoben.

3.3 Ergebnisse

3.3.1 Räumliche Analyse der Störungsmuster

Räumliche Verteilung und Dichte

Die räumlichen Verteilungen von Ameisen- und Kaninchenstörungen im Juli 2002 und 2003 am Standort Eltersdorf sind in Abbildung 3.8 dargestellt, die zugehörigen Dichteverteilungen in Abbildung 3.9. Beide Störungstypen weisen kein homogenes Muster auf, sondern sind geklumpt. Der Schwerpunkt der Kaninchenstörungen liegt im östlichen Teil des Untersuchungsgebietes, wo sich angrenzend zahlreiche Sträucher und Bäume befinden, während die meisten Ameisenstörungen auf einem leicht erhöht liegenden, stark besonnten Bereich im südwestlichen Teil des Untersuchungsgebietes zu finden sind. Sowohl bei den Ameisen- als auch bei den Kaninchenstörungen gibt es aber verteilt im ganzen Untersuchungsgebiet weitere Bereiche mit besonders vielen bzw. wenigen oder keinen Störungen.

Im Jahr 2002 waren 6% aller 10 cm x 10 cm – Teilflächen von Ameisenstörungen betroffen, 2003 sogar 14%. Der Anteil von Teilflächen mit Kaninchenstörungen betrug in beiden Jahren etwa 4%, wobei sich die genaue Lage der Störungen teilweise etwas verschoben hat.

Tabelle 3.1: 2002 bzw. 2003 von Ameisen- bzw. Kaninchenstörungen betroffene Teilflächen (10 cm x 10 cm), Gesamtanzahl an Teilflächen: 100 000 (1000 m²).

	2002		2003	
	Anzahl	Prozentanteil	Anzahl	Prozentanteil
Ameisenstörungen	5731	5,7%	13799	14,0%
Kaninchenstörungen	4011	4,0%	3963	4,0%

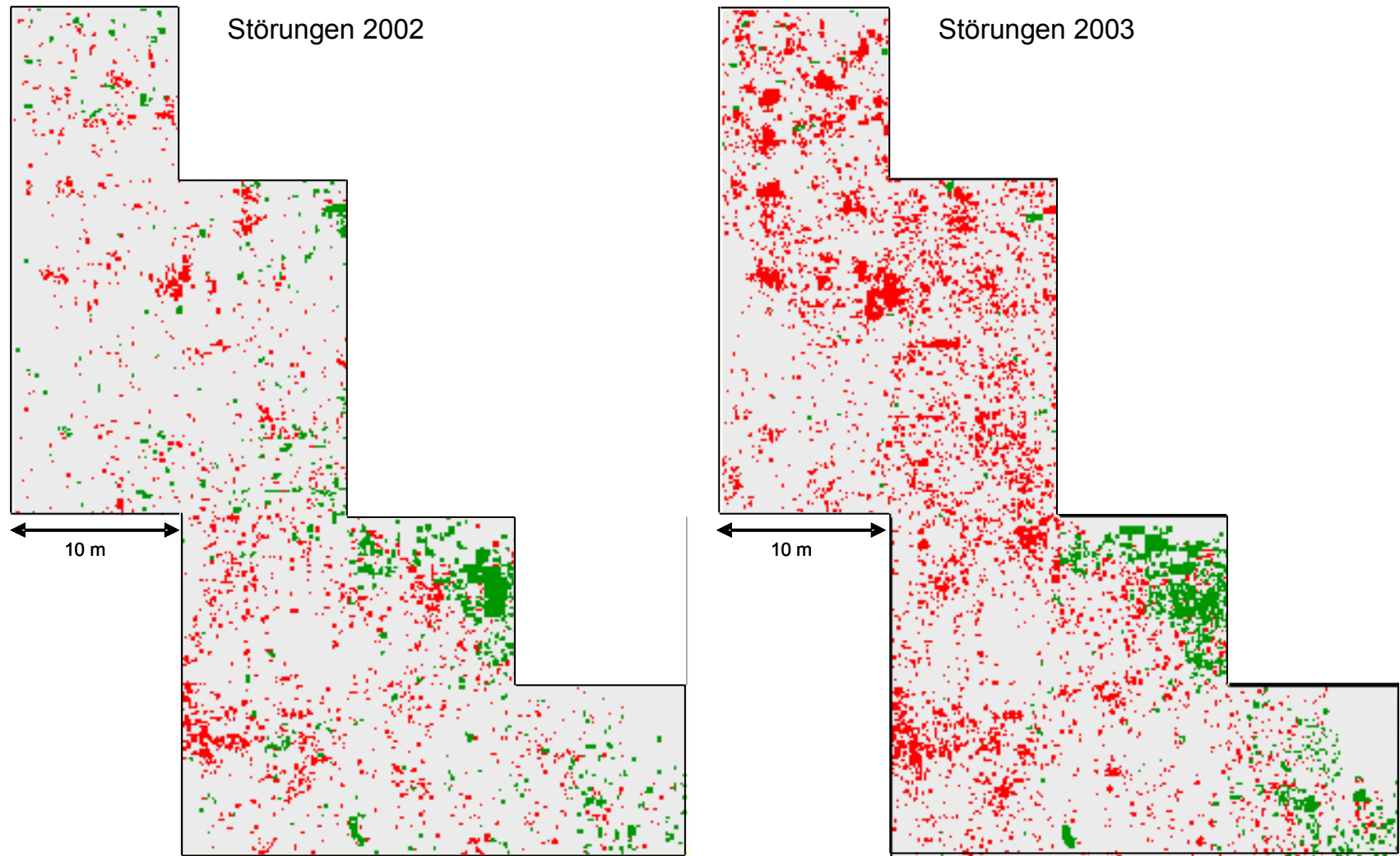


Abbildung 3.8: 2002 bzw. 2003 von Ameisen- (rot) bzw. Kaninchenstörungen (grün) betroffene Teilflächen (10 cm x 10 cm), Gesamtanzahl an Teilflächen: 100 000 (1000 m²).

Dichtedarstellung der Störungen:

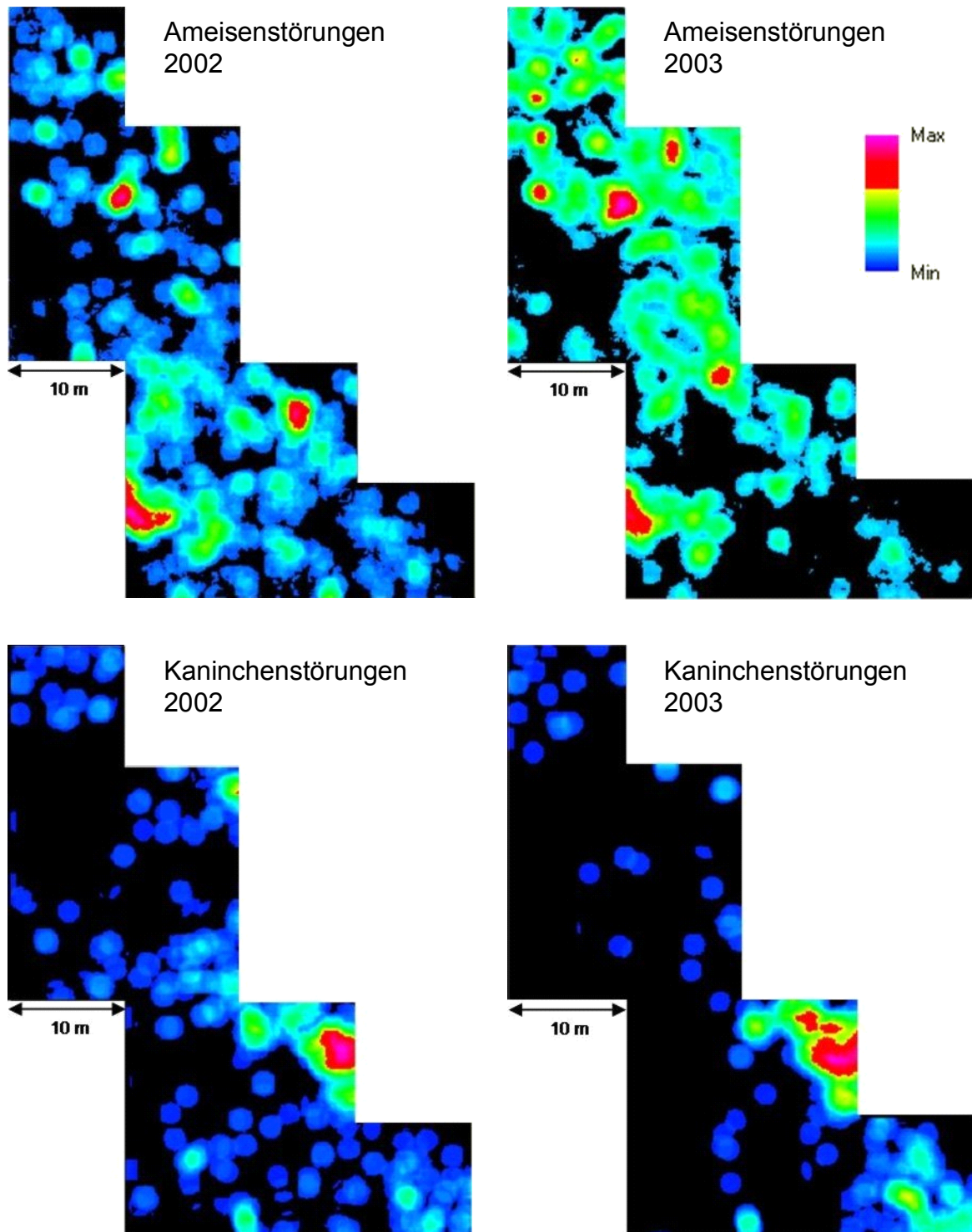


Abbildung 3.9: Dichtedarstellung der Ameisen- und Kaninchenstörungen 2002 und 2003. Dichte in Spektralfarben angegeben (siehe rechts oben).

Die zugehörigen Häufigkeitsverteilungen sind in Abbildung 3.10 dargestellt. Die tatsächlichen Verteilungen weichen deutlich von denjenigen ab, die bei einer reinen Zufallsverteilung zu erwarten wären.

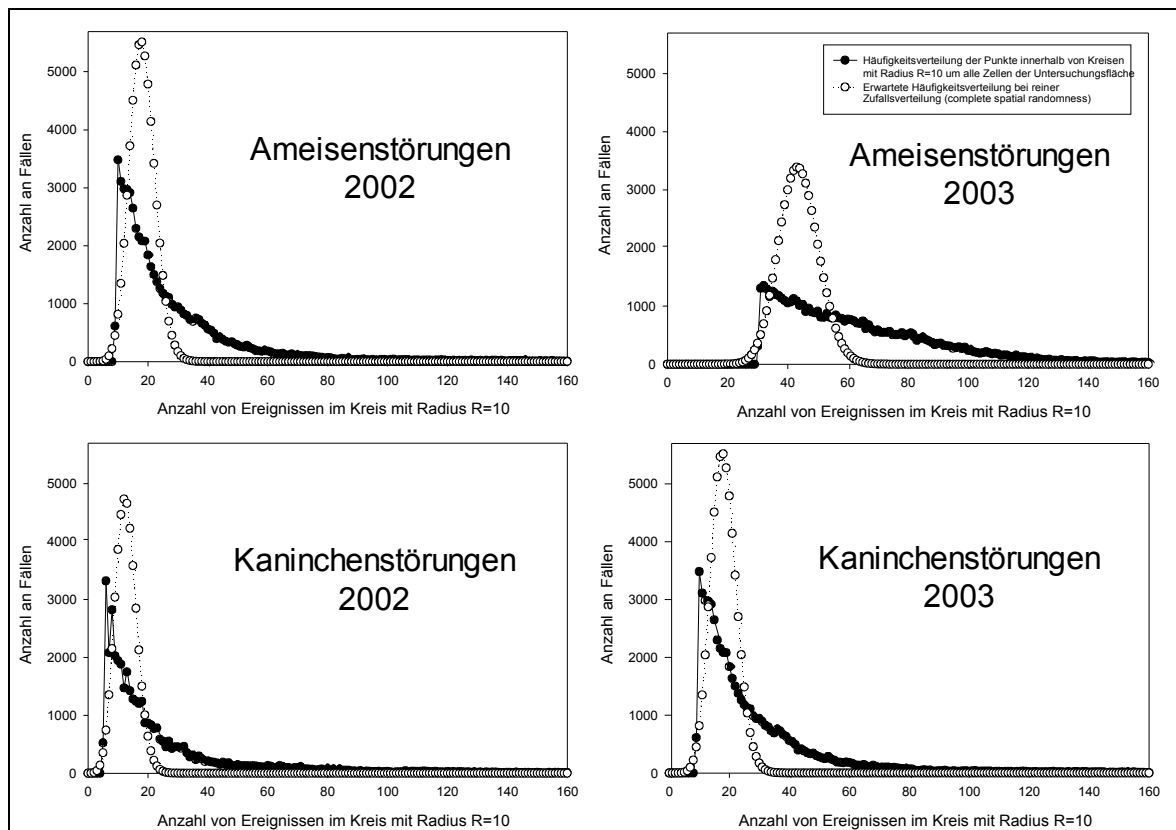


Abbildung 3.10: Häufigkeitsverteilungen der Ameisen- und Kaninchenstörungen 2002 und 2003. Homogenitätstest: Radius $R=10$, Konfidenzniveau 0,025.

Räumliche Struktur auf der 1000 m²-Maßstabsebene

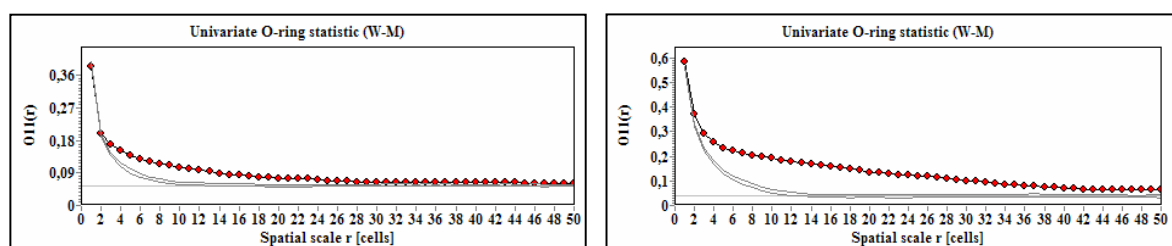


Abbildung 3.11: Univariate Analysen der Ameisen- (links) und Kaninchenstörungen (rechts) 2002 auf der gesamten Untersuchungsfläche. Wiegand-Moloney-O-Ring-Statistik; Nullmodell: pattern 1 and 2 random, real shape 1 and 2.

Bei den univariaten Analysen der Störungsmuster (Abb. 3.11) zeigt sich, dass die Muster außerhalb des (95%-) Konfidenzintervalles liegen, d.h. dass die Ameisen- und Kaninchenstörungen nicht zufällig verteilt sind. Wie auch die Abbildungen der Muster zeigen, sind die Störungsmuster geklumpt. Um diese Klumpung auf kleinerer Maßstabsebene (10 m x 10 m) genauer zu untersuchen, dienen die Analysen, die in Abbildung 3.12 dargestellt sind.

Räumliche Struktur auf der 10 m x 10 m-Maßstabsebene

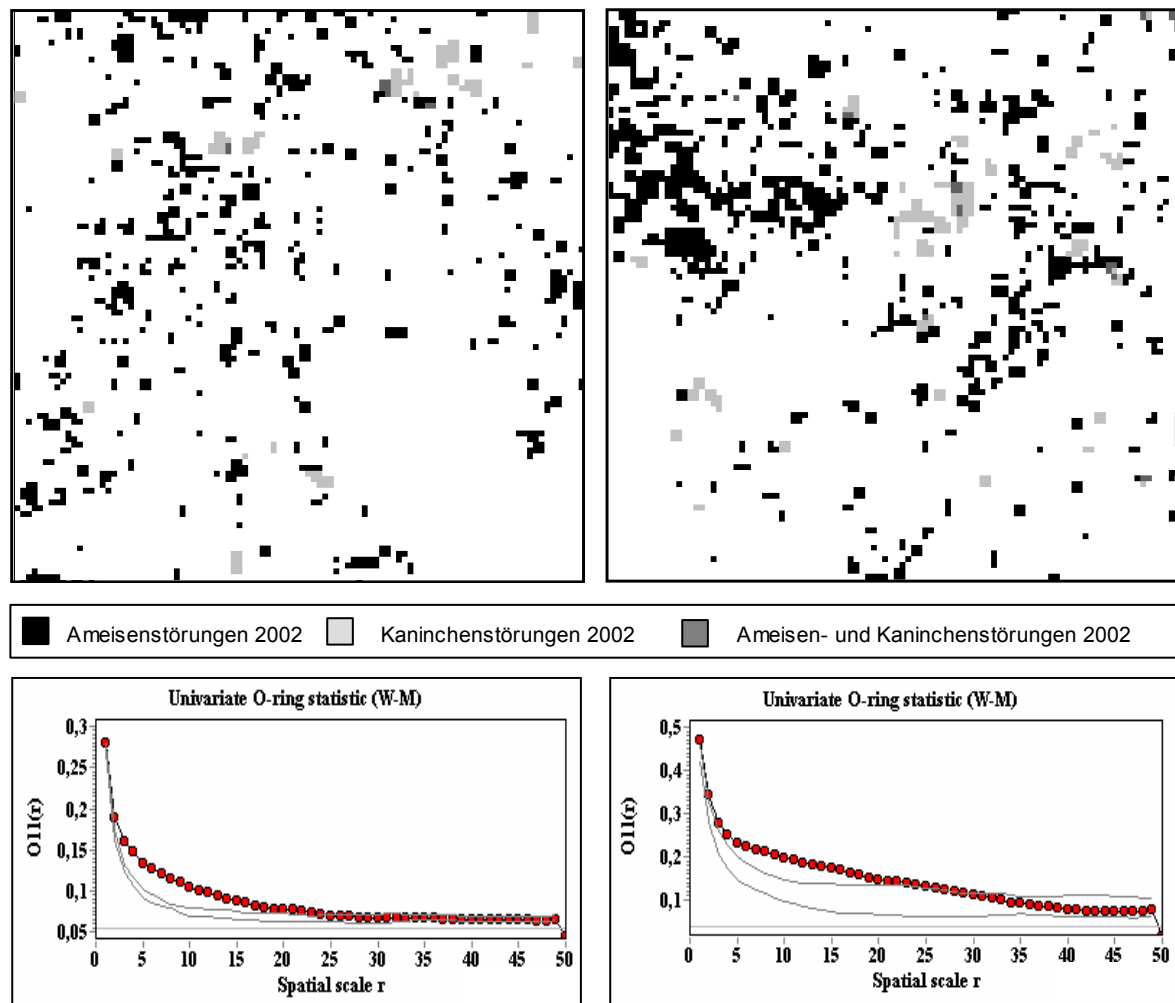


Abbildung 3.12: Zwei Beispiele von 10 m x 10 m - Flächen (2 von 10) mit Ameisen- und Kaninchenstörungen im Juli 2002 (oben). Univariate Analyse von Ameisen- (links unten) und Kaninchenstörungen (rechts unten). Wiegand-Moloney-O-Ring-Statistik; Nullmodell: pattern 1 and 2 random, real shape 1 and 2; n=10.

Sowohl bei den Ameisen- als auch den Kaninchenstörungen liegt die rote Linie bis zum „spatial scale“ 20 (was bei der Auflösung von 10 cm x 10 cm 2 m entspricht) oberhalb des (95%-) Konfidenzintervalls (graue Linien). Das bedeutet, dass bis zu einer Distanz von ca. 2 m eine Klumpung vorliegt.

Da es sich hier bei der O-Ring-Funktion von Wiegand-Moloney gleichzeitig um eine Wahrscheinlichkeits-Dichte-Funktion handelt, lassen sich darüber hinaus noch folgende Informationen aus den Abbildungen ablesen: Die Wahrscheinlichkeit des Auftretens einer weiteren Ameisenstörung in einer benachbarten Zelle (Abstand 10 cm) beträgt 28%, bei 20 cm 18%, bei 30 cm 16% usw. Die Wahrscheinlichkeit, dass bei einer Kaninchenstörung eine benachbarte Zelle ebenfalls von einer Kaninchenstörung betroffen ist, beträgt 48%. Im Abstand 20 cm liegt die Wahrscheinlichkeit bei 35%, bei 30 cm bei 28% und bei 40 cm bei 26% usw.

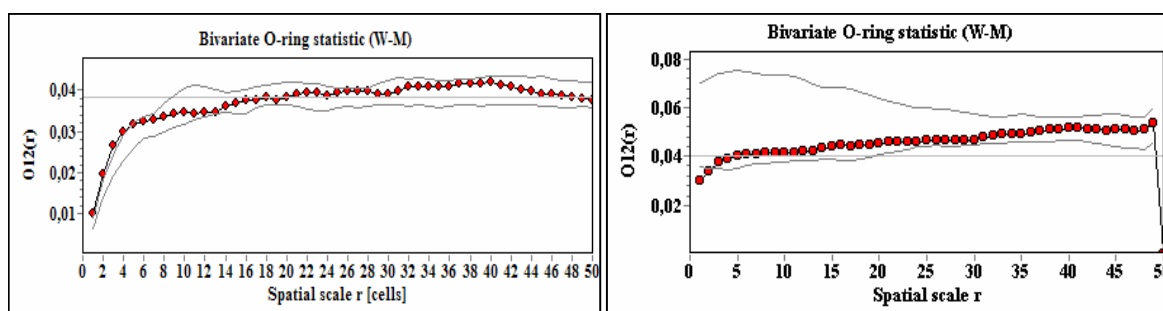
(Un)abhängigkeit der Ameisen- und Kaninchenstörungen:

Abbildung 3.13: Bivariate Analyse von Ameisen- und Kaninchenstörungen im Juli 2002. Wiegand-Moloney-O-Ring-Statistik. Links: 1000 m²-Maßstabsebene; Nullmodell: pattern 1 and 2 random, real shape 1 and 2. Rechts: 100 m² (10 m x 10 m)-Maßstabsebene; Nullmodell: pattern 2 moves; n=10.

Wie zu erwarten erweisen sich Ameisen- und Kaninchenstörungen als unabhängig voneinander. Dies zeigt sich sowohl auf der 1000 m²-Maßstabsebene als auch auf der 100 m²-Ebene (Abb. 3.13). Dort gibt es keine signifikante Abweichung vom Nullmodell (95%-Konfidenzintervall: graue Linien). Die Abstoßung bis zum Abstand $2=20$ cm ist ein methodisch bedingtes Artefakt. Bei der Verteilung der Störungen kann es passieren, dass Ameisen- und Kaninchenstörungen in der gleichen Teilfläche auftreten. In den erhobenen Daten überdeckt eine Kaninchenstörung aber eine eventuell vorher dort vorhandene Ameisenstörung.

3.3.2 Zeitliche Analyse der Störungsmuster

1000 m²-Maßstabsebene

Die Bereiche mit den meisten Störungen befinden sich 2003 im Vergleich zu 2002 noch an den gleichen Stellen (Abb. 3.14 und 3.15, vgl. Abb. 3.9 Dichtedarstellung).

Ameisenstörungen treten 2003 noch viel stärker auf, so dass sich auch einige weitere Schwerpunkte gebildet haben, v.a. im nordwestlichen Teil der Untersuchungsfläche. In Bereichen mit einer hohen Dichte von Ameisenstörungen treten im Folgejahr ebenfalls wieder Übersandungen auf, während einzeln liegende kleinere Übersandungen stärker in ihrer Position variieren. Bei den Kaninchenstörungen hat sich das Zentrum im Südosten noch etwas weiter ausgebaut, ebenso wie die südöstlichste Spitze. Die übrigen kleineren Bereiche mit Kaninchenstörungen haben 2003 im Vergleich zu 2002 etwas abgenommen. Im Vergleich zu Ameisenstörungen weisen Kaninchenstörungen eine höhere Langlebigkeit auf. Dennoch liegt eine gewisse Dynamik vor, die sich darin äußert, dass einige Übersandungen verschwunden sind, während an anderer Stelle neue entstanden sind.

Ameisenstörungen 2002 und 2003:

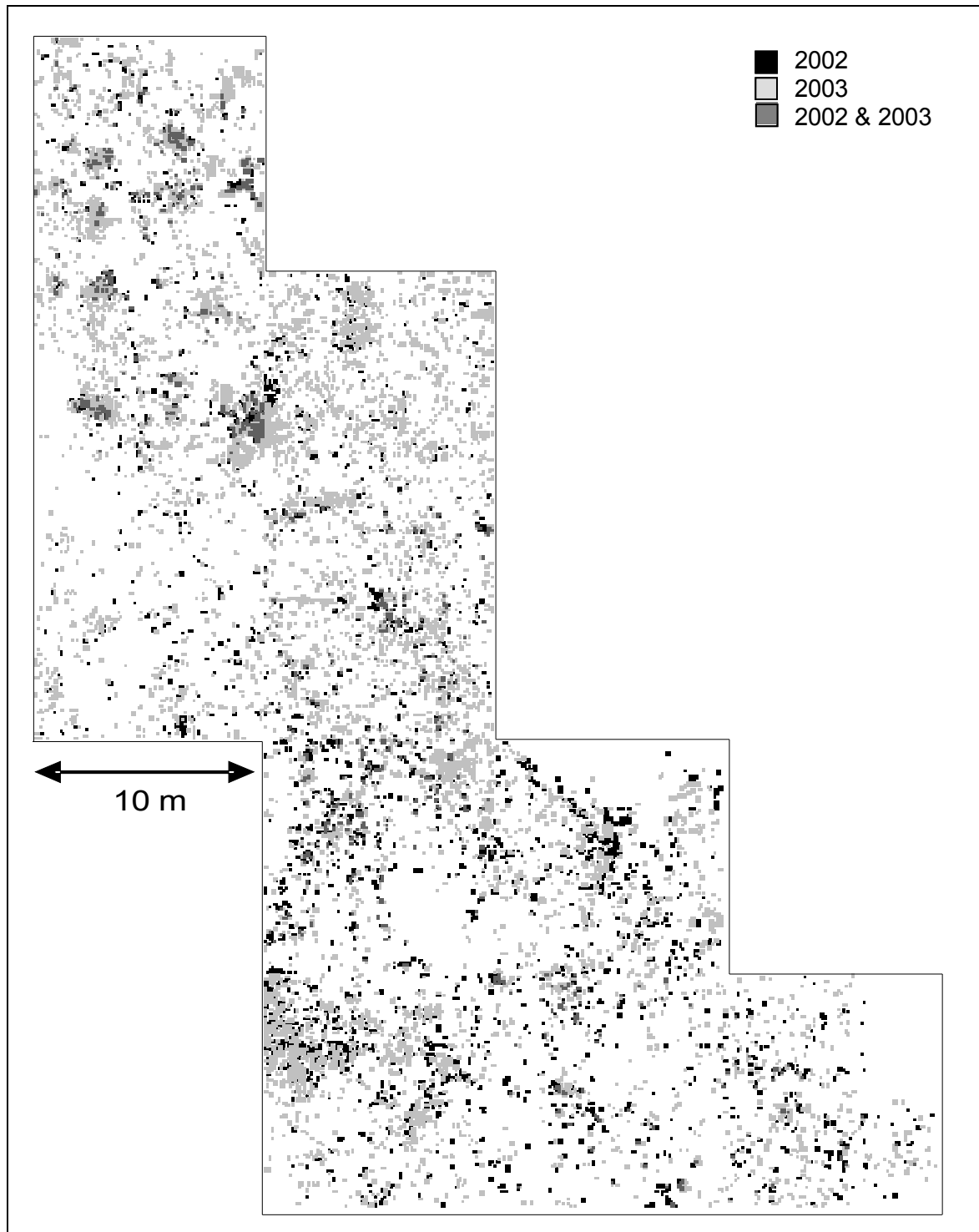


Abbildung 3.14: 2002 bzw. 2003 von Ameisenstörungen betroffene Teilflächen (10 cm x 10 cm), Gesamtanzahl an Teilflächen: 100 000 (1000 m²).

Kaninchenstörungen 2002 und 2003:

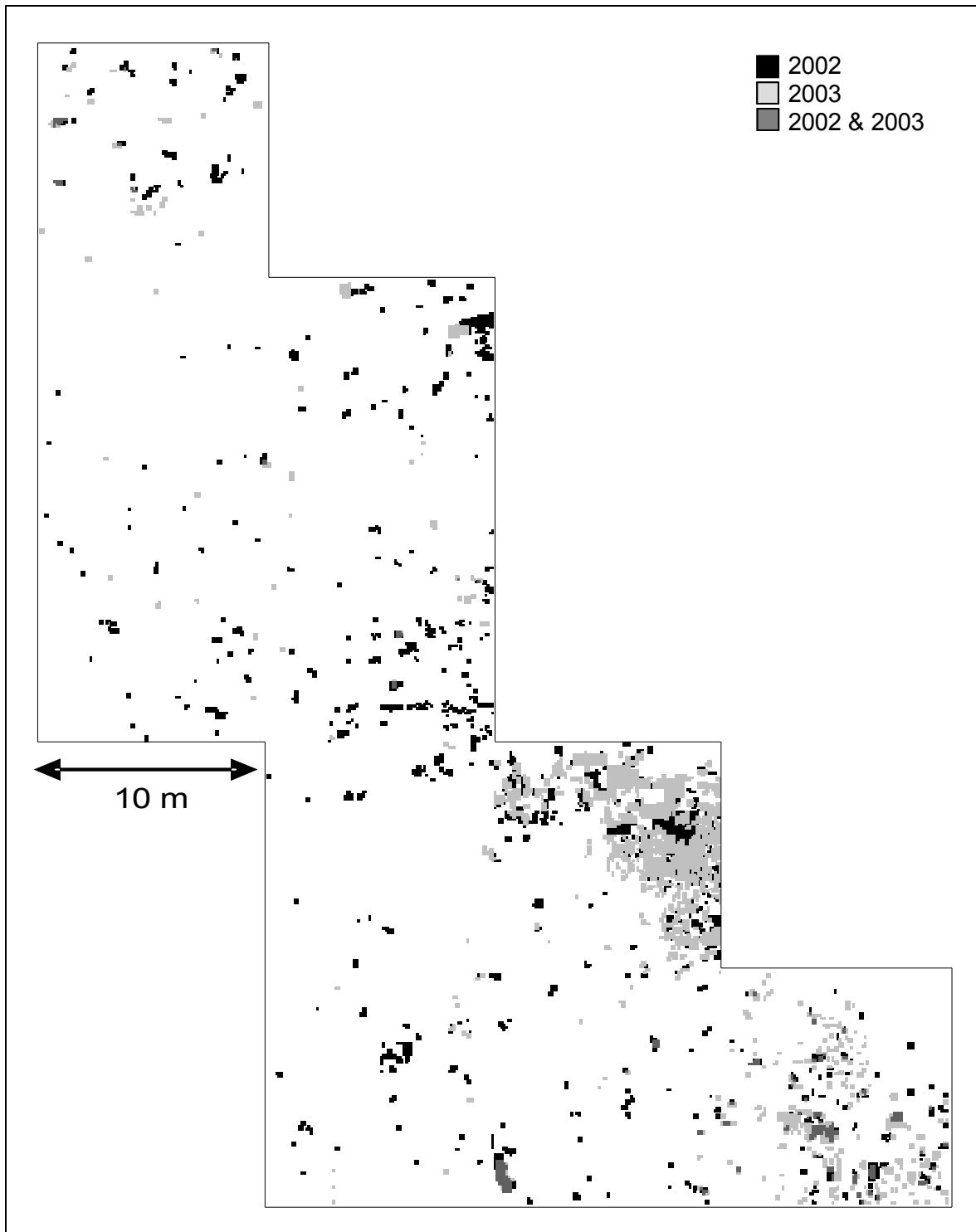


Abbildung 3.15: 2002 bzw. 2003 von Kaninchenstörungen betroffene Teilflächen (10 cm x 10 cm), Gesamtanzahl an Teilflächen: 100 000 (1000 m²).

10 m x 10 m-Maßstabsebene

Ameisenstörungen 2002 und 2003:

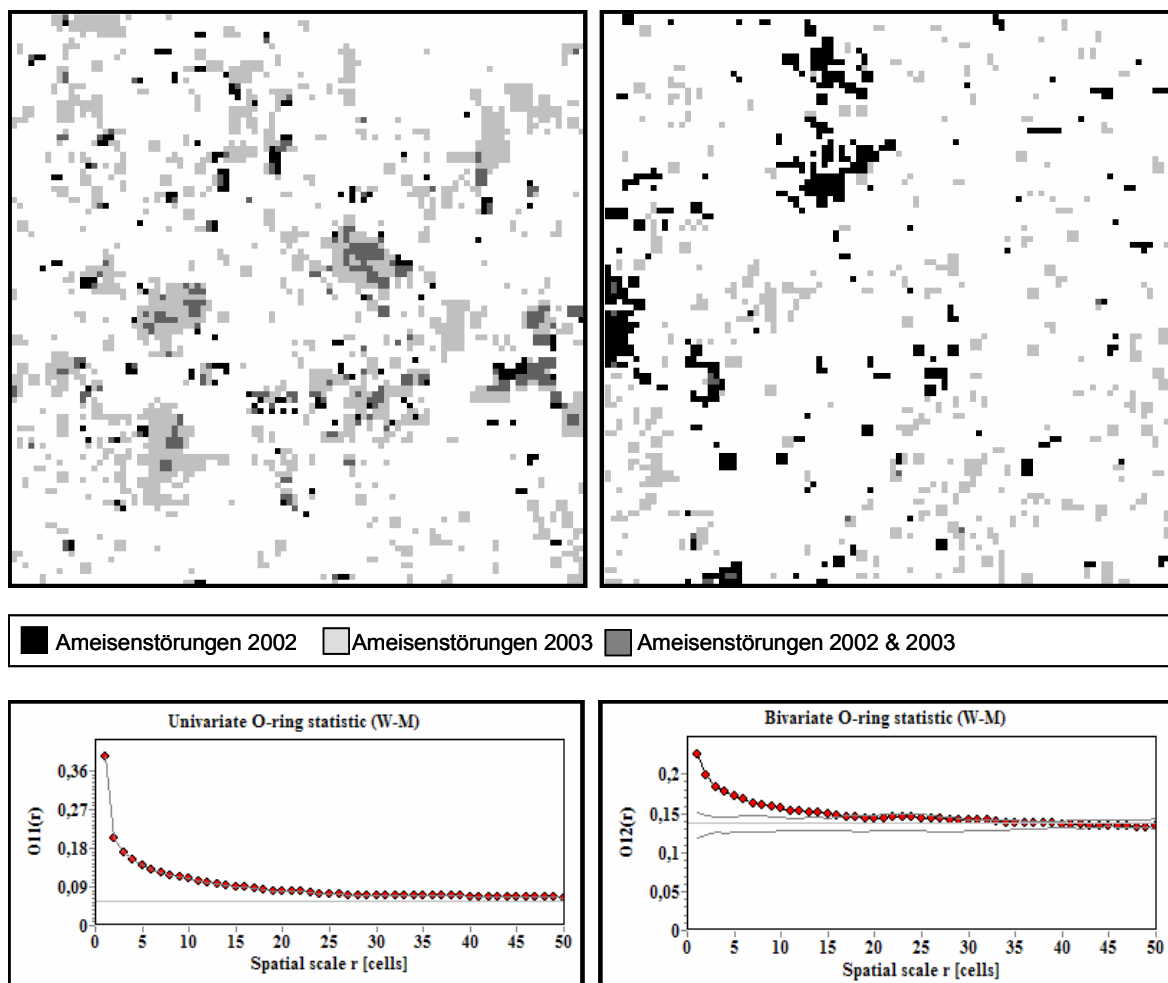


Abbildung 3.16: Zwei Beispielflächen mit größeren (links oben) und kleineren (rechts oben) Ameisenstörungen (Flächengröße 10 m x 10 m); Vergleich Juli 2002 und 2003. Uni- (2002, links unten) und bivariate Analyse der Ameisenstörungen (rechts unten), Wiegand-Moloney-O-Ring-Statistik; Nullmodell: Toroidal shift; $n=10$.

Auch auf der 10 m x 10 m – Maßstabsebene zeigt sich bei den Ameisen- und Kaninchenstörungen die Klumpung bis ca. 2 m (vgl. Abb. 3.16 und 3.17: rote Linie liegt oberhalb der grauen Linien des Konfidenzintervalls).

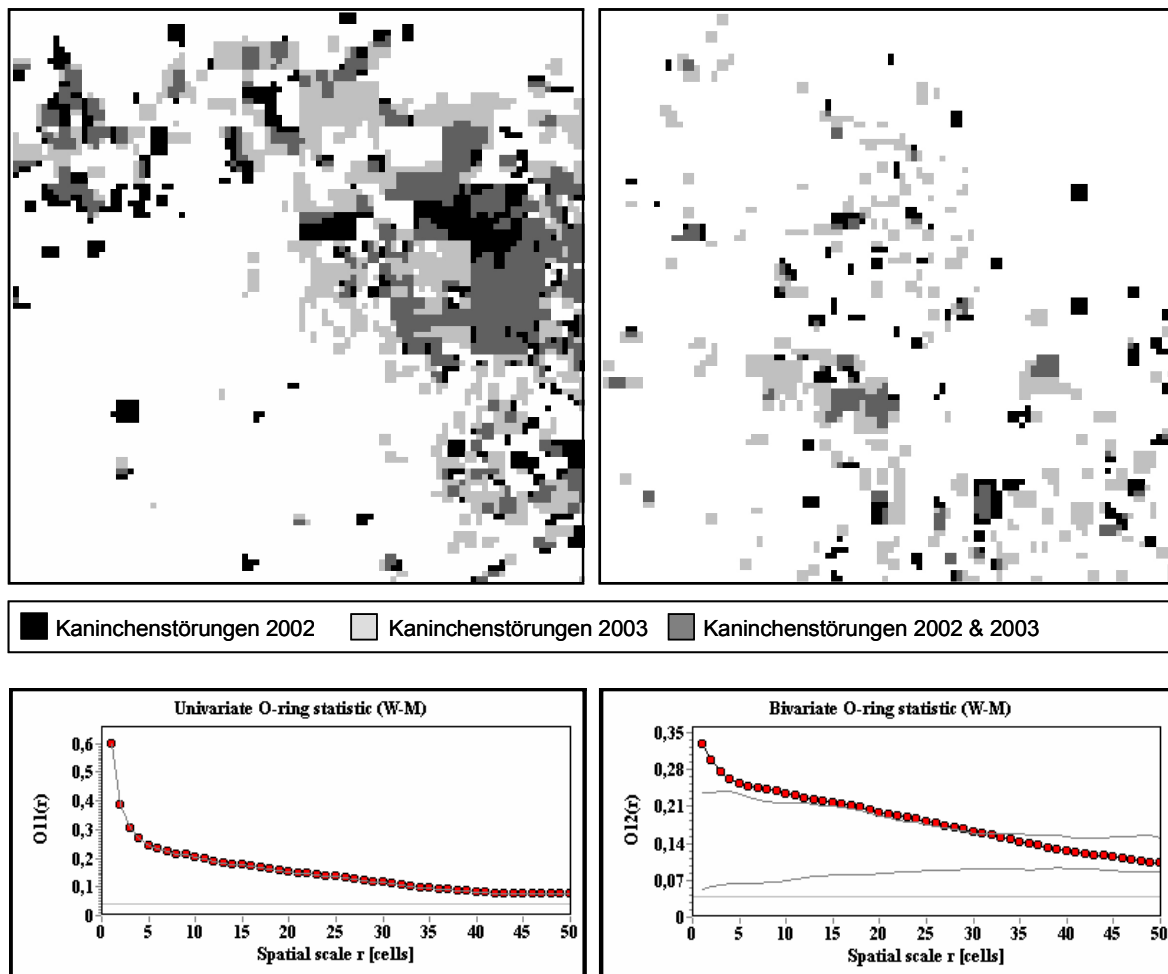


Abbildung 3.17: Zwei Beispielflächen mit größeren (links oben) und kleineren (rechts oben) Kaninchenstörungen (Flächengröße 10 m x 10 m); Vergleich Juli 2002 und 2003. Uni- (2002, links unten) und bivariate Analyse der Kaninchenstörungen (rechts unten), Wiegand-Moloney-O-Ring-Statistik; Nullmodell: Toroidal shift; $n=10$.

1 m x 1 m-Maßstabsebene: Vergleich der Ameisenstörungen 2000, 2001 und 2002

Die univariate Analyse der Ameisenstörungen im Jahr 2000 auf der 1 m x 1 m – Maßstabsebene (Abb. 3.18) ergibt eine Wahrscheinlichkeit von 64%, dass eine benachbarte Zelle (Abstand 10 cm) ebenfalls von Störung betroffen ist. Im Abstand 20 cm beträgt die Wahrscheinlichkeit 56%, bei 30 cm 50% usw., im Jahr 2001 sind die Wahrscheinlichkeiten etwas höher: bei 10 cm 69%, bei 20 cm 63%, bei 30 cm 60% usw.

Die bivariate Analyse zum Vergleich der Muster aufeinander folgender Jahre zeigt bei kleinen Distanzen – 10 cm beim Vergleich 2000 mit 2001 und 10-20 cm beim Vergleich 2001 mit 2002 – einen signifikanten Zusammenhang, während die Muster bei größeren Distanzen unabhängig werden. Das lässt sich so deuten, dass auf kleinen Maßstabsebenen neue Ameisenstörungen im Folgejahr normalerweise in unmittelbarer Nähe von Übersandungen des Vorjahres entstehen, während bei größeren Distanzen kein Zusammenhang besteht.

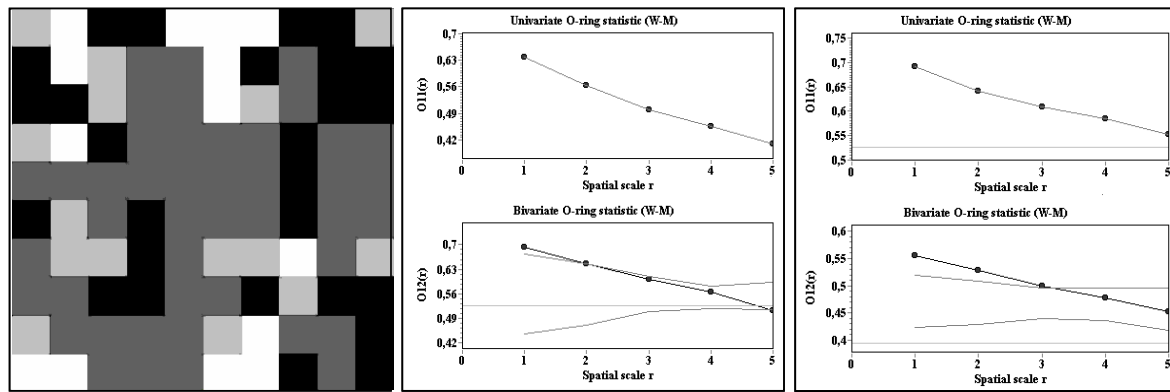


Abbildung 3.18: Beispiel von Ameisenstörungen auf einer 1 m x 1 m großen Untersuchungsfläche (links). Schwarz: Juli 2000, hellgrau: Juli 2001, dunkelgrau: beide Jahre. Mitte: Univariate Analyse der Ameisenstörungen 2000 (Mitte oben); Bivariate Analyse der Ameisenstörungen 2000 und 2001 (Mitte unten); Wiegand-Moloney-O-Ring-Statistik; Nullmodell: Toroidal shift; n=5. Rechts: Univariate Analyse der Ameisenstörungen 2001 (rechts oben); Bivariate Analyse der Ameisenstörungen 2001 und 2002 (rechts unten); Wiegand-Moloney-O-Ring-Statistik; Nullmodell: Toroidal shift; n=5.

1 m x 1 m-Maßstabebene: Entwicklung der Ameisenstörungen von 2000 bis 2002

In fünf Untersuchungsgebieten (Büg, Möhrendorf, Eltersdorf, Tennenlohe und Hainberg) wurde die Entwicklung der Ameisenstörungen zu den Zeitpunkten Mai/Juli/Oktober 2000, März/Mai/Juli/Oktober 2001 und März/Mai/Juli/Oktober 2002 erfasst. Jeweils aufeinander folgende Zeitpunkte wurden miteinander verglichen (bivariate Analyse, entsprechende Diagramme nicht dargestellt). Die Analyse ergab Folgendes:

Die Wahrscheinlichkeit einer Ameisenstörung am darauf folgenden Zeitpunkt beträgt im Abstand 10 cm ca. 65%, bei 20 cm ca. 50% und bei 30 cm ca. 45%, schwankend je nach Jahreszeit. Bis zu einer Distanz von 20 cm, teilweise sogar 30 cm besteht eine signifikante Abhängigkeit zwischen vorhandenen Störungen des vorhergehenden Zeitpunktes und dem Auftreten neuer Störungen. Im Nahbereich besteht also eine hohe Wahrscheinlichkeit, dass erneut eine Störung auftritt.

Der signifikante Klumpungsradius im Jahresverlauf ist in Abbildung 3.19 dargestellt.

Der signifikante Klumpungsradius schwankt im Jahresverlauf. Am niedrigsten ist er im Winter (Zeitpunkte Oktober/März). Der Maximalwert beim Radius 1 schwankt noch stärker. Die geringsten Werte treten ebenfalls im Winter auf. Besonders niedrig ist der Wert im Oktober 2000 /März 2001.

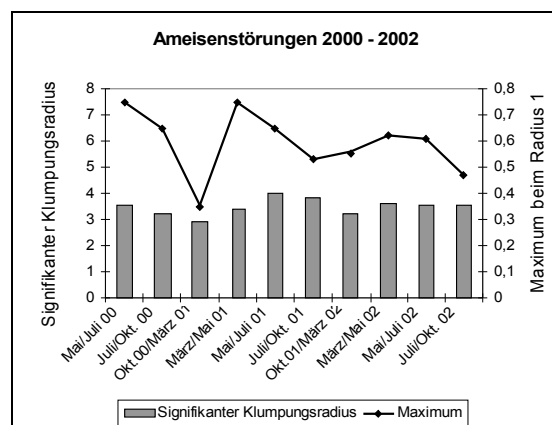


Abbildung 3.19: Signifikanter Klumpungsradius und Maximum beim Radius 1 der Ameisenstörungen von 2000 bis 2002.

3.3.3 Störungen und Vegetationsdynamik

Analyse der *Corynephorus canescens*-Muster

In Abbildung 3.20 sind die Muster der Silbergrashorste im Juli 2003 und Juli 2004 dargestellt – unterschieden nach blühenden und nicht-blühenden. Es gibt deutliche Unterschiede zwischen beiden Jahren. 2003 befinden sich relativ viele blühende Horste im westlichen Teil der Fläche, während nicht-blühende locker darum verteilt sind. Diese sind dann 2004 zur Blüte gekommen. Nicht-blühende haben auf der ganzen Untersuchungsfläche stark zugenommen – 2003 5,7% der Teilflächen im Vergleich zu 28,6% der Teilflächen 2004. Die Teilflächen mit blühenden Horsten haben abgenommen – von 13,1% 2003 auf 9,8% 2004 (Tab. 3.2). Die univariaten Analysen (Abb 3.20 unten) der blühenden Horste zeigen eine signifikante Klumpung in beiden Jahren. Auf ganz kleinen Skalen bis $r = 5 = 50$ cm tritt eine starke Klumpung und dann eine leichte Klumpung bis etwa $r = 30 = 3$ m auf. Das deutet auf eine Überlagerung von zwei Klumpungsmechanismen hin.

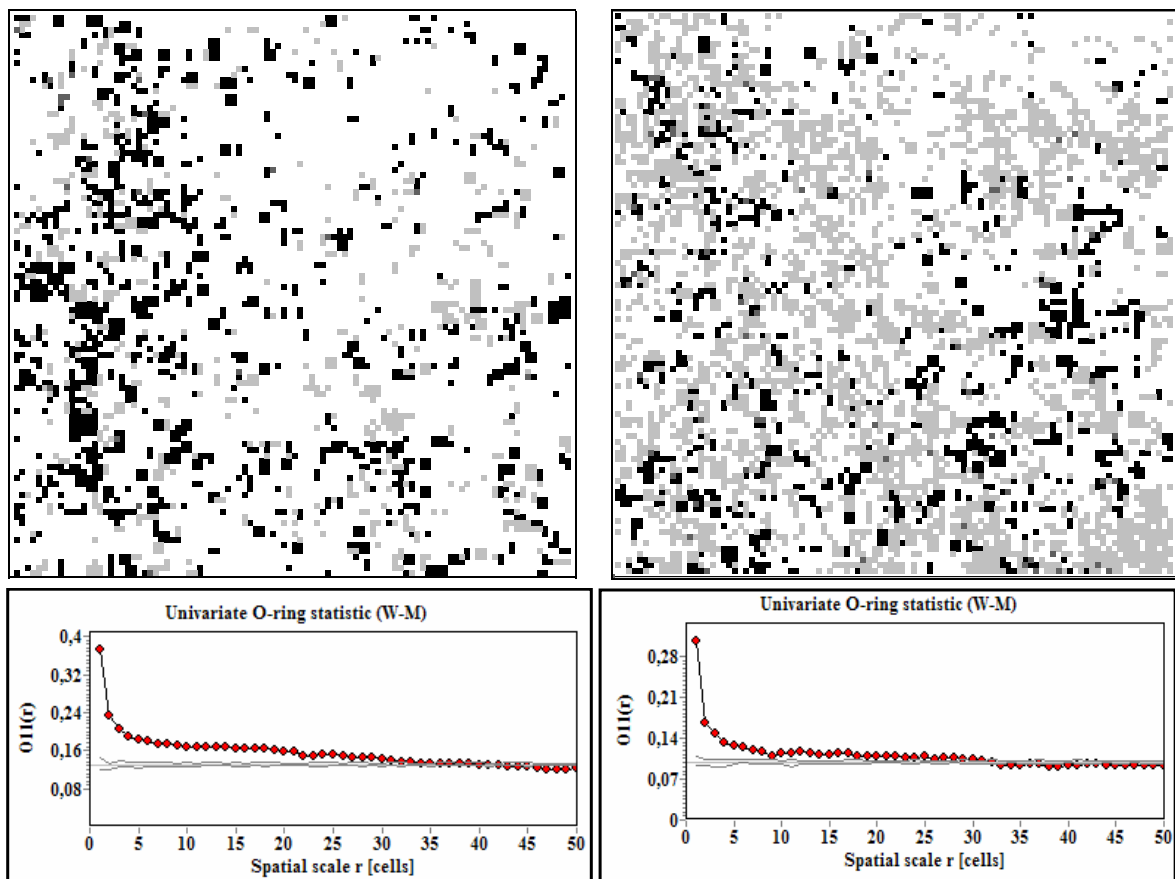


Abbildung 3.20: Blühende Horste (schwarz) von *Corynephorus canescens*, nicht-blühende (hellgrau) und beides (dunkelgrau) im Juli 2003 (links oben) und Juli 2004 (rechts oben) auf 10 m x 10 m. Univariaten Analysen der blühenden Horste von *Corynephorus canescens* im Juli 2003 (links unten) und Juli 2004 (rechts unten); Wiegand-Moloney-O-Ring-Statistik; Nullmodell: pattern 1 random. 99 Wiederholungen.

3. Charakterisierung des natürlichen Störungsregimes

Tabelle 3.2: 2003 bzw. 2004 von *Corynephorus canescens*-Horsten bestandene Teilflächen (10 cm x 10 cm), Gesamtanzahl an Teilflächen: 10 000 (100 m²).

	2003		2004	
	Anzahl	Prozentanteil	Anzahl	Prozentanteil
Blühende	1312	13,1%	984	9,8%
Nicht-blühende	573	5,7%	2864	28,64%

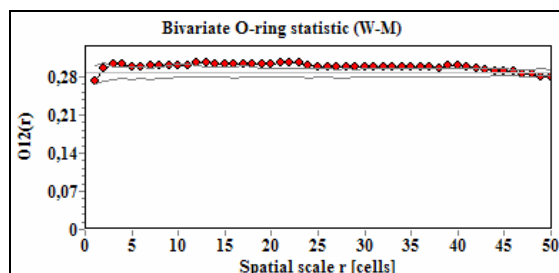
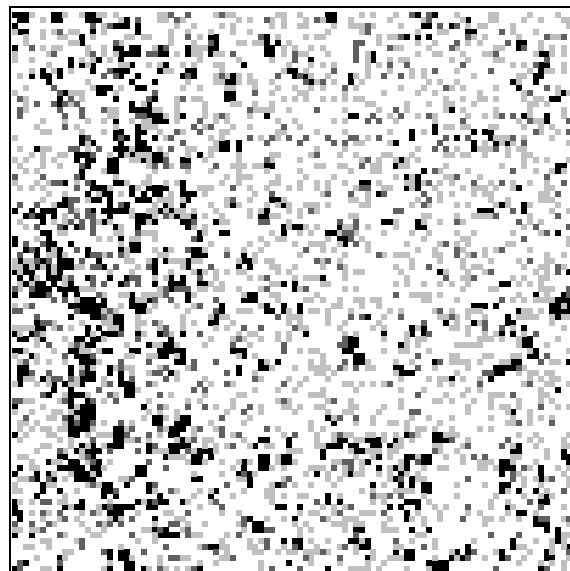
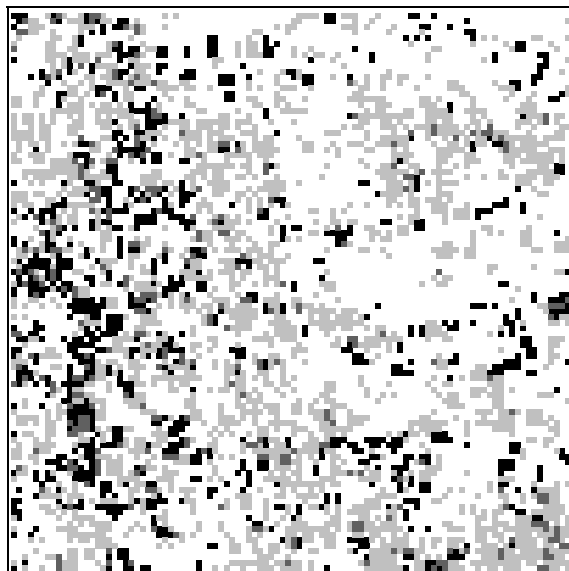


Abbildung 3.21: Blühende Horste 2003 (schwarz) von *Corynephorus canescens*, nicht-blühende 2004 (hellgrau) und beides (dunkelgrau) auf 10 m x 10 m (oben links). Bivariate Analyse der blühenden Horste von *Corynephorus canescens* 2003 der nicht-blühenden 2004 (unten); Wiegand-Moloney-O-Ring-Statistik; Nullmodell: pattern 1 fix, pattern 2 random. 99 Wiederholungen. Ein Beispiel-Nullmodell ist oben rechts dargestellt.

Silbergras keimt normalerweise vom Herbst bis zum Frühjahr (BÖGER 2002). Aus Sicht der Populationsdynamik ist somit ein Vergleich der blühenden Horste 2003 mit den nicht-blühenden, also jungen Horsten, 2004 interessant, um Aussagen zur Ausbreitung bzw. Etablierung zu gewinnen. In Abbildung 3.21 ist links dieses Muster dargestellt und rechts daneben ein Nullmodell, in dem die blühenden Horste unverändert geblieben sind und die jungen Horste zufällig verteilt wurden. Schon auf den ersten Blick fallen deutliche Unterschiede auf: die jungen Horste befinden sich vorwiegend in der Nähe der dichten Population auf der westlichen Seite der Untersuchungsfläche sowie um andere blühende Horste des Vorjahres herum. Die bivariate Analyse (Abb. 3.21 unten) zeigt beim Abstand 1 und 2 keinen Zusammenhang an, während ab Abstand 3 = 30 cm bis ca. 40 = 4 m eine signifikante Abhängigkeit vorliegt.

Das ist ein Hinweis auf die vorwiegende Nahausbreitung von *Corynephorus canescens* (vgl. BÖGER 2002, 2006).

Zusammenhang zwischen den Mustern von *Corynephorus canescens* und den Störungen

In Abbildung 3.22 sind die Ameisen- und Kaninchenstörungen von 2002 bis 2004 auf der gleichen Fläche dargestellt, von der im vorherigen Absatz die Silbergrasmuster abgebildet sind. Im Vergleich zu 2002 haben die Störungen 2003 und 2004 stark zugenommen.

Die dunkelgrauen Felder in Abbildung 3.23 zeigen das Vorkommen von *Corynephorus canescens* auf aktuellen bzw. ehemaligen Störungen an. Die bivariaten Analysen zum Vergleich der Jahre 2002 und 2003 bzw. 2003 und 2004 zeigen bei geringen Distanzen, also in unmittelbarer Nähe, einen schwach signifikanten Zusammenhang.

Dass Silbergrashorste bevorzugt auf gestörten Stellen vorkommen, erkennt man aber noch deutlicher, wenn man die Muster in Abbildung 3.23 mit den zugehörigen Nullmodellen in Abbildung 3.24 vergleicht. In den Nullmodellen kommen viel mehr Horste auf den nicht-gestörten Bereichen vor als in den tatsächlichen Mustern.

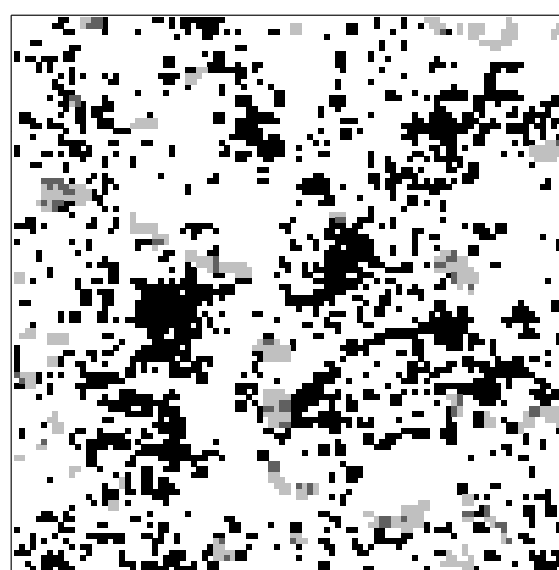
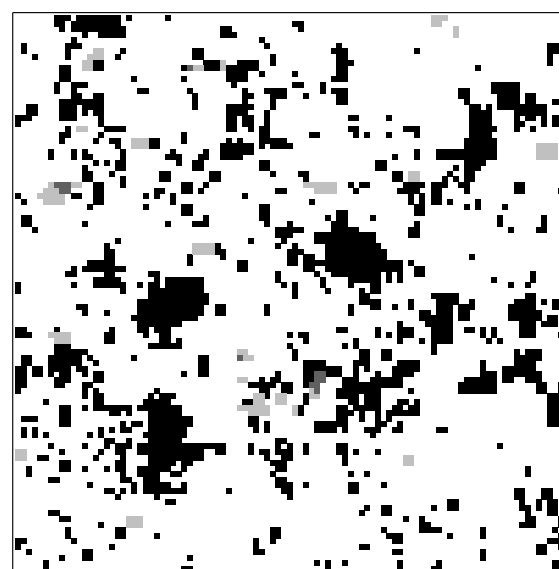
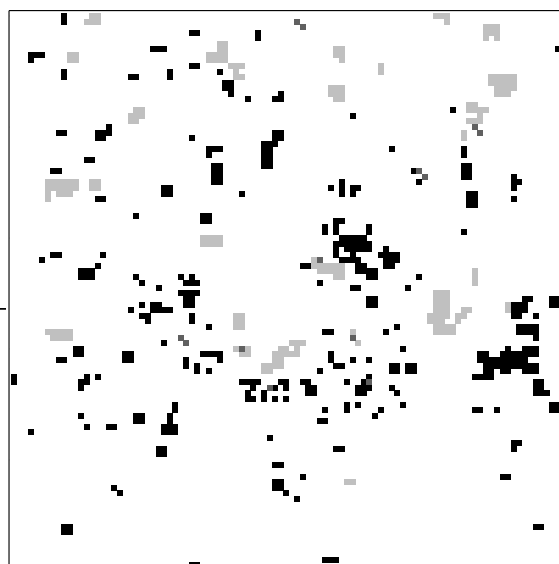


Abbildung 3.22: Ameisen- (schwarz) und Kaninchenstörungen (hellgrau) und beides (dunkelgrau) auf 10 m x 10 m. Oben: 2002, Mitte: 2003, Unten: 2004.

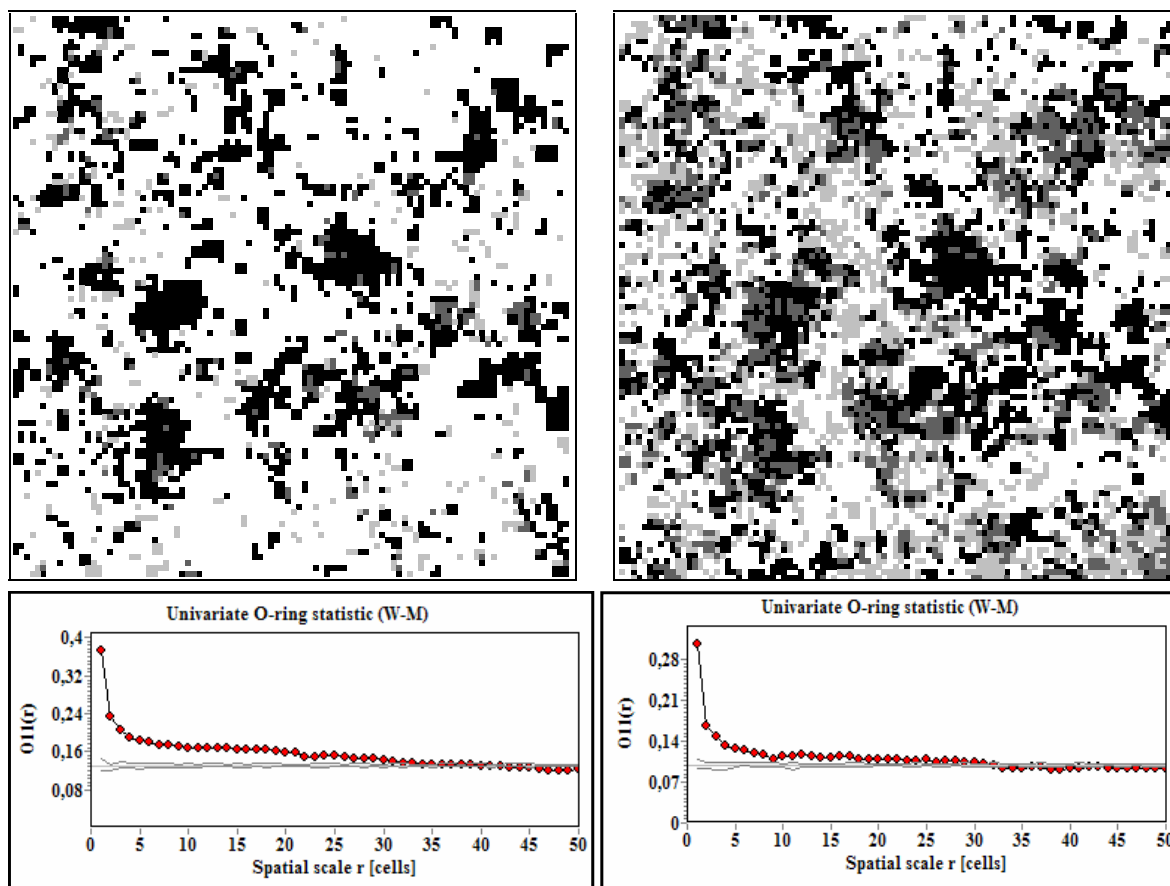


Abbildung 3.23: Links oben: Ameisen- und Kaninchenstörungen 2002 und 2003 (schwarz), nicht-blühende *Corynephorus canescens* – Horste 2003 (hellgrau) und beides (dunkelgrau). Rechts oben: Ameisen- und Kaninchenstörungen 2003 und 2004 (schwarz), nicht-blühende *Corynephorus canescens* – Horste 2004 (hellgrau) und beides (dunkelgrau). Unten: Bivariate Analysen der Störungen und nicht-blühenden *Corynephorus canescens* - Horste im zweiten Jahr; Wiegand-Moloney-O-Ring-Statistik; Nullmodell: pattern 1 fix, pattern 2 random. 99 Wiederholungen.

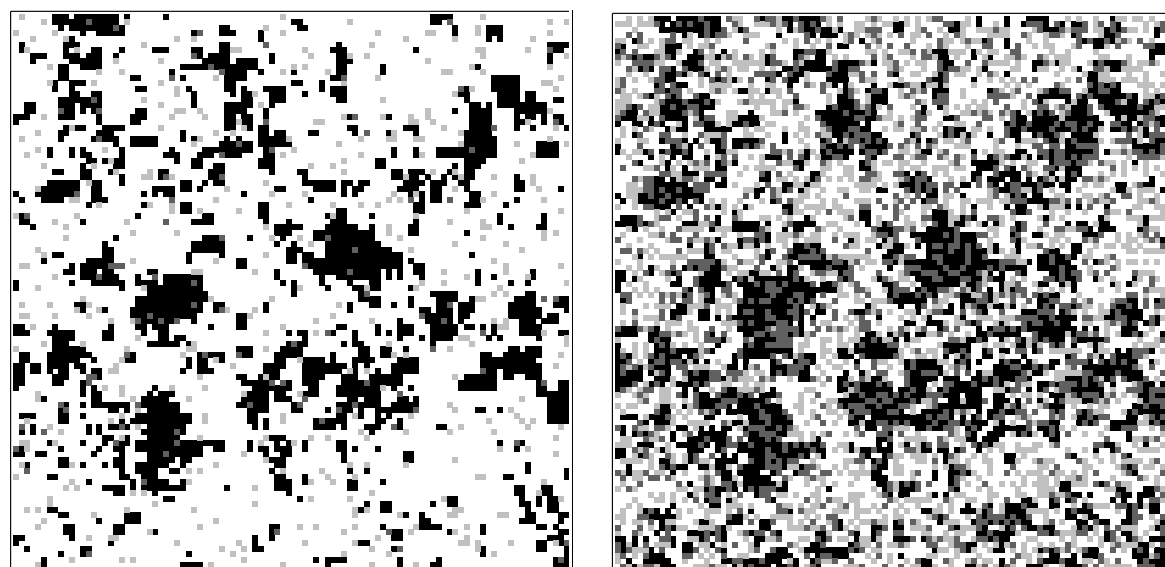


Abbildung 3.24: Nullmodelle zu Abbildung 3.23: pattern 1 fix, pattern 2 random Links: Ameisen- und Kaninchenstörungen 2002 und 2003 (schwarz), nicht-blühende *Corynephorus canescens* – Horste 2003 (hellgrau) und beides (dunkelgrau). Rechts: Ameisen- und Kaninchenstörungen 2003 und 2004 (schwarz), nicht-blühende *Corynephorus canescens* – Horste 2004 (hellgrau) und beides (dunkelgrau).

Tabelle 3.3: Vergleich zwischen ermittelten Werten und rechnerischen Erwartungswerten hinsichtlich der Vorkommen von Silbergrashorsten auf gestörten und nicht-gestörten Bereichen.

	Störungen 2002/2003 und junge Horste 2003			Störungen 2003/2004 und junge Horste 2004		
	Teilflächen	Teilflächen mit Silbergrashorsten		Teilflächen	Teilflächen mit Silbergrashorsten	
		ermittelt	rechnerisch		ermittelt	rechnerisch
Gestörte Teilflächen	2234	211	128	3639	1193	1043
Nicht-gestörte Teilflächen	7766	362	445	6361	1672	1822
Gesamt	10000	573	573	10000	2865	2865

Die Analysen zeigen also, dass junge Horste vorwiegend in kurzen Distanzen zu blühenden Silbergrashorsten dichter Populationen auftreten und dass deren Etablierung durch Störungen gefördert wird.

Bei der Etablierung von *Corynephorus canescens* spielen somit zwei Faktoren eine wichtige Rolle:

1. Vorhandensein einer Spenderpopulation mit blühenden Horsten in der Nähe
2. Förderung durch Störungen

Zusammenfassung:

- Ameisenstörungen sind geklumpt bis zu einer Distanz von ca. 2 m.
- Kaninchenstörungen sind geklumpt bis zu einer Distanz von ca. 2 m.
- Ameisen- und Kaninchenstörungen sind voneinander unabhängig.
- Es gibt „Hot spots“ (Bereiche mit besonders vielen Störungen).
- Die absolute Häufigkeit der Störungen ist unterschiedlich in verschiedenen Jahren.
- In Bereichen mit hoher Dichte an Ameisenstörungen treten meist im Folgejahr wieder Übersandungen auf. Kleinere Störungen unterliegen einer größeren räumlichen Dynamik.
- Neue Silbergrashorste treten bevorzugt in der Nähe blühender Horste dichter Populationen auf;
- Die Etablierung von Silbergras wird durch Störungen gefördert.

4. Das Konzept „Funktionelle Pflanzengruppen“ (plant functional types)

4.1 Einleitung / Definitionen

Während in der Ökosystemforschung der 70er und 80er Jahre die reine Beschreibung und Messung von Einzelreaktionen von Pflanzen auf Umweltparameter, von Stoffflüssen und des Energiehaushalts im Vordergrund stand, konzentrierten sich die Aktivitäten in den letzten Jahren zunehmend auf funktionelle Zusammenhänge (BEIERKUHNEIN & SCHULTE 1999, BOWDEN 1995, CHAPIN et al. 1997). In diesem Zusammenhang spielt die Definition von „funktionellen Pflanzengruppen“ (= plant functional types = PFT) eine zentrale Rolle. Funktionelle Gruppen von Pflanzen sind diejenigen Komponenten von Ökosystemen, die die gleiche Funktion oder gleiche Gruppe von Funktionen in einem Ökosystem erfüllen (GITAY & NOBLE 1997).

“A PFT is a group of plants that, irrespective of phylogeny, are similar in a given set of traits and similar in their association to certain variables, which may be factors to which the plants are responding or effects of the plants in the ecosystem.” (LAVOREL & GARNIER 2002, PILLAR & SOSINSKI 2003, STEFFEN et al.).

Nach LAVOREL & GARNIER 2002 ist eine funktionelle Pflanzengruppe eine Gruppe von Pflanzenarten, die unabhängig von der Phylogenie, ähnlich sind in bestimmten Eigenschaften und in ihren Anpassungen an bestimmte Variablen. Diese Variablen können Faktoren sein, auf die die Pflanzen reagieren (z.B. Bodenbedingungen, Störungsregime) oder Effekte von Pflanzen im Ökosystem (z.B. Biomasseproduktion, Streubildung). Ersteres ist eine Definition von „funktionellen Antwort-Gruppen“ (functional response groups) und Letzteres von „funktionellen Effekt-Gruppen“ (functional effects groups). Oft mag es schwierig sein, Antwort von Effekt zu unterscheiden; beispielsweise wird einerseits Beweidung durch die Vegetationszusammensetzung beeinflusst, während andererseits Beweidung gleichzeitig selektiv Biomasse verringert.

Unter Funktion kann man bei biologischen Fragestellungen ganz allgemein die Rolle verstehen, die biotische Einheiten (wie Organismen oder Pflanzengesellschaften) für ökologische Prozesse spielen, also inwiefern sie Energie-, Stoff- oder Informationsflüsse (für andere biotische Einheiten) bedingen oder modifizieren (BEIERKUHNEIN & SCHULTE 1999). Es hat sich gezeigt, dass Gruppierungen von Arten zu funktionellen Gruppen (z.B. N-Fixierer) für spezielle Ökosysteme eine sinnvolle Art der Beschreibung von Schlüsselfunktionen darstellen, da einige dieser Gruppen in einem bestimmten Ökosystem oft eine besondere Rolle spielen (vgl. STEFFEN et al. 1992). Verschiedene Arten innerhalb

einer funktionellen Gruppe gewährleisteten Redundanz bestimmter Funktionen im System, was bei Störungen zur Aufrechterhaltung der Systemfunktion unerlässlich ist (WALKER et al. 1999: Resilience Hypothesis, Insurance Hypothesis). Die Gruppierung von Arten erfolgt oftmals gemäß den begrenzenden oder dominierenden Prozessen eines Ökosystems (WALKER 1992) bzw. entsprechend der Fragestellung und den zu erwartenden Antworten (HOBBS 1997). Gruppierungen spiegeln somit häufig den Zweck der Klassifizierungen wieder (KÖRNER 1993, SOLBRIG 1993).

4.2 Lebensformen und -strategien

Im Laufe der Evolution kam es durch parallele Merkmalsdifferenzierungen zu ökologischen Anpassungen (Adaptionen) und Bildung von Lebensstrategien. Dabei spielen folgende Anpassungskomplexe eine Rolle:

Morphologisch:

- Lebensform
- Lebensstrategien

Ökophysiologisch: Funktionstypen, z.B.

- Meso-, Xero-, Hydrophyten
- CAM-, C₄-Pflanzen
- Halophyten, Epiphyten

LEBENSFORMEN

Als Begründer der neuzeitlichen Lehre der Lebensformen kann VON HUMBOLDT (1806) angesehen werden, der 16 „Hauptformen“ unterschied, wie z.B. Kaktus-, Bananen-, Palmen-, Lorbeerform, Heidekräuter, Gräser, Farne. Seit WARMING (1806, 1902) versteht man unter Lebensform den Habitus einer Pflanze im Einklang mit ihren Lebensbedingungen. Eine Gruppe von Organismen unterschiedlicher systematischer Stellung weist aufgrund ähnlicher Lebensbedingungen gleichartige Anpassungen (z.B. Habitus, Lebenszyklus) auf. Daher stehen sie in engem Zusammenhang mit den wirkenden Standortfaktoren.

Das Lebensformen-System nach RAUNKIAER (z.B. 1937) beachtet bei der Gliederung der Pflanzen Lage und Schutz der Erneuerungsknospen bzw. der Überdauerungsorgane während der durch Kälte und/oder Trockenheit bedingten Vegetationsruhe sowie die Lebensdauer der Sprosse. Die fünf Lebensformen-Haupttypen sind:

- Phanerophyten (Luftpflanzen)
- Chamaephyten (Zwergpflanzen, Zwergsträucher)
- Hemikryptophyten (Oberflächenpflanzen)
- Kryptophyten („Verborgene“ Pflanzen: Geophyten, Helophyten, Hydrophyten)
- Therophyten (Annuelle, Einjährige)

Dieses System gilt in Gebieten mit periodischer Vegetationsruhe und ist somit in Gebieten mit dauerhumiden und warmen Klima nur bedingt verwendbar. ELLENBERG & MUELLER-DOMBOIS (1967b) erweiterten die Klassifikation für eine weltweite Anwendung und bezogen zudem Kryptogamen mit ein (vgl. REICHELT & WILMANN 1973, FREY & LÖSCH 1998).

LEBENSSTRATEGIEN

Unter Lebensstrategie versteht man einen Komplex gemeinsam erworbener Anpassungsmerkmale, entstanden durch Merkmalsdifferenzierung und -evolution („co-evolved adaptive traits“, STEARNS 1976, DURING 1979). Durch deren Analyse können Organismen zu „Funktionstypen“ zusammengefasst werden, die einerseits kennzeichnend für Pflanzengesellschaften und Habitate sind und andererseits auch Indikatoreigenschaften aufweisen. Erste Konzepte zu Lebensstrategien stammen von russischen Geobotanikern (z.B. RAMENSKY 1938). Unterschieden wurden dabei aggressive Arten („violents“), tolerante Arten („patients“), nicht konkurrierende Arten („explerents“) und Pioniere/Besiedler („pioneers“). Das erste eigentliche Modell, das auch heute noch weit bekannt ist, ist das der **r- und K-Selektion** (MCARTHUR & WILSON 1967). Dabei werden die Pflanzen in r- und K-Strategen unterteilt. Bei r-Strategen handelt es sich um Arten mit kurzer Lebensdauer, hoher Fortpflanzungsrate und geringer Konkurrenzkraft, während K-Strategen konkurrenzkräftigere Arten sind, die sich über einen längeren Zeitraum entwickeln. Die meisten Arten liegen zwischen den reproduktionsbiologischen und ökologischen Extremen (FREY & LÖSCH 1998).

GRIME (1979) und FREY & HENSEN (1995a) schufen weitere Systeme, die im Folgenden vorgestellt werden. DURING (1979) erstellte ein System für Bryophyten, das von FREY & KÜRSCHNER (1991) weiterentwickelt wurde.

Strategietypen (nach GRIME 1979, 1985, 1988):

strategies = a grouping of similar or analogous genetic characteristics which re-occurs widely amongst species or populations and causes them to exhibit similar ecology

Unter Strategietypen versteht man eine Gruppierung aufgrund von ähnlichen oder analogen genetischen Eigenschaften, die häufig unter Arten oder Populationen auftreten und dazu führen, dass diese Arten ähnlich sind hinsichtlich ihrer Ökologie.

Das von GRIME entwickelte trianguläre Lebensstrategie-System (CSR-Schema nach GRIME 1979, 1985, 1988), das von DIERSCHKE (1994) als „Dreiecksmodell ökologischer Primärstrategien“ bezeichnet wird, geht davon aus, dass im Laufe der Evolution v.a. Stress und Störungen bei der Selektion von Arten von Bedeutung waren.

stress = The external constraints which limit the rate of dry matter production of all or part of the vegetation.
disturbance = The mechanisms which limit the plant biomass by causing its partial or total destruction.

Unter Stress versteht man nach GRIME (1979) die externen Zwänge, die die Rate an Trockenmasseproduktion der Vegetation oder eines Teils davon, begrenzen. Als Störung (= „disturbance“) werden die Mechanismen bezeichnet, die die Biomasse der Pflanzen begrenzen, indem die Pflanzen teilweise oder völlig zerstört werden.

Es gibt drei Primärstrategien bei Pflanzen – Konkurrenzkraft, Reaktionsfähigkeit auf Störungen und Stresstoleranz – woraus sich **Konkurrenz-Strategen** (C = competitive), **Ruderal-Strategen** (R = ruderal) und **Stresstoleranz-Strategen** (S = stress-tolerant) ableiten lassen. Konkurrenz-Strategen zeichnen sich durch eine hohe Konkurrenzkraft aus, die Ressourcen (Licht, Nährstoffe, Wasser, Raum) gleichmäßig nutzen und deren Habitat wenig von Stress und Störung beeinflusst ist. Diese Arten treten vor allem in stabilen Vegetationseinheiten auf (mittlere bis späte Sukzessionsstadien) und umfassen den größten Anteil an vorkommenden Arten. Ruderal-Strategen sind Arten mit nur geringer Konkurrenzkraft, aber raschem Wachstum und hoher Reproduktionsrate. Die ein- bis wenigjährigen Pflanzen tolerieren Störungen und besiedeln als Pionierpflanzen neu entstandene Habitate sehr schnell. Stresstoleranz-Strategen hingegen sind eher langlebig und kleinwüchsig und kommen in Habitaten vor, die von Stress geprägt sind, wie bspw. Nährstoffarmut, Trockenheit, Lichtmangel, Salzgehalt, Bodenversauerung. Dabei sind Produktivität und Reproduktionsrate begrenzt.

Unter Sekundärstrategien versteht man intermediäre Zwischenstufen, z.B. Konkurrenz-Ruderal-Strategen [C-R], Konkurrenz-Stress-Strategen [C-S], Stress-Ruderal-Strategen [S-R], Intermediärer Typ [C-S-R] (vgl. FREY & LÖSCH 1998).

Dieses Schema berücksichtigt nicht alle Unterschiede zwischen Arten und Habitaten, sondern gibt unter starker Vereinfachung eine Zusammenfassung (WILSON & LEE 2000).

Blatt-Höhe-Samen pflanzenökologisches Strategieschema nach WESTOBY 1998

(„leaf-height-seed“ plant ecology strategy scheme = LHS PESS)

Die Strategie der Arten gemäß ihrer ökologischen Eigenschaften wird als Position in einem dreidimensionalen Koordinatensystem dargestellt. Als Achsen dienen dabei die spezifische Blattfläche (specific leaf area, SLA), die Höhe der Pflanze im Reifezustand und die Samenmasse. Das LHS-Schema vermeidet zwei Schwierigkeiten des CSR-Schemas: Es geht nicht davon aus, dass es keine lebensfähigen Strategietypen unter hohem Stress und hoher Störung gibt (das fehlende Stück im CSR-Dreieck im Vergleich zu einem zweiachsigen Rechteck). Es unterscheidet zwei Aspekte von Störung: Höhe im Reifezustand (drückt das Wachstum zwischen Störungen aus) und Samenmasse (drückt die Kapazität aus, innerhalb einer bestimmten Distanz wachsen zu können).

Ziel des LHS-Schemas ist es, einen Vergleich zwischen vielen verschiedenen Pflanzen zu ermöglichen – und das sogar weltweit.

Mehrdimensionales Lebensstrategie-System für Phanerogamen und Kryptogamen (nach FREY & HENSEN 1995a):

Dieses System gliedert sich in neun Haupttypen, die nach folgenden Merkmalskomplexen klassifiziert werden:

- Meiden und Tolerieren von Stress
- Lebensdauer: einjährig (annuell), zweijährig (bienn), wenigjährig (paucienn) und ausdauernd (perennierend)
- Lebensformen im Sinne von RAUNKIAER (1937) und ELLENBERG & MUELLER-DOMBOIS (1967b)
- Ausbreitungspotential
- Reproduktionsverhalten

Die Diasporenbank im Boden und die Etablierung (establishment) – zwei weitere ausbreitungs- und reproduktionsbiologische Mechanismen – bleiben dabei noch unberücksichtigt. Die Haupttypen der Lebensstrategien werden v.a. aufgrund der Lebensdauer der Arten eingeteilt, während bei den Untergruppen ausbreitungs- und reproduktionsbiologische Merkmale stärker in den Vordergrund rücken (vgl. FREY & LÖSCH 1998).

Tabelle 4.1: Lebenstrategie-System nach FREY & HENSEN (1995a).

STRESS MEIDENDE (Avoidance strategy)

- | | |
|-----------------------|------------------------|
| 1. Einjährige Pendler | Annual shuttle species |
| 2. Kurzlebige | Fugitives |
| 3. Kryptophyten | Kryptophytes |

STRESS TOLERIERENDE (Tolerance strategy)

- | | |
|--------------------------------------|---------------------------------------|
| 4. Wenigjährige Pendler | Short-lived shuttle species |
| 5. Besiedler | Colonists |
| 6. Ausdauernde Besiedler | Perennial colonists |
| 7. Ausdauernde Pendler | Perennial shuttle species |
| 8. Ausdauernde s.str. | Perennial stayers |
| 9. Ausdauernde mit Diasporenjahren / | Perennial stayers with diaspore years |

So erfolgt eine weitere Untergliederung also nach Nah- und Fernausbreitung sowie bei den Ausdauernden zusätzlich aufgrund der Lebensformen und dem Reproduktionsverhalten (vgl. FREY & LÖSCH 1998, Tab. 8-1, S. 263).

4.3 Anpassungen (Adaptionen)

Störungen können verschiedene Reaktionen bei Pflanzen auslösen:

1. **Hemmung** des Pflanzenwachstums
2. **Toleranz**: Überleben trotz Störung
3. **Förderung** durch Störung

In welcher Weise eine bestimmte Pflanzenart auf Störung reagiert hängt von der Art ihrer Anpassung an Störungsereignisse ab. Dabei kann es sich um morphologische bzw. funktionelle Anpassungen handeln. Beispiele hierfür sind:

Einige Kiefernarten (*Pinus spec.*) sind bis zu einem bestimmten Grad feuertolerant und die Samenverbreitung ist oft sogar von Feuer abhängig (Förderung durch Störung!). Die Bruchweide (*Salix fragilis*), eine typische Art der Weichholzaue ist an Überflutungen angepasst. Die vegetative Verbreitung wird gefördert durch Abbrechen von Zweigen an Sollbruchstellen bei Überflutungen und Transport mit dem Hochwasser. Der Strandhafer (*Ammophila arenaria*) toleriert Übersandungen durch Wind- oder Sturmereignisse und das Wurzelwachstum wird dadurch sogar angeregt. Kritisch ist hierbei anzumerken, dass man Wind und Sturm entweder als einzelne Störungsereignisse betrachten kann oder aber als Standortbedingungen.

Übersandungen beim Silbergras können ebenfalls durch Wind, aber auch durch häufig auftretende Tieraktivitäten hervorgerufen werden. *Corynephorus canescens* toleriert Übersandungen nicht nur (TUXEN 1928), sondern wird sogar in seiner Entwicklung gefördert (ELLENBERG 1996). Grund dafür ist, dass Übersandung einen Anreiz liefert, neue sprossbürtige Wurzeln zu bilden. Die Vitalität hängt stark vom Alter der Wurzeln ab (MARSHALL 1965). Nach LUX (1964) bedingt die Sandablagerung innerhalb eines Silbergrashorstes ein seitliches Abspreizen der Stängel und schließlich erneute Bestockung. Die Höchstgrenze der Übersandung, welche das Silbergras noch toleriert, beträgt ca. 10 cm (LUX 1964, MARSHALL 1965).

Eigenschaften, die mit Störung zusammenhängen, lassen sich in drei Kategorien unterteilen (LAVOREL et al. 1997):

„**Life history**“ – Annuelle oder kurzlebige Perenne werden in der Regel durch Störungen gefördert, die offene Stellen schaffen, wo sonst hauptsächlich Gräser und Perenne dominieren (BELSKY 1992, DIAZ et al. 1994).

Pflanzenmorphologie – scheint gut mit Reaktion auf Störung einherzugehen. Größe und Höhe von Pflanzen nimmt häufig mit steigender Störungsintensität ab. Vermutlich liegt das an der Korrelation von Pflanzengröße mit einigen physiologischen Eigenschaften, die eine Anpassung an solche offenen Stellen darstellen, sowie an dem direkten Zusammenhang zwischen Pflanzengröße und dem Zugang von Herbivoren (NOY-MEIR et al. 1989). Alternativ können Klassifikationen wie Raunkiaers Lebensformen oder Wuchsformen

benutzt werden, um morphologische Veränderungen entlang von Gradienten steigender Störungsintensität zu analysieren (McINTYRE et al. 1995).

Regenerationseigenschaften – obwohl häufig als Schlüsselfaktoren bezeichnet, sind doch häufig nicht detailliert untersucht, wahrscheinlich aufgrund der relativ aufwändigen Messung (LAVOREL et al. 1997). Sie sind auch wichtig für die Vorhersage von Effekten aufgrund von Veränderungen von Störungsregimen. In einem bestimmten Arbeitsgebiet ist es notwendig die relevanten Eigenschaften an die dominanten Lebensformen anzupassen. Ansteigende Störungsintensität fördert generative im Gegensatz zu vegetativer Vermehrung (BULLOCK et al. 1995).

In Sandlebensräumen spielen in diesem Zusammenhang auch zeitliche Anpassungen eine Rolle: Die Frühjahrstherophyten (z.B. *Spergula morisonii*, *Teesdalia nudicaulis*, *Cerastium semidecandrum*) keimen häufig schon im Herbst, entwickeln sich im feuchten Frühjahr, nutzen die Frühjahrsniederschläge zum Heranwachsen und gelangen zur Samenreife vor der Sommerhitze, die sie somit umgehen (GAUME 1926, BERGER-LANDEFELDT & SUKOPP 1965).



Abbildung 4.1: *Spergula morisonii*

Dieses Prinzip bedingt einen vergleichsweise großen Therophytenreichtum in einer Silbergrasflur (TÜXEN 1928). *Jasione montana*, *Plantago arenaria* und *Filago minima* entwickeln eine neue Population am Ende des Sommers bzw. im Herbst (BERGER-LANDEFELDT & SUKOPP 1965).

4.4 Bildung funktioneller Gruppen

Eine Möglichkeit der Einteilung von Arten in funktionelle Gruppen ist das Auftreten gleichartiger Reaktion auf eine bestimmte Störung (z.B. NOBLE & SLATYER 1980, FRIEDEL et al. 1988, GITAY & NOBLE 1997). Nach BARBAULT et al. (1991) sollten funktionelle Gruppen morphologisch und physiologisch definiert werden, da morphologische und physiologische Eigenschaften von Arten im engen Zusammenhang mit der Ressourcenverfügbarkeit und Interaktionen zwischen Arten stehen. Allgemein geht man davon aus, dass eine Gruppe von Arten, die ähnliche Mechanismen haben, um Ressourcen zu nutzen oder auf Störungen zu reagieren, sich unter bestimmten Umständen z.B. nach Störungen ähnlich verhalten. Es werden also diejenigen Organismen zusammengefasst, die auf ähnliche Art und Weise auf eine Veränderung von Umweltfaktoren reagieren (GITAY & NOBLE 1997, SHUGART 1997).

Gruppierungs-Kriterien (HOBBS 1997) können beispielsweise sein:

- Nutzung von Ressourcen (z.B. N-Fixierer)
- Funktion im Stoffkreislauf (z.B. Produzenten, Konsumenten, Destruenten)
- Reaktion auf Störung (z.B. konkordant, diskordant)
- Reaktion auf die abiotische Umwelt (z.B. Mesophyten, Xerophyten)
- Reproduktionsstrategien (z.B. autogam, anemogam)
- Bestäubungstypen (z.B. zoochor, anemochor)
- Stresstoleranz (z.B. Halophyten)
- Wuchs- und Lebensformen (z.B. nach RAUNKIAER 1937)
- Physiologische Typen (z.B. C3, C4, CAM)
- Phänologie

Analog zum Begriff „funktionelle Gruppen“ werden manchmal auch die Begriffe „Lebensformen“ (RAUNKIAER 1934, 1937), „Sippen“ (SIMBERLOFF & DAYAN 1991), „Pflanzenformen“ (BOX 1981), „Pflanzenstrategien“ (GRIME 1974, 1977, TILMAN 1988) und Gilden (ROOT 1967, JAKSIC 1981, HAWKINS & MACMAHON 1989, SIMBERLOFF & DAYAN 1991, WILSON & ROXBURGH 1994) verwendet. Der Begriff funktionelle Gruppe ist somit keine phylogenetische Klassifizierung. Struktur und „Life History“ von Pflanzen unterschiedlicher Abstammung sind häufig konvergent in verschiedenen Ökosystemen entstanden. Daher erscheinen unterschiedliche Ökosysteme in gewisser Hinsicht häufig als ähnlich (SHUGART 1997).

Pflanzenwachstum hängt u.a. von der Ressourcenverfügbarkeit an einem bestimmten Standort ab. Die Effizienz einer Pflanze, mit der sie die lokalen Habitatbedingungen ausnutzt, variiert nicht nur wegen der klimatischen Bedingungen am Standort, sondern auch in Abhängigkeit vom Lebenszyklus und der Konkurrenz mit anderen Pflanzen. Beispielsweise sind Fröste für viele Pflanzen besonders während des Keimlingsstadiums und beim Austreiben der Knospen gefährlich. Es ist daher notwendig, dass die Klassifizierung in funktionelle Gruppen solche spezifischen Risiken soweit wie möglich berücksichtigt (CRAMER 1997). Lokale Veränderungen (z.B. auf dem plot- oder patch-scale) können häufig wichtig für das Überleben einzelner Arten oder funktioneller Gruppen sein. Da sich solche Veränderungen dann jedoch auf die Ökosystem- bzw. Landschaftsebene auswirken können, sind jeweils auch Untersuchungen auf größeren Maßstabsebenen erforderlich (HOBBS 1997, JENTSCH et al. 2002).

SONDERFORMEN:

Gilden (z.B. ROOT 1967):

<p>guilds = a group of species that exploit the same class of environmental resources in a similar way</p>

Als Gilden werden Gruppen von Arten bezeichnet, die die gleiche Art von Umweltressourcen in ähnlicher Weise nutzen.

Häufig werden die Begriffe „funktionelle Gruppen“ und „Gilden“ synonym verwendet (HAWKINS & MACMAHON 1989), doch sollten nach GITAY & NOBLE (1997) Gilden durch gleichartige Ressourcennutzung gekennzeichnet sein, während funktionelle Gruppen sich eher durch eine gleichartige Reaktion auf Störungen auszeichnen (BEIERKUHNLIN & SCHULTE 1999).

Module (z.B. PAINE 1980):

modules = groups of closely interacting species

Eng miteinander interagierende Arten können zu Modulen zusammengefasst werden.

„Vital attribute-System“ (nach NOBLE & SLAYTER 1980):

Vital attributes are those attributes of a species which are vital to its role in a vegetation replacement sequence.

1. The method of arrival or persistence of the species at the site during and after a disturbance.
2. The ability to establish and grow to maturity in the developing community.
3. The time taken for the species to reach critical life stages.

„Vital attributes“ sind diejenigen Eigenschaften von Arten, die ausschlaggebend für ihre Rolle in einer Sukzessionsabfolge sind.

1. Die Art der Ausbreitung oder Überdauerung der Arten an einem Standort während oder nach einer Störung.
2. Die Fähigkeit zu Etablierung und Wachstum (bis zur Reife) in einer sich entwickelnden Pflanzengemeinschaft.
3. Die Zeit, die Arten brauchen, um kritische Lebensstadien zu erreichen.

4.5 Einteilung nach Wuchsform

Unter Wuchsform im streng morphologischen Sinn versteht man alle den Habitus einer Pflanze bestimmenden Merkmale einschließlich ihrer Veränderungen durch Wachstum und Entwicklung (MEUSEL 1935). Ein grundlegendes Wuchsformen-System wird in BARKMAN 1988 beschrieben. Arten ähnlicher Wuchsform werden in der Literatur häufig als „funktionelle Gruppen“ definiert, jedoch fehlt bis jetzt der Beweis dafür. In dieser Arbeit soll getestet werden, ob es sich bei solchen, im Wesentlichen durch ihre Wuchsform charakterisierten Pflanzengruppen tatsächlich um „funktionelle Gruppen“ handelt, die eine

entscheidende Rolle in der durch Bodenstörungen und Ressourcenlimitierung geprägten Ökosystemdynamik spielen.

Die Definition der funktionellen Gruppen soll in dieser Arbeit vorwiegend nach dem Kriterium **Wuchsform** erfolgen. Es wird getestet, ob solche strukturellen Übereinstimmungen auch tatsächlich eine ähnliche funktionelle Rolle solcher Arten für die Vegetationsdynamik bedingen. Es werden drei Gruppen gebildet, die für die Dynamik offener Sandlebensräume als wesentlich erachtet werden: **Gräser/Grasartige** („G“), **(Halb-) Rosettenpflanzen** („R“) und **Kryptogamen** („M“). Damit lässt sich der Großteil der in offenen Sandlebensräumen vorkommenden Arten erfassen.

Eine weitere funktionelle Gruppe, die untersucht werden soll, sind Stickstoff fixierende Pflanzen („N“), welche allerdings auf die späteren Sukzessionsstadien beschränkt sind (Kapitel 6). Bei den anderen Untersuchungen (Kapitel 5 und 7) wurden die Arten dieser Gruppe den „Sonstigen“ zugeordnet. Die Menge dieser Arten ist bei den letztgenannten Untersuchungen auch wesentlich geringer als bei dem Experiment zur Rolle der N-Fixierer (Kapitel 6).

Bei manchen Arten fällt eine Entscheidung für die Zuordnung zu Rosetten oder zu Sonstigen schwer, z.B. bei *Chrysanthemum vulgare* oder *Achillea millefolium*. In der Literatur werden diese Arten manchmal zu den Halbrosettenpflanzen gezählt (z.B. FISCHER 1997). In Sandlebensräumen liegen die Blätter dieser Arten jedoch fast nie dem Boden an, sondern wachsen recht schnell in die Höhe. Da dieses Verhalten sich stark von den anderen Rosettenpflanzen unterscheidet, wurden sie zu den Sonstigen gerechnet. Die genaue Zuordnung aller in dieser Arbeit vorkommenden Pflanzenarten zu den verschiedenen Pflanzengruppen findet sich in der Gesamtartenliste im Anhang (C).

4.5.1 Gräser / Grasartige

Der Gruppe Gräser/Grasartige wurden alle Arten der Familien Poaceae, Cyperaceae, Juncaceae zugeordnet. Obwohl es sich also nicht nur um Süßgräser, sondern auch um Sauergräser und Binsen/Simsen handelt, wird der Einfachheit halber die Bezeichnung „Gräser“ verwendet. Der Großteil der Arten gehört auch tatsächlich zur Familie der Süßgräser/Poaceae (vgl. Gesamtartenliste im Anhang C). Die häufigsten Arten waren hierbei in den früheren Sukzessionsstadien *Corynephorus canescens*, *Agrostis capillaris*, *Deschampsia flexuosa*, in den späteren Stadien auch *Poa compressa*, *Bromus tectorum* und *Festuca ovina*. Als Vertreter der Cyperaceae kam *Carex hirta* vor, bei den Juncaceae *Juncus tenuis* und *Luzula campestris*. Während die Familie der Poaceae der Überordnung Commelinanae zuzuordnen ist, gehören Juncaceae und Cyperaceae zur Überordnung Juncanae. Beide Überordnungen gehören zur gleichen Unterklasse, der Commelinidae, der progressivsten Unterklasse der Einkeimblättrigen. Die gesamte Klasse umfasst noch sehr

unterschiedliche Wuchsformen (z.B. Bromelien). Bei den Echten Gräsern (Poaceae) handelt es sich meist um krautige Pflanzen mit stielrunden, meist hohlen Stängeln („Halmen“), die verdickte Knoten und zweizeilig angeordnete Blätter aufweisen. Ein Blatt besteht aus einer langen, schmalen Blattspreite und einer stengelumfassenden Blattscheide, an deren Grenze sich oft ein Blatthäutchen (Ligula) befindet. Die Blütenährchen sind zu rispigen oder ährigen Gesamtblütenständen vereinigt (Rispen- und Ährengräser).

Juncanae weisen im Habitus große Ähnlichkeiten mit den Poaceae auf, doch zeichnen sie sich durch kaum hohle und nicht verdickte Stengelknoten mit dreizeiliger Blattstellung aus.

Die Juncaceae sind in Mitteleuropa durch die grasähnlichen Hainsimsen (*Luzula*) und Binsen (*Juncus*) vertreten, deren Blätter meist stielrund sind. Die Blütenformel entspricht noch meist der der Liliaceae, während bei den Cyperaceae zunehmend Rückbildungen auftreten. Diese Familie kommt v.a. auf sumpfigen Böden vor, somit also selten in offenen Sandlebensräumen (dort z.B. *Carex hirta*) (STRASBURGER 1998).



Abbildung 4.2: *Luzula campestris*

Grasartige gehören neben immer-, regen-, sommergrünen Laubböhlzern, immergrünen Nadelhölzern, Epiphyten (Gefäßpflanzen), Sukkulenteu und Zwergsträuchern zu den charakteristischen Lebensformen bei der Einteilung der Vegetation (physiognomische Vegetationsgliederung) in terrestrische Formationstypen. Unter Formationen versteht man hierbei selbstständige und vielfach sehr komplexe Vegetationstypen, während man einfache, nur aus einer Wuchsform aufgebaute und häufig unselbstständige Vergesellschaftungen als Synusien bezeichnet (STRASBURGER 1998).

Anpassungen der Gräser an die extremen Lebensbedingungen in offenen Sandlebensräumen sind u.a. ihre schmalen Blätter, die bei manchen Arten sogar als Rollblätter ausgebildet sind, um die Verdunstung zu minimieren (z.B. *Corynephorus canescens*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca spec.*). Einen weiteren Verdunstungsschutz stellen die epicuticulären Wachse dar. Gräser ragen im Gegensatz zu anderen Arten, wie z.B. Rosettenpflanzen, vom Boden empor, was die Ausbreitung durch den Wind erleichtert und auch eine Möglichkeit ist, den hohen Temperaturen etwas zu entgehen, die an heißen Sommertagen direkt auf der Bodenoberfläche herrschen. Um das Niederschlagswasser möglichst effizient zu nutzen, weisen viele Gräser ein dichtes Wurzelsystem auf (Büschelwurzeln), wobei es sich meist um ein sekundär homorhizes/homogenes Wurzelsystem handelt (STRASBURGER 1998).

4. Das Konzept „Funktionelle Pflanzengruppen“ (plant functional types)



Abbildung 4.3: *Corynephorus canescens* blühend



Abbildung 4.4: *Corynephorus canescens* mit Ameisenübersandung



Abbildung 4.6: *Agrostis capillaris*



Abbildung 4.5: Blütenrispe von *Agrostis capillaris*



Abbildung 4.7: *Deschampsia flexuosa*



Abbildung 4.8: Blütenrispe von *Deschampsia flexuosa*

4.5.2 Rosetten- / Halbrosettenpflanzen

Die Bezeichnung „Rosette“ ist lateinisch-französischen Ursprungs und bedeutet „Röschen“. Es handelt sich um eine lockere bis dichtgedrängte Anordnung von zumeist grundständigen Laubblättern an der Sprossbasis einer Pflanze. Die Blattstellung kann verschieden sein. Die meisten Rosetten weisen eine schraubige Blattstellung auf; doch es gibt auch kreuzgegenständige (Bsp.: *Arnica*). Bei Rosettenpflanzen entspringen die Laubblätter sehr dicht übereinander an der Sprossachse und liegen dem Boden mehr oder weniger an. Rosetten entstehen vorwiegend im Frühling und Sommer, gelegentlich auch im Frühherbst, so dass sie im September und Oktober oft gut entwickelt sind. Der aus einer Rosette hervorgehende Spross erreicht seine Blühreife in der Regel erst in der folgenden Vegetationsperiode. Doch auch eine Entwicklung innerhalb einer Vegetationsperiode ist möglich (FISCHER 1997).

Die Überdauerung der kalten Jahreszeit wirkt zwar einerseits als „Wachstumsbremse“, aber andererseits kann das Ausgesetztsein der winterlichen Kälte sogar eine wesentliche Voraussetzung für die Blühreife einer Pflanze sein. Blühinduktion erfolgt bspw. bei der Wilden Möhre (*Daucus carota*) durch Kälte, Langtag oder beides zusammen. Anschließend beginnen die Sprossachsen in die Länge zu wachsen und zu blühen.

Während des Winters werden normalerweise keine neuen Rosettenblätter angelegt. Durch Wassermangel kann es zu Trockenschäden kommen, die sich in Braunfärbung und Dürre äußern. An warmen, frostfreien Wintertagen können Rosettenpflanzen kurzfristig Photosynthese betreiben. Eine Gefahr sind schneelose Winter mit austrocknenden Winden, die den Tod mancher Rosetten durch Eisbildungen in den Zellen verursachen können. Ein Schutz der Überdauerungsknospen gegen Austrocknung und Erfrieren ist essentiell. Dies geschieht durch Anlage an der Erdoberfläche in der obersten Schichten, wo sie durch das umgebende Erdreich und von den dicht gedrängten Laubblättern oder deren verwitterten Resten umhüllt sind. Daher zählen die Rosettenpflanzen auch zur Gruppe der Hemikryptophyten (FISCHER 1997).

Man unterscheidet zwischen Halb- und Ganzrosettenpflanzen je nach dem Entwicklungsstand zur Blütezeit. Bei Halbrosettenpflanzen strecken sich zur Blütenbildung die oberen Internodien und bilden einen bis in die Blühregion beblätterten Spross. Dabei sterben die Rosettenblätter meist ab (Bsp.: *Verbascum*). Bei Ganzrosettenpflanzen findet auch zur Blütezeit keine Auflösung der Rosetten statt, so dass die Rosette während der ganzen Vegetationsperiode am Leben bleibt. Zwischen Rosette und der Blühregion entsteht ein blattloses Internodium, ein Infloreszenzstiel (Grundinternodium der Infloreszenz = Schaft). Schäfte können aus Haupt- oder aus Seitensprossen entstehen. Seitliche Schäfte (= Blühsprosse) finden sich bspw. bei den Wegerich-Arten (*Plantago*).

Die Hauptachse hingegen ist die Rosette, die monopodial („geradeaus“) weiterwächst (FISCHER 1997).

Halbrosettenpflanzen sind z.B. *Daucus carota*, *Echium vulgare*, *Erigeron annuus*, *Oenothera biennis*, *Rumex acetosella*, *Verbascum spec.*

Ganzrosettenpflanzen sind z.B. *Hieracium pilosella*, *Hypochoeris radicata*, *Plantago spec.*, *Leontodon spec.*, *Taraxacum spec.*, *Erodium cicutarium*, *Erophila verna*, *Teesdalia nudicaulis*

Blattrosetten und Lebensdauer (FISCHER 1997)

Hapaxanthe (= monokarpische Pflanzen = einfrüchtige Pflanzen) blühen und fruchten nur ein einziges Mal, und zwar unabhängig von ihrer Lebensdauer; daher gibt es Einjährig- (Anuelle), Zweijährig- (Bienne) und Mehrjährig-Hapaxanthe (Plurienne) (FISCHER 1997). Die Arterhaltung erfolgt nach dem Absterben über Samen.

Anpassungen von Rosettenpflanzen

Blattrosetten schaffen sich ein eigenes Mikroklima. Unter den eng am Boden anliegenden Blättern bleibt der Boden länger kühl und feucht. Der Schattenwurf der Blätter behindert zudem die Keimung anderer Pflanzen in direkter Nachbarschaft und bietet somit Schutz vor Konkurrenten um Wasser und Nährstoffe.

Spezialisten wie z.B. *Hieracium pilosella* (Kleines Habichtskraut) besitzen zusätzlich noch Haare, die weitere Funktionen erfüllen. Die seidig-silbrige Behaarung auf der Blattunterseite hält die Luft länger feucht, und die vom Boden reflektierte Sonnenstrahlung kann das Blatt von unten nicht allzu stark aufheizen.



Abbildung 4.9: *Hieracium pilosella*; links: mit Tau auf den Haaren der Blattoberseite. rechts: mit zusammengerollten Blättern, so dass die helle Blattunterseite sichtbar wird (Sommer 2003).

Die langen, locker stehenden Haare auf der Blattoberseite können die Pflanze ebenfalls länger feucht halten und dienen auch dazu, den Morgentau einzufangen (vgl. Abb. 4.9 links), der dann über den Boden von der Pflanze aufgenommen werden kann. Bei großer

Hitze und Trockenheit, wie bspw. im Sommer 2003 (vgl. Abb. 4.9 rechts), können sich die Blätter nach oben zusammenrollen, so dass die helle Blattunterseite nach oben zeigt und reflektierend wirkt.

Die Kapazität, viele stark verzweigte Stolonen zu produzieren, scheint v.a. von Vorteil zu sein, um offene Sandflächen auszunutzen (z.B. Kaninchenausscharrungen) sowie bei Nährstoffanreicherung (z.B. Kaninchenlatrinen). Diese Wuchsform ermöglicht somit eine gute Ausnutzung der räumlichen und zeitlichen Muster („patchiness“) von herbivoren Weidegängern, v.a. Kaninchen (BISHOP & DAVY 1985). Die Blütenbildung ist übrigens abhängig von der Dichte, wobei man darunter den mittleren Abstand von Einzelindividuen bzw. -sprossen einer Population versteht (DIERSCHKE 1994). Je dichter das Vorkommen, desto geringer ist die Wahrscheinlichkeit von Blütenbildung bezogen auf eine einzelne Pflanze (BISHOP & DAVY 1984).

Die Blätter werden während der Vegetationsperiode immer neu gebildet. Sie sind sowohl zu Beginn als auch am Ende der Vegetationsperiode kleiner als in den Sommermonaten (BISHOP & DAVY 1994).



Abbildung 4.10: *Erigeron annuus*

Halbrosettenpflanzen:

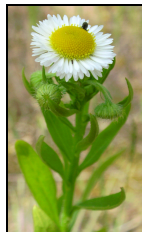


Abbildung 4.11:
Blütenstand
von *Erigeron
annuus*



Abbildung 4.12: Rosette von *Erigeron annuus*



Abbildung 4.13: Rosette von *Erigeron acris*

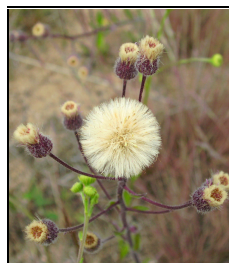


Abbildung 4.14:
Blütenstand von
Erigeron acris



Abbildung 4.15: *Erigeron acris*

4. Das Konzept „Funktionelle Pflanzengruppen“ (plant functional types)



Abbildung 4.16:
Blütenstand von
Rumex acetosella



Abbildung 4.17: Rosette von *Rumex acetosella*

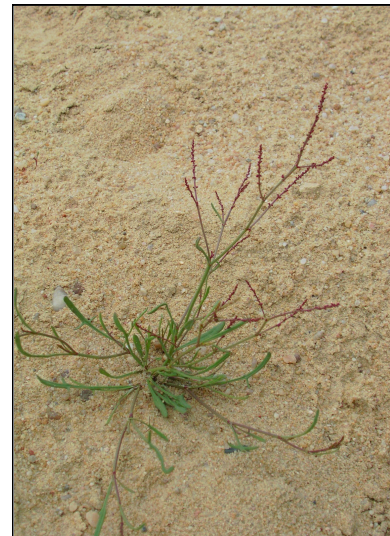


Abbildung 4.18: *Rumex acetosella*

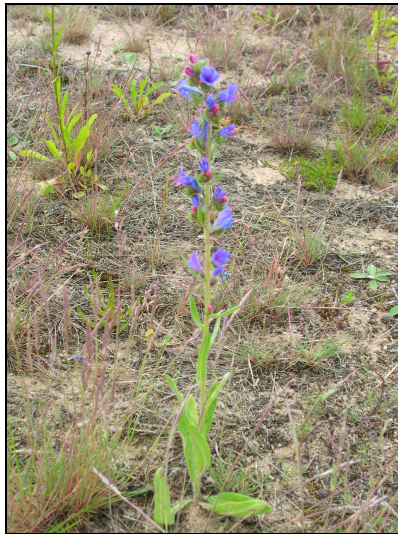


Abbildung 4.19: *Echium vulgare*



Abbildung 4.20: Rosetten von *Echium vulgare*



Abbildung 4.21: Blüte
von *Echium vulgare*



Abbildung 4.22: *Verbascum densiflorum*
blühend, umgeben von Rosetten von
Oenothera biennis



Abbildung 4.23: Rosette von
Oenothera biennis



Abbildung 4.24: Rosette von
Verbascum densiflorum



Abbildung 4.25: *Jasione montana*, oben Blüten,
links Rosette

Ganzrosettenpflanzen:



Abbildung 4.26: Rosetten von *Hieracium pilosella*



Abbildung 4.27: *Taraxacum officinalis*



Abbildung 4.28: Rosette von *Hypochoeris radicata*



Abbildung 4.29: *Erodium cicutarium*



Abbildung 4.30:
Hypochoeris radicata



Abbildung 4.31:
Blütenkopf von
Hypochoeris radicata



Abbildung 4.32: *Teesdalia nudicaulis*



Abbildung 4.33: *Plantago lanceolata*



Abbildung 4.34: *Erophila verna*

4.5.3 Kryptogamen

Kryptogamen - „Pflanzen, die im Verborgenen heiraten“ (griech. *kryptós*: verborgen/versteckt, *gamós*: Hochzeit) - umfassen die Algen, Pilze, Flechten, Moose und Farne. Sie bilden keine biologisch-systematische Einheit. Carl von Linné stellte sie bereits im Jahre 1735 als 24. Klasse in sein „Systema Naturae“, worin alle sich mit Sporen vermehrenden, blütenlosen Pflanzen und Pilze den samenausbildenden Spermatophyten (Samenpflanzen) bzw. den Phanerogamen, also sich „sichtbar paarenden“ Blütenpflanzen gegenübergestellt werden. Die sexuelle Vermehrung der Pflanzen findet im Rahmen eines Generationswechsels statt mit einer Gametophyten- und Sporophytengeneration.

In offenen Sandlebensräumen kommen v.a. Moose und Flechten häufig vor. Algen spielen insbesondere auf ganz offenen Sanden bei der Ausbildung einer biologischen Kruste eine Rolle und wurden dann auch entsprechend berücksichtigt (Deckungsschätzung). Höhere Pilze leben die längste Zeit des Jahres ausschließlich als weitverzweigtes Hyphengeflecht unsichtbar im jeweiligen Substrat und nur während eines kurzen Zeitraums erscheinen ihre Fruchtkörper. Somit traten Pilze oberirdisch v.a. bei den Herbstkartierungen in Erscheinung, wenn auch in vernachlässigbarer Größenordnung. Farne kamen überhaupt nicht vor.

Die häufigste Moosart früher Sukzessionsstadien offener Sandlebensräume ist *Polytrichum piliferum*. Dieses Laubmoos bildet etwa 3-5 cm hohe Rasen, die leichte Sandüberwehung bis zu 0,5–2 cm im Jahr ertragen können (BIRSE et al. 1957, ELLENBERG 1996, MARTINEZ & MAUN 1999). Es kommt auf bodensauren, sonnigen, trockenen Standorten, auf Sand und über flachgründigen Silikatfelsen vor (KREMER & MUHLE 1997). Typischerweise trägt es an den Blattspitzen je ein silbergraues Glashaar (FRAHM & FREY 1992), wodurch Strahlung in gewissem Maße reflektiert werden kann. Trockenperioden überdauert es mit eng anliegenden Blättchen, wobei der Moosrasen dann braun erscheint, während die Blättchen in feuchtem Zustand aufrecht abstehen und von grüner Farbe sind. Nach BECHTEL (1997) besitzt *Polytrichum piliferum* Substanzen, die die Keimung bestimmter Phanerogamen hemmen. Daneben kann auch die Höhe des Moosrasens die Keimung erschweren. Das Moos wächst besonders gut bei warmem, feuchtem Wetter. Die stärksten Zuwächse sind im Herbst zu verzeichnen, wenn die meisten Phanerogamen ihren größten Deckungsgradzuwachs bereits abgeschlossen haben.

Im Spergulo-Coryneporetum cladonietosum werden weite Flächen von dieser Art besiedelt. Zusammen mit Flechten v.a. der Gattung *Cladonia* bildet sich eine dichte Kryptogamenschicht, die bei geringem Nährstoffgehalt des Standorts über Jahre lang stabil bleiben kann (JENTSCH et al. 2002).

Weitere vorkommende Moosarten waren z.B. *Hypnum cupressiforme*, *Dicranum scoparium*, *Ceratodon purpureus*, *Racomitrium canescens*, *Rhytidiadelphus squarrosus*.

Flechten sind Doppelwesen aus Alge und Pilz, die miteinander in Symbiose leben, also in einer Lebensgemeinschaft zu gegenseitigem Nutzen. Der Pilzpartner bestimmt dabei meist das äußere Erscheinungsbild des Vegetationskörpers, während der Algenpartner über Photosynthese als Lieferant für Kohlenhydrate fungiert. Flechten sind weit verbreitet, häufig konkurrenzschwach und in großer Mannigfaltigkeit als „Überlebenskünstler“ auf extremen Standorten zu finden (KREMER & MUHLE 1997). Die meisten Flechtenarten in offenen Sandlebensräumen gehören zur Gattung *Cladonia*, die sich im Gelände, insbesondere bei Frequenzkartierungen auf Dauerbeobachtungsflächen, nur schwierig und unter hohem Zeitaufwand auf Artebene unterscheiden lassen. Typische Arten sind: *C. arbuscula*, *C. furcata*, *C. rangiformis*, *C. uncialis*. Weitere vorkommende Flechtenarten sind *Peltigera canina* und *Cetraria aculeata*.

Bei Kryptogamen handelt es sich um wechselfeuchte = poikilohydrische (griech. poikilos = wechselnd) Organismen. Aufgrund des Fehlens von verdunstungshemmenden Abschlussgeweben ist der Wasserhaushalt gegenüber wechselnden atmosphärischen Bedingungen nicht stabilisiert. Sie verhalten sich daher wie Quellkörper, die in Trockenperioden in Trockenstarre verfallen, wobei alle Lebensäußerungen zum Stillstand kommen (latentes Leben = Anabiose). Bei Befeuchtung setzt die Photosynthese nach wenigen Minuten wieder ein (STRASBURGER 1998). Somit können sie auch extreme Trockenheit auf den Sandböden während des Sommers gut überdauern.

Auch Übersandungen können Dünenmoose zum Teil verkraften. In experimentellen Untersuchungen (BIRSE et al. 1957) verträgt *Polytrichum piliferum* eine Übersandung bis 60 mm, *Brachythecium albicans* bis 53 mm und *Racomitrium canescens* bis 15 mm. *Brachythecium* gehört zu den Moosen, die die Übersandung am schnellsten durchwachsen und zu 50-100% wiederbesiedelten. *Polytrichum* wächst langsamer und erreicht eine

100%-ige Wiederbesiedlung bis 10 mm und eine 50%-ige immerhin noch bis 40 mm.

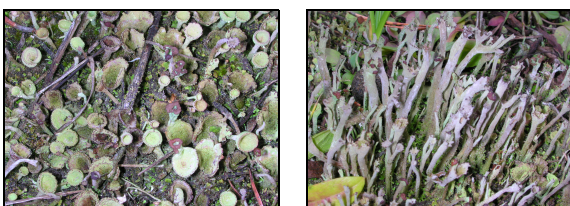


Abbildung 4.35: Flechtenrasen (*Cladonia spec.*)



Abbildung 4.36: *Polytrichum piliferum*

4.5.4 Sonstige

Zur Gruppe der Sonstigen wurden krautige Arten gerechnet, die zu keinem Entwicklungszeitpunkt eine Rosette aufweisen, sowie (Zwerg)sträucher und Bäume (ausschließlich Jungpflanzen). Relativ häufig vorkommende krautige (Nichtrosetten-)Arten waren z.B. *Hypericum perforatum* oder *Petrorhagia prolifera*. Auch Frühjahrtheropyten wie *Arenaria serpyllifolia*, *Spergula morisonii*, *Myosotis ramosissima* oder *Veronica arvensis* zählten zu dieser Gruppe. Für Sandlebensräume typische (Zwerg)sträucher sind *Calluna vulgaris* und *Cytisus scoparius*. Vereinzelt auftretende Baumkeimlinge waren v.a. *Pinus sylvestris* und *Quercus robur*.

5. Vegetationsdynamik nach selektiver Störung von Pflanzengruppen

5.1 Einleitung

Die Untersuchung der Vegetationsdynamik nach selektiver Störung von Pflanzengruppen ist eingebettet in Forschung, die sich mit der Bedeutung von Störungen für die Systemdynamik und der Frage nach Stabilität von Ökosystemen beschäftigt (vgl. WHITE & JENTSCH 2001). Die vorliegende Arbeit soll einen weiteren Beitrag dazu leisten sowie Hinweise auf Konkurrenzabläufe liefern, die den Sukzessionsablauf beeinflussen. Einleitend sollen zunächst die gebräuchlichen Begriffe erläutert werden sowie ein Überblick über den Stand der Sukzessionsforschung erfolgen, der für diese Arbeit als wichtig erscheint.

5.1.1 Diversität und Stabilität von Ökosystemen

Unter „Diversität“ versteht man die Vielfalt von Lebensformen und Strukturen, aber auch von Arten. Von „Stabilität“ spricht man bei einem Ökosystem, wenn das Artengefüge bei Störungen von außen im Wesentlichen gleich bleibt – bezogen auf Pflanzen, Tiere und Mikroorganismen. Von besonderer Bedeutung ist hierbei, dass vorübergehend verschwindende Arten die Möglichkeit haben, wieder einzuwandern (GIGON 1984, ULRICH 1989) – entweder aus der Diasporenbank oder durch Ausbreitung aus der Umgebung. Aus den 70er Jahren stammt die Ansicht, dass Diversität und Stabilität von Ökosystemen positiv miteinander korreliert seien – entstanden aus dem Bestreben, übergeordnete ökologische Gesetzmäßigkeiten zu formulieren (MARGALEFF 1968). Eine hohe Diversität soll dazu führen, natürliche oder anthropogene Störungen leichter zu überwinden, indem ausgefallene Pflanzen durch andere mit ähnlichen oder kompensierenden Eigenschaften ersetzt werden oder sich das System vorübergehend neu organisiert. Diese logisch klingende Vorstellung hat aber keine Allgemeingültigkeit, wie viele Gegenbeispiele zeigen: es gibt einerseits artenarme und einfach strukturierte Ökosysteme, die durchaus langfristig stabil sind, wie z.B. der Schilfgürtel des Neusiedler Sees (ELLENBERG 1996) oder auch unter bestimmten Voraussetzungen eine kryptogamenreiche Silbergrasflur (*Spergulo-Corynephorum cladonietosum*); und andererseits artenreiche feuchttropische Regenwälder, die sich wenig stabil zeigen und extrem lange Regenerationszeiten aufweisen. Ein Ökosystem kann die für die jeweiligen Standortbedingungen typischen Störungen leichter bewältigen als ungewöhnliche Ereignisse, für die die evolutionäre

Anpassung fehlt. In diesem Zusammenhang sind noch folgende mit Stabilität verwandten Begriffe von Bedeutung (nach GIGON 1984, ULRICH 1989, ELLENBERG 1996):

„Zyklizität“ führt zu einem vollständigen und raschen Durchlaufen von Schwankungen im Artengefüge, die durch einen regelmäßigen Wechsel der Umweltbedingungen verursacht werden. „Elastizität“ liegt bei einer Kompensation auch katastrophaler, aber für den Standort typischen, Stresssituationen vor, wobei die Bodeneigenschaften und die Diasporenbank eine wesentliche Rolle spielen. „Resilienz“ ist die Fähigkeit, nach wesentlichen Artenverschiebungen durch eine mehr oder minder langfristige Sukzession von anderen Ökosystemen wieder zur ursprünglichen Artenzusammensetzung zu gelangen. Ein Ökosystem befindet sich dann im Gleichgewicht, wenn sich es wirklich stabil verhält (s.o.) oder wenn die gegenwärtige Entwicklungsphase gut ausgebildet ist.

5.1.2 Sukzessionstheorie

Primäre Sukzessionen gehen von ursprünglich unbesiedeltem Substrat aus, während sekundäre auf zuvor besiedelten Substraten ablaufen. Führen sie zu Schlussgesellschaften hin, werden sie als progressiv bezeichnet, führen sie von diesen weg, als regressiv (FREY & LÖSCH 1998). Die folgenden Theorien wurden hauptsächlich aus WALKER & DEL MORAL 2003 entnommen, wo ein sehr guter Überblick über die Sukzessionsforschung gegeben wird.

5.1.2.1 Historischer Abriss der Sukzessionsforschung

Sukzession ist eines der zentralen Forschungsthemen in der Ökologie (MCINTOSCH 1999, WALI 1999a). Eine Schlüsselrolle in der Sukzessionsforschung hat die Primärsukzession gespielt, da nach extremen Störungsereignissen besonders große Entwicklungen beobachtet werden können. Daher haben sich die ersten Studien in der Sukzessionsforschung vorwiegend der Primärsukzession gewidmet (MATTHEWS 1992).

Eine der ersten wesentlichen Veröffentlichungen über Sukzessionstheorie stammt von WARMING (1896), in der die Bildung von Pflanzengemeinschaften gesehen wird als ein unaufhörlicher Kampf zwischen Organismen (MCINTOSCH 1985). Diese Konzepte zu Interaktionen zwischen Arten und der Bedeutung von Störungen ist heute immer noch Teil der Diskussion zu Sukzession. COWLES (1899, 1901) betonte die Wichtigkeit der Landschaft oder Physiographie als bestimmend für die Sukzession, wobei zwischen lokalen Ursachen (Wasser, Wind, Eis, Schwerkraft, Vulkane) und regionalen (z.B. starke Veränderungen aufgrund von schmelzenden Gletschern oder Klimaänderungen) unterschieden wurde (GOLLEY 1977).

Ein weiteres frühes Konzept stammt von CLEMENTS (1916, 1928), in der einige Prozesse als wesentlich für den Sukzessionsverlauf beschrieben werden: Zunächst wird offenes Substrat

geschaffen. Wanderung und Besiedungsvermögen (Ökese) führen zu Ausbreitung und Etablierung von Organismen auf einem Standort. Durch Konkurrenz interagieren die Arten und es kommt schließlich zu einer Modifikation des Standorts durch die Arten (z.B. Festlegung des Substrates durch Moose wie *Polytrichum piliferum*). Durch Stabilisierung entwickelt sich ein Klimaxstadium, in gewisser Hinsicht das Resultat der vorherigen Prozesse (PICKETT et al. 1987).

Spätere Studien neigen weniger stark zur Verallgemeinerung. Bestätigt wurde Clements Ansicht, dass Veränderungen des Standorts durch die Arten bei Primärsukzession wichtiger sind als bei Sekundärsukzession. Das Klimax-Konzept ist allerdings sehr umstritten. Ein wichtiger Beitrag Clements war auch die Vegetationsdynamik als Antwort auf Störungen, die immer noch einen zentralen Punkt in der Sukzessionsforschung darstellt (McINTOSH 1999). Einen ebenfalls holistischen Ansatz hat ODUM (1969), der die Meinung vertritt, dass viele Veränderungen in Laufe der Sukzession vorhersagbar sind. In der späteren Ökosystemforschung werden dann zunehmend Störungen, Nährstoffkreisläufe und Populationsbiologie miteinbezogen (VITOUSEK & REINERS 1975, WALKER & DEL MORAL 2003).

Clements Auffassungen waren v.a. in den USA verbreitet und teilweise auch in Großbritannien, nicht aber im übrigen Europa, wo die Zürich-Montpellier-Schule unter der Federführung von BRAUN-BLANQUET (1964) und ELLENBERG (1956) einen taxonomisch orientierten Ansatz zur Charakterisierung von Pflanzengesellschaften verfolgte. Der Schwerpunkt liegt dabei eher auf der detaillierten Analyse der Vegetationszusammensetzung als auf zeitlichen Veränderungen der Vegetation. Die Anwendbarkeit ist besonders relevant für die Primärsukzession, wenn ein schneller Artenwechsel auftritt und qualitative Veränderungen wichtig sind (MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG 1974, POLI MARCHESE & GRILLO 2000).

Clements Auffassungen entsprechen einem deduktivem Ansatz, wie er von Kant, Goethe und Humboldt geprägt wurde (McINTOSH 1985) – im Gegensatz zu einem induktivem Ansatz der Pflanzenökologie und Sukzession, der Darwins Betonung von Individuen entspricht. GLEASON (1917, 1926, 1939) beschrieb Sukzession als einen unbestimmten und oft unvorhersehbaren Prozess, der von den Eigenschaften der einzelnen Arten abhängt. Diese Auffassung konnte sich aber nur schwer durchsetzen. Schließlich kam es zu einer zunehmenden Betonung des Reduktionismus und zu einer Abnahme von Clements Einfluss.

Inzwischen hat sich die Auffassung etabliert, dass ein Schema (GUS = grand underlying scheme) zur Sukzessionsbeschreibung, das sich durch weitgehende Allgemeingültigkeit und Vorsagbarkeit auszeichnet, wohl kaum erreichbar sein wird (GLENN-LEWIN et al. 1992, McINTOSH 1999). Dennoch gibt es Bestrebungen zur Verallgemeinerung auf kleinen Skalen bzw. zur Modellierung und Vorhersage.

HARPER (1977) beschreibt das Dilemma, dem Arten während der Sukzession ausgesetzt sind: zu bleiben und sich an verändernde Umweltbedingungen anzupassen (im Allgemeinen in mittleren bis späten Sukzessionsstadien) oder sich schnell zu reproduzieren und ein ähnliches Habitat aufzusuchen (oft Pionierstadium). Diese beiden verschiedenen Möglichkeiten führen zur Bezeichnung von r- und K-Strategen (PIANKA 1970).

RAUP (1981) interpretierte Sukzession als einen Prozess der Erholung von Störung und weniger als eine Entwicklung hin zu einem Klimaxstadium. PICKETT (1976) betont ebenfalls die Bedeutung von Störung, geht aber davon aus, dass es zu einer evolutionären Selektion von Populationen entlang von sich verändernden Umweltgradienten kommt und dieser Mechanismus die Sukzession vorantreibt.

Ob „assembly rules“ für die Bildung von Ökosystemen existieren oder nicht, ist noch nicht geklärt (WILSON 1994, WEIHER & KEDDY 1999). Einige Aspekte dieser Diskussion sind aber relevant für die Primärsukzession, insbesondere die Betonung von Störung. Nach DIAZ et al. 1998, 1999 können verschiedene Umweltbedingungen als „Filter“ für Arten fungieren. Auf großen räumlichen Skalen bilden Klima und Störung Filter, gefolgt von biotischen Interaktionen auf kleineren Skalen. Diese Filter können selektiv Pflanzen oder Tiere mit bestimmten Eigenschaften oder Funktionen entfernen oder die ursprüngliche Etablierung verhindern. In gewisser Weise sind funktionelle Pflanzengruppen (plant functional types) analog zu Tiergilden. Sukzessionsraten und -verläufe können stark von den anwesenden funktionellen Gruppen beeinflusst werden – beispielsweise kann die Anwesenheit eines dominanten, N-fixierenden Strauches die Nährstoffe im Boden, das Lichtregime und die Besiedlungsmöglichkeiten für andere Pflanzen verändern. Die Bestimmung welche funktionellen Pflanzengruppen vorkommen, kann dazu beitragen vorherzusagen, wie sich die Sukzession entwickeln wird (WALKER & DEL MORAL 2003).

5.1.2.2 Sukzessionsmodelle

VERBALE MODELLE

Autogene Modelle:

CONNELL & SLATYER (1977) stellten drei verschiedene Sukzessionsmodelle auf: Förderung (facilitation), Toleranz (tolerance) und Hemmung (inhibition). Im „Förderungsmodell“ wird Sukzession gesehen als eine Serie von Besiedlungen, jeweils abhängig von einer Verbesserung des Standorts durch frühere Besiedler. Das Verschwinden von Arten ist bedingt durch Umweltveränderungen, die das Überleben oder die Regeneration behindern und spätere Arten begünstigen. Die Betonung liegt auf der Förderung neu auftretender Arten; vorherige Arten müssen aktiv durch Konkurrenz um Ressourcen oder Keimplätze verdrängt werden (WALKER & CHAPIN 1987). Das „Toleranzmodell“ bezieht sich auf spätere Stadien, wo Arten durch Konkurrenz durch andere Arten verdrängt werden, die toleranter

gegenüber abnehmendem Ressourcenangebot sind (aktive Toleranz; PICKETT et al. 1987). Hierbei hängen Sukzessionen ab vom Ankunftszeitpunkt und Wachstumsraten; vorherige Arten wirken sich weder durch Förderung noch durch Hemmung späterer Arten aus (passive Toleranz). Am besten anwendbar scheint dieses Modell bei nährstoffarmen Sekundärsukzessionen zu sein, wo die Etablierung nicht von substanziellen Habitatveränderungen abhängt. Das „Hemmungsmodell“ geht davon aus, dass die Pionierarten die Etablierung späterer Arten behindern, z.B. durch Bildung von Dickicht oder durch Monopolisierung von Ressourcen. Die meisten Sukzessionsabfolgen zeigen eine Kombination aus positiven, neutralen und negativen Interaktionen in allen Stadien der Sukzession (HUSTON & SMITH 1987, PICKETT et al. 1987, WALKER & CHAPIN 1987).

Weitere autogene Modelle sind das über Strategietypen von GRIME (1977, 1979) und das „vital attributes-System“ (NOBLE & SLATYER 1980), welche beide im Kapitel 4 (Funktionelle Pflanzengruppen) genauer beschrieben werden.

Prozessmodelle:

Tabelle 5.1.: Hierarchie für Sukzessionsursachen (nach PICKETT et al. 1987).

Allgemeine Ursachen für Sukzession: **Raumverfügbarkeit (site availability)**

Beitragende Prozesse oder Bedingungen	Faktoren, die den Prozess modifizieren
Störung auf großen Skalen	Größe, Stärke, Zeit, Ausbreitung

Allgemeine Ursachen für Sukzession: **unterschiedliche Verfügbarkeit von Arten**

Beitragende Prozesse oder Bedingungen	Faktoren, die den Prozess modifizieren
Ausbreitung	Landschaftsstruktur
„Propagule pool“	Ausbreitungsmittel, Zeit nach Störung, Landnutzung

Allgemeine Ursachen für Sukzession: **unterschiedliche Leistungen der Arten**

Beitragende Prozesse oder Bedingungen	Faktoren, die den Prozess modifizieren
Ressourcenverfügbarkeit	Bodenbedingungen, Topographie, Mikroklima, Geschichte des Standorts
Ökophysiologie	Keimungsbedingungen, Assimilationsraten, Wachstumsraten, Populationsbildung
Life history-Strategie	Allokationsmuster, Reproduktion (Zeitpunkt, Art)
Umweltstress	Klimazyklen, Geschichte des Standorts, Vorhergehende Besiedler
Konkurrenz	Anwesenheit und Identität von Konkurrenten, Störung innerhalb der Pflanzengemeinschaft, Räuber, Herbivore, Ressourcengrundlage
Allelopathie	Bodeneigenschaften, Mikroben, Nachbarn
Herbivorie, Krankheit	Klima- und Konsumentenzyklen, Vitalität und Verteidigungsmechanismen der Pflanzen, Zusammensetzung der Pflanzengemeinschaft, „patchiness“

PICKETT et al. 1987 erstellten eine hierarchische Liste von Prozessen (s.o. Tab. 5.1), die Sukzession beeinflussen könnten, in der die Prozesse nach Standortfaktoren und der Verfügbarkeit von Arten und den Leistungen der Arten untergliedert sind. Eine weitere Aufgliederung ergibt sich durch spezifischere Faktoren.

WALKER & CHAPIN entwickelten ein allgemeines Modell, wie die relative Bedeutung von verschiedenen Prozessen während der Sukzession variiert (Abb. 5.1).

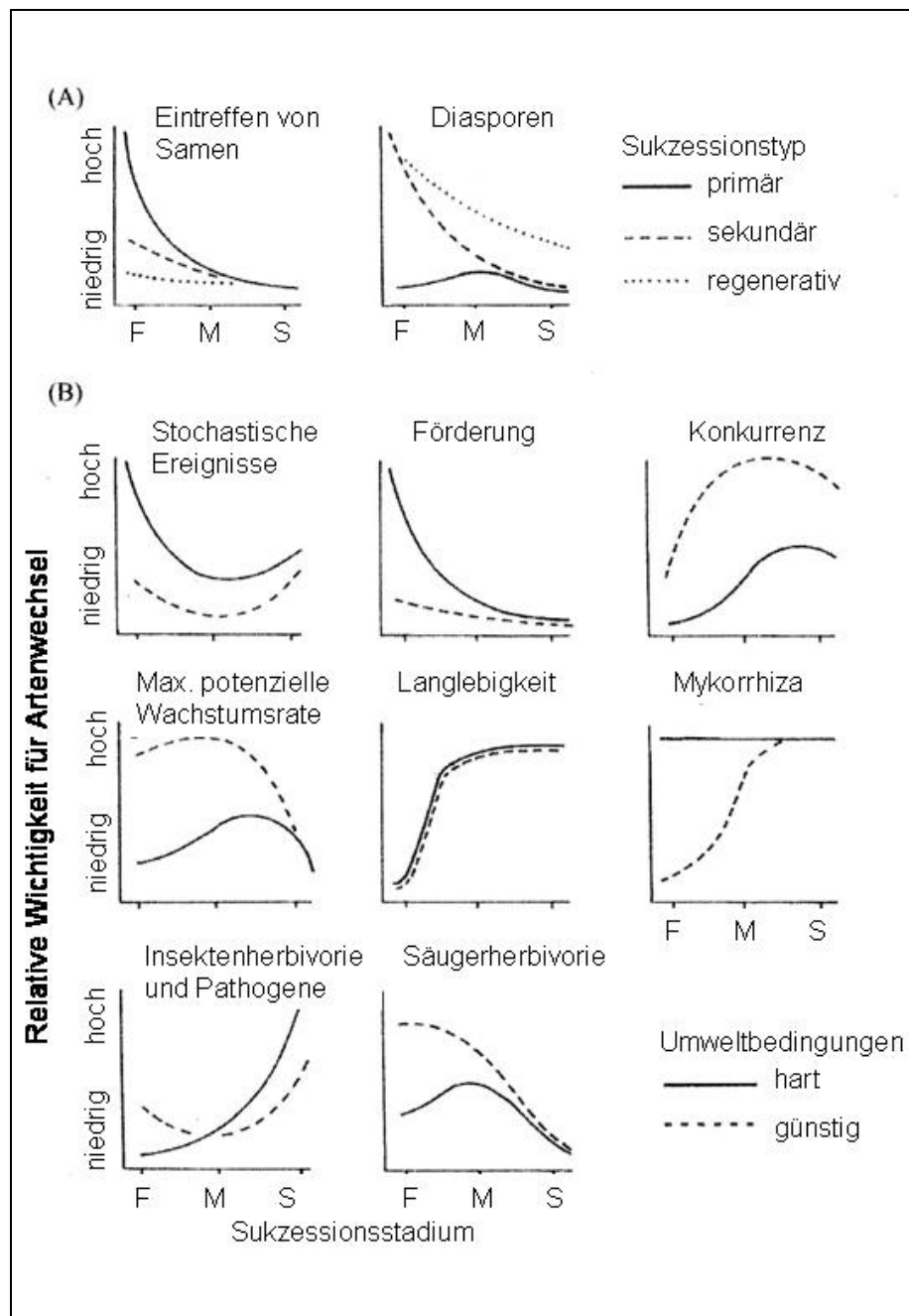


Abbildung 5.1: Einfluss des Sukzessionstyps (A, oben) und der Härte der Umweltbedingungen (B, unten) auf die wichtigsten Sukzessionsprozesse, die zu einem Wechsel in der Artenzusammensetzung führen – in frühen (F), mittleren (M) und späten (S) Sukzessionsstadien. Verändert nach WALKER & CHAPIN (1987).

Untersuchungen zur Primärsukzession nach dem Ausbruch des Vulkans Mount St. Helens in Washington 1980 haben ergeben, dass am Anfang Förderung (facilitation) von großer Wichtigkeit ist, gefolgt von einer wachsenden Bedeutung von Konkurrenz. Außerdem zeigt sich, wie wichtig die Ausbreitung ist, und MATTHEWS (1992) Sichtweise wird unterstützt, dass allogene Faktoren im Verlauf der Sukzession an Bedeutung verlieren.

BURROWS (1990) merkt kritisch an, dass die meisten Sukzessionsmodelle von linearem Ersatz von Arten ausgehen und andere Veränderungsmöglichkeiten, wie Fluktuationen, Zyklen, direkten Ersatz und Antworten auf klimatische Veränderungen ausklammern.

PEET (1992) schlug zwei Prozessmodelle für die Sekundärsukzession vor, die aber auch für das Verständnis der Primärsukzession von Bedeutung sind. Das „gradient-in-time-model“ geht davon aus, dass die Eigenschaften von Arten den Ersatz von Arten entlang eines zeitlichen Gradienten wechselnder Umweltbedingungen bestimmen. Nach dem „competitive-sorting model“ geht Sukzession von einer anfänglich zufälligen Ansammlung von Arten aus und es setzt eine vorhersagbare Entwicklung ein zu einer Pflanzengemeinschaft aus den konkurrenzstärksten Arten.

MATHEMATISCHE MODELLE

Die Ausbreitung und erfolgreiche Etablierung von Arten in „safe-sites“ während der Primärsukzession gleicht einer Serie von Zufallsereignissen oder einer Lotterie. Der Tod von Pionierarten und der Ersatz durch neuankommende Arten sind oft unvorhersagbare Ereignisse, was im „Karussell-Modell“ (carousel) zusammengefasst ist (VAN DER MAAREL & SYKES 1993). Unter den Annahmen, dass die Besiedlung von „safe-sites“ unabhängig von früher dort vorkommenden Pflanzen ist (eine sinnvolle Annahme bei Primärsukzession) und dass erfolgreiche Besiedler lange genug überleben können, um sich zu reproduzieren, ergibt sich eine gewisse Vorhersagbarkeit und der „Lotterie-Prozess“ kann modelliert werden (VAN HULST 1992). Arten mit dem höchsten Vorkommen im Diasporenniederschlag und der geringsten Keimlingssterblichkeit haben die besten Erfolgsaussichten. Das Karussell-Modell ist somit ein gut geeignetes Modell für die Primärsukzession (DEL MORAL 2000).

TILMAN (1985, 1988) entwickelte das „resource ratio model“, nach dem das Verhalten der Vegetation auf sich verändernde Ressourcen die Sukzession vorantreibt und berücksichtigt somit die ökophysiologischen Aspekte bei der Sukzession. Das Hauptaugenmerk liegt auf dem Lichtangebot (das im Laufe der Sukzession abnimmt) und der Nährstoffverfügbarkeit (die im Laufe der Sukzession zunimmt). TILMAN (1988) geht davon aus, dass Pionierarten in der Primärsukzession angepasst sind an viel Licht und wenig Nährstoffe und spätere Arten an die umgekehrten Bedingungen. Später wurden auch die Ausbreitungsdynamik und Nachbareffekte in das Modell miteinbezogen (TILMAN 1994).

Invasionsmodelle (VAN HULST 1992) beinhalten viele wichtige Faktoren für die Sukzession. Primärsukzession ist eine Serie von erfolgreichen Invasionen und die Kenntnis, was die Invasion von Arten kontrolliert, ist der Schlüssel um Sukzessionsvorgänge vorauszusagen. Eigenschaften, die Invasion begünstigen, sind hohe Samenproduktion, weite Ausbreitung von Samen, schnelles Wachstum. Was allerdings eine Pflanzengemeinschaft resistent gegen Invasion macht, ist noch nicht vollständig geklärt (CRAWLEY 1987, LUKEN & THIERET 1997).

5.1.2.3 Störung und Sukzession

Störung erzeugt nicht nur Primärsukzession, sondern beeinflusst auch die Schnelligkeit der Entwicklung und deren Verlauf (WALKER 1999).

Bei der „intermediate disturbance hypothesis“ (CONNELL 1978) stehen Störungen und die Koexistenz von Arten im Mittelpunkt, nicht aber der Sukzessionsablauf. Danach kann nur ein System, das ein Störungsregime mit mittlerer Frequenz, Ausdehnung oder Intensität aufweist, die maximal mögliche Diversität erreichen.

Störung beeinflusst Sukzession auf mindestens dreifache Weise: Störung wirkt sich auf die verfügbaren Arten aus (species pool), die verfügbaren Ressourcen wie Licht und Nährstoffe und die Leistungen von Arten (Erreichen des Standorts, Wachstum, Überleben) an einem Standort.

Die Wahrscheinlichkeit, dass sich eine bestimmte Störung auf die Sukzession auswirkt, hängt ab von dem kumulativen Einfluss vorhergehender Störungen, abiotischen und biotischen Reaktionen und dem derzeitigen ökologischen Raum, den das Ökosystem einnimmt. Sukzessionsverläufe werden beeinflusst vom Zusammenspiel von Störung und der Summe aller abiotischen und biotischen Bedingungen (WILLIG & WALKER 1999).

5.1.3 Fragen und Hypothesen

Welche Rolle spielt die Wuchsform von Pflanzen für die Vegetationsdynamik?

Wie verhalten sich die einzelnen Pflanzengruppen?

Was passiert, wenn Störung selektiv auf eine bzw. mehrere bestimmte Pflanzengruppe(n) wirkt (d.h. wenn eine Pflanzengruppe entfernt wird bzw. alle Pflanzengruppen bis auf eine entfernt werden)? Stellen sich die alten Vegetationsmuster wieder ein oder entstehen neue?

Folgende Hypothesen sollen getestet werden:

- Die Besiedlung im ersten Jahr hängt ab von der (den) jeweiligen Pflanzengruppe(n), die noch vorhanden ist (sind).
- H0: Die jeweils dominierende Pflanzengruppe breitet sich am stärksten aus.
H1 (Alternativhypothese): Es gibt eine Pflanzengruppe, die immer profitiert.

5.2 Methoden

5.2.1 Experimentelles Design

Um die Bedeutung funktioneller Gruppen in offenen Sandlebensräumen zu ermitteln, wurde im Februar/März 2002 ein „removal“-Experiment angelegt, in dem nach selektiver

Entfernung einzelner oder mehrerer Pflanzengruppen die Vegetationsentwicklung beobachtet wurde. In Abbildung 5.2 ist die Anordnung der so behandelten Flächen schematisch dargestellt. Dabei gibt es acht Behandlungstypen, deren Bezeichnung sich jeweils nach den noch vorhandenen Pflanzengruppen richtet:

G: Gräser / Grasartige

R: Rosetten- / Halbrosettenpflanzen

M: Kryptogamen

GR: Entfernung von Kryptogamen

GM: Entfernung von Rosetten-/Halbrosetten

RM: Entfernung von Gräsern / Grasartigen

S: Entfernung aller Gruppen / aller Pflanzen

C: Kontrolle ohne Behandlung.

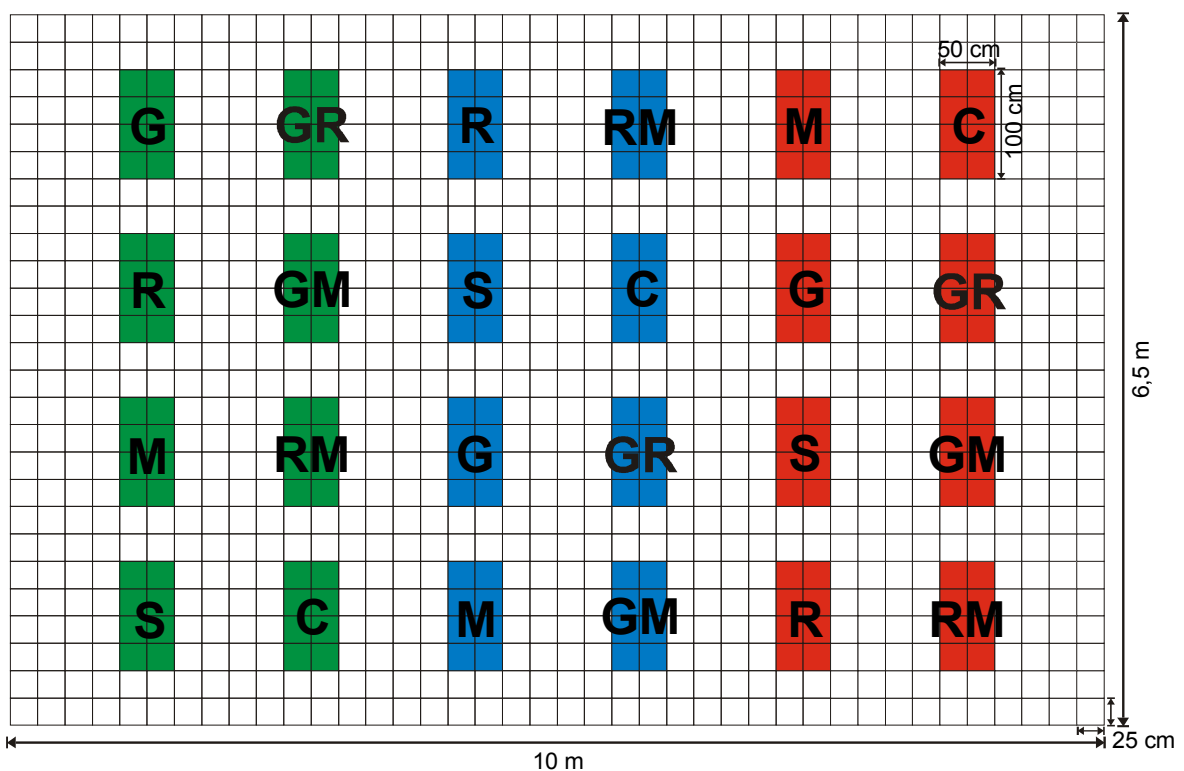


Abbildung 5.2: Schematische Übersicht über die Behandlungstypen ohne Monokulturen. Anordnung der Behandlungen nur beispielhaft. Flächenbezeichnungen s.o.

Die Untersuchungsflächen besitzen eine Größe von 1 m x 0,5 m. Nicht im Schema dargestellt sind die angrenzenden Monokulturen, die als Vergleich zusätzlich angelegt wurden. Die farblich gekennzeichneten Flächen stellen die verschiedenen Behandlungen dar, die jeweils eine Größe von 1 m x 0,5 m aufweisen. Die Schmalseiten haben einen Abstand von mindestens 0,5 m zueinander, während der Abstand zwischen den Breitseiten mindestens 1 m beträgt (nach der Hauptwindrichtung Westen ausgerichtet). Die Abstände zwischen den einzelnen Behandlungsflächen wurden in Anlehnung an die Ergebnisse von JENTSCH (2001) und WEIGELT (2001) über Ausbreitungsdistanzen so gewählt, dass eine

gegenseitige Beeinflussung der einzelnen Untersuchungsflächen weitgehend minimiert bzw. ausgeschlossen werden kann. Aus den genannten Arbeiten geht auch hervor, dass eine Flächengröße 1 m x 0,5 m insbesondere dazu geeignet ist, um im ersten Jahr vorwiegend Wiederbesiedlungsprozesse und ab dem zweiten Jahr Konkurrenzprozesse zu untersuchen. Die insgesamt acht verschiedenen Behandlungen wurden in dreifacher Replikation (grün, blau bzw. rot gekennzeichnet) durchgeführt, wobei sich die Anordnung der einzelnen Flächen in jeder Reihe unterscheidet, um evtl. vorhandene kleinräumige Unterschiede auszugleichen („randomized block design“).

Dieses Flächendesign (Abb. 5.2) mit unterschiedlicher, zufälliger Anordnung der einzelnen Behandlungen gibt es jeweils dreimal in drei verschiedenen Vegetationstypen (1. Artenarme, Gras-dominierte Silbergrasflur; 2. Artenreichere, Rosetten-dominierte Silbergrasflur; 3. Ruderalisierte Sandflur). Es handelt sich somit um ein „doppelt geblocktes“ Design mit einem Stichprobenumfang von $n=9$.



Abbildung 5.3: Sukzessionsstadium 1: artenarme, Gras-dominierte Silbergrasflur



Abbildung 5.4: Sukzessionsstadium 2: artenreichere, Rosetten-dominierte Silbergrasflur



Abbildung 5.5: Sukzessionsstadium 3: Ruderalisierte Sandflur

5.2.2 Datenerhebung

Vegetation:

Nach einer Kartierung des Ausgangszustandes vor Durchführung der Behandlungen der Flächen im Februar 2002 wurden weitere Kartierungen im Mai/Juni, August und Oktober 2002 durchgeführt. In den Jahren 2003 und 2004 erfolgten entsprechend vier Kartierungen etwa alle zehn Wochen während der Vegetationsperiode - jeweils im März, Mai/Juni, August und Oktober. Ermittelt wurden die Deckungswerte (in %) von Gräsern, Rosetten, Kryptogamen, Sonstigen, offenem Boden und Streu sowie die Frequenzwerte aller Höheren Pflanzen mit einem 10 cm x 10 cm-Raster.

Außerdem wurde eine Kartierung der Umgebung der Untersuchungsflächen mit einem 25 cm x 25 cm – Raster durchgeführt, wobei die Deckung der einzelnen Pflanzengruppen ermittelt wurde, um Informationen über Ausbreitungsmechanismen zu gewinnen. Diese Muster sind in CHAMSA (2003) dargestellt.

Nährstoffdaten des Bodens:

Um einen Hinweis auf den Nährstoffgehalt der jeweiligen Standorte zu erhalten, wurden im Oktober 2002 Bodenproben entnommen. An jedem Standort (C1, C2, C3, H1, H2, H3, R1, R2, R3) wurden zwischen den acht Behandlungen einer Replikation jeweils zwei Einstiche mit einer Tiefe von ca. 25 cm gemacht, aus denen eine Mischprobe hergestellt wurde. Pro Standort wurden also drei Proben genommen (Gesamt: n=27). Die in Gefrierbeutel verpackten Bodenproben wurden sofort gekühlt und später bis zur weiteren Verarbeitung tiefgekühlt. Die Aufbereitung der Proben zur Analyse des Ammonium- und Nitratgehaltes wird ausführlich bei Experiment 2 beschrieben (siehe Kapitel 6.2.2).

5.2.3 Datenanalyse

Die statistischen Analysen wurden mit dem Programm STATISTICA 6.0 durchgeführt (StatSoft, Tulsa, USA). Die Daten wurden mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test auf Normalverteilung getestet. Falls keine Normalverteilung vorlag, wurden die Daten transformiert (Wurzel- bzw. Logarithmustransformation). Anschließend wurde eine ANOVA mit nachgeschaltetem Post-hoc-Test (Fisher-LSD) durchgeführt.

Multivariate Analyse:

Die Frequenzdaten der Arten der verschiedenen Aufnahmezeitpunkte wurden für jedes Jahr zu einem Wert zusammengeführt, wobei jeweils der Maximalwert einer Art pro Jahr genommen wurde.

Zur Analyse der Vegetationsdynamik mit den Frequenzdaten aller vorkommenden Pflanzenarten wurde zunächst eine Entzerrte Korrespondenzanalyse durchgeführt (= DCA = detrended correspondence analysis). Die DCA berechnet die Länge der Gradienten (β -Diversität) auf den jeweiligen Achsen. Ist die Länge kleiner als 2 Standardeinheiten sollte nach TER BRAAK (1983) das lineare Modell der Hauptkomponentenanalyse (= PCA = principle component analysis) bzw. der Redundanzanalyse (= RDA = kanonische Form der PCA) benutzt werden, sonst das unimodale der Korrespondenzanalyse (CA = correspondence analysis) bzw. der Kanonischen Korrespondenzanalyse (CCA = canonical correspondence analysis).

Eine PCA ordnet die Aufnahmen so entlang von Achsen an, dass die Arten ein lineares Verhalten zeigen, während sie bei einer CA ein unimodales, näherungsweise Gaußverteilungsförmiges Verhalten zeigen. Bei den kanonischen Formen der RDA bzw. der CCA werden bei der Analyse die Achsen so berechnet, dass sie eine möglichst gute lineare Beziehung zu Umweltvariablen zeigen.

Das unimodale Modell der CA ist für ökologische Fragestellungen dem linearen der PCA vorzuziehen, wenn die untersuchten Gradienten relativ lang sind bzw. die Tabelle relativ heterogen ist. Somit ist die Länge des Gradienten (β -Diversität) auch ein Maß für die Homogenität/Heterogenität des zu analysierenden Datensatzes.

Im Gegensatz zur α -Diversität, die die Artenvielfalt und –durchmischung in einem weitgehend homogenen Erfassungsraum charakterisiert, beschreibt die β -Diversität den Grad des Wechsels in der Artenzusammensetzung entlang eines Umweltgradienten (FREY & LÖSCH 1998).

Ergebnisse der DCA (1. Achse):

	Länge des Gradienten (β -Diversität):	
Nach Behandlungen:	G: 2,025	GR: 2,454
	R: 1,802	GM: 1,952
	M: 2,686	RM: 2,099
	S: 2,225	C: 2,788
Vergleich Mono- mit Mischkulturen:	Cc G: 2,153	
	Hp R: 2,447	
	Pp M: 2,506	

Die Werte sprechen für die Durchführung einer CA. Dabei können auch Umweltvariablen eingebunden werden, um zu prüfen, inwieweit diese für eine Interpretation sinnvoll sind – im Gegensatz zur CCA, wo bei den Umweltvariablen bereits lineare Beziehungen vorausgesetzt werden (ØKLAND 1996, 1999).

Sowohl die DCA als auch die CA wurden mit dem Programm CANOCO for Windows Version 4.52 ausgeführt. Die Frequenzdaten wurden dabei wurzeltransformiert, um dominante Arten nicht überzubewerten. Auch sehr seltene Arten sollten die Analyse nicht zu stark beeinflussen, weswegen „downweighting of rare species“ erfolgte. Bei der CA

unter Einbeziehung von Umweltvariablen wurden die Eigenwerte, die Korrelation Arten-Umweltvariablen und der kumulative Prozentanteil der Varianz der Arten sowie des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen für die ersten vier Achsen bestimmt. Die Eigenwerte zeigen die jeweilige Bedeutung der Achse zur Erklärung des Datensatzes an. Wichtig dabei ist auch die Summe aller Eigenwerte (total inertia). Die Korrelation Arten-Umweltvariablen gibt an, wie gut die erfassten Umweltvariablen die Struktur der Vegetationsdaten erklären. Der kumulative Prozentanteil der Varianz der Arten sowie des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen zeigt den Anteil der Daten an, die auf der jeweiligen Achse erfasst werden konnten (siehe auch WILDI 1986, WILDI & ORLOCI 1996, TER BRAAK 1987, 1988, FISCHER & BEMMERLEIN-LUX 1992).

Die Darstellung der Diagramme erfolgte mit CANODRAW for Windows 4.12. In der Regel wurden die ersten beiden Achsen dargestellt. Da sich die Diagramme mit den Aufnahmen und den Arten aufeinander beziehen, wurden sie manchmal im Querformat nebeneinander dargestellt. Es wurde ein Kompromiss zwischen Lesbarkeit und Platzbedarf eingegangen. Die Aufnahmen sind mit einem Zahlencode beschriftet, der für die Interpretation nicht unbedingt notwendig ist. Es handelt sich um eine Zusatzinformation, die es ermöglicht, bei Bedarf die Entwicklung der einzelnen Flächen zu verfolgen. Daher wurde auch nicht auf die Darstellung verzichtet.

5.3 Ergebnisse

In drei Sukzessionsstadien wurden an jeweils drei Standorten mit dreifacher Replikation ($n=9$ pro Sukzessionsstadium) eine der Gruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen bzw. alle Pflanzen bis auf eine dieser drei Gruppen selektiv entfernt. Es gibt somit sechs verschiedene Behandlungen sowie eine Kontrollfläche, die unverändert blieb und eine Fläche, auf der alle Pflanzen entfernt wurden („Sand“). Die Vegetationsdynamik dieser Flächen wurde über drei Vegetationsperioden verfolgt (2002-2004).

5.3.1 Deckung der Pflanzengruppen

In den Abbildungen 5.6-5.8 sind die Deckungswerte der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen in den Jahren 2002 bis 2004 auf den acht verschieden behandelten Flächen dargestellt. Auf die Darstellung von „Sonstigen“ und „Streu“ wurde verzichtet, da deren Anteile in der Regel sehr niedrig sind, sowie auf „Offenem Boden“, da diese Deckungswerte sich weitgehend komplementär zur Entwicklung der anderen Gruppen verhalten. Mit einer Zunahme der Vegetation nimmt der Anteil des offenen Bodens ab.

SUKZESSIONSSTADIUM 1:

Im frühesten Sukzessionsstadium, das von *Corynephorus canescens* dominiert wird, lassen sich auf den jeweiligen Flächen folgende Entwicklungen beobachten:

G: Die Gräser nehmen stark zu, viel stärker als die Rosetten und Kryptogamen. Im dritten Jahr (Zeitpunkte 8-11) findet dann eine leichte Abnahme statt, doch ist der Anteil immer noch höher als bei den weiter ansteigenden Rosetten und Kryptogamen. Die Rosetten erreichen am Ende des dritten Jahres den Ausgangswert (vor Durchführung der Behandlung) von knapp 10%, nicht hingegen die Kryptogamen mit ca. 22% im Vergleich zum Ausgangswert von ca. 42%.

R: Die Rosetten nehmen im ersten Jahr stark zu auf ca. 20% im Vergleich zum Ausgangswert von ca. 12%. Im zweiten Jahr findet ein Einbruch statt auf unter 10%, wobei die Werte dann aber weitgehend konstant bleiben, auch im dritten Jahr. Gräser und Kryptogamen nehmen allmählich zu.

M: Die Kryptogamen-Werte streuen sehr stark und schwanken während der drei Vegetationsperioden um hohe Werte von ca. 40-50% im Mittel. Gräser und Rosetten nehmen im ersten Jahr nur leicht zu und schwanken dann um Werte, die der ursprünglichen Besiedlung (Zeitpunkt 0) entsprechen.

S: Gräser, Rosetten und Kryptogamen nehmen weitgehend stetig zu, wobei der Anstieg bei den Gräsern und Rosetten im ersten Jahr höher ausfällt als in den folgenden beiden Jahren. Besonders auffällig ist der starke Anstieg der Rosetten im ersten Jahr auf ca. 15% im Vergleich zum Ausgangswert von ca. 8%.

GR: Die Rosetten steigen im ersten Jahr stärker an als die Gräser, sinken im zweiten Jahr jedoch unter das Vorjahresniveau, während die Gräser mit gewissen Schwankungen auf weitgehend gleichem Niveau bleiben. Die Kryptogamen nehmen besonders im dritten Jahr deutlich zu.

GM: Die Graswerte und besonders die Kryptogamenwerte streuen sehr stark. Die Graswerte nehmen vor allem im zweiten Jahr zu, die Kryptogamen erst im dritten Jahr. Die Rosetten steigen im ersten Jahr stark an, sinken im zweiten und dritten Jahr jedoch unter den Ausgangswert von knapp 10%.

RM: Im ersten Jahr ist ein starker Anstieg der Rosetten zu verzeichnen, der dann wieder abflacht, so dass die Werte im zweiten und dritten Jahr auf dem Niveau des Ausgangswertes von ca. 10% pendeln. Die Graswerte steigen allmählich an, erreichen aber am Ende des dritten Jahres noch nicht wieder den Ausgangswert von ca. 12%. Die Kryptogamenwerte streuen sehr stark und schwanken auf hohem Niveau zwischen 35% und 45%.

C: Bei den Gräsern zeichnet sich in jedem Jahr (Zeitpunkte 0-3, 4-7, 8-11) ein jeweils leichter Anstieg ab. Bei den Rosetten tritt im ersten Jahr ein leichter Anstieg auf, sonst bleiben die Werte weitgehend konstant auf Ausgangsniveau. Die Kryptogamenwerte schwanken und streuen sehr stark.

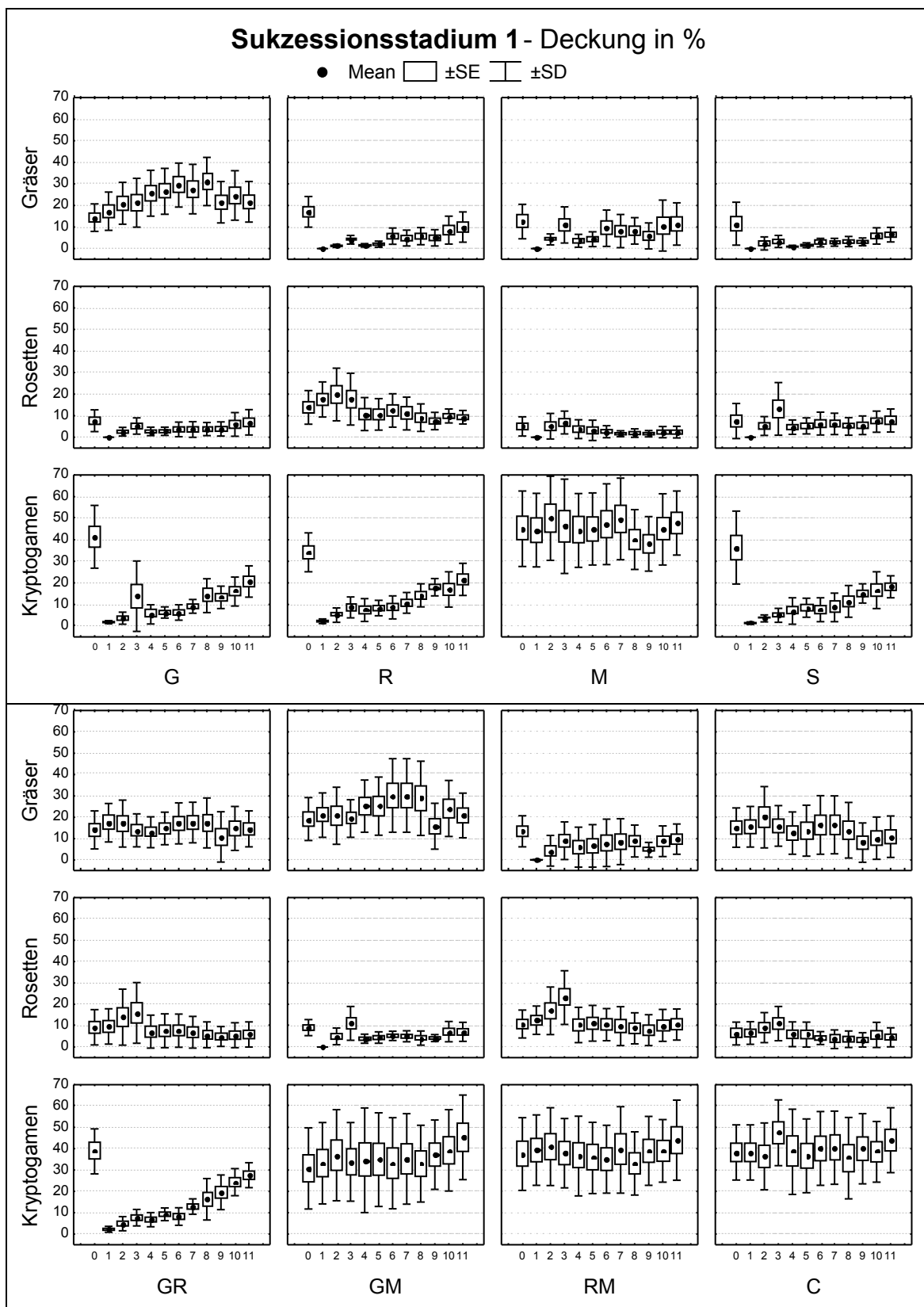


Abbildung 5.6: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Deckungswerte der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen im frühesten, von *Corynephorus canescens* dominierten Sukzessionsstadium (1) auf den acht verschiedenen gestörten Flächen: G=Gräser übrig, R=Rosetten übrig, M=Kryptogamen übrig, S=Sand (alle Pflanzen entfernt), GR=Kryptogamen entfernt, GM=Rosetten entfernt, RM=Gräser entfernt, C=Kontrollfläche, unverändert. Zeitpunkte: 0=Ausgangszustand, Frühling, Frühsommer, Hochsommer, Herbst 2002 (0-3), 2003 (4-7), 2004 (8-11). n=9.

SUKZESSIONSSTADIUM 2:

Im mittleren, von *Hieracium pilosella* dominierten Sukzessionsstadium entwickelt sich die Vegetation auf den gestörten Flächen folgendermaßen:

G: Die Gräser nehmen im ersten und zweiten Jahr zu, wenn auch nicht so stark wie im frühesten Sukzessionsstadium. Im dritten Jahr (Zeitpunkte 8-11) liegen die Werte niedriger, jedoch nicht unter dem Ausgangswert. Bei den Rosetten gibt es zunächst einen starken Anstieg, im zweiten Jahr eine Abnahme und einen erneuten Anstieg im dritten Jahr. Die Kryptogamen erreichen am Ende des dritten Jahres mit ca. 28% noch nicht wieder das Ausgangsniveau von ca. 42%.

R: Die Rosetten nehmen im ersten Jahr stark zu von ca. 32% auf ca. 43%. Im zweiten Jahr tritt eine Abnahme ein und im dritten Jahr wieder ein leichter Anstieg, wobei der Wert von ca. 20% deutlich unter dem Ausgangswert von ca. 32% bleibt. Gräser und Kryptogamen nehmen sukzessive zu, die Gräser bis zu ihrem Ausgangswert, die Kryptogamen fast (32% im Vergleich zu 35%).

M: Die Kryptogamen-Werte verhalten sich wie im frühesten Sukzessionsstadium, streuen sehr stark und schwanken während der drei Vegetationsperioden um hohe Mittelwerte von ca. 40-50%. Die Gräser nehmen kontinuierlich zu, bleiben aber mit knapp 10% am Ende des dritten Jahres noch unter dem Ausgangswert von knapp 20%. Die Rosetten steigen im ersten Jahr an, nehmen im zweiten Jahr leicht ab und im dritten Jahr dann wieder zu.

S: Gräser und Kryptogamen nehmen weitgehend stetig zu. Die Gräser erreichen mit ca. 8% schon fast den Ausgangswert von ca. 10%, während die Kryptogamen mit ca. 20% noch nicht wieder den Ausgangswert von ca. 30% erreichen. Bei den Rosetten fällt der Anstieg im ersten Jahr stärker aus, doch dann schwanken die Werte auf annähernd gleich bleibendem Niveau.

GR: Die Pflanzengruppen verhalten sich genauso wie im ersten Sukzessionsstadium. Die Rosetten steigen im ersten Jahr stärker an als die Gräser, sinken im zweiten Jahr jedoch unter das Vorjahresniveau, während die Gräser mit gewissen Schwankungen auf weitgehend gleichem Niveau bleiben. Die Kryptogamen nehmen besonders im dritten Jahr deutlich zu.

GM: Die Gräser erreichen im zweiten Jahr die höchsten Werte (knapp 20%). Die Rosetten steigen im ersten Jahr stark an, sinken im zweiten und steigen im dritten Jahr erneut an. Die Kryptogamenwerte streuen sehr stark und schwanken im Mittel zwischen 40% und 50%.

RM: Wie auf den Flächen des frühesten Sukzessionsstadiums, steigen die Graswerte allmählich an, erreichen aber am Ende des dritten Jahres mit ca. 5% noch nicht wieder den Ausgangswert von ca. 11%. Im ersten Jahr tritt ein starker Anstieg der Rosetten auf, der dann wieder abflacht, so dass sich die Werte im zweiten und dritten Jahr unter dem Niveau des Ausgangswertes bei ca. 15-20% einpendeln. Die Kryptogamenwerte streuen sehr stark, die Mittelwerte steigen von ca. 35% auf knapp 50% an.

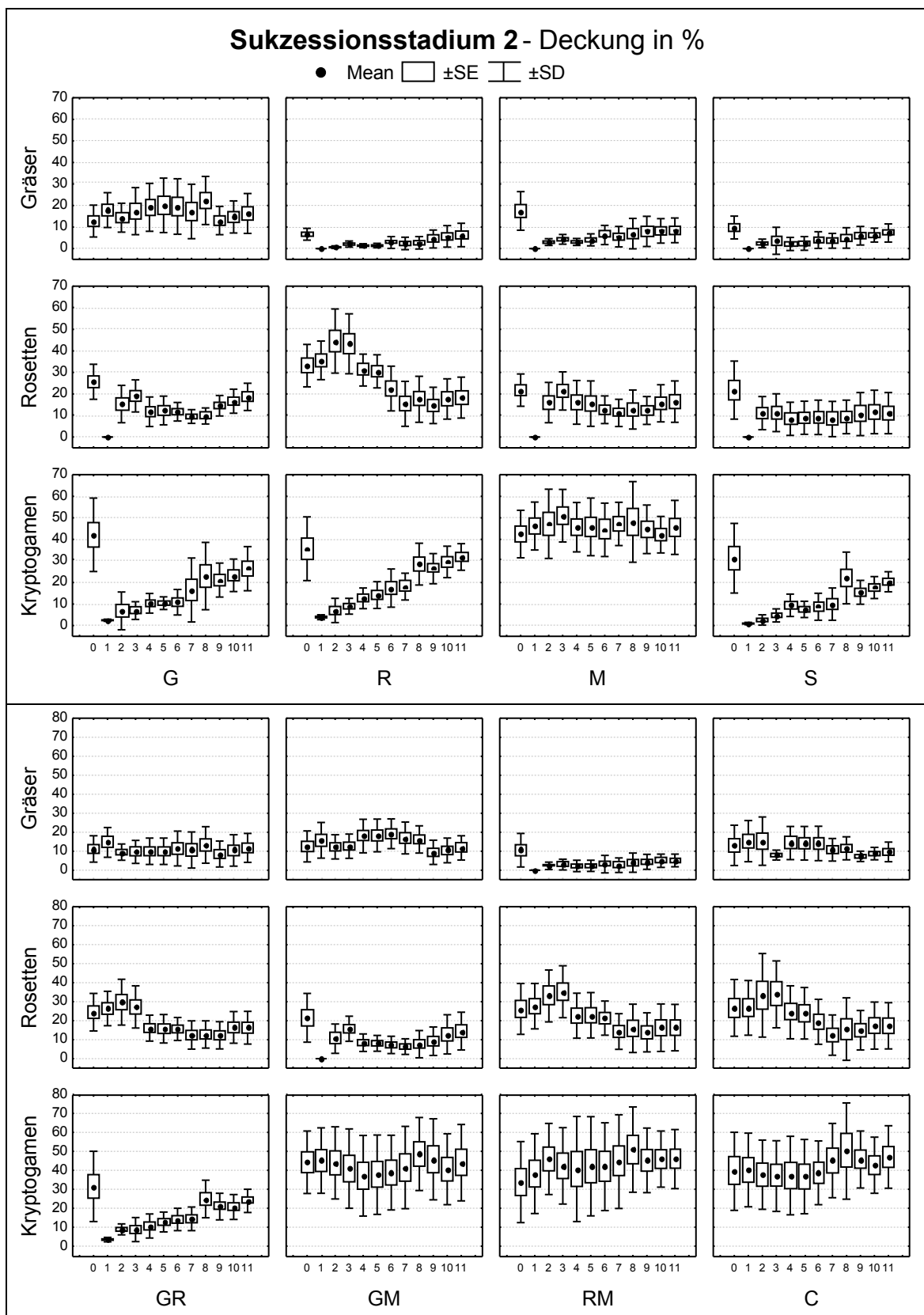


Abbildung 5.7: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Deckungswerte der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen im mittleren, von *Hieracium pilosella* dominierten Sukzessionsstadium (2) auf den acht verschiedenen gestörten Flächen: G=Gräser übrig, R=Rosetten übrig, M=Kryptogamen übrig, S=Sand (alle Pflanzen entfernt), GR=Kryptogamen entfernt, GM=Rosetten entfernt, RM=Gräser entfernt, C=Kontrollfläche, unverändert. Zeitpunkte: 0=Ausgangszustand, Frühling, Frühsommer, Hochsommer, Herbst 2002 (0-3), 2003 (4-7), 2004 (8-11), n=9.

C: Die Gräser schwanken im Jahresverlauf zwischen knapp 10% bis 15% im Mittel. Bei den Rosetten tritt bei hoher Streuung im ersten Jahr ein Anstieg auf, dann im zweiten Jahr ein Abfall und im dritten Jahr ein erneuter leichter Anstieg. Die Kryptogamenwerte schwanken zwischen 40% und 50% und streuen sehr stark.

SUKZESSIONSSTADIUM 3:

Im spätesten Sukzessionsstadium, der ruderalisierten Sandflur, zeigt sich folgende Vegetationsentwicklung:

G: Die Gräser nehmen im ersten Jahr zunächst zu, dann jedoch ab und schwanken im zweiten und dritten Jahr um Werte zwischen 10% und 17%. Die Rosetten steigen an, im ersten Jahr besonders, und erreichen fast den Ausgangswert von ca. 15%. Die Kryptogamen erreichen am Ende des dritten Jahres mit ca. 32% noch nicht wieder das Ausgangsniveau von ca. 50%.

R: Die Rosetten nehmen im ersten Jahr stark zu von ca. 19% auf ca. 32%. Im zweiten Jahr tritt eine Abnahme ein und im dritten Jahr wieder ein leichter Anstieg, wobei wieder der Ausgangswert von knapp 20% erreicht wird. Die Gräser nehmen langsamer zu als die Kryptogamen und bleiben mit knapp 10% am Ende des dritten Jahres unter dem Ausgangswert von knapp 20%, während die Kryptogamen mit 40% dem Ausgangswert von 50% schon sehr nahe kommen.

M: Die Kryptogamen-Werte verhalten sich wie in den früheren Sukzessionsstadien, streuen relativ stark und schwanken während der drei Vegetationsperioden um sehr hohe Mittelwerte von ca. 45-65%. Auch die Entwicklung der Gräser verläuft ähnlich wie in den früheren Stadien. Sie nehmen kontinuierlich zu, bleiben aber mit knapp 10% am Ende des dritten Jahres noch unter dem Ausgangswert von knapp 20%. Die Rosetten steigen im ersten Jahr an, schwanken dann leicht auf gleichbleibendem Niveau, steigen im dritten Jahr noch an und erreichen den Ausgangswert von ca. 17%.

S: Gräser, Rosetten und Kryptogamen nehmen kontinuierlich zu, letztere am stärksten. Am Ende des dritten Jahres erreichen sie ca. 22% im Vergleich zum Ausgangswert von ca. 32%. Die Gräser bleiben mit ca. 5% am Ende des dritten Jahres deutlich unter dem Ausgangswert von knapp 15%, während die Kryptogamen mit 40% dem Ausgangswert von 50% schon sehr nahe kommen. Die Rosettenwerte steigen v.a. im ersten Jahr an und schwanken dann zwischen 5% und 10% und erreichen somit fast den Ausgangswert von gut 10%.

GR: Die Gräser nehmen im Gegensatz zu den früheren Sukzessionsstadien im ersten Jahr ab und schwanken dann um 10%. Die Rosetten steigen im ersten Jahr an, sinken im zweiten Jahr jedoch unter das Vorjahresniveau und steigen im dritten Jahr wieder leicht an. Die Kryptogamen nehmen besonders im dritten Jahr deutlich zu.

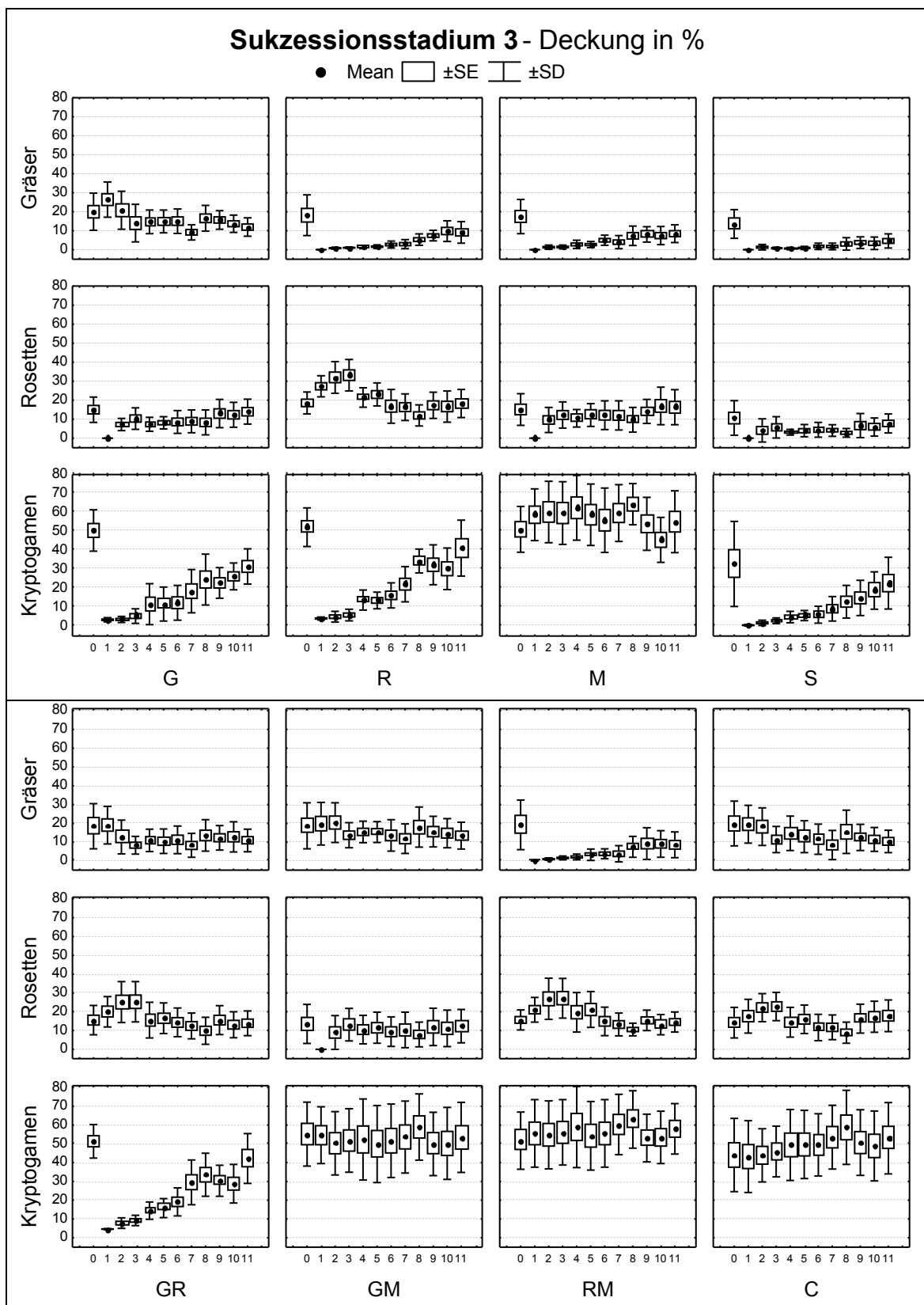


Abbildung 5.8: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Deckungswerte der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen im späteren Sukzessionsstadium (3), der ruderalisierten Sandflur, auf den acht verschiedenen gestörten Flächen: G=Gräser übrig, R=Rosetten übrig, M=Kryptogamen übrig, S=Sand (alle Pflanzen entfernt), GR=Kryptogamen entfernt, GM=Rosetten entfernt, RM=Gräser entfernt, C=Kontrollfläche, unverändert. Zeitpunkte: 0=Ausgangszustand, Frühling, Frühsommer, Hochsommer, Herbst 2002 (0-3), 2003 (4-7), 2004 (8-11). n=9.

GM: Die Gräser erreichen im ersten Jahr die höchsten Werte (knapp 20%). Im zweiten und dritten Jahr liegen die Mittelwerte etwas niedriger (15-20%). Die Rosetten steigen im ersten Jahr stark an und schwanken dann um 10%. Die Kryptogamenwerte streuen sehr stark und schwanken im Mittel zwischen 50% und 60%.

RM: Wie in den früheren Sukzessionsstadien, steigen die Graswerte allmählich an, erreichen aber am Ende des dritten Jahres mit knapp 10% noch nicht wieder den Ausgangswert von ca. 20%. Im ersten Jahr kommt es zu einem starken Anstieg der Rosetten, der dann wieder abflacht, so dass sich die Werte im zweiten und dritten Jahr auf dem Niveau des Ausgangswertes bei ca. 15% einpendeln. Die Kryptogamenwerte streuen sehr stark, die Mittelwerte liegen zwischen 50% und 65%.

C: Die Gräser schwanken im Jahresverlauf zwischen 10% und 15%. Bei den Rosetten tritt im ersten Jahr ein Anstieg auf, dann im zweiten Jahr eine Abnahme und im dritten Jahr ein erneuter leichter Anstieg. Die Kryptogamenwerte schwanken zwischen 45% und 60% und streuen sehr stark.

Vergleich der Behandlungen:

Um die Unterschiede zwischen den verschiedenen Behandlungen deutlicher erkennen zu können, zeigen die Abbildungen 5.9a-c den Zuwachs in den verschiedenen Jahren. Dargestellt sind die Differenzen zwischen dem Maximal- und Minimalwert im ersten Untersuchungsjahr (2002) sowie die Differenzen zwischen den jeweiligen Maximalwerten 2002, 2003 und 2004. Bei den Gräsern, Rosetten und Kryptogamen ergeben sich signifikante Unterschiede sowohl zwischen den verschiedenen Behandlungen als auch den verschiedenen Zeitpunkten ($p < 0,001$, ANOVA). Welche Behandlung sich von welcher signifikant unterscheidet ist verschieden und daher direkt im Diagramm angegeben. Dennoch lassen sich einige allgemeine Tendenzen ableiten: Im ersten Jahr ist grundsätzlich eine Zunahme aller Gruppen auf allen Flächen zu verzeichnen. Der Zuwachs der **Gräser** ist besonders hoch auf den Flächen, auf denen sie verblieben sind. Im zweiten Jahr tritt auf diesen Flächen im dritten Sukzessionsstadium eine Abnahme auf. Hier sind die Unterschiede zu den Flächen, auf denen die Gräser entfernt wurden, am größten. Ansonsten schwanken die Werte meist um 0. Die Kontrollflächen weisen sehr niedrige Zuwächse auf. Das gilt auch für das dritte Jahr, wobei allerdings auf den anderen Behandlungen wieder leichte Zuwächse auftreten. Bei den **Rosetten** tritt im ersten Jahr auf allen Flächen ein starker Zuwachs auf, im zweiten Jahr ein großer Rückgang. Im dritten Jahr liegen die Werte eher bei 0. Bemerkenswert ist die starke Abnahme der Rosetten auf den Rosettenflächen (R) im zweiten und dritten Jahr.

Bei den **Kryptogamen** streuen die Werte am meisten. Die Zuwächse auf den Flächen, auf denen sie entfernt wurden sind im Allgemeinen höher als auf den Flächen auf denen sie verblieben sind.

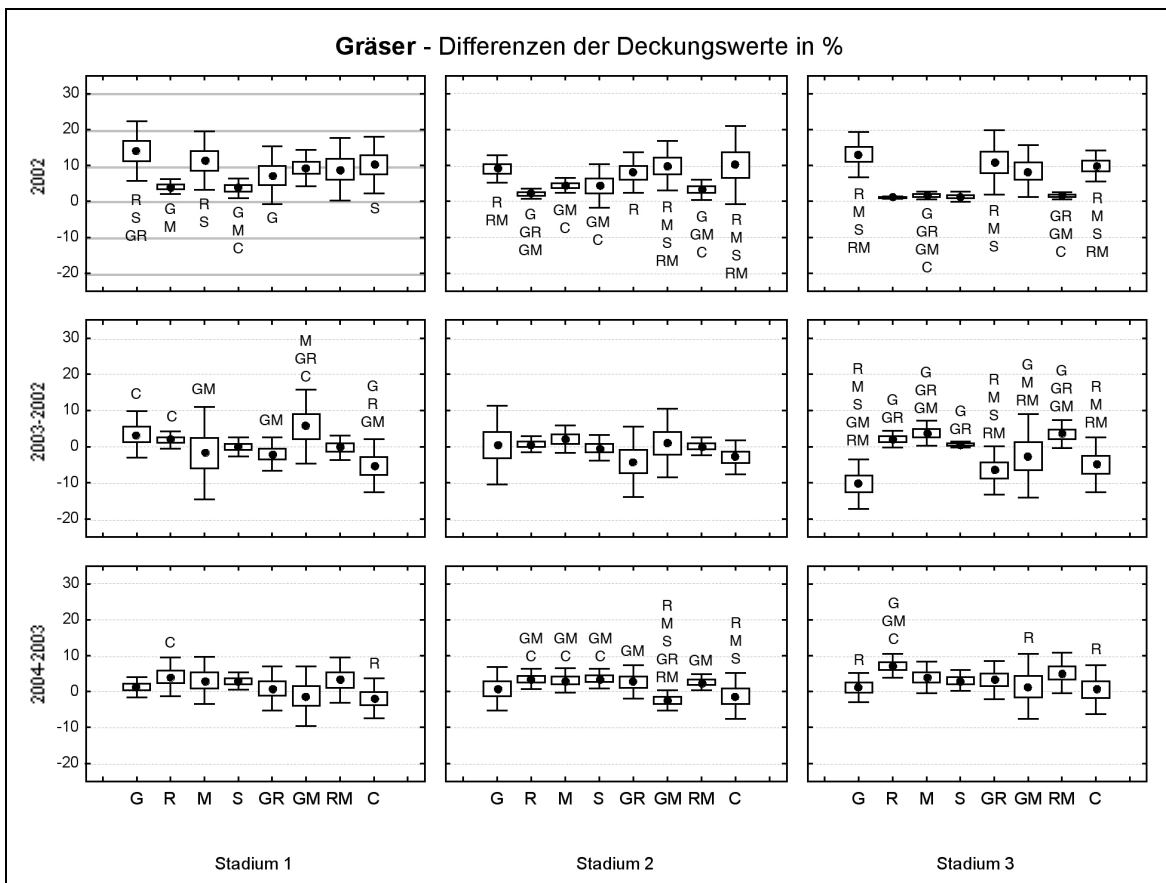


Abbildung 5.9 a: **Gräser** – Differenzen der Deckungswerte in %. siehe Abbildungsbeschriftung 5.9.

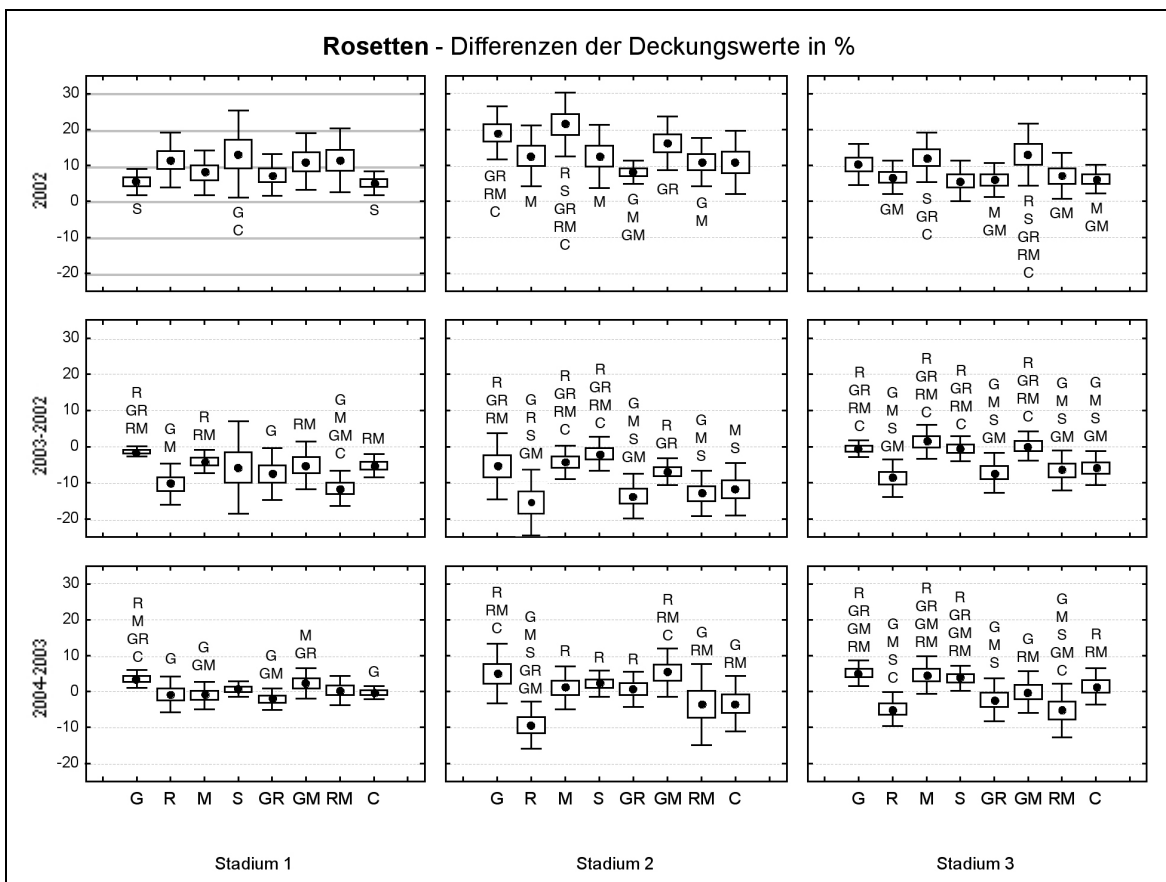


Abbildung 5.9 b: **Rosetten** – Differenzen der Deckungswerte in %. siehe Abbildungsbeschriftung 5.9.

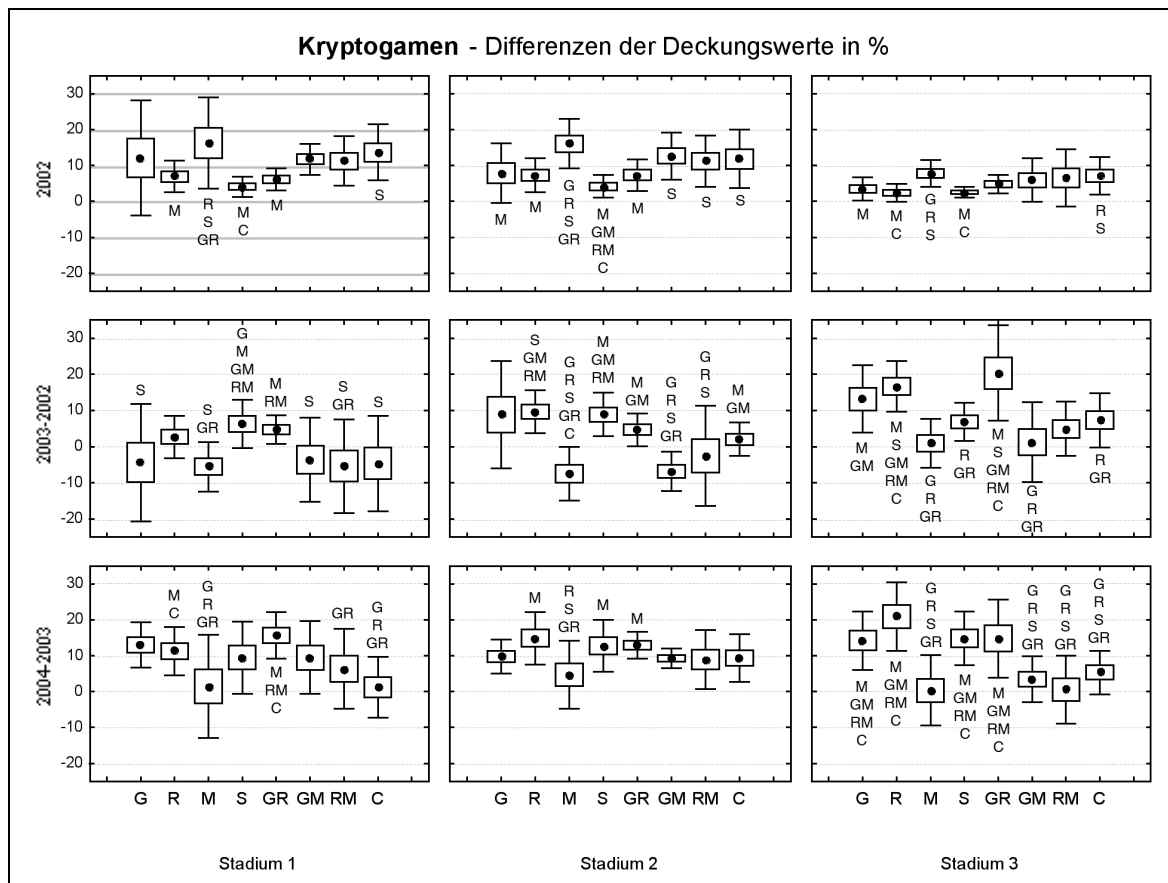


Abbildung 5.9 c: **Kryptogamen** – Differenzen der Deckungswerte in %. siehe Abbildungsbeschriftung 5.9.

Abbildung 5.9: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Differenzen der Deckungswerte in % in den drei Sukzessionsstadien auf den acht verschieden gestörten Flächen: G=Gräser übrig, R=Rosetten übrig, M=Kryptogamen übrig, S=Sand (alle Pflanzen entfernt), GR=Kryptogamen entfernt, GM=Rosetten entfernt, RM=Gräser entfernt, C=Kontrollfläche, unverändert. n=9. Über dem Mittelwert ist angegeben, zu welchen Behandlungen signifikante Unterschiede vorliegen.

5.3.2 Frequenzsummen

In den Abbildungen 5.10-5.12 sind die Frequenzsummen aller vorkommenden Arten der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstige auf den acht verschieden behandelten Flächen in den Jahren 2002 bis 2004 dargestellt. Die statistische Analyse zeigt signifikante Unterschiede sowohl bei den verschiedenen Behandlungen als auch bei den verschiedenen Pflanzengruppen ($p < 0,001$, repeated measures ANOVA, Ausnahme: Herbst-Zeitpunkt im 2. Sukzessionsstadium). Unterschiede bestehen auch in der Höhe der erreichten Frequenzsummen. In Abbildung 5.13 sind die Mittelwerte der Frequenzsummen in den drei Sukzessionsstadien dargestellt und die statistische Analyse ergibt signifikante Unterschiede ($p < 0,001$, Kruskal-Wallis-ANOVA). Am deutlichsten sind die Unterschiede bei den Rosetten, wo im ersten Sukzessionsstadium viel geringere Werte auftreten als in den beiden späteren Stadien. Bei den Sonstigen steigen die Mittelwerte v.a. in den stärker bewachsenen Flächen an, in denen nur eine Gruppe entfernt wurde (GR, GM, RM) bzw.

auf der Kontrollfläche, von Stadium 1 (Silbergrasflur) bis Stadium 3 (ruderalisierte Sandflur). Bei den Gräsern treten kaum Unterschiede zwischen den Sukzessionsstadien auf.

G: Bei den Frequenzsummen der Gräser treten Schwankungen auf, wobei keine eindeutige Tendenz auszumachen ist. Lediglich in den späteren Stadien tritt zunächst im ersten Jahr ein leichter Anstieg, im zweiten Jahr eine gewisse Abnahme und schließlich im dritten Jahr wieder eine schwache Zunahme der Werte auf. Die Rosettenwerte zeigen den gleichen Verlauf, jedoch wesentlich stärker ausgeprägt. Die Sonstigen schwanken auf niedrigem Niveau.

R: Die Frequenzsummen der Gräser nehmen sukzessive zu, wobei der Anstieg im ersten Sukzessionsstadium weitgehend linear erfolgt, während in den beiden späteren Stadien im zweiten Jahr eine Stagnation (Stadium 3) bzw. sogar ein leichter Rückgang (Stadium 2) auftritt. Bei den Sonstigen ist eine ganz leichte Jahresdynamik erkennbar.

M: Das Verhalten der drei Gruppen Gräser, Rosetten und Sonstige entspricht weitgehend dem auf den R-Flächen. In den ersten beiden Sukzessionsstadien fällt der Anstieg der Gräser im ersten Jahr stärker aus. Bedingt durch die unterschiedliche Behandlung erfolgt auf den M-Flächen im Gegensatz zu den R-Flächen im ersten Jahr eine Wiederbesiedlung mit Rosetten, die aber gleich zu hohen Frequenzsummen führt.

S: Im frühesten Sukzessionsstadium zeigt sich bei den Gräsern eine deutliche Jahresdynamik, die sich in einer Zunahme der Frequenzsummen äußert. Der Ausgangswert im Frühling (Zeitpunkte 4 und 8) liegt jeweils unter den Herbstwerten des Vorjahres (Zeitpunkte 3 und 7). In den späteren Stadien ist dieser Verlauf weniger stark ausgeprägt. Die Rosetten verhalten sich wie in den vorgenannten Flächen, mit einem starken Anstieg im ersten Jahr, einer Abnahme im zweiten und einer erneuten Zunahme im dritten Jahr. Auch bei den Sonstigen lassen sich kleinere jahreszeitliche Schwankungen beobachten.

GR: Die Frequenzsummen der Gräser bleiben bei leichten Schwankungen weitgehend konstant. Die Rosettenwerte variieren stärker und erreichen die höchsten Werte jeweils im Frühling bzw. Herbst. Die Frequenzsummen der Sonstigen bewegen sich auf nahezu gleichbleibendem Niveau, wobei allerdings die höchsten Werte im dritten Jahr auftreten.

GM: Die drei Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstige verhalten sich wie auf den Flächen GR, nur mit dem Unterschied, dass die Rosetten im ersten Jahr die Fläche erst wiederbesiedeln müssen.

RM: Die Gräser erreichen im ersten Jahr fast wieder das Niveau des Ausgangswertes (Zeitpunkt 0) an, nehmen dann im zweiten Jahr v.a. in den späteren Stadien leicht ab, um dann im dritten Jahr wieder leicht anzusteigen.

C: Die Gräser und Sonstigen schwanken zwar leicht im Jahresverlauf, bleiben jedoch weitgehend konstant. Die Werte der Rosetten variieren stärker, wobei die niedrigsten Werte im zweiten Jahr auftreten.

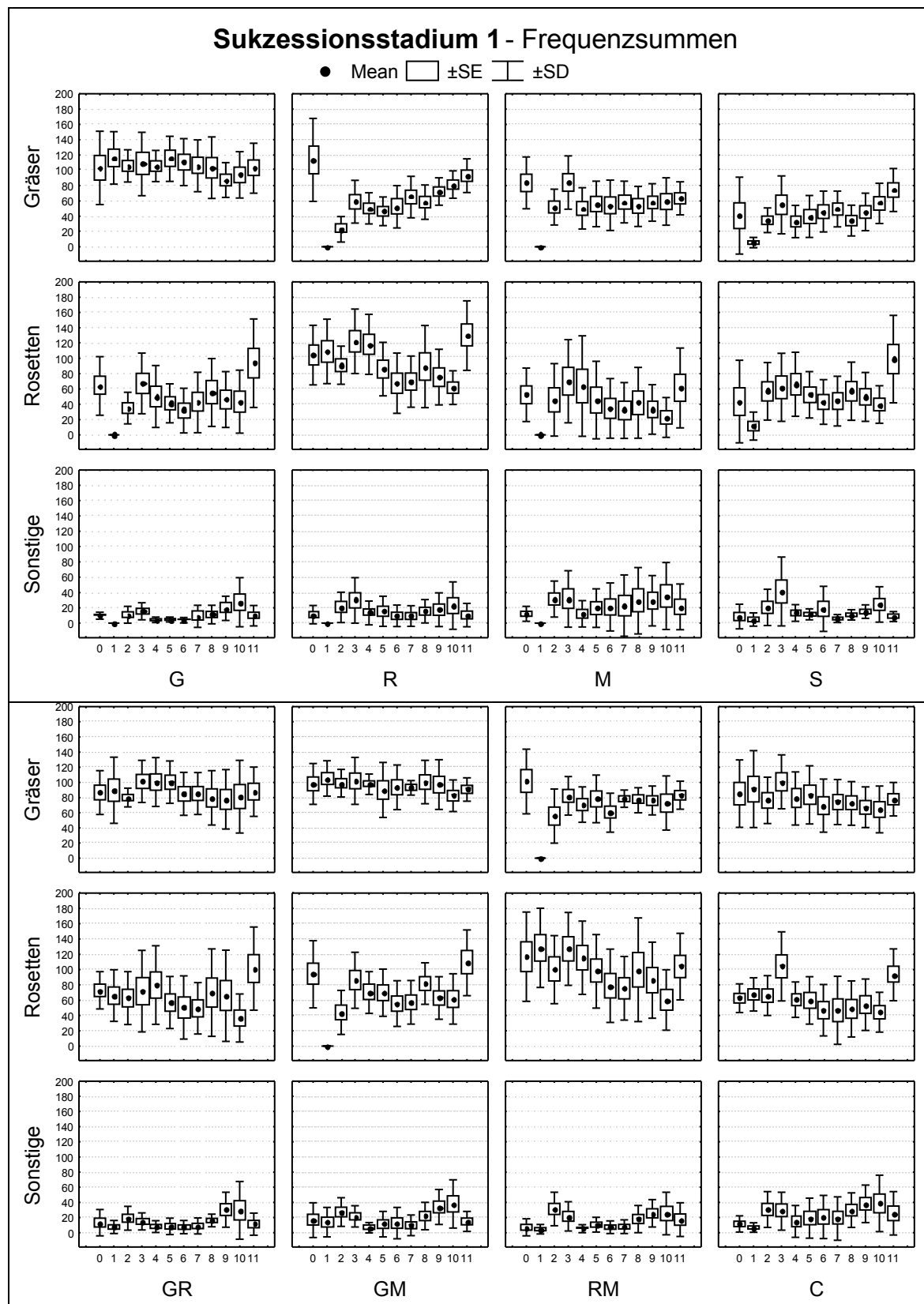


Abbildung 5.10: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Frequenzsummen der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstige im frühesten, von *Corynephorus canescens* dominierten Sukzessionsstadium (1), auf den acht verschiedenen gestörten Flächen: G=Gräser übrig, R=Rosetten übrig, M=Kryptogamen übrig, S=Sand (alle Pflanzen entfernt), GR=Kryptogamen entfernt, GM=Rosetten entfernt, RM=Gräser entfernt, C=Kontrollfläche, unverändert. Zeitpunkte: 0=Ausgangszustand, Frühling, Fröhsommer, Hochsommer, Herbst 2002 (0-3), 2003 (4-7), 2004 (8-11). n=9.

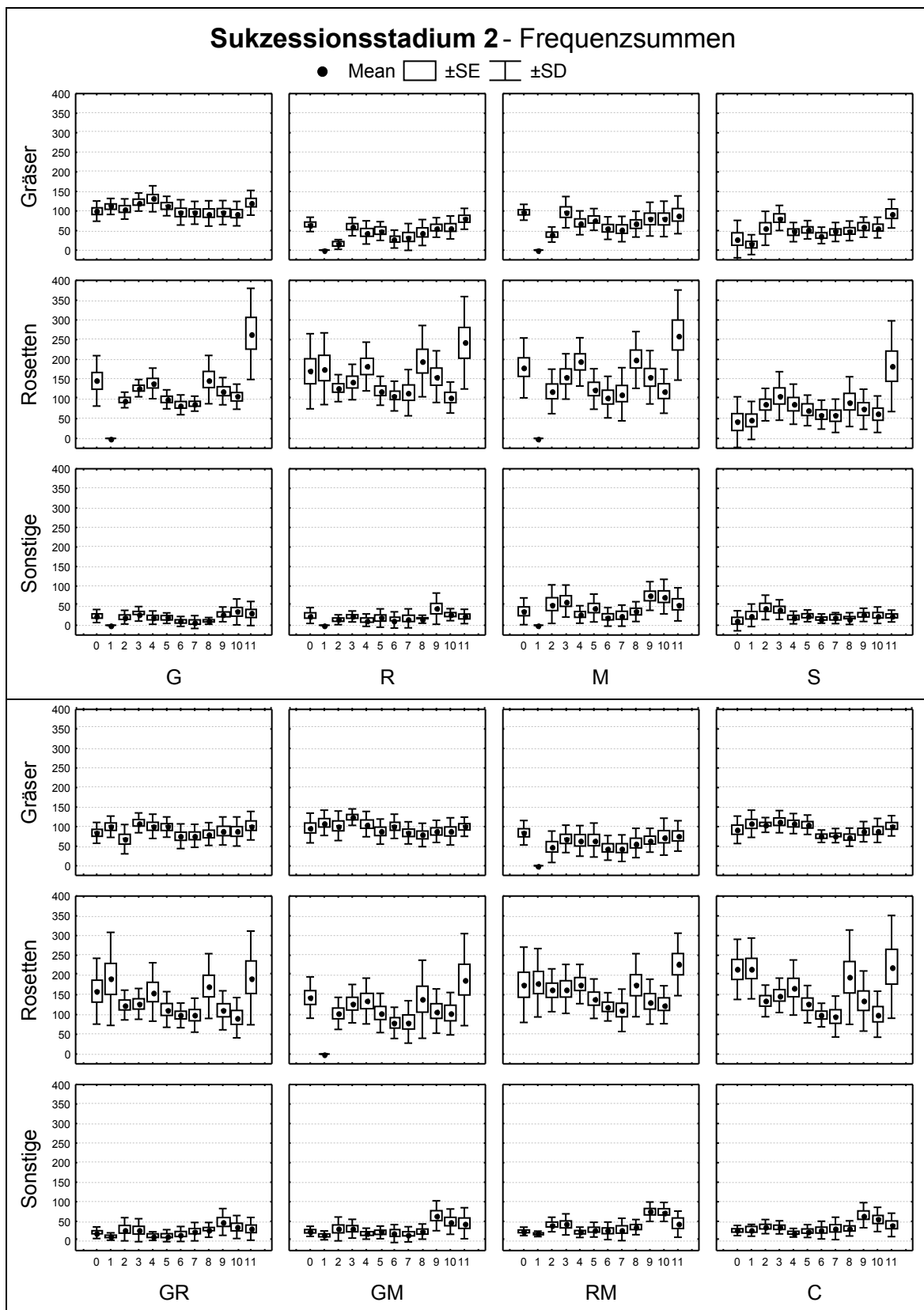


Abbildung 5.11: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Frequenzsummen der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstige im mittleren, von *Hieracium pilosella* dominierten Sukzessionsstadium (2), auf den acht verschiedenen gestörten Flächen: G=Gräser übrig, R=Rosetten übrig, M=Kryptogamen übrig, S=Sand (alle Pflanzen entfernt), GR=Kryptogamen entfernt, GM=Rosetten entfernt, RM=Gräser entfernt, C=Kontrollfläche, unverändert. Zeitpunkte: 0=Ausgangszustand, Frühling, Frühsommer, Hochsommer, Herbst 2002 (0-3), 2003 (4-7), 2004 (8-11). n=9.

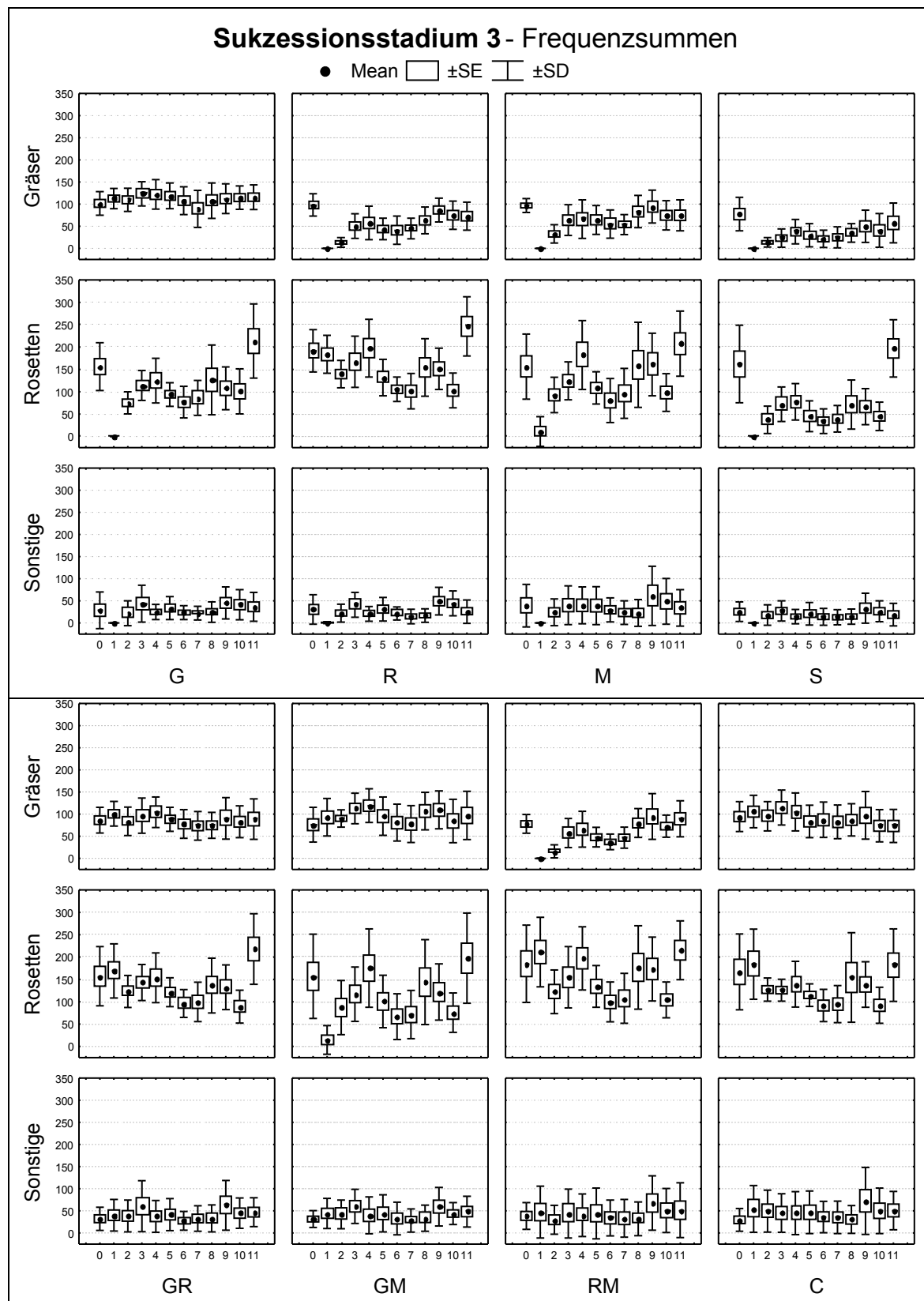


Abbildung 5.12: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Frequenzsummen der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstige im späteren Sukzessionsstadium (3), der ruderalisierten Sandflur auf den acht verschiedenen gestörten Flächen: G=Gräser übrig, R=Rosetten übrig, M=Kryptogamen übrig, S=Sand (alle Pflanzen entfernt), GR=Kryptogamen entfernt, GM=Rosetten entfernt, RM=Gräser entfernt, C=Kontrollfläche, unverändert. Zeitpunkte: 0=Ausgangszustand, Frühling, Frühsommer, Hochsommer, Herbst 2002 (0-3), 2003 (4-7), 2004 (8-11). n=9.

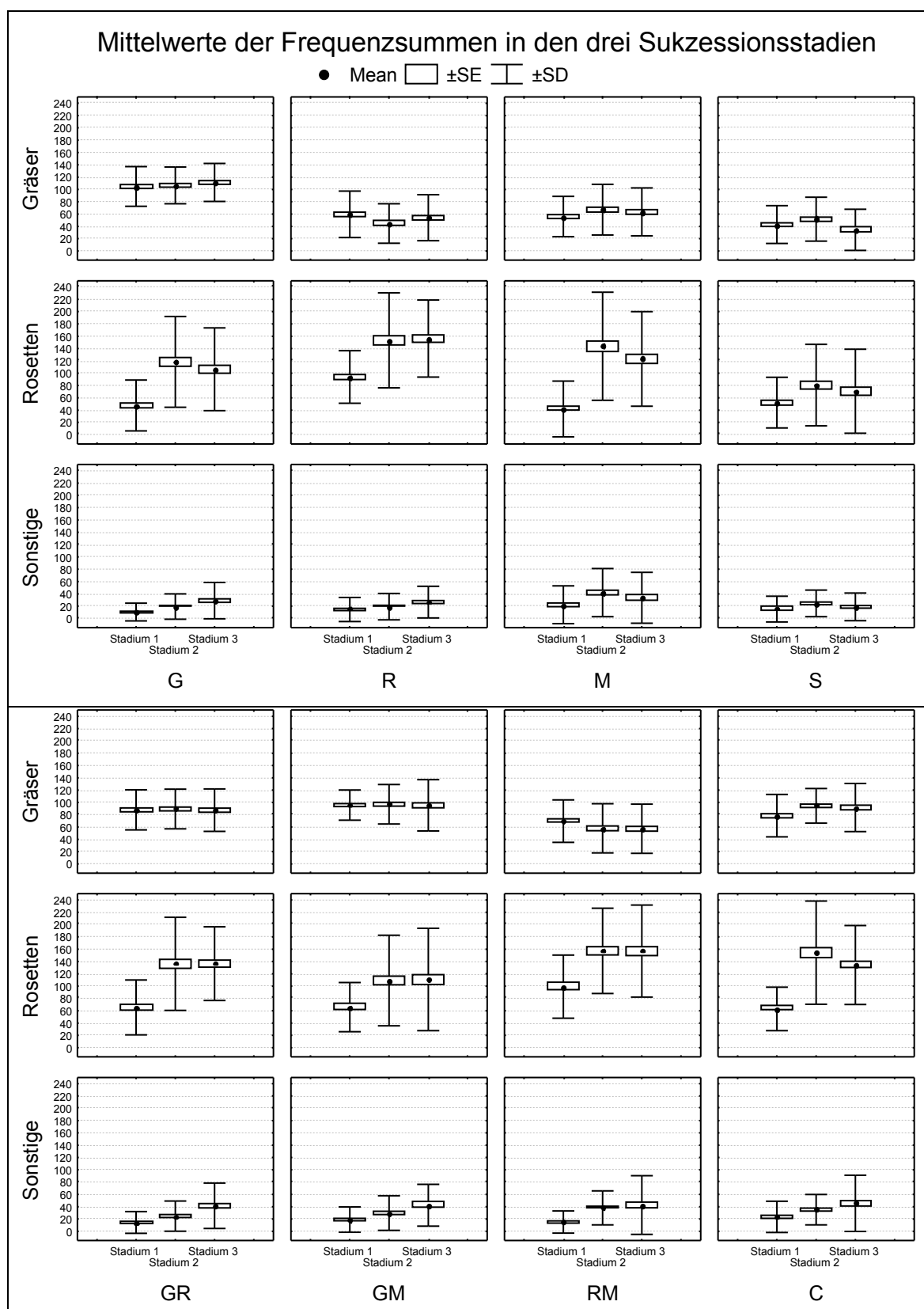


Abbildung 5.13: Mittelwerte (Mean) aller 11 Zeitpunkte mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Frequenzsummen der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstige aller Sukzessionsstadien auf den acht verschieden gestörten Flächen: G=Gräser übrig, R=Rosetten übrig, M=Kryptogamen übrig, S=Sand (alle Pflanzen entfernt), GR=Kryptogamen entfernt, GM=Rosetten entfernt, RM=Gräser entfernt, C=Kontrollfläche, unverändert. n=99.

Allgemein:

Der Entwicklungsverlauf ähnelt sich sehr in den drei Sukzessionsstadien. Besonders hoch liegen die Frequenzsummen der Rosetten im Herbst des dritten Jahres (Zeitpunkt 11), was hauptsächlich durch den hohen Anteil an Herbstkeimern bedingt ist (z.B. *Teesdalia nudicaulis*, *Cerastium semidecandrum*).

5.3.3 Einzelarten

Zum Vergleich des Verhaltens einzelner Arten sind in den Abbildungen 5.14-5.16 die jeweiligen Differenzen der Frequenzwerte auf den verschiedenen Behandlungen in den verschiedenen Sukzessionsstadien dargestellt – die Differenz der Maximal- und Minimalwerte im ersten Untersuchungsjahr 2002 und die Veränderungen in den Maximalwerten 2003 zu 2002 bzw. 2004 zu 2003.

In allen Stadien unterscheiden sich die Behandlungstypen (G, R, M, S, GR, GM, RM, C), die Zeiträume (2002, 2003-2002, 2004-2003) und die Arten jeweils signifikant ($p < 0,001$, fakt. ANOVA, außer Behandlungstypen im Sukzessionsstadium 1: $p < 0,01$). Welche Behandlungstypen sich von welchen signifikant unterscheiden, ist direkt in den Diagrammen angegeben. Signifikante Unterschiede treten v.a. zwischen Behandlungstypen auf, wo die jeweilige Artengruppe entfernt wurde und wo sie noch vorhanden geblieben ist. Insgesamt gibt es bei den Gräsern mehr Unterschiede als bei den Rosetten. Bei den Rosettenarten liegen relativ häufig überhaupt keine signifikanten Unterschiede zwischen den verschiedenen Behandlungstypen vor.

Die größten Unterschiede zwischen verschiedenen Behandlungen treten bei *Corynephorus canescens* und *Hieracium pilosella* im ersten Untersuchungsjahr (2002) auf, den Arten mit den höchsten Frequenzwerten. Nach nur geringfügigen Schwankungen im zweiten Jahr gegenüber dem Vorjahr (2003-2002), findet im dritten Jahr bei *Corynephorus canescens* wieder eine Zunahme statt (2004-2003), bei *Hieracium pilosella* hingegen eine Abnahme. Diese beiden Arten unterscheiden sich auch in allen Sukzessionsstadien signifikant von den anderen Arten. Weitere signifikante Unterschiede zwischen den Arten variieren von Stadium zu Stadium und sind im Anhang angegeben.

Die verschiedenen Zeiträume unterscheiden sich in allen Stadien und sowohl bei den Gras- als auch bei den Rosettenarten. Im ersten Jahr treten fast ausschließlich Zuwächse auf, während im Folgejahr im Vergleich zum Vorjahr neben geringen Zuwächsen auch Stagnation oder sogar Abnahme zu verzeichnen ist. Entsprechendes gilt für den dritten Zeitabschnitt.

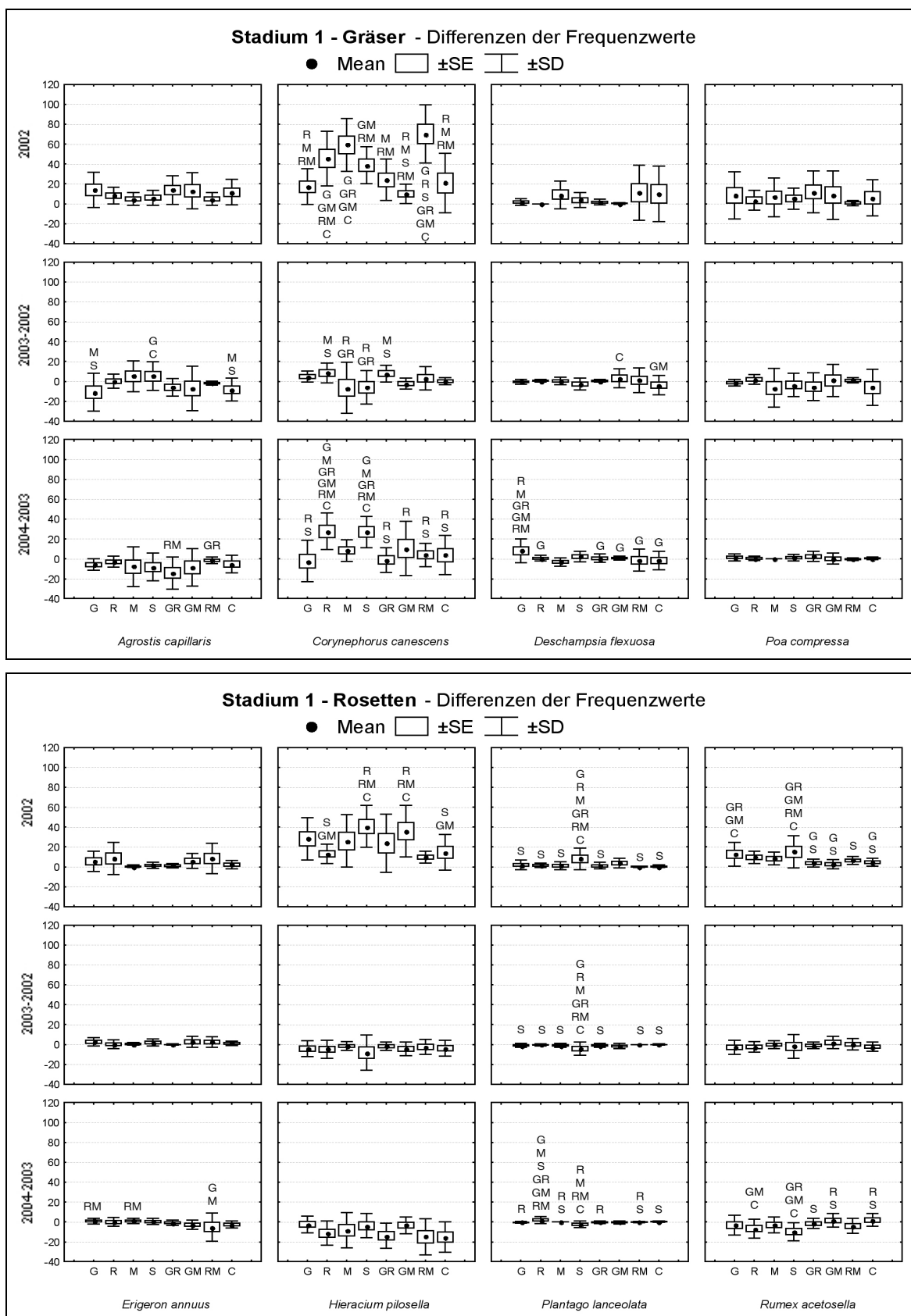


Abbildung 5.14: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Differenzen der Frequenzwerte in Sukzessionsstadium 1 in auf den acht verschiedenen gestörten Flächen: G=Gräser übrig, R=Rosetten übrig, M=Kryptogamen übrig, S=Sand (alle Pflanzen entfernt), GR=Kryptogamen entfernt, GM=Rosetten entfernt, RM=Gräser entfernt, C=Kontrollfläche, unverändert. Oben: Grasarten *Agrostis capillaris*, *Corynephorus canescens*, *Deschampsia flexuosa*, *Poa compressa*, unten: Rosetten *Erigeron annuus*, *Hieracium pilosella*, *Plantago lanceolata*, *Rumex acetosella*. n=9. Über dem Mittelwert ist angegeben, zu welchen Behandlungen signifikante Unterschiede vorliegen.

5. Vegetationsdynamik nach selektiver Störung von Pflanzengruppen

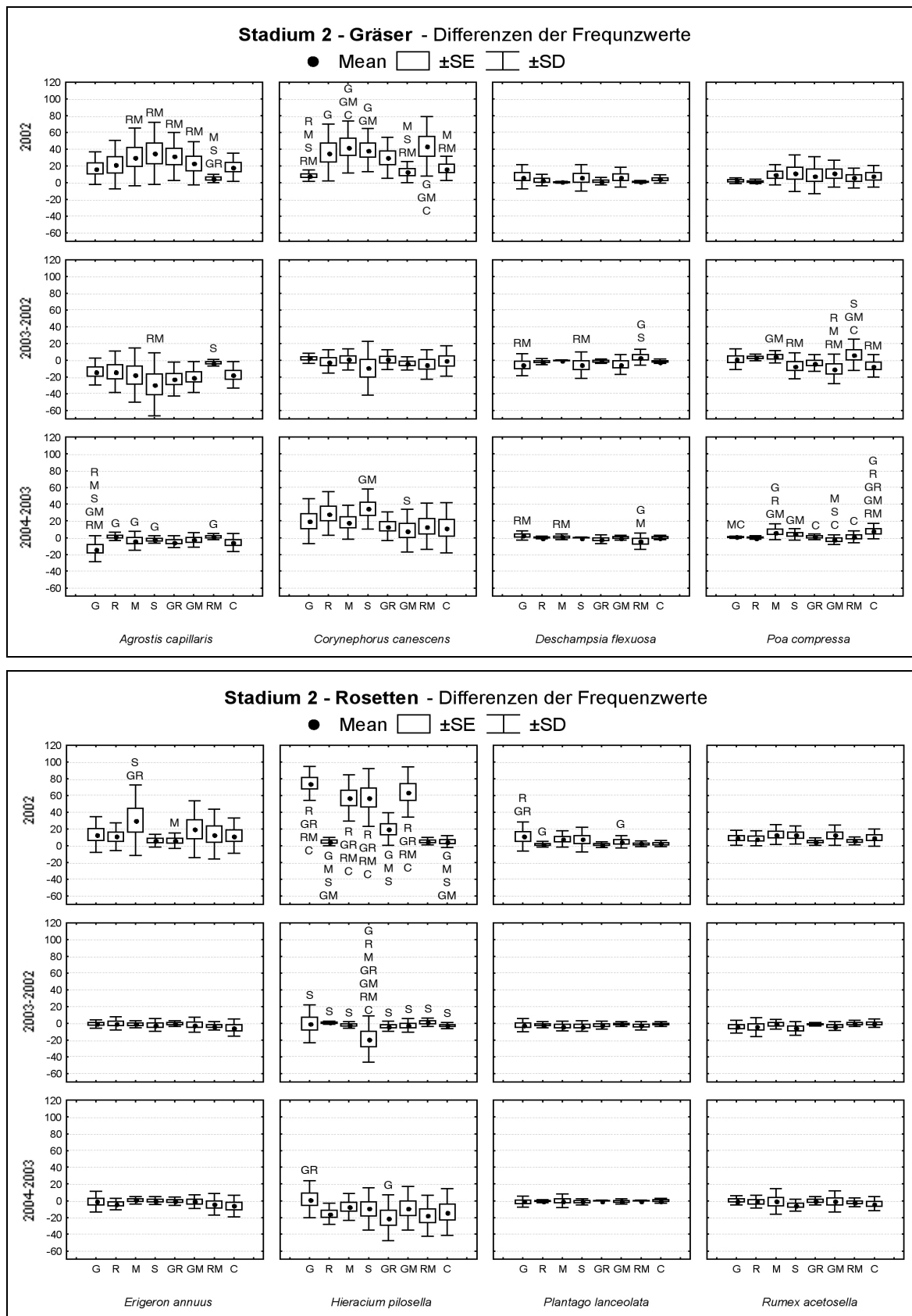


Abbildung 5.15: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Differenzen der Frequenzwerte in Sukzessionsstadium 2 in auf den acht verschieden gestörten Flächen: G=Gräser übrig, R=Rosetten übrig, M=Kryptogamen übrig, S=Sand (alle Pflanzen entfernt), GR=Kryptogamen entfernt, GM=Rosetten entfernt, RM=Gräser entfernt, C=Kontrollfläche, unverändert. Oben: Grasarten *Agrostis capillaris*, *Corynephorus canescens*, *Deschampsia flexuosa*, *Poa compressa*, unten: Rosetten *Erigeron annuus*, *Hieracium pilosella*, *Plantago lanceolata*, *Rumex acetosella*. n=9. Über dem Mittelwert ist angegeben, zu welchen Behandlungen signifikante Unterschiede vorliegen.

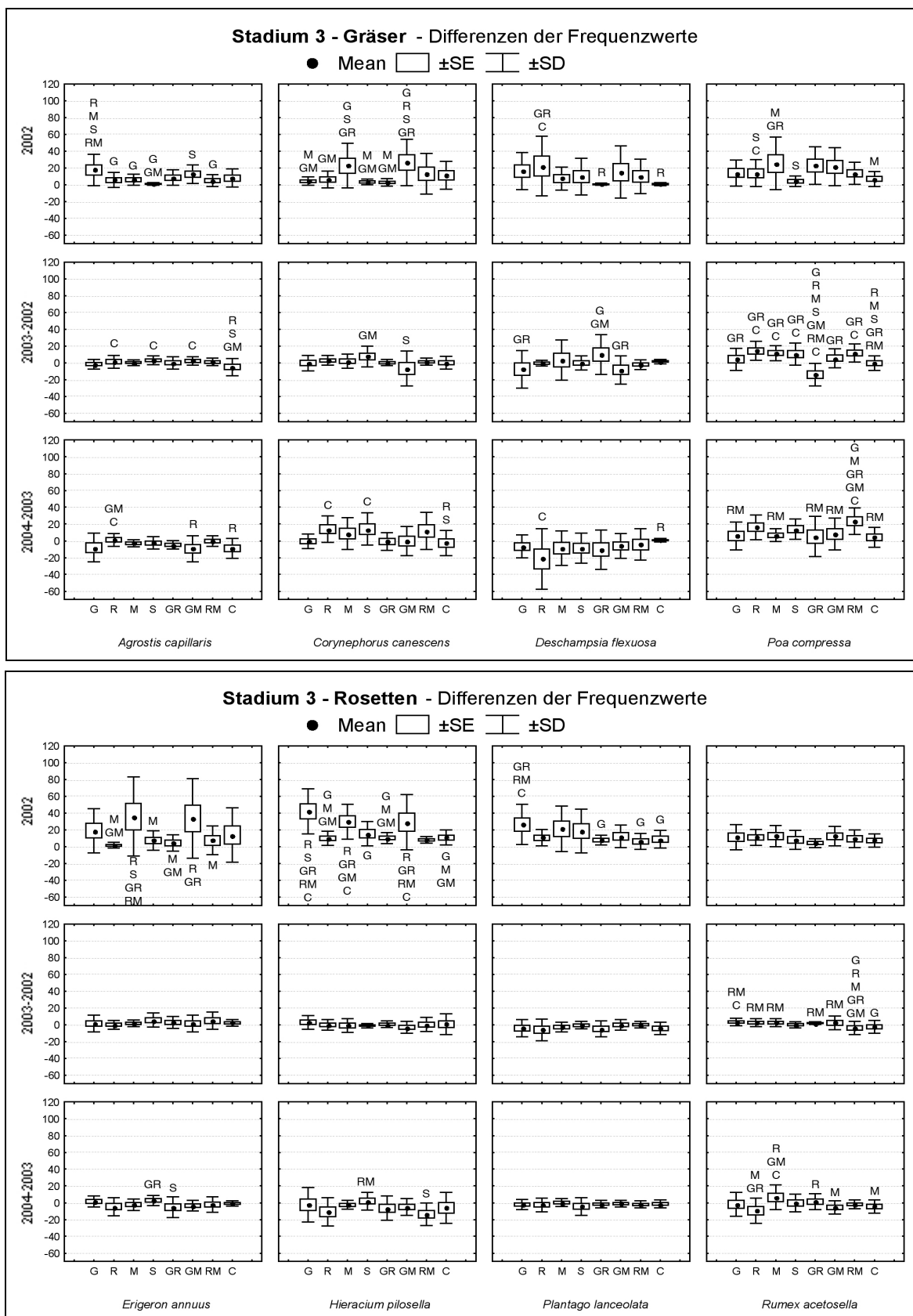


Abbildung 5.16: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Differenzen der Frequenzwerte in Sukzessionsstadium 3 in auf den acht verschiedenen gestörten Flächen: G=Gräser übrig, R=Rosetten übrig, M=Kryptogamen übrig, S=Sand (alle Pflanzen entfernt), GR=Kryptogamen entfernt, GM=Rosetten entfernt, RM=Gräser entfernt, C=Kontrollfläche, unverändert. Oben: Grasarten *Agrostis capillaris*, *Corynephorus canescens*, *Deschampsia flexuosa*, *Poa compressa*, unten: Rosetten *Erigeron annuus*, *Hieracium pilosella*, *Plantago lanceolata*, *Rumex acetosella*. n=9. Über dem Mittelwert ist angegeben, zu welchen Behandlungen signifikante Unterschiede vorliegen.

5.3.4 Artenzahl

Die Anzahl der Arten auf den verschiedenen Behandlungen in den drei Sukzessionsstadien in den Jahren 2002 bis 2004 ist in Abbildung 5.17 dargestellt.

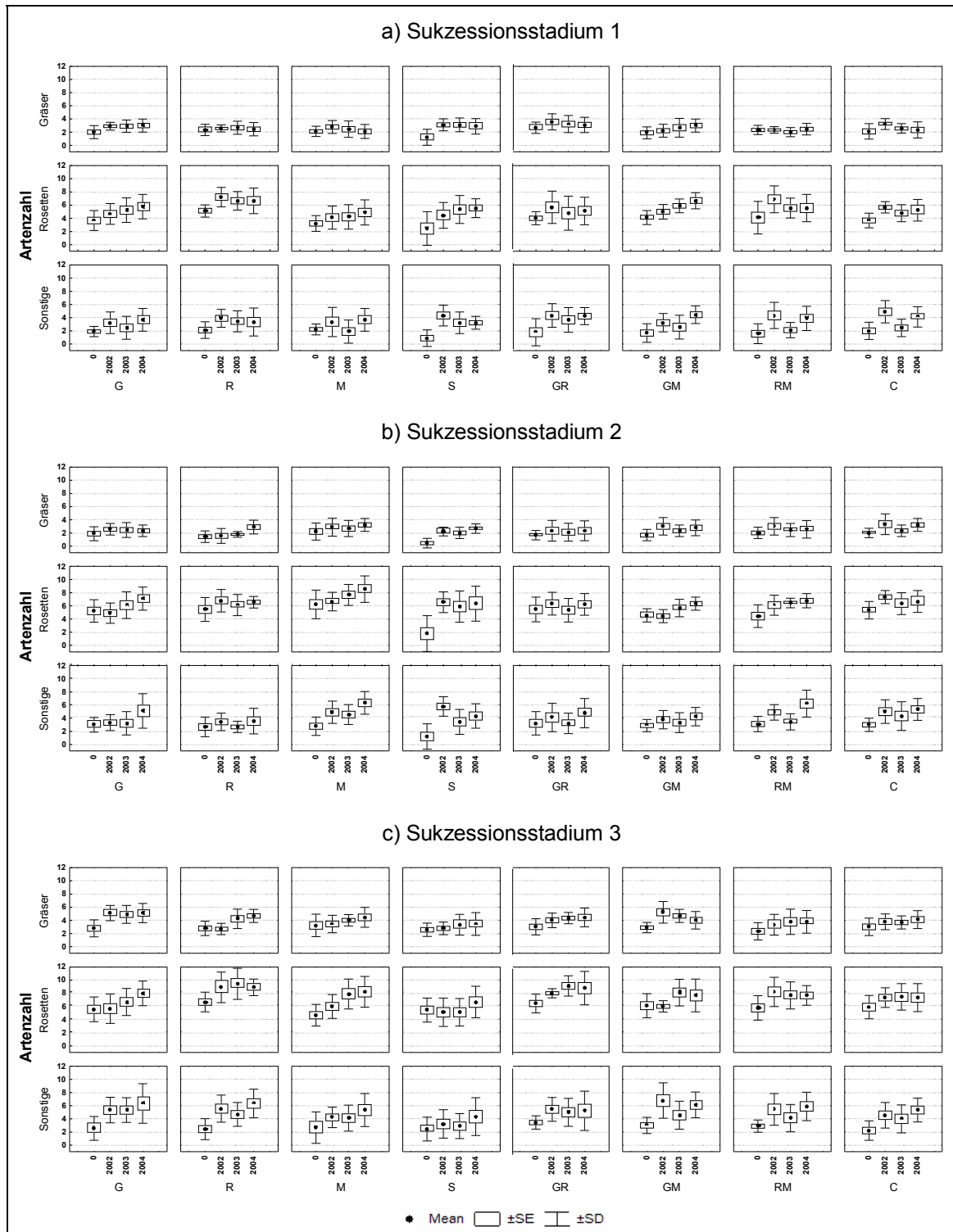


Abbildung 5.17: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Artenzahl in den drei Sukzessionsstadien auf den acht verschiedenen gestörten Flächen: G=Gräser übrig, R=Rosetten übrig, M=Kryptogamen übrig, S=Sand (alle Pflanzen entfernt), GR=Kryptogamen entfernt, GM=Rosetten entfernt, RM=Gräser entfernt, C=Kontrollfläche, unverändert. Zeitpunkt 0 ist der Ausgangswert im Februar 2002 vor Durchführung der Behandlungen. n=9.

Die Artenzahlen unterscheiden sich signifikant in den verschiedenen Sukzessionsstadien ($p < 0,001$, repeated measures ANOVA), wobei die höchsten Artenzahlen im dritten Sukzessionsstadium auftreten. Besonders die Anzahl der Grasarten ist dort erhöht. Auch bei den verschiedenen Gruppen – Gräser, Rosetten und Sonstige – liegen signifikante Unterschiede in den Artenzahlen vor ($p < 0,001$, repeated measures ANOVA), wobei die Rosetten meist die höchsten Werte erreichen. Die Artenzahlen steigen im Allgemeinen im Verlauf der drei Jahre an. Die Entwicklung ähnelt sich bei den meisten Behandlungen. Allerdings unterscheidet sich die Sandfläche („S“), die sich durch relativ niedrige Werte auszeichnet, signifikant von den anderen ($p < 0,001$, Fisher-LSD-Test). Im ersten Untersuchungsjahr (2002), in dem die Behandlungen durchgeführt wurden, treten auch zwischen einigen anderen Behandlungen signifikante Unterschiede auf, die im Anhang aufgeführt sind.

5.3.5 Nährstoffanalysen

Die im Herbst 2002 ermittelten Ammonium- und Nitratwerte der Untersuchungsflächen in den verschiedenen Sukzessionsstadien sind in Tabelle 5.2 und in Abbildung 5.18 dargestellt.

Tabelle 5.2: Mittelwerte der Ammonium- und Nitratwerte in mg/kg von drei Mischproben ($n=3$) zweier Einstiche in den verschiedenen Sukzessionsstadien: C=Stadium 1, H=Stadium 2, R=Stadium 3.

Fläche	C1	C2	C3	H1	H2	H3	R1	R2	R3
Ammonium	0,046	0,072	0,042	0,060	0,061	0,060	0,062	0,030	0,169
Nitrat	0,075	0,065	0,208	0,207	0,246	0,067	0,038	0,023	0,104

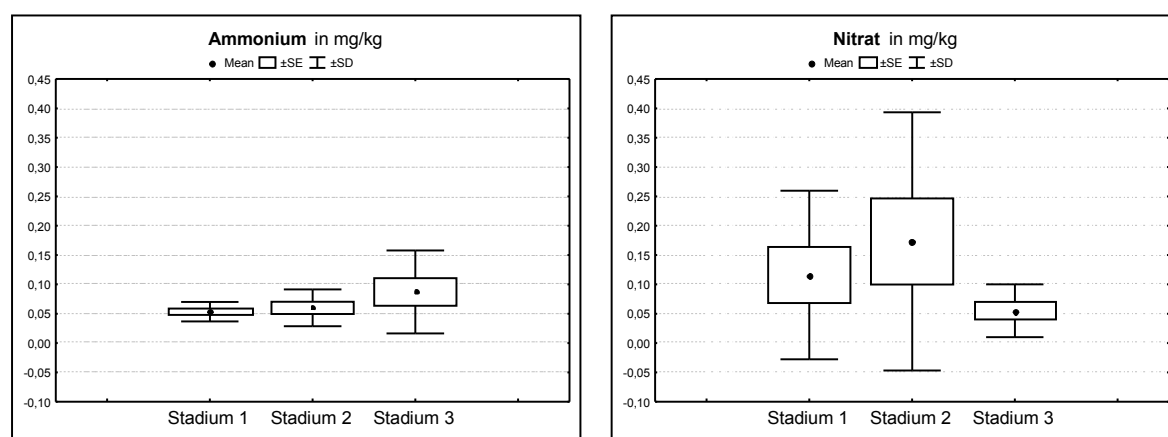


Abbildung 5.18: Mittelwerte der Ammonium- (links) und Nitratwerte (rechts) in mg/kg in den drei verschiedenen Sukzessionsstadien ($n=9$).

Die Ammoniumwerte liegen zwischen 0,05 und 0,10 mg/kg im Mittel und steigen vom ersten zum dritten Sukzessionsstadium hin an. Bei den Nitratwerten, die besonders in den früheren Stadien stark schwanken, erreicht das mittlere Sukzessionsstadium (späte

Silbergrasflur) mit 0,17 mg/kg den höchsten Mittelwert gegenüber 0,12 mg/kg im ersten Stadium (frühe Silbergrasflur) und nur 0,05 mg/kg im dritten Stadium (ruderalisierte Sandflur).

Die Ammoniumwerte sind im Mittel in den ersten beiden Sukzessionsstadien (Silbergrasfluren) niedriger als die Nitratwerte, während sie im dritten Sukzessionsstadium (ruderalisierte Sandflur) leicht über den Nitratwerten liegen.

5.3.6 Multivariate Analyse der Vegetationsdynamik

Die Vegetationsaufnahmen lassen sich nach verschiedenen Sukzessionsstadien, verschiedenen Jahren oder verschiedenen Behandlungen untergliedern. Zunächst wurden die verschiedenen Sukzessionsstadien (mit den Frequenzdaten auf den Behandlungen) einer DCA (= detrended correspondence analysis = Entzerrte Korrespondenzanalyse) und aufgrund der ermittelten Werte für die β -Diversität anschließend einer CA (= correspondence analysis = Korrespondenzanalyse) unterzogen (vgl. Methodenteil, Datenanalyse Kapitel 5.2.3). Dabei ergab sich eine Unterteilung im Wesentlichen nach den Standorten innerhalb der Sukzessionsstadien und nicht nach den verschiedenen Behandlungen (nicht dargestellt).

Anschließend wurden die einzelnen Behandlungen getrennt analysiert, wobei dabei alle Sukzessionsstadien und alle Untersuchungsjahre eingeschlossen waren.

Die Analysen jeweils einer Behandlung sind in den Abbildungen 5.19-5.26 dargestellt – links bzw. oben die Aufnahmen, rechts bzw. unten die Arten. Die erste Ziffer kennzeichnet den Standort: 1-3 frühes Sukzessionsstadium, 4-6 mittleres Sukzessionsstadium, 7-9 spätes Sukzessionsstadium (ruderales Sandflur).

Behandlung G (Gräser übrig):

Die Standorte des frühen Sukzessionsstadiums grenzen sich nicht voneinander ab. Sie weisen als Gräser v.a. die typischen Arten *Corynephorus canescens*, *Agrostis capillaris* und *Deschampsia flexuosa* auf, sowie die charakteristischen Frühjahrstherophyten *Spergula morisonii* und *Teesdalia nudicaulis*. Auch *Filago minima* tritt deutlich hervor. Der Standort 5 des mittleren Sukzessionsstadiums befindet sich ebenfalls hier, während sich die beiden anderen Standorte 4 und 6 abgrenzen – Standort 4 v.a. durch das Vorkommen von *Festuca spec.* und *Bromus sterilis* und Standort 6 durch *Poa pratensis* und *Poa trivialis*. Innerhalb der ruderalen Sandfluren grenzt sich Standort 7 ab, v.a. bedingt durch das Vorkommen von *Herniaria glabra*, *Calamagrostis epigejos* und *Juncus tenuis*. Die anderen beiden Standorte (1. Ziffer 8 und 9) erweisen sich als sehr ähnlich und sind durch das Vorkommen von z.B. *Chrysanthemum vulgare*, *Holcus lanatus* und *Trifolium*-Arten gekennzeichnet.

Behandlung R (Rosetten übrig):

Auch auf dieser Fläche grenzt sich bei den ruderalen Sandfluren der Standort 7 von den vergleichsweise eng beieinander liegenden Standorten 8 und 9 ab. Ausschlaggebend hierfür ist bei Standort 7 das Vorkommen der Gräser *Calamagrostis epigejos* und *Luzula campestris*, sowie *Herniaria glabra* im Gegensatz zum Auftreten von *Bromus tectorum*, *Daucus carota*, *Potentilla argentea* und *Veronica officinalis* auf den Standorten 8 und 9. Die früheren Stadien grenzen sich bis auf Standort 4 mit *Festuca spec.* nicht voneinander ab. Dominierend ist bei den Gräsern v.a. *Corynephorus canescens* und bei den Rosetten v.a. *Hieracium pilosella*.

Behandlung M (Kryptogamen übrig):

Bei dieser Behandlung grenzen sich alle Sukzessionsstadien voneinander ab, bei den späteren Stadien sogar die Standorte. Die frühen Silbergrasfluren sind gekennzeichnet durch das Vorkommen der Gräser *Digitaria ischaemum*, *Corynephorus canescens* und *Deschampsia flexuosa*, die späten Silbergrasfluren durch *Vulpia myuros* und *Bromus sterilis*. Auf dem ruderaleren Standort 7 treten *Calamagrostis epigejos* und *Herniaria glabra* hervor, am Standort 8 *Setaria viridis* und am Standort 9 *Bromus hordeaceus* und *B. tectorum* sowie bei den Rosetten *Daucus carota*, *Echium vulgare*, *Erodium cicutarium* und *Plantago lanceolata*.

Behandlung S (Sand, alle Pflanzen entfernt):

Hier trennen sich weder die Sukzessionsstadien noch die einzelnen Standorte deutlich auf. Etwas abgrenzen lässt sich lediglich Standort 7, gekennzeichnet durch das Vorkommen des Grases *Calamagrostis epigejos* sowie der Frühjahrstherophyten *Erophila verna* und *Cerastium semidecandrum*.

Behandlung GR (Kryptogamen entfernt):

Die Standorte der frühen Silbergrasflur grenzen sich nicht voneinander ab und sind durchsetzt von einigen Aufnahmen der Standorte 5 und 6. Bei den Gräsern treten v.a. *Corynephorus canescens*, *Deschampsia flexuosa* und *Molinia caerulea* in Erscheinung. Die Standorte 4 und 5 der späten Silbergrasflur (mittleres Sukzessionsstadium) sind gekennzeichnet durch die Gräser *Agrostis capillaris* und *Bromus sterilis* sowie die Rosette *Jasione montana* und die Frühjahrstherophyten *Cerastium semidecandrum* und *Erophila verna*. Im Sukzessionsstadium der ruderalen Sandflur grenzt sich Standort 7 mit den Grasarten *Luzula campestris*, *Calamagrostis epigejos* und *Juncus tenuis* sowie der Rosettenpflanze *Erigeron annuus* ab. Die Standorte 8 und 9 lassen sich nicht klar differenzieren. An Gräsern treten v.a. *Bromus hordeaceus* und *Bromus tectorum* in Erscheinung, an Rosettenpflanzen v.a. *Erodium cicutarium*, *Leontodon autumnalis* und *Plantago lanceolata* und *Echium vulgare*.

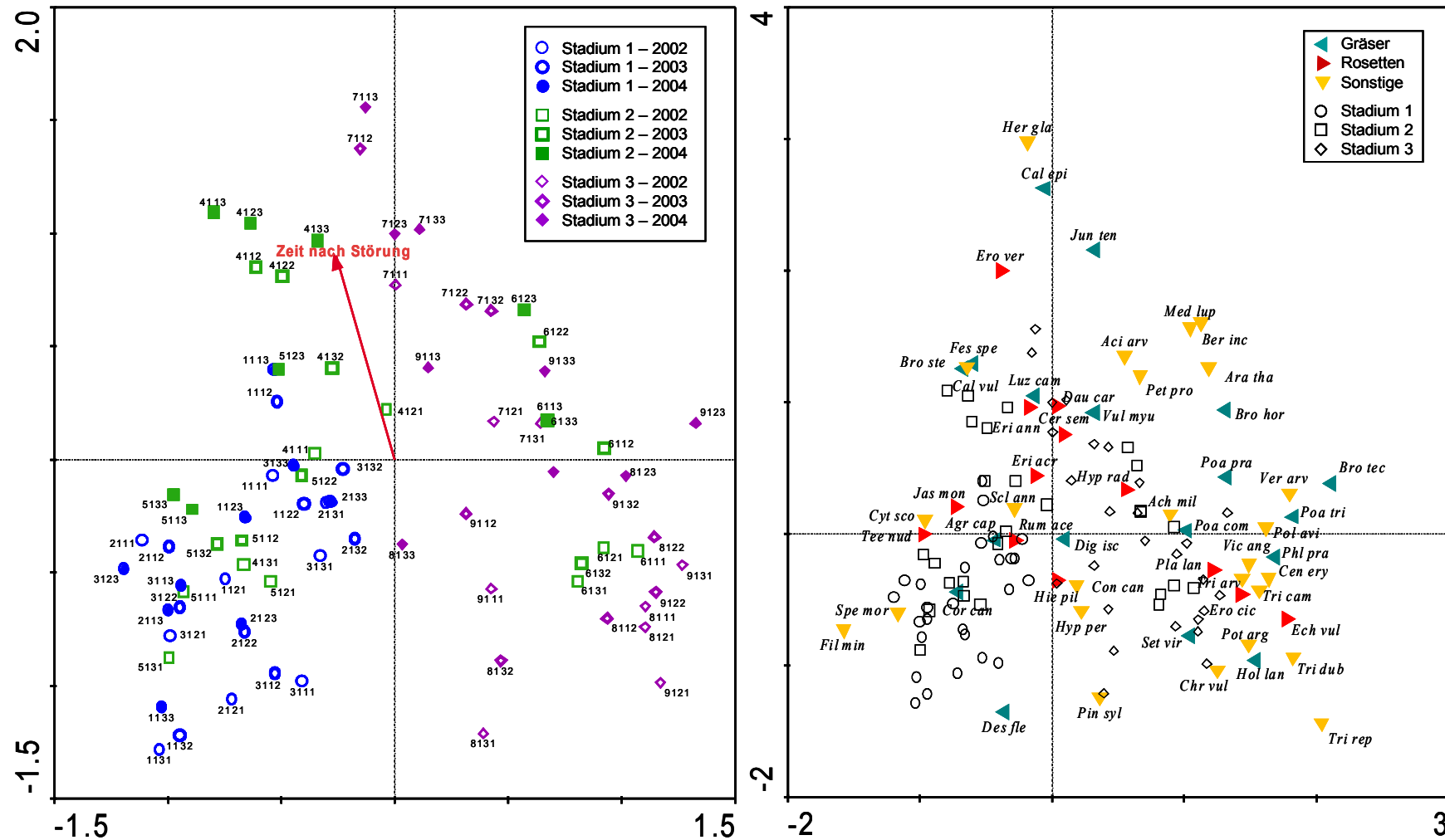


Abbildung 5.19: Korrespondenzanalyse der Behandlung G („Gräser übrig“) mit den Frequenzdaten von 2002-2004. Dargestellt sind jeweils die Achsen 1 und 2 der Aufnahmen (links) sowie der Arten und Aufnahmen (rechts). Aufnahmenummern: 1. Ziffer: 1-3=Sukzessionsstadium 1, 4-6=Sukzessionsstadium 2, 7-9=Sukzessionsstadium 3, 2. Ziffer: Replikationen 1-3, 3. Ziffer: Untersuchungsjahr 1=2002, 2=2003, 3=2004. Abkürzungen der Arten: vgl. Anhang C Artenliste.

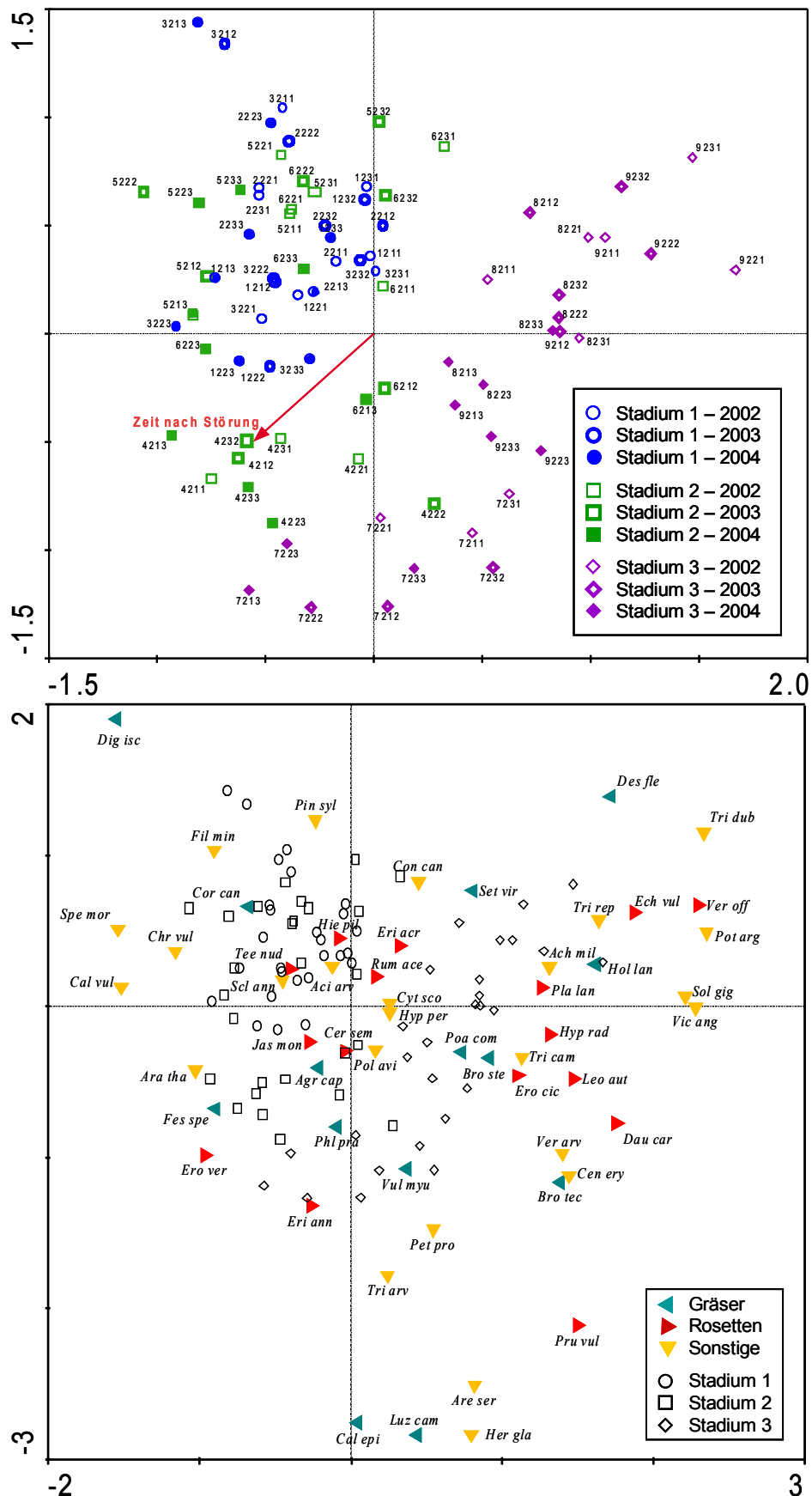


Abbildung 5.20: Korrespondenzanalyse der Behandlung R („Rosetten übrig“) mit den Frequenzdaten von 2002-2004. Dargestellt sind jeweils die Achsen 1 und 2 der Aufnahmen (oben) sowie der Arten und Aufnahmen (unten). Aufnahmenummern: 1. Ziffer: 1-3=Sukzessionsstadium 1, 4-6=Sukzessionsstadium 2, 7-9=Sukzessionsstadium 3, 2. Ziffer: Replikationen 1-3, 3. Ziffer: Untersuchungsjahr 1=2002, 2=2003, 3=2004. Abkürzungen der Arten: vgl. Anhang C Artenliste.

5. Vegetationsdynamik nach selektiver Störung von Pflanzengruppen

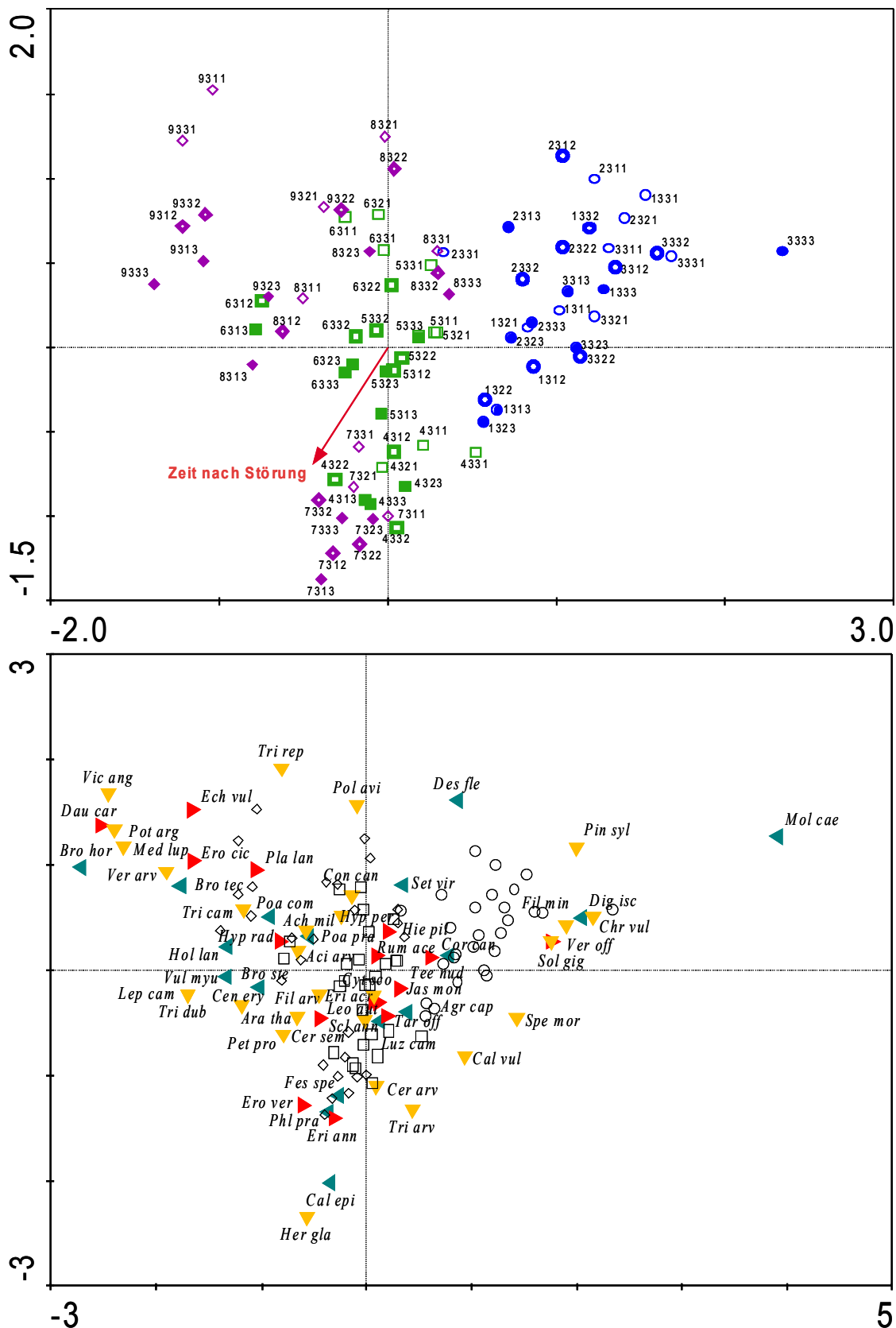


Abbildung 5.21: Korrespondenzanalyse der Behandlung M („Kryptogamen übrig“) mit den Frequenzdaten von 2002-2004. Dargestellt sind jeweils die Achsen 1 und 2 der Aufnahmen (oben) sowie der Arten und Aufnahmen (unten). Aufnahmenummern: 1. Ziffer: 1-3=Sukzessionsstadium 1, 4-6=Sukzessionsstadium 2, 7-9=Sukzessionsstadium 3, 2. Ziffer: Replikationen 1-3, 3. Ziffer: Untersuchungsjahr 1=2002, 2=2003, 3=2004. Abkürzungen der Arten: vgl. Anhang C Artenliste.

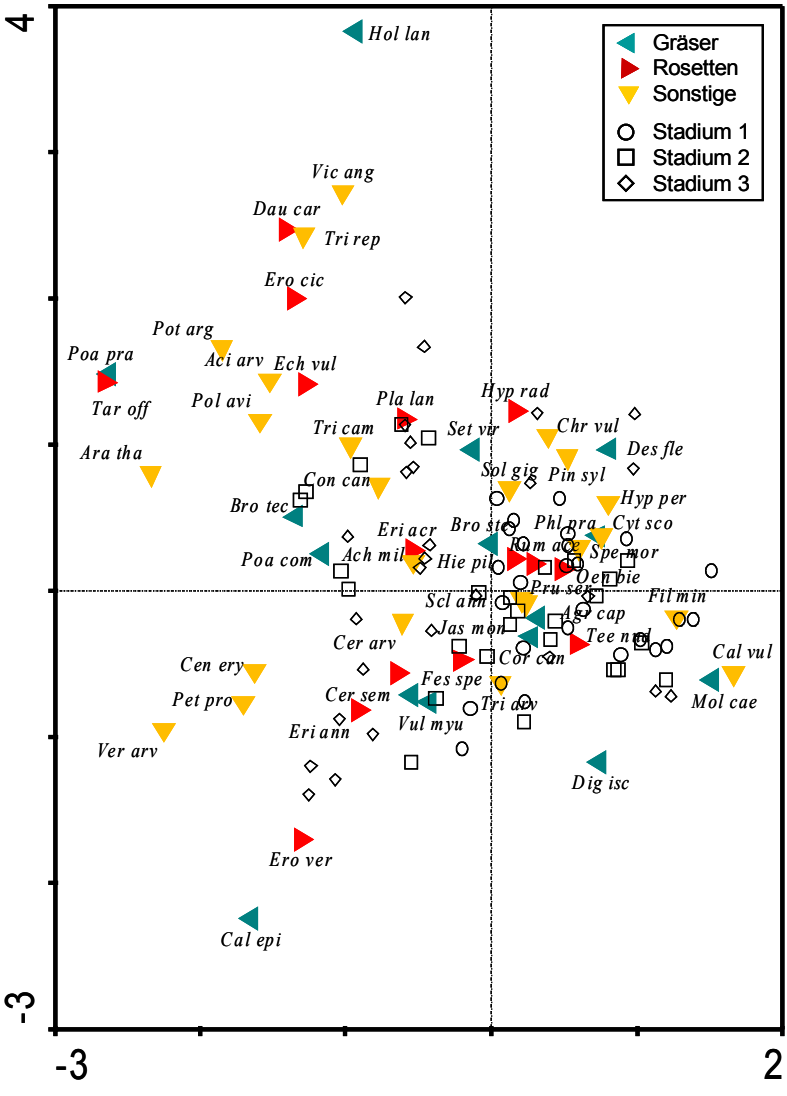
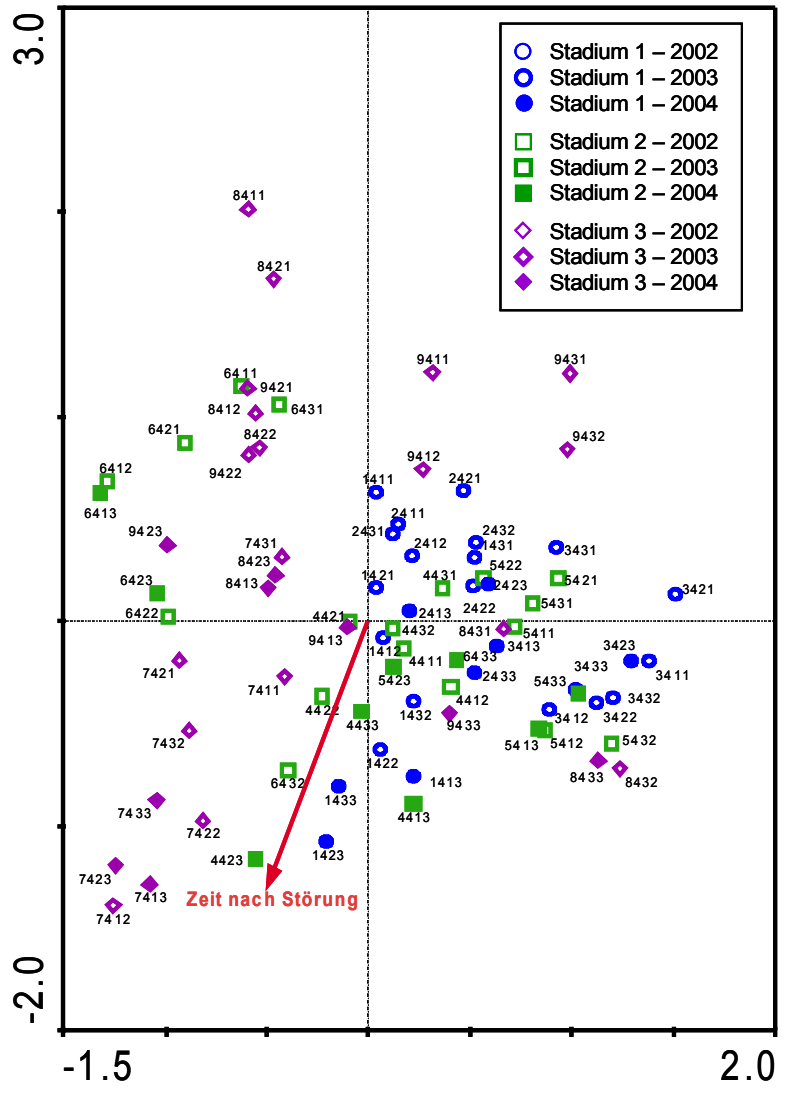


Abbildung 5.22: Korrespondenzanalyse der Behandlung S („Sand“: alle Pflanzen entfernt) mit den Frequenzdaten von 2002-2004. Dargestellt sind jeweils die Achsen 1 und 2 der Aufnahmen (links) sowie der Arten und Aufnahmen (rechts). Aufnahmenummern: 1. Ziffer: 1-3=Sukzessionsstadium 1, 4-6=Sukzessionsstadium 2, 7-9=Sukzessionsstadium 3, 2. Ziffer: Replikationen 1-3, 3. Ziffer: Untersuchungsjahr 1=2002, 2=2003, 3=2004. Abkürzungen der Arten: vgl. Anhang C Artenliste.

5. Vegetationsdynamik nach selektiver Störung von Pflanzengruppen

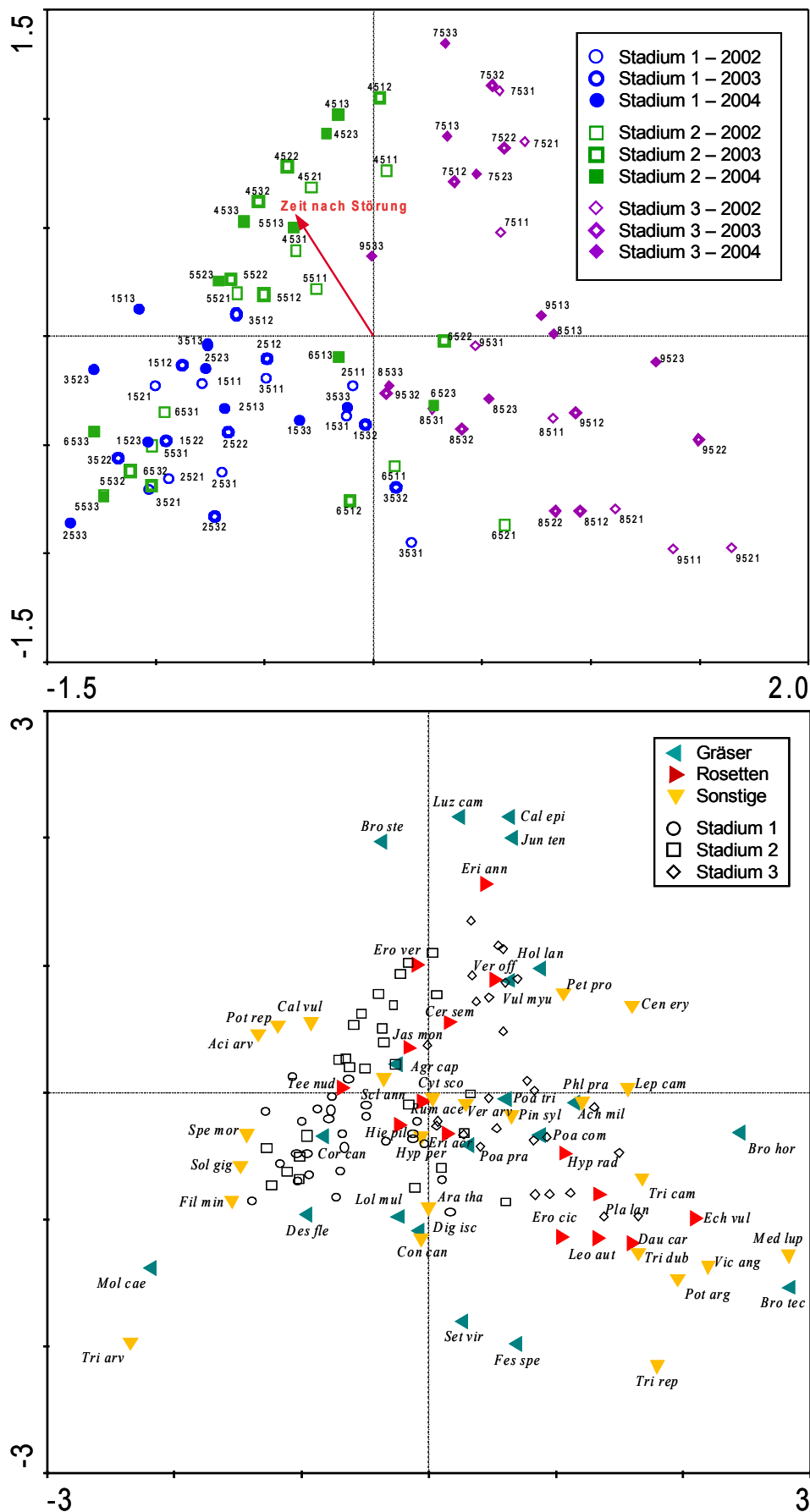


Abbildung 5.23: Korrespondenzanalyse der Behandlung GR („Kryptogamen entfernt“) mit den Frequenzdaten von 2002-2004. Dargestellt sind jeweils die Achsen 1 und 2 der Aufnahmen (oben) sowie der Arten und Aufnahmen (unten). Aufnahmenummern: 1. Ziffer: 1-3=Sukzessionsstadium 1, 4-6=Sukzessionsstadium 2, 7-9=Sukzessionsstadium 3, 2. Ziffer: Replikationen 1-3, 3. Ziffer: Untersuchungsjahr 1=2002, 2=2003, 3=2004. Abkürzungen der Arten: vgl. Anhang C Artenliste.

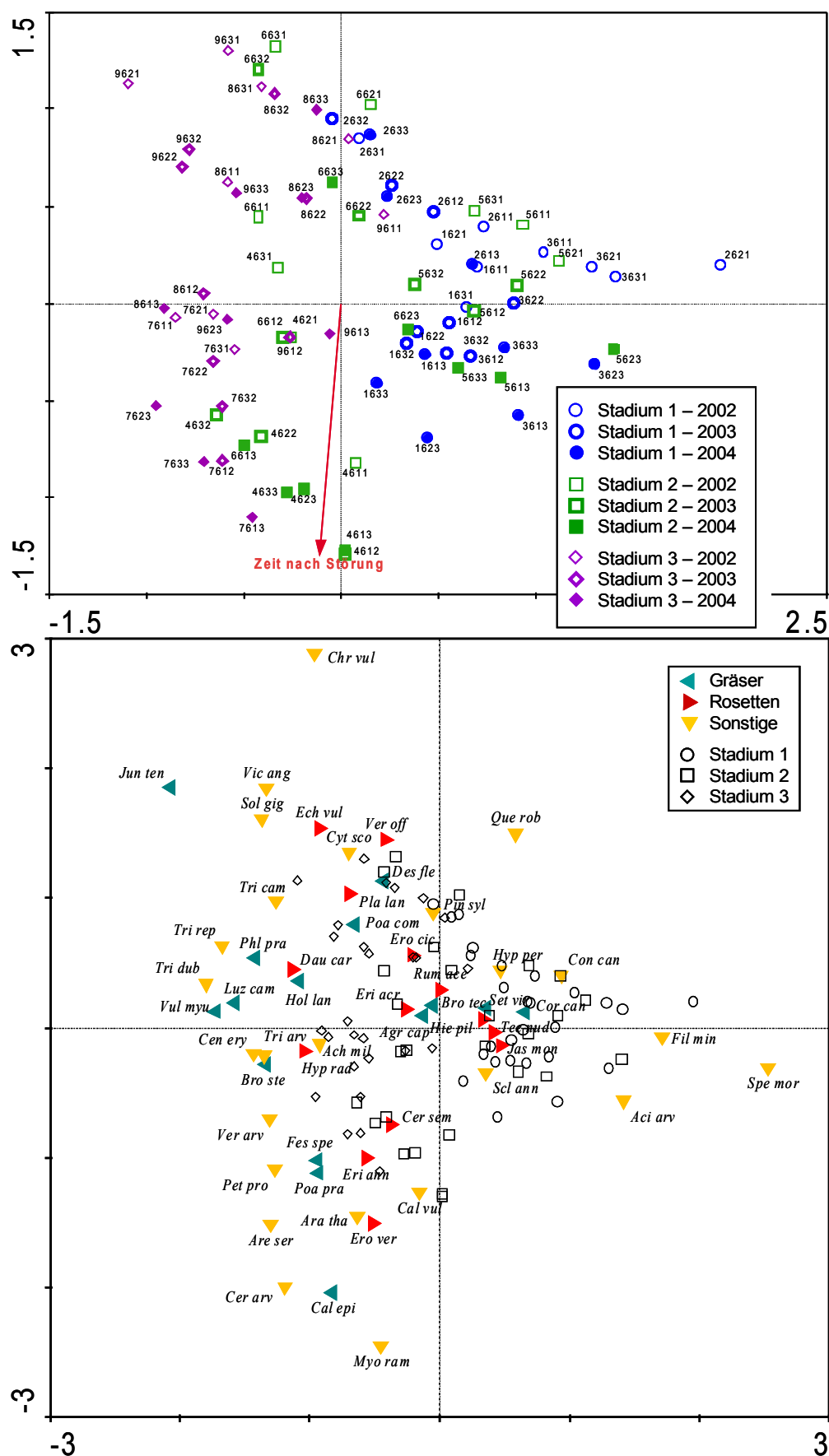


Abbildung 5.24: Korrespondenzanalyse der Behandlung GM („Rosetten entfernt“) mit den Frequenzdaten von 2002-2004. Dargestellt sind jeweils die Achsen 1 und 2 der Aufnahmen (oben) sowie der Arten und Aufnahmen (unten). Aufnahmenummern: 1. Ziffer: 1-3=Sukzessionsstadium 1, 4-6=Sukzessionsstadium 2, 7-9=Sukzessionsstadium 3, 2. Ziffer: Replikationen 1-3, 3. Ziffer: Untersuchungsjahr 1=2002, 2=2003, 3=2004. Abkürzungen der Arten: vgl. Anhang C Artenliste.

5. Vegetationsdynamik nach selektiver Störung von Pflanzengruppen

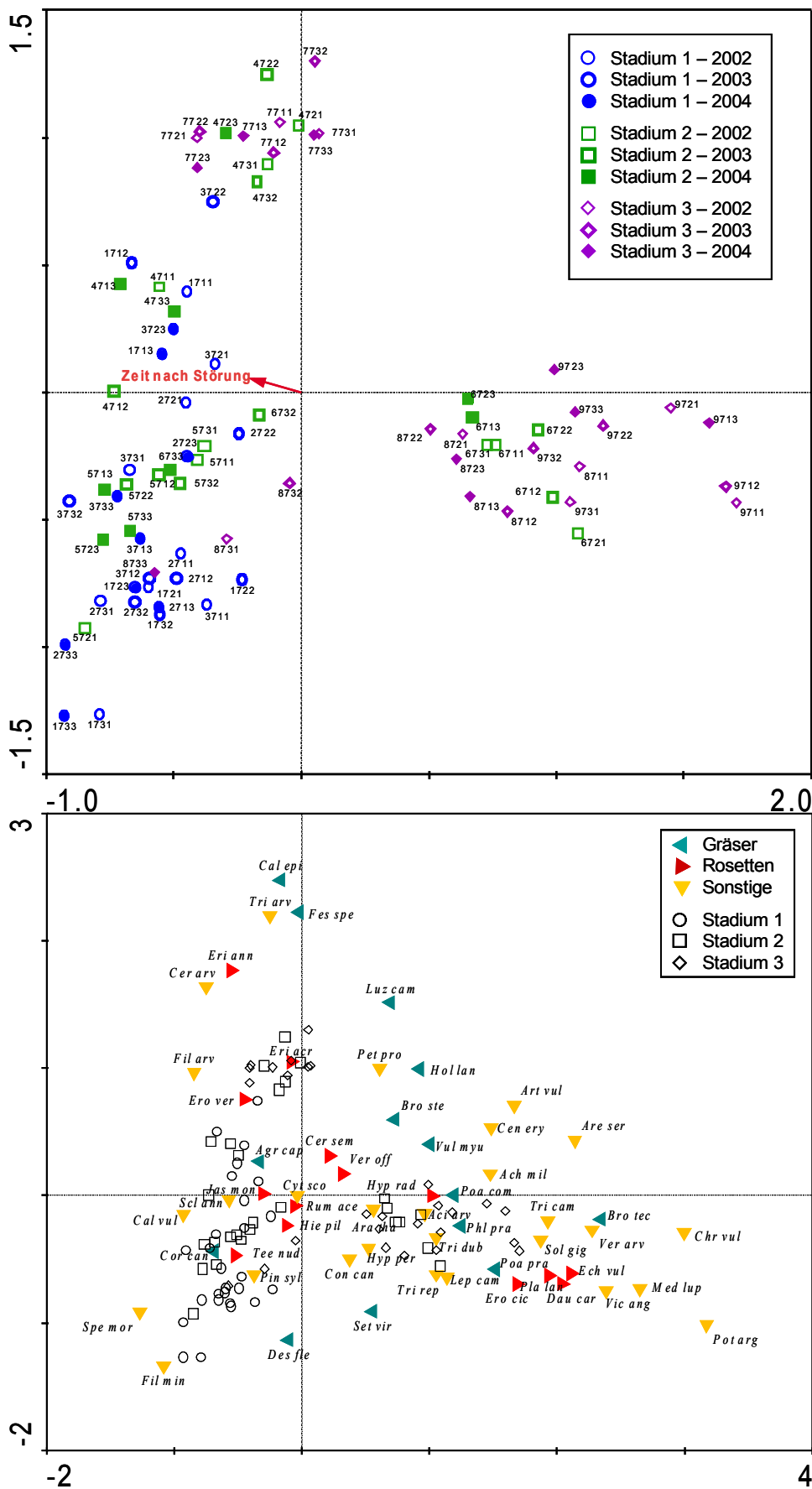


Abbildung 5.25: Korrespondenzanalyse der Behandlung RM („Gräser entfernt“) mit den Frequenzdaten von 2002-2004. Dargestellt sind jeweils die Achsen 1 und 2 der Aufnahmen (oben) sowie der Arten und Aufnahmen (unten). Aufnahmenummern: 1. Ziffer: 1-3=Sukzessionsstadium 1, 4-6=Sukzessionsstadium 2, 7-9=Sukzessionsstadium 3, 2. Ziffer: Replikationen 1-3, 3. Ziffer: Untersuchungsjahr 1=2002, 2=2003, 3=2004. Abkürzungen der Arten: vgl. Anhang C Artenliste.

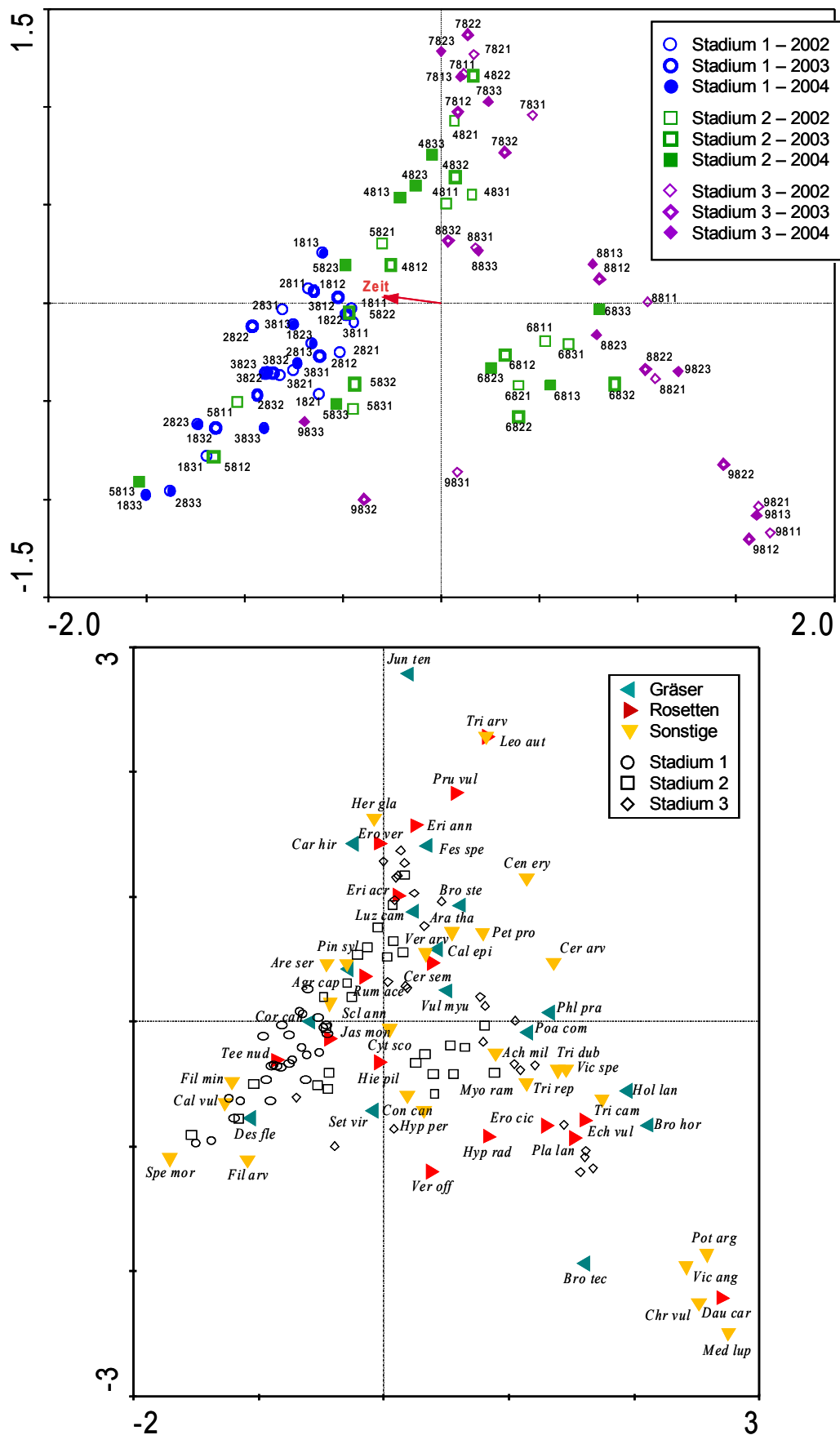


Abbildung 5.26: Korrespondenzanalyse der **Kontrollen** mit den Frequenzdaten von 2002-2004. Dargestellt sind jeweils die Achsen 1 und 2 der Aufnahmen (oben) sowie der Arten und Aufnahmen (unten). Aufnahmenummern: 1. Ziffer: 1-3=Sukzessionsstadium 1, 4-6=Sukzessionsstadium 2, 7-9=Sukzessionsstadium 3, 2. Ziffer: Replikationen 1-3, 3. Ziffer: Untersuchungsjahr 1=2002, 2=2003, 3=2004. Abkürzungen der Arten: vgl. Anhang C Artenliste.

Tabelle 5.3: Eigenwerte, Korrelation Arten-Umweltvariablen, Kumulativer Prozentanteil der Varianz der Arten bzw. des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen der Korrespondenzanalysen der Behandlungen G=Gräser übrig, R=Rosetten übrig, M=Kryptogamen übrig, S=Sand (alle Pflanzen entfernt), GR=Kryptogamen entfernt, GM=Rosetten entfernt, RM=Gräser entfernt, C=Kontrollfläche (unverändert) der Abb. 5.19-5.26.

Behandlung G

Achsen	1	2	3	4	Total inertia 1,474
Eigenwerte	0,254	0,172	0,103	0,096	
Korrelation Arten-Umweltvariablen	0,677	0,464	0,599	0,57	
Kumulativer Prozentanteil der Varianz					
der Arten	17,2	28,9	35,9	42,4	
des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen	43,7	57,5	71,5	83,2	

Behandlung R

Achsen	1	2	3	4	Total inertia 1,324
Eigenwerte	0,18	0,147	0,101	0,092	
Korrelation Arten-Umweltvariablen	0,761	0,28	0,487	0,744	
Kumulativer Prozentanteil der Varianz					
der Arten	13,6	24,6	32,3	39,2	
des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen	46,3	51,4	62,1	84,7	

Behandlung M

Achsen	1	2	3	4	Total inertia 1,543
Eigenwerte	0,225	0,19	0,11	0,108	
Korrelation Arten-Umweltvariablen	0,623	0,499	0,361	0,467	
Kumulativer Prozentanteil der Varianz					
der Arten	14,6	26,9	34	41	
des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen	32,9	50,7	56,1	65	

Behandlung S

Achsen	1	2	3	4	Total inertia 1,851
Eigenwerte	0,246	0,19	0,155	0,119	
Korrelation Arten-Umweltvariablen	0,613	0,651	0,645	0,463	
Kumulativer Prozentanteil der Varianz					
der Arten	13,3	23,6	32	38,4	
des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen	27,6	51,7	71,1	78,7	

Behandlung GR

Achsen	1	2	3	4	Total inertia 1,442
Eigenwerte	0,28	0,14	0,115	0,09	
Korrelation Arten-Umweltvariablen	0,654	0,282	0,458	0,461	
Kumulativer Prozentanteil der Varianz					
der Arten	19,4	29,1	37,1	43,3	
des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen	49,8	54,4	64,5	72,4	

Behandlung GM

Achsen	1	2	3	4	Total inertia 1,486
Eigenwerte	0,181	0,151	0,126	0,101	
Korrelation Arten-Umweltvariablen	0,614	0,581	0,517	0,57	
Kumulativer Prozentanteil der Varianz					
der Arten	12,2	22,3	30,8	37,6	

des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen	27,2	47,6	61,1	74,2
--	------	------	------	------

Behandlung RM

Achsen	1	2	3	4	Total inertia 1,418
Eigenwerte	0,284	0,167	0,109	0,088	
Korrelation Arten-Umweltvariablen	0,759	0,089	0,493	0,501	
Kumulativer Prozentanteil der Varianz					
der Arten	20,1	31,9	39,5	45,7	
des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen	57,8	58,3	67,6	75,3	

Kontrolle

Achsen	1	2	3	4	Total inertia 1,481
Eigenwerte	0,324	0,176	0,094	0,085	
Korrelation Arten-Umweltvariablen	1	0	1	0	
Kumulativer Prozentanteil der Varianz					
der Arten	21,9	33,7	40,1	45,9	
des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen	46,5	59	76,2	80,7	

Behandlung GM (Rosetten entfernt):

Das frühe Sukzessionsstadien trennt sich von den ruderaleren Standorten ab, während die Aufnahmen des mittleren Sukzessionsstadiums sich nicht klar abgrenzen und sowohl bei den Aufnahmen des früheren als auch des späteren Stadiums auftreten. Die frühen Stadien zeichnen sich durch das Vorkommen von *Corynephorus canescens* aus und bei den Rosetten durch *Hieracium pilosella*, *Jasione montana* und *Teesdalia nudicaulis*. Im späten Sukzessionsstadium grenzt sich nur Standort 7 etwas ab, wobei an Gräsern v.a. *Calamagrostis epigejos*, *Poa pratensis* und *Festuca spec.* in Erscheinung treten, an Rosetten v.a. *Erigeron annuus* sowie die Frühjahrtherophyten *Cerastium semidecandrum* und *Erophila verna*.

Behandlung RM (Gräser entfernt):

Hier findet eine Gruppierung über die Grenzen der Sukzessionsstadien hinweg statt. Eine Gruppe bilden die Standort 4 und 7, gekennzeichnet durch die Gräser *Calamagrostis epigejos* und *Festuca spec.* sowie die Rosetten *Erigeron annuus* und *Erigeron acris*. Eine weitere Gruppe bilden die Standorte 6, 8 und 9, wobei v.a. die Gräser *Poa compressa*, *Phleum pratense* und *Bromus tectorum* sowie die Rosetten *Erodium cicutarium*, *Daucus carota*, *Plantago lanceolata* und *Echium vulgare* in Erscheinung treten. Die übrigen Standorte trennen sich nicht klar auf. Charakteristisch ist hier das Vorkommen von *Corynephorus canescens*.

Kontrolle C (unverändert):

Die Gliederung der Aufnahmen ähnelt der auf der Behandlung RM, jedoch ist die Untergliederung zwischen den Standorten 4 und 7 sowie 6, 8 und 9 deutlicher. Allerdings

gibt es „Ausreißer“. Am Standort 7 wirken v.a. *Juncus tenuis* und *Prunella vulgaris* differenzierend, an den Standorten 8 und 9 die Sonstigen *Vicia angustifolia*, *Potentilla argentea*, *Medicago lupulina* und *Chrysanthemum vulgare*. In den früheren Stadien sind bei den Gräsern *Corynephorus canescens* und *Deschampsia flexuosa* bestimmend wie auch die Sonstigen *Spergula morisonii* und *Filago minima*.

ZUSAMMENFASSUNG:

Bei allen Behandlungen sowie auf den Kontrollflächen trennen sich die Standorte des frühen Sukzessionsstadium nicht klar auf. Die Standorte des mittleren Stadiums grenzen sich nur z.T. ab. Standort 4 lässt sich fast immer unterscheiden – außer bei den Behandlungen S und GM, die Standorte 5 und 6 weniger deutlich. Bei den ruderalen Sandfluren grenzt sich der Standort 7 bei allen Behandlungen und den Kontrollen ab, etwas undeutlich allerdings bei den Behandlungen GM und RM. Die Zeit nach der Störung hat relativ großen Einfluss. Der zugehörige Vektor ist meist vergleichsweise lang, auf den Kontrollflächen hingegen sehr kurz, was sich als geringen Einfluss deuten lässt.

5.3.7 Vergleich von Mono- und Mischkulturen

Um Unterschiede zwischen art- und gruppenspezifischen Reaktionen abzusichern, wurden von den dominierenden Arten pro Gruppe zusätzlich Monokulturflächen angelegt - *Corynephorus canescens* (Cc) als Vertreter der Gräser, *Hieracium pilosella* (Hp) als Vertreter der Rosetten und *Polytrichum piliferum* (Pp) als Vertreter der Kryptogamen. Diese Monokulturflächen wurden jeweils mit Mischkulturen (Gräser=G, Rosetten=R und Kryptogamen=M als Gruppe) verglichen.

Deckungswerte und Frequenzsummen

Die Deckungswerte der Gruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen auf den Monokulturflächen sind in Abbildung 5.27 (oben) den zugehörigen Mischkulturen gegenübergestellt. Die Entwicklung der Deckungswerte verläuft auf den Mono- und Mischkulturen sehr ähnlich. Die statistische Analyse ergibt keine signifikanten Unterschiede ($p > 0,05$, repeated measures ANOVA) hinsichtlich des Flächentyps (Mono- bzw. Mischkultur). Bei den verschiedenen Pflanzengruppen treten teilweise signifikante Unterschiede auf, die an verschiedenen Zeitpunkte etwas variieren (vgl. Signifikanztabelle im Anhang). Am deutlichsten heben sich allerdings die Kryptogamen von den anderen beiden Gruppen – Gräsern und Rosetten – ab. Hinsichtlich der verschiedenen Standorte ergeben sich kaum Unterschiede. Lediglich beim Vergleich CcG unterscheiden sich die Standorte zu manchen Zeitpunkten (schwach) signifikant (vgl. Signifikanztabelle im Anhang).

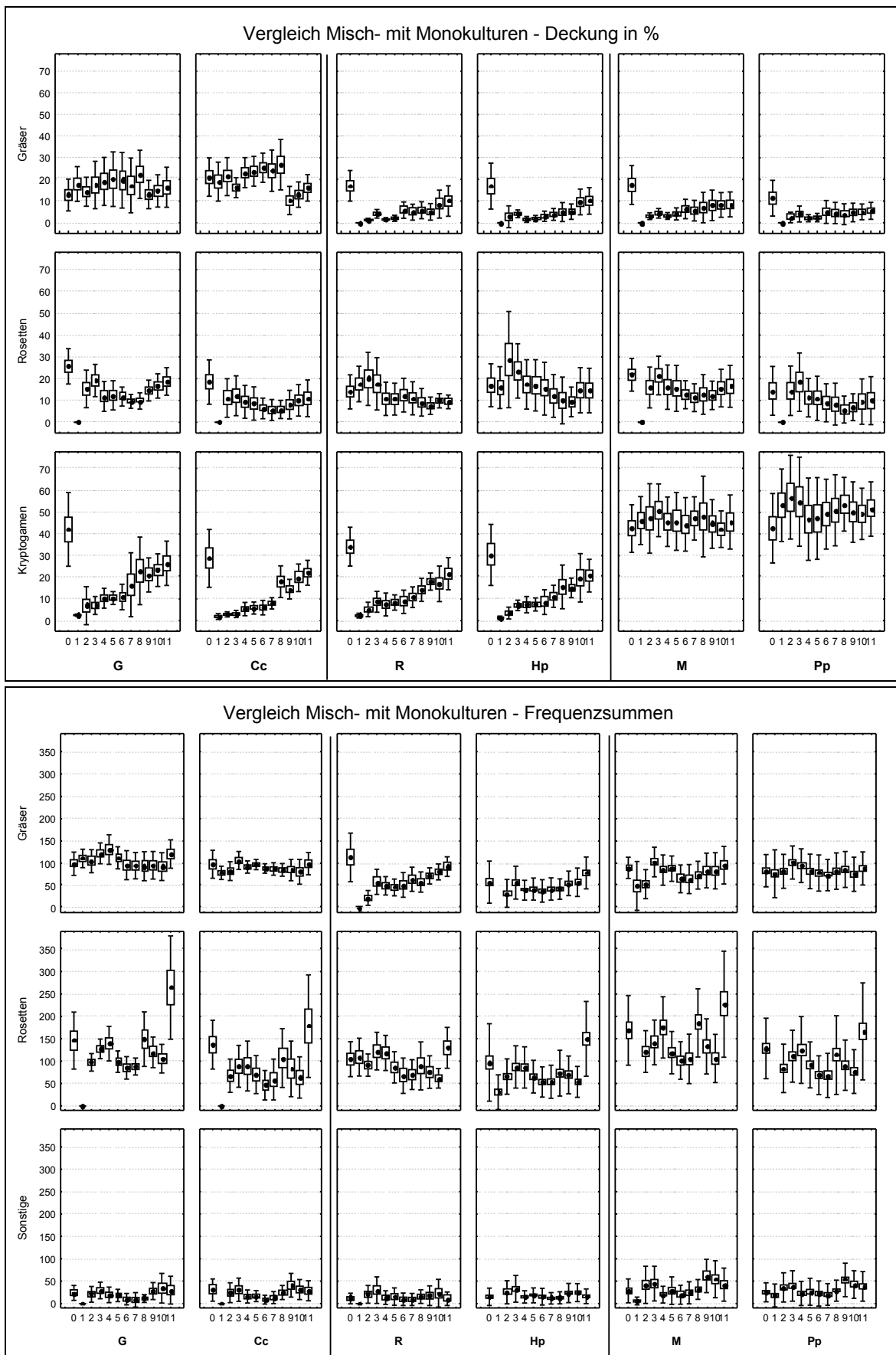


Abbildung 5.27: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Deckungswerte und Frequenzsummen der Mischkulturen G („Gräser übrig“), R („Rosetten übrig“) und M („Kryptogamen übrig“) sowie der jeweiligen Monokulturen Cc („*Corynephorus canescens*“), Hp („*Hieracium pilosella*“) und Pp („*Polytrichum piliferum*“). Zeitpunkte: 0=Ausgangszustand, Frühling, Fröhsommer, Hochsommer, Herbst 2002 (0-3), 2003 (4-7), 2004 (8-11). n=9.

Auch die Entwicklung der Frequenzsummen (Abb. 5.27, unten) verläuft auf den Mono- und Mischkulturen sehr ähnlich. Beim Vergleich HpR liegen daher keine signifikanten Unterschiede zwischen diesen beiden Flächentypen vor ($p > 0,05$, repeated measures ANOVA). Bei den Vergleichen CcG und PpM hingegen gibt es zu manchen Zeitpunkten (schwach) signifikante Unterschiede, was auf die Unterschiede in der absoluten Höhe der Frequenzsummen zurückzuführen ist und nicht auf den relativen Verlauf. Die verschiedenen Pflanzengruppen unterscheiden sich an den meisten Zeitpunkten signifikant, während Unterschiede zwischen den verschiedenen Untersuchungsflächen seltener nachzuweisen sind. Die genauen Ergebnisse der statistischen Analyse können dem Anhang entnommen werden.

Multivariate Analyse der Mono- und Mischkulturen

Bei der multivariaten Analyse der zugehörigen Vegetationsdynamik wurden beim Vergleich CcG die Gräser und beim Vergleich HpR die Rosetten ausgeklammert, um einen Einfluss der unterschiedlichen Artenzusammensetzung auszuschließen und die tatsächlichen Effekte auf die anderen Pflanzenarten erfassen zu können.

Vergleich *Corynephorus canescens*-Flächen mit Grasflächen (Cc G, Abb. 5.28)

Die Aufnahmen trennen sich zunächst im Wesentlichen nach den drei Standorten der Untersuchungsflächen auf. Am Standort 5 gibt es zudem eine Abgrenzung zwischen den „Mono-“ und „Mischkulturen“, v.a. bedingt durch das Vorkommen der Arten *Spergula morisonii*, *Calluna vulgaris* und *Pinus sylvestris*. Auf den anderen beiden Standorten lassen sich die Mono- und Mischkulturflächen nicht deutlich voneinander trennen. Diese geringen Unterschiede äußern sich auch darin, dass die als nominale Variablen dargestellten Behandlungen Mono- und Mischkulturen dicht nebeneinander liegen. Integriert man die Grasarten in die Analyse (nicht dargestellt), so gibt es auch am Standort 6 eine Auftrennung zwischen den Mono- und Mischkulturen. Hier ist dies durch das hohe Vorkommen von *Corynephorus canescens* auf den jeweiligen Monokulturen bedingt. Aber auch hier sind die als nominale Variablen dargestellten Mono- und Mischkulturen eng benachbart, was also insgesamt geringe Unterschiede zwischen diesen Flächentypen anzeigt. Die Zeit nach der Störung, also nach Anlage der Untersuchungsflächen, hat relativ großen Einfluss auf die Anordnung der Aufnahmen.

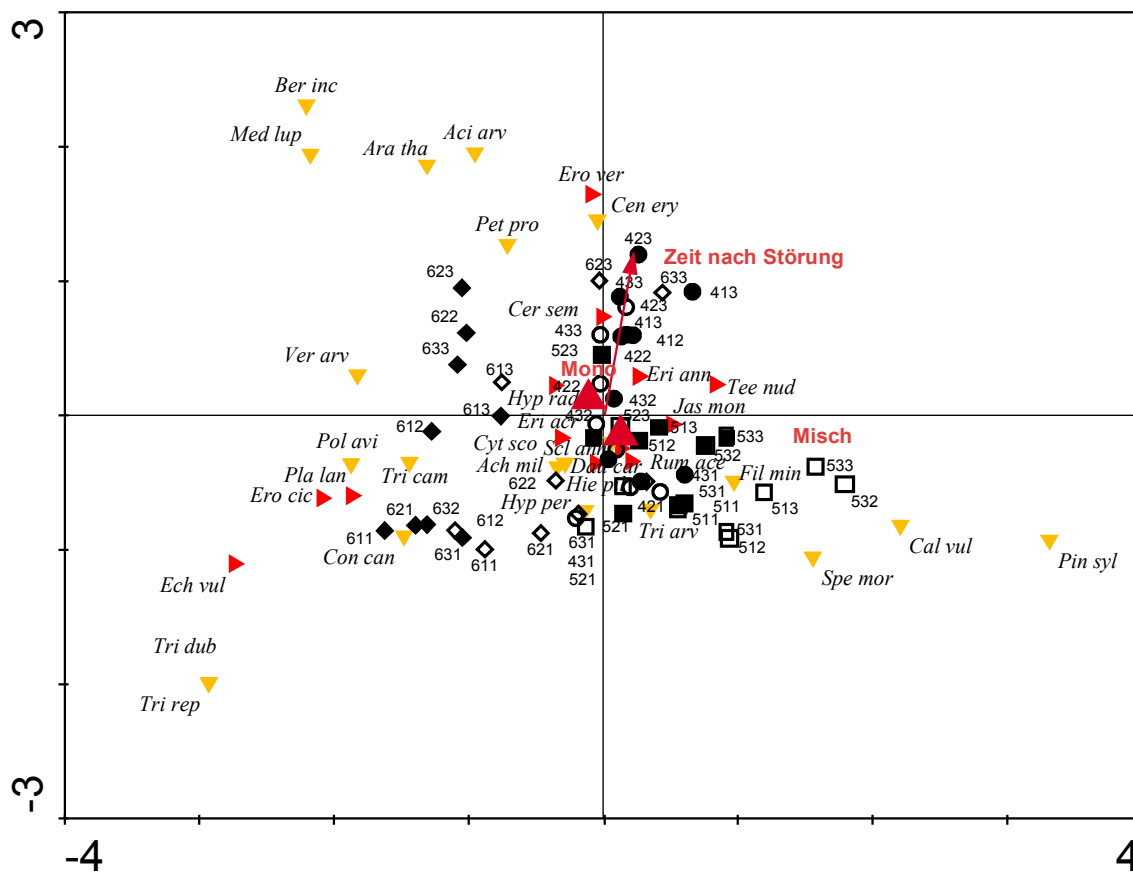


Abbildung 5.28: Korrespondenzanalyse der Mischkulturen G („Gräser übrig“) und Monokulturen Cc („*Corynephorus canescens*“) mit den Frequenzdaten ohne Gräser von 2002-2004 unter Einbeziehung der Umweltvariablen „Zeit nach Störung“ (1.-3. Jahr) „Mono- im Gegensatz zu Mischkulturen“ als nominale Umweltvariablen. Dargestellt sind jeweils die Achsen 1 und 2 der Aufnahmen und der Arten. Aufnahmenummern: 1. Ziffer: 4-6=3 Standorte des Sukzessionsstadiums 2, 2. Ziffer: Replikationen 1-3, 3. Ziffer: Untersuchungsjahr 1=2002, 2=2003, 3=2004. Abkürzungen der Arten: vgl. Anhang C Artenliste.

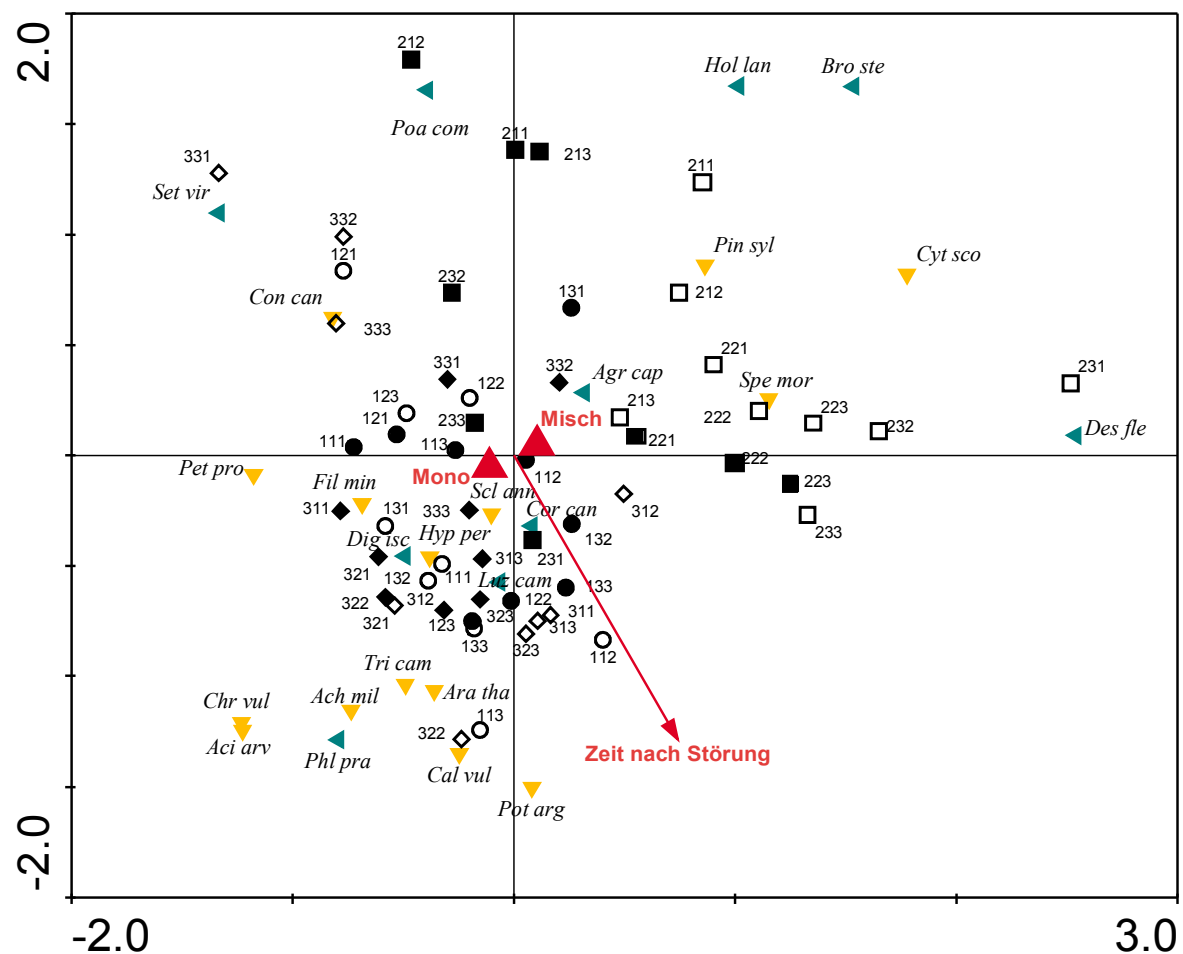
Vergleich *Hieracium pilosella*-Flächen mit Rosettenflächen (Hp R, Abb. 5.29)

Abbildung 5.29: Korrespondenzanalyse der Mischkulturen R („Rosetten übrig“) und Monokulturen Hp („*Hieracium pilosella*“) mit den Frequenzdaten ohne Rosettenpflanzen von 2002-2004 unter Einbeziehung der Umweltvariablen „Zeit nach Störung“ (1.-3. Jahr) „Mono- im Gegensatz zu Mischkulturen“ als nominale Umweltvariablen. Dargestellt sind jeweils die Achsen 1 und 2 der Aufnahmen und der Arten. Aufnahmenummern: 1. Ziffer: 1-3=3 Standorte des Sukzessionsstadiums 1, 2. Ziffer: Replikationen 1-3, 3. Ziffer: Untersuchungsjahr 1=2002, 2=2003, 3=2004. Abkürzungen der Arten: vgl. Anhang C Artenliste.

Hier unterscheiden sich die verschiedenen Standorte der Untersuchungsflächen nicht allzu deutlich. Noch am ehesten grenzt sich der Standort 2 ab, wobei sich dort auch die Monokulturflächen etwas von den Mischkulturen differenzieren, bedingt durch das Vorkommen von *Spergula morisonii*, *Pinus sylvestris* und *Cytisus scoparius* sowie die Gräser *Deschampsia flexuosa*, *Holcus lanatus* und *Bromus sterilis*. Aber auch hier liegen die als nominale Variablen dargestellten Behandlungen „Mono-“ und „Mischkulturen“ sehr dicht nebeneinander, so dass also insgesamt geringe Unterschiede zwischen den beiden Behandlungstypen vorhanden sind. Die Zeit nach der Störung hat auch hier großen Einfluss auf die Anordnung der Aufnahmen. Werden die Rosettenarten in die Analyse mit einbezogen (nicht dargestellt), sind die geringen Unterschiede zwischen den Standorten und v.a. zwischen den Mono- und Mischkulturen noch undeutlicher.

Vergleich *Polytrichum piliferum*-Flächen mit Kryptogamenflächen (Pp M, Abb. 5.30)

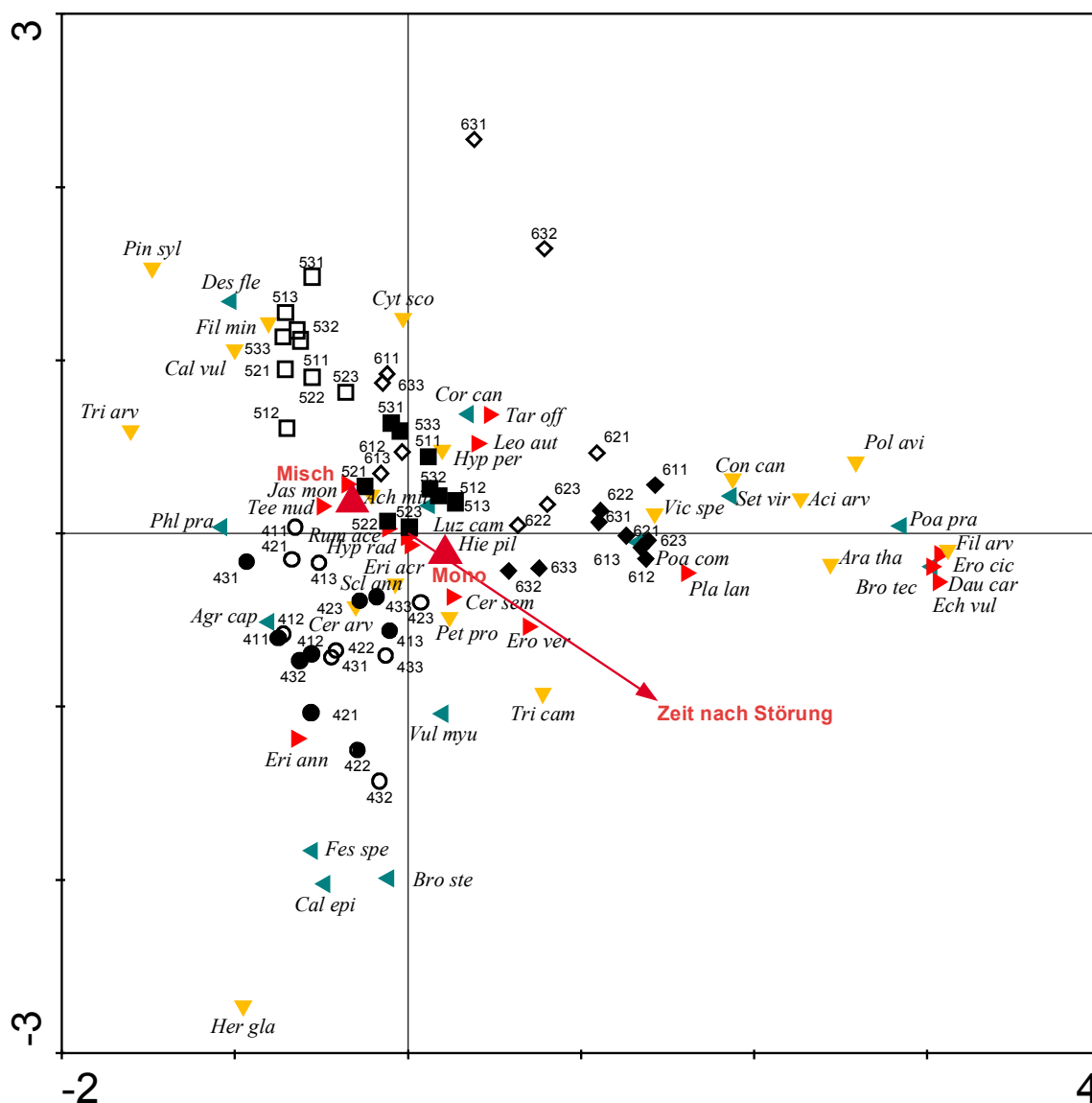


Abbildung 5.30: Korrespondenzanalyse der Mischkulturen M („Kryptogamen übrig“) und Monokulturen Pp („*Polytrichum piliferum*“) mit den Frequenzdaten von 2002-2004 unter Einbeziehung der Umweltvariablen „Zeit nach Störung“ (1.-3. Jahr „Mono- im Gegensatz zu Mischkulturen“ als nominale Umweltvariablen). Dargestellt sind jeweils die Achsen 1 und 2 der Aufnahmen und der Arten. Aufnahmenummern: 1. Ziffer: 4-6=3 Standorte des Sukzessionsstadiums 2, 2. Ziffer: Replikationen 1-3, 3. Ziffer: Untersuchungsjahr 1=2002, 2=2003, 3=2004. Abkürzungen der Arten: vgl. Anhang C Artenliste.

Die jeweiligen Standorte treten gruppiert auf. Eine Trennung zwischen Mono- und Mischkulturen tritt am Standort 5 am stärksten und am Standort 4 am wenigsten in Erscheinung. Die als nominale Variablen dargestellten Behandlungen „Mono-“ und „Mischkulturen“ liegen etwas weiter auseinander als bei den anderen bereits beschriebenen Vergleichsvergleichen (Cc G und Hp R), aber dennoch relativ nah, so dass auch hier insgesamt große Gemeinsamkeiten vorliegen. Die Zeit nach der Störung spielt ebenfalls eine wichtige Rolle bei der Anordnung der Aufnahmen.

Tabelle 5.4: Eigenwerte, Korrelation Arten-Umweltvariablen, Kumulativer Prozentanteil der Varianz der Arten bzw. des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen der Korrespondenzanalysen der Vergleiche Mono- mit Mischkulturen der Abb. 5.28-5.30.

Corynephorus canescens-Monokulturen und Gräser-Mischkulturen (CcG):

Achsen	1	2	3	4	Total inertia 1,249
Eigenwerte	0,226	0,169	0,124	0,113	
Korrelation Arten-Umweltvariablen	0,215	0,779	0,389	0,221	
Kumulativer Prozentanteil der Varianz					
der Arten	18,1	31,6	41,6	50,6	
des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen	6,4	69,3	80,9	84,2	

Hieracium pilosella-Monokulturen und Rosetten-Mischkulturen (HpR):

Achsen	1	2	3	4	Total inertia 1,494
Eigenwerte	0,236	0,195	0,148	0,135	
Korrelation Arten-Umweltvariablen	0,218	0,292	0,215	0,372	
Kumulativer Prozentanteil der Varianz					
der Arten	15,8	28,8	38,8	47,8	
des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen	12,3	30,5	38,1	58,5	

Polytrichum piliferum-Monokulturen und Kryptogamen-Mischkulturen (PpM):

Achsen	1	2	3	4	Total inertia 1,274
Eigenwerte	0,198	0,176	0,13	0,119	
Korrelation Arten-Umweltvariablen	0,414	0,242	0,757	0,426	
Kumulativer Prozentanteil der Varianz					
der Arten	15,6	29,4	39,6	48,9	
des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen	20	26,1	70	82,7	

5.4 Diskussion

5.4.1 Diskussion der Ergebnisse

Deckung

Im ersten Untersuchungsjahr (2002) profitierten vor allem die **Rosetten** von der größer gewordenen Ressource Raum (besonders stark auf den Flächen, auf denen sie verblieben sind). Im zweiten Jahr (2003) jedoch nahmen die Werte auf fast allen Flächen stark ab - auch auf den Kontrollflächen, wenn auch dort nicht ganz so stark. Dies ist wohl auf die extreme Hitze und Trockenheit im Sommer 2003 zurückzuführen.

Die **Gräser** nahmen auf den Flächen, auf denen sie entfernt wurden, allmählich wieder an Deckung zu, haben ihren Ausgangswert aber meist erst im dritten Jahr (2004) wieder erreicht. Auf den Flächen, auf denen sie verblieben sind, konnten sie zunächst nur leichte Deckungszuwächse verzeichnen, bauten diese aber im zweiten Jahr in den ersten beiden Sukzessionsstadien aus. In der ruderalisierten Sandflur (3. Sukzessionsstadium) nahmen die Werte der Gräser 2003 hingegen ab und auch 2004 konnten die Werte von 2002 kaum

erreicht werden. Hier scheint die Artenzusammensetzung der Gruppe Gräser eine Rolle zu spielen, d.h. dass artspezifische Effekte zu Grunde liegen. Das Silbergras *Corynephorus canescens*, das an den Deckungswerten der Gräser in den beiden frühen Sukzessionsstadien einen großen Anteil hat, konnte sich offensichtlich besonders gut entwickeln. Das liegt daran, dass diese typische Pionierart an die Besiedlung offener Sande, die durch die Störung entstanden sind, sehr gut angepasst ist. Dadurch kann das Silbergras zum einen diese freie Ressource offensichtlich besser nutzen als andere Grasarten und zum anderen auch besonders extreme Klimabedingungen (Sommer 2003) besser verkraften als andere Arten. Selbst das an sich relativ gut an die Standortbedingungen offener Sande angepasste Kleine Habichtskraut *Hieracium pilosella* litt unter den Extrembedingungen 2003 (vgl. Kapitel 4.5.2, Abb. 4.9). Es konnte zwar größtenteils überleben, doch kam es eher zu Einbußen als zu Zunahmen in den Deckungswerten.

Die **Kryptogamen** konnten von den Behandlungen nicht besonders stark profitieren. Auf den Flächen, auf denen sie entfernt wurden, stiegen die Deckungswerte allmählich wieder an. Auf den Flächen, auf denen sie verblieben sind, schwanken die Werte auf hohem Niveau. Das kommt v.a. dadurch zustande, dass die Deckung der Kryptogamen an sich relativ hohe Werte erreicht. Somit können dann auch größere Unterschiede zwischen Flächen auftreten als jeweils zwischen den Deckungswerten der Gräser bzw. Rosetten, die im Allgemeinen geringere Deckungswerte aufweisen. Bei den Flächen, auf denen die Kryptogamen entfernt wurden und sich erst allmählich wieder ansiedeln, sind die Schwankungen auch deutlich geringer – vergleichbar mit denen der Gräser und Rosetten.

Die größten Veränderungen der Deckungswerte treten bereits im ersten Jahr (2003) auf, also unmittelbar nach der Störung. Dies unterstreicht die hohe Reaktionsfähigkeit der Arten in Sandlebensräumen.

Beim Vergleich der Behandlungen gibt es keine klaren Untergliederungen. Es überlagern sich anscheinend zwei Tendenzen: Einerseits ähneln sich die „ein-Gruppen-Flächen“ (G, R, M) im Gegensatz zu den „mehr-Gruppen-Flächen“ (GR, GM, RM) und andererseits die Flächen, auf denen die jeweilige Pflanzengruppe verblieben ist im Gegensatz zu den Flächen, auf denen sie entfernt wurden.

Frequenzsummen

Die Frequenzsummen, die ein Maß für die Besiedlung der Flächen darstellen, verhalten sich in ihrer Entwicklung insgesamt gesehen ähnlich wie die Deckungswerte. Ein Unterschied ist jedoch, dass die Werte der Rosetten stärker streuen als die der Gräser und im Herbst 2004 (Zeitpunkt 11) extrem hoch liegen. Dies ist hauptsächlich durch den hohen Anteil an Herbstkeimern bedingt (z.B. *Teesdalia nudicaulis*, *Cerastium semidecandrum*), die in jenem Herbst besonders stark auftraten.

Bemerkenswert ist, dass die Frequenzwerte der Moose und Flechten bereits im ersten Jahr auf fast allen Flächen (auch den Sandflächen!) den Maximalwert 100 erreicht haben, also in allen 10 cm x 10 cm – Teilflächen wieder vorhanden sind.

Einzelarten

Beim Vergleich verschiedener Arten innerhalb der Gruppe der Gräser bzw. der Rosetten fällt auf, dass *Corynephorus canescens* bzw. *Hieracium pilosella* besonders große Zuwächse nach der Störung zeigen. Die Zuwächse sind besonders stark auf den Flächen, auf denen sie entfernt wurden und sich wieder ansiedeln. Sie können die durch die Störung entstandenen offenen Sandflächen also besonders gut besiedeln.

Artenzahl

Die Artenzahlen sind im spätesten Sukzessionsstadium (Stadium 3) am höchsten. Das entspricht den Erwartungen, da die Artenzahl in Silbergrasfluren sehr gering ist und in der ruderalisierten Sandflur (Sukzessionsstadium) weitere Arten zu den „frühen“ Arten hinzukommen. Die Artenzahl zum Ausgangszeitpunkt (Zeitpunkt 0) ist am niedrigsten – einerseits weil es sich um den allerersten Zeitpunkt handelt und andererseits bedingt durch die Jahreszeit Februar, zu dem noch nicht alle Arten vorhanden waren. Daher ist zwar kein direkter Vergleich mit den späteren Jahren möglich, doch wurde auf die Darstellung dennoch nicht verzichtet, um einen Anhaltspunkt über die Artenzahl vor den Behandlungen zu haben. Im weiteren Verlauf steigt die Artenzahl meist an – auch auf den Kontrollflächen, wenn auch nicht so stark. Dies ist wahrscheinlich durch fortschreitende Sukzession bedingt. Bei einigen Flächen bzw. Pflanzengruppen tritt 2003 eine Stagnation oder sogar ein Rückgang der Artenzahl auf. Dies ist wohl auf den extrem heißen und trockenen Sommer 2003 zurückzuführen, in dem einige nicht optimal an die Standortbedingungen angepasste Arten nicht auftreten konnten. Die Artenzahl der Sonstigen liegt in ähnlicher Größenordnung wie die der Gräser und Rosetten. Diese Arten treten aber in der Regel mit viel kleineren Deckungen und Frequenzen auf.

Nährstoffanalysen: Ammonium- und Nitratwerte des Bodens

Bei den ermittelten Werten handelt es sich um einmalige Erhebungen, die nur einer groben Charakterisierung der Standorte dienen sollen. Die Nährstoffdynamik in Sandlebensräumen im Allgemeinen und im NSG „Tennenloher Forst“ im Speziellen ist ausführlich beschrieben in JENTSCH 2004. Die dort für Ammonium und Nitrat ermittelten Werte (vgl. Tab. 3.1. in JENTSCH 2004) liegen etwas höher. Die in der vorliegenden Arbeit ermittelten Werte stammen aus Bodenproben, die im Herbst genommen wurden. Daher können die Werte auch niedriger ausfallen als zu anderen Jahreszeiten. Der Nährstoffgehalt in offenen Sandlebensräumen variiert relativ kleinräumig, so dass relativ große Schwankungen auftreten können.

Multivariate Analyse der Vegetationsdynamik

Eine Auftrennung der Aufnahmen nach Sukzessionsstadium und manchmal sogar nach Standorten ist typisch bei vielen Vegetationsanalysen (z.B. HASSE & DANIELS 2006). Innerhalb des ersten Sukzessionsstadiums trennen sich die Standorte kaum auf – sie sind sich also untereinander sehr ähnlich. Dieses Stadium ist auch besonders artenarm, so dass es auch weniger „Kombinationsmöglichkeiten“ an Arten gibt. Im mittleren Sukzessionsstadium sind die Unterschiede etwas deutlicher – Standort 4 grenzt sich dort bei den meisten Behandlungen ab. Im artenreichsten dritten Sukzessionsstadium unterscheidet sich meist Standort 7 von den beiden anderen (8 und 9), die enger benachbart liegen. Bei den Arten gibt es keine klare Auftrennung zwischen Gräsern, Rosetten und Sonstigen. Auf den einzelnen Flächen tritt eine Mischung auf, die aus jeweils charakteristischen Arten besteht. Im Sukzessionsverlauf ändert sich also die Artenzusammensetzung der Gruppen Gräser, Rosetten und Sonstige. Solche Wechsel sprechen für die Verwendung von funktionellen Gruppen, da dadurch auch ein Vergleich verschiedener Stadien bzw. evtl. sogar Ökosystemen erleichtert wird.

Vergleich von Mono- und Mischkulturen

Es gibt keine signifikanten Unterschiede der Deckungswerte und Frequenzsummen zwischen den Mono- und Mischkulturflächen. Die multivariate Analyse zeigt kaum Unterschiede. Die Vegetationsdynamik ähnelt sich also sehr trotz unterschiedlicher Artenzusammensetzung der jeweiligen Gruppen. Das spricht dafür, sie als funktionelle Gruppen zu bezeichnen.

Probleme

Das Entfernen der Pflanzen im Februar/März 2002 war nicht ganz unproblematisch. Einerseits sollten die Pflanzen mit möglichst allen ihren Wurzeln entfernt werden, andererseits die verbleibenden Pflanzen so wenig wie möglich dabei geschädigt werden. Das wurde soweit als möglich versucht. Dabei musste aber damit gerechnet werden, dass unter Umständen einige Pflanzenteile der entfernten Pflanzen verblieben sind, die erneut austreiben können. Um diesem Problem zu begegnen, wurde das Entfernen der Pflanzengruppen vor der Kartierung im Mai 2002 nochmals wiederholt. Auch wenn also nicht völlig auszuschließen ist, dass verbliebene Reste erneut austreiben, so wurde doch auf jeden Fall eine deutlich andere Konkurrenzsituation geschaffen.

„Wirklich homogene Probeflächen gibt es nicht, und zeitliche Vorgänge wiederholen sich nie in genau gleicher Weise“ (ELLENBERG 1996, S. 107). Das ist ein grundsätzliches Problem der Freilandforschung. Beispielsweise hat das Klima einen großen Einfluss auf die Vegetationsdynamik. Es ist nicht völlig von der Hand zu weisen, dass beobachtete Entwicklungen unter anderen Bedingungen evtl. anders verlaufen. Doch u.a. zu diesem Zweck gibt es Kontrollflächen, wo sich z.B. klimatisch bedingte Veränderungen ebenfalls

manifestieren. Während des Untersuchungszeitraumes 2002 bis 2004 fiel besonders das Jahr 2003 mit dem extrem heißen und trockenen Sommer auf. Doch solche unterschiedlichen Bedingungen gehören eben auch zur natürlichen Dynamik eines Ökosystems. Für die hier vorliegende Arbeit war es sogar besonders interessant, da so die Entwicklungen unter „Normalbedingungen“ sowie unter „verschärften Standortbedingungen“ verfolgt werden konnten.

5.4.2 Vergleich mit Literaturangaben

Das Nebeneinander von Mikrostandorten, die z.B. durch Aktivitäten von Tieren entstehen können – aber eben auch durch experimentelle Entfernung von Pflanzenarten – vermindere die Konkurrenz zwischen Pflanzenarten (GIGON 1981).

Daher soll im Folgenden zunächst auf Konkurrenz, dann auf Sukzession und „removal-Experimente und zum Schluss auf funktionelle Gruppen eingegangen werden.

Konkurrenz

Die Entfernung von Pflanzen hat Auswirkungen auf verschiedene Ressourcen – wie z.B. das Raumangebot, den Bodenwassergehalt, die Nährstoffverfügbarkeit und die Lichtverhältnisse. All dies wirkt sich auf das Konkurrenzgefüge aus.

HUECK (1934) konnte schon Anfang der 30er Jahre feststellen, dass das Silbergras bei Düngung verschwindet. Die Vermutung, dass dies auf Konkurrenz zurückzuführen ist, ist inzwischen bestätigt (WEIGELT 2001). Die Arten von Sandtrockenrasen werden auf nährstoffreicheren Standorten von konkurrenzstärkeren Arten verdrängt und müssen somit mit nährstoffarmen Sanden vorlieb nehmen (BERGER-LANDEFELDT & SUKOPP 1965). Bei Fehlen von Konkurrenz gedeihen sie auch auf humusreicheren Böden gut, wie RYCHNOVSKA-SOUDKOVA (1961) in Kulturversuchen mit Silbergras nachweisen konnte.

WEIGELT (2001) untersuchte den Einfluss von unterirdischen Prozessen, Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit auf die Konkurrenzgleichgewichte zwischen *Carex arenaria*, *Hieracium pilosella* und *Corynephorus canescens* in einem kontrollierten Freilandexperiment. Dabei zeigt sich, dass v.a. unterirdische Konkurrenz einen erheblichen Einfluss auf die Biomasseproduktion der einzelnen Arten hat. Dabei war eine deutliche Konkurrenzhierarchie mit *C. canescens* > *H. pilosella* > *C. arenaria* feststellbar („>“ steht für höhere Konkurrenzkraft). Allerdings nimmt die klare Überlegenheit von *C. canescens* mit zunehmender Stickstoffverfügbarkeit ab. Höhere Bodenwasserverfügbarkeit führt zu einer Erhöhung der Biomasseproduktion bei *C. canescens* und *C. arenaria*, nicht jedoch bei *H. pilosella*. Daher werden bei günstigeren Wasser-, aber schlechteren Nährstoffverhältnissen *C. canescens* und *C. arenaria* weniger durch Konkurrenz von *H. pilosella* beeinträchtigt. Außerdem wird bei starken Konkurrenzbedingungen bei *H. pilosella* und *C. arenaria* eine stärkere horizontale Ausbreitung gefördert.

Interessant ist, dass *Festuca ovina psammophila* eine starke Ähnlichkeit mit *Corynephorus canescens* bei sämtlichen Parametern aufweist (WALTHER 2002), was für die Zusammenfassung in einer funktionellen Gruppe spricht.

Die Abhängigkeit der Konkurrenzkraft vom Nährstoffgehalt zeigen auch andere Arten, wie z.B. *Rumex acetosella*, welcher nur auf nährstoffarmen Böden konkurrenzstark ist (FOWLER 1981). Konkurrenz in unproduktiven, nährstoffarmen Habitaten findet zu einem Großteil im Bereich der Wurzeln statt, wobei Interaktionen eher symmetrisch sind, d.h. ohne deutlichen „Gewinner“ und „Verlierer“ (CASPER & JACKSON 1997, KEDDY et al. 2000). Bei geringem Nährstoffangebot können Hierarchien länger als ein Jahr brauchen, um sich voll zu entwickeln (KEDDY et al. 2000). Für die Effekt-Konkurrenzkraft ist v.a. die Größe des unterirdischen Einflussbereichs wichtig, während die Toleranz-Konkurrenzkraft von mehreren Einzelkomponenten wie plastischer Reaktionsfähigkeit, Lokalisation und Größe des Einflussbereichs und der Ressourcenaufnahmekapazität abhängig erscheint (BARTHELHEIMER 2006).

GRIME (1979) und TWOLAN-STRUTT & KEDDY (1996) gehen von **zunehmender**, TILMAN (1988) von **gleichbleibender** und GOLDBERG et al. (1999) von **abnehmender** Konkurrenzintensität im Verlauf der Sukzession aus. TILMAN (1988) vertritt also die Meinung, dass die Konkurrenzintensität unabhängig von der Produktivität des Standorts ist. Bei geringer Nährstoffverfügbarkeit (wie z.B. auf den sandigen Pionierstandorten) ist nach WILSON & TILMAN (1991) die unterirdische Konkurrenz um Nährstoffe entscheidender als die um Licht. Die oberirdische Konkurrenz dominiert erst in späteren Sukzessionsstadien bei ausreichender Nährstoffverfügbarkeit.

Bezogen auf den Abstand zwischen den einzelnen Ramets (= eine durch klonales Wachstum asexuell gebildete, vegetative Einheit, die zur selbstständigen Existenz fähig ist, falls sie von der Mutterpflanze abgetrennt wird) werden zwei Extremformen unterschieden, der **Phalanx**- (kleiner Abstand; kompakt gebaute Pflanzen, z.B. Horstgräser) und der **Guerilla**-Typ (großer Abstand; lockere Bestände mit ausgedehntem Individuumsareal, z.B. *Hieracium pilosella*).

Klonales Wachstum ist besonders häufig bei extremen Umweltbedingungen, in lückenhaften Beständen, bei geringen Bodenressourcen, und bei regelmäßigen Störungen in mittleren Sukzessionsstadien, in denen nicht die Konkurrenz um Licht dominiert (STÖCKLIN 1992).

Sukzession

CONNELL & SLATYER (1977) gehen davon aus, dass die frühe Etablierung von Arten in Pioniergesellschaften die Wahrscheinlichkeit ihrer späteren Dominanz stark erhöht und damit die Abfolge der einzelnen Sukzessionsstadien stärker beeinflusst als die abiotischen Standortfaktoren.

Als wichtigste sukzessionsbeeinflussende Faktoren werden für die frühen Stadien Nährstoff- und Wasserverfügbarkeit, Bodentyp, eingeschränkt der pH-Wert, später zunehmend der Faktor Licht sowie jegliche Form von Störung genannt (BERGER-LANDEFELDT & SUKOPP 1965, ELLENBERG 1996, DIERSCHKE 1994, JENTSCH 2004, LACHE 1976, POTT 1992, RUNGE 1990, WEIGELT 2001). Nach BAZZAZ (1996) verfügen die Pflanzenarten früher Sukzessionsstadien nährstoffarmer Habitats über große ökologische Nischen.

KEEVER (1950, 1979) und McCORMICK (1968) führten Untersuchungen mit „old-field“-Pflanzen (Sekundärsukzession) durch und fanden kaum Hinweise darauf, dass Pionierarten die Umwelt für spätere Arten verbessern müssten, weil die zweite Welle von Besiedlern (Perenne) sich besser entwickelte, wenn die erste Welle von Besiedlern (Annuelle) experimentell entfernt worden war (WALKER & DEL MORAL 2003).

Das Sukzessionsmodell von WALKER & CHAPIN (1987) geht davon aus, dass bei Primärsukzession die Samenverbreitung wichtiger ist als die vegetative Vermehrung.

„Removal“-Experimente – Experimentelle Entfernung von Pflanzen

GERDOL et al. (2002) führten Untersuchungen in zwei subalpinen Zwergstrauchheiden mit unterschiedlicher Nährstoffverfügbarkeit im Boden durch, wobei einerseits Düngung stattfand und andererseits eine der beiden dominanten Arten (*Empetrum* bzw. *Vaccinium*) selektiv entfernt wurde. Die Entfernung der Nachbarn führte zu einer Erhöhung der oberirdischen Biomasse aller Sträucher, besonders in der nährstoffreicheren Gesellschaft; Düngung hingegen nicht. Düngung erhöhte die Nährstoffgehalte (v.a. N und P) in den Blättern aller Arten und die oberirdische Biomasse von Gräsern (*Festuca rubra*) nahm zu. Die Ergebnisse der Entfernung der Sträucher in den subalpinen Heiden basieren wahrscheinlich vorwiegend auf Veränderungen der Lichtverhältnisse statt auf Veränderungen der Nährstoffverfügbarkeit. Es lässt sich folgern, dass Konkurrenz einen stärkeren Einfluss als Nährstofflimitierung auf die Struktur der Vegetation subalpiner Heiden hat und die Konkurrenzintensität in den nährstoffreicheren Gesellschaften stärker ist, was sich als Unterstützung von Grimes Hypothese interpretieren lässt.

Bei removal-Experimenten in der Tundra konnte eine schwache Abnahme der Biomasse von *Vaccinium myrtillus* nach Entfernung von *Betula nana* festgestellt werden (JONASSON 1992) bzw. eine höhere oberirdische Biomasse von *Ledum palustre* nach Entfernung co-existierender Straucharten, woraus sich schließen lässt, dass Konkurrenz die Biomassenzunahme von *Ledum palustre* limitiert. Die Entfernung von *Sphagnum* erhöhte die oberirdische Biomasse von *Betula nana* (HOBBIE et al. 1999).

In borealen Wäldern führte die Entfernung von Nachbarn zu einer Steigerung der Deckung von *Lupinus arcticus* und verringerte die Gesamtblattmortalität. Die insgesamt geringe Antwort auf Behandlung stimmt überein mit der Annahme, dass Pflanzen, die an selten gestörten Standorten niedriger Produktivität wachsen, nur wenig reagieren auf kurzfristige Änderungen der lokalen Umweltbedingungen (GRAHAM & TURKINGTON 2000).

Bei Untersuchungen von VIRTANEN (1998) in Finnisch-Lappland waren bei der Entfernung von Konkurrenten von *Vaccinium myrtillus* keine signifikanten Effekte feststellbar. Eine Zunahme von *Deschampsia flexuosa* konnte beobachtet werden, wahrscheinlich aufgrund höherer Feuchtigkeit durch schmelzenden Schnee.

Auf subalpinen Wiesen im Kaukasus wurden Auswirkungen von Nachbarn auf die Biomasse von sieben zufällig ausgewählten Arten untersucht (KIKVIDZE et al. 2001). In den meisten Fällen führte die Entfernung von Nachbarn zu einem signifikanten Anstieg der vegetativen und gesamten oberirdischen Biomasse, d.h. die Arten waren wahrscheinlich konkurrenzlimitiert. Außerdem konnte ein erhöhtes Welken der Blätter der Zielpflanzen festgestellt werden, was möglicherweise durch Wasserstress in der Lücke nach Entfernung der Nachbarn bedingt war. So gesehen, würden die Nachbarn vor diesem Stressfaktor schützen, was als Fördereffekt („facilitation“) anzusehen wäre.

In den Untersuchungen von DODD et al. 1998 wurde in einer Kurzgras-Steppe mit removal-Experimenten die Annahme überprüft, dass Gräser und verholzte Pflanzen Wasser aus verschiedenen Schichten des Bodens nutzen und die Diversität der Lebensformen dieser Kurzgras-Steppe eine Funktion der räumlichen Verteilung der Wasservorräte und ihrer unterschiedlichen Nutzung durch Gräser, Sträucher und Bäume ist. In Ökosystemen, in denen die Wasserverfügbarkeit eine entscheidende Rolle spielt, ermöglicht die räumliche und zeitliche Verteilung von Bodenfeuchtigkeit die Koexistenz verschiedener Lebensformen (NOY-MEIR 1973). Bei verschiedenen funktionellen Gruppen kann eine unterschiedliche Wassernutzung auftreten, z.B. dass Gräser kurzzeitig verfügbares Wasser in den oberen Bodenschichten nutzen. In den Untersuchungen zeigte sich, dass das selektive Entfernen von Sträuchern keine signifikante Abnahme des Wasservorrates in irgendeiner Schicht verursachte, das selektive Entfernen von krautigen Pflanzen (v.a. Gräsern) allerdings den Wassergehalt in den obersten 60 cm des Bodens erhöhte. Auch SALA et al. (1989) konnten in der Patagonischen Steppe ein erhöhtes Wasserpotenzial des Bodens feststellen, nachdem Gräser entfernt worden waren. Im weiteren Sinne konnte die Hypothese also bestätigt werden. Allerdings war die Wassernutzung der Sträucher relativ flexibel (DODD et al. 1998).

Bei Untersuchungen zweier Wüstensträucher (*Chrysothamnus nauseosus*, *Sarcobatus vermiculatus*) entlang eines Salzgradienten in Kalifornien ergab sich eine ähnliche Konkurrenzstärke der beiden Arten in Monokulturen und gemischten Kulturen. Bei Nährstoffzufuhr kam es zu einer besseren Entwicklung der beiden Arten (DONOVAN & RICHARDS 2000).

GUREVITCH et al. (2000) werteten 20 Artikel aus, die über 39 Freilandexperimente berichteten. Es zeigte sich, dass die Entfernung von Konkurrenten positivere Auswirkungen auf das Wachstum von Organismen hat als der Ausschluss von Räufern. Letzteres hatte allerdings größere Vorteile für das Überleben von Organismen. Krautige Pflanzen erreichten Dominanz über Moose an nährstoffreichen Standorten mit relativ

warmen Mikroklima, während Moose Kräuter verdrängten an kalten und nährstoffarmen Standorten. Möglicher Grund dafür ist, dass Moose zu einer Nährstoffaufnahme direkt aus dem Niederschlag fähig sind (JÓNSDÓTTIR et al. 1995).

ZAVALETA et al. (2002) führten Untersuchungen zur Entfernung invasiver Arten durch. Es zeigte sich, dass die Entfernung von Arten in Isolation zu unerwarteten Veränderungen anderer Ökosystemkomponenten führen kann. Diese sekundären Effekte werden wahrscheinlicher, wenn die Anzahl der interagierenden invasiven Arten ansteigt und wenn diese Arten heimische Arten verdrängen und ihre funktionellen Rollen ausfüllen.

Funktionelle Gruppen

Im Rahmen von Experimenten zum Klimawandel haben HARTE & SHAW (1995) lokale Temperaturerhöhungen in natürlich gewachsenen Pflanzengemeinschaften durchgeführt. Sie konnten dabei feststellen, dass bestimmte Wuchsformen in ihrer Biomasseproduktion und Konkurrenzkraft gegenüber den anderen funktionellen Gruppen in Abhängigkeit von der Wasserverfügbarkeit sehr unterschiedlich auf die veränderten Umweltbedingungen reagieren.

Ein weiteres Beispiel für die Verwendung von funktionellen Gruppen in ökologischen Studien sind die Untersuchungen von HECTOR et al. (1999), die den Zusammenhang zwischen Pflanzendiversität und Produktivität analysieren. Sowohl die Artenzahl als auch die Anzahl funktioneller Gruppen (Gräser, Stickstoff fixierende Fabaceae, weitere krautige Pflanzen) wurde variiert. Es zeigte sich, dass mit dem Rückgang der Artenzahl die mittlere oberirdische Biomasse abnahm. Bei einer bestimmten Artenzahl war die Produktivität umso geringer, je weniger der definierten funktionellen Gruppen in einer Pflanzengemeinschaft vorkamen. Dies lässt sich durch einen Rückgang der funktionellen Diversität erklären, wodurch so weniger Nischen genutzt werden können.

Die Unterschiede zwischen den Mitgliedern einer Gruppe sollten kleiner sein als zwischen den Gruppen (SMITH & HUSTON 1989). Dies ist in der vorliegenden Arbeit für die untersuchten Gruppen der Fall.

FAZIT

Die Erstbesiedlung nach Störung hängt zu einem großen Teil davon ab, welche Pflanzengruppen noch vorhanden sind. Es breitet sich aber nicht unbedingt die Pflanzengruppe am stärksten aus, die noch vorhanden ist. Besonders die Rosetten profitierten zunächst insgesamt am meisten. Viele Tendenzen sind auch in verschiedenen Sukzessionsstadien ähnlich, was auf gruppenspezifische Verhaltensweisen hindeutet, und die Bildung funktioneller Gruppen rechtfertigt. Doch gibt es auch einige artspezifische Reaktionen.

6. Bedeutung von Stickstoff fixierenden Pflanzen in nährstoffarmen Sandlebensräumen

6.1 Einleitung

Stickstoff ist häufig der limitierende Faktor der Nettoprimärproduktion und anderer Prozesse in terrestrischen Ökosystemen und wird von Pflanzen in der Regel als Nitrat aus dem Boden aufgenommen, seltener auch als NH_4^+ oder N_2 (STRASBURGER 1998). In organischen Verbindungen wie z.B. Aminosäuren, Proteinen, Nucleinsäuren, Coenzymen liegt er in reduzierter Form vor. In einer grünen Pflanze kommt ca. 50% des Stickstoffs der Gesamtpflanze und ca. 70% des Blattstickstoffs in den Chloroplasten der Pflanze bzw. der Blätter vor. Als freie Nitrat- und Ammonium-Ionen treten meist nur ca. 10-20% oder weniger des Stickstoffs auf (STRASBURGER 1998). Das Vorkommen als Nitrat- bzw. Ammonium-Ionen wird wie folgt ermöglicht:

- (1) Bakterien in Symbiose mit Gefäßpflanzen
- (2) Symbiose zwischen Cyanobakterien und Pilzen (Flechten) oder Pflanzen
- (3) freilebende heterotrophe oder autotrophe Bakterien, die typischerweise mit Bodenteilchen oder Detritus vergesellschaftet sind
- (4) abiotische Reaktionen in der Atmosphäre, die mit Blitzen einhergehen (SPRENT & SPRENT 1990)

Der höchste Anteil wird dabei durch Bakterien in Symbiose mit Gefäßpflanzen erzielt. (BORING et al. 1988), die Punkte (2)-(4) sind allerdings globaler verbreitet.

Fabaceae, die in Symbiose mit Stickstoff fixierenden Bakterien der Gattung *Rhizobium* leben, können indirekt auch Luftstickstoff als Stickstoffquelle nutzen. Sie können den Anteil regulieren, zu welchem sie Stickstoff fixieren bzw. Stickstoff aus dem Boden nutzen (PEOPLES & CRASWELL 1992, WEST et al. 2005), besonders wenn der Bodenstickstoff in Form von Nitrat vorliegt (MARSCHNER 1995). Stickstoff aus dem Boden aufzunehmen ist energetisch sinnvoller als ihn zu fixieren (CREWS 1999).

Bei Pflanzen der Familie Fabaceae finden sich deutlich erhöhte Stickstoffgehalte und es erhebt sich die Frage, inwieweit andere Pflanzenarten in der näheren Umgebung, z.B. durch Aufnahme des bei der Mineralisierung der Fabaceae-Streu freiwerdenden Stickstoffs, ebenfalls in den Genuss dieses fixierten Stickstoffs kommen können. Diese Frage ist insbesondere für Sandlebensräume interessant, die natürlicherweise durch Stickstoffarmut gekennzeichnet sind. Über längere Zeiträume könnten hierdurch nämlich Sukzessionsprozesse vorangetrieben werden, da die Fabaceae auf diese Weise einen ständigen Nährstoffeintrag in das System bewirken würden.

Da niedrige Stickstoffverfügbarkeit limitierend auf die Produktivität vieler Ökosysteme wirkt, kann zusätzlicher Stickstoff die Produktivität steigern und evtl. Veränderungen in der Artenzusammensetzung bewirken (z.B. PASCHKE et al. 2000, BAKKER & BERENDSE 1999). Im Verlauf einer Vegetationsperiode kommt es zu einer Anreicherung von Stickstoff und mit fortschreitender Sukzession steigt der Stickstoffgehalt (DE KOVEL et al. 2002).

6.1.1 Symbiotische N-Fixierung

Fabaceae werden unterteilt in Caesalpinioideae, Mimosoideae, Papilionoideae. Nur ca. 20% aller Fabaceae und ca. die Hälfte der Gattungen sind auf Knöllchenbildung untersucht. Es zeigt sich aber, dass 97% der Papilionoideae Knöllchen bilden können. Die symbiotischen Bakterienpartner gehören zu den Gattungen *Rhizobium* und *Bradyrhizobium*.

Der Schwerpunkt des Vorkommens von Fabaceae liegt in den Tropen, während sie in den temperaten Regionen vergleichsweise selten sind. Dort treten vorwiegend ein- und mehrjährige krautige Fabaceae und einige niedrige verholzte auf (CREWS 1999).

Die Evolution der Fabaceae erfolgte vorwiegend in den feuchten Tropen (HERENDEEN et al. 1992), doch sind Leguminosen auch in trockeneren tropischen Ökosystemen extrem erfolgreich und kommen auch z.B. in tropischen Savannen vor.

Nach MCKEY (1994) entstand die Symbiose mit N-fixierenden Bakterien in stickstoffreicher Umgebung. Fabaceae sind Pflanzen, die hohe Stickstoffgehalte im Blattgewebe brauchen, um die Photosyntheseraten zu maximieren (pro Blattfläche). Die dadurch entstehenden hohen Kosten für den Blattaufbau werden durch N-Fixierung ausgeglichen – gemäß einem „N-rich lifestyle“. Eine Besiedlung anderer Habitate ist möglich, was dann aber als „N-demanding lifestyle“ zu verstehen ist. Im Gegensatz dazu geht SPRENT 1994 davon aus, dass sich die Symbiose unter extremer Stickstofflimitierung entwickelt hat. Einige terrestrische Ökosysteme könnten stickstofflimitiert sein, einfach weil sie außerhalb des Zentrums der Diversität der Fabaceen liegen (CREWS 1999).

Stickstoff ist häufig der limitierende Faktor der Nettoprimärproduktion und anderer Prozesse in terrestrischen Ökosystemen. Wenn also Stickstoff limitierend wirkt, sollten Organismen mit der Fähigkeit Stickstoff zu fixieren einen Konkurrenzvorteil haben. Aufgrund der Symbiose mit N-fixierenden Bakterien unterliegen viele Fabaceae keiner Begrenzung ihres Wachstums durch mangelnde Stickstoffverfügbarkeit, sondern sind durch andere Ressourcen limitiert (CREWS 1999). Wenn Licht während der Sukzession limitierend wird, sind N-fixierende Pflanzen nicht mehr überlegen (VITOUSEK & HOWARTH 1991).

6.1.2 Stickstoffeinträge

In Feldstudien im westlichen Australien konnten folgende Stickstoffeinträge durch N-fixierende Pflanzenarten in die Biomasse festgestellt werden: 75 kg N/ha bei *Lupinus angustifolius*, 26 kg N/ha bei *Pisum sativum* und 35 kg N/ha bei *Trifolium spec.* (UNKOVICH et al. 1995). Noch höhere Werte werden in anderen Untersuchungen angegeben für die oberirdischen Gewebe der Arten *Trifolium pratense* (373 kg N/ha), *Trifolium repens* (545 kg N/ha) und *Medicago sativa* (350 kg N/ha). Die Daten zur N-Fixierung unterliegen starken Schwankungen in Abhängigkeit von der Produktivität verschiedener Jahre. Werden nur die oberirdischen Pflanzenteile gemessen, so sind die tatsächlichen Werte meist noch höher, wenn auch Wurzeln miteinbezogen werden. Bei Wachstum zusammen mit Gräsern gewannen diese Arten einen Großteil ihres Stickstoffs aus symbiotischer N-Fixierung – im Durchschnitt ca. 80% (CARLSSON & HUSS-DANELL 2003). Fabaceae-Arten in den Schweizer Alpen konnten 59% bis mehr als 90% ihres Stickstoffs durch N-Fixierung gewinnen. Auch an der Höhengrenze der jeweiligen Arten zeigten alle untersuchten Pflanzen noch aktive Knöllchen (JACOT et al. 2000). Beim Strauch *Retama raetam* stammt nach Berechnungen 46-86% des Stickstoffs in der Biomasse aus der Atmosphäre, der über N-Fixierung gewonnen wurde (RUSSOW et al. 2004). In Topfkulturen fiel der Anteil von Stickstoff, der sich aus symbiotischer N-Fixierung aus der Atmosphäre ableiten ließ, von 85% auf 37% nach einer Erhöhung der Stickstoffzufuhr von 1 auf 10 mM (UNKOVICH et al. 2000).

6.1.3 Stickstoffisotope

Stickstoff besitzt natürlicherweise zwei verschiedene stabile Isotope - ^{14}N und ^{15}N - wobei ^{14}N deutlich häufiger auftritt. Das Verhältnis ^{15}N zu ^{14}N in der Luft beträgt ca. 0,003663 weltweit (MARIOTTI 1983). Bei den meisten chemischen Reaktionen kommt es zu Fraktionierung von ^{15}N . Bei verschiedenen Prozessen in einem Ökosystem ergeben sich unterschiedliche Isotopenzusammensetzungen. Als Maß dafür wird der $\delta^{15}\text{N}$ -Wert verwendet - mit dem o.g. Standard basierend auf atmosphärischem N:

$$^{15}\text{N}/^{14}\text{N}_{(\text{Standard})} \approx 0,003663 = \delta^{15}\text{N} = 0$$

$$\delta^{15}\text{N} = \frac{^{15}\text{N}/^{14}\text{N}_{(\text{Probe})} - ^{15}\text{N}/^{14}\text{N}_{(\text{Standard})}}{^{15}\text{N}/^{14}\text{N}_{(\text{Standard})}} * 1000 \text{ ‰}$$

(nach SHEARER & KOHL 1986)

$\delta^{15}\text{N}$ von biologisch fixiertem Stickstoff beträgt zwischen -2‰ - 0‰ , das bedeutet, dass N-fixierende Pflanzen in der Regel $\delta^{15}\text{N}$ -Werte um 0 aufweisen. Bodenstickstoff hat im Allgemeinen höhere Werte, da bei chemischen Umsetzungen von Bodenmikroben ^{15}N

angereichert wird. Die Spannbreite kann aber zwischen -10 und $+20\%$ liegen und ist abhängig vom Ökosystemtyp (GUEL et al. 1998). In Ökosystemen der Tundra konnte ein Anstieg der ^{15}N -Gehalte mit der Bodentiefe festgestellt werden. Auch in Savannen in Brasilien (cerrado) erweisen sich die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte als Funktion der Bodentiefe (BUSTAMANTE et al. 2004). Die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte sind normalerweise im Boden höher als in den Pflanzen (NADELHOFFER et al. 1996). Die Streu unterscheidet sich normalerweise von den $\delta^{15}\text{N}$ -Werten des Bodens und erreicht mittlere $\delta^{15}\text{N}$ -Werte (DUDLEY et al. 1996). Nicht-fixierende Pflanzen, die Bodenstickstoff nutzen, spiegeln $\delta^{15}\text{N}$ des Bodenstickstoffs wieder; fixierende Pflanzen, die sowohl atmosphärischen als auch Bodenstickstoff nutzen, zeigen intermediäre Werte (GUEL et al. 1998). Durch die Messung der $\delta^{15}\text{N}$ -Werte können Rückschlüsse auf die Herkunft des Stickstoffes gezogen werden, also ob er aus dem Boden aufgenommen wurde oder aus symbiotischer N-Fixierung stammt.

6.1.4 Fragen und Hypothesen

Fragen:

Verursachen N-Fixierende Pflanzen einen Nährstoffeintrag in Sandlebensräumen, der Sukzessionsprozesse vorantreiben kann?

Führt der Ausfall der ökologischen Funktion N-Fixierung durch Pflanzen zu einer Veränderung der Vegetationszusammensetzung?

Hypothesen:

- Stickstoff fixierende Pflanzen führen zu einem geringen, aber nachweisbaren Eintrag von Stickstoff in den Boden, der von anderen Pflanzen aufgenommen werden kann.
- Das Auftreten von N-Fixierern bedingt einen Musterwechsel der Vegetation. Durch das Hinzukommen dieser ökologischen Funktion wird vor allem die Ansiedlung von Arten späterer Sukzessionsstadien gefördert, während durch den Ausfall frühere Stadien begünstigt werden.



Abbildung 6.1: *Trifolium repens*



Abbildung 6.2: *Medicago lupulina*



Abbildung 6.3: *Lupinus polyphyllus*



Abbildung 6.4: *Cytisus scoparius*

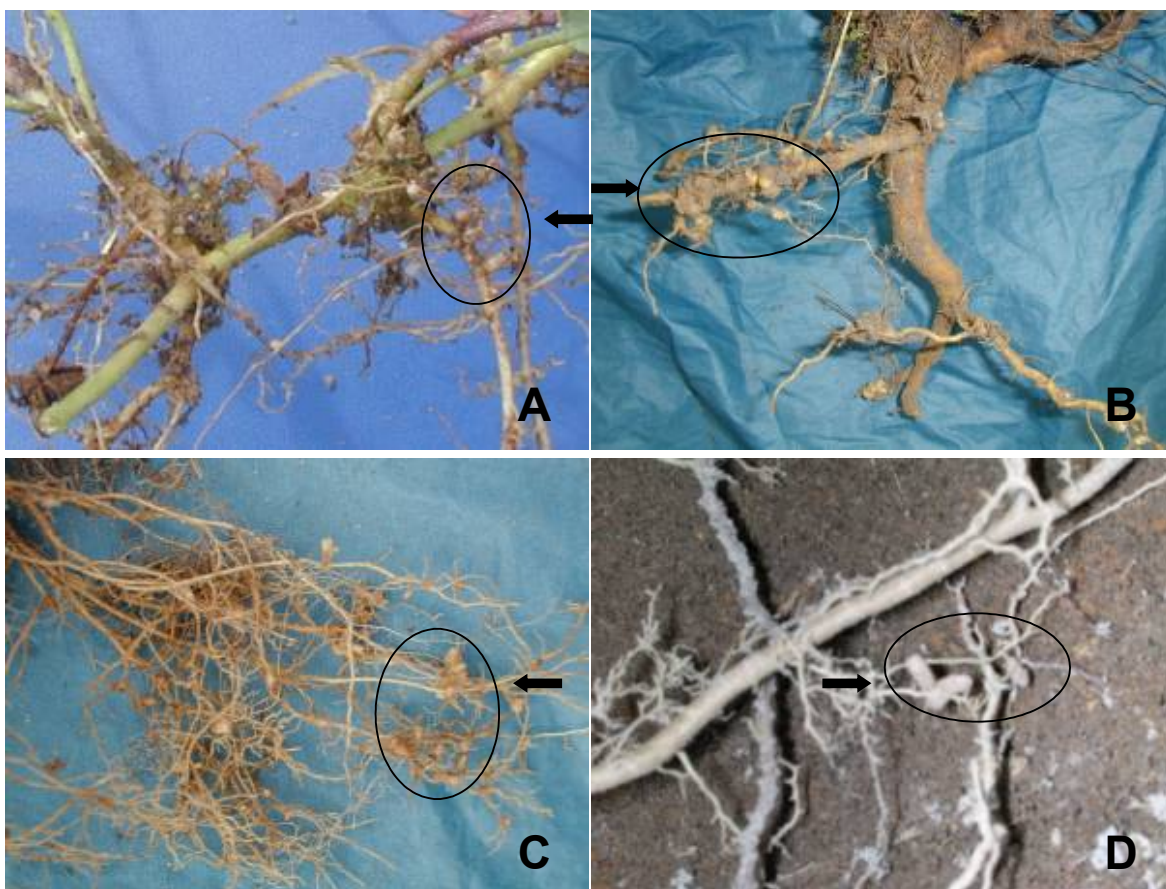


Abbildung 6.5: Wurzeln mit Knöllchen, einige davon exemplarisch gekennzeichnet. A) *Trifolium repens*, B) *Lupinus polyphyllus*, C) *Medicago lupulina* und D) *Cytisus scoparius*. Fotos aus HANISCH (2004).

6.2 Methoden

6.2.1 Experimentelles Design

Um die Frage zu klären, welche Rolle N-fixierende Pflanzen auf nährstoffarmen Standorten für die Vegetationsdynamik und Musterbildung spielen, wurde wie in Experiment 1 (Kapitel 5) im NSG „Tennenloher Forst“ ein „removal“-Experiment angelegt, in dem eine funktionelle Gruppe (hier: N-Fixierer) selektiv entfernt bzw. übrig gelassen wurde (zusätzlich Kontrollflächen und reine Sandflächen). Diese Untersuchungsflächen befinden sich mit jeweils drei Replikationen in verschiedenen Pflanzenbeständen, die von *Lupinus polyphyllus*, *Trifolium repens* und *Medicago lupulina*/*Trifolium campestre* dominiert werden. Angelegt wurden die Flächen im August 2002. Das Flächendesign entspricht dem in Experiment 1 (Kapitel 5) und ist in Abbildung 6.6 dargestellt. Die Größe der Untersuchungsflächen beträgt auch hier 1 m x 0,5 m.

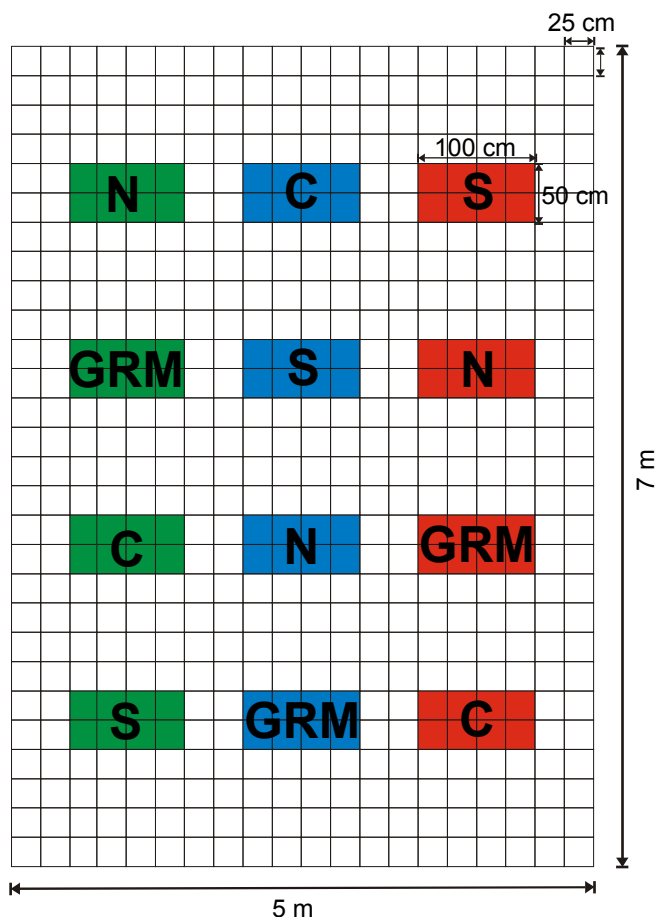


Abbildung 6.6: Flächendesign zur Untersuchung der Bedeutung von N-Fixierern. N=N-Fixierer übrig, GRM=N-Fixierer entfernt, Gruppen Gräser, Rosetten, Kryptogamen übrig, S=Sand, alle Pflanzen entfernt, C=Kontrolle, unverändert. Die Anordnung der Behandlungstypen in der Abbildung ist exemplarisch und variiert bei den drei verschiedenen Standorten: *Lupinus polyphyllus*-Fläche, *Trifolium repens*-Fläche und *Medicago lupulina*-Fläche.

Behandlungstypen:

- N: Alle Gruppen bis auf die N-Fixierer werden entfernt
- GRM: Nur die N-Fixierer werden entfernt
- S: Alle Gruppen (G, R, M und N) werden entfernt
- C: Kontrollfläche, unverändert

Im Unterschied zu Experiment 1 (Kapitel 5) wurde die Behandlung nicht nur einmalig durchgeführt, sondern die nachgewachsenen N-Fixierer wurden auf den Sand- und GRM-Flächen (Flächen ohne N-Fixierer) wieder entfernt, da die unterschiedlichen Nährstoffverhältnisse untersucht wurden und dafür die Unterschiede im Vorkommen der N-Fixierer zwischen den verschiedenen Behandlungen erhalten bleiben sollten.

6.2.2 Datenerhebung

Vegetation:

Nach einer Kartierung des Ausgangszustandes vor Anlage der Flächen im August 2002 erfolgte eine weitere Kartierung im Oktober 2002. In den Jahren 2003 und 2004 erfolgten jeweils drei Kartierungen - im Mai, August und Oktober. Es wurden die gleichen Daten erhoben wie beim Experiment 1 (vgl. Kapitel 5.2.2), wobei jeweils zusätzlich die Gruppe der N-Fixierer getrennt beobachtet wurde.

Nährstoffanalysen des Bodens: Ammonium und Nitrat

Nach den jeweiligen Kartierungen wurden Bodenproben entnommen. Jeder ca. 25 cm tiefe Einstich wurde in einen oberen und unteren Teil untergliedert. Aus zwei Einstichen pro Untersuchungsfläche wurde jeweils eine Mischprobe hergestellt. Die Bohrlöcher wurden anschließend mit sandigem Boden aus der näheren Umgebung der Fläche verfüllt und mit einem Plastikspieß gekennzeichnet, um einerseits die Untersuchungsfläche möglichst ungestört zu erhalten und andererseits ein erneutes Beprobieren der genau gleichen Stelle zu vermeiden. Die in Gefrierbeutel verpackten Bodenproben wurden sofort gekühlt und später bis zur weiteren Verarbeitung tiefgekühlt.

Aufbereitung der Bodenproben

Extraktion:

Nach einer Auftauzeit von mindestens zwei Stunden nach Entnahme der Bodenproben aus dem Gefrierschrank, wurden die Proben mittels einer Extraktionslösung behandelt. Zunächst wurde ein kleiner Teil des Bodens (ca. 50 g) auf einer Glaspetrischale ausgebracht, genau gewogen und zum Trocknen bei 70°C in den Trockenschrank gestellt. Dann wurde 15 g feuchter Boden in 100 ml-Erlmeyerkolben eingewogen und mit 30 ml einer CaCl₂-Lösung versetzt (Verhältnis 1:2). Anschließend wurden die Proben eine Stunde lang auf einen Schüttler gestellt bei mittlerer Schüttelintensität (ca. 300 U/min). Danach wurde die Flüssigkeit in 50 ml-Zentrifugengläser dekantiert und 5 min bei 3500 U/min zentrifugiert (Labofuge A, Heraeus-Christ GmbH, Deutschland). Der Überstand wurde in Probengefäße umgefüllt und bis zur endgültigen Messung (tief)gekühlt aufbewahrt.

Bestimmung des Ammonium- und des Nitratgehaltes:

Die Bestimmung des Ammonium- und Nitratgehaltes erfolgte mittels Fließinjektionsanalyse (FIA). Das Prinzip der FIA besteht darin, dass die zu untersuchende Probe mit einer Trägerflüssigkeit (Carrier) durch ein Gerät (hier FIA-LAB II, MLE GmbH

Dresden, Deutschland) transportiert wird und dabei sukzessive mit Reagenzien versetzt wird, die eine konzentrationsabhängige Anfärbung der transportierten Lösung verursachen, die quantitativ gegen einen Standard verglichen werden kann. Mit zwei unterschiedlichen Aufsatzmodulen (Manifolds) kann zum einen Ammonium (ISO/DIS 11732), zum anderen Nitrat (ISO/DIS 13395) gemessen werden.

Aus den Messwerten des FIA-LAB, den Einwaagen und Verdünnungen und dem Frisch- zu Trockengewichtsverhältnis lässt sich die entsprechende Ammonium- bzw. Nitratmenge pro g trockenen Bodens berechnen.

N-Gehalte, $\delta^{15}\text{N}$ -Werte und Biomassebestimmung:

Der Frage, welchen Effekt das Einpflanzen von N-Fixierern in Bereiche hat, in denen solche bislang nicht vorkommen, wurde im Rahmen einer Diplomarbeit nachgegangen (HANISCH 2004). Die entsprechenden Untersuchungsflächen wurden im Frühsommer 2003 in unmittelbarer Nähe der *Lupinus*-, *Trifolium*- und *Medicago*-Flächen angelegt, um eine Vergleichbarkeit der Nährstoffdaten des Bodens zu ermöglichen. Die oberirdische Biomasse auf den 2003 neu angelegten Untersuchungsflächen wurde im Oktober 2003 abgeerntet. Die Bodenproben und die entnommenen Pflanzen wurden auf ihre Isotopensignatur im Massenspektrometer analysiert.

Analyse der Biomasse:

Die geernteten Pflanzen wurden zwei bis vier Tage lang bei 60°C getrocknet. Das Trockengewicht der Phanerogamen und Kryptogamen wurde mit einer Laborwaage (PT 210, Sartorius AG, Göttingen, Deutschland) bestimmt. Bei einzelnen Arten wurde die ober- und unterirdische Biomasse getrennt bestimmt. Moose und Flechten wurden nicht nach Arten aufgetrennt.

Bestimmung des Stickstoffgehaltes und des Isotopenverhältnisses ($\delta^{15}\text{N}$):

Von jeder Bodenprobe wurden ca. 5 g im Trockenschrank bei 60°C getrocknet. Die Proben wurden gesiebt und zu staubfeinem Material gemahlen (Retsch Schwingmühle, Haan, Deutschland). Die ober- und unterirdische Biomasse von insgesamt 13 Pflanzenarten sowie von Moosen und Flechten wurden entsprechend behandelt. Der Gesamtstickstoffgehalt und das Isotopenverhältnis ($\delta^{15}\text{N}$) wurden mit einem an einen Elementaranalysator (Vario EL, Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Deutschland) gekoppelten „continuous flow“-Massenspektrometer (IsoPrime, GV Instruments, Manchester, UK) bestimmt. Ein gegen IAEA.N2 Standard kalibrierter Laborstandard (Harnstoff) wurde als Referenz benutzt. Aus dem relativen Stickstoffgehalt in Gewichtsprozent lässt sich der absolute Stickstoffgehalt berechnen. Die Berechnung des N-Gehaltes und des $\delta^{15}\text{N}$ -Wertes ist genauer beschrieben in BARTHELHEIMER (2005). Die Präzision der Messung liegt bei 0,05%.

6.2.3 Datenanalyse

Die statistischen Analysen wurden mit dem Programm STATISTICA 6.0 durchgeführt (StatSoft, Tulsa, USA). Die Daten wurden mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test auf Normalverteilung getestet. Falls keine Normalverteilung vorlag, wurden die Daten transformiert (Wurzel- bzw. Logarithmustransformation). Anschließend wurde eine ANOVA mit nachgeschaltetem Fisher-LSD-Test durchgeführt. Um zu testen, ob sich die Differenzen der Deckungs- bzw. Frequenzwerte signifikant von 0 unterscheiden, diente ein t-Test.

Die multivariate Analyse der Frequenzdaten der Arten erfolgte analog zu Experiment 1 (vgl. Kapitel 5.2.3). Dort werden die Methoden ausführlicher beschrieben.

Zur Analyse der Vegetationsdynamik mit den Frequenzdaten aller vorkommenden Pflanzenarten wurde zunächst eine DCA durchgeführt (= detrended correspondence analysis = Entzerrte Korrespondenzanalyse).

Ergebnisse der DCA (1. Achse):

	Länge des Gradienten (β -Diversität):
Behandlungen N und S:	2,690
Behandlungen GRM und C:	2,920

Die Werte sprechen für die Durchführung einer Korrespondenzanalyse (= CA = correspondence analysis). Die Frequenzdaten wurden dabei wurzeltransformiert, um dominante Arten nicht überzubewerten. Auch sehr seltene Arten sollten die Analyse nicht zu stark beeinflussen, weswegen „downweighting of rare species“ erfolgte. Als Umweltvariablen wurden die Ammonium- und Nitratwerte der Bodenproben mit einbezogen. Die An- bzw. Abwesenheit von N-Fixierern wurden als nominale Variablen in die Analysen einbezogen.

6.3 Ergebnisse

6.3.1 Deckung der Pflanzengruppen

Die Flächen zur Untersuchung des Einflusses N-fixierender Pflanzengruppen liegen in Bereichen, die von unterschiedlichen Pflanzenarten dominiert werden. Jeweils eine Fläche befindet sich in einem Bestand mit vorwiegendem Vorkommen von *Trifolium repens*, *Lupinus polyphyllus* bzw. *Medicago lupulina/Trifolium campestre*. Der Einfachheit halber wird im Folgenden daher von *Trifolium repens*-, *Lupinus polyphyllus*- und *Medicago lupulina*-Fläche gesprochen.

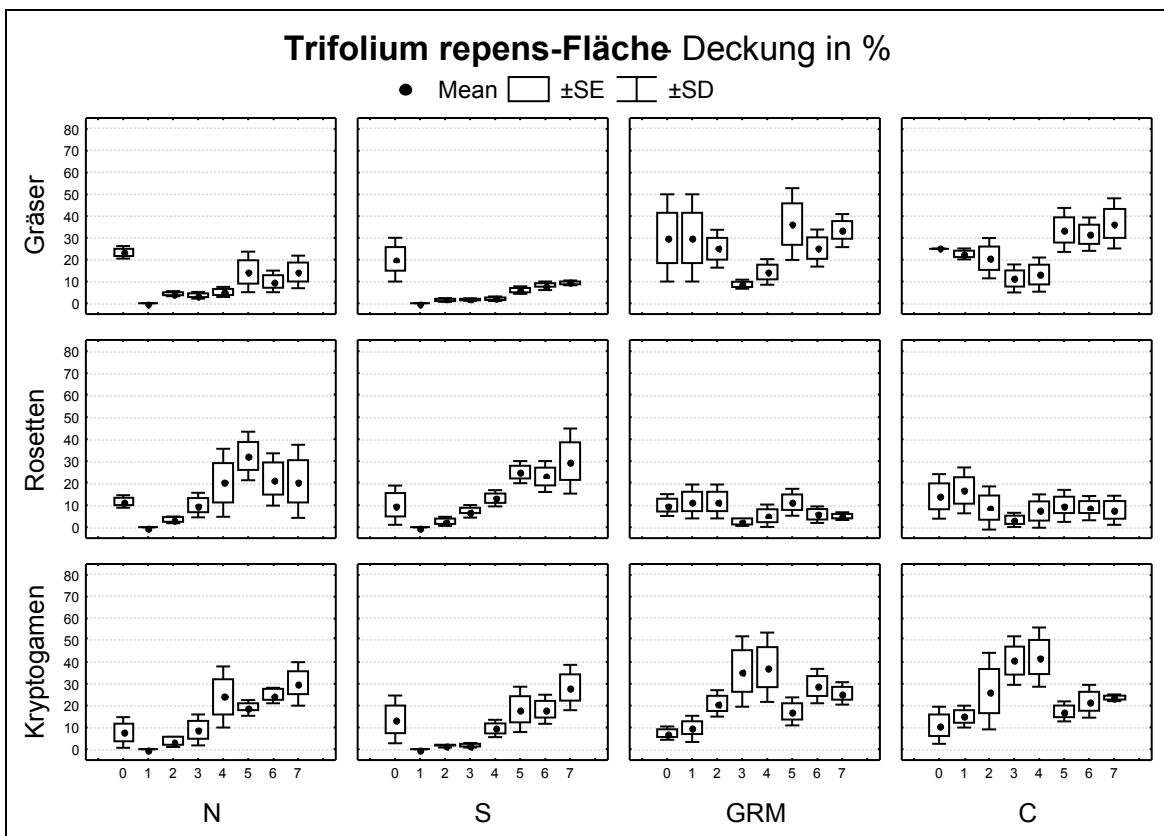
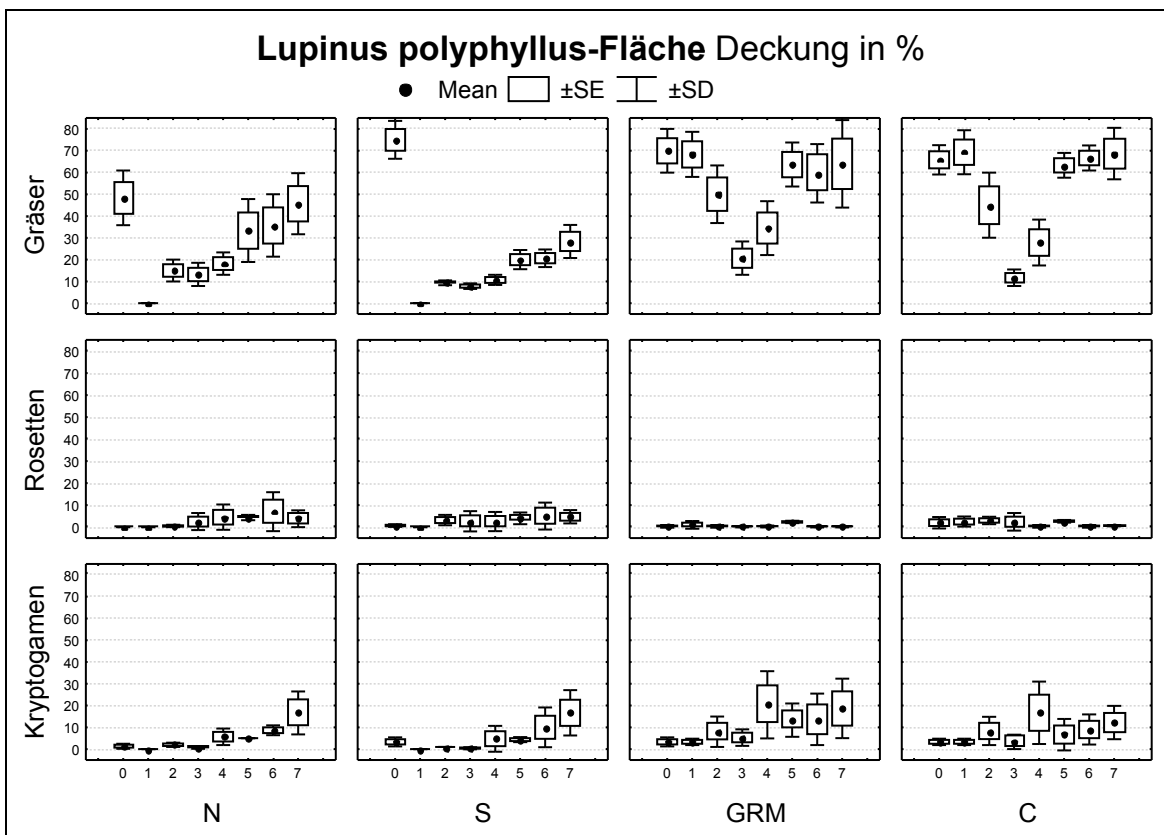
In den Abbildungen 6.7a-c ist die Entwicklung der Deckungswerte der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen auf diesen Flächen von August 2002 (vor Entfernung der verschiedenen Pflanzenarten) bis Ende 2004 auf den verschiedenen Behandlungen dargestellt. Die N-Fixierer sind nur auf den Flächen N (nur N-Fixierer übrig) und C (Kontrollfläche) angegeben (Abb. 6.8), da sie auf den anderen beiden Flächentypen (S=alle Pflanzen entfernt und GRM=N-Fixierer entfernt) immer wieder entfernt wurden, während die anderen Pflanzengruppen sich weiterentwickeln konnten.

Die Entwicklung der Deckungswerte auf den Flächen S und N sowie GRM und C, die sich nur durch die Ab- bzw. Anwesenheit von N-Fixierern unterscheiden, ähnelt sich sehr stark.
S- und N-Flächen:

Auf den N- und S-Flächen nehmen die entfernten Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen allmählich wieder zu. Bei den Gräsern werden die Ausgangswerte (Zeitpunkt 0) meist noch nicht wieder erreicht. Gleiches gilt für die Rosetten auf der *Medicago lupulina*-Fläche, wohingegen die Rosetten auf der *Trifolium repens*-Fläche eine starke Zunahme erfahren. Die Kryptogamen nehmen auf fast allen Flächen sehr stark zu und übertreffen ihre Ausgangswerte (Ausnahme: S-Fläche auf der *Medicago lupulina*-Fläche). Die N-Fixierer (Abb. 6.8) weisen auf den meisten Flächen die höchsten Wert im ersten Untersuchungsjahr (Zeitpunkte 0 und 1) auf, erreichen im Verlauf des zweiten Jahres einen Tiefstand im Sommer bzw. Herbst (Zeitpunkte 3 und 4) und steigen im dritten Jahr wieder leicht an (Zeitpunkte 5-7).

GRM- und C-Flächen:

Auf den GRM- und C-Flächen zeigen sich ähnliche Tendenzen. Die Gräser und Rosetten weisen auf den meisten Flächen ihren Tiefstand ebenfalls im Sommer und Herbst des zweiten Jahres auf. Die Kryptogamen hingegen verhalten sich entgegengesetzt und erreichen die höchsten Werte im Verlauf des zweiten Jahres. Insgesamt streuen die Deckungswerte aller drei Pflanzengruppen auf den GRM- und C-Flächen relativ stark.

Abbildung 6.7 a: Deckungswerte auf der *Trifolium repens*-Fläche. Siehe Abbildungsbeschriftung 6.7.Abbildung 6.7 b: Deckungswerte auf der *Lupinus polyphyllus*-Fläche. Siehe Abbildungsbeschriftung 6.7.

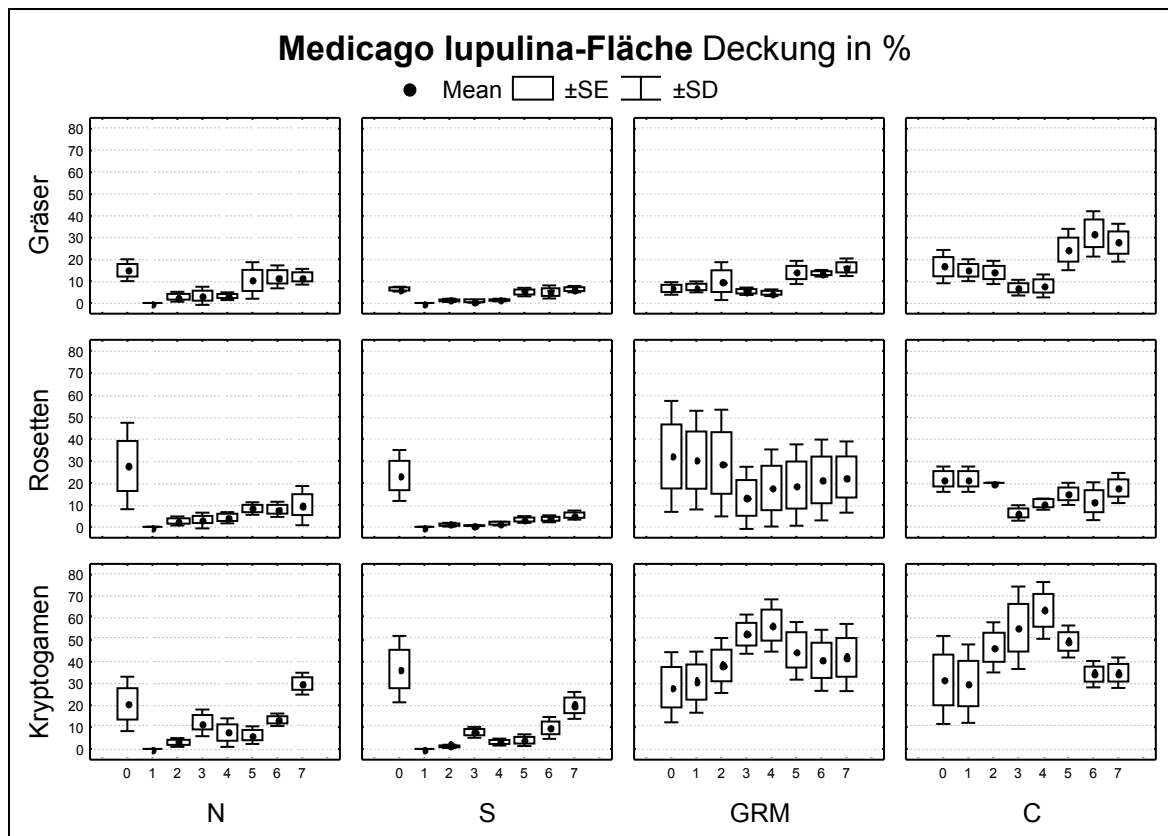


Abbildung 6.7 c: Deckungswerte auf der *Medicago lupulina*-Fläche. Siehe Abbildungsbeschriftung 6.7.

Abbildung 6.7: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der **Deckungswerte** der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen auf der *Trifolium repens*-, *Lupinus polyphyllus*- und *Medicago lupulina*-Fläche. Behandlungen: N=nur N-Fixierer übrig, S=alle Pflanzen entfernt, GRM=N-Fixierer entfernt („Gräser/Rosetten/Kryptogamen“), C=Kontrollfläche, unverändert. Zeitpunkte: 0=Ausgangszustand, Sommer, Herbst 2002 (0-1), Frühling, Sommer, Herbst 2003 (2-4), 2004 Frühling, Sommer, Herbst (5-7). n=3.

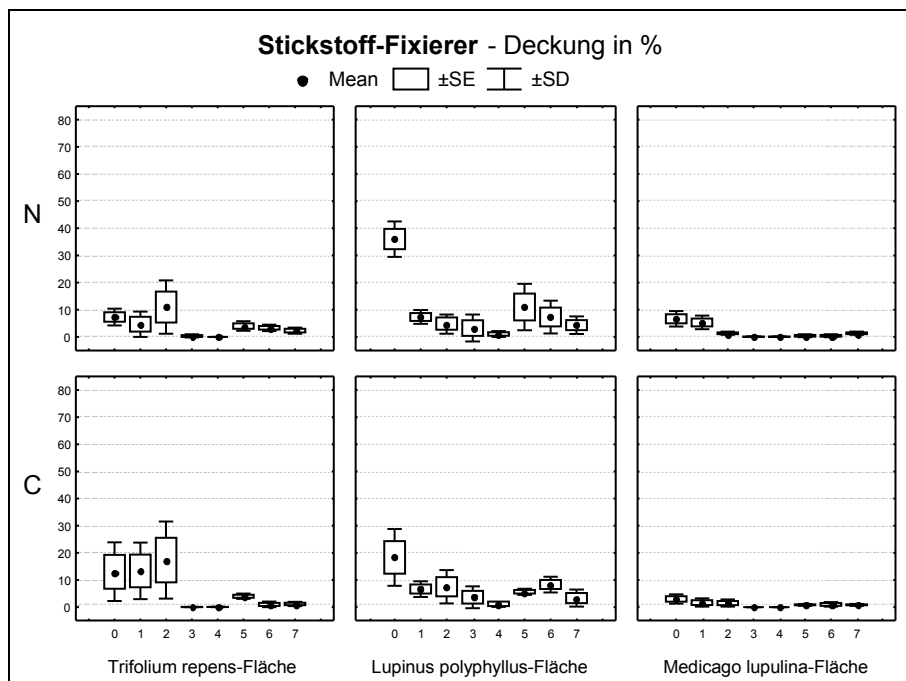


Abbildung 6.8: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Deckungswerte der Pflanzengruppe der N-Fixierer auf den Behandlungen: N=nur N-Fixierer übrig und C=Kontrolle. Zeitpunkte: 0=Ausgangszustand, Sommer, Herbst 2002 (0-1), Frühling, Sommer, Herbst 2003 (2-4), Frühling, Sommer, Herbst 2004 (5-7). n=3.

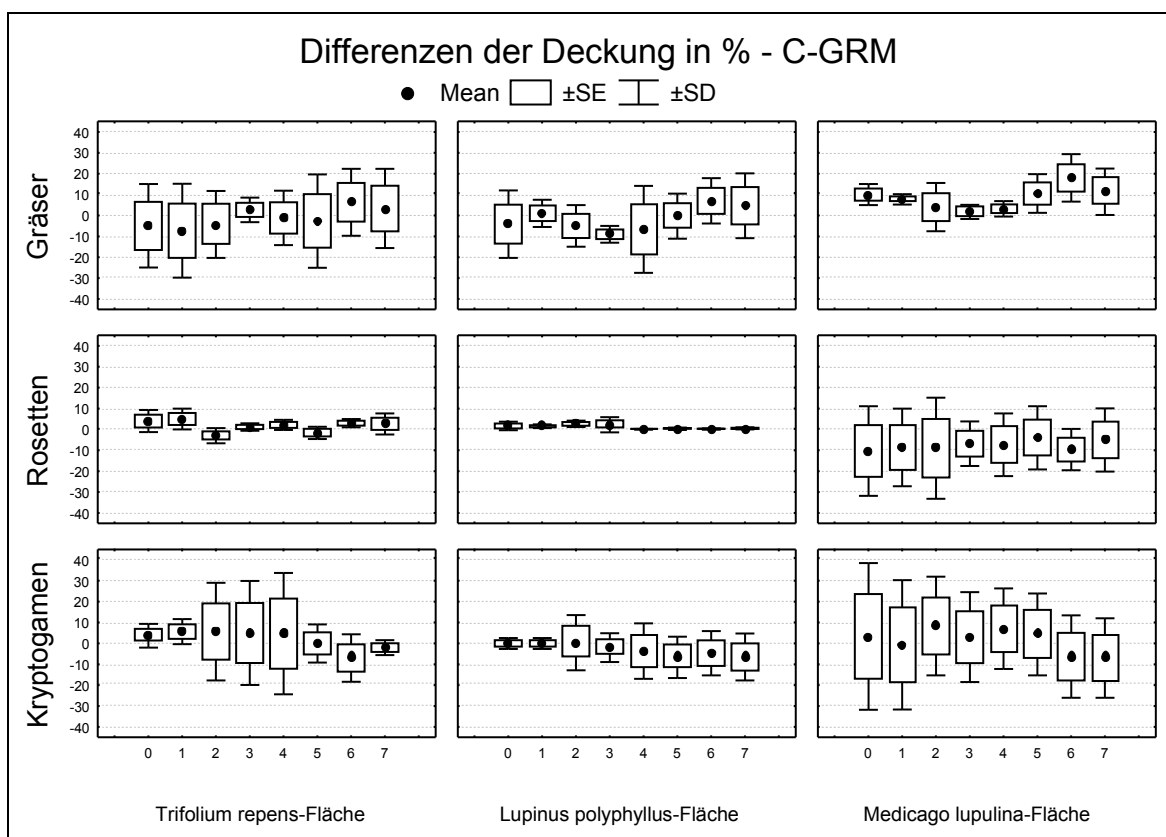
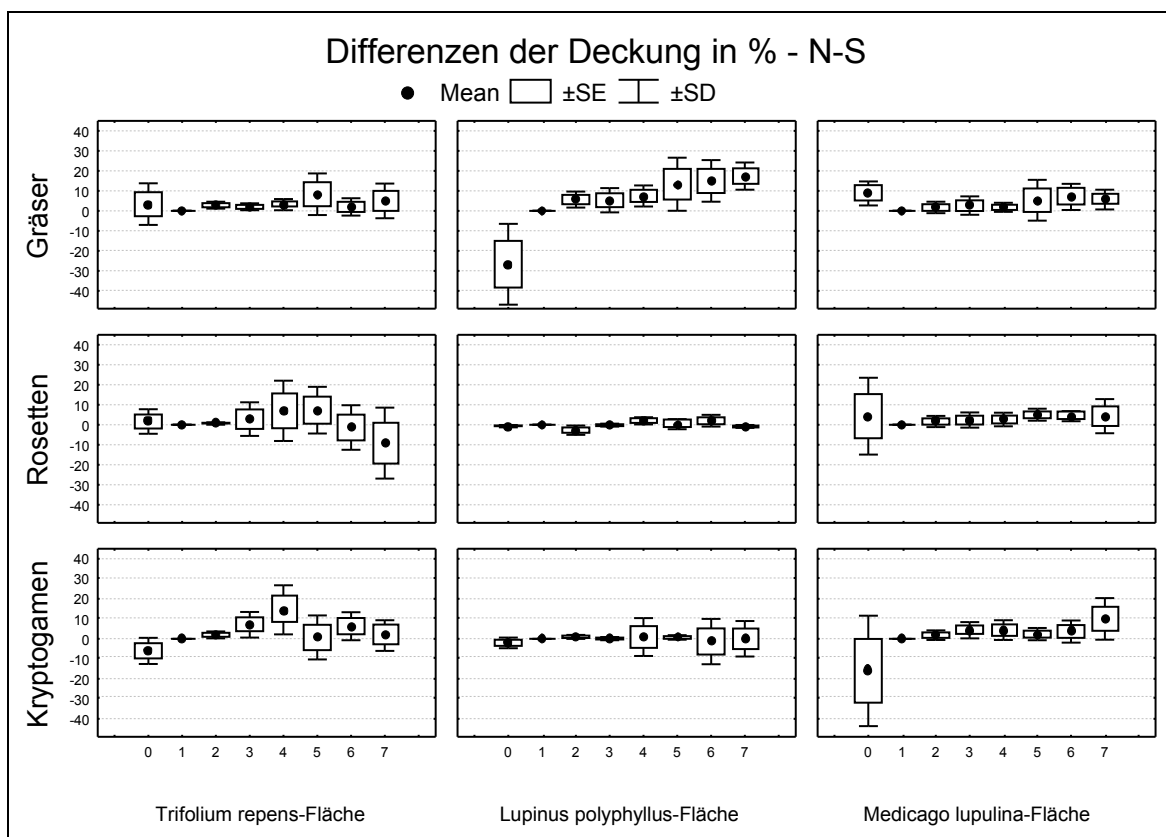


Abbildung 6.9: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Differenzen der Deckungswerte der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen zwischen den Behandlungen N=nur N-Fixierer übrig und S=alle Pflanzen entfernt (oben) sowie C=Kontrollfläche, unverändert und GRM=N-Fixierer entfernt (unten). Zeitpunkte: 0=Ausgangszustand, Sommer, Herbst 2002 (0-1), Frühling, Sommer, Herbst 2003 (2-4), Frühling, Sommer, Herbst 2004 (5-7). n=3.

Um die Unterschiede zwischen den S- und N-Flächen bzw. den GRM- und C-Flächen und damit den Effekt der N-Fixierer feststellen zu können, zeigt die Abbildung 6.9 die Differenzen der Deckungswerte dieser Flächentypen.

Bei den Gräsern liegt die Differenz bei N-S im positiven Bereich, wie auch bei C-GRM auf der *Medicago lupulina*-Fläche, nicht jedoch auf der *Trifolium repens*- und der *Lupinus polyphyllus*-Fläche, wo die Differenzen eher negativ sind, allerdings bei sehr großer Streuung. Bei den Rosetten gibt es keinen eindeutigen Trend; lediglich auf der *Medicago lupulina*-Fläche zeigt sich bei N-S ein positiver Effekt, bei C-GRM eher ein negativer. Auch bei den Kryptogamen ergibt sich kein einheitliches Bild: auf der *Lupinus polyphyllus*-Fläche zeigt sich bei N-S überhaupt kein Effekt, während bei C-GRM negative Werte auftreten. Auf den anderen Flächen gibt es ansonsten leicht positive Auswirkungen.

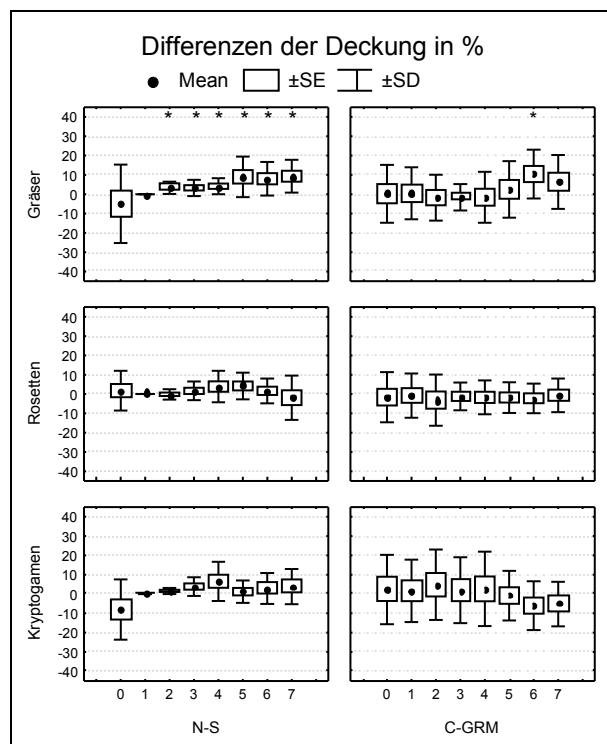


Abbildung 6.10: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Differenzen der Deckungswerte der Gräser, Rosetten und Kryptogamen auf allen Flächen (*Trifolium repens*-, *Lupinus polyphyllus*- und *Medicago lupulina*-Fläche) zwischen den Behandlungen N=nur N-Fixierer übrig und S=alle Pflanzen entfernt (links) sowie C=Kontrollfläche, unverändert und GRM=N-Fixierer entfernt (rechts). Zeitpunkte: 0=Ausgangszustand, Sommer, Herbst 2002 (0-1), Frühling, Sommer, Herbst 2003 (2-4), Frühling, Sommer, Herbst 2004 (5-7). n=9. * kennzeichnen signifikante Unterschiede von 0 (t-Test, $p < 0,05$).

Um evtl. vorhandene Effekte deutlicher sehen zu können, sind in Abbildung 6.10 alle Flächen dargestellt. Sie unterscheiden sich auch nicht signifikant ($p > 0,05$, repeated measures ANOVA). Insgesamt liegen keine signifikanten Unterschiede zwischen den N- und S-Flächen bzw. den GRM- und C-Flächen vor ($p > 0,05$, repeated measures ANOVA) – von einigen wenigen Ausnahmen abgesehen (in Abb. 6.10 mit * gekennzeichnet). Die Differenz der Deckungswerte der Gräser auf den N- und S-Flächen unterscheidet sich signifikant von 0. So ergeben sich auch insgesamt schwach signifikante Unterschiede zwischen den verschiedenen Pflanzengruppen ($p < 0,05$, repeated measures ANOVA), wobei sich die Gräser zu den Zeitpunkten 6 und 7 (Sommer und Herbst 2005) von den Rosetten und Kryptogamen abgrenzen.

6.3.2 Frequenzsummen

Auch die Entwicklung der Frequenzsummen der Gräser, Rosetten und Sonstigen auf den Flächen S und N sowie GRM und C, die sich nur durch die Ab- bzw. Anwesenheit von N-Fixierern unterscheiden, verläuft sehr ähnlich (Abb. 6.11a-c).

S- und N-Flächen:

Auf den N- und S-Flächen nehmen die entfernten Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstige (=Phanerogamen außer Gräser, Rosetten und N-Fixierer) allmählich wieder zu, wobei der Anstieg bei den Gräsern weitgehend linear erfolgt und die Ausgangswerte (Zeitpunkt 0) meist wieder erreicht oder sogar noch übertroffen werden. Bei den Rosetten liegen die Werte des dritten Jahres über denen des zweiten. Bei den Sonstigen ist der Anstieg nur auf der *Medicago lupulina*-Fläche normal, wohingegen auf den anderen beiden Flächen Sprünge auftreten. Die N-Fixierer (Abb. 6.12) weisen vergleichsweise geringe Werte im Sommer bzw. Herbst im zweiten Untersuchungsjahr (Zeitpunkte 3 und 4) auf.

GRM- und C-Flächen:

Die Gräser auf den GRM- und C-Flächen schwanken um relativ hohe Werte. Eine Zunahme zeigt sich auf der Kontrollfläche der *Medicago lupulina*-Fläche im dritten Jahr. Extrem niedrige Werte weisen die Rosetten auf der *Lupinus polyphyllus*-Fläche auf. Auf den anderen beiden Flächen schwanken die Werte der Rosetten stark, wobei die kleinsten Werte im zweiten Jahr auftreten (Zeitpunkte 3 und 4). Entsprechendes gilt für die Sonstigen auf allen drei Flächen.

Abbildung 6.13 zeigt die Differenzen der Frequenzsummen zwischen den S- und N-Flächen bzw. den GRM- und C-Flächen, um den Auswirkungen der N-Fixierer nachzugehen. Bei den Gräsern und Rosetten zeigt sich ein ähnliches Bild wie bei der Analyse der Differenzen der Deckungswerte.

Bei den Gräsern liegt die Differenz bei N-S im positiven Bereich, wie auch bei C-GRM auf der *Medicago lupulina*-Fläche, während auf der *Lupinus polyphyllus*- und der *Medicago lupulina*-Fläche kaum ein Effekt auftritt. Bei den Rosetten gibt es keine eindeutige Tendenz. Schwach positive Werte treten bei N-S auf der *Medicago lupulina*-Fläche auf sowie bei C-GRM auf der und ganz schwach auf der *Lupinus polyphyllus*-Fläche. Auch bei den Sonstigen (Phanerogamen außer Gräser, Rosetten und N-Fixierern) unterscheiden sich die Differenzen auf den verschiedenen Flächen. Positive Differenzwerte gibt es bei N-S auf der *Trifolium repens*- sowie der *Medicago lupulina*- Fläche. Ansonsten schwanken die Werte um den Nullpunkt.

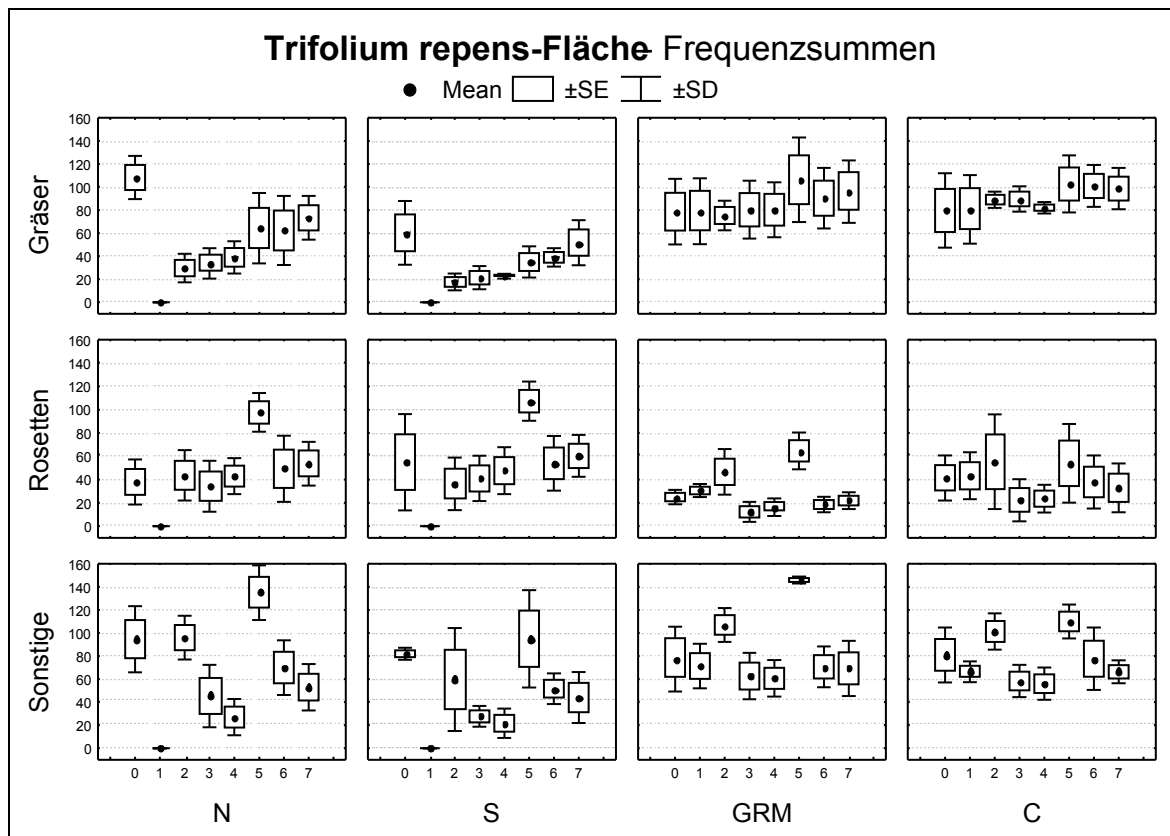


Abbildung 6.11 a: Frequenzsummen auf der *Trifolium repens*-Fläche. Siehe Abbildungsbeschriftung 6.11.

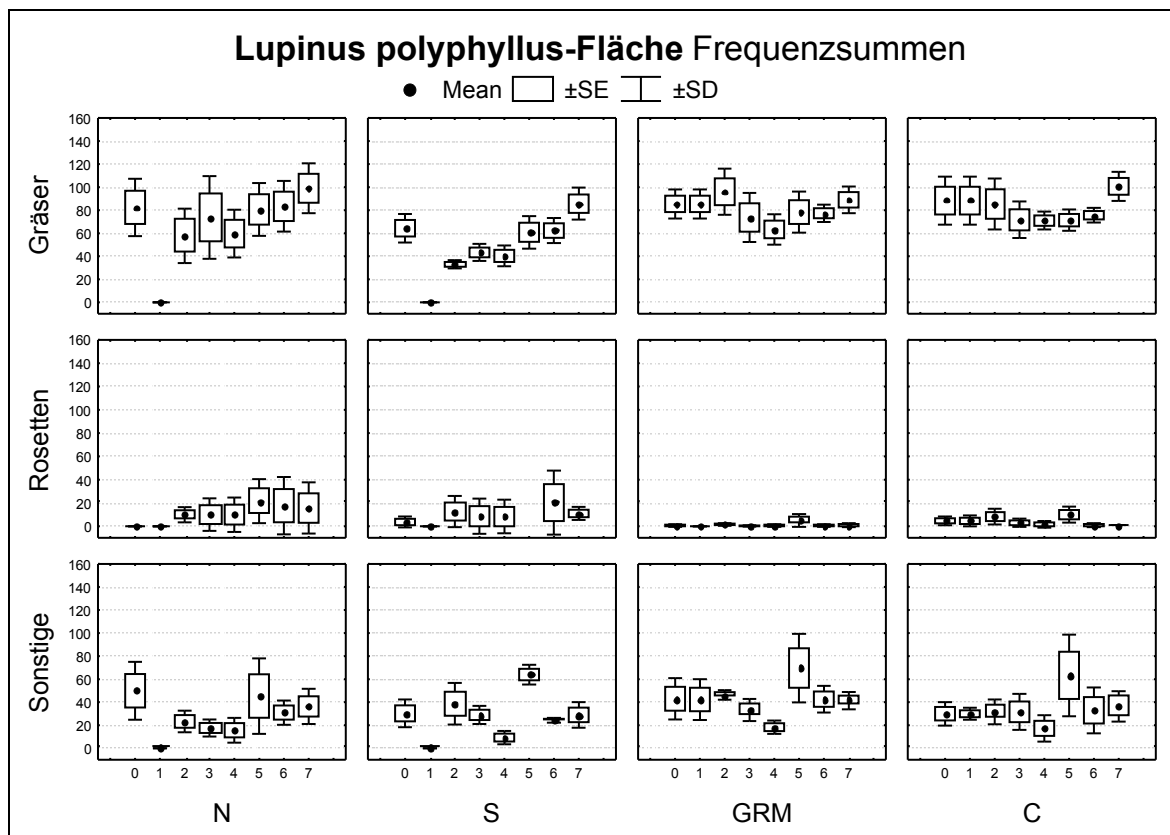


Abbildung 6.11 b: Frequenzsummen auf der *Lupinus polyphyllus*-Fläche. Siehe Abbildungsbeschriftung 6.11.

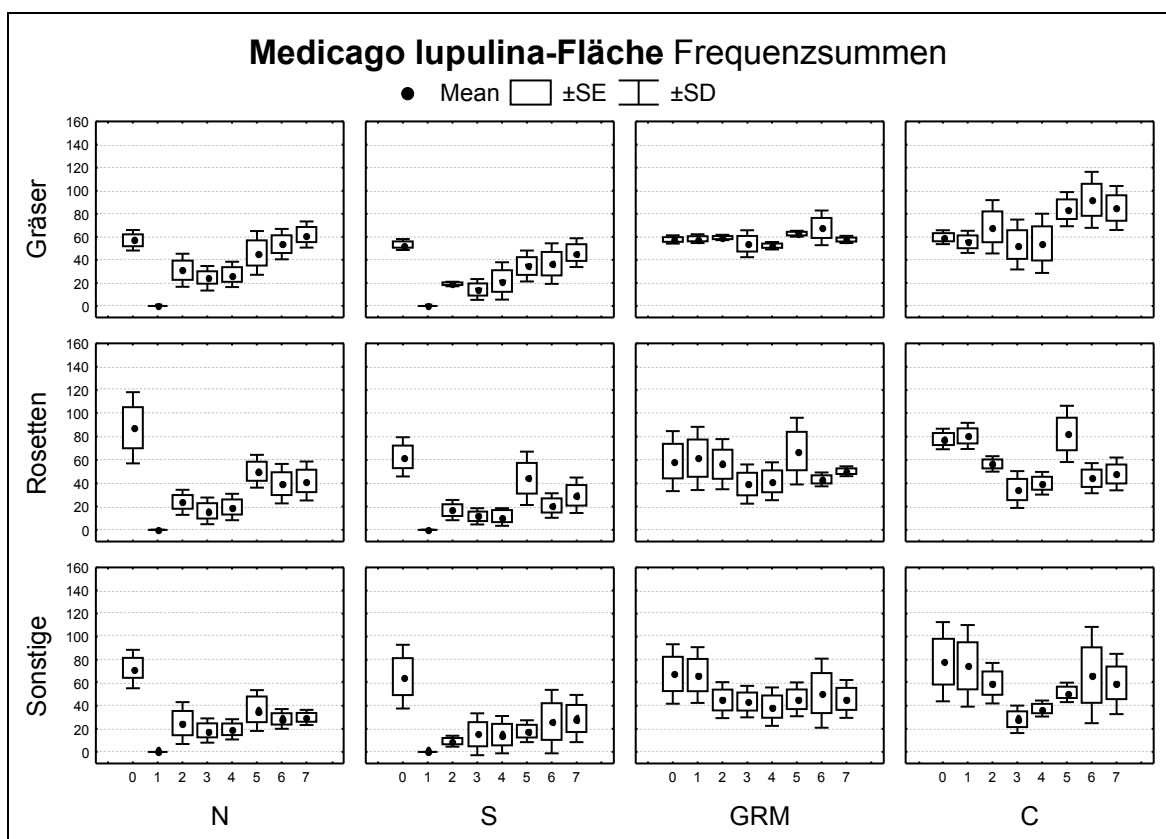


Abbildung 6.11 c: Frequenzsummen auf der *Medicago lupulina*-Fläche. Siehe Abbildungsbeschriftung 6.11.

Abbildung 6.11: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Frequenzsummen der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstige (Phanerogamen außer Gräser und Rosetten) auf der *Trifolium repens*-Fläche, der *Lupinus polyphyllus*-Fläche und der *Medicago lupulina*-Fläche. Behandlungen: N=nur N-Fixierer übrig, S=alle Pflanzen entfernt, GRM=N-Fixierer entfernt („Gräser/Rosetten/Kryptogamen“), C=Kontrollfläche, unverändert. Zeitpunkte: 0=Ausgangszustand, Sommer, Herbst 2002 (0-1), Frühling, Sommer, Herbst 2003 (2-4), Frühling, Sommer, Herbst 2004 (5-7). n=3.

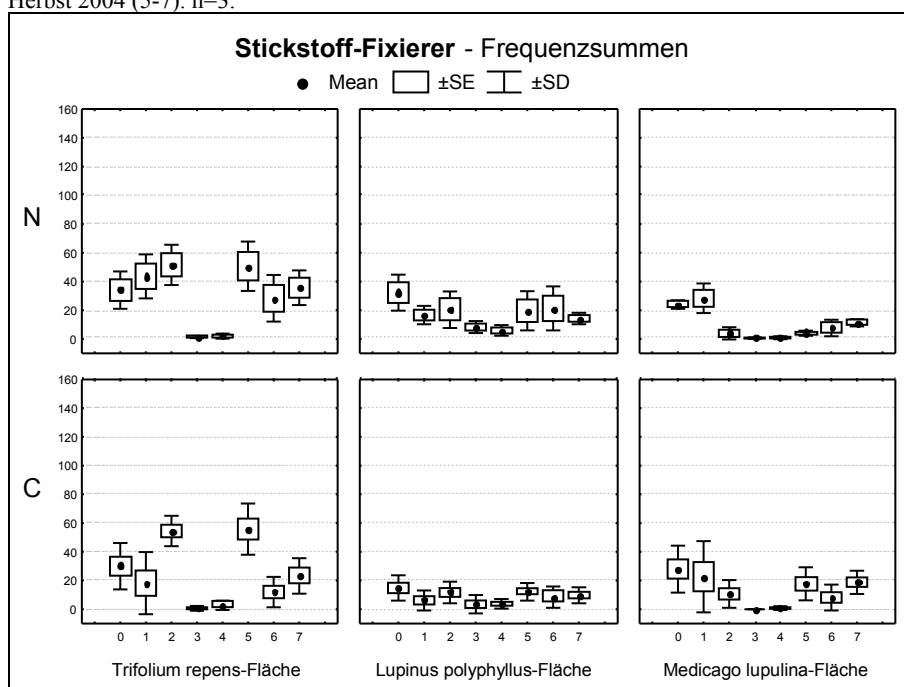


Abbildung 6.12: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Frequenzsummen der Pflanzengruppe der N-Fixierer auf den Behandlungen: N=nur N-Fixierer übrig und S=alle Pflanzen entfernt. Zeitpunkte: 0=Ausgangszustand, Sommer, Herbst 2002 (0-1), Frühling, Sommer, Herbst 2003 (2-4), Frühling, Sommer, Herbst 2004 (5-7). n=3.

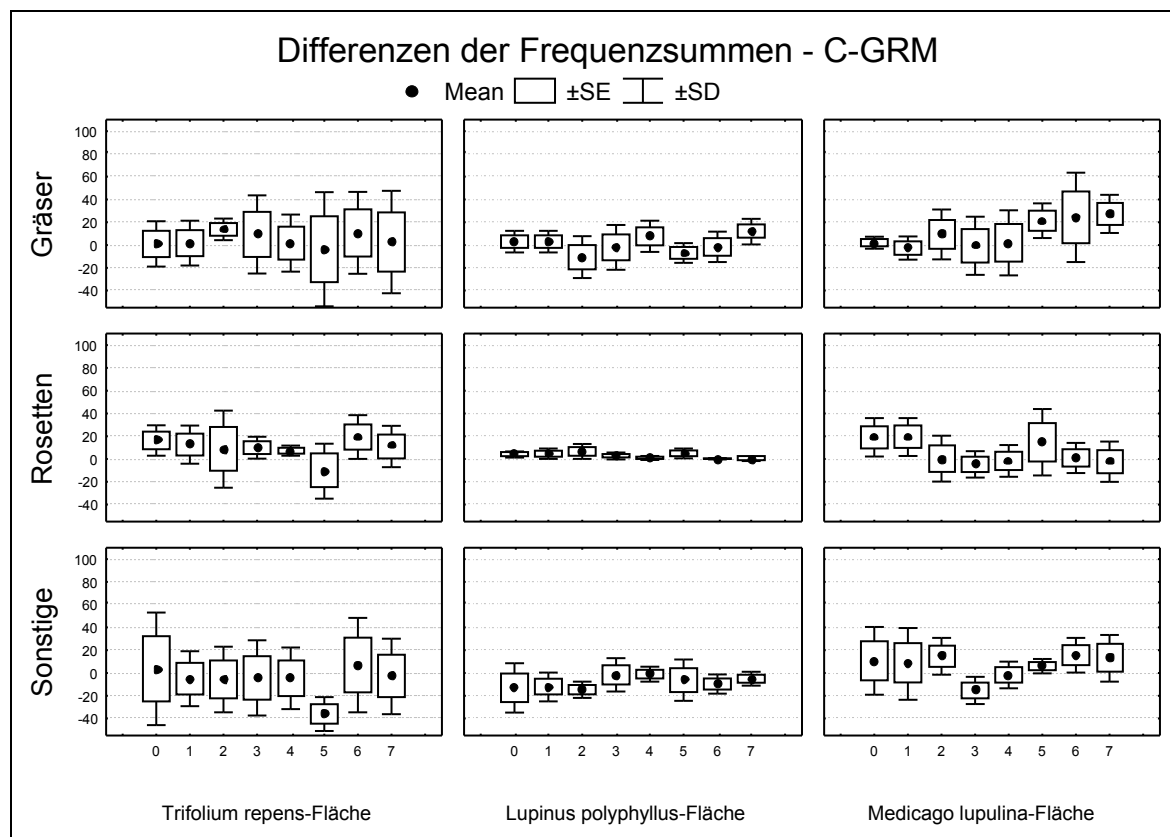
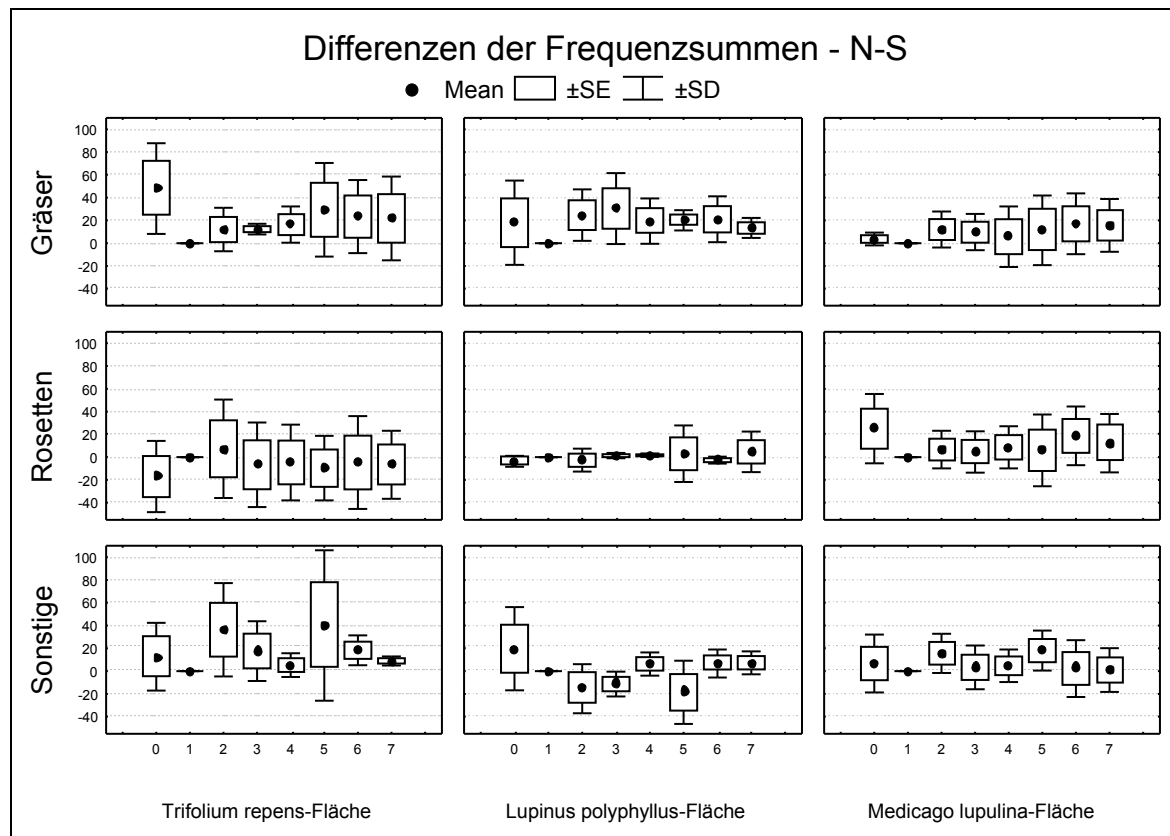


Abbildung 6.13: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Differenzen der Frequenzsummen der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstigen (Phanerogamen außer Gräser, Rosetten und N-Fixierer) zwischen den Behandlung N=nur N-Fixierer übrig und S=alle Pflanzen entfernt (oben) sowie C=Kontrollfläche, unverändert und GRM=N-Fixierer entfernt (unten). Zeitpunkte: 0=Ausgangszustand, Sommer, Herbst 2002 (0-1), Frühling, Sommer, Herbst 2003 (2-4), Frühling, Sommer, Herbst 2004 (5-7). n=3.

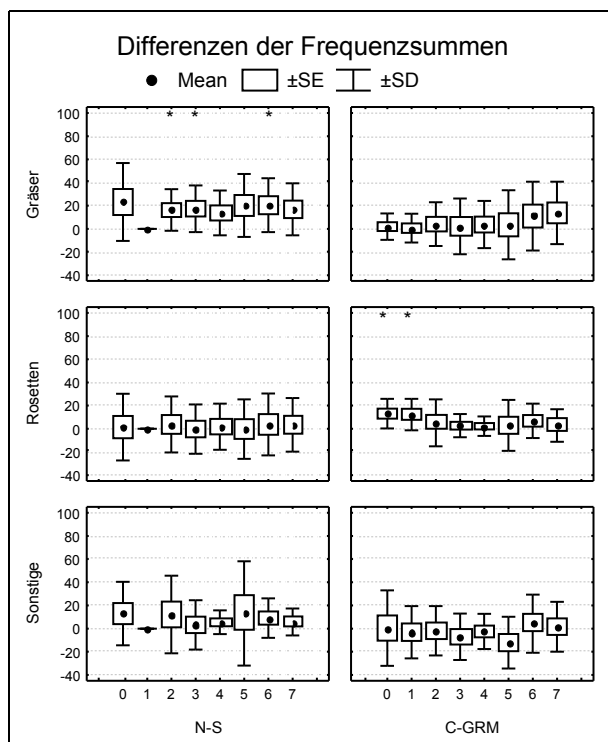


Abbildung 6.14: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Differenzen der Frequenzsummen der Gräser, Rosetten und Sonstigen auf allen Flächen (*Trifolium repens*-, *Lupinus polyphyllus*- und *Medicago lupulina*-Fläche) zwischen den Behandlungen N=nur N-Fixierer übrig und S=alle Pflanzen entfernt (links) sowie C=Kontrollfläche, unverändert und GRM=N-Fixierer entfernt (rechts). Zeitpunkte: 0=Ausgangszustand, Sommer, Herbst 2002 (0-1), Frühling, Sommer, Herbst 2003 (2-4), Frühling, Sommer, Herbst 2004 (5-7). n=9. * kennzeichnen signifikante Unterschiede von 0 (t-Test, $p < 0,05$).

Um evtl. vorhandene Unterschiede noch deutlicher sehen zu können, sind in Abbildung 6.14 alle Flächen (*Trifolium repens*-, *Lupinus polyphyllus*- und *Medicago lupulina*-Fläche) zusammen dargestellt. Sie unterscheiden sich auch nicht signifikant ($p > 0,05$, repeated measures ANOVA). Insgesamt liegen keine signifikanten Unterschiede zwischen den N- und S-Flächen bzw. den GRM- und C-Flächen vor ($p > 0,05$, repeated measures ANOVA) – von einigen wenigen Ausnahmen abgesehen (in Abb. 6.14 mit * gekennzeichnet). In diesen Fällen – bei den Gräsern bei der Differenz der N- und S-Flächen sowie bei den Rosetten bei der Differenz der C- und GRM-Flächen lagen aber auch schon bei den Ausgangswerten (Zeitpunkt 0) Unterschiede vor und sind somit nicht auf die Anwesenheit von N-Fixierern zurückzuführen. Zwischen den verschiedenen Pflanzengruppen liegen keine signifikanten Unterschiede vor ($p < 0,05$, repeated measures ANOVA).

6.3.3 Ammonium- und Nitratwerte

Die Entwicklung der Ammonium- und Nitratwerte (Abb. 6.15) verläuft auf allen Behandlungstypen sehr ähnlich. Bei den Ammoniumwerten treten bei manchen Vergleichungen jedoch signifikante Unterschiede auf (vgl. Anhang), allerdings jeweils nur schwach signifikant ($p < 0,05$, Fisher-LSD-Test) zwischen den für diese Untersuchung interessanten Vergleichen zwischen den N- und S-Flächen bzw. den GRM- und C-Flächen (Fisher-LSD-Test, $p < 0,05$). Bei den Nitratwerten liegen im Allgemeinen keine signifikanten Unterschiede vor ($p > 0,05$, repeated measures ANOVA).

Zwischen den verschiedenen Zeitpunkten gibt es z.T. signifikante Unterschiede (siehe verschiedene Buchstaben in Abb. 6.15, one-way ANOVA, $p < 0,001$). Bei den Ammoniumwerten sind die Werte im Untersuchungsjahr 2003 deutlich höher im

vorhergehenden Jahr 2002 und im folgenden 2004. Bei den Nitratwerten treten die höchsten Werte im November 2003 auf, womit sich dieser Zeitpunkt (meist) signifikant von den übrigen unterscheidet ($p < 0,001$, one-way ANOVA).

Die Untersuchungsflächen, die von verschiedenen Arten dominiert werden – *Lupinus polyphyllus*, *Trifolium repens* und *Medicago lupulina* – unterscheiden sich z.T. signifikant (vgl. Anhang) weswegen sie in den Abbildung 6.16, 6.17 und 6.18 getrennt dargestellt sind.

Die niedrigsten Ammonium- und Nitratwerte treten auf der *Medicago lupulina*-Fläche auf, die sich in einem früheren Sukzessionsstadium befindet als die anderen beiden Flächen. Besonders die Nitratwerte fallen vergleichsweise sehr gering aus und dementsprechend ist die Erhöhung im November 2003 auch nicht besonders stark. Die höchsten Nitratwerte treten auf der *Lupinus polyphyllus*-Fläche auf, der Fläche mit dem dichtesten Bewuchs, wobei die Maximalwerte jeweils im November 2003 erreicht werden. Auf dieser wie auch auf der *Trifolium repens*-Fläche sind allerdings die Schwankungen (Standardabweichung bzw. Standardfehler) auch besonders groß.

Die Ammoniumwerte im Mai 2003 liegen auf allen N-Flächen etwas höher als auf den Sandflächen (S), wobei diese Unterschiede allerdings nicht signifikant sind (one-way ANOVA, $p > 0,05$).

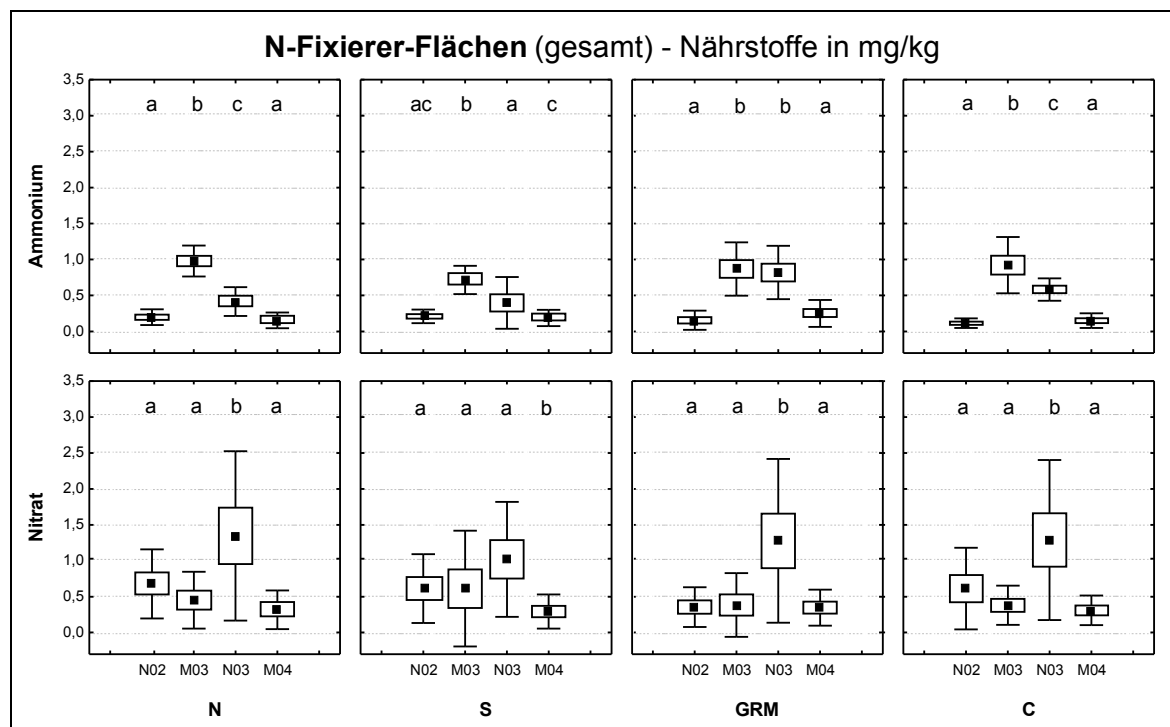


Abbildung 6.15: Mittelwerte (Mean) mit Standardabweichungen (SD) und Standardfehlern (SE) der Ammonium- und Nitratwerte (mg/kg) auf allen Flächen (*Lupinus polyphyllus*-, *Trifolium repens*- und *Medicago lupulina*-Flächen). N02/03=November 2002/2003, M03/04=März 2003/2004, N=nur N-Fixierer übrig, S=alle Pflanzen entfernt, GRM=N-Fixierer entfernt, C=Kontrollfläche, unverändert. Verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Zeitpunkten. $n=9$.

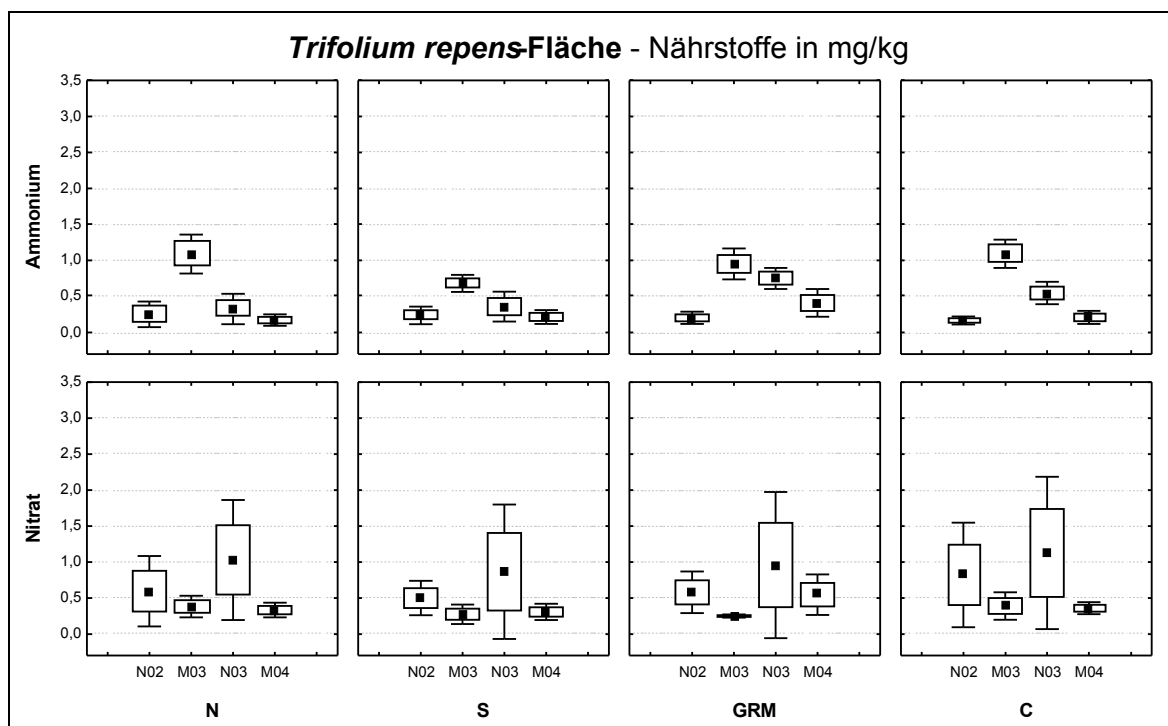


Abbildung 6.16: Mittelwerte (Mean) mit Standardabweichungen (SD) und Standardfehlern (SE) der Ammonium- und Nitratwerte (mg/kg) auf der *Trifolium repens*-Fläche. N02/03=November 2002/2003, M03/04=März 2003/2004, N=nur N-Fixierer übrig, S=alle Pflanzen entfernt, GRM=N-Fixierer entfernt, C=Kontrollfläche, unverändert. n=3.

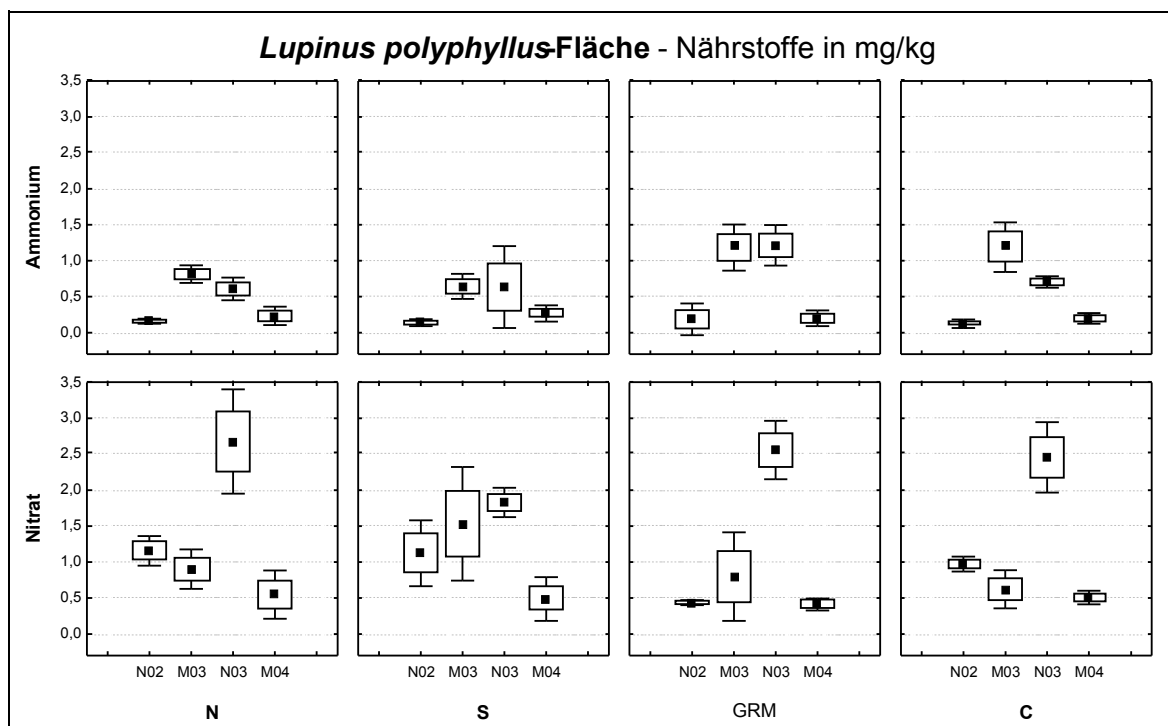


Abbildung 6.17: Mittelwerte (Mean) mit Standardabweichungen (SD) und Standardfehlern (SE) der Ammonium- und Nitratwerte (mg/kg) auf der *Lupinus polyphyllus*-Fläche. N02/03=November 2002/2003, M03/04=März 2003/2004, N=nur N-Fixierer übrig, S=alle Pflanzen entfernt, GRM=N-Fixierer entfernt, C=Kontrollfläche, unverändert. n=3.

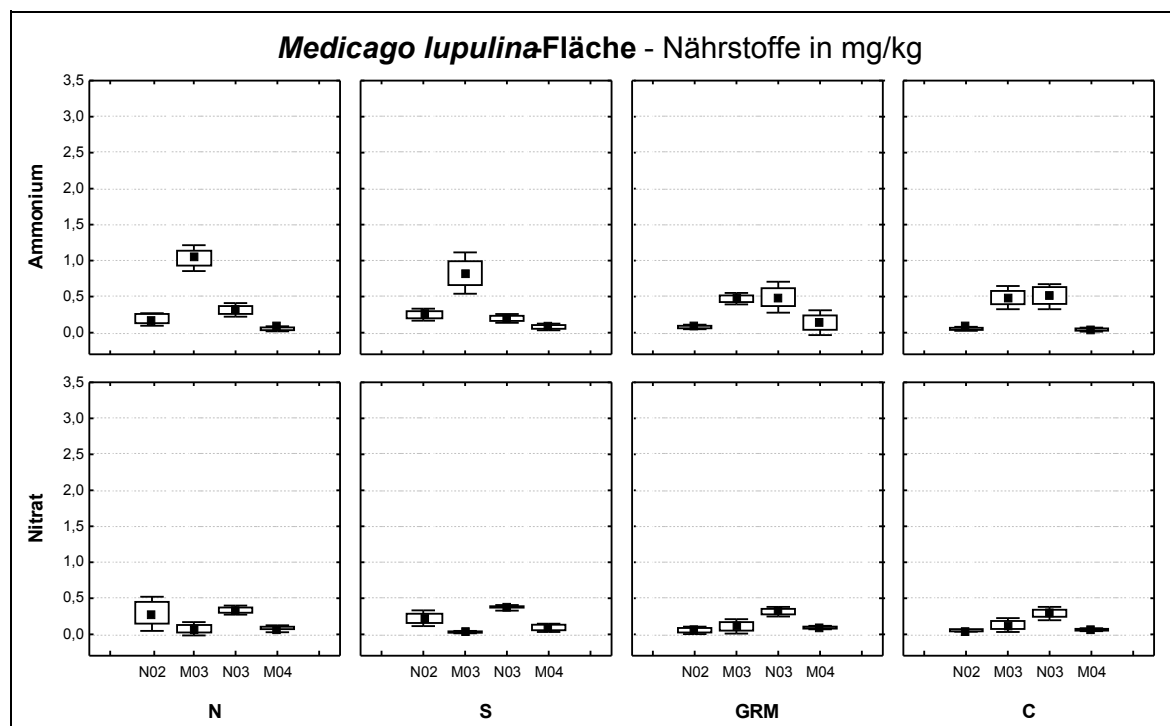


Abbildung 6.18: Mittelwerte (Mean) mit Standardabweichungen (SD) und Standardfehlern (SE) der Ammonium- und Nitratwerte im mg/kg auf der *Medicago lupulina*-Fläche. N02/03=November 2002/2003, M03/04=März 2003/2004, N=nur N-Fixierer übrig, S=alle Pflanzen entfernt, GRM=N-Fixierer entfernt, C=Kontrollfläche, unverändert. n=3.

6.3.4 Multivariate Analyse

Bei der multivariaten Analyse (Abb. 6.19 und 6.20) der Vegetationsdynamik unter Einbeziehung der Ammonium- und Nitratwerte als Umweltvariablen wurden die N-Fixierer nicht berücksichtigt, um die tatsächlichen Effekte auf die anderen Pflanzenarten zu erfassen. Verglichen wurden die Behandlungen N (nur N-Fixierer) und S („Sand“, alle Pflanzen entfernt) sowie C (Kontrolle) und GRM (N-Fixierer entfernt). Bei den N- und C-Flächen sind N-Fixierer vorhanden, bei den S- und GRM-Flächen nicht.

Die Aufnahmen gliedern sich nach den verschiedenen Standorten auf. Die Umweltvariablen Ammonium und Nitrat zeigen den Nährstoffgehalt an. Die *Lupinus polyphyllus*-Fläche ist am nährstoffreichsten, gefolgt von der *Trifolium repens*-Fläche. Die nährstoffärmste Fläche ist die *Medicago lupulina*-Fläche, die auch noch durch das Vorkommen von *Corynephorus canescens* gekennzeichnet ist. Zwischen den Flächen mit und ohne N-Fixierern gibt es keine klare Auftrennung. Die nominalen Variablen „mit“ und „ohne“ N-Fixierer liegen daher auch unmittelbar nebeneinander.

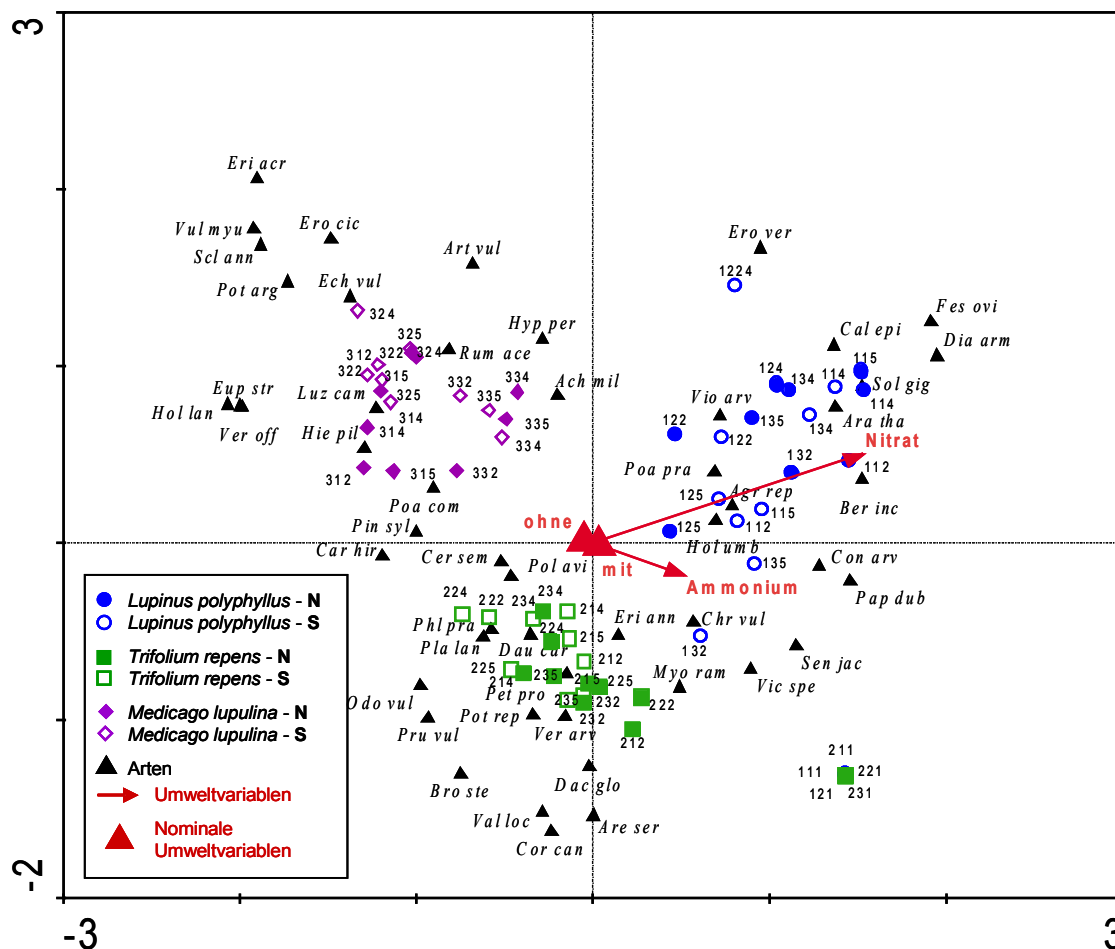


Abbildung 6.19: **Korrespondenzanalyse** der N-Flächen (N-Fixierer übrig) und S-Flächen (Sand, alle Pflanzen entfernt) mit den Frequenzdaten von 2002-2004 unter Einbeziehung der Ammonium- und Nitratwerte als Umweltvariablen und „mit“ im Gegensatz zu „ohne“ N-Fixierer als nominale Umweltvariablen. Dargestellt sind jeweils die Achsen 1 und 2 der Aufnahmen und der Arten. Aufnahmenummern: 1. Ziffer: 1=Lupinus polyphyllus-Fläche, 2=Trifolium repens-Fläche, 3=Medicago lupulina-Fläche, 2. Ziffer: Replikationen 1-3, 3. Ziffer: Untersuchungsjahr 1=November 2002, 2=Mai 2003, 3=November 2003, 4=Mai 2004. Abkürzungen der Arten: vgl. Anhang C Artenliste.

Tabelle 6.1: Eigenwerte, Korrelation Arten-Umweltvariablen, Kumulativer Prozentanteil der Varianz der Arten bzw. des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen der Korrespondenzanalysen des Vergleiches N- und S-Flächen der Abb. 6.19.

Achsen	1	2	3	4	Total inertia 2,155
Eigenwerte	0,394	0,296	0,175	0,158	
Korrelation Arten-Umweltvariablen	0,628	0,241	0,3	0,302	
Kumulativer Prozentanteil der Varianz					
der Arten	18,3	32	40,1	47,5	
des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen	56,9	63,2	69	74,2	

Diese Beobachtungen gelten sowohl für den Vergleich N- mit S-Flächen (Abb. 6.19) als auch GRM- mit C-Flächen (Abb. 6.20). Ein Einfluss von N-Fixierern auf die Artenzusammensetzung ist somit nicht nachweisbar.

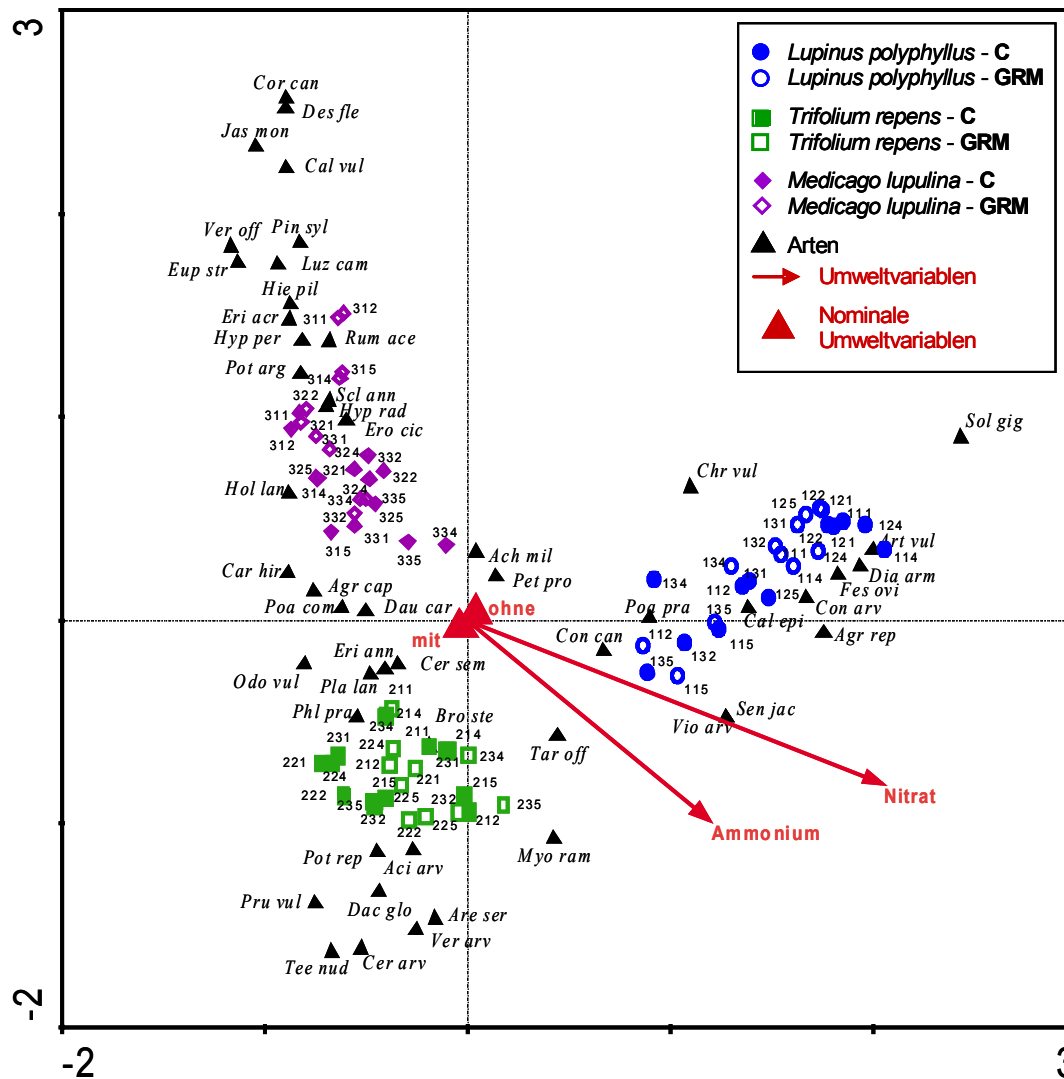


Abbildung 6.20: **Korrespondenzanalyse** der GRM-Flächen (N-Fixierer entfernt) und C-Flächen (Kontrollen, unverändert) mit den Frequenzdaten von 2002-2004 unter Einbeziehung der Ammonium- und Nitratwerte als Umweltvariablen und „mit“ im Gegensatz zu „ohne“ N-Fixierer als nominale Umweltvariablen. Dargestellt sind jeweils die Achsen 1 und 2 der Aufnahmen und der Arten. Aufnahmenummern: 1. Ziffer: 1=*Lupinus polyphyllus*-Fläche, 2=*Trifolium repens*-Fläche, 3=*Medicago lupulina*-Fläche, 2. Ziffer: Replikationen 1-3, 3. Ziffer: Untersuchungsjahr 1=November 2002, 2=Mai 2003, 3=November 2003, 4=Mai 2004. Abkürzungen der Arten: vgl. Anhang C Artenliste.

Tabelle 6.2: Eigenwerte, Korrelation Arten-Umweltvariablen, Kumulativer Prozentanteil der Varianz der Arten bzw. des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen der Korrespondenzanalysen des Vergleiches GRM- und C-Flächen der Abb. 6.20.

Achsen	1	2	3	4	Total inertia 1,888
Eigenwerte	0,485	0,295	0,137	0,122	
Korrelation Arten-Umweltvariablen	0,48	0,29	0,24	0,134	
Kumulativer Prozentanteil der Varianz					
der Arten	25,7	41,3	48,5	55	
des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen	57	69,6	73,6	74,8	

6.3.5 N-Gehalte, $\delta^{15}\text{N}$ -Werte und Biomassebestimmung

Stickstoffgehalte der Pflanzenarten

Die Stickstoffgehalte verschiedener Pflanzenarten, dargestellt in Abb. 6.21, unterschieden sich signifikant ($p < 0,001$, one-way ANOVA). Welche Arten sich dabei von anderen (signifikant) unterscheiden findet sich im Anhang. Die höchsten Werte erreichen die Flechten des späteren Sukzessionsstadiums (v.a. *Peltigera*); die Flechten des früheren Sukzessionsstadiums (v.a. *Cladonia*) hingegen weisen die niedrigsten N-Gehalte auf. Relativ geringe Stickstoffgehalte liegen auch bei Gräsern vor, v.a. bei *Corynephorus canescens*, *Calamagrostis epigejos* und *Poa compressa*; Rosettenpflanzen (*Hypochoeris radicata*, *Hieracium pilosella*, *Plantago lanceolata* und v.a. *Jasione montana*), weisen höhere Gehalte auf. Vergleichsweise hohe Werte zeigen auch die den Sonstigen zugeordneten Arten *Hypericum perforatum* und *Achillea millefolium* sowie die Moose. Die höchsten Werte – von den Flechten des späteren Sukzessionsstadiums abgesehen – treten bei den N-Fixierern *Cytisus scoparius* und *Lupinus polyphyllus* auf. Die oberirdischen Pflanzenteile sind mit einem N-Gehalt von 1,46% stickstoffreicher als die unterirdischen Pflanzenteile mit 0,95% ($p < 0,001$, one-way ANOVA).

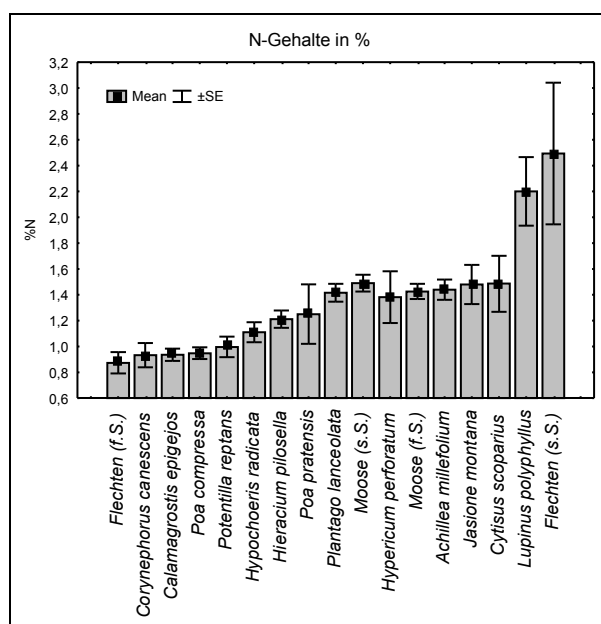


Abbildung 6.21: N-Gehalt einzelner Pflanzenarten und Kryptogamengruppen; f.S.=frühes Sukzessionsstadium, s.S.=spätes Sukzessionsstadium; Mittelwerte \pm Standardfehler; $3 \leq n \leq 42$.

$\delta^{15}\text{N}$ -Werte der Pflanzenarten

Die ober- und unterirdischen Pflanzenteile unterscheiden sich auch in der Zusammensetzung der Stickstoffisotope ($\delta^{15}\text{N}$) ($p < 0,01$, one-way ANOVA), wobei diese Unterschiede bei verschiedenen Arten variieren. Meist sind die Werte in der oberirdischen Biomasse höher. Die Differenzwerte sind in Abbildung 6.22 dargestellt, die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte in Abbildung 6.23 (links).

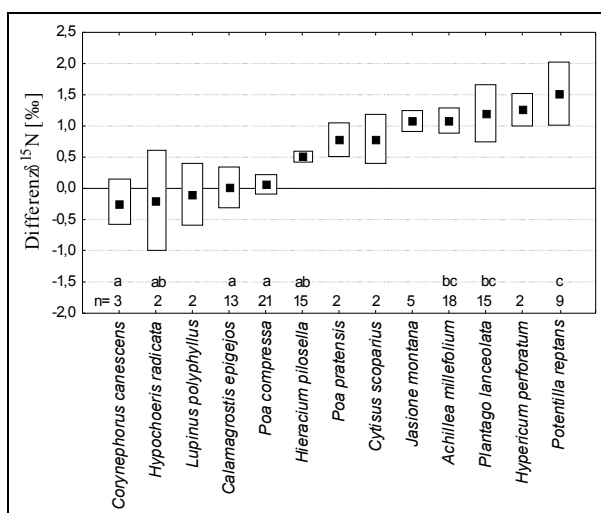


Abbildung 6.22: Differenzen der ober- und unterirdischen $\delta^{15}\text{N}$ -Werte in ‰ einzelner Pflanzenarten; Mittelwerte \pm Standardfehler; $3 \leq n \leq 42$. Verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede.

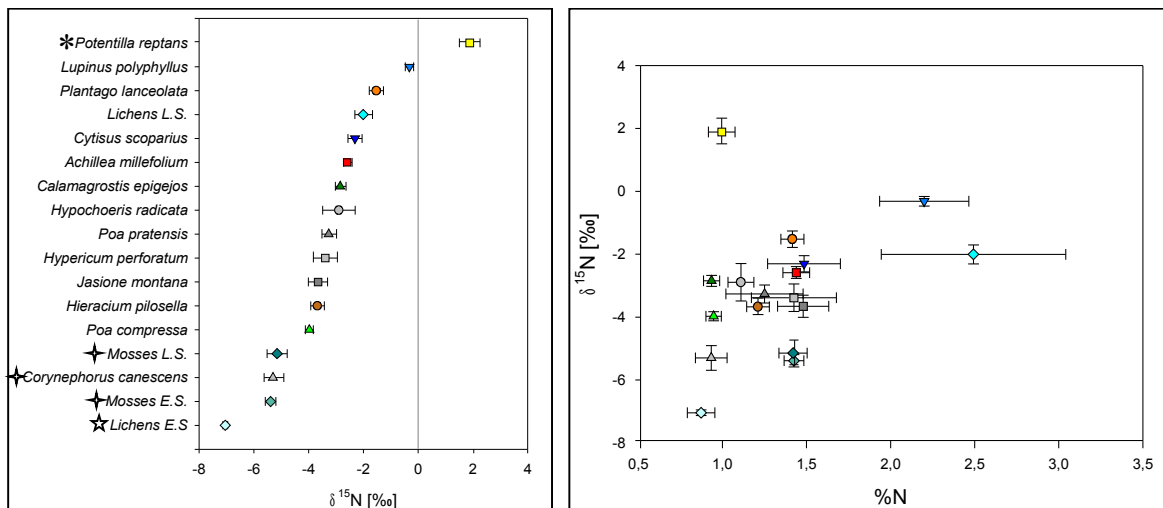


Abbildung 6.23: Links: $\delta^{15}\text{N}$ -Werte einzelner Pflanzenarten und Kryptogamengruppen; Verschiedene Symbole an den Artnamen kennzeichnen eindeutig signifikante Unterschiede (weitere Signifikanzen im Anhang). Rechts: $\delta^{15}\text{N}$ -Werte in ‰ und N-Gehalte in % der gleichen Pflanzenarten und Kryptogamengruppen. Jeweils Mittelwerte \pm Standardfehler; $3 \leq n \leq 42$.

Insgesamt weisen die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte bei den gemessenen Pflanzenwerten bis auf *Potentilla reptans* nur negative Werte auf. Das Stickstoffisotopenverhältnis bei *Lupinus polyphyllus* und *Cytisus scoparius* liegt nahe bei 0, was auf die N-Fixierung zurückzuführen ist. Die negativsten Werte sind bei *Corynephorus canescens*, Moosen und Flechten des frühen Sukzessionsstadiums (*Cladonia spec.*) zu finden. Die genannten Arten unterscheiden sich signifikant von den übrigen. Weitere Signifikanzen sind im Anhang aufgeführt.

N-Gehalt und $\delta^{15}\text{N}$ -Wert des Bodens

Der N-Gehalt und der $\delta^{15}\text{N}$ -Wert des Bodens sollten im frühen und späteren Sukzessionsstadium verglichen werden. Leider war der N-Gehalt im frühen Sukzessionsstadium in sehr vielen Fällen so gering (wahrscheinlich $<0,02\%$), dass keine verlässliche Messung möglich war. So können hier also nur die Werte für das spätere Sukzessionsstadium genannt werden. Der dortige N-Gehalt betrug ca. $0,05\%$ und liegt damit deutlich unter dem N-Gehalt der Pflanzen. Als $\delta^{15}\text{N}$ -Wert ergab sich $2,0\%$.

Vergleich der Pflanzengruppen

Eine Übersicht über die Werte nach Gruppen aufgeteilt geben Tabelle 6.3 bzw. Abbildung 6.24. Es gibt keine signifikanten Unterschiede zwischen den Flächen mit („N-Flächen“) und ohne N-Fixierern („Kontrollen“). Die verschiedenen Pflanzengruppen verhalten sich auf diesen beiden Flächentypen sehr ähnlich. Die verschiedenen Pflanzengruppen untereinander hingegen unterscheiden sich z.T. signifikant (in Abb. 6.24 durch verschiedene Buchstaben gekennzeichnet). Im N-Gehalt weisen die Gräser mit unter 1% die niedrigsten Werte auf und unterscheiden sich damit signifikant von den anderen Gruppen. Ebenfalls signifikant von den übrigen Gruppen verschieden sind die N-Fixierer mit den höchsten Werten (ca. 1,8%). In den $\delta^{15}\text{N}$ -Werte treten die niedrigsten Werte bei den Kryptogamen auf (ca. -5,3‰), die höchsten bei N-Fixierern und Sonstigen (ca. -1,2‰. Bei der Biomasse machen die Kryptogamen einen besonders großen Anteil aus, auf den N-Flächen nur noch übertroffen von den N-Fixierern (bedingt durch den relativ großen Biomasseanteil von *Cytisus scoparius*).

Tabelle 6.3: Übersicht über den N-Gehalt, die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte und die Biomasse der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten, N-Fixierer, Sonstige, Moose, Flechten sowie dem jeweiligen Stichprobenumfang n. Hierbei ist nicht nach ober- und unterirdischen Pflanzenteilen unterschieden und auch nicht zwischen N- und Kontrollflächen.

	N-Gehalt in %	$\delta^{15}\text{N}$ in ‰	Biomasse in g	n
Gräser	0,96	-3,65	4,75	39
Rosetten	1,33	-2,76	1,41	37
N-Fixierer	1,84	-1,31	24,48	4
Sonstige	1,30	-1,26	4,56	29
Moose	1,42	-5,33	18,58	15
Flechten	1,41	-5,36	13,19	9

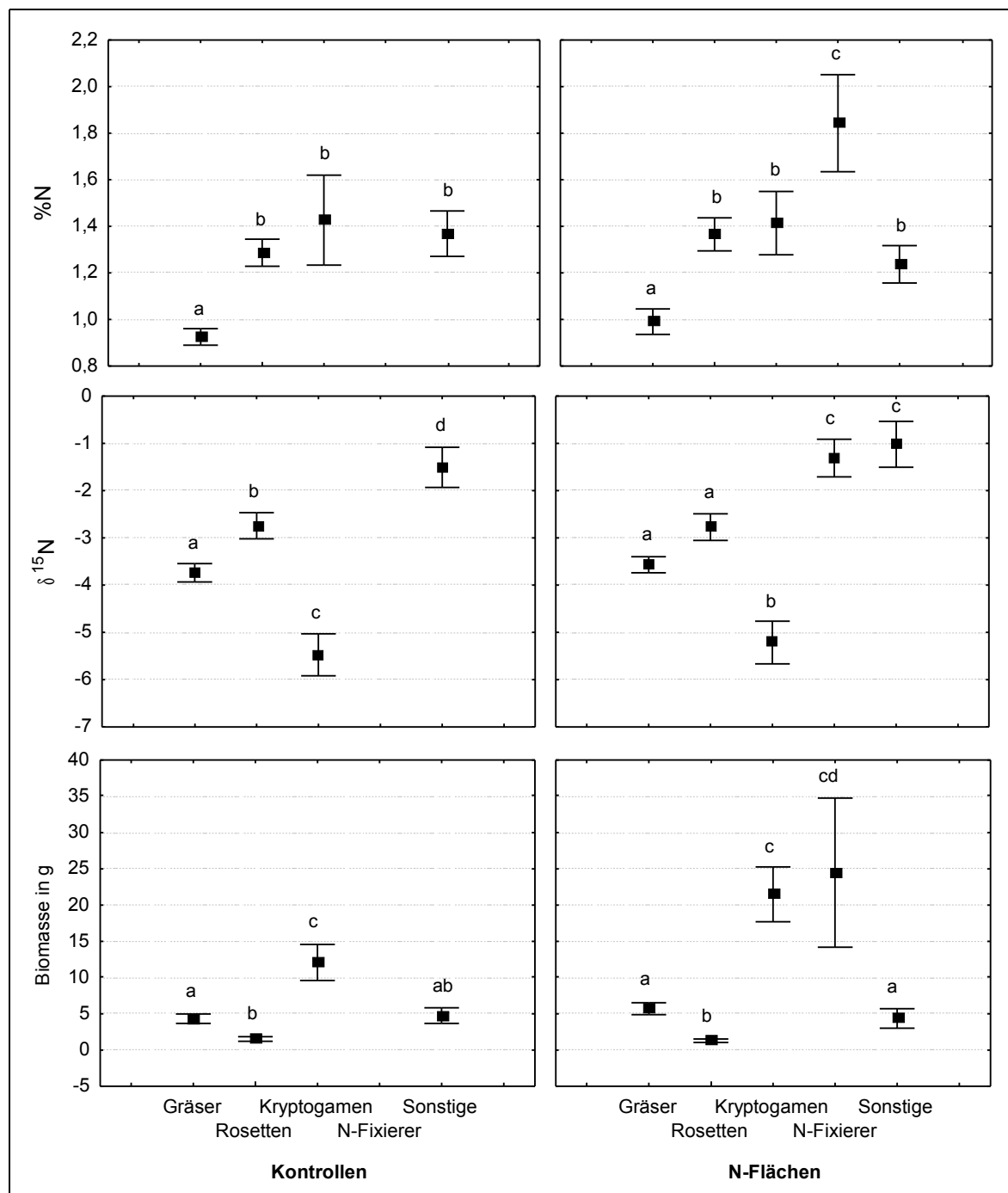


Abbildung 6.24: a) ¹⁵N Abundanzen, b) N-Gehalte und c) Gesamtbiomasse der verschiedenen Pflanzengruppen Gräser, Rosetten, Kryptogamen, N-Fixierer und Sonstige auf den N- und Kontrollflächen. Mittelwerte ± Standardfehler; n siehe Tab. 6.3; verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede innerhalb der Flächen.

In Abbildung 6.25 sind die N-Gehalte (a), die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte (b) und die addierte Gesamtbiomasse (c) der untersuchten Pflanzen dargestellt. Die Pflanzen auf Flächen mit N-Fixierern unterscheiden sich von Pflanzen auf Kontrollflächen signifikant weder in ihren $\delta^{15}\text{N}$ -Werten, dem durchschnittlichen N-Gehalt, noch in ihrer addierten Gesamtbiomasse.

Die N-Gehalte sind im frühen Stadium etwas höher als im späten Stadium, unterscheiden sich aber nicht signifikant. Zwischen den beiden Sukzessionsstadien ergeben sich signifikante Unterschiede in den $\delta^{15}\text{N}$ -Werten ($p < 0,001$), wobei das frühe Sukzessionsstadium niedrigere $\delta^{15}\text{N}$ -Werte aufweist (Mittelwert $-3,57\text{‰}$ auf Kontrollflächen, $-3,53\text{‰}$ auf N-Flächen) und das spätere Stadium höhere (Mittelwert $-2,12\text{‰}$ auf Kontrollflächen, $-1,82\text{‰}$ auf N-Flächen).

Bei der Gesamtbiomasse der Pflanzen gibt es ebenfalls signifikante Unterschiede ($p < 0,001$) zwischen den Sukzessionsstadien mit niedrigeren Werten im frühen und höheren Werten im späten Stadium.

Drei Arten, die in beiden Sukzessionsstadien auftreten (*Poa compressa*, *Plantago lanceolata*, *Achillea millefolium*), unterscheiden sich dagegen nicht signifikant in den $\delta^{15}\text{N}$ -Werten (nicht dargestellt, vgl. HANISCH 2004). Die gefundenen Unterschiede zwischen den Sukzessionsstadien scheinen somit vor allem durch die unterschiedliche Artenzusammensetzung dieser Stadien begründet zu sein. Ein Einfluss annueller und perenner Fabaceae auf das N-Gleichgewicht der umgebenden Pflanzengemeinschaft konnte dagegen nicht festgestellt werden. N-fixierende Pflanzen tragen demnach nur vergleichsweise wenig zur Eutrophierung offener Sandlebensräumen bei.

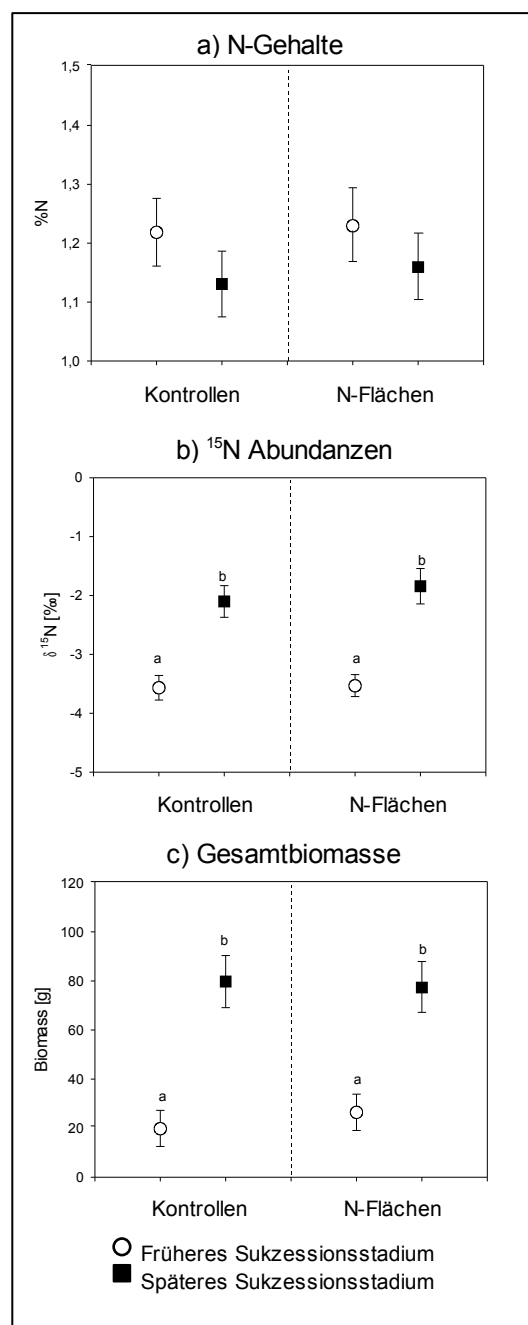


Abbildung 6.25: a) N-Gehalte ($45 \leq n \leq 60$) b) ^{15}N Abundanzen ($45 \leq n \leq 60$) und c) Gesamtbiomasse ($n=6$) von Phanerogamen mit („N-Flächen“) oder ohne („Kontrollen“) benachbarte Fabaceae in einem frühen (offene Symbole) und späteren (geschlossene Symbole) Sukzessionsstadium. Mittelwerte \pm S.E. Verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede.

6.4 Diskussion der Ergebnisse

Die Analyse der Vegetationsdynamik hat kaum Unterschiede zwischen Flächen mit und ohne N-Fixierern ergeben. Lediglich bei den Gräsern lagen die Deckungswerte auf den Flächen, auf denen ursprünglich nur N-Fixierer belassen wurden, etwas höher als auf reinen Sandflächen.

Die beobachteten höheren Ammonium- und Nitratwerte im November 2003 könnten darauf zurückzuführen sein, dass aufgrund der extremen Hitze und Trockenheit besonders viel Streu anfiel und deren Zersetzung einen Anstieg der Nährstoffgehalte verursachte. Die Maiwerte 2003 können davon allerdings noch nicht beeinflusst sein. Dort fallen v.a. die erhöhten Ammoniumwerte auf, die sogar auf den N-Flächen noch etwas höher liegen als auf den S-Flächen. Dies könnte bei der *Medicago lupulina*-Fläche evtl. auf die Störung durch die Anlage der Behandlung zurückzuführen sein, da dort die Werte auf den N- und S-Flächen höher liegen als auf den GRM- und Kontrollflächen und erstere einer deutlich größeren Störung unterlagen. Ein kurzzeitiger Nährstoffanstieg, insbesondere bei Ammonium, konnte nach Störung in Sandlebensräumen auch von JENTSCH (2004) beobachtet werden. Bei den anderen beiden Flächentypen lässt sich dies nicht nachweisen, da ein Ansteigen der Ammoniumwerte auch auf den Kontrollflächen auftritt und somit wohl jahreszeitliche Schwankungen eine größere Rolle zu spielen scheinen.

Die hier in Sandlebensräumen beobachteten N-Fixierer führen also zu keiner deutlich nachweisbaren Erhöhung der Ammonium- und Nitratwerte im Boden. Aufgrund dieser fehlenden bzw. nur äußerst schwachen Erhöhung der Nährstoffverfügbarkeit sind auch keine großen Unterschiede in der Vegetationsdynamik zwischen Flächen mit und ohne N-Fixierern festzustellen.

In der Landwirtschaft hingegen ist der Zwischenanbau mit Fabaceae bekannt, um die Stickstoffverfügbarkeit im Boden für Pflanzen zu verbessern. Es kann aber auch eine Auswaschung ins Grundwasser stattfinden (OELMANN et al. 2005). Stickstoff, der in Streu gebunden ist, wird nach derzeitigem Verständnis bei Zersetzungsprozessen nicht freigesetzt, sondern in organische Bodenbestandteile integriert. Von dieser organischen Substanz gelangt Stickstoff in mikrobielle Biomasse (KNOPS et al. 2002).

Bei Untersuchungen der Effekte von *Trifolium repens* auf den Stickstoffgehalt in Pflanzen und im Boden sowie auf organische Bodensubstanz in Mischkulturen mit *Lolium perenne* zeigten sich je nach Behandlung Stickstoffeinträge von 150 bis 545 kg N/ha. Es konnte ein Transfer vom Klee zum Gras in Höhe von 55 bis 113 kg N/ha pro Jahr festgestellt werden. Die Netto-N-Mineralisationsrate war bei Monokulturen geringer als bei Mischungen (ELGERSMA & HASSINK 1997).

Ein weiteres Beispiel ist die Invasion von *Acacia*-Arten im Kapegebiet, die zu einem Anstieg von organischer Substanz und Nährstoffen im Oberboden führt. Die

Nährstoffverfügbarkeit (Phosphor und Stickstoff) wird dabei allerdings nicht automatisch erhöht (STOCK et al. 1995).

In den Untersuchungen von MULDER et al. (2002) in Nordschweden, in denen die drei funktionellen Gruppen Gräser, Fabaceae und sonstige Kräuter betrachtet wurden, zeigte sich, dass der oberirdische Stickstoffanteil mit der Zeit abnahm, nicht aber der Anteil in den Wurzeln und der Gesamtstickstoffgehalt. Eine größere Artenvielfalt führte zu einem Anstieg des Gesamtstickstoffs durch eine höhere Gesamtbiomasse. Die höhere Biomasse der Fabaceae führte zu höherem Stickstoffgehalt und niedrigerem $\delta^{15}\text{N}$ für sonstige Kräuter und Gräser im ersten Jahr, aber nur für Gräser im dritten Jahr. Fabaceae erhöhten auch den Stickstoffgehalt des Bodens durch Auswaschung und Zersetzung. Der Prozentanteil der Fabaceae an der Untersuchungsfläche bestimmte den N-Gehalt, den Gesamtstickstoffgehalt und den $\delta^{15}\text{N}$ -Wert. Der zusätzliche Stickstoff durch die Anwesenheit der Fabaceae schien die Stickstoffverfügbarkeit für alle Arten zu erhöhen. Die Zersetzung von Wurzeln und Sproß führt zu einer Erhöhung der Nitratkonzentrationen im Boden (intercropping experiments, MALLARINO & WEDIN 1990, RANELLS & WAGGER 1997). Fabaceae könnten eine gesteigerte Aktivität von Bodenmikroben aufweisen und dadurch den verfügbaren Stickstoff auch für andere Pflanzen steigern (SPEHN et al. 2000).

Entsprechend haben auch HECTOR et al. (1999) in „experimentellen Wiesen“ in Mitteleuropa gezeigt, dass nicht allein unterschiedliche Artenzahlen (im Experiment zwischen 2 und 16 pro Quadratmeter), sondern besonders der Anteil von Fabaceae als funktionelle Gruppe entscheidend ist für die Biomasseproduktion.

In den in dieser Arbeit untersuchten Sandökosystemen treten N-Fixierer hingegen nur mit relativ geringen Deckungen auf. Aufgrund der hohen Durchlässigkeit der Sandböden können Nährstoffe zudem schnell ausgewaschen werden. Fabaceae-Arten begegnen der Nährstoffarmut der Sandlebensräume durch N-Fixierung, wodurch sie an die herrschenden Standortbedingungen in dieser Hinsicht angepasst sind. Was andere Faktoren betrifft, sind die Anpassungen im Gegensatz zu anderen Arten nicht optimal: so friert z.B. *Cytisus scoparius* in sehr strengen Wintern zurück. Im extrem heißen und trockenen Sommer 2003 konnte ein starker Rückgang der krautigen Fabaceae beobachtet werden. Die Arten *Trifolium repens*, *Trifolium campestre* und *Medicago lupulina* wurden früh im Jahr und stark dezimiert. Bei der Wiederbesiedlung im Folgejahr 2004 kam es auf der „*Trifolium repens*“-Fläche zu einem Artwechsel. In jenem Jahr war die Fläche nicht mehr von *Trifolium repens*, sondern von *Trifolium campestre* dominiert. Innerhalb der funktionellen Gruppe der N-Fixierer trat also ein Artwechsel auf. Die Ökosystemfunktion der N-Fixierung blieb somit aber erhalten.

Trockenheit und hohe Bodentemperaturen verringern die Effizienz von N-Fixierung (SERRAJ et al. 1999, VALLES DE LA MORA et al. 2003, ZAHRAN 1999) und verhindern somit einen starken Zuwachs von N-Fixierern und möglicherweise beschleunigte Sukzessionsabläufe (VITOUSEK et al. 2002). Bei Untersuchungen in Südportugal

verringerte sich die N-Fixierung im Juni – vermutlich auch aufgrund von niedrigerem Bodenwassergehalt und hohen Bodentemperaturen (CARRANCA et al. 1999).

Die in dieser Arbeit beobachteten N-Gehalte und $\delta^{15}\text{N}$ -Werte zeigten eine große Artabhängigkeit, was auf eine starke Nischendifferenzierung hindeutet, wie es auch für andere N-limitierte Ökosysteme beschrieben ist (BUSTAMENTE et al. 2004, NADELHOFFER et al. 1996). Die hier beobachteten $\delta^{15}\text{N}$ -Werte waren bei fast allen Arten negativ, bis auf *Potentilla reptans*. Die Abgrenzung dieser Art könnte morphologisch begründet sein. *P. reptans* besitzt eine große Pfahlwurzel. Durch verschieden gestaltete Wurzeln können unterschiedliche Stickstoffquellen genutzt werden, die auch in ihrer Isotopenzusammensetzung variieren. In den oberen Bodenschichten sind die ^{15}N -Werte beeinflusst von der Streu bzw. vom Eintrag von Luftstickstoff, während sie mit zunehmender Bodentiefe zunehmen aufgrund von Diskriminierung bei verschiedenen Prozessen im Boden (HÖGBERG et al. 1996, NADELHOFFER et al. 1996). Bei Messungen in Australien ergaben sich folgenden Werte: Bodentiefe 0-10 cm: +2,5‰, 10-20 cm: +5,2‰, 20-40 cm: +6,1‰. Krautige Fabaceae: -1,7‰, ausdauernde Gräser: -0,8‰, Baum-Fabaceae: -0,7‰, Bäume (keine Fabaceae): 0,0‰, einjährige Gräser: +0,3‰ (MORDELET et al. 1996). Die in dieser Arbeit ermittelten Werten liegen beim Boden etwas niedriger (ca. 2,0‰), allerdings mit sehr geringer Stichprobenzahl, für krautige Fabaceae etwas höher (ca. -0,5‰) und für Gräser deutlich niedriger (ca. -5,8 bis ca. -2,8‰).

Bei Kryptogamen, die keinen Stickstoff aus tieferen Bodenschichten erreichen können, sind in der Regel die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte besonders negativ (KIELLAND 1997, MICHELSEN et al. 1998), was in dieser Arbeit bestätigt werden konnte (Ausnahme: Flechten im späten Sukzessionsstadium). Bei Flechten, die keinen atmosphärischen Stickstoff fixieren können, wurden $\delta^{15}\text{N}$ -Werte bis -10‰ festgestellt (Negev-Wüste in Israel, RUSSOW et al. 2004). Für *Sphagnum*-Moose sind $\delta^{15}\text{N}$ -Werte von -8‰ bis -3‰ beschrieben. Bei steigender atmosphärischer Stickstoffdeposition können geringere Raten von N-Absorption beobachtet werden, was eine Stickstoffsättigung im Gewebe anzeigt (BRAGAZZA et al. 2005). Biologische Krusten hingegen weisen im Allgemeinen nur leicht negative $\delta^{15}\text{N}$ -Werte (-3‰ bis -0,5‰) auf, was N-Fixierung anzeigt (Negev-Wüste in Israel, RUSSOW 2004). Eine große Variabilität der $\delta^{15}\text{N}$ -Werte in Blättern (-5‰ bis +7,9‰) scheint typisch für N-limitierte Ökosysteme zu sein (BUSTAMENTE et al. 2004).

Ursachen für eine starke Artabhängigkeit der Werte im Allgemeinen könnten sein: die An- bzw. Abwesenheit von N-Fixierern, Mykorrhiza, Variabilität der $\delta^{15}\text{N}$ -Werte organischer Bestandteile mit der Bodentiefe, Wurzeltiefe, Formen der Stickstoffaufnahme, Abhängigkeit von der Jahreszeit bei N-Immobilisierung und Mineralisierungsprozessen (BUSTAMENTE et al. 2004).

Unterschiedliche $\delta^{15}\text{N}$ -Werte in ober- und unterirdischen Pflanzenteilen sind v.a. durch Nitratassimilation bedingt (DIJKSTRA et al. 2003, EVANS 2001). Teile des aufgenommenen

Stickstoffs werden in den Wurzeln reduziert und entlang des Stängels in andere Pflanzenteile transportiert (ROBINSON et al. 1998). Wo in der Pflanze die meiste Nitratreduktion stattfindet ist artspezifisch (HÖGBERG 1997).

Bei Untersuchungen in den Alpen wurden $\delta^{15}\text{N}$ -Werte von Arten verglichen, die keinen Stickstoff fixieren – einerseits bei Wachstum neben N-Fixierern und andererseits bei Wachstum weit entfernt von N-Fixierern. Stickstoff, der aus symbiotischer N-Fixierung stammt, könnte ein Faktor sein, der die Bildung von Pflanzengemeinschaften beeinflusst. Kleinräumige Heterogenität in der Stickstoffverfügbarkeit im Boden erwies sich zumindest als wichtig für die Artenzusammensetzung (JACOT et al. 2005).

In Ökosystemen mit niedriger N-Verfügbarkeit, scheint Mykorrhizierung für Pflanzen eine große Rolle zu spielen (HOBBIE et al. 1999). Diese Pilze verändern die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte ihrer Wirtspflanzen (HOBBIE et al. 1999, SCHMIDT & STEWART 2003). In Topfexperimenten konnte gezeigt werden, dass die Hyphen des Pilzes *Glomus mosseae* (arbuskuläre Mykorrhiza) Stickstoff zu Weizenpflanzen transportieren (^{15}N -Gly, 48stündiges Labeling-Experiment, HAWKINS et al. 2000). Die beobachteten stark negativen $\delta^{15}\text{N}$ -Werte könnten ein Hinweis auf eine solche Mykorrhizierung sein.

Probleme und Ausblick

Falls Mykorrhizierung bei vielen Pflanzenarten vorliegt und so zusätzlicher Stickstoff erschlossen wird, trifft dies natürlich auch auf die Kontrollflächen zu, die somit keine wirklichen Kontrollen darstellen. Dies würde dazu passen, dass nur sehr geringe Unterschiede zwischen den Flächen mit und ohne N-Fixierern auftraten. Das Vorliegen und der Einfluss von Mykorrhizierung sollte in weiteren Studien genauer untersucht werden. Ein experimenteller Ausschluss von Mykorrhizierung wäre sicherlich auch sehr interessant.

Ein gewisses Problem in dieser Arbeit war das Vorkommen von N-Fixierern an sich – einerseits war der Anteil relativ klein und andererseits traten starke Schwankungen auf. Untersuchungen über mehrere Jahre sind im Freiland aufgrund solcher räumlichen und zeitlichen Dynamik erschwert. Daher ist die Ergänzung mit Labor- und kontrollierten Freilandexperimenten, wie sie z.B. am Lehrstuhl für Experimentelle Ökologie der Universität Bielefeld durchgeführt werden, sehr wichtig.

FAZIT

Die hier in Sandlebensräumen beobachteten N-Fixierer (neben *Cytisus scoparius* v.a. *Lupinus polyphyllus*, *Trifolium repens*, *Trifolium campestre* und *Medicago lupulina*) führten zu keiner signifikanten Erhöhung der Ammonium- und Nitratwerte im Boden. Daher konnten auch kaum Auswirkungen auf die Vegetationsdynamik festgestellt werden. Ein Musterwechsel der Vegetation trat nicht auf. Zu beachten ist hierbei, dass diese N-

Fixierer in natürlichen Beständen untersucht wurden, in denen sie in vergleichsweise geringer Menge auftraten.

Für die Sandlebensräume bedeutet das, dass es durch die Anwesenheit der N-Fixierer zu keiner nennenswerten Nährstoffanreicherung kommt und somit die Sukzession auf diese Weise nicht vorangetrieben wird. Eine positive Nachricht für den Naturschutz!

7. Vegetationsdynamik nach großflächigen Störungen (Pfleßmaßnahmen)

7.1 Einleitung

Viele der noch verbliebenen offenen Sandlebensräume befinden sich auf derzeitigen oder ehemaligen militärischen Übungsplätzen. Die nährstoffarmen Sande eigneten sich besonders früher gut für die Anlage von militärischen Übungsplätzen, als nährstoffreichere Böden noch dringend als landwirtschaftliche Nutzflächen zur Sicherstellung der Ernährung der Bevölkerung benötigt wurden. Dies trifft v.a. auf die Zeit vor Einführung künstlicher Düngemittel zu. Das bedeutet gleichzeitig, dass militärische Übungsplätze, insbesondere solche, die schon seit langer Zeit in Betrieb waren, häufig einige der wenigen Flächen darstellen, die noch nie einer Düngung unterlagen, im Gegensatz z.B. zu Sandlebensräumen, die sich auf ehemaligen Äckern oder Wiesen befinden. Ältere militärische Übungsplätze wurden häufig auch in der Nähe größerer Städte angelegt, wie z.B. der „Hainberg“ bei Nürnberg/Fürth, um die bestehende Infrastruktur zu nutzen und lange und umständliche Transportwege zu vermeiden. Auch für Truppenbewegungen war die Nähe zu einer Stadt von Vorteil. Mit dem Wachstum der Städte sicherten die vorhandenen militärischen Übungsplätze häufig das Fortbestehen von Sandlebensräumen, die sonst sicherlich häufig Überbauung durch Wohn- oder Industrieanlagen zum Opfer gefallen wären, so wie es vielen Flächen in Stadtgebieten ergangen ist.

Durch den militärischen Übungsbetrieb unterlagen diese Sandlebensräume einer Dynamik, in der immer wieder offene Sandstellen geschaffen wurden, die bei nicht ständiger Befahrung von Pionierpflanzen besiedelt werden konnten. Dadurch entstand meist ein Mosaik aus verschiedenen Sukzessionsstadien, je nachdem wie oft bzw. intensiv die Flächen gestört wurden. Verschwiegen werden darf allerdings auch nicht, dass durch militärischen Übungsbetrieb mehr oder weniger starke Schädigungen der Lebensräume auftreten konnten, wie bspw. die Zerstörung von Binnendünen durch zu starke Befahrung, Kontamination mit Giftstoffen und Gefahr durch Munitionsreste. Doch insgesamt gesehen trug der Manöverbetrieb dazu bei, die Verbuschung und Bewaldung in Grenzen zu halten und insbesondere durch Befahrung die natürliche Störungsdynamik zu unterstützen und somit das Überleben von spezialisierten Pflanzen- und Tierarten, insbesondere auf offenen Sanden, zu gewährleisten. Durch die Aufgabe vieler militärischer Übungsplätze entfällt nun diese anthropogene Störungsdynamik. Bei machen Flächen ist es gelungen, sie als Naturschutzgebiete sicherzustellen. Die natürliche Störungsdynamik durch Erosion bzw. Übersandung durch Wasser bzw. Wind oder Aktivitäten von Tieren, wie Ameisen und Kaninchen reicht aber meist nicht aus, um die Flächen dauerhaft offen zu halten. Nur bei

relativ vielen natürlichen Störungen in Kombination mit einem niedrigen Nährstoffgehalt der Flächen scheint eine dauerhafte Existenz von „Pionierstadien“ möglich zu sein (FRIEDRICH 2001, JENTSCH et. al 2002, JENTSCH 2004). Ansonsten müssen anthropogene Pflegemaßnahmen durchgeführt werden. LOUCKS et al. (1985) sehen in Störungen den Primärfaktor für räumliche Heterogenität und zeitliche Dynamik. Störungen tragen somit wesentlich zur Vegetationsdynamik bei und kommen auf allen Maßstabsebenen vor – natürliche Störungen durch Aktivitäten von Tieren treten eher kleinräumig auf, während anthropogene Störungen vorwiegend großflächiger sind; bei Pflegemaßnahmen häufig aufgrund der leichteren Durchführbarkeit.

Um mit möglichst wenig finanziellem Aufwand einen möglichst großen ökologischen Nutzen zu erzielen, eignen sich verschiedene Pflegemaßnahmen je nach Fläche unterschiedlich gut. Häufig fehlen aber noch die wissenschaftlichen Grundlagen, um abschätzen zu können, was für eine Maßnahme für eine Fläche und dem jeweiligen Naturschutzziel am besten geeignet ist.

In dieser Arbeit wurden vier verschiedene Pflegemaßnahmen (Befahrung mit Panzern, Eggen, flaches Abschieben und Vertikutieren) und ihre Auswirkungen auf die Vegetationsdynamik untersucht, die im Herbst 2001 in verschiedenen Sukzessionsstadien im NSG „Hainberg“ durchgeführt wurden. Je nach Maßnahme unterschied sich dabei die jeweils verbliebene Biomasse.

Grundsätzlich können Störungen selektiv sein und z.B. nur bestimmte Pflanzengruppen auf einer Fläche betreffen oder nur bestimmte Arten innerhalb einer Pflanzengruppe (v.a. bei Beweidung). Somit können durch unterschiedliche Pflegemaßnahmen auch bestimmte Pflanzengruppen verschieden stark betroffen sein. Daher wurden bei den Untersuchungen der Pflegemaßnahmen äquivalent zu dem „removal“-Experiment in Tennenlohe (vgl. Kapitel 5) die gleichen Erhebungen über die verschiedenen Pflanzengruppen durchgeführt. Damit soll geklärt werden, ob und inwieweit Art und Ausmaß von Bodenstörungen die gefundenen Phänomene modifizieren.

Nach WIEGAND et al. (1997) hängt der Einfluss eines Störungsregimes auf die langfristige Dynamik einer Pflanzengemeinschaft von komplexen Interaktionen zwischen den Eigenschaften der Störung und den „Life History“-Attributen der vorkommenden Arten ab. In Freilanduntersuchungen zeigte sich, dass eine bestimmte Art von Störung nicht alle Arten innerhalb einer Gruppe (z.B. Pionierarten) in der gleichen Art und Weise beeinflusste. Grund dafür war, dass die Arten nicht nur auf die Störung reagierten, sondern auch auf Veränderungen der Wettbewerbsdichte in Bezug auf andere Arten und auf Veränderungen ihres Reproduktionspotentials im Vergleich zu anderen Arten. Solche Interaktionen führten bei steigenden Störungsraten zu einem Wechsel der dominanten Arten innerhalb einer Gruppe.

7.1.1 Fragen und Hypothesen

Fragen:

Hat die Größe der Störung und die Menge der verbliebenen organischen Reste einen Einfluss auf die Wiederbesiedlung?

Stellen sich lediglich die Arten der Matrixvegetation wieder ein oder treten zusätzlich „neue“ Arten auf?

Hängt die Wiederbesiedlung von der Windrichtung ab?

Wie erfolgt die Musterbildung bei Wiederbesiedlung?

Unterscheiden sich die Pflanzengruppen in der Reaktion auf Störung?

Hypothesen:

- Es stellen sich vorwiegend Arten der Matrixvegetation ein.
- Art und Intensität der Störungen beeinflussen Qualität und Quantität der im Boden verbleibenden Biomasse und damit die Mechanismen der Wiederbesiedlung.
- Es gibt eine Mindestgröße, ab der Störungen das Potential haben, Vegetationsmuster längerfristig zu verändern
- Die Pflanzengruppen zeigen unterschiedliche Reaktionen auf die Störungen.

7.2 Methoden

Im Rahmen von Pflegemaßnahmen (Befahrung mit Panzern, Eggen, Flaches Abschieben, Vertikutieren) sind im Herbst 2001 im Naturschutzgebiet Hainberg vom Landratsamt Fürth unterschiedlich große offene Sandstellen geschaffen wurden. Die Lage kann Abbildung 7.5 entnommen werden.

7.2.1 Durchführung der Pflegemaßnahmen

Panzerspuren

In der Nähe des NSG Hainberg fand im Oktober 2001 die Ausstellung „Unser Heer“ der Bundeswehr statt. Zwei Panzer (Schützenpanzer „Marder“ und Kampfpanzer „Leopard“) standen für einige Stunden zur Verfügung (10.10.2001), um auf dem ehemaligen militärischen Übungsplatz und jetzigen Naturschutzgebiet Hainberg durch Befahrung Bodenstörungen zu verursachen. Sie fuhren eine große Runde jenseits der Wege durch das NSG. „Normales Fahren“ verursachte zwar Abdrücke der Ketten, jedoch kaum größere Offenflächen. Die stärksten Bodenstörungen und somit offene Sandstellen entstanden durch starke Beschleunigung, schnelles Abbremsen und Kurvenfahren, was an einigen Stellen im NSG besonders intensiv durchgeführt wurde.

Tabelle 7.1: Technische Daten der Panzer „Marder“ und „Leopard“ (Quelle: www.deutschesheer.de).

Schützenpanzer Marder 1 A3	Kampfpanzer Leopard 2 A5
<ul style="list-style-type: none"> • drehstabgefedertes 6-Rollen-Laufwerk, davon oberer Teil durch leichte Kettenschürze abgedeckt • Motorleistung: 441/2200 kW/min (600 PS) • Gefechtsmasse: 33,5 t • Höchstgeschwindigkeit: 65 km/h • spezif. Bodendruck: 9,5 N/cm² • spezif. Antriebsleistung: 13,25 kW/t 	<ul style="list-style-type: none"> • drehstabgefedertes 7-Rollen-Laufwerk, davon oberer Teil durch leichte Kettenschürze abgedeckt • Höchstleistung: 1500 PS bei 2600 U/min • Gefechtsmasse: 59,7 t • Gesamtgewicht, zulässig: ca. 55,15 t • Höchstgeschwindigkeit: 68 km/h • spezif. Bodendruck: 9,30 N/cm² • spezif. Antriebsleistung: 18,4 kW/t

Eggen

Am 22.11.2001 wurden an fünf verschiedenen Stellen im NSG Hainberg jeweils ca. 500 m² mit einer Kreiselegge befahren. Bei den geeegten Flächen handelte es sich um verschiedene Sukzessionsstadien (*Spergulo morisonii* - *Corynephorum canescentis* *cladonietosum*, *Armerio elongatae* - *Festucetum trachyphyllae*, Ruderale Sandflur). Bei dieser Maßnahme verblieb die gesamte Biomasse auf der Fläche.

Flaches Abschieben

In einer späten Silbergrasflur (Übergang *Spergulo morisonii* - *Corynephorum canescentis* zu *Armerio elongatae* - *Festucetum trachyphyllae*), wurden am 10.12.2001 mit einem Radlader fünf flache Streifen abgeschoben (Länge: 15-33 m, Breite: 2,4 m, Tiefe: 10 cm). Die Streifen verlaufen alle in Nord-Süd-Richtung, die Abstände zwischen den Streifen nehmen von ca. 2 m über 4 m und 8 m auf 20 m zu (vgl. Abb. 7.31). Der abgeschobene Oberboden wurde vollständig abtransportiert.

Vertikutieren

In einer Kryptogamen-reichen Silbergrasflur (*Spergula morisonii* - *Corynephorum canescentis* *cladonietosum*) wurde am 22.11.2001 eine ca. 200 m² große Fläche vertikutiert. Auf einer Teilfläche (VI) wurde ein Großteil des gelockerten Pflanzenmaterials manuell mit Rechen entfernt. Die andere Teilfläche (VII) wurde nach dem Vertikutieren zusätzlich mit einer Kreiselegge bearbeitet, um eine stärkere Auflockerung des Bodens zu erzielen. Bei beiden Teilflächen verblieben aber einige Pflanzenreste auf der Fläche.



Abbildung 7.1: Pflege durch Panzerspuren



Abbildung 7.2: Eggen



Abbildung 7.3: Flaches Abschieben



Abbildung 7.4: Vertikutieren

7.2.2 Experimentelles Design

Bei den Störungen handelt es sich sowohl um kleinräumige (Breite ca. 0,5 m; kleiner als die mittlere Nahausbreitungsdistanz der meisten Arten), als auch um großräumige.

Diese Störungen wurden in unterschiedlicher Exposition an mehreren Stellen des Gebietes untersucht (Unterschiede in der Größe der Störungen und der Menge der Pflanzenreste bedingt durch die verschiedenen Maßnahmen).

Die Untersuchungsflächen mit einer Größe von 1 m x 0,5 m wurden im Mai 2002 angelegt. Bei den Maßnahmen Panzerspuren, Eggen und flaches Abschieben wurden an jeweils fünf Standorten je drei „Maßnahmenflächen“ direkt innerhalb der Störung sowie drei Kontrollflächen in der Matrixvegetation angelegt. Eine genaue Beschreibung der einzelnen Standorte findet sich in BÜHRINGER (2003). Bei den Panzerspuren fiel Standort I leider Rodelaktivitäten im Winter 2002/2003 zum Opfer, so dass er nicht mehr weiter untersucht werden konnte.

Bei den Panzerspuren wurden pro Standort jeweils drei einzelne Fahrspurbereiche ausgewählt, in die die Maßnahmenfläche gelegt wurde. Die Anlage der zugehörigen Kontrollfläche erfolgte in unmittelbarer Nachbarschaft (vgl. Abb. 7.6).

Bei den großflächigeren geggten Flächen wurden die drei Maßnahmenflächen jeweils 60° versetzt zueinander angeordnet (an den Längsseiten eines gleichseitigen Dreiecks), um einerseits den möglichen Einfluss der Himmelsrichtung auszugleichen und andererseits die Wiederauffindbarkeit der Flächen zu erleichtern (vgl. Abb. 7.6). Die Lage innerhalb der geggten Flächen war rein zufällig. Die Kontrollflächen befinden sich außerhalb der geggten Flächen und wurden ebenfalls rein zufällig verteilt.

Bei den flach abgeschobenen Streifen sollte u.a. der Einfluss der Windrichtung auf die Wiederbesiedlung beobachtet werden. Daher wurde in jedem Streifen eine Maßnahmenfläche am Westrand des Streifens, eine am Ostrand und eine in der Mitte angelegt. Die Kontrollflächen zum West- bzw. Ostrand befinden sich in unmittelbarer Nachbarschaft zu den jeweiligen Maßnahmenflächen, die Kontrollfläche zur Mittelfläche schließt sich an die Kontrollfläche am Ostrand an (vgl. Abb. 7.6).

Die Pflegemaßnahme Vertikutieren wurde nur an einem Standort durchgeführt. Es gibt auf den Teilflächen VI bzw. VII jeweils drei Maßnahmenflächen, die an den unterschiedlichen Kanten der rechteckigen vertikutierten Fläche liegen, sowie drei Kontrollflächen in unmittelbarer Nachbarschaft zu den Maßnahmenflächen. Zusätzlich gibt es noch drei Flächen entlang der Grenze der Teilflächen VI und VII (vgl. Abb. 7.6).

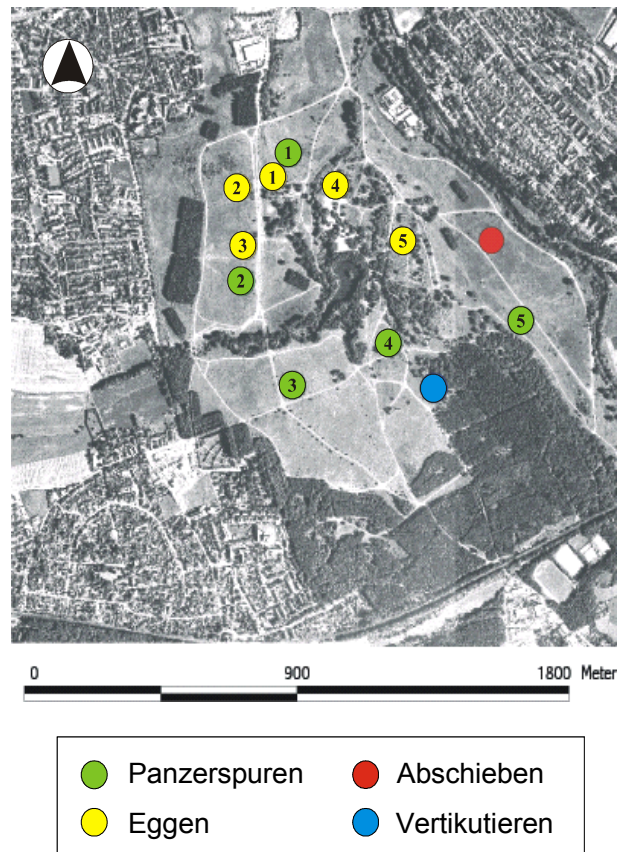


Abbildung 7.5: Luftbild des NSG Hainberg und den umgebenden Städten Zirndorf (Nordwesten), Oberasbach (Südwesten), Nürnberg (Nordosten) und Stein (Süden) mit der Lage der Pflegemaßnahmen.

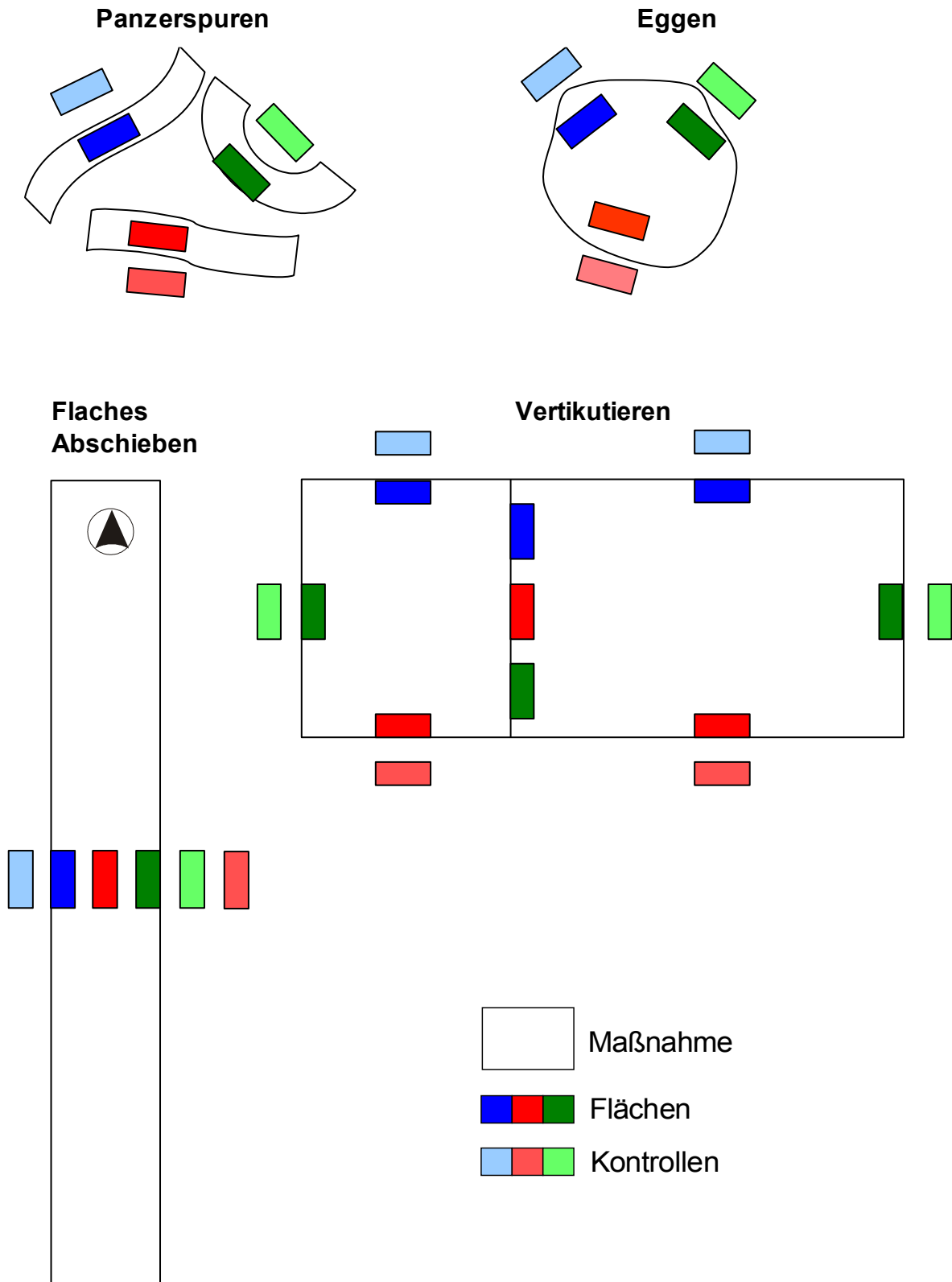


Abbildung 7.6: Schematische Darstellung der Untersuchungsflächen an jeweils einem Standort der verschiedenen Pflegemaßnahmen.

7.2.3 Datenerhebung

Messung der Bodenverdichtung:

Etwa drei Wochen nach der Befahrung mit Panzern wurden am 05.11.2001 die Fahrspuren einer Verdichtungsmessung mit einem Handpenetrometer (Firma Eijkelkamp) unterzogen. Ein Handpenetrometer ist ein indikatives Messgerät zur Messung des maximalen Eindringwiderstandes. Der Widerstand wird in kN (Kilo Newton) abgelesen und bei der dazugehörenden Tiefe notiert (5 cm, 10 cm, 15 cm). Durch Division durch die Basisoberfläche des verwendeten Konus ergibt sich der Eindringwiderstand in kN/cm². Das Gerät hat eine Durchschnittsabweichung von $\pm 8\%$.

Gemessen wurde an fünf Standorten jeweils ein Fahrspurbereich mit offenem Sand, ein Fahrspurbereich mit noch weitgehend geschlossener Vegetation, eine Kuppe („Hügel“) und eine Kontrollstelle außerhalb der Fahrspur. Es erfolgten jeweils drei Einstiche (Gesamt: n=60).

Vegetation:

Die Kartierungen erfolgten über drei Vegetationsperioden (2002-2004) zweimal jährlich - jeweils im Juni und November. Es wurden die gleichen Daten erhoben wie beim Experiment 1 (vgl. Kapitel 5.2.2): die Deckungswerte (in %) von Gräsern, Rosetten, Kryptogamen, Sonstigen, offenem Boden und Streu sowie die Frequenzwerte aller Höheren Pflanzen mit einem 10 cm x 10 cm-Raster.

Außerdem wurde eine Kartierung der Umgebung der Untersuchungsflächen mit einem 25 cm x 25 cm – Raster durchgeführt, wobei die Deckung der einzelnen Pflanzengruppen ermittelt wurde, um Informationen über Ausbreitungsmechanismen zu gewinnen. Diese Muster sind in BÜHRINGER (2003) dargestellt.

Etablierung Silbergras (*Corynephorus canescens*):

Auf den flach abgeschobenen Streifen wurde zusätzlich der Einfluss der Windrichtung auf die Wiederbesiedlung mit *Corynephorus canescens* untersucht. Daher erfolgten im September 2003 und 2004 Zählungen der Silbergrashorste in einem Raster (Maschengröße 1 m x 0,8 m). Die Streifen wurden dazu in drei gleich große, 80 cm breite Teilstreifen unterteilt („West“, „Mitte“, „Ost“) und diese wiederum in 1 m lange Abschnitte gegliedert. In jeder 1 m x 0,8 m-großen Teilfläche wurde nun die Anzahl der nicht-blühenden und blühenden Silbergrashorste ermittelt. Zusätzlich erfolgte im September 2003 eine Kartierung der Umgebung mit einer Rastergröße von 2 m x 2 m. In jeder

Teilfläche wurde die Menge an Silbergrashorsten geschätzt und in „kein“, „wenig“, „mittel“ und „viel“ Silbergras klassifiziert.

Nährstoffanalysen des Bodens:

Am 27.09.2004 wurden auf allen Untersuchungsflächen (Maßnahmen- und Kontrollflächen) Bodenproben genommen. Jeder ca. 25 cm tiefe Einstich wurde in einen oberen und unteren Teil untergliedert. Aus zwei Einstichen pro Untersuchungsfläche wurde jeweils eine Mischprobe hergestellt. Die in Gefrierbeutel verpackten Bodenproben wurden sofort gekühlt und später bis zur weiteren Verarbeitung tiefgekühlt. Die Analysen der Ammonium- und Nitratwerte erfolgten wie in Experiment 2 (Kapitel 6) und sind dort ausführlich beschrieben (Kapitel 6.2.2).

7.2.4 Datenanalyse

Die statistischen Analysen wurden mit dem Programm STATISTICA 6.0 durchgeführt (StatSoft, Tulsa, USA). Die Daten wurden mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test auf Normalverteilung getestet. Falls keine Normalverteilung vorlag, wurden die Daten transformiert (Wurzel- bzw. Logarithmustransformation). Anschließend wurde eine ANOVA mit nachgeschaltetem Fisher-LSD-Test durchgeführt.

Die multivariate Analyse der Frequenzdaten der Arten erfolgte analog zu Experiment 1 (Kapitel 5). Dort werden die Methoden ausführlicher beschrieben (vgl. Kapitel 5.2.3).

Die Frequenzdaten der Arten der verschiedenen Aufnahmezeitpunkte wurden für jedes Jahr zu einem Wert zusammengeführt, wobei jeweils der Maximalwert einer Art pro Jahr genommen wurde.

Zur Analyse der Vegetationsdynamik mit den Frequenzdaten aller vorkommenden Pflanzenarten wurde zunächst eine Entzerrte Korrespondenzanalyse durchgeführt (= DCA = detrended correspondence analysis).

Ergebnisse der DCA (1. Achse):

		Länge des Gradienten (β -Diversität):
Nach Maßnahmen	Panzer:	3,190
	Eggen:	3,620
	Abschieben:	2,434
	Vertikutieren:	1,926
Nach Jahren	2002:	3,151
	2003:	3,178
	2004:	3,247

Die Werte sprechen für die Durchführung einer Korrespondenzanalyse (= CA = correspondence analysis). Die Frequenzdaten wurden dabei wurzeltransformiert, um dominante Arten nicht überzubewerten. Auch sehr seltene Arten sollten die Analyse nicht zu stark beeinflussen, weswegen „downweighting of rare species“ erfolgte.

Als Umweltvariablen wurden die Ammonium- und Nitratwerte der Bodenproben vom Herbst 2004 mit einbezogen. Bei den Analysen jeweils einer Pflegemaßnahme (Abb. 7.22-7.25) wurde zusätzlich die Zeit nach Störung als Umweltvariable verwendet sowie „Maßnahmen“ im Gegensatz zu „Kontrollen“ als nominale Variablen. Bei den Analysen jeweils eines Jahres (Abb. 7.26: 2002 und Abb. 7.27: 2004) wurden die verschiedenen Maßnahmen als nominale Variablen behandelt.

Wie in Kapitel 5 beziehen sich die Diagramme mit den Aufnahmen und den Arten aufeinander, weswegen sie im Querformat nebeneinander dargestellt wurden. Dabei wurde ein Kompromiss zwischen Lesbarkeit und Platzbedarf eingegangen. Die Aufnahmen sind mit einem Zahlencode beschriftet, der für die Interpretation nicht unbedingt notwendig ist. Es handelt sich um eine Zusatzinformation, die es ermöglicht, die Entwicklung der einzelnen Flächen zu verfolgen. Daher wurde auch nicht auf die Darstellung verzichtet.

Etablierung Silbergras:

Die Darstellung der Muster der Silbergrashorste auf den abgeschobenen Streifen und in der Umgebung erfolgte mit den Programmen Microsoft EXCEL und COREL DRAW 7.0. Die Auswertung der Anzahl der Silbergrashorste auf den Teilstreifen erfolgte mit den Programmen Microsoft EXCEL und STATISTICA 6.0. Für die Untersuchung auf signifikante Unterschiede wurde eine ANOVA mit anschließendem Post-hoc-Test (Fisher-LSD-Test) durchgeführt. Zur Charakterisierung der Muster auf den abgeschobenen Streifen und der umgebenden Silbergraspopulation wurden Räumliche Autokorrelationsanalysen mit dem Programm PROGRAMITA durchgeführt. Dabei wird der Pearson Korrelationskoeffizient zwischen zwei Variablen v und m über alle Zellen i der Untersuchungsfläche bestimmt, wobei v der Wert der Variable „Anzahl Silbergrashorste“ in einer bestimmten Zelle i ist und m der Mittelwert dieser Variable innerhalb eines Ringes mit Radius r und Ringbreite 1 um die Zelle i .

7.3 Ergebnisse

7.3.1 Bodenverdichtung durch Panzer?

Die auf Bodenverdichtung untersuchten Stellen „Sand“, „Fahrspur“, „Hügel“ und „Kontrollen“ zeigten keine signifikanten Unterschiede ($p > 0,05$ one-way ANOVA). In der obersten Bodenschicht bei 5 cm Tiefe zeigt sich dennoch als Tendenz, dass die Kontrollstellen die geringste Verdichtung aufweisen. Eine höhere Verdichtung liegt auf den Sandstellen, den Fahrspuren und vor allem auf kleineren „Hügeln“ vor. Auch in der tieferen Bodenschicht bei 10 cm weisen die Kontrollstellen die geringste Verdichtung auf. Die höchste Verdichtung tritt hier aber bei den Fahrspuren auf. In 15 cm Tiefe zeichnen sich die Kontrollstellen nicht mehr durch die kleinsten Werte aus. Die Streuung ist hier auch am größten.

Eine statistische Gesamtanalyse hat aber ebenfalls keine signifikanten Unterschiede zwischen den verschiedenen Stellen ergeben sowie auch keine signifikante Abhängigkeit von den verschiedenen Standorten bzw. den Replikationen ($p > 0,05$, fakt. ANOVA).

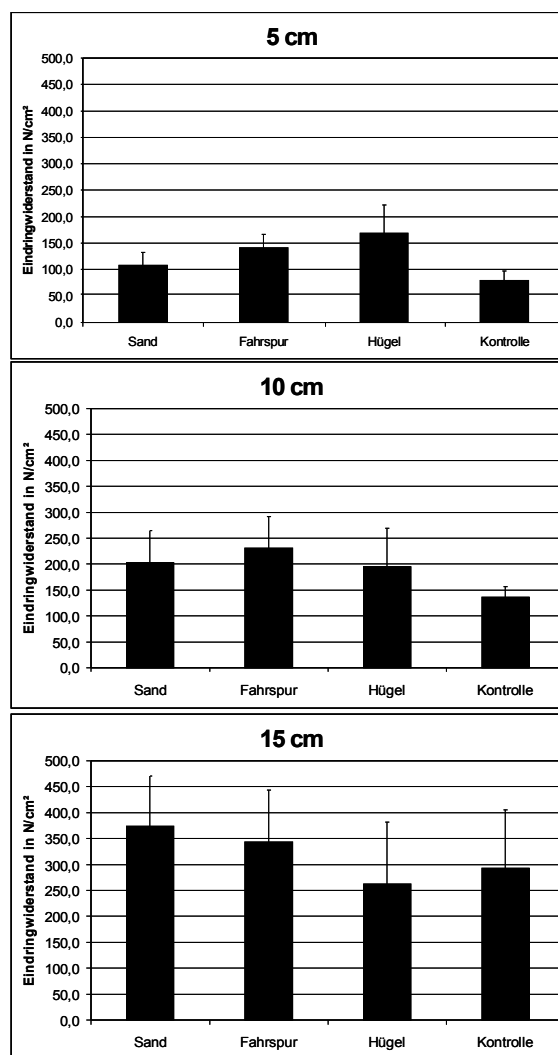


Abbildung 7.7: Verdichtung durch Panzer am Hainberg. Mittelwerte und Standardfehler. $n=5$ (jeweils 3 Einstiche).

7.3.2 Deckung der Pflanzengruppen

In den Abbildungen 7.8-7.11 sind die Deckungswerte der Pflanzengruppen Grasartige, Rosetten und Kryptogamen jeweils im Sommer (Juni/Juli) und Herbst (Oktober/November) in den Jahren 2002 bis 2004 auf den Maßnahmen- und Kontrollflächen dargestellt. Innerhalb der Panzerspuren äußerte sich die Wiederbesiedlung der Flächen in einem Anstieg aller drei Pflanzengruppen - Gräser, Rosetten und Kryptogamen. Im Herbst 2004 hatte sich die Deckung der Gräser mit ca. 27% der auf den Kontrollflächen mit ca. 32% angenähert. Der Anstieg der Rosetten erfolgte langsamer, aber auch hier wurde der Deckungswert von ca. 12% auf den Kontrollflächen mit ca. 10% innerhalb der Panzerspuren fast erreicht.

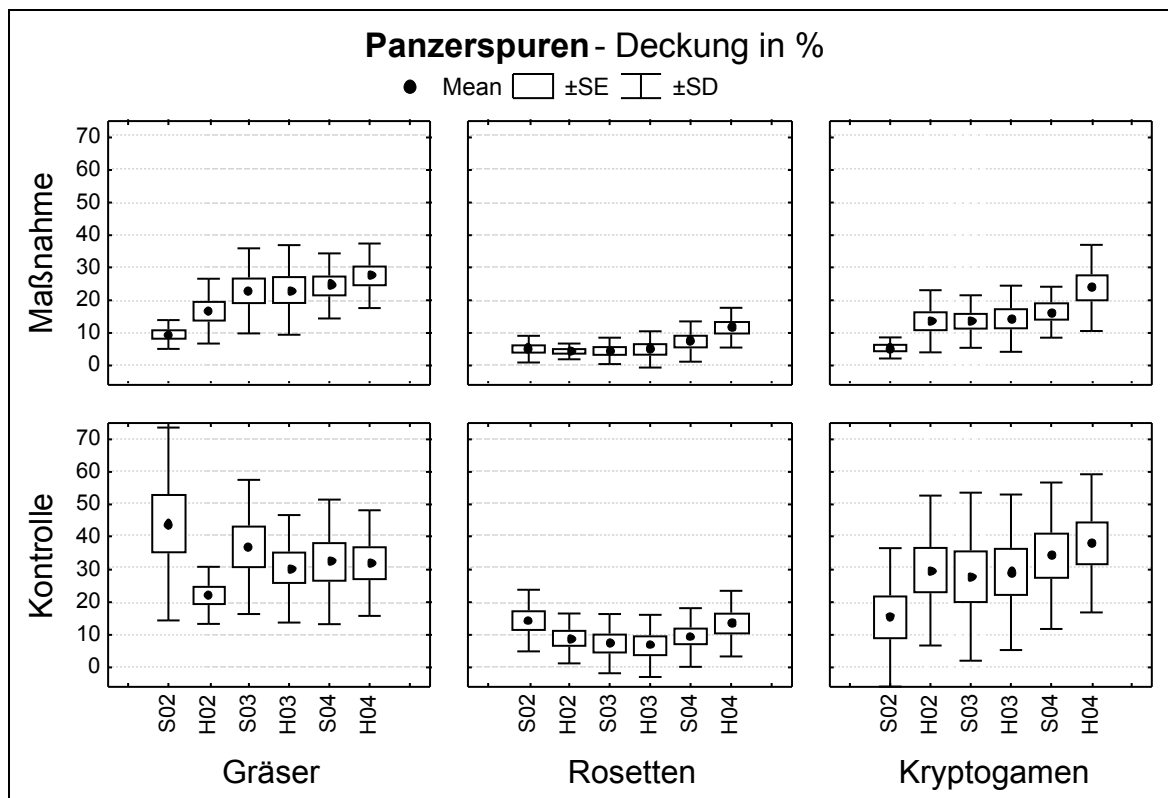


Abbildung 7.8: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Deckungswerte der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen auf den Maßnahmen- und den Kontrollflächen der **Panzerspuren** von Sommer (S) 2002 bis Herbst (H) 2004. n=12.

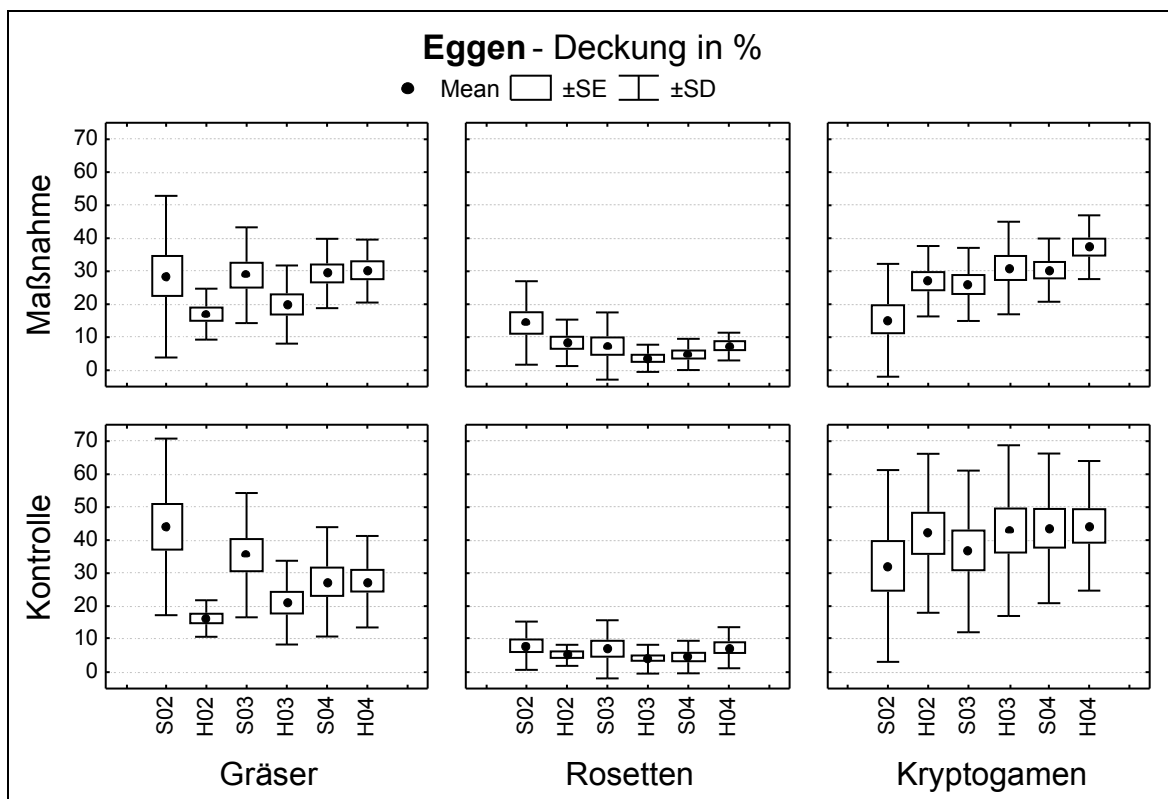


Abbildung 7.9: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Deckungswerte der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen auf den Maßnahmen- und den Kontrollflächen der **geggtten Flächen** von Sommer (S) 2002 bis Herbst (H) 2004. n=15.

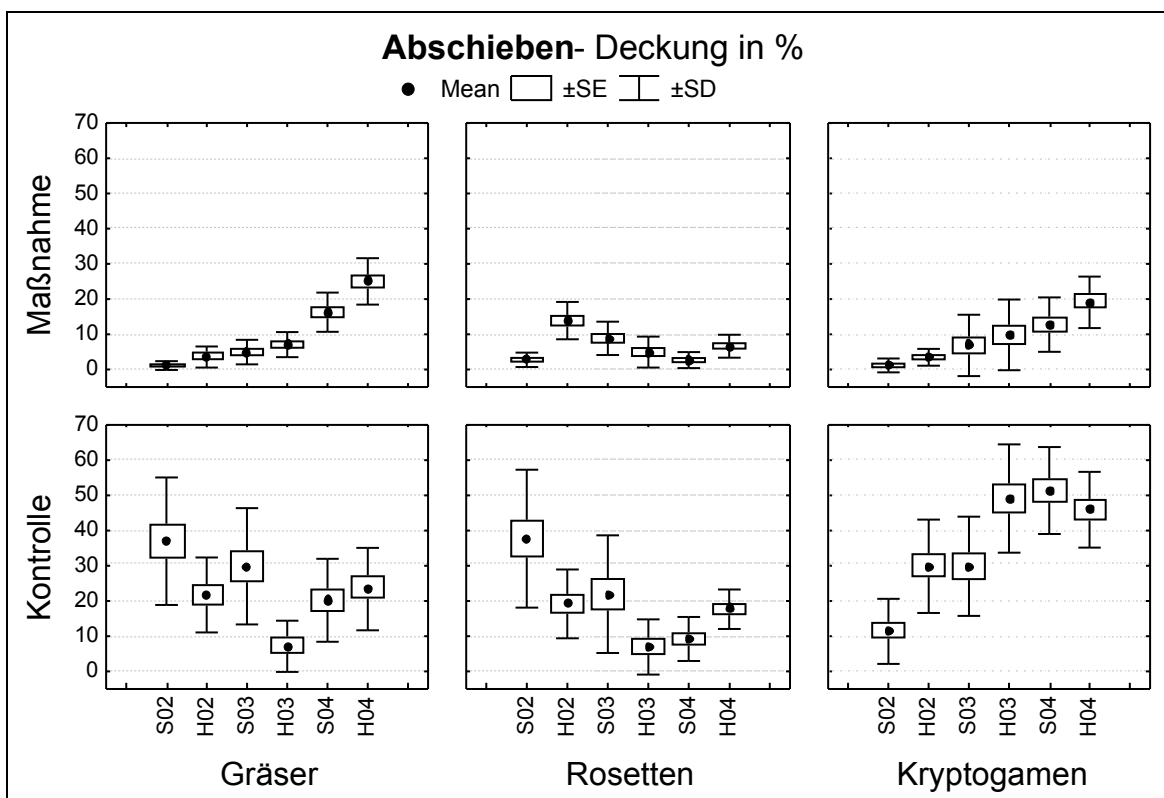


Abbildung 7.10: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Deckungswerte der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen auf den Maßnahmen- und den Kontrollflächen der **abgeschobenen Flächen** von Sommer (S) 2002 bis Herbst (H) 2004. n=15.

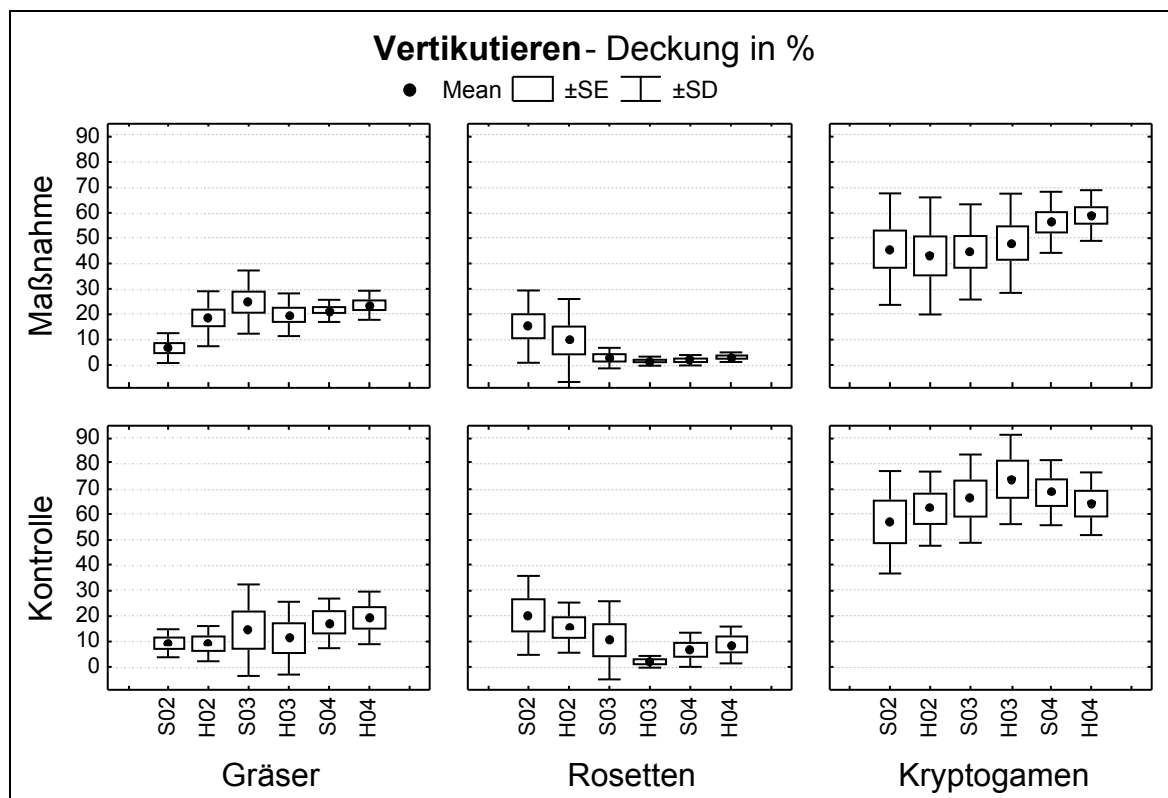


Abbildung 7.11: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Deckungswerte der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen auf den Maßnahmen- und den Kontrollflächen der **vertikutierten Flächen** von Sommer (S) 2002 bis Herbst (H) 2004. n=9.



Abbildung 7.12: **Panzerspuren** in frühem Sukzessionsstadium (links) im Herbst 2001 (links oben) und Herbst 2003 (links unten) sowie in späterem Sukzessionsstadium (rechts) im Herbst 2001 (rechts oben) und im Herbst 2003 (rechts unten).



Abbildung 7.13: **Abgeschobener Streifen** im Herbst 2001 (links) und Herbst 2004 (rechts).



Abbildung 7.14: **Geggte Fläche** in frühem Sukzessionsstadium (links) im Herbst 2001 (links oben) und Herbst 2004 (links unten) sowie in späterem Sukzessionsstadium (rechts) im Herbst 2001 (rechts oben) und im Herbst 2004 (rechts unten).



Abbildung 7.15: **Vertikutierte Fläche** im Herbst 2001 (links) und Sommer 2003 (rechts).

Die Kryptogamen lagen im Herbst 2004 mit einem Deckungswert von 25% noch weit unterhalb des Wertes auf den Kontrollflächen mit ca. 38%. In den späteren Sukzessionsstadien (vgl. Abb. 7.12 rechts) sind die Panzerspuren schon bereits nach zwei Jahren wieder weitgehend mit Arten der Umgebungsvegetation zugewachsen, während sich in den früheren Sukzessionsstadien die Arten eines noch früheren Stadiums einstellten (z.B. eine Silbergrasflur) (vgl. Abb. 7.12 links). Voraussetzung hierfür war allerdings, dass sich eine Silbergras-Spenderpopulation in der Nähe befand.

Der Verlauf der Deckungswerte auf den geeegten Flächen ähnelt sehr stark den Kontrollflächen. Insbesondere bei den Gräsern treten jahreszeitliche Schwankungen auf. Die Deckungswerte liegen im Herbst 2002 und 2003 deutlich unter den jeweiligen Sommerwerten. Stattdessen hat sich der Streuanteil auf den Flächen vergrößert (nicht dargestellt). Die Rosetten sind auf den geeegten Flächen besonders im ersten Jahr mit einem Deckungswert von ca. 15% im Gegensatz zu den Kontrollflächen mit ca. 8% besonders stark vertreten. Im zweiten Jahr (2003) nehmen die Rosetten wieder ab und steigen dann 2004 wieder an. Auf den Kontrollflächen hingegen bleibt der Deckungswert der Rosetten weitgehend konstant und schwankt nur geringfügig um den Wert von ca. 7%. Die Kryptogamen nahmen im Verlauf der drei Untersuchungsjahre zu und erreichten mit einem Deckungswert von ca. 38% schon fast das Niveau der Kontrollflächen mit ca. 45%.

In den späteren Sukzessionsstadien (vgl. Abb. 7.14 rechts) sind die geeegten Flächen schon bereits nach zwei Jahren durch das Zuwachsen mit Arten der Umgebungsvegetation kaum noch zu erkennen. In dem frühesten Sukzessionsstadium der geeegten Flächen hingegen, wurde der Anteil offenen Sandes erhöht, was auch noch 2004 erkennbar ist (Abb. 7.14 links) und somit der Sukzessionsverlauf gebremst. Auf den fünf abgeschobenen Streifen ist ein starker Anstieg der Gräser zu verzeichnen. Im Herbst 2004, drei Jahre nach der Störung, liegt der Deckungswert mit ca. 25% auf dem Niveau der Kontrollflächen, deren Grasanteil seit 2002 mit jahreszeitlichen Schwankungen abgenommen hat. Bei den Rosetten tritt auf der Maßnahme im ersten Jahr (2002) im Gegensatz zu den Kontrollflächen eine starke Zunahme von ca. 3% im Sommer auf 15% im Herbst auf, was hauptsächlich durch die Halbrosettenpflanze *Rumex acetosella* bedingt ist, die auch als „Störungszeiger“ bezeichnet wird. Die Kryptogamen steigen linear an auf knapp 20% im Herbst 2004, womit sie noch deutlich unterhalb der Werte auf den Kontrollflächen mit ca. 47% liegen. Der Anteil an offenem Sand ist noch sehr hoch (vgl. Abb. 7.13). Auf den Kontrollflächen steigt der Anteil an Kryptogamen auf Kosten der Gräser und Rosetten.

Die Entwicklung der Deckungswerte auf den vertikutierten Flächen verläuft sehr ähnlich wie auf den Kontrollflächen. Dennoch lassen sich Unterschiede feststellen. Die Deckungswerte der Gräser auf den Maßnahmenflächen liegen meist etwa 5-10% höher als auf den Kontrollflächen, was sich als Förderung der Gräser (insbesondere von *Corynephorus canescens*) interpretieren lässt (vgl. Abb. 7.15). Die Rosetten sind 2002 sowohl auf den Maßnahmen- als auch auf den Kontrollflächen mit 10-15% relativ stark

vertreten, nehmen aber 2003 sehr stark ab. 2004 ist wieder ein leichter Anstieg zu verzeichnen. Auch die Entwicklung der Kryptogamen ähnelt sich auf den Maßnahmen- und Kontrollflächen, wobei die Deckungswerte auf den Maßnahmenflächen noch jeweils etwa 10% unter denen auf den Kontrollflächen liegen.

7.3.3 Frequenzsummen

In den Abbildungen 7.16-7.19 sind die Frequenzsummen aller vorkommenden Arten der Pflanzengruppen Grasartige, Rosetten und Sonstige jeweils im Sommer (Juni/Juli) und Herbst (Oktober/November) in den Jahren 2002 bis 2004 auf den Maßnahmen- und Kontrollflächen dargestellt.

Die Entwicklung der Frequenzsummen auf den Panzerspuren und den Kontrollflächen verläuft zwar ähnlich, doch unterscheiden sie sich signifikant (Sommer: $p < 0,001$, Herbst: $p < 0,05$; rep. meas. ANOVA). Unterschiede bestehen bei den verschiedenen Pflanzengruppen, wobei sich Gräser sowohl von den Rosetten (Sommer und Herbst) als auch von den Sonstigen (Herbst) verschieden verhalten ($p < 0,001$, rep. meas. ANOVA, Fisher-LSD-Test). Auch streuen die Werte bei den Gräsern und den Sonstigen wesentlich stärker auf den Kontrollflächen als auf den Maßnahmenflächen. Insgesamt ist bei den Gräsern eine Zunahme der Frequenzsummen zu verzeichnen. Die Werte der Rosetten liegen deutlich niedriger, steigen wie bei den Deckungswerten im ersten Jahr (2002) zunächst an, brechen im zweiten Jahr (2003) ein und steigen im dritten Jahr (2004) erneut an – und zwar relativ stark. Bei den Sonstigen liegen die Sommerwerte immer etwas höher als die Herbstwerte. Der Tiefstand ist ebenfalls 2003 zu verzeichnen. 2004 sind die Werte am höchsten.

Die Entwicklung der Frequenzsummen auf den geegigten Flächen verläuft ähnlich wie auf den Panzerspuren – doch ist die Streuung geringer und die Werte der Sonstigen bleiben weitgehend konstant. Diese unterscheiden sich signifikant von den Gräsern und Rosetten ($p < 0,001$, rep. meas. ANOVA). Zwischen den Maßnahmen- und den Kontrollflächen bestehen signifikante Unterschiede (Sommer: $p < 0,01$, Herbst: $p < 0,05$; rep. meas. ANOVA). Bei den abgeschobenen Flächen ähnelt sich der relative Entwicklungsverlauf der Gräser und Rosetten auf den Maßnahmen- und den Kontrollflächen – wenngleich sich die absoluten Werte stark unterscheiden. Diese liegen auf den Maßnahmenflächen deutlich niedriger. So zeigt sich auch ein signifikanter Unterschied zwischen den Maßnahmen- und den Kontrollflächen ($p < 0,001$, rep. meas. ANOVA). Nach einem Anstieg im ersten Jahr (2002), tritt im zweiten Jahr (2003) eine Abnahme ein und schließlich im dritten Jahr (2004) wieder eine Zunahme, die bei den Rosetten extrem hoch ausfällt. Die Sonstigen unterscheiden sich signifikant von den Gräsern und Rosetten ($p < 0,001$, rep. meas. ANOVA).

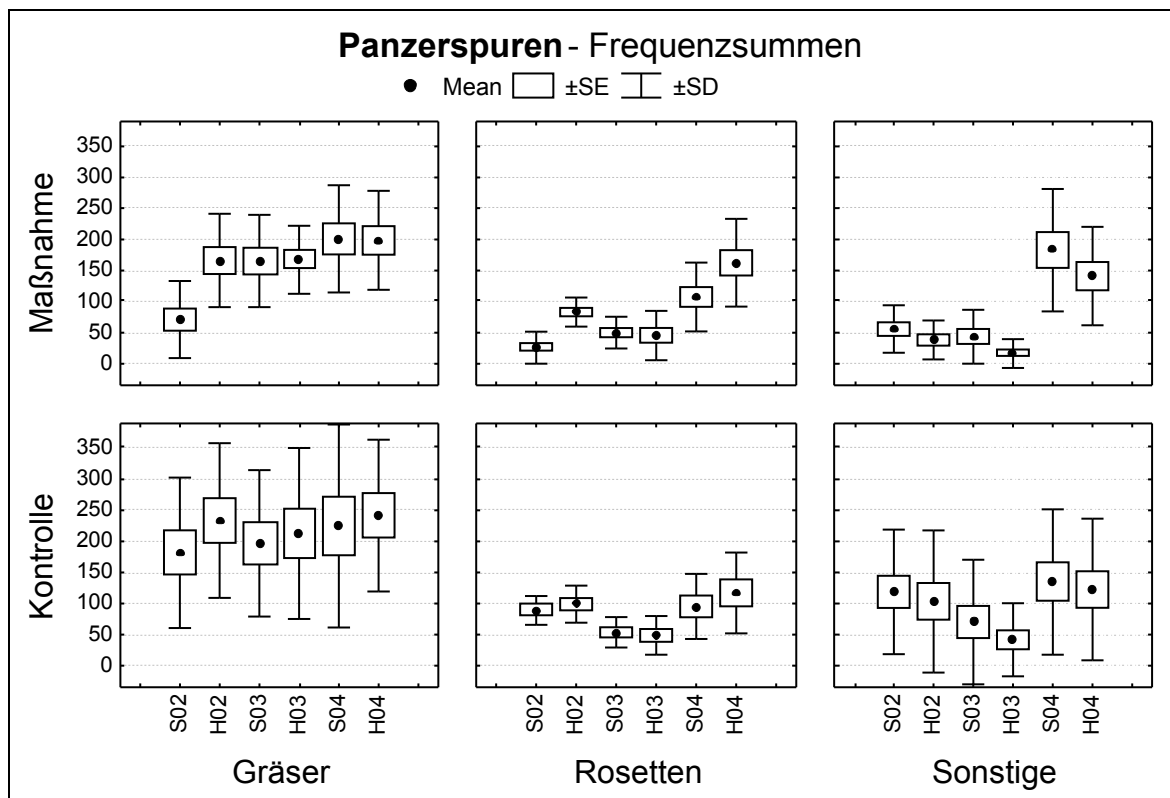


Abbildung 7.16: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Frequenzsummen der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstige auf den Maßnahmen- und den Kontrollflächen der **Panzerspuren** von Sommer (S) 2002 bis Herbst (H) 2004. n=12.

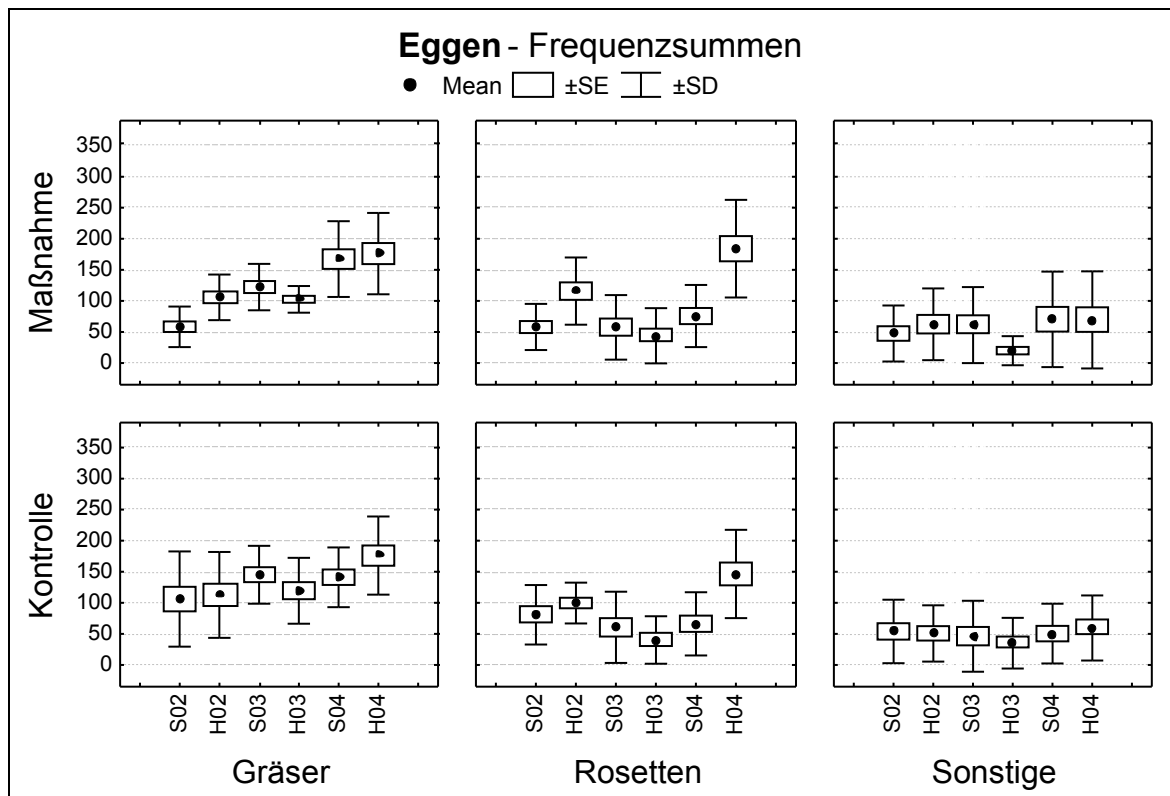


Abbildung 7.17: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Frequenzsummen der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstige auf den Maßnahmen- und den Kontrollflächen der **geegten Flächen** von Sommer (S) 2002 bis Herbst (H) 2004. n=12.

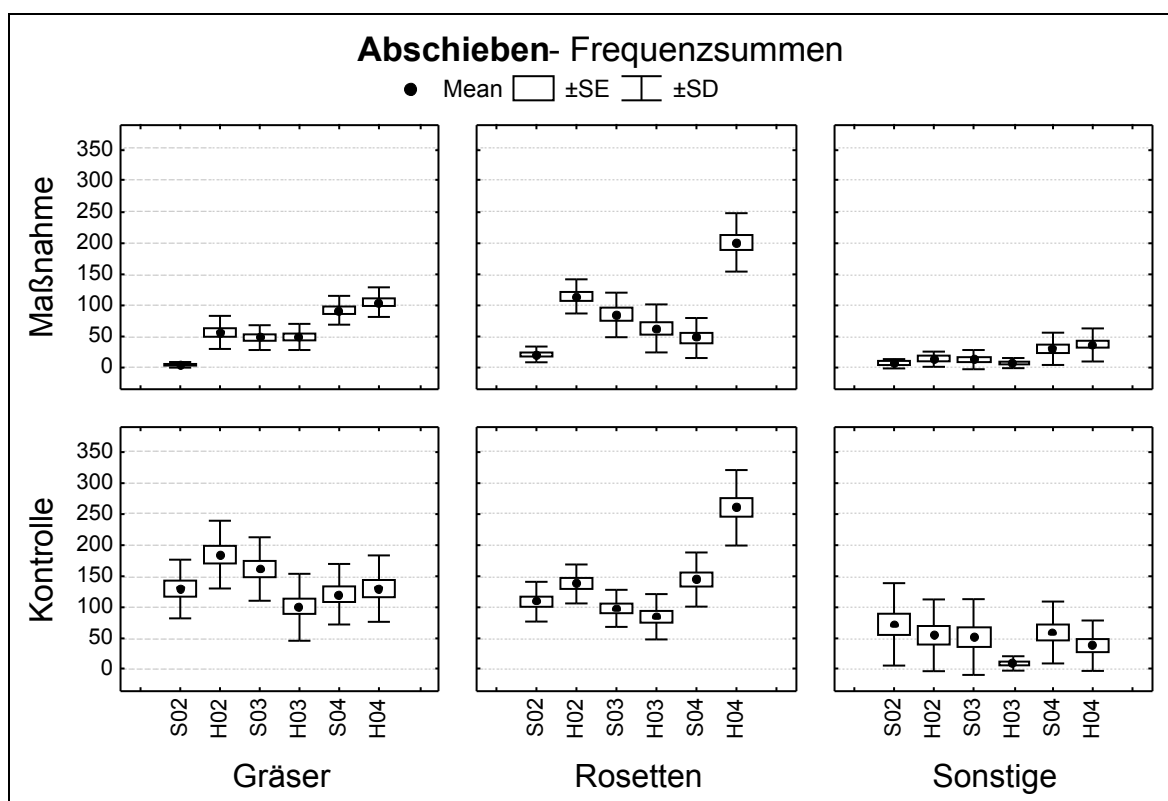


Abbildung 7.18: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Frequenzsummen der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstige auf den Maßnahmen- und den Kontrollflächen der **abgeschobenen Flächen** von Sommer (S) 2002 bis Herbst (H) 2004. n=12.

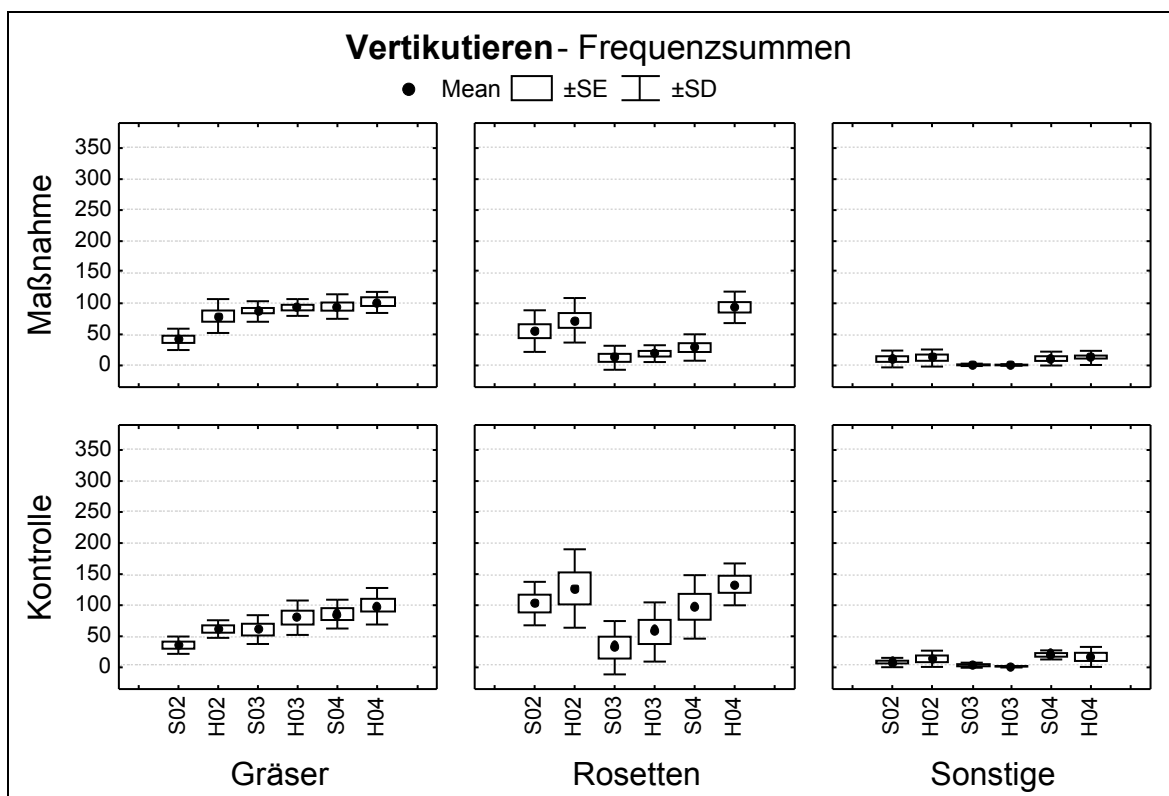


Abbildung 7.19: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Frequenzsummen der Pflanzengruppen Gräser, Rosetten und Sonstige auf den Maßnahmen- und den Kontrollflächen der **vertikutierten Flächen** von Sommer (S) 2002 bis Herbst (H) 2004. n=12.

Auf den Maßnahmenflächen sind die Werte der Sonstigen deutlich niedriger als auf den Kontrollflächen, steigen aber langsam an, wohingegen die Werte auf den Kontrollflächen stärker schwanken und eher leicht abnehmen. Auch auf den vertikutierten Flächen verläuft die Entwicklung der Frequenzsummen auf den Maßnahmen- und Kontrollflächen sehr ähnlich. Signifikante Unterschiede lassen sich lediglich für die Sommerzeitpunkte nachweisen ($p < 0,05$, rep. meas. ANOVA), nicht jedoch für die Herbstzeitpunkte ($p > 0,05$, rep. meas. ANOVA). Es handelt sich um das früheste, artenärmste Sukzessionsstadium im Vergleich zu den anderen Maßnahmen. Bei den Gräsern erfolgt in den drei Untersuchungsjahren ein kontinuierlicher Anstieg, während bei den Rosetten wie bei den anderen Maßnahmen zunächst ein Anstieg, 2003 dann ein Einbruch und anschließend ein erneuter Anstieg erfolgt. Die Sonstigen schwanken auf niedrigem Niveau und unterscheiden sich signifikant von den anderen beiden Pflanzengruppen ($p < 0,001$, rep. meas. ANOVA). Zu den Sommerzeitpunkten unterscheiden sich auch Gräser und Rosetten signifikant ($p < 0,001$, rep. meas. ANOVA).

7.3.4 Nitrat- und Ammoniumwerte des Bodens

Am Ende der dritten Vegetationsperiode (Herbst 2004) wurden Bodenproben aller Maßnahmen- und Kontrollflächen genommen und die Nitrat- und Ammoniumwerte bestimmt. Die Ergebnisse sind dargestellt in den Tabellen 7.2 und 7.3 und der Abbildung 7.20. Zunächst lässt sich feststellen, dass die Nitratwerte höher sind als die Ammoniumwerte. Die Werte in der oberen Bodenschicht (0-13 cm) übertreffen meist die der unteren (13-25 cm).

Tabelle 7.2: Mittelwerte der **Nitratwerte** auf den Maßnahmen- und Kontrollflächen der Pflegemaßnahmen, $n=3$.

			Standort I	Standort II	Standort III	Standort IV	Standort V
Panzerspuren	Maßnahme	0-13 cm	Ausfall	0,80	0,66	0,55	0,54
Panzerspuren	Maßnahme	13-25 cm	Ausfall	0,61	0,65	0,61	0,05
Panzerspuren	Kontrolle	0-13 cm	Ausfall	0,58	0,59	0,81	0,10
Panzerspuren	Kontrolle	13-25 cm	Ausfall	0,36	0,54	0,88	0,15
Eggen	Maßnahme	0-13 cm	1,05	0,37	1,29	0,34	0,71
Eggen	Maßnahme	13-25 cm	0,33	0,58	0,37	0,61	0,43
Eggen	Kontrolle	0-13 cm	0,52	0,97	0,69	0,85	0,46
Eggen	Kontrolle	13-25 cm	1,15	0,26	0,54	0,51	0,21
Abschieben	Maßnahme	0-13 cm	0,06	0,11	0,07	0,09	0,09
Abschieben	Maßnahme	13-25 cm	0,06	0,04	0,04	0,02	0,05
Abschieben	Kontrolle	0-13 cm	0,15	0,60	0,15	0,96	0,72
Abschieben	Kontrolle	13-25 cm	0,20	0,28	0,09	0,15	0,56
Vertikutieren	Maßnahme	0-13 cm	0,79	0,74			
Vertikutieren	Maßnahme	13-25 cm	0,55	0,56			
Vertikutieren	Kontrolle	0-13 cm	0,59	0,52			
Vertikutieren	Kontrolle	13-25 cm	0,39	0,59			

Tabelle 7.3: Mittelwerte der **Ammoniumwerte** auf den Maßnahmen- und Kontrollflächen der Pflegemaßnahmen, n=3.

			Standort I	Standort II	Standort III	Standort IV	Standort V
Panzerspuren	Maßnahme	0-13 cm	Ausfall	0,338	0,282	0,168	0,105
Panzerspuren	Maßnahme	13-25 cm	Ausfall	0,196	0,336	0,344	0,056
Panzerspuren	Kontrolle	0-13 cm	Ausfall	0,269	0,306	0,395	0,088
Panzerspuren	Kontrolle	13-25 cm	Ausfall	0,240	0,318	0,369	0,151
Eggen	Maßnahme	0-13 cm	0,335	0,344	0,668	0,139	0,458
Eggen	Maßnahme	13-25 cm	0,144	0,248	0,125	0,174	0,195
Eggen	Kontrolle	0-13 cm	0,388	0,497	0,215	0,368	0,168
Eggen	Kontrolle	13-25 cm	0,532	0,169	0,384	0,343	0,114
Abschieben	Maßnahme	0-13 cm	0,078	0,102	0,058	0,044	0,112
Abschieben	Maßnahme	13-25 cm	0,069	0,066	0,063	0,032	0,053
Abschieben	Kontrolle	0-13 cm	0,122	0,269	0,197	0,652	0,351
Abschieben	Kontrolle	13-25 cm	0,196	0,279	0,127	0,356	0,169
Vertikutieren	Maßnahme	0-13 cm	0,429	0,409			
Vertikutieren	Maßnahme	13-25 cm	0,192	0,288			
Vertikutieren	Kontrolle	0-13 cm	0,303	0,254			
Vertikutieren	Kontrolle	13-25 cm	0,151	0,331			

Vergleicht man die verschiedenen Standorte einer Maßnahme, so verhalten sich die Werte zueinander in den beiden Bodenschichten teilweise durchaus unterschiedlich.

Panzerspuren:

Der nährstoffärmste Standort bei den untersuchten Panzerspuren ist Standort V, der sich in der Kernzone des NSG befindet. Sowohl die Nitrat- als auch die Ammoniumwerte sind auf den Maßnahmen- sowie auf den Kontrollflächen niedriger als auf den anderen Standorten.

Eggen:

Bei den geggten Flächen erweist sich der Standort V auf den Kontrollflächen als am nährstoffärmsten. Es handelt sich dabei um eine kryptogamenreiche Silbergrasflur – das früheste Sukzessionsstadium im Vergleich zu den anderen geggten Standorten. Auf den Maßnahmenflächen lässt sich allerdings kein deutlicher Unterschied zu den anderen Standorten erkennen.

Abschieben:

Bei der Pflegemaßnahme Abschieben ist der Nährstoffentzug deutlich erkennbar. Die Nitrat- und Ammoniumwerte sind auf den Maßnahmenflächen wesentlich niedriger als auf den Kontrollflächen. Auch die Streuung fällt viel geringer aus.

Vertikutieren:

Obwohl es sich bei den vertikutierten Flächen um ein recht frühes Sukzessionsstadium handelt (kryptogamenreiche Silbergrasflur), liegen die Werte auf ähnlichem Niveau wie auf den untersuchten Standorten der Panzerspuren und geggten Flächen. Auffällig ist, dass die Werte in der oberen Bodenschicht (0-13 cm) auf den Maßnahmenflächen höher liegen als auf den Kontrollflächen.

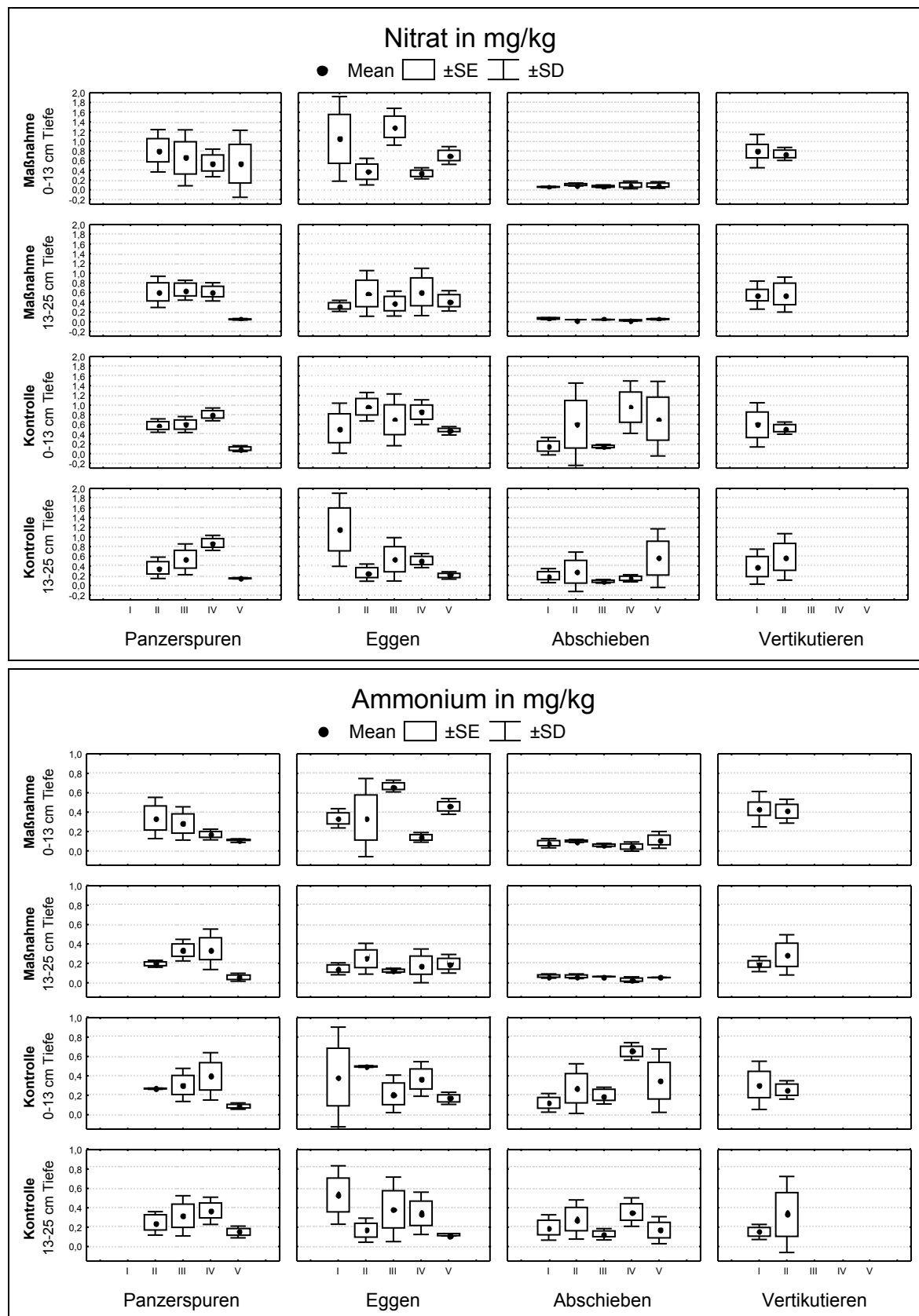


Abbildung 7.20: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der **Nitrat-**(oben) und **Ammoniumwerte** (unten) auf den Maßnahmen- und den Kontrollflächen an den verschiedenen Standorten der Pflegemaßnahmen Panzerspuren, Eggen, Abschieben, Vertikutieren – unterteilt in zwei Bodenschichten: 0-13 cm und 13-25 cm Tiefe. n=3.

7.3.5 Artenzahl

Die Anzahl der Arten auf den verschiedenen Maßnahmen- und Kontrollflächen ist in den Abbildung 7.21 dargestellt.

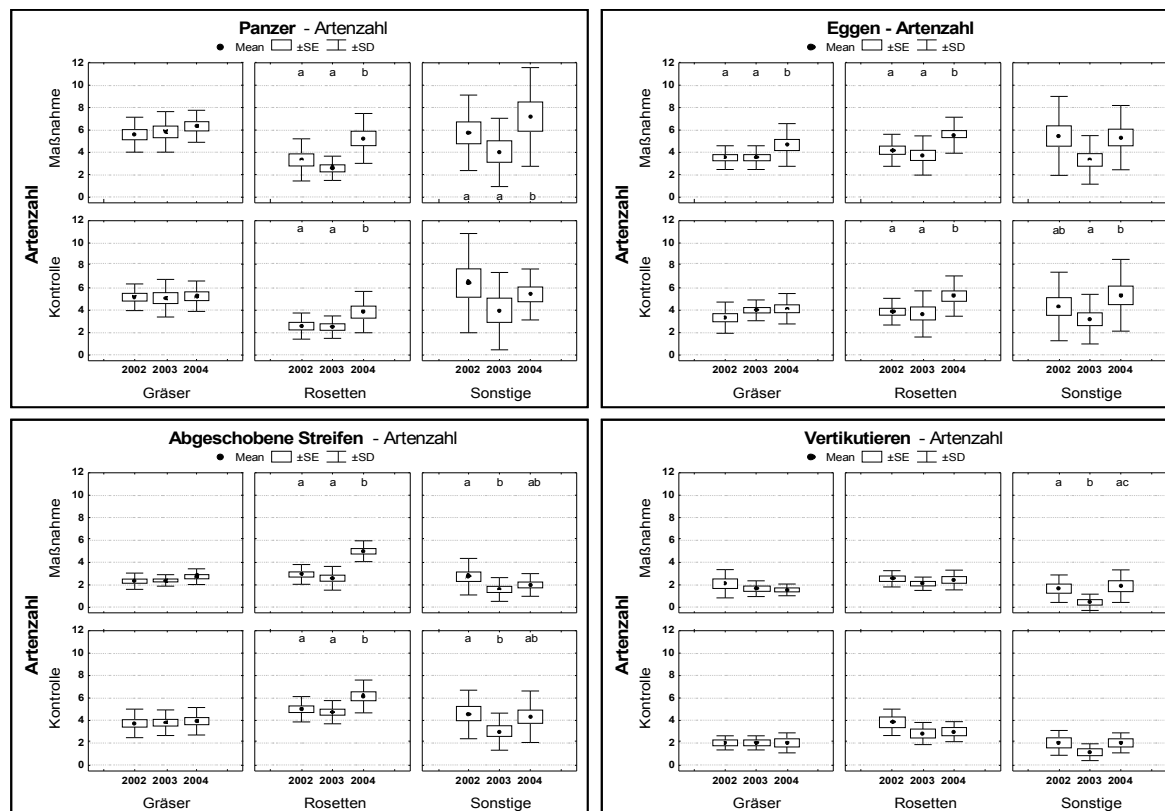


Abbildung 7.21: Mittelwerte (Mean) mit Standardfehlern (SE) und Standardabweichungen (SD) der Artenzahl in den Jahren 2002 bis 2004 auf den Maßnahmen- und Kontrollflächen: a) Panzerspuren n=12, b) Eggen n=15, c) Abgeschobene Streifen n=15 und d) Vertikutieren n=6. Verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede.

Die statistische Analyse ergibt signifikante Unterschiede zwischen den verschiedenen Pflegemaßnahmen, den verschiedenen Pflanzengruppen (jeweils $p < 0,001$ rep. meas. ANOVA) und den Maßnahmen- und Kontrollflächen ($p < 0,05$ rep. meas. ANOVA), wobei in den Jahren 2002 und 2003 signifikante Unterschiede vorliegen, 2004 nicht mehr. Die niedrigsten Artenzahlen liegen bei der Maßnahme Vertikutieren vor – sowohl auf den Maßnahmen- als auch auf den Kontrollflächen. Bei den abgeschobenen Streifen sind die Artenzahlen auf den Maßnahmenflächen niedriger als auf den Kontrollflächen, während bei den Panzerspuren und den Geegten Flächen nur geringfügige Unterschiede vorliegen. Die Artenzahlen steigen insbesondere im dritten Jahr (2004) an – v.a. bei den Rosetten.

7.3.6 Multivariate Analyse

Die Vegetationsaufnahmen in den verschiedenen Jahren auf den verschiedenen Maßnahmen wurden zunächst einer DCA und aufgrund der ermittelten Werte für die β -Diversität anschließend einer CA unterzogen (vgl. Kapitel 5.2.3 und 7.2.4). Die Analysen jeweils einer Pflegemaßnahme sind in den Abbildungen 7.22-7.25 dargestellt und die Analysen jeweils eines Jahres in Abbildung 7.26 (2002) und Abbildung 7.27 (2004).

Panzerspuren

Die Analyse der Panzerspuren (Abb. 7.22) zeigt zunächst eine Auftrennung hinsichtlich der verschiedenen Standorte (2. Ziffer: 2-5). Am Standort V, dem nährstoffärmsten (vgl. Abb. 7.20) tritt eine besonders starke Differenzierung zwischen Maßnahmen- und Kontrollflächen auf. Auch am Standort III ist eine solche Trennung noch sichtbar; sowie am Standort IV – allerdings dort nur in den ersten beiden Untersuchungsjahren. Im dritten Jahr haben sich Maßnahmen- und Kontrollflächen hinsichtlich ihrer Vegetation angenähert. Am Standort II, einem sehr frühen Sukzessionsstadium, ist diese Annäherung so stark, dass in allen drei Jahren keine deutliche Differenzierung zwischen Maßnahmen- und Kontrollflächen auftritt.

Das Silbergras *Corynephorus canescens* tritt v.a. am Standort IV in Erscheinung. Der „Störungszeiger“ *Rumex acetosella* liegt im Diagramm auf der „Maßnahmenseite“. Auf der Kontrollseite hingegen treten verstärkt Arten späterer Sukzessionsstadien auf, wie z.B. *Armeria elongata*.

Eggen

In der Analyse der geeegten Flächen (Abb. 7.23) trennen sich die Standorte IV und V deutlich ab. Die Standorte I bis II sind wenig differenziert. Eine klare Trennung zwischen Maßnahmen- und Kontrollflächen tritt lediglich am Standort IV auf. An den anderen Standorten liegt eine große Ähnlichkeit der Maßnahmen- und Kontrollflächen vor, die besonders im dritten Untersuchungsjahr stark ausgeprägt ist. Diese Standorte I bis III erweisen sich auch als nährstoffreicher als die Standorte IV und V, angezeigt durch die Ammonium- und Nitratwerte.

Die typischen Pionierarten wie *Corynephorus canescens* und *Teesdalia nudicaulis* haben ihren Schwerpunkt am Standort V, dem frühesten Sukzessionsstadium mit relativ geringem Nährstoffgehalt (vgl. Abb. 7.20).

Abgeschobene Streifen

Bei den Analysen der abgeschobenen Streifen (Abb. 7.24) ergibt sich eine deutliche Auftrennung nach Maßnahmen- und Kontrollflächen.

Der Nährstoffgehalt, dargestellt durch die Ammonium- und Nitratwerte, ist dabei in den Kontrollflächen auch wesentlich höher (vgl. auch Abb. 7.20). In den ersten beiden Untersuchungsjahren liegen die Aufnahmen noch relativ dicht beieinander, während sich das dritte Untersuchungsjahr dann abgrenzt.

Die Pionierarten *Corynephorus canescens* und *Teesdalia nudicaulis* befinden sich auf der „Maßnahmensseite“.

Vertikutieren

Bei der Analyse der vertikutierten Flächen (Abb. 7.25) spaltet sich das erste Untersuchungsjahr von den späteren ab. Auch tritt eine Differenzierung hinsichtlich Maßnahmen- und Kontrollflächen nur im ersten Jahr auf, wenngleich auch nicht vollständig. 2003 und 2004 findet eine Annäherung statt, die auch mit einer Zunahme des Nährstoffgehaltes einhergeht.

Die vertikutierten Flächen sind deutlich artenärmer als die Standorte der anderen untersuchten Pflegemaßnahmen.

Das Silbergras *Corynephorus canescens* differenziert bei den vertikutierten Flächen kaum, da es auch auf den Kontrollflächen nicht unerheblich auftritt.

Eine Trennung zwischen den Standorten I und II lässt sich nicht feststellen.

Vergleich der Maßnahmen

Die Maßnahmen Abschieben und Vertikutieren trennen sich deutlich von den Panzerspuren und den geeegten Flächen ab. Erstere sind auch nährstoffärmer, während letztere nährstoffreicher sind, wie die Pfeilrichtung der Ammonium- und Nitratwerte verdeutlicht. Die Arten früher Sukzessionsstadien wie *Corynephorus canescens*, *Spergula morisonii*, *Teesdalia nudicaulis* und *Jasione montana* haben dementsprechend ihren Schwerpunkt auf den abgeschobenen bzw. vertikutierten Flächen, wohingegen Arten späterer Stadien vorwiegend auf den Panzerspuren und den geeegten Flächen auftreten. Eine Ausnahme hiervon stellt der Standort V der geeegten Flächen dar, der in der Nähe der vertikutierten Flächen positioniert ist und bei dem es sich um das früheste Sukzessionsstadium handelt, das geeegt wurde.

Eine Auftrennung hinsichtlich Maßnahmen- und Kontrollflächen lässt sich feststellen - von einigen Ausnahmen abgesehen. Am deutlichsten tritt diese Trennung auf den abgeschobenen Streifen auf, am geringsten bei den vertikutierten Flächen.

Auch drei Jahre nach der Störung ergibt sich beim Vergleich der verschiedenen Pflegemaßnahmen ein ähnliches Bild wie 2002. Eine klare Trennung zwischen Maßnahmen- und Kontrollflächen liegt allerdings nur noch bei den abgeschobenen Streifen vor.

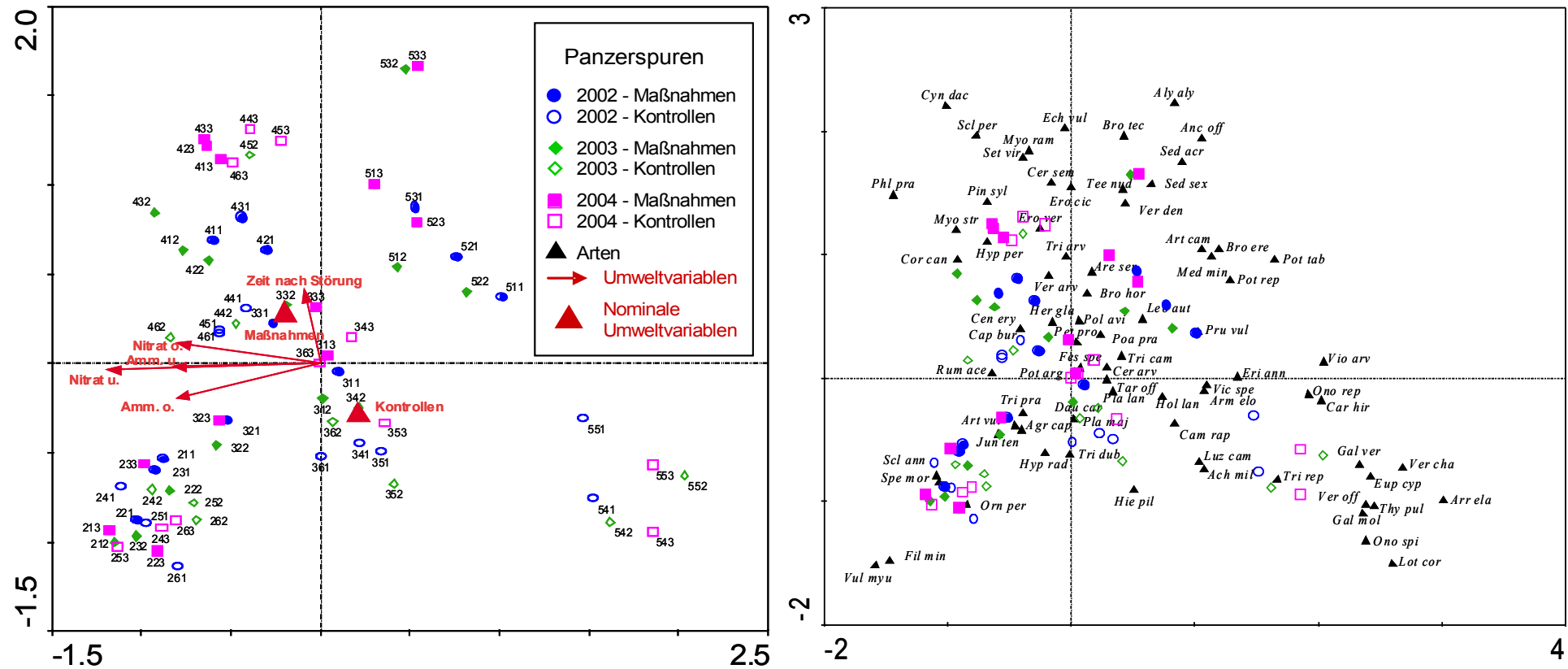


Abbildung 7.22: Korrespondenzanalyse der Maßnahme **Panzerspuren** mit den Frequenzdaten von 2002-2004 unter Einbeziehung von Umweltvariablen (Nitrat- und Ammoniumwerte aus dem Jahr 2004) und „Maßnahmen im Gegensatz zu Kontrollen“ als nominale Umweltvariablen. Dargestellt sind jeweils die Achsen 1 und 2 der Aufnahmen, Umweltvariablen und nominalen Umweltvariablen (links) sowie der Arten und Aufnahmen (rechts). Amm.=Ammonium, o.=oben (obere Bodenschicht 0-13 cm Tiefe), u.=unten (untere Bodenschicht 13-25 cm Tiefe). Aufnahmenummern: 1. Ziffer: 1-5: Standorte I-V, 2. Ziffer: 1-3 Replikationen der Maßnahmenflächen, 4-6 zugehörige Replikationen der Kontrollflächen, 3. Ziffer: Untersuchungsjahr 1=2002, 2=2003, 3=2004. Abkürzungen der Arten: vgl. Anhang C Artenliste.

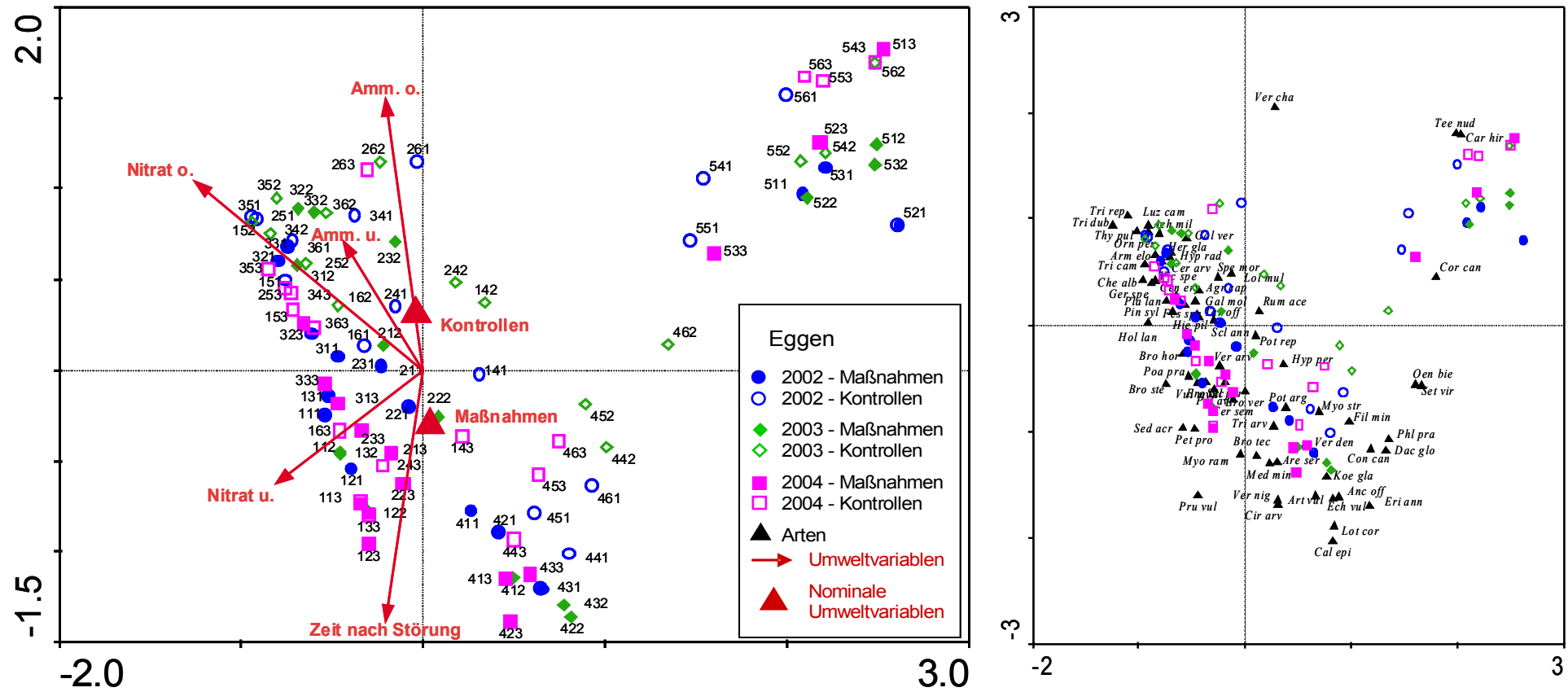


Abbildung 7.23: Korrespondenzanalyse der Maßnahme **Eggen** mit den Frequenzdaten von 2002-2004 unter Einbeziehung von Umweltvariablen (Nitrat- und Ammoniumwerte aus dem Jahr 2004) und „Maßnahmen im Gegensatz zu Kontrollen“ als nominale Umweltvariablen. Dargestellt sind jeweils die Achsen 1 und 2 der Aufnahmen, Umweltvariablen und nominalen Umweltvariablen (links) sowie der Arten und Aufnahmen (rechts). Amm.=Ammonium, o.=oben (obere Bodenschicht 0-13 cm Tiefe), u.=unten (untere Bodenschicht 13-25 cm Tiefe). Aufnahmenummern: 1. Ziffer: 1-5: Standorte I-V, 2. Ziffer: 1-3 Replikationen der Maßnahmenflächen, 4-6 zugehörige Replikationen der Kontrollflächen, 3. Ziffer: Untersuchungsjahr 1=2002, 2=2003, 3=2004. Abkürzungen der Arten: vgl. Anhang C Artenliste.

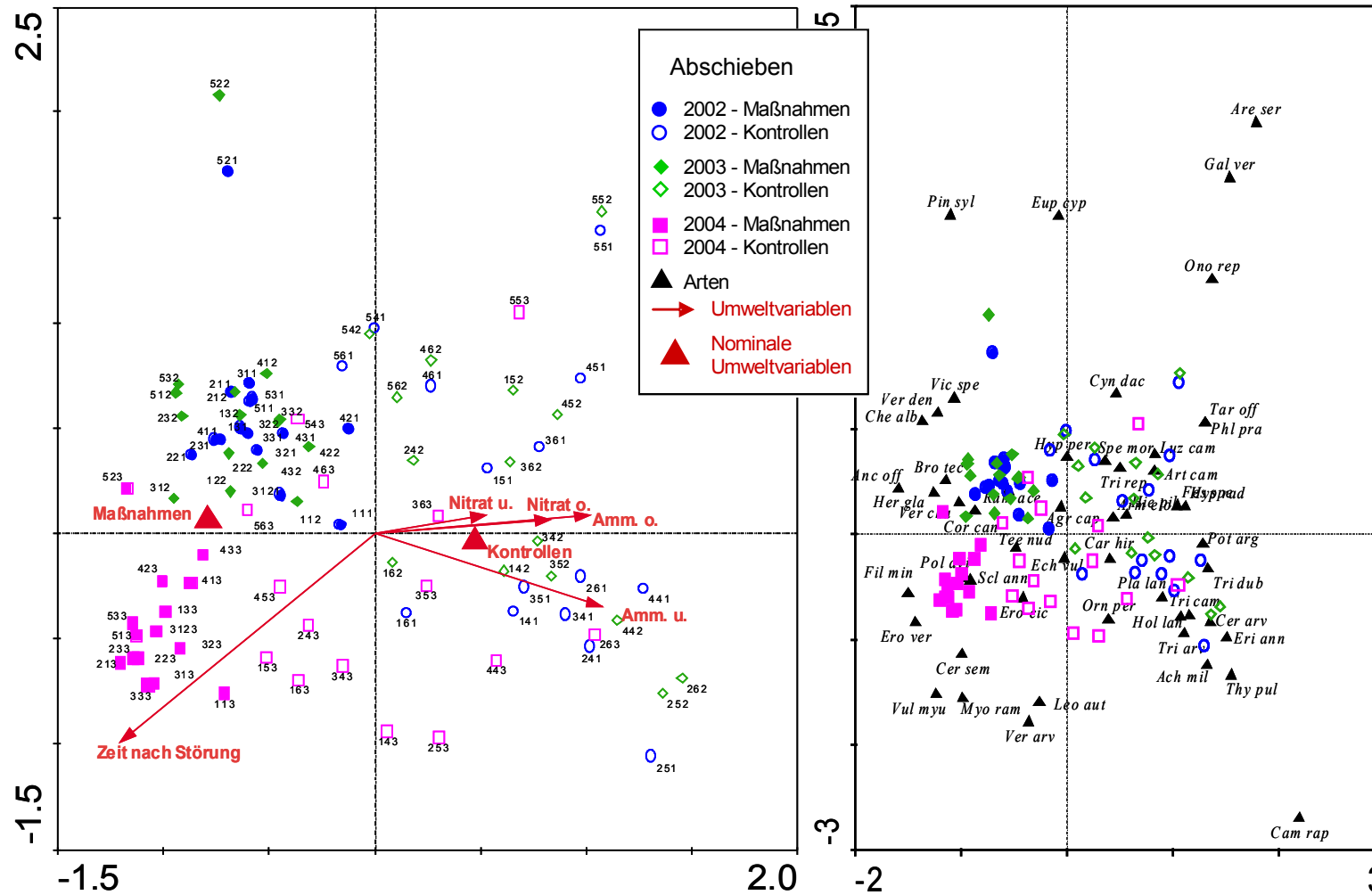


Abbildung 7.24:

Korrespondenzanalyse der Maßnahme **Abschieben** mit den Frequenzdaten von 2002-2004 unter Einbeziehung von Umweltvariablen (Nitrat- und Ammoniumwerte aus dem Jahr 2004) und „Maßnahmen im Gegensatz zu Kontrollen“ als nominale Umweltvariablen. Dargestellt sind jeweils die Achsen 1 und 2 der Aufnahmen, Umweltvariablen und nominalen Umweltvariablen (links) sowie der Arten und Aufnahmen (rechts). Amm.=Ammonium, o.=oben (obere Bodenschicht 0-13 cm Tiefe), u.=unten (untere Bodenschicht 13-25 cm Tiefe). Aufnahmenummern: 1. Ziffer: 1-5: Standorte I-V, 2. Ziffer: 1-3 Replikationen der Maßnahmenflächen, 4-6 zugehörige Replikationen der Kontrollflächen, 3. Ziffer: Untersuchungs-jahr 1=2002, 2=2003, 3=2004. Abkürzungen der Arten: vgl. Anhang C Artenliste.

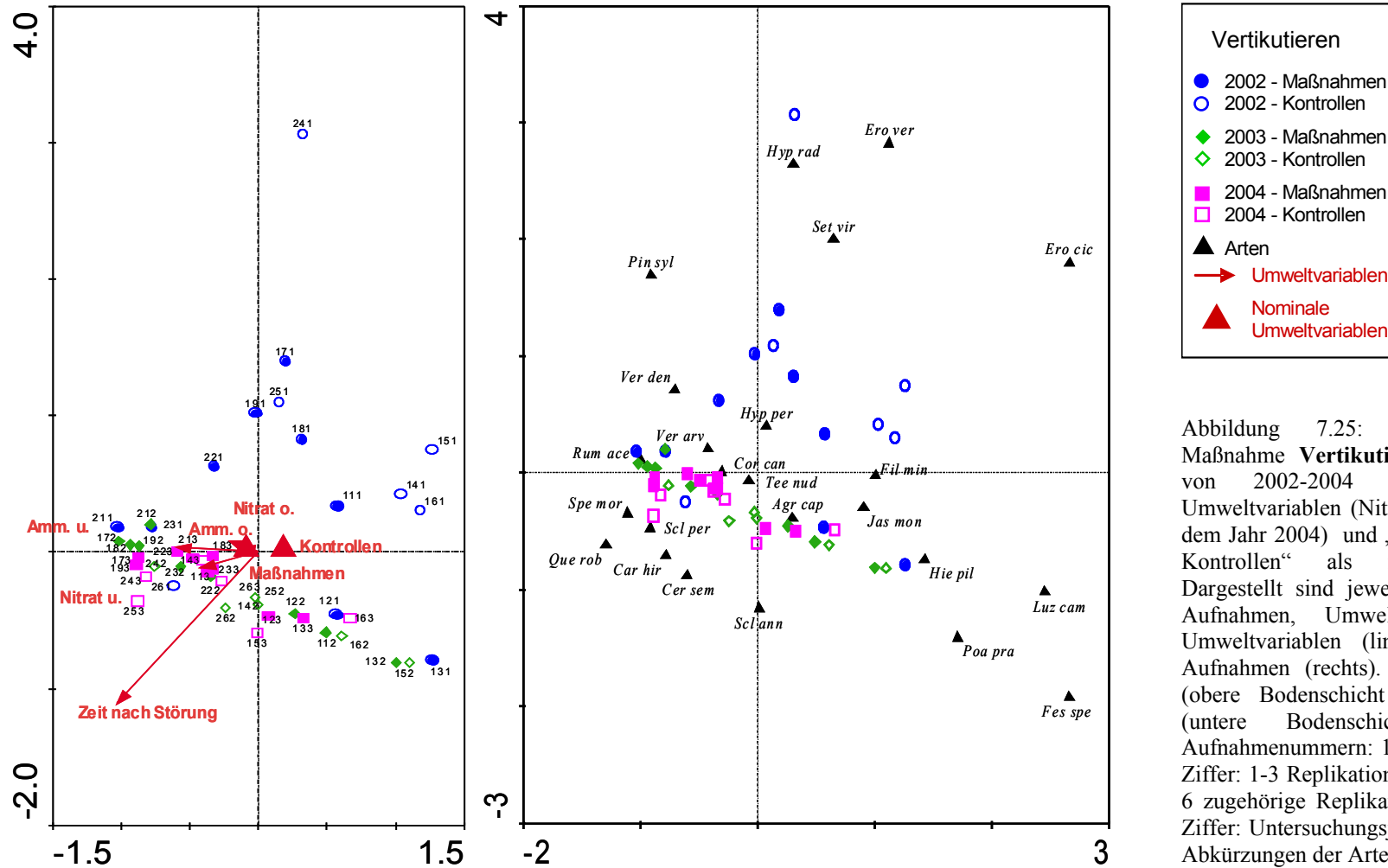


Abbildung 7.25: Korrespondenzanalyse der Maßnahme **Vertikutieren** mit den Frequenzdaten von 2002-2004 unter Einbeziehung von Umweltvariablen (Nitrat- und Ammoniumwerte aus dem Jahr 2004) und „Maßnahmen im Gegensatz zu Kontrollen“ als nominale Umweltvariablen. Dargestellt sind jeweils die Achsen 1 und 2 der Aufnahmen, Umweltvariablen und nominalen Umweltvariablen (links) sowie der Arten und Aufnahmen (rechts). Amm.=Ammonium, o.=oben (obere Bodenschicht 0-13 cm Tiefe), u.=unten (untere Bodenschicht 13-25 cm Tiefe). Aufnahmenummern: 1. Ziffer: 1-2: Standorte I-II, 2. Ziffer: 1-3 Replikationen der Maßnahmenflächen, 4-6 zugehörige Replikationen der Kontrollflächen, 3. Ziffer: Untersuchungsjahr 1=2002, 2=2003, 3=2004. Abkürzungen der Arten: vgl. Anhang C Artenliste.

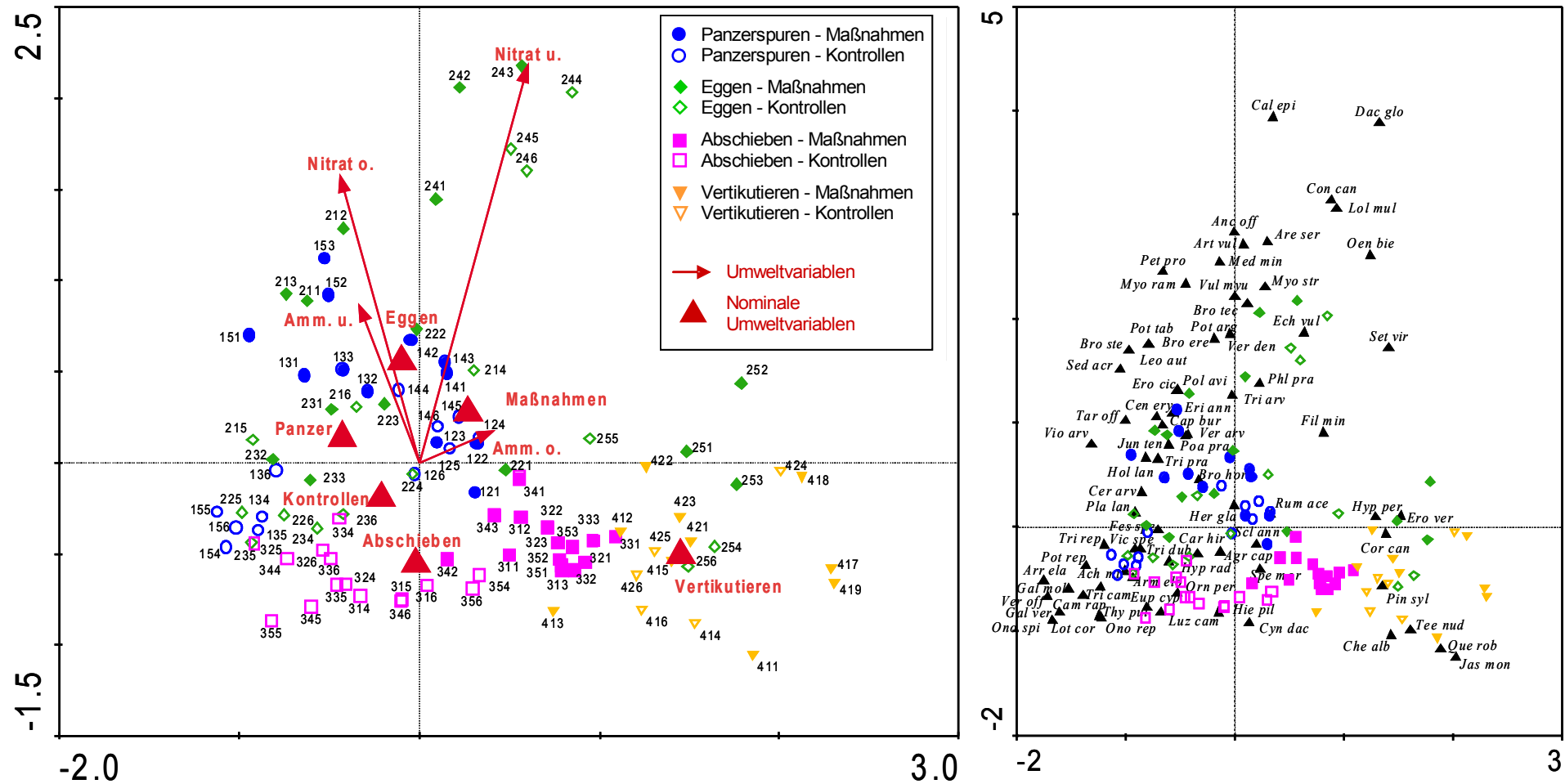


Abbildung 7.26: Korrespondenzanalyse der verschiedenen Pflegemaßnahmen (Panzerspuren, Eggen, Abschieben und Vertikutieren) mit den Frequenzdaten von 2002 unter Einbeziehung von Umweltvariablen (Nitrat- und Ammoniumwerte aus dem Jahr 2004) und den verschiedenen Pflegemaßnahmen sowie „Maßnahmen im Gegensatz zu Kontrollen“ als nominale Umweltvariablen. Dargestellt sind jeweils die Achsen 1 und 2 der Aufnahmen, Umweltvariablen und nominalen Umweltvariablen (links) sowie der Arten und Aufnahmen (rechts). Amm.=Ammonium, o.=oben (obere Bodenschicht 0-13 cm Tiefe), u.=unten (untere Bodenschicht 13-25 cm Tiefe). Aufnahmenummern: 1. Ziffer: 1=Panzerspuren, 2=Eggen, 3=Abschieben, 4=Vertikutieren; 2. Ziffer: 1-5: Standorte I-V, 3. Ziffer: 1-3 Replikationen der Maßnahmenflächen, 4-6 zugehörige Replikationen der Kontrollflächen. Abkürzungen der Arten: vgl. Anhang C Artenliste.

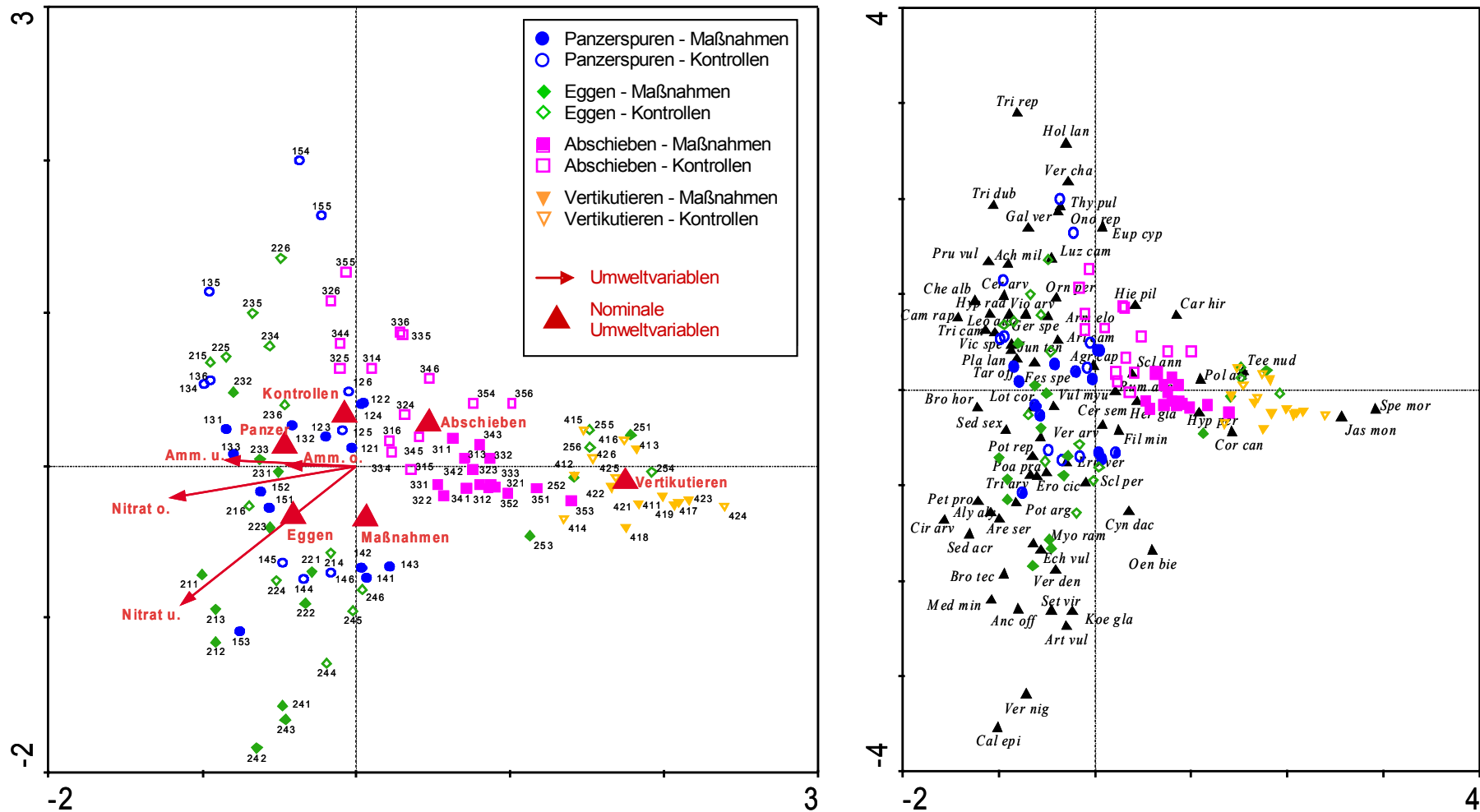


Abbildung 7.27: Korrespondenzanalyse der verschiedenen Pflegemaßnahmen (Panzerspuren, Eggen, Abschieben und Vertikutieren) mit den Frequenzdaten von 2004 unter Einbeziehung von Umweltvariablen (Nitrat- und Ammoniumwerte aus dem Jahr 2004) und den verschiedenen Pflegemaßnahmen sowie „Maßnahmen im Gegensatz zu Kontrollen“ als nominale Umweltvariablen. Dargestellt sind jeweils die Achsen 1 und 2 der Aufnahmen, Umweltvariablen und nominalen Umweltvariablen (links) sowie der Arten und Aufnahmen (rechts). Amm.=Ammonium, o.=oben (obere Bodenschicht 0-13 cm Tiefe), u.=unten (untere Bodenschicht 13-25 cm Tiefe). Aufnahmenummern: 1. Ziffer: 1=Panzerspuren, 2=Eggen, 3=Abschieben, 4=Vertikutieren; 2. Ziffer: 1-5: Standorte I-V, 3. Ziffer: 1-3 Replikationen der Maßnahmenflächen, 4-6 zugehörige Replikationen der Kontrollflächen. Abkürzungen der Arten: vgl. Anhang C Artenliste.

Tabelle 7.4: Eigenwerte, Korrelation Arten-Umweltvariablen, Kumulativer Prozentanteil der Varianz der Arten bzw. des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen der Korrespondenzanalysen der Maßnahmen Panzerspuren, Eggen, Abschieben und Vertikutieren der Abb. 7.22-7.25.

PANZERSPUREN

Achsen	1	2	3	4	Total inertia 2,538
Eigenwerte	0,409	0,325	0,248	0,176	
Korrelation Arten-Umweltvariablen	0,675	0,437	0,426	0,526	
Kumulativer Prozentanteil der Varianz					
der Arten	16,1	28,9	38,7	45,6	
der Arten-Umwelt-Beziehung	34,2	45,6	53,8	62,7	

EGGEN

Achsen	1	2	3	4	Total inertia 2,608
Eigenwerte	0,473	0,354	0,213	0,184	
Korrelation Arten-Umweltvariablen	0,189	0,498	0,618	0,645	
Kumulativer Prozentanteil der Varianz					
der Arten	18,1	31,7	39,9	46,9	
der Arten-Umwelt-Beziehung	3,8	23,4	41,6	58,7	

ABSCHIEBEN

Achsen	1	2	3	4	Total inertia 1,429
Eigenwerte	0,356	0,154	0,137	0,087	
Korrelation Arten-Umweltvariablen	0,885	0,522	0,666	0,296	
Kumulativer Prozentanteil der Varianz					
der Arten	24,9	35,7	45,3	51,4	
der Arten-Umwelt-Beziehung	59,4	68,3	81,3	82,9	

VERTIKUTIEREN

Achsen	1	2	3	4	Total inertia 1,048
Eigenwerte	0,226	0,17	0,105	0,098	
Korrelation Arten-Umweltvariablen	0,554	0,514	0,666	0,593	
Kumulativer Prozentanteil der Varianz					
der Arten	21,6	37,8	47,8	57,1	
der Arten-Umwelt-Beziehung	22,9	37,7	53,1	64,5	

Tabelle 7.5: Eigenwerte, Korrelation Arten-Umweltvariablen, Kumulativer Prozentanteil der Varianz der Arten bzw. des Verhältnisses Arten-Umweltvariablen der Korrespondenzanalysen der verschiedenen Maßnahmen in den Jahren 2002 und 2004 der Abb. 7.26 und 7.27.

2002

Achsen	1	2	3	4	Total inertia 2,779
Eigenwerte	0,411	0,274	0,186	0,178	
Korrelation Arten-Umweltvariablen	0,713	0,723	0,581	0,596	
Kumulativer Prozentanteil der Varianz					
der Arten	14,8	24,6	31,3	37,7	
der Arten-Umwelt-Beziehung	30,2	51	60,1	69,3	

2004

Achsen	1	2	3	4	Total inertia 2,230
Eigenwerte	0,406	0,27	0,201	0,143	
Korrelation Arten-Umweltvariablen	0,817	0,61	0,412	0,355	
Kumulativer Prozentanteil der Varianz					
der Arten	18,2	30,3	39,3	45,7	
der Arten-Umwelt-Beziehung	42	57,6	62,9	65,7	

7.3.7 Etablierung Silbergras (*Corynephorus canescens*)

In Abbildung 7.28 ist die Gesamtanzahl an Silbergrashorsten auf den flach abgeschobenen Streifen dargestellt, links im September 2003, rechts daneben im September 2004.

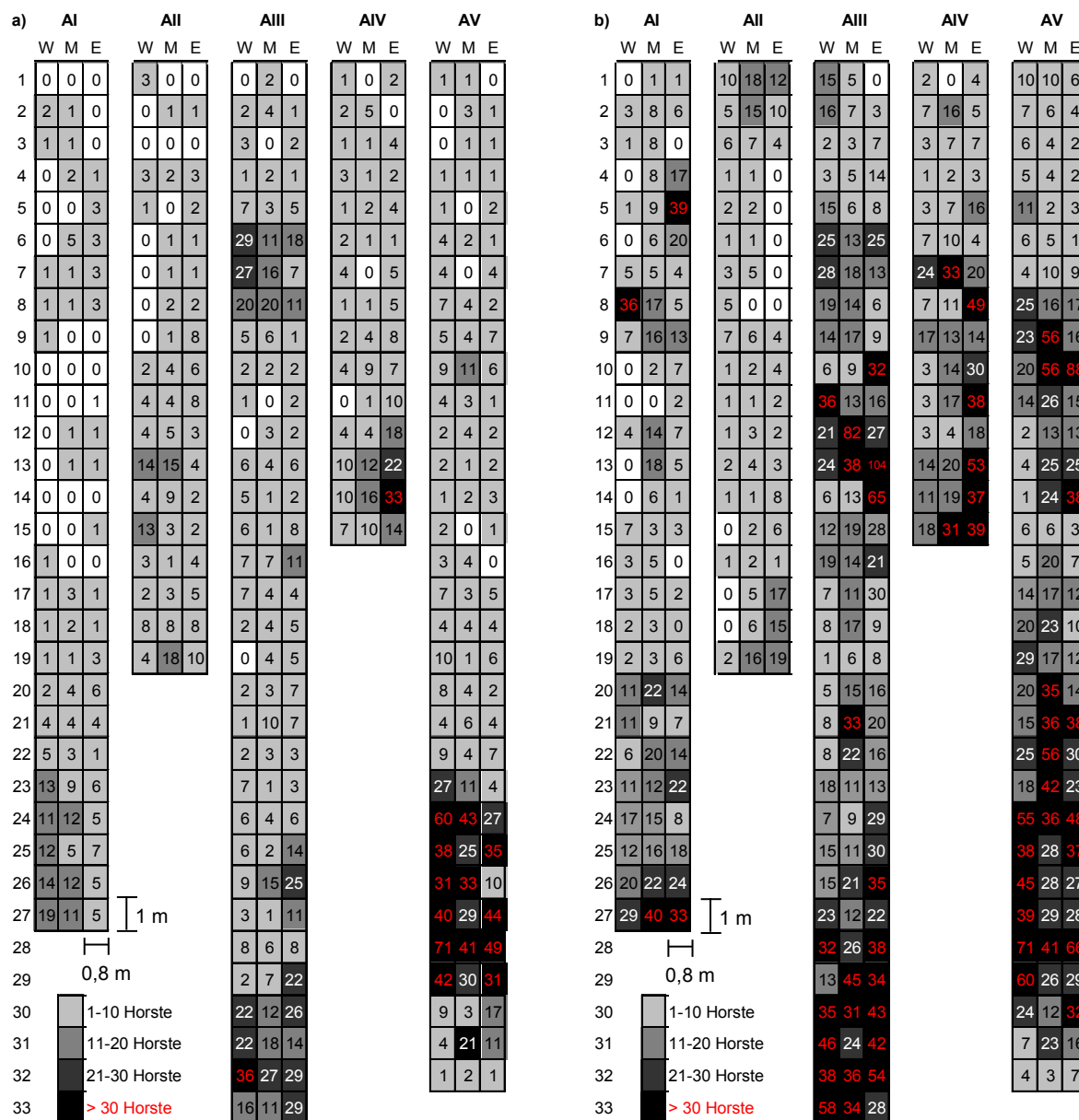


Abbildung 7.28: Muster der Gesamtanzahl an Silbergrashorsten auf den fünf flach abgeschobenen Streifen (AI-V) im September 2003 (a) und im September 2004 (b). W=West, M=Mitte, E=Ost.

Die Silbergrashorste im September 2003 sind nicht gleichmäßig verteilt, sondern geklumpt. Es treten sowohl Bereiche mit keinen oder nur sehr wenigen Horsten auf als auch Zentren, in denen besonders viele Horste vorkommen. 2004 haben sich diese Zentren erweitert, außerdem sind einige neue entstanden.

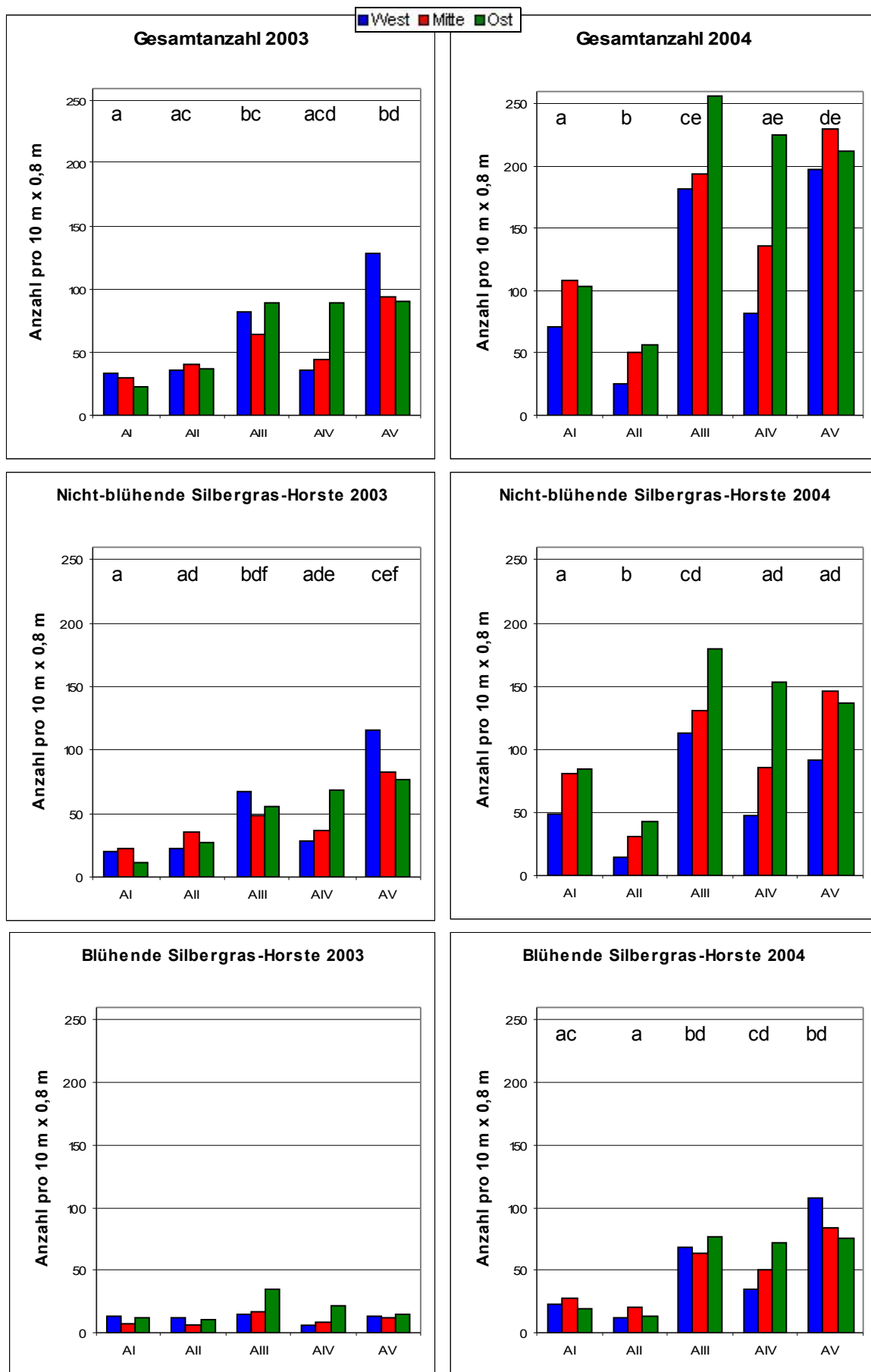


Abbildung 7.29: Anzahl an Silbergrashorsten auf den fünf flach abgeschobenen Streifen (AI-V) im September 2003 und 2004. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Streifen AI-V.

In Abbildung 7.29 ist die Gesamtanzahl an Silbergrashorsten 2003 und 2004 dargestellt, in den Diagrammen darunter die Teilmengen nicht-blühende und blühende Horste 2003 und 2004. Um den Einfluss der Windrichtung auf die Besiedlung der Teilstreifen zu ermitteln, wurden die Daten aus dem Jahr 2003, also zwei Jahre nach der Bodenstörung, auf statistische Unterschiede hin untersucht. Es liegen keine signifikanten Unterschiede zwischen den westlichen, mittleren und östlichen Teilstreifen vor.

Vergleicht man die verschiedenen Streifen I bis V miteinander, so lassen sich sowohl 2003 als auch 2004 Unterschiede zwischen den Streifen feststellen, die aber nicht bei allen Kategorien (Gesamtanzahl, nicht-blühende, blühende Horste) identisch sind. Die signifikanten Unterschiede sind in Abbildung 7.29 mit unterschiedlichen Buchstaben dargestellt. Als allgemeine Tendenz lässt sich aber ableiten, dass sich die am engsten benachbarten Streifen I und II mit den geringsten Mengen an Silbergrashorsten von den anderen drei Streifen mit deutlich höheren Werten unterscheiden.

Tabelle 7.6: Übersicht über die Anzahl an Silbergrashorsten auf den abgeschobenen Streifen AI-V einzeln sowie der Mittelwerte \pm Standardabweichung jeweils pro 10 m Länge.

		Gesamt	nicht-blühend	blühend
AI	2003	85,19	53,33	31,85
AI	2004	282,22	212,96	69,26
AII	2003	112,11	85,79	26,32
AII	2004	133,16	88,42	44,74
AIII	2003	237,27	171,21	66,06
AIII	2004	631,21	423,03	208,18
AIV	2003	169,33	133,33	36,00
AIV	2004	442,67	286,67	156,00
AV	2003	313,44	274,38	39,06
AV	2004	639,38	372,8125	266,56
AI-V	2003	183,47 \pm 93,19	143,61 \pm 85,82	39,86 \pm 15,41
AI-V	2004	425,73 \pm 220,42	276,78 \pm 132,53	148,95 \pm 93,00

Die Anzahl an Silbergrashorsten hat in allen Kategorien (Gesamtanzahl, nicht-blühende, blühende Horste) von 2003 auf 2004 erheblich zugenommen (Abb. 7.29, Tab. 7.6). Die Gesamtanzahl stieg von 183 auf 426 pro 10 m Länge. Lässt man die unterschiedliche Länge der Streifen außer Betracht, hat sich die Gesamtanzahl von 2483 im Jahr 2003 auf 5808 im Jahr 2004 mehr als verdoppelt.

Das Silbergras keimt vorwiegend im feuchten Herbst und zeitigen Frühjahr, bildet dann im ersten Jahr einen nicht-blühenden Horst aus, der meist erst im zweiten Jahr zur Blüte kommt. Vergleicht man die Werte der nicht-blühenden Horste 2003 mit den blühenden Horsten 2004, müssten diese Anzahlen weitgehend identisch sind – für den Fall, dass alle Horste im zweiten Jahr zur Blüte kommen. In Abbildung 7.30a ist das Muster der Differenzen dargestellt, rechts daneben die entsprechenden Diagramme. Die Diagramme b) und c) ähneln sich zwar stark, identisch sind sie aber nicht, wie das Diagramm d) der Differenzen der Werte zeigt.

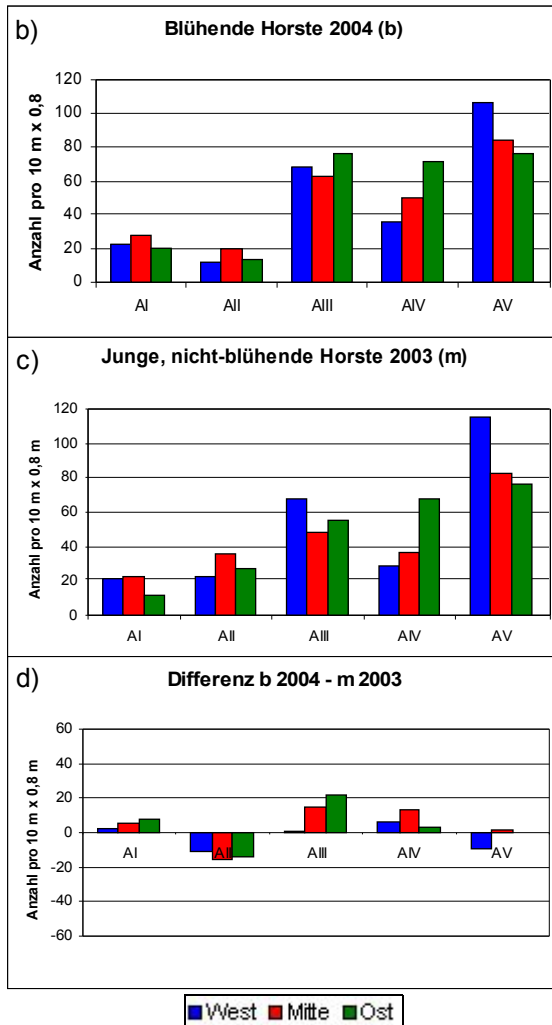
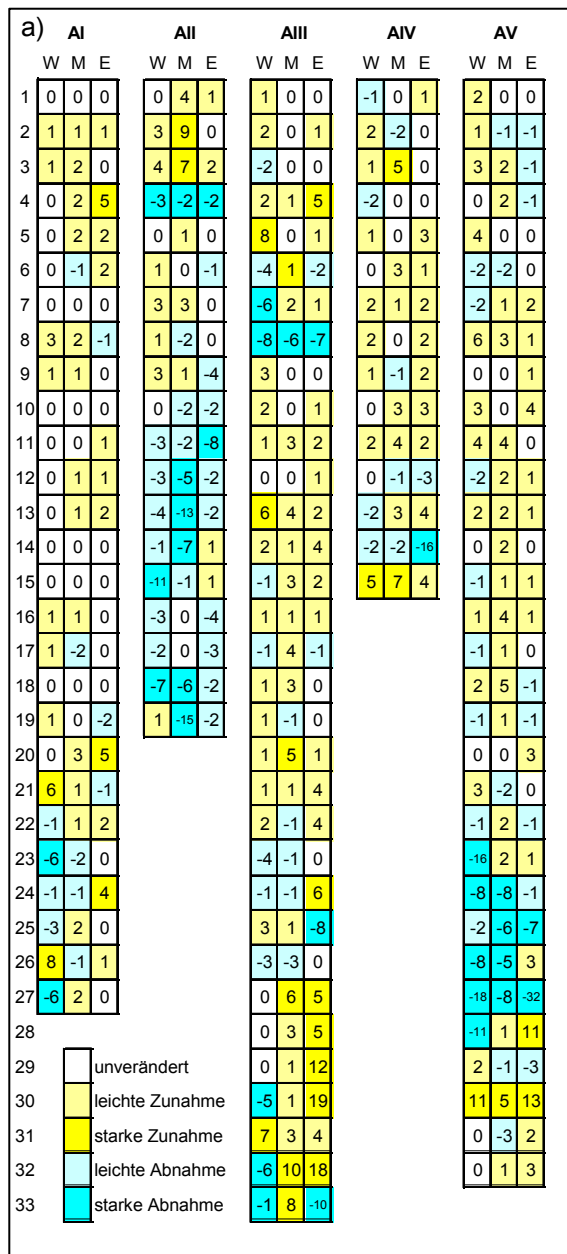


Abbildung 7.30: a) Muster der Differenz der blühenden Silbergrashorste 2004 und der jungen, nicht-blühenden Silbergrashorste 2003, b) Anzahl blühender Silbergrashorste 2004, c) nicht-blühender Horste 2003 und d) die Differenz davon auf den fünf abgeschobenen Streifen AI-V. W=West, M=Mitte, E=Ost.

Auf den Streifen I, III und IV fand eine Zunahme an blühenden Horsten im Vergleich zu nicht-blühenden statt, während es auf den Streifen II und V vorwiegend zu einer Abnahme kam. Abnahmen fanden geklumpt statt und zwar vorwiegend in den Zentren (vgl. Abb. 7.30a mit Abb. 7.28).

Um den Einfluss der Umgebungsvegetation auf die Besiedlung mit Silbergras zu ermitteln, erfolgte im September 2003 eine Erfassung der Silbergraspopulation, die die abgeschobenen Streifen umgibt, mit Hilfe einer Rasterkartierung (Rastergröße 2 m x 2 m) (Abb. 7.31).

Es zeigt sich, dass sich die Zentren mit einer hohen Dichte von Silbergrashorsten in unmittelbarer Nachbarschaft zu großen Populationsdichten in der Umgebungsvegetation auftreten.

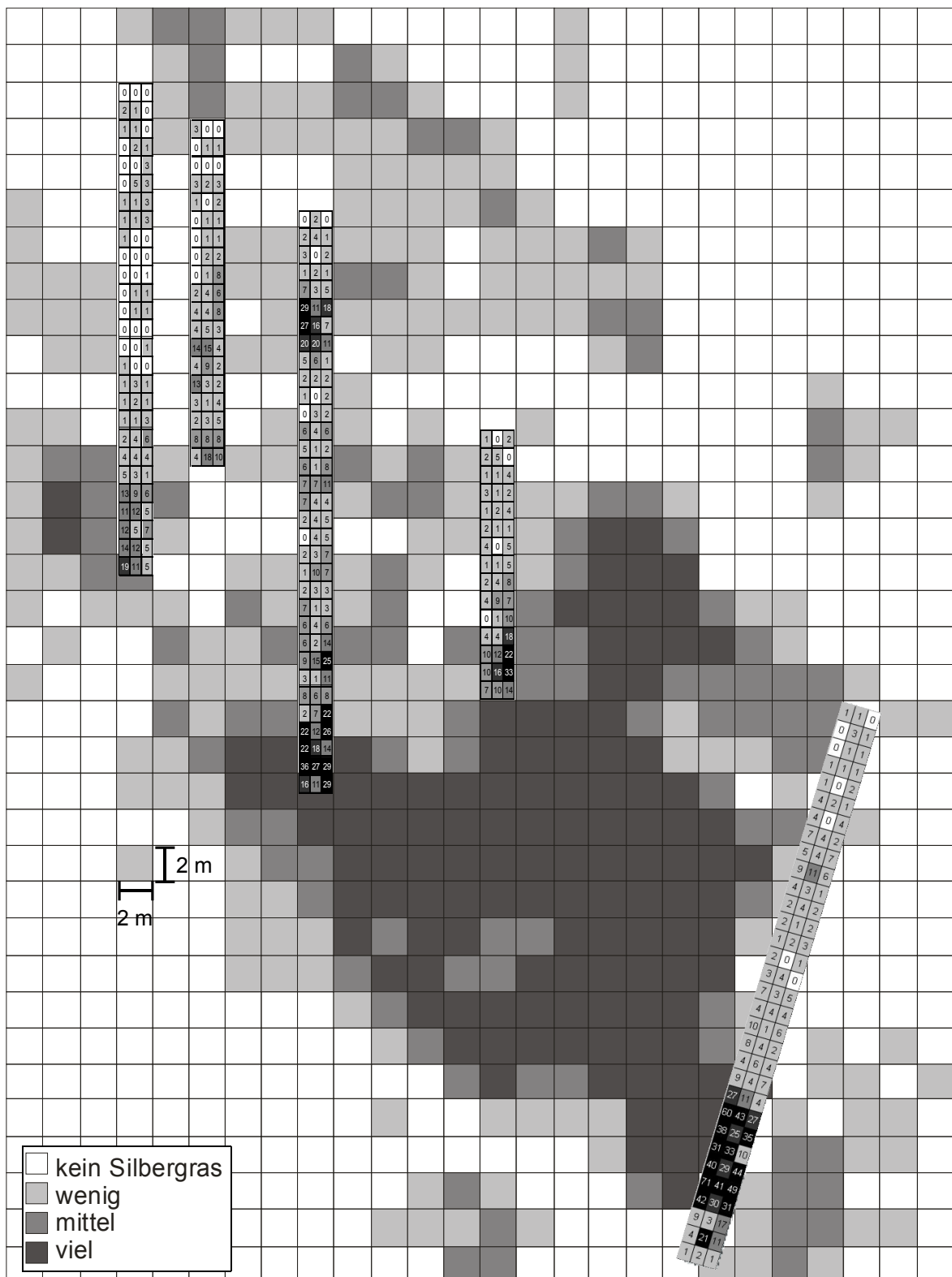


Abbildung 7.31: Muster der Dichte der Silbergraspopulation, die die fünf flach abgeschobenen Streifen umgibt. Rastergröße 2 m x 2 m. Auf den fünf Streifen ist die Anzahl der Silbergrashorste im September 2003 dargestellt (vgl. Abb. 7.28).

Der Streifen V ist nicht komplett dicht mit Silbergras besiedelt, obwohl er in der Hauptwindrichtung West liegt, sondern nur dort, wo sich direkt angrenzend viele Silbergrashorste befinden.

Räumliche Autokorrelationsanalyse:

Die Muster der Silbergrashorste (Gesamt, nicht-blühend, blühend in den Jahren 2003 und 2004) wurden einer Räumlichen Autokorrelationsanalyse unterzogen (Abb. 7.32).

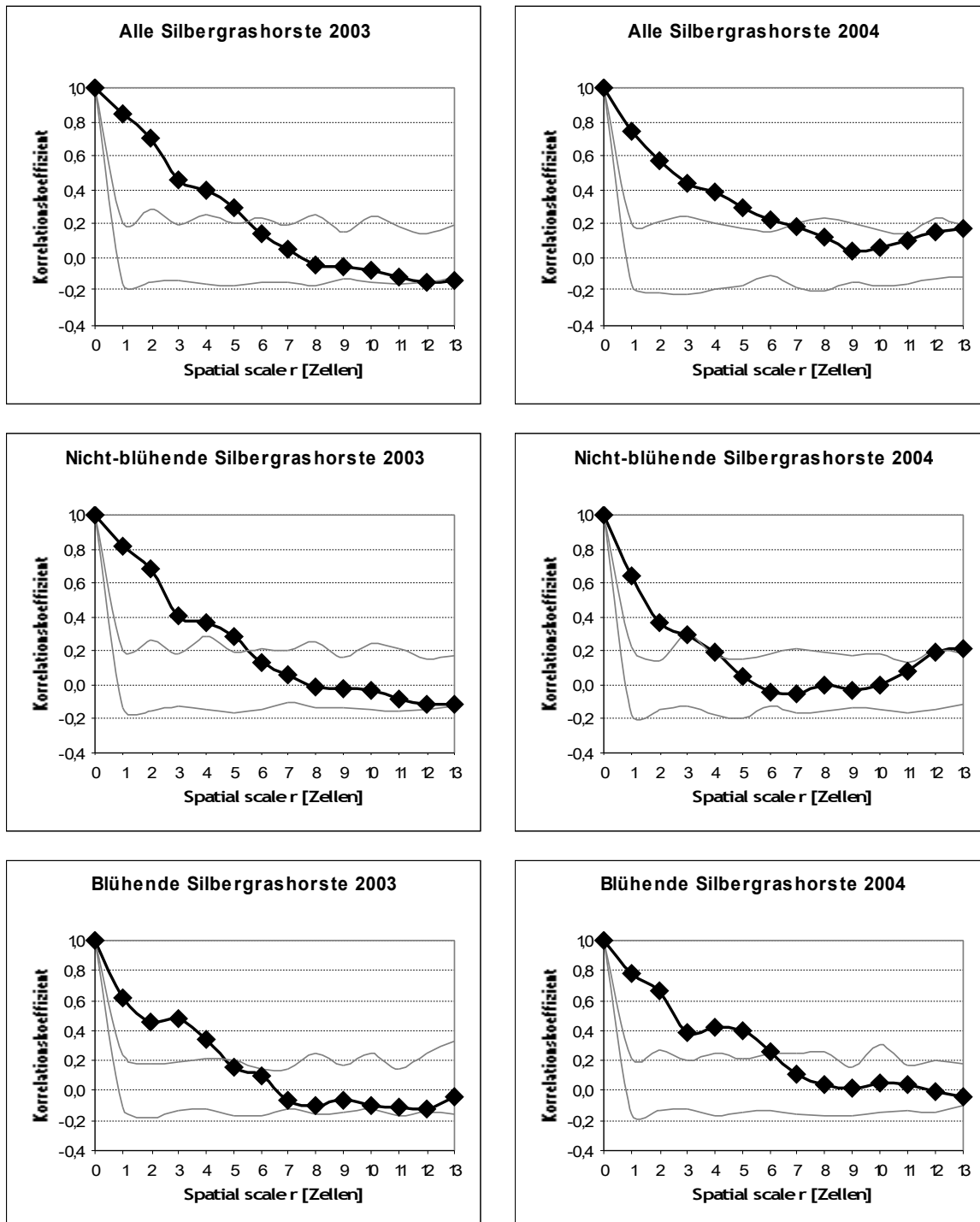


Abbildung 7.32: Räumlicher Autokorrelationskoeffizient und zugehörige Konfidenzintervalle (n=99) der Muster der Silbergrashorste auf den fünf flach abgeschobenen Streifen (AI-V) im September 2003 und 2004. Pearson Korrelationskoeffizient zwischen zwei Variablen v_i und m_i über alle Zellen i der Untersuchungsfläche, wobei v_i der Wert der Variable „Anzahl Silbergrashorste“ in einer bestimmten Zelle i ist und m_i der Mittelwert dieser Variable innerhalb eines Ringes mit Radius r (Spatial scale r [Zellen]; maximaler Radius $r=13$ entspricht ca. der halben Länge der Streifen) und Ringbreite 1 um die Zelle i .

Tabelle 7.7: Positiver Korrelationskoeffizient bis Radius r der Muster der Silbergrashorste auf den fünf flach abgeschobenen Streifen (AI-V) im September 2003 und 2004.

	2003	2004
Alle Silbergrashorste	$r \leq 5$	$r \leq 6$
Nicht-blühende Silbergrashorste	$r \leq 5$	$r \leq 4$
Blühende Silbergrashorste	$r \leq 4$	$r \leq 6$

Bei kleineren Distanzen bis etwa 4-6 m liegt bei allen sechs Mustern ein signifikanter positiver Korrelationskoeffizient vor (Abb. 7.32, Tab. 7.7), bei größeren Distanzen liegt der Korrelationskoeffizient um 0 im Bereich der Konfidenzintervalle, was somit als zufälliges Muster zu interpretieren ist.

Auch für die umgebende Silbergraspopulation wurde eine Räumliche Autokorrelationsanalyse durchgeführt (Abb. 7.33), um diese spezielle Population zu charakterisieren. Dabei wurden die abgeschobenen Streifen nicht mit einbezogen.

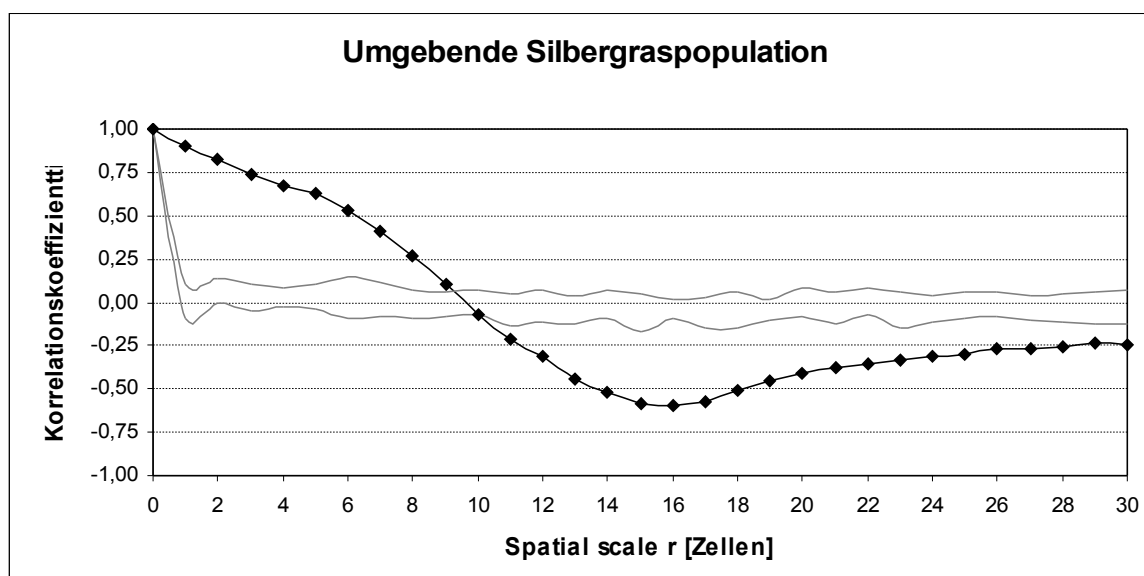


Abbildung 7.33: Räumlicher Autokorrelationskoeffizient und zugehörige Konfidenzintervalle ($n=99$) der die fünf flach abgeschobenen Streifen (AI-V) umgebenden Silbergraspopulation im September 2003. Pearson Korrelationskoeffizient zwischen zwei Variablen v_i und m_i über alle Zellen i der Untersuchungsfläche, wobei v_i der Wert der Variable „Anzahl Silbergrashorste“ in einer bestimmten Zelle i ist und m_i der Mittelwert dieser Variable innerhalb eines Ringes mit Radius r (Spatial scale r [Zellen]) und Ringbreite 1 um die Zelle i .

Bis zu einer Distanz von $r=9$, also ca. 18 m, liegt ein positiver Korrelationskoeffizient vor, ab $r=11$, also ca. 22 m, ein negativer, der zunächst stark abnimmt und anschließend wieder leicht ansteigt. Ein stark positiver Korrelationskoeffizient ($r > 0,5$) liegt bis Radius $r=7$, also ca. 14 m vor, danach nimmt er immer weiter ab, bis er bei $r=10$ mit einem Wert von knapp unter 0 innerhalb des Konfidenzintervalls liegt. Die positive Korrelation bis ca. 20 m passt gut zu dem beobachteten Muster der Silbergraspopulation (vgl. Abb. 7.31), die zwischen den Streifen III, IV und V eine besonders hohe Dichte an Silbergrashorsten aufweist.

7.4 Diskussion

7.4.1 Diskussion der Ergebnisse

Bodenverdichtung durch Panzer

Die auf Bodenverdichtung untersuchten Stellen „Sand“, „Fahrspur“, „Hügel“ und „Kontrollen“ zeigten keine signifikanten Unterschiede. In der obersten Bodenschicht war als Tendenz erkennbar, dass die Kontrollstellen die geringste Verdichtung aufwiesen, gefolgt von den Sandstellen. In den Panzerspuren lag eine etwas höhere Verdichtung vor, insbesondere auf kleinen „Hügeln“, wo mehr Gewicht pro Fläche einwirken konnte. Die geringen Unterschiede können zum einen dadurch bedingt sein, dass es sich um eine einmalige Befahrung handelte und andererseits, dass die Verdichtung durch Panzer geringer ist als häufig angenommen. Bei Panzern verteilt sich das hohe Gewicht auf die relativ große Fläche der Ketten, so dass im Vergleich zu vielen anderen Fahrzeugen sogar weniger Gewicht pro Fläche einwirkt.

Deckungswerte

Die Deckungswerte aller Pflanzengruppen liegen bedingt durch die Störung auf den Maßnahmenflächen zunächst niedriger als auf den Kontrollflächen – am deutlichsten sichtbar beim Abschieben, was die stärkste Störung darstellt. Eine Ausnahme ist die vertikutierte Fläche, auf der die Entwicklung der Deckungswerte sehr ähnlich wie auf den Kontrollflächen verläuft. Das ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass es sich bei diesem Standort um ein relativ frühes Sukzessionsstadium handelt. Entscheidend ist jedoch, dass die Deckungswerte der Gräser auf den Maßnahmenflächen meist etwa 5-10% höher als auf den Kontrollflächen liegen, was sich als Förderung der Gräser (insbesondere von *Corynephorus canescens*) interpretieren lässt.

Die verschiedenen Pflanzengruppen unterschieden sich in der Wiederbesiedlung. Bei den Rosetten treten die höchsten Werte im ersten Jahr auf (Ausnahme Panzerspuren), womit sie ein ähnliches Verhalten wie in Experiment 1 (Kapitel 5) aufweisen. Die Gräser und Kryptogamen nehmen allmählich zu, ebenso wie bei Experiment 1 (Kapitel 5), allerdings sind die absoluten Werte hier am Hainberg meist höher.

Frequenzsummen

Diese Ähnlichkeit gilt auch für die Frequenzsummen, die als Maß für die Wiederbesiedlung der Fläche dienen. Bei den Rosetten tritt ebenfalls eine starke Zunahme der Werte im ersten Jahr auf, wobei jedoch die allerhöchsten Werte im Herbst 2004 auftreten, bedingt durch eine besonders starke Keimung von Frühjahrstherophyten wie z.B. *Teesdalia nudicaulis*. Ein „Einbruch“ der Werte 2003 tritt wie auch bei Experiment 1 (Kapitel 5) auf.

Nitrat und Ammoniumwerte des Bodens

Bei den Panzerspuren und den geggten Flächen erweist sich jeweils der Standort V auf den Kontrollflächen als am nährstoffärmsten. Dass auf den Maßnahmenflächen hingegen kein deutlicher Unterschied zu den anderen Standorten erkennbar ist, könnte auf eine gewisse Mobilisierung von Nährstoffen durch die Störung zurückzuführen sein, da bei dieser Maßnahme die gesamte Biomasse auf der Fläche verblieben ist.

Artenzahl

Bei den Maßnahmen Panzerspuren und Eggen gibt es keine deutlichen Unterschiede in den Artenzahlen auf den Maßnahmen- und den Kontrollflächen. Bei diesen Maßnahmen verblieb bei der Störung auch das gesamte organische Material auf der Fläche, so dass eine Wiederbesiedlung mit den vorher bzw. in der Umgebung vorhandenen Arten relativ zügig erfolgen konnte. Im Gegensatz dazu wurde beim Abschieben die oberste Bodenschicht entfernt, so dass die Arten erst wieder einwandern mussten. Dass beim Vertikutieren keine deutlichen Unterschiede in den Artenzahlen auf den Maßnahmen- und Kontrollflächen auftreten, liegt daran, dass es sich hierbei um ein sehr frühes Sukzessionsstadium handelt, das an sich relativ artenarm ist, so dass evtl. vorhandene Unterschiede dementsprechend auch geringer ausfallen. Außerdem wurde hier im Gegensatz zum Abschieben die Biomasse auch weniger vollständig entfernt, was eine schnelle Wiederbesiedlung zur Folge hat.

Multivariate Analyse der Vegetationsdynamik

Die Panzerspuren und die geggten Flächen, die auf mehr Standorte im NSG Hainberg verteilt liegen als die abgeschobenen Streifen und die vertikutierten Flächen, trennen sich weitgehend nach Standorten auf – bis auf die relativ dicht nebeneinander liegenden geggten Flächen I, II und III. Bei den Panzerspuren und den geggten Flächen nehmen die Unterschiede zwischen den Maßnahmen und den Kontrollflächen im Laufe der Zeit ab – besonders in den späteren Sukzessionsstadien mit einem höheren Nährstoffgehalt. Der deutliche Unterschied bei den abgeschobenen Streifen liegt vor allem an der Stärke der Störung. Abschieben ist im Vergleich zu den anderen Maßnahmen der stärkste Eingriff, der sich somit am nachhaltigsten auswirkt.

Etablierung Silbergras (*Corynephorus canescens*)

Eine der zu klärenden Fragen war, ob die Wiederbesiedlung auf den abgeschobenen Streifen von der Windrichtung abhängt. Dazu wurde die Anzahl der Silbergrashorste auf den einzelnen Streifen bestimmt (jeweils 1 m Länge West, Mitte und Ost). Es ergab sich kein signifikanter Unterschied zwischen den Teilstreifen. Für die Analyse wurden die Daten aus dem Jahr 2003 herangezogen, also zwei Jahre nach der Bodenstörung, da bis zu diesem Zeitpunkt die Besiedlung weitgehend von der Umgebung aus erfolgt sein musste.

Durch die Abtragung der obersten Bodenschicht von ca. 10-20 cm kann eine Wiederbesiedlung aus der Diasporenbank ausgeschlossen werden, da Silbergras keine langlebige Samenbank aufbaut und daher in tieferen Bodenschichten keine oder kaum keimfähige Samen zu erwarten sind (vgl. REGENFUSS 1999, JENTSCH 2004). 2002, im ersten Jahr nach der Bodenstörung, konnten sich Silbergrashorste etablieren, die noch im Herbst 2001 unmittelbar nach der Bodenstörung bzw. im Frühjahr 2002 gekeimt sind. Zur Blüte kam der Großteil erst 2003 im zweiten Jahr, so dass erst bei der Kartierung im September 2004 Horste auftreten konnten, die durch Ausbreitung auf den Streifen entstanden sind. Das trägt auch dazu bei, dass sich die Anzahl der Horste von 2003 auf 2004 drastisch erhöht hat, da Spenderhorste sowohl in der Umgebung als auch auf den Streifen selbst vorhanden waren. Da das Silbergras mehrjährig ist, sind von den etablierten Horsten zumindest aus Altersgründen noch keine abgestorben. Ausdünnungseffekte durch Konkurrenz treten v.a. bei Keimlingen auf (BÖGER 2002).

Beim Vergleich der nicht-blühenden Silbergrashorste 2003 mit den blühenden Silbergrashorsten 2004 lässt sich feststellen, dass in den dicht mit Silbergras besiedelten Zentren weniger Pflanzen blühen als zu erwarten wäre. Wahrscheinlich sind aufgrund der hohen Dichte dort nicht alle Pflanzen zur Blüte gekommen. In anderen Bereichen blühen aber mehr Horste als 2003 nicht-blühende Horste vorkommen, was darauf schließen lässt, dass vereinzelt auch schon einjährige Horste zur Blüte kommen. Dieses Phänomen kann häufig auf stark gestörten Flächen beobachtet werden (vgl. BÖGER 2006).

Nach dem Vergleich der Besiedlungsmuster auf den Streifen 2003 mit der Umgebungskartierung (Rastergröße 2 m x 2 m) wurde deutlich, dass die unmittelbare Umgebung bis ca. 2 m für Ausbreitung und erfolgreiche Etablierung entscheidend ist. In Bereichen hoher Silbergrasdichte ist die Zahl der Horste auf den benachbarten abgeschobenen Streifen deutlich erhöht. Bei Streifen V, der sich östlich der dichten Silbergraspopulation befindet, treten besonders viele Horste nur dort auf, wo in unmittelbarer Nachbarschaft eine hohe Dichte vorliegt, nicht aber bei größerem Abstand. Dies bestätigt die Beobachtungen von BÖGER (2002, 2006), dass gerade für das Silbergras die Nahausbreitung von größerer Bedeutung ist als die Fernausbreitung. Das Vorkommen einer dichten Population in der Nähe scheint also wichtiger zu sein als die Windrichtung.

Probleme und Verbesserungsvorschläge

Ideal wäre gewesen, Panzerspuren, geeegte Flächen, abgeschobene Bereiche und vertikutierte Flächen jeweils gleichzeitig an einem Standort zu haben und dann noch repliziert in verschiedenen Sukzessionsstadien. Dies war aber aus räumlichen und organisatorischen Gründen leider nicht möglich. Daher war die Analyse und Interpretation etwas schwieriger, aber nicht unmöglich.

Bei den Untersuchungsflächen am Hainberg fehlen im Gegensatz zu den Experimenten in Tennenlohe (Kapitel 5 und 6) Vegetationsaufnahmen vor den Störungen. Dies stellt

insofern kein großes Problem dar, da die in der Regel zu den Maßnahmenflächen dicht benachbart liegenden Kontrollflächen den ungestörten Zustand verkörpern. Größere Abstände und damit unter Umständen eine ungenaue Widerspiegelung des Zustandes vor der Störung kann aber bei den großflächigeren geeegten Flächen gegeben sein. Hier wäre eine Vegetationserfassung vor der Störung hilfreich und interessant gewesen.

FAZIT

Die Größe der Störung und die Menge der verbliebenen organischen Reste hat großen Einfluss auf die Wiederbesiedlung. Es stellen sich vorwiegend Arten der umgebenden Vegetation wieder ein, allerdings unterscheidet sich die Geschwindigkeit bei den verschiedenen Maßnahmen.

7.4.2 Vergleich mit Literaturangaben

Neben den hier untersuchten Störungen durch Panzer, Eggen, Flaches Abschieben und Vertikutieren gibt es natürlich noch weitere Pflegemaßnahmen, die für den Erhalt von Sandmagerrasen geeignet sind. Eine sehr gute Beschreibung findet sich in QUINGER & MEYER (1995). Daher wird hier nicht auf alle Möglichkeiten eingegangen, sondern es werden nur einige weitere Maßnahmen exemplarisch erwähnt. Außerdem werden einige weitere interessante Forschungsergebnisse vorgestellt.

Die in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Pflegemaßnahmen sind nicht die ersten, die im NSG Hainberg durchgeführt und wissenschaftlich untersucht wurden. WOLF (2003) verglich die Maßnahmen Schlegelmahd, Bodenfräsen und Oberbodenabtrag an verschiedenen Standorten. Dabei zeigte sich, dass lediglich die Maßnahme Schlegelmahd an allen Standorten ähnlich wirkte. Gefördert wurden allerdings v.a. Arten der Sandgrasnelkenflur (Armerio-Festucetum) und es trat ein rascher Schluss der Vegetationsdecke auf. Beim Bodenfräsen, was eine Art Umgraben darstellt, zeigen sich vergleichbare Effekte wie beim Eggen, das in der vorliegenden Arbeit untersucht wurde: es kommt zu einem raschen Schluss der Vegetationsdecke und die Schaffung von Pionierstandorten ist schwierig, wenn auch nicht unmöglich. Beim Oberbodenabtrag war der Erfolg zur Schaffung von Pionierstadien auch abhängig vom Standort. Auf sehr sandigem Substrat konnte sich das Silbergras sehr gut etablieren.

Auch diese Untersuchungen verdeutlichen, dass für Schaffung von Pionierstadien mit dem Silbergras als einer Zielart drei Voraussetzungen erfüllt sein müssen:

- Es muss sich um einen geeigneten Standort handeln - also sandiger Untergrund zumindest in den tieferen Bodenschichten, Bodenwassergehalt wie in einer typischen Silbergrasflur (vgl. BÖGER 2006).
- Der Standort muss möglichst nährstoffarm sein – entweder dadurch, dass es sich um einen noch nicht allzu weit in der Sukzession fortgeschrittenen Standort handelt oder es müssen massiv Nährstoffe entzogen werden wie z.B. durch Oberbodenabtrag).
- Das Silbergras bzw. weitere Zielarten müssen einwandern können, was in der Regel bedeutet, dass sich Spenderpopulationen in der Nähe befinden müssen.

Die Untersuchungen von SCHWABE et al. (2000) zeigen auch, dass bei vielen gefährdeten Arten die Nachlieferung aus einer längerlebigen Diasporenbank eine geringe Rolle spielt. Viel wichtiger als die Diasporenbank bzw. der Diasporenniederschlag ist eine gut ausgebildete Kontaktvegetation, ohne die eine Restitution von Sandvegetation in bereits ruderalisierten Flächen kaum gelingen kann.

Militärischer Übungsbetrieb

Veränderungen der Vegetation durch militärischen Übungsbetrieb wurden beispielsweise von BUSCH (1996) untersucht. Es zeigt sich, dass Arten sehr verschieden auf Befahrung mit Panzern reagieren. Manche fallen rasch aus, so z.B. Gehölzjungwuchs und die wald- und heidetypischen Moose. Nur wenige andere dagegen werden indirekt gefördert, wie z.B. *Rumex acetosella* agg. in den Rasen oder *Carex pilulifera* und *Nardus stricta* innerhalb der Heiden. *Rumex acetosella* agg. wie auch *Agrostis tenuis* (= *A. capillaris*) oder *Holcus mollis* können auch nach oberflächlicher Zerstörung wieder Individuen ausbilden, da sie über austriebsfähige Sprosse im Boden verfügen. Therophyten hingegen vermögen sich an Verhinderung der Fruktifikation durch Störung während der Vegetationsperiode nicht anzupassen.

Nährstoffdynamik

Schnell-wachsende Arten nährstoffreicher Habitate zeichnen sich durch eine Kombination von einer hohen spezifischen Blattfläche, hoher Nährstoffkonzentration in Geweben (v.a. N), geringer Gewebedichte und Zellwandgehalt, hohen Raten bei der Aufnahme von Kohlenstoff und Nährstoffen und kurzlebige Blätter aus. Im Gegensatz dazu ist die mittlere Verweildauer von Nährstoffen bei Arten nährstoffarmer Habitate durch eine höhere Langlebigkeit der Organe (v.a. Blätter) und/oder höherer Nährstoffaufnahme aus alternden Organen maximal (LAVOREL & GARNIER 2002). Nährstoffe bzw. die Nährstoffverfügbarkeit können das Auftreten funktioneller Pflanzengruppen bestimmen (PARUELO & LAUENROTH 1993). Die Nährstoffverfügbarkeit wird durch verschiedene Pflegemaßnahmen in unterschiedlicher Weise beeinflusst, wie folgende Beispiele zeigen:

Feuer:

Die Auswirkung kontrollierten Brennens von *Calluna*-dominierten Heidebeständen auf die Nährstoffdynamik wurde von NIEMEYER et al. (2004) untersucht. Ein erhöhter Austrag an Nährelementen mit dem Sickerwasser findet nicht unmittelbar nach dem Brennen statt, sondern erst als Folge einer erhöhten Mineralisation der Streu in den folgenden Jahren und entspricht im Durchschnitt der Menge an Nährelementen, die in ein bis fünf Jahren über die Atmosphäre eingetragen werden.

Brand führt zu einer kurzfristigen Erhöhung der Nährstoffkonzentration im Oberboden. Während der Nitratgehalt nur sehr gering und kurzfristig beeinflusst wird, sind für Kalium noch ein Jahr später höhere Werte messbar. Bei Calcium und Phosphor halten die Auswirkungen höchstens acht Monate an. Verluste durch Auswaschung nach einem Brandereignis bestehen insbesondere für Ammonium und Magnesium (FALK et al. 2004). Bei Untersuchungen in Washington und an der Küste Kaliforniens konnte durch Feuer eine Verringerung des Gesamtstickstoffs im Boden um fast 40% festgestellt werden (HAUBENSAK et al. 2004).

Beweidung:

Im NSG „Lüneburger Heide“ erfolgte eine Quantifizierung der Nährstoffeinträge über die Deposition und über die Exkremate der Schafe bei Beweidung sowie eine Ermittlung der Nährstoffausträge über das Sickerwasser und den Biomasseentzug durch die Beweidung mit Schafen. Es konnte dort festgestellt werden, dass durch Beweidung die Zufuhr aller Nährelemente kompensiert werden kann und es sogar zu Nährstoffausträgen kommt. Auch die atmosphärischen Stickstoffeinträge können aktuell noch ausgeglichen werden. Mittel- bis langfristig wird aber wohl eine Kombination mit anderen Pflegeverfahren notwendig werden (FOTTNER et al. 2004).

STROH et al. (2002) konnten zeigen, dass stickstoffreiche Pflanzenarten (Fabaceae) und Pflanzenteile mit einem Stickstoffanteil von >2% bevorzugt von Schafen gefressen werden, was in ruderalisierten Beständen zu Nährstoffaustrag und Veränderung von Ökosystemfunktionen führen kann.

Mähen, Plaggen, Schopfern:

Das Mähen von Heide ist ein häufig angewendetes Pflegeverfahren. Hierbei werden Geräte eingesetzt, die besonders tief ansetzen und auch Bodenverwundungen herbeiführen. Das Abplaggen ist die intensivste Form der Heidepflege und wird dann durchgeführt, wenn die Heideflächen bereits Rohhumusaufgaben von über 3 cm aufweisen und stark vergrast sind. Zur Zeit der Heidebauernwirtschaft wurden Heidepflanzen mit der Rohhumusaufgabe und einem durchwurzelt Mineralbodenanteil mit Hilfe der Plaggenhacke abgeschält. Die dabei gewonnenen Heideplaggen wurden in den Schafställen ausgelegt, um dann wieder als Dünger auf die Äcker verbracht zu werden. Heute wird das Plaggen auf ausgewählten

Flächen maschinell durchgeführt. Speziell konstruierte Plaggenmaschinen werden eingesetzt. Mit Hilfe dieser Maschinen wird die Vegetation mit einer Humusschicht bis zum Erreichen des Mineralbodens abgetragen. Das heute vielfach eingesetzte sogenannte „Schoppverfahren“ stellt eine sinnvolle und vor allen Dingen kostengünstige Alternative zum Plaggen dar. Während beim Plaggen Mineralbodenanteile und Humusanteile miteinander vermischt werden, wird beim Schoppen weitgehend mineralbodenfreies Material gewonnen, da die Arbeitstiefe etwas geringer als beim Plaggen ist.

Der Einfluss der mechanischen Pflegeverfahren Mähen, Plaggen und Schoppen auf die Nährstoffdynamik (Ein- und Austräge der Elemente Stickstoff, Calcium, Kalium, Magnesium und Phosphor) wurde ebenfalls im NSG „Lüneburger Heide“ untersucht. Der Sickerwasseraustrag fällt insbesondere für das Element Stickstoff wenig ins Gewicht – gegenüber dem Austrag, der über Biomasse (Mähen, Plaggen und Schoppen) erzielt werden kann. Die größten Stickstoffvorräte des Systems konnten festgestellt werden im O-Horizont (Größenordnung 1000 kg/ha) und im A_h-Horizont (600 kg/ha); N-Vorräte in der Biomassen bewegen sich dagegen nur in der Gegend von 100 kg/ha. Kaliumreserven konzentrieren sich auf den A_h-Horizont. Ein Ausgleich gegenwärtiger N-Einträge nur durch Mahd ist nicht zu erwarten. Die Wirksamkeit der bodenbearbeitenden Maßnahmen Plaggen und Schoppen zeigt sich über Jahrzehnte hinweg, wobei durch Plaggen die größten Nährelemententzüge erreicht werden konnten. (SIEBER et al. 2004).

Dies bestätigen auch die Untersuchungen von HÄRDLE et al. 2004, in denen festgestellt wurde, dass Brand, Mahd und Beweidung eine zu kurze theoretische Wirkungsdauer aufweisen, so dass diese auf konkreten Flächen mittelfristig stets in Kombination mit effizienteren Verfahren angewandt werden müssen (Plaggen, Schoppen), um langfristig einer Nährstoffakkumulation entgegenzuwirken.

Da atmogene P-Einträge im Vergleich zu N-Einträgen sehr gering sind, dürfte sich bei den Pflegeverfahren Mahd, Schoppen, Plaggen und Beweidung aufgrund der für N und P bestehenden Austragsrelationen das N/P-Verhältnis vergrößern. Entsprechende Systeme dürften mittelfristig eher N/P-co-limitiert oder P-limitiert sein (HÄRDLE et al. 2004).

Bei einem Vergleich verschiedener Pflegemaßnahmen im NSG „Lüneburger Heide“ zeigt sich bei der kurzfristigen Vegetationsentwicklung, dass die Wiederbesiedlung der geschoppten Fläche im Vergleich zu der geplagten Fläche wesentlich schneller verlief. Moose und Flechten waren vom ersten Jahr an im Bestand nachzuweisen. Auf den Referenzflächen der maschinell gepflegten Flächen verlief die Entwicklung in Richtung zunehmender Vergrasung und Artenverarmung in der Mooschicht (FOTTNER et al. 2004).

Mittelfristig kam es zu einem gehäuften Auftreten von eine bessere Nährstoffversorgung anzeigenden heideuntypischen Sippen und von Waldgehölzen auf den Fräs- bzw. Pflugflächen. Grundsätzlich erweisen sich neben der Schafbeweidung die Verfahren Plaggen, Schoppen, Brand und bei noch vitaler Heide auch Mahd als aus

vegetationskundlicher Sicht geeignete Pflegeverfahren zur Heideverjüngung im NSG „Lüneburger Heide“. Das Fräsen oder Pflügen ist dagegen weniger geeignet.

7.4.3 Anmerkungen zu Schutzkonzepten

BROOKS et al. (2004) vertreten die Meinung, dass die Artenzahl die einzig gültige Währung sind, um Schutzmaßnahmen zu beurteilen und betonen die Wichtigkeit genauer und vollständiger Datenbanken über Arten, um Prioritäten für Schutzmaßnahmen ableiten zu können. Nach COWLING et al. (2004) müssen aber unbedingt weitere Informationen über den Standort mit einbezogen werden. Umwelt- und Artdaten jeweils alleine sind unzureichend (z.B. MARGULES & PRESSEY 2000). Durch eine Kombination aus Umwelt- und verfügbaren Artdaten, können „Landschaftsklassen“ (land classes) gebildet werden, die die biologische Heterogenität verbunden mit einem möglichen Wechsel in der Zusammensetzung widerspiegeln (FAITH & WALKER 1996, FAITH & FERRIER 2002, FERRIER 2002, FAITH 2003). Daten allein schützen keine Arten, doch sie erlauben sie zu messen. Die Herausforderung bei der Datenerhebung ist, Möglichkeiten und Grenzen in räumlich expliziter Weise aufzuzeigen, damit die Verantwortlichen kompetent Entscheidungen über Schutzmaßnahmen treffen können (COWLING 2004).

Im Mittelpunkt des Naturschutzes steht üblicherweise die Erhaltung von Arten, Habitaten, Lebensgemeinschaften oder Biomen (HAILA 1999, WILKINSON 2003). Ein anderer Ansatz ist der Prozessschutz, der dazu dient, die Selbstorganisation zu nutzen. WILKINSON (2004) vertritt die Meinung, dass anthropogen bedingte Umweltveränderungen auf immer größeren Skalen wirken und der Prozessschutz zukünftig eine größere Rolle spielen müsste. Als Beispiel führt er den Regenwald im Amazonas-Gebiet an. Nach dem klassischen Naturschutzansatz würden kleinere, naturnahe Waldbereiche zu Schutzgebieten erklärt. Nach verschiedenen Modellen gibt es einen Schwellenwert, bei dem das Entfernen von Bäumen die Transpiration so reduziert, dass die Niederschläge für den Erhalt von Regenwäldern nicht mehr ausreichen könnten (BETTS 1999). Ein prozessbasierter Ansatz könnte beispielsweise die Anpflanzung von Bäumen unterstützen, sogar nicht-einheimischer Gehölze, um Transpiration und Niederschläge zu erhalten. Andernfalls könnten auch die Schutzgebiete nicht überleben (WILKINSON 2004).

Eine wissenschaftliche Antwort auf die Frage, was der beste Zustand eines Ökosystems sei, ist schwierig. Es handelt sich dabei eher um eine moralische, ästhetische oder sogar theologische Frage (WILKINSON 2004). Nichtsdestoweniger ist es möglich, über die Konsequenzen von Entscheidungen zu informieren sowie Möglichkeiten aufzuzeigen, wie die gewünschten Ziele erreichbar werden.

7.4.4 Fazit für die Naturschutzpraxis

Warum sollen überhaupt Pflegemaßnahmen durchgeführt werden?

Warum lässt man nicht mal in Schutzgebieten der Natur ihren freien Lauf?

Mit diesen Fragen werden Wissenschaftler und v.a. die umsetzenden Behörden häufig konfrontiert. Dazu ist folgendes anzumerken:

Das Vorkommen von Sandlebensräumen hat in den vergangenen Jahrzehnten dramatisch abgenommen. Und immer noch sind viele offene Sandstandorte bedroht, wie z.B. durch Überbauung, Verbuschung, Aufforstung, Nährstoffeintrag oder Sandabbau. Natürliche Sandstandorte, die früher durch Winddynamik oder Überflutungen entstanden oder erhalten blieben, gibt es kaum noch. Durch Begradigungen von Flüssen wurde die Flussdynamik häufig stark eingeschränkt, so dass kaum noch durch Überflutungen neue offene Sandflächen entstehen. Auch die Winddynamik spielt heutzutage eine eher untergeordnete Rolle, nicht zuletzt aufgrund der starken Fragmentierung der Landschaft, was auch zu einer Verringerung der Winddynamik führt. Natürliche Faktoren zur Schaffung offener Sandlebensräume scheiden also weitgehend aus.

Viele Sandlebensräume sind aber erst durch menschlichen Einfluss entstanden. So sind sie nach Rodungen häufig als Weideflächen, insbesondere für Schafe, genutzt worden und somit ein wichtiger Bestandteil unserer Kulturlandschaft.

Doch die natürlichen Störungen durch Erosion oder Übersandung durch Wasser oder Wind sowie die Aktivitäten durch Tiere, wie z.B. Ameisen und Kaninchen, reichen meist nicht aus, um die sowohl natürlichen als auch anthropogen entstandenen Sandlebensräume auch mit ihren typischen Pionierstadien dauerhaft zu erhalten. Nur in Kombination mit einem sehr geringen Nährstoffgehalt des Bodens scheint eine längerfristige Existenz von „Pionierstadien“ möglich zu sein, wie bspw. am Standort Eltersdorf (JENTSCH 2004).

Schafft man durch Pflegemaßnahmen Pionierstadien, so entsteht ein Mosaik verschiedener Sukzessionsstadien, wie es auch unter natürlichen Bedingungen typisch ist. Damit erzielt man gleichzeitig ein Maximum an biologischer Vielfalt durch das Nebeneinander der verschiedenen Stadien mit ihren jeweils typischen Tier- und Pflanzenarten.

Welche Maßnahmen sollen wo durchgeführt werden?

Entscheidend für die Effektivität der Pflegemaßnahmen ist das jeweilige Sukzessionsstadium, in dem die Maßnahme durchgeführt wird. Von den frühen bis zu den späteren Stadien steigt dabei der Nährstoffgehalt an. Als Entscheidungshilfe kann dabei folgende Faustregel gelten: Je später das Sukzessionsstadium ist, desto stärkere Eingriffe sind nötig, um Pionierstadien zu schaffen bzw. zu erhalten.

Mit häufigeren, kleinräumigeren Maßnahmen wird das natürliche Störungsregime am besten nachgeahmt. Gleichzeitig erhöht es die Chancen für die Wiederbesiedlung mit den

Zielarten, die häufig keine dauerhafte und große Diasporenbank aufbauen und oft auch nur geringe Ausbreitungsdistanzen überbrücken können. Somit ist der Aufwand auch in finanzieller Hinsicht oft geringer.

Die in dieser Arbeit untersuchten Pflegemaßnahmen Befahrung mit Panzern und Eggen eignen sich dafür recht gut. In Naturschutzgebieten wird eine Befahrung mit Panzern aus organisatorischen Gründen wohl nur in Ausnahmefällen zu Pflegezwecken möglich sein, doch könnten auch mit anderen Fahrzeugen ähnliche Effekte erzielt werden. Durch Befahrung können frühe Sukzessionsstadien länger erhalten bleiben. Für spätere Stadien ist diese Maßnahme weniger geeignet, da zu viel Biomasse im Boden verbleibt. Entsprechendes gilt für die Maßnahme Eggen, mit der vergleichsweise kostengünstig in relativ kurzer Zeit größere Bereiche - oder besser mehrere kleinere Bereiche - bearbeitet werden können. Frühe bis mittlere Sukzessionsstadien können so im Sukzessionsverlauf gebremst werden. Vertikutieren erzielt ähnliche Ergebnisse, doch ist der Zeit- und Kostenaufwand wesentlich höher. Um spätere Sukzessionsstadien wieder in Pionierstadien zu verwandeln, sind nur massivere Maßnahmen wie Abschieben geeignet. Dabei ist außerdem darauf zu achten, dass die Zielarten entweder in der Umgebungsvegetation vorhanden sind oder aber sich Spenderpopulationen innerhalb der Ausbreitungsdistanzen der jeweiligen Arten befinden.

Mit einem Mosaik verschiedener Sukzessionsstadien nebeneinander kann ein Maximum an Biodiversität erzielt werden.

8. Allgemeine Diskussion und Synthese

In den letzten Jahren gibt es wieder ein wachsendes Interesse an der Einteilung von Arten in Gruppen, die sich durch gemeinsame biologische Eigenschaften direkt auf Funktionen beziehen und weniger auf Phylogenie basieren. Einen guten Überblick gibt der Review-Artikel von LAVOREL et al. (1997).

8.1 Zusammenfassung der Bildung funktioneller Gruppen

Die in Kapitel 4 vorgestellten Gruppierungsmöglichkeiten lassen sich im Wesentlichen wie folgt zusammenfassen:

- (1) Emergente Gruppen: Gruppen von Arten, die natürliche Korrelationen von biologischen Eigenschaften widerspiegeln;
- (2) Strategien: Arten mit einer bestimmten Strategie haben ähnliche Eigenschaften, die sich als Anpassung an besondere Muster der Ressourcenverfügbarkeit und -nutzung interpretieren lassen;
- (3) Funktionelle Typen: Arten mit ähnlichen Rollen bei Ökosystemprozessen durch ähnliche Reaktion auf vielfältige Umweltfaktoren;
- (4) „Spezifische Antwortgruppen“ (specific response groups): umfassen Arten, die auf spezifische Umweltfaktoren ähnlich reagieren.

Die beiden letzten Kategorien (3) und (4) sind besonders wichtig für Forschung zu den Effekten von „global change“ auf die Vegetationsdynamik (WOODWARD & CRAMER 1996, SMITH et al. 1997). Außerdem bedingen Landnutzungsveränderungen die Notwendigkeit der Identifizierung spezifischer Gruppen, die auf Störung unterschiedlich reagieren, nicht zuletzt auch um den umsetzenden Personen und Institutionen Modelle an die Hand zu geben, mit denen Konsequenzen abgeschätzt werden können.

(1) Emergente Gruppen:

Diese Gruppen zielen in der Regel nicht auf bestimmte Ökosystemfunktionen und beinhalten auch keine Mechanismen (WOODWARD & CRAMER 1996). Die Gruppen relevanter Eigenschaften gehen meist mit den Hauptlebensformen einher (Bäume, Sträucher, Gräser...), wobei sich die weitere Feinunterteilung nach der Untersuchungsebene richtet – von global (z.B. HOLDRIDGE 1947) über regional (z.B. LEISHMAN & WESTOBY 1992) bis hin zu einem bestimmten Vegetationstyp (z.B. BOUTIN & KEDDY 1993, GOLLUSCIO & SALA 1993). Diese Klassifikationen waren sehr nützlich, um Korrelationsmuster zu erkennen, wie z.B. das Verhältnis von Pflanzengröße und Samenmasse (LEISHMAN et al. 1995) sowie wichtige funktionelle Eigenschaften wie die Wachstumsrate (DUARTE 1995).

(2) Strategien:

Die Identifizierung von Anpassungsstrategien ist ein gerichteter Versuch, Eigenschaften von Arten in Beziehung zu setzen zur Ressourcenverfügbarkeit in Habitaten und den Auswirkungen auf Pflanzenwachstum und Reproduktion. Es ist möglich, Strategie-Schemata zu modifizieren – je nach Fragestellung und Untersuchungsgebiet. Doch sollten Strategie-Klassifizierungen auch immer als das betrachtet werden, was sie sind: allgemeine Schemata! Ihr Wert liegt darin, einen breiten Rahmen aufzuspannen und wichtige Eigenschaften zu erkennen, die dann als Ausgangspunkt für detailliertere Studien dienen können (LAVOREL et al. 1997).

(3) Funktionelle Typen:

Funktionelle Pflanzengruppen (plant functional types = PFT) sind definiert als nicht-phylogenetische Gruppierungen von Arten, die sich basierend auf mehreren biologischen Eigenschaften in einem Ökosystem ähnlich verhalten (GITAY & NOBLE 1997, vgl. auch Kapitel 4). Sie können definiert werden nach dem Beitrag der Arten zu Ökosystemprozessen (wie z.B. dem Kohlenstoff- oder Wasserkreislauf) oder nach der Reaktion von Arten auf sich ändernde Umweltbedingungen (wie z.B. Klimavariablen oder Störung). Bei a priori ausgewählten Faktorenkombinationen muss aber damit gerechnet werden, dass bei sich verändernden Umweltbedingungen, wie z.B. einem anderen Temperatur- oder Niederschlagsregime, sich andere Relevanzen ergeben (SKARPE 1996, CHAPIN et al. 1996).

Subjektive Klassifikationen nach Wuchsformen konnten vielfach Ökosystemfunktionen entlang regionaler Umweltgradienten widerspiegeln (CHAPIN et al. 1996, AGUIAR et al. 1996). Für Details der Interaktionen zwischen Pflanzen und ihrer abiotischen bzw. biotischen Umwelt sind jedoch unterschiedliche Merkmalskombinationen vonnöten (THOMPSON et al. 1996).

(4) „Spezifische Antwortgruppen“

Für Klassifikationen auf größeren Maßstabsebenen erweisen sich Wuchsformen als sehr geeignet sowie auch für primäre Ökosystemfunktionen wie z.B. die Kohlenstoffassimilation. Um Klassifikationsschemata für kleinere Skalen anwendbar zu machen, wo natürliche und anthropogene Störungen von großem Interesse sind, müssen „spezifische Antwortgruppen“ identifiziert werden, die auf verschiedene Störungen unterschiedlich reagieren. Diese Aufgabe drängt v.a. für Offenlandschaften, wo Landnutzungsveränderungen sich zunehmend auf die Störungsregime auswirken (LAVOREL et al. 1997). Die vorliegende Arbeit soll dazu einen Beitrag leisten.

8.2 Probleme bei der Bildung funktioneller Gruppen

Die Tatsache, dass funktionelle Gruppen gebildet werden können, widerspricht in gewisser Weise den Arbeiten von z.B. TILMAN (1988), nach denen Pflanzen kontinuierliche Reaktionen bzw. Interaktionen mit Ressourcen zeigen und demnach keine diskreten Einheiten auszumachen wären, die als funktionelle Gruppen bezeichnet werden könnten. Dennoch scheint es eine natürliche Tendenz zur Entwicklung diskreter Gruppen zu geben – beispielsweise aufgrund von historischen oder genetischen Zwängen (WOODWARD et al. 1997).

Kritisch anzumerken ist bei der Bildung funktioneller Gruppen allerdings, dass die Gefahr besteht, dass phylogenetisch verwandte Arten gemeinsame Eigenschaften unabhängig von ihrer Funktion geerbt haben, und somit funktionelle Korrelationsmuster schwieriger erkennbar werden (LAVOREL et al. 1997). Außerdem können auch Unterschiede zwischen Eigenschaften juveniler und adulter Organismen auftreten. Erstere sind dabei v.a. bei Regenerationsprozessen von Bedeutung (GRUBB 1977, LAVOREL & GARNIER 2002). Bei bestimmten Fragestellungen kann es also notwendig sein, bei funktionellen Klassifizierungen zwischen Eigenschaften juveniler und adulter Organismen zu unterscheiden.

Nach CHAPIN (1993) stellen funktionelle Pflanzengruppen ein logisches Bindeglied dar zwischen physiologischen und „life-history“-Strategien auf der Ebene der Pflanzen und Prozessen auf der Ebene des Ökosystems. Zu beachten ist dabei, dass sich einige essentielle funktionelle Eigenschaften, wie z.B. der Photosynthese-Ablauf, nicht auf die Morphologie auswirken. Wuchsform und physiologische Merkmale gehen also nicht unbedingt immer einher. Ähnliche Morphotypen können unter Umständen physiologisch unterschiedlich reagieren und umgekehrt (DORMANN & WOODIN 2002). Eine Schwierigkeit, vorbestimmte Eigenschaften von Arten für die Klassifizierung zu nutzen, ist, dass sie möglicherweise nur für die Vegetation von Bedeutung sind, für die sie entwickelt wurden und somit eine Verallgemeinerung erschwert ist.

Klassifikationen können aber nunmal nicht universell sein, dennoch sollte die Entwicklung danach streben, eine möglichst große Allgemeingültigkeit zu erreichen, indem versucht wird, Mechanismen zu klären. Ziel sollte also nicht eine universelle Klassifizierung von Antwortgruppen auf verschiedene Störungen sein, sondern die Identifizierung einer Hierarchie von Allgemeingültigkeit funktioneller Eigenschaften – von regionaler bis hin zu globaler Relevanz. Die Entwicklung eines globalen Schemas von funktionellen Pflanzengruppen basierend auf bedeutenden Störungen (z.B. Feuer, Beweidung) spezifisch für unterschiedliche Biome und Regionen ist entscheidend für die Bildung von Modellen zur globalen Vegetationsdynamik (LAVOREL et al. 1997). Dafür sind v.a. „angewandte funktionelle Gruppen“ (applied functional types) von Bedeutung, wo Funktionen und Prozesse im Mittelpunkt stehen, im Gegensatz zu „natürlichen funktionellen Gruppen“, die

eher auf Struktur und Morphologie basieren. Für die Vorhersage der Reaktion der Vegetation auf Umweltveränderungen und die Identifizierung der dafür relevanten Eigenschaften sind beide Ansätze wichtig (WOODWARD et al. 1997).

8.3 Hierarchische Herangehensweise zur Bildung funktioneller Gruppen

Obwohl viele Studien die Reaktion von Arten auf Störung gemäß ihrer biologischen Eigenschaften untersucht haben, haben sich bisher nur wenige allgemeine Tendenzen ableiten lassen: Störung fördert annuelle bzw. kleinwüchsige Arten. Meist ergibt sich eine auf Wuchsformen basierende Klassifizierung: z.B. annuelle und kurzlebige Perenne, annuelle und perenne Gräser (z.T. mit weiteren Unterteilungen) und evtl. vorhandene Sträucher (LAVOREL et al. 1997).

Für die Annahme, dass Wuchsformen eine logische Verknüpfung zwischen physiologischen Strategien und der Beeinflussung ökosystemarer oder sogar weltweiter Prozesse bilden, sprechen folgende Punkte (CHAPIN 1993):

- (1) Arten einer bestimmten Wuchsform haben häufig ähnliche physiologische Eigenschaften;
- (2) Eigenschaften, durch die Wuchsformen klassifiziert werden, können wichtige Konsequenzen für Ökosysteme haben und
- (3) viele Wuchsformen können leicht erkannt werden, so dass ein Index von Ökosystemfunktionen auf regionalen und globalen Maßstabsebenen leichter möglich wird.

Mit Klassifizierungen aufgrund von Lebens- bzw. Wuchsformen könnte es sogar möglich sein, funktionelle Informationen einzelner Pflanzen auf eine Landschaft zu übertragen (DAWSON & CHAPIN 1993).

Um die Reaktion auf bestimmte Störungen in einem bestimmten Vegetationstyp zu untersuchen, sollte eine Klassifizierung in hierarchischer Weise mit Wuchsformen arbeiten. Die primäre Bedeutung von Wuchsformen und ihre Effekte sollten mit detaillierteren Analysen innerhalb jeder Wuchsform genauer auf den Beitrag weiterer Eigenschaften untersucht werden (LAVOREL et al. 1997).

Das trifft auch auf die Beobachtungen in der vorliegenden Arbeit zu. Die Einteilung in Gräser, Rosetten, Kryptogamen und Sonstige scheint für Sandlebensräume sehr sinnvoll zu sein, was also eine Bezeichnung als funktionelle Gruppen rechtfertigen würde. Beim „removal“-Experiment (Kapitel 5) zeigten sich ähnliche Entwicklungen in den verschiedenen Sukzessionsstadien. Doch gibt es insbesondere bei den Gräsern Tendenzen, die eine feinere Untergliederung notwendig erscheinen lassen – also beispielsweise eine Abgrenzung der Horstgräser, die besondere Anpassungen an die extremen

Standortbedingungen aufweisen und sich darin von den übrigen Gräsern unterscheiden. Auch eine feinere Untergliederung in Rosetten- und Halbrosettenpflanzen könnte für manche Fragestellungen sinnvoll sein, da auch diese jeweils unterschiedliche Anpassungen an die Standortbedingungen aufweisen. Die Untersuchungen der Reaktion der verschiedenen Pflanzengruppen auf größere Störungen (Kapitel 7) kann die o.g. Ausführungen unterstreichen.

Je genauer aber ein System betrachtet wird und je mehr Parameter erfasst werden, desto mehr Unterschiede zwischen Arten können auftreten. Es wird keine zwei Arten geben, die sich völlig gleichen, das bedeutet, dass man immer Unterschiede finden wird, die von der Betrachtungsebene abhängig sind. Bei Klassifizierungen, die einer Verallgemeinerung dienen, sollte darauf geachtet werden, dass die Unterschiede innerhalb der Gruppen kleiner sind als zwischen den Gruppen (SMITH & HUSTON 1989). Eine Einteilung in Gräser, Rosetten und Kryptogamen als „funktionelle Gruppen“ ist also prinzipiell sinnvoll, trotz gewisser „Ausreißer“.

Die Bildung der funktionellen Gruppe der N-Fixierer - eine Abgrenzung, die nicht auf Wuchsform basiert - ist ebenfalls sinnvoll. Wie in Kapitel 6 gezeigt werden konnte, unterscheiden sich diese Arten deutlich von anderen nicht Stickstoff fixierenden Arten. Auf einer Fläche, die zunächst von *Trifolium repens* dominiert wurde, kam es nach dem heißen und trockenen Sommer 2003 zu einem Artwechsel innerhalb der Gruppe der N-Fixierer: 2004 wurde diese Fläche von *Trifolium campestre* dominiert. Ein Fortbestand der ökologischen Funktion „N-Fixierung“ war somit gewährleistet. Die N-Fixierer unterscheiden sich auch in ihrem relativ hohen N-Gehalt deutlich von den anderen Gruppen, insbesondere von den Gräsern, die sich durch einen besonders niedrigen N-Gehalt auszeichnen. Auch ein solches Merkmal unterstreicht also die Einteilung von Pflanzengruppen nach Wuchsformen.

FAZIT

Den Haupthypothesen...

- Bei den nach Wuchsform eingeteilten Arten offener Sandlebensräume handelt es sich um „funktionelle“ Pflanzengruppen.
- Diese Pflanzengruppen verhalten sich nach Störung unterschiedlich.

...kann also bedingt zugestimmt werden.

9. Zusammenfassung

Hauptziel dieser Arbeit war, am Beispiel verschiedener Sukzessionsstadien offener Sandlebensräume die Hypothese zu testen, dass verschiedene Wuchsformen von Pflanzen eine funktionelle Anpassung an Störung darstellen und somit als funktionelle Pflanzengruppen bezeichnet werden können.

Zunächst wurde das natürliche Störungsregime dieses Ökosystems mit Hilfe räumlicher Statistik quantitativ charakterisiert (Kapitel 3). Dazu wurden Störungen durch Ameisen und Kaninchen auf 1000 m² mit einer Auflösung von 10 cm x 10 cm in zwei aufeinander folgenden Jahren (2002 und 2003) kartiert. Im ersten Jahr waren 6% aller Teilflächen von Ameisenstörungen betroffen, im zweiten sogar 13%. Dabei waren besonders dicht übersandete Bereiche im Folgejahr ebenfalls von Störung betroffen, während kleinere Übersandungen eine größere räumliche Variabilität aufwiesen. Der Anteil aller Teilflächen mit Kaninchenstörungen betrug jeweils 4%, wobei eine geringere räumliche Variabilität vorlag. Beide Störungstypen waren nicht regelmäßig verteilt, sondern wiesen eine Klumpung bis zu einer Distanz von 2 m auf. Ergänzend wurde das Verteilungsmuster der Pionierart Silbergras (*Corynephorus canescens*) erfasst und auf eine mögliche Korrelation mit den Störungsmustern hin untersucht. Es zeigte sich, dass neue Silbergrashorste bevorzugt in der Nähe blühender Horste dichter Populationen auftreten und dass die Etablierung durch Störungen gefördert wird. Dies wurde auch in weiteren Untersuchungen bestätigt (Kapitel 7).

Im folgenden Teil geht es im Speziellen um das Konzept „funktioneller Pflanzengruppen“ (plant functional types) im Zusammenhang mit Störungen (Kapitel 4). Pflanzen gleicher Wuchsform werden häufig als funktionelle Gruppe beschrieben. In Sandökosystemen lassen sich die meisten Pflanzen einer der folgenden Wuchsformgruppen zuordnen: Gräser, Rosetten-/Halbrosettenpflanzen und Kryptogamen. Allerdings ist noch unklar, ob strukturelle Übereinstimmungen auch tatsächlich eine funktionelle Bedeutung für die Vegetationsdynamik bedingen. Um diese Frage zu klären, wurden verschiedene experimentelle Freilanduntersuchungen durchgeführt, wobei die Erhebungen jeweils über drei Vegetationsperioden stattfanden (2002-2004).

(1) Auf Untersuchungsflächen mit einer Größe von je 0,5 m² wurden in drei verschiedenen, von unterschiedlichen Wuchsformen dominierten Sukzessionsstadien sämtliche Arten einzelner Wuchsformgruppen selektiv entfernt bzw. übrig gelassen (Kapitel 5). Im ersten Untersuchungsjahr (2002) breitete sich nicht die zuvor jeweils dominierende Gruppe besonders stark aus. Gräser und Kryptogamen nahmen meist nur leicht zu. Unabhängig von der Dominanzstruktur zu Beginn des Experiments profitierte vorwiegend die Wuchsformgruppe der Rosettenpflanzen am meisten von der Störung. Im zweiten Jahr (2003) hingegen nahmen die Rosetten stark ab (wahrscheinlich v.a. aufgrund der extremen Hitze und Trockenheit im Sommer) und im dritten Jahr (2004) im Allgemeinen wieder

leicht zu. In den drei Sukzessionsstadien konnten hinsichtlich der Vegetationsdynamik ähnliche Tendenzen beobachtet werden – mit Ausnahme der Gräser, deren Zuwachs im spätesten Stadium etwas kleiner ausfiel – wahrscheinlich v.a. bedingt durch das geringere Vorkommen des Silbergrases *Corynephorus canescens*.

(2) In einem weiteren Experiment wurde der Frage nachgegangen, ob die funktionelle Gruppe der Stickstoff fixierenden Pflanzen in ressourcenlimitierten Sandlebensräumen zu einem nachweisbaren Nährstoffeintrag im Boden führt, den andere Pflanzenarten nutzen können (Kapitel 6). In einem Experiment mit selektiver Entfernung von Pflanzengruppen konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen Flächen mit und ohne N-Fixierern festgestellt werden. Außerdem wurde die ober- und unterirdische Biomasse bestimmter Pflanzenarten auf das natürliche Vorkommen von ^{15}N und auf die N-Gehalte hin untersucht. Grasarten zeichneten sich durch einen vergleichsweise geringen Stickstoffgehalt aus, während Rosetten und Kryptogamen höhere Werte aufwiesen, die sich jedoch nicht signifikant voneinander unterschieden. Die niedrigsten $\delta^{15}\text{N}$ -Werte traten bei den Kryptogamen auf, die höchsten bei den N-fixierenden Pflanzen. Ein Einfluss der Fabaceae auf den N-Status der umgebenden Pflanzengemeinschaft konnte nicht festgestellt werden. N-fixierende Pflanzen haben demnach keinen signifikanten Einfluss auf den Nährstoffgehalt des Bodens in offenen Sandlebensräumen.

(3) Neben diesen selektiven Störungen auf relativ kleiner Maßstabsebene wurden auch Untersuchungen auf größeren Störflächen durchgeführt (Kapitel 7). Dazu dienten verschiedene Pflegemaßnahmen (Bodenstörungen durch Kettenpanzer, Eggen, Oberbodenabtrag, Vertikutieren), die im Herbst 2001 auf dem ehemaligen militärischen Übungsplatz und jetzigen Naturschutzgebiet „Hainberg“ südwestlich von Nürnberg in verschiedenen Sukzessionsstadien durchgeführt wurden. Als entscheidend für die Effektivität der Pflegemaßnahmen erwies sich das jeweilige Sukzessionsstadium, in dem eine Maßnahme durchgeführt wurde. In relativ frühen, nährstoffarmen Sukzessionsstadien reichten nachhaltiges Befahren (z.B. mit Kettenpanzern) oder Eggen aus, um die Bestände zu verjüngen und Pionierarten zu fördern. In späteren, nährstoffreicheren Stadien waren stärkere Eingriffe (z.B. Oberbodenabtrag) notwendig, um den Verlauf der Sukzession zu verlangsamen. Hinsichtlich der Vegetationsdynamik funktioneller Gruppen ergab sich ein ähnliches Bild wie bei der experimentellen Entfernung der verschiedenen Pflanzengruppen auf kleinerer Maßstabsebene.

Die drei Wuchsformgruppen Gräser, Rosetten und Kryptogamen können bedingt als funktionelle Pflanzengruppen bezeichnet werden (Kapitel 8). Viele Tendenzen sind in den verschiedenen Sukzessionsstadien ähnlich und können als gruppenspezifische Verhaltensweisen interpretiert werden. Das rechtfertigt die Annahme, dass es sich bei Wuchsformen um funktionelle Gruppen handelt. Allerdings gibt es auch Ausnahmen – wie z.B. das Silbergras *Corynephorus canescens*, das gewisse artspezifische Reaktionen auf Störung zeigt.

SUMMARY

The present study has been carried out to test the hypothesis that different growth forms of plants represent functional adaptations to disturbance and that these growth forms may therefore be considered as plant functional types. Several case studies in different successional stages of dry acidic grasslands were conducted.

First, the natural disturbance regime in these ecosystems was quantitatively characterized by means of spatial statistics (Chapter 3). During two subsequent years (2002 and 2003) disturbances by ants and rabbits were recorded on a 1000 m² scale with a resolution of 10 cm x 10 cm. In the first year 6% of all subplots were affected by ant disturbances, in the second year 13%. Patches with a high density of ant disturbances were usually also affected by disturbances in the following year, while smaller disturbance events showed a greater spatial variability. The proportion of all subplots with rabbit disturbances was about 4% in both years. The occurrence of these disturbances showed only a slight spatial variability. Both disturbance types were not regularly distributed but clumped up to a distance of about 2 m. Additionally, the distribution pattern of the pioneer grass *Corynephorus canescens* was investigated and compared with the disturbance patterns in order to find possible correlations. The analysis revealed that young bunches establish mainly in the near vicinity of dense populations of flowering bunches and that disturbance events were beneficial for the establishment. This was also confirmed in other investigations (Chapter 7).

Second, the concept of “plant functional types” is introduced and put into the context of disturbances. Plants with the same growth form are often determined as functional groups (Chapter 4). In dry acidic grasslands most plant species belong to the growth form groups grasses, rosettes/semi-rosettes and cryptogams. However, it remains unclear whether similarities in growth form really do have functional importance for vegetation dynamics. To answer this question, several field experiments were carried out during the vegetation periods 2002-2004.

(1) In plots with a size of 0,5 m² (randomized block design) single growth form groups were selectively removed or were solely left over in different successional stages dominated by different growth forms (Chapter 5). The development of these plots after this disturbance was monitored throughout the following three years. During the first year of observation (2002), the remaining dominant growth form group(s) did not spread very much. Grasses and cryptogams increased slightly. Independent of the dominance structure previous to the experiment, the rosette growth form always benefited most from the disturbance. During the second year (2003) however, there was a strong decrease of rosettes (probably due to extreme drought and heat in summer) and during the third year

(2004) they slightly increased again. The three investigated successional stages showed similar tendencies concerning vegetation dynamics – except for the grasses, whose increase in the late successional stage was even smaller – probably due to the low presence of *Corynephorus canescens*.

(2) The hypothesis was tested that nitrogen fixing plants may increase soil nitrogen content in this ecosystem (Chapter 6). However, a removal experiment revealed that there were no significant differences in plots with and without nitrogen fixing plants. Additionally, the above- and belowground biomass of certain plant species was analysed for ^{15}N natural abundances and nitrogen concentrations. Grasses exhibited relatively low nitrogen contents, in contrast to rosettes and cryptogams with higher but not significantly different values. The lowest $\delta^{15}\text{N}$ -values were found in cryptogams, the highest ones in the nitrogen fixing plants. An influence of Fabaceae on the nitrogen status of the surrounding vegetation was not detectable. Thus, nitrogen fixing plants do not have a significant influence on the soil nutrient status in dry acidic grasslands.

(3) Apart from these selective disturbances on a small scale, there were also investigations on larger scales (Chapter 7). In the nature reserve “Hainberg” (a former military training area southwest of Nürnberg) the vegetation dynamics of different successional stages was monitored over three years, following the application of different conservation measures (imposure of tank tracks, harrowing, topsoil removal, tilling) which took place in autumn 2001. It became obvious that the efficiency of conservation measures strongly depended on the successional stage, in which the measures were carried out. In the early nutrient-poor successional stages, vehicle tracks or harrowing are sufficient to recreate or stabilize the valuable pioneer stages. In later successional stages, which are higher in nutrients, more severe measures such as topsoil removal are necessary to slow down successional processes. The behaviour of the different growth form types was similar to the situation on the small plots.

To a certain extent these results confirm the main hypothesis that the three growth form groups grasses, rosettes and cryptogams are true plant functional types (Chapter 8). Mainly group specific tendencies in different successional stages can be interpreted as group specific behaviour and would justify the assumption of the existence of functional types. Nevertheless, there are some exceptions and some species – for example *Corynephorus canescens* – seem to exhibit species specific reactions to disturbance.

ANHANG

A Literaturverzeichnis

- Aguiar, M.R., Parueolo, J.M., Sala, O.E. & Lauenroth, W.K. (1996): Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: An example from the Patagonian steppe. - *Journal of Vegetation Science* 7: 381-390.
- Bakker, J.P. & Berendse, F. (1999): Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. - *Trends in Ecology and Evolution* 14(2): 63-68.
- Barbault, R., Colwell, R.K., Dias, B., Hawksworth, D.L., Huston, M., Laserre, P., Stone, D. & Younes, T. (1991): Conceptual framework and research issues for species diversity at the community level. - in: Solbrig, O.T. (Hg.): *From Genes to Ecosystems: a Research Agenda for Biodiversity*. - S. 37-71, Cambridge, Massachusetts, IUBS.
- Barkman, J.J. (1988): New system of plant growth forms and phenological plant types. - in: Werger, M.J.A.et.al. (Hg.): *Plant form and vegetation structure*. - S. 9-44, The Hague, SPB Acad. Publ.
- Barthelheimer, M. (2001): Die Bedeutung nicht-transitiver Konkurrenzgeflechte für Pflanzen früher Sukzessionsstadien auf Binnendünen. - Diplomarbeit, unveröff., Universität Bielefeld.
- Barthelheimer, M. (2005): Pflanzliche Interaktionen in ressourcenarmen Sandökosystemen: Die Bedeutung funktioneller und morphologischer Wurzelparameter für die unterirdische Konkurrenzfähigkeit. - 127 S., Dissertation, Universität Bielefeld.
- Bauernschmitt, G. & Grebe, R. (1997). Pflege- und Entwicklungsplan Naturschutzgebiet Tennenloher Forst. Gutachten, Planungsbüro Grebe, Nürnberg.
- Bazzaz, F.A. (1996): Plants in changing environments: linking physiological, population and community ecology. - 320 S., Cambridge.
- Bechtel, A. (1997): Moosflora im Naturschutzgebiet "Augustdorfer Dünenfelder" und ihr Einfluß auf die Keimung von ausgewählten Sandtrockenrasenarten. - 114 S., Diplomarbeit, unveröff., Universität Bielefeld.
- Beierkuhnlein, C. & Schulte, A. (1999): Plant functional types - Einschränkungen und Möglichkeiten funktionaler Klassifikationsansätze in der Vegetationsökologie. - in: Jax, K. & Breckling, B. (Hg.): *Funktionsbegriff und Unsicherheit in der Ökologie*. - S. 45-64, Tübingen.
- Belsky, A.J. (1992): Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. - *Journal of Vegetation Science* 3: 187-200.
- Berger-Landefeldt & Sukopp, H. (1965): Zur Synökologie der Sandtrockenrasen, insbesondere der Silbergrasflur. - *Verh. Bot. Ver. Brandenburg* 102: 41-98.
- Bernhardt, K.G. (1990): Die Pioniervegetation der Ufer nordwestdeutscher Sandabgrabungsflächen. - *Tuexenia* 10: 83-97.
- Besag, J. (1977): Contribution to the discussion of Dr. Ripley's paper. - *Journal of the Royal Statistical Society* 39: 193-195.
- Betts, R.A. (1999): Self-beneficial effects of vegetation on climate in an Ocean-Atmosphere General Circulation Model. - *Geophysical Research Letters* 26: 1457-1460.
- Beyschlag, W., Jentsch, A. & Weigelt, A. (2002): Ökologische Grundlagenforschung und praktische Naturschutzarbeit in Sandlebensräumen. - *Naturschutz und Landschaftsplanung* 34(2-3): 82-87.
- Birse, E.M., Landsberg, S.Y. & Gimingham, C.H. (1957): The effect of burial by sand on dune mosses. - *Transact. of the British Bryolog. Soc.* 3: 285-301.

- Bishop, G.F. & Davy, A.J. (1984): Significance of rabbits for the population regulation of *Hieracium pilosella* in Breckland. - *Journal of Ecology* 72: 273-284.
- Bishop, G.F. & Davy, A.J. (1985): Density and the commitment of apical meristems to clonal growth and reproduction in *Hieracium pilosella*. - *Oecologia* 66: 417-422.
- Bishop, G.F. & Davy, A.J. (1994): *Hieracium pilosella* L. (*Pilosella officinarum* F. Schulz & Schulz-Bip.). - *Journal of Ecology* 82: 195-210.
- Bogatsch, A. (1996): Ermittlung der Durchlässigkeit und Filterwirkung der Böden in der Inneren und Äußeren Zone des Wasserschutzgebietes West in Erlangen. - 107 S., Diplomarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg.
- Böger, S. (2002): Keimlingsetablierung und Ausbreitung des Silbergrases *Corynephorus canescens*(L.) P.Beauv. - 107 S., Diplomarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg.
- Böger, S. (2006, in prep.): Ausbreitung, Etablierung und Populationsgenetik des Silbergrases *Corynephorus canescens* (L.) P.Beauv. als Grundlage zur Konzeption eines überregionalen Biotopverbundes für Sandmagerrasen in Deutschland. - Dissertation.
- Boring, L.R., Swank, W.T., Waide, J.B. & Henderson, G.S. (1988): Sources, fates, and impacts of nitrogen inputs to terrestrial ecosystems: Review and synthesis. - *Biogeochemistry* 6: 119-159.
- Bortz, J. (2005): Statistik für Human- und Sozialwissenschaftler. - Heidelberg, Springer.
- Bösche, H. (2003): Klima. - in: Gatterer, K., Nezdal, W., Fürnrohr, F., Wagenknecht, J. & Weiß, W.: Flora des Regnitzgebietes. Die Farn- und Blütenpflanzen im zentralen Nordbayern. - S. 26-29, Eching bei München.
- Bossdorf, O., Schurr, F. & Schumacher, J. (2000): Spatial patterns of plant association in grazed and ungrazed shrublands in the semi-arid Karoo, South Africa. - *Journal of Vegetation Science* 11: 253-258.
- Boutin, C. & Keddy, P.A. (1993): A functional classification of wetland plants. - *Journal of Vegetation Science* 4: 591-600.
- Bowden, R.D. (1995): Biodiversity and ecosystem function: Using natural attributes of islands. - in: Vitousek, P. M., Loope, L. L. & Adersen, H. (Hg.): Islands, S. 221-226, Berlin.
- Box, E.O. (1981): Macroclimate and Plant Forms: An Introduction in Predictive Modeling in Phytogeography. - The Hague.
- Bragazza, L., Limpens, J., Gerdol, R., Grosvernier, P., Hajek, M., Hajek, T., Hajkova, P., Hansen, I., Iacumin, P., Kutnar, L., Rydin, H. & Tahvanainen, T. (2005): Nitrogen concentration and delta N-15 signature of ombrotrophic *Sphagnum* mosses at different N deposition levels in Europe. - *Global Change Biology* 11(1): 106-114.
- Braun-Blanquet, J. (1964): Pflanzensociologie: Grundzüge der Vegetationskunde. - Wien, Springer-Verlag.
- Bühringer, C. (2003): Botanische Untersuchung ausgewählter Pflegemaßnahmen auf Sandmagerrasen des NSG "Hainberg". - 134 S., Diplomarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg.
- Bullock, J.M. et al. (1995): Gap colonization as a source of grassland community change: effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species. - *Oikos* 72: 273-282.
- Burrows, C.J. (1990): Processes of Vegetation Change. - London, Unwin Hyman.
- Busch, C. (1996): Veränderungen der Vegetation durch militärischen Übungsbetrieb. - in: Alfred Toepfer Akademie für Naturschutz (Hg.): Leitart Birkhuhn - Naturschutz auf militärischen Übungsflächen. - NNA-Berichte 9(1): 78-90.
- Bustamente, M.M., Martinelli, L.A., Silva, D.A., Camargo, P.B. & Klink, C.A. (2004): ¹⁵N natural abundance in woody plants and soils of central Brazilian savannas (cerrado). - *Ecological Applications* 14(4): 200-213.

- Carlsson, G. & Huss-Danell, K. (2003): Nitrogen fixation in perennial forage legumes in the field. - *Plant and Soil* 253(2): 353-372.
- Carranca, C., de Varennes, A. & Rolston, D. (1999): Biological nitrogen fixation estimated by N-15 dilution, natural N-15 abundance, and N difference techniques in a subtterranean clover-grass sward under Mediterranean conditions. - *European Journal of Agronomy* 10(2): 81-89.
- Casper, B.B. & Jackson, R.B. (1997): Plant competition underground. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 545-570.
- Chamsa, C. (2003): Ausbreitung und Etablierung von Arten funktioneller Gruppen in Sandlebensräumen. - 144 S., Diplomarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg.
- Chapin, F.S. (1993): Functional role of growth forms in ecosystems and global processes. - in: Ehleringer, J.R. & Field, C.B. (Hg.): *Scaling physiological processes: Leaf to Globe*. - S. 287-312, San Diego, Academic Press.
- Chapin, F.S., BretHarte, M.S., Hobbie, S.E. & Zhong, H.L. (1996): Plant functional types as predictors of transient responses or arctic vegetation to global change. - *Journal of Vegetation Science* 7: 347-358.
- Chapin, F.S., Walker, B.H., Hobbs, R.J., Hooper, D.U., Lawton, J.H., Sala, O.E. & Tilman, D. (1997): Biotic control over the functioning of ecosystems. - *Science* 277: 500-504.
- Clements, F.E. (1916): *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. - Washington, D.C., Carnegie Institution of Washington Publication 242.
- Clements, F.E. (1928): *Plant Succession and Indicators*. - New York, H.W. Wilson.
- Cocks, M.P. & Stock, W.D. (2001): Field patterns of nodulation in fifteen *Aspalathus* species and their ecological role in the fynbos vegetation of southern Africa. - *Basic and Applied Ecology* 2(2): 115-125.
- Condit, R., Ashton, P.S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubbell, S.P., Foster, R.B., Itoh, A., LaFrankie, J.V., Lee, H.S., Losos, E., Manokaran, N., Sukamar, R. & Yamakura, T. (2000): Spatial patterns in the distribution of tropical Trends in Ecology and Evolution species. - *Science* 288: 1414-1418.
- Connell, J.H. (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs. - *Science* 199: 1302-1310.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977): Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. - *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Cowles, H.C. (1899): The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. - *Botanical Gazette* 27: 95-117, 167-202, 281-308, 361-391.
- Cowles, H.C. (1901): The physiographic ecology of Chicago an vicinity: A study of the origin, development, and classification of plant societies. - *Botanical Gazette* 31: 73-108, 145-182.
- Cowling, R.M., Knight, A.T., Faith, D.P., Ferrier, S., Lombard, A.T., Driver, A., Rouget, M., Maze, K. & Desmet, P.G. (2004): Nature Conservation Requires More than a Passion for Species. - *Conservation Biology* 18: 1674-1676.
- Cramer, W. (1997): Using plant functional types in a global vegetation model. - in: Smith, T. M., Shugart, H. H. & Woodward, F. I. (Hg.): *Plant Functional Types: their relevance to ecosystem properties and global change*, pp. 271-288, Cambridge.
- Crawley, M.J. (1987): What makes a community invasible? - in: Gray, A.J., Crawley, M.J. & Edward, P.J. (Hg.): *Colonization, Succession and Stability*. - S. 429-453, Oxford, Blackwell.
- Crews, T.E. (1999): The presence of nitrogen fixing legumes in terrestrial communities: Evolutionary vs ecological considerations. - *Biogeochemistry* 46(1-3): 233-246.
- Dale, M.R.T. (1999): *Spatial pattern analysis in plant ecology*. - Cambridge University Press.
- Dawson, T.E., Mambelli, S., Plamboeck, A.H., Templer, P.H. & Tu, K.P. (2002): Stable isotopes in plant ecology. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 507-559.

- De Kovel, C.G., Van Mierlo, A.E.M., Wilms, Y.J.O. & Berendse, F. (2000): Carbon and nitrogen in soil and vegetation at sites differing in successional age. - *Plant Ecology* 149: 45-50.
- del Moral, R. (2000): Succession and species turnover on Mount St. Helens, Washington. - *Acta Phytogeographica Suecica* 85: 53-62.
- Díaz, S., Acosta, A. & Cabido, M. (1994): Community structure in montane grasslands of central Argentina in relation to land use. - *Journal of Vegetation Science* 5: 483-488.
- Díaz, S., Cabido, M. & Casanoves, F. (1998): Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. - *Journal of Vegetation Science* 9: 113-122.
- Díaz, S., Cabido, M. & Casanoves, F. (1999): Functional implications of trait-environmental linkages in plant communities. - in: Weiher, E. & Keddy, P.: *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. - S. 338-362, Cambridge, Cambridge University Press.
- Dierschke, H. (1994): *Pflanzensoziologie: Grundlagen und Methoden*. - 683 S., Stuttgart, Ulmer.
- Dijkstra, P., Williamson, C., Menyailo, O., Doucett, R., Koch, G. & Hungate, B.A. (2003): Nitrogen stable isotope composition of leaves and roots of plants growing in a forest and a meadow. - *Isotopes in Environmental and Health Studies* 39(1): 29-39.
- Dodd, M.B., Lauenroth, W.K. & Welker, J.M. (1998): Differential water resource use by herbaceous and woody plant life-forms in a shortgrass steppe community. - *Oecologia* 117: 504-512.
- Dolnik, C. (2003): Artenzahl-Areal-Beziehungen von Wald- und Offenlandschaften. Ein Beitrag zur Erfassung der botanischen Artenvielfalt unter besonderer Berücksichtigung der Flechten und Moose am Beispiel des Nationalparks Kurische Nehrung (Russland). - *Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg* 62: 183.
- Donovan, L.A. & Richards, J.H. (2000): Juvenile shrubs show differences in stress tolerance, but no competition or facilitation, along a stress gradient. - *Journal of Ecology* 88(1): 1-17.
- Dormann, C.F. & Woodin, S.J. (2002): Climate change in the Arctic: using plant functional types in a meta-analysis of field experiments. - *Functional Ecology* 16(1): 4-17.
- Duarte, C.M. (1995): Comparative functional ecology: rationale and potentials. - *Trends in Ecology and Evolution* 10: 418-421.
- Dudley, J.L., Michener, B. & Lajtha, K. (1996): The contributions of nitrogen-fixing symbioses to coastal heathland succession. - *American Naturalist* 135: 334-342.
- During, H.J. (1979): Life strategies of bryophytes: a preliminary review. - *Lindbergia* 5: 2-18.
- Ehrendorfer, F. (1973): *Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas*. - 318 S., Stuttgart.
- Elgersma, A. & Hassink, J. (1997): Effects of white clover (*Trifolium repens* L.) on plant and soil nitrogen and soil organic matter in mixtures with perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). - *Plant and Soil* 197(2): 177-186.
- Ellenberg, H. (1956): *Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde*. - Stuttgart, Eugen Ulmer.
- Ellenberg, H. (1996): *Die Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. - 1095 S., 5. Aufl., Stuttgart, Eugen Ulmer.
- Ellenberg, H. & Mueller-Dombois, D. (1967a): Tentative physiognomic-ecological classification of plant formations of the earth. - *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, Zürich* 37: 21-55.
- Ellenberg, H. & Mueller-Dombois, D. (1967b): A key to Raunkiaear plant life forms with revised subdivisions. - *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, Zürich* 37: 58-73.
- Engel, J. (1997): *Signifikante Schule der schlichten Statistik*. - 115 S., Fürth, Filander Verlag.
- Evans, R.D. (2001): Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition. - *6(3)*: 121-126.
- Faith, D.P. (2003): Environmental diversity (ED) as surrogate information for species-level biodiversity. - *Ecography* 26: 374-379.

- Faith, D.P. & Ferrier, S. (2002): Linking beta diversity, environmental variation, and biodiversity assessment. - *Science* 295: 636-637.
- Faith, D.P. & Walker, P.A. (1996): Environmental diversity: On the best-possible use of surrogate data for assessing the relative biodiversity of sets of areas. - *Biodiversity and Conservation* 5: 399-415.
- Falk, K., Härdtle, W. & Mohamed, A. (2004): Auswirkungen des kontrollierten Brennens auf die pflanzenverfügbaren Nährstoffe in Podsol-Böden (NSG "Lüneburger Heide"). - in: Alfred Toepfer Akademie für Naturschutz (Hg.): Feuer und Beweidung als Instrumente zur Erhaltung magerer Offenlandschaften in Nordwestdeutschland - Ökologische und sozioökonomische Grundlagen des Heidemanagements auf Sand- und Hochmoorstandorten. - *NNA-Berichte* 17(2): 108-111.
- Fehmi, J.S. & Bartolome, J.W. (2001): A grid-based method for sampling and analysing spatially ambiguous plants. - *Journal of Vegetation Science* 12: 467-472.
- Ferrier, S. (2002): Mapping spatial pattern in biodiversity for regional conservation planning: where to from here? - *Systematic Biology* 51: 331-363.
- Fischer, P. (2003): Trockenrasen des Biosphärenreservates "Flußlandschaft Elbe". - 286 S., Nümbrecht-Elsenroth, Martina Galunder-Verlag.
- Fischer, R. (1997): Suche nach Blattrossetten durch das ganze Jahr. Vegetabilische Kunstwerke der Natur. - 128 S., Eching bei München.
- Fottner, S., Niemeyer, T., Sieber, M. & Härdtle, W. (2004): Einfluss der Beweidung auf die Nährstoffdynamik von Sandheiden. - in: Alfred Toepfer Akademie für Naturschutz (Hg.): Feuer und Beweidung als Instrumente zur Erhaltung magerer Offenlandschaften in Nordwestdeutschland - Ökologische und sozioökonomische Grundlagen des Heidemanagements auf Sand- und Hochmoorstandorten. - *NNA-Berichte*, 17(2), S. 80-91.
- Fottner, S., Niemeyer, T., Sieber, M. & Härdtle, W. (2004): Zur kurzfristigen Vegetationsentwicklung auf Pflegeflächen in Sand- und Moorheiden. - in: (Hg.), Alfred Toepfer Akademie für Naturschutz: Feuer und Beweidung als Instrumente zur Erhaltung magerer Offenlandschaften in Nordwestdeutschland - Ökologische und sozioökonomische Grundlagen des Heidemanagements auf Sand- und Hochmoorstandorten. - *NNA-Berichte* 17(2): 126-136.
- Fowler, N.L. (1981): Competition and coexistence in a North Carolina grassland. - *Journal of Ecology* 69: 843-854.
- Frahm, J.-P. & Frey, W. (1992): Moosflora. - 528 S., Stuttgart, Ulmer.
- Frey, W. & Hensen, I. (1995a): Lebensstrategien bei Pflanzen: ein Klassifizierungsvorschlag. - *Bot. Jahrb. Syst.* 117: 187-209.
- Frey, W. & Hensen, I. (1995b): *Spergulo morisonii-Corynephorum canescentis* (Frühlingsspark-Silbergrasflur) - Lebensstrategien von Binnendünen- und Lockersandbereichen. - *Feddes Repertorium* 106: 533-553.
- Frey, W. & Kürschner, H. (1991): Lebensstrategien von terrestrischen Bryophyten in der Judäischen Wüste. - *Bot. Acta* 104: 172-182.
- Frey, W. & Lösch, R. (1998): Lehrbuch der Geobotanik: Pflanze und Vegetation in Raum und Zeit. - 436 S., Stuttgart, Gustav Fischer.
- Friedel, M.H., Bastin, G. N. & Griffin, G. F. (1988): Range assessment and monitoring of arid lands: the derivation of functional groups to simplify vegetation data. - *Journal of Environmental Management* 27: 85-97.
- Friedrich, S. (2001): Räumliche Muster von Bodenstörungen durch Ameisen und Kaninchen in offenen Sandlebensräumen und ihre Auswirkungen auf die Vegetation. - 128 S., Diplomarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg.

- Friedrich, S., Beyschlag, W. & Jentsch, A. (2005): Interaktion funktioneller Pflanzengruppen und Bodenstörungen: ihre Bedeutung für die Systemdynamik offener Sandlebensräume. - in: Korn, H. & Feit, U. (Hg.): Treffpunkt Biologische Vielfalt V. Interdisziplinärer Forschungsaustausch im Rahmen des Übereinkommens über die biologische Vielfalt. - S. 83-88, Bonn, Bundesamt für Naturschutz.
- Fritscher, J. (1998): Synökologische und autökologische Untersuchungen von *Armeria maritima subsp. elongata* (HOFFM.) und *Corynephorus canescens* (L.) P. BEAUV. in Sandmagerrasen im Regnitzbecken zwischen Fürth und Bamberg. - Diplomarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg.
- Galiano, E.F. (1982): Pattern detection in plant populations through the analysis of plant-to-all-plants distances. - *Vegetatio* 49: 39-43.
- Gatterer, K., Nezadal, W., Fürnrohr, F., Wagenknecht, J. & Weiß, W. (2003): Flora des Regnitzgebietes. Die Farn- und Blütenpflanzen im zentralen Nordbayern. - 2 Bände, 1058 S., Eching bei München.
- Gerdol, R., Brancaloni, L., Marchesini, R. & Bragazza, L. (2002): Nutrient and carbon relations in subalpine dwarf shrubs after neighbour removal or fertilization in northern Italy. - *Oecologia* 130(3): 476-483.
- Gerdol, R., Brancaloni, L., Menghini, M. & Marchesini, R. (2000): Response of dwarf shrubs to neighbour removal and nutrient addition and their influence on community structure in a subalpine heath. - *Journal of Ecology* 88(2): 256-266.
- Getis, A. & Franklin, J. (1987): Second order neighborhood analysis of mapped point patterns. - *Ecology* 68: 474-477.
- Gigon, A. (1984): Typologie und Erfassung der ökologischen Stabilität und Instabilität mit Beispielen aus Gebirgsökosystemen. - *Verh. Ges. Ökol.* 12: 13-29.
- Gitay, H. & Noble, I.R. (1997): What are functional types and how should we seek them? - in: Smith, T.M., Shugart, H.H. & Woodward, F.I. (Hg.): *Plant Functional Types: their relevance to ecosystem properties and global change.* - S. 3-19, Cambridge University Press.
- Gläser, C. (1998): Geobotanische Untersuchungen an ausgewählten Pflanzengesellschaften unter Berücksichtigung naturschutzrelevanter Aspekte im NSG "Hainberg" südwestlich von Nürnberg. - 83 S., Diplomarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg.
- Gleason, H.A. (1917): The structure and development of the plant association. - *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 44: 463-481.
- Gleason, H.A. (1926): The individualistic concept of the plant association. - *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.
- Gleason, H.A. (1939): The structure and development of the plant association. - *American Midland Naturalist* 21: 92-110.
- Gleich, A., Helm, I., Nezadal, W. & Weiß, W. (1997): Synsystematische Übersicht der Pflanzengesellschaften im Zentralen Nordbayern. - *Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges.* 58: 253-312.
- Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K. & Veblen, T.T. (1992): *Plant Succession: Theory and Prediction.* - London, Chapman & Hall.
- Goldberg, D.E., Rajaniemi, T., Gurevitch, J. & Stewart-Oaten, A. (1999): Empirical Approaches to Quantifying Interaction Intensity: Competition and Facilitation along Productivity Gradients. - *Ecology* 80(4): 1118-1131.
- Golley, F.B. (1977): *Ecological Succession.* - Stroudsburg, Pennsylvania, USA, Dowden, Hutchinson & Ross.
- Golluscio, R.A. & Sala, O.E. (1993): Plant functional types and ecological strategies in Patagonian forbs. - *Journal of Vegetation Science* 4(6): 839-846.

- Grace, J.B. (1991): A clarification of the debate between Grime and Tilman. - *Functional Ecology* 5: 583-587.
- Graham, S. & Turkington, R. (2000): Population dynamics response of *Lupinus arcticus* to fertilization, clipping, and neighbour removal in the understory of the boreal forest. - *Canadian Journal of Botany* 78(6): 753-758.
- Grelka, S. (1999): Einfluß von mechanischer Bodenstörung auf Vegetations- und Stickstoffdynamik ausgewählter Vegetationsbestände von Binnendünen des Naturschutzgebietes "Tennenloher Forst". - 116 S., Diplomarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg.
- Grime, J.P. (1974): Vegetation classification by reference to strategy. - *Nature* 250: 26-31.
- Grime, J.P. (1977): Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. - *American Naturalist* 111: 1169-1194.
- Grime, J.P. (1979): *Plant Strategies and Vegetation Processes*. - New York, John Wiley & Sons.
- Grime, J.P., Hodgson, J. G. & Hunt, R. (1988): *Comparative Plant Ecology: A Functional Approach to Common British Species*. - London: Unwin Hyman.
- Grimm, V., Frank, K., Jeltsch, F., Brandl, R., Uchmanski, J. & Wissel, C. (1996): modelling in population ecology. - *The Science of the Total Environment* 183: 151-166.
- Große-Wöhrmann, K. (2001): Musterbildungsprozesse in Sandtrockenrasen: Experimentell ökologische Untersuchungen zum Konkurrenzverhalten ausgewählter Arten und Entwicklung eines räumlich expliziten Simulationsmodells. - Diplomarbeit, Universität Bielefeld.
- Grubb, P.J. (1977): The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. - *Biol. Rev.* 52: 107-145.
- Guel, J.M., Domenach, A.M., Bereau, M., Barigah, T.S., Casabianca, H., Ferhi, A. & Garbaye, J. (1998): Functional diversity in an Amazonian rainforest of French Guyana: a dual isotope approach ($\delta N-15$ and $\delta C-13$). - *Oecologia* 116(3): 316-330.
- Gurevitch, J., Morrison, J.A. & Hedges, L.V. (2000): The interaction between competition and predation: a meta-analysis of field experiments. - *American Naturalist* 155: 435-453.
- Gustafson, E.J. (1998): Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? - *Ecosystems* 1: 143-156.
- Haila, Y. (1999): Biodiversity and the divide between culture and nature. - *Biodiversity and Conservation* 8: 165-181.
- Hanisch, S. (2004): Impacts of nitrogen-fixing plants on plant communities in sandy ecosystems. Case study in a nature conservation area in Northern Bavaria including measurements of ^{15}N natural abundances. - 95 S., Diplomarbeit, unveröff., Universität Bielefeld.
- Härdtle, W., Fottner, S., Niemeyer, T., Sieber, M. & Mohamed, A. (2004): Nährelementaustausch aus Heideökosystemen durch verschiedene Pflegeverfahren. - in: Alfred Toepfer Akademie für Naturschutz (Hg.): *Feuer und Beweidung als Instrumente zur Erhaltung magerer Offenlandschaften in Nordwestdeutschland - Ökologische und sozioökonomische Grundlagen des Heidemanagements auf Sand- und Hochmoorstandorten*. - *NNA-Berichte*, 17(2): 123-125.
- Harper, J.L. (1977): *Population Biology of Plants*. - New York, Academic Press.
- Harte, J. & Shaw, R. (1995): Shifting dominance within a montane vegetation community. Results from a climate-warming experiment. - *Science* 267: 876-880.
- Hasse, T. & Daniels, F.J.A. (2006): Species responses to experimentally induced habitat changes in a *Corynephorus* grassland. - *Journal of Vegetation Science* 17: 135-146.
- Haubensak, K., D'Antonio, C. & Alexander, J. (2004): Effects of nitrogen-fixing shrubs in Washington and coastal California. - *Weed Technology* 18: 1475-1479.
- Hawkins, C.P. & Macmahon, J.A. (1989): Guilds: the multiple meanings of a concept. - *Ann. Rev. Entomol.* 34: 423-451.

- Hawkins, H., Johansen, A. & George, E. (2000): Uptake and transport of organic and inorganic nitrogen by arbuscularmycorrhizal fungi. - *Plant and Soil* 226(2): 275-285.
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M.C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, G., Finn, J.A., Freitas, H., Giller, P.S., Good, J., Harris, R., Högberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, P.W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C.P.H., O'Donovan, G., Otway, S.J., Pereira, J.S., Prinz, A., Read, D.J., Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E.-D., Siamantziouras, A.-S.D., Spehn, E.M., Terry, A.C., Troumbis, A.Y., Woodward, F.I., Yachi, S. & Lawton, J.H. (1999): Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. - *Science* 286: 1123-1127.
- Heimbucher (1998). Hydrogeologisches Gutachten zum geplanten Sand- und KiesnaBabbau im Abbaugbiet Büg Nord, Eggolsheim. Nürnberg, Geowissenschaftliches Büro Dr. Heimbucher GmbH (Hg.).
- Herendeen, P.S., Crepet, W.L. & Dilcher, D.L. (1992): The fossil record. - in: Herendeen, P.S. & Dilcher, D.L.(Hg.): *Advances in Legume Systematics, Part 4.* - S. 303-316, Kew, Royal Botanic Gardens.
- Hobbie, E.A., Macko, S. & Shugart, H.H. (1999): Interpretation of nitrogen isotope signatures using the NIFTE model. - *Oecologia* 120: 405-415.
- Hobbie, S.E., Shevtsova, A. & Chapin, F.S. (1999): Plant responses to species removal and experimental warming in Alaskan tussock tundra. - *Oikos* 84: 417-434.
- Hobbs, R.J. (1997): Can we use plant functional types to describe and predict responses to environmental change? - in: Smith, T. M., Shugart H. H. & Woodward, F. I. (Hg.): *Plant Functional Types: their relevance to ecosystem properties and global change*, S. 66-90, Cambridge.
- Högberg, P. (1997): Transley Review No. 95 - ¹⁵N natural abundance in soil-plant systems. - *New Phytologist* 137: 179-203.
- Högberg, P., Högbom, L., Schinkel, H., Högberg, M., Johannisson, C. & Wallmark, H. (1996): ¹⁵N abundance of surface soils, roots and mycorrhizas in profiles of European forest soils. - *Oecologia* 108: 207-214.
- Hohenester, A. (1960): Grasheiden und Föhrenwälder auf Diluvial- und Dolomitsanden im nördlichen Bayern. - *Ber. Bay. Bot. Ges.* 33: 30-85.
- Hohenester, A. (1978): Die potentielle natürliche Vegetation im östlichen Mittelfranken (Region 7). Erläuterungen zur Vegetationskarte. - 74 S., Erlanger Geographische Arbeiten, Heft 38, Erlangen.
- Holdridge, L.R. (1947): Determination of world plant formations from simple climatic data. - *Science* 105: 367-368.
- Hueck, K. (1934): Die Pflanzenwelt der deutschen Heimat und der angrenzenden Gebiete. III. Dünen und Sandfelder, Salzpflanzen, Steppenheiden, Alpine Vegetation. - Berlin-Lichterfelde.
- Humboldt, A.v. (1806): *Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse.* - Nachdruck 1957, Leipzig, Akad. Verlagsges.
- Huston, M. & Smith, T. (1987): Plant succession: Life history and competition. - *The American Naturalist* 130: 168-198.
- Jacot, K., Luscher, A., Nosberger, J. & Hartwig, U. (2000): Symbiotic N-2 fixation of various legume species along an altitudinal gradient in the Swiss Alps. - *Soil Biology & Biochemistry* 32(8-9): 1043-1052.
- Jacot, K., Luscher, A., Suter, M., Nosberger, J. & Hartwig, U. (2005): Significance of legumes for the distribution of plant species in grassland ecosystems at different altitudes in the Alps. - *Plant Ecology* 180(1): 1-12.
- Jaksic, F.M. (1981): Abuse and misuse of the term "guild" in ecological studies. - *Oikos* 37: 397-400.

- Jeltsch, F., Moloney, K.A. & Milton, S.J. (1999): Detecting process from snap-shot pattern: lessons from Trends in Ecology and Evolution spacing in the southern Kalahari. - *Oikos* 85: 451-467.
- Jentsch, A. (2001): The Significance of Disturbance for Vegetation Dynamics. A Case Study in Dry Acidic Grasslands. - 199 S., Dissertation, Universität Bielefeld.
- Jentsch, A. (2004): Disturbance driven vegetation dynamics. Concepts from biogeography to community ecology, and experimental evidence from dry acidic grasslands in central Europe. - 218 S., *Dissertationes Botanicae* 384.
- Jentsch, A. & Beyschlag, W. (2003): Vegetation ecology of dry acidic grasslands in the lowland area of central Europe. - *Flora* 198(1): 3-26.
- Jentsch, A., Friedrich, S., Beyschlag, W. & Nezdal, W. (2002): Significance of ant and rabbit disturbances for seedling establishment in dry acidic grasslands dominated by *Corynephorus canescens*. - *Phytocoenologia* 32(4): 553-580.
- Jonasson, S. (1992): Plant responses to fertilization and species removal in tundra related to community structure and clonality. - *Oikos* 63: 420-429.
- Jónsdóttir, I.S., Callaghan, T.V. & Lee, J.A. (1995): Fate of added nitrogen in a moss-sedge Arctic community and effects of increased nitrogen deposition. - *Science Total Environ.* 160: 677-685.
- Kaiser, T. & Stubbe, A. (2004): Mittelfristige Vegetationsentwicklung auf Pflegeflächen in Sandheiden des Naturschutzgebietes "Lüneburger Heide". - in: Alfred Toepfer Akademie für Naturschutz (Hg.): Feuer und Beweidung als Instrumente zur Erhaltung magerer Offenlandschaften in Nordwestdeutschland - Ökologische und sozioökonomische Grundlagen des Heidemanagements auf Sand- und Hochmoorstandorten. - *NNA-Berichte* 17(2): 137-144.
- Keddy, P.A. (1989): Effects of competition from shrubs on herbaceous wetland plants: a 4-year field experiment. - *Can. J. of Bot.* 67 (3): 708-716.
- Keddy, P.A., Gauet, J.P. & Fraser, L.H. (2000): Effects of low and high nutrients on the competitive hierarchy of 26 shoreline plants. - *Journal of Ecology* 88: 413-423.
- Kielland, K. (1997): Role of free amino acids in the nitrogen economy of arctic cryptogams. - *Ecoscience* 4: 75-79.
- Kinder, M., Vagts, I. & Müller, J. (1992): Auswirkungen der Flechtenvegetation auf die Sukzession eines Sandtrockenrasens. - *International Journal of Mycology and Lichenology* 3: 67-76.
- Knops, J.M.H., Bradley, K.L. & Wedin, D.A. (2002): Mechanisms of plant species impacts on ecosystem nitrogen cycling. - *Ecology Letters* 5: 454-466.
- Kohlbeck, M. (2006): Untersuchungen zur genetischen Variabilität und Populationsstruktur des Silbergrases *Corynephorus canescens* (L.) P.Beauv. - Darstellung biogeographischer Muster im europäischen Gesamtareal unter besonderer Berücksichtigung isolierter Vorkommen in Bayern. - 66 S., Diplomarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg.
- Körner, C. (1993): Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. - in: Schultze, E. D. & Mooney, H. A. (Hg.): *Biodiversity and Ecosystem Function*, S. 117-140, Heidelberg.
- Kratochwil, A., Fock, S., Remy, D. & Schwabe, A. (2002): Responses of flower phenology and seed production under cattle grazing impact in sandy grasslands. - *Phytocoenologia* 32: 531-552.
- Kremer, B.P. & Muhle, H. (1997): *Flechten, Moose, Farne*. - S., München, Mosaik Verlag GmbH.
- Lache, D.W. (1976): Umweltbedingungen von Binnendünen- und Heidegesellschaften im Nordwesten Mitteleuropas. - 96, Göttingen.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002): Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits - revisiting the Holy Grail. - *Functional Ecology* 16: 545-556.

- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. (1997): Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. - *Trends in Ecology and Evolution* 12: 474-478.
- Lavorel, S. et al. (1994): Small scale disturbances and the maintenance of species diversity in Mediterranean old fields. - *Oikos* 70: 455-473.
- Leishman, M.R. & Westoby, M. (1992): Classifying plants into groups on the basis of associations of individual traits: evidence from Australian semi-arid woodlands. - *Journal of Ecology* 80: 417-424.
- Leishman, M.R., Westoby, M. & Jurado, F. (1995): Correlates of seed size variation: a comparison among five temperate floras. - *Journal of Ecology* 83: 517-530.
- Levin, S.A. (1992): The problem of pattern and scale in ecology. - *Ecology* 73: 1943-1967.
- Liebhold, A.M. & Gurevitch, J. (2002): Integrating the statistical analysis of spatial data in ecology. - *Ecography* 25: 553-557.
- Luken, J.O. & Thieret, J.W. (1997): *Assessment and Management of Plant Invasions*. - New York, Springer.
- Lux, H. (1964): Die biologischen Grundlagen der Strandhaferpflanzung und Silbergrasansaat im Dünenbau. - *Angew. Pflanzensoziologie* 20: 5-53.
- Maarel, V.d. & Sykes, M.T. (1993): Small scale plant species turnover in a limestone grassland - the carousel model and some comments on the niche concept. - *Journal of Vegetation Science* 4: 179-188.
- Mallorino, A.P. & Wedin, W.F. (1990): Seasonal distribution of topsoil ammonium and nitrate under legume-grass and grass swards. - *Plant Soil* 124: 137-140.
- Mariotti, A. (1983): Atmospheric nitrogen is a reliable standard for natural ^{15}N abundance measurements. - *Nature* 303: 685-687.
- Marschner, H. (1995): *Mineral Nutrition of Higher Plants*. - 2. Aufl., New York, U.S.A., Academic Press New York.
- Marshall, J.K. (1965): *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv. as a model for the *Ammophila* problem. - *Journal of Ecology* 53(447-463).
- Marshall, J.K. (1967): Biological Flora of the British Isles - *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv. - *Journal of Ecology* 55: 207-220.
- Martens, S.N., Breshears, D.D., Meyer, C.W. & Barnes, F.J. (1997): Scales of aboveground and below-ground competition in a semi- arid woodland detected from spatial pattern. - *Journal of Vegetation Science* 8: 655-664.
- Martinez, M.L. & Maun, M.A. (1999): Responses of dune mosses to experimental burial by sand under natural and greenhouse conditions. - *Plant Ecol.* 145: 209-219.
- Matthews, J.A. (1992): *The Ecology of Recently-Deglaciated Terrain: A Geocological Approach to Glacier Forelands and Primary Succession*. - Cambridge, Cambridge University Press.
- McArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967): *Theory of island biogeography*. - Princeton.
- McIntosh, R.P. (1985): *The Background of Ecology*. - Cambridge, Cambridge University Press.
- McIntosh, R.P. (1999): The succession of succession: a lexical chronology. - *Bulletin of the Ecological Society of America* 80: 256-265.
- McIntyre, S., Lavorel, S. & Trémont, R. (1995): Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. - *Journal of Ecology* 83: 31-44.
- McKey (1994): Legumes and nitrogen: The evolutionary ecology of a nitrogen-demanding lifestyle. - in: Sprent, J.I. & McKey, D. (Hg.): *Advances in Legume Systematics* 5: The Nitrogen Factor. - S. 211-228, Kew, Royal Botanic Gardens.
- Meusel, H. (1935): Wuchsformen und Wuchstypen der europäischen Laubmoose. - *Nova Acta Leopoldina N.F.* 3: 123-277.

- Michelsen, A., Quarmby, C., Sleep, D. & Jonasson, S. (1998): Vascular plant ^{15}N natural abundance in heath and forest tundra ecosystems is closely correlated with presence and type of mycorrhizal fungi in roots. - *Oecologia* 115: 406-418.
- Mockenhaupt, M. & Keienburg, T. (2004): Ansätze zur Untersuchung des Einflusses der Hüteschafhalten auf die Stickstoffbilanz der Heiden im Naturschutzgebiet "Lüneburger Heide". - in: Alfred Toepfer Akademie für Naturschutz (Hg.): Feuer und Beweidung als Instrumente zur Erhaltung magerer Offenlandschaften in Nordwestdeutschland - Ökologische und sozioökonomische Grundlagen des Heidemanagements auf Sand- und Hochmoorstandorten. - *NNA-Berichte* 17(2): 108-111.
- Mohr, J. (1999): Schutzwürdigkeitsgutachten zum geplanten Naturschutzgebiet "Büg". - 32 S., Gutachten, unveröff., LRA Forchheim, Außenstelle Ebermannstadt.
- Mordelet, P., Cook, G., Abbadie, L., Grably, M. & Mariotti, A. (1996): Natural N-15 abundance of vegetation and soil in the Kapalga savanna, Australia. - *Australian Journal of Ecology* 21(3): 336-340.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. (1974): *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. - S., New York, Wiley & Sons.
- Mulder, C.P.H., Jumpponen, A., Högberg, P. & Huss-Danell, K. (2002): How plant diversity and legumes affect nitrogen dynamics in experimental grassland communities. - *Oecologia* 133: 412-421.
- Nadelhoffer, K., Shaver, G., Fry, B., Giblin, A., Johnson, L. & McKane, R. (1996): ^{15}N natural abundances and N use by tundra plants. - *Oecologia* 107: 386-394.
- Nezadal, W. & Roder, A. (1994): Die Vegetation der Brucker Lache. - In: Das Naturschutzgebiet Brucker Lache in Erlangen - Beiträge zum Grundwasser, zum Boden und zur Vegetation. - *Mitt. Fränk. Geograph. Ges.* 41: 241-261.
- Niemeyer, T., Fottner, S., Mohamed, A., Sieber, M. & Härdtle, W. (2004): Einfluss kontrollierten Brennens auf die Nährstoffdynamik von Sand- und Moorheiden. - in: Alfred Toepfer Akademie für Naturschutz (Hg.): Feuer und Beweidung als Instrumente zur Erhaltung magerer Offenlandschaften in Nordwestdeutschland - Ökologische und sozioökonomische Grundlagen des Heidemanagements auf Sand- und Hochmoorstandorten. - *NNA-Berichte* 17(2): 65-79.
- Noble, I.R. & Slayter, R.O. (1980): The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. - *Vegetatio* 43: 5-21.
- Noy-Meir, I. (1973): Desert ecosystems: environment and producers. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 25-51.
- Noy-Meir, I., Gutman, M. & Kaplan, Y. (1989): Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. - *Journal of Ecology* 77: 290-310.
- Oberdorfer, E. (1994): *Pflanzensoziologische Exkursionsflora*. - 1050 S., Stuttgart.
- Oberdorfer, E. (2001): *Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Deutschland und die angrenzenden Gebiete*. - 1051 S., 8. Aufl., Stuttgart, Ulmer.
- Odum, E.P. (1969): The strategy of ecosystem development. - *Science* 164: 262-270.
- Oelmann, Y., Wilcke, W. & Bol, R. (2005): Nitrogen-15 in NO_3^- characterises differently reactive soil organic N pools. - *Rapid communication in mass spectrometry* 19(22): 3177-3181.
- Okland, R.H. (1996): Are ordination and constrained ordination alternative or complementary strategies in general ecological studies? - *Journal of Vegetation Science* 7: 289-292.
- Okland, R.H. (1999): On the variation explained by ordination and constrained ordination axes. - *Journal of Vegetation Science* 10: 131-136.
- Paruelo, J.M. & Lauenroth, W.K. (1996): Relative abundance of plant functional types in grasslands and shrublands of north America. - *Ecological Applications* 6(4): 1212-1224.
- Paschke, M.W., McLendon, T. & Redente, E.F. (2000): Nitrogen Availability and Old-Field Succession in a Shortgrass Steppe. - *Ecosystems* 3: 144-158.

- Peet, R.K. (1992): Community structure and ecosystem function. - in: Glenn-Lewin, S.D.C., Peet, R.K. & Veblen, T.T. (Hg.): Plant Succession: Theory and Prediction. - S. 103-151, London, Chapman & Hall.
- Peoples, M.B. & Craswell, E.T. (1992): Biological nitrogen fixation: investments, expectations and actual contributions to agriculture. - Plant and Soil 141: 13-39.
- Perry, J.N., Liebhold, A.M., Rosenberg, M.S., Dungan, J., Miriti, M., Jakomulska, A. & Citron-Pousy, S. (2002): Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial patterns in ecological data. - Ecography 25: 578-600.
- Philippi, G. (1971): Zur Kenntnis einiger Ruderalgesellschaften der nordbadischen Flugsandgebiete um Mannheim und Schwetzingen. - Beitr. naturk. Forsch. Süd.-Dtl. Band 30(2): 113-131.
- Pianka, E.R. (1970): On r and K selection. - American Naturalist 104: 592-597.
- Pickelmann, I. (2001): Keimungsbiologie ausgewählter Arten von Sandstandorten in Mittelfranken. - 91 S., Diplomarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg.
- Pickelmann, I. (2001): Untersuchungen zur Diasporen-Langlebigkeit und zum Keimungsverhalten dominanter Arten von Sandtrockenrasen. - 78 S., Zulassungsarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg.
- Pickett, S.T.A. (1976): Succession: an evolutionary perspective. - American Naturalist 110: 107-119.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L. & Armesto, J.J. (1987): A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. - Vegetatio 69: 109-114.
- Pillar, V.D. & Sosinski, Jr., E.E. (2003): An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. - Journal of Vegetation Science 14: 323-332.
- Poli Marchese, E. & Grillo, M. (2000): Primary succession on lava flows on Mt. Etna. - Acta Phytogeographica Suecica 85: 61-70.
- Pott, R. (1992): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. - Stuttgart, Ulmer.
- Quinger, B. & Meyer, N. (1995): Lebensraumtyp Sandrasen - Landschaftspflegekonzept Bayern, Band II.4. - Bayerisches Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen (StMLU) und Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL) (Hg.) - 253 S., München.
- Ramensky, L.G. (1938): Introduction to the geobotanical study of complex vegetations. - Moscow, Selkhozgiz.
- Ranells, N.N. & Wagger, M.G. (1997): Grass-legume bicultures as winter annual cover crops. - Agron. J. 89: 659-665.
- Raunkiaer, C. (1934): The Life-forms of Plants and Statistical Plant Geography. - Oxford.
- Raunkiaer, C. (1937): Plant life forms. - Oxford, Clarendon Press.
- Raup, H.M. (1981): Physical disturbance in the life of plants. - in: Nitecki, M.H. (Hg.): Biotic Crises in Ecological and Evolutionary Time. - S. 39-52, New York, Academic Press.
- Regenfuß, C. (1999): Diasporenbanken in verschiedenen Sukzessionsstadien von Binnendünen mit unterschiedlicher Störungsgeschichte. - 139 S., Diplomarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg.
- Reichelt, G. & Wilmanns, O. (1973): Vegetationsgeographie. - S., Braunschweig, Westermann.
- Ripley, B.D. (1981): Spatial statistics. - Wiley.
- Robinson, D., Handley, L.L. & Scrimgeour, C.M. (1998): A theory for $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ fractionation in nitrate-grown vascular plants. - Planta 205: 397-406.
- Root, R.B. (1967): The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. - Ecol. Monogr. 37: 317-350.

- Roßner, R. (1990): Variationsbreite und ökologischer Zustand der Böden im nordwestlichen Sebalder Reichswald, aufgezeigt anhand eines Querschnittes zwischen Gründlach und Schwabachtal. - 174 S., Erlanger Geographische Arbeiten, Heft 50, Erlangen.
- Roßner, R. & Aleis, P. (1991). Untersuchungen zur Sickerwasserbewegung in sandigen Sedimenten der engeren Wasserschutzzone des Wasserwerkes West (Erlangen). - Teil I. Erlangen: 37.
- Roßner, R. & Aleis, P. (1993). Untersuchungen zur Sickerwasserbewegung in sandigen Sedimenten der engeren Wasserschutzzone des Wasserwerkes West (Erlangen). - Teil II: Meßzeitraum August 1992-Juni 1993. Erlangen: 13.
- Rothmaler, W. (1994): Exkursionsflora von Deutschland – Gefäßpflanzen: Atlasband. - 753 S., Jena/Stuttgart.
- Runge, F. (1990): Die Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. - 309 S., Münster.
- Russow, R., Veste, M. & Littmann, T. (2004): Using the natural N-15 abundance to assess the main nitrogen inputs into the sand dune area of the North-Western Negev Desert (Israel). - *Isotopes in environmental and health studies* 40(1): 57-67.
- Rychnovska-Soudkova, M. (1961): *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv. (Physiologisch-ökologische Studien einer Pflanzenart). - *Rozpr. Československa akad. ved. Rocn.* 71: Ses. 8.
- Sala, O.E., Golluscio, R.A., Lauenroth, W.K. & Soriano, A. (1989): Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. - *Oecologia* 81: 501-505.
- Schadt, S., Revilla, E., Wiegand, T., Knauers, F., Kaczensky, P., Breitenmoser, U., Bufka, L., Cerveny, J., Koubek, P., Huber, T., Stanisa, C. & Trepl, L. (2002): Assessing the suitability of central European landscapes for the reintroduction of Eurasian lynx. - *Journal of Applied Ecology* 39: 189-203.
- Scheffer, F. neubearbeitet und erweitert von: Blume, H.-P., Brümmer, G.W., Hartge, K.H. & Schwertmann, U. (2002): Lehrbuch der Bodenkunde / Scheffer/Schachtschabel. - 593 S., 15. Aufl., Heidelberg, Spektrum.
- Schmidt, S. & Stewart, G.R. (2003): $d^{15}N$ values of tropical savanna and monsoon forest species reflect root specialisations and soil nitrogen status. - *Oecologia* 134: 569-577.
- Schwabe, A., Storm, C., Zeuch, M., Kleine-Weischede, H. & Krolupper, N. (2000): Sandökosysteme in Südhessen: Status quo, jüngste Veränderungen und Folgerungen für Naturschutz-Maßnahmen. - *Geobotanisches Kolloquium* 15: 25-45.
- Seifert, B. (1996): Ameisen: beobachten, bestimmen. - 351 S., Augsburg.
- Serraj, R., Sinclair, T.R. & Purcell, L.C. (1999): Symbiotic N_2 fixation response to drought. - *Journal of Experimental Botany* 50: 143-155.
- Shearer, G. & Kohl, D.H. (1986): N_2 -Fixation in Field Settings: Estimations Based on Natural ^{15}N Abundance. - *Aust. J. Plant Physiol.* 13: 699-756.
- Shugart, H.H. (1997): Plant and ecosystem functional types. - in: Smith, T.M., Shugart, H.H. & Woodward, F.I. (Hg.): *Plant Functional Types: their relevance to ecosystem properties and global change.* - S. 20-43, Cambridge University Press.
- Sieber, M., Fottner, S., Niemeyer, T. & Härdtle, W. (2004): Einfluss maschineller Pflegeverfahren auf die Nährstoffdynamik von Sandheiden. - in: Alfred Toepfer Akademie für Naturschutz (Hg.): *Feuer und Beweidung als Instrumente zur Erhaltung magerer Offenlandschaften in Nordwestdeutschland - Ökologische und sozioökonomische Grundlagen des Heidemanagements auf Sand- und Hochmoorstandorten.* - *NNA-Berichte*, 17(2): 92-107.
- Simberloff, D. & Dayan, T. (1991): The guild concept and the structure of ecological communities. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 22: 115-143.
- Skarpe, C. (1996): Plant functional types and climate in southern African savanna. - *Journal of Vegetation Science* 7: 397-404.

- Smith, T.M. & Huston, M.A. (1989): A theory of spatial and temporal dynamics of plant communities. - *Vegetatio* 83: 49-69.
- Smith, T.M., Shugart, H.H. & Woodward, F.I. (1997): *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change*. - Cambridge University Press.
- Solbrig, O.T. (1993): Plant traits and adaptive strategies: their role in ecosystem function. - in: Schultze, E. D. & Mooney, H. A. (Hg.): *Biodiversity and Ecosystem Function*, S. 97-116, Heidelberg.
- Sousa, W.P. (1984): The role of disturbance in natural communities. - *Ann. Rev. Ecol. System* 15: 353-391.
- Sousa, W.P. (1985): Disturbance and Patch Dynamics on Rocky Intertidal Shores. - in: Pickett, S.T.A. & White, P.S. (Hg.): *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. - S. 101-123, San Diego.
- Sprent, J.I. & Sprent, P. (1990): *Nitrogen Fixing Organisms*. - London, U.K., Chapman and Hall.
- Sprent, J.L. (1994): Nitrogen acquisition in the Leguminosae. - in: Sprent, J.I. & McKey, D. (Hg.): *Advances in Legume Systematics 5: The Nitrogen Factor*. - S. 1-16, Kew, Royal Botanic Gardens.
- Stearns, S.C. (1976): Life history tactics: a review of the ideas. - *Qu. Rev. Biol.* 51: 3-47.
- Steffen, W.L., Walker, B. H., Ingram, J. S. I. & Koch, G. W. (1992): *Global Change and Terrestrial Ecosystems: the Operational Plan*. - Stockholm: IGBP & ICSU.
- Stock, W.D., Wienand, K.T. & Baker, A.C. (1995): Impacts of invading N-2-fixing *Acacia* species on patterns of nutrient cycling in 2 Cape Ecosystems - Evidence from soil incubation studies and N-15 natural-abundance values. - *Oecologia* 101(3): 375-382.
- Stöcklin, J. (1992): Umwelt, Morphologie und Wachstumsmuster klonaler Pflanzen - eine Übersicht. - *Bot. Helv.* 102: 3-21.
- Stoyan, D. & Stoyan, H. (1994): *Fractals, Random Shapes and Point Fields. Methods of geometrical statistics*. - S., John Wiley & Sons.
- Strasburger, E. et al. neubearbeitet von: Sitte, P., Ziegler, H., Ehrendorfer, F. & Bresinsky, A. (1998): *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*. - 1007 S., Stuttgart/Jena/Lübeck/Ulm.
- Stroh, M., Storm, C., Zehm, A. & Schwabe, A. (2002): Restorative grazing as a tool for directed succession with diaspore inoculation: the model of sand ecosystems. - *Phytocoenologia* 32: 595-625.
- Thompson, K., Hillier, S.H., Grime, J.P., Bossard, C.C. & Band, S.R. (1996): A functional analysis of a limestone grassland community. - *Journal of Vegetation Science* 7: 371-380.
- Tilman, D. (1985): The resource ratio hypothesis of succession. - *American Naturalist* 125: 827-852.
- Tilman, D. (1988): *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. - Princeton, New Jersey.
- Tilman, D. (1994): Competition and biodiversity in spatially structured habitats. - *Ecology* 75: 2-16.
- Turner, M.G. (1989): Landscape ecology: the effect of pattern on process. - *Annual Review on Ecology and Systematics* 20: 171-197.
- Tüxen, R. (1928): *Vegetationsstudien im nordwestdeutschen Flachlande. I. Über die Vegetation der nordwestdeutschen Binnendünen*. - *Jahrbuch der Geographischen Gesellschaft Hannover* 1928: 71-93.
- Tüxen, R. (1956): Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. - *Angew. Pflanzensoziol.* 13: 5-42.

- Tüxen, R. (1975): Dauer-Pioniergesellschaften als Grenzfall der Initialgesellschaften. - in: Tüxen, R. (Hg.): Bericht des Internationalen Symposiums der Internationalen Verhandlungen für Vegetationskunde. - S. 13-30, Vaduz.
- Twolan-Strutt, L. & Keddy, P.A. (1996): Above- and below-ground competition intensity in two contrasting wetland plant communities. - *Ecology* 77: 259-270.
- Ulrich, B. (1989): Stabilität, Elastizität und Resilienz von Waldökosystemen: ein Beitrag zu einer stofflich fundierten Ökosystemtheorie. - Kurzfassung. - *Verh. Ges. Ökol.* 17: 455.
- Unkovich, M., Pate, J., Lefroy, E. & Arthur, D. (2000): Nitrogen isotope fractionation in the fodder Trends in Ecology and Evolution legume tagasaste (*Chamaecytisus proliferus*) and assessment of N₂ fixation inputs in deep sandy soils of Western Australia. - *Australian Journal of Plant Physiology* 27(10): 921-929.
- Valles de la Mora, B., Cadisch, G. & Aluja-Schunemann, A. (2003): Comparison of isotope methodologies to assess N₂ fixation and its fate in plants and soils. - *Agrosciencia* 37: 117-128.
- van Hulst, R. (1992): From population dynamics to community dynamics: Modeling succession as a species replacement process. - in: Glenn-Lewin, S.D.C., Peet, R.K. & Veblen, T.T. (Hg.): *Plant Succession: Theory and Prediction*. - S. 188-214, London, Chapman & Hall.
- Virtanen, R. (1998): Impact of grazing and neighbour removal on a heath plant community transplanted onto a snowbed site, NW Finnish Lapland. - *Oikos* 81(2): 359-367.
- Vitousek, P.M., Cassmann, K., Cleveland, C., Crews, T., Field, C.B., Grimm, N.B., Howarth, R.W., Marino, R., Martinelli, L., Rastetter, E.B. & Sprent, J.I. (2002): Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation. - *Biogeochemistry* 57/58: 1-45.
- Vitousek, P.M. & Howarth, R.W. (1991): Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? - *Biogeochemistry* 13: 87-115.
- Vitousek, P.M. & Reiners, W.A. (1975): Ecosystem succession and nutrient retention: A hypothesis. - *BioScience* 25: 376-381.
- von Brackel, W. (2000): Moos- und Flechtengesellschaften im NSG Tennenloher Forst. - *Natur und Mensch. Jahresmitteilungen der Naturhistorischen Gesellschaft Nürnberg* 1999: 17-38.
- Wali, M.K. (1999a): Ecological succession and the rehabilitation of disturbed terrestrial systems. - *Plant and Soil* 213: 195-220.
- Walker, B., Kinzig, A. & Landridge, J. (1999): Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. - *Ecosystems* 2: 95-113.
- Walker, B.H. (1992): Biodiversity and ecological redundancy. - *Conservation Biology* 14: 117-127.
- Walker, L.R. (1999): Patterns and processes in primary succession. - in: Walker, L.R.: *Ecosystems of Disturbed Ground, Ecosystems of the World* 16. - S. 585-610, Amsterdam, Elsevier.
- Walker, L.R. & Chapin, F.S. (1987): Interactions among processes controlling successional change. - *Oikos* 50: 131-135.
- Walker, L.R. & del Moral, R. (2003): *Primary Succession an Ecosystem Rehabilitation*. - Cambridge, Cambridge University Press.
- Walther, T. (2002): Konkurrenz auf Binnendünen - artabhängig oder "Nur der Größere gewinnt"? - Diplomarbeit, Universität Bielefeld.
- Warming, E. (1896): *Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie*. - 2. Aufl. 1902, Berlin, Bornträger.
- Weigelt, A., Röttgermann, M., Steinlein, T. & Beyschlag, W. (2000): Influence of water availability on competitive interactions between plant species on sandy soils. - *Folia Geobotanica* 35: 169-178.
- Weigelt, A. (2001): Plant competition on inland dunes: influence of water availability, nitrogen supply and the role of belowground processes. - 150 S., Dissertation, Universität Bielefeld.

- Weigelt, A., Steinlein, T. & Beyschlag, W. (2002): Is plant competition intensity more biomass or species dependent? - *Basic and Applied Ecology* 3: 85-94.
- Weiher, E. & Keddy, P., Hg. (1999): *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. - Cambridge, Cambridge University Press.
- Welsch, A. (1995): *Pioniergesellschaften und Calluna-Heiden auf dem ehemaligen Standortübungsplatz Tennenlohe/Mfr.* - 100 S., Diplomarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg.
- West, J., HilleRisLambers, J., Lee, T., Hobbie, S. & Reich, P. (2005): Legume species identity and soil nitrogen supply determine symbiotic nitrogen-fixation responses to elevated atmospheric [CO₂]. - *New Phytologist* 167(2): 523-530.
- Westoby, M. (1998): A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. - *Plant and Soil* 199(2): 213-227.
- White, P.S. & Jentsch, A. (2001): The Search for Generality in Studies of Disturbance and Ecosystem Dynamics. - *Progress in Botany* 62: 399-449.
- Wiegand, T., Kissling, W.D., Cipriotti, P.A. & Aguiar, M.R. (2006): Extending point pattern analysis to objects of finite size and irregular shape. - *Journal of Ecology*: in press.
- Wiegand, T. & Moloney, K.A. (2004): Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. - *Oikos* 104: 209-229.
- Wiegand, T., Moloney, K.A. & Milton, S.J. (1998): Population dynamics, disturbance, and pattern evolution: Identifying the fundamental scales of organization in a model ecosystem. - *American Naturalist* 152: 321-337.
- Wiegand, T., Moloney, K.A., Naves, J. & Knauer, F. (1999): Finding the missing link between landscape structure and population dynamics: a spatially explicit perspective. - *American Naturalist* 154: 605-627.
- Wiens, J.A., Stenseth, N.C., Van Horne, B. & Ims, R.A. (1993): Ecological mechanisms and landscape ecology. - *Oikos* 66: 369-380.
- Wilkinson, D.M. (2003): The fundamental processes in ecology: a thought experiment on extraterrestrial biospheres. - *Biological Reviews* 78: 171-179.
- Wilkinson, D.M. (2004): Do we need a process-based approach to nature conservation? Continuing the parable of Green Mountain, Ascension Island. - *Journal of Biogeography* 31: 2041-2042.
- Willig, M.R. & Walker, L.R. (1999): Disturbance in terrestrial ecosystems: Salient themes, synthesis and future directions. - in: Walker, L.R. (Hg.): *Ecosystems of Disturbed Ground, Ecosystems of the World* 16. - S. 747-767, Amsterdam, Elsevier.
- Wilmanns, O. (1993): *Ökologische Pflanzensoziologie: eine Einführung in die Vegetation Mitteleuropas*. - 479 S., Heidelberg.
- Wilson, J.B. (1994): Who makes the assembly rules? - *Journal of Vegetation Science* 2: 289-290.
- Wilson, J.B. & Lee, W.G. (2000): C-S-R triangle theory: community-level predictions, tests, evaluation of criticisms, and relation to other theories. - *Oikos* 91(1): 77-96.
- Wilson, J.B. & Roxburgh, S.H. (1994): A demonstration of guild-based assembly rules for a plant community, and determination of intrinsic guilds. - *Oikos* 69: 267-276.
- Wolf, J. (2003): *Auswirkungen verschiedener Pflegemaßnahmen auf die Vegetationsdynamik ausgewählter Sandmagerrasenbestände im Naturschutzgebiet "Hainberg" südwestlich von Nürnberg*. - 120 S., Diplomarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg.
- Wölfel, B. (2000): *Untersuchungen ausgewählter Bodeneigenschaften unter Sandmagerrasenbeständen mit besonderer Berücksichtigung unterschiedlicher Ausgangssubstrate im Großraum Nürnberg*. - 102 S., Diplomarbeit, unveröff., Fachhochschule Weihenstephan Abteilung Triesdorf.

- Woodward, F.I. & Cramer, W. (1996): Plant functional types and climatic changes: introduction. - *Journal of Vegetation Science* 7: 306-308.
- Woodward, F.I., Smith, T.M. & Shugart, H.H. (1997): Defining plant functional types: the end view. - in: Smith, T.M., Shugart, H.H. & Woodward, F.I. (Hg.): *Plant Functional Types: their relevance to ecosystem properties and global change*. - S. 355-359, Cambridge University Press.
- Zahran, H.H. (2001): Rhizobia from wild legumes: diversity, taxonomy, ecology, nitrogen fixation and biotechnology. - *Journal of Biotechnology* 91: 143-153.
- Zavaleta, E.S., Hobbs, R.J. & Mooney, H.A. (2001): Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. - *Trends in Ecology & Evolution* 16(8): 454-459.

B Abkürzungsverzeichnis

a	Jahr
ANOVA	analysis of variance = Varianzanalyse
Abb.	Abbildung
agg.	Aggregat
BayNatSchG	Bayerisches Naturschutzgesetz
bspw.	beispielsweise
bzw.	beziehungsweise
CaCl ₂	Calciumchlorid
cm	Zentimeter = 0,01 Meter
δ ¹⁵ N	stabiles Isotopenverhältnis
d.h.	das heißt
evtl.	eventuell
fakt.	Faktoriell(e) (ANOVA)
g	Gramm
GPS	Global Positioning System
ha	Hektar
Hg.	Herausgeber
kg	Kilogramm
km	Kilometer
kN	Kilonewton
LSD	least significant difference
m	Meter
m ²	Quadratmeter
Mean	Mittelwert
mg	Milligramm
min	Minuten
n	Stichprobenumfang
N	Stickstoff
N ₂	elementarer Stickstoff
NH ₄ ⁺	Ammonium
NSG	Naturschutzgebiet
o.g.	oben genannt
PNV	Potentielle natürliche Vegetation
rep. meas.	Repeated measures (ANOVA)

SD	standard deviation (Standardabweichung)
SE	standard error (Standardfehler)
StMLU	Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen
sog.	sogenannt
s.o.	siehe oben
s.u.	siehe unten
Tab.	Tabelle
u.a.	und andere / unter Anderem
U/min	Umdrehungen pro Minute
unveröff.	unveröffentlicht
USG	Untersuchungsgebiet
v.a.	vor allem
vgl.	vergleiche
z.B.	zum Beispiel

Behandlungen:

G	Gräser/Grasartige übrig
R	Rosetten übrig
M	Kryptogamen übrig
S	Sand
GR	Gräser und Rosetten übrig, Kryptogamen entfernt
GM	Gräser und Kryptogamen übrig, Rosetten entfernt
RM	Rosetten und Kryptogamen übrig, Gräser entfernt
C	Kontrollfläche
N	N-Fixierer übrig
S	Sand
GRM	Gräser, Rosetten, Kryptogamen übrig, N-Fixierer entfernt
C	Kontrollfläche

C Artenliste der Pflanzen

Die Nomenklatur der in dieser Arbeit vorkommenden Arten richtet sich nach der Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands (WISSKIRCHEN & HAEUPLER 1998).

Tabelle C.1: Gesamtartenliste (Nomenklatur nach Standardliste):

G=Gras, R=Rosette, S=Sonstige, N=N-Fixierer

	Wissenschaftlicher Artnamen	Autor	Deutscher Artnamen	Familie
S	<i>Achillea millefolium</i>	L.	Gemeine Schafgarbe	Asteraceae
S	<i>Acinos arvensis</i>	(LAM.)DANDY	Gemeiner Steinquendel	Lamiaceae
G	<i>Agropyron repens</i>	(L.)PB.	Kriechende Quecke	Poaceae
G	<i>Agrostis capillaris</i>	L.	Rotes Straußgras	Poaceae
G	<i>Aira praecox</i>	L.	Frühe Haferschmiele	Poaceae
S	<i>Alchemilla spec.</i>	L.	Frauenmantel	Rosaceae
S	<i>Alyssum alyssoides</i>	(L.)L.	Kelch-Steinkraut	Brassicaceae
R	<i>Anchusa officinalis</i>	L.	Gebräuchliche Ochsenzunge	Boraginaceae
S	<i>Aphanes arvensis</i>	L.	Gemeiner Ackerfrauenmantel	Rosaceae
S	<i>Arabidopsis thaliana</i>	(L.)HEYNH.	Acker-Schmalwand	Brassicaceae
S	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	L.	Quendel-Sandkraut	Caryophyllaceae
R	<i>Armeria elongata</i>	(HOFFM.)KOCH	Sand-Grasnelke	Plumbaginaceae
G	<i>Arrhenatherum elatius</i>	(L.)J. & K.PRESL	Glatthafer	Poaceae
S	<i>Artemisia campestris</i>	L.	Feld-Beifuß	Asteraceae
S	<i>Artemisia vulgaris</i>	L.	Gemeiner Beifuß	Asteraceae
S	<i>Berteroa incana</i>	(L.)DC.	Graukresse	Brassicaceae
S	<i>Betula pendula</i>	ROTH	Hänge-Birke	Betulaceae
G	<i>Bromus erectus</i>	HUDS.	Aufrechte Tresse	Poaceae
G	<i>Bromus hordeaceus</i>	L.	Weiche Tresse	Poaceae
G	<i>Bromus sterilis</i>	L.	Taube Tresse	Poaceae
G	<i>Bromus tectorum</i>	L.	Dach-Tresse	Poaceae
G	<i>Calamagrostis epigejos</i>	(L.)ROTH	Landrohr, Land-Reitgras	Poaceae
S	<i>Calluna vulgaris</i>	(L.)HULL	Besenheide, Heidekraut	Ericaceae
S	<i>Campanula rapunculus</i>	L.	Rapunzel-Glockenblume	Campanulaceae
S	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	(L.)MED.	Gemeines Hirtentäschel	Brassicaceae
G	<i>Carex arenaria</i>	L.	Sand-Segge	Cyperaceae
G	<i>Carex hirta</i>	L.	Behaarte Segge	Cyperaceae
G	<i>Carex spec.</i>	L.	Segge, Rietgras	Cyperaceae
S	<i>Centaurium erythraea</i>	RAFN	Echtes Tausendgüldenkraut	Gentianaceae
S	<i>Cerastium arvense</i>	L.	Acker-Hornkraut	Caryophyllaceae
R	<i>Cerastium dubium</i>	(BAST.)GUEPIN	Drüsiges Hornkraut	Caryophyllaceae
R	<i>Cerastium semidecandrum</i>	L.	Fünfmänniges Hornkraut	Caryophyllaceae
R	<i>Chenopodium album</i>	L.	Weißer Gänsefuß	Chenopodiaceae
S	<i>Chrysanthemum vulgare</i>	(L.)BERNH.	Rainfarn	Asteraceae
R	<i>Cirsium arvense</i>	(L.)SCOP.	Acker-Kratzdistel	Asteraceae

S	<i>Convolvulus arvensis</i>	L.	Acker-Winde	Convolvulaceae
S	<i>Conyza canadensis</i>	(L.)CRONQ.	Kanadischer Katzenschweif	Asteraceae
G	<i>Corynephorus canescens</i>	(L.)PB.	Silbergras	Poaceae
G	<i>Cynodon dactylon</i>	(L.)PERS.	Hundszahn	Poaceae
N	<i>Cytisus scoparius</i>	(L.)Lk.	Besenginster	Fabaceae
G	<i>Dactylis glomerata</i>	L.	Gemeines Knäuelgras	Poaceae
R	<i>Daucus carota</i>	L.	Wilde Gelbe Rübe / Möhre	Apiaceae
G	<i>Deschampsia flexuosa</i>	(L.)TRIN.	Drahtschmiele	Poaceae
R	<i>Dianthus armeria</i>	L.	Büschel-Nelke	Caryophyllaceae
G	<i>Digitaria ischaemum</i>	(SCHREB.)MÜHLENB.	Faden-Fingergras	Poaceae
R	<i>Echium vulgare</i>	L.	Gemeiner Natterkopf	Boraginaceae
S	<i>Equisetum arvense</i>	L.	Acker-Schachtelhalm	Equisetaceae
R	<i>Erigeron acris</i>	L.	Scharfes Berufkraut	Asteraceae
R	<i>Erigeron annuus</i>	(L.)PERS.	Einjähriges Berufkraut	Asteraceae
R	<i>Erodium cicutarium</i>	(L.)L'HER.	Gemeiner Reiherschnabel	Geraniaceae
R	<i>Erophila verna</i>	(L.)CHEVALL.	Frühlings-Hungerblümchen	Brassicaceae
S	<i>Euphorbia cyparissias</i>	L.	Zypressen-Wolfsmilch	Euphorbiaceae
S	<i>Euphrasia frigida</i>	PUGSL.	Nordischer Augentrost	Scrophulariaceae
S	<i>Euphrasia minima</i>	JACQ.EX DC.	Zwerg-Augentrost	Scrophulariaceae
S	<i>Euphrasia stricta</i>	WOLFF	Steifer Augentrost	Scrophulariaceae
S	<i>Fallopia convolvulus</i>	(L.)A.LÖVE	Gemeiner Windenknöterich	Polygonaceae
G	<i>Festuca ovina</i>	L.S.STR.	Echter Schafschwingel	Poaceae
G	<i>Festuca ovina</i> agg.			Poaceae
G	<i>Festuca rubra</i>	L.	Rot-Schwingel	Poaceae
G	<i>Festuca rubra</i> agg.		Rot-Schwingel	Poaceae
G	<i>Festuca trachyphylla</i>	(HACKEL)KRAJ.	Rauhblatt-Schafschwingel	Poaceae
S	<i>Filago arvensis</i>	L.	Acker-Filzkraut	Asteraceae
S	<i>Filago minima</i>	(SM.)PERS.	Zwerg-Filzkraut	Asteraceae
S	<i>Galium mollugo</i>	L.S.STR.	Wiesen-Labkraut	Rubiaceae
S	<i>Galium verum</i>	L.	Echtes Labkraut	Rubiaceae
S	<i>Herniaria glabra</i>	L.	Kahles Bruchkraut	Caryophyllaceae
R	<i>Hieracium pilosella</i>	L.	Mausöhrchen	Asteraceae
G	<i>Holcus lanatus</i>	L.	Wolliges Honiggras	Poaceae
R	<i>Holosteum umbellatum</i>	L.	Dolden-Spurre	Caryophyllaceae
G	<i>Hordeum secalinum</i>	SCHREB.	Roggen-Gerste	Poaceae
S	<i>Hypericum perforatum</i>	L.	Tüpfel-Johanniskraut	Hypericaceae
R	<i>Hypochoeris radicata</i>	L.	Gewöhnliches Ferkelkraut	Asteraceae
R	<i>Jasione montana</i>	L.	Berg-Sandrapunzel	Campanulaceae
G	<i>Juncus spec.</i>	L.	Binse	Juncaceae
G	<i>Juncus tenuis</i>	WILLD.	Zarte Binse	Juncaceae
G	<i>Koeleria pyramidata</i>	AUCT.	Pyramiden-Kammschmiele	Poaceae
R	<i>Leontodon autumnalis</i>	L.	Herbst-Löwenzahn	Asteraceae
S	<i>Lepidium campestre</i>	(L.)R.BR.	Feld-Kresse	Brassicaceae
G	<i>Lolium multiflorum</i>	LAM.	Vielblütiger Lolch	Poaceae
G	<i>Lolium perenne</i>	L.	Ausdauernder Lolch	Poaceae
N	<i>Lotus corniculatus</i>	L.	Gemeiner Hornklee	Fabaceae
N	<i>Lupinus polyphyllus</i>	LINDL.	Vielblättrige Lupine	Fabaceae

G	<i>Luzula campestris</i>	(L.)DC.	Hasenbrot, Feld-Hainsimse	Juncaceae
N	<i>Medicago lupulina</i>	L.	Hopfenklee	Fabaceae
N	<i>Medicago minima</i>	(L.)BARTAL.	Zwerg-Schneckenklee	Fabaceae
N	<i>Melilotus alba</i>	MED.	Weißer Steinklee	Fabaceae
G	<i>Molinia caerulea</i>	(L.)MOENCH	Blaues Pfeifengras	Poaceae
R	<i>Myosotis ramosissima</i>	ROCH.EX SCHULT.	Rauhes Vergißmeinnicht	Boraginaceae
R	<i>Myosotis stricta</i>	LK.EX ROEM.& SCHULT.	Sand-Vergißmeinnicht	Boraginaceae
S	<i>Odontites vulgaris</i>	MOENCH	Später Roter Zahntrost	Scrophulariaceae
R	<i>Oenothera biennis</i>	L.	Gemeine Nachtkerze	Onagraceae
S	<i>Ononis repens</i>	L.	Kriechende Hauhechel	Fabaceae
S	<i>Ononis spinosa</i>	L.	Dornige Hauhechel	Fabaceae
S	<i>Ornithopus perpusillus</i>	L.	Mäusewicke	Fabaceae
S	<i>Papaver dubium</i>	L.	Saat-Mohn	Papaveraceae
S	<i>Petrorhagia prolifera</i>	(L.)BALL & HEYW.	Sprossendes Nelkenköpfchen	Caryophyllaceae
G	<i>Phleum pratense</i>	L.	Wiesen-Lieschgras	Poaceae
S	<i>Pinus sylvestris</i>	L.	Wald-Kiefer	Pinaceae
R	<i>Plantago lanceolata</i>	L.	Spitz-Wegerich	Plantaginaceae
R	<i>Plantago major</i>	L.	Breit-Wegerich	Plantaginaceae
G	<i>Poa compressa</i>	L.	Platthalm-Rispengras	Poaceae
G	<i>Poa pratensis</i>	L.	Wiesen-Rispengras	Poaceae
G	<i>Poa trivialis</i>	L.	Gemeines Rispengras	Poaceae
S	<i>Polygonum aviculare</i>	L.	Vogel-Knöterich	Polygonaceae
S	<i>Potentilla argentea</i>	L.	Silber-Fingerkraut	Rosaceae
S	<i>Potentilla neumanniana</i>	RCHB.	Frühlings-Fingerkraut	Rosaceae
S	<i>Potentilla reptans</i>	L.	Kriechendes Fingerkraut	Rosaceae
R	<i>Prunella vulgaris</i>	L.	Gemeine Braunelle	Lamiaceae
S	<i>Prunus serotina</i>	EHRH.	Späte Traubenkirsche	Rosaceae
S	<i>Quercus robur</i>	L.	Stiel-Eiche	Fagaceae
S	<i>Rubus spec.</i>	L.	Brombeere, Himbeere, Steinbeere	Rosaceae
R	<i>Rumex acetosella</i>	L.	Kleiner Sauer-Ampfer	Polygonaceae
S	<i>Salix spec.</i>	L.	Weide	Salicaceae
S	<i>Sanguisorba minor</i>	SCOP.	Kleiner Wiesenknopf	Rosaceae
S	<i>Scleranthus annuus</i>	L.	Einjähriger Knäuel	Caryophyllaceae
S	<i>Scleranthus perennis</i>	L.	Ausdauernder Knäuel	Caryophyllaceae
S	<i>Sedum acre</i>	L.	Scharfer Mauerpfeffer	Crassulaceae
S	<i>Sedum sexangulare</i>	L.EMEND.GRIMM	Milder Mauerpfeffer	Crassulaceae
R	<i>Senecio jacobaea</i>	L.	Jakobs-Greiskraut	Asteraceae
G	<i>Setaria viridis</i>	(L.)PB.	Grüne Borstenhirse	Poaceae
R	<i>Solidago gigantea</i>	AIT.	Riesen-Goldrute	Asteraceae
S	<i>Spergula morisonii</i>	BOREAU	Frühlings-Spörgel	Caryophyllaceae
R	<i>Taraxacum officinale agg.</i>		Gemeiner Löwenzahn	Asteraceae
R	<i>Teesdalia nudicaulis</i>	(L.)R.BR.	Bauernsenf	Brassicaceae
S	<i>Thymus pulegioides</i>	L.	Arznei-Thymian	Lamiaceae
N	<i>Trifolium arvense</i>	L.	Hasen-Klee	Fabaceae
N	<i>Trifolium campestre</i>	SCHREB.	Feld-Klee	Fabaceae

N	<i>Trifolium dubium</i>	SIBTH.	Kleiner Klee	Fabaceae
N	<i>Trifolium pratense</i>	L.	Rot-Klee	Fabaceae
N	<i>Trifolium repens</i>	L.	Weiß-Klee	Fabaceae
N	<i>Trifolium spec.</i>	L.	Klee	Fabaceae
S	<i>Valerianella locusta</i>	(L.)LATERRADE	Gemeines Rapünzchen	Valerianaceae
R	<i>Verbascum densiflorum</i>	BERTOL.	Großblütige Königskerze	Scrophulariaceae
R	<i>Verbascum nigrum</i>	L.	Schwarze Königskerze	Scrophulariaceae
S	<i>Veronica arvensis</i>	L.	Feld-Ehrenpreis	Scrophulariaceae
S	<i>Veronica chamaedrys</i>	L.	Gamander-Ehrenpreis	Scrophulariaceae
R	<i>Veronica officinalis</i>	L.	Echter Ehrenpreis	Scrophulariaceae
S	<i>Veronica persica</i>	POIR.	Persischer Ehrenpreis	Scrophulariaceae
S	<i>Veronica verna</i>	L.	Frühlings-Ehrenpreis	Scrophulariaceae
N	<i>Vicia angustifolia</i>	L.	Schmalblättrige Wicke	Fabaceae
N	<i>Vicia lathyroides</i>	L.	Platterbsen-Wicke	Fabaceae
S	<i>Viola arvensis</i>	MURR.	Acker-Stiefmütterchen	Violaceae
S	<i>Viola rupestris</i>	F.W.SCHMIDT	Sand-Veilchen	Violaceae
G	<i>Vulpia myuros</i>	(L.)C.C.GMEL.	Mäuseschwanz-Federschwingel	Poaceae

Unterschiede zur Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas von EHRENDORFER (1973) gibt es jedoch nur bei folgenden Arten:

Tabelle C.2: Unterschiede in der Nomenklatur zwischen der Standardliste und der Liste von Ehrendorfer

Standardliste	Liste von EHRENDORFER (1973)
<i>Acinos arvensis</i>	<i>Calamintha acinos</i>
<i>Agrostis capillaris</i>	<i>Agrostis tenuis</i>
<i>Chrysanthemum vulgare</i>	<i>Tanacetum vulgare</i>
<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Sarothamnus scoparius</i>
<i>Deschampsia flexuosa</i>	<i>Avenella flexuosa</i>

D Artenliste der Ameisen

Gesammelt im September 2004

Standort	Ameisenarten
Büg	<i>Formica fuscocinerea</i> , <i>Lasius niger</i> , <i>Tetramorium caespitum</i>
Eltersdorf	<i>Formica fuscocinerea</i> , <i>Formica pratensis</i> , <i>Tetramorium caespitum</i>
Möhrendorf	<i>Formica fusca</i> , <i>Formica sanguinea</i> , <i>Lasius niger</i> , <i>Lasius psammophilus</i> , <i>Tetramorium caespitum</i>
Tennenlohe	<i>Formica pratensis</i> , <i>Formica sanguinea</i> , <i>Lasius niger</i> , <i>Lasius psammophilus</i> , <i>Myrmica sabuleti</i> , <i>Tetramorium caespitum</i>

E Koordinaten der Untersuchungsflächen

Standort/Fläche	Kürzel	Koordinaten	Höhe ü. NN in m
TENNENLOHE:		N 49° 34' E 11° 4'	
Fläche C1 ("Silbergras 1")	TENC1	N49 33.561 E11 03.679	321
Fläche C2 ("Silbergras 2")	TENC2	N49 33.527 E11 03.805	330
Fläche C3 ("Silbergras 3")	TENC3	N49 33.501 E11 03.828	328
Fläche H1 ("Hieracium 1")	TENH1	N49 33.566 E11 03.633	322
Fläche H2 ("Hieracium 2")	TENH2	N49 33.562 E11 03.688	322
Fläche H3 ("Hieracium 3")	TENH3	N49 33.499 E11 03.844	309
Fläche R1 ("Ruderal 1")	TENR1	N49 33.566 E11 03.708	320
Fläche R2 ("Ruderal 2")	TENR2	N49 33.522 E11 03.769	222
Fläche R3 ("Ruderal 3")	TENR3	N49 33.511 E11 03.820	293
HAINBERG:		N 49° 26' E 10° 59'	
Eggen I	H EI	N49 25.821 E10 59.185	302
Eggen I Kontrollen	H EIR	N49 25.826 E10 59.196	302
Eggen II + Kontrolle 1+2	H EII	N49 25.816 E10 59.153	307
Eggen II Kontrolle3	H EIIR3	N49 25.806 E10 59.133	305
Eggen III	H EIII	N49 25.700 E10 59.132	301
Eggen III Kontrolle 1	H EIII1R	N49 25.698 E10 59.131	301
Eggen III Kontrolle 2	H EIII2R	N49 25.696 E10 59.124	301
Eggen III Kontrolle 3	H EIII3R	N49 25.705 E10 59.128	301
Eggen IV	H EIV	N49 25.800 E10 59.389	293
Eggen IV Kontrollen	H EIVR	N49 25.800 E10 59.412	294
Eggen V Fläche 1 + Kontrolle	H EV1	N49 25.713 E10 59.608	293
Eggen V Fläche 2 + Kontrolle	H EV2	N49 25.717 E10 59.598	293
Eggen V Fläche 3 + Kontrolle	H EV3	N49 25.724 E10 59.592	295
Panzerspur II Fläche 1 + Kontrolle	H PII1	N49 25.654 E10 59.137	302
Panzerspur II Flächen 2+3 + Kontr.	H PII23	N49 25.648 E10 59.152	288
Panzerspur III Fläche 1 + Kontrolle	H PIII1	N49 25.464 E10 59.257	296
Panzerspur III Fläche 2 + Kontrolle	H PIII2	N49 25.469 E10 59.280	297
Panzerspur III Fläche 3 + Kontrolle	H PIII3	N49 25.450 E10 59.292	295
Panzerspur IV 1+2 + Kontrollen	H PIV	N49 25.553 E10 59.548	291
Panzerspur IV 3 + Kontrolle	H PIV3	N49 25.556 E10 59.553	295
Panzerspur V 1+2	H PV12	N49 25.604 E10 59.947	291
Panzerspur V 3	H PV3	N49 25.601 E10 59.954	290
Panzerspur V Kontrollen	H PVR	N49 25.586 E10 59.958	290
Abgeschobener Streifen I	H AI	N49 25.730 E10 59.832	285
Abgeschobener Streifen II	H AII	N49 25.730 E10 59.836	294
Abgeschobener Streifen III	H AIII	N49 25.728 E10 59.841	294
Abgeschobener Streifen IV	H AIV	N49 25.727 E10 59.850	293
Abgeschobener Streifen V	H AV	N49 25.717 E10 59.864	294

Vertikutierten Fläche I	H VI	N49 25.450 E10 59.691	304
Vertikutierten Fläche II	H VII	N49 25.463 E10 59.679	303
Grenze Vertikutierte Flächen	H VM	N49 25.458 E10 59.682	302

Anmerkung: Genauigkeit ca. 6 m

Am Hainberg sind aufgrund der Genauigkeit von bestenfalls 6 m einige dicht benachbart liegende Flächen gemeinsam vermessen worden. Ermittelt wurden die Daten mit einem GPS-Gerät (GARMIN GPSMAP 60 CS).

F Signifikanztabellen

Post hoc-Tests: Fisher LSD

Zu Kapitel 5: Vegetationsdynamik nach selektiver Entfernung von Pflanzengruppen

Zu 5.3.3 Einzelarten

Faktorielle ANOVA, Fisher LSD-Test

		Stadium 1				Stadium 2				Stadium 3			
		1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
1	<i>Agrostis capillaris</i>		0,00	0,140	0,187		0,00	0,902	0,131		0,000	0,560	0,000
2	<i>Corynephorus canescens</i>	0,000		0,000	0,000	0,000		0,000	0,000	0,000		0,000	0,001
3	<i>Deschampsia flexuosa</i>	0,140	0,00		0,877	0,902	0,00		0,103	0,560	0,000		0,000
4	<i>Poa compressa</i>	0,187	0,00	0,877		0,131	0,00	0,103		0,000	0,001	0,103	

		Stadium 1				Stadium 2				Stadium 3			
		1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
1	<i>Erigeron annuus</i>		0,015	0,183	0,761		0,002	0,022	0,171		0,453	0,035	0,016
2	<i>Hieracium pilosella</i>	0,015		0,000	0,006	0,002		0,000	0,000	0,453		0,172	0,098
3	<i>Plantago lanceolata</i>	0,184	0,000		0,304	0,022	0,000		0,354	0,035	0,172		0,772
4	<i>Rumex acetosella</i>	0,761	0,006	0,304		0,171	0,000	0,354		0,016	0,098	0,772	

Zu 5.3.4 Artenzahl

Repeated measures ANOVA, Fisher LSD-Test

		LSD test; variable 2002 (Tennenlohe_Artenzahl_neu)							
		Probabilities for Post Hoc Tests							
		Error: Between MS = 2,3333, df = 432,00							
Cell No.	Typ	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
		4,1852	4,7284	4,2593	4,1728	4,8642	4,4074	4,9506	5,0123
1	G		0,024124	0,757769	0,959003	0,004888	0,355056	0,001532	0,000624
2	R	0,024124		0,051286	0,021106	0,571838	0,181830	0,355056	0,237463
3	M	0,757769	0,051286		0,718992	0,012085	0,537419	0,004170	0,001821
4	S	0,959003	0,021106	0,718992		0,004170	0,328990	0,001286	0,000518
5	GR	0,004888	0,571838	0,012085	0,004170		0,057695	0,718992	0,537419
6	GM	0,355056	0,181830	0,537419	0,328990	0,057695		0,024124	0,012085
7	RM	0,001532	0,355056	0,004170	0,001286	0,718992	0,024124		0,797168
8	C	0,000624	0,237463	0,001821	0,000518	0,537419	0,012085	0,797168	

Zu 5.3.7 Vergleich von Mono- und Mischkulturen

Deckung: *Corynephorus canescens*- und Gräserflächen (Cc G)

Zeitpunkt	Fläche (p<0,01)			Typ n.s.	Gruppe (p<0,001)		
	H1-H2	H1-H3	H2-H3		G-R	G-M	R-M
0	n.s.	n.s.	p<0,05	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001
1	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001	n.s.
2	n.s.	p<0,05	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,01
3	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,05	n.s.	p<0,001	p<0,001
4	p<0,001	n.s.	p<0,05	n.s.	p<0,001	p<0,001	n.s.
5	n.s.	p<0,05	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001	n.s.
6	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001	n.s.
7	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,01	n.s.
8	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,001	n.s.	p<0,001
9	n.s.	n.s.	p<0,05	p<0,01	n.s.	p<0,001	p<0,001
10	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,01	n.s.	p<0,001	p<0,001
11	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,05	n.s.	p<0,001	p<0,001

Deckung: *Hieracium pilosella*- und Rosettenflächen (Hp R)

Zeitpunkt	Fläche p<0,05	Typ n.s.	Gruppe (p<0,001)		
			G-R	G-M	R-M
0	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001
1	n.s.	n.s.	p<0,001	n.s.	p<0,001
2	n.s.	n.s.	p<0,001	n.s.	p<0,001
3	C3: p<0,05	n.s.	p<0,001	n.s.	p<0,001
4	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001	p<0,001
5	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001	p<0,001
6	n.s.	n.s.	p<0,001	n.s.	p<0,05
7	n.s.	n.s.	p<0,001	n.s.	p<0,01
8	C3: p<0,01	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,05
9	n.s.	n.s.	p<0,05	p<0,001	p<0,001
10	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,05
11	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001

Deckung: *Polytrichum piliferum*- und Kryptogamenflächen (Pp M)

Zeitpunkt	Fläche p<0,05	Typ n.s.	Gruppe (p<0,001)		
			G-R	G-M	R-M
0	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001
1	H1-H2: p<0,05 H1-H3: p<0,01	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001
2	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001	p<0,001
3	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001	p<0,001
4	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001	p<0,001
5	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001	p<0,001
6	n.s.	n.s.	p<0,05	p<0,001	p<0,001
7	n.s.	n.s.	p<0,05	p<0,001	p<0,001
8	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001
9	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001
10	n.s.	n.s.	p<0,01	p<0,001	p<0,001
11	n.s.	n.s.	p<0,05	p<0,001	p<0,001

Frequenzsummen: *Corynephorus canescens*- und Gräserflächen (Cc G)

Zeitpunkt	Fläche (p<0,001)			Typ p<0,001	Gruppe (p<0,001)		
	H1-H2	H1-H3	H2-H3		G-R	G-So.	R-So.
0	n.s.	p<0,01	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001	p<0,001
1	p<0,001	n.s.	p<0,05	p<0,001	p<0,001	p<0,001	n.s.
2	n.s.		n.s.	p<0,01	n.s.	p<0,001	p<0,001
3	p<0,05	p<0,001	p<0,05	p<0,01	n.s.	p<0,001	p<0,001
4	p<0,01	p<0,001	n.s.	p<0,001	n.s.	p<0,001	p<0,001
5	n.s.	p<0,01	p<0,05	p<0,01	p<0,01	p<0,001	p<0,001
6	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,05	p<0,001	p<0,001	p<0,001
7	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001	p<0,001
8	p<0,01	p<0,01	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001	p<0,001
9	n.s.	p<0,05	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001
10	n.s.	p<0,05	p<0,05	p<0,05	n.s.	p<0,001	p<0,001
11	p<0,01	p<0,01	n.s.	p<0,05	p<0,001	p<0,001	p<0,001

Frequenzsummen: *Hieracium pilosella*- und Rosettenflächen (Hp R)

Zeitpunkt	Fläche (p<0,001)			Typ n.s.	Gruppe (p<0,001)		
	C1-C2	C1-C3	C2-C3		G-R	G-So.	R-So.
0	n.s.	p<0,05	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001
1	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,001	n.s.	p<0,001
2	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,001	n.s.	p<0,001
3	p<0,01	p<0,01	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001	p<0,001
4	p<0,01	p<0,001	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001	p<0,001
5	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,01	p<0,001	p<0,001
6	p<0,01	p<0,01	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001	p<0,001
7	p<0,05	p<0,01	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001
8	n.s.	p<0,05	p<0,001	n.s.	p<0,01	p<0,001	p<0,001
9	n.s.	p<0,001	p<0,05	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001
10	p<0,05	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001
11	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,01	p<0,001	p<0,001

Frequenzsummen: *Polytrichum piliferum*- und Kryptogamenflächen (Pp M)

Zeitpunkt	Fläche (p<0,001)			Typ p<0,001	Gruppe (p<0,001)		
	H1-H2	H1-H3	H2-H3		G-R	G-So.	R-So.
0	n.s.	p<0,01	p<0,001	p<0,01	p<0,001	p<0,001	p<0,001
2	p<0,001	p<0,001	p<0,001	n.s.	p<0,001	n.s.	p<0,001
3	n.s.	p<0,001	p<0,001	p<0,01	p<0,001	p<0,05	p<0,001
4	n.s.	p<0,01	p<0,01	p<0,01	p<0,001	p<0,01	p<0,001
5	n.s.	p<0,01	p<0,01	p<0,01	p<0,001	p<0,01	p<0,001
6	n.s.	p<0,05	p<0,01	n.s.	p<0,001	p<0,05	p<0,001
7	n.s.	p<0,01	p<0,001	p<0,05	p<0,001	p<0,05	p<0,001
8	n.s.	p<0,001	p<0,05	p<0,001	p<0,001	n.s.	p<0,001
9	n.s.	n.s.	n.s.	p<0,001	p<0,001	n.s.	p<0,001
10	n.s.	p<0,05	p<0,001	p<0,001	p<0,01	n.s.	p<0,001
11	p<0,05	p<0,001	n.s.	p<0,01	p<0,001	n.s.	p<0,001

Zu Kapitel 6: Bedeutung N-fixierender Pflanzen in nährstoffarmen Sandlebensräumen

Ammoniumwerte:

Zeitpunkt	Fläche (p<0,001)			Typ (p<0,01)
	L-T	L-M	T-M	
N02	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
M03	n.s.	p<0,01	p<0,05	N-S: p<0,05
N03	p<0,01	p<0,001	n.s.	N-GRM: p<0,01 S-GRM: p<0,001 GRM-C: p<0,05
M04	n.s.	p<0,01	p<0,001	n.s.

Nitratwerte:

Zeitpunkt	Fläche (p<0,001)			Typ (n.s.)
	L-T	L-M	T-M	
N02	p<0,05	p<0,001	p<0,01	n.s.
M03	p<0,001	p<0,001	n.s.	N-GRM: p<0,05
N03	p<0,001	p<0,001	p<0,05	n.s.
M04	n.s.	p<0,001	p<0,001	n.s.

N-Gehalte Einzelarten: Fisher LSD-Test; Error: Between MS = ,02441, df = 227,00

Species	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}	{11}	{12}	{13}	{14}	{15}	{16}	{17}
	6,2308	6,5287	6,5257	6,5646	6,7756	7,4468	7,8164	7,9524	8,7045	8,8195	8,6916	8,8253	8,7371	8,9139	8,9892	1,1535	1,2243
Flechten (f.S.)		0,741516	0,676135	0,624917	0,460215	0,229135	0,024174	0,089136	0,000484	0,010898	0,015444	0,001043	0,000340	0,001028	0,006722	0,000000	0,000000
Corynephorus canescens	0,741516		0,996675	0,958031	0,737723	0,363549	0,066602	0,159349	0,002080	0,024041	0,033026	0,003619	0,001540	0,003438	0,015452	0,000001	0,000001
Calamagrostis epigejos	0,676135	0,996675		0,919763	0,599678	0,272299	0,002080	0,089635	0,000000	0,006622	0,010285	0,000032	0,000000	0,000051	0,003584	0,000000	0,000000
Poa compressa	0,624917	0,958031	0,919763		0,632104	0,281650	0,000939	0,090923	0,000000	0,006282	0,009880	0,000015	0,000000	0,000028	0,003339	0,000000	0,000000
Potentilla reptans	0,460215	0,737723	0,599678	0,632104		0,437818	0,026412	0,174291	0,000049	0,018780	0,027495	0,000520	0,000021	0,000622	0,011010	0,000000	0,000000
Hypochoeris radicata	0,229135	0,363549	0,272299	0,281650	0,437818		0,657093	0,647566	0,131790	0,215278	0,260993	0,127816	0,118470	0,113809	0,163979	0,000270	0,000079
Hieracium pilosella	0,024174	0,066602	0,002080	0,000939	0,026412	0,657093		0,870210	0,028688	0,228976	0,293723	0,059942	0,017946	0,055614	0,159791	0,000012	0,000005
Poa pratensis	0,089136	0,159349	0,089635	0,090923	0,174291	0,647566	0,870210		0,366722	0,433332	0,504111	0,334212	0,341596	0,299308	0,348948	0,001362	0,000396
Plantago lanceolata	0,000484	0,002080	0,000000	0,000000	0,000049	0,131790	0,028688	0,366722		0,890176	0,987576	0,821182	0,932827	0,713928	0,732379	0,000787	0,000232
Moose (s.S.)	0,010898	0,024041	0,006622	0,006282	0,018780	0,215278	0,228976	0,433332	0,890176		0,907917	0,994879	0,920406	0,918714	0,878002	0,014725	0,004497
Hypericum perforatum	0,015444	0,033026	0,010285	0,009880	0,027495	0,260993	0,293723	0,504111	0,987576	0,907917		0,882281	0,955930	0,810105	0,787811	0,010699	0,003228
Moose (f.S.)	0,001043	0,003619	0,000032	0,000015	0,000520	0,127816	0,059942	0,334212	0,821182	0,994879	0,882281		0,865715	0,894705	0,855911	0,002965	0,000825
Achillea millefolium	0,000340	0,001540	0,000000	0,000000	0,000021	0,118470	0,017946	0,341596	0,932827	0,920406	0,955930	0,865715		0,751851	0,759724	0,000803	0,000237
Jasione montana	0,001028	0,003438	0,000051	0,000028	0,000622	0,113809	0,055614	0,299308	0,713928	0,918714	0,810105	0,894705	0,751851		0,935108	0,004988	0,001385
Cytisus scoparius	0,006722	0,015452	0,003584	0,003339	0,011010	0,163979	0,159791	0,348948	0,732379	0,878002	0,787811	0,855911	0,759724	0,935108		0,022116	0,006883
Lupinus polyphyllus	0,000000	0,000001	0,000000	0,000000	0,000000	0,000270	0,000012	0,001362	0,000787	0,014725	0,010699	0,002965	0,000803	0,004988	0,022116		0,553037
Flechten (s.S.)	0,000000	0,000001	0,000000	0,000000	0,000000	0,000079	0,000005	0,000396	0,000232	0,004497	0,003228	0,000825	0,000237	0,001385	0,006883	0,553037	

δ¹⁵N-Einzelarten Fisher LSD-Test; Error: Between MS = ,03652, df = 227,00

Species	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}	{11}	{12}	{13}	{14}	{15}	{16}	{17}
	2,3770	2,1608	1,9941	1,9430	1,8992	1,8442	1,8065	1,7953	1,7427	1,7157	1,6571	1,6380	1,5975	1,3346	1,2799	1,2661	6,6629
Potentilla		0,041859	0,000000	0,000336	0,000010	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000
Lupinus	0,041859		0,102551	0,137037	0,054067	0,001892	0,000643	0,007353	0,002221	0,001146	0,000013	0,000001	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000
Plantago	0,000000	0,102551		0,659520	0,351784	0,001722	0,000270	0,051948	0,014204	0,006703	0,000003	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000
Lichens (L.S.)	0,000336	0,137037	0,659520		0,764060	0,390448	0,241628	0,312645	0,171275	0,120787	0,023961	0,008975	0,002766	0,000044	0,000002	0,000000	0,000000
Cytisus	0,000010	0,054067	0,351784	0,764060		0,585891	0,366340	0,443034	0,248149	0,175968	0,033322	0,010896	0,002843	0,000042	0,000001	0,000000	0,000000
Achillea	0,000000	0,001892	0,001722	0,390448	0,585891		0,438921	0,627881	0,314616	0,203362	0,006645	0,000019	0,000000	0,000001	0,000000	0,000000	0,000000
Calamagrostis	0,000000	0,000643	0,000270	0,241628	0,366340	0,438921		0,913280	0,533927	0,376281	0,035784	0,001038	0,000014	0,000007	0,000000	0,000000	0,000000
Hypochoeris	0,000000	0,007353	0,051948	0,312645	0,443034	0,627881	0,913280		0,697339	0,556391	0,222684	0,123410	0,049059	0,000771	0,000042	0,000003	0,000000
Poa pratensis	0,000000	0,002221	0,014204	0,171275	0,248149	0,314616	0,533927	0,697339		0,841913	0,449632	0,304544	0,147750	0,002819	0,000223	0,000023	0,000000
Hypericum	0,000000	0,001146	0,006703	0,120787	0,175968	0,203362	0,376281	0,556391	0,841913		0,604488	0,445772	0,238184	0,005225	0,000498	0,000064	0,000000
Jasione	0,000000	0,000013	0,000003	0,023961	0,033322	0,006645	0,035784	0,222684	0,449632	0,604488		0,785041	0,376197	0,004745	0,000171	0,000003	0,000000
Hieracium	0,000000	0,000001	0,000000	0,008975	0,010896	0,000019	0,001038	0,123410	0,304544	0,445772	0,785041		0,375478	0,003171	0,000040	0,000000	0,000000
Poa compressa	0,000000	0,000000	0,000000	0,002766	0,002843	0,000000	0,000014	0,049059	0,147750	0,238184	0,376197	0,375478		0,009167	0,000181	0,000000	0,000000
Mosses (L.S.)	0,000000	0,000000	0,000000	0,000044	0,000042	0,000001	0,000007	0,000771	0,002819	0,005225	0,004745	0,003171	0,009167		0,657972	0,535335	0,000000
Corynephorus	0,000000	0,000000	0,000000	0,000002	0,000001	0,000000	0,000000	0,000042	0,000223	0,000498	0,000171	0,000040	0,000181	0,657972		0,885174	0,000000
Mosses (E.S.)	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000003	0,000023	0,000064	0,000003	0,000000	0,000000	0,535335	0,885174		0,000000
Lichens (E.S.)	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	

G Curriculum vitae

Silke FRIEDRICH, geb. Wagner

geboren am 06.04.1977 in Bad Windsheim

Schulbildung:

1983-1987 Ehegrundschule Sugenheim
1987-1996 Gymnasium Scheinfeld
Abschluss: Allgemeine Hochschulreife

Studium:

1996-2001 Studium der Biologie (Diplom) an der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg
07/2001 Diplomarbeit: „Räumliche Muster von Bodenstörungen durch Ameisen und Kaninchen in offenen Sandlebensräumen und ihre Auswirkungen auf die Vegetation“

Berufstätigkeit:

08/2001- 12/2005 Wissenschaftliche Mitarbeiterin an der Universität Bielefeld (Lehrstuhl für Experimentelle Ökologie und Ökosystembiologie)
08/2001- 07/2002 Abschluss des DFG-Projektes: Störung als Habitatfunktion
Seit 08/2002 Promotion:
Thema: Bedeutung funktioneller Gruppen für die Systemdynamik offener Sandlebensräume – Störung, Etablierung, Musterbildung; betreut von: Prof. Dr. Wolfram Beyschlag (Universität Bielefeld), Jun.-Prof. Dr. Anke Jentsch (Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle/ Universität Bayreuth), Prof. Dr. Werner Nezadal (Universität Erlangen-Nürnberg)

Stipendien/Förderungen:

1996-2001 Bayerische Begabtenförderung
1999-2001 Studienstiftung des Deutschen Volkes
2002-2005 Deutsche Forschungsgemeinschaft, DFG (BE-1410/4-1)
2004 Stipendium des Deutschen Akademischen Auslandsdienstes (DAAD) für sechswöchigen Auslandsaufenthalt in England an der University of Sheffield (PKZ D/04/04463)

H Publikationen und Konferenzbeiträge

FRIEDRICH, S. (2001): Räumliche Muster von Bodenstörungen durch Ameisen und Kaninchen in offenen Sandlebensräumen und ihre Auswirkungen auf die Vegetation. - Diplomarbeit, Universität Erlangen-Nürnberg. (www.sandachse.de)

JENTSCH, A., FRIEDRICH, S., BEYSCHLAG, W. & NEZADAL, W. (2002): Significance of ant and rabbit disturbances for seedling establishment in dry acidic grasslands dominated by *Corynephorus canescens*. - *Phytocoenologia* 32(4): 553-580.

FRIEDRICH, S. (2002): Bodenstörungen durch Ameisen und Kaninchen. – Seminar „Naturschutzforschung in Franken“, Mitwitz.

JENTSCH, A., FRIEDRICH, S., NEZADAL, W. & BEYSCHLAG, W. (2002): Einfluß von Bodenstörungen auf die Vegetationsdynamik offener Sandlebensräume. – 6. Arbeitskreis-Workshop des Arbeitskreises Biomonitoring/Global change der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft, Triesdorf. – Tagungsband S. 12.

JENTSCH, A. & FRIEDRICH, S. (2002): Disturbance effects vary along nutrient gradients in dry acidic grasslands. – Jahrestagung des Arbeitskreises Ökosystemforschung in der Gesellschaft für Ökologie, Trier.

FRIEDRICH, S., JENTSCH, A., NEZADAL, W. & BEYSCHLAG, W. (2002): Bodenstörungen durch Ameisen und Kaninchen und ihre Auswirkungen auf die Vegetationsdynamik. – Jahrestagung des Arbeitskreises Experimentelle Ökologie in der Gesellschaft für Ökologie, Freising. Tagungsband S. 13.

JENTSCH, A. & FRIEDRICH, S. (2002): Concepts linking disturbance and biodiversity tackling the Intermediate Disturbance Hypothesis. – EURECO, Lund/Schweden.

FRIEDRICH, S., JENTSCH, A., NEZADAL, W. & BEYSCHLAG, W. (2002): Ant and rabbit disturbances in dry acidic grasslands and their role for vegetation dynamics. – Jahrestagung der Gesellschaft für Ökologie, Cottbus. Tagungsband S. 117.

FRIEDRICH, S. & JENTSCH, A. (2003): Plant functional types and selective disturbance – a challenging relationship. – Jahrestagung der Gesellschaft für Ökologie, Halle/Saale. Tagungsband S. 247.

FRIEDRICH, S. & JENTSCH, A. (2004): Musteranalysen (Räumliche Statistik) von Bodenstörungen in Dauer-Pionierstadien in Sandlebensräumen. – Jahrestagung des Arbeitskreises Experimentelle Ökologie in der Gesellschaft für Ökologie, Potsdam. Tagungsband S. 9.

FRIEDRICH, S., BEYSCHLAG, W. & JENTSCH, A. (2004): Interaktion funktioneller Pflanzengruppen und Bodenstörungen: ihre Bedeutung für die Systemdynamik offener Sandlebensräume. - 5. Interdisziplinäres Expertentreffen zum Übereinkommen über die biologische Vielfalt, Vilm.

JENTSCH, A., FRIEDRICH, S. & WIEGAND, T. (2004): Point pattern analysis of ground disturbances for grassland restoration. – Jahrestagung der Gesellschaft für Ökologie, Gießen. Tagungsband S. 162.

FRIEDRICH, S., JENTSCH, A. & BEYSLAG, W. (2004): Assessing conservation measures in dry acidic grasslands. – Poster, Jahrestagung der Gesellschaft für Ökologie, Gießen. Tagungsband S. 380.

FRIEDRICH, S., BEYSLAG, W. & JENTSCH, A. (2005): Interaktion funktioneller Pflanzengruppen und Bodenstörungen: ihre Bedeutung für die Systemdynamik offener Sandlebensräume. - In: Korn, H. & Feit, U. (Hg.): Treffpunkt Biologische Vielfalt V. Interdisziplinärer Forschungsaustausch im Rahmen des Übereinkommens über die biologische Vielfalt. Bundesamt für Naturschutz, Bonn, S. 83-88.

FRIEDRICH, S. (2005): Von Wallenstein bis zum „Naturschutzpanzer“ - Vergleich verschiedener Bodenstörungen und Pflegemaßnahmen im NSG Hainberg. - „Forschung und Naturschutz in Sandlebensräumen“, Erlangen.

FRIEDRICH, S., JENTSCH, A., BEYSLAG, W. & NEZADAL, W. (2005): Multiple-scale pattern analysis of ant and rabbit disturbances in dry acidic grasslands and their role for vegetation dynamics. – Poster, „Forschung und Naturschutz in Sandlebensräumen“, Erlangen.

FRIEDEL, T., FRIEDRICH, S. & JENTSCH, A. (2005): Bedeutung von Bodenstörungen durch Ameisen für Sandlebensräume. - "Ökosystemingenieure am Werk – Die heimischen Ameisen und ihre Bedeutung für Renaturierungen und Naturschutzmaßnahmen", Alfred Toepfer Akademie für Naturschutz (NNA) in Schneverdingen.

FRIEDRICH, S., WIEGAND, T. & JENTSCH, A. (2005): Using spatial statistics for pattern analysis of small-scale disturbances in grasslands. – Poster, Jahrestagung der Gesellschaft für Ökologie, Regensburg. Tagungsband S. 114.

FRIEDRICH, S., HANISCH, S., WERNER, C. & BEYSLAG, W. (2006): Untersuchungen zur Nährstoffdynamik offener Sandlebensräume – Die Rolle der N-Fixierer. – Jahrestagung des Arbeitskreises Experimentelle Ökologie in der Gesellschaft für Ökologie, Ulm. Tagungsband S. 45.

Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbst angefertigt habe und nur die angegebenen Quellen und Hilfsmittel verwendet habe. Alle aus der Literatur ganz oder annähernd entnommenen Stellen habe ich als solche kenntlich gemacht.

Weiterhin erkläre ich, dass die vorliegende Dissertation weder vollständig noch teilweise einer anderen Fakultät mit dem Ziel vorgelegt worden ist, einen akademischen Titel zu erwerben. Hiermit bewerbe ich mich erstmals um den Doktorgrad der Naturwissenschaften der Universität Bielefeld.

Bielefeld, den 7. Juni 2006

